

Wetenschappelijke Instelling van de
Vlaamse Gemeenschap



Instituut voor Bosbouw
en Wildbeheer



**Monitoring-
programma
Vlaamse
Bosreservaten**



Ministerie van de
Vlaamse
Gemeenschap

Afdeling
Bos & Groen

Bosreservaat Kersselaerspleyn (Zoniënwoud)

Monitoringrapport

**Monitoring van de vegetatie en de dendrometrische
gegevens in de kernvlakte en de steekproefcirkels**



**Luc De Keersmaeker, Hans Baeté, Peter Van de Kerckhove,
Bart Christiaens, Marc Esprit & Kris Vandekerkhove**

Rapport IBW Bb 02.006

Inhoudsopgave

1	MONITORING IN DE BOSRESERVATEN	4
1.1	ALGEMENE BASISMETHODIEK.....	4
1.1.1	<i>Startprogramma</i>	4
1.1.2	<i>Opvolgingsprogramma : overzicht van de belangrijkste parameters</i>	5
1.1.3	<i>Integratie over het totale reservaat – verwerking van de data</i>	7
1.2	BELANGRIJKE METHODOLOGISCHE AFWIJINGEN BIJ DE BEMONSTERING VAN KERSSELAERSPLEYN.....	8
1.2.1	<i>Kernvlakte</i>	8
1.2.2	<i>Steekproefcirkels</i>	8
2	DE KERENVLAKTE.....	10
2.1	KRUIDLAAGONDERZOEK IN DE KERENVLAKTE (2000-2001).....	10
2.1.1	<i>Beschrijving van de Methodiek</i>	10
2.1.2	<i>Resultaten en bespreking van de Twinspananalyse van de kruidlaagopnamen</i>	144
2.1.3	<i>Kruidlaagsoorten op wortelkluiten en zwaar dood hout</i>	31
2.1.4	<i>Voorlopige conclusie</i>	32
2.2	DENDROMETRISCHE BESCHRIJVING VAN DE KERENVLAKTE (2000-2001).....	34
2.2.1	<i>Beschrijving van de methodiek</i>	34
2.2.2	<i>Resultaten</i>	36
2.3	RELATIE TUSSEN DE KRUIDLAAG EN DE ABIOTIEK IN DE KERENVLAKTE	44
2.3.1	<i>Inleiding en methodiek</i>	44
2.3.2	<i>Soortenrijkdom als verklaarde variabele</i>	44
2.3.3	<i>De geschatte overscherming als verklarende variabele</i>	46
2.3.4	<i>De gemeten bodemkenmerken als verklarende variabelen</i>	48
2.3.5	<i>Directe gradientanalyse met CCA</i>	49
3	EVOLUTIE BOOMLAAG EN KRUIDVEGETATIE IN DE KERENVLAKTE (1986-2000).....	52
3.1	VERGELIJKING VAN DE DENDROMETRISCHE GEGEVENS 1986 - 2000	52
3.1.1	<i>Stamtal, grondvlak, voorraad en aanwas van de levende bomen</i>	52
3.1.2	<i>Evolutie van de diameterverdeling</i>	53
3.1.3	<i>Evolutie van de necromassa tussen 1986 en 2000</i>	54
3.1.4	<i>Diametergroei tussen 1986 en 1990</i>	55
3.1.5	<i>Hoogtegroei van Beuk</i>	57
3.1.6	<i>Relatie tussen hoogtegroei en diametergroei</i>	57
3.1.7	<i>Evaluatie van 17 jaar nulbeheer</i>	58
3.2	VERGELIJKING VAN DE KRUIDLAAGOPNAMEN MET OPNAMEN UIT 1986	60
3.2.1	<i>Situering van de proefvlakken</i>	60
3.2.2	<i>Resultaten en bespreking</i>	61
4	RESULTATEN VOOR DE STEEKPROEFCIRKELS.....	64
4.1	DENDROMETRISCHE GEGEVENS	64
4.1.1	<i>Specifieke methodologie</i>	64
4.1.2	<i>Stamtal, grondvlak en volume van de levende bomen</i>	64
4.1.3	<i>Vergelijking resultaten steekproefcirkels - volinventaris</i>	67
4.1.4	<i>Verjonging</i>	69
4.1.5	<i>Dood hout</i>	70
4.2	FISH-EYE OPNAMEN	73
4.3	VEGETATIEGEGEVENS UIT DE STEEKPROEFCIRKELS.....	75
5	BESCHRIJVENDE RESULTATEN VAN BUITEN DE PROEFVLAKKEN	76
5.1	VEGETATIEGEMEENSCHAPPEN IN HET BOSRESERVAAT KERSSELAERSPLEYN.....	76
5.1.1	<i>Inleiding</i>	76
5.1.2	<i>Beknopte bespreking van de aangetroffen vegetatiegemeenschappen</i>	76
5.2	ZELDZAME EN BEDREIGDE PLANTENSOORTEN IN HET BOSRESERVAAT KERSSELAERSPLEYN	78
5.2.1	<i>Inleiding</i>	78
5.2.2	<i>Bespreking van zeldzame plantensoorten aangetroffen in 2000 en 2001 binnen de perimeter van het bosreservaat Kersselaerspleyn</i>	79
6	BESLUITEN.....	85

7	REFERENTIES.....	87
8	BIJLAGE A: BASISGEGEVENS RASTERPUNTEN.....	95
9	BIJLAGE B: BOOMGEGEVENS.....	98
10	BIJLAGE C: FICHES STEEKPROEFCIRKELS.....	160
11	BIJLAGE D: VERGELIJKING OUDE - RECENTE FOTO'S.....	219

1 Monitoring in de bosreservaten

1.1 Algemene basismethodiek

De concrete invulling van het monitoringprogramma in de bosreservaten werd uitgewerkt in de budgetaanvraag voor het project. De methodiek die werd ontwikkeld is voornamelijk gebaseerd op de aanbevelingen wat betreft proefopzet en essentiële data die moeten verzameld worden, die werden geformuleerd in het kader van de COST-actie E4 (European Commission DG Research, 2000). Ook in de verkennende studie door Van Den Meersschaut & Lust (1997), uitgevoerd in opdracht van IBW en Bos & Groen worden concrete aanbevelingen geformuleerd die werden meegenomen in de definitieve methodiek.

Om deze monitoringactiviteiten uit te voeren moet het reservaat uiteraard eerst 'ingericht' worden. Ook dienen gedetailleerde studies uitgevoerd te worden van de weinig veranderlijke parameters (bvb. bodem). In Nederland wordt dit het 'basisprogramma' genoemd. Gebaseerd op de concrete aanbevelingen binnen COST, ervaringen in het buitenland en bevindingen van Van Den Meersschaut & Lust (1997) in hun verkennende studie naar monitoringsprogramma's voor bosreservaten bekomt men volgende inhoudelijke invulling van het startprogramma en de eigenlijke monitoring :

1.1.1 Startprogramma

Het startprogramma omvat alle aspecten van het bosreservatenonderzoek die te maken hebben met weinig tot niet veranderende elementen (en zijn dan ook veelal éénmalig). Het betreft onder andere:

- Achterhalen historiek van het bos
- basiskaart reservaat : GIS-kaart (op basis van boskartering)
- verzamelen bestaande literatuur en soortenlijsten
- basisset ortho-foto's van het reservaat
- verzamelen beschikbare false-colour luchtfoto's, detail-satellietbeelden.
- uitzetten raster (50x50 of 100x100 m)
- selectie van een kernzone voor gedetailleerd onderzoek
- markering (ook ondergronds) van alle permanente meetpunten
- gedetailleerde bodemanalyse (met monsternamen op elk rasterpunt)
- opmaken van een gedetailleerde vegetatiekaart (*site type classification*; op schaal van 1/5000).

Voor de bodem- en standplaatsanalyse is een zeer omvangrijk werk. Op elk meetpunt moeten een aantal essentiële parameters worden beschreven : textuur, vochtmaat, profielbeschrijving, humustype en -beschrijving en nutriëntenstatus. Deze parameters kunnen immers sterk verklarend werken bij de analyse van de verdere bos- en vegetatieontwikkeling.

Per cirkelplot wordt daarom een uitgebreide analyse uitgevoerd die vergelijkbaar is met de procedure die werd gevolgd in het kader van de Vlaamse bosinventaris :

Strooiselanalyse:

Ter plaatse : dikte en gewicht van L, F en H-laag; beschrijving humustype

In het labo : pH, analyse macronutriënten, vochtgehalte

Bodemanalyse:

Ter plaatse : profielbeschrijving (a.h.v. boring), compactie (penetrograaf)

In het labo : vochttoestand, pH, analyse macronutriënten (N, P, K, Ca, Mg, S), koolstofgehalte, CEC-bepaling

De resultaten van dit basisprogramma worden opgenomen in afzonderlijke rapporten : een **bodemkundige beschrijving van het bosreservaat** voor alle standplaatsgerelateerde zaken, en een **basisrapport** voor de basiskaarten, de historiek en een overzicht van het vroegere wetenschappelijke onderzoek. De resultaten van de eigenlijke monitoring verschijnen in een **monitoringrapport**.

1.1.2 Opvolgingsprogramma : overzicht van de belangrijkste parameters

Voor de eigenlijke monitoring van de processen van spontane bosontwikkeling wordt, in navolging van het Nederlands concept gebruik gemaakt van een combinatie van een **systematisch grid van nested plots** (steekproefcirkels), gecombineerd met een **kernvlakte** (core area).

Een schematische voorstelling van het monitoringsprogramma wordt weergegeven in figuur 1.1. Bij de bepaling van de op te meten parameters is getracht om het systeem dusdanig uit te werken dat de resultaten vergelijkingen mogelijk maken met de resultaten van de Vlaamse bosinventaris, en tegelijk ook voor internationale vergelijkende studies van bosreservaten bruikbaar zijn. Het opzet van de cirkelplots is derhalve sterk vergelijkbaar met deze van de Vlaamse bosinventaris. Hier zijn evenwel nog een aantal extra metingen toegevoegd, die voor de monitoring van bosreservaten belangrijk zijn.

1.1.2.1 Het grid

Hoofddoel van het grid van steekproefcirkels is een beeld te verkrijgen van de totaaltoestand voor het gehele reservaat. Door een tienjaarlijkse heropname van deze permanente proefvlakken verkrijgt men ook een beeld van de evolutie van het volledige reservaat.

Tegelijk vormt elke steekproefcirkel echter ook een permanent proefvlak ‘an sich’ waar bijkomende analyses mee mogelijk zijn.

Het centrum van de steekproefcirkels bevindt zich op de snijpunten van een systematisch grid, dat meestal volgens een N-Z oriëntatie over het bos wordt uitgelegd. Het grid heeft een maaswijdte van 50 m, al kan daar in specifieke omstandigheden van afgeweken worden. Binnen het grid wordt op systematische wijze op de helft van de snijpunten een steekproefcirkel ingericht.

De oppervlakte van de steekproefcirkel bedraagt standaard 1000 m² (als richtcijfer wordt aangegeven dat de diameter van de plot minstens even groot moet zijn dan de opperhoogte : een cirkel met oppervlakte van 1000 m² heeft een diameter van ongeveer 35 m), al kan ook hier van afgeweken worden naargelang de omstandigheden.

Natuurlijke verjonging, struiken en de bomen worden opgenomen in concentrische cirkels (nested plots) met een aangepaste oppervlakte. In de buitenste cirkelplot, met een oppervlakte van 1000 m² worden positie, soort en DBH (> 40 cm) van volgroeide bomen opgemeten en worden staand en liggend dood hout geregistreerd. In een middelste cirkelplot van 500 m² worden analoge metingen verricht op houtige soorten met een DBH tussen 5 en 40 cm. Cirkelplot 60 m² : soort en aantallen van de struiklaag en jonge bomen (H>2m; DBH<5cm). In een cirkelplot 20 m² worden soort en aantallen van verjonging genoteerd; indien zeer veel verjonging voorkomt kunnen verschillende oppervlaktes bemonsterd worden naargelang de hoogteklaas van de jonge bomen, in klassen <50 cm (zeer beperkte oppervlakte), 50-100 cm (grotere cirkel) en 100-200 cm (volledige cirkel).

In een vierkant van 16 x 16 m (256 m²): opname van de kruidvegetatie via de Londo-opnameschaal. Voor een gedetailleerde opvolging van verschuivingen in de kruidvegetatie zullen subplots in detail worden opgenomen.

Deze klassieke metingen worden aangevuld met lichtmetingen : in het centrum van de cirkel wordt een fish-eye-opname uitgevoerd, indien beschikbaar ook aangevuld met een bepaling van de Leaf Area Index (LAI) met de LiCor LAI 2000.

In uitzonderlijke gevallen kan van het standaard grid afgeweken worden, indien dit duidelijk een meerwaarde inhoudt, bijvoorbeeld indien reeds een ander grid uit vroeger onderzoek aanwezig is.

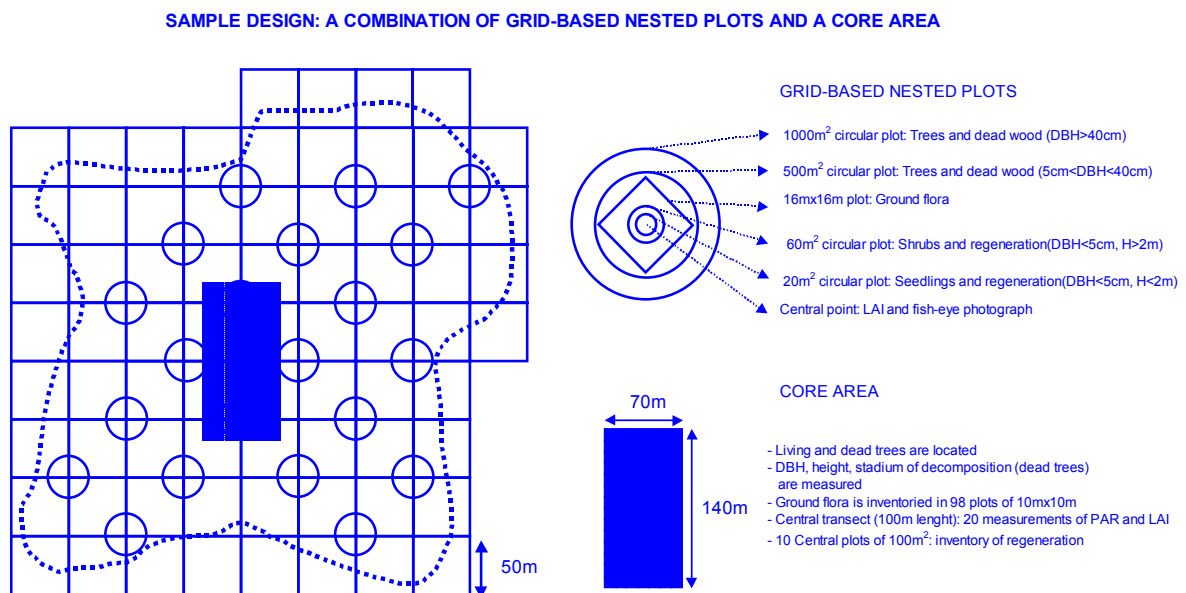
1.1.2.2 De kernvlakte

De studie van de kernvlakte is vooral bedoeld om een beter beeld te krijgen van de mechanismen en processen die optreden bij spontane bosontwikkeling. Hier worden gedetailleerde studies uitgevoerd.

De standaard-opervlakte bedraagt 1 ha (afwijking mogelijk). De minimale breedte bedraagt 1 x de boomhoogte in alle richtingen t.o.v. het centrum. Concreet betekent dit dat de vorm kan variëren van een rechthoek 70 x 140 tot een vierkant 100 x 100, met voorkeur voor de rechthoek. Figuur 1.1 geeft aan welke metingen er worden uitgevoerd.

Het opzet van de kernvlakte is sterk vergelijkbaar met deze gebruikt in het Nederlandse bosreservatenprogramma, en ontwikkeld door KOOP (1989). In de volledige kernvlakte worden alle bomen en struiken met een DBH > 5 cm gepositioneerd en worden kroon diameter, sociale positie, e.d. bepaald. Ook dood hout (tenminste 10 cm diameter) wordt geregistreerd. Daarnaast wordt over de gehele oppervlakte een facieskartering uitgevoerd van de vegetatie.

In de gehele kernvlakte wordt de vegetatie opgenomen in proefvlakken van 10 m x 10m. In de centrale strook van 10x10m plots van deze kernvlakte worden aantal en soort van de verjonging opgemeten, ingedeeld in 3 hoogteklassen. Licht en LAI worden indien mogelijk tevens centraal in het bandtransect opgemeten.



Figuur 1.1 : visuele voorstelling van de standaardmethodiek bij de monitoring van de integrale bosreservaten

1.1.3 Integratie over het totale reservaat – verwerking van de data

Voor een algemeen beeld van het bosreservaat wordt grotendeels gebruik gemaakt van de gegevens van de steekproefcirkels. Deze ‘puntsgewijze’ resultaten kunnen worden geïntegreerd via Kriging-technieken om een totaalbeeld te bieden voor het gehele reservaat.

Om echter een gedegen en gedetailleerd beeld te krijgen van de ‘gap-dynamics’ in het bosreservaat (het ontstaan, verschuiven en evolueren van open plekken, optimale en vervalphasen) vormt een set van gedetailleerde stereoparen (false-colour luchtfoto’s) op schaal van maximum 1/5.000 een zeer belangrijke bron van informatie. Dit blijkt ook uit contacten met de Nederlandse onderzoekers. Minstens elke 10 jaar zou een dergelijke fotoset moeten gevlogen worden voor de bestudeerde integrale bosreservaten. Dit blijkt helaas bijzonder duur, en er zijn ook praktische problemen bij het organiseren van een dergelijke actie. Vandaar dat wordt nagegaan wat de mogelijkheden zijn om deze luchtfotoopnames te vervangen door zeer gedetailleerde satellietbeelden (IKONOS en QuickBird) die sinds kort beschikbaar zijn.

Alle informatie, data en verwerkte gegevens van de bosreservaten worden samengebracht in gestructureerde databanken. Deze databanken zijn direct gelinkt aan een GIS, zodanig dat alle data ook onmiddellijk en correct gegeorefereerd zijn. Op die manier is een geïntegreerde interpretatie en analyse mogelijk.

1.2 Belangrijke methodologische afwijkingen bij de bemonstering van Kersselaerspleyn

1.2.1 Kernvlakte

Gezien de uitzonderlijke dataset die reeds beschikbaar was (Van Den Berge et al, 1990) werd beslist om de kernvlakte in Kersselaerspleyn sterk uit te breiden, en te laten samenvallen met de grenzen van de volopname uit 1986 en 1990, zijnde ca 10,75 ha. Ook voor de vegetatieopname werd een zeer uitgebreid grid opgenomen van 750 proefvlakken (7.5 ha), omdat de kernvlakte een zeer goede gelegenheid biedt om de invloed van bosstructuur en dood hout op de diversiteit van de vegetatie te bestuderen.

1.2.2 Steekproefcirkels

Positie en grootte van de cirkels werd aangepast aan de specifieke omstandigheden in het bosreservaat Kersselaerspleyn, zijnde over het algemeen zeer zware bomen die ver uiteen staan.

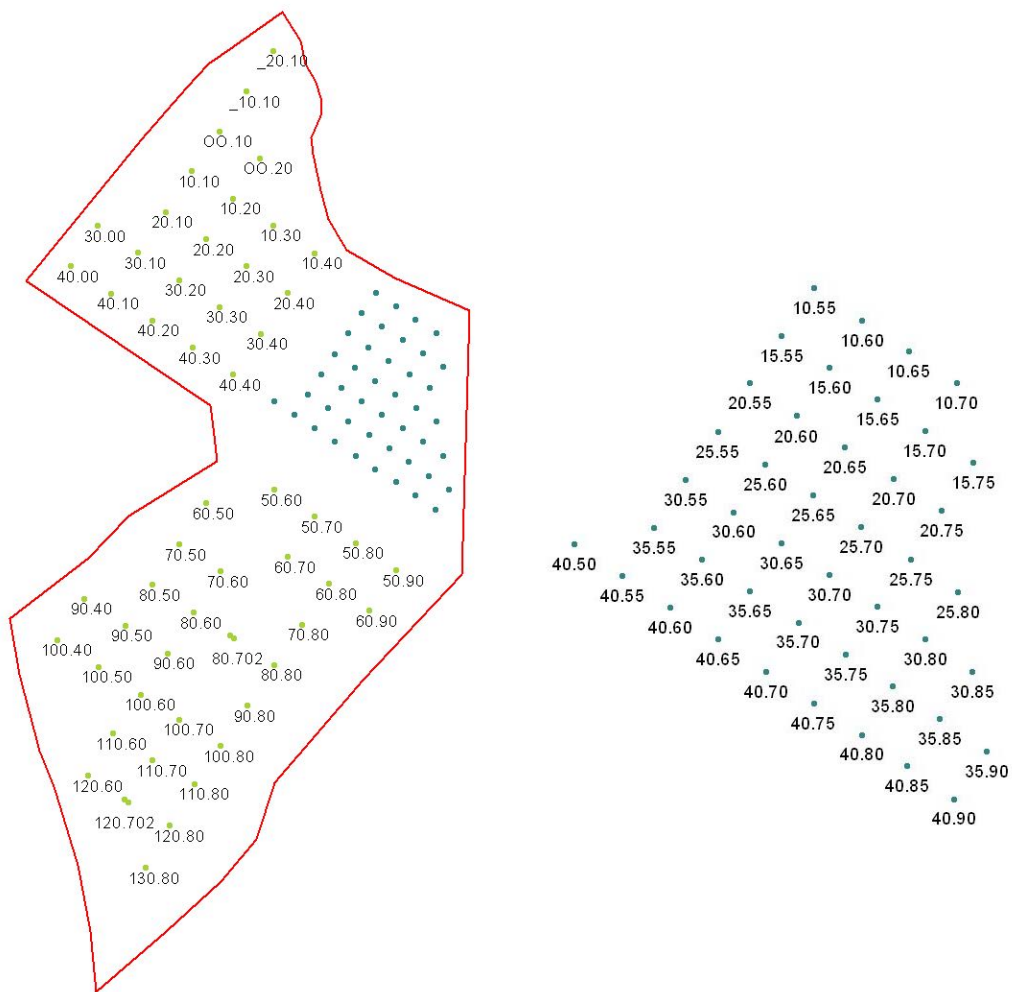
Het grid werd reeds vroeger (1995) uitgezet door een landmeter van de Afdeling Bos & Groen. De richting van het Grid werd aangepast aan de praktische omstandigheden (dus niet N-Z). Dwars door het bosreservaat loopt immers de kaarsrechte Verdunningsdreef, die als ideale richtingsbaak kon worden benut. De posities van alle cirkels werd op deze richting gebaseerd : op 70 m ten opzichte van het midden van de dreef werd een eerste lijn van cirkels uitgezet aan beide zijden van de dreef, in de rijen telkens op 100 m van mekaar. Van daaruit werd aan beide zijden van de weg een grid van 100 x 100 meter uitgezet.

Op elk hoekpunt van het grid, die op minstens 50 m van de bosrand was gelegen (= bufferstrook waar veiligheidskappingen worden uitgevoerd), werd door het monitoringteam een steekproefcirkel uitgezet. Aldus werd de maaswijdte tussen de steekproefcirkels vergroot van 71 m (= alternerend gepositioneerd op de hoekpunten van een 50x50 m grid) naar een 100x100 m grid (volledig bemosterd). De grootte van de cirkels werd eveneens aangepast: de buitenste cirkel (voor het opmeten van de bomen met DBH > 30 cm) werd uitgebreid tot een straal van 30 m, zijnde 2826 m² (ipv. 1000 m²).

In tegenstelling tot wat de standaardmethodiek voorziet, werden in de buitenste steekproefcirkel bomen opgemeten vanaf een DBH 30 cm i.p.v. 40 cm. Op deze wijze zijn de resultaten van de steekproefcirkels afgestemd op die van de kernvlakte, waar in 1986 als drempelwaarde 30 cm gehanteerd werd. Ook de straal van de kleinere cirkels werd aangepast: 9 m voor bomen met een DBH tussen 30 cm en 7 cm en 4.5 m voor verjonging met een DBH < 7 cm.

In het totaal gaat het over 53 cirkelplots buiten de kernvlakte, op een totale oppervlakte van ca 88 ha reservaat buiten de kernvlakte en 12 steekproefcirkels die geheel of gedeeltelijk in de kernvlakte vallen. Op die manier wordt de vooropgestelde bemonsteringsintensiteit van 20% gehaald.

Een overzicht van het raster in de kernvlakte (50 m x 50 m,), dat verder werd verfijnd naar een 10 m x 10 m raster (zie verder) en het oorspronkelijke 100 m x 100 m raster in de rest van het reservaat (uitgezet in 1995), wordt weergegeven door figuur 1.2. Twee steekproefcirkels werden verplaatst omdat ze op een pad vielen, drie anderen konden niet verplaatst worden en werden daarom geëlimineerd. De coördinaten van de rasterpunten en hun vroegere code worden weergegeven in bijlage A.



Figuur 1.2: Positie van de rasterpunten met hun code, in de kernvlakte (rechts) en daarbuiten (links)

2 De kernvlakte

2.1 Kruidlaagonderzoek in de kernvlakte (2000-2001)

Bracken fern is one of the most intriguing examples of a plant species that can induce stagnation in forest succession

J. den Ouden

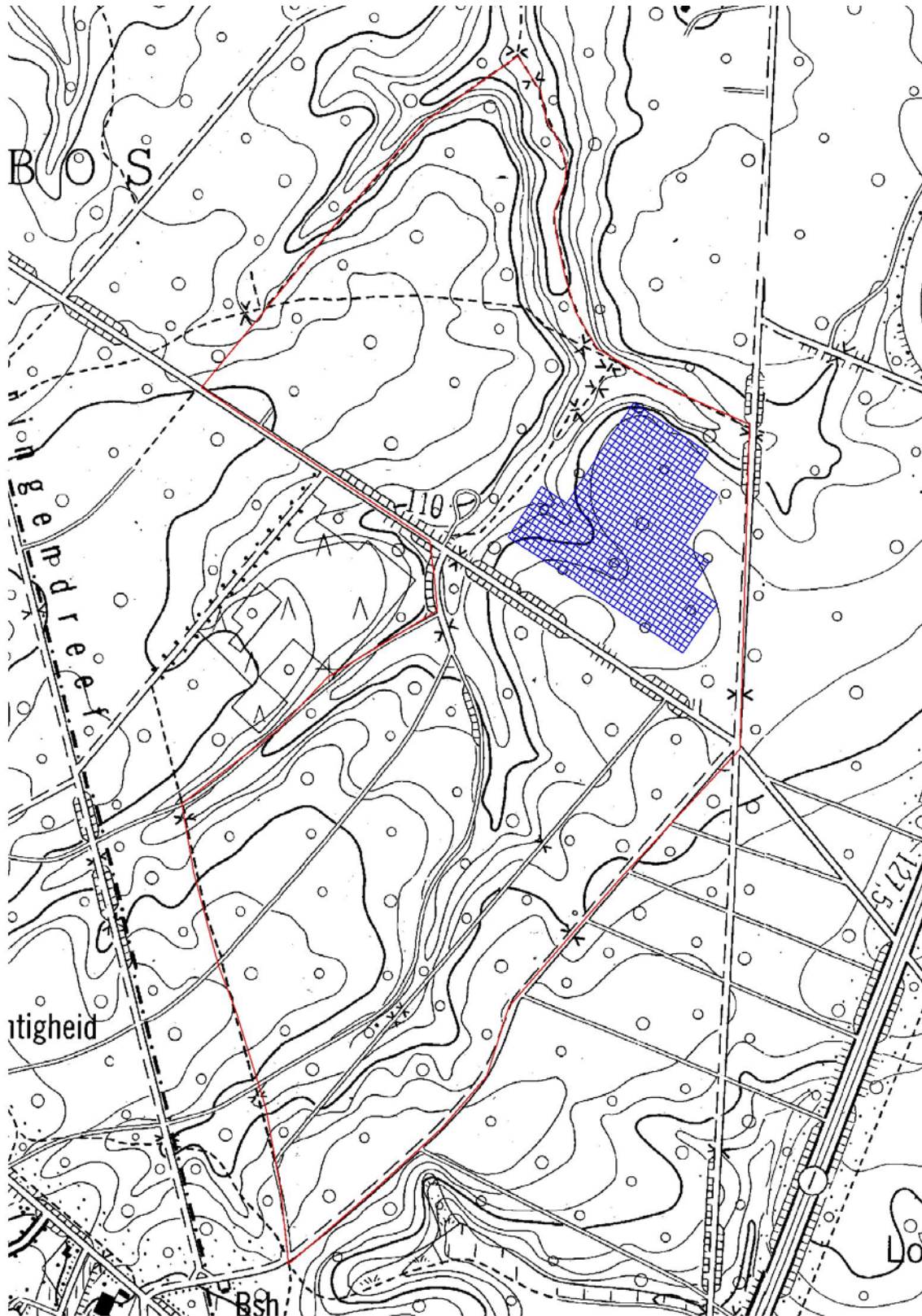
2.1.1 Beschrijving van de methodiek

2.1.1.1 Data-verzameling

In de zomer van 2000 werden in de kernvlakte 750 aangrenzende proefvlakken van 10 x 10 m² bemonsterd (= 7.5 ha). De ligging van de proefvlakken werd bepaald met behulp van een met een theodoliet (*Total station*) vastgelegd raster (zie figuur 2.1), een verfijning van het 50 m x 50 m raster uit 1986. In elk proefvlak werden vervolgens de bedekkingen geschat van alle vaatplantensoorten uit de kruidlaag. Ter vereenvoudiging werd geen onderscheid gemaakt tussen de stekelvarens *Dryopteris carthusiana* en *D. dilatata*, nadat werd vastgesteld dat heel wat individuën intermediaire kenmerken bleken te bezitten (cf. *Dryopteris* × *deweveri*, cf. Stace 1997: 35, zie ook verder). Een aantal zeer jonge en/of vegetatieve individuën van diverse soorten kon in het veld slechts tot op genusniveau worden gedetermineerd (b.v. *Epilobium*, *Sonchus*).

Alhoewel de bedekking van een plantensoort in een proefvlak eenvoudig kan worden gedefinieerd als de verticale projectie van de levende bovengrondse plantendelen (van individuën behorend tot die plantensoort) op het proefvlak (grondoppervlak), blijkt de praktijk heel wat problemen op te roepen. Zo blijkt het onderscheiden van levende plantendelen niet steeds evident (b.v. verdroogde grasvegetatie). Er werd bij dit kruidlaagonderzoek aangenomen om de *actuele, levende vegetatie* te schatten en niet de optimale (in het groeiseizoen) of de potentiële (in de successie). In deze context dient ook te worden gewezen op de uitgesproken seizoensaliteit die de kruidlaag kan vertonen (met in de tijd sterk variërende optimale bedekkingen). Uit recent onderzoek is bovendien gebleken dat significante jaarlijkse schommelingen in bedekkingen kunnen optreden die gerelateerd zijn aan weersomstandigheden (b.v. een 'nat jaar' ten opzichte van een 'droog jaar', Brunet & Tyler 2000). Veel van de problemen bij het schatten zelf kunnen slechts worden opgevangen door een geleidelijk opgebouwde ervaring en het gebruik van een praktische bedekkingschaal. Om bovenstaande redenen lijkt het aangewezen om een niet al te verfijnde bedekkingsschaal te hanteren.

De schaal van Londo (1975, zie tabel 2.1) werd speciaal ontworpen in functie van het verrichten van vegetatie-opnamen in permanente kwadraten en lijkt dus een geschikte schaal voor het kruidlaagonderzoek in de bosreservaten. In het veld - en a fortiori in bossen - blijkt de Londoschaal echter vaak moeilijk hanteerbaar gezien de relatief sterke verfijning van de schaal, de relatief grote proefvlakken in bossen en de onoverzichtelijkheid van forse vegetaties (b.v. *Pteridium*). Problemen stellen zich in het bijzonder in het bovenste schaalgedeelte: het onderscheid maken tussen bedekkingen van 60 % versus 70 % (klasse 6 versus 7) blijkt in de praktijk veel moeilijker dan het vaststellen van verschillen tussen 5 % en 15 % (klasse 1 versus 2, we negeren gemakshalve de subklassen 1- en 1+). Het schatten van de abundantie (= aantal individuën) voor soorten die geen bedekking van 5 % halen, stelt specifieke problemen (b.v. soorten met uitlopers, grassen, varens, opslag, nauwe groepsvorming). In de praktijk blijkt slechts een beperkt aantal weinig of niet-groepsvormende soorten (b.v. *Hyacinthoides*) ondubbelzinnig te kunnen worden geteld of zelfs maar geschat.



Figuur 2.1: Situering van de proefvlakken voor het vegetatieonderzoek in de kernvlakte van het bosreservaat

Tabel 2.1: Bedekkingsschaal van Londo (1975)

Klasse	Bedekking	Aantal individuen
r	< 1 %	< 3 individuen
p 1	< 1 %	3-20
p 2	≥ 1 %, < 3 %	3-20
p 4	≥ 3 %, < 5 %	3-20
a 1	< 1 %	21-100
a 4	≥ 3 %, < 5 %	21-100
m 1	< 1 %	21-100
m 2	≥ 1 %, < 3 %	> 100
m 4	≥ 3 %, < 5 %	> 100
1 -	5-9 %	> 100
1	10 %	aantal willekeurig
1 +	11-14 %	aantal willekeurig
2	15-25 %	aantal willekeurig
3	26-35 %	aantal willekeurig
4	36-45 %	aantal willekeurig
5	46-55 %	aantal willekeurig
6	56-65 %	aantal willekeurig
7	66-75 %	aantal willekeurig
8	76-85 %	aantal willekeurig
9	86-95 %	aantal willekeurig
10	96-100 %	aantal willekeurig

In een recente Noord-Amerikaanse poging tot standaardisatie van vegetatieclassificaties (Anonymus 2000) wordt erop gewezen dat een praktische bedekkingsschaal het meest gedetailleerd dient te zijn in het onderste gedeelte van de schaal omdat de verschillen tussen soorten met lage bedekkingen het belangrijkste zouden zijn voor de classificatie. Omwille van de compatibiliteit tussen (en de converteerbaarheid van) opnamegegevens uit verschillende databanken zijn volgens deze visiegedocumenteerde schalen met 'breaks' op 0, 1, 5, 25, 50, 75 en 100 % vereist¹.

Rekening houdend met bovenstaande problematiek werd in het bosreservatenonderzoek voor een pragmatische aanpak gekozen. Individuen werden niet geteld en het schatten van bedekkingen werd tot volgende percentageklassen beperkt:

< 1 ; 1 - 5 ; 5 - 15 ; 15 - 25 ; 25 - 35 ; 35 - 45 ; 45 - 55 ; 55 - 65 ; 65 - 75 ; 75 - 85 ; 85 - 95 ; 95 - 100

¹ Deze 'breaks' (0, 1, 5, 10, 25, 50, 75, 100) kunnen als drempelniveau's worden ingesteld bij de verwerking van de opnamen door een clusterprogramma (zie verder).

2.1.1.2 Data-invoer en GIS-koppeling

De kruidlaagopnamen werden ingevoerd met behulp van het speciaal daartoe ontwikkelde softwarepakket Turboveg for Windows (Hennekens 2000). De invoer van de geschatte bedekkingen gebeurde onder de vorm van afgeronde klassegemiddelen, waarbij '< 1 %' als '1', '1-5 %' als '3' en '5-10 %' als '8' werden ingevoerd.

Om de interpretatie van de kruidlaaganalyse bij te staan werden – vertrekkend van de Turbovegdata - voor een aantal veel voorkomende en kenmerkende soorten verspreidingskaartjes gemaakt met behulp van een Arcview-GIS. Dit leverde gedetailleerde verspreidingskaartjes op met hokken van 10 m x 10 m, waarop door middel van een kleurtintencode de waargenomen bedekkingsklassen werden aangegeven

Voorbeeld van een dergelijke kaarten worden weergegeven bij de soortbesprekingen. Gelijkaardige kaarten kunnen via het GIS voor alle waargenomen soorten worden aangemaakt.

2.1.1.3 Data-verwerking

De verwerking (i.c. de vergelijking) van de in Turboveg ingevoerde kruidlaagopnamen gebeurde - zoals gebruikelijk - met behulp van multivariate statistische technieken omdat meermaals meerdere kenmerken (i.c. soorten, opnamen) met elkaar dienden te worden vergeleken. Hierbij werden zowel cluster- als ordinatietechnieken aangewend. Voor het uitgebreide rekenwerk dat hiermee gepaard gaat werden vanzelfsprekend computerprogramma's ingeschakeld.

Classificatie:

Bij een classificatie worden min of meer homogene opnamengroepen afgesplitst door middel van het onderling vergelijken van opnamen. Hiertoe werd gemaakt van het computerprogramma Twinspan (Hill 1973). Twinspan vertrekt van een reciprocal-averaging-ordinatie (*RA-ordinatie*) van de gegevens in het Cornell-condensed-bestand, resulterend in een hiërarchische opsplitsing van opnamen (en soorten). Voor een beschrijving van het volledige algoritme kan worden verwezen naar Hill (1973). De uiteindelijk bekomen hiërarchische classificatie levert een geordende tabel (*two way table*) op, met een diagonale schikking (i.c. één hoofdgradiënt) of een zigzagschikking (i.c. verschillende hoofdgradiënten) van opnamen (en soorten).

Twinspan is in essentie een interactief clusterprogramma dat een aantal vragen stelt die in eerste instantie allemaal standaard kunnen beantwoord worden. De Turboveg-data kunnen door dat programma worden geïmporteerd onder de vorm van een Cornell-condensed-bestand (exportoptie in Turboveg). Niet-standaardinstellingen zoals het aanpassen van de drempelniveaus (*cutlevels*) van schijnsoorten (*pseudospecies*) en het weglaten van afwijkende opnamen (*uitbijters*) worden behandeld bij de bespreking van de Twinspan-analyse. De output van het programma geeft voor elke opsplitsing in (positieve en negatieve) opnamengroepen een *eigenwaarde* - een maat voor de kwaliteit (= informatiewaarde) van de opsplitsing - en een aantal (positieve of negatieve) indicatoren (i.c. kruidlaagsoorten) voor elke positief afgesplitste opnamengroep op.

De opsplitsing in groepen (i.c. kruidlaagtypen) kan aanschouwelijk worden voorgesteld met een dendrogram van de classificatie, waarbij de voor elke afgesplitste groep meest preferentiële soorten (indicatoren) worden aangeduid. De ecologische betekenis van de bekomen groepen kan worden achterhaald met behulp van een literatuurstudie van de auto-ecologie van de voornaamste indicatoren.

Ordinaties:

Ordinaties kunnen we in eerste instantie indelen in indirecte en directe gradiëntenanalyses. De eerste ordenen alleen op basis van soortensamenstelling, de tweede steunt ook op kenmerken van buiten de vegetatie (i.c. kwantitatieve en kwalitatieve milieuv variabelen). Voor de hier uitgevoerde indirecte analyse werd als techniek Detrended Correspondence Analysis (DCA) gebruikt. Deze techniek steunt evenals Twinspan op een RA-ordinatie. DCA vermijdt echter een aantal fouten van RA, zoals het niet behouden van de oorspronkelijke ecologische afstanden en het boogeffect.

Voor de praktische uitvoering van de DCA wordt in deze studie gebruik gemaakt van het programma Canoco (Ter Braak 1987), dat de Turboveg-data kan importeren als Cornell-condensed-bestand. Het achterhalen van de ecologische betekenis van de DCA-assen komt aan bod bij de gezamenlijke statistische verwerking van abiotische en biotische data met S-Plus in hoofdstuk 2.3.5.

Het verband tussen de vegetatie en de milieuv variabelen werd eveneens onderzocht met behulp van canonische correspondentie analyse (CCA). Een canonische ordinatie is een ordinatietechniek waarbij de assen van de ordinatie lineaire combinaties zijn van de milieuv variabelen. Deze techniek is een combinatie van een ordinatie en een multiple regressie (Ter Braak & Smilauer, 1998). Daarbij werd gebruik gemaakt van de 'stepwise selection procedure' die in het ordinatieprogramma CANOCO for Windows 4.0 is voorzien. In het 'upper model' werden de variabelen overscherming (uitgemiddeld), pH(KCl), klei-, leem- en zandgehalte van de bodem en het vochtgehalte ingebouwd. De significantie van de bijdrage van deze variabelen tot de ordinatie werd getest met een permutatie test. Variabelen met een significantie van $P < 0.05$ werden weerhouden, de overigen werden uit het model verwijderd. Een andere belangrijke parameter is de VIF (variance inflation factor). Deze geeft voor elke variabele weer in welke mate hij gecorreleerd is met de andere variabelen in de ordinatie. De VIF van alle variabelen hoort kleiner te zijn dan 20.

De ordinatie werd uitgevoerd zonder de soorten die gebonden zijn aan kluiten of dood hout. Op die manier wordt een beeld verkregen van de factoren die de variabiliteit verklaren in de terrestrische vegetatie.

2.1.2 Resultaten en bespreking van de Twinspananalyse van de kruidlaagopnamen

De verwerking van de in Turboveg ingevoerde opnamen gebeurde met een Twinspananalyse om - enkel op basis van floristische samenstelling en bedekking - een aantal vegetatietypen met hun respectievelijke indicatorsoorten te kunnen onderscheiden. Pas in een latere fase werd getracht om de waargenomen variatie in verband te brengen met abiotische metingen en de bestandsstructuur (zie verdere hoofdstukken).

2.1.2.1 Manipulatie van dataset en niet-standaardinstellingen

In eerste instantie werden 710 niet-lege opnamen (i.c. zonder kruidlaag) door Twinspan geanalyseerd, met instelling van drempelniveaus 0.00, 2.00, 5.00, 10.00, 25.00 en 50.00. Deze drempelniveaus geven betekenis aan de indicatiewaarde van door Twinspan (als indicatoren) gecreëerde schijnsoorten: zo staat 'PTER AQU06' voor *Pteridium aquilinum* met een bedekking groter dan het zesde drempelniveau (i.c. $> 50\%$).

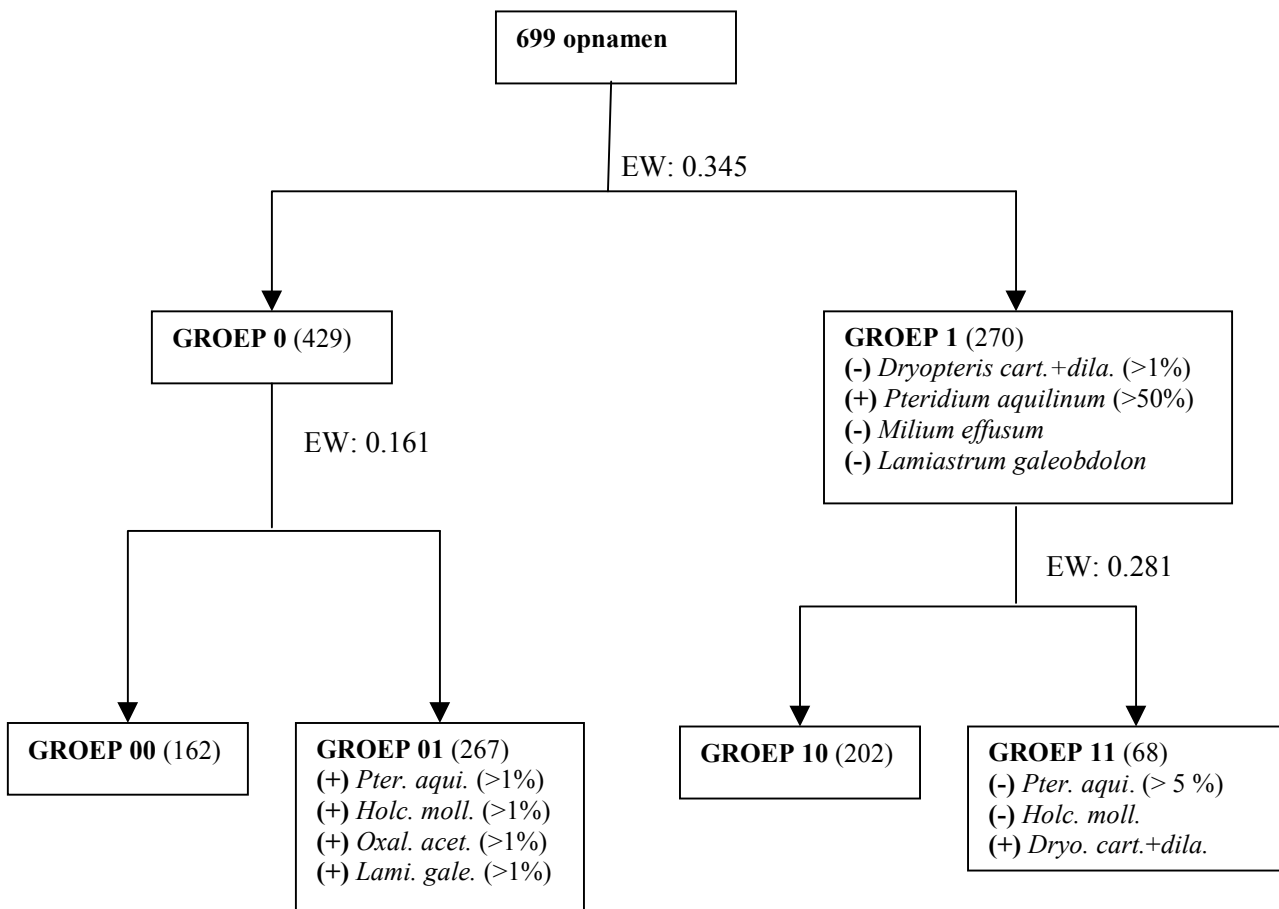
De eerste splitsing van 710 opnamen resulteerde in de afsplitsing van negen sterk afwijkende opnamen met met één tot twee soorten én boomzaailingen van *Acer* of *Quercus*. Ten einde een meer evenwichtige eerste splitsing te bekomen werden deze negen uitbijters bij een volgende analyse geweerd. De eerste splitsing van 701 opnamen bezat een eigenwaarde van 0.302 en leverde twee grote groepen op, waarbij de positieve groep (groep *1) werd gekarakteriseerd door de aanwezigheid van zeer hoge bedekkingen van *Pteridium aquilinum* (bed. $> 50\%$) en de afwezigheid van *Milium effusum*, *Lamiastrum galeobdolon* en (de niet-laagste bedekkingen van) *Dryopteris carthusiana* +

dilatata (bed. > 1 %). Een verfijning van de drempelniveaus tot 0.00, 2.00, 5.00, 10.00, 30.00, 50.00, 70.00 en 90.00, had een hogere eigenwaarde (0.343) tot gevolg, maar deze instelling veranderde niets aan de eerdere karakterisaties (indicatoren).

Verwijdering van twee opnamen die bij een preliminaire DCA-analyse sterke uitbijters bleken te zijn, leverde bij de eerste splitsing van de opnamenset met 699 opnamen slechts een geringe verhoging van de eigenwaarde (0.345) op. Een sterkere verhoging van de eigenwaarde werd bekomen door een opwaardering van de hogere bedekkingen (cf. drempelniveaus). Wanneer bedekkingen kleiner dan 1 % maar half zoveel werden gewaardeerd in vergelijking met de hogere bedekkingen, steeg de eigenwaarde bij de eerste splitsing tot 0.389. Deze instelling had echter het verlies van *Milium effusum* als indicator tot gevolg en werd daarom niet weerhouden in functie van een verdere bespreking van de analyse. Opvallend is dat een verwijdering van de 'wortelkruit-laag' en de 'dood-hout-laag' in de opnamen, de eerste opsplitsing en de eigenwaarde nauwelijks beïnvloedde. Het groeperen van alle lagen tot één vegetatielaag (dus zonder aparte laag voor wortelkruiten en dood hout) had een lichte verlaging van de eigenwaarde (0.327) tot gevolg. In beide gevallen bleven de indicatoren dezelfde als bij de eerste analyse met 701 opnamen.

2.1.2.2 Dendrogram van de classificatie

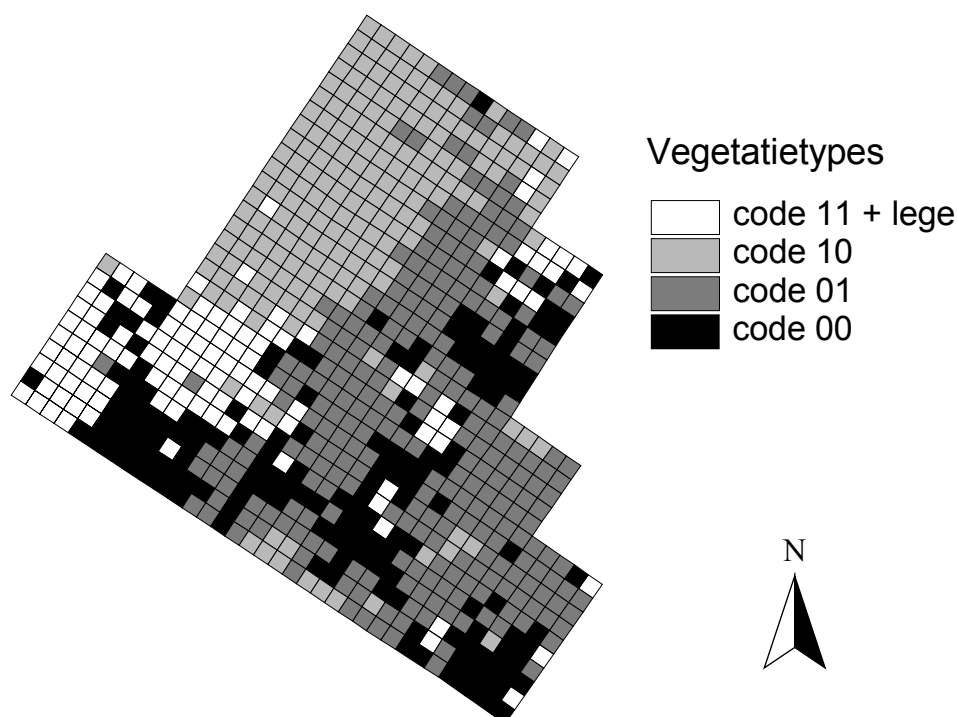
In onderstaand dendrogram van de classificatie (figuur 2.2) worden de opeenvolgende opsplitsingen door Twinspan (met de eigenwaarde EW en tussen haakjes het aantal opnamen in de subgroepen) op een overzichtelijke manier weergegeven.



Figuur 2.2. : Dendrogram van de Twinspan-classificatie

Merk op dat enkel de positieve groepen (*1) door indicatorsoorten worden gekenmerkt. Deze indicatoren kunnen zowel positief (+) (aanwezig in de opnamen) als negatief (-) (afwezig in de opnamen) gekarakteriseerd zijn. In bepaalde gevallen is niet een botanische soort, maar een schijnsoort (overeenstemmend met een bepaalde bedekking) indicierend voor een opnamengroep.

De opvallend lage eigenwaarden vanaf de tweede splitsing wijzen op een sterke homogeniteit van de opnamen. Het bleek dan ook weinig zinvol om de groepen 00, 01, 10 en 11 verder op te splitsen in een dendrogram en bijgevolg werden deze groepen als kruidlaagtype weerhouden. De ruimtelijke verspreiding in de kernvlakte van de opnamen die tot deze vegetatietypes gerekend worden, wordt weergegeven in figuur 2.3.



Figuur 2.3: Verspreiding van de 4 door TWINSpan onderscheiden vegetatietypes in de kernvlakte

2.1.2.3 Data-interpretatie

Het is de bedoeling om in dit hoofdstuk de door Twinspan bekomen opnamengroepen (00, 01, 10 en 11) enkel te karakteriseren op basis van hun floristische samenstelling. In functie van de interpretatie wordt verwezen naar literatuurgegevens over de auto-ecologie van de meest karakteristieke kruidlaagsoorten volgens de Twinspan-output. Omwille van de sterke aanwezigheid in de kernvlakte en haar uitzonderlijke belang van voor de bossuccessie werd aan de auto-ecologie van *Pteridium aquilinum* (Adelaarsvaren) veruit het meeste aandacht besteed. *Dryopteris carthusiana* + *dilatata* (Stekelvarens) en *Milium effusum* (Bosgierstgras) kregen wat minder aandacht ten gevolge van de beperktheid van het literatuur aanbod (na screening met TREE-CD en ISI-Web of Science). *Deschampsia cespitosa* (Ruwe smele) komt niet voor in het dendrogram, maar wordt toch besproken vanwege een uit de Twinspan-output afgeleide kenmerkendheid voor groep 01.

Alhoewel de soorten die werden aangetroffen op wortelkluiten en dood hout van weinig invloed bleken op de Twinspan-classificatie, worden ze hierna toch kort behandeld vanwege hun (al dan niet efemere) bijdrage tot de soortendiversiteit en hun karakteristieke voorkomen op de genoemde microbiotopen in de kernvlakte.

2.1.2.4 Beknopte bespreking van de opnamengroepen uit de Twinspan-analyse

Positieve hoofdgroep 1 (270 opnamen)

Deze opnamengroep wordt gekenmerkt door de aanwezigheid van hoge bedekkingen van *Pteridium aquilinum* (> 50 %) én het ontbreken van: *Milium effusum* (5.4.2.6), *Lamiastrum galeobdolon* en de iets hogere bedekkingen van *Dryopteris carthusiana + dilatata* (> 1 %).

Positieve groep (kruidlaagtype) 11 (68 opnamen)

Deze groep wordt afgesplitst door de aanwezigheid van de laagste bedekkingen *Dryopteris carthusiana + dilatata* (< 1 %) én het ontbreken van: *Holcus mollis* en van de hogere bedekkingen van *Pteridium aquilinum* (> 5 %).

Dit kruidlaagtype omvat zeer soortenarme (gemiddeld 1.72 ± 0.93 soorten per opname) en zeer ijle vegetaties met in alle opnamen zeer lage bedekkingen van *Dryopteris carthusiana + dilatata* (< 1 %). In iets minder dan de helft van de opnamen treden lage bedekkingen van *Pteridium aquilinum* (< 5 %) op en in enkele opnamen komt daarbij ook nog *Oxalis acetosella* (< 1 %) voor.

Negatieve groep (kruidlaagtype) 10 (202 opnamen)

Dit kruidlaagtype wordt gekenmerkt door soortenarme (gemiddeld 4.34 ± 2.56 soorten per opname), meestal vrij dichte tot zeer dichte vegetaties met hoge tot zeer hoge bedekkingen van *Pteridium aquilinum* (> 50 %). In meer dan de helft van de opnamen is er een belangrijke aanwezigheid van *Holcus mollis* (> 1 %) en in mindere mate ook van *Dryopteris carthusiana + dilatata*. In ongeveer een kwart van de opnamen is er ook een matige aanwezigheid van *Oxalis acetosella*. Ruwweg tussen 10 % en 20 % van de opnamen omvat gradiëntsituaties met kruidlaagtype 01, gekenmerkt door een (beperkte) aanwezigheid van *Athyrium filix-femina*, *Milium effusum*, *Rubus fruticosus* en in (nog) mindere mate ook *Lamiastrum galeobdolon* en *Juncus effusus*.

Negatieve hoofdgroep 0 (429 opnamen)

Deze groep wordt gekarakteriseerd door de iets hogere bedekkingen van *Dryopteris carthusiana + dilatata* (> 1 %). Differentiërend ten opzichte van hoofdgroep 1 is de aanwezigheid van *Deschampsia cespitosa* en de hoogste bedekkingen van *Dryopteris carthusiana + dilatata* (> 10 %). Verder is er in deze hoofdgroep een zeer belangrijke aanwezigheid (voorkomend meer dan de helft van opnamen) van: *Oxalis acetosella*, *Milium effusum*, *Athyrium filix-femina* en *Lamiastrum galeobdolon*. Waar aanwezig worden hoofdzakelijk bedekkingen van *Pteridium aquilinum* < 30 % aangetroffen.

Positieve groep (kruidlaagtype) 01 (267 opnamen)

Deze groep wordt gekenmerkt door de aanwezigheid van de iets hogere bedekkingen van *Lamiastrum galeobdolon* (> 1 %) en (in mindere mate) ook door het optreden van *Deschampsia cespitosa*. Differentiërend ten opzichte van groep 00 is de aanwezigheid van de iets hogere bedekkingen (> 1 %) van *Pteridium aquilinum*, *Holcus mollis* en *Oxalis acetosella*. Dit kruidlaagtype omvat de meest soortenrijke (gemiddeld 9.59 ± 3.45 soorten per opname), matig dichte vegetaties, met in meer dan de helft van de opnamen een belangrijke aanwezigheid (> 1 %) van: *Pteridium aquilinum*, *Holcus mollis*, *Oxalis acetosella* en *Lamiastrum galeobdolon* en *Dryopteris*

carthusiana + *dilatata*. Wanneer ook de laagste bedekkingen (< 1 %) worden beschouwd treden ook *Milium effusum* en *Athyrium filix-femina* in meer dan de helft van de opnamen op.

Negatieve groep (kruidlaagtype) 00 (162 opnamen)

Dit kruidlaagtype - afgescheiden met een zeer lage eigenwaarde (0.161) - bezit geen echte voorkeursoorten (*preferentials*) kan worden beschouwd als een eerder soortenarme (gemiddeld 5.85 ± 3.11 soorten per opname) en eerder ijle variant van type 01.

2.1.2.5 Auto-ecologie van de voornaamste indicatoren en voorkeursoorten volgens de Twinspan-output (groepen 00, 01, 10 en 11)

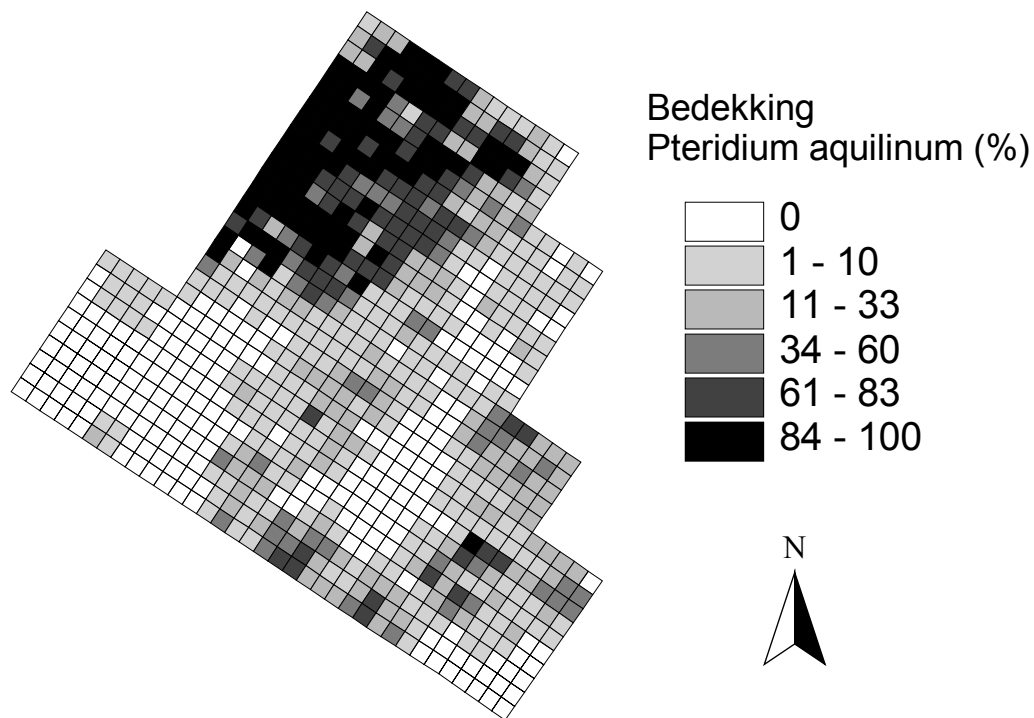
Pteridium aquilinum (Adelaarsvaren)

Adelaarsvaren komt talrijk voor in de kernvlakte van Kersselaerspleyn, in het bijzonder op de grote stormvlakte in het noordwesten van de kernvlakte (fig. 2.4). Elders is de soort frequent, maar is de dominantie minder absoluut.

Pteridium aquilinum is een kosmopolitische, tot drie meter hoge varenssoort (uitzonderlijk tot 5m hoog, Stace 1997: 20), die een dicht ondergronds en langlevend netwerk van rhizomen kan vormen. De nog slecht onderzochte infraspecifieke variatie wordt hier buiten beschouwing gelaten. Afhankelijk van de bodemcondities kunnen de rhizomen meer dan een halve meter diep in de bodem dringen, terwijl de wortels tot één meter diepte kunnen reiken (Den Ouden 2000: 14). Ecologisch en genetisch onderzoek heeft aangetoond dat plantendelen van één individu zich kunnen uitstrekken over meer dan een kilometer en dat een individu meer dan duizend jaar oud kan worden (Parks & Werth 1993). Op *Pteridium aquilinum* lijkende individuen komen reeds voor in het Jura-tijdperk (213-144 miljoen jaar geleden; Zhen & Zhang 1983) en hebben sinds het Krijt (144-65 miljoen jaar geleden) vermoedelijk weinig verandering ondergaan (Van Genderen et al. 1997: 66), vaststellingen die de succesvolle strategie van deze plant ondersteunen.

Wanneer meer dan 30 % van het zonlicht beschikbaar komt kan in de zomer een dicht *Pteridium*-scherm ontstaan dat alle andere plantengroei in de kruidlaag verhindert (Den Ouden 2000: 89). Zelfs in relatief lichtarme situaties wordt een hoge produktiviteit gehandhaafd (Den Ouden 2000: 41).

Pteridium aquilinum ontbreekt in gebieden die frequent worden overstromd omdat de rhizomen een goede bodemverluchting vereisen. In natte bodems of bij een hoge grondwaterstand kan deze soort overleven door vorming van een ondiep rhizoomnetwerk (Den Ouden 2000: 12). In de door Hermy (1985: 251) bestudeerde bossen van Binnen-Vlaanderen komt ze meer voor op leemgronden en lemig zandgronden dan verwacht bij een gelijke voorkeur voor alle texturen. In de Lage Landen wordt *Pteridium* meestal aangetroffen op zure bodems (Hermy 1985, Den Ouden 2000). De produktiviteit lijkt het meest te worden gelimiteerd door fosfor. Door mobilisatie van anorganisch fosfaat en efficiënte translocaties van voedingsstoffen via het rhizoomnetwerk is *Pteridium* echter goed aangepast aan voedselarme situaties (Evans et al. 1990). Het succes op zure, gepodzoliseerde gronden zoals op de leemplateaus in het Zoniënwoud (pH-KCl ca. 3) houdt wellicht ook verband met de door Koedam et al. (1992) aangetoonde tolerantie voor hoge Al-concentraties.



Figuur 2.4: verspreiding van Adelaarsvaren in de kernvlakte van Kersselaerspleyn

Het bezit van een rhizoomnetwerk is essentieel voor het voortbestaan en het succes van deze plant, die zich in vele gebieden van NW-Europa voornamelijk vegetatief lijkt te vermeerderen (Den Ouden 2000: 69). Op de Britse eilanden - onder een uitgesproken mild en vochtig Atlantisch klimaat - zijn volgens Hermy (1985: 256) echter vele voorbeelden van vestiging uit sporen bekend (cf. ook Dyer 1990). Het optreden van geïsoleerde *Pteridium*-populaties in recent op cultuurland aangelegd bos (b.v. dennenbossen in Binnen-Vlaanderen) maakt aannemelijk dat ook bij ons af en toe vestiging vanuit sporen optreedt (Hermy 1985: 256; pers. waarn.). Het ontbreken van prothallia of jonge sporofyten in *Pteridium*-populaties lijkt er op te wijzen dat de eigen kieming wordt verhinderd en dat de primaire functie van de sporen een snelle kolonisatie van nieuwe open milieus betreft (Hermy 1985: 256).

De sporenproductie is volgens Den Ouden (o.c.: 17) alvast geen beperkende factor bij de generatieve voortplanting en verspreiding, alhoewel het sporenaanbod sterk kan verschillen naargelang jaar en standplaats. Vooral in warme zomers blijken grote hoeveelheden sporen te worden geproduceerd (Hermy 1985: 255). Volgens Lambinon et al. (1998: 18) blijft *Pteridium* vaak steriel op beschaduwde plaatsen. Dit laatste stemt overeen met het ontbreken van sporen in recente pollenmonsters (pollenneerslag van de jongste decennia) verzameld ter hoogte van het oude bosreservaat, op een plaats waar *Pteridium* ten tijde van de stalname sterk vertegenwoordigd is in vegetatie-opnamen onder hoge bedekkingen van *Fagus sylvatica* (Bastin 1964, zie hoofdstuk 4). De ultralichte sporen (< 0.01 mg) worden zeer gemakkelijk door de wind verspreid (Hermy 1985: 255).

Alhoewel Dolling (1996) wijst op een laag kiemingspercentage in Zweden, worden voor zuidelijker breedtegraden hoge kiemingspercentages gemeld (Sheffield et al. 1993). Een mogelijke verklaring voor de beperkte geslachtelijke voortplanting in ons klimaat, is dat het prothallium en de jonge sporofyt zeer gevoelig blijken aan vorst en droogte (Den Ouden 2000: 16-17). Daarbij komt dat deze jonge stadia doorgaans niet kunnen profiteren van een temperend bosklimaat, doordat ze - om niet geheel duidelijke redenen - slechts zelden lijken te kiemen in bos. Het is evenmin onduidelijk of de aanwezigheid van ontbindend dood hout de kieming in bos positief kan beïnvloeden (cf. *Dryopteris*, waarmee jonge stadia van *Pteridium* gemakkelijk kunnen worden verward !).

Het feit dat *Pteridium* zich in onze bossen in hoofdzaak via rhizomen vermeerderd, heeft belangrijke implicaties voor de verspreiding ervan op zowel gebieds- als landschapsschaal. De kolonisatie van nieuwe milieus door middel van laterale rhizoomgroei verloopt immers traag (volgens de literatuur aan een snelheid van 0.2-2 m/jaar; Lawrie et al. 1992, Den Ouden 2000: 17). De voormalige aanwezigheid van *Pteridium* in een gebied kan de rekolonisatie ervan evenwel versnellen door: 1. de aanwezigheid van (gemakkelijk penetreerbare) rhizoomgangen of 2. het actief zijn van een rhizoombank, die zowel uit afzonderlijke dormante rhizomen kan bestaan, als uit rhizomen die met een (elders bebladerd) rhizoomnetwerk verbonden zijn (Den Ouden 2000: 67, Dolling 1999).

De sterke affiniteit van *Pteridium aquilinum* met oude bossen (Rackham 1980, Hermy 1985) houdt verband met de hogervermelde beperkte dispersiecapaciteit. Opmerkelijk is de door Hermy (1985: 255) aangehaalde situatie in het loofbosgedeelte van de Vorte Bossen (Ruisselede), waar deze varen uitsluitend werd waargenomen in loofbos dat ook op de Ferrariskaart (1772-1779) als bos staat ingetekend en waarbij een dreef met een breedte van enkele meters ook na honderd jaar een voldoende barrière bleek (blijkt ?) te vormen. In het Nederlandse Speuldersbos (Veluwe) werd vastgesteld dat herbebeste heidegronden uitsluitend en zeer traag worden gekoloniseerd vanuit oude bospercelen (door laterale uitbreiding van rhizoomnetwerken; Den Ouden 2000: 44-69). Volgens Den Ouden (o.c.: 63) is voor de aanwezigheid van *Pteridium*-vegetaties in eerste instantie de langdurige aanwezigheid van een kroondak vereist. Als verklaring hiervoor wordt aangehaald dat de langdurige afwezigheid van een kroondak resulteert in het uitdrogen van het (i.c. zandig) substraat en - meer algemeen - het verdwijnen van het temperend bosklimaat (resultierend in b.v. lagere luchtvochtigheid, meer vorst). Op vrij vochtige, maar voldoende gedraineerde bodems (zoals op de leemplateaus in het Zoniënwoud) en in een mild klimaat (zoals op de Britse eilanden of aan de kust) kan *Pteridium* wél langdurig overleven in open milieus en zelfs voor onbepaalde tijd een bosgemeenschap gaan vervangen, waarbij in de ondergroei van de varenvegetatie dezelfde voorjaarsbloeiërs kunnen optreden als in bos (b.v. *Viola*, *Anemone*, *Hyacinthoides*; Rodwell 1991).

Monospecifieke vegetaties van *Pteridium* in bosgebieden ontstaan in de regel dankzij een door (kaal)kapping of windval veroorzaakte sterk toegenomen lichtbeschikbaarheid in terreinen waar deze soort reeds vertegenwoordigd was als volledige plant of als rhizoom (Dolling 1999). In dergelijke vegetaties kunnen boomverjonging en het optreden van competitieve niet-voorjaarsbloeiërs voor lange tijd volledig worden verhinderd ten gevolge van: 1. beschaduwing, 2. verstikking, 3. vorming van een dikke, aaneengesloten strooiselmat met horizontale gelaagdheid en 4. de ondersteuning van een hoge dichtheid van planten- en zaadetende knaagdieren (Den Ouden 2000: 184). Volgens Den Ouden (o.c.: 128) is er tot dusver geen enkel bewijs geleverd voor dominantie van *Pteridium* dankzij (vermeende) allelopathische eigenschappen.

Slechts weinig andere organismen dan de mens slagen er in om *Pteridium aquilinum* op vegetatieniveau sterk te beïnvloeden. Het is een efficiënt-toxische plant die weinig last ondervindt van zowel micro- als macroherbivorie (Van Genderen et al. 1997: 62-66). Het voornamelijk als wintervoedsel opgraven en consumeren van wortelstokken door everzwijnen (Groot Bruinderink & Hazebroek 1994, Mcilroy 1989) is een zeldzaam voorbeeld van de invloed van 'grote grazers' op *Pteridium*-vegetaties, met nog slecht gedocumenteerde gevolgen voor de vegetatie-evolutie.

Den Ouden (2000: 184) concludeert voor de Nederlandse hogere zandgronden dat *Fagus sylvatica* - mits aanplanting bij gebrek aan natuurlijke verjonging - de enige boomsoort is die *Pteridium* kan 'eliminieren' (sic). Beschaduwning en wortelconcurrentie van *Fagus sylvatica* kan op relatief droge zandige gronden de laterlate expansie van *Pteridium* voorbij een beukenaanplanting volledig verhinderen (o.c.: 182). Dichte verjongingsgroepen zoals in de kernvlakte van het bosreservaat Kersselaerspleyn vormen eveneens een effectieve barrière. In bepaalde heidegebieden op de Britse eilanden wordt *Pteridium* bestreden door maaien en besproeiing met het synthetische herbicide asulam. Uit onderzoek bleek tweemaal per jaar maaien een meer effectieve behandeling dan éénmaal maaien met gebruik van asulam; maar zelfs in het eerste geval bleven de rhizomen actief na 12 jaar volgehouden behandeling. Volgens extrapolaties zou in totaal 19 jaar 'tweemaal per jaar maaien', 21 jaar 'éénmaal per jaar maaien met asulambehandeling' of 45 jaar 'asulambehandeling zonder maaien' nodig zijn om *Pteridium* lokaal volledig uit te roeien (Marrs et al. 1993).

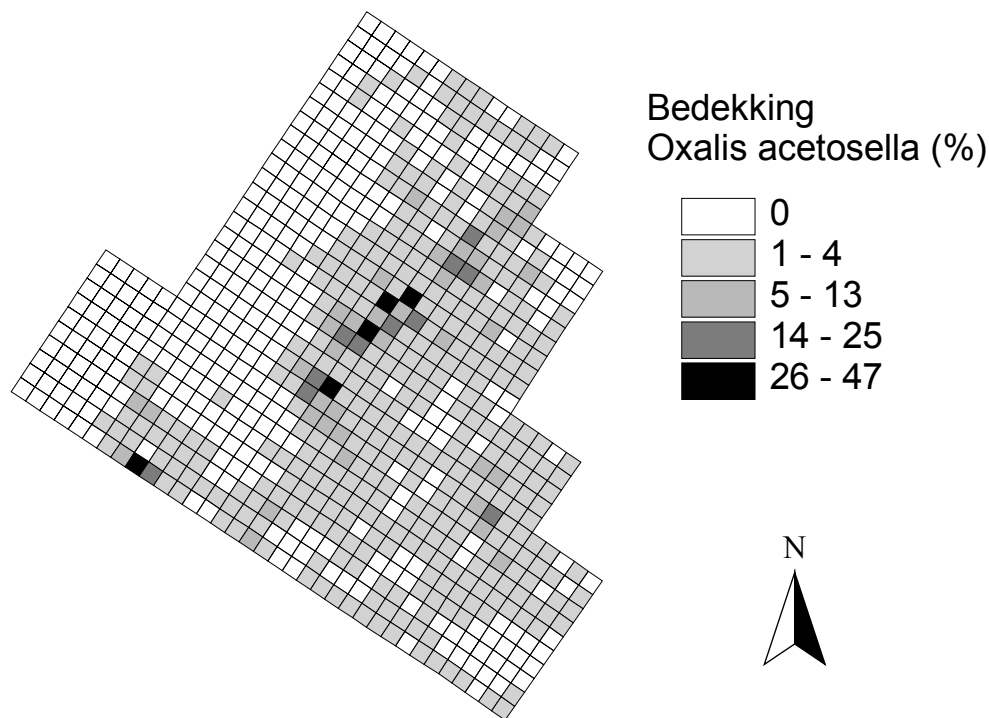
Pteridium-vegetaties vormen een waardevol habitat voor verschillende organismen. Het voorkomen van typische bosplanten als *Anemone nemorosa* en *Hyacinthoides non-scripta* onder een *Pteridium*-scherm werd reeds aangehaald (Rodwell 1991). Forse, tot circa twee meter hoge *Pteridium*-bestanden zoals in de kernvlakte van het bosreservaat Kersselaerspleyn, bieden dekking aan reeën en everzwijnen. Voor laatstgenoemde soort vormen de ondergrondse delen van deze plant ook een belangrijk wintervoedsel (Groot Bruinderink & Hazebroek 1994). Dassen verkiezen dichte *Pteridium*-vegetaties voor hun burchten (Den Ouden 2000: 183). Het dikke strooiselpakket van deze varen creëert een geschikte omgeving voor de overwintering van hagedissen en hazelwormen (l.c.). Hazelwormen werden recent verscheidene keren waargenomen in de *Pteridium*-rijke kernvlakte van het bosreservaat Kersselaerspleyn (pers. waarn.).

Oxalis acetosella (Witte klaverzuring)

Oxalis acetosella werd in het vegetatieraster zeer frequent waargenomen. De enige gaten is de verspreiding situeren zich aan de westrand van de kernvlakte: de verjongingsgroep en de grote stormvlakte (fig. 2.5). Mogelijk zijn respectievelijk de extreme schaduw en de hoge insolatie (die gepaard gaat met een lage luchtvochtigheid) beperkende factoren (zie hieronder).

Oxalis acetosella is een laagblijvende (5-15 cm, Lambinon et al. 1998: 433), wintergroene lentebloeier, die gewoonlijk in kleine klonale matten (tot 0.5 m diameter, Packham 1978) groeit en ondiepe tengere rhizomen bezit. De soort vertoont een circumboreale (holarktische) verspreiding.

De plant groeit slecht bij hoge temperaturen en bij sterke zonnestraling, maar profiteert van een hoge luchtvochtigheid (Packham 1987). Ze is zeer schaduwtolerant, kan zich nog handhaven bij 1.5 % van het daglicht (Weeda et al. 1988: 7) en assimileert het best bij 27 % van het daglicht (Packham 1978). In experimenten met meer dan 70 % beschikbaar licht dienden de planten zeer regelmatig water te krijgen (Packham 1978). Weeda et al. (1988) stellen dat direct zonlicht de bladstructuur dermate beschadigt dat de plant op kapvlakten na één of twee zomers ten gronde gaat. In verband met voorgaande vaststellingen is het interessant om er op te wijzen dat *Oxalis*-vindplaatsen op zuidhellingen in O-Wales veelal worden gekenmerkt door insijpelend water en een scherm van *Pteridium aquilinum* (Packham 1978). Deze tere, oppervlakkig wortelende plant blijkt zeer gevoelig droogte en bedekkingen in eenzelfde proefvlak kunnen sterk verschillen in relatie tot de jaarlijkse neerslag (Brunet & Tyler 2000).



Figuur 2.5: verspreiding van Witte klaverzuring in de kernvlakte van Kersselaerspleyn

Volgens Packham (1978) groeit *Oxalis* niet goed op droge bodems en is ze het meest succesvol op matig gedraineerde standplaasten. Op de leemplateaus in het Zoniënwoud kan deze soort worden beschouwd als een matige vochtindicator wat in overeenstemming is met iets hogere Ellenbergwaarde (6) die ze krijgt toegekend in vergelijking met *Lamiastrum galeobdolon* en *Milium effusum* (beide 5). Door Hermy (1985: 263) wordt *Oxalis acetosella* in Binnen-Vlaanderen meest aangetroffen in bossen op droge tot matig droge leem- en zandleembodems (maar ook regelmatig op lemig zandbodems). Ze ontbreekt daarbij nagenoeg volledig op natte tot zeer natte bodems (l.c.). De plant gedraagt zich eerder pH-indifferent en vertoont een goede groei bij een pH op wortelniveau tussen 3.2 en 8.0 (Packham 1978). *Oxalis acetosella* lijkt niet te profiteren van de aanwezigheid van voedselrijke plekken in een bos (Farley & Fitter 1999). Experimentele toevoeging van fosfaten in een zuur Beukenbos te Zweden bleef zonder effect (Falkengrengrerup & Tyler 1993).

Oxalis groeit duidelijk beter in de aanwezigheid van een grote hoeveelheid bladstrooisel, waarin wortels en rhizomen zich snel kunnen uitbreiden. Experimentele vermindering van bladval in een beukenbos heeft geleid tot het geleidelijk verdwijnen van deze soort uit het proefperceel (Watt 1925). Tijdens een zeer recent onderzoek naar het voorkomen van zwammen en planten op dode beukenstammen in het bosreservaat Kersselaerspleyn (Van Dort & Van Hees 2001) werd vastgesteld dat *Oxalis* voorkomt op 44 % van de 200 onderzochte stammen, waarbij deze soort enkel licht wordt overtroffen door *Dryopteris carthusiana* + *dilatata* (49 %, zie verder)

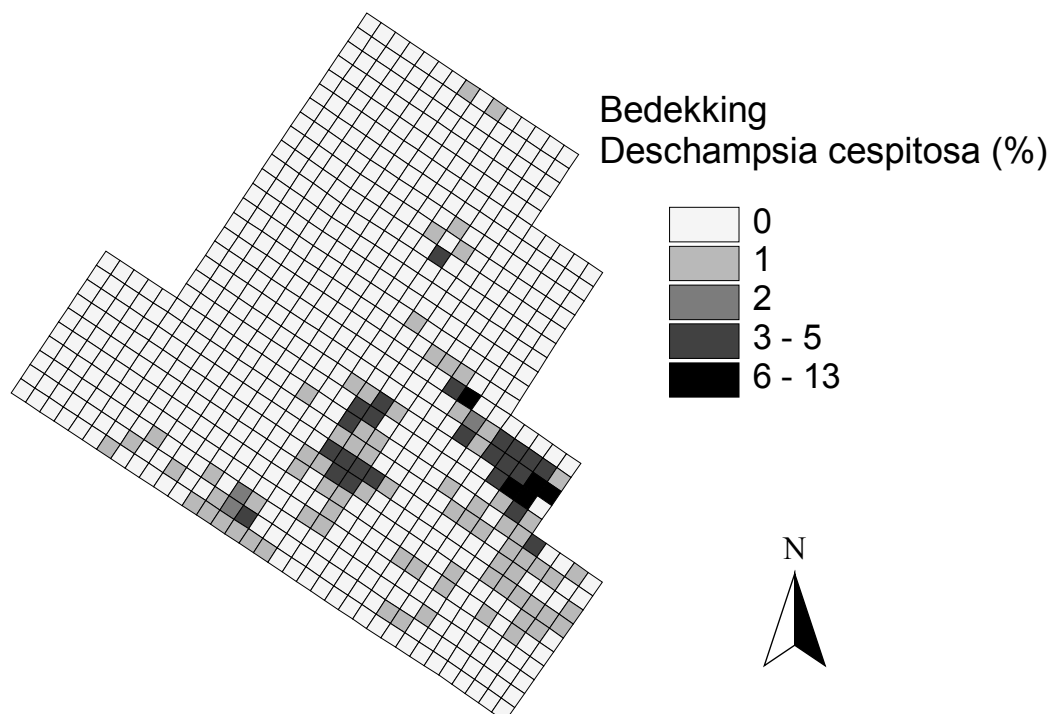
Alhoewel *Oxalis acetosella* slecht reageert op een lang aangehouden vertrappeling heeft de begrazing zelf volgens Packham (1978) geen belangrijke invloed.

De verbreiding gebeurt in de regel door het wegschieten van zaden (autochorie). Het optreden van een dergelijke verspreidingswijze bij een bosplant maakt volgens Hermy (1985: 265) de sterke associatie van deze soort met oude bossen (Peterken 1974, Rackham 1980, Hermy 1985) begrijpelijk. Verheyen & Hermy (2001a) wijzen evenwel op de twijfelachtige associatie tussen verspreidingswijze en verspreidingsbeperking: er bestaan soorten met een hoge kolonisatiecapaciteit zonder aanpassingen voor lange-afstandverbreiding (waaronder mogelijk ook *Oxalis acetosella*, cf. Verheyen & Hermy 2001b), terwijl andere soorten met aanpassingen voor lange-afstandverspreiding zich sterk 'dispersal limited' kunnen gedragen. Packham (1978) wijst op de kleverigheid van de zaden en haalt een geval aan waarbij aan beukenbladeren gehechte zaden 'over een enorme afstand in open gebied werden verspreid'. De gebondenheid aan oude bossen blijkt ook afhankelijk van het klimaat en manifesteert zich duidelijk minder in gebieden met meer regenval (Packham 1978, Peterken 1974), waarbij Weeda et al. (1988: 7) reeds een duidelijk verschil opmerken tussen het regenarmere Noord-Brabant en de rest van Nederland. Packham (1978) beschouwt *Oxalis acetosella* dan ook als een goed voorbeeld van 'climatic limitation of habitat type'.

Deschampsia cespitosa (Ruwe smele)

Deschampsia cespitosa werd voornamelijk aangetroffen in het zuiden van de kernvlakte, op relatief vochtige bodem. Op verdichte plaatsen, zoals exploitatiesporen, is de edekking van de soort vrij hoog (fig. 2.6)

Deschampsia cespitosa is een zeer variabele, middelhoog tot zeer hoge (30-150 cm, Lambinon et al. 1998: 845), wintergroene grassoort die veelal forse en compacte pollen vormt. De forse, taaie wortels kunnen tot een meter diep reiken (Weeda et al. 1994: 148). De soort vertoont een circumpolaire verspreiding.



Figuur 2.6: verspreiding van Ruwe smele in de kernvlakte van Kersselaerspleyn

Deschampsia cespitosa is extreem vorsttolerant². De zuidelijke verspreidingsgrens van deze soort vertoont een opvallende overeenkomst met de 20°C-isotherm voor juni, wat wijst op een beperking door hoge temperaturen (Davy 1980). Alhoewel de plant ontbreekt in droge gebieden, lijkt ze weinig gevoelig aan neerslag, luchtvochtigheid en expositie. Licht lijkt een invloedrijke factor: populatie-explosies gaan vaak samen met kaalslagen of andere verstoringen die de lichtflux doen toenemen (l.c.). Dit laatste is in overeenstemming met de bevindingen van Bastin (1964), die in het Zoniënwoud - zowel in vegetatie-opnamen als in zeer recente pollenspectra - meermaals een *envahissement des plantations* met deze soort vaststelt. Aan de andere kant blijkt deze plant ook schaduwtolerant, wat in overeenstemming met het frequente voorkomen in de bossfeer. Eénmaal de soort zich gevestigd heeft kan zelfs diepe schaduw verdragen, waarbij dient te worden opgemerkt dat deze wintergroene soort ook in het ongunstige seizoen tot fotosynthese in staat blijkt (Hermy 1985: 283). Opmerkelijk is dat het bezit van lange en smalle bladeren bij bospopulaties (om buurbeschaduw tot een minimum te beperken) genetisch gefixeerd werd (var./subsp. *parviflora*; Davy 1980, zie verder)

De competitiviteit van deze soort wordt beperkt door zijn compacte groeivorm en is - in tegenstelling tot zich sterk uitspreidende overblijvende grassen - karakteristiek voor habitats met weinig intense competitie ten gevolge van seizoensale overstroming, onvruchtbaarheid en beschaduwing. Het succes van *Deschampsia cespitosa* op natte bodems wordt toegeschreven aan een hoge tolerantie voor een slechte bodemverluchting (en de daaruit resulterende hoge concentraties aan ijzerionen, Davy 1980).

Deschampsia cespitosa wordt aangetroffen op zeer uiteenlopende bodemtypen. Volgens Hermy (1985: 282) lijkt de soort in de bossen van Binnen-vlaanderen het meest geassocieerd met kleiige bodems, terwijl ze ook op lemige bodems meer voorkomt dan statistisch kan worden verwacht. *Deschampsia cespitosa* is in het onderzoek van Hermy (o.c) duidelijk geassocieerd met natte bodems (zie ook hoger). Dit is in overeenstemming met Ellenberg (1979), die de soort ook aanduidt als een typische vertegenwoordiger van standplaatsen met wisselende bodemvochtigheid. Het optreden op bospaden in minder vochtige bossen (cf. *Milio-Fagetum*, Weeda et al. 1994: 149) is een indicatie voor waterstagnatie door bodemverdichting.

De soort gedraagt zich uitgesproken pH-indifferent en kan domineren bij bodem-pH's van 3.7 tot 8.3. Zelfs bij pH-uitesten tot 2.8 en 12.2 kan ze zich nog goed handhaven (Davy 1980). Deze zuurtolerantie is in overeenstemming met een tolerantie voor hoge mangaanconcentraties (Davy & Taylor 1975) en andere zware metalen in de bodem (Cox & Hutchinson 1979). Op zure bodems blijkt deze plant de overwegende aanwezigheid van ammoniumstikstof gedurende een groot deel van het seizoen goed te tolereren (l.c.). Er bestaat ook een algemene tolerantie ten opzichte van een lage stikstofbeschikbaarheid (Davy & Taylor 1974). Op redelijk voedselrijke bodems blijkt een bemesting met N en P weinig effect te hebben (eerder negatief dan geen, Pigott & Taylor 1964). Volwassen planten gedragen zich relatief onafhankelijk tegenover strooisel, terwijl zaailingen en juvenielen er beslist gevoeliger voor zijn (Hermy 1985: 282-283).

De verbreiding gebeurt in de regel door de wind, wat in overeenstemming is met de talrijke productie van zeer lichte zaden (per seizoen tot een half miljoen per pol, Davy 1980; zaadgewicht ca. 0.3 mg, Grime 1979: 92). Volgens Davy (1980) komt een groot gedeelte van de zaden tot kieming zodra een geschikte groeiplaats is bereikt. De snelheid waarmee gekapt bos gekoloniseerd wordt suggereert disseminatie-afstanden van meerdere honderden meter frequent optreden (o.c., cf. ook Davy & Taylor 1974). Opmerkelijk in deze context is dat door Verheyen & Hermy (2001) in het Muizenbos te Ranst juist een door verspreidingsmogelijkheden beperkte (*dispersal limited*) koloniseringscapaciteit - en een daaruit resulterende affiniteit met oude bospercelen - werd waargenomen. Ter gedeeltelijke verklaring kan Davy (1980) worden aangehaald die er op wijst dat vestiging van zaailingen in stabiele bosgemeenschappen een zeldzaam gebeuren is en dat populaties zich in dergelijke vegetaties jarenlang kunnen handhaven door vegetatieve groei.

² Illustratief hierbij is dat de zeer verwante soort *Deschampsia antarctica* één van de twee enige inheemse bloemplanten op Antarctica is (Davy 1980).

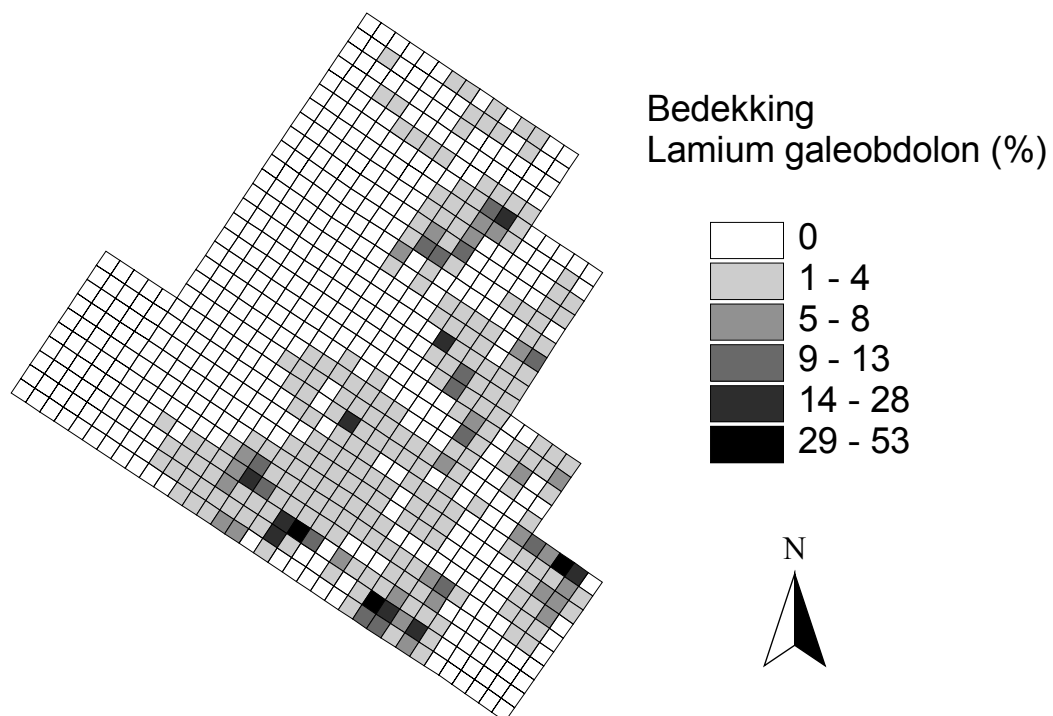
Hermý (1985) suggereert dat de waargenomen affiniteit met oude bossen mogelijk verband houdt met competitieve verdringing door nitrofiële soorten (b.v. *Urtica dioica*) in jonge bossen.

De gebondenheid aan oude, meer gestabiliseerde bosgemeenschappen lijkt evenwel ook verband te houden met de ploïdale variatie binnen deze soort. Rothera & Davy (1986) stelden vast dat diploïde populaties ($2n = 26$) zich meer lijken te beperken tot oude bossen, terwijl tetraploïden ($2n = 52$) doorgaans worden aangetroffen op plaatsen waar een invasieve kolonisatie heeft plaatsgevonden. De diploïde, met oudere bossen geassocieerde populaties lijken te behoren tot de subsp. *parviflora* (Thuill.) Dumort. (cf. Stace 1997: 868), maar verder morfologisch, ecologisch en genetisch onderzoek dient meer uitsluitel te brengen.

De aanwezigheid van ruwe bladeren met een hoog siliciumgehalte lijkt in onze contreien een goede bescherming tegen begrazing te vormen, waardoor beweiding de soort begunstigt (Weeda et al. 1994: 149). Kiemplanten en jonge planten - die in het algemeen weinig voorkomen - worden blijkbaar wel vaak afgevreten (vermoedelijk door konijnen, Hermý 1985: 283). Eénmaal de soort zich gevestigd heeft lijkt ze nog het meest te worden gehypothekeerd door een maaibeheer (cf. Davy 1980).

Lamiaeum galeobdolon (Gele dovenetel)

De verspreiding van *Lamiaeum galeobdolon* in de kernvlakte vertoont veel overeenkomsten met die van *Oxalis acetosella*. In het westen, onder de verjonging en op de kernvlakte, is de soort grotendeels afwezig (figuur 2.7).



Figuur 2.7: verspreiding van Gele dovenetel in de kernvlakte van Kersselaerspleyn

Lamiaeum galeobdolon is een lage tot middelhoge (15-60 cm, Lambinon et al. 1998: 551), wintergroene lentebloeiër, die op de knopen wortelende stolonen vormt. Vetakte, vezelige wortels reiken tot 30 cm diepte (Packham 1983). De soort vertoont een typische Midden-Europese verspreiding, met een areaal dat zich uitstrekt van Noord-Spanje, Zuid-Italië en de Balkan tot Noord-Engeland, Zuid-Zweden en Midden-Rusland, met een zuidoostelijke voorpost in de Kaukasus (Weeda et al. 1988: 158, Packham 1983)³. De soort ontbreekt van nature in W-Ierland en N-Schotland en beperkt zich in Scandinavië tot Z-Zweden (cf. Packham 1983). Binnen *Lamiaeum galeobdolon* worden in Europa drie ondersoorten onderscheiden, waarvan er in ons land twee als inheems worden beschouwd. Van die twee komt volgens Lambinon et al. (1998: 551) in Vlaanderen enkel de tetraploïde subsp. *montanum* ($2n = 36$)⁴ voor. De kleine en minder forse diploïde subsp. *galeobdolon* ($2n = 18$) wordt enkel opgegeven voor ZO-Nederland en O-Lotharingen. De verspreidingsgebieden van beide soorten lijken in continentaal Europa evenwel sterk door elkaar te lopen (cf. Packham 1983) en het blijft de vraag of de diploïde ondersoort - die vegetatief niet altijd duidelijk te onderscheiden is van de tetraploïde - niet over het hoofd wordt gezien, inzonderheid in de donkere Brabantse bossen waar de soort vaak niet tot bloei komt. In deze context dient te worden opgemerkt dat een betere kennis van ondersoorten van belang kan zijn voor de ecologische indicatiewaarde ervan (cf. *Deschampsia cespitosa*).

Vorst wordt goed verdragen en de noordelijke verspreidingslimiet van deze soort lijkt te worden bepaald door een verandering van de seksuele voortplanting tijdens koele en vochtige zomers (Packham 1983). De soort is evenwel droogtegevoelig (cf. Grime et al. 1988) en ontbreekt of groeit slecht in droge gebieden. Bedekkingen van *Lamiaeum galeobdolon* kunnen sterk verschillen in relatie tot de neerslag in zowel het jaar van de waarneming als het daaraan voorafgaande jaar (Brunet & Tyler 2000). De plant groeit net zoals *Oxalis acetosella* optimaal bij 27 % beschikbaar licht (Packham 1983). De soort komt echter niet tot bloei bij lichthoeveelheden die *Oxalis acetosella* in staat stellen om rijkelijk zaad te produceren. Hogere lichtfluxen (b.v. ten gevolge van een hakhoutbeheer, zie verder) kunnen dan weer een forse groei induceren bij *Lamiaeum galeobdolon* (o.c.). In experimenten met meer dan 70 % beschikbaar licht dienden de planten regelmatig water te krijgen (Packham & Willis 1982) Dankzij het bezit van lange stolonen kan de plant wortelen op een bepaalde, gunstige groeiplaats en fotosynthetiseren in een andere, lichtrijkere omgeving (Grime 1979 cit. in Packham 1983).

Lamiaeum galeobdolon komt voor op uiteenlopende texturen, maar vertoont een duidelijke voorkeur voor oudere en rijkere gronden onder loofbos (cf. Weeda et al. 1988: 159). De soort ontbreekt op droge bodems. Ze vedraagt een doornatte bodem in de winter, maar niet het gehele jaar door (Packham 1983, Weeda et al. 1988: 159). Packham (1983) vermeldt een pH-bereik van 3.8 tot 8.0, maar merkt op dat de plant een zwakke groei vertoont bij een pH lager dan 4.3. Het soms talrijke - maar enkel vegetatieve - voorkomen op zure bodems in het Zoniënwoud (pH 3.0-4.0) kan mogelijk gedeeltelijk worden verklaard doordat bepaalde wortels er kunnen in slagen om diepere bodemhorizonten te bereiken (cf. Packham 1983). De concentraties van uitwisselbare kationen en C/N-verhouding op de groeiplaatsen kunnen volgens Packham (o.c.) sterk verschillen. Alhoewel ze vaak samen wordt aangetroffen met *Urtica dioica* lijkt ze minder N en P te vereisen dan laatstgenoemde (o.c.). Experimentele toevoeging van fosfaten in een zuur beukenbos te Zweden bevorderde de vegetatieve groei van *Lamiaeum galeobdolon* (Falkengrengrerup et al. 1993). Planten op stenige leem met pH 3.8 in W-Wales profiteerden zowel van een bemesting P als van een bemesting met P én N (Packham 1983). De soort groeit goed op plaatsen met een diepe strooisellaag (Al-Mufti 1978 cit. in Packham 1983). Met betrekking tot de humuskwaliteit beschouwt Packham (o.c.) *Lamiaeum galeobdolon* als een mull-indicator.

³ Hegi (s.d.) wijst er op dat de N- en Z-grenzen van dit areaal goed overeenstemmen met het areaal van *Fagus sylvatica*, maar dat *Lamiaeum galeobdolon* veel verder oostwaarts voorkomt.

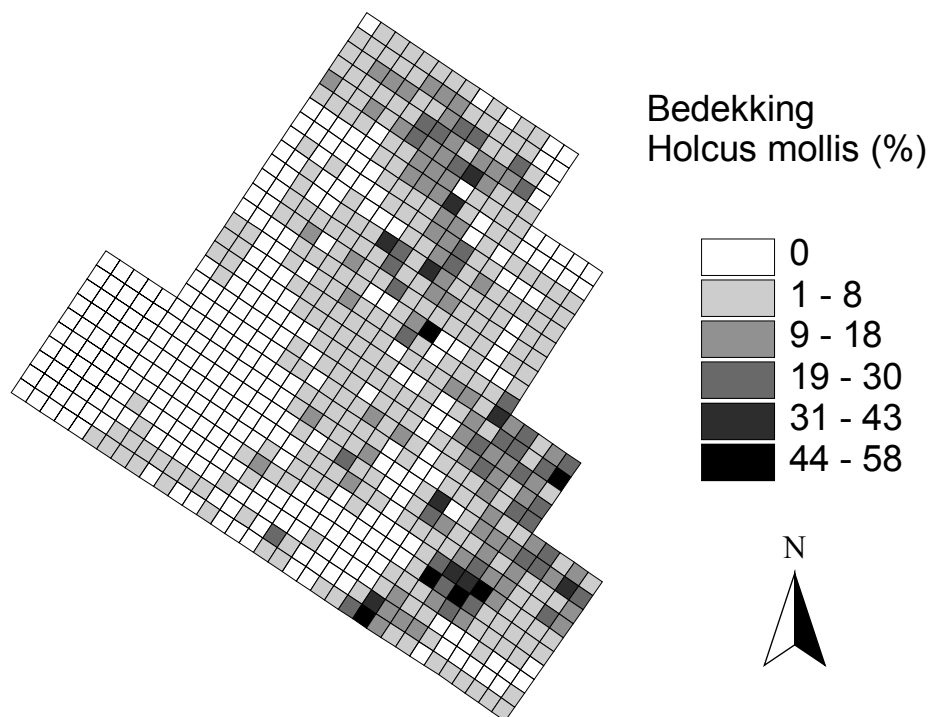
⁴ Er wordt gesuggereerd dat subsp. *montanum* de allotetraploïde is van subsp. *galeobdolon* en de andere Europese ondersoort subsp. *flavidum* (cf. Packham 1983).

De verbreiding van de ca. 2 mg zware zaden (cf. Grime 1979) gebeurt door mieren, waarbij bepaalde zaadtypen tot 70 m ver kunnen worden getransporteerd. Het kiemingspercentage is hoog mits vernalisatie (wat in kieming in de lente garandeert). Een individu kan zich met behulp van stolonen jaarlijks uitbreiden in een straal van 50-156 cm (Packham 1983). Deze eerder beperkte en trage verbreidingsmogelijkheden resulteren in een sterke affiniteit met oude bossen (Hermy 1985, Bossuyt et al. 1999). Opmerkelijk is dat deze soort in gebieden met een - op regionale schaal - beperkte regenval meer aan bossen gebonden is dan elders. De selectie van deze soort als een goede indicator voor oud bos door Peterken (1974), blijkt op de Britse Eilanden dan ook enkel op te gaan voor Central Lincolnshire, maar niet voor meer vochtige streken (Packham 1983).

Lamiastrum galeobdolon kan sterk worden beschadigd door vertrappeling. Ze wordt preferentieel begraasd door de muis *Clethrionomys glareolus*, maar genegeerd door de muis *Apodemus flavicollis* (cf. Packham 1983). In vergelijking met *Oxalis acetosella* lijkt *Lamiastrum galeobdolon* duidelijk sterker te worden begraasd door Ree (Klötzli 1965 cit. in Brunet & Tyler 2000). Een hakhoutbeheer wordt goed verdragen en leidt tot een tijdelijke toename in bedekking en bloei.

Holcus mollis (Zachte witbol)

Het verspreidingspatroon van *Holcus mollis* in de kernvlakte vertoont meer gelijkenissen met dat van *Pteridium aquilinum* dan met dat van *Oxalis acetosella* of *Lamiastrum galeobdolon*. De soort is talrijk aan de rand van de stormvlakte, maar ook op wat vochtigere locaties in het zuidoosten. In de verjongingsgroep ontbreekt deze grassoort, vermoedelijk door lichtgebrek (fig. 2.8).



Figuur 2.8: verspreiding van Zachte witbol in de kernvlakte van Kersselaerspleyn

Holcus mollis is een zeer variabele, middelhoge (20-80 cm, Lambinon et al. 1998: 841), overblijvende grassoort met een voor bosgrassen atypisch rhizoomnetwerk dat zeer uitgestrekte - maar nooit zeer dichte - matten kan vormen.

Uit het overwegend M- en W-Europese areaal van deze soort kan worden afgeleid dat langdurige en strenge vorst niet wordt verdragen, wat mogelijk verband houdt met het oppervlakkige karakter van het rhizoomnetwerk (Ovington & Scurfield 1956). Door Ellenberg (1992) wordt *Holcus mollis* beschouwd als een halfschaduwplant. Weeda et al. (1994: 158) vermeldt dat de soort in bossen het best gedijt onder bomen met een licht doorlatende kroon zoals *Quercus robur* en *Larix* sp. Ze kan evenwel ook worden aangetroffen onder *Fagus sylvatica* (Watt 1931) en *Acer pseudo-platanus* (Jones 1944). Een veranderende lichtintensiteit kan een belangrijk effect hebben op de groeiwijze, de structuur en de bloei van deze plant, waarbij een sterke beschaduwing resulteert in bleke, minder harige en aan de basis sterk teruggekromde bladeren (Ovington & Scurfield 1956). Hakhoutbeheer en kaalkap kan de presentie sterk doen toenemen. Onder *Pteridium aquilinum* – vóór het ontvouwen van de varenbladeren - kan de soort een uitbundig voorjaarsaspect vertonen (o.c.).

Volgens Ovington & Scurfield (1956) is *Holcus mollis* een gras van goed gedraineerde, zure, lichte bodems (lichte leem, zand of zandige klei). De watertafel varieert en bevindt zich gewoonlijk op meer dan 30 cm van de oppervlakte (o.c.). In droge perioden kleuren de matten van deze soort gauw licht koperrood en kunnen ze de begroeiing een uitgesproken dor aanzien geven (Weeda et al. 1994: 158). Voor diverse groeiplaatsen werden voor bovenste 10 cm van het substraat pH-waarden van 3.86-5.29 opgetekend (Ovington & Scurfield 1956). In zure bossen resulteerde zowel bekalking als fosfaatbehandeling in een significante toename van de spruitdichtheid (o.c.). In optimale omstandigheden bezit het substraat een mull-karakter, alhoewel een zekere mate van uitloging kan optreden (o.c.). Volgens Weeda et al. (1994: 158) is de soort een indicator van ontkalking die - meer algemeen - wijst op bodemuitloging. In bossen is het strooistel op de groeiplaatsen meestal niet meer dan één tot twee jaar oud en niet dieper dan 5-8 cm. Onder *Pteridium* kan echter een diepere strooisellaag worden getolereerd (Ovington & Scurfield 1956).

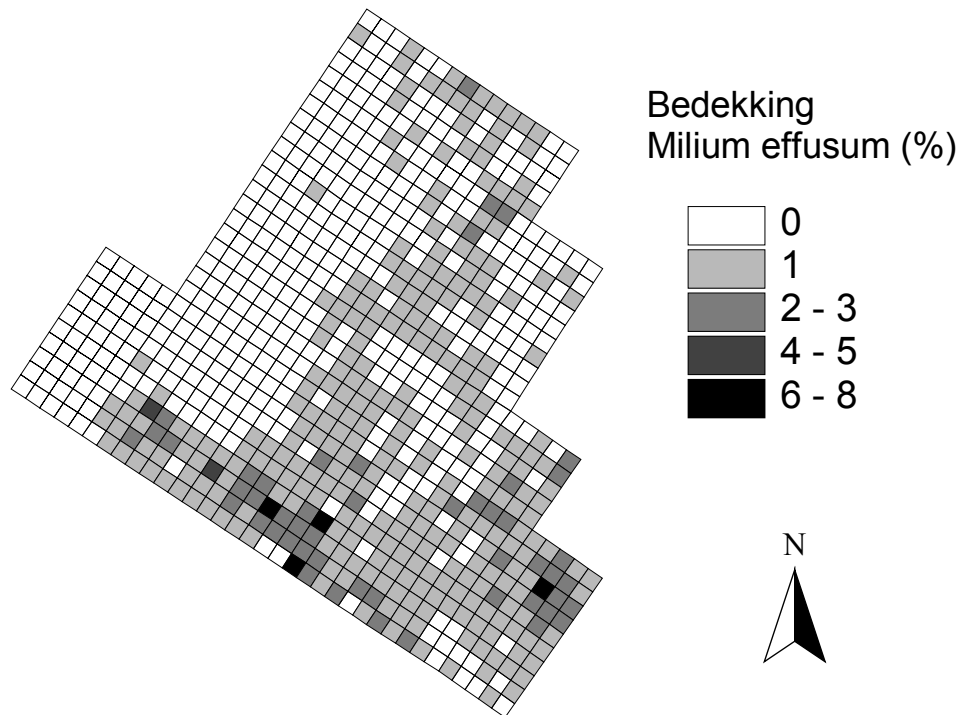
Beschaduwing verhindert vaak de bloei in bossen en kiemingpercentages zijn over het algemeen laag tot zeer laag. Voor een beukenbos in South Yorkshire werden kiemingspercentages van minder dan 5 % waargenomen (Ovington & Scurfield 1956). De verbreiding gebeurt dan ook voornamelijk vegetatief, via het oppervlakkige rhizoomnetwerk. Voor beukenstrooisel werd een jaarlijkse invasiesnelheid van ongeveer 12 cm waargenomen. Minerale bodems en vegetaties met *Deschampsia flexuosa* blijken minder sterk te worden geïnvadeerd (o.c.).

In verband met de affiniteit van deze soort voor bepaalde bostypen en oude bossen bestaat onduidelijkheid. Dit is mogelijk gerelateerd aan het optreden van ploïdale variatie. Stace (1997: 868) vermeldt het optreden van tetraploïden, pentaploïden en heptaploïden ($2n = 28, 35, 49$), alsook sterk op *Holcus mollis* gelijkende hybriden (met *H. lanatus*) met $2n = 21$ of 22 . Lamade et al. (1994) stellen voor de omgeving van Parijs vast dat de tetraploïden enkel voorkomen in zure eikenbossen op een zandige bodem, terwijl de pentaploïden een bredere amplitude bezitten.

Milium effusum (Bosgierstgras)

Milium effusum is een hoge tot zeer hoge (50-160 cm, Lambinon et al. 1998: 838) overblijvende grassoort met een kort rhizoom en groeiend in losse pollen. Bosgiersgras (*Milium effusum*) is een kensoort van het Milio-Fagetum, die in de kernvlakte de hoogste frequentie bereikt in het zuidelijke deel (net zoals *Oxalis* en *Lamiastrum*) (fig 2.9). Het noordelijke deel, met hoge bedekkingen van *Pteridium aquilinum*, vertoont meer gelijkenissen met een Fago-Quercetum en is vermoedelijk wat te zandig, te zuur en/of te droog. Veel licht is voor deze soort immers geen probleem (zie verder).

Door Ellenberg (1992) wordt *Milium effusum* als een halfschaduwplant tot schaduwplant beschouwd. Falkengrengrerup & Tyler (1991) stelden vast dat deze soort kan profiteren van dunningen die voor een goede ontwikkeling van *Oxalis acetosella* en *Lamiastrum galeobdolon* te zwaar blijken. Wat de vochtvoorziening betreft wordt de plant door Ellenberg (1992) beschouwd als een droogte/vochtindicator (vochtgetal 5, dus vergelijkbaar met *Lamiastrum* en iets droger dan *Oxalis*). In de kernvlakte vertoont het verspreidingspatroon van *Milium effusum* veel gelijkenissen met dat van voorgaande soorten (figuur 2.8).



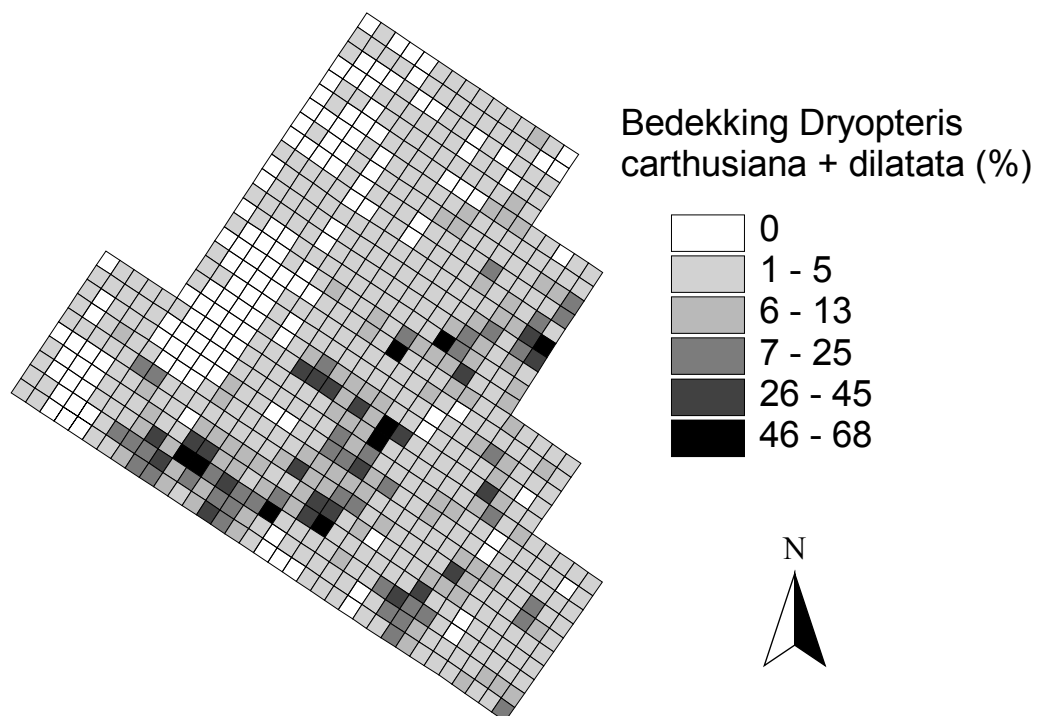
Figuur 2.9: verspreiding van Bosgierstgras in de kernvlakte van Kersselaerspleyn

Bodemverzuring heeft een negatieve invloed op de beworteling in de minerale bodem (Meyercordt et al. 1989). Overplanting van een mull- naar een mor-site wordt door *Milium effusum* beter verdragen in vergelijking met *Lamiastrum galeobdolon* (Staafl 1992). Volgens Staafl (o.c.) bleken beide soorten evenwel sterk te profiteren van bekalking. Over de impact van minerale bemesting werd weinig literatuur aangetroffen. Turneau et al. (1992) merken op dat *Milium effusum* beter groeit bij een N-P-K-bemesting, maar stellen als reactie op de bemesting een verlies van mycorrhiza bij deze soort vast. Alhoewel gesuggereerd door Weeda et al. (1994: 189) blijft het onduidelijk of *Milium effusum* kan profiteren van atmosferische stikstofdeposities (cf. ook Neithe & Pahlke 1991).

Aangaande de verspreidingsstrategie werden weinig literatuurgegevens aangetroffen. Mogelijk verspreidt de soort zich in bossen voornamelijk vegetatief. Apffelstaedt & Bernhardt (1996) vermelden evenwel het optreden van vermeerdering door zaad en het vormen van een overblijvende zaadbank, die -typisch voor bosplanten - gekarakteriseerd wordt door een lage zaaddichtheid en relatief grote diasporen. De soort vertoont in elk geval een duidelijke affiniteit met oude bossen (Peterken 1974, Tack & Hermy 1998).

Dryopteris carthusiana + dilatata (Smalle en Brede stekelvaren)

Zoals reeds vermeld in het begin van dit hoofdstuk werd tijdens het veldwerk geen onderscheid gemaakt tussen *Dryopteris carthusiana* en *D. dilatata* nadat werd vastgesteld dat heel wat individuen intermediaire kenmerken bleken te bezitten (cf. *Dryopteris ×deweveri*, cf. Stace 1997: 35)⁵. Doordat de (bovendien schaarse) literatuur voor bepaalde ecologische eigenschappen een verschillend beeld van beide taxa schetst, wordt een auto-ecologische bespreking van dit soortencomplex bemoeilijkt. Ter vereenvoudiging worden beide soorten verder aangeduid met de gemeenschappelijke naam Stekelvaren. De stekelvaren zijn in de kernvlakte ruim verspreid, al kennen ze duidelijk een optimum (met vrij hoge bedekkingen) op de relatief vochtige bodems langsheen de zuidelijke delle (figuur 2.10). Stekelvarens zijn de enige soorten die welsiwaar schaars in de verjongingsgroep van Beuk voorkomt.



Figuur 2.10: verspreiding van Stekelvaren in de kernvlakte van Kersselaerspleyn

Stekelvaren is een lage tot zeer hoge (20-150 cm, Lambinon 1998: 34-35) overblijvende vaatplant met een rhizoom, die voorkomt in de gematigde tot koude delen van het noordelijk halfrond. Ze wordt in diverse bostypen aangetroffen op min of meer zure en meestal vochtige grond.

Volgens Ellenberg (1992) is *Dryopteris carthusiana* eerder kenmerkend voor stikstofarme bodems en *D. dilatata* eerder voor stikstofrijke bodems. De relatie tussen Stekelvaren en stikstof(aanrijking) blijkt niet steeds duidelijk uit de door ons verzamelde literatuur. Door Brunet et al. (1998) wordt de opvallende vooruitgang van Stekelvaren (beide soorten) geassocieerd met atmosferische stikstofaanrijking. De Waal et al. (2001) suggereren echter dat Stekelvaren in bossen op arme, droge bodems profiteert van de aanwezigheid van dood hout en houtrijke humus.

⁵ Bij sommige individuen met 'duidelijke' kenmerken van *D. carthusiana*, zijn de onderste pinnae het kortst en min of meer in een vlak gedraaid (cf. Stace 1997: 35).

Volgens deze auteurs is dit voornamelijk het gevolg van een toegenomen vochtbeschikbaarheid (en het positief effect daarvan op de kieming van het prothallium) en niet van een aanrijking met N of P. Het is de vraag of deze relatie ook opgaat op de vochtigere leembodems van het Zoniënwood. Opvallend is dat uit de gegevens van de bosinventarisatie van het Vlaamse Gewest (Roelandt 2001) blijkt dat Stekelvaren in het Zoniënwood veel minder voorkomt in het OZO-deel in vergelijking met het WNW-deel van het woud, wat een mogelijke - verder te onderzoeken aanwijzing is voor een effect van atmosferische stikstofaanrijking. Ook het frequent samen optreden van *Urtica dioica* en Stekelvaren op rottende boomlijken in het bosresevaat Kersselaerspleyn wijst mogelijk in de richting van een aanrijkingseffect (met P en N, zie verder). Het veelvuldig voorkomen van *Oxalis acetosella* op deze boomlijken indiceert dan weer een mogelijk vochteffect (zie verder).

Aangaande de dominante verspreidingsstrategie van Stekelvaren in bossen zijn ons geen literatuurgegevens bekend, maar het is duidelijk dat ze zich in bossen generatief kan vermeerderen (cF. kieming op dood hout). Volgens Tack & Hermy (1998) vertoont *Dryopteris carthusiana* een grotere affiniteit met oude bossen (zwakke oude bossoort) in vergelijking met *D. dilatata*.

2.1.3 Kruidlaagsoorten op wortelkluiten en zwaar dood hout

2.1.3.1 Algemeen

Bijzondere aandacht ging uit naar kruidlaagsoorten in wortelkluit(-kuil)-systemen. Een aantal kruidlaagsoorten zijn in Kersselaerspleyn immers voornamelijk tot dit door windval ontstane biotoop beperkt. Als meest kenmerkende kunnen *Rubus idaeus* (frequent), *Carex pallescens* (4 opnamen) en *Luzula luzuloïdes* (3 opnamen) worden vermeld.

Het optreden van wortelkluitsystemen gaat natuurlijk samen met de aanwezigheid van zwaar dood hout. (*Dryopteris carthusiana* + *dilatata*, *Oxalis acetosella*) en *Urtica dioica* blijken - naast beukenzaailingen - typische vertegenwoordigers van de dood-hout-flora in de kernvlakte. Bij een onderzoek naar zwammen en planten op dood beukenhout in het bosresevaat Kersselaerspleyn, werden de genoemde soorten aangetroffen op 20 (*Urtica*), 44 (*Oxalis*) en 49 % (*Dryopteris*) van de 200 onderzochte stammen (Van Dort & Van Hees 2001)

2.1.3.2 Beknopte ecologie, zeldzaamheid en status van enkele kenmerkende soorten

Rubus idaeus (Framboos)

Een soort van licht beschaduwde, vochthoudende, meestal zwak zure, kalkarme, niet te voedselarme zand- of leemgronden (Weeda et al 1987: 63). Volgens Weeda et al. (l.c.) is *Rubus idaeus* van nature vooral een pionier die zich vestigt op plekken waar in het bladerdak van een bos een gat is gevallen doordat een boom door de wind geveld of door een bliksem getroffen is. Deze soort lijkt in deze omstandigheden te kunnen profiteren van een door een versnelde mineralisatie toegenomen stikstofbeschikbaarheid. In overeenstemming daarmee lijkt *Rubus idaeus* zich in bossen ook te kunnen uitbreiden dankzij een toegenomen atmosferische stikstofdepositie (Bobbink et al. 1998).

- Voorkomen: vrij algemeen in het Brabants district (Lambinon et al. 1998)
- Status in Vlaanderen: niet bedreigd (Cosyns et al. 1994)

Carex pallescens (Bleke zegge)

Een soort van kapvlakten en bosranden, maar ook van zonnige tot matig beschaduwde wegbermen en braakland. Meestal gebonden aan een vochtige tot natte, veelal oppervlakkig uitgeloopte lemige bodem. Vermijdt zware beschaduwing en strooiselophoping, waardoor de achteruitgang ervan in Weeda et al. (1994) wordt toegeschreven aan het verdwijnen van de hakhoutcultuur. Het groeien op wortelkluiten – zoals het geval in Kerselaerspleyn - wordt echter niet vermeld in Weeda et al. (o.c.).

- Voorkomen: zeldzaam in het Brabants district en de rest van Vlaanderen, algemener ten zuiden van Samber en Maas (Lambinon et al. 1998).
- Status in Vlaanderen: potentieel bedreigde Rode lijstsoort (Cosyns et al. 1994)

Luzula luzuloides (Witte veldbies)

Komt voor in bossen (vooral beukenbossen), kapvlakten, maar ook in droge graslanden. Verkiest een zure, lemige, vochthoudende (maar niet natte) bodem (Weeda et al. 1994). De vocht- en schaduwbehoefte is geringer dan die van Grote veldbies, een soort die veel algemener is in Kerselaerspleyn. *Luzula luzuloides* werd hier enkel op wortelkluiten aangetroffen.

- Voorkomen: zeer zeldzaam in het Brabants district (Van Rompaey & Delvosalle 1979: 2 uurhokken), ontbrekend of ingevoerd (met zadenmengsels) in de rest van Vlaanderen; algemener ten zuiden van Samber en Maas (Lambinon et al. 1998).
- Status in Vlaanderen: sterk bedreigde Rode lijstsoort (Cosyns et al. 1994)

Urtica dioica (Grote brandnetel)

Urtica dioica verkiest matig vochtige tot natte (maar niet doornatte) en (licht) beschaduwde standplaatsen op voedselrijke grond. Alhoewel Weeda et al. (1985: 126) deze soort beschouwen als het schoonvoorbeeld van een stikstofminnende plant blijkt uit experimenteel onderzoek dat vooral fosfaat essentieel is voor de vestiging van deze competitor (Pigott & Taylor 1964). Een gemakkelijke vestiging wordt verzekerd door het opbouwen van een overblijvende zaadbank met gemakkelijk transporteerbare zaden. Eénmaal gevestigd houdt deze competitieve soort (sensu Grime 1979) zijn eigen milieu in stand door beschaduwing en strooiselproductie (Hermy 1985: 295). Het bovenstaande suggereert dat hetvoorkomen van *Urtica dioica* op zware dode beukenstammen mogelijk is geassocieerd met een toegenomen fosfaatbeschikbaarheid. Daarnaast wijzen Bobbink et al. (1998) er op dat *Urtica dioica* in bossen lijkt te profiteren van een toegenomen atmosferische stikstofdepositie. Verder dient ook de factor vocht niet uit het oog te worden verloren met betrekking tot het voorkomen op rottend hout.

- Voorkomen: algemeen in het Brabants district en rest van Vlaanderen (Lambinon et al. 1998).
- Status in Vlaanderen: niet bedreigd (Cosyns et al. 1994)

2.1.4 Voorlopige conclusie

Uit bovenstaande analyse blijkt dat de aangetroffen kruidlaag vrij homogeen is. Het voorkomen van wortelkluitsystemen en zwaar dood hout heeft geen rechtstreekse invloed op de Twinspan-classificatie. Op basis van de floristische samenstelling (en de bedekking) tekenen zich drie duidelijk te omschrijven, maar ruimtelijk min of meer intergradiërende kruidlaagtypen af :

1. een eerder soortenarm, maar vrij dicht tot zeer dichtbegroeid type met een matige tot zeer sterke dominantie van *Pteridium aquilinum* (groep 10)
2. een vrij soortenrijk en vrij dicht type met een belangrijke vertegenwoordiging van typische soorten van het 'Milio-Fagetum' in het Zoniënwoud als *Oxalis acetosella*, *Lamiastrum galeobdolon*, *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris carthusiana*+*dilatata* en *Milium effusum* (groep 01, met een ijle en soortenarme variant: groep 00)
3. een zeer soortenarm en zeer ijl type (groep 11)

Hierbij dient te worden opgemerkt dat veertig lege opnamen niet werden betrokken in de Twinspan-analyse en dat deze 'groep' door zijn gebrek aan soorten nog het best bij groep 11 aanleunt.

De literatuurgegevens over de auto-ecologie van de aangetroffen soorten geven een preliminaire indicatie van de ecologie van de aangetroffen kruidlaagtypen. Om hierover wetenschappelijk verantwoorde uitspraken te kunnen doen is evenwel een integratie van kruidlaagopnamen, auto-ecologische literatuur, abiotische metingen (vocht, pH, bodemtextuur) en gegevens over de bestandstructuur (licht) noodzakelijk (verder).

2.2 Dendrometrische beschrijving van de kernvlakte (2000-2001)

2.2.1 Beschrijving van de methodiek

2.2.1.1 Positionering

Het bestaande 100 m x 100 m basisgrid, werd verfijnd naar 50 m x 50 m omdat de zichtbaarheid dit vereiste. Het 50 m x 50 m grid werd met meetbanden verder ingedeeld in proefvlakken van 10 m x 10 m. In deze proefvlakken werden de kruidvegetatie (bedekking per soort volgens Londo) en de verjonging met DBH < 30 cm onderzocht.

Met behulp van een elektronische tachymeter (theodoliet of Total-station) van het type Leica TC 805 werden alle posities van bomen met DBH \geq 30 cm en rasterpunten opnieuw ingemeten en kregen de bomen een unieke code, gebaseerd op de bestaande nummering en het tijdstip van de opname (bijvoorbeeld 1990.0076). De data van de totalstation werden uitgelezen in LISCAD Plus en omgezet naar tabellen voor Arc/View 3.1 Koppeling van omtrek en andere gegevens aan de nummering die in situ ingegeven waren, gebeurde in Arc/View 3.1. De databank van alle bomen, zowel van de kernvlakte als van de steekproefcirkels, is opgenomen in bijlage B van het rapport. In geval van verlies van de digitale gegevens, kunnen de data volledig gerecupereerd worden. In het totaal gaat het om meer dan 4000 meetpunten.

2.2.1.2 Stamtal

De lokalisatie van alle bomen met DBH \geq 30 cm in de kernvlakte zonder de bufferzone liet toe in Arc/View het stamtal te bepalen. Verjonging met een DBH < 30 cm werd niet gepositioneerd, maar hun aantal werd geteld in het 10 m x 10 m raster dat centraal in de kernvlakte werd uitgezet over een oppervlakte van 7.5 ha. In de 2 verjongingsgroepen werden echter alle bomen, ook die met DBH < 30 cm, gepositioneerd om de natuurlijke dunningsprocessen op te kunnen volgen. Tabel 2.2 geeft de klassen weer die werden onderscheiden bij de bomen met DBH < 30 cm in de kernvlakte.

Tabel 2.2: Verjongingsklassen die werden onderscheiden in het 10 m x 10 m grid.

Hoogte (cm)	DBH klasse (cm)
0 - 50	/
50 - 200	/
> 200	0-5
> 200	5 - 10
> 200	10 - 20
> 200	20 - 30

2.2.1.3 Omtrek- en diameterbepalingen

In de praktijk werd eerste de omtrek gemeten op 1.3 m hoogte (OBH) en vervolgens mathematisch omgezet naar de diameter (DBH). De diameter is vereist voor de volumebepalingen (zie verder).

2.2.1.4 Hoogte

In 1986 werd van alle bomen in de kernvlakte de hoogte bepaald. In 2000 werd een selectie van 100 beuken (61 gemeenschappelijk met 1986), verdeeld over verschillende diameterklassen, gemeten met een Vertex hoogtemeter. Er werd een regressiemodel opgesteld om het verband tussen boomhoogte en DBH te bepalen., wat noodzakelijk was om een cubering met twee ingangen te kunnen uitvoeren.

2.2.1.5 Grondvlak en volume

Het grondvlak werd bepaald volgend de formule: $\text{Grondvlak} = 3.1415 \cdot (\text{DBH}/2)^2$

Voor de cubering werden formules gebruikt met 2 ingangen (DBH en hoogte). Voor Beuk werden net als in 1986 de tarieven van Bouchon (1982) gebruikt, voor eik werd Dagnelie (1985) toegepast in de plaats van Grundner & Schwappach (1952). Haagbeuk wordt niet door Dagnelie (1985) vermeld; in de plaats daarvan werden de formules voor Beuk gebruikt.

In Excel werden met behulp van de formules van Bouchon (1982) en Dagnelie et al. (1985) de werhoutvolumes (bois fort de la tige + bois fort des branches), met een aftopdiameter van 7 cm (= omtrek van 22 cm), bepaald van de individuele bomen. Zowel de opmetingen van 2000 als die van 1986 werden op deze wijze verwerkt.

De voorraden van 1990 werden op een indirecte wijze geschat. In het najaar van 1989 werden 181 oude bomen opnieuw opgemeten om de aanwas te bepalen, maar helaas zijn de ruwe data van deze inventarisatie niet in het rapport van Van Den Berge et al. (1990) opgenomen en ging de map met de data verloren. Daarom werd gebruik gemaakt van de gegevens in het bandtransect van 400 m x 10 m (0.4 ha = 4% van de oppervlakte van de kernvlakte), die wel in het rapport vermeld worden. De aanwas van de bomen in de periode 1986 - 1989 werd vergeleken met de voorraad in 1986. Vervolgens werden grondvlak en volume van 1990 bepaald door extrapolatie van de relatieve aanwas in het bandtransect. Daarbij werd in eerste instantie verondersteld dat geen sterfte opgetreden was. Daarna werden grondvlak en volume van de bomen die in 1990 zijn afgestorven na de januaristormen, van de berekende waarden afgetrokken. Dit was mogelijk omdat in het rapport van 1990 vermeld wordt welke bomen afgestorven zijn in datzelfde jaar.

2.2.1.6 Afbraakstadium van de necromassa

Het afbraakstadium van de necromassa werd bepaald volgens de criteria van tabel 2.3, in het kader van het NAT-MAN project dat tot doel had de relatie tussen dood hout van Beuk en fungi te bepalen (Walley & Vandekerckhove, 2002).

Tabel 2.3: Criteria ter bepaling van het afbraakstadium (AS) van de dode bomen.

AS	Omschrijving
1+	Pas afgestorven: nog verdroogde bladeren aan de boom
1	Maximaal 2 jaar dood: ook de kleinste takjes zijn nog aanwezig, schors intact, hout hard
2	Oppervlakkig verteerd, schors zit los, hout max. enkele cm in te duwen
3	Matig verteerd: schors grotendeels afgebladderd, hout enkele cm in te duwen
4	Grotendeels verteerd: heel de stam vermolmd, zacht en afbrokkelend, bij liggende: ovale doorsnede
5	Resten in de strooisellaag: je kunt nog zien waar de boom heeft gelegen

2.2.2 Resultaten

2.2.2.1 Stamtal, grondvlak en diameterverdeling van de levende bomen

Het stamtal op basis van DBH \geq 30 cm van de kernvlakte is zeer laag en bedroeg in 2000 54.4 bomen per ha (tabel 2.4). Door de zeer grote dimensies van de bomen is het grondvlak toch aanzienlijk. Beuk neemt ruim 95% van het stamtal voor zijn rekening, eiken (Winter- en Zomereik) nog slechts 4%. In de kernvlakte werden eveneens een enkele Haagbeuk en Gewone esdoorn met DBH \geq 30 cm geteld.

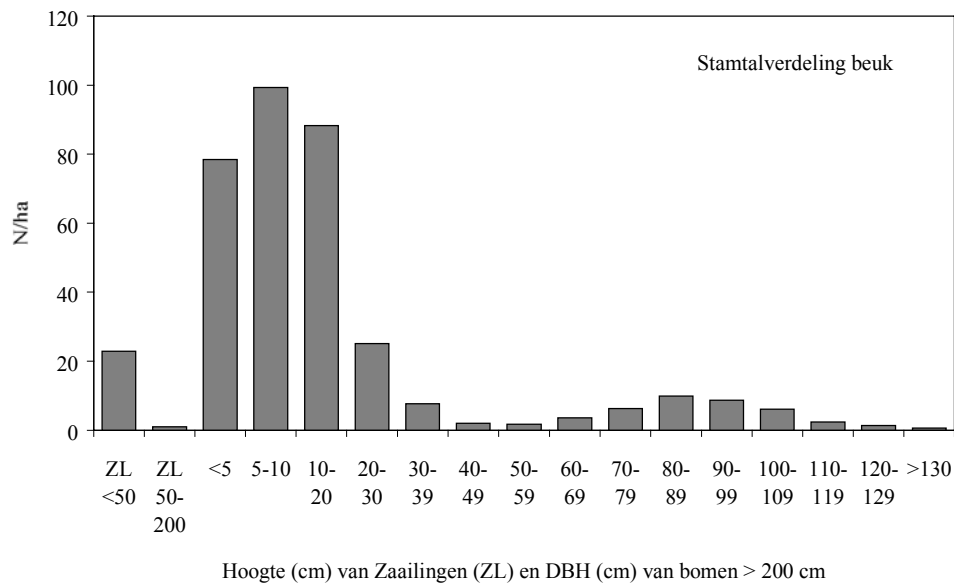
Tabel 2.4 : Bestandskenmerken van de kernvlakte in 2000

	Levende bomen			Dode bomen			
	Stamtal	Grondvlak	Voorraad	Stamtal Staande	Stamtal liggende	Stamtal totaal	Voorraad
	N/ha	m ² /ha	m ³ /ha	N/ha	N/ha	N/ha	m ³ /ha
Beuk	51.9	27.7	765.0	1.8	7.2	8.9	132.2
Eik	2.3	1.2	28.8	0.7	0.1	0.7	6.6
Haagbeuk	0.1	<0.1	<0.1	0	0	0	0
Esdoorn	0.1	<0.1	<0.1	0	0	0	0
Totaal	54.4	28.9	793.8	2.4	7.3	9.7	138.8

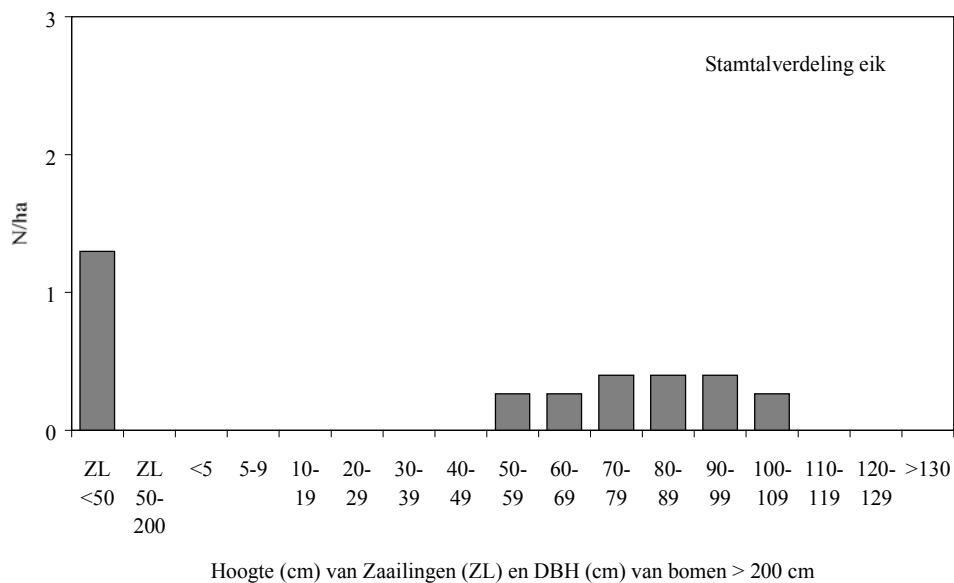
De stamtalverdeling in de 7.5 ha van de kernvlakte die het 10m x 10m raster beslaat, toont duidelijk aan dat er 2 generaties van beuken aanwezig zijn (figuur 2.11). De oudste generatie bestaat uit beuken die vermoedelijk zijn aangeplant rond 1770 en waarvan de DBH een mediaanwaarde van 90 cm bereikt.

De verjonging bestaat voornamelijk uit 2 kunstmatig aangelegde groepen in het westen en het noordoosten van de kernvlakte. De verjonging buiten deze 2 groepen is mogelijk op een natuurlijke wijze tot stand gekomen (mogelijk uitgeplant). De DBH mediaanwaarde van de verjonging bedraagt 10 cm. De DBH van de koplopers van deze generatie overschrijdt reeds de drempelwaarde van 30 cm, zodat ze ook gepositioneerd werden.

De aanwezige eiken hebben alle aanzienlijke dimensies. Van verjonging is geen sprake (figuur 2.12)



Figuur 2.11: Stamtalverdeling van beuk in het raster (7.5 ha) van de kernvlakte.

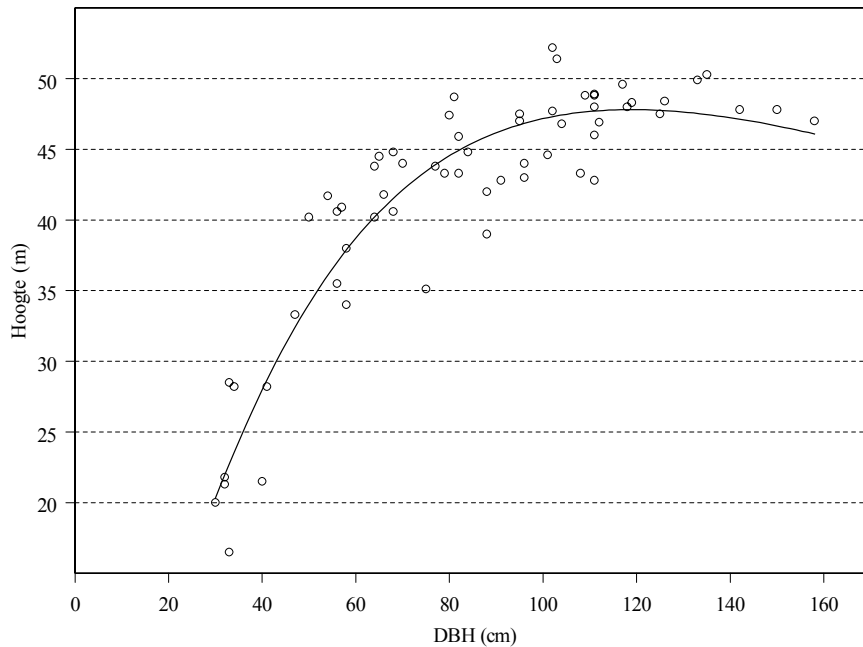


Figuur 2.12: Stamtalverdeling van eik in het raster (7.5 ha) van de kernvlakte.

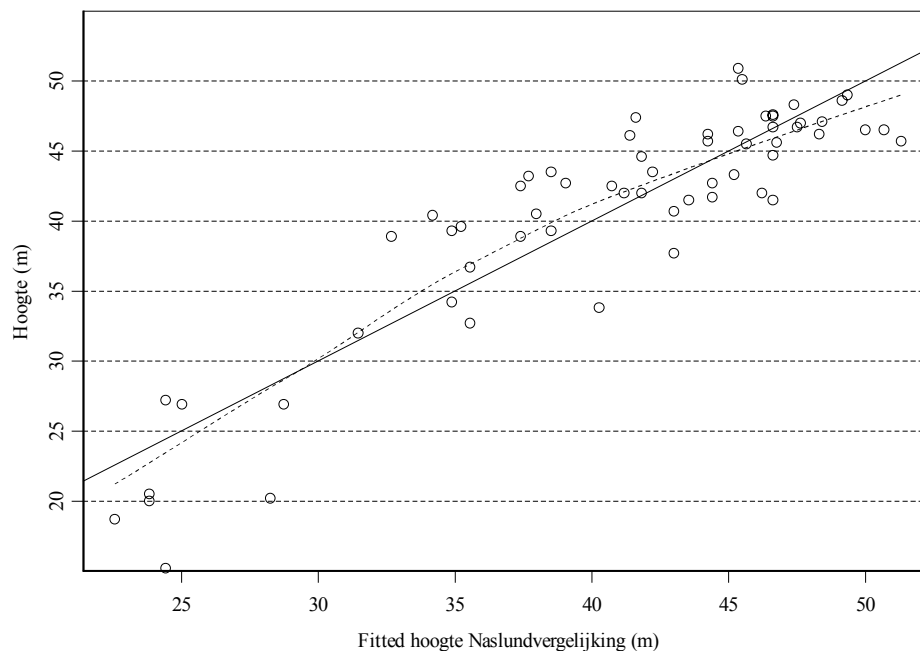
2.2.2.2 Hoogte

Aangezien niet van alle bomen de hoogte gemeten werd, is de selectie van een goed model essentieel voor de correcte bepaling van de voorraad van de kernvlakte. De hoogtegroeï van bomen wordt vaak beschreven met een algemene 2^{de} graadsvergelijking of met een Naslundvergelijking. De 2^{de} graadsvergelijking heeft als nadeel dat ze een maximum vertoont en vervolgens terugbuigt, wat uiteraard geen ecologische betekenis heeft.

Om deze reden wordt vaak gebruik gemaakt van de asymptotische Naslundkromme, die deze zwakte niet vertoont. Beide vergelijkingen geven een goed resultaat (figuren 2.13 en 2.14), maar de residus bevinden zich aan de uiteinden van de curves systematisch aan één zijde, zodat werd uitgekeken naar een betere vergelijking.

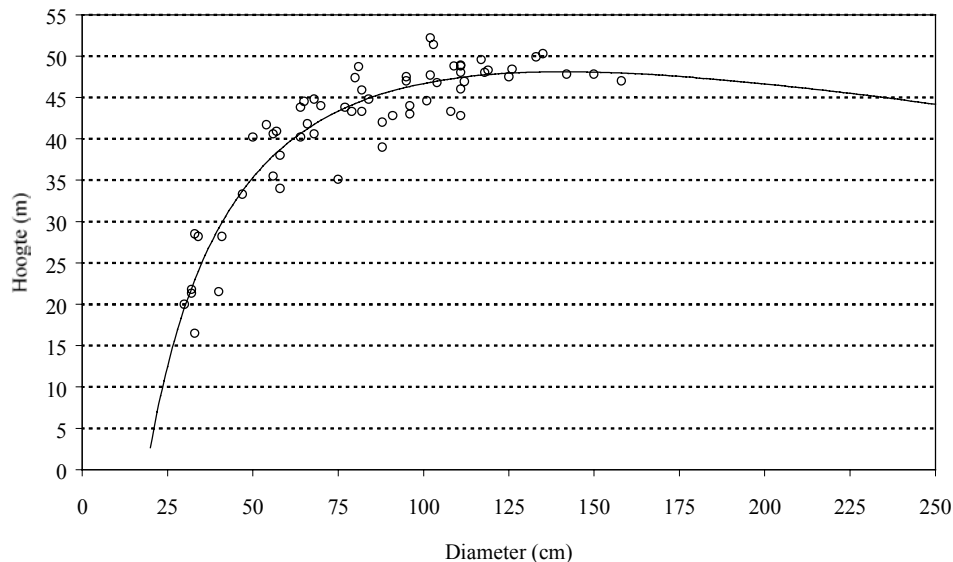


Figuur 2.13: Algemene tweedegraadsvergelijking als model voor de relatie tussen de diameter op 1.3 m en de hoogte van Beuken: $H = 3.5747 + 0.7554.DBH - 0.0032.DBH^2$ ($P < 0.001$; $R^2 = 0.83$)



Figuur 2.14: Vergelijking tussen de boomhoogtes van Beuk volgens de Naslundvergelijking en de gemeten hoogtes (volle lijn); toegepast model: $H - 1.3 = DBH^2 \cdot (2.46865 + 0.124536.DBH)^{-2}$ ($P < 0.001$; $R^2 = 0.82$)

De 2^{de} graadsvergelijking van de logaritme van DBH vertoont dit probleem niet (figuur 2.15), waardoor de R^2 hoger is dan van vorige functies. Ook deze curve vertoont net zoals de algemene 2^{de} graadsvergelijking een buigpunt, maar de afbuiging verloopt minder snel en het maximum bevindt zich pas bij een DBH van 141 cm (slechts 2 bomen hebben een grotere DBH). Bij een DBH < 30 cm streeft de curve te snel naar 0, maar dit vormt geen probleem aan gezien deze fractie niet gemeten werd.



Figuur 2.15: Tweedegraadsvergelijking als model voor de relatie tussen de van de logaritme van de diameter op 1.3 m en de hoogte van Beuken: $H = -243.6249 + 271.4793.\log(DBH) - 63.1599.\log(DBH)^2$ ($P < 0.001$; $R^2 = 0.87$)

2.2.2.3 Voorraad levende bomen

De totale voorraad bedroeg 765 m³/ha, een bijzonder hoge waarde, en komt voornamelijk op rekening van Beuk. Het aandeel van de 25 levende eiken bedraagt slechts 3.9 %.

2.2.2.4 Necromassa

In totaal werden in 2000 104 dode bomen geteld. Daarbij zijn er 8 eiken (7 staande, 1 liggende) en 96 beuken (19 staande, 77 liggende). Dit komt neer op een stamtaal van 9.7/ha en een volume van de necromassa van 138.8 m³/ha (tabel 2.4). Stamtaal en volume van de necromassa lopen op tot respectievelijk 18% en 17% van de levende bomen.

Het afbraakstadium van de beuken in de kernvlakte wordt zeer duidelijk bepaald door het tijdstip van de sterfte (tabel 2.5). Van de 22 beuken die reeds vóór 1990 afgestorven waren, bevindt de meerderheid zich in klasse 3. Slechts 1 afgestorven stam werd tot klasse 4 gerekend. Sommige kroonresten (niet opgenomen in de tabel) bevinden zich reeds in afbraakstadium 5. Ook de meeste bomen die de stormen van 1990 niet overleefd hebben, bevinden zich in afbraakstadium 3. De spreiding is het grootst in de groep van bomen die gedurende de laatste 11 jaar afgestorven is. De meerderheid van deze bomen bevindt zich echter in afbraakstadium 2.

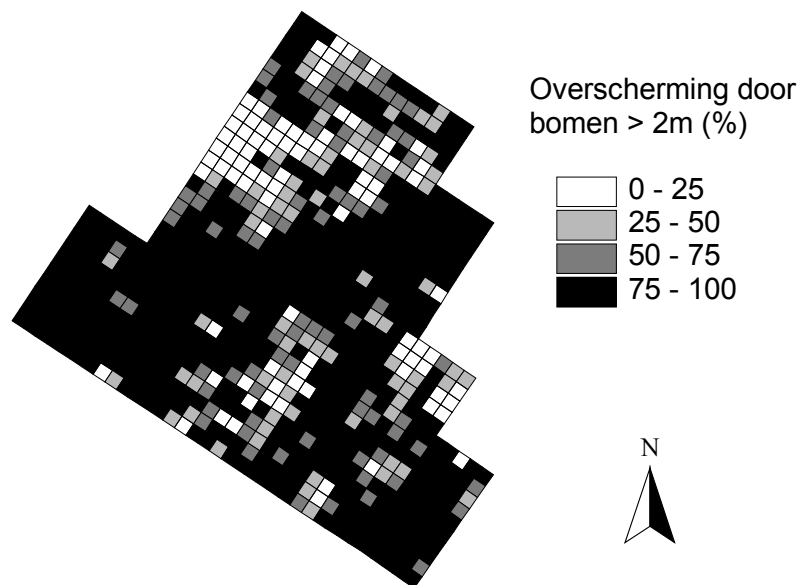
Tabel 2.5: Abraakstadium in relatie tot tijdstip van sterfte

Afbraakstadium	Tijdstip van sterfte		
	< 1990	1990	1991 - 2000
0	0	0	4
1+	0	2	9
2	21	55	4
3	1	0	0

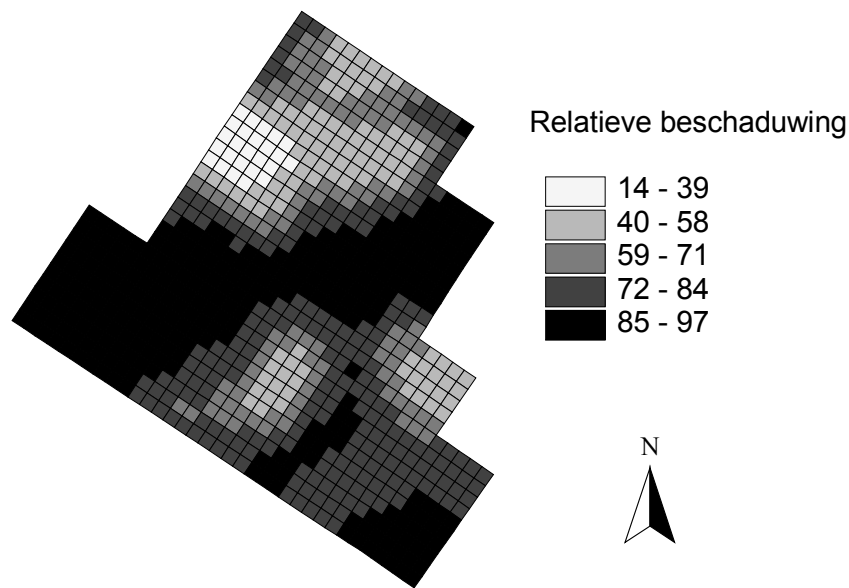
2.2.2.5 Overscherming en gaten in het kronendak

Figuur 2.15 maakt duidelijk dat er in het noorden een grote stormvlakte is (voornamelijk ontstaan in 1990), terwijl er meer naar het zuiden nog 2 openingen van kleinere omvang zijn. Vergelijk ook met figuur 1.11. Op basis van de geschatte overscherming per proefvlak (750 waarnemingen), kan een kroonsluiting van 75% afgeleid worden voor de kernvlakte.

De 'lichtkaart' (fig 2.16) is het resultaat van een uitmiddeling door kriging van fig. 2.15. Deze uitgemiddelde gegevens werden gebruikt bij de analyse van de vegetatie. Er werd immers verondersteld dat de lichtinval ook bepaald wordt door de omringende proefvlakken en niet alleen door de balk die opgericht kan worden op het 10 m x 10 m proefvlak. De relatie tussen vegetatie en deze lichtwaarden bleken uiterst significant te zijn (zie verder).

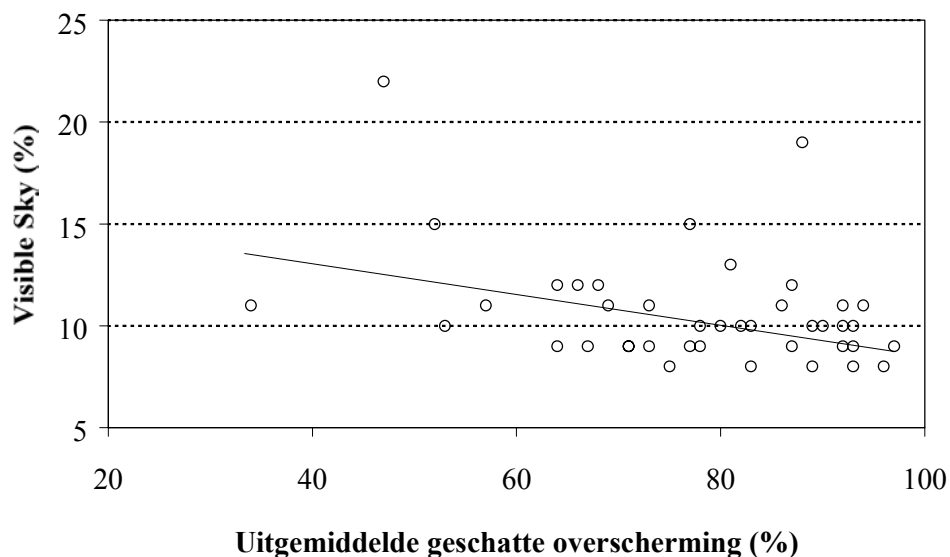


Figuur 2.15: Geschatte overschermingsgraad (%) van de rastercellen in de kernvlakte



Figuur 2.16: Relatieve beschaduwning (%) van de rastercellen , als resultaat van een kriging van de overschermingsgraad per cel (zie fig. 2.14).

Tussen de uitgemiddelde geschatte overscherming en de onbedekte hemel op de hemisferische foto's werd een vrij zwak maar toch significant verband gevonden (fig. 2.17). De geschatte overscherming vertoont ondanks de uitmiddeling een veel sterkere variatie dan de variabele die van de hemisferische foto werd afgeleid. Mogelijk is dit zwakke resultaat het gevolg van het feit dat de hemisferische foto een puntmeting is, terwijl de overscherming een gemiddelde waarde is voor een proefvlak van 100 m².



Figuur 2.17: Verband tussen de variabele visible sky, bepaald na verwerking van hemisferische foto's en de uitgemiddelde geschatte overscherming (relatieve beschaduwning) van de 750 vegetatieproefvlakken.

Een andere mogelijke benaderingswijze om gaten in het kronendak en maar algemeen de bestandsstructuur te bestuderen, is het gebruik van luchtfoto's of satellietbeelden. De IKONOS satellietbeelden van het NIR spectrum laten goed toe de verjongingsproepen te herkennen, voor zover geen overstaanders aanwezig zijn (fig 2.18). De aanwezigheid van overstaanders verklaart waarom het zuidelijke deel van de zuidelijke verjongingsgroep niet herkend kan worden op het satellietbeeld. Verder naar het zuidwesten is verjonging aanwezig met een DBH ≥ 30 cm, die aansluit op de jongere aanplanting. Deze groep jonge bomen is op het satellietbeeld goed herkenbaar maar werd niet als onderdeel van de verjongingsgroep gedigitaliseerd.

Gelijkaardige problemen stellen zich met het lokaliseren van de gaten in het kronendak op de IKONOS beelden. De grote ruwheid van het kronendak van het oudste deel van het bosreservaat zorgt voor schaduweffecten die jonge bomen in de nevenetage maskeren. Deze jonge beuken (de 2^{de} generatie, zie figuur 2.5) kunnen echter een zeer grote invloed uitoefenen op de lichtinval op de bodem, terwijl het satellietbeeld een zwart gat toont dat de illusie creëert van een opening. De resultaten van de geschatte overscherming in de 10 m x 10 m proefvlakken komen dan ook het best overeen voor de grote stormvlakte, waar dergelijke 'randeffecten' door de afwezigheid van verjonging nauwelijks aanwezig zijn. Satellietbeelden zullen waarschijnlijk de beste resultaten leveren in bossen met een relatief kleine structuurdiversiteit, waar de structuur eerder op bestandsniveau verschillen vertoont.

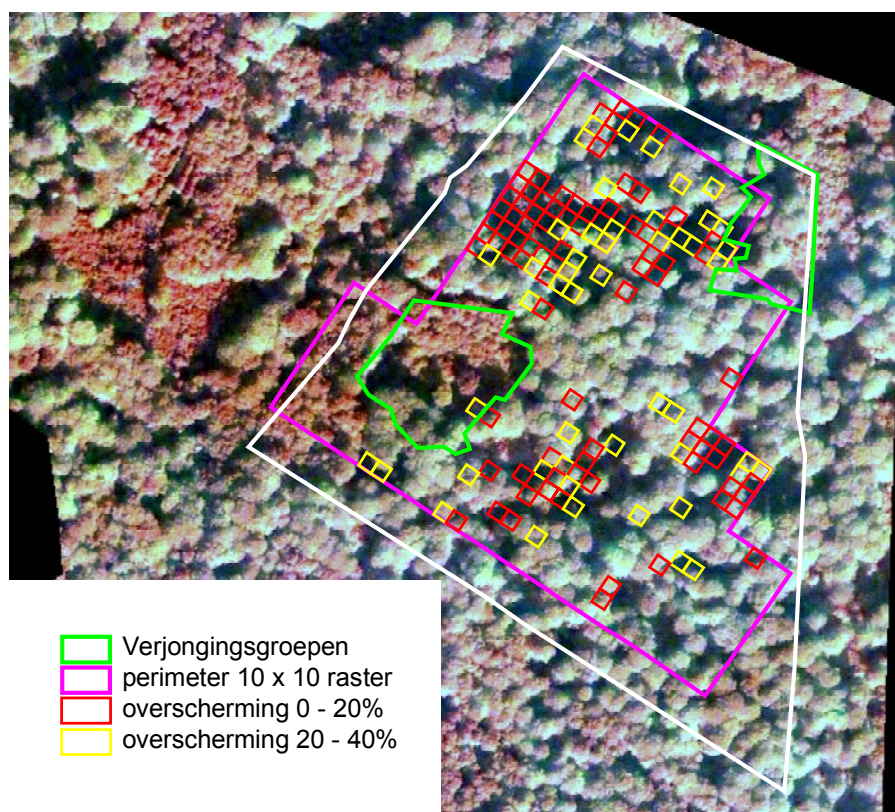


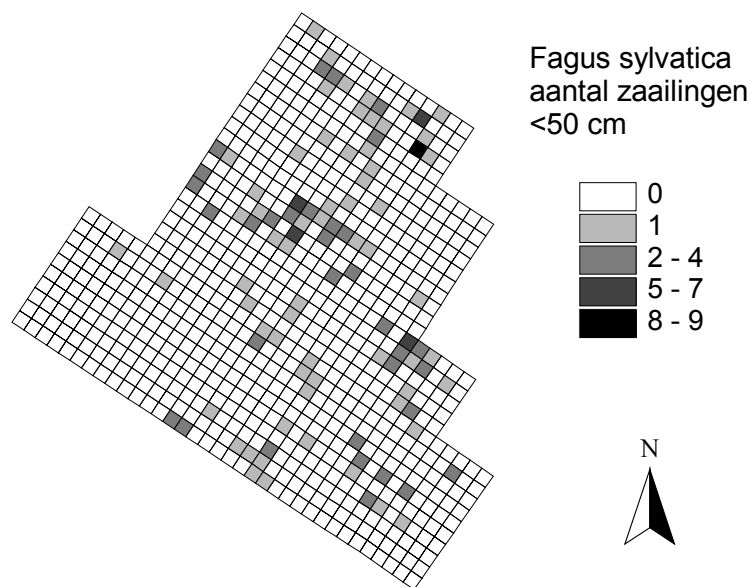
Fig 2.18: IKONOS satellietbeeld (resolutie 4 m, gevlogen op 7/10/2000) van het NIR spectrum, vergeleken met de geschatte overscherming in het vegetatieraster en de positie van de verjongingsgroepen op basis van topografische opmetingen.

Waarschijnlijk bieden de nieuwe satellietbeelden (QuickBird, resolutie tot 30 cm) nieuwe mogelijkheden, o.m. voor het afbakenen van kronen van dominante bomen. Ook een strenge selectie van het opnametijdstip, om slagschaduwen in de mate van het mogelijke te reduceren, kan de bruikbaarheid vergroten.

2.2.2.6 Verjonging

Zoals ook al uit figuur 2.11 afgeleid kon worden, is verjonging < 200 cm zeer schaars. De klasse van 0 - 50 cm bestond voornamelijk uit 1-jarige zaailingen. Slechts 7 zaailingen van de klasse 50 - 200 cm werden geteld op een oppervlakte van 7.5 ha

De zaailingen < 50 cm bevinden zich vooral aan de rand van de stormvlakte en in de kleinere openingen in het zuiden (figuur 2.19, vergelijk met figuur 2.15). Blijkbaar hebben ook zaailingen van de schaduwboomsoort Beuk in Kersselaerspleyn voldoende licht nodig om zich door te kunnen zetten. De afwezigheid van zaailingen centraal in de stormvlakte is vermoedelijk in de eerste plaats het gevolg van de afwezigheid van zaadbomen. De dominantie van Adelaarsvaren speelt mogelijk ook een rol, hoewel deze soort even talrijk aanwezig is in de marge van de stormvlakte, waar het grootste aantal zaailingen geteld werd. Of dit lage aantal zaailingen zal volstaan om het huidige bosbeeld te behouden, is niet duidelijk.



Figuur 2.19: Aantal waarnemingen per rastercel van 100 m² van Beukenzaailingen (<50 cm) in de kernvlakte van bosreservaat Kersselaerspleyn.

2.3 Relatie tussen de kruidlaag en de abiotiek in de kernvlakte

2.3.1 Inleiding en methodiek

De 750 kruidlaagopnamen uit de kernvlakte (10 m x 10 m-raster) werden met behulp van het clusterprogramma Twinspan (Hill 1979) tot vier verschillende kruidlaagtypen gegroepeerd:

- een eerdere soortenarme, maar vrij tot zeer dichte kruidlaagvegetatie met dominantie van *Pteridium aquilinum* (type 10)
- een vrij soortenrijke en vrij dichte kruidlaagvegetatie met een belangrijke vertegenwoordiging van soorten van het *Milio-Fagetum* (sensu Rogister 1985) als *Oxalis acetosella*, *Athyrium filix-femina* en *Milium effusum* (type 01)
- een ijle en soortenarme kruidlaagvegetatie, variant van type 01 (type 00)
- een zeer soortenarme en zeer ijle kruidlaagvegetatie (type 11)

In functie van de hierna volgende relatering aan abiotische data, werden de 40 lege opnamen uit de dataset bij de opnamen van het meest soortenarme type 11 gevoegd. Vervolgens werden literatuurgegevens verzameld aangaande de auto-ecologie van de (voor elk type) meest karakteristieke kruidlaagsoorten (cfr supra)

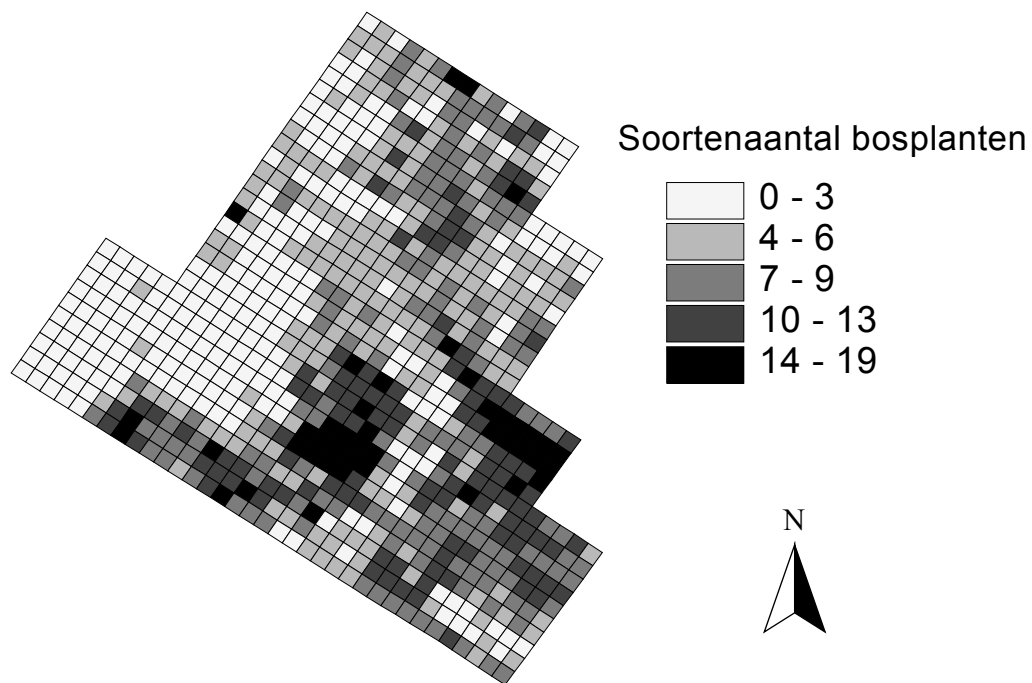
Een 200-tal over het raster verspreide metingen van bodem-pH(KCl), bodemvocht en bodemtextuur werden met Kriging-technieken geïnterpoleerd over de 750 rastercellen. Op die manier kon aan elke rastercel een specifieke waarde voor elk van de gemeten bodemparameters worden toegekend.

Om een schatting van de lichthoeveelheid in elke rastercel te bekomen werden de geschatte overschermingspercentages in de kruidlaagopnamen geïnterpoleerd met Kriging. Omwille van evidente randeffecten werden daarbij ook een dubbele rij randopnamen in rekening gebracht. Vervolgens werd voor elke rastercel (= 10 m x 10 m-opname) de soortenrijkdom en het Twinspan-vegetatietype vergeleken met de rastercelspecifieke waarden voor pH(KCl), vocht, textuur en licht. Voor de exploratieve statistische analyse werd gebruik gemaakt van het softwarepakket S-plus. De grafische weergave van rastergegevens vond plaats in een Arcview-GIS-omgeving.

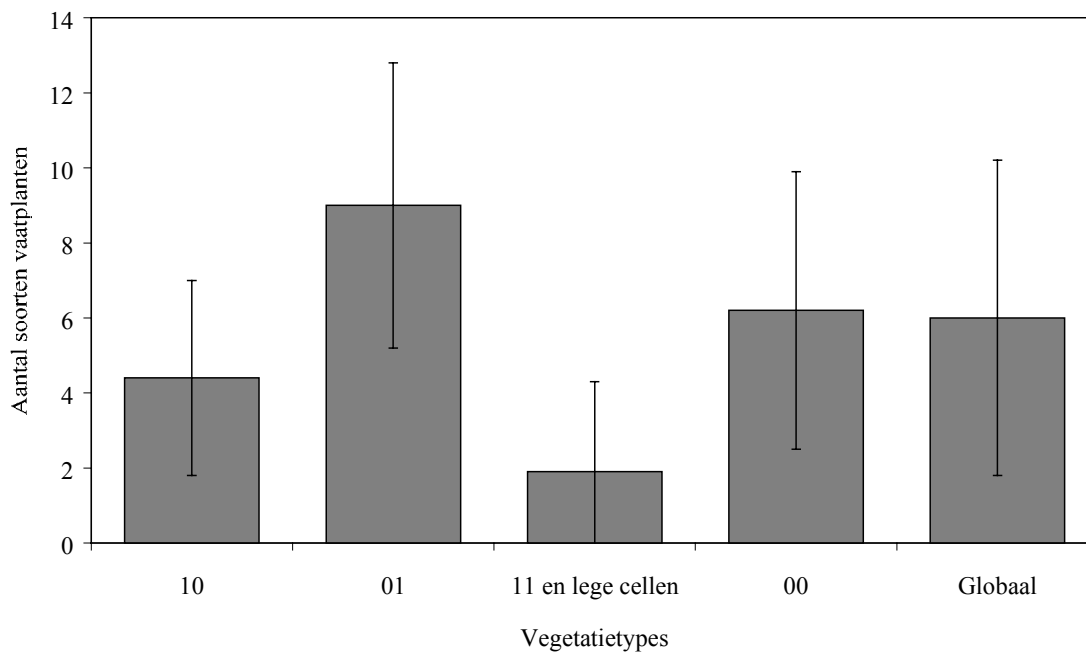
2.3.2 Soortenrijkdom als verklaarde variabele

Om de abiotische data te kunnen toetsen aan de kruidlaagopnamen werd het aantal soorten vaatplanten per rastercel (hier verder soortenrijkdom genoemd) als verklaarde variabele gekozen. Dit houdt in dat we de waargenomen soortenrijkdom zullen trachten te verklaren aan de hand van licht- en bodemparameters (= de verklarende variabelen).

Uit een grafische weergave blijkt dat de soortenrijkste rastercellen overeenkomen met twee kleine vlekken in het Z van de kernvlakte. De meest soortenarme vlek is gesitueerd in het W. Ook het NW van de kernvlakte blijkt relatief soortenarm. (figuur 2.20). Figuur 2.21 maakt duidelijk dat de soortenrijkdom in kruidlaagtype 11 (verjongingsgroep, inclusief de lege opnamen) het laagst is, terwijl ze in type 01 (*Milio-Fagetum* sensu Rogister 1985) het hoogst is. De andere kruidlaagtypen nemen een intermediaire positie in.



Figuur 2.20: Soortenrijkdom (vaatplanten) volgens de kruidlaagopnamen



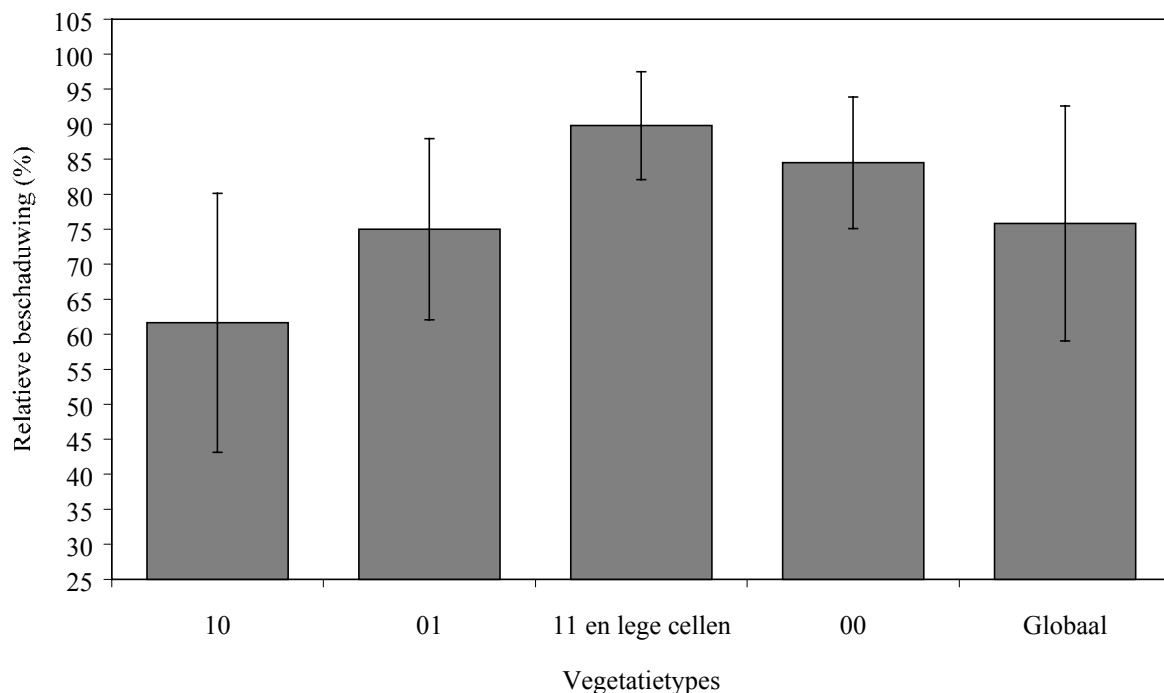
Figuur 2.21: Verband tussen het kruidlaagtype en de soortenrijkdom (vaatplanten)

2.3.3 De geschatte overscherming als verklarende variabele

Een eerste, exploratieve data-analyse leert dat een hogere soortenrijkdom in de kruidlaag in de kernvlakte duidelijk gerelateerd is aan een relatief hogere lichthoeveelheid. De soortenrijkste rastercellen komen overeen met twee kleine, min of meer grazige open plekken in het Z van de kernvlakte. De meest soortenarme rastercellen zijn gesitueerd in de (zeer donkere) verjongingsgroepen, waarvan de grootste zich in het W situeert (vergelijk figuren 2.20 en 2.16).

Plaatsen met heel veel lichtinval – overeenkomend met de grote stormvlakte in het NW - zijn echter ook relatief soortenarm en worden meestal sterk gedomineerd door *Pteridium aquilinum*. Het is echter niet geheel duidelijk of deze plaatsen soortenarm zijn ten gevolge van competitieve exclusie (verdringing) door *Pteridium aquilinum*. Hun soortenarmoede kan ook het rechtstreekse gevolg zijn van verschillen in milieuparameters (i.c. licht, in mindere mate bodemkenmerken, zie verder), alsook van een combinatie van factoren. Uit de literatuur blijkt in elk geval dat *Pteridium aquilinum* in staat is om bij een relatief hoge lichtbeschikbaarheid alle andere plantengroei in de kruidlaag fysisch te verhinderen (Den Ouden 2000). Daarbij dient niet uit het oog te worden verloren dat de aanwezigheid van *Pteridium aquilinum* in het verleden een belangrijke invloed kan hebben op haar presentie in het heden. De herkolonisatie van een gebied met deze soort wordt immers in belangrijke mate versneld door: 1. de aanwezigheid van gemakkelijk penetreerbare rhizoomgangen en 2. het actief zijn van een rhizoombank (Dolling 1999, Den Ouden 2000).

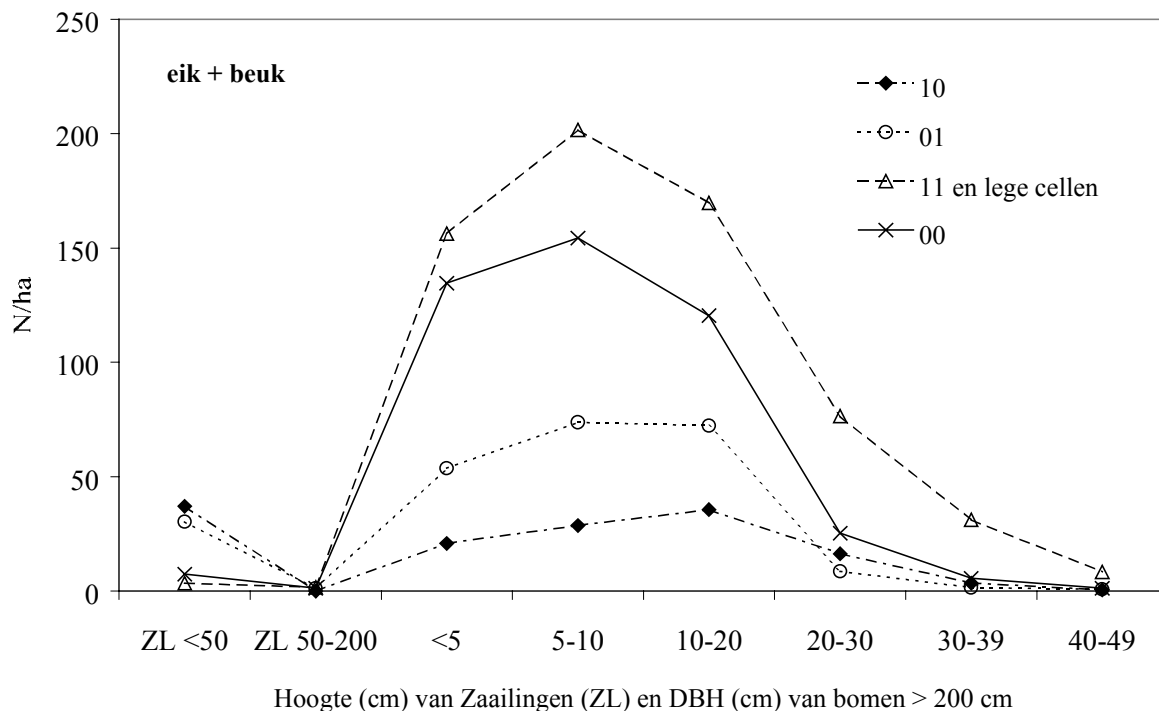
Volgens opnamen in het kader van het pollenonderzoek van Bastin (1964) haalde *Pteridium aquilinum* in 1962 in of nabij de huidige kernvlakte een bedekking van 100 % en een hoogte van 1.5 m bij een gemiddeld overschermingspercentage van 87.5 %. Het lijkt er dus op dat deze soort in het verleden reeds sterk vertegenwoordigd was onder scherm in de directe omgeving van de huidige stormvlakte. Uit het bovenstaande blijkt dat het vaststellen van een causaal verband tussen soortenarmoede en competitieve verdringing geen eenvoudige zaak is en een bestudering van meerdere - al dan niet experimenteel gecontroleerde - gevallen vereist.



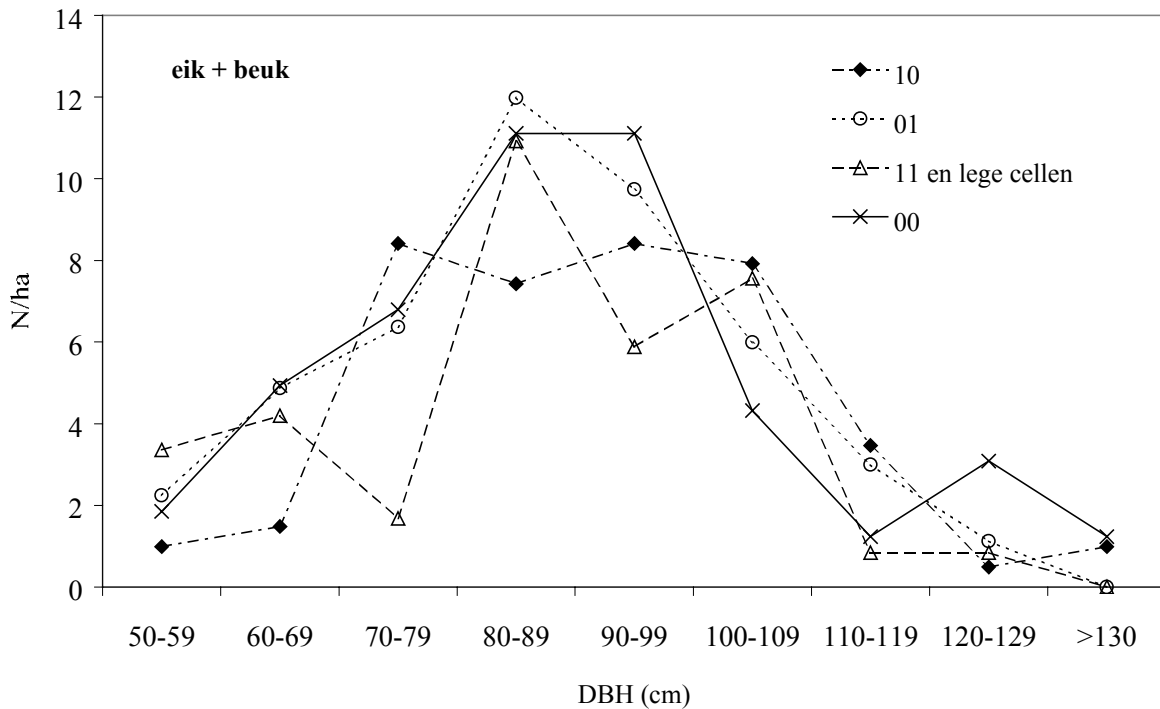
Figuur 2.22: Verband tussen het kruidlaagtype en de relatieve beschaduwung

Wanneer de kruidlaagtypen worden getoetst aan de uitgemiddelde geschatte overschermingspercentages blijkt dat typen 10 (*Pteridium*-dominantie) en 11 (verjongingsgroep) respectievelijk het minst en het meest relatieve beschaduwing ondervinden. De andere typen nemen een intermediaire positie in (figuur 2.22). Hierbij dient te worden benadrukt dat enkel een indirecte relatieve beschaduwing werd bepaald op basis van schattingen in het veld. Een directe lichtmeting (b.v. LAI) bleek methodologisch niet haalbaar.

De resultaten van de bestandsanalyse (zie hierboven) verstrekken een andere indirecte bepaling van de lichthoeveelheid. Figuren 2.23 en 2.24 geven het verband weer tussen het kruidlaagtype en het stamtal (= aantal bomen/ha) in de verschillende diameterklassen. Hierbij valt op dat zich enkel voor de laagste diameterklassen (DBH tot 30 cm) een duidelijk patroon aftekent, waarbij het stamtal/ha in een bepaald kruidlaagtype omgekeerd evenredig is met de eerder bekomen relatieve beschaduwing (figuur 2.22). Voor de hogere diameterklassen - met hogere bomen in een ijler verband - kan geen dergelijke verhouding tussen het stamtal/ha en het kruidlaagtype worden aangetoond (figuur 2.23). Hieruit kan worden afgeleid dat in de kernvlakte de bestandsdichtheid in de lage boometage een veel grotere impact op de kruidlaag heeft in vergelijking met deze in het oude bomenbestand. Daarbij dient te worden genoteerd dat de bestandsdichtheid niet enkel een lichteffect weerspiegelt, maar bijvoorbeeld ook gerelateerd is aan vochtbeschikbaarheid en wortelconcurrentie.



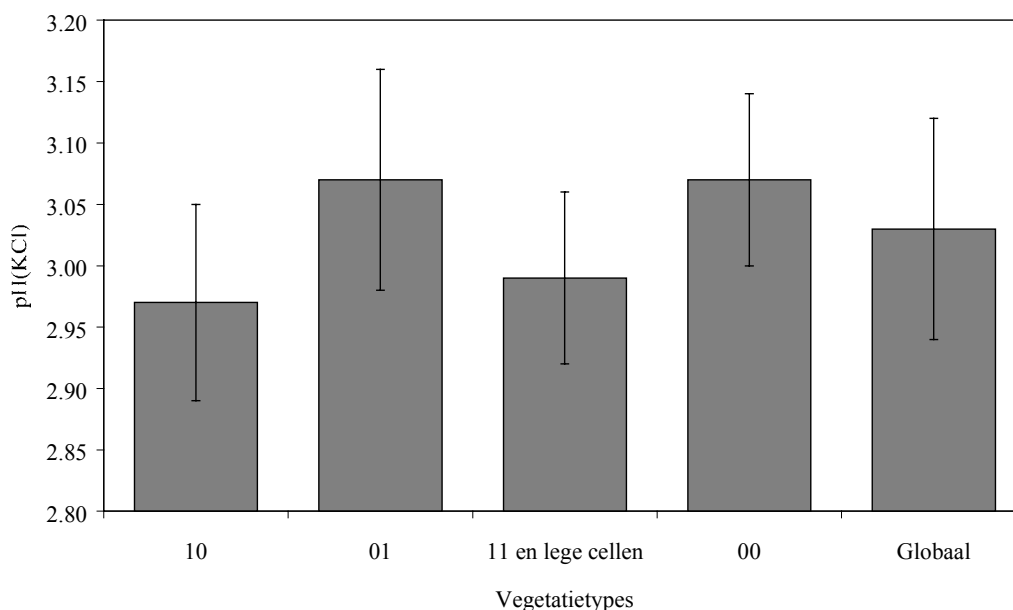
Figuur 2.23 : Verband tussen kruidlaagtype en stamtal in de lagere diameterklassen (DBH > 50 cm)



Figuur 2.24: Verband tussen kruidlaagtype en stamtal in de hogere diameterklassen (DBH > 50 cm)

2.3.4 De gemeten bodemkenmerken als verklarende variabelen

Er kon geen duidelijk verband worden aangetoond tussen de waargenomen soortenrijkdom en de bodemparameters pH(KCl), bodemvocht en bodemtextuur. De verschillen in bodemparameters tussen de vier kruidlaagtypen bleken eveneens minimaal te zijn. De kruidlaagtypen van typen 01 en 00 vertoonden wel een licht hoger pH(KCl)-gemiddelde in vergelijking met typen 10 en 11. De verschillen bedragen slechts ongeveer een tiende pH(KCl)-eenheid, maar situeren zich wel net rond de voor veel plantensoorten kritische pH(KCl) van 3.00 (figuur 2.25).



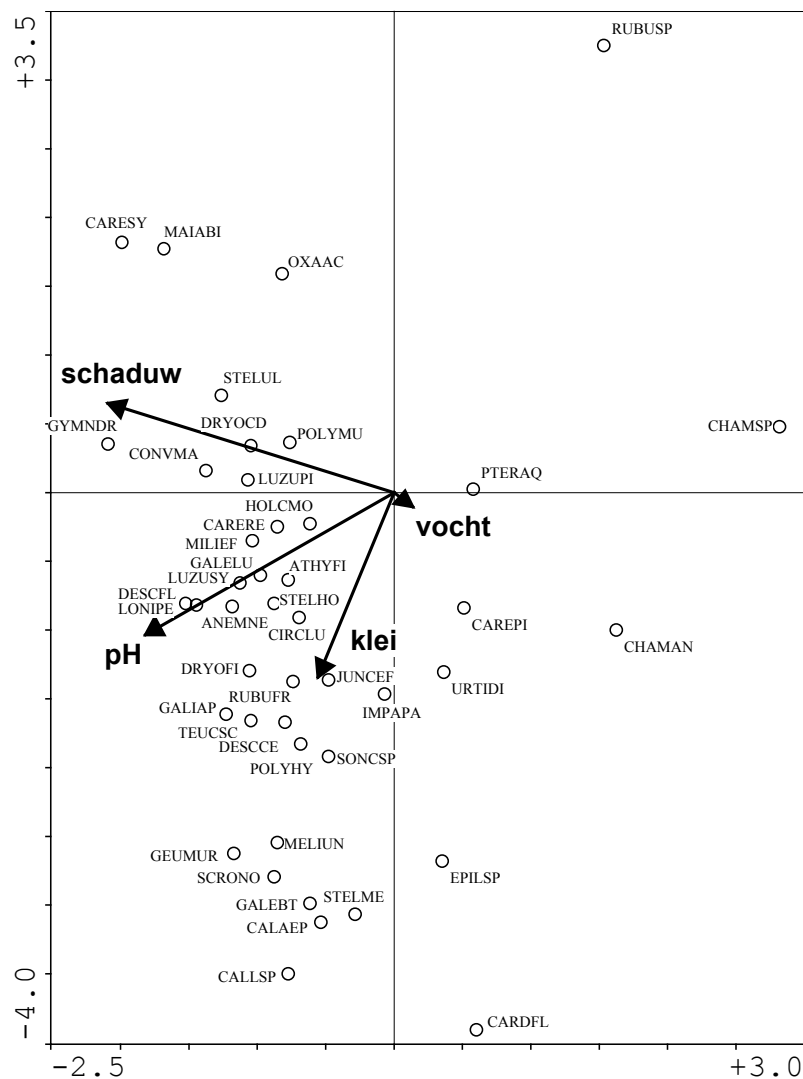
Figuur 2.25: Verband tussen het kruidlaagtype en de pH(KCl)

Bepaling van pH(H₂O) en basische kationen kan hier misschien meer uitsluitsel brengen. Ter oriëntatie kan worden vermeld dat hoofdgroep 0 enige affiniteit vertoont met opnamen uit het *Milio-Fagetum* (sensu Rogister 1985), terwijl hoofdgroep 1 meer bij opnamen uit het klassieke *Fago-Quercetum* aanleunt. De minieme verschillen in bodemparameters wijzen mogelijk op een nauwe verwantschap tussen beide syntaxa.

Vermoedelijk door het zeer lokale karakter van natte, verdichte plekken (b.v. uitsleesporen) konden met het hier gehanteerde meetnet tot dusver geen duidelijke relaties tussen natte plekken en vochtminnende plantensoorten worden aangetoond.

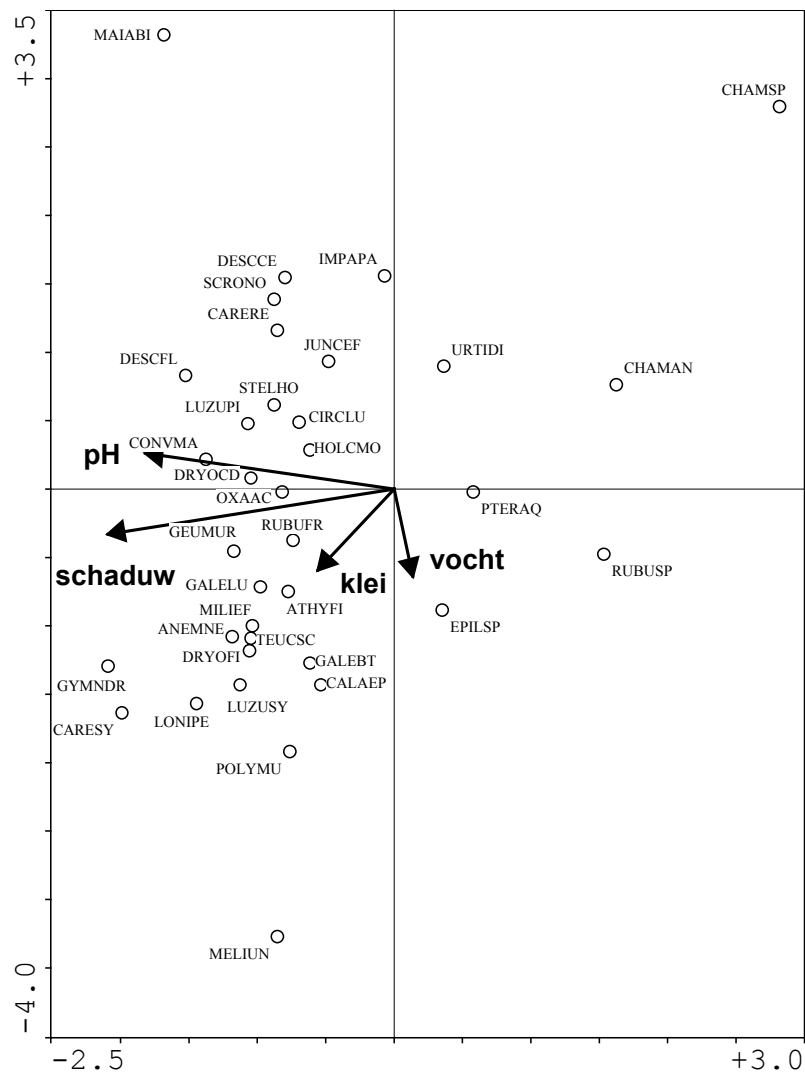
2.3.5 Directe gradientanalyse met CCA

De selectieprocedure in CANOCO gaf aan dat de variabelen overscherming (P=0.005), pH(KCl) (P=0.005), kleigehalte (P=0.005) en vochtgehalte (P=0.005), in volgorde van afnemend belang, significant waren. De variabelen leemgehalte en zandgehalte zijn sterk gecorreleerd met kleigehalte, wat zich vertaalde in een hoge VIF factor, en werden daarom uit de ordinatie verwijderd.



Figuur 2.26: CCA-biplot van assen 1 en 2 die de relatie weergeven van de soorten tot de significante milieufactoren. De soorten worden afgekort met de eerste vier karakters van de genusnaam en de eerste 2 karakters van de soortnaam.

Globaal verklaarde de ordinatie 17% van de floristische diversiteit. Een dergelijk laag aandeel is vrij normaal: een groot deel van de variabiliteit is nu eenmaal het gevolg van toevalsfactoren, van variabelen die niet gemeten werden of van 'on nauwkeurigheden' in de metingen van de milieufactoren en in de schattingen van de bedekkingen van de soorten. Toch was het ordinatiemodel in zijn geheel zeer significant ($P=0.005$). De as eerste was veruit de belangrijkste: zij verklaarde 80% van de relatie tussen soorten en milieufactoren. De tweede en derde assen namen respectievelijk 13.8% en 4.6% voor hun rekening. De resultaten van de ordinatie worden weergegeven in 2 biplots (figuren 2.26 en 2.27) die de relatie van de soorten tot de proefvlakken illustreren.



Figuur 2.27: CCA-biplot van assen 1 en 3 die de relatie weergeven van de soorten tot de significante milieufactoren. De soorten worden afgekort met de eerste vier karakters van de genusnaam en de eerste 2 karakters van de soortnaam.

Om de figuren mogelijk te maken, was echter een reductie van het aantal proefvlakken noodzakelijk. CANODRAW (het programma om dergelijke biplots te genereren) kan immers slechts 500 opnamen aan. Daarom werd een derde van de proefvlakken geëlimineerd, verdeeld naar gelijke aandelen over de verschillende vegetatiegroepen die door TWINSPAN waren onderscheiden.

Uit de biplots kan afgeleid worden dat zeer weinig soorten kenmerkend zijn voor zure, zeer lichtrijke situaties. Sporadisch worden hier *Rubus sp.*, *Chamerion angustifolium* en *Chamerion sp.* aangetroffen. De meest kenmerkende, dominerende soort is *Pteridium aquilinum*. Zeer vele soorten situeren zich in het centrum van de vector die de beschaduwing weergeeft, wat aangeeft dat zeer donkere proefvlakken eveneens soortenarm zijn. De kenmerkende soorten van het Milio-Fagetum, zoals *Millium effusum*, *Athyrium filix-femina*, *Galeobdolon luteum* en *Stellaria holostea* situeren zich vrij centraal langsheen de schaduwvector, op relatief kleiïge bodems met een hogere pH.

3 Evolutie boomlaag en kruidvegetatie in de kernvlakte (1986-2000)

3.1 Vergelijking van de dendrometrische gegevens 1986 - 2000

3.1.1 Stamtal, grondvlak, voorraad en aanwas van de levende bomen

Het stamtal nam duidelijk af door de stormen van 1990, maar overtreft in 2000 reeds het niveau van 1986 (tabel 3.1). De evolutie van grondvlak en volume verliep gelijkaardig (tabellen 3.2 en 3.3). De gehele kernvlakte vertoonde tussen 1990 en 2000 een aanzienlijk lopende jaarlijkse aanwas (7.9 m³/ha.jaar, tabel 3.4).

Dit hoge cijfer kan mogelijk verklaard worden door:

- 1) de ingroei van een jonge beuken die in 1986 de drempelwaarde van DBH = 30 cm nog niet bereikt hadden;
- 2) de overlevende beuken kregen na de stormen van 1990 meer licht
- 3) Door de stormen van 1990 werden voornamelijk verzwakte exemplaren getroffen (Van Den Berge et al., 1990).

Tabel 3.1 Evolutie van het stamtal (N/ha) van de levende bomen tussen 1986 en 2000

	1986	1990	2000
Beuk	49.7	44.5	51.9
Eik	2.9	2.8	2.3
Haagbeuk	0	0	0.1
Esdoorn	0	0	0.1
Totaal	52.6	47.3	54.4

Tabel 3.2: Evolutie van het grondvlak (m²/ha) tussen 1986 en 2000

	1986	1990	2000
Beuk	26.2	22.5	27.7
Eik	1.2	1.2	1.2
Haagbeuk	0	0	<0.1
Esdoorn	0	0	<0.1
Totaal	27.4	23.7	28.9

Van Den Berge et al. (1990) vermelden dat de gemiddelde jaarlijkse aanwas van het bestand in de periode 1986 - 1989 (voor de stormen) 6.5 m³/ha.jaar bedroeg. Hierbij dient wel opgemerkt te worden dat de cijfers gebaseerd zijn op foutieve cuberingen in 1986 en 1989. Schober (1972) vermeldt een lopende jaarlijkse aanwas van 10 m³/ha.jaar voor 150-jarige beuken van de beste opbrengstklasse, waartoe de kernvlakte volgens Van Den Berge et al. (1990) gerekend kan worden.

Tabel 3.3: Evolutie van de levende voorraad (m³/ha) tussen 1986 en 2000

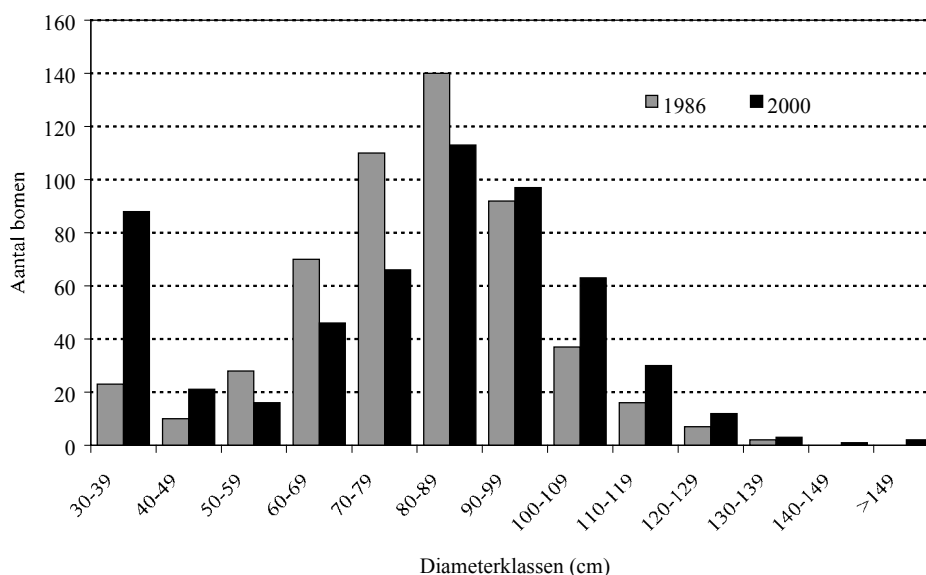
	1986	1990	2000
Beuk	686.4	625.8	765.0
Eik	29.3	29.1	28.8
Haagbeuk	0	0	<0.1
Esdoorn	0	0	<0.1
Totaal	715.65	654.9	793.8

Tabel 3.4: Lopende jaarlijkse aanwas van de kernvlakte, op basis van het stamhout, beschouwd over 3 periodes

	1986-1990	1990-2000	1986-2000
Beuk	-9.60	7.92	3.25
Eik	-0.03	-0.02	-0.02
Haagbeuk	0	<0.01	<0.01
Esdoorn	0	<0.01	<0.01
Totaal	-9.63	7.90	3.23

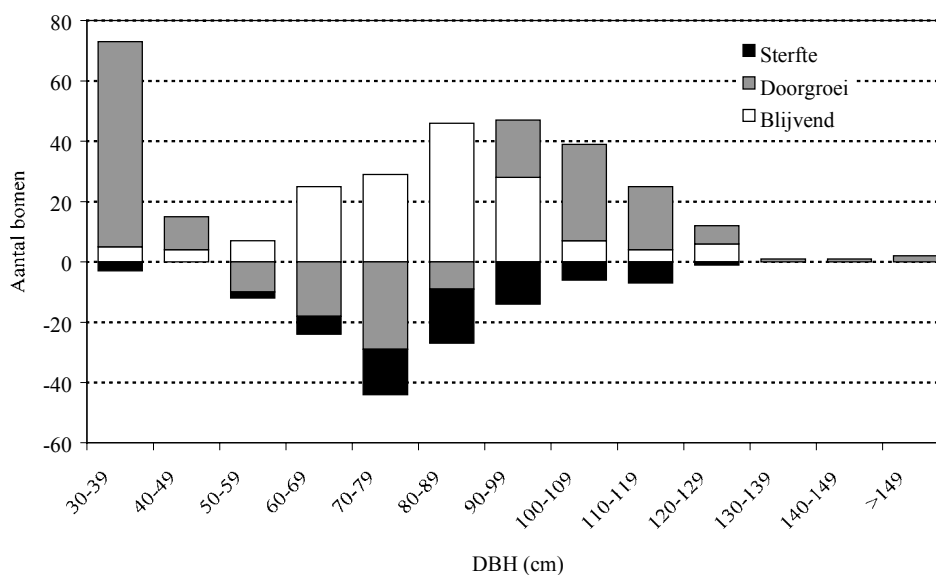
3.1.2 Evolutie van de diameterverdeling

De evolutie van de diameterverdeling (DBH \geq 30 cm) over een tijdsinterval van 15 groeiseizoenen in figuur 3.1 geeft aan dat de verjonging de drempelwaarde bereikt heeft.



Figuur: 3.1: Vergelijking van de diameterverdeling van de kernvlakte in 1986 met die van 2000.

De grens tussen de oudere generatie en de verjonging is opgeschoven van diameterklasse 40 - 49 cm naar klasse 50 - 59 cm. De afplatting van de klokvorm wijst erop dat het aantal oude bomen door sterfte aanzienlijk is afgenomen (figuur 3.1). Sterfte is vrij gelijkmatig opgetreden over alle diameterklassen heen (figuur 3.2). De nog levende oude bomen zijn doorgeschoven naar grotere diameterklassen, wat zeer duidelijk wordt weergegeven in figuur 3.2.



Figuur: 3.3: Veranderingen per diameterklasse als gevolg van sterfte en doorgroei.

3.1.3 Evolutie van de necromassa tussen 1986 en 2000

Vóór 1990 waren er in de kernvlakte 2 dode eiken en 22 dode beuken. In de loop van 1990 stierf één eik staande af. De stormen van 1990 hadden een uitzonderlijke kracht en troffen 56 beuken, wat het totaal aantal dode beuken op 78 bracht. In de periode 1990 - 2000 stierven nog 5 eiken af en 18 beuken. In 2000 zijn in totaal 104 volledig afgestorven bomen geteld in de kernvlakte, wat neerkomt op een stamtal van ongeveer 10 per ha (tabel 3.5). Het volume van de necromassa evolueerde in de monitoringperiode van ongeveer 18 m³/ha in de winter 1985- 1986 over 62 m³/ha in 1990 (na de stormen) tot 87 m³/ha in het najaar van 2000 (tabel 3.6).

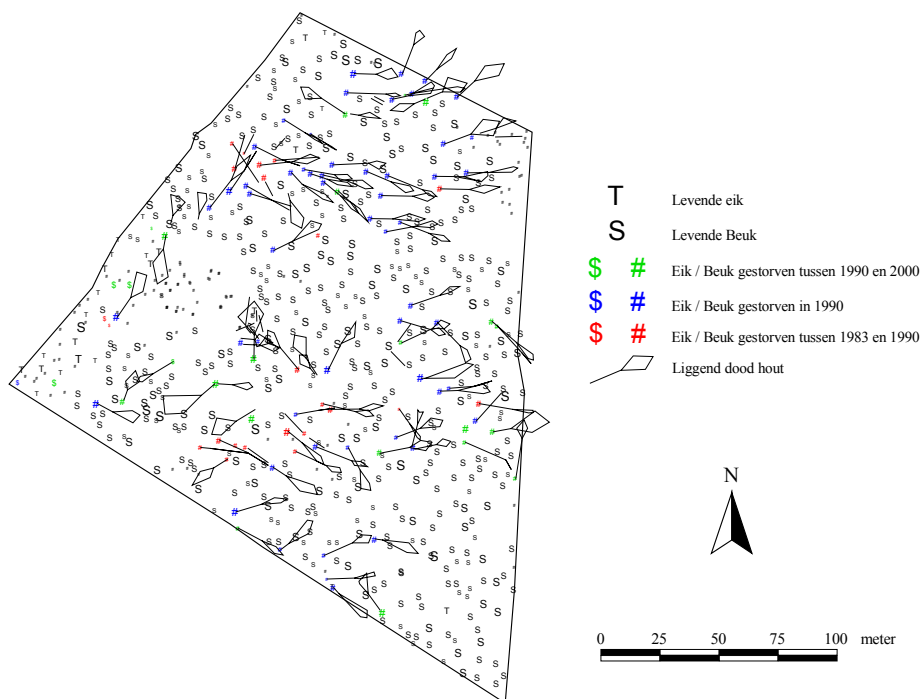
Tabel 3.5: Evolutie van het stamtal van dode bomen (N/ha) tussen 1986 en 2000

	1986	1990	2000
Beuk	2.0	7.3	8.9
Eik	0.2	0.3	0.7
Haagbeuk	0	0	0
Esdoorn	0	0	0
Totaal	2.2	7.5	9.7

Tabel 3.6: Evolutie van de necromassa (m³/ha) tussen 1986 en 2000

	1986	1990	2000
Beuk	27.4	97.1	132.2
Eik	1.2	1.9	6.6
Haagbeuk	0	0	0
Esdoorn	0	0	0
Totaal	28.6	99.0	138.8

Figuur 3.4 toont aan dat de kleine opening die in 1986 in het noorden aanwezig was, door de stormen van 1990 zeer sterk is uitgebreid naar het oosten. Langsheen de kleine openingen in het zuiden van de kernvlakte zijn in die periode veel minder bomen getroffen.



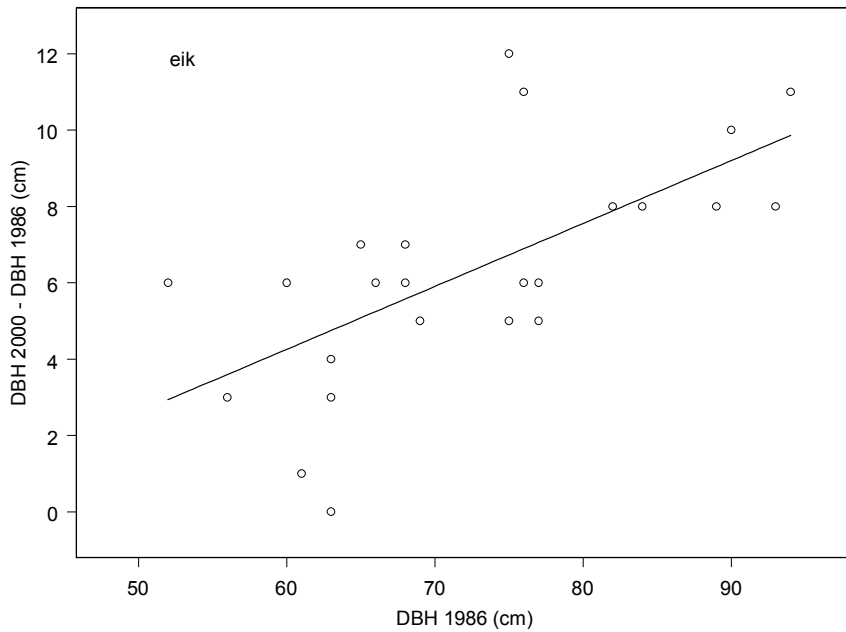
Figuur 3.4: Positie van het staand en liggend dood hout in de kernvlakte Kersselaerspleyn. De grootte van de symbolen staat in relatie tot de DBH, de kleur geeft aan in welke periode de bomen afgestorven zijn.

In de periode 1990 - 2000 trad de sterfte meer verspreid op en een relatief groot aantal eiken aan de westrand stierf af. Actueel kunnen 2 zones onderscheiden worden met relatief weinig dode bomen: de zuidwestelijke punt en de zone tussen de 2 verjongingsgroepen.

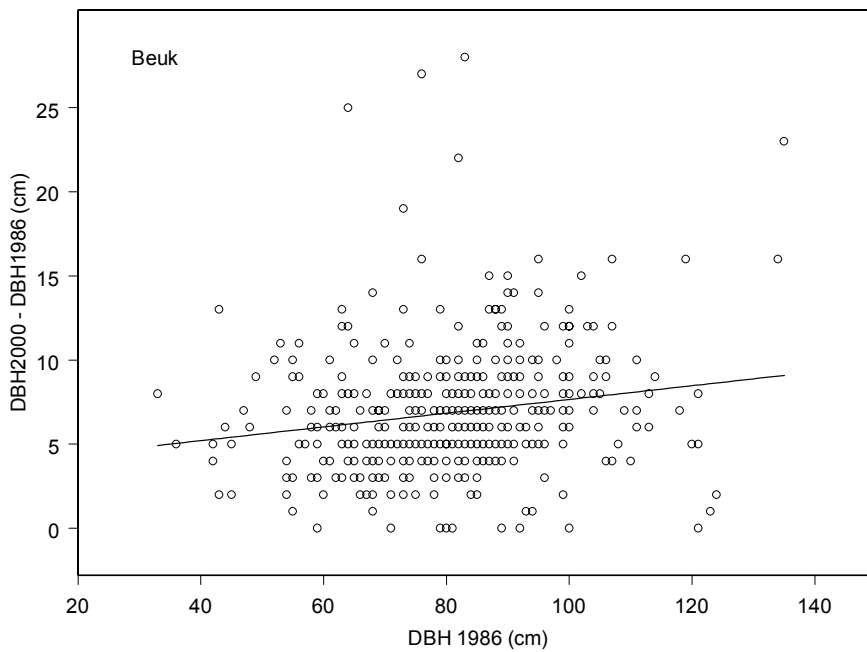
3.1.4 Diametergroei tussen 1986 en 1990

De overlevende eiken vertoonden tussen 1986 en 2000 een aanzienlijke diametergroei, die duidelijk in een positief verband stond tot de DBH die in 1986 gemeten werd (figuur 3.5). Bij bomen met een DBH van meer dan 80 cm in 1986 werd een toename van meer dan 8 cm geregistreerd. Bij bomen met een diameter van < 65 cm was de toename gemiddeld minder dan 4 cm.

Ook bij de beuken werd een positief verband genoteerd tussen de DBH in 1986 en de diametergroei, zij het wat minder sterk (fig 3.6). Deze trend is uiterst significant, maar door de grote spreiding is de correlatiecoëfficiënt zeer laag. Bomen met een DBH > 100 cm groeiden in de voorbije 15 groeiseizoenen 7-8 cm, bomen met een diameter < 60 cm namen gemiddeld 5 cm in dikte toe.



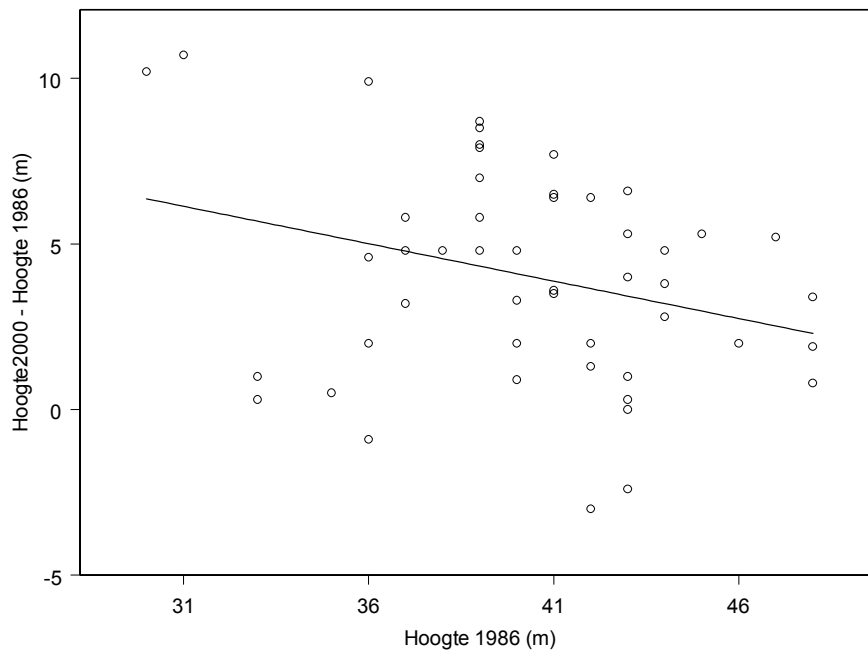
*Figuur 3.5: Relatie tussen de diametergroei en de DBh in 1986 voor eik; model: $DBH2000 - DBH1986 = -5.6269 + 0.1648 * DBH1986$ ($P < 0.001$; $R^2 = 0.42$; $N = 24$)*



*Figuur 3.6: Relatie tussen diametergroei en de diameter van 1986 voor beuk; Model: $DBH2000 - DBH1986 = 3.5785 + 0.0408 * DBH1986$ ($P < 0.001$; $R^2 = 0.03$; $N =$)*

3.1.5 Hoogtegroei van Beuk

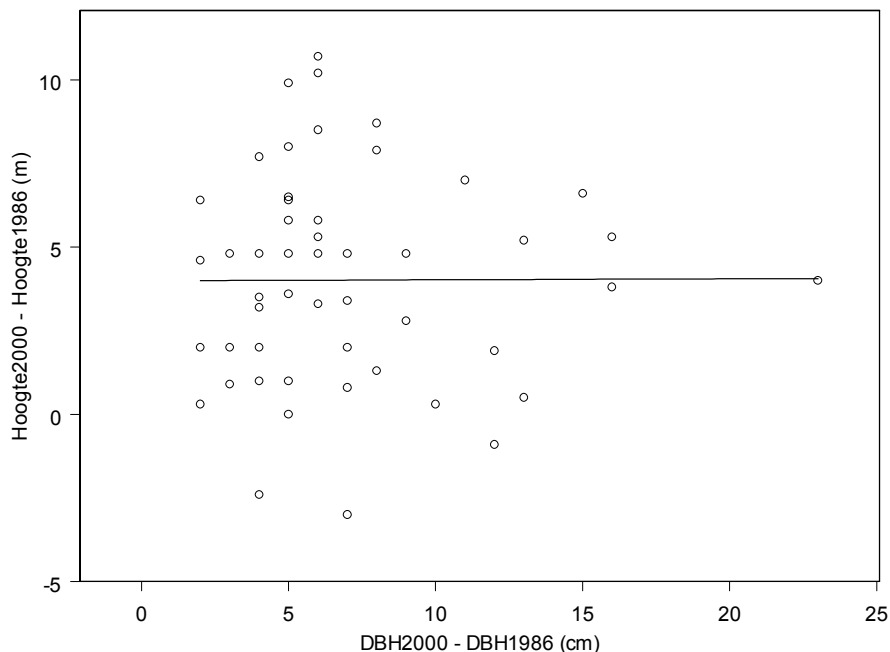
De hoogtegroei van Beuk over de periode 1986 - 2000 neemt af met toenemende hoogte gemeten in 1986 (figuur 3.7). Dit is ook logisch: de hoogtegroei vertoont sneller dan de diametergroei een culminatiepunt en neemt vervolgens af. Toch werd ook voor de zwaarste beuken nog een hoogtegroei waargenomen, wat erop kan wijzen dat de hoogtegroei niet volledig stilvalt. Deze data moeten wel gerelativeerd worden: de fouten op de metingen met de Blume-Leiss hoogtemeter kunnen aanzienlijk zijn.



*Figuur 3.7: Hoogtegroei van Beuk over de periode 1986 - 2000 in relatie tot de hoogte in 1986. Model: $Hoogte2000 - Hoogte1986 = 17.4945 - 0.329 * Hoogte1986$ ($P = 0.004$; $R^2 = 0.16$)*

3.1.6 Relatie tussen hoogtegroei en diametergroei

Tussen de hoogtegroei en de diametergroei kon geen betekenisvolle relatie vastgesteld worden (figuur 3.8). Voldoet niet aan voorwaarde homoscedasticiteit.



Figuur 3.8: Relatie tussen de diameteraanwas en de hoogtegroeï van beuk; model: $Hoogte2000 - Hoogte1986 = 3.9914 + 0.0029(DBH2000 - DBH1986)$ ($P=0.98$; $R2 < 0.001$)*

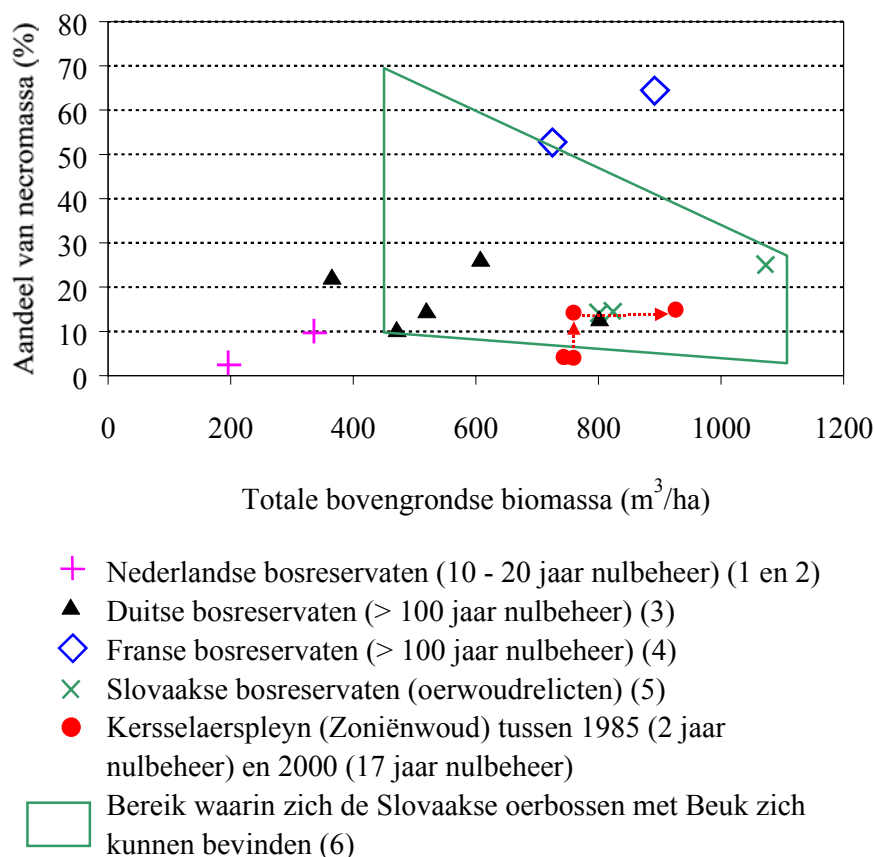
3.1.7 Evaluatie van 17 jaar nulbeheer

In de kernvlakte van Kersselaerspleyn (Zoniënwoud) werd het bosbouwkundig beheer gestaakt in 1983 en daarmee is de kernvlakte het oudste bosreservaat van Vlaanderen. De keuze van dit deel van het Zoniënwoud was niet toevallig: er bevonden zich nog beuken van de generatie die eind 18^{de} eeuw - bij de omvorming van het bos - aangeplant waren. De verwachting was dat het bestand met op dat moment ruim 210 jaar oude beuken, vrij snel veranderingen zou ondergaan en dat de hoeveelheid dood hout snel zou kunnen toenemen. Een vergelijking van de bestandskenmerken in 2000 met de opnamen in 1985 - 1986 toont aan dat het reservaat zich na nauwelijks 17 jaar nulbeheer kan meten met het kruim van de Europese bosreservaten.

In de winter van 1985 - 1986 werd de kernvlakte voor het eerst opgemeten. Uit deze inventaris bleek dat het bos een zeer hoge voorraad levende bomen had: 794 m³/ha. Nochtans is het stamtal zeer laag: slechts iets meer dan 50 bomen per ha werden geteld. De hoge biomassa is uiteraard het gevolg van de uitzonderlijke afmetingen die de Beuken in het Zoniënwoud na 210 jaar bereikt hadden. In de winter van '89 - '90 werden niet minder dan 56 Beuken van het oude bestand geveld door zeer krachtige stormen. Een decennium later is van die terugval in de levende voorraad niks meer te merken, wel in tegendeel. De totale voorraad (794 m³/ha) overtreft in 2000 de waarde die voor de storm (in 1986) gemeten werd. De inhaalbeweging is het gevolg van de sterke diametergroei van de oude generatie beuken (inmiddels 230 jaar oud!) en van de ingroei van jonge beuken die uiteraard van de toegenomen lichtinval geprofitteerd hebben.

Actueel zijn in de 10.75 ha van de kernvlakte 104 volledig afgestorven bomen te vinden. Dit komt neer op een stamtal van ongeveer 10 dode bomen per ha. In totaal zijn er 8 dode eiken - 7 staande, 1 liggende - tegenover 25 levende eiken. De overige 96 dode bomen zijn Beuken, meestal liggende. Het volume van de necromassa bedraagt 139 m³/ha. Dit is een zeer sterke toename, een gevolg van de stormen van 1990, in vergelijking met 1985-1986. In dat jaar werden slechts 24 dode bomen geteld en bedroeg de necromassa 28.6 m³/ha.

Met een totale biomassa + necromassa van 933 m³/ha en een aandeel van 15% dood hout bevindt de kernvlakte van Kersselaerspleyn zich in goed gezelschap (figuur 3.9). Inzake totale bovengrondse biomassa overtreft Kersselaerspleyn de Duitse en Franse bosreservaten en komt het zelfs in de buurt van Slovaakse oerwoudrelictten waarin Beuk domineert. Het aandeel van dood hout is vergelijkbaar met Duitse en Slovaakse langdurig onbeheerde Beukenbossen, maar het aandeel ligt duidelijk veel hoger in Fontainebleau (Frankrijk) als gevolg van de uitzonderlijk zware stormen enkele jaren geleden.



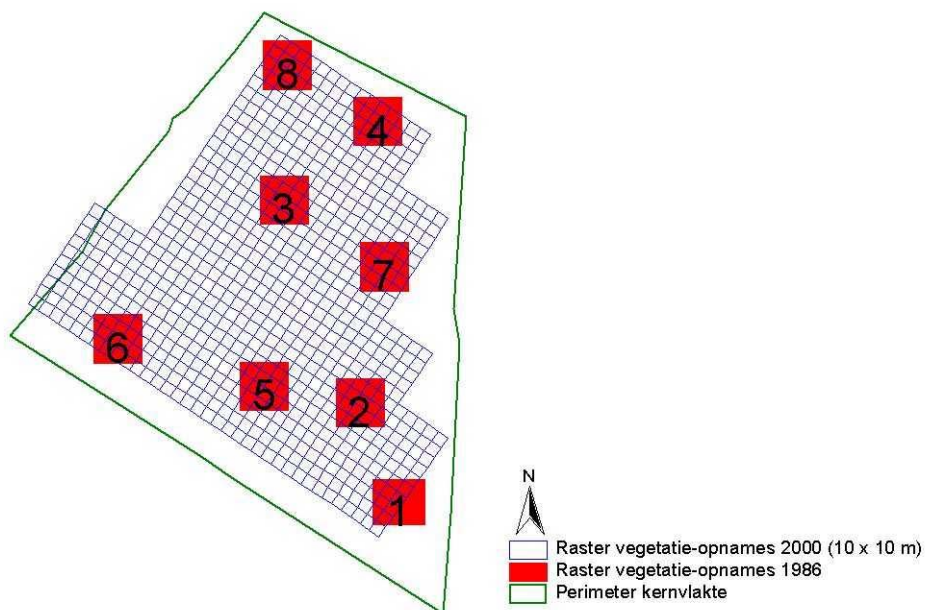
Figuur 3.9: Relatie tussen de totale bovengrondse biomassa + necromassa en het aandeel van dood hout, voor Kersselaerspleyn en voor andere Europese bosreservaten.

Enkele Nederlandse bosreservaten met Beuken (Schoonloërveld en Vijlnerbos) kennen een nulbeheer sinds 10 - 20 jaar, maar staan nog ver van de volumes levende en dode biomassa die in de kernvlakte van Kersselaerspleyn na een vergelijkbare periode van nulbeheer werden opgetekend. De conclusie luidt dan ook dat het oude bestand van Kersselaerspleyn een uitstekende keuze was om het eerste Vlaamse bosreservaat op te richten.

3.2 Vergelijking van de kruidlaagopnamen met opnamen uit 1986

3.2.1 Situering van de proefvlakken

In de zomer van 1986 worden in de kernvlakte van het bosreservaat (= het oude bosreservaat) acht permanente proefvlakken van 40 m x 40 m uitgezet (met de zijdenparen respectievelijk N-Z en O-W georiënteerd). Het schatten van de bedekkingen gebeurt met de abundantie-bedekkingsschaal van Barkman et al. (1964), die voor een verdere verwerking wordt omgezet in de tiendelige schaal van Westhoff & Van der Maarel (1973). Deze acht opnamen worden samen met de opnamen van Muys et al. (1988) verwerkt in een DCA en een Twinspan-tabel (Van Den Berge et al. 1990: 23-24). Voor elk van de acht permanente proefvlakken wordt een 'vegetatiekaart' gemaakt die de begrenzing weergeeft van de dominante populaties in de kruidlaag en de nevenetage (feitelijk een faciëskartering, o.c.: 28-29). Doordat ook de boomnummers op deze kaartjes worden vermeld, kunnen de perfect N-Z-georiënteerde proefvlakken uit 1986 goed worden gelokaliseerd ten opzichte van het raster van de kruidlaagopnamen die plaatsvinden in de zomer van 2000 (zie figuur 3.10). De opnamen in 1986 en 2000 gebeuren ongeveer in dezelfde periode (juli-augustus).



Figuur 3.10: Ligging van de proefvlakken uit 1986 (40 x 40 m²) binnen het raster van de kruidlaagopnamen in 2000 (10 m x 10 m)

3.2.2 Methodiek

Slechts drie proefvlakken uit 1986 (2, 3 en 5) vallen volledig binnen het raster van de monitoring. Proefvlakken 4, 6, 7 en 8 vallen voor meer dan 88 % binnen het raster (tabel 3.7). Van proefvlak 1 is minder dan 60 % binnen het raster gelegen.

Doordat het raster anders georiënteerd en verschoven is ten opzichte van de proefvlakken uit 1986, vallen de rastercellen (= kruidlaagopnamen van 10 m x 10 m) bovendien slechts gedeeltelijk samen met de proefvlakken (cf. figuur 3.10). Voor een vergelijking tussen de opnamen uit 1986 (40 x 40 m²) en de situatie in 2000 worden enkel die rastercellen geselecteerd die voor meer dan 80 % binnen de proefvlakken uit 1986 vallen. Voor elk proefvlak wordt vervolgens de procentuele oppervlakteverhouding berekend tussen de geselecteerde rastercellen (100 m² per cel) en de proefvlakgrootte (1600 m²). Het resultaat daarvan is een (relatieve) maat voor de representativiteit van de vergelijking tussen de opnamen uit 1986 en 2000 (tabel 3.7).

Tabel 3.7: Relatieve representativiteit van de vergelijking tussen de opnamen uit 1986 en 2000

proefvlak 1986 (1600 m ²)	% proefvlak 1986 binnen raster	# geselecteerde rastercellen (dekking > 80 %)	relatieve representativiteit
1	57.8	7	43.75
2	100.0	11	68.75
3	100.0	11	68.75
4	89.0	11	68.75
5	100.0	12	75.00
6	92.0	11	68.75
7	98.1	11	68.75
8	88.4	11	68.75

Proefvlak 1 wordt - tenzij anders vermeld - buiten beschouwing gelaten wegens een relatieve representativiteit van minder dan 50 % (cf. ook figuur x). Gelet op de relatief lage representativiteit voor de andere proefvlakken kan een vergelijking van de opnamen tussen 1986 en 2000 slechts een oriënterend karakter bezitten. Er bestaat bijvoorbeeld een te grote kans (i.c. oppervlakte) dat een plantensoort in 2000 toch wordt waargenomen terwijl ze ontbreekt in de geselecteerde rasteropnamen. Daarbij dient ook op het kleinschalig karakter van sommige biotopen met afwijkende flora (b.v. uitsleepsporen van enkele m breed) te worden gewezen. Een vergelijking van de (op zich al ruw geschatte) bedekkingspercentages is om gelijkaardige redenen weinig representatief voor werkelijke verschuivingen in de kruidlaag tussen 1986 en 2000. Er dient in deze context eveneens te worden opgemerkt dat de opnamen in beide perioden niet door dezelfde personen worden uitgevoerd. Aangezien de geselecteerde rasteropnamen (= situatie 2000) steeds voor meer dan 80 % binnen de proefvlakken uit 1986 (= situatie 1986) gelegen zijn, kunnen we met een wat grotere zekerheid vaststellen of er tussen 1986 en 2000 plantensoorten zijn bijgekomen. Globaal gezien blijven de onzekerheden echter te groot om een eenvoudige statistische analyse toe te passen.

Omdat in 2000 - in tegenstelling tot in 1986 - geen mossen worden genoteerd, zijn deze data buiten beschouwing gelaten. De vergelijking gebeurt enkel voor de kruidlaagsoorten. Er wordt daarbij geen onderscheid gemaakt tussen soorten op dood hout, wortelkluiten of bodem. Zaailingen < 50 cm worden tot de kruidlaag gerekend. De veldbiezen *Luzula sylvatica* en *L. pilosa* (samengenomen in 1986) en de stekelvarens *Dryopteris carthusiana* en *D. dilatata* (samengenomen in 2000) worden hier als één soort beschouwd.

3.2.3 Resultaten en bespreking

In 2000 worden in totaal 45 kruidlaagsoorten waargenomen tegenover 30 in 1986. Hierbij wordt - in tegenstelling tot verdere analyses - ook proefvlak 1 in rekening gebracht (cf. figuur 3.10). Voor de situatie in 1986 wordt dus een duidelijk grotere oppervlakte beschouwd, wat het vastgestelde verschil in soortenaantal nog meer uitgesproken maakt.

Het gebeurt in totaal 50 keer dat plantensoorten tijdens de monitoring (2000) worden aangetroffen terwijl ze niet in het overeenstemmende proefvlak uit 1986 worden waargenomen. Slechts in 22 gevallen gebeurt het omgekeerde (tabel 3.8).

Tabel 3.8: Relatieve aanwezigheid van plantensoorten in 1986 en 2000; * nieuwkomers in 2000

Plantensoort	# enkel in 1986	# enkel in 2000
<i>Acer pseudoplatanus</i> *		1
<i>Agrostis tenuis</i>	2	
<i>Anemone nemorosa</i>	3	
<i>Athyrium filix-femina</i>		1
<i>Betula sp.</i> *		1
<i>Blechnum spicant</i>	1	
<i>Callitriche sp.</i> *		1
<i>Cardamine flexuosa</i> *		1
<i>Carex pallescens</i> *		1
<i>Carex pilulifera</i> *		1
<i>Carex sylvatica</i> *		1
<i>Circaea lutetiana</i> *		5
<i>Deschampsia cespitosa</i>	2	1
<i>Dryopteris filix-mas</i> *		2
<i>Epilobium sp.</i> *		2
<i>Fagus sylvatica</i>	2	1
<i>Galium aparine</i> *		2
<i>Ilex aquifolium</i>	1	
<i>Impatiens parviflora</i> *		1
<i>Juncus effusus</i>	1	1
<i>Lamium galeobdolon</i>		1
<i>Lonicera periclymenum</i>		2
<i>Lotus sp.</i> *		2
<i>Luzula luzuloides</i> *		1
<i>Luzula pilosa/sylvatica</i>	1	2
<i>Milium effusum</i>		1
<i>Melica uniflora</i>	1	
<i>Moehringia trinervia</i>		1
<i>Mycelis muralis</i> *		1
<i>Poa pratensis</i>	1	
<i>Poa trivialis</i> *		1
<i>Polygonum hydropiper</i>	2	
<i>Prunus serotina</i> *		1
<i>Quercus petraea</i>	1	
<i>Ranunculus repens</i>	1	
<i>Rubus 'fruticosus' s.l.</i>	1	
<i>Rubus idaeus</i> *		2
<i>Salix sp.</i> *		1
<i>Scrophularia nodosa</i> *		1
<i>Stellaria holostea</i>	1	2
<i>Stellaria uliginosa</i> *		1
<i>Urtica dioica</i>	1	4
totaal # op één tijdstip	22	50

In 2000 worden in de kruidlaag maar liefst 21 'nieuwkomers' aangetroffen (tabel 3.8). Tot de meest opmerkelijke daarvan behoort *Circaea lutetiana*: deze soort wordt tijdens de monitoring waargenomen in vijf proefvlakken, maar wordt geen enkele keer vermeld voor 1986. Andere, minder uitgesproken nieuwkomers van minder zure of stikstofrijkere humus zijn *Cardamine flexuosa*, *Dryopteris filix-mas*

en *Carex sylvatica*. Als nieuwkomers op wortelkluitsystemen kunnen *Rubus idaeus*, *Carex pallescens*, *Luzula luzuloides*, *Scrophularia nodosa*, *Salix* sp., *Betula* sp. en *Lotus* sp. worden genoemd. Nieuwkomers van op dood hout zijn *Mycelis muralis*, *Galium aparine* en *Epilobium* sp. Nog niet vermelde boomzaailingen die enkel in 2000 worden aangetroffen zijn: *Acer pseudoplatanus* en *Prunus serotina*. Nieuwkomers van uitsleesporen zijn *Callitriche* sp. en *Stellaria uliginosa*. De 'nieuwkomers' *Carex pilulifera* en *Poa trivialis* zijn mogelijk over het hoofd gezien of verward (waarbij de verwarring zowel in 1986 als in 2000 kan zijn gebeurd). *Urtica dioica* heeft zich volgens de data duidelijk uitgebreid: de soort wordt in 1986 slecht in twee proefvlakken aangetroffen tegenover vijf in 2000.

Vermeld voor 1986 maar ontbrekend in 2000 zijn: *Blechnum spicant*, *Ranunculus repens*, *Ilex aquifolium* (zaailing), *Agrostis capillaris*, *Poa pratensis* en *Quercus petraea* (zaailing); waarbij de laatste drie soorten mogelijk over het hoofd zijn gezien of verward (waarbij de verwarring opnieuw zowel in 1986 als in 2000 kan zijn gebeurd). De data wijzen op een lichte achteruitgang van *Anemone nemorosa*: in 1986 wordt deze soort in vijf proefvlakken aangetroffen tegenover slechts twee in 2000 (en dit terwijl de waarnemingen in dezelfde periode van het jaar zijn gebeurd).

Een vergelijking tussen de opnamen uit 1986 en 2000 wordt echter bemoeilijkt doordat:

- de opnamegrootte sterk verschilt (1 600 m² versus 100 m²)
- de proefvlakken uit 1986 niet volledig binnen het raster vallen
- het raster anders georiënteerd en verschoven is ten opzichte van de proefvlakken uit 1986 (waardoor de rastercellen slechts gedeeltelijk samen met die proefvlakken)
- de opnamen door verschillende waarnemers zijn gebeurd

Alhoewel hierdoor de onzekerheden groot blijven, kunnen toch een aantal oriënterende vaststellingen gedaan:

- het aantal waargenomen soorten in de 40 x 40 m²-proefvlakken is met de helft gestegen tussen 1986 en 2000 (van 30 naar 45): in 2000 worden 21 nieuwkomers aangetroffen, terwijl slechts 6 soorten - waarvan de helft mogelijk over het hoofd gezien of verward - niet meer worden aangetroffen in 2000
- ongeveer de helft van de nieuwkomers komen (bijna uitsluitend) voor op wortelkuiten (bij voorbeeld *Rubus idaeus*, *Carex pallescens*) en op of nabij dood hout (bij voorbeeld *Mycelis muralis*, *Urtica dioica*)
- Er is een toename van lichtminnende soorten (*Lonicera periclymenum*, *Lotus* sp., *Stellaria uliginosa*, ...)
- *Circaea lutetiana* ontbreekt in de opnamen uit 1986 maar wordt frequent aangetroffen in 2000

4 Resultaten voor de steekproefcirkels

4.1 Dendrometrische gegevens

4.1.1 Specieke methodologie

De berekening van de dendrometrische kenmerken van de steekproefcirkels vereist enige toelichting. Voor de bepaling van de stamtallen en grondvlakken van levende en dode bomen werden enkel bomen in rekening gebracht die met de stamvoet in de steekproefcirkel staan. Voor de cubering van het dode hout werd als volgt te werk gegaan: van dode bomen die slechts gedeeltelijk in de cirkel vallen, werd het deel dat buiten de cirkel valt niet in rekening gebracht. Omgekeerd werd dood hout van een boom met stamvoet buiten de steekproefcirkels wel in rekening gebracht als het zich in de cirkel bevond. In de praktijk werd eerst het volume van de volledige boom geschat en werd vervolgens het aandeel in de cirkel geschat, omdat gedetailleerde metingen van dood hout fragmenten niet werden uitgevoerd. Dit wordt in de toekomst vermoedelijk wel noodzakelijk omdat de herkomst van het dode hout bij verdere vertering niet meer duidelijk is en het totale volume sterk gaat afwijken van het volume dat de boom bezat toen hij nog in leven was.

4.1.2 Stamtal, grondvlak en volume van de levende bomen

In de steekproefcirkels buiten de kernvlakte werd voor bomen met een DBH ≥ 30 cm een gemiddeld grondvlak opgetekend van 25.5 m²/ha, een volume van 602 m³/ha en een stamtal van 79.3 per ha. Het stamtal is duidelijk hoger dan in de kernvlakte en volume en grondvlak zijn lager. Door het relatief kleine aandeel van de kernvlakte in de totale oppervlakte van het bosreservaat, liggen stamtal, grondvlak en volume van Kersselaerspleyn in zijn geheel (tabel 4.2) dicht bij de waarden van tabel 4.1 dan de waarden opgemeten in de kernvlakte.

Tabel 4.1: Grondvlak, volume en stamtal van bomen met DBH ≥ 30 cm berekend op basis van de steekproefcirkels buiten de kernvlakte, met de standaarddeviatie tussen haakjes.

	Grondvlak	Volume	Stamtal
Beuk	20.6 (9.1)	507.3 (254.7)	56.6 (27.8)
Haagbeuk	0.2 (0.5)	2.8 (8.2)	1.3 (3.7)
Eik	3.4 (4.4)	67.2 (87.5)	15.2 (19.5)
Esdoorn	0.2 (0.6)	2.7 (9.0)	1.1 (3.5)
Es	0.2 (0.7)	3.1 (12.7)	1.2 (4.9)
Berk	0.0 (0.1)	0.3 (1.8)	0.1 (0.7)
Grove den	0.1 (0.5)	2.0 (7.7)	0.7 (2.6)
Lork	0.8 (1.7)	16.6 (35.7)	3.0 (6.6)
Totaal	25.5 (7.8)	602.0 (212.5)	79.3 (36.0)

Tabel 4.2: Grondvlak, volume en stamtal van bomen met DBH \geq 30 cm van het gehele bosreservaat.

	Grondvlak	Volume	Stamtal
Beuk	21.4	534.9	56.1
Haagbeuk	0.2	2.5	1.2
Eik	3.2	63.3	13.8
Esdoorn	0.2	2.4	1.0
Es	0.2	2.7	1.1
Berk	0.0	0.3	0.1
Grove den	0.1	1.8	0.6
Lork	0.7	14.9	2.7
Totaal	25.9	622.7	76.6

Ook buiten de kernvlakte heeft beuk het grootste aandeel, maar eiken zijn zijn toch duidelijk beter vertegenwoordigd dan binnen het oudste deel van het reservaat. Naast eik worden in mindere mate ook lorken, esdoorns, essen, haagbeuken en grove dennen aangetroffen. Het noordwestelijke deel lijkt wat boosoortensamenstelling, stamtal en voorraad betreft, sterk op de kernvlakte, met uitzondering van enkele verjongingsgroepen waar het stamtal grote bomen laag is. Het voormalige 'canton pittoresque' en de omgeving van Zevenster kennen een meer gevarieerde boomsoortensamenstelling, met een hoger stamtal en een lager volume.

In de klasse van bomen met een DBH begrepen tussen 7 cm en 30 cm vinden we lokaal enkele haagbeuken en esdoorns terug, naast enkele (kunstmatige) verjongingsgroepen van eiken. De dominantie van beuk, ook in het zuidelijke deel van het reservaat, is echter meer uitgesproken dan in de groep van de grootste bomen (vergelijk figuren 4.1 en 4.2).

De kleinste diameterklasse is schaars vertegenwoordigd. In 41 van de 53 steekproefcirkels werden geen bomen in deze klasse geteld. In het noordelijk deel bestaat deze fractie voornamelijk uit aangeplante witte elzen, eiken en veldesdoorns. In de omgeving van zevenster is natuurlijke verjonging van gewone esdoorn talrijk aanwezig in deze diameterklasse (fig. 4.3).

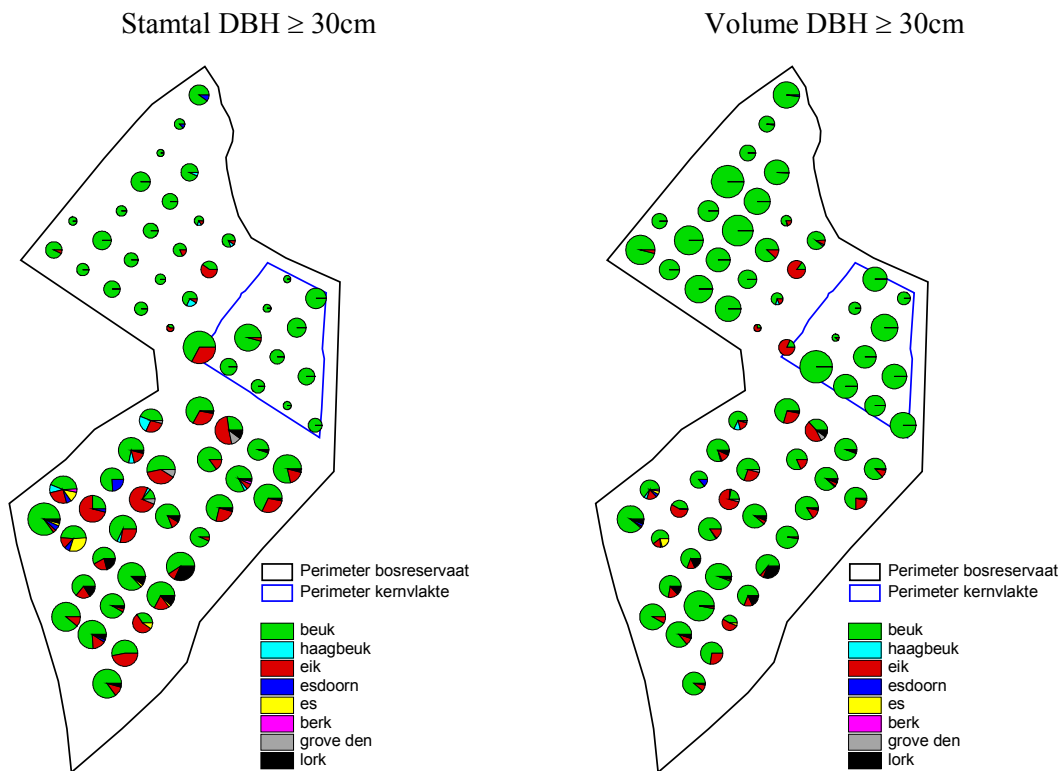


Fig 4.1: Aandelen van de verschillende boomsoorten in het totale stamtal (links) en volume (rechts) van bomen met DBH ≥ 30 cm, weergegeven per steekproefcirkel. De grootte van de diagrammen is een maat voor het totale stamtal, respectievelijk volume.

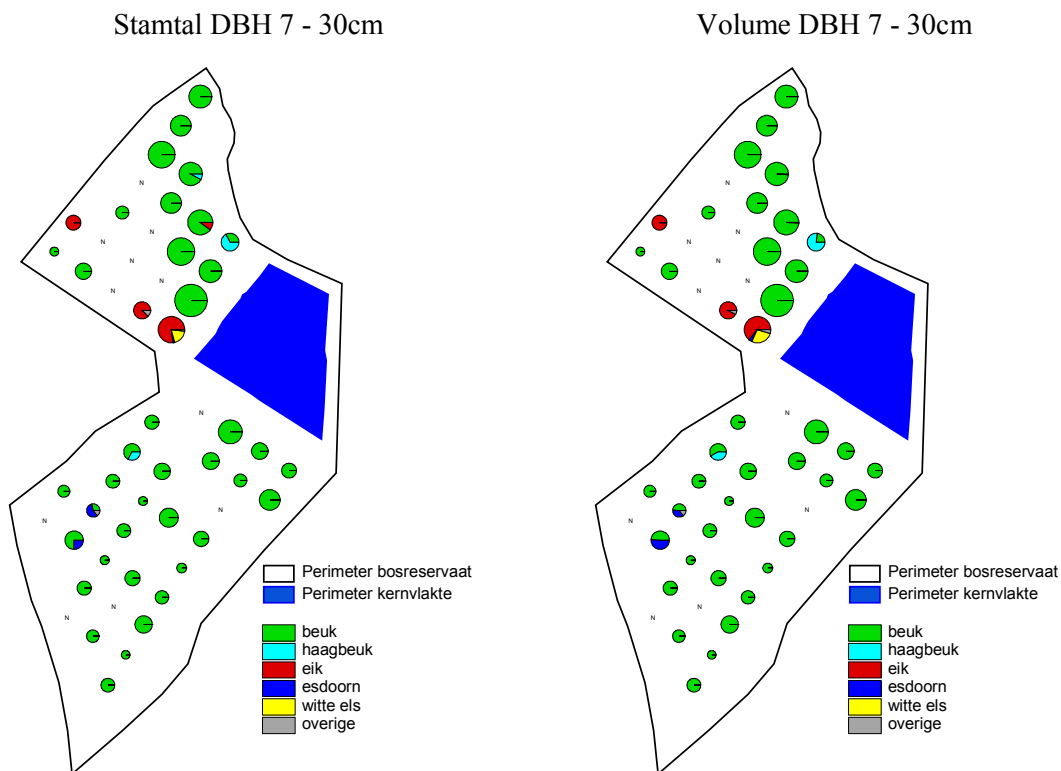


Fig 4.2: Aandelen van de verschillende boomsoorten in het totale stamtal (links) en volume (rechts) van bomen met DBH ≥ 30 cm, weergegeven per steekproefcirkel. De grootte van de diagrammen is een maat voor het totale stamtal, respectievelijk volume.

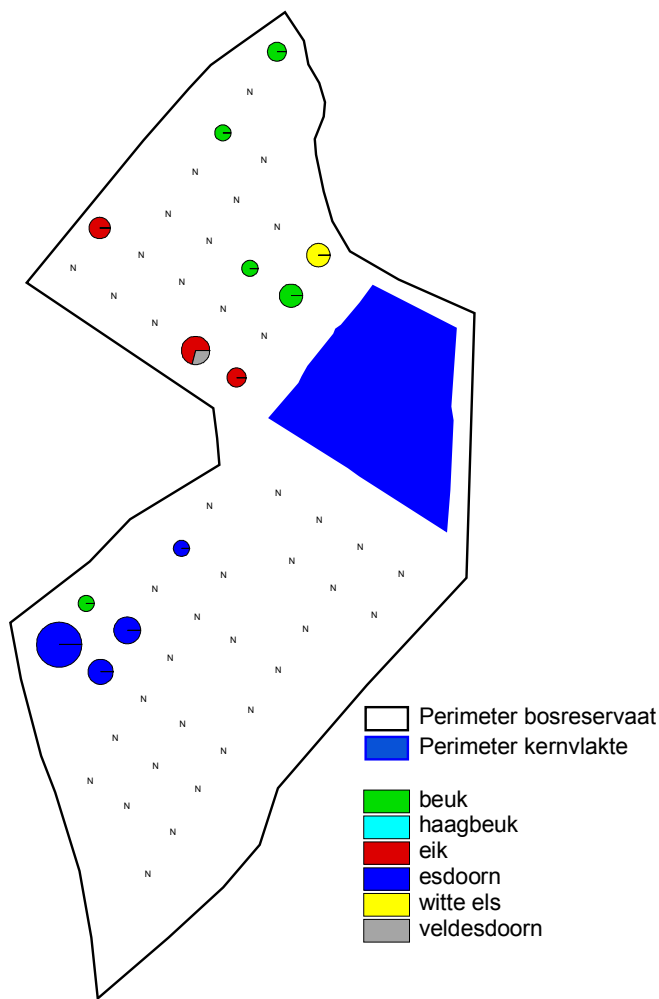


Fig 4.3: Aandelen van de verschillende boomsoorten in het totale stamtaal van bomen met DBH van ≤ 7 , weergegeven per steekproefcirkel. De grootte van de diagrammen is een maat voor het totale stamtaal.

4.1.3 Vergelijking resultaten steekproefcirkels - volinventaris

In de kernvlakte kon een vergelijking gemaakt worden tussen de resultaten bekomen met de steekproefcirkels en de volinventaris. Hiervoor werden in eerste instantie de steekproefcirkels in Arc/View bijgesneden, zodat de delen die buiten de kernvlakte vallen, niet in beschouwing genomen werden. De totale oppervlakte van de steekproefcirkels bedroeg 3.05 ha op een totaal voor de kernvlakte van 10.75 ha. Dit komt neer op een dekking van 28%. Een gelijkaardig aandeel werd onderzocht buiten de kernvlakte, m.a.w. het bijsnijden van de cirkels had geen grote gevolgen op het aandeel van de onderzochte oppervlakte.

Vervolgens werden de levende bomen met een DBH ≥ 30 cm die in de steekproefcirkels vallen, geselecteerd (figuur 4.4.). Op basis van deze selectie werden stamtaal en volume berekend voor de gehele kernvlakte, rekening houdend met de oppervlakte van de bijgesneden steekproefcirkels.

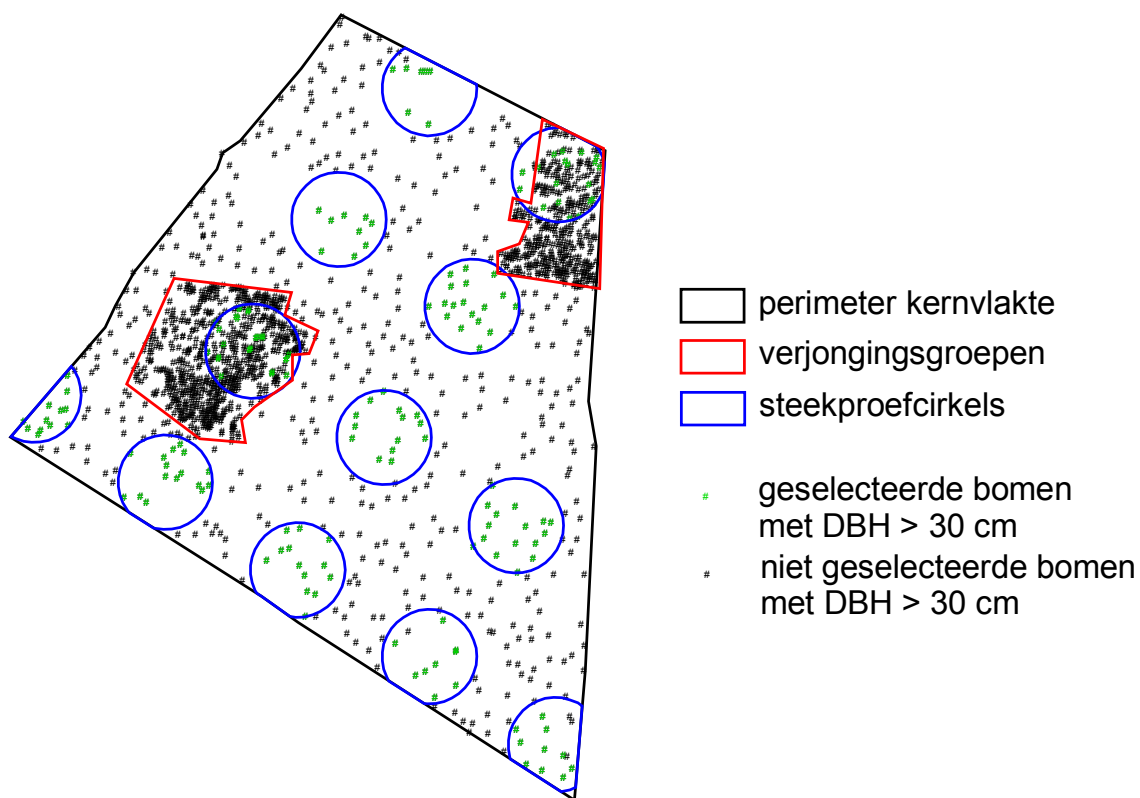


Fig. 4.4: Weergave van de bijgesneden steekproefcirkels in de kernvlakte, de verjongingsgroep en de geselecteerde bomen met $DBH \geq 30$ cm.

De vergelijking toont aan dat de methode van de steekproefcirkels in dit geval het totale stamtal lichtjes overschat en het volume licht onderschat (tabel 4.3). Het aandeel van eiken wordt eveneens wat overschat. De afwijking op het totale volume van de eiken bedraagt 11%, de afwijking op het totale volume bedraagt echter slechts 0.5%. De conclusie luidt dan ook dat de steekproefcirkels een afwijkend beeld kunnen geven voor soorten die slechts schaars aanwezig zijn, maar dat de cijfers voor de totaalwaarden zeer goed overeenstemmen met de werkelijkheid.

Vervolgens werd nagegaan of het resultaat verder verbeterd kon worden door rekening te houden met de oppervlakte van structureel 'afwijkende' zones binnen de kernvlakte, in casu de 2 verjongingsgroepen en de stormvlakte in het noordwesten. De dendrometrische karakteristieken van de verjongingsgroepen en van de stormvlakte werden afzonderlijk berekend op basis van de steekproefcirkels die in deze zones vielen. De waarden van de verjonging, de stormvlakte en van de rest van het reservaat werden vervolgens gewogen aan de oppervlakte die ze beslaan. Deze 'gestratificeerde' aanpak leverde geen verbetering op, wel in tegendeel (tabel 4.3).

Tabel 4.3: Stamtal en volume van de levende bomen met $DBH \geq 30$ cm in de kernvlakte, berekend op basis van de steekproefcirkels (al of niet rekening houdend met de aandelen van de verjongingsgroepen en van de stormvlakte), vergeleken met de volinventaris.

	stamtal (ha^{-1})			volume (m^3/ha)		
	Beuk	eik	totaal	beuk	eik	totaal
Steekproef	54.4	3.5	57.9	750.4	41.8	792.2
Steekproef stratified	54.5	3.9	58.4	785.9	47.0	832.9
Volinventaris	51.9	2.3	54.4	765.0	30.7	795.7

4.1.4 Verjonging

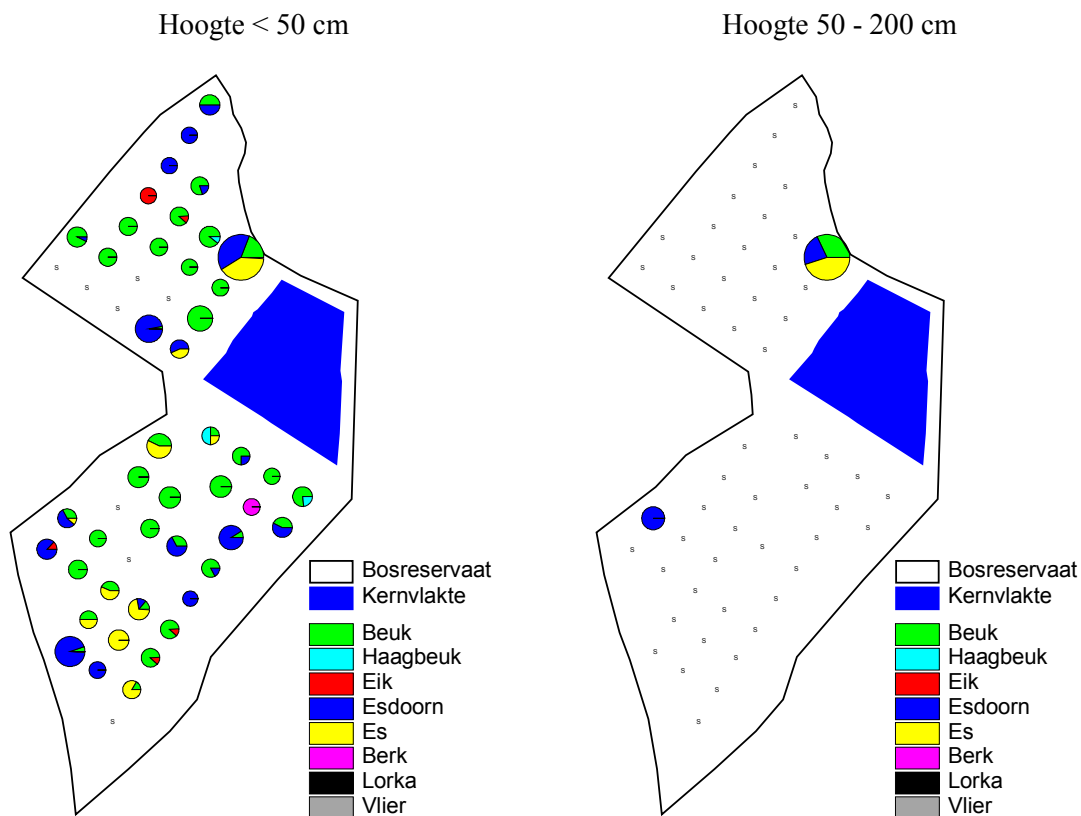
De aantallen van beuk en esdoorn zijn hoog, die van es zijn wat lager maar eveneens behoorlijk (tabel 4.4). Dergelijke aantallen volstaan voor een natuurlijke regeneratie, maar de geringe aanwezigheid van 'gevestigde' verjonging met een hoogte tussen 50 cm en 2m en de lage aantallen van jonge bomen met een DBH < 7 cm, wijzen erop dat slechts zeer weinig zaailingen zich kunnen handhaven.

Tabel 4.4: Gemiddelde aantallen van de verjonging (per ha), waargenomen in de steekproefcirkels buiten de kernvlakte (opgenomen in 2001)

Hoogte (cm)	<50	50-200
beuk	4330	83
haagbeuk	83	0
eik	71	0
esdoorn	5054	83
es	2681	119
berk	24	0
lork	12	0
vlier	12	0
Totaal	12267	285

De aantallen zijn ook veel hoger dan die geteld werden in de kernvlakte, maar dit is vermoedelijk te wijten aan het verschil in tijdstip. De kernvlakte werd in de zomer van 2000 geïnventariseerd, terwijl de verjonging buiten de kernvlakte werd opgenomen in de zomer van 2001. Het leeuwendeel van de verjonging buiten de kernvlakte bestond uit kiemplanten waar de cotyllen nog van aanwezig waren, terwijl de verjonging in de kernvlakte deze fase ontgroeid was.

Een ruimtelijk patroon in de natuurlijke verjonging is niet of nauwelijks te onderscheiden. De enige trend die zich aftekent, is dat verjonging van es en gewone esdoorn voornamelijk terug te vinden is in het zuidelijk deel van het reservaat ('canton pittoresque' en zevenster) (figuur 4.4)



Figuur 4.4: Verjonging van bomen en struiken met een hoogte < 50 cm (links) en van 50 tot 200 cm (rechts) per steekproefcirkel. De grootte van de diagrammen is een maat voor de totale aantallen.

4.1.5 Dood hout

In totaal werden buiten de kernvlakte 5.3 dode bomen met een DBH ≥ 30 cm per ha geteld, met ongeveer een gelijk aandeel van beuk en eik en occasioneel ook andere soorten. Van de klasse 7-30 cm werden in totaal 8.2 dode bomen per ha geteld (beuken en eiken), van de kleinste diameterklasse 8.9 bomen per ha (uitsluitend eiken) (tabel 4.5).

Tabel 4.5: Stamtaal van dode bomen (ha^{-1}) in de steekproefcirkels buiten de kernvlakte, in 3 diameterklassen.

DBH (cm)	≥ 30	7-30	<7
beuk	2.3	5.2	0.0
eik	2.4	3.0	8.9
esdoorn	0.1	0.0	0.0
es	0.1	0.0	0.0
berk	0.1	0.0	0.0
groveden	0.2	0.0	0.0
lork	0.2	0.0	0.0
Totaal	5.3	8.2	8.9

Het totale volume dood hout buiten de kernvlakte bedraagt 24.2 m³ ha. Ongeveer 2/3 daarvan bestaat uit liggend dood hout, een derde uit staande dode bomen. In het volume staand dood hout heeft eik een ongeveer even groot aandeel als beuk, terwijl het aandeel van eik in het levende volume slechts 11% bedraagt. Bij het liggende dode hout zijn de aandelen van beuk en eik wel gelijkaardig aan de verhoudingen die bij de levende volumes genoteerd werden. Globaal is het aandeel van eik echter hoger in het dode hout dan in het levende (tabel 4.6).

Tabel 4.6: Staande (Vs) en liggende (Vl) volume dood hout, verdeeld over 2 diameterklassen en het totale volume (Vt) van de necromassa in de steekproefcirkels buiten de kernvlakte.

DBH (cm)	Vs		Vl		Vt
	>30	7-30	>30	7-30	
beuk	3.9	0.1	13.3	0.4	17.7
eik	3.5	0.0	1.6	0.4	5.5
esdoorn	0.1	0.0	0.0	0.0	0.1
es	0.1	0.0	0.0	0.0	0.1
berk	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
grove den	0.4	0.0	0.0	0.0	0.4
lork	0.0	0.0	0.5	0.0	0.5
totaal	8.0	0.1	15.3	0.8	24.2

Ruim 96% van het volume dood hout is afkomstig van bomen met een DBH \geq 30 cm. De betekenis van dunnere bomen voor het dode hout in Kersselaerspleyn is dus verwaarloosbaar. Hierbij dient echter te worden opgemerkt dat dood hout van bomen met een DBH \geq 30 cm, niet uitsluitend dood hout met grote dimensies omvat. De kroonresten bevatten immers eveneens veel dood hout van kleinere dimensies.

De dode eiken zijn logischerwijze voornamelijk te vinden in het zuidelijke deel van het reservaat. Een ander opmerkelijke vaststelling is dat de variabiliteit in volume dood hout veel groter is in het noordelijke deel ten westen van de kernvlakte, dan in het zuidelijke deel ('canton pittoresque' en zevenster) (figuur 4.5). Dit is het gevolg van de grote dimensies van de beuken in dit deel van het reservaat, vergelijkbaar met de situatie in de kernvlakte. In het zuidelijk deel ligt het stamtal van de levende bomen aanzienlijk hoger, wat met zich meebrengt dat de trefkans op dode bomen in de steekproefcirkels verhoogt, maar wat eveneens ervoor zorgt dat het aandeel van dood hout minder extreme waarden kan aannemen.

Een synthese van de gegevens uit de kernvlakte met die van de steekproefcirkels buiten de kernvlakte wordt weergegeven in tabel 4.7. Buiten de kernvlakte (oppervlakte 89 ha) bedraagt het totale volume dood hout bij benadering 2050 m³. In de kernvlakte echter wordt op een oppervlakte die slechts 1/9 bedraagt van de rest van het reservaat, een volume dood hout aangetroffen van ongeveer 1500 m³.

Voor het globale bosreservaat bedraagt de hoeveelheid dood hout 35.8 m³/ha, waarvan ongeveer 20% staand en 80% liggend. 83% van het dode volume is afkomstig van beuk, de rest voornamelijk van eik. Eiken sterven voornamelijk staande, terwijl de meerderheid van de beuken voor of kort na afsterven omwaait. Een aantal beuken verliest echter ook zware delen uit de kroon, maar sterft niet onmiddellijk af en wordt daarom niet in het stamtal van dode bomen opgenomen. Dit fenomeen treedt voornamelijk op bij gevorkte beuken in het 'canton pittoresque'.

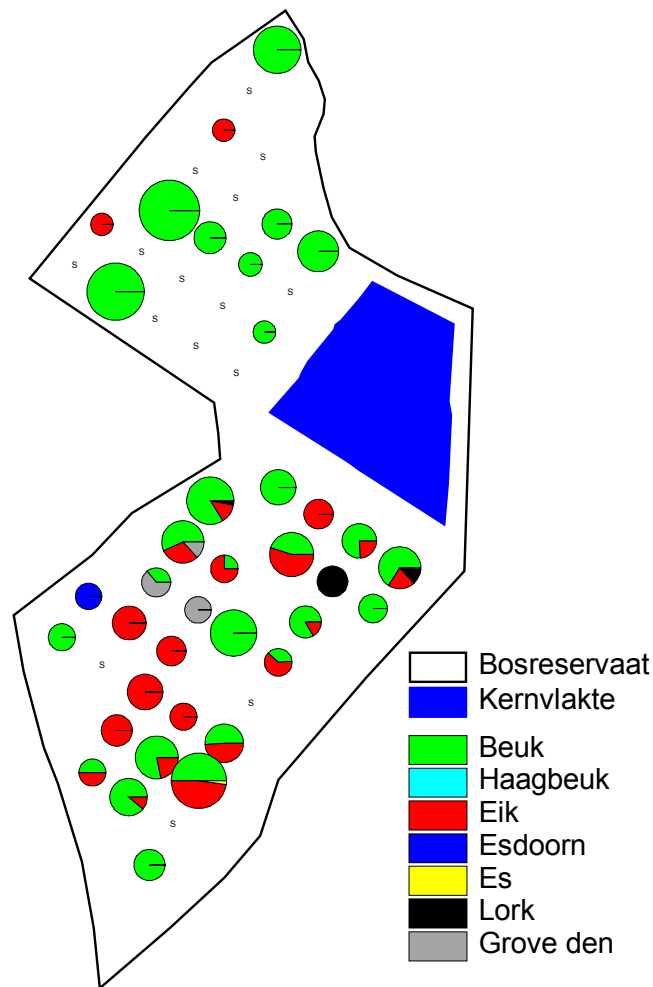


Fig. 4.5: Totaal volume dood hout (liggend + staand) per boomsoort, voor de steekproefcirkels buiten de kernvlakte. De grootte van de diagrammen is een maat voor het totale volume dood hout.

Tabel 4.7: Volume dood hout (V_t) in het globale bosreservaat Kersselaerspleyn, verdeeld over de verschillende boomsoorten en over de staande (V_s) en liggende (V_l) fractie.

DBH	V_s (m^3)	V_l (m^3)	V_t (m^3)
beuk	4.2	25.5	29.6
eik	3.8	1.5	5.3
esdoorn	0.1	0.0	0.1
es	0.1	0.0	0.1
berk	0.0	0.0	0.0
grove den	0.4	0.0	0.4
lork	0.0	0.4	0.4
totaal	7.1	13.7	35.8

4.2 Fish-eye opnamen

De fish-eye opnamen van de steekproefcirkels, met de technische gegevens van de gebruikte camera, worden weergegeven in bijlage D, de LAI waarden en het procentuele aandeel van de 'visible sky' in bijlage C. Van deze laatste variabele werd de procentuele overscherming afgeleid ($100 - \text{VISSKY}$).

Er werd een poging ondernomen om de overscherming in verband te brengen met de bestandsstructuur, evenwel zonder bevredigend resultaat. Fig. 4.6 toont aan dat er nog voor de diameterklasse tussen 7 en 30 cm, noch voor de diameterklasse ≥ 30 cm een duidelijk verband aanwezig was. Lineaire en tweedegraadsregressiemodellen met beide variabelen leverden evenmin een duidelijk verband op.

Mogelijke oorzaken hiervoor zijn de relatief geringe verschillen in overscherming tussen de steekproefcirkels onderling, de invloed van de boomsoort (eik versus beuk) die niet in rekening werd gebracht en het feit dat binnen de steekproefcirkels de bomen een gelijk gewicht krijgen bij de berekening van het grondvlak (of het volume), terwijl dit niet het geval is bij een opname met een fish-eye lens.

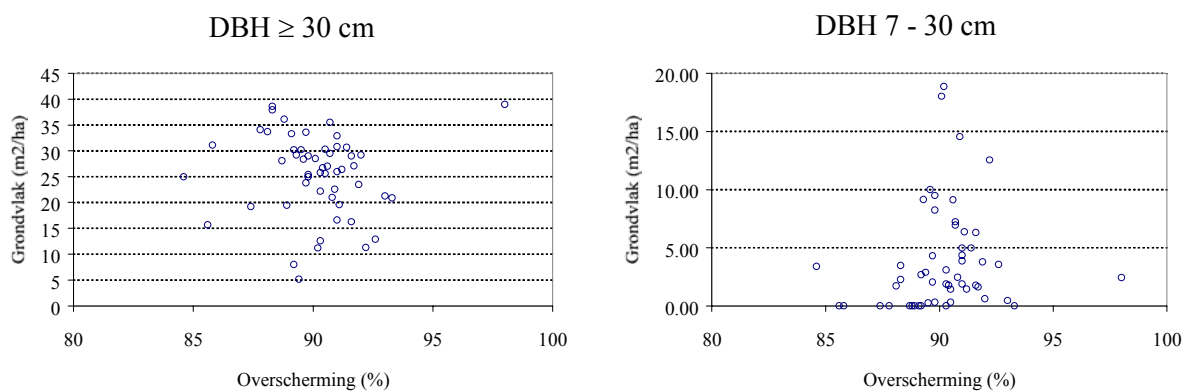


Fig 4.6: Relatie tussen grondvlak en overscherming bepaald op basis van de fish-eye foto's, voor de twee onderscheiden diameterklassen

Een ruimtelijk patroon valt evenmin eenvoudig te ontwaren. Het enige wat mogelijk uit fig. 4.7 kan afgeleid worden, is dat de variabiliteit in overscherming (naar analogie met stamtaal en volume) wat groter is in het noordelijke deel ten westen van de kernvlakte dan in het 'canton pittoresque' en zevenster.

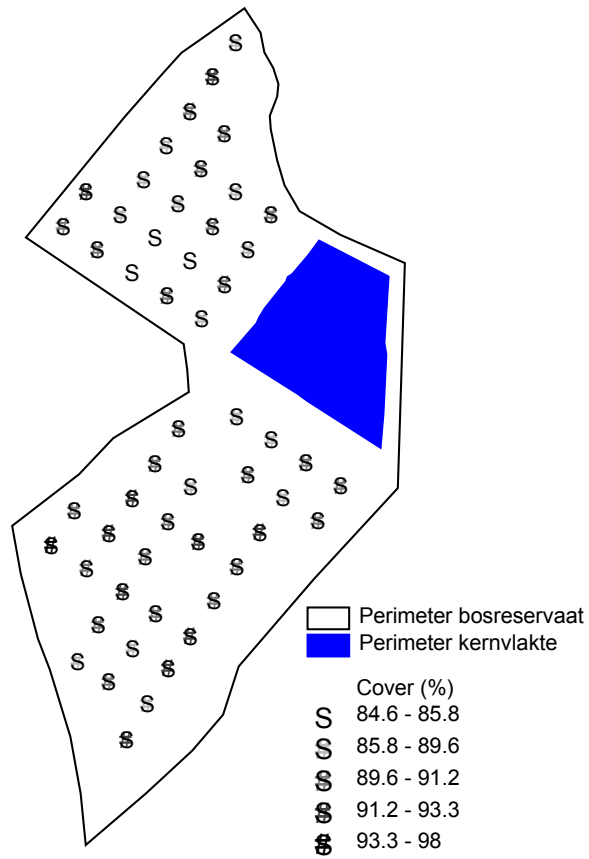
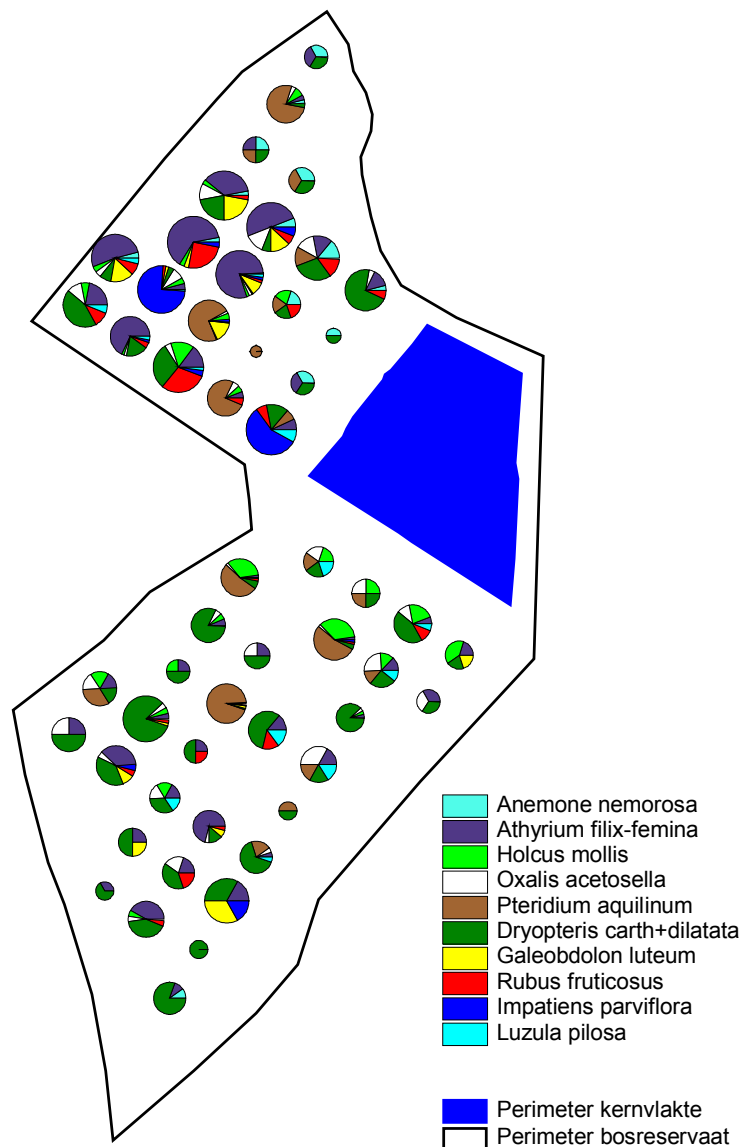


Fig. 4.6: Overscherming per steekproefcirkel, afgeleid van de fish-eye opnamen

4.3 Vegetatiegegevens uit de steekproefcirkels

De bedekking van een selectie van kruiden in de 53 steekproefcirkels werd weergegeven als aandeel van de totale bedekking van de kruidlaag (fig. 4.7). Daaruit blijkt dat de diversiteit en de productiviteit van de kruidlaag relatief klein zijn in het 'canton pittoresque'. In dit deel hebben Stekelvarens een groot aandeel in de totale bedekking. In het noordwestelijk deel zijn soortenrijkdom en totale bedekking relatief groot en heeft Wijfjesvaren een belangrijker aandeel. In deze zone van het bosreservaat worden ook frequent Bosanemoon en Gele dovenetel aangetroffen, wat ten zuiden van de verdunningsdreef niet het geval is. Mogelijk kunnen naar analogie van de kernvlakte verschillen in structuurdiversiteit en bodemomstandigheden de verschillen verklaren, maar hiervoor is bijkomend onderzoek met de bodemgegevens noodzakelijk.



Figuur 4.7: Voorkomen van een selectie van soorten uit de kruidlaag in de steekproefcirkels. De grootte van de diagrammen is een maat voor de totale soortenrijkdom van de kruidlaag.

5 Beschrijving van flora en vegetatie buiten de proefvlakken

5.1 Vegetatiegemeenschappen in het bosreservaat Kersselaerspleyn

5.1.1 Inleiding

Binnen de perimeter van het bosreservaat (inclusief paden en dellen) kunnen, op basis van algemene inventarisaties in 2000 en 2001, een viertal vegetatiegemeenschappen (syntaxa) worden onderscheiden:

- loofbosvegetaties van het type *Milio-Fagetum* (sensu Rogister 1985)
- loofbosvegetaties van het type *Fago-Quercetum*
- 'vallei'-vegetaties van het type *Endymio-Carpinetum*, met overgangen naar bronbosvegetaties van type het *Carici-remotae-Fraxinetum*
- zuurmijdende holle weg-vegetaties

Zeer lokale vegetaties op uitsleepsporen (met *Polygonum hydropiper*), wortelkluitsystemen (met *Rubus idaeus*) en zwaar dood hout (met *Urtica dioica*) worden bij de bespreking buiten beschouwing gelaten (cf. rapport kernvlakte).

Tenzij anders vermeld wordt voor een beschrijving van de syntaxa verwezen naar Noirfalise 1984.

5.1.2 Beknopte bespreking van de aangetroffen vegetatiegemeenschappen

5.1.2.1 Loofbosvegetaties van het type *Milio-Fagetum* (sensu Rogister 1985)

Dit type omvat in het bosreservaat gesloten loofbosvegetaties (met eventueel kleine stormgaten) op vermoedelijk iets rijkere (iets minder zure) leembodems. De boven- en nevenetage wordt gedomineerd door *Fagus sylvatica* (met lichte bijmenging van *Quercus robur* + *petraea*), de struiklaag is slechts zeer fragmentarisch ontwikkeld (met *Fagus sylvatica*, *Acer pseudoplatanus* en *Carpinus betulus*). De kruidlaag wordt gekenmerkt door: *Oxalis acetosella*, *Lamiastrum galeobdolon*, *Milium effusum*, *Dryopteris carthusiana* + *dilatata* en *Athyrium filix-femina*.

5.1.2.2 Loofbosvegetaties (met grote stormgaten) van het type *Fago-Quercetum*

In het bosreservaat komen halfopen tot gesloten loofbosvegetaties (met eventueel grote stormgaten) voor op de vermoedelijk iets armere (iets zuurdere) leembodems. Deze sluiten nauw aan bij de hierboven vermelde loofbosvegetaties van het *Milio-Fagetum*, wat ook blijkt uit een eerste analyse van de abotische data in de kernvlakte (cf. rapport kernvlakte). Dit type wordt in het bosreservaat onderscheiden door de afwezigheid van een mull-indicator als *Lamiastrum galeobdolon* en de aanwezigheid van zuurtolerante soorten als *Pteridium aquilinum*, *Holcus mollis*, *Deschampsia flexuosa* en *Carex pilulifera* in de kruidlaag. De zeer sterke dominantie van *Pteridium aquilinum* die op bepaalde plaatsen optreedt is hier gerelateerd aan een sterk toegenomen lichtbeschikbaarheid in grote stormgaten.

5.1.2.3 'Vallei'-vegetaties van het type *Endymio-Carpinetum*

In het bosreservaat worden langs de dellen (fossiele valleitjes die kunstmatig worden bevoeid) een soort 'vallei'-vegetaties aangetroffen van het type *Endymio-Carpinetum*, met een overgang naar bronbosvegetaties van het type *Carici-remotae-Fraxinetum* (Vandekerkhove 1998). Kenmerkend is de aanwezigheid van voorjaarsbloeiers als *Anemone nemorosa* en *Hyacinthoides non-scripta* (begeleid door veel *Oxalis acetosella*). Op de nattere microsites wordt *Alno-Padion*-elementen als *Circaea lutetiana* en *Impatiens noli-tangere* aangetroffen, waarbij laatstgenoemde op iets drogere plaatsen wordt vervangen door *I. parviflora*. Hier en daar komt *Cardamine flexuosa* voor (maar geen *C. amara* in tegenstelling tot vroegere, vermoedelijk foutieve waarnemingen). De overgang naar het *Carici-remotae-Fraxinetum* wordt gekenmerkt door de aanwezigheid *Chrysosplenium oppositifolium* op de meest natte plaatsen.

5.1.2.4 Zuurmijdende holle weg-vegetaties

Op de kalkrijke Bruseliaan-zanden die door de holle wegen worden aangesneden treden in het bosreservaat zuurmijdende en eerder vochtminnende vegetaties op met *Melica uniflora* en *Veronica montana*, zeer lokaal aangevuld met *Phyteuma spicatum*, *Sanicula europaea* en *Asplenium scolopendrium*. Deze vegetaties sluiten deels aan bij het *Melico-Fagetum*, maar bevatten ook uitgesproken vochtminnende elementen die aansluiten bij het *Carpinetum* en zelfs het *Alno-Padion*.

5.2 Zeldzame en bedreigde plantensoorten in het bosreservaat Kersselaerspleyn

5.2.1 Inleiding

Het bosreservaat Kersselaerspleyn herbergt groeiplaatsen van verschillende zeldzame plantensoorten. Een aantal daarvan zijn in meer of mindere mate bedreigd volgens de Vlaamse Rode lijst. De bepaling van de Rode lijst-status van Vlaamse vaatplanten (cf. Cosyns et al. 1994, eindrapport VLINA 00/01 en Register Flora Vlaanderen) steunt op een zeldzaamheidsanalyse en een trendanalyse (significantie van voor- of achteruitgang) en een nog verder uit te werken kruistabel van beide analyses. Een indicatie van de zeldzaamheid is gebaseerd op een vierkantswortel-uurhokfrequentieklasse-indeling (zie onderstaande tabel), die op haar beurt terugvalt op recente verspreidingsgegevens (1972-2001) uit Florabank Vlaanderen (Flo.Wer v.z.w.).

Tabel 5.1: Uurhokfrequentieklasse van soorten (UFK) en het aantal uurhokken dat ermee overeenstemt.

Uurhokfrequentieklasse (UFK)	klassegrenzen (aantal uurhokken⁶)
1	0.5 - 11.5
2	11.5 - 40.5
3	40.5 - 89.5
4	89.5 - 157.5
5	157.5 - 246.5
6	246.5 - 353.5
7	353.5 - 480.5
8	480.5 - 627.5
9	627.5 - 793.5
10	793.5 - 979.5 ⁷

Hierna volgt een beknopte bespreking van de ecologie (volgens Weeda et al. 1985-1994), zeldzaamheid (UFK) en status (Rode lijst) van vaatplanten die tijdens de zomer van 2000 (kruidlaagopnamen) en de lente van 2001 (streepexcursie, zie bijlage) werden aangetroffen binnen de perimeter van het bosreservaat Kersselaerspleyn (inclusief holle wegen en dellen). De bespreking van de zeldzaamheid wordt in bepaalde aangevuld met gegevens uit 'de Flora van België' (Lambinon et al. 1998) en in enkele gevallen ook met gegevens uit 'de Atlas' (Van Rompaey & Delvosalle 1979).

Eerdere vondsten van *Oreopteris limbosperma* (Stippelvaren) en *Polystichum aculeatum* (Stijve naaldvaren) (Van Den Meersschaut 1996) konden niet worden bevestigd. De vindplaatsen worden weergegeven op figuur 5.1.

⁶ een uurhok stemt overeen met een vierkant van 16 km²

⁷ het maximaal aantal uurhokken voor Vlaanderen bedraagt 979

5.2.2 Bespreking van zeldzame plantensoorten aangetroffen in 2000 en 2001 binnen de perimeter van het bosreservaat Kersselaerspleyn

5.2.2.1 *Asplenium scolopendrium* (Tongvaren)

Ecologie

Groeit in Nederland en Vlaanderen hoofdzakelijk op kunstmatige vochtige stenige plaatsen (b.v. muren, rioolputten). In loofbossen komt deze vorstgevoelige en stikstofminnende soort voor op kalkhoudende, vaak stenige grond (inzonderheid in ravijnen).

Standplaats in het bosreservaat

Op één plaats in een holle weg op kalkrijk substraat (Brusseliaan-zand).

Zeldzaamheid en bedreiging

Zeldzaam in het Brabants district en zeer zeldzaam of vaak niet inheems in de rest van Vlaanderen.

UFK: 4

Status: potentieel bedreigd (Rode lijst-soort)

5.2.2.2 *Gymnocarpium dryopteris* (Gebogen driehoeksvaren)

Ecologie

Verkiest bossen op zure en vochtige bodem en groeit doorgaans op plekken met een vochtige atmosfeer. Weeda et al. (1985) vermeldt beschaduwde oeverwallen langs beken en kuilen die zijn ontstaan door het omvallen van bomen als natuurlijke vindplaatsen.

Standplaats in het bosreservaat

Op één plaats in de kernvlakte.

Zeldzaamheid en bedreiging

Zeldzaam in het Brabants district (acht uurhokken in de Atlas). Zeer zeldzaam in de rest van Vlaanderen (twee uurhokken in de Atlas). In contrast hiermee blijkt deze soort in Scandinavië een van de meest algemene bosplanten te zijn.

UFK: 1

Status: zeer sterk bedreigd (Rode lijst-soort)

5.2.2.3 *Luzula luzuloides* (Witte veldbies)

Ecologie

Komt voor in bossen (vooral beukenbossen), kapvlakten, maar ook in droge graslanden. Verkiest een zure, lemige, vochthoudende (maar niet natte) bodem. De vocht- en schaduwbehoefte is geringer dan die van *Luzula sylvatica*, een soort die veel algemener is in Kersselaerspleyn.

Standplaats in het bosreservaat

Op enkele wortelkluiten in en buiten de kernvlakte.

Zeldzaamheid en bedreiging

Zeer zeldzaam in het Brabants district (twee uurhokken in de Atlas), ontbrekend of ingevoerd (met zadenmengsels) in de rest van Vlaanderen.

UFK: 2

Status: sterk bedreigd (Rode lijst-soort)

5.2.2.4 *Gagea spathacea* (Schedegeelster)

Ecologie

In en nabij loofbossen met een losse bovenste bodemlaag op een ondergrond van keileem en op zandige oeverwallen (Nederland). De meeste groeiplaatsen liggen op hellingen of nabij beken. In veel gevallen is sprake van grondwaterstroming op vrij geringe diepte. De plant profiteert in zekere mate van bodemverstoring.

Standplaats in het bosreservaat

Op één plaats langs een valleitje (delle).

Zeldzaamheid en bedreiging

Zeer zeldzaam in het Brabants district, ontbrekend in de rest van Vlaanderen.

UFK: 2

Status: sterk bedreigd (Rode lijst-soort)

5.2.2.5 *Phyteuma spicatum* (Witte rapunzel)

Ecologie

Treedt in Nederland en Vlaanderen in hoofdzaak op als bosplant, vooral in beekbegeleidend loofbos en meestal op vrij sterk beschaduwde plaatsen op humeuze, vrij voedselrijke, niet te zure zand- en leemgrond. Behalve op het oevertalud van bosbeken staat deze soort aan greppelkanten, in lanen en in houtwallen. In tegenstelling tot nauwe verwant *Phyteuma nigrum* is *P. spicatum* slechts bij uitzondering op grazige plaatsen te vinden. Volgens Weeda et al. (1991) is *Phyteuma nigrum* later in Nederland verschenen en heeft ze de meer strikt aan bos gebonden *P. spicatum* op veel plaatsen kunnen verdringen door het bezit van een bredere ecologische amplitude. Door Stace (1997) wordt *P. nigrum* op de Britse Eilanden niet als soort onderscheiden en worden individuen van *P. spicatum* met een blauwkleurige kroon beschouwd als ontsnapte tuinplanten.

Standplaats in het bosreservaat

Talrijk op één plaats in een holle weg op kalkrijk substraat (Brusseliaan-zand).

Zeldzaamheid en bedreiging

Zeldzaam in het Brabants district. Zeer zeldzaam in de rest van Vlaanderen.

UFK: 3

Status: bedreigd (Rode lijst-soort)

5.2.2.6 *Melica uniflora* (Eenbloemig parelgras)

Ecologie

Oude bossoort van vrij droge loofbossen met milde humus. Groeit in het bijzonder op oppervlakkig uitgeloopte, lemige bodems met een kalkhoudende ondergrond. Mijdt het volle licht, maar verdraagt ook geen diepe schaduw.

Standplaats in het bosreservaat

Hier en daar in en buiten de kernvlakte. Frequent in holle wegen op kalkrijk substraat (Brusseliaan-zand).

Zeldzaamheid en bedreiging

Vrij zeldzaam tot vrij algemeen in het Brabants district, maar zeer zeldzaam tot ontbrekend in de rest van Vlaanderen.

UFK: 4

Status: potentieel bedreigd (Rode lijst-soort)

5.2.2.7 *Chrysosplenium oppositifolium* (Paarbladig goudveil)

Ecologie

Vereist net als haar verwant *C. alternifolium* een min of meer lemige bodem en een ononderbroken toevoer van zuurstofrijk water. Wordt gewoonlijk aangetroffen in bronbossen en bosbeekjes. Groeit volgens Weeda et al. (1985) doorgaans in het water maar is geen echte waterplant. Deze soort lijkt minder aan schaduwrijke plekken gebonden dan *C. alternifolium*. Alhoewel vroeger zeldzamer dan haar verwant, lijkt *C. oppositifolium* zich in Nederland beter te kunnen handhaven (dankzij een bredere amplitude ten aanzien van verzuring?). In het algemeen groeit *C. oppositifolium* op voedselarmere grond dan *C. alternifolium*.

Standplaats in het bosreservaat

Frequent langs de valleitjes (dellen).

Zeldzaamheid en bedreiging

Vrij zeldzaam tot zeldzaam in het Brabants district (iets zeldzamer dan *C. alternifolium*). Zeer zeldzaam in de rest van Vlaanderen.

UFK: 4 (*C. alternifolium* heeft UFK: 5)

Status: niet bedreigd

5.2.2.8 *Sanicula europaea* (Heelkruid)

Ecologie

Groeit in loofbossen op vochtige, kalkhoudende of lemige gerijpte grond. Weeda et al. (1987) beschouwt het *Melico-Fagetum* als het oorspronkelijke biotoop van deze soort. In Nederlands Zuid-Limburg komt ze vrij talrijk op krijthellingen voor.

Standplaats in het bosreservaat

Op één plaats in een holle weg op kalkrijk substraat (Brusseliaan-zand).

Zeldzaamheid en bedreiging

Vrij zeldzaam in het Brabants district. Zeer zeldzaam in de rest van Vlaanderen.

UFK: 4
Status: potentieel bedreigd (Rode lijst-soort)

Carex pallescens (Bleke zegge)

Ecologie

Soort van kapvlakten en bosranden, maar ook van zonnige tot matig beschaduwde wegbermen en braakland. Meestal gebonden aan een vochtige tot natte, veelal oppervlakkig uitgeloopte lemige bodem. Vermijdt zware beschaduwing en strooiselophoping, waardoor de achteruitgang ervan in Weeda et al. (1994) wordt toegeschreven aan het verdwijnen van de hakhoutcultuur. Het groeien op wortelkluiten wordt niet vermeld door Weeda et al. (1994).

Standplaats in het bosreservaat

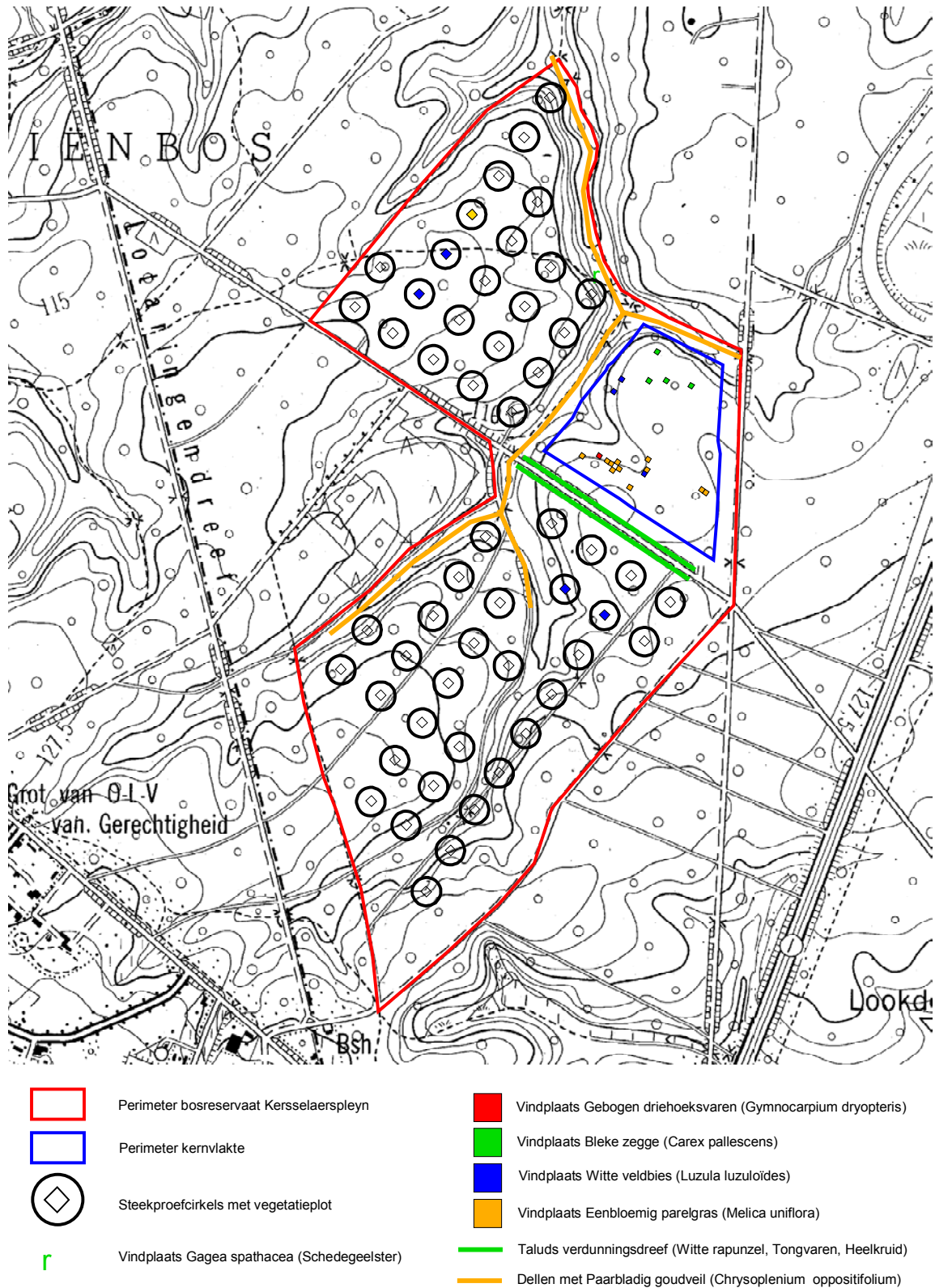
Op enkele wortelkluiten in de kernvlakte.

Zeldzaamheid en bedreiging

Zeldzaam in het Brabants district en de rest van Vlaanderen.

UFK: 4

Status: potentieel bedreigd (Rode lijst-soort)



Figuur 5.1: Locaties van bijzondere botanische vondsten in Kersselaerspleyn

6 Besluiten

6.1 Kernvlakte

De kernvlakte van het bosreservaat Kersselaerspleyn kent een nulbeheer sinds 1983. Ongeveer 10 ha werd voor het eerst gedetailleerd onderzocht in 1986. Om deze reden werd afgeweken van de standaardmethodiek en werd de bosstructuur over de volledige oppervlakte opnieuw geïnventariseerd. De vegetatie werd onderzocht in een raster van 750 cellen met een oppervlakte van 100 m².

6.1.1 Vegetatie

Een exploratieve analyse van de kruidlaagopnamen en abiotische data wijst erop dat de relatieve beschaduwing en de (daaraan gekoppelde) bestandsdichtheid in de *lage* boometage, in combinatie met subtiele verschillen in de bodempH en daaraan gekoppeld bodemtextuur en bodemvocht, de belangrijkste verklarende variabelen zijn voor de waargenomen vaatplantendiversiteit en variatie aan kruidlaagtypen in de kernvlakte van het bosreservaat Kersselaerspleyn. Het onderzoek toont aan de structurele diversiteit van beukenbossen in belangrijke mate de floristische diversiteit bepaalt. Grote verjongingsgroepen zijn zeer soortenarm, net zoals de grote stormvlakte die door *Pteridium aquilinum* (Adelaarsvaren) gedomineerd wordt. Vergelijking van de vegetatieproefvlakken van 1986 met opnamen van 2000 toont aan dat door het nulbeheer soorten van dood hout (nitrofielen) en lichtminners duidelijk zijn toegenomen. Meestal gaat het om vrij algemene soorten (bij voorbeeld *Urtica dioica* op vereterende kroonresten), maar sporadisch worden ook bijzondere soorten waargenomen, voornamelijk op de minerale bodem van wortelkluiten (*Luzula luzuloïdes* en *Carex pallescens*).

6.1.2 Dendrometrie

De kernvlakte van het bosreservaat Kersselaerspleyn wordt gekenmerkt door een zeer hoog volume van dode en levende bomen. De redenen hiervoor zijn de aanwezigheid van zeer oude beuken (+ 230 jaar) met uitzonderlijke dimensies (bijna 50 m hoog, DBH tot 150 cm), waarvan er tijdens de stormen van 1990 een vele zijn omgewaaid. Door deze combinatie van een hoog volume dood en levend hout, vertoont het oude bosreservaat reeds heel wat overeenkomsten met langdurig onbeheerde beukenbossen in centraal en oost-Europa. De geringe spreiding van het dode hout over de afbraakklassen verraadt echter de jonge leeftijd van het bosreservaat.

Ondanks de sterke terugval na de zware stormen van 1990, verkeert het bestand nog niet in een aftakelingsfase. De overlevende bomen zijn immers sterk gegroeid en een deel van de verjonging heeft de drempelwaarde van 30 cm DBH bereikt. Als gevolg hiervan is het volume tussen 1990 en 2000 sterk toegenomen, zelfs tot boven het niveau van 1986.

Verjonging kleiner dan 200 cm is schaars, vermoedelijk een gecombineerd effect van predatie en ongunstige bodemomstandigheden. Overlevende zaailingen situeren zich voornamelijk langs de rand van kroongaten.

6.2 Steekproefcirkels buiten de kernvlakte

De rest van het bosreservaat kent een nulbeheer sinds 1995, uitgezonderd een kleine hoek in het NW die werd toegevoegd in 1997. De methodiek van de steekproefcirkels werd aangepast omdat reeds een

raster was uitgezet en omdat de grote dimensies van de bomen in Zoniën een vergroting van de steekproefcirkels vereiste.

Het reservaatgedeelte buiten de kernvlakte omvat een deel dat gelijkenissen vertoont met het oude bosreservaat (ten westen van de kernvlakte), het canton pittoresque met zijn voor Zoniën gevarieerde boomsoortensamenstelling (naast beuk ook eik, lork, es, ...) en gevorkte bomen en de omgeving van Zevenster waar een boomsoortenproef aanwezig. Zowel canton pittoresque als de boomsoortenproef werden aangelegd in het begin van de 20^{ste} eeuw. Hierdoor is het stamtal in dit deel van het reservaat beduidend hoger dan in de kernvlakte. Voor het levende volume geldt het omgekeerde. Het aandeel van dood hout is na 5 jaar nulbeheer veel kleiner dan in de kernvlakte, maar naar Vlaamse normen gaat het toch reeds om een aanzienlijk volume. Opmerkelijk is het relatief grote aandeel van dode eiken, voornamelijk in het staande dode hout. Bij de gevorkte beuken zijn er opvallend veel zware kroondelen die afbreken.

De vegetatie van het reservaat als geheel vertoont vele gelijkenissen met de kernvlakte, al is ze lokaal wat gevarieerder en rijker met o.m. Bosanemoon en Boshyacint (NW deel, de boomsoortenproef). De dellen vormen een aparte eenheid met als meest kenmerkende soort het Paarbladig goudveil. Zeer sporadisch werden in het reservaat een aantal bijzondere soorten waargenomen, vooral op afwijkende substraten (dagzomend kalkrijk zand, wortelkluiten, beekrand).

7 Referenties

Al-Mufti MM (1978) A quantitative and phenological study of the herbaceous vegetation in the deciduous woodland at Totley (S Yorks) Ph.D thesis. University of Sheffield

Anon. (s.d.) 'Het Schilderachtig Kanton' of 'le Canton Pittoresque' (1925) in de reeks van Groenendaal (Zoniënwoud). Typoscript. Houtvesterij Groenendaal - Dienst Waters en Bossen (Ministerie van de Vlaamse Gemeenschap)

Anon. (2000) An initiative for a Standardized Classification of Vegetation in the United States. Review draft V 6.0. Vegetation Classification Panel of the Ecological Society of America - Html-document: <http://esa.sdsc.edu/initv60.htm>

Anon. (2001) Beheersplan bosreservaat Zoniënwoud (Ontwerpversie II). Dienstencentrum voor Bosbouw, Vilvoorde

Apffelstaedt F, Bernhardt KG (1996) Forest vegetation and population biology: a contribution to species of natural forest areas and wind damaged successional areas in North Rhine Westphalia. *Tüxenia* 16: 43-63 (in German)

Bastin B (1964) Recherches sur les relations entre la végétation actuelle et le spectre pollinique récent de la forêt de Soignes (Belgique). *Agricultura* 12 II (2): 341-373

Bastin B (1979) Essai de définition d'une terminologie précise applicable au commentaire des diagrammes polliniques se rapportant au quartenaire. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 112 (1) : 7-12

Bobbink R, Hornung M, Roelofs JGM (1998) The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation. *Journal of Ecology* 86: 717-738

Bonnicksen TM (2000) America's Ancient Forests. From the Ice Age to the Age of Discovery. John Wiley & Sons Inc., New York

Bossuyt B, Hermy M, Deckers J (1999) Migration of herbaceous plant species across ancient-recent forest ecotones in central Belgium. *Journal of Ecology* 87: 628-638

Bottema S (1998) Een archeologische reactie. *Nederlands Bosbouw Tijdschrift* 70(3): 105-107

Bottema S, Walsweer (1997). De hazelaar, gesponsord door het klimaat of door de mens ? *Paleo-Aktueel* 8: 33-37

Bouchon, J. (1982). Tarifs de cubage a deux entrées pour le hêtre (*Fagus sylvatica*) en France. *Revue Forestière Française* 34 (3): 225-237.

Bradshaw R, Mitchell FJG (1999). The palaeoecological approach to reconstructing former grazing-vegetation interactions. *Forest Ecology and Management* 120: 3-12

Brunet J, Diekmann M, Falkengren-Gerup U (1998) Effects of nitrogen deposition on field layer vegetation in South Swedish oak forests. *Env. Poll.* 102: S1 35-40

Brunet J, Tyler G (2000) Interannual variability in abundance of field layer species in a south Swedish deciduous wood. *Flora* 195: 97-103

- Carleer C (1971) Contribution à l'étude phytosociologique de la Forêt de Soignes (Sols-Associations). Onuitgegeven licentiaatsverhandeling. Université Libre Bruxelles
- Colleaux H (1923) La Régénération naturelle du hêtre dans la forêt de Soignes. Bull. Soc. Cent. Forest. Belg. 1923: 114-199
- Cosyns E (1994), Leten M, Hermy M, Triest L (1994) Een statistiek van de wilde flora van Vlaanderen. Vrije Universiteit Brussel/Instituut voor Natuurbehoud
- Cox RM, Hutchinson TC (1979) Metal co-tolerances in the grass *Deschampsia cespitosa*. Nature 279: 231-233
- Dagnelie, P., Palm, R, Rondeux, J. & Thill, A. (1985). Tables de cubage des arbres et des peuplements forestiers. Les presses agronomiques de Gembloux, Gembloux, 148p.
- Davy AJ & Taylor K (1974) Seasonal patterns of nitrogen availability in contrasting soils in the Chiltern Hills. Journal of Ecology 62: 793-807
- Davy AJ (1980) *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv.. Biological Flora of the British Isles No. 149. Journal of Ecology 68: 1075-1096
- de Waal R, Bijlsma R-J, Dijkman E, van der Werff M (2001) Stekelvarendominantie in bossen op arme bodems. De Levende Natuur 102: 118-122
- Defosse P (1993) Paleosidérurgie en forêt de Soignes. Chroniques de Watermael-Boitsfort 2: 2-4
- Dekin A, Passy AF (1814) Florula Bruxellensis seu Catalogus plantarum circa Bruxellas sponte nascentium. Weissenbruch, Brussel
- Delevoy G (1945) La hêtraie sonienne dans le domaine du hêtre. Bull. Soc. Cent. For. Belg. 1945: 217-243
- Delevoy G (1948) Essais sur des modes de boisement en essences feuillues aux champs d'expérience de Belle Etoile (Forêt de Soignes). Bull. Soc. Cent. Forest. Belg. 1948: 387-408
- Delvosalle L, Vanden Berghen C (1959) La végétation de la Forêt de Soignes. Les naturalistes belges: 36-46
- Demay R (1971) Etude phytosociologique d'une partie de la Forêt de Soignes (Associations stationnelles). Onuitgegeven licentiaatsverhandeling. Université Libre Bruxelles
- Den Ouden J (2000) The role of bracken (*Pteridium aquilinum*) in forest dynamics. PhD thesis. Wageningen University (Wageningen, The Netherlands)
- Des Marez (1926). Le problème de la colonisation franque et du régime agraire en Belgique. Bruxelles
- Desenfants R (1949) Etude écologique et aménagement de la série de Sint-Hubert, Forêt Domaniale de Soignes. Onuitgegeven ingenieursverhandeling. Gembloux
- Dolling A (1996) *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. Ecology and interference effects on regeneration of hemiboreal forests in southern Sweden. PhD thesis. Swedish University of Agricultural Sciences (Umea, Sweden)
- Dolling A (1999) The vegetative spread of *Pteridium aquilinum* in a hemiboreal forest - invasion or revegetation? Forest Ecology and Management 124: 177-184

- Drozdz A (1967) Food preference, food digestibility and the natural food supply of small rodents. In: Prusewicz K (ed.) Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystems 1. Institute of Ecology, Polish Academy of Sciences (Warsaw, Poland).
- Duvigneaud P (1946) La variabilité des associations végétales. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 78: 107-134
- Dyer AF (1990) Does bracken spread by spores ? In: Thomson JA, Smith RT (eds.) Bracken biology and management. Occasional Publication 40. Australian Institute of Agricultural Science (Sydney, Australia), pp. 35-42
- Ellenberg H (1974) Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. Scripta Geobotanica 9
- Ellenberg H, Weber HE, Düll R, Wirth V, Werner V, Paulissen D (1992) Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Verbesserte und erweiterte Auflage. Scripta Geobotanica 18
- Evans GR, Nordmeyer AH, Kelland CM (1990) Biomass and nutrient pools of bracken growing under radiata pine. In: Thomson JA, Smith RT (eds.) Bracken biology and management. Occasional Publication 40. Australian Institute of Agricultural Science (Sydney, Australia), pp. 187-196
- Falkengrengrerup U, Ruhling A, Tyler G (1993) Effects of phosphorous application on vascular plants and macrofungi in an acid beech forest soil. Science of the Total Environment 151: 125-130
- Falkengrengrerup U, Tyler G (1991) Dynamic floristic changes of Swedish beech forest in relation to soil acidity and stand management. Vegetatio 95: 149-158
- Farley RA & Fitter AH (1999) The responses of seven co-occurring woodland herbaceous perennials to localized nutrient-rich patches. Journal of Ecology 87: 849-859
- Goblet d'Alviella F (1930) Histoire des Bois et des Forêts de Belgique. Tome II. Bruxelles
- Grime JP, Hodgson JG, Hunt R (1988) Comparative plant ecology: a functional approach to common British species. Unwin Hyman, London.
- Groot Bruinderink GWTA, Hazebroek E (1994) Diet and condition of wild boar, *Sus scrofa scrofa*, without supplementary feeding. J. Zool. Lond. 233: 631-648
- Grootjans AP, Schipper PC, van der Windt HJ (1986) Influence of drainage on N-mineralisation and vegetation response in wet meadows. Acta Oecol. Plant. 7: 3-14
- Grundner & Schwappach (1952). Massentafeln zur Bestimmung des Holzgehaltes stehender Waldbäume und Waldbestände (10. Ed.). Paul Parey, Berlin & hamburg, 216 pp.
- Hermly M (1985). Ecologie en fytosociologie van oude en jonge bossen in Binnen-Vlaanderen. doctoraatsscriptie Universiteit Gent
- Hillegers H (1989) Beweiding van bossen en struwelen in Zuid-Limburg. Natuurhistorisch Maandblad 76(6): 95-100
- Huss J (1987) Mischwald zwischen Wunsch und Wirklichkeit. Forstw. Cbl. 106: 114-132
- Jacobson GL, Bradshaw RHW (1981). The selection of sites for paleovegetational studies. Quaternary research 16: 80-96

- Jahn G (1988) Standorte und Waldgesellschaften der Eichen (*Quercus robur* und *Quercus petraea*) und ihre waldbauliche Möglichkeiten. Nederlands Bosbouw Tijdschrift 60: 397-402
- Jones EW (1944) Biological flora of the British Isles - *Acer pseudoplatanus* L. Journal of Ecology 32: 220-237
- Klötzli F (1965) Qualität der Rehäsung in Wald- und Grünland-Gesellschaften des nördlichen Schweizer Mittellandes. Ber. Geobot. Inst. ETH Stg. Rübel 38: 1-186
- Koedam N, Buscher P, Van Speybroeck D (1992) Acidiphily in Pteridophytes: assessment of the role of root cation-exchange properties. J. Plant Nutr. 15: 2605-2619
- Lamade E, Blaise S, Briane J-P, Lacoste A (1994) Habitat differentiation and comparative biomass allocations of some tetraploid and pentaploid populations in the complex *Holcus mollis* L.: differential responses to nutrient. Acta Oecologica 15: 133-150
- Lambinon J, De Langhe J-E, Delvosalle L, Duvigneaud J (1998) Flora van België, het Groothertogdom Luxemburg, Noord-Frankrijk en de aangrenzende gebieden (Pteridofyten en spermatofyten). Derde druk. Nationale Plantentuin van België, Meise
- Lawalrée A (1950) Flore Générale de Belgique – Ptéridophytes. Jardin Botanique de l'Etat, Bruxelles
- Lawrie J, West TM, Truman ML (1992) A method for studying growth and development of bracken using micro-plots, to aid control strategies. Aspects Appl. Biol. 29: 443-450
- Lienard U G (1975) Livre blanc sur la gestion de la Forêt domaniale de Soignes. Numéro spécial Bulletin trimestriel de la ASBL Ligue des Amis de la Forêt de Soignes, Bruxelles
- Lindemans P (1952) Geschiedenis van de landbouw in België. Eerste deel. De Sikkel, Antwerpen
- Londo G (1975) De decimale schaal voor vegetatiekundige opnamen van permanente kwadraten. Gorteria 7: 101-106
- Marrs RH, Pakeman RJ, Lowday JE (1993) Control of bracken and the restoration of heathland. V. Effects of bracken control treatments on the rhizome and its relationship with frond performance. Journal of Applied Ecology 30: 107-118
- Martin J (1986) De ontbossing van het Zoniënwoud door de eeuwen heen. In: (Anon.) Zoniënwoud - Kwijnen of overleven. Dry Borren Raad, Oudergem: 3-8
- Maziers M (1986) Sint-Genesius-Rode. In: (Anon.) Zoniënwoud - Kwijnen of overleven. Dry Borren Raad, Oudergem: 28-31
- Maziers M (1986b) De gehuchten in het woud langs de Waterlooesteenweg. In: (Anon.) Zoniënwoud - Kwijnen of overleven. Dry Borren Raad, Oudergem: 58-64
- Maziers M (2001) Souvenirs d'un grand forestier du XXe siècle: Camille Gillardin. Soignes-Zonië 82(1): 10-11
- McIlroy JC (1989) Aspects of the ecology of feral pigs (*Sus scrofa*) in the Murchison area, New Zealand. New Zealand Journal of Ecology 12: 11-22
- Meyercordt U, Werner W, Wittig R (1989) Studies of the root system of *Milium effusum* in *Melico-Fagetea* of the Westphalian Bight. Verhandlungen Gesellschaft für Ökologie 17: 347-352 (in German)
- Mitchell FJG, Cole E (1998) Reconstruction of long-term successional dynamics of temperate woodland in Bialowieza Forest, Poland. Journal of Ecology 86: 1042-1059

- Munaut AV (1968) L'évolution de la végétation en Basse et Moyenne Belgique après la dernière glaciation. *Les naturalistes belges* 49(4) : 177-182
- Munaut AV (1986) La palynologie: approche historique du problème forestier. *Hommes et Terres du Nord* 1986 (2-3) : 89-93
- Munaut AV (1988) La forêt gauloise dans le nord de la Gaule Belgique: enquête palynologique préliminaire. *Revue du Nord* 70(276) : 5-21
- Munaut AV (1990) Les Celtes du Nord et leur environnement: apport de la palynologie. In : *Les Celtes en France du Nord et en Belgique, VIe-Ier siècle av. J.-C.* Crédit Communal, Bruxelles
- Muys B (1993) Synecologische evaluatie van regenwormactiviteit en strooiselafbraak in de bossen van het Vlaams Gewest als bijdrage tot een duurzaam bosbeheer. Proefschrift. Universiteit Gent.
- Muys B, Van Den Berge K, Roskams P, Maddelein D, Meyen S (1988). Analysis of natural regeneration in a 200 years old beech stand. *Silva Gandavensis* 53 : 61-81
- Neirinck & Sioen (1994) Evaluatie van een bekalkingsproef met regenwormintroductie in het Zoniënwoud (reeks Zevenster). In: *Aktiviteitenverslag 1994 (Contract BNO/BB/4/1994)*. Dienst Waters en Bossen (Ministerie van de Vlaamse Gemeenschap); Laboratorium Bosbouw (Universiteit Gent)
- Neite E, Pahlke U (1991) Air pollution-induced changes in the ground vegetation in oak/hornbeam forests in the Westphalian Bight in the last 30 years. *Forst und Holz* 46: 286-289 (in German)
- Noirfalise (1959). Esquisse d'une paléohistoire des forêts belges. *Ann. Gembloux* 65: 1-13
- Noirfalise A, Dethioux M (1970) Répertoire écologique des espèces forestières de Belgique. Notes techn. du Centre d'Ecologie Forestière 10 (Gembloux)
- Noirfalise A (1984) Forêts et stations forestières en Belgique. Presses Agronomiques de Gembloux
- Ovington JD, Scurfield G (1956) Biological flora of the British Isles - *Holcus mollis* L. *Journal of ecology* 44: (2) 272-280
- Packham JR & Willis AJ (1982) The influence of shading and soil type on the growth of *Galeobdolon luteum* Huds. *Journal of Ecology* 70: 491-512
- Packham JR (1978) Biological flora of the British Isles - *Oxalis acetosella* L. *Journal of ecology* 66: 669-693
- Parks JC, Werth CR (1993) A study of spatial features of clones in a population of bracken fern, *Pteridium aquilinum* (Dennstaedtiaceae). *Am. J. Botany* 80: 537-544
- Peterken GF (1974) A method for assessing woodland flora for conservation using indicator species. *Biological Conservation* 6: 239-245
- Pierron S (s.d.) Histoire illustrée de la forêt de Soignes. Tome II (La Flora. La Faune. Les maisons seigneuriales). La Pensée Belge, Bruxelles
- Pigott CD, Taylor K (1964) The distribution of some woodland herbs in relation to the supply of nitrogen and phosphorous in the soil/ *Journal of Ecology* 52 (supplement): 175-185
- Prentice IC (1988) Records of vegetation in time and space: the principles of pollen analysis. In: Huntley B, Webb TI. (eds.). *Vegetation History*, pp. 17-42. Kluwer, Dordrecht

- Quairière CJ (1922) Les champs d'expérience de Belle-Etoile. Gekopieerde losse tekst. Eaux et Forêts, Bruxelles
- Rackham O (1980) Ancient woodland: its history, vegetation and uses in England. Edward Arnold, London
- Rodwell JS (1991) British plant communities 1 (woodlands and scrub). Cambridge University Press (Cambridge, U.K.)
- Rogister (1974) Invloed van de boomsoortenkeuze op ontwikkeling en samenstelling van de kruidlaag (Proefveld 'Zevenster' Zoniënwoud). Werken Reeks F (18). Proefstation van Waters en Bossen, Groenendaal-Hoeilaart
- Rogister JE (1978) Bijdrage tot de bedrijfsregeling van het Zoniënwoud. De vegetatiekaart (Facies). Werken Reeks F (19). Proefstation van Waters en Bossen, Groenendaal-Hoeilaart
- Rogister JE (1985) De belangrijkste bosplantengemeenschappen van Vlaanderen
Rijksstation voor Bos- en Hydrobiologisch onderzoek - Groenendaal - Werken Reeks A, nr. 29
- Rohand K, Van Molle M, Herbauts J, Verbrugge J-C (2000) Effets du débardage sur les propriétés physiques et mécaniques d'un sol lessivé sur loess en Forêt de Soignes. Biotechnol. Agron. Soc. Environ. 4: 181-189
- Roisin P (1969) Le domaine phytogéographique atlantique d' Europe. Presses Agronomiques de Gembloux
- Rothera SL, Davy AJ (1986) Polyploidy and habitat differentiation in *Deschampsia cespitosa*. New phytologist 102: 449-467
- Roucel F (1792) ...
- Roucel F (1803) Flore du nord de la France ou description des plantes indigènes en de celles cultivées dans les Départements de la Lys, de l'Escaut, de la Dyle et des Deux-Nèthes, y compris les Plantes qui naissent dans les pays limitrophes de ces Départements (etc.). Veuve Richard, Paris
- Roucel F (1809) ...
- Schober, R. (1972). Die Rotbuche 1971 - Schriftenreihe der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen, Bd. 43/44, 333p.
- Sheffield E, Wolf PG, Rumsey FJ, Robson DJ, Ranker TA, Challinor SM (1993) Spatial distribution and reproductive behaviour of a triploid bracken (*Pteridium aquilinum*) clone in Britain. Ann. Bot. 72: 231-237
- Smolar-Meynart A (1986) De gebruiksrechten in het Zoniënwoud tot de 18^{de} eeuw. In: Zoniënwoud – kwijnen of overleven ? Dry Borren Raad, Oudergem: 84-94
- Staaf H (1992) Performance of some field-layer vegetation species introduced into an acid beech forest with mor soil. Acta Oecologica 6: 753-765
- Stace CA (1997) New flora of the British Isles. Second edition. Cambridge University Press
- Tack G, Hermy M (1998) Historical ecology of woodlands in Flanders. In: Kirby & Watkins (eds) The Ecological History of European Forests. CAB International, Wallingford, pp. 283-292

- Tack G, Van den Brecht P, Hermy M (1993) Bossen van Vlaanderen. Een historische ecologie. Davidsfonds, Leuven
- Thoen H (1983) Overblijfselen van antieke siderurgie in het Zoniënbos. In: anon. Sporen van de mens in Zoniën, pp.17-20. Laboratorium Algemene Bodemkunde (Universiteit Gent); Dry Borren Raad, Brussel
- Turnau K, Mitka J, Kedzierska A (1992) Mycorrhizal status of herb-layer plants in a fertilized Oak-Pine forest. *Plant and Soil* 143: 148-152
- Uylembrouck R (1986) De verkeerswegen. In: Zoniënwoud – kwijnen of overleven ? Dry Borren Raad, Oudergem: 95-103
- Van de Velde J (red.) (1992) Zoniënbos. Ontwerpbeheersplan. Houtvesterij Groenendaal - Dienst Waters en Bossen (Ministerie van de Vlaamse Gemeenschap)
- Van Den Berge K, Roskams P, Verlinden A, Quataert P, Muys B, Maddelein D, Zwaenepoel J (1990) Analyse van een bosreservaat in een 215-jarig bestand in het Zoniënwoud. Rapport 17. Werkgroep Sociale en Economische Betekenis van het Bos. Dienst Groen, Waters en Bossen (Ministerie van de Vlaamse Gemeenschap); Laboratorium voor Bosbouw (Universiteit Gent)
- Van den Brecht P (1992) Historisch-botanisch onderzoek van het boslandschap. Stageverslag. Bestuur Monumenten en Landschappen (Ministerie van de Vlaamse Gemeenschap)
- Van der Ben D (1997) Het Zoniënwoud. Lannoo, Tielt
- Van Dort K, Van Hees A (2001) Mossen op dood beukenhout in bosreservaat Kersselaerspleyn. Voorlopig rapport. Alterra, Wageningen
- Van Genderen H, Schoonhoven LM, Fuchs A (1997). Chemisch-ecologische flora van Nederland en België. 2^{de} herziene druk. KNNV Uitgeverij, Utrecht
- Van Haegendoren M (2001) Inventaire des Archives de la Foresterie de Brabant (herdruk). Archives de l'état région de Bruxelles-capitale, Inventaires 29. Rijksarchief, Brussel
- Van Landuyt W, Heylen O, Vanhecke L, Baeté H, Van den Brecht P (1999). Hogere planten. In : Kuijken E (red.). Natuurrapport 1999. Toestand van de natuur in Vlaanderen: cijfers voor het beleid, pp. 87-91. Instituut voor Natuurbehoud, Brussel
- Van Lil (1986) Nota over de adellijke Benediktinesseabdij te Vorst. In: Zoniënwoud - Kwijnen of overleven. Dry Borren Raad, Oudergem: 9-12
- Van Rompaey, Delvosalle (1979) Atlas van de Belgische en Luxemburgse Flora. 2^{de} uitgave. Nationale Plantentuin, Meise
- Vanhoorne R (1980) Paleofloristic evolution of the quaternary in Belgium. Proceedings of the IVth International Palynological Conference, Lucknow (1976-77) 3: 123-126
- Verbruggen C, Denys L, Kiden P (1991) Paleo-ecologische en geomorfologische evolutie van Laag- en Midden-België tijdens het Laat-Kwartair. *De Aardrijkskunde* 3: 83-85
- Roelandt B (2001) De bosinventarisatie van het Vlaamse Gewest. Deel 3: Vegetatiekundige resultaten. Ministerie van de Vlaamse Gemeenschap, afdeling Bos & Groen
- Watt (1925) On the ecology of British beechwoods with special reference to their regeneration. Sections II and III. *Journal of Ecology* 13: 27-73

Watt AS (1931) Preliminary observations on the Scottish beechwoods. Parts I and II. *Journal of Ecology* 19: 137-321

Weeda EJ, Westra R, Westra Ch, Westra T (1985) Nederlandse oecologische flora - Wilde planten en hun relaties 1. IVN

Weeda EJ, Westra R, Westra Ch, Westra T (1987) Nederlandse oecologische flora - Wilde planten en hun relaties 2. IVN

Weeda EJ, Westra R, Westra Ch, Westra T (1988) Nederlandse oecologische flora - Wilde planten en hun relaties 3. IVN

Weeda EJ, Westra R, Westra Ch, Westra T (1994) Nederlandse oecologische flora - Wilde planten en hun relaties 5. IVN

Zhen S-L, Zhang W (1983) A new genus of Pteridaceae from the late Jurassic, Heilongjiang Province. *acta Bot. Sinica* 25: 380-384