

**Van competitie naar coëxistentie;
invloed van bodemheterogeniteit en mycorrhiza's op de
soortenrijkdom van hogere planten**

**W.A. Ozinga
Laboratorium voor Plantenoecologie,
Rijksuniversiteit Groningen**

**Van competitie naar coëxistentie;
invloed van bodemheterogeniteit en mycorrhiza's op de soortenrijkdom van
hogere planten**

doctoraalscriptie Wim Ozinga

augustus 1996

begeleiding: prof. J. van Andel

Inhoud

Inleiding	3
Interactie tussen soorten	4
Negatieve interacties	4
Positieve interacties	4
Relatieve invloed van competitie	4
Variabiliteit in plantresponsies	6
Trade offs en milieuconstraints	6
Trade off tussen spruit en wortel	6
Trade off tussen efficiëntie van opname N en P	6
Plasticiteit van allocatiepatronen	7
Variabiliteit in het milieu	8
Bodemheterogeniteit: heterogeniteit van het limiterende nutriënt	8
Kwantificering van de ruimtelijke schaal van bodemheterogeniteit	8
Bodemheterogeniteit zoals de plant die ervaart	10
Bodemheterogeniteit op een ruimtelijke schaal van individuele planten	11
Feedback mechanismen plant - bodem	11
Heterogeniteit in relatieve nutriëntenbeschikbaarheid: het resource ratio model	12
Beperkingen van het resource ratio model	13
Bodemheterogeniteit op een ruimtelijke schaal boven individuele planten	14
Open ruimte als limiterende resource	14
Disturbance	14
Spatial competition model	15
Beperkingen van het spatial competition model	15
Bodemheterogeniteit op een ruimtelijke schaal beneden individuele planten	17
Nutriëntenmobiliteit	17
Verschil in effect tussen N en P limitatie	18
Conditionering van de nutriëntenmobiliteit door milieufactoren	18
Beperkingen nutriëntmobiliteitsmodellen	19
Reactie plant op bodemheterogeniteit	20
Ruimtelijke niche differentiatie	20
Trade off tussen schaal en precisie van nutriëntenopname	20
Beperkingen	20
Ruimtelijke heterogeniteit in mycorrhiza partner	21
Nutriëntenopname via mycorrhiza's	21
Interspecifieke mycorrhizanetwerken	21
Intraspecifieke mycorrhizanetwerken	23
Conclusies en discussie	24
Literatuur	26

Inleiding

Bij het natuurbeleid en natuurbeheer is soortenrijkdom van vegetaties (een structuurkenmerk) een belangrijke 'kwaliteitsparameter', naast natuurlijkheid (een proceskenmerk) en zeldzaamheid. De processen die verschillen in soortenrijkdom veroorzaken worden nog steeds niet volledig begrepen. In veel halfnatuurlijke natuurgebieden in Nederland is de laatste decennia de soortendiversiteit afgenomen doordat enkele soorten met een relatief hoge groeisnelheid sterk in dominantie zijn toegenomen. Het gaat hierbij om soorten als Bochtige smeide (ondergroei voedselarme bossen), Pijpestrootje (natte dopheidevegetaties), Gevinde korsteel (kalkgraslanden), Duinriet en Dauwbraam (duinen), Strandkweek (kwelders). Door natuurbeheerders die streven naar een hoge soortenrijkdom wordt dominantie van deze soorten vaak als een probleem gezien. Om de mechanismen te ontrafelen die een hoge soortenrijkdom mogelijk maken, is het nodig om eerst te weten welke mechanismen de dominantie van deze soorten kunnen tegengaan, dus welke mechanismen competitieve verdringing van andere soorten voorkomen. Een factor die hierbij belangrijk kan zijn is ruimtelijke heterogeniteit. Op verschillende ruimtelijke schalen kunnen andere processen een rol spelen.

Veel ecologische theorieën en modellen over interacties tussen plantensoorten gaan er van uit dat de onderzochte soorten leven in een homogeen milieu, zonder ruimtelijke structuur. Onder natuurlijke omstandigheden is de beschikbaarheid van nutriënten in de ruimte echter zeer heterogeen. Recent zijn er door plantencologen modellen ontwikkeld die rekening houden met heterogeniteit in ruimte en/of tijd (o.a. Tilman, 1994; Huston & DeAngelis, 1994 en Huisman, manuscript). Hieruit blijkt dat ruimtelijke en temporele heterogeniteit belangrijke consequenties kunnen hebben voor de interacties tussen plantensoorten.

In dit rapport ga ik in op ruimtelijke heterogeniteit en dan met name op heterogeniteit in de beschikbaarheid van nutriënten. Op verschillende schalen spelen andere processen een rol, zodat ik voor verschillende schalen afzonderlijk probeer te achterhalen hoe ruimtelijke heterogeniteit de interacties tussen plantensoorten kan beïnvloeden. Hierbij wordt uitgegaan van de ruimtelijke schaal van individuele planten en vervolgens wordt respectievelijk ingegaan op de ruimtelijke schalen boven en beneden individuele planten. Bij onderzoek naar de interactie tussen plantensoorten worden mycorrhizaschimmels vaak buiten beschouwing gelaten. Doordat de heterogeniteit in beschikbaarheid van nutriënten zoals de meeste plantensoorten die ervaren sterk beïnvloed wordt door mycorrhizaschimmels, wordt aansluitend de rol van ruimtelijke heterogeniteit in mycorrhizapartner besproken.

Interactie tussen soorten

Negatieve interacties

Individuele planten kunnen het functioneren van andere soorten in de buurt op verschillende manieren beïnvloeden. Volgens veel plantencologen spelen vooral negatieve interacties (m.n. competitie) een rol bij veranderingen in de soortensamenstelling van de vegetatie (o.a. Tilman, 1985, 1994; Berendse & Elberse, 1990; Huston & DeAngelis, 1994).

De groei van elke vegetatie wordt gelimiteerd door één of meer bronnen (resources), meestal één of meerdere nutriënten en/of licht, soms ook water. Wanneer twee naast elkaar groeiende planten door dezelfde resource gelimiteerd worden en door opname van deze resource de beschikbaarheid hiervan voor de andere plant verlagen dan beïnvloeden ze elkaars groei negatief. Met name de resource ratio hypothese van Tilman (1985) heeft veel invloed gehad op het onderzoek naar mechanismen van competitie tussen planten.

Positieve interacties

De sterke nadruk op negatieve interacties bij de verklaring van mechanismen achter veranderingen in de soortensamenstelling van een vegetatie, heeft mogelijk geleid tot een onderschatting van de invloed van positieve interacties (Goldberg & Barton, 1992; van Andel *et al.*, 1993; Bertness & Callaway, 1994; Perry, 1995). Een plant kan andere plantensoorten positief beïnvloeden door verhoging van de beschikbaarheid van één of meerdere limiterende nutriënten of door milieufactoren minder ongunstig te maken (o.a. bescherming tegen droogte, anaerobie en herbivorie). Vaak treedt de positieve interactie indirect op via andere organismen. Dit is bijvoorbeeld het geval bij mycorrhizaschimmels die individuen van verschillende plantensoorten kunnen verbinden en interspecifiek transport van C en/of nutriënten mogelijk maken (Grime *et al.*, 1987; Newman, 1988; Perry *et al.*, 1989; Eason *et al.*, 1991). De relatief geringe aandacht van plantencologen voor positieve interacties is misschien tekenend voor de huidige tijdgeest.

Relatieve invloed van competitie

Er is in de tachtiger en negentiger jaren veel discussie geweest over de relatieve invloed van competitie ten opzichte van andere factoren op de samenstelling van vegetaties (zie o.a. Grace, 1991). Grace (1993) schrijft hierover: "Our inability to arrive at a consensus opinion, however, may say more about the weaknesses of our science than about the complexity of nature". Recent zijn enkele veldexperimenten uitgevoerd waarin het effect van nutriëntenbeschikbaarheid en disturbance op de intensiteit van competitie tussen planten onderzocht werd (Campbell & Grime, 1992; Turkington *et al.*, 1993; Wilson & Tilman, 1993). De absolute reductie van de biomassa-productie onder invloed van competitie nam toe met een toename van de productiviteit (Campbell & Grime, 1992; Turkington *et al.*, 1993). Grace (1995) maakt echter aannemelijk dat de invloed van competitie ten opzichte van andere factoren beter uitgedrukt kan worden als de procentuele reductie van de biomassa-productie. Deze relatieve intensiteit van de competitie werd in de drie experimenten weinig beïnvloed door de bodemvruchtbaarheid. In de bovengenoemde experimenten is de bodemheterogeniteit zo laag mogelijk gehouden. De relatieve intensiteit van competitie bij een heterogene beschikbaarheid van nutriënten is mogelijk anders. Mogelijk biedt heterogeniteit in ruimte en tijd van de beschikbaarheid van resources een sleutel bij de discussie welke factoren de relatieve intensiteit van competitie bepalen.

Naast biotische interacties beïnvloeden fysische en chemische factoren (o.a. temperatuur, pH en redoxpotentiaal) het functioneren van planten. Dit kan direct (remming fysiologische processen, verhoging van de minimale nutriëntenbehoefte van individuele planten), maar ook indirect via veranderingen in de relatieve beschikbaarheid van resources. Mogelijk neemt in vegetaties met een hoge mate van 'abiotische stress' de relatieve intensiteit van competitie af (o.a. Belcher *et al.*, 1995). Het relatieve belang van positieve interacties neemt onder dergelijke omstandigheden waarschijnlijk toe (Goldberg & Barton, 1992; Bertness & Callaway; Belcher *et al.*, 1995; Perry, 1995; Pugnaire *et al.*, 1996). Mogelijk is de ruimtelijke schaal van abiotische stress vaak te groot en te diffuus om de effecten duidelijk terug te vinden op de ruimtelijke schaal van individuele planten.

Variabiliteit in plantresponsies

Trade offs en milieuconstraints

Een basisprincipe bij theorieën over competitie tussen soorten is het verschijnsel dat investeringen van energie en materie in een bepaald onderdeel ten koste gaan van de investeringen in andere onderdelen. Er is een 'trade off' tussen verschillende aanpassingen. Een morfologische of fysiologische aanpassing aan bepaalde milieucondities gaat (vrijwel ?) altijd ten koste van de overlevingskans onder andere milieucondities. De belangrijkste 'milieu constraints' zijn volgens Tilman (1990):

- lage beschikbaarheid van bodem resources (nutriënten, water)
 - lage beschikbaarheid van licht
 - lage beschikbaarheid van open ruimte
 - bronnen van verlies en remming (o.a. herbivorie, pathogenen, allelopathie, extreem klimaat)
- Tussen deze vier milieu constraints zijn diverse tweevoudige en meervoudige trade offs mogelijk (Tilman, 1990). De set van eigenschappen die een plant kan bezitten, wordt hiermee beperkt tot een kleine subset van mogelijke combinaties. Kleine verschillen in responsies van plantensoorten, uitgedrukt in trade offs, kunnen de competitieverhoudingen beïnvloeden en soortenrijkdom mogelijk maken.

Trade off tussen spruit en wortel

Het trade off principe is algemeen geaccepteerd in de ecologie, er bestaat echter verschil van mening over de eigenschappen waartussen een dergelijke trade off optreedt. Het resource ratio model van Tilman (1985) gaat ervan uit dat planten die veel energie steken in hun wortelstelsel om te kunnen concurreren om nutriënten, minder energie in hun spruit investeren (lagere relatieve groeisnelheid) en daardoor minder goed goed kunnen concurreren om licht. Het C-S-R model van Grime (1979) beschouwt zowel nutriëntenlimitatie als lichtlimitatie als 'stress factoren' die selecteren voor eenzelfde levensstrategie, zodat er geen trade off is tussen allocatie naar wortel en spruit. Elke soort valt in het C-S-R model op een punt van een gradiënt van inferieure- naar superieure competitors. Bij metingen onder veldomstandigheden vonden Berendse & Elberse (1990) en Olff *et al.* (1990) dat soorten van nutriëntenarme bodems relatief meer investeren in hun bovengrondse delen dan soorten van meer productieve bodems. Deze resultaten zijn dus tegengesteld aan de voorspelling van Tilman (1985) die wel opgaat binnen de soort, maar blijkbaar niet tussen soorten. Het lijkt echter waarschijnlijk dat bepalingen van het drooggewicht van spruit en wortel een onderschatting opleveren van de relatieve investering van de plant in het wortelstelsel, doordat er hierbij geen rekening wordt gehouden met de allocatie van C, via de wortel, naar mycorrhizaschimmels. Schattingen van de C allocatie naar de mycorrhizaschimmels lopen uiteen van 4 tot 30 % (Durall *et al.*, 1994; Tinker *et al.*, 1994; Rygielwicz & Andersen, 1994). De allocatie naar de mycorrhizaschimmels is groter onder nutriëntenarme omstandigheden (Read, 1991; Wallander & Nylund, 1992; Tinker *et al.*, 1994).

Trade off tussen efficiëntie van opname N en P

Op een lager niveau is er een meningsverschil over het al dan niet aanwezig zijn van een trade off tussen efficiënte N en P opname. Leiden fysiologische aanpassingen voor een betere N opname tot een relatieve vermindering van de P opname (wel trade off: Tilman, 1985) of leiden deze aanpassingen tot een parallele verhoging in de P opname (geen trade off: Grime, 1979). Een indicatie dat er in elk geval onder bepaalde omstandigheden een trade off is tussen

efficiënte N en P opname wordt geleverd door een experiment naar de competitie tussen plantensoorten in een gradiënt van N:P verhoudingen (Tilman, 1987). Het competitief vermogen van de soorten was afhankelijk van de relatieve beschikbaarheid van N en P. Waarschijnlijk kan er echter geen algemeen geldende uitspraak gedaan worden over het al dan niet aanwezig zijn van een trade off tussen efficiënte N en P opname. Er zijn zeer veel aanpassingen voor een verbeterde opname van nutriënten mogelijk. Een deel van deze aanpassingen leidt waarschijnlijk tot een algemene verhoging van de nutriëntenopname (uitgebreid wortelstelsel), terwijl andere aanpassingen meer specifiek werken (sideroforen, pH verlaging).

Plasticiteit van allocatiepatronen

Plantensoorten kunnen verschillen in de manier waarop ze hun energie verdelen over de verschillende onderdelen (allocatie). Een trade off hoeft echter niet een vaste eigenschap van een individu te zijn, maar kan in de loop van de ontwikkeling van een plant veranderen (Grime, 1994; Gleeson & Tilman, 1994). Hierdoor reageren planten niet alleen passief op bodemheterogeniteit, maar ook actief.

Variabiliteit in het milieu

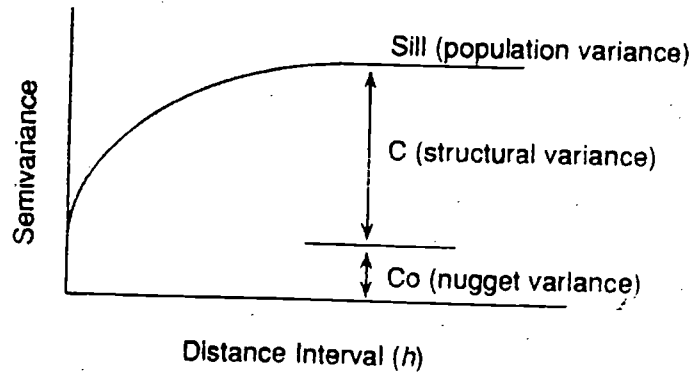
Bodemheterogeniteit: heterogeniteit van het limiterende nutriënt

Voor individuele planten komt bodemheterogeniteit tot uitdrukking via heterogeniteit in de limiterende nutriënten. Vaak is dit N en/of P, soms in combinatie met K (Olf & Pegtel, 1994; Koerselman & Verhoeven, 1995; de Mars, 1996). Het patroon van de voor de plant relevante bodemheterogeniteit kan hierdoor worden vereenvoudigd tot het ruimtelijke patroon van dit limiterende nutriënt. Voor een meer causale verklaring van ruimtelijke patronen in de vegetatie en veranderingen hierin, moeten de factoren gezocht worden die de dynamiek van dit limiterende nutriënt bepalen. Hiertoe moet zowel op het schaalniveau boven als beneden het niveau van de individuele plant gekeken worden. Het schaalniveau boven de individuele plant (o.a. ruimtelijke structuur van het landschap en lokale hydrologische systeem) levert de randvoorwaardes, terwijl het schaalniveau onder de individuele plant (rhizosfeer en 'agregatosfeer') de onderliggende processen helpen verklaren.

Kwantificering van de ruimtelijke schaal van bodemheterogeniteit

Doordat veel bodemparameters niet normaal verdeeld zijn en ruimtelijk sterk gecorreleerd, zijn ruimtelijke patronen in heterogeniteit moeilijk kwantitatief te meten en zijn meetgegevens statistisch moeilijk analyseerbaar (Robertson & Gross, 1994). Een methode die aan deze bezwaren tegemoet kan komen is data-analyse met geostatistische methoden. Met behulp van geostatistiek kan de ruimtelijke bodemheterogeniteit gekwantificeerd worden door berekening van ruimtelijke correlaties tussen punten. Deze methode is gebaseerd op het principe dat dichtbij gelegen meetpunten een grotere kans hebben om op een vergelijkbare manier beïnvloed te worden dan verder weg gelegen punten. Voor een review van de werking en toepassingsmogelijkheden, zie Rossi *et al.* (1992).

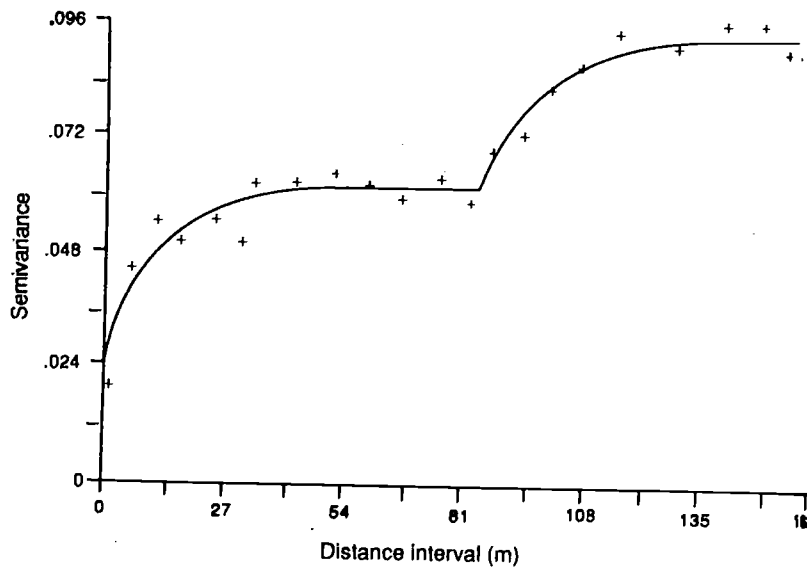
De ruimtelijke variatie in een gebied kan grafisch weergegeven worden in een semivariogram (fig 1). Bij een toenemende afstand tussen de meetpunten neemt de variantie asymptotisch toe tot de populatie variantie. Deze populatie variantie kan onderverdeeld worden in een deel dat ruimtelijk verklaard kan worden (structurele variantie) en een onverklaard deel ("nugget variantie": meetonnauwkeurigheid of ruimtelijke afhankelijkheid op een lager schaalniveau). Uit het semivariogram kan beoordeeld worden in welke mate de bodemheterogeniteit ruimtelijk bepaald wordt (mate van "patchiness"). Dit wordt uitgedrukt als: structurele variantie / [structurele + nugget variantie]. De helling bepaalt de mate van verschil tussen de patches. Op de x-as kan de ruimtelijke schaal bepaald worden waarbinnen autocorrelatie optreedt (patch grootte).



Figuur 1:

Een semivariogram: grafische weergave van de ruimtelijke variatie in een gebied (uit Robertson & Gross, 1994; voor toelichting zie tekst).

Het lijkt aannemelijk dat ruimtelijke variatie in bodemparameters op meerdere schaalniveau's optreedt. Dit is onder andere aangetoond voor ruimtelijke variatie in bodem pH (fig 2) Een dergelijk patroon kan ontstaan door een hiërarchie van verschillende processen (vgl. O'Neill *et al.*, 1986; Beare *et al.*, 1995), waarbij op elk schaalniveau de bodemheterogeniteit door andere processen wordt beïnvloed. De processen van een hoger schaalniveau bepalen de randvoorwaarden voor de processen op een lager schaalniveau. Het is vervolgens de kunst om op elk schaalniveau de patronen te koppelen aan de onderliggende processen.



Figuur 2:

Heterogeniteit in bodem pH op verschillende ruimtelijke schalen (uit Robertson & Gross, 1994).

Bodemheterogeniteit zoals de plant die ervaart

De gemeten bodemheterogeniteit is anders dan de heterogeniteit zoals de plant die ervaart, zodat het moeilijk te bepalen is op welk schaalniveau patronen in bodemheterogeniteit zich uiten in patronen van individuele planten. Zo kunnen bij hoge nutriëntenconcentraties bepaalde enzymen hun maximale activiteit bereiken, zodat datatransformatie met b.v. een Michaelis-Menten functie mogelijk een beter beeld geeft van de bodemheterogeniteit zoals de plant die ervaart (Stark, 1994). Patronen in de beschikbaarheid van nutriënten zijn vaak variabel in de tijd en kleine verschillen kunnen belangrijke ecofysiologische effecten hebben op individuele planten (Tilman & Wedin, 1990). Hierdoor is het moeilijk om de relatieve invloed van bodemheterogeniteit op de interactie tussen planten in het veld goed te beschrijven en te vergelijken tussen verschillende ecosystemen. In de volgende paragrafen wordt bodemheterogeniteit besproken op een ruimtelijke schaal van achtereenvolgens individuele planten, een schaal boven individuele planten en een schaal beneden individuele planten.

Bodemheterogeniteit op een ruimtelijke schaal van individuele planten

Feedback mechanismen plant - bodem

Door feedback mechanismen tussen plant en bodem wordt bodemheterogeniteit op de schaal van individuele planten waarschijnlijk voor een groot deel door individuele planten zelf bepaald (Berendse & Elberse, 1990; Wedin & Tilman, 1990; Bever, 1994; Gross *et al.*, 1995; van Breemen 1995). De invloed van planten op de ruimtelijke heterogeniteit in de beschikbaarheid van nutriënten loopt vooral via interspecifieke verschillen in (a) de snelheid van opname en verlies van nutriënten en (b) de strooiselkwaliteit.

(a) Nutriëntenopname en -verlies

Bij de opname van nutriënten wordt de concentratie van deze nutriënten in het bodemvocht in de directe omgeving van het wortelstelsel van deze plant verlaagd. Bij mobiele ionen (NO_3^- , K^+), wordt ook de nutriëntenbeschikbaarheid voor de omringende planten verlaagd. Als een plantensoort in een monocultuur groeit dan wordt de concentratie van een bepaald nutriënt in het bodemvocht verlaagd tot een evenwichtsniveau dat R^* genoemd wordt (Tilman, 1985). Bij R^* zijn nutriëntenopname en -verlies in evenwicht. De soort die de concentratie van het limiterende nutriënt het verst kan verlagen (dus met de laagste R^*) is de beste 'competitor' voor dit nutriënt (Tilman, 1985; Wedin & Tilman, 1990).

R^* hangt af van verschillende morfologische en fysiologische eigenschappen van de plant en kan gezien worden als een samenvattende variabele van deze onderliggende eigenschappen (Tilman, 1990). Deze eigenschappen zijn onderling gecorreleerd door trade offs tussen de investering van energie in verschillende onderdelen.

(b) Strooiselkwaliteit

De afbreekbaarheid van het organisch materiaal is afhankelijk van de vegetatiesamenstelling en wordt dus op het schaalniveau van de individuele plant gereguleerd. Ruimtelijke variatie in de soortensamenstelling van de vegetatie leidt tot ruimtelijke variatie in de kwantiteit en kwaliteit van de strooisellaag. Via de chemische samenstelling van hun weefsel beïnvloeden planten de mineralisatiesnelheid van hun strooisel (Hobbie, 1992; Berendse *et al.*, 1992; Berendse 1994; van Breemen, 1995; van Oorschot, 1996). Over het algemeen neemt de afbraaksnelheid af als het aandeel C (m.n. lignine) toeneemt ten opzichte van het gehalte aan N (Melillo *et al.*, 1982; Aber *et al.*, 1990). Doordat planten met een voorkeur voor stikstofrijkere bodems vaak een relatief hoog N gehalte in de bladeren hebben (snelle N turnover; Berendse *et al.*, 1992) kan een positieve feedback ontstaan tussen plant en nutriëntenbeschikbaarheid.

Planten kunnen hun burens negatief beïnvloeden door de productie van groeiremmende (allelopathische) stoffen. Deze stoffen kunnen direct in de bodem belanden door exudatie uit levende planten of indirect via het strooisel. Het strooisel van diverse boomsoorten zoals Grove den, Beuk en Zomereik (resp. *Pinus sylvestris*, *Quercus robur* en *Fagus sylvatica*) bevat hoge concentraties aan polyfenolen. Deze polyfenolen hebben een negatieve invloed op de ontwikkeling van het wortelstelsel van kiemplanten (Kuiters, 1990). Plantensoorten verschillen in hun gevoeligheid voor polyfenolen, waarbij grassen minder gevoelig zijn dan tweezaadlobbigen. Het fysiologische mechanisme achter deze effecten is nog niet goed bekend. Mogelijk speelt vooral een negatieve beïnvloeding van de opname van sommige nutriënten een rol (Kuiters, 1990). In dat geval wordt dus het competitief vermogen voor deze nutriënten verlaagd (een hogere R^*).

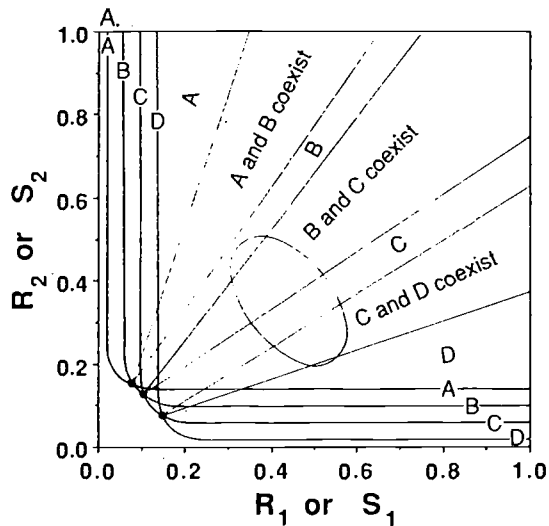
Heterogeniteit in relatieve nutriëntenbeschikbaarheid: het resource ratio model

Het resource ratio model van Tilman (1985) gaat uit van het idee dat soorten aangepast zijn aan verschillende verhoudingen tussen de resources. Wanneer de relatieve beschikbaarheid van resources verandert, veroorzaakt dit verschuivingen in de soortensamenstelling.

In een eenvoudig model met twee limiterende resources (b.v. N en P) in een homogeen milieu kunnen twee soorten coëxisteren als de soorten elk de beste competitor zijn voor een ander nutriënt en als elke soort relatief meer consumeert van het nutriënt dat z'n groei meer limiteert. Onder deze omstandigheden remt elke soort zichzelf meer dan de andere soort. Als de verhouding tussen de beschikbaarheid van resources intermediair is tussen de behoeftes van de plantensoorten, wordt elke soort gelimiteerd door een andere resource. Dit model vereist dus een trade off tussen efficiënte opname van de twee resources.

Over het algemeen is een hoge soortenrijkdom waarschijnlijker als de competitie intensiteit tussen verschillende soorten relatief laag is ten opzichte van de competitie intensiteit tussen individuen van dezelfde soort (Tilman & Pacala, 1993).

Voor de coëxistentie van meerdere soorten in het model van Tilman (1985) is een ruimtelijke heterogeniteit in de beschikbaarheid van de limiterende resource(s) ratio's nodig op een schaal groter of gelijk aan die van de individuele plant. Bij een ruimtelijke heterogeniteit in de relatieve beschikbaarheid van nutriënten op de schaal van individuele planten kunnen soorten die gespecialiseerd zijn op verschillende habitats (resource verhoudingen) naast elkaar voorkomen. Dit is grafisch weergegeven in figuur 3.



Figuur 3:

Isoclines van vier plantensoorten (A-D) voor twee limiterende nutriënten (R_1 en R_2). De (diagonale) consumptievector begrenzen van hieruit de habitats waarin één soort competitief dominant is of waarin een soortenpaar stabiel coëxisteert. De ovaal geeft de ruimtelijke heterogeniteit van deze nutriënten. De ovaal overlapt met twee zones waarin soortenparen coëxisteren, zodat in het gebied binnen de cirkel de soorten B, C en D coëxisteren. Hoe groter de ovaal (ruimtelijke heterogeniteit), hoe hoger de potentiële soortenrijkdom (naar Tilman & Pacala, 1993).

Indien de R^* van soorten afhankelijk is van een fysische factor (b.v. temperatuur, pH, redoxpotentiaal), dan is coëxistentie mogelijk bij één limiterend nutriënt. Door interspecifieke trade offs verschillen de soorten in de waarde van deze fysische factor waarbij ze hun optimale competitief vermogen hebben (laagste R^*). Ruimtelijke heterogeniteit in deze fysische factor maakt dan coëxistentie mogelijk van een groot aantal soorten bij slechts één limiterende resource (Tilman & Pacala, 1993).

Bij een toename van de productiviteit treedt er volgens Tilman (1985, 1987) en Wilson & Tilman (1993) een verschuiving op van nutriëntenlimitatie naar licht limitatie. In een hoog productief milieu is de ruimtelijke heterogeniteit in nutriëntenbeschikbaarheid dan niet alleen minder groot, maar ook minder relevant voor het functioneren van planten. Onder dergelijke omstandigheden kan heterogeniteit in de vegetatiestructuur belangrijker zijn bij de verklaring van coëxistentie van planten (o.a. Tilman, 1987; Küppers, 1994; Chesson & Pantastico-Caldas, 1994). Dit biedt waarschijnlijk minder mogelijkheden voor niche differentiatie, zodat de soortenrijkdom in vegetaties met een hoge biomassa over het algemeen lager is.

Beperkingen van het resource ratio model

Op een ruimtelijk schaal lager dan individuele planten gaat het model van Tilman er vanuit dat de ruimtelijke heterogeniteit verwaarloosbaar is doordat individuele planten heterogeniteit in resources en fysische factoren in het wortelstelsel kunnen uitmiddellen (Tilman, 1985; Tilman & Pacala, 1993). Voor mobiele ionen lijkt dit een reële aanname. Een indicatie hiervoor wordt verkregen door veldexperimenten van Wedin & Tilman (1990, 1993) en Wilson & Tilman (1993) onder omstandigheden waar N de enige limiterende resource was. Wanneer de vegetatie gelimiteerd wordt door minder mobiele ionen, b.v. $H_2PO_4^-$ en onder zure omstandigheden NH_4^+ , dan lijkt de aanname van ruimtelijke homogeniteit niet realistisch. Recent zijn door Huston & DeAngelis (1994) en Huisman (manuscript) modellen ontwikkeld die wel rekening houden met verschillen in nutriëntenmobiliteit.

Ook onder omstandigheden van een homogene ruimtelijke verdeling van het limiterende nutriënt is de beschikbaarheid van dat nutriënt zoals die door de plant ervaren wordt niet voor alle planten gelijk, doordat sommige planten mechanismen hebben waarmee ze nutriëntenvoorraden kunnen benutten die voor andere planten niet opneembaar zijn. Eén van de belangrijkste mechanismen hierbij is de vorming van mycorrhiza's.

Tenslotte houdt het model geen rekening met verschillen in worteldiepte en -morfologie die leiden tot ruimtelijke niche differentiatie, zodat competitie om nutriënten deels vermeden wordt (vgl. Berendse, 1979; Campbell *et al.*, 1991; Grime, 1979, 1994). Tussen soorten waarvan de depletiezônes van het wortelstelsel overlappen voor het limiterende nutriënt is er wel competitie om nutriënten. Hier kan het resource ratio model een verklaring bieden voor de interactie tussen verschillende plantensoorten.

Bodemheterogeniteit op een ruimtelijke schaal boven individuele planten

Open ruimte als limiterende resource

Naast nutriënten, water en licht kan ook open ruimte gezien worden als een resource die de vestiging en ontwikkeling van planten kan limiteren (Grime, 1979, Hanski, 1983; Tilman, 1990, 1994, Bullock *et al.*, 1995). Modellen waarin ook kolonisatie van open plekken beschouwd wordt, kunnen een brug vormen tussen de lokale schaal van competitie modellen en de regionale schaal. De regionale soortenrijkdom bepaalt welke soorten potentieel in aanmerking komen voor kolonisatie van open plekken ('species pool concept' cf. Pärtel *et al.*, 1996).

Disturbance

Disturbance is een verandering in milieucondities naar sub-optimale omstandigheden die het functioneren van een biologisch systeem beïnvloedt (van Andel & van den Berg, 1987). De mate van disturbance wordt bepaald door het verschil tussen de nieuwe en de oude 'natuurlijke' condities. Disturbance kan beschouwd worden als heterogeniteit in de tijd. De ruimtelijke heterogeniteit wordt door disturbances echter sterk beïnvloed. Disturbance kan plaats vinden op alle besproken ruimtelijke schalen en de mechanismen en gevolgen verschillen per niveau (Pickett *et al.*, 1989).

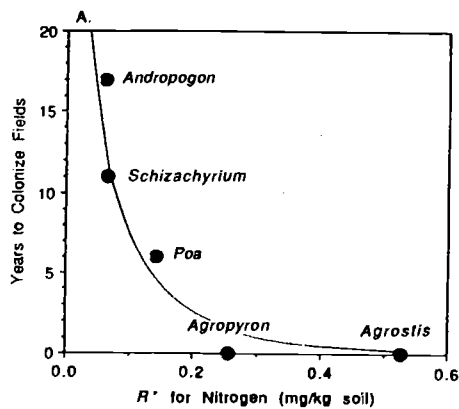
Disturbance kan het functioneren van planten direct beïnvloeden doordat biomassa verwijderd wordt. Een lagere biomassa kan resulteren in een lager competitief effect van planten en daarmee in een lagere relatieve competitie intensiteit en in een hogere resource beschikbaarheid voor planten die de disturbance overleven (vgl. Grime, 1979). Een recent veldexperiment van Wilson & Tilman (1993) bevestigt dat kleinschalige disturbance de relatieve competitie intensiteit (boven + ondergronds) kan verlagen.

Disturbance kan het functioneren van planten ook meer indirect beïnvloeden door veranderingen in de relatieve beschikbaarheid van resources (ruimte, nutriënten, licht). Indien de disturbance plaatsvindt op een schaal beneden die van de individuele plant, dan neemt de bodemheterogeniteit zoals die door de plant ervaren wordt waarschijnlijk toe. Disturbance op een hoger schaalniveau daarentegen veroorzaakt waarschijnlijk een afname van de bodemheterogeniteit op het niveau van de individuele plant. Op een hoger schaalniveau (gelijk of hoger dan de ruimtelijke schaal van disturbance) kan de heterogeniteit van het systeem wel toenemen. Dit hangt waarschijnlijk vooral af van het soort disturbance en de frequentie. Bij een intermediaire frequentie van disturbances is de ruimtelijke heterogeniteit waarschijnlijk het hoogst, doordat dan de volledige successiereeks aanwezig kan zijn (Connell, 1978; Grime, 1979; Hanski, 1983). Bij een hoge disturbance frequentie zijn de meeste plekken recent ontstaan, terwijl bij een lage disturbance frequentie er vrijwel geen jonge successiestadia aanwezig zijn.

Het lijkt aannemelijk dat een ruimtelijke heterogeniteit in de mate van biomassaverlies (b.v. herbivorie) een ander effect op de interactie tussen plantensoorten heeft dan een meer homogene verdeling van biomassaverlies (b.v. maaien). Een patchy patroon van begrazing kan, net als bodemheterogeniteit, waarschijnlijk leiden tot een hogere soortenrijkdom. De relatieve invloed van herbivorie op de interactie tussen planten valt verder buiten het kader van dit verhaal.

Spatial competition model

Het spatial competition model van Tilman (1994) vormt een uitbreiding van het resource ratio model (Tilman, 1985) voor een ruimtelijk onderverdeeld gebied, bestaande uit patches ter grootte van volgroeide individuele planten. De patches zelf zijn homogeen in dit model. Het model gaat uit van een drievoudige trade off tussen competitief vermogen, kolonisatiecapaciteit en levensduur. Gleeson & Tilman (1990) vonden een trade off tussen de allocatie van N naar de wortels en naar reproductieve organen. Soorten met een grotere allocatie naar de wortels reduceerden de concentratie van NH_4^+ en NO_3^- in het bodemvocht verder (laagste R^*) en concurreerden andere soorten weg (Wedin & Tilman, 1990). De hoge allocatie naar de wortels van deze competitief superieure soorten gaat echter ten koste van hun kolonisatiecapaciteit. De soorten met het laagste vermogen tot stikstof opname (hoogste R^*) koloniseerden nieuwe gebieden het snelst (figuur 4). Wanneer een competitief superieure soort zich in het gebied vestigt, dan kan hij de andere soorten geleidelijk verdringen. Er ontstaan echter nieuwe open plekken door sterfte van planten of door disturbance. Door hun hogere kolonisatiecapaciteit kunnen competitief inferieure soorten zich sneller in open plekken vestigen en zich hierdoor in het gebied handhaven.



Figuur 4:
Trade off tussen competitief vermogen voor N en de kolonisatie snelheid (uit Tilman, 1994).

Beperkingen van het spatial competition model

Het model houdt geen rekening met de bereikbaarheid van open plekken. Voor een koppeling van lokale competitie modellen met regionale kolonisatie modellen is dit wel nodig. Met name in sterk door mensen beïnvloede gebieden is de bereikbaarheid vaak problematisch (o.a. van Dorp, 1996). Dit geldt zowel voor de ruimtelijke bereikbaarheid (afstand tot omringende populaties en corridors of stepping stones voor transport van zaden en/of stuifmeel) als voor de bereikbaarheid in de tijd (zaadbank). Bij veel natuurontwikkelingsprojecten hebben de bereikbaarheid en de kolonisatiecapaciteit van regionaal voorkomende soorten waarschijnlijk een grotere invloed op de soortensamenstelling van de vegetatie dan competitie. Voor een voorspelling van de potenties voor natuurontwikkelingsprojecten zal ook de ruimtelijke heterogeniteit op landschapsschaal gemodelleerd moeten worden.

Dit model beschouwt de levensduur van een plant als een soortspecifiek kenmerk. Volgens mij is dit slechts theoretisch het geval en is in het veld de levensduur sterk afhankelijk van competitie met omringende soorten en milieudynamiek. Bovendien is er mogelijk een positieve correlatie tussen competitief vermogen en levensduur.

Volgens het model zijn disturbances niet noodzakelijk voor coëxistentie, sterfte van individuele planten is voldoende. Dit komt mogelijk doordat Tilman bij de trade off tussen competitie om nutriënten en kolonisatie capaciteit de nadruk legt op generatieve reproductie. Mogelijk is er bij een deel van de soorten een positieve correlatie tussen het competitief vermogen om nutriënten en het vermogen om (o.a. via uitlopers) opengevallen plaatsen vegetatief te koloniseren. Het maakt dan wel degelijk uit hoe groot de open plek is. Het aandeel van de planten dat via zaden open plekken koloniseert, is waarschijnlijk hoger in grotere open plekken (vgl. Bullock *et al.*, 1995). Voor de creatie van grotere open plekken is disturbance nodig op een ruimtelijke schaal boven die van individuele planten.

Het model gaat uit van homogene patches ter grootte van individuele planten. Onder natuurlijke omstandigheden kan juist binnen deze schaal van individuele planten de bodemheterogeniteit groot zijn (o.a. Jungk *et al.*, 1993; Stark, 1994; Marschner, 1995). Door deze heterogeniteit is het voor planten beter mogelijk om door ruimtelijke 'niche differentiatie' de relatieve intensiteit van competitie om nutriënten te verlagen. Bodemheterogeniteit op een ruimtelijke schaal beneden individuele planten kan een belangrijk aspect zijn bij de verklaring van coëxistentie tussen plantensoorten. Hierdoor kan het relatieve belang van competitie in het spatial competition model overschat worden.

Bodemheterogeniteit op een ruimtelijke schaal beneden individuele planten

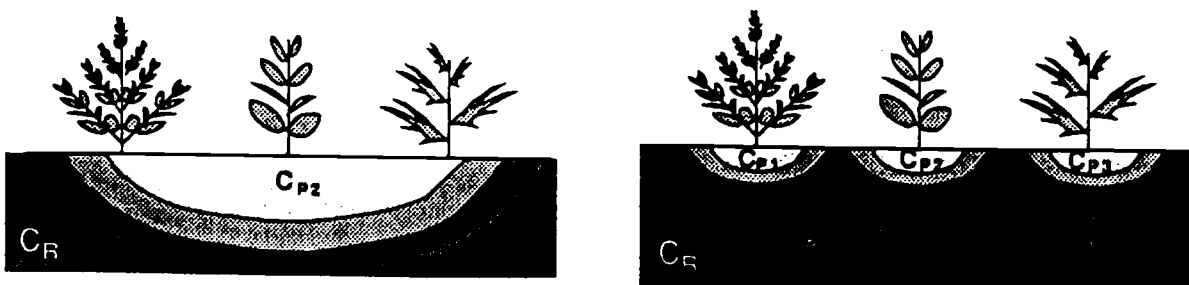
Nutriëntenmobiliteit

Recent zijn twee modellen ontwikkeld die coëxistentie verklaren door resource heterogeniteit op een ruimtelijke schaal kleiner of gelijk aan individuele planten (Huston & DeAngelis, 1994; Huisman, manuscript). Het basisconcept van deze modellen is variatie tussen verschillende nutriënten in de snelheid van transport vanuit de 'bodemvoorraad' naar de wortel. Hierdoor ontstaan concentratie gradiënten die verschillen in breedte. Slechts wanneer voor een limiterend nutriënt de depletiezônes van de wortels van individuele planten elkaar overlappen, is er sprake van competitie om dat nutriënt. De mate van overlap van de depletiezônes van het limiterende nutriënt bepaalt de mate waarin planten elkaar negatief beïnvloeden. De mate van overlap van de depletiezônes hangt af van de breedte van deze zônes (Huston & DeAngelis, 1994; Huisman, manuscript) en van de morfologie en fysiologie van het wortelstelsel (zie volgende paragraaf). De breedte van de depletiezônes is afhankelijk van de mobiliteit van het nutriënt. Nutriënten verschillen sterk in hun diffusie snelheid en daarmee in hun mobiliteit (tabel 1). NO_3^- is relatief mobiel, zodat er in N gelimiteerde vegetaties snel competitie om N ontstaat (figuur 5A). Bij ionen met een lage diffusie snelheid, zoals H_2PO_4^- , ontstaan depletiezônes die relatief smal zijn (figuur 5B). Hierdoor is het mogelijk dat verschillende plantensoorten gelimiteerd worden door hetzelfde nutriënt, zonder dat ze de beschikbaarheid van dit nutriënt voor elkaar beïnvloeden (Huston & DeAngelis, 1994; Huisman, manuscript).

Tabel 1:

Diffusie coëfficiënten van enkele ionen in water (D_0 ; Stark, 1994) en in grond (D_e ; Marschner, 1995) bij 25 °C.

Ion	D_0 (10^{-9} m ² /s)	D_e (m ² /s)
K^+	2.0	10^{-11} - 10^{-12}
NH_4^+	1.9	..
NO_3^-	1.9	10^{-10} - 10^{-11}
H_2PO_4^-	0.9	10^{-12} - 10^{-15}



Figuur 5:

Schematische weergave van concentratie gradiënten van twee nutriënten die verschillen in mobiliteit. A: Hoge mobiliteit (b.v. N) leidt tot brede, overlappende depletiezônes, zodat er competitie is om dit nutriënt. B: Bij een lage mobiliteit (b.v. P) ontstaan er smalle depletiezônes die niet overlappen, zodat de planten elkaars nutriëntenopname niet beïnvloeden (naar Huston & DeAngelis, 1994).

De breedte van de depletiezône is naast de nutriëntenmobiliteit afhankelijk van de snelheid waarmee de plant het nutriënt opneemt (Huston & DeAngelis, 1994). Snel groeiende soorten met een hoge nutriëntenturnover hebben daardoor waarschijnlijk een bredere depletiezône, zodat deze soorten een sterkere invloed hebben op de nutriëntenbeschikbaarheid voor andere planten.

Verskil in effect tussen N en P limitatie

De modellen van Huston & DeAngelis (1994) en Huisman (manuscript) leiden tot de voorspelling dat onder vergelijkbare omstandigheden P limitatie leidt tot een hogere soortenrijkdom dan N limitatie. Mogelijk ligt hierin een deel van de verklaring voor de zeer hoge soortenrijkdom van sommige graslanden en bossen op kalkhoudende bodems. Door de lagere relatieve intensiteit van competitie in P gelimiteerde vegetaties is er mogelijk een selectiedruk voor andere eigenschappen als in N gelimiteerde vegetaties (Huisman, manuscript). Het is nog niet duidelijk in hoeverre verschuiving in de nutriëntenlimitatie leidt tot een verschuiving in de soortensamenstelling. De verhouding tussen de beschikbaarheid van N en P verandert waarschijnlijk in veel Nederlandse natuurgebieden. Voor een deel doordat de N input in veel ecosystemen sterker is toegenomen dan de P input (Koerselman & Verhoeven, 1992). Daarnaast leidt een jarenlang verschrallend beheer tot een relatief hoge netto export van P (Koerselman & Verhoeven, 1992). Hierdoor kan de relatieve beschikbaarheid van P afnemen, zodat er een verschuiving op kan treden van N limitatie naar P limitatie.

Conditionering van de nutriëntenmobiliteit door milieufactoren

De beschikbaarheid en mobiliteit van nutriënten is van fysische en bodemchemische processen afhankelijk. Via een verandering van de nutriëntenmobiliteit kunnen deze processen de mate en de ruimtelijke schaal van bodemheterogeniteit beïnvloeden.

De chemische vorm waarin nutriënten voorkomen in het bodemvocht wordt met name bepaald door pH en redoxpotentiaal (Ross, 1995; de Mars, 1996). Zo kan een verlaging van de pH of de redoxpotentiaal er toe leiden dat een groter deel van de N fractie voorkomt als NH_4^+ . Dit is minder mobiel dan NO_3^- . Indien de vegetatie door N gelimiteerd wordt, neemt de ruimtelijke schaal waarin de individuele plant de bodemheterogeniteit ervaart af, zodat de patchgrootte afneemt.

De diffusiesnelheid in de grond is naast de fysische en chemische eigenschappen van het nutriënt sterk afhankelijk van het watergehalte van de bodem. Diffusie van de meeste nutriënten is beperkt tot de waterfase. In droge bodems komt water alleen voor als een dunne coating op het oppervlak van bodemdeeltjes. Hierdoor neemt de afstand die een stof moet afleggen om een wortel te bereiken bij een afname van het watergehalte van de bodem sterk toe (Stark, 1994). Daarnaast heeft de waterlaag die direct grenst aan de (geladen) bodemdeeltjes een hogere weerstand voor met name positief geladen ionen (Stark, 1994). Waarschijnlijk zijn de depletiezones in droge bodems veel smaller dan in natte bodems, zodat in droge vegetatietypes (o.a. kalkgraslanden) de ruimtelijke heterogeniteit in nutriëntenbeschikbaarheid zoals de plant die ervaart hoger is en op een lager schaalniveau optreedt.

Voor het natuurbeheer is het nuttig om niet alleen te weten hoe de totale nutriëntenbeschikbaarheid in de bodem verlaagd kan worden, maar ook hoe beheersmaatregelen de nutriëntenmobiliteit kunnen verlagen via veranderingen in pH, redoxpotentiaal en/of watergehalte van de bodem.

Beperkingen nutriëntmobiliteitsmodellen

De modellen van Huston & DeAngelis (1994) en Huisman (manuscript) houden geen rekening met mycorrhiza's. Mycorrhizaschimmels kunnen de depletiezones uitbreiden en kunnen N en P transporteren tussen verschillende soorten. Juist in P-gelimiteerde vegetaties, zoals kalkgraslanden, is het aandeel van de plantensoorten dat mycorrhiza's vormt groot (Read, 1991; Peat & Fitter, 1993).

Reactie plant op bodemheterogeniteit

Ruimtelijke niche differentiatie

Een mogelijkheid voor planten om de overlap met depletiezones van andere soorten te beperken is 'ruimtelijke niche differentiatie' door verschillen in wortelmorfologie. Zo kunnen planten met een diep wortelstelsel nutriënten opnemen die niet beschikbaar zijn voor planten met een ondiep wortelstelsel (Berendse, 1979; 1982). Op deze manier wordt de relatieve intensiteit van competitie verlaagd. Indien 'inferieure competitors' nutriënten kunnen benutten uit gebieden die niet bereikbaar zijn voor andere soorten, dan verhoogt dit de kans dat ze samen met de superieure competitor toch kunnen overleven.

Trade off tussen schaal en precisie van nutriëntenopname

Campbell *et al.* (1991) vonden in een experiment met een gestandaardiseerde heterogeniteit in nutriëntenbeschikbaarheid aanwijzingen voor een trade off tussen de schaal en de precisie van nutriëntenexploitatie. Dit kan gezien worden als een vorm van ruimtelijke niche differentiatie. Competitief inferieure en langzaam groeiende soorten hebben volgens hen een hogere precisie bij de opname van nutriënten. Competitief superieure, snel groeiende soorten exploiteren over het algemeen een groter bodemvolume, maar zijn minder precies. De overleving van inferieure competitors hangt volgens Campbell *et al.* (1991) en Grime (1994) af van hun vermogen om nutriëntenrijke patches te exploiteren die niet benut kunnen worden door de competitief superieure soort(en). Planten met een hoge precisie bij de exploitatie van nutriënten hebben waarschijnlijk vooral baat bij deze eigenschap onder nutriëntenarme omstandigheden, met een hoge heterogeniteit van de bodem, omdat daar het relatieve voordeel van exploitatie van nutriëntenrijke patches het grootst is. Grassen hebben in vergelijking met tweezaadlobbigen over het algemeen een lagere precisie (Grime, 1994) en hebben daardoor mogelijk voordeel bij een toename van de nutriëntenbeschikbaarheid.

Beperkingen

De meeste planten nemen een groot deel van de nutriënten op via mycorrhiza's, zodat niet alleen de plasticiteit van plantenwortels, maar ook de plasticiteit van schimmeldraden belangrijk is. Mycorrhizaschimmels kunnen waarschijnlijk sneller en precieser nutriëntenrijke patches benutten dan planten (vgl. Caldwell, 1994). Bij een lage en/of heterogene beschikbaarheid van nutriënten neemt de allocatie van C vanuit de plant naar z'n mycorrhizapartner(s) toe (Read, 1991; Wallander & Nylund, 1992; Fitter, 1994). Daarom dient bij onderzoek naar de nutriëntenopname bij planten en dus ook bij competitie modellen rekening gehouden te worden met ruimtelijke heterogeniteit in de mycorrhizapartners van planten. Hierop wordt in de volgende paragraaf nader ingegaan.

Ruimtelijke heterogeniteit in mycorrhiza partner

Nutriëntenopname via mycorrhiza's

Vorming van mycorrhiza's is de regel, non-mycorrhiza's zijn de uitzondering. Ongeveer 20 procent van de planten vormen geen mycorrhiza's (Read, 1991; Peat & Fitter, 1993). Planten ervaren de nutriëntenbeschikbaarheid via hun mycorrhiza partner. Doordat schimmeldraden een kleinere diameter hebben dan wortels zijn mycorrhiza's efficiënter bij de opname van nutriënten, met name bij het weinig mobiele P en NH_4 . Hierdoor kunnen mycorrhizaschimmels de depletiezônes verder uitbreiden. De verschillende mycorrhizatypen verschillen sterk in de nutriëntenpools die ze kunnen benutten en in de efficiëntie van nutriëntenopname. VA-mycorrhizaschimmels zijn waarschijnlijk vooral efficiënt in de opname van (anorganische) P, terwijl ericoid- en ectomycorrhizaschimmels onder N gelimiteerde omstandigheden efficiënter zijn (Read, 1991). Sommige ericoid- en ectomycorrhizaschimmels kunnen, in tegenstelling tot VA-mycorrhiza's, N en P opnemen uit organisch materiaal zoals eiwitten, cellulose en zelfs lignine (Bajwa *et al.*, 1985; Abuzinadah & Read, 1986, 1989; Haselwandter *et al.*, 1990; Leake & Read, 1990; Bending & Read, 1995). Hierdoor kunnen planten met ericoid- of ectomycorrhizas een nutriëntenvoorraad benutten die voor non-mycorrhiza en VAM-planten niet direct benut kan worden, zodat ze een andere nutriëntenbeschikbaarheid ervaren.

Non-mycorrhiza planten (o.a. soorten uit de Ganzevoetfamilie en Kruisbloemigen) komen vooral voor in vegetaties met een relatief hoge beschikbaarheid van nutriënten en/of een hoge mate van disturbance (Allen, 1991; Peat & Fitter, 1993). In vegetaties met een relatief hoge mate van bodemverstoring is de dichtheid en soortenrijkdom van mycorrhizaschimmels lager (Boerner *et al.*, 1996). Ook soorten die wel mycorrhiza kunnen vormen blijken in duinvegetaties met een relatief hoge mate van bodemverstoring niet of minder mycorrhiza's te vormen (Ernst *et al.*, 1984; van Duin *et al.*, 1991; Allen, 1991). In gebieden met een lagere mate van bodemverstoring wordt de kieming en de groei van non-mycorrhiza planten indirect geremd door de efficiëntere nutriëntenopname van mycorrhizaplanten, maar ook direct doordat mycorrhizaschimmels stoffen produceren die de wortelgroei van non-mycorrhiza planten remmen (Francis & Read, 1994). Waarschijnlijk wordt het gunstige effect van disturbance voor non-mycorrhiza planten, niet alleen veroorzaakt door veranderingen in de beschikbaarheid van licht en nutriënten, maar ook door vernieling van de aanwezige mycorrhizanetwerken.

Interspecifieke mycorrhizanetwerken

Mycorrhizaschimmels kunnen via hun mycelium netwerken vormen waarmee ze individuen van verschillende plantensoorten verbinden (Finlay & Read, 1986; Grime *et al.*, 1987; Newman, 1988; Newman *et al.*, 1994; Perry *et al.*, 1989; Eason *et al.*, 1991). Uit onderzoeken met ^{14}C bleek dat via dit mycorrhizanetwerk C getransporteerd kan worden van de dominante soort naar diverse inferieure competitors (Grime *et al.*, 1987). De biomassa van de dominante soort nam hierdoor af ten gunste van de andere VAM-planten. Infectie met een VA-mycorrhizaschimmel veroorzaakte een significante toename van de soortendiversiteit in dezelfde orde van grootte als de invloed van begrazing (zie tabel 2). Wanneer ontvangende planten sterker beschaduwd worden nemen ze meer ^{14}C op (Read *et al.*, 1985). Kennelijk vormen planten met een lichtgebrek een sterkere 'sink' voor koolhydraten uit het gezamenlijke mycorrhizanetwerk.

Tabel 2:

Invloed van mycorrhiza infectie en begrazing op de soortendiversiteit (Shannon index) van hogere planten De soortendiversiteit is na een jaar bepaald in een microcosmos van kalkhoudende zandgrond met zaadmengsels van 18 plantensoorten (naar Grime *et al.*, 1987)

VAM	begrazing	Shannon index
-	-	0.23
+	-	0.43
-	+	0.59
+	+	0.68

Ook voor N en P is transport aangetoond tussen verschillende plantensoorten via een gezamenlijk mycorrhizanetwerk (Finlay & Read, 1986b; Finlay *et al.*, 1988). Het gaat hierbij met name om N en P uit stervende wortels (Eason *et al.*, 1991), zodat anorganische N en P via een kortere route getransporteerd wordt naar op het netwerk aangesloten planten. Daarnaast kunnen overschotten van bepaalde nutriënten (luxue consumptie) via het netwerk naar andere soorten getransporteerd worden, zodat de relatieve intensiteit van competitie verlaagd wordt (Perry *et al.*, 1989, 1991). Mycorrhiza's kunnen dus via een herverdeling van C en/of nutriënten van dominante naar minder dominante soort de evenness van de vegetatie verhogen. Op langere termijn kan een VA mycorrhizanetwerk competitieve verdringing van inferieure competitors waarschijnlijk voorkomen, zodat de aanwezigheid van mycorrhizanetwerken de soortenrijkdom kan verhogen.

Mycorrhiza's leiden mogelijk tot een lagere heterogeniteit in de nutriëntenbeschikbaarheid zoals de plant die ervaart. Op een ruimtelijke schaal boven de individuele plant (enkele decimeters tot enkele meters) leiden mycorrhiza's mogelijk wel tot een hogere bodemheterogeniteit. Doordat de diameter van individuele mycorrhizaschimmels in de loop van de successie toe neemt (o.a. Dahlberg, 1991), neemt ook de ruimtelijke schaal van heterogeniteit aan mycorrhizaschimmels in de loop van de successie waarschijnlijk toe. Doordat ectomycorrhiza's grotere mycelia vormen dan VA-mycorrhiza's is de ruimtelijke schaal waarover transport van C en nutriënten plaatsvindt voor ECM-planten waarschijnlijk groter dan voor VAM-planten. De relatieve invloed op de interacties tussen plantensoorten van generalistische mycorrhiza netwerken ten opzichte van andere mechanismen is nog onduidelijk, maar de hiervoor besproken resultaten suggereren een aanzienlijke invloed. De relatieve C investering van planten in mycorrhiza's is waarschijnlijk het grootst op nutriëntenarme bodems met een lage frequentie van bodemverstoring (vgl. Read, 1991; Wallander & Nylund, 1992; Tinker *et al.*, 1994; Boerner *et al.*, 1996), zodat mogelijk onder deze omstandigheden de relatieve invloed van mycorrhiza's op de interactie tussen plantensoorten het grootst is (o.a. kalkgraslanden).

Intraspecifieke mycorrhizanetwerken

Er zijn enkele belangrijke ecologische en fysiologische verschillen tussen VA-mycorrhiza en ectomycorrhiza die de interactie tussen plantensoorten kunnen beïnvloeden. Deze verschillen kunnen een alternatieve verklaring bieden voor de dominantie van slechts enkele boomsoorten in NW Europese bossen. Ectomycorrhizaschimmels hebben een hogere C-behoefte dan VA-mycorrhiza's door hun meer gespecialiseerde morfologie en fysiologie (Tinker *et al.*, 1994). Tegenover deze hogere kosten voor de plant staat het vermogen van ectomycorrhizaschimmels om N en P uit organisch materiaal op te nemen en mogelijk een betere bescherming tegen bodempathogenen en toxische verbindingen. In de loop van de successie op nutriëntenarme bodems neemt het aandeel N en P dat in organische vorm is vastgelegd toe evenals de concentratie aan allelopathische verbindingen en bodempathogenen. Hierdoor neemt het voordeel voor de plant van 'dure' ectomycorrhizaschimmels in de loop van de successie waarschijnlijk toe. Daarnaast zijn de meeste ectomycorrhizaschimmels waardspecifieker dan VA-mycorrhizaschimmels. Op een netwerk van een schimmelsoort die slechts ectomycorrhiza's vormt met bomen van 1 familie of geslacht, kan slechts een beperkt aantal plantensoorten 'inpluggen'. Wanneer zich eenmaal ectomycorrhizabomen met een dergelijk netwerk hebben gevestigd, kan dit leiden tot een positieve feedback. Kiemplanten van deze soort krijgen via het mycorrhizanetwerk met de moederboom genoeg koolhydraten voor een positieve C-balans (Yasman, 1995) en kunnen daardoor in tegenstelling tot kiemplanten van veel andere soorten onder beschaduwde omstandigheden overleven. Door toename in dominantie van de boomsoort krijgt de mycorrhizaschimmel meer koolhydraten en kan ze haar mycelium uitbreiden. Door de exploitatie van een groter bodemvolume wordt de kans voor zaailingen om op het mycorrhiza netwerk 'in te pluggen' groter en transporteert de schimmel meer nutriënten naar de boom.

Door hun lagere waardspecificiteit leiden netwerken van VAM schimmels waarschijnlijk tot een hogere soortendiversiteit dan netwerken van ECM schimmels. Er is nog geen experimenteel bewijs voor deze 'mycorrhiza hypothese'. Een aanwijzing dat het mycorrhizatypen de rijkdom aan plantensoorten kan beïnvloeden, werd gevonden door Alexander (1989) en Connell & Lowman (1989) in tropische bossen in gebieden waar zowel boomsoorten met VAM als met ECM voorkomen. Over het algemeen hebben bossen met VAM bomen in tropisch regenwoud een zeer hoge soortenrijkdom. Binnen deze bossen komen stukken voor met een lagere soortenrijkdom, met in de boomlaag slechts enkele boomsoorten. Deze stukken bleken alle door ECM bomen gedomineerd te worden.

Conclusies en discussie

De besproken theorieën die een ruimtelijk expliciete verklaring geven voor de coëxistentie van plantensoorten zijn alle gebaseerd op mechanismen die de relatieve intensiteit van competitie verlagen, maar de processen verschillen in ruimtelijke schaal. Een robuust, algemeen model dat de interacties tussen planten voorspelt in een heterogeen model is nog niet beschikbaar. De volgende processen kunnen competitieve verdringing voorkomen:

- * Intermediaire frequentie van disturbance:
Voordelig voor inferieure competitors met een hoge kolonisatiecapaciteit.
- * 'fysiologische niche differentiatie': planten gespecialiseerd op verschillende verhoudingen tussen de resources.
Met name van belang bij een hoge nutriëntenmobiliteit (o.a. N) zodat ruimtelijke heterogeniteit in de relatieve beschikbaarheid van nutriënten optreedt op een schaal groter of gelijk aan individuele planten.
- * 'ruimtelijke niche differentiatie'
Met name van belang bij een intermediaire nutriëntenmobiliteit (bodemheterogeniteit op schaal beneden of gelijk aan individuele plant).
Voordelig voor inferieure competitors met een hoge precisie bij exploitatie van nutriënten.
- * Lage mobiliteit van het limiterende nutriënt:
Voorkomt onderlinge beïnvloeding nutriëntenbeschikbaarheid, m.n. van belang in P gelimiteerde vegetaties.
- * Transport van C en/of nutriënten via interspecifiek mycorrhizanetwerk van dominante soorten naar competitief inferieure soorten.

De invloed van deze processen op de interactie tussen planten is het grootst op laag productieve bodems. In bodems met een hoge beschikbaarheid van nutriënten is de mate van heterogeniteit zoals de plant die ervaart relatief gering. Daarnaast neemt de invloed van deze bodemheterogeniteit af doordat de invloed van licht als limiterende factor toeneemt. De soortenrijkdom van dergelijke hoog productieve vegetaties is over het algemeen lager en wordt vooral beïnvloed door de vegetatiestructuur.

Onderzoeksperspectieven

Erkenning van bodemheterogeniteit als een belangrijk mechanisme bij de verklaring van soortenrijkdom biedt vele interessante onderzoeksperspectieven. Dit geldt zowel voor fundamenteel onderzoek als voor meer toegepast onderzoek. Voor het natuurbeheer is het nuttig om te weten via welke mechanismen bodemheterogeniteit de soortenrijkdom kan beïnvloeden. Hieronder volgt een beknopt overzicht van enkele onderzoeksmogelijkheden.

Fundamenteel

Effect van experimentele variatie van heterogeniteit in nutriëntenbeschikbaarheid in monocultures en mengcultures op:

→ relatieve intensiteit van competitie

→ soortenrijkdom

Hierbij kunnen de volgende aspecten van bodemheterogeniteit onderzocht worden.

- heterogeniteit van N, P en N+P
- mate van verschil tussen de patches
- patch grootte (ruimtelijke schaal in relatie tot plant grootte)
- nutriëntenarme / -rijke uitgangssituatie
- temporele variatie in ruimtelijke heterogeniteit
- effect VA- en ectomycorrhizaschimmels

Toegepast

- Hoe kunnen beheersmaatregelen de nutriëntenmobiliteit verlagen via veranderingen in pH, redoxpotentiaal en/of watergehalte van de bodem (verschil N ↔ P).
- In welke mate leidt een verschuiving van N-limitatie naar P-limitatie tot een verschuiving in de soortensamenstelling.
- Heterogeniteit op landschapsschaal: modellering van de bereikbaarheid van natuur(ontwikkelings)gebieden voor plantensoorten uit de regionale soortenvoorraad.

Literatuur

- Aber, J.D., J.M. Melillo, & C.A. McClaugherty, 1990. Predicting long-term patterns of mass loss, nitrogen dynamics, and soil organic matter formation from initial fine litter chemistry in temperate forest ecosystems. *Canadian Journal of Botany* 68: 2201-2208.
- Abuzinadah, R.A. & D.J. Read, 1986. The role of proteins in the nitrogen nutrition of ectomycorrhizal plants. I. Utilization of peptides and proteins by ectomycorrhizal fungi. *New Phytologist* 103: 481-493.
- Abuzinadah, R.A. & D.J. Read, 1989. The role of proteins in the nitrogen nutrition of ectomycorrhizal plants. V. Nitrogen transfer in birch (*Betula pendula*) grown in association with mycorrhizal and non-mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 112: 61-68.
- Alexander, I.J., 1989. Mycorrhizas in tropical forests. In: J. Proctor (ed.). *Mineral nutrients in tropical forest and savanna ecosystems*, pp. 169-188. Blackwell Scientific Publications, Oxford, England.
- Allen, M.F., 1991. *The ecology of mycorrhizae*. Cambridge University Press.
- Bajwa, R., S. Abuarghub, & D.J. Read, 1985. The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. X. The utilization of proteins and the production of proteolytic enzymes by the mycorrhizal endophyte and by mycorrhizal plants. *New Phytologist* 101: 469-486.
- Bakker, J.P., *Nature management by grazing and cutting*. Geobotany 14. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Beare, M.H., D.C. Coleman, D.A. Crossley Jr, P.F. Hendrix & E.P. Odum, 1995. A hierarchical approach to evaluating the significance of soil biodiversity to biogeochemical cycling. *Plant and Soil* 170: 5-22.
- Belcher, J.W., P.A. Keddy & L. Twolan-Strutt, 1995. Root and shoot competition intensity along a soil depth gradient. *Journal of Ecology* 83: 673-682.
- Bending, G.D. & D.J. Read, 1995. The structure and functioning of the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants. V. Foraging behaviour and translocation of nutrients from exploited litter. *New Phytologist* 130: 401-409.
- Berendse, F., 1979. Competition between plant populations with different rooting depths. I. Theoretical considerations. *Oecologia* 43: 19-26.
- Berendse, F., 1982. Competition between plants with different rooting depths. III. Field experiments. *Oecologia* 53: 50-55.
- Berendse, F., 1992. Ecosystem stability, competition, and nutrient cycling. In: E.D. Schulze & H.A. Mooney (eds). *Ecosystem function of biodiversity*, 409-431. Springer Verslag, Heidelberg.
- Berendse, F., 1994. Litter decomposability - a neglected component of plant fitness. *Journal of Ecology* 82: 187-190.
- Berendse, F. & W.Th. Elberse, 1990. Competition and nutrient availability in heathland and grassland ecosystems. In: J.B. Grace & D. Tilman (eds). *Perspectives on plant competition*, 93-116. Academic Press.
- Berendse, F., W.Th. Elberse, R.H.M.E. Geerts, 1992. Competition and nitrogen losses from plants in grassland ecosystems. *Ecology* 73: 46-53.
- Bertness, M.D. & R.M. Callaway, 1994. Positive interactions in communities. *TREE* 9: 191-193.
- Bever, J.D., 1994. Feedback between plants and their soil communities in an old field community. *Ecology* 75: 1965-1977.
- Boerner, R.E.J., B.G. DeMars & P.N. Leicht, 1996. Spatial patterns of mycorrhizal infectiveness of soils long a successional chronosequence. *Mycorrhiza* 6: 79-90.
- Bullock, J.M., B. Clear Hill, J. Silvertown & M. Sutton, 1995. Gap colonization as a source of grassland community change: effects of gap size and grazing on the rate and mode of colonization by different species. *Oikos* 72: 273-282.
- Caldwell, M.M., 1994. Exploiting nutrients in fertile soil microsites. In: M.M. Caldwell & R.W. Pearcy (eds). *Exploitation of environmental heterogeneity by plants*, 325-347. Academic Press, Inc.
- Caldwell, M.M., J.H. Richards, J.H. Manwaring & D.M. Eissenstat, 1987. Rapid shifts in phosphate acquisition show direct competition between neighboring plants. *Nature* 327: 615-616.
- Campbell, B.D. & J.P. Grime, 1992. An experimental test of plant strategy theory. *Ecology* 73: 15-29.
- Campbell, B.D., J.P. Grime & J.M.L. Mackey, 1991. A trade-off between scale and precision in resource foraging. *Oecologia* 87: 532-538.
- Chesson, P & M. Pantastico-Caldas, 1994. The forest architecture hypothesis for diversity maintenance. *TREE* 9: 79-80.

- Connell, J.H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Connell, J.H. & M.D. Lowman, 1989. Low-diversity tropical rain forests: some possible mechanisms for their existence. *The American Naturalist* 134: 88-119.
- Dahlberg, A., 1991. Ectomycorrhiza in coniferous forest: structure and dynamics of populations and communities. Thesis. Sveriges Lantbruksuniversitet, Uppsala.
- De Mars, H., 1996. Chemical and physical dynamics of fen hydro-ecology. Proefschrift, Universiteit Utrecht.
- Durall, D.M., M.D. Jones & P.B. Tinker, 1994. Allocation of ^{14}C -carbon in ectomycorrhizal willow. *New Phytologist* 128: 109-114.
- Eason, W.R., E.I. Newman & P.N. Chuba, 1991. Specificity of interplant cycling of phosphorus: The role of mycorrhizas. *Plant and Soil* 137: 267-274.
- Ernst, W.H.O., W.E. van Duin & G.T. Oolbekking, 1984. Vesicular-Arbuscular mycorrhiza in dune vegetation. *Acta Botanica Neerlandica* 33: 151-160.
- Finlay, R.D. & D.J. Read, 1986a. The structure and function of the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants. I. Translocation of ^{14}C -labelled carbon between plants interconnected by a common mycelium. *New Phytologist* 103: 143-156.
- Finlay, R.D. & D.J. Read, 1986b. The structure and function of the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants. II. The uptake and distribution of phosphorus by mycelial strands interconnecting host plants. *New Phytologist* 103: 157-165.
- Finlay, R.D., H. Ek, G. Odham & B. Söderström, 1988. Mycelial uptake, translocation and assimilation of nitrogen from ^{15}N -labelled ammonium by *Pinus sylvestris* plants infected with four different ectomycorrhizal fungi. *New Phytologist* 110: 59-66.
- Fitter, A.H., 1994. Architecture and biomass allocation as components of the plastic response of root systems to soil heterogeneity. In: M.M. Caldwell & R.W. Pearcy (eds.). *Exploitation of environmental heterogeneity by plants*, 305-323. Academic Press, Inc.
- Francis, R. & D.J. Read, 1994. The contributions of mycorrhizal fungi to the determination of plant community structure. *Plant and Soil* 159: 11-25.
- Gleason, S.K. & D. Tilman, 1990. Allocation and the transient dynamics of succession on poor soils. *Ecology* 71: 1144-1155.
- Gleason, S.K. & D. Tilman, 1994. Plant allocation, growth rate and successional status. *Functional Ecology* 8: 543-550.
- Grace, J.B., 1991. A clarification of the debate between Grime and Tilman. *Functional Ecology* 5: 583-587.
- Grace, J.B., 1993. The effects of habitat productivity on competition intensity. *TREE* 8: 229-230.
- Grace, J.B., 1995. On the measurement of plant competition intensity. *Ecology* 76: 305-308.
- Grime, J.P., 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, Chichester.
- Grime, J.P., 1994. Role of plasticity in exploiting environmental heterogeneity. In: M.M. Caldwell & R.W. Pearcy (eds.). *Exploitation of environmental heterogeneity by plants*, 1-19. Academic Press, Inc.
- Grime, J.P., J.M. MacKey, S.H. Hillier & D.J. Read, 1987. Floristic diversity in a model system using experimental microcosm. *Nature* 328: 420-422.
- Gross, K.L., K.S. Pregitzer & A.J. Burton, 1995. Spatial variation in nitrogen availability in three successional plant communities. *Journal of Ecology* 83: 357-367.
- Goldberg, D.E., 1990. Components of resource competition in plant communities. In: J.B. Grace & D. Tilman (eds.). *Perspectives on plant competition*, 27-49. Academic Press Inc., San Diego.
- Goldberg, D.E. & A.M. Barton, 1992. Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities: A review of field experiments with plants. *American Naturalist* 139: 771-801.
- Hanski, I., 1983. Coexistence of competitors in patchy environment. *Ecology* 64: 493-500.
- Haselwandter, J., O. Bobleter & D.J. Read, 1990. Utilization of lignin by ericoid and ectomycorrhizal fungi. *Archives of Microbiology* 153: 352-354.
- Hobbie, S.E., 1992. Effects of plant species on nutrient cycling. *TREE* 7: 336-339.
- Holt, R.D., 1993. Ecology at the mesoscale: The influence of regional processes on local communities. In: R.E. Ricklefs & D. Schluter (eds.). *Species diversity in ecological communities; historical and geographical perspectives*, 77-88. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Huisman, J., manuscript. Competition for resources in a patchy environment.
- Huston, M.A. & D.L. DeAngelis, 1994. Competition and coexistence: the effects of resource transport and supply rates. *American Naturalist* 144: 954-977.

- Huber, R., 1994. Changes in plant species richness in a calcareous grassland following changes in environmental conditions. In: M. Zobel, M.W. Palmer, K. Kull & T. Herben (Eds.). *Special features in vegetation science* 5: 43-56. Opulus Press, Uppsala.
- Jackson, R.B., J.H. Manwaring & M.M. Caldwell, 1990. Rapid physiological adjustment of roots to localized soil enrichment. *Nature* 344: 58-60.
- Jungk, A., B. Seeling & J. Gerke, 1993. Mobilization of different phosphate fractions in the rhizosphere. *Plant and Soil* 155/156: 91-94.
- Keddy, P.A., L. Twolan-Strutt & I.C. Wisheu, 1994. Competitive effect and response rankings in 20 wetland plants: Are they consistent across three environments? *Journal of Ecology* 82: 635-643.
- Koerselman, W. & J.T.A. Verhoeven, 1992. Nutrient dynamics in mires of various trophic status: nutrient inputs and outputs and the internal nutrient cycle. In: J.T.A. Verhoeven (ed.). *Fens and bogs in the Netherlands: Vegetation, history, nutrient dynamics and conservation*, 397-432. Kluwer Academic Publishing, Dordrecht.
- Koerselman, W. & J.T.A. Verhoeven, 1995. Eutrofication of fen ecosystems: external and internal nutrient sources and restoration strategies. In: B.D. Wheeler, S.C. Shaw, W.J. Fojt & R.A. Robertson (eds.). *Restoration of temperate wetlands*, 91-112. John Wiley & Sons Ltd.
- Kuiters, A.T., 1990. Role of phenolic substances from decomposing forest litter in plant-soil interactions. *Acta Botanica Neerlandica* 39: 329-348.
- Küppers, M., 1994. Canopy gaps: Competitive light interception and economic space filling - A matter of whole-plant allocation. In: M.M. Caldwell & R.W. Pearcy (eds.). *Exploitation of environmental heterogeneity by plants*. Academic Press, Inc.
- Leake, J.R., G. Shaw & D.J. Read, 1989. The role of ericoid mycorrhiza in the ecology of ericaceous plants. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 29: 237-250.
- Leake, J.R. & D.J. Read, 1990. Chitin as a nitrogen source for mycorrhizal fungi. *Mycological Research* 94: 993-995.
- Marschner, H., 1995. *Mineral nutrition of higher plants*. Second edition. Academic Press Inc., San Diego.
- Melillo, J.M., J.D. Aber & J.F. Muratore, 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* 63: 621-626.
- Newman, E.I., 1988. Mycorrhizal links between plants: their functioning and ecological significance. *Advances in Ecological Research* 18: 243-270.
- Newman, E.I., C.L.N. Devoy, N.J. Easen & K.J. Fowles, 1994. Plant species that can be linked by VA mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 126: 691-693.
- Olf, H., J van Andel & J.P. Bakker, 1990. Biomass and shoot/root allocation of five species from a grassland succession series at different combinations of light and nutrient supply. *Functional Ecology* 4: 193-200.
- Olf, H., F. Berendse & W. de Visser, 1994. Seasonal dynamics of biomass compartmentation and tissue nutrient concentrations during grassland succession. *Journal of Ecology* 82: 611-620.
- Olf, H. & D.M. Pegtel, 1994. Characterisation of the type and extent of nutrient limitation in grassland vegetation using a bioassay with intact sods. *Plant and Soil* 163: 217-224.
- O'Neill, R.V., D.L. DeAngelis, J.B. Waide & T.F.B. Allen, 1986. *A hierarchical concept of ecosystems*. Princetown University Press, New Jersey.
- Pärtel, M., M. Zobel, K. Zobel & E. van der Maarel, 1996. The species pool and its relation to species richness: evidence from Estonian plant communities. *Oikos* 75: 111-117.
- Peat, H.J. & A.H. Fitter, 1993. The distribution of arbuscular mycorrhizas in the British flora. *New Phytologist* 125: 845-854.
- Perry, D.A., 1995. Self-organizing systems across scales. *TREE* 10: 241-244.
- Perry, D.A., M.P. Amaranthus, J.G. Borchers, S.L. Borchers & R.E. Brainerd, 1989. Bootstrapping in ecosystems; Internal interactions largely determine productivity and stability in biological systems with strong positive feedback. *BioScience* 39: 230-237.
- Perry, D.A., T. Bell & M.P. Amaranthus, 1991. Mycorrhizal fungi in mixed-species forests and other tales of positive feedback, redundancy and stability. In: M.G.R. Cannel, D.C. Malcolm & P.A. Robertson (eds.), *The ecology of mixed species stands of trees*, 151-179. Blackwell, Oxford.
- Perry, D.A., H. Margolis, C. Choquette, R. Molina & J.M. Trappe, 1989. Ectomycorrhizal mediation of competition between coniferous tree species. *New Phytologist* 112: 501-511.

- Petraitis, P.S., R.E. Latham & R.A. Niesenbaum, 1989. The maintenance of species diversity by disturbance. *The Quarterly Review of Biology* 64: 393-418.
- Pickett, S.T.A., J. Kolasa, J.J. Armesto & S.L. Collins, 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* 54: 129-136.
- Pugnaire, F.I., P. Haase & J. Puigdefábregas, 1996. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77: 1420-1426.
- Read, D.J., R. Francis & R.D. Finlay 1985. Mycorrhizal mycelia and nutrient cycling in plant communities. In: A.H. Fitter (ed.). *Ecological interactions in soil*, 193-217. Blackwell, Oxford.
- Read, D.J., 1991. Mycorrhizas in Ecosystems. *Experientia* 47: 376-391.
- Robertson, G.P. & K.L. Gross, 1994. Assessing the heterogeneity of belowground resources: Quantifying pattern and scale. In: M.M. Caldwell & R.W. Pearcy (eds.). *Exploitation of environmental heterogeneity by plants*, 237-253. Academic Press, Inc.
- Rosenzweig, M.L. & Z. Abramsly, 1993. How are diversity and productivity related? In: R.E. Ricklefs & D. Schluter (eds.). *Species diversity in ecological communities; historical and geographical perspectives*, 52-65. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Ross, S.M., 1995. Overview of the hydrochemistry and solute processes in British Wetlands. In: J.M.R. Hughes & A.L. Heathwaite (eds.). *Hydrology and hydrochemistry of British Wetlands*, pp 133- 181.
- Rossi, R.E., D.J. Mulla, A.G. Journel & E.H. Franz, 1992. Geostatistical tools for modelling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecological Monographs* 62: 277-314.
- Rygiewicz, P.T. & C.P. Andersen, 1994. Mycorrhizae alter quality and quantity of carbon allocated below ground. *Nature* 369: 58-60.
- Stark, J.M., 1994. Causes of soil nutrient heterogeneity at different scales. In: M.M. Caldwell & R.W. Pearcy (eds.). *Exploitation of environmental heterogeneity by plants*, 255-284. Academic Press, Inc.
- Tilman, D., 1985. The resource ratio hypothesis of succession. *The American Naturalist* 125: 827-852.
- Tilman, D., 1987. On the meaning of competition and the mechanisms of competitive superiority. *Functional Ecology* 1: 304-315.
- Tilman, D., 1990. Constraints and tradeoffs: Toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos* 58: 3-15.
- Tilman, D., 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75: 2-16.
- Tilman, D. & S. Pacala, 1993. The maintenance of species richness in plant communities. In: R.E. Ricklefs & D. Schluter (eds.). *Species diversity in ecological communities; historical and geographical perspectives*, 13-25. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Tilman, D., D. Wedin & J. Knops, 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379: 718-720.
- Tinker, P.B., D.M. Durall & M.D. Jones, 1994. Carbon use efficiency in mycorrhizas: theory and sample calculations. *New Phytologist* 128: 115-122.
- Turkington, R., E. Klein & C.P. Chanway, 1993. Interactive effects of nutrients and disturbance: an experimental test of plant strategy theory. *Ecology* 74: 863-878.
- Van Andel, J., J.P. Bakker & A.P. Grootjans, 1993. Mechanisms of vegetation succession: a review of concepts and perspectives. *Acta Botanica Neerlandica* 42: 413-433.
- Van Andel, J., J. van Baalen & N.A.M.G. Rozijn, 1991. Population ecology of plant species in disturbed forest and grassland habitats. In: J. Rozema & J.A.C. Verkleij (eds.). *Ecological response to environmental stresses*, 136-148. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Van Andel, J. & J.P. van den Berg, 1987. Disturbance in grasslands - Outline of the theme. In J. van Andel, J.P. Bakker & R.W. Snaydon (eds.). *Disturbance in grasslands - Causes, effects and processes*, 3-13. Junk Publishers, Dordrecht.
- Van Breemen, N., 1993. Soils as biotic constructs favouring net primary productivity. *Geoderma* 57: 183-211.
- Van Breemen, N., 1995. Nutrient cycling strategies. *Plant and Soil* 168/169: 321-326.
- Van der Maarel, E. & M.T. Sykes. 1993. Small-scale plant species turnover in a limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept. *Journal of Vegetation Science* 4: 179-188.
- Van Dorp, D., 1996. Seed dispersal in agricultural habitats and the restoration of species-rich meadows. Proefschrift LUW.

- Van Duin, W.E., W.A.J. Griffioen & J.H. Ietswaart, 1991. Occurrence and function of mycorrhiza in environmentally stressed soils. In: J. Rozema & J.A.C. Verkleij (eds.). Ecological responses to environmental stresses. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Van Oorschot, M.M.P., 1996. Effects of the vegetation on carbon, nitrogen and phosphorus dynamics in English and French riverine grasslands. Proefschrift, Universiteit Utrecht.
- Wallander, H. & J.-E. Nylund, 1992. Effects of excess nitrogen and phosphorus starvation on the extramatrical mycelium of ectomycorrhizas of *Pinus sylvestris* L. *New Phytologist* 120: 495-503.
- Wedin, D.A. & D. Tilman, 1990. Species effects on nutrient cycling: a test with perennial grasses. *Oecologia* 84: 433-441.
- Wedin, D.A. & D. Tilman, 1993. Competition among grasses along a nitrogen gradient: initial conditions and mechanisms of competition. *Ecological Monographs* 63: 199-229.
- Willems, J.H., R.K. Peet & L. Bik, 1993. Changes in chalk-grassland structure and species richness resulting from selective nutrient additions. *Journal of Vegetation Science* 4: 203-212.
- Wilson, S.D. & D. Tilman, 1993. Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. *Ecology* 74: 599-611.
- Yasman, I., 1995. Dipterocarpaceae: Tree-mycorrhiza-seedling connections. Proefschrift, Landbouwniversiteit Wageningen.