

Bodemverzuring en achteruitgang zomereik

basenverzadiging
eikensterfte
insectenvraat
klimaatverandering
mineralengebrek
zomereik

De zomereik is karakteristiek voor het Nederlandse landschap. In meerdere habitattypen is deze loofboom dominant en daarbuiten komt hij ook veelvuldig voor. De laatste jaren is echter op veel plaatsen een geleidelijke achteruitgang van de vitaliteit van deze boomsoort geconstateerd. Ook treedt lokaal soms sterk verhoogde sterfte op. In dit artikel worden de resultaten gepresenteerd van twee veldstudies naar de rol van versnelde bodemverzuring bij dit verontrustende verschijnsel.

Gedurende de laatste jaren is door een flink aantal beheerorganisaties in ons land op meerdere plaatsen een geleidelijke, maar vaak sterke daling in de vitaliteit van de zomereik waargenomen, met soms lokaal massale sterfte. Ook in Vlaanderen is via het meetnet Intensieve Monitoring Bosccosystemen een verslechterde toestand geconstateerd (Verstraeten *et al.*, 2012). Herhaalt de geschiedenis zich? De afnemende vitaliteit van de zomereik (en wintereik) is een bekend verschijnsel. In de tachtiger en begin negentiger jaren van de vorige eeuw waren veel bomen in Nederland ook al niet of weinig vitaal (onder meer Kros *et al.*, 2008; Buijsman *et al.*, 2010). En eikensterfte werd in veel delen van West en centraal Europa al voor het eerst waargenomen aan het eind van de zeventiger jaren (Führer, 1998). Over de situatie in de laatste vijf tot tien jaar is minder gepubliceerd. Wel is duidelijk dat meerdere landen (Groot-Brittannië, België, Duitsland, Zwitserland en Italië) weer melding maken van de geleidelijke afname van de vitaliteit van zomereikbossen (IPC Forest, 2013).

Geleidelijke vermindering van de vitaliteit van boomsoorten, soms leidend tot sterfte van bomen en bestanden, wordt veelal veroorzaakt door een complex samenspel van factoren als weer en klimaat (droogte), bodemcondities (zuurgraad, nutriënten), plagen (insectenvraat) en ziekten (virussen, schimmels). Om het nog ingewikkelder te maken: ook andere stressfactoren, zoals verhoogde atmosferische depositie van stikstof en (vroeger) zwavel, of te hoge ozonconcentraties in de troposfeer, kunnen daarbij heel belangrijk zijn (onder meer

Thomas *et al.*, 2002; Bobbink & Hettelingh, 2011). Voor de huidige, geleidelijke afname van zomereik (*chronic oak disease*) zal dan ook niet eenvoudig een eenduidige oorzaak gevonden kunnen worden.

In dit artikel worden de resultaten gepresenteerd van correlatief veldonderzoek dat in 2013 op verzoek van twee verontruste beheerorganisaties is uitgevoerd naar aanleiding van de te hoge zomereiksterfte in een aantal van hun terreinen. Om inzicht te krijgen in de mechanismen die hier (mede) verantwoordelijk voor zijn, is uitgebreid onderzoek gedaan naar de standplaatscondities bij niet vitale en vitale zomereiken of zomereikbestanden. Tevens is gekeken naar de chemische samenstelling van de bladeren en stam, omdat daaruit duidelijke indicaties verkregen kunnen worden over of en hoe de fysiologie en ontwikkeling van de zomereikenboom is aangetast. De hypothese daarbij is dat bodemverzuring een belangrijke sturende factor is omdat deze kan leiden tot mineralengebrek en veranderende nutriëntenverhoudingen in de vegetatie. Deze kunnen achtereenvolgens weer leiden tot verhoogde gevoeligheid voor secundaire stressoren als gevolg van bijvoorbeeld klimaatverandering (o.a. extreme koude, droogte, insectenplagen, ziekten).

Materiaal en methoden

In een eerste deelonderzoek zijn de relaties tussen de vitaliteit van de zomereik en de standplaatscondities onderzocht op het niveau van de boom. Hiervoor zijn begin september 2013 op de mineraalarme zandgronden van Nationaal Park de Maasduinen in Limburg bomen on-

ESTHER LUCASSEN,
LEON VAN DEN BERG,
RALF ABEN, FONS
SMOLDERS, JAN
ROELOFS & ROLAND
BOBBINK

Dr. E.C.H.E.T. Lucassen
Onderzoekscentrum B-ware,
Radboud Universiteit Nijmegen,
Toernooiveld 1, 6525 ED
Nijmegen
E.Lucassen@b-ware.eu
Dr. L.J.L. van den Berg
Onderzoekscentrum B-ware
Dr. A.J.P. Smolders
Onderzoekscentrum B-ware
MSc. R.C.H. Aben
Onderzoekscentrum B-ware
Prof. Dr. J.G.M. Roelofs
Onderzoekscentrum B-ware
Dr. R. Bobbink
Onderzoekscentrum B-ware

Foto **Barend Hazeleger**
bvbeeld.nl. Zomereik in
Nationaal Park De Meinweg



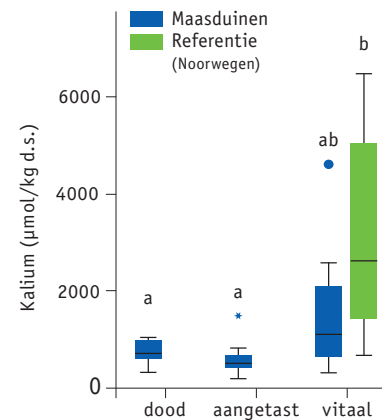
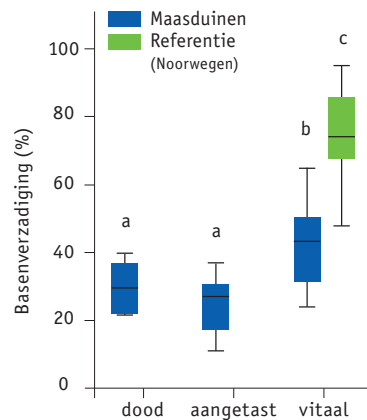
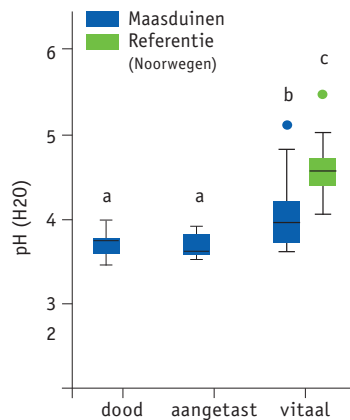
Figuur 1 indruk van een vitale (1), aangetaste (2) en een dode (3) zomereik met aantasting (4) van de bast door de eikenprachtkever. Foto's Roland Bobbink & Esther Lucassen.

Figure 1 impression of a vital (1), affected (2) and a dead (3) pendunculate oak with the bark affected (4) by *Agrilus biguttatus*. Photo's Roland Bobbink and Esther Lucassen.

derzocht die verschillen in vitaliteit. Deze bomen konden worden ingedeeld in drie vitaliteitsklassen: (1) vitale bomen met een normale boomkroon, (2) aangetaste bomen met dode takken, ontwikkeling van waterloten en zeer geringe aantasting van de bast door de eikenprachtkever (*Agrilus biguttatus*), (3) dode bomen zonder bladeren met sterke aantasting van de bast door de eikenprachtkever (figuur 1). Voor alle klassen geldt: n=10. De dode en niet-vitale bomen zijn allen bemonsterd in een oud strubben eikenbos (ontstaan rond 1805-1850) op Landgoed de Hamert (Arcen) waar zij door elkaar stonden op hetzelfde bodemtype. Omdat ze op deze locatie niet voorkwamen, zijn vitale bomen verspreid door de Maasduinen bemonsterd over een traject van twintig kilometer lengte. Voor extra referentiemateriaal zijn in augustus 2013 vitale bomen (n=20) op kalkarme granietbodems met een dunne humuslaag bemonsterd in Zuid-Noorwegen (omgeving Egersund). Hier is de depositie van atmosferisch stikstof en zwavel lager dan in Nederland.

Bij elke boom werd op een afstand van twee meter van de stam met een edelmanboor bodemmateriaal bemonsterd op een diepte van 0-20 cm, 20-40 cm en 80-100 cm onder de strooisellaag. In de Maasduinen werden tevens halverwege de hoogte van de boomkroon (op circa 6-8 meter hoogte) een drietal takken verzameld waarvan in het laboratorium circa 100 representatieve bladeren werden verzameld. Daarnaast werd materiaal van de bast en het spinthout verzameld op twee meter hoogte.

In een tweede deelonderzoek werd de relatie tussen de vitaliteit van de zomereik en standplaatscondities onderzocht op plotniveau. Eind augustus 2013 werden op de Vughtse heide (Noord-Brabant) tien plots van 10 bij 10 meter variërend in sterftecijfer geselecteerd. Per plot werden op drie locaties bodemmonsters met een edelmanboor genomen op een diepte van 0-20 cm en 40-60 cm onder de strooisellaag. Bladmonsters werden geanalyseerd op de totale concentratie van mineralen (o.a. N, P, K, Ca, Mg, Mn, Zn, Al, Si) en op de concentraties van

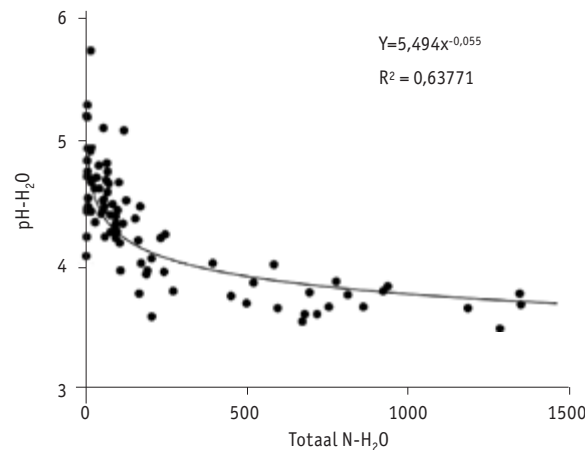
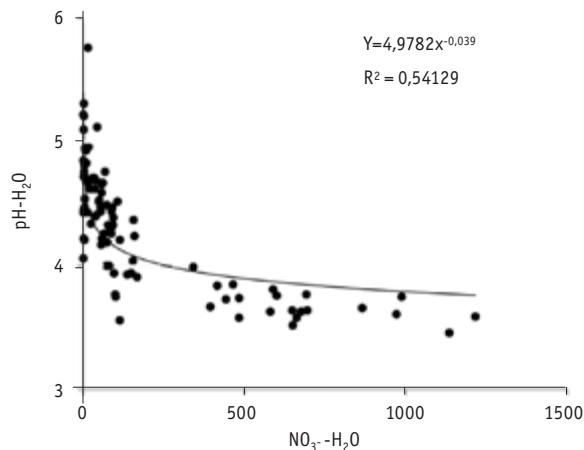


Figuur 2 boxplots van de pH-H₂O, basenverzadiging (%) en de concentratie K-NaCl (μmol/kg droge stof) in de toplaag van de bodem (0-20 cm) op locaties met dode en aangetaste bomen in de Maasduinen en op locaties met vitale bomen in de Maasduinen en in Zuid-Noorwegen. Gemiddelden met eenzelfde letter zijn niet significant verschillend. De horizontale lijn in de boxplot geeft de mediane (meest voorkomende) waarde.

Figure 2 boxplots of the pH-H₂O, the soil base saturation (%) and the concentration of extractable K (μmol/kg dry soil) in the soil top layer (0-20 cm) at locations with dead and affected trees in the Maasduinen, and at locations with vital trees in the Maasduinen and in Southern Norway. Means with a same letter do not significantly differ. The horizontal line in the boxplot represents the median.

fenolen (een plantenafweerstof) en chlorofyl. De bodems werden geanalyseerd op de concentratie vrij oplosbare (middels een waterextractie) en met het bodemcomplex uitwisselbare (middels een NaCl-extractie) kationen en anionen. Tevens werden bodemmonsters ontsloten met salpeterzuur en waterstofperoxide om de concentratie aan elementen te bepalen die door verweringsprocessen kunnen vrijkomen. Voor nadere details

met betrekking tot de chemische analyses zie Van den Berg et al., (2013) en Lucassen et al., (2014). Verschillen in chemische parameters tussen vitale, aangetaste en dode bomen werden getoetst met een univariate ANOVA. Correlaties tussen sterfte en bodemparameters werden getoetst met Pearson's correlatietoets. Alle statistische testen werden uitgevoerd in SPSS (versie 21).

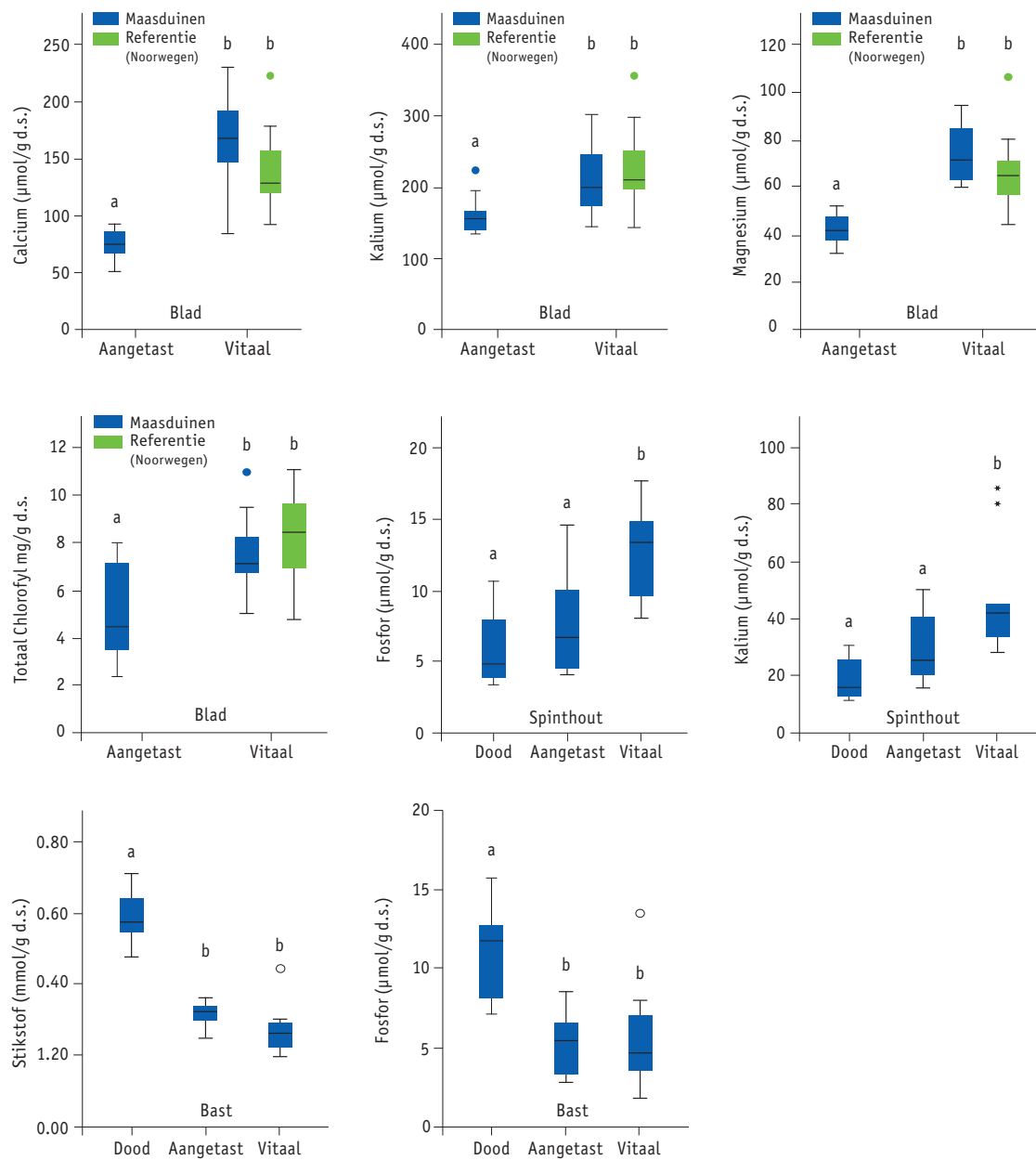


Figuur 3 het negatieve verband tussen de waterextraheerbare concentraties nitraat en totaal-stikstof (nitraat en ammonium) en de pH van de bodem in de Maasduinen.

Figure 3 the negative relation between the water extractable concentrations of nitrate and total nitrogen (nitrate and ammonium) and pH in the soil from Maasduinen.

Figuur 4 concentratie Ca, K, Mg en chlorofyl in het blad, de concentratie P en K in het spinthout en de concentratie N en P in de bast van dode, aange-taste en vitale bomen in de Maasduinen, gegeven in boxplots. Gemiddelden met eenzelfde letter zijn niet significant verschillend. De horizontale lijn in de boxplot geeft de medi-ane (meest voorkomende) waarde.

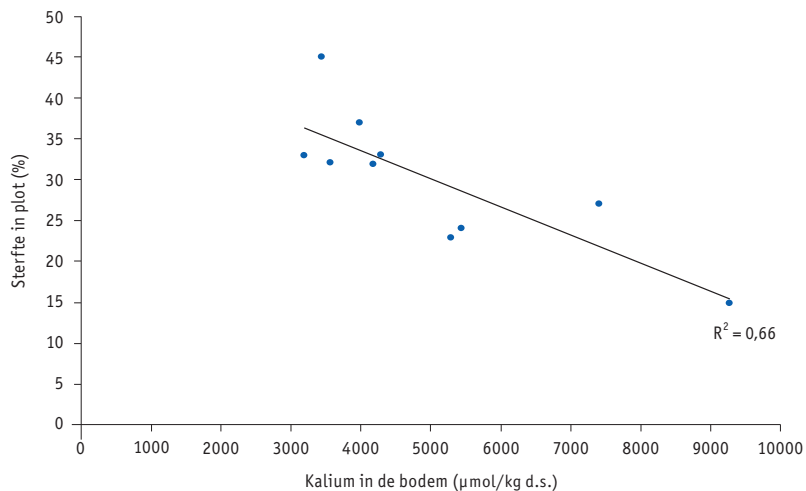
Figure 4 the concentra-tions of Ca, K, Mg and chlorophyll in the leaves, the concentrations of P and K in sapwood and the concentrations of N and P in the bark of dead, affected and vital trees in the Maasduinen, presented in boxplots. Means with a same letter do not sig-nificantly differ. The hori-zontal line in the boxplot represents the median.



Resultaten

Er zijn significante verschillen in pH ($p=0,01$), basenverzadiging ($p<0,001$) en concentratie K-NaCl ($p<0,001$) tussen de vitaliteitsklassen van de zomereik. De pH en de basenverzadiging van de bodem op locaties met vitale bomen in Noorwegen zijn significant hoger dan op locaties met vitale bomen in de Maasduinen. In de Maasduinen zijn de pH en de basenverzadiging significant lager op locaties met aangetaste en dode bomen dan op locaties met vitale bomen (figuur 2). Er is een duidelijk verband tussen de concentratie stikstof (nitraat) en de pH van de bodem uit de Maasduinen. Dit laat zien dat ammoniumdepositie en de nitrificatie van ammonium tot nitraat waarbij zuur vrijkomt, leiden tot bodemverzuring (figuur 3). De hogere basenverzadiging op vitale locaties gaat gepaard met een hogere concentratie K-NaCl in de bodem. Deze is echter enkel voor de locaties uit Noorwegen significant hoger. Er zijn geen significante verschillen gevonden voor concentraties van andere gemeten chemische parameters in de bodem. De gevonden verschillen in bodemchemie zijn ook in de diepere bodemlagen (40-60 cm en 80-100 cm) gemeten maar blijken niet in alle gevallen significant ($p=0,053$ voor pH, $p=0,005$ voor basenverzadiging en $p<0,001$ voor K-NaCl).

Vitale bomen uit de Maasduinen en Zuid-Noorwegen hebben een significant hogere concentratie Ca ($p<0,001$), Mg ($p<0,001$) en K ($p=0,007$) in de bladeren dan aangetaste bomen (figuur 4). Aangetaste bomen hebben weinig zichtbare tekenen van vraat of bladschade maar wel duidelijk minder groene bladeren dan vitale bomen. De bladeren van aangetaste bomen hebben dan ook een significant lagere chlorofylconcentratie ($p=0,001$). Wat betreft de bomen uit de Maasduinen correleert de concentratie chlorofyl het sterkst met de concentratie Mg in het blad ($R^2 = 0,29$). Daarnaast is de concen-



tratie fenolen in bladeren van aangetaste bomen significant hoger dan in bladeren van vitale bomen uit de Maasduinen en uit Noorwegen ($p<0,001$). Er zijn geen significante verschillen in bladkwaliteit tussen vitale bomen uit de Maasduinen en uit Noorwegen. De concentratie Mg in de bladeren van de aangetaste bomen is voor alle bemonsterde bomen lager dan de grenswaarde ($70 \mu\text{mol/g d.s.}$) waaronder sprake is van magnesiumgebrek bij zomereiken (Informatie- en Kenniscentrum Natuurbeheer, 1995). De meeste aangetaste bomen hebben een concentratie Ca en K in het blad die overeenkomt met de grenswaarden waaronder voor de zomereik sprake is van calciumgebrek ($<75 \mu\text{mol/g d.s.}$) en kaliumgebrek ($<150 \mu\text{mol/g d.s.}$) (Informatie- en Kenniscentrum Natuurbeheer, 1995).

Spinthout bevindt zich tussen het kernhout en de bast van de boom, verzorgt de opwaartse sapstroom en dient als opslagplaats voor voedingsstoffen. Het spinthout van vitale bomen uit de Maasduinen bevat een significant hogere concentratie P en K dan het spinthout van

Figuur 5 correlatie tussen de totale concentratie K in de toplaag van de bodem (0-20 cm) en het sterftepercentage van de zomereik in de plots van de Vughtse heide.

Figure 5 correlation between the total K concentration in the soil top layer (0-20 cm) and the mortality of pedunculate oak in plots of the Vughtse heide.

aangetaste en dode bomen. Tussen het spinhout van aangetaste en dode bomen zijn geen significante verschillen gevonden (figuur 4). In de bast – de laag tussen het cambium en de schors – worden door bladeren gevormde assimilatieproducten en reservestoffen uit het parenchym getransporteerd naar onder meer de wortels en de groeipunten. In de bast van zomereiken uit de Maasduinen neemt de concentratie N en, in mindere mate, P toe met een afnemende vitaliteit maar de verschillen zijn enkel voor dode bomen significant.

Het sterftepercentage van de zomereik op de Vughtse heide ligt tussen de 15 en 45%, dat op Landgoed de Hamert op gemiddeld 10%. Op de Vughtse heide correleert het sterftepercentage het sterkste met de totale concentratie K in de bodem ($R^2=0,77$, $p<0,001$) en neemt af met een toenemend kaliumgehalte in de bodem (figuur 5). De correlatie met de totale concentratie Ca en Mg is minder sterk (respectievelijk 0,39 en 0,26). Op Landgoed de Hamert is geen sprake van een duidelijk ruimtelijk verschil in sterftepercentage.

Discussie

De resultaten van het onderzoek in de Maasduinen laten zien dat de afname van de vitaliteit van de zomereik daar gerelateerd is aan bodemverzuring, uitspoelen van basische kationen en het optreden van mineraalgebrek (Ca, Mg en K) in de boom. Hierdoor komen bepaalde basisfuncties waaronder fotosynthese en afweer tegen secundaire stressoren in het gedrang. Dit verschijnsel wordt ook aangetoond door de resultaten van het onderzoek op de Vughtse heide, waar het sterftepercentage in verzuurde bosbodems lager is als de concentratie basische kationen (die potentieel nog vrij kunnen komen door verwerking) hoger is. De resultaten indiceren verder dat de eikenprachtkever, die door een opwarmend klimaat naar het noorden toe oprukt, als belangrijke secundaire

stressor (mede) verantwoordelijk is voor de verminderde vitaliteit van de zomereik op verzuurde bosbodems.

Bodemverzuring en mineralenbeschikbaarheid

Er is een duidelijk negatief verband tussen de concentratie stikstof (nitraat) en de pH van de bodem in de Maasduinen, wat aangeeft dat ammoniumdepositie en de nitrificatie van ammonium tot nitraat een belangrijke bron kan zijn van bodemverzuring. In de Maasduinen vindt beneden een basenverzadiging van circa 30% zichtbare aantasting en sterfte van zomereiken plaats. Dit gaat gepaard met significant lagere concentraties van basische kationen (Ca, Mg en K) in de bladeren en significant lagere concentraties K en P in het spinhout. Uit lange termijn onderzoek in naaldbossen is reeds bekend dat bodemverzuring tot een versterkte uitspoeling van basische kationen kan leiden waardoor mineralengebrek kan optreden en de vitaliteit en productiviteit van bossen achteruitgaat (Roelofs *et al.*, 1985; Likens *et al.*, 1996; Högberg *et al.*, 2006). Ook het onderzoek van de Vughtse heide toont dat de vitaliteit minder is indien de concentratie K, die nog in de bodem kan vrijkomen, lager is. Mobilisatie van Al in verzuurde bodems kan bijdragen aan een verdere afname van de vitaliteit en het optredende P-tekort verklaren. Hoge concentraties opgelost Al kunnen immers leiden tot schade aan wortels en geassocieerde schimmels (mycorrhiza) die doorgaans de P-opname verzorgen (Boudot *et al.*, 1994; Heijne *et al.*, 1996). Het is aannemelijk dat dit proces geleid heeft tot verlaagde P-concentraties in het spinhout van de zomereik in de Maasduinen aangezien de concentratie plantenbeschikbaar P (Olsen-P) op alle bemonsterde locaties vergelijkbaar hoog was ($>1000 \mu\text{mol/L}$).

Mg-gebrek en geremde fotosynthese

Ca, Mg en K spelen een belangrijke rol in basale fysiolo-

gische processen in planten en een gebrek aan één van deze elementen zal een direct effect hebben op de vitaliteit (Spann & Schumann, 2009). In alle bemonsterde aangetaste zomereiken was de concentratie Mg lager dan het voor zomereiken vastgestelde deficiëntieniveau (Informatie- en Kenniscentrum Natuurbeheer, 1995). Mg is een essentieel bestanddeel van chlorofyl en Mg-gebrek leidt tot geremde aanmaak van koolhydraten waardoor fysiologische basisfuncties in het gedrang komen. Uit onderzoek aan Italiaanse eikenbossen werd geconcludeerd dat het chlorofylgehalte de beste biochemische bladindicator is voor het vaststellen van de bosvitaliteit (Rossini et al., 2006).

Mineralengebrek en secundaire stressoren

Naast Mg is in een groot aantal aangetaste zomereiken ook de K- en Ca-concentratie lager dan het voor zomereiken vastgestelde deficiëntieniveau (Informatie- en Kenniscentrum Natuurbeheer, 1995). K en Ca spelen een vergelijkbare cruciale rol bij de afweer tegen een flink aantal biotische en abiotische stressoren waaronder plagen, droogte, bevriezing en inundatie (Spann & Schumann, 2009; Wang et al., 2013). De mineralen hebben een belangrijke functie in de structuur van celmembranen en een K- en Ca-tekort kan leiden tot minder sterke celwanden en kans op schade en het binnendringen van ziekteverwekkers (Wang et al., 2013). Door het weglekken van suikers en aminozuren wordt dit verder gestimuleerd. Daarnaast leidt een tekort aan K tot aanmaak van fenolen die een rol spelen in de plantafweer (Wang et al., 2013).

Door de significant lagere concentratie aan Ca, Mg, K en P in blad en/of spinhout worden ook de nutriëntenverhoudingen verhoogd onder meer die van C:K, N:K, C:P en N:P. Bij bepaalde verhoogde nutriëntenratio's (o.a. C:K en N:K) gaan planten meer hoog-moleculaire ver-

bindingen aanmaken (eiwitten, zetmeel en cellulose) ten koste van laag-moleculaire verbindingen (suikers, organische zuren, aminozuren, amiden) die juist belangrijk zijn ter voorkoming van infecties en insectenplagen (Wang et al., 2013).

Klimaatverandering en de eikenprachtkever

Het mineralengebrek in het spinhout van aangetaste en dode bomen in de Maasduinen verklaart op plausibele wijze waarom enkel in deze bomen vraatsporen van de eikenprachtkever zichtbaar zijn (figuur 1). Dit kan verder gestimuleerd zijn door de verhoogde N-concentratie (en in mindere mate die van P) in de bast van deze bomen. Planten proberen zich als laatste redmiddel tegen insectenvraat te verweren door extra afweerstoffen te produceren. Dit is ook het geval bij de niet-vitale eiken uit de Maasduinen waar ondanks een verlaagd koolhydraatmetabolisme hogere concentraties aan fenolen aanwezig zijn in de bladeren. De eikenprachtkever is een warmteminnende soort die recentelijk massaal wordt aangetroffen in ons land, vermoedelijk door een warmer wordend klimaat (Moraal, 2003). De larven van de eikenprachtkever kunnen door het graven van gangen de sapstroom van de boom negatief beïnvloeden en kunnen de boom in zijn geheel ringen waardoor deze uiteindelijk afsterft.

Toedienen mineralen als herstelmaatregel

In het hier beschreven onderzoek is gekeken naar de vitaliteit van de zomereik in twee gebieden die niet behoren tot een bepaald zomereikhabitattype. In het algemeen wordt aangenomen dat eikenbossen niet gevoelig zijn voor verzuring omdat ze van nature al op kalkarme licht zure gronden voorkomen en daarnaast minder atmosferisch stikstof invangen dan naaldbossen. Ons onderzoek heeft aangetoond dat eikenbossen wel gevoelig



Foto **Theodoor Heijerman**
Eikenprachtkever (*Agrilus biguttatus*), imago en larve.

zijn voor verzuring vanwege het optreden van mineralenonbalans in de bodem en de boom. Het is dan ook raadzaam deze bostypen nader te onderzoeken en de gangbare herstelmaatregelen voor de verschillende habitattypen (verbeteren van lichtcondities en het afvoeren van nutriënten) indien nodig te herzien.

Het vrijkomen van kationen in de bodem door verweering van mineralen is een traag proces dat met de tijd nog langzamer kan gaan verlopen (Kolka *et al.*, 1996). Ondanks het terugdringen van de zure regen, zal het herstel van de basenverzadiging van verzuurde bosbodems dus zeer lang duren. Toedienen van (de juiste) mineralen aan verzuurde bosbodems is waarschijnlijk een betere optie om de mineralenonbalans te herstellen en zo de vitaliteit van zomereiken en eikenbossen te verhogen. Uit onderzoek aan landbouwgewassen is bekend dat toediening van K het voorkomen van ziekten ten gevolge van schimmels, bacteriën, insecten en mijten, virussen en aaltjes tot 70% vermindert (Wang *et al.*, 2013). Vanwege het wijdverbreide Mg-gebrek van de Centraal Europese bossen wordt doorgaans Mg-rijke kalk toegevend, naast de as van bomen die vooral wordt toegevend voor herstel van de K- en P-balans. De basenverzadiging van de top laag van de bodem herstelt hierdoor relatief snel terwijl de diepere bodemlagen langer nodig hebben (enkele tientallen jaren) omdat kalk slechts langzaam oplost (Meiwes, 1996). Andere opties zijn mogelijk het toedienen van dolokalk in combinatie met patentkali als K-bron, het toedienen van een Mg- en K-rijk steenmeel of het toedienen van klei (verhoging van de verweerbare lutumfractie die rijk is aan Mg en K). Het moge ten slotte duidelijk zijn dat deze nieuwe herstelmaatregelen op deskundige wijze moeten worden onderzocht, voordat grootschalige toepassing in habitattypen met zomereik verantwoord is.

Summary

Soil acidification and the decline of the pendunculate oak in the Netherlands

Esther Lucassen, Leon van den Berg, Ralf Aben, Fons Smolders, Jan Roelofs & Roland Bobbink

forest decline, soil acidification, mineral deficiency, climate change, insect pests

The vitality of pendunculate oak (*Quercus robur*) was studied in de Maasduinen National Park and Vughtse heide, both situated on pleistocene sandy soils in the southern part of the Netherlands. The results show that atmospheric nitrogen deposition and nitrification have contributed to soil acidification resulting in nutrient deficiencies in soil and trees causing decreased vitality and increased mortality. Locations with affected and dead trees had a significant lower soil base saturation (< 30%) and concentration of salt extractable K (K-NaCl) in the soil. The leaves of affected trees contained significantly lower concentrations of Ca, Mg and K compared to vital trees while the sapwood of affected and dead trees contained significantly lower concentrations of K and P. Decreased chlorophyll concentrations in the leaves of affected trees, as caused by Mg deficiency, are known to have a negative effect on photosynthesis (energy supply). In addition, Ca and K deficiency are known to decrease the resistance of plants to biotic and abiotic secondary stressors including insect plagues, drought, cold and inundation. Only dead and affected oak trees were infected by *Agrilus biguttatus* which has increased in abundance due to a warmer climate. Therefore, decreased vitality and increased mortality of common oak might be the result of decreased resistance of trees growing on acidified soils to insect plagues occurring as a consequence of a warmer climate.

Literatuur

- Berg, L. van den, M. Weijters & R. Bobbink, 2013.** Sterfte van de zomereik op de Vughtse Heide: een verkennend onderzoek. B-ware rapportage 2013.57 in opdracht van het Ministerie van Defensie.
- Bobbink R. & J.-P. Hettelingh, 2011.** Review and revision of empirical critical loads and dose-response relationships. Bilthoven. National Institute for Public Health and the Environment (RIVM).
- Boudot, J.P., T. Becquer, D. Merlet & J. Rouiller, 1994.** Aluminium toxicity in declining forests: a general overview with a seasonal assessment in a silver fir forest in the Vosges mountains (France). *Annals of Forest Science* 51: 27-51.
- Buijsman, E., J.M.M. Aben, J.-P. Hettelingh, A. van Hinsberg, R.B.A. Koelmeijer & R.J.M. Maas, 2010.** Zure regen – een analyse van dertig jaar verzuringsproblematiek in Nederland. Den Haag/ Bilthoven. PBL.
- Führer, E. 1998.** Oak decline in Central Europe: a synopsis of hypotheses. In: M.L. McManus & A.M. Liebhold (eds.). *Proceedings: Population dynamics, impacts and integrating management of forest defoliating insects*. Washington. USDA Forest Service General Technical Report NE-247: 7-24.
- Heijne, B., D. van Dam, G.W. Heil & R. Bobbink, 1996.** Acidification effects on vesicular-arbuscular mycorrhizal (VAM) infection, growth and nutrient uptake of established heathland herb species. *Plant and Soil* 179: 197-206.
- Högberg, P., H. Fan, M. Quist, D. Binkley & C.O Tamm, 2006.** Tree growth and soil acidification in response to 30 years of experimental nitrogen loading on boreal forest. *Global Change Biology* 12: 489-499.
- Informatie- en Kenniscentrum Natuurbeheer, 1995.** Richtlijnen voor mineraltoediening en bekalking als effectgerichte maatregelen in bossen (nr. 16), Wageningen.
- Kolka, R.K., D.F. Grigal & E.A. Nater, 1996.** Forest soil mineral weathering rates: use of multiple approaches. *Geoderma* 73: 1-21.
- IPC Forest, 2013.** ipc-forest.net.
- Kros, J., B.J. de Haan, R. Bobbink, J.G.M. Roelofs & W. de Vries, 2008.** Effecten van ammoniak op de Nederlandse natuur. Wageningen. Alterra.
- Likens, G.E., C.T. Driscoll & D.C. Buso, 1996.** Long-term effects of acid rain: response and recovery of a forest-ecosystem. *Science* 272: 244-246.
- Lucassen, E., R. Aben, A. Smolders, R. Bobbink, J. van Diggelen, M. van Roosmalen, A. Boxman, L. van den Berg & J. Roelofs, 2014.** Bodemverzuring als aanjager van eikensterfte: gevolgen voor herstelmaatregelen. *Vakblad Natuur Bos & Landschap* 103: 23-27.
- Meiwes, K.J., 1996.** Application of lime and wood ash to decrease acidification of forest soils. *Water, Air and Soil Pollution* 85: 143-152.
- Moraal, L., 2003.** Insectenplagen op bomen en klimaatsverandering. *De Levende Natuur* 104: 90-93.
- Roelofs, J.G.M., A. Kempers, A. Houdijk & J. Jansen, 1985.** The effect of air-borne ammonium-sulphate on *Pinus nigra* var. *maritima* in the Netherlands. *Plant and Soil* 84: 45-56.
- Rossini, M., C. Panigada, M. Meroni & R. Colombo, 2006.** Assessment of oak forest condition based on leaf biochemical variables. *Tree Physiology* 26: 1487-1496.
- Spann, T.M. & A.W. Schumann, 2009.** The role of plant nutrients in disease development with emphasis on Citrus and Huanglongbing. *Proceedings-Florida state horticultural society* 122: 169-171.
- Thomas, F.M., R. Blank & G. Hartmann, 2002.** Abiotic and biotic factors and their interactions as causes of oak decline in Central Europe. *Forest Pathology* 32: 277-307.
- Verstraeten, A., G. Sioen, J. Neiryneck, P. Roskams & M. Hens, 2012.** Bosgezondheid in Vlaanderen bosvitaliteitsinventaris, meetnet Intensieve Monitoring Boscosystemen en meetstation luchtverontreiniging. Resultaten 2010-2011. Brussel. Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek.
- Wang, M., Q. Zheng, Q. Shen & S. Guo, 2013.** The critical role of potassium in plant stress response. *International Journal of Molecular Sciences* 14: 7370-7390.