

Mogelijkheden voor herstelbeheer in hellingbossen op kalkrijke bodem in Zuid-Limburg

Resultaten eerste onderzoekfase

P.W.F.M. Hommel (red.)

R.J. Bijlsma

K.A.O. Eichhorn

R.H. Kemmers

J. den Ouden

J.H.J. Schaminée

R.W. de Waal

M.F. Wallis de Vries

B.J.C. Willers



Alterra Wageningen-UR
Eichhorn Ecologie
De Vlinderstichting
Wageningen Universiteit

In opdracht van het Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit in het kader van
Ontwikkeling en Beheer Natuurkwaliteit.

Mogelijkheden voor herstelbeheer in hellingbossen op kalkrijke bodem in Zuid-Limburg

Resultaten eerste onderzoekfase

P.W.F.M. Hommel (red.)

R.J. Bijlsma

K. Eichhorn

R.H. Kemmers

J. den Ouden

J.H.J. Schaminée

R.W. de Waal

M.F. Wallis de Vries

B.J.C. Willers

m.m.v.

L.S. Eichhorn

S. Ens

D. Groenendijk

M. Prick

E. Verkaik

A. Vos



30 april 2010

Inhoud

1	Inleiding	9
1.1	Achtergrond	9
1.2	Vraagstelling	10
2	Materiaal en methode	12
2.1	Algemeen	12
2.2	Bodemonderzoek	12
2.2.1	Achtergrond	12
2.2.2	Beperkende factoren	13
2.2.3	Onderzoekslocaties en bemonstering	13
2.2.4	Stikstofmineralisatie en -immobilisatie	14
2.2.5	Nutriëntenbalans voor beheersystemen	15
2.3	Gebruik van de Landelijke Vegetatie Databank	18
2.3.1	Selectie van vegetatieopnamen	18
2.3.2	Bewerking bosopnamen	19
2.3.3	Plantstrategieën en attributen	20
2.4	Vegetatiezonering in een opgaand hellingbos	21
2.4.1	Veldwerk	21
2.4.2	Gegevensverwerking	22
2.5	Permanente proefvlakken in het hakhout	23
2.5.1	Onderzoeksgebieden	23
2.5.2	Vegetatieopnamen	23
2.5.3	Gegevensverwerking	25
2.6	Mossenonderzoek in het hakhout	27
2.6.1	Onderzoekslocatie	27
2.6.2	Het transect	27
2.6.3	Methode voor de analyse van ecologische strategieën	29
2.7	Inventarisatie van vlinders in hakhout en opgaand bos	31
2.7.1	Onderzoeksgebieden	31
2.7.2	Inventarisatie	32
2.7.3	Gegevensverwerking	32
3	De Zuid-Limburgse hellingbossen: een landschappelijk en historisch kader	35
3.1	Landschappelijk kader	35
3.1.1	Landschapszones	35
3.1.2	Hellingzones en bostypen	36
3.2	Veranderend bosbeheer	37
3.2.1	Historisch bosbeheer	37
3.2.2	Middenbos in Zuid-Limburg	43
3.2.3	Veranderingen in de loop van de 20ste eeuw	44
4	Autonome ontwikkeling	45
4.1	Bosstructuur en -dynamiek	45
4.2	Bodem	45
4.2.1	Beperkende factoren	45

4.2.2	Vergelijking met buitenlandse referentie	46
4.2.3	Indicatoren voor eutrofiëring	47
4.2.4	Strooiselaccumulatie	47
4.3	Bostypen	49
4.3.1	Zonering	49
4.3.2	Verklarende factoren	52
4.4	Bosflora	53
4.4.1	Structuurbepalende soorten	54
4.4.2	Bos- en kalkplanten	55
4.4.3	Plantstrategieën en - attributen	58
5	Effecten van herstelbeheer	64
5.1	Bosstructuur	64
5.2	Bodem	67
5.2.1	N-mineralisatie en -immobilisatie	67
5.2.2	Stikstof-balansen	69
5.3	Vaatplanten	73
5.3.1	Aantal jaren na de laatste kapbeurt	73
5.3.2	Afstand tot de rand van de kapvlakte	76
5.3.3	Overstaanders	76
5.3.4	Staken en houtige klimmers	77
5.3.5	Strooisel	78
5.4	Mossen	78
5.4.1	Soortenrijkdom en verdeling over het transect	78
5.4.2	Ecologische strategieën	81
5.4.3	Ontwikkeling van de moslaag	84
5.5	Vlinders	84
5.5.1	Nachtvlinders	84
5.5.2	Dagvlinders	90
5.5.3	Nectarbronnen en waardplanten voor aandachtsoorten	91
5.5.4	Interpretatie van de resultaten	92
6	Conclusies en discussie	95
6.1	Achteruitgang natuurkwaliteit	95
6.1.1	Achteruitgang van de flora	95
6.1.2	Verschuivende hellingzones	95
6.2	Sleutelfactoren	96
6.2.1	Eutrofiëring	96
6.2.2	Veranderingen in het beheer	99
6.3	Aanknopingspunten voor herstel	99
6.3.1	Strooisel verwijderen of sturen via de boomsoort?	99
6.3.2	Risico's van stikstofmineralisatie bij lichtstelling	100
6.3.3	Terug naar het middenbos?	102
6.3.4	Enkele belangrijke resterende vragen	104
	Literatuur	105
	Bijlage 1 Aannames en schattingen voor het opstellen van de stikstof-balansen	111
	Bijlage 2 Veranderingen vegetatiezonering Savelsbos 1955 – 2009.	113
	Bijlage 3 Lijst van waargenomen soorten nachtvlinders	115

1 Inleiding

1.1 Achtergrond

De Zuid-Limburgse hellingbossen zijn van oudsher opvallend rijk aan bijzondere planten- en diersoorten, en bij velen bekend om hun uitbundige voorjaarsflora. Het gaat hierbij zowel om bossoorten als om soorten van bosranden en kapvlakten. Het meest befaamd zijn de bossen op ondiepe kalkrijke bodem, waarin – vooral in de struweelfase na periodieke kap – een aantal in ons land zeer zeldzame orchideeënsoorten voorkomt. Dergelijke situaties zijn, gegeven de geologie, slechts lokaal in een deel van het Zuid-Limburgse heuvelland aanwezig, waarbij ze deel uitmaken van een gecompliceerde hellinggradiënt. Veel bijzondere soorten zijn niet beperkt tot ondiepe kalkbodems, maar komen ook voor in bostypen waarin de kalkondergrond door een dik pakket lössleem of lössachtig hellingmateriaal wordt bedekt of geheel afwezig is. Verschillende soorten hebben zelfs een duidelijke voorkeur voor diepe lössbodems of ondiepe lössbodems op zandig terrasmateriaal. De landschappelijke variatie vormt dus de basis van de botanische rijkdom van de hellingbossen, waarbij echter wel geldt dat in alle hellingbostypen de beheerder kampt met een vergelijkbare problematiek.

Het centrale beheerprobleem en tevens aanleiding voor het hier voorgestelde onderzoek is de achteruitgang van de hellingbosflora die is opgetreden in de tweede helft van de vorige eeuw. De belangrijkste oorzaak was het staken van het traditionele hakhoutbeheer, waarmee ook een eind kwam aan een verstoringsregime waarbij regelmatig biomassa werd afgevoerd en de bovengrond geroerd. Het gevolg was dat een beperkt aantal plantensoorten tot dominantie kon komen ten koste van vele anderen. Het hervatten van het traditionele hakhoutbeheer heeft - zeker op de meest kalkrijke groeiplaatsen - goede resultaten opgeleverd, maar een dergelijke aanpak is niet de oplossing van alle problemen. In de eerste plaats is deze beheervorm voor het hele heuvelland financieel niet haalbaar. Bovendien hebben zich in de afgelopen decennia veranderingen in het bosmilieu voorgedaan die een terugkeer naar de vooroorlogse situatie bemoeilijken.

Een belangrijke verandering is de reeds genoemde ophoping van biomassa en de daaraan gekoppelde veranderingen in de nutriënten- en zuurhuishouding. In de tweede plaats heeft het niets-doen-beheer van ruim een halve eeuw geleid tot een geringere lichtinval op de bosbodem en een andere boomsoortsamenstelling, waarbij es en esdoorn sterk op de voorgrond zijn getreden. Deze ontwikkelingen zijn niet per definitie negatief, maar de langetermijneffecten zijn nog onduidelijk. In de derde plaats heeft toevoer van nutriënten via atmosferische depositie en vanuit aangrenzende landbouwgronden geleid tot een zekere eutrofiëring van het bosmilieu. Ook hiervan zijn de gevolgen op langere termijn onbekend.

1.2 Vraagstelling

Het doel van het OBN-onderzoek naar de Zuid-Limburgse hellingbossen is het aangeven van concrete opties voor de beheerder waarmee de oorspronkelijke diversiteit aan planten- en diersoorten van deze bossen behouden dan wel hersteld kan worden. Uitgangspunt hierbij is dat er sprake moet zijn van een gedifferentieerd beheer, waarbij rekening wordt gehouden met de – grotendeels geologisch bepaalde – landschappelijke context, waarbij niet alleen verschillende regio's (löss-, mergel en vuursteengebied) maar binnen elke regio ook verschillende hellingzones met hun specifieke waarden worden onderscheiden (Bobbink *et al.*, 2008).

Het zou echter te ambitieus zijn om binnen één onderzoek de volledige variatie aan ecosystemen en soortgroepen van de Zuid-Limburgse hellingbossen op gelijkwaardige manier te willen afdekken. Het OBN-hellingbossen onderzoek is dan ook om praktische redenen ingeperkt. De belangrijkste inperkingen zijn:

- Het onderzoek heeft betrekking op alle hellingbossen op ondiepe kalkbodems, lössachtig hellingmateriaal, terrasafzettingen en colluvium in Zuid-Limburg. Het betreft hier vooral 'rijke' hellingbostypen (*Carpinion betuli*). De nadruk ligt op de bossen met ondiepe kalkbodems.
- Bosranden en begroeiingen van kapvlaktes maken uitdrukkelijk wel deel uit van het onderzoek, bronbossen en plateaubosses echter niet.
- Aan de fauna wordt slechts beperkt aandacht besteed (alleen vlinders). Uitgangspunt is dat in het algemeen vegetatiestructuur, soortensamenstelling en landschappelijke samenhang bepalend zijn voor de faunistische waarde.

Deze rapportage heeft betrekking op de eerste fase van het onderzoek. In deze eerste fase komen een vijftal thema's aan de orde:

- Historisch beheer van hellingbossen en veranderingen in het beheer sinds de Tweede Wereldoorlog.
- Nutriëntenhuishouding. Centrale vraag hierbij is hoe gevoelig de hellingbossen in Zuid-Limburg zijn voor externe toevoer van nutriënten (o.a. atmosferische stikstofdepositie) en in hoeverre externe toevoer van nutriënten een knelpunt vormt voor herstel van biodiversiteit.
- Veranderingen in flora en vegetatie in hellingbossen in de afgelopen decennia.
- De invloed van verschillen in boomsoort en strooiselkwaliteit. De boomsoort heeft via de strooiselkwaliteit grote invloed op de soortensamenstelling van de ondergroei, ook op kalkrijke bodem (van Ooijen *et al.*, 2005). De strooiselkwaliteit is echter niet alleen boomsoort- maar ook groeiplaats afhankelijk (Hommel *et al.*, 2007).

- Resultaten van lopende beheerexperimenten, waarbij afzonderlijk aandacht wordt besteed aan (1) hogere planten, (2) mossen en (3) vlinders.

In een volgende onderzoekfase zal tevens aandacht worden besteed aan nieuwe waarden die kunnen ontstaan bij spontane ontwikkeling. Naast het duidelijke verlies aan biodiversiteit dat in de afgelopen decennia in de Zuid-Limburgse hellingbossen is opgetreden door het staken van het traditionele hakhoutbeheer, is voor min of meer vergelijkbare systemen ook winst in biodiversiteit door natuurlijke ontwikkeling aangetoond door het verschijnen van nieuwe componenten in het bos: dood hout, wortelkluiten, dikke bomen (Bijlsma, 2007). De vraag is waar is deze beheervorm landschappelijk gezien het meest kansrijk.

Een hiermee samenhangende vraag is in hoeverre hakhoutbossen als ecosysteem overlappen enerzijds met meer natuurlijke bosecosystemen en anderzijds met schraalgraslanden inclusief struwelen, akkers en andere landgebruiksvormen in het omringende landschap. Anders geformuleerd: welk deel van de soortenpool van hakhoutbossen is in de huidige landschappelijke context beperkt tot hakhoutbossen, welke delen van de soortenpool van hakhoutbossen wisselen uit met het omringende landschap en voor welke soorten van natuurlijker bosecosystemen zijn hakhoutbossen geen geschikt leefgebied?

2 Materiaal en methode

2.1 Algemeen

In het kader van het OBN-onderzoek aan de Zuid-Limburgse hellingbossen werd een aantal deelonderzoeken verricht, waarvan de werkwijze – voor zo ver nodig – in dit hoofdstuk wordt toegelicht. Onderstaande tabel geeft de relatie tussen deze deelonderzoeken en de in § 1.2 opgesomde onderzoeksthema's en –vragen.

Tabel 2. Samenhang onderzoeksvragen en deelprojecten (met leeswijzer).

Onderzoeksvraag	Activiteit / deelonderzoek	Werkwijze	Resultaten
Historisch beheer	Literatuurstudie	-	§ 3.2
	Bezoek referentiebossen (middenbos) op kalkrijke bodem in België en Noord-Frankrijk	-	§ 4.2.2
Veranderingen bosstructuur	Veldbezoeken Zuid-Limburg	-	§ 4.1
Nutriënten-huishouding	N-mineralisatieproeven	§ 2.2	§ 5.2
	Analyse opnamen Landelijke Vegetatie Databank	§ 2.3	§ 4.2
	Transectstudie Savelsbos	§ 2.4	§ 4.3.2
Veranderingen bosflora	Analyse opnamen Landelijke Vegetatie Databank	§ 2.3	§ 4.4
Veranderingen vegetatiezonering	Transectstudie Savelsbos	§ 2.4	§ 4.3.1
Boomsoort en strooiselkwaliteit	Transectstudie Savelsbos	§ 2.4	§ 4.2.4
Effecten hakhoutbeheer	PQ-onderzoek Oombos en Schaelsberg (hogere planten)	§ 2.5	§ 5.3
	Transectstudie Oombos (mossen)	§ 2.6	§ 5.4
	Vlinderinventarisatie Oombos en Schaelsberg (dag- en nachtvlinders)	§ 2.7	§ 5.5

2.2 Bodemonderzoek

2.2.1 Achtergrond

Met name ondiepe kalkgronden worden gekenmerkt door een rijk substraat met een hoge pH. Hierdoor is een zeer actief bodemleven aanwezig wat zich uit in snelle strooiselafbraak en afwezigheid van strooiselaccumulatie. Wel vindt een sterke humificatie en homogenisatie van de humus met de minerale ondergrond plaats.

Tijdens dit humificatieproces wordt door micro-organismen veel koolstof en stikstof vastgelegd in stabiele vormen van organische stof. Deze stabiele organische stof vormt een belangrijke stikstofvoorraad die slechts via een zeer langzame mineralisatie beschikbaar komt. Vermoed wordt dat op dergelijke standplaatsen met een actief bodemleven atmosferisch stikstofinput grotendeels wordt geïmmobiliseerd door micro-organismen en slechts gedeeltelijk ten goede komt aan de vegetatie. Uit onderzoek in bosreservaten op arme (met weinig actief bodemleven) en rijke (met actief bodemleven) zandgronden bleek dat door atmosferische depositie de stikstofbeschikbaarheid in de eerste categorie met 50 tot 100% toenam, terwijl dit bij de laatste categorie slechts een verhoging van 10-15% betrof (Kemmers & Mekking, 2001). Vermoed wordt dat dit percentage voor kalkrijke gronden nog lager is waardoor hellingbossen als een robuust systeem voor N-depositie zouden kunnen worden beschouwd.

2.2.2 Beperkende factoren

Het effect van stikstofdepositie op de productiviteit en biodiversiteit van ecosystemen wordt daarnaast mede bepaald door de aard van groeibeperkende factoren. Naar verwachting wordt op kalkrijke gronden de P-beschikbaarheid sterk beperkt door binding aan kalk. Voor het beheer is het van groot belang te weten of P dan wel N een beperkende factor is voor deze hellingbossen. P-beperking zou hellingbossen nog robuuster maken tegen N-depositie.

Om een indruk te krijgen van mate waarin fosfaat dan wel stikstof limiterend is wordt geen gebruik gemaakt van bodem- maar van gewasanalyses, waarbij de N/P-ratio wordt bepaald. Met betrekking tot de grenswaarde die fosfaat- en stikstof-gelimiteerde systemen scheidt, bestaat in de literatuur een hoge mate van consensus: circa 14 tot 16 (o.a. Koerselman & Meuleman, 1996; Soudzilovskaia *et al.*, 2005).

In het kader van dit onderzoek werden geen gewasanalyses verricht, maar gebruik gemaakt van de analyseresultaten van Duvigneaud *et al.* (1971) in vergelijkbare bossen in België.

2.2.3 Onderzoekslocaties en bemonstering

Er zijn zeven boslocaties onderzocht, zes in Zuid-Limburg en één in Noord-Frankrijk. In alle gevallen betreft het (voormalig) hakhout of middenbos op hellingen met een ondiepe kalkondergrond:

1. Bertenberg (Savelsbos): onbeheerd bos, > 50 jaar ongestoorde ontwikkeling (zuidwestexpositie);
2. Riesenbergring W (Savelsbos): jonge kapvlakte, voorheen >50 jaar ongestoorde ontwikkeling (westexpositie);
3. Riesenbergring Z (Savelsbos): jonge kapvlakte, voorheen >50 jaar ongestoorde ontwikkeling (zuidexpositie);
4. Oombos KV (Gerendal): kapvlakte, 3^{de} cyclus (westexpositie);

5. Oombos JB (Gerendal): jong bos in stakenfase, 2^{de} cyclus (westexpositie);
6. Schaelsberg: door ruigtkruiden en lianen gedomineerde kapvlakte, 3^{de} cyclus (zuidexpositie);
7. Forêt de Règnaval (Thiérache; Noord-Frankrijk): traditioneel beheerd middenbos (zuidoostexpositie).

Bij de bemonstering werd de volgende procedure gevolgd:

- Per locatie is één proefvlak van 10 x 10 m geselecteerd. Binnen elk proefvlak werden vier plots van 5 x 5 m uitgezet. Per plot werden volgens een vast patroon vijf deelmonsters van de minerale ondergrond gestoken en samengevoegd tot een bulkmonster. Van elk deelmonster werd de diepte en het bemonsterde oppervlak geregistreerd en het volume berekend.
- De verzamelde bulkmonsters van de minerale laag zijn gesplitst in twee min of meer gelijke submonsters; deze werden beide gewogen.
- Het eerste submonster is gebruikt voor meting van de bodemchemische parameters zoals pH, organische stof en basentoestand en P-parameters (alle proefgebieden).
- Van het tweede submonster werd de bruto en netto N-mineralisatie bepaald.(alle proefgebieden, m.u.v. buitenlandse referentie).
- Het droge bulkgewicht werd afgeleid uit het drooggewicht per bemonsterd volume grond

2.2.4 Stikstofmineralisatie en -immobilisatie

De netto N-mineralisatie wordt volgens een standaardprocedure gemeten door incubatie van een bodemmonster in het lab gedurende een periode van 5 weken bij 20°C (Canali & Benedetti, 2006). Het verschil tussen de minerale N-gehalten aan het begin en het einde van de incubatieperiode is een maat voor de netto N-mineralisatie. De minerale N is afkomstig van mineralisatie door een scala aan bodemorganismen zoals schimmels, bacteriën, protozoa, nematoden, potwormen en mijten. Na ammonificatie en nitrificatie wordt een deel van de mineralen weer opgenomen door de bodemorganismen zelf, zoals bacteriën en schimmels die op hun beurt weer worden begraasd door protozoa, nematoden potwormen etc. Op deze wijze wordt gemineraliseerd N weer vrijwel onmiddellijk tijdens de incubatieperiode opgenomen en vastgelegd door andere bodemorganismen: N-immobilisatie. De bruto N-mineralisatie kan worden gemeten door uitschakeling van de (niet-bacteriële) bodemorganismen via anaerobe N-mineralisatie. Hierbij wordt de N-mineralisatie gedurende 1 week bij 40° C gemeten onder anaerobe omstandigheden. Het verschil tussen netto en bruto N-mineralisatie is een benadering voor de N-immobilisatie (Keeny & Nelson, 1982; Bloem et al., 1988; Bloem et al., 1989; Canali & Benedetti 2006; Kemmers et al., 2007).

Onderstaand overzicht geeft een opsomming van de verschillende berekende, geschatte en aan de literatuur ontleende N-parameters:

- Netto- en bruto N-mineralisatie werden onder gecontroleerde omstandigheden in het laboratorium gemeten met als resultante potentiële mineralisatiesnelheden.
- De resultaten van de N-mineralisatiemetingen (in duplo) en van de N-totaal bepalingen (Kjeldahl) worden uitgedrukt in mg N/kg droge grond.
- De netto N-mineralisatieconstante wordt uitgedrukt in mgN/gN/wk (20°C)
- De bruto N-mineralisatieconstante wordt uitgedrukt in mgN/gN/wk (40°C)
- De N-immobilisatieconstante wordt berekend door de netto en bruto N-mineralisatie van elkaar af te trekken na een temperatuurcorrectie van de bruto N-mineralisatie voor 20°C.
- Voor temperatuurcorrecties is gebruik gemaakt van een Q10 factor van 2.
- De N-mineralisatie en –immobilisatie onder veldomstandigheden werden per maand berekend voor de bodemlaag 0-10 cm-mv door de mineralisatieconstanten te vermenigvuldigen met het N-totaalgehalte en het bulkgewicht na correctie voor de gemiddelde maandtemperatuur in de bodem op 5 cm-mv gevolgd door sommering over alle maanden.
- De gemiddelde maandtemperatuur werd berekend uit een warmte-transfer-model waarbij een gemiddelde jaartemperatuur van 10° C en een amplitude van 20° C werd verondersteld en waarbij de warmtecapaciteit en het warmtegeleidingsvermogen van de bodem werden gebaseerd op de mineralogische samenstelling (textuur en organische stof).
- De N-depositie is afgeleid uit gegevens van het RIVM voor Midden en Zuid Limburg over 2007 (Bron: PBL, 2008)

De resultaten werden statistisch geanalyseerd door:

- voor elke boslocatie de gemiddelden en standaardfouten van de metingen in de vier 5 x 5 plots te berekenen:
- de verschillen tussen boscomplexen te toetsen met behulp van de Student-T toets met als criterium een overschrijdingskans $p < 0.01$.

2.2.5 Nutriëntenbalans voor beheersystemen

De problematiek van nutriëntentoevoer door atmosferische depositie is onderzocht aan de hand van nutriëntenbalansen per bostype cq. beheersysteem.

Van de geselecteerde proefvlakken werden nutriëntenbalansen opgesteld. Op deze plekken is bodemkundig (en vegetatiekundig) onderzoek uitgevoerd. Het humusprofiel is beschreven, bemonsterd en geanalyseerd op een aantal algemene bodemkenmerken (pH, basenverzadiging, voorraden C, N en P) (zie § 2.2.3).

Op basis van N-mineralisatie metingen onder geconditioneerde omstandigheden in het laboratorium zijn berekeningen gemaakt van de netto en bruto N-mineralisatie onder veldomstandigheden in de proefvlakken. Uit het verschil van netto en bruto mineralisatie werd de N-immobilisatie door het bodemleven afgeleid. De geoogste

biomassa en elementgehalten (N, P) konden niet ter plaatse worden gemeten, maar zijn afgeleid uit gegevens van Duvigneaud *et al.* (1971), die vergelijkbare kalkrijke bossen in België uitvoerig heeft onderzocht op nutriëntgehalten, voorraden en groei.

Met de verzamelde veld- en literatuurgegevens zijn N-balansen van de verschillende opstanden hellingbos opgesteld. Daarbij werden voorraden N in bodem, in ondergrondse en bovengrondse biomassa, de jaarlijkse netto N-mineralisatie en N-immobilisatie en de aanvoer via atmosferische input bepaald. De stikstofinput via mineralisatie en depositie werd vergeleken met de afvoer via gekapt hout (boom- en struiklaag) en de jaarlijkse bijgroei.

Productie Middenbos

Duvigneaud *et al.* (1971) onderzochten een vijftal standplaatsen van het kalkrijke Eiken-Haagbeukenbos, die als middenbos werden beheerd. Van twee complexen (Wavreille, Virelles) zijn vrijwel volledige gegevens over productie, voorraden en nutriëntgehalten per etage (boomlaag, struiklaag, ondergroei en gedifferentieerd naar soort) gedocumenteerd:

- *Boomlaag*: Om de productiviteit van de boomlaag te kunnen inschatten hebben wij op basis van de gegevens van Duvigneaud een regressievergelijking afgeleid, waarmee een verband tussen de leeftijd van de opstand en de biomassavoorraad van de boomlaag kon worden afgeleid (zie tabel 1).

$$\text{Productie} = 14.531e^{0.0242L_{\text{leeftijd}}} \quad (r^2 = 0.9712)$$

Voor het N-gehalte van de boomlaag hebben we ons gebaseerd op de samenstelling van Eik en Haagbeuk in Virelles. Daarbij is onderscheid gemaakt tussen de samenstelling van het hout (incl. takken en twijgen) en blad. Bladproductie is gebaseerd op het bos van Virelles (Eik, Haagbeuk).

- *Hakhout*: Voor de productie van het hakhout geven Duvigneaud et al. een range van 2.1 tot 2.4 t/ha/jr aan. Voor onze balansstudie zijn wij uitgegaan van een productiviteit van 2.2 t/ha/jr voor hakhout, waarvoor Virelles (Kornoelje, Meidoorn, Haagbeuk en Hazelaar) model heeft gestaan. Ook is het N-gehalte van het hakhout gebaseerd op de situatie in Virelles.
- *Kruidlaag*: Voor de productiviteit en N-gehalte van de kruidlaag hebben we ons gebaseerd op de gegevens uit Wavreilles, waarvoor 0.58 t/ha/jr wordt aangehouden.
- *Ondergronds*: Met de gegevens van Duvigneaud hebben we een lineaire relatie tussen leeftijd (X) van de opstand en de totale ondergrondse biomassa (Y) afgeleid: $Y = 0.43X$ ($r^2=0.8$) Voor het N-gehalte van de ondergrondse biomassa hebben we de gegevens van het bos in Virelles gebruikt (Tabel 2b).

Compartiment	Biomassa	
	Productie t/ha/jr	N-geh gN/kg biomassa
Stamhout	Vgl 1	3.2
Bladerdek	3.50	21.7
Hakhout	2.20	5.6
Kruidlaag	0.58	34.5
Wortel	0.43	3.6

Tabel 2b. Veronderstelde productie en stikstofgehalte van verschillende ecosysteemcompartimenten in de Limburgse hellingbossen.

Beheer en bosstructuur

Om de gegevens van Duvigneaud *et al.* (1971) te kunnen vertalen naar de invloed van beheer op de nutriëntenbalans van de Limburgse onderzoekslocaties hebben we een aantal aannames moeten doen. Voor alle onderzoekslocaties zijn we ervan uitgegaan dat de opstand ca. 120 jaar oud is. Hoogte en bedekking van de verschillende vegetatielagen werden geschat in het veld. Schattingen met betrekking tot de recente beheer geschiedenis berusten op door de beheerders verschaft informatie (Eichhorn, ongepubliceerd). Voor een overzicht van de verschillende aannames en schattingen, zie Bijlage 1.

Beheer en stikstofstromen

Bij de balansberekeningen zijn er voorraden, inkomende en uitgaande stromen stikstof onderscheiden.

- *Voorraden:* De voorraad stikstof in de bovengrondse biomassa is berekend uit de som van de voorraad in boomlaag, struiklaag en kruidlaag. De stikstofvoorraad in de bodem is berekend uit N-totaalgehalten van de bodemlaag (0-15 cm) vermenigvuldigd met de bulkmassa. Bulkmassa werd bepaald tijdens bodembemonstering door zowel volume- als gewichtsbepalingen van de bodemmonsters te bepalen.
- *Uitgaand:* Aangenomen is dat stikstof uit de bodem verdwijnt via jaarlijkse opname door stamhout, boomblad, hakhout, kruidlaag en wortelsysteem. Bij elke hakhoutcyclus wordt stikstof afgevoerd via de biomassa die in het hakhout (en een deel van de boomlaag) is opgeslagen.
- *Inkomend:* Aangenomen is dat jaarlijks de stikstof die in het blad van de boom- en hakhoutlaag en de kruidlaag is opgenomen weer naar de bodem terugkeert via bladval. Verondersteld is dat de stikstof die via jaarlijkse bladval of afsterven van de kruidachtige vegetatie weer de bodem in komt tot uiting komt via de N-leverantie (netto N-mineralisatie). Daarnaast komt er jaarlijks stikstof in de bodem terecht via droge en natte depositie. De omvang daarvan hebben we afgeleid van RIVM gegevens over 2007: 32 kgN/ha/jr.
- *N-opname en -beschikbaarheid:* De uitgaande stikstofstroom kan pas optreden als er stikstof beschikbaar is in de bodem. De stikstofbeschikbaarheid hebben we gelijk gesteld aan de jaarlijkse netto N-mineralisatie die is gebaseerd op

laboratoriummetingen. Stikstof kan ook weer worden opgenomen door de bodemorganismen. We spreken dan van N-immobilisatie. De N-immobilisatie is gebaseerd op het verschil tussen bruto en netto N-mineralisatie. Naast N-beschikbaarheid via stikstofmineralisatie is ook de stikstof beschikbaar die afkomstig is van atmosferische depositie. Het is echter onbekend of de in de bodem beschikbare stikstof wordt opgenomen door bovengrondse of ondergrondse biomassa. Daarom hebben we de N-depositie buiten de berekeningen voor de opname gelaten. Wel hebben we berekend wat het aandeel is van N-depositie in de som van de totale hoeveelheid stikstof die beschikbaar is: $N_{\text{dep}}/(N_{\text{dep}} + N_{\text{net}})$ resp. $N_{\text{dep}}/(N_{\text{dep}} + N_{\text{brut}})$.

2.3 Gebruik van de Landelijke Vegetatie Databank

2.3.1 Selectie van vegetatieopnamen

Om een beeld te krijgen van de soortensamenstelling van de Zuid-Limburgse hellingbossen en de veranderingen daarin gedurende de afgelopen decennia werd gebruik gemaakt van de Landelijke Vegetatie Databank van Alterra, waarin meer dan 460 000 in Nederland gemaakte vegetatieopnamen uit de periode 1929 tot heden verzameld zijn (Schaminée & Janssen, 2006). Wij hebben ons hierbij beperkt tot die opnamen die toegedeeld kunnen worden aan de associatie *Stellario-Carpinetum* (Eiken-Haagbeukenbos), waartoe het grootste deel van de Zuid-Limburgse hellingbossen (waaronder de hellingzones met ondiepe kalk) behoren. Dit betekent dat alleen de doorgaans smalle en relatief soortenarme zone “arm bos” (*Quercetea robori-petraeae*) langs de bovenrand van de hellingen buiten beschouwing bleef.

Met behulp van het programma Associa (Van Tongeren, ongepubl.) werd een eerste grove selectie gemaakt waarbij opnamen van zowel het *Stellario-Carpinetum* als het *Orchio-Cornetum*, een aan het orchideeënrijk Eiken-Haagbeukenbos verwante begroeiing van hakhout op ondiepe kalkbodems, werden geselecteerd. Deze eerste selectie omvatte 1236 opnamen waarvan de eerste stamde uit het jaar 1930. Omdat het aantal oude opnamen – zoals te verwachten was – relatief klein was werd in het Alterra-archief gezocht naar oude opnamen die nog niet in de Landelijke Vegetatie Databank waren opgenomen. Dit leverde 105 extra opnamen op waarmee het totaal op 1341 kwam.

De volgende stap was het handmatig verwijderen van duplicaten en alle opnamen die niet duidelijk tot het *Stellario-Carpinetum* of *Orchio-Cornetum* gerekend kunnen worden. Het ging daarbij voornamelijk om opnamen met een groot aandeel naalddhout of dominantie van beuk en om - door Associa niet als zodanig herkende - overgangen naar het Vogelkers-Essenbos (*Pruno-Fraxinetum*) van de beekdalen en het Essenbronbos (*Carici remotae-Fraxinetum*) van bronmilieus. Na deze opschoning van het bestand bleven. Na opschoning bleven 1041 opnamen over.

Binnen het resterend opnamemateriaal werd nu getracht op grond van structuurverschillen een scheiding te maken tussen bos- en struweelopnamen, waarbij zeer open, recent gekapte fasen van middenbossystemen tot de laatste categorie gerekend worden. Als scheidend kenmerk tussen bossen enerzijds en struwelen en kapvlakten anderzijds werd de externe bedekking van de boomlaag gebruikt: alleen opnamen met een externe bedekking van 25% of meer werden tot de bossen gerekend. Het probleem hierbij was echter dat het in recente bosopnamen niet altijd duidelijk is of met de bedekkingswaarde de externe dan wel de reële bedekking wordt bedoeld terwijl in oude opnamen veelal in het geheel geen bedekkingswaarde wordt vermeld. Ook maken oude opnamen vaak geen onderscheid tussen het voorkomen van boomsoorten in de boom-, struik- of kruidlaag. Om toch op zo betrouwbaar mogelijke wijze een onderscheid in bossen en struwelen te kunnen maken werd de externe bedekking ingeschat uit de som van de bedekkingswaarde van alle boomvormende soorten maal twee. Dat wil zeggen dat wordt uitgegaan van een gemiddelde interne bedekking van 50%, een schatting die is gebaseerd op oude hellingbosopnamen van Diemont waarin naast de bedekkingswaarde per soort ook expliciet de “sluitingsgraad” (het bosbouwkundig equivalent van de externe bedekking) wordt gegeven. Het resultaat van deze bewerking was dat 814 opnamen aan de categorie “bossen” werden toegewezen en 237 aan de categorie ‘struwelen’.

2.3.2 Bewerking bosopnamen

Vervolgens werden zowel de bos- als de struweelopnamen ingedeeld naar het jaar van opname. Hierbij werden drie perioden onderscheiden: 1930-1959, 1960-1989 en 1990-2009. Om de effecten van verschillen in grootte van het proefvlak en overbemonstering van bepaalde perioden en/of bosgebieden zoveel mogelijk te vermijden, werd uit de set van bosopnamen een gestratificeerde nieuwe selectie gemaakt met behulp van het programma Checkpoint (Hennekens, ongepubl.; zie Haveman & Janssen, 2008). De volgende criteria werden hierbij gehanteerd:

- alleen opnamen met een proefvlak van minimaal 100 m² en maximaal 400 m²;
- stratificatie naar decennium en kilometerhok;
- aselechte trekking van maximaal drie opnamen per stratum.

De uiteindelijk verkregen aantallen opnamen per formatie (bos en struweel) en per periode staan weergegeven in onderstaande tabel.

Tabel 2c. Beschikbare aantallen bosopnamen (externe bedekking > 25%) voor de onderzochte periodes.

Periode	1930-1959	1960-1989	1990-2009
totaal aantal	196	323	295
na stratificatie	114	80	164
hiervan met mossen	87	50	82

2.3.3 Plantstrategieën en attributen

Een belangrijke vraag is in hoeverre hakhoutbossen als ecosysteem overlappen enerzijds met meer natuurlijke boscystemen en anderzijds met schraalgraslanden incl. struwelen, akkers en andere landgebruiksvormen in het omringende landschap. Anders geformuleerd: welk deel van de soortenpool van hakhoutbossen is in de huidige landschappelijke context beperkt tot hakhoutbossen, welke delen van de soortenpool van hakhoutbossen wisselen uit met het omringende landschap en voor welke soorten van natuurlijker boscystemen zijn hakhoutbossen geen geschikt leefgebied? Deze invalshoek staat in het mossenonderzoek centraal omdat deze soortgroep ook op andere substraten dan bodem voorkomt en deze substraten meer of minder aanwezig kunnen zijn in andere systemen (§ 2.6). Dood hout, dikke bomen en wortelkluiten in bos met een stabiel, luchtvochtig microklimaat zijn voorbeelden van substraten die niet in hakhoutbossen voorkomen, maar deels waarschijnlijk nog wel in holle wegen. Relatief open, gruisige of minerale bodems komen niet in opgaande bossen voor, maar wel in schraalgraslanden en akkers. De specifieke plaats van hakhoutbossen zal dus blijken uit de mate waarin de soortenpool (nog of weer) uitwisselt met het omringende landschap.

Met behulp van het programma Checkpoint zijn opnamen van hellingbossen geselecteerd waarbij is gestratificeerd naar decennium en km-hok. Op grond van deze steekproef is de frequentie van voorkomen van soorten bepaald voor de perioden 1930-1959, 1960-1989 en 1990-2009 (zie (§ 2.3.2)). In deze opnamen komen 112 soorten vaatplanten voor met een frequentie van minstens 10% in één van de drie perioden. Voor elke soort is de status van voor- of achteruitgang bepaald op grond van de criteria in Tabel 2d.

Tabel 2d. Procedure voor de bepaling van de status van voor- of achteruitgang van soorten op basis van de frequentie in opnamen uit de perioden 1930-1959 (f3059), 1960-1989 (f6089) en 1990-2009 (f9009).

status	status in analyse	criterium	query	volgorde van query	aantal soorten
-1	-1	enigszins (>1/4) achteruitgegaan	f9009<(f3059-f3059/4) and ((f6089 between f3059 and f9009) or (f6089<(f3059-f3059/4))	1	26
-2	-2	vrij sterk (>2/4) achteruitgegaan	f9009<(f3059-f3059/2) and f6089<(f3059-f3059/4)	2	20
-3	-3	sterk (>3/4) achteruitgegaan	f9009<(f3059-3*f3059/4) and (f6089<(f3059-f3059/4));	3	36
1	0	enigszins (>1/4) vooruitgegaan	f9009>(f3059+ f3059/4) and ((f6089 between f3059 and f9009) or (f6089>(f3059+ f3059/4))	4	3
2		vrij sterk (>2/4) vooruitgegaan	f9009>(f3059+ f3059/2) and f6089>(f3059+ f3059/4)	5	2
3		sterk (>3/4) vooruitgegaan	f9009>(f3059+ 3*f3059/4) and f6089>(f3059+ f3059/4)	6	3
0		gelijk gebleven	overige records	7	22

verleden hadden plaatsgevonden, dat er zo min mogelijk (dassen)paadjes doorheen liepen en dat de hellingen in exposities verschilden. De gekozen transecten zijn representatief voor de hierboven beschreven zonering met speciale aandacht voor Eiken-Haagbeukenbos met kalkplanten, het type waarvan het vermoeden bestond dat dit in de huidige situatie niet meer voorkomt. Elk transect was 50 m breed, maar varieerde in lengte tussen 150-250 m, met langs de middenlijn van boven naar beneden om de 10 m plots (vastgelegd met GPS) van 10 bij 10 m. Van de in totaal 34 plots is de vegetatie in het voorjaar van 2009 opgenomen met de gecombineerde schaal van Braun-Blanquet (Schaminée & Janssen, 2006). Tegelijkertijd is van elk transect de vegetatie gekarteerd volgens de typologie van Diemont. In het veld is dus als het ware met de ogen van Diemont naar de vegetatie gekeken, waarbij tijdens de typering de soorteninhoud van elk vegetatietype bepalend was. Het aanhouden van deze typologie was noodzakelijk om de vegetatiegrenzen van de verschillende types van 1955 en heden te kunnen vergelijken. Pas na analyse is de vertaling naar de Vegetatie van Nederland gemaakt (Tabel 2e). Naast vegetatieopnamen is er van de bodem van elk plot een profiel beschreven en zijn er mengmonsters genomen van de bovenste 10 cm minerale bodem. Hiervan is de chemische samenstelling bepaald.

2.4.2 Gegevensverwerking

Om een beeld te verkrijgen van de veranderingen in bostype is met behulp van ArcGIS een kaartvergelijking uitgevoerd waarbij voor alle in 1955 aanwezige bostypen de oppervlakte is bepaald waarover het type in de periode 1955-2009 onveranderd is gebleven (althans in typologische zin). In het geval van een verandering in bostype werd bepaald tot welk type de ontwikkeling heeft geleid en over welke oppervlakte.

Verder werd voor de in 2009 binnen de transecten gemaakte vegetatieopnamen met een Canonische Correspondentie Analyse gezocht naar verklarende abiotische factoren voor de variatie in soortensamenstelling. Deze analyse werd uitgevoerd met behulp van het programma CANOCO (Ter Braak & Smilauer, 2002).

Tabel 2e. Vertaling van de legenda van de vegetatiekaart van Van den Broek & Diemont (1966; vegetatiekartering 1955) naar De Vegetatie van Nederland (Stortelder et al., 1999).

Van den Broek en Diemont, 1966 (opgenomen in 1955)		Stortelder et al., 1999	
qpb	Querceto-petraeae-Betuletum; subassociatie van <i>Luzula sylvatica</i>	Fago-Quercetum	Beuken-Eikenbos
qct/qpb	Menggezelschap van qct en qcb	SC oxalidetosum	EH met Witte klaverzuring
qct	Querceto-Carpinetum typicum	SC typicum	EH typische vorm
qco	Querceto-Carpinetum orchidetosum	SC orchietosum	EH met kalkplanten
qct/q	Querceto-Carpinetum; variant van <i>Allium ursinum</i>	SC allietosum	EH met Daslook
qca	Querceto-Carpinetum stachyetosum en zijn variant van <i>Polystichum aculeatum</i>	SC polystichetosum	EH met Stijve naaldvaren

SC: Stellario-Carpinetum; EH: Eiken-Haagbeukenbos.

2.5 Permanente proefvlakken in het hakhout

2.5.1 Onderzoeksgebieden

Het onderzoek in het kader van dit OBN-project is uitgevoerd in de twee hellingbossen van Natuurmonumenten waar het middenbosbeheer sinds 1976 is uitgevoerd: het Oombos en het Schaelsbergerbos. Het Oombos ligt op een steile, op het westen tot noordwesten geëxponeerde helling in het Gerendal. Hier is al veel onderzoek uitgevoerd aan het middenbosbeheer en voor een gedetailleerde beschrijving van het gebied wordt hiernaar verwezen (Van Loon *et al.*, 1985; De Kroon, 1986; Odé, 1990; Pahlplatz, 1991; Willems & Boessenkool, 1999). Bovenaan de helling bevinden zich lössgronden en door de Maas afgezette terrasgronden, terwijl lager op de helling krijtverweringsgronden voorkomen. Het Schaelsbergerbos ligt op een op het zuiden geëxponeerde helling van het Geuldal, op ruim een kilometer ten noorden van het Oombos. Op het wat minder steile gedeelte bovenaan de helling wordt hier eveneens middenbosbeheer uitgevoerd. In het Schaelsbergerbos komen dezelfde bodemtypen voor als in het Oombos, maar hier vormen zij eerder een mozaïek.

Afgezien van de verschillen in expositie en ruimtelijke verdeling van bodemtypen hebben beide bossen veel overeenkomsten. Het zijn voormalige middenbossen met overeenkomstige vegetatietypen en een uitzonderlijk rijke flora. Tijdens een inventarisatie in 1997 werden in het Oombos en Schaelsbergerbos in acht ha middenbos respectievelijk 173 en 194 soorten vaatplanten gevonden, waarvan er respectievelijk 36 en 25 op de Rode lijst stonden (Eichhorn & Van den Berg, 1998). Wanneer alleen de zeer zeldzame plantensoorten worden geteld, dan zijn dit zelfs de twee soortenrijkste bossen van Nederland (Eichhorn, 2007). Vooral de vegetaties op krijtverweringsgronden zijn hier bijzonder goed ontwikkeld, terwijl de soortenrijkdom van deze bossen nog verder wordt vergroot doordat er plaatselijk karakteristieke bos- en zoomplanten van lössbodems aanwezig zijn.

2.5.2 Vegetatieopnamen

De kruidachtige planten verschillen sterk in de mate waarin zij zich gedurende de successie na een kapbeurt kunnen handhaven in de steeds dichter wordende vegetatie en daarmee samenhangende toenemende schaduw op de bosbodem. Bosplanten zijn goed aangepast aan schaduw en kunnen zich daardoor gedurende de gehele kapcyclus bovengronds handhaven. Zoomplanten en soorten van nog opener standplaatsen als weilanden, ruigtes en akkers komen eveneens voor in het middenbos, maar dan alleen op de recente kapvlakten. Veel van deze soorten handhaven zich in het middenbos doordat zij in de latere fase van de kapcyclus aanwezig blijven als zaden in de bodem, die kort na de eerstvolgende kapbeurt kiemen (Ash & Barkham, 1976; Brown & Oosterhuis, 1981). Doordat bosplanten veel minder sterk reageren op veranderingen die optreden in het lichtklimaat en

andere milieufactoren, zijn veel proefvlakken nodig om het effect van de te onderzoeken parameters op bosplanten te kunnen beoordelen.

In het Oombos en het Schaelsbergerbos zijn in 1997 twee onderzoekslocaties van 1,5 ha uitgekozen op plaatsen waar relatief veel doelsoorten van het middenbosbeheer voorkomen. In elk van deze vier locaties zijn 25 proefvlakken van 4 x 4 m uitgezet in een regelmatig patroon en met onderlinge afstanden van 25 m. In elk van deze 100 proefvlakken zijn negen opname-eenheden uitgezet van 40 x 40 cm. Van deze opname-eenheden zijn in 1997 en 2002 op twee tijdstippen (april en augustus) vegetatieopnames gemaakt. Daarbij is per soort de bedekking in tientallen procenten geschat voor alle kruidachtige planten. Aanvullend is de totale bedekking geschat van vaatplanten, mossen en strooisel. Voorts is per proefvlak (4 x 4 m) de bedekking geschat van staken (incl. bladeren) hoger en lager dan 2 m (uitlopers van stobben plus jonge houtige planten), Bosrank (*Clematis vitalba*), Braam (*Rubus fruticosus* plus *Rubus caesius*), Klimop (*Hedera helix*) en kruidachtige planten. Van de overstaanders rondom de proefvlakken zijn alle exemplaren met een stamdiameter (op 130 cm hoogte) tot en met 50 cm binnen een straal van 10 meter vanuit het middelpunt van het proefvlak in kaart gebracht, terwijl exemplaren met een stamdiameter groter dan 50 cm binnen een straal van 20 m in kaart zijn gebracht. Van elk van deze overstaanders zijn vier parameters bepaald: de boomsoort, de horizontale afstand van het middelpunt van de stam tot het middelpunt van het proefvlak, de maximale horizontale kroondiameter en de verticale afstand tussen de bodem en het horizontale vlak waarin de kroon zijn maximale horizontale diameter bereikt. Verder zijn er in 2002 bodemonsters in alle proefvlakken verzameld waarvan de pH (zuurgraad) is gemeten met een pH-meter in gedestilleerd water (40 g in 200 ml). Tenslotte was al in 1997 voor alle proefvlakken aan de hand van bestaande kaarten en de structuur van de houtige vegetatie vastgesteld wanneer er sinds de herintroductie van het middenbosbeheer kapbeurten zijn geweest.

Tabel 2f. Gemiddelde en standaarddeviatie per bos over de proefvlakken voor de in deze studie gebruikte variabelen.

Variabelen	Oombos		Schaelsberg		Verschil (t-toets)
	gemiddelde	st.dev.	gemiddelde	st.dev.	
Aantal jaren na laatste kapbeurt	8,6	4,2	9,0	4,1	ns
Afstand rand kapvlakte (m)	5,2	3,3	7,7	5,3	ns
Overstaanders (% bedekking)	0,19	0,21	0,16	0,15	ns
Staken > 2 m (% bedekking)	91	17	85	29	ns
Staken < 2 m (% bedekking)	10,0	16,7	8,1	13,9	ns
Bosrank (% bedekking)	6,2	12,9	10,6	22,4	ns
Braam (% bedekking)	2,7	7,4	6,5	10,8	*
Klimop (% bedekking)	5,4	8,9	15,6	15,9	***
Kruidlaag (% bedekking)	7,8	16,9	7,9	10,9	ns
Boskruiden (aantal soorten)	1,05	0,93	1,42	1,09	ns
Overige kruiden (aantal soorten)	0,95	1,18	0,91	1,01	ns
Strooisel (% bedekking)	50	24	71	25	***
pH toplaag	7,5	0,7	6,0	1,8	***

* ($p < 0,05$), ** ($p < 0,01$) en *** ($p < 0,005$), ns = geen significant verschil.

Tabel 2f geeft een beeld van de proefvlakken in beide onderzoeksgebieden aan de hand van de hierboven beschreven variabelen. De tabel laat zien dat er voor de meeste variabelen geen significante verschillen bestaan tussen beide onderzoeksgebieden. De gemiddelde pH van de bodem is echter veel lager in de proefvlakken in het Schaelsbergerbos. Op twee proefvlakken na was in het Oombos sprake van een basische krijtverweringsbodem, terwijl in het Schaelsbergerbos bijna de helft van de proefvlakken was gelegen op zure terras- en lössgronden. Deze lagere pH in het Schaelsbergerbos verklaart mogelijk ook waarom hier sprake is van een hogere bedekking door strooisel en Braam in dit bos. Strooisel accumuleert sneller op zure bodems doordat het moeilijker wordt afgebroken (Hommel *et al.* 2002, 2007). In het Schaelsbergerbos zijn dan ook diverse plekken aanwezig met een dikke laag geaccumuleerd organisch materiaal. Juist op zulke plekken ontstaan na een kapbeurt dichte begroeiingen van Gewone braam (*Rubus fruticosus*) (de Kroon 1986, Odé 1990). Dat ook Klimop beduidend abundanter is in het Schaelsbergerbos valt hiermee niet te verklaren, want deze soort komt in de Zuid-Limburgse hellingbossen vooral tot dominantie op de krijtverweringsgronden (Weeda *et al.*, 1987).

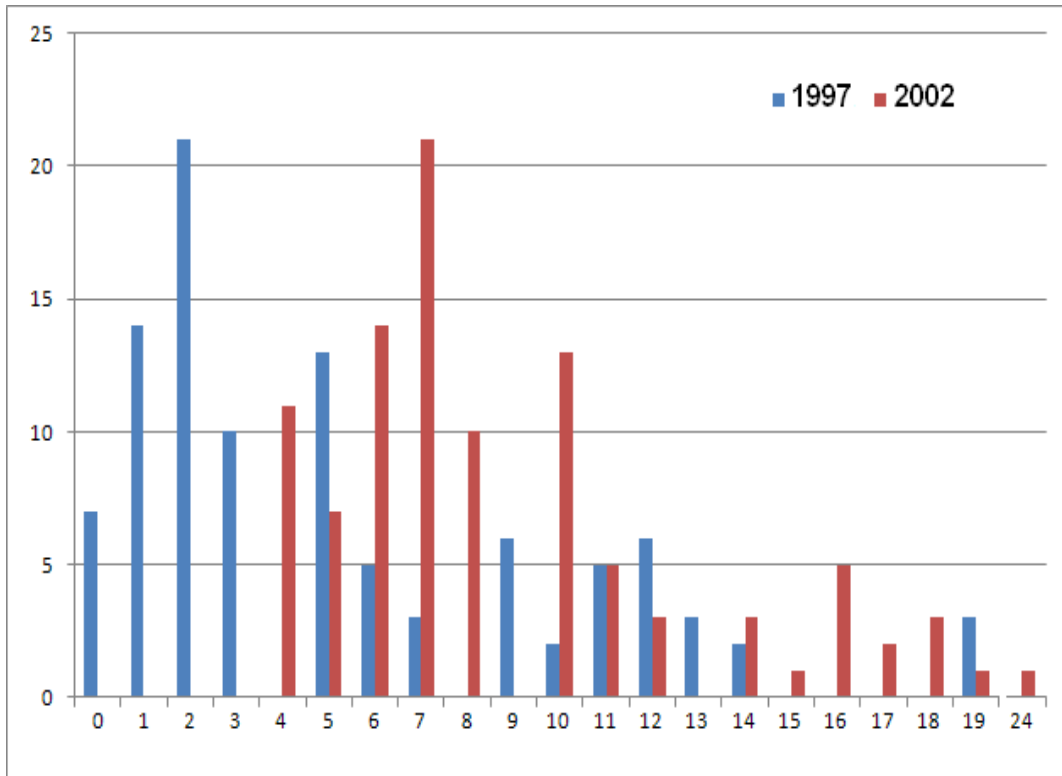
2.5.3 Gegevensverwerking

Op basis van de in 2002 verzamelde gegevens werd nagegaan in hoeverre de soortendiversiteit gerelateerd was aan een aantal kenmerken van het beheer, de vegetatiestructuur en de bodem. Deze kenmerken waren:

- Aantal jaren na de laatste kapbeurt
- Afstand tot de rand van de kapvlakte (pad of grens met aangrenzende kapvlakte of hakhout)
- Kroonbedekking overstaanders
- Bedekking staken (> 2 m)
- Bedekking staken (< 2 m)
- Bedekking Bosrank
- Bedekking Braam
- Bedekking Klimop
- Bedekking strooisel.

Voor de statistische analyse van de gegevens is gebruik gemaakt van gemiddelden, standaarddeviaties, correlaties (Pearson) en t-toetsen. Alle analyses zijn uitgevoerd op het niveau van proefvlakken ($n = 50$ in beide bossen). Voor de gegevens die op het niveau van opname-eenheden (40 x 40 cm) zijn verzameld is voor elk proefvlak (4 x 4 m) het gemiddelde van de negen opname-eenheden genomen. Het belang van de omlooptijd is vastgesteld door het aantal soorten boskruiden en overige kruiden per opname-eenheid te relateren aan het aantal jaren dat verstreken is sinds de laatste kapbeurt. Om het belang van de perceelgrootte te onderzoeken is het aantal soorten boskruiden en overige kruiden per opname-eenheid gerelateerd aan de kortste afstand tot de rand van de kapvlakte. De gedachte hierachter is, dat als kleine

percelen gunstiger zijn voor de diversiteit in kruidachtige planten dan grote percelen, dat proefvlakken dan meer soorten zouden moeten herbergen naarmate deze dichter bij de rand van een kapvlakte gelegen zijn.



Figuur 2b. Frequentieverdeling van het aantal jaren na de laatste kapbeurt voor de proefvlakken van Oombos en Schaelsbergerbos gezamenlijk voor de situatie in 1997 en 2002. Doordat er na winter 1997/1998 gedurende vier jaar niet meer gekapt is, zijn er in 2002 alleen proefvlakken die vier of meer seizoenen hebben doorgemaakt sinds de laatste kapbeurt.

Om de invloed van overstaanders te bepalen is voor elke individuele overstaander het hemisferische bedekkingspercentage geschat volgens: $O = D^2 / 8A^2$. Daarin is O het bedekkingspercentage van de overstaander, D de maximale horizontale diameter van de kroon (in meters) en A de kroonafstand: de afstand van het centrum van de kroon tot het middelpunt van het proefvlak op bodemniveau (eveneens in meters). Deze kroonafstand is berekend uit de twee in het veld gemeten afstanden (zie hierboven) met behulp van de Stelling van Pythagoras. De gedachte achter dit bedekkingspercentage is dat de invloed van een overstaander groter is naarmate de kroonoppervlakte $\pi(D/2)^2$ groter is en dat deze invloed afneemt naarmate deze kroon zich op een grotere afstand bevindt van het proefvlak volgens $2\pi A^2$. Voor correlaties met de afstand tot de rand van de kapvlakte en met de invloed van overstaanders zijn alleen recente proefvlakken gebruikt (0 - 5 jaar na de laatste kapbeurt, 17 proefvlakken in het Oombos en 15 in het Schaelsbergerbos). De kruidachtige planten zijn onderverdeeld in twee groepen met contrasterende ecologische eigenschappen: boskruiden en overige kruiden. Boskruiden zijn beter aangepast aan schaduw en daardoor gedurende de gehele kapcyclus aanwezig, de

overige kruiden zijn minder goed aangepast aan schaduw en daardoor alleen op recente kapvlakten aanwezig .

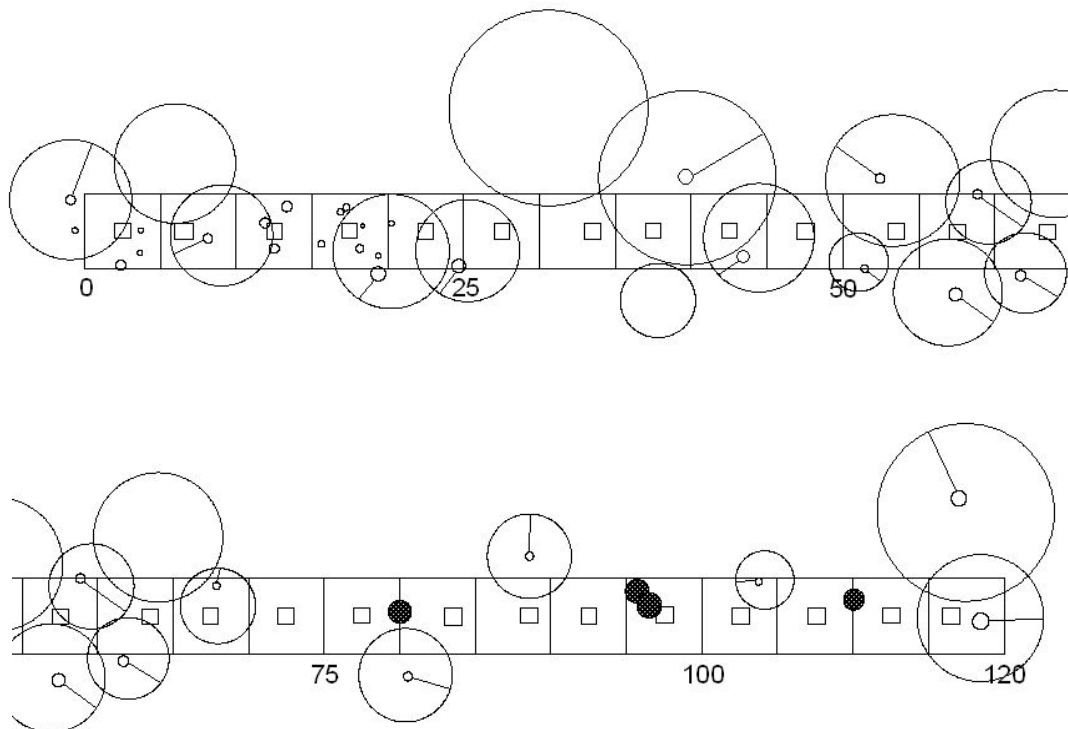
2.6 Mossenonderzoek in het hakhout

2.6.1 Onderzoekslocatie

Het mossenonderzoek heeft zich in 2009 geconcentreerd op het deel van het Oombos dat is afgezet in 2007/2008. Uit oriënterend veldwerk was namelijk gebleken dat in de oudere (eerder afgezette) delen de bedekking van de moslaag snel terugloopt. Ook in het jongste deel (afgezet 2008/2009) waren weinig mossen aanwezig. Kennelijk ligt het optimum van uitbreiding van de moslaag enkele jaren na afzetten en is deze uitbreiding van korte duur.

2.6.2 Het transect

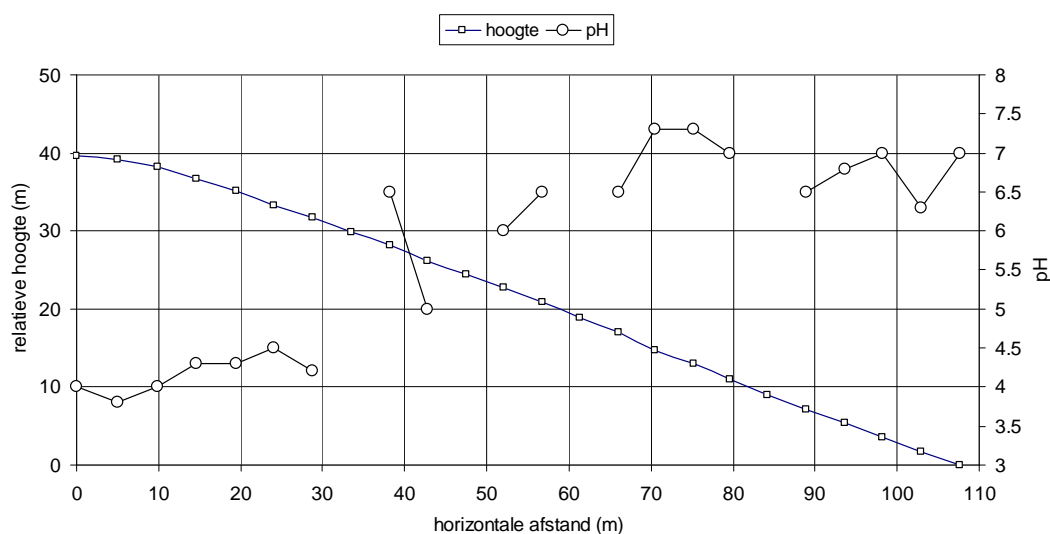
In het in 2007/2008 gehakte bosgedeelte is in december 2009 een transect opgenomen vanaf het plateau (op 144 m NAP) naar de hellingvoet (op 100 m NAP). Het bovenste deel van het transect is de uitwendige bedekking van de boomlaag van overstaanders ca. 50%, in het onderste deel aanzienlijk minder, ca. 10% (Figuur 2c t/m 2e).



Figuur 2c. De posities van stamvoeten en corresponderende kroonprojecties en van recente brandplekken (gevulde cirkels) ten opzichte van het transect in het Oombos (boven: oostelijk deel; onder: westelijk deel; 20 m overlap). Stamvoeten zonder kroonprojecties (tot 20 m) betreffen bomen in de struiklaag 1 (6-8 m hoog).

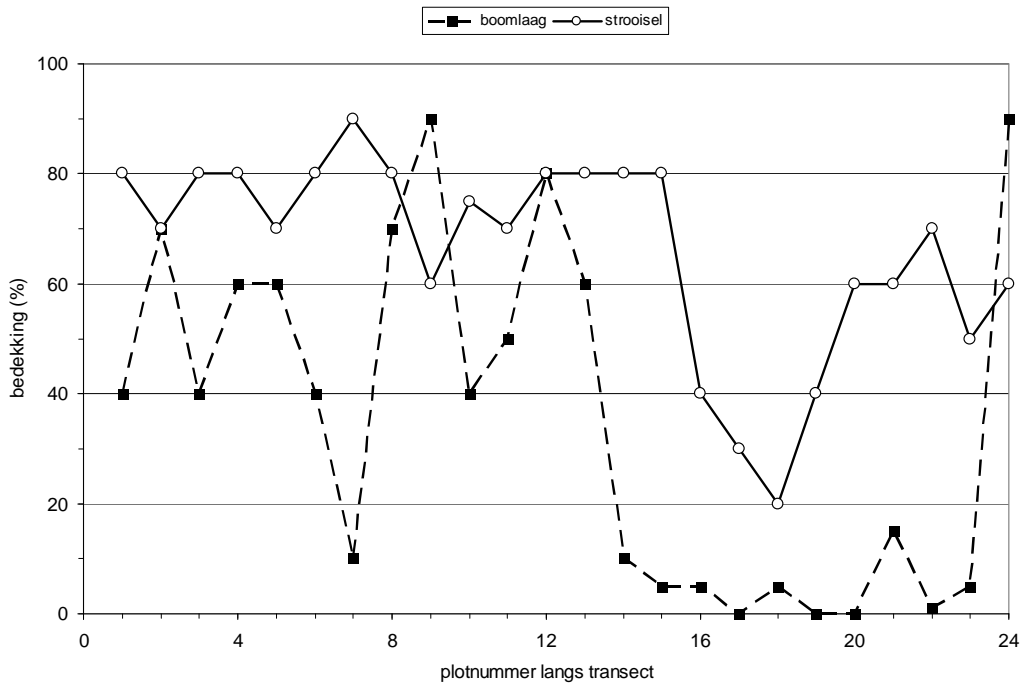
Het transect ligt vrijwel op het westen en bestaat uit 24 aaneensluitende 5x5 m vakken (Figuur 2c). In de centrale 1x1 m van elk vak is de bedekking van de mossoorten geschat (in %). Als in dit opnamevak stobben of boomvoeten aanwezig waren of voor een groot deel in recente brandplekken viel, is het langs de lijn van het transect verplaatst binnen het 5x5 m vak. De uitwendige bedekking van de boomlaag (overstaanders), struiklaag 1 (6-8 m hoog; recent niet afgezet) en struiklaag 2 (1,5-1,8 m hoog; recent afgezet) zijn geschat per 5x5 m vak. Ook is de bedekking van bladstrooisel (L-laag) geschat en zijn de belangrijkste bijdragende boomsoorten genoteerd. In het centrum van elke opnamevak is de hellingshoek bepaald en is een bodemmonster (materiaal uit bovenste 9 cm) verzameld voor een pH-bepaling met pH-papier. Het in 2007/2008 afgezette bosgedeelte is vervolgens afgezocht naar mossoorten die niet of heel schaars in het transect voorkwamen waarbij de posities van deze vondsten in de helling zijn gerelateerd aan het transect. De nomenclatuur van de mossen volgt Siebel & During (2006).

Het onderzochte transect loopt op het plateau en het bovenste deel van de helling over (verspoeld) Maasterras (fig. 2d: horizontale afstand 0 - 40 m). Dit komt in de vegetatie tot uiting door het voorkomen van o.a. adelaarsvaren, pilzegge, zwarte braam, wilde kamperfoelie en valse salie. De pH van de toplaag van de bodem ligt hier tussen de 4 en 5. Vanaf 55 m (horizontale afstand) komt de kalkondergrond vrijwel aan het oppervlak en ligt de pH tussen 6 en 7.5. In de vegetatie komt dit tot uiting door het optreden van o.a. dauwbraam, klimop, donderkruid en ruigtkruiden zoals koninginnekruid en kruldistel.



Figuur 2d De ligging van de proefvlakken langs het transect in het Oombos, vanaf het plateau (relatieve hoogte 40 m; absolute hoogte ca. 140 m) naar de hellingvoet (relatieve hoogte 0 m; absolute hoogte ca. 100 m). Het verloop van de pH (pH-papier) van mengmonsters van de bovenste 6 cm (excl. strooisel) is ook weergegeven.

De bedekking van strooisel (NB: december 2009) is aanzienlijk in het bovenste 2/3-deel van het transect, ca. 75-80 %, tegen ca. 40-60 % in het onderste 1/3-deel (figuur 2e). Uit deze figuur blijkt dat de invloed van grote kronen en dichte groepen van kleinere kronen op de strooiselbedekking groot is tot op ca. 20 m afstand.



Figuur 2e. Geschatte uitwendige bedekking van de boomlaag en de bedekking van strooisel in aaneensluitende 5 x 5 plots langs het transect in het Oombos. Plot 1 ligt op het plateau; plot 24 in de hellingvoet.

2.6.3 Methode voor de analyse van ecologische strategieën

De vraag welk deel van de mossensoortenpool van het Oombos gebruikt maakt of wellicht zelfs afhankelijk is van hakhoutfasen wordt beantwoord door te kijken naar ecologische strategieën van soorten. Uitgangspunt hierbij is dat het komen, blijven en gaan van soorten afhangt van de mate van *habitatspecialisatie* en van de *regeneratieve strategieën* van de soorten (Söderström & During 2005; Löbel et al. 2006a,b; Bijlsma & Van Dort 2007). Beide kenmerken bepalen in hoeverre een soort de habitatdynamiek in een landschap kan volgen.

De habitatspecialisatie wordt beschreven met substraatspectra. Generalisten hebben een breed, specialisten een smal substraatspectrum. Voor elke soort is nagegaan op welke substraten (in ons land en naburig buitenland) hij regelmatig voorkomt. De indeling van organische en minerale substraten staat in Tabel 2f. De habitatspecificiteit wordt uitgedrukt als het aantal minerale (M) en organische (O) substraten waarop een soort regelmatig voorkomt.

Tabel 2f. *Overzicht van organische en minerale substraten voor mossen van het boslandschap (gewijzigd naar Bijlsma & Van Dort 2007: tabel 3.2).*

groep	code	soorten van
organisch	C	zure, zwakzure en basische schors van levende bomen;
	S	stamvoeten van loofbomen op arme en rijke bodem;
	X	weinig tot sterk verteerd, ontschorst dood hout; amorfe humus op ruwe, zure schors van levende loofbomen;
	D	verterende schors van liggend dood (loof)hout;
	F	door een L- of F-laag (verterende takjes, naalden e.d.) gedomineerd ectorganisch humusprofiel;
	H	door een H-laag (amorfe humus) gedomineerd ectorganisch humusprofiel;
mineraal	T	(sterk) humeuze minerale bodem;
	MZ	humusarme, zure minerale bodem;
	MB	humusarme, basische minerale bodem;
	RZ	zuur gesteente;
	RB	basisch gesteente.

In hoeverre habitatspecialisten afhankelijk zijn van duurzaam gunstige lokale condities of makkelijk kortstondig geschikte plekken weten te vinden, hangt af van de regeneratieve strategie. Door During (1992, 2000; zie ook Siebel & During (2006), wordt de sporengrootte gebruikt als kenmerk voor een indeling in levensstrategieën. Sporen groter dan 25 µm zouden aanzienlijk moeilijker worden verspreid dan kleinere sporen. Voor het beoordelen van de ruimtelijke dynamiek van mossoorten geeft deze tweedeling echter weinig houvast. Er zijn kennelijk veel uitzonderingen aan beide kanten.

Tabel 2h. *Kenmerken van de regeneratieve strategie van mossen.*

<i>Vorming van sporenkapsels ('generatief')</i>	
0	afwezig of niet uit NW-Europa bekend
+	zelden, recent (na 1980) niet uit Nederland bekend
++	zelden tot regelmatig, recent uit Nederland bekend
+++	vaak of meestal aanwezig
<i>Vorming van speciale bovengrondse broedorgaantjes (takjes, blaadjes, knoppen, korrels, draden) ('vegetatief-broed')</i>	
0	afwezig
+	aanwezig
<i>Vorming van speciale ondergrondse broedorgaantjes ('vegetatief-knol')</i>	
0	afwezig
+	aanwezig
<i>Groeiwijze ('vegetatief-kruipend')</i>	
0	niet kruipend (vooral acrocarpe bladmossen)
+	kruipend (vooral pleurocarpe bladmossen en levermossen)

In hoeverre habitatspecialisten afhankelijk zijn van duurzaam gunstige lokale condities of makkelijk kortstondig geschikte plekken weten te vinden, hangt af van de regeneratieve strategie. Andere belangrijke kenmerken die de mobiliteit van een soort op kleine en grotere schaal bepalen zijn de mate waarin sporenkapsels en

speciale broedorgaantjes worden gevormd en de groeiwijze (During 2000, 2007)¹. In tabel 2.6.2 zijn deze kenmerken gecodeerd. Verder is het voorkomen van een langlevende diasporenbank van belang, maar deze eigenschap is voor de meeste soorten nog onbekend (During 2001). In Tabel 2h is de aanwezigheid van ondergrondse broedorganen opgenomen als (verondersteld) kenmerk van een diasporenbank. Naast deze specifieke kenmerken geldt voor vrijwel alle mossen dat ze door fragmentatie (lokaal) kunnen worden verspreid (tak- en bladfragmenten, bijvoorbeeld via de vacht van schapen, door het uitslepen van boomstammen, door erosie of harde wind).

Naast deze beide indelingen wordt voor het beschrijven van de ecologie van mossen gebruikt gemaakt van indicatiegetallen voor stralingsklimaat, zuurgraad, vocht en stikstof (Siebel 1993; beschikbaar op www.blwg.nl).

2.7 Inventarisatie van vlinders in hakhout en opgaand bos

Vlinders vormen een van de soortgroepen die indicatief zijn voor de biodiversiteit van de hellingbossen. Er zijn in het preadvies 18 soorten dagvlinders en 17 soorten nachtvlinders als aandachtsoorten voor de hellingbossen opgenomen. Voor dagvlinders is er veel informatie over ecologie en voorkomen, voor de nachtvlinders is die informatie veel minder volledig. Voor beide soortgroepen geldt echter dat er onvoldoende inzicht is in het effect van hakhoutbeheer op de kwaliteit van hun leefgebied en de veranderingen in vestigingskansen en populatiedichtheden. Dit onderzoek behandelt de resultaten van een verkennend onderzoek naar voorkomen en aantallen van vlindersoorten bij verschillende leeftijden na hakhoutbeheer in twee hellingbossen.

2.7.1 Onderzoeksgebieden

Als studiegebied zijn twee hellingbossen gekozen waar al sinds 1976 hakhout- of middenbosbeheer wordt toegepast: het Oombos en het Schaelsbergerbos, nabij Schin op Geul (Wallis de Vries *et al.*, 2009). In beide bossen zijn al drie of meer kapcycli afgewerkt, maar zijn ook nog delen bos die sinds de Tweede Wereldoorlog ongekapt zijn gebleven. Vegetatie en beheer zijn beschreven door Eichhorn & Eichhorn (2007).

Het Oombos ligt in het Gerendal op een naar het Westen geëxponeerde helling. Het Schaelsbergerbos ligt benoorden de Geul en kent een zuidelijke expositie. In het Oombos zijn proefvlakken geselecteerd op de ondiepe kalk, in het Schaelsbergerbos was het niet goed mogelijk om een vergelijkbare reeks proefvlakken op ondiepe kalk te selecteren. De gekozen proefvlakken lagen daar op plaatsen met een dikkere

¹ Door During (1992, 2000; zie ook Siebel & During (2006), wordt de sporengrootte gebruikt als kenmerk voor een indeling in levensstrategieën. Sporen groter dan 25 µm zouden aanzienlijk moeilijker worden verspreid dan kleinere sporen. Voor het beoordelen van de ruimtelijke dynamiek van mossoorten geeft deze tweedeling echter weinig houvast. Er zijn kennelijk veel uitzonderingen aan beide kanten.

lösslaag boven de kalkrijke bodem. Plekken met dominantie van bosrank zijn vermeden omdat deze niet over de hele ontwikkelingsreeks beschikbaar waren. In beide bossen werden vier ontwikkelingsstadia voor nadere studie geselecteerd:

- Jonge kapvlakte: kapjaar 2007/8
- Jonge kapvlakte met enige ‘verruiging’ in de vorm van hergroei, ruigte (m.n. koninginnekruid) en bosrank maar zonder dominantie van bosrank: kapjaar 2006/7 in het Oombos en 2004/5 in het Schaelsbergerbos
- Stakenfase: kapjaar 1995/96 in het Oombos en 1996/97 in het Schaelsbergerbos
- Referentie: ongekapt sinds ca. 60 jaar.

2.7.2 Inventarisatie

Nachtvlinders

De grootste inspanning van het onderzoek heeft zich gericht op de nachtvlinders. Van deze soortengroep is immers nog het minste bekend, terwijl het een grote soortengroep betreft. De nachtvlinders zijn bemonsterd op 7 dagen in 2009, gespreid over de periode eind april – eind augustus.

Op elke vangstronde werden alle 8 proefvlakken bemonsterd door het uitzetten van een blacklight-val. Deze werd bij het invallen van de avond uitgezet en de volgende ochtend weer opgehaald. De gevangen vlinders werden zoveel mogelijk direct bij het leeghalen van de vallen op naam gebracht en gedetermineerd.

Dagvlinders

De dagvlinders werden op vier data geteld, gespreid over de periode begin mei – half augustus. Bij elk bezoek werden gedurende 15 minuten alle dagvlinders geteld binnen een straal van 20 m rond de nachtvlindervallen.

2.7.3 Gegevensverwerking

De gegevens zijn geanalyseerd op soortenrijkdom en aantallen vlinders. Voor de nachtvlinders vooral op soortenrijkdom, omdat het aantal vlinders per soort erg laag lag en voor dagvlinders op aantal vlinders omdat juist het aantal soorten gering was. Bij scheef verdeelde gegevens is een $\log_{10}(N+1)$ transformatie toegepast voor een betere benadering van een normale verdeling voor statistische toetsing.

Bij de analyse is onderscheid gemaakt naar verschillende mogelijk relevante sorteigenschappen voor een verschillende respons op het hakhoutbeheer (indeling naar www.vlindernet.nl):

- Habitat: drie typen zijn onderscheiden naar de mate van openheid van het landschap: a) bossen, b) bosranden en open plekken, c) open landschap

- Waardplant: omdat nachtvlinders vaak generalisten zijn, zijn hierbij, met uitzondering van bosrank, brede groepen onderscheiden: a) houtigen, b) kruiden en grassen, c) bosrank, d) overig (waaronder: houtigen & kruiden, korstmossen & algen, oud blad)
- Rode Lijst-status.

Bij de statistische analyse zijn Terrein en Ontwikkelingsstadium (Leeftijd na kap) van het bos als verklarende factoren meegenomen.

Voor de nachtvlinders werd in de analyse één vangstdatum (31-8) buiten beschouwing gelaten bij de vergelijkingen tussen locaties. Voor deze datum waren namelijk geen gegevens beschikbaar van plot Oa (Oombos referentie), vanwege een defecte batterij voor de lamp. Alle gegevens voor nachtvlinders betreffen Macrolepidoptera; de aantallen Microlepidoptera waren zeer gering en onvoldoende voor nadere analyse.

Omdat de aantallen soorten nachtvlinders groot waren en elke vangstronde nieuwe soorten werden gevonden zijn soortenaccumulatie-curves gemaakt van aantallen soorten uitgezet tegen het aantal vangstonden. Daarbij zijn alle combinaties van vangstonden in de berekening van de gemiddelde soortenaantallen bij een zeker aantal bemonsteringen meegenomen.

Het maximaal aantal aanwezige soorten per proefvlak is geschat volgens de methode Chao 2 (Magurran, 2004) als:

$$S_{Chao\ 2} = S_{waargenomen} + Q_{12} / (2Q_2)$$

Waarbij:

Q_1 = het aantal soorten dat slechts bij 1 bemonstering is waargenomen

Q_2 = het aantal soorten dat tijdens 2 bemonsteringen is waargenomen.

Het aantal soorten als functie van het aantal bemonsteringen wordt wel beschreven door de volgende formule (Magurran, 2004):

$$S_n = n S_{max} / (B + n)$$

Waarbij:

S_{max} = het totaal aantal soorten op een locatie, hier geschat als $S_{Chao\ 2}$

n = het aantal bemonsteringen

B = het aantal bemonsteringen waarbij 50% van de soorten is waargenomen

Omdat de bemonsteringsinspanning bij dit onderzoek te beperkt was om een afvlakking van de soortenaccumulatie-curve te vinden, kon S_{max} noch B met behulp van bovenstaande formule worden geschat. Aangezien een schatting van S_{max} via S_{Chao2} alsnog kon worden verkregen, kon ook B worden geschat door bovenstaande formule om te werken naar:

$$B = n(S_{Chao\ 2} - S_n) / S_n$$

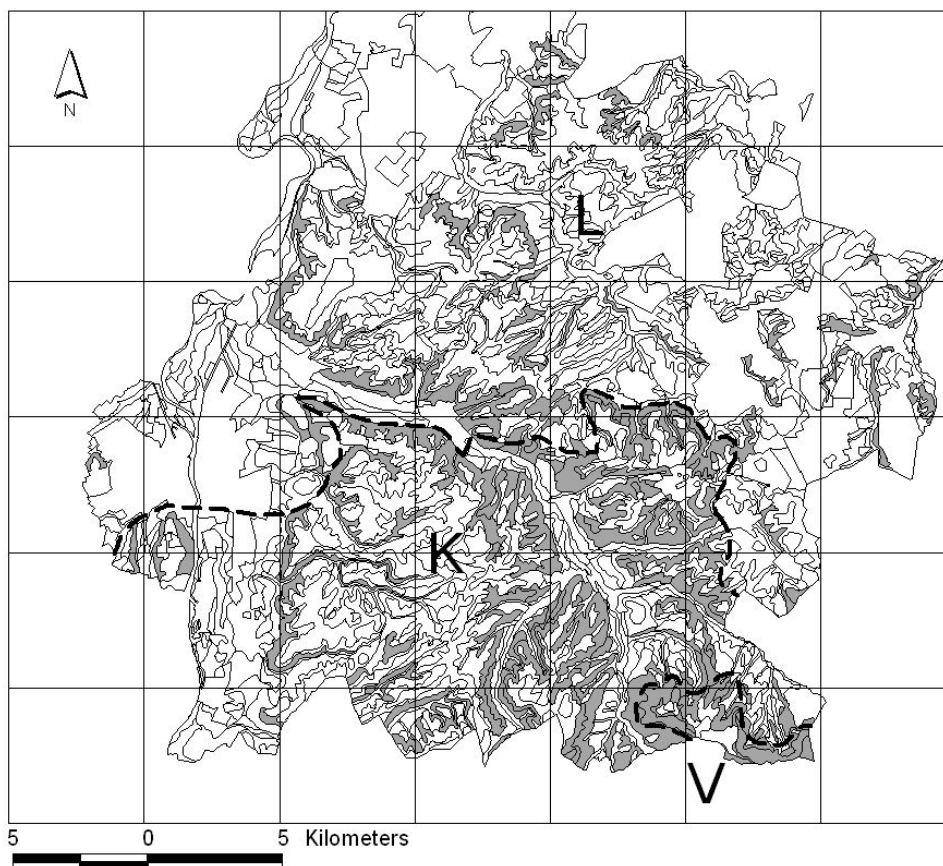
Dit levert een indicatie van de benodigde inspanning om de helft van de soorten op een locatie waar te nemen.

3 De Zuid-Limburgse hellingbossen: een landschappelijk en historisch kader

3.1 Landschappelijk kader

3.1.1 Landschapszones

Het Zuid-Limburgs heuvelland is een plateau­landschap, doorsneden door een beperkt aantal beek­dalen en een veel groter aantal droog­dalen. Vanuit de dalen oogt het landschap zeer reliëfrijk, vanaf de plateaus juist verrassend vlak.



Figuur 3a. Hoofdlandschappen in het Zuid-Limburgse heuvelland. In grijs aangegeven: hellingcomplexen. L: löss en terrasafzettingen; K: kalksteen, löss, terrasmateriaal en zeer plaatselijke vuursteeneluvium; V: vuursteeneluvium, löss en glauconietklei (bron: Bobbink et al., 2008).

Kenmerkend voor dit landschap is daarbij enerzijds de grote geologische verscheidenheid die het gevolg is van afzettingen uit verschillende perioden die door tektoniek en erosie hun vorm en ligging hebben gekregen en anderzijds de aanwezigheid van een pakket lössleem dat vrijwel de gehele oppervlakte van het

gebied afdekt. Deze lössleem is op de hellingen grotendeels onder invloed van hellingprocessen (solifluctie en colluviatie) verplaatst en gemengd met andere typen moedermateriaal zoals terrasmateriaal en kalkbrokjes. De dikte van dit pakket varieert sterk van plek tot plek, met name op de hellingen, en bepaalt zo in hoeverre het onderliggend (of doorgemengd) materiaal van invloed is op de bosgroeiplaatsen en daarmee op de voorkomende bostypen (Bobbink *et al.*, 2008).

De bossen zijn in hun voorkomen vrijwel beperkt tot de steilere hellinggedeelten tussen dalbodem en plateau. Op de dalbodems en plateaus is nauwelijks enig bos aanwezig. Figuur 3a geeft een beeld van de belangrijkste dalsystemen en de bijbehorende hellingcomplexen. Tevens is een onderverdeling van het heuvelland aangegeven in drie door de geologie bepaalde deelgebieden. Deze worden elk gekenmerkt door een specifieke opeenvolging van bosgroeiplaatsen en bostypen. De grenzen tussen deze deelgebieden zijn in het algemeen duidelijk, als gevolg van tektonische processen en de daarmee samenhangende breuklijnen in de ondergrond. Voor meer details, kan verwezen worden naar het Preadvies hellingbossen (Bobbink *et al.*, 2008).

3.1.2 Hellingzones en bostypen

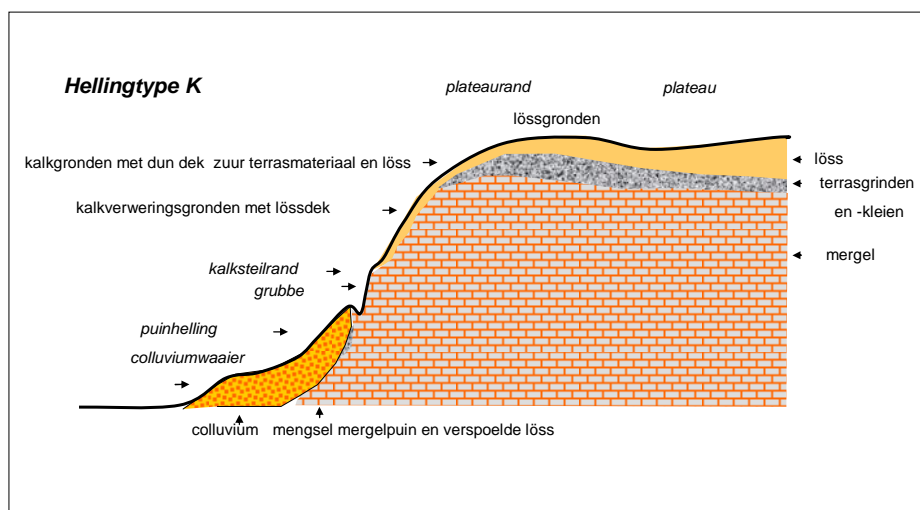
Verreweg de belangrijkste bosassociatie van het Heuvelland is het Eiken-Haagbeukenbos (klasse *Quercio-Fageteta*). Alleen langs de bovenranden van de plateaus komt waar onder een dun dek van lössleem een relatief arm en zuur substraat aanwezig, vinden wij een zone met ‘armer’ bos (klasse *Querceteta robori-petraeae*). In het lösslandschap (deelgebied L) en het kalklandschap (deelgebied K) is dit et Beuken-Eikenbos (dun lössdek op zandig en grindrijk terrasmateriaal), in het vuursteeneluviumlandschap (deelgebied V) het Veldbies-Beukenbos (dun lössdek op vuursteeneluvium). Ook het voorkomen van de verschillende subassociaties van het Eiken-Haagbeukenbos wordt bepaald door de geologie. De meest complete zonering vinden wij in het kalklandschap, waarvoor de orchideeënrijke vorm van het Eiken-Haagbeukenbos kenmerkend is. Dit bostype ontbreekt in het lösslandschap en is in het vuursteeneluviumlandschap slechts zeer sporadisch aanwezig. De karakteristieke boszonering van het kalklandschap wordt weergegeven in Tabel 3a en Figuur 2b.

Tabel 3a. Relatie tussen bostypen en typen groeiplaats en substraat in het kalklandschap (deelgebied K).

Groeiplaats / substraat	Bostype	
	Nederlandse naam	Wetenschappelijke naam
dun lössdek op terrasmateriaal	Beuken-Eikenbos	Fago-Quercetum
dikker lössdek op terrasmateriaal	EHB met Witte klaverzuring	SC oxalidetosum
diepe lössbodem	EHB typische subassociatie	SC typicum
dun lössdek op mergel	EHB met kalkplanten	SC orchietosum
diep ingesneden droogdal *)	EHB met Naaldvaren	SC polystichetosum
los hellingmateriaal en colluvium	EHB met Daslook	SC allietosum

EHB: Eiken-Haagbeukenbos; SC: Stellario-Carpinetum. *) bij steile insnijdingen kan mergel (vrijwel) aan de oppervlakte liggen.

De in Tabel 3a gegeven indeling is een vereenvoudigde weergave van de werkelijkheid. In de praktijk kan het voorkomen van de verschillende bostypen langs de hellinggradiënt worden beïnvloed door hellingprocessen (doormenging van terrasmateriaal en/of kalkbrokjes in de lemige bovengrond) en door de dominante boomsoort (afhankelijk van de afbreekbaarheid van het bladstrooisel).



Figuur 3a. Karakteristieke zonerings van bosgroeiplaatsen op een helling in het kalklandschap (deelgebied K). (aangepast naar Bobbink *et al.*, 2008)

Alle veldwerk dat werd verricht ten behoeve van deze studie vond plaats in het kalklandschap (deelgebied K). De historische analyses hebben echter betrekking op het hele Heuvelland.

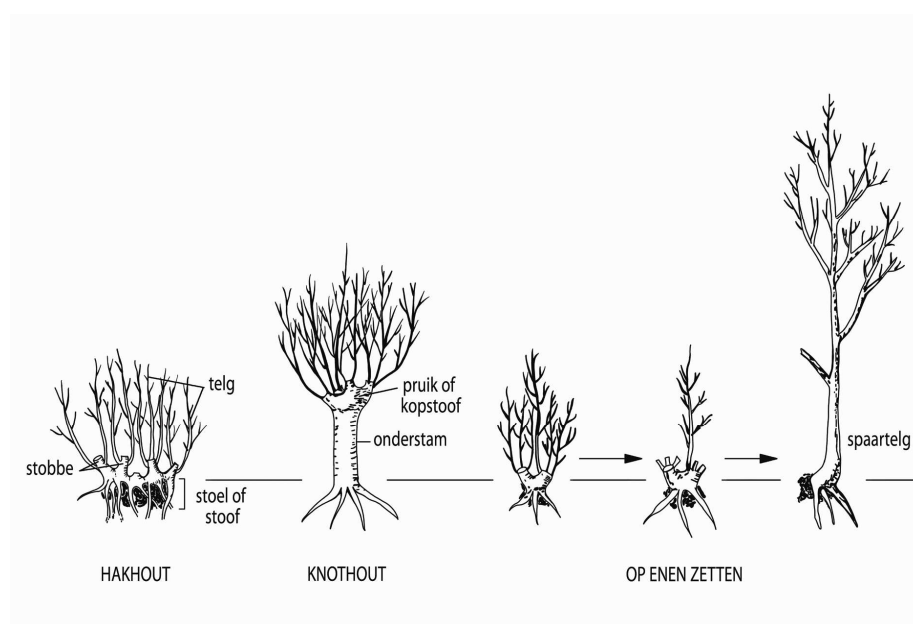
3.2 Veranderend bosbeheer

3.2.1 Historisch bosbeheer

Hakhout en hooghout

Het bosbeheer kent twee hoofdbedrijfsvormen: het hakhout en het hooghout. In het hakhout worden bomen verjongd via vegetatieve vermeerdering. Na de kap groeien aan de stobben nieuwe telgen die de volgende generatie bomen vormen. Zolang de gebruikte soorten gemakkelijk nieuwe telgen produceren biedt deze bedrijfsvorm een zekere verjonging. Het succesvol uitlopen van de stobbe is echter afhankelijk van de leeftijd waarop de boom is gekapt en de leeftijd van de stoof (zie Figuur 3c). Hoe ouder de gekapte boom, hoe lager de kans op het succesvol uitlopen van de stobbe. Naarmate de stoof ouder is neemt ook de uitloopkans van de stobben en de groei van de telgen af (den Ouden *et al.*, 2010; Harmer & Howe, 2003).

In het hooghout concentreert het beheer zich op de oogst van grote, opgaande bomen. In het hooghout wordt een grotere totale productie gerealiseerd dan in het hakhout omdat bomen langere tijd kunnen doorgroeien. De jaarlijkse volumetoename in bomen blijft de eerste decennia stijgen, en hakhout in relatief korte rotaties (10-20 jaar) realiseert daardoor een lagere gemiddelde aanwas dan in het hooghout van dezelfde soort mogelijk is. Vanwege deze grotere efficiëntie van de houtproductie, samen met de opkomst van de mechanisatie en stijgende loonkosten in het arbeidsintensieve hakhout, is het hooghout nu de belangrijkste bedrijfsvorm. Omdat relatief oude bomen worden geoogst is het in het hooghout niet mogelijk om te verjongen via de opslag uit stobben. De nieuwe generatie bomen moet dus opgroeien vanuit zaden, via natuurlijke verjonging, bezaaiing of door aanplant van opgekweekte bomen.



Figuur 3c: Gebruikte terminologie bij bespreking van het hakhout. Uit den Ouden et al. (2010).

Middelhout en middenbos

Het middelhoutstelsel combineert hakhout en hooghout, en wordt wel als een aparte bedrijfsvorm onderscheiden. Dit systeem, dat onder andere op de rijkere gronden in België en Frankrijk zeer veel werd toegepast, wordt gekenmerkt door een combinatie van hakhout met opgaande bomen. Het bos dat ontstaat in dit systeem wordt aangeduid als middenbos.

Het middelhout kan vanuit de twee andere bedrijfsvormen worden beschreven: als hakhout met een aantal overstaande bomen, of als hooghout met een open bosstructuur en een ondergroei die regelmatig wordt afgezet. De keuze voor deze benadering bepaalt vervolgens de verschijningsvorm (bosstructuur) en de

beheerlijnen voor het middelhout, en natuurlijk de gewenste producten en diensten die het bos kan leveren.

In beide gevallen combineerde het middelhoutstelsel het beste van twee systemen. De onderetage leverde door regelmatig afzetten van het hakhout een eenvoudig met de hand te oogsten product met vele toepassingen. Het hakhout werd grotendeels gebruikt als brandhout, maar er waren vele andere toepassingen mogelijk zoals vlechtwerk voor hekken of als drager van stucwerk in muren (vakwerk) en als rijshout in de mijnen (Rackham 1980; van Westreenen 1989). De bomen uit de bovenetage konden als paal- of constructiehout worden gebruikt.

Vanwege de grote diversiteit aan producten was het middelhout vanaf de middeleeuwen een veel gebruikt systeem in lokale gemeenschappen en leverde grondstoffen aan vele ambachtlieden. Tijdens de 19^e eeuw, met de opkomst van de rationalisatie in de bosbouw, werden veel middenbossen omgevormd naar bossen die ofwel alleen uit hakhout bestonden, ofwel alleen uit hooghout waarin de teelt zich volledig concentreert op de oogst van grote bomen (Hasel & Schwartz 2002). Met de opkomst van alternatieve energiebronnen is ook de vraag naar brandhout afgenomen, en bleef middelhout als beheersysteem vooral van lokaal belang als onderdeel van rurale economieën. Vanaf halverwege de twintigste eeuw worden de meeste middenbossen niet meer als middelhout beheerd en zijn doorgegroeid tot opgaand bos. Dit is de situatie waar veel voormalige middenbossen zich nu in bevinden.

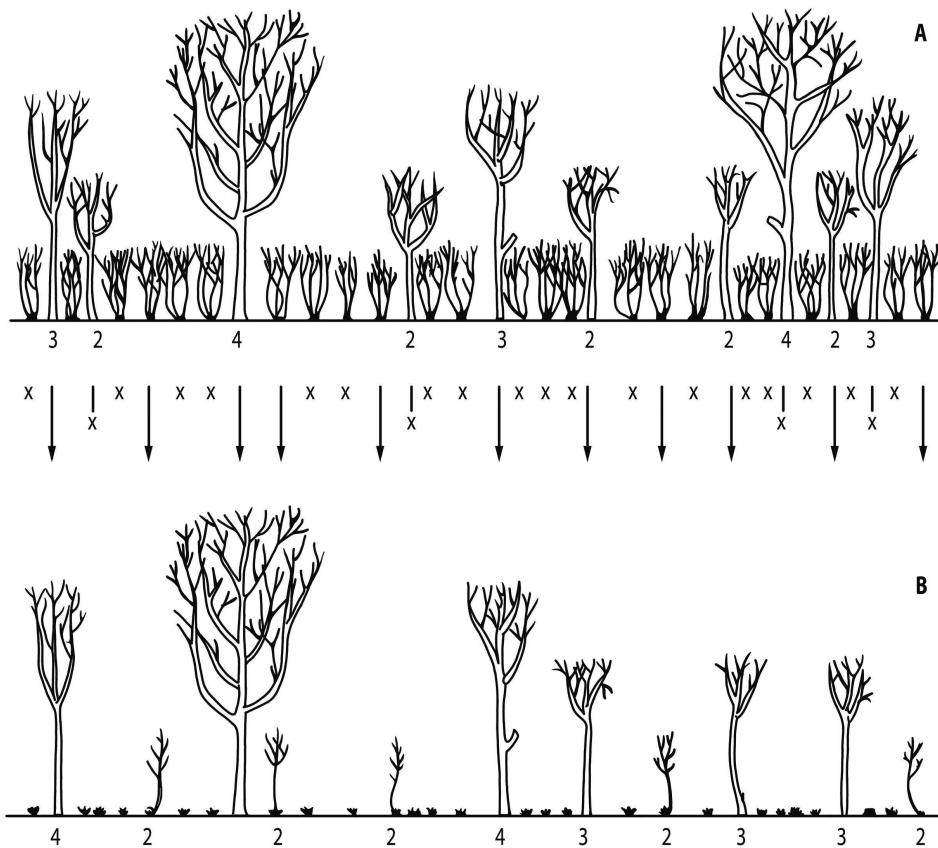
Verschillende vormen van middelhout

Wanneer we middelhout opvatten als hakhout met overstaanders, dan richt het beheer zich vooral op de verzorging van de hakhoutlaag. De dichtheid van de overstaanders moet hierbij laag gehouden worden om zo beschadiging van het hakhout te beperken. In de praktijk bleven opgaande bomen vaak beperkt tot de randen van de hakhoutpercelen, zeker in de 19^e eeuw toen het eikenhakhout sterk werd gerationaliseerd ten behoeve van de productie van schors voor de leerlooierijen. In een dergelijke situatie is natuurlijk nauwelijks meer van middelhout te spreken.

Hasel & Schwartz (2002) beschouwen het middelhout als een afgeleide van het hooghout. In het opgaande bos werden bomen groepsgewijs gekapt, waarna natuurlijke verjonging voor een nieuwe bosgeneratie zorgde. Na een aantal jaren werd een rand overblijvend bos rondom het oude gat gekapt en kon zo de verjonging zich uitbreiden, zodat uiteindelijk een gevarieerd bos ontstond met verschillende leeftijden bomen naast elkaar. Uit dit bos werd in de onderlaag regelmatig hout gekapt voor allerlei doeleinden, maar bleven verspreid grotere bomen staan. Zolang de dichtheid van het kronendak voldoende licht doorliet konden de gekapte bomen uit de onderlaag weer uitlopen vanuit de stobben, en ontstond zo vanzelf een hakhoutlaag onder het kronendak.

De Turckheim & Bruciamacchie (2005) hebben het middelhout benaderd vanuit het idee dat het een uitkapsysteem betreft. Bij uitkap (of plenteren) worden individuele

bomen geoogst uit alle diameterklassen. Dit kan in kleine groepjes plaatsvinden van een paar bomen, maar meestal staan de bomen verspreid door het bos. De verjonging vindt dan plaats op de vrijgekomen plekken in het bos. Dit systeem wordt vooral toegepast in midden Europa in bossen met fijnspar, beuk en zilverspar. Dit zijn bij uitstek schaduwverdragende soorten die zich goed kunnen handhaven in dit continue, vrijwel gesloten bos. In het NW Europese laagland ontbreken fijnspar en zilverspar, en wordt de boomflora vooral gedomineerd door lichtbehoevende boomsoorten. Voor een succesvolle verjonging is veel licht nodig, zodat in het uitkapsysteem met lichtbehoevende soorten een veel ijlere kroonlaag nodig is. Volgens de Turckheim & Bruciamacchie (2005) kunnen middenbossen beschouwd en beheerd worden als uitkapbossen, waarbij vooral gestuurd wordt op een gewenste verdeling van de diameters of leeftijdsklassen van de opgaande bomen en een open bosstructuur gehandhaafd blijft. Door het regelmatig afzetten van de bomen in de onderlaag van het bos ontstaat zo ook vanzelf een hakhoutlaag.



Figuur 3d: Het principe van het middelboutsysteem. In de boomlaag bevinden zich verschillende generaties bomen, met een afnemend aantal bomen per generatie. Bij iedere oogst van het hakhout wordt een percentage bomen uit van de bovenlaag geveld, en worden een nieuwe generatie aan de bovenlaag toegevoegd. In dit voorbeeld wordt een boom gespaard voor de 5e generatie. Figuur uit den Ouden et al. (2010).

Beheerprincipes van middelhout

Een centraal thema binnen het middelhout is de opbouw van de reserve (de overstaande bomen boven de hakhoutlaag). Die opbouw wordt gekarakteriseerd door het aantal bomen in de reserve, en de verdeling daarvan over de verschillende leeftijdsklassen (of grootteklassen). De kapcyclus wordt bepaald door de rotatieperiode van het hakhout, en ligt gewoonlijk tussen 10-30 jaar. Aan het eind van iedere kapcyclus wordt het hakhout (1^e generatie) afgezet, waarbij een aantal bomen wordt gespaard en toegevoegd aan de reserve (2^e generatie). Tevens wordt steeds een aandeel van de bomen uit de oudere generaties gekapt en worden alle bomen van de oudste generatie allemaal geveld (Figuur 3d).

Uitgangspunt is dat de reserve nooit meer dan een bepaalde maximaal bedekkingspercentage bereikt, en dat bij oogst de reserve tot een bepaald bedekkingspercentage wordt teruggebracht. Zijn deze percentages bekend, dan kan het stamtal worden uitgerekend aan de hand van een vaste verhouding tussen de diameter van de bomen en de grootte van de kroon. Tegelijkertijd moeten de bomen in de reserve via een vaste verhouding over de verschillende grootteklassen worden verdeeld. Daarbij behoren de meeste bomen tot de 2^e generatie, en neemt het aantal bomen af in de volgende generaties (Figuur 3e). Op deze wijze kan steeds worden geselecteerd op goed gevormde en vitale bomen die als een volgende generatie kunnen doorgroeien.

Voor de reserve komen vooral boomsoorten aan de orde met transparante kronen, met name eik, es en zoete kers. Ook lariks, berk en grauwe abeel kunnen als bomen in de reserve worden aangehouden. Schaduwwerpnde soorten als beuk en haagbeuk zijn minder geschikt voor de reserve. Voor de hakhoutlaag kunnen vooral schaduwverdragende soorten worden gebruikt. Van oudsher is vooral haagbeuk en hazelaar als hakhout beheerd in het middelhout.

Kapschema in middelhoutstelsel

Generatie (X maal de kapcyclus)	Aantal bomen in generatie	Aantal bomen gespaard bij kap	Aantal bomen in volgende generatie	etc..
0		40		
1	40	20	40	
2	20	10	20	
3	10	5	10	
4	5	0	5	

Figuur 3e: Voorbeeld van de verhoudingen in bomen in de reserve, en de geplande kap in de verschillende generaties.

Dynamiek van middenbossen

Het middelhoutbeheer heeft een eigen dynamiek en leidt tot een specifieke bosstructuur. Doordat de hakhoutlaag met grote regelmaat wordt afgezet en het hout wordt verwijderd ontstaat periodiek een hoge lichtbeschikbaarheid op de bosbodem, die bij de hergroei van het hakhout weer snel vermindert, waardoor vlak voor het opnieuw afzetten van het hakhout de lichtbeschikbaarheid zeer laag is. Deze afwisseling van lichte en donkere fasen, in een korte cyclus (zo rond de 10-15 jaar) is het meest bepalende dynamische aspect van middelhoutbeheer. Uiteraard geldt dit ook voor hakhoutbeheer waarin geen overstaanders worden aangehouden. Middelhout onderscheidt zich van puur hakhout doordat steeds een aantal bomen uit de onderlaag van het bos wordt gespaard dat kan doorgroeien tot grotere bomen. Bij hakhout is dus altijd de gehele oppervlakte kaal, terwijl in het middelhout de overstaanders voor enige beschutting zorgen van de bodem en de opgroeiende vegetatie.

In het traditionele middelhout werd vrijwel alle bovengrondse biomassa geogst en gebruikt. Zelfs de kleinste takken en twijgen werden gebruikt als brandhout, ook vande geogste overstaanders. Dit zorgt voor een afvoer van nutriënten uit het bos die hoger is (per eenheid geogste biomassa) dan in de huidige hooghoutssystemen waarin alleen het stamhout wordt afgevoerd (o.a. Martin *et al.* 1999). Wanneer bij de oogst van grote bomen ook het takhout wordt afgevoerd, worden daarmee tot tweemaal zoveel nutriënten afgevoerd ten opzichte van alleen de oogst van het stamhout (Duvigneaud et al 1971).



Figuur 3f: Verschillen in bosstructuur tussen middelhout en hooghout. Links een middenbos in Le Nouvion (F) twee jaar na kap in het onderhout, met eik en es in de boomlaag en een gevarieerde struiklaag. Rechts een omgevormd middenbos naar een opgaand beukenbos in Tournibus (B), met duidelijke strooiselophoping en ontbreken van een struiklaag.

Het regelmatig verwijderen van de bovengrondse delen leidt ook tot een verminderde toevoer van strooisel naar de bodem, en door de regelmatige lichtstelling versnelt bovendien de afbraak van organische stof in de bodem. Dit leidt dus tot een verminderde opbouw van een strooisellaag op de bodem. Bovendien is vrijwel geen dood hout aanwezig, behalve in de vorm van gedeeltelijk afgestorven hakhoutstoven. Tot slot zorgt regelmatige bodemverstoring, vooral in het geval van het uitgraven van stoven en wortels, voor het naar boven halen van vers en in veel gevallen kalkrijk bodemmateriaal.

De structuur van het middenbos is zeer gevarieerd (Figuur 3f). De onderlaag van het bos varieert in de tijd van open tot zeer gesloten, en daarboven bevindt zich een open boomlaag met bomen van verschillende hoogte en diameter en vaak ook bestaand uit verschillende boomsoorten. Het kronendak van de boomlaag is nooit gesloten zodat altijd voldoende licht beschikbaar blijft voor de onderlaag.

3.2.2 Middenbos in Zuid-Limburg

Hakhout met overstaanders was eeuwenlang het meest gangbare bosteeltsysteem in de Zuid-Limburgse hellingbossen. Het is niet mogelijk om een eenduidige beschrijving te geven van de wijze waarop het hakhout werd beheerd. De bossen van Zuid-Limburg kennen de afgelopen twee eeuwen een sterk gevarieerde geschiedenis (van Westreenen 1989; Thomas 2007). Bovendien varieerde het beheer van plek tot plek, en was de oogst op elk moment sterk afhankelijk van de lokale vraag naar specifieke producten. In de negentiende eeuw lag de nadruk vooral op het oogsten van producten uit hakhout en kwamen relatief weinig overstaanders voor. Pas in de twintigste eeuw neemt het aantal aangehouden overstaanders toe (van Westreenen 1989).

Het hakhout werd in verschillende omlopen gehakt, variërend van 3-4 jaar voor kleine sortimenten (o.a. hazelaar) tot 10-12 jaar voor grote sortimenten ten behoeve van brand- en schilthout (eik, haagbeuk etc). Bij iedere omloop kon ook een deel van overstaanders worden geoogst. Van Westreenen (1989) vermeldt dat de overstaanders meestal niet meer dan 2-3 kpcycli (hauwen) bleven staan. In het Vijlenerbosch waren na de tweede wereldoorlog geen overstaanders meer aanwezig (Thomas 2007). Wanneer de hakhoutstoven in vitaliteit achteruit gingen werden zij vervangen door nieuwe aanplant. Daarbij werden de stoven vaak uitgegraven om als brandhout te gebruiken. Daarnaast werd ook lokaal mergel gewonnen (Nyssen & Schoonderwoerd 1999; Thomas 2007). In beide gevallen leidt dit tot het naar boven komen van kalkrijk bodemmateriaal.

De beschrijvingen van het historische beheer uit bijvoorbeeld van Westreenen (1989) duiden erop dat er, ten opzichte van de middelhoutsystemen uit Frankrijk, in Zuid Limburg weinig overstaanders aanwezig waren. In de Franse tijd (1795-1813) werd dit geweten aan onkunde, maar dit kan beter gezien worden in het licht van een ander productiedoel. Zo was in Frankrijk vanaf de 17^e eeuw het aandeel van opgaande eiken in het middenbos bij wet vastgesteld om te kunnen voldoen aan de grote vraag naar eikenhout voor de scheepsbouw. In de eeuwen daarna zien we een geleidelijke toename van het aandeel opgaande bomen als weerslag van de toenemende vraag naar constructiehout. Het misbaar over de staat van de bossen in Zuid Limburg van Franse zijde was dus in de eerste plaats het gevolg van andere opvattingen over hoe een middenbos er uit hoort te zien. Het lokale bosgebruik kan evenwel alle benodigde diensten hebben opgeleverd die gewenst waren. Rapportages over degradatie van het bos hoeven dan niet zozeer worden geweten aan slechte bosbouwkundige behandeling, als wel een onvermogen het bos te beschermen tegen overbegrazing. Hoe dan ook: in het beheer van de afgelopen eeuwen lijkt de

bosdynamiek vooral gestuurd te zijn geweest door een hakhoutcyclus onder hoogstens een ijl scherm van overstaanders.

3.2.3 Veranderingen in de loop van de 20ste eeuw

Teloorgang van het middenbos

Het beheer als hakhout met overstaanders als regionale vorm van middenbosbeheer raakte in de loop van de twintigste eeuw in onbruik doordat veel producten uit het bos overbodig werden. Zo werd takhout als brandstof vervangen door kolen, olie en gas. Tot in de vijftiger jaren werd nog veel hout geogst voor de mijnen, maar daarna is het hakhoutbeheer in vrijwel alle bossen gestaakt. Doordat de stobben niet langer regelmatig werden afgezet, groeiden zij uit tot opgaande bomen en bleef het kronendak permanent gesloten. De hoeveelheid licht op de bosbodem nam zo sterk af dat allerlei karakteristieke planten van deze middenbossen zich niet langer konden handhaven (De Kroon, 1986). Met name veel kruidachtige soorten zijn daardoor zeldzaam geworden of zelfs geheel verdwenen (Cortenraad & Mulder, 1989).

Pogingen tot herstel

Om de karakteristieke flora in stand te houden voert de Vereniging Natuurmonumenten sinds 1976 in twee hellingbossen opnieuw middenbosbeheer. Jaarlijks wordt in enkele percelen van 0,3 tot 1 ha de houtige vegetatie verwijderd met motorzagen. Sommige opgaande bomen worden daarbij als overstaanders gespaard en het takhout wordt ter plaatse verbrand. In tegenstelling tot vroeger vergt dit beheer nu hoge arbeidskosten, terwijl het hout weinig of geen inkomsten meer oplevert (Jansen & Kuiper, 2001). Hierdoor kan hakhoutbeheer tegenwoordig nog slechts op kleine schaal worden toegepast (De Beaufort & Bossenbroek, 1991). Sommige onderzoekers hebben bovendien betwijfeld of dit beheer wel leidt tot behoud van de karakteristieke flora (De Kroon, 1986; Kelderman, 1990). Hier tegenover stonden positieve geluiden over doelsoorten die zich wel leken te herstellen (Pahlplatz, 1991; Heijligers & Akkermans, 2004). De onzekerheid over het succes van het middenbosbeheer heeft in combinatie met de hoge kosten uiteindelijk geleid tot het tijdelijk staken ervan in de periode 1998-2002. Sindsdien is met meerjarig populatieonderzoek in permanente kwadraten aangetoond dat deze moderne vorm van middenbosbeheer wel degelijk leidt tot behoud en herstel van de karakteristieke flora (Eichhorn & Eichhorn, 2007). Natuurmonumenten heeft daarom in 2003 besloten om toch weer door te gaan met het middenbosbeheer.

4 Autonome ontwikkeling

4.1 Bosstructuur en -dynamiek

De in § 3.2 beschreven veranderingen in beheer hebben geleid tot grote veranderingen in de structuur en de dynamiek van het bos. Het verlaten van het beheer als hakhout met overstaanders en het uitblijven van alternatieve beheervormen zorgde voor een verdonkering van het bos, het uitblijven van regelmatige lichtstelling bij verwijdering van de hakhoutlaag, een ophoping van strooisel en het uitblijven van bodemverstoring. De bosstructuur verandert van een gevarieerd bos met verschillende vegetatielagen tot een meer homogeen bos met een gesloten kronendak en hoogstens een ijle struiklaag (Figuur 4a). Dit heeft gevolgen voor de bodemprocessen en de aanwezige populaties van planten en dieren (zie verder in dit hoofdstuk).



Figuur 4a: Twee voorbeelden van voormalige middenbossen in Zuid Limburg die al langere tijd niet meer zijn beheerd. Links een voormalig middenbos op het plateau in het Biebos met een oude overstaander van eik en een ondergroei van adelaarsvaren. Rechts het St. Jansbos met overstaanders van eik en zoete kers (liggend). In beide gevallen is de bosstructuur sterk versimpeld met alleen nog een vrijwel gesloten boomlaag en verder nauwelijks nog een struikvegetatie.

4.2 Bodem

4.2.1 Beperkende factoren

Tabel 4a geeft voor twee met de Zuid-Limburgse hellingbossen vergelijkbare Eiken-Haagbeukenbossen in België de N/P verhouding. Uitgaande van een grenswaarde van 14 tot 16 kan worden geconcludeerd dat ondanks de aanwezigheid van kalk er geen sprake is van een duidelijke P-limitatie. De bodem van het referentiebos van Virelles kan zelfs eenduidig als stikstof-gelimiteerd worden beschouwd.als

Opstand	Bovengrondse biomassa		
	N-gehalte	P-gehalte	N/P
Virelles	406	32	12.7
Wavreilles	947	63	15.0

Tabel 4a. N- en P-gehalte (kg/ha) en N/P verhouding van de bovengrondse biomassa van de phytocoenose in twee middenbos opstanden in België.

4.2.2 Vergelijking met buitenlandse referentie

Tabel 4b geeft een overzicht van enkele belangrijke bodemparameters voor het voormalige middenbos op de Bertenberg en het nog als middenbos beheerde Forêt de Règnaval. Laatsgenoemde bos ligt in een omgeving waar de stikstoflast door atmosferische depositie relatief (!) laag is: 22,4 kgN.jr⁻¹ (Schöpp *et al.*, 2003) Voor wat betreft de textuur en de zuurgraad zijn Bertenberg en Forêt de Règnaval zeer vergelijkbaar. De nutriëntengehalten in het botanisch zeer goed ontwikkelde Forêt de Règnaval zijn echter duidelijk hoger dan in het botanisch sterk verarmde bos op de Bertenberg. Dit geldt met name voor het N-totaalgehalte, dat in het Forêt de Règnaval ruim tweemaal hoger is dan op de Bertenberg. Het organisch stofgehalte van het Forêt de Règnaval is echter relatief hoog, waardoor de C/N-ratio van beide bossen vrijwel even laag is. De lage C/N-ratio betekent dat er veel stikstof is opgeslagen in stabiele humus, hetgeen duidt op een lange relatief ongestoorde bosgeschiedenis.

Tabel 4b. *Vergelijking van enkele bodemkenmerken in twee oude hellingbossen op ondiepe kalkbodem: Forêt de Règnaval (middelhoutbeheer) en Bertenberg (Savelsbos; voormalig middenbos; reeds lang niet meer als zodanig beheerd).*

Locatie	pH KCl	CaCO ₃	Leem <50µ	org. stof	C/N	P oxalaat	P org.	Totaal	
								P	N
								mmol/kg	mg/100g
Forêt de Règnaval	6.8	0.8	74.5	10.3	11.1	5.2	64.7	77.3	776.0
Bertenberg	7.0	13.7	63.1	8.1	11.2	4.4	41.8	51.1	360.7

Voor wat betreft de N-mineralisatie in onbeheerde bossen zijn er alleen voor de Bertenberg gegevens beschikbaar. Bij een jaarlijkse N-depositie van ca. 32,6 kgN.jr⁻¹ bedragen de netto N-mineralisatie en de N-immobilisatie respectievelijk 15,7 en 434,9 kgN.jr⁻¹. Het aandeel van de N-depositie in de totale voor de vegetatie beschikbare hoeveelheid stikstof bedraagt daarmee “slechts” 17%. De totale hoeveelheid beschikbare stikstof is echter wel groter dan de geschatte netto opname door de vegetatie. Jaarlijks komt er 66 kg meer N de bodem in dan er via plantopname en oogst verdwijnt. Dit overschot is voor ongeveer de helft afkomstig van de N-depositie. Daarnaast wordt er circa 33 kg N meer door netto N-mineralisatie geleverd dan er door het bossysteem wordt opgenomen. Het is niet bekend wat er met dit overschot gebeurt. Mogelijk dat een deel uitspoelt, oppervlakkig via runoff naar de hellingvoet afspoelt of als dood hout op de bodem accumuleert. Voor meer informatie met betrekking tot de stikstofhuishouding kan verwezen worden naar § 5.2.

4.2.3 Indicatoren voor eutrofiëring

In Tabel 4c wordt voor een aantal min of meer nitrofiële soorten een overzicht gegeven van het voorkomen in de Zuid-Limburgse hellingbossen in drie periodes (van 1930 tot heden). Bij een toenemende stikstofbelasting zou men voor al deze soorten een toename verwachten. Dit blijkt niet het geval. Vrijwel alle soorten in de tabel vertonen een substantiële achteruitgang (met uitzondering van Gewone vlier). Wij moeten hier wel bij bedenken dat de tabel alleen betrekking heeft op het Eiken-Haagbeukenbos. Het op de plateauranden aan landbouwgronden grenzend Beuken-Eikenbos is niet in de berekeningen meegenomen.

Tabel 4c. Voorkomen van schadumtolerante, min of meer nitrofiële soorten in de Zuid-Limburgse hellingbossen in drie periodes (1930 tot heden; alleen Eiken-Haagbeukenbossen).

Periode	1930-1959		1960-1989		1990-2009		Afname > 25%
Aantal opnamen	114		80		164		Afname > 10%
Bossoort (Alno-Padion)	P (%)	KB	P (%)	KB	P (%)	KB	Toename > 10%
							Toename > 25%
Rubus fruticosus agg.	89	1	75	a	70	1	Gewone braam
Urtica dioica	63	+	66	+	48	+	Grote brandnetel
Galium aparine	63	+	51	+	39	+	Kleefkruid
Sambucus nigra	44	+	76	a	73	m	Gewone vlier
Heracleum sphondylium	42	+	16	+	9	+	Gewone berenklauw
Rumex sanguineus	29	+	2	+	1	r	Bloedzuring
Glechoma hederacea	27	+	11	1	14	1	Hondsdrif
Dactylis glomerata	26	+	.	.	3	+	Kropaar
Aegopodium podagraria	23	+	4	1	6	+	Zevenblad
Festuca gigantea	23	+	4	+	1	a	Reuzenzwenkgras
Alliaria petiolata	18	+	9	+	18	+	Look-zonder-look
Silene dioica	17	+	4	+	5	+	Dagkoekoeksbloem
Ranunculus repens	15	+	8	+	2	+	Kruipende boterbloem
Anthriscus sylvestris	10	+	.	.	1	+	Fluitenkruid
Poa trivialis	6	+	21	1	10	+	Ruw beemdgras

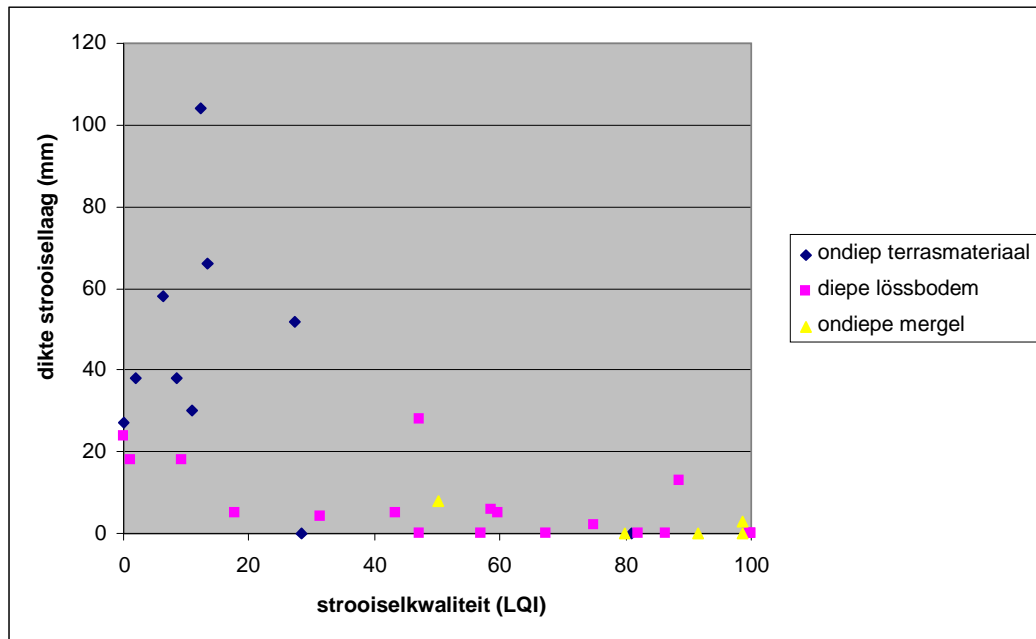
P: presentie, d.w.z. voorkomen van soort in opnamen van een tijdvak (%); KB: karakteristieke bedekking, d.w.z. gemiddelde bedekkingswaarde bepaald over opnamen waarin soort aanwezig is.

De conclusie dat er in de onderzochte periode (1930 – heden) geen sprake is van een (relatieve) toename van stikstofindicatoren wordt bevestigd door de analyse van de veranderingen in soortensamenstelling van de hellingbossen op basis van Ellenberg-~~getallen~~ (zie § 4.4).

4.2.4 Strooiselaccumulatie

In het Preadvies hellingbossen (Bobbink, 2008) wordt de hypothese naar voren gebracht dat onder invloed van het staken van het historisch middenbosbeheer en de invloed van atmosferische stikstofdepositie in de Zuid-Limburgse hellingbossen in de loop van de afgelopen decennia sprake is geweest van een aanzienlijke accumulatie van strooisel. Indien dit werkelijk het geval is, is dat van groot ecologisch belang: strooiselaccumulatie leidt nimmers tot (verdere) verzuring van de bovengronden.

Wij beschikken helaas niet over gegevens met betrekking tot de aanwezigheid en ruimtelijke verdeling van strooisellagen in het verleden. Wel geven de resultaten van de transectkartering in het Savelsbos een beeld van het voorkomen van ectorganische strooisellagen aldaar. De gegevens hebben alleen betrekking op overjarig accumulerend strooisel (F- en H-horizonten), niet op recent gevallen, nog niet afgebroken strooisel.



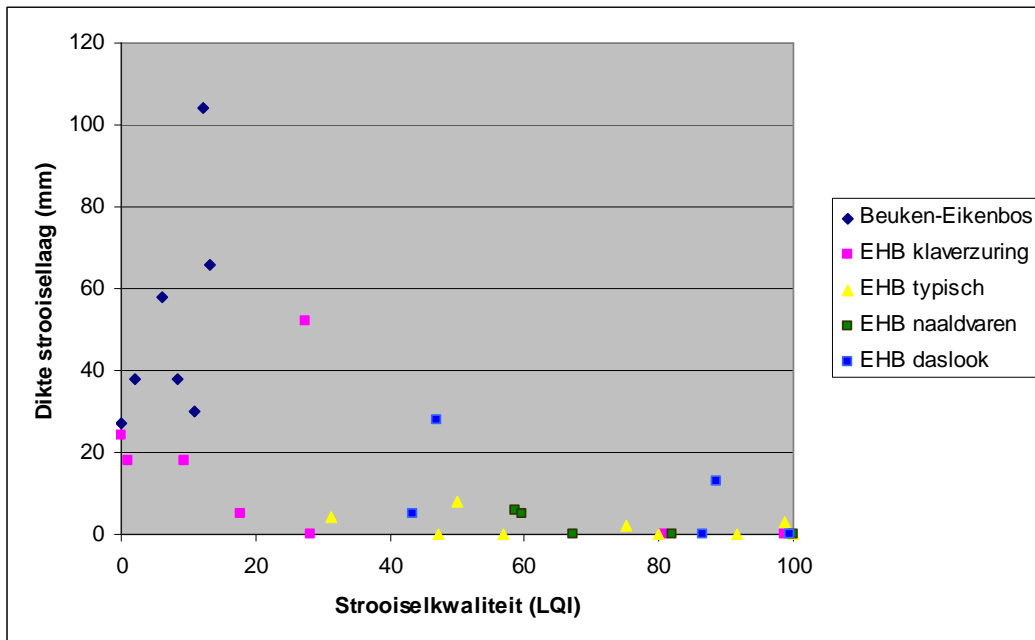
Figuur 4b. Relatie tussen de dikte van de strooisellaag, de strooiselkwaliteit en de bodem in het Savelsbos. De strooiselkwaliteit (Leaf Quality Index) wordt gedefinieerd als het aandeel van soorten met "rijk", goed verterend bladstrooisel in de boom- en struiklaag.

De resultaten staan weergegeven in Figuur 4b en 4c. In beide gevallen is de dikte van het strooiselpakket uitgezet tegen de kwaliteit van het bladstrooisel (uitgedrukt in het aandeel soorten met goed afbreekbaar strooisel in de totale boom- en struiklaag). In Figuur 4b zijn de waarnemingen opgesplitst naar het bodemtype volgens de indeling van Van den Broek en Diemont, 1966), in Figuur 4d naar bostype.

Bovengrondse accumulatie van humus blijkt grotendeels beperkt te zijn tot de plateauranden waar op geringe diepte relatief arm en zuur terrasmetaal in de ondergrond aanwezig is. Vanoudsher is hier ook een arm bostype aanwezig en is strooiselaccumulatie een natuurlijk proces, zij het dat het versneld wordt door atmosferische stikstofdepositie. Boomsoorteffecten kunnen hier – bij gebrek aan gegevens - niet worden aangetoond: in de gehele zone is sprake van dominantie van soorten met slecht afbreekbaar strooisel (eik, beuk).

Ophoping van humus vindt verder plaats op kalkarme lössbodems, maar vooral daar waar sprake is van dominantie van boomsoorten met een slechte strooiselkwaliteit.

Dit is vooral het geval in de bovenste hellingzone, waar de ondiepe bodems op terrasmateriaal geleidelijk overgaan in diepere leembodems. Een combinatie van strooiseffecten en diepte van het lössleemdek bepaalt hier welke subassociatie van het Eiken-Haagbeukenbos kan voorkomen: de subassociatie van Witte klaverzuring (relatief arm) of de typische subassociatie (relatief rijk).



Figuur 4c. Relatie tussen de dikte van de strooisellaag, de strooiselkwaliteit en het bostype in het Savelsbos. EHB: Eiken-Haagbeukenbos. De strooiselkwaliteit (Leaf Quality Index) wordt gedefinieerd als het aandeel van soorten met “rijk”, goed verterend bladstrooisel in de boom- en struiklaag.

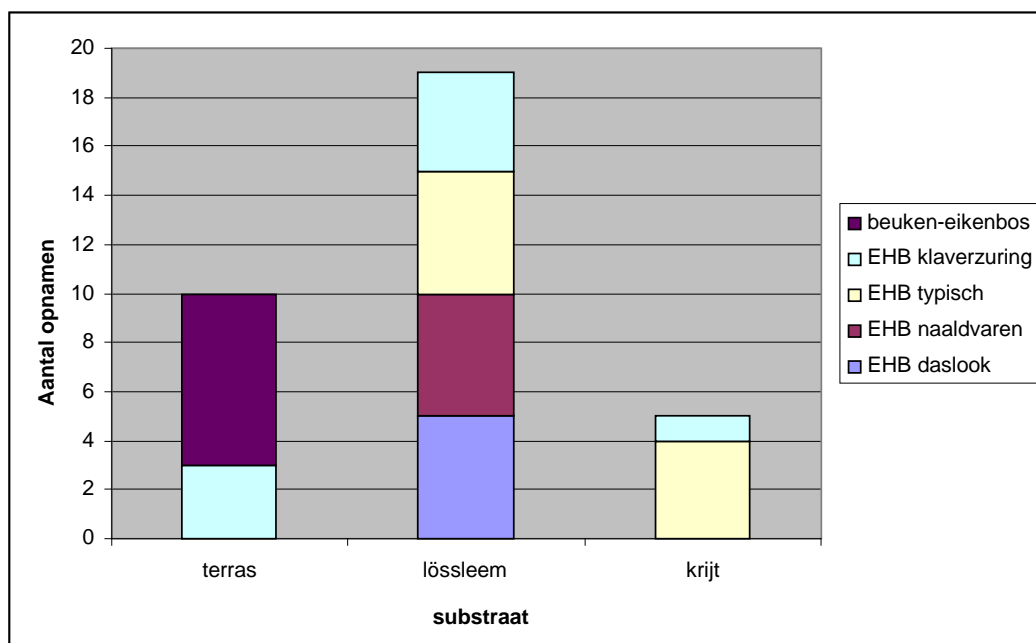
Verder is ook op beperkte schaal sprake van humusaccumulatie in terreindepressies (inclusief kleine dalen en grubben) en langs de hellingvoet, waar zich door erosie een mengsel van vers strooisel en afgespoelde minerale bovengrond (colluvium) kan verzamelen. Het bijbehorend bostype is de relatief rijke subassociatie van Daslook.

4.3 Bostypen

4.3.1 Zonering

In § 3.1.2 werd beschreven hoe het voorkomen van de verschillende vegetatiezones in de Zuid-Limburgse hellingbossen bepaald wordt door de geologie, het reliëf en daarmee samenhangend de bodemgesteldheid. Hierboven (§ 4.2.4) werd aangegeven dat ook de strooiselkwaliteit een sturende factor kan zijn. In deze paragraaf wordt onderzocht in hoeverre een lange periode van spontane bosontwikkeling (zonder bosbouwkundige ingrepen) de zonering van bostypen heeft beïnvloed.

In Figuur 4d wordt de huidige verdeling van de bostypen over de drie abiotische hoofdzones in het Savelsbos gegeven en Figuur 4e toont de huidige vegetatiezonering in de in 2009 gekarteerde transecten tegen de achtergrond van de vegetatiekaart van 1955. De verschillen zijn opvallend: 57% van de gekarteerde oppervlakte heeft nu een ander bostype dan in 1955. De veranderingen hebben vooral betrekking op het Eiken-Haagbeukenbos. Van het oorspronkelijk areaal Beuken-Eikenbos is nog 96% onveranderd. Het areaal van dit type is echter sterk uitgebreid doordat een groot deel van het Eiken-Haagbeukenbos (29%) is verarmd tot Beuken-Eikenbos. Van het oorspronkelijk areaal van de typische associatie van het Eiken-Haagbeukenbos is zelfs nog maar een kwart aanwezig. De rest is deels verarmd tot de subassociatie Witte Klaverzuring. Of zelfs tot Beuken-Eikenbos, deels overgegaan naar de relatief rijke subassociatie van Daslook of naar de verwante subassociatie van Stijve Naaldvaren die kenmerkend is voor beschaduwde plekken met een hoge luchtvochtigheid. De belangrijkste ontwikkeling is echter het totaal verdwijnen van de subassociatie met kalkplanten, die grotendeels is overgegaan in de typische subassociatie. Voor een compleet overzicht van de opgetreden veranderingen wordt verwezen naar Bijlage 2.

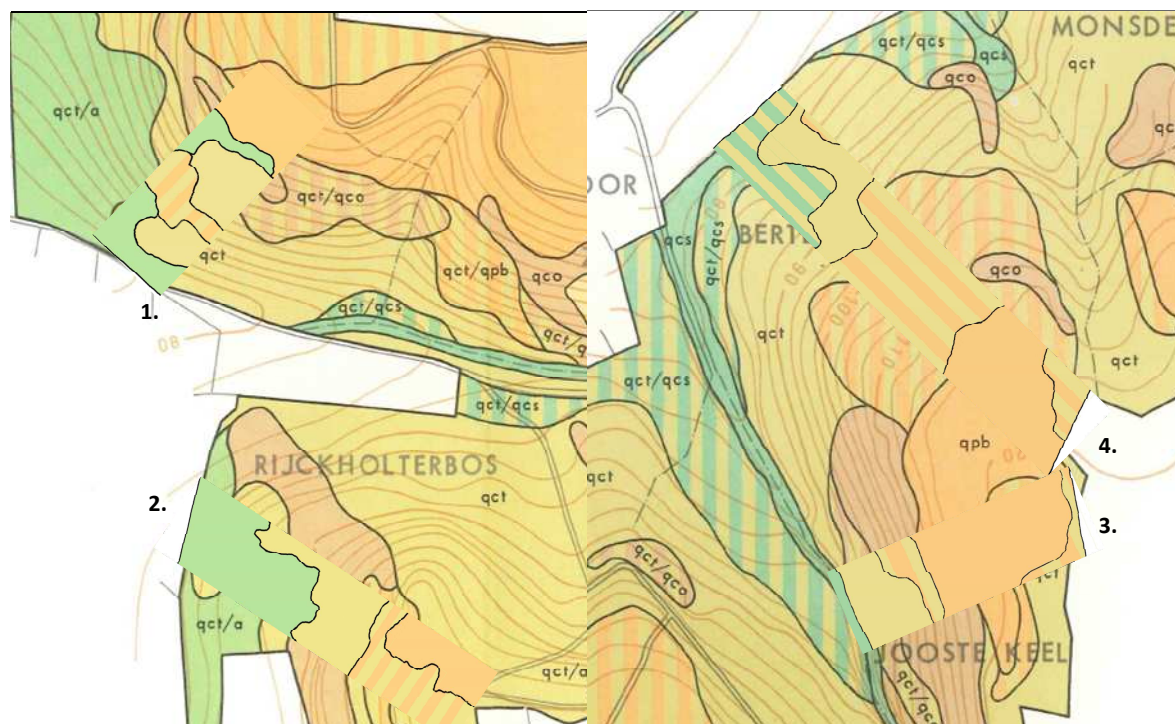


EH: Eiken-Haagbeukenbos.

Figuur 4d. Verdeling van de bostypen over de abiotische hoofdzones in de in 2009 gekarteerde transecten in het Savelsbos.

Een schematische weergave van de opgetreden veranderingen wordt gegeven in Figuur 4f. Door de verschillende bostypen volgens het in Tabel 3a gegeven model van boven naar onder langs de hellinggradiënt te rangschikken blijkt duidelijk dat vanaf de bovenrand van de helling de relatief zure en voedselarme bostypen (Beuken-Eikenbos; Eiken-Haagbeukenbos, subassociatie van Witte klaverzuring) zich hellingafwaards uitbreiden. Vanaf de onderkant van de hellingen en vanuit diep

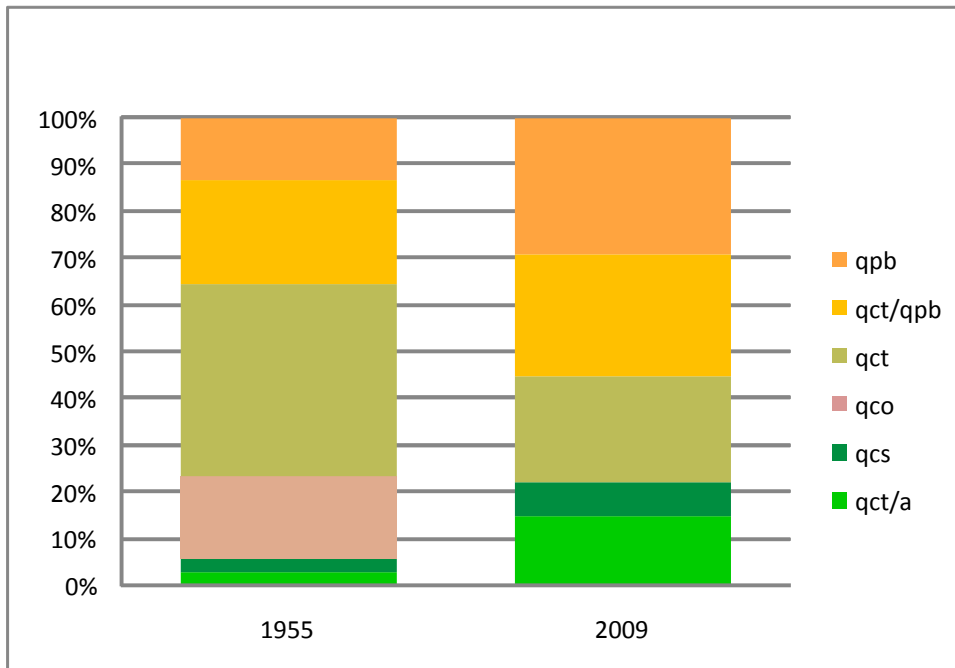
ingesneden “grubben” zien we daarentegen de rijkere vormen van het Eiken-Haagbeukenbos (respectievelijk de subassociatie van Daslook en Naaldvaren) naar boven kruipen. De bostypen die kenmerkend zijn voor de tussenliggende hellingzones zijn daarentegen sterk in omvang afgenomen (typische subassociatie) of zelfs geheel verdwenen (orchideeënrijke subassociatie). De meest soortenrijke, mesotrofe vegetatietypen lijken daarmee meer en meer bekneld te raken tussen een oprukkend arm en zuur milieu aan de bovenzijde en een relatief voedselrijke milieu aan de onderzijde



Van den Broek en Diemont, 1966 (opgenomen in 1955)		Stortelder et al., 1999	
qpb	Querceto-petraeae-Betuletum; subassociatie van Luzula sylvatica	Fago-Quercetum	Beuken-Eikenbos
qct/qpb	Menggezelschap van qct en qcb	SC oxalidetosum	EH met Witte klaverzuring
qct	Querceto-Carpinetum typicum	SC typicum	EH typische vorm
qco	Querceto-Carpinetum orchidetosum	SC orchietosum	EH met kalkplanten
qct/q	Querceto-Carpinetum; variant van Allium ursinum	SC allietosum	EH met Daslook
qca	Querceto-Carpinetum stachyetosum en zijn variant van Polystichum aculeatum	SC polystichetosum	EH met Stijve naaldvaren

SC: Stellario-Carpinetum; EH: Eiken-Haagbeukenbos.

Figuur 4e. Veranderingen in de vegetatiezonering in het Savelsbos. Aangegeven zijn de in 2009 gekarteerde transecten tegen de achtergrond van de kartering van 1955 (Van den Broek & Diemont, 1966).

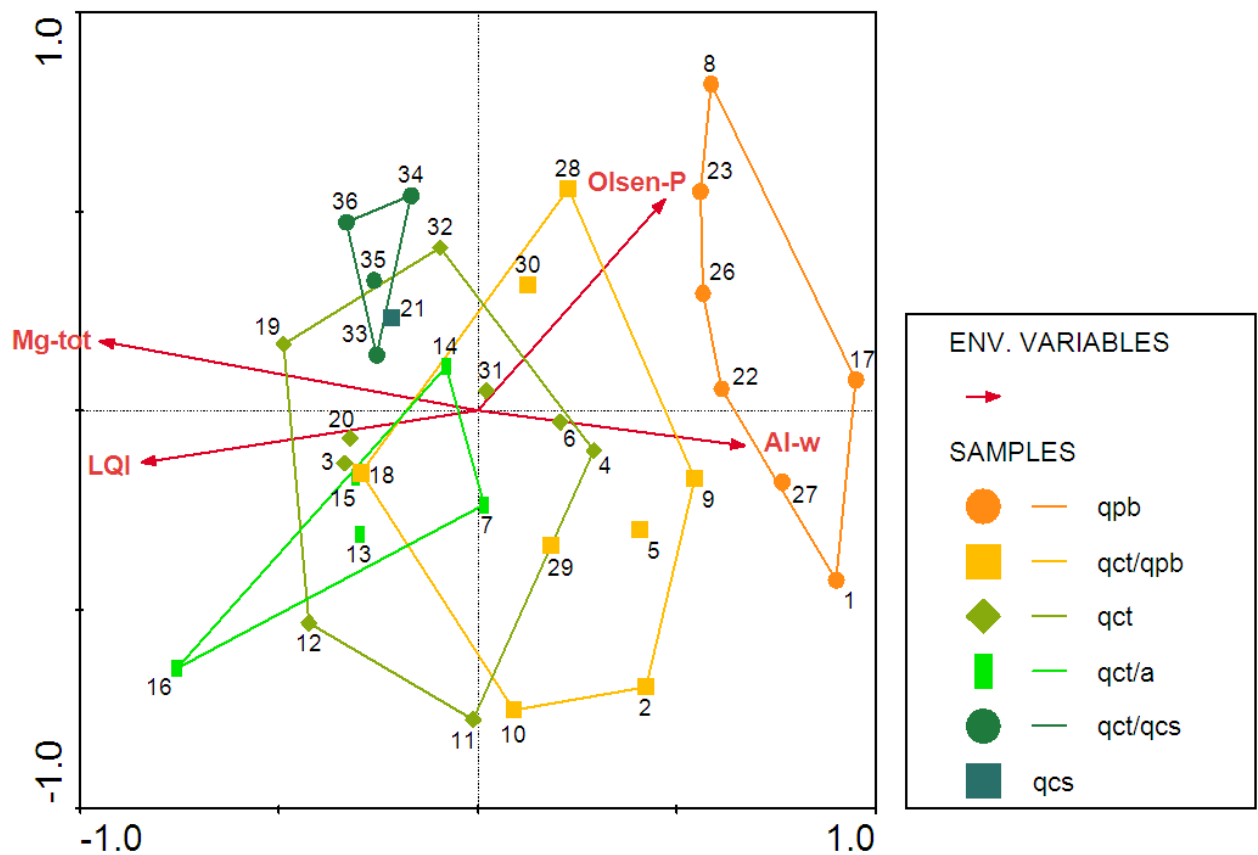


qpb	Beuken-Eikenbos
qct/qpb	Eiken-Haagbeukenbos met Witte klaverzuring
qct	Eiken-Haagbeukenbos; typische vorm
qco	Eiken-Haagbeukenbos met kalkplanten
qct/q	Eiken-Haagbeukenbos met Daslook
qca	Eiken-Haagbeukenbos met Stijve naaldvaren

Figuur 4f. Veranderingen in de vegetatiezonering in het Savelsbos. Aangegeven is de totale oppervlakte die door de verschillende bostypen wordt ingenomen in 1955 en 2009. De bostypen zijn gerangschikt naar hun plek in de hellinggradiënt (zie tabel 3a).

4.3.2 Verklarende factoren

De CCA-analyse van de in de transecten in het Savelsbos gemaakte vegetatieopnamen geeft aan dat drie factoren het meest “verklarend” zijn voor de variatie in soortensamstelling. Dit zijn: het totale magnesiumgehalte van de bodem (als maat voor de basenhuishouding), het aluminiumgehalte van de waterextractie van de bodem (als maat voor de zuurgraad), het voor planten beschikbare fosforgehalte (Olsen-P) en tot slot de kwaliteit van het strooisel (LQI; zie § 4.2.4). Het bijbehorend ordinatiediagram wordt gegeven in Figuur 4g. De eerste twee factoren beschrijven in feite dezelfde factor namelijk zuurgraad/basenstatus.



qpb	Beuken-Eikenbos
qct/qpb	Eiken-Haagbeukenbos met Witte klaverzuring
qct	Eiken-Haagbeukenbos; typische vorm
qco	Eiken-Haagbeukenbos met kalkplanten
qct/q	Eiken-Haagbeukenbos met Daslook
qca	Eiken-Haagbeukenbos met Stijve naaldvaren

Figuur 4g. Ordinatiediagram van de Canoco-bewerkingen (CCA) van de vegetatieopnamen in de transecten in het Savelsbos.

4.4 Bosflora

In deze paragraaf worden de resultaten besproken van het onderzoek naar de veranderingen in de soortensamenstelling van het Eiken-Haagbeukenbos in Zuid-Limburg vanaf de periode dat er nog sprake was van een actief middelhoutbeheer (1930 - 1960) tot op heden.

4.4.1 Structuurbepalende soorten

Tabel 4c. Voorkomen van soorten bomen, struiken en klimplanten in de Zuid-Limburgse hellingbossen in drie perioden (1930 tot heden; alleen Eiken-Haagbeukenbossen).

Periode Aantal opnamen	1930-1959 114		1960-1989 80		1990-2009 164		Afname > 25% Afname > 10% Toename > 10% Toename > 25%	
	P (%)	KB	P (%)	KB	P (%)	KB		
Bomen								
Fraxinus excelsior	92	2b	88	3	87	3	Gewone es	
Quercus robur	87	2a	58	2a	47	2b	Zomereik	
Carpinus betulus	68	1	50	2b	46	2b	Haagbeuk	
Prunus avium	67	2m	64	2a	55	2a	Zoete kers	
Acer pseudoplatanus	49	+	69	2a	68	2a	Gewone esdoorn	
Ulmus minor	40	2a	20	r	10	2a	Gladde iep	
Fagus sylvatica	23	1	12	1	19	+	Beuk	
Betula pendula	17	+	39	1	18	2a	Ruwe berk	
Populus x canescens	11	+	9	1	1	1	Canadapopulier	
Betula pubescens	9	+	20	1	8	2a	Zachte berk	
Tilia cordata	7	+	15	4	7	2a	Winterlinde	
Acer platanoides	4	+	4	+	12	+	Noordse esdoorn	
Quercus petraea	3	+	11	1	2	+	Wintereik	
Struiken								
Corylus avellana	97	3	92	2b	86	2a	Hazelaar	
Cornus sanguinea	84	1	31	1	13	+	Rode kornoelje	
Crataegus monogyna	64	+	35	+	37	+	Eenstijlige meidoorn	
Euonymus europaeus	51	+	12	+	13	+	Kardinaalsmuts	
Sambucus nigra	44	+	76	2a	73	2m	Gewone vlier	
Sorbus aucuparia	36	+	44	+	33	+	Wilde lijsterbes	
Viburnum opulus	36	+	19	+	9	+	Gelderse roos	
Salix caprea	32	+	6	+	1	r	Boswilg	
Ribes uva-crispa	28	+	16	+	17	+	Kruisbes	
Rosa arvensis	27	+	21	+	5	+	Bosroos	
Acer campestre	26	+	11	+	15	+	Spaanse aak	
Ribes rubrum	25	+	11	+	22	+	Rode bes	
Prunus spinosa	24	+	5	+	2	+	Sleedoorn	
Rosa canina	21	+	9	+	1	r	Hondsroos	
Prunus padus	14	+	1	2b	7	+	Vogelkers	
Crataegus laevigata	12	+	1	1	5	+	Tweestijlige meidoorn	
Sambucus racemosa	11	+	20	+	9	+	Trosvlier	
Ilex aquifolium	2	+	4	+	14	+	Hulst	
Klimplanten								
Hedera helix	85	1	71	2a	88	2a	Klimop	
Lonicera periclymenum	41	+	38	+	18	+	Wilde kamperfoelie	
Clematis vitalba	40	+	29	2a	14	2m	Bosrank	
Bryonia dioica	11	+	1	+	.	.	Heggerank	
Solanum dulcamara	4	+	10	+	2	+	Bitterzoet	

P: presentie, d.w.z. voorkomen van soort in opnamen van een tijdvak (%); KB: karakteristieke bedekking, d.w.z. gemiddelde bedekkingswaarde bepaald over opnamen waarin soort aanwezig is.












































Tabel 4d geeft de veranderingen weer in het voorkomen van de structuurbepalende soorten: bomen, struiken en klimplanten. Opvallend is dat sinds de periode rond WO II de diversiteit in houtgewassen en klimplanten enorm is afgenomen. In feite zijn slechts drie soorten substantieel toegenomen: Gewone esdoorn, Gewone vlier en Hulst, een ontwikkeling die aansluit bij de landelijke trend.

4.4.2 Bos- en kalkplanten

In Tabel 4e en 4f worden de veranderingen in voorkomen weergegeven voor twee soortgroepen die in het kader van deze studie van bijzonder belang zijn: bosplanten en kalkindicatoren. Opvallend is in de eerste plaats dat de overlap tussen beide categorieën gering is. Slechts een beperkt aantal van de in de Zuid-Limburgse hellingbossen voorkomende kalkindicatoren kan ook als echte bossoort worden aangemerkt. Het zijn daarentegen merendeels halfschaduwsoorten die bij langdurig lichtgebrek uit hetsysteem verdwijnen. De achteruitgang van deze groep is dan ook niet verrassend. De dramatische achteruitgang van de “echte” bosplanten is dat wel. Dit is een zeer verontrustende ontwikkeling omdat met name de groep van de “oud-bossoorten”, veelal door beperkte dispersie-mogelijkheden zich slechts moeizaam opnieuw zal kunnen vestigen (zie ook § 4.4.3).

Tabel 4e. Voorkomen van niet-boutige bossoorten in de Zuid-Limburgse hellingbossen in drie perioden. Alleen soorten die in tenminste één van de onderscheiden tijdvakken voorkwam met een presentie van 10% of meer zijn opgenomen.

Periode	1930-1959		1960-1989		1990-2009		Afname > 25%	Afname > 10%	Toename > 10%	Toename > 25%
	Aantal opnamen	Hogere planten	Mossen	P (%)	KB	P (%)				
		114	87	80	50	164	82			
	Oud-bossoort	P (%)	KB	P (%)	KB	P (%)	KB			
Kruidlaag										
	Actaea spicata	14	+	19	+	10	+	Christoffelkruid		
	Adoxa moschatellina	71	1	52	1	37	1	Muskuskruid		
	Allium ursinum	14	3	12	+	5	b	Daslook		
	Anemone nemorosa	63	1	39	a	29	a	Bosanemoon		
	Arum maculatum	62	1	71	+	53	+	Gevlekte aronskelk		
	Athyrium filix-femina	27	+	41	+	29	+	Wijfjesvaren		
	Brachypodium sylvaticum	71	+	15	1	15	1	Boskortsteel		
	Campanula trachelium	22	+	22	+	9	+	Ruig klokje		
	Carex sylvatica	81	+	29	+	18	+	Boszegge		
	Circaea lutetiana	36	+	32	+	24	1	Groot heksenkruid		
	Convallaria majalis	27	+	26	+	9	+	Lelietje-van-dalen		
	Deschampsia cespitosa	58	+	31	+	15	+	Ruwe smele		
	Dryopteris carthusiana	4	+	14	+	18	+	Smalle stekelvaren		
	Dryopteris dilatata	7	+	14	r	24	+	Brede stekelvaren		
	Dryopteris filix-mas	51	+	62	+	37	+	Mannetjesvaren		
	Festuca gigantea	23	+	4	+	1	a	Reuzenzwenkgras		
	Fragaria vesca	32	+	9	+	2	+	Bosaardbei		
	Galium odoratum	25	a	20	1	13	1	Lievelouwebedstro		
	Geum urbanum	83	+	32	+	39	+	Geel nagelkruid		
	Lamium galeobdolon	78	a	68	a	49	m	Gele dovenetel		

Vervolg Tabel 4e: Niet-houtige bosplanten.								
Listera ovata	40	+	24	+	17	+	Grote keverorchis	
Luzula pilosa	47	+	21	+	10	+	Ruige veldbies	
Luzula sylvatica	11	+	9	r	5	+	Grote veldbies	
Lysimachia nemorum	10	+	1	+	1	r	Boswederik	
Melica uniflora	25	+	5	+	6	m	Eenbloemig parelgras	
Mercurialis perennis	6	+	28	1	9	1	Bosbingelkruid	
Milium effusum	78	1	76	+	57	+	Bosgierstgras	
Myosotis sylvatica	35	+	6	+	2	+	Bosvergeet-mij-nietje	
Oxalis acetosella	48	1	26	1	23	m	Witte klaverzuring	
Paris quadrifolia	46	+	35	+	30	+	Eenbes	
Phyteuma spicatum	16	+	10	r	1	+	Rapunzel	
Poa nemoralis	81	1	20	+	13	+	Schaduwgras	
Polygonatum multiflorum	90	+	79	+	66	+	Gewone salomonszegel	
Potentilla sterilis	42	+	2	r	.	.	Aardbeiganzerik	
Primula elatior	69	1	34	1	16	+	Slanke sleutelbloem	
Ranunculus auricomus	29	+	11	+	10	+	Gulden boterbloem	
Ranunculus ficaria	69	1	42	1	30	a	Speenkruid	
Rumex sanguineus	29	+	2	+	1	r	Bloedzuring	
Sanicula europaea	32	+	12	1	4	+	Heelkruid	
Scrophularia nodosa	61	+	25	+	9	+	Knopig helmkruid	
Senecio ovatus	26	+	18	+	12	+	Schaduwkruiskruid	
Silene dioica	17	+	4	+	5	+	Dagkoekoeksbloem	
Stachys sylvatica	72	+	31	+	22	+	Bosandoorn	
Stellaria holostea	55	1	10	m	10	1	Grootbloemmuur	
Veronica montana	10	+	4	+	6	+	Bosereprijs	
Viola odorata	17	+	8	1	9	+	Maarts viooltje	
Viola reichenbachiana	75	1	44	+	20	+	Donkersporig bosviooltje	
Viola riviniana	39	+	18	+	8	+	Bleeksporig bosviooltje	
Moslaag								
Atrichum undulatum	68	1	46	1	38	+	Groot rimpelmos	
Dicranella heteromalla	5	+	24	+	20	+	Pluisjesmos	
Eurhynchium hians	1	+	34	1	39	1	Kleisnavelmos	
Eurhynchium praelongum	66	1	68	1	63	+	Fijn snavelmos	
Eurhynchium pumilum	15	1	10	1	6	+	Klein snavelmos	
Eurhynchium striatum	43	1	28	1	30	1	Geplooid snavelmos	
Fissidens bryoides	7	+	.	.	10	1	Gezoomd vedermos	
Mnium hornum	40	+	62	1	52	+	Gewoon sterremos	
Mnium marginatum	.	.	10	r	.	.	Rood sterremos	
Plagiochila asplenioides	11	+	4	+	.	.	Groot varentjesmos	
Plagiomnium undulatum	40	+	20	1	20	+	Gerimpeld boogsterremos	
Plagiothecium denticulatum	13	+	10	+	7	+	Glanzend platmos	
Plagiothecium nemorale	13	+	40	m	16	+	Groot platmos	
Pseudotaxiphyllum elegans	3	1	12	m	10	+	Gewoon pronkmos	
Thamnobryum alopecurum	7	a	8	+	24	1	Struikmos	

P: presentie, d.w.z. voorkomen van soort in opnamen van een tijdvak (%); KB: karakteristieke bedekking, d.w.z. gemiddelde bedekkingswaarde bepaald over opnamen waarin soort aanwezig is. Indeling oud-bossoorten: vaatplanten: naar Peterken & Game (1984), Wulf (1997) en Honnay et al. (1998); mossen: naar Bijlsma (ongepubl.).

Tabel 4f. Voorkomen van kalkindicatoren in de Zuid-Limburgse hellingbossen in drie perioden.

Periode	1930-1959		1960-1989		1990-2009		Afname 10%	Verdwenen	Nieuw	Toename > 10%
Aantal opnamen	114		80		164					
Hogere planten	87		50		82					
Mossen										
Bossoort	P (%)	KB	P (%)	KB	P (%)	KB				
Struiklaag:										
Ligustrum vulgare	5	+	5	1	4	+	Wilde liguster			
Rosa arvensis	27	+	21	+	5	+	Bosroos			
Rosa rubiginosa s.l.	2	+	2	+	.		Egelantier			
Kruidlaag:										
Aquilegia vulgaris	3	+	.		1	r	Wilde akelei			
Arabis hirsuta s. hirsuta	.		.		1	r	Ruige scheefkelk			
Berberis vulgaris	1	+	.		1	r	Zuurbes			
Bromopsis ramosa	3	+	.		1	+	Ruwe dravik / Bosdravik			
Campanula persicifolia	1	+	.		.		Prachtklokje			
Carex caryophylla	.		.		1	r	Voorjaarszegge			
Carex digitata	1	1	1	1	1	a	Vingerzegge			
Carex flacca	.		.		2	1	Zeegroene zegge			
Cephalanthera damasonium	4	+	1	+	.		Bleek bosvogeltje			
Daphne mezereum	4	+	5	+	1	r	Rood peperboompje			
Dipsacus fullonum	1	+	.				Grote kaardenbol			
Dipsacus pilosus	.		.		1	+	Kleine kaardenbol			
Hypericum hirsutum	5	+	4	+	2	+	Ruig hertshooi			
Hypericum montanum	2	+	.		.		Berghertshooi			
Inula conyzae	2	+	.		.		Donderkruid			
Lonicera xylosteum	1	+	.		.		Rode kamperfoelie			
Neottia nidus-avis	1	+	.		.		Vogelnestje			
Ophrys insectifera	2	+	1	+	.		Vliegendorchis			
Orchis mascula	7	+	2	a	1	r	Mannetjesorchis			
Orchis militaris	4	+	4	+	1	+	Soldaatje			
Orchis purpurea	7	+	6	1	4	r	Purperorchis			
Origanum vulgare	3	+	.		1	+	Wilde marjolein			
Platanthera chlorantha	9	+	6	+	1	+	Bergnachtorchis			
Polygonatum odoratum	1	+	.				Welriekende salomonszegel			
Primula veris	7	+	1	1	.		Guldensleutelbloem			
Ranunculus polyanthemos	5	+	1	+	.		Kalk- en Bosboterbloem			
Vincetoxicum hirundinaria	1	+	.		.		Witte engbloem			
Viola hirta	11	1	1	1	1	+	Ruig viooltje			
Moslaag (terrestrisch):										
Brachythecium glareosum	1	+	.		.		Kalkdikkopmos			
Campyl. chrysophyllus	1	1	.		.		Kalkgoudmos			
Ctenidium molluscum	2	+	2	+	2	+	Kammos			
Dicranella schreberiana	.		.		1	+	Hakig greppelmos			
Eurhynchium hians	1	+	34	1	39	1	Kleisnavelmos			
Eurhynchium pumilum	15	1	10	1	6	+	Klein snavelmos			
Eurhynchium schleicheri	1	1	6	1	1	+	Kalksnavelmos			
Fissidens adianthoides	2	+	.		.		Groot vedermos			
Fissidens incurvus	.		2	+	.		Gekromd vedermos			
Fissidens taxifolius	29	+	20	+	32	+	Kleivedermos			
Mnium marginatum	.		10	r	.		Rood sterremos			
Pellia endiviifolia	.		.		1	+	Gekroesd plakkaatmos			

Vervolg Tabel 4f: Kalkindicatoren.							
Plagiochila asplenioides	11	+	4	+	.		Groot varentjesmos
Plagiothecium cavifolium	.		2	1	4	+	Lössplatmos
Rhytidiadelphus triquetrus	2	1	.		.		Pluimstaartmos
Thamnobryum alopecurum	7	a	8	+	24	1	Struikmos

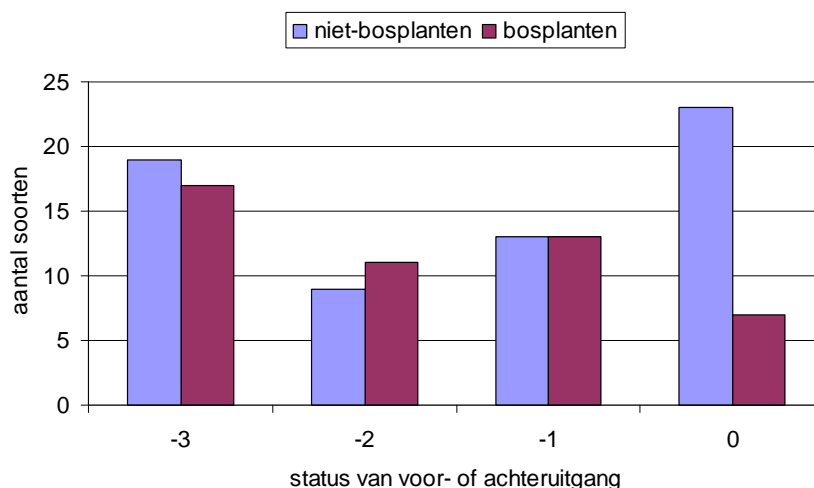
P: presentie, d.w.z. voorkomen van soort in opnamen van een tijdvak (%); KB: karakteristieke bedekking, d.w.z. gemiddelde bedekkingswaarde bepaald over opnamen waarin soort aanwezig is.

4.4.3 Plantstrategieën en -attributen

In deze paragraaf worden de veranderingen in soortensamenstelling van het Eiken-Haagbeukenbos over dezelfde drie perioden bekenen. Anders dan in de voorgaande paragrafen bekijken wij hier de veranderingen van de volledige soortensamenstelling maar tegen de achtergrond van indelingen naar plantstrategieën en -attributen (zie § 2.3.3). Doel is meer inzicht te krijgen in de achtergronden van de hierboven geconstaterde dramatische achteruitgang van de botanische waarden.

Bosplanten versus niet-bosplanten

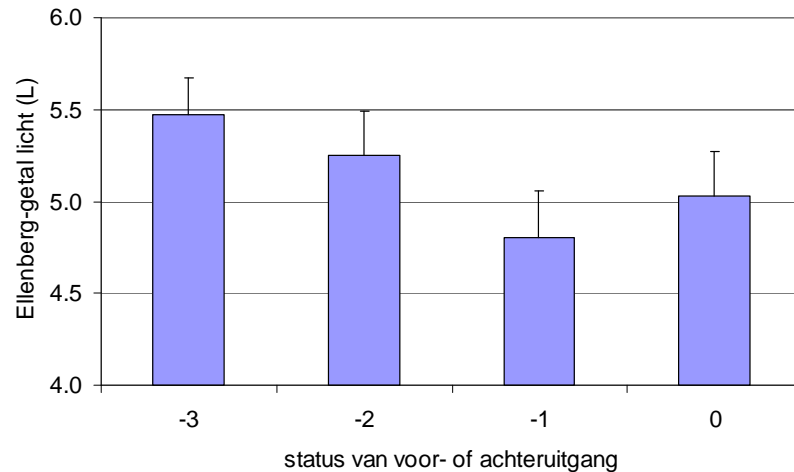
Van de 112 soorten zijn er 48 gecodeerd als typische bosplant (Tabel 4e). De verdeling van bosplanten geeft geen significant verschil te zien tussen statuscategorieën van voor- of achteruitgang (Pearson Chi-Square $p=0.082$). De status=0 (gelijkgebleven of vooruitgegaan) betreft relatief zeer weinig bosplanten (Figuur 4g). Dit bevestigt onze eerdere conclusies met betrekking tot de veranderingen in het voorkomen van bossoorten in de onderzochte periode (§ 4.4.2).



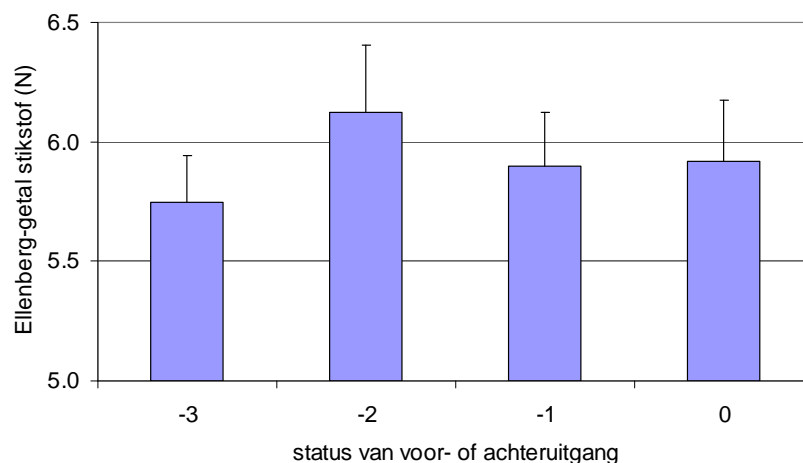
Figuur 4g De verdeling van soorten over de statuscategorieën van voor- of achteruitgang (van -3, sterk achteruitgegaan, tot 0, gelijkgebleven of vooruitgegaan).

Ellenberggetallen (indicatorgetallen voor licht, stikstof en zuurgraad)

Voor (vrijwel) alle soorten worden indicatorwaarden voor licht, stikstof en zuurgraad gegeven door Ellenberg et al. (1991) en Hill et al. (2004). Aangezien deze waarden per soort nogal eens verschillen, is gewerkt met de gemiddelde waarde. Voor de Ellenberg-waarde X (= indifferent) is alleen de Hill-waarde gebruikt.



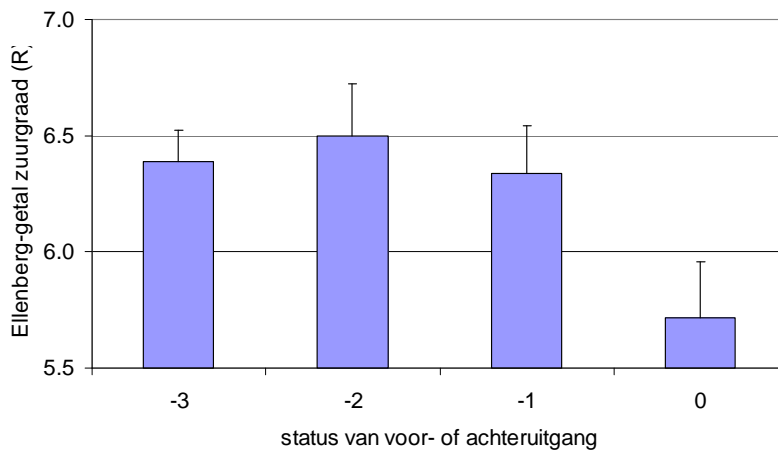
Figuur 4b. Gemiddelde indicatorgetallen (met standaardfout) voor licht (L) voor de statuscategorieën van voor- of achteruitgang (van -3, sterk achteruitgegaan, tot 0, gelijkebleven of vooruitgegaan). Soorten met een laag indicatorgetal voor licht hebben een hoge schaduwtolerantie.



Figuur 4i. Gemiddelde indicatorgetallen (met standaardfout) voor stikstof (N) voor de statuscategorieën van voor- of achteruitgang (van -3, sterk achteruitgegaan, tot 0, gelijkebleven of vooruitgegaan). Soorten met een hoog indicatorgetal voor stikstof indiceren een hoge mate van beschikbaarheid van stikstof.

Het indicatorgetal voor licht (L) verschilt niet significant tussen de statuscategorieën (zie Figuur 4h; ANOVA $p=0.185$). De soorten met een sterke achteruitgang

(status=-3) hebben wel een significant hogere gemiddelde lichtwaarde dan de soorten die minder sterk achteruit zijn gegaan (status=-1)(LSD Multiple Comparisons; $p=0.038$), maar niet ten opzichte van status=0 ($p=0.151$). Ook het Ellenberg-getal voor stikstof verschilt niet significant tussen statuscategorieën (Figuur 4i; ANOVA $p=0.753$). Dit bevestigt onze eerdere conclusies aan de hand van indicatoren voor eutrofiëring (§ 4.2.3). Het indicatorgetal voor zuurgraad (R) verschilt wel significant tussen de statuscategorieën (Figuur 4j; ANOVA $p=0.025$) waarbij de categorie 0 (gelijkgebleven of vooruitgegaan) significant lager (zuurder) is dan de categorieën met soorten die achteruit zijn gegaan (LSD-criterium). Dit bevestigt onze eerdere conclusies aan de hand van de belangrijkste kalkindicatoren (§ 4.4.2).



Figuur 4j. Gemiddelde indicatorgetallen (met standaardfout) voor zuurgraad (R) voor de statuscategorieën van voor- of achteruitgegaan (van -3, sterk achteruitgegaan, tot 0, gelijkgebleven of vooruitgegaan). Soorten met een laag indicatorgetal voor zuurgraad indiceren zure omstandigheden; kalkindicatoren hebben een hoog indicatorgetal.

Tabel 4g. Verwachte en gevonden aantallen soorten met (gegeneraliseerde) CSR-strategieën volgens Grime voor de statuscategorieën van voor- of achteruitgegaan (van -3, sterk achteruitgegaan, tot 0, gelijkgebleven of vooruitgegaan). Groen: competitors komen veel meer voor dan verwacht binnen status=0 (gelijkgebleven of vooruitgegaan); oranje: competitors komen minder voor dan verwacht voor de categorieën met soorten die zijn achteruitgegaan.

			gegeneraliseerde CSR-strategie				Total
			C	CSR	R	S	
status	-3	Count	7	8	7	14	36
		Expected Count	6.5	6.5	7.9	15.1	36.0
	-2	Count	2	4	8	6	20
		Expected Count	3.6	3.6	4.4	8.4	20.0
	-1	Count	1	6	4	14	25
		Expected Count	4.5	4.5	5.5	10.5	25.0
	0	Count	10	2	5	12	29
		Expected Count	5.3	5.3	6.3	12.1	29.0
Total		Count	20	20	24	46	110
		Expected Count	20.0	20.0	24.0	46.0	110.0

C: competitors (concurrentiekrachtige, snelgroeiende, robuuste en meestal overjarige soorten van voedselrijke bodem zonder frequente verstoringen), S: stress-tolerators (langlevende, langzaamgroeiende, meestal overjarige soorten van extreme milieus: voedselarmoede, droogte e.d.), R: ruderals (meestal kortlevende, snelgroeiende soorten van voedselrijke bodem met frequente verstoringen). CSR: gecombineerde strategie.

CSR-strategieën volgens Grime

Voor alle soorten is de CSR-strategie volgens Grime toegekend (Grime et al. 2007) of ingeschat voor de hierin niet-genoemde soorten. Deze strategieën zijn vervolgens generaliseerd naar de basisstrategieën C ('competitors'), S ('stress-tolerators'), R ('ruderals') en CSR. Een analyse op deze grove indeling geeft geen significante verschillen tussen statuscategorieën te zien (Pearson Chi-Square $p=0.060$). Opvallend is wel dat het aantal competitors voor status=0 veel groter is dan verwacht en dat voor de categorieën -1 tot -3 (de soorten die zijn achteruitgegaan) samen dit aantal kleiner is dan verwacht (Tabel 4g).

Clonale en laterale groei

Door Hill et al. (2004) worden soorten geklassificeerd naar clonaliteit. Hun categorieën zijn gegeneraliseerd naar 0 (geen of weinig vegetatieve verspreiding), Stol (vegetatieve verspreiding met stolonen, op de knopen wortelende uitlopers of wortelende stengeltoppen) of Rhiz (vegetatieve verspreiding met rhizomen of worteluitlopers). Deze grove indeling geeft geen significant verschil te zien tussen statuscategorieën (Pearson Chi-Square $p=0.426$). Door Grime et al. (2007) worden soorten ingedeeld in klassen met meer of minder laterale uitbreiding (zie Tabel 4h voor coderingen). De verdeling van soorten over deze klassen geeft wel een significant verschil tussen statuscategorieën (Pearson Chi-Square $p=0.003$), waarbij een opvallend contrast aanwezig is tussen status=0 (gelijk gebleven of achteruitgegaan) en status=-3 (sterk achteruitgegaan) (tabel 4h): soorten met de mogelijkheid van (sterke) laterale uitbreiding komen meer voor dan verwacht bij status=0 en minder vaak dan verwacht bij status=-3. Soorten met een geringe laterale groei komen veel meer voor dan verwacht bij status=-3 en minder dan verwacht bij status=0.

Tabel 4h. Vervachte en gevonden aantallen soorten in klassen van laterale uitbreiding voor de statuscategorieën van voor- of achteruitgang (van -3, sterk achteruitgegaan, tot 0, gelijkgebleven of vooruitgegaan). De klassen 1-5 zijn: 1 eenjarige soorten, 2 overblijvende soorten met compacte onvertakte rhizomen (pollen/zoden ≤ 100 mm in diameter), 3 idem 100-250 mm in diameter, 4 idem 251-1000 mm in diameter, 5 idem > 1000 mm in diameter). Geel: zie tekst.

			lateral spread					Total
			1	2	3	4	5	
status -3	Count	2	16	6	4	8	36	
	Expected Count	2.3	10.4	3.2	5.2	14.9	36.0	
-2	Count	3	6	3	2	6	20	
	Expected Count	1.3	5.8	1.8	2.9	8.3	20.0	
-1	Count	1	4	0	8	13	26	
	Expected Count	1.6	7.5	2.3	3.7	10.8	26.0	
0	Count	1	6	1	2	19	29	
	Expected Count	1.8	8.4	2.6	4.2	12.0	29.0	
Total	Count	7	32	10	16	46	111	
	Expected Count	7.0	32.0	10.0	16.0	46.0	111.0	

Soorten met een lage statuscategorie hebben weinig geringe mogelijkheden tot laterale groei.

Plantstructuur: plaatsing van de bladen aan de stengel

Planten zonder de mogelijkheid van laterale uitbreiding (ontsnapping) zijn gevoeliger voor strooiselaccumulatie als de bladen (sub)basaal voorkomen (wortelrozetplanten en rozetstengelplanten) dan als de bladen vooral langs de stengel voorkomen (stengelbladplanten) (De Waal & Bijlsma 2003: bijlage 3). Door Grime et al. (2007) wordt een plantattribuut ‘canopy structure’ onderscheiden op grond van de plaatsing van bladen. Hun klassen zijn enigszins samengevoegd (zie Tabel 4i) en geanalyseerd ten opzichte van de statuscategorieën. Hieruit blijkt een zeer significant effect (Pearson Chi-Square $p=0.006$) waarbij voor status=-3 (sterk achteruitgegaan) veel meer soorten dan verwacht een (semi-)basale bladstelling blijken te hebben en veel minder dan verwacht langs de stengel geplaatste bladen. Precies het omgekeerde doet zich voor bij status=0, wat bevestigt dat bladstelling een rol speelt bij het komen en gaan van soorten als gevolg van het dichter en donkerder worden van bossen.

Tabel 4i. Verwachte en gevonden aantallen soorten in klassen van ‘canopy structure’ voor de statuscategorieën van voor- of achteruitgang (van -3, sterk achteruitgegaan, tot 0, gelijkebeleven of vooruitgegaan).

			canopy structure			Total
			B	S	L	
status -3	Count	8	13	15	36	
	Expected Count	4.9	8.2	22.9	36.0	
-2	Count	1	7	12	20	
	Expected Count	2.7	4.5	12.7	20.0	
-1	Count	4	3	18	25	
	Expected Count	3.4	5.7	15.9	25.0	
0	Count	2	2	25	29	
	Expected Count	4.0	6.6	18.5	29.0	
Total	Count	15	25	70	110	
	Expected Count	15.0	25.0	70.0	110.0	

De klassen zijn: B bladen basaal (rozet of liggende stengel), S bladen semi-basaal (stengels rechtopstaand maar met de grootste bladen nabij de basis) en L (stengels rechtopstaand, bladen verspreid langs de stengel stand). Geel: zie tekst.

Regeneratieve strategie

Door Grime et al. (2007) worden soorten ingedeeld naar regeneratieve strategie, waaronder soorten met een langlevende zaadbank, soorten die elk jaar uit zaad regenereren, soorten die zich door windverspreide zaden verspreiden e.d. of met combinaties van deze kenmerken. Een eerste analyse op grond van gegeneraliseerde klassen voor regeneratieve strategie geeft geen significant verschil tussen statuscategorieën te zien (Pearson Chi-Square $p=0.082$). Het aantal zaadbanksoorten voor status=-3 is wel groter dan verwacht; voor status=0 is het omgekeerde het geval. Voor windverspreide soorten geldt dat voor status=-3 het aantal kleiner en voor status=0 juist groter is dan verwacht. Een nadere analyse lijkt hierom veelbelovend.

5 Effecten van herstelbeheer

5.1 Bosstructuur

Op diverse plaatsen worden hellingbossen hersteld vanuit een lang niet meer beheerd hakhout met overstaanders. De beste voorbeelden daarvan vinden we in het Gerendal en de Schaelsberg, waarbij opvalt dat het herstelbeheer op verschillende wijzen vorm wordt gegeven. Dit geeft een enigszins experimenteel karakter aan het herstelbeheer.



Figuur 5a. Perceel op de Schaelsberg met relatief veel oude overstaanders en een zeer weinig jonge overstaanders.

De variatie in omlooptijd, perceelgrootte en kroonbedekking van de overstaanders kan als volgt worden gekarakteriseerd:

- Normaal gesproken worden de percelen in beide bossen elke 7-15 jaar gekapt, maar door het tijdelijk staken van het beheer waren er in 2003, het jaar dat het herstelbeheer opnieuw ter hand werd genomen, diverse percelen al meer dan 15 jaar niet meer gekapt.

- De oppervlakte van de gekapte percelen varieert in beide bossen ongeveer van 0,1 tot 1 ha.
- De kroonbedekking varieert ongeveer van 10 tot 40%.

Bij oude overstaanders gaat het om allerlei soorten die deels zijn aangeplant. Met name Zomereik en Es zijn daarbij talrijk, gevolgd door Zoete kers, Berk, Spaanse aak, Beuk en Haagbeuk.

Zoals gebruikelijk in een hakhoutbos zijn staken op veel plaatsen massaal aanwezig. Dit zijn hier niet-klimmende houtige planten die na de laatste kapbeurt zijn uitgegroeid, zowel als gevolg van het uitgroeien van gekapte stobben als van opslag uit zaden. Bij oude stobben gaat het vooral om Hazelaar en Es, terwijl Gewone esdoorn, Iep, Zoete kers, Berk, Spaanse aak en Haagbeuk in veel lagere dichtheden aanwezig zijn. Beuk en Eik groeien vrijwel niet meer uit nadat ze zijn afgezet. Jonge opslag betreft voornamelijk Es en Gewone esdoorn. Met de opeenvolgende kapcycli zijn er sinds de herintroductie van het middenbosbeheer in 1976 grote aantallen nieuwe stobben aan het ontstaan uit deze jonge opslag.

Bosrank en Braam zijn in beide bossen vooral dominant aanwezig op plaatsen waar weinig staken zijn. Zo vullen ze als het ware de gaten op in de stakenstructuur. Klimop is schaduwtoleranter en kan de bodem ook bedekken waar veel staken aanwezig zijn.



Figuur 5b. Een perceel op een zuidhelling op de Schaelsberg zonder oudere overstaanders. Bosrank is tot dominantie is gekomen, de uitgroei van stobben wordt sterk gehinderd en de bosontwikkeling wordt sterk vertraagd.

Toetsing aan de beheerprincipes van het middelhout

Bij het evalueren van het herstelbeheer is het van belang om een referentie te kiezen voor de gewenste bosstructuur die moet worden nagestreefd. Het is niet duidelijk welk referentiebeeld is gebruikt bij de beslissingen over te nemen beheermaatregelen in het verleden. Dit is niet alleen plaats-afhankelijk geweest, maar ook veranderende opvattingen in de tijd hebben hier ongetwijfeld een rol gespeeld. We zullen ons hier dan ook beperken door een vergelijking te maken tussen uitgevoerde maatregelen met de beheerprincipes van het middelhout (zie hiervoor § 3.2.1). Dan valt een aantal zaken op:

In het middelhout moet gezorgd worden voor een regelmatige verjonging van de bovenetage (de reserve). Dit is lang niet altijd gebeurd (zie Figuur 5a). Als gevolg hiervan veroudert de boomlaag en ontstaat een versimpelde bosstructuur met duidelijk twee lagen. Op sommige plaatsen zijn zelfs niet eens meer overstaanders aanwezig zodat er alleen nog een hakhoutlaag overblijft (zie bijvoorbeeld Figuur 5b).



Figuur 5c. Perceel op de flank van het Gerendal met oudere overstaanders van eik en een nieuwe generatie overstaanders van vooral es. Op de voorgrond een brandplek.

In het middelhout moet er voor worden gezorgd dat de boomkronen van de reserve geen te grote bedekking vormen. Op een aantal plaatsen lijkt de kroonbedekking te groot, waardoor de ondergroei minder vitaal kan opgroeien. Dit heeft vooral consequenties voor de overleving van de hakhoutstoven. Op veel plaatsen zou meer

moeten worden ingegrepen in het stamtal van de oudere reserve (gecombineerd met het sparen van jonge bomen bij het afzetten van de onderlaag).

Nieuwe overstaanders ontstaan momenteel uitsluitend door het sparen (promoveren) van oude staken tijdens de kapbeurt, wat tot gevolg heeft dat het in de praktijk voornamelijk Es betreft. Op termijn zal dit leiden tot een verschuiving in de boomsoortensamenstelling. Voor het handhaven van een gevarieerde boomsoortensamenstelling lijkt het noodzakelijk om soorten als eik en zoete kers bij te planten (en te verzorgen).

5.2 Bodem

5.2.1 N-mineralisatie en -immobilisatie

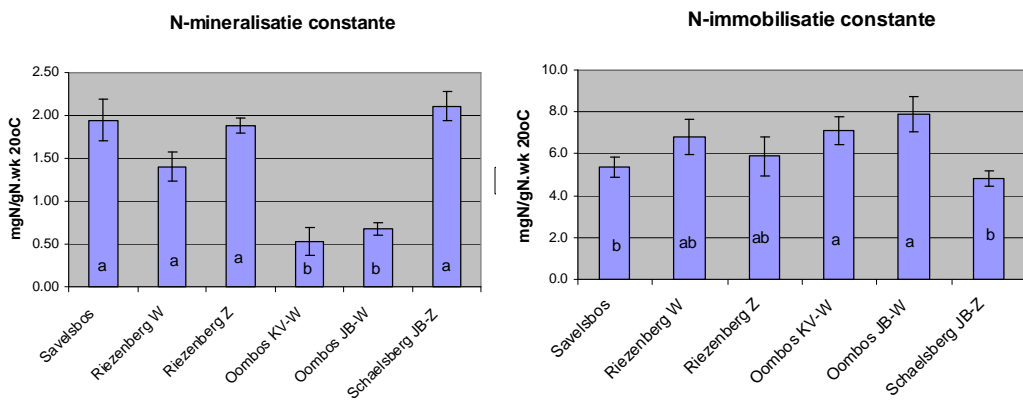
In Tabel 5a zijn de resultaten van de N-mineralisatie en N-immobilisatie metingen en berekeningen en enkele algemene bodemkarakteristieken gegeven. In Figuur 5d t/m 5f zijn de resultaten grafisch weergegeven.

Tabel 5a. Gemiddelden en standaardfouten van pH, organisch stofgehalte, bulkgewicht en diverse N-parameters in de onderzochte beheersvakken op de verschillende locaties.

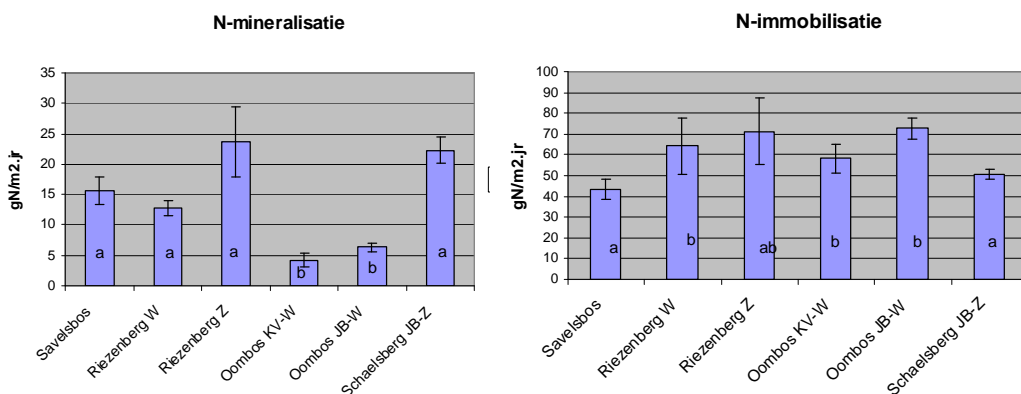
Studiegebied	pH-KCl	Organische stofgehalte	N-totaalgehalte	Netto N-mineralisatie	Bruto N-mineralisatie	Netto- / Bruto N-mineralisatie	Droog bulkgewicht	Netto N-mineralisatie	Bruto N-mineralisatie	N-immobilisatie	Netto N-mineralisatie	N-immobilisatie	N-depositie
		%	mg/100g	mg N/kg.wk			kg/dm ³	Constante (mgN/gN.wk)			g/m ² .jr		
	Gemiddelden												
BB	7.0	8.1	360.7	7.0	105.9	0.066	1.005	1.95	29.29	12.70	18.6	121.5	3.26
RW	7.0	10.8	457.3	8.5	149.4	0.043	1.127	1.40	32.86	15.02	18.7	198.1	3.26
RZ	7.2	10.4	485.9	0.5	146.6	0.063	0.893	1.88	31.01	13.63	20.2	146.8	3.26
OK	6.9	10.3	464.9	2.4	143.0	0.018	1.293	0.53	30.59	14.77	8.4	238.0	3.26
OJ	7.0	9.1	427.8	2.9	146.5	0.020	1.091	0.68	34.31	16.47	8.4	206.3	3.26
SB	7.1	7.8	408.3	8.5	112.1	0.076	0.892	2.11	27.76	11.77	20.1	112.1	3.26
	Standaardfout												
BB	0.0	0.2	9.2	0.9	11.3	0.004	0.025	0.24	2.76	1.2	2.2	10.8	
RW	0.0	1.0	39.1	0.4	20.4	0.004	0.110	0.17	3.89	1.8	2.2	19.8	
RZ	0.0	1.9	91.3	1.5	23.0	0.007	0.099	0.09	3.79	1.9	0.7	20.0	
OK	0.1	0.4	13.0	0.7	14.0	0.006	0.049	0.16	2.16	1.2	2.5	31.2	
OJ	0.0	0.3	12.9	0.3	14.3	0.003	0.060	0.07	3.56	1.8	1.1	31.9	
SB	0.0	0.4	23.1	0.5	2.2	0.004	0.022	0.16	1.88	0.8	1.0	1.8	

BB: Bertenberg (Savelsbos); RW: Riesenbergs-west; RW Riesenbergs-zuid; OK: Oombos-kapvlakte; OJ: Oombos: jong bos; SB: Schaelsberg.

De N-mineralisatie-constanten in de percelen van het Oombos zijn significant lager dan die in de overige percelen (Figuur 5d). Kennelijk is de N-mineralisatie-constante in bossen die niet of pas voor de eerste maal zijn teruggezet hoger dan in bossen die al meerdere kapcycli hebben doorgemaakt. Dit geldt echter niet voor de verruigde kapvlakte van de Schaelsberg. De N-immobilisatie-constante van de Schaelsberg is bovendien significant lager dan die in de opstanden van het Oombos. De verschillen tussen Oombos en Schaelsberg (beide meerdere malen teruggezet) zou kunnen berusten op verschillen in expositie (Oombos: west; Schaelsberg: zuid). Tussen de twee recent en voor de eerste maal gekapte proefgebieden op de Riesenberg, eveneens met een west- en een zuidexpositie, konden overigens geen significante verschillen worden aangetoond. In het Oombos is ook geen verschil aantoonbaar tussen het bos dat recent is teruggezet en dat een aantal jaren geleden is teruggezet en waar zich alweer een struiklaag heeft ontwikkeld.



Figuur 5d. N-mineralisatie- en -immobilisatieconstanten in de verschillende beheersvakken op de onderzochte locaties. Significantie in verschillen zijn aangegeven met verschillende letters

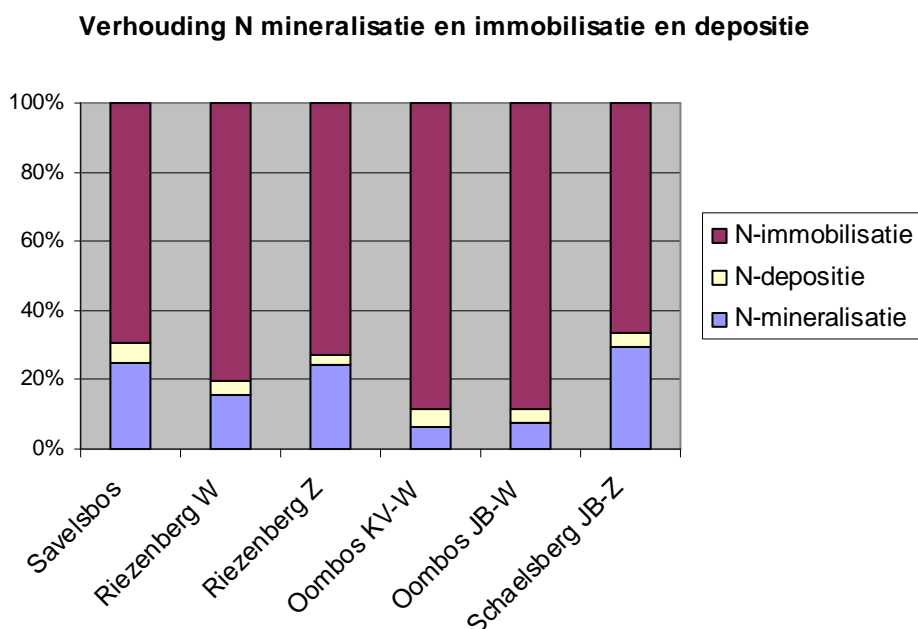


Figuur 5e. Jaarlijkse netto N-mineralisatie en N-immobilisatie in de verschillende beheersvakken op de onderzochte locaties. Significantie in verschillen zijn aangegeven met verschillende letters.

Ook de jaarlijkse hoeveelheid N die netto wordt gemineraliseerd is in het Oombos significant lager dan in de overige bospercelen (Figuur 5e). De jaarlijkse N-immobilisatie is in het Oombos daarentegen juist groter dan in de proefvlakken op de Bertenberg (Savelsbos) en de Riesenberg. De N-immobilisatie op de Schaelsberg is significant lager dan in het Oombos, maar niet afwijkend van de Bertenberg.

De hoeveelheid stikstof die wordt geïmmobiliseerd is in deze hellingbossen ca. een factor 10 groter dan de netto-N-mineralisatie. De jaarlijkse N-depositie bedraagt ca. 32,6 kgN.jr-1 en is daarmee een factor 3 tot 7 kleiner dan de jaarlijkse N-mineralisatie in de bosbodem.

In Figuur 5f is de verhouding tussen netto N-mineralisatie en N-immobilisatie weergegeven in relatie tot de jaarlijkse N-depositie.



Figuur 5f. Verhouding tussen N-mineralisatie, N-immobilisatie en N-depositie in de onderzochte bossen.

5.2.2 Stikstof-balansen

N-voorraden en N-afvoer

In Tabel 5b zijn de resultaten weergegeven van de berekening van de stikstofvoorraden en de via het beheer afgevoerde voorraden uit de onderzochte opstanden. De N-voorraad in de ondergrondse biomassa is hierbij buiten beschouwing gelaten, omdat niet bekend is of en hoeveel daarvan is achtergebleven na de start van het hakhoutbeheer.

Tabel 5b. Huidige N-voorraden en via hakhoutbeheer afgevoerde hoeveelheden stikstof sinds ca. 1970.

	N-voorraad (kg/ha)					N-afgevoerd via biomassa (kg/ha)		
	Boomlaag	Struiklaag	Biomassa	Bodem (0-10)	Totaal	Boomlaag	Struiklaag	Totaal
Savelsbos	2473	28	2500	5437	7937	0	0	0
Riesenberg W	27	1	28	7734	7762	2406	398	2804
Riesenberg Z	26	5	31	6510	6541	2406	398	2804
Oombos JB	304	58	362	7001	7363	2228	245	2474
Oombos KV	152	2	154	9016	9170	2380	368	2748
Schaelsberg	51	2	53	5465	5518	2482	368	2849

In de Limburgse hellingbossen blijkt een totale stikstofvoorraad van tussen de 5.5 en 9.2 ton stikstof per hectare te zijn opgeslagen. In een onbeheerd oud bos, zoals het Savelsbos, is ongeveer 32% van de stikstof opgeslagen in de biomassa, waarvan ongeveer 1% in de struiklaag. In het rigoureuus beheerde jonge Oombos ligt nog slechts ca. 5% in de biomassa opgeslagen. Sinds de herintroductie van het hakhoutbeheer in het Oombos blijkt tussen de 2900 en 3000 kgN/ha over een periode van ca. 30 jaar te zijn afgevoerd.

Stikstofaanvoer

Tabel 5c. Depositie van stikstof, netto N-mineralisatie (i.e. N-beschikbaarheid) en N-immobilisatie over een balansperiode van 10 of 30 jaar, de verhouding tussen netto N-mineralisatie en immobilisatie en het aandeel van atmosferische depositie in de bruto N-mineralisatie resp. in de netto N-mineralisatie voor de vegetatie

	N-depositie		Netto N-mineralisatie		N-immobilisatie		N-min./ N-immob.	Aandeel N-depositie in	
	kgN/ha							bruto N-min.	netto N-min.
	10 jr	30 jr	10 jr	30 jr	10 jr	30 jr		%	%
Savelsbos	326	978	1570	4710	4349	13047	0.36	0.05	0.17
Riesenberg W	326	978	1274	3822	6438	19314	0.20	0.04	0.20
Riesenberg Z	326	978	2372	7115	7136	21408	0.33	0.03	0.12
Oombos JB	326	978	633	1252	7274	17521	0.09	0.04	0.34
Oombos KV	326	978	417	1898	5840	21823	0.07	0.05	0.44
Schaelsberg	326	978	2228	6685	5045	15134	0.44	0.04	0.13

In Tabel 5c zijn de berekende hoeveelheden stikstof weergegeven die via depositie of mineralisatie beschikbaar komen in een periode van 10 jaar (=1 hakhout cyclus) of die door bodemorganismen zijn vastgelegd (immobilisatie). Daarnaast geeft een balansperiode van 30 jaar de hoeveelheden aan die sinds de start van het hernieuwde hakhoutbeheer zijn ontstaan.

Uit Tabel 5c blijkt dat over een balansperiode de N-depositie lager is dan de hoeveelheid N die beschikbaar is voor de vegetatie (netto N-min), die op zijn beurt weer lager is dan de hoeveelheid N die beschikbaar is voor het bodemleven (N-immob). Het gevoerde beheer heeft een belangrijke invloed op de verhouding tussen netto N-mineralisatie en N-immobilisatie. Op de kapvlakte in het Oombos is de netto N-mineralisatie zeer laag, waarschijnlijk omdat door hakhoutbeheer makkelijk afbreekbaar organisch materiaal is afgevoerd (zie elders). Het bodemleven immobiliseert veel van de stikstof waarschijnlijk in de vorm van moeilijk afbreekbaar materiaal. Op de Schaelsberg met een zuidexpositie komt deze geïmmobiliseerde stikstof weer beschikbaar, waarschijnlijk door hitte stress (zie elders).

Het aandeel van de N-depositie in de totale hoeveelheid N die beschikbaar komt voor de vegetatie ($N_{dep}/(N_{dep} + \text{netto N-min})$) varieert tussen 12% en 44%. Ten opzichte van de totale hoeveelheid N-mineralisatie (bruto N-min) blijkt het aandeel N-depositie 5% of minder te zijn.

N-balansen

Tabel 5d geeft de resultaten van berekeningen van de jaarlijkse N-balans voor de verschillende opstanden. Per plantcompartiment is gespecificeerd hoeveel N wordt opgenomen uit de bodem en hoeveel er op jaarbasis via hakhoutbeheer wordt geoogst. De uit de bodem opgenomen stikstof is de bodem 'in' gekomen via N-leverantie (netto N-mineralisatie) en N-depositie. Verondersteld is dat de stikstof die via jaarlijkse bladval of afsterven van de kruidachtige vegetatie weer de bodem in komt tot uiting komt via de N-leverantie (netto N-mineralisatie). De balans is berekend als het verschil van wat de bodem inkomt (depositie en leverantie) en wat er uitgaat (opname en oogst). Daarnaast is een balans opgenomen van het verschil in netto N-mineralisatie en N-opname. Bij de balansberekeningen is tussen de opstanden geen onderscheid gemaakt in N-vastlegging door de kruidlaag en door de wortels. Ook de N-depositie is gelijk verondersteld.

Bij de balansberekening van het Oombos doet zich het probleem voor dat direct na een kapbeurt de struiklaag een geringe bedekking heeft (bedekking kapvlakte 20%), maar na 10 jaar vrijwel gesloten kan zijn (bedekking jong bos 95%). Dit is opgelost door over de balansperiode een gemiddelde bedekking van 50% aan te houden. De jaarlijkse plantopname in de kapvlakte en het jonge bos zijn daardoor in Tabel 5d identiek.

Tabel 5d. Jaarlijkse stikstofbalans van de bodem onder de verschillende opstanden in Limburgse hellingbossen tijdens een hakhoutcyclus.

Proefvlak	Bodem uit						Bodem in			Balans		
	Opname door planten					Kap	Som	N-dep	netto N-min	Som	Bodem In – Uit	netto Nmin – Nopname
	Stamhout	hakhout	blad	kruiden	wortels							
kgN/ha/jr						kgN/ha/jr			kgN/ha/jr			
Savelsbos	21	6	76	20	2	0	124	33	157	190	66	33
Riesenberg W	1	1	3	20	2	6	32	33	127	160	128	95
Riesenberg Z	1	2	4	20	2	6	35	33	237	270	235	202
Oombos KV	1	2	38	20	2	6	69	33	42	74	5	-28
Oombos JB	2	12	38	20	2	6	80	33	63	96	17	-16
Schaelsberg	1	1	6	40	2	0	50	33	223	255	206	173

Riesenberg (westexpositie)

In de Riesenberg W is recent rigoreus gekapt, waardoor zowel de boomlaag als de struiklaag een zeer geringe bedekking hebben. Hierdoor wordt er momenteel zeer weinig N vastgelegd in stamhout, hakhout en bladerdek. Door de recente 1-malige kap is zeer veel stikstof, dat in de afgelopen 65 jaar in het bossysteem was geaccumuleerd, via 'oogst' afgevoerd (zie tabel 2). In de gestarte eerste hakhoutcyclus wordt na 10 jaar voor het eerst weer geoogst. Op jaarbasis wordt daarbij 6 kgN afgevoerd. De totale jaarlijkse afvoer uit de bodem bedraagt 32 kgN en is daarom veel lager dan in het Savelsbos. Anderzijds is daardoor het overschot aan N (128 kg) veel groter dan in het Savelsbos. Dit overschot is voor ca. 25% afkomstig van N-depositie. Omdat er vrijwel geen boom- en struiklaag is, wordt er weinig N opgenomen, terwijl de N-leverantie groot is. Er wordt 95 kgN meer door netto N-mineralisatie geleverd dan er wordt opgenomen. Verwacht mag worden dat het N-verlies in een dergelijk recent gekapt bos door bv. uitspoeling vrij groot is.

Riesenberg (zuidexpositie)

In de Riesenberg Z is de som van de stikstof die de bodem uitgaat via plantopname en oogst vergelijkbaar met Riesenberg W. De netto N-mineralisatie is er echter aanzienlijk groter, wat waarschijnlijk een effect is van de zuidexpositie. Er komt daardoor 235 kgN meer de bodem in dan er door opname en oogst verdwijnt. Er wordt daardoor 202kg N meer door netto N-mineralisatie geleverd dan er wordt opgenomen. Ook hier zijn de N-verliezen in deze beginfase dus groot.

Oombos (kapvlakte)

In het Oombos wordt sinds enkele decennia een hakhoutbeheer gevolgd. In de recente kapvlakte is inmiddels de 3e kapcyclus uitgevoerd. Dit is een kale vlakte met een geringe bedekking van boom- en struiklaag. De struiklaag heeft nog een geringe bedekking van 20%. Volgens de balansberekening op basis van een gemiddelde bedekking van 50% over een periode van 10 jaar (10 jaars cyclus) wordt er op jaarbasis 6 kg N via oogst afgevoerd. Wellicht als gevolg van het beheer (zie elders) is

de netto N-mineralisatie er laag. Er komt 5 kg N meer de bodem in dan er via opname en oogst uit verdwijnt. De N-leverantie (42 kg) is lager dan de N-opname (74 kgN). Dankzij de N-depositie is er toch voldoende voor de N-vraag. Bij een verdere terugdringing van de N-depositie gaat de bodem via het hakhoutbeheer verschrallen.

Oombos (jong bos)

In deze opstand is een iets groter boombedekking aanwezig en heeft het hakhout zich inmiddels bijna gesloten met een bedekking van 95%. Volgens de balansberekening op basis van een gemiddelde bedekking van 50% over een periode van 10 jaar (10 jaars cyclus) wordt er op jaarbasis 6 kg N via hakhout afgevoerd. De netto N-mineralisatie (63 kgN) is iets groter dan in de kapvlakte (mogelijk als gevolg van de accumulatie van makkelijk afbreekbaar labiele organische stof, afkomstig van gevallen blad). Er komt daardoor 17 kg N meer de bodem in dan eruit verdwijnt. N-leverantie en N-opname zijn nog niet helemaal in balans. Bij een terugdringing van de N-depositie tot ca 17kg N/ha zal de bodem hier kunnen gaan verschrallen.

Schaelsberg

Op de Schaelsberg is zowel de struik- als de boomlaag sterk gereduceerd. De kruidlaag is sterk verruigd en heeft een meer dan volledige bedekking. Verondersteld is dat in deze verruigde kruidlaag de N-opname het dubbele bedraagt van de overige opstanden. De netto N-mineralisatie is zeer hoog, waardoor er aanzienlijk meer N de bodem inkomt dan er uit verdwijnt: N-verrijking. De invloed van de N-depositie op deze verrijking is gering en bedraagt ca. 16%. De N-leverantie door de bodem is aanzienlijk groter dan de vraag. Ook hier mag verwacht worden dat dit N-overschot (173 kg N) via uitspoeling of runoff zal verdwijnen uit het systeem.

5.3 Vaatplanten

5.3.1 Aantal jaren na de laatste kapbeurt

Hoewel boskruiden vooraf geselecteerd werden op hun aanwezigheid gedurende de gehele kapcyclus van het middenbosbeheer, werd er desondanks een negatieve correlatie met het aantal jaren na de laatste kapbeurt gevonden in het Oombos (Tabel 5e). Op de Schaelsberg werd overigens eenzelfde negatieve correlatie gevonden, maar deze was statistisch gezien niet significant. Een verklaring voor dit verband is dat voor een deel van de bosplanten geldt dat zij weliswaar niet verdwijnen als soort, maar dat het aantal exemplaren wel afneemt gedurende de kapcyclus. Voor beide bossen geldt echter dat de overige kruiden een veel sterkere negatieve correlatie vertonen met het aantal jaren na de laatste kapbeurt, zoals op voorhand te verwachten was omdat de kruidachtige planten hierop in twee groepen waren ingedeeld. De gevonden negatieve correlaties wijzen erop dat veel kruidachtige planten op den duur verdwijnen als het middenbosbeheer gestaakt zou worden en alternatieve actieve beheervormen uitblijven. Dit wordt bevestigd door de sterke

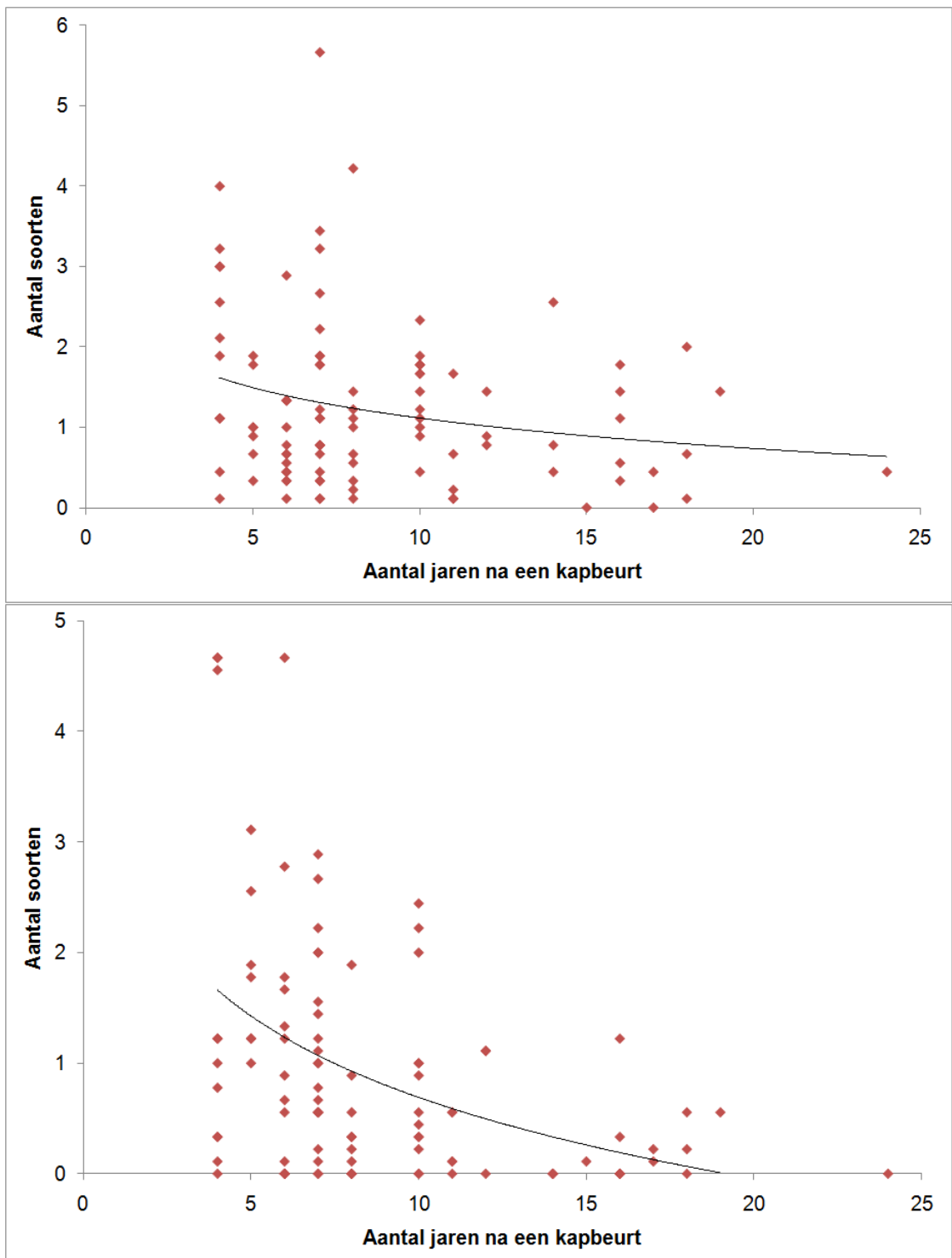
achteruitgang van de botanische diversiteit in de Zuid-Limburgse hellingbossen die werd waargenomen in de decennia na het staken van het middenbosbeheer in de vijftiger jaren (De Kroon, 1986; Cortenraad & Mulder, 1989).

Tabel 5e. Resultaten van correlatie van het aantal soorten boskruiden en overige kruiden met de andere parameters.

Oombos Schaelsberg	Boskruiden (aantal soorten)	Overige kruiden (aantal soorten)
Aantal jaren na de laatste kapbeurt	- 0,36 * ns	- 0,43 *** - 0,35 *
Afstand rand kapvlakte (m)	ns ns	ns ns
Overstaanders (% bedekking)	ns + 0,69 **	ns ns
Staken > 2 m (% bedekking)	ns ns	- 0,52 *** - 0,66 ***
Staken < 2 m (% bedekking)	ns ns	+ 0,43 *** ns
Bosrank (% bedekking)	ns ns	+ 0,29 * + 0,73 ***
Braam (% bedekking)	ns ns	ns ns
Klimop (% bedekking)	ns ns	ns ns
Strooisel (% bedekking)	ns - 0,35 *	- 0,48 *** ns

De Pearson correlatie coëfficiënt voor het Oombos is steeds boven die voor het Schaelsbergerbos weergegeven. Alleen significante correlaties zijn weergegeven, met * ($p < 0,05$), ** ($p < 0,01$) en *** ($p < 0,005$), ns = geen significante correlatie.

Uit dit onderzoek blijkt echter dat zelfs voor boskruiden in de situatie van 2002 geldt dat er een negatieve correlatie is met het aantal jaren na de laatste kapbeurt. Figuur 5g laat zien dat zelfs voor de relatief goed aan schaduw aangepaste groep bosplanten geldt dat er sprake is van een afname in diversiteit vanaf ongeveer 10 jaar na de laatste kapbeurt. Verlenging van de gebruikelijke omlooptijd van 7-15 jaar zou dus tot gevolg hebben dat boskruiden zouden gaan afnemen in het middenbos. Zoals verwacht is de relatie van overige kruiden met het aantal jaren na de laatste kapbeurt nog veel sterker. Toch betekent dit niet automatisch dat deze groep soorten een nog kortere kapcyclus nodig heeft om zich te kunnen handhaven in het middenbos, want in tegenstelling tot veel boskruiden beschikken veel van de overige kruiden over een zaadvoorraad in de bodem waarmee zij zich in de late fase van de kapcyclus kunnen handhaven in het ecosysteem (Brown & Oosterhuis, 1981).



Figuur 5g. Het aantal boskruiden (boven) en overige kruiden (onder) per opname-eenheid (40 × 40 cm) uitgezet tegen het aantal jaar na de laatste kapbeurt die is uitgevoerd in de proefvlakken (Oombos en Schaelsbergerbos gezamenlijk weergegeven). De opname-eenheden maken deel uit van een reeks in 1997 ingerichte permanente proefvlakken van 4×4 m (zie § 2.5.2).

5.3.2 Afstand tot de rand van de kapvlakte

In beide bossen werd geen correlatie tussen kruidachtige planten en de kortste afstand tot de rand van de kapvlakte, d.w.z. tot het pad of het aangrenzend hakhoutperceel, gevonden (Tabel 5e). Aangezien randeffecten dus van weinig of geen belang blijken te zijn is het ook niet aannemelijk dat de grootte van de kapvlakte veel invloed heeft op de diversiteit in deze groep planten. Andere beheerparameters blijken van groter belang te zijn dan de perceelgrootte. Voor het middenbosbeheer betekent dit dat binnen de huidige grenswaarden van 0,1 tot 1 ha, het voor kruidachtige planten weinig of niets uitmaakt of er brede of smalle percelen ineens worden gekapt. Overigens geldt voor mossen wel dat de relatie tussen strooiselbedekking en de nabijheid van overstaanders van belang is voor de soortsdiversiteit (§ 5.4.1).

5.3.3 Overstaanders

In het Schaelsbergerbos werd een positieve correlatie gevonden tussen overstaanders en boskruiden (Tabel 5e). Ook in het Oombos werd een positieve correlatie gevonden, maar deze was niet significant. Overstaanders overschaduwden de ondergroei en remmen op die manier de kieming, groei en reproductie van kruiden en struiken. Daar staat echter tegenover dat planten in de ondergroei door deze schaduw ook beschermd kunnen worden tegen uitdroging in perioden van hevige droogte. Dat juist op de droge zuidhelling van de Schaelsberg een positieve correlatie wordt gevonden tussen boskruiden en overstaanders is dan ook goed te verklaren. Juist bosplanten zijn goed aangepast aan de schaduw en worden hier door de overstaanders beschermd tegen uitdroging. Op de noordwestelijk geëxponeerde helling van het Oombos zal droogte minder een rol spelen. De overige kruiden zijn minder goed aangepast aan schaduw en zullen daardoor eerder negatief gecorreleerd zijn met overstaanders. In beide bossen werd inderdaad een negatieve correlatiecoëfficiënt gevonden maar was deze niet significant.

Hoewel het gevonden verband het belang van overstaanders laat zien voor boskruiden, valt uit het geringe aantal proefvlakken (slechts 15 in het Schaelsbergerbos) niet goed af te leiden wat de optimale kroonbedekking is. Dat er sprake zal zijn van een optimale kroonbedekking valt echter wel te verwachten, want bij een lage kroonbedekking zullen met name boskruiden nadeel ondervinden van droogte, terwijl bij een hoge kroonbedekking met name de overige kruiden nadeel zullen ondervinden van de schaduw. Om dezelfde reden valt ook te verwachten dat op de droge zuidhelling van de Schaelsberg een hogere kroonbedekking optimaal zal zijn dan op de noordwesthelling van het Oombos. Om te achterhalen wat de optimale kroonbedekking is, is echter een specifiek op de invloed van overstaanders gerichte studie nodig.

Niet alleen de dichtheid van overstaanders is overigens van belang voor kruidachtige planten in de ondergroei, maar ook de soortensamenstelling. Voor onder andere orchideeën vervullen overstaanders nog een andere belangrijke rol. Veel orchideeën

zijn voor hun voortbestaan sterk afhankelijk van mycorrhizaschimmels in de bodem (Kuyper, 2004; Baar & Ozinga, 2007). Voor een deel van deze soorten geldt dit met name in het eerste levensstadium, maar andere soorten zijn gedurende hun gehele levenscyclus sterk afhankelijk van het onttrekken van voedingsstoffen aan bomen via ectomycorrhiza's. Het gaat hierbij vooral om Vogelnestje en soorten van de geslachten Bosvogeltje (*Cephalanthera*) en Wespenorchis (*Epipactis*). Deze orchideeën worden dan ook opvallend vaak aangetroffen onder Beuk (Weeda *et al.* 1994, Kreutz 1992), in mindere mate in de buurt van Eik, Haagbeuk, Berk en Hazelaar. Juist deze houtige soorten hebben veel ectomycorrhiza's. In beide bossen betreffen veel oude overstaanders Eik, Beuk en Haagbeuk, terwijl nieuwe vooral ontstaan door staken van Es te promoveren. Als op den duur overstaanders als Beuk op deze manier verdwijnen uit het bos, dan zullen daarmee ook de daarvan afhankelijke orchideeën verdwijnen. Dit verlies kan alleen voorkomen worden door deze soorten net als in het traditionele beheer weer aan te planten na een kapbeurt, want er zijn geen staken of jonge bomen voorhanden om deze te promoveren tot overstaander.

5.3.4 Staken en houtige klimmers

Er werd geen enkele significante correlatie gevonden tussen de diversiteit in boskruiden enerzijds en de bedekking door staken of lianen anderzijds (Tabel 5e). Dit betekent echter niet dat staken en lianen geen invloed uitoefenen op bosplanten. Dat er geen significante correlatie werd gevonden is namelijk goed te verklaren door een combinatie van twee factoren: (1) De bedekking door lianen bleek zelf sterk negatief gecorreleerd te zijn met de bedekking door staken: Bosrank en Braam waren in beide bossen negatief gecorreleerd (voor $p < 0,005$) met staken hoger dan 2 meter, Klimop was alleen significant negatief gecorreleerd in het Oombos. Waar weinig staken aanwezig zijn domineren deze lianen dus de vegetatie, waar staken de vegetatie domineren zijn juist weinig of geen lianen aanwezig. (2) Staken en lianen hebben ongeveer in dezelfde mate invloed op boskruiden in de ondergroei. Hierdoor ondervinden boskruiden dezelfde invloed (schaduw, concurrentie om voedingsstoffen, bescherming tegen droogte) in door staken gedomineerde delen als in door lianen gedomineerde delen van het middenbos.

Dat lianen als Bosrank en Braam geen sterkere negatieve invloed hebben op kruidachtige planten dan staken is op zichzelf een resultaat dat van groot belang is voor het middenbeheer. Tot voor kort werd aangenomen dat de massale opslag van Bosrank, Braam, Klimop en ruigtekruiden na een kapbeurt tot gevolg zou hebben dat orchideeën en andere kruidachtige planten verdwijnen uit het middenbos (De Kroon 1986, Kreutz & Dekker 2000). Met name om die reden is in 1998 besloten om tijdelijk te stoppen met het middenbosbeheer. In tegenstelling tot wat werd aangenomen laten de resultaten van dit onderzoek juist zien dat boskruiden zich ongeveer net zo goed kunnen handhaven in de dichte begroeiingen van Bosrank en Braam als in delen met een goed ontwikkelde stakenstructuur. Ook Klimop blijkt geen duidelijke negatieve rol te spelen in een actief beheerd middenbos, dit in tegenstelling tot de hellingbossen waar het middenbosbeheer al lange tijd gestaakt is (De Kroon 1986). De overige kruiden zijn zelfs positief gecorreleerd met Bosrank in

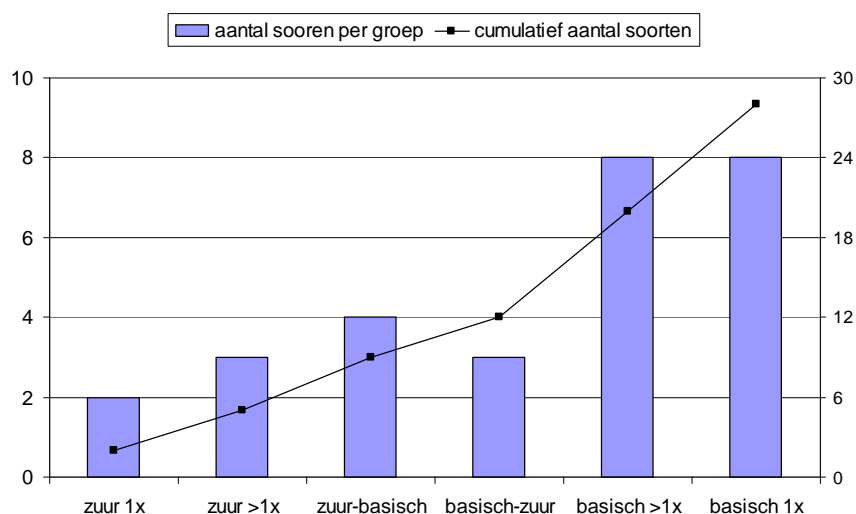
beide onderzochte bossen, hetgeen betekent dat de diversiteit in deze groep kruiden dus zelfs duidelijk hoger is in delen van het middenbos met veel van deze lianen. De overige kruiden zijn voorts negatief gecorreleerd met de bedekking door staken hoger dan 2 m en in het Oombos positief met de bedekking door staken lager dan 2 m. Net als bij Bosrank bevestigt dit eerdere observaties dat deze kruidachtige planten afnemen met de voortschrijdende successie die optreedt na een kapbeurt: de bedekking door lianen en kleine staken neemt dan eveneens af en de bedekking door grote staken neemt toe (De Kroon 1986).

5.3.5 Strooisel

De bedekking van de bosbodem door strooisel is negatief gecorreleerd met boskruiden in het Schaelsbergerbos en met overige kruiden in het Oombos (Tabel 5e). Ook de twee andere correlaties tussen kruidachtige planten en strooisel waren negatief, maar niet significant. Met name op de Schaelsberg zijn plaatselijk dikke pakketten strooisel aanwezig op zure bodems en onder eiken. De in dit onderzoek gevonden negatieve correlaties laten zien dat strooiselverwijdering zou kunnen leiden tot een hogere diversiteit in kruidachtige planten.

5.4 Mossen

5.4.1 Soortenrijkdom en verdeling over het transect



Figuur 5b. Het aantal mossoorten op de bodem per deel van het transect in het Oombos (zuur/boven vs. basisch/onder) en het cumulatief aantal soorten over het transect. Er is onderscheid gemaakt tussen soorten die 1x of meerdere keren zijn gevonden.

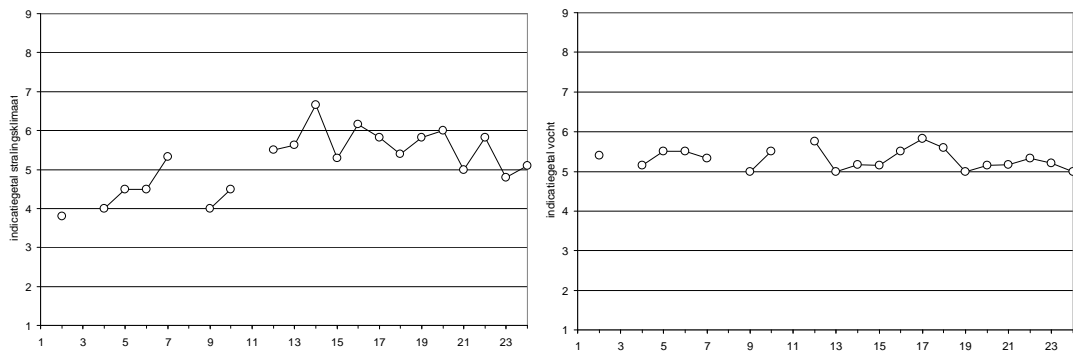
In Tabel 5f zijn de mossoorten in de opnamen gerangschikt naar positie in het transect. In totaal zijn 34 mossoorten aangetroffen waarvan er één alleen op mergel,

twee op doodhoutresten en drie op oude brandplekken. De verdeling van de overige 28 soorten over het transect is weergegeven in Figuur 5h.

In het bovenste, relatief zure deel van het transect komen 12 soorten voor (plots 1-7) waarvan er 3 meer dan 1x en alleen in dit deel van het transect. Dit zijn algemene soorten van humeuze minerale bodem zonder ectorganisch humusprofiel, zoals in steilkantjes en op wortelkluiten.

De overgangszone naar ondiepe kalk (plots 7-12) is zeer soortenarm. Een duidelijke verklaring hiervoor ontbreekt. De combinatie van hoge bedekkingen van de boomlaag en van het strooisel kan de (her)vestiging van mossen na het afzetten van het hakhout belemmerd hebben. Dat deze combinatie zich voordoet in de overgang van zuur naar kalkrijk is dan toeval.

Het kalkrijke onderste deel van het transect (vanaf plot 13, horizontale afstand 57 m; vergelijk Figuur 5h) is aanzienlijk soortenrijker dan het zure deel, met 8 karakteristieke soorten die meer dan 1x voorkomen zijn; 8 soorten zijn er 1x gevonden en 3 soorten hebben voor deze zone een voorkeur (Figuur 5i).



Figuur 5i. De gemiddelde indicatiewaarde voor stralingsklimaat en vocht over het transect in het Oombos (op basis van aanwezigheid).

De indicatiewaarde voor het stralingsklimaat (fig. 4.1.4.5) ligt voor het onderste deel van het transect duidelijk hoger dan het bovenste deel. Dit komt op rekening van soorten die optimaal voorkomen op open, basenrijke bodem of in kalkgrasland, zoals Kleismaragdsteeltje, Braamknikmos, Gewoon parelmos, Kogeltjesmos en Kalkeendagsmos. In het bovenste deel van het transect komen vooral soorten voor van beschaduwde, humeuze bodem, zoals Groot rimpelmos, Gewoon sterrenmos en Gewoon pluisjesmos.

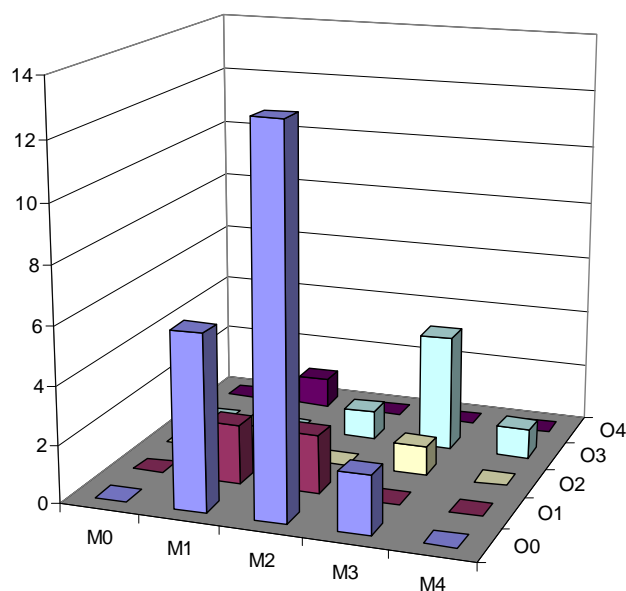
Tabel 5f. De bedekking (in %) van mossen in 1x1 m plots langs het transect in het Oombos, van plateau (plot 1) naar hellingvoet (plot 24). Bedekking 0 staat voor <1% en X voor waarnemingen buiten de plot (op dezelfde hoogte in de helling als de plot). Plots 1-7 betreffen het bovenste, zure deel van het transect. De plots 12-24 het onderste, kalkrijke deel. Groen: karakteristieke soorten per groep die meer dan 1x voorkomen; geel: soorten met een voorkeur voor één van beide groepen.

	plotnummer	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	n			
	horizontale afstand (m, afgerond)	0	5	10	15	19	24	29	33	38	43	47	52	57	61	66	70	75	80	84	89	94	98	103	108				
bodem	<i>Plagiothecium denticulatum</i>		0																							1	Glanzend platmos		
	<i>Brachythecium velutinum</i>				0																						1	Fluweelmos	
	<i>Mnium hornum</i>		3		2	1	X																				4	Gewoon sterrenmos	
	<i>Atrichum undulatum</i>		1		0		X																				3	Groot rimpelmos	
	<i>Bryum microerythrocarpum</i>							0	0																		2	Roestknolknikmos	
	<i>Kindbergia praelonga</i>				3	3	X										0										4	Fijn laddermos	
	<i>Dicranella heteromalla</i>				X	0	0	0						X													5	Gewoon pluïjesmos	
	<i>Fissidens bryoides</i>								0					X													3	Gezooemd vedermos	
	<i>Brachythecium rutabulum</i>		0		1	1	X			1				1													6	Gewoon dikkopmos	
	<i>Eurhynchium striatum</i>		0		0	0				1	0		X		1	0		5	10	30	2	5	5	5		20	16	Geplooid snavelmos	
	<i>Bryum rubens</i>					0							0	1	1	2	0	0	0	0	0	X		5		X	12	Braamknikmos	
	<i>Fissidens taxifolius</i>					0				0			0		0	0	0	0			X	1	1	5	1		12	Kleivedermos	
	<i>Oxyrrhynchium bians</i>												0	0	1	0	0	0	5				5	1			9	Kleinsnavelmos	
	<i>Barbula convoluta</i>												0	0										0		X	4	Gewoon smaragdsteeltje	
	<i>Weissia controversa</i>													X						0						X	3	Gewoon parelmos	
	<i>Barbula unguiculata</i>														0	0					X						3	Kleismaragdsteeltje	
	<i>Didymodon fallax</i>														0							X					2	Kleidubbeltandmos	
	<i>Ctenidium molluscum</i>																0	0	4	30	50	3	10	15	30	30	10	Kammos	
	<i>Fissidens dubius var. mucronatus</i>																0						X				2	Kalkvedermos	
	<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>															X					X	X				X	X	5	Pluimstaartmos
	<i>Brachythecium salebrosum</i>													X													1	Glad dikkopmos	
	<i>Weissia longifolia</i>																X										1	Kogeltjesmos	
	<i>Calliergonella cuspidata</i>																	X		0							1	Gewoon puntmos	
	<i>Ephemerum recurvifolium</i>																						X				1	Kalkeendagsmos	
	<i>Thamnobryum alopecurum</i>																						X				1	Struikmos	
	<i>Oxyrrhynchium pumilum</i>																									2	1	Klein snavelmos	
	<i>Amblystegium serpens</i>																								X		1	Gewoon pluïdraadmos	
	<i>Homalia trichomanoides</i>																									X	1	Spatelmos	
brandplekken	<i>Bryum argenteum</i>															0										1	Zilvermos		
	<i>Bryum dichotomum</i>															0										1	Grofkorrelknikmos		
	<i>Fumaria hygrometrica</i>														0											1	Gewoon krulmos		
doodhoutresten	<i>Bryum capillare</i>											1		X												2	Gedraaid knikmos		
	<i>Hypnum cupressiforme</i>					1				0					0											3	Gesnaveld klauwtjesmos		
mergel	<i>Rhynchostegium murale</i>																								X	1	Muursnavelmos		
	#soorten	0	4	0	6	9	6	3	0	2	3	0	4	9	8	9	7	6	5	6	7	6	6	5	11				

De indicatiewaarde voor vocht (Figuur 5i) geeft geen verloop te zien over het transect. In hoeverre de werkelijke vochtbeschikbaarheid verschilt tussen het deel met diepe en ondiepe kalk, is niet onderzocht. Opmerkelijk is dat Fijn laddermos schaars en vooral in het bovenste deel van het transect voorkomt en dat Geplooid snavelmos het onderste deel met ondiepe kalk domineert. Fijn laddermos stelt hogere eisen aan de vochtbeschikbaarheid (luchtvochtigheid) dan Geplooid snavelmos. Beide soorten groeien in opgaande bossen op basenrijke bodem (oude kleibossen, polderbossen) meestal samen, maar worden in het periodiek open hellingbos qua standplaats uit elkaar getrokken. Ook het voorkomen van Struikmos, Spatelmos en Klein snavelmos is opmerkelijk. Het zijn zeer schaduwtolerante soorten (indicatiegetal 2-3) die kennelijk korte perioden met hoge(re) instraling kunnen overleven in het op het westen geëxponeerde hakhoutbos. Ze komen alleen voor in de hellingvoet en profiteren wellicht van de hogere vochtbeschikbaarheid van het colluviale materiaal.

5.4.2 Ecologische strategieën

De habitatspecificiteit kan worden uitgedrukt als het aantal minerale (M) en organische (O) substraten waarop een soort regelmatig voorkomt (zie § 2.6.3). Dit is voor alle soorten van het transect weergegeven in Figuur 5j. Hieruit blijkt dat er niet één mos is aangetroffen dat alleen op organische substraten voorkomt. Dit is opmerkelijk voor een bossysteem, maar niet opzienbarend gegeven de ligging van het transect.



Figuur 5j. Verdeling van de aantallen mossoorten in het transect in het Oombos naar habitatspecificiteit, uitgedrukt als het aantal minerale (M) en organische (O) substraten waarop een soort regelmatig voorkomt in ons land en het naburig buitenland. De meeste soorten in het transect zijn habitatspecialist: in voorkomen beperkt tot 1 of 2 minerale substraten (M1-M2/O0).

Slechts vier soorten zijn uitgesproken generalist (M3/O3): Fluweelmos, Gedraaid knikmos en Geplooid snavelmos. De grootste groep mossen zijn habitatspecialisten die voorkomen op één (6 soorten) of twee (13 soorten) minerale substraten. Hiertoe behoren zowel soorten uit de zure zone, zoals Groot rimpelmos en Roestknolknikmos, als kalksoorten waaronder Kleivedermos en Kleisnavelmos. Lichtminnende soorten uit deze groep die vooral in open plekken in grazige vegetaties op kalkrijke bodem voorkomen zijn Gewoon parelmos, Kogeltjesmos en Kalkeendagsmos.

De meeste soorten van het transect vormen in ons land vaak of meestal sporenkapsels en kunnen in principe nieuw, geschikt habitat via sporen koloniseren. In Tabel 5g zijn kenmerken van de soorten opgenomen die zelden sporenkapsels vormen (vergelijk Tabel 2h). Al deze soorten zijn tweehuisig en dus voor de vorming van sporenkapsels afhankelijk van mannelijke en vrouwelijke planten in elkaars nabijheid. In hoeverre dit optreedt in het transect is niet bekend. Geplooid snavelmos is in het transect met sporenkapsels aangetroffen en Klein snavelmos kapselt langs het pad in de bovenrand van het Oombos.

Tabel 5g. Kenmerken van de regeneratieve strategie en habitatspecificiteit van de soorten van het transect in het Oombos die zelden sporenkapsels vormen. Zie Tabel 2b voor een toelichting bij de regeneratieve kenmerken. Huisigheid: d=tweehuisig; a=eenhuisig.

soort	regeneratieve strategie						habitat-specificiteit	
	kapsels	huisigheid	sporengroote (µm)	vegetatief-broed	vegetatief-krupend	vegetatief-knol	# minerale substraten	# organische substraten
Roestknolknikmos	++	d	10-12	0	0	+	2	0
Braamknikmos	++	d	8-10	0	0	+	2	0
Gewoon puntmos	++	d	14-25	0	+	0	2	1
Kammos	+	d	12-18	0	+	0	2	0
Geplooid snavelmos	++	d	12-16	0	+	0	3	3
Kalkvedermos	++	da	10-20	0	0	+	2	0
Kleisnavelmos	++	d	10-16	0	+	0	2	0
Klein snavelmos	++	d	12-15	0	+	0	2	0
Pluimstaartmos	+	d	14-22	0	0	0	1	1
Struikmos	++	d	10-16	0	+	0	2	1



Figuur 5k. Enkele scheuten Pluimstaartmos temidden van het dominante Geplooid snavelmos in het kalkrijke deel van transect. In optimaal habitat kan Pluimstaartmos hoge en dichte zoden vormen.



Figuur 5l. Het kalkminnende Kammos kan door zijn kruipende groeiwijze zich lokaal goed handhaven.

Van twee van de soorten uit Tabel 5g zijn recent in ons land geen sporenkapsels meer gevonden, Pluimstaartmos en Kammos. Beide soorten hebben bovendien een smal substratspectrum. Pluimstaartmos heeft verder geen mogelijkheden om zich vegetatief (sterk) uit te breiden (Tabel 5g: vegetatief-broed=0, vegetatief-kruipend=0 en vegetatief-knol=0) en is dus voor lokale overleving afhankelijk van fragmentatie en is hiermee de meest kwetsbare soort in het hellingbos. Hij komt in het onderste

deel van het transect alleen voor als losse stengels (Figuur 5k). Kammos kan zich lokaal goed handhaven door zijn kruipende groeiwijze (Figuur 5l), maar zal grote moeite hebben zich opnieuw te vestigen als hij uit het hellingbos verdwijnt, bijvoorbeeld door langdurige beschaduwing en strooiselaccumulatie. Padranden en mergelbrokken in het bos kunnen dienen als refugium.

5.4.3 Ontwikkeling van de moslaag

Hoe de moslaag van de onderzochte hakhoutfase van het hellingbos zich zal gaan ontwikkelen, is nog niet onderzocht. Hierbij kunnen de eerder afgezette delen inzicht geven. Toch is op grond van de soortenlijst (Tabel 5f) al wel een inschatting te maken van komende veranderingen als gevolg van kroonsluiting. In het zure deel van het transect zullen de meeste van de gevonden soorten wel aanwezig blijven zolang er minerale bodem in de vorm van steilkantjes beschikbaar blijft. Het zijn overwegend redelijk schaduwtolerante soorten, behalve Roestknolknikmos die bovengronds zal verdwijnen en terugvallen in de diasporenbank (broedknollen) in afwachting van de volgende hakhoutcyclus. In het onderste, kalkrijke deel van het transect zullen Klimop, Geplooid snavelmos en, op zeer oppervlakkige mergel, Kammos de kruid- en moslaag gaan domineren. Ook uitgesproken schaduwtolerante soorten, zoals Struikmos en Spatelmoss kunnen weer toenemen. Kortlevende, weinig concurrentiekrachtige soorten zullen bovengronds verdwijnen maar deels aanwezig blijven in de diasporenbank (zoals Kalkeendagsmos). Wellicht kunnen sommige soorten overleven op boven de moslaag uitstekende mergelbrokken, zoals Kalkvedermos. Eenhuizige soorten zonder diasporenbank zullen zich bij een volgende kapcyclus makkelijk kunnen hervestigen uit bronnen buiten het bos, zoals Kleismaragdsteeltje en Gewoon parelmos.

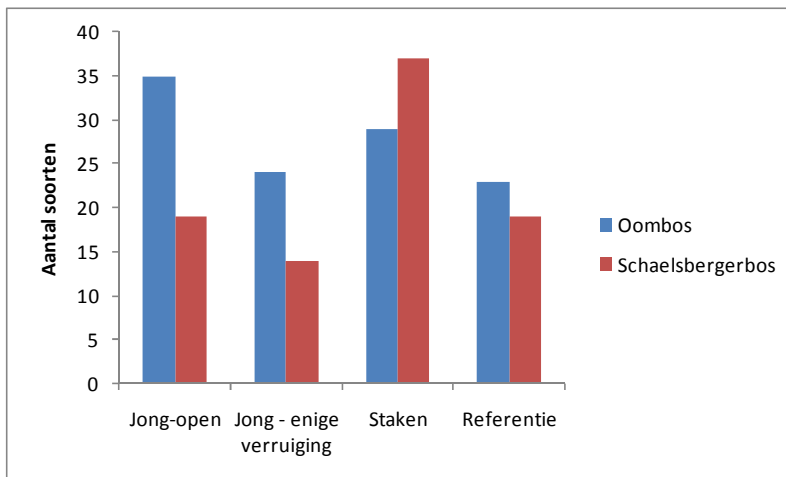
5.5 Vlinders

5.5.1 Nachtvlinders

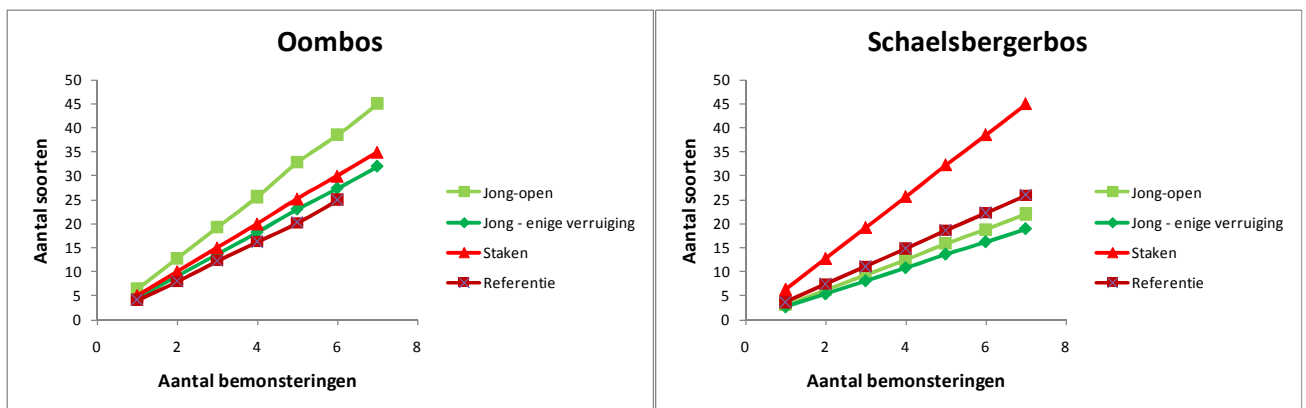
Totaal aantal soorten

Er zijn 314 individuen van 96 soorten nachtvlinders waargenomen. De meeste soorten werden slechts op 1 datum gevangen en met weinig exemplaren, waardoor er een sterke correlatie is tussen het aantal soorten en het aantal vlinders ($r=0,97$ over de 8 locaties).

Het aantal soorten was in het Oombos het hoogst op de jonge kapvlakte, maar in het Schaelsbergerbos het hoogst in de stakenfase (Figuur 5m). Dit wordt bevestigd door de accumulatiecurves van de soortenrijkdom (Figuur 5n). De verschillen tussen terreinen en ontwikkelingsstadia waren over het geheel echter niet significant.



Figuur 5m: Waargenomen aantal soorten nachtvinders na 6 vangstrondes.



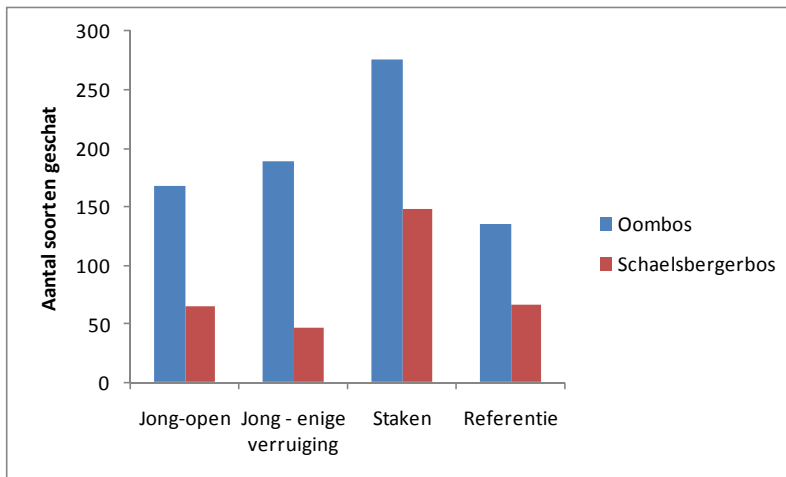
Figuur 5n: Cumulatieve soortenrijkdom van nachtvinders in het Oombos (links) en het Schaelsbergerbos (rechts) bij toenemend aantal bemonsteringen.

Geschatte soortenrijkdom

De waargenomen soortenrijkdom bedroeg slechts 22 % (11-30%) van de geschatte soortenrijkdom: deze varieerde tussen 47 en 275 soorten (Figuur 5o). Het aantal benodigde bemonsteringen om 50 % van de soorten te registreren bedroeg 29 (17-59). Opmerkelijk genoeg leveren de schattingen wel significante verschillen in soortenrijkdom op tussen terreinen en ontwikkelingsstadia:

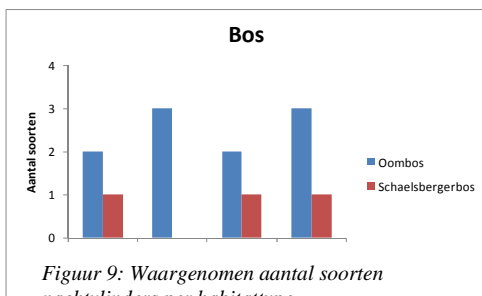
- Het Oombos heeft een hogere geschatte soortenrijkdom op dan het Schaelsbergerbos (192 vs. 81 soorten; $P=0,0062$);

De geschatte soortenrijkdom varieert significant tussen ontwikkelingsstadia en is voor beide bossen het hoogst in de stakenfase (211 vs. 101-118 soorten; $P=0,0449$).

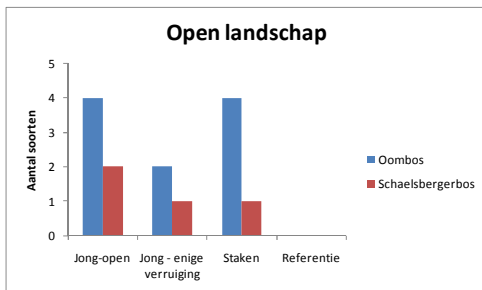
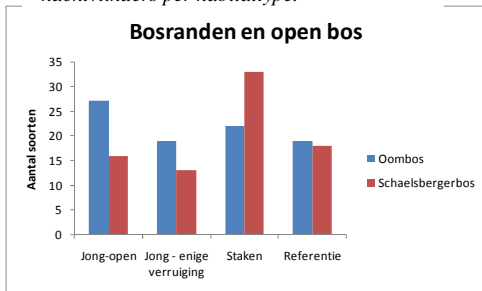


Figuur 5o: Geschatte soortenrijkdom aan nachtvinders (SChao 2).

Verschillen naar habitattypen



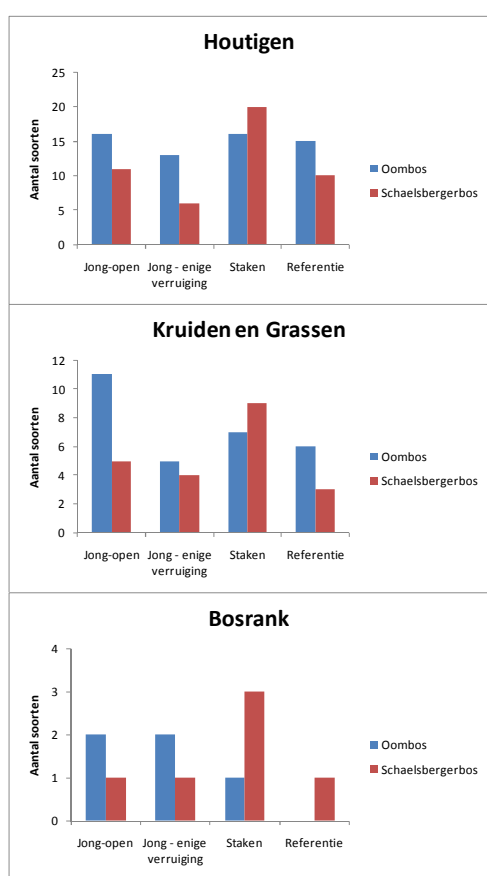
Figuur 9: Waargenomen aantal soorten nachtvinders per habitatype.



Figuur 5p: Waargenomen aantal soorten nachtvinders per habitatype.

Het grootste aantal soorten nachtvlinders is vooral in bosranden en open bossen te vinden. Echte bossoorten waren zeldzaam en vooral tot het Oombos beperkt (verschil tussen terreinen $P=0,0056$). Voor de soorten van bossen en bosranden waren er verder geen duidelijke verschillen tussen ontwikkelingsstadia na kap. Soorten van open vegetatie als graslanden waren echter minder talrijk bij toenemende sluiting van de kroonlaag en waren zelfs geheel afwezig in de ongekapte referenties (Figuur 5p; $P=0,0422$ voor het leeftijdseffect voor soorten van open landschap).

Typische soorten van kalkrijke bosranden waren in het Oombos beperkt tot de twee jonge bosstadia (Bruine bosrankspanner, Egale bosrankspanner en Sporkehoutspanner). In het Schaelsbergerbos waren naast de twee soorten bosrankspanners ook de Wegedoornspanner en de Bosrankdwergspanner aanwezig en met drie soorten waren deze in de stakenfase het best vertegenwoordigd.



Figuur 5q: Waargenomen aantal soorten nachtvlinders in relatie tot belangrijke groepen waardplanten.

Verschillen naar waardplanten

De meeste waargenomen soorten nachtvlinders (49 van de 96) zijn afhankelijk van bomen en struiken als waardplanten, 38 soorten leven als rups van kruiden en grassen en 4 soorten zijn uitsluitend of grotendeels op bosrank aangewezen. De overige 5 soorten leven van (korst)mossen en afgestorven bladeren.

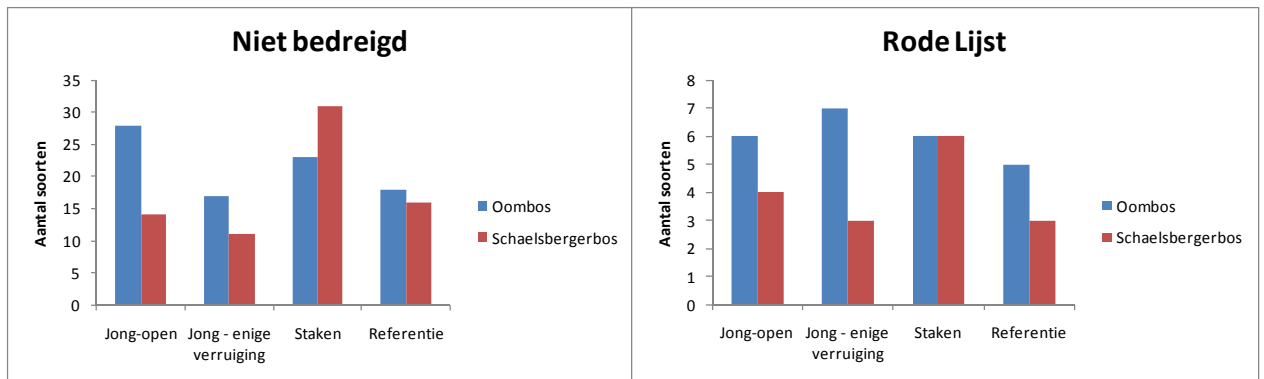
Er waren geen grote verschillen tussen terreinen of ontwikkelingsstadia (Figuur 5q). De bosranksoorten zijn, net als de bosrank zelf, vooral soorten van kalkrijke bosranden.

Verschillen naar Rode Lijst-status

Er zijn in totaal 20 Rode Lijst-soorten waargenomen. Degene met status kwetsbaar, bedreigd en ernstig bedreigd staan genoemd in Tabel 5h, evenals de Zwartrandgrasuil, een soort zonder RL-status waarvan echter maar een paar waarnemingen uit Nederland bekend zijn. Van de RL-soorten zijn er vier ook als aandachtsoort in het Preadvies Hellingbossen opgenomen.

De drie meest bedreigde soorten zijn alle afhankelijk van bosrank en kenmerkend voor het Heuvelland. Deze zijn vooral waargenomen in de stadia buiten de ongekapte referentie. Dit gaat ook op voor de Witvlekbosrandspanner die als status 'kwetsbaar' heeft. Het Wit spannertje is een mogelijke indicator van oude bossen die in beide ongekapte referenties is gezien. De Zwartrandgrasuil is in beide bossen alleen op de jongste kapvlakten gevangen. De aandachtsoort Spaanse vlag (tevens HR II) werd eenmaal in de referentie van het Schaelsbergerbos gevangen, hoewel deze soort eerder kenmerkend is voor bosranden.

Er was geen duidelijk verschil tussen het voorkomen van Rode Lijst-soorten en niet bedreigde soorten nachtvlinders in de verschillende hakhoutstadia (Figuur 5r). Maar wanneer alleen naar de categorieën 'kwetsbaar' of zwaarder bedreigd wordt gekeken, dan is het hoogste aantal RL-soorten in het jongste stadium van het Oombos waargenomen (6 soorten); in het Schaelsbergerbos werden zowel in het jongste stadium als in de stakenfase vier soorten gevangen.



Figuur 5r: Waargenomen aantal soorten nachtvlinders zonder of met Rode Lijst-status.

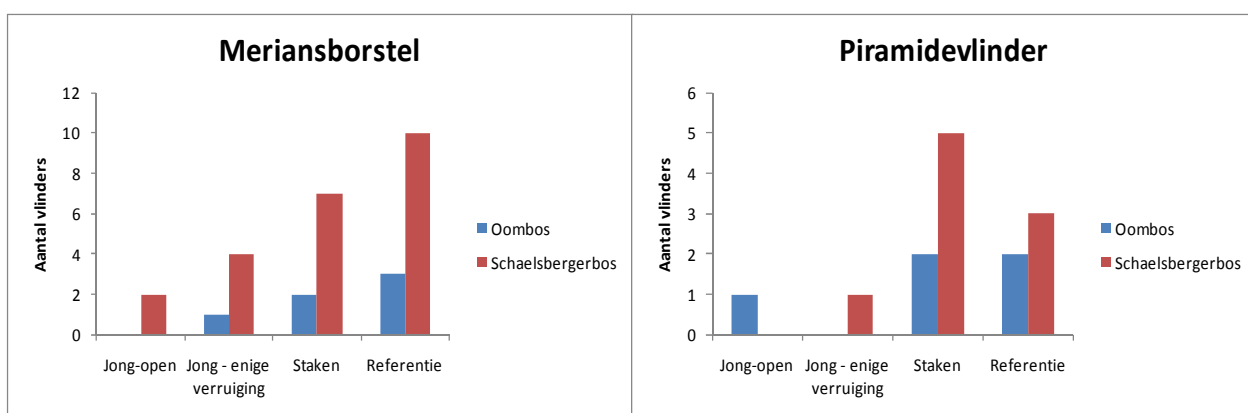
Afzonderlijke soorten

Er zijn slechts twee soorten, waarvan voldoende exemplaren gevangen zijn om deze tussen de ontwikkelingsstadia te vergelijken: de Meriansborstel (*Calliteara pudibunda*) en de Piramidevlinder (*Amphipyra pyramidea*).

Tabel 5b: Waargenomen nachtvlinders met Rode Lijst-status (kwetsbaar tot ernstig bedreigd).

Naam	Habitatgroep	Waardplanten	RL-status	Belang Heuvel-land	Terrein / Ontwikkeling
Egale bosrankspanner (<i>Horisme tersata</i>)	Bosranden op kalk	Bosrank en anemoon	ernstig bedreigd	Groot ¹	Oombos / Jong-open Schaelsbergerbos / Jong - enige verruiging + Stakenfase
Bosrankdwergspanner (<i>Eupithecia haworthiata</i>)	Bosranden op kalk	Bosrank en gekweekte clematissoorten	bedreigd	Groot ¹	Schaelsbergerbos / Jong-open
Bruine bosrankspanner (<i>Horisme vitalbata</i>)	Bosranden op kalk	Bosrank	bedreigd	Groot ¹	Oombos / Jong - enige verruiging Schaelsbergerbos / Stakenfase + Referentie
Gewone dwergspanner (<i>Eupithecia vulgata</i>)	Bosranden en open plekken	Vooral kruidachtige planten, maar ook houtige planten en loofbomen	kwetsbaar	Klein	Oombos / Jong-open + Referentie Schaelsbergerbos / Jong-open + Jong - enige verruiging
Lindeherculesje (<i>Selenia lunularia</i>)	Bosranden en open plekken	Diverse loofbomen	kwetsbaar	Gemiddeld	Schaelsbergerbos / Stakenfase
Schermbloemdwergspanner (<i>Eupithecia tripunctaria</i>)	Bosranden en open plekken	Diverse scherm-bloemigen; rupsen van 1 ^e generatie ook vlier	kwetsbaar	Groot	Oombos / Stakenfase
Slawortelboorder (<i>Korscheltellus lupulinus</i>)	Open landschap	Diverse kruidachtige planten en grassen; soms een plaagsoort	kwetsbaar	Klein	Oombos / Jong-open + Jong - enige verruiging + Stakenfase
Tweestip-orvlinder (<i>Ochropacha duplaris</i>)	Bosranden en open plekken	Els, berk en populier	kwetsbaar	Klein	Schaelsbergerbos / Referentie
Wit spannertje (<i>Asthena albulata</i>)	Oude Bossen	Hazelaar en berk; soms haagbeuk	kwetsbaar	Groot	Oombos / Referentie Schaelsbergerbos / Jong-open + Referentie
Witvlekbosrankspanner (<i>Melanthia procollata</i>)	Bosranden en open plekken	Bosrank	kwetsbaar	Groot ¹	Oombos / Jong-open + Jong - enige verruiging + Stakenfase Schaelsbergerbos / Stakenfase
Zwarte-w-vlinder (<i>Macaria wauaria</i>)	Bosranden en open plekken	Bessenstruiken; ook sierstruiken zoals rode ribes	kwetsbaar	Gemiddeld	Oombos / Jong-open
Zwartrandgrasuil (<i>Apamea epomidion</i>)	Bosranden en open plekken	Diverse grassen, waaronder kroopaar en ruwe smele	niet beschouwd	Klein	Oombos / Jong-open Schaelsbergerbos / Jong-open

De Meriansborstel is een algemene soort van bossen, struwelen, parken en tuinen waarvan de rupsen vooral op sleedoorn, meidoorn, eik, berk en gecultiveerde fruitbomen leven. Ook de Piramidevlinder is een algemene soort van bossen, struwelen, parken en tuinen waarvan de rupsen diverse loofbomen en struiken, waaronder eik, sporkehout, berk, meidoorn, sleedoorn, kamperfoelie en liguster benutten. De Piramidevlinder komt af op zoete stoffen en wordt ook wel op bloemen waargenomen (bijvoorbeeld van de Vlinderstruik), maar van de Meriansborstel is dit niet bekend. Vermoedelijk is het nectaraanbod voor geen van beide soorten een beperkende factor. Beide soorten mogen gezien hun waardplanten eerder in de stakenfase dan in de jongere stadia worden verwacht, mogelijk zelfs in de ongekapte referentie, aangezien de waardplanten voor deze soorten ook daar nog volop aanwezig zijn.



Figuur 5s: Waargenomen aantallen van de Meriansborstel en de Piramidevlinder.

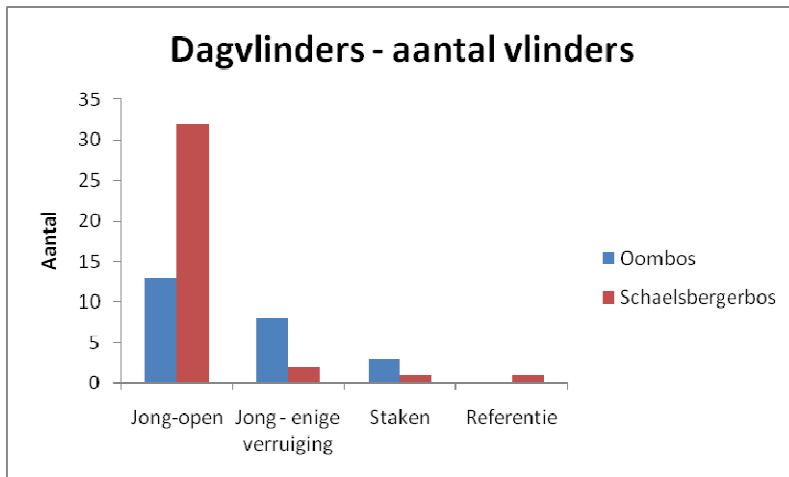
De waarnemingen laten zien (zie Figuur 5s) dat de aantallen van de Meriansborstel groter waren in het Schaelsbergerbos ($P=0,0079$) en inderdaad toenamen met de leeftijd na kap (c.q. met log-Leeftijd; $P=0,0082$). De aantallen Piramidevlinders waren vergelijkbaar tussen de terreinen maar waren eveneens volgens de verwachting hoger in de stakenfase en de referentie dan in de jongere stadia ($P=0,0166$).

5.5.2 Dagvlinders

Er zijn 57 dagvlinders van 10 verschillende soorten waargenomen. Daaronder waren geen Rode Lijst-soorten, al is het Groot dikkopje (*Ochlodes faunus*) wel bij het Oombos in de omgeving gezien. Ondanks de geringe aantallen was een duidelijke afname van de aantallen met de leeftijd na kappen te zien (c.q. met log-Leeftijd; $P=0,0095$; Figuur 5t).

De aantallen dagvlinders waren te klein om verder naar habitatvoorkeur of waardplanten op te splitsen. Opvallend was echter wel dat het aantal soorten vooral overwintert als pop (6 soorten) of vlinder (2 soorten). In vergelijking met de 53 soorten thans inheemse standvlinders (dus exclusief de eveneens waargenomen

distelvlinder als trekvlinder) zijn de waargenomen pop-vlinder overwinteraars zwaar oververtegenwoordigd ten opzichte van de ei-rups overwinteraars: 8 van de 9 soorten standvlinders was pop-vlinderoverwinteraar ten opzichte van 16 van de 53 soorten bij de Nederlandse standvlinders (Fischer's Exact test, $P=0,0014$)!



Figuur 5t: Waargenomen aantallen dagvlinders.

5.5.3 Nectarbronnen en waardplanten voor aandachtsoorten

In het Preadvies Hellingbossen zijn 18 soorten dagvlinders en 17 soorten nachtvlinder als aandachtsoort opgenomen. Alleen van de nachtvlinders zijn enkele aandachtsoorten waargenomen, namelijk degene die van bosrank afhankelijk zijn. Bosrank is ook met een behoorlijke bedekking aanwezig. Ook belangrijke nectarbronnen zijn beschikbaar, vooral in de jonge ontwikkelingsstadia (Tabel 5i).

Tabel 5i. Voorkomen van belangrijke nectarbronnen in de twee onderzoeksgebieden (naar gegevens van K. Eichhorn).

Soort	Oombos Zuid	Schaelsberg West
Gemiddelde bedekking (%)		
akkerdistel	+	0,16
braam	2,33	10,58
dauwbraam	4,76	3,71
kale jonker	0,13	0,51
koninginnekruid	4,64	2,76
kruldistel	3,33	0,56
liguster	0,27	0,40
margriet	0,18	-
marjolein	0,07	0,20
speerdistel	1,96	0,13
valeriaan	0,42	+

Voor zover niet aanwezig in de vegetatieopnamen, aangeduid als aan- of afwezig met resp. + of -.

Van de overige aandachtsoorten buiten de ‘bosrankvlinders’ zijn de waardplanten meestal wel aanwezig (Tabel 5j); dit geldt ook voor 6 niet nader genoemde, meer generalistische aandachtsoorten onder de nachtvlinders (bonte beer, donkergroene korstmosuil, klaverwespvinder, weegbreebeer en zwart weeskind). Alleen voor de bosparelmoervlinder is dit nauwelijks het geval. Het ontbreken van deze aandachtsoorten heeft in de meeste gevallen ook niet zo zeer te maken met de afwezigheid van bronpopulaties binnen het dispersiebereik: slechts van 4 soorten dagvlinders mag spontane kolonisatie niet worden verwacht: bosparelmoervlinder, zilvervlek, tweekleurig hooibeestje en zilverstreephooibeestje. Vermoedelijk zijn andere factoren dus beperkend, zoals de hoeveelheid waardplanten, de structuur van de vegetatie, het microklimaat en uiteindelijk de oppervlakte met geschikte habitat. De bedekking van waardplanten is inderdaad veelal minder dan 1%. Alleen het aanbod aan viooltjes is behoorlijk groot.

5.5.4 Interpretatie van de resultaten

Voor de nachtvlinders valt vooral op dat er veel soorten met weinig individuen gevangen zijn. Dat betekent dat de huidige 7 vangstrondes te weinig zijn voor een benadering van de totale soortenrijkdom. Voor een goed beeld van 50% van de soortenrijkdom zouden naar schatting 30 vangstrondes nodig zijn – of een groter aantal vallen per ronde. Mogelijk had een intensievere bemonstering duidelijker verschillen tussen de hakhoutstadia bloot kunnen leggen. Aan de andere kant kunnen de huidige gegevens wel als een representatief monster worden gezien, dus zouden de verschillen tussen locaties en ontwikkelingsstadia onafhankelijk van de bemonsteringsintensiteit moeten zijn.

Het is waarschijnlijk dat ook het type val (met UV-blacklight) heeft gezorgd voor betrekkelijk lage aantallen vlinders. Ervaringen met fellere lampen geven doorgaans veel hogere aantallen te zien. Het voordeel van de gebruikte blacklight-val is echter wel dat de gevangen nachtvlinders veel beter de lokale omstandigheden weerspiegelen, omdat alleen de vlinders in de nabije omgeving worden aangetrokken door het zwakke licht. De gevonden verschillen tussen de ontwikkelingsfasen binnen één terrein kunnen daarom ook als betrouwbaar worden beschouwd, al zijn er geen kwantitatieve studies om dat met harde gegevens te onderbouwen.

De verschillen tussen de twee bossen betroffen vooral een hoger geschat totaal aantal soorten en waargenomen aantal bossoorten in het Oombos en hogere aantallen van de Meriansborstel in het Schaelsbergerbos. Het is op basis van de verzamelde gegevens helaas niet mogelijk om de verschillen tussen beide terreinen te verklaren in relatie tot bijvoorbeeld expositie en diepte van de kalkbodem).

In het algemeen was het aantal soorten nachtvlinders vrij hoog in de stakenfase. Volgens de geschatte soortenrijkdom gold dat voor beide bossen. Dit valt goed te rijmen met het feit dat nachtvlinders veelal minder afhankelijk zijn van warme microklimaten en ook dat ze veel vaker bomen en struiken als waardplant benutten.

Op soortniveau werd dit geïllustreerd door de landelijk algemene soorten Meriansborstel en Piramidevlinder die in aantal toenamen met de leeftijd na kappen.

Tabel 5j. Voorkomen van de aandachtsoorten dag- en nachtvlinders en hun waardplanten (voorkomen waardplanten naar gegevens van K. Eichhorn).

Aandachtsoort (vlinders)	Waardplant	OZ	SW
		Gemiddelde bedekking (%)	
Bont dikkopje en Geelsprietdikkopje	boskortsteel	0,62	0,02
	witbol	0,04	+
	bosgierstgras	-	0,20
	krobaar	+	0,02
<i>Bosparelmoervlinder</i>	hengel	-	-
	vingerhoedskruid	+	-
Bosrankspanners (div. spp.) en Bosrankvlinder	bosrank	18,16	8,96
Boswitje en Kleine St. Jansvlinder	heggewikke	-	+
	veldlathyrus	+	+
	vogelwikke	+	+
Bruine eikenpage, Eiken-orvlinder en Linde-eenstaart	eik	0,02	+
Groentje	braam	2,33	10,58
	brem	+	-
	sporkehout	+	-
Groot geaderd witje	lijsterbes	0,07	0,13
	meidoorn	0,29	+
Groot geaderd witje, Grote vos en Rouwmantel	zoete kers	0,11	0,02
Grote ijsvogelvlinder, Oranje espenspanner	ratelpopulier	+	+
Grote weerschijnvlinder, Grote vos en Oranje espenspanner	boswilg	+	+
Iepenpage en Grote vos	iep	0,07	0,07
Keizersmantel en <i>Zilverlek</i>	bosviooltje	2,22	3,98
	maarts/ruig viooltje	0,02	0,33
Kleine ijsvogelvlinder	kamperfoelie	0,09	0,42
Linde-eenstaart	winterline	-	+
Pluimspinner	esdoorn	0,36	0,78
Rouwmantel	berk	+	0,31
Sleedoorpage	sleedoor	+	+
	eenbloemig		
<i>Tweekleurig hooibeestje</i>	parelgras	+	-
	rood zwenkgras	+	+
	veldbeemdgras	0,11	+
Vingerhoedskruidwergspanner	vingerhoedskruid	+	-
<i>Zilverstreephooibeestje</i>	reuzenzwenkgras	-	+
	ruwe smele	0,04	0,07

OZ: Oombos-Zuid; SW: Schaelsberg-west. Aandachtsoorten: **vet**: waargenomen soorten; normaal lettertype: niet waargenomen, maar spontane kolonisatie mogelijk; *cursief*: niet waargenomen en spontane kolonisatie onwaarschijnlijk. Waardplanten: voor zover niet aanwezig in de vegetatieopnamen, aangeduid als aan- of afwezig met resp. + of -.

Aanvullend op deze algemene constatering gold voor nachtvlinders die bosrank als waardplant benutten dat deze voornamelijk buiten de ongekapte referentie voorkomen, zowel in de jonge stadia als in de stakenfase. Het gaat hier om deels bedreigde soorten die kenmerkend zijn voor de kalkrijke bosranden in het Heuvelland.

Nachtvlinders van opener vegetatie, zoals graslanden waren wel voornamelijk aangewezen op de jonge ontwikkelingsstadia, maar dit betrof overwegend algemene soorten.

De dagvlinders werden met weinig soorten waargenomen. Net als de nachtvlinders van open landschappen waren de dagvlinders vooral in de jonge stadia na kap te vinden. Dit komt overeen met de verwachtingen, aangezien dagvlinders ten eerste veelal aangewezen zijn op een warm microklimaat voor hun larvale ontwikkeling, ze ten tweede meer lichtminnende kruiden benutten en ten derde bronpopulaties in de nabije omgeving vaak klein zijn of ontbreken.

Het ontbreken van de meeste aandachtsoorten kan voor de nachtvlinders deels een kwestie van onderbemonstering zijn, voor de dagvlinders is dit niet het geval. Voor de meeste soorten zijn de waard- en nectarplanten wel aanwezig en mag spontane kolonisatie (op termijn) ook wel worden verwacht. Het ontbreken van deze soorten lijkt voor een belangrijk deel te wijten aan een onvoldoende aanbod van waardplanten onder de juiste condities. Het ontbreken van een mobiele soort als de keizersmantel – in 2009 wel waargenomen op de Sint Pietersberg, het Savelsbos en de Eyserbossen – bij een behoorlijke bedekking aan waardplanten (viooltjes), kan bijvoorbeeld te wijten zijn aan een te beschaduwde groeiplaats van de viooltjes. Het microklimaat van bosranden en open plekken lijkt voor dagvlinders een belangrijke voorwaarde te zijn voor een geschikte habitat. De optimale condities zijn echter niet goed genoeg bekend.

6 Conclusies en discussie

6.1 Achteruitgang natuurkwaliteit

De in het Praeadvies hellingbossen (Bobbink et al., 2009) gesignaleerde achteruitgang van de natuurkwaliteit van de Zuid-Limburgse hellingbossen is in dit onderzoek nader uitgewerkt en gekwantificeerd. Wij hebben ons daarbij beperkt tot de veranderingen in flora (vaatplanten en mossen) sinds 1930 in het heuvelland als geheel en de veranderingen in hellingzones in één specifiek voorbeeldgebied (het Savelsbos). In beide gevallen zijn de resultaten alarmerend.

6.1.1 Achteruitgang van de flora

Sinds 1930 is in vrijwel alle soortgroepen van het Eiken-Haagbeukenbos sprake van een zeer sterke achteruitgang. Dit geldt niet alleen voor de soorten van licht- en halfschaduwmilieus, maar ook zeer duidelijk voor de groep van de relatief schaduwtolerante bosplanten, waaronder veel zogenaamde “oud-bossoorten”. Opvallend is ook dat de achteruitgang van bosplanten niet beperkt is tot de soorten van één specifieke hellingzone. Wij zien een zelfde trend in soorten van zwak zure milieu's, soorten van bosgronden met een goede basenhuishouding maar zonder vrije kalk en soorten van ondiepe kalkbodems. Voorbeelden zijn respectievelijk Witte klaverzuring, Muskuskruid en Peperboompje, waarvan de frequentie van voorkomen sinds 1930 met 50% of meer is afgenomen.

Kijken wij naar alle binnen de hellingboscomplexen voorkomende plantensoorten die gebonden zijn aan een ondiepe kalkbodem, dan vallen drie zaken op. Ten eerste is ook hier sprake van een sterke achteruitgang. Daarbij betreft het in de meeste gevallen geen echte bossoorten, maar soorten van licht- en halfschaduwmilieus. Ten slotte was de presentie van deze soorten binnen de hellingbossen ook vroeger al betrekkelijk gering.

6.1.2 Verschuivende hellingzones

Ten opzichte van de situatie in 1955, een jaar waarin in het studiegebied (Savelsbos) geen middelhoutbeheer meer werd gevoerd maar wel nog op veel plaatsen een open bosstructuur aanwezig was, zijn in de vegetatiezonering grote veranderingen opgetreden. Grofweg zien wij vanaf de bovenrand van de helling de relatief zure en voedselarme bostypen (Beuken-Eikenbos; Eiken-Haagbeukenbos, subassociatie van Witte klaverzuring) zich hellingafwaards uitbreiden. Vanaf de onderkant van de hellingen en vanuit diep ingesneden “grubben” zien we daarentegen de rijkere vormen van het Eiken-Haagbeukenbos (respectievelijk de subassociatie van Daslook en Naaldvaren) naar boven kruipen.

De bostypen die kenmerkend zijn voor de tussenliggende hellingzones zijn daarentegen sterk in omvang afgenomen (typische subassociatie) of zelfs geheel verdwenen (orchideeënrijke subassociatie). De meest soortenrijke, mesotrofe vegetatietypen lijken daarmee meer en meer bekneld te raken tussen een oprukkend arm en zuur milieu aan de bovenzijde en een relatief voedselrijke milieu aan de onderzijde: een ecologische bankschroef die opvallend veel overeenkomsten vertoont met de veranderende zonering van oeverwallen langs kleine rivieren (Hommel *et al.*, 1996).

6.2 Sleutelfactoren

Hierboven hebben wij gezien dat in de afgelopen halve eeuw in de Zuid-Limburgse hellingzones de botanische kwaliteit sterk achteruit is gegaan, zowel voor wat betreft de soortendiversiteit als van de variatie in bostypen. Als mogelijke hoofdoorzaken van deze achteruitgang noemt het Praeadvies twee factoren:

- eutrofiëring door verhoogde stikstofdepositie en toestroom van meststoffen vanaf de boven gelegen landbouwgronden op de plateau's;
- toenemende schaduwwerking en verminderde dynamiek ten gevolge van veranderend bosbeheer.

Het is nu de vraag in hoeverre de resultaten van dit onderzoek deze hypothesen kunnen bevestigen. In onderstaande paragrafen wordt getracht een antwoord op deze vraag te geven.

6.2.1 Eutrofiëring

Bij de eutrofiëring van de hellingbossen spelen zowel vermeting met fosfaat als met stikstof een rol. Toevoer van fosfaat kan daarbij alleen vanuit de bovenliggende landbouwgronden plaatsvinden, terwijl stikstof ook via atmosferische depositie het systeem kan beïnvloeden.

Aangezien wij in de hellingbossen te maken hebben met bosbodems met een gemiddeld (zeer) hoge pH en plaatselijk zelfs met aanzienlijke hoeveelheden vrije kalk in de bovengrond, kan men veronderstellen dat – ondanks eventuele hoge fosfaatgehalten - de beschikbaarheid van fosfaat voor de plantengroei gering is en wij zelfs met een fosfaatgelimiteerd systeem van doen hebben. Dit is echter niet het geval. Weliswaar vertonen de bostypen van de verschillende geologisch bepaalde hellingzones een duidelijke correlatie met de hoeveelheid beschikbaar fosfaat, de N/P-ratio - bepaald in biomassa in een aantal vergelijkbare boscomplexen in België - toont aan dat van fosfaatlimitatie geen sprake is. Externe toevoer van stikstof (en fosfaat) is dus wel degelijk in potentie een serieus probleem.

De effecten van een externe toevoer van nutriënten is vooral duidelijk op de plateauranden, waar de landbouwinvloeden leiden tot een aanzienlijke verzuivering van

de bosranden. Ook de aansluitende boszone op relatief arm terrasmateriaal met een dun lössdek is - meer dan de lager gelegen hellingzones - gevoelig is voor vermesting en verzuring. Er vindt hier een aanzienlijke accumulatie van bladstrooisel plaats. Dit proces is van nature kenmerkend voor het aanwezige 'arme' bostype (Verbond van Zomer- en Wintereik). Het wordt echter versterkt door atmosferische stikstofdepositie en leidt op termijn tot verdere verzuring. In de door ons onderzochte transecten was geen sprake van een oprukken van stikstofindicatoren vanuit de bosrand tot diep in het bos op de plateaurand. Wel is in de afgelopen halve eeuw sprake geweest van een uitbreiding van dit relatief arme en zure bostype naar lagere hellingdelen (zie hierboven). Deze ontwikkeling vindt versneld plaats waar op verzuringgevoelige bodem boomsoorten met slecht afbreekbaar strooisel (eik, beuk) domineren.

Langs het grootste deel van de hellinggradiënt zijn diepere lössbodems en ondiepe kalkbodems aanwezig. De bijbehorende bostypen behoren tot het Haagbeukenverbond. Het gaat hier om vanouds zeer soorten- en bloemrijk bostypen waarin grote natuurwaarden aanwezig zijn. De achteruitgang van de botanische waarden van het Zuid-Limburgse Eiken-Haagbeukenbos in de afgelopen halve eeuw werd hierboven reeds genoemd. Het is nu opvallend dat deze achteruitgang niet gepaard is gegaan met een toename van ruigtesoorten. Wij zien juist alle schaduwtolerante stikstofindicatoren, met uitzondering van de Gewone vlier, net als vele andere soortengroepen duidelijk zijn teruggelopen in presentie. Hetzelfde geldt overigens ook voor soorten die hun optimum hebben in iets rijkere bostypen (Elzen-Vogelkers-verbond). Wij lijken dus te mogen concluderen dat de hellingbossen tot op heden goed gebufferd zijn geweest tegen de externe aanvoer van stikstof.

Voor de hellinggedeelten op ondiepe kalkbodem is de stikstofhuishouding in dit onderzoek nader onderzocht. Uitgangspunt vormt het gegeven dat in bosgronden met een hoog aanbod aan voedingsstoffen en hoge pH een zeer actief bodemleven aanwezig is wat tot uitdrukking komt in snelle strooiselafbraak en het ontbreken van strooiselaccumulatie. Wel vindt een sterke humificatie en homogenisatie van de humus met de minerale ondergrond plaats. Tijdens dit humificatieproces wordt door micro-organismen veel stikstof vastgelegd in stabiele vormen van organische stof. Deze stabiele organische stof vormt een belangrijke stikstofbron die slechts via een zeer langzame mineralisatie beschikbaar komt. Vermoed wordt dat op dergelijke standplaatsen met een actief bodemleven atmosferisch stikstofinput grotendeels wordt geïmmobiliseerd door micro-organismen en slechts gedeeltelijk ten goede komt aan de vegetatie. Deze hypothese wordt ondersteund door onderzoek in bosreservaten op arme (met weinig actief bodemleven) en rijke (met actief bodemleven) zandgronden. Daaruit bleek dat de stikstofbeschikbaarheid door atmosferische depositie in de eerste categorie met 50 tot 100% toenam, terwijl dit bij de laatste categorie slechts een verhoging van 10-15% betrof (Kemmers & Mekink, 2001). Wij veronderstellen nu dat dit percentage voor (kalkrijke) leemgronden nog lager is.

Voor wat betreft de stikstofhuishouding van onbeheerd, opgaand hellingbos op een ondiepe kalkbodem beschikken wij over analysegegevens verzameld in het Savelsbos. Bij een jaarlijkse N-depositie van ca. 32,6 kgN.jr⁻¹ bedragen de netto N-mineralisatie en de N-immobilisatie hier respectievelijk 157,0 en 434,9 kgN.jr⁻¹. Het aandeel van de N-depositie in de totale voor de vegetatie beschikbare hoeveelheid stikstof bedraagt daarmee “slechts” 17%. Balansberekeningen geven echter aan dat de totale hoeveelheid beschikbare stikstof echter wel groter is dan de geschatte netto opname door de vegetatie. Jaarlijks komt er 66 kg meer N de bodem in dan er via plantopname en oogst verdwijnt. Dit overschot is voor ongeveer de helft afkomstig van de N-depositie. Daarnaast wordt er circa 33 kg N meer door netto N-mineralisatie geleverd dan er door het bossysteem wordt opgenomen. Het is niet bekend wat er met dit overschot gebeurt. Mogelijk dat een deel als dood hout op de bodem accumuleert, uitspoelt of oppervlakkig naar de hellingvoet wegspoelt. Dat erosieprocessen hierbij inderdaad een rol spelen blijkt uit het gegeven dat de vorm van het Eiken-Haagbeukenbos dat kenmerkend is voor los, relatief voedselrijk hellingmateriaal (subassociatie van Daslook) in oppervlakte toeneemt en zich vanaf de hellingvoet naar boven toe uitbreidt (zie hierboven).

Het is aannemelijk dat een deel van het stikstofoverschot niet uit het systeem verdwijnt, maar in organische stof wordt ingebouwd. De vraag is nu in hoeverre dit proces van ondergrondse stikstofaccumulatie door kan gaan. Om deze vraag te beantwoorden hebben wij de bosbodem van het proefvlak in het Savelsbos vergeleken met het botanisch zeer rijke Natura 2000 gebied Forêt de Règnaval in Noord-Frankrijk. De bodem in het Forêt de Règnaval komt voor wat betreft textuur en de zuurgraad sterk overeen met het Savelsbos. De stikstofbelasting door atmosferische depositie is echter geringer. Desondanks vinden wij hier stikstofgehalten in de bovengrond die ruim tweemaal hoger zijn dan in het Savelsbos. Het organisch stofgehalte van het Forêt de Règnaval is echter relatief hoog, waardoor de C/N-ratio van beide bossen vergelijkbaar laag is. De lage C/N-ratio betekent dat er veel stikstof is opgeslagen in stabiele humus, hetgeen duidt op een lange relatief ongestoorde bosgeschiedenis. Ook een vergelijking van de stikstofvoorraden in het Savelsbos en de door ons onderzochte hakhoutpercelen suggereert dat er in de bodem van het eerst genoemde proefgebied nog “ruimte” is voor verdere stikstofaccumulatie. De totale stikstofvoorraad in de bodem van het onbeheerde Savelsbos is namelijk beduidend kleiner (40%) dan in het meest succesrijke hakhoutperceel in het Oombos na drie opeenvolgende hakcycli!

Onze conclusie is dat de stikstofhuishouding van de hellingbossen op ondiepe kalk nog over een aanzienlijke veerkracht beschikt. Hierbij moeten echter twee kanttekeningen worden geplaatst. In de eerste plaats is deze conclusie alleen voor ondiepe kalkbodems door onderzoeksresultaten onderbouwd. Voor diepe leembodems zijn nog geen stikstofbalansen beschikbaar. In de tweede plaats kan de in de organische stof opgebouwde stikstofvoorraad fungeren als een tijdbom die bij plotselinge lichtstelling door versnelde mineralisatie kan ontploffen. Of dit gebeurt, en zo ja welke gevolgen dit heeft, blijkt onder andere af te hangen van de mate van lichtstelling en van de expositie (zie hieronder).

6.2.2 Veranderingen in het beheer

De achteruitgang in natuurwaarden van bosccosystemen bij beëindiging van het traditioneel middelhoutbeheer en het achterwege blijven van alternatieve vormen van actief beheer wordt in meerdere publicaties onderbouwd (zie o.a. Van Calster *et al.*, 200X; Baeten *et al.*, 2009; Decocq *et al.*, 2004). Ook in het preadvies wordt ruim aandacht aan dit onderwerp besteed (Bobbink *et al.*, 2008).

De herstelprojecten in het Oombos en op de Schaelsberg beogen geen herstel van het oorspronkelijke middenbos. Het gevoerde beheer is eerder een hakhout- dan een middelhoutbeheer. Beide beheersystemen hebben echter gemeenschappelijk dat periodiek lichtstelling en bodemroering plaatsvinden. Het succes van deze projecten, voor wat betreft het herstel van zowel bosflora en bijzondere halfschaduwplanten (Eichorn & Eichorn, 2007) als vlinderstand (Wallis de Vries *et al.*, 2009) geeft aan dat het abrupt verdwijnen van bovengenoemde processen sterk tot de geleidelijke achteruitgang in natuurwaarden hebben bijgedragen.

6.3 Aanknopingspunten voor herstel

6.3.1 Strooisel verwijderen of sturen via de boomsoort?

Wij hebben hierboven geconcludeerd dat in oude bossen op rijke bodem veel stikstof ondergronds wordt opgeslagen in stabiele humus. Bovengrondse accumulatie van strooisel – een bron van verzuring en eutrofiëring – is grotendeels beperkt tot de plateauranden waar op geringe diepte relatief arm en zuur terras materiaal in de ondergrond aanwezig is. Vanoudsher is hier ook een arm bostype aanwezig en is strooiselaccumulatie een natuurlijk proces, zij het dat het versneld wordt door atmosferische stikstofdepositie. Ophoping van strooisel is verder nagenoeg beperkt tot de bovenste hellingzone, waar de ondiepe bodems op terras materiaal geleidelijk overgaan in diepere leembodems, en tot die delen van hellingvoet waar zich door erosie een mengsel van vers strooisel en afgespoelde minerale bovengrond kan verzamelen. In het eerste geval is het bijbehorend bos type een ‘arme’ vorm van het Eiken-Haagbeukenbos (subassociatie van Witte klaverzuring), in het tweede geval juist een relatief rijke vorm (subassociatie van Daslook). De overgangszone met Klaverzuring is daarbij verzuringgevoelig, de Daslookzone – mede onder invloed van meegevoerde kalkbrokjes – niet.

In alle overige hellingzones speelt strooiselaccumulatie nauwelijks een rol van betekenis, waarbij in zijn algemeenheid geldt dat de betekenis van de boomsoort (via strooiselkwaliteit) als sturende factor groter is naarmate de groeiplaats armer en zuurder is.

Voor het beheer heeft dit belangrijke consequenties. In de eerste plaats is op de hellingzones met de hoogste (potentiële) botanische waarden - dat wil zeggen op diepe lössbodems of ondiepe kalk - verwijderen van strooisel in de praktijk niet goed

mogelijk en ook niet nodig. Dominantie van boomsoorten met goed afbreekbaar “rijk” strooisel komt hier de botanische diversiteit echter wel ten goede, vooral op de diepere lössbodems.

Op zeer ondiepe kalkbodems is de betekenis van de boomsoort met goed verterend strooisel als “kalkpomp” uiteraard beperkt en is het zelfs aan te bevelen ook een zeker aandeel soorten met slecht verterend strooisel te handhaven of aan te planten. Zelfs een enkele beuk kan hier voor meerwaarde zorgen. Soorten als Vogelnestje en Bleek bosvogeltje zijn (via mycorhiza's) in hoge mate afhankelijk van beukenstrooisel op ondiepe kalkbodems.

Op de hogere hellinggedeelten (Klaverzuring-zone) is verwijdering van de strooisellaag wel mogelijk maar niet aan te bevelen. De maatregel is destructief voor de nog aanwezige vegetatie en daarbij zeer arbeidsintensief. Belangrijker nog is dat de maatregel zonder ingrepen in de boomlaag slechts tijdelijk effect oplevert. Geleidelijke vervanging van een door eik en beuk gedomineerde boomlaag door soorten met goedverterend bladstrooisel (o.a. es, esdoorn, linde, zoete kers) biedt hier een meer structurele oplossing.

Voor de plateauranden geldt eveneens: strooisel verwijderen is wel mogelijk, maar zal slechts tijdelijk effect hebben. Anders dan dan aangegeven voor de hogere hellinggedeelten (Klaverzuring-zone) heeft ingrijpen in de boomsoortsamenstelling hier ook nadelen. Een ongestoorde ontwikkeling van het ectorganisch humusprofiel onder invloed van slecht afbreekbaar bladstrooisel op de plateauranden komt namelijk de variatie binnen de hellinggradiënt als geheel ten goede.

Op hellinggedeelten zonder accumulatie van humus in overjarige strooisellagen (F- en H-lagen) is “persistent” éénjarig strooisel dat tot in de lente en voorzomer blijft liggen (de L-laag) mogelijk wel een factor van belang. Dit blijkt direct uit de afwezigheid van mossen op plaatsen met persistent strooisel en anderzijds uit de sterke afname van vaatplantsoorten met een basale bladstelling (rozetstengelbladplanten) in vergelijking met stengelbladplanten. Nader onderzoek is hier gewenst.

6.3.2 Risico's van stikstofmineralisatie bij lichtstelling

De achteruitgang van de natuurwaarden in de hellingbossen kunnen voor een belangrijk deel worden verklaard door langdurig lichtgebrek en een tekort aan dynamiek. Wanneer echter na een lange periode van niet-ingrijpen het kronendak weer wordt geopend, zoals gebeurde in de hakhoutexperimenten in het Gerendal (Oombos) en op de Schaelsberg, wordt een belangrijk deel van de in het bodemleven opgeslagen stikstof gemineraliseerd, waardoor een overschot aan stikstof ontstaat. Dit leidde in eerste instantie tot een aanzienlijke verzuivering. In sommige gevallen bleek dit een probleem van voorbijgaande aard, zoals op de diepere lössbodems op de Schaelsberg en op een deel van de ondiepe kalkbodems in het Gerendal. Op sommige plekken en met name op een deel van de ondiepe kalkbodems op de

Schaelsberg lijkt het probleem structureel te zijn. Het is nu de vraag welke factoren de succeskans bevorderen of frustreren.

In de door ons onderzochte op het westen geëxponeerde proefvlakken in het Oombos blijkt het frequent kappen en afvoeren van de biomassa te leiden tot een significante reductie van de N-mineralisatie en de stikstofbeschikbaarheid voor het bos. Dit effect blijkt voornamelijk tot stand te komen door een verminderde N-mineralisatie constante. De lagere waarden van de netto N-mineralisatie constanten in de 3de generatie kapvlaktes van het Oombos suggereren dat de afbreekbaarheid van het strooisel daar in de loop van de tijd afneemt. Kennelijk leidt afvoer van biomassa via kap tot de afvoer van makkelijk afbreekbare labiele organische stof componenten en een relatieve toename van resistente humus. De aard van de humus verschuift door dit beheer blijkbaar van makkelijk afbreekbare naar meer resistente en moeilijk afbreekbare vormen van humus. Uit het waargenomen antagonisme tussen N-mineralisatie en N-immobilisatie kan worden afgeleid dat de aanwezigheid van resistente humus (Ah-horizonten) samengaat met de aanwezigheid van een actief bodemleven dat in staat is grote hoeveelheden stikstof vast te leggen in hun biomassa.

De zich door het herhaalde kapbeheer vormende stabiele humus wordt op ondiepe kalkbodem bij een zuid expositie zonder scherm van overstaanders kennelijk wel goed afgebroken, want op de Schaelsberg is een significant hogere N-mineralisatie dan in een vergelijkbaar bos met een westexpositie zoals het Oombos. Tegelijkertijd zien we op de Schaelsberg een significant lagere N-immobilisatie. De oorzaak van de versterkte N-mineralisatie van de stabiele humus zou een temperatuureffect kunnen zijn. Immers bij een zuid expositie vindt een sterkere instraling plaats wat tot gemiddeld hogere bodemtemperaturen en een grotere N-mineralisatie zal leiden. Anderzijds zou het ook kunnen zijn dat de versterkte N-mineralisatie het gevolg is van afsterven van de microbenpopulatie (bacteriën, schimmels, protozoa) door een hittesthock als gevolg van een extreme instraling. Tijdens een veldbezoek bleek het humusprofiel van het perceel van de Schaelsberg een sterk verkrumelde structuur te vertonen wat wijst op een irreversibele indroging (Van Delft et al., 2004). De necromassa van de microbenpopulatie kan een eenmalig groot aanbod van labiele organische stof tot gevolg hebben gehad, waardoor een explosie van N-mineralisatie ontstaat en tegelijkertijd een sterke reductie van de N-immobilisatie door een gedecimeerde populatie van bacteriën, schimmels en protozoa.

De sterke ruigteontwikkeling zou nu kunnen worden verklaard uit dit temperatuureffect, in combinatie met de verschuiving van immobilisatie naar mineralisatie. Per saldo ontstaat eenmalig een groter N-aanbod voor de vegetatie, waarvan o.a. de bosrank kan profiteren, omdat concurrentie met microben om N is weggevallen. Deze explosie van ruigtekruiden leidt tot een grote biomassa van kruidachtige planten. Deze jaarlijkse biomassa sterft weer af, waardoor jaarlijks een aanvulling van labiele organische stof (vers strooisel) optreedt, wat dan weer een verklaring kan zijn van de significant hogere N-mineralisatie constante.

Er lijkt hier dus sprake te zijn van een kortsluiting tussen twee N-cycli: een langzame en een snelle N-cyclus. De langzame cyclus verloopt via mineralisatie van stabiele humus. Hiervan maakt de bosopstand gebruik. De snelle cyclus verloopt via de micro-organismen die het grootste deel van de gemineraliseerde stikstof weer onmiddellijk immobiliseren. Deze laatste cyclus wordt eenmalig verstoord door de kap in combinatie met lichtinstraling. Er ontstaat hierdoor een verschuiving van N-immobilisatie door bodemleven naar N-mineralisatie en opname door ruigtkruiden. Er vindt dus door deze stress een eenmalige N-transfer van bodemleven naar vegetatie plaats. Door het jaarlijks afsterven van de kruidlaag keert jaarlijks weer labiele humus terug naar de bodem waardoor de korte cyclus met de kruidlaag zich zelf in stand kan houden.

Het is hierbij opvallend dat de hoeveelheid stikstof die (door een shock) beschikbaar kan komen uit de pool van micro-organismen een veelvoud groter is dan de stikstof die door N-depositie het boscysteem binnenkomt. Het hakhoutbeheer, waarbij de N-pool die in micro-organismen ligt opgeslagen door (hitte) stress mobiliseert, lijkt hiermee een veel grotere impact op het boscysteem te kunnen hebben dan N-depositie.

Een aanwijzing dat “oververhitting” inderdaad aanleiding is geweest voor de structurele verruiging in het proefvlak op de Schaelsberg is het gegeven dat in het aansluitend perceel met een vergelijkbare bodemopbouw en beheergeschiedenis maar met een substantieel hogere kroonbedekking door overstaanders ruigtesoorten minder dominant zijn en het aandeel van doelsoorten als Purperorchis groter. Op de diepere lössbodems op Schaelsberg, met een betere vochtvoorziening en een zich snel sluitende struiklaag van Hazelaar, is er ook na meerdere kapbeurten en ondanks de zuidexpositie geen sprake is van structurele verruiging. Het herstelbeheer is hier daarentegen zeer succesrijk gebleken. Hier heeft dus geen “oververhitting” plaatsgevonden.

6.3.3 Terug naar het middenbos?

De traditionele uitvoering van het middelhoutbeheer is afhankelijk geweest van de producten die gewenst waren uit het bosbeheer, met name houtproducten. De gerealiseerde bosstructuur en de door het beheer veroorzaakte dynamiek hebben geleid tot de ontwikkeling van een bijzondere flora in deze bossen, die onder druk staat nu veel middenbossen worden omgevormd tot opgaande bossen (o.a. van Calster et al. 200X; Baeten et al. 2009; DeCocq et al. 2004). Ook voor de hellingbossen van Zuid Limburg lijkt het verlaten van het traditionele hakhout en middelhoutbeheer een belangrijke oorzaak voor de achteruitgang in populaties van veel planten en diersoorten. Het weer oppakken van het middelhoutbeheer lijkt daarom een veelbelovende strategie voor herstel of versterken van populaties, zoals ook al op enkele plaatsen is gebleken.

Bij het opnieuw starten van het middelhoutbeheer zijn veel varianten mogelijk. De keuze van maatregelen hangt af van de uitgangssituatie, de mate waarin

cultuurhistorische overwegingen een rol spelen, de mogelijkheden om te investeren in beheer en de beschikbaarheid van vrijwilligers voor het uitvoeren van arbeidsintensieve werkzaamheden, en natuurlijk de te verwachten effecten op flora en fauna.

Vanuit het middelhout zelf gezien is de hoofdvraag welke verhouding wordt nagestreefd tussen hakhout en de reserve. Een hakhoutrijk middelhout vergt meer en intensiever onderhoud dan een middenbos met een hoge reserve omdat expliciet zorg moet worden besteed aan het handhaven van voldoende vitale stoven in het hakhout. Dit geldt zeker voor de situatie waarin cultuurhistorische motieven dominant zijn (het hakhout dient immers goed verzorgd te worden).

Een vorm van middelhoutbeheer waarbij de nadruk ligt op het hakhout en niet gestreefd wordt naar een hoge reserve lijkt vooral perspectief te hebben op ondiepe kalkbodems, waar het beheer vooral gericht is op bijzondere soorten van halfschaduwmilieus, waaronder diverse orchideeën- en vlindersoorten. De consequentie van dit beheer is dat de perspectieven voor veel “echte” bossoorten hier niet optimaal zijn (zij het nog steeds beter dan wanneer niet wordt ingegrepen). Overigens zijn er aanwijzingen dat ook in de historische situatie de hoogste diversiteit aan bossoorten niet op de meest ondiepe kalkbodems werd gevonden.

Optimaliseren van het hakhoutbeheer is echter niet het eerste leidmotief bij het beoogde herstelbeheer en op diepere kalk- en lössbodems zullen de resultaten naar verwachting ook minder spectaculair dan op de ondiepe kalk. Daarom zou ook gekozen kunnen worden om het beheer meer te richten op het creëren van een zogenaamd onregelmatig hooghout (futaie irrégulière; zie de Turckheim & Bruciamacchie 2005). Dit is een middelhoutvariant waarin een open opgaand bos wordt gecreëerd met een vaste verdeling in grootteklassen van bomen. Hierin wordt regelmatig ingegrepen door de onderlaag van het bos te verwijderen (behoudens de aan de reserve toe te voegen bomen) en zal door uitgroei van stobben weliswaar een hakhoutlaag ontstaan, maar die zal aanzienlijk ijler zijn dan in de hierboven besproken variant. Daardoor zijn de fluctuaties in lichtniveau minder dan in een hakhoutrijk middelhout, wat mogelijk consequenties heeft voor de nutriëntenkringloop en ontwikkelingskansen van bepaalde populaties.

De resultaten van ons onderzoek suggereren dat in de hakhoutpercelen in het Oombos en op de Schaelsberg de diversiteit aan bossoorten positief gecorreleerd is met de kroonbedekking van de overstaanders. Maar het is – vooral voor de diepere kalk- en lössgronden – nog erg onduidelijk wat de verschillen in biodiversiteit zijn tussen hakhout of een hakhoutrijk middelhout ten opzichte van een middelhout met hoge reserve. Duidelijk is echter wel dat het middelhout, en ook het onregelmatig hooghout duidelijk rijker zijn dan het echte hooghout met een gesloten kronendak (zie o.a. Decocq *et al.*, 2004; Carbiener, 1991).

6.3.4 Enkele belangrijke resterende vragen

- Is de stikstofhuishouding op diepere lössbodems vergelijkbaar met die op ondiepe kalkbodem?
- Als er verschillen zijn, wat zijn dan de consequenties voor het beheer?
- Gaat de ontwikkeling op de Schiepersberg (recent gekapt, ook zuid- en westexpositie) onze verhittingshypothese van de Schaelsberg?
- Wat zijn de voordelen en risico's van bestrijding van bosrank en andere sterk competitieve soorten in het groeiseizoen?
- Welke soortgroepen gaan we missen bij een onregelmatig hooghoutbeheer (t.o.v. hakhout of middelhout)?
- Welke meerwaarde kan (na inleidend beheer) spontane ontwikkeling van het bos hebben (doodhout, wortelkluiten) en welke soortgroepen zullen hierdoor juist achteruitgaan of verdwijnen?
- Wat zijn voor de optimale habitatcondities voor aandachtsoorten onder de vlinders en hoe kan het beheer deze condities verwezenlijken?

Literatuur

- Ash, J.E. & J.P. Barkham, 1976. Changes and variability in the field layer of a coppiced woodland in Norfolk, England. *Journal of Ecology* (64): 697-712.
- Baeten, L. et al. 2009 Herb layer changes (1954-2000) related to the conversion of coppice-with-standards forest and soil acidification. *Applied Vegetation Science* 12: 187-197.
- Boer, R.W., 1857. *Bijdragen tot de kennis der houtteelt*. Tjeenk Willink, Zwolle.
- Beaufort, de & Ph. Bossenbroek, 1991. Hellingbossen in Zuid-Limburg. Het beleid van Staatsbosbeheer. *Natuurhistorisch Maandblad* 80 (2): 24-29.
- Bijlsma, R.J. & K.W. van Dort, 2007. Het belang van doodhoutspots voor mossen. In G.A.J.M. Jagers op Akkerhuis et al., *De rol van doodhoutspots voor de biodiversiteit van het bos. Veldonderzoek naar de rol van doodhoutspots bij de vestiging van zeldzame insecten, paddenstoelen en mossen*. Alterra-rapport 1435, Wageningen; 47-62
- Bloem, J., M. Starink, M.B. Bär-Gillissen and Th.E. Cappenberg, 1988. Protozoan grazing, bacterial activity, and mineralization in two-stage continuous cultures. *Applied and Environmental Microbiology* 54: 3113-3121.
- Bloem, J., C. Albert, M.B. Bär-Gillissen, Th. Berman and Th.E. Cappenberg, 1989. Nutrient cycling through phytoplankton, bacteria and protozoa, in selectively filtered Lake Vechten water. *Journal of Plankton Research* 11: 119-131.
- Bobbink, R., Bijlsma, R.-J., Brouwer, E., Eichhorn, K., Haveman, R., Hommel, P., Noordwijk, T. van, Schaminée, J., Verberk, W., Waal, R. de, Wallis de Vries, M., 2008. *Preadvies hellingbossen in Zuid-Limburg*. Rapport DK nr. 2008/094-O - Directie Kennis - Ministerie van LNV, Ede.
- Bouwma, I.M. 1993. *Bosgeschiedenis van de hellingbossen van Zuid-Limburg*. Doctoraal verslag. Landbouwniversiteit Wageningen.
- Braak, C.J.F. ter & P. Smilauer, 2002. *Canoco for Windows*. Biometris – Plant Research International, Wageningen.
- Brown, A.H.F. & L. Oosterhuis, 1981. The role of buried seed in coppicewoods. *Biological Conservation* 21: 19-38.
- Canali, S. and Benedetti A., 2006. Soil nitrogen mineralization. In *Microbiological Methods for Assessing Soil Quality*. Eds.: J. Bloem, A. Benedetti and D. W. Hopkins. pp. 127-135. CABI, Wallingford, UK.

- Carbiener, R., 1991. Les écosystèmes forestiers: aspects fonctionnels liés à l'évolution biogéographique et aux influences anthropique. Colloques phytosociologiques. Vol. 20, p. 73-99.
- Cortenraad, J. & T. Mulder, 1989. De achteruitgang van een aantal Zuidlimburgse bosplanten nader beschouwd. *Natuurhistorisch Maandblad* 78 (5): 80-85.
- Decocq, G. et al., 2004. Plant diversity in a managed temperate deciduous forest: understory response to two silvicultural systems. *Journal of applied Ecology* 41: 1065-1079.
- Delft, Bas van, 2004. *Veldgids humusvormen; beschrijving en classificatie van humusprofielen voor ecologische toepassingen*. Wageningen. Alterra.
- During, H.J., 1992. Ecological classifications of bryophytes and lichens. In J.W. Bates & A.M. Farmer (eds.), *Bryophytes and lichens in a changing environment*. Clarendon Press, Oxford; 1-31.
- During, H.J., 2000. Life history characteristics of threatened bryophytes. *Z.Ökologie u. Naturschutz* 9: 19-26.
- During, H.J., 2001. Diaspore banks. *The Bryologist* 104: 92-97.
- During, H.J., 2007. Relations between clonal growth, reproduction and breeding system in the bryophytes of Belgium and The Netherlands. *Nova Hedwigia Beiheft* 131: 133-145
- Duvigneaud, P., S. Denaeyer, P. Ambores & J. Timperman 1971. Recherches sur l'écosystème forêt. Biomasse, productivité et cycle des poly-éléments biogènes dans l'écosystème "chenaies caducifoliée". Essai de phytogéochimie forestière. Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Mémoires vol. 164.
- Ellenberg, H. et al., 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* XVIII.
- Eichhorn, K.A.O. & L.S. van den Berg, 1998. Hakhoutbeheer in het Oombos en het Schaelsbergerbos. Onderzoeksproject Flora van de Zuid-Limburgse hellingbossen, Zeist.
- Eichhorn, K.A.O., 2007. *Zeldzame planten in de bossen van Zuid-Limburg. Bosflora.nl*, Zeist.
- Eichhorn, K.A.O. & L.S. Eichhorn, 2007. Herstel van de soortenrijke flora in twee Zuid-Limburgse hellingbossen. *Natuurhistorisch Maandblad* 96 (8): 240-246.
- Grime, J.P., J.G. Hodgson & R. Hunt, 2007. *Comparative Plant Ecology. A functional approach to common British species*. Castlepoint Press, Colvend.

Harmer, R. & J. Howe, 2003. The silviculture and management of coppice woodlands. Forestry Commission, Edinburgh.

Hasel, K. & E. Schwartz 2002. Forstgeschichte. Verlag Dr. Kessel, Remagen.

Heijligers, H.W.G. & R.W. Akkermans, 2004. Het Gerendal en het Geuldal. Verslag van een inventarisatieweekend in 2002. Natuurhistorisch Maandblad 93 (11): 311-315.

Hill, M.O., C.D. Preston & D.B. Roy. 2004. PLANTATT. Attributes of British and Irish Plants: status, size, life history, geography and habitats. CEH, Huntingdon.

Hommel, P.W.F.M., A.H. Prins & H.P. Wolfert, 1996. Stroomdalgraslanden en rivierdynamiek; behoud en ontwikkeling van bloemrijke graslanden langs de Boven-Dinkel. Landschap 13/4: 299-316.

Hommel, P.W.F.M., T. Spek, & R.W. de Waal, 2002. Boomsoort, strooiselkwaliteit en ondergroei in loofbossen op verzuringsgevoelige bodem. Een verkennend literatuur- en veldonderzoek. Alterra-rapport 509, Wageningen.

Hommel, P.W.F.M, R.W. de Waal, B. Muys, J. den Ouden, T. Spek, 2007. Terug naar het lindewoud: strooiselkwaliteit als basis voor ecologisch bosbeheer. KNVV Uitgeverij, Zeist.

Hume, L.J., C.J. West & H. M. Watts. 1995. Nutritional requirements of Clematis vitalba L. (old man's beard). New Zealand Journal of Botany 33: 301-313.

Jansen, C.C.G.M. & W. van den Westeringh, 1983. Dat ging over zijn hout. Overmatig gebruik van bossen in het zuiden van Limburg van de Hoge Middeleeuwen tot in de 20e eeuw. In: Studies over de sociaal-economische geschiedenis van Limburg (red. R. Dieteren O.F.M. & C.C.G.M Jansen), XXVIII, p. 19-63. Van Gorcum, Assen.

Jansen, P. & L. Kuiper, 2001. Hakhout. Suggesties voor het beheer. Stichting Bos en hout, Wageningen.

Keeney, D. R. and Nelson D. W., 1982. Nitrogen - Inorganic forms. In Methods of soil Analysis, Part 2. Eds.: C. A. Black, D.D. Evans, J.L. White, L.E. Ensminger and F.E. Clark. Madison WI: Am Soc Agron, pp.682-687.

Kelderman, P.H., 1990. Hakhoutbeheer? Gewoon zo! Natuurhistorisch Maandblad 79 (9): 228-231.

Kemmers, R.H., J. Bloem, J.H. Faber en G.A.J.M. Jagers op Akkerhuis, 2007. Bodemkwaliteit en bodembiodiversiteit bij natuurontwikkeling op voormalige landbouwgronden. Wageningen, Alterra, Alterra-Rapport 1523.

- Kemmers, Rolf en Peter Mekkin, 2001. Humus: een bron van rijkdom. Nederlands Bosbouw Tijdschrift: 17-22.
- Koerselman, W. & A.F.M. Meuleman, 1996. The vegetation N:P ratio: a new model tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology* 33 (6): 1441-1450.
- Kreutz, C.A.J., 1992. Orchideeën in Zuid-Limburg. Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Utrecht.
- Kreutz, C.A.J. & H. Dekker, 2000. De orchideeën van Nederland. Ecologie - verspreiding - bedreiging - beheer. B.J. Seckel & C.A.J. Kreutz, Raalte en Landgraaf.
- Kroon, H. de, 1986. De vegetaties van Zuidlimburgse hellingbossen in relatie tot het hakhoutbeheer. Een rijke flora met een onzekere toekomst. *Natuurhistorisch Maandblad*, 75 (10): 167-92.
- Loon, H. van, A. Mensink & A. Scheltinga, 1985. Vegetatiekundig onderzoek in verschillende boscomplexen in het Gerendal (Zuid-Limburg). Doctoraal verslag. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum.
- Löbel, S., T. Snäll & H. Rydin, 2006a. Species richness patterns and metapopulation processes - evidence from epiphyte communities in boreo-nemoral forests. *Ecography* 29: 169-182
- Löbel, S., T. Snäll & H. Rydin, 2006b. Metapopulation processes in epiphytes inferred from patterns of regional distribution and local abundance in fragmented forest landscapes. *J.Ecol.* 94: 856-868.
- Magurran, A.E., 2004. Measuring biological diversity. Blackwell Publishing, Oxford.
- Martin, J.G., B.D. Kloeppel, T.L. Schaefer, D.L. Kimbler & S.G. McNulty 1999. Aboveground biomass and nitrogen allocation of ten deciduous southern Appalachian tree species. *Canadian Journal of Forest Research* 28: 1648-1659.
- Nyssen. B. & M. Schoonderwoerd, 1999. Moerslag 18. Historisch beheer en huidige vegetatie van het Savelsbos. MSc thesis, Wageningen Universiteit, Wageningen.
- Odé, B., 1990. Hakhoutbeheer, bodem en vegetatie. *Natuurhistorisch Maandblad* 79 (7-8): 208- 212.
- Ogle, C.C., G.D. la Cock, G. Arnold & N. Mickleson, 2000. Impact of an exotic vine *Clematis vitalba* (F. Ranunculaceae) and of control measures on plant biodiversity in indigenous forest, Taihape, New Zealand. *Austral Ecology* 25: 539-551.

- Ouden, J. den, B. Muys, F. Mohren & K. Verheyen 2010. *Bosecologie en bosbeheer*. Acco, Leuven.
- Pahlplatz, R., 1991. Vegetatie-onderzoek in het Oombos 1990. *Natura* 88 (4): 81.
- Peterken, G.F. & M. Game, 1984. Historical factors affecting the number and distribution of vascular plants species in the woodlands of central Lincolnshire. *Journal of Ecology* 72: 155-182.
- Rackham, O. 1980. *Ancient woodland. Its history, vegetation and uses in England*. Edward Arnold, London. 402 pp. (herziene uitgave 2003).
- Siebel, H.N. 1993. *Indicatiegetallen van blad- en levermossen*. IBN-rapport 047, Wageningen.
- Siebel, H.N. & H.J. During. 2006. *Beknopte mosflora van Nederland en België*. KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Söderström, L. & H.J. During, 2005. Bryophyte rarity viewed from the perspectives of life history strategy and metapopulation dynamics. *Journal of Bryology* 27: 261-268.
- Soudzilovskaia, N.A., V.G. Onipchenko, J.H.C. Cornelissen & R. Aerts, 2005. Biomass production, N:P ratio and nutrient limitation in a Caucasian alpine tundra plant community. *Journal of Vegetation Science* 16 (4): 399-406.
- Thomas, E. 2007. *Cultuurhistorie in de Villender Boesch*. Wageningen Universiteit / Staatsbosbeheer, Wageningen.
- Turckheim, B. de & M. Bruciamacchie, 2005. *La futaie irrégulière*. Edisud, Aix-en-Provence.
- Waal, R.W. de & R.J. Bijlsma, 2003. *Bossen van de keileemgronden: betekenis van stagnerend grondwater voor de ontwikkeling van humusprofiel en vegetatie*. Alterra-rapport 804, Wageningen.
- Wallis de Vries, M.F., M. Prick & D. Groenendijk, 2009. *Vlinders in hellingbossen: effecten van hakhoutbeheer*. Rapport VS2009.037. De Vlinderstichting, Wageningen.
- Weeda, E.J., R. van der Meijden en P.A. Bakker, 1990. Rode lijst van in Nederland verdwenen en bedreigde planten over de periode 1980-1990. *Gorteria* 16: 2-26.
- Weeda, E.J., R. Westra, Ch. Westra & T. Westra, 1987. *Nederlandse oecologische flora. Wilde planten en hun relaties 2*. Stichting Uitgeverij KNNV / IVN, Utrecht.
- Weeda, E.J., R. Westra, Ch. Westra & T. Westra, 1992. *Nederlandse oecologische flora. Wilde planten en hun relaties 5*. Stichting Uitgeverij KNNV / IVN, Utrecht.

Westreenen, F.S. van (1989). De Zuidlimburgse bossen; jong bos of oude stobben? Een boshistorisch overzicht vanaf 1800. *Natuurhistorisch Maandblad* 78 (3): 48-54.

Willems, J.H. & K.P. Boessekool, 1999. Coppiced woodlands and their significance for herbaceous plant species conservation. In: D. Ming & M.J.A. Werger. *A spectrum of ecological studies*. Southwest China Normal University Press, Chongqing: 188-196.

Wulf, M., 1997. Plant species as indicators of ancient woodland in Northwestern Germany. *Journal of Vegetation Science* 8: 635-642.



Bijlage 1 Aannames en schattingen voor het opstellen van de stikstof-balansen

Voor alle onderzoekslocaties zijn we ervan uitgegaan dat de (hoge) boomlaag ca. 120 jaar oud is. Daarnaast zijn er verschillen in beheergeschiednis en vegetatiestructuur:

Savelsbos (Bertenberg)

Voor het Savelsbos (referentie voor een onbeheerd middenbos) zijn we uitgegaan dat er twee boomlagen aanwezig zijn: 1^e boomlaag (Gewone es) met 95% bedekking en een leeftijd van 120 jaar en een 2^e boomlaag (Gewone esdoorn) met 10% bedekking en een leeftijd van 65 jaar (sinds WO II doorgeschoten hakhout). Er is nauwelijks een struiklaag aanwezig. De belangrijkste soort is Hazelaar. De bedekking is geschat op 45% met een hoogte tussen 2 en 4 m. Voor dit hakhout hebben we een leeftijd van 5 jaar aangehouden.

Riesenberg (westexpositie)

Dit proefvlak is recent gekapt en had tijdens het veldwerk het karakter van een zeer open kapvlakte. We hebben verondersteld dat vóór de kap de boomlaag in gelaagdheid en bedekking globaal overeenkwam met die op de Bertenberg en dat het nog aanwezige, doorgeschoten hakhout een leeftijd had van 65 jaar en een bedekking van 50%. Voor de situatie na de kap hebben we een leeftijd van 1 jaar en een bedekking van 6% aangehouden voor het uitlopende hakhout (2^{de} generatie). Daarnaast is alleen nog een restant van een lage boomlaag (hoge struiklaag) aanwezig (4 % bedekking). Daarvoor is een leeftijd van 10 jaar aangehouden.

Riesenberg (zuidexpositie)

Dit proefvlak is eveneens recent sterk teruggezet. De situatie vóór de kap is gelijkgesteld aan die van het hierboven beschreven proefvlak op de Riesenberg (westexpositie). De resterende boomlaag heeft nog een bedekking van 2% (stammen buiten proefvlak), bestaat uit Gewone es en Zomereik en heeft een geschatte leeftijd van 65 jaar. Een hoge struiklaag heeft een bedekking van 3%, bestaat voornamelijk uit Meidoorn en een veronderstelde leeftijd van 45 jaar. De weer uitlopende struiklaag heeft een bedekking van 20% en een veronderstelde leeftijd van 1 jaar.

Oombos (jong bos)

In het Oombos is een rigoureuus hakhoutbeheer doorgevoerd, waarbij we verondersteld hebben dat inmiddels de 3^{de} generatie hakhout is opgekomen (jong bos) met een leeftijd van 5 jaar. In totaal zijn er na het hervatten van het hakhoutbeheer twee kapcycli geweest en is er tweemaal een biomassavoorraad die in 10 jaar was opgebouwd afgevoerd. Verondersteld is dat bij de doorstart van het beheer (1991/1992) de boomlaag voor 88% is afgevoerd: er zijn nog enkele oude bomen uit de oorspronkelijke hoge boomlaag over (bedekking 12%).

Oombos (kapvlakte)

Deze opstand is 1 cyclus verder in hakhoutbeheer dan het hierboven beschreven proefvlak in het Oombos. Aangenomen is dat er vanaf 1981/1982 driemaal een

biomassavoorraad is afgevoerd die zich steeds in circa 10 jaar heeft opgebouwd. Verondersteld is dat de huidige generatie hakhout een leeftijd van 2 jaar heeft. Voor deze opstand hebben we een afvoer van 94% van de boomlaag bij de doorstart van het hakhoutbeheer verondersteld, terwijl 6% van de boomlaag nog aanwezig is.

Schaelsberg

Het proefvlak op de Schaelsberg bestaat uit een kapvlakte gedomineerd door ruigtkruiden en bosrank, en heeft vrijwel geen boomlaag meer (2%). Verondersteld is dat bij aanvang van het herstelbeheer (1991/1992) er 98% van de boomlaag is afgevoerd via kap. Aangenomen is dat deze opstand driemaal een hakhoutcyclus heeft doorlopen en dat de huidige generatie hakhout 3 jaar oud is.

Bijlage 2 Veranderingen vegetatiezonering Savelsbos 1955 – 2009.

Vegetatietype:		Oppervlakte (m ²)	Aandeel in 2009 van:	
1955	2009		oorspronkelijk type (%)	Deel studiegebied (%)
qpb	qpb	4886	96,2	12,8
qpb	qct/qpb	191	3,8	0,5
qct/qpb	qpb	2501	29,1	6,5
qct/qpb	qct/qpb	5433	63,2	14,2
qct/qpb	qct	662	7,7	1,7
qct	qpb	2670	17,0	7,0
qct	qct/qpb	3591	22,8	9,4
qct	qct	4139	26,3	10,8
qct	qct/a	3795	24,1	9,9
qct	qcs	1537	9,8	4,0
qco	qpb	1165	17,3	3,0
qco	qct/qpb	738	11,0	1,9
qco	qct	3855	57,2	10,1
qco	qct/a	977	14,5	2,6
qct/a	qct/qpb	60	6,4	0,2
qct/a	qct/a	878	93,6	2,3
qcs	qct	44	3,7	0,1
qcs	qcs	1147	96,3	3,0

Vegetatietype	Oppervlakte (m ²)		Oppervlakteverandering:	
	in 1955	in 2009	absoluut (ha)	relatief (%)
qpb	5077	11222	0,61	121
qct/qpb	8596	10013	0,14	16
qct	15732	8700	-0,70	-45
qco	6735	0	-0,67	-100
qct/a	938	5650	0,47	502
qcs	1191	2684	0,15	125

Van den Broek en Diemont, 1966		Stortelder et al., 1999	
(opgenomen in 1955)			
qpb	Querceto-petraeae-Betuletum; subassociatie van <i>Luzula sylvatica</i>	Fago-Quercetum	Beuken-Eikenbos
qct/qpb	Menggezelschap van qct en qcb	SC oxalidetosum	EH met Witte klaverzuring
qct	Querceto-Carpinetum typicum	SC typicum	EH typische vorm
qco	Querceto-Carpinetum orchidetosum	SC orchietosum	EH met kalkplanten
qct/q	Querceto-Carpinetum; variant van <i>Allium ursinum</i>	SC allietosum	EH met Daslook
qct/a	Querceto-Carpinetum stachyetosum en zijn variant van <i>Polystichum aculeatum</i>	SC polystichetosum	EH met Stijve naaldvaren

SC: Stellario-Carpinetum; EH: Eiken-Haagbeukenbos.

Bijlage 3 Lijst van waargenomen soorten nachtvlinders

Nederlandse naam	Wetenschappelijke naam	Habitat groep	Waardplant groep	RL-status
Aangebrande spanner	<i>Ligdia adustata</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen kardinaalsmuts	TNB
Appeltak	<i>Campaea margaritata</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen algemeen	TNB, zich uitbreidend
Beukeneenstaart	<i>Watsonalla cultraria</i>	Bossen beuk	Houtigen beuk eik	TNB
Boogsnuituil	<i>Herminia grisealis</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen algemeen	TNB
Bosbesbruintje	<i>Macaria brunneata</i>	Bossen berk den	Houtigen zachthoutboomsoorten	gevoelig
Bosrankdwergspanner	<i>Eupithecia haworthiata</i>	Bosranden op kalk	Bosrank	bedreigd
Braamvlinder	<i>Thyatira batis</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen besstruiken	TNB
Brandvlerkvlinder	<i>Pheosia tremula</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen zachthoutboomsoorten	TNB
Breedbandhuismoeder	<i>Noctua fimbriata</i>	Bosranden en open plekken	Kruiden en houtigen	TNB
Bruine bosrankspanner	<i>Horisme vitalbata</i>	Bosranden op kalk	Bosrank	bedreigd
Bruine grijsbandspanner	<i>Cabera exanthemata</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen zachthoutboomsoorten	TNB, zich uitbreidend
Bruine snuituil	<i>Hypena proboscidalis</i>	Bosranden en open plekken	Brandnetel	TNB, zich sterk uitbreidend
Bruine vierbandspanner	<i>Xanthorhoe spadicearia</i>	Bosranden en open plekken	Kruiden	gevoelig
Driehoekuil	<i>Xestia triangulum</i>	Bosranden en open plekken	Kruiden en houtigen	TNB
Eekhoorn	<i>Stauropus fagi</i>	Bossen	Houtigen algemeen	TNB
Egale bosrankspanner	<i>Horisme tersata</i>	Bosranden op kalk	Bosrank	ernstig bedreigd
Egale dwergspanner	<i>Eupithecia absinthiata</i>	Bosranden en open plekken	Kruiden	TNB
Essengouduil	<i>Atethmia centrago</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen es en andere	TNB
Gamma-uil	<i>Autographa gamma</i>	Overal	Kruiden	TNB, zich sterk uitbreidend
Geel beertje	<i>Eilema sororcula</i>	Bossen eik open	(Korst)mossen en algen	TNB
Gele agaatspanner	<i>Gandaritis pyraliata</i>	Bosranden en open plekken	Kruiden walstro	TNB
Gele tijger	<i>Spilosoma lutea</i>	Bosranden en open plekken	Kruiden en houtigen	TNB
Gelobd halmuiltje	<i>Oligia strigilis</i>	Graslanden	Grassen breedbladig	TNB

Nederlandse naam	Wetenschappelijke naam	Habitat groep	Waardplant groep	RL-status
Gestippelde oogspanner	<i>Cyclophora punctaria</i>	Bossen eik open	Houtigen algemeen	TNB
Gestreepte goudspanner	<i>Camptogramma bilineata</i>	Bosranden en open plekken	Kruiden	TNB, zich uitbreidend
Gevlekte zomervlinder	<i>Comibaena bajularia</i>	Bossen eik open	Houtigen beuk eik	TNB
Gewone breedvleugeluil	<i>Diarsia rubi</i>	Bossen nat	Kruiden	gevoelig
Gewone dwergspanner	<i>Eupithecia vulgata</i>	Bosranden en open plekken	Kruiden en houtigen	kwetsbaar
Gewone spikkelspanner	<i>Ectropis crepuscularia</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen algemeen	TNB, zich uitbreidend
Gewone stofuil	<i>Hoplodrina octogenaria</i>	Bosranden en open plekken	Kruiden	TNB, zich uitbreidend
Gewone worteluil	<i>Agrotis exclamationis</i>	Open landschap	Kruiden	TNB, zich uitbreidend
Glad beertje	<i>Eilema griseola</i>	Moerassen	(Korst)mossen en algen	TNB
Grijze stipspanner	<i>Idaea aversata</i>	Bosranden en open plekken	Kruiden en oud blad	TNB, zich sterk uitbreidend
Haarbos	<i>Ochropleura plecta</i>	Bosranden en open plekken	Kruiden	TNB, zich sterk uitbreidend
Hagendoornvlinder	<i>Opisthograptis luteolata</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen algemeen	TNB, zich sterk uitbreidend
Halmrupsvlinder	<i>Mesapamea secalis</i>	Graslanden	Grassen breedbladig	TNB, zich uitbreidend
Halvemaanvlinder	<i>Selenia tetralunaria</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen algemeen	TNB
Herculesje	<i>Selenia dentaria</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen algemeen	gevoelig
Hopdwergspanner	<i>Eupithecia assimilata</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen besstruiken	TNB
Houtspaander	<i>Axylia putris</i>	Bosranden en open plekken	Kruiden	TNB, zich uitbreidend
Huismoeder	<i>Noctua pronuba</i>	Overal	Kruiden en Grassen	TNB, zich sterk uitbreidend
Hyena	<i>Cosmia trapezina</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen algemeen	TNB, zich uitbreidend
Klaverblaadje	<i>Macaria notata</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen zachthoutboomsoorten	TNB, zich uitbreidend
Kleine beer	<i>Phragmatobia fuliginosa</i>	Open landschap	Kruiden en houtigen	TNB, zich uitbreidend
Kleine groenbandspanner	<i>Colostygia pectinataria</i>	Graslanden	Kruiden	TNB
Koperuil	<i>Diachrysia chrysitis</i>	Bosranden en open plekken	Kruiden	TNB, zich uitbreidend
Kortzuiger	<i>Crocallis elinguarua</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen algemeen	TNB
Kroonvogeltje	<i>Ptilodon capucina</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen algemeen	TNB

Nederlandse naam	Wetenschappelijke naam	Habitat groep	Waardplant groep	RL-status
Ligusterpijlstaart	<i>Sphinx ligustri</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen es en andere	TNB
Lijnsnuituil	<i>Zanclognatha tarsipennalis</i>	Bosranden en open plekken	Oud blad	TNB
Lindeherculesje	<i>Selenia lunularia</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen algemeen	kwetsbaar
Maantandvlinder	<i>Drymonia ruficornis</i>	Bossen eik open	Houtigen beuk eik	TNB
Marmerspanner	<i>Ecliptopera silaceata</i>	Bosranden en open plekken	Kruiden	TNB
Meriansborstel	<i>Calliteara pudibunda</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen besstruiken	TNB
Open-breedbandhuismoeder	<i>Noctua janthe</i>	Bosranden en open plekken	Kruiden en houtigen	TNB, zich uitbreidend
Oranje iepentakvlinder	<i>Angerona prunaria</i>	Bossen oud	Houtigen algemeen	TNB
Piramidevlinder	<i>Amphipyra pyramidea</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen algemeen	TNB, zich uitbreidend
Plakker	<i>Lymantria dispar</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen beuk eik	TNB
Plat beertje	<i>Eilema lurideola</i>	Bosranden en open plekken	(Korst)mossen en algen	TNB
Populierenpijlstaart	<i>Laothoe populi</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen zachthoutboomsoorten	TNB
Ringspikkelspanner	<i>Hypomecis punctinalis</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen algemeen	TNB
Schaduwsnuituil	<i>Herminia tarsicrinalis</i>	Bosranden en open plekken	Oud blad	TNB
Schedeldrager	<i>Craniophora ligustri</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen es en andere	TNB
Schermbloemdwegspanner	<i>Eupithecia tripunctaria</i>	Bosranden en open plekken	Kruiden schermbloemigen	kwetsbaar
Schilddrager	<i>Acronicta megacephala</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen zachthoutboomsoorten	TNB
Schildstipspanner	<i>Idaea biselata</i>	Bosranden en open plekken	Kruiden en oud blad	TNB, zich uitbreidend
Schimmelspanner	<i>Dysstroma truncata</i>	Bosranden en open plekken	Kruiden en houtigen	TNB
Slawortelboorder	<i>Korscheltellus lupulinus</i>	Open landschap	Kruiden en Grassen	kwetsbaar
Spaanse vlag	<i>Euplagia quadripunctaria</i>	Bosranden op kalk	Kruiden	TNB
Sporkehoutspanner	<i>Philereme vetulata</i>	Bosranden op kalk	Houtigen Rhamnus	TNB
Spurrie-uil	<i>Hadula trifolii</i>	Graslanden	Kruiden	gevoelig
Stompvleugeluil	<i>Mythimna impura</i>	Graslanden	Grassen breedbladig	TNB
Taxusspikkelspanner	<i>Peribatodes rhomboidaria</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen algemeen	TNB, zich sterk uitbreidend

Nederlandse naam	Wetenschappelijke naam	Habitat groep	Waardplant groep	RL-status
Tweestip-orvlinder	<i>Ochropacha duplaris</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen zachthoutboomsoorten	kwetsbaar
Tweestreepvoorjaarsuil	<i>Orthosia cerasi</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen algemeen	TNB, zich uitbreidend
Variabele spikkelspanner	<i>Alcis repandata</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen algemeen	TNB
Variabele voorjaarsuil	<i>Orthosia incerta</i>	Bosranden en open plekken	Kruiden en houtigen	gevoelig
V-dwergspanner	<i>Chloroclystis v-ata</i>	Bosranden en open plekken	Kruiden	TNB
Vliervlinder	<i>Ourapteryx sambucaria</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen zachthoutboomsoorten	gevoelig
Voorjaarsdwergspanner	<i>Eupithecia abbreviata</i>	Bossen eik open	Houtigen beuk eik	TNB
Vuursteenvlinder	<i>Habrosyne pyritoides</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen besstruiken	TNB
Wapendrager	<i>Phalera bucephala</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen algemeen	TNB
Wegedoornspanner	<i>Philereme transversata</i>	Bosranden op kalk	Houtigen Rhamnus	gevoelig
Wilgenschorsvlinder	<i>Parastichtis ypsillon</i>	Bossen nat	Houtigen zachthoutboomsoorten	TNB
Wit spannertje	<i>Asthena albulata</i>	Bossen oud	Houtigen zachthoutboomsoorten	kwetsbaar
Witte grijsbandspanner	<i>Cabera pusaria</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen zachthoutboomsoorten	TNB, zich uitbreidend
Witte schaduwspanner	<i>Lomographa temerata</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen besstruiken	TNB
Witte tijger	<i>Spilosoma lubricipeda</i>	Bosranden en open plekken	Kruiden en houtigen	TNB, zich uitbreidend
Witvlekbosrankspanner	<i>Melanthia procellata</i>	Bosranden en open plekken	Bosrank	kwetsbaar
Wortelhoutspanner	<i>Eulithis prunata</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen besstruiken	TNB
Zuringuil	<i>Acrionicta rumicis</i>	Open landschap	Kruiden en houtigen	TNB
Zwarte-w-vlinder	<i>Macaria wauaria</i>	Bosranden en open plekken	Houtigen besstruiken	kwetsbaar
Zwartkamdwergspanner	<i>Gymnoscelis rufifasciata</i>	Bosranden en open plekken	Kruiden en houtigen	TNB, zich sterk uitbreidend
Zwartrandgrasuil	<i>Apamea epomidion</i>	Bosranden en open plekken	Grassen breedbladig	niet beschouwd
Zwartstipspanner	<i>Scopula nigropunctata</i>	Graslanden	Houtigen zachthoutboomsoorten	gevoelig
Zwartvlekdwergspanner	<i>Eupithecia centaureata</i>	Bosranden en open plekken	Kruiden	TNB