

DE INVLOED VAN VERTEREND ZWAAR DOOD HOUT OP DE NUTRIËNTENSTATUS IN BOSBODEMS EN ZAAILINGEN.

Els Dhiedt

Studentennummer: 01300371

Promotoren: Prof. Dr. Ir. Kris Verheyen, Dr. Ir. Luc De Keersmaecker

Masterproef voorgelegd voor het behalen van de graad master in de Bio-ingenieurswetenschappen

Academiejaar: 2017 - 2018



DE INVLOED VAN VERTEREND ZWAAR DOOD HOUT OP DE NUTRIËNTENSTATUS IN BOSBODEMS EN ZAAILINGEN.

Els Dhiedt

Studentennummer: 01300371

Promotor(en): Prof. Dr. Ir. Kris Verheyen, Dr. Ir. Luc De Keersmaeker

Masterproef voorgelegd voor het behalen van de graad master in de Bio-ingenieurswetenschappen

Academiejaar: 2017 - 2018



AUTEURSRECHTEN

De auteurs en promotoren geven de toelating deze scriptie voor consultatie beschikbaar te stellen en delen ervan te kopiëren voor persoonlijk gebruik. Elk ander gebruik valt onder de beperkingen van het auteursrecht, in het bijzonder met betrekking tot de verplichting uitdrukkelijk de bron te vermelden bij het aanhalen van resultaten uit deze scriptie.

The authors and supervisors give the permission to use this thesis for consultation and to copy parts of it for personal use. Every other use is subject to the copyright laws, more specifically the source must be extensively specified when using from this thesis.

Gent, juni 2018

De promotoren,

Prof. Dr. Ir. Kris Verheyen

Dr. Ir. Luc De Keersmaeker

De auteur,

Els Dhiedt

VOORWOORD

Het schrijven van deze thesis was een zeer leerrijke ervaring, die niet mogelijk zou geweest zijn zonder de hulp van een aantal geweldige mensen. Daarom wil ik hier wat ruimte vrijmaken om hen te bedanken.

Eerst en vooral wil ik mijn promotoren Prof. Kris Verheyen en Dr. Luc De Keersmaecker bedanken voor de fantastische begeleiding doorheen het jaar. Doorheen het hele proces kreeg ik nuttig advies en hulp bij het uitwerken van het protocol, de dataverwerking en het uitschrijven van de thesis.

Vervolgens gaat mijn dank uit naar de medewerkers van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek voor het aanbieden van dit boeiende onderwerp en het verzamelen van een groot deel van de data, in het bijzonder Kris Vandekerckhove voor opvolgen van de thesis, Peter Van de Kerckhove, Marc Esprit en Stefaan Goessens.

Daarnaast wil ik een aantal medewerkers van het ForNaLab bedanken: Kris Ceunen voor de hulp bij het nemen van de boorkernen en de niet te onderschatten taak van het verwijderen van de kernen uit de boor, Luc Willems voor de analyse van deze boorstalen en Haben Blondeel om mij in te leiden in de wereld van de *mixed models*.

Ook wil ik Siska Van Parys, die haar thesis op dezelfde bomen uitvoerde, bedanken voor het gezelschap tijdens een aantal veldwerkuitstappen en het bijdragen aan de dataset.

Tot slot ben ik mijn ouders zeer dankbaar om mij de kans te bieden om deze studies te volgen, de steun en het nalezen.

Els Dhiedt, juni 2018

SAMENVATTING

We onderzochten het effect van dood hout op de nutriëntenstatus in de bodem in twee Vlaamse beukenbosreservaten (*Fagus sylvatica*), namelijk Wijnendale in Wijnendalebos en het Kersselaerspleyn in het Zoniënwoud. Hiervoor bekeken we de chemische samenstelling (C, N, P, S, Ca, K, Mg, Mn, Fe en Al) van liggend zwaar dood hout van beuk van verschillende afbraakklassen. Daarnaast werd de samenstelling van de organische en de minerale bodem op vijf verschillende afstanden van het dood hout en de bladconcentraties van zaailingen op twee verschillende afstanden bestudeerd. De zaailingen werden enkel bestudeerd in het Zoniënwoud.

De resultaten geven een verschil in bodem- en houtsamenstelling tussen beide bossen aan. Wijnendale heeft een hogere N-concentratie en lagere concentraties aan P en basische kationen (Ca, K, Mg, Mn) in de bodem en bovengrondse biomassa. De nutriëntconcentraties in het dood hout stijgen naarmate het hout meer wordt afgebroken, met uitzondering van K en C. De N-concentratie blijft constant hoger in het hout in Wijnendale in tegenstelling tot de concentraties van P, Ca en Mg, dewelke convergeren.

Het effect van dood hout is het sterkst in de organische bodem. Organische bodem in de nabijheid van dood hout wordt gekarakteriseerd door een hogere pH en hogere concentraties aan C, N, P, Ca, Mg en Mn en een lagere concentratie aan Al. In de minerale bodem tot 10 cm wordt slecht een significant verschil vastgesteld voor Ca en de pH. Het effect op de zaailingen uit zich enkel in een hogere Mn-concentratie binnen de invloedssfeer van dood hout. Variabelen als de lichtconditie en de dimensies van de zaailingen spelen een grotere rol in de bladsamenstelling.

De resultaten benadrukken het belang van dood hout voor de nutriëntenstatus in bossen.

ABSTRACT (EN)

We studied the effect of coarse woody debris (CWD) on the nutrient status in the soil of two Flemish beech (*Fagus sylvatica*) forest reserves, namely Wijnendale in Wijnendale Forest and Kersselaerspleyn in Sonian Forest. We looked at the chemical composition (C, N, P, S, Ca, K, Mg, Mn, Fe, and Al) of beech logs of different stages of decay. In addition, we examined the composition of the organic and the mineral soil at five different distances from the log and the foliar concentrations of saplings at two distances. The analysis of the saplings was solely done in Sonian Forest.

The results indicate a difference in soil and wood composition between the two forest sites. Wijnendale has the highest N concentration and lower concentrations of P and the base cations (Ca, K, Mg, and Mn) in the soil and the aboveground biomass. There is an increase in the nutrient concentrations in CWD during the decomposition, except for K and C. The higher N concentration in Wijnendale persisted during the decomposition, in contrast to the concentrations of P, Ca, K, and Mg, which converged.

The effect of CWD was most pronounced in the organic soil layer. The organic soil in the proximity of CWD has a higher pH and higher concentrations of C, N, P, Ca, Mg, and Mn and a lower Al concentration. In the mineral soil up to 10 cm deep only the pH and Ca concentrations decrease significantly with the distance to CWD. The distance to CWD does not have major effects on the foliar concentrations of the saplings. Only the Mn concentration is higher in the proximity of CWD. The light conditions and dimensions of the sapling have a greater impact on the foliar composition.

The results of this study show the importance of CWD for the nutrient status in forests.

INHOUDSOPGAVE

Auteursrechten	i
Voorwoord	ii
Samenvatting	iii
Abstract (EN)	iv
Inhoudsopgave	v
1. Inleiding	1
2. Literatuurstudie	2
2.1. Vormen van dood hout	2
2.2. Hoeveelheid dood hout	4
2.2.1. Wat beïnvloedt de hoeveelheid dood hout?	4
2.2.2. Huidige situatie	8
2.3. Belang van dood hout	9
2.3.1. Aquatische milieus	9
2.3.2. Terrestrische milieus	10
2.4. Dood hout en nutriënten	12
2.4.1. In het hout	12
2.4.2. De invloed op de nutriëntenstatus in de bodem	14
2.4.3. Opname door planten	15
3. Doelstelling en hypothesen	16
4. Materialen en methoden	17
4.1. Studiegebieden	17
4.2. Bemonstering en metingen	18
4.2.1. Houtstalen	18
4.2.1. Bodemstalen	19
4.2.2. Bladstalen	20
4.2.3. Bijkomende metingen en berekeningen	20
4.3. Chemische analyse	21
4.4. Statistische analyses	22
5. Resultaten	24
5.1. Doodhoutprofiel	24
5.2. Hout	25
5.3. Bodem	29
5.4. Blad	35
6. Discussie	39
6.1. Nutriëntenstatus in beide studiegebieden	39
6.2. Nutriënten in dood hout	39

6.3.	Invloed van dood hout op de bodem	40
6.4.	Invloed van dood hout op de zaailingen	43
6.5.	Implicaties voor beheer.....	44
7.	Conclusie.....	46
8.	Toekomstig onderzoek.....	46
9.	Bibliografie.....	47
10.	Appendices.....	59
A.	Strooiselkwaliteitsindices per boomsoort.....	59
B.	Gemiddelde houtconcentraties.....	59
C.	Redundantieanalyse van bodemconcentraties op alle afstanden	60
D.	Densiteit dood hout.....	60

1. INLEIDING

Een boom vervult ook na zijn dood een belangrijke functie in het boscysteem. Op tal van manieren beïnvloedt dood hout de omgeving en de nabijgelegen organismen. De impact daalt met de tijd, maar de houtige structuur kan zichtbaar blijven voor honderden jaren en een invloed hebben op het ecosysteem voor millennia. Naast een voedselbron of substraat voor tal van dier- en plantsoorten en koolstofpool, speelt het een belangrijke rol in nutriëntencyclus in bossen (Harmon et al., 1986). Desondanks is er weinig dood hout terug te vinden in beheerde bossen in Europa (Hahn & Christensen, 2004) en Vlaanderen (ANB, 2017). Door nieuwe inzichten wordt het belang naar waarde geschat en worden meer inspanningen geleverd om het doodhoutaandeel in de bossen te verhogen. Deze inspanningen werpen hun vruchten af en leiden tot positieve trends in de hoeveelheid dood hout in bossen (bv. ANB, 2017).

Hout heeft een bepaalde chemische samenstelling, dewelke wijzigt gedurende de afbraak. De nutriënten kunnen enerzijds vrijgesteld worden, via uitloging en fragmentatie, kunnen opgenomen worden door andere organismen of weerhouden blijven. Dit heeft een impact op de bodem, die op zijn beurt de groei van planten beïnvloedt.

Verhoogde atmosferische deposities zorgen voor verstoring in de nutriëntendynamieken. Een belangrijke bezorgdheid is de verzuring van de bodem in Europa en Noord-Amerika gedurende de laatste decennia (Ahokas, 1997; De Schrijver et al., 2006; Drohan & Sharpe, 1997; Van der Salm & De Vries, 2000). De impact van dood hout op deze verzuring is onduidelijk. Enerzijds weerhoudt het dood hout de basische kationen en kan zo uitspoeling voorkomen (bv. Harmon & Chen, 1991; Kuehne et al., 2008). Anderzijds kan het N-pool vergroten (bv. Brown et al., 1996) of heeft het percolaat mogelijk een verzurend effect op de bodem (bv. Spears & Lajtha, 2004).

In deze masterproef wordt de rol van dood hout in de nutriëntenstatus onderzocht. We vergelijken de doodhoutsamenstelling in twee Vlaamse bosreservaten, namelijk Wijnendale nabij Torhout en het Kersselaerspleyn in het Zoniënwoud, nabij Brussel. Beide bossen worden gedomineerd door beuk (*Fagus sylvatica*) en zijn onderhevig aan een verschillende stikstofdepositiebelasting (Verstraeten, Sioen, et al., 2012). We bestuderen liggende dode beuken van relatief grote dimensies met verschillende stadia van vertering. We analyseren de trends in de macronutriënten (C, N, P, K, S, Ca en Mg), een aantal micronutriënten (Mn en Fe) en Al over verschillende afbraakstadia. Daarnaast wordt de invloed van de afbraak van dood hout op de nutriëntensamenstelling op de bosbodem en beukenzaailingen onderzocht in functie van de afstand tot het dood hout.

Het voorstel tot dit onderzoek werd aangeboden door het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek (INBO). Deze thesis is dan ook een samenwerking tussen het labo voor Bos en Natuur (ForNaLab) en het INBO.

2. LITERATUURSTUDIE

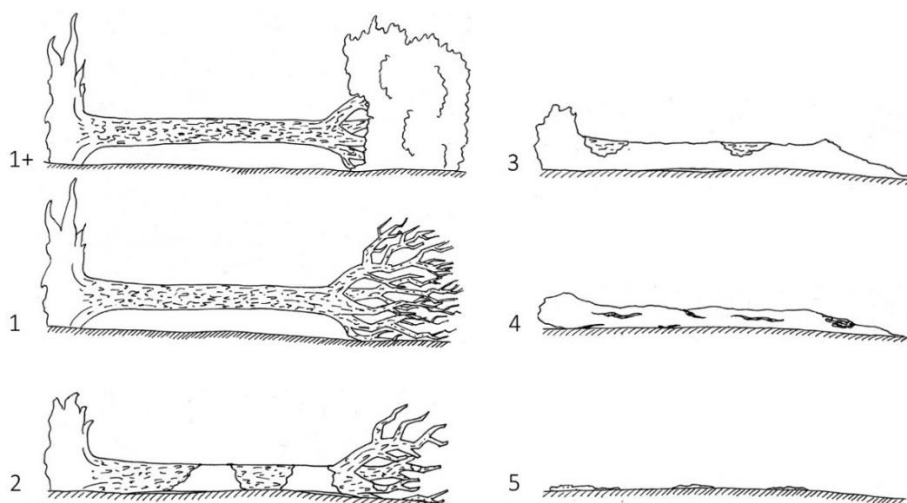
2.1. Vormen van dood hout

Dood hout bestaat in tal van vormen en maten. Deze kunnen opgedeeld worden volgens een aantal variabelen, zoals het afbraakstadium, de boomsoort, de vorm en de grootte van het fragment. Ook lokale omstandigheden als de vochtigheid en de hoeveelheid licht spelen een belangrijke rol (Ferris-Kaan et al., 1993).

Als eerste kunnen er een aantal verteringsstadia worden onderscheiden. Deze kunnen opgedeeld worden in afbraakklassen met elk specifieke eigenschappen, zoals de hardheid van het stamoppervlak, de bedekkingsgraad van de schors en de vorm van de doorsnede (Wijdeven et al., 2010). Naarmate het hout verder verteert, neemt de dichtheid af, het vochtgehalte toe en wijzigen de chemische eigenschappen. De duur van elk afbraakstadium stijgt vanaf de initiële tot finale fase (Stokland & Siitonen, 2012). De opdeling die gebruikt wordt in deze studie is terug te vinden in Tabel 2.1. Een visuele voorstelling is te zien in Figuur 2.1.

Tabel 2.1: Omschrijving van de zes afbraakklassen van liggend dood hout (De Keersmaeker et al., 2005).

Klasse	Omschrijving	Fijne takken	Schors	Impregnatie met een mes	Doorsnede
1+	Hetzelfde jaar afgestorven	Aanwezig, met verdroogde bladeren	Intact	Enkele mm	Rond
1	Maximaal twee jaar dood	Aanwezig	Intact	Enkele mm	Rond
2	Oppervlakkig verteerd	Afwezig	Los, begint af te bladderen	Max. 1 cm	Rond
3	Matig verteerd	Afwezig	Grotendeels afgebladderd	Enkele cm, vnl. spinhout	Rond
4	Grotendeels verteerd	Afwezig	Afwezig	Geheel vermolmd	Ovaal
5	Resten in de strooisellaag	Afwezig	Afwezig	Geheel vermolmd	Afwijkende vegetatie, verhevenheid in terrein



Figuur 2.1: De zes afbraakklassen van liggend dood hout (De Keersmaeker et al., 2005).

Een tweede factor is de boomsoort. Elke boomsoort heeft specifieke houteigenschappen, zoals de concentratie van macronutriënten, de lignine-inhoud, extractieven en de opbouw van het xyleem, die de afbraaksnelheid bepalen. Dit effect is vooral zichtbaar bij een vergelijking van naald- en loofbomen (Weedon et al., 2009). Verder is het feit of de soort al of niet inheems van belang voor geassocieerde soorten. Inheemse boomsoorten herbergen meer soorten dan uitheemse (Ferris-Kaan et al., 1993).

Als derde zijn er verschillende manieren waarop een boom kan sterven. Abiotische oorzaken omvatten onder andere brand, bliksem, chemische vervuiling, droogtestress, wind en klimaatverandering. Voorbeelden van biotische oorzaken zijn ouderdom, onderdrukking, pathogenen, plagen en menselijke schade. Vaak is het een combinatie van verschillende aanleidingen waaraan de boom sterft. Wanneer een boom abrupt sterft, volgt er een snelle respons van de onderetage, terwijl bij een langzame dood de hulpbronnen als licht, nutriënten en vocht geleidelijk vrijkomen en de boom ook al deels verteerd is voordat ze volledig is afgestorven (Franklin et al., 1987). De belangrijkste factoren hierbij zijn de vitaliteit van de boom op het moment dat hij sterft, eventuele infecties van schimmels en insecten en het vochtgehalte van de boom (Stokland & Siitonen, 2012).

Het type dood hout vormt een vierde factor. Een eerste groep bestaat uit neergevallen materiaal, zowel smalle takken en twijgen als grote takken en stammen (Eng: *logs*). Deze kunnen nog leven wanneer ze vallen door bijvoorbeeld de wind of een velling. Andere takken zijn reeds afgestorven op de levende boom. Dit maakt dat ze deels afgebroken zijn voordat ze op de grond terechtkomen (Kirby et al., 1998). Andere typen zijn staand dood hout (Eng: *snags*), stobben en dood hout in levende bomen (Ferris-Kaan et al., 1993). De sterkte van het wortelsysteem en de stam bepalen of een boom ontwortelt of breekt (Putz et al., 1983). Dit maakt dat verschillende soorten op een andere manier sterven. Zo zal de spar (*Picea* sp.) eerder ontwortelen of breken en vormen dennen (*Pinus* sp.) eerder staand dood hout. Berk (*Betulus* sp.) en trilpopulier zullen veeleer breken nadat ze gestorven zijn en vormen zo gebroken staand dood hout. Trilpopulier verteerd bovendien vanbinnen uit, waardoor het holten vormt, wat interessant is voor een grote variëteit aan bossoorten (Siitonen, 2001). Ook de diameter speelt een belangrijke rol. Volgens Wijdeven (2006) is de omvalkans tweemaal zo hoog bij bomen dunner dan 10 cm dbh dan bij bomen dikker dan 30 cm. Een den of een spar met een gemiddelde diameter op borsthoogte van 20 cm blijft ongeveer 20 jaar staan, terwijl een berk of een beuk (*Fagus sylvatica*) na 10 jaar omvalt en een eik (*Quercus* sp.) daar iets tussenin. Staand dood hout verschilt sterk van liggend dood hout. Staande dode bomen hebben immers een grotere gradiënt in temperatuur en vochtigheid (Wijdeven et al., 2010).

Ten slotte speelt de diameter van de stam een belangrijke rol. Een oudere boom heeft een dikkere schors, wat grote temperatuur- en vochtschommelingen buffert. Dikkere bomen hebben een groter aandeel aan kernhout. Dit heeft een invloed de soorten die het hout kunnen koloniseren. De leeftijd heeft ook een invloed op de densiteit en het laathoutaandeel. Stammen met een kleine diameter hebben een grote oppervlakte-volumeverhouding, waardoor ze gevoeliger zijn voor variaties in vochtgehalte en temperatuur. Dood hout met een kleinere dimensie zal sneller verteren, waardoor de habitat sneller verdwijnt. Ten slotte hebben grote stammen een grotere variatie aan microhabitats en meer ruimte voor saproxylo soorten (Siitonen & Stokland, 2012). In onbeheerde bossen nemen stammen met grote dimensies het grootste deel van het volume in, hoewel deze minder voorkomen in aantal (Harmon et al., 1986).

De samenstelling van het dood hout binnen een bepaald gebied kan gevat worden in een doodhoutprofiel. Het volume of aantal bomen van liggend of staand dood hout wordt ingedeeld in een bepaalde afbraak- en diameterklasse en in een kruistabel weergegeven. Dit kan verder aangevuld worden met andere eigenschappen, als boomsoort en doodsoorzaak. Het doodhoutprofiel kan gebruikt worden als indicator voor biodiversiteit, als basis voor het interpreteren van recente geschiedenis en als kader voor het modelleren van doodhoutdynamieken (Stokland, 2001). Een voorbeeld kan teruggevonden worden in Tabel 2.2.

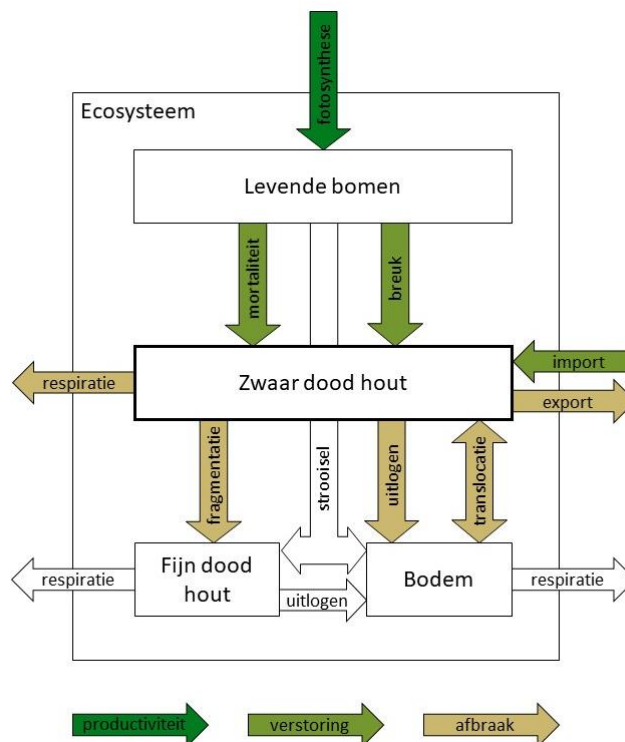
Tabel 2.2: Een voorbeeld van een doodhoutprofiel van een bosbestand in het zuidoosten van Noorwegen met het volume uitgedrukt in $m^3 ha^{-1}$ (Stokland, 2001).

Afbraakklasse	5	1.12	-	-	-
	4	2.74	0.43	2.55	18.88
	3	1.54	2.94	1.66	11.4
	2	0.43	1.43	4.33	4.57
	1	0.06	0.31	1.94	16.09
		10	20	30	40
		Diameterklasse [cm]			

2.2. Hoeveelheid dood hout

2.2.1. Wat beïnvloedt de hoeveelheid dood hout?

De hoeveelheid dood hout wordt bepaald door de groeiplaatsproductiviteit, de afbraaksnelheid en verstoringen (Figuur 2.2). De productiviteit en de verstoringen beïnvloeden de input van dood hout, terwijl de afbraak verschillende vormen van output omvat. De gemiddelde input en de afbraaksnelheid bepalen het lange termijn gemiddelde van het volume dood hout in een bestand. Verstoringen voegen hieraan een stochastisch element toe.



Figuur 2.2: De in- en outputs van dood hout in, uit en binnen een ecosysteem. Mortaliteit en breuk zorgen voor een input van dood hout uit levende bomen binnen het systeem. Import en export zijn vormen van fysisch transport in en uit het systeem, o.a. langs rivieren. Fragmentatie, uitloging en translocatie zorgen voor verliezen van zwaar dood hout (Harmon et al., 1986).

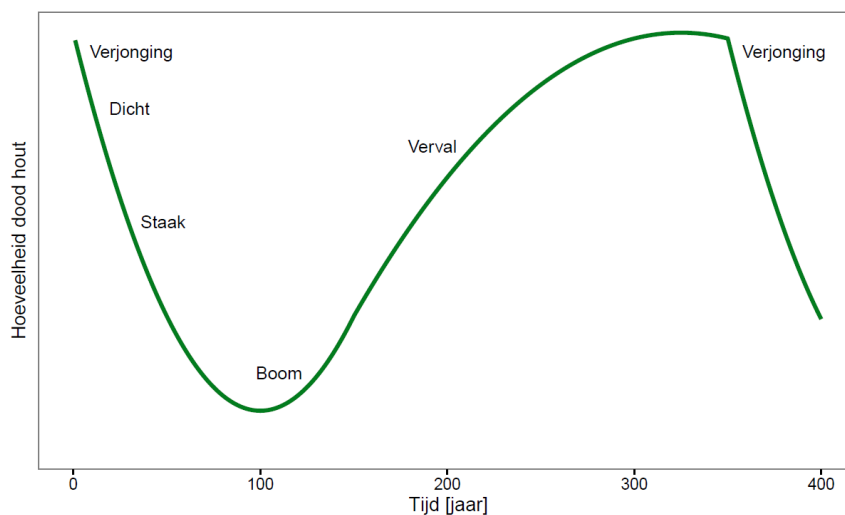
2.2.1.1. Input

a. Productiviteit. De groeiplaatsproductiviteit is een maat voor de potentiële groei van bomen van een bepaalde boomsoort onder een specifiek beheer op deze groeiplaats. Deze wordt beïnvloed door het klimaat, de topografie, waterbeschikbaarheid en de fysische en chemische bodemeigenschappen (Skovsgaard & Vanclay, 2008). De hoeveelheid dood hout is over het algemeen groter op productievere groeiplaatsen (Christensen et al., 2005; Hahn & Christensen, 2004; Sippola et al., 1998). Dit is logisch aangezien de input aan dood hout groter is. Gemiddeld sterft jaarlijks 0.5 tot 3% van de populatie. Dit percentage ligt hoger in jonge en late bosontwikkelingsfasen (Wijdeven et al., 2010).

b. Verstoringen. Input van dood hout is niet willekeurig verspreid over een bosbestand. Veel doodsoorzaken, zoals windworp, ziekten en plagen, beïnvloeden groepen bomen, waardoor het spatiale patroon geclusterd is. Inputs vanwege onderdrukking zijn daarentegen wel eerder willekeurig en dus meer regelmatig verspreid (Harmon et al., 1986).

De temporele verspreiding is ook niet willekeurig. In natuurlijke bossen volgt de hoeveelheid dood hout de bosontwikkelingsfasen. Na een grote verstoring, zoals een storm of een bosbrand, start een nieuwe cyclus en is de voorraad dood hout hoog. Deze voorraad neemt geleidelijk af naarmate deze meer verteerd wordt gedurende de verjongingsfase, wanneer de nieuwe generatie bomen zich vestigt tot en met de stakenfase, wanneer de hoogtegroeï afvlakt. Tijdens deze fasen komen er geen grote volumes aan vers dood hout bij, waardoor netto de hoeveelheid dood hout daalt. Wanneer de boomfase aanvangt wordt de voorraad aangevuld met stammen van grotere dimensies en neemt de totale voorraad opnieuw toe (Wijdeven et al., 2010).

Het ontstaan van dood hout leidt echter niet steeds tot de vorming van gaten in het kronendak (Senécal et al., 2018). Bovendien sturen voornamelijk kleine *gaps* die de bosontwikkeling in bossen gedomineerd door schaduwtolerante bomen, als beuk (Busing, 1994; McCarthy, 2001; Rugani et al., 2013).



Figuur 2.3: Het verloop van de hoeveelheid dood hout doorheen de bosontwikkelingsfasen (Wijdeven et al., 2010).

Ook de manier waarop bomen sterven varieert doorheen de successie. In het begin van de successie worden de bomen voornamelijk onderworpen aan exogene mortaliteitsfactoren die van buitenaf inwerken op de populatie en onafhankelijk zijn van de dichtheid. Deze houden onder andere pathogenen, droogte, brand, wind en vorst in. Vorst, droogte en wildvraat vormen de voornaamste doodsoorzaken tot er kroonsluiting plaatsvindt en de dichte fase aanvangt. Exogene mortaliteitsfactoren winnen opnieuw aan belang in de boomfase, wanneer gaten in het kronendak ontstaan. Dit zijn dan voornamelijk windworp en schimmels. Endogene mortaliteitsfactoren, veroorzaakt door onderlinge concurrentie, zijn belangrijk tijdens de dichte fase en stakenfase (Verheyen et al., 2010). In Tabel 2.3 is een voorbeeld van de belangrijkste doodsoorzaken doorheen

de successie in Douglassparbossen (*Pseudotsuga menziesii*) in het noordwesten van de Verenigde Staten terug te vinden.

Ten slotte verandert ook de verschijningsvorm van het dood hout. In jonge bestanden, waar competitie nog een grote rol speelt, zal door onderdrukking veel staand dood hout gecreëerd worden. In oudere bossen, waar de wind een grotere rol speelt, is er een grotere input aan uitgebroken takken (Harmon et al., 1986).

Tabel 2.3: Veranderingen van de snelheid en de oorzaak van sterven gedurende de verschillende bosontwikkelingsfasen in Douglassparbossen in het noordwesten van de Verenigde Staten (Franklin et al., 1987).

	Mortaliteit	Open fase zeer hoog	Jonge fase hoog	Dichte fase hoog tot medium	Boomfase medium tot laag	Oud bos medium tot laag
Typische doodsoorzaken	Competitie		x	x	x	
	Stress	x	x			
	Herbivorie	x	x			
	Pathogenen	x	x	x	x	x
	Wind			x	x	x
	Fysiologisch					

2.2.1.2. Output

De output wordt bepaald door de afbraaksnelheid. Dood hout wordt op verschillende manieren afgebroken. Een belangrijke rol wordt vervuld door houtafbrekende organismen met in de eerste plaats basidiomyceten in terrestrische ecosystemen. In aquatisch milieu nemen bacteriën het over. Ook andere micro-organismen en invertebraten helpen in het proces. Een deel van de materie wordt gebruikt in de opbouw van levende biomassa, zoals mycelium en vruchtlichamen en ander groter deel wordt gerespireerd. Andere vormen van afbraak omvatten uitlogen van oplosbare componenten, fragmentatie, transport (voornamelijk in aquatische milieus) en invallen (waardoor het contact met de bodem vergroot) (Harmon et al., 1986).

De afbraaksnelheid is moeilijk te meten als gevolg van de duur van het afbraakproces. Idealiter zou het gemeten worden aan de hand van tijdserie-experimenten (bv. Alban & Pastor, 1993; Brown et al., 1996). Vaak wordt echter gebruik gemaakt van chronosequenties, waarbij dood hout van verschillende afbraakstadia worden gebruikt om de afbraak in de tijd te imiteren. Deze techniek brengt echter onzekerheid over de initiële conditie en grootte en verschillen in omgeving met zich mee (Harmon et al., 2000).

De afbraak van dood hout kan benaderd worden aan de hand van een exponentiële functie:

$$Y_t = Y_0 * e^{-kt}, \quad (2.1)$$

met Y_t het volume op tijdstip t , Y_0 het initiële volume en k de afnamecoëfficiënt (Olson, 1963). Deze techniek gaat ervan uit dat de afnamecoëfficiënt constant is doorheen de tijd. Dit is echter een te simpele voorstelling van de werkelijkheid (Freschet et al., 2012; Harmon et al., 2000). Dood hout is geen homogeen substraat en verschillende componenten breken af aan verschillende snelheden. Dubbele of meervoudige exponentiële modellen houden rekening met deze verschillende afbraaksnelheden (Chen et al., 2001; Means et al., 1985). Bovendien veranderen de eigenschappen van het substraat doorheen de tijd, waarmee rekening gehouden wordt door Yin (1999) aan de hand van een tijdsafhankelijke index voor substraatafbreekbaarheid. Laiho & Prescott (1999) vonden een sigmoidale relatie. In een dergelijk model wordt rekening gehouden met de initieel trage vertering. De resultaten in het onderzoek van Brown et al. (1998) volgden dan weer een lineair verband.

De afbraaksnelheid wordt bepaald door de boomsoort, de temperatuur, het vochtgehalte en de aanwezigheid van houtaantastende organismen.

a. Boomsoort. De afbraaksnelheid wordt beïnvloed door de samenstelling en opbouw van het hout. Een hoge concentratie aan N en P, een lage C:N-ratio en een lage concentratie aan lignine zorgen voor een snellere afbraak (Weedon et al., 2009). Freschet et al. (2012) vonden dat de afbraaksnelheid negatief gecorreleerd is met de lignine-inhoud en het drogestofgehalte en positief met de pH. Een belangrijke factor zijn de extractieven in het kernhout. Een aantal extractieven, waaronder fenolische verbindingen, inhiberen de groei van micro-organismen en maken het kernhout resistenter tegen afbraak dan het spint (Hart, 1989). Elke boomsoort heeft een eigen anatomische structuur. Het hout van naaldbomen is minder complex en bevat minder levende cellen dan loofhout. De afbraaksnelheid stijgt met het aandeel aan levende cellen, aangezien deze meer suikers, zetmeel en eiwitten bevatten. Het hout van loofbomen bestaat voornamelijk uit houtvaten in tegenstelling tot naaldhout dat bestaat uit tracheïden. Houtvaten hebben over het algemeen een bredere diameter en vormen een continue doorgang. Dit maakt dat schimmels loofhout sneller kunnen koloniseren dan naaldhout en vroeghout sneller dan laathout (Harmon et al., 1986). De verteringssnelheid van een aantal boomsoorten is terug te vinden in Tabel 2.4. Dood hout met grote dimensies zal trager verteren dan fijne takken en twijgen en staand dood hout vertoont een tragere afbraak dan liggend dood hout (Wijdeven et al., 2010).

Tabel 2.4: Afnamecoëfficiënt k , bepaald voor het exponentieel model (Formule 2.1), van dood hout van verschillende Europese boomsoorten met een minimale diameter van 5 cm. De verteringstijd is de tijd nodig opdat 90% van het volume is verteerd (Rock et al., 2008).

Boomsoort	Afnamecoëfficiënt	Verteringstijd (jaar)
<i>Fagus sylvatica</i>	0.0670	34
<i>Pinus sylvestris</i>	0.0575	40
<i>Picea abies</i>	0.0525	44
<i>Quercus petraea</i> en <i>Q. robur</i>	0.0372	62

b. Klimaat of microklimaat. De temperatuur bepaalt of het hout leefbaar is voor houtafbrekende schimmels. De meeste zijn mesofiel, wat betekent dat ze een optimumtemperatuur hebben van 25 tot 30 °C en stoppen met groeien bij temperaturen boven de 40 °C. Het vochtgehalte heeft ook een impact op de activiteit van de organismen. Wanneer deze te laag is, is water niet beschikbaar. Bij te hoge waarden vullen de poriën zich met water, wat de zuurstofdiffusie reduceert, waardoor anaerobe condities worden gecreëerd. Optimaal ligt het vochtgehalte tussen de 30 en 160% (op basis van het drooggewicht) (Brischke & Rapp, 2008; Harmon et al., 1986). Bradford et al. (2014) toonden aan dat het niet zozeer het klimaat is dat de voornaamste rol speelt op regionale schaal, maar dat variatie op lokale schaal en dus het microklimaat een grotere impact heeft op de afbraaksnelheid.

c. De aanwezigheid van houtaantastende organismen. Verschillende schimmelmilieus zijn in staat verschillende moleculen af te breken aan een verschillende snelheid (Boddy, 2001). Ze kunnen opgedeeld worden in schimmels die zich voeden met de celinhoud en degene die de celwandcomponenten degraderen. De eerste groep bestaat uit oppervlakteschimmels en blauwschimmels. Deze veroorzaken geen groot verlies van biomassa. De tweede groep kan verder opgesplitst worden in zacht-, bruin- en witrotschimmels. Zachtrot wordt voornamelijk veroorzaakt door ascomyceten. Ze voeden zich hoofdzakelijk op cellulose en hemicellulose en breken hout af met een hoog vochtgehalte, zoals hout in contact met de bodem, aangezien ze toleranter zijn voor weinig zuurstof dan basidiomyceten. Bruinrotschimmels bestaan uit basidiomyceten die enkel cellulose en hemicellulose afbreken. Witrotschimmels zijn eveneens basidiomyceten, maar breken ook lignine af (Harmon et al., 1986). De eerste afbraakfasen wordt gelimiteerd door de kolonisatie van houtafbrekende schimmels. Deze schimmels kunnen latent aanwezig zijn in het hout (Parfitt et al., 2010), via sporen door de wind (Vasiliauskas et al., 2005) of invertebraten (Persson et al., 2011) verspreid worden of via hyfen het hout infecteren (Heilmann-Clausen & Boddy, 2005).

Fragmentatie door insecten heeft slechts een kleine impact op de afbraak. Deze organismen beïnvloeden de afbraak echter sterk op een indirecte manier. De gangen die gegraven worden door de larven, vergroten het contactoppervlak voor micro-organismen en zorgen ervoor dat vocht tot dieper in het hout kan binnendringen, waardoor een aantrekkelijker microklimaat wordt gecreëerd. Bovendien kunnen insecten fungeren als vectoren van schimmelsporen en het hout inoculeren (Zhong & Schowalter, 1989). De saproxylo organismen worden verder behandeld in Sectie 2.3.2.1.

2.2.2. Huidige situatie

In deze sectie worden een aantal getallen weergegeven die een beeld geven van de hoeveelheid dood hout in bossen. Hierbij wordt dieper ingegaan op de toestand in Europa en in het bijzonder Vlaanderen.

2.2.2.1. *Boreale wouden*

In natuurlijke sparrenbossen in Scandinavië bedraagt het gemiddelde volume dood hout 90 tot 120 m³ ha⁻¹ in de zuidelijke en midden boreale zone en 50 tot 80 m³ ha⁻¹ in het noorden. Voor dennenbossen zijn deze waarden respectievelijk 60 tot 120 m³ ha⁻¹ en 70 m³ ha⁻¹. In beheerde bossen was dit gemiddeld nog slechts 6.1 m³ ha⁻¹. Gemiddeld is het aandeel van dood hout 28% en 25% van de totale biomassa voor sparren- en dennenbossen respectievelijk (Siitonen, 2001). In Canada werden in drie bossen waarden van 161 m³ ha⁻¹ voor gemengd bos, 105 m³ ha⁻¹ voor bladverliezende bossen en 18 m³ ha⁻¹ voor naaldbossen gevonden (Pedlar et al., 2002).

2.2.2.2. *Tropische bossen.*

In Costa Rica bedroeg de gemiddelde biomassa van liggend dood hout 46.3 Mg ha⁻¹ met een volume van 108.6 m³ ha⁻¹. Deze waarden waren 6.5 Mg ha⁻¹ en 14.5 m³ ha⁻¹ voor staand dood hout. Samen is dit ongeveer 33% van de bovengrondse levende biomassa. De jaarlijkse input is gemiddeld 4.9 Mg ha⁻¹ jaar⁻¹ (11.1 m³ ha⁻¹ jaar⁻¹) (Clark et al., 2002). In het Amazonewoud varieert de gemiddelde massa van liggend dood hout met diameter van meer dan 10 cm van 21 Mg ha⁻¹ (6%) tot 50 Mg ha⁻¹ (16%) (Brown et al., 1995; Chambers et al., 2000; Gerwing, 2002; Keller et al., 2004; Rice et al., 2004).

2.2.2.3. *Gematigde bossen.*

In gematigde bossen in de Verenigde Staten varieert de hoeveelheid van 60 m³ ha⁻¹ in een sparrenbos tot 1189 m³ ha⁻¹ in een Douglassparrenbos (Harmon et al., 1986). In de Douglassparrenbossen in Oregon en Washington varieert de biomassa van 72 Mg ha⁻¹ op droge standplaatsen tot 137 en 174 Mg ha⁻¹ op respectievelijk matig vochtige en vochtige standplaatsen (Spies et al., 1988).

In Noord- en Centraal-Europa varieert het volume dood hout in onbeheerde bossen gemiddeld tussen 59 m³ ha⁻¹ in boreale naaldhoutbossen en 216 m³ ha⁻¹ in gemengde bossen in de bergen van Centraal-Europa volgens een metastudie van 116 bosreservaten (Hahn & Christensen, 2004). De variatie tussen de verschillende bostypen is ook terug te vinden in de levende biomassa. Dat volume varieert tussen 217 m³ ha⁻¹ en 682 m³ ha⁻¹. De verhouding van dood houtvolume op het volume levend hout loopt uiteen van 15% in de loofbossen van Centraal-Europa tot 37% in de gemengde bossen in de bergen van Centraal-Europa.

Volgens een studie van 86 Europese reservaten waar beuk een belangrijke boomsoort is, is het gemiddelde volume aan dood hout 130 m³ ha⁻¹, met extremen van nagenoeg 0 en 550 m³ ha⁻¹ (Christensen et al., 2005). De verhouding dood houtvolume op levend houtvolume is gemiddeld 22%. Het gemiddelde volume dood hout en de verhouding van dood en levend hout zijn het grootst in montane reservaten die al meer dan 50 jaar niet meer beheerd worden (220 m³ ha⁻¹ en 37%) en het laagst in recente laagland- en submontane reservaten (100 m³ ha⁻¹ en 13%).

In beheerde bossen in Europa is het volume aan dood hout beduidend lager dan in natuurlijke bossen. Dit gaat over hoeveelheden van slechts 2 tot 20 m³ ha⁻¹ (Hahn & Christensen, 2004). Na de verstoring, het kappen van bomen in dit geval, wordt het hout verwijderd uit het bestand en blijven slechts stobben en fijn takhout over, in tegenstelling tot natuurlijke systemen, waar zo goed als al het materiaal achterblijft. Dood hout dat gecreëerd wordt door natuurlijke verstoringen wordt vaak

omwille van fytosanitaire redenen verwijderd uit het bestand en stervende bomen worden preventief gekapt vanwege de veiligheid. Bovendien reduceert beheer de competitie tussen bomen door middel van dunningen en bevinden veel beheerde bossen zich in de staken- of boomfase, waar weinig dood hout aanwezig is (Siitonen, 2001; Wijdeven et al., 2010). Recent is er meer vraag naar biomassa als energiebron. Eén van de gevolgen daarvan is de oogst van takken en twijgen bij kappingen. Dit bleef vroeger liggen in het bestand, aangezien het economisch niet interessant was om deze te oogsten. Dit zorgt ervoor dat ook fijn dood hout uit de bestanden wordt verwijderd en dat heeft gevolgen op de ecologie (Janowiak & Webster, 2010).

Vlaanderen heeft een lage bosindex van 11%. Doorheen de geschiedenis vonden diverse fasen van bosoppervlaktestijging en -daling plaats. Dit leidde uiteindelijk tot de huidige versnipperde toestand waarin het Vlaamse bos zich bevindt. Deze bossen werden in het verleden allen intensief beheerd. Hierdoor is het overgrote gedeelte gelijkjarig en minder dan 100 jaar oud. Natuurlijke bossen kunnen niet meer teruggevonden worden in Vlaanderen (Tack et al., 1993; Waterinckx, 2001).

Tijdens de eerste bosinventarisatie van 1997 tot 1999 stond gemiddeld slechts $8.9 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ liggend dood hout en $4.1 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ staand dood hout in de Vlaamse bossen. Dit is respectievelijk 4% en 1.7% van het gemiddelde bestandsvolume (ANB, 2017). Ongeveer 70% had een kleine omtrek tussen de 22 en 41 cm (Waterinckx, 2001). Volgens het Natuurrapport van 2007 werd het volume dood hout in de Vlaamse bossen geschat op $7 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ (Dumortier et al., 2007). Tussentijdse resultaten van de tweede bosinventarisatie tonen een stijging van de voorraad dood hout aan. De volumes liggend en staand dood hout bedragen gemiddeld respectievelijk 10.8 en $8.6 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ of 3.2 en 3.9%. Er is een significante stijging in staand dood hout. Voor liggend dood hout kan geen uitspraak gedaan worden wegens een andere meetmethode tijdens de tweede bosinventarisatie. Het gemiddeld volume in verhouding met het gemiddelde bestandsvolume is 7% (ANB, 2017). In domeinbossen wordt gestreefd naar 4% van het totale bestandsvolume met een spreiding in verschillende omtrekklassen $>30 \text{ cm}$ (Vlaamse Regering, 2003). Gemiddeld gezien wordt dit doel zodoende bereikt. De kans op het voorkomen van dood hout in een bosbestand is 68% ten opzichte van 74% tijdens de eerste. Deze daling is toe te schrijven aan de andere meetmethode van liggend dood hout (ANB, 2017).

Hoewel de hoeveelheid dood hout in de Vlaamse bossen over het algemeen uiterst laag is, is de hoeveelheid in een bosreservaat in het Zoniënwoud vergelijkbaar met natuurlijke en halfnatuurlijke bossen in Europa. In de kern van het bosreservaat Joseph Zwaenepoel in het Zoniënwoud worden sinds 1983 geen beheerwerken meer uitgevoerd. Na de stormen in 1990 steeg de biomassa dood hout van $28 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ in 1986 naar $99 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ in 1990, ofwel van 4% naar 13% van de totale bovengrondse biomassa (Vandekerckhove et al., 2005). Twintig jaar later was deze hoeveelheid $110 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ (13% van de bovengrondse biomassa) (Vandekerckhove et al., 2012). Deze hoge waarden aan dode en levende biomassa zijn echter tot op heden niet terug te vinden in de andere bosreservaten in Vlaanderen. Deze reservaten zijn net als het bosreservaat Joseph Zwaenepoel vrij recent en werden na 1993 aangeduid (Vandekerckhove & Van Den Meersschaut, 1999).

2.3. Belang van dood hout

Dood hout speelt een belangrijke rol in de structuur en het functioneren van bosesystemen. Het vormt een belangrijk element in het leven van veel bosorganismen, als habitat of voedselbron en het is van belang in de koolstof- en nutriëntencyclus en de vorming van aquatische en terrestrische landschappen.

2.3.1. Aquatische milieus

Dood hout in rivieren speelt een belangrijke rol in de dynamiek van de riviermorfologie en vormt een substraat voor tal van aquatische soorten (Harmon et al., 1986; Jonsson & Siitonen, 2012). Dood hout creëert heterogeniteit in het aquatische milieu. Het vormt dammen, stroomversnellingen en -vertragingen, wat interessante habitats zijn voor invertebraten en vissen, vanwege een gewijzigd stroom- en lichtregime. Vissen gebruiken het bovendien om zich te verbergen voor predatoren en

benutten de nieuwe milieus als paaiplaats. Strooisel accumuleert nabij de stammen, waardoor het organisch materiaal in het systeem blijft. Verder beïnvloedt dood hout ook de vorm van de rivier. De stammen geleiden het geërodeerd materiaal, dat verder op nieuwe locaties afgezet wordt. Op deze kale sites kan de bossuccessie opnieuw beginnen. Op deze manier stuurt dood hout de dynamieken in rivierbegeleidende bossen.

2.3.2. Terrestrische milieus

2.3.2.1. *Belang voor de biodiversiteit*

Een groot aandeel van de bosorganismen is saproxyl. Dit betekent dat ze rechtstreeks of onrechtstreeks met dood hout verbonden zijn. In Europa wordt dit aandeel op 20 tot 25% geschat (Moraal, 2014). Elf procent van de saproxyle kevers in Europa wordt bedreigd (Nieto & Alexander, 2010). Ook andere organismen hebben het moeilijk, vanwege de kleine hoeveelheid dood hout in de bossen. Dood hout is dermate belangrijk voor de biodiversiteit in bossen dat het een criterium is in de Pan-Europese Indicatoren voor Duurzaam Bosbeheer (MCPFE, 2002).

Biodiversiteit op dood hout

Een eerste groep voedt zich op dood hout. Afhankelijk van hoe sterk de boom verteerd is, zullen andere organismen het hout koloniseren. Aangezien recent gestorven bomen soortspecifieke chemische afweerstoffen bevatten, start de successie met gespecialiseerde insecten en micro-organismen. De eerste schimmels zijn voornamelijk ascomyceten, die door schorskevers worden geïnoculeerd. Zij consumeren de celinhoud en oplosbare koolhydraten. Vervolgens komen de wit- en bruinrotschimmels die de celwandcomponenten in het spinthout afbreken en het kernhout van een aantal boomgenera (bijvoorbeeld *Populus* en *Betula*). Wanneer het grootste deel van de lignine en cellulose is afgebroken, verschijnen de paddenstoelen die zich voeden op fragmenten van cellulose, hemicellulose en lignine.

De eerste invertebraten bestaan uit de schorskevers (Scolytidae) vergezeld van andere insectensoorten die zich voeden op de bast, zoals boktorren (Cerambycidae) en houtwespen (Siricidae). Vervolgens nemen de invertebraten die leven van het secundair floëem het over. Wanneer de bast volledig verteerd is, komen de fungivore insecten, zoals ambrosiakevers (Scolytinae) en schimmelmuggen (Mycetophilidae) tevoorschijn. Deze voeden zich op de wit- en bruinrotschimmels. Welk insect voorkomt is sterk afhankelijk van de schimmelsoort die het hout aantast in deze fase. Als laatste wordt ook de kern afgebroken. In deze fase zijn weinig insecten terug te vinden. Geleidelijk aan nemen vertebraten uit de strooisellaag het over. Elk stadium brengt ook zijn eigen predatoren en parasieten mee (Moraal, 2014; Stokland & Siitonen, 2012).

Bovenstaande soorten zijn rechtstreeks of onrechtstreeks afhankelijk van hout voor hun voedselbron. Er zijn echter ook tal van soorten die het houtig materiaal op een andere manier gebruiken. Veel dieren gebruiken dood hout als schuilplaats of nest. Het wordt ook als substraat gebruikt door epixylische mossen en korstmossen (Stokland, 2012).

Hoe wordt deze biodiversiteit beïnvloed?

De biodiversiteit is positief gecorreleerd met het volume dood hout (Lassauce et al., 2011). Een enkele drempelwaarde bestaat niet. Het antwoord is immers afhankelijk van wat het doel is (een individuele soort, de soortenrijkdom, -compositie...). Müller & Bütler (2010) maakten een synthese van 36 Europese studies en vonden waarden tussen de 10 en 80 m³ ha⁻¹ voor boreale en laaglandbossen en 10 tot 150 m³ ha⁻¹ voor montane bossen. Het gros van de studies gaf een drempel van 30 tot 50 m³ ha⁻¹ voor laagland eikenbeukenbossen. Hierbij is de ruimtelijke verdeling van belang. De diversiteit is groter op plaatsen met een grote connectiviteit dan waar dood hout geclusterd voorkomt (Berglund & Jonsson, 2005; Ranius et al., 2008; Schiegg, 2000). Ook de temporele continuïteit heeft een positief effect op de saproxyle diversiteit (Bouget & Duelli, 2004).

Niet enkel de aanwezigheid van voldoende dood hout is belangrijk. Er moet ook variatie zijn in de kwaliteit. De boomsoort speelt een belangrijke rol in de compositie en diversiteit van saproxyle

soorten, voornamelijk in de vroege afbraakstadia. Niet elk genus heeft evenveel geassocieerde soorten. Zo hebben *Quercus*, *Fagus*, *Picea* en *Pinus* relatief veel geassocieerde soorten, terwijl dit er voor bijvoorbeeld *Fraxinus* en *Acer* veel minder zijn (Bücking, 1998; Jonsell et al., 1998). Er bestaat ook een positief verband tussen het totaal aantal geassocieerde soorten en het aantal specialisten. Vanwege deze specialisten is het interessant om dood hout van boomsoorten uit verschillende genera te hebben. Een grotere diversiteit aan boomgenera kan potentieel meer soorten herbergen. Het effect is het grootst wanneer sterk verschillende geslachten, zoals een naald- en loofboomsoort, worden gemengd (Gossner et al., 2016).

Heilmann-Clausen & Christensen (2004) onderzochten de soortenrijkdom van schimmels op dood hout met een diameter variërend tussen 20 en 139 cm dbh. Ze toonden aan de hand van *rarefaction curves* aan dat bomen met kleine dimensies meer soorten schimmels herbergen per volume-eenheid. Dit kan verklaard worden doordat deze bomen een grotere oppervlakte-diameterverhouding hebben, waardoor er meer plaats beschikbaar is voor vruchtlichamen. Bovendien zijn er meer verschillende eenheden in eenzelfde volume, waardoor er meerdere infecties kunnen plaatsvinden en er meer variatie in milieucondities is. Het tegenovergestelde is waar, wanneer gekeken wordt naar individuele stammen (Ódor et al., 2006). Dood hout met grote dimensies is bovendien ook belangrijk voor tal van rode-lijstsoorten en hartrotschimmels, als *Ischnoderma resinosum*, die enkel voorkomt op dood hout van beuk met een minimale diameter van 70 cm dbh. Basidiomyceten komen in gelijke mate voor op fijn dood hout (<10 cm diameter) als grof dood hout (>10 cm diameter). Veel ascomyceten verkiezen eerder fijn dood hout, waarvan er veel leven op dode takken en twijgen in de kroon van levende bomen (Nordén et al., 2004). Ook invertebraten hebben een voorkeur voor een bepaalde dikte. Verschillende schorskevers die eenzelfde boom koloniseren zijn elk gespecialiseerd op een bepaalde dikte van de stam en schors, waardoor concurrenten samen kunnen leven (Siitonen & Stokland, 2012).

Verder verklaart het afbraakstadium een deel van de variatie in diversiteit. Deze heeft echter meer invloed op de compositie dan op de soortenrijkdom (Ódor et al., 2005). Ook de verschijningsvorm speelt hierbij een rol. Op sterk verteerd liggend dood hout zijn veel soorten mossen terug te vinden, terwijl vers staand dood hout over het algemeen meer korstmossen herbergt (Humphrey et al., 2002). Ontwortelde bomen creëren dan weer een specifiek microklimaat op de plaats waar de wortel uit de grond gerukt is en waarop een aantal plantsoorten zich hebben gespecialiseerd (Putz et al., 1983). Tot slot heeft het feit of het oppervlak blootgesteld wordt aan de zon of niet een invloed op de kever- en epixylische gemeenschap (Lindhe et al., 2005; Ranius & Jansson, 2000; Siitonen & Jonsson, 2012).

2.3.2.2. De invloed op de bodemecologie en de koolstofcyclus

Dood hout als koolstofpool

Bossen spelen een belangrijke rol in de koolstofcyclus. Wereldwijd bevatten ze 50% van de koolstof in de terrestrische biosfeer (Malhi, 2002), terwijl ze slechts 31% van het globale landoppervlak bedekken (FAO, 2010). De koolstofpool in bossen wordt geschat op 861 Pg C, waarvan 8% of 73 Pg C opgeslagen is in dood hout (Pan et al., 2011). Luyssaert et al. (2008) schatten dat in oude bossen jaarlijks 0.7 tC ha⁻¹ jaar⁻¹ wordt geaccumuleerd in zwaar dood hout. Dit is iets minder dan 30% van de totale gesequestreerde C in deze bossen. De verblijftijd van deze pool is afhankelijk van de afbraaksnelheid. Weedon et al. (2009) voorspellen deze pool in de toekomst zal krimpen als gevolg van stijging van de globale temperatuur en de shift van naald- naar loofbomen, voornamelijk aan de zuidelijke grens van de boreale zone. Loofbomen breken immers over het algemeen sneller af dan naaldbomen. Dit zorgt voor grotere emissies van CO₂.

Wanneer de boom verteert, bouwt het mee aan de koolstofpool in de bodem. De bodem in de buurt van dood hout heeft een hoger koolstofgehalte en dit effect stijgt met het afbraakstadium (Błońska et al., 2017; Panayotov, 2016; Wambsganss et al., 2017). Ook de boomsoort speelt hierbij een rol. Zo observeerden Błońska et al. (2017) dat er 25% meer C lag opgeslagen in de bodem rondom de zilverspar (*Abies alba*) dan rond de grove den. De bodem organische koolstof heeft een gemiddelde

verblijftijd van 200 tot 1300 jaar, afhankelijk van het aandeel persistente C, dat een turnovertijd heeft van millennia (Trumbore, 2000).

De invloed op de bodemecologie

Dood hout zorgt voor een betere bodemvruchtbaarheid. Het is een bron van nutriënten en organisch materiaal. Dat laatste zorgt voor een betere bodemstructuur en een lagere bulkdensiteit, wat op zijn beurt een betere bodemaeratie en wortelpenetratie toelaat (Marañón-Jiménez & Castro, 2013). Het vormt verder ook een erosiebarrière op hellingen (Franklin et al., 1987).

De microbiële biomassa neemt toe onder dood hout (Marañón-Jiménez & Castro, 2013; Stoddard et al., 2008). Dit is enerzijds het gevolg van het uitloggen van nutriënten (Hafner et al., 2005) en anderzijds de fysieke bescherming van de bodem. Dit laatste wordt bewerkstelligd door een gunstiger microklimaat (Castro et al., 2011) en het voorkomen van verlies aan nutriënten door middel van erosie en runoff (Fox, 2011; Kim et al., 2008).

Het effect van dood hout op de nutriëntenstatus in de bodem wordt in detail behandeld in Sectie 2.4.

2.4. Dood hout en nutriënten

De nutriëntencyclus in een bos omvat inputs en outputs in en uit het systeem en interne transfers tussen planten en de bodem. Een deel van deze cyclus wordt verzorgd door dood hout. Tijdens de decompositie komen nutriënten in de bodem terecht. Deze kunnen vervolgens opnieuw opgenomen worden door planten, weerhouden worden in de bodem of het systeem verlaten door middel van verliezen.

2.4.1. In het hout

2.4.1.1. *Initiële concentraties*

De elementaire concentratie in het hout is afhankelijk van de boomsoort en de positie in de boom. Loofbomen hebben over het algemeen hogere concentraties aan nutriënten. In de schors hebben loofbomen hogere concentraties aan N, K en Ca, terwijl P en Fe meer aanwezig zijn in naaldbomen. De schors bevat bovendien hogere concentraties dan het hout in loof- en naaldboomsoorten. Wanneer het spint en de kern vergeleken wordt, is te zien dat P, Mg, Fe en Na meer geconcentreerd voorkomen in het spint en Mn eerder in de kern. K, Ca, S, Zn en Cu hebben vergelijkbare concentraties in het spint- en kernhout. De N-concentratie daalt van het cambium naar de kern toe en in het merg neemt het opnieuw toe (Harmon et al., 1986).

De concentraties in het hout reflecteren niet zomaar de concentraties in de bodemoplossing en de sapstroom. De wortels nemen nutriënten selectief op. Zo discrimineert een beukenbestand in Duitsland Al, Cl en Na en neemt het selectief meer Mn, Ca, K, N en P op (Prenzel, 1979). Nadat de nutriënten effectief zijn opgenomen door de wortels, bepaalt de ionuitwisseling welke kationen vastgelegd worden in het hout en daarmee de transversale en radiale trends in de kationconcentratie (Smith & Shortle, 1996). De kationenuitwisselingscapaciteit (Eng: *cation exchange capacity*, CEC) daalt van het merg naar buiten toe. Bij beuk houdt deze daling aan tot het cambium (Herbauts et al., 2002). Ca heeft een sterkere affiniteit voor het uitwisselingscomplex dan Mg en K, wat dit tot een minder mobiel element maakt. De daling van de CEC is een mogelijke oorzaak voor het dalen van de concentratie van Ca van het merg tot het cambium in *Picea rubens* (Momoshima & Bondietti, 1990).

2.4.1.2. *Tijdens de afbraak*

De hoeveelheid C daalt naarmate het hout meer verteert. Deze daling hangt samen met de daling in densiteit, wat als gevolg heeft dat de C-concentratie niet verandert tijdens de afbraak (Ganjegunte et al., 2004). Met uitzondering van K, stijgen de concentraties aan nutriënten over het algemeen gedurende de afbraak (Krankina et al., 1999). Deze stijging is het gevolg van verschillende processen. De retentie van de nutriënten door schimmels voorkomt het uitloggen en vervluchtigen (Stark, 1972). Schimmels exploreren de bodem op zoek naar nieuwe nutriëntenpools. Sommige schimmels zijn in staat tot het vormen van rizomorfen, waarmee ze meer voedselbronnen kunnen aanspreken. De

grootte en de richting van deze transfer is afhankelijk van grootte van de nutriëntenpools (Bebber et al., 2011; Wells & Boddy, 1990). Wanneer de vruchtlichamen afsterven, worden de nutriënten gerecycleerd (Hoppe et al., 2014). Andere inputs omvatten depositie, strooisel, dierlijke inputs, precipitatie en doorval (Holub et al., 2001). N wordt ook nog via N-fixerende bacteriën binnen gebracht in het systeem (Hoppe et al., 2014).

In verschillende studies stijgt de N-inhoud (Alban & Pastor, 1993; Arthur & Fahey, 1990; Brown et al., 1996; Busse, 1994; Rinne et al., 2017). In andere studies is er een netto verlies of geen significante verandering in deze hoeveelheid (Ganjugunte et al., 2004; Graham & Cromack, Jr., 1982; Johnson et al., 2014; Krankina et al., 1999). Ook andere nutriënten kennen tegenstrijdige trends tijdens de afbraak. Een stijging in hoeveelheid kan verklaard worden door de hoge verhouding tussen C en de andere nutriënten, waardoor de nutriënten weerhouden en geabsorbeerd blijven (Krankina et al., 1999). Een daling wordt dan weer veroorzaakt door het vormen van vruchtlichamen (Harmon et al., 1994), insecten (Zhong & Schowalter, 1989), uitloggen, fragmentatie... De verschillen zijn mogelijks het gevolg van het niet in rekening brengen van fragmentatie, waardoor verliezen worden onderschat. Ondanks correcties voor fragmentatie worden alsnog tegenstrijdige resultaten gevonden (Krankina et al., 1999).

De aanvoer van N is in de eerste afbraakfasen vrij beperkt. Later in de afbraak worden grotere hoeveelheden N gefixeerd of getransfereerd (Mäkipää et al., 2017; Rinne et al., 2016). Aangezien de N- en P-concentratie stijgen en de C-concentratie niet wijzigt, zullen de C:N- en C:P-ratio's dalen. Saunders et al. (2011) beschrijft een sterke daling van de C:N-ratio in het intermediaire afbraakstadium, waarna het opnieuw stabiliseert, wat overeenkomt met de bevindingen van Mäkipää et al. (2017) en Rinne et al. (2016). De N:P-verhouding stijgt geleidelijk met de afbraakklasse en stabiliseert op ongeveer 20:1 (Arthur & Fahey, 1990; Saunders et al., 2011).

De K-concentratie daalt sneller dan de afbraak van het hout (Ganjugunte et al., 2004; Johnson et al., 2014). Dit is het enige element dat consistent een daling in inhoud kent in de literatuur. Deze daling is voornamelijk toe te schrijven aan uitlogging, aangezien K zeer mobiel is. De Ca-concentratie in hout stijgt tijdens de afbraak (Johnson et al., 2014). De hoeveelheid daarentegen daalt. Deze verliezen zijn voornamelijk te wijten aan het uitloggen van de labiele fractie aanwezig in de vasculaire componenten. De structurele Ca wordt weerhouden. Mg kent uiteenlopende trends voor zowel de concentratie als de inhoud. De hoeveelheid Mg in dood hout met een initieel lage concentratie aan Mg heeft de neiging te stijgen. Dit wijst er mogelijk op dat micro-organismen Mg binnenbrengen in het systeem om aan hun nutritionele vereisten te voldoen, terwijl in dood hout met initieel hoge concentraties het te veel aan Mg uitloopt (Holub et al., 2001).

Net als de afbraak zelf zijn de veranderingen in nutriëntconcentraties afhankelijk van verschillende factoren, dewelke wijzigen naargelang het element. In een studie van Laiho & Prescott (2004) was de verandering in P-concentratie afhankelijk van de initiële concentratie, de N:P-ratio en de gemiddelde temperatuur. Tussen de verandering in N-concentratie en de initiële concentratie leek geen verband te bestaan. Er was echter wel een negatieve correlatie met de gemiddelde temperatuur. Veranderingen in Mg- en K-concentraties hielden verband met hun initiële concentraties.

Dood hout is geen homogeen substraat. Het floëem en de schors hebben een andere samenstelling dan de kern en bevatten hogere concentraties aan nutriënten. Ganjugunte et al. (2004) onderzochten de nutriëntendynamieken in het hout en de schors van *Pinus radiata*. De concentratie van P en Ca namen gedurende de afbraak af in de schors, terwijl de concentratie van P in het hout ongewijzigd bleef en deze van Ca steeg. Brown et al. (1996) verdeelden het dood hout verder op in twee diameterklassen. Stijgingen in N-concentratie waren groter in de kleine componenten dan de grote. De P-concentratie in kleine componenten en schors vertoonde een stijging, terwijl de concentratie niet veranderde in grote houtcomponenten.

2.4.2. De invloed op de nutriëntenstatus in de bodem

Door de lage nutriëntconcentraties en trage afbraak is de bijdrage van zwaar dood hout aan de nutriëntencyclus klein in vergelijking met de strooisellaag en de bodem. Het aandeel in de basische kationenpool is hierbij groter dan deze voor P en N (Laiho & Prescott, 2004). Er is echter een toename in nutriënten in de bodem onder het dood hout, wat leidt tot spatiale heterogeniteit (Hafner & Groffman, 2005). Het percolaat is immers rijker in organische C, organische N en kationen als Ca, Mg en K dan dit van strooisel of doorval (Hafner et al., 2005; Kuehne et al., 2008). De concentratie in het percolaat stijgt bovendien met de afbraakklasse (Kuehne et al., 2008). Verder worden de nutriënten minder snel vrijgesteld dan door fijn strooisel, zodat ze in het systeem gehouden worden tot de primaire productie zich herstelt en de kans op uitspoeling of vervluchtiging verkleint (Harmon & Chen, 1991). Zwaar dood hout heeft via verschillende processen een invloed op de nutriëntenstatus in de bodem. Tijdens de afbraak logen nutriënten uit. Houtafbrekende schimmels transporteren nutriënten uit de omgeving naar het dood hout. Het veroorzaakt accumulatie van strooisel, dat een hogere concentratie heeft aan N en P en vormt een specifiek microklimaat dat een effect heeft op de microbiële activiteit (Hafner & Groffman, 2005).

In de buurt van dood hout is de concentratie van C in de bodem hoger en dit effect versterkt met de afbraakklasse (Błońska et al., 2017). Ook de C:N-verhouding is hoger (Panayotov, 2016). De hoge concentratie aan opgeloste organische C kan leiden tot een netto N-immobilisatie onder zwaar dood hout en de daarmee samenhangende lagere beschikbaarheid aan N (Hafner et al., 2005; Zimmerman et al., 1995). In een studie naar het effect op de C- en N-concentratie en de C:N-verhouding door Panayotov (2016) beperkte dit effect zich niet tot de eerste centimeters en is het 30 cm onder de humuslaag nog zichtbaar. Pichler et al. (2013) vonden in de 30 tot 50 cm laag nog steeds een significant verschil in de organische C-concentratie en -inhoud tussen de bodem onder dood hout en deze zonder. De bodem uit deze studie is echter een andosol en accumuleert bijgevolg meer bodem organisch materiaal. In Krzyszowska-Waitkus et al. (2006) was het effect op de organische C-concentratie echter uitsluitend significant in de bovenste 5 cm. Ook Busse (1994) vond louter in de bovenste bodemlaag een verschil. Spears et al. (2003) vonden helemaal geen significant verschil voor de C-concentratie in de bodem. De concentratie opgeloste organische C in de bodemoplossing was daarentegen hoger onder zwaar dood hout.

Dood hout werkt verzuring tegen. Verzuring van de bodem werkt uitloging van Ca en Mg in de hand en zorgt voor een grotere beschikbaarheid van Al, wat toxisch is voor tal van plant- en diersoorten. De bodem in de buurt van dood hout heeft een hogere pH-waarde en een grotere Ca- en Mg-beschikbaarheid (De Keersmaeker et al., 2017; Kappes et al., 2007). In bossen op zure bodems vormt sterk verteerd dood hout een interessant substraat voor kruiden en bomen, door een kleinere Al:Ca-verhouding (Shortle & Smith, 2015). Spears & Lajtha (2004) vonden daarentegen een lagere pH en een grotere hoeveelheid uitwisselbaar Al in de eerste 5 cm van de minerale bodem onder Douglasspar dan verder weg van dood hout. Dit is waarschijnlijk het gevolg van het percolaat dat een hogere zuurtegraad heeft dan deze van de strooisellaag. In de *gap* die ontstaat na het neervallen van een boom ontstaan nieuwe nutriëntendynamieken. Nygaard et al. (2017) vonden verhoogde uitwisselbare Ca-concentraties in de bodem van dergelijke *gaps*, dat toegeschreven wordt aan de toename aan dood hout en de verminderde opname, vanwege een vermindering van de levende biomassa. Bauhus & Bartsch (1995) namen echter een verzuring van de bodem waar in *gaps* ontstaan na een kapping, als gevolg van een verhoogde nitrificatie. Al, maar ook Ca en Mg traden hierbij op als begeleidende elementen, wat leidt tot een daling in concentratie in de toplaag.

2.4.3. Opname door planten

Voordat nutriënten opgenomen worden door de plant, moeten deze in contact komen met de wortels. Dit gebeurt door middel van diffusie en massastroom. De opname wordt dan weer beïnvloed door de hoeveelheid nutriënten, de wortellengte en de mycorrhiza. Wanneer de elementen zijn opgenomen, worden ze getransporteerd en uiteindelijk vastgelegd. Bladeren bevatten de hoogste concentraties aan N, P en K. In het hout is dan weer meer Ca terug te vinden (Chapin III et al., 2002).

De productiviteit van een ecosysteem stijgt met de toevoeging van nutriënten in de bodem. Ook de groei van zaailingen wordt bevorderd door een hogere bodemvruchtbaarheid. Hierbij spelen de lichtcondities een belangrijke rol (Minotta & Pinzauti, 1996). De reactie op de bodemvruchtbaarheid is immers groter in sterk belichte condities dan in de schaduw (Grubb et al., 1996; Latham, 1992). Een hogere aanvoer van nutriënten heeft een grotere impact op de netto primaire productie dan op de concentratie van nutriënten (Chapin III et al., 2002), maar er kunnen wel degelijk verschillen waargenomen worden. Onder belichte omstandigheden vonden Minotta & Pinzauti (1996) hogere N- en K-concentraties in de bladeren wanneer zaailingen van beuk groeien in nutriëntenrijke omstandigheden dan wanneer ze groeien in arme condities. De P-concentratie was echter lager. De hoeveelheid van de drie nutriënten in de bladeren was groter in de rijkere bodem.

De concentratie in de bladeren wordt eerst en vooral beïnvloed door de concentratie van datzelfde element in de bodem. Een lage of hoge concentratie in de bodem resulteert respectievelijk in tekorten of een accumulatie aan dat nutriënt (Bauer et al., 1997). De opname van de nutriënten wordt daarnaast ook bepaald door de concentraties van andere elementen. Zo zorgt een verhoogde concentratie aan Al voor een grotere opname van P. Deze relatie keert echter om bij nog hogere concentraties aan Al. Ook de Ca- en Mg-concentratie in de bladeren daalt met een grotere concentratie aan Al in de bodem. Hoge concentratie aan nitraat of ammonium veroorzaken eveneens een kleinere opname van Ca. Dit effect wordt versterkt indien er daarbovenop veel Al aanwezig is. De K-concentratie in de bladeren is kleiner bij een hoge ammoniumconcentratie in de bodem (Bengtsson et al., 1994; Talkner et al., 2015). Stikstofdepositie en verzuring en hebben bijgevolg een negatief effect op de opname van nutriënten door planten.

De concentraties en de hoeveelheden per blad variëren doorheen het groeiseizoen. De N-inhoud stijgt snel na het uitlopen van de knoppen samen met de het drooggewicht van het blad. In de zomer blijven deze waarden constant. De N-concentratie daalt in de latere fasen om vervolgens te stabiliseren (Bauer et al., 1997). Voor de bladval worden verschillende elementen geresorbeerd en dalen hun concentraties. Dit geldt voor N, K en P. De concentratie van Ca, Mn en Fe daarentegen stijgen aan het einde van het groeiseizoen (Killingbeck, 1996; Le Tacon & Toutain, 1973). N, P en K zijn dan ook mobiele elementen met een hoge resorptie-efficiëntie, terwijl C, Mg en Ca een lage resorptie-efficiëntie hebben (Vergutz et al., 2012).

3. DOELSTELLING EN HYPOTHESEN

In deze studie onderzoeken we de impact van dood hout op de nutriëntconcentraties in de bodem en in zaailingen en hoe deze impact verandert naarmate het hout meer verteert. Dit kan worden opgedeeld in twee delen.

In het **eerste deel** worden de verschillende componenten (hout, bodem en zaailingen) individueel bekeken. We gaan uit van volgende hypothesen:

- (1) uitgezonderd van K, stijgen de concentraties van de verschillende nutriënten in het hout met de afbraakklasse, waarbij de laagste concentraties zich in de kern bevinden en de hoogste in het spint;
- (2) nabij het dood hout is er in de bodem een aanrijking van C, macronutriënten (N, P en S) en basische kationen (K, Ca, Mg en Mn), een stijging van de pH en een daling van de Al- en Fe-concentratie;
- (3) bladeren van zaailingen die in de buurt van dood groeien, bevatten hogere concentraties aan nutriënten dan deze van zaailingen die buiten de invloedssfeer groeien.

Het **tweede deel** bestaat uit een integratie van de drie componenten. We zoeken naar relaties tussen de concentraties in het hout, de bodem en zaailingen. De hypothesen zijn de volgende:

- (4) de invloed van dood hout op de concentratie in de bodem en de zaailingen versterkt met de afbraakklasse;
- (5) hout met een grotere nutriënteninhoud heeft een grotere impact op de bodem, wat resulteert in hogere nutriëntconcentraties in de zaailingen.

4. MATERIALEN EN METHODEN

4.1. Studiegebieden

De bemonstering gebeurde in twee Vlaamse bosreservaten, namelijk Wijnendale in het Wijnendalebos en het Kersselaerspleyn in het Zoniënwood (Figuur 4.1).

Wijnendalebos situeert zich in West-Vlaanderen in de gemeenten Ichtegem en Torhout en is ongeveer 280 ha groot, waarvan het bosreservaat 92 ha beslaat. Van deze 92 ha wordt 65 ha niet beheerd en onderworpen aan monitoring. De omgeving bestaat voornamelijk uit akkerland. Het bos bevindt zich tussen de 20 en 45 m boven het zeeniveau en behoort tot de Vlaamse Zandstreek. De gemiddelde jaartemperatuur bedraagt 10.5°C en de gemiddelde jaarlijkse neerslag 846 mm (KMI, n.d.-b). In een groot deel van het reservaat komen ondiepe kleilagen voor, wat leidt tot een stuwwatertafel. Dit belet een profielontwikkeling van de bodem, waardoor deze bodems kunnen geclassificeerd worden als hydromorfe regosols volgens de FAO-classificatie. Volgens de Belgische bodemclassificatie worden deze bodems opgedeeld in volgende klassen (DOV, n.d.):

- matig natte gronden uit lemig zand, met klei-zandsubstraat op geringe diepte (wSdp),
- matig natte gronden uit zand, met klei-zandsubstraat op geringe diepte (wZdp),
- natte gronden uit licht zandleem, met of zonder klei-zandsubstraat op geringe diepte (wPep en Pep),
- sterk gleyige gronden uit kleilig materiaal met reductiehorizont (Eep) en
- gereduceerde gronden uit kleilig materiaal (Egp).

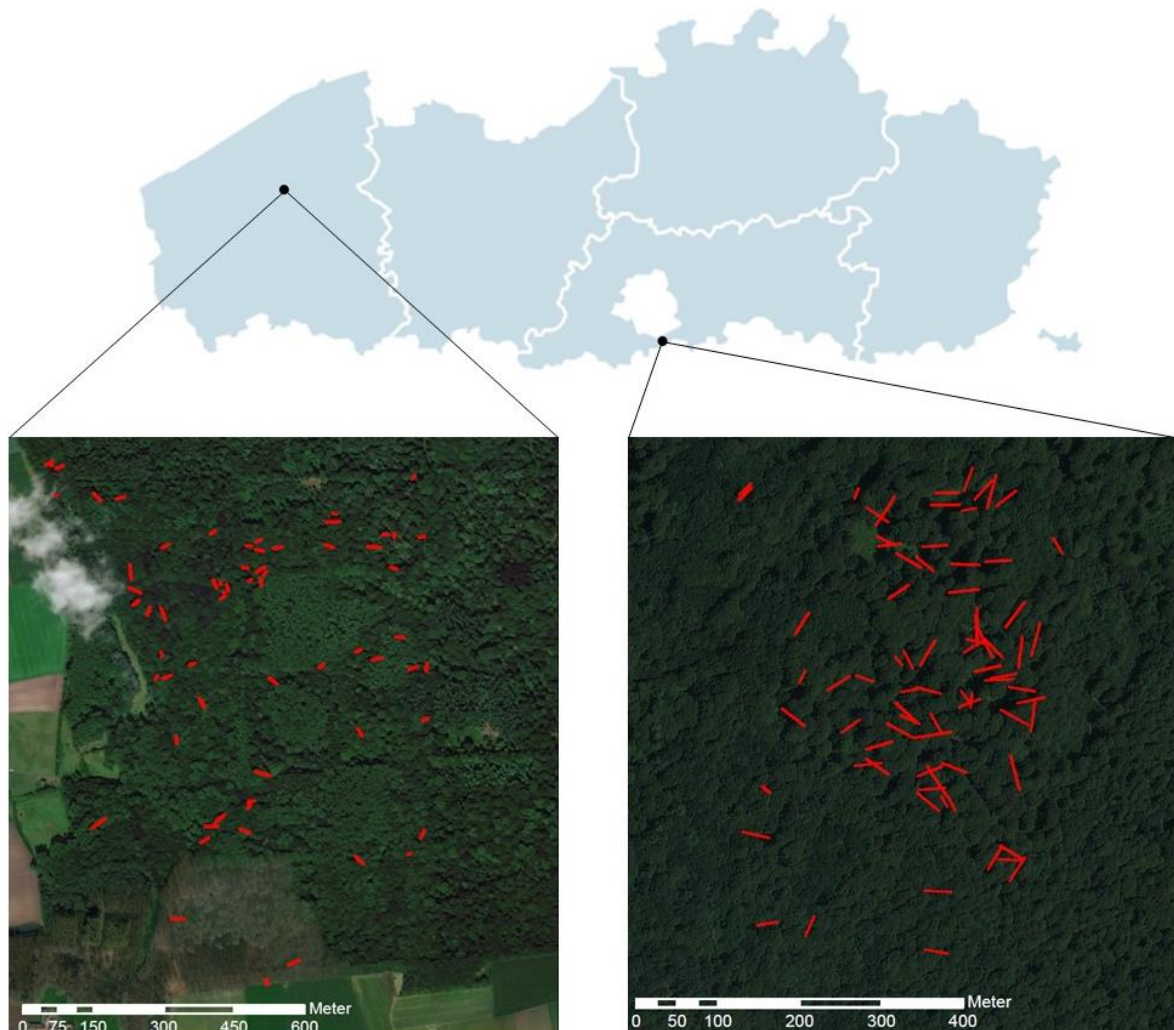
Waar de ondiepe kleilagen ontbreken is de bodem droog en komen door landbouw verbrokkelde podzols voor. Deze worden vertegenwoordigd door:

- (matig) droge zandgronden (Zbc, Zch),
- matig droge lemig-zandgronden (Sch) en
- matig droge lemig-zandgronden met kleizandsubstraat beginnend op geringe diepte (wSch).

Verder is er sprake van een sterk antropogene invloed en een zuur tot zeer zuur substraat met een relatief hoog koolstofgehalte. De drogere delen worden gedomineerd door *Fago-Quercetum*, terwijl op de nattere gedeelten van het reservaat *Stellario-Carpinetum* en *Lysimachio-Quercetum* voorkomen (Hermy, 1985). In 1984 werd 180 ha, waaronder het huidige reservaat, aangekocht door de Vlaamse Overheid. Het latere reservaat werd toen een wetenschappelijke zone, waar slechts beperkte beheeringrepen plaatsvonden. In 1996 werd het aangeduid als bosreservaat en in 2000 vond het startbeheer plaats, waarbij talrijke niet-inheemse boomsoorten werden gekapt of geringd. Daarna werden geen beheerwerken meer uitgevoerd in het reservaat (Baeté et al., 2004).

Het **Kersselaerspleyn** maakt deel uit van een groter aaneengesloten reservaat Joseph Zwaenepoel (235 ha) midden in het boscomplex Zoniënwood (ongeveer 4400 ha). Het reservaat Joseph Zwaenepoel is in een aantal fasen gegroeid en het Kersselaerspleyn is reeds het langst onbeheerd (sinds 1983). Het boscomplex strekt zich uit over het Vlaams, Waals en het Brussels Hoofdstedelijk Gewest. Het bosreservaat zelf situeert zich in de Vlaamse gemeente Hoeilaart. Het bevindt zich tussen de 102.5 en 122.5 m boven zeeniveau. De gemiddelde jaartemperatuur bedraagt 10.2°C en de neerslaghoeveelheid 909.1 mm (KMI, n.d.-a). Op plateaus en hellingen wordt een Abc profiel (lemige, goed gedraineerde bodem met sterk gevlekte textuur B-horizont) aangetroffen. In de dalen worden leembodems zonder profielontwikkeling teruggevonden met vochttoestanden variërend tussen goed tot onvoldoende gedraineerd (Abp, Acp, Adp) (Baeté et al., 2002; DOV, n.d.). De vegetatie in het reservaat bestaat uit *Milio-Fagetum*, *Fago-Quercetum*, *Endymio-Carpinetum* en zuurmijdende holle wegvegetaties (Hermy, 1985). Het boscomplex werd in 1843 aangekocht door de Belgische staat en vanaf 1983 werd de bevoegdheid van het beheer overgedragen aan de gewesten. Op dat moment werd 18 ha afgebakend waarbinnen geen beheerwerken meer uitgevoerd werden, dat de kern van het

Kersselaerspleyn vormt. In 1995 werd het Kersselaerspleyn officieel als bosreservaat ingesteld (De Keersmaecker et al., 2003).



Figuur 4.1: Locatie van beide reservaten met de locaties van het liggend dood hout uit de dataset. Links: Wijnendale, rechts: Kersselaerspleyn (bron: Esri, DigitalGlobe, GeoEye, Earthstar Geographics, CNES/Airbus DS, USDA, USGS, AeroGRID, IGN, and the GIS User Community).

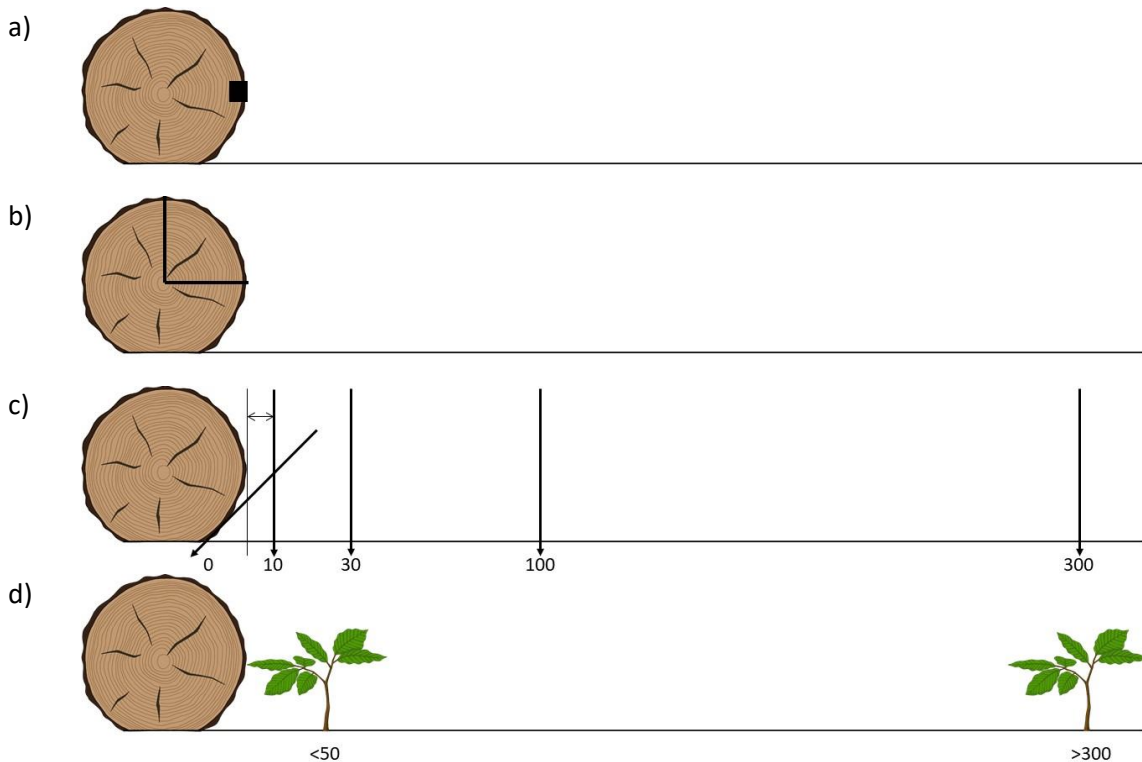
De twee reservaten zijn onderhevig aan een verschillende N-depositiebelasting. Wijnendale ligt aan de rand van het bos, in een agrarische omgeving en ontvangt grotere hoeveelheden N-depositie dan het Kersselaerspleyn dat zich middenin het boscomplex bevindt. In 2011 bedroeg de totale depositie van anorganische stikstof $26 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ jaar}^{-1}$ in Wijnendale en $17 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ jaar}^{-1}$ in het Kersselaerspleyn (Verstraeten, Sioen, et al., 2012). Binnenin beide reservaten zijn level II proefvlakken aanwezig, die deel uitmaken van het meetnet Intensieve Monitoring Bosecosystemen.

4.2. Bemonstering en metingen

4.2.1. Houtstalen

In de zomer van 2017 werden in het totaal 148 liggende dode beukenstammen uit verschillende afbraakklassen en een minimale diameter op borsthoogte van 40 cm bemonsterd, waarvan 69 in Wijnendalebos en 79 in het Zoniënwoud. Op twee locaties op de stam werden oppervlakkige houtstalen genomen (Figuur 4.2a). Deze worden samen geanalyseerd als mengstaal. De epifytische begroeiing en schorsresten werden verwijderd en de stalen werden genomen aan de hand van een klokboor tot 4 cm diep.

Naast de oppervlakkige bemonstering, werden van vier bomen in Wijnendalebos en vijf bomen in het Zoniënwoud boorkernen genomen om een beeld te krijgen van het verloop van de concentraties binnenin de stam. Deze bomen zijn een subset van de bomen waar bodemstalen (en bladstalen in het geval van het Zoniënwoud) zijn genomen. De boring gebeurde met een presserboor richting de kern. Deze bomen werden uit de verschillende afbraakklassen genomen, variërend tussen klassen 1 en 4. Er werden telkens twee boringen uitgevoerd ter hoogte van de oppervlakkige houtstaalname (Figuur 4.2b), dewelke een mengstaal vormen. Hierna werden de stalen opgedeeld in drie en werd van elk segment een chemische analyse uitgevoerd. Wanneer schors aanwezig was werd deze afzonderlijk geanalyseerd.



Figuur 4.2: Schematische voorstelling van de bemonstering. a) Oppervlakkige houtstalen; b) boorkernen; c) bodemstalen; d) bladstalen. De afstanden worden weergegeven in centimeter.

4.2.1. Bodemstalen

Bij een subset van de 148 liggende stammen werd vervolgens de bodem bemonsterd. Dit waren 15 stammen in Wijnendalebos en 30 in het Zoniënwoud (45 in het totaal). Er werd hoofdzakelijk dood hout gekozen uit afbraakklassen drie en vier, om de variatie van de afbraakklasse zo minimaal mogelijk te houden. Deze bomen moeten voldoen aan een aantal selectiecriteria. De stammen moeten in contact staan met de bodem. Ze mogen zich niet bevinden in zones met een sterke vergraving (bv. ijzerwinning in Zoniënwoud). Het gaat over geïsoleerde liggende bomen, zodat er geen invloed is van andere stammen. Ten slotte is er geen bodemgradiënt of uitgesproken reliëf aanwezig in de richting loodrecht op de stam.

Op dezelfde hoogte als de houtstaalname werden vijf bodemstalen genomen op verschillende afstanden loodrecht op de stam. De twee stalen op elke afstand vormden samen een mengstaal. Een eerste staal werd genomen onder de stam op een hoek van 45° tegen de stam. De andere stalen werden op afstanden van 10 cm, 30 cm, 1m en 3m ten opzichte het oppervlak van de stam genomen (Figuur 4.2c). Na het verwijderen van de L-laag, werden op iedere afstand twee diepten bemonsterd met behulp van een steekguts, namelijk de organische bodem (F- en H-laag) en de minerale bodem (0 tot 10 cm).

4.2.2. Bladstalen

In het Zoniënwoud werden bij 20 van de bomen waarbij een bodembemonstering plaatsvond zaailingen van beuk bemonsterd. Dit gebeurde niet in Wijnendalebos, aangezien hier niet voldoende beukenzaailing aanwezig waren.

De bemonstering van zaailingen gebeurde in twee zones, namelijk op minder dan een meter van de stam en meer dan drie meter van de stam (Figuur 4.2d). Er werden zaailingen van minstens 50 cm hoog geselecteerd. Bij te jonge zaailingen spelen de voedingstoffen in het zaad een grote rol en in mindere mate de nutriënten in de bodem. Bij elke stam werden gelijkaardige zaailingen die in vergelijkbare condities groeien, geselecteerd, met name zelfde lichtcondities en topografie en gelijkaardige hoogte en diameter van de wortelhals. Op deze manier wordt die variatie minimaal gehouden.

Voor de bemonstering werden twijgjes geknipt in alle richtingen. Indien er meerdere gelijkaardige zaailingen aanwezig waren, werden mengstalen gemaakt van verschillende jonge boompjes. Om contaminatie van de stalen te vermijden werden de bladeren behandeld met wegwerpbare handschoenen, zowel bij de bemonstering als bij de verdere analyse.

4.2.3. Bijkomende metingen en berekeningen

Van de 148 bomen werd de afbraakklasse bepaald. De stam werd opgedeeld in secties van 2m beginnend aan de basis tot de top van de stam. Indien er kroonhout aanwezig was, werd slechts de hoofdstam beschouwd. De afbraakklasse in het midden van een sectie (op één meter van het begin van de sectie) werd toegekend aan de volledige sectie. De afbraakklasse werden bepaald als door De Keersmaeker et al. (2005). De omschrijving van deze zes klassen is terug te vinden in Tabel 2.1. De afbraakklasse van de stam is dan het gemiddelde van afbraakklassen van de verschillende secties, waarbij de klasse 1+ de waarde 0 toegekend krijgt.

Op deze 148 stammen werd tevens een cubering uitgevoerd. In het midden van elke sectie vermeld in vorige paragraaf werd de diameter parallel aan de bodem gemeten aan de hand van een meetklem. De lengte van de stam werd gemeten van de basis tot de top van de stam met een lintmeter. Het volume werd berekend aan de hand van volgende formule:

$$V = \sum_{i=1}^n \frac{D_i^2 * \pi}{4} 2, \quad (4.1)$$

met V het volume in m^3 , D_i de diameter in m van sectie i en n het aantal secties.

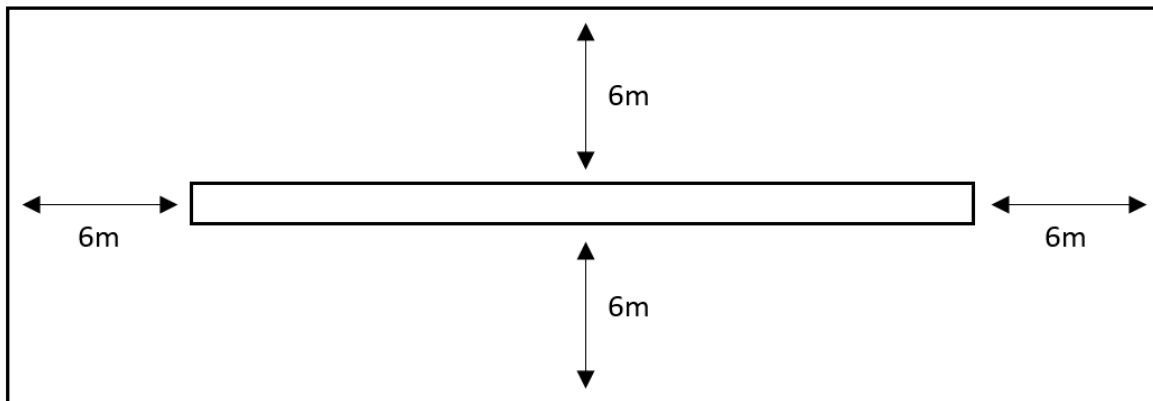
Vervolgens werd er bij de 45 stammen waarbij een bodembemonstering heeft plaatsgevonden een schatting gemaakt van de kroonbedekking. Hiervoor werd een virtueel proefvlak uitgezet waarvan de grenzen zich in alle richtingen op 6m van de stam bevinden (Figuur 4.3). Er werd een onderscheid gemaakt tussen struiklaag (houtige vegetatie tussen 1m en 7m hoogte) en boomlaag (houtige vegetatie groter dan 7m). Deze waarden werden geaggregeerd tot een enkele waarde volgens Fischer (2015).

$$p_1 + p_2 - p_1 * p_2, \quad (4.2)$$

met p_1 en p_2 de bedekking in de struik- en boomlaag respectievelijk. Er werd een schatting gemaakt van het percentage bedekking van de verschillende boom- en struiksoorten in het proefvlak. Deze percentages werden gebruikt voor het berekenen van een strooiselkwaliteitscore naar het voorbeeld van Verheyen et al. (2012). Deze werd bepaald als het gewogen gemiddelde van de strooiselkwaliteitsindices van de individuele boomsoorten (Appendix A). Daarnaast werd de bedekking gemeten met behulp van een densiometer, waarbij op drie locaties van de stam (de twee uiteinden en het midden) in de vier windrichtingen de kroonbedekking werd bepaald. Dit geeft geen inzicht in de compositie van soorten, maar is wel nuttig voor het vergelijken van de schatting van de totale kroonbedekking. Er bestaat een correlatie tussen de schattingen en de metingen aan de hand van de

densiometer ($\text{cor}=0.64$, $p<0.001$). Er is echter een systematische onderschatting van de kroonbedekking naarmate de gaten in het kronendak groter worden (schatting = $1.89 * \text{densiometer} - 94$; $R^2=0.42$). De metingen met behulp van de densiometer werden echter slechts op drie punten op stam uitgevoerd in tegenstelling tot de schatting die over een geheel oppervlak werd bepaald. In ArcGis werd aan de hand van de spatiale data de hoek ten opzichte van de dominante windrichting (ZW) bepaald.

Tot slot werd bij de 20 bomen waarbij zaailingen bemonsterd werden, voor iedere zaailing de volgende variabelen genoteerd: hoogte, diameter van de wortelhals, lichtconditie (stonden ze in het licht in een *gap* of in de schaduw onder een gesloten kroonbedekking), exacte afstand tot de stam en de afbraakklasse en diameter van de stam ter hoogte van de verjonging.



Figuur 4.3: Schets van het proefvlak uitgezet rond de liggende stam, voor het inschatten van de kroonbedekking.

4.3. Chemische analyse

De stalen werden koel bewaard om microbiële decompositie te vermijden. Voor de bepaling van het vochtgehalte en drooggewicht van de bodem- en oppervlakkige houtstalen werd een fractie van de stalen gedroogd in een oven bij 105°C tot een constant gewicht. Ook voor de bladstalen werd het drooggewicht van de individuele bladeren bepaald. Hiervoor werden de bladeren van de twijgen verwijderd, geteld en gedroogd bij 105°C .

Voor zowel de oppervlakkige houtstalen, de bodemstalen en de bladstalen werd de concentratie in de vaste matrix van een reeks aan nutriënten bepaald, namelijk C, N (uitgedrukt in g kg^{-1}), P, S, Ca, K, Mg, Mn, Al en Fe (uitgedrukt in mg kg^{-1}). Daarbovenop werden Olsen P (mg kg^{-1}) en de pH-KCl bepaald voor de bodemstalen. De stalen werden gedroogd tot een constant gewicht bij 40°C . Daarna werden ze vermalen en gehomogeniseerd. De totale C- en totale N-concentratie werden bepaald aan de hand van de CN-analyzer *Primacs^{SN100}* van *Skalar*. Voor de bepaling van de andere nutriënten werden deze eerst vrijgesteld uit de matrix door microgolfontsluiting met behulp van de *Milestone Ethos 1* microgolfoven in een zuurmengsel (koningswater voor de bodemstalen en een mengsel van salpeterzuur en waterstofperoxide voor de hout- en bladstalen). Daarna werden de nutriëntconcentraties gemeten aan de hand van de *Optima 8300DV optical emission spectrometer* (*Perkin Elmer*) door middel van inductief gekoppeld plasma-atoom emissie spectrometrie (ICP-AES) in 12% salpeterzuur. De plantbeschikbare P werd vrijgesteld met behulp van een Olsen-extractie (Olsen et al., 1954) en bepaald met een spectrofotometer. Voor de zuurtegraadbepaling werd 20g bodem geëxtraheerd met 100 ml 1M KCl-oplossing. De pH-KCl werd vervolgens bepaald met de *T90 titrator* (*Mettler Toledo*). Deze analyses gebeurden in het labo van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek.

De boorkernen werden aan de lucht gedroogd en verkleind en gehomogeniseerd met behulp van een slagmolen. De concentratie van de totale koolstof en totale stikstof werd bepaald met behulp van de

vario MACRO cube CNS (Elementar). De analyse van de boorkernen gebeurde in het labo van het ForNaLab.

4.4. Statistische analyses

Waarnemingen onder de detectielimiet kregen de waarde van de helft van deze detectielimiet toegekend (USEPA, 2000). Dit komt neer op 8 (3 in Wijnendale, 5 in Zoniënwood) en 40 (23 in Wijnendale, 17 in Zoniënwood) houtconcentraties van respectievelijk Fe en Al. Voor beide elementen is de detectielimiet 10 mg kg⁻¹.

Een *One-way* ANOVA werd uitgevoerd op de verschillende nutriëntconcentraties en -ratio's met de afbraakklasse en de afstand tot stam als factoren voor respectievelijk de hout- en bodemanalysen. De verschillen tussen de bladconcentraties op de twee afstanden werden getest met een gepaarde t-test.

Verder werden *linear mixed effect models* (LMM) opgesteld met de nutriëntconcentratie en -ratio's als responsvariabelen. De *fixed variables* voor de verschillende modellen zijn terug te vinden in Tabel 4.1 en werden gestandaardiseerd, aangezien het over verschillende eenheden gaat.

Tabel 4.1: De variabelen gebruikt binnen de modellen met de minimum, maximum en gemiddelde waarde.

Naam	Eenheid	Uitleg	Min.	Gem.	Max.
Afb ^{§,£,#}	-	Afbraakklasse	0	2.99	5
Afst [£]	ln(cm)	Het natuurlijk logaritme van de afstand tot de stam	0		ln(300)
Blad [#]	g	Bladgewicht na drogen	0.0205	0.0317	0.0491
Cover [£]	-	Een geaggregeerde waarde van de bedekking in de struik- (<7m) en kruidlaag (>7m).	0.525	0.852	0.9745
Dmt ^{§,£}	cm	Diameter op borsthoogte van het dood hout	0	65	140
DL [#]	cm	Diameter van de stam ter hoogte van de zaailing	23	57	90
DW [#]	cm	Diameter van de wortelhals van de zaailingen	0.70	1.29	2.27
Hoek [£]	°	De hoek die de stam maakt met de dominante windrichting (ZW) (0° is ZW; 90° is loodrecht op ZW)	3.23	39.87	88.33
Licht [#]	-	Lichtconditie (licht of donker)	donker		licht
LQ [£]	-	Strooiselkwaliteitsscore	1	1.26	2.65
V.D [#]	-	Afstand tot de stam van de zaailingen (dicht: <50 cm; ver: >300 cm)	dicht		ver

§ De variabele wordt gebruikt bij de analyse van de houtstalen;

£ de variabele wordt gebruikt bij de analyse van de bodemstalen;

de variabele wordt gebruikt bij de analyse van de bladstalen.

Houtmodellen. Voor de houtmodellen werden de diameter op 1m en de afbraakklasse meegenomen als *fixed variables* en het bos (Wijnendalebos of Zoniënwood) als *random variable*. De nutriëntconcentraties werden loggetransformeerd om aan de modelveronderstellingen te voldoen. Deze modellen hadden ook een grotere determinatiecoëfficiënt dan de niet getransformeerde. Het volgende model wordt geschat:

$$\ln(\text{Conc}_{ij}) = \beta_0 + \beta_1 \text{Afb}_{ij} + \beta_2 \text{Dmt}_{ij} + \text{Bos}_j + e_{ij}, \quad (4.3)$$

met $i = 1, \dots, n_j$ de indices van de individuele observaties, $j = 1, 2$ de indices van de bossen, Conc de responsvariabele, β_0 het intercept, β 's de coëfficiënten van de *fixed variables* en $e_{ij} \sim N(0,1)$ de foutterm.

Bodemmodellen. Er werden afzonderlijke modellen opgesteld voor de organische en de minerale bodemlaag. Als responsvariabelen worden de bodemconcentraties genomen. Er wordt gebruik gemaakt van de H-concentratie in plaats van de pH, aangezien deze laatste een logtransformatie voorstelt. Het natuurlijk logaritme van de afstand tot de boom, de afbraakklasse, de diameter van de stam, de hoek met de dominante windrichting en de strooiselkwaliteitsscore werden meegenomen als *fixed variables*. De afbraakklasse, diameter en hoek werden als eigenschappen van het dood hout meegenomen in de modelbouw. De afbraakklasse werd in rekening gebracht, aangezien de nutriëntconcentratie van dood hout stijgt met de afbraakklasse en sterker verteerd hout reeds langer een effect heeft op de bodemsamenstelling. De diameter werd hier als proxy gebruikt voor de nutriëntinhoud, waarbij er aangenomen wordt dat dikkere stammen een hogere nutriëntinhoud hebben (Brown et al., 1996). De hoek wordt meegenomen om de accumulatie van strooisel in rekening te brengen. Daarnaast werden andere variabelen geopteerd, dewelke een invloed hebben op de bodemsamenstelling, maar niet in relatie staan tot het dood hout zelf. Dit zijn de strooiselkwaliteitsscore en de bedekking. Dat laatste bepaalt de hoeveelheid licht dat op de bodem valt, dat op zijn beurt een impact heeft op de vertering van het strooisel. Ook werd de interactie tussen de afstand en de afbraakklasse bekeken, aangezien verwacht wordt dat het afstandseffect versterkt naarmate het hout sterker verteerd is. De afstand werd loggetransformeerd om deze variabele te lineariseren. Het bos en de boomidentiteit zijn de *random variables*, waarbij de boomidentiteitvariabele genest wordt in de bosvariabele. Het model ziet er als volgt uit:

$$\text{Conc}_{ijk} = \beta_0 + \beta_1 \text{Afst}_{ijk} + \beta_2 \text{Afb}_{ijk} + \beta_3 \text{Dmt}_{ijk} + \beta_4 \text{Hoek}_{ijk} + \beta_5 \text{LQ}_{ijk} + \beta_8 \text{Cover}_{ijk} + \beta_7 \text{Afb}_{ijk} * \text{Afst}_{ijk} + \text{Boom}_{jk} + \text{Bos}_k + e_{ijk}, \quad (4.4.)$$

met $i = 1, \dots, 5$ de indices van de individuele observaties, $j = 1, \dots, n_k$ de indices van de dode bodem, $k = 1, 2$ de indices van de bossen en $e_{ijk} \sim N(0, 1)$ de foutterm.

Bladmodellen. De bladmodellen ten slotte hebben de afstand tot het dood hout, de afbraakklasse, het bladgewicht na drogen, de diameter van de stam en deze van de wortelhals en de lichtconditie als *fixed variables*. Ook hier wordt de interactie tussen de afstand en de afbraakklasse beschouwd, met dezelfde reden als hierboven beschreven. Verder wordt ook de interactie tussen de lichtconditie en de afstand meegenomen. Het effect van de bodemvruchtbaarheid op de opname van nutriënten is immers verschillend onder verschillende lichtcondities (Grubb et al., 1996; Latham, 1992; Minotta & Pinzauti, 1996). De *random variable* is hier de boomidentiteit. Volgend model wordt geschat:

$$\text{Conc}_{ij} = \beta_0 + \beta_1 V.D_{ij} + \beta_2 \text{Afb}_{ij} + \beta_3 \text{Blad}_{ij} + \beta_4 \text{DL}_{ij} + \beta_5 \text{DW}_{ij} + \beta_6 \text{Licht}_{ij} + \beta_7 \text{Afb}_{ij} * V.D_{ij} + \beta_8 \text{Licht}_{ij} * V.D_{ij} + \text{Boom}_j + e_{ij}, \quad (4.5)$$

met $i = 1, 2$ de indices van de individuele observaties en $j = 1, \dots, 20$ de indices van de dode bomen.

De statistische analyses werden uitgevoerd in R versie 4.3.3 (R Development Core Team, 2018). Alle testen werden uitgevoerd op een 0.05-significantieniveau. De symbolen *, ** en *** duiden een p-waarde aan van kleiner dan respectievelijk 0.05, 0.01 en 0.001. De modellen werden opgesteld gebruik makend van de *lme* functie in de *nlme package* in R (R Development Core Team, 2018). Het optimale model werd geselecteerd aan de hand van de *dredge* functie op basis van het *Akaike Information Criterion* (AIC) uit de *MuMIn package*. Het model met de laagste AIC werd weerhouden. De modellen werden gefit op basis van de *maximum likelihood* (ML) schatter, opdat modellen met een verschillend aantal *fixed variables* kunnen vergeleken worden. Om te bepalen hoeveel variantie wordt verklaard door de modellen worden de marginale (R_m^2) en conditionele (R_c^2) determinantiecoëfficiënt berekend zoals beschreven door Nakagawa & Schielzeth (2013). De R_m^2 stelt de variantie verklaard door de *fixed variables* voor en de R_c^2 de variantie verklaard door zowel de *fixed* als de *random variables*.

5. RESULTATEN

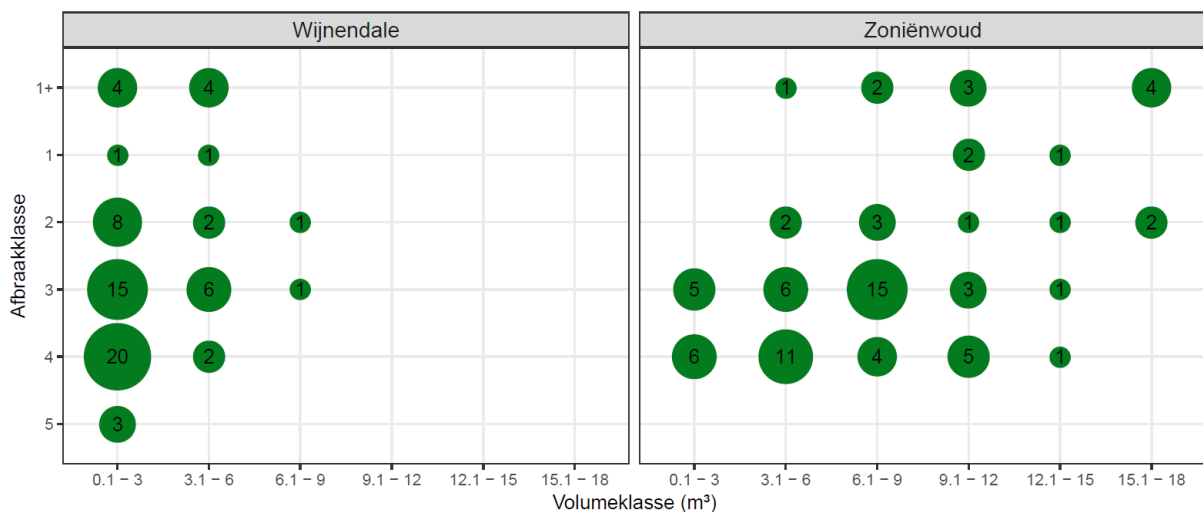
5.1. Doodhoutprofiel

In Tabel 5.1 is het aantal observaties per afbraakklasse terug te vinden. Hier wordt de afbraakklasse van de volledige stam weergegeven en niet de continue variabele op basis van de verschillende secties zoals besproken in Sectie 4.2.3, zodat de waarnemingen opgedeeld kunnen worden in de verschillende klassen. De meerderheid bevindt zich in afbraakklasse 3 en 4. De retentietijd binnen een bepaalde klasse stijgt immers met de klasse (Stokland & Siitonen, 2012). Er zijn niet veel stammen met afbraakklasse 5 en deze bevinden zich allen in Wijnendale. Voor de bodemstalen werden voornamelijk stammen uit klasse 3 en 4 bemonsterd, om de variatie veroorzaakt door de afbraakklasse te beperken.

Figuur 5.1 geeft het doodhoutprofiel van de geobserveerde bomen weer. Ook hier is te zien dat het dood hout zich voornamelijk bevinden in afbraakklassen 3 en 4. Wat verder opvalt is het grote verschil in dimensies van de stammen van beide bossen. De beuken in het Zoniënwoud hebben over het algemeen grotere diameters en hoogten dan deze in Wijnendale.

Tabel 5.1: Het aantal stammen in de verschillende afbraakklassen waarop analyses zijn gebeurd. Dit gaat om oppervlakkige houtanalyses (hout), bodemanalyses (bodem), bladanalyses (blad) en houtprofielanalyses (Boorkern).

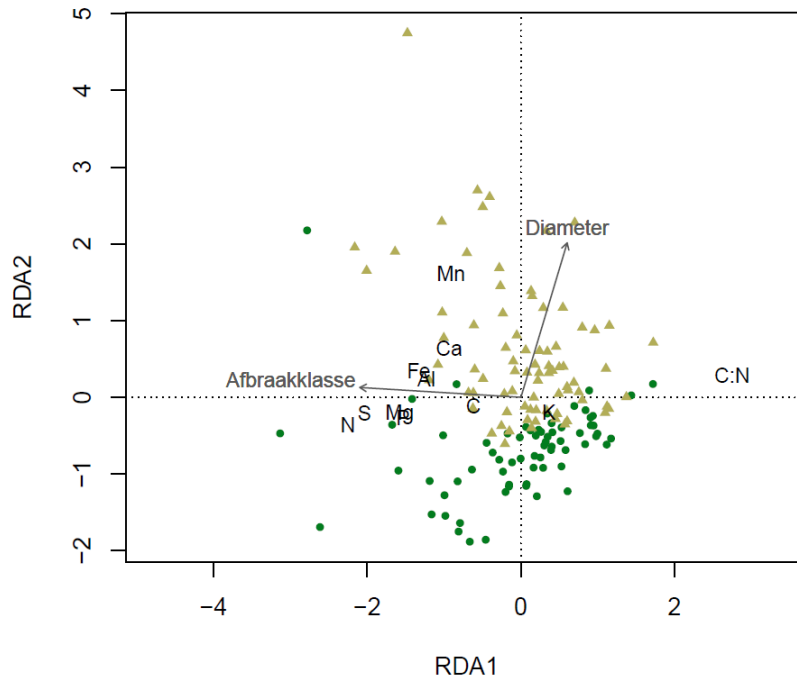
	Zoniënwoud							Wijnendalebos						
Afbraakklasse	1+	1	2	3	4	5	Tot	1+	1	2	3	4	5	Tot
Hout	10	3	9	30	27	-	79	8	2	11	22	22	4	69
Bodem	-	1	3	13	13	-	30	-	-	2	3	10	-	15
Blad	-	1	3	8	8	-	20	-	-	-	-	-	-	-
Boorkern	-	2	1	1	1	-	5	1	-	1	1	1	-	4



Figuur 5.1: Het doodhoutprofiel van de geobserveerde bomen in functie van de volumeklasse en de afbraakklasse.

5.2. Hout

Figuur 5.2 toont de RDA op basis van de nutriëntconcentraties in de houtstalen. De eerste RDA-as verklaart nagenoeg alle variabiliteit. Deze as wordt hoofdzakelijk bepaald door de afbraakklasse. Op de figuur is te zien dat bij hogere afbraakklassen de nutriëntconcentraties, uitgezonderd deze van K, hoger zijn, wat de eerste hypothese lijkt te bevestigen. Verder is er een scheiding tussen de observaties van beide bossen te bemerken volgens de tweede RDA-as. Beide bossen verschillen voornamelijk in de diameter van de stammen en de Mn-concentratie in het hout.



Figuur 5.2: Redundantieanalyse (RDA) met de nutriëntconcentraties in het hout als 'unconstrained variables' en de afbraakklasse en diameter als 'constrained variables'. De variantie verklaard door de eerste twee RDA-assen bedragen respectievelijk 15.3% en 2.0%. De donkergroene bolletjes stellen de waarnemingen in Wijnendalebos voor en de lichtgroene driehoekjes zijn deze in het Zoniënwoud.

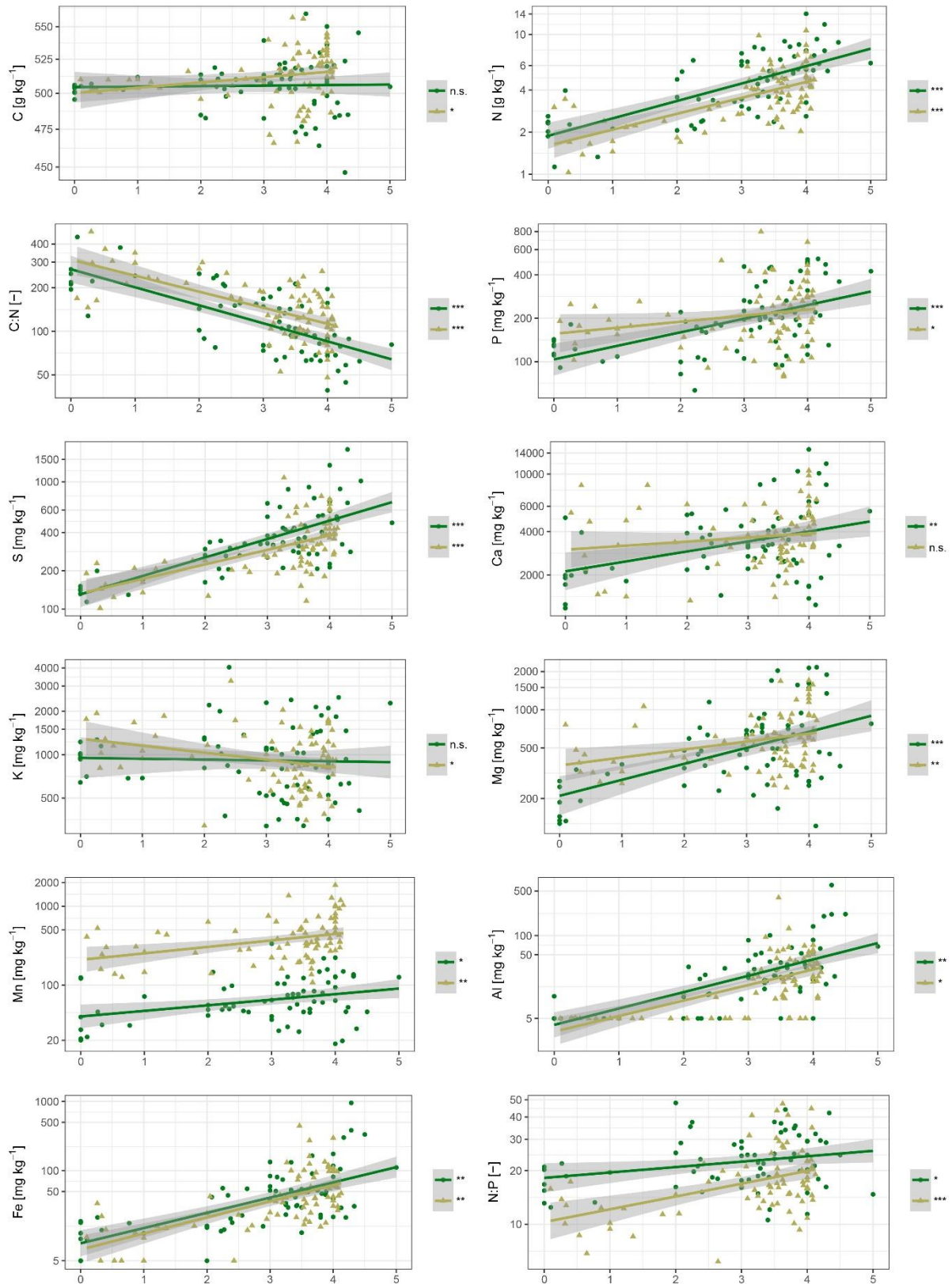
De gemiddelde concentraties per afbraakklasse, bepaald voor de volledige stam, zijn terug te vinden in Tabel 5.2. Er zijn significante verschillen te bemerken tussen de verschillende afbraakklassen voor de meeste nutriënten op basis van een One-way ANOVA. In Figuur 5.3 werden lineaire modellen gefit op de concentraties in functie van de afbraakklasse. Hier is duidelijk te zien dat de nutriëntenconcentraties, uitgezonderd van K, stijgen met de afbraakklasse. Er is echter een grote spreiding, voornamelijk rond klassen 3 en 4. Desondanks zijn de modellen significant verschillend van deze met slechts een intercept. In tegenstelling tot de andere nutriënten en wat voorop werd gesteld, stijgt de Ca-concentratie niet significant tijdens afbraak in het Zoniënwoud.

Tabel 5.2: Gemiddelde concentraties en standaardafwijking in de houtstalen per afbraakklasse (van de volledige stam) in Wijnendale (W) en het Zoniënwoud (Z). Gemeenschappelijke letters duiden erop dat er geen significant verschil is tussen beide afbraakklassen na een One-way ANOVA en een Tukey post-hoc test.

		1+	1	2	3	4	5
C	W	503.0 ± 4.6 ^{ab}	501.5 ± 5.23 ^{ab}	503.8 ± 10.7 ^{ab}	515.2 ± 14.7 ^a	495.6 ± 22.7 ^b	524.6 ± 26.9 ^a
	Z	505.8 ± 4.0 ^a	505.0 ± 1.8 ^a	503.8 ± 14.3 ^a	512.0 ± 23.5 ^a	518.9 ± 17.4 ^a	
N	W	2.11 ± 0.39 ^a	2.37 ± 0.07 ^{ab}	3.59 ± 1.63 ^{ab}	5.23 ± 2.14 ^b	5.83 ± 2.26 ^{bc}	8.67 ± 3.84 ^c
	Z	2.16 ± 0.81 ^a	1.79 ± 0.4 ^{ab}	2.85 ± 1.22 ^{ab}	4.18 ± 1.72 ^{bc}	5.17 ± 1.69 ^c	
C:N	W	247.1 ± 57.9 ^a	211.7 ± 8.5 ^{abc}	178.9 ± 106.9 ^{ab}	115.8 ± 47.2 ^{bc}	100.4 ± 47.5 ^c	67.7 ± 22.1 ^c
	Z	267.7 ± 106.1 ^a	290.6 ± 61.1 ^a	196.8 ± 56.8 ^{ab}	139.9 ± 50.0 ^{bc}	109.9 ± 33.1 ^c	
P	W	123.1 ± 14.9 ^a	135.1 ± 34.3 ^a	168.9 ± 102.9 ^a	248.7 ± 124.4 ^a	228.0 ± 118.2 ^a	438.5 ± 60.8 ^b
	Z	179.4 ± 44.3 ^a	187.9 ± 63.7 ^a	211.7 ± 149.1 ^a	221.7 ± 141.7 ^a	293.3 ± 123.5 ^a	
S	W	145.2 ± 11.7 ^a	216.8 ± 120.6 ^{ab}	258.1 ± 88.7 ^{ab}	426.4 ± 189.1 ^{ab}	498.4 ± 351.4 ^{bc}	892.1 ± 377.3 ^c
	Z	165.5 ± 41.6 ^a	175.0 ± 55.7 ^{ab}	246.9 ± 39.2 ^{ab}	346.9 ± 199.8 ^{bc}	441.1 ± 143.2 ^c	
Ca	W	1775 ± 380 ^a	4158 ± 1174 ^{ab}	3244 ± 1277 ^a	3878 ± 1879 ^{ab}	4535 ± 3082 ^{ab}	7502 ± 5069 ^b
	Z	3683 ± 2319 ^{ab}	4827 ± 3522 ^{ab}	3790 ± 1499 ^{ab}	3223 ± 1119 ^a	5162 ± 2068 ^b	
K	W	954.5 ± 193.2 ^a	2344 ± 2407 ^a	1246 ± 674 ^a	974.4 ± 517.0 ^a	964.6 ± 599.8 ^a	1419 ± 917 ^a
	Z	1287 ± 393 ^a	1322 ± 475 ^a	1248 ± 858 ^a	844.0 ± 439.1 ^a	998.5 ± 363.1 ^a	
Mg	W	232.8 ± 83.5 ^a	638.3 ± 723.1 ^{ab}	538.7 ± 424.6 ^{ab}	524.3 ± 186.5 ^{ab}	817.4 ± 640.8 ^b	1221 ± 802 ^b
	Z	438.0 ± 180.1 ^a	592.2 ± 410.8 ^{ab}	512.9 ± 97.3 ^a	549.7 ± 291.6 ^a	874.4 ± 387.4 ^b	
Mn	W	55.97 ± 44.40 ^a	46.61 ± 10.34 ^a	64.53 ± 34.31 ^a	77.41 ± 67.25 ^a	87.84 ± 49.11 ^a	130.1 ± 72.3 ^a
	Z	282.2 ± 145.4 ^a	279.8 ± 148.4 ^{ab}	381.1 ± 203.9 ^{ab}	358.5 ± 237.2 ^a	671.3 ± 374.5 ^b	
Al	W	5.77 ± 2.18 ^a	8.61 ± 5.10 ^a	13.5 ± 9.96 ^a	30.61 ± 19.12 ^a	76.91 ± 134.02 ^a	119.1 ± 75.8 ^a
	Z	5.00 ± 0.00 ^a	5.00 ± 0.00 ^a	22.47 ± 40.66 ^a	27.75 ± 21.91 ^a	48.91 ± 71.19 ^a	
Fe	W	13.50 ± 4.54 ^a	11.39 ± 9.04 ^a	26.03 ± 16.74 ^a	50.87 ± 28.78 ^a	122.0 ± 208.4 ^a	175.6 ± 112.7 ^a
	Z	12.93 ± 9.3 ^a	22.63 ± 17.31 ^{ab}	48.41 ± 84.53 ^{ab}	49.68 ± 32.22 ^{ab}	94.44 ± 89.64 ^b	

Bij de *mixed models* uit Tabel 5.3 wordt verondersteld dat het effect van de afbraakklasse en de diameter gelijk zijn in beide bossen. In Figuur 5.3 is te zien dat dit voor N, C:N, Mn, Al en Fe geldt. Dit geldt niet zozeer voor P, Ca en Mg. De P-, Ca- en Mg-concentratie zijn hoger in het Zoniënwoud dan in Wijnendale bij recent neergevallen bomen. Deze concentratie convergeren echter naarmate het dood hout meer verteerd is. Hoewel deze concentraties dus in beide bossen stijgen, is deze stijging sterker in Wijnendale, wat niet meegenomen wordt in de *mixed models*. In Wijnendale zijn de N- en Al-concentratie hoger en de Mn-concentratie lager en blijven dat ook gedurende de afbraak.

In de LMM's (Tabel 5.3) is te zien dat voornamelijk de afbraakklasse de variatie verklaart in de N-, S-, Al- en Fe-concentratie en de C:N-ratio van de oppervlakkige houtstalen (R_m^2 van ongeveer 0.5). De C:N-ratio daalt met de afbraakklasse. Bij de P-, Ca- en Mg-concentratie verklaren deze modellen slechts 16%, 13% en 21% respectievelijk van de variatie. De C- en K-concentraties zijn minder goed te verklaren aan de hand van deze twee parameters. In het geval van Mn is het hoofdzakelijk de *random variable* die de houtconcentratie verklaart. Deze concentratie is dan ook sterk verschillend in beide bossen (p -waarde $< 2.2 \cdot 10^{-16}$ op basis van *Welch's two sample t-test*). Uitgezonderd van K stijgen de nutriëntconcentraties met de afbraakklasse. De Ca-concentratie stijgt daarbovenop ook met de diameter. De C-concentratie daalt met de diameter, dit is echter een zeer klein effect.



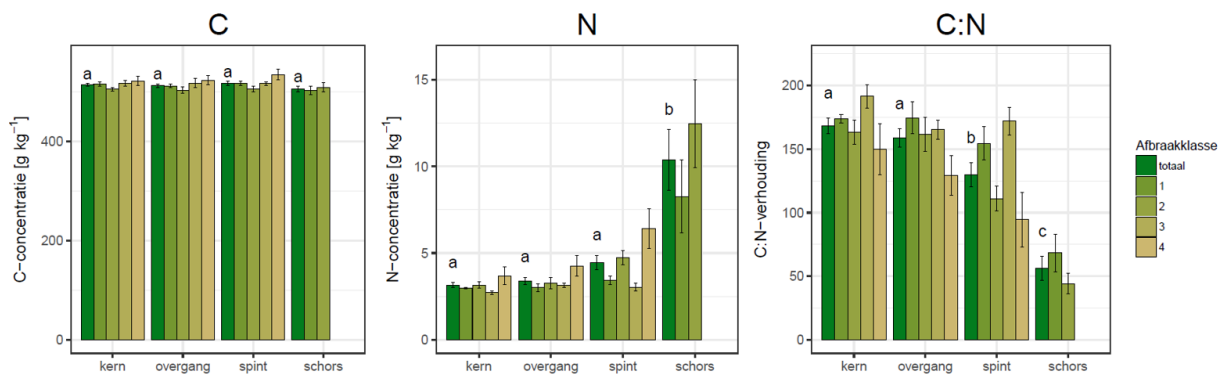
Figuur 5.3: De houtconcentraties en -ratio's in functie van de afbraakklasse. De lijnen stellen de lineaire regressie voor (p-waarde: 0***0.001**0.01*0.05 waarbij de nulhypothese stelt dat de fit niet significant verschillend is aan het model met slechts een intercept). De grijze banden tonen het 95%-betrouwbaarheidsinterval. Donkergroen: Wijnendalebos. Lichtgroen: Zoniënwoud. De bolletjes en driehoekjes stellen de observaties voor in respectievelijk Wijnendale en het Zoniënwoud.

Tabel 5.3: Houtmodellen. Coëfficiënten van de 'linear mixed effects models' met het logaritme van de nutriëntconcentraties in hout als responsvariabelen en afbraakklasse (Afb) en diameter op 1m (Dmt) als 'fixed variables' en het bos als 'random variable'. De intercepten voor Wijnendalebos (W) en Zoniënwoud (Z) worden weergegeven (p-waarde: 0***0.001**0.01*0.05).

		C	N	C:N	P	S	Ca	K	Mg	Mn	Al	Fe
Intercept	W	6.2235 ***	1.4741 ***	4.7512 ***	5.3088 ***	5.8429 ***	8.1638 ***	6.8175 ***	6.2680 ***	4.1840 ***	3.0913 ***	3.6436 ***
	Z	6.2402 ***	1.2700 ***	4.9687 ***	5.3088 ***	5.6907 ***	8.1638 ***	6.8175 ***	6.2680 ***	5.9044 ***	2.8601 ***	3.6436 ***
Afb			0.3420 ***	-0.3373 ***	0.2039 **	0.3729 ***	0.1731 ***	-0.0726	0.2831 ***	0.2185 ***	0.7154 ***	0.6421 ***
Dmt		-0.0071 *					0.1157 **					
R_m^2		0.0338	0.4436	0.4333	0.1595	0.4592	0.1304	0.0198	0.2141	0.042	0.4446	0.4331
R_c^2		0.0909	0.4891	0.4845	0.1595	0.4838	0.1304	0.0198	0.2141	0.697	0.4613	0.4331

Naast de oppervlakkige houtstalen, werden op een aantal stammen ook boorkernen genomen. De gemiddelde waarden per afbraakklasse zijn terug te vinden in Appendix B (Tabel 10.2). Er bestaat, tegen de verwachting in, geen correlatie tussen de concentraties van de oppervlakkige stalen en deze in het spint van de boorkernen (N: correlatie=-0,07, p-waarde=0,78; C: correlatie=0,32, p-waarde=0,20).

De schors heeft een significant hogere N-concentratie (zie Figuur 5.4). In het hout is een niet significante stijgende trend te bemerken van de kern tot het spint. De C-concentratie verschilt niet over de verschillende diepten in de stam. De C:N-verhouding daalt met de afstand tot de kern en is significant kleiner in zowel het spint als de schors. Tussen de afbraakklassen zijn geen significante verschillen te bemerken, behalve in het spinhout voor N en C:N. Het aantal observaties per afbraakklasse is dan ook vrij klein (drie tot zes).

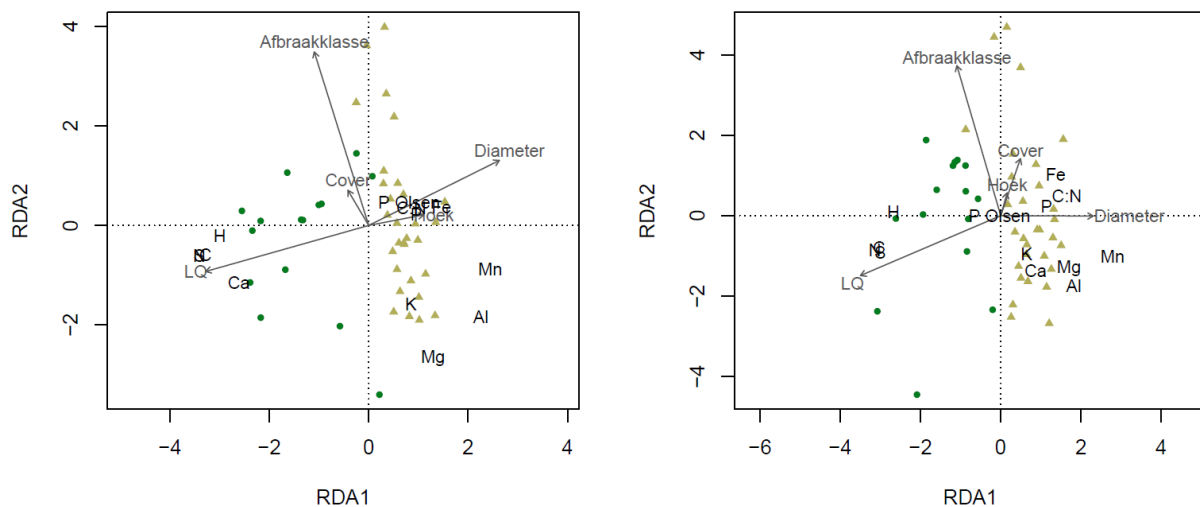


Figuur 5.4: Gemiddelde concentraties [g kg⁻¹] voor de kern, overgang tussen kern en spint, spint en schors en per afbraakklasse, waarbij 'totaal' het gemiddelde is over de verschillende afbraakklassen. De vlaggen duiden de standaardfout aan. Gemeenschappelijke letters duiden erop dat er geen significant verschil is tussen beide diepten.

5.3. Bodem

De strooiselkwaliteitsscore varieert van 1 tot 2.64 met een gemiddelde van 1.65 in Wijnendale. Naast beuk komen boomsoorten als tamme kastanje (*Castanea sativa*) en gewone esdoorn (*Fraxinus excelsior*) met matig verteerbaar strooisel vrij abundant voor, wat tot hogere scores leidt dan in het Zoniënwoud (gemiddeld 1.06). Daar werd bij 26 van de 30 stammen een score van 1 bekomen omwille van de sterke dominantie van beuk.

Zoals bij de houtstalen verklaart voornamelijk de eerste RDA-as de variantie van beide bodemlagen op 3m (Figuur 5.5). Deze as wordt hoofdzakelijk verklaard door de strooiselkwaliteitsscore en de diameter. Beide bossen worden gegroepeerd volgens deze as. In Wijnendalebos bevat de bodem hogere concentraties aan C, N en S, terwijl de bodem van Zoniënwoud meer Mn en Al bevat. In de RDA op basis van observaties op alle afstanden (zie Appendix C) loopt de afstandsas parallel met de tweede RDA-as. Bij een kleine afstand is de concentratie van de verschillende elementen hoger.



Figuur 5.5: Redundantieanalyses (RDA) met de nutriëntconcentraties in de bodem op 3m afstand als 'unconstrained variables' en de afbraakklasse, de diameter, de bedekking (Cover), de oriëntatie van de stam (Hoek) en strooiselkwaliteitsscore (LQ) als 'constrained variables'. Links: de organische bodem. De variantie verklaard door de eerste twee RDA-assen bedragen respectievelijk 17.7% en 4.4%. Rechts: de minerale bodem. De variantie verklaard door de eerste twee RDA-assen bedragen respectievelijk 14.7% en 3.2%. De donkergroene bolletjes stellen de waarnemingen in Wijnendalebos voor en de lichtgroene driehoekjes zijn deze in het Zoniënwoud.

De gemiddelde concentraties op de verschillende afstanden zijn terug te vinden in Tabel 5.4. In de organische bodem is een duidelijk afstandseffect te bemerken (zie Figuur 5.6 en Tabel 5.5). De C-, N-, P-, S-, Ca- en Mn-concentratie dalen exponentieel met de afstand tot de stam, net als de pH en de C:N-ratio. Bovendien wordt het effect van de afstand op C:N-verhouding en de Mn-concentratie versterkt bij hogere afbraakklassen. De Al-concentratie daarentegen stijgt met de afstand. De effecten voor C:N, Olsen P en Al zijn echter slechts significant in Wijnendale, terwijl N, S en Mn enkel in het Zoniënwoud een significante daling kennen. Het effect van dood hout reikt niet verder dan 100 meter van de stam. Verder weg van de stam stabiliseren de concentraties. De nutriëntconcentraties in de bodems van de twee bossen zijn sterk verschillend van elkaar. De bodem in Wijnendale is rijker aan C, N en S en armer aan kationen als Mg, Mn, Al en Fe. De Ca-concentratie in de organische bodem is er hoger, maar is er lager in de minerale bodem. Ook de pH is lager in Wijnendale.

De basische kationen K, Mg en Mn en Al dalen in concentratie met de afbraakklasse. De C:N-verhouding stijgt met de afbraakklasse. Er bestaat bovendien een negatieve interactie tussen de afbraakklasse en de afstand voor C:N, wat betekent dat hoe groter de afstand hoe minder de afbraakklasse een rol speelt op de ratio op die afstand. De Mg- en Al-concentratie in de bodem dalen verder ook met de diameter van de stam.

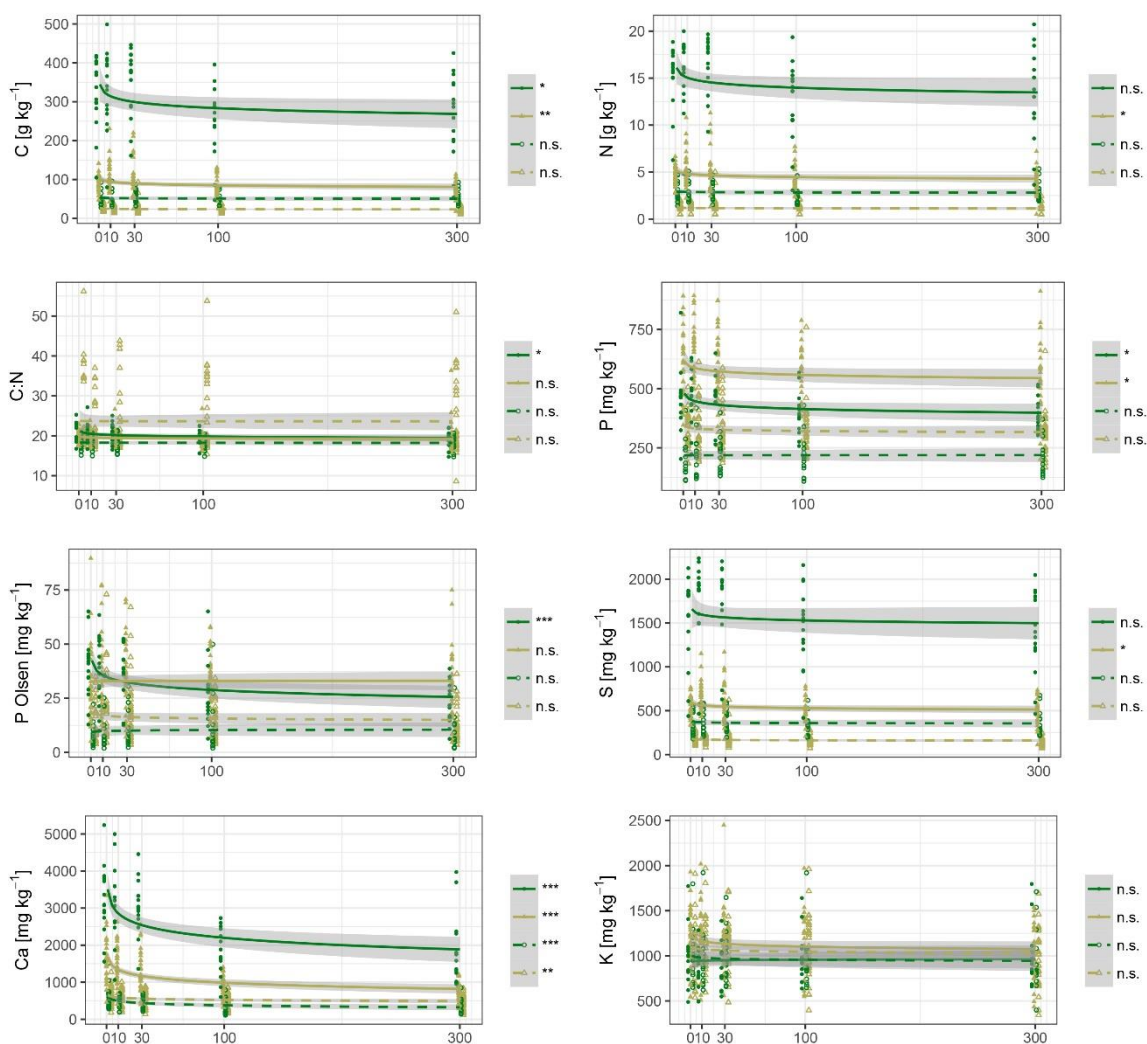
Tabel 5.4: Gemiddelde concentraties en standaardafwijking in de bodemstalen op de verschillende afstanden tot de stam voor de organische (O) en minerale (M) bodemlaag in Wijnendale (W) en het Zoniënwoud (Z). Gemeenschappelijke letters duiden erop dat er geen significant verschil is tussen beide afstanden na een One-way ANOVA en een Tukey post-hoc test.

			0	10	30	100	300	
C	O	W	322.52 ± 91.62 ^{ab}	330.32±102.88 ^{ab}	347.35 ± 88.4 ^a	246.74 ± 93.13 ^b	263.33 ± 107.7 ^{ab}	
		Z	92.5 ± 19.76 ^{abc}	105.5 ± 38.65 ^a	101.31 ± 45.58 ^{ab}	80.05 ± 23.94 ^{bc}	73.65 ± 20.64 ^c	
	M	W	51.86 ± 18.31 ^a	54.75 ± 19.06 ^a	54.01 ± 16.48 ^a	46.54 ± 15.09 ^a	52.43 ± 18.23 ^a	
		Z	25.03 ± 7.32 ^a	24.21 ± 5.82 ^a	27.49 ± 15.68 ^a	22.41 ± 5.72 ^a	22.49 ± 6.16 ^a	
	N	O	W	15.27 ± 3.37 ^{ab}	15.55 ± 3.91 ^{ab}	16.56 ± 2.98 ^a	12.5 ± 4.32 ^b	13.26 ± 4.91 ^{ab}
			Z	4.68 ± 0.97 ^{ab}	5.35 ± 1.84 ^a	5.2 ± 2.31 ^a	4.24 ± 1.26 ^{ab}	3.94 ± 1.24 ^b
M		W	2.85 ± 1.03 ^a	3.02 ± 1.05 ^a	2.96 ± 0.87 ^a	2.62 ± 0.95 ^a	2.88 ± 1.07 ^a	
		Z	1.16 ± 0.52 ^a	1.19 ± 0.42 ^a	1.37 ± 0.95 ^a	1.04 ± 0.46 ^a	1.08 ± 0.51 ^a	
C:N		O	W	20.79 ± 2.36 ^a	20.91 ± 2.58 ^a	20.7 ± 2.44 ^a	19.36 ± 2.03 ^a	19.36 ± 2 ^a
			Z	19.79 ± 1.45 ^a	19.65 ± 1.66 ^a	19.49 ± 1.92 ^a	18.96 ± 2.01 ^a	19.41 ± 3.89 ^a
	M	W	18.39 ± 1.91 ^a	18.21 ± 1.87 ^a	18.3 ± 2.03 ^a	18.06 ± 1.58 ^a	18.38 ± 1.74 ^a	
		Z	24.94 ± 10.05 ^a	21.96 ± 5.9 ^a	22.66 ± 8.17 ^a	24.59 ± 9.21 ^a	24.17 ± 9.37 ^a	
	P	O	W	460.72±130.88 ^a	461.3±115.35 ^a	465.65 ± 97.02 ^a	394.98 ± 86.28 ^a	387.28 ± 69.95 ^a
			Z	586.53±142.57 ^a	630.62±147.28 ^a	583.49 ± 154.6 ^a	548.22±124.54 ^a	528.25±165.23 ^a
M		W	211.46 ± 76.61 ^a	227.73 ± 84.13 ^a	222.89 ± 78.33 ^a	217.61 ± 84.6 ^a	213.89 ± 72.24 ^a	
		Z	323.68 ± 79.27 ^a	346.95±112.08 ^a	348.31±110.85 ^a	321.33±108.16 ^a	296.89 ± 94.77 ^a	
P Ols		O	W	38.95 ± 14.3 ^a	37.57 ± 15.53 ^a	39.13 ± 12.9 ^a	26.33 ± 15.09 ^{ab}	22.85 ± 9.26 ^b
			Z	30.77 ± 17.29 ^a	34.98 ± 17.77 ^a	34.77 ± 16.8 ^a	33.33 ± 13.42 ^a	30.93 ± 16.46 ^a
	M	W	7.8 ± 5.2 ^a	11.52 ± 9.87 ^a	11.25 ± 8.94 ^a	11 ± 12.77 ^a	8.57 ± 7.29 ^a	
		Z	15.81 ± 9.93 ^a	19.53 ± 15.53 ^a	19.46 ± 15.1 ^a	14.82 ± 8.55 ^a	12.82 ± 8.06 ^a	
	S	O	W	1527.15±512.7 ^a	1707.49 530.53 ^a	1758.67±476.01 ^a	1449.74±457.7 ^a	1401.03±473.56 ^a
			Z	543.32±118.76 ^{ab}	623.02 ± 187.81 ^a	596.91±218.16 ^{ab}	495.87 ± 127.64 ^b	485.9 ± 140.6 ^b
M		W	362.56±121.27 ^a	386.32±127.62 ^a	378.6 ± 122.07 ^a	336.82±118.22 ^a	356.29 ± 141.56 ^a	
		Z	169.9 ± 47.5 ^a	168.19 ± 37.69 ^a	190.69 ± 105.36 ^a	156.58 ± 40.12 ^a	151.15 ± 43.64 ^a	
Ca		O	W	3229.71±935.81 ^a	3122.31±1011.11 ^a	3030.97 ± 735.6 ^a	1800.92±641.09 ^b	1806.35±939.92 ^b
			Z	1575.86±615.76 ^a	1482.16±522.72 ^a	1282.78±542.65 ^a	875.26 ± 287.69 ^b	781.38 ± 280.57 ^b
	M	W	620.41±324.83 ^b	479.2 ± 161.23 ^{ab}	453.05±146.84 ^{ab}	343.51 ± 207.65 ^a	346.97 ± 187.49 ^a	
		Z	634.39 ± 243 ^b	600.54 ± 211.82 ^{ab}	595.72±212.65 ^{ab}	506.92±188.26 ^{ab}	477.08 ± 170.68 ^a	
	K	O	W	986.03 ± 310.61 ^a	893.22 ± 225 ^a	889.27 ± 232.29 ^a	981.6 ± 270 ^a	1001.2 ± 307.39 ^a
			Z	1185.48±333.36 ^a	1181.87±335.75 ^a	1169.45±333.49 ^a	1146.61±330.75 ^a	1009.87±290.44 ^a
M		W	991.09 ± 292.54 ^a	986.27 ± 325.53 ^a	982.76 ± 280.96 ^a	955.29 ± 305.32 ^a	935.6 ± 339.58 ^a	
		Z	1056.32±303.71 ^a	1115.37±315.24 ^a	1089.65±300.53 ^a	1074.02±346.02 ^a	974.03 ± 299.81 ^a	
Mg		O	W	731.46 ± 179.81 ^a	697.73 ± 175.21 ^a	702.67 ± 196.61 ^a	706.15 ± 193.13 ^a	730.34 ± 216.69 ^a
			Z	962.65 ± 251.74 ^a	904.73 ± 260.04 ^a	927.11 ± 291.73 ^a	936.05 ± 294.5 ^a	855.53 ± 248.42 ^a
	M	W	810.36 ± 314.54 ^a	796.52 ± 359.86 ^a	804.52 ± 322.18 ^a	767.04 ± 324.91 ^a	760.72 ± 340.01 ^a	
		Z	1087.73±306.19 ^a	1131.24±313.59 ^a	1079.68±298.75 ^a	1104.69±393.96 ^a	1043.83±331.74 ^a	
	Mn	O	W	68.12 ± 59.67 ^a	74.69 ± 63.78 ^a	81.24 ± 74.75 ^a	58.73 ± 27.53 ^a	51.72 ± 14.94 ^a
			Z	302.3 ± 233.08 ^b	285.94 ± 200.92 ^{ab}	233.36±184.79 ^{ab}	172.24 ± 79.21 ^a	187.3 ± 127.18 ^{ab}
M		W	28.26 ± 9.45 ^a	33.03 ± 17.21 ^a	33.53 ± 14.33 ^a	29.94 ± 12.05 ^a	31.45 ± 11.51 ^a	
		Z	215.35 ± 129.29 ^a	226.61 ± 139.46 ^a	211.17 ± 123.81 ^a	227.41 ± 144.57 ^a	217.82 ± 127.45 ^a	
Al		O	W	3310.25±1000.20 ^a	3222.02±1224.22 ^a	3223.35±1129.61 ^a	4111.05±1481.48 ^a	4221.37±1721.72 ^a
			Z	6202.06±2023.29 ^a	6205.98±2069.11 ^a	6373.55±2266.85 ^a	6433.35±2233.74 ^a	5946.26±1894.83 ^a
	M	W	4969.06±2098.9 ^a	4883.79±2247.35 ^a	5009.77±2140.97 ^a	5011.96±2200.13 ^a	4947.15±2140.37 ^a	
		Z	6684.95±2050.84 ^a	7113.86±2061.49 ^a	6931.96±2109.38 ^a	7087.64±2524.42 ^a	6765.46±2202.22 ^a	
	Fe	O	W	4859.7±2090.43 ^a	4822.19±2250.15 ^a	4592.83±1975.44 ^a	5938.03±2702.53 ^a	5997.01±2643.02 ^a
			Z	16144.0±16396.6 ^a	14148.7±7434.0 ^a	13673.2±6348.4 ^a	14368.3±7633.7 ^a	13459.4±6744.0 ^a
M		W	8578.33±3923.71 ^a	9082.72±4490.16 ^a	8896±3690.65 ^a	8515.48±3903.08 ^a	8181.53±3765.74 ^a	
		Z	15922.3±9249.3 ^a	15571.5±8444.0 ^a	16367.0±12387.7 ^a	17236.3±18211.0 ^a	15623.7±10296.9 ^a	
pH		O	W	3.11 ± 0.59 ^b	2.86 ± 0.26 ^{ab}	2.82 ± 0.24 ^{ab}	2.71 ± 0.26 ^a	2.76 ± 0.3 ^{ab}
			Z	3.34 ± 0.3 ^a	3.17 ± 0.28 ^a	3.10 ± 0.30 ^a	3.25 ± 0.54 ^a	3.1 ± 0.36 ^a
	M	W	3.07 ± 0.32 ^a	2.9 ± 0.19 ^a	2.96 ± 0.33 ^a	2.93 ± 0.29 ^a	2.93 ± 0.3 ^a	
		Z	3.4 ± 0.23 ^a	3.32 ± 0.3 ^a	3.26 ± 0.22 ^a	3.27 ± 0.32 ^a	3.28 ± 0.15 ^a	

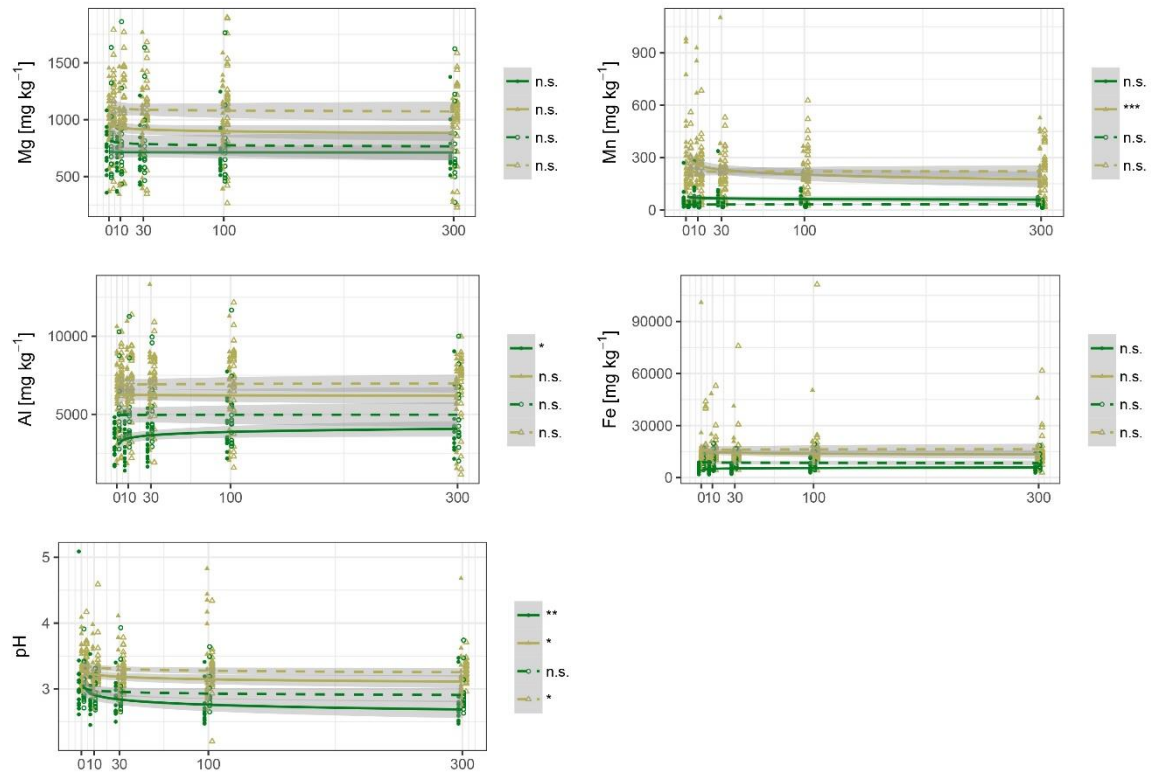
De Mg-, Mn- en Fe-concentratie zijn positief gecorreleerd met de bedekking. De C-, N- en S-concentratie in de organische bodem hebben een negatief verband met de strooiselkwaliteitsscore. De pH is dan weer positief gerelateerd met de strooiselkwaliteitsscore. De K-concentratie stijgt met de hoek.

In de minerale bodem zijn gelijkaardige, maar minder uitgesproken trends te bemerken (zie Figuur 5.6 en Tabel 5.6). Er is een minder duidelijk verband met de afstand, dewelke slechts significant is voor Ca en de pH.

De variantie wordt voornamelijk verklaard door de *random variables*, zijnde het bos en de boomidentiteit. In zowel de organische en minerale bodem zijn de R_m^2 vrij klein. Dit is ook te zien aan de grote spreiding in Figuur 5.6. Dit duidt op de grote variatie in de bodemeigenschappen op de verschillende locaties. De R_m^2 van de modellen van de basische kationen en Al zijn hierbij nog het grootst.



Figuur 5.6: De bodemconcentraties in functie van de afstand tot het dood hout. De curve stelt de logaritmische regressie voor (p -waarde: $0^{***}0.001^{**}0.01^{*}0.05$ waarbij de nulhypothese stelt dat de fit niet significant verschillend is aan het model met slechts een intercept). De grijze band toont het 95% betrouwbaarheidsinterval. Donkergroen: Wijnendalebos. Lichtgroen: Zoniënwoud. De gevulde bolletjes en driehoekjes en de volle lijnen stellen respectievelijk de observaties en lineaire regressie voor van de organische bodem en de lege bolletjes en driehoekjes en de stippenlijnen respectievelijk deze van de minerale bodem.



Figuur 5.6 Vervolg.

Tabel 5.5: Organische bodemmodellen. Coëfficiënten van de 'linear mixed effects models' met de nutriëntconcentraties van de organische bodem als responsvariabelen en afbraakklasse (Afb), kroonbedekking (Cover), diameter op 1m (Dmt), het natuurlijk logaritme van de afstand tot de stam (Afst), oriëntatie van de stam (Hoek), de strooiselkwaliteitscore (LQ) en de interactie tussen de afbraakklasse en het natuurlijk logaritme van de afstand tot de stam (Afb:Afst) als mogelijke 'fixed variables' en het bos en boomidentiteit als 'random variables'. De intercepten voor Wijndalebos (W) en Zoniënwoud (Z) worden weergegeven (p-waarde: 0***0.001**0.01*0.05).

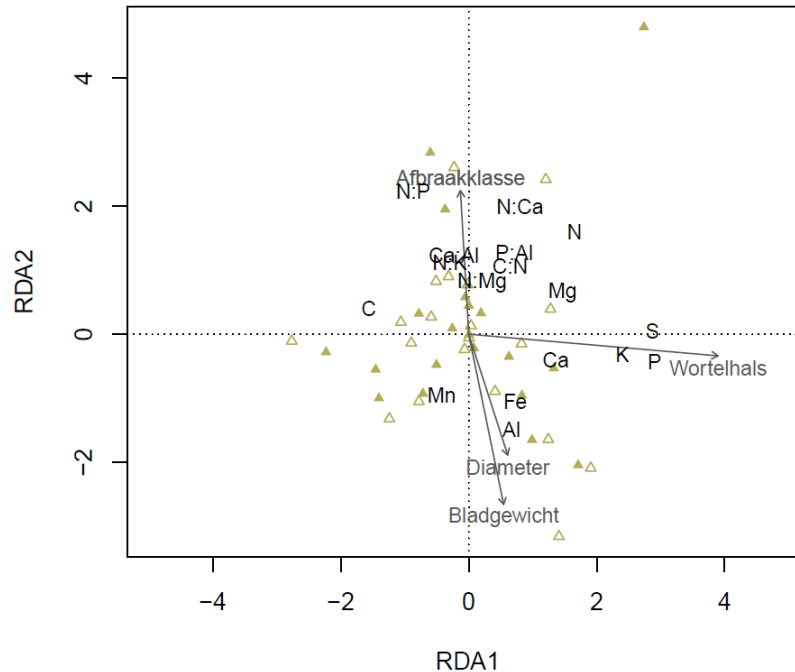
		C	N	C:N	P	P Olsen	S	Ca	K	Mg	Mn	Al	Fe	H
Intercept	W	323.82 *	15.288 *	19.715 ***	445.90 ***	32.960 ***	1649.8 *	2578.1 ***	1005.8 ***	663.44 ***	71.314 *	3363.9 ***	5606.2 **	119.7e-3
	Z	79.715 *	4.3514 *	19.715 ***	569.46 ***	32.960 ***	508.52 *	1209.5 ***	1110.9 ***	942.33 ***	234.02 *	6359.1 ***	14177 **	13.16e-3
Afb				0.2706					-105.67 **	-132.74 ***	-6.7905	-877.10 ***		
Cover										37.938	29.748		1886.6	
Dmt										-83.129 **		-490.14 *		
Afst		-13.781 ***	-0.5043 ***	-0.3339 **	-25.658 ***	-1.8583 *	-36.797 *	-387.21 ***	-30.290 *	-18.148 *	-33.830 ***	98.364	-389.54	5.916e-3 ***
Hoek									56.910					
LQ		-24.607 **	-0.7611				-94.712							-18.74e-3 **
Afb:Afst				-0.2478 *							-22.391 ***			
R_m^2		0.0408	0.022	0.0443	0.0281	0.0138	0.0237	0.1397	0.1314	0.2667	0.0849	0.1489	0.0435	0.0851
R_c^2		0.8843	0.891	0.5608	0.6914	0.5312	0.8931	0.7264	0.6194	0.8189	0.6841	0.8436	0.8075	0.8531

Tabel 5.6: Minerale bodemmodellen. Coëfficiënten van de 'linear mixed effects models' met de nutriëntconcentraties van de minerale bodem als responsvariabelen en afbraakklasse (Afb), kroonbedekking (Cover), diameter op 1m (Dmt), het natuurlijk logaritme van de afstand tot de stam (Afst), oriëntatie van de stam (Hoek), de strooiselkwaliteitscore (LQ) en de interactie tussen de afbraakklasse en het natuurlijk logaritme van de afstand tot de stam (Afb:Afst) als mogelijke 'fixed variables' en het bos en boomidentiteit als 'random variables'. De intercepten voor Wijndalebos (W) en Zoniënwoud (Z) worden weergegeven (p-waarde: 0***0.001**0.01*0.05).

		C	N	C:N	P	P Olsen	S	Ca	K	Mg	Mn	Al	Fe	H
Intercept	W	52.171 ***	2.8387 ***	18.911 ***	226.67 ***	11.582 ***	360.90 ***	482.56 ***	1031.3 ***	741.63 ***	31.632	4714.5 ***	9496.9 ***	22.64e-3 *
	Z	24.199 ***	1.1813 ***	23.340 ***	323.46 ***	15.709 ***	168.92 ***	545.96 ***	1031.3 ***	1112.5 ***	219.48	7041.7 ***	15721 ***	6.467e-3 *
Afb								-26.963	-83.117 *	-164.41 ***	-27.115	-1158.8 ***		
Cover											25.109		2721.1 *	
Dmt										-96.386 *		-558.01		
Afst		-0.8792			-5.7892		-6.4497	-70.597 ***	-21.793	-14.515	1.0638			0.876e-3 *
Hoek		2.1167												
LQ														-2.475e-3 *
Afb:Afst								-36.169 ***			-7.1422 *			
R_m^2		0.0148	0.0000	0.0000	0.0028	0.0000	0.0024	0.1376	0.0763	0.2159	0.0621	0.2338	0.0632	0.0490
R_c^2		0.7742	0.7855	0.4471	0.7172	0.5109	0.7845	0.7007	0.5912	0.8488	0.8709	0.8858	0.7956	0.6950

5.4. Blad

Figuur 5.7 toont de RDA op basis van de bladconcentraties. Beide RDA-assen verklaren samen slechts 14% van de variatie. De N-concentratie lijkt te stijgen met de afbraakklasse en te dalen met de diameter en het bladgewicht. De P-, S- en K-concentratie stijgen dan weer met de diameter van de wortelhals. Er is geen scheiding tussen de waarnemingen op minder dan 50cm en meer dan 300cm.



Figuur 5.7: Redundantieanalyse (RDA) met de nutriëntconcentraties in de bladeren als 'unconstrained variables' en de afbraakklasse, diameter van de stam (Diameter), diameter van de wortelhals (Wortelhals) en het bladgewicht als 'constrained variables'. De variantie verklaard door de eerste twee RDA-assen bedragen respectievelijk 8.6% en 5.6%. De volle driehoekjes stellen de waarnemingen op minder dan 0.5m voor en de lege driehoekjes zijn deze op meer dan 3m.

De bladconcentratie en ratio's vertonen zwakke tot geen verbanden met de afstand (gemiddelde waarden zijn te vinden in Tabel 5.7). Slechts de Mn-concentratie is significant lager in zaailingen buiten het bereik van dood hout (p-waarde = 0.042 op basis van een gepaarde t-test).

Het is ook interessant om te kijken of er een tekort of surplus is aan bepaalde elementen (Tabel 5.8). Hiervoor worden de thresholds beschreven door Mellert & Göttlein (2012) gebruikt. De aandelen binnen de verschillende klassen (tekort, normaal, surplus) zijn niet significant verschillend voor de zaailingen binnen en buiten het bereik van dood hout (via een chi-kwadraattest). Er is een duidelijk surplus aan N en een tekort in Ca. Dit resulteert in vrij hoge N:nutriëntverhoudingen. Dit is zeer duidelijk in de N:Ca-verhouding. Deze is in 39 van de 40 stalen te hoog.

Tabel 5.9 toont de coëfficiënten van de LMM's van de bladstalen. Voor N, P, Mg en de C:N-verhouding bestaat er een interactie tussen de lichtconditie en de afstand tot het dood hout. In lichte omstandigheden is de concentratie van N, P en Mg hoger binnen de invloedssfeer, in schaduwrijke condities keert deze trend zich om. Dit is ook te zien in Figuur 5.8. Daarnaast worden ook de K- en Mn-concentratie beïnvloed door de lichtconditie.

Naast de lichtconditie en de afstand tot de stam, is het voornamelijk de morfologie van de zaailingen die verband houdt de nutriëntconcentraties. Grotere zaailingen hebben een lagere C-concentratie en C:N-ratio en hogere N-, P-, S-, K-concentraties en hogere N:Ca- en N:Mg- ratio's. Het bladgewicht is dan weer positief gecorreleerd met de K-concentratie en negatief met de N-concentratie, wat zich ook uit in de N:P-, N:K- en N:Mg-verhoudingen.

Net als bij de bodemmodellen wordt een groot deel van de variantie bepaald door de *random variable* (boomidentiteit). De lokale omstandigheden spelen dus een belangrijke rol.

Tabel 5.7: Gemiddelde concentraties en standaardafwijking in de bladstalen op de verschillende afstanden tot de stam. Gemeenschappelijke letters duiden erop dat er geen significant verschil is tussen beide afstanden na een gepaarde t-test.

	Dicht	Ver
C	534.89 + 5.84 ^a	535.34 + 7.44 ^a
N	30.32 + 5.46 ^a	29.74 + 4.49 ^a
C.N	18.09 + 2.76 ^a	18.36 + 2.56 ^a
P	1632.27 + 240.64 ^a	1620.94 + 183.56 ^a
S	1677.23 + 125.18 ^a	1677.85 + 132.18 ^a
Ca	6790.36 + 845.57 ^a	6697.14 + 634.81 ^a
K	8020.96 + 1303.37 ^a	8108.94 + 1263.05 ^a
Mg	1742.77 + 284.36 ^a	1718.97 + 228.41 ^a
Mn	2346.18 + 985.11 ^a	1914.14 + 831.44 ^b
Al	85.06 + 20.24 ^a	89.04 + 22.28 ^a
Fe	170.75 + 23.9 ^a	178.39 + 38.2 ^a
N.Ca	4.49 + 0.69 ^a	4.45 + 0.62 ^a
N.P	18.66 + 2.53 ^a	18.43 + 2.53 ^a
Ca.Al	84.3 + 24.45 ^a	79.28 + 19.35 ^a
P.Al	20.16 + 5.46 ^a	19.11 + 4.38 ^a
N.K	3.87 + 0.9 ^a	3.75 + 0.83 ^a
N.Mg	17.66 + 3.21 ^a	17.44 + 2.55 ^a

Hoofdstuk 5

Resultaten

Tabel 5.8: Percentages van bladstalen buiten (Ver) en binnen (Dicht) de invloedssfeer van dood hout, geïncubatie als tekort, normaal en surplus in concentratie (g kg⁻¹) en de percentage onder, boven of tussen de limieten van N:nutriëntratio's volgens Mellert & Göttlein (2012).

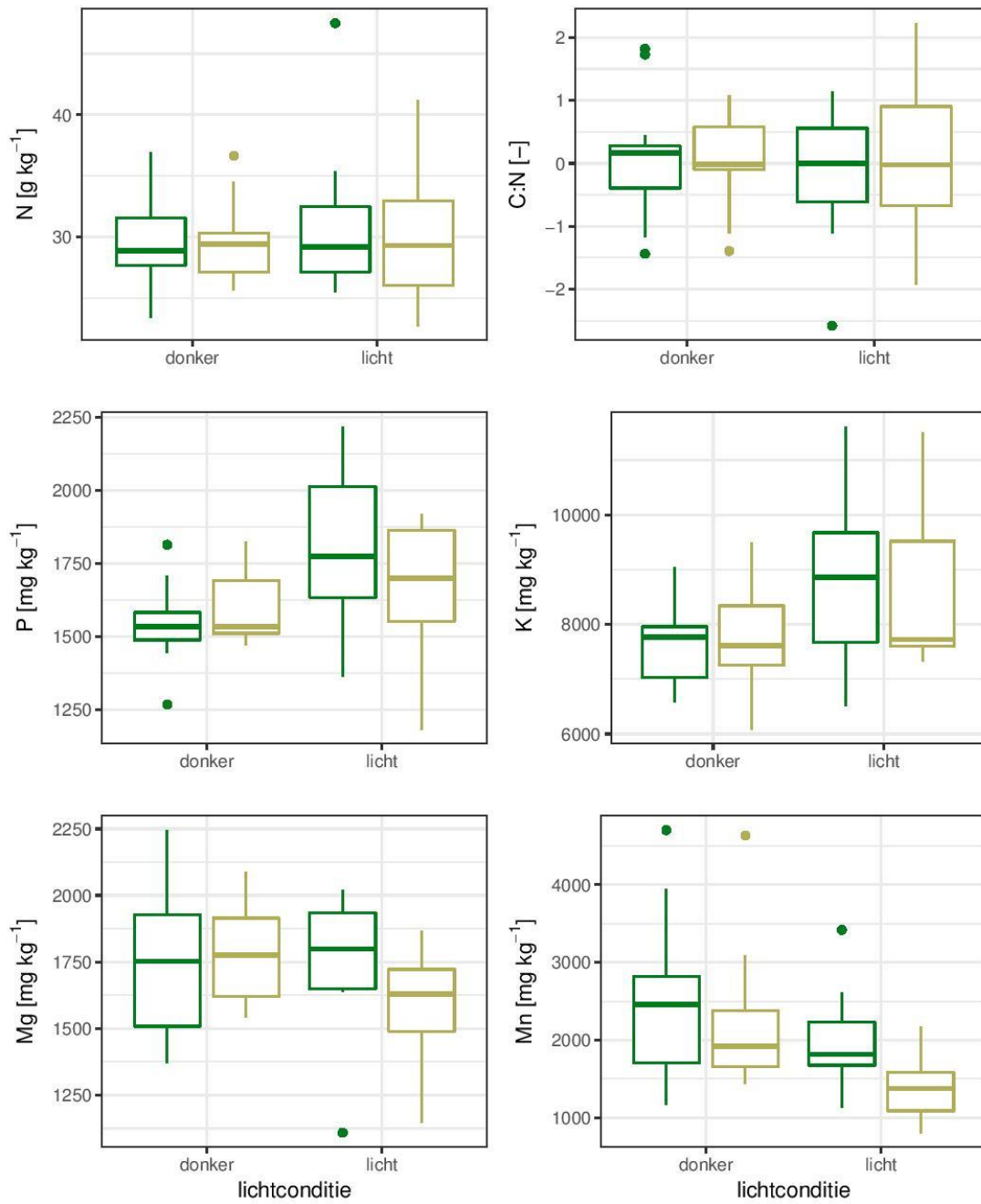
	N			P			Ca			K			Mg		
	Tekort <18.7	Normaal	Surplus >23.2	Tekort <1.2	Normaal	Surplus >1.9	Tekort <6.1	Normaal	Surplus >9.7	Tekort <6.7	Normaal	Surplus >14	Tekort <1.1	Normaal	Surplus >2.3
Ver	0	5	95	5	90	5	50	50	0	5	85	10	0	100	0
Dicht	0	0	100	0	90	10	40	60	0	0	95	5	0	100	0

	N:P			N:Ca			N:K			N:Mg		
	Lager <10	Normaal	Hoger >18.9	Lager <1.9	Normaal	Hoger >3.8	Lager <1.3	Normaal	Hoger >3.5	Lager <8.2	Normaal	Hoger >21.7
Ver	0	65	35	0	0	100	0	55	45	0	95	5
Dicht	0	65	35	0	5	95	0	60	40	0	90	10

Tabel 5.9: Bladmodellen. Coëfficiënten van de 'linear mixed effects models' met de nutriëntconcentraties en -ratio's van de bladeren als responsvariabelen en de afstand tot de stam met de afstand op <50cm als referentie (V.D), afbraakklasse (Afb), diameter van de stam op 1m (DL), diameter van de wortelhals van de zaailingen (DW), lichtconditie met donker als referentie (Licht) en de interactie tussen de afbraakklasse en afstand tot de stam (Afb:V.D) en tussen de lichtconditie en de afstand tot de stam (Licht:V.D) als mogelijke 'fixed variables' en de boomidentiteit als 'random variable' (p-waarde: 0***0.001**0.01*0.05).

	C	N	C:N	P	S	Ca	K	Mg	Mn
V.D		0.2520	-0.0875	61.602				42.408	-415.47
Afb									
Blad	-1.7014	-1.3181 **	0.2267				260.53		
DL						255.92			226.98
DW	-1.6262	1.2189	-0.3050	94.868 **	64.846 **		349.13 *		
Licht		1.0360	-0.0534	216.46			894.04	-23.476	-736.82 *
Afb:V.D									
Licht:V.D		-1.9665 *	0.486 *	-230.68 *				-189.15 *	
R_m²	0.1434	0.1025	0.1004	0.3594	0.2780	0.1163	0.3049	0.0000	0.2335
R_c²	0.7957	0.9247	0.8896	0.4942	0.5249	0.4997	0.5949	0.7453	0.5661

	Al	Fe	N:P	N:Ca	N:K	N:Mg	Ca:Al	P:Al
V.D								
Afb	-5.6124		0.8257				7.0105	
Blad		10.156	-0.6246		-0.2262	-0.9606 **		
DL			-0.7193	-0.3279 *				
DW				0.2089		0.5927		
Licht								
Afb:V.D								
Licht:V.D								
R_m²	0.0724	0.1050	0.2499	0.2206	0.0705	0.1247	0.1047	0.0000
R_c²	0.3612	0.2466	0.7255	0.7910	0.7891	0.9203	0.4058	0.1741



Figuur 5.8: Boxplots voor N-, P-, K-, Mg- en Mn-concentraties en de C:N-ratio van de bladstelen in functie van de lichtconditie. Donkergroen: de observaties op minder dan 50 cm van het dood hout; lichtgroen: de observaties op meer dan 300 cm van het dood hout.

6. DISCUSSIE

6.1. Nutriëntenstatus in beide studiegebieden

Beide bossen zijn onderhevig aan verhoogde N-deposities, wat zich uit in hoge concentraties aan N in de bodem en luxeconsumptie van N door de vegetatie. De grootste inputs worden gemeten in Wijnendale. Deze depositie kent in beide bossen een dalende trend de laatste decennia (Verstraeten, Sioen, et al., 2012). Verhoogde inputs van N kunnen ervoor zorgen dat de verhoudingen met andere nutriënten uit balans zijn. Daarnaast verhogen ze het risico op uitspoeling van basische kationen en verzuring. Beide gevolgen van atmosferische deposities zijn te zien in de resultaten van dit onderzoek. Wijnendale, dat sterk beïnvloed is door historische deposities, heeft een grotere N-pool, zowel in de bodem als in het hout, lagere bodem- en houtconcentraties aan Ca, K en Mg en een hogere zuurtegraad in de bodem. Wijnendale bevindt zich op zandgrond in tegenstelling tot het Zoniënwoud dat zich op een leembodem situeert, wat mede het verschil in bodemvruchtbaarheid verklaart.

De bodem-pH is hoger in het Zoniënwoud dan in Wijnendale en hoger in de minerale bodem dan in de organische bodem in beide bossen. In het Zoniënwoud bevindt de pH zich in de kationbuffer range ($\text{pH-H}_2\text{O} < 5$), waarbij Mn-oxiden worden gereduceerd en Mn^{2+} wordt vrijgesteld. De pH in Wijnendale bevindt zich in de Al-bufferrange ($\text{pH-H}_2\text{O} < 4.2$) (Ulrich, 1991). De lagere pH in Wijnendale kan een reden zijn van de initieel lagere concentraties van P, Ca, K, Mg en Mn in het hout. De hogere concentratie aan uitwisselbare Al, die gepaard gaat met een dergelijk lage pH, veroorzaakt een kleinere opname van Ca, Mg en P in beuk (Bengtsson et al., 1988). Daarnaast zijn de bodemconcentraties van deze elementen en de Olsen P lager in Wijnendale. Verstraeten, Neiryck, et al., (2012) rapporteerden dat de verhouding van de basische kationen (Ca, K, Mg) en Al in de bodemoplossing de kritische waarden bepaald door Sverdrup & Warfvinge (1993) en UNECE (2004) overschrijdt in Wijnendale. In het Zoniënwoud wordt deze limiet niet overschreden. Beuk is echter vrij ongevoelig ten opzichte van Al (Vanguelova et al., 2007). Al wordt geprecipiteerd in de wortelzone, wat de opname van het element voorkomt (Brunner & Sperisen, 2013). Dit verklaart de vele observaties onder de detectielimiet in de houtstalen.

6.2. Nutriënten in dood hout

De chemische samenstelling van recent neergevallen bomen is over het algemeen vergelijkbaar met resultaten van verschillende auteurs die onderzoek deden naar de samenstelling van levende beuken (André et al., 2010; Augusto et al., 2000; Hagen-Thorn et al., 2004; Penninckx et al., 2001). De stikstofconcentratie is hier echter hoger dan deze in Hagen-Thorn et al. (2004). De Ca- en Mg-concentratie waren gemiddeld hoger in het Zoniënwoud (Augusto et al., 2000; Penninckx et al., 2001) en de concentratie van Mn lag lager in Wijnendale (André et al., 2010; Penninckx et al., 2001).

We veronderstelden dat de nutriëntconcentraties in dood hout zouden stijgen gedurende de afbraak (Hypothese 1). Dit wordt grotendeels bevestigd door de resultaten. Deze stijgende trends komen overeen met wat beschreven staat in de literatuur (Arthur & Fahey, 1990; Fahey, 1983; Holub et al., 2001; Krankina et al., 1999; Kuehne et al., 2008). In het Zoniënwoud is er echter geen significante stijging in Ca te bemerken. Daarnaast is er een stijging in de C-concentratie, wat in contrast staat met wat wordt geobserveerd in sommige studies (bv. Ganjegunte et al., 2004). Deze stijging gaat gepaard met een minder sterke stijging van P, Ca en Mg in vergelijking met Wijnendale.

In het Zoniënwoud zijn er initieel hogere concentraties aan de basische kationen in het hout dan in Wijnendale. Penninckx et al. (1999) vonden echter een afname in de Ca- en Mn-concentratie in beukenhout in het Zoniënwoud over de voorbije honderd jaar via jaarringanalyse. Een daling in Mn in hout wijst op het eerste zicht op een stijging van de pH in de bodem (Guyette & Cutter, 1994). Dit wordt echter tegengesproken door een simultane daling van Ca in het hout. De daling in beide concentraties werd daarom door Penninckx et al. (1999) toegeschreven aan een afnemende beschikbaarheid in de bodem. De houtconcentraties in die studie lagen echter lager dan deze hier geobserveerd. Naarmate het hout meer verteert, convergeren de concentraties van P, Ca, K en Mg in

beide bossen echter. Veranderingen in nutriëntconcentraties staan in verband met hun initiële concentraties en verhoudingen. Laiho & Prescott (2004) observeerden dat de grootte van de stijging in de P-, Ca- en Mg-concentratie een negatief verband houdt met de initiële concentratie en positief met de initiële N:nutriënt-verhouding, wat overeenkomt met wat hier geobserveerd wordt. De initiële N:nutriënt-verhouding in het hout is immers groter in Wijnendale. Verschillende studies rapporteren een convergentie van de N:P-verhouding naar waarden rond de 20 (bv. Laiho & Prescott, 2004; Lambert et al., 1980; Lang & Forman, 1978). Ook hier is een dergelijke convergentie in het Zoniënwoud te bemerken. In Wijnendale ligt de N:P-verhouding gemiddeld wat hoger. Lambert et al. (1980) hypothetiseren dat dit de optimale balans is voor microbiëel leven in het verterende dood hout.

De N-concentratie is niet homogeen verdeeld in het dood hout. Dit is ook het geval voor andere nutriënten (André et al., 2010; Meisch et al., 1986; Penninckx et al., 2001). Deze werden echter niet geanalyseerd in deze studie. Beuk vormt geen echte kern, waardoor ook geen scherpe contrasten bestaan in concentraties tussen het kern- en spinhout (Penninckx et al., 2001). De C-concentratie van hout wordt veelal verondersteld 50% te zijn in alle weefsel. Recente studies tonen echter aan dat er wel degelijk verschillen in concentratie zijn tussen de weefsels, wat voornamelijk belangrijk is bij koolstofbudgettering (Bert & Danjon, 2006; Thomas & Martin, 2012). Door het klein aantal observaties zijn deze verschillen hier echter niet waar te nemen. André et al. (2010) vonden echter ook geen significant verschil tussen de C-concentratie in schors en hout in beuk. De N-concentratie is daarentegen groter in de schors en het spinhout dan in de kern. In alle houtcomponenten is een grotere concentratie waar te nemen in afbraakklasse 4, deze is louter significant in het spinhout, waar ook de oppervlakkige houtstalen zijn genomen. Naast een stijging in concentratie van N in de houtcomponenten, vonden Schowalter et al. (1998) deze stijging ook in de schors van dood hout. Deze trend is ook hier waar te nemen, maar is niet significant. Wanneer er een budget zou gemaakt worden van de totale hoeveelheid van de nutriënten per stam of per hectare moet er dus rekening gehouden worden met de heterogeniteit tussen de verschillende houtcomponenten. Bovendien moet erop toegezien worden dat ook de verandering in concentraties niet uniform is over de gehele doorsnede.

6.3. Invloed van dood hout op de bodem

We gingen uit van de hypothese dat nabij dood hout er een aanrijking is van de macronutriënten en basische kationen, een stijging van de pH en een daling in de Al- en Fe-concentratie (Hypothese 2) en dood hout dus zou bijdragen aan een betere bodemvruchtbaarheid. In deze studie lijkt de bodemvruchtbaarheid inderdaad hoger te zijn in de directe omgeving van dood hout. Er zijn hogere concentraties van de basische kationen en een lagere concentratie aan Al te vinden. Dit komt overeen met de resultaten van Kappes et al. (2007). Tegengestelde resultaten werden gevonden door Krzyszowska-Waitkus et al. (2006) waar de pH significant lager was in de organische bodem onder dood hout. Ze vonden geen significant verschil meer in de minerale bodem. Ook Spears & Lajtha (2004) vonden een lagere pH en meer uitwisselbaar Al onder dood hout, als gevolg van het zure percolaat. De bomen onderzocht in de laatste twee studie zijn echter naaldbomen, terwijl Kappes et al. (2007) net als hier dood hout van loofbomen onderzocht. Verschillen in de houtsamenstelling en de voornaamste houtafbrekende organismen kunnen een verklaring zijn voor de verschillende trends. Naalddhout wordt hoofdzakelijk afgebroken door bruinrotschimmels in tegenstelling tot loofhout waar witrotschimmels de belangrijkste houtafbrekers zijn (Atlas & Bartha, 1998). Bruinrotschimmels maken grotere hoeveelheden organische zuren aan, wat tot een daling van de pH leidt (Shimada et al., 1997; Takao, 1965). Dit verklaart het zure percolaat in het dood hout van de naaldbomen.

De afbraak van dood hout is een N-gelimeerd proces, derhalve wordt N relatief geaccumuleerd in het hout gedurende het afbraakproces. Het kan binnengebracht worden via N-fixatie (Jurgensen et al., 1984; Roskoski, 1980) of vanuit de bodem (Mäkikä et al., 2017; Rinne et al., 2016). Zimmerman et al. (1995) concludeerden dat dood hout N immobiliseert tot een C:N-verhouding van 30, zoals gebruikelijk is in andere vormen van strooisel (zie ook bv. Alban & Pastor, 1993; Krzyszowska-Waitkus et al., 2006). Aan de andere kant kan dood hout een bron van N naar de bodem vormen en wordt in verschillende

studies een netto vrijstelling van N waargenomen (bv. Hart, 1999; Krankina et al., 1999). Hoewel in deze studie geen directe meting gedaan wordt van de nutriëntinhoud, lijkt de stijging van de bodem totale N eerder te wijzen op een netto vrijstelling van N. Op deze manier vergroot dood hout de N-pool in de bodem lokaal, dewelke al hoog was in beide bossen. Dit kan mogelijks leiden tot lokale verzuring en uitloging van basische kationen. In de resultaten worden echter omgekeerde trends waargenomen. De N die hier gemeten wordt, is echter de totale N en vertelt dus niets over de vorm waarin dit element zich bevindt (organisch of anorganisch). De N die vrijgesteld wordt uit dood hout bestaat voor een groot deel uit organische stikstof (Kuehne et al., 2008). Daarnaast kan de hogere C:N-verhouding in de organische bodem die hier gemeten wordt nabij het hout en die bovendien nog eens stijgt met de afbraakklasse, aanleiding geven tot een sterkere N-immobilisatie (Hart et al., 1994; Magill & Aber, 2000). Dit leidt tot kleinere verliezen van N door uitloging en dus een kleiner risico op verzuring. Het feit dat de hogere N-concentraties onder dood hout zich beperken tot de organische bodemlaag, lijkt erop te wijzen dat dit hier speelt.

De verschillende bodemeigenschappen geassocieerd met dood hout kunnen een direct gevolg zijn van doodhoutpercolaat (Hafner et al., 2005). Dit verband werd hier indirect onderzocht aan de hand van de variabelen 'Afbraakklasse', 'Diameter' en 'Afstand'. De afbraakklasse en diameter hadden een minder sterk verband met de bodemconcentraties dan verwacht (Hypothese 4 & 5). De afbraakklasse houdt verband met de C:N-ratio, de basische kationen en Al. Bij C:N en Mn wordt ook een interactie-effect met de afstand waargenomen. Veranderingen in de bodemsamenstelling met het afbraakstadium werden reeds gerapporteerd (Hafner et al., 2005; Spears & Lajtha, 2004; Zalamea et al., 2007). Het negatief verband dat hier gevonden wordt tussen de bodemconcentraties van Ca (in de minerale bodem), Mg en Mn, staat in contrast met de resultaten van Hafner et al. (2005). Zij vonden een stijging in de nutriëntconcentratie van doodhoutpercolaat met de afbraakklasse. Ook Kuehne et al. (2008) vonden dergelijke trends voor dood hout van beuken. De K-concentratie leek echter te dalen. In tegenstelling tot de andere nutriënten kent K geen stijging in concentratie gedurende de afbraak. K is immers zeer mobiel en spoelt gemakkelijk uit, zowel in het hout als in de bodem. Dit verklaart de lagere concentratie in het percolaat gevonden door Kuehne et al. (2008) en kan een verklaring vormen voor de daling in effect op de bodem met de afbraakklasse, die hier waargenomen wordt. Goldin & Hutchinson (2013) vonden echter geen significant effect van diameter en afbraakklasse op bodemsamenstelling en concludeerden dat dood hout in die situatie een louter structureel effect heeft. Het dood hout waarbij in deze studie bodemanalysen plaatsvonden kwam echter voornamelijk uit afbraakklassen drie en vier om die bron van variatie te minimaliseren. Dat betekent dus dat niet het volledige bereik aan afbraakklassen werd onderzocht op effecten in de bodemsamenstelling. Om dus een beter beeld te krijgen van de wijze waarop dood hout de bodem beïnvloedt, zou ook de bodem in de nabijheid van minder sterk verteerd hout geanalyseerd moeten worden.

Naast een direct effect kan dood hout ook een structureel effect hebben, door een grotere mineralisatie, als gevolg van een gunstiger microklimaat (Pettit & Naiman, 2005) en de accumulatie van strooisel (Orndorff & Lang, 1981). Dood hout vormt een fysische barrière, waardoor strooisel er accumuleert (Hafner & Groffman, 2005; Kappes et al., 2009; Orndorff & Lang, 1981). Aangezien deze accumulatie vermoedelijk groter is wanneer de stam loodrecht op de dominante windrichting georiënteerd is, werd de variabele 'Hoek' meegenomen in de modelbouw. De K-concentratie stijgt met de hoek. Strooisel vormt immers een belangrijke bron van nutriënten, waaronder K, in de bodem (Sayer, 2005).

Bodemstalen werden genomen op vijf verschillende afstanden van het dood hout, wat een inschatting van het bereik van de invloed van dood hout op de bodemsamenstellen toelaat, bovenop de analyse van de grootte van die invloed. De verschillen in concentraties tussen de eerste drie afstanden (0cm, 10cm en 30cm) zijn over het algemeen klein in vergelijking met de variatie tussen de verschillende observaties. Hetzelfde geldt voor de verschillen tussen afstand 100cm en 300cm. Op één meter van de stam is het effect reeds klein of niet bestaande. De effecten van dood hout beperken zich dus tot op

een afstand van minder dan een meter van de stam. Vanwege de het feit dat dood hout dikwijls geclusterd voorkomt, kan dit echter leiden tot biogeochemische hotspots (McClain et al., 2003).

Ook het verticale bereik werd onderzocht. De sterkste effecten zijn te vinden in de organische bodem, terwijl in de minerale bodem amper significante relaties tussen de concentraties en de afstand tot dood hout gevonden werden. Dit komt niet overeen met vergelijkbare studies, waar significante verschillen gevonden werden in de eerste 5cm (Busse, 1994; Krzyszowska-Waitkus et al., 2006), tot 15cm (Panayotov, 2016) of zelfs tot 50cm (Pichler et al., 2013). De laatste studie werd echter uitgevoerd in een beukenbos op een andosol, een bodemtype dat in staat is om een grote hoeveelheid bodem organisch materiaal te accumuleren. Echter, Spears et al. (2003) vonden net als hier geen significant verschil in de totale C- en N-concentratie. In de minerale bodem werden slechts significante effecten van dood hout gevonden voor de Ca-concentratie (in beide bossen) en de pH (in het Zoniënwoud). Ca is het element waar de grootste tekorten voor gevonden werden in de analyses van de zaailingen. Vergeleken met de andere nutriënten is ook het effect in de organische bodemlaag zeer groot. Cosyns et al. (2015) rapporteerden een onevenwicht tussen de voorraad van Ca in de bovengrondse biomassa en de beschikbare voorraad in de strooisellaag en bodem naar de normen opgesteld door Englisch & Reiter (2009). Dit is voornamelijk het geval in Wijnendale. Aan de hand van dood hout komt de voorraad opgeslagen in het hout uiteindelijk terug in de bodem terecht. Dood hout vormt dus lokaal voor een belangrijke bron van dit element, dat versterkt naarmate de stam meer verteert. Andere elementen waarbij in de minerale bodem nog een verband bestaat tussen de afstand en de concentratie, zijn C, P, S en de basische kationen. Ook voor deze elementen geldt dat de concentratie daalt met de afstand tot de stam, net als in de organische bodem. Bij Mn wordt echter een omgekeerde trend waargenomen. Er bestaat evenwel een interactie tussen de afbraakklasse en de afstand, dat erop wijst dat bij hoge afbraakklassen grotere concentraties aan Mn worden waargenomen in de buurt van dood hout.

Naast de doodhoutvariabelen werden een aantal omgevingsvariabelen meegenomen in de modelbouw. Eén daarvan is de strooiselkwaliteitsscore. Een hogere score wordt hier bereikt wanneer meer andere soorten met beuk gemengd voorkomen, uitgezonderd van zomereik (*Quercus robur*), aangezien deze dezelfde index 1 krijgt. Een kleiner aandeel aan beuk in de kroonlaag en een groter aandeel van soorten met een betere strooiselkwaliteit leidt tot een hogere strooiselcompositiesnelheid (Jacob et al., 2010). De strooiselkwaliteit heeft een impact op de bodemvruchtbaarheid (Augusto et al., 2002). Aan de andere kant groeien veeleisende soorten, dewelke doorgaans sneller afbreekbaar strooisel hebben, slechts op de betere bodems en is de strooiselkwaliteitsscore een indirect gevolg van de bodemvruchtbaarheid. Onder beuk is een lagere pH te vinden (Nordén, 1994), wat ook hier naar boven komt uit de modellen in zowel de organische als minerale bodemlaag. De daling van de C-, N- en S-concentratie is onverwacht, aangezien strooisel van een hogere kwaliteit sneller nutriënten vrijstelt (Jacob et al., 2009). Het verband tussen deze bodemconcentraties en de strooiselkwaliteitsscore was echter niet significant.

6.4. Invloed van dood hout op de zaailingen

De nutriëntenconcentraties van de bladeren van de zaailingen zijn vergelijkbaar met resultaten beschreven door verschillende auteurs die chemische samenstelling van beukenbladeren onderzochten (Bauer et al., 1997; Duquesnay et al., 2000; Hagen-Thorn et al., 2004; Le Tacon & Toutain, 1973; Minotta & Pinzauti, 1996; Tyler, 2005).

Hoewel de bodem binnen de invloedssfeer van dood hout betere bodemeigenschappen heeft voor plantengroei, wordt dit slechts zwak tot niet gereflecteerd in de bladconcentraties van de beukenzaailingen. Hypothese 3 wordt dus weerlegd. Er is echter wel een duidelijke daling in Mn-concentratie te bemerken in zaailingen buiten de invloedssfeer van dood hout. Verhoogde Mn-concentraties kunnen een gevolg zijn van een grotere beschikbaarheid in de bodem bij een lagere pH. Hier worden echter hogere pH-waarden in de omgeving van dood hout. De hoge concentraties in het hout en het bijgevolg grote effect op de bodemconcentratie in het Zoniënwoud, kunnen daarentegen wel de hogere bladconcentratie van Mn verklaren (Navrátil et al., 2007). Mn is een essentieel micronutriënt, maar kan in hoge concentratie leiden tot onevenwichten. Verhoogde concentraties kunnen bijvoorbeeld de opname van Ca verhinderen (Juice et al., 2006). De Ca-concentratie in zaailingen in de nabijheid van dood hout toont echter geen significant verschil met deze buiten de invloedssfeer. Gepaard met de Mn-concentratie stijgt immers ook de Ca-concentratie in de bodem.

Eerdere bladanalyses van volwassen beuken werden uitgevoerd in beide reservaten in de level II proefvlakken, waarbij de concentraties werden vergeleken met de grenswaarden van Mellert & Göttelein (2012) (Cosyns et al., 2015). In zowel Wijnendale als Zoniënwoud is er een luxeconsumptie van N, wat ook in deze studie werd gevonden voor de zaailingen in het Zoniënwoud. De andere concentraties en ratio's waren in het normale bereik in het Zoniënwoud. In de beukenzaailingen die hier onderzocht werden, waren echter ook tekorten voor Ca en te hoge N:P-, N:Ca- en N:K-ratio's te vinden. Adulte bomen zijn beter in staat om nutriënten binnenin de boom te recyclen en hebben bijgevolg een kleinere vraag naar nutriënten uit de bodem (Miller, 1986; Sardans & Peñuelas, 2015). Bovendien hebben volwassen beuken een dieper wortelstelsel, wat ze in staat stelt om nutriënten op te nemen uit diepere, niet verzuurde bodemlagen. In Wijnendale wezen de bladanalyses van volwassen bomen op tekorten voor Ca en Mg en zijn de N:P-, N:K-, N:Ca- en N:Mg-verhoudingen te hoog. Daar zijn de verhoudingen tussen stikstof en andere nutriënten dus sterk uit balans, wat ook uit de bodemanalyses die in deze studie uitgevoerd werden, af te leiden valt. Gezien het geringe effect van dood hout op de zaailingen in het Zoniënwoud, ondanks de betere bodemeigenschappen, stelt zich de vraag of dood hout in Wijnendale of andere bossen, onderhevig aan verhoogde stikstofdeposities, een direct positief effect heeft op de bladsamenstelling van zaailingen. Het beperkte effect dat hier waargenomen wordt kan echter een gevolg zijn van het beperkt aantal zaailingen in vergelijking met de grote variatie in bodem- en lichtcondities en de grootte van de zaailingen. Daarnaast is het mogelijk dat mycorrhiza het afstandseffect verkleinen.

De lichtconditie en de dimensies van de zaailingen hebben een groter effect op de chemische samenstelling van de bladeren. De hogere N-concentratie in de bladeren in lichtrijke omstandigheden werd ook gevonden door Petritan et al. (2010), die ook geen respons van C op licht in beuk vond. Minotta & Pinzauti (1996) observeerden daarentegen lagere N-, P- en K-concentraties in bladeren van beukenzaailingen in het licht dan in de schaduw, dat ze toeschreven aan een verdunningseffect, door een hogere aanmaak van koolhydraten. Zijn concludeerden ook dat er een sterke positieve respons is op beschikbaarheid van N en K in lichtrijke omstandigheden, terwijl deze respons eerder achterwege blijft in schaduwrijke omstandigheden. Een dergelijke trend is hier ook te bemerken voor N.

Hoewel bladconcentraties een indicator zijn voor tekorten of overschotten, vertellen ze niet het volledige verhaal. Betere bodemcondities zorgen voor een succesvollere vestiging (De Groote et al., 2018; Madsen, 1995) en sterkere aanwas (Harley, 1949; Ljungström & Stjernquist, 1995) van beukenzaailingen, wat hier niet gemeten werd.

6.5. Implicaties voor beheer

De laatste jaren gaat er meer aandacht naar een meer natuurgericht beheer van bossen. Dat uit zich ook in het beheer van dood hout, waarvan steeds grotere hoeveelheden zijn terug te vinden in beheerde bossen. De voornaamste redenen hiervoor zijn het behoud van de biodiversiteit die afhankelijk is van dood hout en de bijdrage aan de koolstofopslag. Het belang voor de nutriëntenstatus is minder eenduidig. Hier werd aangetoond dat de aanwezigheid van dood hout leidt tot een hogere bodemvruchtbaarheid. Dit geeft een extra motivering voor een verminderde afvoer van biomassa en het behoud van een zeker aandeel aan dood hout in bossen.

De sites die hier onderzocht werden zijn bosreservaten waarin reeds een aantal jaar geen beheerwerken meer plaatsvinden. Dit brengt relatief grote doodhoutvolumes met zich mee. Dit is $44 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ voor Wijnendale en $45 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ voor het Kersselaerspleyn (De Keersmaeker et al., 2009) en zelfs $110 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ voor de kernvlakte van dit reservaat, waar het grootste deel van de metingen uit deze studie plaatsvond (Vandekerkhove et al., 2012). In andere reservaten in Vlaanderen varieert de hoeveelheid tussen de 7 en $49 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$, waarbij de lage volumes gevonden worden in recenter aangewezen reservaten en waar er dus minder lang niet meer ingegrepen wordt (De Keersmaeker et al., 2009). In beukenbosreservaten in Europa wordt een gemiddelde van $130 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ gevonden (Christensen et al., 2005). Hoeveelheden zoals die gevonden worden in de kernvlakte van het Kersselaerspleyn zijn dus geen uitzondering in onbeheerde bossen. In beheerde bossen in Vlaanderen zijn deze volumes over het algemeen lager, met een gemiddelde van $19.4 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ (ANB, 2017). De impact per hectare zal dus waarschijnlijk groter zijn in Wijnendale en het Kersselaerspleyn dan in beheerde bossen.

Een ruwe berekening werd gemaakt van de voorraad opgeslagen in dood hout van een aantal nutriënten per hectare in beide reservaten (Tabel 6.1). Voor de densiteit worden waarden bekomen door Müller-Using & Bartsch (2009) per afbraakklasse voor dood hout van beuk, gebruikt (zie Appendix D). Het totaal volume zwaar dood hout per hectare bedraagt $44 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ en $110 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ voor respectievelijk Wijnendale en het Zoniënwoud. Deze berekeningen gaan gepaard met een aantal aannames: (1) de densiteiten per afbraakklasse zijn representatief voor deze twee sites en voor de volledige afbraakklassen; (2) de doodhoutstammen zijn willekeurig uit de verschillende afbraakklassen gesampled; (3) de nutriëntconcentraties zijn homogeen doorheen de stam. Dat laatste werd hier reeds weerlegd voor N. Echter, aangezien beuk geen echte kern vormt, zal dit niet tot zeer grote afwijkingen leiden. Aangezien Wijnendale sterk gemengd is (Vandekerkhove et al., 2015), bestaat het doodhoutvolume niet louter uit beuk en wordt hier nog een vierde aanname gedaan dat beukenhout een gemiddelde samenstelling heeft.

Op basis van de ruwe berekeningen is te zien dat het aandeel van dood hout in de totale voorraad van het boscysteem kleiner is dan de andere componenten. Bij zeer grote hoeveelheden dood hout, zoals deze in de kernvlakte van het Kersselaerspleyn gevonden werden, is de voorraad aan basische kationen opgeslagen in dood hout van dezelfde grootteorde als de voorraad opgeslagen in de strooisellaag. Ook in Wijnendale, waar een kleinere hoeveelheid dood hout voorkomt, is de voorraad aan basische kationen in dood hout niet te verwaarlozen. De bijdrage voor N en P is echter klein in vergelijking met deze van de strooisellaag in Wijnendale. Laiho & Prescott (2004) vonden ook een belangrijker aandeel voor Ca, K en Mg dan voor N en P.

Deze ruwe benadering geeft aan dat dood hout naast de strooisellaag een belangrijke bron voor basische kationen kan vervullen, indien er veel aanwezig is. Dit is zeker interessant in bossen waar tekorten zijn aan deze elementen door een lage vruchtbaarheid of verzuring.

Tabel 6.1: Een ruwe schatting van de voorraad (kg ha⁻¹) (N, P, K, Ca en Mg) in dood hout (DH) in Wijnendale en het Zoniënwood vergeleken met de voorraad in de levende bovengrondse biomassa (LH), de strooisellaag (SL) en de minerale bodem (B) (Cosyns et al., 2015). De percentages stellen de aandelen van de verschillende componenten in de totale voorraad van het systeem voor.

	N		P		Ca		K		Mg	
	kg ha ⁻¹	%	kg ha ⁻¹	%	kg ha ⁻¹	%	kg ha ⁻¹	%	kg ha ⁻¹	%
W DH	59.11	0.004	2.58	0.002	55.29	0.043	16.33	0.019	7.06	0.033
LH	1027.3	0.067	48.4	0.030	723.4	0.558	465.7	0.540	92.2	0.436
SL [§]	2584.0	0.168	79.3	0.049	329.3	0.254	102.2	0.118	86.6	0.409
B [£]	11683.3	0.761	1502.2	0.920	188.2	0.145	278.7	0.323	25.7	0.121
Z DH	123.41	0.012	7.85	0.001	159.42	0.080	42.18	0.034	21.18	0.125
LH	1122.0	0.110	52.8	0.008	790.1	0.397	508.6	0.411	100.7	0.593
SL [§]	759.6	0.074	56.2	0.009	255.2	0.128	71.1	0.057	48.0	0.283
B [£]	8218.3	0.804	6467.6	0.982	785.86	0.395	616.68	0.498	0.0	0.000

[§] Voor N was er geen bepaling in de OL-laag.

[£] Totale voorraad voor N en P en uitwisselbare voorraad voor Ca, K en Mg tot 80cm diep.

7. CONCLUSIE

Deze studie toont aan dat dood hout een belangrijke rol speelt in het onderhouden van de nutriëntenstatus in bossen met een matige tot hoge stikstofdepositiebelasting. Verhoogde stikstofdeposities kunnen leiden tot verzuring en uitloging van basische kationen. Hier hebben we aangetoond dat dood hout de nutriënten die eventueel uit het systeem verdwijnen, kan vasthouden en geleidelijk kan vrijstellen. De nutriëntconcentraties in het hout stijgen immers naarmate het hout meer afgebroken wordt.

Daarnaast zijn de concentraties van de essentiële macronutriënten en een aantal micronutriënten in de organische bodem groter in de nabijheid van dood hout dan deze buiten de invloedssfeer. Voor de pH en Ca-concentratie werd daarbovenop in de minerale bodem een dalend verband gevonden met de afstand. Dood hout draagt bijgevolg bij tot het lokaal verbeteren van de bodemvruchtbaarheid, naast het binnen het systeem houden van nutriënten waarvoor mogelijks tekorten kunnen ontstaan. De afbraakklasse en diameter van het dood hout hebben hier slechts een kleine invloed op de bodemsamenstelling, wat het gevolg kan zijn van de beperkte variatie in beide variabelen.

Een significant effect van de afstand tot dood hout werd niet gevonden voor de bladconcentraties van de zaailingen, met uitzondering van Mn. Het aantal observaties was echter klein vergeleken met de grote variatie in bodem- en lichtcondities en de variatie in grootte van de zaailingen.

Het in stand houden van dood hout is dus een mogelijke methode om limiterende nutriënten binnen het systeem te houden en lokaal verzuring tegen te gaan.

8. TOEKOMSTIG ONDERZOEK

In deze studie werden enkel de concentraties onderzocht. De concentraties kunnen niet zomaar vertaald worden in hoeveelheden, aangezien de densiteit van het dood hout wijzigt gedurende de afbraak. In Sectie 6.5 werd echter een ruwe schatting gemaakt van de hoeveelheden aan de hand van densiteiten gevonden in de literatuur. Dit gaat echter gepaard met een aantal aannames. Het verband tussen de afbraakklasse en de nutriëntinhoud in het hout zou een inzicht kunnen bieden in mate waarin nutriënten worden geaccumuleerd of vrijgesteld uit het dood hout en hoe dit varieert tijdens de afbraak. Dit zou dan weer een beter beeld geven op de processen die spelen tussen het hout en de bodem.

Een significant effect op de bladconcentraties van de zaailingen werd hier niet gevonden, wat het gevolg kan zijn van de grote variatie in omgevingsvariabelen en dimensies van de zaailingen. Om een duidelijker beeld te krijgen van de invloed van de afstand tot dood hout op de bladconcentratie, zouden zoveel mogelijk omgevingsvariabelen onder controle moeten gehouden worden, wat bijvoorbeeld mogelijk is in een potexperiment. Daarbij wordt bovendien verzekerd dat de zaailingen dezelfde leeftijd hebben.

9. BIBLIOGRAFIE

- Ahokas, H. (1997). Acidification of forest top soils in 60 years to the southwest of Helsinki. *Forest Ecology and Management*, 94(1–3), 187–193. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03981-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03981-3)
- Alban, D. H., & Pastor, J. (1993). Decomposition of aspen, spruce, and pine boles on two sites in Minnesota. *Canadian Journal of Forest Research*, 23(9), 1744–1749. <https://doi.org/10.1139/x93-220>
- ANB. (2017). *Studiedag bosinventarisatie*. Agentschap voor Natuur en Bos.
- André, F., Jonard, M., & Ponette, Q. (2010). Biomass and nutrient content of sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) and beech (*Fagus sylvatica* L.) stem and branches in a mixed stand in southern Belgium. *Science of The Total Environment*, 408(11), 2285–2294. <https://doi.org/10.1016/J.SCITOTENV.2010.02.040>
- Arthur, M. A., & Fahey, T. J. (1990). Mass and nutrient content of decaying boles in an Engelmann spruce – subalpine fir forest, Rocky Mountain National Park, Colorado. *Canadian Journal of Forest Research*, 20(6), 730–737. <https://doi.org/10.1139/x90-096>
- Atlas, R. M., & Bartha, R. (1998). *Microbial ecology : fundamentals and applications*. (R. M. Atlas & R. Bartha, Eds.) (4th ed.). Menlo Park, California: Benjamin/Cummings. Retrieved from <https://lib.ugent.be/en/catalog/rug01:000426949?i=0&q=atlas+bartha>
- Augusto, L., Ranger, J., Binkley, D., & Rothe, A. (2002). Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Annals of Forest Science*, 59(3), 233–253. <https://doi.org/10.1051/forest:2002020>
- Augusto, L., Ranger, J., Ponette, Q., & Rapp, M. (2000). Relationships between forest tree species, stand production and stand nutrient amount. *Annals of Forest Science*, 57(4), 313–324. <https://doi.org/10.1051/forest:2000122>
- Baeté, H., Christiaens, B., De Keersmaeker, L., Esprit, M., Van de Kerckhove, P., Vandekerckhove, K., & Walley, R. (2004). *Monitoringprogramma Vlaamse bosreservaten - Bosreservaat Wijnendalebos - Basisrapport*. Instituut voor Bosbouw en Wildbeheer, Geraardsbergen.
- Baeté, H., De Keersmaeker, L., Van de Kerckhove, P., Christiaens, B., Esprit, M., & Vandekerckhove, K. (2002). *Monitoringprogramma Vlaamse bosreservaten - Bosreservaat Kersselaerspleyn - Basisrapport*. Instituut voor Bosbouw en Wildbeheer, Geraardsbergen.
- Bauer, G., Schulze, E.-D., & Mund, M. (1997). Nutrient contents and concentrations in relation to growth of *Picea abies* and *Fagus sylvatica* along a European transect. *Tree Physiology*, 17(12), 777–786. <https://doi.org/10.1093/treephys/17.12.777>
- Bauhus, J., & Bartsch, N. (1995). Mechanisms for carbon and nutrient release and retention in beech forest gaps: I. Microclimate, water balance and seepage water chemistry. *Plant and Soil*, 168/169, 579–584. <https://doi.org/10.2307/42939900>
- Bebber, D. P., Watkinson, S. C., Boddy, L., & Darrah, P. R. (2011). Simulated nitrogen deposition affects wood decomposition by cord-forming fungi. *Oecologia*. SpringerInternational Association for Ecology. <https://doi.org/10.2307/41500027>
- Bengtsson, B., Asp, H., & Jensen, P. (1994). Uptake and distribution of calcium and phosphorus in beech (*Fagus sylvatica*) as influenced by aluminum and nitrogen. *Tree Physiology*, 14(1), 63–73. <https://doi.org/10.1093/treephys/14.1.63>
- Bengtsson, B., Asp, H., Jensen, P., & Berggren, D. (1988). Influence of aluminium on phosphate and calcium uptake in beech (*Fagus sylvatica*) grown in nutrient solution and soil solution. *Physiologia Plantarum*, 74(2), 299–305. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1988.tb00635.x>
- Berglund, H., & Jonsson, B. G. (2005). Verifying an Extinction Debt among Lichens and Fungi in Northern Swedish Boreal Forests. *Conservation Biology*, 19(2), 338–348. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00550.x>
- Bert, D., & Danjon, F. (2006). Carbon concentration variations in the roots, stem and crown of mature *Pinus pinaster* (Ait.). *Forest Ecology and Management*, 222(1–3), 279–295. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2005.10.030>
- Błońska, E., Kacprzyk, M., & Spólnik, A. (2017). Effect of deadwood of different tree species in various

- stages of decomposition on biochemical soil properties and carbon storage. *Ecological Research*, 32(2), 193–203. <https://doi.org/10.1007/s11284-016-1430-3>
- Boddy, L. (2001). Fungal community ecology and wood decomposition processes in angiosperms: from standing tree to complete decay of coarse woody debris. *Ecological Bulletins*. Oikos Editorial Office. <https://doi.org/10.2307/20113263>
- Bouget, C., & Duelli, P. (2004). The effects of windthrow on forest insect communities: a literature review. *Biological Conservation*, 118(3), 281–299. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2003.09.009>
- Bradford, M. A., Warren II, R. J., Baldrian, P., Crowther, T. W., Maynard, D. S., Oldfield, E. E., ... King, J. R. (2014). Climate fails to predict wood decomposition at regional scales. *Nature Climate Change*, 4(7), 625–630. <https://doi.org/10.1038/nclimate2251>
- Brischke, C., & Rapp, A. O. (2008). Dose–response relationships between wood moisture content, wood temperature and fungal decay determined for 23 European field test sites. *Wood Science and Technology*, 42(6), 507–518. <https://doi.org/10.1007/s00226-008-0191-8>
- Brown, I. F., Martinelli, L. A., Thomas, W. W., Moreira, M. Z., Ferreira, C. A. C., & Victoria, R. A. (1995). Uncertainty in the biomass of Amazonian forests: An example from Rondônia, Brazil. *Forest Ecology and Management*, 75(1–3), 175–189. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(94\)03512-U](https://doi.org/10.1016/0378-1127(94)03512-U)
- Brown, P. M., Shepperd, W. D., Mata, S. A., & McClain, D. L. (1998). Longevity of windthrown logs in a subalpine forest of central Colorado. *Canadian Journal of Forest Research*, 28(6), 932–936. <https://doi.org/10.1139/x98-059>
- Brown, S., Mo, J., McPherson, J. K., & Bell, D. T. (1996). Decomposition of woody debris in Western Australian forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 26(6), 954–966. <https://doi.org/10.1139/x26-105>
- Brunner, I., & Sperisen, C. (2013). Aluminum exclusion and aluminum tolerance in woody plants. *Frontiers in Plant Science*, 4, 172. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00172>
- Bücking, W. (1998). *Faunistische Untersuchungen in Bannwäldern. Holzbewohnende Käfer, Laufkäfer und Vögel*. Versuchs- und Forschungsanstalt Baden Württemberg. Heft.
- Busing, R. T. (1994). Canopy cover and tree regeneration in old-growth cove forests of the Appalachian Mountains. *Vegetatio*, 115(1), 19–27. <https://doi.org/10.1007/bf00119383>
- Busse, M. D. (1994). Downed bole-wood decomposition in lodgepole pine forests of Central Oregon. *Soil Science Society of America Journal*, 58(1), 221. <https://doi.org/10.2136/sssaj1994.03615995005800010033x>
- Castro, J., Allen, C. D., Molina-Morales, M., Marañón-Jiménez, S., Sánchez-Miranda, Á., & Zamora, R. (2011). Salvage logging versus the use of burnt wood as a nurse object to promote post-fire tree seedling establishment. *Restoration Ecology*, 19(4), 537–544. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2009.00619.x>
- Chambers, J. Q., Higuchi, N., Schimel, J. P., Ferreira, L. V., & Melack, J. M. (2000). Decomposition and carbon cycling of dead trees in tropical forests of the central Amazon. *Oecologia*, 122(3), 380–388. <https://doi.org/10.1007/s004420050044>
- Chapin III, F. S., Matson, P. A., & Mooney, H. A. (2002). Terrestrial plant nutrient use. In F. S. Chapin III, P. A. Matson, & H. A. Mooney (Eds.), *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology* (pp. 176–196). New York: Springer.
- Chen, H., Harmon, M. E., & Griffiths, R. P. (2001). Decomposition and nitrogen release from decomposing woody roots in coniferous forests of the Pacific Northwest: a chronosequence approach. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(2), 246–260. <https://doi.org/10.1139/x00-167>
- Christensen, M., Hahn, K., Mountford, E. P., Ódor, P., Standovár, T., Rozenbergar, D., ... Vrska, T. (2005). Dead wood in European beech (*Fagus sylvatica*) forest reserves. *Forest Ecology and Management*, 210(1–3), 267–282. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2005.02.032>
- Clark, D. B., Clark, D. A., Brown, S., Oberbauer, S. F., & Veldkamp, E. (2002). Stocks and flows of coarse woody debris across a tropical rain forest nutrient and topography gradient. *Forest Ecology and Management*, 164(1–3), 237–248. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00597-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00597-7)
- Cosyns, H., De Keersmaeker, L., Verstraeten, A., Roskams, P., & Cools, N. (2015). *Verfijnen van een*

- algemeen afwegingskader voor biomassa-oogst in Vlaamse bossen tot een werkbaar terreininstrument. Begeleidend document: methodiek en onderbouwing (INBO.R.2015.6913826).* Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Geraardsbergen.
- De Groote, S., Vanhellefont, M., Baeten, L., Carón, M., Martel, A., Bonte, D., ... Verheyen, K. (2018). Effects of mineral soil and forest floor on the regeneration of pedunculate oak, beech and red oak. *Forests*, 9(2), 66. <https://doi.org/10.3390/f9020066>
- De Keersmaecker, L., Baeté, H., Christiaens, B., Esprit, M., Van de Kerckhove, P., & Vandekerckhove, K. (2009). *Bosreservaat Pruikenmakers (Meerdaalwoud): monitoringrapport. Monitoring van de dendrometrische gegevens en de vegetatie in steekprofcirkels en een kernvlakte.* Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel.
- De Keersmaecker, L., Baeté, H., Van de Kerckhove, P., Christiaens, B., Esprit, M., & Vandekerckhove, K. (2003). *Monitoringprogramma Vlaamse Bosreservaten - bosreservaat Kersselaerspleyn (Zoniënwoud) - Monitoringrapport.* Instituut voor Bosbouw en Wildbeheer, Geraardsbergen.
- De Keersmaecker, L., Cosyns, H., Thomaes, A., & Vandekerckhove, K. (2017). Kan houtoogst stikstofdepositie mitigeren? *Landschap, 2017-1*, 4-13.
- De Keersmaecker, L., Van de Kerckhove, P., Baeté, H., Walley, R., Christiaens, B., Esprit, M., & Vandekerckhove, K. (2005). *Monitoringprogramma integrale bosreservaten: inhoudelijk programma en basishandleiding.* Instituut voor Bosbouw en Wildbeheer, Geraardsbergen.
- De Schrijver, A., Mertens, J., Geudens, G., Staelens, J., Campforts, E., Luyssaert, S., ... Verheyen, K. (2006). Acidification of forested podzols in North Belgium during the period 1950-2000. *Science of The Total Environment*, 361(1-3), 189-195. <https://doi.org/10.1016/J.SCITOTENV.2005.06.015>
- DOV. (n.d.). Databank Ondergrond Vlaanderen. Retrieved May 28, 2018, from <https://www.dov.vlaanderen.be/>
- Drohan, J. R., & Sharpe, W. E. (1997). Long-term Changes In Forest Soil Acidity In Pennsylvania, U.s.a. *Water, Air, & Soil Pollution*, 95(1), 299-311. Retrieved from <https://insights.ovid.com/water-air-soil-pollution/wasp/1997/09/510/long-term-changes-forest-soil-acidity-pennsylvania/21/00008329>
- Dumortier, M., De Bruyn, L., & Hens, M. (2007). *Natuurrapport 2007. Toestand van de natuur in Vlaanderen: cijfers voor het beleid.* Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek.
- Englisch, M., & Reiter, R. (2009). Standortliche Nährstoff-Nachhaltigkeit bei der Nutzung von Wald-Biomasse. *BFW-Praxisinformation*, 18, 13-15.
- Fahey, T. J. (1983). Nutrient dynamics of aboveground detritus in lodgepole pine (*Pinus contorta* ssp. *latifolia*) ecosystems, southeastern Wyoming. *Ecological Monographs*, 53(1), 51-72. <https://doi.org/10.2307/1942587>
- FAO. (2010). *The global forest resources assessment 2010.*
- Ferris-Kaan, R., Lonsdale, D., & Winter, T. (1993). *The conservation management of deadwood in forests.* The Forestry Authority, Farnham.
- Fischer, H. S. (2015). On the combination of species cover values from different vegetation layers. *Applied Vegetation Science*, 18(1), 169-170. <https://doi.org/10.1111/avsc.12130>
- Fox, D. M. (2011). Evaluation of the efficiency of some sediment trapping methods after a Mediterranean forest fire. *Journal of Environmental Management*, 92(2), 258-265. <https://doi.org/10.1016/J.JENVMAN.2009.10.006>
- Franklin, J. F., Shugart, H. H., & Harmon, M. E. (1987). Tree Death as an Ecological Process. *BioScience*, 37(8), 550-556. <https://doi.org/10.2307/1310665>
- Freschet, G. T., Weedon, J. T., Aerts, R., van Hal, J. R., & Cornelissen, J. H. C. (2012). Interspecific differences in wood decay rates: insights from a new short-term method to study long-term wood decomposition. *Journal of Ecology*, 100(1), 161-170. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01896.x>
- Ganjugunte, G. K., Condrón, L. M., Clinton, P. W., Davis, M. R., & Mahieu, N. (2004). Decomposition and nutrient release from radiata pine (*Pinus radiata*) coarse woody debris. *Forest Ecology and Management*, 187(2-3), 197-211. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00332-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00332-3)
- Gerwing, J. J. (2002). Degradation of forests through logging and fire in the eastern Brazilian Amazon.

- Forest Ecology and Management*, 157(1–3), 131–141. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00644-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00644-7)
- Goldin, S. R., & Hutchinson, M. F. (2013). Coarse woody debris modifies surface soils of degraded temperate eucalypt woodlands. *Plant and Soil*, 370(1–2), 461–469. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1642-z>
- Gossner, M. M., Wende, B., Levick, S., Schall, P., Floren, A., Linsenmair, K. E., ... Weisser, W. W. (2016). Deadwood enrichment in European forests – Which tree species should be used to promote saproxylic beetle diversity? *Biological Conservation*, 201, 92–102. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.06.032>
- Graham, R. L., & Cromack, Jr., K. (1982). Mass, nutrient content, and decay rate of dead boles in rain forests of Olympic National Park. *Canadian Journal of Forest Research*, 12(3), 511–521. <https://doi.org/10.1139/x82-080>
- Grubb, P. J., Lee, W. G., Kollmann, J., & Wilson, J. B. (1996). Interaction of Irradiance and Soil Nutrient Supply on Growth of Seedlings of Ten European Tall-Shrub Species and *Fagus Sylvatica*. *The Journal of Ecology*, 84(6), 827. <https://doi.org/10.2307/2960555>
- Guyette, R. P., & Cutter, B. E. (1994). Barium and manganese trends in tree-rings as monitors of sulfur deposition. *Water, Air, & Soil Pollution*, 73(1), 213–223. <https://doi.org/10.1007/BF00477987>
- Hafner, S. D., & Groffman, P. M. (2005). Soil nitrogen cycling under litter and coarse woody debris in a mixed forest in New York State. *Soil Biology and Biochemistry*, 37(11), 2159–2162. <https://doi.org/10.1016/J.SOILBIO.2005.03.006>
- Hafner, S. D., Groffman, P. M., & Mitchell, M. J. (2005). Leaching of dissolved organic carbon, dissolved organic nitrogen, and other solutes from coarse woody debris and litter in a mixed forest in New York State. *Biogeochemistry*, 74(2), 257–282. <https://doi.org/10.1007/s10533-004-4722-6>
- Hagen-Thorn, A., Armolaitis, K., Callesen, I., & Stjernquist, I. (2004). Macronutrients in tree stems and foliage: a comparative study of six temperate forest species planted at the same sites. *Annals of Forest Science*, 61(6), 489–498. <https://doi.org/10.1051/forest:2004043>
- Hahn, K., & Christensen, M. (2004). Dead wood in European forest reserves - a reference for forest management. In M. Marchetti (Ed.), *Monitoring and Indicators of Forest Biodiversity in Europe - from Ideas to Operationality* (pp. 181–191). Saarijärvi.
- Harley, J. L. (1949). Soil Conditions and the Growth of Beech Seedlings. *The Journal of Ecology*, 37(1), 28. <https://doi.org/10.2307/2256728>
- Harmon, M. E., & Chen, H. (1991). Coarse woody debris dynamics in two old-growth ecosystems. *BioScience*, 41(9), 604–610. <https://doi.org/10.2307/1311697>
- Harmon, M. E., Franklin, J. F., Swanson, F. J., Sollins, P., Gregory, S. V., Lattin, J. D., ... Cummins, K. W. (1986). Ecology of Coarse Woody Debris in Temperate Ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 15, 133–302. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60121-X](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60121-X)
- Harmon, M. E., Krankina, O. N., & Sexton, J. (2000). Decomposition vectors: a new approach to estimating woody detritus decomposition dynamics. *Canadian Journal of Forest Research*, 30(1), 76–84. <https://doi.org/10.1139/x99-187>
- Harmon, M. E., Sexton, J., Caldwell, B. A., & Carpenter, S. E. (1994). Fungal sporocarp mediated losses of Ca, Fe, K, Mg, Mn, N, P, and Zn from conifer logs in the early stages of decomposition. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(9), 1883–1893. <https://doi.org/10.1139/x94-243>
- Hart, J. H. (1989). The Role of Wood Exudates and Extractives in Protecting Wood from Decay. In J. W. Rowe (Ed.), *Natural Products of Woody Plants I: Chemicals Extraneous to the Lignocellulosic Cell Wall* (pp. 861–880). Berlin: Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-74075-6_22
- Hart, S. C. (1999). Nitrogen transformations in fallen tree boles and mineral soil of an old-growth forest. *Ecology*, 80(4), 1385–1394. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1385:NTIFTB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1385:NTIFTB]2.0.CO;2)
- Hart, S. C., Nason, G. E., Myrold, D. D., & Perry, D. A. (1994). Dynamics of gross nitrogen transformations in an old-growth forest: the carbon connection. *Ecology*, 75(4), 880–891. <https://doi.org/10.2307/1939413>
- Heilmann-Clausen, J., & Boddy, L. (2005). Inhibition and stimulation effects in communities of wood

- decay fungi: exudates from colonized wood influence growth by other species. *Microbial Ecology*, 49(3), 399–406. <https://doi.org/10.1007/s00248-004-0240-2>
- Heilmann-Clausen, J., & Christensen, M. (2004). Does size matter?: On the importance of various dead wood fractions for fungal diversity in Danish beech forests. *Forest Ecology and Management*, 201(1), 105–117. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2004.07.010>
- Herbauts, J., Penninckx, V., Gruber, W., & Meerts, P. (2002). Radial variations in cation exchange capacity and base saturation rate in the wood of pedunculate oak and European beech. *Canadian Journal of Forest Research*, 32(10), 1829–1837. <https://doi.org/10.1139/x02-097>
- Hermly, M. (1985). *Ecologie en fytsociologie van oude en jonge bossen in Binnen-Vlaanderen*. (PhD thesis). Universiteit Gent.
- Holub, S. M., Spears, J. D., & Lajtha, K. (2001). A reanalysis of nutrient dynamics in coniferous coarse woody debris. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(11), 1894–1902. <https://doi.org/10.1139/x01-125>
- Hoppe, B., Kahl, T., Karasch, P., Wubet, T., Bauhus, J., Buscot, F., & Krüger, D. (2014). Network Analysis Reveals Ecological Links between N-Fixing Bacteria and Wood-Decaying Fungi. *PLOS ONE*, 9(2), e88141. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0088141>
- Humphrey, J. W., Davey, S., Peace, A. J., Ferris, R., & Harding, K. (2002). Lichens and bryophyte communities of planted and semi-natural forests in Britain: the influence of site type, stand structure and deadwood. *Biological Conservation*, 107(2), 165–180. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00057-5](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00057-5)
- Jacob, M., Viedenz, K., Polle, A., & Thomas, F. M. (2010). Leaf litter decomposition in temperate deciduous forest stands with a decreasing fraction of beech (*Fagus sylvatica*). *Oecologia*. SpringerInternational Association for Ecology. <https://doi.org/10.2307/40960923>
- Jacob, M., Weland, N., Platner, C., Schaefer, M., Leuschner, C., & Thomas, F. M. (2009). Nutrient release from decomposing leaf litter of temperate deciduous forest trees along a gradient of increasing tree species diversity. *Soil Biology and Biochemistry*, 41(10), 2122–2130. <https://doi.org/10.1016/J.SOILBIO.2009.07.024>
- Janowiak, M. K., & Webster, C. R. (2010). Promoting ecological sustainability in woody biomass harvesting. *Journal of Forestry*, 108(1), 16–23.
- Johnson, C. E., Siccama, T. G., Denny, E. G., Koppers, M. M., & Vogt, D. J. (2014). In situ decomposition of northern hardwood tree boles: decay rates and nutrient dynamics in wood and bark. *Canadian Journal of Forest Research*, 44(12), 1515–1524. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2014-0221>
- Jonsell, M., Weslien, J., & Ehnström, B. (1998). Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. *Biodiversity & Conservation*, 7(6), 749–764. <https://doi.org/10.1023/A:1008888319031>
- Jonsson, B. G., & Siitonen, J. (2012). Natural forest dynamics. In J. N. Stokland, J. Siitonen, & B. G. Jonsson (Eds.), *Biodiversity in Dead Wood* (pp. 275–301). Cambridge: Cambridge University Press.
- Juice, S. M., Fahey, T. J., Siccama, T. G., Driscoll, C. T., Denny, E. G., Eagar, C., ... Richardson, A. D. (2006). Response of sugar maple to calcium addition to northern hardwood forest. *Ecology*, 87(5), 1267–1280. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1267:ROSMTC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1267:ROSMTC]2.0.CO;2)
- Jurgensen, M. F., Larsen, M. J., Spano, S. D., Harvey, A. E., & Gale, M. R. (1984). Nitrogen fixation associated with increased wood decay in Douglas-fir residue. *Forest Science*, 30(4), 1038–1044. <https://doi.org/10.1093/forestscience/30.4.1038>
- Kappes, H., Catalano, C., & Topp, W. (2007). Coarse woody debris ameliorates chemical and biotic soil parameters of acidified broad-leaved forests. *Applied Soil Ecology*, 36(2–3), 190–198. <https://doi.org/10.1016/J.APSOIL.2007.02.003>
- Kappes, H., Jabin, M., Kulfan, J., Zach, P., & Topp, W. (2009). Spatial patterns of litter-dwelling taxa in relation to the amounts of coarse woody debris in European temperate deciduous forests. *Forest Ecology and Management*, 257(4), 1255–1260. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2008.11.021>
- Keller, M., Palace, M., Asner, G. P., Pereira, R., & Silva, J. N. M. (2004). Coarse woody debris in undisturbed and logged forests in the eastern Brazilian Amazon. *Global Change Biology*, 10(5), 784–795. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2003.00770.x>

- Killingbeck, K. T. (1996). Nutrients in Senesced Leaves: Keys to the Search for Potential Resorption and Resorption Proficiency. *Ecology*, 77(6), 1716–1727. <https://doi.org/10.2307/2265777>
- Kim, C.-G., Shin, K., Joo, K. Y., Lee, K. S., Shin, S. S., & Choung, Y. (2008). Effects of soil conservation measures in a partially vegetated area after forest fires. *Science of The Total Environment*, 399(1–3), 158–164. <https://doi.org/10.1016/J.SCITOTENV.2008.03.034>
- Kirby, K. J., Reid, C. M., Thomas, R. C., & Goldsmith, F. B. (1998). Preliminary estimates of fallen dead wood and standing dead trees in managed and unmanaged forests in Britain. *Journal of Applied Ecology*, 35(1), 148–155. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1998.00276.x>
- KMI. (n.d.-a). *Klimaatstatistieken van de Belgische gemeenten: Hoeilaart*. Koninklijk Meteorologisch Instituut, Ukkel.
- KMI. (n.d.-b). *Klimaatstatistieken van de Belgische gemeenten: Ichtegem*. Koninklijk Meteorologisch Instituut, Ukkel.
- Krankina, O. N., Harmon, M. E., & Griazkin, A. V. (1999). Nutrient stores and dynamics of woody detritus in a boreal forest: modeling potential implications at the stand level. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(1), 20–32. <https://doi.org/10.1139/x98-162>
- Krzyszowska-Waitkus, A., Vance, G. F., & Preston, C. M. (2006). Influence of coarse wood and fine litter on forest organic matter composition. *Canadian Journal of Soil Science*, 86(1), 35–46. <https://doi.org/10.4141/S05-040>
- Kuehne, C., Donath, C., Müller-Using, S. I., & Bartsch, N. (2008). Nutrient fluxes via leaching from coarse woody debris in a *Fagus sylvatica* forest in the Solling Mountains, Germany. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(9), 2405–2413. <https://doi.org/10.1139/X08-088>
- Laiho, R., & Prescott, C. E. (1999). The contribution of coarse woody debris to carbon, nitrogen, and. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(10), 1592–1603. Retrieved from <https://search.proquest.com/docview/230530942?pq-origsite=gscholar>
- Laiho, R., & Prescott, C. E. (2004). Decay and nutrient dynamics of coarse woody debris in northern coniferous forests: a synthesis. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(4), 763–777. <https://doi.org/10.1139/x03-241>
- Lambert, R. L., Lang, G. E., & Reiners, W. A. (1980). Loss of mass and chemical change in decaying boles of a subalpine balsam fir forest. *Ecology*, 61(6), 1460–1473. <https://doi.org/10.2307/1939054>
- Lang, G. E., & Forman, R. T. T. (1978). Detrital dynamics in a mature oak Forest: Hutcheson Memorial Forest, New Jersey. *Ecology*, 59(3), 580–595. <https://doi.org/10.2307/1936587>
- Lassauce, A., Paillet, Y., Jactel, H., & Bouget, C. (2011). Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. *Ecological Indicators*, 11(5), 1027–1039. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLIND.2011.02.004>
- Latham, R. E. (1992). Co-Occurring Tree Species Change Rank in Seedling Performance with Resources Varied Experimentally. *Ecology*, 73(6), 2129–2144. <https://doi.org/10.2307/1941461>
- Le Tacon, F., & Toutain, F. (1973). Variations saisonnières et stationnelles de la teneur en éléments minéraux des feuilles de hêtre (*Fagus sylvatica*) dans l'Est de la France. *Annals of Forest Science*, 30(1), 1–29. <https://doi.org/10.1051/forest/19730101>
- Lindhe, A., Lindelöw, Å., & Åsenblad, N. (2005). Saproxylic Beetles in Standing Dead Wood Density in Relation to Substrate Sun-exposure and Diameter. *Biodiversity and Conservation*, 14(12), 3033–3053. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-0314-y>
- Ljungström, M., & Stjernquist, I. (1995). Growth and nutrient dynamics of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings in acid soils. *Plant and Soil*, 176(1), 171–181. <https://doi.org/10.1007/BF00017687>
- Luyssaert, S., Schulze, E.-D., Börner, A., Knohl, A., Hessenmöller, D., Law, B. E., ... Grace, J. (2008). Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature*, 455, 213–215. <https://doi.org/10.1038/nature07276>
- Madsen, P. (1995). Effects of soil water content, fertilization, light, weed competition and seedbed type on natural regeneration of beech (*Fagus sylvatica*). *Forest Ecology and Management*, 72(2–3), 251–264. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(95\)97453-Y](https://doi.org/10.1016/0378-1127(95)97453-Y)
- Magill, A. H., & Aber, J. D. (2000). Variation in soil net mineralization rates with dissolved organic

- carbon additions. *Soil Biology and Biochemistry*, 32(5), 597–601. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(99\)00186-8](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(99)00186-8)
- Mäkipää, R., Rajala, T., Schigel, D., Rinne, K. T., Pennanen, T., Abrego, N., & Ovaskainen, O. (2017). Interactions between soil- and dead wood-inhabiting fungal communities during the decay of Norway spruce logs. *The ISME Journal*, 11(9), 1964–1974. <https://doi.org/10.1038/ismej.2017.57>
- Malhi, Y. (2002). Carbon in the atmosphere and terrestrial biosphere in the 21st century. *Philosophical Transactions. Series A, Mathematical, Physical, and Engineering Sciences*, 360(1801), 2925–45. <https://doi.org/10.1098/rsta.2002.1098>
- Marañón-Jiménez, S., & Castro, J. (2013). Effect of decomposing post-fire coarse woody debris on soil fertility and nutrient availability in a Mediterranean ecosystem. *Biogeochemistry*, 112(1–3), 519–535. <https://doi.org/10.1007/s10533-012-9744-x>
- McCarthy, J. (2001). Gap dynamics of forest trees: A review with particular attention to boreal forests. *Environmental Reviews*, 9(1), 1–59. <https://doi.org/10.1139/er-9-1-1>
- McClain, M. E., Boyer, E. W., Dent, C. L., Gergel, S. E., Grimm, N. B., Groffman, P. M., ... Pinay, G. (2003). Biogeochemical hot spots and hot moments at the interface of terrestrial and aquatic ecosystems. *Ecosystems*, 6(4), 301–312. <https://doi.org/10.1007/s10021-003-0161-9>
- MCPFE. (2002). Improved Pan-European indicators for sustainable forest management. Vienna.
- Means, J. E., Cromack Jr, K., & MacMillan, P. C. (1985). Comparison of decomposition models using wood density of Douglas-fir logs. *Canadian Journal of Forest Research*, 15(6), 1092–1098. <https://doi.org/10.1139/x85-178>
- Meisch, H.-U., Kessler, M., Reinle, W., & Wagner, A. (1986). Distribution of metals in annual rings of the beech (*Fagus sylvatica*) as an expression of environmental changes. *Experientia*, 42(5), 537–542. <https://doi.org/10.1007/BF01946693>
- Mellert, K. H., & Göttlein, A. (2012). Comparison of new foliar nutrient thresholds derived from van den Burg's literature compilation with established central European references. *European Journal of Forest Research*, 131(5), 1461–1472. <https://doi.org/10.1007/s10342-012-0615-8>
- Miller, H. G. (1986). Carbon x nutrient interactions--the limitations to productivity. *Tree Physiology*, 2(1-2-3), 373–385. <https://doi.org/10.1093/treephys/2.1-2-3.373>
- Minotta, G., & Pinzauti, S. (1996). Effects of light and soil fertility on growth, leaf chlorophyll content and nutrient use efficiency of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings. *Forest Ecology and Management*, 86(1–3), 61–71. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03796-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03796-6)
- Momoshima, N., & Bondietti, E. A. (1990). Cation binding in wood: applications to understanding historical changes in divalent cation availability to red spruce. *Canadian Journal of Forest Research*, 20(12), 1840–1849. <https://doi.org/10.1139/x90-247>
- Moraal, L. G. (2014). Dood hout en tonderzwammen als minibiotopen voor insecten. *Entomologische Berichten*, 74(1–2), 28–41.
- Müller-Using, S., & Bartsch, N. (2009). Decay dynamic of coarse and fine woody debris of a beech (*Fagus sylvatica* L.) forest in Central Germany. *European Journal of Forest Research*, 128(3), 287–296. <https://doi.org/10.1007/s10342-009-0264-8>
- Müller, J., & Bütler, R. (2010). A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests. *European Journal of Forest Research*, 129(6), 981–992. <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0400-5>
- Nakagawa, S., & Schielzeth, H. (2013). A general and simple method for obtaining R^2 from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(2), 133–142. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x>
- Navrátil, T., Shanley, J. B., Skřivan, P., Krám, P., Mihaljevič, M., & Drahotka, P. (2007). Manganese Biogeochemistry in a Central Czech Republic Catchment. *Water, Air, and Soil Pollution*, 186(1–4), 149–165. <https://doi.org/10.1007/s11270-007-9474-1>
- Nieto, A., & Alexander, K. N. A. (2010). *European red list of saproxylic beetles*. Publication Office of the European Union. Luxembourg.
- Nordén, B., Ryberg, M., Götmark, F., & Olausson, B. (2004). Relative importance of coarse and fine woody debris for the diversity of wood-inhabiting fungi in temperate broadleaf forests. *Biological*

- Conservation*, 117(1), 1–10. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(03\)00235-0](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00235-0)
- Nordén, U. (1994). Influence of broad-leaved tree species on pH and organic matter content of forest topsoils in Scania, South Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 9(1–4), 1–8. <https://doi.org/10.1080/02827589409382806>
- Nygaard, P. H., Strand, L. T., & Stuanes, A. O. (2017). Gap formation and dynamics after long-term steady state in an old-growth *Picea abies* stand in Norway: Above- and belowground interactions. *Ecology and Evolution*, 8(1), 462–476. <https://doi.org/10.1002/ece3.3643>
- Ódor, P., Heilmann-Clausen, J., Christensen, M., Aude, E., van Dort, K. W., Piltaver, A., ... Grebenc, T. (2006). Diversity of dead wood inhabiting fungi and bryophytes in semi-natural beech forests in Europe. *Biological Conservation*, 131(1), 58–71. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2006.02.004>
- Ódor, P., van Dort, K., Aude, E., Heilmann-Clausen, J., & Christensen, M. (2005). Diversity and composition of dead wood inhabiting fungal and bryophyte communities. *Bol. Soc. Esp. Briol.*, 26–27, 85–102.
- Olsen, S. R., Cole, C. V., & Watanabe, F. S. (1954). Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate. U.S. Department of Agriculture, Washington.
- Olson, J. S. (1963). Energy Storage and the Balance of Producers and Decomposers in Ecological Systems. *Ecology*, 44(2), 322–331. <https://doi.org/10.2307/1932179>
- Orndorff, K. A., & Lang, G. E. (1981). Leaf Litter Redistribution in a West Virginia Hardwood Forest. *The Journal of Ecology*, 69(1), 225. <https://doi.org/10.2307/2259827>
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P. E., Kurz, W. A., ... Hayes, D. (2011). A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science (New York, N.Y.)*, 333(6045), 988–93. <https://doi.org/10.1126/science.1201609>
- Panayotov, K. H. (2016). *Influence of deadwood on soil carbon, nitrogen, bulk density and pH in a deciduous nonintervention forest reserve*. University of Copenhagen.
- Parfitt, D., Hunt, J., Dockrell, D., Rogers, H. J., & Boddy, L. (2010). Do all trees carry the seeds of their own destruction? PCR reveals numerous wood decay fungi latently present in sapwood of a wide range of angiosperm trees. *Fungal Ecology*, 3(4), 338–346. <https://doi.org/10.1016/J.FUNECO.2010.02.001>
- Pedlar, J. H., Pearce, J. L., Venier, L. A., & McKenney, D. W. (2002). Coarse woody debris in relation to disturbance and forest type in boreal Canada. *Forest Ecology and Management*, 158(1–3), 189–194. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00711-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00711-8)
- Penninckx, V., Glineur, S., Gruber, W., Herbauts, J., & Meerts, P. (2001). Radial variations in wood mineral element concentrations: a comparison of beech and pedunculate oak from the Belgian Ardennes. *Annals of Forest Science*, 58(3), 253–260. <https://doi.org/10.1051/forest:2001124>
- Penninckx, V., Meerts, P., Herbauts, J., & Gruber, W. (1999). Ring width and element concentrations in beech (*Fagus sylvatica* L.) from a periurban forest in central Belgium. *Forest Ecology and Management*, 113(1), 23–33. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00412-5](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00412-5)
- Persson, Y., Ihrmark, K., & Stenlid, J. (2011). Do bark beetles facilitate the establishment of rot fungi in Norway spruce? *Fungal Ecology*, 4(4), 262–269. <https://doi.org/10.1016/J.FUNECO.2011.01.005>
- Petritan, A. M., Lüpke, B., & Petritan, I. C. (2010). A comparative analysis of foliar chemical composition and leaf construction costs of beech (*Fagus sylvatica* L.), sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.) and ash (*Fraxinus excelsior* L.) saplings along a light gradient. *Annals of Forest Science*, 67(6), 610–610. <https://doi.org/10.1051/forest/2010023>
- Pettit, N. E., & Naiman, R. J. (2005). Flood-Deposited Wood Debris and Its Contribution to Heterogeneity and Regeneration in a Semi-Arid Riparian Landscape. *Oecologia*, 145(3), 434–444. <https://doi.org/10.2307/20062434>
- Pichler, V., Gömöryová, E., Homolák, M., Pichlerová, M., & Skierucha, W. (2013). Coarse woody debris of *Fagus sylvatica* produced a quantitative organic carbon imprint in an andic soil. *Journal of Forest Research*, 18(5), 440–444. <https://doi.org/10.1007/s10310-012-0374-x>
- Prenzel, J. (1979). Mass flow to the root system and mineral uptake of a beech stand calculated from 3-year field data. *Plant and Soil*, 51(1), 39–49. <https://doi.org/10.2307/42935164>
- Putz, F. E., Coley, P. D., Lu, K., Montalvo, A., & Aiello, A. (1983). Uprooting and snapping of trees:

- structural determinants and ecological consequences. *Canadian Journal of Forest Research*, 13(5), 1011–1020. <https://doi.org/10.1139/x83-133>
- R Development Core Team. (2018). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*.
- Ranius, T., Eliasson, P., & Johansson, P. (2008). Large-scale occurrence patterns of red-listed lichens and fungi on old oaks are influenced both by current and historical habitat density. *Biodiversity and Conservation*, 17(10), 2371–2381. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9387-3>
- Ranius, T., & Jansson, N. (2000). The influence of forest regrowth, original canopy cover and tree size on saproxylic beetles associated with old oaks. *Biological Conservation*, 95(1), 85–94. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(00\)00007-0](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00007-0)
- Rice, A. H., Pyle, E. H., Saleska, S. R., Hutyra, L., Palace, M., Keller, M., ... Wofsy, S. C. (2004). Carbon balance and vegetation dynamics in an old-growth Amazonian forest. *Ecological Applications*, 14(sp4), 55–71. <https://doi.org/10.1890/02-6006>
- Rinne, K. T., Rajala, T., Peltoniemi, K., Chen, J., Smolander, A., & Mäkipää, R. (2016). Accumulation rates and sources of external nitrogen in decaying wood in a Norway spruce dominated forest. *Functional Ecology*, 31(2), 530–541. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12734>
- Rock, J., Badeck, F.-W., & Harmon, M. E. (2008). Estimating decomposition rate constants for European tree species from literature sources. *European Journal of Forest Research*, 127(4), 301–313. <https://doi.org/10.1007/s10342-008-0206-x>
- Roskoski, J. P. (1980). Nitrogen fixation in hardwood forests of the northeastern United States. *Plant and Soil*, 54(1), 33–44. <https://doi.org/10.1007/BF02181997>
- Rugani, T., Diaci, J., & Hladnik, D. (2013). Gap Dynamics and Structure of Two Old-Growth Beech Forest Remnants in Slovenia. *PLoS ONE*, 8(1), e52641. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0052641>
- Sardans, J., & Peñuelas, J. (2015). Trees increase their P:N ratio with size. *Global Ecology and Biogeography: A Journal of Macroecology*, 24(2), 147–156. <https://doi.org/10.1111/geb.12231>
- Saunders, M. R., Fraver, S., & Wagner, R. G. (2011). Nutrient concentration of down woody debris in mixedwood forests in central Maine, USA. *Silva Fennica*. 45(2): 197-210., 45(2), 197–210. Retrieved from <https://www.fs.usda.gov/treearch/pubs/40055>
- Sayer, E. J. (2005). Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological Reviews*, 81(1), 1–31. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006846>
- Schiegg, K. (2000). Effects of dead wood volume and connectivity on saproxylic insect species diversity. *Écoscience*, 7(3), 290–298. <https://doi.org/10.1080/11956860.2000.11682598>
- Schowalter, T. D., Zhang, Y. L., & Sabin, T. E. (1998). Decomposition and nutrient dynamics of oak *Quercus* spp. logs after five years of decomposition. *Ecography*, 21(1), 3–10. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1998.tb00388.x>
- Senécal, J.-F., Doyon, F., & Messier, C. (2018). Tree Death Not Resulting in Gap Creation: An Investigation of Canopy Dynamics of Northern Temperate Deciduous Forests. *Remote Sensing*, 10(1), 121. <https://doi.org/10.3390/rs10010121>
- Shimada, M., Akamatsu, Y., Tokimatsu, T., Mii, K., & Hattori, T. (1997). Possible biochemical roles of oxalic acid as a low molecular weight compound involved in brown-rot and white-rot wood decays. *Journal of Biotechnology*, 53(2–3), 103–113. [https://doi.org/10.1016/S0168-1656\(97\)01679-9](https://doi.org/10.1016/S0168-1656(97)01679-9)
- Shortle, W., & Smith, K. (2015). Wood decay fungi restore essential calcium to acidic soils in northern New England. *Forests*, 6(8), 2571–2587. <https://doi.org/10.3390/f6082571>
- Siitonen, J. (2001). Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletin*, 49, 11–41.
- Siitonen, J., & Jonsson, B. G. (2012). Other associations with dead woody material. In J. N. Stokland, J. Siitonen, & B. G. Jonsson (Eds.), *Biodiversity in Dead Wood* (pp. 58–81). Cambridge: Cambridge University Press.
- Siitonen, J., & Stokland, J. N. (2012). Tree size. In J. N. Stokland, J. Siitonen, & B. G. Jonsson (Eds.), *Biodiversity in Dead Wood* (pp. 183–193). Cambridge: Cambridge University Press.
- Sippola, A., Siitonen, J., & Kallio, R. (1998). Amount and quality of coarse woody debris in natural and

- managed coniferous forests near the timberline in Finnish Lapland. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 13(1–4), 204–214. <https://doi.org/10.1080/02827589809382978>
- Skovsgaard, J. P., & Vanclay, J. K. (2008). Forest site productivity: a review of the evolution of dendrometric concepts for even-aged stands. *Forestry*, 81(1), 13–31. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpm041>
- Smith, K. T., & Shortle, W. C. (1996). Tree biology and dendrochemistry. In J. S. Dean, D. M. Meko, & T. W. Swetnam (Eds.), *Tree rings, Environment and Humanity; Proceedings of an International Conference*. (pp. 629–635). Tucson, Radiocarbon.
- Spears, J. D. H., & Lajtha, K. (2004). The imprint of coarse woody debris on soil chemistry in the Western Oregon Cascades. *Biogeochemistry*. Springer. <https://doi.org/10.2307/4151491>
- Spears, J. D., Holub, S. M., Harmon, M. E., & Lajtha, K. (2003). The influence of decomposing logs on soil biology and nutrient cycling in an old-growth mixed coniferous forest in Oregon, U.S.A. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(11), 2193–2201. <https://doi.org/10.1139/x03-148>
- Spies, T. A., Franklin, J. F., & Thomas, T. B. (1988). Coarse Woody Debris in Douglas-Fir Forests of Western Oregon and Washington. *Ecology*, 69(6), 1689–1702. <https://doi.org/10.2307/1941147>
- Stark, N. (1972). Nutrient Cycling Pathways and Litter Fungi. *BioScience*, 22(6), 355–360. <https://doi.org/10.2307/1296341>
- Stoddard, M. T., Huffman, D. W., Alcoze, T. M., & Fulé, P. Z. (2008). Effects of slash on herbaceous communities in Pinyon–Juniper woodlands of Northern Arizona. *Rangeland Ecology & Management*, 61(5), 485–495. <https://doi.org/10.2111/07-075.1>
- Stokland, J. N. (2001). The Coarse Woody Debris Profile: An Archive of Recent Forest History and an Important Biodiversity Indicator. *Ecological Bulletins*, 49, 71–83. <https://doi.org/10.2307/20113265>
- Stokland, J. N. (2012). The saproxylic food web. In J. N. Stokland, J. Siitonen, & B. G. Jonsson (Eds.), *Biodiversity in Dead Wood* (pp. 29–57). Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139025843.004>
- Stokland, J. N., & Siitonen, J. (2012). Mortality factors and decay succession. In J. N. Stokland, J. Siitonen, & B. G. Jonsson (Eds.), *Biodiversity in Dead Wood* (pp. 110–149). Cambridge: Cambridge University Press.
- Sverdrup, H., & Warfvinge, P. (1993). Effect of Soil Acidification on Growth of Trees and Plants as Expressed by the (Ca+Mg+K)/Al Ratio. *Reports in Ecology and Environmental Engineering*. Lund University, Lund.
- Tack, G., Paul, V. den B., & Hermy, M. (1993). *Bossen van Vlaanderen*. Leuven: Davidsfonds.
- Takao, S. (1965). Organic acid production by Basidiomycetes. Screening of acid-producing strains. *Applied Microbiology*, 13(5), 732–7. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/5867653>
- Talkner, U., Meiwes, K. J., Potočić, N., Seletković, I., Cools, N., De Vos, B., & Rautio, P. (2015). Phosphorus nutrition of beech (*Fagus sylvatica* L.) is decreasing in Europe. *Annals of Forest Science*, 72(7), 919–928. <https://doi.org/10.1007/s13595-015-0459-8>
- Thomas, S. C., & Martin, A. R. (2012). Carbon content of tree tissues: a synthesis. *Forests*, 3(2), 332–352. <https://doi.org/10.3390/f3020332>
- Trumbore, S. (2000). Age of soil organic matter and soil respiration: radiocarbon constraints on belowground C dynamics. *Ecological Applications*, 10(2), 399–411. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0399:AOSOMA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0399:AOSOMA]2.0.CO;2)
- Ulrich, B. (1991). An Ecosystem Approach to Soil Acidification. In B. Ulrich & M. E. Sumner (Eds.), *Soil Acidity* (pp. 28–79). Springer-Verlag Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-74442-6>
- UNECE. (2004). *Manual on methodologies and criteria for modelling and mapping critical loads & levels and air pollution effects, risks and trends*. Retrieved from <http://www.rivm.nl>
- USEPA. (2000). Guidance for data quality assessment: Practical methods for data analysis, EPA QA/G-9, QA00 updata. Washington, D.C.: United States Environmental Protection Agency.
- Van der Salm, C., & De Vries, W. (2000). Soil acidification in loess and clay soils in The Netherlands.

- Water, Air, and Soil Pollution*, 120(1–2), 139–167. <https://doi.org/10.1023/A:1005254304043>
- Vandekerckhove, K., De Keersmaecker, L., Baeté, H., & Walley, R. (2005). Spontaneous re-establishment of natural structure and related biodiversity in a previously managed beech forest in Belgium after 20 years of non intervention. *For. Snow Landsc. Res*, 79(12), 145–156.
- Vandekerckhove, K., Leyman, A., & De Keersmaecker, L. (2012). Merkwaaardige ontwikkelingen in het Joseph Zwaenepoelreservaat. *Bosreservatennieuws*, 12, 12–15.
- Vandekerckhove, K., Leyman, A., De Keersmaecker, L., Van de Kerckhove, P., & Esprit, M. (2015). Spontane dynamiek in Wijnendalebos. *Bosreservatennieuws*, 14, 8–11.
- Vandekerckhove, K., & Van Den Meersschaut, D. (1999). Bosreservaten in Vlaanderen. *De Levende Natuur*, 100(5), 179–182.
- Vanguelova, E. I., Hirano, Y., Eldhuset, T. D., Sas-Paszt, L., Bakker, M. R., Püttsepp, Ü., ... Godbold, D. (2007). Tree fine root Ca/Al molar ratio – Indicator of Al and acidity stress. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with All Aspects of Plant Biology*, 141(3), 460–480. <https://doi.org/10.1080/11263500701626192>
- Vasiliauskas, R., Lygis, V., Larsson, K.-H., & Stenlid, J. (2005). Airborne fungal colonisation of coarse woody debris in North Temperate Picea abies forest: impact of season and local spatial scale. *Mycological Research*, 109(4), 487–496. <https://doi.org/10.1017/S0953756204002084>
- Vergutz, L., Manzoni, S., Porporato, A., Novais, R. F., & Jackson, R. B. (2012). Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants. *Ecological Monographs*, 82(2), 205–220. <https://doi.org/10.1890/11-0416.1>
- Verheyen, K., Baeten, L., De Frenne, P., Bernhardt-Römermann, M., Brunet, J., Cornelis, J., ... Verstraeten, G. (2012). Driving factors behind the eutrophication signal in understorey plant communities of deciduous temperate forests. *Journal of Ecology*, 100(2), 352–365. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01928.x>
- Verheyen, K., den Ouden, J., Muys, B., & Aerts, R. (2010). Populatiodynamiek. In J. Van den Ouden, B. Muys, F. Mohren, & K. Verheyen (Eds.), *Bosecologie en Bosbeheer* (pp. 103–118). Leuven: Acco.
- Verstraeten, A., Neiryck, J., Genouw, G., Cools, N., Roskams, P., & Hens, M. (2012). Impact of declining atmospheric deposition on forest soil solution chemistry in Flanders, Belgium. *Atmospheric Environment*, 62, 50–63. <https://doi.org/10.1016/J.ATMOENV.2012.08.017>
- Verstraeten, A., Sioen, G., Neiryck, J., Roskams, P., & Hens, M. (2012). *Bosgezondheid in Vlaanderen: bosvitaliteitsinventaris, meetnet intensieve monitoring boscosecosystemen en meetstation luchtverontreiniging. Resultaten 2010-2011. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2012 (INBO.R.2012.28)*. Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel.
- Vlaamse Regering. (2003). Besluit van de Vlaamse Regering tot vaststelling van de criteria voor duurzaam bosbeheer voor bossen gelegen in het Vlaamse Gewest.
- Wambsganss, J., Stutz, K. P., & Lang, F. (2017). European beech deadwood can increase soil organic carbon sequestration in forest topsoils. *Forest Ecology and Management*, 405, 200–209. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2017.08.053>
- Waterinckx, M. (2001). *De bosinventarisatie van het Vlaamse Gewest. Deel 2: Bosbouwkundige resultaten*. Ministerie van de Vlaamse Gemeenschap, afdeling Bos & Groen. Retrieved from https://www.natuurenbos.be/sites/default/files/inserted-files/bosinventarisatie_1997-1999.pdf
- Weedon, J. T., Cornwell, W. K., Cornelissen, J. H. C., Zanne, A. E., Wirth, C., & Coomes, D. A. (2009). Global meta-analysis of wood decomposition rates: a role for trait variation among tree species? *Ecology Letters*, 12(1), 45–56. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01259.x>
- Wells, J. M., & Boddy, L. (1990). Wood decay, and phosphorus and fungal biomass allocation, in mycelial cord systems. *New Phytologist*, 116(2), 285–295. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1990.tb04716.x>
- Wijdeven, S. M. J. (2006). *Factsheets dood hout in het bosbeheer*. Wageningen: Alterra.
- Wijdeven, S., Moraal, L., & Veerkamp, M. (2010). Dood hout. In J. Van den Ouden, B. Muys, F. Mohren, & K. Verheyen (Eds.), *Bosecologie en Bosbeheer* (pp. 425–435). Leuven: Acco.
- Yin, X. (1999). The decay of forest woody debris: numerical modeling and implications based on some

- 300 data cases from North America. *Oecologia*, 121(1), 81–98. <https://doi.org/10.1007/s004420050909>
- Zalamea, M., González, G., Ping, C.-L., & Michaelson, G. (2007). Soil organic matter dynamics under decaying wood in a subtropical wet forest: effect of tree species and decay stage. *Plant and Soil*, 296(1–2), 173–185. <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9307-4>
- Zhong, H., & Schowalter, T. D. (1989). Conifer bole utilization by wood-boring beetles in western Oregon. *Canadian Journal of Forest Research*, 19(8), 943–947. <https://doi.org/10.1139/x89-145>
- Zimmerman, J. K., Pulliam, W. M., Lodge, D. J., Quiñones-Orfila, V., Fetcher, N., Guzmán-Grajales, S., ... Guzman-Grajales, S. (1995). Nitrogen immobilization by decomposing woody debris and the recovery of tropical wet forest from hurricane damage. *Oikos*, 72(3), 314–322. <https://doi.org/10.2307/3546116>

10. APPENDICES

A. Strooiselkwaliteitsindices per boomsoort

Tabel 10.1: Strooiselkwaliteitsindices per boomsoort (Verheyen et al., 2012).

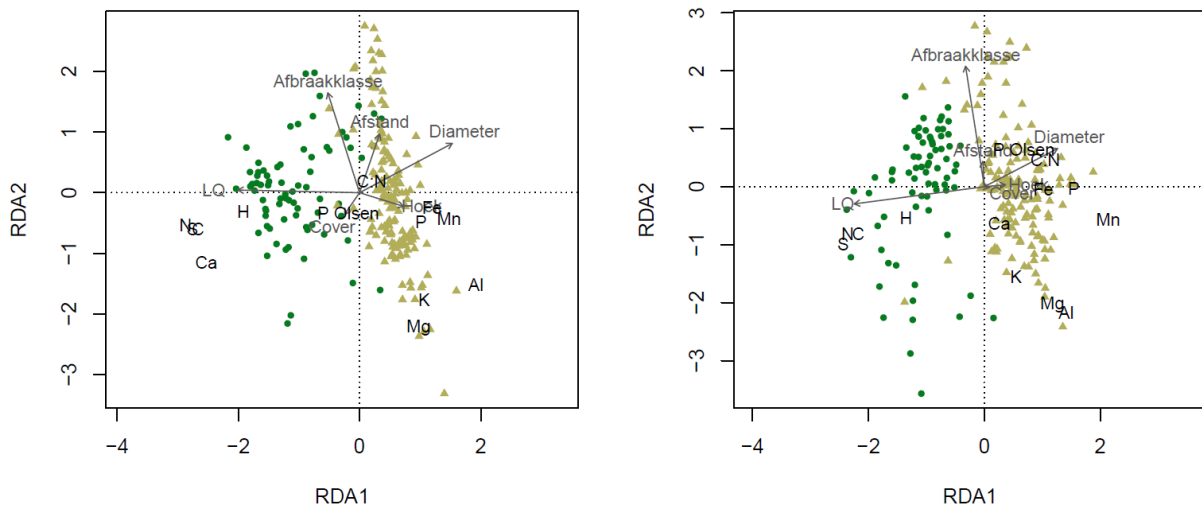
Soort	Strooiselkwaliteitsindex
<i>Acer pseudoplatanus</i>	3
<i>Alnus glutinosa</i>	4
<i>Alnus incana</i>	3
<i>Betulus sp.</i>	2
<i>Carpinus betulus</i>	3
<i>Castanea sativa</i>	2
<i>Corylus avellana</i>	3
<i>Fagus sylvatica</i>	1
<i>Fraxinus excelsior</i>	5
<i>Populus sp.</i>	3
<i>Quercus robur</i>	1
<i>Sambucus nigra</i>	5
<i>Sorbus aucuparia</i>	3

B. Gemiddelde houtconcentraties

Tabel 10.2: Gemiddelde houtconcentraties en standaardafwijking in de verschillende houtcomponenten voor de verschillende afbraakklasse (Afb). In de rechter kolom worden het aantal observaties weergegeven. Gemeenschappelijke letters duiden erop dat er geen significant verschil is tussen beide afbraakklassen na een One-way ANOVA en een Tukey post-hoc test.

	Afb	C [g kg ⁻¹]	N [g kg ⁻¹]	C:N [-]	Aantal
Schors	1	502.91 + 15.33 ^a	8.27 + 3.66 ^a	68.28 + 25.42 ^a	3
	2	509.49 + 16.04 ^a	12.48 + 4.39 ^a	44.14 + 14.14 ^a	3
	3	-	-	-	-
	4	-	-	-	-
Spint	1	517.76 + 9.31 ^a	3.43 + 0.52 ^a	154.63 + 29.72 ^a	5
	2	506.22 + 13.35 ^a	4.74 + 1.04 ^{ab}	111.13 + 23.76 ^{ab}	6
	3	517.01 + 6.64 ^a	3.03 + 0.38 ^a	172 + 18.91 ^a	3
	4	535.18 + 22.08 ^a	6.41 + 2.27 ^b	94.52 + 42.64 ^b	4
Overgang	1	512.45 + 8.39 ^a	3 + 0.49 ^a	174.64 + 28.33 ^a	5
	2	503.91 + 14.23 ^a	3.25 + 0.81 ^a	161.64 + 32.56 ^a	6
	3	517.71 + 16.42 ^a	3.14 + 0.22 ^a	165.43 + 13.07 ^a	3
	4	523.46 + 18.81 ^a	4.25 + 1.19 ^a	129.44 + 31.08 ^a	4
Kern	1	515.92 + 10.71 ^a	2.97 + 0.12 ^a	173.92 + 7.31 ^a	5
	2	505.78 + 8.79 ^a	3.15 + 0.47 ^a	163.43 + 23.22 ^a	6
	3	517.69 + 9.88 ^a	2.71 + 0.18 ^a	191.51 + 16 ^a	3
	4	522.4 + 18.9 ^a	3.69 + 1.05 ^a	150.02 + 40.34 ^a	4

C. Redundantieanalyse van bodemconcentraties op alle afstanden



Figuur 10.1: Redundantieanalyses (RDA) met de nutriëntconcentraties in de bodem op alle afstanden als ‘unconstrained variables’ en de afbraakklasse, de diameter, de bedekking (Cover), de oriëntatie van de stam (Hoek), strooiselkwaliteitscore (LQ) en de afstand tot de stam (Afstand) als ‘constrained variables’. Links: de organische bodem. De variantie verklaard door de eerste twee RDA-assen bedragen respectievelijk 14.0% en 4.3%. Rechts: de minerale bodem. De variantie verklaard door de eerste twee RDA-assen bedragen respectievelijk 10.1% en 4.9%. De donkergroene bolletjes stellen de waarnemingen in Wijnendalebos voor en de lichtgroene driehoekjes zijn deze in het Zoniënwoud.

D. Densiteit dood hout

Tabel 10.3: De densiteit van beukenhout per afbraakklasse bepaald door Müller-Using & Bartsch (2009).

	1	2	3	4
Densiteit (g cm ⁻³)	0.58	0.37	0.21	0.28