

H.H. Bartelink, Vakgroep Bosbouw LU Wageningen, en
A.F.M. van Hees, Instituut voor Bosbouw en Groenbeheer 'De Dorschkamp'

Simulatie van spontane bosontwikkeling

In het Nederlandse bos wordt voor veel gelijkjarige monocultures omvorming nagestreefd naar ongelijkjarige, gemengde opstanden. Daarbij kan het beheer gebruik maken van natuurlijke verjonging, die met name in oudere opstanden van groveden veelvuldig aanwezig is. De kennis omtrent groei en dynamiek van gemengd bos, een vereiste voor een optimaal bosbeheer, is echter schaars. Simulatiemodellen vormen bij onderzoek naar bosontwikkeling een hulpmiddel; door middel van modellen kan bestaande kennis worden samengevat en kunnen relaties worden gekwantificeerd. Hiermee kan het systeemgedrag nagebootst en bestudeerd worden. Doel van dit artikel is een indruk te geven van de mogelijkheden van het gebruik van successiemodellen bij onderzoek naar spontane bosontwikkeling. Ter illustratie is spontane bosontwikkeling op twee bodemtypen in zandgrond gesimuleerd. Geconcludeerd wordt dat de modelresultaten redelijk aansluiten bij de verwachte bosontwikkeling. De modellen vormen een potentieel hulpmiddel voor

het beheer, bijvoorbeeld bij het doorrekenen van verschillende beheersopties bij de geplande omvorming van monocultures. Ook vormen

dergelijke modellen een belangrijk onderzoeksinstrument bij de analyse van bosontwikkeling op lange termijn.

Summary

A large part of the Dutch forest consists of even-aged monospecies stands. For many of these stands the aim is to convert them to uneven-aged, mixed-species stands. This process can be accelerated by incorporating current natural regeneration, which is especially abundant in older Scots pine stands. However, knowledge concerning growth and dynamics of mixed forest, necessary for optimal forestry, is restricted in the Netherlands.

Simulation models form a useful research tool when analyzing spontaneous forest development. In the models existing knowledge is summarized and relationships are quantified, allowing the system to be analyzed.

The aim of this article is to give an impression of the opportunities of a special group of models, the so-called succession models. Model features and theoretical backgrounds are described and spontaneous forest development on two different soil types in the Netherlands is simulated.

It is concluded that the simulation results agree quite well with the expected forest development. These kind of models hence form a suitable tool for the forester, for example when consequences of alternative management options (like in case of conversion to mixed forests) have to be calculated. The models also form an important research tool for analyzing long term forest dynamics.

Gemengd bos kan een aantrekkelijke beheersoptie vormen, zowel voor produktiedoeleinden als uit oogpunt van natuur en recreatie. In veel monocultures is het beheer daarom gericht op omvorming naar gemengd, ongelijkjarig bos. Bij de planning van de beheersmaatregelen is kennis omtrent de dynamiek van ongelijkjarig gemengd bos noodzakelijk om aan te kunnen sluiten bij de natuurlijke bosontwikkeling en om die ontwikkeling zonnig bij te kunnen sturen. Deze kennis is echter schaars als gevolg van het ontbreken van gegevens van ou-

dere spontaan ontwikkelde bossen in Nederland.

Het verkrijgen van inzicht in de spontane bosontwikkeling wordt bemoeilijkt door de tijdschaal waarop processen van groei en ontwikkeling zich afspelen en door de complexiteit van het bosecosysteem. In Nederland vindt sinds enkele jaren monitoring van spontane processen plaats in bosreservaten (Broekmeyer & Vos 1990), maar de onderzoeksperiode is nog te kort om veel inzicht in de mogelijkheden van omvormingsbeheer te geven. Het

klassieke vegetatiekundige onderzoek (Westhoff & Den Held 1969; Van de Brink et al. 1977) vormt voor de beschrijving van spontane ontwikkeling en bossuccessie een bruikbaar hulpmiddel door het aangeven van de te verwachten potentiële bossamenstelling (PNV). Zowel monitoring als PNV-classificatie zijn echter minder geschikte methoden voor het verklaren van spontane bosontwikkeling, omdat processen die aan de basis liggen van groei en ontwikkeling niet in beschouwing worden genomen en omdat met veranderingen van de groeiplaats geen rekening wordt gehouden.

Het gebruik van kwantitatieve modellen in het bosecologisch onderzoek is de laatste jaren sterk toegenomen. Doel van dit artikel is een indruk te geven van de mogelijkheden van computermodellen bij onderzoek naar spontane bosontwikkeling. Dit gebeurt aan de hand van de zogenaamde successiemodellen ('gap-models'; zie Botkin et al. 1972; Shugart & West 1980). Deze modellen vormen een sterk vereenvoudigde weergave van het bosecosysteem; spontane bosontwikkeling wordt gesimuleerd door groei- en ontwikkelingsprocessen te kwantificeren. In Europa zijn reeds successiemodellen ontwikkeld voor bossen in Zwitserland (Kienast 1987) en Zweden (Leemans & Prentice 1989). In dit artikel is het model "ZELIG" (Smith & Urban 1988) gebruikt om simulatie van spontane bosontwikkeling op twee Nederlandse zandbodems te illustreren. Het model is één van de laatste versies van de familie van modellen afgeleid van "JABOWA" (Botkin et al. 1972) en "FORET" (Shugart 1984). Een uitgebreidere beschrijving van de werking van deze modellen is te vinden in Bartelink (1990: rapport verkrijgbaar bij "De Dorschkamp").

$$dD/dt = f(D, D_{max}, H_{max}, G_s, c1, c2, c3, c4)$$

waarbij:

dD/dt	diametertoeename (cm.j ⁻¹)
D	actuele diameter (dbh: cm)
D _{max}	maximaal haalbare diameter (cm)
H _{max}	maximaal haalbare hoogte (m)
G _s	groeiconstante (-)
c1-c4	reductiefactoren in geval van gebrek aan licht, water en nutriënten, en bij niet-optimale temperatuur (-).

Simulatie van bosontwikkeling

Algemeen

Successiemodellen simuleren de dynamiek van het bos door de groei- en ontwikkeling van de individuen in een verjongingseenheid te beschrijven. Aangenomen wordt dat de dynamiek op het niveau van het bosecosysteem beschreven kan worden door de groei- en ontwikkelingsprocessen in de afzonderlijke verjongingseenheden bij elkaar op te tellen. Die verjongingseenheid speelt een belangrijke rol in de successiemodellen, omdat verondersteld wordt dat sterfte boomsgewijs plaats vindt; de afmeting van de verjongingseenheid komt daardoor overeen met de ruimte die in het bosecosysteem ingenomen wordt door een volgroeide dominante boom.

De periode waarop de simulatie betrekking heeft kan enkele decennia tot enkele eeuwen omvatten, afhankelijk van het doel van het onderzoek en van de beschikbare informatie omtrent soorteigenschappen en groeiplaats. In het algemeen hebben de modellen alleen betrekking op struik- en boomvormende soorten.

Bij de simulatie wordt onderscheid gemaakt naar groei (biomassatoename) en populatiedynamiek (verjonging, concurrentie en mortaliteit). De groei van individuele bomen, bepaald door soorteigenschappen, groeiplaats

en opstandsstructuur, vormt de basis van de biomassa-berekeningen. De dynamiek van de verschillende boomsoorten volgt uit de simulatie van verjonging en van sterfte van individuen.

Groei

In successiemodellen wordt groei gesimuleerd als diametertoeename (op borsthoogte) in de tijd, met groei onder optimale groeiomstandigheden als uitgangspunt. Deze potentiële diametergroeisnelheid (voor een individuele boom onder optimale omstandigheden) is weergegeven door middel van een S-vormige curve, die soortafhankelijk is. De potentiële groeisnelheid wordt gereduceerd wanneer de groeiomstandigheden niet optimaal zijn. Daartoe zijn de relaties tussen diametergroei en de belangrijkste groeifactoren in het model opgenomen:

Alle verklarende variabelen zijn soortspecifiek; de benodigde parameters kunnen worden afgeleid uit opbrengsttabellen (D_{max}, H_{max} en G_s) en uit onderzoek naar de relatie tussen groei en groeiplaats (c1-c4).

In de modellen wordt rekening gehouden met de effecten van dichtheid op de groei van individuen: bij toenemende dichtheid (stamtal/verjongingseenheid) neemt de concurrentie om licht, water en nutriënten toe. Een groter aantal kronen in de verjong-

gingseenheid betekent meer onderlinge beschaduwning, terwijl er per individu minder water en voedingsstoffen beschikbaar zijn.

Populatiedynamiek

Gedurende de gesimuleerde bosontwikkeling nemen de kansen voor succesvolle verjonging af als gevolg van een toenemende lichtonderschepping door de heersende kronen. Nieuwe mogelijkheden voor verjonging ontstaan wanneer een dominante boom sterft, waardoor een gat in het kronendak ontstaat en veel licht tot de bosbodem kan toetreden. De jonge bomen (verschillende soorten) in het gat groeien op, afhankelijk van de beschikbaarheid van water en voedingsstoffen, onderwijl concurrerend om licht. Na enkele decennia is de oorspronkelijk vrijgekomen ruimte ingenomen door één enkele dominante boom; wanneer deze sterft, ontstaan opnieuw kansen voor verjonging.

In de modellen wordt er van uitgegaan dat het aantal nieuwe individuen dat zich jaarlijks kan vestigen (aantal per oppervlakte-eenheid) afhankelijk is van de soort en de groei-omstandigheden. Processen als zaadproductie, zaadverspreiding en kieming worden niet afzonderlijk gesimuleerd, maar zijn verdisconteerd in de jaarlijkse vestiging.

Boomsterfte kan zowel veroorzaakt worden door toevallige gebeurtenissen zoals windworp of bosbrand, als door niet-optimale groei-omstandigheden, bijvoorbeeld een langdurig tekort aan licht of water. In successiemodellen is met toevallige sterfte rekening gehouden door aan te nemen dat slechts een gering aantal (1-2%) individuen de soortspecifieke maximale leeftijd bereikt; de hieruit afgeleide sterftkans (per jaar) geldt voor elk individu, en is onafhankelijk van de boomleef-

tijd. Sterfte als gevolg van niet-optimale groeiomstandigheden is gesimuleerd door uit te gaan van een verhoogde kans op sterfte voor relatief langzaam groeiende individuen (te geringe diameter-toename).

Structuur en samenstelling van de opstand

De gesimuleerde groei- en ontwikkeling resulteren in een verandering van structuur en samenstelling van de verjongingseenheid. Voor een beschrijving van de ontwikkeling op opstandsniveau worden de simulatieresultaten van meerdere eenheden bij elkaar opgeteld. Als resultaat leveren successiemodellen een overzicht van het aantal individuen, de diameterverdeling en het grondvlak, gescheiden naar soort en per verjongingseenheid. Uit de diameterverdeling kan via een soortspecifieke relatie de boomhoogte-verdeling (opstandsstructuur) worden afgeleid.

Groei-omstandigheden

Klimaat en bodem bepalen in belangrijke mate de eigenschappen van de groeiplaats. In successiemodellen zijn de relaties tussen de belangrijkste groeifactoren (licht, temperatuur, neerslag, vochtleverend vermogen, beschikbaarheid van nutriënten) en de diametergroei per boomsoort opgenomen. Gegevens omtrent klimaatfactoren kunnen worden verkregen uit weerstations. In het model is een zekere stochastici-teit gesimuleerd door voor elke nieuwe groeiberekening de weersgegevens (gemiddelde waarden) op te hogen of te verminderen met een fractie van de standaardafwijking.

Licht

Licht is de belangrijkste en vaak enige expliciet gedefinieerde concurrentiefactor in successiemodellen. De simulatie van het

lichtklimaat binnen een verjongingseenheid is gebaseerd op een (in het horizontale vlak) homogene bladverdeling binnen de eenheid. Als gevolg van boomhoogte-verschillen is de bladverdeling verticaal gezien niet homogeen. Bladmassa en boomhoogte worden beide afgeleid uit empirische relaties met de boomdiameter.

In de modellen wordt verondersteld dat de lichtintensiteit exponentieel afneemt met de toename van het bladoppervlak. De lichtbeschikbaarheid wordt uitgedrukt als fractie van de lichtintensiteit boven het kronendak. De hoeveelheid licht beschikbaar voor een individu is dus afhankelijk van de relatieve hoogte van zijn kroon in het kronendak en van de hoeveelheid blad erboven. Wanneer sprake is van beschaduwning van de kroon, vindt een soortspecifieke reductie van de diameter-toename plaats, afhankelijk van de tolerantie van de soort tegen beschaduwning (fig. 1).

Temperatuur

In het model beïnvloedt temperatuur zowel direct als indirect de diameter-toename. Gebleken is dat het verband tussen temperatuur en diametergroei weergegeven kan worden als een optimum-kromme. In successiemodellen wordt de potentiële diametergroei gereduceerd wanneer sprake is van een niet-optimale temperatuur; temperatuur heeft daarbij betrekking op de gemiddelde waarde gedurende het groeiseizoen, of op maandgemiddelden. Daarnaast beïnvloedt temperatuur via de verdamping de waterhuishouding.

Waterbalans

De meeste successiemodellen bevatten een sterk vereenvoudigde weergave van de waterbalans, waarbij aan de hand van

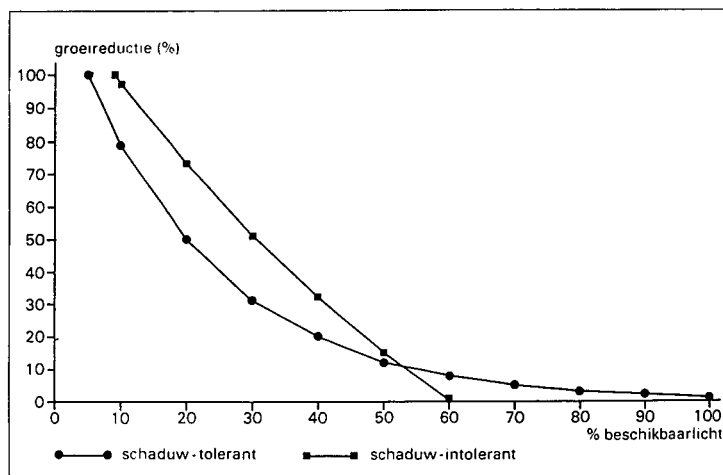
veldcapaciteit en verwelkingspunt het vochtleverend vermogen van het doorwortelde profiel wordt berekend. In het model bepaalt de gemiddelde maandelijkse temperatuur de verdampingssnelheid (evapotranspiratie). Het bodemvochtgehalte wordt weer aangevuld door neerslag. Indien in de simulatie het bodemvochtgehalte onder de waarde van het verwelkingspunt zakt treedt watertekort op (een zogenaamde "droogtedag"), hetgeen resulteert in een reductie van de diametergroei. De mate van groeireductie is afhankelijk van het aantal droogte-dagen in het groeiseizoen en van de gevoeligheid van de boomsoort voor droogte (fig.2).

Nutriëntenbeschikbaarheid

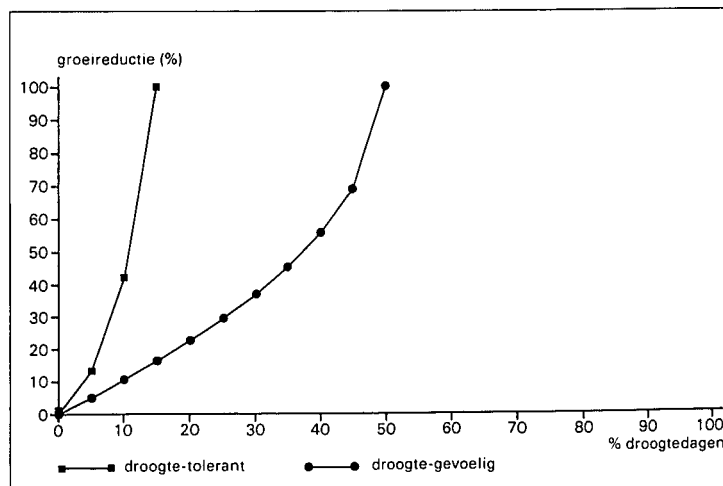
Een aantal modellen, waaronder ZELIG, simuleert het effect van gebrek aan nutriënten in de bodem op de boomgroei door de maximale diameteraanname afhankelijk te maken van de relatieve bodemvruchtbaarheid. Deze laatste wordt verkregen door vergelijking van de nutriëntenbeschikbaarheid van de bodem met die van het rijkste bodemtype en door die verhouding uit te drukken op een schaal van 0.0-1.0 (waarbij 1.0 de waarde van zeer vruchtbare bodems is). Andere modellen kennen aan de bodem een groter gewicht toe door expliciet bodemeigenschappen en bodemontwikkeling in de simulatie te betrekken.

Simulatie van spontane bosontwikkeling op zandgronden; een voorbeeld

Ter illustratie van de mogelijkheden en de beperkingen van de hier besproken successiemodellen is een simulatie met het model ZELIG uitgevoerd. Gekozen is voor simulatie van spontane bosontwikkeling op twee bodemty-



■ *Figuur 1: Gesimuleerd verband tussen schaduwtolerantie en groeireductie, optredend bij lichtgebrek.*



■ *Figuur 2: Gesimuleerd verband tussen droogtegevoeligheid van een boomsoort en de groeireductie optredend bij watertekort (uitgedrukt in het aantal droogtedagen in het groeiseizoen).*

pen, een zwarte enkeerdgrond (STIBOKA-classificatie zEZ23, Grondwatertrap VII) en een haarpodzolgrond (Hd21, GT VII*). Deze bodemtypen vertegenwoordigen de uitersten in een reeks van groeiplaatsen op de droge zandgronden. De resultaten van de simulaties zijn vergeleken met de verwachte boomsoortensamenstelling, uitgaande van de potentieel natuurlijke vegetatie. In de potentieel natuur-

lijke vegetatie wordt de mogelijke betekenis van exoten buiten beschouwing gelaten; voor de simulatie zijn dan ook alleen inheemse boomsoorten gebruikt, voor zover deze op de droge zandgronden voorkomen.

Modelinitialisatie en parameterwaarden

In veel successiemodellen (waaronder ZELIG) wordt het bladoppervlak van een individu afgeleid

van de diameter (dbh) via een allometrische relatie. Omdat in werkelijkheid soortverschillen hierbij ook een belangrijke rol spelen, is het model aangepast door het blad/naald-oppervlak afhankelijk te stellen van diameter en soort. Deze aanpassing is conform het model FORECE (Kienast, 1987); hieruit zijn ook de betreffende parameterwaarden overgenomen. Als grootte van de verjongings-eenheid is gekozen voor een oppervlakte van 400m². Deze oppervlakte correspondeert met de ruimte ingenomen door een volgroeide dominante eik of beuk; de verwachting is dat één van deze soorten (of beide, afhankelijk van de groeiplaats) na enkele decennia het bos op de zandgronden zal domineren.

De voor ZELIG benodigde groei-plaatskarakteristieken zijn: hoeveelheid neerslag en temperatuur (maandgemiddelden en standaardafwijkingen), begin en einddatum van het groeiseizoen, bodemvochtgehalte bij veldcapaciteit en verwelkingspunt, en relatieve bodemvruchtbaarheid. Neerslag- en temperatuurgegevens zijn ontleend aan de waarnemingen van de weerstations in Hulshorst en Wageningen. Aangenomen is dat het groeiseizoen begint op dagnummer 100 en eindigt op dagnummer 300. De bodemvochtgehalten bij veldcapaciteit en verwelkingspunt zijn voor de zwarte enkeerdgrond en de haarpodzolgrond geschat als respectievelijk 250mm-75mm en 125mm-50mm. Dit resulteert in een vochtbeschikbaarheid van 175mm voor de zwarte enkeerdgrond en 75mm voor de haarpodzolgrond. Verondersteld is dat de zwarte enkeerdgrond een relatieve bodemvruchtbaarheid heeft van 0.8: voor de haarpodzolgrond is deze op 0.5 gesteld.

Benodigde soortparameters zijn:

Tabel 1. Parameterwaarden per soort; P.syl = Pinus sylvestris, F.syl = Fagus sylvatica, Q.rob = Quercus robur, Q.pet = Quercus petraea, B. pen = Betula pendula.

soort	TMAX (jr)	HMAX (m)	DMAX (cm)	G _s (-)	STOL (-)	DTOL (-)	NTOL (-)	IR (-)
P.syl	250	29.0	60	180	5	0.50	5	70
F.syl	300	43.0	100	175	1	0.20	3	20
Q.rob	800	42.0	105	185	5	0.50	3	20
Q.pet	700	42.0	95	185	4	0.30	4	20
B.pen	70	30.5	50	230	5	0.25	4	70

maximale leeftijd (TMAX), maximale hoogte (HMAX), maximale diameter (DMAX), groeiconstante (G_s), schaduwtolerantie (STOL), droogtetolerantie (DTOL), tolerantie tegen nutriëntentekort (NTOL) en verjongingsnelheid (IR). Waarde en eenheid van de parameters staan in tabel 1.

De maximale leeftijd beïnvloedt de sterftkans van een individu; waarden van TMAX zijn ontleend aan Kienast (1987).

Maximale diameter, maximale hoogte en groeiconstante zijn groeiparameters die de soortspecifieke diametergroei (en daaruit afgeleid de hoogtegroei) bepalen. Deze parameterwaarden zijn geschat op basis van optimale groei (1e boniteit) volgens verschillende opbrengsttabellen (ruwe berk: Schwappach, in Schober 1979; zomereik: Oosterbaan 1988; beuk: Jansen 1990).

Een opbrengsttabel voor winter-eik ontbreekt; de groeiparameters voor deze soort zijn afgeleid van de opbrengsttabel van zomereik, waarbij verondersteld is dat de diametertoeename van de wintereik iets geringer is.

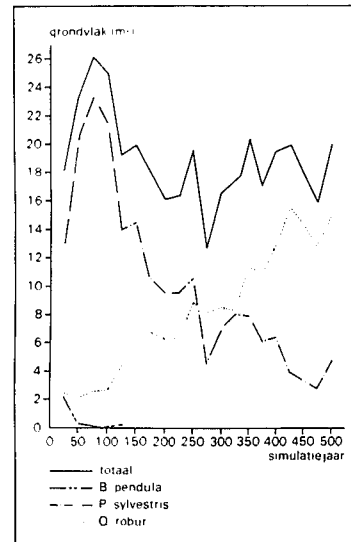
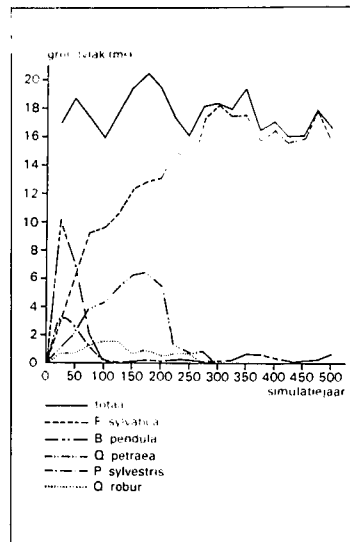
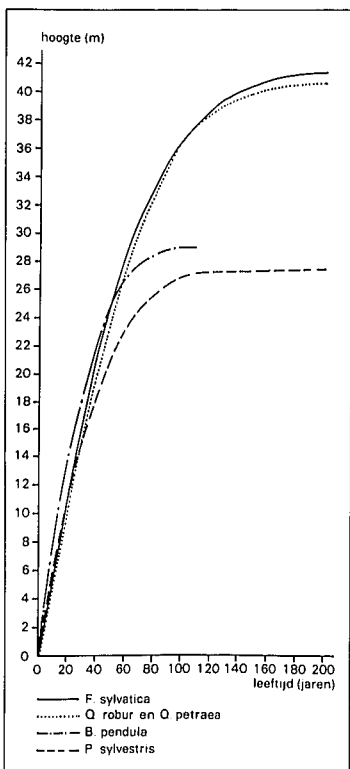
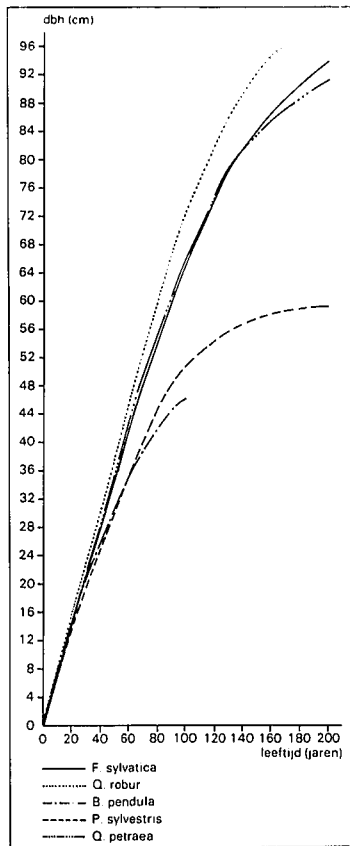
Voor de groveden is met het programma OPTAB (Faber 1990) een nieuwe opbrengsttabel gemaakt. De resulterende diameter- en hoogte-ontwikkeling onder optimale omstandigheden staan in figuur 3 en 4.

Schaduwtolerantie, droogtetolerantie en tolerantie tegen gebrek aan nutriënten zijn parameters die aangeven hoe gevoelig een soort is voor tekorten; in het geval van niet-optimale groei-omstandigheden reduceren deze parameters de groei van het individu (zie fig.1 en 2). Schaduwtolerantie en tolerantie tegen nutriëntentekort zijn ontleend aan Kienast (1987) en Schütz en Van Tol (1981). De waarden voor de droogtetolerantie zijn gebaseerd op de relatie tussen relatieve volume-boniteit en beschikbare hoeveelheid vocht (Van den Burg, 1990). Gegevens over ruwe berk ontbreken; verondersteld is dat de droogtetolerantie van deze soort tussen de toleranties van winter-eik en beuk ligt.

De parameterwaarde voor de verjongingsnelheid is gebaseerd op de aanname dat in de verjongingsfase maximaal 1 jonge boom (dbh = 1 cm) per 2m² voorkomt en dat in de verjonging het aandeel pioniersoorten (regelmatige zaadproductie, grote verspreidingsafstand) potentieel 3 tot 4 maal zo hoog is als het aandeel niet-pioniersoorten (onregelmatige zaadproductie, kleine verspreidingsafstand).

Simulatieresultaten

De hier gepresenteerde simulatieresultaten zijn gebaseerd op de simulatie van bosontwikkeling op



■ *Figuur 5: Resultaten van simulatie van spontane bosontwikkeling op Zwarte Enkeerdgrond.*

■ *Figuur 6: Resultaten van simulatie van spontane bosontwikkeling op Haarpodzolgrond.*

■ *Figuur 3: Gesimuleerde diameterontwikkeling onder optimale groeiomstandigheden.*

25 verjongingseenheden en beschrijven dus de bosontwikkeling op een (fictieve) oppervlakte van 1 hectare.

Zwarte Enkeerdgrond

De gesimuleerde bosontwikkeling (figuur 5) begint met een door berk gedomineerd bostype, met een gering aandeel groveden, beuk, wintereik en zomereik. Van de beuk en in mindere mate wintereik neemt het grondvlak-aandeel snel toe en tussen jaar 50 en 75 is het grondvlak van deze soorten groter dan het grondvlak van de berk. Tegelijkertijd neemt het grondvlak van de berk en de groveden snel af; slechts enkele berken weten zich in de boomlaag te handhaven maar in jaar 100 zijn deze geheel verdwenen. De berken en groveden worden overgroeid door beuken en eiken en sterven door lichtgebrek; voor de berk is ook het bereiken van de maximale leeftijd een sterfte oor-

■ *Figuur 4: Gesimuleerde hoogteontwikkeling onder optimale groeiomstandigheden.*

zaak. Van jaar 75 tot jaar 200 is een beuken-wintereikenbos tot ontwikkeling gekomen, waarin het grondlakaandeel van beide soorten vrijwel gelijk blijft. Er bestaan echter grote verschillen tussen de diameterverdeling van de beuk en die van de wintereik. De beuk is in alle diameterklassen vertegenwoordigd, met een zwaartepunt in de lage diameters: het gevolg van een continue verjonging. De wintereik verjongt zich niet: deze komt alleen in de zwaardere diameters voor. Na 175 jaar neemt het grondvlak van de wintereik snel af en tendeert het bos naar een beukenmonocultuur: slechts een enkele eik (zomer- en wintereik) weet zich tot jaar 300 te handhaven. De snelle afname van de wintereik is een gevolg van de sterfte van grote wintereiken die door de beuk worden overgroeid. Tijdens de gesimuleerde ontwikkeling blijft de berk met een gering grondvlak aanwezig; vestiging vindt plaats in gaten, terwijl de snelle jeugdgroei tijdelijke handhaving van de berk mogelijk maakt.

Haarpodzolgrond

De simulatie (figuur 6) laat een ge-

leidelijke ontwikkeling van een grovedennenbos naar een zomereiken-grovedennenbos zien. De eerste 100 jaar resulteert de simulatie in een monocultuur van groveden. Na 100 jaar neemt het grondvlak van de groveden snel af en het grondvlak van de zomereik snel toe. In de dichte boomlaag is sprake van concurrentie om licht, waardoor een aantal grovedennen en zomereiken afsterft; hierdoor komt meer licht voor de resterende individuen beschikbaar. In deze fase is voor de groveden de grootste diametertoename al achter de rug: de zomereik bevindt zich nog in de fase van maximale diametertoename. De diametertoename van de resterende grovedennen blijft dan ook achter bij de diameter-toename van de resterende zomereiken. Dit proces herhaalt zich op kleinere schaal in de latere fase van de gesimuleerde bosontwikkeling. In de gaten die ontstaan door de sterfte van een dominante groveden of zomereik verjongen beide soorten zich. Door het verschil in groeiritme domineert de groveden de eerste 50 tot 100 jaar, waarna de zomereik de groveden overgroeit. Uiteindelijk lijkt in de simulatie na 400 jaar een naar soortensamenstelling stabiel bos te ontstaan: een zomereikenbos met een gering aandeel groveden. Opvallend in de simulatie is dat geen van de eiken een leeftijd hoger dan 275-300 jaar bereikt. De oorzaak ligt in de gedefinieerde diameter-groei-curve; op deze leeftijd is de diameter-toename zo klein (ook bij dominante bomen) dat de kans op sterfte erg groot is.

Evaluatie van de gesimuleerde bosontwikkeling

Gedetailleerde kennis over de spontane bosontwikkeling, en de daarmee samenhangende verandering in de bossamenstelling, ontbreekt voor de tijdsduur waar-

over de simulaties zijn uitgevoerd. Een evaluatie waarbij de resultaten van de simulaties vergeleken worden met gedocumenteerde veranderingen in de bossamenstelling is dan ook niet mogelijk. Als referentie voor de evaluatie van de modelresultaten is daarom gebruik gemaakt van de potentiële bossamenstelling.

De laatste decennia is in West-Europa veel gepubliceerd over de potentieel natuurlijke vegetatie (PNV) van de bossen op de zandgronden (zie Van de Brink et al. 1977; Koop 1981; Fanta 1982; Jahn 1987, 1988). Voor bodemtypen die overeenkomen met de bij de simulatie gebruikte bodemtypen, komen de auteurs tot een vergelijkbaar beeld van de potentiële bossamenstelling: een door beuken gedomineerd bos met een gering aandeel wintereik of zomereik op de rijkere vochthoudende zandgronden, en een zomereiken-berkenbos op de arme droge zandgronden.

De gesimuleerde bossamenstelling op de zwarte Enkeerdgrond (vochtleverend vermogen 175 mm) komt in hoge mate overeen met het als PNV beschreven beukenbos. Koop (1981) beschrijft voor een vergelijkbare groeiplaats in het "Neuenburger Urwald" het gierstgras-beukenbos (Milio-Fagetum) en het Beuken-Eikenbos (Fago-Quercetum) als natuurlijk bostype: beide zijn door beuken gedomineerde bostypen (Van de Brink et al, 1977). Jahn (1987) geeft voor dergelijke rijkere groeiplaatsen met een goede vochtvoorziening het Bochtige Smele-Beukenbos (Deschampsio-Fagetum) als bostype: onder natuurlijke omstandigheden bestaat dit bostype uit een ongemengd beukenbos.

Op de haarpodzolgrond (vochtleverend vermogen 75mm) levert de simulatie op lange termijn een zomereiken bos met een gering

aandeel groveden. Op dergelijke groeiplaatsen bestaat de potentiële bossamenstelling uit een zomereikenberkenbos (Jahn 1987, 1988; Van de Brink et al. 1977; Fanta 1982), waarin volgens Jahn (1988) groveden met een gering aandeel voor kan komen. Dit strookt echter niet met de gesimuleerde bossamenstelling: het ontbreken van de ruwe berk lijkt vooral het gevolg te zijn van het geringe vochtleverend vermogen van deze groeiplaats. De ruwe berk is ingeschaald als een weinig tot matig droogte-tolerante soort. De groei van de berk wordt op deze groeiplaats te sterk geremd om succesvol met droogte-tolerantere soorten als groveden en zomereik te kunnen concurreren.

Discussie en conclusie

Simulatie van bosontwikkeling

De gesimuleerde bosontwikkeling stemt redelijk overeen met de verwachte bossamenstelling, afgaande op het verloop van het grondvlak. De snelheid waarmee en de wijze waarop de bossamenstelling in de simulatie wordt bereikt, kan als gevolg van het ontbreken van voldoende gedetailleerde gegevens echter niet worden geëvalueerd. Het is echter waarschijnlijk dat verschillen zullen bestaan tussen de gesimuleerde en werkelijke bosontwikkeling, hetgeen met name te wijten is aan de beperkte kennis van gedrag en eigenschappen van boomsoorten:

- In Nederland ontbreken groei-gegevens van bomen ouder dan 80 à 100 jaar. De in het model gebruikte diameter-groei-curven zijn daarom alleen te verifiëren in het eerste traject van de curve, hetgeen bij potentieel langlevende soorten als zomereik en wintereik problemen oplevert. Uit de simulatieresultaten blijkt bijvoorbeeld dat de eiken nooit hun

fysiologisch maximale leeftijd zouden bereiken, als gevolg van het op relatief jonge leeftijd teruglopen van de diametergroei en de hieruitvolgend verhoogde sterftekans.

- De regeneratie speelt een doorslaggevende rol bij de bosontwikkeling; in successiemodellen zou daarom meer detail aan de regeneratie-module moeten worden toegevoegd dan nu het geval is; processen als kieming en vestiging (interactie met de kruidlaag), en de rol die het verschijnsel 'zaadjaren' en de wilddruk daarbij spelen, zijn van groot belang bij de totstandkoming van het bosbeeld. Dit impliceert dat meer kennis nodig is omtrent de verjongingsecologie van boomsoorten.

Successiemodellen vormen een vereenvoudigde weergave van het bosecosysteem; de belangrijkste systeemeigenschappen, processen en relaties zijn in elementaire vorm in het model opgenomen. Bij een evaluatie van het gedrag van een successiemodel zou echter kunnen blijken dat sommige processen of relaties te sterk vereenvoudigd zijn weergegeven, of dat bepaalde, voor het functioneren van het ecosysteem essentiële verbanden ontbreken. Voor het model ZELIG geldt dat met name voor de bodemkundige aspecten:

De eigenschappen van de bodem zijn in ZELIG aangegeven door middel van het vochtleverend vermogen en een relatieve nutriëntenbeschikbaarheid; de bodemeigenschappen blijven constant gedurende de simulatie. In werkelijkheid echter speelt de bodemdynamiek een belangrijke rol bij de bosontwikkeling. Op stuifzanden bijvoorbeeld nemen bodemvruchtbaarheid en vochtleverend vermogen toe gedurende de bosontwikkeling (Fanta 1982). Ook op beboste land-

bouwgronden is een snelle verandering van de bodemvruchtbaarheid, waarneembaar; hier treedt de eerste 10-15 jaar na de bosaanleg een sterke daling van de pH op (Van den Burg & Kolster 1977). Sommige successiemodellen besteden dan ook meer aandacht aan de bodemdynamiek (zie Pastor & Post 1985).

Een tweede voorbeeld omvat de oppervlakte van de verjongingseenheid; deze verschilt per bos-type, de oppervlakte van de eenheid in het model moet dus zelf gekozen worden. Gebleken is echter dat de grootte van de verjongingseenheid in sterke mate de simulatieresultaten beïnvloedt. Dit hangt samen met de wijze waarop de lichtverdeling in de opstand is gemodelleerd; in grotere verjongingseenheden zullen meerdere individuen kunnen domineren, waardoor de sterfte van een enkel exemplaar relatief weinig effect heeft op de lichtbeschikbaarheid op de bosbodem. De afhankelijkheid van de keuze van de grootte van de verjongingseenheid vormt een zwak onderdeel van dit type modellen, en behoeft derhalve nader onderzoek.

Modellen ter ondersteuning van bosbeheer

Onderzoek naar spontane bosontwikkeling is actueel in Nederland, enerzijds vanwege de gewenste omvorming van gelijkjarige monocultures naar gemengde opstanden, anderzijds doordat meer aandacht geschonken wordt aan natuurlijke verjonging. Successiemodellen maken het mogelijk spontane bosontwikkeling systematisch te bestuderen en vormen daarom bij dergelijk onderzoek een belangrijk hulpmiddel. Het voordeel van het gebruik van simulatiemodellen hangt sterk samen met de modelontwikkeling; modelbouw vereist het expliciet definiëren van be-

staande kennis, en vat deze kennis overzichtelijk samen. Onderzoek naar het modelgedrag en evaluatie van de modelresultaten aan de hand van veldwaarnemingen en literatuuronderzoek vergroten het inzicht in de werking van het bosecosysteem.

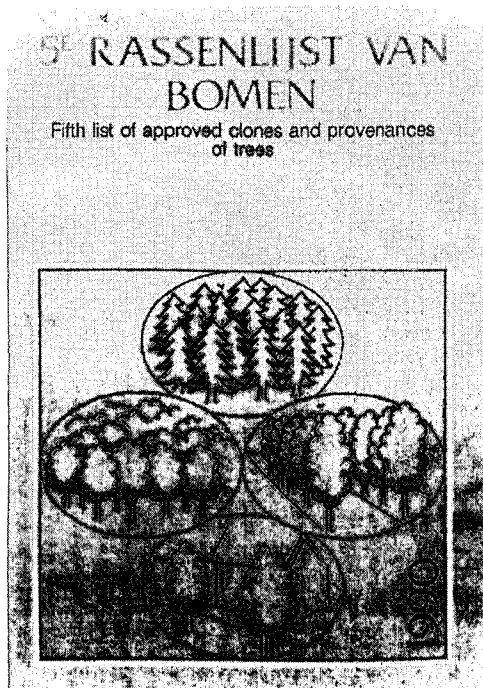
Behalve voor onderzoek kunnen de modellen ook gebruikt worden als ondersteuning van het beheer, bijvoorbeeld voor het berekenen van effecten van maatregelen op de bosontwikkeling en voor het afwegen van alternatieve beheersopties bij de voorbereiding van de omvorming van monocultures.

Het voordeel van de beschreven simulatiemodellen is dat groei verklaard wordt uit de groeiomstandigheden. Klassieke benaderingen van groei en opbrengst (zoals bijvoorbeeld de opbrengst-tabel) zijn hoofdzakelijk beschrijvend van aard, gebaseerd op statistische correlaties. Hierdoor kan geen rekening worden gehouden met effecten van veranderende groeiplaatsomstandigheden (dalende grondwaterspiegel, verhoogde stikstof-toevoer, stijgende temperatuur) op groei.

Op de Dorschkamp en op de vakgroep Bosbouw van de Landbouwniversiteit wordt sinds enige tijd aandacht besteed aan de modellering van spontane bosontwikkeling. Daarbij spelen functionele verbanden tussen groei en groeiplaats een centrale rol. De komende jaren zal het accent in het onderzoek liggen op de verjongingsecologie en op groei en concurrentie in gemengd bos. In dit verband past eveneens het recent gestarte onderzoek naar effecten van begrazing op bosontwikkeling, waarbij door middel van een simulatiemodel de belangrijkste verbanden tussen grazers en spontane bosontwikkeling zullen worden beschreven.

Literatuurlijst

- Bartelink, H.H., 1990. Gap models: a general description of the structure and assumptions underlying forest succession models, including a brief manual for the model ZELIG. "De Dorschkamp", Instituut voor Bosbouw en Groenbeheer, Rapport nr.607, Wageningen.
- Botkin, D.B., J.F. Janak & J.R. Wallis, 1972. Some ecological consequences of a computer model of forest growth. *Journal of Ecology* 60:849-872.
- Brink, G. van de & S van der Werf, 1977. Vegetatie. In: S.M. ten Houte de Lange (ed.), Rapport van het Veluwe-onderzoek, Pudoc, Wageningen.
- Broekmeyer, M.E.A. & W. Vos, 1990. Stand van zaken in het Nederlandse Bosreservaten-onderzoek. *Nederlands Bosbouw Tijdschrift* 62:344-347.
- Burg, J. van den & H.W. Kolster, 1977. pH-daling in voormalige landbouwgronden op zand- en veengronden en het belang hiervan voor de populierenteelt. Rijksinstituut voor Onderzoek in de Bos- en Landschapsbouw, 'De Dorschkamp', Rapport nr.118, Wageningen.
- Burg, J. van den, 1990. De betekenis van de watervoorziening voor de boomgroei in Nederland: voorgeschiedenis, onderzoek en resultaten. "De Dorschkamp", Instituut voor Bosbouw en Groenbeheer, Rapport nr.599.
- Faber, P.J., 1990. Handleiding en toelichting bij de empirische groeimodellen OPTAB/PEPPEL en RUIIM/SIMU. 'De Dorschkamp', Instituut voor Bosbouw en Groenbeheer, Uitvoerig Verslag Band 23 nr.1, Wageningen.
- Fanta, J., 1982. Natuurlijke verjonging van het bos op de droge zandgronden. Rijksinstituut voor Onderzoek in de Bos- en Landschapsbouw 'De Dorschkamp', Rapport nr.301, Wageningen.
- Jahn, G., 1987. Zur Frage der Eichenmischwaldgesellschaften im nordwest-deutschen Flachland. *Forstarchiv* 85:154-163, 194-200.
- Jahn, G., 1988. Standorte und Waldgesellschaften der Eichen (*Quercus robur* & *Quercus petraea*) und ihre Waldbauliche Möglichkeiten. *Ned.Bosb.Tijds.* 60:397-402.
- Jansen, J.J., 1990. Opbrengsttabel voor de beuk (*Fagus sylvatica* L.) in Nederland; een OPTAB-model, gebaseerd op proefperken uit Noord-Duitsland en Zuid-Zweden. Intern rapport, Landbouwniversiteit, vakgroep Bosbouw, Wageningen.
- Kienast, F., 1987. FORECE: A forest succession model for southern Europe. Environmental Sciences Division Publication no.2989, Oak Ridge National Laboratory, Oak Ridge, Tennessee.
- Koop, H., 1981. Vegetatie, structuur en dynamiek van twee natuurlijke bossen: het Neuenburger en Hasbrucher Urwald. Pudoc, Wageningen.
- Leemans, R. & I.C. Prentice, 1989. FORSKA, a general forest succession model. *Meddelanden från Växtbiologiska institutionen* no.2, Uppsala.
- Oosterbaan, A., 1988. Opbrengsttabel voor zomereik (*Quercus robur* L.) in Nederland. Rijksinstituut voor Onderzoek in de Bos- en Landschapsbouw "De Dorschkamp", Uitvoerig Verslag Band 22, nr.11.
- Pastor, J. & W.M. Post, 1985. Development of a linked forest productivity-soil process model. Environmental Sciences Division Publication no.2455, Oak Ridge National Laboratory, Oak Ridge, Tennessee.
- Schober, 1979. Ertragstabeln wichtiger Baumarten. J.D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt a.M.
- Schütz, P.R. & G. van Tol (eds.), 1981. Aanleg en beheer van bos en beplantingen. Rijksinstituut voor Onderzoek in de Bos- en Landschapsbouw 'De Dorschkamp', Pudoc, Wageningen.
- Shugart, H.H. & D.C. West, 1980. Forest succession models. *Bio-science* 30:308-313.
- Smith, T.M. & D.L. Urban, 1988. Scale and resolution of forest structural pattern. *Vegetatio* 74:143-150.
- Westhoff, V. & A.J. den Held, 1969. Plantengemeenschappen in Nederland. Thieme & Cie, Zutphen.



■ 1. Een handzaam boekje van 15X21 cm.