

DE PLAATS VAN DE BEUK (FAGUS SYLVATICA)
IN HET MIDDEN- EN WEST-EUROPESE BOS

DOOR

H. DOING KRAFT en V. WESTHOFF

DE PLAATS VAN DE BEUK (*FAGUS SYLVATICA*) IN HET MIDDEN- EN WEST-EUROPESE BOS

DOOR

H. DOING KRAFT en V. WESTHOFF

De beuk (*Fagus sylvatica*) is een van de meest karakteristieke bomen van het Europese loofwoud. Zijn areaal is tamelijk groot; het strekt zich van noord naar zuid uit van Zuid-Zweden tot in de gebergten van het mediterrane gebied, van west naar oost van Engeland tot in Rusland en de Balkan. Verder oostwaarts wordt *Fagus sylvatica* vervangen door de grootbladige soort *Fagus orientalis*.

Blijkens de gegevens van de historische plantengeografie, en wel van de palynologie of pollenanalyse, mag de beuk in het grootste gedeelte van dit areaal als oorspronkelijk inheems worden beschouwd; dit is slechts twijfelachtig voor het uiterste westen. In Engeland is de beuk vermoedelijk slechts oorspronkelijk inheems in een klein gebied in het zuidoosten, doch thans vormt hij ook buiten deze strook een normaal en natuurlijk aandoend element in het woudbeeld (BROWN, 1953; EDLIN, 1956). Er is wel eens aan getwijfeld, of de beuk in Nederland een echt inheemse houtsoort is, maar dit mag thans wel als zeker worden beschouwd. ± 1400 v. C. heeft de beuk althans in het noorden des lands zijn intrede gedaan; $\pm 800-1000$ n. C. bereikte hij er echter eerst zijn optimum. De recente palynologische gegevens wijzen er zelfs op, dat de beuk omstreeks het jaar 1000 in ons land een grotere verspreiding had dan thans en dat hij door toedoen van de mens sterk is teruggedrongen ten gunste van andere loofhoutsoorten, vnl. de eik, later vooral ten gunste van het naaldhout. Het mag wel aangenomen worden, dat het klimaat in W.-Europa tot op de huidige dag gunstig gebleven is voor de steeds verdere uitbreiding van het areaal van de beuk en dat dit, tengevolge van de beperkte uitbreidingssnelheid (zware zaden, die niet ver door de wind verplaatst kunnen worden), nog niet zijn potentiële grootte bereikt heeft. Dit is b.v. de enige, maar plausibele verklaring voor het feit, dat hij niet in Ierland voorkwam, terwijl het klimaat hier juist bij uitstek geschikt schijnt voor deze soort, en geplante beukenbossen daar dan ook uitstekend groeien. De natuurlijke uitbreiding van de beuk is in dit geval dus a.h.w. door de mens versneld, en dit is ook de reden, waarom de oorspronkelijke areaalgrens in Engeland thans zo moeilijk vast te stellen is.

De bedoeling van deze verhandeling is te trachten een reconstructie te ontwerpen van de plaats, die de beuk in de natuurlijke bosgezelschappen van West- en Midden-Europa zou innemen. M.a.w. wij zullen ons afvragen, welke loofwoudtypen, of wel bosgezelschappen, in ons gebied voorkomen, althans voorzover de beuk hierin een zekere rol speelt; wij zullen nagaan, hoe deze vegetatietypen afhankelijk zijn van het milieu, nl. van klimaat,

zeehoogte, grondsoort en menselijke invloed; en tenslotte, en dat is het hoofddoel van dit betoog, zullen wij nagaan, in hoeverre het voorkomen en de dominantie van de beuk in die verschillende bostypen door de mens beïnvloed zijn. Dit brengt ons dan tot de vraag, hoe de climaxbossen van West- en Midden-Europa er uit zouden zien en in hoeverre dit beukenbossen zouden zijn. Uiteraard kunnen wij in kort bestek slechts vluchtig op deze zaken ingaan; wij zullen het begrip „climax”, waar boekdelen over zijn volgeschreven, dan ook slechts kort toelichten. Over het algemeen verstaat men onder de „climax” de eindtoestand van de vegetatie-ontwikkeling (successie) in een bepaald gebied, zoals die bepaald wordt door de weinig veranderlijke milieufactoren, nl. klimaat en bodem. De invloed van de mens, als sterk veranderlijke factor, wordt hierbij dus buiten beschouwing gelaten, terwijl de invloed van het grondwater als secundair wordt beschouwd, omdat men deze veelal gemakkelijk kan wijzigen. Een enkel voorbeeld: de huidige eindtoestand van de vegetatie van een groot gedeelte van West-Nederland is grasland, en wel een bepaalde associatie daarvan, maar toch beschouwt men dit grasland niet als climax, omdat het uitsluitend bestaat bij de gratie van de mens. Zou de mens dit grasland aan zichzelf overlaten, dan zou het zich binnen betrekkelijk korte tijd tot een loofbos ontwikkelen. De climaxvegetaties van een koel-gematigd en tamelijk vochtig klimaat als dat van Noordwest-Europa bestaan dus uit verschillende loofbosassociaties; welke associaties dit zijn, hangt enerzijds af van de afstand van de zee en de zeehoogte en het daardoor bepaalde klimaat, anderzijds van de grondsoort.

De lezer zal zich wellicht afvragen, op welke wijze men kan hopen iets van deze oorspronkelijke vegetatie te weten te komen. Hiervoor kennen wij verschillende methoden. De meest directe is uiteraard bosvegetaties te bestuderen, die door de mens weinig of niet beïnvloed zijn; deze komen echter in West-Europa niet meer voor. Een plaatsvervangende methode is dan die bossen te bestuderen, die althans geruime tijd, b.v. de laatste honderd jaar, aan zichzelf zijn overgelaten. Ook daartoe bestaat in West-Europa weinig gelegenheid, maar gelukkig zijn er in het Forêt de Fontainebleau in Frankrijk inderdaad zulke bosreservaten, die thans meer dan een eeuw oud zijn.

Prof. VENEMA en de tweede auteur hadden in het jaar 1954 het voorrecht, deze bosreservaten plantensociologisch te kunnen bestuderen; de conclusies, waartoe wij in de loop van dit betoog hopen te komen, vloeien dan ook mede uit dit onderzoek voort. Doch ook waar men niet over bosreservaten beschikt, kan men op onze vraagstelling nog wel een minder direct antwoord geven. Door naast elkaar op gelijksoortige resp. verschillende gronden loofbossen vegetatiekundig te bestuderen, hun structuur en hun verjonging te vergelijken aan de hand van een vergelijkend onderzoek van historische gegevens inzake de invloed, die de mens en in het bijzonder de bosbouwer hier in de loop van de eeuwen heeft uitgeoefend, kan men eveneens tot een zekere mate van reconstructie van de oorspronkelijke bostypen komen. Vegetatie- en bodemkarteringen kunnen daarbij een belangrijke steun zijn.

Over met behulp van deze methode verkregen gegevens bestaat een uitgebreide literatuur; zelf hebben wij terzake bovendien ervaring uit Nederland, België, Luxemburg, Oostenrijk, Z.O.-Engeland, Saarland, Zwitserland en verschillende delen van Frankrijk en Duitsland. Wanneer nu deze op indirecte wijze verkregen gegevens de meer directe resultaten van het bosreservatenonderzoek bevestigen – en dat doen zij in dit geval inderdaad – kan men met een zekere graad van waarschijnlijkheid de resultaten van dit reservaten-onderzoek extrapoleren, en zo tot een meer algemeen beeld komen.

Een statistisch onderzoek naar het voorkomen van de beuk in de verschillende bostypen in Nederland (hiervoor moge verwezen worden naar „Landschap en beplanting in Nederland. Richtlijnen voor de soortenkeuze bij beplantingen op vegetatiekundige grondslag” van CHR. G. VAN LEEUWEN en H. DOING KRAFT, Wageningen, 1959) levert het volgende resultaat op. *Fagus sylvatica* ontbreekt geheel in de eenheden *Salicion*, *Rubion*, *Sambuco-Berberidion* en *Alnion glutinosae*. Slechts een zeer ondergeschikte rol speelt de soort in het *Alnion incanae* (te hoge grondwaterstand) en in het *Carpino-Berberidion* (beweiding door vee, hakhoutcultuur, afbranden van de bodemvegetatie, ongunstig microklimaat). Iets meer komt hij voor in het *Vaccinio-Quercion*; zelfs wordt hij nergens zoveel in de kruidlaag aangetroffen, d.w.z. de beuk kan in het arme eiken-berkenbos wel kiemen, doch heeft gewoonlijk slechts een gering aandeel in de struik- en boomlaag. Het meest wordt de beuk aangetroffen in het *Violeto-Quercion*, het *Carpinion* en het *Ulmion*. De cijfers in de laatstgenoemde eenheid zijn echter geflatteerd. Onder het *Ulmion* vallen nl., veel meer dan in de andere eenheden, vele bossen van oude parken en buitenplaatsen, waar de oorspronkelijke houtsoorten gedeeltelijk door andere zijn vervangen, o.a. door de beuk. Deze kan hier vaak zeer goed groeien, na eenmaal geplant te zijn, doch vestigt zich vanzelf niet gemakkelijk, daar een dichte en hoge kruidlaag, zoals men die in het *Ulmion* gewoonlijk vindt, in het algemeen vijandig is aan de kieming van de beuk. Anderzijds is het zeer de vraag, of de beuk zich op de bodems van het *Ulmion* op de duur kan handhaven, daar de grondwaterstand hier vaak nog vrij hoog is, wat deze boom dwingt, oppervlakkig te wortelen, zodat volwassen beuken hier bij storm nogal eens omwaaien (zoals b.v. in het Haagse bos bij de storm van 1911).

Zijn optimum heeft de beuk duidelijk in sommige delen van het *Violeto-Quercion* en vooral in het *Carpinion*, waar hij in de boomlaag soms de alleenheerschappij kan bereiken.

Afgezien van de armste en zuurste zandgronden, alle stuivende terreinen en alle terreinen met hoge grondwaterstand of regelmatige overstroming, is de beuk dus eigenlijk overal op zijn plaats en behoeft men bij de beschouwing van zijn huidige voorkomen geenszins verbaasd te zijn over zijn aanwezigheid in ons land, doch juist over zijn betrekkelijke zeldzaamheid. Wel is het begrijpelijk, dat in kustvlakten als West- en Noord-Nederland en de

daarbij aansluitende delen van België, Duitsland en Denemarken geschikte terreinen voor beukenbossen schaars zijn door het overwegen van klei- en veenlandschappen. Er is evenwel geen enkele reden, deze gebieden niet tot het natuurlijke verbreidingsgebied van de beuk te rekenen, zoals op sommige areaalkaarten te zien is. Met name in ons oude duinlandschap zal de beuk zeker niet ontbroken hebben, zoals o.a. blijkt uit een door Prof. F. FLOR-SCHÜTZ verricht onderzoek van een veenlaag in de Bloemendaalse duinen.

Uitgaande van deze voor Nederland geldende gegevens willen wij nu het optreden van de beuk in ruimer geografisch verband bezien en daarbij tevens nagaan, hoe de opvattingen dienaangaande geëvolueerd zijn.

Palynologisch onderzoek heeft reeds lang geleden bewezen, dat in de laatste paar duizend jaar het aandeel van de beuk in de bosvegetatie van Noordwest- en Midden-Europa is toegenomen (zie b.v. het overzicht in FIRBAS, 1952). Onder de indruk van deze gegevens kwam b.v. MARKGRAF (in RÜBEL, 1932) tot de opvatting, dat geheel Duitsland en aangrenzende gebieden climaxgebied van de beuk zouden zijn, m.a.w. dat *Fagus sylvatica* in de natuurlijke bosvegetatie een overwegende rol zou moeten spelen. Tegen deze generaliserende opvatting is het eerst stelling genomen door TÜXEN (1930, 1931, 1932, 1933, 1937) en DIEMONT (1938), die de beuk onttroonden; daarbij sloeg echter, zoals dat gewoonlijk gaat, de balans weer naar de andere kant door. De waarheid ligt, naar zich thans gaat aftekenen, in het midden.

Juist is in ieder geval, dat de beuk een soort is, die zich het beste thuisvoelt in een koel, vochtig klimaat. Het is dan ook niet te verwonderen, dat beukenbossen karakteristiek zijn voor de montane zone van de gebergten, dat wil zeggen de hoogste loofwoudgordel, die naar boven toe wordt gevolgd door de subalpiene zone van de naaldwouden. Men is het er algemeen over eens, dat de beuk in deze zone climaxhoutsoort is. De onderste grens van deze beukenzone daalt, wanneer men van het zuiden naar het noorden gaat; hij ligt op 1200 m op Corsica, 700 m in de Sainte-Baume bij Marseille, 750 m in Auvergne, 800 m aan de zuidrand der Alpen, \pm 600 m aan de noordrand (beide in Zwitserland), 450 m in de Ardennen, 250 m in de Harz en nul m aan de Baltische kust. Binnen deze zone maakt het echter nog een belangrijk verschil, of men te maken heeft met voedselrijke dan wel met arme gronden. Men heeft vroeger vooral aandacht geschonken aan de voedselrijke, in het bijzonder de kalkrijke gronden, omdat de beuk hier het beste tot zijn recht komt en men dus speciaal op deze gronden indrukwekkende, statige beukenwouden aantreft. Deze bossen vormen het prototype van de orde *Fagetalia* en het verbond *Fagion*. Zij onderscheiden zich van loofbostypen waarin andere houtsoorten overwegen door de geringe ontwikkeling van hun struikétage, maar zij hebben wel een rijke bodembegroeiing, in tegenstelling tot het beeld, dat wij van het Nederlandse beukenbos kennen. Onder de soorten, die voor dit gebergte-*Fagion* kenmerkend zijn, noemen wij b.v. de grassen *Festuca silvatica* en *Elymus europaeus*, de verschillende soorten van het geslacht *Dentaria* (*Cruciferae*), *Lunaria rediviva*, enige *Lonicera-*



Massif de la Sainte-Baume (Z.-Frankrijk).
 Beukenbos aan voet der steile noord-helling
 op + 800 m zeehoogte, op kalksteen.
 Foto Ir. W. G. BEEFTINK.

soorten, nl. *alpigena* en *nigra*, de composiet *Prenanthes purpurea*. Het ligt voor de hand, dat dit soorten zijn, die in Nederland ontbreken; anders zouden zij moeilijk kenmerkend voor de montane zone kunnen zijn. Constant en vaak overvloedig komen in deze beukenbossen echter ook soorten voor, die wij eveneens uit onze bossen kennen, zoals *Lamium galeobdolon*, *Melica uniflora*, *Sanicula europaea* en *Mercurialis perennis*. Voorts moeten wij er nog even op wijzen, dat gewoonlijk in het bovenste gedeelte van de montane zone *Abies alba* een regelmatig in het *Fagion* optredende soort is, en dat men deze zelfs als kenmerkend voor deze gordel mag beschouwen. Merkwaardig is, dat in tegenstelling hiermee o.a. in de Vogezen een zone van beukenbossen zich juist bevindt boven de *Abies*-zone (ISSLER, 1942). De (door menselijke invloed kunstmatig verlaagde)

boomgrens wordt hier (evenals in de Cevennen), niet door naaldbos, doch door beukenbos gevormd: teken van het terugwijken van het naaldwoud en het verder dan gewoonlijk opdringen van de beuk in het atlantisch klimaat. Reeds in het, geologisch gelijkvormige, Schwarzwald bevindt zich boven de beukenbossen een duidelijke naaldhoutgordel, terwijl de Zwitserse Jura in dit opzicht een tussenpositie inneemt (MOOR, 1952).

Het is vooral uit de onderzoeken van DIEMONT (1938), MOOR (1938), HORVÁT (1938, 1950), OBERDORFER (1953, 1957) en AICHINGER (1952) duidelijk geworden, dat het montane *Fagion* in Z.O.-Midden-Europa verreweg het rijkst ontwikkeld is, en dat het naar het n.w. toe geleidelijk armer aan soorten wordt. Men mag Z.O.-M.-Europa, speciaal Oostenrijk, Tsjecho-slowakije en Joegoslavië, dan ook wellicht als het historische centrum beschouwen, van waaruit het *Fagion* zich verder verbreed heeft.

Behalve op rijke gronden is het montane beukenbos evenzeer climax op de arme bodems, al is de beuk hier minder fraai ontwikkeld. De vegetatie van deze bossen wijkt echter volkomen van die van de rijke bossen af; zij komt overeen met de begroeiing van ons eiken-berkenbos op de arme kwartszand- en zure leemgronden. Van de gemeenschappelijke kenmerkende soor-

ten noemen wij: *Vaccinium myrtillus*, *Melampyrum pratense*, *Deschampsia flexuosa*, *Majanthemum bifolium* en *Luzula luzuloides*. Deze bossen zijn door de vegetatiekundigen merkwaardig genoeg lange tijd enigermate verwaarloosd. TÜXEN bracht hen in 1954 voor het eerst tot een afzonderlijke eenheid, het *Luzulo-Fagion*, dat hij echter merkwaardigerwijze tot de *Fagetalia* bleef rekenen, en wel op grond van de dominantie van de beuk. Bezien vanuit het standpunt van de Frans-Zwitserse school is dit een inconsequentie, aangezien men de overeenkomsten en verschillen tussen vegetatietypen pleegt te beoordelen op grond van de gehele floristische samenstelling en niet op grond van de dominantie van één enkele soort. De Westeuropese en de meeste Midden-europese vegetatie-onderzoekers, zoals LEBRUN, NOIRFALISE, VANDENBERGHEN, HORVÁT, PASSARGE en wijzelf hebben hieruit dan ook de conclusie getrokken, dat dit *Luzulo-Fagion* wel terecht onderscheiden is, maar dat het tot de *Quercetalia roboris-petraeae* moet worden gerekend. Men heeft ook wel als argument aangevoerd, dat dit *Luzulo-Fagion* een geheel eigen verspreidingsgebied zou hebben. Aangezien dit gebied, en het areaal van de beuk in het algemeen, een zeer redelijke overeenkomst vertoont met dat van het *Quercion roboris-petraeae* (zij het dan, dat dit laatste minder hoog in de bergen opklimt), is het ons niet duidelijk, waarom men niet deze beide verbonden in één orde zou mogen samenvatten, evenals men dit doet met het *Carpinion* en het *Fagion* der rijkere gronden, waarvan de overeenkomst in areaal zeker niet groter is.

Voor wij van de montane zone afstappen, zij er terloops nog op gewezen, dat vele beukenbossen kunstmatig vervangen zijn door sparrenaanplantingen. In tal van middelgebergten, zoals de Ardennen en het Schwarzwald, is de grens van het sparrenbos, het *Piceetum*, daardoor aanzienlijk lager komen te liggen dan hij van nature geweest zou zijn.

Meer verschil van mening bestaat echter over de vraag, welke plaats de beuk in de laagvlakte inneemt. Het is reeds lang bekend, dat de beuk in Zuid- en Oost-Europa tot het gebergte beperkt is, doch in de Noordwest-europese laagvlakte en het heuvelland een belangrijk aandeel aan de loofbossen op voedselrijke gronden kan hebben en hier reeds op geringe zeehoogte vegetatievormend kan optreden. Een twintigtal jaren geleden meende men echter, dat min of meer natuurlijke beukenbossen in de laagvlakte en het heuvelland van Noordwest-Europa beperkt waren tot zuivere kalkgronden of althans zeer kalkrijke gronden, bodemkundig gezien tot rendzina-bodems en rendzinoïde bodems. Hier treft men het zgn. „laagland-*Fagetum*” aan, een groep van associaties, waarin soorten als *Lathyrus vernus*, *Carex digitata*, *Daphne mezereum*, *Cephalanthera rubra*, *Melittis melissophyllum* en *Rosa arvensis* opvallen. TÜXEN (1937) was destijds evenwel van mening, dat dit vegetatietype geen climax zou zijn; de climaxassociatie van deze gronden zou een vorm van eiken-haagbeukenbos zijn, het *Querceto-Carpinetum primuletosum*.

Op de niet uitgesproken kalkrijke, doch wel voedselrijke gronden, dus op

niet of zwak gepodzoleerde bruine bosgronden, zouden andere subassociaties van het eiken-haagbeukenbos de climax vormen.

De beuk zou volgens deze opvatting in deze bossen wel kunnen voorkomen, maar slechts onder bepaalde omstandigheden tot dominantie kunnen geraken. Over het algemeen zou de eik (*Quercus robur*) dus als climax-houtsoort van de voedselrijke gronden te beschouwen zijn, en wel in het *Querceto-Carpinetum* als climaxassociatie van de voedselrijke gronden in de Westeuro-pese laagvlakte.

Wij moeten ons in dit verband nu de vraag stellen, hoe eigenlijk de concurrentie-relatie is tussen eik en beuk in het *Querceto-Carpinetum*, ook in die subassociaties, waarvan men althans tot voor kort algemeen aannam, dat *Quercus robur* er van nature domineert. Dit toch zou op zichzelf een zo merkwaardig verschijnsel zijn, dat het wel kritische beschouwing verdient. Reeds in 1916 schreef FEUCHT: „Die Eiche, das Sinnbild deutscher Kraft und unerschütterlicher Festigkeit, ist im Grund ein ziemlich hilfloser Baum. Kein Anderer braucht im Wirtschaftswald so sorgsame Pflege und so vielseitigen Schutz, wenn er nicht dem Wettbewerb anderer Bäume unterliegen soll”. Nu, veertig jaar later, is het nog steeds niet verklaard, hoe de eik ondanks de strijd met ogenschijnlijk sterkere soorten, vooral een schaduwhoutsoort als de beuk, tot dominantie kan komen. Gaat men na, hoe de natuurlijke verjonging van een *Querceto-Carpinetum* eigenlijk in haar werk gaat, dan ziet men onder een min of meer gesloten dek van *Quercus robur* opvallend weinig verjonging van deze soort. Kiemplanten en vooral iets oudere jonge eiken zijn vaak schaars of ontbreken geheel. Dr. A. D. VOÛTE uitte de suggestie, dat hierbij het ontbreken van wilde zwijnen in het geding zou kunnen zijn. Deze dieren woelen de bodem om en bevorderen de kieming van de eik; het zou dus kunnen zijn, dat de verdrijving van het wilde zwijn door de mens, derhalve een onnatuurlijke factor, de oorzaak is van de verjongingsmoeilijkheid van het eikenbos. Volgens IABLOKOFF (1953) zou dit verschijnsel zich in het Forêt de Fontainebleau inderdaad voordoen. Ons onderzoek heeft dit evenwel niet kunnen bevestigen; in deze bossen zijn talrijke kiemplanten van de eik aanwezig, doch oudere jonge planten ontbreken zo goed als geheel. De kieming is hier dus niet de beperkende factor; deze moet gelegen zijn hetzij in de schaduw van een uit beuken bestaande boométage, hetzij in een te dichte herten- en (of) reeënstand, waardoor speciaal de jonge eiken zouden worden opgegeten (maar waarom dan niet de beuken?), hetzij in beide.

De beuk heeft een geheel andere levenswijze dan de eik. Wanneer ergens eenmaal een aantal jonge beuken en jonge eiken groeien in een voor beide soorten geschikt milieu, zullen de beuken het steeds winnen. Daar staat echter tegenover, dat de beuk in bosverband eerst op 60-80-jarige leeftijd zaad draagt en in het gunstigste geval slechts eenmaal in de vijf tot zes jaar voldoende zaad voortbrengt voor een nakomelingschap. Hieraan is het toe te schrijven, dat in een zich verjongend beukenbos de beuken in bepaalde

étages plegen te groeien. WATT (1923) heeft dit verschijnsel nader geanalyseerd met behulp van proefperken, waar zaadetende dieren (vogels, knaagdieren) werden buitengesloten, en kwam tot de conclusie, dat slechts eenmaal in de 6 à 7 jaar de zaadproductie van de beuk zo groot is, dat deze de zaadverdelging door zaadeters voldoende overtreft om regeneratie mogelijk te maken.

Bovendien verdraagt de beuk geen hakhoutbedrijf. Hij loopt moeilijk uit en de vitaliteit der secundaire loten is gering. Dit is de meest aannemelijke verklaring voor het merkwaardige verschijnsel, dat de beuk zo goed als geheel ontbreekt in de Zuid-Limburgse loofbossen op voedselrijke, ten dele zelfs zeer kalkrijke gronden: deze bossen toch zijn eeuwenlang als hakhout resp. „Mittelwald” geëxploiteerd. Dit is dan tevens een verklaring voor het voorkomen van *Querceto-Carpinetum primuletosum* (in Z.-Limburg in een iets afwijkende vorm als „*Querceto-Carpinetum orchidetosum*”) op zeer kalkrijke gronden, waarin ondanks deze gunstige bodemgesteldheid de beuk slechts een zeer ondergeschikte rol speelt. Het blijkt nl. meer en meer, dat deze subassociaties nooit als opgaand bos, doch bijna altijd als hakhout voorkomen en dat een gedeelte van deze struwelen zelfs beter in 't geheel niet tot het eiken-haagbeukenbos gerekend kunnen worden, doch tot de orde *Prunetalia*, verbond *Berberidion*, onderverbond *Carpino-Berberidion* (zie DOING KRAFT, 1955 en VAN LEEUWEN en DOING KRAFT, 1959). Ook volgens LOHMEYER (1955) zou het *Querceto-Carpinetum primuletosum* bij een beheer, gericht op het verkrijgen van opgaand bos, een beukenbos opgeleverd hebben (*Cariceto-Fagetum*).

Uit een en ander volgt, dat het voor een bosbouwer al zeer eenvoudig is verdringing van eik door beuk te verhinderen. Tevens blijkt hieruit, dat het ontbreken van kiemplanten en jonge planten van de beuk in een bepaald stadium van een eikenbos, zoals dit door een onderzoeker op een bepaald tijdstip wordt vastgesteld, geen enkel argument levert ten gunste van de opvatting, dat de beuk aldaar van nature niet de dominante houtsoort zou zijn.

Wij moeten hieruit concluderen, dat het zeer goed mogelijk is, dat vele (niet alle) vormen van het *Querceto-Carpinetum*, in het bijzonder diegene waarin de beuk regelmatig optreedt, slechts dank zij het bosbedrijf kunstmatig als eikenbos in stand blijven en dat van nature de beuk tot dominantie zou komen. Hiervoor pleiten ook de onderzoeken van de Oostenrijker AICHINGER (1952), die vele voorbeelden geeft van tot het *Querceto-Carpinetum* behorende eikenbossen, welke in de loop van de successie in beukenbossen veranderen. LÜDI (1935) weidde reeds 25 jaar geleden een studie aan dit probleem in Zwitserland, waarbij hij tot dezelfde conclusie kwam als wij.

Uit een en ander blijkt van hoeveel belang de honderdjarige bosreservaten van Fontainebleau zijn: hier toch ontwikkelt eikenbos zich tot beukenbos in een gebied, dat tot het climaxgebied van het droge *Querceto-Carpinetum* behoort, terwijl het plaatselijke bosklimaat geenszins bijzonder gunstig voor

de beuk mag worden genoemd (droge, warme zomers). Deze continentale inslag van het klimaat komt ook tot uiting in het spontaan optreden van *Pinus sylvestris* als pionierhoutsoort op daarvoor geschikte plaatsen (droge, zeer ondiepe kalkbodems) in de omgeving van het bos van Fontainebleau, een verschijnsel, dat in deze vorm slechts bekend is van Zuid- en Midden-Europa.

De historie van deze bosreservaten (zie b.v. FLON, 1954) is merkwaardig genoeg om haar met enkele woorden te vermelden. Omstreeks 1830 zagen de schilders van de Ecole de Barbizon (een dorp aan de westrand van het Forêt de Fontainebleau), zoals COROT, TH. ROUSSEAU, DAUBIGNY, MILLET en TROYON, met lede ogen, dat het hun vertrouwde bosbeeld met zijn zware eiken te lijden had onder de toenmalige vorm van beheer, zowel door kaalkap als door de aanplant van beuken. Zij vroegen daarom de Burgerkoning, LOUIS-PHILIPPE, bosreservaten in te stellen, waarin het bosbedrijf niet meer zou mogen worden uitgeoefend. Deze aanvraag werd niet alleen ingewilligd, doch bovendien werden deze bosreservaten door alle opeenvolgende regeringen in stand gehouden en zelfs nog aanzienlijk uitgebreid; in 1854 hadden zij reeds het grootste gedeelte van hun huidige omvang (thans \pm 17000 hectaren). De ironie der geschiedenis heeft echter gewild, dat de natuurlijke ontwikkeling juist tot datgene heeft geleid, wat deze schilders zochten te verhinderen, nl. tot een verdringing van de eik door de beuk!

Overall in de reservaten vertonen de in het Forêt de Fontainebleau voorkomende vormen van loofbos op voedselrijke gronden (*Melico-Fagetum*, *Querceto-Carpinetum primuletosum*, *Q.-C. stellarietosum*) thans de volgende structuur: min of meer gesloten tot verspreid staande, oude, zware eiken (soms *Quercus robur*, meest *Q. petraea*) als hoogste boomlaag, tot 30 m hoog; daaronder echter geen verjonging van eik, maar een lage boomlaag en struiklaag, die bijna geheel óf uit *Fagus sylvatica*, óf uit *Carpinus betulus* bestaan. De ondergroei met dominante haagbeuk komt het minste voor; deze is beperkt tot de zwaarste, diepste leemgronden. Men krijgt hieruit de indruk, dat de successie van het *Querceto-Carpinetum* van Fontainebleau over het algemeen naar een beukenbos leidt, en dat in ieder geval het eikenbos niet als climax kan worden beschouwd. Deze veronderstelling vindt verder steun in bestudering van het *Querceto-Carpinetum* buiten deze bosreservaten, dus daar, waar de eikenopstand van Fontainebleau door normaal bosbouwkundig beheer in stand wordt gehouden. Hier, en ook alleen hier, treft men het zgn. normale type van het *Querceto-Carpinetum* aan, met overwegend eik, dat voorheen als de natuurlijke climax werd beschouwd.

Bestudering van enige open vlakten in de bosreservaten, ontstaan door stormschade resp. door clandestiene kap in de laatste oorlogsjaren, leidde tot de conclusie, dat de eik bij deze verjonging wel een rol kan spelen (alleen op de zwaarste gronden wordt hij in dit opzicht geheel vervangen door de haagbeuk), maar dat hij het op de duur toch weer tegen de beuk moet afleggen.

Wanneer wij nu van onze ervaringen in Fontainebleau afstappen en terugkeren tot het algemene beeld, dan moeten wij constateren, dat beukenbossen met rijke ondergroei in de laagvlakte van Noordwest-Europa niet alleen veel talrijker zijn dan men vroeger dacht, maar dat zij bovendien op de vruchtbare, niet te natte gronden als het natuurlijke eindstadium moeten worden beschouwd, m.a.w. dat in werkelijkheid het beukenbos en niet het eikenbos de climax vormt. De Belgische botanicus C. VANDENBERGHEN schrijft dan ook in 1957 in een kòrt, maar zeer verhelderend overzicht over de Westeuropese beukenbossen, het volgende (hier vertaald): „In West-Europa is de beuk een normaal bestanddeel van bossen met milde humus op tamelijk droge bruine bosgronden; hij wordt in de oudste opstanden veelal zelfs de dominante houtsoort. Dit is met name het geval in Zuid-Engeland, in het Forêt de Mormal (Noord-Frankrijk), in het Forêt de Fontainebleau, in de Perche (bekken van Parijs), in Normandië, in de Ardennen en in West-Duitsland. Het is trouwens vaak moeilijk deze beukenbossen met milde humus een bepaalde plaats in het vegetatiesysteem te geven, daar beuken- en eikenbossen op gelijke standplaatsen leven. In landen met een oude beschaving hebben bosbouwkundige maatregelen, die sinds eeuwen worden toegepast, de boomlaag veelal gewijzigd op grond van economische gezichtspunten”. Met dit laatste bedoelt de auteur o.a. de vervanging van de beuk door de eik.

VANDENBERGHEN is van mening, dat men deze situatie in het vegetatiesysteem het beste recht kan laten wedervaren door de beukenbossen van de laagvlakte, te weten het bovengenoemde „laagland-*Fagetum*” en het (*Fraxino*)-*Carpinion*, samen te vatten tot een nieuwe orde, de *Querceto-Fagetalia*; de oude naam „*Fagetalia*” zou dan gereserveerd blijven voor de beukenbossen op voedselrijke gronden in de montane zone. Naar onze mening ligt het echter niet voor de hand de beukenbossen van de laagvlakte en de montane zone zó scherp van elkaar te scheiden. Beter lijkt ons de orde *Fagetalia* in haar geheel te handhaven en daarbinnen dan twee onderorden te onderscheiden: de *Acereto-Fagetalia* in de montane zone, waarin *Acer pseudo-platanus* optimaal voorkomt, en de *Querceto-Fagetalia* in de laagvlakte en het heuvelland. Deze beide eenheden hebben zowel ieder voor zichzelf als ook gezamenlijk een reeks van kenmerkende soorten. In dit verband zij er nog op gewezen, dat de Belgische vegetatie-onderzoekers onlangs de consequentie hebben getrokken van de constatering van het overwicht van de beuk in vele *Carpinion*-bossen, door naast een *Querceto-Carpinetum* een *Carpineto-Fagetum* te onderscheiden (VANDENBERGHEN en COÛTEAUX, 1955). Wij komen hierop nog terug. Ook voor de omgeving van Dijon komt BRETON (1957) tot de slotsom, dat hier in het *Querceto-Carpinetum* van de laagvlakte de beuk als climax-houtsoort optreedt.

Van belang is tenslotte nog de vraag, in hoeverre de beuk van nature ook voorkomt, en eventueel tot dominantie geraakt, in het *Querceto-Betuletum*, dus op de arme gronden in het heuvelland en in de laagvlakte. Volgens de

vroegere opvattingen van TÜXEN l.c. (die hiervan echter is teruggekomen), ADRIANI (1937), DIEMONT (1938), MEYER DREES (1936) e.a. zou de beuk in deze associatie slechts een zeer ondergeschikte rol spelen of van nature zelfs ontbreken. Als een der argumenten voor deze opvatting gold de sterke verzuring, die in en onder het strooisel van een (aangeplante) beukenopstand op een standplaats van het *Querceto-Betuletum* optreedt. Het is echter niet goed in te zien, waarom het uitgesloten geacht moet worden, dat deze verzuring zich ook onder natuurlijke omstandigheden zou voordoen. Het is o.i. zeer wel mogelijk, dat de huidige ogenschijnlijk natuurlijke „climaxassociatie” *Querceto-Betuletum* het product is van menselijke invloed en dat bij een werkelijk natuurlijke successie de beuk ook in het rijkere *Querceto-Betuletum* een veel grotere rol zou spelen, waarbij dan ook een verdergaande verzuring van de bodem behoort dan men „normaal” acht. Verschillende onderzoekers zijn thans van oordeel, dat zulks inderdaad het geval is en brengen dit tot uitdrukking door het rijkere *Querceto-Betuletum*, vroeger aangeduid als de subassociatiegroep *Querceto petraeae-Betuletum* (tegenover het *Querceto roboris-Betuletum* van de armste gronden), thans te beschouwen als een afzonderlijke associatie, het *Fageto-Quercetum* genaamd (LEBRUN en NOIRFALISE, 1949; VANDENBERGHEN en COÛTEAUX, 1955; LOHMEYER en TÜXEN, 1958). Inderdaad zijn er in de humide en semihumide klimaten van heuvelland en laagvlakte van West- en Midden-Europa grote gebieden, waar de beuk een belangrijk of zelfs overheersend aandeel heeft in het vegetatiedek van het *Querceto-Betuletum* (in ruime zin). Wij noemen o.a. het *Pineto-Quercetum roboris* in Stiermarken, het „Eichen-Buchen-Birkenwald” van Westfalen en het „Eichen-Buchen-Mischwald” van West-Niedersachsen. Ook ten westen van het palynologische „beukengebied”, dus in het zgn. „eikengebied”, waartoe o.a. Nederland ten westen van de IJssel behoort (de term „eikengebied” wil zeggen, dat het stuifmeelpercentage van de eik hier in alle tijdperken groter is geweest dan dat van de beuk), vindt men in oud en uitgestrekt *Querceto-Betuletum* een zeker percentage beuk, en de beuk wordt hier geenszins door de eik verdrongen. Met name geldt dit voor een der oudste grote *Querceto-Betuleta* van Nederland, het „boombos” van het Speulder- en Sprielderbos bij Putten (Veluwe). Wanneer men verder denkt aan de weliswaar aangeplante, maar prachtig groeiende statige beukenpartijen aan de Veluwezoom ten o. van Arnhem, die tot de mooiste ontwikkelde van Europa zouden behoren, dan zou het toch wel heel vreemd wezen, als deze beuken deze optimale groei zouden bereiken op een grond, waar zij van nature niet thuis zouden horen! Toch behoort dit weliswaar colloïdrijke milieu zeer duidelijk tot het *Querceto-Betuletum* (in ruime zin). Andere vragen zijn natuurlijk, of de beuk ook op colloïdarme zure bodems nog bosbouwkundige waarde heeft en of hij zich hier kan verjongen. De eerste vraag is reeds door de bosbouwers zelf beantwoord: de beuk presteert hier nog minder dan de eik (in economisch opzicht) en is of wordt overal, waar houtproductie het voornaamste doel van het bosbedrijf is, zoveel mogelijk door naaldhoutsoorten vervangen.

Ook op droge kalkgronden komen echter beukenbossen voor, die in dit opzicht weinig waarde hebben, zodat de houtkwaliteit niets zegt over de „natuurlijkheid” van het beukenbos. Wat de verjonging van zuivere beukenbossen op zure gronden betreft: deze is inderdaad onvoldoende, meestal zelfs vrijwel afwezig, en er is alle reden om aan te nemen, dat in overoud beukenbos eerst een aantal oude bomen moeten sneuvelen (omwaaien) en plaats maken voor een „kaalkap”-vegetatie, waarin zeer spoedig houtige gewassen als berken, ratelpopulier, eventueel ook waterwilg en bergvlier opkomen, voordat (wellicht via een generatie van eikenbos) de beuk opnieuw op de voorgrond kan treden. Dit zou betekenen, dat hier een „cyclische” successie optreedt, waarbij van een eigenlijke climaxtoestand geen sprake is, hoewel van de verschillende stadia van deze successie het beukenstadium toch wel het langste zal duren.

Van veel belang is in dit verband het zorgvuldige oecologische onderzoek van KØIE (1951) in Denemarken. Deze onderzocht o.a. het gehalte aan fijne bestanddelen (deeltjes van $< 0,02$ mm diam.) van de grond met betrekking tot de daarop levende bosvegetatie. Hij vond, dat de beuk nauwelijks tot bosvorming kwam bij een slibgehalte van $< 8\%$. Bij een hoger slibgehalte nam het concurrerend vermogen van de beuk t.o.v. de eik toe. Tussen 14 en 20% slibgehalte zijn andere factoren (menselijke invloed en lokaal klimaat) beslissend voor de dominantie van de beuk; m.a.w. als deze andere factoren daarvoor gunstig zijn, gaat de beuk de eik overheersen. Hoewel men deze voor Denemarken geldende gegevens natuurlijk niet zonder meer tot andere gebieden mag extrapoleren, is hierin toch wel een aanwijzing gelegen, dat vermoedelijk ook elders in West-Europa de beuk op zuivere of bijna zuivere kwartszandgronden niet tot dominantie kan geraken, maar wel b.v. op leemhoudend zand en Veluwe-löss.

Uit het zorgvuldige onderzoek door PASSARGE (1953) van het semi-aride Noord-Midden-Duitsland blijkt echter, dat de beuk daar thans in het *Querceto-Betuletum* geen rol van betekenis speelt. Hoewel deze gegevens nog te gering in aantal zijn om een zekere conclusie te wettigen, krijgt men toch de indruk, dat ook op de arme gronden in het *Querceto-Betuletum* (in ruime zin), de beuk in heuvelland en laagvlakte afdaalt in het atlantische gebied, terwijl hij in het drogere en meer continentale gebied zich meer houdt aan de vochtiger en koelere montane zone.

Een nieuw en verrassend licht is op dit verschijnsel geworpen door FIRBAS (1952) en PASSARGE (1953). Palynologisch onderzoek leert, dat in Midden-Europa het „*Quercetum mixtum*” is gevolgd door een toeneming van de beuk. Niettemin is in dezelfde laagvlakte, waarin dit geldt, het aandeel van de beuk thans relatief gering, ook in de met het klimaat blijkbaar in evenwicht verkerende „natuurlijke” bossen. PASSARGE merkt nu op, dat de huidige zwaartepunten van de verbreiding van de beuk een opvallende binding vertonen aan relatief grote boscomplexen. Men stelt van bosrand naar boskern steeds een zonerings vast, die blijkbaar onafhankelijk is van primaire edafische factoren:

Corylus- en *Tilia*-rijk *Querceto-Carpinetum*, daarbinnen *Fagus*-rijk *Querceto-Carpinetum*, dan eerst *Fagus*-dominantie. PASSARGE concludeert hieruit, dat klaarblijkelijk het kunstmatig continentale klimaat van de cultuursteppe oorzaak is van het terugwijken van de beuk in de kern der grote boscomplexen met hun meer subatlantisch mesoklimaat. FIRBAS komt tot een dergelijke conclusie, ook op grond van het feit, dat een recent afnemen van de beuk in het pollenspectrum gepaard ging met een toeneming van eik, berk en graanbouw. FIRBAS schrijft dan ook de grote uitbreiding der eiken-berkenbossen voor een belangrijk deel aan menselijke invloed toe en denkt daarbij aan een, gedeeltelijk irreversibele, bodemverarming. Het *Querceto-Betuletum* zou dus ten dele een „anthropoclimax” zijn (term van TÜXEN & DIEMONT, 1936).

In dit verband is het dus van veel belang vast te stellen, dat de natuurlijke successie in het *Querceto-Betuletum* van het Forêt de Fontainebleau ten dele eveneens leidt tot een dominantie van de beuk. Dit geldt vooral voor de koelere en vochtiger noordhellingen en voorts voor de vlakke terreinen met een iets rijkere grond, in zoverre zij binnen de reservaten zijn gelegen. Daarentegen is geen enkele beuk te vinden in die tot het *Querceto-Betuletum* te rekenen gebieden, die periodiek in brand gestoken worden: de beuk verdraagt dit niet.

Indien wij thans de conclusies willen trekken uit de voorgaande beschouwingen, kan dit het best geschieden in termen van de plantensociologische systematiek, waarbij zich dan tevens de gelegenheid voordoet, de door VANDENBERGHEEN aangegeven lijnen iets verder uit te werken. Het noemen van kensoorten (in het volgende aangegeven met K), d.w.z. soorten, die voor een bepaalde vegetatie-eenheid een uitgesproken voorkeur hebben, is daarbij nog slechts een eerste stap. Indien men voldoende kritisch te werk gaat, blijken nl. deze kensoorten vaak klein in aantal te zijn – sommige van de hier te noemen eenheden hebben zelfs in het geheel geen kensoorten. Soms zijn er wel een aantal soorten, die toch in de betreffende vegetatie-eenheid opvallend talrijk zijn, en er dus, ook al komen ze elders nog regelmatig voor, hun optimum hebben. Daarnaast is het echter onontbeerlijk voor een beschrijving van diverse eenheden, die soorten te noemen, welke (zonder kensoorten te zijn of ook maar hun optimum in een daarvan te hebben) het mogelijk maken, deze eenheden van elkaar te onderscheiden. Men noemt dit differentiërende soorten (D), en men dient er steeds bij te vermelden, ten opzichte waarvan zij „differentiërend” zijn: zij hebben een relatieve uitgesproken voorkeur, doch hun gedrag buiten de twee ter sprake zijnde eenheden wordt geheel buiten beschouwing gelaten.

In de eerste plaats moet dan gezegd worden, dat er niet één bepaalde vegetatie-eenheid is, waarvan de beuk als kensoort beschouwd kan worden. De variatie in klimaat en vooral in bodem, die hij verdraagt, en het aantal plantensoorten en combinaties daarvan, waarmee hij samen kan voorkomen, is zo groot, dat een dergelijke „beukeneenheid” een te onsamenvattend

geheel zou worden. Beukenbossen kunnen behoren tot de klasse der *Querceto-Piceetea* (bossen der armere gronden), tot die der *Querceto-Fagetea* (bossen der rijkere gronden) en zelfs tot die der *Quercetea pubescentis* (submediterrane bossen, zie BRAUN-BLANQUET, ROUSSINE et NÈGRE, 1951). Omgekeerd wordt ook het „*Fagion sylvaticae*”, waarin de beuk zijn optimum heeft, niet geheel door deze boom beheerst; er zijn allerlei bossen, waarin de boomlaag voornamelijk bestaat uit andere soorten, b.v. *Acer pseudo-platanus* en *Fraxinus excelsior*, en die op grond van hun verwante samenstelling toch tot dit *Fagion* gerekend moeten worden.

Hoewel wij dus van mening zijn, dat dominantie van *Fagus sylvatica*, evenmin trouwens als die van *Abies alba* of *Pinus sylvestris*, aanleiding mag zijn tot het opstellen van hogere vegetatie-eenheden – met voorbijzien van de overige componenten van de bosvegetatie – heeft deze dominantie wel vaak een zeer duidelijke invloed op de ondergroei. Dit heeft tot gevolg, dat b.v. een eiken-haagbeukenbos, waarin de beuk tot dominantie zou komen onder invloed van de meerdere schaduw en de andere aard van het strooisel zodanig van samenstelling zou kunnen veranderen, dat van een andere associatie gesproken moet worden.

Indien wij de klasse *Quercetea pubescentis* verder buiten beschouwing laten, komt de beuk dus voor in de klassen *Querceto-Fagetea* en *Querceto-Piceetea*. Zoals reeds besproken, speelt in de verschillende orden der eerstgenoemde klasse de beuk slechts een belangrijke rol in één orde, welke daarom dan ook de naam *Fagetalia* draagt. Ook in de tweede klasse is er slechts één orde, waarin de beuk op de voorgrond kan treden: de *Quercetalia roboris-petraeae*. Wij dienen dus deze beide orden aan een nadere beschouwing te onderwerpen, en hierbij speciaal te letten op de beuk.

De orde *Fagetalia* zouden wij als volgt willen onderverdelen:

orde	onder-orden	verbonden
		in West-, Centraal-, Zuid- en Oost-Europa waarsch. verschillende verbonden, bovendien een of meer verbonden van zuivere of gemengde <i>Abies</i> -bossen.
Fagetalia	— Acereto-Fagetalia	
	— Querceto-Fagetalia	— Querceto-Fagion
		— Carpinion

In de rij van kensoorten van deze orde zijn er verscheidene, die soms wel zijn beschouwd als soorten van het „*Fagion*”, doch die door hun voorkomen in de laagvlakte of het heuvelland niet als kenmerkend voor de onderorde *Acereto-Fagetalia* beschouwd kunnen worden (v.b. *Ulmus glabra*, *Sanicula europaea*, *Asperula odorata*, *Neottia nidus-avis*, *Daphne mezereum*, *Lathyrus vernus*, *Dentaria bulbifera*, *Actaea spicata* en zelfs *Elymus europaeus*). Enkele andere kunnen

zelfs niet als *Fagetalia*-kensoorten gehandhaafd blijven door hun overvloedig voorkomen in sommige bossen der alluviale gronden (*Populetales*), b.v. *Acer pseudo-platanus*, *Mercurialis perennis*, *Euphorbia amygdaloides* – deze zijn dus klasse-kensoorten. Ten einde het verschil tussen deze beide orden aan te geven, zijn ook een reeks differentiërende soorten der *Fagetalia* t.o.v. de *Populetales* aangegeven. Voor de onderscheiding van *Fagetalia* en *Prunetalia* geeft de structuur van de vegetatie en de samenstelling van de struiklaag in twijfelgevallen de doorslag, zodat het noemen van differentiërende soorten hier minder noodzakelijk was.

I. FAGETALIA

K: <i>Actaea spicata</i>	D t.o.v. <i>Populetales</i> :
<i>Anemone hepatica</i>	<i>Bromus benekenii</i>
<i>Asarum europaeum</i>	<i>Carex flacca</i>
<i>Asperula odorata</i>	<i>Convallaria majalis</i>
<i>Carex digitata</i>	<i>Digitalis purpurea</i>
„ <i>sylvatica</i>	<i>Dryopteris austriaca</i>
<i>Daphne mezereum</i>	„ <i>linnaeana</i>
<i>Dentaria bulbifera</i>	„ <i>oreopteris</i>
<i>Dryopteris filix-mas</i>	„ <i>phegopteris</i>
<i>Elymus europaeus</i>	„ <i>robertiana</i>
<i>Euphorbia dulcis</i>	<i>Fagus sylvatica</i>
<i>Lathyrus vernus</i>	<i>Helleborus foetidus</i>
<i>Milium effusum</i>	<i>Hieracium murorum</i>
<i>Neottia nidus-avis</i>	„ <i>lachenalii</i>
<i>Phyteuma spicatum</i>	<i>Ilex aquifolium</i>
<i>Poa nemoralis</i>	<i>Luzula luzuloides</i>
<i>Polygonatum multiflorum</i>	„ <i>pilosa</i>
<i>Pulmonaria officinalis</i>	„ <i>sylvatica</i>
<i>Ranunculus nemorosus</i>	<i>Majanthemum bifolium</i>
<i>Sanicula europaea</i>	<i>Mycelis muralis</i>
<i>Taxus baccata</i>	<i>Oxalis acetosella</i>
<i>Ulmus glabra</i>	<i>Poa chaixii</i>
<i>Viola reichenbachiana</i>	<i>Solidago virgaurea</i>
	<i>Vaccinium myrtillus</i>

De kensoorten van de *Acereto-Fagetalia* zijn soorten van de montane gordel. De differentiërende soorten komen gewoonlijk evenmin als deze in de laagvlakte en het heuvelland voor, doch sommige stijgen nog hoger en komen daar b.v. ook in de naaldhoutgordel van de subalpine zone voor, b.v. *Picea abies*, *Rosa pendulina*, *Lonicera nigra*, *Veronica latifolia*. Enkele, hier als D-soorten genoemd, worden gewoonlijk als K-soorten van de montane beukenbossen beschouwd, doch komen ook voor in de klasse der bossen van de armere gronden, b.v. *Abies alba*, *Galium rotundifolium* en *Prenanthes purpurea*.



Abieto-Fagetum op de Weissenstein (Zwitserse Jura): natuurlijke menging van *Fagus* en *Abies alba* op ± 1200 m hoogte. Bodem: kalkgesteente. Foto Ir. H. DOING KRAFT.

Aruncus sylvester is wel een montane soort, doch komt ook voor in beekbegeleidende bossen, die tot de orde *Populetales* horen (TÜXEN, 1957). Wel is het zo, dat deze laatste orde zijn optimum uitgesproken in de laagvlakte heeft, en dat in de bergen associaties uit deze orde nog slechts in smalle stroken langs grotere beken en rivieren voorkomen. Vele *Populetales*- en *Alno-Ulmion*-soorten mengen zich in de montane zone met de *Fagetalia*-soorten op vochtige plaatsen, kleine waterloopjes e.d. in het bos. Ook de heggen en struwelen der *Prunetalia* nemen een veel geringere plaats in in het berglandschap dan in de lagere regionen. De montane zone is ten gevolge van het koele, neerslagen nevelrijke (wolkenvorming op 600–1200 m!) klimaat, met een gewoonlijk niet zeer lange, doch betrouwbare periode van sneeuw-

bedekking in de winter een op zich zelf staand geografisch gebied, met niet alleen een eigen reeks „endemische” soorten, doch waar de soorten, die ook in het laagland voorkomen, zich anders dan daar gedragen, wat weer een enigszins verschillende opzet van het systeem van plantengedenschappen rechtvaardigt.

II. ACERETO-FAGETALIA

K: *Aconitum vulparia*
Centaurea montana
Dentaria digitata
 „ *enneaphyllos*
 „ *pinnata*
Festuca altissima
Lilium martagon
Lonicera alpigena
Polystichum lobatum
 optimaal:
Acer pseudo-platanus

D t.o.v. *Querceto-Fagetalia*:
Abies alba
Aconitum lycoctonum
 „ *napellus*
Adenostyles glabra
Aruncus sylvester
Calamagrostis arundinacea
Chaerophyllum hirsutum
Cystopteris filix-fragilis
Galium rotundifolium
Gentiana asclepiadea

Mercurialis perennis
Ulmus glabra

Geranium sylvaticum
Lonicera nigra
Petasites albus
Picea abies
Polygonatum verticillatum
Prenanthes purpurea
Ranunculus aconitifolius
Rosa pendulina
Rubus saxatilis
Senecio nemorensis
Veronica latifolia

De ken- en differentiërende soorten van de onderorde *Querceto-Fagetalia* zijn soorten van de laagvlakte en het heuvelland. De kensoorten zijn gedeeltelijk bekend als soorten van het *Carpinion*, gedeeltelijk juist als soorten van het „*Fagion*”, doch komen in werkelijkheid zowel in eiken-haagbeukenbossen als in beukenbossen voor. Van de differentiërende soorten staan sommige (vooral *Stellaria holostea*) eveneens als *Carpinion*-soorten te boek, doch komen (althans in Nederland) ook veel voor in de *Quercetalia roboris*. Voor andere is de reden, waarom zij niet onder de kensoorten opgenomen konden worden, te vinden in hun aanwezigheid in de *Populetalia*, terwijl een derde groep afkomstig is uit de *Prunetalia*.

III. QUERCETO-FAGETALIA

K: Carex pilosa
Cephalanthera alba
 „ rubra
Dactylis aschersoniana
Epipactis microphylla
Galium sylvaticum
Melica uniflora
Rosa arvensis
Vinca minor

D t.o.v. *Acereto-Fagetalia*:
Acer campestre
Anemone ranunculoides
Campanula persicifolia
 „ trachelium
Carex brizoides
 „ montana
 „ umbrosa
Cornus sanguinea
Corydalis cava
Crataegus oxyacantha
Doronicum pardalianches
Festuca heterophylla
Gagea sylvatica
Hypericum montanum
Ilex aquifolium
Impatiens parviflora
Ligustrum vulgare
Lonicera periclymenum

Luzula forsteri
 „ pilosa
 Melittis melissophyllum
 Quercus petraea
 „ robur
 Ranunculus auricomus
 „ ficaria
 „ lanuginosus
 Sorbus torminalis
 Stellaria holostea
 Tamus communis
 Viburnum opulus
 Viola riviniana

Tenslotte nog de verdeling der *Querceto-Fagetalia* in twee verbonden. Hoewel de beukenbossen in de laagvlakte en het heuvelland geen eigen kensoorten hebben, gaat het toch niet aan, deze bossen zonder meer tot de associatie *Querceto-Carpinetum* te rekenen. Het blijkt bij nader inzien ook, dat een kleine reeks van soorten althans een duidelijk optimum hebben in deze bossen (*Melica uniflora* die vaak in de kruidlaag vrijwel de alleenheerschappij veroverft, *Cephalanthera*-soorten enz.), en dat de eigenlijke kensoorten van het *Carpinion* hier sterk op de achtergrond treden (*Carpinus betulus* enz.). Wij zouden daarom willen voorstellen, tegenover het *Carpinion* een verbond *Querceto-Fagion* te onderscheiden, waartoe wij dan o.a. willen rekenen de associaties *Melico-Fagetum*, *Cariceto-Fagetum*, *Cephalanthero-Fagetum*, *Carpineto-Fagetum*, *Taxeto-Fagetum* (ten dele), *Acereto-Fraxinetum* (voor zover niet tot het *Alno-Ulmion* behorend, d.i. het *Carici-Aceretum* van OBERDORFER), en een gedeelte van de onder namen als „*Fagetum sylvaticae*”, „*Fagetum calcareum*”, „*Fagetum boreoatlanticum*” e.d. en de als „*Querceto-Carpinetum elymetosum*” en „*dryopteridetosum*” beschreven bossen. Het door TÜXEN in 1955 onderscheiden „*Cephalanthero-Fagion*” is dus slechts een onderdeel hiervan. Ook hier zijn er groepen van goede wederkerige differentiërende soorten; die van het *Querceto-Fagion* t.o.v. het *Carpinion* vormen de verbindingsschakel van de laaglandbeukenbossen met die uit de montane zone (*Acereto-Fagetalia*), die met tegenovergestelde betekenis wijzen op verwantschap van het *Carpinion* met het *Quercion roboris* (bossen der armere gronden in het laagland) of met het *Alno-Ulmion* (idem op alluviale gronden).

IV. QUERCETO-FAGION

K: geen	D t.o.v. <i>Carpinion</i> :
optimaal:	dominantie van <i>Fagus sylvatica</i>
<i>Cephalanthera alba</i>	
„ longifolia	„ oreopteris
„ rubra	<i>Dryopteris linnaeana</i>

Daphne mezereum
 Dentaria bulbifera
 Epipactis microphylla
 Melica uniflora
 Neottia nidus-avis
 Taxus baccata

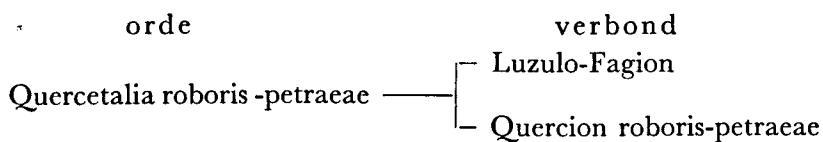
Dryopteris phegopteris
 „ robertiana
 Elymus europaeus
 Lathyrus niger
 „ vernus
 Sambucus racemosa
 Senecio fuchsii

V. CARPINION

K: Carpinus betulus
 Lathraea squamaria
 Melampyrum nemorosum
 Ornithogalum pyrenaicum
 Phyteuma nigrum
 Potentilla sterilis
 Prunus avium
 Tilia cordata

D t.o.v. *Querceto-Fagion*:
 Adoxa moschatellina
 Betonica officinalis
 Betula verrucosa
 Gagea spathacea
 Listera ovata
 Malus sylvestris
 Primula vulgaris
 Rubus div. spec.
 Scilla non-scripta
 Ulmus carpiniifolia

Op dezelfde wijze als de bossen der rijkere gronden dienen thans die der armere (tot podzolering neigende) gronden besproken te worden. In het hooggebergte (de sub-alpine zone), het boreale en het continentale gebied en op hoogveenterreinen bestaan deze uit naaldbossen of bossen van voornamelijk *Betula*- en *Salix*-soorten, zodat deze wegens het geheel of practisch geheel ontbreken van de beuk hier niet besproken behoeven te worden. In aanmerking komt daarom slechts het volgende onderdeel van het systeem:



De montane *Abies*-bossen der armere gronden kunnen samengevat worden in het verbond *Abieto-Piceion*, naar onze mening te rekenen tot de orde *Vaccinio-Piceetalia*. Behalve door middel van zijn (geringe) aantal kensoorten is de orde *Quercetalia roboris* te onderscheiden van de genoemde naald- en berkenbossen door een aantal differentiërende soorten. De meeste van de hier genoemde komen ook voor in de *Fagetalia* of hebben daar zelfs hun optimum. Het verschil met de bossen der rijkere gronden is echter zo duidelijk, dat het noemen van differentiërende soorten t.o.v. deze nauwelijks nodig is. De voornaamste zijn *Deschampsia flexuosa*, *Vaccinium myrtillus*, *Melampyrum*

pratense, *Sorbus aucuparia* en een aantal mossen (alle vermeldingen van mossen zijn overigens in dit artikel achterwege gelaten wegens het ontbreken van voldoende gegevens hierover in de meeste publikaties). Deze soorten wijzen op verwantschap der *Quercetalia* met de reeds meermalen genoemde andere bossen der armere gronden.

VI. QUERCETALIA ROBORIS-PETRAEAE

K: <i>Castanea sativa</i>	D t.o.v. rest <i>Querceto-Piceetea</i> :
<i>Hieracium lachenalii</i>	<i>Carex ovalis</i>
„ <i>umbellatum</i>	„ <i>umbrosa</i>
<i>Lathyrus montanus</i>	<i>Convallaria majalis</i>
<i>Pteridium aquilinum</i>	<i>Digitalis purpurea</i>
	<i>Fagus sylvatica</i>
	<i>Ilex aquifolium</i>
	<i>Poa nemoralis</i>
	<i>Quercus petraea</i>
	<i>Viola riviniana</i>

Aangezien het aantal variatie-mogelijkheden van vegetatietypen op de armere gronden doorgaans geringer is dan op de rijkere gronden, kan de verdere indeling van deze orde vrij eenvoudig zijn. Een onderscheiden van onderorden is niet nodig, en van de twee verbonden heeft die der montane zone, het *Luzulo-Fagion*, eigenlijk geen enkele kensoort (afgezien wellicht van één, door TÜXEN genoemde, mossoort). Ook hier treden echter ten gevolge van het feit, dat de beuk a.h.w. een geheel eigen milieu schept, in de ondergroei een aantal verschuivingen op, die maken dat sommige soorten, die ook in het (eventueel als successiestadium voorafgegane) eikenbos reeds voorkwamen, hier toch een duidelijk optimum hebben (*Luzula luzuloides* enz.). De differentiërende soorten van het *Luzulo-Fagion* t.o.v. het *Quercion* zijn montane of montaan-subalpine soorten, die grotendeels eveneens in de *Acereto-Fagetalia* voorkomen, doch niet beperkt zijn tot de rijkere gronden. Hier tegenover staan bij het *Quercion* een lange rij van soorten, welke òf tot de laagvlakte beperkt zijn, òf het speciale beuken-milieu (waarschijnlijk vooral de dichte schaduw) niet verdragen, en gedeeltelijk ook voorkomen in heide-achtige terreinen of in de dennenbossen op zandbodem in meer continentale klimaten dan het onze.

VII. LUZULO-FAGION

K: geen	D t.o.v. <i>Quercion roboris-petraeae</i> :
Optimaal:	dominantie van <i>Fagus sylvatica</i>
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	<i>Abies alba</i>
<i>Carex pallescens</i>	<i>Dryopteris linnaeana</i>

Carex umbrosa
Festuca heterophylla
Luzula luzuloides

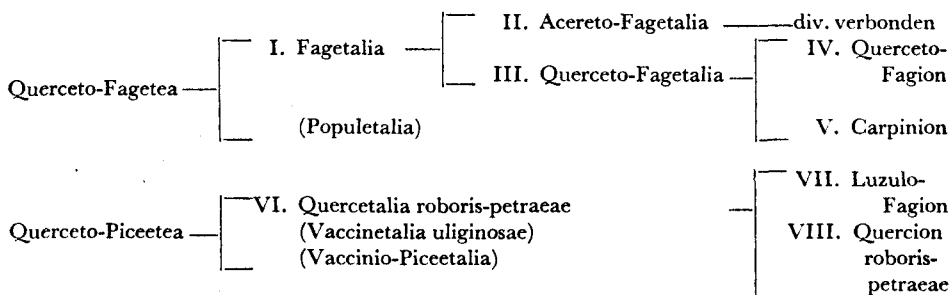
Dryopteris oreopteris
„ phegopteris
„ robertiana
Festuca altissima
Galium sylvaticum
Mycelis muralis
Picea abies
Poa chaixii
Polygonatum verticillatum
Prenanthes purpurea
Sambucus racemosa

VIII. QUERCION ROBORIS-PETRAEAE

K: Hieracium laevigatum
„ praecox
Holcus mollis
Lonicera periclymenum (opt.)
Rubus spec.
Teucrium scorodonia

D t.o.v. *Luzulo-Fagion*:
Betonica officinalis
Betula pubescens
„ verrucosa
Calluna vulgaris
Carex arenaria
Carpinus betulus
Festuca ovina
Frangula alnus
Galium hercynicum
Genista pilosa
Hieracium sabaudum
Lysimachia vulgaris
Malus sylvestris
Mespilus germanica
Molinia caerulea
Monotropa hypopitys
Pinus sylvestris
Poa pratensis
Polypodium vulgare
Populus tremula
Potentilla erecta
Quercus robur
Rumex acetosella
Sarothamnus scoparius
Scilla non-scripta
Stellaria holostea
Trientalis europaea
Viola canina

Een systematische groepering der hier besproken vegetatie-eenheden ziet er dus als volgt uit (tussen haakjes de eenheden, waarin de beuk geen rol van betekenis speelt):



Hoewel in het door ons voorgestelde systeem getracht is, dominantie van de beuk in de boomlaag zoveel mogelijk te betrekken in de criteria ter onderscheiding der verschillende eenheden (zij het dan eerst op het niveau der verbonden i.p.v. klassen en orden, zoals veelal gebruikelijk), blijven er toch nog enkele restricties gelden. Zoals er eikenhaag-beukenbossen (*Carpinion*) en eiken-berkenbossen (*Quercion roboris*) bestaan, waarin de beuk toch domineert, treft men ook een enkele maal eikenbossen aan in de montane zone, *Abies*-bossen in het heuvelland enz., die met het genoemde principe in strijd zijn. Voor de bepaling van de systematische plaats van dergelijke bossen dient men dan toch weer terug te grijpen (zoals reeds eerder betoogd) op de totale floristische samenstelling ervan, en kan een kenmerk als dominantie van één soort geen bevredigende oplossing geven voor alle systematische problemen, die zich voordoen.

In een aanzienlijk gedeelte van het areaal van het *Querceto-Carpinetum* en van het *Quercion roboris-petraeae* vormen beukenbossen de eigenlijke climax-vegetatie. Wat het klimaat betreft, is de laagvlakte in het oosten en zuid-oosten van Midden-Europa te continentaal, zowel voor de beuk als voor de eiken-berkenbossen, terwijl de eiken-haagbeukenbossen hier juist hun optimale ontwikkeling bereiken. In de vlakte van West-Europa wordt de heerschappij van de beuk van nature vooral beperkt door bodemkundige factoren. Op de allerarmste gronden, vooral op grof zand, groeit de beuk zeer slecht, en vindt men eiken-berkenbossen waarin de beuk nooit een grote rol heeft gespeeld.

Afgezien daarvan wordt het voorkomen van beukenbossen vooral beperkt door „koude”, natte bodems, en doordat de beuk een uitgesproken climax-soort is. Op de grondwaterbodems van de *Alnetea glutinosae*, de *Populetales* en de vochtige vormen van het *Quercion roboris-petraeae* ontbreekt de beuk daardoor bijna geheel. Doch ook in het *Carpinion* van het West-Europese heuvelland komen slecht-doorlatende gronden en sterk waterhoudende kleigronden voor (b.v. verweerde lei- en mergelgesteenten), waar eik en es de voornaamste bomen zijn, en de beuk geen vaste voet kan krijgen. De vochtvoor-

ziening dient echter ook weer niet al te slecht te zijn, zodat vooral op de zuurdere, ondiepe rotsbodems en op steile zuidhellingen tot vrij hoog in de bergen de beuk eveneens door de eik vervangen wordt. In het laatste geval is het lokale klimaat van grote invloed. Bij het naderen van het submediterrane gebied (b.v. in Midden-Frankrijk) gaat op de drogere gronden de klimaatsfactor zomerdroogte weer een rol spelen, die minder gunstig is voor de beuk. Hier ligt het zwaartepunt van de ontwikkeling der eiken-berkenbossen. In Nederland, met zijn koel klimaat, dat zowel uitgesproken maritieme als continentale trekken mist en daardoor veel gemeen heeft met het montane gebied, ontbreekt weliswaar het echte *Fagion* (*Acereto-Fagetalia*) – ook in de hoogste delen – doch zou de beuk in een niet door de mens beïnvloede vegetatie overal, waar de bodem geschikt is daartoe, een zeer grote rol spelen. Terwijl de eiken-berkenbossen reeds niet meer optimaal ontwikkeld zijn, is dit met de eiken-haagbeukenbossen in nog veel mindere mate het geval, en is tenslotte de continentale *Pinus sylvestris* wel inheems, doch als oorspronkelijk inheemse soort zeldzaam. Nederland is een ontmoetingspunt van velerlei vegetatietypen, doch de meeste daarvan vertonen hun meest karakteristieke trekken elders. Vandaar de grote reislust der Nederlandse vegetatiekundigen.

Wageningen,
Laboratorium voor Plantensystema-
tiek en -geografie der Landbouw-
hogeschool.

Bilthoven,
Rijksinstituut voor Veldbiologisch
Onderzoek ten behoeve van het
Natuurbehoud.

ZUSAMMENFASSUNG

DIE STELLUNG DER BUCHE IM WEST- UND MITTELEUROPAÏSCHEN WALD

Auf Grund der zitierten Litteratur und eigener Erfahrung der beiden Autoren aus verschiedenen Ländern West- und Mittel-Europas wurde ein Bild entworfen von der Rolle der Buche (*Fagus sylvatica*) im natürlichen Waldbild dieses Gebietes, mit besonderer Berücksichtigung des menschlichen Einflusses, der Ergebnisse der Pollenanalyse und von Sukzessionsstudien.

Klimatologisch sind Buchenwälder hauptsächlich beschränkt auf Gebiete mit feuchten, kühlen Sommern und milden, mässig schneereichen Wintern. Obwohl sie optimal entwickelt sind im montanen Gürtel des subatlantischen Gebietes, fehlen sie doch nicht im submediterranen und kontinentalen Gebiet Europas (oft beschränkt auf Nordhänge) und in der Ebene (z.B. in Nordfrankreich, Belgien, den Niederlanden, Schleswig-Holstein, Dänemark, Schweden und den baltischen Ländern). In Ost- und Mittelfrankreich und im schweizer Jura wird dagegen die heutige obere Waldgrenze an vielen Stellen durch Buchenwälder oder -mischwälder gebildet.

Die Buche stellt (im Widerspruch mit anderen, viel gehörten Auffassungen) keine besonders hohen Ansprüche an den Boden. Nur an ausgesprochen nassen Böden (durch Grundwasser oder Überschwemmungen) ist sie nicht am Platze. An Stellen mit mässig hohem Grundwasserstand kann sie meistens schon recht gut wachsen, ist aber durch die flache Bewurzelung dann sehr sturmgefährdet. Auf harten Felsböden und auf saurem, grobkörnigem Kwartsand wächst sie sehr schlecht und ist ihr Anteil an der Baumschicht meistens auch gering. Auf „kalten“, tonigen, schwer durchlässigen Verwitterungsböden ist die Buche der Konkurrenz von Eiche, Esche, Ahorn und ihrem Unterwuchs nicht gewachsen, genau so wie sie in der hochmontanen Region der Weissstanne weichen muss an derartigen Stellen.

Auf allen übrigen Böden ist die Buche überall, wo das Klima ihr zusagt – wobei steile Südhänge oft ungünstige, und die Kerne grosser Waldgebiete günstige Ausnahmen gegen die Umgebung bilden – Klimaxbaumart. Durch vielerlei Ursachen verkehren aber die heutigen Wälder nicht im Klimaxzustand. Die Resultate der Pollenanalyse zeigen vielerorts einen Zusammenhang zwischen Rückgang der Buche und Zunahme des menschlichen Einflusses auf die Landschaft. Die Rolle der Buche in den heutigen natürlichen Wäldern wäre beträchtlich grösser als mit ihrem Anteil in den tatsächlich vorhandenen Wäldern übereinkommt, trotz vereinzelter Anpflanzungen von Buchenforsten an dafür nicht geeigneten Stellen. Die spontane Umwandlung der Eichenwälder in Buchenwald innerhalb von 100 Jahren in den Waldschutzgebieten von Fontainebleau (und ausschliesslich innerhalb der geschützten Gelände, wo keine waldbaulichen Eingriffe stattfanden) ist hierfür ein wichtiger Hinweis.

Pflanzensoziologisch bedeutet diese Betrachtungsweise, dass die Buche so gut wie fehlt in der Klasse *Alnetea glutinosae* und in der Ordnung *Populetales albae*. Auch wenn man ihr Vorkommen in den *Quercetalia pubescentis* nicht mit in Betracht zieht, hat sie soziologisch, geographisch und ökologisch aber eine so weite Verbreitung, dass sie nicht als Kennart einer bestimmten Einheit gewertet werden kann. Die Laubwälder auf den mineralreicheren Verwitterungsböden des Montangürtels – gewöhnlich angedeutet als „*Fagion sylvaticae*“ – bilden eine Einheit, welche sich deutlich unterscheidet von den damit übereinstimmenden Wäldern des Tief- und Hügellandes. Die ersteren (mit einer Reihe von vikariierenden Ausbildungsformen – wahrscheinlich Verbänden, – in den verschiedenen Gebirgsregionen Europas) möchten wir zusammenfassen in eine Unterordnung *Acereto-Fagetalia*, die letzteren in die Unterordnung *Querceto-Fagetalia*, mit den Verbänden *Carpinion* und *Querceto-Fagion* (wovon das *Cephalanthero-Fagion* wieder ein Unterverband wäre). Diese beiden Unterordnungen bilden dann zusammen die Ordnung *Fagetalia sylvaticae*.

Auch auf den mineralärmeren Böden kann man die Laubwälder des Montangürtels von denen im Tief- und Hügelland unterscheiden. Man findet hier im ersteren Gebiet das *Luzulo-Fagion*, im letzteren das *Quercion*

roboris-petraeae, wo, genau wie im *Carpinion*, die Buche noch eine wichtige Rolle spielen kann. Die Unterschiede in floristischer, struktureller, ökologischer und arealkundlicher Hinsicht zwischen *Luzulo-Fagion* und *Acereto-Fagetalia* einerseits, sind denen zwischen *Quercion roboris-petraeae* und *Querceto-Fagion* andererseits gleichwertig. Wir schliessen uns deshalb den Untersuchern an, welche das *Luzulo-Fagion* und das *Quercion roboris-petraeae* zusammenfügen zur Ordnung *Quercetalia roboris-petraeae*.

Das von uns befolgte System (siehe S. 239–247) soll ein erster Schritt sein zur Ausarbeitung der von VANDENBERGHEN (1957) geäusserten Gedanken.

In Holland fehlen die *Acereto-Fagetalia* und das *Luzulo-Fagion*. Für eine optimale Entwicklung des *Carpinion* ist das Klima nicht kontinental, für eine solche des *Quercion roboris-petraeae* nicht atlantisch genug. In beiden spielt heute die Buche bei uns nur eine sehr bescheidene Rolle, welche zweifelsohne im natürlichen Waldbild viel grösser wäre.

SUMMARY

THE POSITION OF THE BEECH IN THE NATIVE WOODLANDS OF W.- AND C.-EUROPE

The purpose of this study is an attempt to a reconstruction of the qualitative and quantitative part of the beech in the native woodlands of W.- and C.-Europe, as it would be when human influence could be eliminated. Some twenty years ago the general opinion issued in the statement that beech was a dominant climax tree in the *Fagetum* on calcareous soils in the mountain climate. The lower limit of this mountain belt descends from S to N from 1200 m on Corsica to 0 m at the Baltic coast. In the lowlands, the beechwoods considered to be a *Fagetum* were supposed to be limited to certain calcareous soils again; moreover, beech would be a dominant tree in some rather localized forms of *Querceto-Carpinetum*, whereas it would have no importance in the *Querceto-Betuletum* on poor soils. The *Fagetum* belonged to the alliance *Fagion*, the *Querceto-Carpinetum* to the alliance *Fraxino-Carpinion*; both were joined into the order *Fagetalia*. The *Querceto-Betuletum* had been assigned to the alliance *Quercion roboris-petraeae*, order *Quercetalia roboris-petraeae*.

In present time the view has changed. As to the mountain belt, a difference is made between the alliance *Luzulo-Fagion*, dealing with the beech communities on acid soils, and the alliance *Fagion*, beechwoods on neutral or basic soils. Though the author of the *Luzulo-Fagion*, TÜXEN, considers it to be an alliance of the *Fagetalia*, a number of W.- and C.-European vegetationists think it better to bring the *Luzulo-Fagion* into the order *Quercetalia roboris-petraeae*. The resemblance of the floristic assemblage of the former to that of the oak-birchwoods of the plain is obvious. Both *Fagion* and *Luzulo-Fagion* woodlands may be considered climax communities of the mountain belt.

Lowlands: Beechwoods may be considered climax communities in a major

part of the area of the *Querceto-Carpinetum* and the *Quercion roboris-petraeae*. The climate of the lowlands in the east and southeast of C.-Europe is too continental for beech, as it is for the oak-birch-woodlands; on the contrary, *Querceto-Carpinetum* reaches its very optimum of development here. In the W.-European lowlands the natural (original) predominance of beech has been limited mainly by edaphic factors. On the poorest soils, chiefly on coarse sand, the vitality of beech is very reduced; in the *Querceto-Betuletum* of this habitat beech never had an important part. On the other hand, the occurrence of beechwoods is limited by cold, wet soils, and by the fact that beech is a climax tree. For this reason beech is nearly absent on the soils logged by ground water in alder woods, willow forest and damp ashwoods (*Alnetea glutinosae* and *Populetalia albae*), and likewise in the moist forms of the *Quercion roboris-petraeae*. Moreover, beech is not a constant element in some habitats of the *Carpinion* in W.-European hills, viz. on impermeable, heavy, clayey soils, where oak and ash are the dominant trees. On the contrary, soils with rapid changes in their water content are unfavourable, e.g. acid, very shallow rock soils and steep southern slopes. Here, too, beech has been replaced by oak. In the latter case the local climate has a major influence. In the neighbourhood of the submediterranean area, e.g. in C.-France, summer drought on dry soils tends to be a limiting factor for beech. Here the oak-birchwoods are optimally developed. In the Netherlands the climate is cool; both typically maritime and typically continental features are absent; for that, the climate resembles the mountain one. Here the true *Fagion* of the mountain belt is wanting, but beech would be a major tree on all proper soils, as far as human influence would be excluded.

In the new vegetation system, the order *Fagetalia* has been divided into a sub-order *Acereto-Fagetalia* of the mountain belt (*Fagion* in a proper sense) and a sub-order *Querceto-Fagetalia* of the lowlands. The latter, again, falls into the alliances *Carpinion* and *Querceto-Fagion*. The *Carpinion* includes those woodlands of the late *Fraxino-Carpinion* which thrive on mature soils, whereas the woodland communities on immature, young, alluvial and colluvial soils have been brought to the alliance *Alno-Ulmion* (order *Populetalia albae*). The *Querceto-Fagion* includes all native beechwoods of the lowlands on rich soils.

LITERATUUR

- ADRIANI, M. J.: Synoekologische Beiträge zur Frage der Bedeutung von *Fagus sylvatica* in einigen niederländischen Waldassoziationen. Mitteil. d. flor.-soz. Arb. gem. i. Niedersachsen, H. 3, 1937.
- AICHINGER, E.: Die Rotbuchenwälder als Waldentwicklungstypen. Angewandte Pflanzensoziologie, H. 5, Wien 1952.
- BRAUN-BLANQUET, J., N. ROUSSINE et R. NÈGRE: Les groupements végétaux de la France méditerranéenne. Montpellier 1951.
- BRETON, R.: Recherches phytosociologiques dans la région de Dijon. Diss. Dijon, Paris 1957.
- BROWN, J. M. B.: Studies on British Beechwoods. London 1953.

- BURRICHTER, E.: Die Wälder des Messtischblattes Iburg, Teutoburger Wald. Abhandl. a.d. Landesmuseum f. Naturk. z. Münster, 15, 3, 1953.
- DIEMONT, W. H.: Zur Soziologie und Synoekologie der Buchen- und Buchenmischwälder der nordwestdeutschen Mittelgebirge. Mitteil. d. flor.-soz. Arb.gem. i. Niedersachsen, H. 4, 1938.
- DOING KRAFT, H.: Over de invloed van de mens op de plantengroei. De Levende Natuur 58, 6-7, 1955.
- DOING KRAFT, H.: De natuurlijke standplaats van *Cornus mas* L.. Jaarb. Ned. Dendrolog. Ver. over 1954 en 1955; 1957.
- DURIN, L.: Aperçu général sur la flore du massif forestier de Mormal. Bull. de la Soc. de bot. du Nord de la France, t. 4, 1951.
- EDLIN, H. L.: Trees, Woods and Man. London 1956.
- EGGLER, J.: Mittelsteirische Rotbuchenwälder. Mitt. des Naturwiss. Vereines für Steiermark 83, 1953.
- ELLENBERG, H.: Über Zusammensetzung, Standort und Stoffproduktion bodenfeuchter Eichen- und Buchenmischwaldgesellschaften Nordwestdeutschlands. Mitteil. d. flor.-soz. Arb. gem. i. Niedersachsen, H. 5, 1939.
- ETTER, H.: Pflanzensoziologische und bodenkundliche Studien an schweizerischen Laubwäldern. Mitt. d. schweiz. Anstalt f. d. forst. Versuchswesen, 23, 1, 1943.
- FEUCHT, O.: Die Bäume und Sträucher unseres Waldes. Stuttgart 1916.
- FIRBAS, F.: Waldgeschichte Mitteleuropas. Jena 1949-1952.
- FIRBAS, F.: Über einige Beziehungen der jüngeren Waldgeschichte zur Pflanzensoziologie, vornehmlich in Deutschland. Vegetatio V-VI, 1954.
- FLON, H.: Les réserves artistiques et biologiques. Dans: Fontainebleau. Notices botaniques et itinéraires commentés publiés à l'occasion du 8me Congrès Internat. de Botanique. Paris 1954.
- HEGI, G.: Illustrierte Flora von Mitteleuropa.
- HORVÁT, I.: Biljnoscijoloska istrazivanja suma u Hrvatskoj (Pflanzensoziologische Walduntersuchungen in Kroatien). Ann. experim. Forest. 6, Zagreb 1938.
- HORVÁT, I.: Les associations forestières en Yougoslavie. Inst. za šum. istraz. Zagreb 1950.
- HORVÁT, J.: Die Tannenwälder Kroatiens im pflanzensoziologischen und forstlichen Zusammenhang. Schweiz. Zeitschr. f. Forstwesen, 108, nr. 10/11, 1957.
- IABLOKOFF, A. KH.: Un carrefour biogéographique: le massif de Fontainebleau. Ecologie des réserves. Paris 1953.
- ISSLER, E.: Vegetationskunde der Vogesen. Pflanzensoziologie 5, Jena 1942.
- JOVANOVIĆ, B.: Quercetum montanum et Fageto-Muscetum. Recueil des travaux de l'Acad. Serbe des Sciences 29, 3, 1953.
- JOVANOVIĆ, B.: Rtanjs Waldphytocenosen. 1955.
- JOVANOVIĆ, B.: Waldphytocenosen und Standorte der Suva Planina. Beograd 1955.
- KØIE, M.: Relations of vegetation, soil and subsoil in Denmark. Diss., Kopenhagen 1951.
- KUOCH, R.: Wälder der Schweizer Alpen im Verbreitungsgebiet der Weissstanne. Mitt. d. schweiz. Anstalt f. d. forstl. Versuchswesen, 30. Zürich 1954.
- LEBRUN, J., A. NOIRFALISE, P. HEINEMANN et C. VANDENBERGHEN: Les associations végétales de Belgique. Centre de Recherches écol. et phytosoc. de Gembloux, communic. 8, 1949.
- LEEUVEN, C. G. VAN en H. DOING KRAFT: Landschap en beplanting in Nederland. Richtlijnen voor de soortenkeuze bij beplantingen op vegetatiekundige grondslag. Wageningen 1959.
- LOHMEYER, W.: Beitrag zur Kenntnis der Pflanzengesellschaften in der Umgebung von Höxter a.d. Weser. Mitt. flor.-soz. Arb.gem. N.F. 4, 1953.
- LOHMEYER, W.: Über das Cariceto-Fagetum im westlichen Deutschland. Mitt. d. flor.-soz. Arb.gem. N.F. 5, 1955.
- LOHMEYER, W. en R. TÜXEN: Kurzer Bericht über die Exkursionen. Angewandte Pflanzensoziologie, H. 15, Stolzenau-Weser 1958.
- LÜDI, W.: Zur Frage des Waldklimaxes in der Nordschweiz. Bericht über das Geobotanische Forschungsinstitut Rübel in Zürich für das Jahr 1934. Zürich 1935.
- LÜDI, W.: Die Kastanienwälder von Tesserete. Beitrag zur Soziologie der Kastanienwälder am

- Südhang der Alpen. Ber. Geobotan. Forschungsinst. Rübél in Zürich f.d. J. 1940. Zürich 1941.
- MARKGRAF, FR.: Der deutsche Buchenwald. In: E. RÜBEL, Die Buchenwälder Europas. Veröff. d. geobot. Inst. Rübél in Zürich, 8, 1932.
- MEISEL-JAHN, S.: Die pflanzensoziologische Stellung der Hauberge des Siegerlandes. Mitt. d. flor.-soz. Arb. gem. N.F. 5, 1955.
- MEYER DREES, E.: De bosvegetatie van de Achterhoek en enkele aangrenzende gebieden. Diss. Wageningen 1936.
- MOOR, M.: Zur Systematik der Fagitalia. Berichte d. schweiz. botan. Gesellsch., 48, 1938.
- MOOR, M.: Die Fagion-Gesellschaften im Schweizer Jura. Beitr. z. geobot. Landesaufnahme der Schweiz, 31, 1952.
- MULLENDERS, W. et A. NOIRFALISE: Les groupements végétaux du Colebi. Bull. de la Soc. roy. botan. de Belg. 80, 1948.
- NOIRFALISE, A.: Premier aperçu sur l'étage du hêtre et les types de hêtraies en Haute Ardenne. Bull. Inst. Agr. Stat. Rech. Gembloux, 17, 1949.
- OBERDORFER, E.: Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Südwestdeutschland. Stuttgart 1949.
- OBERDORFER, E.: Die Vegetationsgliederung des Kraichgaues. Beitr. z. naturkundl. Forschung in Südwestdeutschland, 11, 1952.
- OBERDORFER, E.: Der europäische Auenwald. Beitr. z. naturkundl. Forschung in Südwestdeutschland, 12, 1953.
- OBERDORFER, E.: Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Jena 1957.
- PASSARGE, H.: Waldgesellschaften des mitteldeutschen Trockengebietes. Archiv f. Forstwesen 2, 1953.
- PASSARGE, H.: Die Wälder von Magdenburgerforth (NW-Fläming). Berlin 1956.
- PASSARGE, H.: Waldgesellschaften des nördlichen Havellandes. Berlin 1957.
- PASSARGE, H.: Beobachtungen über Waldgesellschaften im Jungmoränengebiet um Flensburg und Schleswig. Archiv f. Forstwesen 7, 1958.
- REICHLING, L.: Les forêts du grès de Luxemburg. Bull. de la Soc. roy. botan. de Belgique, 83, 1951.
- RÜBEL, E.: Zusammenfassende Schlussbetrachtung zur Vortragsrunde über die Buchenwälder Europas. Veröff. d. geobotan. Inst. Rübél i. Zürich, 8, 1932.
- RUNGE, F.: Die Waldgesellschaften des Inneren der Münsterschen Bucht. Abhandl. a.d. Landesmuseum f. Naturkunde d. Prov. Westfalen, 11, 1940.
- RUNGE, F.: Die Vegetation des Naturschutzgebietes „Auf dem Pütte“. Natur und Heimat, 10, 1950.
- RUNGE, F.: Erläuterungen zur Vegetationskarte der westfälischen Bucht. Westfälische Forschungen, 6, 1952.
- RUNGE, F.: Die natürliche und die heutige Vegetation. Kreisbeschreibung Lingen, niedersächsisches Amt f. Landesplanung u. Statistik. Hannover 1954.
- SCHWICKERATH, M.: Das Hohe Venn und seine Randgebiete. Pflanzensoziologie, 6. Jena 1944.
- TRAUTMANN, W.: Natürliche Waldgesellschaften und nacheiszeitliche Waldgeschichte des Eggegebirges. Mitt. d. flor.-soz. Arb.gem. N.F. 6-7, 1957.
- TÜXEN, R.: Über einige nordwestdeutsche Waldassoziationen von regionaler Verbreitung. Jahrb. d. geogr. Gesellsch. z. Hannover, 1929. Hannover 1930.
- TÜXEN, R.: Die Grundlagen der Urlandschaftsforschung. Nachr. aus Niedersachsens Urgeschichte, 5. Hildesheim 1931.
- TÜXEN, R.: Ist die Buche die „Nährmutter des deutschen Waldes?“. Forstarchiv, 1-2, 1932.
- TÜXEN, R.: Klimaprobleme des nw-europäischen Festlandes. Nederl. Kruiddk. Archief, 43, 1933.
- TÜXEN, R.: Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. Mitt. d. flor.-soz. Arb.gem. i. Niedersachsen, 3, 1937.
- TÜXEN, R.: Hecken und Gebüsch. Mitt. geogr. Ges. Hamburg, 50, 1952.
- TÜXEN, R.: Über die räumliche, durch Relief und Gestein bedingte Ordnung der natürlichen Waldgesellschaften am nördlichen Rande des Harzes. Vegetatio V-VI, 1954.

- TÜXEN, R.: Das System der nordwestdeutschen Pflanzengesellschaften. Mitt. d. flor.-soz. Arb.-gem. N.F. 5, 1955.
- TÜXEN, R.: Der Geissbart-Schwarzerlenwald. Mitt. d. flor.-soz. Arb.gem. N.F. 6-7, 1957.
- TÜXEN, R. u. W. H. DIEMONT: Weitere Beiträge zum Klimaxproblem des westeuropäischen Festlandes. Mitt. d. naturwiss. Vereins zu Osnabrück, 23, 1936.
- VANDENBERGHEN, C.: Contribution à l'étude des groupements végétaux notés dans la vallée de l'Ourthe en amont de Laroche-en-Ardenne. Bull. Soc. roy. bot. de Belg., 85, 1953.
- VANDENBERGHEN, C.: Etude sur les forêts situées au nord de Virton (Belgique méridionale). Bull. Soc. roy. bot. de Belg., 89, 1957.
- VANDENBERGHEN, C.: Remarques au sujet de la systématique des hêtraies de l'Europe occidentale. Bull. Soc. roy. bot. de Belg., 89, 1957.
- VANDENBERGHEN, C. et M. COÛTEAUX: Contribution à l'étude de la végétation et de la flore du district lorrain. III. Note sur la végétation forestière du district lorrain. Bull. Soc. roy. bot. de Belg., 87, 1955.
- WATT, A. S.: On the ecology of British beechwoods with special reference to their regeneration. Journ. of Ecology 11, 1923.
- WESTHOFF, V.: Gezelschappen met houtige gewassen in de duinen en langs de binnenduinrand. With a summary in English. Jaarb. d. Ned. Dendrolog. Ver. over 1950 en 1951, 1952.
- WESTHOFF, V.: Een gedetailleerde vegetatiekartering van een deel van het bosgebied van Middachten. With a summary in English. Belmontia, II, 2. 1958, Wageningen 1957.
- WESTHOFF, V.: Boden- und Vegetationskartierungen von Wald- und Forstgesellschaften im Quercion robori-petraeae-Gebiet der Veluwe (Niederlande). Angewandte Pflanzensoziologie, H. 15, Stolzenau-Weser 1958.
- WESTHOFF, V., J. W. DIJK, H. PASSCHIER en G. SISSINGH: Overzicht der plantengemeenschappen in Nederland. 2de druk. Amsterdam 1946.
- WESTHOFF, V. en H. J. VENEMA: De vegetatie in en buiten de honderdjarige strikte reservaten in het woud van Fontainebleau: een bijdrage tot het onderzoek van het climax-probleem. Voordracht voor de Cie voor Biosociologie en Palaeobotanie van de Kon.Ned.Botanische Ver., gehouden te Utrecht op 23 december 1954. (Manuscript).
- ZEIDLER, H.: Waldgesellschaften des Frankenwaldes. Mitt. d. flor.-soz. Arb.gem. N.F. 4, 1953.
- ZOLLER, H.: Die natürliche Grossgliederung der fennoskandischen Vegetation und Flora. Bericht über d. geobotan. Forschungsinst. Rübel i. Zürich, 1955.