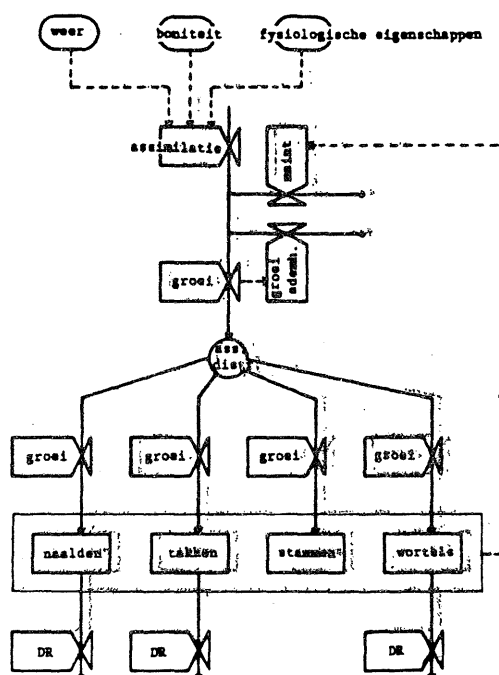


EFFECTEN VAN NAALDSTERFTE EN LAI-VERDELING OP DE GROEI VAN DOUGLAS IN NEDERLAND; EEN EENVOUDIG MODEL.



H.H. Bartelink,
 Vakgroep Theoretische
 Productie-Ecologie,
 Landbouwuniversiteit
 Wageningen.

EFFECTEN VAN NAALDSTERFTE EN LAI-VERDELING OP DE GROEI VAN
DOUGLAS IN NEDERLAND; EEN EENVOUDIG MODEL.

H.H.Bartelink.
Vakgroep Theoretische
Productie-Ecologie,
Landbouwniversiteit
Wageningen.

VOORWOORD

Het voorliggende verslag beschrijft de resultaten van een 3-maands afstudeervak, uitgevoerd bij de vakgroep Theoretische Productie-Ecologie van de Landbouwniversiteit Wageningen in de periode februari-juni 1988. De algemene begeleiding was in handen van prof.dr.ir. R.Rabbinge, terwijl dr.ir. G.M.J.Mohren als dagelijks begeleider het onderzoek mede vorm en inhoud heeft gegeven.

Diverse concept-versies zijn voorafgegaan aan het voorliggende verslag, dat daarom op zich als eindproduct kan worden beschouwd. Officieel is dit verslag echter niet afgerond aangezien geen afsluitend gesprek met de hoogleraar van de vakgroep heeft plaatsgevonden. De oorzaak ligt in het feit dat de werkzaamheden zijn uitgevoerd in het kader van een zogenaamd "extra afstudeer-vak", waarbij het uiteindelijk net niet mogelijk is gebleken het onderzoek binnen de nog beschikbare tijd af te ronden.

Wageningen, 24 juni 1988,
H.H.Bartelink.

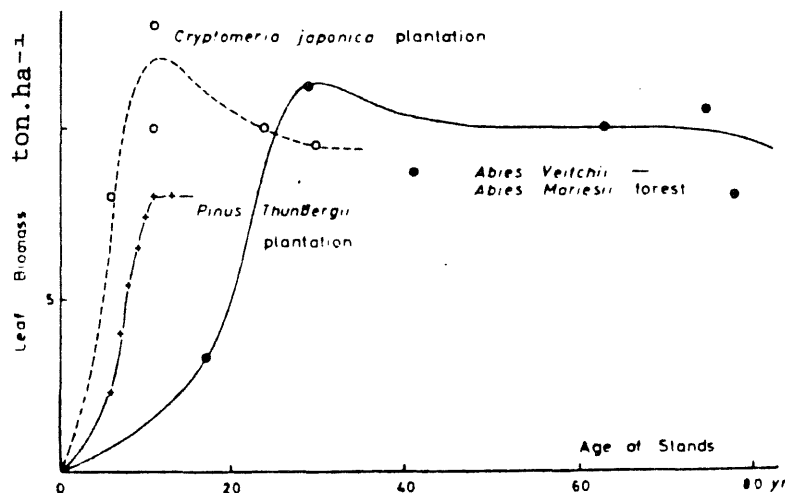
VOORWOORD	2
SUMMARY	3
INHOUDSOPGAVE	4
1 INLEIDING	5
1.1 Doel van het onderzoek	5
1.2 Werkwijze	5
2 SAMENSTELLING EN EIGENSCHAPPEN VAN DE NAALDMASSA: EEN BEKNOPT LITERATUUR-OVERZICHT	7
2.1 Totale hoeveelheid naalden	7
2.2 Verdeling in naaldleeftijdsklassen	8
2.3 Verdeling in de ruimte	10
2.4 Fotosynthese-eigenschappen	12
2.5 Parameters voor het model	14
3 MODELSTRUCTUUR	16
3.1 Opbouw van het model	16
3.2 Structuur en werking van het model	16
3.2.1 Modelstructuur	16
3.2.2 Werking van het model	17
3.3 Het submodel voor de naaldverdeling	19
3.3.1 Indeling van de naaldmassa in boxcars	19
3.3.2 LAI-profielen	20
3.3.3 SLA in relatie tot hoogte	21
4 RESULTATEN VAN DE SIMULATIE	23
4.1 Simulatie van de naaldleeftijdsklassenverdeling	23
4.2 De invloed van de snelheid van naaldveroudering	25
4.3 Effecten van de ruimtelijke verdeling van de LAI	27
4.4 Gevoeligheids-analyse	29
4.5 LAI, lichtabsorptie en assimilatie	29
5 DISCUSSIE EN CONCLUSIE	31
5.1 Modelresultaten	31
5.2 Variatie van de assimilatie binnen het kronendak	31
5.3 Gevolgen van versnelde naaldsterfte	31
5.4 Gevoeligheids-analyse	32
5.5 Lichtonderschepping en productie	33
LITERATUURLIJST	35
BIJLAGE: Model-listing	37

2 SAMENSTELLING EN EIGENSCHAPPEN VAN DE NAALDMASSA; EEN BEKNOPT LITERATUURVERZICHT

2.1 Totale hoeveelheid naalden

De naaldmassa van een opstand vormt de bron van de assimilaten voorziening. De hoeveelheid naalden is onder meer afhankelijk van de groeiplaats, de leeftijd van de opstand, de sluitingsgraad en de opstandsstructuur. Kira en Shidei (1967) vonden waarden variërend van 2-4 ton/ha bij loofbossen in de gematigde streken, tot meer dan 20 ton/ha in sub-arctische en sub-alpine spar- en zilversparopstanden. Zij zochten de oorzaak van deze verschillen onder andere in de levensduur van de naalden en bladeren; hoe langer de levensduur, des te groter zou de hoeveelheid levende blad- of naaldmassa zijn.

De totale hoeveelheid naalden is niet constant gedurende de ontwikkeling van de opstand; de naaldmassa neemt aanvankelijk toe, maar stabiliseert na verloop van tijd (Kira en Shidei, 1967). Figuur 2 geeft dit verband weer.



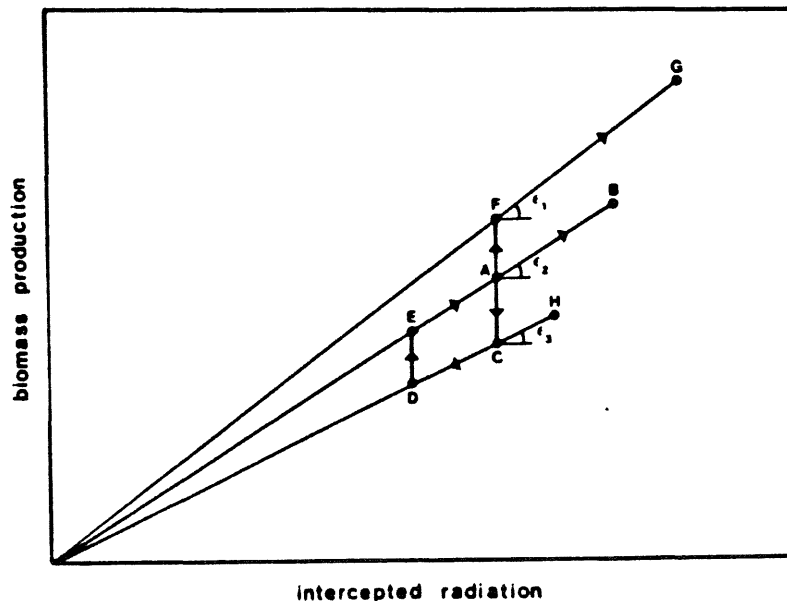
Figuur 2: Verloop van de naaldmassa gedurende de opstandsontwikkeling (naar Kira en Shidei, 1967).

Voor Douglas zijn maximale waarden gevonden variërend van 8 ton/ha (Nieuw-Zeeland; Kay, 1978) tot 15 ton/ha (Zwitserland; Burger, 1935).

Direct gerelateerd aan het gewicht van de naalden of bladeren is de oppervlakte ervan; per eenheid van oppervlak wordt dit bij loofbomen aangeduid als de Leaf Area Index (LAI), het aantal m² blad per m² grondoppervlak. De term LAI wordt over het algemeen ook voor naaldhout gebruikt, en is daarom hier eveneens gehanteerd. Het verloop van de LAI in de tijd is analoog aan dat van de naaldmassa. Marshall en Waring (1986) veronderstelden dat bij Douglas de LAI op circa 40-jarige leeftijd een maximum waarde bereikt; deze waarde zou afhankelijk zijn van de vochtvoorziening en de nutriëntenbeschikbaarheid.

De LAI is een belangrijke maat voor de lichtonderschepping en dus

ook voor de potentiële assimilatie en biomassa-productie (zie fig.3).



Figuur 3: Biomassa-productie als functie van de hoeveelheid onderschept licht (naar Linder, 1986).

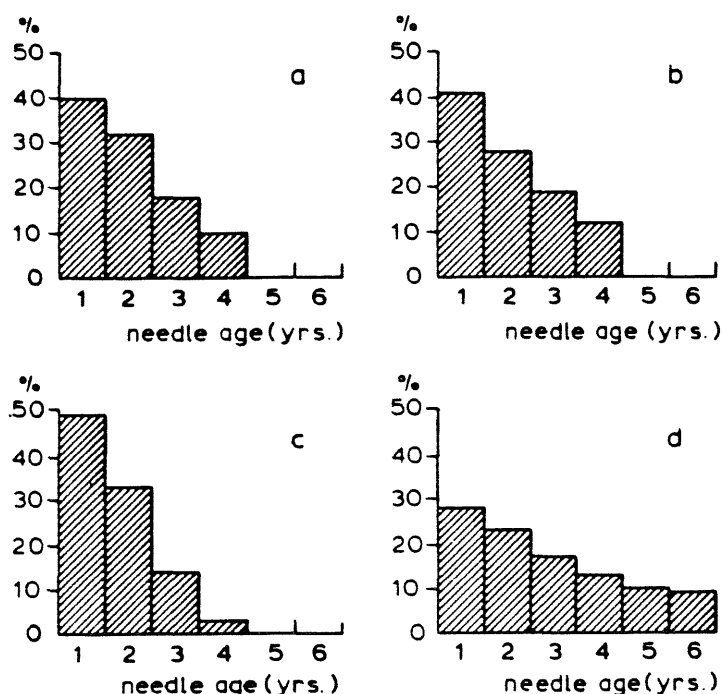
Naast lichtinterceptie en fotosynthese zijn ook transpiratie en ademhaling gerelateerd aan de hoeveelheid naalden en de LAI.

Marshall en Waring (1986) schatten dat LAI-waarden voor Douglas kunnen oplopen tot maximaal 12. De hoeveelheid licht die in dat geval de bodem bereikt zou (bij een extinctie-coëfficiënt van 0.4) nog slechts 0.8% bedragen. Handhaving van een nog hogere LAI resulteert dus in een verwaarloosbare toename van de hoeveelheid onderschept licht. Borghetti et al. (1986) vonden een LAI van 9.3 in een 25-jarige Douglas-opstand in Italië, Marshall en Waring (1986) berekenden voor een 450-jarige opstand in Noord-Amerika een LAI van 8.

De naaldmassa en de LAI van een Douglasopstand nemen dus in eerste instantie toe maar bereiken na verloop van tijd een evenwicht. De maximaal mogelijke LAI is daarbij afhankelijk van groeiplaats-omstandigheden en opstandsstructuur, en zal over het algemeen kleiner zijn dan $10 \text{ m}^2/\text{m}^2$.

2.2 Verdeling in naaldleeftijdsklassen

De levensduur van Douglas-naalden kan oplopen tot circa 10 jaar (Silver, 1962); 90 tot 95% van een bepaalde jaargang echter is na 5 jaar reeds verdwenen als gevolg van wind, vraat of veroudering (Silver, 1962; Kay, 1978). In het algemeen wordt daarom uitgegaan van een maximale levensduur van 5 jaar voor naalden van Douglas (Smith, 1972; Mohren, 1987), zie figuur 4.



Figuur 4: Voorbeelden van de afname van de massa van een naaldjaargang met toenemende naaldouderdom (naar Mohren, 1987).

Groei van nieuwe naalden treedt op in de periode eind april tot half augustus. Het uitlopen van de knoppen wordt bepaald door een cumulatief effect van fysiologische processen, waarvan de snelheid afhankelijk is van de temperatuur (Thomson en Moncrieff, 1981; Mohren, 1987). De nieuwe naalden zijn aan het eind van het groeiseizoen volgroeid (Zajackowska et al., 1981). Omdat de naaldgroei duidelijk gefaseerd plaatsvindt, is het mogelijk binnen de totale naaldmassa onderscheid te maken naar verschillende naaldleeftijdsklassen of naaldjaargangen. De naalden in de klassen kunnen verschillen in fysiologie en morfologie.

Naaldverlies vindt het gehele jaar door plaats (Kira en Shidei, 1967); in Nederland is sterfte echter met name geconcentreerd in het voorjaar, als gevolg van droogte. Aangenomen wordt dat oudere jaargangen een grotere sterfte-kans hebben (Mohren, 1987). Dit is waarschijnlijk de oorzaak van het feit dat de naaldmassa van een Douglasopstand voor een groot deel uit nieuwe, eenjarige en tweejarige naalden bestaat (Silver, 1962; Smith, 1972; Kay, 1978; Mohren, 1987), zie tabel 1. Borghetti et al. (1986) bijvoorbeeld vonden dat in een 25-jarige Douglas-opstand 60% van de LAI gevormd werd door nieuwe en eenjarige naalden.

Tabel 1: Literatuurgegevens met betrekking tot de verdeling van de naaldmassa in meerdere leeftijdsklassen. De waarden hebben betrekking op percentages van het drogestofgewicht. Naalden verzameld in februari.

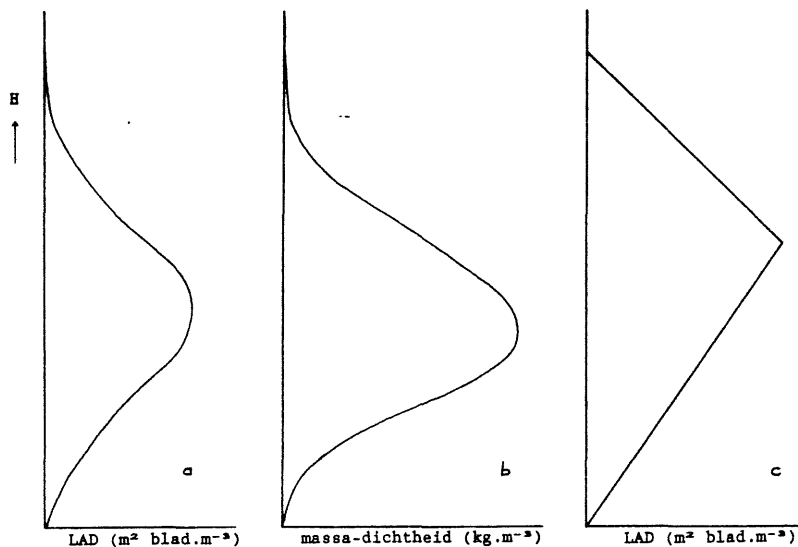
naaldklasse	Silver, 1962	Kay, 1978	Mohren, 1987
1-jarig	28	35	41
2-jarig	23	37	28
3-jarig	17	20	19
4-jarig	13	7	12
ouder	19	1	-

Binnen de naaldmassa kan derhalve onderscheid gemaakt worden naar naaldleeftijdsklassen. Een groot deel van de LAI wordt daarbij gevormd door nieuwe en eenjarige naalden, terwijl het aandeel naalden ouder dan 5 jaar te verwaarlozen is.

2.3 Verdeling in de ruimte

De verdeling van de naaldmassa in de kroon is afhankelijk van de leeftijd van de boom, de kroonvorm en het lichtregime (Stephens, 1969). De verdeling van de naaldmassa of LAI over de hoogte (lengte van de levende kroon) kan met behulp van eenvoudige verdelingsfuncties beschreven worden (Massman, 1982). De hoeveelheid naalden of het naaldoppervlak per volume-eenheid, is een functie van de hoogte in het kronendak. In het algemeen is er bij naaldbomen sprake van een concentratie van naalden in het midden van de kroon (Silver, 1962; Kinerson en Fritschen, 1971; Kellomaki et al., 1980; Borghetti et al., 1986). Stephens (1969) noemt als mogelijke oorzaken de min of meer kegelvormige kroonvorm en het feit dat onderin de kroon de lichtintensiteit sterk verminderd is, waardoor weinig naalden gevormd worden. Ook Kellomaki et al. (1980) wijzen op de belangrijke rol van de lichtcondities bij de naaldmassaverdeling. Zie figuur 5.

Het punt in de kroon waar de grootste hoeveelheid naalden (gewicht of oppervlak) per eenheid van volume zich bevindt, zal opwaarts verschuiven bij het ouder worden van de boom (Borghetti et al., 1986). Dit als gevolg van het feit dat de hoogtegroei afneemt waardoor de kroonvorm verandert. Bovendien verschilt de plaats van dit maximum per soort (Borghetti et al., 1986) en is het afhankelijk van de positie van het individu in de opstand (Stephens, 1969; Kellomaki et al., 1980).



Figuur 5: De verticale verdeling van de LAI en de naaldmassa over de lengte van de levende kroon. Voorbeelden uit de literatuur: a) Borghetti et al. (1986), b) Kellomaki et al. (1980: groveden), c) Kinerson en Fritschen (1971).

De afzonderlijke naaldleeftijdsklassen vertonen elk een eigen gewicht- en LAI-verdelingspatroon. Het procentuele aandeel van de jongste naaldklasse is bovenin de kroon groter dan onderin, de oudste klasse overheerst in de onderste delen van de kroon (Silver, 1962; Kay, 1978; Mohren, 1987). Zowel bij Douglas (Borghetti et al., 1986) als bij groveden (Kellomaki et al., 1980) concentreert de naaldmassa van een oudere klasse op een lager niveau in de kroon. Omdat echter alle naaldjaargangen min of meer rond het midden van de kroon een maximale hoeveelheid naalden hebben, is hier de naaldmassa per volume-eenheid het hoogst (Kay, 1978). Verschillen tussen leeftijdsklassen ontstaan doordat de verdeling van de groei van de nieuwe naalden voornamelijk bepaald wordt door de lichtomstandigheden (Kellomaki et al., 1980). Het vrijwel ontbreken van oudere naalden in de kroontop wijst erop dat atmosferische invloeden de sterftesnelheid van de naalden beïnvloeden (Hinckley et al., 1983; Mohren, 1987). Droogte-stress bijvoorbeeld zal vooral optreden in het bovenste deel van de kroon (Mohren, 1987). De conclusie van Kellomaki et al. (1980), dat de verdeling van oudere jaargangen met name bepaald wordt door een factor als waterbeschikbaarheid, sluit daarbij aan.

Samenvattend blijkt dat de ruimtelijke verdeling van de naaldmassa en LAI in het kronendak zowel per naaldleeftijdsklasse, per kroon als per opstand beschreven kan worden door middel van eenvoudige verdelingsfuncties. In het bovenste kroondeel is het aandeel nieuwe en eenjarige naalden relatief groot, in het onderste deel geldt dit juist voor de

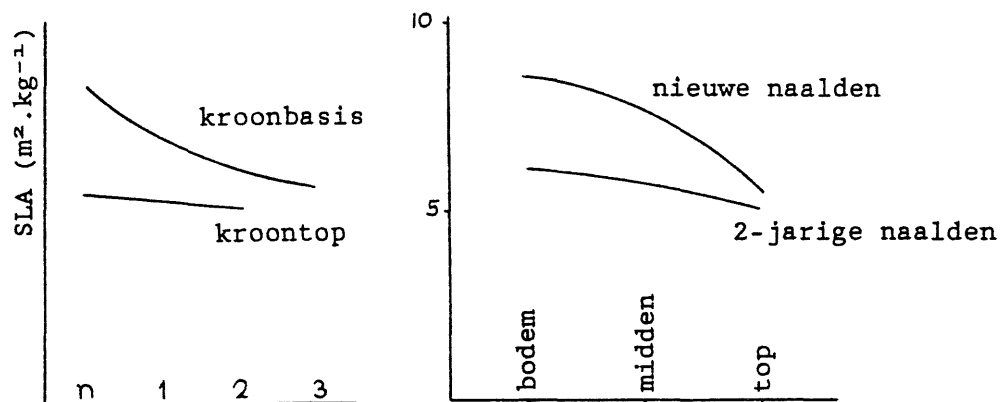
oudere naalden. Daarbij zal rond het midden van de levende kroon sprake zijn van een maximale naaldmassa en LAI per volume-eenheid.

2.4 Fotosynthese-eigenschappen

Drogestof productie is afhankelijk van de hoeveelheid onderschept licht, die bepaald wordt door de oppervlakte van de naalden. Voor de berekening van de LAI uit de naaldmassa is daarom de verhouding tussen het naaldoppervlak en het naalddrooggewicht, de Specific Leaf Area (SLA: specifiek blad- of naaldoppervlak, uitgedrukt in m^2/kg) van belang. Probleem daarbij is dat er geen eenduidige definitie van het naaldoppervlak bestaat. Soms wordt daarvoor de totale naaldoppervlakte berekend (Kinerson en Fritschen, 1971; Del Rio en Berg, 1979), meestal echter wordt het geprojecteerde naaldoppervlak bepaald (Zajaczkowska et al., 1981; Borghetti et al., 1986; Mohren, 1987). In de literatuur opgegeven gemiddelde SLA-waarden voor Douglas-naalden variëren van 5.3 (Mohren, 1987) tot 8.9 m^2/kg (Burger, 1935). Marshall en Waring (1986) vonden een SLA van 7.4 m^2/kg in een 450-jarige opstand. Van belang is echter ook de variatie van de SLA in de ruimte en de variatie tussen verschillende naaldleeftijdsklassen. De SLA is geen constante maar neemt af bij naaldveroudering en wordt kleiner van kroonbasis tot kroontop (Del Rio en Berg, 1979; Borghetti et al., 1986).

Veroudering van naalden gaat gepaard met een toename van het vers- en drooggewicht (Freeland, 1952; Kay, 1978; Smith, 1972) waarbij het percentage droge stof toeneemt (Zajaczkowska et al., 1981). Dit veroorzaakt een kleinere SLA, de naalden worden dikker (zie fig.6). De daling van het watergehalte en van de SLA is volgens Zajaczkowska et al. (1981) het gevolg van de vorming van sklerenchymatische elementen. Del Rio en Berg (1979) noemen de verschillen in SLA voor naalden van verschillende ouderdom overigens relatief klein bij Douglas.

De afhankelijkheid van de SLA in relatie tot de positie van de naald in de kroon kan worden verklaard met verschillen in lichtintensiteit; in aan direct licht blootgestelde naalden is het palisade-mesofyl dikker dan in beschaduwde naalden (Borghetti et al., 1986; Del Rio en Berg, 1979). In meer beschaduwde omstandigheden opgegroeide naalden zijn daarom lichter (Burger, 1935; Del Rio en Berg, 1979), met als gevolg dat het gemiddelde naaldgewicht daalt van kroontop naar kroonbasis (Smith, 1972) en de SLA toeneemt. Bovendien is de oppervlakte van in de schaduw groeiende naalden groter (Burger, 1935). Omdat de SLA afhankelijk is van de licht-toestand gedurende de ontwikkeling van de naald, varieert de SLA met de diepte van de kroon (Beadle, 1982). Daarbij is het verschil in SLA tussen de naaldjaargangen onderin de kroon groter dan bovenin, omdat hier oudere naalden tijdens hun ontwikkeling meer licht hebben gehad dan jongere (Borghetti et al., 1986).



Figuur 6: SLA in relatie tot naaldouderdom en positie in de kroon (naar Borghetti et al., 1986).

In tabel 2 staan een aantal uit de literatuur afkomstige SLA-waarden vermeld, waarbij onderscheid is gemaakt naar positie in de kroon en/of naaldouderdom.

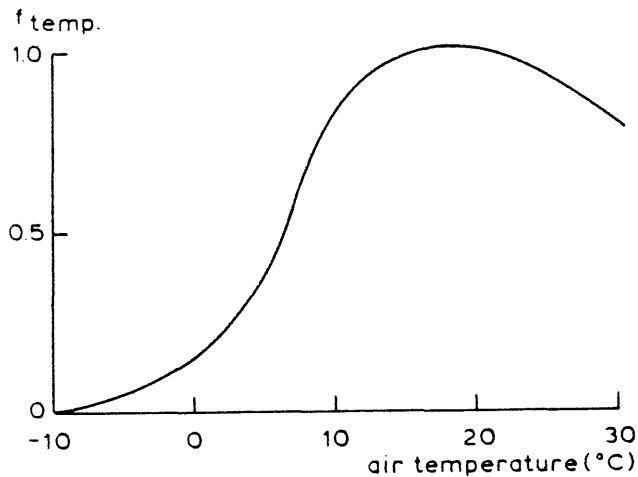
Tabel 2: Literatuurgegevens omtrent de SLA (m^2/kg) van naalden in verschillende delen van de kroon en uit verschillende jaargangen. De SLA is bepaald aan de hand van de geprojecteerde naaldoppervlakte.

naald- leeftijd	Zajaczkowska et al., 1981	Del Rio en Berg, 1979	Borghetti et al., 1986		
			kroontop	midden	bodem
nieuw	6	6.4	5.5	7.7	8.5
1-jarig		5.4	5.4	6.7	6.9
2-jarig	5		5.1	5.7	6.1
3-jarig				5.1	5.6
4-jarig	5				

De assimilaten-productie van de naaldmassa is niet alleen afhankelijk van de LAI maar ook van de maximale fotosynthese-snelheid van de naald. Deze maximale fotosynthese-snelheid blijkt met name afhankelijk te zijn van de temperatuur (zie fig.7) en de naaldouderdom (Zajaczkowska et al., 1981; Mohren, 1987).

Jonge naalden vertonen aanvankelijk een toenemende assimilatiesnelheid, maar na te zijn volgroeid neemt deze fotosynthese-snelheid geleidelijk af (Woodman, 1971; Zajaczkowska et al., 1981; Mohren, 1987). Deze afname is niet alleen het gevolg van een kleiner wordende SLA, ook per eenheid van naaldoppervlak is er sprake van een dalende maximale fotosynthese-snelheid. Dit heeft enerzijds te maken met het afnemende vochtgehalte dat optreedt bij naaldveroudering (Smith, 1972; Zajaczkowska et al., 1981). Het teruglopende vochtgehalte heeft tot gevolg dat de

diffusieweerstand voor CO₂ van het mesofyl en de huidmondjes toeneemt (Zajackowska et al., 1981; Mohren, 1987). Bovendien neemt de reaktiesnelheid van de huidmondjes af, waardoor waterverlies (in de vorm van een sterkere verdamping) op kan treden en de fotosynthetische activiteit verder afneemt (Zajackowska et al., 1981). Anderzijds hebben ook inwendige cellulaire veranderingen een dalende fotosynthese-snelheid tot gevolg (Freeland, 1952). Het chlorofyl- en het eiwitgehalte nemen af (Zajackowska et al., 1981) en de fotochemische activiteit van de chloroplasten loopt terug (Freeland, 1952).



Figuur 7: Maximale fotosynthese-snelheid in afhankelijkheid van de dagelijkse temperatuur. Uit: Mohren (1987).

De fotosynthetische productiviteit van 5-jarige naalden kan teruglopen tot minder dan 50% van die van volgroeide nieuwe naalden (Mitchell, 1975; Kay, 1978; Zajackowska et al., 1981). Woodman (1971) noemt een maximale assimilatie-snelheid van 3.5 kg CO₂/ton naalden/uur (28 kg/ha/uur bij 8 ton naalden per ha) voor volgroeide nieuwe naalden in de periode juli-augustus. Mohren (1987) vond waarden van 6.5 kg CO₂/ha/uur voor 5-jarige naalden, tot 17.2 kg CO₂/ha/uur voor nieuwe naalden. De veelal verschillende eenheden waarin de fotosynthetische activiteit wordt uitgedrukt (per ha, per g, per 100 naalden) bemoeilijken echter het onderling vergelijken van onderzoeksresultaten.

Samenvattend blijkt dat de LA afneemt bij veroudering van de naald en toeneemt met de diepte in het kronendak. De maximale fotosynthese-snelheid daalt bij toenemende naaldouderdom en is afhankelijk van de momentane temperatuur.

2.5 Parameters voor het model

De voor het huidige model benodigde parameters zijn niet in dit onderzoek bepaald maar afgeleid uit bestaande literatuur; kennis over bepaalde aspecten is echter beperkt (bijvoorbeeld gegevens met betrekking tot verdeelsleutels), zodat de gekozen parameter-waarden gemiddelden voorstellen of slechts ruwe

schattingen zijn.

Als uitgangspunt voor de simulatie is gekozen voor een 40-jarige Douglasopstand met een boniteit II. De initiele waarden van de naald-, tak-, stam- en wortelmassa's bedroegen respectievelijk 10, 20, 200 en 20 ton per ha (Mohren, pers.med.). SLA-waarden zijn ontleend aan Borghetti et al. (1986), zie tabel 2.2. De naaldmassa is verdeeld in 5 naaldleeftijdsklassen; bij het modelleren van de overgang van naalden naar een volgende leeftijdsklasse is gebruik gemaakt van de boxcar-benadering van Goudriaan (1986b). De gemiddelde SLA per naaldklasse is berekend door uit te gaan van een 15-50-35% verdeling van de naaldmassa over respectievelijk kroontop, -midden en -basis (Mohren, 1987). Aan de hand van de SLA-waarden is de LAI per naaldklasse en de totale LAI bepaald.

In het huidige model is de fotosynthese-snelheid afhankelijk van de dagelijkse temperatuur; de relatie is ontleend aan Mohren (1987), evenals de in het model gebruikte maximale fotosynthese-snelheid per naaldleeftijdsklasse (tabel 3), de extinctie-coëfficiënt voor diffuse straling (0.76), de naald reflectie-coëfficiënt (0.1) en de grootte van de initiele lichtbenuttings-efficiëntie ($0.37 \text{ (kg CO}_2\text{.ha}^{-1} \text{ blad.uur}^{-1}) / (\text{J.m}^{-2}\text{.s}^{-1})$).

Tabel 3: De maximale fotosynthese-snelheid (AMAX) per naaldleeftijdsklasse. Uit: Mohren (1987).

naaldklasse	AMAX (kg CO ₂ .ha ⁻¹ blad.uur ⁻¹)
nieuw	17.1
eenjarig	14.8
tweejarig	11.3
driejarig	8.6
vierjarig	6.9

Cijfers voor de onderhoudsademhaling zijn ruwe schattingen, ontleend aan Goudriaan (1986a). Gesteld is dat de kosten van onderhoud van de naald-, tak-, stam- en wortelmassa respectievelijk 3.5, 0.3, 0.03 en 0.56 promille van het drogestof gewicht van de betreffende biomassa-component bedragen. De gewichtsconversie van assimilaten naar droge stof is bij benadering 0.65; de groei-ademhaling bedraagt dus 35% van de netto-fotosynthese. Opslag en voorraad zijn niet expliciet gedefinieerd maar spelen in het model wel een rol; de kosten van de onderhouds-ademhaling zijn namelijk maximaal gelijk aan de bruto-assimilaten productie.

Biomassaverliezen in de vorm van natuurlijke sterfte zijn berekend aan de hand van de omzettingssnelheid (turn-over), en zijn voor de tak- en wortelmassa weergegeven als fracties van het droog-gewicht. Verlies van stambiomassa is verwaarloosd, gezien de korte duur van de simulatie-periode. Sterfte van de naalden is verwerkt in de boxcar-structuur.

De verdeling van de naaldmassa over de kroon is weergegeven analoog aan de benadering van Kinerson en Fritschen (1971). Hierbij is gebruik gemaakt van driehoeken, zie figuur 5. Door de positie van de top van de driehoek te variëren konden verschillende verdelingen van de naaldmassa (en dus van de LAI) gesimuleerd worden.

3 MODELSTRUCTUUR

3.1 Opbouw van het model

Om de effecten van verschillende naaldleeftijdsklassen-verdelingen op de fotosynthese-snelheid te kunnen simuleren, is een model ontwikkeld dat een uitgebreide assimilatie-routine bevat. Aan andere aspecten van het groeiproces, zoals bijvoorbeeld de verdeling van assimilaten, is minder aandacht geschonken. Het gewas-groeimodel SUCROS87 (Spitters et al., 1987) is als uitgangspunt gekozen. In het hier gebruikte model is tevens de kwaliteit van de groeiplaats meegenomen: reductie van de bruto assimilatie snelheid is gerelateerd aan de boniteit (Mohren et al., 1984).

De belangrijkste aanpassing van SUCROS87 bestaat uit verandering en uitbreiding van de subroutines die direct betrokken zijn bij de berekening van de assimilatie-snelheid. Hiervoor is gebruik gemaakt van het gewas-concurrentiemodel van Spitters (1987), dat de groei simuleert van meerdere soorten in een menging, concurrerend om de hoeveelheid beschikbaar licht. De verdeling van de LAI over de hoogte van het gewas speelt daarbij een belangrijke rol. De totale naaldmassa is verdeeld in verschillende leeftijdsklassen, bovendien is de verdeling van de naaldmassa in de kroon beschreven. Dit maakt het mogelijk het aandeel van een jaargang in de totale productie te bepalen en de assimilatie-snelheid aan de hoogte in het kronendak te relateren.

Veel van de gebruikte parameters en functies zijn afkomstig uit het uitgebreide model voor de groei van Douglas in Nederland, opgesteld door Mohren (1987).

In het huidige model is uitgegaan van een sterk vereenvoudigde voorstelling van het kronendak. Aangenomen is dat het kronendak horizontaal gesloten is, de vorm van de individuele kronen speelt dus geen rol en de naalddichtheid in het horizontale vlak is constant. Clustering van naalden is niet expliciet opgenomen in het model. De bijdragen van tak- en stamoppervlak in de lichtonderschepping zijn verwaarloosd.

3.2 Structuur en werking van het model

3.2.1 Modelstructuur

Het summary-model is geschreven in CSMP. Het hoofdprogramma bestaat uit een INITIAL-deel en een DYNAMIC-deel. In het INITIAL-deel zijn de parameters, de functies en de initiele waarden van de integralen gedeclareerd. In het DYNAMIC-deel worden de biomassa-integralen berekend en de daartoe benodigde subroutines aangeroepen. Na het hoofdprogramma worden de subroutines gedefinieerd.

Het middelpunt van het model wordt gevormd door de berekening van de assimilatie-snelheid. Hieruit volgt de groeisnelheid van elke biomassa-component. In de assimilatie-routine vindt een integratie over de dag plaats; de hiervoor benodigde dagelijkse gang van licht en temperatuur zijn eveneens in het model opgenomen. De lengte van de simulatie-periode bedraagt 5

jaar. De benodigde invoergegevens hebben betrekking op opstands-karakteristieken, eigenschappen van de groeiplaats en het weer. De uitvoer bestaat uit de netto droge-stof productie, verdeeld over verschillende biomassa-componenten. Figuur 8 geeft een overzicht van de opbouw van het model, en de subroutine-structuur.

PROGRAM DOUGLAS'88

INITIAL	initialisatie van parameters
DYNAMIC	berekening van de integralen
aanroep NEEDLE	gewicht en LAI van de naaldklassen
STCHAR	opstandskarakteristieken als hoogte
METEO	berekent dagelijkse weersomstandigheden
DASS	potentiele dagelijkse assimilatie
aanroep ASTRO	daglengte en lichtintensiteit
DRADIA	fotosynthetisch actieve straling
INSTAS	momentane assimilatie-snelheid
aanroep RADIAT	momentane straling
RADPRO	stralingsprofiel in opstand
aanroep LADPRF	LAI profiel
aanroep GROWTH	drogestof productie en -verdeling
ENDJOB	

Figuur 8: Structuur van het simulatie-model.

3.2.2 Werking van het model

De werking van het model wordt kort samengevat weergegeven, waarbij tussen haakjes vermeld staat in welke subroutine de berekeningen plaatsvinden. Een uitgebreide beschrijving van de functies van de meeste subroutines is te vinden in Spitters et al. (1987).

De assimilatie-snelheid, de som van de snelheid per naaldleeftijdsklasse, wordt berekend uit de hoeveelheid geabsorbeerd licht en de fotosynthese-lichtresponse curve van het naaldoppervlak. In het model wordt daarbij rekening gehouden met dagelijkse fluctuaties van de lichtintensiteit, en met verschillen in lichtniveau binnen het kronendak als gevolg van uitdoving (zie Spitters et al. 1987). De momentane stralingsflux boven het

kronendak en de fotosynthetisch actieve fractie daarvan worden afgeleid (RADIAT) uit de dagelijks gemeten lichtintensiteit, de zonneconstante en de stand van de zon ten opzichte van het aardoppervlak (DRADIA). Daarbij wordt onderscheid gemaakt naar de hoeveelheid diffuus licht en direct zonlicht. Het onderscheid is nodig omdat diffuus en direct licht met verschillende snelheden uitdoven in het kronendak. De stralingsprofielen in het kronendak worden afgeleid door uit te gaan van een exponentiele afname van de lichtintensiteit met toenemende LAI in het kronendak (RADPRO).

$$I_l = (1-\sigma) * I_o * \exp(-K*L) \quad (1)$$

waarbij: I_o = flux boven kronendak ($J.m^{-2} grond.s^{-1}$)

I_l = flux op diepte L in het kronendak

($J.m^{-2} grond.s^{-1}$)

L = cumulatieve LAI ($m^{-2} blad.m^{-2} grond$)

K = extinctie-coëfficiënt

σ = reflectie-coëfficiënt

De extinctie-coëfficiënten verschillen voor diffuse en directe straling; ze zijn afhankelijk van de stand van de zon, de naaldverdeling en van stralings-eigenschappen van de naalden. De cumulatieve LAI is afhankelijk van de naaldgewichts-verdelingsfuncties. Per naaldleeftijdsklasse en per niveau in het kronendak wordt aan de hand van deze functies de LAI berekend (LADPRF) en vervolgens de hoeveelheid geabsorbeerd licht bepaald (RADPRO). Op basis van de fotosynthese-lichtrespons curve voor het naaldoppervlak (zie formule 2) kan op elke hoogte per jaargang de fotosynthese-snelheid per eenheid van oppervlak berekend worden.

$$A_l = A_m * (1-\exp(-e*I_{al}/A_m)) \quad (2)$$

waarbij: A_l = bruto assimilatie-snelheid ($kg.m^{-2}.h^{-1}$)

A_m = potentiële bruto assimilatie-snelheid

($kg.m^{-2}.h^{-1}$)

e = initiële lichtbenuttings-efficiëntie ($kg CO_2.J^{-1}$)

I_{al} = geabsorbeerde flux op diepte l ($J.m^{-2}.s^{-1}$)

De momentane assimilatie-snelheid wordt zowel berekend voor aan direct licht blootgestelde naalden als voor in de schaduw groeiende naalden. De totale snelheid is afhankelijk van de grootte van deze naald-fracties op een bepaalde hoogte in het kronendak. De totale dagelijkse assimilatie-snelheid wordt vervolgens berekend door integratie van de snelheid over de bladlagen (kroonlengte) en over de dag (INSTAS, DASS). De gehanteerde integratie-methode is de (driepunts) Gauss-integratie (zie Goudriaan, 1987a).

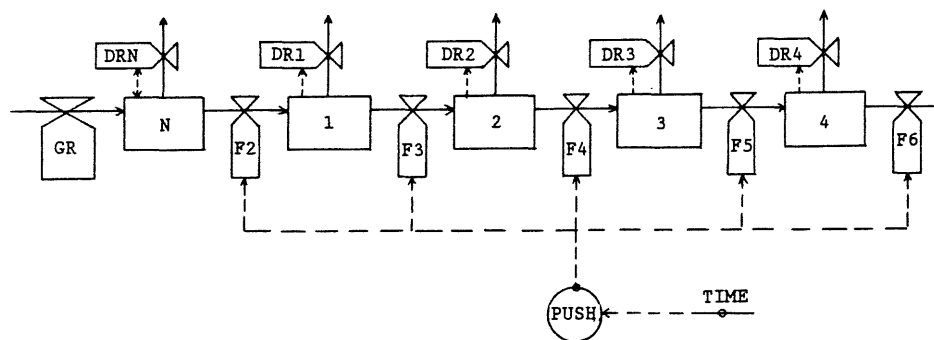
De berekende assimilatie-snelheid ($kg CO_2/ha/d$) wordt omgerekend naar productie van suiker ($kg CH_2O/ha/d$), vervolgens verminderd met de kosten van de groei- en onderhoudsademhaling en vertaald in bruto drogestof-productie (GROWTH). Groei- en onderhoudsademhaling zijn afhankelijk van zaken als temperatuur en ontwikkelingsstadium van de boom. Aangezien echter sprake is van een relatief korte simulatie-periode is gebruik gemaakt van vaste coëfficiënten. De resulterende netto groei wordt verdeeld

over de verschillende biomassa-componenten (GROWTH). Ook hiervoor zijn vaste fracties gebruikt. Integratie van de groei-snelheden levert de netto aanwas per biomassa-component. Met behulp van de SLA-waarden volgen uit de berekende naaldmassa's de nieuwe LAI-waarden van de naaldleeftijdsklassen, die bij de volgende tijdstap bepalen hoeveel licht er geabsorbeerd kan worden.

3.3 Het submodel voor de naaldverdeling

3.3.1 Indeling van de naaldmassa in boxcars

Met het verouderen van de naald veranderen ook diverse naaldeigenschappen als de SLA en de maximale fotosynthesnelheid (AMAX). Om dit in het model te kunnen verwerken is het nodig de naaldmassa te verdelen in naaldleeftijdsklassen. Hiervoor is gebruik gemaakt van een boxcar-benadering (Goudriaan, 1986b). Zie figuur 9.



Figuur 9: Relatie-diagram van de boxcar-benadering voor de verdeling van de naaldmassa in leeftijdsklassen. DR=sterftesnelheid, GR=groeisnelheid, F=flow (de doorstroomsnelheid). Voor verklaring van de symbolen zie figuur 1.

Er zijn 5 naaldleeftijdsklassen onderscheiden, de eerste klasse bevat de nieuwe naalden, de vijfde de 4- tot 5-jarige naalden. Omdat nieuwe naalden na 1 groeiseizoen volgroeid zijn (Zajackowska et al., 1981), schuift de inhoud van elke klasse (boxcar) op 1 januari door naar de volgende klasse. De boxcar met de oudste jaargang wordt dan geleegd. De droge-stof aanwas wordt toegewezen aan de klasse met de nieuwe naalden. Groei van nieuwe naalden is niet gebonden aan een temperatuur-afhankelijke naaldflush (Mohren, 1987); aangenomen is dat deze het gehele jaar door plaats vindt. Deze indeling van de naaldmassa maakt het mogelijk per klasse bepaalde eigenschappen te onderscheiden.

Ondanks het feit dat in Nederland naaldsterfte met name in het voorjaar optreedt (zie 2.2), is in het model de situatie gesimuleerd waarbij sterfte het gehele jaar door in elke klasse

plaats vindt. Aangenomen is daarbij dat de sterftekans toeneemt naarmate de naald veroudert. De sterfte-snelheid is evenredig gesteld met de naaldouderdom (Mohren, 1987), zie formule 3.

$$dW/dt = -Lc * W(i) * t(i) \quad (3)$$

waarbij: Lc = sterfte-coëfficiënt (dag⁻²)

$W(i)$ = naaldmassa in klasse i

$t(i)$ = tijd (dag)

Aan elke leeftijdsklasse kan een specifieke SLA- en AMAX-waarde worden toegekend, zodat per naaldjaargang de LAI en het aandeel in de totale assimilatie-snelheid berekend kan worden.

3.3.2 LAI-profielen

Het droge-stof gewicht van elke naaldklasse is verdeeld over de levende kroon volgens een bepaalde verdelingsfunctie, dat betekent dat de hoogte van belang is bij de bepaling van de bladmassa en de LAI op en boven een bepaald niveau in het kronendak.

In SUCROS wordt de momentane bruto assimilatie-snelheid (kg CO₂/ha/uur) berekend door middel van een Gauss-integratie (Goudriaan, 1986a) over het LAI-profiel. Dat houdt in dat op bepaalde hoogten in het kronendak, uitgedrukt als fracties van de LAI, de lichtintensiteit en vervolgens de fotosynthese-snelheid berekend wordt. Wanneer echter naaldkarakteristieken die gerelateerd zijn aan de diepte in het kronendak, in het model opgenomen moeten worden, moet de kroondiepte als parameter ingevoerd worden. Dit is in het model gerealiseerd door middel van een aantal door Spitters (1987) ontwikkelde subroutines, die deel uit maken van een gewas-concurrentiemodel. De plaats waar de LAI zich bevindt, relatief ten opzichte van de LAI van andere soorten, bepaalt dan in belangrijke mate de concurrentie-kracht van de soort. In het hier ontwikkelde model is concurrentie tussen soorten vertaald in verdeling van het licht over de vijf naaldleeftijdsklassen. Centraal staat daarbij de sub-routine INSTAS. In INSTAS wordt op een vijftal hoogte-niveaus (met behulp van een Gauss-integratie) de lichtflux berekend door middel van de sub-routine RADPRO. RADPRO bepaalt namelijk de LAI-fractie van elke naaldklasse boven een bepaalde hoogte, en berekent uit de som de uitdovingssnelheid van het licht. De benodigde massa-verdelingsfuncties staan in de subroutine LADPRF. De AMAX en de naaldmassa-dichtheid van een naaldleeftijdsklasse bepalen de fotosynthese-snelheid van deze klasse op een bepaald niveau. De lengte van de levende kroon is berekend uit het verschil tussen boomhoogte en de onderkant van de kroon. De boomhoogte is afgeleid uit de groeiplaats-index en de opstandslleeftijd (empirische relatie: La Bastide en Faber, 1972).

$$H_{dom} = S * (1 - \exp(0.0337 * AGE))^{**1.4214} \quad (4)$$

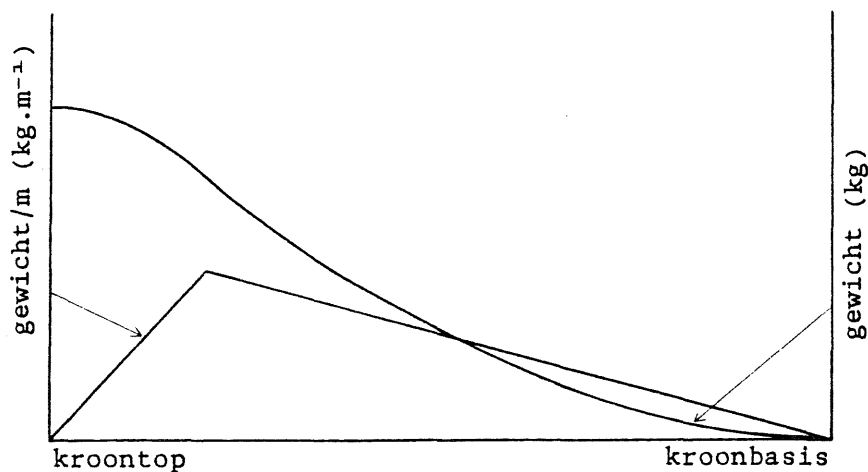
waarbij: H_{dom} = opperhoogte (m)

S = site-index

AGE = leeftijd van de opstand (jaar)

De hoogte van de onderkant van de kroon schuift omhoog bij het ouder worden van de boom. Mohren (1987) neemt aan dat de kroonbasis tussen 15- en 60-jarige leeftijd bij benadering lineair toeneemt met de ouderdom. Deze relatie is in het model overgenomen.

Verondersteld is dat het verticale verloop van de naaldmassa-dichtheid (kg/m^3) weergegeven kan worden door middel van een driehoek (fig.10). Deze veronderstelling is gebaseerd op het feit dat in de literatuur geen sprake is van een eenduidige verdelingsfunctie (zie 2.3). Kinerson en Fritschen (1971) maken eveneens gebruik van driehoeken. De oppervlakte van de driehoek, oftewel de integraal over de diepte (vanaf de top) van de dichtheidsfunctie, geeft de toename van de totale naaldmassa in een klasse met toenemende diepte in het kronendak.



Figuur 10: Dichtheid en integraal van het naaldgewicht voor een jonge naaldjaargang.

Zoals uit figuur 10 blijkt wordt er van uitgegaan dat de hoeveelheid naalden in een leeftijdsklasse (kg) in eerste instantie lineair toeneemt met de diepte in het kronendak. Op een bepaald punt echter zal de dichtheid weer (lineair) afnemen en bij de kroonbasis op nul uitkomen. Dit omslagpunt ligt voor jongere jaargangen bovendien hoger in de kroon dan voor oudere (zie 2.3).

3.3.3 SLA in relatie tot hoogte

De SLA verschilt per naaldleeftijdsklasse en varieert met de diepte in het kronendak. In het hier gebruikte model is alleen rekening gehouden met verschillen tussen leeftijdsklassen. Vermenigvuldiging van de massa/ m^3 en de massa met de betreffende SLA levert in dat geval respectievelijk de naaldoppervlakte-dichtheid en de naaldoppervlakte.

Wanneer de hoogte-afhankelijkheid van de SLA in het model verwerkt zou moeten worden, treden rekentechnische problemen op.

Integratie van een naaldmassa-verdelingsfunctie met een hoogte-afhankelijke SLA is wel mogelijk, maar levert niet meer de LAI. Niet alleen de verdeling van de massa in de kroon is dan geïntegreerd over de kroonhoogte, ook de SLA is geïntegreerd en wordt dus niet langer beschouwd als een constante:

$$SLA * W(H) * d(H) = SLA * W(H) * d(H) = LAI \quad (5)$$

$$\text{maar: } SLA(H) * W(H) * d(H) = SLA(H) * W(H) * d(H) \quad (6)$$

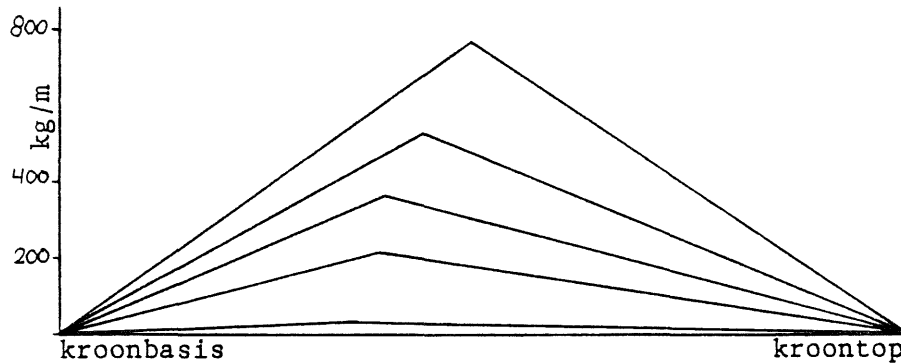
(W(H) : massa als functie van de hoogte)

Een mogelijk oplossing zou zijn het berekenen van de verhouding tussen de zo berekende LAI en de werkelijke LAI, waarna de beschrijving van de naaldmassa-verdeling aan de hand van het berekende verhoudingsgetal gecorrigeerd kan worden. Nadeel is dat de LAI niet meer berekend kan worden maar als parameter ingevoerd moet worden. Bovendien wordt het programma uitgebreider en onoverzichtelijker, en zijn veel extra parameters nodig. Een groot bezwaar is bovendien dat door deze constructie het precieze effect van de hoogte-afhankelijkheid van de SLA vervaagt en niet meer uit het model af te leiden valt. Het op die manier verwerken van naald-eigenschappen vergroot niet het inzicht in de werking van het assimilatie-proces. Daarom is in het hier gebruikte model gekozen voor een vaste SLA-waarde voor elke naaldklasse.

4 RESULTATEN VAN DE SIMULATIE

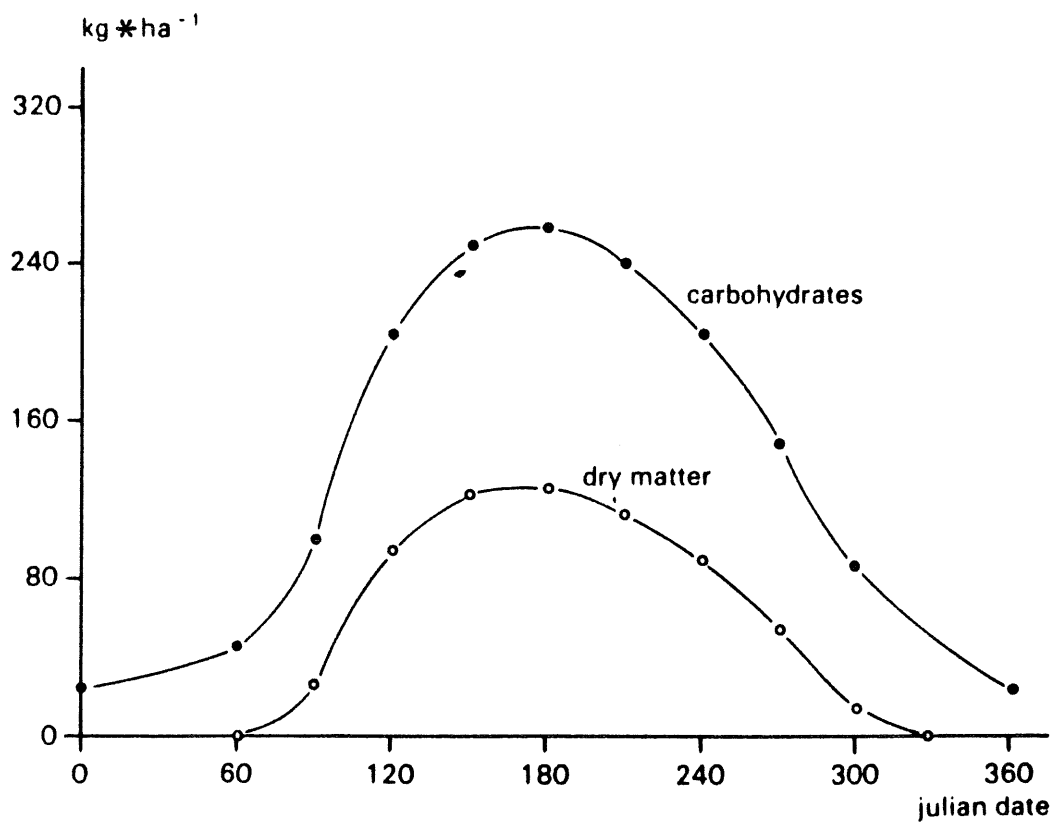
4.1 Simulatie van de naaldleeftijdsklassenverdeling

In het gebruikte model is bij het beschrijven van de verdeling van de naaldmassa over de hoogte van de kroon gebruik gemaakt van door Borghetti et al. (1986) gevonden parameters. De met behulp hiervan opgestelde massa-verdelingsfuncties staan in figuur 11.

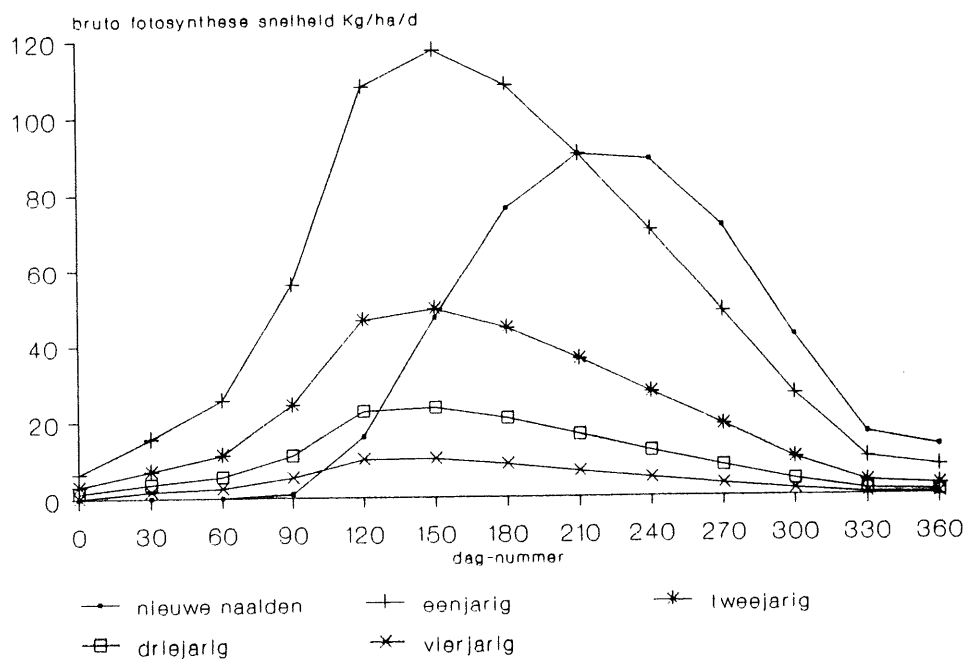


Figuur 11: Verdeling per leeftijdsklasse van de naaldmassa over de hoogte van de kroon; situatie bij aanvang van de simulatie.

Als gevolg van groei en sterfte van naalden en een veranderende temperatuur en lichtintensiteit, varieert de totale assimilatie-snelheid met de dag. Het aandeel van elke naaldleeftijdsklasse daarin is afhankelijk van de naaldmassa en van de fotosynthese-eigenschappen van de klasse. In figuur 12 staat weergegeven hoe de dagelijkse suikerproductie en drogestof groei (ton suiker per ha per dag) verandert in de loop van het jaar. Figuur 13 laat vervolgens zien in welke mate de verschillende naaldleeftijdsklassen bijdragen aan de groei.



Figuur 12: Jaarlijkse verloop van de suikerproductie en de drogestof groei.



Figuur 13: Procentuele bijdrage van een naaldjaargang aan de totale assimilatie en drogestof productie.

In tabel 4 staan de resultaten vermeld van de simulatie van groei van de Douglasopstand gedurende 5 jaar, beginnend op 40-jarige leeftijd.

Tabel 4: Resultaat van de simulatie; waarden van de parameters aan het eind van elk jaar. Massa's in ton per ha. De bijgroei van het te oogsten hout is berekend als 45% van de drogestof groei. (Soortelijk gewicht Douglas geschat op 0.46 ton.m-3.)

leeftijd opstand	40	41	42	43	44	45
naaldmassa	10.00	10.70	11.05	11.20	11.18	11.11
takmassa	20.00	20.30	20.57	20.83	21.06	21.29
stammasa	200.00	209.70	219.31	228.76	238.12	247.47
wortelmassa	20.00	20.14	20.21	20.20	20.16	20.12
totale massa	250.00	260.82	271.14	280.98	290.51	299.98
LAI	6.72	7.21	7.43	7.49	7.46	7.42
CH2O (per jaar)	48.01	48.23	48.05	47.89	47.86	
drogestof (j-1)	19.40	19.22	18.90	18.72	18.70	
bijgroei (m3.j-1)	18.98	18.80	18.49	18.31	18.29	

4.2 De invloed van de snelheid van naaldveroudering

Luchtvervuiling is een belangrijke oorzaak van versnelde naaldveroudering en vervroegde naaldval (Zajaczkowska et al., 1981). De afname van het fotosynthetisch actieve oppervlak is met name het gevolg van een verslechterde waterbalans. Bovendien neemt de maximale fotosynthese-snelheid af. Zajaczkowska et al. (1981) vonden een afname tot circa 85% van de onder niet-vervuilde omstandigheden haalbare snelheden.

Simulatie van naaldsterfte vindt in het gebruikte model op dezelfde wijze plaats als in het werk van Mohren (1987). De in vergelijking 3 (par.3.3.1) genoemde sterfte-coëfficiënt (L_c) kan afgeleid worden uit een gemeten verdeling van de naaldmassa in leeftijdsklassen, zie vergelijking 7.

$$W_t = W_o * \exp -(0.5 * L_c * t^2) \quad (7)$$

waarbij: W_o = drooggewicht van de nieuwe naalden aan het eind van het groeiseizoen (kg),

W_t = drooggewicht van de naalden op tijdstip t (kg),

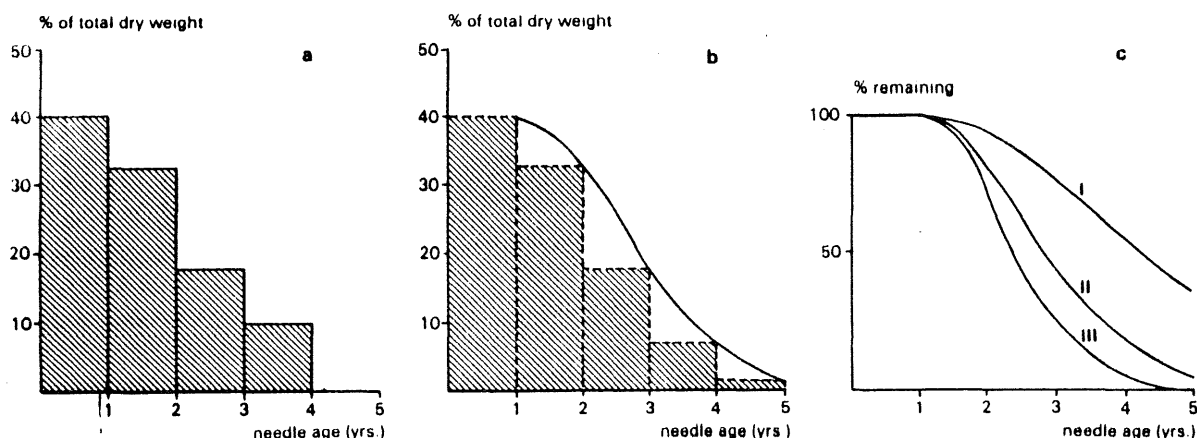
t = tijd na volgroeïing van de nieuwe naalden (dag).

De parameter L_c heeft de dimensie dag-2. Dit is het gevolg van het feit dat de sterfte-snelheid niet alleen afhankelijk is van de hoeveelheid naalden, maar ook van de tijd (zie formule 3). De naaldverlies-coëfficiënt, gedefinieerd als $L_c * t$ (in dag-1), is afhankelijk van de leeftijd van de naalden.

Mohren (1987) vond waarden voor L_c tussen de 2.1 en $2.9 * 10^{-6}$ dag-2, met een gemiddelde van $2.5 * 10^{-6}$, dat in het hier gebruikte model overgenomen is. Bepaling van de L_c aan de hand van gegevens van Kay (1978) levert vergelijkbare waarden. Uit het werk van Silver (1962) volgt een duidelijk lagere gemiddelde waarde voor L_c van $2.1 * 10^{-6}$. Opvallend is hier echter met name de grote

spreiding: L_c varieert van 1.3 tot $3.0 \cdot 10^{-6}$ dag⁻². Ter verduidelijking; de naaldverlies-coëfficiënt ($L_c \cdot t$) loopt dus bij $L_c = 2.5 \cdot 10^{-6}$ op van 0.0 bij nieuwe naalden tot $1.0 \cdot 10^{-5}$ (dag⁻¹) bij vijfjarige naalden.

Om de effecten van naaldveroudering op de assimilatie en de drogestof productie vast te kunnen stellen, zijn verschillende naaldsterfte-coëfficiënten in het model ingevoerd (zie figuur 14). Een grotere waarde van L_c resulteert daarbij in een versnelde naaldsterfte.



Figuur 14: a,b) Afname van de massa van een naaldjaargang in de tijd; $L_c = 3 \cdot 10^{-6} \text{ d}^{-2}$.
c) $L_c = \text{resp. } 1, 3 \text{ en } 5 \cdot 10^{-6} \text{ d}^{-2}$.

De uitkomsten van de simulaties staan vermeld in tabel 5.

Tabel 5: Resultaten van de simulatie van 1 jaar groei van een Douglas opstand in Nederland bij aanname van verschillende naald-turnover rates.

L_c	Gewicht naaldklasse %			LAI	CH ₂ O	Maint. resp.	droge stof
	nieuw	2-j.	4-j				
$2.5 \cdot 10^{-6}$	40	16	3	7.21	48.01	18.19	19.40
$5.0 \cdot 10^{-6}$	50	12	1	6.23	48.51	17.25	20.33
$7.5 \cdot 10^{-6}$	58	8	-	6.00	48.75	16.55	20.95
$10.0 \cdot 10^{-6}$	64	5	-	5.31	48.80	15.99	21.34

Het effect van een veranderende naald-turnover is echter ook afhankelijk van de toestand van de opstand bij aanvang van de simulatie, met name van de grootte van de LAI. Om dit effect zichtbaar te maken zijn opnieuw jaartotalen berekend bij verschillende L_c -waarden, waarbij uitgegaan is van twee

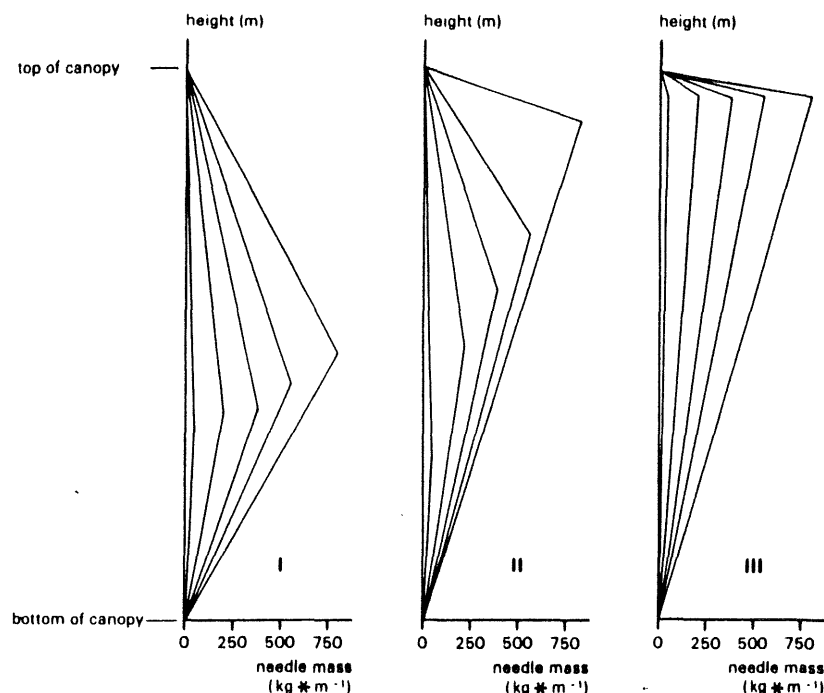
mogelijke LAI waarden bij aanvang van de simulatie. De resultaten van deze runs staan in tabel 6.

Tabel 6: Modelresultaten van 1 jaar groei onder aanname van verschillende naald turnover-rates, voor twee bij aanvang van de simulatie verschillende LAI waarden. (CH2O=suiker, MAINT=onderhoudsademhaling, DM=drogestof groei: alle massa in ton ha-1.y-1)

	LAI(t=0)=2.00				LAI(t=0)=7.00			
Lc*10-6	2.50	5.00	7.50	10.00	2.50	5.00	7.50	10.00
LAI	4.07	3.64	3.34	3.10	7.34	6.37	5.77	5.37
CH2O	37.95	36.64	35.32	34.04	48.03	48.58	48.88	48.98
MAINT	11.64	11.18	10.81	10.50	18.46	17.50	16.77	16.20
DM	17.11	16.56	15.94	15.31	19.24	20.22	20.89	21.32

4.3 Effecten van de ruimtelijke verdeling van de LAI

De verdeling van de LAI over de hoogte van de kroon is, net als de totale naaldmassa, afhankelijk van onder meer leeftijd, groeiplaats en opstandsstructuur en -samenstelling. Bovendien kan de ruimtelijke verdeling veranderen als gevolg van een veranderde naald turnover-rate, omdat het effect op de levensduur van de naald niet overal in de kroon gelijk is. Veranderingen in de massa-verdeling kunnen leiden tot andere modelresultaten. Om de gevoeligheid van het model voor veranderingen in de ruimtelijke verdeling van de LAI te bepalen, is naast de verdeling afgeleid uit de gegevens van Borghetti et al. (1986), een aantal extremere verdelingen gesimuleerd (zie figuur 15).

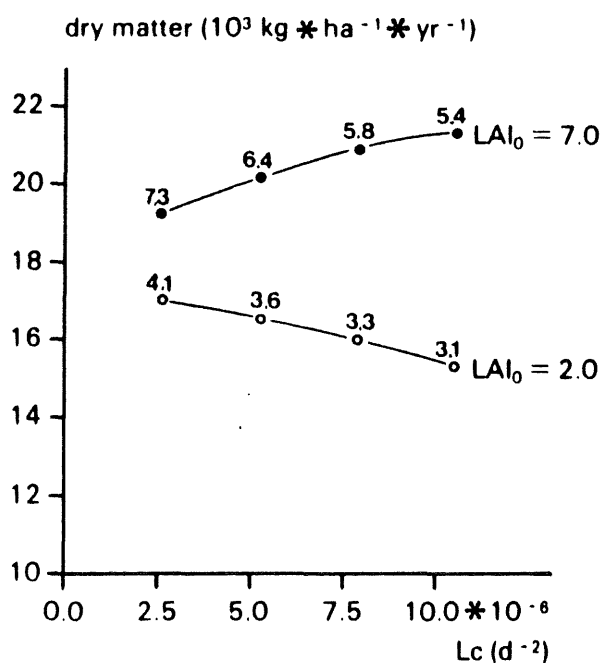


Figuur 15: Verdeling per leeftijdsklasse van de naaldmassa over de hoogte van de kroon (situatie bij aanvang van de simulatie). Gefingeerde verdelingen.

De resultaten van de simulatie met deze verdelingen staan in tabel 7. Om het effect van de naaldmortaliteit in samenhang met de ruimtelijke verdeling van de LAI zichtbaar te maken, zijn in tabel 7 ook de resultaten vermeld van simulatie onder aanname van een twee respectievelijk vier keer zo grote Lc-waarde. De gevolgen voor de jaarlijkse drogestof productie volgen uit figuur 16.

Tabel 7: Relatie tussen ruimtelijke verdeling van de LAI, de naald turnover-rate en groei. Voor verklaring van de gebruikte afkortingen zie tabel 6.

Verdeling nr.	Lc *10 ⁻⁶ d ⁻²	LAI ha.ha ⁻¹	CH2O ton.ha.y ⁻¹	MAINT ton.ha.y ⁻¹	DM ton.ha.y ⁻¹	DM %
standaard	2.5	7.21	48.01	18.19	19.40	100
I	2.5	7.27	48.68	18.28	19.78	102
II	2.5	7.75	53.58	18.83	22.61	117
III	2.5	7.17	47.56	18.11	19.16	99
standaard	5.0	6.23	48.51	17.25	20.33	105
I	5.0	6.27	48.56	17.28	20.35	105
II	5.0	6.76	53.53	17.82	23.23	120
III	5.0	6.22	47.97	17.17	20.04	103
standaard	10.0	5.31	48.80	15.99	21.34	110
I	10.0	5.23	48.00	15.92	20.86	108
II	10.0	5.73	53.11	16.48	23.83	123
III	10.0	5.25	48.18	15.91	20.99	108



Figuur 16: Jaarlijkse drogestof productie als functie van de naald turnover-rate en de initiele LAI (de LAI bij aanvang van de simulatie).

4.4 Gevoeligheidsanalyse

Het is van belang ook de gevoeligheid van het model voor andere parameters vast te stellen. Nagegaan is hoe gevoelig het model is voor veranderingen in de parameters die direct betrokken zijn bij de berekening van de assimilatie-snelheden. Dit is gerealiseerd door per simulatie de waarde van een parameter met 20% te vergroten of te verkleinen. De resultaten van deze gevoeligheids-analyse staan in tabel 8.

Tabel 8: Gevoeligheid van het model voor verschillende model-parameters. Weergegeven is in welke mate de drogestof groei verandert wanneer de waarde van een enkele parameter met 20% wordt verkleind of vergroot. Hoeveelheden uitgedrukt in procenten van de gemiddelde opbrengst (19.0 ton/ha/jaar), berekend over 5 jaar.

parameter	-20%	+20%
max.fotosynth.snelh.	87	110
initiele lichtb.eff.	85	112
ext.coeff.diff.licht	110	91
reflectie-coeff.	100	100
SLA	98	100

4.5 LAI, lichtabsorptie en assimilatie

De assimilatie-snelheid wordt bepaald door de hoeveelheid geabsorbeerd licht. Deze hoeveelheid is afhankelijk van de LAI van de opstand. Om de relatie tussen de LAI en de bruto drogestof groei af te leiden, is in het model voor verschillende waarden van de LAI de jaarlijkse drogestof productie (in ton per ha) berekend. Dit is herhaald bij verschillende waarden van de extinctie-coëfficiënten. Het resultaat is weergegeven in figuur 17. Hieruit blijkt dat toename van de LAI niet altijd een stijgende opbrengst tot gevolg heeft, er is sprake van een optimum. Bij een snellere uitdoving van het licht is de maximaal mogelijke productie lager maar wordt al bij een kleinere LAI bereikt.

De hoeveelheid geabsorbeerde straling is te berekenen met behulp van de exponentiele licht-uitdovingskromme (vergelijking 8).

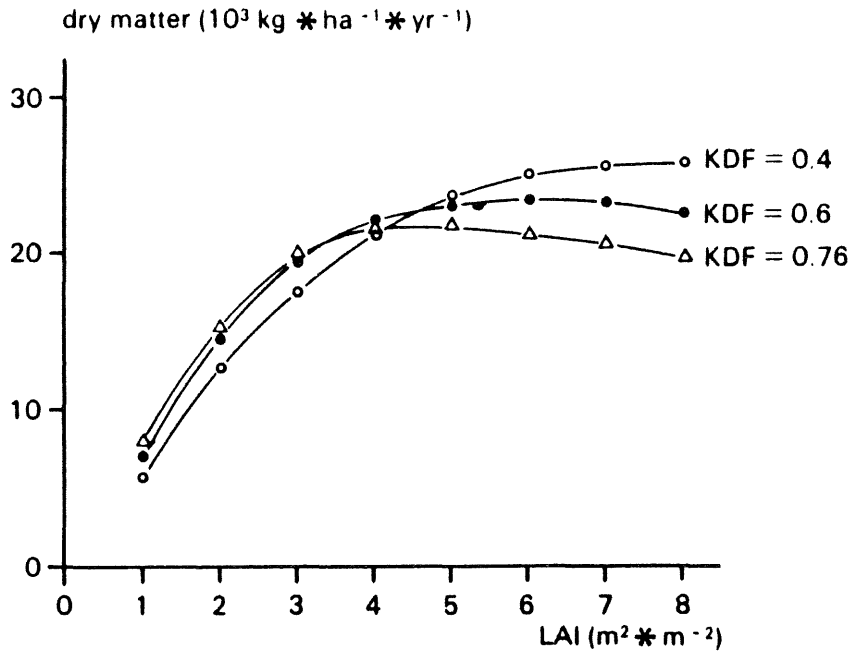
$$I_h = I_o * \exp(-K*LAI) \quad (8)$$

waarbij: I_o = lichtintensiteit boven het kronendak ($J.m^{-2}.s^{-1}$)

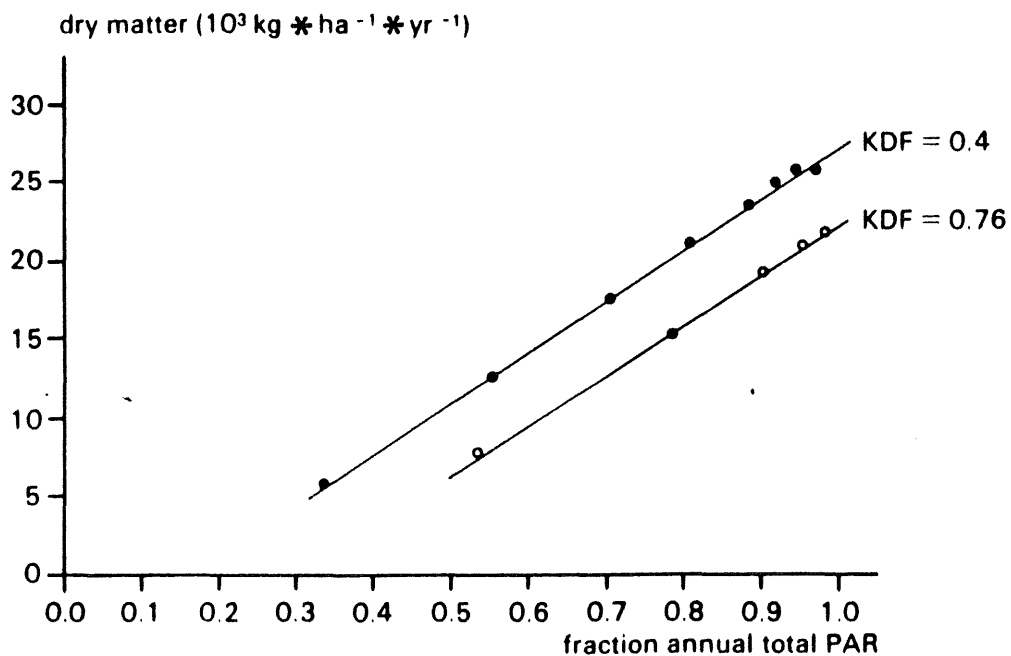
I_h = lichtintensiteit op diepte h ($J.m^{-2}.s^{-1}$)

K = extinctie-coëfficient

Aan de hand van de extinctie-coëfficient en de LAI is de grootte van de fractie geabsorbeerd licht berekend en uitgezet tegen de hoeveelheid geproduceerde ton drogestof per ha (figuur 18).



Figuur 17: De relatie tussen LAI en drogestof groei bij verschillende extinctie-coëfficiënten.



Figuur 18: Relatie tussen de fractie geabsorbeerd licht en de productie (ton drogestof per ha per jaar) bij verschillende extinctie-coëfficiënten.

Uit figuur 18 blijkt een bijna lineair verband tussen fractie geabsorbeerde straling en drogestof groei.

5 DISCUSSIE EN CONCLUSIE

5.1 Modelresultaten

In figuur 12 staat weergegeven hoe de productie van de assimilaten en de bruto drogestof groei variëren in de loop van het jaar. De getallen in tabel 4.1 geven aanvullende simulatie-resultaten. De verkregen cijfers voor de groei van een Douglas-opstand van de tweede boniteit in Nederland zijn realistisch. Het model kan daarom als basis dienen voor een nadere uitwerking van de verschillen in de assimilatie-snelheid binnen het kronendak.

5.2 Variatie van de assimilatie binnen het kronendak

Uit figuur 13 blijkt dat de bijdrage van een naaldleeftijds-klasse aan de totale assimilatie gedurende het jaar redelijk constant is. Uitzondering vormt de klasse met nieuwe naalden, doordat naaldgroei optreedt vanaf circa eind maart en de klasse op 1 januari geleegd wordt.

De assimilatie-snelheid is afhankelijk van de hoeveelheid geabsorbeerd licht. Deze hoeveelheid varieert met de hoogte, afhankelijk van de in het model gebruikte massa-verdelingsfunctie. Het patroon van de assimilatie-snelheden binnen het kronendak verandert nauwelijks in de loop van het jaar.

Een onderschatting van het aandeel van de nieuwe naalden in de totale assimilatie treedt op als gevolg van het feit dat in het model groei van nieuwe naalden niet in een relatief korte periode plaats vindt. Het ontluiken van de knoppen met jonge naalden is uitgesmeerd over een groot deel van het jaar en hangt af van de droge-stof productie. De klasse met nieuwe naalden stroomt als het ware geleidelijk vol. Hierdoor is de productie van deze klasse niet in korte tijd maximaal, maar neemt langzaam toe. De uiteindelijke geproduceerde hoeveelheid assimilaten zal in het laatste geval lager zijn, waardoor het aandeel van de nieuwe naalden in het model wordt onderschat. Uit figuur 13 blijkt dat in het model het grootste deel van de assimilatie wordt opgebracht door de naalden van het vorige seizoen.

Zoals vermeld in paragraaf 3.1 is uitgegaan van een sterk vereenvoudigd model van het kronendak. Het is echter aannemelijk dat de structuur van het kronendak van grote invloed is op de assimilatie-snelheden. Clustering van naalden, takken of individuen bijvoorbeeld, beïnvloedt de verdeling en intensiteit van het licht, en daardoor de groei van nieuwe naalden op verschillende hoogtes in de kroon. In het hier gebruikte model is het effect van clustering verwaarloosd.

5.3 Gevolgen van versnelde naaldsterfte

Een van de gevolgen van luchtverontreiniging is een hogere transpiratie/fotosynthese-ratio bij naalden blootgesteld aan vervuiling, als gevolg van een lagere reactie-snelheid van de stomata, waardoor de transpiratie toeneemt en overmatig waterverlies optreedt. Met name een overmaat aan SO₂ zou hiervan

de oorzaak zijn (Zajaczkowska et al., 1981). De gevoeligheid van het model voor een versnelde naaldsterfte is getest aan de hand van de sterfte-coëfficiënt (L_c).

Een toename van de verouderingssnelheid van de naalden heeft drie belangrijke gevolgen:

- een afname van de LAI als gevolg van het wegvallen van de oudere jaargangen,
- een stijging van de gemiddelde fotosynthese-snelheid,
- afname van de onderhoudsademhaling.

Van belang is dus met name de LAI bij aanvang van de simulatie. Bij een hoge LAI zou de drogestof groei kunnen toenemen. Dit omdat een grotere naaldmassa niet evenredig veel extra produceert, maar daarentegen de kosten van de onderhoudsademhaling wel evenredig veel groter zijn. Omgekeerd zou bij een lage LAI een versnelde naaldsterfte tot daling van de drogestof groei kunnen leiden, omdat hier afname van het licht-onderscheppend oppervlak het meeste effect heeft.

Uit tabel 5 blijkt dat, uitgaande van een relatief hoge LAI bij aanvang van de simulatie, bij een versnelde sterfte van de naalden (dus een grotere sterfte-coëfficiënt), de drogestof-productie toeneemt. Dit zou verklaard kunnen worden met een daling van de onderhoudsademhaling van de naaldmassa. De totale naaldmassa neemt zoals te verwachten is af bij vergroting van de sterfte-coëfficiënt. Ook de LAI daalt daardoor. De verdeling van de naaldmassa (en de LAI) over de verschillende leeftijdsklassen is echter verschoven ten gunste van de jongere jaargangen. En omdat de kosten van de onderhoudsademhaling in het model alleen afhangen van de totale naaldmassa, is het mogelijk dat bij een lagere LAI, de uiteindelijke droge-stof productie groter is. Een andere oorzaak van de stijgende opbrengsten zou kunnen zijn dat, als gevolg van de afname van de naaldmassa, de lichtverdeling in het kronendak gunstiger wordt; voor de overblijvende naalden komt daardoor meer licht beschikbaar. Ook blijkt uit tabel 6 dat bij een aanvangssituatie met een relatief lage LAI, de drogestof productie afneemt met stijgende naald turnover-rate.

Uit de resultaten in tabel 5 blijkt dat als gevolg van de lagere kosten van de onderhoudsademhaling de drogestof-productie stijgt. Naarmate de sterfte-snelheid groter wordt, verschuift de verdeling van de beschikbare drogestof ten gunste van de jongere naaldklassen. De relatief sterk toenemende productie van de klasse met nieuwe naalden zal in werkelijkheid echter kleiner zijn; in het hier ontwikkelde model is namelijk aangenomen dat de sterfte in deze klasse nul bedraagt (zie Mohren, 1987). Verandering van de sterfte-coëfficiënt (L_c) heeft dus geen direct effect op de jongste jaargang.

5.4 Gevoeligheids-analyse

De in tabel 6 en tabel 7 vermelde resultaten geven de gevoeligheid van het model weer voor de parameters die betrekking hebben op de assimilatie-snelheid en op de sterfte-snelheid van de naalden.

Uit de in tabel 7 vermelde waarden blijkt dat het model nauwelijks gevoelig is voor de meeste geteste parameters, met uitzondering van de initiele lichtbenuttings-efficiëntie.

De verdeling van de naaldleeftijdsklassen over de hoogte beïnvloedt de simulatie-resultaten in belangrijke mate. Dit is het gevolg van de veranderde lichtverdeling binnen het kronendak, resulterend in verschoven bijdragen van de naald leeftijds-klassen aan de totale assimilatie.

5.5 Lichtonderschepping en productie

De groei van een opstand wordt bepaald door de assimilatie-snelheid, die afhankelijk is van (onder andere) de hoeveelheid geabsorbeerd licht. De LAI is dus een belangrijke parameter voor de opstands-productiviteit. Linder (1986) stelt in dit verband dat opbrengstverschillen in bos voor een belangrijk deel terug te voeren zullen zijn op verschillen in LAI, zoals dat bij landbouwgewassen al geconstateerd is.

Uit figuur 17 is af te leiden dat in het gebruikte model een continue toename van de LAI geen evenredige toename van de droge-stof productie tot gevolg heeft. Er is sprake van een optimale LAI, waarbij de verhouding tussen assimilaten-productie en kosten van onderhoud het gunstigst is. Een verdere groei van de LAI leidt tot afname van de droge-stof productie, omdat de kosten van de onderhoudsademhaling onevenredig veel hoger worden. Eenzelfde beeld is gevonden bij groveden (Linder, 1986).

Ook blijkt uit figuur 17 dat bij een snellere uitdoving van het licht (corresponderend met een hogere K-waarde) de maximaal mogelijke productie kleiner is, maar wel al bij een lagere waarde van de LAI wordt bereikt.

De extinctie-coëfficiënt is onder andere afhankelijk van de zonnestand, de bladhoekverdeling en de reflectie- en transmissie-coëfficiënt van de naalden. Bovendien speelt de structuur van het kronendak een belangrijke rol. Op diverse organisatie-niveaus kan er sprake zijn van clustering. Clustering van naalden heeft aan de ene kant tot gevolg dat kronen meer licht doorlaten, de extinctie-coëfficiënt is dan dus kleiner. Aan de andere kant heeft naaldclustering tot gevolg dat meer onderlinge beschaduwing optreedt, wat resulteert in een grotere lichtabsorptie, dus een snellere licht-uitdoving en een grotere extinctie-coëfficiënt. Wellicht dat deze twee tegenovergesteld werkende effecten elkaar opheffen. In het model is echter geen rekening gehouden met onderlinge beschaduwing. De extinctie-coëfficiënt van 0.4 levert daarom relatief hoge waarden.

Uit landbouwkundig onderzoek is gebleken dat er sprake is van een duidelijk verband tussen de hoeveelheid geabsorbeerd licht en de biomassa-productie; ook enkele bosbouwkundige onderzoeksresultaten duiden hierop. Opbrengstverschillen zouden daarom wellicht verklaard kunnen worden met verschillen in LAI (Linder, 1986).

Figuur 18 laat zien dat in het hier ontwikkelde model de relatie tussen de hoeveelheid geabsorbeerd licht en de drogestof-productie, lineair is. De verhouding tussen de hoeveelheid droge stof en de geabsorbeerde hoeveelheid licht, uitgedrukt als de lichtbenuttings-efficiëntie, is constant. Opbrengstverschillen kunnen daardoor direct gerelateerd worden aan LAI (Linder, 1986).

De lichtbenuttings-efficiëntie is berekend bij een K-waarde van 0.76. De totale hoeveelheid onderschept licht bedraagt

3.363*10⁷ MJ.ha⁻¹ op jaarbasis: bij een gemiddelde LAI van 7.0 is daarvan 3.347*10⁷ MJ geabsorbeerd. De hoeveelheid fotosynthetisch actieve straling (PAR) bedraagt echter bij benadering 50% van de hoeveelheid zichtbaar licht. Uitgaande van een groeiseizoen van 200 dagen en een drogestofproductie van 19.0 ton, resulteert een schatting van de lichtbenuttings-efficiency van 2.0 g.MJ⁻¹ (PAR). Dit is lager dan de waarden die gevonden worden bij landbouwgewassen; de maximale efficiency bedraagt hier circa 3 g.MJ⁻¹ (Rabbinge et al., 1988).

Om de voor Douglas gevonden waarden te kunnen vergelijken met gegevens uit de literatuur is de lichtbenuttings-efficiency tevens uitgedrukt in m³ stamhout per hoeveelheid geabsorbeerd PAR. Aangenomen is dat 45% van de drogestof-groei naar het stamhout gaat en dat het soortelijk gewicht van Douglasshout 460 kg/m³ bedraagt. Uit de berekening volgt een groei-efficiëntie van 20.0*10⁻⁴ m³.GJ⁻¹. Deze waarde is vergelijkbaar met de door Linder (1986) berekende efficiënties van *Pinus radiata* (in Australië) en *Pinus sylvestris* (in Zweden), die respectievelijk 16.7 en 16.4*10⁻⁴ m³.GJ⁻¹ bedragen.

LITERATUURLIJST

- Beadle, C.L., H.Talbot en P.G.Jarvis, 1982: Canopy structure and leaf area index in a mature Scots pine forest. *Forestry* 55:105-123.
- Borghetti, M., G.G.Vendramin en R.Giannini, 1986: Specific leaf area and leaf area distribution in a young Douglas-fir plantation. *Can.J.For.Res.* 6:1283-1288.
- Burger, H., 1935: Holz, Blattmenge und Zuwachs II: Die Douglasie. *Mitt.Schweiz.Anstalt Fortsl.Versuchsw.* 19:21-72.
- Del Rio, E., en A.Berg, 1979: Specific leaf area of Douglas-fir reproduction as affected by light and needle age. *For.Sci.* 25:183-186.
- Freeland, R.O., 1952: Effect of age of leaves upon the rate of fotosynthesis in some conifers. *Plant Physiol.* 27:685-690.
- Gerwen, C.P. van, C.J.T.Spitters en G.M.J.Mohren, 1987: Simulation of competition for light in even-aged stands of Douglas-fir. *For.Ecol. and Mang.* 18:135-152.
- Goudriaan, J., 1986a: Simulation of ecosystem response to rising CO₂, with special attention to interfacing with the atmosphere. In: Rosenzweig, C., and R.Dickinson (eds.); *Climate-Vegetation Interactions*. NASA Conference Publication 2240.
- Goudriaan, J., 1986ba: A simple and fast numerical method for the computation of daily totals of crop photosynthesis. *Agricultural and Forest Meteorology*, 38:249-254.
- Goudriaan, J., 1986cb: Boxcartrain methods for modelling of ageing, development, delays and dispersion. In: Metz, J.A.J. and D.Diekman (eds.): *The dynamics of physiologically structured populations*. Springer Verlag, Berlin, vol.68:453-473.
- Hinckley, T.M. et al., 1983: Relationship between sapwood basal area/dbh, defoliation and foliage biomass/growth of *Pseudotsuga menziessii*. University of Washington, Seattle, 81p.
- Kay, M., 1978: Foliage biomass of Douglas-fir in a 53-year old plantation. *New Zealand J.For.Sci.* 8:315-326.
- Kellomaki, S., P.Hari, M.Kanninen en P.Ilonen, 1980: Eco-physiological studies on young Scots pine stands: II. Distribution of needle biomass and its application in approximating light conditions inside the canopy. *Silva Fennica*, Vol.14, no.3:243-257.
- Kinerson, R., en L.J.Fritschen, 1971: Modelling a coniferous forest canopy. *Agric.Meteorol.* 8:439-445.
- Kira, T., en T.Shidei, 1967: Primary production and turnover of organic matter in different ecosystems of the Western Pacific. *Jap.J.of Ecol.*, 17:70-87.
- Kofman, D., 1983: De oogst van biomassa in dunningen en de gevolgen voor de bodemvruchtbaarheid. *Rijksinst.Onderz. in de Bos- en de Landsch.bouw 'De Dorschkamp'*, Wageningen, Rapport nr.335.
- LaBastide, J.G.A., en P.J.Faber, 1972: Revised yield tables for six tree species in the Netherlands. Wageningen, *For.Res. Inst."De Dorschkamp"*, Uitvoerig Verslag band 11, nr.1.

- Linder, S., 1986: Responses to water and nutrients in coniferous ecosystems. *Ecological Studies*, vol.61:180-202.
- Marshall, J.D., en R.H.Waring, 1986: Comparison of methods of estimating leaf-area index in old-growth Douglas-fir. *Ecology*, 67(4):975-979.
- Massman, W.J., 1982: Foliage distribution in old-growth coniferous tree canopies. *Can.J.For.* 12:10-17.
- Mitchell, K.J., 1975: Dynamics and simulated yield of Douglas-fir. *For.Sci.Monographs*, no.17, 39p.
- Mohren, G.M.J., en C.P. van Gerwen, 1981: Simulatie van groei en concurrentie in bos (met een toepassing in Douglas monocultures). Wageningen, Landbouwhogeschool, Doctoraalverslag vakgroep Theoretische Teeltkunde, 127p.
- Mohren, G.M.J., C.P. van Gerwen en C.J.T.Spitters, 1984: Simulation of primary production in even-aged stands of Douglas-fir. *Forest Ecology and Management*, 9:27-49.
- Mohren, G.M.J., 1987: Simulation of forest growth, applied to Douglas-fir stands in the Netherlands. Proefschrift Landbouwuniversiteit Wageningen, 184p.
- Rabbinge, R., S.A.Ward and H.H. van Laar (eds.), 1988: Simulation and systems management in crop protection. Simulation Monograph, Pudoc, Wageningen (in press).
- Schmid, J.M., en M.B.Morton, 1981: Distribution of foliage on open-grown White-fir and Douglas-fir in northern New Mexico, U.S.A. *Can.J.For.Res.* 11:615-619.
- Silver, G.T., 1962: The distribution of Douglas-fir foliage by age. *For.Chron.* 38:433-438.
- Smith, J.H.G., 1972: Persistence, size and weight of needles on Douglas-fir and Western Hemlock branches. *Can.J.For.Res.* 2:173-178.
- Spitters, C.J.T., 1988: Weeds; Population dynamics, germination and competition. In: Rabbinge, R., S.A.Ward and H.H. van Laar (eds.), 1988: Simulation and systems management in crop protection. Simulation Monograph, Pudoc, Wageningen (in press).
- Spitters, C.J.T., H. van Keulen en D.W.G. van Kraalingen, 1988: A simple and universal crop growth simulator; SUCROS87. In: Rabbinge, R., S.A.Ward and H.H. van Laar (eds.), 1988: Simulation and systems management in crop protection. Simulation Monograph, Pudoc, Wageningen (in press).
- Stephens, G.R., 1969: Productivity of red pine, 1. foliage distribution in tree crown and stand canopy. *Agr.Meteorol.*, 6:275-282.
- Thomson, A.J., en S.M.Moncrieff, 1982: Prediction of budburst in Douglas-fir by degree-day accumulation. *Can.J.For.Res.*, 12:448-452.
- Woodman, J.N., 1971: Variation of net photosynthesis within the crown of a large forest-grown conifer. *Photosynthetica* 5(1):50-54.
- Zajaczkowska, J., A.Lotocki, H.Morteczka en D.Witkowska, 1981: Ageing of assimilatory organs of conifers under natural and polluted environmental conditions. *Polish Ecol.Studies* 7(3-4):401-413.

```

*-----
* Program DOUGLAS 88
* Author: H.H.Bartelink.
* Date of last revision: 1-7-1988.
* Purpose: The program is based on the crop growth model SUCROS87,
*          which simulates the potential growth of a crop under
*          the prevailing weather conditions. The aim of this
*          program is to show the effects of changes in the
*          needle age-class distribution on the dry matter
*          production.
* Subroutines called:
* - NEEDLE: computes weights and LAI of the needle mass.
* - STCHAR: computes some stand characteristics.
* - METEO: computes daily wheather conditions.
* - DASS: computes the potential daily assimilation.
* - ASTRO: computes daylenght and extra-terrestrial radiation.
* - DRADIA: computes daily fotosynthetically active radiation.
* - INSTAS: computes instantaneous assimilation.
* - RADIAT: computes instantaneous radiation above the canopy.
* - RADPRO: computes the radiation profile within the canopy.
* - LADPRF: computes LAI per age class at different heights.
* - GROWTH: computes carbohydrates production and nett
*          growth rates.
*
* File usage: none.
*-----

```

TITLE DOUGLAS'88

STORAGE FLOW(6), LAINC(5), DGA(5), AMAX(5), AMX(5), SLA(5), ...

FGROS(5), LADHNC(5), LAIHNC(5), PHOT(5), PHOTH(5), ...

DGAH(5), YAGRAS(5)

HISTORY METEO(15), NEEDLE(5)

FIXED I

INITIAL

* STAND CHARACTERISTICS *

* Initial dry weights

INCON IWBR=20000., IWST=200000., IWRO=20000.

* Stand age at time of simulation start

PARAM AGEST=40.

* Initial weights of the needle classes

TABLE IWN(1-5)= 4100., 2800., 1900., 1100., 100.

* Fraction of dry matter growth

PARAM FNL=0.22, FBR=0.05, FST=0.50, FRO=0.23

* Parameters for maintenance respiration

PARAM RESNL=0.0035, RESBR=0.0003, RESST=0.00003, RESRO=0.00056

* Potential photosynthesis rate at light saturation (kg CO2/ha leaf/h)

TABLE AMX(1-5) = 17.1, 14.8, 11.3, 8.6, 6.9

* Initial light use efficiency ((kg CO2/ha leaf/h)/(J/m2/s))

PARAM EFF=0.37

* Specific leaf area of leaves (ha leaf/kg leaf)

TABLE SLA(1-5) = 0.00077, 0.00066, 0.00057, 0.00053, 0.00053

* Needle loss coefficient (1/d/d) (F.M.)

PARAM LC = 0.0000025

* Boniteit

PARAM Y=2.

* Assimilate requirement for D.M. conversion (kgCH2O/kgDM)

PARAM ASRQ=0.65

* Extinction coefficient for diffuse PAR

PARAM KDF=0.76

* Scattering coefficient for PAR

PARAM SCP=0.1

* SITE CHARACTERISTICS *

* Latitude of the site

PARAM LAT = 52.

* Reduction factor for the daily total gross assimilation

* DTGA (kg CO2/ha/d)

REDY=(70.-6.*Y)/64.

* Site index

S=44.1571-2.7607*Y

* Maximum height of the crownbase; value needed for

* computation of the crownlength.

CRBMAX = 0.67 * S

* Daily global radiation (MJ/m²/d); Wageningen 1951-1980.

FUNCTION DTRT = 0,1.9, 15,2.1, 46,4.4, 74,7.8, 105,13.0, ...
135,16.3, 166,17.5, 196,15.6, 227,13.8, 258,10.0, 288,5.8, ...
319,2.7, 349,1.7, 360,1.9

* Daily maximum and minimum temperature (degrees celcius)

FUNCTION TMAXT = 0,4.9, 15,4.3, 46,5.4, 74,8.9, 105,12.4, ...
135,17.3, 166,20.5, 196,21.4, 227,21.5, 258,18.9, 288,14.3, ...
319,8.6, 349,5.5, 360,4.9

FUNCTION TMINT = 0,-0.1, 15,-0.7, 46,-0.6, 74,1.2, 105,3.3, ...
135,7.3, 166,10.3, 196,12.2, 227,12.0, 258,9.7, 288,6.5, ...
319,2.9, 349,0.6, 360,0.0

FUNCTION AMXT = -10.,0.01, -5.,0.03, 0.,0.1, 5.,0.2, ...
7.5,0.5, 10.,0.9, 12.5,0.975, 15.,1.0, ...
20.,1.0, 22.5,0.975, 25.,0.925, 27.5,0.85, ...
30.,0.75, 35.,0.5

DYNAMIC

* Age, height and crownlength of the stand

AGE,HDOM,CRLTH = STCHAR (AGEST,TIME,S,CRBMAX)

* Total dry weight and dry weights of branches, roots and

* stems (kgDM/ha) as integrals of growth rates

WTOT=WNT+WBR+WST+WRO

WBR=INTGRL(IWBR,GBR)

WRO=INTGRL(IWRO,GRO)

WST=INTGRL(IWST,GST)

* Dry weights of needles (kgDM/ha) per age-class

PUSH=IMPULS(1.,360.)

WN=INTGRL(IWN,NFLOW,5)

NFLOW, FLOW, GTW, GNT, GBR, GST, GRO, GPOT, MAINT, PHOT, PHOTH=...

GROWTH(WN, DELT, LC, PUSH, DAY, DGA, DGAH, REDY, ASRQ, FNL, FBR, ...

FST, FRO, WNT, WBR, WRO, WST, RESNL, RESBR, RESST, RESRO)

* Needle dry weight (kgDM/ha) and LAI: totals and per class.

LAINC, LAI, WNT, AMAX = NEEDLE (SLA, WN, AMX, AMXT, DAVTMP)

```

* Daily total gross assimilation (DTGA, kg CO2/ha/d)
DSO,DGA,HT,LAIH,LAIHNC,LADHNC,FGROS,DGAH= ...
DASS(DAY,LAT,DTR,KDF,SCP,AMAX,EFF,CRLTH,WN,SLA)

* Computation of the daily wheather conditions
DTR,DTMAX,DTMIN,DAVTMP=METEO(DAY,DTRT,TMAXT,TMINT)

* Computation of annual totals:
* Annual gross assimilation (APHOT: kg CH2O/ha) from daily total
* gross assimilation (GPHOT)
APHOT=INTGRL(0.,GPHOT-PUSHY*GPHOT-PUSH*YAPHOT/DELT)
YAPHOT=PUSHY*APHOT
AGRAS=INTGRL(0.,GRRT,5)
PROCEDURE YAGRAS=PRONAM(PUSH,PUSHY,PHOT)
DO I=1,5
    YAGRAS(I)=PUSHY*AGRAS(I)
    GRRT(I)=PHOT(I)-PUSHY*PHOT(I)-PUSH*YAGRAS(I)/DELT
ENDDO
ENDPRO

* Annual dry matter growth (YTDM) from daily dry matter growth (TDM)
PUSHY=IMPULS(0.,360.)
TDM=INTGRL(0.,GTW-PUSHY*GTW-PUSH*YTDM/DELT)
YTDM=PUSHY*TDM

* Running sum of the daily global radiation (J/m2/y)
SDTR=INTGRL(0.,DTR)

* Running sum of the amount of daily maintenance respiration
SMAINT=INTGRL(0.,MAINT)

* Simulation run specifications
DAY = AMOD(TIME,360.)
TIMER  FINTIM=360., DELT=1., PRDEL=30.
METHOD RECT
PRINT AGE,WN(1-5),WNT,WBR,WST,WRO,WTOT,LAINC(1-5),LAI,...
    DTR,PHOT(1-5),PHOTH(1-5),GPHOT,GTW,MAINT,DAY,...
    CRLTH,YAGRAS(1-5),YAPHOT,YTDM,SDTR,LAIHNC(1-5),SMAINT

END
STOP

```

```

* -----
* Subroutine STCHAR
* Author: H.H.Bartelink
* Date: 1-6-1988
* Purpose: In this subroutine some standcharacteristics are computed;
*          age, dominant height and mean crownlength are calculated.
* Formal parameters: (I=Input, O=Output)

```

* name	meaning	units	class
* AGEST	stand age at simulation start	y	I
* TIME	time	d	I
* S	site index	-	I
* CRBMAX	maximum height of the crownbase	m	I
* AGE	age of the stand	y	O
* HDOM	dominant height	m	O
* CRLTH	crownlength	m	O

```

* -----
      SUBROUTINE STCHAR (AGEST,TIME,S,CRBMAX,
$              AGE,HDOM,CRLTH)
      IMPLICIT REAL (A-Z)
      INTEGER NLOC
      AGE = AGEST + TIME/360.
      HDOM = S * (1.-EXP(-0.0337*AGE))**1.4214
*      Relation between stand-age and height of crownbase
      CRBASE = AMAX1(0.,(AGE-15.)*(CRBMAX/(60.-15.)))
      CRLTH = HDOM - CRBASE
      RETURN
      END

```

```

* -----
* Subroutine NEEDLE
* Author: H.H.Bartelink
* Date: 1-6-1988
* Purpose: This subroutine computes the dry weights and LAI of the
*          needle-mass in each age-class and of the total needle-mass.
*          The assimilation-rate per age-class, as depending on
*          temperature, is determined with help from a function.
* Formal parameters: (I=Input, O=Output)

```

* name	meaning	units	class
* L	reserving memory locations	-	-
* SLA	specific leaf area	ha/kg	I
* WN	needle weight of an age class	kg	I
* AMX	potential photosynthesis rate	kg/ha/u	I
* AMXT	name of AFGEN-table	-	I
* DAVTMP	daily average temperature	C	I
* LAINC	leaf area index per age class	-	O
* LAI	total leaf area	-	O
* WNT	total needle weight	kg	O
* AMAX	realized photosynthesis rate	kg/ha/u	O
* REDTEM	reduction factor	-	-

* -----

SUBROUTINE NEEDLE (L,SLA,WN,AMX,AMXT,DAVTMP,

\$ LAINC,LAI,WNT,AMAX)

IMPLICIT REAL (A-Z)

INTEGER I, L

DIMENSION LAINC(5), SLA(5), WN(5), AMAX(5), AMX(5)

LAI=0.

WNT=0.

REDTEM = AFGEN(L,AMXT,DAVTMP)

DO I=1,5

LAINC(I) = SLA(I) * WN(I)

LAI = LAI + LAINC(I)

WNT = WNT + WN(I)

AMAX(I) = REDTEM * AMX(I)

ENDDO

RETURN

END

* -----

* Subroutine GROWTH

* Author: H.H.Bartelink

* Date: 1-6-1988

* Purpose: This subroutine computes the carbohydrates production,

* the maintenance respiration and, with help of a conversion

* factor, the remaining nett growth rates.

* Formal parameters: (I=Input, O=Output)

* name	meaning	units	class
* WN	needle weight of an age class	kg	I
* DELT	time step of integration	d	I
* LC	needle loss coefficient	1/d/d	I
* PUSH	time-dependent parameter	-	I
* DAY	day-number	-	I
* DGA	daily gross assimilation per class	kg/ha/d	I
* DGAH	daily gross assimilation per level	kg/ha/d	I
* REDY	reduction factor depending on site	-	I
* ASRQ	growth-respiration	-	I
* FNL	dry matter increase of needles	-	I
* FBR	dry matter increase of branches	-	I
* FST	dry matter increase of stems	-	I
* FRO	dry matter increase of roots	-	I
* WNT	total needle weight	kg	I
* WBR	total branch weight	kg	I
* WRO	total root weight	kg	I
* WST	total stem weight	kg	I
* RESNL	respiration costs needles	-	I
* RESBR	respiration costs branches	-	I
* RESST	respiration costs stems	-	I
* RESRO	respiration costs roots	-	I
* NFLOW	nett flow of dry matter	kg/d	0
* FLOW	dry matter flow	kg/d	0
* GTW	total growth rate	kg/ha/d	0
* GNT	growth rate needles	kg/ha/d	0
* GBR	growth rate branches	kg/ha/d	0
* GST	growth rate stems	kg/ha/d	0
* GRO	growth rate roots	kg/ha/d	0
* GPOT	daily total gross assimilation	kg/ha/d	0
* MAINT	total maintenance respiration	kg/ha/d	0
* PHOT	gross assimilation per class	kg/ha/d	0
* PHOTH	gross assimilation per level	kg/ha/d	0

```

* -----
SUBROUTINE GROWTH (WN,DELT,LC,PUSH,DAY,DGA,DGAH,REDY,
$               ASRQ,FNL,FBR,FST,FRO,WNT,WBR,WRO,WST,
$               RESNL,RESBR,RESST,RESRO,NFLOW,FLOW,
$               GTW,GNT,GBR,GST,GRO,GPOT,MAINT,PHOT,PHOTH)

```

```

IMPLICIT REAL(A-Z)
INTEGER I, L
DIMENSION FLOW(6), NFLOW(5), DR(5), WN(5), T(5),
$          PHOT(5), PHOTH(5), DGA(5), DGAH(5)
* Conversion from assimilated CO2 to CH2O
* and correction for the site quality
GPHOT=0.
DO I=1,5
    PHOT(I)=DGA(I)*(30./44.)*REDY
    GPHOT=GPHOT+PHOT(I)
ENDDO
DO L=1,5
    PHOTH(L)=DGAH(L)*(30./44.)*REDY
ENDDO
* Maintenance respiration (kg CH2O/ha/d)
MAINT = AMIN1(GPHOT, RESNL*WNT + RESBR*WBR + RESST*WST
$          + RESRO*WRO)
* Total growth rate (kg DM/ha/d) and growth rates of needles,
* branches and roots (20% fine roots); litter loss included.
GTW = (GPHOT - MAINT) * ASRQ
GNT = FNL * GTW
GBR = FBR * GTW - WBR * 9.3*10.**-5.
GST = FST * GTW
GRO = FRO * GTW - WRO * 6.0*10.**-4.
DR(1) = 0.
DO I=2,5
    REALI = I
    T(I) = DAY + (I-2.) * 360.
    DR(I) = LC * T(I) * WN(I)
ENDDO
FLOW(1)=GNT
DO I=1,5
    FLOW(I+1)=PUSH*((WN(I)/DELT)-DR(I))
    NFLOW(I)=FLOW(I)-FLOW(I+1)-DR(I)
ENDDO
RETURN
END

```

```

* -----
* Subroutine METEO
* Author: H.H.Bartelink
* Date: 6-4-1988
* Purpose: Computes the daily global radiation and the daily
*          maximum, minimum, average and effective temperature.
* Formal parameters: (I=Input, O=Output)

```

* name	meaning	units	class
* L	reserving memory locations	-	I
* DAY	daynumber	-	I
* DTRT	name of AFGEN-table	-	I
* TMAXT	name of AFGEN-table	-	I
* TMINT	name of AFGEN-table	-	I
* DTR	daily global radiation	J/m2/d	O
* DTMAX	daily maximum temperature	C	O
* DTMIN	daily minimum temperature	C	O
* DAVTMP	daily average temperature	C	O

```

* -----

```

```

      SUBROUTINE METEO (L,DAY,DTRT,TMAXT,TMINT,
$                      DTR,DTMAX,DTMIN,DAVTMP)
      IMPLICIT REAL(A-Z)
      INTEGER L
*      Daily global radiation (J/m2/d)
      DTR = AFGEN(L,DTRT,DAY) * 1.E6
*      Daily temperature (C)
      DTMAX = AFGEN(L+5,TMAXT,DAY)
      DTMIN = AFGEN(L+10,TMINT,DAY)
      DAVTMP= 0.5 * (DTMAX+DTMIN)
      RETURN
      END

```

```

* -----
* Subroutine DASS
* Author: C.J.T.Spitters et al.; modified by H.H.Bartelink
* Date: 1987
* Purpose: This subroutine computes the potential daily
*          assimilation (DTGA, kg CO2/ha/d).
* Formal parameters: (I=Input, O=Output)

```

* name	meaning	units	class
* DAY	daynumber	-	I
* LAT	latitude	-	I
* DTR	daily global radiation	J/m2/d	I
* KDF	extinction coefficient	-	I
* SCP	scattering coefficient	-	I
* AMAX	realized photosynthesis rate	kg/ha/h	I
* EFF	initial light use efficiency (kg/ha/h)/(J/m2/s)		I
* CRLTH	crownlength	m	I
* WN	total needle weight	kg	I
* SLA	specific leaf area	ha/kg	I
* DSO	daily extraterrestrial radiation	J/m2/d	0
* DGA	gross assimilation per class	kg/ha/d	0
* HT	fraction of the crown lenght	m	-
* LAIH	leaf area at certain height	-	0
* LAIHNC	LAI at certain height per class	-	0
* LADHNC	leaf area density (height,class)	m2/m3	0
* FGROS	instantaneous assimilation rate	kg/ha/h	0
* DGAH	gross assimilation per level	kg/ha/d	0

```

* -----
SUBROUTINE DASS (DAY,LAT,DTR,KDF,SCP,AMAX,EFF,CRLTH,WN,SLA,
$              DSO,DGA,HT,LAIH,LAIHNC,LADHNC,FGROS,DGAH)
IMPLICIT REAL (A-Z)
INTEGER T, NC, L
*   distances and weights in Gaussian integration
DATA GSDST /0.112702, 0.5, 0.887298/
DATA GSWT  /0.277778,0.444444,0.277778/
DIMENSION GSDST(3), GSWT(3), DGA(5), FGROS(5), GRASSH(5),
$         WN(5), SLA(5), LAIHNC(5), LADHNC(5), DGAH(5)
*   daylength (h) and daily extra-terrestrial radiation (J/m2/d)
CALL ASTRO (DAY,LAT,
$         DAYL,SINLD,COSLD,DSINB,DSINBE,DSO)
*   daily radiation above the canopy (J/m2/d)
CALL DRADIA (DSO,DTR,
$         FRDF,DPAR)

```

DTGA = 0.

DO NC = 1,5

```

      DGA(NC)=0.
ENDDO
DO L=1,5
      DGAH(L)=0.
ENDDO
DO T = 1,3
      HOUR = 12. + DAYL*0.5*GSDST(T)
      CALL INSTAS (HOUR, DAYL, SINLD, COSLD, DSINB, DSINBE, DTR,
$              FRDF, DPAR, CRLTH, SCP, AMAX, EFF, KDF, WN, SLA,
$              FGROS, HT, LAIH, LAIHNC, LADHNC, GRASSH)
*   integration of instantaneous assimilation to a daily total (DTGA)
      DO NC = 1,5
          DGA(NC) = DGA(NC) + FGROS(NC) * DAYL * GSWT(T)
      ENDDO
      DO L = 1,5
          DGAH(L) = DGAH(L) + GRASSH(L) * DAYL * GSWT(T)
      ENDDO
ENDDO
RETURN
END

```

```

* -----
* Subroutine ASTRO
* Author: C.J.T.Spitters et al.
* Date: 1987
* Purpose: Computes daylength and daily extra-terrestrial radiation
*          from daynumber and latitude.
* Formal parameters: (I=Input, O=Output)

```

* name	meaning	units	class
* DAY	daynumber	-	I
* LAT	latitude	-	I
* DAYL	daylength	h/d	O
* SINLD	intermediate variable	-	O
* COSLD	intermediate variable	-	O
* DSINB	integral of SINB over the day	s/d	O
* DSINBE	as DSINB, with correction	s/d	O
* DSO	daily extra-terrestrial radiation	J/m2/d	O

```

* -----

```

```

SUBROUTINE ASTRO (DAY,LAT,
$              DAYL,SINLD,COSLD,DSINB,DSINBE,DSO)
IMPLICIT REAL (A-Z)
* conversion factor from degrees to radians
PI = 3.1416
RD = PI / 180.
* declination (DEC, degrees) of the sun as a function of daynumber(DAY)
DEC = -ASIN (SIN(23.45*RD) * COS(2.*PI*(DAY+10.)/365.))/RD
SINLD = SIN(LAT*RD) * SIN(DEC*RD)
COSLD = COS(LAT*RD) * COS(DEC*RD)
* daylength (DAYL, h)
DAYL = 12. * (1.+2. * ASIN(SINLD/COSLD)/PI)
* daily integral of sine of solar inclination (DSINB)
DSINB=3600.*(DAYL*SINLD+24.*COSLD*SQRT(1.-(SINLD/COSLD)**2)/PI)
* daily integral of SINB with a correction for lower
* atmospheric transmission at lower solar elevations (DSINBE)
DSINBE=3600.*(DAYL*(SINLD+0.4*(SINLD*SINLD+0.5*COSLD*COSLD)) +
$ 12.*COSLD*(2.+3.*0.4*SINLD)*SQRT(1.-(SINLD/COSLD)**2)/PI)
* daily extra-terrestrial radiation (DSO, J/m2/d) from
* corrected solar constant (SC, J/m2/s)
SC = 1370. * (1.+0.033*COS(2.*PI*DAY/365.))
DSO= SC * DSINB
RETURN
END

```

* -----

* Subroutine DRADIA

* Author: C.J.T.Spitters et al.

* Date: 1987

* Purpose: Computes daily photosynthetically active radiation (DPAR)

* and diffuse fraction of incoming radiation (FRDF)

* from atmospheric radiation transmission.

* Formal parameters: (I=Input, O=Output)

* name	meaning	units	class
* DSO	daily extra-terrestrial radiation	J/m2/d	I
* DTR	daily total radiation	J/m2/d	I
* FRDF	fraction diffuse radiation	-	O
* DPAR	daily phot. active radiation	J/m2/d	O

```

* -----
SUBROUTINE DRADIA (DS0,DTR,
$                FRDF,DPAR)
IMPLICIT REAL (A-Z)
*   daily photosynthetically active radiation (J/m2/d)
DPAR = 0.50 * DTR
*   fraction diffuse radiation(FRDF) from atmospheric transmission(ATMTR)
ATMTR = DTR / DS0
FRDF=0.23
IF(ATMTR.LE.0.75) FRDF=1.33-1.46*ATMTR
IF(ATMTR.LE.0.35) FRDF=1.-2.3*(ATMTR-0.07)**2
IF(ATMTR.LE.0.07) FRDF=1.
RETURN
END

```

```

* -----
* Subroutine INSTAS
* Author: H.H.Bartelink
* Date: 1-6-1988
* Purpose: Calculates instantaneous assimilation (FGROS, kg CO2/ha/h).
* Formal parameters: (I=Input, O=Output)

```

* name	meaning	units	class
* HOUR	hour during the day	h	I
* DAYL	daylength	h/d	I
* SINLD	intermediate variable	-	I
* COSLD	intermediate variable	-	I
* DSINB	integral of SINB over the day	s/d	I
* DSINBE	as DSINB, with correction	s/d	I
* DTR	daily total solar radiation	J/m2/d	I
* FRDF	fraction diffuse radiation	-	I
* DPAR	daily phot. active radiation	J/m2/d	I
* CRLTH	length of the living crown	m	I
* SCP	scattering coefficient	-	I
* AMAX	realized photosynthesis rate	kg/ha/h	I
* EFF	initial light use efficiency (kg/ha/h)/(J/m2/s)		I
* KDF	extinction coefficient	-	I
* WN	needle weight per age class	kg	I
* SLA	specific leaf area	ha/kg	I

* FGROS	instantaneous CO2-assimilation	kg/ha/h	0
* HT	intermediate variable	m	0
* LAIH	leaf area at certain height	-	0
* LADHNC	leaf area density (per class, level)	m2/m3	0
* GRASSH	CO2-assimilation per level	kg/ha/h	0

* -----

```

SUBROUTINE INSTAS (HOUR, DAYL, SINLD, COSLD, DSINB, DSINBE, DTR,
$               FRDF, DPAR, CRLTH, SCP, AMAX, EFF, KDF, WN, SLA,
$               FGROS, HT, LAIH, LAIHNC, LADHNC, GRASSH)

```

```

IMPLICIT REAL (A-Z)

```

```

INTEGER L, NC

```

```

DATA GSDST /0.046910, 0.230753, 0.5, 0.769247, 0.953090/

```

```

DATA GSWT /0.118464, 0.239314, 0.284444, 0.239314, 0.118464/

```

```

DIMENSION GSDST(5), GSWT(5), LAIHNC(5), WN(5), SLA(5), LADHNC(5),

```

```

$       FGROS(5), AMAX(5), GRASSH(5)

```

```

* radiation above the canopy: PAR (J/m2/s)

```

```

CALL RADIAT (HOUR, SINLD, COSLD, DSINB, DSINBE, FRDF, DPAR,

```

```

$       PARDF, PARDR, SINB)

```

```

DO NC = 1,5

```

```

    FGROS(NC)=0.

```

```

ENDDO

```

```

DO L = 1,5

```

```

    GRASSH(L)=0.

```

```

ENDDO

```

```

* selection of canopy depths

```

```

DO L = 1,5

```

```

    HT = CRLTH * GSDST(L)

```

```

* absorbed radiation fluxes (J/m2/s)

```

```

CALL RADPRO (SCP, SINB, KDF, WN, SLA, HT, CRLTH, PARDF, PARDR,

```

```

$       LADHNC, PARLSH, PARLSL, PARLPP, FSLA, LAIH,

```

```

$       LAIHNC)

```

```

DO NC = 1,5

```

```

* assimilation of shaded leaf area (kg CO2/ha leaf/hr)

```

```

    ASSSH = AMAX(NC) * (1.-EXP(-EFF*PARLSH/AMAX(NC)))

```

```

* assimilation of sunlit leaf area (kg CO2/ha leaf/hr)

```

```

    ASSSL = AMAX(NC) * (1.-(AMAX(NC)-ASSSH)*(1.-EXP

```

```

$       (-PARLPP*EFF/AMAX(NC)))/(EFF*PARLPP))

```



```

*      hourly total gross assimilation (kg CO2/ha soil/hr)
          FGROS(NC) = FGROS(NC) + ((1.-FSLLA)*ASSSH +
$              FSLLA*ASSSL)*LADHNC(NC)*CRLTH*GSWT(L)
          GRASSH(L) = GRASSH(L) + ((1.-FSLLA)*ASSSH +
$              FSLLA*ASSSL)*LADHNC(NC)

      ENDDO

      ENDDO

      RETURN

      END

```

```

* -----

```

```

* Subroutine RADIAT

```

```

* Author: C.J.T.Spitters et al.

```

```

* Date: 1987

```

```

* Purpose: Computes instantaneous radiation above the canopy (J/m2/s).

```

```

* Formal parameters: (I=Input, O=Output)

```

* name	meaning	units	class
* HOUR	hour during the day	h	I
* SINLD	intermediate variable	-	I
* COSLD	intermediate variable	-	I
* DSINB	integral of SINB over the day	s/d	I
* DSINBE	as DSINB, with correction	s/d	I
* FRDF	fraction diffuse radiation	-	I
* DPAR	daily phot. active radiation	J/m2/d	I
* PARDF	diffuse flux of p.a.r.	J/m2/s	O
* PARDR	direct flux of p.a.r.	J/m2/s	O
* SINB	sine of solar inclination	-	O

```

* -----

```

```

      SUBROUTINE RADIAT (HOUR,SINLD,COSLD,DSINB,DSINBE,FRDF,DPAR,

```

```

$              PARDF,PARDR,SINB)

```

```

      IMPLICIT REAL (A-Z)

```

```

      PI    = 3.1416

```

```

*      sine of solar inclination (SINB)

```

```

      SINB = AMAX1(0.,SINLD+COSLD*COS(2.*PI*(HOUR+12.)/24.))

```

```

*      diffuse PAR (PARDF) and direct PAR (PARDR) in J/m2/s

```

```

      PAR  = DPAR * SINB * (1.+0.4*SINB) / DSINBE

```

```

      PARDF = AMIN1(0.999*PAR, FRDF * DPAR * SINB/DSINB)

```

```

      PARDR = PAR - PARDF

```

RETURN

END

```
* -----
* Subroutine RADPRO
* Author: C.J.T.Spitters et al.
* Date: 1987
* Purpose: Computes the radiation profile within the canopy and gives
*          instantaneous values of absorbed radiation for
*          successive leaf layers.
* Formal parameters: (I=Input, O=Output)
* name      meaning                units      class
* SCP       scatteringcoefficient    -          I
* SINB      sine of solar inclination -          I
* KDF       extinctioncoefficient    -          I
* WN        needle weight per age class kg         I
* SLA       specific leaf area       ha/kg      I
* HT        intermediate variable    m          I
* CRLTH     length of living crown   m          I
* PARDF     diffuse flux of p.a.r.   J/m2/s     I
* PARDR     direct flux of p.a.r.    J/m2/s     I
* LADHNC    leaf area density (class and level) m2/m3    0
* PARLSH    absorbed p.a.r. for shaded leaves J/m2/s    0
* PARLSL    absorbed p.a.r. for sunlit leaves J/m2/s    0
* PARLPP    absorbed direct p.a.r.    J/m2/s    0
* FSLLA     fraction of sunlit leaf area -          0
* LAIH      leaf area at certain height -          0
* LAIHNC    leaf area per ageclas per level -          0
* -----
      SUBROUTINE RADPRO (SCP,SINB,KDF,WN,SLA,HT,CRLTH,PARDF,PARDR,
$                LADHNC,PARLSH,PARLSL,PARLPP,FSLLA,LAIH,
$                LAIHNC)
      IMPLICIT REAL (A-Z)
      DIMENSION LAIHNC(5), WN(5), SLA(5), LADHNC(5)
*      canopy reflection coefficient (REFL)
      REFL = (1. - SQRT(1.-SCP)) / (1. + SQRT(1.-SCP))
*      extinct.coeff. for direct component(KBL) and total direct flux(KDRT)
*      KBL = (0.5/SINB) * KDF / (0.8*SQRT(1.-SCP))
```

CLUSTF=KDF / (0.8*SQRT(1.-SCP))

KBL = (0.5/SINB) * CLUSTF

KDRT= KBL * SQRT(1.-SCP)

* computation of the leaf areas at and above a certain height

CALL LADPRF (WN,SLA,HT,CRLTH,

\$ LAIH, LAIHNC, LADHNC)

* absorbed radiation fluxes per unit leaf area (J/m2/s):

* diffuse flux, total direct flux, direct component of direct flux

PARLDF = (1.-REFL) * PARDF * KDF * EXP(-KDF * LAIH)

PARLT = (1.-REFL) * PARDR * KDRT* EXP(-KDRT*LAIH)

PARLDR = (1.-SCP) * PARDR * KBL * EXP(-KBL * LAIH)

* absorbed fluxes (J/m2 leaf/s) for shaded and sunlit leaves

PARLSH = PARLDF + (PARLT - PARLDR)

PARLSL = PARLSH + (1.-SCP) * KBL * PARDR

* direct par absorbed by leaves perpendicular on direct beam

PARLPP = PARDR * (1.-SCP)/SINB

* fraction sunlit leaf area

FSLLA = CLUSTF * EXP(-KBL*LAIH)

RETURN

END

* -----

* Subroutine LADPRF

* Author: H.H.Bartelink

* Date: 1-6-1988

* Purpose: This subroutine computes the leaf area of all needle age

* classes at and above a certain height.

* Formal parameters: (I=Input, O=Output)

* name	meaning	units	class
* WN	needle weight per age class	kg	I
* SLA	specific leaf area	ha/kg	I
* HT	intermediate variable	m	I
* CRLTH	length of the living crown	m	I
* LAIH	leaf area at certain height	-	O

* LAIHNC	leaf area per class per level	-	0
* LADHNC	leaf area density (class and level)	m2/m3	0

```

* -----
      SUBROUTINE LADPRF (WN,SLA,HT,CRLTH,
$                               LAIH,LAIHNC,LADHNC)
      IMPLICIT REAL (A-Z)
      INTEGER I
      DATA A /0.484, 0.428, 0.380, 0.373, 0.348/
*      DATA A /0.9, 0.7, 0.5, 0.3, 0.1/
*      DATA A /0.95, 0.95, 0.95, 0.95, 0.95/
*      DATA A /0.05, 0.05, 0.05, 0.05, 0.05/
      DIMENSION LAIHNC(5), WN(5), SLA(5), LADHNC(5),
$           A(5), MAXDEN(5)
      LAIH=0.
      DO I=1,5
          MAXDEN(I) = A(I) * CRLTH
          IF (HT.LT.MAXDEN(I)) THEN
              LADHNC(I) = SLA(I) * (2.*WN(I)/(MAXDEN(I)*CRLTH))*HT
          ELSE
              LADHNC(I) = SLA(I) * (((2.*WN(I))/(CRLTH-MAXDEN(I)))*
$                               (1.-(HT/CRLTH)))
          ENDIF
          IF (HT.LT.MAXDEN(I)) THEN
              LAIHNC(I) = SLA(I)*(WN(I)-((WN(I)/(MAXDEN(I)*CRLTH))
$                               *HT**2.))
          ELSE
              LAIHNC(I) = SLA(I)*(WN(I)-(((WN(I)*2.)/(CRLTH-MAXDEN(I)))
$                               *((HT-(HT**2./(2.*CRLTH)))-(MAXDEN(I)
$                               -(MAXDEN(I)**2./(2.*CRLTH))))
$                               +WN(I)*MAXDEN(I)/CRLTH)))
          ENDIF
          LAIH = LAIH + LAIHNC(I)
      ENDDO
      RETURN
      END

ENDJOB

```