

# Patroonontwikkeling en begrazing in boslandschappen: New Forest en Fontainebleau als referenties

H.N. Siebel & R.J. Bijlsma

IBN-rapport 357

Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO)  
Wageningen

ISSN: 0928-6888  
1998

## INHOUD

VOORWOORD	5
1 INLEIDING	7
2 ONDERZOEKSMETHODIEK	8
2.1 Beschrijving patroon	8
2.2 Veranderingen in de tijd	9
3 PATROONONTWIKKELING NEW FOREST	10
3.1 Algemene karakteristiek en historie van het boslandschap	10
3.2 Rushpole Wood	12
3.2.1 Boslandschap	12
3.2.2 Bosmozaïek	13
3.3 White Moor	25
3.3.1 Boslandschap	25
3.3.2 Bosmozaïek	25
3.4 Denny Wood	41
3.4.1 Boslandschap	41
3.4.2 Bosmozaïek	44
3.5 Discussie	45
3.5.1 Historische patronen	45
3.5.2 Begrazing	47
4 BOSONTWIKKELING FONTAINEBLEAU	50
4.1 Algemene karakteristiek en historie van het boslandschap	50
4.2 La Tillaie	50
4.2.1 Bosmozaïek	50
4.3 Discussie	55
4.3.1 Historische patronen	55
4.3.2 Begrazing	55
5 CONCLUSIES EN EINDDISCUSSIE	56
5.1 Conclusies	56
5.2 Vraatdynamiek, schduwtolerantie en soortenversiteit	56
LITERATUUR	61

## VOORWOORD

Als onderdeel van het project 'Patroonontwikkeling en patch-dynamiek in boslandschappen' is een studie uitgevoerd naar patroonontwikkeling in de boslandschappen van New Forest en Fontainebleau. Het project werd gefinancierd met Bosbeleidsplan stimuleringsgeld en stond onder leiding van A.T. Kuiters (IBN-DLO). Een samenvatting van dit rapport is als hoofdstuk opgenomen in het eindrapport van het betreffende project.

De gegevens van bosstructuur en soortensamenstelling van de kruidlaag zijn verzameld als buitenlands referentiemateriaal binnen het Bosreservatenprogramma van het Rijksinstituut voor Natuurbeheer, thans Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO). Deze gegevens zijn nu opgenomen in de database van het Nationaal Bosreservatenprogramma en worden om de vijf (vegetatie) en tien (bosstructuur) jaar bijgewerkt met heropnamen.

Dit rapport is aanzienlijk verbeterd dankzij commentaar van Loek Kuiters en Pieter Slim.

---

## 1 INLEIDING

Begrazing met hoefdieren als rund en pony naast ree en edelhert wordt steeds meer toegepast als beheersmaatregel in bosgebieden. Meestal wordt een nagenoeg natuurlijke bosontwikkeling nagestreefd. In de uitgangssituatie is echter vrijwel altijd een kunstmatig grofschalig patroon aanwezig van homogene opstanden en heide. Vraag is dan ook hoe het patroon in het bos en van het boslandschap zich zal gaan ontwikkelen onder invloed van begrazing met hoefdieren. Hoewel begrazing door hoefdieren zoals rund in Nederland in vorige eeuwen veel voorkwam in bosgebieden, is deze afwezig geweest in het recente verleden. Hierdoor ontbreken gegevens over hoe het patroon zich onder deze omstandigheden in Nederlandse bossen ontwikkelt. Om een beeld te krijgen over hoe de bosontwikkeling vanuit een homogene uitgangssituatie bij spontane processen als windworp en begrazing verloopt, zijn we dan ook aangewezen op referentiegebieden in het buitenland.

Dit rapport beschrijft de bosontwikkeling in twee gebieden, waar reeds langere tijd onderzoek wordt gedaan naar bosontwikkeling en die als referentie kunnen dienen voor de spontane ontwikkeling in Wintereiken-Beukenbos (*Fago-Quercetum*). Het Wintereiken-Beukenbos is het belangrijkste potentieel natuurlijke vegetatietype op de zandgronden. In beide gebieden zijn delen aanwezig met historische vrij homogene door de mens bepaalde patronen, waar een lange periode van min of meer spontane ontwikkeling met of zonder hoge graasdruk van hoefdieren heeft plaatsgevonden. Het eerste van deze bosgebieden is New Forest in het zuiden van Engeland, dat een zeer lange geschiedenis kent van begrazing door hoefdieren. Dit betreft vooral runderen, pony's en damherten. Hier bevinden zich diverse oude, tamelijk gelijkjarige bosopstanden, die deze eeuw in aftakeling zijn geraakt. Het tweede bosgebied is Fontainebleau bij Parijs waar slechts een geringe graasdruk is van ree en edelhert, en waar in enkele percelen die strikt natuureservaat zijn een spontane bosontwikkeling loopt vanaf de 14e eeuw.

Het onderzoek is gericht op de vraag in hoeverre de patroonontwikkeling gedurende de laatste twee eeuwen wordt bepaald door het oude historische patroon en door graasdruk van hoefdieren. Bij het onderzoek aan het patroon en de patroonontwikkeling in de referentiegebieden is onderscheid gemaakt tussen twee schaalniveaus. Allereerst is er gekeken naar het patroon op landschapschaal, hier aangeduid als boslandschap. Dit omvat het grofschalige patroon van bos, heide en grazige vegetaties, dat grotendeels is bepaald door activiteiten van de mens in het verleden. Daarnaast is er gekeken naar het fijschalige patroon van bomen van verschillende leeftijd en soort en van kleine open plekken binnen bossen, hier aangeduid met bosmozaïek. Ook dit patroon is veelal sterk door de mens bepaald door aanplant, kap en door perioden met kunstmatig hoge graasdruk. Bij het bosmozaïek worden zowel de bosstructuur als het patroon in de kruidlaag besproken.

---

## 2 ONDERZOEKSMETHODIEK

### 2.1 Beschrijving patroon

Bij de beschrijving van het huidige boslandschap is gebruikt gemaakt van interpretaties van luchtfoto's uit de tachtiger jaren. Aan de hand hiervan zijn bosgedeelten en open terreingedeelten met voornamelijk heide gekarteerd. Binnen de bossen is onderscheid gemaakt tussen bosgedeelten waarin oude bomen met grote kronen aanwezig waren en gedeelten waarin alleen jonge bomen met kleine kronen aanwezig waren. Hierbij is volstaan met een globale interpretatie en is niet getracht aan de hand van aanvullend veldonderzoek gedetailleerdere grenzen aan te geven.

Bij de beschrijving van het bosmozaïek is gebruik gemaakt van de SILVI-STAR-methode om bosstructuur en vegetatiepatroon te beschrijven (Koop 1989). Hierbij zijn in een kernvlakte van alle bomen met een stamdiameter vanaf 4 cm positie, soort, stamdiameter, boomvorm (boomhoogte, kroonperiferie, hoogte kroonbasis en grootste kroondiameter), interne kroonbedekking en eventuele schade bepaald. Deze gegevens zijn gebruikt om het bosmozaïek te visualiseren en te analyseren met SILVI-STAR-programmatuur en het geografisch informatiesysteem ARC/INFO. Om aan te geven in hoeverre de verjonging van bepaalde soorten bepaald wordt door het oude bosmozaïek is de dichtheid berekend van jonge individuen met een stamdiameter van minder dan 10 cm die op open plekken of onder kronen van bomen met een stamdiameter groter of gelijk aan 10 cm staan, uitgesplitst naar soort. Aangezien deze jonge bomen de zaailingfase waarin veel sterfte optreedt reeds gepasseerd zijn, geeft dit een indicatie waar van min of meer succesvolle verjonging sprake is. Doordat ook dunne bomen die aan de uiterste rand van de kroonomtrek van dikke bomen staan worden meegerekend is er wel enige overschatting van de verjonging onder minder gunstige omstandigheden van dichte kronen als van Beuk.

Voor de beschrijving van het patroon in de kruidlaag is gebruik gemaakt van een vegetatiekartering van de hele kernvlakte en vegetatieopnamen uit transecten. De vegetatiekartering betrof alleen de dominante soorten. Transecten van vegetatieopnamen van 2x2 meter liepen in de lengterichting over het midden van de kernvlakten. Ze zijn uitgewerkt binnen MS Office waarbij in sommige analyses soorten zijn samengevoegd tot vijf groepen, te weten: Adelaarsvaren (*Pteridium aquilinum*), grasachtigen (*Poaceae*, *Luzulaceae*, *Cyperaceae*), heide (*Calluna* en *Erica*-soorten), kruiden (rest kruidlaag m.u.v. *Rubus* en juveniele bomen en struiken) en mossen. Om inzicht te verkrijgen in de factoren die het patroon in de vegetatie bepalen, zijn per opname gewogen Ellenberg-waarden bepaald volgens

$$\text{som}(\text{bedekking} \cdot \text{waarde}) / \text{som}(\text{bedekking})$$

gesommeerd over alle soorten in de kruidlaag per opname met waarden voor het stikstofgetal, vochtgetal en lichtgetal uit Ellenberg & al. (1991). Deze gewogen waarden liggen evenals de oorspronkelijke Ellenberg-getallen tussen 1 en 9, corresponderend met 'zeer laag' en 'zeer hoog', bv. vochtgetal 1 indiceert extreme droogte. De naamgeving van vaatplanten is volgens Stace (1997).

## 2.2 Veranderingen in de tijd

Om een beeld te krijgen van de ontwikkeling van het boslandschap, het bosmozaïek en de graasdruk in de twee referentiegebieden gedurende de laatste twee eeuwen is gebruikt gemaakt van historische bronnen met gegevens over graasdruk en over hoe het bos er in het verleden uit zag in het referentiegebied. Ook is jaarring- en boomgroeianalyse uitgevoerd waarmee een beeld werd verkregen van de patroonontwikkeling van boomgeneraties in de afzonderlijke kernvlakten.

Voor de jaarringanalyse zijn boorspanen verzameld van bomen met een diameter groter dan 10 cm in een centrale strook van 10 meter breed in de kernvlakte en eventueel daarbuiten. Per boom zijn alle jaarringbreedten en de leeftijd bepaald. Van de huidige opstand zijn per soort regressielijnen bepaald van stamdiameter tegen hoogte en omvang van de kroon. Met de uit de jaarringanalyse afkomstige diameter in het verleden en met de regressielijnen is de boomvorm in het verleden gereconstrueerd. Deze zijn gecorrigeerd voor de afwijking ten opzichte van de regressielijnen van de huidige hoogten en omvang van de kroon. Ter completering zijn van omgevallen of omgezaagde bomen en enkele andere niet te boren bomen ook boomvorm, jaarringbreedten, leeftijd en eventueel sterftejaar geschat. Aan de hand van al deze gegevens is de bosstructuur in het verleden gereconstrueerd. Aanname hierbij is, dat er vrijwel geen bomen aan het begin van deze eeuw zijn verdwenen, waarvan thans geen enkel spoor meer over is en dat het gereconstrueerde bosmozaïek niet noemenswaardig verandert door toevoeging van deze bomen. Op basis van de gemeten leeftijden en de huidige stamdiameters is ook voor de hele kernvlakte onderscheid gemaakt in boomgeneraties die elk uit een veelal met graasdruk samenhangende tijdsperiode afkomstig zijn.

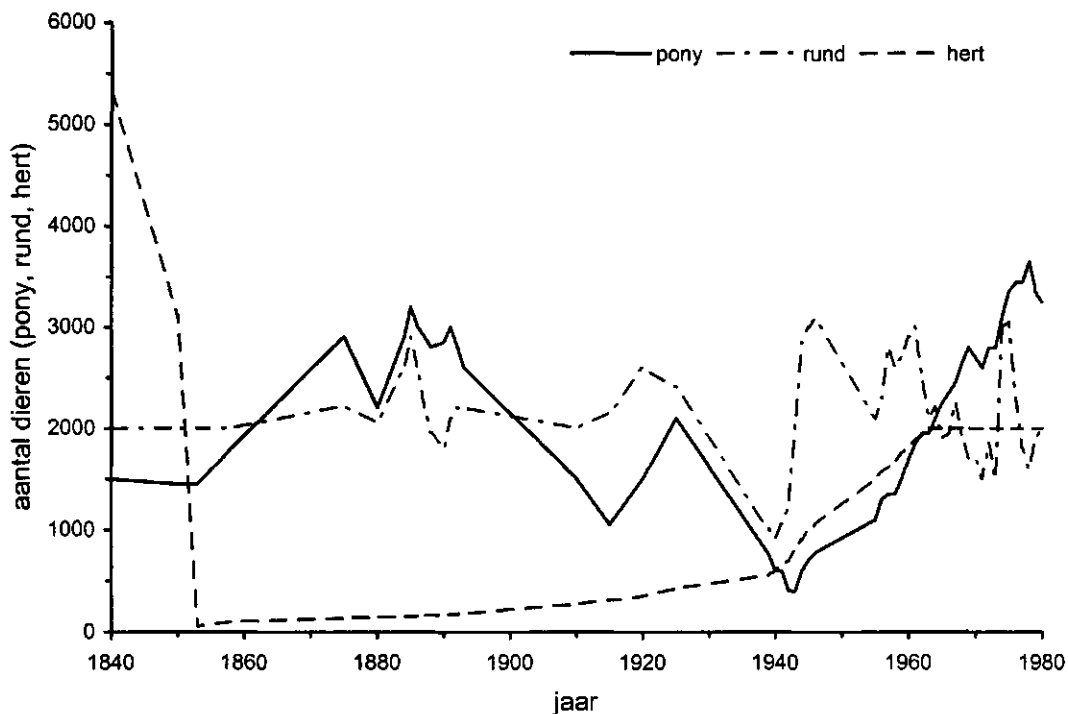
Recente veranderingen in de kruidlaag zijn aangegeven aan de hand van een vergelijking van de bedekkinggegevens van de soortengroepen in de opnamen uit de transecten uit meerdere jaren.

---

### 3 PATROONONTWIKKELING NEW FOREST

#### 3.1 Algemene karakteristiek en historie van het boslandschap

De New Forest is een bos- en heidegebied van ongeveer 27000 ha, waarvan ongeveer 18370 begraasd wordt door vee. Het is gelegen in zuid Engeland bij Southampton en kent een lange historie van begrazing (Putman 1986, Tubbs 1968). De bodem bestaat uit uitgeloopte grind- en zandbodems, waarop zich bij afwezigheid van bos meestal droge heide met Struikhei (*Calluna vulgaris*) bevindt, en rijkere leem- en kleibodems meestal in de lagere delen met zure graslandgemeenschappen met Pijpestrootje (*Molinia caerulea*) en Struisgras (*Agrostis spp.*). Er komen bostypen voor die variëren van Eiken-Berkenbos op arme bodem, via Eiken-Beukenbos met Hulst, beukenbos met Boshyacint (*Hyacinthoides non-scripta*) tot bossen met Es en Zomereik op rijkere bodem. Ook is veel naaldhout aangeplant.



Figuur 1. Geschatte aantallen hoefdieren in de New Forest gedurende de laatste 150 jaar, gebaseerd op het historisch onderzoek van Tubbs (1968) en Drenth & Oosterbaan (1984).

In het verleden moest het bos omwille van de koninklijke jacht op herten met rust gelaten worden. Ter compensatie kregen de bewoners ('commoners') het recht om hun vee, met name pony's en runderen, in het gebied te laten grazen wat tot op de dag van vandaag nog steeds gebeurt. Wel heeft het aantal herten (vrijwel alleen damherten), runderen en pony's de afgelopen eeuwen sterk gefluctueerd (fig. 1). Aangezien de grootte van het begraaide gebied per soort in de tijd onbekend is, kunnen op basis van deze figuur geen berekeningen worden gemaakt over graasdruk en is vergelijking van soorten onderling m.b.t. graasdruk niet mogelijk (zie hiervoor Van Wieren & Kuiters 1997). Pony en damhert zijn voor het grootste deel verantwoordelijk voor de graasdruk op houtige gewassen, mede omdat runderen in de winter veelal op stal staan. Een indicatie van de exacte graasdruk in de afzonderlijke bosgebieden is moeilijk te geven, omdat het begraaide aaneengesloten gebied bestaat uit zowel bossen als open terreingedeelten op voedselrijkere en voedselarme bodem en de hoefdieren een selectief terreingebruik kennen (zie ook Putman 1986).

In de bosgebieden in New Forest zijn op basis van boomgrootte en stamdiameter veelal duidelijke generaties te herkennen die in verband zijn gebracht met de graasdruk van hoefdieren (Peterken & Tubbs 1965). Hoewel er enige discussie is over perioden met bosverjonging en de daarmee samenhangende boomgeneraties (Flower 1980, Morgan 1987a,b) zijn er duidelijk twee hoofdperioden van bosverjonging te onderscheiden. De eerste is de periode van voor het begin van de 19e eeuw waarvan de bomen nu meest tussen de 200 en 300 jaar oud zijn. Deze generatie bestaat voornamelijk uit Beuk en in mindere mate uit Zomereik die thans de heersende boomlaag vormen in de oude bossen. Daarna bleef verjonging waarschijnlijk door de hoge graasdruk vrijwel afwezig tot 1851 toen de damherten werden verwijderd. Na 1851 is de verjonging weer op gang gekomen, vooral in perioden met een lage graasdruk, zoals rond de wereldoorlogen. Vanaf ongeveer 1975 is de graasdruk echter weer zo hoog dat verdere verjonging moeizaam plaatsvindt. Bij de reconstructie van het bosmozaïek in de kernvlakte wordt op basis van diameter en jaarringanalyse onderscheid gemaakt tussen de oude generatie van bomen die zich gevestigd hebben voor 1800, en jongere generaties uit de periode 1850-1920 en van na 1920.

In de New Forest wordt de bosontwikkeling in verschillende bossen reeds vanaf 1980 door het IBN-DLO onderzocht (Drenth & Oosterbaan 1984, Koop 1989). Hiervan zijn drie gebieden gekozen, die wat groeiplaats betreft overeenkomen met die van de Wintereiken-Beukenbossen op arme zandgronden in Nederland. Zij kennen alle drie een vrij uniforme oude boomgeneratie die vrijwel geheel uit Beuk bestaat, maar verschillen in het patroon van deze oude boomlaag en het verval hiervan. De eerste, Rushpole Wood, is een oorspronkelijk meer gesloten bos met een geleidelijk verval van de oude generatie. De tweede, White Moor, is een oorspronkelijk vrij klein open bos aan de rand van een heide waar ook bosuitbreiding plaatsvindt. De derde, Denny Wood is een oorspronkelijk gesloten bos aan de rand van een heide met een snel verval van de oude generatie.

Boorspanen voor jaarringanalyse zijn verzameld in 1992. De bosstructuur in de kernvlakten is opgenomen in 1992 (de middenstrook in 1983 en 1993). Vegetatieopnamen in de transecten zijn gemaakt in 1983, 1988 en 1993.

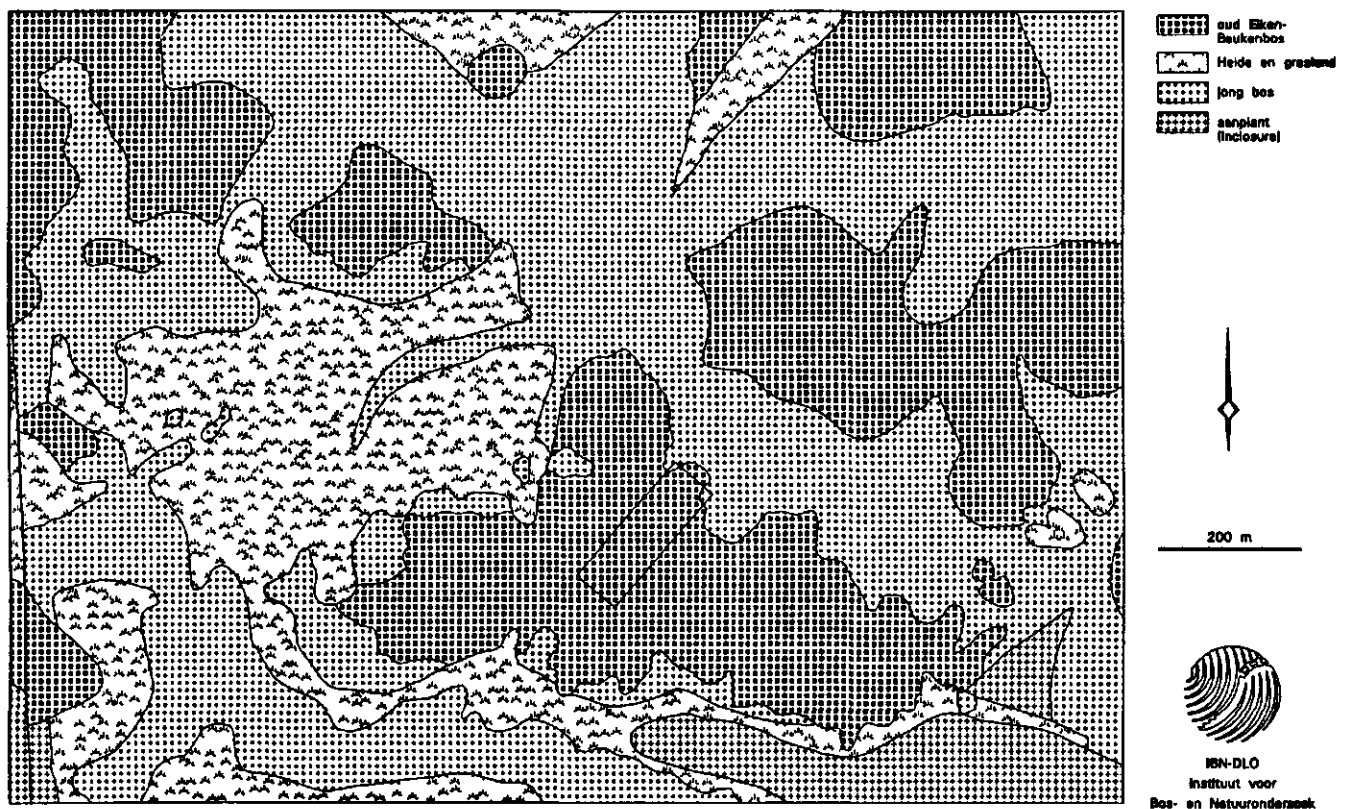
---



## 3.2 Rushpole Wood

### 3.2.1 Boslandschap

Rushpole Wood wordt aangemerkt als een bos dat zeer lang continue aanwezig is geweest. Hierop wijst onder andere de rijke lichleenflora (Flower 1980). Aan het begin van de 18e eeuw bestond dit bos voor een groot deel uit Eik en Beuk. De eiken zijn echter voor 1787 voor het grootste gedeelte gekapt voor de scheepsbouw (Flower 1980) en Beuk is dominant geworden in de kroonlaag. De ligging van de kernvlakte is met een rechthoek aangegeven in figuur 2. Het ligt in een oud bosgedeelte temidden van jong bos. Voor een groot deel betreft dit spontane uitbreiding in heide maar deels is dit ook aanplant van o.a. Grove den. Er is duidelijk sprake van bosuitbreiding in de laatste eeuw. Daarnaast zijn ook enkele heidegebieden aanwezig die opgehouden zijn door brand.



Figuur 2. Het boslandschap bij Rushpole Wood.

### 3.2.2 Bosmozaïek

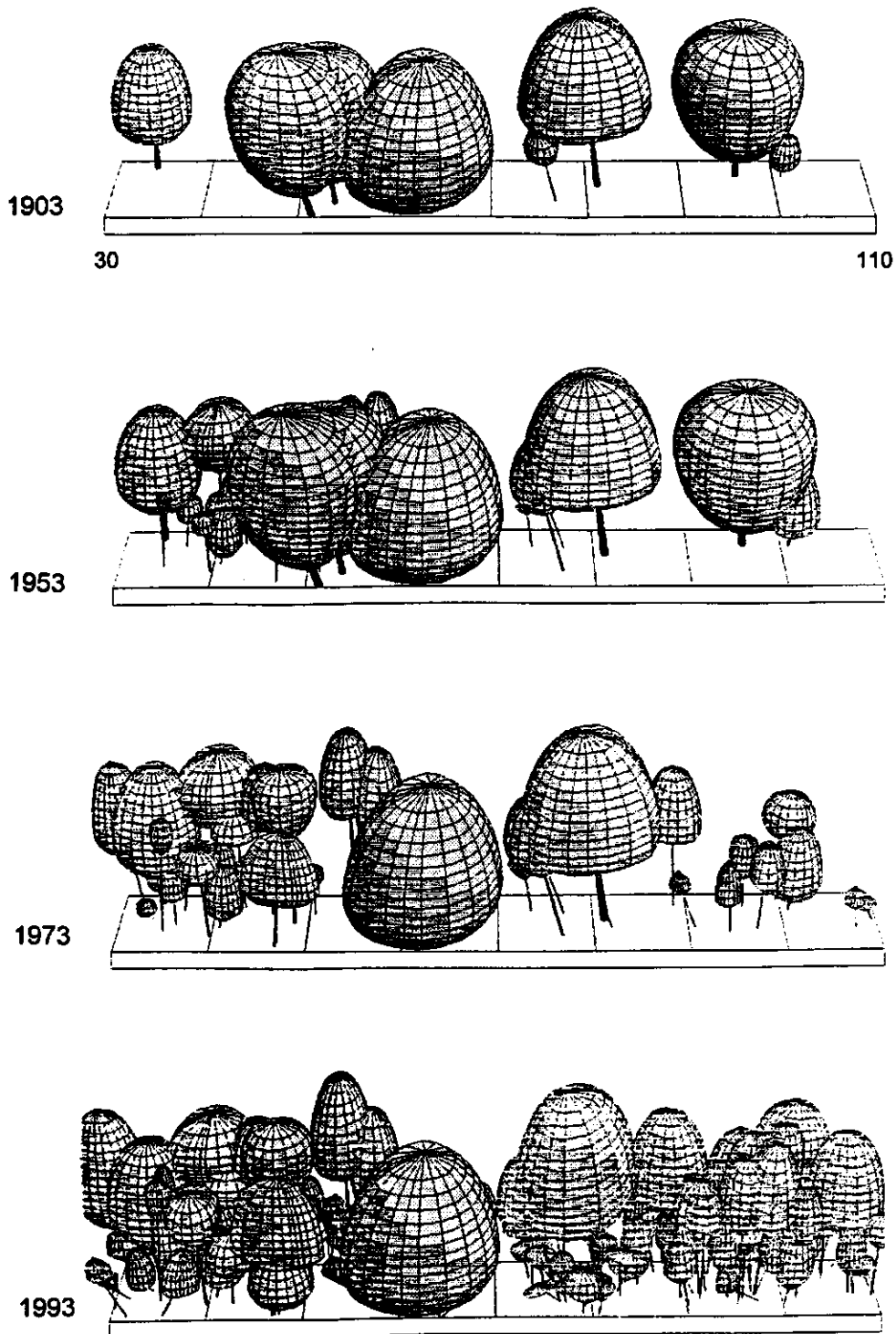
#### *Bosstructuur*

De kernvlakte in Rushpole Wood is een vrij dicht hulstrijk Eiken-Beukenbos (fig. 3) en beslaat een oppervlakte van 70 x 210 m. Het ligt op een zeer flauwe helling en kent een vochtiger deel (30 - 150 m) aan de noordkant en een droger deel aan de zuidkant. De bodem kan gekarakteriseerd worden als een holt-podzol. In de kernvlakte zijn veel veepaadjes te vinden wat erop duidt dat hoefdieren hier regelmatig komen.



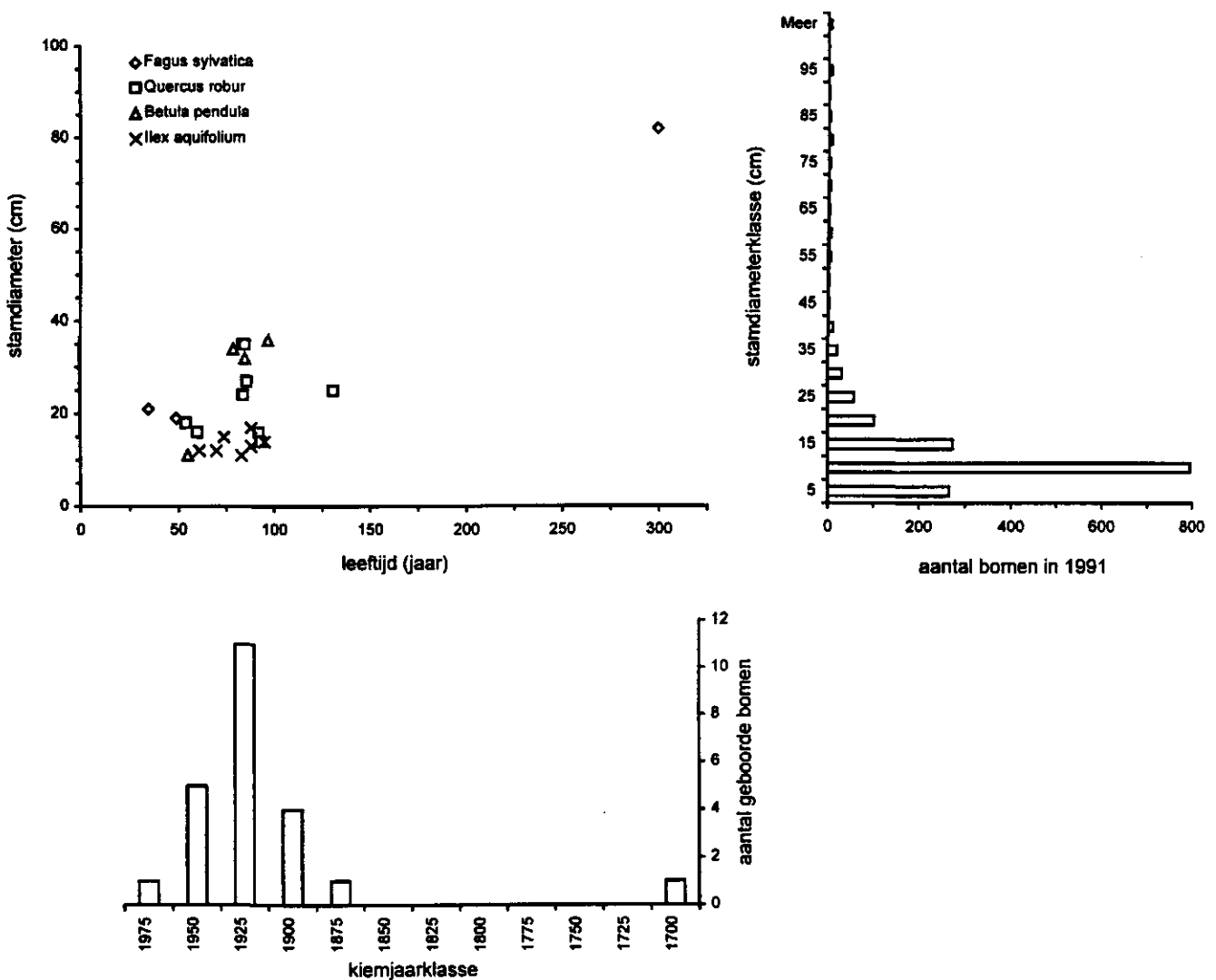
*Figuur 3. Foto van de bosstructuur van Rushpole Wood in 1993.*

De bosstructuur aan het begin van deze eeuw bestond uit een vrij laag (20-25m) beukenbos met vrij ver uit elkaar staande stammen met wat verjonging op open plekken en enige hulstverjonging in het dichtere bos (fig. 4). Jaarringanalyse van een oude Beuk in de kernvlakte (fig. 5) en die van andere beuken in Rushpole Wood door Peterken & Tubbs (1965) geven aan dat deze beuken van vlak voor 1700 en rond het midden van de 18e eeuw stammen. Slechts een enkele van de thans aanwezige eiken heeft zich gezien zijn huidige stamomvang ook in deze periode al gevestigd. In de kernvlakte is pas sprake van een gespreide verjonging na 1850, maar vooral vanaf ongeveer 1900. Deze hing voor een groot deel samen met het verval van de oude boomfase.

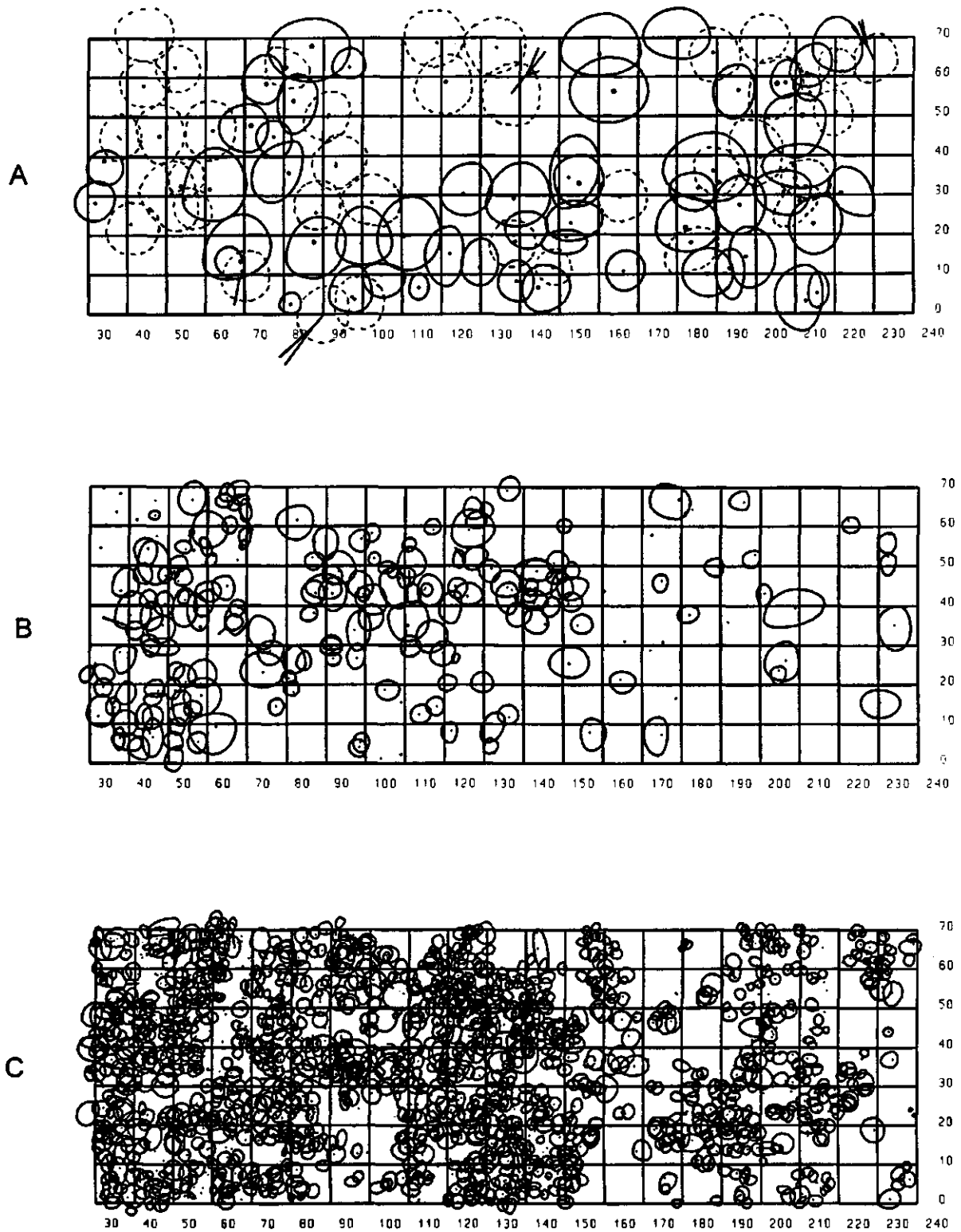


Figuur 4. Gereconstrueerde bosstructuur in 1903, 1953, 1973 en 1993 voor de middenstrook van de kernvlakte in Rushpole Wood van 30 tot 110 m aan de hand van jaarring- en groeianalyse.

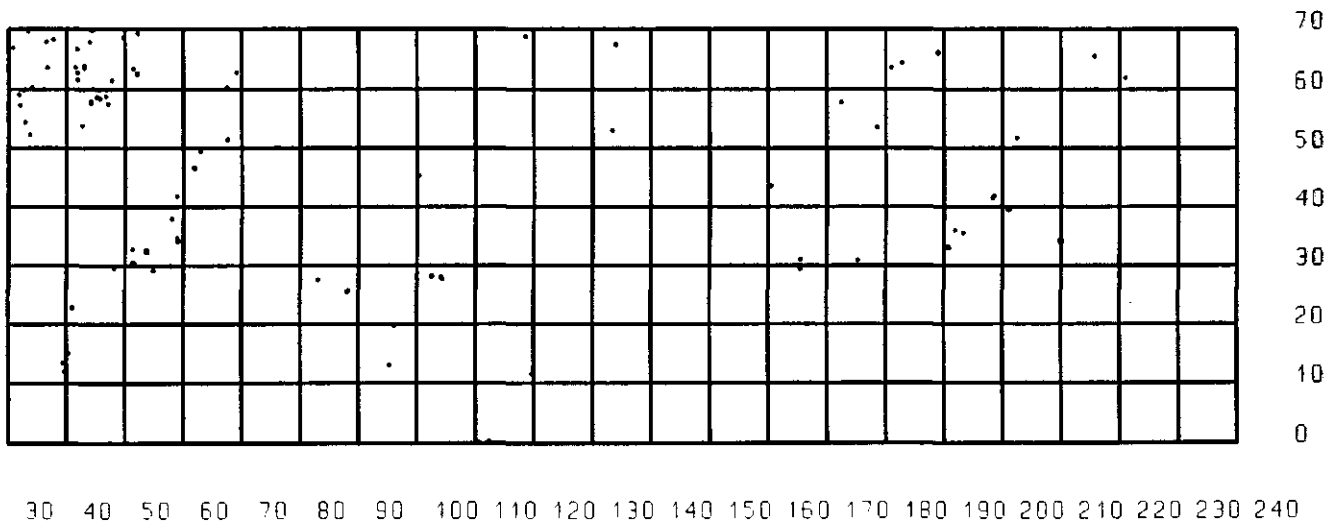
De grote spreiding in verteringsstadium van de aanwezige stobben duidt erop dat de aftakeling van de oude boomgeneratie geleidelijk heeft plaatsgehad. Recente verjonging in de middenstrook is er met name na het wegvallen door afsterven (op 95 m) en omzagen (op 51 en 53 m) van oude beuken in een periode (1953-1973: fig. 4) dat de graasdruk nog niet zeer hoog was. De beuken zijn in 1972 ter bevordering van de eikenverjonging gekapt. De verjonging heeft de opgevallen gaten vrijwel geheel opgevuld (situatie 1993: fig. 4).



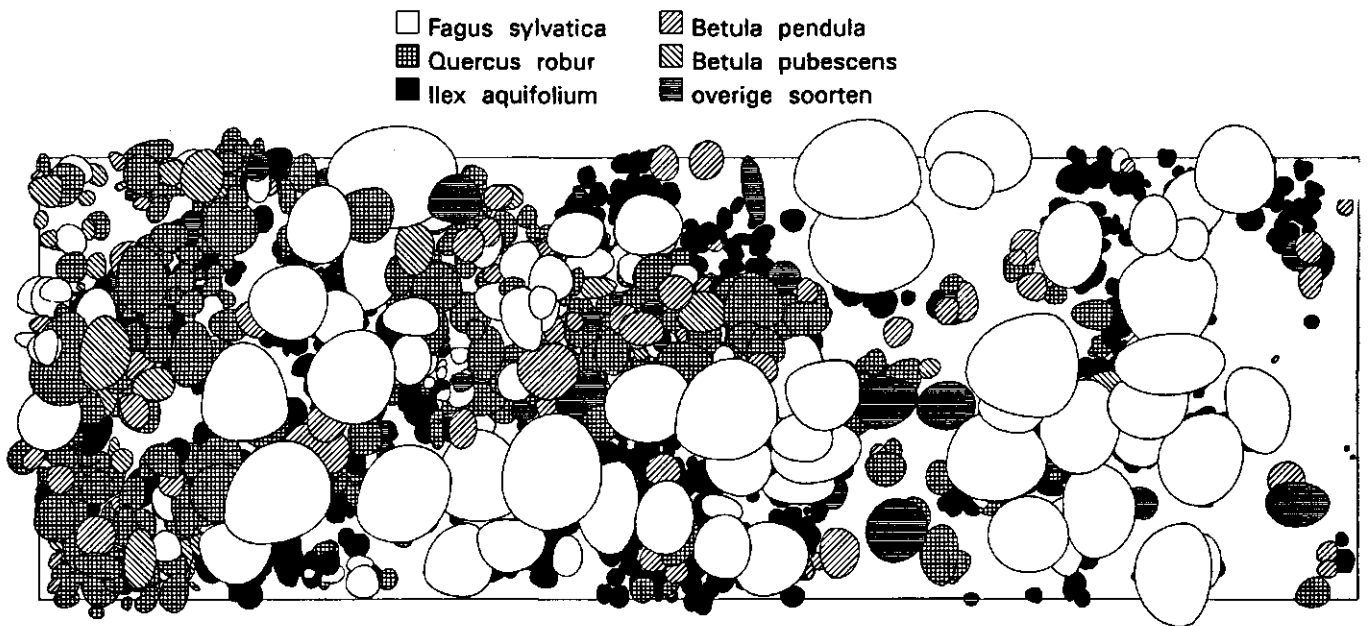
Figuur 5. Leeftijd en diameter van de in 1992 geboorde bomen in Rushpole Wood. Ter vergelijking is de huidige stamdiameterverdeling (1991) op dezelfde stamdiameterschaal afgebeeld en is een frequentieverdeling toegevoegd van het aantal geboorde bomen per kiemjaarclassse van 25 jaar.



Figuur 6. *Patroon van verschillende boomgeneraties in de kernvlakte in Rushpole Wood. A. van voor 1800, met kronen die deze eeuw zijn weggevallen onderbroken weergegeven; B. uit 1851-1920; C. van na 1920.*



Figuur 7. Patroon van afgezaagde bomen aanwezig in de kernvlakte in Rushpole Wood in 1992.

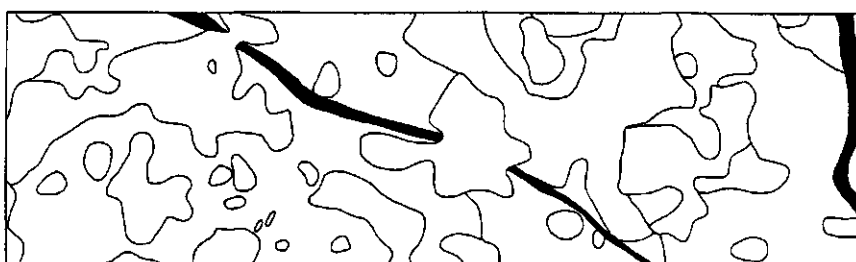
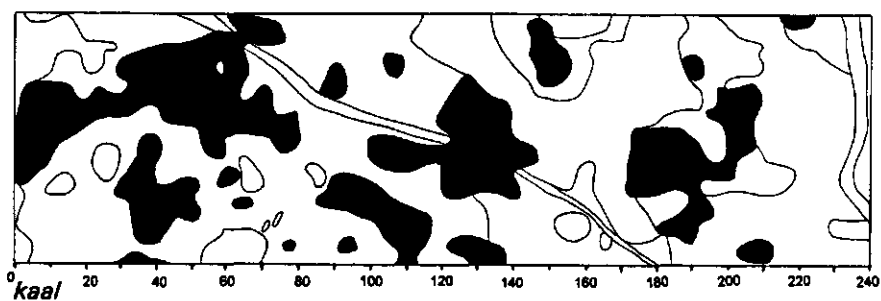


Figuur 8. Kronen- en soortenpatroon in bovenaanzicht van Rushpole Wood; gegevens van 1983 (middenstrook) en 1991 (rest kernvlakte).

In figuur 6 is te zien dat de heersende boomlaag aan het begin van deze eeuw redelijk gesloten was. In veel van de aanwezige gaten in het kronendak was rond 1920 reeds verjonging aanwezig. Dode beuken zijn meestal afgevoerd. Om deze af te kunnen voeren is een doorgang gemaakt door verjonging te kappen. Dit heeft verspreid over de hectare plaatsgehad (fig. 7). Op de meeste door het verdwijnen van dominante bomen ontstane open plekken heeft verdere verjonging plaatsgevonden. Open plekken in het drogere gedeelte van de kernvlakte zijn vrij open gebleven. Twee paden die de kernvlakte doorkruisen (zie verderop) zijn al langere tijd aanwezig en vrij van verjonging. De verjonging heeft vooral bestaan uit Zomereik en Ruwe en Zachte berk. Ruwe berk meest op grotere open plekken. Onder meer gesloten scherm van Beuk is er vooral hulstverjonging. Hierdoor is een afwisselende soortpatroon ontstaan (fig. 8).

Tabel 1. Aantal en dichtheid aan jonge bomen (dbh 4 tot 10 cm) op open plekken of onder kronen van hogere en oudere bomen (dbh 10 cm of meer) en totale kroonprojectieoppervlakken van oudere bomen en kale bodem in de kernvlakte in Rushpole Wood naar soort van de hoogste boom uitgesplitst.

		onder kroon van boom met dbh $\geq$ 10cm					
		Ilex	Fagus	Quercus	Betula	Overig	Kaal
<b>Aantal bomen met dbh&lt;10cm</b>							
Ilex aquifolium	levend	29	395	111	26	8	133
	dood	13	106	25	8	2	37
Fagus sylvatica	levend	2	15	8	1	0	10
	dood	0	0	1	0	0	0
Quercus robur	levend	7	42	35	38	8	28
	dood	2	10	23	12	2	6
Betula pendula	levend	1	1	4	5	1	2
	dood	0	1	4	3	0	5
Betula pubescens	levend	0	3	4	11	0	5
	dood	0	0	5	2	2	3
Overige soorten	levend	1	6	1	1	0	9
	dood	0	3	1	0	0	1
Onbekend	dood	4	25	14	9	0	11
<b>Totaal</b>	levend	40	462	163	82	17	187
	dood	19	141	66	22	6	48
<b>Oppervlakte (m<sup>2</sup>)</b>		730	6061	1968	1116	483	4342
<b>Aantal per are</b>							
Ilex aquifolium		3,97	6,52	5,64	2,33	1,66	3,06
Fagus sylvatica		0,27	0,25	0,41	0,09	0,00	0,23
Quercus robur		0,96	0,69	1,78	3,41	1,66	0,64
Betula pendula		0,14	0,02	0,20	0,45	0,21	0,05
Betula pubescens		0,00	0,05	0,20	0,99	0,00	0,12
Overige soorten		0,14	0,10	0,05	0,09	0,00	0,21
<b>Totaal</b>		5,48	7,62	8,28	7,35	3,52	4,31



*Agrostis spp.*



*Pteridium aquilinum*



*Vaccinium myrtillus*

Figuur 9. Verspreidingspatroon van dominante soorten in de kruidlaag in de kernvlakte in Rushpole Wood in 1993. Zwart: soort is hier dominant; gearceerd: soort komt hier in min of meer gelijke hoeveelheid samen met een andere soort voor.



Dit blijkt ook uit tabel 1. De verschillen tussen de boomsoorten zijn duidelijk op basis van dichtheden per are per soort. Jonge Hulst komt vooral voor onder Beuk. Ook het overgrote deel van de Hulst die thans op open plekken staat, stond in het recente verleden onder de hier nog niet weggevallen beuken. Jonge beuken staan vooral onder Eik. Jonge eiken staan vooral onder Berk. Jonge berken staan vooral onder Berk. Totale dichtheden aan jonge bomen zijn het hoogste onder Eik en Berk en laag onder Hulst of op open plekken, waarin vooral Adelaarsvaren optreedt (vergelijk fig. 9) of sprake is van paden.

Tabel 2. Top-5 in voorkomen van klassen van vaatplanten in de kruidlaag en van mossen in het vegetatietranssect Rushpole Wood voor 1983 en 1988 (115 opnamen) en 1993 (103 opnamen).

klasse	soort	1983 %	1988 %	1993 %
Adelaarsvaren	<i>Pteridium aquilinum</i>	36	37	50
houtige soorten	<i>Fagus sylvatica</i>	19	35	41
	<i>Ilex aquifolium</i>	15	8	15
	<i>Sorbus aucuparia</i>	4	5	6
	<i>Rhamnus frangula</i>	1	4	3
	<i>Quercus</i> spp.	3	4	0
grasachtigen	<i>Molinia caerulea</i>	53	64	30
	<i>Deschampsia flexuosa</i>	24	21	3
	<i>Poa annua</i>	2	3	4
	<i>Agrostis</i> spp.	2	3	0
kruiden	<i>Vaccinium myrtillus</i>	82	88	92
	<i>Melampyrum pratense</i>	15	11	0
heide	<i>Calluna vulgaris</i>	8	4	0
	<i>Erica tetralix</i>	0	0	2
mossen	<i>Dicranum</i> spp.	50	38	76
	<i>Hypnum</i> spp.	28	73	74
	<i>Leucobryum glaucum</i>	9	32	36
	<i>Pseudoscleropodium purum</i>	11	16	28
	<i>Thuidium tamariscinum</i>	22	22	21

### Kruidlaag

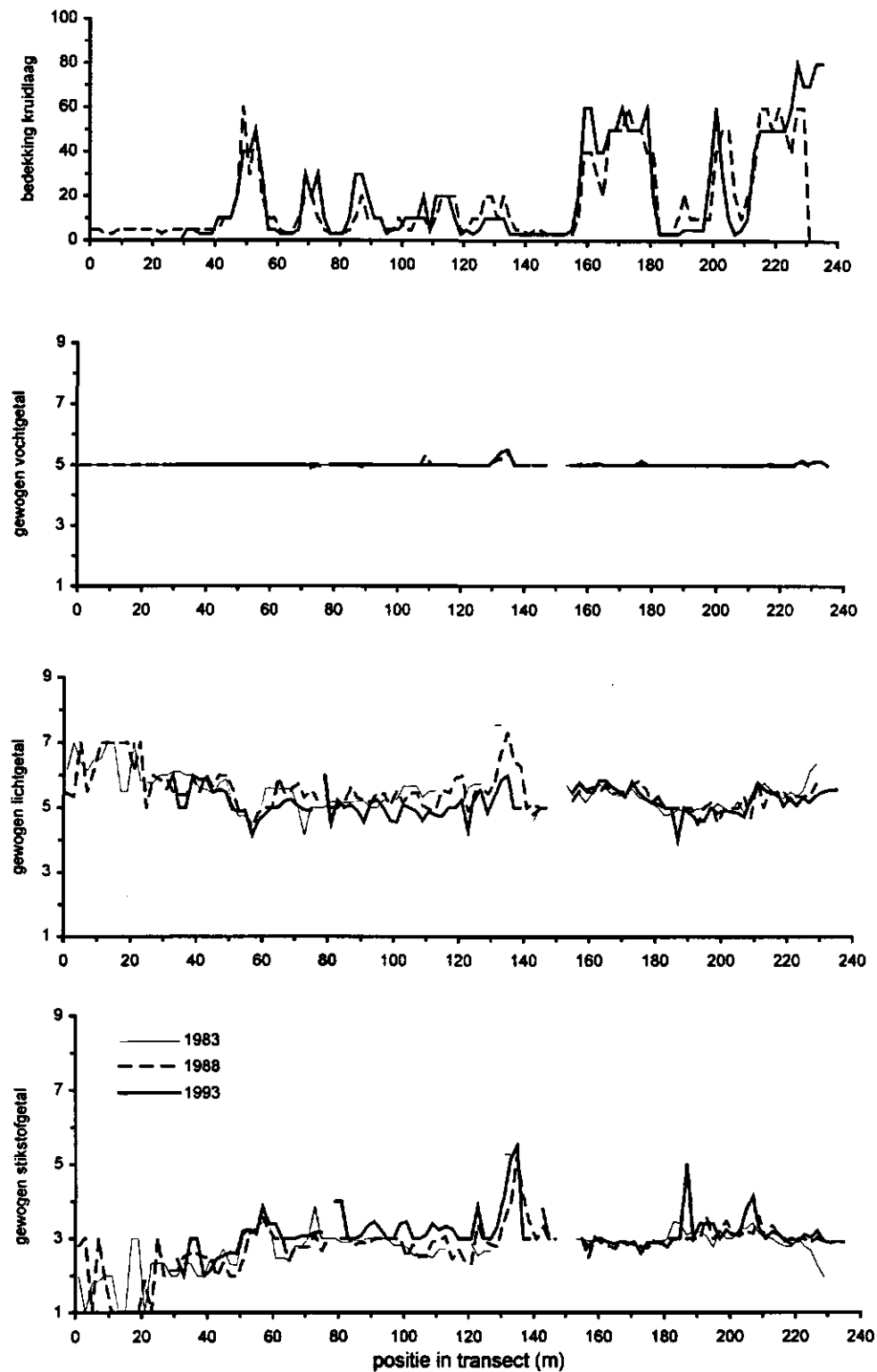
Het patroon in de kruidlaag is sterk gerelateerd met de bosstructuur en bodem (fig. 9). Min of meer kaal zijn de plekken onder een dichte kroonlaag van Beuk en Hulst. Adelaarsvaren komt vooral voor op open plekken waar geen sprake is van een dichte verjonging of dichte kroonlaag van Beuk en is hierbuiten slechts in enkele kleine plekken dominant. Blauwe bosbes (*Vaccinium myrtillus*) komt verspreid voor over het hele bos maar weinig onder een dichte kroonlaag van Beuk. Op de paden komt een begroeiing voor die vooral wordt gekenmerkt door Struisgras. De meest beschaduwde gedeelten van de paden zijn echter kaal.

Tabel 2 geeft een overzicht van de meest voorkomende soorten in de kruidlaag. Het aantal grasachtigen en kruiden is gering. Blauwe bosbes domineert in de kruidlaag met polletjes Pijpestrootje en Bochtige smele (*Deschampsia flexuosa*) als begeleiders met lage bedekking (fig. 11: grasachtigen). Het aantal opnamen

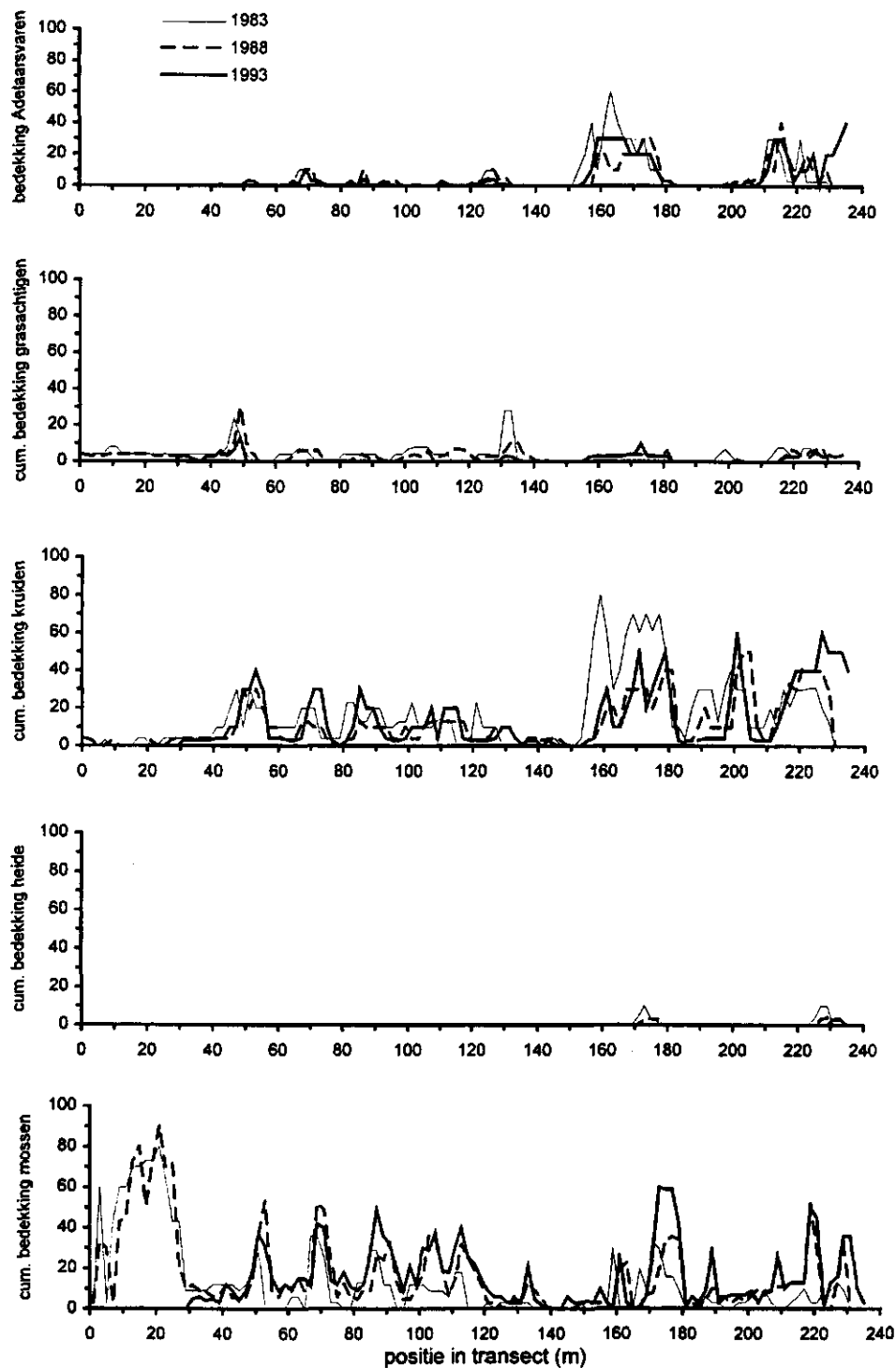
met Pijpestrootje en Bochtige smele, is sterk teruggelopen in de periode 1988-1993. Hengel (*Melampyrum pratense*) is zelfs verdwenen. Deze achteruitgang hangt waarschijnlijk vooral samen met het sluiten van de kroonlaag van de verjonging waardoor het donkerder wordt. Het gewogen Ellenberg lichtgetal (1: diepe schaduw; 9: volle zon) is iets afgenomen met name van 30 tot 130 meter in het transect (fig. 10). Aangezien zowel Pijpestrootje als Bochtige smele afnemen is verandering in de vochtthuishouding waarschijnlijk niet de oorzaak; ook het Ellenberg vochtgetal blijft constant (want deze wordt voornamelijk door deze soorten bepaald!). De moslaag profiteert echter van deze ontwikkeling (fig. 11). De mantelsoorten Wilde kamperfoelie (*Lonicera periclymenum*) en Braam (*Rubus spp.*) spelen geen rol in het transect; Kamperfoelie komt in 1993 in één opname voor; Braam ontbreekt geheel.

Het uitsleppad, gemaakt in 1972 (zie boven), valt op als 30%-piek voor de bedekking van grassen in 1983 en 1988. Het in figuur 9 aangegeven pad is alleen in 1983 zichtbaar als piek op ca. 130m. Heide speelt geen rol in het transect. Overigens blijkt de dynamiek in soortensamenstelling en bedekking gering te zijn. Vooral de overgangen van beukenfase ('kaal' in fig. 9) naar Adelaarsvaren en Blauwe bosbes vertonen een afname in kruiden en een toename in mossen, vooral *Dicranum* en *Hypnum*. Uitwerking van de opnamen naar stikstofgetal (1: zeer arm; 9: zeer rijk) geeft een overwegend 'arm' beeld het hele transect (fig. 10). Het pad nabij 130 m geeft een duidelijke piek (ook zichtbaar aan het vochtgetal).

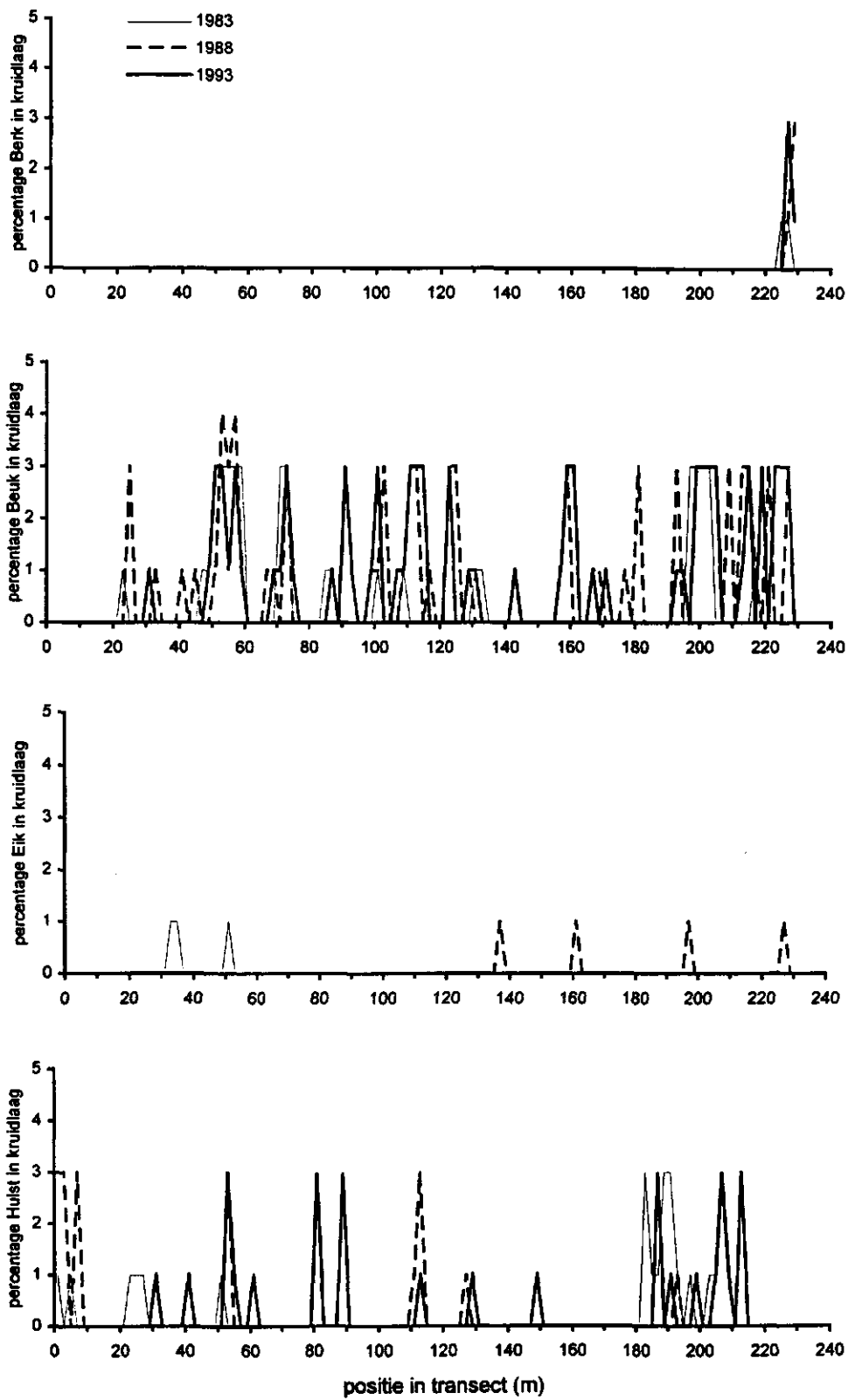
Het optreden van juveniele bomen in de kruidlaag van Rushpole Wood is opvallend verschillend voor Beuk en Hulst enerzijds en Eik anderzijds (fig. 12 en vergelijk met fig. 9!). Langere aanwezigheid van juveniele exemplaren (voorverjonging) van Beuk (in periode 1983-1993 aanwezig) komt vooral voor in de randen van de beukenfasen. Echter, zowel onder Beuk ('kaal' in fig. 9) als in de Adelaarsvaren/Blauwe bosbes fasen komt Beuk regelmatig op, maar meestal slechts tijdelijk. Beuk ontbreekt in de struiklaag van het transect. Voor Hulst geldt hetzelfde, hoewel kieming minder frequent optreedt. In 1983 komt Hulst voor in de struiklaag voornamelijk tussen 35-45 m en 104-106m; in 1988 en 1993 ontbreekt Hulst in de struiklaag. Eik is in de periode 1983-1993 slechts enkele malen gekiemd en direct weer verdwenen. Gezien figuur 8, die een aanzienlijk aandeel jonge Eik laat zien in de kernvlakte, is dit een recente ontwikkeling, waarschijnlijk als gevolg van de toegenomen begrazingsdruk en afname van licht. Eik ontbreekt ook in de struiklaag van het transect. Verjonging van Berk treedt slechts lokaal op: alleen in de Adelaarsvarenfase rond 130m is persistente verjonging. Ook in de struiklaag van het transect komt geen Berk voor. Blijkbaar lukt het Berk noch Beuk om door de kruidlaag heen te groeien.



Figuur 10. Totale bedekking van de kruidlaag en gewogen Ellenberg waarden voor vocht, licht en stikstof voor het transect in Rushpole Wood. In 1983 is geen totale bedekking van de kruidlaag geschat. In 1993 zijn geen opnamen gemaakt voor 0-30 meter. N.B. Het transect is 30 m langer dan de kernvlakte.



Figuur 11. Per opname gesommeerde procentuele bedekkingen van Adelaarsvaren, grasachtigen, kruiden en heide in de kruidlaag en van mossen van het transect in Rushpole Wood (zie 2.1 voor definities).



Figuur 12. Verjonging van de boomsoorten Berk, Beuk, Eik en Hulst in het transect in Rushpole Wood.

### 3.3 White Moor

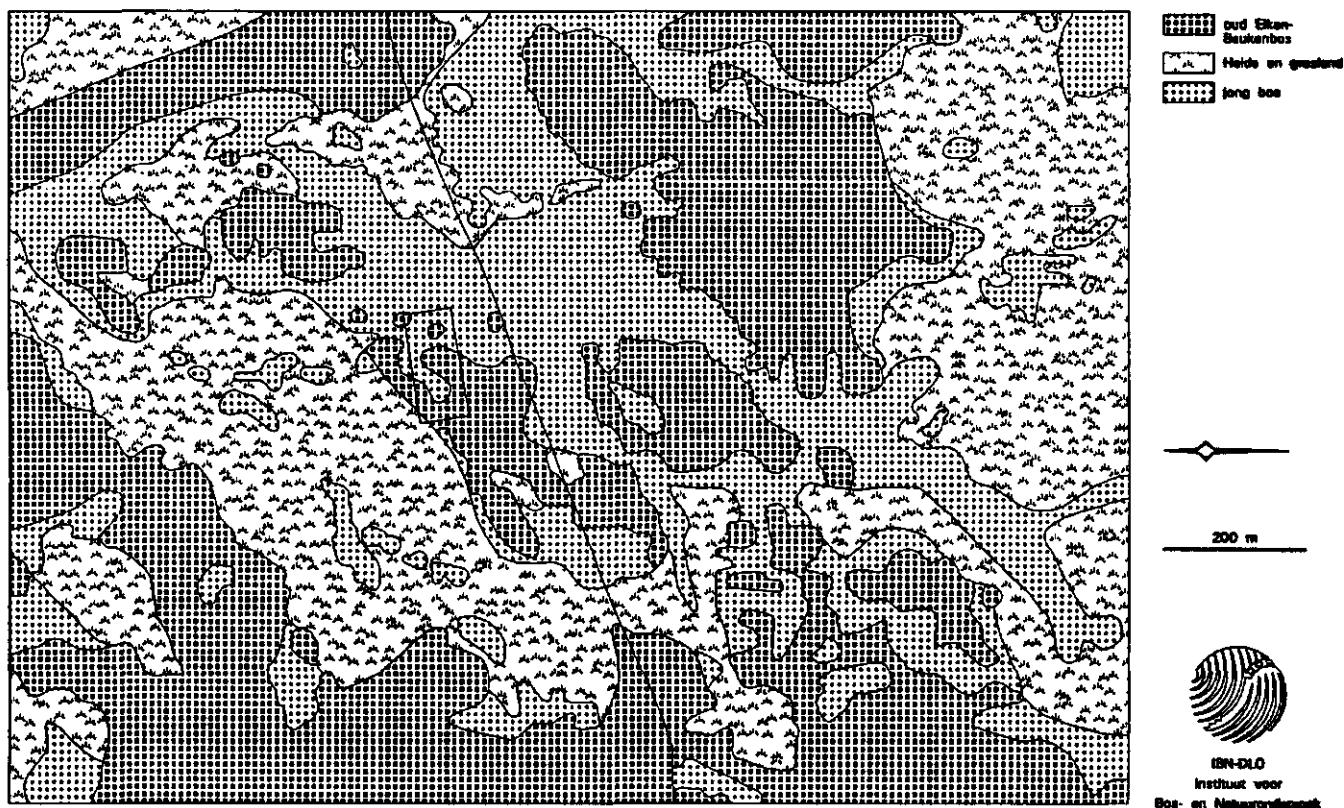
#### 3.3.1 Boslandschap

White Moor is een vrij klein bosgedeelte te midden van heidevelden en beekjes in een zwak glooiend gebied. Het boslandschap rond de kernvlakte in White Moor bestaat uit een afwisseling van open, deels grazige heide, oud en jong bos (fig. 13, 14). Op veel plaatsen is sprake van bosuitbreiding in voormalige heide. Het gedeelte met oud bos wordt gekenmerkt door een open heersende boomlaag van oude wijdvertakte beuken. In het bos komen geen mossen of korstmossen voor die wijzen op een oude bosgroeiplaats. Dit alles geeft aan dat het hier waarschijnlijk een oude bosuitbreiding in heide betreft.

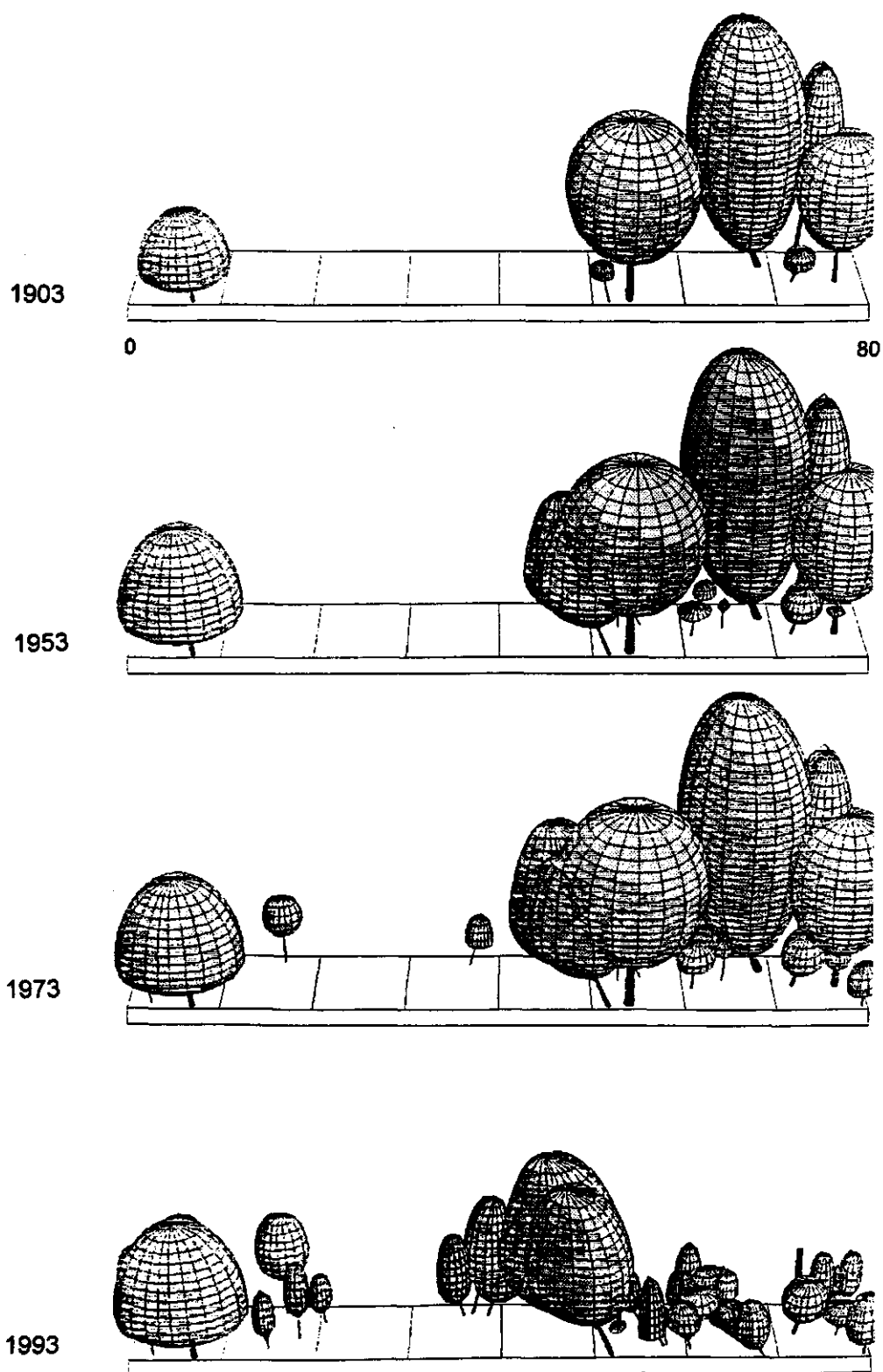
#### 3.3.2 Bosmozaïek

##### *Bosstructuur*

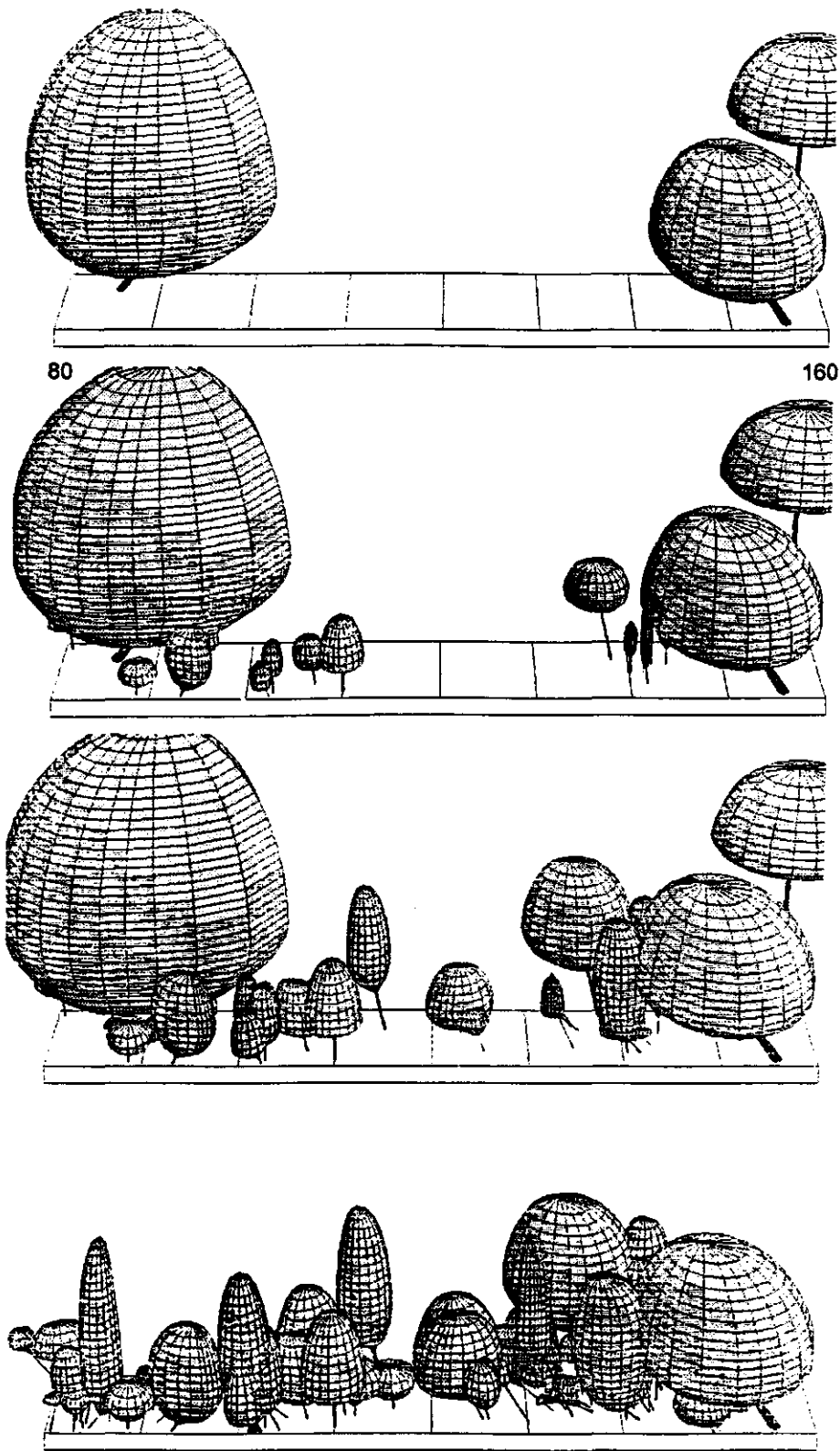
De kernvlakte loopt licht af naar een beek westelijk ervan en is 70 x 160m groot. Van 0 tot 60m is sprake van een voormalige heide waarin verspreid enkele oude bomen staan (vergelijk voorkomen 'jong bos' in fig. 13). Aan de andere kant van het pad is sprake van een open beukenbos.



Figuur 13. Het boslandschap rond de kernvlakte in White Moor.



*Figuur 14. Gereconstrueerde ontwikkeling van de bosstructuur in de middenstrook van de kernvlakte in White moor van 0 tot 80 m (deze pagina) en van 80 tot 160 m (volgende pagina) aan de hand van jaarring- en groeianalyse. Bosstructuur in 1903, 1953, 1973, 1993.*



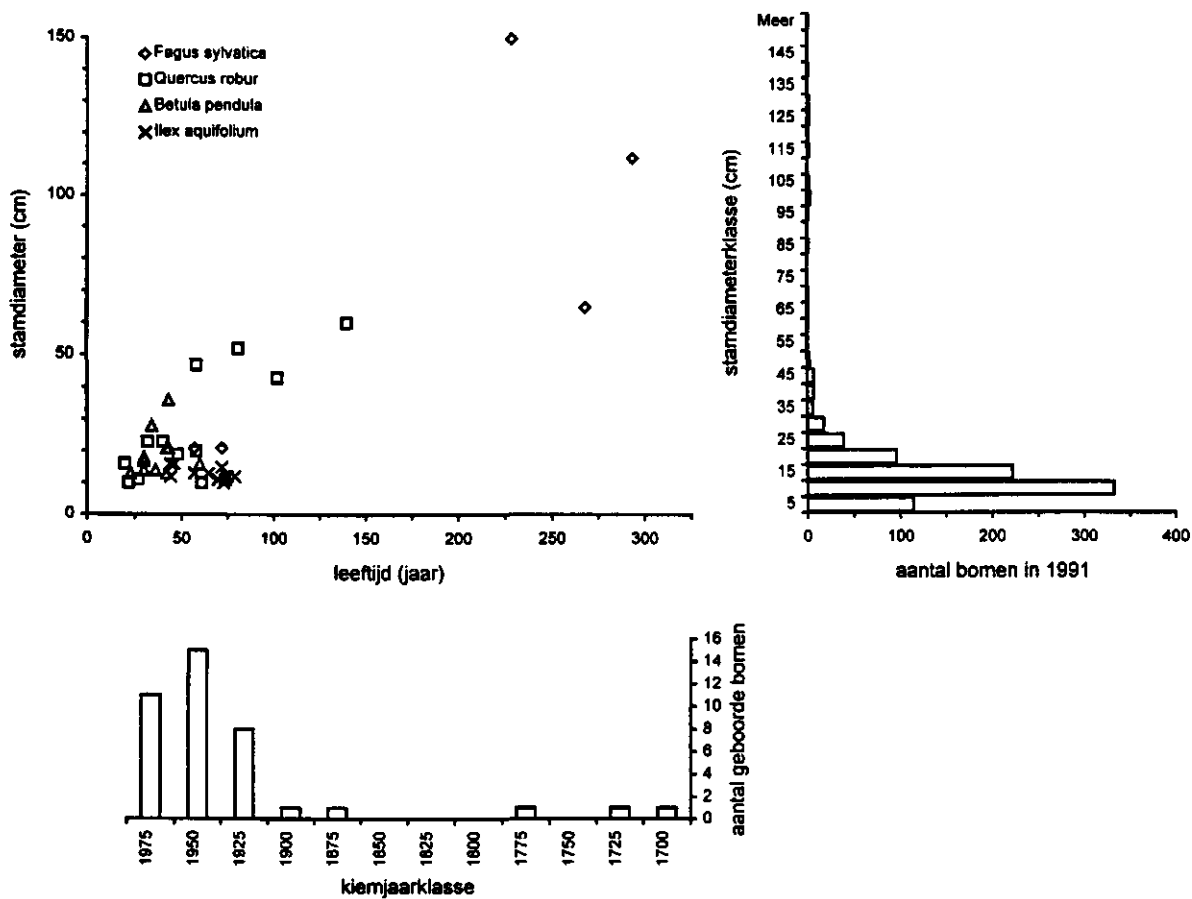
Figuur 14. Vervolg.



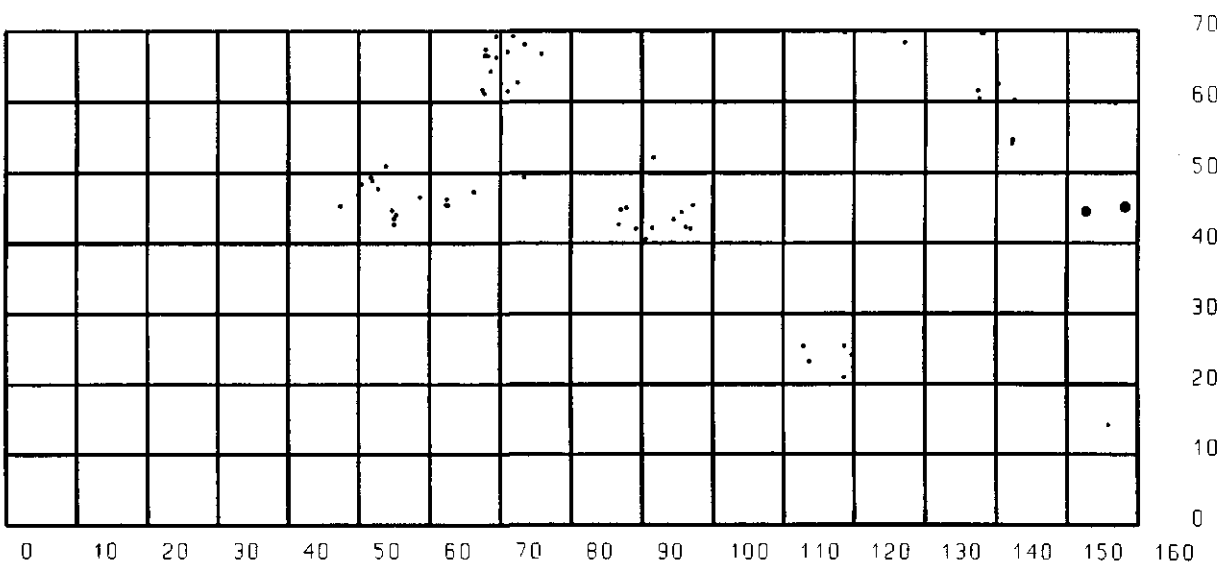
Door de kernvlakte lopen veel kleine paadjes gemaakt door hoefdieren; in het oude beukenbosgedeelte wordt regelmatig door groepen pony's gerust. De bosstructuur in de kernvlakte is de afgelopen eeuw sterk gewijzigd (fig. 14). Aan het begin van deze eeuw was er nog sprake van een afwisseling van open heideachtige delen en gesloten beukenbos van 25-30 m hoog met wat hulststruiken. De beuken hebben zich gezien hun leeftijd in de 18e eeuw gevestigd (fig. 16). Slechts enkele van de nu aanwezige hulsten en eiken hebben zich gezien hun huidige stamomvang ook in deze periode gevestigd. Evenals in Rushpole Wood is van 1800 tot 1850 geen boom gekiemd. De aanwezige open gedeelten zijn na 1850 vanuit de randen dichtgegroeid. Dit is met name in deze eeuw het geval. Door het wegvallen van beuken zoals door stormen rond 1990 op 54, 69, 78, 86 en 158 m in het transect, verdwijnen de laatste markante verschillen in hoogte en kroonomvang. Doordat de oudere generatie wegvalt en de vroegere open delen dichtgroeien is er thans sprake van grote delen laag en jong bos. Het zijn met name de eiken, die zich eind vorige en begin deze eeuw hebben gevestigd, die in de nabije toekomst plaatselijk een gesloten boomlaag zullen gaan vormen.



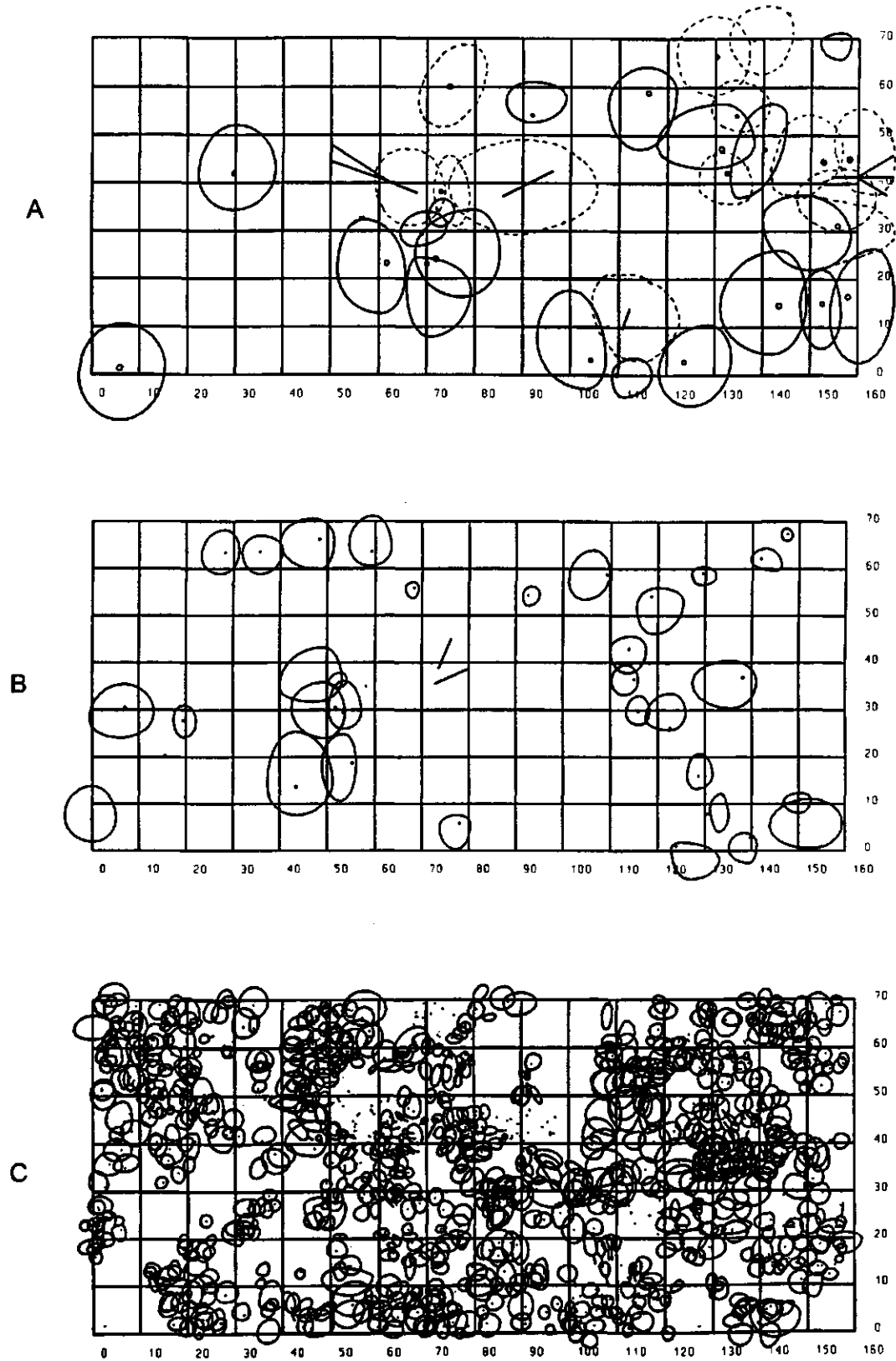
*Figuur 15. Foto van de bosstructuur van White Moor in 1993.*



Figuur 16. Leeftijd en diameter van in 1992 geboorde bomen in White Moor.



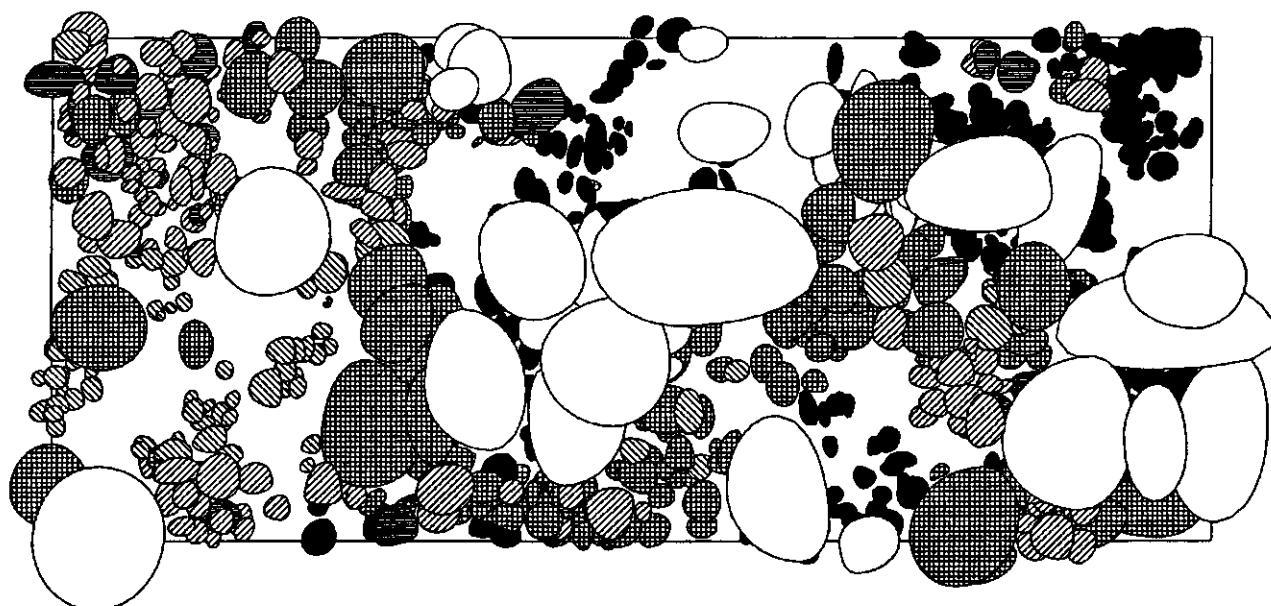
Figuur 17. Patroon van afgezaagde bomen aanwezig in de kernvlakte in White moor in 1992.



Figuur 18. *Patroon van verschillende boomgeneraties in de kernvlakte in White moor. A. van voor 1800, met kronen die deze eeuw zijn weggefallen onderbroken weergegeven; B. uit 1851-1920; C. van na 1920.*

White Moor

- |                          |                           |
|--------------------------|---------------------------|
| □ <i>Fagus sylvatica</i> | ▨ <i>Betula pendula</i>   |
| ▣ <i>Quercus robur</i>   | ▧ <i>Betula pubescens</i> |
| ■ <i>Ilex aquifolium</i> | ▩ overige soorten         |



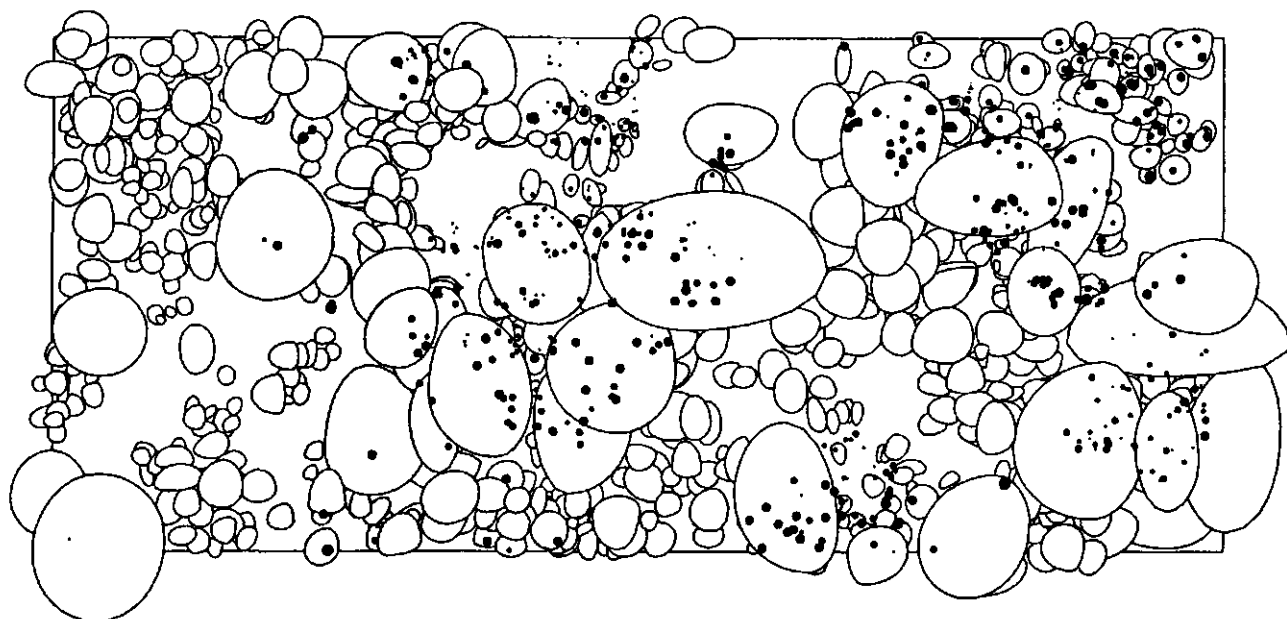
Figuur 19. Kronen- en soortenpatroon in bovenaanzicht van de kernvlakte in White moor; gegevens van 1983 (middenstrook) en 1991 (rest kernvlakte).

In figuur 14 is te zien dat het kronendak in het beukenbos gedeelte aanvankelijk meer gesloten was met uitzondering van een inham vanaf midden-onder, waar geen sporen van oud bos gevonden zijn. Na 1851 is er aan de randen van de oorspronkelijk meer gesloten oude kroonlaag verjonging gekomen en ook verspreid in het heide gedeelte. Gedurende deze eeuw zijn er grote delen van het oorspronkelijke kronendak verdwenen door het wegvallen van beuken, met name de laatste decennia. Ook hier zijn aftakelende beuken omgezaagd en afgevoerd, waarbij kleine boompjes (meest Hulst) zijn omgezaagd om een doorgang voor de afvoer te maken (fig. 17). Na 1920 is er sprake van verjonging over de hele kernvlakte. Het betreft hier de bestaande en nieuw ontstane open plekken in het bos en de voormalige heide.

De huidige boomsoortpatronen zijn duidelijk gerelateerd aan het oude bosmozaïek (fig. 19). Afgebeeld is hier de situatie vlak voor de stormen van rond 1990 toen met name in de middenstrook veel beuken zijn omgewaaid. Hulst komt vrijwel uitsluitend voor in de gedeelten met oud beukenbos. Eik is met name te vinden aan de randen van het vroegere beukenbos en verspreid in de heide. Van de verjonging die hier gezien de analyse aan het begin van deze eeuw aanwezig was, is alleen Eik over. Deze hebben thans al een behoorlijke kroonomvang. Er moet rekening worden gehouden met de mogelijkheid dat berkenverjonging uit de vorige eeuw al weer afgestorven kan zijn, zonder sporen na te laten. Berken zijn thans vooral op grotere open plekken en in de heide aanwezig.

## White Moor

- Ilex levend/geen schade
- Ilex levend/geringe schade
- Ilex levend/matige schade
- Ilex levend/zware schade
- Ilex dood



Figuur 20. Patroon van voorkomen van Hulst in White moor; kroonprojecties als in fig. 19.

De verschillen tussen de soorten zijn ook hier duidelijk te zien in de patroonanalyse (Tabel 3). Jonge Hulst staat vooral onder andere Hulst of onder Beuk. Daarbij staat de Hulst niet alleen aan de rand van de beukenkronen, waar ze nog redelijk wat licht van opzij ontvangen, maar ook dicht bij de stam (fig. 20). Hun positie lijkt weinig invloed te hebben op eventuele schade of sterfte, behalve dat ze meestal omgezaagd worden om de erboven staande Beuk na aftakeling af te voeren. Jonge beuken staan vooral onder Eik. Jonge eiken vooral onder Eik of Berk. Jonge berken staan vooral onder Berk. Opvallend is dat Beuk zich nauwelijks verjongt (zie echter *Kruidlaag*).

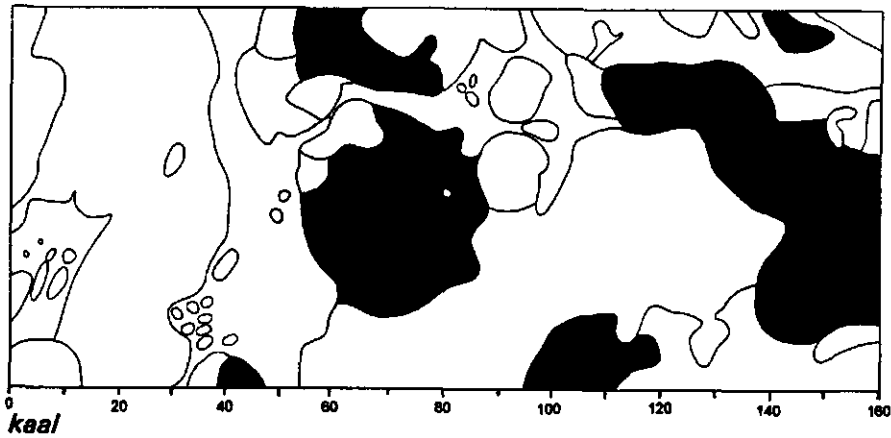
### *Kruidlaag*

Ook in de kruidlaag zijn de sporen van het oude bosmozaïek nog duidelijk te zien (fig. 21). Kaal is het aspect in de oude beukenbosgedeelten met een ondergroei van Hulst tussen 60-90 m en vanaf 140m (zie ook totale bedekking kruidlaag, fig. 22). Het oude heidegedeelte van 0-50m is nog duidelijk herkenbaar in het optreden van heide en grasachtigen (fig. 23) en de lage stikstofwaarde van ca. 2 (fig. 22). Het co-dominante optreden van Blauwe bosbes en Adelaarsvaren tussen 60-140m verraadt het betrekkelijk jonge of gedegradeerde karakter van het bos tussen de beukenfasen zoals naar voren komt uit de uitstulping van jong bos tot in de kernvlakte (fig. 13). Adelaarsvaren vormt hier plaatselijk dichte vegetaties waarin verjonging achterwege blijft.

Omdat dit vooral het geval lijkt in delen waar het oude beukenbos waarschijnlijk al in de vorige eeuw in verval is geraakt, lijkt het aannemelijk dat deze dichte vegetaties zich hier al in de vorige eeuw hebben gevormd in een periode met hoge graasdruk. De overgang van voormalige heide naar voormalige beukenfase rond 40-50 m is een grazige strook tussen de zone met Adelaarsvaren en eikenbos uit de periode 1851-1920. In de periode 1983-1993 is deze strook met Struisgras en Pijpestrootje opvallend stabiel; de grassen lijken zelfs toe te nemen (fig. 23). De depressie van grasachtigen tussen 25-35 m wordt veroorzaakt door een solitaire Beuk (fig. 18A, 19). Ook de graszone rond 100 m ligt ingeklemd tussen Adelaarsvaren en betrekkelijk jong eikenbos en ook deze strook wordt waarschijnlijk door grazers als pad gebruikt en opengehouden. Opvallend is verder de sterke toename van mossen tussen 50 en 90 m voor de periode 1988-93 (fig. 22): hier loopt het transect in de zuidrand van een tussen 1983 en 1987 ontstaan gat (vergelijk fig. 18A), waardoor een 'open schaduw'-klimaat is ontstaan, wat gunstig uitwerkt op bodemmosses (Siebel 1993).

Tabel 3. Aantal en dichtheid aan jonge bomen (dbh 4 tot 10 cm) op open plekken of onder kronen van hogere en oudere bomen (dbh 10 cm of meer) en totale kroonprojectieoppervlakken van oudere bomen en kale bodem in de kernvlakte van White Moor naar soort van de hoogste boom uitgesplitst.

		onder kroon van boom met dbh ≥ 10 cm					
		Ilex	Fagus	Quercus	Betula	Overig	Kaal
<i>Aantal bomen met dbh &lt; 10 cm</i>							
Ilex aquifolium	levend	19	85	36	3	5	38
	dood	19	36	11	2	2	25
Fagus sylvatica	levend	0	1	7	0	0	0
	dood	0	1	0	0	0	0
Quercus robur	levend	1	9	25	18	1	22
	dood	0	1	3	2	0	10
Betula pendula	levend	0	0	8	17	2	19
	dood	0	0	0	4	0	0
Betula pubescens	levend	0	1	4	10	0	23
	dood	0	0	0	1	0	0
Overige soorten	levend	0	1	6	6	3	27
	dood	0	2	5	2	0	1
Onbekend	dood	2	15	2	4	0	15
<i>Totaal</i>	levend	20	97	86	54	11	110
	dood	21	55	21	15	2	51
<i>Oppervlakte (m<sup>2</sup>)</i>		599	3284	1910	1352	197	3662
<i>Aantal per are</i>							
Ilex aquifolium		3,17	2,59	1,71	0,22	2,54	1,04
Fagus sylvatica		0,00	0,03	0,33	0,00	0,00	0,00
Quercus robur		0,17	0,27	1,19	1,33	0,51	0,60
Betula pendula		0,00	0,00	0,38	1,26	1,02	0,52
Betula pubescens		0,00	0,03	0,19	0,74	0,00	0,03
Overige soorten		0,00	0,03	0,28	0,44	1,53	0,22
<i>Totaal</i>		3,34	2,95	4,08	3,89	5,60	3,00



***Pteridium aquilinum***



***Vaccinium myrtillus***

**Figuur 21.** Verspreidingspatroon van dominante soorten in de kruidlaag in de kernvlakte in White moor in 1993. Zwart: soort is hier dominant; horizontaal gearceerd: soort bepaalt hier het aspect samen met een andere soort; schuin gearceerd: soort bepaalt hier het aspect samen met twee andere soorten. Deze pagina: kaal, *Pteridium aquilinum* en *Vaccinium myrtillus*; volgende pagina: *Agrostis* spp. en *Molinia caerulea*.



*Agrostis* spp.



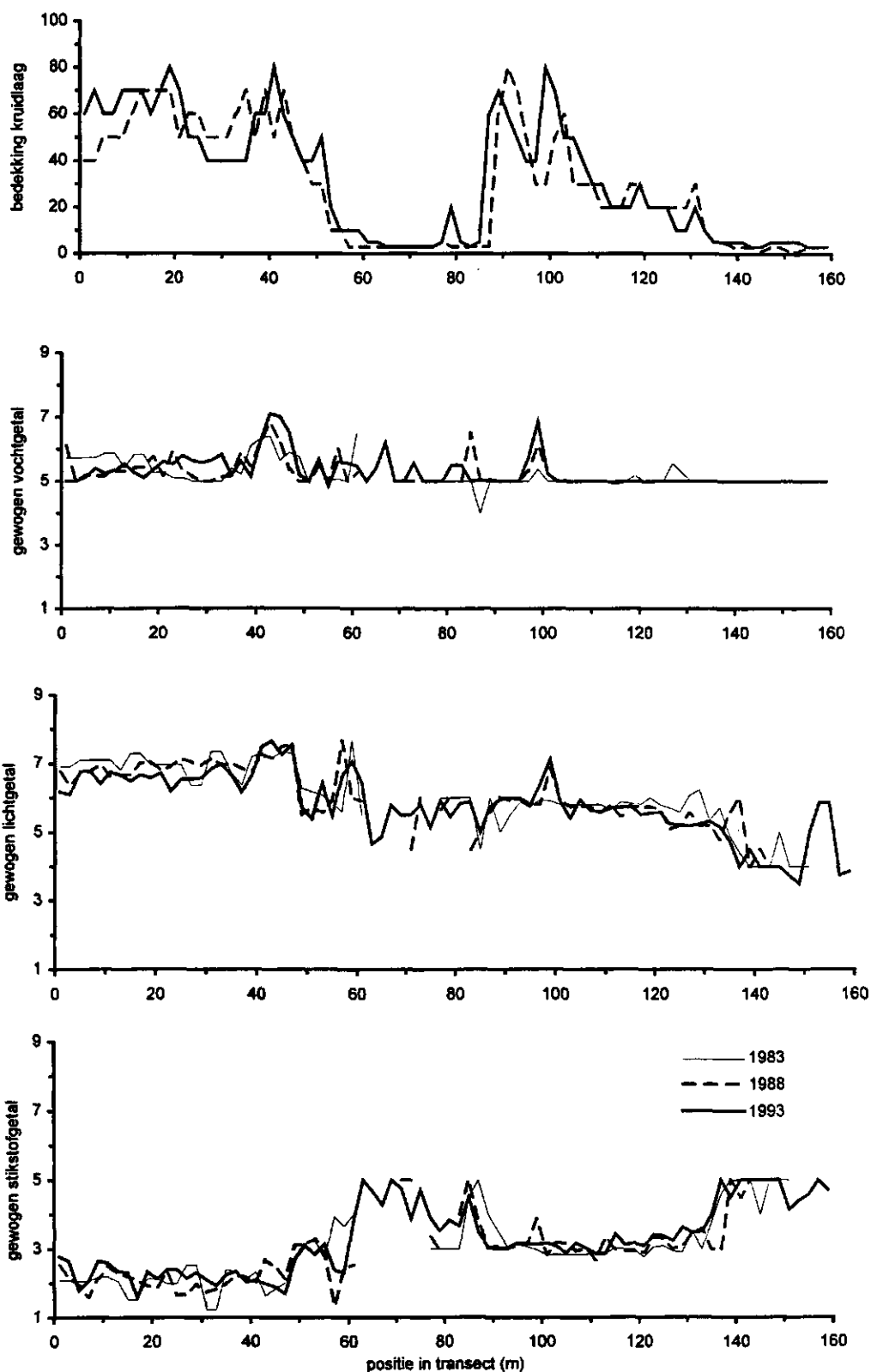
*Molinia caerulea*

Figuur 21. Vervolg.

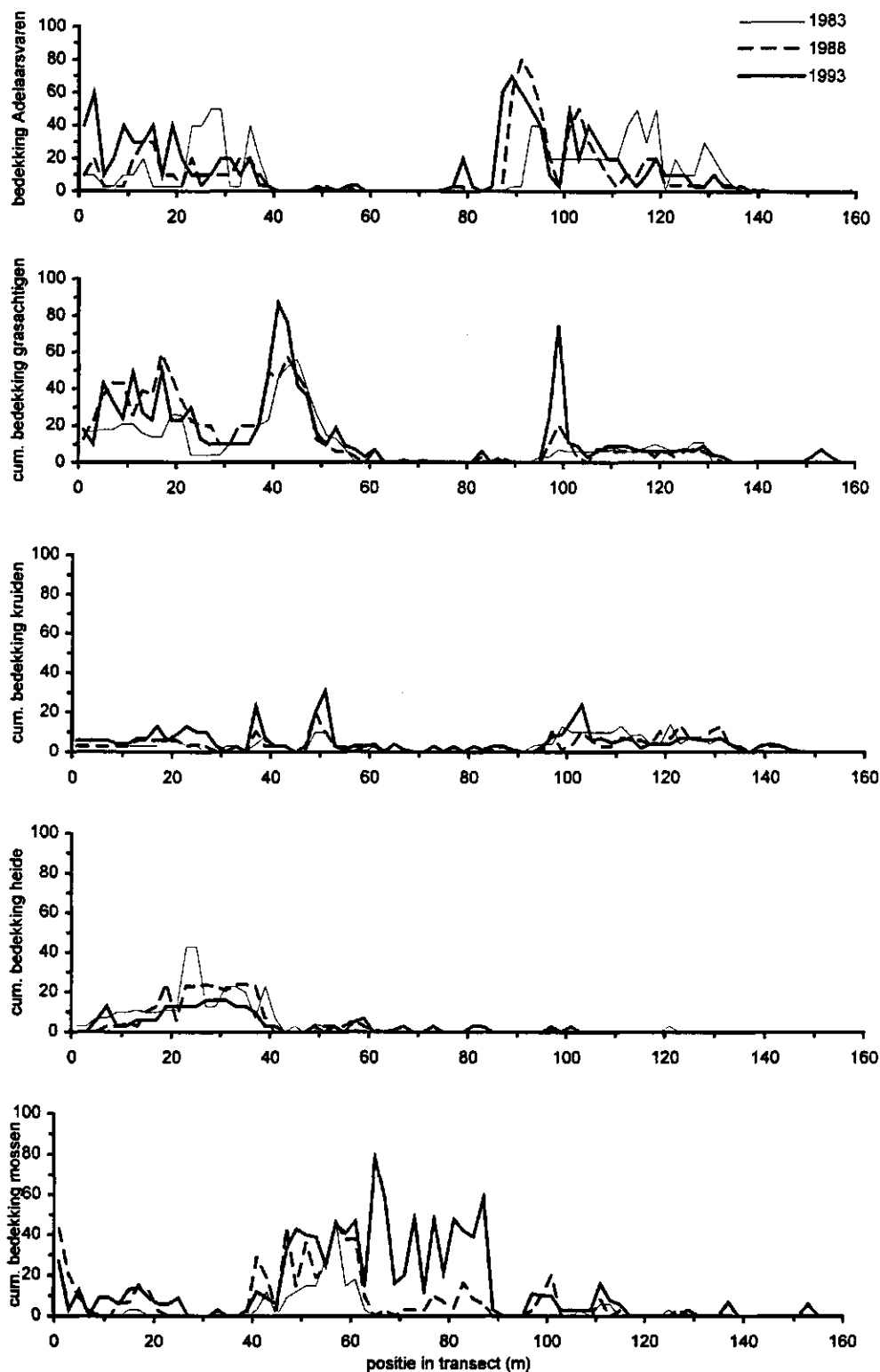
Tabel 4 geeft een overzicht van de belangrijkste soorten in de kruid- en moslaag voor 1983, 1988 en 1993. De dominante soorten zijn opvallend stabiel in voorkomen. In tegenstelling tot Rushpole Wood neemt Hengel toe (fig. 24) Hengel is een éénjarige halfparasiet op de wortels van houtige soorten zoals Eik, Berk en Blauwe en Rode bosbes (niet op andere *Ericaceae*). Echter, het optreden van Hengel hangt sterk samen met een niet te dichte grasmat, vooral van Bochtige smele, waarop hij niet parasiteert, maar die wel een vochtig microklimaat biedt voor kieming en de zaden verbergt voor predatoren, vooral muizen (Masselink 1980). De sterke achteruitgang van Hengel in Rushpole Wood t.o.v. White Moor weerspiegelt dus mogelijk de dynamiek van Bochtige smele. Het aandeel grasachtigen in White Moor is bovendien groter. Dat Bochtige smele in White Moor meer voorkomt dan in Rushpole Wood is, afgezien van mogelijke verschillen in graasdruk en lichtklimaat, ook een gevolg van de rijkere bodem in White Moor vanaf ca. 60 m wat blijkt uit het hogere stikstofgetal (fig. 10 vs. fig. 22) geïndiceerd door soorten als Bosanemoon (*Anemone nemorosa*), Bieke zegge (*Carex pallescens*) en Klimop (*Hedera helix*).

*Weg en  
moor  
joven?*





Figuur 22. Totale bedekking van de kruidlaag en gewogen Ellenberg waarden voor vocht, licht en stikstof voor het transect in White Moor. In 1983 is geen totale bedekking van de kruidlaag geschat.



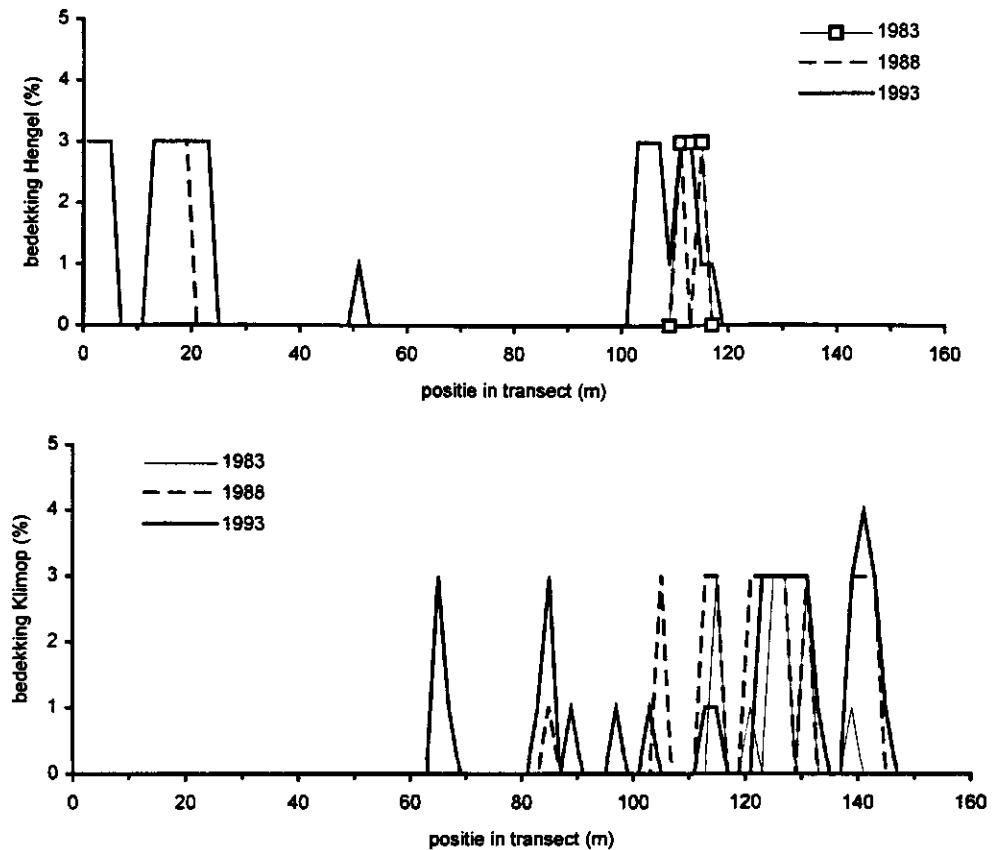
Figuur 23. Per opname gesommeerde procentuele bedekkingen van Adelaarsvaren, grasachtigen, kruiden en heide in de kruidlaag en van mossen van het transect in White Moor (zie 2.1 voor definities).

Tabel 4. Top-5 in voorkomen van klassen van vaatplanten in de kruidlaag en van mossen in het vegetatietranssect White Moor voor 1983 (77 opnamen) en 1988 en 1993 (80 opnamen).

klasse	soort	1983 %	1988 %	1993 %
Adelaarsvaren	<i>Pteridium aquilinum</i>	68	63	70
houtige soorten	<i>Fagus sylvatica</i>	17	23	53
	<i>Ilex aquifolium</i>	36	14	51
	<i>Betula pendula</i>	18	10	25
	<i>Quercus</i> spp.	17	18	21
	<i>Lonicera periclymenum</i>	10	16	20
grasachtigen	<i>Molinia caerulea</i>	56	54	61
	<i>Deschampsia flexuosa</i>	29	23	30
	<i>Agrostis</i> spp.	29	21	29
	<i>Carex pilulifera</i>	3	11	21
	<i>Danthonia decumbens</i>	16	6	5
kruiden	<i>Vaccinium myrtillus</i>	45	41	48
	<i>Potentilla erecta</i>	25	20	24
	<i>Hedera helix</i>	8	15	24
	<i>Melampyrum pratense</i>	4	8	23
	<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	0	0	3
heide	<i>Erica tetralix</i>	22	21	36
	<i>Calluna vulgaris</i>	29	24	21
	<i>Erica cinerea</i>	13	5	4
mossen	<i>Polytrichum formosum</i>	9	16	39
	<i>Leucobryum glaucum</i>	12	20	26
	<i>Hypnum</i> spp.	12	14	26
	<i>Mnium hornum</i>	6	10	24
	<i>Dicranum</i> spp.	12	13	18

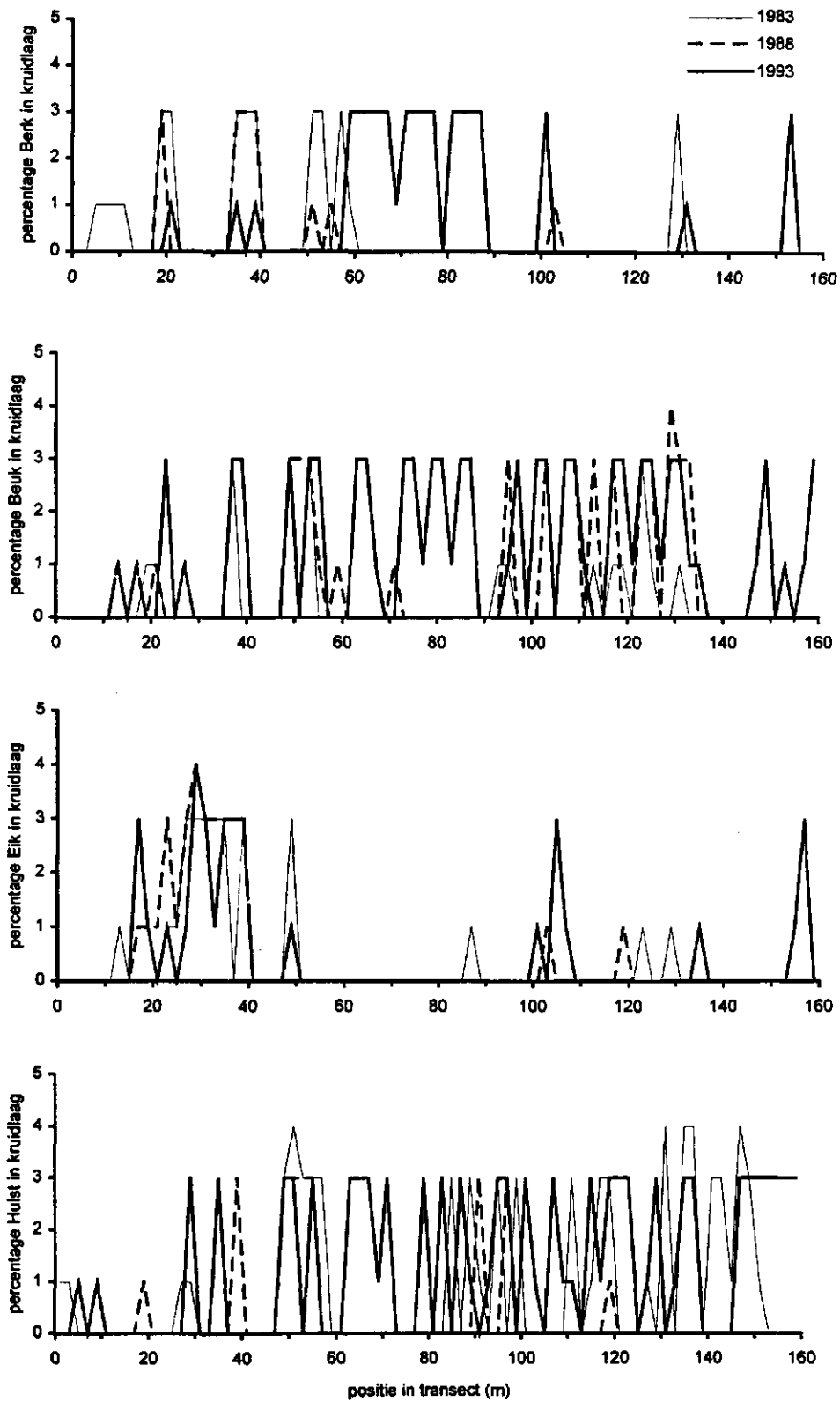
Klimop verschijnt als zaailing in toenemende mate in de kruidlaag met een uitbreidingsnelheid van van 4-6 m per jaar (fig. 24). Klimop is giftig en heeft een bittere smaak en lijkt daardoor goed beschermd tegen herbivoren, hoewel begrazing wel degelijk optreedt (Van Genderen et al. 1996; eigen waarneming).

De Ellenberg-waarde voor licht gedraagt zich invers ten opzicht van de N-waarde (fig. 22): hoog voor het voormalig heidegedeelte, afnemend tot 'schaduw' in het oude beukengedeelte. Het optreden van Hulst langs het transect (fig. 20) is opvallend gecorreleerd met de hoogste N-waarde van ca. 5 geïndiceerd door de kruidlaag. Het vochtgetal in White Moor geeft iets meer dynamiek te zien dan in Rushpole Wood dankzij soorten langs lemige padjes en andere plaatsen waar water stagneert, zoals Knolrus (*Juncus bulbosus*), Blauwe zegge (*Carex panicea*) en Geelgroene zegge (*Carex viridula* ssp. *oedocarpa*). Het optreden van juveniele bomen in de kruidlaag van het transect in White Moor is weergegeven in figuur 25. Het totaal aantal opnamen met verjonging en de mate van verjonging per soort zijn opvallend groter dan in Rushpole Wood. De rond 1985 ontstane open plek tussen 60-90 m is in 1993 bezet door Berk, Beuk en Hulst.



Figuur 24. Procentuele bedekking van Hengsel en Klimop in het transect White Moor voor 1983, 1988 en 1993.

Eikenverjonging komt wat vaker voor dan in Rushpole Wood, maar succesvolle verjonging lijkt alleen plaats te vinden in de rand van de voormalige heide tussen 20-40 m. In de struiklaag komt alleen in 1988 Eik voor in twee opnamen. Verjonging van Hulst en Beuk gedraagt zich vrijwel identiek in de kruidlaag: veel juveniele exemplaren maar niet langlevend. Beuk ontbreekt in de struiklaag geheel in de periode 1983-1993 terwijl Hulst in 1988 in één en in 1993 in twee opnamen voorkomt. Berk profiteert van open plekken en komt in 1988 in de voormalige heide ook in de struiklaag voor. Naast juveniele Eik, komen ook mantelsoorten in White Moor wat vaker voor dan in Rushpole Wood: Kamperfoelie in 20% van de opnamen in 1993, Braam in 3, 4 en 8 opnamen in 1983, 1988 en 1993. Lijsterbes komt in 1983 in 0 opnamen en in 1993 in 11% van de opnamen voor, dus ook meer dan in Rushpole Wood.

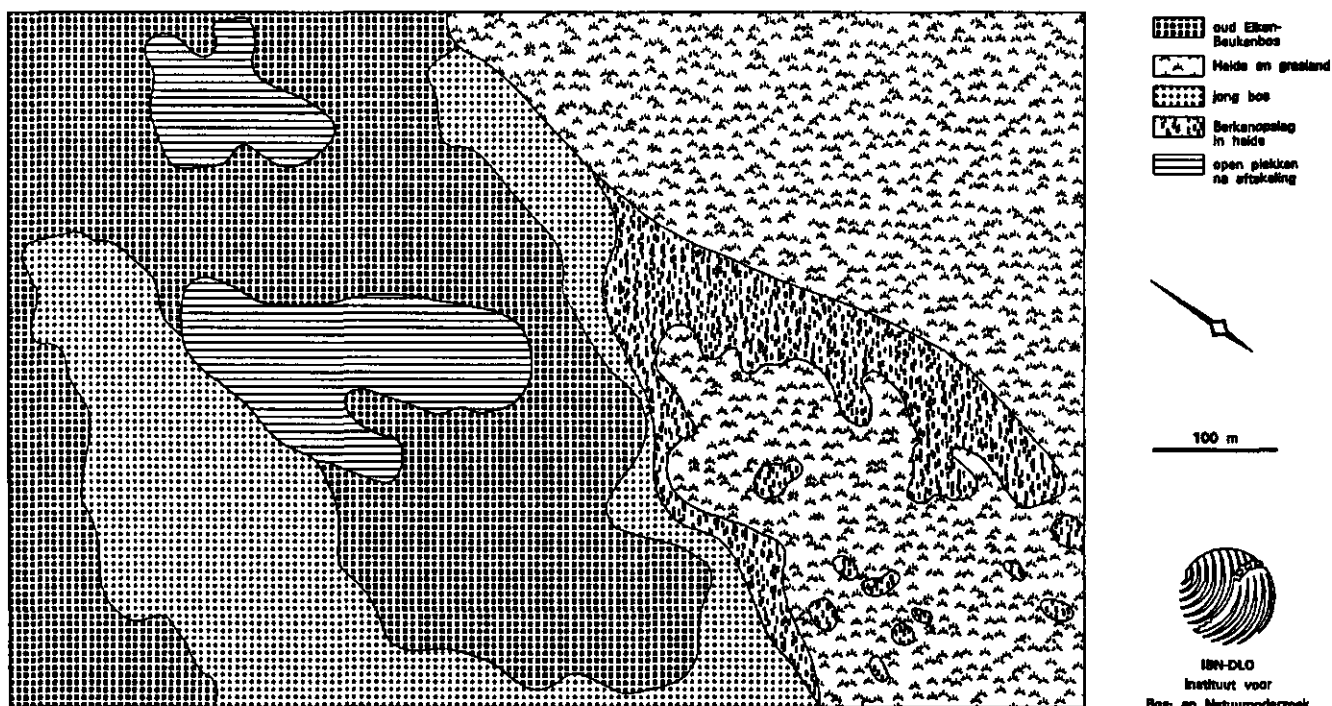


Figuur 25. Verjonging van de boomsoorten Berk, Beuk, Eik en Hulst in het transect in White Moor.

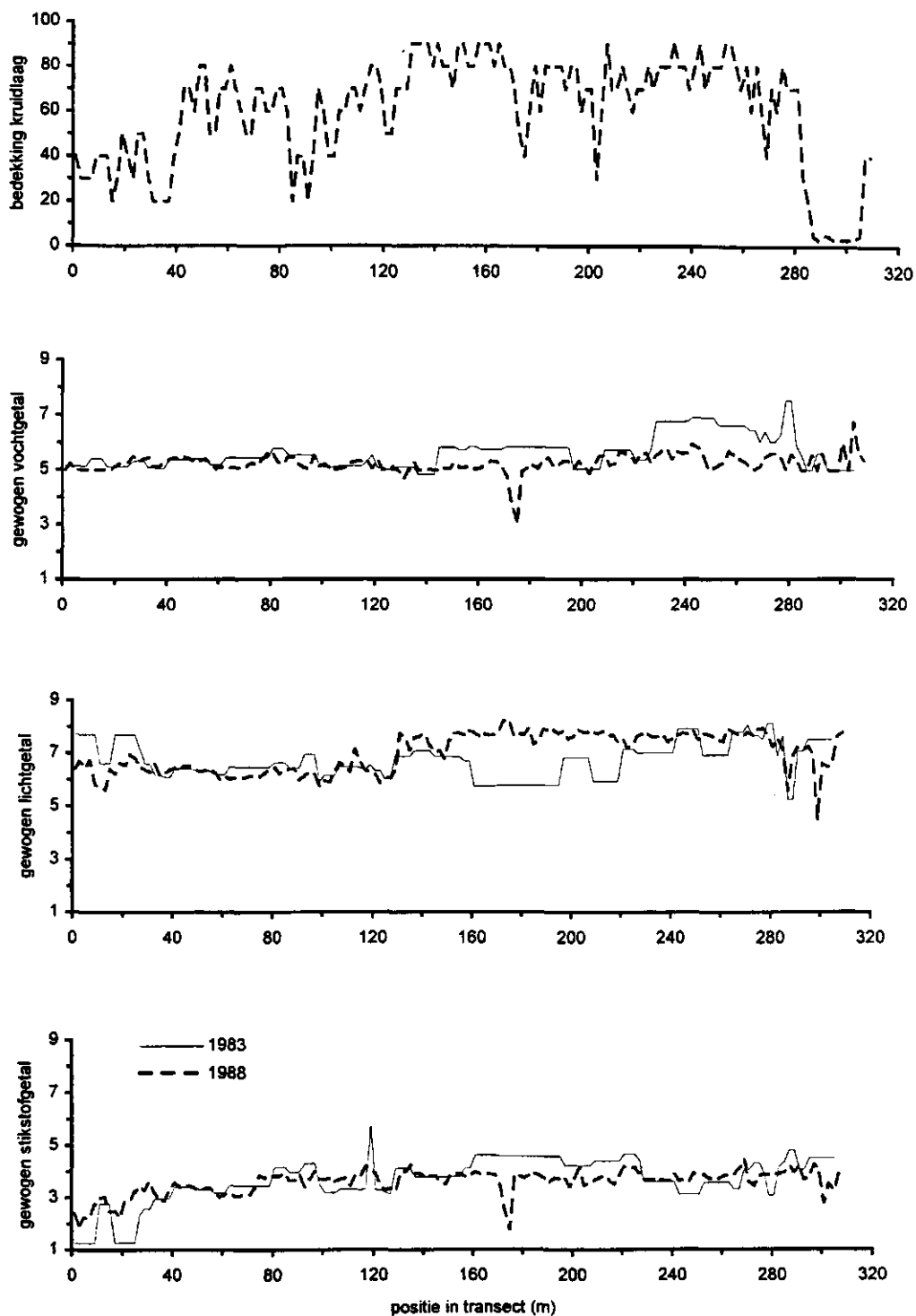
### 3.4 Denny Wood

#### 3.4.1 Boslandschap

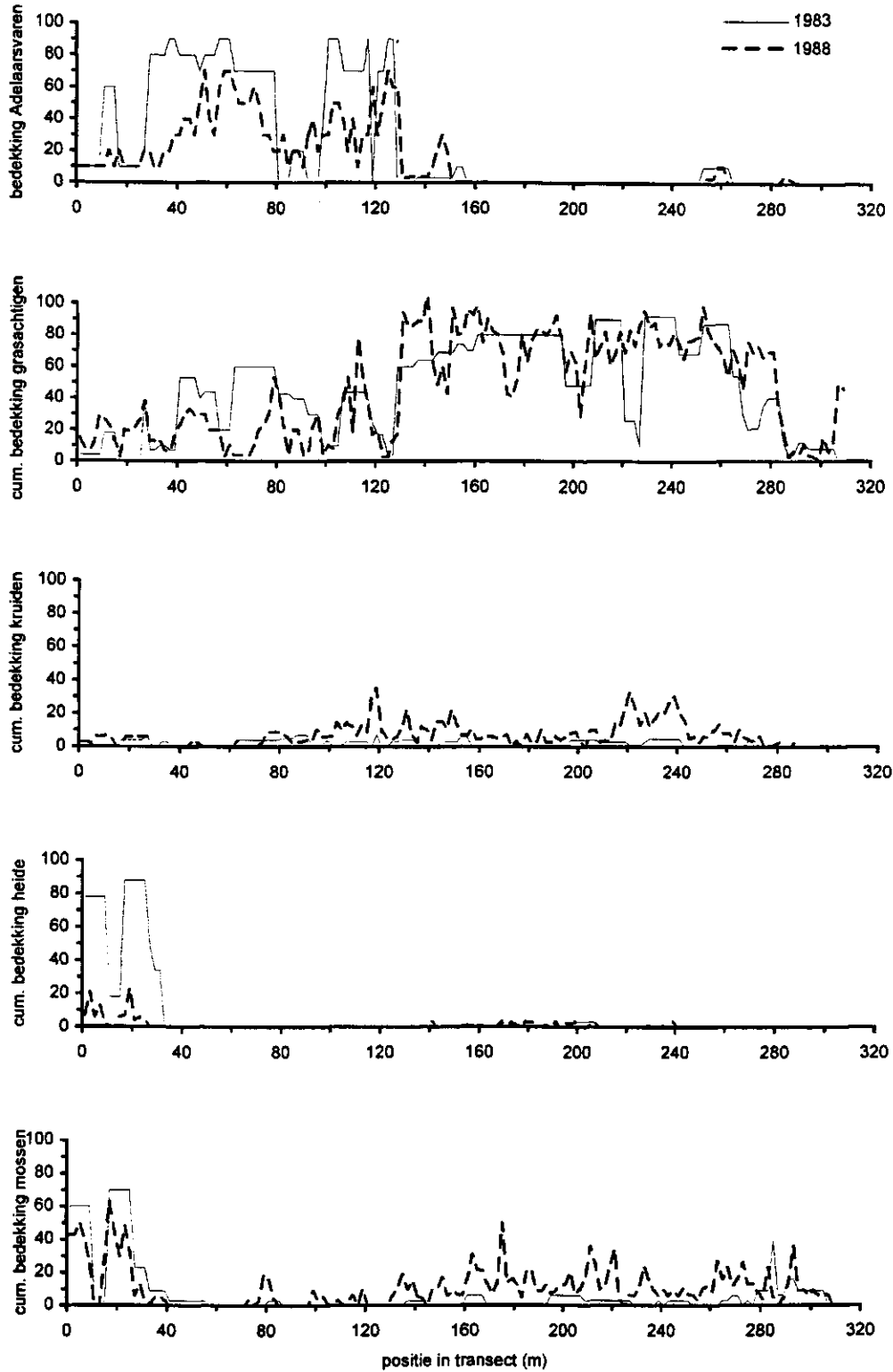
Denny Wood is een vrij groot bosgedeelte dat deels op wat rijkere bodem ligt. In de oostrand is sprake van Eiken-Beukenbos en in de aangrenzende heide is bosuitbreiding met Berk aanwezig (fig. 26). Bij de beschrijving van de ontwikkeling van het boslandschap is gebruik gemaakt van luchtfotos van 1946, 1970 en 1982. De ontwikkeling is voor een groot deel gelijk aan de twee vorige deelgebieden. Er is sprake van bosuitbreiding in de heide. Aan de rand van een oud beukenbosgedeelte staan eiken die gezien hun omvang dateren van vlak na de het verwijderen van herten in 1851 (Flower 1980). Verder bestaat de uitbreiding vooral uit Berk waarbij met name in de periode 1940-1980 sprake is van een sterke uitbreiding. Een groot deel van het oude bos bestond tot voor kort uit vrij homogeen beukenbos. Gezien hun diameter hebben de meeste beuken zich in de 18e eeuw gevestigd, hoewel de aanwezig variatie in stamdiameter doet vermoeden dat er wel enige spreiding in de tijd is geweest. De ontwikkeling van het oude beukenbosgedeelte is anders dan in de vorige twee deelgebieden: het had tot voor kort een gesloten kronendak en Hulst komt hier vrijwel niet voor.



Figuur 26. Het boslandschap rond Denny Wood in 1982.



Figuur 27. Totale bedekking van de kruidlaag en gewogen Ellenberg waarden voor vocht, licht en stikstof voor het transect in Denny Wood. In 1993 is het transect onvolledig opgenomen en hier niet afgebeeld. In 1983 is geen totale bedekking van de kruidlaag geschat.



Figuur 28. Per opname gesommeerde procentuele bedekkingen van Adelaarsvaren, grasachtigen, kruiden en heide in de kruidlaag en van mossen van het transect in Denny Wood (zie 2.1 voor definities).



Delen van dit beukenbos zijn recent binnen een korte tijdsperiode afgetakeld, waarschijnlijk als gevolg van de extreem droge zomer in 1976. In 1981 en 1982 zijn de afstervende beuken ten behoeve van de veiligheid van de recreant omgezaagd en is het meeste dode hout weggehaald. Hierdoor zijn grote open plekken ontstaan.

### 3.4.2 Bosmozaïek

Omdat de ontwikkeling van het patroon hier niet zozeer op de fijne schaal van het bosmozaïek afspeelt maar vooral op de schaal van het boslandschap wordt hier een beschrijving van de bosstructuur achterwege gelaten, maar wordt wel ingegaan op de ontwikkeling in de kruidlaag.

#### *Kruidlaag*

In figuur 27 en 28 zijn de bedekking van de kruidlaag, de gewogen Ellenberg-getallen en de cumulatieve bedekkingen van de soortengroepen weergegeven. Tabel 5 geeft de belangrijkste soorten vaatplanten en mossen in het transect. Buiten het deel met Adelaarsvaren is door hoge graasdruk een kort begraasd gazon ontstaan waar vrijwel geen sprake is van verjonging. In 1983 hadden 5% van de opnamen juveniele Berk, 1% had Beuk en 6% had Hulst in de kruidlaag; in 1988 waren dit resp. 12%, 3% en 8% en verder had 6% van de opnamen juveniele Winteraik en 5% had Gewone esdoorn (*Acer pseudoplatanus*). Met de vestiging van enige Struikheide de laatste tien jaar ontwikkelt de grazige begroeiing zich deels in de richting van droge heide; beide *Erica*-soorten nemen af. Verder is er sprake van een toename van mossen in het grazige gedeelte ('vermossing'). In tegenstelling tot Rushpole Wood en White Moor spelen Pijpestrootje en Bochtige smele in Denny Wood geen rol; hun plaats is ingenomen door Gestreepte witbol (*Holcus lanatus*). Liggend walstro (*Galium saxatile*) neemt sterk toe. Van deze soort worden door herbivoren vrijwel uitsluitend de sterk geurende bloeiwijzen gegeten; stengel en bladen zijn moeilijk te begrazen (med. P.A. Slim). Opvallend is het aandeel medicinale kruiden die blijkbaar chemisch goed beschermd zijn tegen begrazing: Vingerhoedskruid (*Digitalis purpurea*), Tormentil (*Potentilla erecta*) en Mannetjesereprijs (*Veronica officinalis*). De zoomplant Valse salie (*Teucrium scorodonia*) komt in 1983 in 2 en in 1988 in 5 opnamen voor. Valse salie wordt niet gegeten door konijnen (Van Genderen et al. 1996). De mantelsoort Braam komt meer voor dan in Rushpole Wood en White Moor (tabel 5), echter in lage bedekking, snel fragmenterend (fig. 29) en niet tot bloei komend. Wilde kamperfoelie komt in 1983 niet en in 1988 in 5 opnamen voor. De sterke toename van de voorjaarsgeofyt Boshyacint is mogelijk het gevolg van een laat voorjaar of een koude voorzomer; de opnamen zijn in beide jaren begin-half juni gemaakt.

Tabel 5. Top-5 in voorkomen van vaatplanten in de kruidlaag en van mossen in het vegetatietransect Denny Wood voor 1983 (153 opnamen) en 1988 (155 opnamen).

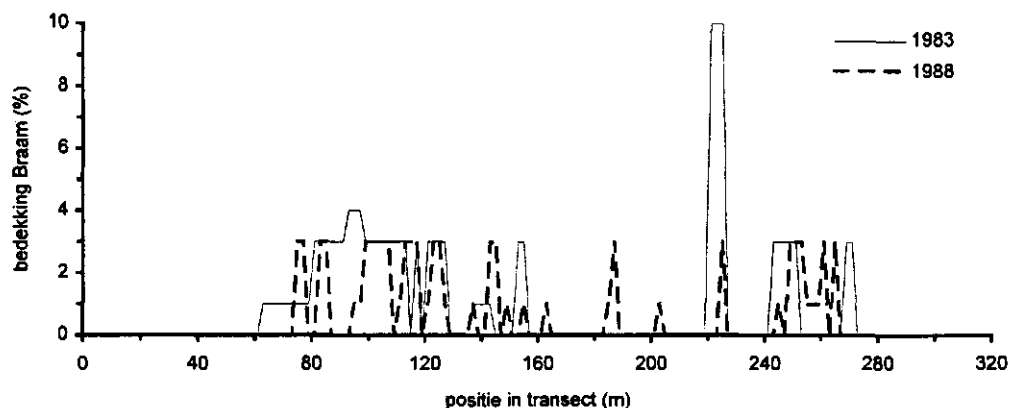
klasse	soort	1983 %	1988 %
Adelaarsvaren	<i>Pteridium aquilinum</i>	48	53
houtige soorten	<i>Rubus</i> spp.	31	25
	<i>Betula pendula</i>	1	12
	<i>Ilex aquifolium</i>	6	8
	<i>Betula pubescens</i>	5	3
	<i>Quercus</i> spp.	0	6
grasachtigen	<i>Agrostis</i> spp.	73	77
	<i>Holcus lanatus</i>	61	65
	<i>Juncus effusus</i>	29	32
	<i>Carex pilulifera</i>	27	30
	<i>Festuca rubra</i>	31	2
kruiden	<i>Galium saxatile</i>	16	43
	<i>Potentilla erecta</i>	16	36
	<i>Hyacinthoides non-scripta</i>	1	26
	<i>Veronica officinalis</i>	7	21
	<i>Digitalis purpurea</i>	17	17
heide	<i>Calluna vulgaris</i>	14	17
	<i>Erica cinerea</i>	10	7
	<i>Erica tetralix</i>	10	0
mossen	<i>Hypnum</i> spp.	22	49
	<i>Polytrichum</i> spp.	15	37
	<i>Dicranum</i> spp.	19	34
	<i>Mnium hornum</i>	23	24
	<i>Campylopus introflexus</i>	0	13

### 3.5 Discussie

#### 3.5.1 Historische patronen

De bosontwikkeling in New Forest deze eeuw wordt in de eerste plaats bepaald door het historische patroon van het bosmozaïek en het boslandschap. Duidelijk is dat het grootschalige patroon van het boslandschap op den duur verdwijnt zonder menselijke invloed door kappen of branden.

Opvallend in New Forest is de talrijkheid van Hulst. Meer dan de helft van de individuen in de kernvlakte in White Moor en Rushpole Wood behoort tot Hulst. In het verleden is Hulst door uitzaaien als voedselplant voor herten bevoordeeld (Morgan 1987b). De meeste van de thans aanwezige Hulst heeft zich gevestigd aan het begin van deze eeuw onder het scherm van het oude kronendak toen deze begon af te takelen.



Figuur 29. Het voorkomen van Braam (*Rubus* spp.) in het vegetatietransect Denny Wood in 1983 en 1988.

Beschaduwing van de kruidlaag, het optreden van droogte en vorst en nutriëntenbeschikbaarheid zijn alle gerelateerd aan de aanwezigheid van bomen en spelen waarschijnlijk alle een rol bij de verklaring van verschillen in verjonging van de verschillende boomsoorten. De hier gevonden afwezigheid van succesvolle verjonging van andere soorten onder een scherm van Beuk en Hulst komt overeen met de bevindingen van Morgan (1987a). Onder de oude beuken veroorzaakt het lage lichtniveau in combinatie met de wortelconcurrentie om water en nutriënten van de oppervlakkig wortelende Beuk een zeer geringe kans op verjonging (Fanta 1995, Van Dort & al. 1979). Slechts de wintergroene Hulst kan hier een plekje veroveren als er kleine gaten komen in het kronendak. Peterken (1966) geeft aan dat onvoldoende bodemvocht, diepe schaduw, vraat en fysieke versterking de belangrijkste oorzaken zijn van zaailingsterfte van Hulst en dat in de sterk begraasde bossen van New Forest zaailingen vooral onder kleine openingen in het kronendak en aan randen van het bos te vinden zijn. Het niet verjongen van Hulst in heide brengt Peterken (1966) in verband met geringe lichtbeschikbaarheid.

De relatief geringe hoeveelheid tot de struiklaag doordringende verjonging van de concurrentiekrachtige Beuk in White moor en Rushpole Wood is opvallend. Waarschijnlijk wordt verjonging van Beuk, naast de bovengenoemde oorzaken onder Beuk, ook op open plaatsen beperkt, doordat de soort gevoelig is voor late lentevorst en droogte (Ellenberg 1996). Daarmee is de soort afhankelijk van beschutting van de Eik, waarvan de kroon redelijk wat licht doorlaat en welke ook dieper wortelt, waardoor er minder kans is op wortelconcurrentie. De verjonging van de minder droogte- en vorstgevoelige maar wel lichtbehoefte Berk en Eik (Ellenberg 1996) is vooral gekoppeld aan meer open plaatsen. Hiermee is er een duidelijke cyclus van Berk, Eik gevolgd door Beuk en Hulst. Het patroon en de veranderingen in de kruid- en moslaag worden grotendeels bepaald door het patroon en de veranderingen in de boomlaag. Hierbij treden de veranderingen in de moslaag relatief gezien het snelst op.

### 3.5.2 Begrazing

Er is enige discussie over de vraag of verjonging wel of niet onmogelijk wordt gemaakt in perioden met hoge begrazingsdruk (Peterken & Tubbs 1965, Flower 1980, Morgan 1987a,b, Vera 1997). Hierbij zijn uitspraken van Flower en in navolging van hem van Vera, dat er continu verjonging is geweest, deels gebaseerd op geschatte leeftijden van bomen aan de hand van stamdiameters. Doordat er echter grote individuele verschillen bestaan in groeisnelheid is de diameter alleen geen betrouwbare maat (zie ook fig. 16). Indien alleen naar bomen wordt gekeken waarvan een leeftijd bepaling aan de hand van jaarringen gedaan is, is er in de New Forest duidelijk sprake van een periode zonder noemenswaardige verjonging in de eerste helft van de vorige eeuw, toen er ook een zeer hoge begrazingsdruk was. Dit ging echter ook samen met de aanwezigheid van nog niet aftakelende gesloten beukenbossen. Ook was er toen al sprake van het branden van heide (Tubbs 1968). Deze laatste twee factoren hebben ook geleid tot een gebrek aan verjonging, waardoor de graasdruk op de weinige verjonging extreem hoog moet zijn geweest. Ook thans lijkt er weer sprake van gebrek aan verjonging door een zeer hoge graasdruk. Deze zeer hoge graasdruk wordt echter alleen gehandhaafd door toedoen van de mens. De bosontwikkeling in New Forest laat wel zien dat de verjonging en daarmee de aanwezigheid van bos gegarandeerd is, indien er perioden met minder hoge graasdruk zijn.

Duidelijk is dat begrazing door hoefdieren het verdwijnen van het historische patroon in het boslandschap binnen een groeiplaatstype niet kan voorkomen. Het vertraagt echter wel de bosontwikkeling en het verdwijnen van het patroon door een sterk effect op groei en overleving van verjonging, zoals inclosures in de New Forest laten zien (Peterken 1966). Ook bij hoge graasdruk is er verjonging in heide. Dit is mede mogelijk omdat de graasdruk van hoefdieren in de heide zelf gering is (Putman 1986). Een bosuitbreiding in sterk begraasde gebieden, die zich vooral voltrekt in perioden met minder grazers, is ook uit andere gebieden in zuid Engeland bekend (Proctor et al. 1980). Alleen extra maatregelen zoals het branden van de heide kunnen het bos weghouden. De ontwikkeling in Denny Wood laat echter zien dat bij hogere graasdruk nieuw ontstane boomloze open plekken tijdelijk lokaal gehandhaafd kunnen blijven. Dit geeft aan dat er plaatselijk sprake is van een 'shifting mosaic'. De mens heeft hierbij echter een grote rol gespeeld, door de stammen en takken van oude beuken te verwijderen. Dit is ook op de andere lokaties gebeurd, waarbij tevens kleinere boompjes voor doorgang werden gekapt. De aanwezigheid van zaailingen is negatief gecorreleerd met betreding door hoefdieren en positief met barrières voor hoefdieren zoals stammen en takken en jonge Hulst waarmee de soorten omhoog kunnen groeien (Morgan 1991). Dergelijke barrières kunnen bij hoge graasdruk op de standplaats van het Eiken-Beukenbos één van de weinige mogelijkheden vormen voor succesvolle vestiging van zaailingen. De door Vera (1997) genoemde grote rol van doornige struiken bij de verjonging van bomen in een begraasd boslandschap gaat voor de standplaats van het Eiken-Beukenbos niet op. Dit onderzoek laat duidelijk zien dat Hulst de open heide niet koloniseert en daar dus geen rol speelt bij de verjonging door bescherming tegen vraat; andere struiken met doornen komen hier vrijwel niet voor. Bramen (als plant) zijn een geliefd voedsel, vooral van ree (Kuiters et al. 1997).

Bij de invloed van begrazing op het voorkomen van individuele soorten is er sprake van een direct en een indirect effect. Het directe effect heeft te maken met het gegeten worden en de schade die soorten hiervan ondervinden. Zo lijkt verjonging van Beuk en Hulst in New Forest beter tegen de directe invloed van begrazing bestand te zijn dan Eik. Dit komt overeen met bevindingen uit onderzoek in begraasde Nederlandse situaties op vergelijkbare standplaatsen (Kuiters et al. 1997). Weliswaar is er opvallend weinig succesvolle verjonging van Beuk maar de vestiging en overleving van Beuk is minder gevoelig voor begrazing dan Zomereik en Ruwe berk (Van Hees et al. 1996). Het indirecte effect heeft vooral te maken met de invloed van begrazing op de rol van concurrentie tussen soorten. Er is sprake van een sterke vertraging van de bosontwikkeling. Daarmee is begrazing vooral een remmende factor voor de bosontwikkeling. Er komen minder boomzaailingen omhoog welke ook nog eens door herhaalde vraat zeer langzaam in omvang toenemen. Hierdoor is er minder snel sprake van concurrentie om licht. Ook Ammer (1996), die verjonging in montane bossen bestudeerde, wijst erop dat concurrentie minder belangrijk wordt voor overleving van verjonging in aanwezigheid van begrazing. Door de trager verlopende bosontwikkeling ontstaan er meer kansen voor lichtbehoefte en weinig concurrentiekrachtige soorten om naast de Beuk deel te nemen aan de cyclus in de bosontwikkeling. Bovendien is de Beuk op open plaatsen (als boomverjonging dus gering is) ook gevoelig voor vorstschade.

Van een direct en indirect effect is ook sprake in de kruidlaag. Ook hier ontstaan kansen voor weinig concurrentiekrachtige soorten, vooral daar waar de bodem rijker d.w.z. lemig is, zoals in White Moor. Pilzegge (*Carex pilulifera*), Tormentil (*Potentilla erecta*), Tandjesgras (*Danthonia decumbens*), Mannetjesereprijs (*Veronica officinalis*) en ook Bochtige smele zijn soorten die weliswaar voedselarmoede indiceren, maar in het bos toch een duidelijke voorkeur hebben voor lichtrijke plaatsen op lemige bodem (vocht!). Wellicht is dit de natuurlijke standplaats van soorten die we voornamelijk associëren met open heideterreinen. Ook Hengel (*Melampyrum pratense*) kan zich goed handhaven onder deze omstandigheden zolang het aandeel grasachtigen, vooral Bochtige smele, niet sterk afneemt en bladstrooisel niet sterk accumuleert. Zoomplanten krijgen dus een plaats in het bosmozaïek en het transport van hun zaden tussen en binnen de voor herbivoren optimale grazige terreindelen is gegarandeerd. Veel van deze soorten zijn klein en kruipend of opstijgend en dus niet beschikbaar of interessant voor grote herbivoren of ze zijn groter en meer rechtopstaand en dan giftig of bitter (bv. Hengel, Klimop, Vingerhoedskruid, Adelaarsvaren). Uiteraard is niet elke soort gebaat bij de voortdurende aanwezigheid van grote herbivoren. Het schaars voorkomen van bramen (*Rubus spp.*)<sup>1</sup> en Lijsterbes (*Sorbus aucuparia*) is karakteristiek voor terreinen met een relatief hoge graasdruk (Kuiters et al. 1997). Ook Wilde kamperfoelie (*Lonicera periclymenum*) wordt graag genuttigd door grote herbivoren, vooral door ree (med. P.A. Slim en A.T. Kuiters). Deze mantelsoorten spelen in de drie deelgebieden momenteel een kleine rol en mantelgemeenschappen komen hier door de hoge graasdruk dus niet goed tot ontwikkeling. Of het ontbreken van Havikskruiden (*Hieracium spp.*) ook veroorzaakt wordt door grazers is niet bekend, maar lijkt aannemelijk.

---

<sup>1</sup> Harper (1977) vermeldt als 'odd anecdotal observation': "Genetic improvement of the New Forest pony by cross breeding with Arab stock is reputed to have changed the ponies' feeding habits, and they no longer eat *Rubus* which now spreads rapidly in the grazed areas".

Fluctuatie in begrazingsdruk (vraatdynamiek) levert waarschijnlijk een belangrijke bijdrage aan de diversiteit op deze standplaats. Dit is vooral belangrijk voor soorten die voor hun vestiging een open situatie (veroorzaakt door hoge begrazingsdruk) met weinig concurrentie nodig hebben maar minder goed tegen begrazing bestand zijn. Hieronder kan de Eik worden geschaard. Ook voor het optreden van sommige zoomplanten en van goed ontwikkelde mantels met bramen of Wilde kamperfoelie op deze standplaatsen zijn frequent optredende perioden met een geringere begrazingsdruk dan de huidige in New Forest waarschijnlijk noodzakelijk. In een korte periode zonder grote grazers kunnen bramen uitgroeien tot bloeiende struiken.

---

## 4 BOSONTWIKKELING FONTAINEBLEAU

### 4.1 Algemene karakteristiek en historie van het boslandschap

Het bosgebied van Fontainebleau is ongeveer 17000 ha groot en ligt vlakbij Parijs. Hier bevinden zich enkele strikte bosreservaten die tot de oudste natuurreservaten van Europa horen, omdat hier gedurende meerdere eeuwen houtkap was verboden. In één daarvan, 'La Tillaie', vindt reeds lange tijd onderzoek plaats. Hier bevinden zich twee kernvlakten van 70x140m waar vanaf 1982 de bosstructuur wordt gevolgd door het IBN-DLO. Eén ervan bevindt zich op een dikke laag van zeer fijn zand op een ondergrond van kalksteen; hier is sprake van een Eiken-Beukenbos. Begrazing heeft in dit bosgebied waarschijnlijk alleen in het verre verleden een grote rol gespeeld. In het verleden zijn in dit bos hoge dichtheden van herten geweest voor de koninklijke jacht en ook heeft er vee in het bos gegraasd (Tendron 1983). De afname van de wilddichtheid heeft geleid tot de vervanging van Eik door Beuk. Begrazing door vee is thans afwezig; recent neemt het aantal reeën aanzienlijk toe in de niet-gesloten delen van het bos (Pontailier et al. 1997).

### 4.2 La Tillaie

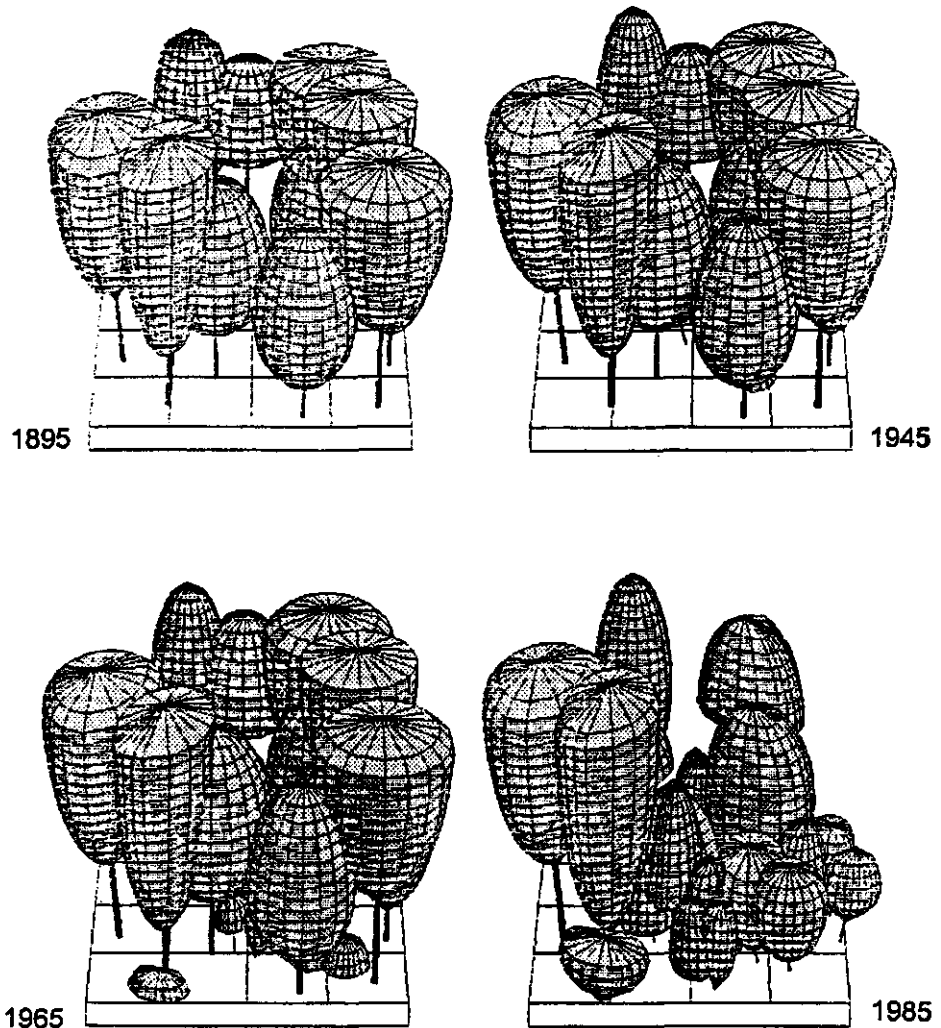
Omdat grote open gedeelten en grootschalige verschillen in patroon binnen het reservaat ontbreken, wordt hier volstaan met een weergave van de patroonontwikkeling op de schaal van het bosmozaïek.

#### 4.2.1 Bosmozaïek

##### *Bosstructuur*

Een reconstructie van de ontwikkeling van La Tillaie gedurende de laatste zes eeuwen aan de hand van jaarringanalyse en historische bronnen is te vinden in Koop (1989). In het reservaat La Tillaie zijn in 1372 de grote bomen gekapt, waarna het een spontane ontwikkeling heeft doorgemaakt. Na de kap heeft deze ontwikkeling aanvankelijk waarschijnlijk uniform op grote schaal plaatsgevonden met een vrij gelijkjarige generatie. Deze boomgeneratie takelde aan het einde van de 17e eeuw af waarbij er een nieuwe generatie met vooral Beuk opkwam die thans de oude boomgeneratie van rond de 300 jaar vormt. Jaarringanalyse toonde verder aan dat er vrijwel geen verjonging is geweest van 1750 tot 1870 toen er sprake was van een gesloten beukenbos.

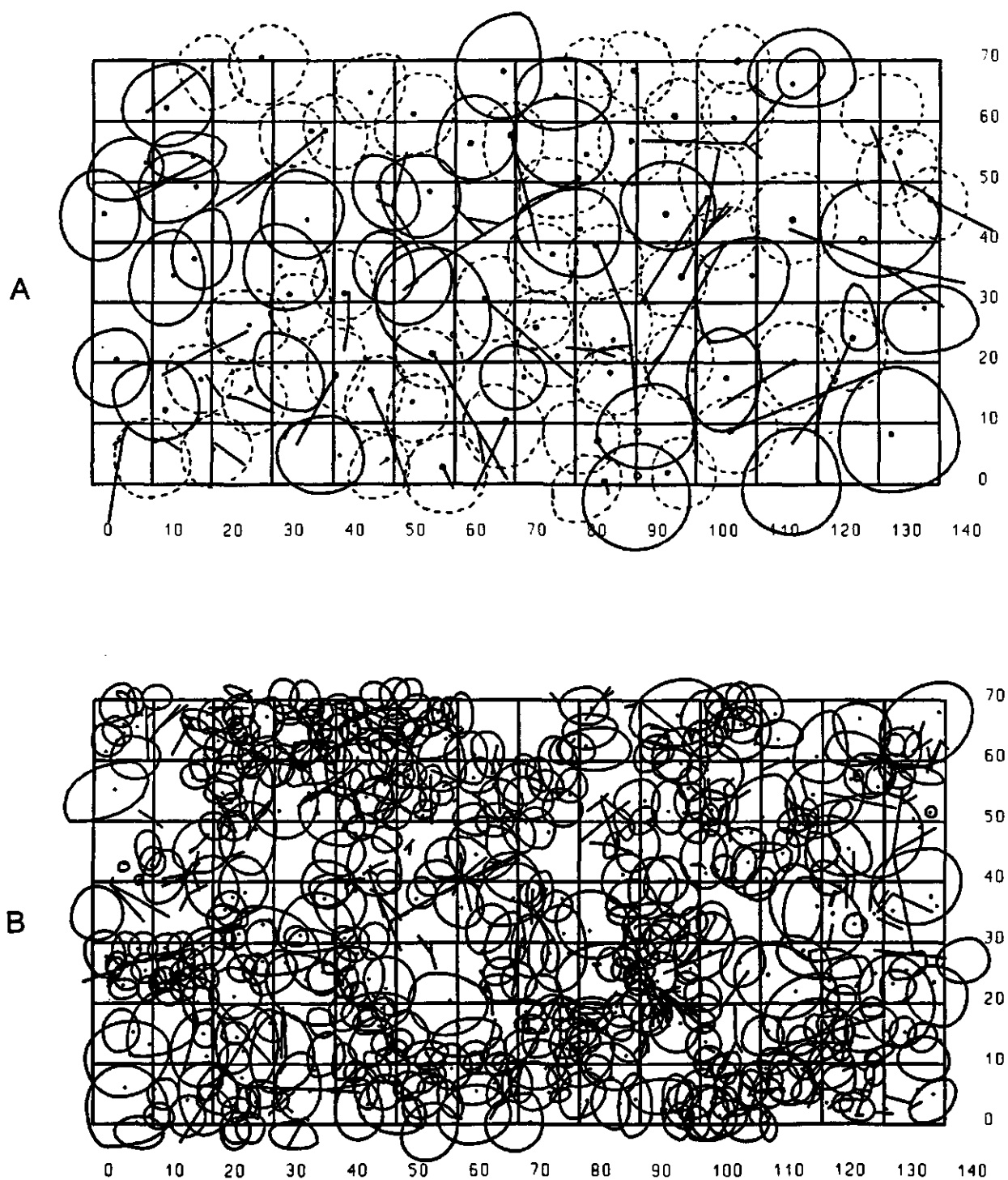
De structuur van het bos werd aan het einde van de vorige eeuw nog gekenmerkt door een ongeveer 35 m hoge dichte boomlaag van oude beuken zonder bomen in de ondergroei (fig. 30). Met het ontstaan van gaten in het kronendak is verjonging van meest Beuk gelijktijdig van de grond gekomen. Deels gebeurde dit via voorverjonging die aanvankelijk op meer schaduwrijke plekken stond. Hierdoor werden open plekken snel opgevuld. De oude boomgeneratie, die aanvankelijk een gesloten boomlaag vormde, is eind vorige eeuw langzaam begonnen af te takelen (fig. 31).



*Figuur 30. Gereconstrueerde ontwikkeling van de bosstructuur in het middengedeelte van de kernvlakte in La Tillaie (x = 50 - 90 m, y = 20 - 60 m) aan de hand van jaarring- en groeianalyse. Bosstructuur in 1895, 1945, 1965, 1985.*

Hierbij zijn er gaten in het hoge kronendak ontstaan die langzaam tot een netwerk aaneengegroeid zijn. Er bestaan grote verschillen in diktegroei tussen bomen, waarbij beuken in de schaduw vaak jarenlang nauwelijks groeien maar toch niet sterven. Hierdoor is het moeilijk om op basis van stamdiameter te bepalen of bomen zich reeds aan het begin van deze eeuw hebben gevestigd of meer recent. Bijna alle oude bomen in de kernvlakte zijn beuken (fig. 32). Er zijn slechts drie oude wintereiken te vinden. Jaarringanalyse toonde aan dat deze dezelfde leeftijd hadden als de oude beuken: ca. 300 jaar. Ook in de verjonging is Beuk dominant. Slechts hier en daar is sprake van Hulst of een Berk. Verder is door vergelijking van het bovenaanzicht in 1991 met 1983 in figuur 32 te zien dat de gaten in het kronendak niet alleen opgevuld worden door verjonging van Beuk, maar ook door het flink in de breedte uitgroeien van de kronen van reeds aanwezige grotere beuken.

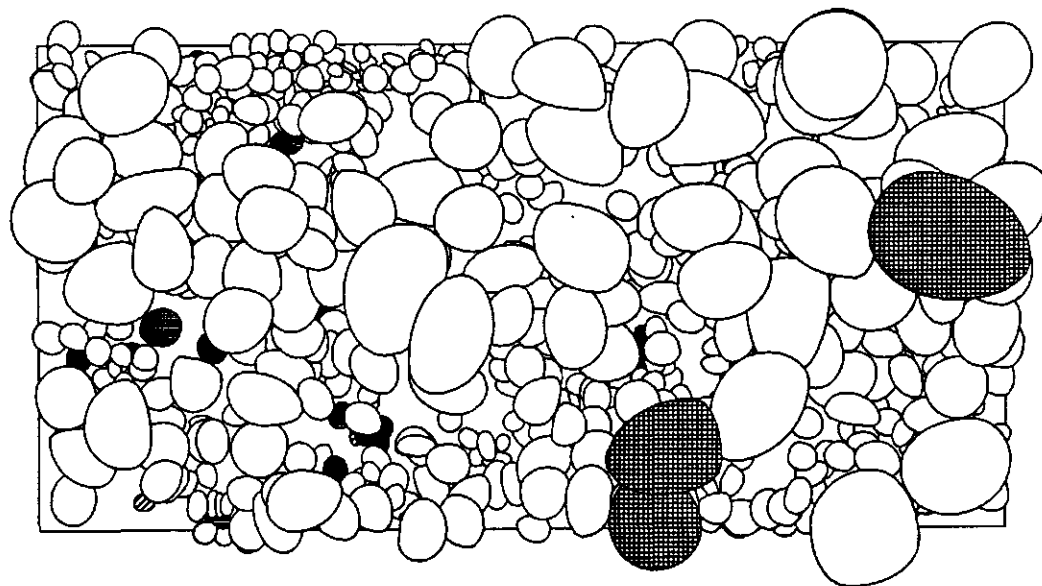




*Figuur 31. Patroon van verschillende boomgeneraties in de kernvlakte in La Tillaie. A. van voor 1800, met kronen die deze eeuw zijn weggevallen onderbroken weergegeven; B. van na 1850.*

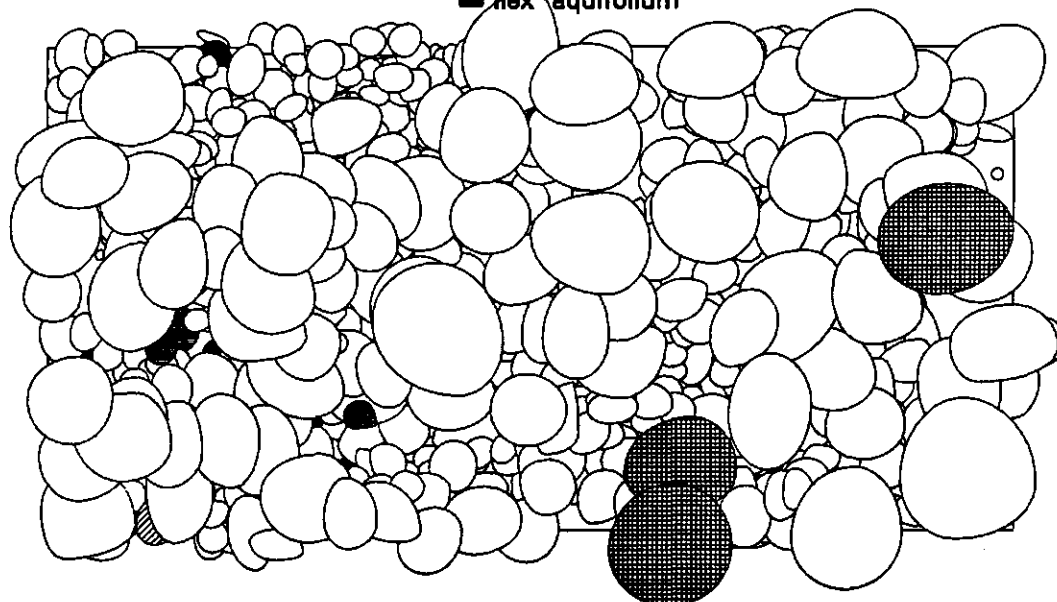
Fontainebleau II 1983

- |                   |                 |
|-------------------|-----------------|
| □ Fagus sylvatica | ▨ Betula spp    |
| ▤ Quercus petraea | ■ Other species |
| ■ Ilex aquifolium |                 |

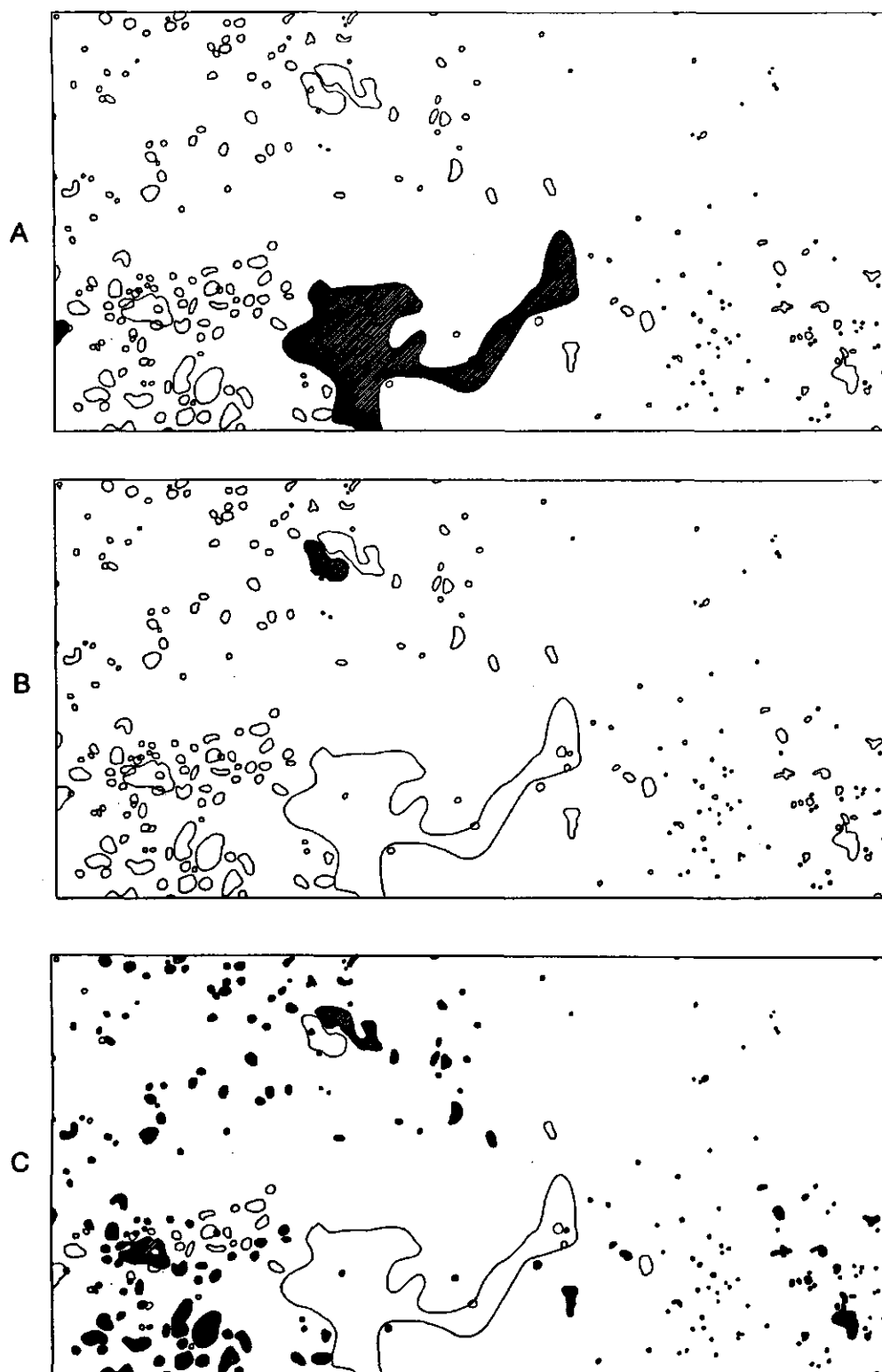


Fontainebleau II 1991

- |                   |                 |
|-------------------|-----------------|
| □ Fagus sylvatica | ▨ Betula spp    |
| ▤ Quercus petraea | ■ Other species |
| ■ Ilex aquifolium |                 |



Figuur 32. Kronen en soortenpatroon in bovenaanzicht van de kernvlakte in La Tillaie in 1983 en 1991.



*Figuur 33. Verspreidingspatroon van Adelaarsvaren (A), grassen (B) en Muisdoorn (C) in de kruidlaag in de kernvlakte in La Tillaie in 1996.*

### *Kruidlaag*

Ten gevolge van de geslotenheid van het beukenbos is het op de bosbodem vrij donker en is er slechts sprake van weinig ondergroei (fig. 33). Verspreid komen vooral wintergroene struikjes als jonge Hulst (Frans: Houx) en Muisdoorn (*Ruscus aculeatus*; Frans: Petit Houx) in de ondergroei voor. Deze laatste is een zuidelijke soort die niet in Nederland voorkomt. Op plekken waar de kroonlaag niet snel sluit en er wat meer licht aanwezig is bepalen tijdelijk Adelaarsvaren en grassen, vooral *Calamagrostis epigejos*, het aspect.

## **4.3 Discussie**

### 4.3.1 Historische patronen

Het onderzoek in La Tillaie laat duidelijk het in de tijd en ruimte uiteenvallen van een oorspronkelijk homogene opstand zien. Dat dit zeer lange tijd in beslag neemt blijkt wel uit het feit dat de oorspronkelijke gelijkjarigheid van toen nu na 600 jaar nog steeds herkend kan worden. Ondanks het thans in de ruimte zeer heterogene bosmozaïek is het te verwachten, dat er in de volgende eeuw weer voor een lange tijd sprake zal zijn van een zich over een grote oppervlakte uitstreckende boomfase. De belangrijkste factor verantwoordelijk voor het optreden van ruimtelijke heterogeniteit in het bosmozaïek is het optreden van stormen met windsnelheden groter dan ca. 100 km h<sup>-1</sup> zoals in 1938, 1967 en 1990 (Pontailier et al. 1997).

De dominantie van Beuk laat weinig ruimte voor andere soorten. Het dichte hoge kronendak van Beuk is hier ongunstiger voor Hulst dan een kronendak van Eik (Clabault & Lemée 1980). Hierdoor, is Hulst weinig als grote struik of boom aanwezig. Slechts Wintereik was hier in staat af en toe tot het kronendak door te dringen. Gezien de grotere boomhoogte hier dan in de New Forest betreft het hier een betere groeiplaats voor Beuk. Hierdoor is er minder sprake van droogte en wortelconcurrentie en meer sprake van voorverjonging van Beuk onder Beuk, welke snel nieuw ontstane gaten in het kronendak opvult.

### 4.3.2 Begrazing

De geringe begrazingsdruk levert verder ook minder kansen voor andere boomsoorten, doordat er meer verjonging is en concurrentie eerder optreedt. Doordat de Beuk de andere soorten wegconcurrereert komt hij steeds meer tot dominantie. De cyclische successie van het bosmozaïek wordt dus overschaduwd door een lineaire ontwikkeling waarbij Beuk uiteindelijk vrijwel absoluut domineert in de boomlaag (zie ook discussie in Pontailier et al. 1997).

---

## 5 CONCLUSIES EN EINDDISCUSSIE

### 5.1 Conclusies

Voor de patroonontwikkeling in bosgebieden binnen het groeiplaatstype van het Wintereiken-Beukenbos kunnen de volgende hoofdconclusies worden getrokken:

- De bosverjonging wordt zowel bepaald door het patroon van het oude boslandschap en de bosstructuur als door de begrazingsdruk. Aan de hand van deze twee factoren is een goede voorspelling mogelijk van toekomstige ontwikkeling van het bosmozaïek binnen een groeiplaatstype.
- Oorspronkelijk cultuurhistorisch bepaalde grofschalige patronen binnen een groeiplaatstype blijven niet gehandhaafd bij spontane bosontwikkeling maar zijn wel soms nog eeuwen herkenbaar.
- Begrazing door hoefdieren kan bosontwikkeling vertragen maar niet voorkomen bij dichtheden die niet door de mens zeer langdurig hoog worden gehouden.
- De heide binnen bos- en heidegebieden blijft niet open door begrazing, ook niet bij hoge begrazingsdruk. Een tijdelijk hoge begrazingsdruk kan de bosontwikkeling op nieuw ontstane open plekken binnen het bos sterk vertragen. Hiermee ontstaan er meer kansen voor minder concurrentiekrachtige soorten in een boslandschap. Dit geldt zowel voor de boom- als de kruidlaag. Vooral zoomplanten kunnen structureel deel gaan uitmaken van de kruidlaag.
- Mantelgemeenschappen kunnen niet ontstaan bij een constant hoge graasdruk.
- Verder onderzoek naar de betekenis van (sterk) fluctuerende aantallen van grote hoefdieren op de ruimtelijke diversiteit van het boslandschap (bosmozaïek, struwelen, grazig terrein), de diversiteit van plantensoorten (bos-, mantel- en zoomplanten, heischrale soorten) en de verticale structuur van het bosmozaïek is zeer gewenst.

### 5.2 Vraatdynamiek, schaduwtolerantie en soorten diversiteit

Er bestaat een uitgebreide literatuur over de invloed van herbivoren op het gedrag van plantensoorten en hun competitieve interacties (reviews en opinies in Crawley 1988, Louda et al. 1990, Rosenthal & Kotanen 1994, Hulme 1996). Naast directe effecten van herbivorie worden indirecte effecten onderscheiden. De eerste betreffen de effecten van vraat op kieming/vestiging, groei, ontwikkeling, voortplanting en sterfte van plantenindividuen. De sterkte van het directe effect (vraatresistentie) hangt af van de groeivorm en de architectuur (plaats van meristemen) van de plant en van chemische eigenschappen (anti-vraatstoffen). Theoretisch van minstens zoveel belang zijn de indirecte effecten op verhoudingen van interspecifieke concurrentie en de 'secundaire begrazingseffecten' (Kuiters et al. 1997) als gevolg van wroeten en betreding wat leidt tot bodemverwonding en -verdichting. Echter, het is niet duidelijk hoe vraatresistentie en competitieve eigenschappen samengaan of elkaar uitsluiten. In het algemeen neemt de soorten diversiteit toe als herbivoren de invloed van competitief dominante soorten reduceren en neemt de soorten diversiteit af als competitief inferi-

---

eure soorten worden begraasd (Hulme 1996). Bij een zeer lage graasdruk treden competitief dominante loofboomsoorten op de voorgrond en is de soorten- diversiteit in struik- en kruidlaag gering door gebrek aan licht, nutriënten en vocht. Bij een hoge graasdruk worden zaailingen van de meeste loofbomen gedecimeerd en kunnen vraatresistente soorten zich vestigen en uitbreiden.

Een nauwelijks belicht aspect van deze interactie is de betekenis van fluctuaties in graasdruk voor de soorten- diversiteit van boslandschappen. In de discussie 3.5 van New Forest wordt reeds het belang van vraatdynamiek voor het optreden van een aantal soorten aangegeven. Het is evident dat uitgesproken bossoorten bij een zeer hoge graasdruk uiteindelijk niet kunnen overleven, ongeacht de mate van vraatresistentie. Ook weinig vraatresistente soorten zullen verdwijnen, ongeacht de mate van schaduwtolerantie of lichtbehoefte. Lichtminnende en tegelijkertijd vraatresistente soorten zullen toenemen bij een toenemende graas- druk. Maar wat gebeurt er als een hoge graasdruk plotseling wordt gereduceerd, bv. door een strenge winter of ziekte? Uit enclosure studies blijkt dat dan massale vestiging optreedt van struik- en boomsoorten uit de directe omgeving en van wind- en besverbreide soorten uit de regio waaronder vraatintolerante soorten die in het gebied met hoge graasdruk niet meer (zichtbaar) voorkwamen (Kuiters et al. 1997): de soorten- diversiteit neemt in eerste instantie toe. Hoe verhoudt zich deze verandering tot de effecten van het plotseling beschikbaar komen van licht, nutriënten en water na het ontstaan van een gat in het kronen- dak bij een ongewijzigd hoge graasdruk? Uit monitoring van (vooral kleine) gaten gemaakt in het kader van omvormingsbeheer van beukenbos (Staats- domein, Dassenberg) blijkt dat door begrazing verjonging in deze gaten vrijwel uitblijft (eigen waarneming). In Fontainebleau grazen reeën in toenemende mate vooral in dergelijke gaten (Pontailier et al. 1997) en kunnen vraatresistente soorten zich uitbreiden en vestigen (*Phytolacca americana*, *Pteridium aquilinum*: eigen waarnemingen). Alleen in de zeer grote gaten ontstaat een bramenlaag en treedt massale verjonging op: de soorten- diversiteit neemt slechts weinig toe.

Wanneer schaduwtolerantie en vraatresistentie als soorteigenschappen worden beschouwd, kan het voorkomen van soorten worden uitgewerkt voor vier begrazingsscenario's: permanent hoge graasdruk, permanent lage graasdruk, hoge graasdruk na een periode van lage graasdruk en lage graasdruk na een periode van hoge graasdruk (tabel 6). Daarbij wordt verondersteld dat bij lage graasdruk bos ontstaat met schaduwtolerante soorten in de kruid- en struiklaag en dat bij hoge graasdruk het bos lichter wordt en voor een deel plaats maakt voor grazige vegetaties. Als criteria voor hoge schaduwtolerantie gelden: kieming, groei en voortplanting in een bosmilieu en (voor bomen en struiken) zaailingen overleven lang onder een (vrijwel) gesloten kronendak. Criteria voor hoge vraatresistentie zijn: vestiging en geringe consumptie (vraatschade) onder hoge graasdruk of indien veel consumptie dan toch (geringe) groei vertonend.

Fluctuaties in begrazingsdruk zijn waarschijnlijk belangrijk voor het voorkomen van plantensoorten in een begraasd boslandschap. Dit geldt in het bijzonder als er weinig andere landschapsvormende processen als brand, zware stormen, overstroming en periodiek hoge grondwaterstanden een rol spelen. Fluctuaties in begrazingsdruk kunnen in principe zowel zeer lokaal (b.v. door een takkenkooi van een omgevallen boom of door de tijdelijke aanwezigheid van een verblijfplaats van een groot roofdier) als op een groter gebied (b.v. door een strenge winter of door ziektes onder grote herbivoren) optreden. Van belang is de aard van de dynamiek in relatie tot de levenscyclus van de soorten. Zo levert

een aantal jaren van lage begrazingsdruk bij een overigens vele decennia aanhoudende hoge begrazingsdruk genoeg mogelijkheden voor een boomsoort als de eik om voor te komen. Voor kruiden lijkt daarentegen kortere termijn dynamiek van belang.

Een praktische consequentie van de indeling in tabel 6 is dat een willekeurig lang aanhoudende constante graasdruk weliswaar tot een gevarieerd landschap kan leiden, maar dat er toch altijd soorten zijn die verdwijnen uit de vegetatie en (indien aanwezig) uiteindelijk ook uit de zaadbank. Bij een hoge graasdruk (op arme standplaatsen) zijn dit mantelsoorten en uitgesproken bossoorten met lage vraatresistentie; bij een lage graasdruk ontstaat een gesloten bos met schaduwtolerante boomsoorten en verdwijnen zoomplanten en pioniers. Hervestiging van deze soorten is alleen mogelijk als zaadbronnen in de omgeving aanwezig blijven, dus uit populaties op plaatsen die optimaal zijn voor de betreffende soort en dus qua begrazingsregime afwijken. Het handhaven van een hoge soortendiversiteit in begeleid natuurlijke landschappen is, wanneer dit als doel wordt nagestreefd, dus alleen mogelijk als elke soort periodiek optimaal kan voorkomen en reproducen en zich kan (her)vestigen. Elk van deze perioden afzonderlijk kan lokaal het aanzien hebben van een uniforme vegetatie met een lage soortendiversiteit ('diversiteitsparadox': Bijlsma et al. 1997). Uiteraard geldt deze paradox niet alleen voor plantensoorten.

Op grond van de gegevens van New Forest en Fontainebleau kan een begin worden gemaakt met het invullen van tabel 6 met plantensoorten. Een poging hiertoe is tabel 7 waarin onderscheid wordt gemaakt tussen boomzaailingen, struiken en kruidachtige soorten. Volgens deze indeling kunnen (combinaties van) plantensoorten dus worden gebruikt als indicatoren voor het karakteriseren van een boslandschap m.b.t. begrazingshistorie. Bij de interpretatie van deze tabel moet worden bedacht dat soorten met een hoge schaduwtolerantie zich vaak goed kunnen handhaven onder lichtrijke omstandigheden. Ook de reactiesnelheid van de soorten loopt sterk uiteen. De meeste soorten met een lage schaduwtolerantie en een lage vraatresistentie hebben een grote dispersiecapaciteit en kunnen zich goed vestigen vanuit veraf gelegen bronpopulaties. Veel van de overige soorten vestigen zich moeilijk uit zaad of sporen of alleen over korte afstanden. Tabel 7 bevat voornamelijk soorten die voorkomen op betrekkelijk voedselarme standplaatsen (Quercion-verbond); voor de rijke bostypen kunnen alleen aan Fontainebleau enige gegevens worden ontleend. Een systematisch opgezet onderzoek is nodig voor een goede onderbouwing en nuancering (bv. type herbivoor).

*Tabel 6. Het optreden van vier categorieën van plantensoorten die verschillen in schaduwtolerantie en vraatresistentie corresponderend met begrazingsregimes.*

		schaduwtolerantie	
		hoog	laag
vraatresistentie	hoog	periode met hoge graasdruk na periode met lage graasdruk	langdurig zeer hoge graasdruk
	laag	langdurig lage graasdruk	periode met lage graasdruk na periode met hoge graasdruk

Tabel 7. Plantensoorten (B: boomzaailingen; S: struiken; K: kruidachtigen) voorkomend in New Forest en/of Fontainebleau, voorlopig ingedeeld naar schaduwtolerantie en vraatresistentie overeenkomstig tabel 6.

		schaduwtolerantie	
		hoog	laag
vraat-resistentie	hoog	B: <i>Fagus sylvatica</i> <i>Ilex aquifolium</i> S: K: <i>Hedera helix</i> <i>Phytolacca americana</i> <i>Pteridium aquilinum</i>	B: S: K: <i>Anemone nemorosa</i> <i>Carex pilulifera</i> <i>Danthonia decumbens</i> <i>Deschampsia flexuosa</i> <i>Digitalis purpurea</i> <i>Galium saxatile</i> <i>Melampyrum pratense</i> <i>Molinia caerulea</i> <i>Potentilla erecta</i> <i>Prunella vulgaris</i> <i>Rumex acetosella</i> <i>Vaccinium myrtillus</i> <i>Veronica officinalis</i>
	laag	B: S: K: <i>Brachypodium sylvaticum</i> <i>Dryopteris dilatata</i> <i>Luzula forsteri</i> <i>Melica uniflora</i> <i>Ruscus aculeatus</i> <i>Viola riviniana</i>	B: <i>Betula</i> spp. <i>Frangula alnus</i> <i>Quercus</i> spp. <i>Salix caprea</i> <i>Sorbus aucuparia</i> S: <i>Lonicera periclymenum</i> <i>Rubus</i> spp. K: <i>Calamagrostis epigejos</i> <i>Festuca heterophylla</i>



## LITERATUUR

- Ammer, C. 1996. Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the Bavarian Alps. *For. Ecol. Manage.* 88: 43 - 53.
- Bijlsma, R.J., J.K.R. Kalkhoven & H.G.J.M. Koop. 1997. Natuurboszones; een procedure voor aanwijzing. IBN-rapport 328. DLO-Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.
- Clabault, G. & G. Lemée. 1980. Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. VII. Structure et fonctions des peuplements de houx (*Ilex aquifolium* L.). *Rev. Ecol.* 34: 317 - 334.
- Crawley, M.J. 1988. Herbivores and plant population dynamics. In: A.J. Davy, M.J. Hutchings & A.R. Watkinson (eds.), *Plant population ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford; 367 - 392.
- Drenth, W. & M. Oosterbaan. 1984. Bossen en begrazing: Een onderzoek naar de invloed van begrazing op de bosstructuur en bosontwikkeling in het New Forest. Studentenverslag. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum.
- Ellenberg, H., H.E. Weber, R. Düll, V. Wirth, W. Werner & D. Paulißen. 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica XVIII*. Erich Goltze KG, Göttingen.
- Ellenberg, H. 1996. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht*. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Fanta, J. 1982. Natuurlijke verjonging van het bos op droge zandgronden. Rapport nr. 301. Rijksinstituut voor Onderzoek in de Bos- en Landschapsbouw "De Dorschkamp", Wageningen.
- Fanta, J. 1995. Beuk (*Fagus sylvatica* L.) in het Nederlandse deel van het nw-Europees diluvium. *Ned. Bosbouw tijdschr.* 67: 225 - 234.
- Harper, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London.
- Hulme, P.E. 1996. Herbivory, plant regeneration, and species coexistence. *J. Ecol.* 84: 609 - 615.
- Flower, N. 1980. The management history and structure of unenclosed woods in the New Forest, Hampshire. *J. Biogeogr.* 7: 311 - 328.
- Koop, H. 1989. *Forest Dynamics, SILVI-STAR: A Comprehensive Monitoring System*. Springer, Berlin.
- Kuiters, A.T., P.A. Slim & A.F.M. van Hees. 1997. Spontane bosverjonging en hoefdieren. In: S.E. van Wieren, G.W.T.A. Groot Bruinderink, I.T.M. Jorritsma & A.T. Kuiters (red.), *Hoefdieren in het boslandschap*. Backhuys Publishers, Leiden; 99 - 129.
- Louda, S.M., K.H. Keeler & R.D. Holt. 1990. Herbivore influences on plant performance and competitive interactions. In: J.B. Grace & D. Tilman (eds.), *Perspectives on plant competition*. Academic Press, San Diego; 413 - 444.
- Masselink, A.K. 1980. Germination and seed population dynamics in *Melampyrum pratense* L. *Act. Bot. Neerl.* 29: 451 - 468.
- Morgan, R.K. 1987a. Composition, structure and regeneration characteristics of the open woodlands of the New Forest, Hampshire. *J. Biogeogr.* 14: 423 - 438.
- Morgan, R.K. 1987b. An evaluation of the impact of anthropogenic pressure on woodland regeneration in the New Forest, Hampshire. *J. Biogeogr.* 14: 439 - 450.
- Morgan, R.K. 1991. The role of protective understorey in the regeneration system of a heavily browsed woodland. *Vegetatio* 92: 119 - 132.
-

- Peterken, G.F. 1966. Mortality of holly (*Ilex aquifolium*) seedlings in relation to natural regeneration in the New Forest. *J. Ecol.* 54: 259 - 269.
- Peterken, G.F. & C.R. Tubbs. 1965. Woodland regeneration in the New Forest, Hampshire, since 1650. *J. Appl. Ecol.* 2: 159 - 170.
- Pontailleur, J.-Y., A. Faille & G. Lemée. 1997. Storms drive successional dynamics in natural forests: a case study in Fontainebleau forest (France). *For. Ecol. Manage.* 98: 1-15.
- Proctor, M.C.F., G.M. Spooner & M.F. Spooner. 1980. Changes in Wistman's Wood, Dartmoor: photographic and other evidence. *Rep. Trans. Devon. Ass. Advmt Sci.* 112: 43 - 79.
- Putman, R.J. 1986. Grazing in temperate ecosystems: large herbivores and the ecology of the New Forest. Croom Helm, London.
- Rosenthal, J.P. & P.M. Kotanen. 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends Ecol. Evol.* 9: 145-148.
- Siebel, H.N. 1993. Indicatiegetallen van blad- en levermossen. IBN-rapport 47. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.
- Stace, C. 1997. New flora of the British Isles. 2nd.ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tendron, G. 1983. La forêt de Fontainebleau: de l'écologie à la sylviculture. Offices Nationales des Forêts, Fontainebleau.
- Tubbs, C.R. 1968. The New Forest: an ecological history. David & Charles, Newton Abbot.
- Van Dort, K., A. Olsthoorn & H. Raad. 1979. Ondergroei, structuur en micro-gradiënten in eiken- en beukenbos in het Speulderbos. Scriptie Vakgroep Bosteelt, Vakgroep Vegetatiekunde en Plantenoecologie en Vakgroep Natuur- en Weerkunde, Landbouwhogeschool Wageningen.
- Van Genderen, H., L.M. Schoonhoven & A. Fuchs. 1996. Chemisch-oecologische flora van Nederland en België. KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Van Hees, A.F.M., A.T. Kuiters & P.A. Slim. 1996. Growth and development of silver birch, pedunculate oak and beech as affected by deer browsing. *For. Ecol. Manage.* 88: 55 - 63.
- Van Wieren, S.E. & A.T. Kuiters. 1997. Hoefdieren in het boslandschap van de hogere zandgronden: evaluatie en perspectieven. In: S.E. van Wieren, G.W.T.A. Groot Bruinderink, I.T.M. Jorritsma & A.T. Kuiters (red.), Hoefdieren in het boslandschap. Backhuys Publishers, Leiden; 193 - 208.
- Vera, F. 1997. Metaforen voor de wildernis: eik, hazelaar, rund en paard. Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij, 's-Gravenhage.
- Watt, A.S. 1925. On the ecology of British beechwoods with special reference to their regeneration. Part II. Sections II and III. The development and structure of beech communities on the Sussex Downs (continued). *J. Ecol.* 13: 27 - 73.
-

### Het bestellen van IBN-rapporten

IBN-rapporten kunnen besteld worden door overschrijving van het verschuldigde bedrag op gironummer 94 85 40 of banknummer 53.91.05.988 van het Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO) te Wageningen.

Vermeld op de overschrijving het nummer van het gewenste IBN-rapport (en naam en afleveradres als die afwijken van de naam en adres op de overschrijving).

Gebruik geen verzamelgiro omdat het adres van de besteller andersniet op onze bijschrijving komt. Het bestelde kan dan niet worden toegezonden.

Onderstaande lijst vermeldt alleen de rapporten die in 1997 en 1998 zijn verschenen. Een volledige lijst is op aanvraag gratis verkrijgbaar.

- 255 G.W.W. Wamelink, H.F. van Dobben, J.R.M. Alkemade & J. Wiertz 1997. Maaigevoeligheid van de Nederlandse flora; aanvulling van de door Briemle & Ellenberg (1994) geschatte indicatiegetallen. 55 p. f 41,50
- 256 G.J. Nabuurs, K. Kramer & G.M.J. Mohren 1997. Effecten van klimaatverandering op het Nederlandse bos en bosbeheer. 55 p. f 48,-
- 257 M.E.A. Broekmeyer & A.P.P.M. Clercx 1997. Vegetatie en bosstructuur van het bosresevaat De Zwarte Bulten. 77 p. f 45,-
- 258 W.K.R.E. van Wingerden, F.A. Bink, D.A. Jonkers, F.J.J. Niewold & A.L.J. Wijnhoven 1997. Gedomesticeerde grote grazers in natuurterreinen en bossen: een bureaustudie. II. De effecten van begrazing. 128 p. f 51,50
- 259 J. Verboom, P.C. Luttikhuisen & J.T.R. Kalkhoven 1997. Minimuma-realen voor dieren in duurzamepopulatiernetwerken. 49 p. f 31,50
- 260 P.A.M. Visschedijk 1997. Kaarten recreatiegebieden compensatie-beginsel. 72 p. f 41,50
- 261 G.M. Dirkse 1997. Vegetatiekartering van de Schinveldse bossen en de Brunssummerheide in 1996. 100 p. f 47,50
- 262 P.J.M. Bergers 1997. Versnippering door railinfrastructuur; een ver-kennende studie. 68 p. f 40,-
- 263 T. Schavemaker, N. Brink, J.W.M. Langeveld, E. Murriss, J. Nieuwen-huis & K. Vos 1997. Onderzoek naar de plaats van het groene vakge-bied binnen de gemeentelijke organisatie. 35 p. f 31,50
- 264 A.H.J. Segeren & P.A.M. Visschedijk 1997. Het recreatief gebruik van SBB-terreinen in de regio Brabant-West. 79 p. f 40,-
- 265 J. van Asten, A. Augustijn-van Buren, B.J. Galjaard, D.A. van der Heij, C. Jochemsen, H.D. van der Kamp & J. van Reijendam 1997. Groencompensatie in de gemeenten; startnotitie. 31 p. f 31,50

- 266 M.E. Sanders, A.M. Schmidt, A.J. Griffioen & G. van Wirdum 1997. Kartering van de vegetatiestructuur van de Weerribben. 78 p. f 57,-
- 267 H. Koop, L.J. van Os & A.P.P.M. Clerkx 1997. Start monitoring omvormingsbeheer Staphorst. 55 p. f 42,-
- 268 N.H. Edelenbosch & R.A.M. Schrijver 1997. Ex-ante-evaluatie van bosuitbreiding door agrariërs; de haalbaarheid van het bebossingsbeleid op landbouwbedrijven. 125 p. f 50,-
- 269 H.J.M. Goverde, J. Wissershof, E.K. Dijkstra & R.A.M. Tilmans 1997. Bestuurlijke Evaluatie Strategische Groenprojecten Natuurontwikkeling. 118 p. f 50,-
- 270 J. van den Burg 1997. Groei en groeiplaats van de Grove den en de Corsicaanse den in Nederland. 91 p. f 40,-
- 271 J.K. van Raffe, P.J.W. Hinssen, N.W.J. Borsboom & H.G. Six Dijkstra 1997. Instrumentarium bosbedrijfsvoering; een onderzoek naar de beschikbaarheid van en de behoefte aan computerprogrammatuur ter ondersteuning van de bedrijfsvoering van Nederlandse bosbedrijven. 71 p. Supplement. 56 p. Deze twee delen zijn niet afzonderlijk te bestellen. f 50,-
- 272 J.B. den Ouden, M.E.A. Broekmeyer & H.G.J.M. Koop 1997. A-locatie bossen in Overijssel; kenschets, beoordeling en adviezen met betrekking tot behoud en ontwikkeling van relicten van inheemse bosgemeenschappen in de provincie Overijssel. 229 p. f 70,-
- 273 J. van den Burg 1997. Groei en groeiplaats van Japanse lariks, *Abies grandis* en *Tsuga heterophylla* in Nederland. 68 p. f 40,-
- 274 D.M. Pronk, T.A. de Boer & H.W.J. Boerwinkel 1997. Aantrekkingskracht van parken op stadsniveau. 129 p. f 53,-
- 275 K.S. Dijkema, N.M.J.A. Dankers, G.J.M. Wintermans, J.C.A.M. Bervaes & D.C. van der Werf 1997. Compensatie voor gaswinning in het grensgebied met de Waddenzee: visie op een rol voor natuurontwikkeling. 55 p. f 41,50
- 276 K.S. Dijkema, N.M.J.A. Dankers, G.J.M. Wintermans, J.C.A.M. Bervaes & D.C. van der Werf 1997. Bodemdaling en waterhuishouding in Groningen: visie op een grotere rol voor natuurontwikkeling. 41 p. f 31,50
- 277 F.J.J. Niewold 1997. De fauna van het Dwingelderveld: recente ontwikkelingen en een faunabeheerplan. 98 p. f 40,-
- 278 C.L.M. Spinnewijn & T.A. de Boer 1997. 'Water trekt'; een kwalitatief onderzoek naar gebruik en beleving van het water in de Waterwijk in Almere. 75 p. f 50,-
- 279 A.P.P.M. Clerkx & M.E.A. Broekmeyer 1997. Bosdynamiek in Noordhout; tien jaar monitoring van een Wintereiken-Beukenbos. 95 p. f 50,-
- 280 J.K. van Raffe 1997. Handleiding Tactic; een computerprogramma voor de tactische bosbedrijfsplanning. 46 p. f 30,-
- 281 P.A. Slim & H.F. van Dobben 1997. De baten van vegetatiebeheer. 59 p. f 41,50
- 282 J.C.A.M. Bervaes, D.M. Pronk & T.A. de Boer 1997. Recreatie in de Dordwijkzone. 115 p. f 51,50
- 283 I.M. Bouwma & A.F.M. Olsthoorn 1997. Weerstandshogende maatregelen in bossen. 67 p. f 40,-

- 284 I.M. Bouwma & A.F.M. Olsthoorn (red.) 1997. Trends in het ecologisch functioneren van bossen. 77 p. f 45,-
- 285 C.B. Bussink, E.A.P. Wieman & A.F.M. Olsthoorn 1997. Verwachting en knelpunten van kleinschalig bosbeheer; een enquête onder bos-eigenaren en bosbeheerders. 144 p. f 51,50
- 286 J. van den Burg 1997. Groei en groeiplaats van de fijnspar en de Sitkaspar in Nederland. 79 p. f 41,50
- 287 J.G. de Molenaar, D.A. Jonkers & R.J.H.G. Henkens 1997. Wegverlichting en natuur; I. Een literatuurstudie naar de werking en effecten van licht en verlichting op de natuur. 293 p. f 70,-
- 288 A.P.P.M. Clerkx, M.E.A. Broekmeyer & P.J. Szabo 1997. Bosstructuur en vegetatie van het bosreservaat Drieduin 1. 55 p. f 43,-
- 289 W.C. Ma, H. Siepel & J.H. Faber 1997. Onderzoek naar mogelijke ecotoxicologische effecten van bodemverontreiniging in de uiterwaarden op de terrestrische invertebratenfauna. 79 p. f 42,-
- 290 P. Filius 1997. Institutioneel draagvlak voor natuur. 87 p. f 49,-
- 291 W. Kuindersma, G.J. Zweegman & J.P.P. Hinssen 1997. Van beleidsprestaties naar oorzaken; natuurbeleid is mensenwerk. 185 p. f 61,50
- 292 H. Schekkerman 1997. Graslandbeheer en groeimogelijkheden voor weidevogelkuikens. 92 p. f 40,-
- 293 J.W.M. Langeveld, S.P. Tjallingii & L. Bus 1997. Stroomland; Netwerken van verkeer en water als dragers voor ruimtelijke ontwikkeling. 99 p. f 50,-
- 294 R. Pouwels 1997. Effecten van habitatverarming op het broedsucces van insectenetende vogels: het stoelpotenmodel. 53 p. f 40,-
- 295 P.A. Slim 1997. Vooronderzoek duindoornsterfte duingebied Oost-Ameland. 61 p. f 41,50
- 296 P.J. Szabo 1997. De bosstructuur en samenstelling van bosreservaat Meerdijk 1991 (Flevoland); luchtfoto's en steekproefcirkels. 60 p. f 40,-
- 297 G.F.C. van Leiden 1997. Openstelling en toegankelijkheid van het agrarisch gebied. 108 p. f 53,-
- 298 G. van Wirdum & V. Joosten 1997. De proef 'Grondwater als bron' in De Weerribben; Basisrapport over de periode 1989-1995. 145 p. f 56,-
- 299 J.B. den Ouden & M.E.A. Broekmeyer 1997. A-locatie bossen in Utrecht; kenschets, beoordeling en adviezen met betrekking tot behoud en ontwikkeling van relicten van inheemse bosgemeenschappen in de provincie Utrecht. 83 p. f 40,-
- 300 J.B. den Ouden 1997. A-locatie bossen in Drenthe; kenschets, beoordeling en adviezen met betrekking tot behoud en ontwikkeling van relicten van inheemse bosgemeenschappen in de provincie Drenthe. 101 p. f 50,-
- 301 M.E.A. Broekmeyer & J.B. den Ouden 1997. A-locatie bossen in Noord-Holland; kenschets, beoordeling en adviezen met betrekking tot behoud en ontwikkeling van relicten van inheemse bosgemeenschappen in de provincie Noord-Holland. 85 p. f 40,-
- 302 A. Brenninkmeijer & E.W.M. Stienen 1997. Migratie van de grote stern *Sterna sandvicensis* in Denemarken en Nederland. 57 p. f 40,-

- 303 J. van den Burg 1997. Groei en groeiplaats van de beuk in Nederland. 60 p. f 40,-
- 304 C.J. Grashof 1997. Verbindingszones en algemene natuurwaarden in het middengebied van de Achterhoek; een verkenning van enkele scenario's 57 p. f 48,-
- 305 A.P.P.M. Clerkx, M.E.A. Broekmeyer & P.J. Szabo 1997. Bosstructuur en vegetatie van het bosreservaat Drieduin 2. 64 p. f 47,-
- 306 J.F. Jonkhof (red.) 1997. Landschapspark De Graven; ecologisch onderzoek voor een geïntegreerde ontwikkelingsvisie. 123 p. f 65,-
- 307 P.A. Slim 1997. Vooronderzoek meidoornsterfte duingebied Oost-Ameland. 25 p. f 31,50
- 308 M.H.A. van den Ham, E. Hoogendam, C.L.M. Spinnewijn & R.H.M. Peltzer 1997. Bos zonder slagbomen; een kwalitatief onderzoek naar de openstelling en toegankelijkheid van bos. 114 p. f 50,-
- 309 J. van den Burg 1997. Groei en groeiplaats van de Zwarte els en van de Witte els in Nederland. 57 p. f 40,-
- 310 J. van den Burg 1997. Groei en groeiplaats van de zomereik, de winterik en de Amerikaanse eik in Nederland. 104 p. f 40,-
- 311 A. Oosterbaan, C.A. van den Berg & A.F.M. Olsthoorn 1997. Ontwikkelingen in mengverhouding en groei van enkele gemengde beplantingen. 40 p. f 31,50
- 312 G.W.W. Wamelink, C.J.F. ter Braak & H.F. van Dobben 1997. De Nederlandse natuur in 2020: schatting van de potentiële natuurwaarde in drie scenario's. 79 p. f 48,-
- 313 C.A. van den Berg & A. Oosterbaan 1997. Natuurlijke verjonging van grove den (*Pinus sylvestris*); zaadval en de invloed van grondbewerking, afrasteren en een scherm op de opkomst en ontwikkeling van zaailingen. 38 p. f 31,50
- 314 P.J. Szabo 1997. De bosstructuur en bossamenstelling van bosreservaat Lheebroek bij Dwingeloo in 1988; luchtfoto's en steekproefcirkels. 57 p. f 40,-
- 315 A.H. Prins 1997. Natuurwaarden van het populierenbos ten noordoosten van het Van Tuyll sportpark in Zoetermeer. 25 p. f 30,-
- 316 G.W.T.A. Groot Bruinderink, H.G.J.M. Koop, A.T. Kuiters & D.R. Lammermsma 1997. Herstel van het ecosysteem Veluwe-IJsseluitwaarden; gevolgen voor bosontwikkeling, edelherten en wilde zwijnen. 27 p. f 34,-
- 317 E.P.A.G. Schouwenberg & G. van Wirdum 1997. Effectgerichte maatregelen tegen verzuring in De Weerribben; monitoring van kraggenvenen in de periode 1991-1996. 172 p. f 61,50
- 320 L.G. Moraal 1997. Eikenprachtkever, *Agrilus biguttatus*, en eikensterfte: een literatuurstudie over aantastingen, levenswijze en verspreiding. 24 p. f 30,-
- 321 H.F. van Dobben, M.J.M.R. Vocks, I.M. Bouwma, G.W.W. Wamelink & V. Joosten 1997. Eerste opname van de ondergroei in het Meetnet-Bosvitaliteit. 29 p. f 31,50,-
- 322 W. Kuindersma & G.J. Zweegman 1997. Grondverwerving voor natuur: het rijk van provincies?; de provinciale oriëntaties op grondverwerving voor bosuitbreiding in de Randstad, natuurontwikkelingen reservaatvorming. 89 p. f 41,50

- 323 R.P.B. Foppen & W. Nieuwenhuizen 1997. Probleemanalyse ten behoeve van het soortbeschermingsplan hazelmuis *Muscardinus avellanarius*. 70 p. f 40,-
- 324 J.K. van Raffe, R.A.M. Schrijver, N.H. Edelenbosch, P.J.W. Hinssen, J. Hekman & H. Verbeek 1997. Informatieplan Databank Gemeentelijk Groenbeheer. 53 p. f 41,50
- 325 P.A. Slim, H.F. van Dobben & R.M.A. Wegman 1997. Maatregelen voor vernatting in de landgoederen Smalenbroek en Groot Brunink. 47 p. f 42,-
- 326 W.E. van Duin, K.S. Dijkema & J. Zegers 1997. Veranderingen in bodemhoogte (opslibbing, erosie en inklink) in de Peazemerlannen. 104 p. f 65,-
- 327 I.M. Bouwma, A.P.P.M. Clercx & A.F.M. van Hees 1997. Bosdynamiek in het Vijlnerbos. 37 p. f 36,-
- 328 R.J. Bijlsma, J.T.R. Kalkhoven & H.G.J.M. Koop 1997. Natuurboszones; een procedure voor aanwijzing. 30 p. f 31,50
- 329 C.A. van der Kooij 1997. Abiotiek in oude elzenbroekbossen; een beschrijving van gradiënten in bodemprofiel en waterkwaliteit in de Oude Kooi en de Otterskooi. 103 p. f 54,50-
- 330 H. Koop 1997. Pilotstudie A-lokaties; beschrijving van 10 (complexen van) A-lokaties en diagnosemethode voor mate van natuurlijkheid 92 p. f 40,-
- 331 H. Schekkerman, A.J. Beintema & L.M.J. van den Bergh 1997. Mobiliteit van grutto's in de ruime jas. 33 p. f 30,-
- 333 A. Oosterbaan, J.P. Peeters & C.A. van den Berg 1997. De historie van een beukenopstand bij Garderen. 23 p. f 30,-
- 334 H.J. Hekhuis, M.N. van Wijk & C.J.M. van Vliet 1997. Effectiviteit regeling Functiebeloning Bos en Natuurterreinen; een stap op weg naar realisatie van het Bosbeleidsplan. 161 p. f 61,50
- 336 J.G. de Molenaar & D.A. Jonkers 1997. Wegverlichting en natuur; haalbaarheidsstudie aanvullend onderzoek. 106 p. f 41,50
- 337 I.M. Bouwma, A.P.P.M. Clercx & P.J. Szabo 1998. Bosstructuur en vegetatie van het bosreservaat Drieduin 3. 57 p. f 47,50
- 338 P.A.M. Visschedijk & A.H.J. Segeren 1998. Ontwerp monitoringmodel recreatie SGP Schouwen. 34 p. f 31,50
- 339 G.W.T.A. Groot Bruinderink, D.R. Lammertsma & E. Hazebroek 1998. Zelfredzaamheid van edelherten en wilde zwijnen op de Veluwe. 44 p. f 31,50
- 340 J.G. de Molenaar & D.A. Jonkers 1998. Birkhoven-Bokkeduinen; bouwstenen voor de toekomstige ontwikkeling van een Amersfoorts bosgebied. 121 p. f 51,50
- 341 F.A. Bink, A.J. Beintema, H. Esselink, J. Graveland, H. Siepel & A.H.P. Stumpel 1998. Fauna-aspecten van effectgerichte maatregelen; preadvies fauna. 191 p. f 60,-
- 342 H.J. Hekhuis, A. Oosterbaan, M.N. van Wijk & C.A. van den Berg 1998. Voorbeeldbedrijven geïntegreerd bosbeheer Gelderland: I Start en opzet van voorbeeldbedrijven, II Beschrijving van de beheervarianten per voorbeeldbedrijf. 107 p. f 50,-
- 345 J.G. de Molenaar 1998. Een verkennende beschouwing over grondhoudingen, natuurbeelden en natuurvisies in relatie tot draagvlak voor natuur. 111 p. f 55,-

- 346 J. van den Burg 1998. Groei en groeiplaats van de populier en de esp in Nederland; Resultaten van 35 jaar onderzoek. 261 p. f 71,50
- 347 J. Graveland 1998. Beheersvisie Zwarte Meer. 67 p. f 40,-
- 348 J. van den Burg 1998. Groeiplateiseisen van enkele loofboomsoorten: Tamme kastanje, noot, boskers, robinia en bergesdoorn. Een verkenning. 82 p. f 40,-
- 349 J.K. van Raffe, F.T.J. Hoksbergen, A.A.J.M. Leenaars, A.H. Schaafsma & C.M. van Schagen 1998. Houtoogst bij kleinschalig bosbeheer. 105 p. f 50,-
- 351 C.A. van der Kooij, K.W. van Dort, R. Kwak, A. H.F Stortelder & R.W. de Waal 1998. Vernatting Randmeerbossen Flevoland; Mogelijkheden, referenties, voorbeeldprojecten en sleutelfactoren. 83 p. f 47,50
- 352 N.H. Edelenbosch, P.J.W. Hinssen & E.A.P. Wieman 1998. Verkenning van de toekomstige bosontwikkeling met behulp van het model HOPSY. 31 p. f 31,50
- 353 A.P.P.M. Clerkx, I.M. Bouwma & A.F.M. van Hees 1998. Het bosreservaat Vijlnerbos; bijlagerapport. 136 p. f. 53,50
- 355 A.P.P.M. Clerkx & A.F.M. van Hees 1998. Bosdynamiek in Tussen de Goren. 30 p. f 34,-
- 356 I.M. Bouwma 1998. Beheersvisie A-lokatie Edese bos. 37 p. f. 30,-
- 357 H.N. Siebel & R.J. Bijlsma 1998. Patroonontwikkeling en begrazing in boslandschappen: New Forest en Fontainebleau als referenties. 62 p. f 40,-