

# De ecologie en populatiestructuur van Stijve naaldvaren in het Savelsbos en het Kuinderbos

Piet Bremer, Roelingsbeek 1, 8033 BM Zwolle

Nigel Harle, Rijksweg 52, 6247 AJ Gronsveld

**In de eerste helft van de twintigste eeuw was de Stijve naaldvaren (*Polystichum aculeatum*) binnen Nederland alleen van Zuid-Limburg bekend. Sindsdien heeft de soort zich echter op diverse plaatsen boven de grote rivieren gevestigd, in de laatste decennia als opvallend talrijke verschijning in de Noordoostpolder, vooral in het nog relatief jonge Kuinderbos. Wat zijn de overeenkomsten en verschillen tussen het traditionele habitat van deze soort en deze nieuwe populatie op de voormalige zeebodembodem, en wat zijn de verwachtingen voor deze populaties?**

## INLEIDING

In de negentiende en vroeg twintigste eeuw gold Zuid-Limburg binnen Nederland als uitgesproken 'hotspot' voor diverse zeldzame varensoorten. Sindsdien valt er bij een aantal hiervan echter een duidelijke noordwaartse uitbreiding te constateren. Zo hebben onder andere Schubvaren (*Asplenium ceterach*) en vooral Tongvaren (*Asplenium scolopendrium*) zich op veel nieuwe plaatsen buiten de provincie Limburg weten te vestigen (BREMER, 2007). In dit opzicht hebben zich in het Kuinderbos in de Noordoostpolder de meest spectaculaire ontwikkelingen voorgedaan. Hier zijn tot nu toe 30 verschillende varensoorten en -hybriden aangetroffen, met in totaal meer dan 13.000 exemplaren. Kolonisatie, ecologie en ontwikkelingen in de populatieopbouw zijn hier uitgebreid bestudeerd (BREMER, 1980; BREMER, 2007; BREMER, 2011; DE GROOT, 2012). Toch bleek de ene varensoort succesvoller dan de andere. Tot de meest succesvolle en landelijke gezien zeldzame soorten behoren Tongvaren, Gebogen driehoeksvaren (*Gymnocarpium dryopteris*) en Stijve naaldvaren [figuur 1].

Tot omstreeks het midden van de vorige eeuw kwam de Stijve naaldvaren vrijwel uitsluitend in Zuid-Limburg voor, met voor zover bekend slechts één vondst elders in Nederland: in de negentiende eeuw op de Wageningse berg (MENNEMA *et al.*, 1985). In zijn traditionele Nederlandse verspreidingsgebied is de Stijve naaldvaren sindsdien echter aanzienlijk zeldzamer geworden, zo blijkt uit de Atlas van de Nederlandse Flora (MENNEMA *et al.*, 1985) en vergelijking van opgaven in de manuscriptaantekeningen van de Limburgse florist A. de Wever uit de eerste decennia van de vorige eeuw met de Atlas van de Zuid-Limburgse Flora 1980-1996 (BLINK, 1997). Raadpleging van de Nationale Databank Flora en Fauna (NDFF) en online-gegevens van de Provincie Limburg (PROVINCIE LIMBURG, 2012) in combinatie met eigen veldonderzoek en gesprekken met floristen wijst erop dat er waarschijnlijk nog hooguit 2.000 exemplaren in Zuid-Limburg resteren. Het Savelsboscomplex (gemeente Eijsden-Margraten) lijkt thans de grootste populatie te herbergen [figuur 2] met daarbuiten nog 10 tot 15 grotere concentraties met 20-250 exemplaren, vooral rondom Valkenburg en Wijlre, en nog 30-50 kleinere populaties elders. De soort groeit hier op kalkhoudende löss- en leemgronden in beboste landschapselementen, met een uitgesproken voorkeur voor droogdalen (grubben), boshellingen (onder andere oude graften) en, in mindere mate, holle wegen. Een enkele keer treedt ze ook als muurplant op.

In dit artikel wordt een aantal eigenschappen van de populaties van het Kuinderbos en Savelsbos vergeleken, met als belangrijkste vragen: waarom groeien in Nederland de grootste populaties van deze soort juist hier, en hoe ziet de toekomst eruit?



FIGUUR 1

Stijve naaldvaren (*Polystichum aculeatum*) aan een greppel in het nog jonge Kuinderbos, met onder andere Tongvaren (*Asplenium scolopendrium*) en Mannetjesvaren (*Dryopteris filix-mas*) (foto: Piet Bremer).



FIGUUR 2

*Stijve naaldvaren (Polystichum aculeatum) in een 'oudbos'-biotoop in het Zuid-Limburgse Savelsbos, met Bosbingelkruid (Mercurialis perennis), Gele dovenetel (Lamium galeobdolon galeobdolon), Slanke sleutelbloem (Primula elatior), Klimop (Hedera helix) en Robertskruid (Geranium robertianum) (foto: Nigel Harle).*

## STUDIEGEBIEDEN

### Savelsbos

Het huidige Savelsboscomplex, met een totale oppervlakte van 240 ha, omvat een aaneenschakeling van percelen met zeer uiteenlopende geschiedenis (Van Westreenen, 2010). Vanaf de Mid-

deleeuwen is er op kleine schaal kalksteen, grind en zand gewonnen, terwijl de eerste menselijke ingrepen nog veel verder teruggaan, tot de ondergrondse vuursteenwinning in het Midden-Neolithicum. Ook zijn er bosdelen die in voorbije tijden voor landbouw zijn gebruikt, getuige de vele terrasvormende graft(rest)en, inmiddels deels opgenomen in het natuurlijke talud van dit hellingbos. Op de armste, hoger gelegen gronden werd bovendien vee geweid. Toch waren er steeds percelen die in deze of gene vorm gericht als 'bos' werden beheerd en vanuit deze deels wisselende kernen konden soorten die als 'oudbosindicator' te boek staan zich steeds handhaven en na verloop van tijd voor herkolonisatie van nieuw aangelegde bosdelen zorgen. Vooral in het centrale deel van het huidige boscomplex lijkt het dan terecht te spreken van wat in de Engelse typologie onder de term 'ancient woodland' wordt vervat.

Het bosterrein is sterk geaccidenteerd, enerzijds door de ligging aan de westrand van het plateau van Margraten, anderzijds doordat het terrein door talrijke grubben wordt doorsneden. Daarnaast zijn er bosdelen waar

langdurige erosie van het dagzomende kalksteen heeft geleid tot het ontstaan van dolines: komvormige bodemverzakkingen die hier tot zes meter diep kunnen worden.

Het bodemprofiel is zeer complex met talloze kleinschalige grilligheden en verschuivingen, maar volgt in grote lijnen het 'standaardprofiel' van veel Zuid-Limburgse hellingbossen: ontkalkte

löss op de hoogstgelegen delen, wat lager op de helling gevolgd door een laag kalkhoudende löss, dan door een pakket (Maas-)grind, zand en leem, vervolgens door (eventueel dagzomende) kalksteen en tenslotte door een pakket omlaag geschoven hellingssedimenten (colluvium). In de grubben worden de hoger gelegen lagen diep doorsneden.

Vanaf de 18<sup>e</sup> en 19<sup>e</sup> eeuw zijn grote delen van het boscomplex als middenbos beheerd (hakhout met overstaanders), maar sinds de Tweede Wereldoorlog is dit beheer gestaakt en is het bos voor-



FIGUUR 3

*Stijve naaldvaren (Polystichum aculeatum) in een doline in het Savelsbos met Tongvaren (Asplenium scolopendrium) en Klimop (Hedera helix) (foto: Nigel Harle).*

TABEL 1

Habitats van Stijve naalddvaren (*Polystichum aculeatum*) in Savelsbos en Kuinderbos. n = aantal planten, % = percentage planten.

al ‘aan zichzelf overgelaten’, waardoor het op de meeste plaatsen dichter en dus donkerder is geworden. Hierdoor zijn veel voorheen kenmerkende plantensoorten sterk in aantal achteruitgegaan of verdwenen, zo blijkt opnieuw uit MENNEMA *et al.* (1985) en vergelijking tussen de manuscriptaantekeningen van De Wever, VAN DEN BROEK & DIEMONT (1966) en BLINK (1997). In een poging de vroegere vegetatie te herstellen is de bosrand de laatste jaren op diverse plekken teruggezet, met behoud van enkele overstaanders.

Zoals alle Zuid-Limburgse hellingbossen op kalkgronden wordt het Savelsbos veelal tot het Eiken-Haagbeukenbos (STELLARIO-CARPINETUM) gerekend (STORTELDER *et al.*, 1999). Soms wordt het echter ook als apart bostype beschreven: het PRIMULO-CARPINETUM, vanwege het voorkomen van soorten als Daslook (*Allium ursinum*), Bosbingelkruid (*Mercurialis perennis*) en Gele anemoon (*Anemone ranunculoides*) (CORNELIS *et al.*, 2010). Niet alleen de kruidlaag, maar ook de boom- en struiklaag omvatten een breed scala aan soorten.

**Kuinderbos**

Het Kuinderbos, met een oppervlakte van 1050 ha, is daarentegen een relatief jong bos, één van een reeks bossen die in de periode 1949-1954 in de Noordoostpolder is aangelegd. Hier, op de zandige podsolbodems, veengronden en kalkhoudende fijne zanden van de voormalige Zuiderzeebodem zijn vooral Zomereik (*Quercus robur*), Es (*Fraxinus excelsior*), Sitkaspar (*Picea sitchensis*), Fijnspar (*Picea abies*) en Europese lariks (*Larix decidua*) aangeplant.

Juist op het kalkhoudende zand ontwikkelde zich een gemengd bos. Hier is sprake van een heel gevarieerde bodem waar onder de laag van 10 tot 100 cm fijn zand een pakket veen voorkomt dat tussen de 0,5 en 2,5 m dik is. Door inklinking van het veen zijn de dikste zandafzettingen soms een meter hoger komen te liggen dan het omringende veen. Het gebied is sterk doorsneden met greppels (240 km) die voor de ontwatering van het veen zorgen en die, waar ze door dikkere zandafzettingen lopen, relatief diep liggen. Het bos kent een bijzondere mos-, paddenstoel- en varenflora. De overige bosflora (bloemplanten) is nog steeds in volle ontwikkeling; vermoedelijk zal hier een Elzen-Vogelkers-bos (ALNO-PADION) ontstaan. Bijzondere bosbewonende zaadplanten die voorkomen zijn Bosknautia (*Knautia dipsacifolia*), Boskortsteel (*Brachypodium sylvaticum*) en Grote keverorchis (*Neottia ovata*). Sinds de jaren tachtig is het karakter als gevolg van de houtoogst sterk veranderd van een gesloten, relatief donker bos naar een sterk verruigd bos met een groot aandeel van Grote brandnetel (*Urtica dioica*) en bramen (*Rubus spec.*). Naast bos kent het gebied open water, polderheide en vennen die hersteld zijn nadat ze circa 2.500 jaar geleden werden overgroeid (BREMER, 2011).

	Savelsbos (2009-10)		Kuinderbos (2012)	
	n	%	n	%
Grub	403	64,9	-	
Beboste graft	163	26,2	-	
Bosgreppel	-		770	95,1
Relatief vlakke bosbodem	18	2,9	40	4,9
Doline	35	5,6	-	
Boskuil	2	0,3	-	
<b>Totaal</b>	<b>621</b>	<b>100</b>	<b>810</b>	<b>100</b>

**METHODE**

In het Savelsbos is in de jaren 2009-2012 een gedetailleerd onderzoek uitgevoerd naar de lokale aanwezigheid en verspreiding van meer dan honderd plantensoorten, waaronder (mogelijke) ‘oudbos-indicatoren’: planten waarvan wordt gesteld dat ze (vrijwel) uitsluitend in ‘ancient woodland’ voorkomen, in een poging meer te weten te komen over de ouderdom van de diverse bosdelen (HARLE, 2010; 2014). Als onderdeel van dit onderzoek zijn ten behoeve van het huidige artikel in 2009 en 2010 ook alle Stijve naalddvaren opgespoord en opgemeten, is de aanwezigheid van sori bepaald en zijn de maximale bladlengte en het aantal bladeren per plant gemeten c.q. geteld.

In het Kuinderbos vindt sinds 1979 onderzoek plaats aan de populatie Stijve naalddvaren. In het kader hiervan zijn vindplaatsen en individuele planten gekarteerd en opgemeten (maximale bladlengte per plant, aantal bladeren per plant, aanwezigheid van sori). Van deze (sub)populaties is een demografisch profiel gemaakt (zie BREMER *et al.*, 2012). Binnen de greppels is in 1979 genoteerd hoe hoog planten op de greppelkanten stonden (relatieve hoogte (RH) = afstand van plant tot bodem greppel/grub gedeeld door diepte greppel/grub \* 100%) en in 2011-2012 is de expositie van de greppelkant waarop ze staan vastgelegd.

In het Savelsbos – waar de grubben (10-20 m diep), dolines (2-6 m diep; figuur 3) en graften (2-4 m hoog) van een andere grootteorde zijn dan de greppels in het Kuinderbos (0,5-1,1 m diep) – is de RH eveneens bepaald

In het Kuinderbos is ook het aantal fertiele bladen per plant geteld, terwijl in het Savelsbos slechts onderscheid is gemaakt tussen adulte en subadulte/juvenile planten. Hoewel er ook in het Savelsbos op de aanwezigheid van kleinere juvenile planten (<10 cm hoog) en kiemplanten is gelet, kon hiernaar niet zo intensief en systematisch worden gespeurd als in het Kuinderbos. Dit had te maken met de grotere omvang en moeilijke begaanbaarheid (en kwetsbaarheid) van veel van de naalddvarenlocaties.

In beide bossen is de begeleidende vegetatie opgenomen, opnieuw met methodische verschillen. In het Kuinderbos zijn in de (varenrijke) bosdelen in de directe omgeving van de naalddvaren opnamen gemaakt van de boom-, struik-, kruid- en moslaag. In het Savelsbos

TABEL 2

Expositie van groeiplaatsen van Stijve naalddvaren (*Polystichum aculeatum*) in Savelsbos en Kuinderbos.

	NW	N	NO	O	ZO	Z	ZW	W	vlak	totaal
<i>Savelsbos</i>										
2009-2010	169	21	90	79	47	2	81	81	51	621
<i>Kuinderbos</i>										
1979			29				17		1	47
2002			121				105		6	232
2011-2012			225				267		31	523

RH	Savelsbos (2009-2010)		Kuinderbos (2002)	
	n	%	n	%
1-25	149	24,0	36	15,5
26-50	151	24,3	63	27,2
51-75	149	24,0	92	39,7
76-100	122	19,6	41	15,1
Vlak (taludvoet)	33	5,3	0	0
Vlak (elders)	18	2,9	6	2,6
<b>Totaal</b>	<b>621</b>		<b>232</b>	<b>100</b>

omvat de opname alleen de kruidlaag, met uitzondering van grassen (die op de naaldvaren locaties echter nauwelijks aanwezig zijn). Bij het Savelsbos geldt dat alle gerapporteerde resultaten betrekking hebben op de gehele metapopulatie in de jaren 2009-2010. In het geval van het Kuinderbos verschilt dit per gemeten parameter; in de betreffende tabellen wordt steeds vermeld op welk aandeel van de metapopulatie de betreffende 'steekproef' gebaseerd is en in welk jaar de gegevens zijn verzameld. Een aantal analyses is statistisch onderbouwd met de  $X^2$  (chi-kwadraat)-toets.

## DE VERGELIJKING TUSSEN BEIDE BOSSEN

### Habitat en expositie

In het Savelsbos groeit de Stijve naaldvaren vooral in grubbten (65% van het totaal aantal exemplaren), maar daarnaast ook voor een aanzienlijk deel (26%) aan oude graften binnen het hellingboscomplex en ook hier en daar in dolines (6%) en andere kuilen [tabel 1].

		Savelsbos		Kuinderbos	
		n	%	n	%
<b>Varens</b>					
Mannetjesvaren	<i>Dryopteris filix-mas</i>	25	89%	6	100%
Smalle stekelvaren	<i>Dryopteris carthusiana</i>	7	25%	4	67%
Wijfjesvaren	<i>Athyrium filix-femina</i>	6	21%	3	50%
Tongvaren	<i>Asplenium scolopendrium</i>	4	14%	5	83%
Brede stekelvaren	<i>Dryopteris dilatata</i>	2	7%	6	100%
Stijve x Zachte naaldvaren	<i>Polystichum x bicknellii</i>			1	17%
Geschubde mannetjesvaren	<i>Dryopteris affinis</i>	#		1	17%
Lansvaren	<i>Polystichum lonchitis</i>			1	17%
<b>Overige bosplanten</b>					
Klimop	<i>Hedera helix</i>	23	82%	**	
Groot heksenkruid	<i>Circaea lutetiana</i>	21	75%	*	
Speenkruid	<i>Ranunculus ficaria</i>	20	71%	*	
Geel nagelkruid	<i>Geum urbanum</i>	17	61%	*	
Muskuskruid	<i>Adoxa moschatellina</i>	14	50%		
Roberts kruid	<i>Geranium robertianum</i>	13	46%	*	
Bosanemoon	<i>Anemone nemorosa</i>	12	43%		
Eenbes	<i>Paris quadrifolia</i>	12	43%		
Witte klaverzuring	<i>Oxalis acetosella</i>	12	43%		
Braam	<i>Rubus spec.</i>	11	39%	4	67%
Slanke sleutelbloem	<i>Primula elatior</i>	11	39%		
Boszegge	<i>Carex sylvatica</i>	10	36%	**	
Donkersporig bosviooltje	<i>Viola reichenbachiana</i>	10	36%		
Gele dovenetel	<i>Lamium galeobdolon galeobdolon</i>	10	36%		
Kruisbes	<i>Ribes uva-crispa</i>	10	36%	1	17%
Grote veldbies	<i>Luzula sylvatica</i>	8	29%		
Grote muur	<i>Stellaria holosteam</i>	6	21%		
Grote brandnetel	<i>Urtica dioica</i>	6	21%	6	100%
Bleeksporig bosviooltje	<i>Viola riviniana</i>	5	18%		
Daslook	<i>Allium ursinum</i>	5	18%		
Aalbes	<i>Ribes rubrum</i>	1	4%	1	17%

#= Aan de eventuele aanwezigheid van deze soort is geen gerichte aandacht besteed.

TABEL 3

Relatieve hoogte (RH) van standplaatsen van Stijve naaldvaren (*Polystichum aculeatum*) in Savelsbos en Kuinderbos. RH = afstand van plant tot bodem greppel/grub gedeeld door diepte greppel/grub \* 100%.

Er bestaat binnen en tussen deze habitats veel variatie in expositie. Planten komen bij alle exposities voor, maar de som van alle noordelijk gerichte hellingen (280) is significant groter dan die van op het zuiden gerichte hellingen (130) ( $X^2 = 54,8$   $p < 0,001$ ; tabel 2]. Opvallend is dat 22 van de 28 naaldvarenclusters zich tussen de Dorweg en de Eckelraderweg bevinden, met name aan de NO-zijde van de Trichterberg. De NO-ZW-lopende Dorweg is het breedste en diepste droogdal van het boscomplex; het naaldvarenrijke bosdeel helt als geheel naar het NW, hetgeen ook de richting is waarin de 'zijgrubben' aflopen en de beboste graften hellen. De bosstroken aan weerszijden van de Dorweg zijn bovendien relatief breed. Door deze factoren samen heeft de beboste ZO-zijde als geheel een relatief vochtig microklimaat.

In het Kuinderbos wordt de Stijve naaldvaren gevonden in greppels die het kalkhoudende fijne zand aansnijden [tabel 1]. Het gaat steeds om de dikkere zandafzettingen, waar greppels minimaal 50 cm en soms tot meer dan 1 m diep zijn en in het bos vrijwel allemaal van NW naar ZO lopen. De varens blijken in de hele populatie een lichte voorkeur te hebben voor de ZW-expositie ( $X^2 = 3,9$ ,  $0,025 < p < 0,05$ ; tabel 2). Binnen subpopulaties kan zelfs een heel sterke voorkeur bestaan.

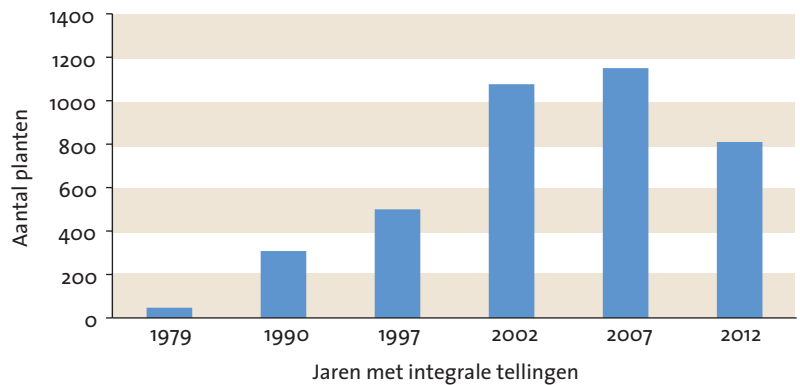
Uit de veldgegevens blijkt in beide bossen een uitgesproken voorkeur voor 'taludachtige' standplaatsen te bestaan. In het Kuinderbos zijn alle subpopulaties op greppelkanten begonnen, waarna adulte planten zijn gaan overheersen. Vanaf dat moment zijn ook planten op de vlakke delen direct naast de greppels verschenen. In het Savelsbos zijn de betreffende taluds vele malen groter en is er van een dergelijk 'vol raken' geen sprake; aan de bovenkant vindt er nauwelijks of geen uitbreiding plaats. Het aantal planten dat op relatief vlakke plekken buiten de greppels, grubbten en dergelijke groeit, verschilt amper tussen de twee bossen (respectievelijk 4,9 en 2,9%). In het Savelsbos gaat het hierbij doorgaans om 'tussenplateaus' op lange hellingen.

TABEL 4

Begeleidende soorten van Stijve naaldvaren (*Polystichum aculeatum*) in het Savelsbos ( $n = 28$  clusters) en het Kuinderbos ( $n = 6$  clusters); alleen soorten op >15% van de locaties in minstens één van de bossen. Kuinderbos: \* soort aanwezig binnen 100 m van naaldvarencluster; \*\* soort elders in Kuinderbos aanwezig. Soorten waarbij niets vermeld staat komen in het betreffende bos niet voor.

FIGUUR 4

Aantalsontwikkeling van de Stijve naaldvaren (*Polystichum aculeatum*) in het Kuinderbos sinds 1979.



### Relatieve hoogte

Aan de taluds van grubbens, graften en dolines in het Savelsbos komt de soort op verspreide hoogten voor, met nauwelijks enige voorkeur [tabel 3]. In het Kuinderbos gaat het bij de relatieve hoogte om de positie binnen greppels. In 1979 was de gemiddelde RH hier  $48 \pm 24$  ( $n = 47$ ) en in 2002  $55 \pm 24$  ( $n = 232$ ). Planten zijn dus gemiddeld iets hoger in de greppel gaan groeien, maar het verschil is niet significant (BREMER, 2007). De lichte voorkeur voor delen bovenin de greppel kan te maken hebben met het feit dat onderin 's winters water kan staan en de bodem weinig is. Ook in het Savelsbos is deze voorkeur voor 'droge voeten' zichtbaar: in die grubbens waar regelmatig sprake is van aanzienlijke waterafvoer groeien op en dichtbij de grubbodem nauwelijks of geen naaldvarens. Door de grotere diepte vergeleken bij de greppels in het Kuinderbos vindt dit in de cijfermatige verdeling (RH 1-25) echter geen weerslag. Tussen de twee bossen lijkt er dus weinig verschil in de verdeling; in beide gevallen groeit de soort iets minder vaak aan het hoogste deel van het talud.

### Waterhuishouding

Wat waterhuishouding betreft, bestaat er wél een cruciaal verschil tussen beide bossen. In het Savelsbos is sprake van een hellingbos waar de lemige grond water vasthoudt. Het grondwaterpeil is op de meeste plekken diep. Planten die op de vlakke grubbodems groeien kunnen bij veel neerslag soms plas-dras staan, maar hooguit voor enkele dagen, terwijl het waterpeil nooit meer dan enkele procenten van de totale grubhoogte bedraagt. In de diepe grubbens is wel altijd sprake van een vochtig microklimaat. Bij langdurige droogte zorgt hangwater in combinatie met dit microklimaat ervoor dat de naaldvarens niet verdrogen. Dit lijkt een belangrijke rol te spelen in het eerdergenoemde naaldvarenrijke bosdeel aan de ZO-zijde van de Dorweg.

In het Kuinderbos is de Stijve naaldvaren gebonden aan greppels in het veenafbraakgebied. In de winter en het vroege voorjaar kunnen deze watervoerend zijn, maar meestal niet boven een relatieve hoogte van 25%. Planten die laag in de greppels groeien kunnen hierdoor een tijd met de voeten in het water staan, maar in het voorjaar zakt het water uit. Hier wordt de vochtvoorziening gegarandeerd doordat het veenpakket onder het zand als kussen functioneert dat zorgt voor capillaire voeding van het zandpakket. Het fijne zand heeft een hoge haarvatenwerking ( $> 50$  cm), zodat ook in dikkere zandafzettingen water in droge perioden doordringt tot in de wortelzone. Bij langdurige droogte kan het fijne zand oppervlakkig wel uitdrogen, wat leidt tot sterfte bij prothallia en kiemplanten. Dit is bij Tongvarens diverse keren waargenomen en zal waarschijnlijk ook gelden voor de Stijve naaldvaren.

### Vegetatie

In het Kuinderbos komt Stijve naaldvaren sterk geclusterd voor, dat wil zeggen in goed herkenbare groepen (in 2002: 99,7% van alle planten). In totaal gaat het om 14 clusters, die voorkomen onder Es, Sitkaspar, Beuk (*Fagus sylvatica*) of in gemengd bos van Sitkaspar, Es en Zomereik. Op al deze plaatsen is sprake van sterke verjonging van

Es of soms van Gewone esdoorn (*Acer pseudoplatanus*). In de kruidlaag komen diverse varensoorten voor [tabel 4], naast Grote brandnetel, braam (*Rubus* sectie *Rubus*, sectie *Corylifolia*) en Ruw beemdgras (*Poa trivialis*). De belangrijkste begeleider is Mannetjesvaren (*Dryopteris filix-mas*). Zachte naaldvaren (*Polystichum setiferum*) komt nooit in de clusters voor; wel twee keer op enige afstand in dezelfde greppel. Andere bosplanten ontbreken op de locaties, maar komen wel elders in het bos voor, soms op minder dan 100 meter van een cluster (onder meer Robertskruid (*Geranium robertianum*) en Boskortsteel). In de moslaag groeit relatief veel Geplooid laddermos (*Eurhynchium striatum*), Gerimpeld sterremos (*Plagiomnium undulatum*) en Fijn laddermos (*Eurhynchium praelongum*), en op de greppelkanten bevinden zich vaak plekken met Kleivedermos (*Fissidens taxifolius*) en Gekroesde pellië (*Pellia endiviifolia*).

In het Savelsbos komt de Stijve naaldvaren ook vooral geclusterd voor, hoewel deze clusters zich soms over een wat groter gebied uitstrekken en er ook enkele 'geïsoleerde' exemplaren groeien. De soort groeit hier in het Eiken-Haagbeukenbos (STELLARIO-CARPINETUM) of, als de lijn van CORNELIS *et al.* (2011) wordt gevolgd, in het PRIMULO-CARPINETUM. Deze vegetaties zijn door VAN DER WERF (1991) beschreven als behorend tot het Esdoorn-Essenbos (ACERI-FRAXINETUM), een bostype van ravijnen en steile noordhellingen met hoge luchtvochtigheid in middelgebergten. STORTELDER *et al.* (1999) volgen deze lijn echter niet en onderscheiden wel het Stijve naaldvarenrijke Eiken-Haagbeukenbos (STELLARIO-CARPINETUM POLYSTICHETOSUM).

Op meer dan 70% van de locaties in het Savelsbos wordt Stijve naaldvaren begeleid door Mannetjesvaren, Klimop (*Hedera helix*), Groot heksenkruid (*Circaea lutetiana*) en/of Speenkruid (*Ranunculus ficaria*), terwijl Geel nagelkruid (*Geum urbanum*), Muskuskruid (*Adoxa moschatellina*), Robertskruid, Bosanemoon (*Anemone nemorosa*), Eenbes (*Paris quadrifolia*) en Witte klaverzuring (*Oxalis acetosella*) elk op ongeveer de helft (43-61%) van de betreffende plaatsen groeien. Daarnaast komen diverse andere bossoorten in wisselende mate voor. Op de meeste plaatsen is de begroeiing echter relatief spaarzaam, zeker nadat de voorjaarsbloeiërs ondergronds zijn verdwenen. Hoewel braam op veel van de locaties aanwezig is (39%), is de bedekking daarmee vrijwel altijd laag en hetzelfde geldt voor Klimop. Op deze meestal hellende terreindelen is de aanwezige strooisellaag doorgaans zeer dun. Opvallend is voorts dat het eerdergenoemde bosdeel aan de ZO-zijde van de Dorweg, met de meeste naaldvarenclusters, zich ten opzichte van het boscomplex als geheel kenmerkt door vrijwel volledige afwezigheid van twee elders doorgaans algemene, soms massaal optredende soorten: Daslook (*Allium ursinum*) en Bosbingelkruid (*Mercurialis perennis*) (HARLE, 2010; 2014).

Het merendeel van de laatstgenoemde soorten komt in het Kuin-

	Savelsbos	Kuinderbos
Aantal gemeten planten	476	110
Gemiddelde aantal bladeren per plant	6,3	6,7
Min - max	2 - 19	2 - 19
Gemiddeld aantal fertiele bladeren per plant	#	4,7
Min - max	#	1 - 16
Gemiddeld langste blad per plant (cm)	68,6	63,3

#=In het Savelsbos is deze parameter niet gemeten.

derbos niet voor en is daar ook niet te verwachten. De resultaten met betrekking tot de begeleidende hogere plantensoorten in de respectievelijke bossen worden in tabel 4 samengevat.

### Licht

Uitgebreide recente lichtmetingen ontbreken in beide bossen, maar juist de omringende vegetatie vertelt veel over het lichtklimaat. Veel in bossen levende varens op rijkere grond groeien op plekken met een lichttoetreding tussen de 1 en 5% (BREMER, 2007). De grens van 5% is daarbij cruciaal. Erboven gaan in bossen op sterk humeuze of lutumrijke grond brandnetels of bramen overheersen. Tussen 1 en 2% gaat bijvoorbeeld Klimop domineren en onder de 1% wordt het voor groene planten te donker en blijven mossen over.

In het Kuinderbos komt op alle locaties Grote brandnetel voor, maar vaak met beperkte bedekking. Dit wijst er op dat veel plekken voldoende licht krijgen en dat door bepaalde gebeurtenissen (boomkap, windval) de geringe bedekking met brandnetel kan overgaan naar dominantie, en het verschijnen van bramen. In het Savelsbos

TABEL 5

Gemiddelden voor het aantal bladeren en bladlengte voor adulte planten (met sporangiën) in Savelsbos en Kuinderbos.

treedt brandnetel beduidend minder als begeleider op (21% vs. 100%), en ook bramen komen minder vaak in de begeleidende vegetatie voor (39% vs. 60%). Waar deze soorten optreden is dat ook doorgaans spaarzaam. Klimop daarentegen is bij de meeste naaldivarenpopulaties wel een begeleider, al is dat vaak eveneens in bescheiden mate [figuur 5]. Het lijkt er dus op dat de naaldivaren in het Savelsbos op schaduwrijkere standplaatsen groeien dan in het Kuinderbos.

### Populatiestructuur en ontwikkelingen

In het Savelsbos varieert het aantal naaldivaren per groeiplaats van 1 tot 134. Clusters (vanaf twee planten per plek) omvatten hier gemiddeld 24 planten (variatie: 3 - 134). De grootste subpopulatie groeit aan een beboste graft aan de ZO-zijde van de Dorweg.

In het Kuinderbos varieert de populatiegrootte per cluster van 3 tot 166 planten, met een gemiddelde grootte van 58. Een van de grootste populaties groeit in een diep begreppeld bosdeel in de schaduw van Beuk. Het is ook op deze plek dat *Polystichum x bicknellii*, de kruising tussen Zachte en Stijve naaldivaren, voor het eerst in ons land is waargenomen (BREMER & DE GROOT, 2010).

Zoals uit tabel 5 blijkt, hebben de planten in het Kuinderbos gemiddeld iets meer bladeren dan die in het Savelsbos: 6,7 tegenover 6,3. In beide bossen varieert dit aantal van 2 tot 19. In het Savelsbos is het langste blad per plant 68,6 cm tegenover 63,3 cm in het Kuinderbos. In het laatste bos is het gemiddeld aantal fertiele bladeren per plant 4,7, variërend van 2 tot 16. In het Savelsbos is aan deze parameter geen aandacht besteed.

In het Savelsbos zijn geen kiemplanten van Stijve naaldivaren gevonden. Zoals eerder vermeld kon hier niet overal even intensief worden gezocht. In de herfst en winter van 2012 is op diverse goed toegankelijke groeiplaatsen, met in totaal bijna 40% van de totale metapopulatie, opnieuw aandachtig gezocht, echter weer zonder resultaat. Ook kleine juveniele planten zijn hier zeldzaam; de meeste planten in de categorie 'juveniel/subadult' hebben veren van 20 cm of langer. Bij de grotere planten zonder sporangiën kan het soms gaan om adulte planten die tijdelijk steriel zijn (na vorst, droogte, enzovoort) of zelfs geheel seniel, dus niet meer in staat om sporen te vormen. Uit de veldgegevens blijkt aldus dat het Savelsbos een verouderde populatie kent die vooral uit volwassen planten bestaat, waarvan een deel steriel of seniel is [tabel 6].

In het Kuinderbos bestaat 21,3% van de subpopulaties uit kiemplanten dan wel juveniele planten. Per subpo-



FIGUUR 5

Stijve naaldivaren (*Polystichum aculeatum*) in een doline in het Savelsbos, met Mannetje-varen (*Dryopteris filix-mas*), Kruisbes (*Ribes uva-crispa*) en, bescheiden, Braam (*Rubus spec.*), Klimop (*Hedera helix*) en Aalbes (*Ribes rubra*) (foto: Nigel Harle).

TABEL 6

Populatiestructuur van de Stijve naalddvaren (*Polystichum aculeatum*) in Savelsbos (2009-2011) en Kuinderbos (2011-2012)

	Savelsbos		Kuinderbos	
	n	%	n	%
Kiemplant	0	0	51	6,7
Juveniel			111	14,6
Subadult <sup>1</sup>	138	22,2	172	22,6
Adult	483	77,8	426	56,1
Totaal	621	100	760	100

<sup>1</sup> 'Subadult' omvat ook seniele planten, die niet altijd goed (te) onderscheiden zijn.

pulatie bestaat hier wel de nodige variatie. In sommige subpopulaties domineren adulte planten de gehele groeiplaats en ontbreekt verjonging. In andere is de populatie in ontwikkeling en komen alle levensstadia naast elkaar voor. Figuur 4 geeft de aantalsontwikkeling in het Kuinderbos. Hier vindt sinds 1977 onderzoek plaats waarbij op een aantal momenten integrale tellingen in het hele bos zijn uitgevoerd. De populatie vertoont een geleidelijke groei tot 1150 exemplaren omstreeks 2008, waarna een daling inzet.

### Kolonisatie

Tijdens de eerste uitgebreide studie in 1977-1979 werd in het Kuinderbos 120 km aan greppels onderzocht op de aanwezigheid van bijzondere varensoorten. Er werden 47 exemplaren van de Stijve naalddvaren gevonden. Alle planten werden opgemeten en het aantal bladeren per plant geteld. Op grond van de aantalstoename nadien werd berekend dat de soort omstreeks 1963 in het gebied is verschenen. De kolonisatie begon met individuele planten op verspreide plekken in het bos. Nadat deze planten volwassen werden,

ontstond een grote sporevoorraad rondom die ouderplanten. De GROOT (2012) laat zien dat nieuwe sporen van buiten het gebied in zo'n sporezwerm bij de Tongvaren de vestiging van nieuwe planten kan initiëren, waarna in korte tijd rondom een ouderplant vele tientallen nieuwe planten kunnen verschijnen. Bij de polyploïde Stijve naalddvaren kunnen prothallia zichzelf bestuiven, hetgeen aanvoer van sporen van elders overbodig maakt. Toch is de clusterforming bij de Stijve naalddvaren niet sneller gegaan dan bij de diploïde Tongvaren, waar zelfbestuiving minder makkelijk gaat. Sommige clusters zijn een bepaalde lengte van de greppelkanten van een zandkop geheel gaan bedekken. In een vegetatie van naalddvaren is er geen ruimte meer voor vestigingen van jonge varens. Als gevolg van zelfdunning tussen naalddvaren komen nu alleen adulte planten voor.

## Recent vegetatieonderzoek in het Savelsbos

Hoewel de klassieke studie van VAN DEN BROEK & DIEMONT (1966) naar de verspreiding van plantengemeenschappen in het Savelsbos in samenhang met bodemtype een historisch referentiepunt voor het lokale voorkomen van de Stijve naalddvaren lijkt te bieden, blijkt dit helaas niet op te gaan. In genoemde studie zijn op basis van veldopnamen in het midden van de jaren 1950 gedetailleerde vegetatie- en bodemkaarten van het centrale deel van het boscomplex gemaakt. Om inzicht te verkrijgen in eventuele veranderingen in het vegetatiepatroon sindsdien zijn in 2009 vier transecten in dit centrale bosdeel uitgezet en is de huidige vegetatie gekarteerd. De resultaten van dat onderzoek zijn twee jaar geleden in dit Maandblad gepubliceerd (WILLERS *et al.*, 2012).

Daaruit kwam naar voren dat de variant van het Eiken-Haagbeukenbos (EHB) met bosorchideeën en andere kalkplanten (STELLARIO-CARPINETUM (SC) ORCHIETOSUM) de laatste halve eeuw als het ware is 'weggedrukt' door een hellingopwaartse uitbreiding van het EHB met Daslook (SC ALLIETOSUM) en een hellingafwaartse uitbreiding van zowel het Beuken-Eikenbos (FAGO-QUERCETUM) als het EHB met Witte klaverzuring (SC OXALIDETOSUM). Er werd tevens gesteld dat er ook bij het SC POLYSTICHETOSUM, het Eiken-Haagbeukenbos met Stijve naalddvaren, een aanzienlijke uitbreiding te constateren viel: een toename van 125% (WILLERS *et al.*, 2012: TABEL 3, FIGUUR 6).

Hiermee ontstaat gemakkelijk de indruk dat ook de Stijve naalddvaren zelf een dergelijke uitbreiding zou hebben gekend. Dit is echter niet de bedoeling van de auteurs geweest (persoonlijke mededelingen Bart Willers, Patrick Hommel, Joop Schaminée, 11 en 15 mei 2012), doch een gevolg van het noodzakelijk beknopt weergeven van de complexe vertaling van het door VAN DEN BROEK & DIEMONT (1966) gehanteerde plantensociologisch schema naar de huidige systematiek conform STORTELDER *et al.* (1999). Onder verwijzing naar de vegetatiekaarten in figuur 4 in WILLERS *et al.*

(2012): de vermelde uitbreiding met 125% betreft de optelsom van de donkergroene terreindelen (waardoor de smalle grubben worden gemarkeerd) én de groengeel gestreepte delen, op de betreffende kaarten respectievelijk als "qcs" en "qct/qcs" gecodeerd. Het eerste staat voor "QUERCETO-CARPINETUM STACHYETOSUM", een toen onderscheiden bosgezelschap met als kensoort Bosandoorn (*Stachys sylvatica*), maar in de kartering omvat deze tevens "alle vochtige sub-associaties", waaronder de "variant met Stijve naalddvaren" alsmede lokaal zeldzame varianten met Herfsttijloos (*Colchicum autumnale*) en Lievevrouwbedstro (*Galium odoratum*) (VAN DEN BROEK & DIEMONT, 1966). Bij de groengeel gestreepte delen gaat het dan om een vermenging van dit "qcs", *sensu lato*, met de "typische" vorm van het EHB.

In 2009 is de vegetatie "met de ogen van Diemont" beoordeeld (WILLERS *et al.*, 2012), om zodoende een historische vergelijking te kunnen maken. De "125% uitbreiding" betreft dus Diemont's "qcs" plus "qct/qcs", maar is gemakshalve weergegeven als betrekking hebbend op het huidige SC POLYSTICHETOSUM, dat op zijn beurt ook niet altijd door de aanwezigheid van Stijve naalddvaren hoeft te worden gekenmerkt. In het groengeel gestreepte gebied in transect 4 van figuur 4 in WILLERS *et al.* (2012), waaruit de forse uitbreiding van dit laatste gemeenschap grotendeels wordt afgeleid, ontbreekt de soort zelfs geheel.

Omdat de kartering van VAN DEN BROEK & DIEMONT (1966) alle "vochtige sub-associaties" samen weergeeft kan deze dus helaas niet worden gebruikt om inzicht te verkrijgen in voor- of achteruitgang van de Stijve naalddvarenpopulaties in het Savelsboscomplex. Vergelijking van de huidige verspreiding van de soort met de volledige Diemont-kaart laat slechts zien dat ze nog steeds groeit op sommige, maar niet alle, locaties die toentertijd als "qcs" of "qct/qcs" zijn gekarteerd.



FIGUUR 6

*Aan spoorvorming geen gebrek, maar vinden de afgezette sporen een geschikte plek? (foto: Nigel Harle).*

In 2009-2010 bleek de hele populatie in het Savelsbos 621 exemplaren te omvatten. In het gebied zijn populaties niet langjarig geteld en ontbreken ook momentopnamen uit het verleden. Voor dit boscomplex ontbreekt dus zo'n tijdreeks. In de Schone Grub werden in 1982 op één plek 20 exemplaren geteld en in 1999 27 (veldwaarnemingen eerste auteur). Bij de huidige inventarisatie zijn in drie dicht bij elkaar gelegen clusters in de Schone Grub in totaal 71 planten geteld, waarvan 30 subadult of juveniel. Hoewel de mate van overlapping tussen de respectievelijke tellingen onduidelijk is, lijkt hier in het verleden sprake te zijn geweest van enige verjonging, zo niet uitbreiding, hoewel waarschijnlijker is dat de recente kartering veel vollediger is uitgevoerd.

## DISCUSSIE

In dit artikel worden 's lands grootste populaties van de Stijve naaldvaren in het Savelsbos en het Kuinderbos vergeleken met als belangrijkste vraag: waarom groeien ze juist hier en waarmee hangt dit samen? Wat habitat betreft heeft dit te maken met de aanwezigheid van een kalkhoudende bodem in beide bossen en met het relatief grote aantal grubben, graften en dolines in het Savelsbos en de begreppelde zandkoppen in het Kuinderbos. In beide gebieden gaat het dus om het reliëf met een eigen specifiek vochtig microklimaat. Reliëf gaat gepaard met grotere kans op erosie en ontstaan van kale plekken, wat vestiging mogelijk maakt. De precieze positie van naaldvaren op het betreffende talud maakt dan ook niet zo veel uit. Onderin greppels en grubben kan korte tijd de waterhouding ongunstig uitpakken: Stijve naaldvaren kunnen maar korte tijd met de voeten in het water staan. Een constante beschikbaarheid van vocht is voor deze soort echter wel van groot belang,

hetgeen in beide gebieden wordt gegarandeerd door ofwel hangwater (leem) dan wel de bijzondere combinatie van sterk capillair fijn zand op een 'veenspons'. Het resultaat is vergelijkbaar. Er is wel een verschil in de voorkeur voor expositie: in het Savelsbos voor zuidelijke taluds, op het noorden gericht, en in het Kuinderbos op het zuidwesten gericht.

Het Savelsbos is in het verleden als middenbos beheerd, waarbij hakhout werd gekapt en overstaanders bleven staan. Na kap komt veel direct zonlicht op de naar het zuiden gerichte grubzijde terecht, wat vestiging van droogtegevoelige prothallia sterk afremt. Aan de noordgerichte zijde ontstaat veel eerder een gunstig (en constanter) microklimaat, waar vestiging wel mogelijk is. In greppels speelt dit niet zo duidelijk. De voorkeur voor het zuidwesten heeft hier waarschijnlijk met toeval te maken. Als de eerste volwassen naaldvaren zich op een noordoostzijde vestigt, komen de meeste sporen aan deze zijde terecht en is de kans groot dat de nieuwe generatie in eerste instantie ook op deze zijde verschijnt en pas latere generaties kans zien zich te vestigen aan de overzijde.

In het Savelsbos lijkt de populatiegrootte op slot te zitten. Hoewel ook hier erosie optreedt en kale plekken aanwezig zijn, ontbreekt noemenswaardige verjonging. Naast het ontbreken van een middenbosbeheer is de omringende vegetatie een belangrijk verschil tussen de grubben en greppels. Een bosbodem met massagroei van Daslook in voorjaar en voorzomer remt vestiging in de periode dat sporen kiemen en prothallia ontstaan. In het Kuinderbos komt dergelijke massagroei van voorjaarsgroei niet voor.

De totale populatie in het Kuinderbos laat recent wel een daling zien [figuur 4]. Dit komt omdat subpopulaties overgroeid zijn door bramen (na bosbouwkundige ingrepen, c.q. te langdurige sterke lichttoetreding), maar vooral ook door zelfdunning in de grootste subpopulaties. Zelfdunning is in de literatuur vooral beschreven voor bomen en eenjarigen (HARPER, 1977), maar kan ook optreden bij varens (BREMER, 2007) en ongetwijfeld ook bij andere soorten waar één soort op een locatie verjongt en door onderlinge concurrentie tussen dicht op elkaar staande planten tegelijkertijd het aantal planten afneemt en de omvang per plant toeneemt. Van 100 kiemplanten op een vierkante meter zullen uiteindelijk na zelfdunning twee tot vier adulte planten overblijven. De in het Kuinderbos geconstateerde afname is dus deels 'natuurlijk'. De verwachting is dat het aantal subpopulaties hier gelijk zal blijven (gezien de opbouw van de huidige boom- en struiklaag en verwachte bosbouwkundige ingrepen) en dat er een goede kans is dat op nieuwe plekken vanuit solitaire adulte planten nieuwe clusters zullen ontstaan. In het Savelsbos zijn vrijwel alle populaties verouderd; van verjonging is nauwelijks meer sprake.

## CONCLUSIES

De adulte planten in beide populaties lijken wat aantal bladeren betreft sterk op elkaar, hetgeen een indicatie zou kunnen zijn dat de populaties van vergelijkbare leeftijd zijn. Gezien de geschiedenis van het Kuinderbos en de vermoedelijke vestigingsdatum van Stijve naaldvaren aldaar, lijkt het aannemelijk dat de huidige 'generatie'



zich in de periode na beëindiging van het middenbosbeheer in het Savelsbos heeft gevestigd, toen het bos nog relatief open was. Door het staken van dat beheer rond 1950 is het bos sindsdien donkerder geworden, waardoor nieuwe vestiging steeds moeilijker is geworden. Mogelijk dat de bodemverstoring die onvermijdelijk bij bosbeheer optreedt ook een invloedrijke factor was bij het creëren van een geschikte standplaats voor de prothallia van deze soort.

Hoewel de bosrand van het Savelsbos recent op enkele plaatsen is teruggezet met het oog op het scheppen van nieuwe levenskansen voor karakteristieke planten- (en dier-)soorten die thans zeldzaam zijn geworden, betreft het nergens locaties waar de Stijve naaldvaren groeit. Deze soort verkiest immers doorgaans grubben en andere relatief vochtige standplaatsen diep in het bos, die dan tegenwoordig ook meestal de donkerste zijn. Het feit dat de grootste subpopulatie zich juist aan een talud relatief dichtbij de bosrand bevindt, lijkt een indicatie te zijn dat de soort liever meer licht heeft. Een mogelijke bijkomende factor is dat Daslook de laatste decennia zijn areaal in het bos aanzienlijk heeft uitgebreid (vgl. WILLERS *et*

*al.*, 2012), waardoor potentieel geschikte vestigingsplaatsen voor de Stijve naaldvaren in de kiemtijd niet (meer) beschikbaar zijn.

Wat de precieze oorzaken ook zijn, Stijve naaldvaren lijkt in het Kuinderbos vitaler te zijn dan in het Savelsbos, wellicht eeuwenlang hét Nederlandse zwaartepunt van deze soort. En al groeien er in het Savelsbos nog honderden exemplaren van vaak indrukwekkend formaat, de toekomst van de soort in de aan zichzelf overgelaten hellingbossen ziet er niet zo rooskleurig uit. Immers, een populatie die niet verjongt is vroeg of laat gedoemd te verdwijnen [figuur 6].

## DANKWOORD

*De tweede auteur is dank verschuldigd aan Staatsbosbeheer voor het verlenen van een vergunning voor betreding van het hele Savelsbos-complex.*

## Summary

### THE ECOLOGY AND POPULATION STRUCTURE OF HARD SHIELD FERN IN SAVELSBOS AND KUINDERBOS

In the Netherlands Hard shield fern (*Polystichum aculeatum*) is a rare species that in the first half of the 20th century was known only from wooded sites in the southern part of the province of Limburg, where it was locally abundant. In recent decades this fern has emerged at a number of sites in the north of the country, however, with by far the largest population to date occurring in Kuinderbos, an extensive area of woodland planted after the IJsselmeer (former Zuiderzee) was drained some 60 years ago. This article compares and contrasts this population with the now largest population in South Limburg, in Savelsbos, an ancient deciduous woodland.

To this end exhaustive surveys were made of the total number of plants on the respective sites, the degree of clustering, the number of fronds per plant and their length, the maturity of the plants, the nature and gradient of the sites in question and the accompanying vegetation. While growth sites were similar, in both cases being concentrated on calcareous, moist slopes, there proved to be a major difference in the degree of rejuvenation, with virtually no very young plants being found in Savelsbos. Here, the accompanying vegetation indicates a more shaded habitat than in Kuinderbos, presumably a consequence of the traditional 'coppice with standards' management being

discontinued shortly after the Second World War, which in all likelihood is ultimately responsible for the stagnation, and possibly future demise, of the Hard shield fern in this ancient woodland.

## Literatuur

- BLINK, E.N., 1997. Atlas van de Zuid-Limburgse Flora 1980-1996. Plantenstudiegroep van het Natuurhistorisch Genootschap in Limburg, Maas-tricht.
- BREMER, P., 1980. Varen in het Kuinderbos. Doc-toraalverslag Laboratorium voor Plantenoecologie. Rijksuniversiteit Groningen, Groningen.
- BREMER, P., 2007. The colonisation of a former sea-floor by ferns. Doctorale scriptie, Wageningen Universiteit, Wageningen.
- BREMER, P., 2011. Flora en vegetatie in het Kuinderbos. In: H. Bergman, R. Knol, T. Klooster, M. de Vrieze & G. van Breemen. Wandel en Handel op de zeebodem. Varen, paddenstoelen en mossen: 95-115, Hengelo.
- BREMER, P. & A. DE GROOT, 2010. *Polystichum x bicknelli* (Christ) Hahne nieuw voor Nederland. *Gorteria* 34: 146-152.
- BREMER, P., E. JONGEJANS, G. OOSTERMEIJER & J. WILLEMS, 2012. Planten tellen. KNNV uitgeverij, Zeist.
- BROEK, J.M.M. VAN DEN & W.H. DIEMONT, 1966. Het Savelsbos. Bosgezelschappen en Bodem. Centrum voor landbouwpublicaties en landbouwdocu-mentatie, Wageningen.
- CORNELIS, J., L. DE KEERSMAEKER, M. HERMY & P. HOMMEL, 2010. Leemgebieden. In: J. den Ouden, B. Muys, F. Mohren & K. Verheyen (red.). Bos ecologie en bosbeheer: 273-282. Acco, Leuven
- GROOT, A. DE., 2012. The fate of a colonizer:

successful but lonely? The establishment of inter- and intraspecific diversity in ferns by means of long-distance dispersal. Dissertatie, Universiteit Utrecht, Utrecht.

- HARLE, N., 2010. De kruidlaag van het Savelsbos als doorkijk naar het verleden: De lokale verspreiding van 27 oudbosindicatoren en 28 andere hogere plantensoorten. Eigen uitgave, Gronsveld.
- HARLE, N., 2014. Karakteristieke kruiden van het Savelsboscomplex. Verslag van een gedetailleerde kartering 2009-2013. Eigen uitgave voor Staatsbosbeheer, Gronsveld.
- HARPER, J.L., 1977. Population Biology of Plants. Academic Press, London.
- MENNEMA J., A.J. QUENÉ-BOTERENBROOD & C.L. PLATE (red.), 1985. Atlas van de Nederlandse Flora, deel 2: Zeldzame en vrij zeldzame planten. Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht.
- PROVINCIE LIMBURG, 2012. Natuurgegevens. Ge-raadpleegd november 2012 <http://broedvogels.limburg.nl/site/planten/start.htm>.
- STORTELDER, A.F.H., J.H.J. SCHAMINÉE & P.W.F.M. HOMMEL, 1999. De vegetatie van Nederland 5. Ruigten, struwelen, bossen. Opulus Press, Uppsala/Leiden.
- WERF, S. VAN DER, 1991. Natuurbeheer in Nederland. Deel 5. Bosgemeenschappen. Pudoc, Wageningen.
- WESTREENEN, F.S. VAN, 2010. Savelsbosch. Bos om te onthouden. In: Coolen, F.C.M., M.M. Lejeune, H. de Mars, O.P.J.H. Op den Kamp, H.H. Tolcamp, F.S. van Westreenen (red.). Limburgse natuur in een veranderend landschap. 100 Jaar Natuurhistorisch Genootschap in Limburg. Stichting Natuurpublicaties Limburg, Maastricht.
- WILLERS, B., P. HOMMEL & J. SCHAMINÉE, 2012. Veranderingen in de zonering van bosgemeenschappen in het Savelsbos. *Natuurhistorisch Maandblad* 101(2): 24-31.