

BOSECOLOGIE EN BOSBEHEER



Bosecologie en Bosbeheer

Onder redactie van:

Jan den Ouden
Bart Muys
Frits Mohren
Kris Verheyen

Acco Leuven / Den Haag

Eerste druk: 2010

Gepubliceerd door

Uitgeverij Acco, Blijde Inkomststraat 22, 3000 Leuven (België)
E-mail: uitgeverij@acco.be – Website: www.uitgeverijacco.be

Voor Nederland :

- Uitlevering: Centraal Boekhuis bv, Culemborg
- Correspondentie: Acco Nederland, De Star 17, 2266 NA Leidschendam

Omslagontwerp: www.frisco-ontwerpbureau.be

Omslagfoto: Andries De Schrijver

Kaarten: Koen Adams

Illustraties: Sylvia Grommen

© 2010 by Acco (Academische Coöperatieve Vennootschap cvba), Leuven (België)

Niets uit deze uitgave mag worden vervoelvoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de uitgever.

No part of this book may be reproduced in any form, by mimeograph, film or any other means without permission in writing from the publisher.

Inhoud

Voorwoord	13
Auteurs en betrokken instellingen	15
Sponsors	17
1 Bos en bosbeheer in Vlaanderen en Nederland	19
JAN DEN OUDEN, KRIS VERHEYEN, BART MUYS, FRITS MOHREN	
1.1 Inleiding	19
1.2 Definities van bos en bosbeheer	21
1.3 Bos in Vlaanderen en Nederland: geschiedenis en actuele situatie	22
1.4 Bosbouw als wetenschap in historisch perspectief	29
1.5 Opzet van dit boek	32
I BIOLOGIE EN ECOLOGIE VAN BOMEN EN BOSSEN	35
2 Anatomie en morfologie	37
UTE SASS-KLAASSEN, FRANK STERCK, JAN DEN OUDEN	
2.1 Inleiding	37
2.2 Primaire en secundaire groeistrukturen	37
2.3 Opbouw van het hout	40
2.4 Bladeren en naalden	52
2.5 Opbouw van de jonge wortels	54
2.6 Reproductieve organen	55
2.7 Boomvormen	57
3 Fysiologie	63
FRANK STERCK, KATHY STEPPE, ROELAND SAMSON, RAOUL LEMEUR	
3.1 Inleiding	63
3.2 Fotosynthese	64
3.3 Respiratie	65
3.4 Waterrelaties	67
3.5 Transport van suikers in het floëem	69
3.6 Jaarlijkse dynamiek in de koolstofbalans	71
3.7 Aanpassingen bij verschillende boomsoorten	71

3.8	Regulatie van groei	73
3.9	Van fysiologie naar ecologie	74
4	Groei	75
	BART MUYS, JAN DEN OUDEN, KRIS VERHEYEN	
4.1	Inleiding	75
4.2	Hoogtegroei	76
4.3	Diktegroei	80
4.4	Volumegroei	83
4.5	Wortelgroei	86
4.6	Levensfasen	87
4.7	Variatie in groei	88
5	De verspreiding van boomsoorten	93
	KRIS VERHEYEN, AN VANDEN BROECK, JAN DEN OUDEN	
5.1	Inleiding	93
5.2	Voorkomen van boomsoorten en bostypen	93
5.3	Klimaatveranderingen en bossen	96
5.4	Mogelijke toekomstige ontwikkelingen	101
6	Populatiodynamiek	103
	KRIS VERHEYEN, JAN DEN OUDEN, BART MUYS, RAF AERTS	
6.1	Inleiding	103
6.2	Verjonging	105
6.3	Groei en mortaliteit	112
6.4	Bosontwikkelingsfasen	116
6.5	Diameter- en hoogteverdeling tijdens de bosontwikkeling	116
7	Genetische variatie	123
	AN VANDEN BROECK, HANS PETER KOELEWIJN, OLIVIER HONNAY	
7.1	Inleiding	123
7.2	Bronnen van genetische variatie	126
7.3	Verlies aan genetische variatie	126
7.4	Menselijke impact op genetische variatie	127
7.5	Impact van selectie en veredeling	129
8	Groeiplaats en bodem	133
	JAN DEN OUDEN, FRITS MOHREN, REIN DE WAAL, AN DE SCHRIJVER	
8.1	Inleiding	133
8.2	Groeiplaats en groeiplaatsfactoren	133
8.3	Het klimaat als groeiplaatsfactor	134
8.4	Bodem	136
8.5	Humusvormen	140
8.6	Groeiplaatsdynamiek	146
8.7	Groeiplaatsclassificatie	147
9	Stralings- en energiebalans	151
	ROELAND SAMSON, JAN GOUDRIAAN, FRITS MOHREN	
9.1	Inleiding	151
9.2	Straling	151
9.3	Stralingsgedrag in vegetaties	152
9.4	Stralingsdynamiek	156
9.5	Energiebalans	156
9.6	Efficiëntie in stralingsomzetting	158
9.7	Microklimaat	158
10	Waterhuishouding	161
	JEROEN STAELENS, FRITS MOHREN	
10.1	Inleiding	161
10.2	Aanvoer van water	161

10.3	Neerslagverdeling: interceptie, doorval en stamafvloe	162
10.4	Infiltratie en berging	163
10.5	Evapotranspiratie	164
10.6	Uitspoeling en waterbalans	165
10.7	Water en groei	166
11	Koolstof- en nutriëntenkringlopen	167
	AN DE SCHRIJVER, IVAN JANSSENS, JEROEN STAELENS, KAREN WUYTS	
11.1	Koolstofkringloop	167
11.2	Nutriëntenkringlopen	169
12	Voedselweb	177
	THOM KUYPER, MATTY BERG, BART MUYS	
12.1	Inleiding	177
12.2	De producenten en hun symbionten	178
12.3	Afbrekers	180
12.4	Van voedselwebben naar nutriëntenkringlopen	183
13	Functies van biodiversiteit	187
	BART MUYS, JAN DEN OUDEN, KRIS VERHEYEN	
13.1	Wat is biodiversiteit?	187
13.2	De functionele component van biodiversiteit	188
13.3	Voorbeelden van biodiversiteitsfuncties in het bos	192
14	Successie en bosdynamiek	195
	RIENK-JAN BIJLSMA, VINCENT KINT, JAN DEN OUDEN, LANDER BAETEN, KRIS VERHEYEN	
14.1	Inleiding	195
14.2	Successietheorie: een korte geschiedenis	196
14.3	Enkele begrippen en definities	198
14.4	Snelheid en richting van successie	198
14.5	Veranderingen in bosontwikkeling	207
14.6	Successiemodellen	209
14.7	Bosdynamiek en soortendiversiteit	210
14.8	Bosdynamiek en beheer: een concept samengevat	216
15	Variatie in bosgemeenschappen	219
	PATRICK HOMMEL, JOHNNY CORNELIS, LUC DE KEERSMAEKER, JOOP SCHAMINÉE	
15.1	Inleiding	219
15.2	Een indeling op vegetatiekundige grondslag	220
15.3	Naamgeving	221
15.4	De rol van de boomsoort	221
15.5	Betekenis voor het bosbeheer	224
15.6	Bosgemeenschappen van Nederland en Vlaanderen	225
15.7	Een overzicht per landschapstype	228
16	Uiterwaarden en zoetwatergetijdengebied	233
	PATRICK HOMMEL, JOHNNY CORNELIS, LUC DE KEERSMAEKER, BART VANDEVOORDE	
16.1	Landschap	233
16.2	Sturende factoren	235
16.3	Bosgemeenschappen	235
16.4	Voorkomen in Nederland en Vlaanderen	237
16.5	Bosontwikkeling en vegetatiedynamiek	238
16.6	Boomsoorten	238
16.7	Natuurwaarde	239
17	Veengebieden	241
	PATRICK HOMMEL, JOHNNY CORNELIS, LUC DE KEERSMAEKER, KLAAS VAN DORT	
17.1	Landschap	241
17.2	Sturende factoren	243

17.3	Bosgemeenschappen	244
17.4	Voorkomen in Nederland en Vlaanderen	246
17.5	Bosontwikkeling en vegetatiedynamiek	247
17.6	Boomsoorten	248
17.7	Natuurwaarde	249
18	Beekdalen en brongebieden	251
	JOHNNY CORNELIS, LUC DE KEERSMAEKER, MARTIN HERMY, PATRICK HOMMEL	
18.1	Landschap	251
18.2	Sturende factoren	252
18.3	Bosgemeenschappen	253
18.4	Voorkomen in Nederland en Vlaanderen	257
18.5	Bosontwikkeling en vegetatiedynamiek	258
18.6	Boomsoorten	258
18.7	Natuurwaarde	259
19	Arme zandgebieden van het binnenland	261
	LUC DE KEERSMAEKER, JOHNNY CORNELIS, PATRICK HOMMEL, KLAAS VAN DORT	
19.1	Landschap	261
19.2	Sturende factoren	264
19.3	Bosgemeenschappen	264
19.4	Voorkomen in Nederland en Vlaanderen	269
19.5	Bosontwikkeling en vegetatiedynamiek	270
19.6	Boomsoorten	271
19.7	Natuurwaarde	272
20	Leemgebieden	273
	JOHNNY CORNELIS, LUC DE KEERSMAEKER, MARTIN HERMY, PATRICK HOMMEL	
20.1	Landschap	273
20.2	Sturende factoren	275
20.3	Bosgemeenschappen	276
20.4	Voorkomen in Nederland en Vlaanderen	279
20.5	Bosontwikkeling en vegetatiedynamiek	280
20.6	Boomsoorten	281
20.7	Natuurwaarde	282
21	Binnendijkse kleigebieden	283
	PATRICK HOMMEL, JOHNNY CORNELIS, LUC DE KEERSMAEKER, KRIS VANDEKERKHOVE	
21.1	Landschap	283
21.2	Sturende factoren	285
21.3	Bosgemeenschappen	286
21.4	Voorkomen in Nederland en Vlaanderen	287
21.5	Bosontwikkeling en vegetatiedynamiek	289
21.6	Boomsoorten	290
21.7	Natuurwaarde	290
22	Duinstreek	293
	PATRICK HOMMEL, JOHNNY CORNELIS, LUC DE KEERSMAEKER, REIN DE WAAL	
22.1	Landschap	293
22.2	Sturende factoren	295
22.3	Bosgemeenschappen	296
22.4	Voorkomen in Nederland en Vlaanderen	297
22.5	Bosontwikkeling en vegetatiedynamiek	299
22.6	Boomsoorten	300
22.7	Natuurwaarde	300

II BEHEERMAATREGELEN IN BOSSEN	301
23 Bosbeheer en beheertechnieken	303
BART MUYS, JAN DEN OUDEN, JORIS VAN ACKER	
23.1 Wat is bosbeheer?	303
23.2 Beheermaatregelen	304
23.3 Bosbeheer en houtkwaliteit	307
24 Hakhout en middelhout	311
JAN DEN OUDEN, PATRICK JANSEN, LINDA MEIRESONNE, REIJER KNOL	
24.1 Inleiding	311
24.2 Hakhout	313
24.3 Behandeling van het hakhout	316
24.4 Middelhout	319
24.5 Natuurwaarden in hakhout en middelhout	321
25 Hooghout	325
FRITS MOHREN, BART MUYS, BEATRIJS VAN DER AA, KRIS VERHEYEN	
25.1 Inleiding	325
25.2 Vlaktegewijze bedrijfssoorten	327
25.3 Boomsgewijze bedrijfssoorten	337
26 Bosomvorming	341
GUY GEUDENS, ANNE OOSTERBAAN	
26.1 Inleiding	341
26.2 Bosomvorming in Vlaanderen en Nederland	342
26.3 Planning van de omvorming	342
26.4 Omvormingsstrategieën	343
26.5 Begeleidende maatregelen	346
27 Boomsortenkeuze	347
BRUNO DE VOS, FRITS MOHREN, JAN DEN OUDEN, KRIS VERHEYEN	
27.1 Inleiding	347
27.2 Soortenkeuze op basis van groeiplateiseigenschappen	348
27.3 Soortenkeuze volgens de beheerdoelstellingen	350
27.4 Technische en economische aspecten	353
28 Verjongingstechniek en plantbescherming	355
ANNE OOSTERBAAN, BART MUYS, AD OLSHOORN, ROBBIE GORIS, PASCAL BALLEUX	
28.1 Inleiding	355
28.2 Natuurlijke verjonging	356
28.3 Kunstmatige verjonging	358
28.4 Plantbescherming	365
29 Verpleging van jonge opstanden	369
ROBBIE GORIS, BART MUYS	
29.1 Inleiding	369
29.2 Vrijstellen van concurrerende vegetatie	370
29.3 Stamtalvermindering	372
30 Dunning	375
SIMON KLINGEN, FRITS MOHREN, GUY GEUDENS, JAN DEN OUDEN	
30.1 Inleiding	375
30.2 Soorten dunning	376
30.3 De eerste dunning: het omslagpunt	381
30.4 Ecologische aspecten van dunning	382
30.5 Kwantitatieve aspecten van dunning	384

31 Snoei		389
	PATRICK JANSEN, ROBBIE GORIS, BART MUYS	
31.1	Inleiding	389
31.2	Tak- en snoeibiologie	389
31.3	Begeleidingssnoei	391
31.4	Opsnoei	393
31.5	Tijdstip van snoei	393
31.6	Overige technische en economische richtlijnen voor opsnoei	394
32 Sturing van de waterhuishouding		395
	ANDRÉ JANSEN, PIET DE BECKER	
32.1	Inleiding	395
32.2	Verdroging, verzuring en eutrofiëring	396
32.3	Herstelstrategieën	396
32.4	Maatregelen en risico's	398
32.5	Voorbeelden van herstel van natte bossen	400
33 Nutriëntenbeheer		403
	AN DE SCHRIJVER, KAREN WUYTS, LOTTE VAN NEVEL, FRITS MOHREN	
33.1	Inleiding	403
33.2	Nutriëntenbeheer via nutriëntengiften	407
33.3	Nutriëntenbeheer via aangepast bosbeheer	410
34 Faunabeheer		417
	LOEK KUITERS, JIM CASAER	
34.1	Inleiding	417
34.2	Effecten op vegetatie en bodem	419
34.3	Populatie dynamiek bij hoefdieren	420
34.4	Schade door hoefdieren	422
34.5	Populatiebeheer	422
34.6	Maatschappelijke aspecten van een duurzaam wildbeheer	423
35 Dood hout		425
	SANDER WIJDEVEN, LEEN MORAAL, MIRJAM VEERKAMP	
35.1	Inleiding	425
35.2	De dynamiek van dood hout	426
35.3	Dood hout en paddenstoelen	429
35.4	Dood hout en geleedpotigen	431
35.5	Beheer van dood hout	433
36 Biotische aantastingen		437
	LEEN MORAAL, PETER ROSKAMS	
36.1	Inleiding	437
36.2	Insectenaantastingen	438
36.3	Schimmelaantastingen	444
36.4	Overige aantastingen	448
37 Invloed van storm op bos		451
	MART-JAN SCHELHAAS, BRUNO DE VOS	
37.1	Inleiding	451
37.2	Wind en bos	452
37.3	Beheermaatregelen	457
38 Bosbrand		459
	BABS STUIVER, JAN VERBESSELT	
38.1	Inleiding	459
38.2	Brand en bos	460
38.3	Effecten van brand	463

38.4	Regeneratie na brand	465
38.5	Bosbrand en terreinbeheer	467
39 	Invasieve exoten in bossen	469
	MARGOT VANHELLEMONT, WIM VAN DER PUTTEN, KRIS VERHEYEN	
39.1	Inleiding	469
39.2	Invasieve exoten	469
39.3	Problemen veroorzaakt door invasieve exoten	472
39.4	Bestrijden of beheren?	473
39.5	Beheermaatregelen	474
40 	Maatregelen bij houtoogst	477
	EVY AMPOORTER, ROBBIE GORIS, KRIS VERHEYEN	
40.1	Inleiding	477
40.2	Van paard tot gespecialiseerde bosbouwmachine	478
40.3	Impact van de houtoogst op het bosecosysteem	479
40.4	Afstemmen van de bosinrichting op de houtoogst	482
41 	Maatregelen voor recreatie	485
	RAMONA VAN MARWIJK, RIK DE VREESE, ANN VAN HERZELE	
41.1	Inleiding	485
41.2	Recreatieve waarden van bossen	486
41.3	Doelgroepen	486
41.4	Oriëntatie en ruimtelijk gedrag van recreanten	487
41.5	Inrichtingsmaatregelen	487
41.6	Beheermaatregelen	490
41.7	Communicatie	491
42 	Bosbeheer en biodiversiteit	493
	MARTIN HERMY, RIENK-JAN BIJLSMA	
42.1	Inleiding	493
42.2	Bossen als 'hotspots' voor biodiversiteit	494
42.3	Soortenrijkdom en landschappelijke factoren	495
42.4	Soortenrijkdom en bosstructuur en -samenstelling	498
42.5	Veranderingen in soortensamenstelling en -rijkdom	499
42.6	Bosinrichting ten behoeve van het natuurbeheer	500
43 	Beheer van cultuur- en natuurhistorisch erfgoed	503
	JAN DEN OUDEN, PATRICK JANSEN, KRIS VERHEYEN	
43.1	Inleiding	503
43.2	Cultuurhistorische aspecten in het terreinbeheer	505
43.3	Cultuurhistorische elementen en beheer	507
43.4	Beheer van het cultuurhistorische boslandschap	507
43.5	Historisch-ecologische processen in het beheer	509
43.6	Wel of niet bewaren?	509
44 	Bos op arme gronden	511
	VINCENT KINT, GUY GEUDENS, JAN DEN OUDEN	
44.1	Voorkomen en kenmerken van arme groeiplaatsen	511
44.2	Geschiedenis	515
44.3	Bestandstypen	517
45 	Bos op rijke gronden	527
	REIJER KNOL, ETIËNNE THOMASSEN, PATRICK HUVENNE, ANTON VOS	
45.1	Voorkomen en kenmerken van rijke groeiplaatsen	527
45.2	Geschiedenis	528
45.3	Bestandstypen	530

46 Bos op vochtige gronden	545
JOS VAN SLYCKEN, FRITS MOHREN, REIJER KNOL, ARNOUW ZWAENEPOEL, ETIËNNE THOMASSEN	
46.1 Voorkomen en kenmerken van bos op vochtige gronden	545
46.2 Geschiedenis	547
46.3 Bestandstypen	548
III BEHEERSYSTEMEN	555
47 Basisprincipes van duurzaam bosbeheer	557
BART MUYS, BERTY VAN HENSBERGEN, LEFFERT OLDENKAMP	
47.1 Beheerdoelstellingen	557
47.2 Duurzaamheid	559
48 Duurzame productie	563
BART MUYS	
48.1 Voorwaarden voor bosbehoud	563
48.2 Bestendige opbrengst	565
48.3 Milieuevaluatie	567
48.4 Bosrente	567
49 Beleidskaders	569
BAS ARTS, BART MUYS, PETER VAN GOSSUM, CARL DE SCHEPPER	
49.1 Inleiding	569
49.2 Beleidsdiscoursen	570
49.3 Beleidsregels	571
50 Beheerconcepten	577
BART MUYS, FRITS MOHREN, KRIS VERHEYEN, JAN DEN OUDEN	
50.1 Bosfuncties	577
50.2 Functionele fasen	578
50.3 Veranderende beheerconcepten	579
51 Evaluatie en certificering van duurzaam bosbeheer	585
BERTY VAN HENSBERGEN, LEFFERT OLDENKAMP, BART HOLVOET, BART MUYS	
51.1 Doelstellingen en strategie van boscertificering	585
51.2 Vaststellen van duurzaam bosbeheer	586
51.3 Ontwikkeling van certificeringsstandaarden	587
51.4 Certificering versus duurzaamheid	588
52 Praktijkvoorbeelden van bosbeheer in Vlaanderen en Nederland	591
52.1 Meerdaalwoud	592
BART MEULEMAN	
52.2 Landgoed Schovenhorst	598
JOP DE KLEIN	
52.3 Kempense Heuvelrug	603
PETER VAN GOSSUM	
52.4 Pijnven	608
DRIES GORISSEN	
52.5 Landgoed Twickel	614
HANS GIERVELD	
52.6 Het Amerongsebos	621
SIMON KLINGEN	
Terug- en vooruitblik	625
Literatuur	627
Index	661

Voorwoord

Het boek dat voor u ligt, is het resultaat van een intense samenwerking tussen Vlaamse en Nederlandse onderzoekers en deskundigen, allen werkzaam in de brede vakgebieden van de bosecologie en het bosbeheer.

Bos en bosgebruik in Nederland en Vlaanderen vertonen grote overeenkomsten, zowel wat ecologie betreft als wat beheer en maatschappelijke functievervulling betreft. In de Lage Landen is bos relatief schaars en de hoge bevolkingsdichtheid zorgt voor een complex van eisen en wensen met betrekking tot de producten en diensten die het bos moet leveren. Om die reden is een gedegen kennis onontbeerlijk voor het oplossen van vraagstukken over het bosbeheer. Dit boek beoogt de huidige stand van kennis te geven over de ecologie en het beheer van bossen, waarbij zo veel mogelijk geput wordt uit recente en oudere onderzoeksresultaten uit Nederland en Vlaanderen.

Naast overeenkomsten zijn er ook duidelijke verschillen in het bosbeheer en bosbeleid in Vlaanderen en Nederland, en zijn er uiteenlopende bosbeheerconcepten tot stand gekomen. Deze verschillen gaven aanleiding tot soms stevige discussies binnen de redactie en tussen auteurs over begripsdefinities, terminologie, enzovoort. Het resultaat daarvan vindt zijn weerslag in dit boek, waarmee een geactualiseerd overzichtswerk is ontstaan dat toegankelijk is voor studenten, beheerders en overige geïnteresseerden in bos uit het Nederlandse taalgebied.

De redactie heeft van de aanvang af besloten dat dit boek in de Nederlandse taal geschreven zou worden. Hiermee wordt het vakgebied van de bosecologie en het bosbeheer ontsloten voor een breder publiek binnen het Nederlandse taalgebied. De meest recente Nederlandstalige overzichtswerken dateren van dertig jaar geleden, en bovendien was daarin de verweving tussen ecologie en beheer niet altijd even sterk aanwezig. Dit boek vult deze lacune en we hopen van harte dat het zal bijdragen tot een beter inzicht in de processen die zich afspelen in bosecosystemen en de wijze waarop een beheerder hierop kan inspelen.

We wensen zeer expliciet de talrijke experts uit Vlaanderen en Nederland te bedanken die als auteur belangeloos hebben meegewerkt aan dit boek. Ook danken wij de leescommissie (Wim Boonen, Josef Fanta, Martin Hermy, Ellen Janssen, Ad Olsthoorn, Willy Verbeke, Carolien Wegstapel) voor hun kritische reflecties, die de kwaliteit van dit werk sterk verbeterd hebben. Veel andere collega's hebben op verschillende wijzen een bijdrage geleverd aan de totstandkoming van dit boek. Verder danken we de uitgeverij ACCO voor de professionele samenwerking en Sofie Bruneel voor de logistieke ondersteuning. Tot slot, en niet in het minst, zijn we het Agentschap voor Natuur en Bos, Staatsbosbeheer, Wageningen Universiteit, Provincie Antwerpen, Provincie Vlaams-Brabant, Geldersch Landschap en Geldersche Kasteelen en Stichting het Limburgs Landschap zeer erkentelijk voor hun financiële bijdragen, die de uitgave van dit werk mogelijk hebben gemaakt.

De redacteuren
JAN DEN OUDEN
BART MUYS
FRITS MOHREN
KRIS VERHEYEN



Auteurs en betrokken instellingen

Naam

Raf Aerts
Evy Ampoorter
Bas Arts
Lander Baeten
Pascal Balleux
Matty Berg
Rienk-Jan Bijlsma
Jim Casaer
Johnny Cornelis
Piet De Becker
Luc De Keersmaeker
Jop de Klein
Carl De Schepper
An De Schrijver
Bruno De Vos
Rik De Vreese
Rein de Waal
Jan den Ouden
Guy Geudens

Hans Gierveld
Robbie Goris
Dries Gorissen
Jan Goudriaan
Martin Hermý
Bart Holvoet
Patrick Hommel
Olivier Honnay
Patrick Huvenne
André Jansen
Patrick Jansen
Ivan Janssens
Vincent Kint
René Klaassen
Simon Klíngen
Reijer Knol
Hans Peter Koelewijn
Loek Kuiters

Affiliatie

Afdeling Bos, Natuur en Landschap, K.U.Leuven
Vakgroep Bos- en Waterbeheer, Universiteit Gent
Leerstoelgroep Bos- en Natuurbeleid, Wageningen Universiteit
Vakgroep Bos- en Waterbeheer, Universiteit Gent
Centre de Développement Agroforestier de Chimay
Faculteit der Aard- en Levenswetenschappen, Vrije Universiteit Amsterdam
Team Bosesystemen, Alterra
Onderzoeksgroep Faunabeheer, Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek
Afdeling Beheer, Cel Beheerplanning en Monitoring, Agentschap voor Natuur en Bos
Onderzoeksgroep Milieu en Klimaat, Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek
Onderzoeksgroep Ecosysteembeheer, Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek
Landgoed Schovenhorst, Putten / Bureau Silve, Wageningen
Afdeling Beleid, Cel Beleidsintegratie, Agentschap voor Natuur en Bos
Vakgroep Bos- en Waterbeheer, Universiteit Gent
Onderzoeksgroep Milieu en Klimaat, Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek
Vakgroep Menselijke Ecologie, Vrije Universiteit Brussel
Team Bosesystemen, Alterra
Leerstoelgroep Bosecologie en Bosbeheer, Wageningen Universiteit
Opleiding Bos- & Natuurbeheer, Hogeschool Van Hall Larenstein / Royal Haskoning, Mechelen
Stichting Twickel, Ambt Delden
Inverde
Cel Beheer, afdeling Limburg, Agentschap voor Natuur en Bos
Leerstoelgroep Plantaardige Productiesystemen, Wageningen Universiteit
Afdeling Bos, Natuur en Landschap, K.U.Leuven
FSC Belgium – Fair Timber
Team Bosesystemen, Alterra
Afdeling Plantensystematiek en -ecologie, K.U.Leuven
Cel Beheer, regio Zoniën, Agentschap voor Natuur en Bos
Unie van Bosgroepen, Ede
Stichting Probos, Wageningen
Departement Biologie, Universiteit Antwerpen
Afdeling Bos, Natuur en Landschap, K.U.Leuven
SHR hout research, Wageningen
Klíngen Bomen, Doorn / Utrechts Landschap, De Bilt
vm. Regio Oost, Staatsbosbeheer
Team Moleculaire Ecologie, Ecotoxicologie en Wildbeheer, Alterra
Team Vegetatie en Landschapsecologie, Alterra

Thom Kuiper	<i>Sectie Bodemkwaliteit, Wageningen Universiteit</i>
Raoel Lemeur	<i>Vakgroep Toegepaste Ecologie & Milieubiologie, Universiteit Gent</i>
Linda Meiresonne	<i>Onderzoeksgroep Genenbronnen Bosbouw, Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek</i>
Bart Meuleman	<i>Cel Beheer, regio Meerdaal, Agentschap voor Natuur en Bos</i>
Frits Mohren	<i>Leerstoelgroep Boscologie en Bosbeheer, Wageningen Universiteit</i>
Leen Moraal	<i>Team Moleculaire Ecologie, Ecotoxicologie en Wildbeheer, Alterra</i>
Bart Muys	<i>Afdeling Bos, Natuur en Landschap, K.U.Leuven</i>
Leffert Oldenkamp	<i>vm. Regio Oost, Staatsbosbeheer</i>
Ad Olsthoorn	<i>Opleiding Bos- & Natuurbeheer, Hogeschool Van Hall Larenstein</i>
Anne Oosterbaan	<i>Team Beheer Bos, Natuur en Stedelijk Groen, Alterra</i>
Peter Roskams	<i>Onderzoeksgroep Milieu en Klimaat, Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek</i>
Roeland Samson	<i>Departement Bio-ingenieurswetenschappen, Universiteit Antwerpen</i>
Ute Sass-Klaassen	<i>Leerstoelgroep Boscologie en Bosbeheer, Wageningen Universiteit</i>
Joop Schaminée	<i>Team Vegetatie en Landschapsecologie, Alterra</i>
Mart-Jan Schelhaas	<i>Team Bosccosystemen, Alterra</i>
Jeroen Staelens	<i>Vakgroep Bos- en Waterbeheer, Universiteit Gent</i>
Kathy Steppe	<i>Vakgroep Toegepaste Ecologie & Milieubiologie, Universiteit Gent</i>
Frank Sterck	<i>Leerstoelgroep Boscologie en Bosbeheer, Wageningen Universiteit</i>
Babs Stuiver	<i>Skogsstyrelsen, Skövde, Zweden</i>
Etiënne Thomassen	<i>Bosgroep Zuid Nederland, Heeze</i>
Joris Van Acker	<i>Vakgroep Bos- en Waterbeheer, Universiteit Gent</i>
Beatrijs Vander Aa	<i>Onderzoeksgroep Ecosysteembeheer, Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek</i>
Wim van der Putten	<i>Afdeling Terrestrische Ecologie, Nederlands Instituut voor Oecologisch Onderzoek</i>
Bart Vandevoorde	<i>Onderzoeksgroep Ecosysteemdiversiteit, Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek</i>
Klaas van Dort	<i>Forestfun Ecologisch Advies, Wageningen</i>
Peter Van Gossum	<i>Dienst Rapportering en Advisering, Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek</i>
Berty van Hensbergen	<i>Wildhorus Ltd., UK</i>
Ann Van Herzele	<i>Onderzoeksgroep Ecosysteemdiensten, Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek</i>
Ramona van Marwijk	<i>Leerstoelgroep Bos- en Natuurbeleid, Wageningen Universiteit</i>
Lotte Van Nevel	<i>Vakgroep Bos- en Waterbeheer, Universiteit Gent</i>
Jos Van Slycken	<i>Stafdienst, Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek</i>
Kris Vandekerkhove	<i>Onderzoeksgroep Ecosysteembeheer, Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek</i>
An Vanden Broeck	<i>Onderzoeksgroep Genetische Diversiteit, Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek</i>
Margot Vanhellemont	<i>Vakgroep Bos- en Waterbeheer, Universiteit Gent</i>
Mirjam Veerkamp	<i>Freelance mycoloog, Werkhoven</i>
Jan Verbesselt	<i>CSIRO Sustainable Ecosystems, Australië</i>
Kris Verheyen	<i>Vakgroep Bos- en Waterbeheer, Universiteit Gent</i>
Anton Vos	<i>Avos Bosadvies, Heeze</i>
Sander Wijdeven	<i>Concernstaf, Staatsbosbeheer, Driebergen</i>
Karen Wuyts	<i>Vakgroep Bos- en Waterbeheer, Universiteit Gent</i>
Arnout Zwaenepoel	<i>West-Vlaamse Intercommunale</i>

Sponsors

Dit boek kwam tot stand dankzij de medewerking van:



Als beheerder van ruim 250.000 hectare natuur in Nederland, waarvan ruim 90.000 hectare bos, waarborgt Staatsbosbeheer de kwaliteit van een groene leefomgeving voor mens, plant en dier.

Staatsbosbeheer is in 1899 opgericht om de Nederlandse staatsbossen te beheren en nieuwe bossen aan te leggen. In de loop van de twintigste eeuw zijn daar taken bijgekomen als natuurbescherming, landschapsontwikkeling, recreatie en groene gebiedsontwikkeling.

De huidige kerntaken van Staatsbosbeheer omvatten natuur, landschap en cultuurhistorie, recreatie en houtproductie. Aan deze taken werkt Staatsbosbeheer vanuit de overtuiging dat natuur in zichzelf waardevol en voor de mens onmisbaar is. Om een blijvende relatie tussen mens en natuur te stimuleren kiest Staatsbosbeheer voor natuur die meerdere rollen in de samenleving speelt en die mensen uitnodigt een band met haar op te bouwen.

Staatsbosbeheer, dat FSC-gecertificeerd is, vindt het belangrijk om hout van eigen bodem te oogsten. Dat levert een duurzame, hernieuwbare grondstof op, terwijl kwetsbare gebieden elders ontzien worden. Zorgvuldig beheerde bossen zijn immers een duurzame basis voor natuurontwikkeling, bescherming van planten en dieren, recreatie en houtproductie. Staatsbosbeheer legt publieke verantwoording af over zijn beheer, waarbij het zich inzet om natuur en mensen bij elkaar te brengen.

Staatsbosbeheer, Princenhof Park 1, NL-3972 NG Driebergen. info@staatsbosbeheer.nl, www.staatsbosbeheer.nl.



Agentschap voor
Natuur en Bos

Het Agentschap voor Natuur en Bos (ANB), een Agentschap van de Vlaamse overheid, werkt elke dag aan het behoud, de bescherming en de ontwikkeling van natuurgebieden, bossen en parken. De missie van het ANB is 'Meer, beter

en samen'. Door samen te werken met veel verschillende partners probeert het ANB een groter draagvlak voor natuur te creëren. De deur staat open voor iedereen: van een grote multinational die bomen wil planten tot een lokale jeugdbeweging die in de natuur wil kamperen.

Als grootste groenbezitter van Vlaanderen heeft het ANB 37.300 hectare bossen, natuurgebieden en domeinen in handen. Aangezien het Agentschap ook anderen helpt bij het beheren van hun domeinen, komt het totaal op zo'n 70.000 hectare.

Het ANB staat dus duidelijk met zijn twee 'botten' op het terrein. Die terreinkennis en ervaring vormen belangrijke pijlers om het beleid te helpen voorbereiden.

Agentschap voor Natuur en Bos, Koning Albert II-laan 20, BE-1000 Brussel. Tel. +32 2 553 81 02, anb@vlaanderen.be, www.natuurenbos.be.

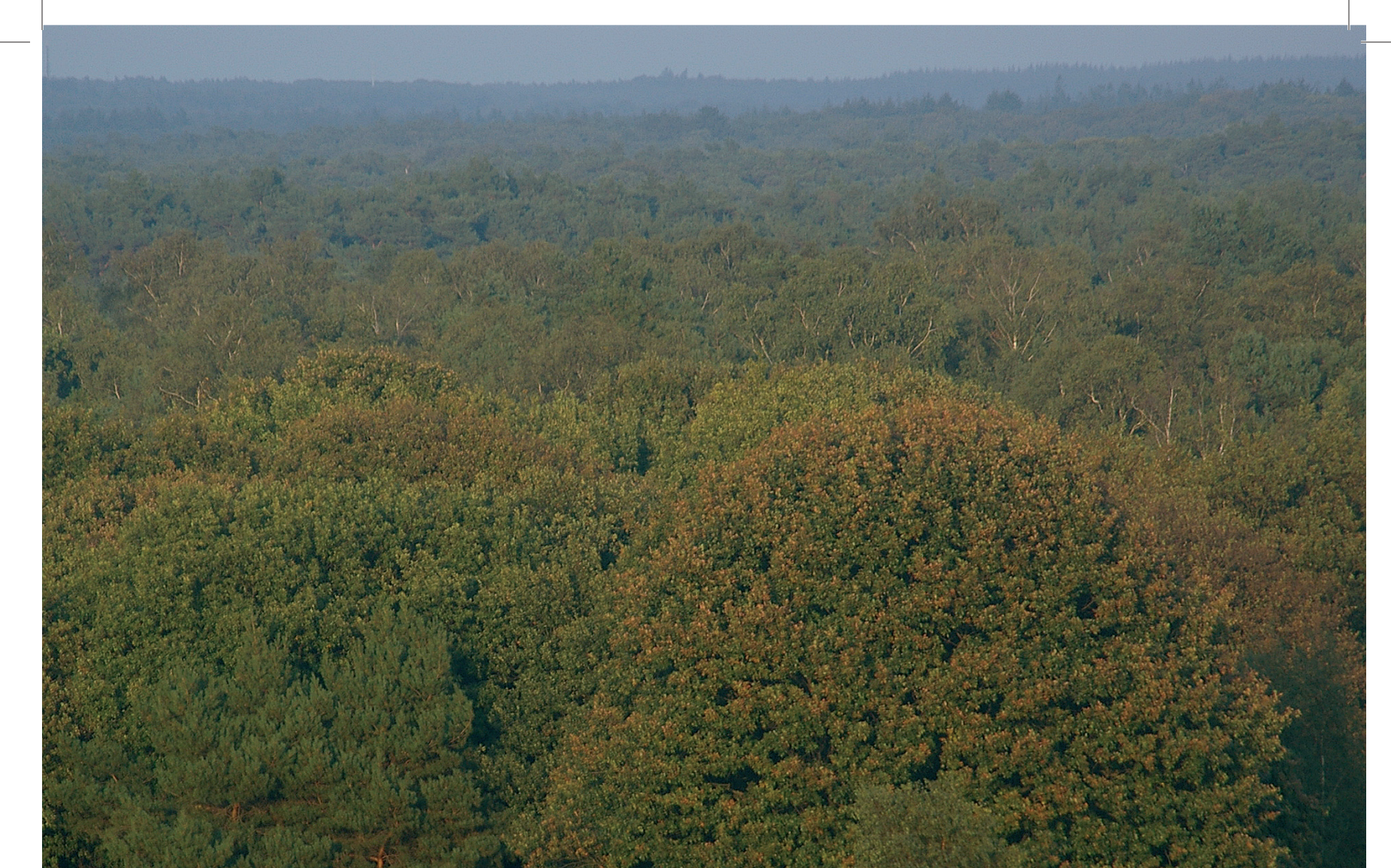


Inverde, de specialist in opleidingen over bos-, groen- en natuurbeheer.

Een volledig overzicht van het opleidingsaanbod in heel Vlaanderen vind je op www.inverde.be.

Inverde: opleidingen bos-, groen- en natuurbeheer, Duboislaan 1b, BE-1560 Hoeilaart. Tel. +32 2 658 24 94, info@inverde.be, www.inverde.be.





1 | Bos en bosbeheer in Vlaanderen en Nederland

JAN DEN OUDEN, KRIS VERHEYEN, BART MUYS, FRITS MOHREN

FOTO JAN DEN OUDEN

1.1 Inleiding

1.1.1 Het belang van bos en bosbeheer

Bossen vormen een belangrijke groep van ecosystemen en wereldwijd zijn vele miljoenen mensen voor hun bestaan direct afhankelijk van het bos. Het bos levert een schat aan grondstoffen en producten. Daarnaast is het grootste deel van de diversiteit aan planten en dieren op het vasteland gebonden aan, en te vinden in, het bos. Verder zijn bossen van groot belang voor de kwaliteit van de leefomgeving, als onderdeel van stedelijk groen, als landschappelijk schoon en als culturele of spirituele omgeving. Bossen beschermen de aarde tegen erosie en hebben een bufferend en regulerend effect op de waterhuishouding en het klimaat. Op wereldschaal is ongeveer twee derde van alle koolstof

in de terrestrische biosfeer opgeslagen in bosesystemen. Dit maakt het bos tot een van de belangrijkste onderdelen van de mondiale koolstofbalans.

Door de sterk groeiende bevolking staat het bos op vele plaatsen in de wereld onder druk en wordt een verantwoord beheer van bossen van steeds groter belang. Dit beheer omvat de bescherming van waardevolle bossen met unieke flora en fauna, maar richt zich ook op het leveren van producten en diensten aan de maatschappij. Hout is een buitengewoon belangrijke, hernieuwbare grondstof met tal van toepassingen, van brandhout (nog steeds goed voor ongeveer 50% van het wereldhoutverbruik) tot papier, constructiemateriaal en hoogwaardige technologische en artistieke toepassingen. Deze gebruiksfunctie moet ook voor de langere termijn gewaarborgd blijven, waardoor duurzaam gebruik van deze natuurlijke hulpbron van groot belang is.

Nederland en Vlaanderen zijn arm aan bos en meer dan 90% van het door de samenleving gebruikte hout moet worden geïmporteerd. Dit betekent dat de rol van het bos voor de levering van grondstoffen van relatief klein belang is, en de houtproductie wordt in onze dichtbevolkte regio de laatste decennia dan ook meer en meer als ondergeschikt gezien aan waarden voor natuurbehoud, recreatie, milieu en landschap. Door dergelijke verschuivingen in de eisen en wensen met betrekking tot het bos is ook de complexiteit in de beheervraagstukken rond het bos toegenomen. Bovendien kunnen bosbeheerders tegenwoordig, als gevolg van de toegenomen mondigheid van de burgers, niet meer zomaar hun eigen gang gaan, maar moeten zij steeds meer verantwoording afleggen aan de maatschappij. De sterke betrokkenheid van de gebruikers leidt ertoe dat beheerders hun handelen duidelijk moeten onderbouwen en uitleggen, om beheeringrepen te rechtvaardigen en een draagvlak te creëren voor beheerbeslissingen. Dit betekent dat er steeds meer eisen gesteld worden aan de professionaliteit van de beheerder.

1.1.2 Waarom een boek over boscologie en bosbeheer?

De bossen in Nederland en Vlaanderen hebben vrijwel altijd een multifunctioneel karakter. Zelfs wanneer er sprake is van een belangrijk hoofddoel (bijvoorbeeld houtproductie of natuurbehoud), dan nog blijven andere functies zoals recreatie of waterwinning een rol spelen bij beslissingen over het te voeren beheer. Er zal bij het beheer van bos dus moeten worden gestreefd naar een optimale combinatie van functies die voldoet aan de vraag vanuit de maatschappij op dit moment, waarbij de productiviteit van het bos en de diversiteit zo goed mogelijk gehandhaafd blijven en het bos tevens wordt voorbereid op de toekomstige maatschappelijke vraag naar producten en diensten.

De levensduur van bomen omvat vele tientallen tot honderden jaren, en een volledige bosontwikkeling kan zich uitstrekken over vele eeuwen. Over deze tijdsperiode zijn de groeiomstandigheden vaak niet constant, bijvoorbeeld als gevolg van bodemvormende processen en klimaatverandering. Bos wordt beheerd vanwege zijn maatschappelijke functies, in de breedste zin van het woord. Juist vanwege de heel lange tijdsperiode waarover ontwikkelingen in het bos plaatsvinden, vereist het beheer een doordachte en gefundeerde aanpak. De planning wordt verder gecompliceerd wanneer we ons realiseren hoe snel ook de doelstellingen van het beheer veranderen.

Veel beheerlijnen zijn gebaseerd op waardevolle ervaringen uit het verleden, maar deze dienen opnieuw bekeken te worden in het kader van de huidige ecologische veranderingen en in het licht van de altijd veranderende functievervulling. Het volstaat daarom niet meer om beheerlijnen op te stellen die gefundeerd zijn in het verkrijgen van een zo hoog mogelijke productie. Niet alleen zijn nu ook andere doelstellin-

gen van belang, maar ook door veranderingen in de groeiomstandigheden leiden in het verleden behaalde resultaten van beheerexperimenten niet noodzakelijk tot oplossingen voor de huidige beheerproblemen. Het is daarom van belang om bij het beheer van bos in de eerste plaats uit te gaan van kennis over het functioneren van het boscosysteem, zoals vervat in het wetenschapsveld van de boscologie.

Boscologie is ecologie toegespitst op bossen. Het is het wetenschappelijke vakgebied dat de relaties bestudeert tussen organismen onderling, en tussen organismen en hun omgeving. In de boscologie is die omgeving direct gerelateerd aan bos met de daarbij horende groeiplaats. De boscologie probeert inzicht te verkrijgen in hoe de structuur en samenstelling van het bos, en de relaties tussen de afzonderlijke componenten in dat bos, van invloed zijn op de ontwikkeling van populaties en individuen. Daarmee kan zij een bijdrage leveren aan het ontwikkelen van strategieën voor het duurzaam beheren van bossen als natuurlijke hulpbron. Bosbeheer kan daarom bij uitstek worden gezien als toegepaste boscologie.

Dit boek beoogt een overzicht te geven van het bosbeheer en zijn ecologische grondslag in Vlaanderen en Nederland. De bossen van de Lage Landen aan de Noordzee verschillen in veel opzichten van bossen in de daaraan grenzende gebieden, zowel inzake boomsoortensamenstelling, geschiedenis van menselijk gebruik als huidig beheer. Na de leerboeken van Houtzagers (1954, 1956) en Van Miegroet (1976) en het naslagwerk van Schütz en Van Tol (1981) zijn er in het Nederlandse taalgebied sindsdien geen overzichtswerken meer verschenen op het gebied van het bosbeheer.

Dit boek is bedoeld als leerboek voor het hoger onderwijs en als naslagwerk op het gebied van bosbeheer en boscologie, en geeft de stand van de wetenschap en de beroepspraktijk van het bosbeheer weer op basis van ecologische inzichten in de groei en ontwikkeling van bomen en bossen. Dit boek geeft geen kant-en-klare oplossingen voor de huidige vraagstukken in het bosbeheer, maar beoogt een kader te geven waarbinnen ervaringen uit het verleden een nieuwe betekenis kunnen krijgen. Het boek wil behulpzaam zijn bij het zoeken naar oplossingen die rekening houden met lokale groeiplaatsdynamiek, maatschappelijke functievervulling en duurzaam gebruik op lange termijn. De beschrijving van het bosbeheer wordt daarbij voornamelijk beperkt tot de beheersystemen en -technieken, waarbij de maatschappelijke ontwikkelingen als kaders gezien worden, maar niet uitvoerig geanalyseerd aan bod zullen komen. De bosbeheerder is uiteindelijk de centrale persoon die met kunst en kunde het beheer ter plaatse vormgeeft, rekening houdend met al deze genoemde facetten.

In deze inleiding tot het boek worden eerst het bos en het bosbeheer als begrippen gedefinieerd. vervolgens wordt een beknopt overzicht gegeven van de geschiedenis en de actuele toestand van het bosareaal en het bosbeheer in Nederland en Vlaanderen. Tot slot wordt iets uitgebreider ingegaan op het doel en de opzet van dit boek.

1.2 Definities van bos en bosbeheer

1.2.1 Bos

Wat is een bos? Het lijkt een evidentie, maar het blijkt lastig om het begrip 'bos' eenduidig te definiëren. In het verleden werden vaak utilitaire definities aan 'bos' gegeven die uitgingen van de functie(s) voor de mens, zoals Houtzagers (1954), die een bos definieerde als "een houtopstand dienende voor het kweken van het artikel hout". Ook de huidige FAO-definitie is nog steeds gebaseerd op het landgebruik. Menselijke functies, hoe belangrijk ook, maken echter geen essentieel deel uit van het bos.

De vroegste ecologische definities beschouwen het bos als een levensgemeenschap, zoals die van Morosov (1922):

"Bos is een gemeenschap van houtige gewassen gekarakteriseerd door bestendigheid, wederzijdse beïnvloeding en inwerking op de omgeving."

Daarbij vormt een eigen microklimaat een wezenskenmerk van het bos. Door de grotere hoogte van de bomen en de gelaagdheid van hun bladerdek creëren bossen een sterk gebufferd microklimaat (zie 9.7), dat bijzondere, meer getemperde levensomstandigheden voor allerlei organismen biedt.

Verder worden in veel definities ook voorwaarden gesteld aan minimale oppervlakte, hoogte en dichtheid van de vegetatie (Verchot et al. 2007). Een microklimaat wordt immers pas gevormd bij een voldoende oppervlakte, dikte en dichtheid van het vegetatiedek. Verder zijn deze minimale waarden van belang wegens allerlei praktische en juridische toepassingen (bosinventaris, monitoring van bosuitbreiding of ontbosing). Een minimumoppervlakte kan bijvoorbeeld gerelateerd worden aan het detectiebereik van een satelliet. Zo is het discutabel of het Wittekinderbos op de middenberm van de autoweg E19 tussen Brussel en Antwerpen met een lengte van 40 km en een breedte van slechts 15 m als het langste en smalste bos ter wereld kan worden beschouwd.

Volgens de Marrakesh-akkoorden van het Kyoto-protocol heeft een bos een minimale grondoppervlakte van 0.05-1.0 hectare met een gemiddelde kroonbedekking van 10-30% en een minimale boomhoogte bij volwassenheid van 2-5 m (UNFCCC 2002). Dit laat nog heel wat speling, die tot zeer uiteenlopende bosoppervlakten kan leiden. Nederland vulde zijn bosdefinitie voor broeikasgasmonitoring (Ministerie van VROM 2008) in als een landoppervlakte van meer dan 0.5 hectare groot en minimaal 30 m breed, bedekt met houtige vegetatie en een kroonbedekking van meer dan 20%. Opstanden met jonge bomen van minder dan 5 m hoog en met minder dan 20% kroonbedekking, evenals wegen van minder dan 6 m breed, beho-

ren volgens deze definitie ook tot het bos. En ondanks het feit dat er nog geen bomen aanwezig zijn, vallen recente kapvlaktes dus ook onder 'bos'.

Juridische definities geven, naast een geordende opsomming van ondubbelzinnige fysische en morfologische kenmerken eigen aan het object 'bos', een lijst van twijfelgevallen die al of niet als bos beschouwd moeten worden. De Bosdefinitie voor Vlaanderen (art. 3 van het Vlaamse Bosdecreet van 1990, gewijzigd in het Decreet van 19 mei 2006) begint bijvoorbeeld als volgt:

"grondoppervlakten waarvan de bomen en de houtachtige struikvegetaties het belangrijkste bestanddeel uitmaken, waartoe een eigen fauna en flora behoren en die één of meer functies vervullen."

Daarna volgen de twijfelgevallen die als bos beschouwd moeten worden:

"de kaalvlakten, voorheen met bos bezet, die tot het bos blijven behoren; niet-beboste oppervlakten die nodig zijn voor het behoud van het bos, zoals de boswegen, de brandwegen, de aanpalende of binnen het bos gelegen stapelplaatsen, dienstterreinen en ambtswoningen..., etc."

De besproken definities suggereren een segregatie tussen bos en ander landgebruik. Dit is ook in overeenstemming met de historisch gegroeide realiteit van het West-Europese landschap, waarbij enerzijds via allerlei wettelijke regelingen allerlei bosdegraderende activiteiten (akkerbouw, beweiding) uit het bos werden geweerd, en anderzijds in het landbouwareaal de aanwezigheid van bomen sterk wordt gecontroleerd. Deze afbakening tussen bos en geen bos is er zeker niet altijd geweest en is ook niet natuurlijk. Vooral in termen van biodiversiteit mag bos niet los worden gezien van de omringende vegetatietypen zoals graslanden, heidevelden, enzovoort. In het huidige bos- en natuurbeheer worden daarom veel initiatieven genomen om scherpe overgangen tussen bos en open landschap uit te vlakken via het creëren van open plekken en bosranden met mantel- en zoomvegetaties.

Al met al kan hier worden besloten met een pragmatische omschrijving van het bos als een ecosysteem, gedomineerd door houtachtigen, met een minimumoppervlakte en een minimumdichtheid en hoogte van de vegetatie.

1.2.2 Bosbeheer

Bosbeheer is het geheel van menselijke activiteiten die de structuur, samenstelling en dynamiek van het bos-ecosysteem sturen teneinde de doelstellingen van de eigenaar en/of beheerder te realiseren. Duurzaam bosbeheer richt zich daarbij op een optimale en bestendige levering van goederen en diensten aan de samen-

leving, nu en in de toekomst. Dit zal verder worden uitgewerkt in de hoofdstukken 23 en 48.

Het gekozen beheer is afhankelijk van de gewenste productie en/of dienstverlening en wordt bepaald door de heersende sociaaleconomische context en de heersende biotische en abiotische omstandigheden. Groot-schalige, achterliggende factoren die meespelen in het gevoerde beheer, zijn onder meer de bevolkingsdruk, de economische, politieke en culturele context en het technologieniveau. Lokale, direct beïnvloedende factoren zijn de groeiplaatseigenschappen, de lokale marktstructuur, de vigerende wetgeving en – niet te onderschatten – de huidige en historische opvattingen en gebruiken over beheer.

Vaak wordt de term ‘bosbeheer’ als synoniem gebruikt voor bosbouw. In dit boek gebruiken we consistent het woord ‘bosbeheer’, omdat het woord ‘bosbouw’ de laatste jaren wat in onbruik is geraakt. Dit komt omdat het, naar analogie van landbouw, vooral associaties oproept met betrekking tot de productiefunctie van het bosbeheer, terwijl het woord ‘bosbeheer’ toch meer het multifunctionele aspect van bossen benadrukt. Niettemin heeft de bosbouw al eeuwen een eigen paradigma ontwikkeld dat zowel ecologisch, beheertechnisch als economisch een heel eigen karakter heeft en in deze aspecten afwijkt van de gangbare landbouw.

Beheertechnisch onderscheidt bosbouw (bosbeheer) zich van landbouw omdat door de langlevendheid van bomen de beheerder steeds moet plannen op lange termijn en inzicht moet hebben in de voorgeschiedenis van de huidige toestand, alsook in de te verwachten trends in groei, vitaliteit, enzovoort. Economisch gezien zorgt de langlevendheid van het bos voor een situatie waarbij het kapitaal van een bos niet enkel in de grondwaarde maar ook in de waarde van het groeiende bos zit. Deze opstandwaarde is vaak hoger dan de grondwaarde. Hout groeit dus aan zoals samengestelde interest op een bankrekening. Méér oogsten dan de rente betekent meteen het interen op het kapitaal. Duurzame oogst impliceert daarom dat de gemiddelde houtvoorraad van een bosgebied van een voldoende grootte op een min of meer constant peil wordt gehouden door het jaarlijks toelaatbare oogstvolume niet te overschrijden.

Bosbeheer (of bosbouw) heeft in het Nederlands meerdere betekenissen, terwijl daar in andere talen verschillende woorden voor bestaan (zie hoofdstuk 23). In zijn ruime betekenis is het de discipline die werkelijk alle aspecten van het beheer van bossen omvat, met inbegrip van alle deeldisciplines zoals bosbescherming, houtteelt, houtmeetkunde en beheerplanning. In dit boek wordt het bosbeheer echter vooral besproken in het licht van de bosteelt, dat kan worden omschreven als de wetenschappelijke discipline die de ecologische en technische basis legt voor het succesvol sturen van groei en ontwikkeling van bossen ter verwezenlijking van de maatschappelijke doelen. De planning, inclusief de economische en bedrijfskundige aspecten, zullen hier verder niet aan de orde komen.

1.3 Bos in Vlaanderen en Nederland: geschiedenis en actuele situatie

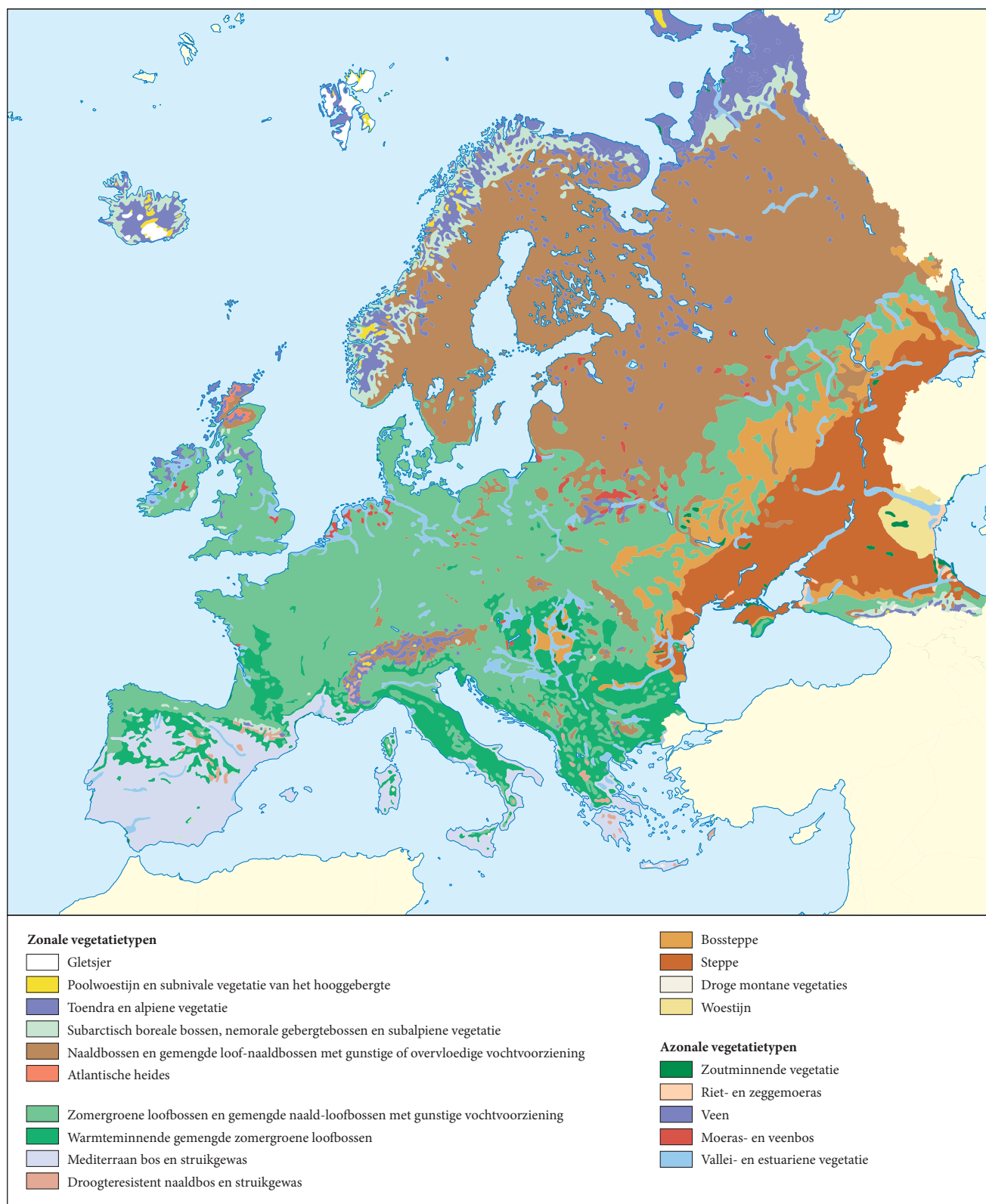
1.3.1 Situering van het Vlaamse en Nederlandse bos in Europa

Vlaanderen en Nederland maken onderdeel uit van het Atlantische deel van het Noordwest-Europese laagland. Het klimaat is gematigd maritiem (Köppen 1931) en de Potentieel Natuurlijke Vegetatie (PNV) – dit is de vegetatie die zich zal ontwikkelen in afwezigheid van (vaak door de mens veroorzaakte) verstoringen – wordt gevormd door bos. Ook in de rest van Europa bestaat de PNV voornamelijk uit min of meer gesloten bos, uitgezonderd in regio's waar het te koud (polaire steppes, alpiene vegetaties en toendra's) of te droog is (zoals in steppes en woestijnen; fig. 1-1). Op bepaalde plaatsen komt, ondanks een gunstig klimaat, geen bos voor omdat de lokale bodemomstandigheden er geen boomgroei toelaten, zoals onder te natte of zoute omstandigheden. In dat geval spreekt men van azonale vegetatietypen. Volgens Bohn et al. (2000) valt het meeste bos in Vlaanderen en Nederland onder de formatie ‘Zomergroene loofbossen en gemengde naaldfloofbossen met gunstige vochtvoorziening’. Deze formatie strekt zich uit langs de Atlantische kust, van Noordwest-Spanje naar Denemarken, en via Noordwest- en Midden-Europa tot aan de Oeral in Rusland. Op basis van verschillen in bodemkenmerken worden binnen deze formaties dan nog subformaties en -groepen afgebakend. In de hoofdstukken 15 tot 22 worden de in Nederland en Vlaanderen voorkomende bostypen uitgebreid besproken.

Ongeveer 1 miljard ha (47%) van de pan-Europese landoppervlakte, het gehele gebied ten westen van de Oeral, is bedekt met bos (MCPFE 2003). De dichtst beboste gebieden bevinden zich onder meer in Noord-Europa (Europees Rusland, Scandinavië) en berggebieden als de Balkan, de Karpaten en de Alpen (fig. 1-2). Het bos in de 27 landen die behoren tot de Europese Unie, beslaat 166 miljoen ha (37%) van de landoppervlakte. Het bosareaal in Vlaanderen en Nederland omvat hiervan slechts 0.3%. Ook de bosindex, oftewel het percentage land dat bedekt is met bos, is met 10% veel lager dan het Europese gemiddelde, waardoor de Lage Landen een van de bosarmste regio's in Europa vormen (fig. 1-2).

1.3.2 Enkele cijfers over het bos in Vlaanderen en Nederland

Het bos in Vlaanderen en Nederland bedekt respectievelijk ongeveer 145,000 ha en 360,000 ha (fig. 1-3). In beide regio's komt veruit het meeste bos voor op de armere zandgronden van de Antwerpse en Limburgse Kempen (VL), Noord-Brabant, de Veluwe, Overijssel



Figuur 1-1. Kaart met de potentieel natuurlijke vegetaties in Europa. Naar Bohn et al. (2000).

en Drenthe (NL; fig. 1-3). Dat is echter niet altijd zo geweest (zie 1.3.3). Het beperkte bosareaal is in beide regio's bovendien sterk versnipperd. In Vlaanderen en Nederland is ongeveer 85% van de individuele bos-terreinen kleiner dan 5 ha (Dirkse et al. 2001; Hermey & Vandekerckhove 2004). Naast een versnippering in

de ruimte is ook het bouseigendom erg versnipperd. Zeventig procent van het Vlaamse bos is in privé-bezit, waarbij de gemiddelde oppervlakte per eigen-dom niet meer dan 1 ha bedraagt. Dat betekent dus dat er naar schatting 100,000 privéboseigenaars zijn in Vlaanderen. In Nederland bezitten privé-eigenaars



Figuur 1-2. De verspreiding van bos in Europa (Schuck et al. 2002). De schaalverdeling geeft het bedekkingspercentage van bos aan.

(incl. natuurverenigingen) ongeveer 48% van het bos. Eigendommen kleiner dan 5 ha omvatten in Nederland 13% van het bosareaal.

Er zijn enkele opvallende verschillen in de kenmerken van het bos tussen Vlaanderen en Nederland

(tabel 1-1). De gemiddelde voorraad aan het begin van de 21ste eeuw is in Vlaanderen hoger dan in Nederland (215 vs. 198 m³ ha⁻¹) en in Vlaanderen is het volumeaandeel loofbomen groter dan in Nederland (54 vs. 46%). In Vlaanderen is de populier de belangrijkste loofboomsoort, terwijl eik de belangrijkste loofboomsoort

Tabel 1-1. Staande houtvoorraad (x 1000 m³) per boomsoort in Vlaanderen en Nederland aan het begin van de 21ste eeuw. De cijfers voor Vlaanderen en Nederland zijn representatief voor respectievelijk een bosoppervlakte van 146,381 ha en 296,300 ha en betreffen de levende bomen. Bron: Afdeling Bos & Groen (2001); Dirkse et al. (2007).

Boomsoort	Vlaanderen		Nederland	
	1000 m ³	%	1000 m ³	%
Inlandse eik	3605	11	10494	18
Amerikaanse eik	1492	5	2380	4
Beuk	2447	8	3186	5
Populier	5106	16	3529	6
Andere loofboomsoorten (o.a. es, esdoorn, zwarte els, berk, wilg)	4519	14	7456	13
Grove den	8582	27	15928	27
Corsicaanse den*	3934	12	3408	6
Lariks	766	2	3459	6
Douglas	363	1	5015	9
Andere naaldboomsoorten (o.a. fijnspar, sitkaspar, reuzenzilverspar)	770	2	3865	7
Totaal	31584		58720	
Gemiddeld (m³ha⁻¹)	215		198	

* In Nederland worden de cijfers van Corsicaanse den gegroepeerd onder de categorie 'andere dennen'. Het getal omvat dus ook de volumes van alle andere voorkomende dennensoorten (met name Oostenrijkse den, weymouthden en zeeden).



Figuur 1-3. Voorkomen van het bos in Vlaanderen en Nederland.

in Nederland is. Daarentegen komt in Nederland veel meer douglas voor dan in Vlaanderen.

Er is een grote variatie in bossamenstelling binnen Nederland en Vlaanderen. Een meerderheid van de bossen is nog ongemengd. Er wordt in de bosinventaris gesproken over menging wanneer er twee of meer boomsoorten aanwezig zijn, waarvan de meest voorkomende niet meer dan 80% van het grondvlak (zie hoofdstuk 4 voor definitie) inneemt. In Nederland bestaat het bos (uitgezonderd kapvlaktes en jong bos) voor 21% uit ongemengd loofbos, voor 32% uit ongemengd naaldbos en voor 43% uit gemengd bos (Dirkse et al. 2007). In Vlaanderen liggen deze percentages op respectievelijk 50, 36 en 11% (Afdeling Bos & Groen 2001).

In Vlaanderen wordt naar schatting jaarlijks 300,000 m³ hout geogst, wat overeenkomt met 26% van de jaarlijkse volumeaanwas (geschat wordt dat de volumeaanwas gemiddeld 7.8 m³ ha⁻¹ jr⁻¹ bedraagt). In Nederland werd aan het begin van de 21ste eeuw ongeveer 1 miljoen m³ hout per jaar geogst, wat gelijk is aan ongeveer 60% van de aanwas. De staande voorraad per ha, die zeker in Vlaanderen hoog is in vergelijking met de buurlanden, neemt dus zowel in Nederland als in Vlaanderen nog steeds toe. De grote bevolkingsdichtheid in Vlaanderen en Nederland, in combinatie met de relatief beperkte oogstvolumes, zorgt ervoor dat de zelfvoorzieningsgraad voor hout minder dan 10% is in beide regio's. De overgrote meerderheid van het in Vlaanderen en Nederland verbruikte hout moet dus worden geïmporteerd.

Een typisch kenmerk van het Vlaamse en Nederlandse bos is de hoge recreatiedruk. Tussen de helft en drie kwart van de Vlamingen en Nederlanders (10-15 miljoen personen) maakt minstens eenmaal per jaar een uitstapje naar bos of natuur (CBS 2005; Ministerie van de Vlaamse Gemeenschap 2005). Het is voor het beheer dus een uitdaging te zoeken naar een evenwicht tussen een voldoende graad van toegankelijkheid van bosgebieden en een aanvaardbare invloed op het bosecosysteem.

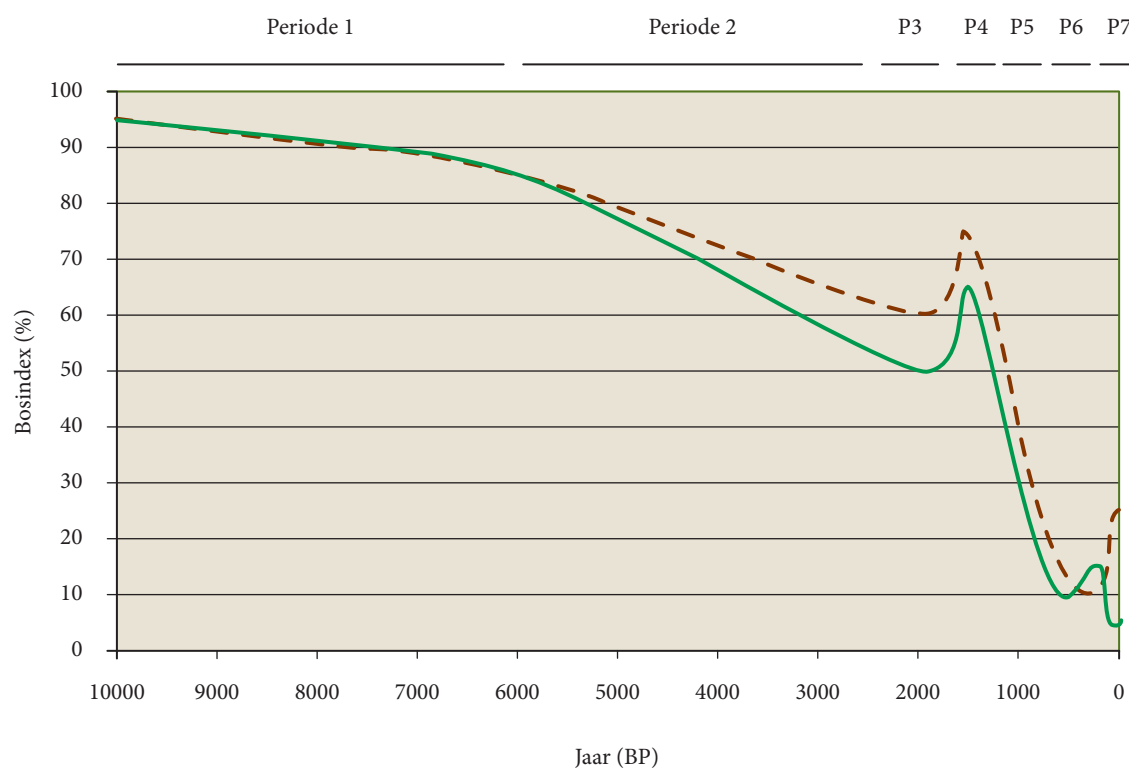
De natuurlijksheidsgraad van het bos in Vlaanderen en Nederland is vrij laag. Deze wordt bepaald door de verhouding tussen de mate van menselijke beïnvloeding en wat zich aan planten en dieren heeft ontwikkeld zonder directe tussenkomst van de mens (Hermy & Vandekerckhove 2004). Zeker wat de boomlaag betreft, valt het merendeel in de categorie van de kunstmatige bossen, omdat de meeste bomen zijn aangeplant en de samenstelling van de boomlaag sterk beïnvloed wordt via beheeringrepen. De natuurlijksheid van de struik- en kruidlaag is daarentegen wel vrij groot. Ondanks de relatief lage natuurlijksheid kunnen bossen in Vlaanderen en Nederland toch als 'hotspots' voor biodiversiteit beschouwd worden en is hun belang voor het natuurbehoud erg groot. In Vlaanderen is ongeveer 80,000 ha bos (55% van het bosareaal) aangeduid als 'Europees Habitat- of Vogelrichtlijngebied'. In Nederland ligt naar schatting 107,000 ha bos binnen deze gebieden. Dat is 34% van het totale bosareaal (Dirkse et al. 2007).

1.3.3 Het bos in Vlaanderen en Nederland in historisch perspectief

De bosgeschiedenis in Vlaanderen en Nederland kan opgedeeld worden in verschillende periodes die van elkaar onderscheiden worden door wijzigingen in de bosoppervlakte en/of het beheer (fig. 1-4).

De *eerste periode* start na de laatste ijstijden (circa 10,000 BP) en eindigt omstreeks de nieuwe steentijd (~6000 BP). De impact van de mens was toen relatief beperkt en er zijn sterke aanwijzingen dat het landschap in deze periode nog voornamelijk uit bos bestond (maar zie Vera 1997 voor een afwijkende opvatting). Dit beeld verandert in de *tweede periode*, die aanvangt in de nieuwe steentijd, wanneer de mens zich permanent gaat vestigen en aan landbouw begint te doen. Het bosareaal wordt vanaf dan geleidelijk aan teruggedrongen ten voordele van akker- en graasland. Van een echt bosbeheer was nog geen sprake, hoewel er aanwijzingen zijn dat bossen al als hakhout gebruikt werden tijdens de late steentijd (5800 BP; Coles & Coles 1986).

Een eerste minimum in het bosareaal werd bereikt tijdens de Romeinse periode (ongeveer 50 voor Chr. tot 400 na Chr.; i.e. de *derde periode*). Hoewel er voor Vlaanderen en Nederland geen exacte cijfers over bestaan, zal het bos, zeker in de meer vruchtbare streken, tijdens deze periode sterk zijn teruggedrongen (zie bijvoorbeeld Vanwalleghem 2004). Voor het laagland in Engeland wordt aangenomen dat tijdens de Romeinse periode minder dan 50% van het land bedekt was met bos (Rackham 2003). De oudste geschreven



Figuur 1-4. Veronderstelde veranderingen in het bosareaal in Vlaanderen sinds de laatste ijstijd, met aanduiding van de zeven in de tekst besproken periodes. De volle lijn geeft de veranderingen weer op de rijkere gronden, terwijl de stippelijijn deze voor de arme zandgronden weergeeft. Er dient opgemerkt te worden dat de onzekerheid bij de cijfers van de periodes 1 tot 5 groot is.

bronnen over bos in Nederland en Vlaanderen vermelden het reusachtige Carbonaria Silva of Kolenwoud (zie Goblet d'Alviella 1927), dat geheel centraal België bedekt zou hebben en waarvan het Meerdaalwoud, het Zoniënwoud, het Hallerbos en het Raspaillebos nog restanten zouden zijn. Onderzoek van Vanwalleghem (2004) heeft echter aangetoond dat delen van het Meerdaalwoud tijdens de Romeinse periode waarschijnlijk in landbouwgebruik waren en het Kolenwoud dus niet één groot, aaneengesloten massief was. Dit is een goed voorbeeld van het feit dat veel van onze oude bossen niet in een ononderbroken lijn terug te voeren zijn op het oorspronkelijke bos (zie fig. 43-1). Van het bosbeheer tijdens de Romeinse periode is weinig bekend, maar ook hier zijn er aanwijzingen dat delen van bossen als hakhout beheerd werden (Visser 2008).

De vierde periode start na de val van het Romeinse rijk in het jaar 402 en omvat de donkere middeleeuwen. Door de gedeeltelijke ontvolking van het platteland vindt tijdens deze periode spontane bosuitbreiding plaats. Vanaf het jaar 800 wordt deze trend opnieuw gekeerd door een sterke bevolkingstoename en een middeleeuwse maatschappij die zich stilaan beter begint te organiseren (vijfde periode). Vanaf de 10de eeuw wordt deze trend nog versneld door de oprichting van abdijen en de opkomst van de steden. Zeker in de dichtbevolkte regio's, zoals het toenmalige graafschap Vlaanderen, leidde deze ontginningsgolf tot een nieuw minimum in het bosareaal. Tack et al. (1993) schatten dat het percentage bosoppervlak er in de 13de eeuw nog slechts 9% was. Deze verregaande bosdegradatie gaf aanleiding tot een dreigend houttekort, waardoor dringend maatregelen getroffen moesten worden om de aanvoer van deze grondstof veilig te stellen. Uit die tijd dateren dan ook de eerste historisch gedocumenteerde bosaanplantingen zoals rond de abdij van Enname (Tack et al. 1993). Dit luidde een nieuwe, zesde periode in waarin de verschillende gebruiksrechten (bosbegrazing, sprokkelen van hout, loofvoeding, varkensdrift op de mast van eikels en beukenootjes, enzovoort) strikter gereguleerd werden met het oog op bosbehoud, en waarin ook de teelttechnieken verder geoptimaliseerd werden.

Hakhout en middelhout waren in deze zesde periode veruit de meest voorkomende bedrijfspvormen, en Tack et al. (1993) toonden aan dat deze bossen in het graafschap Vlaanderen zeer intensief en met grote kennis van zaken beheerd werden. Maatregelen zoals aanplanten en inboeten, uitgraven van stobben, draineren, kuisen, snoeien, dunnen, diepgronden en bemesten werden veelvuldig toegepast. Deze kennis en kunde werden door Tack et al. (1993) als het 'Vlaamse Bosmeesterschap' bestempeld en dankzij dit bosmeesterschap, samen met de terugdringing van de gebruiksrechten, de uitbreiding van het bosareaal en de maximale bezetting van het cultuurlandschap met hakhout en bomen, slaagde men erin om in het dichtbevolkte graafschap de stijgende houtvraag afdoende te beantwoorden. Ook in Nederland zijn aanwijzingen gevonden dat het bosbeheer plaatselijk met veel kennis en kunde werd uitgevoerd, al stammen historische bewijzen hiervan pas van na de middeleeuwen (o.a. Bouwer 2003, 2008; Schaars 1974; Buis 1985).

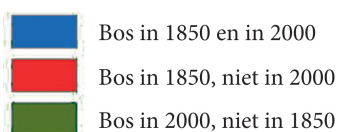
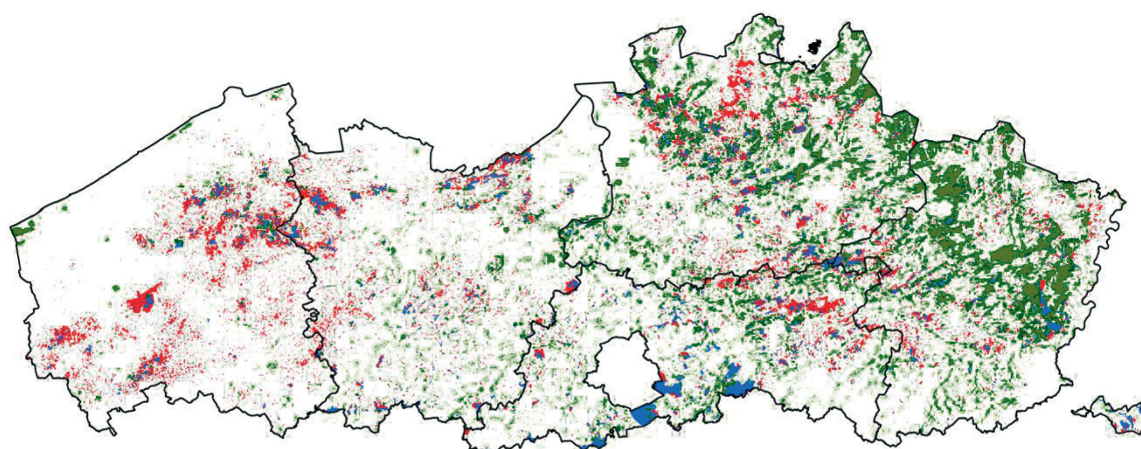
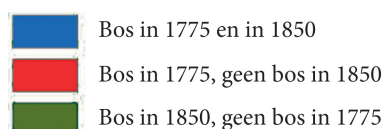
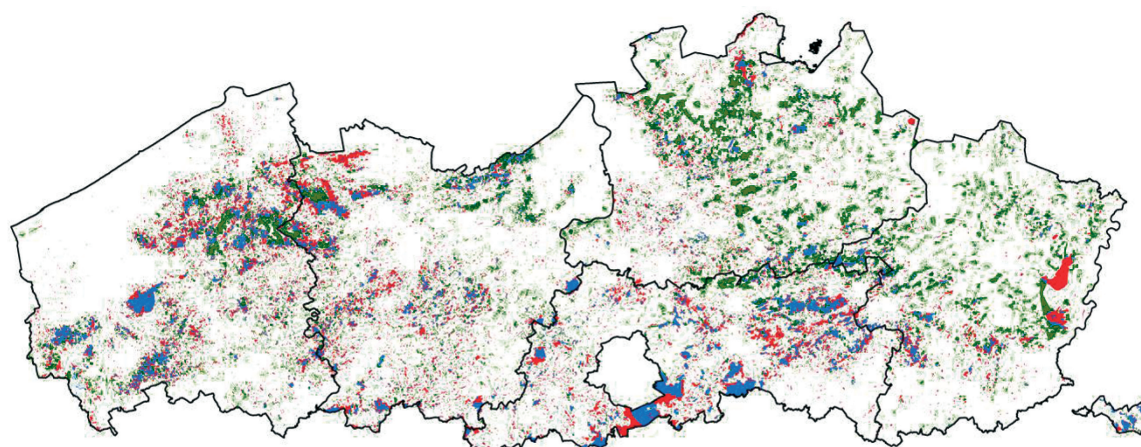
Een interessante wetenswaardigheid is dat hout dat moest dienen voor zeer hoogwaardige toepassingen, toch nog geïmporteerd moest worden. Haneca (2005) toonde bijvoorbeeld aan dat voor schilderijpanelen eikenhout uit de Baltische staten werd geïmporteerd. In Nederland is de rijkdom uit de Gouden Eeuw vooral vergaard door handel met het Oostzeegebied, waarbij de import en doorvoer van hout een belangrijke rol vervulden.

Er bestaan echter belangrijke regionale verschillen in bosoppervlak en bosgebruik. In de zandige delen van Vlaanderen en Nederland, waar de bevolkingsdichtheid veel lager was en er ook alternatieve brandstofbronnen aanwezig waren zoals veen (Leenders 1989; Verboven et al. 2004), was het bosbeheer tussen de 13de en 18de eeuw nog veel minder goed georganiseerd en vond een zekere bosuitbreiding pas plaats vanaf de 18de eeuw. In Nederland was het overgrote deel van de bossen verdwenen aan het eind van de middeleeuwen. De lagere delen van het land waren vrijwel geheel in agrarisch gebruik, terwijl op de hogere zandgronden verreweg het meest bos plaats had gemaakt voor heidevelden. Veel van de resterende bossen waren in gemeenschappelijk bezit van boerengemeenschappen (maalschappen of marken), en evenals in Vlaanderen was strikte regelgeving nodig om het bos tegen degradatie te beschermen (Sloet 1911). De adel heeft een grote invloed gehad op de bescherming van bossen en heeft zelf nieuwe bossen laten aanplanten ten behoeve van de jacht (Buis 1985).

Vanaf de 19de eeuw (de laatste, zevende periode) zijn er grote veranderingen opgetreden in zowel het bosareaal, de samenstelling als het beheer van de bossen. Aan de basis daarvan ligt een aantal belangrijke socio-economische en technologische veranderingen, zoals de opkomst van de moderne landbouwtechnieken, de gedeeltelijke vervanging van hout als brandstof door steenkool en olie, de toenemende globalisering en concurrentie met ingevoerde land- en bosbouwproducten en de verdere ontwikkeling van de bosbouw als wetenschap (zie 1.4). In Nederland is het bosareaal sinds het begin van de 19de eeuw zeer sterk toegenomen, voornamelijk door bebossing van voormalige heides en stuifzanden. Deze bebossingen werden voornamelijk uitgevoerd met dennen, die als stuthout moesten dienen voor de opkomende mijnindustrie. Vooral in de tweede helft van de 19de eeuw is ook veel landbouwgrond bebost ten behoeve van de hakhoutcultuur (Buis 1985).

Ook in Vlaanderen werden de heides in de 19de en 20ste eeuw grootschalig bebost met grove den, maar in tegenstelling tot Nederland gingen deze bebossingen niet gepaard met een netto-bosuitbreiding omdat in dezelfde periode vooral bos gelegen op de rijkere gronden op grote schaal ontgonnen werd tot landbouwgrond (fig. 1-5). Door deze parallelle processen van bosuitbreiding en -ontginning is het bos in Vlaanderen de laatste twee eeuwen als het ware gemigreerd van west naar oost en van relatief rijke naar arme bodems.

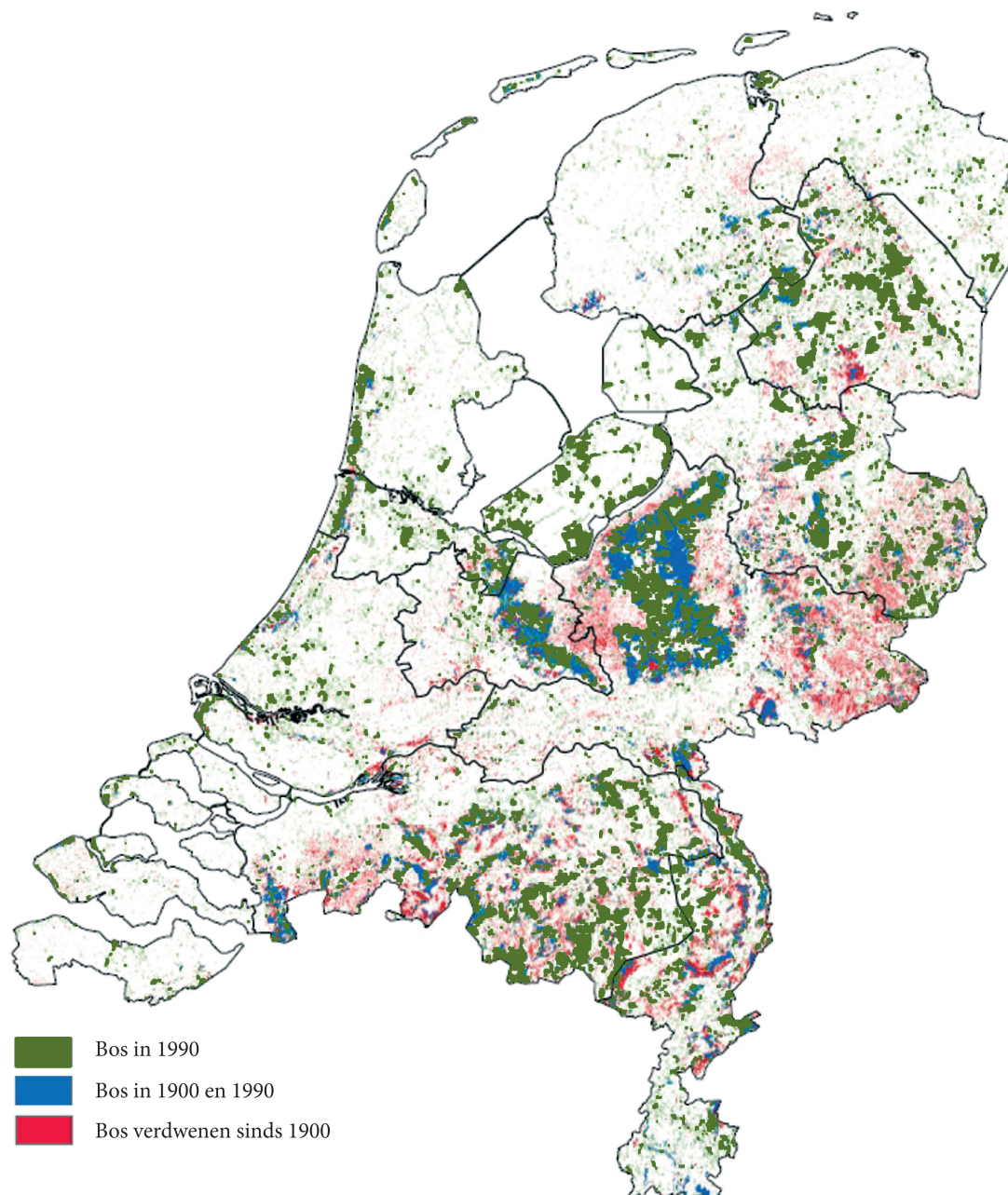
De opeenvolgende periodes van bosontginning en -uitbreiding hebben ertoe geleid dat slechts een kleine fractie van het actuele bosareaal in Vlaanderen



en Nederland als oud bos, i.e. bos dat al gedurende minstens 150 à 200 jaar onafgebroken aanwezig is op een bepaalde plaats, bestempeld kan worden. De Keersmaecker et al. (2001) becijferden dat in Vlaanderen actueel slechts 23,000 ha (circa 15% van het bos-areaal) uit oud bos bestaat. In Nederland is nog slechts circa 340 ha bos aanwezig waarvan vaststaat dat dit ook vóór 1800 al bos was. Ongeveer 41,000 ha van het huidige bos is ontstaan vóór 1900 (Daamen 2008).

Ten slotte dient ook nog vermeld te worden dat de samenstelling en het beheer van de bossen grote wijzigingen hebben ondergaan tijdens de afgelopen eeuw. Hakhout en middelhout waren niet langer de meest aangewezen bedrijfsvormen vanwege een sterke daling van de vraag naar producten uit het hakhout (brandhout, houtskool, eikenschors voor de leerlooierij, enzovoort) en een toenemend gebruik van zwaarder rondhout als stut- en bouw materiaal. Vandaar dat het middelhout en hakhout geleidelijk steeds meer werden omgevormd tot

hooghout. Op dit moment wordt nog slechts een zeer klein deel van het bos in Vlaanderen en Nederland als hakhout of middelhout beheerd (zie hoofdstuk 24). Samenhangend met deze omvorming van hak- en middelhout naar hooghout veranderde ook de boomsoortensamenstelling van het bos. Zoals al eerder aangehaald werd, is het aandeel naaldhout sterk toegenomen door de grootschalige heidebebossingen. Daarnaast werd vanaf het einde van de 19de eeuw meer en meer geëxperimenteerd met uitheemse boomsoorten, zoals douglas, Corsicaanse den en Amerikaanse eik. Vanaf de tweede helft van de 20ste eeuw is het economische belang van de bossen in Vlaanderen en Nederland afgenomen, terwijl de aandacht voor recreatie en natuurbehoud sterk is toegenomen. Dit heeft geleid tot het bos van vandaag, dat in vergelijking met vroeger extensiever beheerd wordt en daardoor meer levende en dode biomassa bevat, donkerder en vaak meer gemengd is (zie 1.3.2).



Figuur 1-5. Veranderingen in de bosverspreiding in Vlaanderen tussen 1775 en 1850, en tussen 1850 en 2000, en de veranderingen in bosverspreiding in Nederland tussen 1900 en 1990. Naar De Keersmaecker et al. (2001) voor Vlaanderen, en Knol et al. (2004) voor Nederland. Cartografie van Luc De Keersmaecker (VL) en Rik Huiskes (NL).

1.4 Bosbouw als wetenschap in historisch perspectief

1.4.1 Inleiding

Bomen zijn langlevende organismen, en bosontwikkeling neemt over het algemeen veel tijd in beslag waardoor bij ontbossing in korte tijd een ontwikkeling van decennia en eeuwen wordt afgebroken. Als gevolg van de langdurige ontwikkelingen is bosbouw een exten-

sieve vorm van landgebruik. Bepaalde ingrepen, zoals het vellen van een opstand om deze te verjongen, hebben op korte termijn natuurlijk een zeer groot effect op de lokale omgeving, maar gedurende de jaren daarna wordt betrekkelijk weinig en met grote tussenpozen ingegrepen. Vanwege de lange periodes die nodig zijn om de verschillende stadia van de bosontwikkeling te doorlopen en het extensieve karakter van de ingrepen, onderscheidt bosbeheer zich duidelijk van andere landgebruiksvormen. Graanvelden en bloemrijke hooilanden worden jaarlijks gemaaid, maar er gaan vele decennia overheen voordat een boom als zaaghout kan worden geoogst, voordat er in een nieuw bos een stabiel microklimaat ontstaat of voordat er een

voldoende aantal dikke dode bomen aanwezig is met de daaraan gekoppelde biodiversiteit.

Gedurende de opeenvolgende periodes van bosbehoud en bosherstel (zie 1.3) is stilaan het bosbouwkundige paradigma van de lange termijn gegroeid. In de praktijk kan dit niet zomaar worden opgevat als lange-termijndenken, omdat gebleken is dat bosbeheerders weinig verschillen van andere beroepsgroepen wat de termijn betreft die zij overzien bij hun handelen (Hoogstra 2008). De relatief trage ontwikkeling in bossen betekent echter wel dat beheerdoelen pas op langere termijn kunnen worden gerealiseerd en de gevolgen van het ingrijpen in de bosontwikkeling zich uitstrekken over vele decennia tot eeuwen.

Tijdens het opgroeien van het bos worden ontwikkelingen in het bos hoofdzakelijk gestuurd door de natuurlijke processen en dynamiek. In plaats van deze vrijwel volledig naar eigen hand te zetten, zoals in de meer intensieve landbouw gebeurt, moet de bosbeheerder werken met de natuurlijke componenten en omstandigheden van het heersende bosecosysteem. Veel meer dan in de landbouw gebeurt, moet de bosbeheerder roeien met de riemen die het ecosysteem biedt. Dit vereist veel meer inzicht in de relaties tussen soorten en hun omgeving, en beheermaatregelen moeten zo veel mogelijk aansluiten op, of gebruik maken van, de natuurlijke processen in het bos. Om de beeldspraak verder door te voeren: bosbeheer moet voor een optimale doelrealisatie meegaan op de stroom van spontane ontwikkelingen in het ecosysteem. Tegen de stroom in roeien leidt vaak tot hoge kosten en instabiele systemen.

Dit alles dwingt het bosbeheer hoe dan ook om een langetermijnvisie te ontwikkelen en beslissingen in boomsoortensamenstelling en bosstructuur sterk te baseren op de ecologische omstandigheden en mogelijkheden. De bosbouw is als wetenschapsveld bijna twee eeuwen oud. In de volgende paragrafen wordt een korte ontwikkelingsgeschiedenis geschetst van het vakgebied en een korte blik geworpen op mogelijke ontwikkelingen in de toekomst.

1.4.2 Ontwikkeling van bosbouw op wetenschappelijke grondslag

Het vigerende bosbouwparadigma kent zijn oorsprong in het West-Europa van de 18de eeuw. Als gevolg van overexploitatie door ongereguleerde kap en overbegrazing verkeerde het toenmalige bos op veel plaatsen in een deplorabele toestand wat de houtvoorziening betreft, terwijl door de toenemende industriële activiteiten en bevolking de behoefte aan hout als grondstof en energiebron steeds groter werd. Dankzij de vooruitgang in de natuurwetenschappen ontwikkelden zich snel concepten en technieken voor bosherstel en rationeel bosbeheer met als voornaamste doelstelling de bodem te beschermen, de ecosystemproductiviteit te herstellen en op termijn economisch waardevolle producten te leveren. Een mijlpaal in deze ontwikkeling was de definitie van hernieuwbaarheid of bestendigheid van

de houtoogst door Von Carlowitz (1713) als het in evenwicht houden van de oogst met de aanwas. Dit concept van 'sustained yield' was een verre voorloper van het door Brundtland (1987) gedefinieerde concept van duurzame ontwikkeling (zie hoofdstuk 47). In Frankrijk bracht Duhamel du Monceau in 1760 de bosbouwkundige kennis van dat ogenblik samen in het encyclopedische *Traité des semis et plantations des arbres et de leur culture*, Hartig deed in 1791 hetzelfde voor het Duitse taalgebied en de Poederlée (1792) deed dit voor België. In Nederland waren de eerste grotere bosbouwkundige werken vooral gebaseerd op buitenlandse publicaties, zoals Knoop (1790) en Joosten (1821), die zich vooral baseerden op het belangrijke werk van Evelyn (1664) uit Engeland (zie Buis 1985). Pas halverwege de 19de eeuw publiceerde Boer (1857) het eerste veelomvattende bosbouwkundige werk voor Nederland.

In het begin van de 19de eeuw entte Heinrich Cotta (1816) op het bestendigheidsprincipe van Von Carlowitz het concept van een normaal bos, gedefinieerd als een bos waarin van elke leeftijdsklasse een even grote oppervlakte bestaat zodat periodiek kan worden geoogst en verjongd met constante houtaflevering tot gevolg (zie hoofdstuk 48).

In 1813 richtte Cotta in Tharandt nabij Dresden de Saksische bosbouwacademie op, waarmee de bosbouw als wetenschap een vaste grond kreeg. Daarna schoten de bosbouwscholen in Europa en later de Verenigde Staten als paddenstoelen uit de grond. De École Nationale des Eaux et Forêts in Nancy startte in 1824. In België lag de oprichting in 1860 van het Institut Agricole de l'État te Gembloux aan de basis van het bosbouwonderzoek. Het duurde echter tot 1876 vooraleer de eerste bosbouwleerstoel – onder leiding van Parisel – er werd gecreëerd. Twee jaar later werd ook aan de universiteit van Leuven een bosbouwdepartement opgestart, naar het model van Nancy, met aan het hoofd Lecart, tevens rentmeester van de eigendommen van de prins van Arenberg. De landbouwhogeschool in Gent werd pas in 1919 opgericht. Bij Koninklijk Besluit van 26 juni 1896 werd de 'Speciale Dienst voor Opzoeken en Raadgevingen' ingesteld. Na een aantal naamsveranderingen vestigde deze dienst zich in 1919 in Groenendaal en kreeg hij in 1951 de naam 'Proefstation van Waters en Bossen'. Door de regionalisatie werd dit station opgesplitst in een Vlaamse en een Waalse component. In Vlaanderen leidde dit in 1991 tot de oprichting van het 'Instituut voor Bosbouw en Wildbeheer' te Geraardsbergen, dat in 2006 herdoopt werd tot het huidige Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek (INBO) (Lust s.d.).

In Nederland begonnen in 1877 de eerste hogere opleidingen in het landbouwonderwijs aan de Rijkslandbouwschool (voorloper van de huidige Wageningen Universiteit). In hetzelfde jaar werd het eerste proefstation voor onder andere bosbouwkundig onderzoek opgericht, de latere 'Dorschkamp' en het huidige Alterra, eveneens gevestigd te Wageningen. In 1883 werd G.E.H. Tutein Nolthenius, opgeleid aan de Forstakademie in Tharandt, de eerste leraar houtteelt aan de Rijkslandbouwschool. Hij werd al snel opgevolgd door A.H. Berkhout, de eerste hoogleraar van de studierichting Bosbouw (vanaf 1917). Berkhout was als

houtvester opgeleid in Nederlands Indië (het huidige Indonesië), zodat de bosbouwopleiding een sterk tropisch karakter kreeg dat tot de onafhankelijkheid van Indonesië in 1949 zo bleef (van den Bosch 1986).

Het onderzoek in Nederland en Vlaanderen legde in de beginperiode de nadruk op houtproductie via groei- en opbrengststudies, veredeling, selectie van hoogproductieve herkomsten en rassen, en op rationalisatie en mechanisatie van het beheer. Vermeldenswaardig is dat – samen met de geneeskunde – de bosbouwwetenschap de eerste ter wereld was die zich internationaal organiseerde met de oprichting van de International Union of Forest Research Establishments (het huidige IUFRO) in 1892.

Het bosareaal in West-Europa is vandaag het hoogst van de laatste 300 jaar. Dit gegeven suggereert dat de concepten en methoden van de wetenschappelijke bosbouw heel succesvol waren, want ze leidden tot een algemeen herstel van het bos in de gematigde streken. Toch was het alsof een van de stamvaders van de moderne bosbouw, Heinrich Cotta, de kritiek die tweehonderd jaar later zou losbarsten, leek aan te voelen toen hij in 1816 schreef:

“Het beste bos is het natuurbos zonder mensen; waar mensen komen, gaat het bos kapot; een goede bosbouwer kan bewerkstelligen dat het bos degradeert in plaats van kapot gaat.”

In werkelijkheid woedden er al op het eind van de 18de eeuw hevige discussies over de impact van het fysiocratisch geïnspireerde bosbeheer, waarbij werd uitgegaan van de veronderstelling dat de rijkdom van een land wordt bepaald door de primaire productie. Dit leidde tot de grootschalige aanleg van gelijkjarige, homogene naaldhoutplantages, in reactie waarop romantici als Jean Jacques Rousseau juist pleitten voor het behoud van natuurlijke boslandschappen. De fysiocratische opvattingen leidden er onder andere toe dat de Brabantse houtvester van het Zoniënwoud, de l'Escaile, in 1785 opzij werd geschoven ten voordele van de Oostenrijkse tuinarchitect Zinner omdat hij voor de restauratie van het woud natuurlijke eikenverjonging verkoos boven homogene beukenaanplantingen. Sinds de 19de eeuw ontwikkelde zich vooral in Centraal-Europa een natuurgerichte variant van het wetenschappelijke bosbeheer, met een pleidooi voor natuurlijke bosverjonging door de Münchense bosbouwhoogleraar Gayer (1880, 1886) en kleinschalige verjonging als alternatief van kaalslag door de Dauerwaldbewegung onder impuls van Möller (1922). In Nederland was houtvester Van Schermbeek een van de pleitbezorgers voor deze manier van bosbouw. Zijn pleidooi voor een meer ecologisch geïnspireerd bosbeheer vond echter in het begin van de vorige eeuw relatief weinig gehoor, al heeft hij wel duidelijk een aantal navolgers gehad, zoals de houtvester Blokhuis, die in de heidebebossingen van Drenthe nadrukkelijk gebruik maakte van gemengde aanplant en veel aandacht schonk aan bodemverbeterende eigenschappen van boomsoorten.

Op basis van het gedachtegoed uit de natuurgerichte bosbouw en de Dauerwaldbewegung ontwikkelden de

bosbouwhoogleraren Schädelin (1942) en Leibundgut (1970, 1978) aan de ETH in Zürich verfijnde kleinschalige bosbouwssystemen, zoals de Zwitserse femelslag (zie hoofdstuk 25). De ideeën van deze Centraal-Europese school hebben het denken over bosbouw in Nederland en Vlaanderen in de tweede helft van de 20ste eeuw sterk bepaald, niet in het minst onder invloed van de Gentse hoogleraar Van Miegroet (1994) en de Wageningse hoogleraar Houtzagers (1954, 1956) die tijdens zijn lange loopbaan bij de Nederlandse Heidemaatschappij op veel praktijkervaring kon bogen. Daarnaast was er in de praktijk van het bosbeheer een toenemende invloed van plantensociologisch geschoolde beheerders, zoals houtvester Diemont in Limburg (Diemont 1938).

De afgelopen decennia is er steeds meer aandacht gekomen voor de rol van het bos bij de bescherming van de biodiversiteit en natuurlijke en halfnatuurlijke ecosystemen. Deze aandacht werd vooral gevraagd vanuit maatschappelijke organisaties, en was ingegeven door de steeds toenemende milieudruk, de verregaande versnippering van het bosareaal en de daardoor veroorzaakte achteruitgang van de natuurkwaliteit. Vanaf de jaren 1970 werd deze discussie vooral in Nederland aangezwengeld door groepen als Kritisch Bosbeheer en biologen als Westhoff (1976), die een sterk pleidooi hielden voor een meer op de natuur geïnspireerd bosbeheer. Het bosbouwkundige antwoord op deze maatschappelijke belangstelling was de ontwikkeling van het concept van meervoudige functievervulling (multiple use), waarbij houtproductie in de meeste gevallen nog steeds het leidende principe bleef, maar er meer ruimte kwam voor natuurbescherming. Ook het belang van bos als een plaats voor ontspanning en natuurbeleving nam steeds meer toe, al wordt deze recreatieve functie binnen het multifunctionele bosbeheer over het algemeen als secundair beschouwd, die goed gecombineerd kan worden met zowel de productie- als de natuurbeschermingsfunctie van het bos.

Deze ontwikkelingen hebben binnen het bosbeheer tot een verschuiving geleid in aandacht voor bomen naar de overige componenten van het bosesysteem. Beheermaatregelen zijn niet langer louter gericht op de groei en vitaliteit van bomen in opstanden, maar worden nu nadrukkelijk beschouwd als ingrepen in het gehele bosesysteem. Ook zijn veel bossen nu feitelijk uit productie genomen en hebben spontane processen de vrije hand met het doel een natuurlijker bos te creëren. Ook veel bebossingsprojecten, vooral in het westelijke deel van Nederland en rond de grotere steden in Vlaanderen, zijn niet zozeer op houtproductie gericht maar eerder op het creëren van recreatiegebieden.

1.4.3 Vooruitblik

Aan het begin van de 21ste eeuw is het concept van meervoudige functievervulling van bossen nog verder verbreed. Meer en meer wordt onderkend dat bossen, naast een productie-, recreatie- en natuurbehoudsfunctie, nog een veel breder gamma van ecosystemendiensten verschaffen, zoals de opslag van kool-

stof, het vasthouden van water of het voorzien in een habitat voor bestuivers van de landbouwgewassen in de omgeving (zie het Millennium Ecosystem Assessment 2005). Het is dan ook een grote uitdaging om het bos zodanig te beheren dat de huidige maatschappelijk gewenste dienstverlening optimaal vervuld kan worden zonder de toekomstige dienstverlening in het gedrang te brengen. Bovendien zullen maatschappelijke wensen steeds blijven veranderen, waardoor prioriteiten in het beheer steeds bijgesteld moeten worden. Zo ligt het voor de hand dat in de nabije toekomst de rol van het bos als leverancier van hernieuwbare grondstoffen weer aan belang zal winnen in het licht van de toenemende schaarste van fossiele energiebronnen en de toenemende houtbehoefte als gevolg van de wereldwijde bevolkingsgroei. Daarbij biedt een hogere houtproductie op een deel van het mondiale bosareaal meer mogelijkheden om de resterende delen van het bos te reserveren voor bescherming van biodiversiteit. Onder een dergelijke maatschappelijke druk zal het de opdracht zijn aan het bosbeheer om de kennis over het functioneren van het bos als ecosysteem te blijven ontwikkelen en in te zetten voor zowel een economisch als ecologisch duurzaam beheer.

De vraag is of er niet opnieuw behoefte is aan groot-schalige onderzoeksprogramma's zoals het wereldwijde International Biological Programme (IBP 1964-1974). Het IBP had als doelstelling de relaties tussen biologische productie en het menselijk welzijn ('The Biological Basis of Productivity and Human Welfare') te onderbouwen. Het programma heeft geleid tot talrijke nieuwe inzichten en was een enorme stimulans voor het boscossysteemonderzoek (zie bijvoorbeeld Duvigneaud & Denayer-De Smet 1970; Reichle 1970, 1981; Cooper 1975; Ellenberg et al. 1981; Brumme & Khanna 2009). Juist nu is er behoefte aan een uitbreiding daarvan, waarbij relaties tussen veel meer ecosystemendiensten en het menselijk welzijn onderzocht worden.

Wellicht is er geen principieel andere koers onder het heersende bosbouwparadigma nodig maar eerder een bijsturing van het beheer door een betere operationalisering van de ecologische kennis. Populatie-ecologie van soorten en systeemecologie van energie- en stromen raken geleidelijk geïntegreerd, maar produceren nog te weinig bruikbare, contextspecifieke beheeradviezen voor de bosbeheerder in het veld. Dat komt omdat boscossystemen een web van interacties vormen van grote complexiteit. Elke beheerinterventie veroorzaakt positieve of negatieve terugkoppelingen die moeilijk voorspelbaar zijn. Het beheer kan daardoor onbewust en ongemerkt een systeem over de drempel van haast irreversibele verandering brengen. Bovendien zorgt de langlevendheid van bomen als dominant element van bossen ervoor dat een voor-aanstaande rol is weggelegd voor stochastische processen, zoals grootschalige verstoringen, die een grote invloed hebben op het geplande beheer. Ook kunnen door de lange termijn waarop processen plaatsvinden, de effecten van kleine beheeringrepen cumulatief uitvergroot worden en leiden tot sterke veranderingen op een grotere tijdschaal. In deze context biedt ecosystemmodellering, in combinatie met monitoring van

beheerde bossen en bossen waarin geen beheer wordt gevoerd, een perspectief voor ondersteuning van de terreinbeheerders.

Niet alleen in het boscossysteem zelf zijn effecten van beheer moeilijk te voorspellen en te evalueren. Ook de externe effecten op de omgeving en de maatschappij zijn complex en vertonen duidelijke wisselwerkingen. Bijvoorbeeld bij het waterbeheer in bossen moet een optimum gezocht worden tussen het zogenaamde groene en blauwe water (Maes et al. 2009). Het groene water, dat zich in de onverzadigde zone bevindt en als waterdamp het bos verlaat, is belangrijk voor de beschermende en koelende functie die het vervult. Anderzijds mag de levering van het blauwe water, dat het bos via afvloeit en grondwaterstroming verlaat, aan drinkwatervoorziening en landbouwgronden niet gecompromitteerd worden. Bosbeheer moet daarom deel gaan uitmaken van een geïntegreerd ecosysteembeheer op landschapsschaal, waarin interacties tussen het terrestrische en het aquatische systeem mee in beschouwing genomen worden.

Wetenschappelijke studie naar boscologische en beheerkundige aspecten moet nog veel vragen beantwoorden ter ondersteuning en sturing van een duurzaam beheer van onze bossen. In het bosbeheer zelf moet de gedachte verder wortelen dat boscossystemen een complexe dynamiek hebben in zowel ruimte als tijd, en dat het beheer eerder op deze processen moet inspelen dan proberen deze naar zijn hand te zetten. Daarvoor is een gedegen kennis van ecologische processen noodzakelijk, aangevuld met kennis van, en ervaring met lokale omstandigheden.

1.5 Opzet van dit boek

Dit boek richt zich in de eerste plaats naar studenten in het hoger (wetenschappelijk) onderwijs binnen de vakgebieden van het bos- en natuurbeheer, de biologie en de ecologie, zowel op bachelor- als masterniveau. Ten behoeve van het gebruik als lesmateriaal geeft dit boek een overzicht van de actuele kennis over boscologie en bosbeheer en een ingang in de belangrijkste literatuur op dit gebied, zowel uit het verleden als van dit moment. Daarbij is niet naar volledigheid gestreefd, maar worden zo veel mogelijk sleutelpublicaties aangehaald. Daarnaast werd getracht zo veel mogelijk voorbeelden en illustraties uit Vlaanderen en Nederland te gebruiken. De nadruk ligt meer op het gebruik als leerboek en minder op het gebruik als naslagwerk.

Daarnaast is dit boek bedoeld voor beheerders van bossen en andere beroepsbeoefenaars of geïnteresseerden die op een of andere manier met bossen of bomen te maken hebben. Het boek draagt kennis en informatie aan waarmee het mogelijk wordt te reflecteren op de huidige praktijk van het beheer en op de theorie van het ecologisch functioneren en het beheren van bos, om van daaruit leidende principes af te kunnen

leiden voor de praktische invulling en verdere ontwikkeling van het bosbeheer.

In dit boek zijn de processen en mechanismen binnen bosecosystemen als uitgangspunt gekozen voor het nemen van beslissingen in het bosbeheer. Deze komen in het eerste deel van dit boek aan bod in een overzicht van de opbouw en het functioneren van bomen en bossen. Dit alles vormt de basis om te begrijpen hoe beheermaatregelen een effect kunnen hebben op verschillende schaalniveaus: van een individuele boom via de opstand tot op de schaal van het boslandschap. Deze beheermaatregelen worden in het tweede deel van dit boek besproken. Gewapend met deze kennis kunnen dan beheermaatregelen worden gekozen en beheersystemen worden ontworpen die leiden tot de levering van gewenste goederen en diensten door het bos.

De ontwikkeling en achtergronden van dergelijke beheersystemen worden in het derde deel van dit boek besproken. Daarin wordt aandacht geschonken aan de verschillende aspecten van duurzaamheid, en wordt bekeken hoe duurzaamheidsprincipes in de praktijk geoperationaliseerd kunnen worden in het bosbeheer. Het boek sluit af met een aantal voorbeelden uit de bosbouwpraktijk van Nederland en Vlaanderen.

Voor een verdere onderbouwing wordt verwezen naar de overige wetenschappelijke literatuur en de anderstalige leerboeken. Als algemene recente bosbouwkundige standaardwerken kan verwezen worden naar bijvoorbeeld Burschel en Huss (2003), Röhrig et al. (2006), Boudru (1992) en Smith et al. (1997). Per hoofdstuk is ook een korte lijst opgenomen met aanbevolen literatuur voor verdere studie of informatie ten aanzien van het betreffende onderwerp.

1.5.1 Terminologie

Hoewel Nederland en Vlaanderen tot hetzelfde taalgebied behoren, bestaan er een aantal verschillen in woordgebruik tussen beide gebieden. Soms worden verschillende woorden gebruikt om hetzelfde aan te duiden, zoals ruimingsspistes vs. uitsleppaden (vaste routes waarlangs hout uit het bos wordt gesleept), of schalmen vs. blespen (het merken van te kappen bomen). Dergelijke begrippen kunnen naast elkaar blijven bestaan en worden dan ook beide in dit boek gebruikt. Ook de benaming van boomsoorten verschilt hier en daar. In de teksten is ervoor gekozen om de boomsoorten steeds met dezelfde Nederlandse naam aan te duiden, met name lariks (ook wel lork genoemd), zoete kers (boskers, kriek), iep (olm), vuilboom (sporkehout, spork) en grove den (gewone den).

In een aantal gevallen worden in Vlaanderen en Nederland verschillende termen gehanteerd voor ogenschijnlijk hetzelfde fenomeen, maar die bij nadere beschouwing toch een iets andere betekenis hebben.

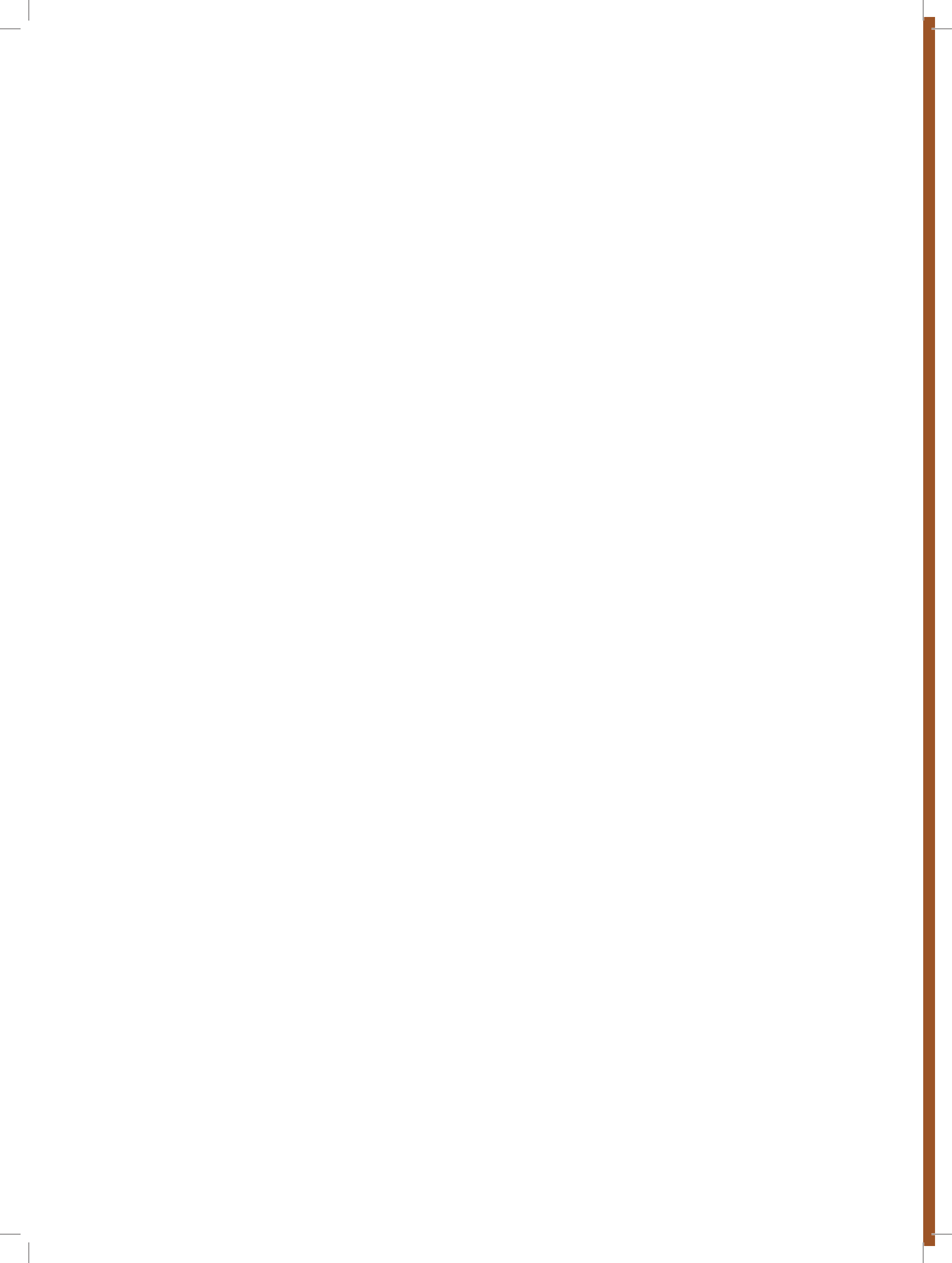
Het meest in het oog lopende verschil is het gebruik van de woorden 'bestand' (Vlaanderen) en 'opstand' (Nederland) voor het aanduiden van een stuk bos. Het Vlaamse woord 'bestand' beschrijft een grondoppervlak (Frans: surface) met inbegrip van de bomenpopulatie die erop staat (Frans: superficie), terwijl het Noord-Nederlandse woord 'opstand' meer betrekking heeft op de bomenpopulatie. Daarom stellen we voor om beide woorden in het Nederlands te adopteren en ze consequent in hun juiste betekenis te gebruiken.

Verder worden bossen die bestaan uit hakhout in de onderlaag met grote bomen daarboven in Vlaanderen als middelhout benoemd en in Nederland als middenbos. De term 'middelhout' heeft betrekking op de bedrijfsvorm (wijze van beheer), terwijl de term 'middenbos' meer een beschrijving is van de uiterlijke kenmerken van het bos. Dit geldt ook voor de woorden 'hooghout' (bedrijfsvorm met hoge bomen) en 'opgaand bos' (verschijningsvorm). Deze woorden worden in dit boek in die betekenissen gebruikt. Eenzelfde soort verschil in betekenis is aanwezig in de woorden die een bepaalde verjongingsmethode aanduiden, zoals kaalslag en kaalkap, of zoomslag en zoomkap. Voor het aanduiden van het verjongingssysteem wordt de uitgang -slag gehanteerd, en de feitelijke *beheeringreep* wordt dan omschreven met de uitgang -kap.

Wanneer sprake is van verschillende terminologie, zal dit in de tekst worden beschreven en er zal een keuze worden gemaakt voor de te hanteren terminologie. De redactie heeft daarbij zo zorgvuldig mogelijk afgewogen op welke wijze bepaalde begrippen het best gehanteerd zouden kunnen worden. Op deze manier hopen we enerzijds bij te dragen tot de eenduidigheid van het bosbouwkundige taalgebruik in het Nederlandse taalgebied, en anderzijds het bosbouwkundige jargon te verrijken door woorden uit noord en zuid in het hele taalgebied in te burgeren.

1.5.2 Overige redactionele beslissingen

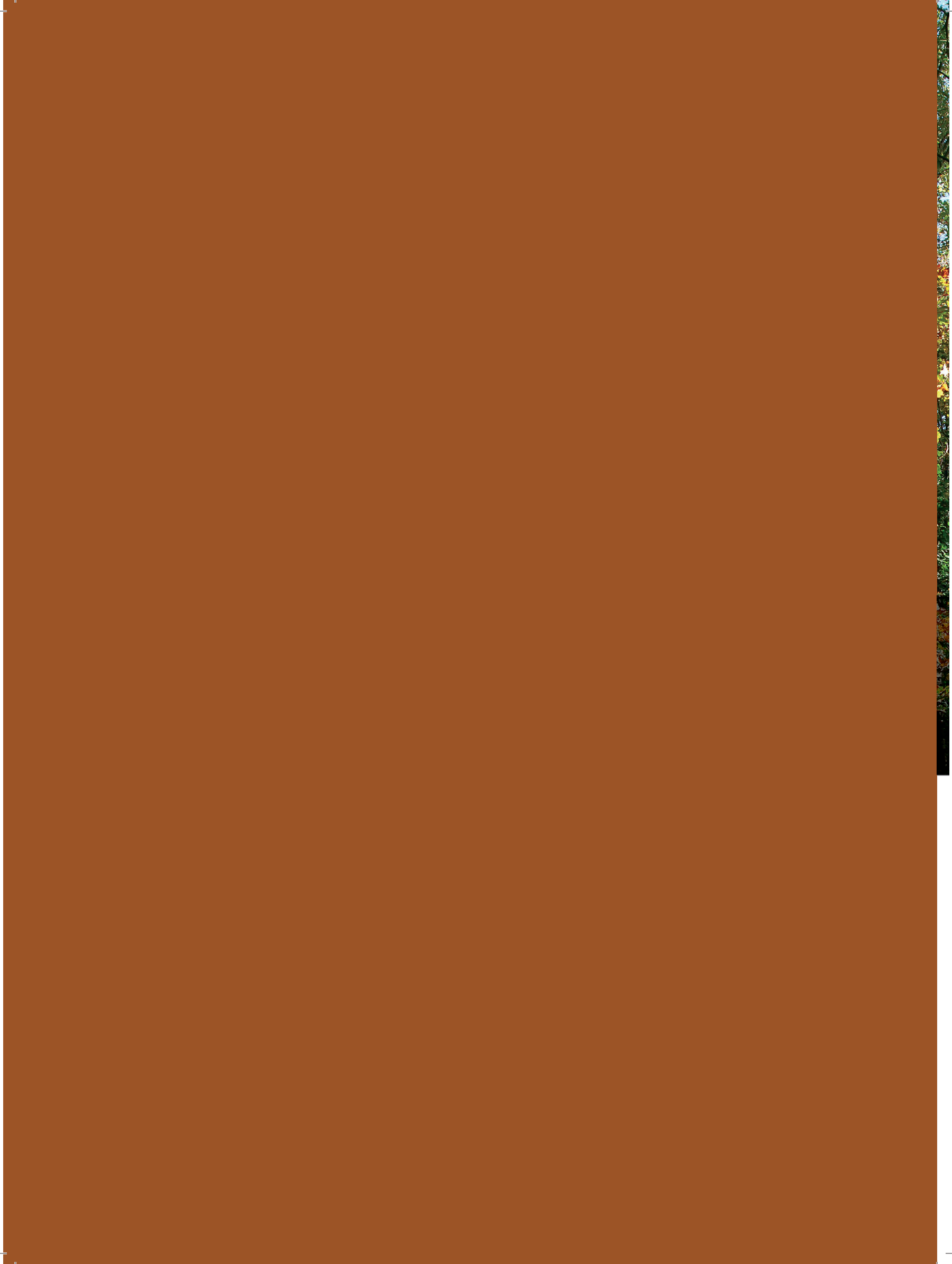
In dit boek werd geen verklarende woordenlijst opgenomen, maar specifieke termen worden verklaard in de tekst. Termen die systematisch vervangen werden (bv. lork door lariks), worden wel opgenomen in de index (bv. lork: zie lariks). Grootheden worden steeds in SI-eenheden uitgedrukt in wetenschappelijke notatie (dus bijvoorbeeld $\text{m}^2 \text{ha}^{-1} \text{jr}^{-1}$ in plaats van $\text{m}^2/\text{ha}/\text{jr}$ of m^2 per ha per jaar). Verder worden decimale punten gebruikt, en komma's voor duizendtallen. Alle Nederlandstalige soortnamen worden volgens de officiële regels consequent met een kleine letter geschreven. Wetenschappelijke namen van soorten worden toegevoegd bij hun eerste vermelding van elk hoofdstuk, maar de meest gangbare boomsoorten worden alleen bij hun Nederlandse naam genoemd. De literatuurreferenties in de tekst verwijzen naar een volledige referentielijst achteraan het boek.





BIOLOGIE EN ECOLOGIE VAN BOMEN EN BOSSEN

In dit eerste deel worden de onderliggende basisprincipes besproken van boom- en bosgroei als achtergrond voor het beheer. Allereerst komen de anatomie, morfologie en fysiologie van bomen aan de orde, waarna dit wordt opgeschaald naar de groei en het voorkomen van bomen en opstanden in de tijd. Vervolgens worden aspecten behandeld met betrekking tot eigenschappen van, en veranderingen in, boompopulaties. In de daaropvolgende hoofdstukken wordt ingegaan op patronen en processen op het niveau van het bosecosysteem, in het bijzonder de biotische en abiotische omgeving en de manier waarop deze in wisselwerking staan met de groei en het voorkomen van bomen en bossen, en veranderingen in de bosvegetatie sturen. Als afsluiting van dit deel worden de belangrijkste landschappen in Vlaanderen en Nederland besproken, met de daarin voorkomende bosgemeenschappen.





2 | Anatomie en morfologie

UTE SASS-KLAASSEN, FRANK STERCK, JAN DEN OUDEN

Foto Leo Goudzwaard

2.1 Inleiding

Een volwassen boom vormt een complexe bovengrondse structuur met een centrale stam en zijtakken die via een steeds fijner wordend vertakkingspatroon uitmonden in kleine twijgjes waaraan de bladeren en bloemen zitten. Iedere boomsoort heeft zijn eigen karakteristieke vertakkingspatroon, dat vervolgens ook nog eens sterk kan variëren afhankelijk van de leeftijd van de boom en als gevolg van verschillende milieuomstandigheden. Ondanks deze enorme verscheidenheid van vormen zijn de basisregels voor boomgroei voor alle bomen gelijk, en deze zullen in dit hoofdstuk worden besproken. In dit hoofdstuk, en in de rest van dit boek, wordt waar nodig onderscheid gemaakt tussen loof- en naaldbomen. Hiermee wordt het verschil bedoeld tussen de Angiospermae (bedektzadigen: de loofbomen) en Gymnospermae (onbedektzadigen: de

naaldbomen). Naaldbomen omvatten dus niet alleen de bomen met naaldevormige bladeren, zoals fijnspar en grove den, maar ook die met schubvormige bladeren zoals *Thuja* en *Chamaecyparis*.

2.2 Primaire en secundaire groeistrukturen

De beste manier om boomgroei te begrijpen is deze voor te stellen als de opeenstapeling van min of meer identieke bouwstenen die voortkomen uit de activiteit van *meristemen*. Meristemen bestaan uit levende, zich delende cellen die verschillende weefseltypen en structuren vormen. De boom heeft twee belangrijke

typen meristemen: in de *knoppen* zitten meristemen die nieuwe takken, wortels of bloemen produceren en verantwoordelijk zijn voor de *primaire (lengte)groei*. Het *cambium* ligt als een schil rond de takken, stam en wortels, en produceert het hout- en bastweefsel. De groei vanuit het cambium zorgt voor een toename van de dikte en wordt aangeduid als *secundaire groei*.

2.2.1 Primaire groei van scheuten

De elementaire bouwsteen van de primaire groei is de *metameer*. Deze bestaat uit een *internodium* en een *knoop* met aanhangende bladeren en knoppen (fig. 2-1). Metameren worden gemaakt door meristemen in de *eindknoop* (*apicale knop* of *apex*) of de *laterale knop* (*zijknop*, *axillaire* of *okselknop*). De meristemen in deze knoppen worden in de regel beschermd door schutblaadjes (de *knopschubben*) en produceren één of meerdere metameren. Wanneer de knoppen uitlopen, zuigen de cellen in deze metameren zich vol met vocht, strekken zich en vormen een nieuwe *scheut* (fig. 2-1). In sommige gevallen (zoals bij de meeste naaldbomen) wordt de jaarlijkse scheut als geheel in de knop aangelegd en strekt deze scheut zich in één keer. Bij veel loofbomen blijft het meristeem ook na het uitlopen van de knop nieuwe metameren produceren totdat een inwendige of uitwendige prikkel het meristeem tot rust brengt en er een nieuwe eindknoop wordt gevormd.

In de regel bestaat elke scheut uit een serie metameren die eindigt in een eindknoop, met aan elke knoop één of meerdere bladeren en laterale knoppen. Soms zijn de bladeren slechts rudimentair ontwikkeld en vallen ze

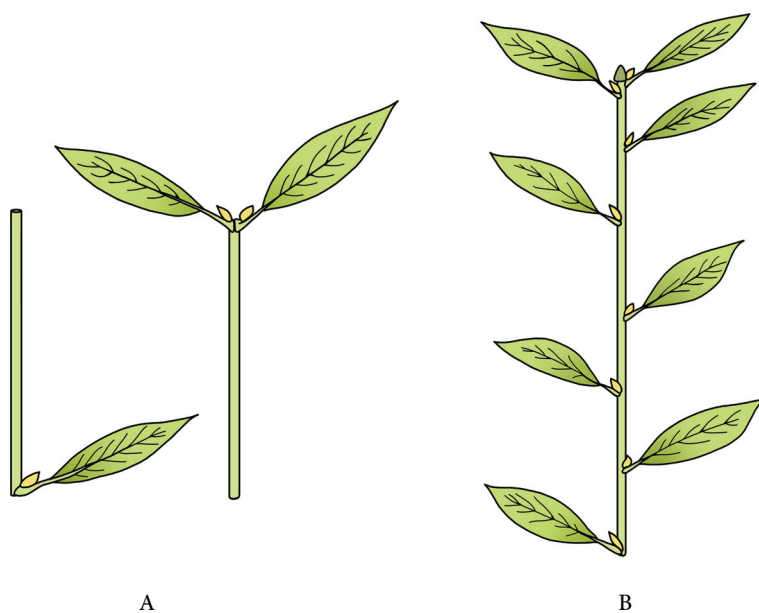
spoedig af, zodat de modulaire opbouw van de scheut moeilijk zichtbaar is. Apicale knoppen kunnen lange takassen vormen door meerdere scheuten na elkaar te produceren. Bomen in gematigde streken produceren elk jaar meestal één en soms meerdere nieuwe scheuten. Bij het uitlopen van een laterale knop wordt een nieuwe takas aangelegd en vertakt de boom. De apicale en laterale knoppen bepalen zo de ontwikkeling in de hiërarchische structuur (aanleg takcomplexen, scheuten en metameren) en omvang van een boom.

Niet alle aangelegde laterale knoppen lopen uit. Een deel van de knoppen blijft in rust maar groeit in de daaropvolgende jaren mee in het hout. Een dergelijke *slapende knop* bevindt zich dan vlak onder de bast en blijft verbonden met het centrale merg door middel van een rij parenchymcellen; het *knopspoor*. Deze slapende knoppen kunnen soms tientallen jaren later uitlopen onder invloed van een inwendige of uitwendige prikkel. Dit kan bijvoorbeeld een verhoogde temperatuur zijn door blootstelling aan direct zonlicht, of een veranderde verhouding in de hormoonconcentraties in de boom, zoals ontstaat na de kap van de stam of het afvreten van een tak door een hert. Nadat zij door de schors heen gebroken zijn, vormen zich vanuit de slapende knoppen nieuwe takcomplexen langs de stam. Bomen hebben met deze slapende knoppen altijd een reservevoorraad van groeipunten beschikbaar om verlies van takken en twijgen te compenseren of om snel te reageren op veranderingen in bijvoorbeeld het lichtregime (zie 2.2.3).

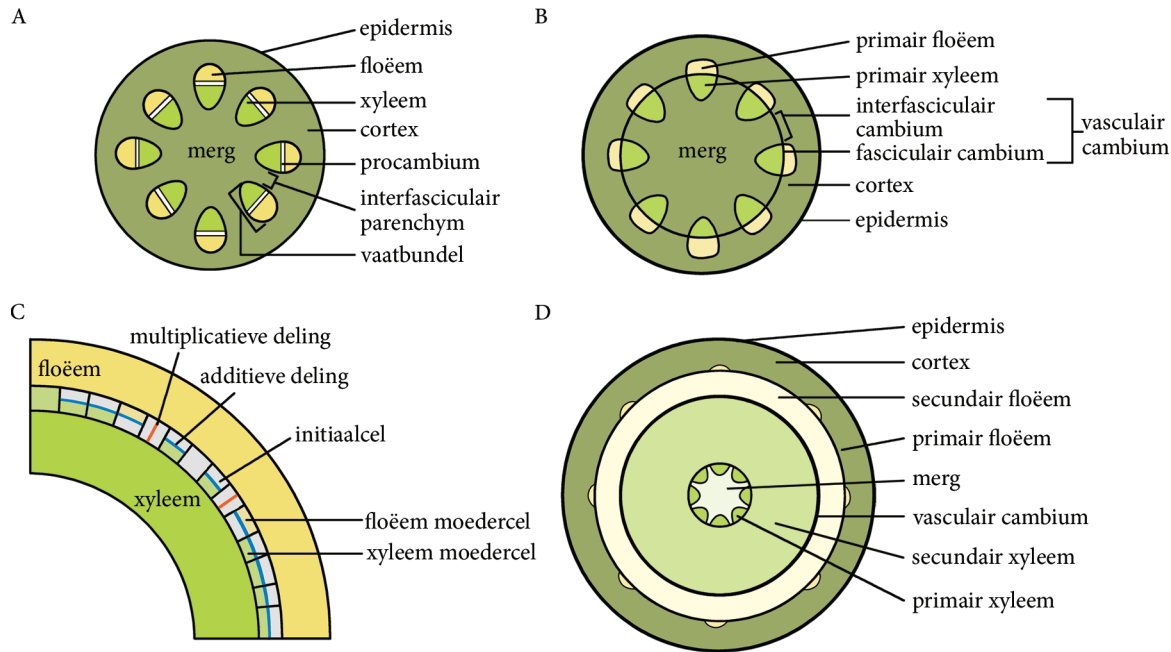
2.2.2 De anatomie van nieuwe twijgen

Bij het uitlopen van apicale en laterale knoppen wordt eerst het primaire weefsel aangelegd (fig. 2-2), wat omsloten wordt door een beschermende *epidermis*. De *vaatbundels* zorgen voor het transport van water en suikers (primaire xyleem en floëem) en liggen gerangschikt in de *cortex* rond het centrale *merg*, die beide bestaan uit *parenchym*. Parenchymcellen zijn levende cellen die herkenbaar zijn aan hun dunne, meestal afgeronde celwanden. De parenchymcellen van de cortex bevatten chloroplasten (bladgroenkorrels), waardoor de jonge scheuten groen zijn. Al tijdens het eerste groeiseizoen fuseren de cellen van het *procambium*, dat in de vaatbundels ligt, met de parenchymcellen die tussen de vaatbundels liggen, tot een gesloten cambiumcilinder. Tijdens dit proces veranderen de parenchymcellen tussen de vaatbundels terug in meristematisch weefsel en zijn ze weer in staat te delen. Ze worden *interfasciculair cambium* genoemd en vormen tevens de stamcellen voor de aanleg van de mergstralen. De procambiumcellen worden *fasciculair cambium* genoemd. De cambiumring die aldus ontstaat, is verantwoordelijk voor de secundaire groei of diktegroei waarbij naar binnen toe *xyleem* (of hout) en naar buiten *floëem* (of bast) worden gevormd.

Door het vormen van floëem wordt de epidermis steeds verder naar buiten gedrukt, droogt vervolgens uit, scheurt en valt af. Ze wordt vervangen door nieuw



Figuur 2-1. A. Twee voorstellingen van een metameer, de basisbouwsteen voor lengtegroei in bomen. Het houtige segment (cilindervormig) bestaat uit een internodium en een knoop. Het blad is bevestigd aan de knoop, en in de bladoksel wordt een laterale knop (okselknop) aangelegd. Het metameer links komt van een verspreidbladige soort, en rechts van een tegenovergesteldbladige soort (met ook twee okselknoppen per metameer). B. Scheuten zijn opgebouwd uit een aantal metameren en eindigen in een apicale knop.

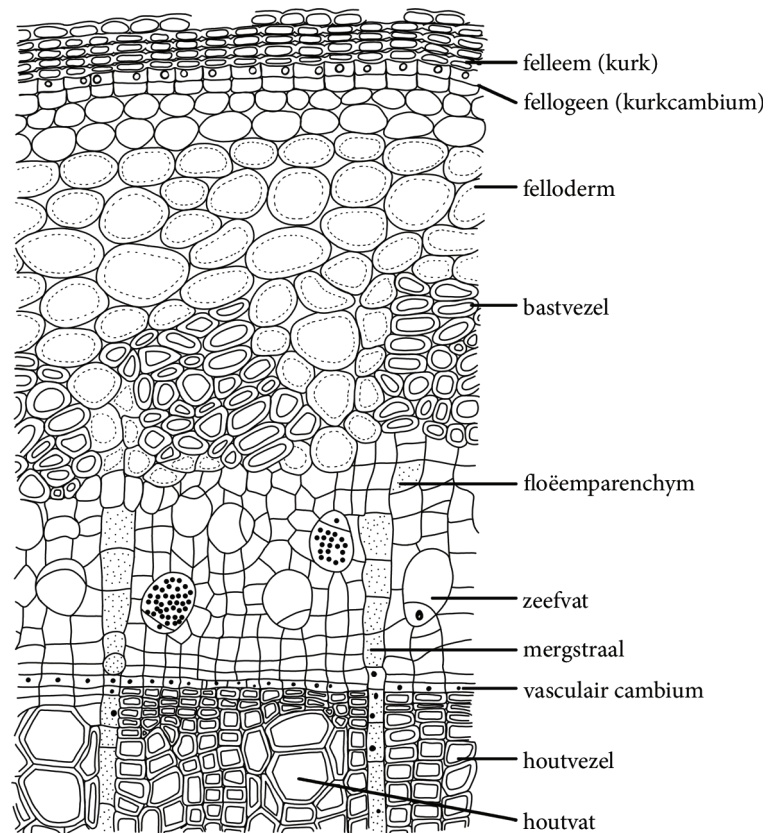


Figuur 2-2. Schematische dwarsdoorsnede van de primaire scheut die ontstaat uit de apicale meristemen. In eerste instantie ontstaat een scheut waarin het xyleem en het floëem in vrijliggende vaatbundels aanwezig zijn (A). Later differentieert parenchymweefsel tot interfasciculair cambium, waarmee een gesloten cambiumring wordt gevormd (B) die door middel van celdeling zorgt voor secundaire diktegroei, met naar binnen toe xyleemweefsel en naar buiten toe floëem (C). Dit resulteert uiteindelijk in de algemene opbouw van een houtige stengel (D). Zie tekst voor uitleg van de verschillende weefseltypen. Naar T.L. Rost, University of California, Davis.

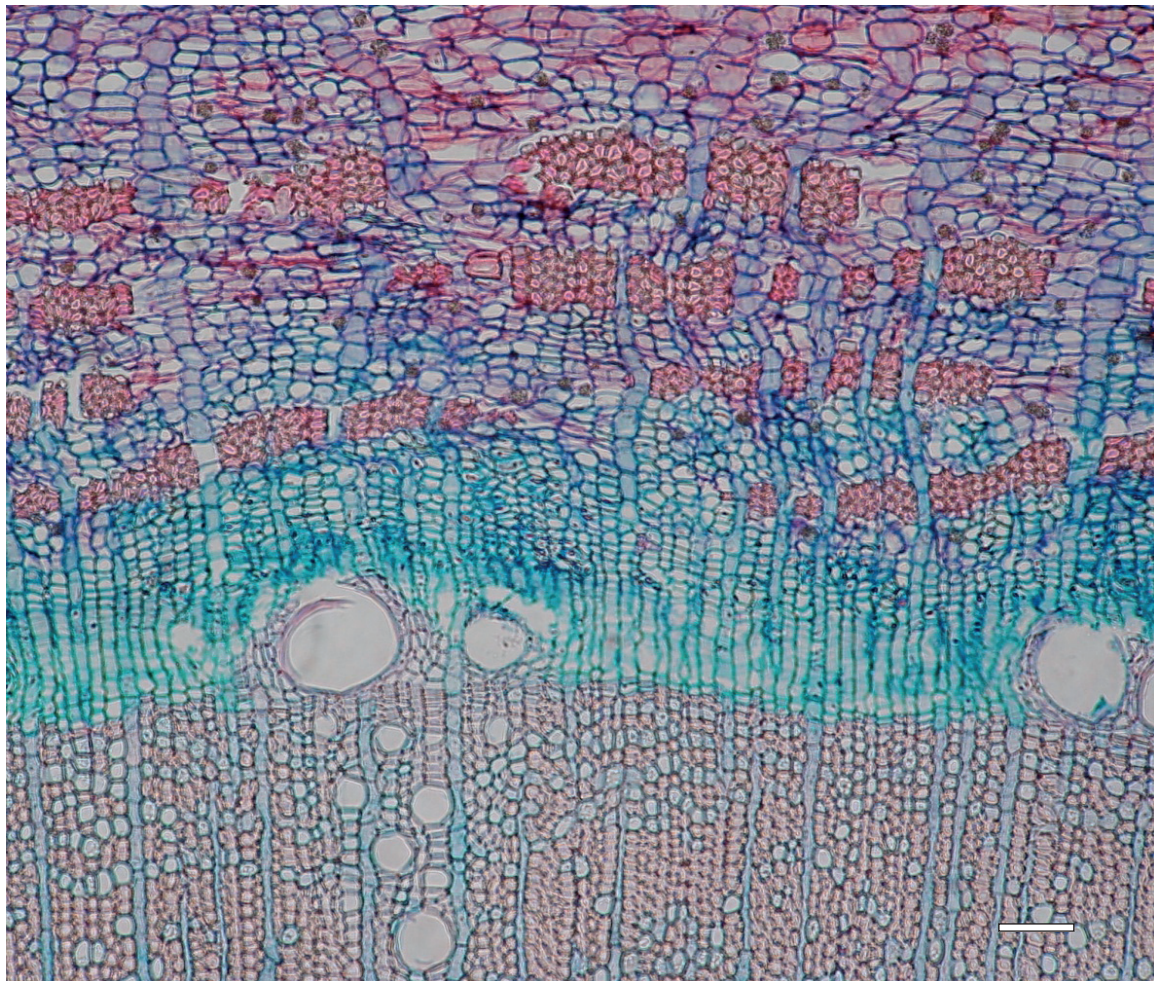
weefsel, het *periderm*, dat gevormd wordt door het *kurkcambium* (*fellogeen*). Het kurkcambium (fig. 2-3) ontstaat, vergelijkbaar met het interfasciculair cambium, uit parenchymcellen in de bast die weer meristematisch worden. Bij loofbomen produceert het naar binnen toe een dunne laag parenchymcellen, het *fello-derm*, en naar buiten toe een vaak brede laag kurkcellen, het *felleem*. Het periderm van de naaldbomen is complexer opgebouwd. Hun felleem bestaat uit drie verschillende soorten kurkcellen, waaronder de *steenkurk* die dikke celwanden bezit en makkelijk water kan opnemen. Er wordt verondersteld dat naaldbomen die in de winter hun naalden houden, en daardoor meer water verliezen, de steenkurk nodig hebben voor wateropslag.

Soms blijft het eerst gevormde periderm zeer lang of zelfs het hele boomleven intact, zoals bij beuk of haagbeuk, maar meestal ondergaat het hetzelfde lot als de epidermis: door de diktegroei van de boom wordt het steeds verder opgerekt en scheurt het uiteindelijk. Daaronder wordt dan in de levende bast weer een nieuw periderm aangelegd. De daarbij afgesneden delen van de bast en de nieuw gevormde felleemcellen sterven af en vormen samen de *schors*. De opeenvolgende peridermen vormen samen met de schors een beschermend weefsel dat sterker is dan de epidermis. De kurkcellen hebben een zeshoekige vorm en bouwen zo een structuur die aan een honingraat doet denken. De cellen zijn dood, gevuld met lucht, dicht op elkaar gepakt en zeer elastisch, waardoor de bast bescherming biedt tegen vrot, ziektes en vuur, tegen zoninstraling en waterverlies, en ook tegen beschadigingen van buitenaf, zoals door vallende bomen en takken.

Het floëem bestaat uit *zeefcellen* (naaldbomen) of *zeefvaten*, vergezeld door metabolisch zeer actieve *zustercellen* (loofbomen), die verantwoordelijk zijn



Figuur 2-3. Algemene anatomie van de buitenste laag xyleem, floëem en schors. Naast het vasculaire cambium, dat xyleem en floëem produceert, is een tweede ring van delend weefsel aanwezig: het kurkcambium. Naar D'Arcy et al. (2001).



Figuur 2-4. Dwarsdoorsnede van de buitenste jaarring en een deel van het bastweefsel van een jonge eik in het vroege voorjaar (bladeren zijn juist uitgelopen). De eerste voorjaarsvaten zijn juist uitgegroeid. Daaronder bevindt zich het hout dat in de voorgaande zomer is gevormd met duidelijk kleinere houtvaten. Vlak boven de nieuw gevormde vaten bevindt zich de dunne rij cambiumcellen met daarboven het bastweefsel. Maatstreek = 100 µm. Zie figuur 2-3 voor de namen van de weefseltypen. Foto: Mathieu Decuyper.

voor het langeafstandstransport van suikers tussen bladeren en alle andere delen in de plant (fig. 3-9). Daarnaast zorgt het *bastparenchym* voor de opslag en het radiale transport van suikers. *Bastvezels* en soms *steencellen* (*sclereïden*) zijn verantwoordelijk voor de mechanische stevigheid.

De opbouw van het xyleem verschilt sterk tussen loofbomen en naaldbomen (zie 2.3). Het hout van coniferen bestaat voornamelijk uit *tracheïden*. Deze cellen zorgen voor transport van water en nutriënten van de wortels naar de rest van de plant en bieden mechanische stevigheid aan het hout. Bij loofbomen vindt het transport van water en nutriënten plaats in de *houtvaten* en zijn de *vezels* verantwoordelijk voor de sterkte van het hout (zie 2.3). Het *merg*, ten slotte, draagt in de eerste jaren bij aan de opslag van de in de bladeren geproduceerde suikers.

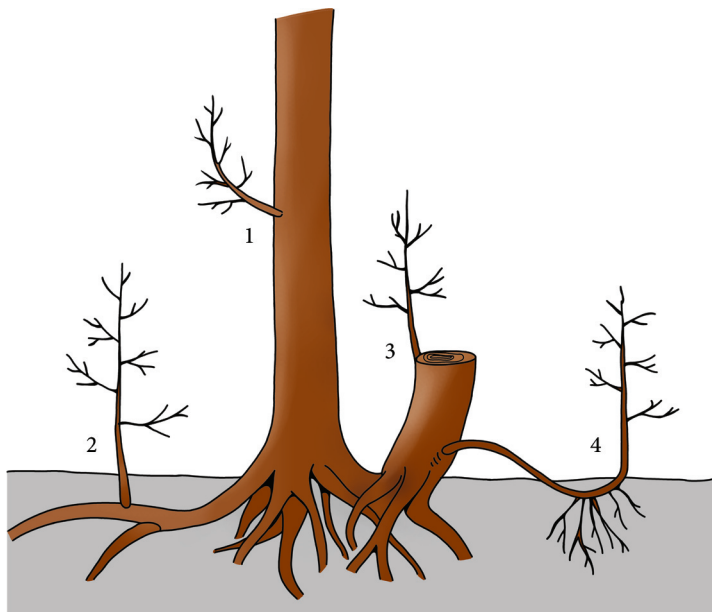
2.2.3 Adventiefmeristemen

De cellen in het cambium kunnen beschouwd worden als stamcellen. Zij zijn in principe in staat om zich te differentiëren in elk gewenst celtype (vatelement, parenchymcel, enzovoort). Normaal produceert het cambium cellen die deel gaan uitmaken van het xyleem of floëem, maar als gevolg van een inwendige of uitwendige prikkel (bijvoorbeeld na verwonding

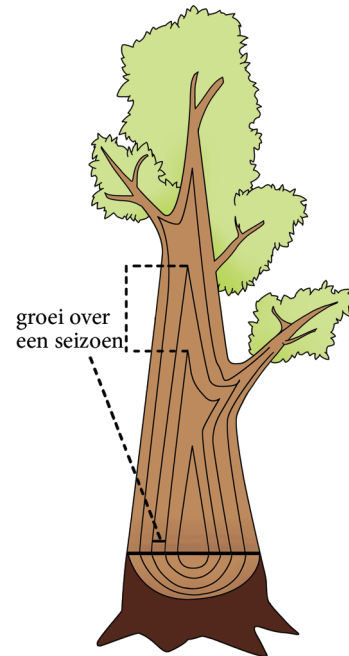
of een abrupte verandering in de omgeving) kan het cambium ook nieuwe tak- of wortelmeristemen produceren. Dit zijn de adventiefknoppen, van waaruit nieuwe takcomplexen en zelfs nieuwe bomen kunnen groeien (fig. 2-5). Dit kunnen *waterloten* zijn, waarbij takken aan de stam ontstaan, *stoofloten* of *telgen* die aan de stobbe ontstaan na kap van een boom, *wortelopslag* waarbij nieuwe takken ontstaan vanuit het wortelstelsel of de vorming van wortels aan de stam als deze begraven raakt waardoor *afleggers* ontstaan (zie Koop 1987; den Ouden et al. 2007).

2.3 Opbouw van het hout

Het xyleem is verantwoordelijk voor het watertransport van de wortels naar de bladeren, de opslag van water en assimilaten, de versteviging van de stam en takken en een goede verankering van de boom via de wortels in de bodem. Elk jaar wordt tijdens het groeiseizoen door het cambium een nieuwe laag hout gevormd (fig. 2-6) waardoor de boom in de dikte groeit en er dus steeds weer nieuw actief weefsel voor transport, opslag en stabiliteit wordt aangemaakt. De hoeveelheid hout dat elk jaar wordt gevormd, maar ook de verdeling langs de boom en de structuur van het houtweefsel, zijn afhankelijk van externe factoren



Figuur 2-5. Verschillende wijzen waarop adventiefmeristemen nieuwe takken en wortels kunnen vormen. 1: waterlot, 2: wortelopslag, 3: stooftot of telg, 4: aflegger.



Figuur 2-6. De verdeling van het jaarlijkse gevormde hout in de boomstam.

zoals weersomstandigheden tijdens het groeiseizoen of concurrentie met andere bomen. Ook interne factoren zoals de leeftijd en vitaliteit van de boom spelen een rol.

2.3.1 Chemische samenstelling van de celwand

De houtige celwand bestaat uit diverse componenten: *cellulose* (ca. 40%), *lignine* (ca. 20-35%), *hemicellulose* (ca. 15-35%) en verschillende inhoudstoffen (tot ca. 10%). Naaldboomsoorten bevatten relatief meer lignine en minder hemicellulose dan loofboomsoorten, en ook binnen de boom bestaat er variatie in de chemische samenstelling van het hout, voornamelijk beïnvloed door het aandeel reactiehout (zie 2.3.7).

Cellulose bestaat uit langgerekte, rechte ketens van glucose. Deze ketens zijn op hun beurt met elkaar verbonden tot lange strengen, en deze *microfibrillen* zorgen voor de trekvastheid van het hout (fig. 2-7). *Lignine* is een complex, sterk vertakt macromolecuul dat is opgebouwd uit aromatische ringen en geeft het hout drukvastheid en weerstand tegen schimmelaantasting. *Hemicellulose* bestaat uit sterk vertakte ketens van glucosemoleculen. Cellulose en lignine zijn in de celwand met elkaar verbonden op een manier die vergelijkbaar is met gewapend beton. Hierbij is de cellulose de bewapening, de lignine het beton en de hemicellulose fungeert als bindmiddel. Daarnaast bevat vooral het kernhout (zie 2.3.5) een groot scala van *inhoudstoffen*, zoals looistof, hars, rubberachtige en olieachtige stoffen, die bijdragen aan de weerstand van het hout tegen biologische afbraak. De hoeveelheid inhoudstoffen varieert sterk tussen boomsoorten en ligt gemiddeld

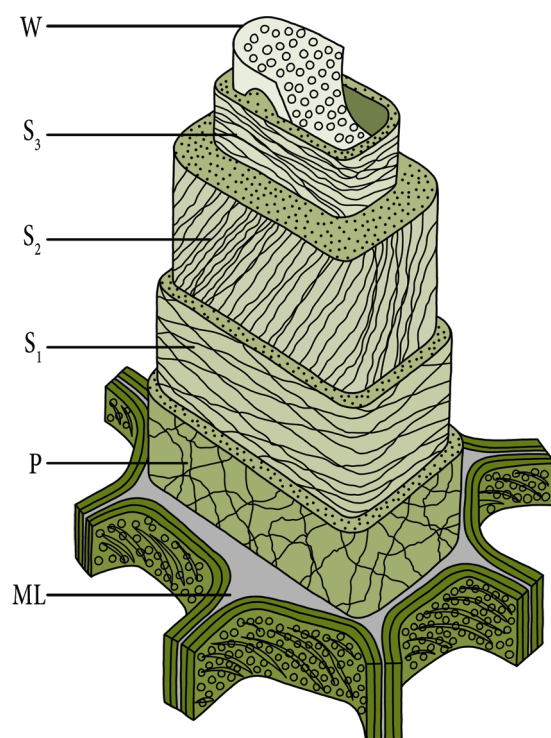


Figuur 2-7. De structuur van het hout in de boom op verschillende schaalniveaus, gaande van de basisbouwstof cellulose, via microfibrillen, celwand, houtcel, xyleem, jaarring tot uiteindelijk de boom. Naar M. Harrington, University of Canterbury.

hoger in boomsoorten uit de tropen dan uit de gematigde zone. Zo staat teak (*Tectona grandis*) bekend als duurzame houtsoort, wat vooral te danken is aan de olieachtige inhoudstoffen die de celwanden van het kernhout impregneren. In ons klimaatgebied heeft de robinia (*Robinia pseudoacacia*) het meest duurzame hout, met een hoog looistofgehalte waardoor het zeer resistent is tegen aantasting door schimmels en insecten. De grote duurzaamheid van het hout van de Western red cedar of levensboom (*Thuja plicata*), afkomstig uit Noordwest-Amerika, wordt veroorzaakt door de toxische inhoudstof β -thujaplicine.

2.3.2 Structuur van de celwand

De celwand is opgebouwd uit opeenvolgende lagen die variëren in dikte, chemische samenstelling en structuur (fig. 2-8). De dunne *middenlamel* verbindt de cellen onderling en heeft een hoog gehalte aan lignine en pectine, een gomachtige stof die de celwanden aan elkaar bindt. Op de middenlamel ligt de *primaire wand*, waarin ongeveer gelijke delen lignine, cellulose en hemicellulose aanwezig zijn en waarin de microfibrillen kriskras over elkaar heen liggen. Daarna volgt het belangrijkste en dikste deel van de celwand, de *secundaire wand*. De opbouw van de secundaire wand varieert tussen celtypen en boomsoorten, maar er zijn altijd meerdere lagen aanwezig: karakteristiek voor veel soorten is een dunne laag (S_1) met daarop een dikke laag (S_2), soms gevolgd door weer een dunne laag (S_3). Op de S_2 of S_3 kan zelfs nog een *tertiaire wand*



Figuur 2-8. De algemene opbouw van de celwand van een houtcel. W = wrattlaag, S_1 - S_3 = verschillende secundaire celwanden, P = primaire celwand, ML = middenlamel. Naar Côté (1967).

en/of een *wratlaag* liggen. De wratlaag bestaat uit kleine lokale verdikkingen die ontstaan als laatste stap in de vorming van de celwand.

De secundaire wand bevat relatief veel cellulose en de microfibrillen hebben een duidelijke oriëntatie: in de S_1 en S_3 zijn ze meer horizontaal georiënteerd, terwijl ze in de S_2 met een steile hoek bijna verticaal georiënteerd zijn. De gelaagdheid en de afwisselende oriëntatie van de microfibrillen in de celwand zijn vergelijkbaar met de opbouw van fiberglas of triplex, waarbij meerdere lagen met een verschillend draadverloop met elkaar gecombineerd zijn om optimale mechanische sterkte en vormstabiliteit te garanderen.

2.3.3 Celtypen en weefsels

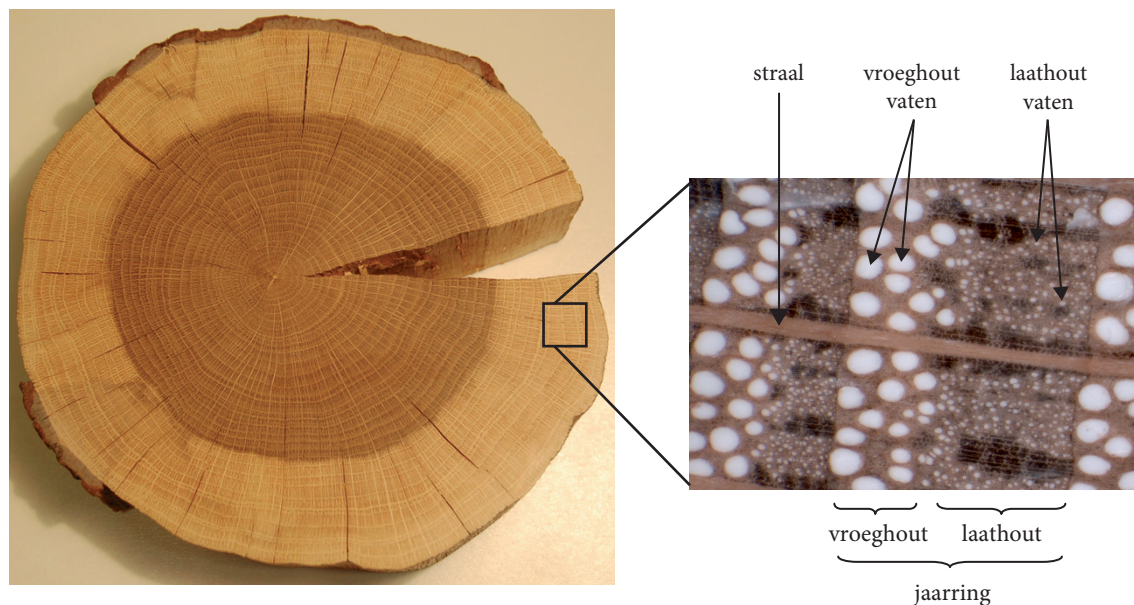
De anatomie van het hout is specifiek voor elke boomsoort. De aan- of afwezigheid en het aandeel van verschillende cel- en weefseltypen, hun ruimtelijke verdeling en morfologie typeren een plantenfamilie, een geslacht of een soort.

Bijna alle cel- en weefseltypen in het hout zijn axiaal – dat wil zeggen: langs de stamas – georiënteerd. Dat heeft te maken met het feit dat efficiënt transport van water van beneden naar boven in de lengterichting van de stam plaatsvindt en dat druk- en trekkrachten beter door axiaal georiënteerde cellen en weefsels opgevangen kunnen worden. Enkel de stralen, opgebouwd uit levende horizontaal georiënteerde parenchymcellen en soms vergezeld door tracheïden of harskanalen, lopen radiaal vanuit het cambium richting het merg (fig. 2-9, 2-10). Zij verzorgen het transport van assimilaten tussen bast, cambium en hout, zorgen voor de opslag van suikers en sturen belangrijke fysiologische processen zoals de verandering van levend spinhout in dood kernhout (zie 2.3.5). Verder dragen ze bij aan de mechanische stabiliteit (radiale trekvastheid) van het hout.

Naaldhout

Naaldhout is veel eenvoudiger van structuur dan loofhout (fig. 2-10, 2-11). Het bestaat voornamelijk uit twee typen cellen: dode *tracheïden* en levende *parenchymcellen*. Tracheïden zijn axiaal georiënteerde cellen met een lengte van ca. 2-6 mm en een diameter van ca. 20 μm . De tracheïdecellen bezitten grote celholtes (lumen) en zijn onderling door *stippels* verbonden. Tracheïden en parenchymcellen vormen samen het watertransporterende weefsel in het spinhout. Stippels lijken op ventielen; normaliter staan ze open en zorgen voor een min of meer vrije doorstroming van water van cel tot cel. Dreigt er echter obstructie van het watertransport door bijvoorbeeld verwonding van een cel, dan gaat de stippel dicht en sluit die de getroffen cel af van het overige onbeschadigde watertransporterende weefsel.

Parenchymcellen komen alleen voor in stralen en sporadisch als axiaal parenchym ingebed tussen de



Figuur 2-9. Dwarsdoorsnede van een eikenstam. Het xyleem kan verder worden onderverdeeld in kernhout (donker gekleurd) en spinthout (licht gekleurd; zie 2.3.5). De jaarringgrenzen zijn duidelijk zichtbaar door de ringporige houtstructuur. Foto: Leo Goudzwaard.

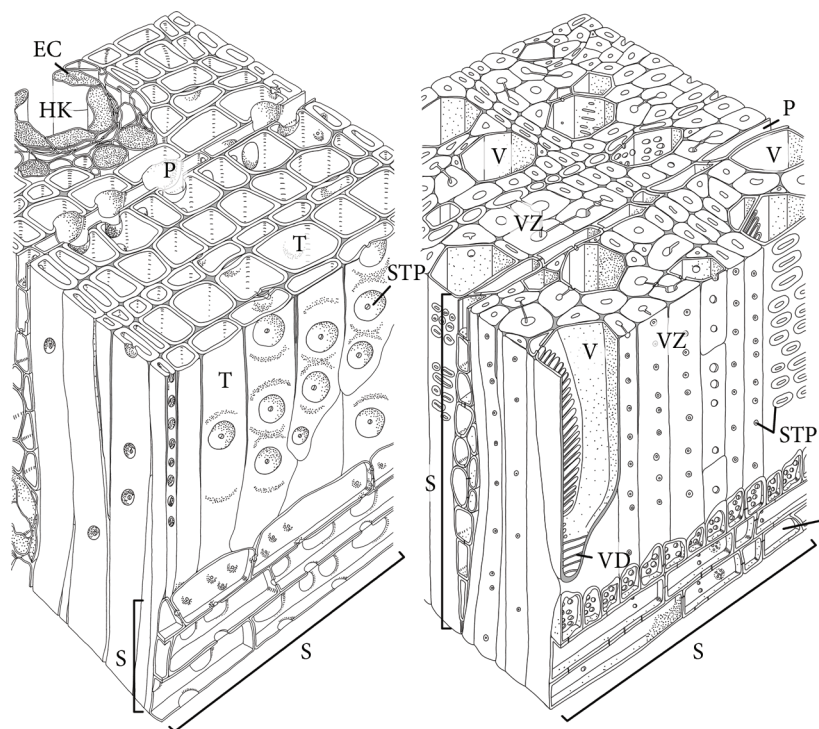
tracheïden (bijvoorbeeld in jeneverbes). In het fysiologisch actieve spinthout (zie 2.3.5) zijn parenchymcellen de enige levende cellen. Ze zijn evenals de tracheïden onderling door stippels verbonden en vormen de radiale transportwegen en opslagplaatsen voor assimilaten.

In veel naaldboomsoorten (fijnspar, grove den, lariks, douglas, maar niet in zilverspar) komen *harskanalen* voor. Dit zijn kanalen die omkleed zijn met *epitheelcellen* (gespecialiseerde parenchymcellen) waarin hars wordt geproduceerd. Axiale en radiale (in de stralen) harskanalen vormen samen een netwerk. In het geval van verwondingen, als gevolg van bijvoorbeeld takbreuk of insectenvraat, zorgt hars voor het afsluiten van de wond.

Loofhout

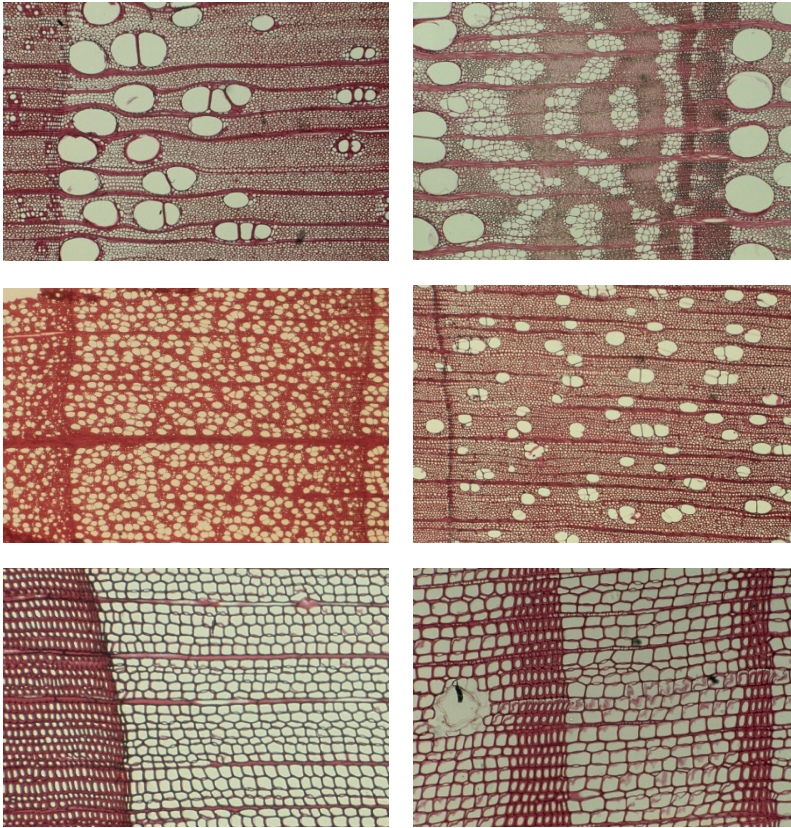
Loofhout is complexer opgebouwd dan naaldbout met een duidelijke taakverdeling tussen de verschillende celtypen (fig. 2-10, 2-11). De *houtvaten* zorgen voor watertransport. Ze bestaan uit op elkaar gestapelde vatelementen met soms zeer grote celholtes en variëren in lengte van enkele centimeters tot meer dan tien meter (zoals in eik). Vaten vormen een axiaal georiënteerd netwerk door de hele boom. Aan de boven- en onderkant van de afzonderlijke vatelementen zitten laddervormige, zeefvormige of eenvoudige doorbrekingen en op de celwanden zitten stippels.

Afhankelijk van de grootte en verdeling van de vaten over een jaarring wordt onderscheid gemaakt tussen *ringporige* en *verspreidporige* loofboomsoorten (fig. 2-11). Ringporige soorten (zoals eik, es, iep, robinia en tamme kastanje) vormen in het voorjaar vaten met zeer grote celholtes (diameter tot 450 µm) in het *vroeghout* aan het begin van de jaarring en vaten met kleine celholtes (ca. 20-30 µm) in het *laathout*, dat in de zomer



- | | | | |
|-----|--------------|----|----------------|
| EC | epitheelcel | T | tracheïde |
| HK | harskanaal | V | vat |
| P | parenchymcel | VD | vatdoorbreking |
| S | straal | VZ | vezelcel |
| STP | stippel | | |

Figuur 2-10. De algemene opbouw van het xyleem in naaldbomen (links) en loofbomen (rechts). Naar Panshin & de Zeeuw (1980).

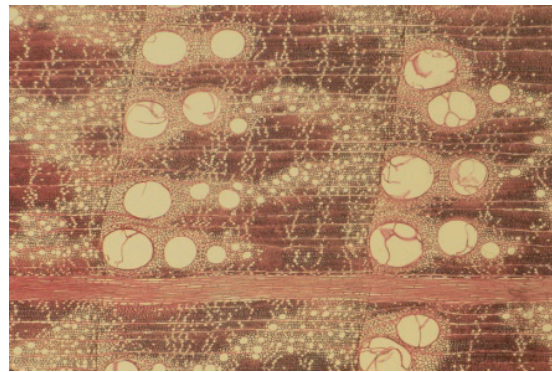
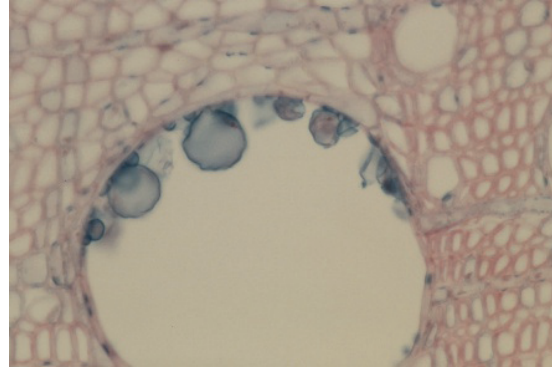


Figuur 2-11. De structuur van loofhout (32x vergroot) en naaldhout (100x vergroot). In alle gevallen verloopt de groei van links naar rechts. Bovenste rij: ringporige loofhoutsoorten (links) en tamme kastanje (rechts). Middelste rij: verspreidporige of diffuusporige loofhoutsoorten beuk (links) en ruwe berk (rechts). Onderste rij: naaldhoutsoorten douglas (links) en grove den (rechts). Foto's: Fritz Schweingruber.

wordt gevormd. Hierdoor begint iedere jaarring met een duidelijke ring van grote vaten. Verspreidporige soorten (zoals beuk, berk, esdoorn, els, wilg en populier) vormen vaten met kleinere celholtes die veel minder extreem in grootte variëren over de jaarring. De grootste vaten worden aan de jaarringgrens in het vroeghout gevormd (ca. 60-80 µm diameter). Met de toenemende breedte van de jaarring worden de vaten gestaag kleiner, tot ca. 20-40 µm aan het einde van de jaarring. Naast de grote houtvaten beschikken veel soorten (zoals eik, kastanje, eucalyptus) ook over veel nauwere tracheïden voor het transport en de opslag van water in het xyleem.

Als gevolg van de verschillende verdeling van vaten tussen ringporige en verspreidporige soorten hebben verschillen in groeisnelheid een duidelijk effect op de dichtheid van het hout. In ringporige soorten leidt een trage groei tot een relatief groot aandeel van vroeghout, en dus grote vaten. Hierdoor is het hout lichter (minder dicht) en minder sterk dan hout uit bomen die een snellere groei hebben vertoond. In verspreidporige soorten is het effect van de groeisnelheid op de sterkte en de dichtheid van het hout veel minder uitgesproken (zie Box 2.1. Houtkwaliteit).

De *vezels*, langgerekte dode cellen met dikke celwanden en kleine celholtes, zorgen voor mechanische stabiliteit. Sommige tropische loofboomsoorten hebben levende vezels, die dezelfde functie hebben als parenchymcellen. De radiaal (stralen) en axiaal geori-



Figuur 2-12. Vorming van thyllen door het uitgroeien van blaasjes vanuit aanliggende parenchymcellen in een houtvat van tamme kastanje (boven: 400x), en door thyllen afgesloten houtvaten in een zomereik (onder: 32x). Foto's: Fritz Schweingruber.

enteerde levende parenchymcellen in loofhout zijn net als in naaldhout verantwoordelijk voor het transport en de opslag van assimilaten. Bovendien hebben parenchymcellen een beschermende functie doordat zij *thyllen* kunnen vormen (uitgroeisels van parenchymcellen die vaten blokkeren; fig. 2-12) en toxische inhoudstoffen produceren om zo verwondingen in te kapselen en om spinhout in kernhout te veranderen (zie 2.3.5). Als enige levende cellen in het spinhout sturen de parenchymcellen alle fysiologische processen in het hout, dat voor de rest (ca. 95%) uit dode cellen bestaat.

Evolutie van houtachtigen

De evolutionaire ontwikkeling van houtige planten is sterk gestuurd door de efficiëntie en het waarborgen van het watertransport. Zo'n 400 miljoen jaar geleden ontstonden planten die lignine en tracheïden konden aanmaken, waardoor houtcellen ontstonden zoals we ze nu nog in naaldbomen (*gymnospermen*) tegenkomen. Hierdoor konden planten veel hoger groeien dan voorheen, wat een groot concurrentievoordeel opleverde ten opzichte van de lager blijvende oudere vegetatie van boomvarens, reuzenpaardenstaarten, enzovoort. In de fylogenetisch jongere loofbomen (*angiospermen*) zijn watertransport en stevigheid toenemend gescheiden en ontstonden meer

Afhankelijk van de houtsoort en de toepassingen kunnen verschillende kwaliteitseisen gesteld worden aan het hout. Kwaliteit is weinig relevant voor toepassingen waarin houtvezels worden verwerkt, zoals papier en vezelplaat. Voor zaaghout zijn de eisen strenger, afhankelijk van de specifieke toepassing. Een goede kwaliteit hout is foutvrij en homogeen van structuur. Fouten in hout zijn kwasten (noesten), reactiehout, rot, verkleuring, scheuren, breuken, draadverloop en (voor toepassingen buiten) de aanwezigheid van spinthout. In een stuk hout met een homogene structuur zit minder spanning waardoor het hout vormstabiel en goed te bewerken is.

De aanwezigheid van *kwasten* heeft een negatief effect op de sterkte, het verkrijgen van een glad oppervlak, de afwerkbaarheid en de vergelijkbaarheid van het hout. Tevens bepalen kwasten de esthetiek van het hout en geven ze een variatie aan het houtoppervlak, wat door sommigen juist extra wordt gewaardeerd. Ingegroeide dode takken leveren losse kwasten op die niet met het omliggende hout vergroeid zijn en tot gaten in een plank kunnen leiden (fig. 1). Bij bomen met een goede natuurlijke stamreiniging of bij goed opgesnoeide stammen zit het kwastvrije hout in de buitenste delen van stam.

In de eerste 5 tot 10 jaar van de stamgroei wordt *juvenile* hout gevormd. Dit hout krimpt sterk in de lengte waardoor balken met juveniel hout kromtrekken. Bovendien bestaat het uit kortere cellen waardoor het ook minder geschikt is voor papierproductie. Verder heeft het eerste gevormde hout een hoog kwastaandeel en ten slotte is het minder bestand tegen schimmelaantasting waardoor kernrot kan ontstaan.

Een boom vormt *reactiehout* om rechtop te blijven staan ondanks belasting door wind, zware takken en scheefstand. Het trekhout (bij loofbomen) en drukhout (bij naaldbomen) hebben een andere structuur dan normaal hout en zijn vaak wat donkerder van kleur. Dat hout is minder goed glad te schaven, wat het lijmen en afwerken bemoeilijkt. Reactiehout brengt spanningen in het hout door zijn afwijkende structuur (fig. 2-18), waardoor het anders op vocht reageert. Bij het drogen van hout leidt reactiehout snel tot scheuren en vervormingen. Populier, es en berk zijn voorbeelden van soorten die snel reactiehout vormen.

Het hout van een levende boom is goed beschermd tegen aantastingen door de omhulling van de stam met bast en schors, waardoor infecties afgeweerd worden. Bij verwondingen als gevolg van takbreuk, wortelbeschadiging, blikseminslag en mechanische beschadiging kunnen bacteriën en schimmels in het hout komen, wat kan leiden tot *verkleuringen* en rot in het hout. Verkleuringen kunnen ook ontstaan bij luchttoetreding in de levende stam door oxidatieve reacties met organische verbindingen in de celwand. Doordat het spinthout levende cellen heeft, kan het actief op een infectie reageren. De houtstructuur wordt afgesloten en er worden inhoudstoffen afgezet. Door dit proces verkleurt het hout en wordt het ontoegankelijker voor vocht. Voorts kan het vocht minder goed uit het kernhout worden verwijderd, waardoor tijdens droging het hout plaatselijk nat blijft, wat tot spanning en scheuren leidt. Houtsoorten die geen kernhout vormen, zoals populier, es en beuk, kunnen zodanig op een infectie reageren dat een zogenaamde valse kern ontstaat (fig. 2).



Figuur 1. Kwasten in hout. Links een ingegroeide tak in larikshout. Het linkerdeel is ontstaan terwijl de tak nog leefde en is volledig vergroeid met het omringende hout. Het rechterdeel is overgroeid nadat de tak is afgezaagd, waarbij een losse kwast ontstaan is doordat het met schors en al is ingesloten in het hout zonder daarmee te vergroeien. Vanaf de afgezaagde takstomp is naar buiten toe kwastvrij hout gegroeid. Rechts een plank die op de zwakke plek rond een kwast is gebroken. Foto's: René Klaassen.



Figuur 2. Geïnfecteerde beukenstam met valse kern (boven) en rotte kern in robinia als gevolg van schimmelaantasting van het juveniele hout (onder). Foto's: René Klaassen.

In een levende eik leidt schimmelinfectie soms tot een aantasting die beperkt blijft tot één jaarring maar dan wel over een groot deel van de omtrek van de stam en over een behoorlijke lengte. Bij kap is zo'n eik *ringlos*, wat betekent dat er een cilinder hout uit de stam valt. Ringlos kan ook ontstaan door interne spanning bij onregelmatige groei en door vorstschade. Naast infecties door micro-organismen kunnen ook activiteiten van insecten tot verandering van het hout leiden. In het cambium van de berk en de els kunnen in sommige jaren gangen gegraven worden door de larven van langpootmuggen. Deze gangen zijn later in het hout zichtbaar als donkerbruine mergvlekken (fig. 3). Larven van spinthoutkevers kunnen gangen boren in het spinthout van staande bomen en het hout van sommige soorten bomen reageert hierop met een afweerreactie, wat tot verkleuring leidt rondom deze gangen.

Het fysiologisch actieve *spinhout* is open van structuur en er zitten geen schimmel- of bacteriewerende inhoudstoffen in, maar wel actieve celbestanddelen zoals eiwitten en suikers. Dit verklaart waarom het spinthout van alle houtsoorten geen of nauwelijks weerstand bezit tegen aantasting door micro-organismen. In het echte kernhout is geen levend weefsel meer aanwezig en moet de natuurlijke duurzaamheid genoeg zijn om het hout te beschermen tegen schimmelaantasting. Populier,



Figuur 3. Berkenhout met mergvlekken als gevolg van aantasting door larven van langpootmuggen. Uiterst links onaangetast hout. Foto: René Klaassen.

berk, es, esdoorn, els, iep, beuk, paardenkastanje, zilverspar en wilg vormen geen kernhout en zijn over de hele diameter egaal licht van kleur. Deze houtsoorten zullen bij buitengebruik snel wegrotten (tabel 1) maar zijn mede door hun homogene kleur goed geschikt om binnen in zichtwerk te gebruiken. Bij de meeste soorten die kernhout vormen, is dit donkerder van kleur door afzetting van inhoudstoffen tijdens het verkerningsproces. Bij vuren (fijnspar) verschilt de kleur van het kernhout niet van het spinthout, maar het heeft wel een gesloten structuur.

Houtsoorten verschillen sterk in hun weerstand tegen schimmelaantasting (zie tabel 1). Maar zelfs bij een duurzame houtsoort als robinia wordt het juveniele hout gemakkelijk geïnfecteerd, waardoor toch vaak een rotte kern voorkomt (fig. 2). Voor buitengebruik is men geïnteresseerd in spintvrij hout en hoe smaller de spintrand is, hoe hoger het zaagrendement is dat uit een stam verkregen kan worden. De relatief jonge grove dennen in Nederland en Vlaanderen bestaan voor het grootste deel uit spint, douglas heeft een iets smallere spintrand en bij lariks is deze nog smaller. In volwassen eiken zitten 10-20 spintringen.

In eikenstammen komen soms *maanringen* voor, die herkenbaar zijn als een band spinthout in het kernhout. Vorst vroeg in het groeiseizoen zou de levende cellen in het spint zodanig beschadigen dat ze niet meer in staat zijn het proces van verkerning uit te voeren. De cellen die door het cambium worden afgezet na de vorstperiode, zijn weer in staat te verkernen waardoor na ver-

Tabel 1. Enkele eigenschappen van de belangrijkste houtsoorten, geproduceerd in Nederland en Vlaanderen (Wiselius 2005). De dichtheid of volumieke massa is standaard bepaald bij 12% vochtgehalte. De elasticiteitsmodulus is een maat voor vervorming (een hoger getal betekent minder vervorming), die optreedt wanneer het hout wordt verbogen. De duurzaamheidsklassen zijn uitgedrukt als de weerstand tegen schimmelaantasting bij grondcontact. Uit de verschillende testmethoden die bestaan om tot een classificatie te komen, is hier gekozen voor de 'kerkhofproef'. Hierbij worden staken voor de helft van de lengte in de grond gezet en jaarlijks op sterkte beproefd. Breekt een staak, dan is de test afgelopen; zo niet, dan wordt de staak een jaar later opnieuw beproefd. Het gaat hier om kernhout want spinthout is per definitie klasse 5.

Houtsoort	Boomsort	Houttype	Dichtheid (kg m ⁻³)	Elasticiteitsmodulus (N mm ⁻²)	Duurzaamheidsklasse
Europees berken	Ruwe en zachte berk	Diffuusporig	640-670	14200	5
Europees beuken	Beuk	Diffuusporig	670-750	12300	5
Inlands douglas	Douglas	Naaldhout	410-800	11600	3
Amerikaans eiken (rood)	Amerikaanse eik	Ringporig	650-800	12500	4
Europees eiken	Zomereik / wintereik	Ringporig	500-970	9800-10000	2
Europees elzen	Zwarte en witte els	Diffuusporig	530-640	9400	5
Europees esdoorn	Gewone esdoorn	Diffuusporig	538	10100	5
Inlands essen	Gewone es	Ringporig	700	8300	5
Inlands grenen (kernhout)	Grove den	Naaldhout	508	10800*	3
Haagbeuken	Haagbeuk	Diffuusporig	550-850	12700	5
Iepen	Iep	Ringporig	470-850	10800	4
Tamme kastanje	Idem	Ringporig	490-650	8800	2
Europees kersen	Zoete kers	Diffuusporig	550-800	10900	3
Japans lariks	Japane lariks	Naaldhout	530	8900	3
Linden	Linde	Diffuusporig	520-560	12000	5
Populieren	Populier	Diffuusporig	380-530	9700	5
Robinia	Idem	Diffuusporig	720-800	14200	2
Vuren	Fijnspar (vuren)	Naaldhout	428	8900**	3
Wilgen	Wilg	Diffuusporig	320-550	7100	5

* gebaseerd op noords grenen.

** gebaseerd op Midden-Europees vuren.

loop van 20 jaar de ten tijde van de vorstperiode ontstane spintrand volledig omsloten is door kernhout.

Omwille van de verdere verwerking kunnen bomen het best in de winter gekapt worden. De sapstroom in het spinthout staat dan stil en het houtvochtgehalte is dan relatief laag. Voor naaldhoutsoorten ligt het vochtgehalte in het spinthout (op basis van drooggewicht) wat hoger (100-120%) dan voor loofhoutsoorten (50-80%). Het vochtgehalte van het kernhout verandert niet zo sterk met de seizoenen, maar het is wel opvallend dat het kernhout van naaldhoutsoorten veel droger is dan het kernhout van loofhoutsoorten (respectievelijk 30 en 50-80%). Rond het moment dat de sapstroom tot stilstand komt, worden suikers in het spinthout omgezet naar zetmeel. Hout van bomen die te vroeg in het seizoen zijn gekapt, is erg nat waardoor er voorzichtiger moet worden gedroogd. Verder bezit het hout een hoge concentratie van vrije suikers waardoor het hout plakt en gevoelig is voor schimmelactiviteit en daarmee voor verkleuring. Witte houtsoorten als berk, es, esdoorn, els en populier zijn hier erg gevoelig voor.

Voor voldoende sterkte en voor een goede bewerking moet de *draad* van het hout recht door een plank

lopen, dat wil zeggen dat de richting van de cellen evenwijdig aan de lengterichting van de plank loopt. Het zogenaamde bast-kant-parallel verzagen van een stam, waarbij parallel aan de bastzijde wordt gezaagd, levert planken op die sterker en vormstabiel zijn dan planken waarbij de draad eruit loopt. Dit kan alleen bij bomen waarvan de cambiumcellen axiaal (parallel aan de stamas) georiënteerd zijn. Er zijn ook boomsoorten waarbij de cambiumcellen niet mooi in de lengte georiënteerd zijn of waarbij de oriëntatie in de loop der jaren nogal kan variëren. Bij de paardenkastanje staan de cambiuminitialen scheef, wat leidt tot draaigroei. Dat is te zien aan de scheeflopende schorsrillen. Bij planken gezaagd uit de paardenkastanje zal de draad weglopen waardoor de plank weinig sterk is en makkelijk scheurt. Afhankelijk van de zaagwijze kunnen kwartiers, halfkwartiers en dosse planken verkregen worden (fig. 4). Kwartiers hout, waarbij de jaarringen haaks op het breedste vlak staan, is vormstabiel dan dosse hout, waarbij de jaarringen parallel aan het breedste vlak lopen.

De breedte van de *jaarring* is op zich geen maat voor een goede houtkwaliteit. In de vijf ringporige Europese houtsoorten (eik, tamme kastanje, iep, robinia en es) is het verschil tussen vroeg- en laathout groot (fig. 2-9).



Figuur 4. Zaagmethoden voor boomstammen (boven) met rechts kwartiers gezaagde en links dosse gezaagde planken. Onderaan de wijze van krimp in gezaagd hout uit verschillende delen van de stam. Foto's: Jan den Ouden.



Figuur 5. Verschillen in jaarringopbouw, met een geleidelijke overgang van vroeg- naar laathout bij de fijnspar (boven) en een abrupte overgang bij de lariks (onder). Foto's: René Klaassen.

Het vroeghout (gevormd in april-mei) bestaat vooral uit grote vaten (100-300 μm in diameter), terwijl het laathout (gevormd in juni-augustus) vooral uit dikwandige vezels bestaat. Bij een snelle groei ontstaat een onevenredige verdeling tussen het aandeel vroeg- en laathout en is het hout opvallend zwaar. Bij langzame groei bestaat het hout vooral uit vroeghout en het is dan opvallend licht van gewicht. Bij andere, verspreidporige houtsoorten is het verschil tussen vroeg- en laathout niet of nauwelijks aanwezig en kan het hout ondanks de snelle groei toch homogeen van textuur zijn. Omdat deze verschillen worden veroorzaakt door het aandeel en de verdeling van de houtvaten, is dit bij naaldbomen niet aan de orde omdat deze veel smallere tracheïden hebben die regelmatig verdeeld over de jaarring voorkomen. Hoewel naalddhout voornamelijk uit één celtype bestaat, hebben de cellen in het vroeghout dunner wanden dan in het laathout. In houtsoor-

ten als grenen en vuren gaat het vroeghout geleidelijk over in het laathout, terwijl bij de lariks deze overgang abrupt is (fig. 5). Dit maakt het hout gevoeliger voor scheurvorming.

Bij de meeste houttoepassingen wordt gedroogd hout gebruikt. Tijdens het droogproces wordt hout met een vochtgehalte met grote variatie (120-30%) teruggedroogd naar 10-12%. Hierbij krimpt het hout en kunnen er scheuren en vervormingen ontstaan, die de houtkwaliteit negatief beïnvloeden (fig. 4). Hoewel de snelheid van waterafgifte houtsoortspecifiek is, hebben een heterogeen vochtgehalte, een onregelmatige groei, aantasting, reactiehout en inhoudstoffen (hars en gommen) een negatief effect op het droogproces.

gespecialiseerde cellen zoals vatcellen met grotere celholtes voor watertransport en vezels met stevige celwanden voor mechanische stevigheid (fig. 2-13). Afhankelijk van het klimaat waarin de bomen groeien, ontwikkelden zich verschillende typen van watertransportsystemen: universeel, in alle klimaatgebieden komen verspreidporige soorten voor, in de natte tropen komen veel *macropore* soorten met gemiddeld zeer grote vaten voor en in de mediterrane en warmere gematigde zone hebben zich ringporige soorten ontwikkeld. Grote en lange vaten garanderen een efficiënt watertransport, maar ze maken het vatsysteem tegelijkertijd gevoelig voor verwonding en embolie (zie 3.4.2) omdat dan grote delen van het vatsysteem inactief raken.

Het feit dat naaldboomsoorten en verspreid- en ringporige soorten naast elkaar op verschillende groeiplaatsen voorkomen en dat zowel naaldbomen (*Sequoia sempervirens*, VS) als loofbomen (*Eucalyptus regnans*, Australië) hoogtes boven de 110 m kunnen bereiken, bevestigt het succes van verschillende houtstructuurtypen.

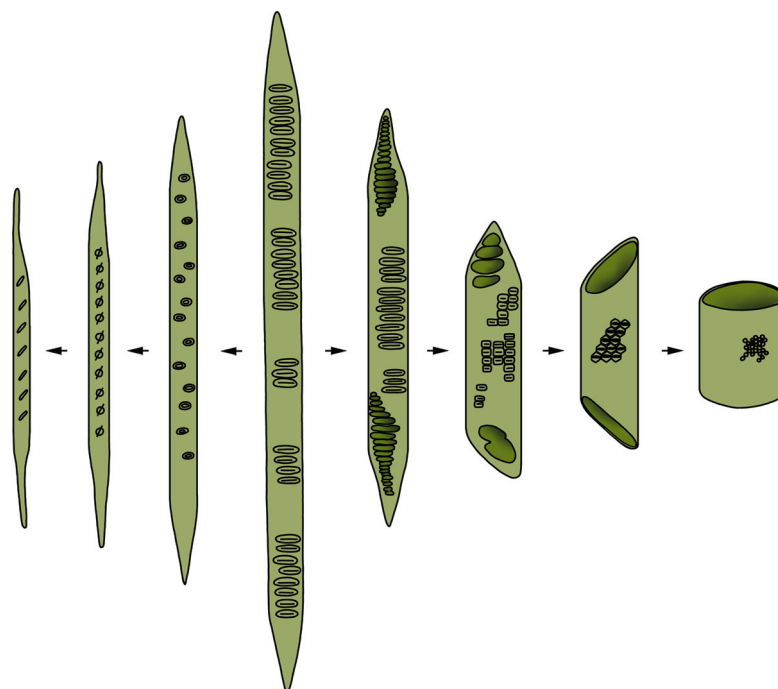
2.3.4 Juveniel en volgroeid hout

In de eerste 20 tot 30 jaar vormt de jonge boom – of beter gezegd het jonge cambium – *juveniel hout*. In de oudere boom zit het juveniele hout in de kroon en het bovenste stamgedeelte en loopt het als een cilinder door het middelste stamgedeelte (fig. 2-14). Met toenemende leeftijd wordt in het onderste stamgedeelte *volgroeid hout* gevormd. Juveniel hout heeft kortere tracheïden of vezels, de microfibrillen in de celwand lopen steiler en het hout heeft een lagere dichtheid dan het volgroeide hout. Dat maakt dat de sterkte-eigenschappen van juveniel hout slechter zijn en dat het sterker krimpt dan volgroeid hout. Stammen uit plantages met korte rotaties bestaan voor een belangrijk deel uit juveniel hout en zijn daarom van een slechtere kwaliteit dan stammen van oude bomen met veel volgroeid hout.

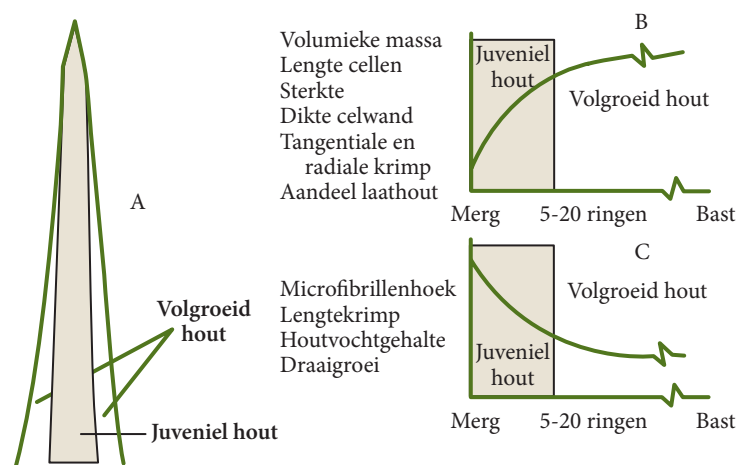
2.3.5 Spinhout en kernhout

Spinhout is het fysiologisch actieve deel van het hout waar water wordt getransporteerd en water en voedingsstoffen worden opgeslagen met levende parenchymcellen die alle fysiologische processen verzorgen (zie 2.3.3). Naarmate de boom ouder en dikker wordt, beperken het watertransport en de fysiologische processen zich in toenemende mate tot de meest recent gevormde, buitenste jaarringen (fig. 2-9). Omdat de verzorging van de binnenste ringen meer kost dan ze voor vitale functies opleveren, worden ze van hun functie ontheven door een proces dat aangeduid wordt als *verkerning*, waarbij het levende spinhout overgaat in het dode *kernhout*. Bij veel boomsoorten (eik, grove den) is de verkerning een genetisch gedetermineerd proces dat begint als de bomen 15 tot 30 jaar oud zijn.

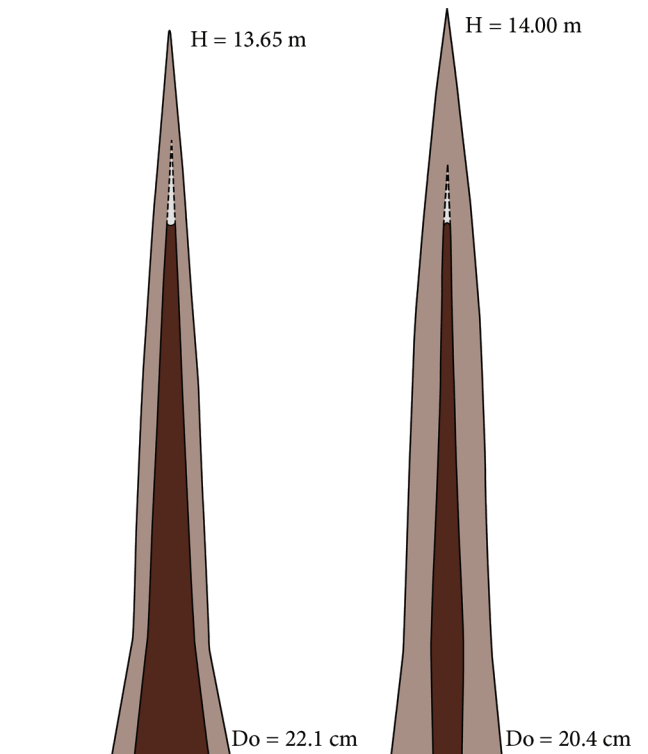
Bomen die geen kernhout vormen (zilverspar, beuk, es, populier), laten een afnemende fysiologische activiteit van buiten naar binnen zien. Wanneer een spintoring verkernt, worden de tracheïden en vaten geblokkeerd, waarbij de stippels tussen de cellen irreversibel worden afgesloten en vaten verstopt worden met thyllen (fig. 2-12). Dit zijn blaasvormige structuren die vanuit aanliggende parenchymcellen de tracheïden of vaten ingroeien. Daarnaast vormen de parenchymcellen aromatische inhoudstoffen, die in de celwanden en holtes van alle houtcellen penetreren en het zo



Figuur 2-13. Overzicht van de verschillende celtypen in naaldbout en loofhout. Naaldbout is opgebouwd uit tracheïden (langste centrale cel). Bij loofbomen zijn deze primaire tracheïden geëvolueerd via kleine tracheïden tot vezelcellen voor mechanische sterkte (links), of tot vatcellen voor water- en nutriënttransport (rechts). Naar Bailey & Tupper (1918).



Figuur 2-14. Verdeling van juveniel en volgroeid hout in de boom (A) en het effect op de fysieke en mechanische eigenschappen van beide houttypen, uitgezet tegen het aantal jaarringen vanaf het merg en opgedeeld in eigenschappen die in waarde toenemen (B) of afnemen (C) naarmate de jaarring verder van het merg gelegen is. Naar Kretschman (1998).



Figuur 2-15. Verdeling van kernhout (donker) en spinhout (licht) over de stammen van een douglas (links) en grove den (rechts). De grove den is duidelijk meer volhoutig dan de douglas. Naar de Hoogh (1925).

gevormde kernhout resistent maken tegen aantasting. Ten slotte sterven de parenchymcellen af.

De structuur van kernhout verschilt niet van spinhout, maar door de soms grote hoeveelheid inhoudstoffen zijn de chemische eigenschappen veranderd en is het hout niet of duidelijk minder permeabel. Door oxidatie van de inhoudstoffen is kernhout vaak duidelijk donkerbruin verkleurd (fig. 2-9). Er zijn echter ook soorten, zoals de fijnspar, zonder kleurverschil tussen spint- en kernhout. Soorten zonder echt kernhout kunnen wel een *valse kern* vormen (rode kern in beuk, bruine kern in es en populier). Bij een valse kern treedt het proces van verkleuring spontaan op als gevolg van een schimmelinfectie na verwonding van de wortels, takken of stam. Vals kernhout is wel donkerder van kleur, maar heeft geen hogere weerstand tegen aantasting omdat de inhoudstoffen niet in de celwanden gebonden worden maar vrij in de celholtes liggen (zie Box 2.1. Houtkwaliteit).

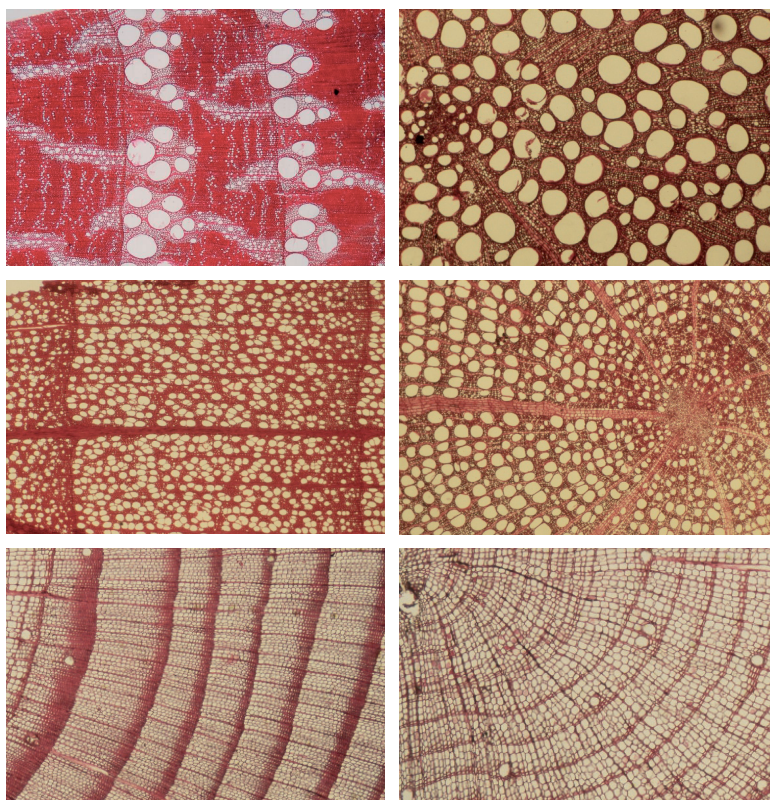
Het aandeel spinhout varieert per soort en is binnen een soort afhankelijk van standplaats, leeftijd en groeisnelheid (fig. 2-15). Omdat het spinhout veel minder inhoudstoffen bevat dan kernhout, is het veel minder bestand tegen aantasting door schimmels en bacteriën en daardoor minder duurzaam.

2.3.6 Takhout en wortelhout

De opbouw van hout in tak, stam en wortel verschilt conform hun functies in de boom (fig. 2-16). *Takhout* bestaat voor een groot deel uit juveniel hout en bevat veel *reactiehout* (zie 2.3.7). De cellen zijn korter, kleiner en hebben dikkere celwanden. In loofhout komen meer en kleinere vaten en meer vezels voor. In naaldhout komen meer harskanalen voor om bij takbreuk het indringen van micro-organismen tegen te gaan. De dichtheid en het soortelijk gewicht zijn groter dan van stamhout en het krimpt minder.

Wortelhout verschilt van tak- en stamhout door een hoger aandeel parenchym (meer stralen en axiaal parenchym) en een lager aandeel vezels. Celaandelen en -groottes veranderen met toenemende afstand van de stam: dicht bij de stam is vooral de stevigheid van belang en bestaat het wortelhout vooral uit lange vezels en tracheïden. Verder weg van de stam zijn watertransport en opslag van assimilaten belangrijk en bevat het wortelhout veel parenchym. Bovendien zijn de vaten en tracheïden groter (fig. 2-16). Verschillen treden ook op tussen verticale en horizontale wortels. Verticale (pen) wortels hebben gemiddeld grotere vaten voor efficiënt watertransport richting stam dan horizontale wortels die naast wateropname en watertransport ook mechanische belastingen moeten opvangen en daarom veel reactiehout bevatten met gemiddeld kleinere vaten (zie 2.3.7).

Naaldbomen hebben in het wortelhout grotere en langere tracheïden met dunnere wanden en meer stipfels dan in het tak- en stamhout, wat zorgt voor een efficiënt watertransport. Het verschil tussen vroeghout en laathout is minder duidelijk in wortelhout, zodat de jaarringgrenzen minder duidelijk zijn dan in boven-

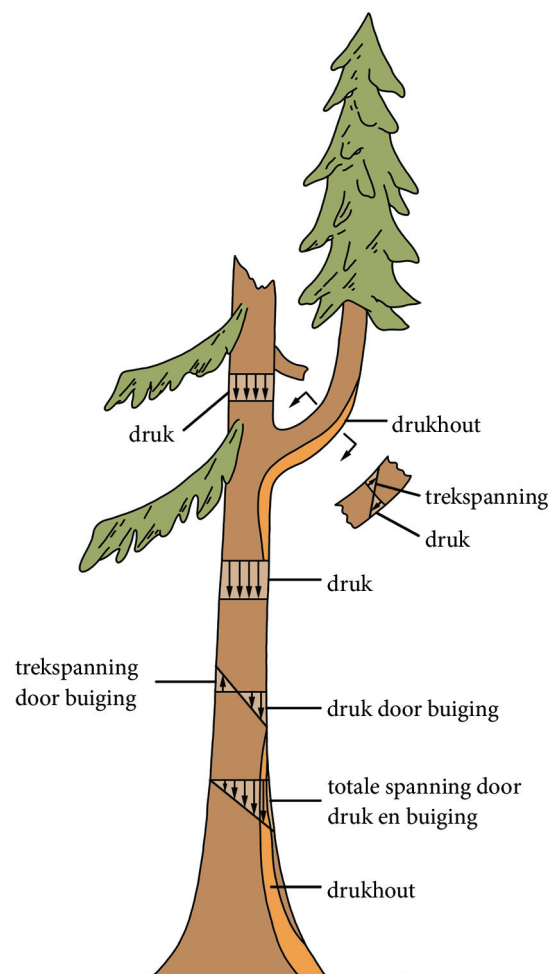


Figuur 2-16. Verschillen in houtstructuur in stamhout (links) en wortelhout (rechts) in eik (*Quercus robur*) (boven, 32x), beuk (*Fagus sylvatica*) (midden, 25x) en Siberische lariks (*Larix sibirica*) (onder, 40x). Foto's: Fritz Schweingruber.

grondse delen. Wortels van loofbomen zijn allemaal verspreidporig, ook al is het stamhout ringporig. De vaten in verspreidporige soorten zijn gemiddeld groter in het wortelhout. Over het algemeen is wortelhout lichter, het krimpt sterker en de trekvastheid is geringer.

2.3.7 Reactiehout

Als hout eenmaal gevormd is, blijft de structuur onveranderd. Dit betekent dat als de boom veranderingen in de mechanische belasting ondervindt, het bestaande hout niet kan reageren op de nieuwe situatie, bijvoorbeeld door scheefstand of bij een asymmetrische kroon na het verlies van zware zijtakken. Bovendien zijn de meeste cellen dood, dus als er scheuren in de stam ontstaan, kunnen deze niet meer dichtgroeien. De enige manier om mechanische belastingen op te vangen en op die manier weer tot een evenwicht in spanningstoestanden te komen, is de aanleg van nieuwe houtlagen met een aangepaste houtopbouw. Met de vorming van *reactiehout* in de stam, takken of wortels reageert de boom op veranderingen en probeert zo het evenwicht van mechanische spanningen weer te herstellen



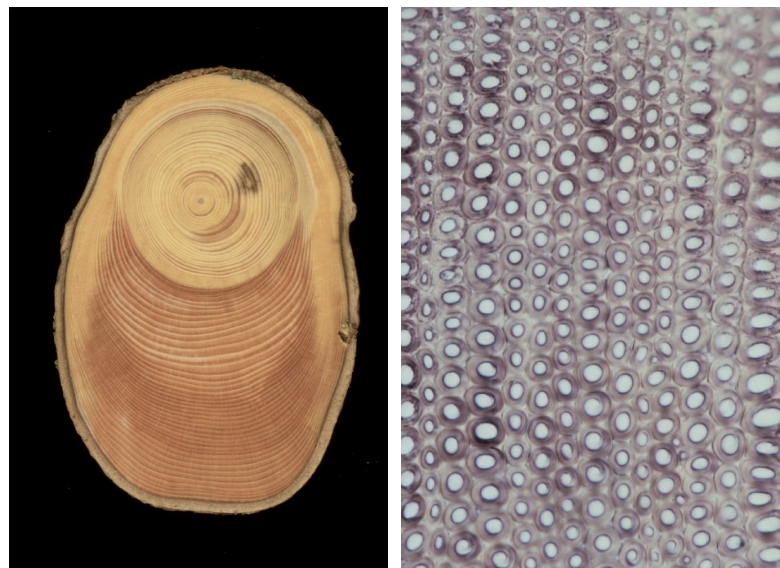
Figuur 2-17. Verschillende krachten die op de boom werken en de vorming van reactiehout (in dit geval drukhout in een naaldboom). Naar Mattheck (1991).

(fig. 2-17, 2-18). Komt een boom scheef te staan, dan vormen naaldbomen *drukhout* aan de onderkant van de stam om de boom zo weer in een spanningsvrije, opgerichte positie te brengen. Loofbomen daarentegen vormen *trekhout* aan de bovenkant van de stam.

De vorming van drukhout en trekhout leidt tot excentrische groei, waarbij het reactiehout zich in de zone met bredere jaarringen bevindt (fig. 2-18). Op de stamdoorsnede zijn zones met drukhout herkenbaar aan een licht- tot roodbruine kleur. Trekhout is macroscopisch moeilijk te onderscheiden van normaal hout, maar is soms wat lichter van kleur.

Drukhouttracheïden zijn duidelijk rond (fig. 2-18) met ruimtes tussen de cellen (*intercellulaire ruimtes*). De celwand is dikker maar bestaat overwegend uit een S₁ en een sterk gelignificeerde S₂. De cellulosefibrillen in de S₂ lopen in een hoek van ca. 45° ten opzichte van de vezelrichting en worden gekenmerkt door spleten die in de richting van de cellulosefibrillen lopen. De grote hoek van de fibrillen zorgt er samen met het hogere aandeel lignine voor dat drukhout een betere drukvastheid heeft dan normaal hout, waardoor opeenvolgende drukhoutlagen aan de onderkant van boomdelen deze in een andere positie kunnen duwen.

Het trekhout van loofbomen is zo opgebouwd dat het boomdelen vanaf de bovenkant terug in een spanningsvrije positie kan trekken. Naast de aanwezigheid van minder en kleinere vaten verschillen vooral de opbouw en anatomie van de vezels duidelijk van normaal hout. De S₁ en S₂ zijn altijd aanwezig, maar vaak dunner dan in normaal hout, en ze bevatten meer cellulose en minder lignine. In plaats van de S₃ hebben *trekhoutvezels* van veel boomsoorten (bijvoorbeeld populier, beuk, esdoorn) een dikke, bijna uitsluitend uit cellulose opgebouwde celwandlaag. Deze *gelatineuze laag* of *G-laag* kan soms de hele celholte vullen.



Figuur 2-18. Reactiehout in fijnspaar. De boom is ooit scheef gewaaid en heeft sindsdien drukhout gevormd (links). De microscopische opname van het drukhout (rechts) toont sterk verdikte tracheïden met grote intracellulaire ruimtes tussen de cellen (400x vergroot). Foto's: Fritz Schweingruber.

De cellulosefibrillen in de G-laag zijn – net als in de S₂ – sterk axiaal en dus parallel aan de vezelrichting georiënteerd. Daardoor worden in opeenvolgende lagen met trekhout de nodige trekkrachten aan de bovenkant van boomdelen opgebouwd die voor (re-) oriëntatie van een tak of stam zorgen.

De vorming van reactiehout heeft negatieve gevolgen voor de verwerking van het hout. De excentrische groei leidt tot een verminderd rendement en verminderde kwaliteit bij fineer- en zaaghout (heterogene fineertekening en planken met een onregelmatig jaar-ringpatroon). De veranderde chemie en ultrastructuur van reactiehout zorgen voor verschillen in het krimp- en zwelgedrag ten opzichte van normaal hout, wat tot scheurvorming in rondhout en verwerpen van zaaghout kan leiden. Bij het drogen van naaldhout en loofhout met reactiehout treedt onregelmatige lengte-krimp op, waardoor het hout krom kan trekken.

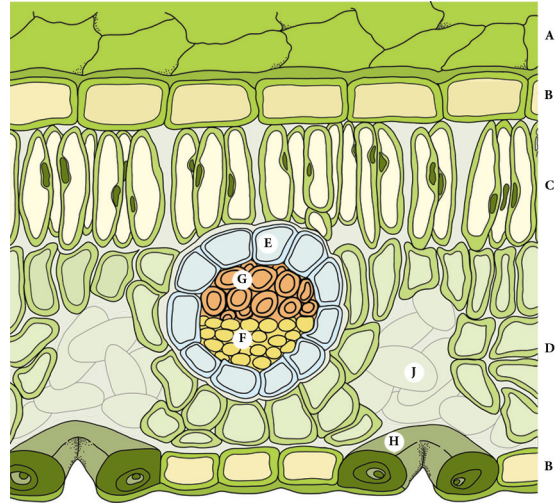
2.4 Bladeren en naalden

De bladeren zijn de organen waarmee bomen licht onderscheppen, water verdampen en kooldioxide opnemen en waar via fotosynthese suikers worden gemaakt. Hoewel boombladeren een enorme variatie in vormen vertonen, hebben ze in principe dezelfde opbouw. Ze bestaan uit *bladmoes* met daarin *bladnerven*, en zijn via een bladsteel verbonden met de twijg. Loofbomen hebben een duidelijke bladschijf, terwijl de bladeren van coniferen naald- of schubvormig zijn. De ginkgo (*Ginkgo biloba*) is als conifeer met zijn waaier-vormige bladeren een uitzondering op deze regel.

2.4.1 Algemene structuur van het blad

Bladeren van loofbomen worden aan de boven- en onderzijde afgegrensd door de *epidermis*: een beschermende laag cellen waarop aan de buitenkant nog een extra beschermende waslaag (de *cuticula*) zit die waterverlies uit het blad voorkomt (fig. 2-19). De binnenkant van het blad, het *bladmoes*, bestaat hoofdzakelijk uit parenchymcellen en wordt algemeen aangeduid als *mesofyl*. Aan de bovenzijde van het blad bestaat dit uit *palissadeparenchym*. Dit zijn dicht op elkaar gepakte, langwerpige cellen, één of meerdere lagen dik, die vol zitten met chloroplasten (bladgroenkorrels). Daaronder bevindt zich het *sponsparenchym*, dat bestaat uit meer afgeronde cellen die een losse structuur vormen doordat er veel intracellulaire ruimtes tussen zitten. Door het blad heen lopen de *bladnerven*, met daarin de *vaatbundels* met xyleem en floëem, die het transport van water en suikers verzorgen. Het transportweefsel wordt beschermd door een *vaatbundelschede* met daarin cellen met verdikte celwanden, die de nerf stevigheid geeft.

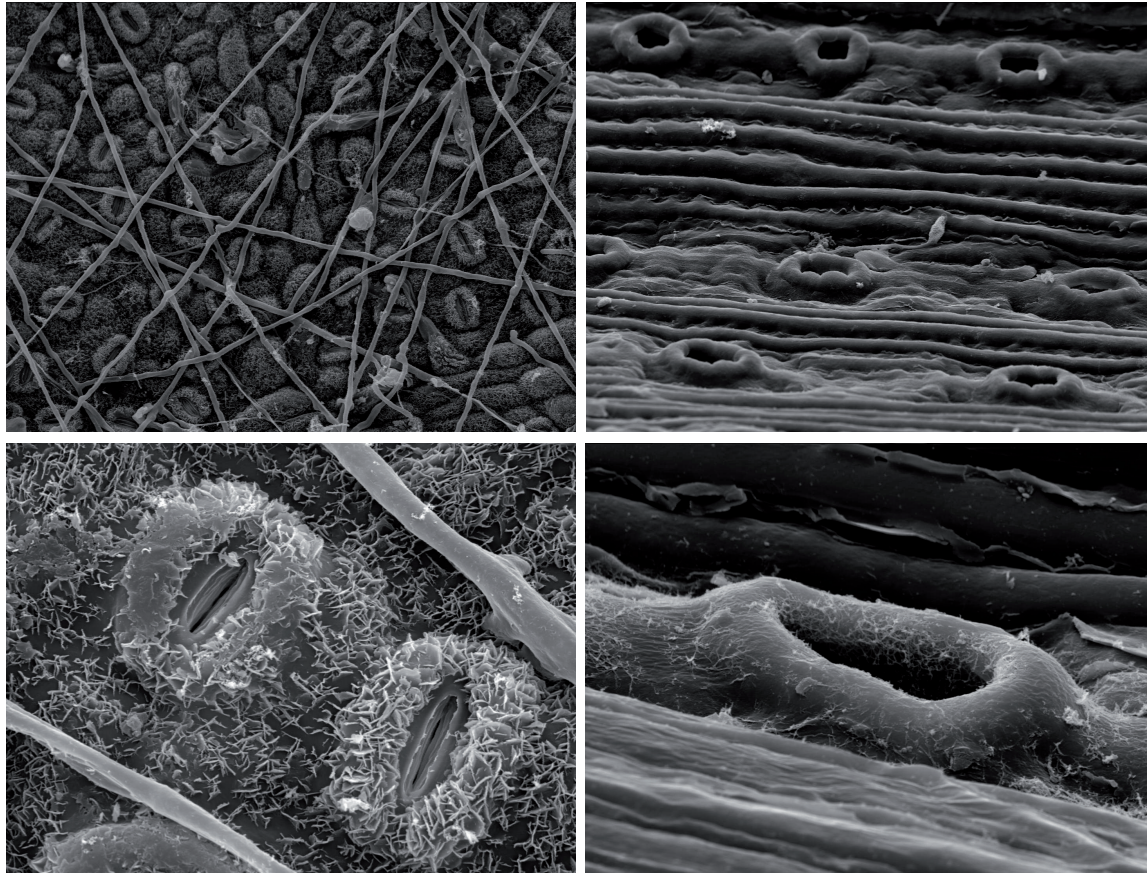
Aan de onderkant van het blad liggen de *huidmondjes* (*stomata*) als regelmatig verspreide openingen in



Figuur 2-19. Schematische voorstelling van de anatomie van de bladeren van een loofboom. Betekenis van de letters: A= cuticula, B= epidermis, C= palissadeparenchym, D= sponsparenchym, E= vaatbundelschede, F= floëem, G= xyleem, H= sluitcel van huidmondje, J = substomatale ruimte. Naar www.biologycorner.com.

de epidermis (fig. 2-20). Als deze openstaan, kan CO₂ het blad in diffunderen, en water naar de atmosfeer toe kan verdampen via de direct achter de huidmondjes gelegen *substomatale ruimte*. Een huidmondje bestaat uit twee *sluitcellen* met daartussen een opening. Door uitwisseling van onder andere kalium wordt de ionenconcentratie in de sluitcellen vergroot waardoor water in de cel wordt opgenomen. Hierdoor ontstaat er een spanning (*turgor*) in de sluitcellen, die daardoor van elkaar wijken waardoor het huidmondje zich opent. Bij ongunstige omstandigheden (bijvoorbeeld geen licht of watergebrek) wordt dit proces omgekeerd, verlaagt de spanning in de sluitcellen en sluiten de huidmondjes zich. De dichtheid van de huidmondjes per bladoppervlakte varieert sterk tussen soorten, maar is ook afhankelijk van de groeiplaatsomstandigheden. Zo is bijvoorbeeld voor wintereik aangetoond dat de dichtheid aan huidmondjes afneemt naarmate de CO₂-concentratie in de atmosfeer toeneemt. Daardoor kan de dichtheid van huidmondjes in fossiel bladmateriaal worden gebruikt als maat voor vroegere CO₂-concentraties (van der Burgh et al. 1993).

Naalden hebben eenzelfde globale opbouw als bladeren van loofbomen. Zij zijn op doorsnede echter veel meer gedrongen en het mesofyl is vaak niet gedifferentieerd in palissade- en sponsparenchym, zoals bijvoorbeeld bij de min of meer ronde naalden van de grove den. In de afgeplatte naalden van de zilverspar is het mesofyl wel gedifferentieerd, en wordt aan de bovenzijde een laag palissadeparenchym gevormd. De huidmondjes van naalden zitten meestal in rijen geordend over de lengteas van de naald en zijn vaak zichtbaar als duidelijke huidmondjesstrepen. De huidmondjes kunnen alleen aan de onderkant van de naald aanwezig zijn of over het gehele oppervlak. Ten slotte lopen er door de naalden, net als door het hout, harskanalen.



Figuur 2-20. Huidmondjes op de bladeren van een zomereik (links) en een grove den (rechts), gefotografeerd via scanning elektronenmicroscopie. De bovenste afbeeldingen geven een overzicht van de verdeling van de huidmondjes over het bladoppervlak, waarbij over het eikenblad (vergroting 424x) schimmeldraden van eikenmeeldauw lopen, en waarbij goed te zien is dat de huidmondjes op de dennennaald (625x) in evenwijdige rijen zijn gerangschikt. De details zijn 2500x vergroot. Foto's: Shari Van Wittenberghe.

2.4.2 Bladgroenkorrels en bladval

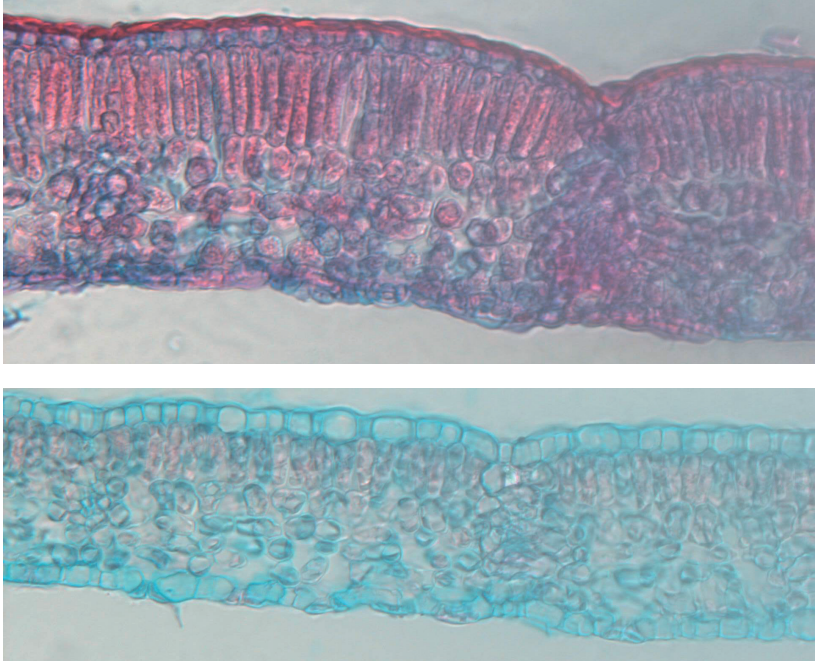
In de bladgroenkorrels (*chloroplasten*) vindt de fotosynthese plaats. De chloroplasten zijn gevuld met *chlorofyl*, een pigment dat licht absorbeert waarbij energie vrijkomt voor de aanmaak van suikers (zie 2.1.2). Het chlorofyl ligt ingebed in speciale membranen (*thylakoiden*), waar het fotosyntheseproces plaatsvindt. Chlorofyl absorbeert vooral blauw en rood licht en reflecteert groen licht, waardoor bladeren groen kleuren. Chloroplasten hebben hun eigen DNA dat via het zaad wordt overgedragen van de moederplant op de zaailing. Hierdoor is chloroplast-DNA geschikt om de afstammingslijnen van planten te reconstrueren (zie 5.3.2).

Naast chlorofyl bevatten bladeren ook andere *pigmenten*, met name *xantofyl* (geel), *caroteen* (oranje) en/of *anthocyaan* (rood). De functie van deze pigmenten is niet geheel duidelijk, maar vaak worden ze in verband gebracht met de bescherming van het blad tegen uv-straling (Archetti 2009). Voordat bij bladverliezende soorten in de herfst de bladeren van de boom vallen, worden de chloroplasten afgebroken en de in de bladeren of naalden aanwezige nutriënten deels teruggeleid de boom in (*resorptie* of *retranslocatie*) en opgeslagen in het parenchym. Dit betreft vooral magnesium afkomstig uit chlorofyl en stikstof uit amino-

zuren. Door de afbraak van het chlorofyl komen dan de andere kleurstoffen meer nadrukkelijk tot uiting, waarmee de bomen hun typische herfstkleuren vertonen. Na afloop van de resorptie van de nutriënten wordt in de *abscissielaag* aan de basis van de bladsteel een dun laagje kurk aangelegd waarlangs het blad van de twijg breekt en een bladlitteken achterlaat op de twijg. Een abscissielaag kan ook ontstaan doordat de celwanden of alleen de middenlamel plaatselijk worden afgebroken.

2.4.3 Bladvormen

Bladeren kennen een grote vormenrijkdom. Bladeren van loofbomen kunnen enkelvoudig zijn of samengesteld, veernervig of handnervig, gaafrandig of gezaagd, ovaal of driehoekig, enzovoort. Er is weinig bekend over de mogelijke ecologische betekenis of functie van de verschillende bladvormen. Wel blijkt er een verband te bestaan tussen het aandeel soorten met gaafrandige bladeren in een gebied en de daar heersende gemiddelde jaartemperatuur. Hoe hoger de temperatuur, hoe hoger het percentage bladeren met gave bladranden. Dit verband is zo sterk dat dit gebruikt wordt om de temperatuur te schatten op basis van het aandeel bladeren met gave bladranden ten opzichte van bladeren



Figuur 2-21. Doorsneden van bladeren van een jonge beuk. Het onderste blad is in de schaduw van een grote beuk gegroeid en bevat een dunne laag palissadeparenchym. Het bovenste blad is aan een plant gegroeid op 28 m hoogte in het volle licht en heeft een duidelijk dikkere laag palissadeparenchym en een dikkere epidermis en waslaag. Foto's: Shari Van Wittenberghe.

met ingesneden bladranden (Kowalski 2002). Coniferen hebben ronde, driehoekige of platte naalden, of zijn schubvormig zoals in *Thuja* en *Chamaecyparis*. Door hun kleine bladoppervlak ten opzichte van de bladinhoud zijn de meeste naaldbomen goed aangepast aan droogte en vorst.

Om bladeren te beschermen tegen vraat bevatten ze vaak hoge gehalten aan tannines of looistoffen (eik, beuk), cyanideverbindingen (Amerikaanse vogelkers) of terpenen (naaldbomen), waardoor de bladeren onsmakelijk, slecht verteerbaar of zelfs giftig worden. De hulst verdedigt zich met stekels aan de bladrand, waarbij opvalt dat de bladeren aan grotere planten bovenaan vaak hun stekels verliezen. Planten die aangevreten worden, hebben meer stekels aan de bladeren dan onbegraasde planten (Obeso 1997).

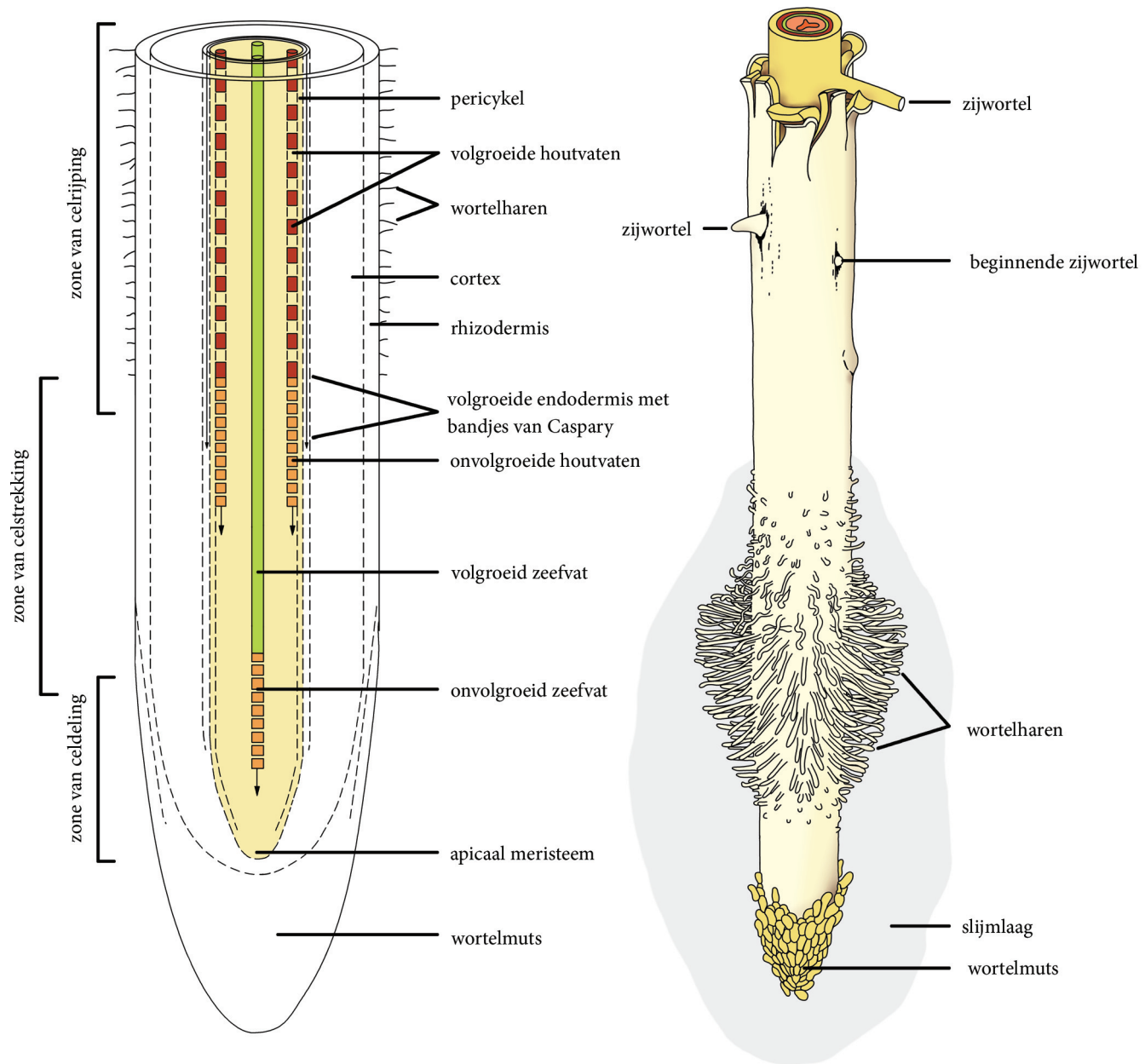
Bladeren die in het volle zonlicht groeien, zijn dikker dan bladeren aan dezelfde boom die in de schaduw groeien. Dit verschil tussen *zonnebladeren* en *schaduwbladeren* wordt vooral veroorzaakt doordat een extra laag palissadeparenchym in het zonneblad aanwezig is, waardoor het optimaal gebruik kan maken van het vele beschikbare licht. Zonnebladeren zijn vaak kleiner dan schaduwbladeren, hebben dikkere celwanden in de epidermis en een dikkere cuticula om zo waterverlies te voorkomen als gevolg van opwarming in de volle zon (fig. 2-21). Deze differentiatie in zonne- en schaduwbladeren treedt alleen op in schaduwverdragende soorten omdat deze netto kunnen assimileren bij lagere lichtniveaus (fig. 3-10).

2.5 Opbouw van de jonge wortels

De oudere, dikke worteldelen zorgen voor verankering in de bodem en opslag van organische en anorganische stoffen. Alleen de jongste wortels zorgen voor de opname van water en mineralen uit de bodem en deze worteltoppen en -scheuten verschillen duidelijk in hun opbouw met de oudere wortels. Aan de groeiende worteltop zit een beschermende laag: de *wortelmuts* of *calyptra* (fig. 2-22). Door het uitscheiden van een slijmerige substantie zorgt deze ervoor dat de worteltop makkelijk en zonder beschadiging door het bodemsubstraat heen kan dringen. In de wortelmuts zitten zetmeelkorrels (*amyloplasten*) die als gevolg van de zwaartekracht verschuiven waardoor de wortels naar beneden groeien (*gravitropie*). Vanuit het meristeem aan de worteltop worden naar onderen steeds nieuwe wortelmutsellen gevormd en naar boven ontstaan de weefsels van de jonge (of primaire) wortel. De jonge wortel bestaat van buiten naar binnen uit de volgende weefsels: rhizodermis, primaire schors (of cortex), endodermis, pericambium en centrale cilinder (fig. 2-22).

De *rhizodermis* vormt de afsluitende laag en zorgt voor opname van water- en mineraalstoffen. Dat gaat efficiënter naarmate het oppervlak daarvan groter is. Daarom stulpen veel van de dunne wanden van de rhizodermis uit en vormen lange *wortelharen*. Wortelharen leven maar enkele dagen en worden vanuit de worteltop continu opnieuw gevormd. Onder de rhizodermis ligt de *cortex*, die uit ronde parenchymcellen bestaat met veel intercellulaire ruimtes en die onderling verbonden zijn met kleine openingen, de *plasmodesmata*. De binnenste laag van de cortex is de *endodermis*, een dunne laag van relatief kleine, dicht op elkaar aansluitende parenchymcellen. De wanden van de endodermiscellen zijn met kurk laagjes bekleed die *bandjes van Caspary* worden genoemd. De endodermis fungeert als poortwachter voor de wateropname doordat hij functioneert als barrière voor het capillaire watertransport door de celwanden en ervoor zorgt dat alleen water van buiten richting de centrale cilinder kan stromen, maar niet naar buiten toe.

Direct onder de endodermis ligt als eerste laag van de centrale cilinder de *pericykel*, die als meristeem voor de vorming van de secundaire bast verantwoordelijk is. In het midden van de centrale cilinder liggen, ingebed in parenchymweefsel, de *vaatbundels*. Deze bestaan uit meerdere stervormig geordende primaire xylemvaten en tracheïden waarin water en voedingsstoffen getransporteerd worden. Daartussen liggen strengen van primair floëem voor transport van fotosyntheseproducten (fig. 2-22). Tussen het primaire xyleem en floëem ligt het *pericambium*, dat later als cambiumring voor secundaire wortelgroei zorgt. Uit het pericambium komen ook de apicale meristemen van de zijwortels voort.



Figuur 2-22. Opbouw van een wortelpunt. Naar Raven et al. (1999).

2.6 Reproductieve organen

Bomen planten zich voort via zaden die ontstaan na bevruchting van de (vrouwelijke) bloemen. Veel bomen bloeien zeer onopvallend en er is maar een handvol inheemse boomsoorten die uitbundig bloeien met opvallende bloemen met grote kroonbladen, zoals linde, appel, peer, lijsterbes en meidoorn. Dit houdt verband met het feit dat de bestuiving van de bloemen bij de meeste soorten plaatsvindt via de wind, waardoor de bloemen geen speciale aanpassingen hoeven te hebben voor het lokken van bestuivers zoals grote kroonbladeren en geurige bloemen.

Een groot deel van de belangrijkste loofboomsoorten uit ons bos behoort tot een klein aantal families: de Salicaceae of wilgenfamilie (*Salix* en *Populus*),

de Betulaceae of berkenfamilie (*Betula*, *Alnus*), de Corylaceae of hazelaarfamilie (*Corylus*, *Carpinus*) en de Fagaceae of beukenfamilie (*Fagus*, *Quercus*, *Castanea*). Deze families bloeien in de vorm van *eenslachtige* katjes waarbij de mannelijke en vrouwelijke bloemen in aparte groepjes aan de boom voorkomen (fig. 2-23). In de wilgenfamilie zijn de soorten *tweehuizig* en staan de mannelijke en vrouwelijke katjes aan verschillende individuen. Ook de es (uit de Oleaceae of olijvenfamilie) is tweehuizig. De overige hierboven genoemde families zijn *eenhuizig*, met mannelijke en vrouwelijke katjes aan dezelfde boom. De soorten uit de bovengenoemde families bloeien over het algemeen zeer vroeg in het voorjaar, nog voor of juist op hetzelfde moment dat de bladeren uitkomen, en het stuifmeel wordt door de wind overgebracht naar de vrouwelijke bloemen. De uitzondering is de tamme kastanje, die in de zomer bloeit met een aarvormige bloeiwijze met overwegend mannelijke bloemen en



Figuur 2-23. Bloeiende hazelaar met mannelijke (katjes) en vrouwelijke (rode) bloemen. Foto: Leo Goudzwaard.

aan de basis een paar vrouwelijke bloemen die niet alleen door de wind maar ook deels door insecten worden bestoven.

Dennen hebben eenslachtige bloemen, waarvan de vrouwelijke bloemen uitgroeien tot kegels waarin de zaden zich ontwikkelen. Bij de grove den zitten de vrouwelijke bloemen als een klein kegeltje aan het einde van de jonge scheut. De mannelijke bloemen zitten aan de basis van dezelfde of een andere jonge scheut. De bestuiving vindt plaats door de wind en de

uiteindelijke bevruchting gebeurt pas een jaar later. De kegel groeit dan verder uit, is het tweede jaar rijp en springt open in de winter en het vroege voorjaar. In het late voorjaar kan zo aan dezelfde tak een opeenvolging te zien zijn van bloemen, onrijpe kegels en oude opengesprongen kegels. Andere naaldbomen uit de geslachten *Picea*, *Pseudotsuga* en *Abies* bloeien op een vergelijkbare wijze en produceren ook kegels. Opvallend bij *Abies* is dat de kegels niet aan de tak hangen maar rechtop staan en bij rijpheid niet als geheel openspringen maar een voor een de schubben laten vallen, waarbij de zaden vrijkomen.

De jeneverbes is tweehuizig en de vrouwelijke bloemen produceren na bevruchting een kegel waarvan de vlezige schubben met elkaar vergroeien en zo een schijnbes vormen die de zaden omsluit. De taxus is eenhuizig en de eenslachtige bloemen ontwikkelen zich tijdens de herfst in de bladoksels van de jonge twijgen. De vrouwelijke bloem bestaat uit een zaadknop die na bevruchting uitgroeit tot een enkel zaad dat omringd wordt door een rood gekleurd vlezig omhulsel, de *arillus*. Dit zoete en smakelijke omhulsel is het enige deel van de taxus dat niet giftig is, en dieren plukken de vruchten van de taxus, waarbij de arillus wordt verteerd en het zaad ongeschonden het spijsverteringskanaal passeert.

Bomen produceren een grote verscheidenheid van zaden en vruchten (fig. 2-24). De meeste zaden en vruchten hebben speciale aanhangsels of omhulsels die een functie vervullen in de verbreiding van het zaad. Bij wilgen en populieren zit het zaad vast aan pluus waardoor de zaden vele tientallen kilometers ver door de wind kunnen worden verspreid. Zaden met vleugels, zoals van berk, den, spar, esdoorn en es, kunnen ook flinke afstanden afleggen door de wind. Zaden die in een bes zitten, worden verspreid door vogels. Zaden zonder speciale voorzieningen zoals noten, eikels en beukenootjes hebben een hoge voedingswaarde en worden door dieren verzameld en tijdelijk verstopt en zodoende verspreid. Zie hoofdstuk 6 voor meer informatie over zaden.



Figuur 2-24. Enkele vruchten van bomen met relatief zware zaden. Van links naar rechts: beuk, winterlinde, wintereik, zomereik, haagbeuk. Foto: Leo Goudzwaard.

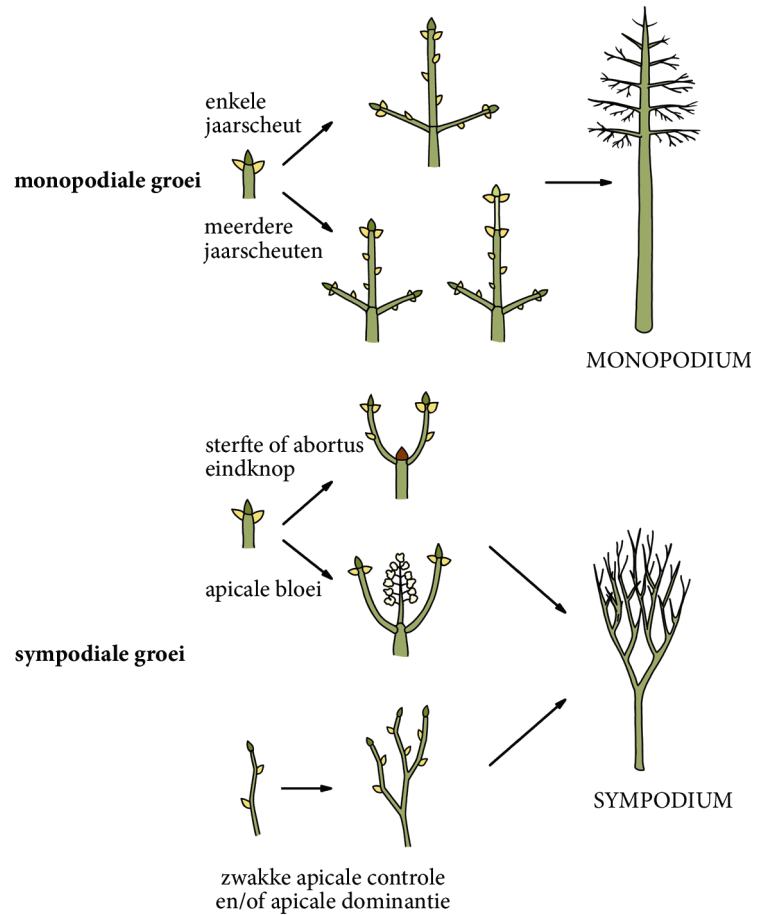
2.7 Boomvormen

Bomen ondergaan grote veranderingen in vorm en grootte tijdens hun levenscyclus. Deze veranderingen worden aangedreven door primaire (hoogtegroei en uitbouw van de kroon) en secundaire groeiprocessen (diktegroei), die in de vorige paragrafen zijn besproken. De wijze waarop de primaire scheuten groeien en zich vertakken, bepaalt de vorm van de kroon die kan ontstaan. Tegelijkertijd zorgt de groei van de kroon voor een grotere mechanische belasting van de takken en de stam, die worden opgevangen door de vorming van nieuw xyleem. Uiteindelijk is de boomstructuur die ontstaat, een wisselwerking tussen interne groeiregels, externe milieufactoren en selectie voor een optimale vorm.

2.7.1 Vertakkingspatronen

De vorm van de boom wordt vooral bepaald door de wijze waarop de boom vertakt. De topscheut zorgt voor de hoogtegroei en vormt de spil waaromheen de stam aangroeit. De vorm van de stam is daardoor het resultaat van de rechtheid waarmee de topscheut omhoog groeit en de verdeling en groei van de zijtakken. In boomsoorten waarbij het apicale meristeem van een topscheut continu kan doorgroeien, wordt een *monopodium* gevormd (fig. 2-25). Zolang het apicale meristeem niet beschadigd raakt, ontstaat een *monocorme* stam met een rechtdoorgaande spil. Veel naaldbomen vormen in principe kaarsrechte stammen doordat ze een sterk dominante topscheut hebben en de groei van de zijtakken wordt onderdrukt (apicale controle, zie 3.8.2). In veel loofbomen daarentegen is de groei van de topscheut veel flexibeler en de controle over de groei van de zijtakken veel minder zodat de kronen van loofbomen een veel onregelmatiger vorm hebben dan naaldbomen en de stammen een minder duidelijke centrale spil vormen. Dit biedt tegelijkertijd een evolutionair voordeel aan loofbomen, omdat zij veel beter in staat zijn hun kronen te laten groeien in de richting van plekken met een hogere lichtbeschikbaarheid en de driedimensionale ruimte te vullen met fotosynthetiserend bladmateriaal.

Wanneer het apicale meristeem regelmatig sterft door externe factoren (vorst, vraat, zoutschade...) of interne factoren (genetisch vastgelegde abortus van de apicale knop of door eindstandige bloei), ontstaat een *sympodium* waarbij de stam zich sterk kan vertakken en de boom een oplossende spil heeft (fig. 2.25). Als de vertakking laag aan de boom zit, spreken we van *polycorme* individuen of soorten. Bij verlies van de apicale knop kan de hoogtegroei overgenomen worden door een of meerdere zijtakken. In bomen met een verder rechtdoorgaande spil kan zo een gaffel of vork ontstaan, terwijl bij continue vertakking een *polycorme* kroon ontstaat (fig. 4-1).



Figuur 2-25. Het ontstaan van een monopodium (rechtdoorgaande spil) en een sympodium (oplossende spil) in bomen.

Groeirichting

De takken hebben veelal een duidelijke groeirichting, waarbij er een uitgesproken verschil kan optreden tussen de groeirichting van de topscheut en die van de zijtakken (fig. 2-26). Bij de meeste soorten vertoont de topscheut een sterke verticaal gerichte groei. In deze *orthotrope* takken zijn de knoppen en bladeren in een spiraal rond de takas aangelegd. Ook de zijtakken kunnen orthotrope groei vertonen, waardoor ook deze vrijwel recht omhoog groeien (bijvoorbeeld bij populier, es, eik en groveden). Vaak groeien de zijtakken echter meer in een horizontaal vlak en spreken we over een *plagiotrope* groeirichting. Hierbij liggen de bladeren in een plat vlak en vertoont de kroon een duidelijk laagsgewijze opbouw, zeker wanneer deze in vrijstand is opgegroeid. Bij *primaire plagiotropie* staan zowel de knoppen als de bladeren in een plat vlak (zoals bij beuk of iep). Bij *secundaire plagiotropie* staan de knoppen en bladeren spiraalsgewijs rondom de takas, maar krommen de twijgen en bladeren zich totdat zij in een plat vlak komen te liggen (zoals bij douglas of zilverspar).



Figuur 2-26. De groeirichting van scheuten. Links de orthotrope topscheut en zijscheuten van de grove den, rechts de plagiotrope zijscheuten van de douglas. De naalden en knoppen van de douglas staan spiraalsgewijs rond de twijg, maar de naalden buigen zich in één vlak, zodat hier sprake is van secundaire plagiotropie. Foto's: Jan den Ouden.



Figuur 2-27. Een tak van een Japanse lariks in het vroege voorjaar. Op het langlot van het voorgaande jaar groeien de kortloten waaraan de nieuwe naalden groeien. De littekens van de naalden van het voorgaande jaar zijn nog zichtbaar aan het langlot. Foto's: Jan den Ouden.

Langloten en kortloten

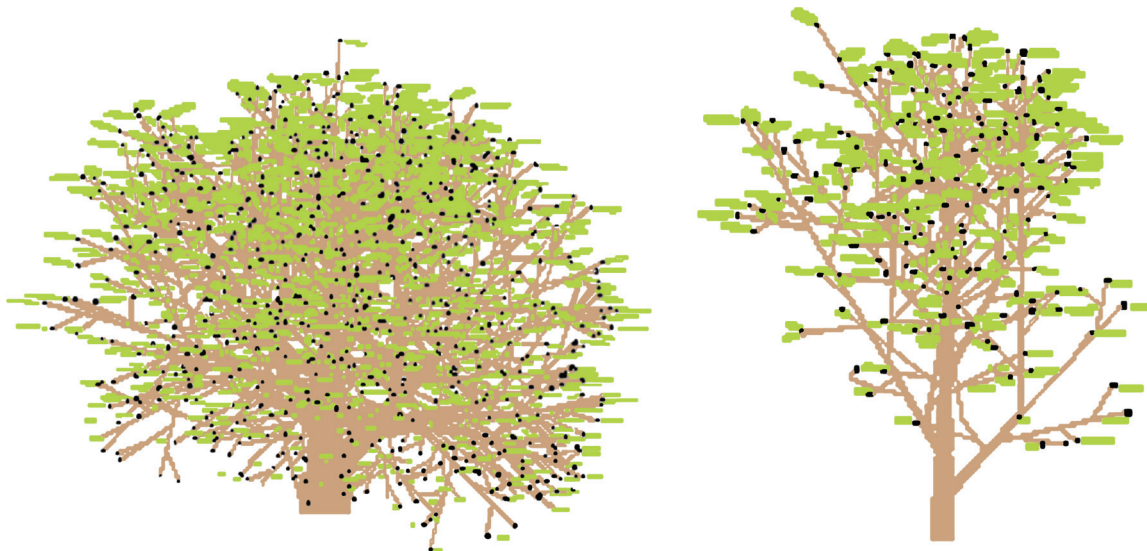
Scheuten binnen een boom kunnen ook aanmerkelijk verschillen in lengte. Takken met een normale lengtegroei worden ook wel aangeduid als *langloten*, om het verschil aan te geven met de veel kortere *kortloten* (fig. 2-27). Kortloten hebben eenzelfde scheutopbouw met metameren als langloten, maar hebben zeer sterk gereduceerde internodia waardoor ze een sterk gedrongen uiterlijk hebben en de bladeren dicht op elkaar geplaatst staan. Langloten hebben binnen de boom de functie van exploratie voor licht en expansie van de kroon. De kortloten dienen dan voor de exploitatie van licht door veel bladoppervlak te produceren zonder veel te hoeven investeren in takgroei.

2.7.2 Kwantitatieve boommodellen

Met behulp van kwantitatieve boommodellen wordt getracht om de structuurontwikkeling van bomen te begrijpen vanuit onderliggende processen. Het blijkt

dat de meest uiteenlopende boomvormen kunnen worden gegenereerd vanuit subtiele verschillen in simpele groeiregels voor de knoppen langs de twijgen. Een kleine verandering in bijvoorbeeld de kans op het uitlopen van okselknoppen, de lengte van metameren of scheuten of de vertakkingshoek kan leiden tot grote verschillen in boomvorm en de ruimtelijke verdeling van blad. Op grond van kwantitatieve boommodellen is aangetoond dat bomen metameren en scheuten plaatsen op optimale plekken, met andere woorden: vanuit de knoppen waarbij de investering het meest oplevert voor de nettofotosynthese van de hele boom (Horn 1971; Sterck & Schieving 2007; fig. 2-28). Deze simulaties resulteren in realistische patronen: dikke stammen met grote, afgeronde kronen met vele bladlagen onder openveldcondities. Deze vorm lijkt optimaal bij een hoge lichtinstraling omdat veel blad geproduceerd wordt terwijl de hoogte van de boom en de kosten (houtopbouw) die daarmee samenhangen, beperkt worden. De simulaties resulteren eveneens in realistische patronen voor schaduwrijke bosomstandigheden: in de verticale lichtgradiënt van een bos produceren de modelbomen ranke stammen met ijlere kronen en met bladeren voornamelijk bovenin. Een dergelijk groeipatroon blijkt ook uit veldobservaties en geeft aan dat het effectief plaatsen van bladeren in de verticale lichtgradiënt en het opgroeien met een slanke en dus 'goedkope' kroon bomen helpen om te concurreren met hun buurbomen. De simulaties benadrukken het belang van flexibiliteit in de structuurontwikkeling van bomen en de rol van natuurlijke selectie daarin. Ook suggereren deze studies dat bomen als geïntegreerde systemen opereren, en niet als een optelsom van autonome takken met elk een eigen autonome koolstofbalans (Sprugel 2002). De vraag hoe bomen dergelijke geïntegreerde en adaptieve 'ontwikkelingskeuzes' fysiologisch regelen, is nog grotendeels onbekend (zie ook hoofdstuk 3).

In deze kwantitatieve modellen moet de productie van nieuwe scheuten gekoppeld worden aan radiale groei over de hele houtige structuur. In de 17de eeuw observeerde Leonardo da Vinci al dat de dwarsdoorsneden van de takken opgeteld min of meer gelijk zijn vanaf



Figuur 2-28. Simulaties van boomgroei, waarbij bomen vrijstaand opgroeien in het volle licht (links) of in een verticale lichtgradiënt in het bos (rechts). In de simulatie plaatsen bomen metameren op optimale locaties, i.e. vanuit de knoppen waar de productie van een metameer de plant het meest oplevert in termen van netto-fotosynthese. Naar Sterck & Schieving (2007).

stambasis tot eindknoppen. Da Vinci legde daarbij expliciet een relatie met de stroming van water in de boom (Richter 1970). In de 20ste eeuw werd dit concept verder opgerekt: zowel de ruimtelijke houtige structuur als het transpirerende oppervlak (de totale bladoppervlakte) is sterk aan elkaar gekoppeld. Dit concept wordt gevisualiseerd door elk blaadje te koppelen met een staaf functioneel spinhout van blad tot stambasis (Shinozaki et al. 1964). Een aanwijzing hiervoor wordt gevonden in de verdeling van spinhout in zowel dominante als verdrukte bomen. Het oppervlak aan spinhout op de dwarsdoorsnede van de stam blijft min of meer constant van de stambasis tot aan de kroonbasis. Pas in de kroon neemt het spinhoutoppervlak af in verhouding tot de hoogte. Dit soort observaties leidde ertoe dat de constante ratio tussen nieuw geproduceerd bladoppervlak en het nieuw aangemaakte (spint)houtoppervlak in de dwarsdoorsnede van de stam een veelgebruikte aanname is om bladen houtproductie aan elkaar te koppelen (Valentine & Mäkela 2005; Sterck & Schieving 2007).

2.7.3 Mechanisch ontwerp van bomen

Via secundaire diktegroei vergroot de boom de sterkte van zijn takken, stam en wortels om zo de steeds grotere massa en omvang van de groeiende kroon te kunnen dragen. De eigenschappen van hout zijn de sleutel tot het succes in het mechanische ontwerp van bomen. Hout is stijf waardoor bomen niet gaan overhangen, en het is licht en taai zodat de stam en takken niet zomaar breken of scheuren. Deze unieke combinatie van eigenschappen zorgt ervoor dat grote bomen minstens zo stabiel kunnen zijn als door de mens ontwikkelde materialen van een vergelijkbare omvang (polymeerverbindingen, gewapend beton), met het voordeel dat ze als levende organismen op veranderende mechanische spanningen kunnen reageren.

Bomen zijn groot in omvang, zwaar van gewicht en staan soms vrij in de wind, zodat zij in hun houtstructuur een grote weerstand moeten opbouwen om deze mechanische krachten op te vangen (fig. 2-17). Als gevolg van het eigen gewicht van de boom en hier met name van de kroon treden grote drukkrachten op de stam op. Samen met de door wind veroorzaakte buig- en torsiekrachten komt de stam aan de periferie onder grote drukkrachten te staan (fig. 2-17). Deze krachten worden opgevangen door interne groeispanningen in de boom en door de vorming van reactiehout (zie 2.3.7). Groeispanningen ontstaan bij de aanleg van het xyleem. Nieuwe xyleemcellen worden zo aangelegd dat het hout aan de periferie van de stam in axiale richting onder trekspanning komt te staan. Deze trekspanningen nemen richting het centrum van de stam geleidelijk af en veranderen, na een neutrale spanningsvrije zone, in axiale drukspanningen in het binnenste gedeelte van de stam rond het merg. Daardoor ontstaat er een spanningsevenwicht in de stam. Door deze axiale 'trekvoorspanning' aan de periferie van de stam kunnen drukkrachten optimaal worden opgevangen. Dat is belangrijk omdat de druksterkte van hout maar half zo groot is als de treksterkte. Trekkrachten kunnen door de microstructuur (bijna verticale oriëntatie van microfibrillen) en macrostructuur van het hout (axiaal georiënteerde lange en slanke vezels) goed worden opgevangen; daarentegen dreigen de xyleemcellen te knikken onder hoge drukkrachten.

Bomen weerstaan de mechanische krachten dus door anatomische houtkenmerken en de vorming van reactiehout op plekken langs de stam waar grote druk of trekkrachten optreden.

De houtstructuur kan sterk verschillen tussen boomsoorten en dit heeft gevolgen voor hun sterkte-eigenschappen. Het belangrijkste mechanische kenmerk is de *houtdichtheid* of volumieke massa (= massa:volume ratio van gedroogd hout). Deze eigenschap is zowel belangrijk vanuit het oogpunt van de houtkwaliteit

(het product hout) als de ecologie van een soort. De gemiddelde houtdichtheid van boomsoorten uit de Lage Landen varieert van 0.35 g cm⁻³ (populier, wilg) tot 0.6-0.7 g cm⁻³ (beuk, haagbeuk) en ligt daarmee ruim onder de dichtheid van pure celwand (~1.5 g cm⁻³). Houtdichtheid is sterk gecorreleerd met alle sterkte-eigenschappen en de stijfheid (elasticiteitsmodulus; zie Box 2.1. Houtkwaliteit). Dit kan verklaren waarom soorten met een hoge houtdichtheid gemiddeld bredere stabiele kronen kunnen vormen dan soorten met een lage houtdichtheid (Janse-ten Klooster et al. 2007). Dergelijke brede kronen stellen schaduwtolerante soorten met een hoge houtdichtheid en langzame groei in staat om hun bladeren zo te spreiden dat ze maximaal licht kunnen absorberen om onder voortdurende schaduwrijke omstandigheden te kunnen overleven. Lichthoutsoorten met een lage houtdichtheid worden gekenmerkt door een gemiddeld snelle hoogtegroe, waarbij investeringen in smalle kronen kunnen helpen om snel en effectief naar boven te groeien, voordat buurbomen het licht gaan wegvangen.

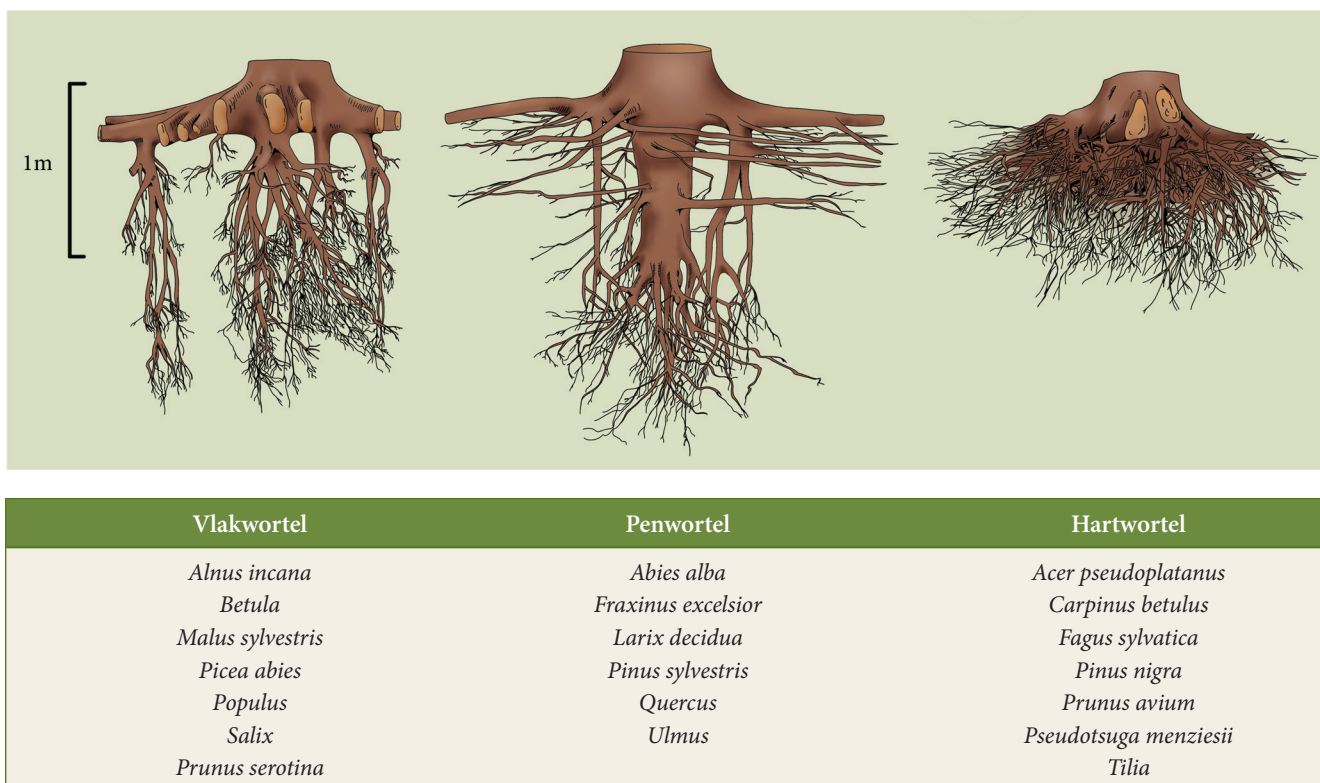
De variatie in de structuur van bomen is het resultaat van een aantal verschillende processen die onder andere resulteren in een evenwichtig mechanisch ontwerp. De effecten van mechanische belasting manifesteren zich vooral bij vrijstaande bomen op geëxponeerde standplaatsen, zoals bij bomen aan de kust of op een helling. Deze bomen vormen veel reactiehout en dus een dikke en gedrongen stam. Vooral bomen langs de kust blijven relatief laag omdat de investeringen in reactiehout ten koste gaan

van investeringen in de hoogte (zie fig. 37-2). Bovendien worden de kronen (twijgen en bladeren) doorlopend beschadigd door inwerking van wind, zand en zout. De kronen van deze bomen lopen schade op aan de loefzijde, en groeien vooral uit aan de lijzijde, waardoor ze asymmetrisch van vorm zijn. Dit zorgt er tevens voor dat de piekbelasting door de wind verminderd wordt.

In gesloten bossen hebben bomen met grote kronen dikkere stammen dan bomen met kleine kronen (Sterck 2005). Deze dikke stam kan de grotere mechanische belasting van een grote kroon opvangen en levert een effectievere waterstroom naar de grote vrijstaande kroon met een hoge transpiratie. De stam- en kroongroei zijn functioneel gekoppeld vanuit het perspectief van watertransport en mechanische stabiliteit. Het is echter moeilijk om de rol van deze factoren in de structuurontwikkeling van bomen te scheiden.

2.7.4 Wortels

De bovengrondse groeivormen van bomen zijn in veel meer detail beschreven dan de ondergrondse wortels. Wortelgroei en -morfologie vormen dan ook een belangrijk onontgonnen gebied in de ecologie. Wortelstudies in het veld suggereren dat wortels opportunistisch groeien in en naar goede bodemcondities. De wortelstructuur reflecteert daarom vooral de heterogeniteit van de bodem waarin een boom staat. Tijdens de groei zal het transport van water en nutriënten tussen haarwortels en stam gewaarborgd moeten blijven,



Figuur 2-29. De drie hoofdbewortelingstypen van bomen: links een vlakwortelsysteem (fijnspar), midden een penwortelsysteem (grove den) en rechts een hartwortelsysteem (beuk). Figuur uit Köstler et al. (1968). Daaronder een overzicht van belangrijke boomsoorten met het desbetreffende wortelsysteem; naar o.a. Bernatsky (1978) en Köstler et al. (1968).

evenals de stabiliteit van de hele boom. Om de grote mechanische krachten bij de stambasis op te vangen vindt daar sterke diktegroei plaats en worden de krachten effectief doorgegeven aan aanhangende secundaire wortels. Morfologische indelingen reduceren de variatie in wortelvormen tot een overzichtelijk aantal worteltypen: *vlakwortelsystemen*, *hartwortelsystemen* en *penwortelsystemen* (fig. 2-29). In vlakwortelsystemen (ook zinkwortels genoemd) zorgen dikke horizontale wortels voor stabiliteit, en van daaruit zinken wortels verticaal naar beneden. Penwortels worden gevormd wanneer de boom zich verankert door een dikke verticale pen- of paalwortel. Hartwortelsystemen vormen veel dikke wortels die rondom de stambasis georiënteerd zijn (fig. 2-29). Uiteindelijk zorgt de variatie in bodemdichtheid en nutriënten- en zuurstofvoorzie-

ning ervoor op welke wijze het wortelstelsel zich vertakt, omdat de wortelgroei zich vooral concentreert in de gunstigste bodemlagen. In ondiepe bodems, zoals als gevolg van een hoge grondwaterstand, ontstaan zeer vlakke wortelsystemen, die de boom zeer gevoelig maken voor windworp (zie fig. 37-5).

Aanbevolen literatuur

Bowyer et al. (2007); Fengel & Wegener (1984); Horn (1971); Mattheck (1991); Oldeman (1990); Pallardy & Kozlowski (2008); Wiselius (2005).