

SUCCESSIE VAN ECTOMYCORRHIZASCHIMMELS IN GROVE-DENNENBOSSEN

J. Baar

Biologisch Station, Centrum voor Bodembioogie, Kampsweg 27, 9418 PD Wijster

Huidig adres: University of Wyoming, Department of Zoology and Physiology,
Laramie, Wyoming 82071-3166, U.S.A.

Mededeling no. 587 van het Biologisch Station Wijster

Primary succession of ectomycorrhizal fungi of *Pinus sylvestris* was compared with secondary succession. Therefore, surveys for ectomycorrhizal species composition and sporocarp abundance in two 15-20-year-old primary stands of *P. sylvestris* in the central part of The Netherlands and in two 16- and 27-year-old secondary stands of *P. sylvestris* in the northeastern part of The Netherlands were conducted from 1990 to 1993. The trees of the primary stands were spontaneously seeded in a drift sand area. Only thin litter and humus layers were present. The trees of the 16-year-old secondary stand were planted on podsol sandy soil and those of the 27-year-old stand on non-podsolic sandy soil. In both secondary stands, thick litter and humus layers had been developed. The litter and humus partly originated from former stands at the same sites, partly from the present stands. In the secondary stands, the thick litter and humus layers and understory vegetation were removed ("sod-cutting") in order to simulate the thin litter and humus layers in the primary stands. Untreated plots served as controls. Surveys conducted in 1991, 1992 and 1993 indicated that sod-cutting enhanced abundance and diversity of ectomycorrhizal fungi; however, the species richness and diversity in the sod-cut plots did not reach those in the primary stand plots. High species richness and diversity were associated with low nitrogen concentrations and somewhat higher pH values in the ectorganic layers and mineral soil. This indicates that primary ectomycorrhizal succession differs from secondary ectomycorrhizal succession and that ectomycorrhizal succession is largely determined by age of the humus profile and not by the phase of canopy closure.

Successie

Mycologen hebben waargenomen dat de soortensamenstelling van ectomycorrhizaschimmels verandert met het ouder worden van bossen. Sommige soorten worden alleen waargenomen in jonge (< 15 jaar oude) bossen, andere soorten alleen in oudere (> 50 jaar oude) bossen (Keizer, 1993; Termorshuizen & Keizer, 1996). Gewoonlijk neemt het aantal soorten ectomycorrhizaschimmels toe met de leeftijd van het bos tot de kroon zich sluit (en waarschijnlijk ook ondergronds de wortels van naburige bomen met elkaar in contact komen) en strooisel en humus accumuleert. Daarna neemt het aantal soorten licht af (Dighton & Mason, 1985; Jansen, 1991). Deze verandering in soortensamenstelling tijdens het ouder worden van bomen en bossen wordt successie genoemd. Rayner & Todd (1979) geven een meer precieze definitie van successie van schimmels: de opeenvolgende bezetting van hetzelfde terrein door mycelia van verschillende soorten schimmels of van verschillende groepen schimmels.

Successie van schimmels kan als volgt bestudeerd worden. Gedurende een aantal jaren, bij voorkeur meer dan drie, worden de vruchtlichamen van schimmels in proefvlakken gezocht en geteld. Proefvlakken worden gewoonlijk uitgelegd in homogeen terrein. Onder

homogeen terrein wordt verstaan dat bodem en vegetatie in een proefvlak zoveel mogelijk gelijk zijn. Als een proefvlak in een bos ligt moeten alle bomen dezelfde leeftijd hebben. Deze methode is vooral geschikt gedurende de eerste successiestadia. Een andere manier van successie bestuderen is het bekijken van vegetaties van verschillende leeftijd, mits het aannemelijk is dat ze behalve leeftijd in geen ander opzicht verschillen.

Strategieën van ectomycorrhizaschimmels

Het concept van successie in ectomycorrhizaschimmels werd door Deacon & al. (1983) geïntroduceerd met de begrippen "early-stage" en "late-stage" schimmels. "Early-stage" schimmels kunnen direct nog niet gemycorrhizeerde zaailingen infecteren in tegenstelling tot "late-stage" schimmels, die dit niet kunnen. Over het algemeen worden "early-stage" schimmels beschouwd als ectomycorrhizaschimmels karakteristiek voor zeer jonge bomen en worden gevolgd door "late-stage" schimmels met het ouder worden van de bomen.

In feite is deze classificatie een variant op het r-K concept. r-Geselecteerde organismen hebben een korte levensverwachting en een hoge reproductiviteit in tegenstelling tot K-geselecteerde organismen. r-Selectie is belangrijk in geval van verstoring, zoals het weghalen van vegetatie, zodat er een kaal stuk grond ontstaat. Voorbeelden van r-geselecteerde organismen zijn planten, de zogenaamde pioniers of ruderaal planten, die zo'n kaal stuk grond koloniseren. Als eenmaal het terrein is volgegroeid met pioniers dan volgen de K-geselecteerde planten, de "competitors". Dit kunnen bijvoorbeeld meerjarige planten zijn, zoals struiken en bomen (MacArthur & Wilson, 1967; Pianka, 1970).

Grime (1985) breidde het concept van r-K selectie uit naar het driedelige C-S-R concept, omdat veel organismen niet bleken te passen in het tweedelige r-K concept. Het C-S-R concept bestaat uit drie strategieën: "combative" (C), "stress tolerant" (S) en "ruderal" (R). De ruderaal (R) en "combative" (C) soorten komen respectievelijk overeen met r- en K-geselecteerde soorten uit het r-K concept. Grime (1985) voegde de stress tolerante (S) soorten toe. De idee achter het driedelige C-S-R concept is dat competitie om bijvoorbeeld voedingsstoffen, water en licht (C) afneemt met toename van stress (S) en/of verstoring (D). In feite is de verhouding tussen C, S en D in belangrijke mate bepalend voor de vegetatiestructuur en soortensamenstelling op welke plek dan ook (Grime, 1985).

De genoemde strategieën zijn geschikt om het gedrag van organismen te beschrijven, maar niet om ze te classificeren. Immers, strategieën kunnen variëren tijdens verschillende fasen van de levenscyclus en onder verschillende omstandigheden.

Verstoring van successie van ectomycorrhizaschimmels

In Nederland is de samenstelling van de ectomycorrhizaflora in grove-dennenbossen gedurende deze eeuw sterk veranderd, waarbij veel soorten ectomycorrhizapaddestoelen sterk achteruit zijn gegaan (Kuyper & al., 1990). Vooral in bossen in gebieden met veel depositie van stikstof afkomstig van luchtverontreiniging zijn vruchtlichamen van ectomycorrhizaschimmels in aantal sterk verminderd. Deze luchtverontreiniging, met name veroorzaakt door de bio-industrie, leidt tot een verstoring van de natuurlijke successie.

Door de luchtverontreiniging van stikstof vermindert de vitaliteit van Grove den, waardoor de bomen minder suikers kunnen leveren aan de ectomycorrhizaschimmels. Het aantal ectomycorrhizaschimmels neemt daardoor af (Kuyper & al., 1990).

Daarnaast hopen in verontreinigde bossen dennenaalden zich versneld op, waardoor een dikke (10-15 cm), zure ($\text{pH} \pm 2.9$) strooisel- en humuslaag (Figuur 1) ontstaat. Ook domineert het gras Bochtige smele (*Deschampsia flexuosa*) de ondergroei van grove-dennenbossen vanaf ± 10 jaar oud in gebieden met veel luchtverontreiniging. In gebieden met weinig luchtverontreiniging wordt Bochtige smele dominant aangetroffen in dennenbossen vanaf 30-40 jaar (Fanta, 1992). In feite versnelt luchtverontreiniging van stikstof (vermesing) de successie van het humusprofiel.

In de humus en in de bovengrondse delen van Bochtige smele hoopt zich veel stikstof op. Zowel de ophoping van en verzuring door humus als de toename van stikstofverontreiniging remmen de ontwikkeling van ectomycorrhizapaddestoelen (Baar, 1995). Veerkamp (1992) vermeldt dat in grove-dennenbossen waarvan de ondergroei gedomineerd wordt door Bochtige smele weinig ectomycorrhizapaddestoelen worden aangetroffen.

Naast luchtverontreiniging is een andere belangrijke verstoring het kappen en weer aanplanten van bossen. Grove dennen die aangeplant zijn op een bodem waar reeds lange tijd bos heeft gestaan bevat meer organische stof en stikstof dan op een stuifzand waar geen of nauwelijks bodemvorming plaatsgevonden heeft. In een recent aangeplant bos op een verouderde bodem kan de humuslaag dan ook veelal vrij dik (10-15 cm) zijn. Door het kappen en het weer aanplanten van bossen lopen bodem- en bossuccessie niet meer parallel.

Ingrepen in strooisel- en humuslagen

Kallenbach nam aan het begin van deze eeuw waar dat het verwijderen van strooisel een positief effect had op ectomycorrhizaschimmels, met name op stekelzwammen in sparrenbossen op arme zandgrond (geciteerd in Grosse-Brauckmann & Grosse-Brauck-

Figuur 1. Schematische weergave van de opbouw van een humusprofiel in een Grove-dennenbos.

L-laag = strooisel

F-laag = gedeeltelijk verteerde humus, met nog herkenbare stukken naalden

H-laag = humus, dat volledig verteerd is. Het oorspronkelijk materiaal is niet of nauwelijks herkenbaar

Minerale bodem

mann, 1978).

Tijdens onderzoek naar de afname van ectomycorrhizaschimmels in ongestoorde grove-dennenbossen in 1987 vond Termorshuizen (1990) een positief effect op de ectomycorrhizaflora toen onbekenden strooisel, humus en vegetatie verwijderd hadden. Op een stukje grond van 30 m² werden 94 keer zoveel vruchtlichamen gevonden als op een vergelijkbaar stukje ongestoorde grond. Dit proefvlak was het meest arm aan vruchtlichamen en was gelegen in een bosgebied met de grootste ammoniakverontreiniging in Nederland.

Het verwijderen van dikke lagen strooisel en humus in vijf 40-80 jaar grove-dennenbossen in Drenthe en op de Veluwe deed het aantal soorten en vruchtlichamen van ectomycorrhizaschimmels toenemen. Grotere aantallen vruchtlichamen van *Amanita gemmata* (Narcisamaniet), *Cantharellus cibarius* (Hanekam), *Rhizopogon luteolus* (Okerkleurige vezeltruffel) en *Suillus bovinus* (Koeieboleet) werden waargenomen in de proefvlakken waar strooisel en humus verwijderd was dan in de onbehandelde proefvlakken (De Vries & al., 1995).

Uit deze waarnemingen blijkt dat het verwijderen van strooisel en humus kan leiden tot veranderingen in de successie van ectomycorrhizaschimmels. In feite leidt het tot het terugzetten van de successie van humusprofiel en vegetatie waarmee ook de succesie van ectomycorrhizaschimmels wordt teruggezet (De Vries & al., 1995).

Primaire en secundaire successie

Successie van schimmels kan worden verdeeld in primaire en secundaire successie. Primaire successie kan gedefinieerd worden als successie gestart op een maagdelijk oppervlak (bijvoorbeeld een minerale bodem zonder vegetatie) en geeft een pioniersituatie weer. Secundaire successie volgt een verstoring van een primaire successie door een plotselinge gebeurtenis, zoals kappen van bomen of een bosbrand (Frankland, 1992). De meeste studies tot nog toe waren gericht op primaire successie (Dighton & Mason, 1985; Last & al., 1987) en er is nog steeds weinig bekend over secundaire successie. Ook zijn er weinig lange-termijnstudies gedaan, waarbij de veranderingen van de ectomycorrhizaflora met het verouderen van de bossen is gevolgd.

In de hier gepresenteerde studie was het doel een vergelijking te maken tussen het aantal soorten ectomycorrhizaschimmels en de soortensamenstelling in primaire en secundaire grove-dennenbossen om zo meer te kunnen zeggen over primaire en secundaire successie van ectomycorrhizaschimmels van Grove den en de factoren die deze successie verklaren.

Primaire en secundaire grove-dennenbossen

In het voorjaar van 1990 zijn twee middeloude (15-20 jaar oude) grove-dennenbossen (P1 en P2) op het Hulshorsterzand geselecteerd. Het betreft hier primaire bossen, dat wil zeggen dat ze spontaan zijn opgekomen op voormalig stuifzand. De bodem is een duinvaaggrond, die arm is aan voedingsstoffen. Er vindt nauwelijks ophoping van dennenaalden plaats en de ondergroei bestaat voornamelijk uit mossen en korstmossen

behorend tot het geslacht *Cladonia*. Het gras Bochtige smele komt nauwelijks voor in de onderzochte bossen.

Ook zijn in het voorjaar van 1990 twee middeloude secundaire grove-dennenbossen in Drenthe geselecteerd, een 16 jaar oud bos in boswachterij Dwingeloo (S3, zie Baar, 1996) en een 27 jaar oud bos in boswachterij Smilde (S4). Op de locatie van S3 kwam tot 1920 heide voor, daarna werd er Grove den (*Pinus sylvestris*) samen met Zomereik (*Quercus robur*) en Fijnspar (*Picea abies*) geplant. In 1974 werd deze aanplant gekapt en vervangen door Grove den. De bodem van S3 is een podzolbodem met relatief veel voedingsstoffen. Tot 1908 was de locatie van S4 stuifzand, daarna werd Grove den aangeplant. In 1963 werd deze aanplant gekapt en de locatie werd herbeplant met Grove den. De bodem van S4 is een duinvaaggrond. In beide secundaire bossen is een 6 tot 8 cm dikke strooisel- en humuslaag aanwezig. De ondergroei van deze bossen wordt gedomineerd door Bochtige smele; in S3 komen ook Pijpestrootje (*Molinia caerulea*) en Rankende helmbloem (*Ceratocarpus claviculata*) voor en in S4 ook Kraaihei (*Empetrum nigrum*).

In elk primair bos zijn 4 onbehandelde proefvlakken en in elk secundair bos 8 proefvlakken (4 onbehandelde en 4 geplagde) geselecteerd. Ieder proefvlak was 15 x 15 m² groot. In het voorjaar van 1990 zijn strooisel en humus samen met de vegetatie verwijderd ("plaggen") van de 4 proefvlakken in elk van de secundaire bossen.

Ectomycorrhizaflora

Van 1990 tot 1993 werden van september tot november de vruchtlichamen van de ectomycorrhizaschimmels in alle proefvlakken geteld, behalve in de randzones van 2,5 m. De proefvlakken werden eenmaal in de 3 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). De clustertechniek TWINSpan ("Two-way Indicator Species Analysis") werd toegepast om op elkaar gelijkende groepen ectomycorrhizaschimmels op te sporen. Daarvoor werd de maximale dichtheid van de vruchtlichamen waargenomen in 1990 tot 1993 gebruikt.

Resultaten inventarisatie

De soortensamenstelling van ectomycorrhizapaddestoelen in de primaire bossen verschilde van zowel de onbehandelde als de geplagde proefvlakken in de secundaire bossen. Vruchtlichamen van 12 soorten, waaronder *Hygrophorus hypothecus* (Denneslijmkop), *Sarcodon imbricatus* (Geschubde stekelzwam), *Suillus luteus* (Bruine ringboleet) en *Tricholoma focale* (Halsdoekridderzwam) werden alleen waargenomen in de primaire bossen (Tabel 1). Plaggen veranderde de soortensamenstelling in de secundaire bossen, met name in S4 op duinvaaggrond, waardoor de soortensamenstelling van de geplagde proefvlakken in S4 ging lijken op die in proefvlakken in de primaire bossen. Gemeenschappelijke soorten zijn *Cortinarius fusisporus* (Zandpadgordijnzwam), *Rhizopogon luteolus*, *Suillus bovinus* en *Tricholoma albobrunneum* (Witbruine ridderzwam). De soortensamenstelling van de geplagde proefvlakken in S4 verschilde behoorlijk van de

geplagde proefvlakken in S3. Vruchtlichamen van *Cantharellus cibarius*, *Coltricia perennis* (Echte tolszwam) en *Tricholoma albobrunneum* werden niet gevonden in de geplagde proefvlakken van S3 op podzol, maar wel in S4 op duinvaaggrond. De soortensamenstelling van de onbehandelde proefvlakken in de secundaire bossen verschilde nogal van die in de geplagde proefvlakken of die in de primaire bossen. Slechts een klein aantal soorten werd aangetroffen in de onbehandelde proefvlakken, waaronder *Lactarius hepaticus* (Levermelkzwam).

Discussie

Het hogere aantal soorten ectomycorrhizaschimmels en een andere soortensamenstelling van de ectomycorrhizaflora in de proefvlakken in de primaire bossen dan in de secundaire bossen duidt er op dat primaire successie van ectomycorrhizaschimmels verschilt van secundaire successie. In de primaire bossen werden de vruchtlichamen van ectomycorrhizaschimmels karakteristiek voor droge, nutriëntarme, zure zandbodems gevonden, zoals *Sarcodon imbricatus*, *Tricholoma albobrunneum* en *T. portentosum* (Glanzende ridderzwam) (Tabel 1). Een vergelijkbare soortensamenstelling komt voor in 20 tot 30 jaar oude primaire grove-dennenbossen in Finland en Estland (Hintikka, 1988; Kalamees & Silver, 1988). De ondergroei van de bossen in Estland werd gedomineerd door *Cladonia*-soorten en in Finland door *Vaccinium*-soorten terwijl Bochtige smele afwezig was. Het lager aantal soorten ectomycorrhizaschimmels en het voorkomen van andere soorten ectomycorrhizaschimmels, zoals *Lactarius hepaticus*, in de secundaire bossen dan in de primaire bossen kan worden verklaard door accumulatie van strooisel en humus en dominantie van Bochtige smele (Baar, 1995).

Gedurende successie van grove-dennenbossen gaat Bochtige smele de ondergroei domineren als de F-lagen in humus worden gevormd (Figuur 1), dit is (onder omstandigheden van relatief weinig stikstofvervuiling) als de grove-dennenbossen 30 tot 40 jaar oud zijn. Dit verklaart het vrijwel ontbreken van Bochtige smele in de 15 tot 20 jaar oude primaire bossen in dit onderzoek. Als Bochtige smele zich eenmaal heeft gevestigd dan domineert het gras de ondergroei van grove-dennenbossen gedurende de daaropvolgende 50 tot 60 jaar (Fanta, 1992). De humusprofielen van de secundaire bossen in Drenthe waren ongeveer 80 jaar oud en werden gedomineerd door Bochtige smele. Daarnaast wordt de groei van Bochtige smele gestimuleerd net als de accumulatie van dennenaalden door hoge stikstofdepositie afkomstig van luchtverontreiniging (Baar, 1995).

Door te plaggen in de secundaire bossen worden dikke strooisel- en humuslagen met veel organisch stikstof en ammonium en een lage pH verwijderd. Hierdoor nam het aantal soorten ectomycorrhizaschimmels toe en begon de soortensamenstelling van de ectomycorrhizaflora te lijken op die in de primaire bossen. In feite zet het verwijderen van strooisel- en humuslagen samen met Bochtige smele de successie van ectomycorrhizaschimmels terug. Het voorkomen van vruchtlichamen van ectomycorrhizaschimmels karakteristiek voor grove-dennenbossen met dunne humuslagen op droge, nutriëntarme en zure zandbodems zoals *Cantharellus cibarius*, *Coltricia perennis*, *Cortinarius fusisporus*

Tabel 1. Ectomycorrhizapaddenstoelen in de primaire (P1 en P2) en secundaire (S3 en S4) bossen. Maximum dichtheid van de vruchtlichamen gedurende 1990 tot 1993 heeft een cijfer gekregen overeenkomstig een logaritmische schaal: 1-3 vruchtlichamen = 1, 4-10 vruchtlichamen = 2, 11-30 vruchtlichamen = 3, etc. (Arnolds, 1992). O = onbehandeld en P = geplagd.

Proefvlak	P	P	P	P	P	P	P	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S		
Behandeling	O	O	O	O	O	O	O	O	P	P	P	P	O	O	P	P	P	P	O	O	O	O		
TWINSpan cluster	1	1	1	1	2	2	2	2	3	3	3	3	3	4	4	4	4	4	5	5	5	5		
<i>Boletus edulis</i>	2	1																						
<i>Suillus luteus</i>	2	1	1																					
<i>Tricholoma equestre</i>	5	4	4	4	4	4	4	4																
<i>Amanita muscaria</i>	4	2	2	1	2	3	3	2																
<i>Hebeloma cylindrosporum</i>		1	3	1	4	4	3	2																
<i>Suillus variegatus</i>		1	1																					
<i>Hygrophorus hypotejus</i>		1	2	2																				
<i>Cortinarius croceoconus</i>				2	2	2	2	1																
<i>Tricholoma portentosum</i>								3	2															
<i>Tricholoma focale</i>								2																
<i>Sarcodon imbricatus</i>								2																
<i>Lactarius glyciosmus</i>						4	4																	
<i>Suillus bovinus</i>	2	3	3	2	1	3		4	5															
<i>Rhizopogon luteolus</i>	4	3	3	4	3	3	2	3	3	1														
<i>Tricholoma albobrunneum</i>		1	3	2	2	4	3	2	2		1													
<i>Thelephora terrestris</i>	6	5	2	3	5	3		4		3		3	2											
<i>Inocybe lacera</i>	3	4			1	2			2	6	1				4		3							
<i>Amanita gemmata</i>		1							1		1													
<i>Cortinarius croceus</i>				2	1	4	3	4				1												
<i>Cortinarius fusisporus</i>					4	1	2	1		2		2	2											
<i>Gomphidius roseus</i>								2	2															
<i>Russula vesca</i>								1																
<i>Coltricia perennis</i>									3		1	2												
<i>Russula adusta</i>										1	1													
<i>Lactarius necator</i>										1		1												
<i>Inocybe ovaticystis</i>													1											
<i>Scleroderma citrinum</i>											1													
<i>Cantharellus cibarius*</i>											2													
<i>Boletus badius</i>										2	2		1			1	2	3	1					
<i>Russula ochroleuca</i>																1	3		2	1				
<i>Amanita rubescens</i>										2	3	2		1	1	1	2	1	1					
<i>Russula emetica</i>				1			2	2	1			3	1											
<i>Lactarius hepaticus</i>				1	3	3	2		2	5	5	4	5	6	6	5	4	4	4	6	5	3	2	2
<i>Paxillus involutus</i>	1	1	1			3	3	4	2	1	1	2		1	1	2		1						
<i>Inocybe soluta</i>	3	3			1	3	2			1	1	3					1	1	1					
<i>Laccaria proxima</i>	5	2	2	1			2		3	4	2	2	3	5	2	4	5	2	1	2	1			
<i>Laccaria bicolor</i>	4		2		3	3	2	4	6	5	5	4	4	1	4	4	6	6	6	2		1	1	
<i>Lactarius rufus</i>	5	4	5	6	4	4	4	4					2	1	2	3	3	4	4	3	2	1	3	

* *C. cibarius* werd in 1994 voor de eerste keer waargenomen.

Total aantal soorten (N_c) waargenomen van 1990 tot 1993.

Bos	P1	P2	S3-O	S4-O	S3-P	S4-P
N ₄	23	22	7	10	14	21

en *Rhizopogon luteolus*, in de geplagde proefvlakken in het secundaire bos op de duinvaaggrond (Tabel 1) geeft dit aan. Het effect van plaggen was minder groot in het secundaire bos op podzolgrond, waarschijnlijk door de relatief hoge concentraties aan voedingsstoffen en het hoge organische-stofgehalte en de lage pH in de minerale bodem (Baar, 1995). Dit duidt erop dat successie van ectomycorrhizaschimmels meer wordt bepaald door de leeftijd van het humusprofiel en het organische-stofgehalte in de minerale bodem dan door de fase van kroonsluiting van de bomen.

Het "early"- en "late"-stage concept is gebaseerd op het r-K concept of is gelijk aan R-selectie en C-selectie in het C-S-R concept (Last & al., 1987). Dahlberg & Stenlid (1990) suggereren dat tijdens de kroonsluiting ectomycorrhizaschimmels de sterkste selectie voor C-strategieën hebben. Echter, in deze studie werden geen aanwijzingen gevonden dat deze concepten gelden voor ectomycorrhizaschimmels in grove-dennenbossen in Nederland. Daarentegen wordt de suggestie van Blasius & Oberwinkler (1989) dat successie van ectomycorrhizaschimmels meer door de leeftijd van de bodem dan door de leeftijd van de bomen wordt bepaald bevestigd. Shaw & Lankey (1994) constateerden ook dat de hoeveelheid organische stof in de bodem een belangrijke rol speelt in het voorkomen van ectomycorrhizaschimmels. Zij vonden dat het aantal soorten ectomycorrhizaschimmels negatief gecorreleerd is met het organische-stofgehalte in de bodem. Selectie op het vermogen van ectomycorrhizaschimmels om organische componenten in humus af te breken zou dan ook een bepalende factor voor successie van ectomycorrhizaschimmels kunnen zijn (Read, 1991).

Tot slot

Zeer erkentelijk voor hun hulp bij het veldwerk ben ik Frits de Vries, Bernhard de Vries en Mariska Oude Elferink. Thom Kuyper wil ik graag bedanken voor zijn hulp bij het determineren van de ectomycorrhizapaddestoelen en het kritisch doorlezen van het manuscript.

Literatuur

- Arnolds, E. 1992. The analysis and classification of fungal communities with special reference to macrofungi. pp. 7-47 in: W. Winterhoff (ed.), Fungi in vegetation science. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Arnolds, E., Kuyper, Th.W., Noordeloos, M.E. (eds.). 1995. Overzicht van paddestoelen van Nederland. Uitgave Nederlandse Mycologische Vereniging, 872 pp.
- Baar, J. 1995. Ectomycorrhizal fungi of Scots pine as affected by litter and humus. Dissertatie, 139 pp. Landbouwniversiteit Wageningen.
- Baar, J. 1996. Ingrepen in strooisel- en humuslagen en ectomycorrhizaschimmels in grove-dennenopstanden. *Coolia* 39: 89-97.
- Blasius, D., Oberwinkler, F. 1989. Succession of mycorrhizae: a matter of tree and stand age. *Annales de Science Forestière* 46 (Suppl.): 758s-761s.
- Dahlberg, A., Stenlid, J. 1990. Population structure and dynamics in *Suillus bovinus* as indicated by spatial distribution of fungal clones. *New Phytologist* 115: 487-493.
- Deacon, J.W., Donaldson, S.J., Last, F.T. 1983. Sequences and interactions of mycorrhizal fungi on birch. *Plant and Soil* 71: 257-262.
- De Vries, B.W.L., Jansen, E., Van Dobben, H.F., Kuyper, Th.W. 1995. Partial restoration of fungal

- and plant species diversity by removal of litter and humus layers in stands of Scots pine in The Netherlands. *Biodiversity and Conservation* 4: 156-164.
- Dighton, J., Mason, P.A. 1985. Mycorrhizal dynamics during forest tree development. pp. 117-139 in: D. Moore, L.A. Casselton, D.A. Woods, J.C. Frankland (eds.), *Developmental biology of higher fungi*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fanta, J. 1992. Spontane Waldentwicklung auf diluvialen Sandböden und ihre Bedeutung für den Naturstudie. Ein Fallstudie aus der Veluwe, Niederlande. *Norddeutsche Naturschutzakademie Berichte* 5: 23-27.
- Frankland, J.C. 1992. Mechanisms in fungal succession. pp. 383-401 in: G.C. Carroll, D.T. Wicklow (eds.), *The fungal community. Its organization and role in the ecosystem*. Marcel Dekker Inc., New York.
- Grime, J.P. 1985. Towards a functional description of vegetation. pp. 503-514 in: J. White (ed.), *The population structure of vegetation*. Junk, Dordrecht.
- Grosse-Brauckman, H., Grosse-Brauckman, G. 1978. Zur Pilzflora der Umgebung von Darmstadt vor 50 Jahren und heute (ein Vergleich der floristische Befunde Franz Kallenbach aus der Zeit von 1918 bis 1942 mit dem gegenwärtigen Vorkommen der Arten). *Zeitschrift für Mykologie* 44: 257-269.
- Hintikka, V. 1988. On the macromycete flora in oligotrophic pine forests of different age in South Finland. *Acta Botanica Fennica* 136: 89-94.
- Jansen, A.E. 1991. The mycorrhizal status of Douglas Fir in The Netherlands: its relation with stand age, regional factors, atmospheric pollutants and tree vitality. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 35: 191-208.
- Kalamees, K., Silver, S. 1988. Fungal productivity of pine heaths in North West Estonia. *Acta Botanica Fennica* 136: 95-98.
- Keizer, P.J. 1993. The ecology of macromycetes in roadside verges planted with trees. Dissertatie, 290 pp. Landbouwniversiteit Wageningen.
- Kuyper, Th.W., Termorshuizen, A.J., Boswijk, W.P.T. 1990. Ectomycorrhiza en de vitaliteit van het Nederlandse bos. *Nederlands Bosbouw tijdschrift* 62: 334-338.
- Last, F.T., Dighton, J., Mason, P.A. 1987. Successions of sheathing mycorrhizal fungi. *Trends in Ecology and Evolution* 2: 157-161.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.D. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Pianka, E.R. 1970. On r- and K-selection. *American Naturalist* 104: 592-597.
- Rayner, A.D.M., Todd, N.K. 1979. Population and community structure and dynamics of fungi in decaying wood. *Advances in Botanical Research* 7: 333-420.
- Read, D.J. 1991. Mycorrhizas in ecosystems. Nature's response to the "law of the minimum". pp. 101-130 in: D.L. Hawksworth (ed.), *Frontiers in mycology*. CAB International, Wallingford.
- Shaw, P.J.A., Lankey, K. 1994. Studies on the Scots pine mycorrhizal fruitbody succession. *Mycologist* 8: 172-174.
- Termorshuizen, A.J. 1990. Decline of carpophores of mycorrhizal fungi in stands of *Pinus sylvestris*. Dissertatie, 128 pp. Landbouwniversiteit Wageningen.
- Termorshuizen, A.J., Keizer, P.J. 1996. Oecologie van paddestoelen en schimmels 4. Successie van paddestoelen van mycorrhiza-vormende schimmels. *Coolia* 39: 157-162.
- Veerkamp, M.T. 1992. Paddestoelen in bosreservaten. *Hinkeloord reports* 4: 1-123. Landbouwniversiteit Wageningen.