

L. C. Kuiper

Vakgroep Bosteelt en Bosoecologie,
Landbouwniversiteit, Wageningen

MSN = 738769

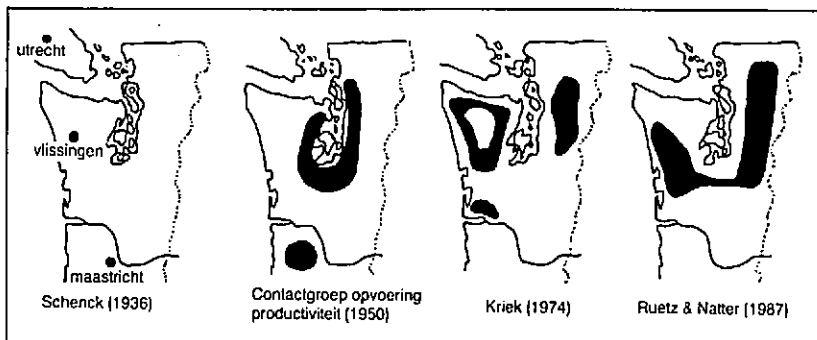
De Middeneuropese bosbouwtraditie is in belangrijke mate gestoeld op de overtuiging dat natuurlijke wetmatigheden betreffende het bos en zijn ontwikkeling via onderzoek in natuurbossen opgespoord kunnen worden, en dat die wetmatigheden vervolgens als basis moeten dienen voor eventuele teelmaatregelen die nodig zijn om sturend te kunnen ingrijpen in die bosontwikkeling (Fabijanowski, 1978; Hillgarter, 1978; Mlinsek, 1978; Mayer, 1978; 1984; Leibundgut, 1959; 1978 en 1982). Helaas is er in Europa nog maar weinig oerwoud overgebleven, wellicht met uitzondering van oerwoudrestanten in de oostbloklanden Tsjecho-Slowakije, Joegoslavië en Polen (Vyskot, 1978; Pruca, 1985; Pintaric, 1978; Koop, 1981). Daarentegen is in het oorsprongsgebied van de douglas in het noordwesten van de Verenigde Staten nog betrekkelijk veel natuurlijk bos aanwezig: ongeveer 5% van het bosareaal bestaat uit old-growth bossen, die het oorspronkelijke oerbos vertegenwoordigen (Franklin et al, 1981). Verder komen er over grote oppervlakten zg. second-growth opstanden voor, die zijn voortgekomen uit natuurlijke bezaaiing na de railroad loggings in de jaren '20. In dit secundaire douglasbos is de menselijke invloed eveneens tot een minimum beperkt gebleven. Het ligt voor de hand te veronderstellen dat in deze bossen belangrijke aanknopingspunten gevonden kunnen worden voor het ontwerpen van nieuwe teeltsystemen voor de douglas in Nederland, waarin meer ruimte is voor natuurlijke processen. Daarmee kunnen wellicht een aantal bezwaren worden ondervangen die aan de teelt in gelijkjarige monoculturen kleven. Een belangrijk probleem is evenwel dat de groeiplaatsomstandigheden in het westen van de Verenigde

Staten sterk verschillen met Nederlandse groeiplaatsomstandigheden. Bij de douglas heeft dit aanleiding gegeven tot veel verwarring, hetgeen moge blijken uit het volgende historisch overzicht van de ideeën omtrent het meest geschikte herkomstgebied van de douglas voor Nederland (figuur 1).

Meest geschikte herkomstgebieden

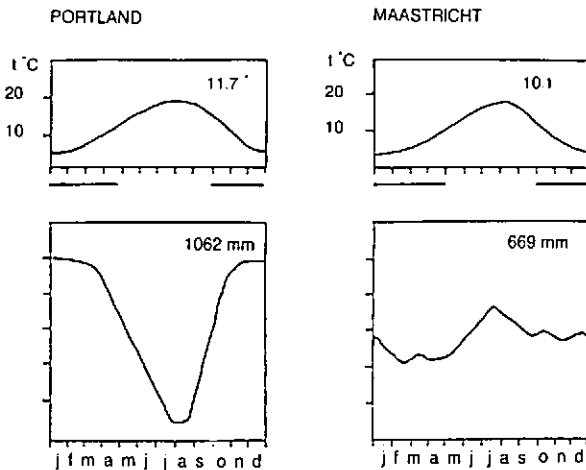
Schenck (1936) was van mening dat de temperatuurverdeling van herkomstgebied en aanplantgebied zo veel mogelijk moesten overeenkomen. Dat zou een waarborg zijn voor een zo goed mogelijke aanpassing aan die gewijzigde groeiplaatsomstandigheden. Dus als men in Utrecht douglas wilt aanplanten, dan zou het zaad volgens Schenck (1936) uit de omgeving van Port Alberni, op Vancouver Island moeten komen; voor Vlissingen is het meest geschikte herkomstgebied een zone rond het Lake Quinault op het Olympisch Schiereiland; en voor Maastricht moet het zaad worden gehaald uit de omgeving van Portland in Oregon. Figuur 2 laat zien dat er inderdaad een heel frappante overeenkomst bestaat tussen Maastricht en Portland wat betreft de temperatuurverdeling over het jaar. Ook de maanden waarin de temperatuur beneden het vriespunt kan komen (aangegeven met een dikke zwarte lijn in de bovenste afbeelding van figuur 2), komt goed overeen. Heel anders wordt het beeld echter, wanneer de neerslaghoeveelheid en vooral de neerslagverdeling over het jaar erbij betrokken worden. Dan zijn er grote verschillen tussen beide gebieden:

- de neerslagverdeling is in Nederland gelijkmatiger;



Figuur 1 Overzicht van de ideeën omtrent het meest geschikte herkomstgebied van de douglas in het noordwesten van de Verenigde Staten voor Nederland. Toelichting zie tekst.

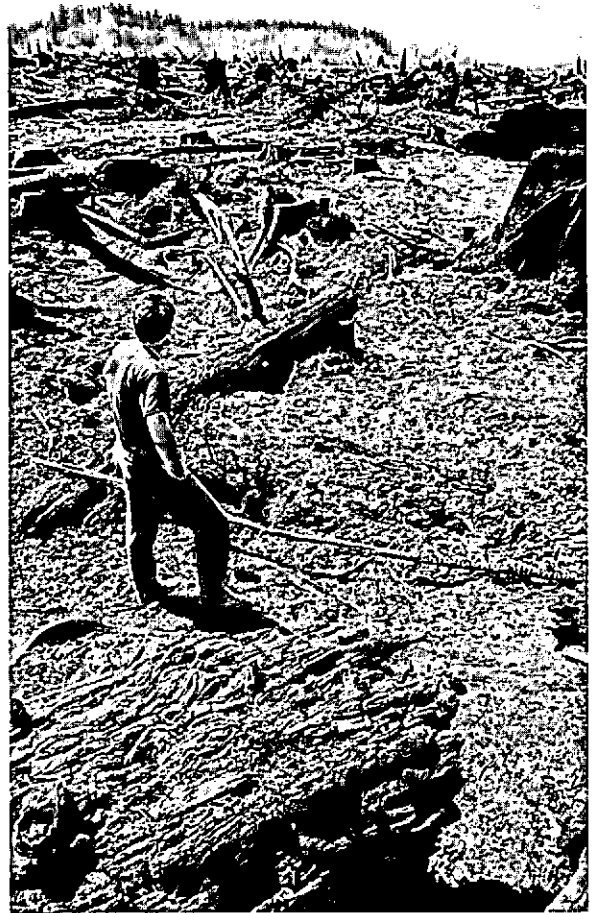
Studiekringdag



Figuur 2 Klimaatdiagrammen van Portland (Oregon) en Maastricht. Tussen beide gebieden is er een opvallende overeenkomst in de temperatuurverdeling over het jaar (bovenste afbeelding), maar de totale hoeveelheid neerslag en de neerslagverdeling verschillen sterk (onderste afbeelding). Bron: Walter & Lieth, 1960.

- in Nederland is er een neerslagpiek zowel in de winter als in de zomer, terwijl in het noordwesten van de Verenigde Staten er alleen een wintermaximum is, en de zomer uitgesproken droog is;
- driekwart van de totale neerslaghoeveelheid in het nw van de V.S. valt in de periode oktober tot april;
- de winter in het nw van de V.S. is mild en nat, waardoor de fotosynthese vaak gewoon doorgaat gedurende de wintermaanden;
- in het vroege voorjaar hebben we in Nederland vaak last van koud, droog weer met zonneschijn, wat o.a. tot het verschijnsel van ongecompenseerde ademhaling kan leiden (Van Goor, 1958). In het nw van de V.S. is het voorjaar meestal zwaar bewolkt. Dus daar hebben ze niet zoveel problemen met jonge aanplant in het vroege voorjaar;
- gedurende de zomer is in het nw van de V.S. de neerslaghoeveelheid geringer terwijl de temperatuur (iets) hoger is dan in Nederland. Dit kan veelvuldig leiden tot droogtestress-verschijnselen bij de douglas. Hoe zuidelijker je komt des te meer uitgesproken is deze droogtestress in de zomermaanden.

In dit verband is het interessant om op te merken, dat naarmate de groeiplaatsomstandigheden extremer zijn, de teeltmaatregelen genuanceerder worden: in het zuiden van Oregon heeft men door droogtestress problemen met de aanplant van Douglas op grote kaalkaptereinen. Daarom gaat men steeds meer over tot kleinschaliger bosverjongingssysteem, waaronder be-



Figuur 3 Voorbeeld van grootschalige kap op het Olympisch Schiereiland in west-Washington (omgeving Matlock). Nadat al het bruikbare hout is afgevoerd, wordt het kapafval verbrand (slash burning) om het terrein geschikt te maken voor de aanplant van een nieuwe douglascultuur (foto R. F. van der Burg, september 1985).

paalde vormen van schermkap (Minore, 1970; Minore et al, 1977; Franklin, 1963; Wick, 1965; McCreary and Perry, 1983; Stein, 1981). In Washington en Brits Columbia heeft men daar kennelijk veel minder last van, en wordt het bos over extreem grote oppervlakten kaalgekap (figuur 3).

Een ander belangrijk verschil tussen het nw van de V.S. en Nederland is het feit dat Washington ongeveer op de 48e breedtegraad ligt tegenover gemiddeld 52 graden NB in Nederland. Dit brengt verschillen teweeg in de directe zonnestraling (Satterlund and Means, 1979) maar ook in de fotoperiodiciteit, hetgeen o.a. de daglengtereactie van de douglas kan beïnvloeden (Wiersma, 1978). De aanwezigheid van een koude golfstroom langs de kust van nw Amerika tegenover een warme

golfstroom langs onze kust, beïnvloedt het klimaat eveneens. Hierdoor lopen o.a. de isothermen parallel aan de kust in plaats van parallel aan de breedtegraden, zoals in Nederland het geval is. En dan is er natuurlijk nog de grote invloed van de topografie: bergruggen die hoofdzakelijk noord-zuid verlopen versterken nog dit temperatuureffect. Naarmate men hoger komt in de bergen, treedt er een duidelijke afname in temperatuur op en een grote toename in de hoeveelheid neerslag. Bovendien zijn er aan de oostkant regenschaduweffecten en maakt het wezenlijk verschil of de helling naar noordwest- of naar zuidoost gericht is. Uitvoeriger beschrijving van het klimaat in het noordwesten van de Verenigde Staten is te vinden in Veen (1951), Otto (1984), Franklin and Dyrness (1973) en Satterlund and Means (1979).

De Contactgroep Opvoering Productiviteit (1950) heeft vooral gekeken naar overeenkomsten in de topografie en bodemgesteldheid bij hun aanbeveling voor de meest geschikte herkomstgebieden, terwijl een ander uitgangspunt was, dat de neerslaghoeveelheid in de vegetatieperiode in dezelfde orde van grootte moest liggen als in Nederland. Hun aanbeveling betreft vlakke gebieden aan de voet van de Olympic Mountains en rond de Pudget Sound (figuur 1b), die geologisch gezien van pleistocene oorsprong zijn, en dus te vergelijken zijn met grote gebieden in nw-Europa. De bodems hier hebben een zeer grove structuur (40-60% stenen), een vrij lichte textuur en zijn zeer waterdoorlatend. Hierin ontwikkelen zich humus-ijzer podzolen met een vrij dikke AO-horizont, en met op grote diepte een zg. glacial till, d.w.z. een sterk verkitte keileemlaag. Voor een deel ligt dit gebied in de regenschaduw van de Olympic Mountains, met jaarlijkse neerslaghoeveelheden tussen de 600-800 mm. De douglas heeft onder dergelijke omstandigheden 's zomers duidelijk te lijden onder droogtestress. Op sommige plaatsen in dit gebied is het zelfs zo droog dat bosgroei niet meer mogelijk is en er natuurlijke prairies voorkomen (Franklin and Dyrness, 1973).

Uit empirisch onderzoek van IUFRO-zaadcollecties in 1966/67, waarover Kriek (1974; 1979) heeft gerapporteerd, blijkt echter dat de voor ons land meest geschikte herkomsten juist niet uit het gebied rond de Pudget Sound vandaan komen, maar uit het gebied aan de voet van de Cascades, rond de Olympic Mountains en iets ten noorden van de Columbia River (figuur 1 c). Deze IUFRO-herkomstenproeven lopen nu zo'n jaar of 20. Proefondervindelijk is gebleken dat de zwarte gebieden in figuur 1 c de beste herkomsten opleveren. Over het algemeen gaat het hier om bossen op relatief goede groeiplaatsen, gekenmerkt door goed doorlatende, lemige bodems van fluvioglaciale oorsprong, waarvan het

moedermateriaal bestaat uit vulkanisch gesteente. Deze herkomsten doen het vrijwel overal in Europa goed, ongeacht of ze nu in Frankrijk, België, Nederland, U.K., Denemarken, Duitsland, Zwitserland of Oostenrijk aangeplant worden (Ruetz en Natter, 1987; figuur 1 d). Dit is heel opmerkelijk omdat er toch grote verschillen qua groeiplaats zijn tussen de verschillende landen in Europa waar herkomstenproefvelden zijn aangelegd in het kader van deze IUFRO-douglaszaadinzameling. Kennelijk gaat het hier om superieure, snel groeiende herkomsten met een zeer brede oecologische amplitude, die goed aangepast zijn aan een breed scala van klimaatomstandigheden en die tamelijk bodemvaag zijn. Bij een zaadinzameling door het zaadcomité van het Bosschap is in 1986 binnen deze gebieden op commerciële schaal douglaszaad voor Nederland ingezameld.

Merkwaardig bij deze hele herkomstkwestie is dat de voor Nederland meest geschikte herkomsten juist niet afkomstig zijn uit bossen, waarvan de groeiplaatsomstandigheden (met name de geringe vochtvoorziening) redelijk overeenkomen met die in Nederland (door Franklin and Dyrness (1973) aangeduid met de *Pseudotsuga menziesii*/Holodiscus discolor associatie), maar in plaats daarvan afkomstig zijn van vochtige, rijke groeiplaatsen, behorende tot de *Tsuga heterophylla*/Polystichum munitum/Oxalis acetosella associatie. Er bestaan dus nog een aantal onduidelijkheden ten aanzien van de invloed van de groeiplaats op de natuurlijke selectie van douglas-herkomsten. Om dit vraagstuk op te kunnen lossen, zal meer onderzoek nodig zijn.

Groeiplaatsomstandigheden

Tabel 1 geeft een aantal typische karakteristieken weer van veel voorkomende bodemtypen binnen de *Tsuga heterophylla* zone. Dit is een hoogtezone van 0-1000 m ten westen van de Cascade Mountains in Washington en Oregon, waarin de douglas optimaal tot ontwikkeling komt. De genoemde waarden dienen ter oriëntatie en moeten niet absoluut worden opgevat. Van den Burg (1986) beschrijft op vergelijkbare wijze de belangrijkste eigenschappen van bodems waarop in Nederland veel douglasbos is aangeplant (haarpodzolen, holtpodzolen en veldpodzolen). Meer informatie over bodems onder douglasbos in Nederland is o.a. te vinden in Van den Burg, 1972; 1976; 1986; Schelling en Van Goor, 1958; Van Goor, 1967; en Blok et al, 1975.

Vergeleken met Nederland zijn de bodems in het nw van de V.S. in het algemeen dus minder zuur, hebben een goede minerale voorziening, zijn veel lemiger en hebben een beter vochtleverend vermogen. De bodemvruchtbaarheid is daar vrijwel nooit een beperkende factor voor de groei van de douglas.

Tabel 1 Eigenschappen van bodems onder douglasbos in het noordwesten van de Verenigde Staten *).

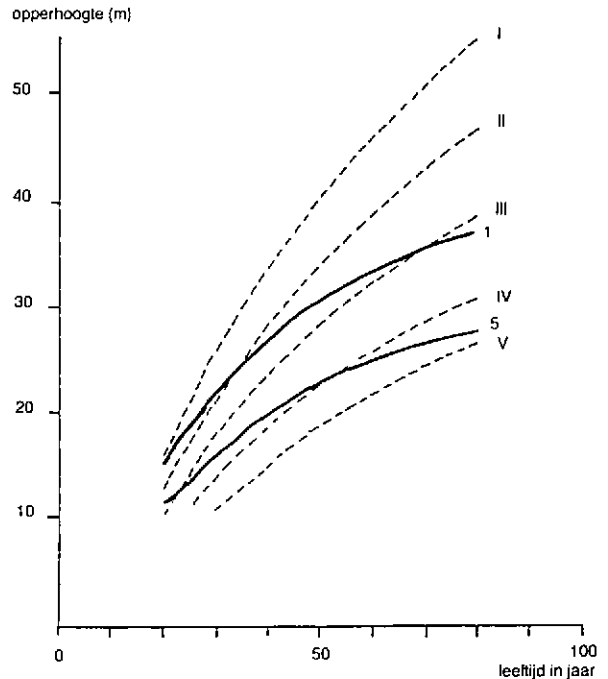
- bodems zijn veelal van vulkanische of alluviale oorsprong;
- deels beïnvloed door ijstijden (Pudget Sound);
- textuur is overwegend lemig, met alle gradaties van sandy loam, loamy sand, loam, silt loam, clay loam, silty clay loam, clay;
- meestal goed doorlatend;
- soms B-horizont met klei-inspoeling;
- pH-KCL tussen 4.5 en 6.0;
- N(tot): 0.16-0.31%;
- P(tot): 250-310 mg P205/100g;
- org. stof: 5-8%;
- N gehalte org.stof: 2.0-3.7%;
- vochtleverend vermogen is redelijk tot goed;
- Ca en Mg concentratie vrij hoog;
- uitwisselingscapaciteit voor basen is hoog;
- goede mineralisatie van de humus;
- hoge bodembioologische activiteit.

*) Meer gedetailleerde informatie over bodems in de V.S. is te vinden in Tarrant, 1949; Riekerk, 1967; Ryan, 1983; Gessel, 1949; Otto, 1985; Hailman et al, 1979; en Fredriksen, 1976.

Binnen de *Tsuga heterophylla* zone komt onder invloed van topografie, hoogteligging, geomorfologie, expositie en verschillen in moedermateriaal een heel scala van groeiplaatsomstandigheden voor, variërend van droog en warm tot nat en koud. Groeiplaatsklassificatie in het nw van de V.S. is meestal gebaseerd op plantesoorten die indicatief zijn voor vochtvoorziening en temperatuur, terwijl men in Nederland vooral kijkt naar soorten die indicatief zijn voor verschillen in vochtvoorziening en voedselrijkdom.

In het algemeen geldt binnen de *Tsuga* zone, dat hoe vochtiger de groeiplaats is, hoe sneller het bos zich ontwikkelt en hoe hoger de houtproductie zal zijn. Er is evenwel een bovengrens aan de hoeveelheid neerslag waarbij de douglas zich nog thuis voelt: wanneer er meer dan 450 mm neerslag valt gedurende de maanden mei t/m augustus (of meer dan 4500 mm per jaar), dan verdwijnt de douglas uit het bos, en maakt plaats voor *Picea sitchensis*, *Thuja plicata*, *Tsuga heterophylla* en loofboomsoorten als *Alnus rubra* en *Acer macrophyllum* (Otto, 1987).

Figuur 4 geeft een indruk van de boniteit van de Amerikaanse douglasbossen ten opzichte van de boniteit van de Nederlandse opstanden. Opvallend is, dat boniteit 1 in Nederland overeenkomt met site class III in Amerika, en dat het hele traject van boniteit 1 t/m 5 in Nederland vrijwel overeenkomt met het traject van site class III en IV in het nw van Amerika. Oftewel de boniteitsverschillen liggen daar veel verder uiteen en de maximaal bereikbare boomhoogte is veel groter.

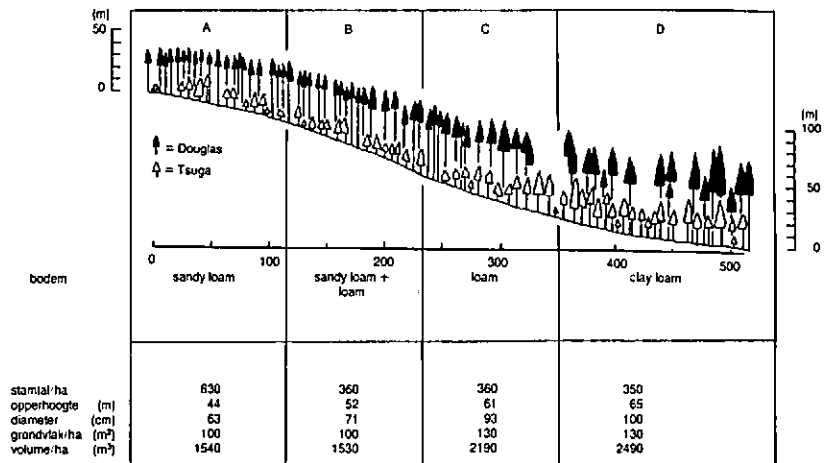


Figuur 4 Vergelijking tussen site classes I tot V voor douglas in west-Washington (stippellijnen) en de boniteitsklassen 1 t/m 5 voor douglas in Nederland (dikke zwarte lijnen). Gegevens ontleend aan Curtis et al (1982) en La Bastide en Faber (1972).

De groeiplaats oefent een directe invloed uit op de bosontwikkeling. Hoe doorslaggevend die groeiplaats kan zijn voor de opstandsontwikkeling, wordt geïllustreerd met het volgende voorbeeld van een groeiplaatsgradiënt in een 180 jaar oud douglasbos in de omgeving van Eatonville (WA), gelegen circa 30 km ten westen van Mount Rainier (figuur 5). Hugo Peak ligt op 600 m hoogte; de jaarlijkse neerslag is ongeveer 1100 mm; het moedermateriaal is andesiet (dus van vulkanische oorsprong). Bovenaan de helling bestaat de bodem uit een vrij droge zandige leem; onderaan de helling is er sprake van een vochtige tot natte zware zavelbodempl (clayloam). Na een regenbui is die bodem met water verzadigd, maar na enkele dagen zakt dit water verder uit naar beneden. De bodem is dus niet permanent nat. Meer informatie over deze groeiplaatsgradiënt is te vinden in Kuiper (1987). Uit figuur 5 blijkt heel overtuigend, dat naarmate de bodem lemiger en vochtiger wordt, de groei van de douglas sterk gestimuleerd wordt, en dat hij zich het beste thuis voelt op zavelgrond.

Studiekringdag

Figuur 5 Invloed van een groeiplaats-gradient op de structuur en ontwikkeling van een natuurlijk douglasbos. Bovenaan de helling (A) een relatief droge, leermarme bodem; onderaan de helling (D) een vochtige zware zavel bodem. Let op de verschillen in afmeting van de bomen en in de structuur van het bos (tabel). Hugo Peak, 180 jaar oud natuurlijk douglasbos, Eatonville (WA).



Concurrentie

In douglasbossen in het nw van de V.S. treedt er in de regel een zeer sterke concurrentie op tussen de bomen. Deze competitie houdt zeer lang aan. Onderdrukte bomen takelen slechts langzaam af en kunnen tientallen jaren lang de groei van dominante en codominante bomen beïnvloeden. Onderdrukte en intermediaire bomen maken op 50-jarige leeftijd nog altijd 30-70% van het totale stamtal uit (tabel 2). Bij ons sterven onderdrukte bomen veel eerder af. Vermoedelijk is dit terug te voeren op groeiplaatsverschillen: hoe beter de groeiplaats, hoe sneller en sterker het bos zich differentieert. Dit uit zich onder andere in een grote diameterspreiding en een ver uiteenlopen van stamvolumes, h/d-verhoudingen, kroonafmetingen en bijgroei. Niet alleen bovengronds treedt er in natuurlijke douglasbossen een sterke differentiatie op, maar ook ondergronds (figuur 6).

Tabel 2 Stamtalverdeling over de verschillende sociale klassen voor zes verschillende jonge natuurlijke douglasopstanden (stamtallen/ha).

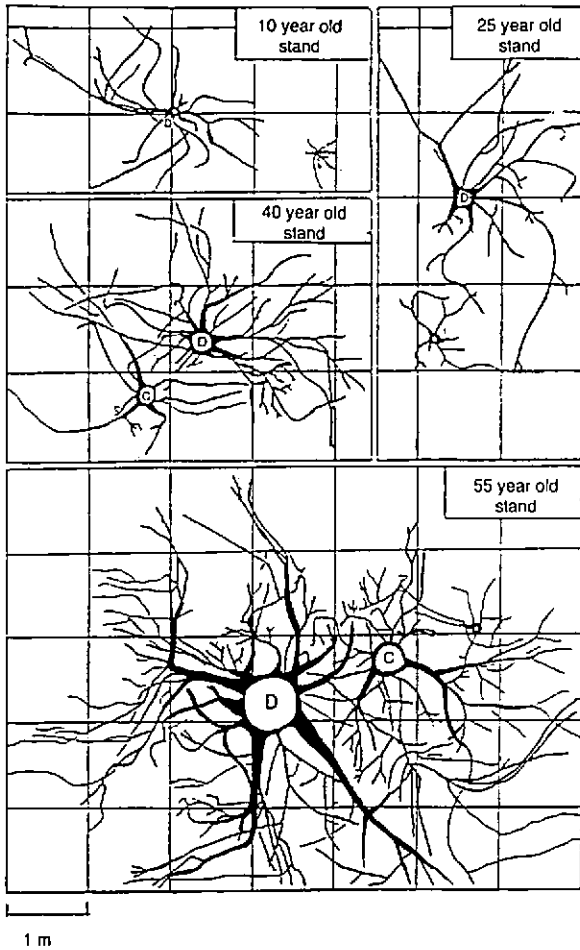
Plot	D	C	I	S	n/ha totaal	leeftijd
Armstrong	92	76	48	20	232	49
Yellow Jacket						
Creek	56	64	100	52	272	58
Swede Haven	52	40	104	64	260	50
Humptulips	60	100	150	180	470	55
Stossel Creek	60	70	240	180	570	55
Bethel Ridge	170	300	210	210	940	52

D = dominante bomen; C = codominante bomen; I = intermediaire bomen; S = onderdrukte bomen.

Bosontwikkelingsfasen

Binnen de Europese bosbouwtraditie worden o.a. door Leibundgut (1978) en Mayer (1984) de volgende bosontwikkelingsfasen onderscheiden: tot de *fase van jong bos* (Jungwaldphase; second growth stands) worden gerekend: jonge gesloten opstanden, tot aan het tijdstip waarop de hoogtegroeicurve begint af te vlakken. Geëkenmerkt door sterke hoogtegroeicurve van de bomen, sterke competitie en snelle veranderingen in de opstandsstructuur. *Optimale fase* (Optimalsphase; mature stands): gerekend vanaf de culminatie van de hoogtegroeicurve tot aan de culminatie van het gemiddelde grondvlak. Geëkenmerkt door grote bijgroei, grote houtvoorraad, en een dichte en relatief gelijkmatige kroonsluiting. *Oude bos fase* (Altersphase; old-growth stands): opstanden waarvan het grondvlak begint af te nemen, gerekend tot aan het tijdstip dat fragmentatie zich duidelijk en over grote oppervlakte begint te manifesteren. Het vermogen tot afstellingsreïteratie van de bomen is niet meer voldoende om gaten in het kronendak te sluiten, en veelal begint zich een verjonging te vestigen. *Vervalphase* (Zerfallsphase; forest degradation phase): opstanden fragmenteren zich verregaand, tot aan het punt waarop een algemene verjonging zich inzet. *Bosverjongingsfase* (Verjüngungsphase; forest regeneration phase): opstanden die zich algemeen aan het verjongen zijn tot aan het tijdstip dat ze overgaan in min of meer gesloten jong bos. Deze fasen, die de ontwikkeling op het niveau van het bosmozaïek beschrijven, lopen geleidelijk in elkaar over.

In natuurlijke douglasbossen in het westen van de Verenigde Staten verloopt de bosontwikkeling globaal als volgt (figuur 7):



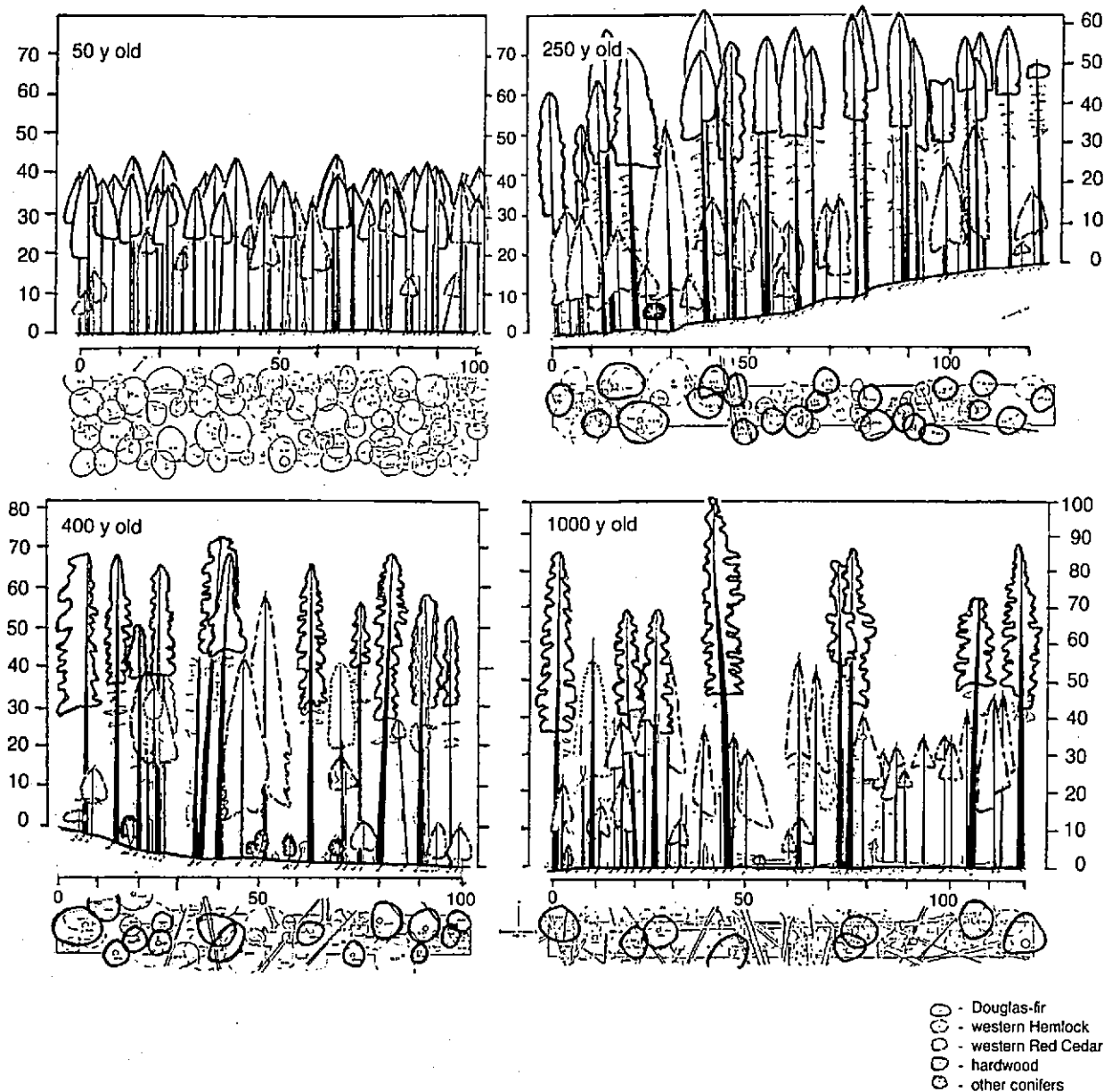
Figuur 6 Ontwikkeling van het wortelstelsel van de douglas voor bomen met verschillende sociale positie; op 10-, 25-, 40- en 55-jarige leeftijd. Reeds op 10-jarige leeftijd is er een verschil waar te nemen in afmeting en mate van vertakking van het wortelstelsel tussen een dominante boom (D) en een codominante of intermediaire boom (C); een verschil dat steeds duidelijker wordt naarmate de bomen ouder worden (naar McMinn, 1963).

a) Na grootschalige verstoring, meestal in de vorm van bosbrand, vestigt de douglas zich via spontane verjonging, hetzij ongemengd, hetzij in menging met soorten als *Tsuga heterophylla*, *Thuja plicata*, *Alnus rubra*, *Acer macrophyllum*, *Acer circinatum* en *Populus trichocarpa*. De verjongingsfase kan zich uitstreken over een periode van enkele jaren tot over een periode van enkele tientallen jaren, terwijl ook verjongingsperioden van 100-150 jaar geen uitzondering zijn voor douglasbossen (Franklin et al, 1979; Franklin and Waring, 1980). Door de heterogene uitgangssituatie, zowel ruimtelijk als temporeel, zijn er in deze fase vele tientallen tot enige honderden verjongingseenheden per ha te onderscheiden.

b) Nadat het bos in sluiting is gekomen (jonge bosfase), treedt er al spoedig een fusie op tussen de vele verjongingsgroepen, hetgeen een zeer sterke concurrentie tussen de bomen onderling met zich meebrengt. Het is meestal wel zo, dat bomen die eenmaal een dominante positie hebben ingenomen, bijvoorbeeld omdat ze een paar jaar ouder zijn dan hun buurbomen, deze dominante positie weten te handhaven. De differentiatie in verschillende sociale groepen, die zich dus al op zeer jeugdige leeftijd heeft ingezet, wordt steeds sterker naarmate het bos zich verder ontwikkelt. Vijftig jaar oud douglasbos lijkt, in vergelijking tot bossen in de latere ontwikkelingsfasen, weliswaar tamelijk uniform, maar bij nadere beschouwing is het jonge bos toch bijzonder gevarieerd. Zonder moeite zijn de bomen in te delen in vier verschillende compartimenten (sociale klassen), die ieder een eigen typische structuur en ontwikkelingspotentie vertegenwoordigen. Er zijn meestal een tot twee dichte boomstrata te onderscheiden, terwijl een struik- en kruidlaag nog nauwelijks tot ontwikkeling zijn gekomen (figuur 7 a).

c) Douglasbos in de optimale fase (figuur 7 b) wordt gekenmerkt door een sterke differentiatie in het bovenste stratum, waardoor dit uiteenvalt in twee strata. Samen vormen ze een nog aaneengesloten kronendak. De bomen staan relatief dicht op elkaar, en de staande houtvoorraad is groot. In de late optimale fase begint het bos door natuurlijke mortaliteit al wat opener te worden, en vestigen zich groepsgewijze *Tsuga*-verjongingseenheden. Deze kunnen dus als een open derde stratum opgevat worden. Op open plekken kan zich plaatselijk een dichte struiklaag hebben gevormd, met soorten als *Acer circinatum*, *Rhododendron macrophyllum*, *Vaccinium parvifolium*, *Berberis nervosa* en *Gaultheria shallon*. Ook de kruidlaag is plaatselijk goed ontwikkeld met soorten als *Polystichum munitum*, *Oxalis oregana* en *Linnaea borealis*.

d) Old-growth douglasopstanden (figuur 7 c) kenmerken zich door een open, meerlagig kronendak, dat sterk gefragmenteerd is in verschillende verjongingseenheden, waarvan de biostatistische eenheden bestaan uit kolossale douglassparren met zeer individuele kroonvormen (Massman, 1982) en vele waaiers van gereïtereerde takken langs de massieve stammen (figuur 8). Een tweede boomlaag wordt gevormd door volledig uitgegroeide *Tsuga*'s en *Thuja*'s, die typisch zeer lange kronen en indrukwekkende afmetingen hebben. Daaronder zijn er meestal twee tot drie strata te onderscheiden, waarin vooral *Tsuga* de boventoon voert, in allerlei afmetingen en leeftijden. En daar weer onder is vaak een zwak ontwikkelde derde boomlaag van *taxus*



Figuur 7 Ontwikkelingsfasen in natuurlijk douglasbos. Afgebeeld zijn een jonge bosfase (50 jaar), een late optimaalfase (250 jaar), een oude bosfase (400 jaar) en een vervalphase (1000 jaar). Toelichting zie tekst.

brevifolia aanwezig. Het bos heeft een uitgesproken mozaïek-karakter, is zeer sterk gedifferentieerd en heterogeen, en biedt niches aan tal van zeldzame organismen (Franklin et al, 1981). Staande dode bomen, afgebroken stammen en rottende stobben zijn zeer algemeen, en de bodem is bezaaid met boomlijken, in velerlei stadia van ontbinding. Deze zijn gewoonlijk overdekt met een dicht mostapijt, en vormen een ideaal kiembed voor de uitbundige *Tsuga*-verjonging. De ondergroei bestaat verder

vooral uit varens, klaverzuring, linnaeuskllokje en verschillende soorten bosbessen (figuur 9).

e) De vervalphase van natuurlijk douglasbos kenmerkt zich doordat de fragmentatie van het kronendak zich zo ver heeft voortgezet, dat hierin nog slechts enkele douglassparren vertegenwoordigd zijn. Deze kunnen gigantische afmetingen hebben: boomhoogten van gemiddeld 80-90 m, en in enkele gevallen van zelfs meer dan 100



Figuur 8 Typische kroonvorm van een 400 jaar oude douglasspar: de kroon is open, zeer onregelmatig en cilindrisch van vorm, en bestaat voor een belangrijk deel uit waaievormige reiteraties.

m komen voor (figuur 7 d), en diameters van 1.5-2.0 m zijn beslist niet ongevoel. Het bos is hoofdzakelijk opgebouwd uit een mozaïek van verjongingseenheden van *Tsuga* en *Thuja*. Deze beide soorten vormen een vrijwel aaneengesloten kronendak onder de verspreid staande douglassen. Onder dit kronendak bevindt zich een continuum van *Tsuga*-verjonging van allerlei afmeting en leeftijd, zodat er geen uitgesproken strata meer te onderscheiden zijn. De bosstructuur is zeer gevarieerd en heterogeen en er komt zeer veel staand en liggend dood hout voor (figuur 10). Volgens Franklin et al (1981) is de verticale stratificatie en de grote diversiteit van old-growth bossen ervoor verantwoordelijk dat het microklimaat op zodanige wijze gebufferd wordt, dat hierdoor levensomstandigheden gecreëerd worden voor een groot aantal unieke planten- en dierengemeenschappen: vele soorten epifytische planten (mossen en lichenen), invertebraten en insecten, alsmede de zeldzame northern spotted owl (*Strix occidentalis*), northern flying squirrel en red tree vole (*Arborimus longicaudus*) zijn voor hun habitat aangewezen op old-growth douglasbossen (Forsman, 1980; Forsman et al, 1977; Meslow et al, 1981; Pike et al, 1975).

De tijdsduur waarin de verschillende bosontwikkelingsfasen worden doorlopen, d.w.z. in afwezigheid van grote verstoringen, is groeiplaats-afhankelijk. In figuur 11 is deze ontwikkeling schematisch samengevat: op de betere groeiplaatsen gaat de jonge bosfase al na 60 of 70 jaar over in een vroege optimaalfase, terwijl een late optimaalfase op een leeftijd van 200-250 jaar overgaat in de oude bosfase. Deze old-growth fase, die gekenmerkt wordt door een "steady state shifting mosaic" (Bormann and Likens, 1979) kan vele eeuwen stand houden, totdat hij uiteindelijk op 800-900-jarige leeftijd geleidelijk overgaat in een vervalphase. Op minder goede

Figuur 9 Blick in het inwendige van een 400 jaar oude 'old-growth' douglasopstand. Het valt op hoe open en gevarieerd het bos is en hoe goed de bodemvegetatie is ontwikkeld. De dikke boom in het midden van de foto met de ruwe bast is een douglasspar; de boom er vlak naast met de fijnere bast is een *Tsuga*. In natuurlijke douglasbossen tref je veelvuldig groepen bomen aan die zeer dicht op elkaar staan en desondanks tot grote afmetingen zijn gekomen.



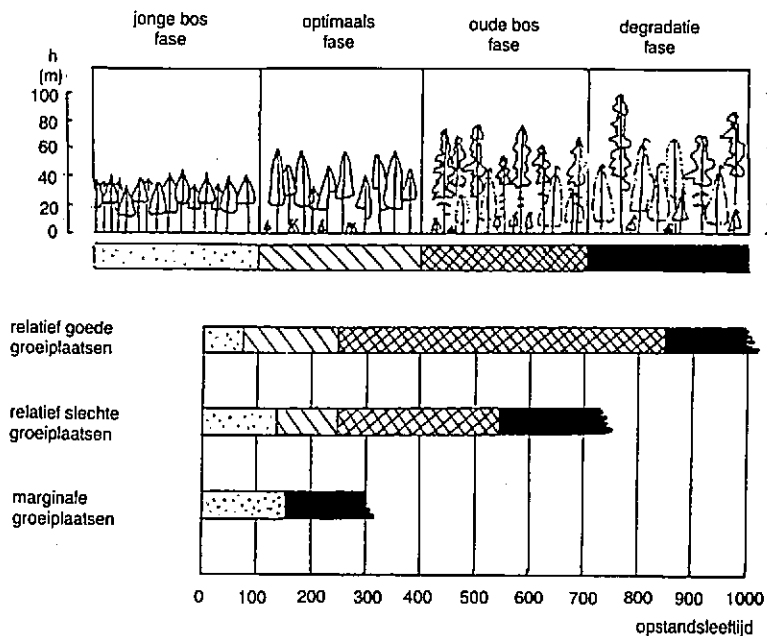


Figuur 10 In de vervalphase van natuurlijk douglasbos komen geweldige hoeveelheden dood hout voor. In dit voorbeeld van een 1000-jarige opstand nabij de Carbon River in het Mount Rainier Nationaal Park, lag naar schatting 420 ton/ha aan dode stammen op de grond, die ongeveer een kwart van het bodemoppervlak bedekten.

groeiplaatsen zal de jonge bosfase vermoedelijk iets langer aanhouden: tot ongeveer 125 jaar, en zullen de optimaalfase en de daaropvolgende old-growth fase beduidend minder lang duren, waardoor de vervalfase al op een leeftijd van circa 500 jaar begint. Op marginale groeiplaatsen tenslotte, lijkt het erop dat het bos nauwelijks tot volwassenheid zal komen, omdat het uiteindelijk verval zich al op 150-200-jarige leeftijd zal inzetten. Dit laatste is zuiver hypothetisch, en grotendeels gebaseerd op waarnemingen in "oude" douglasopstanden in Nederland.

Douglas in Park het Loo

Tot slot is het interessant om eens te kijken welke plaats de oudste douglasopstand in Nederland inneemt in bovenstaande bosontwikkelingsreeks. Het oudste nog intacte douglasbos van Nederland bevindt zich op het Kroondomein in Park het Loo. Het is aangelegd in 1881 en thans dus 106 jaar oud. Sinds 1923 is het een proefperk van de Dorschkamp. In feite gaat het hier om een buitenbeentje: ten eerste is het aangelegd in zeer wijd plantverband, vermoedelijk in driehoeksverband van

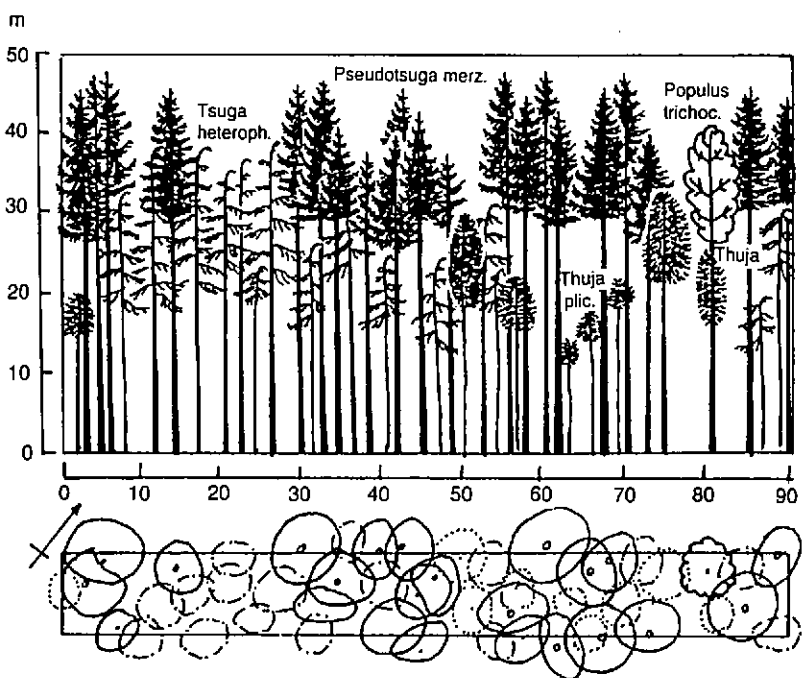
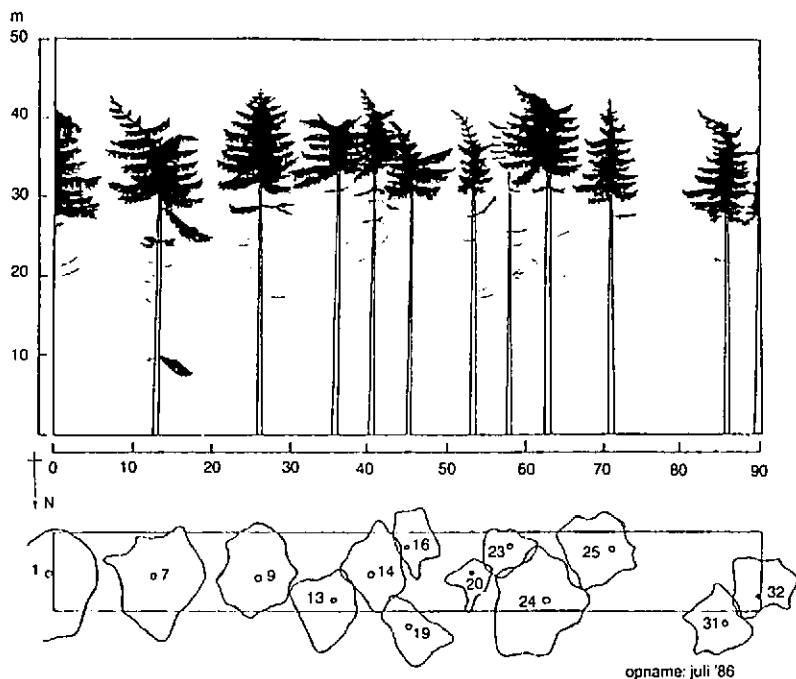


Figuur 11 Schematische weergave van de tijdsduur waarin de verschillende bosontwikkelingsfasen worden doorlopen, in relatie tot de kwaliteit van de groeiplaats. De leeftijden moeten niet absoluut worden opgevat, omdat ontwikkelingsfasen geleidelijk in elkaar overlopen.

Studiekringdag

5,5×5,5 m, waarbij rijen douglas afgewisseld werden met rijen *Pinus strobus*. De weymouthden is echter al spoedig verwijderd of doodgegaan, zodat de bomen minimaal de laatste 65 jaar op een afstand van 5,5×8,0 m hebben gestaan (dus 227 bomen/ha). Ten tweede is de

groeiplaats nagenoeg optimaal te noemen voor de Nederlandse situatie: het is een vergraven holtpodzol in preglaciaal lemig zand, op voormalig bouwland, waardoor de bovenste 80 cm rijk is aan organische stof, met grote hoeveelheden N en P in de doorwortelde zone, en



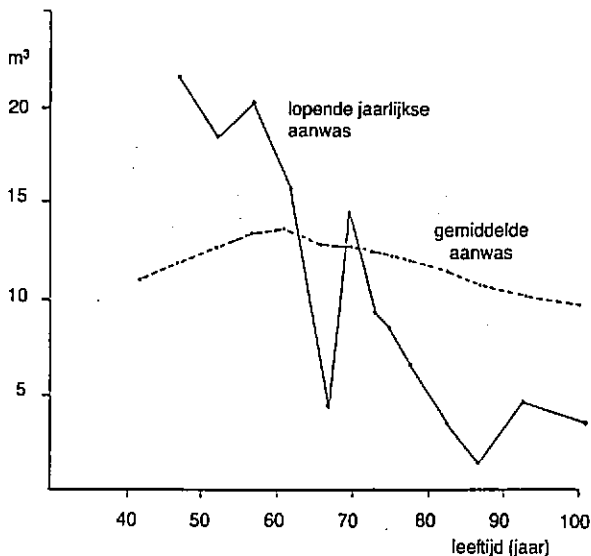
Figuur 12 Schaaltekening van het oudste douglasbos in Nederland in Park het Loo (106 jaar oud) en een 55 jaar oude natuurlijke douglasopstand in Washington (Stossel Creek, omgeving Duval).

een groot vochthoudend vermogen (170 mm beschikbaar bodemvocht op veldcapaciteit; Mohren, 1987).

Maar ondanks die ruime stand en die goede bodem vertonen zich al verontrustende tekenen van veroudering: de bomen zien er weinig vitaal uit en hebben zeer korte en sterk gereïtereerde kronen (figuur 12). Het bos verkeert op 100-jarige leeftijd nog altijd in de jonge bosfase, met een weinig gedifferentieerd kronendak, waarin slechts een stratum is te onderscheiden. Verder valt het op dat vrijwel elke boom een scheef gewaaide top heeft, wat voor oudere douglas in Nederland heel karakteristiek is, zodra ze hun kop boven het omringende bos uitsteken (Van den Burg, 1986). De lopende bijgroei bedroeg in 1985 slechts 3-4 m³/ha jaar. Figuur 13 laat zien dat rond een leeftijd van 70 jaar de lopende jaarlijkse aanwas onder de gemiddelde aanwas is komen te liggen. Wanneer men een omloopstijdverlenging tot 100-120 jaar mocht overwegen bij de douglas in Nederland, dan moet men daarbij, bovengenoemde factoren in ogenschouw nemend, wellicht enige vraagtekens zetten.

Teeltkundige implicaties

Wat kunnen deze observaties in natuurlijke douglasbossen ons leren voor het beheer van douglasopstanden in Nederland?



Figuur 13 Verloop van de jaarlijkse volume-aanwas (zwarte lijn) en de gemiddelde aanwas (stippellijn) in de thans 106 jaar oude douglasopstand in Park het Loo. De lopende aanwas kwam ongeveer op 70-jarige leeftijd onder de gemiddelde aanwas te liggen (ongepubliceerde gegevens proefperk D-12 van het Rijksinstituut voor onderzoek in de bos- en landschapsbouw "De Dorschkamp").

1) Het is onjuist om er vanuit te gaan dat de douglas een bodemvage soort is die zich overal wel thuisvoelt: droge groeiplaatsen met leemarme of zwak lemige bodems zoals de meeste haarpodzolen in ons land, staan ecologisch gezien zeer ver af van de groeiplaatsen waarop de douglas werkelijk goed tot zijn recht komt. Misschien moeten we dit in ons achterhoofd houden wanneer we over uitbreiding van het douglasareaal in Nederland denken via omvorming van grove dennenbossen (Van den Burg, 1986).

2) Op goede groeiplaatsen treedt een zeer sterke differentiatie en een hevige concurrentie op. Dit impliceert dat we op de relatief betere groeiplaatsen in ons land al in een zeer vroeg stadium toekomstbomen moeten aanwijzen en moeten vrijstellen. Op de wat armere groeiplaatsen heeft men wat dit betreft wat meer respijt.

3) Als men uit die sterke differentiatie concludeert dat de douglas best met rust gelaten kan worden en dat hij geen verzorging nodig heeft, is dit onjuist: gezien de sterke concurrentie die aan die differentiatie vooraf moet zijn gegaan, is het juist zaak om al in een vroeg stadium in de opstandontwikkeling in te grijpen, of om die concurrentie zo vroeg mogelijk en zo veel mogelijk uit te schakelen door een wijder plantverband aan te houden. Hoe vroeger en hoe sterker er wordt ingegrepen, des te makkelijker is het om de ontwikkeling te sturen in een gewenste richting (bij voorbeeld ten aanzien van een grotere stabiliteit, langere kronen of een grotere bijgroei). In Nederland zijn jonge douglasopstanden in het verleden vaak te zwak en te laat gedund, en dan bovendien nog meestal in de vorm van een laagdunning. Waarnemingen in natuurlijke douglasbossen pleiten er voor om veel krachtiger in de jeugdfase in te grijpen. En hoe beter de groeiplaats, hoe harder dit nodig zal zijn. Vroeg en krachtig dunnen (of een wijder plantverband) heeft bovendien tot voordeel dat de verankering van de bomen gunstig wordt beïnvloed. En men kan ermee voorkomen dat in een latere, windworpegevoelige fase sterk moet worden gedund, met alle risico's van dien.

4) Zelfs jonge natuurlijke douglasbossen zijn al bijzonder gevarieerd en heterogeen. Zelfs in die mate, dat men zich moet afvragen of de teelt in gelijkjarige monoculturen wel voldoende aansluit bij de synecologie van deze soort. De douglas wordt in het algemeen opgevat als een secundaire pionier na brand. Nu is de uitgangssituatie na een grote bosbrand zeer heterogeen: half verkoelde boomlijken liggen kriskras verspreid over de oppervlakte; op bepaalde plaatsen hoopt de as zich op; op weer andere plaatsen is de minerale grond bloot komen te liggen; een aantal onregelmatig verspreide bomen is

blijven leven en zij kunnen op hun beurt als zaadbron fungeren en zullen dus voor een onregelmatige bezaaiing zorgen; mastjaren zijn onregelmatig; knaagdieren laten hun invloed gelden, waardoor veel kegels afgeknaagd en verslept worden, en een vergeten wintervoorraad aanleiding kan zijn tot een dichte cluster van kiemplantjes; de vegetatieontwikkeling van ruigtekruiden zal niet overal hetzelfde zijn; plaatselijk kan de zich vestigende bodemvegetatie de ontwikkeling van jonge boompjes voor vele jaren bemoeilijken of onmogelijk maken, etc. (Long, 1973); Franklin and Dyrness, 1973). Zelfs wanneer de op de brand volgende generatie bos alleen uit douglas bestaat, dan nog zullen er in de regel leeftijdsverschillen van enkele jaren tot enkele tientallen jaren voorkomen. De individuele bomen zullen op verschillende wijzen aanspraak maken op de beschikbare groeiruimte, omdat ook die variabel is, zowel in de tijd als in de ruimte. De groeiomstandigheden zullen dus wezenlijk verschillen met die in een gelijkjarige, uniforme monocultuur. Vaak groeit de douglas na brand al van het begin af aan op in menging met andere soorten, zoals *Tsuga heterophylla*, *Thuja plicata*, *Alnus rubra*, *Populus trichocarpa* en *Acer macrophyllum* (figuur 12 b). De groeiomstandigheden in een dergelijk bosverband zijn dan natuurlijk zeer verschillend van de wijze waarop de douglas in Nederland wordt aangeplant.

5) De aanwezigheid van biostatische verjongingseenheden en verjongingseenheden in de degradatiefase is niet alleen vanuit natuurbeheersoogpunt van belang, maar tevens vanuit het oogpunt van een evenwichtig functioneren van het hele bosesysteem (Maser and Trappe, 1984). Hoewel ons inzicht in de vele ecologische interacties tussen de verschillende boscomponenten nog vrij beperkt is, zijn er toch zo langzamerhand heel wat indicaties dat een grote diversiteit in de structuur van douglasbos een noodzaak is voor een groot aantal organismen die een belangrijke rol spelen bij de decompositie van organische stof (Maser en Trappe, 1984; Grier and McColl, 1971; Fogel and Cromack, 1977; Mispagel and Rose, 1978), in de voedingsstoffen kringloop (Miller et al, 1976; Pike et al, 1972; Maser et al, 1979; Sollins et al, 1980) en bij de zaadverspreiding en bosverjonging (Balda, 1975; Bowman and Harris, 1980).

Literatuur

Balda, R. P. 1975. The relationships of secondary cavity nesters to snag densities in western coniferous forests. USDA Forest Service Wildlife Habitat Technical Bulletin nr 1, 37 p.
Bastide, J. G. la and P. J. Faber 1972. Revised yield tables for six tree species in The Netherlands. Uitvoerig verslag Stichting Bosbouwproefstation "De Dorschkamp", Wageningen, band 11, nr. 1.

Blok, H., J. van den Burg, C. P. van Goor, K. Jager en L. Oldenkamp 1975. Bemesting en minerale voeding van Douglascultures. Intern rapport Rijksinstituut voor onderzoek in de bos- en landschapsbouw "De Dorschkamp", Wageningen, nr. 69, 147 p.
Bormann, F. H., and G. E. Likens 1979. Pattern and process in a forested ecosystem. Springer Heidelberg, 253 p.
Brinkley, D., and R. L. Graham 1981. Biomass, production and nutrient cycling of mosses in an old-growth Douglas-fir forest. *Ecology* 62 (5): 1387-1389.
Bowman, G. B., and L. D. Harris 1980. Effect of spatial heterogeneity on ground-nest depredation. *Journal of Wildlife Management* 44: 806-813.
Burg, J. van den 1972. De groei van douglas op humuspodzolgronden onder invloed van sporenelementbemesting. Intern rapport Stichting Bosbouwproefstation "De Dorschkamp", Wageningen, nr. 17.
Burg, J. van den 1976. De invloed van het stikstofgehalte van de organische stof in kalkloze zandgronden op de groei van naaldhoutsoorten in afhankelijkheid van de fosfaat- en vochtvoorziening. Intern rapport Rijksinstituut voor onderzoek in de bos- en landschapsbouw "De Dorschkamp", Wageningen, nr. 87.
Burg, J. van den 1986. Groeiplateiseisen van de douglas. *Nederlands Bosbouw Tijdschrift* 58 (10): 299-314; Mededeling Rijksinstituut voor onderzoek in de bos- en landschapsbouw "De Dorschkamp", Wageningen, nr. 227.
Cline, S. P., A. B. Berg, and H. M. Wight 1980. Snag characteristics and dynamics in Douglas-fir forests, western Oregon. *Journal of Wildlife Management* 44 (4): 775-786.
Contactgroep Opvoering Productiviteit 1950. Amerikaanse houtsoorten voor het Nederlandse bos, Rapport studiegroep bosbouw.
Curtis, R. O., G. W. Clendenen, D. L. Reukema, and D. J. DeMars 1982. Yield tables for managed stands of coast Douglas-fir. USDA Forest service, Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station, General Technical Report PNW-135, 182 p.
Deyrup, M. A. 1975. The insect community of dead and dying Douglas-fir. The Hymenoptera. US/IBP Coniferous forest Biome, Ecosystem Analysis Studies, Bulletin 6, 104 p.
Fabijanowski, J. Geschichte des Biolowieza-Urwaldes und die daraus sich ergebenden waldbaulichen Folgerungen. *Allgemeine Forstzeitschrift* 33 (24): 709-711.
Fogel, R. and K. Cromack 1977. Effect of habitat and substrate quality on Douglas-fir litter decomposition in western Oregon. *Canadian Journal of Botany* 55: 1632-1640.
Forsman, E. D. 1980. Habitat utilization by spotted owls in the west central Cascades of Oregon. Diss. Oregon State University, Corvallis, 95 p.
Forsman, E. D., E. C. Meslow, and M. J. Strub 1977. Spotted owl abundance in young versus old-growth forests, Oregon. *Wildlife Society Bulletin* 5: 43-47.
Franklin, J. F. 1963. Natural regeneration of Douglas-fir and other associated species using modified clear-cutting systems in the Oregon Cascades. USDA Forest Service Research Paper PNW-3, Portland, 14 p.
Franklin, J. F. 1981. Wilderness for baseline ecosystem studies. In: Proceedings XVII IUFRO World Congress, Kyoto, Japan, 1981, Division 1, pp. 37-48.

- Franklin, J. F., K. Cromack, W. Denison, et al 1981. Ecological characteristics of old-growth Douglas-fir Forests. USDA Forest Service General Technical Report PNW-118, Portland, 48 p.
- Franklin, J. F., and C. T. Dyrness 1973. Natural vegetation of Oregon and Washington. USDA Forest Service, Technical Report PNW-8, Portland, 417 p.
- Franklin, J. F., A. McKee, F. J. Swanson, et al 1979. Age structure analysis of old-growth Douglas-fir stands: Data versus conventional wisdom. *Bulletin Ecological Society of America* 60: 102.
- Franklin, J. F., and R. H. Waring 1980. Distinctive features of the northwestern coniferous forest: development, structure and function. In: R. H. Waring (ed.) *Fresh perspectives from ecosystem analyses. Proceedings 40th Annual Biological Colloquium 1979: 59-86*, Oregon State University Press, Corvallis, Oregon.
- Fredriksen, R. L. 1976. Nitrogen, Phosphorus and particulate matter budgets of five coniferous forests biosystems in the western Cascade range, Diss. Oregon State University, Corvallis, 127 p.
- Gessel, S. P. 1949. Correlation between certain soil characteristics and site for Douglas-fir in northwestern Washington. *Soil Science Society America Proceedings* 14: 333-337.
- Goor, C. P. van 1958. De invloed van de zonnestraling op de groei van de douglas. *Landbouwkundig Tijdschrift* 70 (9): 693-695.
- Goor, C. P. van 1967. Bemestingsvoorschrift voor naaldhoutculturen, 2e dr. Korte Mededeling Stichting Bosbouwproefstation "De Dorschkamp", nr. 56.
- Grier, C. C., and J. G. McColl 1971. Forest floor characteristics within a small plot in Douglas-fir in Western Washington. *Soil Science Society of America Proceedings* 35: 988-991.
- Heilman, P., H. W. Anderson and D. M. Baumgartner (eds.) 1979. *Forest soils of the Douglas-fir Region*, Washington State University, Pullman, WA.
- Hillgarter, F. W. 1978. Waldbauliche Lehren aus Untersuchungen im Fichtenurwald von Scatle. *Allgemeine Forstzeitschrift* 33 (24): 698-699.
- Kriek, W. 1974. Douglas-fir IUFRO provenances in the Netherlands, 1966/'67 series. Mededeling Rijksinstituut voor onderzoek in de bos- en landschapsbouw "De Dorschkamp", Wageningen, nr. 136.
- Kriek, W. 1979. Further development of Douglas-fir IUFRO provenances in the Netherlands, 1966/'67 series. Rapport Rijksinstituut voor onderzoek in de bos- en landschapsbouw "De Dorschkamp", Wageningen, nr. 203.
- Koop, H. 1981. Vegetatiestructuur en dynamiek van twee natuurlijke bossen: het Neuenburger en Hasbrucher Urwald. *Verslagen landbouwkundig Onderzoek* 904, Wageningen, 112 p.
- Kuiper, L. C. 1987. Implications of natural growth patterns. In: Ruetz and Natter (eds.), *Proceedings IUFRO working party on Breeding strategy for Douglas-fir as an introduced species*, Vienna, FBVA Berichte/21: 235-244.
- Leibundgut, H. 1959. Über Zweck und Methodik der Struktur- und Zuwachsanalyse von Urwäldern. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 110 (3): 111-124.
- Leibundgut, H. 1978. Über die Dynamik europäischer Urwälder. *Allgemeine Forstzeitung* 33 (24): 686-690.
- Leibundgut, H. 1982. *Europäische Urwälder der Bergstufe*. Haupt, Bern.
- Long, J. N. 1973. Initial stages of secondary plant succession in a series of *Pseudotsuga menziesii*/*Gaultheria shallon* stands in western Washington. M. S. Thesis, University of Washington, Seattle, 79 p.
- Mannan, R. W., E. C. Meslor and H. M. Wight 1980. Use of snags by birds, Douglas-fir forests, western Oregon. *Journal of Wildlife Management* 44 (4): 787-797.
- Maser, C., J. M. Trappe and R. A. Nussbaum 1979. Fungal-small mammal interrelationships with emphasis on Oregon coniferous forests. *Ecology* 59: 799-809.
- Maser, C., and J. M. Trappe (eds.) 1984. *The seen and unseen world of the fallen tree*. USDA Forest Service General Technical Report PNW-164, Portland.
- Masman, W. J. 1982. Foliage distribution in old-growth conifer tree canopies. *Canadian Journal of Forest Research*, 12: 10-17.
- Mayer, H. 1978. Über die Bedeutung der Urwaldforschung für den Gebirgswaldbau. *Allgemeine Forstzeitschrift* 33 (24): 691-693.
- Mayer, H. 1984. *Waldbau auf soziologisch-ökologischer Grundlage*. Fischer, Stuttgart, 514 p.
- McCreary, D. D., and D. A. Perry 1983. Strip thinning and selective thinning in Douglas-fir. *Journal of Forestry* 81 (6): 375-377.
- McMinn, R. G. 1963. Characteristics of Douglas-fir root systems. *Canadian Journal of Botany* 41: 105-122.
- Meslor, E. C., C. Maser and J. Y. 1981. Old growth forests as wildlife habitat. *Forty-sixth North American Wildlife Conference*.
- Miller, R. E., D. P. Lavender and C. C. Grier. 1976. Nutrient cycling in the Douglas-fir type-proceedings 1975: 359-390.
- Minore, D. 1971. Shade benefits Douglas-fir in Southwestern Oregon cutover area. *Tree planters' notes* 22 (1): 22-25.
- Minore, D., R. E. Carkin and R. L. Fredriksen 1977. Comparison of silvicultural methods at Coyote creek watersheds in southwestern Oregon; a case history. *USDA Forest Service Research Note PNW-307*, 12 p.
- Mispagel, M. E., and S. D. Rose 1978. Athropods associated with various age stands of Douglas-fir from foliar, ground and aerial strata. *US/IBP Coniferous Forest Biome, Ecosystem Analysis Studies, Bulletin* 13, 55 p.
- Mlinsek, D. 1978. *Brauchen wir Urwald? Allgemeine Forstzeitschrift* 33 (24): 684-685.
- Mohren, G. M. J. 1987. Simulation of forest growth, applied to Douglas-fir stands in The Netherlands. *Dissertatie Landbouwniversiteit, Wageningen*, 184 p.
- Otto, H. J. 1984. Standortkundliche Aufnahmen und Gliederungen in wichtigen Herkunftsgebieten der Douglasie des westlichen Washington und Oregon sowie in Südwest British Kolumbien: Versuch eines Vergleichs mit den Anbaubedingungen in Nordwest Deutschland. *Aus dem Walde. Niedersächsische Minister für Enerärgung, Landwirtschaft und Forsten, Schaper, Hannover*, 258 p.
- Otto, H. J. 1987. Site requirements and silviculture of Douglas-fir in North-western Germany. In: Ruetz and Natter (ed.): *Proceedings of the IUFRO working party on Breeding strategy for Douglas-fir as an introduced species*, Vienna, FBVA Berichte/21: 223-235.

- Pike, L. H., D. M. Tracy, M. A. Sherwood and D. Nielsen 1972. Estimators of biomass and fixed nitrogen of epiphytes from old-growth Douglas-fir. In: J. F. Franklin, L. J. Dempster and R. H. Waring (eds.): Research on coniferous forest ecosystems. Pacific Northwest Forest and range experiment Station, Portland, Oregon, p. 177-187.
- Pike, L. H., W. C. Denison, D. M. Tracy, et al 1975. Floristic survey of epiphytic lichens and bryophytes growing on old-growth conifers in western Oregon. *The Bryologist* 78 (4): 389-402.
- Pintaric, K. 1978. Urwald Perucia als natürliches Forschungslaboratorium. *Allgemeine Forstzeitschrift* 33 (24): 702-707.
- Pruca, E. 1985. Die böhmischen und mährischen Urwälder. *Vegetace CSSR, A 15*, Academia Praha, Tschechoslawakia.
- Riekerk, H. 1967. The movement of phosphorus, potassium and calcium in a douglas-fir forest ecosystem. PhD Thesis University of Washington, Seattle.
- Ryan, P. J. 1983. The role of acid and aluminium-rich media in the growth and nutrition of Pacific Northwest conifers. PhD-Thesis, University of Washington, Seattle.
- Ruetz, W. and J. Nather 1987. Proceedings of the IUFRO Working party on breeding strategy for Douglas-fir as an introduced species. *FBVA Berichte* nr. 21, Wien, 300 p.
- Satterlund, D. R. and Means, J. E. 1979. Solar radiation in the Pacific Northwest. *Washington State University Bulletin* 874.
- Schenck, C. A. 1936: Die Wälder des Nord-Amerikanischen Westens. *Nederlands Bosbouw Tijdschrift* (9): 454-468; (10): 41-51.
- Schelling, J. en C. P. van Goor 1958. Bodemwaardering en bodemvruchtbaarheid. *Nederlands Bosbouw Tijdschrift* 30 (2): 47-51.
- Sollins, P., C. C. Grier, F. M. McCorsion, et al 1980. The internal element cycles of an old growth Douglas-fir ecosystem in Western Oregon. *Ecological Monography* 50 (3): 261-285.
- Stein, W. I. 1981. Regeneration outlook on BLM lands in the southern Oregon Cascades. *USDA Forest Service Research Paper PNW-284*, Portland, 68 p.
- Tarrant, R. F. 1949. Douglas-fir site quality and soil fertility. *Journal of Forestry* 47 (9): 716-720.
- Vyskot, M. 1978. Tschechoslowakische Urwaldreste als Lehrobjekte. *Allgemeine Forstzeitschrift* 33 (24): 696-697.
- Veen, B. 1951. Herkomstonderzoek van de douglas in Nederland. *Diss. Landbouwhogeschool, Wageningen*.
- Wick, H. L. 1965. Uniform shelterwood system: a suitable technique for second growth mangement of Douglas-fir. MSc. Thesis, University of Washington, Seattle, 96 p.
- Walter, H. und H. Lieth. 1960. *Klimadiagramm-Weltatlas*.
- Wiersma, J. H. 1978. Photoperiod and provenance in Douglas-fir and other species. *Proceedings IUFRO working party on Douglas-fir breeding and genetics, Vancouver, B.C., Canada*.