



# Zuur voor de fauna

## Soorten bos en hei missen essentiële voedingsstoffen

De faunagemeenschap van het droog zandlandschap neemt af onder invloed van stikstofdepositie. Deze heeft ertoe geleid dat de soortensamenstelling van de vegetatie is verarmd. Beheermaatregelen, gericht op de afvoer van stikstofoverschotten, hebben niet geleid tot herstel van de fauna, omdat hierdoor ook essentiële voedingsstoffen zijn afgevoerd. Dit artikel beschrijft hoe stikstofdepositie via een veranderende vegetatiesamenstelling resulteert in een afname van de karakteristieke fauna van bos en hei.

Droogte en warmte zijn sleutelfactoren voor de typerende fauna van ongestoorde heide- en stuifzandgebieden. Het droog zandlandschap met een losse, zandige en nutriëntenarme bodem, schrale begroeiing, open, zandige plekken en korstmossen biedt deze randvoorwaarden volop. Tel hierbij een continu en ruim aanbod op van kruidachtige bloemplanten en je hebt een heide of stuifzandgebied, waar naast insecten, zoals talloze wespsoorten, mieren, (zand)bijen, wrattenbijters (*Decticus verrucivorus*), kleine heivlinders (*Hipparchia statilinus*), kommavlinders (*Hesperia comma*), duin- en grote parelmoervlinders (*Argynnis niobe*, *Argynnis aglaja*) ook de nachtzwaluw (*Caprimulgus europaeus*), klapekster (*Lanius excubitor*), korhoen (*Tetrao tetrix*), tapuit (*Oenanthe oenanthe*), draaihals (*Jynx torquilla*), duinpieper (*Anthus campestris*), hagedissen en slangen zich thuis zullen voelen. In het huidige Nederlandse droge heideareaal lijken dergelijke faunarijke habitats haast utopisch, terwijl ze tot medio vorige eeuw nog alom aanwezig waren (Vogels et al., 2011; Peeters et al., 2004; Nijssen et al., 2011; SOVON, 1987; vlindernet.nl).

### N-depositie: ander habitat en andere fauna

Met de verarming in de soortensamenstelling van de vegetatie (Bobbink et al., dit nummer) is ook de diversiteit van de fauna achteruit gegaan. Vergrassing en vermossing hebben ertoe geleid dat er minder open plekken zijn voor insecten en reptielen om op te warmen of

hun nest te graven. Het gebrek aan bloemplanten zorgt ervoor dat nectar en pollen maar af en toe beschikbaar zijn, waardoor dieren die hiervan afhankelijk zijn vaak geen voedsel kunnen vinden. De toegenomen vegetatiebedekking leidt er ook toe dat er minder zoninstraling en waterverdamping zijn in de bovenlaag van de bodem, waardoor het microklimaat kouder en vochtiger wordt – ongunstig voor karakteristieke soorten, zoals de kleine heivlinder (Nijssen et al., 2011). N-depositie werkt dus de sleutelfactoren voor faunarijke gemeenschappen van heide en stuifzandgebieden tegen via veranderingen in de vegetatie.

Door hun opgaande structuur vangen bossen meer stikstof- en andere verzurende depositie in dan open landschappen als heiden en stuifzanden. Het microklimaat is er echter van nature koeler en vochtiger, zodat specialisten van warmte en droogte minder in bossen te vinden zijn. Een versnelde vegetatiegroei als gevolg van N-depositie (Bobbink et al., dit nummer) heeft hierdoor een kleiner effect op de fauna in bossen dan in heide en stuifzandgebieden. Toch zijn er in bossen op arme zandgronden ook veel diersoorten die in aantal achteruit zijn gegaan waarbij een effect van N-depositie aannemelijk is, zoals zweefvliegen die afhankelijk zijn van bloemplanten en/of bladluizen (Van Steenis & Reemer, 2013), bosmieren (Mabelis & Korczyńska, 2016), huisjeslakken (Graveland, 1995), wielewaal (*Oriolus oriolus*), zomertortel (*Streptopelia turtur*), groene specht (*Picus viridis*)

**Dr. Ir. A.B. (Arnold) van den Burg**  
Stichting Biosfeer,  
Onderlangs 17, 6731BK Otterlo  
biosfeer@upcmail.nl

**Drs. J.J. (Joost) Vogels**  
Stichting Bargerveen

Foto Marije Louwsma.  
Nationaal Park De Hoge Veluwe.



en veel soorten roofvogels (zie verderop in dit artikel). Maar er zijn meer factoren die de bosfauna veranderen. Nederlandse productiebossen krijgen meer en meer een natuurfunctie in plaats van alleen een productiefunctie met een daarop aangepast beheer. Hierdoor zijn bijvoorbeeld soorten die van dood hout afhankelijk zijn, zoals xylofage zweefvliegen (Van Steenis & Reemer, 2013), toegenomen. Het vergt dus nauwgezet onderzoek om in het woud van effecten de relaties met N-depositie en bodemverzuring te kunnen leggen.

### Vegetatiebeheer en fauna

Om de vergrassing door bochtige smele en pijpenstrootje te keren zijn vanaf begin jaren tachtig van de vorige eeuw veel beheerplannen gericht op het maximaliseren van stikstofafvoer. In de periode 1980-2000 zijn als gevolg hiervan vele hectaren vergraste heidebodem afgeplagd. Voor herstel van de vegetatie bleek deze maatregel erg effectief: na afplaggen ontwikkelde zich een door heidestruiken gedomineerde vegetatie (Diemont, 1996), zie figuur 1. Aangenomen werd dat met het herstel van de vegetatie de daarbij behorende diersoorten ook zouden profiteren. Dit bleek echter nauwelijks het geval. Zo gingen verreweg de meeste karakteristieke diersoorten van de heidegebieden van Natuurmonumenten rond 2004 onverminderd achteruit in aantallen en verspreiding (Van Tooren et al., 2004) ondanks positieve trends bij een aantal plantensoorten.

Het uitblijven van succes bij faunaherstel in het droog zandlandschap is mede terug te voeren op intensieve beheervormen die erop gericht zijn stikstof uit het ecosysteem te verwijderen (Vogels et al., in druk; Vogels et al., 2016b). Door dergelijke maatregelen worden niet alle knelpunten voor bedreigde diersoorten weggenomen, maar worden ze in veel gevallen eerder versterkt. Zo heeft heide op geplagde bodems stevast een veel hoge-

re N/P-ratio dan heide op ongeplagde bodem (Vogels et al., in druk). Met andere woorden: er zit in deze planten weinig fosfor in verhouding tot stikstof. Het relatief lage aandeel fosfor blijkt de belangrijkste voorspeller te zijn voor een lage abundantie van herbivore vliegen, muggen en loopkevers en voor de structuur en soortenrijkdom van de vegetatie (Vogels et al., in druk). Uit kweekproeven blijkt dat veldkrekels (*Gryllus campestris*), die voedsel ontvingen met een lage N/P-ratio of van een met P verrijkte bodem, significant meer eieren per dag leggen dan veldkrekels, die voedsel met een hoge N/P-ratio kregen of zonder experimentele P-toevoeging (Vogels et al., 2013b; Vogels et al., 2016b).

De meeste P in heidebodems is opgeslagen in het organisch materiaal in de bovenste bodemhorizonten. Wegplaggen van deze laag leidt dus tot verhoogde P-limitatie en bijgevolg hogere N/P-ratio in de plant. Aangezien door nog steeds te hoge N-depositie de heroplading van geplagde bodems met stikstof in enkele decennia op kan treden, maar het heropladen van de bodem met voor planten beschikbare fosfor veel trager verloopt (eeuwen), is het toepassen van plagmaatregelen geen duurzaam inzetbare maatregel om stikstofeffecten tegen te gaan (Siepel et al., dit nummer).

Ook verzuring van de bodem leidt tot een verminderde voedselkwaliteit van planten (Vogels et al., 2011; Vogels, 2013; Vogels et al., 2013b). De hoeveelheid P in de plant wordt niet alleen bepaald door voor de plant beschikbaar P in de bodem, maar ook door de bufferstatus van de bodem. Op sterk zure bodems is de N/P-ratio van de vegetatie beduidend hoger dan onder meer gebufferde omstandigheden. Onder zure omstandigheden wordt P vastgelegd in, voor planten moeilijk af te breken, ijzer- en aluminiumverbindingen (Blume et al., 2016). Antropogene bodemverzuring heeft dus bijgedragen aan een afname van de P-beschikbaarheid (en die van andere



**Figuur 1** intensief vegetatiebeheer leidt tot een landschap dat gedomineerd wordt door struikheide (*Calluna vulgaris*), maar ook tot een landschap dat arm is aan fauna (foto: Arnold van den Burg).

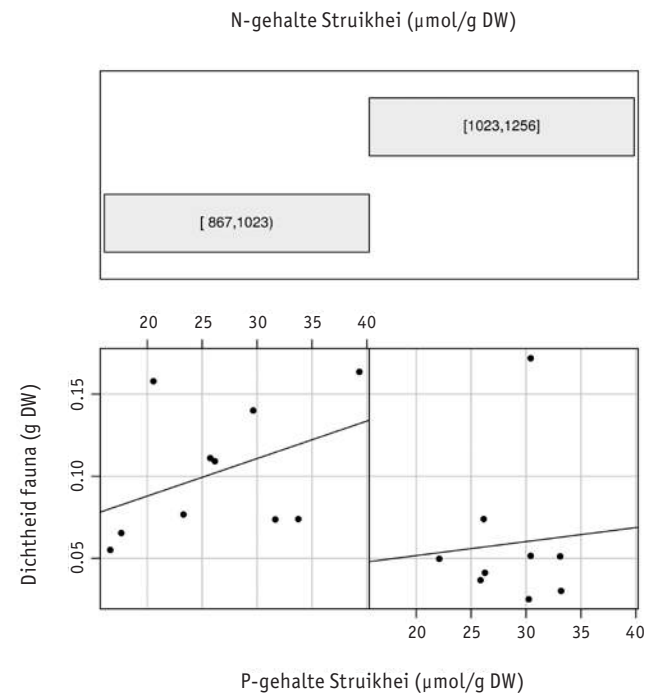
**Figure 1** intensive management focused only on heather vegetation restoration results in a landscape dominated by heather, but also in a landscape that is poor in fauna (photo: Arnold van den Burg).

nutriënten) voor planten in het droge heidelandschap. Er is sinds de tachtiger jaren van de vorige eeuw nauwelijks aandacht geweest voor het verhelpen van schade aan de nutriëntensamenstelling van de bodem als gevolg van bodemverzuring (Siepel et al., 2009; Bergsma et al., 2016; Vogels et al., 2016a).

### P-beschikbaarheid en het korhoen

N-depositie en verzuring hebben niet alleen implicaties voor herbivoren, maar kunnen uiteindelijk ook nadelig invloed uitoefenen op hogere trofische niveaus en wellicht verklaren waarom veel karakteristieke vogelsoorten van het droog zandlandschap het zwaar hebben. In

een studie in het Nationaal Park de Sallandse Heuvelrug is nagegaan of een hogere N/P-ratio heeft geleid tot het afnemen van de habitatkwaliteit voor de korhoenpopulatie, die daar als enige in Nederland nog aanwezig is en sterk in haar voortbestaan bedreigd (Vogels, 2013). In het gebied is op twintig locaties de totale hoeveelheid biomassa van alle ongewervelde fauna in de vegetatie bepaald en vergeleken met de resultaten van een vergelijkbare buitenlandse studie (Baines et al., 1996). De aanwezigheid van rupsen (een belangrijke prooi voor de kuikens) bleek overal laag te zijn. Bovendien lag op meer dan de helft van de locaties de biomassa van alle ongewervelde organismen ruim onder de minimum-



**Figuur 2** interactie tussen P en N en de omvang van het positieve effect van P op de heidefauna. De faunadichtheid neemt alleen toe met stijgende P-gehalten in de vegetatie als N concentraties laag zijn (links). Bovenste venster: bereik van N-gehalten, (niet gepubliceerde gegevens Joost Vogels).

**Figure 2** interaction between P and N and the extent of the beneficial effect of P for heathland fauna. The density of fauna only increases with increased P concentrations in heather if N concentrations are low (left panel). Top panel: range of N-levels, (unpublished data Joost Vogels).

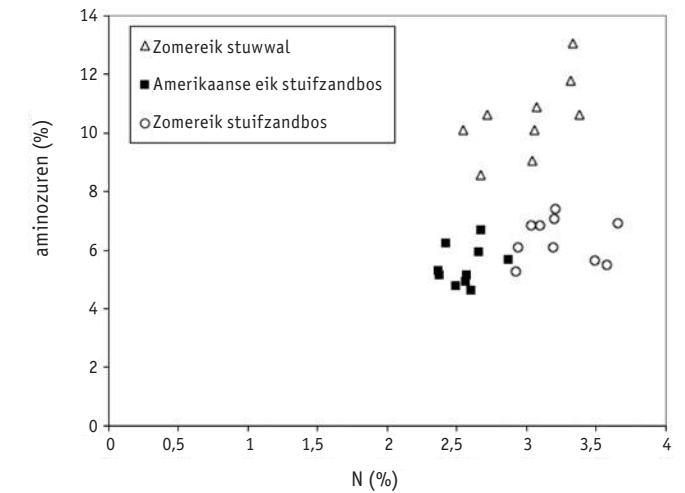
grens zoals door Baines *et al.* (1996) bepaald. Zij troffen gemiddeld 0,19 gram ongewervelde fauna in door korhoenders geprefereerde habitats aan en 0,07 gram in gemeden habitats. Op de Sallandse heuvelrug zijn volgens deze meetwaarden 12 van de 20 locaties met een gemiddeld voedselaanbod van 0,08 gram als slecht te beoordelen en 8 met gemiddeld 0,19 gram als goed. Ook uit deze studie blijkt dat de totale biomassa van de ongewervelde fauna gerelateerd is aan het P-gehalte in de plant en dat hogere N/P-ratio's leiden tot een algehele afname. Dit heeft zeker bijgedragen aan het verdwijnen van het korhoen uit de Sallandse Heuvelrug en de rest van Nederland. Bij hoge stikstofwaarden in de vegetatie heeft het P-gehalte in de planten overigens geen effect meer op de plantkwaliteit en aantallen insecten (figuur 2). De insectenaantallen waren laag ondanks de variatie in het fosforgehalte. Blijkbaar speelt er bij hoge stikstofgehalten in de planten nog een ander probleem dat de ontwikkeling van de fauna afremt.

### Extra stikstof leidt tot aminozuurtekort

Als stikstof (door N-depositie) niet meer limiterend is voor de plantengroei, zullen op nutriëntarme bodems in heidegebieden en bossen andere voedingsstoffen, zoals P, mangaan of calcium limiterend worden (Graveland, 1995; Van den Burg *et al.*, 2014). Gevoegd bij de versnelde verwerking van mineralen en uitspoeling van voedingsstoffen door decennia van ernstige verzuring (zie Bobbink *et al.*, dit nummer) betekent dit dat planten op deze bodems met een grote onbalans in voedingsstoffen kampen. Enerzijds bevatten ze veel stikstof, anderzijds te weinig andere voedingsstoffen om die stikstof voor groei aan te kunnen wenden (Van den Burg *et al.*, 2014). Het gevolg is dat de omzettingen van stikstof tot aminozuren en van aminozuren naar eiwitten – voor planten (naast koolhydraten) en dieren de belangrijkste bouw-

stoffen – niet meer efficiënt verlopen in de plant. Vrije aminozuren hopen zich op (Pérez-Soba, 1995) en de overtollige stikstof wordt in andere verbindingen omgezet (zogenaamd *non-protein nitrogen*, ofwel NPN). De planten op de nutriëntarme bodems van het droog zandlandschap worden dus gekenmerkt door lage totale aminozuurgehalten (vrije aminozuren en aminozuren in eiwitten samen) en hoge NPN-gehalten (Van den Burg *et al.*, 2014).

Het gebrek aan andere voedingsstoffen dan stikstof is vooral manifest in het voorjaar bij het vormen van nieuwe scheuten en bij het uitlopen van de knoppen in de bomen. In jong blad moet de machinerie van de fotosynthese worden opgebouwd, waarbij veel eiwitten zijn betrokken en de eiwitsynthese dus hoog is. Juist het jonge blad wordt daarom graag door herbivoren gegeten, omdat hier normaal gesproken relatief veel aminozuren en eiwitten in zitten ten opzichte van koolstof. Een deel van de nutriënten die planten in hun bladeren brengen in het begin van het groeiseizoen, zoals calcium en mangaan, wordt niet, zoals stikstof (Bazot *et al.*, 2013), teruggetrokken als het blad afsterft, maar moet via de strooisellaag herwonnen worden (Millaleo *et al.*, 2010) en via wortelopname beschikbaar komen. Als bomen genoeg tijd krijgen, kunnen ze gedurende het groeiseizoen wel voldoende nutriënten, zoals calcium en mangaan, opnemen om uiteindelijk een chlorofyl-verzadigd zomerblad te ontwikkelen. Maar over het algemeen blijft op nutriëntenarme bodems de wortelopname van minerale voedingsstoffen achter bij de opname en hergebruik van stikstof uit de stam voor verse bladeren. Het resultaat is dat insecten die jong blad eten van vermeste en verzuurde nutriëntarme bodems minder aminozuren en eiwitten binnen krijgen en meer NPN (Van den Burg *et al.*, 2014), zie figuur 3.



**Figuur 3** gehalten van aminozuren (vrije aminozuren samen met vrijgemaakte aminozuren uit eiwitten) in eikenbladeren bij verschillende stikstofconcentraties in het blad en bij verschillende standplaatsen van de eiken. In mineralen- en nutriëntenarm stuifzandbos wordt een groot deel van het opgenomen stikstof in zomereiken (*Quercus robur*) niet in aminozuren omgezet. Op de stuwwal, met een lemiger en fijnzandigere bodem, zijn de aminozuurgehalten hoger en zien we een stijging van aminozuurconcentraties met het stikstofgehalte in het blad. Amerikaanse eiken (*Quercus rubra*) bevatten ten opzichte

van de zomereiken minder stikstof en hebben ook lage waarden voor de aminozuurconcentraties (Van den Burg *et al.*, 2014). **Figure 3** concentrations of a group of amino acids (free amino acids and aminoacids hydrolysed from protein) in oak leaves, at different leaf nitrogen contents and at different growth sites of the oaks. In mineral and plant nutrient-poor sand dunes, a large proportion of the nitrogen in common oak (*Quercus robur*) is not assimilated into amino acids. In nutrient-richer conditions, leaves contain higher levels of amino-acids, further increasing if leaves contain more nitrogen. In red

oak (*Quercus rubra*), leaf nitrogen concentrations are low compared to common oaks and contain low amino acid levels (Van den Burg *et al.*, 2014).



### Effect aminozuurtekort op de fauna

Voor rupsenpopulaties op zomereiken lijkt vooral het hogere gehalte NPN problematisch voor de ontwikkeling. Amerikaanse eiken uit dezelfde bosvakken, waar wel veel rupsen opzitten (figuur 4), hebben lagere NPN-gehalten. Rupsen op planten met een stikstofoverschot en een relatief nutriëntentekort laten een verhoogde sterfte zien en overlevers hebben een langere ontwikkelingstijd (Vogels *et al.*, 2011; Van den Burg *et al.*, 2014). De aantallen rupsen in bossen op nutriëntenarme zandgronden zijn dan ook sterk gedaald, waardoor er voor bijvoorbeeld de wielewaal te weinig voedsel te vinden is. Sommige insectensoorten zullen in staat zijn ook het NPN te gebruiken, bijvoorbeeld als ze bacteriën in hun darmstelsel hebben, die dat kunnen omzetten. Dit verklaart mogelijk waardoor heidehaantjes en eikenprachtkevers massaal (plaagvormend) kunnen voorkomen op planten, die door bijvoorbeeld vlinderrupsen juist gemeden worden (zie bijvoorbeeld Mann & Crowson, 1983; Martin, 1983). Het is nog onduidelijk of het NPN ook hogerop in de voedselketen effecten heeft.

Dieren kunnen maar een beperkt aantal aminozuren zelf maken. De rest, de 'essentiële' aminozuren, moet uit het voedsel worden opgenomen (bijvoorbeeld Chapman, 1998). Het probleem van een lagere eiwitopname door herbivoren is dat de eiwitvoorziening per trofisch niveau in de voedselketen nijpender wordt. Dit komt doordat specifieke aminozuren worden verbruikt en niet meer beschikbaar zijn voor predatoren. Tryptofaan gaat bijvoorbeeld verloren als het wordt omgezet in niacine (vitamine B3), zie Oser (1965) en zwavelhoudende aminozuren kunnen worden ingebouwd in onverteerbare haren of veren. Bij koolmezen (*Parus major*) zien we mogelijke tekorten terug in aminozuurafhankelijke processen als de accumulatie van vitamine B2 in de eieren, die deels afhankelijk is van tryptofaan

(Van den Burg *et al.*, 2014) en een vertraagde veergroei bij kuikens, deels afhankelijk van zwavelhoudende aminozuren (Van den Burg, ongepubliceerde data). Bij sperwers (*Accipiter nisus*) zijn effecten van aminozuurtekorten veel sterker zichtbaar dan bij koolmezen, waarschijnlijk doordat sperwers simpelweg weer een trapje hoger in de voedselketen zitten (Siepel *et al.*, 2009, Van den Burg *et al.*, 2014). In de legperiode, als er veel specifieke ei-eiwitten gemaakt moeten worden, zien we dat sperwers hun eigen borstspieren moeten afbreken om de onbalans in de aminozuurvoorziening op te heffen en eieren te kunnen leggen. Ook is het niet-uitkomen van eieren geassocieerd met de aminozuurinvesteringen van de sperwers (Van den Burg *et al.*, 2014). Veel sperwers die kampen met een tekort aan specifieke voedingsstoffen komen echter niet aan leggen toe: nesten worden niet afgebouwd of blijven leeg en het territorium raakt vacant (Van den Burg, 2002). In de bossen op vroegere heiden en stuifzanden zijn sperwers dan ook zeer schaars geworden. Ook andere, minder goed onderzochte soorten hebben waarschijnlijk met dezelfde gevolgen van N-depositie te kampen. Haviken (*Accipiter gentilis*), boomvalken (*Falco subbuteo*) en zelfs buizerds (*Buteo buteo*) hebben hun bolwerken in de grote bos- en heidecomplexen op de hoge zandgronden moeten prijsgeven (Van den Burg, 2009, Van den Burg, ongepubliceerde data; sovon.nl).

### Perspectief

Hoewel niet alle delen van het voedselweb in gelijke mate zijn aangetast, is de verarming van de karakteristieke fauna van heide- en bosgebieden als gevolg van N-depositie groot. Resultaten van recente studies geven duidelijk aan dat de fauna van het droog zandlandschap niet alleen reageert op aspecten als habitatstructuur, vegetatiesamenstelling en aanwezigheid van een droog en warm microklimaat, maar ook op veranderingen in nu-



**Figuur 4** In opstanden waar Amerikaanse eiken en zomereiken gemengd voorkomen, worden de Amerikaanse eiken (rechts) in een rupsenrijk jaar wel kaal gegeten, terwijl de zomereiken (links) worden gemeden en volop in blad staan. (foto: Arnold van den Burg).

**Figure 4** In mixed red and common oak stands, red oaks (right) are defoliated in caterpillar-rich years, whereas common oaks (left) are avoided and show full foliage (photo: Arnold van den Burg).

triëntstromen die hun oorsprong vinden in N-depositie. Er is geen kans op grootschalig herstel van de fauna in het droog zandlandschap zolang de N-depositie te hoog blijft en de effecten van verzuring niet worden bestreden. Het habitatype waar met effectgerichte maatregelen de meeste winst is te behalen, is het heidelandchap, maar het beheer van dit landschapstype zal ingrijpend moeten veranderen. Denk hierbij aan het hernieuwd inzetten van 'oude' maatregelen als afbranden gevolgd door drukbegrazing, om de N-afvoer te maximaliseren met behoud van het organisch profiel. Of aan de aanleg van tijdelijke extensieve akkers met als doel

voedselbronnen voor akkervogels te creëren, maar ook om daarna uitbreiding van droge heischrale graslanden mogelijk te maken (Vogels *et al.*, 2013a). Ook dient de diversiteit aan bodems van het heidelandchap, van zwak gebufferde bodems tot sterk zure haarpodzolen en alles daar tussenin, weer hersteld te worden. De aanpak van bodemverzuring is mogelijk ook toepasbaar in bossen. Dit vraagt echter om een specifiek beheer waarbij voedings- en bufferstoffen worden ingebracht (Weijters *et al.*, 2016), die door verzuring en extreme verarming van de bodem te schaars zijn geworden om de biodiversiteit van het droog zandlandschap te kunnen dragen.

## Summary

Nitrogen deposition drains fauna

**Arnold van den Burg & Joost Vogels**

nitrogen deposition, acidification, P-deficiency, amino acid deficiency, fauna

The faunal biodiversity in Dutch dry-sand regions is strongly impacted by acidification and nitrogen deposition. This is firstly due to changes in vegetation composition, e.g. grass encroachment and loss of flowering plants. On heathlands, management has been focused on removing excess nitrogen and restoring ericaceous vegetation. However, other nutrients (like P) have also been removed simultaneously. As a result, plant nutrients have become increasingly unbalanced, resulting in lowered nutritive values for herbivores (P deficits), and decreased insect populations. Nitrogen deposition also leads to soil acidification which accelerates P sequestering in the soil and nutrient leaching, further undermining balanced plant nutrition. Plants cope with ni-

trogen excesses relative to other nutrients by reducing protein synthesis. Excess N is channeled towards other N-compounds than amino acids, causing a further reduction of plant nutritional value. These effects propel up the food chain: in Sparrowhawks, amino acid shortages lead to laying hens metabolizing flight muscle protein, egg failures, and hence strong population decline. Without reduction of nitrogen deposition and restoration of acidified soils it is unlikely the fauna of the Dutch sand region will recover. However, especially for heathlands, a variety of restoration measures is available to alleviate some pressure on the faunal community.

## Literatuur

**Baines, D., I.A. Wilson & G. Beeley, 1996.** Timing of breeding in black grouse *Tetrao tetrix* and capercaillie *Tetrao urogallus* and distribution of insect food for the chicks. *Ibis* 138: 181-187.

**Bazot, S., L. Barthes, D. Blanot & C. Fresneau, 2013.** Distribution of non-structural nitrogen and carbohydrate compounds in mature oak trees in a temperate forest at four key phenological stages. *Trees* 27: 1023-1034.

**Bergsma, H., J.J. Vogels, M. Weijters, R. Bobbink, A.J.M. Jansen & L. Krul, 2016.** Tandrot in de bodem - hoeveel biodiversiteit kan de huidige minerale bodem nog ondersteunen? *Bodem* 26(1): 27-29.

**Blume, H.P., G.W. Brümmer, H. Fleige, R. Horn, E. Kandeler, I. Kögel-Knabner, R. Kretzschmar, K. Stahr & B.M. Wilke, 2016.** Scheffer/Schachtschabel Soil Science. 1st editie. Berlin Heidelberg. Springer-Verlag.

**Bobbink, R., H.L.T. Bergsma, J. den Ouden & M.J. Weijters, 2017.** Na het zuur geen zoet? Bodemverzuring in droog zandlandschap blijvend probleem. *Landschap* 34/2: 61-69.

**Burg, A.B. van den, 2002.** De achteruitgang van de Sperwer *Accipiter nisus* op de ZW-Veluwe; veroorzaakt door predatie of voedseltekort? *Limosa* 75: 159-168.

**Burg, A.B. van den, 2009.** Limitations of owl reproduction in the wild: is there a role for food quality besides quantity? *Ardea* 97 (4): 609-614.

**Burg, A. van den, A. Dees, T. Huigens, R.J. Bijlsma & R. de Waal, 2014.** Voedselkwaliteit en biodiversiteit in bossen van de hoge zandgronden. Den Haag. Directie Agro-kennis, Ministerie van Economische Zaken. Rapport 2014/OBN186-DZ.

**Chapman, R.F., 1998.** The insects, structure and function (4th ed.). Cambridge. Cambridge University Press.

**Diemont, W.H., 1996.** Survival of Dutch heathlands. IBN Scientific Contributions 1. Wageningen. DLO Institute for Forestry and Nature Research (IBN-DLO).

**Graveland, J., 1995.** The Quest for Calcium, Calcium limitation in the reproduction of forest passerines in relation to snail abundance and soil acidification. Groningen, Proefschrift Rijksuniversiteit Groningen (ISBN 90-9008 131-3).

**Mabelis, J. & J. Korczyńska, 2016.** Long-term impact of agriculture on the survival of wood ants of the *Formica rufa* group (Formicidae). *Journal of Insect Conservation* 20 (4): 621-628.

**Mann, J.S. & R.A. Crowson, 1983.** On the occurrence of mid-gut caeca, and organs of symbiont transmission in leaf-beetles (Coleoptera: Chrysomelidae). *The Coleopterist Bulletin* 37 (1): 1-15.

**Martin, M.M., 1983.** Cellulose digestion in insects. *Comparative Biochemistry and Physiology* 75A (3): 313-324.

**Millaleo, R., M. Reyes-Díaz, A.G. Ivanov, M.L. Mora & M. Alberdi, 2010.** Manganese as essential and toxic element for plants: transport, accumulation and resistance mechanisms. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition* 10: 476-494.

**Nijssen M., M.J.P.M. Riksen, L. Sparrius, L. Kuiters, A. Kooiman, R.J. Bijlsma, P. Jungerius, A. van den Burg, H. van Dobben, R. Ketner-Oostra, C. van Swaay, C. van Turnhout & R. de Waal, 2011.** Effectgerichte maatregelen voor het herstel en beheer van stuifzanden. OBN stuifzandonderzoek 2006-2010. Den Haag. Directie Kennis en Innovatie, Ministerie van Economische zaken, Landbouw en Innovatie. (Rapport 2011/OBN144-DZ)

**Oser B.L. (ed.) 1965.** Hawk's physiological chemistry 14th ed. New York. McGraw-Hill Book Company.

**Peeters T.M.J., C. van Achterberg, W.R.B. Heitmans, W.F. Klein, V. Lefebet, A.J. van Loon, A.A. Mabelis, H. Nieuwenhijzen, M. Reemet, J. de Rond, J. Smit & H.H.W. Veldhuis, 2004.** De wespen en mieren van Nederland (Hymenoptera: Aculeata). *Nederlandse Fauna* 6. Leiden/Utrecht. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis/ KNNV Uitgeverij, European Invertebrate Survey Nederland.

**Pérez-Soba, M., 1995.** Physiological modulation of the vitality of Scots pine trees by atmospheric ammonia deposition. Groningen. Proefschrift Rijksuniversiteit Groningen.

**Siepel, H., H. Siebel, T. Verstrael, A. van den Burg & J. Vogels, 2009.** Herstel van langetermijneffecten van verzuring en vermessing in het droog zandlandschap. *De Levende Natuur* 110: 124-129.

**Siepel, H., A. Cliquet, C. Vreugdenhil & R.J. Bijlsma, 2017.** Wat kunnen we doen, wat moeten we laten? Herstel van het droog zandlandschap. *Landschap* 34/2: 87-93.

**Sovon, 1987.** Atlas van de Nederlandse vogels. Arnhem. SOVON.

**Steenis, W. van & M. Reemer, 2013.** Zweefvliegen houden van oude bossen. *De Levende Natuur* 114: 177-181.

**Tooren, B. van, N. van der Ploeg & P. Dirks, 2004.** Heide-evaluatie 2004 - Een evaluatie van het heide- en stuifzandbeheer bij Natuurmonumenten. 's Graveland. Natuurmonumenten.

**Vogels, J., A. van den Burg, E. Remke & H. Siepel, 2011.** Effectgerichte maatregelen voor het herstel en beheer van faunagemeenschappen van heideterreinen. Evaluatie en ontwerp van bestaande en nieuwe herstelmaatregelen (2006-2010). Den Haag. Directie Kennis en Innovatie, Ministerie van Economische zaken, Landbouw en Innovatie. (Rapport 2011/OBN152-DZ).

**Vogels, J.J., 2013.** Voedsel van korhoenkuikens onder het vergrootglas - De relatie tussen plantkwaliteit en dichtheid van ongewervelde fauna op de Sallandse Heuvelrug. Nijmegen. Stichting Bargerveen.

**Vogels, J.J., H.A.H. Jansman, R. Bobbink, M. Weijters, E. Verbaarschot, P.G.A. Ten Den, R. Versluijs & S. Waasdorp, 2013a.** Herstellen van akkers als onderdeel van een intact heidelandschap - de koppeling tussen arme heidegebieden en rijkere gronden. Den Haag. Directie Agro-kennis, Ministerie van Economische Zaken. (Rapport 2013/OBN179-DZ)

**Vogels, J.J., N.R. Webb & H.H. Siepel, 2013b.** Economy and ecology of heathlands. Hoofdstuk 14 Impact of changed plant stoichiometric quality on heathland fauna composition. In: W.H. Diemont, W.J.M. Heijman, H.H. Siepel, & N.R. Webb (eds.). Economy and ecology of heathlands. Zeist. KNNV uitgeverij.

**Vogels, J.J., R. Bobbink, M. Weijters & H. Bergsma, 2016a.** Het droge heidelandschap in de 21e eeuw: aandacht voor mineralogie en historisch landgebruik. *De Levende Natuur* 117: 245-250.

**Vogels, J.J., M. Weijters, R.J. Bijlsma, R.W. de Waal, R. Bobbink & H. Siepel, 2016b.** Fosfaattoevoeging Heide. Driebergen. VBNE. (Rapport 2016/OBN207-DZ)

**Vogels, J.J., W.C.E.P. Verberk, L.P.M. Lamers & H. Siepel, (in druk).** Can changes in soil biochemistry and plant stoichiometry explain loss of animal diversity of heathlands? Biological conservation.

**Weijters, M., R. Bobbink, E. Verbaarschot, J.J. Vogels, H. Bergsma & H. Siepel, 2016.** Herstel van heide door middel van steenmeelgift - Tussenrapport 2016. Driebergen. Provincie Noord-Brabant, VBNE (OBN-2014-58-DZ) en het Nationaal Park de Hoge Veluwe.