

32/446 (242) 2^e ex.

Simulatie van de potentiële groei van Populus Robusta

Caroline van der Salm

**BIBLIOTHEEK
STARINGGEBOUW**

Rapport 242

DLO-Staring Centrum, Wageningen, 1993



16 JUNI 1993

580803

REFERAAT

Salm, C. van der, 1993. Simulatie van de potentiële groei van *Populus Robusta*. Wageningen, DLO-Staring Centrum. Rapport 242. 56 blz.; 4 fig.; 15 tab; 26 ref.

De groei van *P. Robusta*, bij een optimale vocht- en nutriëntenvoorziening, is gesimuleerd met het dynamische simulatiemodel FORGRO (Mohren, 1987; Mohren et al., 1990). Het model FORGRO is een koolstof-balans-model voor de simulatie van de groei van Douglas. Het model is aangepast voor de simulatie van de groei van populier door de procesbeschrijving van bladval en bladontwikkeling te wijzigen en een assimilatenpool toe te voegen. De allocatie van assimilaten vindt in FORGRO plaats met vaste allocatiefactoren. Deze wijze van allocatie is vergeleken met een allocatiemodel waarbij de allocatie gestuurd wordt door de behoefte van de boom (Bossel and Schäfer, 1989). Bij geringe fluctuaties in de jaarlijkse fotosynthese leveren beide allocatiemodellen vergelijkbare resultaten op. De aangepaste versie van FORGRO is geparametriseerd op basis van literatuurgegevens. De door het model voorspelde groei bleek beduidend lager te zijn dan de gemeten groei. Een redelijke overeenkomst tussen modelresultaten en veldmetingen kan worden verkregen door de maximale fotosynthesesnelheid te verdubbelen en de initiële lichtgebruiksefficiëntie te verhogen van 0,34 naar 0,45 kg CO₂.ha⁻¹.(J.m⁻².s⁻¹)⁻¹.

Trefwoorden: dynamisch simulatiemodel, potentiële groei, *Populus Robusta*

ISSN 0927-4499

©1993 DLO-Staring Centrum, Instituut voor Onderzoek van het Landelijk Gebied (SC-DLO)
Postbus 125, 6700 AC Wageningen
Tel.: 08370-74200; telefax: 08370-24812; telex: 75230 VISI-NL

Het DLO-Staring Centrum is een voortzetting van: het Instituut voor Cultuurtechniek en Waterhuishouding (ICW), het Instituut voor Onderzoek van Bestrijdingsmiddelen, afd. Milieu (IOB), de Afd. Landschapsbouw van het Rijksinstituut voor Onderzoek in de Bos- en Landschapsbouw "De Dorschkamp" (LB), en de Stichting voor Bodemkartering (STIBOKA).

Het DLO-Staring Centrum aanvaardt geen aansprakelijkheid voor eventuele schade voortvloeiend uit het gebruik van de resultaten van dit onderzoek of de toepassing van de adviezen.

Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van het DLO-Staring Centrum.

INHOUD

	blz.
WOORD VOORAF	7
SAMENVATTING	9
1 INLEIDING	11
2 MODELONTWIKKELING	13
2.1 Inleiding	13
2.2 Het model FORGRO	13
2.3 Modelaanpassing	14
2.3.1 Modelleren van bladontwikkeling en bladval	15
2.3.2 Allocatie van assimilaten	16
3 PARAMETRISATIE	19
3.1 Modelparameters	19
3.2 Initiële situatie	23
3.3 Weergegevens	24
4 VELDGEGEVENS	25
5 SIMULATIE VAN DE POTENTIËLE GROEI VAN POPULUS ROBUSTA	27
5.1 Invloed van het allocatiemodel op de modeluitkomsten	27
5.2 Simulatie van de groei van Populus Robusta op de vijf geselecteerde lokaties	29
5.3 Invloed van de parameterkeuze op de simulatieresultaten	29
6 CONCLUSIE	35
LITERATUUR	37
AANHANGSELS	
1 Overzicht van de in tabelvorm weergegeven relaties	41
2 Listing van de aangepaste subroutine PLANT	43
FIGUREN	
1 Stamvolume in de vijf geselecteerde opstanden als functie van de leeftijd	26
2 Gemeten en gesimuleerde waarde voor de lopende jaarlijkse bijgroei en de gesimuleerde LAI voor de lokatie Leidschendam.	28
3 Gemeten en gesimuleerde lopende jaarlijkse bijgroei voor de vijf geselecteerde lokaties.	30
4 Gemeten en gesimuleerde CAI voor de lokatie Leidschendam, bij een reallocatiefactor van 0,35, $\alpha = 0,45$ en A: $P_{\max} \times 1,0$; B: $P_{\max} \times 1,5$; C: $P_{\max} \times 2,0$	33

TABELLEN

1 Overzicht van parameters die van invloed zijn op de fotosynthesesnelheid	19
2 Elementgehalten en berekende onderhoudsademhaling voor blad, tak en spinhout	20
3 Samenstelling van structurele biomassa en de bijbehorende conversie- efficiëntie	21
4 Overzicht literatuurgegevens met betrekking tot de percentuele verdeling van de bijgroei over de verschillende componenten van de boom	22
5 Overzicht van parameters die de bladontwikkeling en bladval beschrijven	23
6 Relaties tussen de biomassa van de verschillende componenten van de boom	23
7 Overzicht van de geselecteerde lokaties	25
8 Globale massabalans voor de groei van <i>P. Robusta</i>	31
9 Overzicht van de resultaten van de simulatieruns met aangepaste parameterwaarden	32

WOORD VOORAF

In 1978 werd door de toenmalige Stichting voor Bodemkartering (nu DLO-Staring Centrum) en "De Dorschkamp" (nu DLO-Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek) een onderzoek gestart naar de bodemgesteldheid, groei en vegetatie van 208 opstanden van *Populus Robusta*. Een van de oorspronkelijke doelstellingen van dit onderzoek was het verbeteren van het statische semi-kwalitatieve WIB-C systeem (Waenink en van Lynden, 1988) voor de rijkere groeiplaatsen. Toen in 1990 de inventarisatie beëindigd werd, was de behoefte gegroeid om naast het WIB-C systeem te kunnen beschikken over dynamische simulatiemodellen waarmee de groei van bos kan worden voorspeld onder veranderende abiotische condities. In dit rapport wordt ingegaan op de aanpassing en parametrisatie van een bestaand simulatiemodel ten behoeve van de voorspelling van de groei van populier.

Voor de ontwikkeling van het hier beschreven model werd gebruik gemaakt van het model FORGRO van IBN-DLO. Frits Mohren (IBN-DLO) stelde de brontekst van dit programma ter beschikking. Tevens leverde hij opbouwende kritiek op de eerste versie van dit rapport. Mijn dank gaat verder uit naar Kees Hendriks, voor het beantwoorden van mijn vele vragen met betrekking tot de "werkelijke" bosbouw en het kritisch doornemen van het rapport. Daarnaast leverde ook Kees van Diepen verscheidene suggesties voor het verbeteren van het rapport.

SAMENVATTING

Voor de voorspelling van de groeiverwachting van diverse boomsoorten wordt tot op heden bij SC-DLO gebruik gemaakt van een statisch semi-kwantitatief model (WIB-C systeem). Met dit model kunnen op basis van eenvoudig te bepalen bodemkundige gegevens uitspraken gedaan worden over de gemiddelde houtproduktie in bos, onder stabiele abiotische condities. Meer gedetailleerde uitspraken over de groei onder wisselende abiotische condities kunnen worden verricht door gebruik te maken van dynamische simulatiemodellen. Dergelijke modellen zijn nog nauwelijks beschikbaar voor loofbomen in het algemeen en populier in het bijzonder. In dit rapport wordt ingegaan op de aanpassingen van het bestaande model FORGRO (Mohren, 1987; Mohren et al. 1990) en de toepassing van dit model voor enkele populierenopstanden. Voor de parametrisatie van het aangepaste model is uitsluitend gebruik gemaakt van bestaande literatuurgegevens. Ontbrekende gegevens zijn geschat; het zelf meten van benodigde parameters viel buiten het kader van dit onderzoek.

Het model FORGRO is ontwikkeld voor de simulatie van de groei van Douglas. FORGRO is een koolstof-balans model dat op basis van belangrijke fysiologische processen zoals fotosynthese en respiratie de groei van een bosopstand berekent. Om het model toe te kunnen passen voor de groei van populier, was het noodzakelijk om de procesbeschrijving van bladontwikkeling en bladval aan te passen. Het verschil in dynamiek van de bladmassa heeft aanzienlijke gevolgen voor de allocatie van assimilaten. Bij Douglas kan de groei van de naaldmassa in het voorjaar bekostigd worden door de fotosynthese van de nog aanwezige naaldmassa. Voor populier en andere bladverliezende bomen is het noodzakelijk om assimilaten op te slaan die in het voorjaar gebruikt kunnen worden voor de vorming van nieuw blad. In het oorspronkelijke model wordt de allocatie van assimilaten naar de verschillende onderdelen bepaald door een vaste verdeelsleutel. In een slecht jaar ontvangt elk compartiment daardoor evenredig veel minder assimilaten. Deze wijze van allocatie brengt het gevaar met zich mee, dat een boom weinig bladmassa kan ontwikkelen in het voorjaar volgend op een slecht jaar. Daarom is naast het oorspronkelijke allocatieschema gebruikt gemaakt van een methode waarbij de allocatie bepaald wordt door de behoefte van de boom (Bossel and Schäfer, 1989).

Met behulp van het WIB-C systeem werden vijf lokaties geselecteerd waar een potentiële groei van de *P. Robusta* verwacht kon worden. Aan de hand van de diameter op borsthoogte en de hoogte van opeenvolgende takkransen, werd de lopende jaarlijkse bijgroei berekend. De lopende jaarlijkse bijgroei op de vijf lokaties werd gesimuleerd met het geparametriseerde model. Het gebruik van vaste of variabele allocatiefactoren bleek, bij de geselecteerde lokaties, weinig invloed te hebben op de modeluitkomsten. Dit komt overeen met de verwachtingen, omdat de groei op de gesimuleerde lokatie zelden beperkt wordt door slechte abiotische condities. De gesimuleerde jaarlijkse bijgroei bleek in alle gevallen lager te zijn dan de gemeten bijgroei.

De slechte overeenkomst tussen meting en simulatie kan met name voortkomen uit een onderschatting van de bruto fotosynthese. Een redelijke overeenkomst tussen gemiddelde bijgroei en de simulaties kon verkregen worden door de maximale fotosynthesesnelheid te verdubbelen en de initiële lichtgebruiksefficiëntie te verhogen van 0,34 naar 0,45 kg CO₂.ha⁻¹.(J.m⁻².s⁻¹)⁻¹. De aangepaste fotosynthesesnelheid is echter veel hoger dan in de literatuur vermeld wordt. Na aanpassing van de fotosynthesesnelheid blijkt dat de gemeten bijgroei op lage leeftijd door het model wordt overschat en op hoge leeftijd wordt onderschat. Deze afwijking staat mogelijk in verband met foutieve aannamen over de hoeveelheid dode en levende biomassa in de stam. Voor een betere parametrisatie van het model zijn meer gegevens nodig met betrekking tot fotosynthese, onderhoudsademhaling en (re)allocatie van assimilaten.

1 INLEIDING

De produktiemogelijkheden van landbouwgewassen of bomen, in een bepaald gebied, kunnen voorspeld worden met behulp van modellen. Hierbij kan zowel gebruik gemaakt worden van kwalitatieve als kwantitatieve modellen.

Voor de voorspelling van de groeiverwachting van diverse boomsoorten wordt tot op heden bij SC-DLO gebruik gemaakt van het WIB-C systeem. Dit is een statisch semi-kwantitatief model (expert-system). Met dit model kunnen op basis van eenvoudig te bepalen bodemkundige gegevens uitspraken gedaan worden over de houtproduktie in bos.

Binnen SC-DLO bestaat momenteel de behoefte aan een meer dynamisch en kwantitatief systeem om de houtproduktie in bos te kunnen voorspellen, zodat in de nabije toekomst voorspellingen gedaan kunnen worden over houtproduktie onder veranderende abiotische condities. Dynamische simulatiemodellen zijn hiervoor zeer bruikbaar. Deze modellen bevinden zich echter ten dele nog in een ontwikkelingsstadium. Op het moment zijn er voor de meeste Nederlandse boomsoorten (eik, grove den, beuk, fijnspar, lariks en populier) geen operationele en geparametriseerde modellen beschikbaar.

De doelstelling van dit onderzoek is een bijdrage te leveren aan de verdere ontwikkeling van een model dat de houtproduktie van verscheidene boomsoorten voorspelt onder veranderende abiotische condities. In dit onderzoek wordt het bestaande dynamische simulatiemodel FORGRO (Mohren, 1987; Mohren et al, 1990) aangepast ten behoeve van de voorspelling van de groei van populier. De ontwikkeling van een model voor populier is onder andere interessant vanwege de beleidsvoornemens in het Meerjarenplan Bosbouw, te weten uitbreiding van het bosareaal op rijkere gronden en vergroten van de houtoogst. Populier is een boomsoort waarvan op rijkere gronden een hoge houtproduktie verwacht kan worden. Daarnaast speelt de beschikbaarheid van gegevens een grote rol bij de keuze voor de populier. Voor de ontwikkeling van een populierenmodel kan worden beschikt over vrij veel literatuurgegevens en een uitgebreide set veldmetingen van zowel groei (van den Burg, ongepubliceerde gegevens) als bodemkundige gegevens (van Delft, 1993). Zonder deze gegevens was dit onderzoek moeilijk uitvoerbaar geweest, daar het meten van boom-afhankelijke parameters buiten het kader van het SC-DLO-onderzoek valt.

In dit rapport wordt uitsluitend ingegaan op de potentiële produktie van populier, dat wil zeggen de produktie onder optimale abiotische condities (vocht, nutriënten). In een vervolgonderzoek zal aandacht besteed worden aan de actuele groei van populier door het model te koppelen met een water- en nutriëntenmodel.

In dit rapport wordt allereerst ingegaan op het gebruikte model en de aanpassingen die hieraan voor populier zijn gedaan (hoofdstuk 2). Vervolgens wordt aandacht besteed aan de parametrisatie van het model (hoofdstuk 3). In hoofdstuk 4 worden

de meetgegevens van de veldlocaties gepresenteerd. In hoofdstuk 5 worden deze gegevens vergeleken met de modeluitkomsten en tevens worden hier voorstellen gedaan voor de verdere aanpassing en verbetering van de parametrisatie van het model.

2 MODELONTWIKKELING

2.1 Inleiding

Het hier te presenteren populierenmodel (FORGRO-pop) is afgeleid van het model FORGRO (Mohren, 1987, Mohren et al., 1990). FORGRO is een model dat ontwikkeld is voor de simulatie van de groei van Douglas (*Pseudotsuga menziessi*). Het model simuleert de groei van een opstand bestaande uit een gelijkjarige monocultuur van Douglas. Het model is aangepast voor de simulatie van de groei van Populier door de procesbeschrijving die karakteristiek was voor naaldbos te vervangen door een procesbeschrijving voor loofbos.

Naast de oorspronkelijke versie van FORGRO, waarbij de groei en ontwikkeling van blad, wortels, takken en stammen uitsluitend bepaald wordt door de leeftijd van de boom en het seizoen, is een versie ontwikkeld waarbij de groei van bepaalde componenten van de boom (zoals blad en fijne wortels) voorrang heeft boven andere componenten (b.v. groei van spinhout) (Bossel and Schäfer, 1989).

2.2 Het model FORGRO

FORGRO is een koolstof-balans-model dat op basis van belangrijke fysiologische processen zoals fotosynthese en respiratie de groei van een bosopstand berekent. In het model FORGRO wordt met een tijdstap van één dag de produktie van glucose ten gevolge van fotosynthese en de daaruit voortvloeiende groei gesimuleerd. De fotosynthese van de opstand wordt berekend door de fotosynthesesnelheid op vijf verschillende diepten in het kronendak over de dag te integreren. Bij deze berekening wordt uitgegaan van een gesloten kronendak. In de huidige vorm leent het model zich daarom uitsluitend voor de simulatie van een gesloten opstand.

De bovengenoemde fotosynthesesnelheid (P_N) op een bepaalde diepte in het kronendak wordt als volgt uit de ontvangen hoeveelheid straling berekend:

$$P_N = P_{\max} \times (1 - e^{-\alpha \times \frac{I}{P_{\max}}}) - R_m \quad (1)$$

waarbij $P_{\max}$ de fotosynthesesnelheid bij lichtverzadiging is, α het initiële lichtgebruiksefficiëntie, I de geabsorbeerde hoeveelheid straling en R_m de onderhoudsademhaling (geassocieerd met metabolische activiteit). De waarde van $P_{\max}$ wordt beïnvloed door het ontwikkelingsstadium en de temperatuur. Het ontwikkelingsstadium is een maat voor het seizoen. Het ontwikkelingsstadium is een functie van de temperatuursom. De temperatuursom wordt bepaald door de gemiddelde dagtemperatuur van alle dagen boven een bepaalde (opgegeven) basistemperatuur te sommeren. Het ontwikkelingsstadium van de boom wordt weergegeven door een waarde tussen 0 en 3 en is direct gekoppeld aan de tempera-

tuursom. Het ontwikkelingsstadium heeft de waarde 0 op 1 januari, 1 bij de knopuitloop, 2 aan het einde van het groeiseizoen en 3 aan het einde van het jaar. Om een continue overgang naar het volgende simulatiejaar mogelijk te maken zijn de aan het ontwikkelingsstadium gekoppelde condities gelijk in stadium 0 en 3. De geabsorbeerde hoeveelheid straling (I) wordt berekend uit de globale straling. Hierbij wordt gebruikt gemaakt van de verhouding van de ontvangen hoeveelheid globale straling en de maximale hoeveelheid globale straling. Deze verhouding levert een maat voor de bewolkingsgraad. Uit de bewolkingsgraad kan de verdeling in diffuse en directe straling geschat worden. De absorptie van deze diffuse en directe straling vindt plaats op vijf verschillende hoogten in het kronendak. Bij de berekening van deze absorptie wordt gebruik gemaakt van extinctie- en reflectiecoëfficiënten voor respectievelijk diffuse en directe straling.

Van de hoeveelheid glucose die door fotosynthese per dag gevormd wordt dient een deel besteed te worden aan het onderhoud van de levende biomassa (onderhoudsademhaling). De onderhoudsademhaling wordt voor elke component van de levende biomassa berekend door de massa te vermenigvuldigen met een factor [$\text{kg CH}_2\text{O} \cdot \text{kg DM}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$]. Deze factor geeft de relatie weer tussen biomassa en onderhoudsademhaling. De waarde van deze factor wordt bepaald door het gehalte aan proteïnen en mineralen in de levende biomassa (de Wit et al., 1978; Mohren, 1987).

De resterende glucoseproductie per dag (fotosynthese - onderhoudsademhaling) wordt in de groei geïnvesteerd. De glucoseproductie wordt over de verschillende componenten verdeeld in afhankelijkheid van de leeftijd van de boom en het ontwikkelingsstadium.

2.3 Modelaanpassing

Om FORGRO voor populier te kunnen gebruiken is het noodzakelijk, afgezien van de parametrisatie, de procesbeschrijving van bladontwikkeling en bladval aan te passen. De naalden van Douglas bereiken in Nederland gemiddeld een ouderdom van vijf jaar. Naaldval vindt gedurende het gehele jaar plaats. In het voorjaar worden nieuwe naalden gevormd. Bij populier daarentegen verdwijnt de gehele bladmassa in het najaar en deze moet in het voorjaar weer opnieuw opgebouwd worden.

Het verschil in dynamiek van de bladmassa heeft aanzienlijke gevolgen voor de allocatie van assimilaten. Bij Douglas kan de groei van de naaldmassa in het voorjaar bekostigd worden door de fotosynthese van de nog aanwezige naaldmassa. Voor populier en andere bladverliezende bomen is het noodzakelijk om assimilaten op te slaan die in het voorjaar gebruikt kunnen worden voor de vorming van nieuw blad.

De beschrijving van de groei van de verschillende componenten vindt in het model FORGRO plaats in de subroutine "PLANT". In aanhangsel 2 staat een listing van

de aangepaste subroutine.

2.3.1 Modelleren van bladontwikkeling en bladval

In de Douglas-versie van FORGRO worden vijf naaldjaargangen onderscheiden (Mohren, 1987; Mohren and Bartelink, 1990). De tijdens het huidige seizoen gevormde naalden komen in klasse 1. Na verloop van één jaar wordt de totale massa van de verschillende klassen doorgeschoven naar de volgende klasse. De nog aanwezige naalden in klasse 5 sterven af. De bladval in de verschillende klassen wordt berekend als bladvalsnelheid x bladmassa. De bladvalsnelheid neemt lineair met de leeftijd toe.

In de modelversie voor populier kan volstaan worden met één parameter die de hoeveelheid blad beschrijft. In het voorjaar, wanneer er nog geen blad aan de boom zit, is de fotosynthese nihil. Om de bladontwikkeling in het voorjaar te kunnen simuleren is het noodzakelijk om een assimilatenpool aan te leggen (Eckersten et al., 1989). In het voorjaar, zodra een bepaalde temperatuursom overschreden wordt, levert deze pool de benodigde assimilaten voor de bladontwikkeling en takgroei. In de loop van het groeiseizoen wordt de pool weer aangevuld door de allocatie van assimilaten die beschikbaar zijn voor de groei. Bovendien wordt in de herfst een deel van de assimilaten uit de afstervende bladeren naar de pool gerealloceerd. Om de bladontwikkeling eenvoudig te simuleren is de schaal die het ontwikkelingsstadium weergeeft uitgebreid tot 5. De betekenis van de verschillende stadia en de bijbehorende temperatuursom staan in aanhangsel 1.

Voor de simulatie van populier worden twee vormen van bladval onderscheiden: bladval in de herfst en bladval gedurende het groeiseizoen ten gevolge van aantasting van het blad. Bladval die optreedt gedurende het groeiseizoen, ten gevolge van aantasting van het blad, wordt overeenkomstig de situatie bij Douglas, gesimuleerd als een constante bladvalsnelheid x bladmassa. De bladvalsnelheid in de herfst wordt berekend met de onderstaande exponentiële functie (Janecek et al., 1989):

$$Dndl = \alpha \times e^{-\epsilon \times (dayl - daylcr)^2} \quad (2)$$

waarin $Dndl$ de bladvalsnelheid (dag^{-1}), α en ϵ fitting parameters, $dayl$ de daglengte en $daylcr$ de kritische daglengte waarop de bladvalsnelheid maximaal is. Deze functie leidt tot een piek in de bladvalsnelheid op het moment dat de kritische daglengte wordt bereikt. De bladvalflux wordt vervolgens berekend als de bladvalsnelheid x bladmassa. Bij deze berekeningswijze daalt de bladmassa al sterk voordat de piek in de bladvalsnelheid optreedt. De piek in de bladvalflux [Kg/dag] vindt dan ook eerder plaats dan de piek in de bladvalsnelheid. Bij een juiste keuze van de parameters α en ϵ is bijna al het blad verdwenen zodra de daglengte daalt onder de kritische daglengte. Zodra de kritische daglengte gepasseerd is, valt de eventueel resterende bladmassa ($< 0,5 \text{ ton/ha}$) in de daarop volgende tijdstap.

2.3.2 Allocatie van assimilaten

Bij de simulatie van de groei worden in FORGRO de assimilaten (fotosynthese minus onderhoudsademhaling) verdeeld over blad, takken, stam, fijne en grove wortels. Voor populier is hier een assimilatenpool aan toegevoegd. De fractie die ten goede komt aan elk van de bovengenoemde compartimenten is afhankelijk van leeftijd van de boom en het seizoen (ontwikkelingsstadium). In het voorjaar, wanneer het blad uitloopt, komt het grootste deel van de assimilaten ten goede aan het blad. Later in het jaar wordt een groter deel van de assimilaten naar stam en assimilatenpool gealloceerd.

Door deze wijze van modellering wordt de omvang van de assimilatenpool sterk bepaald door het assimilatenoverschot in het voorgaande jaar. Indien in een bepaald jaar de hoeveelheid assimilaten laag is, door bijvoorbeeld plagen, droogte en dergelijke, heeft dat tot gevolg dat er weinig assimilaten beschikbaar zijn voor de bladontwikkeling in het volgend voorjaar. Het model laat in zo'n geval een zeer geringe bladvorming zien. In de werkelijkheid blijkt echter dat een geringere hoeveelheid beschikbare assimilaten niet leidt tot grote verschillen in bladmassa in het volgende jaar.

De problematiek van de sterk variabele bladmassa kan ondervangen worden door een allocatiemodel te gebruiken waarbij de verdeling van de assimilaten bepaald wordt door de behoefte van de boom aan bepaalde componenten (model TREEDYN; Bossel and Schäfer, 1989). De hoeveelheid assimilaten die beschikbaar is, nadat aan de energiebehoefte voor de onderhoudsademhaling voldaan is, komt allereerst ten goede aan de groei van de vitale delen zoals blad en fijne wortels. Indien de beschikbare energie groter is dan de vraag ten behoeve van de ontwikkeling van blad en fijne wortels, wordt geïnvesteerd in de assimilatenpool. De eventueel dan nog resterende energie komt ten goede aan de groei van stam, takken en grove wortels.

In het allocatiemodel van TREEDYN (Bossel and Schäfer, 1989) wordt de vraag naar assimilaten voor blad, fijne wortels en de assimilatenpool gestuurd door het tekort aan deze componenten in de betreffende periode van het jaar. Dit tekort wordt bepaald door het verschil tussen de aanwezige en de voor dat tijdstip optimale biomassa. Deze optimale biomassa wordt opgegeven of berekend uit de verhouding tussen de biomassa van de verschillende componenten.

De vraag naar blad wordt bepaald door de som van bladval (t.g.v. veroudering/aantasting) en bladtekort. Het bladtekort is nul in de periode waarin de boom geen blad hoort te dragen, te weten in het voorjaar wanneer de temperatuursom lager is dan de kritische temperatuursom en in het najaar wanneer de daglengte daalt beneden de kritische daglengte. In de periode waarin de boom nieuw blad vormt wordt het bladtekort berekend als het verschil tussen de maximale bladmassa en de actuele bladmassa. De maximale bladmassa is de bladmassa die de boom onder optimale omstandigheden gedurende het groeiseizoen bereikt. De werkelijke allocatie naar het blad wordt begrensd door de maximale bladgroeisnelheid.

Op analoge wijze wordt de behoefte aan wortelgroei berekend. De maximale hoeveelheid wortels wordt berekend met behulp van de verhouding tussen fijne wortels en de bladmassa. Deze verhouding is afhankelijk van de ouderdom van de boom.

De assimilaten die resteren nadat aan de vraag van blad en fijne wortels is voldaan, worden allereerst toegewezen aan de opbouw van de assimilatenpool. De vraag naar assimilaten voor de pool wordt op dezelfde wijze bepaald als de vraag van blad en fijne wortels. De maximale omvang van de pool is afhankelijk van het ontwikkelingsstadium van de boom. Direct na het uitlopen van het blad is de omvang van de pool minimaal, aan het einde van het seizoen maximaal.

De resterende hoeveelheid assimilaten komt ten goede aan de groei van takken, stam en grove wortels. Aan de verschillende componenten wordt een fractie van de hoeveelheid beschikbare assimilaten toegekend. De omvang van deze fractie is afhankelijk van ouderdom en ontwikkelingsstadium van de boom (analoog aan allocatiemodel in FORGRO).

In hoofdstuk 5 wordt ingegaan op de resultaten die met beide allocatiemodellen verkregen worden.

3 PARAMETRISATIE

Om de (potentiële) groei van populier te simuleren met het hiervoor gepresenteerde model moeten de volgende data beschikbaar zijn:

- waarden voor de modelparameters (par. 3.1);
- initiële situatie (par. 3.2);
- weergegevens (par. 3.3).

3.1 Modelparameters

De waarden voor de modelparameters zijn zoveel mogelijk verkregen uit literatuurgegevens. In veel gevallen moest echter volstaan worden met waarden voor vergelijkbare boomtypen of moesten de waarden geschat worden.

Fotosynthese

De omvang van de fotosynthesesnelheid (formule 1) is van groot belang in het hier besproken type modellen. In tabel 1 staat een overzicht van de betekenis, herkomst en waarde van de modelparameters die nodig zijn om de fotosynthesesnelheid of de onderschepte hoeveelheid straling (I) te berekenen.

Tabel 1 Overzicht van parameters die van invloed zijn op de fotosynthesesnelheid

Parameter	Betekenis	Waarde	Eenheid	Herkomst
P _{max}	max. fotosynthese snelheid	12,06	kg CO ₂ .ha ⁻¹ .h ⁻¹	Ceulemans, 1980
α	initiële lichtgebruiks-efficiëntie	0,34	kg CO ₂ .ha ⁻¹ . (J. m ⁻² .s ⁻¹)-1	Ceulemans, 1980
scv	verstrooiings-coëfficiënt	0,34	---	Ceulemans, 1980

De parameters voor de fotosynthese-curve (P_{max} en α) zijn afkomstig uit veld- en laboratoriumproeven met *Populus Robusta* (Ceulemans, 1980). De genoemde waarde voor P_{max} wordt in het model gereduceerd bij onvolgroeid of oud blad en bij extreme temperaturen. De reductie wordt weergegeven met behulp van tabellen (aanslag 1). Uit de bovengenoemde experimentele gegevens (Ceulemans, 1980) is tevens de verstrooiingscoëfficiënt (scv) afkomstig. Deze coëfficiënt wordt gebruikt bij de berekening van de onderschepte hoeveelheid straling (I). De extinctiecoëfficiënt (k) voor diffuus licht kan berekend worden uit de verstrooiingscoëfficiënt (Goudriaan, 1977) met behulp van de volgende formule:

$$k=0,8.\sqrt{(1-scv)} \quad (3)$$

Onderhoudsademhaling

De uiteindelijke hoeveelheid assimilaten die voor de groei beschikbaar is, wordt mede bepaald door de omvang van de onderhoudsademhaling en de hoeveelheid energie die verloren gaat bij de omzetting van glucose in structurele biomassa (conversie-efficiëntie). De benodigde parameters voor de berekening van de onderhoudsademhaling en de conversie-efficiëntie zijn bepaald aan de hand van de chemische samenstelling van de verschillende componenten van de boom. De onderhoudsademhaling is berekend met de onderstaande formule (de Wit et al., 1978; Mohren, 1987):

$$R_{m,i} = 0,0025 \times NF_i + 0,0008 \times MF_i \quad (4)$$

Hierin is $R_{m,i}$ de onderhoudsademhaling bij 25°C van component i , NF_i het stikstof-gehalte (%) en MF_i het mineraal-gehalte van component i (%). De chemische samenstelling van de bladeren zijn afkomstig uit bemestingsproeven met P. Robusta (van den Burg, 1977). De chemische samenstelling van de andere componenten is afkomstig uit een literatuuroverzicht van Kimmens et al. (1985) en gelden voor Populus Tremuloides. Van de chemische samenstelling van fijne en grove wortels waren geen literatuurgegevens beschikbaar. De gehalten voor fijne en grove wortels zijn gelijk gesteld met de gehalten van respectievelijk bladeren en takken. In tabel 2 staan de aangehouden elementgehalten en de daaruit berekende onderhoudsademhaling. De waarde van de onderhoudsademhaling is afhankelijk van de temperatuur. Deze afhankelijkheid wordt weergegeven met de Q_{10} waarde. De waarde van deze factor geeft aan hoeveel maal de onderhoudsademhaling toeneemt als de temperatuur 10° stijgt. Deze waarde bedraagt circa 2.

Tabel 2 Elementgehalten en berekende onderhoudsademhaling
(kg CH₂O.kg DM⁻¹.day⁻¹ bij 25°C) voor blad, tak en spinthout

	% N	% mineralen (P, K, Ca en Mg)	Onderhoudsademhaling
blad	2,42	2,75	8,25 x 10 ⁻³
tak	0,49	1,69	2,85 x 10 ⁻³
spinthout	0,07	0,26	3,83 x 10 ⁻⁴

Conversie-efficiëntie

De hoeveelheid glucose die verloren gaat bij de vorming van structurele biomassa kan als volgt berekend worden (Penning de Vries, 1975):

$$ASRQ = 1,242 \times FC_i + 1,704 \times FP_i + 3,106 \times FF_i + 2,174 \times FL_i + 0,929 \times FO_i + 0,050 \times FM_i \quad (5)$$

waarbij ASRQ de conversie-efficiëntie [kg CH₂O/kg DM], FC_i het gehalte aan koolhydraten, FP_i het gehalte aan proteïnen, FF_i het gehalte aan vetten, FL_i het lignine-gehalte, FO_i het gehalte aan organische zuren en FM_i het gehalte mineralen

is. In tabel 3 staan de waarden voor de gehalten en de berekende conversie-efficiëntie vermeld. De gehalten zijn grotendeels gebaseerd op onderzoek naar 14 jaar oude *Populus Robusta* (Challa, 1971). De proteïnen- en mineraal-gehalten van het blad zijn afkomstig uit de bemestingsstudie van Van den Burg (1972).

Tabel 3 Samenstelling van structurele biomassa (gewicht %) en de bijbehorende conversie-efficiëntie (kg CH₂O/ kg DM)

	kool- hydraten	proteïnen	vetten	lignine	organische	mineralen	conversie- efficiëntie
stam	75	1	1	21	1	1	1,4
tak	74	2,5	1,5	17	2,5	2,5	1,4
blad	65	11	3	15	3	3	1,4

Allocatie

De verdeling van de assimilaten over de verschillende delen van de boom kan met verschillende (allocatie)modellen plaatsvinden (par. 2.3.3, aanhangsel 2). In dit rapport wordt gebruik gemaakt van het allocatiemodel zoals dat in FORGRO aanwezig is en van een allocatiemodel dat gebruikt wordt in TREEDYN. In beide modellen wordt bij de allocatie van assimilaten gebruik gemaakt van een serie relaties tussen het ontwikkelingsstadium (seizoen) of de leeftijd van de boom en het percentage assimilaten dat ten goede komt aan een bepaalde component.

Allocatierelaties:

a) volgens FORGRO

parameter relatie tussen parameter X en Y (Y is een functie van X)

dvstb	temperatuursom <--> ontwikkelingsstadium
roshot	ontwikkelingsstadium <--> fractie assimilaten naar ondergrondse en bovengrondse delen
rodist	ontwikkelingsstadium <--> fractie van de aan de ondergrond toegekende assimilaten dat naar fijne wortels wordt gealloceerd
fobr	ontwikkelingsstadium <--> fractie van de aan de bovengrondse delen toegekende assimilaten dat naar takken en bladeren wordt gealloceerd
pooltb	ontwikkelingsstadium <--> fractie van de aan de bovengrondse delen toegekende assimilaten dat naar de assimilatenpool wordt gealloceerd
rafobr	leeftijd <--> fractie van de totale allocatie naar blad en takken dat ten goede komt aan het blad

b) model analoog aan TREEDYN (Bossel and Schäfer, 1989)

parameter relatie tussen parameter X en Y (Y is een functie van X)

dvstb	zie onder a)
rodist	ontwikkelingsstadium <--> fractie van de resterende hoeveelheid assimilaten dat naar de grove wortels wordt gealloceerd
poolsz	ontwikkelingsstadium <--> optimale omvang van de assimilatenpool
branch	ontwikkelingsstadium <--> fractie van de resterende hoeveelheid assimilaten dat naar de takken wordt gealloceerd
rtlffr	leeftijd <--> optimale verhouding bladmassa/fijne wortelmasa

Gegevens over de exacte verdeling van assimilaten gedurende het seizoen naar de verschillende delen van de boom zijn zeer schaars. In de literatuur zijn wel enige gegevens over de verdeling op jaarbasis beschikbaar (tabel 4). De waarden voor de parameters in de allocatietabellen zijn verkregen door calibratie, waarbij gebruik gemaakt is van de bovengenoemde gegevens (tabel 4) uit de literatuur. In Aanhangsel 1 staat een overzicht van de parameterwaarden in de allocatietabellen zoals die verkregen zijn door calibratie. De allocatie naar blad en assimilatenpool is zo ingesteld dat er steeds voldoende assimilaten beschikbaar zijn om de optimale LAI te bereiken en de assimilatenpool aan het einde van het jaar te vullen. Voor de optimale LAI is in dit model 6,0 aangehouden. Voor de variatie van de allocatiefracties gedurende het seizoen (ontwikkelingsstadium) is aangenomen dat zodra de knoppen uitlopen het grootste deel van de assimilaten naar het blad worden gealloceerd (Cannell, 1989). Na de knopuitloop treedt een verschuiving op van blad naar groei van stammen, takken en wortels. In de herfst wordt het grootste deel van de assimilaten gealloceerd naar de assimilatenpool.

Tabel 4 Overzicht literatuurgegevens met betrekking tot de percentuele verdeling van de bijgroei over de verschillende componenten van de boom

Component	Boomsoort	Leeftijd boom	Waarde	Bron
ratio stammen/ takken + stammen	loofbomen	?	57%	Cannell, 1985
	P. trichocarpa	0- 5 jr.	60-80%	Cannell, 1980
	P. robusta	13 jr.	63%	Challa, 1971
wortels	P. oxford	6 jr.	15%	Lieth et al., 1965
			(van totale biomassa)	

Bladdynamiek

De parameters die het moment van bladontwikkeling en bladval beschrijven (tabel 5) zijn zo gekozen dat de bladontwikkeling plaatsvindt tussen begin april en half mei. Het grootste deel van de bladval vindt plaats tussen begin september en eind oktober. De seizoensafhankelijke bladvalsnelheid (ten gevolge van stress en veroudering van het blad) is in de hier besproken simulaties laag gehouden. Stress treedt immers niet op onder potentiële groeicondities.

Tabel 5 Overzicht van parameters die de bladontwikkeling en bladval beschrijven

Parameter	Betekenis	Waarde	Eenheid
T_{cum}	temp. som waarboven bladontwikkeling plaatsvindt (dvs = 1)	175	°C.dag
α	bladval parameter	0,24	1/dag
ϵ	bladval parameter	2,1	
daylcr	kritische daglengte	9,00	uur
dlv2	constante bladvalsnelheid	$2,7 \times 10^{-4}$	1/dag

Een deel van de koolstof in de vallende bladeren wordt gerealloceerd naar de assimilatenpool. Over de omvang van deze fractie is weinig bekend. Voor de reallocatiefractie is de waarde 0,1 aangehouden (Bossel and Schäfer, 1989).

Overige parameters

De biomassa van stammen en bladeren wordt omgerekend naar respectievelijk volume en oppervlak met behulp van de bulkdichtheid (BULK) en specifiek bladoppervlak (SLA). Gegevens over de bulkdichtheid van het stamhout van *P. Robusta* variëren van 388 tot 424 kg.m⁻³ (van der Meiden, 1976; van den Burg, 1977). In het model is een waarde van 400 kg.m⁻³ aangehouden. Gegevens over het specifiek bladoppervlak (SLA) van *P. Robusta* ontbreken in de literatuur. Daarom is gebruik gemaakt van waarden voor andere populierenklonen. De volgende waarden werden in de literatuur gevonden: voor *P. Eugenei* en *P. Tristis* (respectievelijk 11,1 - 14,7 m²/kg; Michael et al., 1988) en *P. Trichocarpa* (14,5 m²/kg; Cannell, 1989). In het model is een waarde van 14,5 m²/kg aangehouden.

3.2 Initiële situatie

Om het model te draaien zijn gegevens nodig met betrekking tot de initiële biomassa van de verschillende componenten. De initiële biomassa van stam (kernhout en spinthout), takken en wortels wordt geschat aan de hand van het gemeten stamvolume (hoofdstuk 4). De schatting vindt plaats met behulp van de onderstaande relaties tussen de biomassa van de stam en de andere componenten zoals vermeld in de literatuur (tabel 6).

Tabel 6 Relaties tussen de biomassa van de verschillende componenten van de boom

Component	Relatie	Bron
kernhout	36% van stammassa	Van der Meiden, 1976
stammassa/(stammassa + takmassa)	0,78	Cannell, 1985
wortels (fijn + grof)	15% van de biomassa	Fasehun, 1978
		Lieth et al., 1965
fijne wortels	ca. 33% van de wortelmassa	schatting

3.3 Weergegevens

Het model heeft gegevens nodig over de globale straling, minimum en maximum temperatuur op dagbasis. Voor deze data kan gebruik gemaakt worden van weergegevens van KNMI-weerstations.

4 VELDGEGEVENS

Voor de validatie van het hiervoor besproken model is gebruik gemaakt van veldmetingen van de groei van *P. Robusta* in 208 populierenopstanden in Nederland. Deze gegevens zijn verzameld in de periode 1978 - 1990. Behalve groeigegevens zijn op deze lokaties ook bodem- en vegetatiegegevens verzameld (van Delft, 1993). Aan de hand van bodem- en vegetatietype (volgens Bannink et al., 1973) is, zoals aangegeven in het WIB-C systeem (Waenink en van Lynden, 1988), een globale schatting gemaakt van vochtleverantie en voedingstoestand.

De groei van populier in een bepaalde opstand is bepaald door meting aan twee aselekt gekozen bomen. Van deze meetbomen werd de diameter op borsthoogte en de hoogte van opeenvolgende takkransen bepaald. De lopende jaarlijkse bijgroei (CAI) kan uit deze gegevens bepaald worden door gebruik te maken van een relatie tussen hoogte en diktegroei voor *P. Robusta* (Faber en Tiemens, 1975).

Voor een vergelijking tussen de gesimuleerde potentiële groei en de gemeten actuele groei zijn 5 lokaties geselecteerd. Bij de selectie werden de volgende criteria gehanteerd:

- opstanden zijn niet gedund;
- klein verschil in groei tussen de meetbomen;
- optimale vochtleverantie (volgens WIB-C).

Van de opstanden die aan deze criteria voldeden zijn de opstanden met de hoogste gemiddelde jaarlijkse bijgroei gekozen. Van deze opstanden kan verwacht worden dat de actuele jaarlijkse bijgroei gelijk is aan de potentiële jaarlijkse bijgroei. In tabel 7 staat een overzicht van de gekozen lokaties.

Tabel 7 Overzicht van de geselecteerde lokaties

Nummer	Plaats	Bodemtype	GT	Vegetatietype
16101	Langelille	veengrond met veenkoloniaal dek (iVc)	VI	K3
17401	Wijster	broekeerdgrond (vWz)	IIIb	K1
30701	Leidschendam	gooreerdgrond (pZn21)	IV	K3
38601	IJsselstein	woudeerdgrond (pRn89)	Vbo	K3
38802	Leerdam	poldervaaggrond (Rn44C)	IIIa	K3

De cumulatieve groei van de populieren op de geselecteerde lokaties is weergegeven in figuur 1.

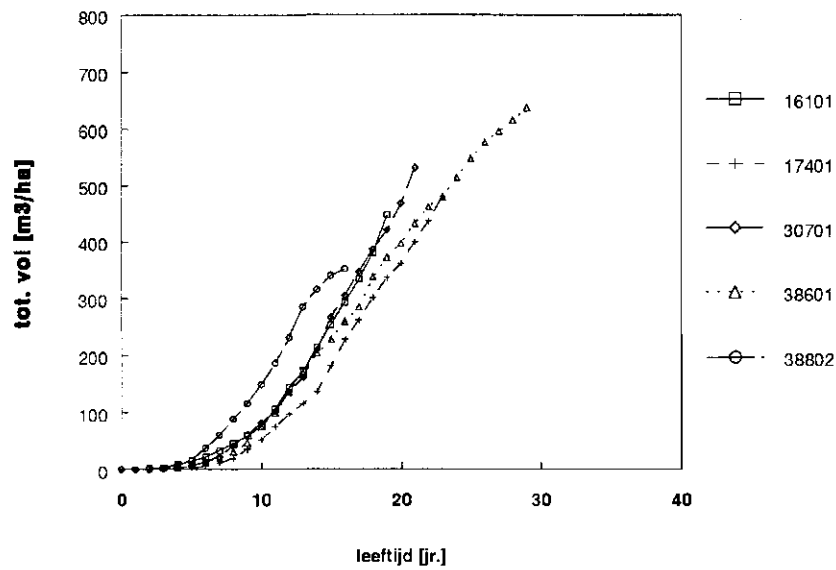


Fig. 1 Stamvolume (m³/ha) in de vijf geselecteerde opstanden als functie van de leeftijd.

5 SIMULATIE VAN DE POTENTIËLE GROEI VAN POPULUS ROBUSTA

In dit hoofdstuk wordt de toepassing van het simulatiemodel voor de berekening van de potentiële groei besproken. Voor de simulatie van de potentiële groei is gebruikt gemaakt van de parameterwaarden uit hoofdstuk 3. Voor de lokaties Langelille en Wijster is gebruik gemaakt van weergegevens van station Eelde, voor de overige lokaties zijn gegevens van De Bilt gebruikt.

Allereerst zal aandacht besteed worden aan de verschillen in uitkomsten tussen het model met de beschrijving van de allocatie volgens FORGRO en de versie waarin de allocatie van assimilaten beschreven wordt analoog aan TREEDYN. Vervolgens wordt ingegaan op de overeenkomst tussen de gesimuleerde en gemeten groei (par. 5.2). Tenslotte zal aandacht besteed worden aan de gevoeligheid van het model voor de verandering in enkele parameterwaarden (par. 5.3).

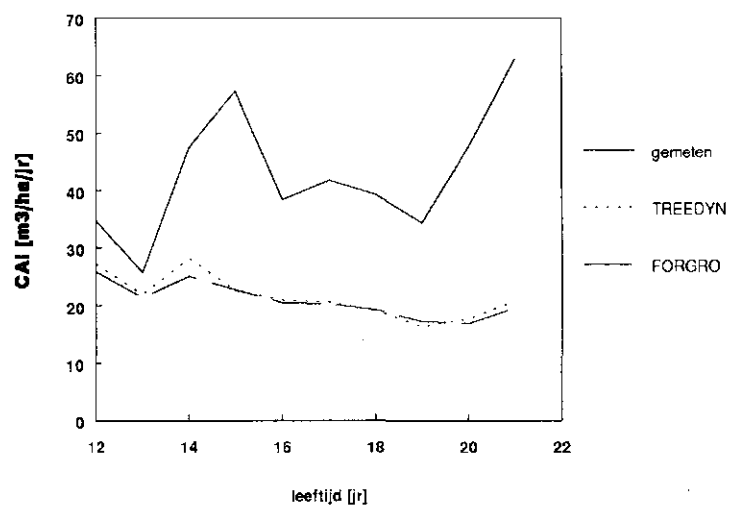
5.1 Invloed van het allocatiemodel op de modeluitkomsten

In situaties waarin de groei uitsluitend beïnvloed wordt door de hoeveelheid straling (potentiële groei) zijn de verschillen in fotosynthese tussen opeenvolgende jaren relatief gering. De bladmassa, die in het oorspronkelijke allocatiemodel voor een belangrijk deel bepaald wordt door de omvang van de assimilatenpool, is hierdoor dan ook relatief constant.

In figuur 2 wordt de jaarlijkse bijgroei en LAI bij beide allocatiemodellen getoond voor de lokatie "Leidschendam". Uit deze figuur blijkt dat de jaarlijkse bijgroei, zoals die berekend is met de beide allocatiemodellen, zeer weinig van elkaar verschilt. De fluctuatie in LAI bij het oorspronkelijke allocatiemodel is onder deze omstandigheden beperkt. De fluctuatie in de groei van de verschillende componenten zal bij een juiste keuze van de allocatieparameters daardoor ook vrij constant zijn.

In de rest van dit hoofdstuk zal gebruik gemaakt worden van de modelversie waarin de allocatie beschreven wordt volgens TREEDYN (Bossel and Schäfer, 1989). Het voordeel van deze versie is namelijk dat bij opeenvolgende simulatieruns, waartussen door aanpassing van de parameters de fotosynthese sterk verschilt, de allocatiefactoren niet gewijzigd hoeven te worden. De allocatie naar de assimilatenpool, blad en fijne wortels wordt immers gestuurd door de vraag. Verhoging van de fotosynthese leidt hierdoor direct tot verhoging van de groei en niet abusievelijk tot een verhoging van de bladmassa.

A



B

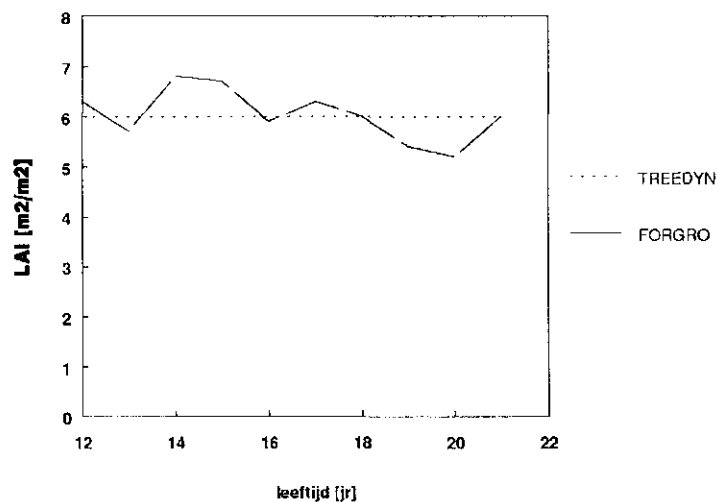


Fig. 2 Gemeten en gesimuleerde waarde voor de lopende jaarlijkse bijgroei (2A) (CAI) en de gesimuleerde LAI (2B) voor de lokatie Leidschendam (30701). De gesimuleerde waarden hebben betrekking op de versie met allocatie volgens FORGRO en TREEDYN.

5.2 Simulatie van de groei van *Populus Robusta* op de vijf geselecteerde lokaties

De figuren 2A en 3C tonen de gesimuleerde en de gemeten lopende jaarlijkse bijgroei (CAI [$\text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{jr}^{-1}$]) op de lokatie Leidschendam. De gesimuleerde bijgroei is, met uitzondering van de eerste twee gesimuleerde jaren, lager dan de gemeten bijgroei. De lichte overschatting van de lopende jaarlijkse bijgroei in de eerste twee gesimuleerde jaren komt waarschijnlijk voort uit het feit dat de opstand dan nog niet gesloten is. Het model gaat uit van een gesloten opstand en zal dus een hogere bijgroei simuleren dan in een niet gesloten opstand het geval is. De gesimuleerde lopende jaarlijkse bijgroei fluctueert tussen 29 en 38 $\text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{jr}^{-1}$. De meetwaarden tonen veel grotere fluctuaties in lopende jaarlijkse bijgroei.

Simulatie van de groei van populier op de andere lokaties levert vergelijkbare resultaten op (fig. 3). Bij lokatie Wijster en IJsselstein valt op dat de gesimuleerde bijgroei gemiddeld in dezelfde orde van grootte ligt als de gemeten bijgroei. De pieken in de gemeten bijgroei worden echter niet door het model gesimuleerd. In jaren waarin de gemeten bijgroei achter blijft bij de gesimuleerde waarden is mogelijk sprake van watertekort, hetgeen niet in het model verdisconteerd is.

Geconcludeerd kan worden dat de simulatie met de uit de literatuur afkomstige parameters over het algemeen een te lage schatting van de jaarlijkse bijgroei oplevert. Met name sterke pieken in de jaarlijkse bijgroei worden niet door het model gesimuleerd. In paragraaf 5.3 wordt ingegaan op het effect van aanpassing van de parameterwaarden op de uitkomsten van de simulaties.

5.3 Invloed van de parameterkeuze op de simulatieresultaten

In paragraaf 5.2 is geconstateerd dat de gesimuleerde lopende jaarlijkse bijgroei vaak iets lager is dan de gemeten bijgroei. De onderschatting van de groei kan bijvoorbeeld veroorzaakt worden door:

- onderschatting van de bruto fotosynthese;
- overschatting van de onderhoudsademhaling;
- overschatting van de allocatie van assimilaten naar het blad, fijne wortels en takken.

In tabel 8 staat de globale stofbalans bij de huidige parameterkeuze. Voor een flinke verhoging van de lopende jaarlijkse bijgroei is een drastische verhoging van de bruto fotosynthese onontbeerlijk. Tevens kan een efficiëntere benutting (reallocatie in de herfst) van de hoeveelheid koolstof (C) uit het blad (bladmassa = circa 25 % van de droge stofmassa) leiden tot een iets hogere stamgroei.

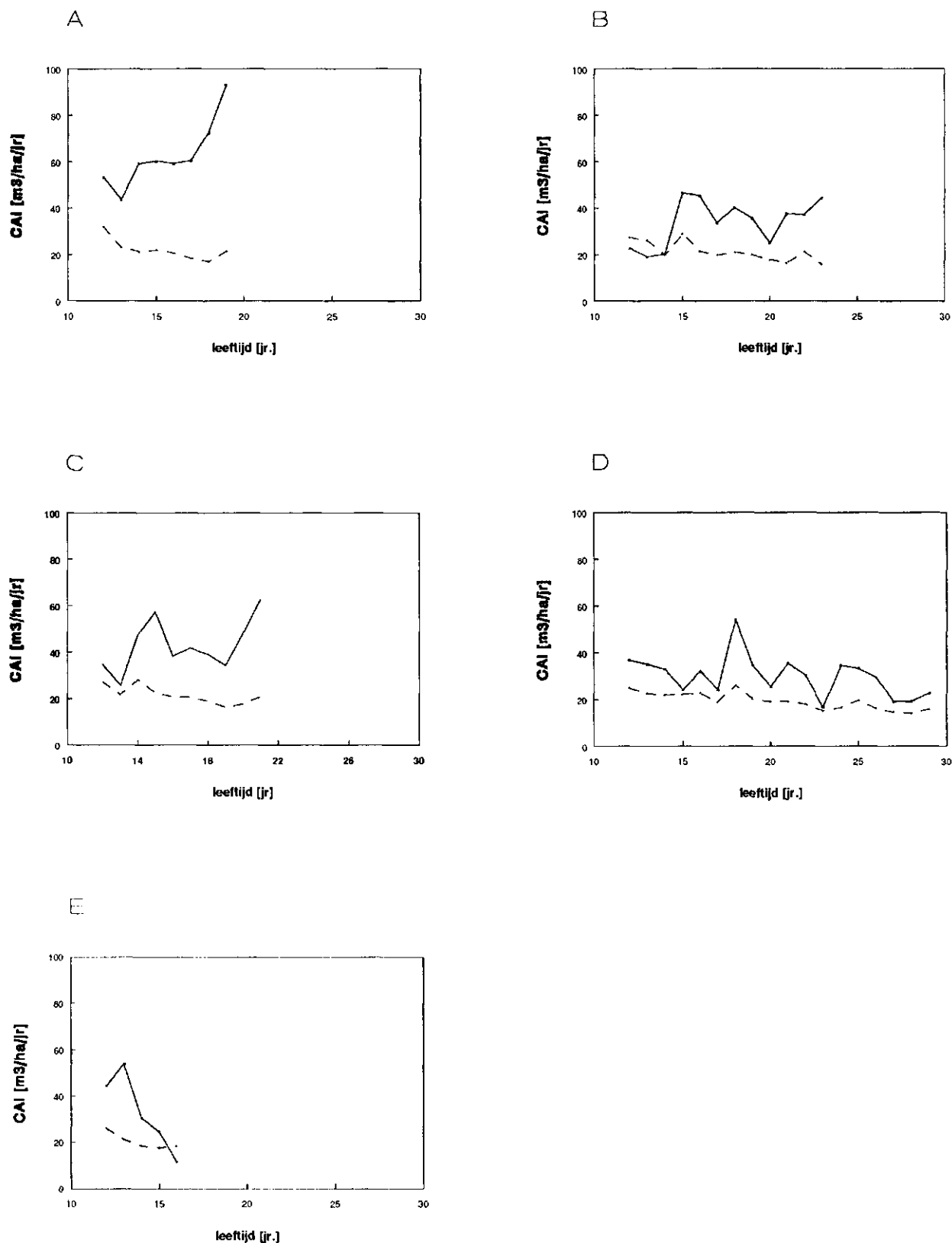


Fig. 3 Gemeten (—) en gesimuleerde (- -) lopende jaarlijkse bijgroei (CAI) voor de vijf geselecteerde locaties.
 3A: lokatie Langelille (16101); 3B: Wijster (17401); 3C: Leidschendam (30701); 3D: IJsselstein (38601); 3E: Leerdam (38802).

Tabel 8 Globale massabalans voor de groei van *P. Robusta*

Proces	Massabalans
Bruto fotosynthese	35-40 ton $\text{CH}_2\text{O} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{jr}^{-1}$
Onderhoudsademhaling	7-15 ton $\text{CH}_2\text{O} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{jr}^{-1}$
Netto fotosynthese	20-33 ton $\text{CH}_2\text{O} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{jr}^{-1}$
Droge stofproductie	14-23 ton $\text{DM} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{jr}^{-1}$
Groei stam (50% van droge stofprod.)	7-12 ton $\text{DM} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{jr}^{-1}$ (17-30 $\text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{jr}^{-1}$)

De bruto fotosynthese (formule 1) wordt voor een belangrijk deel bepaald door $P_{\max}$ (maximale fotosynthesesnelheid). De andere parameters die de bruto fotosynthese bepalen zijn de initiële lichtgebruiksefficiëntie en de geabsorbeerde hoeveelheid straling (mede bepaald door lichtverstrooiings- en extinctiecoëfficiënten). De hoeveelheid droge stof die uiteindelijk beschikbaar is voor de groei wordt sterk bepaald door de onderhoudsademhaling. Meetgegevens met betrekking tot de onderhoudsademhaling zijn zeer schaars. De onderhoudsademhaling kan het beste geschat worden op basis van de in hoofdstuk 3 gegeven empirische formule (4). Bij de omzetting van glucose naar structurele biomassa is weinig energiewinst te halen. In de literatuur wordt voor uiteenlopende gewassen waarden tussen 1,4 en 1,5 $\text{kg CH}_2\text{O} \cdot \text{kg DM}^{-1}$ genoemd. Een effectievere reallocatie van C (nu 10 % van de C in het blad) uit het blad naar de assimilatenpool kan een bijdrage leveren aan de verhoging van de groei.

Om de invloed van verhoging van de fotosynthesesnelheid (verhoging van $P_{\max}$ en α (initiële lichtgebruiksefficiëntie) en een verhoging van de C-reallocatie uit het blad op de lopende jaarlijkse bijgroei te bestuderen is een serie runs uitgevoerd voor de lokatie Leidschendam. De maximale fotosynthesesnelheid is gevarieerd tussen 12 en 24 $\text{kg CO}_2 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$. De waarden die genoemd wordt voor $P_{\max}$ voor de verschillende populierenklonen liggen tussen 10 en 35 $\text{kg CO}_2 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ (Isebrands et al., 1988). Waarden van $P_{\max}$ voor klassieke klonen (Italica, Nigra Ghoy, Robusta e.d.) liggen echter meestal tussen de 10 en 15 $\text{kg CO}_2 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$. De initiële licht-gebruiksefficiëntie ligt voor de meeste boomsoorten rond 0,45. Deze waarde is dus aanzienlijk hoger dan de waarde die genoemd wordt door Ceulemans (1980). Voor de reallocatie van C kan aangenomen worden dat alle koolhydraten die zich als reservemateriaal in de plant bevinden gerealloceerd kunnen worden. De omvang van dit gehalte is echter vrij onzeker.

Tabel 9 Overzicht van de resultaten van de simulatieruns met aangepaste parameterwaarden. De resultaten staan weergegeven als de ratio (in %) van de gesimuleerde CAI ten opzichte van de gemeten CAI. Parameter $P_{\max}$ = maximale fotosynthesesnelheid, realloc. = reallocatiefactor, α = initiële lichtgebruiksefficiëntie

Parameter	$P_{\max} \times 1.0$	$P_{\max} \times 1.5$	$P_{\max} \times 2.0$
realloc. = 0,35	56	70	80
realloc. = 0,70	60	74	84
realloc. = 0,35	70	88	102
en α = 0,45			

De resultaten van deze runs staan in tabel 9. Uit deze tabel blijkt dat de gemeten groei voor een groot aantal jaren redelijk gesimuleerd kan worden als de fotosynthesesnelheid 2 maal zo hoog is en α verhoogd wordt naar 0,45. Tevens blijkt dat, zoals te verwachten is, de invloed van de reallocatie van C uit het blad op de lopende jaarlijkse bijgroei beperkt te zijn.

In figuur 4 staan de lopende jaarlijkse bijgroei als functie van de tijd weergegeven voor de runs met een reallocatiefactor van 0,35 en $\alpha = 0,45$. Uit deze figuur blijkt dat op lage leeftijd de gemeten waarden beduidend lager liggen dan de gesimuleerde waarden. Op latere leeftijd (ouder dan 19 jaar) zijn de gemeten waarden veel hoger dan de gesimuleerde waarden. Deze discrepantie kan twee oorzaken hebben:

- de hoeveelheid levende biomassa stijgt in de simulaties sneller dan in de werkelijkheid. De gesimuleerde stijging van de levende biomassa (verhouding spinthout/kernhout blijft constant) heeft tot gevolg dat een steeds groter deel van de fotosynthese geconsumeerd wordt door de onderhoudsademhaling (toename 20 naar 40 %);

- in de simulaties blijft het percentage van de groei dat ten goede komt aan de stamgroei (ca. 50 %) min of meer gelijk in de leeftijdsperiode van 12 tot 21 jaar.

Een iets betere overeenkomst tussen gemeten en gesimuleerde waarden zou verkregen kunnen worden door de allocatie naar de stammen iets te verlagen op 12-jarige leeftijd en te verhogen op 21-jarige leeftijd. Doordat echter een groot deel van de assimilaten ten goede komt aan de onderhoudsademhaling zal de gemeten groei met uitsluitend deze aanpassing niet gesimuleerd kunnen worden.

Momenteel is een aanpassing van de modelparameters op een van deze bovengenoemde punten niet zinnig, daar de gegevens ontbreken om deze aanpassingen te onderbouwen.

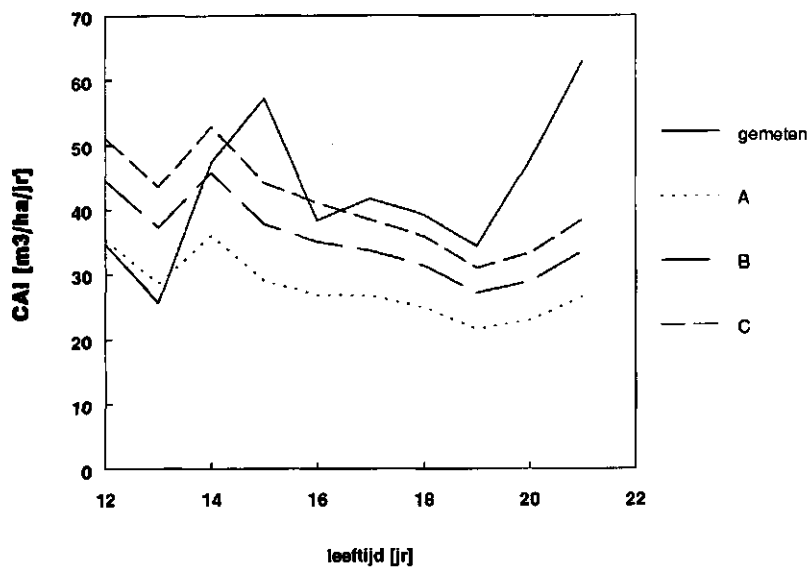


Fig. 4 Gemeten en gesimuleerde CAI voor de lokatie Leidschendam, bij een reallocatiefactor van 0,35, $\alpha = 0,45$ en A: $P_{max} \times 1,0$; B: $P_{max} \times 1,5$; C: $P_{max} \times 2,0$

6 CONCLUSIE

Door aanpassing van het model FORGRO kan de groei van populier worden gesimuleerd. De hoeveelheid bladmassa bij een loofboom wordt sterk bepaald door de hoeveelheid assimilaten die in een voorgaand jaar opgeslagen zijn. Om sterke fluctuaties in bladmassa te voorkomen kan het best een allocatiemodel gebruikt worden dat voorrang geeft aan bladontwikkeling, groei van fijne wortels en ontwikkeling van een reservepool ten opzichte van stam- en takgroei.

Simulatie van de groei van populier met parameterwaarden uit de literatuur leidt tot een onderschatting van de lopende jaarlijkse bijgroei. De gemeten bijgroei kan met het aangepaste model beter worden gesimuleerd door de maximale fotosynthesesnelheid te verdubbelen en initiële lichtgebruiksefficiëntie te verhogen. Bij deze aanpassingen wordt de groei op een leeftijd tussen 14 en 18 jaar redelijk gesimuleerd, op hogere leeftijden wordt de groei onderschat en op jongere leeftijd overschat ten opzichte van de werkelijkheid. Deze afwijking staan mogelijk in verband met foutieve aannamen met betrekking tot de hoeveelheid dode en levende biomassa in de stam.

Voor een betere parametrisatie van het model zijn meer gegevens nodig met betrekking tot fotosynthese, onderhoudsademhaling en (re)allocatie van assimilaten.

LITERATUUR

BANNINK, J.F., H.N. LEIJES en I.S. ZONNEVELD, 1973. *Vegetatie, groeiplaats en boniteit in Nederlandse naaldbossen*. Wageningen, STIBOKA. Bodemkundige Studies 9.

BOSSEL, H. and H. SCHÄFER, 1989. 'Generic simulation model of forest growth, carbon and nitrogen dynamics, and application to tropical acacia and european spruce'. *Ecological Modelling*, 48: 221-265.

BURG, J. VAN DEN, 1972. *Minerale voeding van Populier. 1: cv. Robusta*. Wageningen, Rijksinstituut voor onderzoek in de bos- en landschapsbouw, "De Dorschkamp". Intern rapport nr. 7.

BURG, J. VAN DEN, 1977. *Een vergelijkend onderzoek naar de invloed van kunstmest en varkensdrijfmest op de groei en minerale voedingstoestand van Robusta-populier (1972 t/m 1976)*. Wageningen, Rijksinstituut voor onderzoek in de bos- en landschapsbouw, "De Dorschkamp". Rapport nr. 124.

CANNELL, M.G.R., 1980. 'Productivity of closely spaced young poplar on agricultural soils in Britain'. *Forestry*, Vol 53-1: 1-21.

CANNELL, M.G.R., 1985. *Dry matter partitioning in tree crops*. In: M.G.R. Cannell and J.E. Jackson, *Attributes of trees as crop plants*. pp. 160-193. Monks Wood, Huntingdon (England), Institute of terrestrial ecology.

CANNELL, M.G.R., 1989. *Light interception, light use efficiency and assimilate partitioning in poplar and willow stands*. In: J.S. Pereira and J.J. Landsberg (eds.); *Biomass production by fast-growing trees*. pp. 1-12. Dordrecht, Boston, London, Kluwer Academic Publishers.

CEULEMANS, R., 1980. *Vergelijkende laboratoriumstudie van de gasuitwisselingskarakteristieken van verschillende populierenklonen en opbouw van het ecologisch paspoort als produktie-performantie-index*. Antwerpen, Universitaire Instelling Antwerpen. Doctoratsthesis.

CHALLA, H., 1971. *De potentiële brutofotosynthese en aktuele produktie van een populierenopstand*. Wageningen, Landbouwhogeschool Wageningen. Ingenieurscriptie.

DELFT, S. P. J. VAN, 1993. *Bodemgesteldheid, vegetatie en enkele beheersaspecten in 208 opstanden van Robusta Populier*. Wageningen, DLO-Staring Centrum. Rapport nr. 202.

ECKERSTEN, H., A. LINDROTH and L. NILSSON, 1989. *Simulated growth of willow stands related to variations in weather and foliar nitrogen contents*. In: K.L. Perttu and P.J. Kowalik (eds.). *Modelling of energy forestry: growth, water relations and economics*. Wageningen, Pudoc. Simulation Monograph 30.

FABER, P.J. en F. TIEMENS. *De opbrengstniveaus van populier*. Wageningen, Rijksinstituut voor onderzoek in de bos- en landschapsbouw, "De Dorschkamp". Uitvoerig verslag band 13 nr.1.

FASEHUN, F.E., 1978. 'Effect of irradiance on growth and photosynthesis of *Populus x euramericana* clones'. *Can. J. For. Res.*, 8: 94-99.

GOUDRIAAN, J., 1977. *Crop micrometeorology: a simulation study*. Wageningen, Pudoc. Simulation monographs.

ISEBRANDS, J.G., R. CEULEMANS and B. WIARD, 1988. 'Genetic variation in photosynthetic traits among *Populus* clones in relation to yield'. *Plant Physiol. Biochem.*, 26: 427-437.

JANECEK, A., G. BENDEROTH, M.K.B. LÜDEKE, J. KINDERMANN and G.H. KOHLMAIER, 1989. 'Model of the seasonal and perennial carbon dynamics in deciduous-type forests controlled by climatic variables'. *Ecological Modelling*, 49: 101-124.

KIMMINS, J.P., D. BINKLEY, L. CHATARPAUL and J. DE CATANZARO, 1985. *Biogeochemistry of temperate forest ecosystems; literature on inventories and dynamics of biomass and nutrients*. Pettaua National Forestry Institute. Information Report PI-X-47E/F.

LIETH, H., D. OSWALD und H. MARTENS, 1965. 'Stoffproduktion, Spross-würzel-verhältnis, Chlorophyllgehalt und Blattfläche von Jungpappeln'. *Mitt. Ver. Forstl. Standortsk. und Forstpflanzenzüchtung*, 15: 70-74.

MEIDEN, H.A. VAN DER, 1976. *Handboek voor de populierenteelt*. Arnhem, Koninklijke Nederlandse Heide Maatschappij.

MICHAEL, D.A., J.G. ISEBRANDS, D.I. DICKMANN and N.D. NELSON, 1988. 'Growth and development during the establishment year of two *Populus* clones with contrasting morphology and phenology'. *Tree Physiology*, 4: 139-152.

MOHREN, G.M.J., 1987. *Simulation of forest growth, applied to Douglas Fir stands in the Netherlands*. Wageningen, Landbouwniversiteit Wageningen. Proefschrift.

MOHREN, G.M.J. and H.H. BARTELINK, 1990. 'Modelling the effects of needle mortality rate and needle area distribution on dry matter production of Douglas Fir'. *Netherlands Journal of Agricultural Sciences*, 38: 53-66.

MOHREN, G.M.J., I.T.M. JORRITSMA, J.R. VAN DE VEEN, H.H. BARTELINK and J.P.G.G.M. FLORAX, 1990. *FORGRO 3.0: A basic forest growth model; Model documentation and listing*. Wageningen, Research Institute for Forestry and Urban Ecology, "De Dorschkamp" (The Netherlands). Report nr. 524.

PENNING DE VRIES, F.W.T., 1975. 'The cost of maintenance processes in plant cells'. *Annals of Botany*, 39: 120-146.

WAENINK, A.W. en K.R. VAN LYNDEN, 1988. 'Een systeem voor de geschiktheidsbeoordeling van gronden voor bos. 1. Opbouw en uitgangspunten'. *Nederlands Bosbouw tijdschrift*, 60-1: 12-22.

WIT, C.T. DE ET AL., 1978. *Simulation of assimilation, respiration and transpiration of crops*. Wageningen, Pudoc. Simulation monographs.

AANHANGSEL 1 OVERZICHT VAN DE IN TABELVORM WEERGEGEVEN RELATIES

Tabel A1 Relatie tussen temperatuursom (tsum; uitgaande van een basis-temperatuur van 4,4 °C) en ontwikkelingsstadium (dvs) voor beide allocatiemodellen

tsum	dvs	typering van dvs
0	0	start simulatiejaar
175	1	begin knopuitloop
350	2	einde knopuitloop
1500	3	start herfst
1800	4	einde groeiseizoen
3000	5	einde simulatiejaar

Tabel A2 Vermenigvuldigingsfactoren voor $P_{\max}$ in afhankelijkheid van het ontwikkelingsstadium en de temperatuur

dvs	factor	temperatuur	factor
0	0,1	-30,0	0,0
1	1	- 5,0	0,0
2	1	0,0	0,3
3	1	10,0	1,0
4	1	25,0	1,0
5	0,5	35,0	0,1
		50,0	0,0

Parameterwaarden voor de allocatietabellen (tabel A3 t/m A6)

Tabel A3 Relatie tussen ontwikkelingsstadium en allocatieparameters voor FORGRO versie

dvs	roshot	rodist	fobr	pooltb
0	0,35	0,70	0,0	0,0
0,95	0,40	0,70	0,0	0,0
1,0	0,05	0,50	0,85	0,0
1,75			0,65	0,0
2,0	0,10	0,60	0,35	0,15
2,5	0,15			
3,0	0,15	0,65	0,05	0,40
4,0		0,70		
5,0	0,35	0,70	0,0	0,70

Tabel A4 Relatie tussen leeftijd en verdeling allocatie tussen blad en takken (rafobr) volgens FORGRO

leeftijd	rafobr
0	0,68
10	0,55
20	0,70
30	0,70
40	0,70
50	0,70
75	0,70
500	0,70

Tabel A5 Relatie tussen ontwikkelingsstadium en allocatieparameters voor model volgens Bossel and Schäfer

dvs	rodist	poolsz
0	0,20	8000
0,95	0,02	
1,0	0,00	8000
2,0	0,05	2000
2,5		5000
3,0	0,15	6000
4,0	0,20	
5,0	0,20	8000

Tabel A6 Relatie tussen leeftijd en allocatieparameters voor model volgens Bossel and Schäfer

leeftijd	branch	rtlffr
0	0,35	1,0
10	0,25	1,5
20	0,17	1,7
30	0,15	1,8
40	0,15	1,5
50	0,15	1,5
75	0,15	1,5
500	0,15	1,5

AANHANGSEL 2 LISTING VAN DE AANGEPASTE SUBROUTINE PLANT

Listing van de aangepaste subroutine PLANT: allocatie volgens FORGRO; analoog aan PLANT (subroutine POPUL)

```

*-----*
* Subroutine POPUL *
* *
* Author : Caroline van der Salm *
* Date : June 1991 *
* Purpose : Simulation of growth of deciduous forests *
*           Subroutine based on PLANT *
* Author : Irma Jorritsma, Frits Mohren and Jos Florax *
* Date : april 1989 *
* Purpose : Simulation of plant growth and development *
* *
* Date last changes: 15-04-91 *
* *
* *
* FORMAL PARAMETERS: (I=input, O=output, C=control, T=time) *
* name meaning units class *
*-----*
* ABLOSS Annual loss of branches 1000 kg DM/ha O *
* ACRLSS Annual loss of coarse roots 1000 kg DM/ha O *
* AFRLSS Annual loss of fine roots 1000 kg DM/ha O *
* AGBR Annual growth rate of branches 1000 kg DM/ha O *
* AGCR Annual growth rate coarse roots 1000 kg DM/ha O *
* AGFR Annual growth rate fine roots 1000 kg DM/ha O *
* AGHW Annual growth rate heartwood 1000 kg DM/ha O *
* AGNDL Annual growth rate of needles 1000 kg DM/ha O *
* AGPHOT Annual assimilated CH2O 1000 kg CH2O/ha O *
* AGR Total annual growth rate 1000 kg DM/ha O *
* AGST Annual growth rate of the stems 1000 kg DM/ha O *
* AMAINT Annual maintenance respiration 1000 kg CH2O/ha O *
* AMAX Maximum photosynthesis kg CO2/ha leaf/h O *
* AMX Potential photosynthesis kg CO2/ha leaf/h I *
* ANLOSS Annual loss of needles 1000 kg DM/ha O *
* AOPN Annual SO2 uptake ug O *
* APGPHO Annual assimilated CO2 1000 kg CO2/ha O *
* ARLOSS Annual loss of roots 1000 kg DM/ha O *
* AVRAD Daily average radiation J cm-2 d-1 I *
* BADEN Basic density of the stemwood: kg/m3 I *
* BATMP Base temp for phenological development Celsius I *
* CAI Current annual increment m3/ha O *
* CONCNC Concentration SO2 in the air ppm I *
* COSLD Intermediate variable = I *
* DATMP Daily average temperature Celsius I *
* DAY Julian daynumber = T *
* DAYL Astronomical daylength h O *
* DBR Death rate of branches kg DM/ha/d O *
* DCR Death rate of coarse roots kg DM/ha/d O *
* DDTMP Daily daytime temperature Celcius O *
* DELT Integration timestep d T *
* DEPTH Rooting depth mm I *

```

* DFR	Death rate of coarse roots	kg DM/ha/d	O	*
* DNDL1	Death rate of 1. year needles	kg DM/ha/d	O	*
* DNDL2	Death rate of 2. year needles	kg DM/ha/d	O	*
* DVS	Development stage	=	I	*
* DWDSA	Mean daily windspeed	m/s	I	*
* EFF	Photosynthesis parameter	=	I	*
* GBR	Growth rate of branches	kg DM/ha/d	O	*
* GCR	Growth rate of coarse roots	kg DM/ha/d	O	*
* GFR	Growth rate of fine roots	kg DM/ha/d	O	*
* GHW	Growth rate of heartwood	kg DM/ha/d	O	*
* GNDL	Growth rate of the needles	kg DM/ha/d	O	*
* GPHOT	Assimilated CH ₂ O	kg CH ₂ O/ha/d	O	*
* GRT	Growth rate of roots	kg DM/ha/d	O	*
* GSH	Growth rate of shoots	kg DM/ha/d	O	*
* GST	Growth rate of stems	kg DM/ha/d	O	*
* IDAYR	Day counter	d	T	*
* ISTANCE	Stand age at the beginning of simulation	years	I	*
* IYEARR	Year counter	y	T	*
* LAI	Leaf area index	m ² /m ²	O	*
* MAI	Main annual increment	m ³ /ha	O	*
* MAINT	Maintenance respiration	kg CH ₂ O/ha/d	O	*
* OPNAME	Total daily SO ₂ uptake	ug	O	*
* RD	Root density	cm/cm ³	O	*
* RI	Root intensity	g/m ³	O	*
* RL	Total root length	m/m ²	O	*
* SINLD	Intermediate variable	=	O	*
* SITECL	Site class (1 = best, 5 = poor)	=	I	*
* SLA	Specific leaf area of new foliage	m ² /kg	I	*
* SRL	Specific root length	cm gr ⁻¹	I	*
* STAGE	Stand age during the simulation	years	O	*
* STVOL	Stem volume	m ³	O	*
* TMPSUM	Temperature sum	Celcius	O	*
* WBR	Dry matter of branches	kg	I	*
* WCR	Dry matter of coarse roots	kg	I	*
* WFR	Dry matter of fine roots	kg	I	*
* WHRTW	Dry matter of heartwood	kg	I	*
* WNDL1	Dry matter of 1. year needles	kg	I	*
* WRT	Dry matter of the roots	kg	O	*
* WSAPW	Dry matter of sapwood	kg	I	*
*				*
*				*
*	SUBROUTINES called: PHOTO, TOTASS			*
*	FUNCTIONS called: INTERG, LINT, INSW			*
*	FILE usage: none			*
*				*

-----*

SUBROUTINE POPUL (DELT ,ISTEP ,
 & ABLOSS,ACRLSS,AFRLSS,AGBR ,AGCR ,AGFR ,
 & AGHW ,AGNDL ,AGPHOT,AGR ,AGST ,AMAINT,
 & AMAX ,AMX ,ANLOSS,AOPN ,APGPHO,ARLOSS,
 & AGPOOL,AVRAD ,BADEN ,BATMP ,CAI ,COSLD ,
 & DATMP ,DAY ,DAYL ,DBR ,DCR ,DDTMP ,
 & DEPTH ,DFR ,DNDL1 ,DNDL2 ,DNDL ,DAYLI ,
 & DVS ,DWDSA ,EFF ,GBR ,GCR ,
 & GFR ,GHW ,GNDL ,GPHOT ,GRT ,GSH ,

```

& GST ,ISTAGE,LAI ,SUM ,DAYSUM,
& MAI ,MAINT ,OPNAME,RD ,
& RI ,RL ,SINLD ,SITECL,SLA ,SRL ,
& STAGE ,STVOL ,TMPSUM,WBR ,WCR ,WFR ,
& WHRTW ,WNDL ,WRT ,WSAPW ,ASSRED,RTINC ,
& WPOOL, ARLSS)

```

```

IMPLICIT REAL (A-Z)
INTEGER DELT,ISTEP
LOGICAL AUTUMN
REAL DVS0, POOLTB, APAV, WPOOL, alpha, epsilon, DAYLCR, FALLR
DIMENSION DVSTB(12),ROSHOT(14),RODIST(14),FOBR(14)
DIMENSION RAFOBR(16),POOLTB(14)

```

```

DATA DVSTB / 0., 0. , 175., 1. , 350., 2. , 1500., 3.
& ,1800., 4., 3000., 5. /
DATA ROSHOT / 0., 0.35, 0.95, 0.40, 1.0, 0.05, 2.0, 0.10
& ,2.50, 0.15, 3.0, 0.15, 5.0, 0.35 /
DATA RODIST / 0., 0.70, 0.95, 0.70, 1.0, 0.50, 2.0, 0.60
& ,3.0, 0.65, 4.0, 0.70, 5.0, 0.70 /
DATA FOBR / 0., 0.00, 0.95, 0.00, 1.0, 0.75, 1.75, 0.55
& ,2.0, 0.35, 3.0, 0.05, 5.0, 0.00 /
DATA POOLTB / 0., 0.00, 0.95, 0.00, 1.0, 0.00, 1.75, 0.00
& ,2.0, 0.10, 2.9, 0.35, 5.0, 0.60 /
DATA RAFOBR / 0., 0.68, 10.0, 0.55, 20.0, 0.60, 30.0, 0.70,
& 40.0, 0.70, 50.0, 0.70, 75.0, 0.70, 500.0, 0.70 /
DATA TBS / 200./
DATA TES / 350./
DATA ALPHA / 0.24/
DATA EPSILON / 2.1/
DATA DAYLCR / 9.0/

```

* Update development stage last timestep

DVS0 = DVS

* Stand age at the during the simulation (yrs):

STAGE = ISTAGE +((ISTEP * DELT) / 365.)

* Death rates of leaves, branches, coarse and fine roots:

DNDL2 = 0.05 * WNDL / 365.

DBR = 0.03 * WBR / 365.

DCR = 0.03 * WCR / 365.

DFR = 1.50 * WFR / 365.

* Additional variables to characterize stand structure:

* Leaf area index:

LAI = SLA * WNDL / 10000.

* Rootintensity (g.m-3):

RI = WFR / (DEPTH/100.)

* Total root length (m.m-2):

RL = SRL * WFR / (1.E3)

* Root density (cm.cm-3):

RD = SRL * RI / (1.E6)

* Phenological development stage:

* 0 = winter dormancy

* 1 = start leaf flush

* 2 = end leaf flush

* 3 = start leaf fall

* 4 = end leaf fall

TMPACC = INSW(DATMP-BATMP, 0., DATMP-BATMP)

TMPSUM = INTERG (TMPSUM,TMPACC,DELT)

DVS = LINT (DVSTB, 12, TMPSUM)

IF ((DAYL .LT. 14.5) .AND. (DAY .GT. 170)) then

AUTUMN = .TRUE.

ELSE

AUTUMN = .FALSE.

ENDIF

* Present total amount roots, the present amount of fine

* roots is stored to calculate relative rootgrowth

WRT = WFR + WCR

WFRO = WFR

* Photosynthesis rate at light saturation (kg CO2/ha leaf/h):

CALL PHOTO (AMAX ,AMX ,DVS ,DDTMP)

*---- TOTASS computes gross assimilation (FGROS)

CALL TOTASS(DWDSA,DAY,

1 DAYL,AMAX,EFF,LAI,AVRAD,SINLD,COSLD,

2 DTGA,OPNAM,ASSRED,SUM,DAYSUM)

* Conversion from assimilated CO2 to CH2O:

PGPHOT = DTGA * 30./44.

GPHOT = ((6. - SITECL) / 5.) * PGPHOT

* Maintenance respiration (kg CH2O/ha/d):

Q10 = 2.

TEFF = Q10 ** ((DATMP - 25.)/10.)

IF (DAYli .LT. 0.0) THEN

MAINTS = 0.00258 * WBR + 0.000383 * (WSAPW) +

& 0.00258 * WCR + 0.00825 * WFR

ELSE

MAINTS = 0.00825 * WNDL + 0.00258 * WBR + 0.000383

```

&      * (WSAPW) + 0.00258 * WCR + 0.00825 * WFR
ENDIF
MAINT = AMIN1(GPHOT, MAINTS * TEFF)

```

* Calculate amount of assimilates available for leaf flush

```

IF ((DVS .GE. 1.0) .AND. (DVS0 .LE. 2.0)) THEN
  if (dvs0 .lt. 1.0) then
    wpool0=wpool
  endif
  APAV = WPOOL0 * (AMIN1(DVS,2.0) - AMAX1(DVS0,1.0))/DELT
ELSE
  APAV = 0.0
ENDIF

```

* Dry matter allocation over needles, branches, stems and roots:

```

FRT      = LINT (ROSHOT,14,DVS)
FSH      = 1. - FRT

FFR      = LINT (RODIST,14,DVS)
FCR      = 1. - FFR

FFOBR    = LINT (FOBR,14, DVS)
FNDL     = LINT (RAFOBR,14,STAGE)
FBR      = 1 - FNDL FPOOL                      = LINT (POOLTB, 14, DVS)
FST      = 1. - (FFOBR + FPOOL)

```

* Assimilate requirements for dry matter conversion (kg CH₂O/kg DM):

```

ASRQ     = 1.4

```

* Total growth rate (kg DM/ha/d) and growth rates of shoots (needles,
 * branches, sapwood) and roots (fine and coarse roots), and the
 * conversion of sapwood to heartwood):

```

GTDM     = (GPHOT - MAINT) / ASRQ

GSH      = FSH * GTDM + APAV
GNDL     = FNDL * FFOBR * GSH
GBR      = FBR * FFOBR * GSH
GST      = FST * GSH
GPOOL    = FPOOL * GSH - APAV
GHW      = WSAPW / (8.*365.)

GRT      = FRT * GTDM
GCR      = FCR * GRT
GFR      = FFR * GRT

IF (AUTUMN) THEN
  FALLR = ALPHA * EXP(-1*EPSILON*(DAYL-DAYLCR))*(DAYL-DAYLCR))
  DNDL1 = WNDL * FALLR
  DNDL = DNDL1 + DNDL2
  IF ((dayl .LT. daylcr) .AND. (WNDL .lt. 0.5)) then
    DNDL1 = (WNDL+GNDL)/DELT
  DNDL = DNDL1

```

```

ENDIF
GPOOL = GPOOL + DNDL1 * 0.1
ELSE
DNDL1 = 0.0
DNDL = DNDL2
ENDIF

```

- * Dry weights of needles, branches, stems, coarse roots and
- * fine roots, and total above-ground biomass (kg DM/ha) as
- * integrals of growth rates. 5 needle age-classes; 2 stem biomass
- * classes: sapwood and heartwood.

```

WNDL = INTERG (WNDL,GNDL-DNDL,DELT)
WBR = INTERG (WBR, GBR - DBR,DELT)

```

```

WSAPW = INTERG (WSAPW, GST - GHW,DELT)
WHRTW = INTERG (WHRTW, GHW,DELT)
WST = WSAPW + WHRTW
WPOOL = INTERG (WPOOL, GPOOL, DELT)

```

```

WCR = INTERG(WCR, GCR - DCR,DELT)
WFR = INTERG (WFR, GFR - DFR,DELT)
WRT = WCR + WFR

```

- * Relative rootgrowth

```

RTINC = (WFR - WFRO)/WFRO

```

- * Annual totals:

```

APGPHO = INTERG(APGPHO,PGPHOT/1000.,DELT)
AGPHOT = INTERG(AGPHOT,GPHOT/1000.,DELT)
AMAIN = INTERG(AMAIN,MAINT/1000.,DELT)
AGNDL = INTERG(AGNDL,GNDL/1000.,DELT)
AGBR = INTERG(AGBR,GBR/1000.,DELT)
AGST = INTERG(AGST,GST/1000.,DELT)
AGHW = INTERG(AGHW,GHW/1000.,DELT)
AGCR = INTERG(AGCR,GCR/1000.,DELT)
AGFR = INTERG(AGFR,GFR/1000.,DELT)
AGR = INTERG(AGR,GTDM/1000.,DELT)
ANLOSS = INTERG(ANLOSS,(DNDL1+DNDL2)/1000.,DELT)
ARLLSS = INTERG(ARLLSS,(DNDL2)/1000.,DELT)
ABLOSS = INTERG(ABLOSS,DBR/1000.,DELT)
ACRLSS = INTERG(ACRLSS,DCR/1000.,DELT)
AFRLSS = INTERG(AFRLSS,DFR/1000.,DELT)
ARLOSS = INTERG(ARLOSS,(DCR+DFR)/1000.,DELT)
AOPN = INTERG(AOPN,OPNAME,DELT)
AGPOOL = INTERG(AGPOOL,GPOOL/1000.,DELT)

```

- * stem volume:

```

STVOL = WST/BADEN
CA1 = 1000. * AGST/BADEN
MAI = STVOL / STAGE

```

```

RETURN

```

```

END

```

Listing van de aangepaste subroutine PLANT met allocatie volgens TREEDYN (Bossel and Schäfer, 1989) (subroutine POPGR)

* Subroutine POPGR				*
* Author : Caroline van der Salm				*
* Purpose : Simulation of growth of deciduous forest. Allocation				*
* of assimilates according to TREEDYN				*
* Date : december 1991				*
* Developed from subroutine PLANT				*
* Author : Irma Jorritsma, Frits Mohren and Jos Florax				*
* Date : april 1989				*
* Purpose : Simulation of plant growth and development				*
* Date last changes: 12-04-91				*

* FORMAL PARAMETERS: (I=input, O=output, C=control, T=time)				*
* name	meaning	units	class	*

* ABLOSS	Annual loss of branches	1000 kg DM/ha	O	*
* ACRLOSS	Annual loss of coarse roots	1000 kg DM/ha	O	*
* AFRLSS	Annual loss of fine roots	1000 kg DM/ha	O	*
* AGBR	Annual growth rate of branches	1000 kg DM/ha	O	*
* AGCR	Annual growth rate coarse roots	1000 kg DM/ha	O	*
* AGFR	Annual growth rate fine roots	1000 kg DM/ha	O	*
* AGHW	Annual growth rate heartwood	1000 kg DM/ha	O	*
* AGlv	Annual growth rate of leaves	1000 kg DM/ha	O	*
* AGPHOT	Annual assimilated CH ₂ O	1000 kg CH ₂ O/ha	O	*
* AGR	Total annual growth rate	1000 kg DM/ha	O	*
* AGST	Annual growth rate of the stems	1000 kg DM/ha	O	*
* AMAINT	Annual maintenance respiration	1000 kg CH ₂ O/ha	O	*
* AMAX	Maximum photosynthesis	kg CO ₂ /ha leaf/h	O	*
* AMX	Potential photosynthesis	kg CO ₂ /ha leaf/h	I	*
* ANLOSS	Annual loss of leaves	1000 kg DM/ha	O	*
* AOPN	Annual SO ₂ uptake	ug	O	*
* APGPHO	Annual assimilated CO ₂	1000 kg CO ₂ /ha	O	*
* ARLOSS	Annual loss of roots	1000 kg DM/ha	O	*
* AVRAD	Daily average radiation	J cm ⁻² d ⁻¹	I	*
* BADEN	Basic density of the stemwood:	kg/m ³	I	*
* BATMP	Base temp for phenological development	Celsius	I	*
* CAI	Current annual increment	m ³ /ha	O	*
* CONCN	Concentration SO ₂ in the air	ppm	I	*
* COSLD	Intermediate variable	=	I	*
* DATMP	Daily average temperature	Celsius	I	*
* DAY	Julian daynumber	=	T	*
* DAYL	Astronomical daylength	h	O	*
* DBR	Death rate of branches	kg DM/ha/d	O	*
* DCR	Death rate of coarse roots	kg DM/ha/d	O	*
* DDTMP	Daily daytime temperature	Celsius	O	*
* DELT	Integration timestep	d	T	*
* DEPTH	Rooting depth	mm	I	*
* DFR	Death rate of coarse roots	kg DM/ha/d	O	*
* Dlv1	Death rate of leaves in autumn	kg DM/ha/d	O	*
* Dlv2	Continuous death rate of leaves	kg DM/ha/d	O	*
* DVS	Development stage	=	I	*

* DWDSA	Mean daily windspeed	m/s	I	*
* EFF	Photosynthesis parameter	=	I	*
* GBR	Growth rate of branches	kg DM/ha/d	O	*
* GCR	Growth rate of coarse roots	kg DM/ha/d	O	*
* GFR	Growth rate of fine roots	kg DM/ha/d	O	*
* GHW	Growth rate of heartwood	kg DM/ha/d	O	*
* Glv	Growth rate of the leaves	kg DM/ha/d	O	*
* GPHOT	Assimilated CH ₂ O	kg CH ₂ O/ha/d	O	*
* GRT	Growth rate of roots	kg DM/ha/d	O	*
* GSH	Growth rate of shoots	kg DM/ha/d	O	*
* GST	Growth rate of stems	kg DM/ha/d	O	*
* IDAYR	Day counter	d	T	*
* ISTANCE	Stand age at the beginning of simulation	years	I	*
* IYEARR	Year counter	y	T	*
* LAI	Leaf area index	m ² /m ²	O	*
* MAI	Main annual increment	m ³ /ha	O	*
* MAINT	Maintenance respiration	kg CH ₂ O/ha/d	O	*
* OPNAME	Total daily SO ₂ uptake	ug	O	*
* RD	Root density	cm/cm ³	O	*
* RI	Root intensity	g/m ³	O	*
* RL	Total root length	m/m ²	O	*
* SINLD	Intermediate variable	=	O	*
* SITECL	Site class (1 = best, 5 = poor)	=	I	*
* SLA	Specific leaf area of new foliage	m ² /kg	I	*
* SRL	Specific root length	cm gr ⁻¹	I	*
* STAGE	Stand age during the simulation	years	O	*
* STVOL	Stem volume	m ³	O	*
* TMPSUM	Temperature sum	Celcius	O	*
* WBR	Dry matter of branches	kg	I	*
* WCR	Dry matter of coarse roots	kg	I	*
* WFR	Dry matter of fine roots	kg	I	*
* WHRTW	Dry matter of heartwood	kg	I	*
* Wlv	Dry matter of 1. year leaves	kg	I	*
* WRT	Dry matter of the roots	kg	O	*
* WSAPW	Dry matter of sapwood	kg	I	*
*				*
*				*
*	SUBROUTINES called: PHOTO, TOTASS			*
*	FUNCTIONS called: INTERG, LINT, INSW			*
*	FILE usage: none			*
*				*
*				*

```

SUBROUTINE POPGR (DELT ,ISTEP ,
&          ABLOSS,ACRLSS,AFRLSS,AGBR ,AGCR ,AGFR ,
&          AGHW ,AGlv ,AGPHOT,AGR ,AGST ,AMAIN,
&          AMAX ,AMX ,ANLOSS,AOPN ,APGPHO,ARLOSS,
&          AGPOOL,AVRAD ,BADEN ,BATMP ,CAI ,COSLD ,
&          DATMP ,DAY ,DAYL ,DBR ,DCR ,DDTMP ,
&          DEPTH ,DFR ,Div1 ,Div2 ,Div ,DVS ,
&          DWDSA ,EFF ,GBR ,GCR ,GFR ,GHW ,
&          Glv ,GPHOT ,GST ,ISTAGE,LAI ,SUM ,
&          DAYSUM,MAI ,MAINT ,OPNAME,RD ,RI ,
&          RL ,SINLD ,SITECL,SLA ,SRL ,STAGE ,
&          STVOL ,TMPSUM,WBR ,WCR ,WFR ,WHRTW ,

```

```

&          Wlv ,WRT ,WSAPW ,ASSRED,RTINC ,WPOOL ,
&          ARLSS,LVDEM ,FRTDEM,POOLDDEM,FCR ,FBR ,
&          FST)

```

\$DEBUG

```

IMPLICIT REAL (A-Z)
INTEGER DELT,ISTEP
LOGICAL AUTUMN
REAL WlvMAX, POOLTB, LVSH, LVDEM, FRTDEM, WPOOL, WPOOLOPT,
#   MAXLGR, MAXPGR, alpha, epsilon,DAYLCR, FALLR,
#   POOLSH, POOLDDEM, FRLFRT, LAIMAX, AVASS
DIMENSION DVSTB(12),RODIST(14),RTLFFR(16)
DIMENSION BRANCH(16),POOLTB(12)

```

```

DATA DVSTB / 0., 0. , 175., 1. , 350., 2. , 1500., 3.
&           ,1800., 4., 3000., 5. /
DATA RODIST / 0., 0.20, 0.95, 0.02, 1.0, 0.00, 2.0, 0.05
&           ,3.0, 0.150, 4.0, 0.20, 5.0, 0.20 /
DATA POOLTB / 0., 8000.0, 1.0, 8000.0, 2.0 ,2000.0
&           ,2.5, 5000.0, 3.0, 6000.0, 5.0, 8000.0 /
DATA BRANCH / 0., 0.35, 10.0, 0.25, 20.0, 0.17, 30.0, 0.15,
&           40.0, 0.15, 50.0, 0.15, 75.0, 0.15, 500.0, 0.15 /
DATA RTLFFR / 0., 1, 10.0, 1.5, 20.0, 1.7, 30.0, 1.8,
&           40.0, 1.5, 50.0, 1.5, 75.0, 1.5, 500.0, 1.5 /
DATA ALPHA / 0.24/
DATA EPSILON / 2.1/
DATA DAYLCR / 9.00/
DATA MAXLGR / 200.0/
DATA MAXPGR / 500.0/
DATA LAIMAX / 6.0/

```

* Update development stage last timestep

DVS0 = DVS

* Stand age at the during the simulation (yrs):

STAGE = ISTAGE +((ISTEP*DELT) / 365.)

* Death rates of leaves, branches, coarse and fine roots:

$Dlv2 = 0.1 * Wlv / 365.$
 $DBR = 0.03 * WBR / 365.$
 $DCR = 0.03 * WCR / 365.$
 $DFR = 1.50 * WFR / 365.$

* Additional variables to characterize stand structure:

* Leaf area index:

$LAI = SLA * Wlv / 10000.$
 $WlvMAX = LAIMAX/SLA * 10000.$

* Rootintensity (g.m-3):

$RI = WFR / (DEPTH/100.)$

* Total root length (m.m-2):
 $RL = SRL * WFR / (1.E3)$

* Root density (cm.cm-3):
 $RD = SRL * RI / (1.E6)$

* Phenological development stage:

- * 0 = winter dormancy
- * 1 = start leaf flush
- * 2 = end leaf flush
- * 3 = start leaf fall
- * 4 = end leaf fall

```
TMPACC = INSW(DATMP-BATMP, 0., DATMP-BATMP)
TMPSUM = INTERG (TMPSUM,TMPACC,DELT)
DVS  = LINT (DVSTB, 12, TMPSUM)
IF ((DAYL .LT. 14.5) .AND. (DAY .GT. 170)) then
AUTUMN = .TRUE.
ELSE
AUTUMN = .FALSE.
ENDIF
```

* Present total amount of roots, the present amount of fine
 * roots is stored to calculate relative rootgrowth

```
WRT  = WFR + WCR
WPRO = WFR
```

* Calculate optimal poolsize

```
WPOOLOPT = LINT(pooltb,12,dvs)
```

* Photosynthesis rate at light saturation (kg CO2/ha leaf/h):

```
CALL PHOTO (AMAX ,AMX ,DVS ,DDTMP )
```

*---- TOTASS computes gross assimilation (FGROS)

```
CALL TOTASS(DWDSA,DAY,
1 DAYL,AMAX,EFF,LAI,AVRAD,SINLD,COSLD,
2 DTGA,OPNAM,ASSRED,SUM,DAYSUM)
```

* Conversion from assimilated CO2 to CH2O:

```
PGPHOT = DTGA * 30./44.
GPHOT  = (((6. - SITECL) / 5.) * PGPHOT
```

* Maintenance respiration (kg CH2O/ha/d):

```
Q10  = 2.
TEFF = Q10 ** ((DATMP - 25.)/10.)
IF ((DVS .LT. 1.0) .OR. AUTUMN) THEN
MAINTS = 2.85E-3 * WBR + 3.83E-4 * (WSAPW) +
& 2.85E-3 * WCR + 8.25E-3 * WFR
```

```

ELSE
  MAINTS = 8.25E-3 * Wlv + 2.85E-3 * WBR + 3.83E-4 * (WSAPW) +
& 2.85E-3 * WCR + 8.25E-3 * WFR
ENDIF
MAINT = MIN (GPHOT, MAINTS * TEFF)

```

* Assimilate requirements for dry matter conversion (kg CH₂O/kg DM):

```
ASRQ = 1.4
```

* Total growth rate (kg DM/ha/d) and growth rates of shoots (leaves,
 * branches, sapwood) and roots (fine and coarse roots), and the
 * conversion of sapwood to heartwood):

```
GTDM = (GPHOT - MAINT) / ASRQ
```

* Calculate amounts needed for leaf, fine root growth and assimilate pool

```

lvSH = WlvMAX - Wlv
LVDEM = Div2 + lvSH
IF (LVDEM .GT. MAXLGR) LVDEM = MAXLGR
IF (LVDEM .LT. 0.0) LVDEM = 0.0
FRLFRT = LINT(RTLFFR,14,stage)
FRTDEM = DFR/FRLFRT * Wlv/WFR
POOLSH = WPOOLOPT - WPOOL
IF (POOLSH .GT. MAXPGR) POOLSH = MAXPGR
POOLDDEM = POOLSH

```

* Dry matter allocation over branches, stems and coarse roots:

```

FCR = LINT (RODIST,14,DVS)
FBR = LINT (BRANCH,14, STAGE)
FST = 1. - (FCR + FBR)

```

* Calculate growth rates leaves and fine roots

```

GTDM = (GPHOT - MAINT) / ASRQ
IF ((DVS .GE. 1.0) .AND. (.NOT. AUTUMN)) THEN
  AVASS = GTDM + WPOOL
  FLFRT = AVASS / (lvDEM + FRTDEM)
  IF (FLFRT .GT. 1.0) FLFRT = 1.0
  Glv = FLFRT * lvDEM
  GFR = FLFRT * FRTDEM
ELSE
  GLV = 0.0
  GFR = 0.0
ENDIF

```

* Update available assimilates

```

IF ((Glv + GFR) .GT. GTDM) THEN
  AVASS = 0
  GPOOL = GTDM - Glv - GFR
ELSE

```

```

AVASS = GTDM - Glv - GFR
GPOOL = 0.0
ENDIF

```

```

* calculate growth pool
IF (POOLDEM .GT. AVASS) POOLDEM =AVASS
GPOOL = GPOOL + POOLDEM

```

```

* Update available assimilates
AVASS = AVASS - POOLDEM

```

```

* Calculate growth of stems, branches and coarse roots
GBR = FBR * AVASS
GCR = FCR * AVASS
GST = (1- FBR- FCR) * AVASS
GHW = WSAPW / (8.*365.)

```

```

* Leaffall in autumn; according to Janacek et al.

```

```

IF (AUTUMN) THEN
FALLR = ALPHA * EXP(-1*EPSILON*(DAYL-DAYLCR)*(DAYL-DAYLCR))
Div1 = Wlv * FALLR
Div = Div1 + Div2
IF ((dayl .LT. daylcr) .AND. (Wlv .LT. 0.5)) then
Div = (Wlv+Glv)/DELT
ENDIF
GPOOL = GPOOL + Div1 * 0.1
ELSE
Div1 = 0.0
Div = Div2
ENDIF

```

```

* Dry weights of leaves, branches, stems, coarse roots and
* fine roots, and total above-ground biomass (kg DM/ha) as
* integrals of growth rates 5 needle age-classes; 2 stem biomass
* classes: sapwood and heartwood.

```

```

Wlv = INTERG (Wlv,Glv-Dlv,DELT)
WBR = INTERG (WBR, GBR - DBR,DELT)

WSAPW = INTERG (WSAPW, GST - GHW,DELT)
WHRTW = INTERG (WHRTW, GHW,DELT)
WST = WSAPW + WHRTW
WPOOL = INTERG (WPOOL, GPOOL, DELT)

WCR = INTERG(WCR, GCR - DCR,DELT)
WFR = INTERG (WFR, GFR - DFR,DELT)
WRT = WCR + WFR

```

```

* Relative rootgrowth

```

```

RTINC = (WFR - WFRO)/WFRO

```

* Annual totals:

```
APGPHO = INTERG(APGPHO,PGPHOT/1000.,DELT)
AGPHOT = INTERG(AGPHOT,GPHOT/1000.,DELT)
AMAIN = INTERG(AMAIN,MAINT/1000.,DELT)
AGlv = INTERG(AGlv,Glv/1000.,DELT)
AGBR = INTERG(AGBR,GBR/1000.,DELT)
AGST = INTERG(AGST,GST/1000.,DELT)
AGHW = INTERG(AGHW,GHW/1000.,DELT)
AGCR = INTERG(AGCR,GCR/1000.,DELT)
AGFR = INTERG(AGFR,GFR/1000.,DELT)
AGR = INTERG(AGR,GTDM/1000.,DELT)
ANLOSS = INTERG(ANLOSS,(Div1+Div2)/1000.,DELT)
ARLLSS = INTERG(ARLLSS,(Div2)/1000.,DELT)
ABLOSS = INTERG(ABLOSS,DBR/1000.,DELT)
ACRLSS = INTERG(ACRLSS,DCR/1000.,DELT)
AFRLSS = INTERG(AFRLSS,DFR/1000.,DELT)
ARLOSS = INTERG(ARLOSS,(DCR+DFR)/1000.,DELT)
AOPN = INTERG(AOPN,OPNAME,DELT)
AGPOOL = INTERG(AGPOOL,GPOOL/1000.,DELT)
```

* stem volume:

```
STVOL = WST/BADEN
CAI = 1000. * AGST / BADEN
MAI = STVOL / STAGE
```

RETURN

END