

Uit: Nederlands Bosbouw- R. Rabbinge en G. M. J. Mohren

tijdschrift.

Jaargang 56

no 4, april 1984

Vakgroepen Theoretische Teeltkunde en Bosteelt, Landbouwhogeschool  
Wageningen

## Inleiding

Groei en ontwikkeling van een bos maakt een mens gedurende zijn leven doorgaans maar eenmaal mee en dat is wellicht één van de redenen waarom de analogie met het ieder jaar terugkerende akkerbouwgewas niet wordt geaccepteerd. De groei van bossen wordt veelvuldig geplaatst tegenover die van akkerbouwgewassen en niet naast die van andere gewassen. En hoewel er naast de tijdschaal nog vele andere verschillen bestaan zal tijdens deze inleiding niet het verschillende maar het gemeenschappelijke worden benadrukt. De benadering die we daartoe kiezen is die der ecofysiologie. Daarbij wordt gekeken naar de invloed die omgevingsfactoren hebben op de fysiologische processen in de plant die de basis vormen van de primaire productie. Gepoogd zal worden de functionele (gewasfysiologische) aspecten van bosgroei te demonstreren en te integreren in een berekening over de potenties van bosgroei onder invloed van verschillende belangrijke omgevingsfactoren. Deze integratie vindt plaats door middel van een simulatiemodel. Met dit model kan niet alleen de potentie van bosgroei op een bepaalde standplaats worden berekend, maar ook kunnen de beperkingen worden vastgesteld. Daarnaast kunnen de eventuele gevolgen van verstoringen worden berekend als bekend is welke fysiologische deelprocessen worden beïnvloed.

Op deze wijze is het eveneens mogelijk de gevolgen van veranderingen van afzonderlijke factoren na te gaan. Experimenteel onderzoek met bossen waarbij het effect van één variabele op de groei wordt nagegaan is vrijwel onmogelijk aangezien we met veeljarige processen te maken hebben. Daarbij komt nog dat in geval van grootschalige geleidelijke veranderingen van belangrijke sturende factoren, empirisch onderzoek vrijwel onmogelijk is vanwege het ontbreken van vergelijkbare "nul-behandelingen" (Athari & Kramer, 1983). Door modelberekeningen zijn deze effecten wel na te gaan. Met een getoetst model kan door wijziging van één van de inputrelaties het effect van een verstoring worden nagegaan. Deze benadering en de wijze waarop model-onderzoek plaatsvindt zullen in dit preadvies worden uiteengezet.

## Begrippen en definities

Een plattegrond van een stad, een maquette van een gebouw of een schilderij van een bos kunnen een *model* genoemd worden. Het zijn vereenvoudigde voorstellingen van de werkelijkheid die de essenties van het systeem dat ze beschrijven weergeven. Een goed model vergroot de doorzichtigheid en het inzicht in het functioneren van een systeem. Modellen kunnen de toestand van het systeem *beschrijven* (beschrijvende modellen) of kunnen op basis van deelprocessen het gedrag van het systeem *verklaren* (verklarende modellen). Een voorbeeld van een beschrijvend model is een kaart van een streek, een groeicurve van een gewas of de getekende structuur van een bos. Voorbeelden van een verklarend model zijn de simulatie van groei en ontwikkeling van een gewas op grond van beschrijvende kennis van CO<sub>2</sub>-assimilatie, respiratie en transpiratie. Een ander voorbeeld van een verklarend model is de verdeling van licht in een gewas op grond van de geometrische en optische kenmerken van een gewas. Hierbij is kennis van de structuur van het gewas (b.v. een bos) van grote betekenis.

Modellen kunnen *dynamisch* of *statisch* zijn. Statisch wil zeggen dat het gaat om het karakteriseren van de toestand van een systeem op één bepaald moment, terwijl dynamische modellen een bepaald verloop in de tijd weergeven. De verdeling van licht in een gewas en een kaart van een streek zijn voorbeelden van statische modellen, de één verklarend, de ander beschrijvend van karakter. De groeicurve van een bos en de simulatie van bosgroei zijn dynamische modellen, de één beschrijvend, de ander verklarend. *Simulatie* is de ontwikkeling of bouw van een model en de vergelijking van dit model met het werkelijke systeem. De benaderingswijze die hier wordt gepresenteerd is gericht op de ontwikkeling van verklarende simulatiemodellen voor de groei en ontwikkeling van een bos. Definitie van de grenzen van een *systeem* is uiterst essentieel en hangt nauw samen met de doelstelling van het onderzoek. Indien beoogd wordt de kennis en het inzicht over de groei van een gewas onder veldomstandigheden te vergroten wordt het systeem gedefinieerd als een akker van een zeker oppervlak op een bepaalde

plaats op een bepaalde bodem. De weersfactoren zijn in dat geval de belangrijkste *sturende variabelen*. Bij het gebruiken van simulatiemodellen om de potentiële groei van een bos te berekenen is een scherpe definitie gewenst van de systeemgrenzen. Hierbij wordt gebruik gemaakt van karakteristieken zoals het grondoppervlak, de leeftijd van de opstand, de grondsoort, de waterbeschikbaarheid en de nutriëntenvoorraad.

Met het hier besproken model wordt gepoogd de verschillen in potentiële groei tussen bosopstanden op verschillende locaties vast te stellen. Als voorbeeld wordt deze modelmatige benadering hier toegepast op een gelijkjarige douglascultuur van goede herkomst op een homogene standplaats. Een dergelijk model kan in principe ook worden toegepast op complexere systemen bijv. ongelijkjarige bossen en gemengde opstanden. Het rekenvoorbeeld hier gaat uit van een douglasopstand van 50 jaar op rijke bodem (1e boniteit). Vervolgens wordt geanalyseerd wat de mogelijkheden en beperkingen zijn van de groei van dit douglasbos en er wordt nagegaan op welke wijze invloeden van buitenaf de groei kunnen reduceren. Onder *groei* wordt daarbij verstaan: Accumulatie van droge stof in de vorm van biomassa welke het gevolg is van CO<sub>2</sub>-assimilatie met behulp van zonne-energie. Dit proces gaat gepaard met verdamping van water en opname van nutriënten die in de biomassa worden geïmmobiliseerd. De groei van de douglasopstand wordt gesimuleerd en berekend voor een gezond bos, d.w.z. ziekten en plagen zijn afwezig, evenals door menselijk toedoen veroorzaakte groeireducerende factoren. Het fysisch-chemisch milieu wordt vrij van remmende stoffen verondersteld.

#### Verschillende stappen bij modellenbouw

Modellenbouw geschiedt in een aantal stappen, die achtereenvolgens worden doorlopen. Na definitie van de *doelstellingen* en formulering van de *probleemstelling* wordt het systeem en zijn grenzen gedefinieerd. De systeemgrenzen hangen nauw samen met de doelstelling die men formuleert. Zo is het mogelijk een simulatiemodel te ontwikkelen voor de groei van één individuele boom onder de aanname dat wederzijdse beïnvloeding met andere bomen afwezig is en dat slechts de hoeveelheid licht de groei en ontwikkeling van deze individuele boom beïnvloedt. Is men eventueel geïnteresseerd in de produktiviteit van een bos dan dienen totaal andere systeemgrenzen te worden gedefinieerd. Zo is de invloed van de ene boom op de andere boom in een model van een bos een deel van de interne relaties, welke in het model bestaan, terwijl bij een model van een individuele boom de effecten van een belendende boom hooguit als sturende variabelen het gedrag van het model kunnen meebepalen.

Na *definitie van de grenzen* van het systeem worden de relaties binnen het systeem conceptueel geformuleerd, en worden toestandsvariabelen, snelheidsvariabelen en sturende variabelen gedefinieerd, vervolgens worden de effecten van de voor het gedrag van het systeem bepalende externe factoren omschreven, eveneens kwalitatief. Na deze *conceptualisering* van het systeem en omschrijving van de invloeden van buitenaf vindt *kwantificering* plaats. De invloeden van sturende variabelen op de snelheidsvariabelen worden met behulp van literatuurgegevens en detail-experimenten vastgelegd en daarmee wordt de basis gelegd voor het computermodel. Dit *computermodel* is de kwantitatieve neerslag van het conceptueel model. Doorgaans wordt bij de verklarende modellen die bij de Vakgroep Theoretische Teeltkunde zijn ontwikkeld gebruik gemaakt van numerieke integratiemethoden om de veranderingen in de tijd te simuleren.

Berekeningen met het model, bijvoorbeeld de groei van een bos, worden vervolgens uitgevoerd over een bepaalde tijdsspanne en de uitkomsten van deze berekeningen worden vergeleken met die van het werkelijke systeem. Daartoe zijn groei-analyses vereist. Voor de invoergegevens, de relaties van snelheden met sturende variabelen zijn veelal detailproeven vereist, zoals de fotosynthese snelheid bij verschillende lichtintensiteiten of de invloed van N-gehalte in de naalden op fotosynthetische activiteit. Na grondige *toetsing* van het model, d.w.z. vergelijking van de uitkomsten van de computerberekeningen met verschillende gewasgroeisituaties (b.v. opbrengstgegevens van permanente proefperken) kan het model worden gebruikt, bijvoorbeeld voor het doorrekenen van verschillende beheersalternatieven. Tevens kan het model gebruikt worden om verschillende effecten zoals een verstoring van de fotosynthese-lichtresponscurve door een systeemvreemde stof of de mutilatie van een deel van de boom als gevolg van een calamiteit, te onderzoeken.

Dit type van simulatiemodellen, waarbij veel aandacht besteed wordt aan fysiologische processen, wordt reeds een tiental jaren in de akker- en weidebouw gebruikt (De Wit et al., 1978; Penning de Vries & Van Laar, 1982). Door grondige toetsing in uiteenlopende situaties en in verschillende gewassen, is de benadering inmiddels uitgebreid geëvalueerd. Hierdoor is duidelijk geworden welke deelprocessen het gedrag van het totale systeem het meest beïnvloeden en op grond daarvan kan een rangorde in belangrijkheid van de deelprocessen worden geformuleerd.

#### Een model van een bos

In figuur 1 is een schematische voorstelling van een boscossysteem weergegeven. De toestand van het systeem wordt uitgedrukt met de toestandsvariabelen

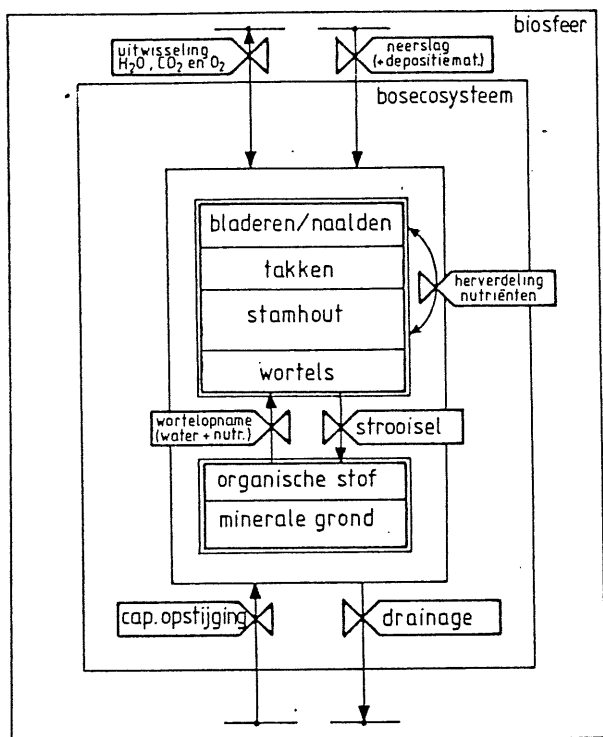


Fig. 1 Schematische weergave van een boscossysteem, en enkele belangrijke kringlopen daarin (naar Miller, 1979).

die allemaal worden weergegeven in kg droge stof ha<sup>-1</sup>. Binnen de toestandsvariabele die de hoeveelheid biomassa in de bovengrondse delen uitdrukt, kan een onderscheid worden gemaakt tussen bladeren/naalden, takken, stammen, en wortels. In het bodemgedeelte kan een onderscheid gemaakt worden naar ruwe humus en strooisel op de grond, organische stof in de bodem, de minerale grond, en de hoeveelheid beschikbaar water in de doorwortelde zone (aanwezig opneembaar water vermeerderd met de hoeveelheid water die beschikbaar komt door capillaire opstijging).

Globaal gezien kunnen er in een boscossysteem drie verschillende kringlopen worden onderscheiden, (Miller, 1979). Allereerst de kringloop waarvan het ecosysteem zelf een deel uitmaakt. Deze kringloop heeft betrekking op de energie- en materiestromen die de systeemgrenzen passeren: Input van CO<sub>2</sub>, straling en neerslag, afgifte van O<sub>2</sub> en H<sub>2</sub>O (verdamping en drainage). De tweede kringloop betreft de materiaalfluxen tussen de afzonderlijke componenten van het systeem: nutriënten worden uit de bodem opgenomen en vastgelegd in de biomassa. Na afsterven wordt deze biomassa met behulp van micro-organismen afgebroken, waarna de erin aanwezige nutriënten weer beschikbaar zijn voor opname door de wortels. Een derde kringloop vindt plaats in de boom en betreft het transport en de herverdeling van nutriënten in de le-

vende biomassa zelf. Met name stikstof wordt vaak gere-distribueerd. Kalium kan daarbij een rol spelen als boodschappenjongen. Voor ieder van de kringlopen is de opstelling van een submodel mogelijk. Integratie van de submodellen in één model vindt vervolgens plaats.

### Groebepalende, groeibeperkende en groeireducerende factoren

Met dit in globale termen beschreven conceptueel model kan na kwantificering de groei onder verschillende omstandigheden worden doorgerekend. Daarbij kan

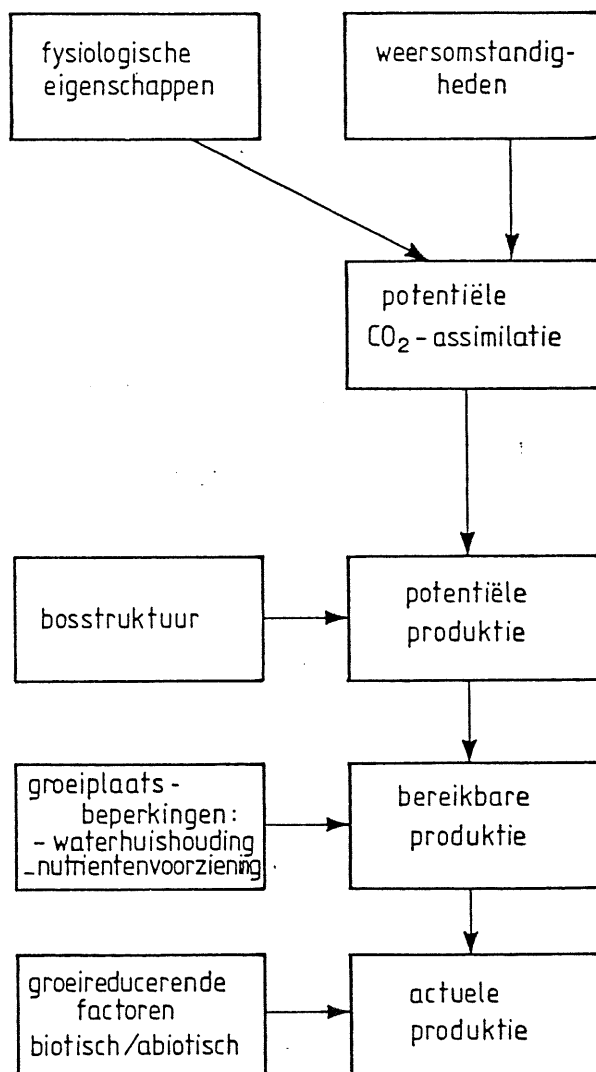


Fig. 2 Schema van de indeling van de primaire produktie in een aantal produktieniveaus. De afzonderlijke produktiesituaties die onderscheiden kunnen worden op niveau van de bereikbare produktie, zijn gekenmerkt door de groeifactor die de situatie van de algemene produktieomstandigheden onderscheidt.

een onderscheid worden gemaakt naar verschillende productieniveaus (figuur 2):

#### A Potentiële productie

Groei wordt niet beperkt door water en/of nutriënten en is volledig bepaald door de fysiologische karakteristieken van de plantesoorten en de binnenkomende straling. De binnenkomende straling, de fotosynthese eigenschappen van de plant en de temperatuur bepalen de groeisnelheid. Daarbij wordt uitgegaan van een gesloten gewas. Met een gesloten gewas wordt hier bedoeld een hoeveelheid bladoppervlak die voldoende is om alle inkomende straling te onderscheppen, en die homogeen verdeeld is over het grondoppervlak. Bij bossen is dit vaak niet het geval als gevolg van een onregelmatige stand van de bomen en een onregelmatige verdeling van het bladoppervlak in de boomkronen.

#### B Bereikbare productie

Nutriënten en water kunnen beperkend zijn voor de groei en bepalen dan de te realiseren groeisnelheid. Voor de bereikbare productie kunnen verschillende situaties worden onderscheiden:

- 1 Alleen watertekort. Watertekort leidt tot sluiting van de huidmondjes, waardoor de CO<sub>2</sub> uitwisseling wordt belemmerd en de groeisnelheid daalt. Zodra door regenval de watervoorraad in de bodem weer wordt aangevuld neemt de verdamping weer toe, en kan ook de CO<sub>2</sub>-assimilatie weer stijgen.
- 2 Zo nu en dan water en N-tekort. De CO<sub>2</sub>-assimilatie is minder dan in situatie 1, omdat het fotosynthese apparaat niet optimaal kan functioneren. De groeisnelheid is aanzienlijk lager dan in de potentiële groeisituatie.
- 3 Zo nu en dan water, N- en mineralentekort. Vele bossystemen groeien onder deze omstandigheden en vertonen een korte groeiperiode en lage netto groeisnelheden in de orde van grootte van 20-50 kg d.s. ha<sup>-1</sup> dag<sup>-1</sup>. Deze zijn te verklaren uit de verminderde kwaliteit van het fotosynthese apparaat en de schaarste aan essentiële bestanddelen voor de levende biomassa (b.v. fosfaat).

#### C Actuele productie

Bij ieder van de onder B genoemde produktiesituaties, is een bepaald productieniveau bereikbaar. Toch wordt dit niveau vaak niet gerealiseerd omdat allerlei groeireducerende factoren een rol spelen. Door deze biotische en abiotische factoren wordt de groeisnelheid van gewassen vaak drastisch aangetast. Dit kunnen ziekten en plagen zijn, maar ook kan de groei worden

gereduceerd door systeemvreemde stoffen, die het gevolg zijn van luchtverontreiniging.

#### Voorbeeld van een berekening van de groei in een eenvoudig bossysteem

Voor een eenvoudig bossysteem bestaande uit een uniforme opstand van douglas, die 50 jaar oud is en een dichtheid van 400 stammen ha<sup>-1</sup> bezit met een hoogte van 32 m wordt de potentiële groeisnelheid uitgerekend. De getallen zijn gebaseerd op literatuurgegevens (Satoo & Madgwick, 1982; Mohren et al., 1984) en op de gangbare opbrengsttabellen (La Bastide & Faber, 1972). De netto groeisnelheid wordt uitgerekend op basis van potentiële bruto-fotosynthese en groei- en onderhoudsademhaling. De netto-productie wordt vervolgens verdeeld over naalden, takken, stamhout en wortels. Figuur 3 geeft een beeld van het aandeel van ieder van deze processen en plantdelen in de totale bruto-fotosynthese.

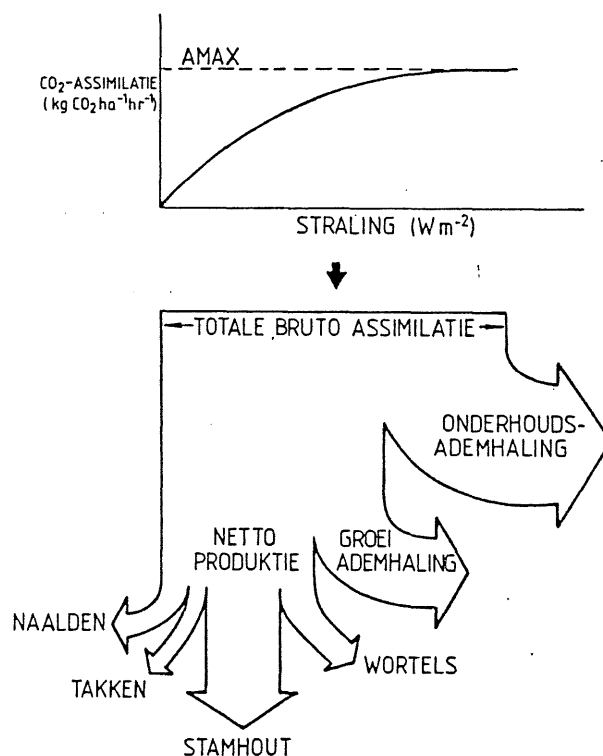
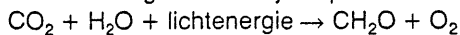


Fig. 3 (a): Fotosynthese-lichtresponscurve voor een bladoppervlak als basis voor de totale bruto CO<sub>2</sub>-assimilatie; (b): Verdeling van de totale bruto-assimilatie over onderhouds- en groei-ademhaling, en netto-productie van naalden, takken, stamhout en wortels.

De totale opstand bestaat uit 10.000 kg naalden per ha, 500 m<sup>3</sup> (230.000 kg droge stof) stamhout per ha, en voorts nog 20.000 kg takken en 40.000 kg wortels per ha. De totale aanwezige biomassa bedraagt 300.000 kg droge stof ha<sup>-1</sup>, waarvan 160.000 kg le-

vend. De stamhoutmassa bestaat immers voor het grootste gedeelte uit inactief kernhout.

De bruto-groeijsnelheid van dit bos kan als volgt worden berekend: stralingsenergie wordt door het bos geabsorbeerd. Het merendeel van deze geabsorbeerde energie wordt benut voor de verdamping en voor de opwarming van de lucht, of weer in de vorm van langgolelige straling uitgezonden; slechts een klein deel wordt omgezet in chemische energie. Dit geschiedt door de chloroplasten die zich in de cellen van de groene plant bevinden en de gebonden CO<sub>2</sub> moleculen gebruiken om suikers van te maken. Voor ieder CO<sub>2</sub> molecuul dat wordt gebonden zijn 8 quanta licht nodig.



De suikers worden hier voor de eenvoud als CH<sub>2</sub>O weergegeven. Per Joule zichtbaar licht die wordt geabsorbeerd door het chlorofyl kan ongeveer  $11-14 \times 10^{-9}$  kg CO<sub>2</sub> worden vastgelegd. Bij toename van de inkomende lighthoeveelheid treedt lichtverzadiging op. Bij circa  $500 \text{ J m}^{-2}\text{s}^{-1}$  d.w.z. 50% van de lichtintensiteit midden op een mooie dag in juni wordt de maximale fotosynthese per eenheid van bladoppervlak bereikt. Deze bedraagt bij douglas  $15 \text{ kg CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1}$  (Larcher, 1980). Onder goede omstandigheden wat betreft de hoeveelheid licht kan dan een bruto-fotosynthese van  $210 \text{ kg CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ dag}^{-1}$  worden gerealiseerd als we te maken zouden hebben met één bladlaag. Een bos bestaat evenwel niet uit een groen biljartlaken maar is opgebouwd uit een groot aantal bladlagen die in allerlei posities t.o.v. de invallende lichtstralen verkeren.

Met behulp van een lichtverdelingsmodel kan de bruto-fotosynthese van dit bos worden berekend (Goudriaan & Van Laar, 1978; Mohren et al., 1984). Deze blijkt tenminste het tweevoudige te bedragen van de bruto-CO<sub>2</sub>-assimilatie van één laag horizontale bladeren. De bruto-fotosynthese van dit gesloten bos bedraagt midden in het groeiseizoen potentieel zo'n  $600 \text{ kg CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ dag}^{-1}$ ; gemiddeld over het gehele groeiseizoen bedraagt de potentiële produktie zo'n  $380 \text{ kg CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ dag}^{-1}$ . Dit komt overeen met een produktie van  $260 \text{ kg CH}_2\text{O ha}^{-1} \text{ dag}^{-1}$  zoals we uit bovenstaande reactievergelijking afleiden op basis van de atoomgewichten van C, H en O. Dit is de bruto-fotosynthese van een gesloten gewas. Indien in het kronendak gaten voorkomen is de lichtonderschepping niet volledig en is de bruto-fotosynthese aanzienlijk lager. Het ogenblik waarop de gesloten gewassituatie wordt bereikt is bepalend voor de lengte van de periode gedurende welke maximale bruto-groeijsnelheid kan worden gehandhaafd. Zijn er als gevolg van onregelmatige stand horizontaal of verticaal gaten in de bladmassa (naalden) dan heeft dit onmiddellijk gevolgen voor de vastgelegde hoeveelheid suikers. De hoeveelheid bladmassa is

ook van belang want deze bepaalt of volledige lichtonderschepping wordt gerealiseerd. Grofweg vindt in een naaldbos bij een oppervlak van de naalden die vijf maal die van de onderliggende grond bedraagt (LAI = 5), volledige lichtonderschepping plaats. Van deze bij de assimilatie geproduceerde suiker gaat een deel weer verloren door ademhalingsprocessen (Penning de Vries, 1974). Ademhaling die ten dele nodig is om het aanwezige materiaal in stand te houden (onderhoudsademhaling) en ten dele samengaat met de vorming van nieuw structureel plantmateriaal uit de bij de fotosynthese gevormde suikers (groeiademhaling). Voor de onderhoudsademhaling is in een bos relatief veel materiaal nodig, omdat er zoveel levende biomassa per hectare aanwezig is. Dit onderhoud betreft het weer opbouwen van afgebroken enzymen, het instandhouden van ionengradiënten, het herstellen van membranen, e.d. De voor de onderhoudsademhaling benodigde hoeveelheid assimilaten hangt af van de samenstelling van de biomassa. De onderhoudsademhaling van naalden in kg CH<sub>2</sub>O per dag komt overeen met circa 0,5% van de totale naaldmassa. De voor het stamhout benodigde onderhoudsademhaling ligt meer dan een factor 10 lager: naast het dode kernhout bevat ook het levende spinthout een groot percentage stabiele componenten zoals lignine en hemi-cellulosen. In het aangehaalde voorbeeld bedraagt de onderhoudsademhaling na het in rekening brengen van alle componenten gemiddeld  $90 \text{ kg CH}_2\text{O ha}^{-1} \text{ dag}^{-1}$ . Daardoor resteert voor de toename van biomassa nog  $170 \text{ kg CH}_2\text{O ha}^{-1} \text{ dag}^{-1}$ . Hiervan gaat ongeveer 35% verloren door de groeiademhaling, dit zijn de gewichtsverliezen die veroorzaakt worden door de omzetting van glucose (CH<sub>2</sub>O) in proteïnen, vetten, lignine en structurele koolhydraten. Uiteindelijk resteert een netto groeijsnelheid gemiddeld voor het hele groeiseizoen, van  $110 \text{ kg droge stof ha}^{-1} \text{ dag}^{-1}$ .

Deze groeijsnelheid is alleen mogelijk in een gesloten opstand. In het begin en het eind van het groeiseizoen (april, mei, september, oktober) wordt deze groeijsnelheid niet gerealiseerd vanwege de geringere instraling door de lage zonnestand. In juni en juli is de groeijsnelheid hoger, tot  $200 \text{ kg d.s. ha}^{-1} \text{ dag}^{-1}$ . Een groeiperiode van 180 dagen, met een gemiddelde groeijsnelheid in het begin en het einde van het groeiseizoen is daarom niet onrealistisch. Dit betekent een jaarlijkse bijgroei van  $180 \times 110 \text{ kg} = 20.000 \text{ kg}$ , waarvan zo'n 3.000 kg in de naalden, 2.000 kg in de takken en 4.000 kg in de wortels terecht komt, zodat zo'n 11.000 kg stamhout resulteert. Dit komt overeen met zo'n  $24 \text{ m}^3$  stamhoutvolume. Dit is een iets hogere groeijsnelheid (jaarlijkse aanwas) dan in de opbrengsttabellen wordt aangegeven voor opstanden van de 1e boniteit (la Bastide & Faber, 1972). In Nederland worden dergelijke groeijsnelheden hoogst zelden gerealiseerd.

seerd. Onder andere enkele oude douglas opstanden nabij Paleis 't Loo aan de Koningslaan vertoonden in het verleden dergelijke groeisnelheden.

### Vergelijking met landbouwproductiesystemen

De produktie die in het algemeen in bossystemen in Nederland wordt gerealiseerd komt op geen stukken na overeen met de potentiële produktie. De actuele jaarlijkse aanwas is doorgaans niet meer dan 20-30% van de berekende potentiële groeisnelheid (3e Nederlandse bosstatistiek; CBS, 1971). Hierbij dient te worden opgemerkt dat dit cijfer geldt als gemiddelde voor heel Nederland, zodat ook jonge en daarom nog niet gesloten bosopstanden meedoen. Bovendien ligt een groot deel van de Nederlandse bossen op hoge zandgronden met gering vochtleverend vermogen (bijv. een groot gedeelte van de Veluwe) waardoor zelfs bij voldoende nutriëntenbeschikbaarheid de potentiële groeisnelheid niet kan worden gerealiseerd als gevolg van watertekort. Immers, gedurende het groeiseizoen valt zo'n 300-400 mm regen, terwijl zo'n 600-700 mm water potentieel verdampt. Nalevering van 200-300 mm op basis van de wintervoorraad, is op de meeste gronden waar bossen staan niet mogelijk. Daarbij komt dat de Nederlandse bossen vaak op schrale zandgronden staan waar de tekorten aan nutriënten chronisch zijn. In deze situaties is, meer dan bij primaire produktie in de akker- of weidebouw, ook de nutriëntenkringloop binnen het ecosysteem van belang: een groot deel van de voor de groei beschikbare nutriënten is afkomstig van het in de voorgaande jaren geproduceerde strooisel. Het successieverloop van bijvoorbeeld stuifzandbebossingen kan in die zin gezien worden als een voortdurende toename (o.a. door atmosferische input) van de totale hoeveelheid nutriënten, welke beschikbaar zijn voor deze kringloopprocessen. In het algemeen voltrekken deze veranderingen zich weer langzaam en voorlopig zal daarom op de hogere arme zandgronden het bereikbare produktieniveau relatief laag zijn. Overigens is de sterk verhoogde stikstofinput in het boscysteem als gevolg van luchtverontreiniging (Van Breemen et al., 1982) in dit verband in feite te zien als gratis bemesting. Het gaat echter niet om kg stikstof per hectare alléén, zoals in de volgende paragraaf zal worden aangeduid.

Zonder extra input van nutriënten kan de groei alleen marginaal worden opgevoerd door verbetering van het beheer door zoveel mogelijk en zo lang mogelijk een gesloten gewas te realiseren. Indien naast dit verbeterde beheer verbeterde produktieomstandigheden als nutriënten en waterbeheersing gerealiseerd worden, komt een vergelijking met akker- en weidebouw wellicht gunstiger uit dan nu het geval is. Hierbij valt bijvoorbeeld te denken aan populierenakkers waar de

gerealiseerde produktie vaak veel hoger is. In tabel 1 worden actuele en potentiële groei van gras, een akkerbouwgewas en een bos met elkaar vergeleken en het blijkt dat, in vergelijking met de landbouw, de bosbouw het slecht doet wat betreft droge-stofproduktie. Het opbrengstniveau van de landbouw ligt op zo'n 70-75% van de potentiële opbrengst, voor bos is dit niet meer dan 20-30%. De actuele groei van een Nederlands bos bedraagt gemiddeld zo'n 4.000-6.000 kg droge stof ha<sup>-1</sup>, terwijl 10-15.000 kg ha<sup>-1</sup> of gemiddeld 10-15 m<sup>3</sup> stamhout ha<sup>-1</sup> jr<sup>-1</sup> mogelijk moet zijn bij voldoende nutriënten en water. Het verschil in standplaats tussen bos en akker en weide verklaart een groot deel van dit verschil, maar waarschijnlijk niet alles.

### Actuele produktie als gevolg van verstoringen en groeireducties

Voor de berekening van de groeisnelheid van een bosstelsel is gebruik gemaakt van een eenvoudig simulatiemodel, bestaande uit een aantal toestandsvariabelen, enkele snelheidsvariabelen en een aantal belangrijke sturende factoren. In figuur 1 zijn een aantal daarvan in een schema weergegeven, samen met enkele belangrijke kringlopen die in een boscysteem kunnen worden onderscheiden.

Verschillen tussen de actuele en de bereikbare produktie kunnen een aantal verschillende oorzaken hebben. *Ziekten en plagen* hebben vaak een afname van het fotosyntheseapparaat tot gevolg door afname van het blad- of naaldoppervlak. Een voorbeeld hiervan is insektenvraat. Uitgaande van het hier beschreven model is op eenvoudige wijze in te zien hoe dit resulteert in een afname van de bruto-fotosynthese en dienvolgevoelge leidt tot een daling van de netto-groeisnelheid. *Gebreksziekten* als gevolg van tekorten aan spore-elementen, kunnen tot een reeks van groeistoornissen leiden. Deze kunnen momenteel met het hier beschreven model niet of nauwelijks onderzocht worden (het gaat hier dus niet om die factoren die bepalend zijn voor het bereikbare niveau, zoals waterbeschikbaarheid en aanwezigheid van stikstof, fosfaat en andere macronutriënten). *Onkruidconcurrentie*, bijvoorbeeld door verwildering van Amerikaanse vogelkers, is in deze modelbenadering te zien als een toenemende primaire produktie door een ongewenste soort ten koste van de hoofdboomsoort. De totale primaire produktie is aan een maximum gebonden, en wanneer een dergelijke ongewenste soort een belangrijk deel van de totaal beschikbare groeiruimte inneemt, neemt de produktie van de hoofdboomsoort evenredig daarmee af. Groeiverstoringen door *systeemvreemde stoffen* zoals in geval van licht- en bodemverontreiniging beïnvloeden vooral fysiologische processen, en kunnen leiden tot

Tabel 1 Potentiële produktievergelijking in land- en bosbouw in Nederland.

	Akker	Gras	Bos
Max. fotosynth. snelheid (kg CO <sub>2</sub> ha <sup>-1</sup> hr <sup>-1</sup> )	30	30	15
Gem. groeisnelheid (kg d.s. ha <sup>-1</sup> dag <sup>-1</sup> )	200	110 <sup>1)</sup>	110
Groeiseizoen (dagen)	100	180	180
Droge-stofproductie (kg ha <sup>-1</sup> jr <sup>-1</sup> )	20.000	20.000	20.000
Economische productie (kg kg <sup>-1</sup> )	0.5-0.7	0.6	0.5-0.6
Netto econ. prod. (kg ha <sup>-1</sup> jr <sup>-1</sup> )	10.000-15.000	12.000	10.000-12.000
Gerealiseerde econ. prod. (kg ha <sup>-1</sup> )	5.000-10.000	7.00-8.000	2.000- 3.000
	50-70%	60-70%	20-30%

<sup>1)</sup> Niet gehele groeiseizoen gesloten vanwege regelmatig maaien.

verminderde primaire produktie van het gehele systeem. Op deze laatste groep van verstoringen wordt iets dieper ingegaan door een aantal mogelijke effecten afzonderlijk te bespreken op hun consequenties voor de primaire produktie.

Hier moet overigens opgemerkt worden dat, afhankelijk van de waarde en het gebruik van een bepaald produktiesysteem, niet alle verstoringen per definitie een ongunstig gevolg hebben. Indien we bijvoorbeeld alleen geïnteresseerd zijn in primaire produktie is de toename van de CO<sub>2</sub>-concentratie van de buitenlucht als gevolg van verbranding van fossiele brandstoffen niet ongunstig; de maximale fotosynthesesnelheid van de meeste bomen wordt beperkt door de temperatuur en de CO<sub>2</sub>-concentratie van de buitenlucht. Als gevolg van een verhoogde CO<sub>2</sub>-concentratie zal in dat geval de fotosynthese toenemen bij gelijkblijvende verdamping. De efficiëntie van de waterbenutting neemt in dat geval toe (Goudriaan en Ajtay, 1979). Ook de al eerder genoemde verhoogde stikstofinput in bosesystemen (Van Breemen et al., 1982) is op onze schrale bosgronden niet bij voorbaat ongunstig. Het gaat echter om de totale nutriëntenopname door de plant, en deze is van meer factoren afhankelijk.

Voor het bespreken van de invloed van een aantal verstoringen kan grofweg een onderscheid gemaakt worden naar de invloed op het bovengrondse milieu enerzijds, en de invloed op het ondergrondse milieu anderzijds. Voor een uitgebreider overzicht van mogelijke verstoringen ten gevolge van luchtverontreiniging zij hier verwezen naar Smith (1981) en Schut (1983).

#### A Bovengronds

De belangrijkste snelheden voor het bovengrondse milieu zijn de CO<sub>2</sub>-assimilatie en de transpiratie. De totale verdamping en bruto-fotosynthese van de opstand

worden berekend door het totale bladoppervlak mee in beschouwing te nemen. Als toestandsvariabele is daarom de totale hoeveelheid bladoppervlak eveneens van belang.

*Beïnvloeding van fotosynthese en transpiratie.* De fotosynthese wordt bepaald door een aantal fysische en fysiologische weerstanden voor CO<sub>2</sub> transport en CO<sub>2</sub> absorptie. De fysische weerstanden zijn de grenslaagweerstand van de fylosfeer rond het blad, huidmondjesweerstand en mesofylweerstand. Deze weerstanden kunnen worden beïnvloed door systeemvreemde stoffen. Zo beïnvloedt SO<sub>2</sub> het sluitingsmechanisme van de huidmondjes waardoor de huidmondjesweerstand afneemt. Dientengevolge neemt de verdamping toe en neemt het waterverbruik per eenheid van CO<sub>2</sub>-vastlegging toe, hetgeen kan leiden tot uitdroging (Zajaczkowska et al., 1981). Voorzover bekend is er vrijwel geen effect op de grenslaagweerstand en mesofylweerstand. Alleen indien grote beschadiging optreedt als gevolg van luchtverontreiniging met fluoride, ozon en stikstofoxiden, kunnen ook de grenslaagweerstand en de mesofylweerstand beïnvloed worden. De fysiologische weerstand (de z.g. carboxylatieweerstand) die de absorptie van CO<sub>2</sub> aan het chlorofyl molecuul bepaalt kan worden beïnvloed door ozon en SO<sub>2</sub>. De beïnvloeding van deze fysiologische weerstand heeft grote invloed op de fotosynthesesnelheid. Het blijkt tevens dat de activiteit van chlorofyl vermindert door uitspoeling van voor chlorofylactiviteit essentiële elementen als Mg.

*Hoeveelheid bladoppervlak.* De hierboven beschreven fysiologische groeistoornissen leiden vaak tot een afname van de levensduur van naalden of bladeren. Deze afname leidt direct tot een lagere bruto-fotosynthese. Gecombineerd met een lagere fotosynthese snelheid kan dit aldus tot een drastische vermindering van de totale bruto-produktie leiden.

## B Ondergronds

In het ondergrondse milieu kan de wortelactiviteit en de totale omvang van het wortelstelsel worden beïnvloed door verontreinigingen. Tevens kunnen er veranderingen optreden in de totale nutriëntenbeschikbaarheid in de bodem.

**Wortelactiviteit.** Toxische stoffen in de bodem kunnen het opnamevermogen van de wortels sterk reduceren. Deze remmende stoffen kunnen van buiten het systeem afkomstig zijn, maar kunnen ook reeds aanwezig zijn in het wortelmilieu in geïmmobiliseerde toestand. Deze stoffen kunnen dan gemobiliseerd worden door bijvoorbeeld een grotere H<sup>+</sup>-activiteit in de bodem. De wortelopnamecapaciteit kan ook veranderen door verstoringen in de microbiologische processen in de bodem. Indien bijvoorbeeld een verontreiniging van de bodem leidt tot verminderde mycorrhiza-activiteit (zie preadvies van Smits), dan kan dit voor de plant resulteren in een verminderde nutriëntenopname, met uiteindelijk een geringere primaire productie als gevolg.

**Hoeveelheid wortels.** Een lagere bruto-fotosynthese in het bovengrondse deel leidt eveneens tot een verminderde wortelgroei. Gezien de korte levensduur van de haarwortelpunten waar de meeste nutriëntenopname plaatsvindt, zal dit snel leiden tot een geringere nutriëntenopname.

**Nutriëntenbeschikbaarheid.** Verontreiniging van de bodem door een verhoogde protonen (H<sup>+</sup>) input kan, via het bufferend vermogen van de grond, leiden tot een verhoogde mobiliteit van nutriënten (zie preadvies van Van Breemen et al.). Dit kan leiden tot een geringe verhoging van de nutriëntenbeschikbaarheid, maar zal gepaard gaan met een toenemende uitspoeling en verlies van nutriënten. Dit effect kan wellicht een kortstondige geringe verhoging van de primaire productie als gevolg van zure regen verklaren (Overrein et al., 1980), maar leidt tevens tot een snelle afname van het nutriëntenkapitaal. Gezien de slechte nutriëntenvoorziening van veel bos op schrale grond kan dit ertoe leiden dat de gedurende de eerste generatie bos moeizaam opgebouwde nutriëntenvoorraad in korte tijd afneemt.

Over de wijze waarop deze veranderingen in het wortelmilieu zich voltrekken en de invloed van de zuurgraad op activiteit in de biosfeer zal in de volgende inleidingen worden ingegaan.

### Stellingen

1 Primaire productie door groene planten vindt steeds op precies dezelfde wijze plaats, ongeacht het vegetatietype (bos-, akker- of weidebouw).

2 De eerste generaties bossen op zandgronden in

Nederland hebben te maken met watertekort en suboptimale nutriëntenvoorziening. Dit leidt tot een laag bereikbaar produktieniveau, dat vaak nog verder verlaagd wordt door groeireducerende factoren.

3 Bij de beoordeling van groeireducties en groeiverstoringen moet onderscheid gemaakt worden naar beïnvloeding van processen bovengronds en ondergronds. Voor de primaire productie in de huidige vegetatie zijn met betrekking tot luchtverontreiniging vooral de bovengrondse verstoringen van fotosyntheseprocessen en huidmondjesgedrag van belang. Op langere termijn is vooral de afname van het bereikbare produktieniveau door ondergrondse effecten als verhoogde uitspoeling van nutriënten door verzuring, belangrijk.

### Literatuur

- Athari, S. & H. Kramer. 1983. The problem of determining growth losses in Norway spruce stands caused by environmental factors. In: B. Ulrich en J. Pankrath (editors), Effects of accumulation of air pollutants in forest ecosystems. Reidel, Dordrecht, Boston, Londen, p. 319-325.
- Bastide, J. G. A. la & P. J. Faber. 1972. Revised yield tables for six tree species in the Netherlands. Uitvoerig Verslag Rijksinstituut voor onderzoek in de bos- en landschapsbouw "De Dorschkamp", Wageningen, Bd. 11, nr. 1.
- Breemen, N. van, P. A. Burrough, E. J. Velthorst, H. F. van Dobben, T. de Wit, T. B. & H. F. R. Reijnders. 1982. Soil acidification from atmospheric ammonium sulphate in forest canopy throughfall. Nature 299 (5883): 548-550.
- CBS, 1971. De Nederlandse bosstatistiek 1964-1968. Staatsuitgeverij, 's-Gravenhage, 67 pp.
- Goudriaan, J. & G. L. Ajtay. 1979. The possible effects of increased CO<sub>2</sub> on photosynthesis. In: B. Bolin et al. (editors), The global carbon cycle. Wiley, New York, pp. 237-249.
- Goudriaan, J. & H. H. van Laar. 1978. Calculation of daily totals of the gross CO<sub>2</sub> assimilation of leaf canopies. Neth. J. Agric. Sci. 26: 373-382.
- Larcher, W. 1980. Physiological plant ecology (sec. rev. ed.). Springer, New York, Heidelberg, Berlin, 303 pp.
- Miller, H. G. 1979. The nutrient budgets of even-aged forests. In: E. D. Ford, D. C. Malcolm & J. Atterson (editors), The ecology of even-aged forest plantations. Proc. of the IU-FRO Div. I meeting at Edinburgh, sept. 1978. Institute of Terrestrial Ecology, Cambridge, p. 221-255.
- Mohren, G. M. J., C. P. van Gerwen & C. J. T. Spitters. 1984. Simulation of primary production in even-aged stands of douglas-fir. Manuscript submitted to Forest Ecol. and Manag.
- Overrein, L. N., H. M. Seip & A. Tollan. 1980. Acid precipitation, effects on forest and fish. Final report of the SNSF-project, 1972-1980. 2nd. ed., 1981, Oslo-As, 175 pp.
- Penning de Vries, F. W. T. 1974. Substrate utilization and respiration in relation to growth and maintenance in higher plants. Neth. J. Agric. Sci., 22: 40-44.
- Penning de Vries, F. W. T. & H. H. van Laar (editors). 1982. Simulation of plant growth and crop production. Simulation monographs. Pudoc, Wageningen, 308 pp.
- Satoo, T. & H. A. I. Madgwick. 1982. Forest Biomass. Nij-



---

hoff/Junk, Den Haag, Boston, New York, 152 pp.  
Schut, H. 1983. Kolen, modellen en planten. Rapport Vak-  
groep Theoretische Teeltkunde, Landbouwhogeschool  
Wageningen.  
Smith, W. H. 1981. Air pollution and forests: Interactions be-  
tween air contaminants and forest ecosystems. Springer,  
New York, Heidelberg, Berlin, 379 pp.

Wit, C. T. de, et al. 1978. Simulation oof assimilation, respira-  
tion and transpiraton of crops. Simulation monographs.  
Pudoc, Wageningen, 141 pp.  
Zajaczkowska, J., A. Lotocki, H. Mortecka & D. Witkowska.  
1981. Ageing of assimilatory organs of conifers under nat-  
ural and polluted environmental conditions. Polish Ecol.  
Studies 7 (3-4): 401-413.

---