

Fenologie en groei van bomen in relatie tot klimaatverandering

Wat staat onze bossen te wachten als het klimaat verandert door het broeikas effect van meer CO₂ in de lucht? Dit artikel gaat met name in op de groei en de fenologie – de beïnvloeding van jaarlijks terugkerende gebeurtenissen als bladontplooiing en bladverlies door omgevingsfactoren. Conclusies worden getrokken over veranderingen in concurrentieverhoudingen dus de samenstelling van ons bos.

Klimaatverandering

Oorzaken

Verbranding van fossiele brandstoffen en grootschalige ontbossing hebben een snelle toename van de koolstofdioxideconcentratie (CO₂) in de atmosfeer tot ge-

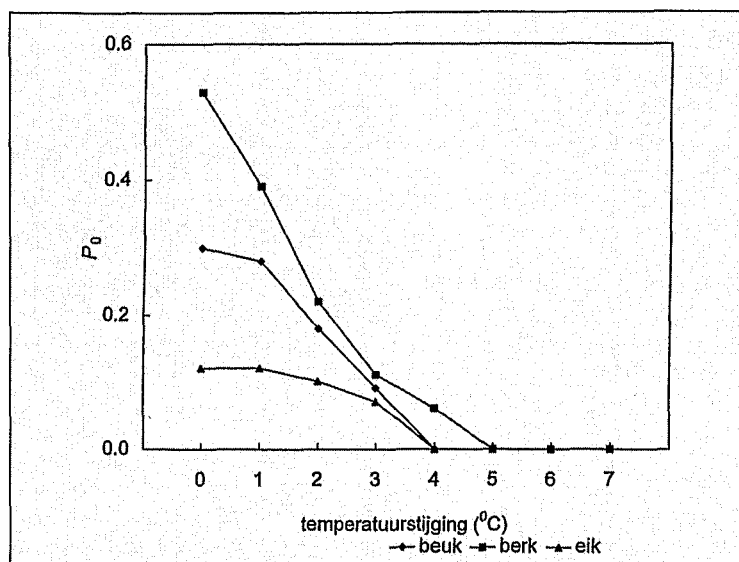
volg. Water, CO₂ en andere gasen in de atmosfeer laten de kortgolvlige straling door die van de zon komt, maar absorberen de langgolvlige -warmte- straling die de aarde uitzendt. Deze gassen zenden vervolgens de geabsorbeerde straling in alle richtingen weer uit, dus ook terug richting aarde. Dit is het zogenaamde broeikas effect, immers het glas van een broeikas laat zonlicht door maar houdt de warmte binnen de kas grotendeels vast. Door het broeikas effect is de gemiddelde temperatuur op aarde zo'n 30°C hoger dan zonder deze gassen het geval zou zijn. Vooral water is verantwoordelijk voor het broeikas effect. Een toename van CO₂ in de atmosfeer versterkt echter dit effect, wat tot een mondiale temperatuurstijging zou kunnen leiden. Algemene circulatiemodellen die de weerpatronen op aarde simuleren, geven bij een verdubbeling van CO₂ een toename aan van de

gemiddelde temperatuur met 2 tot 5°C, en een nog onduidelijke verandering in neerslag. Er bestaat nog veel onzekerheid over de mate van verandering omdat het klimaat door zeer veel factoren bepaald wordt. Wel is duidelijk dat klimaatverandering regionaal sterk zal verschillen.

Gevolgen

Als soorten verschillend reageren op hogere temperaturen zullen concurrentieverhoudingen tussen de soorten veranderen. Hierdoor wijzigen areaalgrenzen en in natuurlijke bossen de soortensamenstelling. De zuidgrens van een verspreidingsgebied wordt vooral bepaald door competitie tussen soorten om licht, water en nutriënten. Het competitieve vermogen van soorten die in ons land de zuidgrens van hun areaal hebben, kan verminderen door een klimaatverandering, waardoor ook hun gevoeligheid voor insectenplagen en schimmelaantastingen zou kunnen toenemen. Sommige insecten- en schimmelsoorten hebben de noordgrens van hun verspreidingsgebied rond de Nederlandse breedtegraad. Zij zouden bij een veranderend klimaat hun areaal noordwaarts kunnen verschuiven en als plaag kunnen optreden. Bovendien verschuiven arealen van insecten en schimmels veel sneller dan die van bomen.

De noordgrens van een areaal wordt vooral bepaald door abioti-



■ *Figuur 1. Kans op het optreden van voorjaarsvorstschade (P₀) bij een toename van temperatuurstijging voor beuk, eik en berk.*

Tabel 1. Effecten van klimaatverandering op enkele processen die groei van bomen en bossen bepalen.

Fotosynthese	op korte termijn (weken maanden) toename door meer CO ₂ ; op lange termijn (maanden, jaren) echter fysiologische aanpassing zodat er uiteindelijk mogelijk geen verandering is.
Ademhaling	toename door hogere temperatuur; effect van CO ₂ op ademhaling onduidelijk.
Water	erg onduidelijk met grote lokale verschillen. Waarschijnlijk toename van totale hoeveelheid neerslag in gematigde gebieden, met extreme neerslag 's winters en langere droogteperioden 's zomers. In dat geval meer uitspoeling van nutriënten, en toename van droogtestress. Toename waterbenuttingsefficiëntie (groei per hoeveelheid getranspireerd water).
Nutriënten	meer nutriënten opgeslagen in biomassa door tegenomen groei, echter afname van nutriëntenconcentratie van biomassa (verdunningseffect), verminderde beschikbaarheid en vervolgens verminderde respons van groei op toegenomen CO ₂ .
Decompositie	toename door hogere temperatuur, afname door droogte en lagere stikstof concentratie in strooisel.

sche factoren, zoals de duur van het beschikbare groeiseizoen en vorst. Soorten kunnen de noordwaardse verschuiving van temperatuurzones niet bijhouden door natuurlijke migratie: de maximale areaalsverschuiving van door wind verspreide zaden is 20 tot 30 kilometer per eeuw, en van door dieren verspreide zaden 10 tot 45 kilometer per eeuw, terwijl de voorspellingen zijn dat de temperatuur-isothermen 400 tot 600 kilometer per eeuw noordwaarts verschuiven (Solomon, 198x).

Samenvattend is de verwachting dat sommige boomsoorten terrein verliezen aan hun zuidgrens, maar dat ze het mogelijk beschikbaar gekomen gunstige gebied aan hun noordgrens nog niet zelfstandig hebben gekoloniseerd. Andersom kan gerede-neerd worden dat boomsoorten die hier hun noordgrens hebben het beter kunnen gaan doen, en kan verwacht worden dat insecten- en schimmelsoorten die hier hun zuidgrens hebben minder snel tot een plaag zullen uitgroeien.

Het is onwaarschijnlijk dat er bij een natuurlijke gang van zaken een simpele verschuiving zal optreden van bostypen die nu in

zuidelijke streken voorkomen naar meer noordelijke streken. De soortensamenstelling van natuurlijke bossen wordt behalve door temperatuur ook door de lokale hydrologie, bodemvormende processen, hoeveelheid beschikbare straling en biotische factoren zoals de beschikbaarheid van zaadbronnen bepaald. Deze factoren verschuiven uiteraard niet mee en ook zal het toekomstige klimaat hier over 100 jaar zal niet gelijk zijn aan het huidige klimaat 400 tot 600 kilometer zuidelijker.

Een beknopt overzicht van andere effecten van klimaatverandering op processen die het functioneren van bomen en bossen op korte- en lange termijn bepalen staat in Tabel 1. Veranderingen in de snelheid waarin deze processen plaatsvinden, bepalen of bossen in gematigde streken op de lange termijn netto koolstof vastleggen in de biomassa of in de bodem.

Aanpak

Experimenten kunnen niet direct uitsluitsel geven hoe een toekomstig klimaat de groei en ontwikkeling van bomen en bossen zal beïnvloeden, vanwege de grootte en levensduur van bomen, en

door de complexiteit van de betrokken processen. Simulatiemodellen bieden de mogelijkheid om de ruimtelijke en temporele schaal te overbruggen door de relevante processen te integreren. Toekomstprojecties van groei in een klimaat dat tot dusverre nog niet is voorgekomen, zijn alleen dan mogelijk indien de relaties tussen de processen die groei en ontwikkeling bepalen en het klimaat, op een mechanistische manier worden beschreven. Experimenten die deze relaties verhelderen, bieden de essentiële informatie hoe de modellen ontworpen dienen te worden. Dus de mechanistische modellering van de groei van het bos, op een solide experimentele basis, in combinatie met realistische klimaatveranderingsscenario's, is de enige mogelijkheid om een indruk te krijgen van de toekomstige groei van het bos.

Gevolgen voor fenologie en groei

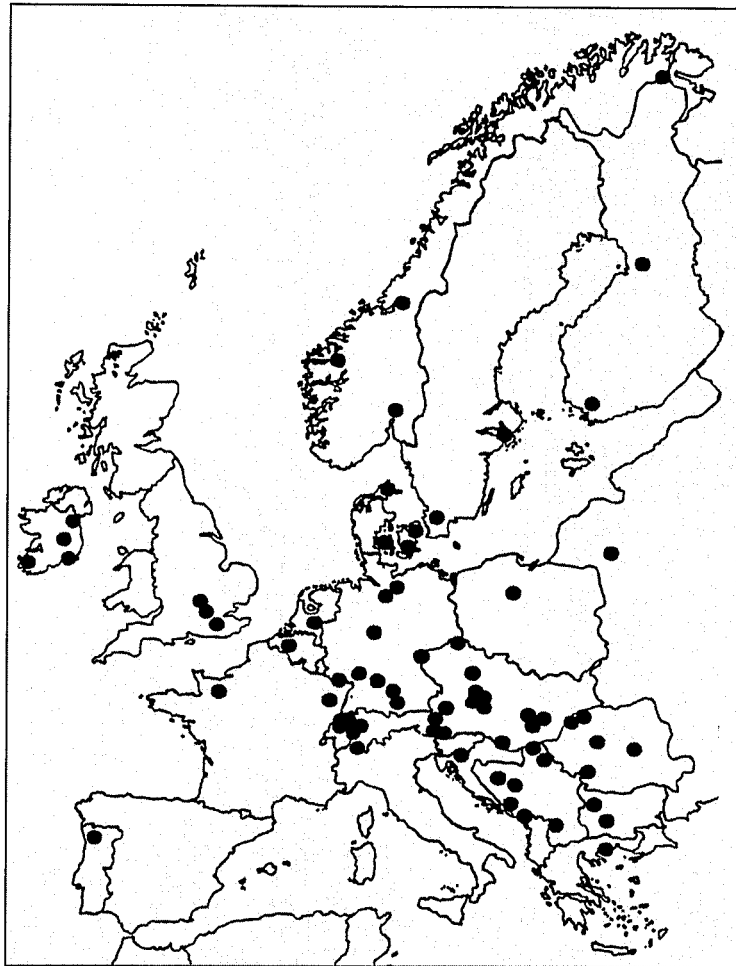
Gezien de lange levensduur van bomen, en de verwachte snelle klimaatverandering, is het aannemelijk dat individuele bomen de komende decennia een aanzienlijke klimaatverandering zullen ondergaan. Dit zal gevolgen heb-

■ *Figuur 2. Lokatie van de fenologische tuinen in Europa.*

ben voor de groei van bomen en de soortensamenstelling van bossen. Eén van de aspecten die de groei van bomen bepalen is fenologie. Dat is de beïnvloeding van jaarlijks terugkerende gebeurtenissen als bladontplooiing en bladval door klimaat- en andere omgevingsfactoren. Een nauwkeurige afstemming tussen de periode waarin een boom groeit en de periode die klimatologisch gunstig is om te groeien, is van belang en niet verdrongen te worden door andere soorten. Als een soort te vroeg uitloopt, bestaat de kans dat late nachtvorst het blad beschadigt. Als hij te laat uitloopt, wordt de periode die gunstig is voor groei niet optimaal benut. Temperatuur is het belangrijkste omgevingsignaal om deze synchronisatie te bewerkstelligen. Daar staat tegenover dat individuele bomen mogelijk de flexibiliteit hebben om zich gedurende hun leven aan te passen aan een verandering in hun omgeving. Als soorten verschillend reageren op een klimaatverandering, veranderen de concurrentieverhoudingen tussen deze soorten wanneer zij gezamenlijk voorkomen. Op de lange termijn verandert daardoor de samenstelling van een natuurlijk bos.

Voorjaarsvorstschade

In de literatuur zijn twee studies gepresenteerd die het effect van een toename in wintertemperatuur op de kans op voorjaarsvorstschade onderzoeken. De ene studie voorspelde een toename van de kans op vorstschade voor bomen in Finland. De andere studie voorspelde een gelijkblijvende of iets afnemende kans, voor vijf groepen van boomsoorten in Schotland. Het was onduidelijk of dit tegengestelde resultaat het ge-

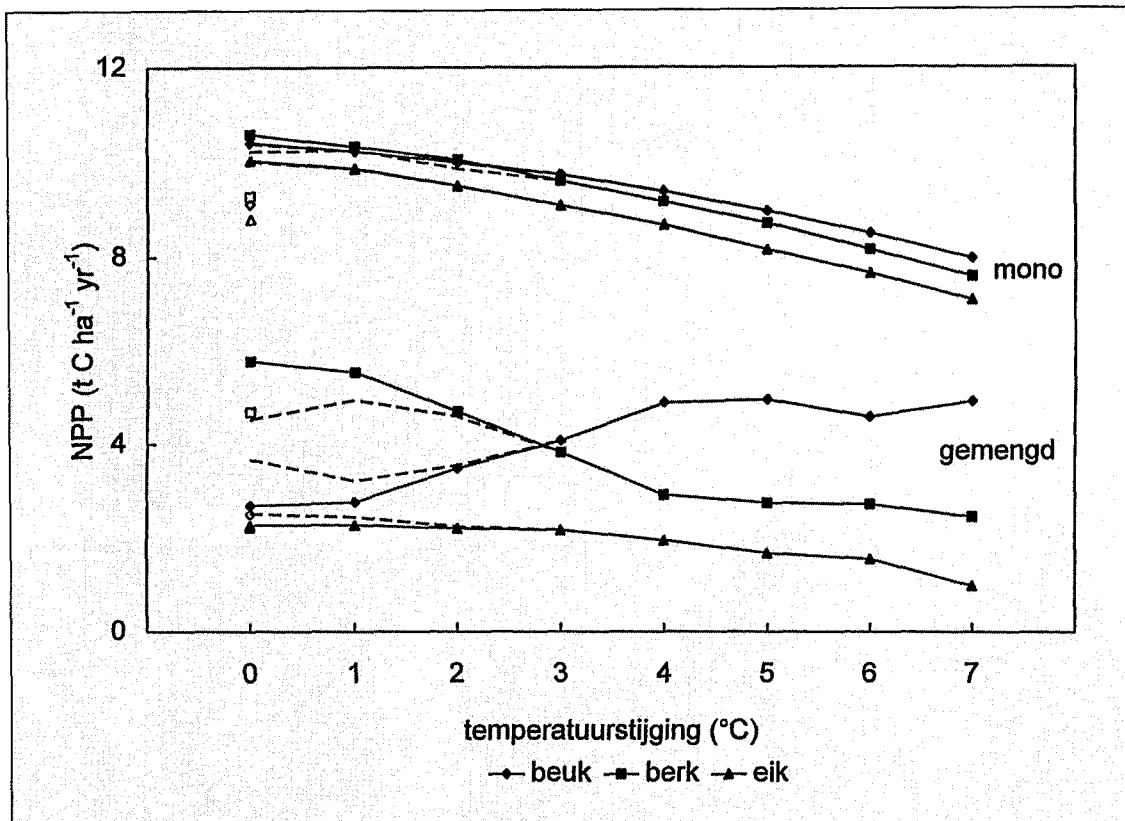


volg was van het feit dat verschillende modellen waren gebruikt, of dat verschillende klimaatveranderingsscenario's waren gebruikt, of dat de soorten lokaal verschillend reageren op warmere winters. De parameterwaarden van beide modellen zijn geschat op grond van langjarige waarnemingen van bladontplooiing aan Europese lariks, berk (ruwe en zachte berk gezamenlijk), zomerlinde, beuk, winterlinde, Amerikaanse eik, zomereik, es, wintereik, fijnpar en grove den in Nederland en Duitsland. Vervolgens is het effect onderzocht van beide klimaatveranderingsscenario's (een uniforme en een niet-uniforme temperatuurstijging) op de datum van

bladontplooiing en op de kans op vorst rondom die datum. De conclusie was dat voor deze soorten de kans op voorjaarsvorstschade zal afnemen zowel in Nederland als in Duitsland (zie Figuur 1). De tegengestelde resultaten uit de literatuur konden toegeschreven worden aan de respons van de soortengroepen op hun lokale klimaat. Zij zijn niet het gevolg van het feit dat verschillende modellen en klimaatveranderingsscenario's waren gebruikt.

Flexibiliteit

Om de fenologische reactie te onderzoeken van individuele bomen op een klimaatverandering is de timing van bladontplooiing



Figuur 3. Netto primaire productie (NPP) in monocultures en in gemengde bossen bij een temperatuurstijging voor beuk, zomereik en berk. Getrokken lijnen: rekening houdend met het de gevolgen van vorst; gestippelde lijnen: geen rekening houdend met het optreden van vorst. Open symbolen: huidig klimaat (350 ppm CO₂); gesloten symbolen: verdubbeld CO₂ (700 ppm).

en bladval geanalyseerd van klonen die over een groot bereik van breedtegraden binnen Europa zijn aangeplant in fenologische tuinen (Figuur 2). Het betrof klonen van Europese lariks, berk, winterlinde, grauwe abeel, zomereik, beuk en fijnpar. De mate waarin deze klonen reageren op verschillen tussen en binnen deze locaties werd vergeleken met dezelfde gegevens van genetisch ongelijke bomen van dezelfde soorten. Van de genetisch ongelijke bomen werd veronder-

steld dat ze aangepast zijn aan het klimaat waar ze voorkomen. Dit is niet het geval voor de klonen omdat die van enkele locaties binnen Europa afkomstig zijn.

Wat betreft de datum van bladontplooiing bleek dat de respons op temperatuur van de klonen van dezelfde orde van grootte is als die van de genetisch ongelijke bomen. Opvallend was dat de kans op vorst rondom deze datum zowel bij de klonen als bij de genetisch verschillende bomen vrijwel gelijk is, en ook dat deze kans tamelijk constant is tussen de locaties, ondanks grote verschillen in temperatuur. Dit ondersteunt de veronderstelling dat de soorten een aanzienlijke flexibiliteit bezitten wat betreft de datum van bladontplooiing, en dat de mate van verschuiving begrensd wordt door vorst rondom

genoemde datum.

Op grond van deze gegevens lijken er drie typen van fenologische reactie te zijn op een temperatuurstijging: de duur van het groeiseizoen wordt korter (Europese lariks en zomereik), blijft gelijk (berk en grauwe abeel), of wordt langer (beuk en winterlinde).

Groei van monocultures en groei van gemengde bossen

De betekenis van deze verschillende fenologische reacties op klimaatverandering voor de groei van monocultures is onderzocht met behulp van een bosgroei-model. De gebruikte klimaatveranderingsscenario's gingen uit van een verdubbeling van de atmosferische CO₂-concentratie in combinatie met een temperatuurstijging van 0 tot 7°C. Het bleek dat er een toename

van de groei was van 15 tot 30% bij een temperatuurstijging van 2°C en een verdubbeling van CO₂. Bij een temperatuurstijging van 4 tot 5°C, compenseren de toegenomen kosten voor ademhaling -door de hogere temperatuur- de toegenomen fotosynthese -door de hogere CO₂ concentratie-, zodat netto de groei hetzelfde is als in de huidige situatie. Bij een verdere temperatuurstijging daalt de groei ten opzichte van de huidige situatie. Kortom, hoe sterker de temperatuurstijging, des te geringer de mogelijkheden om bossen te gebruiken om koolstof vast te leggen.

Het belang van verschillen in zowel fenologie als het optreden van voorjaarsvorstschade voor de groei van gemengde bossen is onderzocht op grond van dezelfde fenologische typen en klimaatveranderingsscenario's. Dit is gedaan met behulp van twee bosgroeimodellen. Eén dat bossen op opstandsniveau simuleert, rekening houdend met bosbeheer, en één dat simuleert op individueel niveau in relatie tot de natuurlijke bosdynamiek. Beide modellen worden verspellen dat de verschillen in zowel fenologie als het optreden van voorjaarsvorstschade, tot grotere verschillen in groei tussen de fenologische typen leiden, als ze in een gemengde opstand groeien ten opzichte van een monoculture (Figuur 3). Hierdoor veranderen de concurrentieverhoudingen tussen de soorten, met als gevolg dat op de langere termijn de soortensamenstelling verandert.

Bosbeheer

Een klimaatverandering kan zowel het bosdoeltype veranderen, en -door de veranderde concurrentieverhoudingen- de beheermaatregelen die nodig zijn om de beheerdoelen te bereiken. Dit

stelt de bosbeheerder voor praktische problemen die niet opgelost kunnen worden met de ervaring van vroeger bosbeheer. In deze studie is voor een mechanistische benadering gekozen om de toekomstige bosgroei te analyseren, in plaats van de empirische benadering van groei en opbrengst. Deze benadering houdt in dat mogelijke toekomstige bostypen bepaald worden met behulp van bosgroeimodellen die rekening houden met omgevingsfactoren die concurrentie en dynamiek van natuurlijke bossen beïnvloeden. De passende beheermaatregelen kunnen vervolgens afgeleid worden van modellen die expliciet rekening houden met bosbouwkundige opties en veranderde competitieve verhoudingen tussen de boomsoorten.

Verder heeft bosbouwkundig onderzoek een lange geschiedenis in het analyseren en optimaliseren van fenologische eigenschappen van nieuwe aanplant door middel van selectie programma's en herkomstonderzoek. De resultaten van deze studie wijzen erop dat individuen flexibiliteit kunnen vertonen door zich aan te passen aan gewijzigde groeiplaatsomstandigheden. Van oudsher bestond de gedachte dat een dergelijke respons selectiedruk tegenwerkt. Tegenwoordig is de gedachte dat dit vermogen van een flexibele respons een genetische basis heeft. Selectieprogramma's zullen dus alleen dan succesvol zijn, als er genetische variatie voor flexibiliteit bestaat. Voor selectie op fenologische eigenschappen betekent dit, dat als deze eigenschappen uitsluitend door daglengte wordt bepaald, er geen sprake kan zijn van flexibiliteit. Als deze eigenschappen echter vooral door temperatuur worden gestuurd, dan moet onderzocht worden of er inderdaad geneti-

sche variatie bestaat voor het vermogen tot een flexibele respons op veranderende groeiplaatsomstandigheden.

Literatuur

- Kramer K., 1992. Interim report of the NOP project 'Phenological reactions of the main Dutch tree species to climate change described by a simulation model of the annual cycle', DLO-Institute for Forestry and Nature Research, Dorschkamp Report 696, IBN-DLO, 136 pp.
- Kramer K., 1994. Selecting a model to predict the onset of growth of *Fagus sylvatica*. *Journal of Applied Ecology* 31: 172-181.
- Kramer K., 1994. A modelling analysis on the effects of climatic warming on the probability of spring frost damage to tree species in The Netherlands and Germany. *Plant Cell and Environment* 17: 367-377.
- Kramer K., 1995. Phenotypic plasticity of the phenology of seven European tree species, in relation to climatic warming. *Plant, Cell and Environment* 18: 93-104.
- Kramer K., 1995. Modelling comparison to evaluate the importance of phenology for the effects of climate change in growth of temperate-zone deciduous trees. *Climate Research* 5: 119-130.
- Kramer K., 1996. Phenology and growth of European trees. Thesis Agricultural University Wageningen, 210 pp.
- Kramer K., Friend A.D. and Leinonen L., submitted. Modelling comparison to evaluate the importance of phenology for the effects of climate change on growth of mixed-species temperate-zone deciduous forests.
- Kramer K. and Mohren G.M.J., 1993. Reactions of *Fagus sylvatica* to climate change, a modelling approach. In: M.E.A. Broekmeyer, W. Vos & H. Koop (eds): *European Forest Reserves. Proceedings of the European Forest Reserves Workshop, 6-8 May 1992, The Netherlands*. PUDOC, Wageningen, p. 297-299.
- Kramer, K. and Mohren G.M.J., 1994. Final report of the N.O.P. Project: Phenological reactions of Dutch tree species to climate change described by a simulation model of the annual cycle', Wa-

geningen, DLO-Institute for Forestry and Nature Research, IBN Research Report 94/1, 121 pp.
Kramer, K. and Mohren G.M.J., (in press). Sensitivity of FORGRO to

climatic change scenarios. A case study on *Betula pubescens*, *Fagus sylvatica* and *Quercus robur* in The Netherlands. *Climate Change*.

Mohren, G.M.J. and Kramer K., 1992. Reactions of trees and forests to climate change. *Change* 9: 14-15.