

Universiteit Antwerpen  
Faculteit Wetenschappen  
Departement Biologie  
Onderzoeksgroep Planten- en Vegetatie-ecologie

**Effect van verhoogde atmosferische  
CO<sub>2</sub>-concentratie en stikstofbemesting  
op groei en competitie in een snelgroeiend  
populierenhakhoutsysteem**

**Sophie Dillen**

**2003-2004**

Eindverhandeling voorgelegd tot het behalen van de graad Licentiaat in de Biologie,  
zwaartepunt Milieu

8 juni 2004

Promotor: Prof. Dr. R. Ceulemans

Co-promotor: Lic. Marion Liberloo

## **DANKWOORD**

Graag zou ik enkele mensen willen bedanken voor de hulp bij de verwezenlijking van deze thesis:

Prof. R. Ceulemans (Onderzoeksgroep Planten- en Vegetatie-ecologie, UA), voor het aanstekelijk enthousiasme en de raad bij het opvolgen van deze thesis.

Marion Liberloo (Doctoraatsstudente, Onderzoeksgroep Planten- en Vegetatie-ecologie, UA), voor de mooie momenten die we beleefd hebben tijdens het verblijf in Italië, het uitwisselen van meetresultaten, de steun en het geven van tips bij het verwerken van de gegevens.

Dr. Carlo Calfapietra (Department of Forest Environment and Resources, Università degli Studi della Toscana, Italy), voor de hulp bij enkele praktische problemen tijdens het verblijf in Italië.

Prof. A. Polle (Forstbotanisches Institut, Georg-August Universität, Göttingen, Germany) en haar onderzoeksteam, voor de hulp bij de oogst begin september en het uitwisselen van gegevens.

Dr. Birgit Gielen (Onderzoeksgroep Planten- en Vegetatie-ecologie, UA), voor de tips bij de statistische analyse van de meetgegevens.

Paolo, Tullio, Massimo, Giorgio, Jill, Els, Wing Ting, Matthew en Graham maakten het verblijf in Italië onvergetelijk dankzij hun aanwezigheid en de hulp op het veld.

Mijn ouders, Valérie en Axel, voor de interesse en aanmoediging die ik gekregen bij het realiseren van deze thesis.

Deze thesis werd mogelijk gemaakt door het Europese EUROFACE-onderzoeksproject (EVR1-CT-2002-40027) (coördinator Prof. Giuseppe Scarascia-Mugnozza, Università degli Studi della Toscana, Department of Forest Environment and Resources (DISAFRI), Italy).

Dankwoord	1
Inhoudstafel	2
1. SAMENVATTING	4
2. INLEIDING	5
2.1. De globale klimaatsverandering	5
2.2. Evolutie van de experimentele technieken gebruikt in CO <sub>2</sub> -studies	5
2.3. De algemene effecten van verhoogd CO <sub>2</sub> op planten	6
2.3.1.CO <sub>2</sub> -effect op fotosynthese en respiratie	6
2.3.2.CO <sub>2</sub> -effect op groei en ontwikkeling	8
2.3.3.CO <sub>2</sub> -effect op stomatale geleidbaarheid en Water Use Efficiency	9
2.3.4.CO <sub>2</sub> -effect op nutriëntencycli	9
2.3.5.CO <sub>2</sub> -effect op biotische interacties	10
2.3.6.CO <sub>2</sub> -effect op de temperatuur van het bladerdek	10
2.3.7.CO <sub>2</sub> -effect op het lichtregime van het bladerdek	11
2.4. Competitie	11
2.5. Populier als modelgenus	12
2.6. Doelstelling	12
3. MATERIAAL EN METHODEN	14
3.1. Terreinbeschrijving en behandelingen	14
3.2. Metingen	15
3.2.1.Groei	15
3.2.2.Allometrische relaties	16
3.2.3.Competitie	16
3.2.4.Temperatuurprofiel van het bladerdek	16
3.2.5.Lichtregime onder het bladerdek	17
3.2.6.Bovengrondse biomassaproductie	17
3.3. Statistische analyse	17
4. RESULTATEN	19
4.1. Groei	19
4.1.1.Hoogtegroei	19
4.1.2.Aantal levende scheuten	21
4.1.3.Totaal stamsnijvlak	23
4.1.4.Relatieve groeisnelheid	25
4.2. Allometrische relaties	27
4.3. Competitie	28
4.4. Temperatuurprofiel van het bladerdek	30
4.5. Lichtregime onder het bladerdek	31
4.6. Bovengrondse biomassaproductie	33

5. DISCUSSIE	35
6. CONCLUSIE	41
7. LITERATUURLIJST	42

## 1. SAMENVATTING

Deze thesis kadert in het onderzoek naar de effecten van een verhoogde atmosferische CO<sub>2</sub>-concentratie (Free-Air Carbon dioxide Enrichment, FACE), van bemesting en van eventuele interacties op de bovengrondse groeirespons van drie *Populus* soorten (*P. alba*, *P. nigra* en *P. x euramericana*) in een korte-omloop hakhoutsysteem (EUROFACE) tijdens het tweede jaar na terugsnijden.

In deze thesis werd de bovengrondse groei gekarakteriseerd door metingen van hoogtes en diameters van de scheuten, en tellingen van het aantal levende scheuten per stoel. Er werd een schatting gemaakt van de bovengrondse biomassa-productie op basis van een aantal geoogste scheuten. Mogelijke structuurverschillen tussen de verschillende soorten en behandelingen werden nagegaan m.b.v. allometrische relaties. Daarnaast werd de transmissie van fotosynthetisch actieve straling (PAR) gemeten onder het bestand en werd het temperatuurprofiel van het bladerdek onderzocht. Tot slot, werden frequentiedistributies van de scheutdiameters opgesteld om het eventuele optreden van competitie binnen een stoel na te gaan.

De bovengrondse biomassa-productie was significant hoger in FACE, hetgeen verklaard kan worden door de stimulatie van scheuthoogtes en -diameters, en een significante toename in het aantal scheuten per stoel in FACE. De allometrische relaties tussen de scheutdiameter en de hoogte, toonden aan dat zowel de FACE- als de bemestingsbehandeling geen structuurverschillen veroorzaakten bij de drie *Populus* soorten. In FACE was er een significante afname in de PAR-transmissie en de bladerdektemperatuur bleek enkel bovenaan in de kruin significant hoger te zijn in FACE. Voor bijna alle parameters werd een significant soorteffect waargenomen.

De toename in de bovengrondse biomassa-productie in FACE was een gevolg van de initiële groeistimulatie die tijdens het eerste jaar na de oogst werd waargenomen. De relatieve groeisnelheid (RGR), echter, bleek het tweede groeiseizoen zowel in de FACE- als in de controleplots gelijk te zijn. De terugval in RGR zou te wijten kunnen zijn aan een combinatie van een ontogenetische afname in RGR, een down-regulatie van de fotosynthetische activiteit en, gezien de vroege sluiting van het bladerdek, een sterke competitie tussen zowel de scheuten als de stoelen onderling. Het optreden van competitie werd bevestigd door de frequentiedistributies van scheutdiameters binnen één stoel. Er werd geen significant bemestingseffect vastgesteld tijdens het tweede jaar na de oogst, hoewel het FACE-effect vaak sterker tot uiting kwam in de bemeste plots.

## **2. INLEIDING**

### **2.1 De globale klimaatsverandering**

De toenemende atmosferische CO<sub>2</sub>-concentratie en de daaruit volgende klimaatsverandering vragen om een degelijk klimaatsbeleid. In het Kyoto-protocol (UNFCCC, 1997, Kyoto, Japan) zijn afspraken gemaakt tussen de geïndustrialiseerde landen om de emissies van broeikasgassen te reduceren zodat een verdere opwarming van de aarde wordt tegengegaan.

Bossen hebben een enorm potentieel om koolstof op te slaan, en deze opslag, die afhankelijk is van de bodemvruchtbaarheid (Oren et al., 2001), zou onder verhoogde atmosferische CO<sub>2</sub>-concentratie gestimuleerd kunnen worden. Hierdoor zouden boscsystemen en ook hakhoutculturen in staat kunnen zijn het broeikaseffect deels op te heffen. Een hakhoutcultuur biedt naast de mogelijkheid om koolstof op te slaan in houtige biomassa, ook perspectieven voor hernieuwbare energie.

Deze thesis kadert in het onderzoek naar het effect van een toename in de atmosferische CO<sub>2</sub>-concentratie, het effect van de nutriëntenstatus van de bodem en eventuele interacties op de bovengrondse groei van een korte-omloop populierenhakhoutcultuur, tijdens het tweede jaar na terugsnijden.

### **2.2 Evolutie van de experimentele technieken gebruikt in CO<sub>2</sub>-studies**

Het onderzoek naar de respons van bossen op een verhoogde atmosferische CO<sub>2</sub>-concentratie wordt gekenmerkt door een graduele toename in complexiteit en duur. De eerste studies concentreerden zich op kortetermijnstudies waarbij zaailingen opgekweekt worden in gesloten groeikamers (Reekie & Bazzaz, 1989). De omgevingsvariabelen zoals CO<sub>2</sub>-concentratie, temperatuur, etc. zijn hier perfect te controleren. Bij deze techniek is het echter minder evident voldoende licht te genereren en ruimtelijke beperkingen kunnen de resultaten beïnvloeden (Ceulemans & Mousseau, 1994).

Gaandeweg werden complexere methoden toegepast zoals de 'branch bags' (Barton et al., 1993). Uitgaande van het standpunt dat een tak een autonoom orgaan is, wordt met deze techniek het CO<sub>2</sub>-effect bestudeerd op het terrein bij volwassen bomen. Men voorziet enkele takken van een 'zak' waarin d.m.v. buisjes CO<sub>2</sub> gespoten wordt. Aangezien de tak-autonomie wet geen rekening houdt met de allocatiepatronen, blijft de vraag of de takken wel op onafhankelijke wijze zullen reageren (Saxe et al., 1998).

De Open Top Chambers (OTC's) stellen de onderzoekers in staat om volwassen bomen als studieobject te gebruiken. De OTC's kunnen omschreven worden als serres met een open dak waar de bomen in quasi natuurlijke omstandigheden bestudeerd kunnen worden (Olszyck et al., 1980).

De nieuwste techniek betreft de FACE-systemen (Free-Air Carbon dioxide Enrichment) waar een ecosysteem in 100% natuurlijke omstandigheden begast wordt met CO<sub>2</sub> (Hendrey et al., 1993). Deze kostelijke techniek houdt in dat de respons van gehele ecosystemen, inclusief hun nutriëntencycli, onderzocht kan worden over een langere periode. De levensduur van bomen vereist immers langetermijnstudies (Karnosky et al., 2001). Een FACE-systeem stelt ons in staat het CO<sub>2</sub>-effect op een volledig ontwikkeld bos te onderzoeken en dankzij de FACE-technologie wordt het eveneens mogelijk de invloed van competitie op de ontwikkeling van bossen in het CO<sub>2</sub>-onderzoek op te nemen (Norby et al., 1999).

Een andere langetermijntechniek is het opvolgen van bosccosystemen die in de nabijheid van natuurlijke CO<sub>2</sub>-bronnen (Miglietta & Raschi, 1993) groeien, maar het blijft moeilijk een controle-experiment te vinden. Deze bomen groeien al jaren onder een verhoogde atmosferische CO<sub>2</sub>-concentratie en zulk ecosysteem biedt dan ook de mogelijkheid om te onderzoeken of directe effecten waargenomen in kortetermijnstudies ook over langere periodes blijven voortduren.

Op een geologische tijdschaal passen paleobotanie en dendrochronologie (Lamarche et al., 1984) in het CO<sub>2</sub>-onderzoek waarbij de respons op historische veranderingen in CO<sub>2</sub>-concentratie bestudeerd kan worden.

Kleinschalige studies kunnen dus gebruikt worden om nieuwe inzichten te verwerven en dienen als basis voor complexere langetermijnstudies die ons evidentie verschaffen over CO<sub>2</sub>-responsen van ecosystemen in de toekomst.

## **2.3 De algemene effecten van verhoogd CO<sub>2</sub> op planten**

### **2.3.1 CO<sub>2</sub>-effect op fotosynthese en respiratie**

Het belangrijkste onderzoek naar global change effecten situeert zich rond de koolstofbalans (C). De vraag is immers of bossen in staat zullen zijn om via een verhoogde koolstofopslag de CO<sub>2</sub>-stijging in de atmosfeer af te remmen. De totale C-balans van een bos is een evenwicht tussen de opname van koolstof via de fotosynthese, en de afgifte via de respiratie van de bladeren, stam en bodem.

Verschillende studies wijzen op een toename in netto fotosynthese bij een stijging van de atmosferische CO<sub>2</sub>-concentratie ( $\approx 60\%$  voor een 300 ppm toename in [CO<sub>2</sub>]) (Norby et al., 1999). Een toename van de CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>-verhouding bevordert de efficiëntie van RubisCO door de O<sub>2</sub>-inhibitie deels op te heffen.

Studies m.b.t. de CO<sub>2</sub>-respons van individuele bladeren rapporteren een toename in quantumopbrengst en een reductie in lichtcompensatiepunt bij planten onder een verhoogde atmosferische CO<sub>2</sub>-concentratie (Kubiske & Pregitzer, 1996). Veldexperimenten bleken interessant om de effecten van omgevingsvariabelen op de fotosynthetische respons op CO<sub>2</sub> te beschrijven. De fotosynthetische respons zou gereduceerd kunnen worden door een nutriëntentekort of andere vormen van stress teweeggebracht door het experimenteel opzet (Norby et al., 1999).

Nochtans raakt men er steeds meer van overtuigd dat op lange termijn een soort van down-regulatie kan optreden. Het meest overtuigende bewijsmateriaal voor het bestaan van dit proces is afkomstig van de curves waarbij de fotosynthetische assimilatie wordt uitgezet t.o.v. de CO<sub>2</sub>-concentratie in de substomatale bladholten (A/C<sub>i</sub>-curves). In verscheidene studies heeft men een afname in de helling van de A/C<sub>i</sub>-curve die de RubisCO-activiteit en -hoeveelheid weergeeft, vastgesteld (Long, 1991). Het fenomeen van acclimatisatie wordt meermaals toegeschreven aan een source/sink-probleem (Stitt, 1991). De stimulatie zou gedurende een langere periode mogelijk zijn indien nieuwe opslagorganen geïnitieerd kunnen worden. Bij soorten met een vast groeipatroon wordt dit acclimatisatieproces immers frequenter vastgesteld (Mousseau & Enoch, 1989). Meer onderzoek naar dit fenomeen is noodzakelijk.

De C-balans indachtig moeten we erkennen dat ook de respiratie een belangrijke rol speelt wanneer we de effecten van CO<sub>2</sub> op de vegetatie willen onderzoeken. Desondanks is voor deze fysiologische respons nog geen sterke consensus bereikt. De totale respiratie (R<sub>t</sub>) kan opgedeeld worden in twee componenten: onderhoudsrespiratie (R<sub>m</sub>) en groeirespiratie (R<sub>g</sub>). R<sub>m</sub> onderhoudt de levende cellen, terwijl R<sub>g</sub> de energie verschaft om nieuwe weefsels te produceren. Het lager stikstofgehalte in de bladeren door verhoging van de atmosferische CO<sub>2</sub>-concentratie heeft een negatief effect op R<sub>m</sub> (Ceulemans, 1997). Een toename in biomassa doet echter verwachten dat de onderhoudsrespiratie zal verhogen. Een gestimuleerde groei onder verhoogd CO<sub>2</sub> zou bovendien R<sub>g</sub> kunnen stimuleren (Gielen et al., 2003).



### 2.3.2 CO<sub>2</sub>-effect op groei en ontwikkeling

De groeistimulatie wordt mogelijk gemaakt door de extra productie van assimilaten in met CO<sub>2</sub> aangerijkte bladeren. De resultaten van de verschillende studies betreffende de positieve groeirespons op CO<sub>2</sub> zijn zeer uiteenlopend (Norby et al., 1999). De groeirespons blijkt sterk soortafhankelijk en bovendien dient men bij het vergelijken van de resultaten rekening te houden met het ontwikkelingsstadium waarin de boom zich bevindt. In sommige studies wordt geen stimulatie of zelfs een reductie van de groei waargenomen. Zulke resultaten zijn mogelijk te verklaren door het experimenteel opzet (Ceulemans & Mousseau, 1994).

De bodemvruchtbaarheid heeft een belangrijk effect op de groeirespons o.i.v. een verhoogde atmosferische CO<sub>2</sub>-concentratie (Oren et al., 2001). Houtachtige planten op nutriëntenarme bodems vertonen algemeen een zwakkere groeirespons in vergelijking met bomen die op nutriëntenrijke bodems groeien.

Er zijn aanwijzingen dat deze groeistimulering slechts een initiële respons is (Centritto et al., 1999). Dit tijdelijke CO<sub>2</sub>-effect is mogelijk te verklaren door de eerder vermelde down-regulatie of door de vroegere sluiting van het bladerdek van het bestand waardoor competitie tussen de bomen zal toenemen.

Groei is direct gerelateerd aan de geïntercepteerde straling door het bladerdek en wordt dus onder meer bepaald door de bladoppervlakte index (LAI = Leaf Area Index). Een hogere LAI onder verhoogde atmosferische CO<sub>2</sub>-concentratie wordt waargenomen in de meeste kortetermijnstudies. Deze kan toegeschreven worden aan enerzijds een grotere individuele bladoppervlakte door de productie van grotere bladcellen (celwandexpansie) (Taylor et al., 1993) of door toename in het aantal bladcellen (Gaudillère & Mousseau, 1989), en anderzijds aan een grotere bladproductie (toename van het aantal bladeren) (Ceulemans & Mousseau, 1994). Zodra het bladerdek zich in een bestand sluit (LAI = constante), zal de toename in groeirespons verdwijnen. Deze climax LAI zou hoger kunnen zijn indien onder verhoogd CO<sub>2</sub> het lichtcompensatiepunt daalt. Er is nog geen consensus bereikt over de LAI-waarde van een gesloten bestand in een CO<sub>2</sub>-aangerijkte atmosfeer. In het POPFACE-experiment (1999-2001) werd na sluiting van het bladerdek geen verschil waargenomen in de LAI tussen de FACE- en controleplots (Gielen et al., 2001a).

Er is tevens een positieve tendens in de ondergrondse biomassa vastgesteld onder de vorm van een hogere fijne worteldensiteit en fijne wortelturnover. Meerdere studies voorspellen een

toename in de wortel/scheut-verhouding (Oechel & Strain, 1985) en deze stijging zou groter zijn in nutriëntenarme bodems (Bazzaz, 1990) wat de exploitatie van minerale voedingselementen in de bodem verbetert. Evenals bij de LAI rest de vraag of de groeirespons van de wortels positief zal blijven zodra de bodem volledig benut is (d.i. bij een maximale fijne worteldensiteit) (Norby et al., 1999). Onderzoek naar de respons van ondergrondse biomassa op een verhoogde atmosferische CO<sub>2</sub>-concentratie is vrij complex in vergelijking met onderzoek van de bovengrondse delen en verder onderzoek is dus noodzakelijk (Pregitzer et al., 2000).

### 2.3.3 CO<sub>2</sub>-effect op stomatale geleidbaarheid en watergebruiksefficiëntie

Algemeen wordt aangenomen dat de stomatale geleidbaarheid bij verhoging van de atmosferische CO<sub>2</sub>-concentratie afneemt. De belangrijkste oorzaak hiervan is de partiële stomatale sluiting (Paoletti & Gellini, 1993). Verder wordt er in sommige gevallen een daling in de stomatale densiteit of in de stomatale index (# stomatale cellen/# epidermiscellen) waargenomen (Woodward, 1987). Een toename in de netto fotosynthese en een afname in de stomatale geleidbaarheid levert een hogere WUE (Water Use Efficiency = watergebruiksefficiëntie = de verhouding van fotosynthese t.o.v. de transpiratie) bij toename in atmosferische CO<sub>2</sub>-concentratie waardoor planten vaak beter bestand zijn tegen droogtestress. Bij soorten waar geen vermindering in stomatale geleidbaarheid wordt waargenomen onder een verhoogde atmosferische CO<sub>2</sub>-concentratie, is deze hogere WUE enkel te wijten aan een toename in fotosynthese (Saxe et al., 1998).

### 2.3.4 CO<sub>2</sub>-effect op nutriëntencycli

Bij de studie van de rol van minerale voeding op CO<sub>2</sub>-effecten wordt vooral aandacht besteed aan het element stikstof (N) gezien het belang ervan voor enzymen die een rol spelen in vitale processen (Norby et al., 1999). De gestimuleerde assimilatie- en groeirespons onder verhoogde atmosferische CO<sub>2</sub>-concentratie wordt beïnvloed door de nutriëntenstatus van de bodem. Zo treedt er een reductie op in deze responsen bij een beperkte N-beschikbaarheid (Oren et al., 2001). Er zijn bewijzen voor een toename in de biomassapartitie naar de wortels toe in nutriëntdeficiënte bodems. In nutriëntenrijke bodems treedt de grootste biomassatoename op met een verhoogde allocatie naar de bovengrondse biomassa toe (Eamus

& Jarvis, 1989). Planten kunnen dus een tekort aan stikstof dat optreedt door de grote vraag aan stikstof o.w.v. fotosynthetische stimulatie deels compenseren.

Er zijn verschillende hypothesen betreffende de beschikbaarheid van stikstof in de bodem onder een verhoogde atmosferische CO<sub>2</sub>-concentratie. Sommige studies voorspellen een toename in de N-beschikbaarheid, andere studies verwachten dat de N-voorziening in de toekomst zal dalen. Er is dus meer onderzoek nodig naar de toekomstige beschikbaarheid van stikstof (Saxe et al., 1998).

Inzake de C-cyclus wordt aangenomen dat door toename van de ondergrondse biomassa meer C in de bodem zal terechtkomen (Hoosbeek et al., 2003).

### 2.3.5 CO<sub>2</sub>-effect op biotische interacties

Algemeen wordt verwacht dat biotische interacties onder toegenomen CO<sub>2</sub>-concentratie zullen wijzigen (Saxe et al., 1998). Onder verhoogd CO<sub>2</sub> wijzigt de bladkwaliteit door toenemende zetmeelaccumulatie met als gevolg dat de N-concentratie van het blad zal dalen o.w.v. dilutie. Hierdoor zal het consumptiegedrag van herbivore insecten ingrijpend veranderen (Lindroth et al., 1993). Door een verminderde voedingswaarde zullen de insecten meer consumeren om de nodige voedingsstoffen op te nemen. Het biomassaverlies te wijten aan toegenomen consumptie zou evenwel grotendeels gecompenseerd kunnen worden door een gestimuleerde biomassaproductie onder verhoogde CO<sub>2</sub>-concentraties (Williams et al., 1994).

### 2.3.6 CO<sub>2</sub>-effect op de temperatuur van het bladerdek

Partiële stomatale sluiting onder verhoogde atmosferische CO<sub>2</sub>-concentratie zou de geleidbaarheid voor waterdamp van de substomatale holten van het blad naar de buitenlucht kunnen verminderen. De reductie van de evapotranspiratie van de plant kan deze beter bestand maken tegen droogtestress (Kimball et al., 1999).

Anderzijds, zou deze verminderde transpiratie eveneens de temperatuur van het bladerdek doen toenemen (Kimball & Pinter, 1992). Echter, deze temperatuurstoename doet de partiële dampdruk in het blad stijgen waardoor de transpiratie verhoogt. De temperatuursstijging compenseert dus deels de partiële sluiting van de stomata. Tegelijkertijd zal de verhoogde LAI die wordt waargenomen in een CO<sub>2</sub>-aangerijkte atmosfeer de transpiratie van de gehele plant verhogen (Kimball et al., 1999). Onderzoek naar FACE-effecten op de temperatuur van

het bladerdek is vrij beperkt. De meeste studies tot hiertoe waren bovendien geconcentreerd op cultuurgewassen (Kimball & Pinter, 1992; Kimball et al., 1995; Kimball et al., 1999).

### 2.3.7 CO<sub>2</sub>-effect op het lichtregime van het bladerdek

Plantenproductiviteit wordt bepaald door de fotosynthetische efficiëntie in combinatie met de lichtinterceptie, die beïnvloed wordt door de boomarchitectuur en de bladoppervlakte (Monteith, 1977). Bij populierenplantages met een hoge plantdichtheid speelt de bladontwikkeling een zeer belangrijke rol (Gielen & Ceulemans, 2001).

De LAI is de drijvende variabele achter de totale fotosynthese van het bladerdek en het verband tussen de fotosynthetische productie en de door het bladerdek geabsorbeerde fotosynthetisch actieve straling (PAR) werd reeds in verschillende studies aangetoond (Kull et al., 1999). De LAI en de geabsorbeerde PAR zijn immers nauw met elkaar gerelateerde parameters (Kull et al., 1999).

De studie van het lichtregime in een bladerdek dat blootgesteld wordt aan een verhoogde CO<sub>2</sub>-concentratie, vnl. in gesloten bladerdek, is vrij beperkt. Er wordt verwacht dat de transmissie van de straling zal afnemen bij een verhoogde atmosferische CO<sub>2</sub>-concentratie tengevolge van de stimulatie van de bladoppervlakte zoals vaak wordt waargenomen in CO<sub>2</sub>-studies. Men suggereert bovendien een toename van de LAI o.w.v. een lager lichtcompensatiepunt (Norby et al., 1999).

## 2.4 Competitie

Wanneer het aanbod aan hulpbronnen niet voldoet aan de vraag van individuen binnen een populatie, zal intra-specifieke competitie optreden. De hulpbronnen worden dan op ongelijke wijze verdeeld tussen de verschillende individuen in verhouding tot hun grootte (Cannell et al., 1984). Het proces is moeilijk op directe wijze te bestuderen (Ford, 1975).

In een boscysteem zullen zwakkere individuen een minder gunstige omgeving ervaren dan hun grotere buren en verwacht wordt dat eerstgenoemden een lagere relatieve groeisnelheid (RGR) zullen hebben (Ford, 1975). Competitie vindt ook plaats tussen de scheuten op de stoelen in een hakhoutbestand. Zij concurreren voor minerale voeding, straling, etc.

De groeicapaciteit zowel van bomen als van scheuten is afhankelijk van het genotype en de buur (Tahvainen, 1996). Zwakkere individuen hebben een lagere RGR en een hogere

mortaliteit waardoor na verloop van tijd zelf-dunning optreedt waarbij slechts de grotere bomen of scheuten zullen overleven (Knox et al., 1989).

Men kan meerdere vormen van competitie onderscheiden: éézijdige versus tweezijdige competitie. Eézijdige competitie, zoals bv. competitie o.w.v. straling, gaat er van uit dat grote planten de RGR's van hun kleinere burens reduceren, en niet omgekeerd. In tweezijdige competitie, zoals bv. competitie o.w.v. nutriënten, worden de hulpbronnen gelijk verdeeld over alle individuen of in verhouding met de grootte van het individu (Cannell et al., 1984).

## **2.5 Populus als modelgenus**

Deze thesis kadert in het onderzoek naar de effecten van een verhoogde atmosferische CO<sub>2</sub>-concentratie op een korte-omloop hakhoutbestand van populieren. Het gebruik van populieren als studieobject heeft verschillende voordelen. Het genus *Populus* wordt gekenmerkt door een overvloedige genetische variatie in zijn natuurlijke populaties. Interspecifieke hybridisatie komt zeer vaak voor en de beperkte omvang van het genoom vereenvoudigt bovendien de klonering. Wanneer men de effecten van CO<sub>2</sub> op biosystemen wil bestuderen, blijkt *Populus* een dankbare soort o.w.v. zijn snelle en uitdrukkelijke fysiologische respons op omgevingsvariabelen (Bradshaw et al., 2000). Bovendien biedt *Populus* de mogelijkheid om o.w.v. zijn snelle groei op korte termijn een relatief lange periode van levensduur te bestuderen.

## **2.6 Doelstelling**

Deze thesis tracht een bijdrage te leveren aan het onderzoek naar de effecten van een verhoogde atmosferische CO<sub>2</sub>-concentratie, bemesting en hun onderlinge interacties op de groei en de bovengrondse biomassaproductie van een korte-omloop populierenhakhoutcultuur, tijdens het tweede jaar na terugsnijden. Gezien het belangrijke potentieel om koolstof op te slaan, zouden deze hakhoutculturen kunnen bijdragen tot de gedeeltelijke opheffing van het broeikas effect (Norby et al., 1999). Daarnaast kan deze studie inzicht verschaffen in het aandeel van hakhoutsystemen in de productie van hernieuwbare energie onder een toekomstig verhoogde atmosferische CO<sub>2</sub>-concentratie.

De uiteindelijke biomassaopbrengst van een hakhoutcultuur wordt rechtstreeks bepaald door de productie van het aantal scheuten per stoel en, de hoogte- en diametergroei van de scheuten. Competitie zou, gezien de dichtheid van een hakhoutcultuur, de groeirespons sterk

kunnen limiteren. De doelstellingen van deze thesis waren dan ook (1) het bepalen van het effect van een verhoogde atmosferische CO<sub>2</sub>-concentratie, bemesting en eventuele interacties op de groei en biomassaopbrengst van een hakhoutcultuur via metingen van aantallen, hoogtes en diameters van scheuten, en hiervan afgeleide groeiparameters (2) het interpreteren van de CO<sub>2</sub>-repons a.h.v. sturende processen zoals competitie en de absorptie van fotosynthetisch actieve straling (PAR) door het bladerdek en (3) het vergelijken van de respons tussen de verschillende soorten.

### 3. MATERIAAL & METHODEN

#### 3.1 Terreinbeschrijving en behandelingen

Het EUROFACE-experiment (in 1999 opgestart onder de naam POPFACE) is gelegen in centraal Italië, nabij Viterbo (Tuscania; 42°22'N, 11°48'O, 150 m hoogte) op een voormalig stuk landbouwgrond van 9 ha. In 1999 werden zes experimentele plots (30 m x 30 m) uitgekozen op basis van een grondige bodemanalyse. Drie van deze plots werden voorzien van een FACE-systeem, de drie overige plots zijn controleplots onder natuurlijke omstandigheden.

De CO<sub>2</sub>-aanrijking met behulp van het FACE-systeem werd bekomen via octogonale PVC-ringen (22 m diameter) opgehangen aan



Foto 1: Overzicht van het experimentele terrein (S. Bunn)

12 m hoge torens. Zuivere CO<sub>2</sub> wordt geïnjecteerd door de met laser geboorde gaatjes in de PVC-pijpen om in de ring een beoogde concentratie van 550 ppm te bereiken. De CO<sub>2</sub>-concentratie gedurende het tweede jaar na de oogst was  $535,9 \pm 20,4 \mu\text{mol mol}^{-1}$  (F. Miglietta, CNR-IATA, Firenze, Italy, ongepubliceerde resultaten). De verhoogde CO<sub>2</sub>-concentraties, gemeten in 1-min intervallen, vielen binnen de 20%-afwijking van de vooropgestelde beoogde concentratie voor 72,2% van de tijd tijdens het tweede jaar na terugsnijden. Een meteorologisch station (uitgerust met o.a. een anemometer) in het centrum van elke ring verschaft de gegevens waarmee a.h.v. een 3D-algoritme bepaald wordt hoeveel CO<sub>2</sub> er door welke gaatjes vrijgesteld moeten worden zodat de beoogde concentratie bereikt wordt (voor een gedetailleerde beschrijving zie Miglietta et al., 2001).

In de lente van 1999 werd de site beplant met populierenstekken aan een dichtheid van 10 000 populieren per hectare (1 m x 1 m) in de experimentele plots. De experimentele plots werden beplant met drie verschillende genotypes: *Populus x euramericana* (kloon I-214), *P. nigra* (Zwarte populier, kloon Jean Pourtet) en *P. alba* (Witte abeel, kloon 2AS-11). Elke plot is opgedeeld in een bemeste en een niet-bemeste helft, en elke helft werd op zijn beurt verdeeld

in drie sectoren (één sector per soort). Om omgevingsparameters zoals wind, licht, etc. te randomiseren, werd de oriëntatie van de klonen ten opzichte van elkaar gewijzigd in alle plots. Het resterende deel van de plantage dat de plots omgeeft, werd beplant met *P. x euramericana* (kloon I-214) aan een densiteit van 5 000 populieren per ha (1 m x 2 m).

In november 2001, na drie groeiseizoenen, werd de bovengrondse biomassa geoogst, waarbij er in het voorjaar van 2002 nieuwe scheuten op de stoelen ontsproten. Vanaf dat ogenblik werd de helft van elke plot bemest, hierbij dus een extra behandeling creërend, om eventuele interacties tussen verhoogd CO<sub>2</sub> en stikstofbemesting te kunnen nagaan. Elke plot werd in twee helften verdeeld met een plastic barrière, wat doorsijpeling voorkwam. Hydraulische pompen, geïnstalleerd buiten elke ring, werden gebruikt om de meststof te verdelen (1ste jaar Navarson 20-6-6; 2de jaar Ammonium Nitrate 34-0-0). Zo werd in het eerste jaar na terugsnijden 212 kg, en in het tweede jaar 290 kg stikstof per ha toegediend. Het beheer van de plantage beperkt zich tot mechanische onkruidverwijdering en watervoorziening d.m.v. druppelirrigatie.

In de experimentele plots werd een biologische controle van Coleoptera vnl. *Melasoma populi* toegepast door het aanbrengen van *Bacillus thuringiensis* (3 l ha<sup>-1</sup>).

### 3.2 Metingen

Alle metingen uitgezonderd die van de bovengrondse biomassaproductie werden uitgevoerd binnen een PGP (Permanent Growth Plot). Een PGP bestaat uit twee rijen van drie gelijksoortige bomen binnen de plots. Ze worden omgeven door minstens één rij gelijksoortige bomen om randeffecten te vermijden. Elke plot bevat twee PGP's per soort, één in de bemeste helft en één in de niet-bemeste helft. Alle metingen kunnen opgedeeld worden in zes onderdelen: het veldwerk omvat metingen van de groei via diameters en hoogte, allometrie, competitie, licht, temperatuur en bovengrondse biomassaproductie.

Deze thesis is een verderzetting van eerdere metingen. Alle metingen die ikzelf heb uitgevoerd in het kader van deze thesis vonden plaats tijdens de maanden augustus en september 2003. Andere meetgegevens (periode maart – november 2003) werden mij ter beschikking gesteld door Marion Liberloo (doctoraatsstudente, UA) en ter vergelijking mee verwerkt.



### 3.2.1 Groei

De bestandshoogte werd bepaald binnen elke PGP, waarbij de hoogte van de hoogste (lees ‘dominante’) scheut per stoel gemeten werd met een uitschuifbare hoogtemeter. Van alle levende scheuten groeiend op een stoel werd op 20 cm boven het afsnijvlak de diameter bepaald met een digitale schuifpasser (Mitutoyo, type CD-15-DC, Telford, UK). Er werd op 20 cm gemeten om een overschatting tengevolge van stamvergroting aan het basale gedeelte van de scheut te voorkomen. Van scheuten met een diameter groter dan 35 mm werd de diameter in twee richtingen loodrecht op elkaar bepaald, en de gemiddelde diameter gebruikt, om te compenseren voor asymmetrie in vorm.

Indien de scheuten kleiner waren dan 20 cm, werd de diameter niet genoteerd. Daarenboven werd op elke stoel het aantal levende scheuten geteld waarbij een onderscheid gemaakt werd tussen stervende en vitale scheuten zodat een controle naar de volgende meetbeurt verkregen werd en het afsterven van de kleinere scheuten kon opgevolgd worden.

Aan de hand van deze diameters werd het stamsnijvlak per scheut (= BA; Basal Area;  $\pi r^2$ ) en het totale stamsnijvlak van de gehele stoel (= SBA; Sum of Basal Areas) bepaald. De SBA is op zijn beurt de basis voor de berekening van de relatieve groeisnelheid (RGR):

$$RGR = \frac{\ln SBA(t_2) - \ln SBA(t_1)}{t_2 - t_1}$$

waarbij  $t_1$  en  $t_2$  twee opeenvolgende tijdstippen (dagen) zijn.

### 3.2.2 Allometrische relaties

In augustus 2003 werden binnen de PGP's willekeurig 30 scheuten per soort en per behandelingscombinatie oftewel 10 scheuten per PGP random uitgekozen waarvan zowel de diameter op 20 cm hoogte als de scheuthoogte gemeten werden. Deze allometrische relaties stelden ons in staat de diameter van een scheut te berekenen a.h.v. de hoogte van diezelfde scheut en omgekeerd. M.b.v. het programma Origin (Origin 5.0, Microcal Software Inc., Northampton, US) werden de allometrische relaties voorzien van confidentie-intervallen (95%). Eventuele structuurverschillen veroorzaakt door FACE konden zo onderzocht worden.

### 3.2.3 Competitie

De competitie tussen scheuten binnen een stoel bij modelsoort *P. nigra* werd bepaald a.h.v. diametermetingen van alle scheuten in de PGP's van deze soort. Elke scheut was voorzien van een identificatienummer zodat afzonderlijke opvolging mogelijk werd. Elke sterfte werd genoteerd opdat voor elke stoel (eveneens voorzien van een identificatiecode) een frequentiedistributie van de scheutdiameters gemaakt kon worden voor zowel augustus als september 2003.

### 3.2.4 Temperatuurprofiel van het bladerdek

De metingen werden uitgevoerd op heldere dagen rond eind augustus 2003 tussen 12u en 15u om vergelijkbare resultaten te bekomen. Via de metalen stellingen, die toegang tot het bladerdek mogelijk maakten, werd op elke meter boven de grond, in acht verschillende posities de temperatuur van het bladerdek bepaald met een infra-rood temperatuur sensor (C-1600, CALEX, England, UK), die op afstand (niet-tactiel) de temperatuur bepaalt.

### 3.2.5 Lichtregime onder het bladerdek

In augustus 2003 werd op grondniveau in 14 verschillende posities de lichtintensiteit ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) in het golflengtegebied tussen 400 en 700 nm (fotosynthetische actieve straling = PAR) gemeten met een PAR-sensor (SDEC, Tours, France). Alle metingen werden uitgevoerd tussen 11u en 14u en de meetcampagne werd herhaald in september 2003. Vooraleer er in elke plot gemeten werd, werd er telkens een referentiemeting gedaan onder heldere hemel. Dit stelde ons in staat om de PAR-transmissie te berekenen.

### 3.2.6 Bovengrondse biomassaproductie

Begin september 2003 werden met de hulp van het Duitse onderzoeksteam (Prof. A. Polle, Göttingen) 72 scheuten geoogst aan de randen van de plots om geen schade te berokkenen in de PGP's. De selectie van de zes scheuten per soort en per behandeling gebeurde op basis van berekeningen op de eerder gemeten diameters binnen de PGP's om een zo realistisch mogelijke weerspiegeling van de werkelijke diameterdistributie te bekomen.

De geogste scheuten werden ontdaan van de bladeren, inclusief petiolen, en het overblijvende houtige deel werd na een verblijf van vier dagen in een droogoven van 80°C gewogen (in samenwerking met een Italiaanse studente).

A.h.v. de aldus bekomen relatie tussen stamsnijvlak (Basal Area) en drooggewicht werd de bovengrondse biomassaproductie berekend uitgaande van de diameters van de scheuten in de PGP's aan het einde van het groeiseizoen (november 2003, gegevens ter beschikking gesteld door Marion Liberloo). Zodra het drooggewicht van één stoel berekend was (in g m<sup>-2</sup> gezien de plantdichtheid 1 m x 1 m bedraagt), kon dit op eenvoudige wijze omgerekend worden naar ton ha<sup>-1</sup> door het eerder bekomen getal (in g m<sup>-2</sup>) te delen door 100.

### 3.3 Statistische analyse

De statistische analyses werden uitgevoerd met SAS (SAS System 8.2, SAS Institute Inc., Cary, NC, US) waarbij gebruik gemaakt werd van de mixed procedure (Littell et al., 1996) met plot als replicaat. De effecten van FACE, soort en bemesting werden getest met een variantie-analyse (ANOVA). Daarnaast werden alle mogelijke interacties tussen de verschillende variabelen onderzocht (CO<sub>2</sub>\*soort, CO<sub>2</sub>\*bemesting, soort\*bemesting, CO<sub>2</sub>\*soort\*bemesting). Het significantie-niveau van de F-test was 0,05. Niet-significante interacties werden uit het model verwijderd en de procedure werd herhaald met een meer verfijnd model. In het geval van significante interacties werd een a posteriori vergelijking van de gemiddeldes (optie lsmeans) uitgevoerd. De *P*-waarden van deze meervoudige vergelijkingen werden gecorrigeerd met Tukey om de kans op type I fouten te verminderen. Voor het uitvoeren van de analyse, werden de meetgegevens getest op hun normaliteit. Alle gegevens bleken een normale verdeling te volgen, uitgezonderd de PAR-metingen. Dankzij een log-transformatie volgden deze meetgegevens toch een normale verdeling en waren dus bruikbaar voor analyse.

Bij de statistische analyse van de bovengrondse biomassaproductie werd m.b.v. een ANCOVA nagegaan of de relatie tussen stamsnijvlak en drooggewicht van de bovengrondse houtige biomassa significant verschilde tussen de behandelingen en tussen de drie soorten. De effecten van FACE, soort en bemesting werden getest. Het stamsnijvlak werd als continue variabele in het model gestopt samen met volgende interacties: FACE\*stamsnijvlak, soort\*stamsnijvlak en bemesting\*stamsnijvlak. De F-test had een significantieniveau van 0,05 en niet-significante interacties werden uit het model verwijderd.

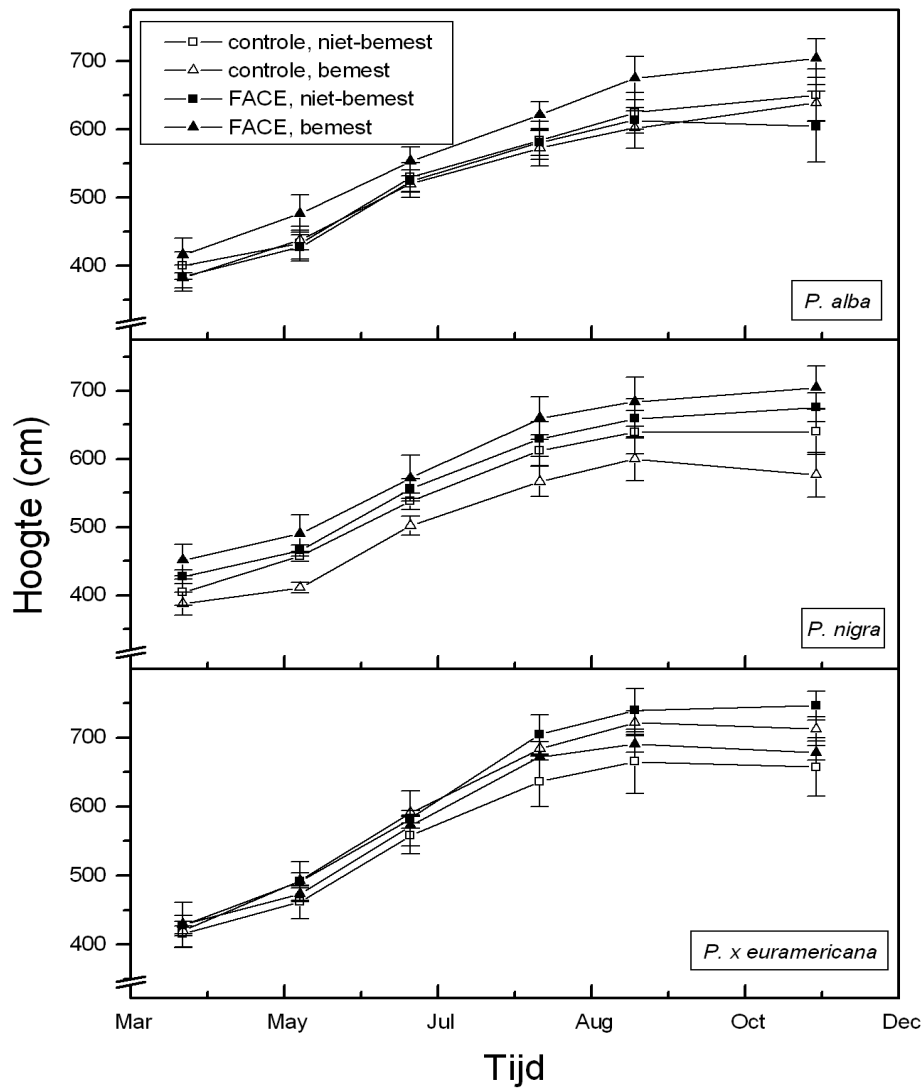
## 4. RESULTATEN

Enkel de zelf verzamelde gegevens tijdens de maanden augustus en september 2003 werden eigenhandig statistisch getest. Voor bepaalde onderdelen leek het interessant de meetresultaten vanaf april t.e.m. november 2003 weer te geven zodat de trend doorheen het volledige groeiseizoen nagegaan kon worden.

### 4.1 Groei

#### 4.1.1 Hoogtegroei

Doorheen het groeiseizoen vertoonden de drie soorten een toename in bestandshoogte. Naarmate het einde van het groeiseizoen naderde, vlakke de curve af en dit gebeurde voor *P. alba* in november. *P. nigra* en *P. x euramericana* stopten eerder met groeien (Figuur 1).



**Figuur 1**

Hoogtegroei (cm) van drie *Populus* soorten doorheen het groeisei-zoen 2003 in FACE, controle, bemeste en niet-bemeste behandelings-lingen.

De symbolen geven de gemiddelden van de drie plots weer ( $\pm$  standaard-fout).

Uit de statistische analyse (Tabel 1) bleek er een significant FACE-effect te zijn in augustus. Echter, voor september gaf de analyse een net niet-significante waarde ( $P = 0,052$ ).

Algemeen waren de stoelen die groeiden onder een verhoogde CO<sub>2</sub>-concentratie hoger dan de stoelen die zich onder normale CO<sub>2</sub>-concentraties ontwikkelden. In augustus bijvoorbeeld was de bestandshoogte van *P. alba* in FACE gemiddeld ongeveer 4% hoger in vergelijking met controle; voor *P. nigra* en *P. x euramericana* was deze stimulatie respectievelijk ongeveer 9 en 4%.

Zowel in september als in augustus 2003 was het effect soort significant. Uit lsmeans bleek dat voornamelijk de hoogteverschillen tussen *P. x euramericana* en *P. alba* tot dit soorteffect bijdroegen. *P. x euramericana* was met een gemiddelde bestandshoogte van 689 cm over augustus en september de grootste soort, gevolgd door *P. nigra* en *P. alba*, met een hoogte van 631 en 609 cm respectievelijk. De statistische analyse gaf geen significante bemestingsverschillen.

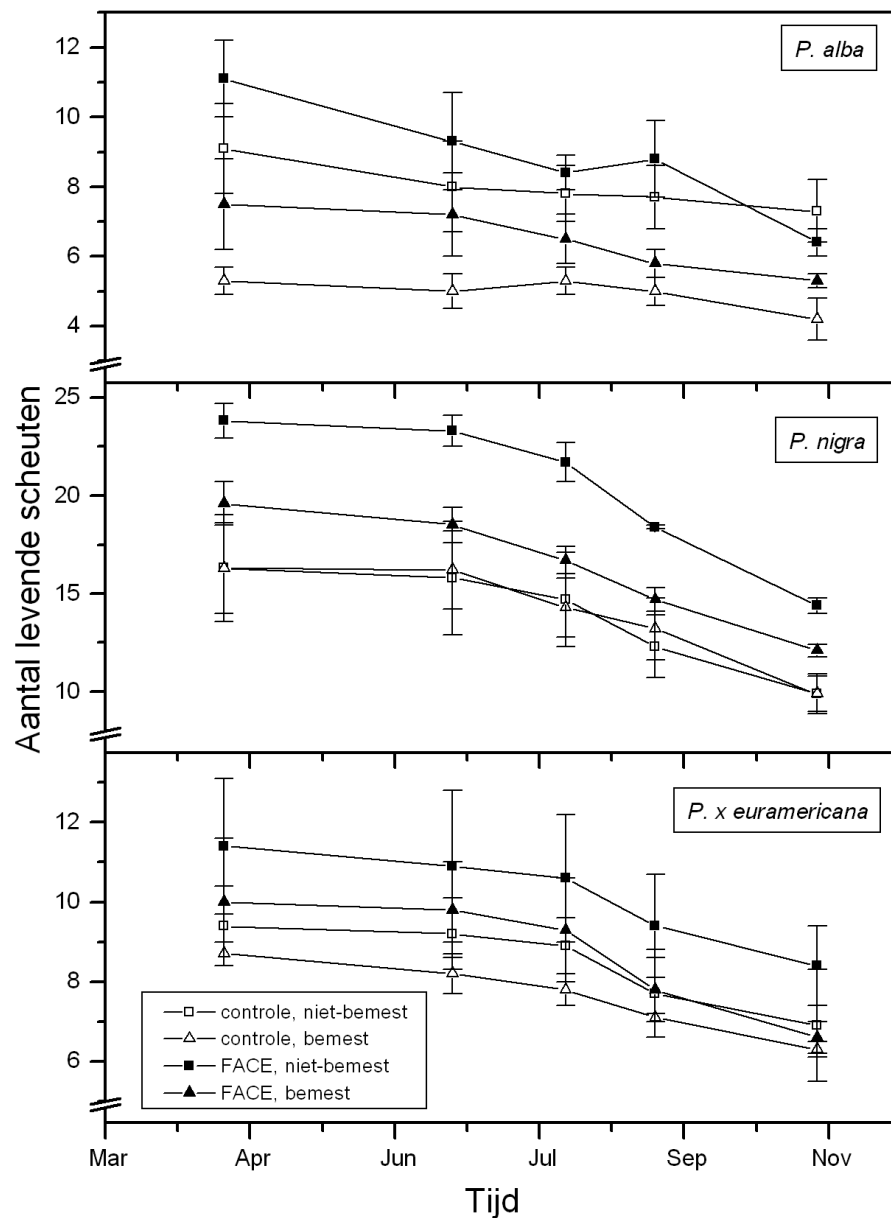
**Tabel 1:**

De resultaten van de statistische analyse (ANOVA) voor de bestandshoogte (cm) van drie *Populus* soorten in FACE, controle, bemeste en niet-bemeste behandelingen op twee tijdstippen in het groeiseizoen 2003. De significantieniveaus van de effecten van CO<sub>2</sub>, soort, bemesting en alle interacties zijn aangeduid als:  $P > 0,05 = ns$  (niet significant),  $P \leq 0,05 = *$ ,  $P \leq 0,01 = **$ ,  $P \leq 0,001 = ***$ ,  $P \leq 0,0001 = ****$ .

	augustus	september
CO <sub>2</sub>	*	0,052
Soort	***	**
Bemesting	ns	ns
CO <sub>2</sub> *Soort	ns	ns
CO <sub>2</sub> *Bemesting	ns	ns
Soort*Bemesting	ns	ns
CO <sub>2</sub> *Soort*Bemesting	ns	ns

#### 4.1.2 Aantal levende scheuten

Het gemiddeld aantal levende scheuten per stoel nam af doorheen het groeiseizoen; vrij langzaam in het begin, maar naar het einde toe werd de afname sterker. Figuur 2 toont duidelijk dat het aantal levende scheuten groter was in FACE en dat de stoelen in de niet-bemeste plots meer scheuten hadden.



**Figuur 2**

Gemiddeld aantal levende scheuten per stoel van drie *Populus* soorten doorheen het groei-seizoen 2003 in FACE, controle, bemeste en niet-bemeste behandelingen. De symbolen geven de gemiddelden van de drie plots weer ( $\pm$  standaardfout).

Er was een significant FACE-effect op het aantal levende scheuten zowel in augustus als september (Tabel 2). Tijdens deze maanden hadden de stoelen van *P. alba* in FACE gemiddeld ongeveer 14% meer scheuten, terwijl *P. nigra* en *P. x euramericana* respectievelijk 31 en 17% meer scheuten hadden in FACE. In september bleek enkel bij *P. nigra* het FACE-effect significant te zijn.

Het soorteffect was gedurende beide maanden erg significant ( $P < 0,0001$ ). *P. nigra* had het grootst aantal levende scheuten, gemiddeld ongeveer tussen 12 en 22 per stoel. *P. alba* en *P. x euramericana* hadden een kleiner aantal levende scheuten per stoel: respectievelijk tussen 5 en 9, en tussen 7 en 11. Bemesting had een significant effect op het aantal levende scheuten tijdens augustus en september. In augustus is het bemestingseffect enkel significant in FACE. Bij *P. alba* en *P. x euramericana* was het aantal scheuten hoger in de niet-bemeste plots. Bij *P. nigra* is dit in controle niet zo duidelijk.

**Tabel 2:**

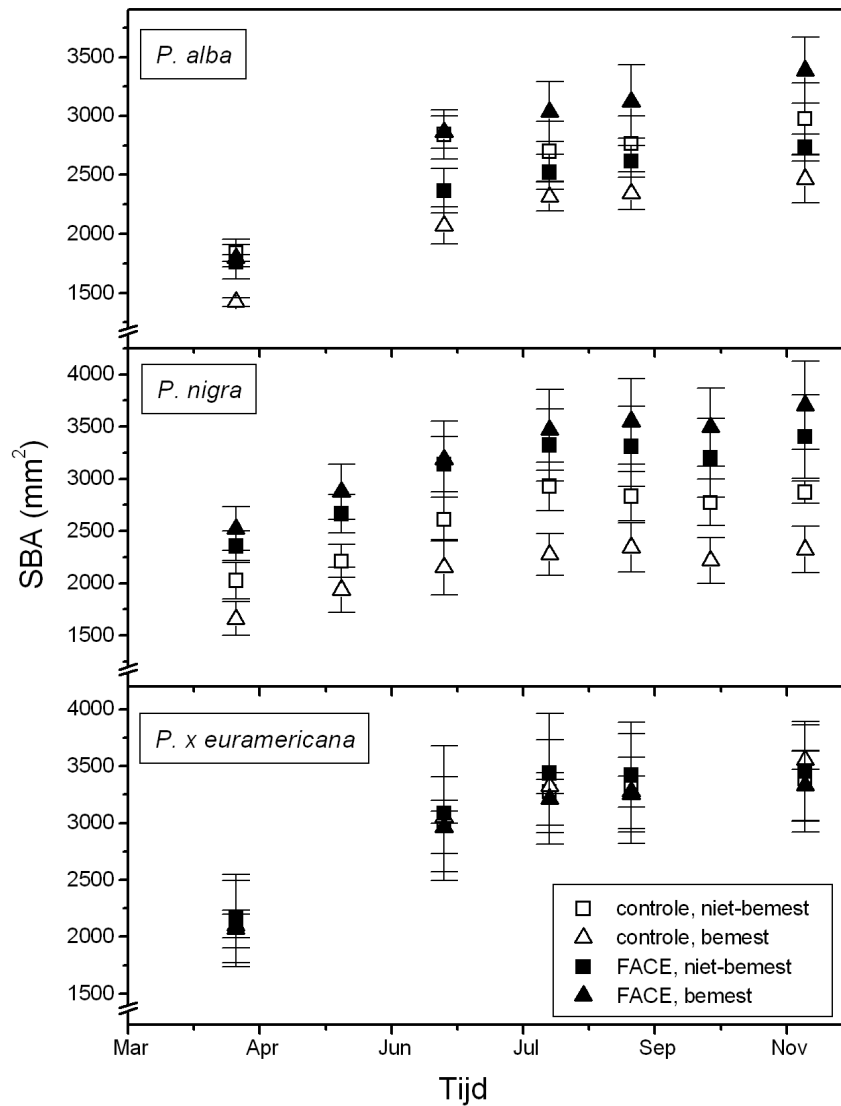


De resultaten van de statistische analyse (ANOVA) van het gemiddeld aantal levende scheuten per stoel van drie *Populus* soorten in FACE, controle, bemeste en niet-bemeste behandelingen op twee tijdstippen in het groeiseizoen 2003. De significantieniveaus van de effecten van CO<sub>2</sub>, soort, bemesting en alle interacties zijn aangeduid als:  $P > 0,05 = \text{ns}$  (niet significant),  $P \leq 0,05 = *$ ,  $P \leq 0,01 = **$ ,  $P \leq 0,001 = ***$ ,  $P \leq 0,0001 = ****$ .

	augustus	september
CO <sub>2</sub>	*	**
Soort	****	****
Bemesting	***	**
CO <sub>2</sub> *Soort	ns	ns
CO <sub>2</sub> *Bemesting	ns	ns
Soort*Bemesting	ns	ns
CO <sub>2</sub> *Soort*Bemesting	ns	ns

### 4.1.3 Totaal stamsnijvlak

De toename in het totale stamsnijvlak (Sum of Basal Areas; SBA) vlakke af voor de verschillende soorten naarmate het groeiseizoen vorderde (Figuur 3).



**Figuur 3**

Het totale stamsnijvlak (Sum of Basal Areas = SBA) (mm<sup>2</sup>) van drie *Populus* soorten doorheen het groeiseizoen 2003 in FACE, controle, bemeste en niet-bemeste behandelingen.

De symbolen geven de ge-middelden van de drie plots weer ( $\pm$  standaardfout).

FACE verhoogde de SBA significant, althans in september (Tabel 3). Over het hele groeiseizoen hadden populieren in FACE gemiddeld een grotere SBA in vergelijking met de populieren in controle. *P. alba* was 12% gestimuleerd in FACE, en *P. nigra* en *P. x euramericana* respectievelijk 33 en 2% in september. In september verschilde de SBA significant tussen de soorten. Bijvoorbeeld *P. x euramericana* had met een gemiddelde van 3313 mm<sup>2</sup> de grootste SBA, *P. alba* en *P. nigra* hadden een SBA van respectievelijk 2712 mm<sup>2</sup> en 3007 mm<sup>2</sup>. Het effect bemesting was niet significant, hoewel de niet-bemeste plots steeds een hogere SBA hadden in controle. In FACE daarentegen zagen we het omgekeerde: bomen op bemeste bodem hadden een hogere SBA. Deze trends waren duidelijk vast te stellen bij *P. alba* en *P. nigra*. Bij *P. x euramericana*, echter, waren de vier verschillende behandelingen moeilijker te onderscheiden.

**Tabel 3:**

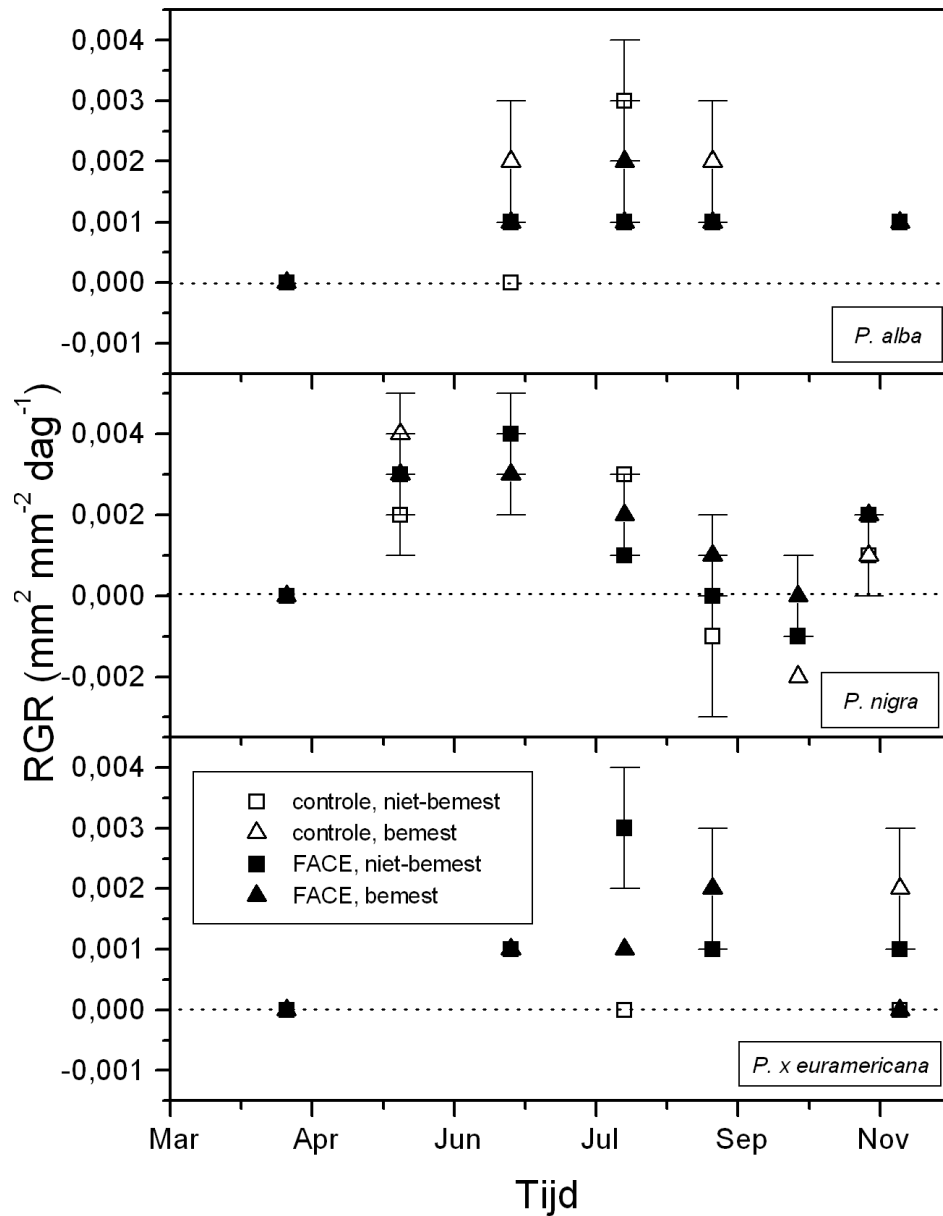
De resultaten van de statistische analyse (ANOVA) voor het totale stamsnijvlak (Sum of Basal Areas =SBA) van drie *Populus* soorten in FACE, controle, bemeste en niet-bemeste behandelingen op twee tijdstippen in het groeiseizoen 2003. De significantieniveaus van de effecten van CO<sub>2</sub>, soort, bemesting en alle interacties zijn aangeduid als:  $P > 0,05 = ns$  (niet significant),  $P \leq 0,05 = *$ ,  $P \leq 0,01 = **$ ,  $P \leq 0,001 = ***$ ,  $P \leq 0,0001 = ****$ .

	augustus	september
CO <sub>2</sub>	ns	*
Soort	ns	*
Bemesting	ns	ns
CO <sub>2</sub> *Soort	ns	ns
CO <sub>2</sub> *Bemesting	ns	ns
Soort*Bemesting	ns	ns
CO <sub>2</sub> *Soort*Bemesting	ns	ns



#### 4.1.4 Relatieve groeisnelheid

Uit de statistische analyse bleek er voor augustus en september 2003 geen enkel effect significant te zijn. Figuur 4 geeft eveneens geen eenduidige trend weer tussen de verschillende soorten en de behandelingen gedurende deze twee maanden.



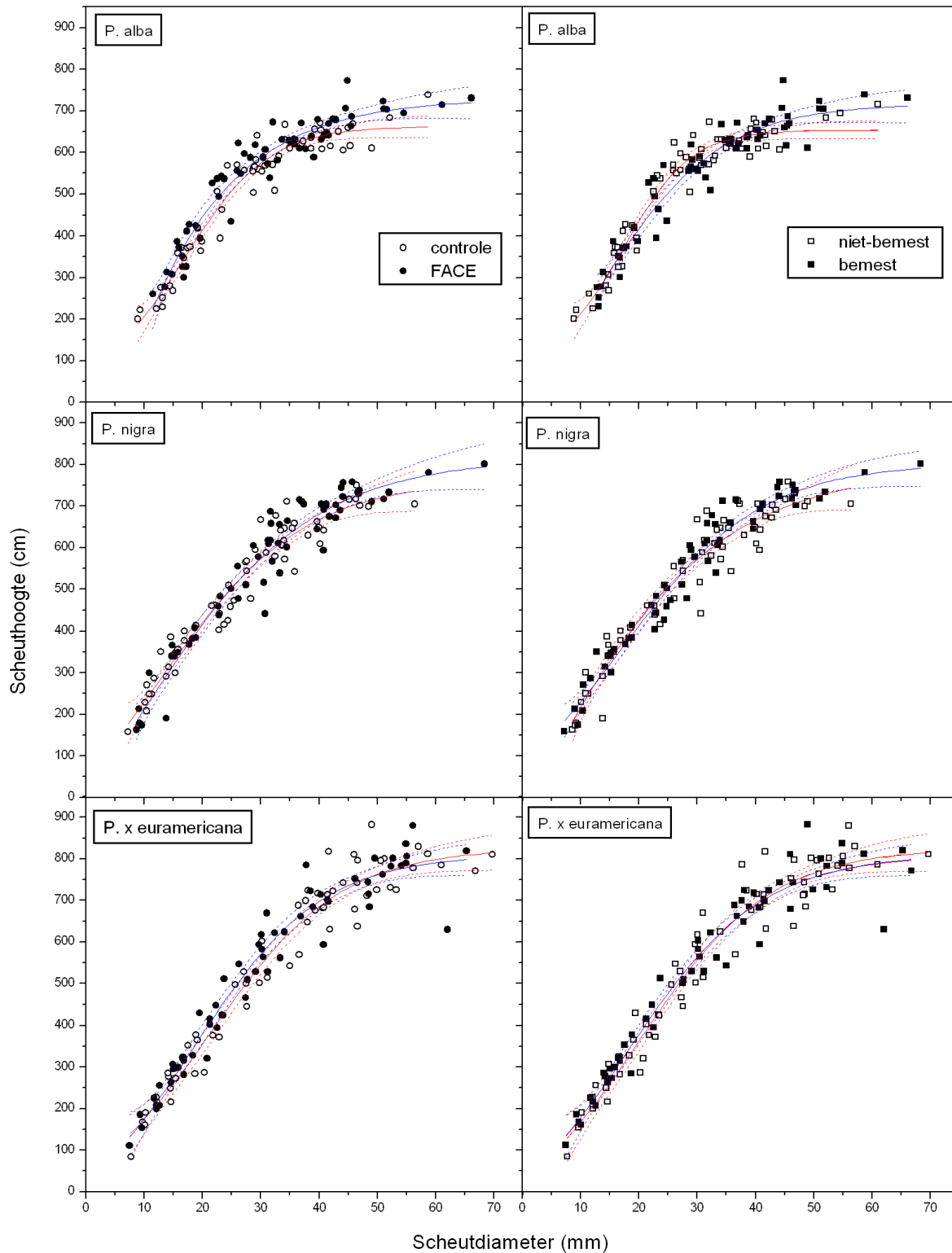
**Figuur 4**

Relatieve groei-snelheid (RGR) van het totale stamsnijvlak

(mm<sup>2</sup> mm<sup>-2</sup> dag<sup>-1</sup>) van drie *Populus* soorten doorheen het groeiseizoen 2003 in FACE, controle, bemeste en niet-bemeste behandelingen.  
De symbolen geven de gemiddelden van de drie plots weer ( $\pm$  standaardfout).

Doorheen het hele groeiseizoen vertoonden de curven van de verschillende soorten een maximum: *P. alba* bereikte zijn maximale relatieve groeisnelheid in augustus, terwijl dit voor *P. nigra* reeds in de periode juni-juli gebeurde. De curve van *P. x euramericana* had niet zo'n duidelijk maximum, maar kwam overeen met deze van *P. alba*. Bij de eerste metingen, begin april, was het groeiseizoen nog niet gestart. Terwijl *P. alba* bleef doorgroeien tot in november, was bij *P. nigra* en *P. x euramericana* de relatieve groeisnelheid op dat moment gemiddeld ongeveer nul.

## 4.2 Allometrische relaties



**Figuur 5**

Allometrische relaties voor drie *Populus* soorten waarbij de scheuthoogte (cm) werd uitgezet ten opzichte van de scheutdiameter (mm). De metingen vonden plaats op het einde van augustus 2003 en de gegevens werden uitgezet voor het FACE- en bemestingseffect afzonderlijk. Naast de gefitte sigmoïdale curve zijn ook de confidentie-intervallen (95%)

weergegeven. In de linkerkolom staat rood voor controle en blauw voor FACE; in de rechterkolom duidt rood op de niet-bemeste en blauw op de bemeste behandeling. De onderbroken lijnen geven telkens de confidentie-intervallen (95%) weer.

Om eventuele behandelingseffecten te onderzoeken werden de gegevens van de drie soorten samengebracht één keer voor FACE en controle en één keer voor de bemestingsbehandelingen.

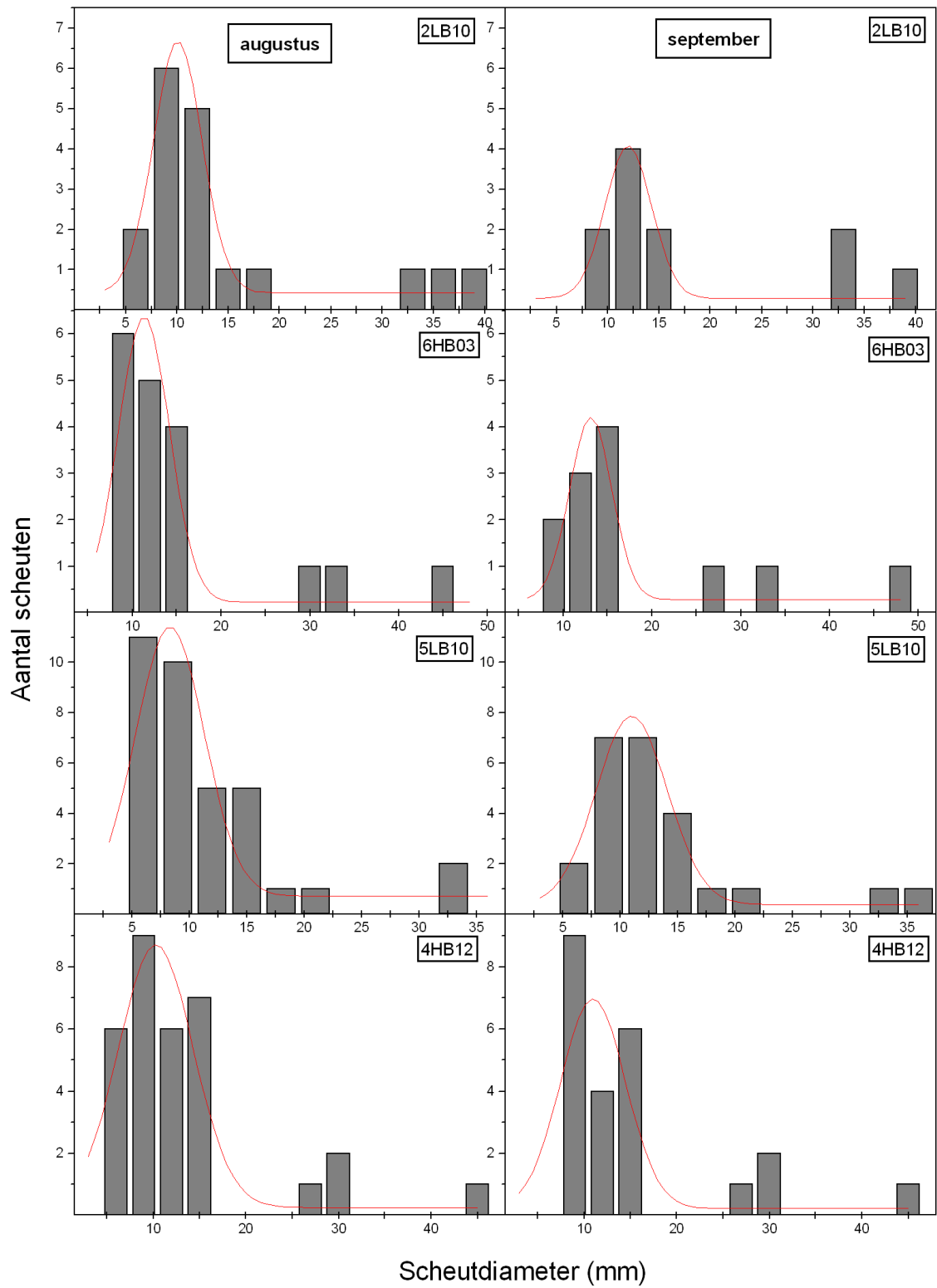
Voor de drie *Populus* soorten zien we dat de confidentie-intervallen (95%) overlappen zowel bij de CO<sub>2</sub>- als bij de bemestingsbehandelingen. De allometrische relaties van *P. alba*, *P. nigra* en *P. x euramericana* vertonen dus geen significant FACE- en bemestingseffect.

### 4.3 Competitie

Op Figuur 6 met de geselecteerde stoelen is duidelijk waar te nemen dat gedurende augustus en september de curve in hoogte afnam en het maximum naar rechts verschoof. De verschuiving van het maximum was te verklaren door de groei van de scheuten, zowel de dominante als de kleine scheuten namen toe in diameter. De scheuten met een kleine diameter sterven sneller o.w.v. competitie, vandaar dat het maximum van de gefitte Gauss-curve in september bij een grotere diameter lag.

De frequentiedistributie van de scheutdiameters vertoonde een bimodale trend: het eerste maximum werd hoofdzakelijk gevormd door de sterke aanwezigheid van kleine scheuten, het tweede, kleinere, maximum werd veroorzaakt door enkele grote dominante scheuten. Deze trends konden in de verschillende behandelingen worden vastgesteld hoewel dat er veel variatie was, zowel op deze kenmerken als andere.



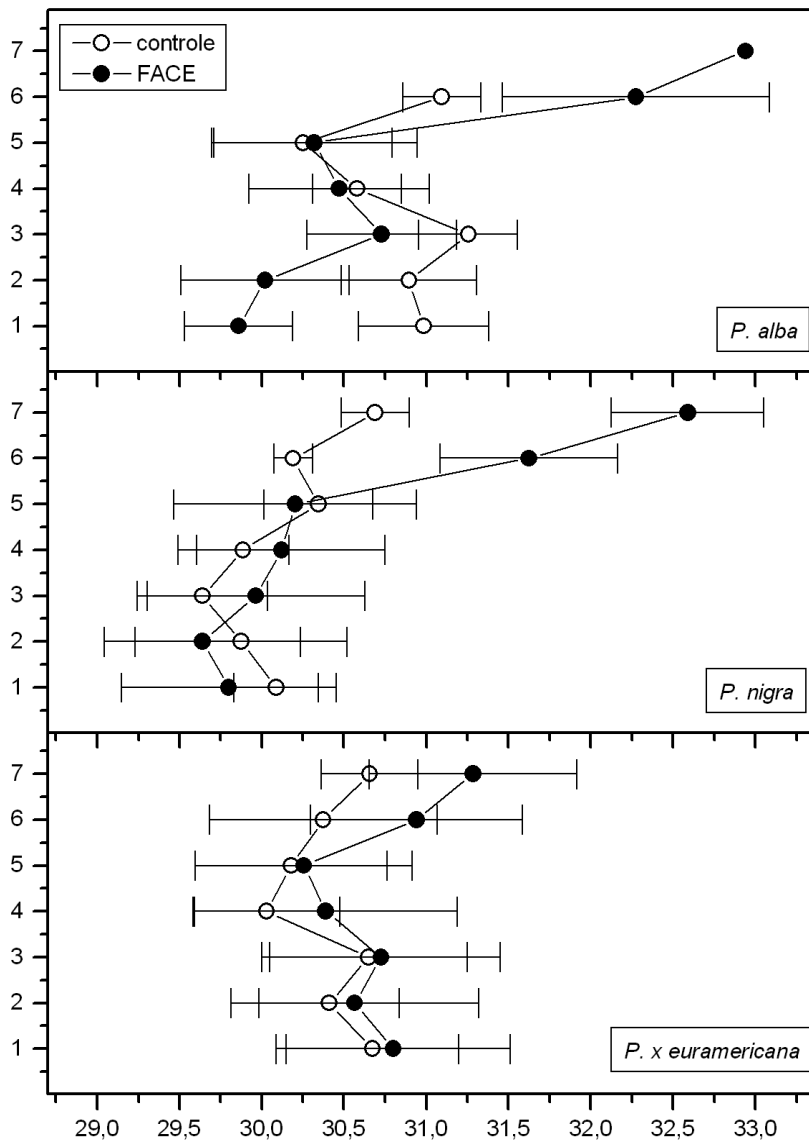


**Figuur 6**

De frequentiedistributies van de scheutdiameters met relatieve klassen voor geselecteerde stoelen van *P. nigra* (aangeduid met hun identificatiecodes). De scheutdiameters werden gemeten in het begin augustus 2003 en een tweede maal begin september 2003. De volle lijn stelt een gefitte Gauss-curve voor.

#### 4.4 Temperatuurprofiel van het bladerdek

De temperatuur van het bladerdek (takken en stammen inbegrepen) nam toe met de hoogte (Figuur 7).



**Figuur 7**

Temperatuurprofiel (°C) van het bladerdek voor drie *Populus* soorten in FACE en controle. De bladerdektemperatuur werd gemeten op acht verschillende niveaus op het einde van augustus 2003. De symbolen geven de gemiddelden van de drie plots weer ( $\pm$  standaardfout).

### **Temperatuur(°C)**

De statistische analyse (Tabel 7) gaf enkel een significant FACE-effect bovenin de kruin op 7 m hoogte. Aangezien bemesting het temperatuurprofiel niet beïnvloedde, werden de gegevens samengebracht voor bemestingsbehandelingen, zodanig dat enkel de gemiddelde temperatuur voor FACE en controle weergegeven werd (Figuur 7).

**Tabel 7:**

De resultaten van de statistische analyse (ANOVA) van de temperatuurprofielen (°C) van drie *Populus* soorten in FACE, controle, bemeste en niet-bemeste behandelingen gemeten op het einde van augustus 2003. De significantieniveaus van de effecten van CO<sub>2</sub>, soort, bemesting en alle interacties zijn aangeduid als:  $P > 0,05 = \text{ns}$  (niet significant),  $P \leq 0,05 = *$ ,  $P \leq 0,01 = **$ ,  $P \leq 0,001 = ***$ ,  $P \leq 0,0001 = ****$ .

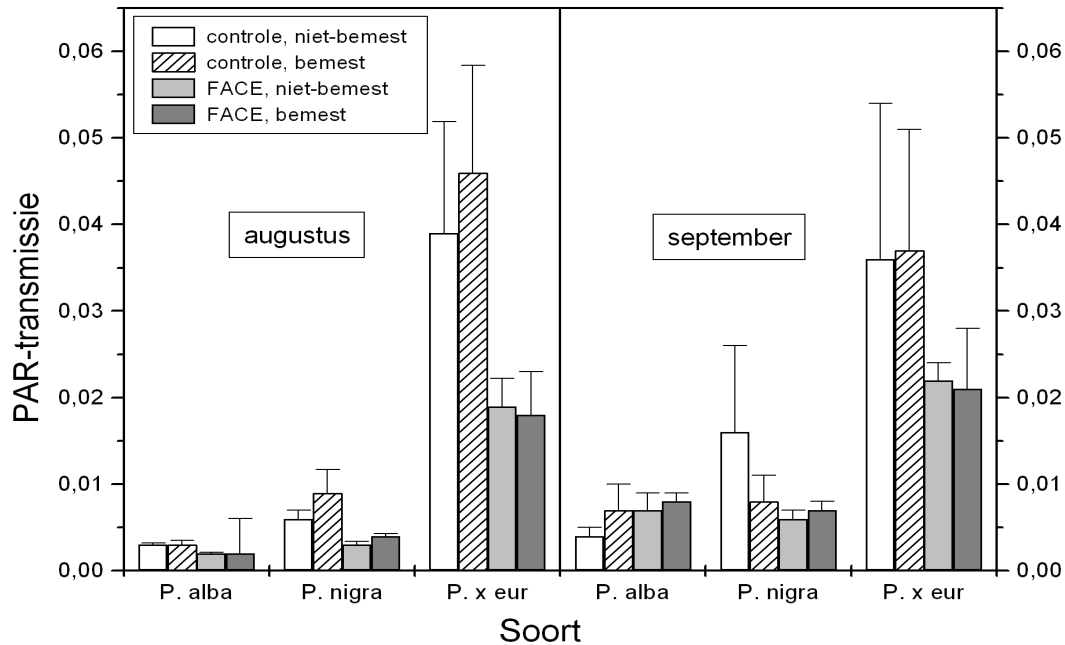
	1 m	2 m	3 m	4 m	5 m	6 m	7 m
CO <sub>2</sub>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	**
Soort	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Bemesting	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
CO <sub>2</sub> *Soort	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
CO <sub>2</sub> *Bemesting	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Soort*Bemesting	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
CO <sub>2</sub> *Soort*Bemesting	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Bij *P. nigra* en vooral bij *P. x euramericana* had het bladerdek een hogere temperatuur in FACE dan in controle. Vanaf 6 m en hoger weken de profielen van de verschillende behandelingen, FACE en controle, verder uit elkaar. Het temperatuurprofiel van *P. alba* zag er volledig anders uit. Tot op een hoogte van 5 m was het bladerdek warmer in controle. Vanaf 5 m keerde de situatie echter. Gezien niet alle individuen van *P. alba* reeds 7 m hoog waren, kon er met deze soort op 7 m hoogte geen rekening gehouden worden in de statistische analyse.

De profielen van *P. alba* en *P. x euramericana* toonden duidelijk de situering van de kruin die ongeveer begon vanaf 3 m hoogte (te merken aan de lagere temperatuur vanaf ongeveer 3 m hoogte). Op 7 m hoogte was de temperatuur van het bladerdek bij *P. nigra* in FACE gemiddeld ongeveer 2°C hoger, bij *P. x euramericana* bedroeg het verschil tussen FACE en controle op deze hoogte ongeveer 1°C.

#### 4.5 Lichtregime onder het bladerdek

In Figuur 8 is de transmissie van de fotosynthetisch actieve straling (PAR) doorheen het bladerdek voor augustus en september weergegeven. In september was de PAR-transmissie hoger in vergelijking met augustus, dit te wijten aan bladval, die bespoedigd werd door een hevige wind op het einde van augustus 2003.



**Figuur 8**

De transmissie van fotosynthetisch actieve straling (PAR) doorheen het bladerdek voor drie *Populus* soorten op twee tijdstippen in het groeiseizoen 2003 in FACE, controle, bemeste en niet-bemeste behandelingen. De staven geven de gemiddelden weer van de drie plots ( $\pm$  standaardfout).

De PAR-transmissie was significant lager in FACE (Tabel 8), maar dit verschil was enkel significant in augustus. De PAR-transmissie was gemiddeld ongeveer 25% lager in FACE dan in controle; bij *P. nigra* respectievelijk *P. x euramericana* was er sprake van een gemiddelde afname van 54 en 58% in de PAR-transmissie.

**Tabel 8:**

De resultaten van de statistische analyse (ANOVA) van transmissie van fotosynthetisch actieve straling (PAR) doorheen het bladerdek van drie *Populus* soorten in FACE, controle, bemeste en niet-bemeste behandelingen op twee tijdstippen in het groeiseizoen 2003. De significantieniveaus van de effecten van CO<sub>2</sub>, soort, bemesting en alle interacties zijn aangeduid als:  $P > 0,05 = ns$  (niet significant),  $P \leq 0,05 = *$ ,  $P \leq 0,01 = **$ ,  $P \leq 0,001 = ***$ ,  $P \leq 0,0001 = ****$ .

	augustus	september
CO <sub>2</sub>	****	ns
Soort	****	****
Bemesting	ns	ns
CO <sub>2</sub> *Soort	ns	ns
CO <sub>2</sub> *Bemesting	ns	ns
Soort*Bemesting	ns	ns
CO <sub>2</sub> *Soort*Bemesting	ns	ns

Het soorteffect was zowel in augustus als in september significant. Het bladerdek van *P. x euramericana* was ijler dan dat van beide andere soorten. *P. alba* had het dichtste bladerdek (hoge LAI) wat af te leiden is uit deze zeer lage PAR-transmissie waarden.

De statistische analyse gaf geen significant bemestingseffect en ook in Figuur 8 is er geen trend vast te stellen.

#### 4.6 Bovengrondse biomassaproductie

Met behulp van een ANCOVA werd getest of de lineaire relatie tussen het stamsnijvlak (BA) en de droge massa (DM) van de bovengrondse levende houtige biomassa verschilde tussen de verschillende behandelingen. Hiervoor werden de gegevens van de oogst in het begin van september 2003 gebruikt. Enkel het soorteffect bleek significant op het intercept en daarom werden de gegevens uit FACE en controle (van zowel het bemeste als het niet-bemeste deel) samengevoegd. Per soort werd de relatie tussen stamsnijvlak en droge massa opgesteld en op basis van deze relaties werd de bovengrondse biomassaproductie (ton ha<sup>-1</sup>) berekend (Tabel 9).

**Tabel 9:**

Allometrische relaties tussen stamsnijvlak (BA) en droge massa (DM) ( $DM = a \cdot BA$ ) werden gebruikt om de bovengrondse productie van de levende houtige biomassa te bepalen voor het volledige groeiseizoen 2003 van drie *Populus* soorten. De parameter  $a$  werd bekomen bij het opstellen van een lineaire curve doorheen de oorsprong,  $R^2$  is de determinatiecoëfficiënt,  $P$  het significantieniveau.

	$a$	$R^2$	$P$
<i>P. alba</i>	1,136	0,75	<0,0001
<i>P. nigra</i>	1,350	0,82	<0,0001
<i>P. x euramericana</i>	1,113	0,64	<0,0001

De bovengrondse biomassaproductie in 2003 was significant hoger in FACE dan in controle (Tabel 10): zij was respectievelijk 12, 37 en 8% hoger voor de verschillende soorten *P. alba*, *P. nigra* en *P. x euramericana*.

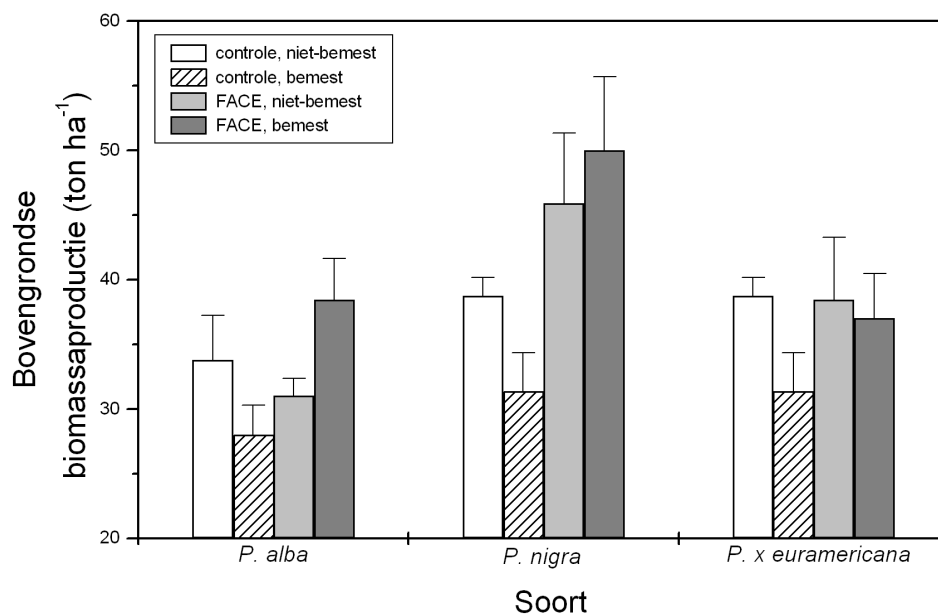
**Tabel 10:**

De resultaten van de statistische analyse (ANOVA) van de bovengrondse biomassa-productie van drie *Populus* soorten in FACE, controle, bemeste en niet-bemeste behandelingen van het volledige groeiseizoen 2003. De significantieniveaus van de effecten van CO<sub>2</sub>, soort, bemesting en alle interacties zijn aangeduid als:  $P > 0,05 = \text{ns}$  (niet significant),  $P \leq 0,05 = *$ ,  $P \leq 0,01 = **$ ,  $P \leq 0,001 = ***$ ,  $P \leq 0,0001 = ****$ .

	Bovengrondse biomassa-productie
CO <sub>2</sub>	*
Soort	*
Bemesting	ns
CO <sub>2</sub> *Soort	ns
CO <sub>2</sub> *Bemesting	ns
Soort*Bemesting	ns
CO <sub>2</sub> *Soort*Bemesting	ns

Voorname-lijk de verschillen tussen FACE en controle op de bemeste bodems droegen bij tot het FACE-effect dat tevens sterk significant was bij *P. nigra*. De bovengrondse biomassa-productie verschilde significant tussen soorten: *P. nigra* bleek de grootste producent met een gemiddelde productie van 42 ton ha<sup>-1</sup> levende houtige biomassa. Voor *P. alba* en *P. x euramericana* respectievelijk was de opbrengst gemiddeld 33 en 36 ton ha<sup>-1</sup>.

Hoewel er geen significant bemestingseffect was, was de bovengrondse biomassa-productie in controle op de niet-bemeste bodems hoger (Figuur 9). In FACE daarentegen vertonen de bemeste bodems een hogere biomassa-productie, uitgezonderd bij *P. x euramericana*.



**Figuur 9**

De levende bovengrondse biomassa-productie (ton ha<sup>-1</sup>) van drie *Populus* soorten in FACE, controle, bemeste en niet-bemeste behandelingen tijdens het tweede groeiseizoen. De staven stellen de gemiddelden van de drie plots voor ( $\pm$  standaardfout).

## 1. DISCUSSIE

Tijdens het tweede jaar na de oogst werd de bovengrondse productie van de levende houtige biomassa gestimuleerd in FACE met gemiddeld ongeveer 19% voor de drie *Populus* soorten. Het significante FACE-effect kwam het meest tot uiting in de bemeste plots. Het merendeel van de CO<sub>2</sub>-studies wijst op een toename in fotosynthetische activiteit bij een verhoogde atmosferische CO<sub>2</sub>-concentratie (Janssens et al. 2000). De groeistimulatie wordt mogelijk gemaakt door de extra productie aan koolstofassimilaten die gealloceerd kunnen worden naar de bladeren, de bovengrondse houtige plantendelen en/of de ondergrondse biomassa.

In het tweede groeiseizoen van het EUROFACE-project werd een hogere LAI waargenomen in FACE (Liberloo et al., submitted). Deze resultaten werden in deze thesis bevestigd a.h.v. de PAR-transmissie, die sterk gerelateerd is aan de LAI, gemeten in augustus en september 2003. Tijdens augustus was er een significant FACE-effect: de PAR-transmissie onderaan het bladerdek was gemiddeld ongeveer 46% lager in FACE, hetgeen kan verklaard worden door de hogere LAI.

De hogere LAI in FACE kan toegeschreven worden aan een grotere individuele bladoppervlakte (Taylor et al. 1993), of aan een hoger aantal levende scheuten per stoel (Liberloo et al., submitted), of aan een toename in de productie van secundaire takken (Calfapietra et al. 2003a) of aan een vertraagde senescentie (Taylor et al., 2003).

Gezien FACE de LAI sterker stimuleerde dan de bovengrondse biomassaproductie, zou dit kunnen wijzen op een verhoogde allocatie naar de ondergrondse plantendelen toe (Liberloo et al., submitted).

Mede dankzij de hogere LAI in FACE waren deze stoelen in staat meer biomassa te produceren en dus ook meer bladoppervlakte. Volgens Tissue et al. (1997) kan dit proces blijven voortduren zolang een toename in LAI mogelijk is. In dit experiment vond de sluiting van het bladerdek plaats tijdens het eerste jaar na de oogst (Liberloo et al., 2004). Er bestaat geen eensgezindheid over de LAI-waarde van een gesloten bestand. In het POPFACE-experiment (1999-2001) werd na sluiting van het bladerdek geen verschil waargenomen in de LAI tussen FACE en controle (Gielen et al., 2001a). In het tweede jaar na de oogst, echter,



kon een significant FACE-effect op de LAI aangetoond worden. Dit zou verklaard kunnen worden door een verhoogde sink-capaciteit van het wortelstelsel in vergelijking met de sink-capaciteit vóór de oogst. Zoals eerder vermeld, zou er een belangrijke allocatie van koolstofassimilaten naar de wortels toe kunnen zijn. De populieren met hun onbepaalde groeipatroon konden sink-organen induceren onder een verhoogde atmosferische CO<sub>2</sub>-concentratie (Calfapietra et al., 2003b) en zouden op deze manier een down-regulatie, te wijten aan onvoldoende sink-capaciteit, gedeeltelijk kunnen vermijden.

Men verwacht dat de bovengrondse biomassa-productie zowel in controle als in FACE gestimuleerd wordt door bemesting en dat deze stimulatie sterker zou zijn in FACE (Yazaki et al., 2001). Bij de bovengrondse productie van de levende houtige biomassa kon geen significant bemestingseffect aangetoond worden voor het tweede groeiseizoen na de oogst. In FACE was de bovengrondse biomassa-productie, zoals verwacht, hoger in de bemeste plots, uitgezonderd voor *P. x euramericana*. In controle gold het omgekeerde: er was een grotere biomassa-productie in de niet-bemeste plots. Bij de berekeningen van de bovengrondse biomassa werden enkel levende scheuten in rekening gebracht, en het aandeel van de dode biomassa had, d.m.v. hogere sterfte in de bemeste plots o.w.v. competitie, dit verschil in controle kunnen verklaren. Ondanks een gedeeltelijke compensatie, echter, bleek de totale bovengrondse biomassa-productie in controle hoger in de niet-bemeste plots (Liberloo et al., submitted).

Deze populierenhakhoutcultuur werd geplant op een voormalig stuk landbouwgrond, vaak oververzadigd aan nutriënten, waardoor mogelijk zelfs de niet-bemeste bodems vrij hoge nutriëntenconcentraties hadden. Groeistimulatie door stikstofbemesting is niet verrassend aangezien stikstof het belangrijkste groeilimiterende nutriënt is in gematigde en boreale bossen (Binkley 1986 ; Nilsson et al., 1995). Nochtans kan een overmaat aan stikstof leiden tot een nitraatuitloging (Schulze 1989 ; Aber 1992) gepaard gaande met een verlies aan Mg- en Ca-ionen en bodemverzuring (Nihlgard 1985 ; Binkley 1986 ; Schulze 1989).

In verscheidene studies waarbij het effect van verhoogde CO<sub>2</sub>-concentratie vergeleken werd op verschillende niveaus van nutriëntenstatus van de bodem, werden de grootste toenames in biomassa verkregen onder hoge nutriëntencondities (Ceulemans & Mousseau, 1994).

Uit de resultaten van deze studie bleek dat de toename van bovengrondse biomassa-productie in FACE hoger was in de bemeste plots. De populieren in FACE bleken dus gebaat te zijn met hogere N-concentraties. Mogelijk ondervonden zij geen hinder aan de 'overmaat' aan nutriënten aangezien er meer nutriënten nodig waren om de gestimuleerde groei onder een

verhoogde atmosferische CO<sub>2</sub>-concentratie te onderhouden. Bij een andere snelle groeier, *Larix sibirica*, werd eveneens aangetoond dat de groeirespons op een verhoogde atmosferische CO<sub>2</sub>-concentratie versterkt werd door een bemestingsbehandeling met stikstof (Yazaki et al., 2001). Indien de populieren op de bemeste plots in controle wel hinder zouden ondervinden van de verstoring van het evenwicht tussen de nutriënten, kan dit het onverwachte verschil in bovengrondse biomassa-productie tussen bemeste en niet-bemeste plots in controle verklaren.

De afwezigheid van het bemestingseffect voor bijna alle gemeten parameters (bestandshoogte, PAR-transmissie, scheutdiameter,...) wijst erop dat zowel de bemeste als de niet-bemeste bodems voldoende nutriënten bevatten. Bij het gemiddeld aantal levende scheuten per stoel was er echter sprake van zowel een FACE- als een bemestingseffect. Na de oogst vertoonden de stoelen in FACE een hoger aantal scheuten ten gevolge van een uitgebreider wortelstelsel waarin meer reservestoffen opgeslagen konden worden (Calfapietra et al., 2003b). In tegenspraak met de resultaten van de bovengrondse houtige biomassa-productie werd er in FACE een hogere mortaliteit (gemiddeld lager aantal levende scheuten per stoel) vastgesteld in de bemeste plots. Mogelijk zorgde competitie, veroorzaakt door bemesting, voor een hogere mortaliteit waardoor het aantal scheuten in de bemeste plots lager lag dan in de niet-bemeste plots. Aangezien er toch een hogere bovengrondse biomassa-productie was in de bemeste plots van FACE kon geconcludeerd worden dat het aandeel van de diameteromtrek groter was dan het aandeel van het aantal scheuten in het bepalen van de bovengrondse biomassa-productie.

In het eerste groeiseizoen na de oogst werden de RGR's significant gestimuleerd in FACE, maar dit effect verdween tijdens het tweede jaar. Er zijn minstens twee mogelijke verklaringen voor deze vermindering in groeirespons op CO<sub>2</sub>.

Een eerste verklaring is de down-regulatie van de fotosynthetische activiteit. De daling van de fotosynthesesnelheid kan verklaard worden door het opstapelen van zetmeel in de chloroplasten en een afname in kwantiteit en kwaliteit van RubisCO en andere fotosynthetische enzymen waardoor de FACE-stimulatie vermindert of verdwijnt. Dit acclimatisatie-proces wordt hoofdzakelijk toegekend aan source/sink problemen (Stitt, 1991 ; Long & Drake, 1992). De toename in beschikbaarheid van koolstofassimilaten kan planten op verschillende wijzen beïnvloeden, afhankelijk van hun opslagcapaciteit (Ceulemans & Mousseau, 1994).

Ten tweede, vermindert de RGR wanneer de planten groter worden o.w.v. ontogenetische redenen (Jarvis & Jarvis, 1964). Het opstapelen van biomassa in dode structurele en geleidende weefsels doet de onderhoudskosten toenemen (Rutter, 1957). Wanneer bomen sneller gaan groeien als respons op een verhoogde atmosferische CO<sub>2</sub>-concentratie, verwacht men dat de terugval van RGR in FACE eerder zal plaatsvinden in vergelijking met de controleplots (Centritto et al., 1999). Zodoende kunnen de RGR's na de initiële respons zowel in FACE als in controle aan elkaar gelijk zijn, indien deze worden vergeleken op hetzelfde tijdstip, louter o.w.v. de ontogenie. Dit voorgaande probleem kan omzeild worden door de drie soorten voor de verschillende behandelingen te vergelijken voor stoelen met een zelfde grootte (Centritto et al., 1999). Wanneer bomen met een zelfde stoelgrootte vergeleken werden voor de verschillende behandelingen, werd er enkel een verschil waargenomen tussen FACE en controle in de eerste fase na het terugsnijden (tot een SBA van 2500 mm<sup>2</sup>) (Liberloo et al., submitted). De terugval van de RGR's kan dus niet enkel verklaard worden door de ontogenie. Dit kan duiden op een down-regulatie van de fotosynthese waardoor er enkel een initieel FACE-effect was. Mogelijk heeft competitie eveneens een aanzienlijke invloed op de RGR's en kunnen zij door dit proces geremd worden (Liberloo et al., submitted).

Het optreden van competitie tussen de scheuten binnen stoelen werd bevestigd door de frequentiedistributies van alle scheuten, althans voor *P. nigra*. Wanneer we de frequentiedistributies van augustus vergelijken met die van september, zien we dat er een positieve scheefheid optreedt. Slechts een klein aantal scheuten hadden een grote diameter, terwijl een groot aantal scheuten een kleine tot matige diameter hadden. Dit kan verklaard worden door het afsterven van de kleinste scheuten o.w.v. asymmetrische competitie voor licht (Weiner & Thomas, 1986) d.w.z. dat het licht niet perfect verdeeld werd in verhouding met de grootte van de scheut. Verwacht wordt dat deze positieve scheefheid na verloop van tijd zal verdwijnen ten gevolge van het verder afsterven van de kleine scheuten tijdens de zelfdunning en er uiteindelijk opnieuw een quasi normale verdeling zal bekomen worden (Krasny & Johnson, 1992).

Een tweede facet was de bimodaliteit die in de distributie van de scheutdiameters kon vastgesteld worden in de vorm van een tweede maximum in de middelste of hoogste diameterklassen. Deze bimodaliteit verschijnt normalerwijze zodra de planten verder ontwikkelen. Dit zou het gevolg kunnen zijn van een gescheiden verdeling in de RGR's waarbij grote scheuten een hoge en kleine scheuten een lage RGR verkrijgen zonder dat er een overgang tussen beide kan worden waargenomen (Ford et al., 1975). Wanneer er geen

sprake zou zijn van competitie, zouden de kleinere scheuten een hogere RGR vertonen dan de grote scheuten. Deze RGR's zullen echter gelijk worden voor zowel de kleinere als de dikkere scheuten zodra er competitie optreedt wat er op wijst dat de dominante scheuten relatief meer hulpbronnen gaan aanwenden in vergelijking met de kleinere scheuten. O.w.v. asymmetrische competitie vertonen de dikkere scheuten een grotere groei-efficiëntie waardoor de kleinere onderdrukt worden en tenslotte afsterven (Soares & Tomé., 1999).

We vonden een significant soorteffect op bijna alle onderzochte parameters en op alle tijdstippen in het groeiseizoen. Dit bevestigde de resultaten van vorige studies : er werden genus- en species-afhankelijke responsen waargenomen op een verhoogde atmosferische CO<sub>2</sub>-concentratie (Ceulemans et al., 1995 ; Dickson et al., 1998). *P. nigra*, met een productie van 42 ton ha<sup>-1</sup>, was de grootste biomassaproductent, gevolgd door *P. x euramericana* en *P. alba*.

*P. nigra* werd gekarakteriseerd door een grote productie aan sylleptische takken (Calfapietra et al., 2003a) en door een groot aantal levende scheuten (zie Figuur 2). Daarnaast was ook de lengte van het groeiseizoen een belangrijke factor in het bepalen van de plantproductiviteit (Gielen et al., 2001b). De verschillen tussen de drie *Populus* soorten in onze studie konden verklaard worden a.h.v. het verschil in groeistrategie.

Met behulp van allometrische relaties werd nagegaan of er structuurverschillen bestonden tussen FACE en controle voor de drie soorten. De relaties stamdiameter – stamhoogte waren verschillend voor de drie *Populus* soorten, maar er was geen significant FACE- of bemestingseffect. Deze resultaten waren in overeenstemming met de allometrische relaties gebaseerd op metingen in het POPFACE-project (Gielen et al., 2001a; Calfapietra et al., 2003b).

De temperatuurprofielen toonden enkel een significant FACE-effect op 7 m hoog, in de kruin. De profielen weken op deze hoogte sterk uiteen waarbij de bladerdektemperatuur in FACE gemiddeld ongeveer 2 °C hoger was. De rest van de kruin bleek niet zo'n sterk FACE-effect te ondergaan, er was wel een positieve trend vast te stellen van FACE op de bladerdektemperatuur, uitgezonderd voor *P. alba*.

Een verhoogde atmosferische CO<sub>2</sub>-concentratie zou een partiële stomatale sluiting induceren in de meeste planten. Eén van de gevolgen van dit fenomeen zou een hogere bladerdektemperatuur kunnen zijn (Idso et al., 1987). De overmaat aan warmtelading op de bladeren tengevolge van verminderde efficiëntie in warmteverlies (d.i. vermindering van

afkoeling d.m.v. transpiratie) onder deze omstandigheden kan enkel worden vrijgesteld onder de vorm van convectie of straling (Idso et al., 1987).

De waarneming in onze studie waarbij enkel op een hoogte van 7 m, bovenaan in de kruin, een sterk verschil te zien was tussen FACE en controle, zou verklaard kunnen worden door het feit dat deze zonnebladeren, die rechtstreeks door de zon beschenen werden, meer gingen opwarmen in vergelijking met de schaduwbladeren. De gereduceerde efficiëntie in warmteverlies kon zich hier mogelijk sterker kunnen manifesteren en resulteren in nog hogere bladerdektemperaturen. Bovendien konden deze bladeren door de toename in temperatuur hun stomata nog meer gaan sluiten om waterverlies tegen te gaan, waardoor de temperatuur nog meer ging stijgen.

## 6. CONCLUSIE

De toename in bovengrondse biomassaproductie onder een hogere atmosferische CO<sub>2</sub>-concentratie o.w.v. het FACE-effect op het aantal levende scheuten, de initiële RGR en de LAI, is gunstig voor het onderzoek met betrekking tot global change en hernieuwbare energie. Echter, de toename in de biomassaproductie op langere termijn zal mogelijk lager liggen dan verwacht gezien de meeste voorspellingen tot hiertoe gedaan werden op basis van resultaten van kortetermijnstudies. Deze thesis (onderdeel van het langetermijnproject EUROFACE) bevestigt eerdere studies waarbij aangetoond werd dat de toename in de bovengrondse biomassaproductie het gevolg is van initiële groeistimulatie. Op het einde van het tweede groeiseizoen kon er geen FACE-effect vastgesteld worden op de RGR en dit zou verklaard kunnen worden door een down-regulatie van de fotosynthetische activiteit, de ontogenie en/of de negatieve invloed van competitie op de RGR. Het optreden van competitie doet eveneens vragen rijzen naar de toekomst toe waar het proces mogelijk nog een belangrijkere rol gaat spelen in het dicht begroeide bestand en het eventueel de groeistimulatie in FACE teniet zal doen. Meer onderzoek op lange termijn is daarom noodzakelijk.

Het uitblijven van een bemestingseffect op de groei van de drie *Populus* soorten zou verklaard kunnen worden door de aanwezigheid van voldoende nutriënten in de niet-bemeste plots.

## 7. LITERATUURLIJST

**Aber J.D. (1992)** Nitrogen cycling and nitrogen saturation in temperate forest ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, **7**, 220-224.

**Barton C.V.M., Lee H.S.J., Jarvis P.G. (1993)** A branch bag and CO<sub>2</sub> control system for long-term CO<sub>2</sub> enrichment of mature Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.): technical report. *Plant, Cell and Environment*, **16**, 167-196.

**Bazzaz F.A. (1990)** Response of natural ecosystems to rising global CO<sub>2</sub> levels. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **21**, 167-196.

**Bradshaw H.D. Jr., Ceulemans R., Davis J., Stettler R. (2000)** Emerging model systems in plant biology: poplar (*Populus*) as a model forest tree. *Journal of Plant Growth Regulation*, **19**, 306-313.

**Binkley D. (1986)** *Forest Nutrition Management*. J. Wiley Publish., New York, US.

**Calfapietra C., Gielen B., Sabatti M., De Angelis P., Scarascia-Mugnozza G., Ceulemans R. (2003a)** Do above-ground growth dynamics of poplar change with time under CO<sub>2</sub> enrichment? *New Phytologist*, **160**, 305-318.

**Calfapietra C., Gielen B., Galema A.N.J., Lukac M., De Angelis P., Moscatelli M.C., Ceulemans R., Scarascia-Mugnozza G. (2003b)** Free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) enhances biomass production in a short-rotation poplar plantation. *Tree Physiology*, **23**, 805-814.

**Cannell M.G.R., Rothery P., Ford E.D. (1984)** Competition within stands of *Picea sitchensis* and *Pinus contorta*. *Annals of Botany*, **53**, 349-362.

**Centritto M., Lee H.S.J., Jarvis P.G. (1999)** Increased growth in elevated [CO<sub>2</sub>]: an early, short-term response? *Global Change Biology*, **5**, 623-633.

**Ceulemans R. (1997)** Direct impacts of CO<sub>2</sub> and temperature on physiological processes in trees. In: Mohren G.M.J., Kramer K., Sabate S. (Eds.) *Impacts of Global Change on Tree Physiology and Forest Ecosystems*, 3-14. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.

**Ceulemans R., Mousseau M. (1994)** Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on woody plants. *New Phytologist*, **127**, 425-446.

**Ceulemans R., Jiang X.N., Shao B.Y. (1995)** Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on growth, biomass production and nitrogen allocation of two *Populus* clones. *Journal of Biogeography*, **22**, 261-268.

**Dickson R.E., Coleman M.D., Riemenschneider D.E., Isebrands J.G., Hogan G.E, Karnosky D.F. (1998)** Growth of five hybrid poplar genotypes exposed to interacting elevated CO<sub>2</sub> and O<sub>3</sub>. *Canadian Journal of Forest Research*, **28**, 1706-1716.

**Eamus D., Jarvis P.G. (1989)** The direct effects of increase in the global atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on natural and commercial temperate trees and forests. *Advances in Ecological Research*, **19**, 1-55.

**Ford E.D. (1975)** Competition and stand structure in some even-aged plant mono-cultures. *Journal of Ecology*, **63**, 311-333.

**Gaudillère J.P., Mousseau M. (1989)** Short term effect of CO<sub>2</sub> enrichment on leaf development and gas exchange of young poplars (*Populus euramericana* cv I 214). *Oecologia Plantarum*, **10**, 95-105.

**Gielen B., Calfapietra C., Sabatti M., Ceulemans R. (2001a)** Leaf area dynamics in a closed poplar plantation under free-air carbon dioxide enrichment. *Tree Physiology*, **21**, 1245-1255.

**Gielen B., Calfapietra C., Janssens I.A., Scarascia-Mugnozza G., Ceulemans R. (2001b)** Effects of atmospheric CO<sub>2</sub> on growth and branchiness of different poplar (*Populus*) genotypes in the POPFACE experiment. In: Huttunen S., Heikkilä H., Bucher J., Sundberg B., Jarvis P., Matyssek R. (Eds.) *Trends in European Forest Tree Physiology Research*, 183-196. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.

**Gielen B., Ceulemans R. (2001)** The likely impact of rising atmospheric CO<sub>2</sub> on natural and managed *Populus*: a literature review. *Environmental Pollution*, **115**, 335-358.

**Gielen B., Scarascia-Mugnozza G., Ceulemans R. (2003)** Stem respiration of *Populus* species in the third year of free-air CO<sub>2</sub> enrichment. *Physiologia Plantarum*, **117**, 500-507.

**Hendrey G.R., Lewin K.F., Nagy J. (1993)** Free air carbon dioxide enrichment: development, progress, results. *Vegetatio*, **104/105**, 17-31.

**Hoosbeek M.R., Lukac M., van Dam D., Godbold D.L., Velthorst E.J., Biondi F.A., Peressotti A., Cotrufo M.F., De Angelis P., Scarascia-Mugnozza G. (2004)** More new carbon in the mineral soil of a poplar plantation under free air carbon enrichment: cause of increased priming effect? *Global Biochemical cycles*, **18**, 1-7.

**Idso S.B., Kimball B.A., Mauney J.R. (1987)** Atmospheric carbon dioxide enrichment effects on cotton midday foliage temperature: implications for plant water use and crop yield. *Agronomy Journal*, **79**, 667-672.

**Janssens I.A., Mousseau M., Ceulemans R. (2000)** Crop ecosystem responses to climatic change: tree crops. In: Reddy K.R., Hodges H.F. (Eds.), *Climate Change and Global Crop Productivity*, 245-270. Wallingford, UK.



**Jarvis P.G., Jarvis M.S. (1964)** Growth rates of woody plants. *Physiologia Plantarum*, **17**, 654-666.

**Karnosky D.F., Gielen B., Ceulemans R., Schlesinger W.H., Norby R.J., Oksanen E., Matussek R., Hendrey G.R. (2001)** FACE systems for studying the impacts of greenhouse gases on forest ecosystems. In: Karnosky D.F., Scarascia-Mugnozza G., Ceulemans R., Innes J. (Eds.), *The Impact of Carbon Dioxide and Other Greenhouse Gases on Forest Ecosystems*, 253-268. CABI Publishing, Wallingford, UK.

**Kimball B.A., Pinter P.J. Jr. (1992)** Cotton leaf and boll temperatures in the 1989 FACE experiment. *Critical Reviews in Plant Sciences*, **11**, 233-240.

**Kimball B.A., Pinter P.J. Jr., Garcia R.L., LaMorte R.L., Wall G.W., Hunsaker D.J., Wechsung G., Wechsung F., Kartschall T. (1995)** Productivity and water use of wheat under free-air CO<sub>2</sub> enrichment. *Global Change Biology*, **1**, 429-442.

**Kimball B.A., LaMorte R.L., Pinter P.J. Jr., Wall G.W., Hunsaker D.J., Adamsen F.J., Leavitt S.W., Thompson T.L., Matthias A.D., Brooks T.J. (1999)** Free-air CO<sub>2</sub> enrichment and soil nitrogen effects on energy balance and evapotranspiration of wheat. *Water Resources Research*, **35**, 1179-1190.

**Knox R.G., Peet R.K., Christensen N.L. (1989)** Population dynamics in loblolly pine stands: changes in skewness and size inequality. *Ecology*, **70**, 1153-1166.

**Krasny M.E., Johnson E.A. (1992)** Stand development in aspen clones. *Canadian Journal of Forest Research*, **22**, 1424-1429.

**Kubiske M.E., Pretzinger K.S. (1996)** Effects on elevated CO<sub>2</sub> and light availability on the photosynthetic response of trees of contrasting shade tolerance. *Tree Physiology*, **16**, 351-358.

**Kull O., Broadmeadow M., Kruijt B., Meir P. (1999)** Light distribution and foliage structure in an oak canopy. *Trees*, **14**, 55-64.

**Lamarche V.C., Graybill D.A., Fritts H.C., Rose M.R. (1984)** Increasing atmospheric carbon dioxide : tree ring evidence for growth enhancement in natural vegetation. *Science*, **223**, 1019-1021.

**Liberloo M., Gielen B., Calfapietra C., Veys C., Pigliacelli R., Scarascia-Mugnozza G., Ceulemans R. (2004)** Growth of a poplar short rotation coppice under elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations (EUROFACE) depends on fertilization and species. *Annals of Forest Science*, in press.

**Liberloo M., Dillen S., Calfapietra C., Marinari S., Luo Z.B., De Angelis P., Ceulemans R.** Effects of elevated CO<sub>2</sub>, fertilization and their interaction: growth stimulation in a short rotation poplar coppice (EUROFACE), *Tree Physiology*, submitted.

- Lindroth R.L., Kinney K.K., Platz C.L. (1993)** Response of deciduous trees to elevated atmospheric CO<sub>2</sub>: productivity, chemistry and insect performance. *Ecology*, **74**, 763-777.
- Littell R.C., Milliken G.A., Stroup W.W., Wolfinger R.D. (1996)** *SAS system for Mixed Models*. SAS Institute Inc., Cary, North Carolina, US.
- Long S.P. (1991)** Modification of the response of photosynthetic productivity to rising temperature by atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations: Has its importance been underestimated? *Plant, Cell and Environment*, **14**, 729-739.
- Long S.P., Drake B.G. (1992)** Photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation and rising atmosphere CO<sub>2</sub> concentrations. In: Baker N.R., Thomas H. (Eds.) *Crop Photosynthesis: Spatial and Temporary Determinants*, 69-103. The Hague: Elsevier Science Publishers B.V., Netherlands.
- Miglietta F., Peressotti A., Vaccari F.P., Zaldei A., De Angelis P., Scarascia-Mugnozza G. (2001)** Free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) of a poplar plantation: the POPFACE fumigation system. *New Phytologist*, **150**, 465-476.
- Miglietta F., Raschi A. (1993)** Studying the effect of elevated CO<sub>2</sub> in the open in a naturally enriched environment in Central Italy. *Vegetatio*, **104/105**, 391-400.
- Monteith J.L. (1997)** Climate and efficiency of crop production in Britain. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* **281**, 277-294.
- Mousseau M., Enoch Z.H. (1989)** Carbon dioxide enrichment reduces shoot growth in sweet chestnut seedlings (*Castanea sativa* Mill.). *Plant, Cell and Environment*, **12**, 927-934.
- Nihlgård B. (1985)** The ammonium hypothesis – an additional explanation to the forest dieback in Europe. *Ambio*, **14**, 2-8.
- Nilsson L.O., Hüttl R.F., Johansson U.T., Jochheim H. (1995)** Nutrient uptake and cycling in forest ecosystems – present status and future research directions. *Plant and Soil*, **168-169**, 5-13.
- Norby R.J., Wullschlegel S.D., Gunderson C.A., Johnson D.W., Ceulemans R. (1999)** Trees responses to rising CO<sub>2</sub> in field experiments: implications for the future forest. *Plant, Cell and Environment*, **22**, 683-714.
- Oechel W.C., Strain B.R. (1985)** Native species responses to increased atmospheric carbon dioxide concentration. In: Strain B.R., Cure J.D. (Eds.) *Direct Effects of Increasing Carbon Dioxide on Vegetation*, 117-154. Washington D.C.: US Department of Energy, DOE/ER 0238.
- Olszyck D.M., Tibbits T.M., Hertsberg W.M. (1980)** Environment in open-top field chambers utilized for air pollution studies. *Journal of Environmental Quality*, **9**, 610-615.
- Oren R., Ellsworth D.S., Johnsen K.H., Phillips N., Ewers B.E., Maier C., Schäfer K.V.R., McCarthy H., Hendrey G., McNulty S.G., Katul G.G. (2001)** Soil fertility limits carbon sequestration by forest ecosystems in a CO<sub>2</sub>-enriched atmosphere. *Nature*, **411**, 469-472.

- Paoletti E., Gellini R. (1993)** Stomatal density variation in beech and holm oak leaves collected over the last 200 years. *Acta Oecologia*, **14**, 173-178.
- Pregitzer K.S., Zak D.R., Masiasz J., DeForest J., Curtis P.S., Lussenhop J. (2000)** Interactive effects of atmospheric CO<sub>2</sub> and soil N availability on fine roots of *Populus tremuloides*. *Ecological Applications*, **10**, 18-33.
- Reekie E.G., Bazzaz F.A. (1989)** Competition patterns of resource use among seedlings of five tropical trees grown at ambient and elevated CO<sub>2</sub>. *Oecologia*, **79**, 212-222.
- Rutter A.J. (1957)** Studies in the growth of young plants of *Pinus sylvestris* L. I. The annual cycle of assimilation and growth. *Annals of Botany*, **21**, 399-426.
- Saxe H., Ellsworth D.S., Heath J. (1998)** Tansley Review No.98 Tree and forest functioning in an enriched CO<sub>2</sub> atmosphere. *New Phytologist*, **139**, 395-436.
- Schulze E.D. (1989)** Air pollution and forest decline in a spruce (*Picea abies*) forest. *Science*, **244**, 776-783.
- Soares P., Tomé M. (1999)** Changes in *Eucalyptus* plantations structure, variability and relative growth rate pattern under different intraspecific competition gradients. In: Skovsgaard J.P., Johannsen V.D. (Eds.) *Modelling Regeneration Success and early Growth of Forest Stands*, 270-284. Proceedings from the IUFRO Conference, Danish Forest and Landscape Research Institute, Horsholm, Denmark.
- Stitt M. (1991)** Rising CO<sub>2</sub> levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells. *Plant, Cell and Environment*, **14**, 741-762.
- Tahvanainen L. (1996)** Diameter growth models induced by competition for four *Salix* clone monocultures. *Biomass and Bioenergy*, **11**, 167-175.
- Taylor G., Gardner S.D.L., Bosac C., Flowers T.J. (1993)** Influence of elevated CO<sub>2</sub> on the water relations and biophysics of cell growth of farm woodland trees. *Journal of Experimental Botany*, **44** (Supplement), 12.
- Taylor G., Tricker P.J., Zhang F.Z., Alston V.J., Miglietta F., Kuzminsky E. (2003)** Spatial and temporal effects of free-air CO<sub>2</sub>-enrichment (POPFACE) on leaf growth, cell expansion, and cell production in a closed canopy of poplar. *Plant Physiology*, **131**, 177-185.
- Tissue D.T., Thomas R.B., Strain B.R. (1997)** Atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment of increases growth and photosynthesis of *Pinus taeda*: a 4 year experiment in the field. *Plant, Cell and Environment*, **20**, 1123-1134.
- Weiner J., Thomas S.C. (1986)** Size variability and competition in plant monocultures. *Oikos*, **47**, 211-222.
- Williams R.S., Lincoln D.E., Thomas R.B. (1994)** Loblolly pine grown under elevated CO<sub>2</sub> affects early instar pine sawfly performance. *Oecologia*, **98**, 64-71.

**Woodward F.I. (1987)** Stomatal numbers are sensitive to increase in CO<sub>2</sub> from pre-industrial levels. *Nature*, **327**, 617-618.

**Yazaki K., Funada R., Mori S., Maryama Y., Abaimov A.P., Kayama M., Koike T. (2001)** Growth and annual ring structure of *Larix sibirica* grown at different carbon dioxide concentrations and nutrient supply rates. *Tree Physiology*, **21**, 1223-1229.