

INGREPEN IN STROOISEL- EN HUMUSLAGEN EN ECTOMYCORRHIZASCHIMMELS IN GROVE- DENNENOPSTANDEN

J. Baar, Department of Zoology and Physiology, University of Wyoming,
Laramie, Wyoming 92071, Verenigde Staten
Mededeling nr. 574 van het Biologisch Station, Wijster

The effects of litter and humus layers on the occurrence of ectomycorrhizal sporocarps in six stands of *Pinus sylvestris* were studied. In 1990, litter and humus layers and herb vegetation were removed ("sod-cutting") in stands of different age. Removed litter and humus were added on to existing ectorganic layers ("sod-addition") in young and middle-aged stands. Control plots were present. Surveys carried out in 1993 showed that removal of litter and humus layers enhanced numbers of species and sporocarps of ectomycorrhizal fungi. The effects of sod-cutting in the middle-aged and old stands were greatest. Chemical analyses showed a reduction of the nutrient concentrations and an increase of pH of ectorganic layers as a result of sod-cutting. The nitrogen concentrations of the needle sampled from the Scots Pine trees in the sod-cut plots were reduced compared to the control plots. Addition of litter and humus layers did not affect numbers of species and sporocarps of ectomycorrhizal fungi. Numbers of species and sporocarps of ectomycorrhizal fungi on haplic arenosol were higher than on haplic podzol. The low nutrient concentrations and organic matter content and higher pH of the haplic arenosol appeared to be favourable for ectomycorrhizal fungi. Implications of these results for the restoration of the ectomycorrhizal flora in Scots Pine stands are discussed.

Inleiding

Het aantal soorten en vruchtlichamen van ectomycorrhizaschimmels in opstanden van Grove den (*Pinus sylvestris*) in Nederland is afgenomen gedurende de laatste decennia. Deze afname is het grootst in oudere bossen (Termorshuizen, 1990). In dezelfde periode heeft strooiselophoping en versnelde ontwikkeling van het humusprofiel plaatsgevonden. Ook is het gras Bochtige smele (*Deschampsia flexuosa*) toegenomen. Deze processen worden toegeschreven aan de verhoogde stikstofbeschikbaarheid ten gevolge van luchtverontreiniging en gaan sneller dan die tijdens natuurlijke successie (Klap & Schmidt, 1992).

De Vries & al. (1985) vonden een negatief verband tussen het aantal soorten ectomycorrhizaschimmels en de dikte van humuslagen in grove-dennenopstanden. Andere onderzoekers namen grotere aantallen soorten en vruchtlichamen van ectomycorrhizaschimmels waar op plaatsen waar geen strooisel en humus was opgehoopt (Termorshuizen, 1990; Tyler, 1991; Keizer, 1993). Vrijwel geen enkel vruchtlichaam van ectomycorrhizaschimmels werd waargenomen in grove-dennenopstanden met een ondergroei gedomineerd door Bochtige smele (Veerkamp & Kuypers, 1993).

Om de mogelijke invloed van strooiselophoping en vergrassing van bossen op de ontwikkeling van het humusprofiel en vergrassing van bossen op de ontwikkeling van ectomy-

TABEL 1
Kenmerken van de grove-dennenopstanden in 1990.
C = controle, P = geplagd en O = aangebracht.

Opstand	S1	S2	S3	S4	S5	S6
Boswachterij	Dwingeloo	Dwingeloo	Dwingeloo	Smilde	Smilde	Dwingeloo
Coördinaten	52°49'N 6°28'O	52°50'N 6°27'O	52°50'N 6°25'O	52°53'N 6°18'O	52°53'N 6°18'O	52°49'N 6°26'O
Eerdere begroeiing	Grove den	Grove den	Grove den	Grove den	Grove den	heide
Leeftijd (jr)	3	10	16	27	50	66
Bodem	Duinvaaggrond	Podzol	Podzol	Duinvaaggrond	Duinvaaggrond	Duinvaaggrond
Grootte proef- veldjes (m ²)	225	225	225	225	400	400
Behandelingen	C, P, O	C, P, O	C, P, O	C, P, O	C, P	C, P
Aantal herhalingen	4	4	4	4	4	4

ectomycorrhizaschimmels nader te onderzoeken zijn strooisel, humus- en kruidlaag verwijderd in grove-dennenopstanden van verschillende leeftijd en is het effect van deze maatregel op het aantal vruchtlichamen en soorten van ectomycorrhizaschimmels onderzocht. Ook is bestudeerd of het aanbrengen van strooisel en humus op bestaande strooisel- en humuslagen het aantal vruchtlichamen en soorten van ectomycorrhizaschimmels doet afnemen. Door plaggen werd de ontwikkeling van het humusprofiel teruggezet en door aanbrengen werden dikke strooisel- en humuslagen zoals aanwezig in oude bossen nagebootst. Dergelijk onderzoek is niet alleen van belang om inzicht te krijgen in processen die verantwoordelijk zijn voor de achteruitgang van ectomycorrhizaschimmels, maar ook om te kunnen beoordelen of ingrepen in de strooisellaag een bijdrage kunnen leveren aan het herstel van deze schimmels.

Opzet van het experiment

In 1990 ben ik aan mijn vierjarig promotie-onderzoek begonnen. In mei en juni 1990 zijn in Drenthe twee jonge (S1 en S2, Tabel 1), twee middeloude (S3 en S4) en twee oude (S5 en S6) grove-dennenopstanden geselecteerd. Deze zes opstanden zijn aangeplant op plaatsen waar in het verleden bossen of heide zijn geweest, zodat zich vóór de aanplant van de onderzochte bossen strooisel en humus heeft opgehoopt. De bodems van de opstanden varieerden. In elke jonge en middeloude opstand zijn vier proefveldjes van 15x15 m en in elke oude opstand vier proefveldjes van 20x20 m geselecteerd, waar strooisel, humus en kruidlaag zijn verwijderd (behandeling "plaggen"). In elke jonge en middeloude zijn vier proefveldjes van 15x15 m geselecteerd, waar strooisel en humus op de bestaande strooisel- en humuslagen is aangebracht (behandeling "aanbrengen"). Aan het begin van het experiment zijn de aanwezige loofbomen verwijderd en gedurende het experiment zijn iedere zomer alle kiemplanten van Grove den verwijderd om alleen de effecten van plaggen en aanbrengen op ectomycorrhizaschimmels geassocieerd met Grove den met een specifieke leeftijd te bestuderen.

Vruchtlichamen van ectomycorrhizaschimmels

Van 1990 tot 1993 werden van september tot november de vruchtlichamen van de ectomycorrhizaschimmels in alle proefveldjes gezocht en geteld, behalve in de randzones van 2,5 m. De proefveldjes werden één maal per drie weken bezocht. Van de getelde vruchtlichamen werd de hoed verwijderd om te voorkomen dat bij een volgend bezoek vruchtlichamen nog eens werden geteld. Nomenclatuur is volgens Arnolds & al. (1995).

Bodem- naaldanalyse

De dikte van de strooisel- en humuslagen in alle proefveldjes werd bepaald in april 1993. Tegelijkertijd zijn bodemon monsters van de humuslaag en de minerale bodem genomen, die later chemisch geanalyseerd zijn op beschikbaar stikstof (in verschillende vormen), fosfor en kalium. Ook is de pH en het organisch stofgehalte bepaald.

In het laatste seizoen gevormde naalden (½ jaar oud) van grove-dennebomen werden

in november 1993 verzameld. Deze naalden werden chemisch geanalyseerd op stikstof, fosfor, kalium, calcium en magnesium.

Vruchtlichamen ectomycorrhizaschimmels

In dit artikel worden alleen de resultaten van de veldwaarnemingen van 1993 gepresenteerd. Voor de resultaten in de voorafgaande jaren wordt verwezen naar Baar (1994). Daaruit bleek dat in de herfst van 1990, een half jaar na plaggen, het effect van deze maatregel negatief was. In 1991 was het soortenaantal ongeveer gelijk in de geplagde en controleproefveldjes, terwijl in 1992 het soortenaantal in de geplagde proefveldjes groter was dan in de controleproefveldjes (Baar, 1994). Drie-en-een-half jaar na plaggen werden in de geplagde proefveldjes grotere aantallen vruchtlichamen en soorten gevonden dan in de controleproefveldjes (Tabel 2). Aanbrengen had geen effect op de aantallen vruchtlichamen en soorten.

Het totaal aantal ectomycorrhizaschimmels waargenomen in de geplagde proefveldjes was het grootst in S4, S5 en S6. Ten gevolge van plaggen is de soortensamenstelling in de middeloude en oude opstanden is het sterkst veranderd (Tabel 3). Vruchtlichamen van verschillende soorten, zoals *Amanita gemmata* (Narcisamaniet), *Coltricia perennis* (Echte tolszwam), *Russula adusta* (Rookrussula) en *Tricholoma albobrunneum* (Witbruine ridderzwam) zijn alleen waargenomen in de geplagde proefveldjes van de middeloude en oude opstanden, maar niet in de controle en aangebrachte proefveldjes (Tabel 3).

Vruchtlichamen van verscheidene soorten zoals *Cortinarius croceoconus* (Boomloze gordijnzwam), *C. semisanguineus* (Pagemantel) en *Gomphidius roseus* (Roze spijkerzwam)

TABEL 2

Aantal vruchtlichamen per 1000 m² en aantal soorten per proefveldje in 1993. Significante verschillen tussen bodemtypen en tussen geplagde of aangebrachte proefveldjes ten opzichte van de controleproefveldjes zijn aangegeven met * (p < 0,05) en ** (p < 0,01).

Bodemtype	Aantal vruchtlichamen	Aantal soorten
Duinvaaggrond	862**	3,5**
Podzol	76	2,2
Behandeling		
Plaggen	2006**	6,5**
Controle	132	2,3
Aanbrengen	126	1,9

TABEL 3

Relatieve abundantie (%) van de soorten ectomycorrhizaschimmels in controle (C), geplagde (P) en aangebrachte (A) proefveldjes in de 6 onderzochte grove-dennenopstanden van verschillende leeftijd in 1993. n = totaal aantal vruchtlichamen. Soorten zijn gerangschikt in volgorde van afnemende affiniteit voor plaggen.

Soorten in S1	C	P	A	n	Soorten in S4 (vervolg)	C	P	A	n
<i>Amanita rubescens</i>	0	100	0	1	<i>Russula vesca</i>	0	100	0	1
<i>Suillus bovinus</i>	13	87	0	24	<i>Scleroderma citrinum</i>	0	100	0	1
<i>Laccaria bicolor</i>	8	84	8	25	<i>Tricholoma albobrunneum</i>	0	100	0	1
<i>Gomphidius roseus</i>	25	75	0	4	<i>Laccaria bicolor</i>	5	95	0	756
<i>Thelephora terrestris</i>	38	54	8	2039	<i>Russula emetica</i>	33	67	0	3
<i>Lactarius hepaticus</i>	57	39	4	44	<i>Xerocomus badius</i>	57	43	0	7
<i>Laccaria proxima</i>	29	36	35	8125	<i>Lactarius hepaticus</i>	38	33	29	1178
<i>Cortinarius semisanguineus</i>	40	27	33	45	<i>Lactarius rufus</i>	50	0	50	2
<i>Cortinarius croceocanus</i>	100	0	0	4	<i>Lactarius necator</i>	100	0	0	1
<i>Rhizopogon luteolus</i>	100	0	0	1	Totaal aantal soorten	6	18	2	20
<i>Cortinarius croceus</i>	50	0	50	2					
<i>Paxillus involutus</i>	50	0	50	2	Soorten in S5				
<i>Inocybe brevispora</i>	0	0	100	1	<i>Cortinarius fusisporus</i>	0	100	—	293
<i>Xerocomus badius</i>	0	0	100	1	<i>Laccaria proxima</i>	0	100	—	132
<i>Xerocomus subtomentosus</i>	0	0	100	1	<i>Inocybe lacera</i>	0	100	—	30
Totaal aantal soorten	11	8	10	15	<i>Rhizopogon luteolus</i>	0	100	—	21
					<i>Amanita gemmata</i>	0	100	—	7
Soorten in S2					<i>Amanita rubescens</i>	0	100	—	3
<i>Inocybe brevispora</i>	0	100	0	10	<i>Amanita muscaria</i>	0	100	—	1
<i>Thelephora terrestris</i>	1	99	0	163	<i>Russula ochroleuca</i>	0	100	—	1
<i>Inocybe lacera</i>	0	98	2	46	<i>Laccaria bicolor</i>	0	99	—	2782
<i>Laccaria bicolor</i>	0	96	4	444	<i>Thelephora terrestris</i>	2	98	—	125
<i>Laccaria proxima</i>	2	94	4	378	<i>Lactarius rufus</i>	14	86	—	14
<i>Lactarius rufus</i>	11	89	0	532	<i>Xerocomus badius</i>	21	79	—	29
<i>Lactarius hepaticus</i>	9	75	16	196	<i>Lactarius hepaticus</i>	39	61	—	1127
<i>Xerocomus subtomentosus</i>	0	8	92	13	<i>Inocybe ovaticystis</i>	50	50	—	2
<i>Xerocomus badius</i>	0	0	100	8	<i>Paxillus involutus</i>	88	12	—	16
Totaal aantal soorten	4	8	6	9	<i>Russula emetica</i>	93	7	—	15
					<i>Lactarius necator</i>	100	0	—	1
Soorten in S3					<i>Russula paludosa</i>	100	0	—	1
<i>Laccaria bicolor</i>	0	100	0	1388	<i>Leccinum scabrum</i>	100	0	—	2
<i>Laccaria proxima</i>	0	100	0	108	Totaal aantal soorten	10	16	—	19
<i>Inocybe lacera</i>	0	100	0	34					
<i>Lactarius rufus</i>	0	100	0	14	Soorten in S6				
<i>Amanita rubescens</i>	0	100	0	2	<i>Laccaria bicolor</i>	0	100	—	412
<i>Inocybe brevispora</i>	0	100	0	2	<i>Inocybe lacera</i>	0	100	—	212
<i>Russula ochroleuca</i>	0	100	0	1	<i>Thelephora terrestris</i>	0	100	—	37
<i>Lactarius hepaticus</i>	12	83	5	122	<i>Rhizopogon luteolus</i>	0	100	—	4
<i>Xerocomus badius</i>	0	83	17	6	<i>Amanita gemmata</i>	0	100	—	4
Totaal aantal soorten	1	9	2	9	<i>Paxillus involutus</i>	0	100	—	4
					<i>Amanita rubescens</i>	0	100	—	3
Soorten in S4					<i>Inocybe brevispora</i>	0	100	—	3
<i>Suillus bovinus</i>	0	100	0	113	<i>Amanita muscaria</i>	0	100	—	2
<i>Inocybe lacera</i>	0	100	0	29	<i>Cortinarius fusisporus</i>	0	100	—	1
<i>Coltricia perennis</i>	0	100	0	13	<i>Lactarius necator</i>	0	100	—	1
<i>Cortinarius fusisporus</i>	0	100	0	13	<i>Russula aeruginea</i>	0	100	—	1
<i>Inocybe brevispora</i>	0	100	0	6	<i>Russula parazurea</i>	0	100	—	1
<i>Laccaria proxima</i>	0	100	0	6	<i>Laccaria proxima</i>	2	98	—	1399
<i>Paxillus involutus</i>	0	100	0	2	<i>Russula ochroleuca</i>	14	86	—	22
<i>Russula adusta</i>	0	100	0	2	<i>Lactarius rufus</i>	14	86	—	7
<i>Amanita gemmata</i>	0	100	0	1	<i>Lactarius hepaticus</i>	15	85	—	266
<i>Amanita rubescens</i>	0	100	0	1	<i>Xerocomus badius</i>	21	79	—	33
<i>Rhizopogon luteolus</i>	0	100	0	1	Totaal aantal soorten	5	18	—	18

zijn alleen waargenomen in S1 (Tabel 3). Andere soorten waaronder *Laccaria bicolor* (Tweekleurige fopzwam), *L. proxima* (Schubbige fopzwam) en *Lactarius hepaticus* (Levermelkzwam) fructificeerden in relatief grote aantallen in alle opstanden. Het aantal vruchtlichamen en soorten van ectomycorrhizaschimmels was groter in de proefveldjes op duinvaaggronden dan in de proefveldjes op podzol (Tabel 2).

Bodem- en naaldanalyses

De concentraties beschikbaar stikstof, fosfor en kalium en dikte van de strooisel- en humuslagen in de geplagde proefveldjes waren lager dan die in de controleproefveldjes in 1993 en de pH-waarden waren hoger. Aanbrengen van plaggen had geen effect op de nutriëntenconcentraties van de strooisel- en humuslagen met uitzondering van de ammoniumconcentraties die hoger waren in de aangebrachte proefveldjes dan in de controle-proefveldjes. De concentraties aan beschikbaar stikstof en fosfor in de strooisel- en humuslagen in de opstanden op duinvaaggrond waren lager dan die op podzol en de pH-waarden waren hoger (Tabel 4).

Voor de bovenste 5 cm van de minerale bodem werden dezelfde verschillen tussen geplagde, aangebrachte en controleproefveldjes en tussen duinvaaggrond en podzol gevonden. In de geplagde proefveldjes waren de stikstof- en calciumgehalten van de naalden geringer dan in de controleproefveldjes en de kaliumgehalten waren hoger. Aanbrengen verhoogde de stikstof en fosforgehalten van de naalden. De stikstofconcentratie van de ½ jaar oude naalden van grove dennen op duinvaaggrond was lager dan dat op podzol (Tabel 5).

TABEL 4

Nutriëntenconcentraties (mg/kg), dikte (cm) en pH van de strooisel- en humuslagen (humus in de controle en aangebrachte proefveldjes, strooisel in de geplagde proefveldjes) in april 1993. Significante verschillen: zie tabel 2.

Bodemtype	N _{oplosbaar}	NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻	P	K ⁺	Dikte	pH
Duinvaaggrond	58,1**	26,4*	1,4*	7,0**	104,3	5,57	3,1*
Podzol	120,9	47,7	6,3	11,9	120,0	5,87	3,0
Behandeling							
Plaggen	48,8**	17,4**	1,1**	5,7**	75,4**	2,0**	3,3**
Controle	98,4	43,8	2,6	11,0	139,5	7,5	2,9
Aanbrengen	94,2	45,2	4,9**	9,7	122,8	7,8	2,9

TABEL 5

Nutriëntenconcentraties (g/kg droge stof) in ½ jaar oude naalden bemonsterd in november 1993. Significante verschillen: zie tabel 2.

Bodemtype	N	P	K	Ca	Mg
Duinvaaggrond	16,4**	1,5	5,4	1,6	0,8
Podzol	18,2	1,5	6,0	1,4	0,7
Behandeling					
Plaggen	15,6*	1,4	5,9*	1,3**	0,7
Controle	16,9	1,5	5,4	1,6	0,8
Aanbrengen	18,5*	1,6**	5,7	1,7	0,8

Discussie

Plaggen had een groter effect op het aantal soorten en vruchtlichamen van ectomycorrhizaschimmels dan het aanbrengen van strooisel en humus. Plaggen verhoogde het aantal soorten en vruchtlichamen met name in de middeloude en oude grove-dennenopstanden, terwijl het effect in de jonge opstanden veel minder duidelijk was. Vermoedelijk wordt dit verklaard door het minder terug zetten van de successie in de jonge dan in middeloude en oude opstanden. In de middeloude en oude opstanden werden o.a. *Coltricia perennis*, *Inocybe lacera* (Zandpadvezelkop), *Rhizopogon luteolus* (Okerkleurige vezeltruffel), *Russula adusta* en *Suillus bovinus* (Koeieboleet) positief beïnvloed (Tabel 3). In de herfst van 1994 werden in de geplagde proefveldjes van S4 vruchtlichamen van *Cantharellus cibarius* (Hanekam) voor de eerste keer waargenomen (pers. waarn.). *Inocybe lacera*, *Rhizopogon luteolus* en *Suillus bovinus* zijn karakteristiek voor jonge grove-dennenbossen (Termorshuizen, 1990). *Cantharellus cibarius*, *Coltricia perennis* en *Russula adusta*, niet karakteristiek voor jonge bossen, komen hoofdzakelijk voor in oudere bossen met dunne strooisel- en humuslagen. Het duidelijke effect van plaggen duidt erop dat successie van ectomycorrhizaschimmels grotendeels wordt bepaald door bodemcondities en minder door de leeftijd van de bomen zoals gesuggereerd door Blasius & Oberwinkler (1989).

Vruchtlichamen van ectomycorrhizaschimmels die geassocieerd zijn met loofbomen, zoals *Leccinum scabrum* (Gewone berkeboleet), werden waargenomen in de proefveldjes, ondanks dat alle loofbomen aan het begin van het experiment waren verwijderd. Wortels van loofbomen buiten de proefveldjes en/of mycelia lijken de proefveldjes binnen gegroeid te zijn.

Het verwijderen van strooisel- en humuslagen en kruidlaag verminderde de

stikstofconcentraties in de bodems van de opstanden waardoor deze bodems meer zijn gaan lijken op relatief voedselarme (stikstofarme) bodems. In Nederland varieert de gemiddelde depositie van stikstof van 40 tot 80 kg/ha/jr met lokale extremen van 100 kg/ha/jr (Van Dijk & al., 1989). Om terug te keren tot de voedselarme situatie van enkele decennia geleden zal de atmosferische depositie van stikstof moeten verminderen tot 6 kg/ha/jr (Van Bremen & Van Dijk, 1988). Dat stikstof een negatief effect op ectomycorrhizaschimmels heeft blijkt uit de resultaten van eerder onderzoek, waarbij werd aangetoond dat stikstofbemesting in grove-dennenopstanden leidt tot vermindering van aantallen vruchtlichamen en soorten van ectomycorrhizaschimmels (Ohenoja, 1988; Shubin, 1988; Termorshuizen, 1990).

Plaggen verminderde ook de bedekking van Bochtige smele, hetgeen mogelijk een positief effect heeft gehad op de fructificatie van ectomycorrhizaschimmels. Baar (1995) heeft vastgesteld dat de spruiten van Bochtige smele fenolen (moeilijk afbreekbare stoffen) bevatten, die de groei van verschillende ectomycorrhizaschimmels remmen. Daarnaast vormt Bochtige smele een dikke mat met een dicht wortelsysteem, dat mogelijk de vruchtlichaamvorming van ectomycorrhizaschimmels remt.

Het aantal soorten en vruchtlichamen van ectomycorrhizaschimmels in de proefveldjes op duinvaaggrond was hoger dan dat in de proefveldjes op podzol (Tabel 2). Verder was het effect van plaggen op ectomycorrhizaschimmels in de proefveldjes op duinvaaggrond groter dan in de proefveldjes op podzol. De nutriëntenconcentraties en het organisch stofgehalte in de duinvaaggrond waren lager en de pH-waarden waren hoger dan in de podzol, hetgeen gunstig lijkt te zijn voor het voorkomen van ectomycorrhizaschimmels. Dit geeft aan dat de ectomycorrhizaflora van bossen met een laag organisch stofgehalte in de bodem zich beter kan herstellen dan in bossen op een bodem met een hoger gehalte aan stikstof, fosfaat en organische stof. Voor het uitvoeren van effectgerichte maatregelen tot herstel van de ectomycorrhizaflora door middel van ingrepen in de strooiselhuishouding zijn bossen op duinvaaggronden aanzienlijk kansrijker dan bossen op podzol.

Het totaal aantal soorten ectomycorrhizaschimmels in de vier geplagde proefveldjes (Tabel 3) was hoger dan het gemiddeld aantal soorten per proefveldje (Tabel 2). Dit verschil kan verklaard worden door de grootte van een proefveldje. Sommige soorten zoals *Amanita gemmata*, *Russula adusta* en *Tricholoma albobrunneum* fructificeerden in kleine aantallen en werden waargenomen in slechts in één of twee proefveldjes in een opstand. De grootte van de geplagde oppervlakte speelt eveneens een belangrijke rol bij het herstel van de ectomycorrhizaflora.

Uit de resultaten van deze studie komt naar voren dat het verwijderen van strooisel-, humus- en kruidlaag het aantal vruchtlichamen en soorten van ectomycorrhizaschimmels

vergroot. Voor het succesvol uitvoeren van plaggen als effectgerichte maatregel tot herstel van de ectomycorrhizaflora is het belangrijk dat rekening gehouden wordt met de chemische samenstelling van de bodem, boomleeftijd en grootte van het geplagde gebied.

Tot slot

Frits de Vries en Mariska Oude Elferink ben ik zeer erkentelijk voor hun hulp bij het veldwerk. Ik bedank Cajo ter Braak hartelijk voor het analyseren van de gegevens. Thom Kuyper wil ik graag bedanken voor het kritisch doorlezen van het manuscript. Degenen die in het hier beschreven onderwerp zijn geïnteresseerd kunnen bij mij het proefschrift aanvragen.

Literatuur

- Arnolds, E.J.M., Kuyper, Th.W., Noordeloos, M.E. (eds.), 1995. Overzicht van de paddestoelen in Nederland. Uitgave Nederlandse Mycologische Vereniging.
- Baar, J., 1994. Effecten van verwijderen van de strooisel- en humuslaag op *ectomycorrhizaschimmels*. Pp. 58-65 in: Th.W. Kuyper (ed.), Paddestoelen en natuurbeheer. Wetenschappelijke Mededelingen van de Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging nr. 212.
- Baar, J., 1995. Ectomycorrhizal fungi of Scots pine as affected by litter and humus. Dissertatie, Landbouwniversiteit Wageningen.
- Blasius, D., Oberwinkler, F., 1989. Succession of mycorrhizae: a matter of tree and stand age. *Annales de Sciences Forestières* 46 (Suppl.): 758s-761s.
- De Vries, B.W.L., Jansen, A.E., Barkman, J.J., 1985. Verschuivingen in het soortenbestand van fungi in naaldbossen van Drenthe, 1958-1983. Pp. 74-83 in E.J.M. Arnolds (ed.), Veranderingen in de paddestoelenflora (mycoflora). Wetenschappelijke Mededelingen van de Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging nr. 167.
- Keizer, P.J., 1993. The ecology of macromycetes in roadside verges planted with trees. Dissertatie, Landbouwniversiteit Wageningen.
- Klap, J.M., Schmidt, P., 1992. Maatregelen om effecten van eutrofiëring en verzuring tegen te gaan. Hinkeloord Reports 2: 1-140. Vakgroep Bosbouw, Landbouwniversiteit Wageningen.
- Ohenoja, E., 1988. Effect of forest management procedures on fungal fruitbody production in Finland. *Acta Botanica Fennica* 136: 81-84.
- Shubin, V.J., 1988. Influence of fertilisers on the fruiting of stand mushrooms. *Acta Botanica Fennica* 136: 85-87.
- Termorshuizen, A.J., 1990. Decline of carpophores of mycorrhizal fungi in stands of *Pinus sylvestris*. Dissertatie, Landbouwniversiteit Wageningen.
- Tyler, G., 1991. Effects of litter treatments on the sporophore production of beech forest macrofungi. *Mycological Research* 95: 1137-1139.
- Van Bremen, N., Van Dijk, H.F.G., 1988. Ecosystem effects of atmospheric deposition of nitrogen in The Netherlands. *Environmental Pollution* 54: 249-274.
- Van Dijk, H.F.G., Creemers, R.C.M., Rijniers, J.P.L.W.M., Roelofs, J.G.M., 1989. Impact of artificial ammonium-enriched rainwater on soils and young coniferous trees in a greenhouse. Part I. Effect on soils. *Environmental Pollution* 62: 317-366.
- Veerkamp, M.T., Kuyper, Th.W., 1993. Mycological investigations in Dutch forest reserves. Pp. 127-143 in: M.E.A. Broekmeyer, W. Vos, H. Koop (eds.), European Forest Reserves. Pudoc, Wageningen.