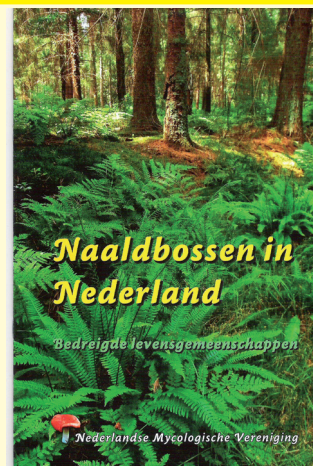




“Naaldbossen in Nederland, Bedreigde levensgemeenschappen” is de titel van een door de NMV in 2010 uitgegeven brochure. Hierin wordt ingegaan op de huidige trend in het natuurbeheer. De heersende trend onder beleidsmakers is dat naaldbossen nauwelijks natuurwaarden bezitten, zodat ze zonder meer gekapt kunnen worden. De NMV bepleit een minder rigide standpunt, omdat naar schatting 10% van het naaldbosareaal van groot belang is voor de 475 soorten paddenstoelen die van naaldbos afhankelijk zijn. Ook wordt gesteld dat naaldbossen bijdragen aan de belevingswaarde en biodiversiteit op landschapsschaal. De NMV-brochure is toegezonden aan een groot aantal natuurinstanties. De brochure zelf is te bekijken op de site van de NMV en kan worden besteld voor €4,- inclusief verzendkosten (voor NMV-leden). Hij is ook op de Nieuwjaarsbijeenkomst van de NMV verkrijgbaar.



NAALDBOSSEN EN PADDENSTOELEN: OP ZOEK NAAR ECOLOGISCHE CRITERIA VOOR WAARDERING

Rienk-Jan Bijlsma

Alterra, onderdeel van Wageningen UR, Postbus 47, 6700 AA Wageningen

Bijlsma, R.J. 2011. Coniferous forests and macrofungi: a search for ecological evaluation criteria. *Coolia* 54(1): 9–15.

At the end of 2010 the Dutch Mycological Society issued the brochure ‘Coniferous forests in The Netherlands. Threatened ecological communities’ (in Dutch). It describes several coniferous forest types with rare or threatened macrofungi and asks nature managers for more awareness when considering the conversion of these forests in favour of deciduous forests, heathlands etc. However, explicit evaluation criteria other than rarity (like variety, diversity, red list status) are not given. This is unfortunate, because the underlying causes of rarity are imperfectly known for most macrofungi. I suggest three additional criteria that will help to decide whether coniferous stands fit into a particular landscape. A starting point is the limited and fragmented area and poor condition of native deciduous forests in The Netherlands, including natural gradients with non-forest vegetations. Therefore, I consider invasive exotics such as Douglas fir, Larch and Norway spruce as a nuisance in (former) ancient woodlands. The additional criteria of naturalness and characteristicness will distinguish landscapes where a variety of native forest developmental stages and gradients can be developed (generally with a minor contribution of exotic species) from landscapes where a diversity of forest stands including invasive exotics can be maintained, such as estate forests, park woods, old heathland afforestations and polders.

In het najaar van 2010 verscheen de fraai uitgevoerde NMV-brochure ‘Naaldbossen in Nederland. Bedreigde levensgemeenschappen’ (Chrispijn & Arnolds, 2010). Aanleiding voor deze uitgave is het streven van bosbeheerders naar een groter aandeel inheems loofbos ten koste van naaldbos. Deze maatregel wordt aangeduid met de term (bos)omvorming. De NMV is van mening dat naaldbossen ‘zomaar worden opgeofferd’ en dat ‘het anders moet, niet alleen ten behoeve van paddenstoelen, maar ook voor talrijke karakteristieke planten en dieren van naaldbossen en voor het behoud van biodiversiteit op landschapsschaal’. De brochure pleit





dan ook voor het betrekken van natuurwaarden en landschappelijke betekenis van bestaande naaldbossen in de belangenafweging. De brochure volgt op eerdere publicaties waarin het belang van naaldbossen voor paddenstoelen onder de aandacht werd gebracht (o.a. Keizer, 2003; Kuyper et al., 2006; Arnolds & Veerkamp, 2008). In de brochure staat de herkenning van voor paddenstoelen waardevolle naaldbossen centraal.

De oproep om zorgvuldiger om te gaan met natuurwaarden in naaldbossen ondersteun ik van harte. Anderzijds ben ik verbaasd over de aanbevolen maatregelen, die zich eenzijdig richten op het 'veiligstellen' van opstanden met zeldzame paddenstoelsoorten. Het is jammer dat de gevraagde belangenafweging niet nader wordt uitgewerkt. Om welke belangen gaat het? Hoe weeg je de natuurwaarde van paddenstoelen? En hoe wordt die natuurwaarde eigenlijk bepaald?

Gedrag van naaldboomsoorten

Naaldboomsoorten verschillen sterk in gedrag. Kennis hiervan is belangrijk bij het inschatten van kansen en risico's bij omvorming en in relatie tot inheemse loofbostypen. Hiervoor is de indeling van Kuper (2009) een heel praktische. Douglasspar, Lariks en in mindere mate Fijnspaar beschouwt hij als invasieve exoten: door uitbundige natuurlijke verjonging en snelle groei kunnen ze inheems bos onder de voet lopen. Oostenrijkse den (vooral duinen) en Corsicaanse den (vooral hogere zandgronden) zijn 'restauratieremmers': deze soorten zijn niet invasief, maar hun opstanden zijn een slecht kiembed voor inheemse boomsoorten. Fijnspaar op voedselrijke bodems is ook een uitgesproken restauratieremmer. Grove den is een 'overbruggingssoort': dennenopstanden vormen een geschikt milieu voor vestiging van tal van boomsoorten, terwijl den zelf zich niet onder andere boomsoorten verjongt. Grove den zal dus zonder ingrijpen uiteindelijk verdwijnen uit het boslandschap.

Invasieve exoten op oude bosgroeiplaatsen

Opstanden van invasieve exoten liggen niet willekeurig in het landschap. Het Stiboka heeft halverwege de vorige eeuw bodemgeschiktheidscriteria voor naaldboomsoorten opgesteld die breed zijn toegepast bij de aanleg van bossen, waaronder de omvorming van hakhout naar naaldbos. Douglasspar en Lariks worden op de hogere zandgronden vooral aangeplant op de betere (lemige) bodems, zoals stuwwalmateriaal, lemig dekzand en keileem. Echter, hier bevinden zich ook vrijwel alle oude bosgroeiplaatsen: loofbossen met een lange historische continuïteit ('ancient woodlands') zoals markenbossen. Het gaat hierbij met name om het Natura 2000-habitatype Beuken-eikenbossen met hulst (Bijlsma et al., 2009). Deze bos-relicten fungeren als bron van soorten voor het omringende jongere boslandschap. Nederland is van groot belang voor dit habitatype en heeft daarmee een verantwoordelijkheid voor vergroting en kwaliteitsverbetering van het nu zeer versnipperde areaal. Uit tabel 1 blijkt dat 30% van het bosareaal binnen het Natura 2000-gebied Veluwe ligt op een oude bosgroeiplaats (van voor 1850). En van deze kleine oppervlakte is slechts 34% inheems loofbos.

Knelpunten van inheemse loofbostypen doen zich niet alleen op de droge hogere zandgronden voor. In het heuvelland zijn na WO II veel van de groeiplaatsen van het Veldbies-Beukenbos op vuursteeneluvium omgevormd naar Fijnspaar en Lariks. Het gaat hier om zeer oude bosgroeiplaatsen, met maar weinig voorbeelden waar de grote natuurwaarde van dergelijke bossen nog kan worden gedemonstreerd (Bijlsma, 2007). Ook op de schaarse groeiplaatsen van het Eiken-Haagbeukenbos op oude rivierklei en basenrijke leem zijn aanzienlijke oppervlakten Fijnspaar te vinden. De funeste invloed op bodem en vegetatie springt hier vooral in het voorjaar sterk in het oog. De NMV-brochure stelt echter: 'Sparrenopstanden op zware leem- en kleigronden zijn in ons land schaars en verdienen altijd bescherming'. Ik vind dit een volstrekt onverantwoorde richtlijn.



	Veluwe	Bos	Bos op oude bosgroeiplaats
totaal	100		
bos	65	100	
bos op oude bosgroeiplaats	19	30	100
inheems loofbos op oude bosgroeiplaats (= oud bos)	6	10	34
inheems naaldbos op oude bosgroeiplaats	7	11	39
uitheems loofbos op oude bosgroeiplaats	0	1	2
uitheems naaldbos op oude bosgroeiplaats	5	7	25

Tabel 1. Aandelen bos, bos op oude bosgroeiplaatsen en inheemse en uitheemse bostypen binnen het Natura 2000-gebied Veluwe, uitgedrukt als percentages van de totale oppervlakte van het Natura 2000-gebied Veluwe, de oppervlakte bos en de oppervlakte bos op een oude bosgroeiplaats. Oppervlakten bos en bostypen volgens de Vierde bosstatistiek (Clement, 2001). Oppervlakten oude bosgroeiplaatsen volgens Bijlsma et al. (2010). Onder inheems naaldbos vallen Grove den en Jeneverbes.

De NMV-brochure geeft een nogal mysterieuze omschrijving van wat de achtergrond van omvorming van naald- naar loofbos zou zijn: huidige waardevolle naaldbossen zouden worden ‘opgeofferd aan een veranderend bosbeeld om te voldoen aan een door mensen bedacht concept over hoe een bos er tegenwoordig uit hoort te zien’?! Wat mij betreft ligt er een acute opgave voor het herstel en de ontwikkeling van inheemse loofbostypen, waarbij de natuurwaarden van oude bosgroeiplaatsen zo veel mogelijk moeten worden versterkt. Vervolgens kunnen ze dienen als uitvalsbasis van biodiversiteit voor het omringende, meestal veel jongere boslandschap. Ik ben dan ook een voorstander van het opruimen van opstanden van invasieve exoten op oude bosgroeiplaatsen, ongeacht de huidige natuurwaarden die samenhangen met het specifieke naaldboskarakter (broedvoegels, nachtvlinders, paddenstoelen e.d.). Dit niet alleen ten gunste van een groter areaal van inheemse loofbostypen, maar ook van gradiënten van deze bossen naar korte vegetaties (zie hieronder ‘Natuurlijkheid’ p. 6). Voor de Natura 2000-gebieden van de hogere zandgronden en het heuvelland is een GIS-bestand beschikbaar met oude bosgroeiplaatsen (Bijlsma et al., 2010).

In Engeland is na de oorlog in 30 jaar tijd bijna de helft van het areaal ‘ancient woodland’ vernietigd door aanleg van opstanden van Fijnspar en Sitkaspar (‘The years that the locust hath eaten’; Rackham, 2003). Vanaf de jaren 1990 worden pogingen gedaan de vroegere rijkdom enigszins te herstellen, waarbij onverwachte successen worden geboekt (‘Deconiferization: back from the dead’).

Heide- en stuifzandbebossingen met Grove den

Het grootste areaal naaldbos in Nederland betreft heide- en stuifzandbebossingen met Grove den. Ik zie geen enkele ecologische reden om deze bossen om te vormen naar inheems loofbos. Grove den is immers een ‘overbruggingssoort’ (zie boven), die vanzelf wordt opgevolgd door loofbomen. Waarom zou je de waarschijnlijk toch al door stikstofdepositie versnelde successie nog meer willen versnellen, gegeven het feit dat veel karakteristieke loofbossoorten veel tijd nodig hebben om zich te vestigen?

Uit de NMV-brochure blijkt dat deze successie naar loofbos niet gunstig uitwerkt op de mycoflora. Als beheermaatregel wordt dan ook voorgesteld: ‘Verwijderen van opslag van loof-



bomen en struiken'. Bovendien zouden veel dennenbossen zijn vergrast of anderszins 'verruigd' door 'de al vele jaren voortdurende depositie van stikstof uit de lucht'. Dit lijkt een onuitroeibaar misverstand. Dat de successie in bossen op arme droge zandgronden verloopt langs de lijn (korst) mosfase > grasfase > dwergstruikfase (bosbes, kraaihei; Figuur 1) was in binnen- en buitenland al ruimschoots gedocumenteerd voordat er sprake was van een aanzienlijke stikstofdepositie (o.a. Meisel-Jahn, 1955). Eind jaren 1950 werd deze reeks ook al in de boswachterij Kootwijk gedocumenteerd, incl. de fase met 'ruigtesoorten' zoals braam en stekelvaren, en verklaard op grond van verschillen in humusgehalte van de bodem (Zonneveld & Leys, 1962). Overigens zijn stekelvarens en veel braamsoorten beslist geen 'ruigtesoorten' die toenemen door stikstofdepositie (o.a. De Waal et al., 2001; Bijlsma, 2004; Provincie Drenthe, 2010).

Dat bij toenemende stikstofbeschikbaarheid in dennenbossen de soortenrijkdom van boombegeleidende paddenstoelen afneemt en de soortensamenstelling verschuift, staat niet ter discussie (o.a. Cox et al., 2010). De vraag is wel in hoeverre de sterke achteruitgang van soorten van vroege successiestadia kan worden afgedaan met N-depositie. Het idee dat stikstofdepositie een doorslaggevende rol speelt bij deze achteruitgang in Nederlandse dennenbossen wordt mede ontleend aan buitenlandse voorbeelden van oude naaldbossen waarin nog wel veel van dergelijke soorten voorkomen, zoals in Polen, Litouwen en Finland (Termorshuizen, 1990). Ook de NMV-brochure ziet dit als een goed argument. Dat er aanzienlijk meer factoren dan alleen N-depositie sterk verschillen tussen Nederland en dergelijke referenties, wordt gemakshalve niet in beschouwing genomen, zoals de frequentie van bosbranden (zie o.a. Tamm, 1991). Ook strooiselaccumulatie wordt in verband gebracht met N-depositie. Arnolds & Veerkamp (2008) en Kuyper et al. (2010) verwijzen naar experimenteel onderzoek van Berg & McClaugherty (2008) waaruit blijkt dat stikstofbemesting leidt tot een afname in de productie van enzymen die o.a. betrokken zijn bij de afbraak van lignine. Of dit fenomeen onder veldsituaties optreedt, is zeer de vraag. In ouder wordend bos neemt niet alleen de gemiddelde dikte maar ook de variatie in de dikte van het humusprofiel sterk toe (o.a. Kemmers & Mekking, 1999), wat wijst op een complexe werking van verschillende factoren. Hoe dan ook bouwen zich in de loop van de bossuccessie koolstof- en stikstofvoorraden op, eerst in het ectorganische humusprofiel, later steeds meer in de minerale bovengrond (Kemmers & Mekking, 2001). Dit proces stopt in principe niet. Helaas zijn er in Nederland maar heel weinig bossen met zeer dikke humusprofielen over. Het Mantingerbos is zo'n voorbeeld. Onbekendheid met dergelijke profielen bij bodemkundigen heeft hier geleid tot de kartering van veengrond!

Alle inspanningen om de achteruitgang van boombegeleidende paddenstoelen primair te koppelen aan stikstofdepositie (in plaats van bossuccessie) hebben geleid tot het idee dat het 'negatief effect' van strooisel op ectomycorrhizaschimmels moet worden weggenomen door plaggen en strooiselroof. Er is zelfs enige tijd sprake geweest van plaggen als experimentele OBN-maatregel in arme bossen (Kuyper et al., 2004). Ook de NMV-brochure pleit voor 'Plaatselijk plaggen, strooisel verzamelen (afvoer voedingsstoffen)'. Ik zie deze maatregelen meer als ontwrichtend dan herstellend. De ontwikkeling van de mos-, kruid- en struiklaag wordt er kunstmatig door ontkoppeld van de ontwikkeling van de boomlaag. De bomen vormen hierbij alleen vanwege hun wortels een noodzakelijk decor voor paddenstoelen. Het is een illusie te denken dat jonge successiestadia en de daarbij behorende soorten op deze wijze kunnen worden behouden (zie 'Natuurlijkheid').

Verscheidenheid

De brochure vermeldt: 'Door afname van het areaal *Fijnspar* is het aantal vindplaatsen van deze soort [*Purperrode russula*] sterk achteruitgegaan'. Is dat erg? Ik vind dat boombegeleiders van





Figuur 1. Grote delen van de inmiddels bijna 100 jaar oude stuifzandbebossing in boswachterij Kootwijk bevinden zich nog steeds in de grasfase van de successie. Onder smele ontstaat een humusprofiel waarin bosbes zich kan vestigen en klonaal uitbreiden. Uiteindelijk groeien de bosbesvlekken aan elkaar wat leidt tot de dwergstruikfase. Dankzij de hoge graasdruk op de Veluwe verloopt de successie naar loofbos hier veel langzamer dan bijvoorbeeld in Drenthe. (Foto: Rienk-Jan Bijlsma, januari 2010)

exoten sowieso niet op de Rode Lijst thuishoren. Administratief is het wel in orde, het zijn net als de exoten zelf beslist soorten die deel uitmaken van de Nederlandse natuur, maar als het natuurbeleid en -beheer zich (wat mij betreft terecht) richten op het terugdringen van invasieve exoten, dan verwacht ik in een beleidsdocument geen krokodillentranen als exootbegeleidende paddenstoelen afnemen. Dat Brede waterpest op de Rode Lijst vaatplanten staat, is om dezelfde reden nauwelijks uit te leggen.

Soortenrijkdom, zeldzaamheid en Rode-lijststatus zijn voor mycologen belangrijke criteria voor natuurwaardering. Maar hoe moet zeldzaamheid bij paddenstoelen worden geïnterpreteerd? Wat zijn de oorzaken van zeldzaamheid? Een dikke rottende boomstam in een bosreservaat, een Atlasceder in een stadspark, een bult houtsnippers, een brandplek, een pak oude kranten, een bloempot: vroeg of laat verschijnen er zeldzame paddenstoelen op elk substraat, althans zo lijkt het. Mycologen zijn dol op wegbermen en schelpenpaadjes. Een visie op zeldzaamheid en maakbaarheid van paddenstoelenhabitats is mijns inziens onmisbaar voor de door de NMV gewenste belangenafweging rond omvorming. Die visie is er voor zover ik weet nog niet. Ik realiseer me dat zo'n visie veel moeilijker is op te stellen dan voor vaatplanten of mossen. Van deze groepen is veel meer bekend van knelpunten in onder meer vestigingscondities en dispersie dan van paddenstoelen.

Zeldzaamheid en verscheidenheid spelen ook bij het beoordelen van de mycologische natuurwaarde van het landschap een grote rol (o.a. Keizer, 2003). In de brochure worden naaldbossen gezien als 'welkome aanvulling op de zeer beperkte variatie aan inheemse bos-typen op voedselarme gronden'. Wat de NMV hier ziet als welkome aanvulling, beschouw ik doorgaans als verrommeling en versnippering. Het *good old* Natuurbeleidsplan (LNV, 1990) kan hierbij





wellicht bemiddelen. Naast verscheidenheid geeft dit nog twee criteria voor ecologische waardering: natuurlijkheid en kenmerkendheid. En met beide criteria is het somber gesteld in het Nederlandse boslandschap. De NMV-brochure richt zich nu uitsluitend op verscheidenheid. Ik denk dat een goede belangenafweging alleen kan plaatsvinden als beide andere criteria ook in beschouwing worden genomen.

Natuurlijkheid

Jonge successiestadia, aftakelend bos, meer of minder permanente open ruimtes en overgangen naar korte vegetaties kunnen alle worden beschouwd als componenten van een dynamisch, natuurlijk boslandschap. Deze ruimtelijke variatie en structuurvariatie zie ik niet als een welkome aanvulling maar als een ecologische noodzaak voor het behoud en de ontwikkeling van fauna en flora in boslandschappen. Voor paddenstoelen is het belang ook niet moeilijk voor te stellen. Zo biedt plaggen in bossen geen soelaas. Het stimuleren van jonge successiestadia wel. Deze denkrichting ontbreekt geheel in de NMV-brochure. Er wordt wel gesproken over 'levende ecosystemen' maar in feite gaat het alleen over naaldboomsoorten en hun schimmelbegeleiders die opstandsgewijs zouden moeten worden 'veiliggesteld'.

De noodzaak van meer ruimtelijke variatie in ontwikkelingsstadia binnen natuurtypen en van natuurlijke gradiënten tussen natuurtypen vereist veel meer fysieke ruimte voor inheemse natuur dan er nu is. De landschappen waar dit met de grootste kans op succes kan plaatsvinden bevatten nu al relatief veel natuur, liefst met een lange historische continuïteit (bossen, heiden, stuifzanden, venen e.d.). Ik zie geen enkele reden om exoten uit te sluiten van deze meer natuurlijke ontwikkeling (als dat al voor 100% zou kunnen), zolang ze geen bedreiging vormen voor inheemse natuur.

Kenmerkendheid

Volgens het Natuurbeleidsplan (LNV, 1990) heeft kenmerkendheid 'met name betrekking op de mate waarin een populatie of levensgemeenschap van nature in zijn omgeving past. Daarbij gaat het om soorten en ecosystemen, die kenmerkend zijn voor het abiotische milieu in Nederland'. Kenmerkendheid stelt grenzen aan verscheidenheid: niet alle variatie is in elk landschap een welkome aanvulling. Dit criterium kan dus worden gebruikt voor het beoordelen van de wenselijkheid van ontwikkelingen in concrete landschappen en voor het zoneren van opstanden van invasieve exoten ten opzichte van inheemse bostypen. Landgoederen, parken, oude heidebebossingen en polderbossen lenen zich goed voor het realiseren van een grote variatie van opstanden van verschillende boomsoorten, waaronder exoten. Deze variatie is daar passend gezien de historie van het landschap en de doorgaans geringe waarde van inheems loofbos. De landbouwgronden van esdorpenlandschappen worden meer en meer ingeplant met kerstbomen. Dit zou kunnen worden gelegitimeerd door te verwijzen naar de NMV-brochure: de potentiële natuurwaarde van opstanden van Fijnspar op verlaten landbouwgrond. Anderzijds kan deze ontwikkeling ook worden gezien als een aantasting van de kenmerkendheid van het esdorpenlandschap.

Samengevat

De brochure Naaldbossen in Nederland vraagt om het betrekken van mycologische natuurwaarden van naaldbossen in de belangenafweging bij vraagstukken rond beheer en inrichting van het landschap. Ik hoop hieraan een bijdrage te hebben geleverd met criteria voor natuurwaardering in oude en nieuwe boslandschappen: oude bosgroeiplaatsen, verscheidenheid (zeldzaamheid, Rode-lijststatus), natuurlijkheid en kenmerkendheid. Verder stel ik voor het gedrag van (naald) boomsoorten expliciet bij de overwegingen te betrekken, waarbij invasieve exoten speciale aandacht verdienen.



Literatuur

- Arnolds, E. & Veerkamp, M. 2008. Basisrapport Rode Lijst Paddenstoelen. Nederlandse Mycologische Vereniging, Utrecht.
- Berg, B. & McClaugherty, C. 2008. Plant litter: decomposition, humus formation, carbon sequestration. Springer-Verlag, Berlin.
- Bijlsma, R.J. 2004. Verbraming: oorzaken en ecologische plaats. *De Levende Natuur* 105: 138–144.
- Bijlsma, R.J. 2007. Verhoogde natuurwaarde door natuurlijke bosontwikkeling. Een bryologische studie in bosreservaat Kerperbos, gem. Vaals (Zuid-Limburg). *Natuurhistorisch Maandblad* 96(11): 289–298.
- Bijlsma, R.J., Ouden, J. den & Siebel, H.N. 2009. Oude eikenbossen: nieuwe inzichten en kansen voor het beheer. *De Levende Natuur* 110(2): 77–82.
- Bijlsma, R.J., Dorland, G.J. van, Bal, D. & Janssen, J.A.M. 2010. Oude bossen en oude bosgroeiplaatsen. Een referentiebestand voor het karteren van de habitattypen Beuken-eikenbossen met hulst en Oude eikenbossen. Alterra-rapport 1967, Wageningen (in druk).
- Chrispijn, R. & Arnolds, E. (red.) 2010. Naaldbossen in Nederland. Bedreigde levensgemeenschappen. Nederlandse Mycologische Vereniging, Utrecht.
- Clement, J. 2001. GIS Vierde Bosstatistiek; gebruikersdocumentatie. EC-LNV, Wageningen.
- Cox, F., Barsoum, N., Lilleskov, E.A. & Bidartondo, M.I. 2010. Nitrogen availability is a primary determinant of conifer mycorrhizas across environmental gradients. *Ecology Letters* 13: 1103–1113.
- Keizer, P.J. 2003. Paddestoelvriendelijk natuurbeheer. KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Kemmers, R.H. & Mekink, P. 1999. Humusprofielen in de bosreservaten Lheebroek en Mattemburgh. Staring Centrum Rapport 686, Wageningen.
- Kemmers, R.H. & Mekink, P. 2001. Humus een bron van rijkdom. *Nederlands Bosbouw tijdschrift* 73(5): 17–22.
- Kuyper, Th.W., Bartelink, H.H., Dobben, H.F. van, Klap, J.M. & Weersink, H. 2004. Behoud van natuurwaarden in droge, voedselarme bossen: hoe effectief zijn effectgerichte maatregelen? In: G.J. van Duinen et al. (red.), *Duurzaam natuurherstel voor behoud van biodiversiteit. 15 jaar herstelmaatregelen in het kader van het Overlevingsplan Bos en Natuur. Rapport EC-LNV nr. 2004/305 Ede*; 15–21.
- Kuyper, Th.W., Arnolds, E., Berg, A. van den, Chrispijn, R., Jalink, L. & Veerkamp, M. 2006. Paddestoelen in naaldbossen. *De Levende Natuur* 107: 228–232.
- Kuyper, Th, Berg, M. & Muys, B. 2010. Voedselweb. In: J. den Ouden et al. (red.), *Bosecologie en bosbeheer. Acco, Leuven*; 177–185.
- Kuper, J.H. 2009. Omvorming naar natuurlijke boslandschappen. Voordracht Kennisdag Natuurlijke Boslandschappen. Staatsbosbeheer, Driebergen.
- LNV. 1990. Natuurbeleidsplan. Regeringsbeslissing. Tweede Kamer, vergaderjaar 1989-1990, 21149, nrs. 2–3. Ministerie van LNV, 's-Gravenhage.
- Meisel-Jahn, S. 1955. Die Kiefern-Forstgesellschaften des Nordwest-deutschen Flachlandes. *Angew. Pflanzensoz.* 11.
- Provincie Drenthe. 2010. Intermezzo Bramen. In: *Natuur in Drenthe. Zicht op biodiversiteit*. Provincie Drenthe, Assen; 40–41.
- Rackham, O. 2003. *Ancient woodland, its history, vegetation and uses in England*. new ed. Castlepoint Press, Colvend.
- Tamm, C.O. 1991. Nitrogen in terrestrial ecosystems. Springer-Verlag, Berlin.
- Termorshuizen, A.J. 1990. Decline of carpophores of mycorrhizal fungi in stands of *Pinus sylvestris*. Ph.D. thesis, Landbouwwuniversiteit Wageningen.
- Waal, R.W. de, Bijlsma, R.J., Dijkman, E. & Werff, M. van der. 2001. Stekelvarendominantie in bos op arme bodems. *De Levende Natuur* 102: 118–120.
- Zonneveld, I.S. & Leys, H.N. 1962. Een onderzoek naar het verband tussen opstand, bodem en ondergroei in eerste generatie stuifzandbossen bij Kootwijk. Voorlopige Wetenschappelijke Mededelingen 17. Stiboka, Wageningen.