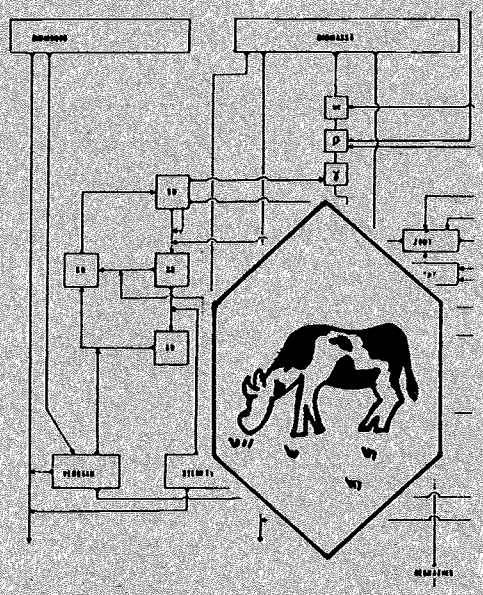
EEN MODELMATIGE SIMULATIE VAN DE VEGETATIEDYNAMIEK IN DE LAUWERSMEER ONDER INVLOED VAN BEGRAZING



M.J.J.E. LOONEN
T. MOESKER

APRIL 1985

D 333

Doktoraalverslag

Vakgroep Plantenoecologie R.U.G.
Biologisch Centrum
Haren (Gn).

Doktoraalverslagen van de Vakgroep Plantenoecologie zijn interne rapporten, dus geen officiële publikaties.
De inhoud variert van een eenvoudige bespreking van onderzoeksresultaten tot een concluderende diskussie van gegevens in wijder verband.
De konklusies, veelal slechts gesteund door kortlopend onderzoek, zijn meestal van voorlopige aard en komen voor rekening van de auteur(s).

Overname en gebruik van gegevens slechts toegestaan na overleg met auteur(s) en/of Vakgroepbestuur.

INHOUD

HOOFDSTUK 1 : inleiding
1.1.1. : wat is de bedoeling? 1

HOOFDSTUK 2 : het principe
2.1.1. : opzet van het model 3

HOOFDSTUK 3 : submodel GROEI
3.1.1. : de groeivergelijking 5
3.2.1. : de maximale relatieve groeisnelheid (RGR(i)) 6
3.2.2. : parameterinvulling maximale relatieve groeisnelheid 7
3.3.1. : procedure ALPHA: groeifactor α(i) 8
3.3.2. : parameterinvulling procedure ALPHA 9
3.4.1. : procedure BETA: groeifactor β(i) 9
3.4.2. : parameterinvulling procedure BETA 10
3.5.1. : procedure GAMMA: groeifactor γ(i) 11
3.5.2. : parameterinvulling procedure GAMMA 12
3.6.1. : procedure DELTA-1: groeifactor δ_1(i) 12
3.6.2. : parameterinvulling procedure DELTA-1 14
3.7.1. : procedure DELTA-2: groeifactor δ_2(i) 14
3.7.2. : parameterinvulling procedure DELTA-2 15
3.8.1. : procedure EPSILON: groeifactor ε(i) 16
3.8.2. : parameterinvulling procedure EPSILON 19
3.9.1. : procedure KAPPA: groeifactor κ(i) 20
3.9.2. : parameterinvulling procedure KAPPA 21
3.10.1. : procedure LABDA: groeifactor λ(i) 22
3.10.2. : parameterinvulling procedure LABDA 23
3.11.1. : procedure MU: groeifactor μ(i) 24
3.11.2. : parameterinvulling procedure MU 26

HOOFDSTUK 4 : submodel BODEM
4.1.1. : procedure STIKSTOF: simulatie van de stikstofkringloop 27
4.1.2. : parameterinvulling procedure STIKSTOF 30
4.2.1. : procedure WATER: simulatie van het vochtgehalte van de bodem 32
4.3.1. : procedure ZOUT: simulatie van het zoutgehalte van de bodem 33
4.3.2. : parameterinvulling procedure ZOUT 38

HOOFDSTUK 5 : submodel MORTALITY
5.1.1. : afsterven en verdwijnen uit de standing crop 39
5.1.2. : parameterinvulling procedure MORTALITY 41

HOOFDSTUK 6 : submodel VESTIG
6.1.1. : procedure VESTIG 42
6.2.1. : procedure HORUITBR: het innemen van open oppervlak door groei 43

6.3.1. : procedure KIEMING: het innemen van oppervlak door kieming 45
6.4.1. : procedure VERDEEL: het verdelen van de open ruimte 47
6.5.1. : parameterinvulling submodel VESTIG 48

HOOFDSTUK 7 : submodel BEGRAZING
7.1.1. : inleiding 50
7.2.1. : procedure BEHOEFTE 50
7.2.2. : parameterinvulling procedure BEHOEFTE 52
7.3.1. : procedure PREFERENTIE 55
7.3.2. : parameterinvulling procedure PREFERENTIE 56
7.4.1. : procedure VAKKEUZE 58
7.4.2. : parameterinvulling procedure VAKKEUZE 59
7.5.1. : procedure VERTRAPPING 60
7.5.2. : parameterinvulling procedure VERTRAPPING 61
7.6.1. : procedure CONSUMPTIE 63
7.6.2. : parameterinvulling procedure CONSUMPTIE 64
7.7.1. : procedure BEWEIDINGSVERLIES 64
7.7.2. : parameterinvulling procedure BEWEIDINGSVERLIES 65
7.8.1. : procedure NUTVRIJ 65

HOOFDSTUK 8 : de invoer-file
8.1.1. : de beginwaarden van de verschillende variabelen 66

HOOFDSTUK 9 : resultaten
9.1.1. : simulaties van de standing crop zonder begrazing 74
9.2.1. : simulaties met begrazing 77

HOOFDSTUK 10: de gevoeligheidsanalyse
10.1.1. : inleiding 82
10.2.1. : parametergevoeligheid van de simulatie van de standing crop 84
10.3.1. : parametergevoeligheid van de simulatie van begrazing 87

HOOFDSTUK 11: discussie
11.1.1. : discussie 89

LITERATUURLIJST 96

BIJLAGEN

HOOFDSTUK 1: inleiding

1.1.1 wat is de bedoeling?

Vanaf het begin van de jaren zeventig wordt er in Nederland onderzoek gedaan naar de mogelijkheden van de toepassing van begrazing in het natuurbeheer. Het onderzoek naar deze "natuurtechnische begrazing" is vanaf het begin vooral beschrijvend van aard geweest. Van vele uitgangstypen en verschillende soorten grazers is beschreven wat de veranderingen t.g.v. het beheer waren in de structuur en de samenstelling van de vegetatie (Oosterveld 1975, Bakker 1978, Londo 1978).
De uiteindelijke doelstelling van het begrazingsonderzoek is voorspelling. Hiertoe zijn de laatste jaren als aanvulling op de toegepaste onderzoeken ook onderzoeksprojecten gestart met als doelstelling de causale analyse van waargenomen verschijnselen. Onder causale analyse is hier te verstaan: verklaring van variatie in ruimte en tijd van eenheden op een gegeven integratieniveau (bijv. plantengemeenschappen) onder invloed van een of meer controlerende variabelen (grazen, nutrientenniveau, nutrientenafname) en uit de eigenschappen van de samenstellende eenheden op het onderliggende integratieniveau (plantenpopulaties) ten opzichte van die controlerende variabelen en ten opzichte van elkaar (interferentie) (Fresco 1982).
Resultaten uit beide onderzoekslijnen kunnen geintegreerd worden in simulatiemodellen. Het bouwen van een model is een methodologie die er op is gericht een beschrijving in exacte termen te verkrijgen voor die eigenschappen, die relevant zijn voor het te bestuderen systeem (Elzas 1978).
Voordelen van het werken met modellen zijn:

a) uit een goed model blijkt in welke mate de verschillende parameters en variabelen bepalend zijn voor het gedrag van het systeem.
b) in een model kunnen kennis en gegevens systematisch worden gerangschikt, waarbij eventuele leemtes in kennis of ontbrekende gegevens naar voren komen.
c) met behulp van goede modellen kunnen voorspellingen worden gedaan over toekomstige ontwikkelingen van het systeem

Er bestaan beschrijvende en verklarende modellen (de Wit 1978). Beschrijvende modellen geven wel aan dat er verbanden bestaan tussen de elementen van een systeem, ze worden echter niet verklaard. In een verklarend model worden de gedragingen van een oecosysteem verklaard uit o.a. oecologische en fysiologische eigenschappen van de samenstellende soorten (of van hogere eenheden zoals vegetatietypen). Bij het opstellen van een verklarend model gaat men er van uit dat de toestand van een systeem kwantitatief gekarakteriseerd kan worden en veranderingen in die toestand met behulp van wiskundige vergelijkingen beschreven kunnen worden.

Onder invloed van begrazing kunnen veranderingen optreden in de soortensamenstelling en soortenrijkdom van een gebied. De mechanismen die hieraan ten grondslag liggen zijn zeer complex. Om deze vegetatiedynamiek kwantitatief te kunnen verklaren is een wiskundig model nodig. Door Friso en van Esch (1983) is een begin gemaakt met een verklarend model om de vegetatiedynamiek in een begraasd gebied te simuleren. Dit model is bedoeld om op fijne schaal (m2) de verschuivingen in de soortensamenstelling van de Schildhoek en de Pampusplaat (Lauwersmeer) onder invloed van begrazing door pinken te simuleren. Deze keuze voor de vegetatie op de Schildhoek en de Pampusplaat is gemaakt omdat al sinds het ontstaan van de polder in 1969 onderzoek is verricht door de vakgroep plantenoecologie (R.U.G.) en de R.IJ.P., zowel aan de soorten, plantengemeenschappen en de successie hiervan, als aan de fysische eigenschappen van het gebied (ontzilting, bodemgesteldheid). Een tweede voordeel van dit gebied is het feit, dat er slecht weinig soorten en vegetatietypen voorkomen (Joenje 1978, Reitsma 1981). Tevens is het effect van de beweiding door pinken op de vegetatie en de vegetatiesuccessie vanaf het begin (1982) gevolgd.
Het model van Friso en van Esch bestaat uit een aantal submodellen: GROEI, CONSUMPTIE, STERFTE, VERGAAN en VESTIGING. Het simulatiegebied dat wordt beschreven door het model is opgedeeld in een aantal vakken. Binnen deze vakken wordt per tijdstap (een dag) berekend wat de invloed van de submodellen is op de standing crop. In dit model is de vestiging uit zaad en door uitlopers nog niet volledig beschreven. Er zijn bovendien nog problemen met de simulaties van nutrienten- en zoutgehaltes in de bodem. Ook de simulatie van de vertrappingsschade is nog niet optimaal.

De doelstellingen van dit onderzoek zijn:
a) het verder ontwikkelen van het model van Friso en van Esch (1983).
b) het computeroperabel maken van het model als Pascalprogramma.
c) het invullen van de systeemparameters en de systeemvariabelen.
d) het verkrijgen van een beeld van de werking van het model d.m.v. simulaties voor een klein gebied.
e) het testen van de invloed van de invoer en de parameterinvulling op de output.

HOOFDSTUK 2: opzet van het model

2.1.1 het principe

Het begrazingssimulatiemodel voor de Lauwersmeer is gebaseerd op 5 soorten. Dit zijn:

Agrostis stolonifera	(=agrostis:	fioringras)
Puccinellia maritima	(=puccinellia:	kweldergras)
Aster tripolium	(=aster:	zeeaster)
Phragmites australis	(=phragmites:	riet)
Salix repens	(=salix:	kruipwilg)

Deze soorten zijn gekozen om twee redenen. Allereerst komen ze in redelijke hoeveelheden voor op de Schildhoek en de Pampusplaat en zijn ze karakteristiek voor bepaalde vegetatietypen. Ten tweede verschillen ze erg van karakter. Salix is een houtig gewas, aster is een composiet, agrostis, puccinellia en phragmites behoren tot de grasachtigen, waarbij riet sterk van de andere twee grassen verschilt.

Het te simuleren gebied bestaat uit 25 zeshoeken van 400 m2. Door gebruik te maken van zeshoeken is de afstand tot de omliggende vakken en het raakvlak met die omliggende vakken overal even groot. In deze 25 vakken is geprobeerd de ruimtelijke variatie die in de Lauwersmeer aanwezig is tot uitdrukking te brengen (zie hfdst. 8).

Zowel het aantal soorten als het aantal vakjes is gemakkelijk uit te breiden in het model. Daardoor nemen echter wel de rekentijd en de geheugenruimte, die nodig zijn voor een run van het model, toe.

Per vak worden een aantal variabelen bijgehouden, die de situatie in het betreffende vak beschrijven en per dag in waarde kunnen varieren. Deze variabelen zijn:

- het levend materiaal van soort i in de standing crop (=BIOMASSA(i))
- het dood materiaal van soort i in de standing crop (=BIOMDOOD(i))
- het oppervlak dat soort i inneemt (=OPPERVLAK(i))
- de hoeveelheid stikstof (=SN,SU,SS en SD)
- het vochtgehalte van de bodem (=VOCHT)
- de hoeveelheid zout in de bodem (=CCIJFER)

De simulatie van stikstof, vocht en zout is beschreven in hfdst. 4. In fig. 2.1 is weergegeven wat er gebeurt met de andere variabelen tijdens een run van het model.

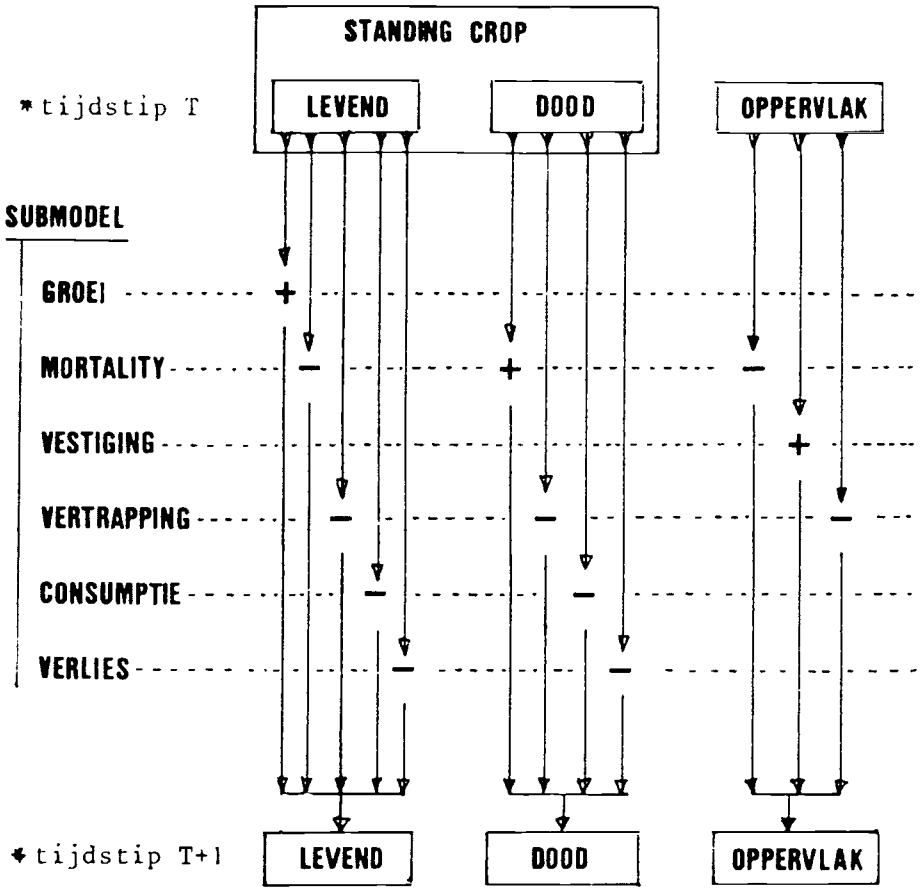


fig. 2.1. Schema, waarin is aangegeven wat ieder submodel veranderd aan de waarde van de variabelen BIOMASSA, BIOMDOOD en OPPERVLAK per tijdstap.

Iedere dag wordt in alle submodellen gerekend met dezelfde beginwaarden van de variabelen BIOMASSA, BIOMDOOD en OPPERVLAK. Pas als de submodelen GROEI, MORTALITY, VESTIGING en BEGRAZING (onderverdeeld in VERTRAPPING, CONSUMPTIE en VERLIES) allemaal berekend hebben hoeveel een bepaalde variabele in waarde moet toe- of afnemen, wordt de waarde van de betreffende variabele aangepast.
Een uitgebreid stroomschema van het model is weergegeven in bijlage 1.

In hfdst. 3 tot en met hfdst. 7 zullen de verschillende onderdelen van het model behandeld worden. Ieder onderdeel wordt in twee delen besproken. In het eerste deel wordt de werking van de procedure uitgelegd. In het tweede deel wordt de waarde, die de verschillende parameters hebben gekregen, verklaard.

HOOFDSTUK 3: submodel GROEI

3.1.1 de groeivergelijking

In het submodel GROEI wordt per dag, per vak, per soort uitgerekend hoeveel groei er optreedt. Deze toename in biomassa van soort i per tijdstap wordt berekend met de volgende formule:

$$\frac{\Delta \text{BIOMASSA}(i)}{\Delta T} = \text{RGR}(i) \times \text{BIOMASSA}(i) \times \alpha(i) \times \beta(i) \times \gamma(i) \times \delta_1(i) \times \delta_2(i) \times \varepsilon(i) \times k(i) \times \lambda(i) \times \mu(i)$$

waarbij geldt:

BIOMASSA(i)	: de hoeveelheid levend materiaal van soort i in de standing crop (in kg)
T	: de tijdstap (in dagen)
RGR(i)	: de fysiologisch maximale relatieve groeisnelheid per dag van soort i in een onbegraasde situatie (in kg/kg/dag)
$\alpha(i)$	: een factor die de remming in de groei van soort i door het bereiken van de fysiologisch maximale biomassa vertegenwoordigt ($0 \leq \alpha(i) \leq 1$; zie § 3.3.1)
$\beta(i)$	: vertegenwoordigt de groeiremming door interferentie om ruimte en licht met andere planten ($0 \leq \beta(i) \leq 1$; zie § 3.4.1)
$\gamma(i)$	: vertegenwoordigt de groeiremming door stikstofgebrek ($0 \leq \gamma(i) \leq 1$; zie § 3.5.1)
$\delta_1(i)$	: vertegenwoordigt de groeiremming als gevolg van het bereiken van de lethale dosis in de bodem van stikstof ($0 \leq \delta_1(i) \leq 1$; zie § 3.6.1)
$\delta_2(i)$	: vertegenwoordigt de groeiremming als gevolg van het bereiken van de lethale dosis in de bodem van zout ($0 \leq \delta_2(i) \leq 1$; zie § 3.7.1)
$\varepsilon(i)$	: vertegenwoordigt het effect van begrazing op de groei ($\varepsilon(i) \geq 0$; zie § 3.8.1)
$k(i)$	: vertegenwoordigt de groeiremming als gevolg van de temperatuur ($0 \leq k(i) \leq 1$; zie § 3.9.1)
$\lambda(i)$	: vertegenwoordigt de groeiremming als gevolg van de hoeveelheid zonlicht ($0 \leq \lambda(i) \leq 1$; zie § 3.10.1)
$\mu(i)$	: vertegenwoordigt de groeiremming door water ($0 \leq \mu(i) \leq 1$; zie §3.11.1).

De factoren $\alpha(i)$, $\beta(i)$, $\gamma(i)$, $\delta_1(i)$, $\delta_2(i)$, $k(i)$, $\lambda(i)$ en $\mu(i)$ varieren in waarde tussen 0 en 1. De factor $\varepsilon(i)$ heeft een minimumwaarde van nul en kan een waarde krijgen die groter is dan 1, omdat een geringe begrazing voor stimulering van de groei kan zorgen. De actuele waarde van de verschillende groeifactoren wordt bepaald door de

situatie waarin de plant zich bevindt. Als alle omstandigheden optimaal zijn, dan hebben alle groeifactoren de waarde 1, waardoor de maximale groeisnelheid bereikt wordt. Als slechts een van de groeifactoren de waarde nul heeft is er geen groei mogelijk.

Deze groeivergelijking is een uitbreiding van het dynamisch groeimodel van Fresco (1982). Van Donk en Visser (1983) en Smit (1985) hebben in een kas productiemetingen gedaan aan agrostis, puccinellia en aster en deze daarna gesimuleerd met dit model. Met name de resultaten van de experimenten van Smit (1985) zijn gebruikt voor het begrazingsmodel. De groeivergelijking is verder uitgebreid om de groei in een veldsituatie te kunnen simuleren. In een veldsituatie heeft het weer een grote invloed op de standing crop. In 1983 (Van Deursen en Strik 1984) is bijvoorbeeld in de Lauwersmeer een veel hogere standing crop gemeten dan in 1982 (Dijkstra en Schulte 1983). Dit verschil is waarschijnlijk niet alleen toe te schrijven aan methodologische verschillen. De verschillen in weersomstandigheden in 1982 en 1983 kunnen een belangrijke rol gespeeld hebben.

3.2.1 de maximale relatieve groeisnelheid (RGR (i))

Als alle biotische en abiotische omstandigheden optimaal zijn en als er geen begrazing is, dan geldt de volgende formule:

$$\frac{\Delta \text{BIOMASSA}(i)}{\Delta T} = \text{RGR}(i) \times \text{BIOMASSA}(i)$$

waarbij geldt:

BIOMASSA(i) : de hoeveelheid levend materiaal van soort i in de standing crop (in kg)

RGR(i) : de fysiologisch maximale relatieve groeisnelheid per dag van soort i in een onbegraasde situatie

De formule beschrijft op deze manier een exponentiele goeicurve. De eenheid van RGR(i) is kg/kg x dag. Begrazing kan een stimulerend effect op de groei hebben (zie § 3.8.1). Daarom staat in de definitie van deze soortspecifieke constante expliciet dat deze geldt voor een onbegraasde situatie.

3.2.2 parameterinvulling maximale relatieve groeisnelheid

De maximale relatieve groeisnelheid van agrostis, puccinellia en aster is ontleend aan de gegevens van Smit (1985). Smit heeft met het groeimodel van Fresco het biomassaverloop van deze drie soorten gesimuleerd. Voor het begrazingssimulatiemodel is de RGR(i) uit de simulatie van Smit onveranderd overgenomen. Aangenomen wordt dat de temperatuur, het licht en de hoeveelheid water in de kas niet voor groeiremming zorgden ($k = \lambda = \mu = 1$).

De waarde van RGR van phragmites is berekend uit de produktiemetingen van Van Deursen en Strik (1984). Zij hebben in het Lauwersmeer met intervallen van slechts enkele dagen de biomassa van phragmites bepaald. Uit de biomassagegevens was de relatieve groeisnelheid per dag te berekenen. Voor iedere periode tussen twee veldmetingen in is verder de waarde voor de verschillende groeifactoren ($\alpha, \beta, \gamma, \delta_1, \delta_2, \varepsilon, k, \lambda, \mu$) zo goed mogelijk berekend (zie bijlage 2). Al deze waarden zijn ingevuld in de formule uit § 3.1.1, waarmee in het model de groei wordt berekend. De RGR(i) was daarmee de enige onbekende in de formule, waardoor deze te berekenen was.

Voor de waarde van RGR voor salix is gebruik gemaakt van de gegevens van Zwerver (1984) en Smit en Ratering (1984). Zij hebben in een kas groeiexperimenten gedaan met Salix repens onder verschillende milieucondities. De hoogste groeisnelheid werd bereikt in het experiment van Smit en Ratering waarbij ze Salix repens in een droge situatie lieten groeien. Aangenomen is dat alle omstandigheden waaronder dit experiment plaatsvond optimaal waren, waardoor de gemeten relatieve groeisnelheid gezien kan worden als de fysiologisch maximale relatieve groeisnelheid in een onbegraasde situatie voor Salix repens.

Een overzicht van de gevonden waardes voor RGR(i) is weergegeven in tabel 3.1.

	RGR(i)
agrostis	0.31
puccinellia	0.21
aster	0.20
phragmites	0.13
salix	0.08

tabel 3.1. De in de simulaties gebruikte waarden voor RGR(i) in kg/kg x dag.

3.3.1 procedure ALPHA: groeifactor $\alpha(i)$

De groeifactor $\alpha(i)$ vertegenwoordigt de remming in de groei van soort i doordat deze een maximale biomassa bereikt. De waarde van $\alpha(i)$ varieert tussen 0 en 1 en wordt berekend met de volgende formule:

$$\alpha(i) = 1 - \frac{\text{BIOMASSA}(i)}{\text{BIOMAX}(i) \times \text{OPPERVLAK}(i)}$$

waarbij geldt:

BIOMASSA(i) : de hoeveelheid levend materiaal van soort i in de standing crop (in kg)

OPPERVLAK(i): het oppervlak in het betreffende vak dat bezet is door soort i ($0 \leq \text{OPPERVLAK}(i) \leq 400$; in m2).

BIOMAX(i) : de fysiologisch maximale biomassa per m2 voor soort i (in kg/m2).

Als er haast geen biomassa staat van soort i terwijl deze soort wel oppervlakte inneemt, dan nadert $\alpha(i)$ naar 1. Als de biomassa van soort i per m2 gelijk is aan de maximale biomassa per m2, dan geldt $\alpha(i)=0$ en kan er geen groei meer optreden.

Door de groeifactor $\alpha(i)$ toe te voegen aan de groeivergelijking wordt de groei beschreven door een logistische groeikromme (zie fig. 3.1).

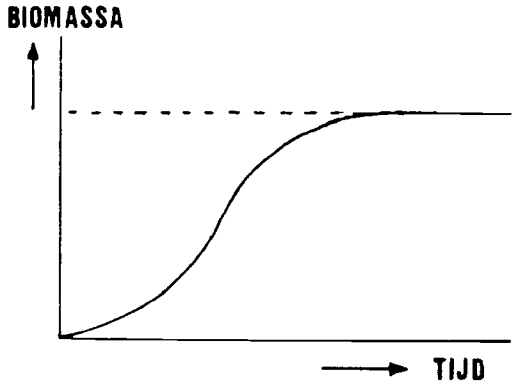


fig. 3.1. Een willekeurige logistische groeikromme.

Als de biomassa van soort i klein is, dan is er weinig groei. Met toenemende biomassa neemt de groei ook toe, totdat de maximale biomassa van soort i wordt benaderd. Dan wordt de groei daardoor geremd.

3.3.2 parameterinvulling procedure ALPHA

De waarde van de groeifactor $\alpha(i)$ is afhankelijk van de soortspecifieke parameter BIOMAX(i). Dit is de fysiologisch maximale biomassa per m2 voor soort i (in kg/m2). Voor de invulling van deze parameter voor de soorten agrostis, puccinellia en aster is weer gebruik gemaakt van de gegevens van Smit (1985). Deze gebruikt waarden die uitgedrukt zijn in mgram per pot (oppervlak pot=0.0113 m2). Voor het begrazingsmodel zijn deze waarden omgerekend naar kg/m2.

Van der Toorn (1972) stelt in zijn dissertatie dat de maximaal mogelijke biomassa van phragmites 2.0 kg/m2 bedraagt.

Voor salix is geen waarde in de literatuur gevonden. Salix repens is geen hoog opgaande boom. Een waarde van 2.0 kg/m2 voor BIOMAX (dezelfde als voor riet) lijkt daarom redelijk.

Een overzicht van de gekozen waarden voor BIOMAX(i) is weergegeven in tabel 3.2.

	BIOMAX(i)
agrostis	0.8842
puccinellia	0.8842
aster	0.8842
phragmites	2.0000
salix	2.0000

tabel 3.2. De in de simulaties gebruikte waarden voor BIOMAX(i) in kg/m2.

3.4.1 procedure BETA: groeifactor $\beta(i)$

De groeifactor $\beta(i)$ vertegenwoordigt de groeiremming door interferentie om ruimte en licht met andere soorten. Per soort j wordt er een $\beta(i,j)$ uitgerekend die de groeiremming van soort i, door de aanwezigheid van soort j, uitdrukt. De $\beta(i)$ is het product van al deze $\beta(i,j)$'s :

$$\beta(i) = \beta(i,1) \times \beta(i,2) \times \beta(i,3) \times \beta(i,4) \times \beta(i,5)$$

Iedere $\beta(i,j)$ kan varieren tussen 0 en 1 en wordt berekend m.b.v. de volgende vergelijking:

$$\beta(i,j) = 1 - L(i,j) \times \frac{\text{BIOMASSA}(j)}{\text{BIOMAX}(j) \times \text{OPPERVLAK}(j)}$$

waarbij geldt:
BIOMASSA(i) : de hoeveelheid levend materiaal van soort i

in de standing crop (in kg)

BIOMAX(j) : de fysiologisch maximale biomassa per m2 voor soort j (in kg/m2).

OPPERVLAK(j): het oppervlak in het betreffende vak dat bezet is door soort j ($0 \leq$ OPPERVLAK(j) ≤ 400; in m2)

L(i,j) : de concurrentie-coefficient van soort i t.o.v. soort j.

Als L(i,j)=0 dan geldt dat het voorkomen van soort j geen invloed heeft op de groei van soort i (β(i,j)=1). Als L(i,j)=1 dan sluit het voorkomen van soort j, soort i uit. Als geldt β(i,i)<1 dan is er sprake van intraspecifieke concurrentie: de biomassa van soort i belemmert door zijn aanwezigheid de groei van soortgenoten.

3.4.2 parameterinvulling procedure BETA

De waarden voor de competitie-coefficient L(i,j) voor agrostis, puccinellia en aster zijn gesteld op nul, overeenkomstig Smit (1985). Smit ging ervan uit dat deze drie soorten alleen elkaars groei beinvloedden door competitie om nutrienten, en niet door concurrentie om ruimte en licht.

De waarden voor de L(i,j) van phragmites en salix is gekozen zonder dat hierover gegevens beschikbaar waren. Gesteld is dat er geen sprake is van intraspecifieke concurrentie. De competitiecoefficienten voor phragmites en salix t.o.v. zichzelf zijn dus 0 gesteld.

Phragmites en salix groeien hoger op dan agrostis, puccinellia en aster en zorgen daardoor voor beschaduwing. Als een individu van een willekeurige soort naast phragmites of salix groeit, zal door deze beschaduwing de groei geremd worden. Verder is in situaties waarin de maximale biomassa van phragmites en salix bereikt is, de beschaduwing zo ernstig, dat er geen ondergroei meer mogelijk is. Aan de hand van deze redeneringen hebben de competitie-coefficienten waarden gekregen als weergegeven in tabel 3.3.

	agr.	pucc.	aster	phragm.	salix
agrostis	0	0	0	1	1
puccinellia	0	0	0	1	1
aster	0	0	0	1	1
phragmites	0	0	0	0	1
salix	0	0	0	1	0

tabel 3.3. De in de simulaties gebruikte waarden voor de competitie-coëfficiënten.

3.5.1 procedure GAMMA: groeifactor $\gamma(i)$

De groeifactor $\gamma(i)$ vertegenwoordigt de groeiremming door stikstofgebrek. Deze groeiremming wordt op de volgende manier berekend:

$$\gamma(i) = \frac{SU}{DREMPELSU(i)}$$

als SU $\geq$ DREMPELSU(i) dan geldt $\gamma(i)=1$

waarbij geldt:

SU : de hoeveelheid voor de plant opneembare stikstof in de bodem van het betreffende vak

DREMPELSU(i) : de minimale hoeveelheid opneembare stikstof in de bodem voor soort i, waarbij stikstof niet groeiremmend is.

Als er geen voor de plant opneembare stikstof in de bodem aanwezig is (SU=0), geldt $\gamma(i)=0$ en kan er geen groei optreden. Als er zoveel stikstof aanwezig is, dat dit niet meer groeiremmend is (SU $\geq$ DREMPELSU(i)), dan geldt $\gamma(i)=1$.

In de Lauwersmeerpolder is stikstof naar alle waarschijnlijkheid het voornaamste groeibeperkende nutrient (Joenje 1978). Daarom is de waarde van factor $\gamma(i)$ alleen gebaseerd op de hoeveelheid voor de plant opneembare stikstof in de bodem (SU). Deze varieert in het model per dag. In § 4.1.1 wordt nader ingegaan op de manier waarop deze variabele in het model gesimuleerd wordt.

In het model van Fresco (1982) wordt de $\gamma(i)$ op een afwijkende manier berekend. De soortspecifieke parameter DREMPELSU(i) komt in dat model niet voor, maar is vervangen door "de totale hoeveelheid nutrient in het systeem". In het begrazingssimulatiemodel geeft dit problemen omdat de hoeveelheid vrij opneembare stikstof in het systeem slechts een minimieme fractie bedraagt van de totale hoeveelheid stikstof in het systeem (zie § 4.1.1). De waarde voor $\gamma(i)$ zou daardoor erg klein worden, waardoor er nauwelijks groei kan optreden. Verder is het onwaarschijnlijk dat de gevoeligheid voor lage doses stikstof soortsonafhankelijk is. Ook Van Donk en Visser (1983) stellen voor om de berekening van $\gamma(i)$ te veranderen. Zij vinden betere overeenkomst tussen gemeten en gesimuleerde biomassa na aanpassing van de formule.

3.5.2 parameterinvulling procedure GAMMA

In de simulatie van Smit (1985) werd de $\gamma(i)$ op een andere manier berekend (zie § 3.5.1). Daardoor was deze afhankelijk van de totale hoeveelheid nutrient in het systeem maar onafhankelijk van de betreffende plantesoort. Om de bruikbaarheid van de overige parameterwaarden van Smit niet nadelig te beinvloeden is gekozen voor gelijke waarden van DREMPELSU(i) voor agrostis, puccinellia, aster en phragmites. De verschillen in gevoeligheid voor stikstof van de verschillende soorten wordt hierdoor enkel bepaald door de verschillen in lethale dosis stikstof van de verschillende soorten (zie § 3.6.1).
Agrostis, puccinellia, aster en phragmites krijgen van Ellenberg (1978) een bepaald stikstofgetal. Dit betekent dat hun voorkomen gecorreleerd is aan een stikstofgehalte in de bodem. Het voorkomen van Salix repens is volgens Ellenberg niet gecorreleerd met het stikstofgehalte van de bodem. Daarom is voor deze soort gekozen voor een lage waarde van DREMPELSU en een hoge waarde voor de lethale dosis stikstof (Z1 ; zie § 3.6.2). Samen met een laag nutrientgehalte (zie § 4.1.2) zorgt dit ervoor dat salix ongevoelig is voor de hoeveelheid stikstof in de bodem. De gekozen waarden van DREMPELSU(i) zijn weergegeven in tabel 3.4.

	DREMPELSU(i)
agrostis	300
puccinellia	300
aster	300
phragmites	300
salix	150

tabel 3.4. De in de simulatie gebruikte waarden voor DREMPELSU(i).

De hoeveelheid stikstof wordt in het begrazingsmodel uitgedrukt in relatieve getallen waardoor er geen eenheden zijn waarin DREMPELSU(i) wordt uitgedrukt. De reden voor het gebruik van relatieve getallen wordt nader uitgelegd in § 4.1.2.

3.6.1 procedure DELTA-1: groeifactor $\delta 1(i)$

Gebrek aan stikstof vermindert de groei, maar ook een overdaad aan stikstof heeft een negatief effect op de groei. De groeifactor $\delta 1(i)$ vertegenwoordigt de groeiremmng als gevolg van het bereiken van een lethale dosis stikstof in de bodem. Deze factor wordt als volgt berekend:

$$\delta 1(i) = 1 - \frac{SU}{Z1(i)}$$

als $\delta 1(i) < 0$ dan geldt $\delta 1(i)=0$

waarbij geldt:

SU : de hoeveelheid voor de plant opneembare stikstof in de bodem

Z1(i) : de minimale hoeveelheid voor de plant opneembare stikstof in de bodem, waarbij er geen groei meer mogelijk is.

Als er geen stikstof in de bodem aanwezig is (SU=0), geldt $\delta 1(i)=1$. Als de hoeveelheid stikstof in de bodem een lethale dosis bereikt heeft ($SU \geq Z1(i)$) dan geldt $\delta 1(i)=0$.

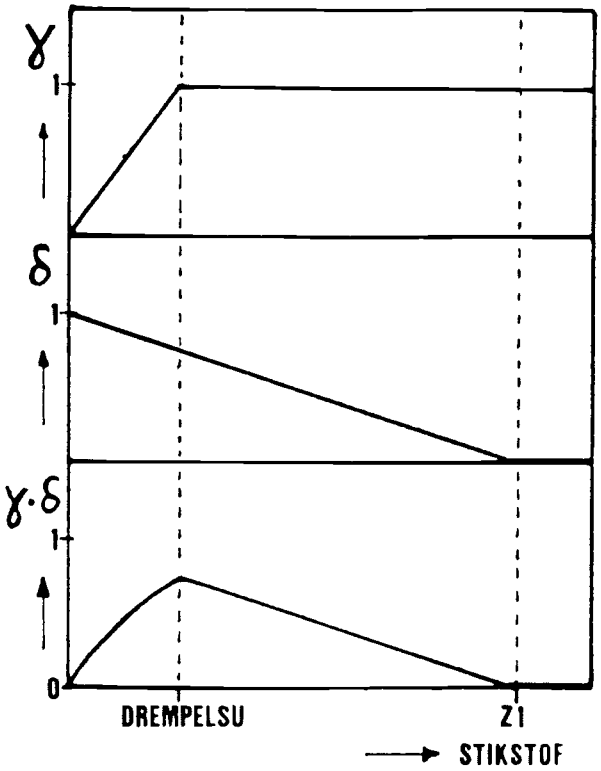


fig. 3.2. Een grafische voorstelling van de manier waarop de groeifactoren $\gamma(i)$ en $\delta 1(i)$ samen de soortsafhankelijke responsiecurve m.b.t. stikstof vormen.

De groeifactoren $\gamma(i)$ en $\delta 1(i)$ zijn beide afhankelijk van de hoeveelheid vrij opneembare stikstof in de bodem. Tesamen stellen zij de soortsafhankelijke responsiecurve van een soort m.b.t. stikstof voor (zie fig. 3.2).

3.6.2 parameterinvulling procedure DELTA-1

Ook voor de invulling van de Z1(i) voor agrostis, puccinellia en aster is gebruik gemaakt van de gegevens van Smit (1985). Omdat het begrazingssimulatiemodel met dezelfde relatieve getallen voor de hoeveelheid stikstof werkt, als het model van Smit (zie § 4.1.2) zijn de lethale doses onveranderd overgenomen.

Smit vond een overeenkomst tussen de waarden voor Z1(i) van agrostis, puccinellia en aster en de stikstofgetallen die Ellenberg (1978) voor deze soorten opgaf. Omdat phragmites volgens Ellenberg eenzelfde stikstofgetal heeft als agrostis, heeft phragmites dezelfde waarde gekregen voor de lethale dosis stikstof in de bodem als agrostis.

Het voorkomen van salix is volgens Ellenberg niet gecorreleerd met de hoeveelheid stikstof in de bodem. Daarom is voor salix een lethale stikstofdosis gekozen gelijk aan die van puccinellia. Van de drie soorten uit de experimenten van Smit, had puccinellia de hoogste lethale dosis.

De waarden voor Z1(i) zijn weergegeven in tabel 3.5.

	Z1(i)	stikstofgetal volgens Ellenberg (1978)
agrostis	2100	5
puccinellia	4000	8
aster	2600	7
phragmites	2100	5
salix	4000	X

tabel 3.5. De in de simulaties gebruikte waarden voor Z1(i) en de stikstofgetallen, die Ellenberg aan de verschillende soorten gaf (X=indifferent).

3.7.1 procedure DELTA-2: groeifactor $\delta 2(i)$

In de Lauwersmeer heeft zout een belangrijke invloed op de vegetatie. De groeiremming, die veroorzaakt wordt door het zout in de bodem wordt uitgedrukt in de groeifactor $\delta 2(i)$. De formule waarmee deze groeifactor berekend wordt ziet er als volgt uit:

$$\delta 2(i) = 1 - \frac{CCIJFER}{Z2(i)}$$

als $\delta 2(i) < 0$ dan $\delta 2(i) = 0$

waarbij geldt:

CCIJFER : gram NaCl per liter bodemvocht in het betreffende vak

Z2(i) : minmale hoeveelheid gram NaCl per liter bodemvocht waarbij geen groei van soort i meer mogelijk is.

Als er geen zout in de bodem aanwezig is (CCIJFER=0) geldt: $\delta 2(i)=1$. Als de hoeveelheid zout in de bodem lethaal is geldt: $\delta 2(i)=0$.

Stimulatie van de groei door zout kan dus in het model niet optreden. Ook is er geen interferentie tussen zout en stikstof.

Variabele CCIJFER is niet constant per vak, maar varieert in de loop van het jaar. Op de simulatie van CCIJFER wordt in § 4.3.1 nader ingegaan.

3.7.2 parameterinvulling procedure DELTA-2

Smit (1985) heeft de lethale doses zout (Z2(i)) voor agrostis, puccinellia en aster uitgedrukt in relatieve getallen. Hij heeft verder ook het C-cijfer (zie § 4.3.1) bepaald in de potten met het hoogste zoutniveau. Daardoor waren de relatieve getallen om te rekenen naar gram NaCl per liter bodemvocht.

Van der Toorn (1982) vergelijkt verschillende literatuurgegevens over de lethale dosis zout voor phragmites en komt tot de conclusie dat bij een hoger zoutgehalte dan 12%. chloor geen groei mogelijk is. Deze waarde komt overeen met 19.79 gram NaCl per liter bodemvocht.

Zwerver (1984) heeft groeisnelheden van salix bij verschillende zoutconcentraties vergeleken. Uit deze gegevens is de lethale dosis zout voor salix te berekenen als verondersteld wordt dat de groeiremming lineair toeneemt bij toenemende zoutconcentratie. De resultaten voor de 5 soorten zijn weergegeven in tabel 3.6.

	Z2(i)
agrostis	97.5
puccinellia	162.5
aster	162.5
phragmites	19.8
salix	13.5

tabel 3.6. De in de simulaties gebruikte waarden voor Z2(i) in gram NaCl per liter bodemvocht.

3.8.1 procedure EPSILON: groeifactor $\varepsilon(i)$.

Deze procedure beschrijft de invloed van de begrazing op de groei. Hilbert et al. (1981) stellen dat o.i.v. begrazing de relatieve groeisnelheid kan veranderen.
De mechanismen die hieraan ten grondslag liggen zijn:
- groeicompensatie door toename van de fotosyntheseactiviteit in nieuw geproduceerde scheuten en/of overgebleven bladeren.
- assimilaatreallocatie: meer fotosyntheseprodukten worden gebruikt om het bladoppervlak te vergroten.
- toename in de spruitproduktie door opheffen van de apicale dominantie.

De Netto Primaire Produktie (= primaire produktie na begrazen - primaire produktie zonder begrazen in gram/dag x m2) uitgezet tegen een oplopende begrazingsdruk vertoont vaak een optimum bij lage begrazingsintensiteiten (Mc Naughton 1979) (zie fig. 3.3).

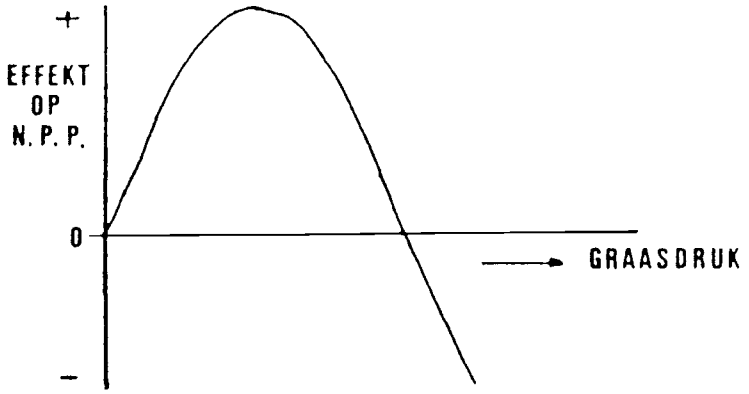


fig. 3.3. Het effekt van begrazing op de N.P.P.
Naar Mc. Naughton (1979).

In de procedure EPSILON wordt m.b.v. drie soortsparameters afhankelijk van de begrazingsschade een factor ε berekend (zie fig. 3.4a).
Deze drie parameters zijn:

GOPT(j): maximale $\varepsilon(j)$.
OPT(j) : begrazingsschade waarbij $\varepsilon(j)$ = GOPT(j).
LETH(j): begrazingsschade waarbij $\varepsilon(j)$ = 0.

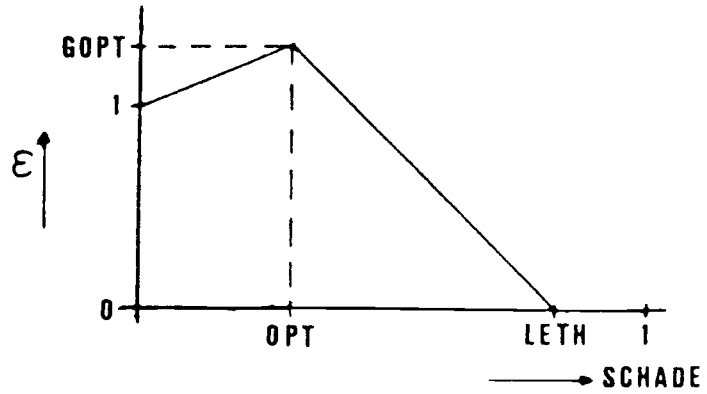


fig. 3.4a. Hypothetisch effekt van de begrazingsschade op de relatieve groeisnelheid.

De biomassa van een soort j in vak (x,y) kan bij een hoge begrazingsdruk worden begraasd als de schade van een vorige begrazing zich nog niet heeft hersteld. De schade cumuleert in dat geval. Om dit te kunnen simuleren wordt in EPSILON onderscheid gemaakt tussen begrazingsdruk en begrazingsschade. De begrazingsdruk (BDRUK) is gedefinieerd als het gedeelte van de biomassa van een soort j in vak (x,y) dat is weggegraasd in het te simuleren tijdsinterval (een dag). Deze BDRUK wordt berekend in het submodel BEGRAZING (zie § 7.7.1).
Met deze BDRUK wordt uitgerekend wat de totale begrazingsschade voor soort j in vak (x,y) (SCHADE(x,y,j)) op het einde van het tijdsinterval is. Wordt de biomassa van soort j in vak (x,y) begraasd op een moment dat er geen begrazingsschade meer is, of nog niet is geweest, dan is:

$$SCHADE(x,y,j) = BDRUK(x,y,j).$$

Wordt de biomassa echter begraasd op een moment dat SCHADE $>$ 0 dan is:

$$SCHADE_T = SCHADE_{T-1} + BDRUK \times (1 - SCHADE_{T-1})$$

Of de berekende SCHADE een groeistimulering dan wel een groeiremming tot gevolg heeft wordt bepaald door de drie soortsparameters (GOPT, OPT en LETH) (zie fig. 3.4a).
Als SCHADE $\gg$ OPT dan:

$$\varepsilon(j) = GOPT(j) \times \left(\frac{SCHADE(x,y,j) - LETH(j)}{OPT(j) - LETH(j)}\right)$$

Als SCHADE $<$ OPT dan:

$$\varepsilon(j) = \left(\frac{GOPT(j) - 1}{OPT(j)}\right) \times SCHADE(x,y,j) + 1$$

Door groei treedt herstel op van de begrazingsschade. De schade is hersteld (SCHADE = 0) als de biomassa op het moment van begrazen weer is bereikt. Het veranderen van ε tengevolge van het teruglopen van SCHADE kan echter niet via

hetzelfde verband als voor oplopende SCHADE geldt. Dit zou namelijk betekenen dat gedurende de herstelfase ook een groeistimulatie zou kunnen optreden. Daarom loopt als SCHADE > OPT de SCHADE terug via de lijn tussen de punten (OPT, GOPT) en (LETH, 0), totdat $\mathcal{E}$ = 1. Vanaf dat punt blijft $\mathcal{E}$ = 1. (zie fig. 3.4b). Een groeistimulatie treedt wel op als direkt al geldt dat SCHADE > 0 en $\mathcal{E}$ > 1. Dan verloopt $\mathcal{E}$ via de lijn rechtstreeks naar het punt (0, 1).

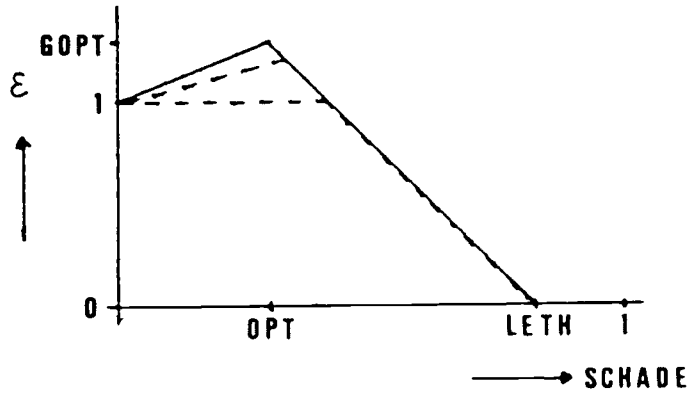


fig. 3.4b. Het verloop van $\mathcal{E}$(j) tijdens de herstelfase.

Voor de soort aster tripolium is nog een extra berekening nodig. Dit is namelijk een tweejarige plant: na de bloei in het tweede jaar sterft de plant. Wordt een individu echter tijdens de bloei begraasd, dan sterft dit individu af tengevolge van deze begrazing. M.a.w. voor een tweejarige aster is elke begrazingsdruk lethaal. Om dit te kunnen simuleren met het model is een variabele LFACT(x,y,3) ingevoerd, die voor elk vak kan verschillen. LFACT(x,y,3) is het aandeel eerstejaars asterplanten van het totaal in een vak (x,y). De berekening van de begrazingsschade is ook aangepast:

$$SCHADE_T = SCHADE_{T-1} + BDRUK \times (1 - SCHADE_{T-1}) \times LFACT$$

De biomassa van aster in vak (x,y) wordt direkt verminderd met de biomassa van de tweedejaars planten die afsterven na begrazing:

$$BIOMASSA(x,y,3) = BIOMASSA(x,y,3) - BDRUK(x,y,3) \times (1 - LFACT(x,y,3)) \times BIOMASSA(x,y,3)$$

Doordat er een hoeveelheid tweedejaarsplanten afsterft, verandert de verhouding eerstejaars : tweedejaars en dus LFACT(x,y,3). LFACT(x,y,3) wordt daarom na elke begrazing opnieuw berekend:

$$LFACT(x,y,3) = \frac{LFACT(x,y,3)}{(1 - BDRUK(x,y,3) \times (1 - LFACT(x,y,3))}$$

3.8.2 parameterinvulling procedure EPSILON.

Voor de invulling van de 3 parameters voor de soorten agrostis, puccinellia en aster is gebruik gemaakt van de gegevens van Smit (1985). Smit simuleerde m.b.v. een computerprogramma de in z'n kweekexperimenten gemeten groei van de soorten agrostis, puccinellia en aster, zowel met als zonder begrazing. De groei na begrazing werd echter gesimuleerd door een constante, verminderde relatieve groeisnelheid. Er was dus geen mogelijkheid om groeistimulering t.g.v. begrazing te simuleren en tevens trad er geen herstel op van de begrazingsschade. In dit zelfde computerprogramma is de bovenbeschreven procedure EPSILON ingebouwd. Alle groeiparameters van Smit zijn overgenomen (behalve de begrazings parameters) en de best fittende EPSILONparametercombinatie is gezocht voor de gemeten waardes van Smit (zie bijlage 4).
Met de gegevens van Smit (1985) is geen groeistimulering t.g.v. begrazing aan te tonen. Voor alle drie de soorten is GOPT = 1.00.

Voor phragmites is gebruik gemaakt van gegevens van van Deursen en Strik (1984). De door hen berekende standing crop is gecorrigeerd voor de consumptie, de vertrapping en de sterfte van biomassa (zie bijlage 4). Met de restbiomassa en de productie is de relatieve groeisnelheid in de verschillende periodes berekend. Hierbij zijn dus steeds de consumptie, sterfte en de vertrapping van biomassa aan het begin van elk tijdsinterval geplaatst en de restbiomassa is als beginbiomassa voor de produktie genomen. Aangezien tijdens de betreffende periodes de groeiomstandigheden waarschijnlijk niet constant waren is hiervoor gecorrigeerd door de gemiddelde waardes van de groeifactoren $\alpha(i)$, $\gamma(i)$, $\delta 1(i)$, $\delta 2(i)$, $k(i)$, $\lambda(i)$ en $\mu(i)$ uit te rekenen. De berekende relatieve groeisnelheid is hiervoor gecorrigeerd (rgr*). De begrazingsschade (SCHADE) is berekend als het quotient van consumptie en de standing crop in het tijdsinterval.
Van de eerste zeven punten zijn met behulp van lineaire regressie de drie parameters bepaald. De andere punten zijn hierin niet opgenomen omdat de begrazingsdruk hier erg laag is. De biomassa van deze punten zit onder de residubiomassa (zie § 7.2.2). Waarom de relatieve groeisnelheden in deze periodes zo laag zijn, is niet duidelijk. Misschien is de bedekking door de begrazing in de voorgaande periodes sterk gedaald, waardoor de faktor $\delta 2(i)$ veel kleiner zou moeten zijn dan nu is berekend.
De berekende gemiddelde relatieve groeisnelheid zonder begrazing (0.051) ligt lager dan de berekende relatieve groeisnelheid in de exclosure (0.13).
Voor salix waren geen experimentele gegevens over de invloed van begrazing op de groei voor handen. De begrazing van salix bestaat voornamelijk uit het wegeten van de bladeren, terwijl de houtige delen door schuren en vertrappen worden beschadigd. De biomassa van de bladeren is geschat op 10%

van de totale levende biomassa van salix. De verwachting is dat salix geen groeistimulatie zal ondervinden tengevolge van begrazing. De lethale begrazingsdruk is gesteld op het punt dat de helft van de bladerbiomassa is geconsumeerd.
De parameters zijn voor de vijf soorten nog eens bijelkaar gezet in tabel 3.7.

	GOPT	OPT	LETH
agrostis	1.00	0.93	1.00
puccinellia	1.00	0.87	1.00
aster	1.00	0.55	1.00
phragmites	1.00	0.00	0.27
salix	1.00	0.00	0.05

tabel 3.7. De in de simulaties gebruikte waarden voor de parameters uit EPSILON.

3.9.1 procedure KAPPA: groeifactor $k(i)$

De groeifactor $k(i)$ geeft de invloed van de temperatuur op de groei weer. De relatie tussen de temperatuur en groeifactor $k(i)$ gaat uit van een optimumcurve zoals weergegeven in figuur 3.5.

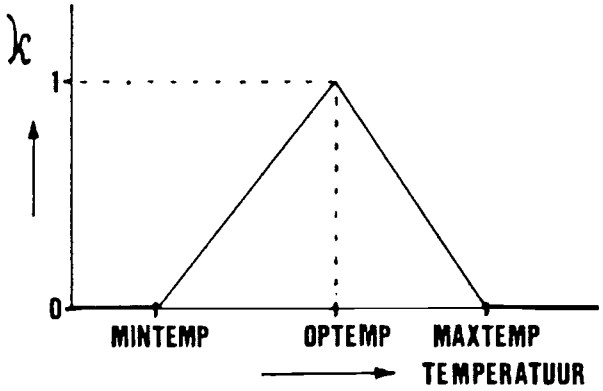


fig. 3.5. Het verband tussen de gemiddelde dagtemperatuur en groeifactor $k(i)$.

Per soort i zijn er 3 parameters: MINTEMP(i), OPTTEMP(i) en MAXTEMP(i), die de reaktie van soort i op de temperatuur bepalen. Als de temperatuur optimaal is (TEMP = OPTTEMP), dan treedt er geen groeiremming op door de temperatuur ($k(i)=1$). Als het te koud (TEMP $\leq$ MINTEMP) of te warm (TEMP $\geq$ MAXTEMP) is voor soort i dan treedt er groeistilstand op ($k(i)=0$). Als de temperatuur ligt tussen MINTEMP(i) en OPTTEMP(i) of tussen OPTTEMP(i) en MAXTEMP(i) dan is er een lineair verband tussen de tempera-

tuur en $k(i)$ (Penning de Vries et al. 1979).

$k(i)$ wordt op de volgende manier berekend: Iedere dag wordt ingelezen wat de gemiddelde dagtemperatuur was (KNMI weersgegevens voor station Leeuwarden). Variabele TEMP krijgt deze waarde.

als TEMP $\leq$ MINTEMP(i) dan geldt $k(i) = 0$

als MINTEMP $<$ TEMP $\leq$ OPTTEMP dan geldt

$$k(i) = 1 - \frac{(\text{OPTTEMP}(i) - \text{TEMP})}{(\text{OPTTEMP}(i) - \text{MINTEMP}(i))}$$

als OPTTEMP $<$ TEMP $\leq$ MAXTEMP dan geldt

$$k(i) = 1 - \frac{(\text{TEMP} - \text{OPTTEMP}(i))}{(\text{MAXTEMP}(i) - \text{OPTTEMP}(i))}$$

als MAXTEMP(i) $<$ TEMP dan geldt $k(i) = 0$.

Bij hogere temperatuur verlopen chemische reakties sneller. De inactivatie van enzymen gaat echter ook sneller, waardoor als resultante een optimumcurve ontstaat (Sutcliffe 1977). De procedure KAPPA is op deze wijze gebaseerd op de reaktie van de netto fotosynthese op de temperatuur. De metabolische afbraakprocessen hebben 's nachts de overhand. Watson (1962) verklaart hiermee waarom hij een beter verband vindt tussen de opbrengst en het verschil in dag- en nachttemperatuur, dan tussen de opbrengst en de gemiddelde dagtemperatuur. Hoewel de temperatuur invloed heeft op allerlei fysiologische processen is het nog maar de vraag of er een eenvoudige relatie te beschrijven is tussen de temperatuur en de groei, die de resultante is van verschillende fysiologische processen. Toch is deze procedure ingebouwd, omdat de praktijk van de glastuinbouw aantoont, dat een hogere temperatuur, zelfs bij een geringere hoeveelheid zonnestraling, voor een snellere groei zorgt.

3.9.2 parameterinvulling procedure KAPPA

Er zijn geen gegevens gevonden voor de 5 soorten uit het begrazingssimulatiemodel die de invloed van de temperatuur op de groei weergeven. Daarom zijn voor alle 5 de soorten dezelfde parameterwaarden ingevuld. Aangenomen is, dat als de gemiddelde dagtemperatuur boven de 2°C komt, er groei kan optreden (MINTEMP = 2). Perkins et al. (1978) stellen er pas productie optreedt als de gemiddelde dagtemperatuur boven de 5.6°C stijgt. De parameter MINTEMP moet echter een lagere waarde hebben omdat er bij een geringe relatieve groeisnelheid in het begrazingssimulatiemodel ook sterfte optreedt (zie § 5.1.1). Bij een temperatuur van 5.6°C moet er meer groei kunnen optreden, dan dat er materiaal afsterft, waardoor er netto toename is in levend materiaal in de standing crop.

Uit de groeigegevens uit het veld (Van Deursen & Strik 1984 en Dijkstra & Schulte 1983) blijkt een hoge groeisnelheid rond begin juni. De gemiddelde dagtemperatuur benadert dan de 20 °C. Een maand later is de gemiddelde dagtemperatuur hoger, maar is er in het veld minder groei gemeten. Met deze constatering in het achterhoofd zijn waarden aan de parameters gegeven zoals weergegeven in tabel 3.8.

	MINTEMP(i)	OPTTEMP(i)	MAXTEMP(i)
agrostis	2	20	30
puccinellia	2	20	30
aster	2	20	30
phragmites	2	20	30
salix	2	20	30

tabel 3.8. De in de simulaties gebruikte waarden voor parameters uit procedure KAPPA.

Deze parameterwaarden zijn waarschijnlijk wel voor verbetering vatbaar. In hfdst. 11 wordt hier nog nader op ingegaan.

3.10.1 procedure LABDA: groeifactor $\lambda(i)$

De groeifactor $\lambda(i)$ geeft de groeiremming door lichtgebrek weer. Grafisch is de relatie tussen de hoeveelheid straling en groeifactor λ weergegeven in fig. 3.6.

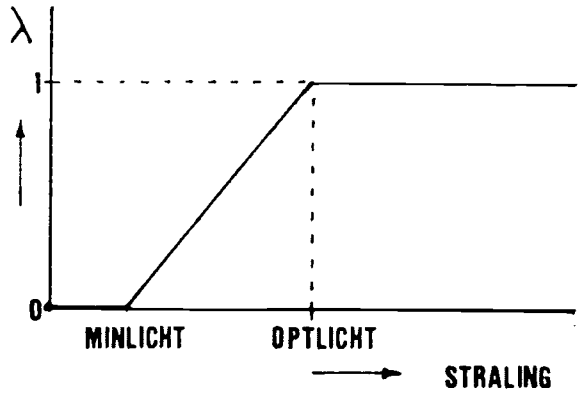


fig. 3.6. De realtie tussen de hoeveelheid straling op een bepaalde dag en de groeifactor $\lambda(i)$.

De reaktie van soort i op de hoeveelheid straling wordt bepaald door de parameters MINLICHT(i) en OPTLICHT(i).

De plant heeft een bepaalde hoeveelheid licht nodig om zich te kunnen handhaven (Penning de Vries & Van Laar 1982). Als de hoeveelheid straling een bepaalde waarde overschrijdt is er genoeg fotosynthese mogelijk om tot groei te komen. Als de hoeveelheid straling een gelijke waarde heeft als

OPTLICHT is er zoveel straling, dat de fotosynthese verzadigd is. Nog meer straling heeft nu geen effect meer. In het model wordt iedere dag de hoeveelheid straling (KNMI weersgegevens voor station Leeuwarden) ingelezen. De variabele STRALING krijgt deze waarde.

als STRALING $\leq$ MINLICHT(i) dan geldt $\lambda(i) = 0$

als MINLICHT(i) $<$ STRALING $\leq$ OPTLICHT(i) dan

$$\lambda(i) = 1 - \frac{(\text{OPTLICHT}(i) - \text{STRALING})}{(\text{OPTLICHT}(i) - \text{MINLICHT}(i))}$$

als STRALING $>$ OPTLICHT dan geldt $\lambda(i) = 1$.

De groeifactor $\lambda(i)$ is toegevoegd, omdat bij bestudering van de biomassagegevens uit het veld opvalt dat er een periode van sterke groei plaatsvindt in de maand juni. Daarna neemt de groei af. De hoeveelheid straling heeft in deze periode ook zijn optimum. Hierdoor ontstond het idee dat deze straling een belangrijke rol kan spelen bij de groei.

Er bestaat natuurlijk een verband tussen de hoeveelheid zonnestraling en de temperatuur. Toch is er een aparte groeifactor $\lambda(i)$ toegevoegd omdat de temperatuur vertraagd reageert op veranderingen in de hoeveelheid zonnestraling en omdat er ook gemakkelijk koude dagen met veel straling en warme dagen met weinig straling kunnen optreden.

3.10.2 parameterinvulling procedure LABDA

De reaktie van de groei op verschillen in zonnestraling is niet bekend van de verschillende soorten in het begrazingssimulatiemodel. Daarom is ook hier voor gelijke parameterwaarden voor de verschillende soorten gekozen. Daardoor discrimineert groeifactor $\lambda(i)$ niet tussen de soorten, maar wordt wel de standing crop over het jaar onder invloed van licht gereguleerd. Omdat deze groeifactor $\lambda(i)$ in eerste instantie een rol moest spelen bij het bepalen van het tijdstip van exponentiele groei zijn de waarden zodanig gekozen dat de hoeveelheid zonnestraling haast het hele jaar invloed heeft op de groei. De hoeveelheid zonnestraling per dag komt niet vaak onder de 100 J/cm2 en zelden boven de 2500 J/cm2 (weersgegevens KNMI voor station Leeuwarden). Daarom zijn deze waarden ingevoerd als parameterwaarden voor respectievelijk MINLICHT(i) en OPTLICHT(i). In hfdst. 11 wordt hier nader op ingegaan.

	MINLICHT(i)	OPTLICHT(i)
agrostis	100	2500
puccinellia	100	2500
aster	100	2500
phragmites	100	2500
salix	100	2500

tabel 3.9. De in de simulaties gebruikte waarden voor de parameters uit procedure LABDA.

3.11.1 procedure MU: groeifactor $\mu(i)$

De groeifactor $\mu(i)$ geeft de groeiremming door watergebrek weer. $\mu(i)$ is afhankelijk van de vochtigheid van de bodem. Deze vochtigheid van de bodem (variabele VOCHT) wordt gesimuleerd afhankelijk van de neerslag en de verdamping. Hier wordt in § 4.2.1 nader op ingegaan. De relatie tussen variabele VOCHT en de groeifactor $\mu(i)$ is weergegeven in fig. 3.7.

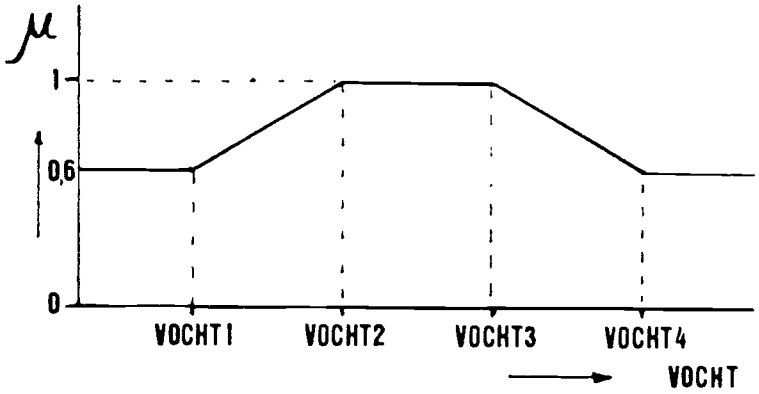


fig. 3.7. Het verband tussen variabele VOCHT en de groeifactor $\mu(i)$.

Het is erg onwaarschijnlijk dat de droogte in het Lauwersmeer zo sterk is, dat de groei helemaal komt stil te staan ($\mu(i) = 0$). Penning de Vries et al. (1979) vonden dat de groei onder waterstress niet minder werd dan een factor 0.6 van de normale groei. In het model bleek ook al snel dat een groeistilstand door waterstress in een droge zomermaand voor een veel te hoge sterfte zou zorgen. Daarom geldt in het begrazingssimulatiemodel een minimale waarde van 0.6 voor $\mu(i)$ ($0.6 \leq \mu(i) \leq 1$). Achteraf zijn er vraagtekens te plaatsen bij de veronderstelling dat $\mu(i)$ niet onder de waarde 0.6 kan zakken in een extreem natte situatie. Nader onderzoek zal hier uitsluitsel over moeten geven.

In fig. 3.7 zijn vier parameters weergegeven die de reaktie van soort i op waterstress aangeven. Deze parameters zijn: VOCHT1(i), VOCHT2(i), VOCHT3(i) en VOCHT4(i). In extreem natte situaties (VOCHT $\geq$ VOCHT4(i)) en extreem droge situaties (VOCHT $\leq$ VOCHT1(i)) is de groei maximaal geremd door waterstress en geldt μ(i) = 0.6. In de overige situaties is er een lineair verband tussen variabele VOCHT en de groeifactor μ(i).

Variabele VOCHT wordt bepaald door de neerslag en de verdamping in de afgelopen periode. Als het op een dag, dat de bodem zo droog is dat er daardoor groeiremming optreedt (VOCHT < VOCHT2(i)), meer neerslag valt dan er water verdampt (REGEN > VERDAMPING/2; zie § 4.2.1), is water niet groeibeperkend. Daarom krijgt de groeifactor μ(i) dan de waarde 1 en is niet afhankelijk van de vochtigheid van de bodem zoals variabele VOCHT die aangeeft.

In het model wordt de groeifactor μ(i) met de volgende formules berekend:

als VOCHT < VOCHT2(i) en REGEN > (VERDAMPING/2) dan geldt: μ(i) = 1 anders geldt:

als VOCHT $\leq$ VOCHT1(i) dan geldt μ(i) = 0.6
als VOCHT1(i) < VOCHT $\leq$ VOCHT2(i) dan geldt:

$$\mu(i) = 0.6 + 0.4 \times \frac{(\text{VOCHT} - \text{VOCHT1}(i))}{(\text{VOCHT2}(i) - \text{VOCHT1}(i))}$$

als VOCHT2(i) < VOCHT $\leq$ VOCHT3(i) dan geldt μ(i) = 1
als VOCHT3(i) < VOCHT $\leq$ VOCHT4(i) dan geldt:

$$\mu(i) = 1 - 0.4 \times \frac{(\text{VOCHT} - \text{VOCHT3}(i))}{(\text{VOCHT4}(i) - \text{VOCHT3}(i))}$$

als VOCHT > VOCHT4(i) dan geldt: μ(i) = 0.6.

Deze procedure is ingebouwd om verschillende reden. Ten eerste toonden Gray en Scott (1967) een duidelijk verband aan tussen water en productie bij agrostis en puccinellia. Kleine verschillen in waterniveau in de pot bleken voor grote verschillen in productie te zorgen. Ten tweede is er in 1982 (Dijkstra en Schulte 1983) en 1983 (Van Deursen en Strik 1984) een groot verschil in productie gevonden tussen twee typen agrostis, die op de Schildhoek voorkomen (agrostis vegetatief en agrostis aartjes). Agrostis aartjes komt op de hogere, drogere delen voor, agrostis vegetatief op de lagere, sterker geinundeerde delen. De hogere productie van agrostis vegetatief kan veroorzaakt worden door de vochtigere standplaats. Tenslotte is er tussen 1982 (Dijkstra en Schulte 1983) en 1983 (Van Deursen en Strik 1984) ook een groot verschil gevonden in productie op dezelfde plaatsen op de Schildhoek. Het is onwaarschijnlijk dat alleen verschillen in methodiek hiervan de oorzaak zijn. Verschillen in weersomstandigheden tussen 1982 en 1983

lijken een betere verklaring. Bij vergelijking van beide jaren valt vooral het verschil in neerslag erg op (1983 had een extreem nat voorjaar en een droge zomer).

3.11.2 parameterinvulling procedure MU

De soortspecifieke parameters VOCHT1(i), VOCHT2(i), VOCHT3(i) en VOCHT4(i) zijn per soort verschillend gekozen, gebaseerd op de vegetatiepatronen die op de Schildhoek voorkomen. Deze parameters kunnen namelijk een belangrijke rol spelen bij de verspreiding van de soorten (Gray & Scott 1967). De gekozen waarden zijn weergegeven in tabel 3.10.

	VOCHT1(i)	VOCHT2(i)	VOCHT3(i)	VOCHT4(i)
agrostis	30	50	60	80
puccinellia	30	50	50	60
aster	30	45	45	60
phragmites	0	50	60	80
salix	0	10	40	50

tabel 3.10 De in de simulaties gebruikte waarden voor de parameters uit procedure MU, uitgedrukt in mm.

Voor een goed begrip van de parameterwaarden is het volgende van belang: als het grondwater op z'n diepste punt is weggezakt geldt dat variabele VOCHT de waarde nul heeft. Als het grondwater aan het maaiveld staat geldt VOCHT = 50 mm. Als VOCHT > 50 mm dan vormt zich een plas (zie § 4.2.1).

De waarden voor VOCHT1(i), VOCHT2(i), VOCHT3(i) en VOCHT4(i) zijn met de volgende achterliggende gedachten gekozen. Agrostis wortelt oppervlakkig en is op een zeer natte standplaats nog in staat tot groeien. Puccinellia wortelt ook oppervlakkig, en groeit minder op de natste plaatsen, maar optimaal als het water aan het maaiveld staat. Aster wortelt eveneens oppervlakkig en groeit optimaal als de bodem net niet meer verzadigd is met water. Phragmites groeit optimaal als er water op het maaiveld staat. Salix groeit optimaal als de bodem niet verzadigd is met water.

HOOFDSTUK 4: submodel BODEM

4.1.1 procedure stikstof: simulatie van de stikstofkringloop

In het model kan stikstof in vier vormen voorkomen:

- SU : de hoeveelheid voor de plant opneembare (minerale) stikstof in de bodem
- SS : de hoeveelheid stikstof in het levend deel van de standing crop
- SD : de hoeveelheid stikstof in het dode deel van de standing crop
- SN : de hoeveelheid voor de plant niet opneembare (organische) stikstof in de bodem bv strooisel of humus

De variabelen SU en SN hebben per vak(x,y) een bepaalde waarde (SU(x,y) en SN(x,y)), de variabelen SS en SD hebben per vak(x,y) en per soort i een bepaalde waarde (SS(x,y,i) en SD(x,y,i)).

In het model wordt uitgegaan van een gesloten stikstofkringloop. Er komt geen stikstof het systeem in, maar er verdwijnt ook geen stikstof uit het systeem. Als bijvoorbeeld SU toeneemt, dan neemt SN met een gelijke hoeveelheid stikstof af.
In werkelijkheid is er natuurlijk geen sprake van een gesloten stikstofkringloop. Nitrificerende en denitrificerende bacterien, zure regen en inundaties kunnen een grote invloed hebben op de hoeveelheid stikstof in de bodem. Vooral bij simulaties over meerdere jaren kan dit grote consequenties hebben. Er is echter nauwelijks kwantitatief cijfermateriaal beschikbaar, waardoor de stikstofcyclus voorlopig vereenvoudigd is tot een gesloten kringloop.
Deze is schematisch weergegeven in fig. 4.1.

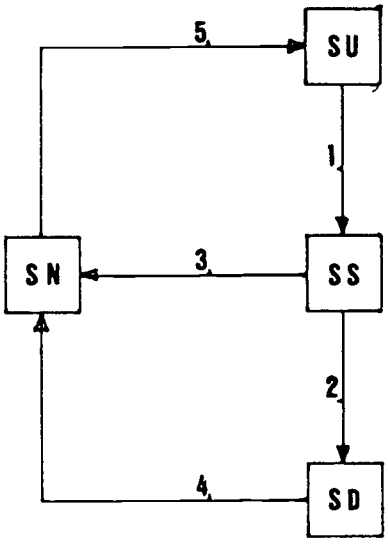


fig. 4.1. Schema van de stikstofkringloop in het begrazingssimulatiemodel.

Iedere stap in de stikstofkringloop zal hieronder besproken worden.

Overgang 1: Hoeveel stikstof opgenomen wordt is afhankelijk van de hoeveelheid nieuw ontstane biomassa en het stikstofgehalte van die nieuw aangegroeide biomassa.

$$SS(i) = SS(i) + P(i) \times BIOMASSA(i)$$

waarbij:

- BIOMASSA(i) : de hoeveelheid levend materiaal van soort i in de standing crop (in kg).
- SS(i) : de hoeveelheid stikstof in het levend deel van de standing crop van soort i
- P(i) : het stikstofgehalte in de nieuw aangegroeide biomassa van soort i.

Dit stikstofgehalte wordt berekend volgens de volgende formule:

$$P(i) = p1(i) + p2(i) \times \ln (SU + p3(i))$$

waarbij geldt:

- SU : de hoeveelheid voor de plant opneembare stikstof in de bodem
- p1, p2 : soortspecifieke parameters die het stikstofgehalte in het nieuw aangegroeide deel van de plant bepalen
- p3 : een omrekeningsfactor

Zoals uit de formule blijkt is het stikstofgehalte in de nieuw aangegroeide biomassa opgebouwd uit een constant deel (p1) en een variabel deel (p2 x ln(SU+p3)), afhankelijk van de hoeveelheid stikstof in de bodem, die voor de plant

opneembaar is. Uit de literatuur blijkt namelijk dat planten in een nutrientrijke bodem een hoger nutrientgehalte hebben dan planten in een nutrientarme bodem. Ook de schommelingen in eiwitgehalte in de loop van het jaar in de standing crop kunnen op deze manier gesimuleerd worden.

Achteraf blijkt Smit (1985) in zijn simulatie van een verkeerde formule voor de berekening van het nutrientgehalte te zijn uitgegaan. In het begrazingssimulatiemodel is deze formule onveranderd, dus foutief, overgenomen. De juiste formule ziet er als volgt uit:

$$P = p1 + p2 \times (\ln(SU) + p3)$$

De formule is nog niet aangepast in het model, omdat dan ook de parameterwaarden voor p1, p2 en p3 aangepast moeten worden.

Overgang 2 en 3: Het constant deel van het stikstofgehalte kan gezien worden als de hoeveelheid stikstof die in het celmateriaal wordt ingebouwd. Als de plant sterft blijft deze stikstof achter in de afgestorven delen. Het variabel deel van het stikstofgehalte van levend plantemateriaal kan beschouwd worden als stikstof die in vacuoles ligt opgeslagen. Deze stikstof lekt kort na het afsterven weg. Op deze redenering is de overgang van SS naar SD en SN gebaseerd.

SS neemt evenredig met het levend aandeel van de standing crop af.

$$SS(i) = SS(i) - STERFTE(i) \times SS(i)$$

waarbij:

STERFTE(i) : het deel van het levend materiaal van soort i in de standing crop dat afsterft ($0 \leq STERFTE(i) \leq 1$).

Een deel van die stikstof blijft in het dode deel van de standing crop:

$$SD(i) = SD(i) + STERFTE(i) \times p1(i) \times BIOMASSA(i)$$

De rest komt in de bodem en verrijkt de organische fractie:

$$SN = SN + STERFTE(i) \times SS(i) - STERFTE(i) \times p1(i) \times BIOMASSA(i)$$

Overgang 4: Het dood materiaal verdwijnt ook langzaam uit de standing crop (zie § 5.1.1) De hoeveelheid stikstof in het dode deel van de standing crop verdwijnt evenredig hiermee en verrijkt ook de organische fractie:

$$SD(i) = SD(i) - VERGAAN(i) \times SD(i)$$

SN = SN + VERGAAN(i) x SD(i)

waarbij geldt:
VERGAAN(i) : het deel van het dood materiaal van soort i in de standing crop dat per tijdstap uit de standing crop verdwijnt (kg/kg/dag).

Overgang 5: Tenslotte komt uit de hoeveelheid stikstof in de bodem, die niet beschikbaar is voor de planten (SN), steeds stikstof vrij, die wel opneembaar is voor de planten (SU). Dit gebeurt met de volgende formule:

SN = SN - OMZETTING x SN

SU = SU + OMZETTING x SN

waarbij:
OMZETTING : het deel van de hoeveelheid niet beschikbare stikstof in de bodem, dat per tijdstap omgezet wordt in voor de plant beschikbare stikstof.

OMZETTING is een constante. Waarschijnlijk wordt het model aanzienlijk verbeterd als OMZETTING afhankelijk wordt gesteld van de temperatuur en het vochtgehalte van de bodem. Hier wordt in hfdst. 11 nader op ingegaan.

Begrazing heeft ook invloed op de stikstofkringloop. In het submodel BEGRAZING is gesteld, dat alle stikstof, uit plantemateriaal dat verdwijnt door begrazing, direct vrij komt in de bodem als organische, niet beschikbare stikstof. In § 7.8.1 wordt hier nader op ingegaan.

4.1.2 parameterinvulling procedure STIKSTOF

Smit (1985) heeft in zijn simulatie de hoeveelheid stikstof uitgedrukt in relatieve getallen. Hij onderscheidde zes nutrientniveau's door aan SU respectievelijk de waarden 1, 4, 16, 64, 256 en 1024 toe te kennen. Het omrekenen van deze relatieve getallen naar absolute waarden geeft problemen bij het berekenen van het nutrientgehalte in de plant. Bovendien is onduidelijk hoeveel stikstof zijn planten in de simulatie werkelijk verbruikt hebben. Daarom is de hoeveelheid stikstof in het begrazingssimulatiemodel ook uitgedrukt in relatieve getallen. In de toekomst zal er naar gestreefd moeten worden om deze relatieve getallen te vervangen door absolute meetwaarden. Een probleem zal daarbij zijn te schatten hoeveel grond een plant tot zijn beschikking heeft om stikstof aan te onttrekken.

Het stikstofgehalte in de plant wordt berekend m.b.v. de absolute waarde voor SU (=de hoeveelheid voor de plant opneembare stikstof in de bodem). Smit heeft met dezelfde

formule het nutrientgehalte in de planten bepaald. Zijn onderzoek heeft waarden opgeleverd voor p1, p2 en p3 van agrostis, puccinellia en aster. Deze waarden moeten nog aangepast worden. Smit drukte SS uit als de hoeveelheid stikstof per mgram plant en SU als hoeveelheid stikstof per pot (oppervlak pot = 0.0113 m2). In het begrazingssimulatiemodel wordt SS uitgedrukt in hoeveelheid stikstof per kilogram plant en SU als hoeveelheid stikstof per vak met een oppervlak van 400 m2. Deze omrekening geschiedt het eenvoudigst door het nutrientgehalte aan te passen door de waarden voor p1 en p2 te vermenigvuldigen met 28.25 (=0.0133 x 1000000 / 400).

De invulling van de p-waarden voor phragmites is niet eenvoudig. Uit de eiwitgehaltes van phragmites die gemeten zijn in het veld blijkt dat deze soort grotere schommelingen in eiwitgehalte kent dan agrostis, puccinellia en aster en dat het hoogste eiwitgehalte niet veel hoger ligt dan het hoogste eiwitgehalte van de drie soorten uit de simulatie van Smit (Van Deursen en Strik 1984). De p-waarden voor phragmites zijn zodanig gekozen dat het stikstofgehalte van riet aan deze beschrijving voldoet.

Van salix zijn geen eiwit- of stikstofgehaltes bekend. Dat maakt het voor deze soort helemaal moeilijk om p-waarden in te vullen. Er is gekozen voor een constant stikstofgehalte voor salix, dat relatief laag ligt. Samen met de lage waarde voor DREMPELSU (zie § 3.5.2) en de hoge waarde voor Z1(i) (zie § 3.6.2) zorgt dit ervoor, dat salix relatief zwak reageert op verschillen in de hoeveelheid stikstof in de bodem. Dit komt overeen met gegevens van Ellenberg (1978), die geen verband vindt tussen de hoeveelheid stikstof in de bodem en het voorkomen van Salix repens.

In tabel 4.1 staan de p-waarden van de verschillende soorten vermeld:

	p1(i)	p2(i)	p3(i)
agrostis	8.47	2.82	6
puccinellia	2.82	8.47	6
aster	16.95	2.82	6
phragmites	1.41	9.89	0
salix	14.12	0.00	0

tabel 4.1. De in de simulaties gekozen waarden voor de parameters die het stikstofgehalte in het levend deel van de standing crop bepalen.

Als de formule voor berekening van het stikstofgehalte in levend plantemateriaal verbeterd wordt (zie § 4.1.1), dan zullen de verschillende p-waarden herzien moeten worden. Parameter p3 krijgt dan de rol van een omrekeningsfactor voor het opneembare stikstofgehalte van de bodem, en moet dan voor de verschillende soorten gelijk zijn in waarde.

De waarde voor de parameter VERGAAN(i) wordt besproken in § 5.1.2 omdat deze parameter in procedure MORTALITY ook een belangrijke rol speelt.

Voor parameter OMZETTING is voorlopig een waarde gekozen van 0.00629. Door deze waarde komt 50% van de niet beschikbare stikstof in 110 dagen vrij. In 365 dagen (=1 jaar) komt 90% van de niet beschikbare stikstof voor de planten beschikbaar.
Mason (1976) geeft een overzicht van verschillende afbraaksnelheden van plantaardig materiaal. Wilgebladeren breken volgens dit overzicht het snelst af met een halfwaardetijd van 100 dagen. Andere plantesoorten hebben langere halfwaardetijden. Deze zijn echter ook afhankelijk van het milieu waarin de afbraak plaatsvindt.
Hetis waarschijnlijk niet juist om OMZETTING te beschouwen als een constante in de loop van het jaar. De mineralisatiesnelheid is bijvoorbeeld sterk afhankelijk van de temperatuur en de vochtigheid van de bodem (Kemmers en Jansen, manuscript). Hier wordt in hfdst. 11 nader op ingegaan.

4.2.1 procedure WATER: simulatie van het vochtgehalte van de bodem

Het vochtgehalte van de bodem (variabele VOCHT) wordt in het begrazingssimulatiemodel per vak gesimuleerd. Deze is afhankelijk van de neerslag en de verdamping in de afgelopen periode en de plaats (bodem en hoogteligging). De berekening geschiedt m.b.v. van de volgende formule:

$$\text{VOCHT}(t) = \text{VOCHT}(t-1) + \text{REGEN}(t) - \frac{\text{VERDAMPING}(t)}{2}$$

als VOCHT(t) < 0 dan VOCHT(t) = 0
als VOCHT(t) > GRENSVOCHT dan VOCHT(t) = GRENSVOCHT

waarbij geldt:

REGEN(t)	: de hoeveelheid neerslag op dag t (in mm)
VERDAMPING(t)	: de verdamping, berekend volgens Penmann, op dag t (in mm)
GRENSVOCHT	: de maximale waarde die variabele VOCHT in het betreffende vak kan bereiken afhankelijk van de hoogteligging (in mm).

De eenheid van variabele VOCHT is in mm. Per dag wordt in het model de waarde voor REGEN(t) en VERDAMPING(t) ingelezen. De neerslaggegevens zijn ontleend aan de weersgegevens van het KNMI voor station Leeuwarden. Voor de waarde van de verdamping wordt de helft genomen van de verdamping volgens Pennman, die geldt voor open wateroppervlakten. Deze waarde is ontleend aan de maandelijkse weersgegevens van het KNMI voor station Eelde. Als variabele VOCHT de

waarde nul bereikt heeft, dan heeft verdere verdamping geen zin meer. De bodem is verzadigd met water als geldt VOCHT = 50 mm. Door de werkelijke verdamping de helft van de verdamping volgens Pennman te stellen en door te stellen dat de bodem met water verzadigd is als VOCHT = 50, weerspiegelt variabele VOCHT de grondwaterstand (zie fig. 4.2). Er bestaat dan ook een goede correlatie met het bodemvocht zoals Van Hoffen (1984) dat vond (zie § 4.3.2).
Een hooggelegen plek op de plaat heeft nooit water boven het maaiveld staan. Een laaggelegen plek daarentegen wel. Daarom is er per vak een maximale waarde voor de variabele VOCHT (=GRENSVOCHT). Als er meer neerslag dan dit maximum valt dan loopt dit overschot langs het oppervlak weg en geldt VOCHT = GRENSVOCHT. Door de waarde van GRENSVOCHT te varieren zijn er droge en vochtige plaatsen te simuleren. Pas als de variabele VOCHT onder de 50 mm water komt, begint de bodem vocht te verliezen in het betreffende vak.

De snelheid waarmee het vochtgehalte van de bodem afneemt is ook afhankelijk van de grondsoort en kan dus per plaats varieren. In het model is dit echter constant gesteld, om het geheel niet nog ingewikkelder te maken.

In het simulatiemodel heeft het vochtgehalte van de bodem invloed op:
- de groei van de vegetatie
- het zoutgehalte van het bodemvocht en
- de vertrapping.

4.3.1 procedure ZOUT: simulatie van het zoutgehalte in de bodem

In de Lauwersmeer heeft droogte ook een indirekt effect op de groei via het zoutgehalte. De concentratie van het zout in het bodemvocht neemt in een droge periode toe, doordat er vocht verdampt. De evaporatie zorgt er ook voor dat zout accumuleert in de bovenste bodemlagen. Van Hoffen (1984) heeft deze verschijnselen bekeken in 1983 en zijn resultaten hebben als basis gediend voor een modelmatige beschrijving van de zoutconcentraties in de bodem van de Schildhoek.

Het zoutgehalte wordt uitgedrukt in zg. A-, B- en C-cijfers, die als volgt gedefinieerd zijn:
A-cijfer : gram water per 100 gram stoofdroge grond
B-cijfer : gram NaCl per 100 gram stoofdroge grond
C-cijfer : gram NaCl per liter bodemvocht.
Het C-cijfer is van belang voor de plant en kan berekend worden uit het A- en B-cijfer. Het A-cijfer geeft het vochtgehalte in de bodem weer en moet dus een lineair verband hebben met de variabele VOCHT. In figuur 4.3 is dit verband weergegeven.

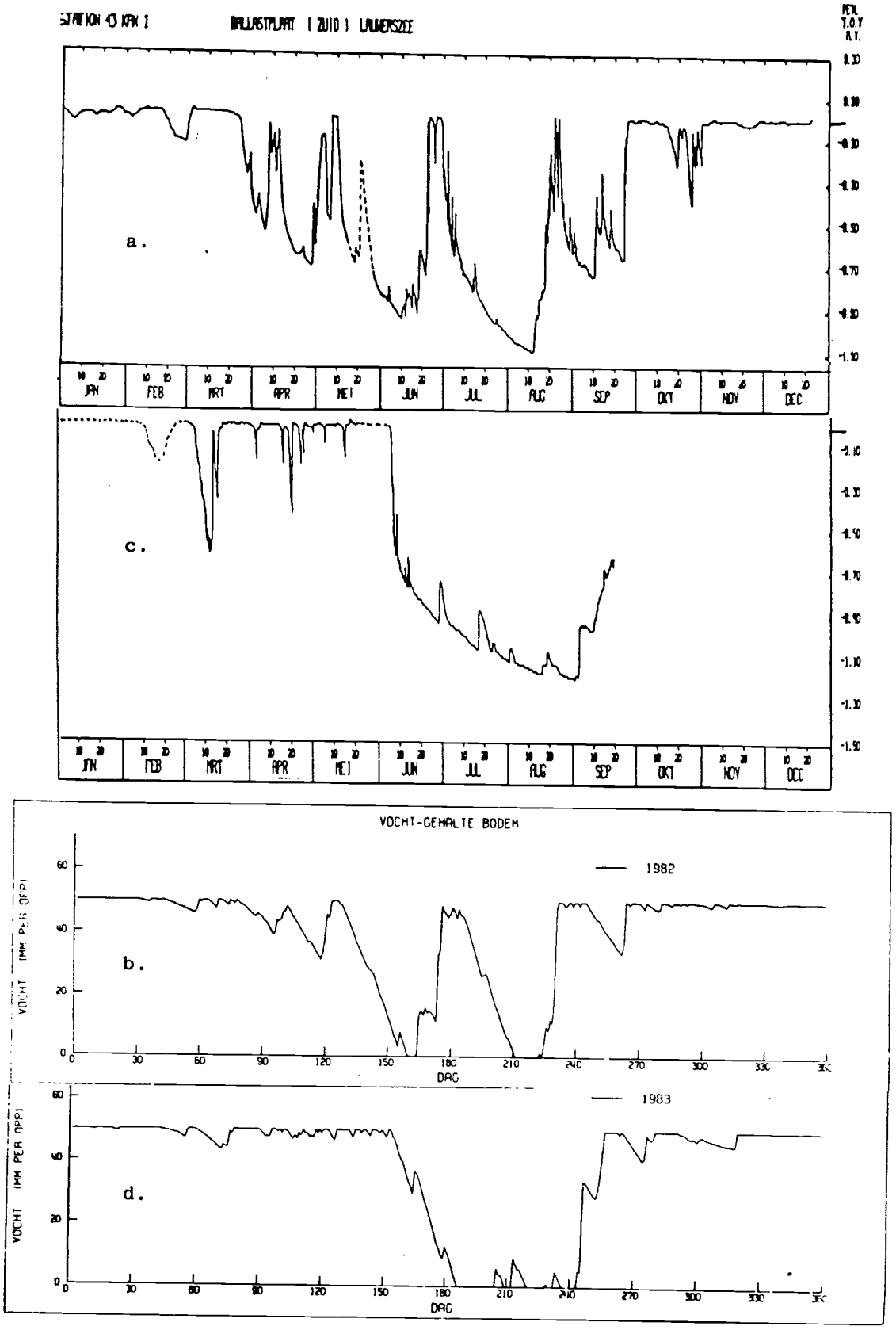


fig. 4.2. Vergelijking tussen de grondwaterstand zoals die gemeten is op de Balastplaat in de Lauwersmeer (gegevens R.I.J.P.) en variabele VOCHT zoals die gesimuleerd wordt in het model.

a: gemeten grondwaterstand 1982
b: gesimuleerd verloop van variabele VOCHT voor 1982
c: gemeten grondwaterstand 1983
d: gesimuleerd verloop van variabele VOCHT voor 1983.

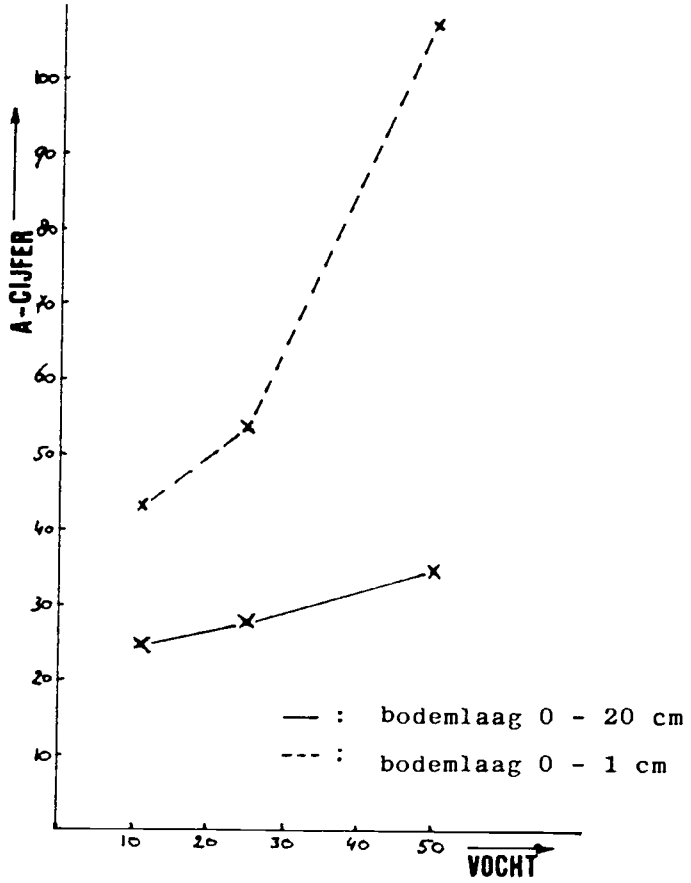


fig. 4.3. De relatie tussen het A-cijfer, zoals het gemeten is door Van Hoffen (1984) en variabele VOCHT, zoals die gesimuleerd wordt door het model op de meetdag.

Variabele VOCHT is gesimuleerd zoals beschreven in § 4.2.1. De A-cijfers zijn gemeten door Van Hoffen (1984). Door deze punten is een rechte te berekenen:

ACIJFER = A x VOCHT + B

Doordat variabele VOCHT niet kleiner kan worden dan nul (zie § 4.2.1) is de minimale waarde van het A-cijfer gedefinieerd. Voor de maximale waarde van het A-cijfer geldt dat als VOCHT=50 de bodem verzadigd is met water, waardoor het A-cijfer niet meer toeneemt. In het begrazingssimulatiemodel wordt op deze manier iedere dag het A-cijfer berekend.

Het B-cijfer (variabele BCIJFER) varieert niet alleen in de tijd, maar ook per plaats. Oorzaken voor deze variatie zijn verschillen in ontzilting, droogte en bedekking. In het model wordt het ontziltingsproces niet gesimuleerd. Aangenomen wordt dat dit een langzaam proces is, dat binnen een periode van een jaar nauwelijks effect heeft. Indien het gewenst is, is ontzilting echter wel eenvoudig in te bouwen. De droogte is wel verantwoordelijk voor schommelingen op

korte termijn in het B-cijfer. In een droge periode treedt accumulatie van zout in de bovenste bodemlagen op. Water dat verzadigd is met zout uit diepere grondlagen, verdampt aan het oppervlak waardoor het opgeloste zout neerslaat. Dit proces is ook afhankelijk van de bedekking. Een open oppervlak zorgt voor een hogere accumulatie van zout in de bovenste bodemlaag door evaporatie.

In het begrazingssimulatiemodel heeft ieder vak een bepaalde waarde voor de hoeveelheid zout als de bodem verzadigd is met water (ZO). Deze basiswaarde (ZO) is afhankelijk van de ontzilting in dat vak en neemt in een droge periode met een bepaalde factor (FACTORZOUT) toe, door accumulatie van zout in de bovenste bodemlagen.

BCIJFER = FACTORZOUT x ZO

waarbij geldt: $1 \leq$ FACTORZOUT $\leq$ MAXZOUT.

FACTORZOUT varieert lineair tussen 1 en MAXZOUT afhankelijk van variabele VOCHT:
als VOCHT = 0 dan FACTORZOUT = MAXZOUT
als VOCHT = 50 dan FACTORZOUT = 1.
Dit verband is grafisch weergegeven in fig. 4.4.

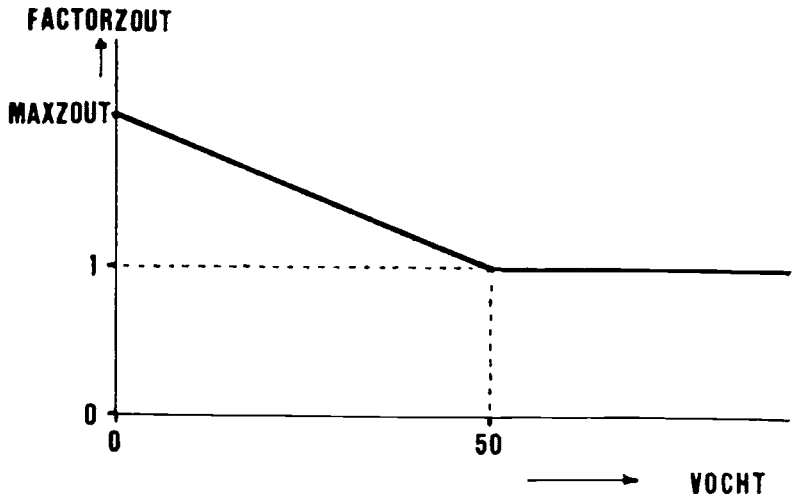


fig. 4.4. De relatie tussen variabele VOCHT en factor FACTORZOUT, zoals die in het model geldt.

MAXZOUT is afhankelijk van de bedekking. In een kale bodem is de accumulatie van zout in de bovenste bodemlaag sterker dan in een bedekte bodem. Uit de gegevens van Van Hoffen (1984) blijkt een lineair verband tussen de bedekking en MAXZOUT (zie fig. 4.5). Dit verband kan uit deze gegevens berekend worden.

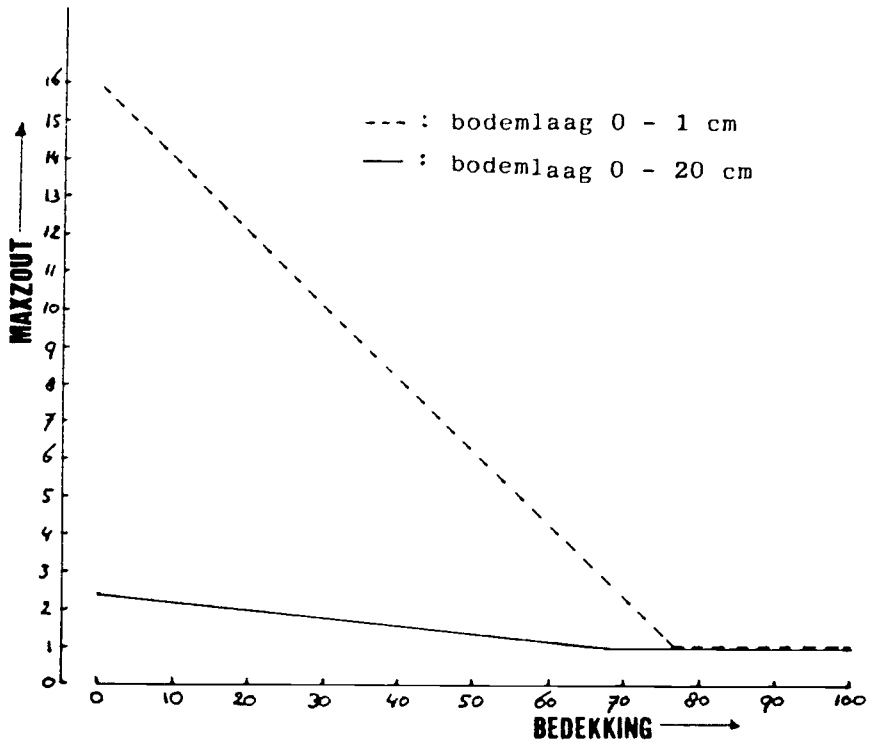


fig. 4.5. De relatie tussen de bedekking en de waarde van MAXZOUT, zoals deze berekend zijn uit de gegevens van Van Hoffen (1984).

In het model wordt iedere dag per vak het B-cijfer uitgerekend. Allereerst wordt de bedekking berekend:

$$\text{BEDEKKING} = \frac{\sum_{i=1}^{5} \text{OPPERVLAK}(x,y,i)}{\text{TOTAAL OPPERVLAK}(x,y)}$$

waarbij

OPPERVLAK(s,t,i) : het oppervlak dat soort i in vak(x,y) inneemt (in m2)

TOTAAL OPPERVLAK : het totale oppervlak van vak(x,y) =400 m2.

M.b.v. deze BEDEKKING wordt MAXZOUT berekend:

MAXZOUT = - C x BEDEKKING + D

als MAXZOUT < 1 dan MAXZOUT = 1

M.b.v. MAXZOUT en de waarde van variabele VOCHT wordt FACTORZOUT berekend:

$$\text{FACTORZOUT} = \frac{1 - \text{MAXZOUT}}{50} \times \text{VOCHT} + \text{MAXZOUT}$$

Door de basiswaarde voor de hoeveelheid zout per 100 gram

met vocht verzadigde bodem (ZO) te vermenigvuldigen met FACTORZOUT wordt het B-cijfer verkregen.

$$BCIJFER = FACTORZOUT \times ZO$$

Het C-cijfer kan per vak dan die dag berekend worden met de volgende formule:

$$CCIJFER = \frac{BCIJFER}{ACIJFER} \times 1000$$

Dit C-cijfer bepaalt de mate van groeiremming voor de planten in het betreffende vak (zie § 3.7.1).

4.3.2 parameterinvulling procedure ZOUT

In de formules uit de vorige paragraaf moeten nog enkele constanten worden ingevuld die berekend zijn uit de gegevens van Van Hoffen (1984). Alleen de metingen op 2, 20 en 30 juni op de Schildhoek zijn gebruikt voor deze berekening. Gedurende deze periode was er nauwelijks neerslag, waardoor er sprake was van een ongestoorde uitdroging van de bodem. Variabele VOCHT is gesimuleerd voor deze drie dagen zoals beschreven in § 4.2.1. De A- en B-cijfers, waarmee gerekend is, zijn de gemiddelde A- en B-cijfers voor een bodemlaag van 0-20 cm diepte. Alle waarden zijn terug te vinden in bijlage 6.

Gesteld is dat het A-cijfer alleen afhankelijk is van de variabele VOCHT. Verschillen in bodemtype tussen de verschillende plaatsen op de Schildhoek zijn buiten beschouwing gelaten. Tussen de verschillende punten is de volgende rechte berekend:

$$A\text{-}CIJFER = 0.256 \times VOCHT + 21.780$$

(correlatie-coefficient: r=0.997)

De berekening van de rechte die het verband tussen MAXZOUT en de bedekking aangeeft is ingewikkelder. Allereerst is per meetplek een rechte berekend die de relatie aangeeft tussen FACTORZOUT zoals die volgt uit de meetgegevens en de gesimuleerde variabele VOCHT. Door invulling van VOCHT=0 in deze vergelijking is per meetplek de waarde voor MAXZOUT te berekenen, immers als VOCHT=0 dan FACTORZOUT=MAXZOUT. Per meetplek is de bedekking bekend, waardoor het verband tussen MAXZOUT en de bedekking berekend kan worden:

$$MAXZOUT = -0.021 \times BEDEKKING + 2.392$$

Omdat MAXZOUT per definitie een minimumwaarde heeft van 1, is er uit deze vergelijking een aardige conclusie te trekken. Als de bedekking meer dan 66% bedraagt, dan neemt

in het simulatiemodel het B-cijfer van de bodemlaag tot 20 cm diepte in de loop van het jaar niet toe door evaporatie. In § 6.5.1 is een vergelijking berekend voor een bodemlaag tot 1 cm diepte. Uit die vergelijking blijkt dat het B-cijfer voor zo'n diepte niet meer toeneemt in de loop van de zomer als de bedekking hoger is dan 76%. Er bestaat dus een bedekkingspertcentages waarbij het B-cijfer in de bodem niet meer toeneemt door evaporatie. Dit bedekkingspercentage ligt hoger, naarmate de onderzochte bodemlaag minder diep is.

HOOFDSTUK 5: submodel MORTALITY

5.1.1 afsterven en verdwijnen uit de standing crop

In het begrazingsmodel is de standing crop per soort per vak onderverdeeld in levend materiaal (BIOMASSA) en dood materiaal (BIOMDOOD). In procedure MORTALITY wordt per dag berekend hoeveel levend materiaal sterft en daardoor overgaat in dood materiaal en hoeveel dood materiaal verdwijnt uit de standing crop. Dit alles gebeurt volgens de volgende formules:

BIOMASSA(i) = BIOMASSA(i) - STERFTE(i) x BIOMASSA(i)

BIOMDOOD(i) = BIOMDOOD(i) - VERGAAN(i) x BIOMDOOD(i) + STERFTE(i) x BIOMASSA(i)

waarbij geldt:

- BIOMASSA(i) : de hoeveelheid levend materiaal van soort i in de standing crop (kg)
- BIOMDOOD(i) : de hoeveelheid dood materiaal van soort i in de standing crop (kg)
- STERFTE(i) : het gedeelte van het levend materiaal uit de standing crop dat afsterft per tijdstap (kg / kg x dag)
- VERGAAN(i) : het gedeelte van het dood materiaal van soort i in de standing crop dat verdwijnt uit de standing crop per tijdstap (kg / kg x dag).

VERGAAN(i) wordt constant verondersteld in de tijd, maar kan per soort varieren. STERFTE(i) is niet constant in de tijd,

maar afhankelijk van de relatieve groeisnelheid op tijdstip T.

Het verband tussen deze twee is weergegeven in figuur 5.1.

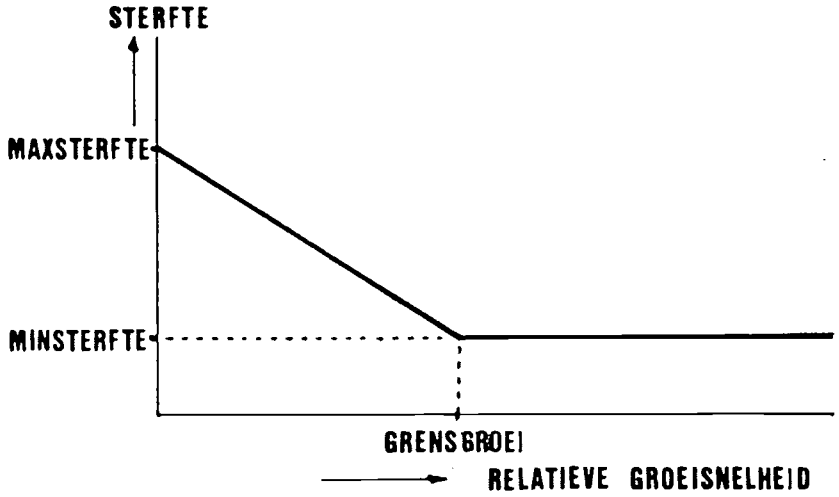


fig. 5.1. De relatie tussen STERFTE(i) en de relatieve groeisnelheid van soort i, zoals die in het model geldt.

GRENSGROEI(i) is de kleinste relatieve groeisnelheid waarbij de sterfte minimaal is (STERFTE(i)=MINSTERFTE(i)). MINSTERFTE(i) is de minimale waarde voor STERFTE(i), MAXSTERFTE(i) is de maximale waarde voor STERFTE(i). Per soort kan de waarde voor MINSTERFTE, MAXSTERFTE en GRENSGROEI varieren.

Als de relatieve groeisnelheid groter is dan GRENSGROEI(i) dan geldt:

STERFTE(i) = MINSTERFTE(i)

Als de relatieve groeisnelheid nul is dan geldt:

STERFTE(i) = MAXSTERFTE(i)

Als de relatieve groeisnelheid ligt tussen nul en GRENSGROEI(i) dan geldt:

$$\text{STERFTE}(i) = \frac{\text{MINSTERFTE}(i) - \text{MAXSTERFTE}(i)}{\text{GRENSGROEI}(i)} \times \frac{\text{PLUSX}(i)}{\text{BIOMASSA}(i)} + \text{MAXSTERFTE}(i)$$

waarbij geldt:

BIOMASSA(i) : de hoeveelheid levend materiaal van soort i in de standing crop (kg)

PLUSX(i) : de toename van het levend aandeel in de standing crop in een dag: de groei zoals deze berekend wordt in submodel GROEI

Botkin et al. (1972) en Van Tongeren (manuscript) stellen het sterftepercentage op een gelijksoortige manier

afhankelijk van de groeisnelheid (let op: groeisnelheid i.p.v. relatieve groeisnelheid). Hierdoor krijgt een kleine biomassa ook een hoge sterftekans. Hoewel de relatieve groeisnelheid dan hoog kan zijn, is de absolute groeisnelheid klein. De onderliggende gedachte is een hoger sterftepercentage van jonge zich vestigende planten. Dit zou echter problemen gegeven hebben wat betreft de toepassing van de parameters van Smit (1985) omdat in zijn simulatie geen sterfte voorkomt. Bovendien staan de biomassagetallen in het begrazingssimulatiemodel niet voor individuele planten maar voor de totale biomassa op een bepaald oppervlak. Een lage biomassa kan bestaan uit een volwassen plant of talloze kiemplanten. In het submodel VESTIG wordt wel rekening gehouden met de lage overlevingskans van kiemplanten (zie § 6.3.1).

Als er dood materiaal van soort i uit de standing crop verdwijnt zal ook het oppervlak dat door soort i wordt ingenomen afnemen. In het model neemt het oppervlak dat soort i inneemt evenredig af met de standing crop van soort i (=BIOMASSA(i)+BIOMDOOD(i)).

$$\frac{\Delta \text{OPPERVLAK}(i)}{\Delta T} = \frac{\text{BIOMDOOD}(i) \times \text{VERGAAN}(i)}{(\text{BIOMASSA}(i) + \text{BIOMDOOD}(i)) \times \text{OPPERVLAK}(i)}$$

waarbij:
OPPERVLAK(i) : het oppervlak dat ingenomen wordt door soort i in het betreffende vak (m2).

5.1.2 parameterinvulling procedure MORTALITY

Er zijn haast geen gegevens gevonden ter ondersteuning van de parameterinvulling van procedure MORTALITY. Daarom zijn voor alle soorten de parameterwaarden gelijkgesteld. Wel is in 1982 (Dijkstra en Schulte 1983) en 1983 (Van Deursen en Strik 1984) bepaald hoeveel dood materiaal in de standing crop aanwezig is. Deze gegevens kunnen vergeleken worden met de gegevens van het simulatiemodel.

Het sterftepercentage bij voldoende groei (PLUSX(i) $\geq$ GRENSGROEI (i) x BIOMASSA(i)) is gesteld op nul (MINSTERFTE(i)=0). Van Tongeren (manuscript) doet hetzelfde in zijn model. Bovendien heeft de procedure MORTALITY daardoor geen effect als de relatieve groeisnelheid hoog is, waardoor de resultaten van Smit (1985) bruikbaar blijven.
De maximale sterfte bij groeistilstand (MAXSTERFTE(i)) is gesteld op 0.07. Als er geen groei mogelijk is, dan is de levende biomassa daardoor in 10 dagen tot minder dan 50% en in 32 dagen tot minder dan 10% geslonken.
De waarde van GRENSGROEI is 0.025 keer de maximale relatieve groei (RGR(i); zie § 3.2.2). Als de relatieve groei groter is, dan geldt STERFTE(i)=MINSTERFTE(i).

Het verdwijnen van de dode standing crop (VERGAAN) is gesteld op 0.01 voor agrostis, puccinellia en aster. In 69 dagen is het dood materiaal in de standing crop bij deze soorten daarmee teruggebracht tot 50%, in 230 dagen tot 10% van de oorspronkelijke hoeveelheid. De waarde voor VERGAAN van phragmites is 0.005 gesteld en van salix 0.0025. Daardoor is de snelheid van het verdwijnen van phragmites 2x en van salix 4x lager, dan die van agrostis, puccinellia en aster. Deze waarden zijn gebaseerd op schattingen van verschillende biologiestudenten.

In tabel 5.1 zijn alle waarden voor de parameters uit procedure MORTALITY terug te vinden.

	GRENSGROEI	MINSTERFTE	MAXSTERFTE	VERGAAN
agrostis	0.00775	0	0.070	0.0100
puccinellia	0.00525	0	0.070	0.0100
aster	0.00500	0	0.070	0.0100
phragmites	0.00325	0	0.070	0.0050
salix	0.00200	0	0.070	0.0025

tabel 5.1. De in de simulaties gebruikte waarden voor de parameters uit de procedure MORTALITY.

HOOFDSTUK 6: submodel VESTIG

6.1.1 procedure VESTIG

Het submodel VESTIG beschrijft het innemen van open oppervlakten door een soort en is verdeeld in drie delen. Het eerste deel beschrijft de toename in bezet oppervlak doordat de bestaande plant zich uitbreidt (diktegroei, stolonen). Het tweede deel beschrijft de toename in bezet oppervlak door vestiging van kiemplanten. Het derde deel berekent hoeveel open ruimte door een soort uiteindelijk wordt ingenomen.

6.2.1 procedure HORUITBR: het innemen van open oppervlak door groei

In submodel GROEI is beschreven hoe een soort i door groei toeneemt in standing crop. Door de groei neemt echter ook het oppervlak dat soort i inneemt toe. Dit wordt beschreven in deze procedure HORUITBR. De basisvergelijking van deze procedure heeft de volgende gedaante:

$$\frac{\Delta OPPERVLAK(i)}{\Delta T} = C(i) \times RELOMTREK \times PLUSO(i)$$

waarbij:

OPPERVLAK(i)	:	het oppervlak dat soort i inneemt in het betreffende vak (in m2)
T	:	de tijdstap (in dagen)
C(i)	:	een soortsconstante die aangeeft hoeveel oppervlak er per eenheid nieuw gevormde biomassa bijkomt als er voldoende open ruimte zou zijn (in m2/kg/dag)
RELOMTR	:	een factor die varieert tussen 0 en 1 en die afhankelijk is van de open ruimte die de groeiende plant kan innemen.
PLUSO(i)	:	een afgeleide van de hoeveelheid nieuw levend materiaal in de standing crop die in de betreffende periode ontstaan is (kg/vak).

De variabele PLUSO(i) heeft een nadere uitleg nodig. In principe is PLUSO(i) gelijk aan de groei zoals deze berekend wordt in submodel GROEI (= PLUSX(i)). Dit geldt voor aster en salix.

$$PLUSO(i) = PLUSX(i)$$

Voor stolonvormende soorten (agrostis, puccinellia en phragmites) wordt echter een uitzondering gemaakt. De groeifactor $\alpha(i)$ zorgt ervoor dat de groei afneemt bij het naderen van de maximale biomassa, waardoor een logistische groeicurve ontstaat (zie § 3.3.1). Een stolonvormer is dan echter nog steeds in staat tot het innemen van open oppervlak door de vorming van stolonen. Dit proces wordt niet geremd door het bereiken van de maximale biomassa. Daarom is PLUSO(i) voor deze soorten niet precies gelijk aan de groei maar geldt:

$$PLUSO(i) = \frac{PLUSX(i)}{\alpha(i)}$$

De factor RELOMTR geeft aan hoeveel open ruimte de plant tot zijn beschikking heeft om in te nemen. Als er een open oppervlak is van 1 m2 dat versnipperd is in 100 kleine open vakjes, die elk omringd zijn door soort i, dan zal deze ruimte sneller ingenomen worden door soort i dan wanneer het gaat om een vak van 1 m2 waaromheen planten staan. Het

oppervlak dat een soort i kan innemen is dus niet afhankelijk van de open ruimte die beschikbaar is, maar van het aantal meters dat soort i grenst aan open ruimte. Om het verband te berekenen tussen het open oppervlak en het aantal meters dat grenst aan open oppervlak is het programma DAMBORD ontwikkeld (zie bijlage 7). Het aantal meters dat grenst aan open oppervlak is verdeeld in twee categorieen: grenzend aan een naburig vak of binnen het vak. Als open ruimte grenst aan een naburig vak, dan kan vanuit dit naburige vak soort i het andere vak ingroeien. Als dit niet het geval is dan kunnen alleen soorten die al in het vak aanwezig zijn de open ruimte vullen. Het resultaat van programma DAMBORD is weergegeven in fig. 6.1.

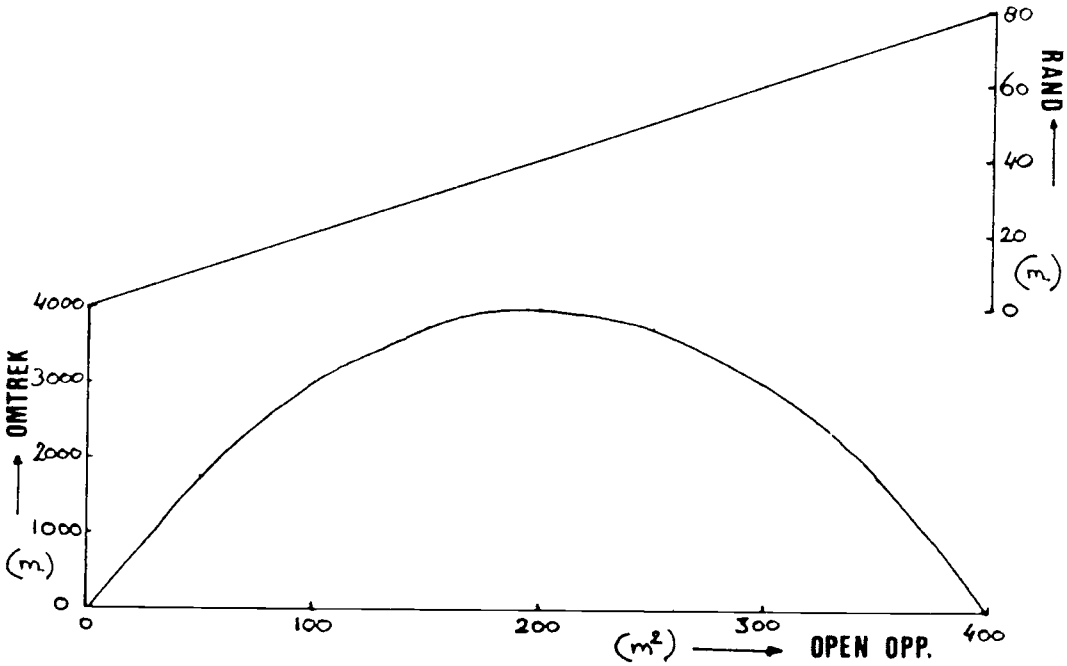


fig. 6.1. De relatie tussen het open oppervlak en de hoeveelheid overgang tussen open ruimte en vegetatie binnen het vak (OMTREK) en de hoeveelheid overgang tussen open ruimte en een naburig vak (RAND).

Naarmate er meer open oppervlak aanwezig is, is er meer open oppervlak dat grenst aan een naburig vak. Dit verband is lineair. Binnen het vak is de hoeveelheid open oppervlak die grenst aan de vegetatie maximaal als de helft van het totaal oppervlak bedekt is met vegetatie. Als er geen open ruimte is, of als er geen vegetatie is, dan is er ook geen overgang tussen open ruimte en vegetatie.

De volgende formules zijn de resultaten van programma DAMBORD:

$$\text{OMTREK} = -\ 0.1 \times \text{OPENOPP}^2 + 40 \times \text{OPENOPP}$$

$$\text{RAND} = 0.2 \times \text{OPENOPP}$$

waarbij:

OMTREK : het aantal meters overgang tussen vegetatie en open oppervlak binnen het vak

RAND : het aantal meters overgang tussen open oppervlak en een naburig vak

OPENOPP : het open oppervlak in het betreffende vak (m2)

De maximale hoeveelheid overgang tussen open ruimte en vegetatie bedraagt 4040.1 meter. Dit geldt per vak van 400 m2, als aangenomen wordt dat de open ruimte verdeeld is over het vak in hokjes van 1 dm2. Nu zijn er twee factoren waarvan de som kan varieren tussen 0 en 1 afhankelijk van de open ruimte die de groeiende plant kan innemen.

RELOMTR : een factor die varieert tussen 0 en 1 afhankelijk van het aantal meters overgang tussen open ruimte en vegetatie binnen het vak

RELRAND : een factor die varieert tussen 0 en 1 afhankelijk van het aantal meters overgang tussen open ruimte van een bepaald vak en vegetatie van de naburige vakken.

De formule waarmee de toename in oppervlak door groei berekend wordt ziet er nu als volgt uit:

$$\text{UITBR1}(i) = C(i) \times \text{RELOMTR} \times \text{PLUSO}(i) + C(i) \times \text{RELRAND} \times \frac{\sum_{i=1}^{6} \text{PLUSO}(i)}{6}$$

waarbij:

UITBR1 : de toename in oppervlakte dat ingenomen wordt door soort i door groei van de aanwezige vegetatie

$\sum_{i=1}^{6} \text{PLUSO}(i)$: de som van de variabelen PLUSO(i) van de 6 omringende vakken.

6.3.1 procedure KIEMING: het innemen van oppervlak door kieming

Deze procedure beschrijft de toename in oppervlak door vestiging van kiemplanten. De standing crop wordt niet beinvloedt door deze procedure. Doordat het oppervlak dat soort i inneemt, toeneemt, krijgt de groeifactor $\alpha(i)$ uit het submodel GROEI (zie § 3.3.1) een waarde die dichter bij 1 ligt. Hierdoor treedt er meer groei op en neemt via een indirekte manier de standing crop toe. Procedure KIEMING werkt met de volgende formule:

UITBR2(i) = COZ(i) x OPENOPP x KIEMZOUT x KIEMTEMP

waarbij:

UITBR2(i) : de toename in oppervlak dat ingenomen wordt door soort i door kieming (m2)

COZ(i) : een soortspecifieke constante die aangeeft hoeveel oppervlak door soort i per m2 per dag wordt ingenomen onder optimale omstandigheden (m2 / m2 x dag)

OPENOPP : het open oppervlak in het vak (m2)

KIEMZOUT : een factor die de groeiremming door een dosis zout in de bovenste laag van de bodem uitdrukt ($0 \leq$ KIEMZOUT ≤ 1)

KIEMTEMP : een factor die de groeibeinvloeding door de temperatuur aangeeft ($0 \leq$ KIEMTEMP ≤ 1).

Aanvankelijk was het zaadkapitaal afhankelijk gesteld van de toename van zaad, als functie van de biomassa in het vak van de betreffende soort, en de afname van zaad door sterfte en kieming. Hiervoor bleken verscheidene soortspecifieke constantes nodig die niet gemakkelijk te bepalen zijn. Daarom is gekozen voor de aanname dat het zaadkapitaal per soort overal gelijk en constant is (constante COZ(i)).

Het zoutgehalte in de bovenste bodemlaag (0-1cm) beinvloedt in hoge mate de kieming van zaad. Daarom is er een factor KIEMZOUT opgenomen, die varieert tussen 0 en 1 volgens de volgende formules:

als CCIJFER < TEZOUT dan $\quad \text{KIEMZOUT} = 1 - \frac{\text{CCIJFER}}{\text{TEZOUT}}$

als CCIJFER $\geq$ TEZOUT dan $\quad$ KIEMZOUT=0

waarbij:

CCIJFER : het aantal gram NaCl per liter bodemvocht zoals het voor het betreffende vak gesimuleerd is (zie § 4.3.1) voor de bodemlaag van 0-1 cm diepte

TEZOUT : een soortspecifieke constante die aangeeft bij welk C-cijfer geen kieming meer mogelijk is

KIEMZOUT : een factor die de groeiremming door een dosis zout in de bovenste cm van de bodem aangeeft ($0 \leq$ KIEMZOUT ≤ 1).

Het verband tussen het C-cijfer van de bovenste centimeter van de bodem en de factor KIEMZOUT is weergegeven in fig. 6.2.

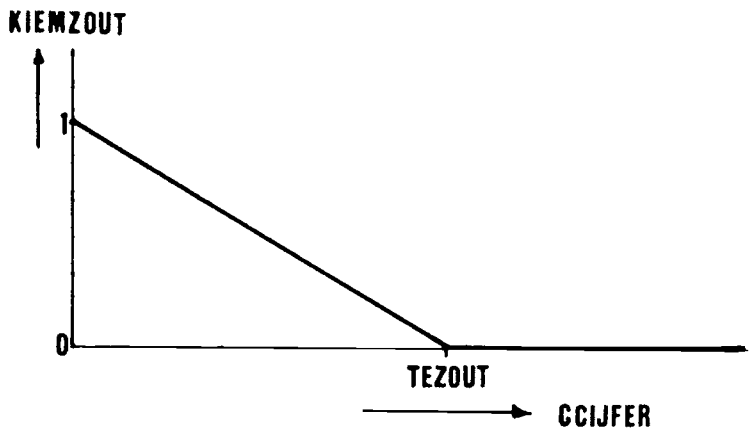


fig. 6.2. De relatie tussen het C-cijfer van de bovenste centimeter van de bodem en factor KIEMZOUT, zoals die geldt in het model.

De kieming is ook temperatuurafhankelijk, daarom is de factor KIEMTEMP opgenomen. Omdat voor de verschillende plantesoorten uit het model niet voldoende gegevens bekend zijn over de relatie temperatuur en kieming is aangenomen dat deze relatie gelijk is aan die tussen temperatuur en groei. De factor KIEMTEMP krijgt daarmee een waarde die gelijk is aan groeifactor $k(i)$ uit het submodel GROEI (zie § 3.9.1).

6.4.1 procedure VERDEEL: het verdelen van de open ruimte

Tenslotte wordt vastgesteld of de berekende oppervlakte-toename per soort door groei en kieming mogelijk is. Als het open oppervlak groter is dan de som van de berekende oppervlakte-toenames van de verschillende soorten, dan is er geen probleem. Als deze echter kleiner is, dan wordt het beschikbare open oppervlak verdeeld tussen de verschillende soorten in een verhouding die gelijk is aan die tussen de berekende oppervlakte-toenamen van de verschillende soorten. Dit gebeurt met de volgende formules:

als $\sum_{i=1}^{5} (\text{UITBR1}(i) + \text{UITBR2}(i)) > \text{OPENOPP}$ dan

$$\frac{\Delta \text{OPPERVLAK}(i)}{\Delta T} = \frac{\text{UITBR1}(i) + \text{UITBR2}(i)}{\sum_{i=1}^{5} (\text{UITBR1}(i) + \text{UITBR2}(i))} \times \text{OPENOPP}$$

anders:

$$\frac{\Delta \text{OPPERVLAK}(i)}{\Delta T} = \text{UITBR1}(i) + \text{UITBR2}(i)$$

waarbij:

UITBR1(i)	: de toename in oppervlak dat bezet wordt door soort i door groei van de aanwezige vegetatie (in m2)
UITBR2(i)	: de toename in oppervlak dat bezet wordt door soort i door kieming (in m2)
OPENOPP	: het open oppervlak in het betreffende vak (in m2)
OPPERVLAK(i)	: het oppervlak dat in het betreffende vak soort i wordt ingenomen (in m2)
T	: de tijdstap (in dagen)

Zoals al gesteld is heeft submodel VESTIG in principe geen invloed op de standing crop (BIOMASSA en/of BIOMDOOD). Alleen het speciale geval dat er geen biomassa van soort i in het betreffende vak aanwezig is, maar dat soort i wel oppervlak in het vak inneemt is hierop een uitzondering:

als OPPERVLAK(i) > 0 en BIOMASSA(i) = 0 dan geldt:

BIOMASSA(i) = CBO(i) x OPPERVLAK(i)

waarbij:

CBO(i)	: een soortspecifieke constante die een minimale hoeveelheid biomassa per m2 doet ontstaan als deze niet aanwezig was (kg/m2).

Zonder deze beginbiomassa zou soort i nooit in de standing crop kunnen voorkomen.

6.5.1 parameterinvulling submodel VESTIG

De parameter C(i) bepaalt hoeveel het oppervlak van soort i toeneemt als deze soort 1 kilogram in biomassa toeneemt, en als er voldoende open ruimte beschikbaar is. Bij gebrek aan literatuurgegevens is gesteld dat als de open ruimte niet beperkend zou zijn, een bepaalde soort 1 m2 ingenomen heeft, als deze soort een hoeveelheid biomassa geproduceerd heeft, die gelijk is aan de maximale hoeveelheid biomassa op die vierkante meter (=BIOMAX). Dit geeft waarden aan C(i) zoals weergegeven in tabel 6.1.

	BIOMAX(i)	C(i)
agrostis	0.8842	1.131
puccinellia	0.8842	1.131
aster	0.8842	1.131
phragmites	2.0000	0.500
salix	2.0000	0.500

tabel 6.1. De in de simulaties gebruikte waarden van C(i), in m2/kg, en BIOMAX(i), in kg/m2.

De waarden van parameter COZ(i) zijn niet gefundeerd op literatuur- of veldgegevens. Ze zijn klein gehouden omdat algemeen wordt aangenomen dat de kieming momenteel in de Lauwersmeer geen grote rol speelt bij het veroveren van open oppervlakten. Bij nader inzien zijn deze waarden waarschijnlijk toch aan de lage kant.

	COZ(i)
agrostis	0.00016
puccinellia	0.00016
aster	0.00064
phragmites	0.00001
salix	0.00001

tabel 6.2. De in de simulatie gebruikte waarden voor COZ(i) in m2/m2.

De relatie tussen A-cijfer en VOCHT enerzijds en B-cijfer, VOCHT en BEDEKKING anderzijds voor de bovenste centimeter van de bodem zijn berekend uit de gegevens van Van Hoffen (1984). Deze berekening was gelijk aan die beschreven in § 4.3.2. De gevonden relaties zijn:

ACIJFER = 1.706 x VOCHT + 19.236

MAXZOUT = -0.195 x BEDEKKING + 15.867

als MAXZOUT $<$ 1 dan MAXZOUT = 1

De parameter TEZOUT heeft dezelfde waarde gekregen als de parameter Z2(i), die de lethale dosis zout voor de groei aangeeft.

Ook de temperatuurafhankelijkheid van de kieming is gelijk gesteld aan de temperatuurafhankelijkheid van de groei. Daarom wordt in de procedure KIEMING de waarde van k(i) uit het submodel GROEI gebruikt.

HOOFDSTUK 7: submodel BEGRAZING

7.1.1 inleiding

Het submodel BEGRAZING beschrijft de consumptie en de daarmee gepaard gaande verschijnselen vertrapping en beweidingsverlies zowel ruimtelijk als op soortsniveau. De ruimtelijke beschrijving berust op het idee dat de pinken doelbewust grazen in de aantrekkelijkste vakken. Wordt een vak zover afgegraasd dat het z'n aantrekkelijkheid t.o.v. de omgeving verliest dan gaan de pinken naar het op dat moment aantrekkelijkste vak. De beschrijving op soortsniveau gebeurt met soortspreferentiefaktoren die samen met het aanbod de consumptie bepalen.
In de eerste plaats wordt in dit submodel in de procedure BEHOEFTE berekend wat de pinken consumeren op de te simuleren dag en over het hele simulatiegebied. Met behulp van preferentiefaktoren, berekend in de procedure PREFERENTIE wordt in de procedure VAKKEUZE de begrazing over de vakken verdeeld. In de procedure VERTRAPPING wordt in het gekozen vak de oppervlakte en de daarmee evenredige hoeveelheid biomassa die er per soort wordt vertrapt berekend. In de procedure CONSUMPTIE wordt berekend hoeveel er in hetzelfde vak van de overblijvende biomassa per soort wordt geconsumeerd. Daarna wordt d.m.v. VERLIES gecorrigeerd voor de biomassa die de pinken wel afgrazen maar weer uit de bek laten vallen en dus niet consumeren.
In het submodel BEGRAZING wordt zowel het levende als het dode materiaal begraasd. De parameters voor het dode materiaal zijn gelijk gesteld aan die van het levende materiaal.
Omdat met het verdwijnen van biomassa door afgrazen ook nutrienten uit het systeem zouden verdwijnen worden deze in de procedure NUTVRIJ weer teruggebracht in het systeem als niet opneembare, gebonden nutrienten.

7.2.1 procedure BEHOEFTE

De consumptie over het hele simulatiegebied wordt berekend afhankelijk van 2 faktoren:

1. tijd
2. aanbod.

Voor de faktor tijd is een correctiefaktor in het submodel gebracht (C5). De faktor aanbod is alleen van belang als het aanbod aan begraasbaar materiaal kleiner is dan een kritische waarde (BIOSAT), zie fig. 7.1.

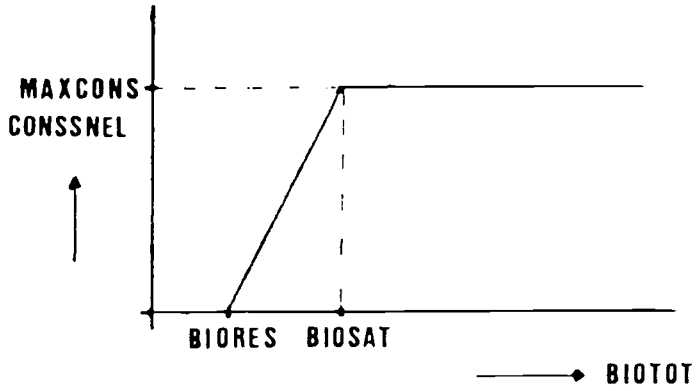


fig. 7.1. De relatie tussen aanbod van begraasbaar materiaal en de consumptiesnelheid.
Naar Noy Meir (1978).

In formule:

als BIOTOT $\geqslant$ BIOSAT dan:

$$\text{CONSSNEL} = \text{MAXCONS} \times \text{C5} \times \text{AANTAL} \times \left(\frac{\text{BIOMAS} - \text{BIORES}}{\text{BIOSAT} - \text{BIORES}}\right)$$

als BIOTOT $<$ BIOSAT dan;

$$\text{CONSSNEL} = \text{MAXCONS} \times \text{C5} \times \text{AANTAL}$$

waarbij:

BIOTOT	: totale begraasbare biomassa in het simulatiegebied (kg. D.S.).
BIORES	: biomassa van het onbegraasbare residu van de vegetatie (kg. D.S.).
BIOSAT	: kleinste biomassa van het bovengrondse begraasbare materiaal waarbij maximale consumptie optreedt (kg. D.S.).
AANTAL	: aantal pinken in het simulatiegebied.
C5	: correctiefaktor voor de invloed van de tijd op de consumptiesnelheid.
MAXCONS	: maximale consumptiesnelheid (kg. D.S./dag).
CONSSNEL	: consumptiesnelheid (kg. D.S./dag).

De totale begraasbare biomassa in het simulatiegebied wordt berekend door de begraasbare biomassa over alle vakken met coordinaten (x,y) en over alle soorten j te sommeren:

$$\text{BIOTOT} = \sum_{\substack{x=1\\y=1}}^{5} \left(\sum_{j=1}^{5} (\text{BIOMASSA}(x,y,j) + \text{BIOMDOOD}(x,y,j))\right)$$

De biomassa van het onbegraasbare residu in een het simulatiegebied wordt berekend door de residubiomassa van soort j te vermenigvuldigen met de oppervlakte van soort j in het vak met coordinaten (x,y) en dit te sommeren over de 5

soorten en over alle vakken:

$$BIORES = \sum_{\substack{x=1\\y=1}}^{5} \left(\sum_{j=1}^{5} (RESIDU(j) \times OPPERVLAK(x,y,j)) \right)$$

waarbij:

RESIDU(j) : onbegraasbare residubiomassa van soort j (kg. D.S./m2).

De kleinste biomassa van het bovengrondse begraasbare materiaal waarbij maximale consumptie optreedt wordt berekend door de kleinste biomassa per oppervlak waarbij de consumptie maximaal is te vermenigvuldigen met het oppervlak van het hele simulatiegebied en dit te vermeerderen met de residubiomassa van het simulatiegebied:

$$BIOSAT = BIORES + SATURATIE \times \sum_{\substack{x=1\\y=1}}^{5} \left(\sum_{j=1}^{5} (OPPERVLAK(x,y,j)) \right)$$

waarbij:

SATURATIE : kleinste biomassa per oppervlak waarbij de consumptie maximaal is (kg. D.S./m2).

7.2.2 parameterinvulling procedure BEHOEFTE

Voor het berekenen van de consumptie per dag (MAXCONS) zijn vier parameters nodig: RESIDU, BIOSAT, AANTAL, MAXCONS en een correctiefaktor C5.

RESIDU: Lotz en Poorter (1983) gebruiken in hun model een onbegraasbare residubiomassa van 250 kg. D.S. per ha. Dit is een waarde voor een grazige vegetatie, dus in ons geval alleen bruikbaar voor de soorten agrostis en puccinellia: 0.025 kg. D.S./m2.
Aster is een rozetplant, waarvan de rozetten nauwelijks worden begraasd aangezien deze laag bij de grond zitten. Smit (1984) gebruikt in zijn simulatieproeven een 2 keer zo hoge restbiomassa na begrazen voor aster als voor agrostis en puccinellia. Op grond hiervan is de residubiomassa voor aster gesteld op 0.050 kg. D.S. per m2. Voor phragmites is de residubiomassa gesteld op 10% van de maximale biomassa (BIOMAX): 0.200 kg. D.S./m2; van riet blijven namelijk na begrazing nog vele kale stengels staan. Voor salix is de residubiomassa nog hoger genomen, aangezien de houtige delen niet worden begraasd: 0.250 kg. D.S./m2.

	RESIDU(j)
agrostis	0.025
puccinellia	0.025
aster	0.050
phragmites	0.200
salix	0.250

tabel 7.1. De in de simulaties gebruikte waarden voor RESIDU(j) in kg. D.S./m^2.

BIOSAT: Voor schapen ligt deze waarde rond de 550 kg D.S. per ha. (Hamilton et al. (1972)) tot 600 kg. D.S. per ha. (Arnold en Dudzinski (1966)). Pinken hebben echter een grotere dagelijkse droge stofopname dan schapen en tevens is de graasafstand van pinken maar 3 tot 5 km. tegen dat van schapen 5 tot 13 km. per dag. De waarde voor pinken zal dus hoger liggen dan voor schapen. Gesteld is SATURATIE = 750 kg. D.S. per ha. Dit is echter een waarde voor de begraasbare biomassa; deze waarde moet dus vermeerderd worden met BIORES om BIOSAT te bepalen.

AANTAL: Het aantal pinken varieerde weinig van jaar tot jaar. In het beheersvoorstel voor de Lauwerszeepolder (Muis 1980) werd gesproken over 280 dieren op 225 ha. In 1982 liepen er daadwerkelijk 250 pinken (Dijkstra en Schulte 1984). In 1983 liepen er 200 pinken (Beemster en Terpstra 1984). In de simulaties is steeds een veebezetting gebruikt van 1 pink/ha., wat betekent 1 pink op een simulatiegebied van 5 bij 5 vakken.

MAXCONS: Voor de parameter MAXCONS zijn in de literatuur verschillende waarden gevonden, deze staan in tabel 7.2.

Consumptie (kg. D.S./dag)	Bron:
7.9	Lotz en Poorter (1983)
6.4 pink van 300 kg.	Friso en van Esch (1983)
7.1 " " 350 "	idem.
8.1 " " 400 "	idem.
8.8 " " 450 "	idem.
7.0	Muis (1980)
4.0 - 7.0	Beemster en Terpstra (1984)
6.0 - 10.8	idem.

tabel 7.2. In de literatuur gevonden waarden voor de consumptiesnelheid.

Beemster en Terpstra (1984) schatten (d.m.v. bepaling van de hapgrootte en de hapfrequentie) de opname op 4 kg. D.S. per dag in juni/juli. Later in het beweidingsseizoen maten zij een opname van 6 kg. D.S. per dag. De andere waarden van Beemster en Terpstra in de tabel zijn waarden berekend aan de hand van het gewicht van de pinken.

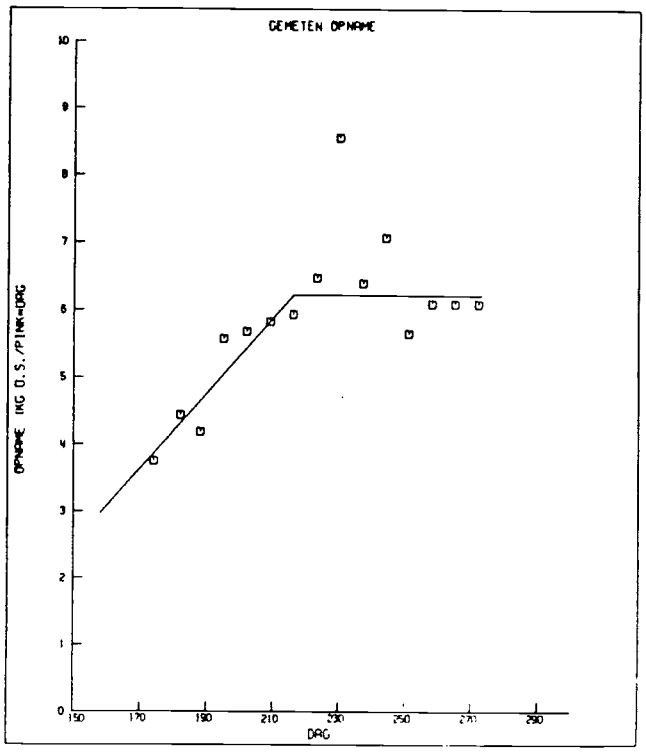


fig. 7.2. Gemeten verloop van de consumptiesnelheid tijdens het beweidingsseizoen.
Naar Beemster en Terpstra (1984).

Uit de gegevens van Beemster en Terpstra (1984) blijkt dat de opname in het begin van het seizoen toeneemt in de loop van de tijd (zie fig. 7.2). Deze toename is een gevolg van:

1. het in gewicht toenemen van de pinken.
2. het drachtig raken van de pinken.

Om de opname te kunnen corrigeren voor deze toename is een correctiefaktor C5 nodig.
Van de eerste 7 punten uit fig. 7.2 is het lineaire verband bepaald tussen de opname en de tijd. Met dit verband wordt de correctiefaktor berekend volgens:

C5 = 0.00899 x TIJD - 0.9435

Vanaf dag 216 is het gemiddelde van de gemeten opnames berekend: gemiddelde opname is: 6.230 ± 0.401 kg. D.S./pink x dag.
Het snijpunt van de beide lijnen ligt op TIJD = 216.18.

De simulaties zijn uitgevoerd met MAXCONS = 10.80 kg. D.S./pink x dag. Dit is een hogere waarde als is berekend m.b.v. de hapfrequenties (Beemster en Terpstra 1984), maar de auteurs stellen zelf dat deze consumptie waarschijnlijk een onderschatting is van de werkelijke consumptie doordat de nachtelijke graasactiviteit niet is gemeten.
De parameterinvulling betekent dat:

als TIJD $\geq$ 216 dan is:

CONSSNEL = 10.80 kg. D.S./pink x dag.

als TIJD $<$ 216 dan is:

CONSSNEL = 10.80 x C5 kg. D.S./pink x dag.

Dit betekent dat CONSSNEL varieert van:

5.15 kg. D.S./pink x dag (7 juni),
tot 10.80 kg. D.S./pink x dag (na 4 aug.).

7.3.1 procedure PREFERENTIE

In welke vakken de pinken gaan grazen wordt bepaald met preferentiefaktoren. Deze worden berekend volgens:

PREFFAKT(x,y) = LI(x,y) x FI(x,y) x EI(x,y)

waarbij:

LI : locality preference (Goodall 1969); preferentie die aan een vak (x,y) wordt toegekend op grond van abiotische faktoren zoals: afstand tot omheining, hoogteligging, aanwezigheid van een schuurpaal e.d.

FI : forage preference (Goodall 1969); de aantrekkelijkheid van het bovengrondse begraasbare materiaal in vak (x,y).

EI : preferentie die een vak (x,y) krijgt afhankelijk van zijn omgeving.

EI wordt berekend als het gemiddelde van de FI x LI waardes van vak (x,y) en de aangrenzende vakken.

FI wordt berekend als:

$$FI(x,y) = \sum_{j=1}^{5} ((BIOMASSA(x,y,j) - RESIDU(j) \times OPPERVLAK(x,y,j)) \times PREF(j))$$

waarbij:

PREF(j) : preferentie van soort j; bepaald als het aandeel van soort j in het menu van de pinken bij een gelijk en overmatig aanbod van alle soorten.

7.3.1 parameterinvulling procedure PREFERENTIE

Voor de preferentie zijn de parameters LI,EI en PREF(j) van belang.
LI en EI: De plaatspreferentie van een vak is o.a. afhankelijk van:

- de afstand tot een omheining.
- de afstand tot een schuurpaal.
- de afstand tot drinkwater.
- de afstand tot een slaapplaats.
- de hoogteligging.

Senft et al. (1983) vinden een omgekeerd evenredig verband tussen de afstand tot een voor de koeien belangrijke abiotische faktor en de bezoekfrequentie; dit betekent dat als een vak a tien keer zover is verwijderd van b.v. een schuurpaal als een vak b dit laatste vak tien keer zo vaak zal worden bezocht als vak a. Tevens vinden bovengenoemde auteurs dat de invloed van de vegetatie op de bezoekfrequentie beschreven kan worden door een lineair verband. Echter hoe de invloed van abiotische faktoren op de bezoekfrequentie zich verhoudt tot de invloed van de vegetatie op de bezoekfrequentie is niet bekend.
In het model wordt steeds aan een vak een LI waarde toegekend, deze geldt dus voor het hele vak en is dan ook een soort gemiddelde waarde. Deze LI waarde wordt niet beinvloed door de aan- of afwezigheid van een preferentieverhogende abiotische faktor in een nabijgelegen vak, dit gebeurt d.m.v. de faktor EI. Deze laatste wordt berekend als het gemiddelde van de LI x FI waardes van het vak (x,y) en de aangrenzende vakken. Hiermee wordt bereikt dat als in een vak (x,y) b.v. een schuurpaal is gesitueerd terwijl de aangrenzende vakken geen preferentieverhogende faktor bezitten, vak (x,y) in preferentie wordt verlaagd terwijl de aangrenzende vakken in preferentie worden verhoogd. De invloed van een schuurpaal wordt dus uitgesmeerd over meerdere vakken. Ook de invloed van de aanwezigheid van door de pinken geprefereerde soorten wordt zo uitgesmeerd over meerdere vakken. De invloed van preferentieverhogende faktoren reikt echter niet verder dan de aangrenzende vakken.
De LI waarde hangt ook af van de hoogteligging en de hiermee samenhangende grondwaterstanden. Beemster en Terpstra (1984) vinden een afnemende graasactiviteit aan het eind van het beweidingsseizoen op de lagere delen van de platen en een toename op de hogere delen. Dit wijten zij aan de hogere grondwaterstanden in de lagere gebieden als aan het einde van het beweidingsseizoen het weer steeds natter wordt. De graasactiviteit op de lagere delen neemt af met een faktor 5, van gemiddeld 5 pinkuren per ha. per dag tot ongeveer 1 pinkuur per ha. per dag. Om dit met het model te kunnen simuleren wordt als VOCHT(x,y) $\geq$ 50 (zie § 4.2.1) de LI van vak (x,y) een faktor 5 kleiner. M.a.w. als het water in een vak (x,y) op het maaiveld staat dan wordt de plaatspreferentie een faktor 5 kleiner. In alle andere gevallen blijft de plaatspreferentiefaktor LI gelijk aan de

ingevoerde waarde. Deze vochtcorrectie voor de preferentie van een vak is niet gebruikt bij de simulaties. Wel is gekeken naar de invloed van de correctie op de output.
De ingevoerde LI kan in principe varieren van 0 tot ∞ (met de waarde 0 wordt dus een exclosure in het gebied gecreeerd). De verhouding tussen de biotische en de abiotische komponent in de preferentie van een vak is echter wel van belang. Aangezien de grootte van FI bepaald wordt door de begraasbare biomassa in een vak, is de LI waarde hiernaar gericht. Bij een biomassa van 80 kg. per vak (2 ton per ha.) van een zeer preferabele soort met PREF(j) = 0.80 is FI = 64. Als de biomassa is verdeeld over 5 soorten, elk met een PREF(j) = 0.20 dan is FI = 16. Op grond hiervan zijn de simulaties uitgevoerd met voor alle vakken een LI waarde van 10. Hierbij weegt de abiotische komponent in de preferentie dus iets minder zwaar dan de de biotische komponent.

PREF(j): Friso en van Esch definieren PREF(j) als het aandeel van soort j in het dieet van de pinken bij een gelijk en overmatig aanbod van alle soorten. Deze preferenties zijn in het veld moeilijk te bepalen, aangezien alle 5 soorten zelden in een gelijk en overmatig aanbod in het veld worden aangetroffen.

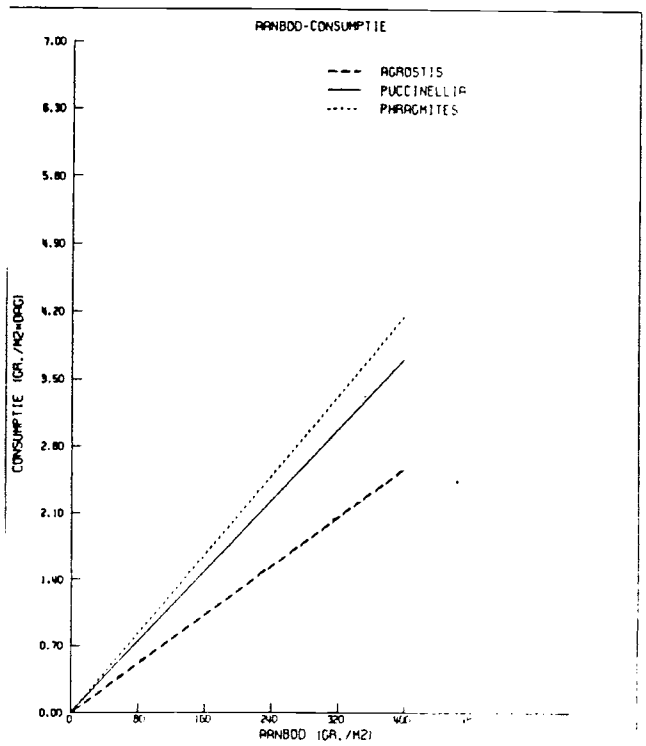


fig. 7.3. Gemeten verband tussen aanbod en consumptie van drie soorten. Naar Beemster en Terpstra (1984).

Beemster en Terpstra (1984) hebben voor 3 soorten bij verschillend aanbod de consumptie bepaald. Dit is uitgezet in fig. 7.3. Per soort is het lineaire verband uitgerekend tussen de consumptie en het aanbod. Hierbij is het aanbod van phragmites verminderd met een onbegraasbare residubio-

massa. Deze residubiomassa is berekend als het snijpunt van de ongekorrigeerde lijn met de x-as. Als maat voor de preferentie van de drie soorten is de richtingscoefficient van de berekende lijn genomen. Dit geeft aan hoe de consumptie reageert op een toename in het aanbod. Uit vergelijking van de drie berekende richtingscoefficienten komt van hoog naar laag de volgorde: phragmites, puccinellia, agrostis. Voor geen van de drie lijnen is bekend wat het aanbod is van de andere soorten bij de meetpunten. Echter de invloed van de andere soorten op de consumptie van een soort zal toenemen naarmate de preferentie van een soort daalt, m.a.w. de konsumptie van de soort met de hoogste preferentie zal het minst beinvloed worden door het aanbod van de andere soorten. De soort met de hoogste preferentie moet dus het beste lineaire verband vertonen. Vergelijking van de drie correlatiefaktoren levert van hoog naar laag eveneens de volgorde: phragmites, puccinellia, agrostis (zie bijlage 9).

In de bovengenoemde reeks zijn de twee andere soorten aster en salix aldus geplaatst:
aster als even preferabel als puccinellia.
salix als een erg weinig preferabele soort.
De verdere berekening van de prefrentiefaktoren is gebeurd met de verhouding tussen de richtingscoefficienten en het feit dat de som van alle preferentiefaktoren samen 1 moet zijn.
De berekende preferentie faktoren staan in tabel 7.3.

	PREF(j)
agrostis	0.17
puccinellia	0.26
aster	0.26
phragmites	0.28
salix	0.03
totaal:	1.00

tabel 7.3. De in de simulaties gebruikte waarden voor PREF(j).

7.4.1 procedure VAKKEUZE

In deze procedure wordt bepaald in welke vakken de pinken gaan grazen. Hiertoe worden de in procedure PREFERENTIE berekende preferentiefaktoren verdeeld in klassen. Dit is nodig om het onderscheidend vermogen van de begrazing te verkleinen; zonder een klassenindeling zouden de pinken in de simulatie onderscheid kunnen maken tussen vakken waar het standing crop verschil maar 1 gram bedraagt.

De klassenverdeling komt tot stand door:

$$KLASSE(x,y) = \frac{PREFFAKT(x,y) \times XK}{MAXPREF}$$

waarbij:

MAXPREF : grootste produkt van LI x FI x EI.
XK : het aantal klassen.

Het vak waarvan PREFERENTIE = MAXPREF krijgt dus de hoogste waardering, namelijk XK. Als PREFFACT geen geheel getal is dan vindt altijd afronding naar boven plaats (5.1 wordt 6; 5.9 wordt 6), zodat er XK even grote klassen worden gevormd. Het weghalen van biomassa tengevolge van begrazing (= consumptie, vertrapping en beweidingsverlies) begint in het vak met PREFFACT = XK. Als gevolg van deze begrazing wordt de faktor FI verlaagd (hierin zit immers de begraasbare biomassa). De faktor FI wordt zo ver verlaagd dat de KLASSE van het vak met 1 wordt verlaagd. Komen er meer vakken voor met dezelfde KLASSE dan wordt de volgorde van begrazing binnen deze klasse random gekozen. Nadat alle vakken in een klasse zijn begraasd en CONS $\leq$ CONSSNEL, gaat de begrazing verder met de vakken die een klasse lager worden gewaardeerd. Hierin zitten dan ook de vakken die al eerder zijn begraasd.
De begrazing stopt als CONS = CONSSNEL, of als alle vakken een KLASSE hebben van 0. Dit laatste betekent namelijk dat er geen begraasbare biomassa meer in de vakken aanwezig is.
De procedure VAKKEUZE is niet bedoeld om de volgorde waarin de vakken worden begraasd te simuleren. Dat kan niet met deze procedure omdat er geen rekening is gehouden met de afstand tussen de vakken. Zo kan in een veldsituatie een vak a dat volgens de simulatie in een lagere klasse komt als een vak b, toch eerder worden begraasd als vak b, omdat het dichter bij het vak ligt waar de pinken in de voorafgaande simulatie graasden. Tevens is de simulatie bedoeld voor meerdere pinken, die zo blijkt uit de gegevens van o.a. Beemster en Terpstra (1984), in meerdere groepen afzonderlijk kunnen grazen.
De procedure VAKKEUZE is alleen bedoeld om de frequentie waarin de vakken worden bezocht over een tijdsperiode van 1 dag te simuleren.

7.4.2 parameterinvulling procedure VAKKEUZE

Voor de klassenindeling is een parameter XK nodig die het aantal klassen bepaalt.
Voor het bepalen van de parameter XK is de afweging gemaakt tussen enerzijds het feit dat de pinken waarschijnlijk niet meer dan twee klassen onderscheiden (goed en slecht) en anderzijds dat het aantal klassen bepaalt hoeveel biomassa er per bezoek door de pinken wordt geconsumeerd en dus ook

hoe de verhouding consumptie : vertrapping ligt. Aan de ene kant is XK dus een parameter die geen oecologische (of ethologische) betekenis heeft, terwijl aan de andere kant deze parameter bepaalt hoe de consumptie wordt uitgesmeerd over de vakken. Hoe kleiner XK des te meer er per bezoek geconsumeerd wordt en des te minder vakken er bezocht worden. Aangezien de vertrapping niet afhankelijk is van het aantal vakken dat wordt bezocht bepaalt XK dus ook de verhouding consumptie:vertrapping. De simulaties zijn uitgevoerd met XK = 5.

7.5.1 procedure VERTRAPPING

Na het kiezen van een vak wordt eerst de procedure VERTRAPPING uitgevoerd. Hiervoor is een eigen benadering ontwikkeld waarbij de vertrapping gekoppeld is aan het vakbezoek en niet rechtstreeks aan de consumptie, dit om eventuele vertrapping rond schuurpalen en langs omheiningen te kunnen simuleren. Uitgangspunt is dat bij een bezoek aan een vak steeds het hele vak wordt doorlopen.
Bij een bezoek aan een vak (waarbij KLASSE met 1 wordt verlaagd) met een oppervlak van 400 m2 is het aantal pootafdrukken dat de pinken maken geschat op 3200. Hierbij is uitgegaan van een graasbreedte voor een pink van 0.5 meter. Hierdoor is een vak van 20 bij 20 meter op te delen in 40 graasbanen van 20 meter lang. Het aantal pootafdrukken per meter is geschat op 4, wat betekent dat er dus 4 x 20 = 80 pootafdrukken geplaatst worden voor het af grazen van een strook van 10 m2. In een vak van 400 m2 worden dus 40 x 80 = 3200 pootafdrukken gemaakt. Bij een pootoppervlak van 0.01 m2 komt dit neer op een totaal oppervlak van 32 m2. Als elke pootafdruk een open plek zou worden zou dat betekenen dat per bezoek 8% van de oppervlak opengetrapt zou worden. Omdat niet elke pootafdruk een vertrapping van de zode hoeft te betekenen is een faktor C3(j) ingevoerd. De mate van opentrapping van de vegetatie, dus de grootte van C3(j), is afhankelijk van:

1. de soort vegetatie; zo zal b.v. een zodevormende plant minder vertrapt worden dan een niet-zodevormende plant (Heady 1975).
2. de vochttoestand van de bodem; vegetatie op een vochtige bodem zal meer worden vertrapt dan vegetatie op een droge bodem (Duffey et al. 1974).

De parameter C3(j) kan per soort j worden ingevoerd.
In de procedure WATER (submodel GROEI) wordt per dag de vochttoestand van de bodem berekend. Als VOCHT(x,y) $\geqslant$ 50 wordt bij een bezoek aan dit vak (x,y) de vertrappingscoefficient C3(j) voor alle soorten vermenigvuldigd met 2 (zie § 4.2.1).
Aan de hand van de oppervlakte die een soort j inneemt in een vak (x,y) wordt berekend hoeveel oppervlak er van soort j bij een bezoek wordt opengetrapt (VERTRO):

$$\text{VERTRO}(x,y,j) = \frac{\text{OPPERVLAK}(x,y,j) \times 32 \times C3(j)}{400}$$

Met de verhouding BIOMASSA(x,y,j)/OPPERVLAK(x,y,j) van soort j in vak (x,y) van voor de vertrapping wordt de hoeveelheid biomassa uitgerekend die tengevolge van de vertrapping verdwijnt (VERTRB):

$$\text{VERTRB}(x,y,j) = \frac{\text{VERTRO}(x,y,j) \times \text{BIOMASSA}(x,y,j)}{\text{OPPERVLAK}(x,y,j)}$$

evenzo voor het dode materiaal:

$$\text{VERTRD}(x,y,j) = \frac{\text{VERTRO}(x,y,j) \times \text{BIOMDOOD}(x,y,j)}{\text{OPPERVLAK}(x,y,j)}$$

De vertrapte BIOMASSA en BIOMDOOD verdwijnt direkt uit het model omdat het model geen humus onderscheidt.

7.5.2 parameterinvulling procedure VERTRAPPING

Voor de berekening van de opengetrapte oppervlakte is een parameter C3(j) nodig. Deze parameter bepaalt per soort hoeveel er per bezoek van de maximale 32 m2 waarop een pootafdruk komt open oppervlak wordt.
Van Deursen en Strik (1984) hebben in een aantal rietraaien de consumptie en het aantal vertrapte stengels bepaald gedurende een aantal tijdsperiodes (zie tabel 7.4). Deze gegevens zijn omgerekend naar een vak van 400 m2. De bedekking van riet is gemiddeld 3% genomen (Beemster en Terpstra 1984). Dit betekent dat riet dus in een vak een oppervlak inneemt van 12 m2. Het aantal stengels is 76 per m2, dus totaal 30400 stengels in een vak. Deze 30400 stengels staan op 12 m2. Een stengel heeft dus een oppervlak van 3,95 cm2. Van Deursen en Strik hebben het aantal vertrapte stengels bepaald per 200 stengels, dit is omgerekend tot het aantal stengels per 30400 stengels. Hiermee zijn berekend:

$$\text{opengetrapte oppervlak} = \text{aantal stengels} \times 0.000395$$

$$\text{vertrapte biomassa} = \frac{\text{standing crop} \times \text{opengetr. opp.}}{\text{bedekking}}$$

Deze berekeningen zijn uitgevoerd voor raai 1 en raai 3. De vertrappingscoefficient voor riet (C3(j)) is benaderd met een simulatieprogramma dat bij de gegeven consumptie de vertrapping simuleert.
Er is met deze gegevens geen duidelijke relatie aan te tonen tussen de vochttoestand van de bodem en de C3(j). Uit neerslaggevens blijkt echter wel dat een kleine consumptie:vertrapping verhouding steeds samenvalt met een neerslagperiode. In de laatste kolom van tabel 7.4 staat daarom de frequentie van VOCHT(x,y)=50 voor 1983. Het verband tussen de neerslag en de consumptie : vertrapping verhouding is overigens alleen in raai 1 waar te nemen. (zie bijlage 5).

Raai 1:

Periode	cons/vertr	C3(j)	VOCHT	μ	freq.
9/6 - 14/6	4.23	0.013	33.5	0.87	0
14/6 - 16/6	3.63	0.065	36.3	0.95	1
16/6 - 20/6	4.20	0.032	30.4	0.84	0
20/6 - 24/6	--	0.000	21.4	0.77	0
24/6 - 28/6	3.48	0.048	12.8	0.71	0
28/6 - 5/7	2.57	0.072	7.7	0.70	1
5/7 - 19/7	3.43	0.036	0.0	0.60	0
19/7 - 26/7	2.31	0.018	1.3	0.66	1
26/7 - 2/8	0.67	0.025	1.9	0.66	1
2/8 - 11/8	3.55	0.007	3.0	0.62	0
11/8 - 17/8	3.66	0.010	0.0	0.60	0
17/8 - 1/9	2.89	0.004	0.7	0.66	2

Raai 2:

Periode	cons/vertr	C3(j)	VOCHT	μ	freq.
6/6 - 9/6	--	0.000	40.9	0.93	0
9/6 - 14/6	10.54	0.025	33.5	0.87	0
14/6 - 16/6	18.27	0.030	36.3	0.95	1
16/6 - 20/6	2.10	0.062	30.4	0.84	0
20/6 - 24/6	--	0.000	21.4	0.77	0
24/6 - 28/6	2.09	0.110	12.8	0.71	0
28/6 - 5/7	4.20	0.055	7.7	0.70	1
5/7 - 19/7	7.31	0.018	0.0	0.60	0
19/7 - 26/7	--	0.000	1.3	0.66	1
26/7 - 2/8	3.23	0.009	1.9	0.66	1
2/8 - 11/8	4.26	0.007	3.0	0.62	0
11/8 - 17/8	0.62	0.031	0.0	0.60	0
17/8 - 1/9	2.87	0.012	0.7	0.66	2
1/9 - 15/9	0.04	0.017	31.1	0.91	7

tabel 7.4. De in het veld gemeten verhouding consumptie : vertrapping in twee rietraaien (van Deursen en Strik 1984), en de hieruit berekende C3(j). Per tijdsperiode is het gemiddelde van de variabele VOCHT (in mm.) berekend en de hieruit voortkomende groeifaktor μ(riet). In de laatste kolom staat voor iedere tijdsperiode de freqentie dat VOCHT $\geqslant$ 50.

Uitgezonderd de punten waarvoor geldt dat de frequentie (VOCHT = 50) $>$ 0 is de verhouding consumptie : vertrapping voor raai 1 vrij constant: gemiddelde = 3.76 st.afw = 0.33. Voor raai 3 is het beeld veel onregelmatiger (zie tabel 7.4). Dit hangt waarschijnlijk samen met het feit dat raai 3 in een wilgenbosje lag. Doordat wilgen een grote aantrekkingskracht op de pinken hebben werd er vaak door de rietraai heengelopen zonder dat er werd geconsumeerd. Over het algemeen lijkt de verhouding consumptie : vertrapping voor raai 3 hoger te liggen dan voor raai 1. Dit zou betekenen dat raai 3 minder gevoelig is voor vertrapping dan raai 1. Dit is echter tegen de verwachting, aangezien raai 3 gemiddeld lager ligt als raai 1. Raai 1 ligt

namelijk op N.A.P. terwijl raai 3 op N.A.P.-0.37 tot N.A.P.-0.50 ligt. De bodem van raai 3 bevat bovendien ongeveer 5% lutum terwijl de bodem van raai 1 uit lutumarm zand bestaat.

Uit bovenstaande gegevens is voor riet de vertrappingscoefficient berekend met de punten waarbij de frequentie(VOCHT = 50) = 0 (zie tabel 7.5).

Met dit gegeven zijn de vertrappingscoefficienten voor de andere 4 soorten geschat:
agrostis en puccinellia zijn beide grassoorten en zodevormend, hierdoor zijn ze waarschijnlijk minder gevoelig voor vertrapping.
aster is een rozetplant met grote bladen hierdoor is aster waarschijnlijk vrij gevoelig voor vertrapping.
salix is vrij ongevoelig voor vertrapping, na begazing blijven de dode houtige delen van salix nog lange tijd over in het veld; de vertrappingscoefficient is daarom erg laag gekozen.

Aangezien er een verband bleek te bestaan tussen de neerslag en de vertrapping (tenminste voor riet) is er nog een extra procedure ingebouwd die de vertrappingscoefficient verdubbelt als VOCHT(x,y) $\geqslant$ 50. Dit is gedaan voor alle soorten.

	C3(j)
agrostis	0.015
puccinellia	0.015
aster	0.050
phragmites	0.024
salix	0.050

tabel 7.5. De in de simulaties gebruikte waarden voor C3(j).

7.6.1 procedure CONSUMPTIE

Na de procedure VERTRAPPING wordt de consumptie per soort uitgerekend Het berekende verschil in FI (ΔFI) om de KLASSE van vak (x,y) met 1 te verlagen wordt uitgerekend met de BIOMASSA's en de BIOMDOOD's na de vertrapping. Het aandeel van elke soort j in de consumptie (EAT(j)) wordt bepaald door zowel het aanbod van soort j in vak (x,y) als door de preferentie van soort j. Het aandeel van soort j in de consumptie in vak (x,y) wordt berekend door:

$$EAT(j) = \frac{\Delta FI(x,y) \times PREF(j) \times BMAT(x,y)}{\sum_{j=1}^{5} (PREF(j) \times PREF(j) \times BMAT(x,y)}$$

met:

$$BMAT(x,y,j) = BIOMASSA(x,y,j) + BIOMDOOD(x,y,j) - RESIDU(j) \times OPPERVLAK(x,y,j)$$

Is het aanbod van een soort j drie keer zo groot als die van soort k en is tevens de preferentie van soort j twee keer zo groot als die van soort k, dan is het aandeel van soort j in de consumptie zes keer zo groot als het aandeel van soort k. Van het geconsumeerde materiaal wordt steeds na elk bezoek aan een vak de massa opgeteld. De totale consumptie is:

$$CONS_T = CONS_{T-1} + \sum_{j=1}^{5} (EAT(x,y,j))$$

De consumptie stopt als CONS = CONSSNEL.

7.6.2 parameterinvulling procedure CONSUMPTIE

Om de consumptie te berekenen zijn geen nieuwe parameters nodig.

7.7.1 procedure BEWEIDINGSVERLIES

Friso en van Esch (1983) onderscheiden ook een beweidingsverlies-procedure Hierin zit echter ook het biomassaverlies door vertrapping. In de huidige procedure BEWEIDINGSVERLIES wordt echter alleen het verlies aan biomassa berekend dat wel wordt afgegraasd, maar niet wordt geconsumeerd. Dit verlies is gesteld als een bepaald percentage van de consumptie en moet van de consumptie worden afgetrokken. Dit percentage is voor alle soorten even groot gekozen. Het VERLIES wordt berekend als:

$$VERLIES(x,y,j) = \sum_{j=1}^{5} (EAT(x,y,j) \times C4)$$

De totale consumptie wordt dan:

$$CONS + \sum_{j=1}^{5} (EAT(x,y,j) \times (1 - C4))$$

Voor de correctie van de begrazingsinvloed op de groei (zie § 3.8.1) wordt uitgerekend welk deel van de biomassa van soort j in vak (x,y) is weggegraasd:

$$BDRUK(x,y,j) = \frac{EAT(x,y,j) + VERLIES(x,y,j)}{BIOMASSA(x,y,j)}$$

7.7.2 parameterinvulling procedure BEWEIDINGSVERLIES

De parameter C4 is gesteld op 0.01. Dit betekent dat 1% van de biomassa die afgegraasd wordt weer terugvalt op de grond en dus niet wordt meegerekend voor de consumptie. Dit materiaal wordt direkt weer afgebroken en de stikstof komt direkt in de bodem als organische, niet voor de plant beschikbare stikstof.

7.8.1 procedure NUTVRIJ

Met het verwijderen van biomassa door consumptie, vertrappen en morsen verdwijnen ook nutrienten uit het systeem. De nutrienten van het geconsumeerde deel komen via mest en urine gedeeltelijk weer in het systeem terug. De nutrienten uit het gemorste en het vertrapte materiaal komen via afbraak weer terug in het systeem.
In het model wordt voor wat betreft het vrijkomen van de nutrienten geen onderscheid gemaakt tussen de weggegraasde, de vertrapte en de gemorste biomassa. Alle nutrienten uit dit materiaal komen direkt bij het verwijderen van de biomassa vrij als niet opneembare nutrienten en in hetzelfde vak als waaruit de biomassa is verwijderd. Uitgangspunt van deze procedure is dat er een evenwicht is. Er verdwijnen nutrienten door uitspoeling, denitrificatie en consumptie, maar er komen ook nutrienten bij door bacteriele omzettingen en overspoelingen door nutrientrijk water.
Het nutrientenniveau in de biomassa wordt in het submodel GROEI bijgehouden door SS(x,y,j) voor het levende materiaal en voor het dode materiaal door pl(j) (zie § 4.1.1). Nadat is berekend hoeveel levende en dode biomassa er in een vak is vertrapt, geconsumeerd en gemorst worden m.b.v. resp. SS(x,y,j) en pl(j) de hoeveelheden nutrienten in het levende en dode materiaal berekend. De nutrienten in dit materiaal worden weer opgeteld bij SN(x,y):

$$SN(x,y) + \frac{(VERTRB(x,y,j) + EAT(x,y,j) + VERLIES(x,y,j)}{SS(x,y,j) \times (BIOMDOOD(x,y,j) + BIOMASSA(x,y,j))}$$

$$SN(x,y) + (VERTRB(x,y,j) + EAT(x,y,j) + VERLIES(x,y,j) \times \frac{BIOMDOOD(x,y,j) \times pl(j)}{BIOMDOOD(x,y,j) + BIOMASSA(x,y,j)}$$

HOOFDSTUK 8: de invoer-file

8.1.1 de beginwaarden voor de verschillende variabelen

Voor het begrazingsmodel kan draaien moet een beginsituatie gedefinieerd worden. Het te simuleren gebied bestaat uit 25 vakjes van 400 m2 (=1 ha). In deze vakjes is geprobeerd om de verschillende vegetatietypen evenredig met hun voorkomen op de Schildhoek en de Pampusplaat onder te brengen. Hierbij is gebruik gemaakt van de vegetatiekaart van Reitsma (1981).

Met een planimeter is bepaald hoeveel procent van het totaal oppervlak de verschillende vegetatietypen innemen (zie tabel 8.1). De vegetatietypen zijn daarna volgens deze gegevens over de 25 vakjes verdeeld (zie fig. 8.1). Volgens Van Deursen en Strik (1984) bestaat het vegetatietype dat gedomineerd wordt door agrostis (Gas) voor 46% uit agrostis vegetatief en voor 54% uit agrostis aartjes. Daarom is dit vegetatietype onderverdeeld in agrostis vegetatief en agrostis aartjes volgens deze verhouding.

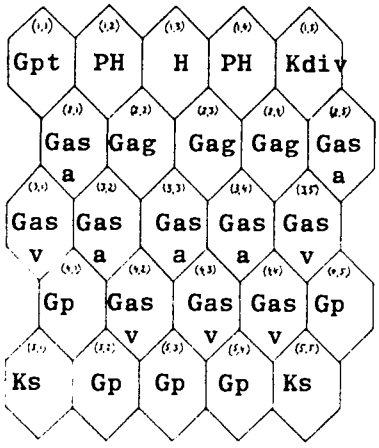


fig. 8.1. Verdeling van de verschillende vegetatietypen over 25 vakjes, naar hun relatief voorkomen op de Schildhoek en de Pampusplaat.

afk.	vegetatietype	perc.
Ks	kruidige vegetatie, vnl. salicornia eur.	6.8 %
Ko	kruidige vegetatie op overgang zout-zoet	0.4 %
Kdiv	kruidige vegetatie, vochtminnende soorten	3.9 %
Gp	grazige vegetatie, vnl. puccinellia mar.	20.3 %
Gas	grazige vegetatie, vnl. agrostis stol.	42.1 %
Gag	grazige vegetatie, vnl. alopecurus gen.	12.2 %
Gpt	grazige vegetatie, vnl. poa triv.	5.2 %
PHdiv	ijle rietvegetatie met rijke ondergroei	7.3 %
H	wilgenstruwelen	1.8 %

tabel 8.1. Het percentage van het totale oppervlak van de Schildhoek en de Pampusplaat, dat ingenomen wordt door de verschillende vegetatietypen (naar Reitsma 1981).

Reitsma (1981) heeft de vegetatietypen verder gekarakteriseerd met modelopnamen. Aan de hand van deze modelopnamen is het beschikbare oppervlak per vak over de vijf soorten, die in het model voorkomen, verdeeld (zie tabel 8.2).

type	agr.	pucc.	aster	phragm.	salix	open
Ks	24	24	24	0	0	328
Ko	144	0	88	16	0	152
Kdiv	192	0	12	40	12	144
Gp	68	128	20	0	0	184
Gas	236	24	16	16	0	108
Gag	72	24	88	24	0	192
Gpt	132	0	88	0	0	180
PHdiv	136	0	0	136	12	116
H	0	0	0	244	76	80

tabel 8.2. Het aantal vierkante meters dat per vegetatietype wordt ingenomen door de vijf verschillende soorten uit het model. De waarden zijn gecorrigeerd voor de bedekkingen van de soorten, die niet in het model voorkomen.

Gesteld is dat de totale bedekking van de opname geheel voor rekening komt van de vijf soorten uit het model, en dat deze vijf soorten voorkomen in een verhouding die evenredig is met de werkelijkheid. Deze omrekening was noodzakelijk omdat sommige soorten wel in de modelopname maar niet in het model voorkomen.

Dijkstra en Schulte (1983) hebben in 1982 bepaald wat de standing crop was per vierkante meter van agrostis vegetatief, agrostis aartjes, puccinellia en aster. Van Deursen en Strik (1984) hebben dit in 1983 voor agrostis vegetatief, agrostis aartjes, puccinellia en phragmites gedaan. Uit deze gegevens is berekend wat de standing crop van de verschillende soorten per vierkante meter is op 3 juni (dag 154) in 1982 en 1983.

Tussen de twee meetdagen die het dichst bij 3 juni

liggen wordt een rechtlijnig verband verondersteld voor de groei. Hieruit kan de standing crop op dag 154 geextrapoleerd worden. Als er geen gegevens beschikbaar waren over de bedekking, dan is aangenomen dat de bedekking 100% was. In de andere gevallen is de standing crop vermenigvuldigd met dezelfde factor, als waarmee de gemeten bedekking vermenigvuldigd moest worden om een bedekking van 100% te krijgen.

Omdat de gemeten standing crop in 1982 nogal veel verschilt van die in 1983 is voor beide jaren een andere invoerfile gemaakt. Phragmites en aster zijn slechts in een jaar gemeten. Aangenomen is dat deze soorten in beide jaren een gelijke standing crop hadden op 3 juni. Over salix zijn geen biomassagegevens bekend. Het levend materiaal van salix in de standing crop heeft een waarde gekregen gelijk aan de totale standing crop van phragmites. Verder is er verondersteld dat er geen dood materiaal van salix aanwezig was.

		1982	1983
agrostis vegetatief	levend	0.170 *	0.354 *
	dood	0.058 *	0.055 *
agrostis aartjes	levend	0.076 *	0.087 *
	dood	0.028 *	0.014 *
puccinellia	levend	0.028 *	0.058 *
	dood	0.000 *	0.004 *
aster	levend	0.116 *	0.116
	dood	0.000	0.000
phragmites	levend	0.247	0.247 *
	dood	0.050	0.050
salix	levend	0.297	0.297
	dood	0.000	0.000

tabel 8.3. De hoeveelheid levend en dood materiaal (in kg) per vierkante meter van de verschillende soorten zoals ze berekend zijn voor dag 154. (* = gemeten in de Lauwersmeer)

In tabel 8.3 is per soort weergegeven hoeveel kilogram levend en hoeveel kilogram dood materiaal per m2 aanwezig was. Deze gegevens zijn vermenigvuldigd met het oppervlak dat per soort per vak berekend was. De aldus verkregen invoerfiles zijn weergegeven in tabel 8.4 en tabel 8.5.

Naast gegevens over de vegetatie moesten er per vak ook gegevens ingevoerd worden voor de hoeveelheid stikstof (variabelen SU, SN, SS(i), SD(i); zie § 4.1.1) en zout (variabele ZO; zie § 4.3.1) en voor de hoogteligging (variabele GRENSVOCHT; zie § 4.2.1) en de plaatsvoorkeur (variabele LI; zie § 7.3.1).

Allereerst wordt berekend hoeveel stikstof ligt opgeslagen in de standing crop. Dit gebeurt met dezelfde formules

	agrostis			puccinellia			aster			phragmites			salix			totale
vak	levend	dood	opp	levend	dood	opp	levend	dood	opp	levend	dood	opp	levend	dood	opp	standing crop
1,1	10.032	3.630	132	0	0	0	10.234	0	88	0	0	0	0	0	0	23.896
1,2	10.336	3.740	136	0	0	0	0	0	0	33.619	6.746	136	3.562	0	12	58.003
1,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	60.317	12.102	244	22.557	0	76	94.976
1,4	10.336	3.740	136	0	0	0	0	0	0	33.619	6.746	136	3.562	0	12	58.003
1,5	14.592	5.280	192	0	0	0	1.396	0	12	9.888	1.984	40	3.562	0	12	36.702
2,1	17.936	6.490	236	0.672	0	24	1.861	0	16	3.955	0.794	16	0	0	0	31.708
2,2	5.472	1.980	72	0.672	0	24	10.234	0	88	5.933	1.190	24	0	0	0	25.481
2,3	5.472	1.980	72	0.672	0	24	10.234	0	88	5.933	1.190	24	0	0	0	25.481
2,4	5.472	1.980	72	0.672	0	24	10.234	0	88	5.933	1.190	24	0	0	0	25.481
2,5	17.936	6.490	236	0.672	0	24	1.861	0	16	3.955	0.794	16	0	0	0	31.708
3,1	40.120	13.759	236	0.672	0	24	1.861	0	16	3.955	0.794	16	0	0	0	92.115
3,2	17.936	6.490	236	0.672	0	24	1.861	0	16	3.955	0.794	16	0	0	0	31.708
3,3	17.936	6.490	236	0.672	0	24	1.861	0	16	3.955	0.794	16	0	0	0	31.708
3,4	17.936	6.490	236	0.672	0	24	1.861	0	16	3.955	0.794	16	0	0	0	31.708
3,5	40.120	13.759	236	0.672	0	23	1.861	0	16	3.955	0.794	16	0	0	0	92.115
4,1	5.168	1.870	68	3.584	0	128	2.326	0	20	0	0	0	0	0	0	12.948
4,2	40.120	13.759	236	0.672	0	24	1.861	0	16	3.955	0.794	16	0	0	0	92.115
4,3	40.120	13.759	236	0.672	0	24	1.861	0	16	3.955	0.794	16	0	0	0	92.115
4,4	40.120	13.759	236	0.672	0	24	1.861	0	16	3.955	0.794	16	0	0	0	92.115
4,5	5.168	1.870	68	3.584	0	128	2.326	0	20	0	0	0	0	0	0	12.948
5,1	1.824	0.660	24	0.672	0	24	2.326	0	24	0	0	0	0	0	0	5.947
5,2	5.168	1.870	68	3.584	0	128	2.326	0	20	0	0	0	0	0	0	12.948
5,3	5.168	1.870	68	3.584	0	128	2.326	0	20	0	0	0	0	0	0	12.948
5,4	5.168	1.870	68	3.584	0	128	2.326	0	20	0	0	0	0	0	0	12.948
5,5	1.824	0.660	24	0.672	0	24	2.791	0	24	0	0	0	0	0	0	5.947

tabel 8.4. De invoerwaarden voor BIOMASSA (in kg. per vak), BIOMDOOD (in kg. per vak) en OPPERVLAK (in m2 per vak) voor de verschillende vakken op dag 154 in het jaar 1982.

vak	agrostis levend	agrostis dood	agrostis opp	puccinellia levend	puccinellia dood	puccinellia opp	aster levend	aster dood	aster opp	phragmites levend	phragmites dood	phragmites opp	salix levend	salix dood	salix opp	totale standing crop
1,1	11.537	1.835	132	0	0	0	10.234	0	88	0	0	0	0	0	0	23.606
1,2	11.886	1.890	136	0	0	0	0	0	0	33.619	6.746	136	3.562	0	12	57.703
1,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	60.317	12.102	244	22.557	0	76	94.976
1,4	11.886	1.890	136	0	0	0	0	0	0	33.619	6.746	136	3.562	0	12	57.703
1,5	16.781	2.669	192	0	0	0	1.396	0	12	9.888	1.984	40	3.562	0	12	36.280
2,1	20.626	3.280	236	1.394	0.096	24	1.861	0	16	3.955	0.794	16	0	0	0	32.006
2,2	6.293	1.001	72	1.394	0.096	24	10.234	0	88	5.933	1.190	24	0	0	0	26.141
2,3	6.293	1.001	72	1.394	0.096	24	10.234	0	88	5.933	1.190	24	0	0	0	26.141
2,4	6.293	1.001	72	1.394	0.096	24	10.234	0	88	5.933	1.190	24	0	0	0	26.141
2,5	20.626	3.280	236	1.394	0.096	24	1.861	0	16	3.955	0.794	16	0	0	0	32.006
3,1	83.615	13.051	236	1.394	0.096	24	1.861	0	16	3.955	0.794	16	0	0	0	104.766
3,2	20.626	3.280	236	1.394	0.096	24	1.861	0	16	3.955	0.794	16	0	0	0	32.006
3,3	20.626	3.280	236	1.394	0.096	24	1.861	0	16	3.955	0.794	16	0	0	0	32.006
3,4	20.626	3.280	236	1.394	0.096	24	1.861	0	16	3.955	0.794	16	0	0	0	32.006
3,5	83.615	13.051	236	1.394	0.096	24	1.861	0	16	3.955	0.794	16	0	0	0	104.776
4,1	5.943	0.945	68	7.437	0.512	128	2.326	0	20	0	0	0	0	0	0	17.163
4,2	83.615	13.051	236	1.394	0.096	24	1.861	0	16	3.955	0.794	16	0	0	0	104.776
4,3	83.615	13.051	236	1.394	0.096	24	1.861	0	16	3.955	0.794	16	0	0	0	104.776
4,4	83.615	13.051	236	1.394	0.096	24	1.861	0	16	3.955	0.794	16	0	0	0	104.776
4,5	5.943	0.945	68	7.437	0.512	128	2.326	0	20	0	0	0	0	0	0	17.163
5,1	2.098	0.334	24	1.394	0.096	24	2.791	0	24	0	0	0	0	0	0	6.713
5,2	5.943	0.945	68	7.437	0.512	128	2.326	0	20	0	0	0	0	0	0	17.163
5,3	5.943	0.945	68	7.437	0.512	128	2.326	0	20	0	0	0	0	0	0	17.163
5,4	5.943	0.945	68	7.437	0.512	128	2.326	0	20	0	0	0	0	0	0	17.163
5,5	2.098	0.334	24	1.394	0.096	24	2.791	0	24	0	0	0	0	0	0	6.713

tabel 8.5. De invoerwaarden voor BIOMASSA (in kg. per vak), BIOMDOOD (in kg. per vak) en OPPERVLAK (in m2 per vak) voor de verschillende vakken op dag 154 in het jaar 1983.

waarmee in het model de nutrientgehaltes berekend worden (zie § 4.1.1). Aangenomen wordt dat het levend materiaal (BIOMASSA) is gevormd terwijl er in de bodem een constante hoeveelheid vrij opneembare stikstof aanwezig was (SU=128).

$$SS(i) = (p1(i) + p2(i) \times \ln (SU + p3(i))) \times BIOMASSA(i)$$

$$SS = \sum_{i=1}^{5} SS(i)$$

$$SD(i) = p1(i) \times BIOMDOOD(i)$$

$$SD = \sum_{i=1}^{5} SD(i)$$

$$ST = SS + SD$$

waarbij:

SS(i)	: de hoeveelheid stikstof in het levend deel van de standing crop van soort i
SS	: de hoeveelheid stikstof in het levend deel van de standing crop
SD(i)	: de hoeveelheid stikstof in het dood deel van de standing crop van soort i
SD	: de hoeveelheid stikstof in het dood deel van de standing crop
SU	: de hoeveelheid stikstof in de bodem, die voor de plant opneembaar is
ST	: de totale hoeveelheid stikstof in de standing crop van het betreffende vak
BIOMASSA(i)	: de hoeveelheid levend materiaal van soort i in de standing crop
BIOMDOOD(i)	: de hoeveelheid dood materiaal van soort i in de standing crop (kg)
p1, p2, p3	: soortspecifieke parameters voor bepaling van het stikstofgehalte in levend materiaal

Gesteld is dat de hoeveelheid stikstof in de bodem, die niet voor de plant beschikbaar is (SN), 4x de hoeveelheid stikstof bedraagt die in de standing crop aanwezig is (ST).

$$SN = 4 \times ST$$

Deze factor 4 is vastgesteld door de groei tijdens een simulatie te vergelijken met de meetgegevens. Dickinson (1984) vindt minder dan 6% van de hoeveelheid nutrienten die in het eocosysteem aanwezig is terug in de vegetatie. Uit de verzamelde gegevens uit het Lauwersmeer (o.a. Dijkstra en Schulte 1983) zijn waarschijnlijk nog betere waarden voor SN te halen.

De hoeveelheid stikstof in de bodem, die voor de plant beschikbaar is (SU), is gelijk gesteld aan de hoeveelheid die in een dag vrij zou komen uit de niet beschikbare stikstoffractie (SN):

SU = OMZETTING x SN

waarbij:

OMZETTING : de omzettingssnelheid van niet beschikbare stikstof in de bodem naar beschikbare stikstof in de bodem.

De waarde per vak voor variabele ZO (=het B-cijfer in een met vocht verzadigde bodem; zie § 4.3.1) is gebaseerd op metingen van Van Hoffen (1984). Van Hoffen heeft van enkele vegetatietypen het B-cijfer bepaalt op een dag dat de bodem verzadigd was met water. Na extrapolatie van deze waarden naar alle vegetatietypen is voor de verschillende vakjes een waarde voor variabele ZO gekozen zoals weergegeven in fig. 8.2.

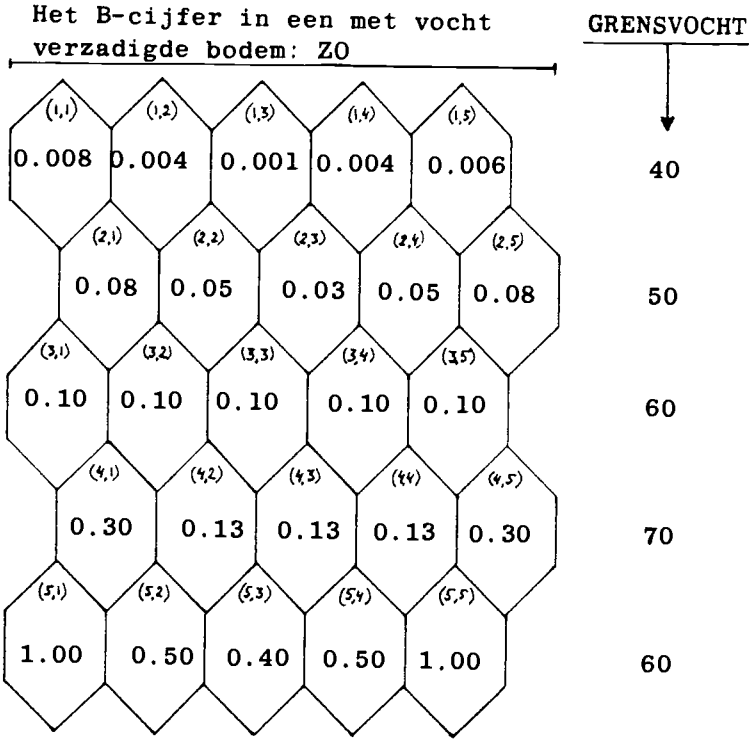


fig. 8.2. De waarden voor ZO en GRENSVOCHT zoals die voor de verschillende vakjes gekozen zijn.

De waarde voor variabele GRENSVOCHT (zie § 4.2.1) bepaalt de maximale grondwaterstand t.o.v. het maaiveld. Als het grondwater maximaal op het maaiveld staat, dan geldt GRENSVOCHT=50. De waarden voor GRENSVOCHT zijn zodanig gekozen dat er een gradient ontstaat van hoog naar laag en dat het grootste deel van het te simuleren gebied onder water kan komen te staan (zie fig. 8.2). Verder is ook geprobeerd de hoogteligging van de verschillende vegetatietypen erin te verdisconteren.

In eerste instantie is voor het model aangenomen dat er geen verschil in plaatsvoorkeur voor de verschillende vakken

bestaat op grond van abiotische verschillen. Voor alle vakken is de waarde voor de locality preference (variabele LI; zie § 7.3.1) op 10 gesteld.

HOOFDSTUK 9: resultaten

9.1.1 simulatie van de standing crop zonder begrazing

Met behulp van het begrazingssimulatiemodel is het mogelijk om oneindig veel situaties te simuleren. In dit hoofdstuk zullen alleen enkele resultaten besproken worden, die een bijdrage kunnen leveren tot het begrijpen van de werking van het model.

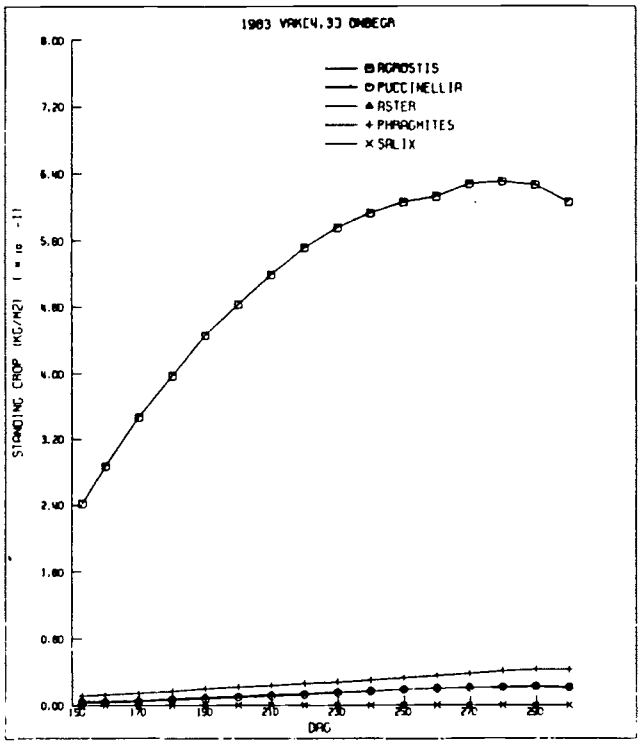
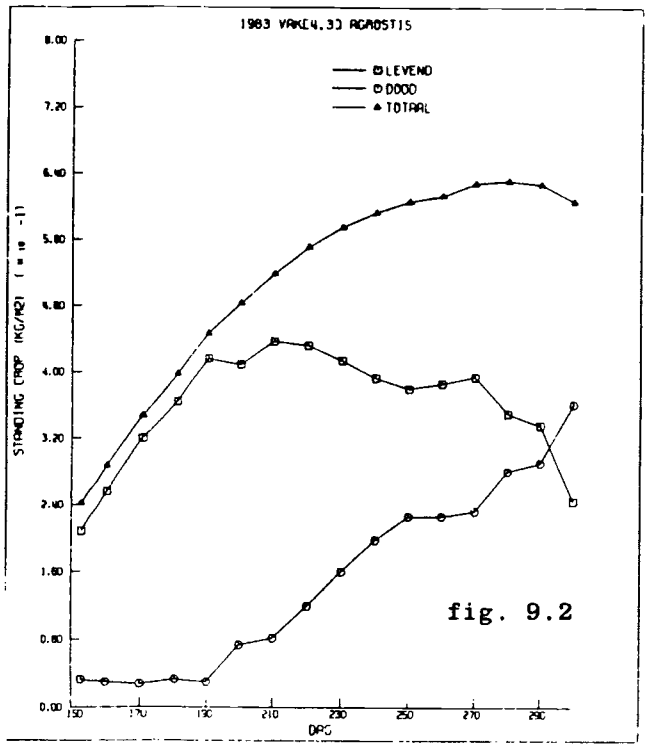


fig. 9.1. Gesimuleerd verloop van de standing crop van 5 soorten in vak (4,3) voor 1983.

In fig. 9.1 is het verloop van de standing crop van de 5 soorten weergegeven in 1983. Deze simulatie betreft vak(4,3), dat duidelijk gedomineerd wordt door agrostis. Salix is de enige soort die in dit vak niet voorkomt. De standing crop verloopt erg regelmatig.
Uit fig. 9.2 blijkt dat dit niet geldt voor het levend en het dood materiaal van agrostis afzonderlijk. Deze variabelen hebben een grilliger verloop ondermeer afhankelijk van de weersomstandigheden.
In fig. 9.4 is het resultaat van een simulatie van de standing crop van agrostis vergeleken met de waarden die gemeten zijn in het veld (Van Deursen en Strik 1984). Er blijkt een redelijke overeenkomst te bestaan tussen gesimuleerde en gemeten waarde.

Figuur 9.3 toont het verloop van de standing crop van agrostis zoals die gesimuleerd wordt door het model voor 1982. Het verschil tussen 1982 en 1983 wordt veroorzaakt



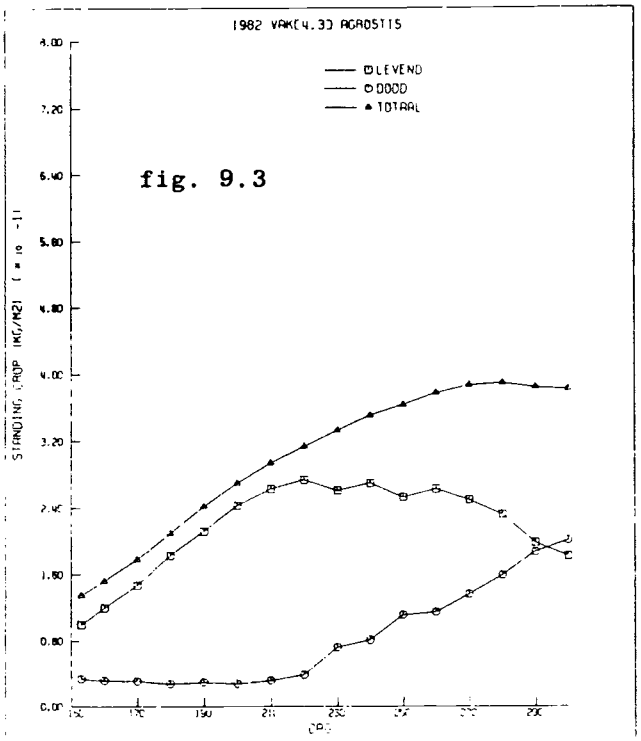
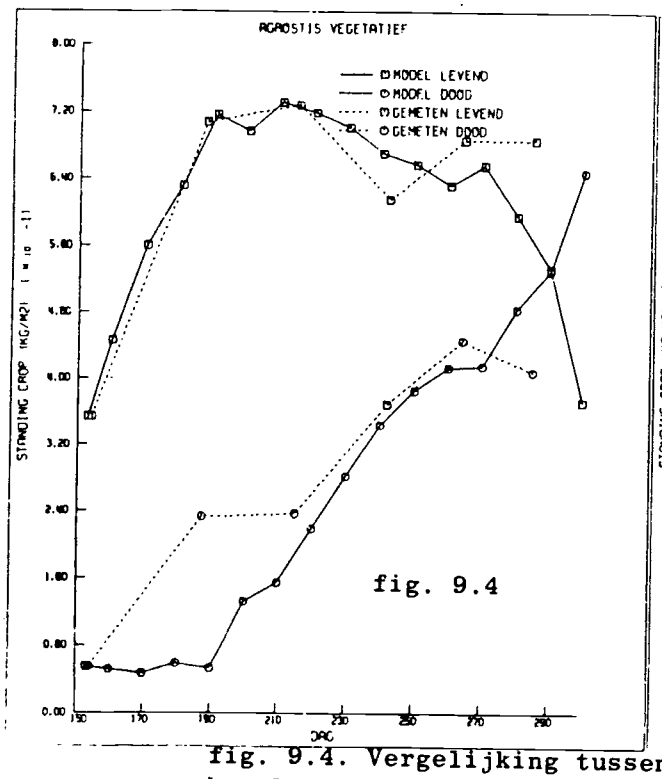


fig. 9.2. Gesimuleerd verloop van het levend en het dood materiaal van agrostis in de standing crop in vak (4,3) voor 1983.

fig. 9.3. Gesimuleerd verloop van het levend en het dood materiaal van agrostis in de standing crop in vak (4,3) voor 1982.



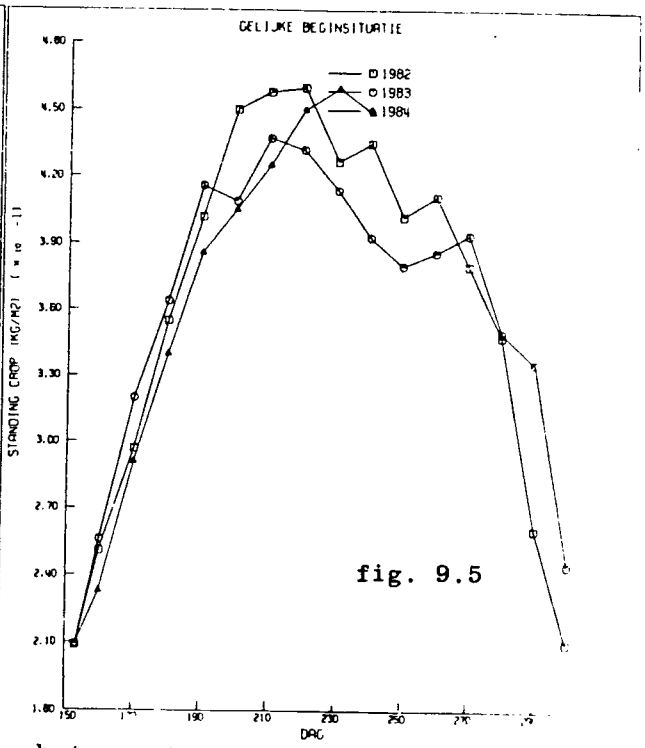


fig. 9.4. Vergelijking tussen het gemeten verloop van het levend materiaal van agrostis in de standing crop (Van Deursen en Strik 1984) en het gesimuleerde verloop.

fig. 9.5. Gesimuleerd verloop van het levend materiaal van agrostis in de standing crop in vak (4,3) voor de jaren 1982, 1983 en 1984. Er is uitgegaan van een gelijke beginwaarde, maar de weersgegevens zijn verschillend.

door een verschil in beginbiomassa en een verschil in weersomstandigheden. De weersomstandigheden zijn daarbij niet van doorslaggevende betekenis. Dit blijkt uit figuur 9.5. Wanneer uitgegaan wordt van een gelijke beginsituatie voor de hoeveelheid levend materiaal van agrostis in de standing crop is er weinig verschil in het verloop tijdens het seizoen op basis van de weersgegevens van 1982, 1983 en 1984. Dit houdt echter niet in dat de weersomstandigheden niet van belang zijn. De beginbiomassa van agrostis verschilt namelijk in 1983 (Van Deursen en Strik 1984) een factor 2 met die uit 1982 (Dijkstra en Schulte 1983). In het begin van het groeiseizoen bepalen de weersomstandigheden of er groei optreedt of niet. In die periode kunnen ze van essentieel belang zijn voor het verloop van de standing crop in de rest van het jaar.

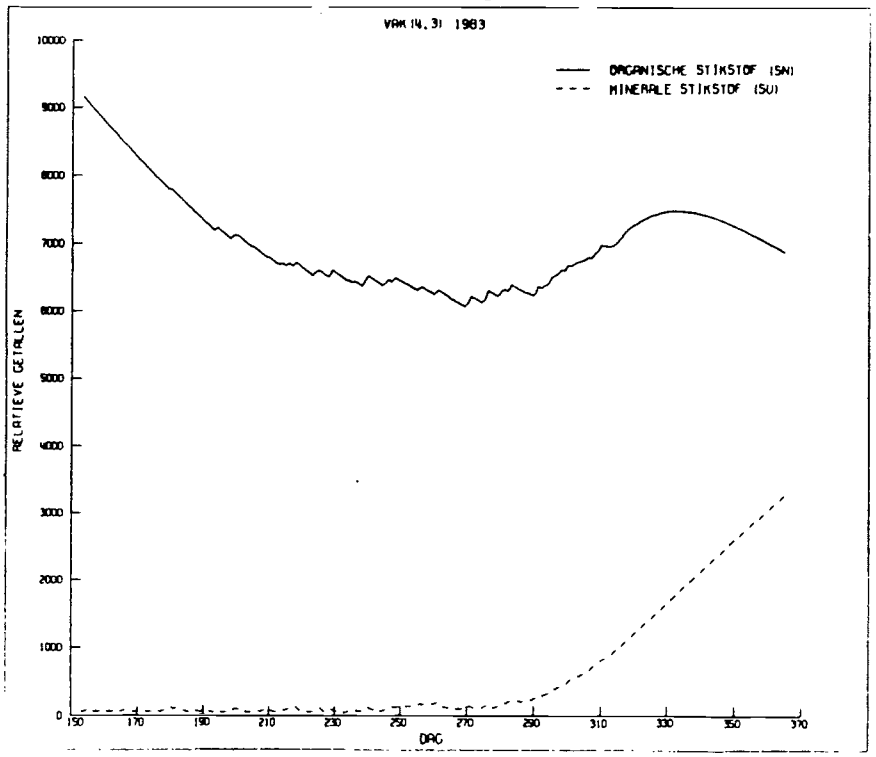


fig. 9.6. Gesimuleerd verloop van de hoeveelheid niet beschikbare, organische stikstof in de bodem (SN) en de hoeveelheid beschikbare, minerale stikstof in de bodem (SU) in vak (4,3) voor 1983.

Het is echter nog niet mogelijk om de groei in het vroege voorjaar of in de winter te simuleren. Figuur 9.6 geeft hier een mogelijke verklaring voor. In de bodem is gedurende het beweidingsseizoen erg weinig minerale stikstof (SU) aanwezig. Alle minerale stikstof die vrij komt wordt meteen door de aanwezige biomassa verbruikt. Naar verhouding is er daardoor erg veel organische stikstof (SN) in de bodem aanwezig. Dit komt overeen met de werkelijke situatie. In het najaar staat de groei echter stil, waardoor er geen minerale stikstof door de vegetatie in de planten wordt opgenomen. Er komt echter wel steeds minerale stikstof vrij in de bodem. Deze bereikt al snel een lethale dosis waardoor de groei helemaal stil komt te staan.

Het is erg waarschijnlijk dat de snelheid waarmee minerale stikstof in de bodem vrij komt (parameter OMZETTING) niet constant is in de loop van het jaar. Hierop wordt in § 11.1.1 nader ingegaan.

9.2.1 simulaties met begrazing

De simulaties zijn uitgevoerd met de in § 8.1.1 beschreven invoer. Het begrazingsseizoen in de simulaties loopt analoog aan de veldsituatie van 7 juni (dag 158) tot 30 september (dag 273).

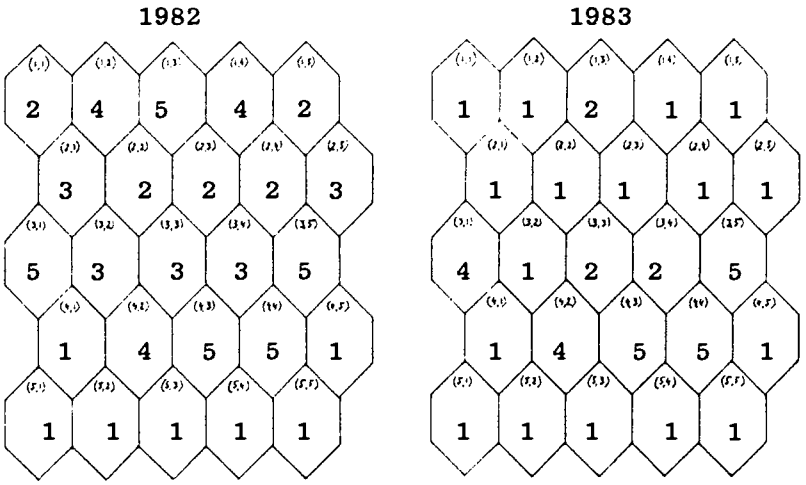


fig. 9.7. De gesimuleerde indeling in preferentieklassen aan het begin van beweidingsseizoen (7 juni) voor 1982 en 1983.

Uit fig. 9.7 blijkt dat voor 1982 de klassenverdeling veel evenwichtiger is als voor 1983. In 1983 komen alleen de AV (agrostis vegetatief) vakken in een hoge klasse, terwijl de rest erg laag wordt gewaardeerd. In 1982 worden de AV vakken ook weer hoog gewaardeerd, maar nu komen de andere vakken ook in hogere klassen. Dit verschil tussen de beide jaren is toe te schrijven aan het feit dat in 1983 de biomassa van agrostis in de AV vakken in vergelijking met de biomassa's in de andere vakken erg hoog is. In 1982 is deze biomassa van agrostis een faktor 2 kleiner als in 1983 (zie § 8.1.1).
Wat de klassen indeling betekent voor de bezoekfrequenties, staat in fig. 9.8.

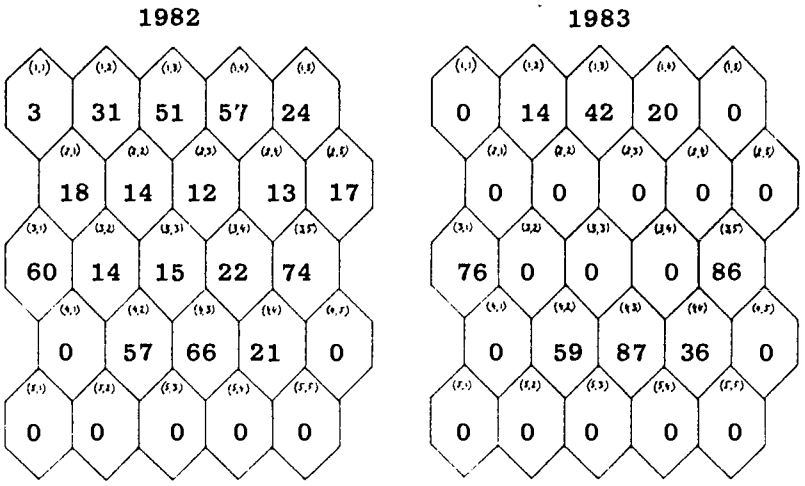
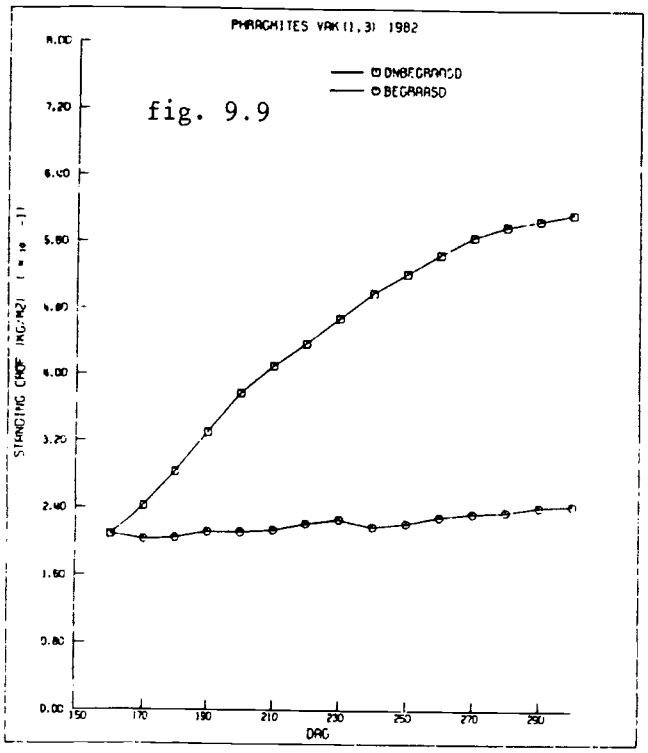


fig. 9.8. De gesimuleerde bezoekfrequentie voor 1982 en 1983.

In 1982 worden de AV vakken erg vaak bezocht, ook de vakken gedomineerd door phragmites blijken ondanks hun toch niet zo hoge beginwaardering vaak te worden bezocht. Dit laatste is te verklaren doordat phragmites een dermate hoge produktie heeft dat het toch een hoog aanbod kan bereiken. Alleen de vakken met vooral puccinellia worden gedurende het hele beweidingsseizoen niet bezocht. In 1983 liggen de bezoekfrequenties nog eenzijdiger. De AV vakken worden erg sterk begraasd. Ook de vakken gedomineerd door phragmites worden vaak bezocht. Dit heeft echter tot gevolg dat de andere vakken niet worden bezocht.

Voor 1982 is in fig. 9.9 t/m 9.12 weergegeven wat de invloed is van de begrazing op de standing crop, de biomassa van het levende materiaal en de biomassa van het dode materiaal in een vak gedomineerd door phragmites en in een AV vak. In deze grafieken is om de 10 dagen resp. de standing crop, de BIOMASSA of de BIOMDOOD in het vak uitgezet tegen de tijd (in dagen).
Phragmites in bijv. vak (1,3) wordt onder begrazing erg kort gehouden: de standing crop neemt tijdens het beweidingsseizoen nauwelijks toe (zie fig. 9.9). Het aandeel van dood materiaal in de standing crop blijkt door begrazing sterk te worden teruggedrongen. Zonder begrazing maakt het dode materiaal eind september 17% uit van de standing crop. Met begrazing bestaat slechts 4% van de standing crop uit dood materiaal (zie fig. 9.10).
Van agrostis in vak (4,3) neemt de standing crop onder begrazing nog wel toe (zie fig. 9.11). Ook hier wordt het aandeel van het dode materiaal in de standing crop van 30 september sterk teruggebracht, namelijk van 34% zonder begrazing tot 6% met begrazing (zie fig. 9.12).

Om de resultaten te kunnen vergelijken met veldwaarnemingen is uitgerekend welk deel van de jaarproduktie van de verschillende vegetatietypen wordt geconsumeerd (zie tabel



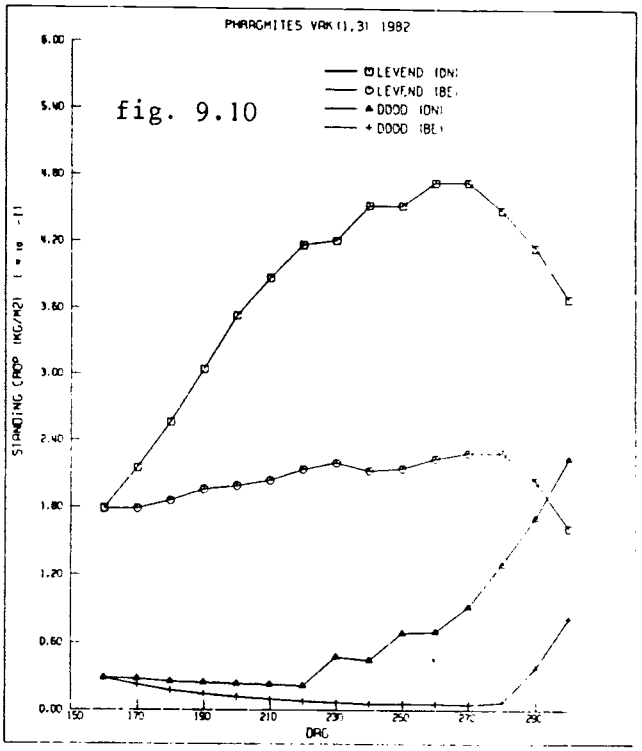
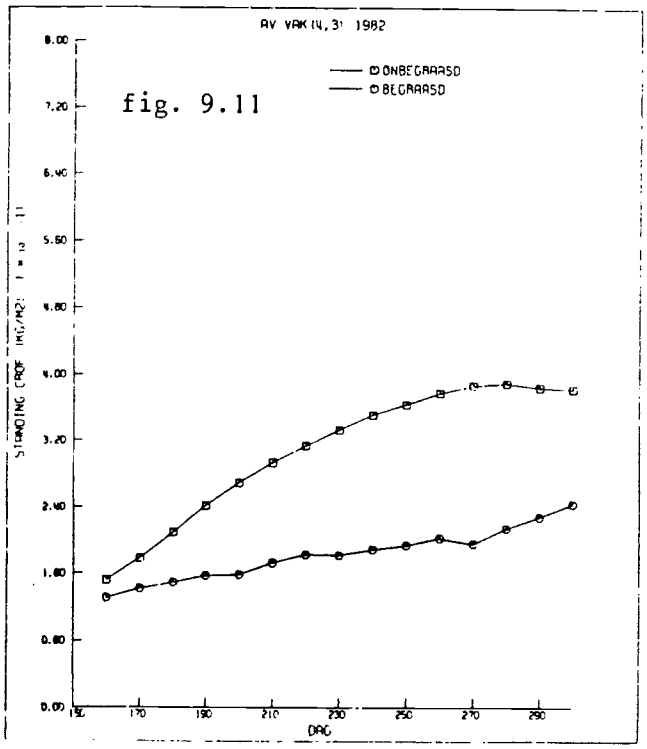


fig. 9.9. Gesimuleerd verloop van de standing crop van phragmites in vak (1,3) voor 1982, zowel met als zonder begrazing.

fig. 9.10. Gesimuleerd verloop van het levende en het dode materiaal van phragmites in vak (1,3) voor 1982, zowel met als zonder begrazing.



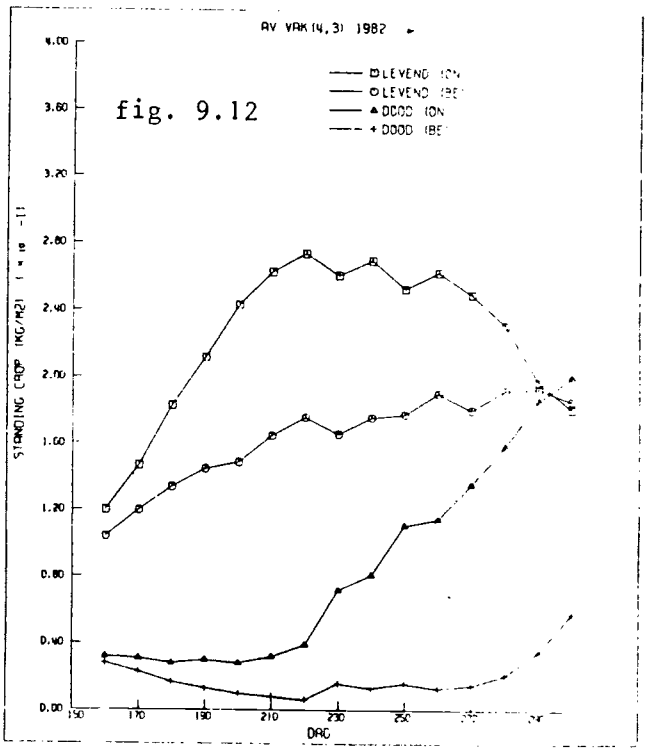


fig. 9.11. Gesimuleerd verloop van de standing crop van agrostis in vak (4,3) voor 1982, zowel met als zonder begrazing.

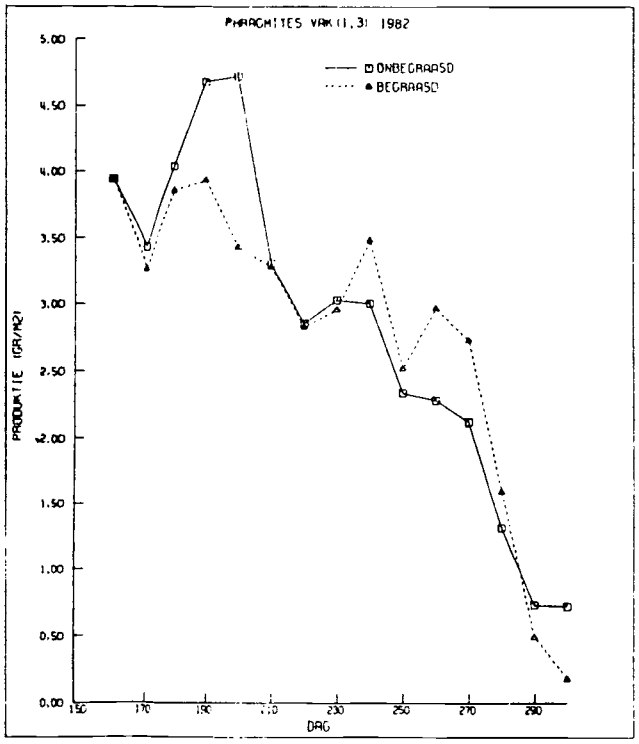
fig. 9.12. Gesimuleerd verloop van het levende en het dode materiaal van agrostis in vak (4,3) voor 1982, zowel met als zonder begrazing.

9.1). De jaarproduktie is hierbij analoog aan de veldwaarnemingen berekend als de standing crop aan het begin van het beweidingsseizoen + de produktie tijdens het beweidingsseizoen (Dijkstra & Schulte 1984) (zie bijlage 8).

1982	gesimuleerd:	gemeten:
agrostis (AV)	69.6 %	67 %
agrostis (AA)	26.1 %	53 %
puccinellia	0.0 %	65 %
aster	22.1 %	94 %
phragmites	86.9 %	-
salix	15.4 %	-
1983	**gesimuleerd:**	**gemeten:**
agrostis (AV)	80.5 %	47 %
agrostis (AA)	0.0 %	52 %
puccinellia	0.0 %	61 %
aster	0.0 %	-
phragmites	52.1 %	31 - 43 %
salix	7.3 %	-

tabel 9.1. Gesimuleerde en gemeten percentages van de jaarprodukties die zijn geconsumeerd. Naar Dijkstra en Schulte (1984) (gemeten 1982) en van Deursen en Strik (1984) (gemeten 1983).

De gesimuleerde begrazingseffekten van 1982 komen niet helemaal overeen met de gemeten effekten. Van agrostis in de AA (agrostis aartjes) vakken wordt een te klein gedeelte van de produktie geconsumeerd. Ditzelfde geldt voor puccinellia en aster. In 1983 wordt de overeenkomst tussen gemeten en gesimuleerde waardes nog kleiner. Door de hoge beginbiomassa van agrostis in de AV (agrostis vegetatief) vakken wordt agrostis in deze vakken erg sterk begraasd; bijna twee keer zo sterk als is gemeten in het veld. Deze hoge begrazingsdruk voor agrostis in de AV vakken heeft tot gevolg dat de andere soorten in de andere vakken veel te weinig worden begraasd.
Een bijkomend effekt is nog dat onder invloed van begrazing de produktie blijkt toe te nemen. Ondanks de in procedure EPSILON gebruikte parameterinvulling waardoor geen groeistimulatie o.i.v. begrazing mogelijk is, blijkt de produktie door begrazing te worden verhoogd. Dit is voor de vier begraasde soorten (behalve puccinellia) aangetoond. In fig. 9.13 en 9.14 is dit voor phragmites en agrostis weergegeven. Deze produktieverhoging betekent nog eens een extra verhoging van het aanbod van agrostis en phragmites.



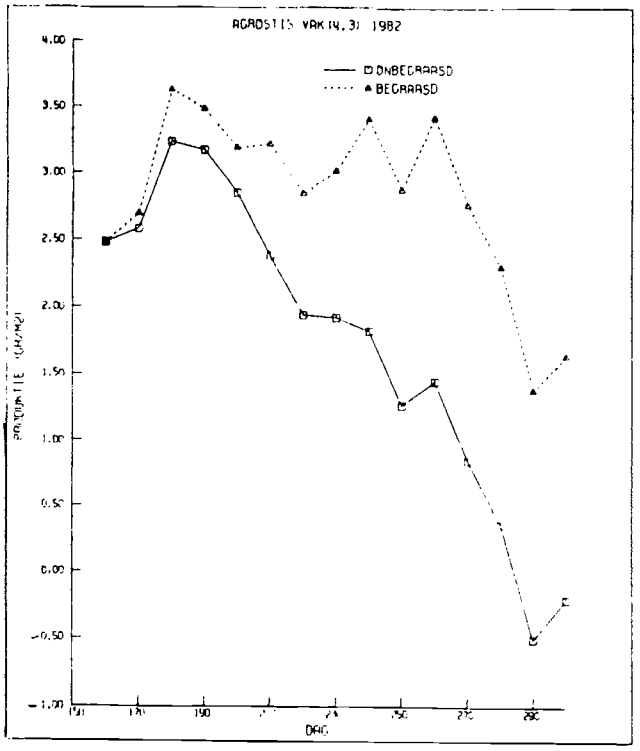
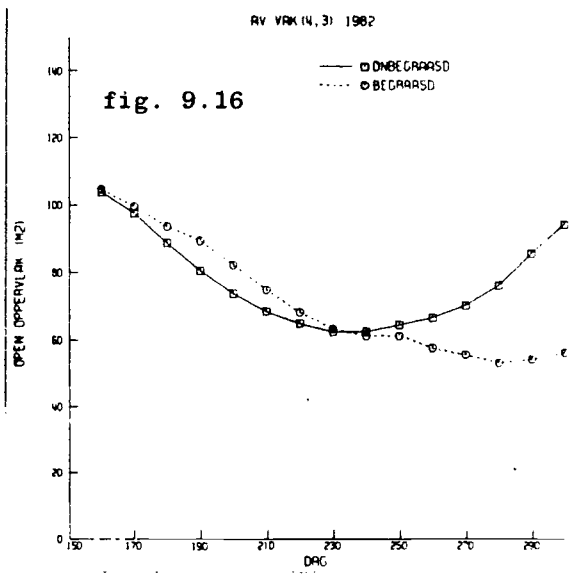


fig. 9.13. Gesimuleerd produktieverloop van phragmites in vak (1,3) voor 1982, onder onbegraasde en begraasde omstandigheden.

fig. 9.14. Gesimuleerd produktieverloop van agrostis in vak (4,3) voor 1982, onder onbegraasde en begraasde omstandigheden.

De begrazing heeft d.m.v. VERTRAPPING direkt invloed op de oppervlakte die een soort in een vak inneemt. In fig. 9.15 en 9.16 is voor een AV en een phragmites vak het gesimuleerde open oppervlak in dat vak, zowel met als zonder begrazing uitgezet tegen de tijd. In een vak met een phragmites vegetatie is het open oppervlak onder begraasde omstandigheden continu hoger als het open oppervlak zonder begrazing. Wel neemt het open oppervlak in beide gevallen af, onder begraasde omstandigheden echter veel minder snel als onder onbegraasde omstandigheden.In een vak met een agrostis vegetatief vegetatie is het beeld gecompliceerder. Allereerst valt op dat de invloed van begrazing op het open oppervlak veel minder sterk is. De lijnen lopen in het begin vrijwel parallel. Dit komt door de lagere vertrappingscoefficient (C3) van agrostis. Echter halverwege het groeiseizoen begint het open oppervlak in het AV vak onder onbegraasde omstandigheden sterk toe te nemen. Dit is een gevolg van de toenemende sterfte doordat de maximale standing crop in het vak (BIOMAX) is bereikt. De hierdoor optredende toename in het dode materiaal (zie ook fig. 9.8) heeft tot gevolg dat er meer dood materiaal vergaat (zie § 5.1.1) waardoor het oppervlak van de soorten afneemt. Onder begraasde omstandigheden daarentegen ontstaat er veel minder dood materiaal, waardoor er ook minder dood materiaal vergaat. Hierdoor kan het open oppervlak onder begraasde omstandigheden kleiner worden als onder onbegraasde omstandigheden.



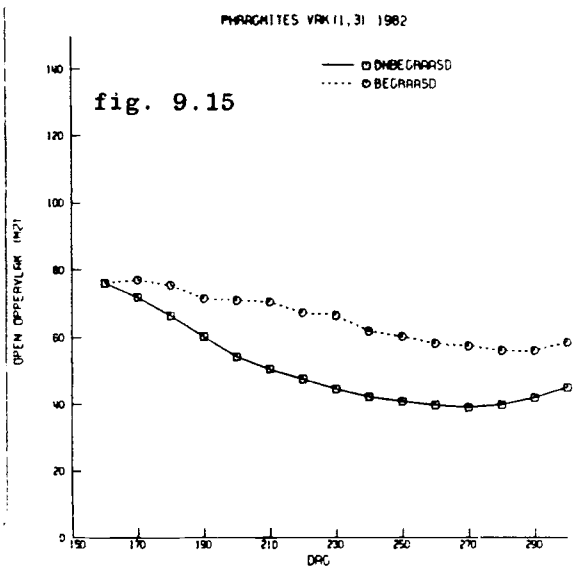


fig. 9.15. Gesimuleerd verloop van het open oppervlak in vak (1,3) voor 1982, onder onbegraasde en begraasde omstandigheden.

fig. 9.16. Gesimuleerd verloop van het open oppervlak in vak (4,3) voor 1982, onder onbegraasde en begraasde omstandigheden.

HOOFDSTUK 10: de gevoeligheidsanalyse

10.1.1 inleiding

Een gevoeligheidsanalyse is het systematisch varieren van waarden van parameters en variabelen, om op deze wijze de invloed ervan op het gedrag van het systeem te bestuderen (Boersma en Hoenderkamp 1981). Zo'n gevoeligheidsanalyse kan het inzicht in het model aanzienlijk vergroten en aangeven op welke punten nader onderzoek noodzakelijk is. Als bijvoorbeeld blijkt dat het model erg gevoelig is voor een bepaalde parameter, dan is het van groot belang om deze zo nauwkeurig mogelijk te bepalen.

Voor de gevoeligheidsanalyse is gekeken naar het effect van

een parametervariatie op de variabelen BIOMASSA (=levend materiaal in de standing crop), BIOMDOOD (=dood materiaal in de standing crop) en de som van deze twee (=totale standing crop).

Allereerst is een simulatie uitgevoerd waarin alle parameters hun normale waarde hebben. Daarna is een van de parameters met 20% verhoogd of verlaagd en is weer een simulatie uitgevoerd. Beide simulaties leveren voor iedere dag een waarde op voor de variabelen BIOMASSA, BIOMDOOD en de som van beiden. Deze waarden zijn met elkaar vergeleken.

Een manier om deze twee waarden van een variabele te vergelijken is de spectraalanalyse (Platt & Denman 1975). Deze methode is echter tamelijk gecompliceerd. Daarom is gekozen voor 3 andere eenvoudigere methoden:

1. de correlatie-coefficient (De Jonge 1958)
2. de tekentoets (De Jonge 1958)
3. het gemiddelde verschil tussen beide waarden in procenten.

De correlatie-coefficient is berekend tussen de twee waarden die iedere dag voor een variabele gesimuleerd zijn. Deze correlatie-coefficient geeft aan of het verschil tussen de twee waarden van een variabele uit twee verschillende simulaties een lineair verband heeft met de tijd. In dat geval is de correlatiecoefficient -1 of 1.

De tekentoets geeft aan of de te toetsen variabele in de ene simulatie steeds groter is dan in de andere. Daartoe wordt geteld hoe vaak de variabele die gesimuleerd is als een parameter 20% afweek van de oorspronkelijke waarde, groter is dan de variabele die gesimuleerd is terwijl alle parameters een standaardwaarde hebben. Dit aantal wordt gedeeld door het totaal aantal simulatie-dagen minus de dagen wanneer de waarden voor de variabele in beide simulaties gelijk zijn (De Jonge 1958). De tekentoets geeft kwalitatief het verschil tussen de waarden van de variabele in beide simulaties weer.

De derde methode geeft een kwantitatieve maat. Daartoe wordt ieder dag van de te testen variabele het verschil berekend tussen de waarde uit de simulatie waarin een parameter gevarieerd is en de waarde uit de simulatie waarin de parameters onveranderd gebleven zijn. Dit verschil wordt uitgedrukt als percentage van de waarde van de variabele uit de simulatie waarin alle parameters onveranderd waren.

De gevoeligheid van het model voor een bepaalde parameter is vaak afhankelijk van de waarden van allerlei andere parameters en variabelen. Als er bijvoorbeeld steeds een gebrek is aan opneembare stikstof dan zal het model erg gevoelig zijn voor de parameter die deze opneembare stikstof beschikbaar maakt (=OMZETTING). Als er echter steeds voldoende opneembare stikstof aanwezig is, dan zal het model nauwelijks gevoelig zijn voor die parameter. Het is echter

ondoenlijk om iedere situatie en iedere combinatie van parameters te testen. Daarom is gekozen voor een gevoeligheidsanalyse van agrostis in vak(4,3) voor 1983. Gesimuleerd is vanaf dag 154 (3 juni) tot en met dag 300 (27 oktober). Naast het varieren van alle parameters is ook gekeken naar het effect van het uitschakelen van hele procedures.

10.2.1 parametergevoeligheid van de simulatie van de standing crop

In tabel 10.1 zijn de resultaten van de parametergevoeligheisanalyse van de simulatie van de standing crop weergegeven. Iedere parameter is 20% in waarde verhoogd. Geen van deze veranderingen geeft een verschil voor het levend materiaal van agrostis in de standing crop dat groter is dan 10%. Enkele van de parameters, die het meeste effect hebben, zullen hieronder behandeld worden.

In § 8.1.1 werd al geconstateerd dat de beginbiomassa van groot belang is voor het verloop van de standing crop. Het model is er behoorlijk gevoelig voor. Hierbij moet bedacht worden dat in het veld ook grote verschillen in beginbiomassa (100%) zijn waargenomen.

Evenals in de werkelijkheid speelt stikstof in het model een beslissende rol, omdat het beperkend is. De hoeveelheid organische stikstof in de bodem (SN), de snelheid waarmee deze omgezet wordt in minerale stikstof (OMZETTING) en de behoefte van de plant (DREMPELSU) hebben allemaal een grote invloed op de standing crop.

De gevoeligheid die geconstateerd wordt voor de maximale biomassa per vierkante meter (BIOMAX) wordt veroorzaakt doordat de variabele BIOMASSA voor agrostis de maximale biomassa benadert. Als dit niet het geval zou zijn, zou de gevoeligheid voor deze parameter veel minder zijn. Dit gegeven geldt voor meerdere parameters. De gevoeligheid van een parameter varieert per situatie, waardoor de uitkomst van deze gevoeligheidsanalyse met de nodige scepsis bekeken moet worden.

Niet alleen zijn allerlei parameters en variabelen in waarde gevarieerd. Ook is gekeken naar de invloed van het uitschakelen van gehele procedures uit het groeimodel. Dit uitschakelen is op twee manieren gebeurd:

a. de waarde van de groeifactor is gedurende de hele simulatie constant 1.
b. De waarde van de groeifactor heeft constant de gemiddelde waarde die deze groeifactor in de normale simulatie heeft.

De resultaten van deze analyse zijn weergegeven in tabel 10.2. Uit deze tabel blijkt dat de meeste procedures een duidelijke invloed hebben op de standing crop.

	symbool	correlatie-coëfficient totaal	correlatie-coëfficient levend	correlatie-coëfficient dood	tekentoets totaal	tekentoets levend	tekentoets dood	procentuele afwijking BIOMASSA totaal	procentuele afwijking BIOMASSA levend	procentuele afwijking BIOMASSA dood
submodel GROEI										
max. rel. groeisnelh.	RGR (1)	1.000	0.992	1.000	1.000	1.000	0.884	6.230	7.056	4.158
max. biomassa per m2	BIOMAX (1)	0.999	0.980	0.999	1.000	1.000	0.636	7.950	9.838	3.214
competitie-coef. riet	L (1,4)	0.999	0.988	1.000	0.000	0.000	0.645	-2.366	-3.524	0.539
drempelwaarde minerale N	DREMPELSU (1)	1.000	0.992	1.000	0.000	0.000	0.156	-5.675	-6.498	-3.609
p-waarde nutrientgehalte	p1 (1)	1.000	0.999	1.000	1.000	0.912	1.000	1.020	0.704	1.812
idem	p2 (1)	1.000	0.999	1.000	1.000	0.925	1.000	1.441	1.170	2.123
idem	p3 (1)	1.000	1.000	1.000	0.048	0.333	0.545	-0.014	-0.013	-0.017
nutrientgehalte	P (1)	1.000	0.997	1.000	1.000	0.918	1.000	2.790	2.256	4.082
lethale dosis stikstof	Z1 (1)	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.529	0.201	0.303	-0.055
lethale dosis zout	Z2 (1)	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.769	0.240	0.296	0.101
minimum temperatuur	MINTEMP (1)	1.000	1.000	1.000	0.000	0.000	0.760	-0.205	-0.344	0.145
optimum temperatuur	OPTTEMP (1)	0.999	0.980	1.000	0.000	0.000	0.347	-5.598	-7.316	-1.286
maximale temperatuur	MAXTEMP (1)	1.000	1.000	1.000	1.000	0.906	1.000	0.244	0.124	0.544
minimale straling	MINLICHT (1)	1.000	0.999	1.000	0.000	0.000	1.000	-0.195	-0.680	1.023
vochtparameter	VOCHT1 (1)	1.000	1.000	1.000	0.000	0.000	0.000	-0.454	-0.297	-0.847
idem	VOCHT2 (1)	1.000	0.999	1.000	0.000	0.000	0.000	-1.152	-0.872	-1.854
idem	VOCHT3 (1)	0.999	0.993	1.000	1.000	1.000	0.628	0.569	1.214	-1.050
idem	VOCHT4 (1)	1.000	0.998	1.000	1.000	1.000	0.628	0.273	0.616	-0.586
submodel VESTIG										
stolongroeiconstante	C (1)	1.000	0.999	1.000	1.000	1.000	0.653	1.032	1.336	0.269
kiemingsconstante	COZ (1)	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.215	0.006	0.009	-0.001
submodel MORTALITY										
drempelwaarde groei	GRENSGROEI (1)	1.000	0.975	0.998	0.000	0.000	1.000	-0.869	-5.448	10.620
maximale sterfte	MAXSTERFTE (1)	1.000	0.988	1.000	0.000	0.000	1.000	-0.491	-3.322	6.613
verdwijnsnelheid dood mat.	VERGAAN (1)	0.998	1.000	1.000	0.000	0.000	0.000	-1.976	-0.417	-5.888
submodel BODEM										
beschikbaar maken stikstof	OMZETTING	0.999	0.995	1.000	1.000	0.918	0.884	6.543	5.619	8.860
beginwaarden variabelen										
levend materiaal	BIOMASSA (4,3,1)	0.998	0.953	0.999	1.000	0.912	1.000	12.152	9.981	17.602
dood materiaal	BIOMDOOD (4,3,1)	1.000	1.000	1.000	1.000	0.912	1.000	0.986	0.283	2.750
ingenomen oppervlak	OPPERVLAK (4,3,1)	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.884	3.479	3.515	3.390
B-cijfer in natte situatie	ZO (4,3)	1.000	0.999	1.000	0.612	0.687	0.000	0.274	0.603	-0.553
max. waarde var. VOCHT	GRENSVOCHT (4,3)	0.998	0.988	0.999	0.551	0.020	1.000	-0.627	-2.154	3.206
organische stikst. in bodem	SN (4,3)	0.999	0.995	0.999	1.000	0.918	0.884	8.016	7.165	10.150
minerale stikstof in bodem	SU (4,3)	1.000	1.000	1.000	1.000	0.891	1.000	0.168	0.125	0.276

tabel 10.1. Resultaten van de parametergevoeligheidsanalyse van een simulatie zonder begrazing. Vergeleken zijn de BIOMASSA van agrostis in een normale situatie (van vak (4,3) van dag 154 tot en met 300 in 1983) en na verhoging van de parameter met 20%.

		correlatie-coëfficiënt			tekentoets			procentuele afwijking BIOMASSA		
		totaal	levend	dood	totaal	levend	dood	totaal	levend	dood
groeifactor ALFA	constant de gemiddelde waarde	0.988	0.974	0.997	0.463	0.605	0.149	-0.156	1.496	-4.300
	constant de waarde 1	0.979	0.941	0.941	1.000	1.000	0.372	46.011	65.024	-1.704
groeifactor BETA	constant de gemiddelde waarde	0.999	0.986	1.000	0.041	0.340	0.000	-2.263	-1.143	-5.074
	constant de waarde 1	0.999	0.981	0.999	1.000	1.000	0.686	6.844	8.435	2.850
groeifactor GAMMA	constant de gemiddelde waarde	0.919	0.777	0.992	0.884	0.660	1.000	12.619	1.776	39.830
	constant de waarde 1	0.710	0.545	0.964	0.952	0.633	1.000	28.783	8.505	79.669
groeifactor DELTA-1	constant de gemiddelde waarde	1.000	0.998	1.000	0.980	0.980	0.157	0.497	0.895	-0.501
	constant de waarde 1	1.000	0.999	1.000	1.000	1.000	0.793	0.716	0.879	0.308
groeifactor DELTA-2	constant de gemiddelde waarde	1.000	1.000	1.000	0.000	0.000	0.479	-0.253	-0.344	-0.025
	constant de waarde 1	0.998	0.981	1.000	0.327	0.279	1.000	-1.575	-3.120	2.302
groeifactor KAPPA	constant de gemiddelde waarde	0.999	0.975	0.998	0.177	0.633	0.116	-0.510	1.115	-4.588
	constant de waarde 1	0.999	0.966	0.995	1.000	0.986	0.942	6.622	6.407	7.162
groeifactor LABDA	constant de gemiddelde waarde	0.993	0.823	0.980	0.327	0.701	0.000	-1.397	9.827	-29.563
	constant de waarde 1	0.997	0.883	0.981	1.000	1.000	0.000	5.920	17.024	-21.946
groeifactor MU	constant de gemiddelde waarde	0.670	0.492	0.976	0.000	0.000	0.770	-26.756	-39.640	5.576
	constant de waarde 1	0.997	0.983	0.998	1.000	0.939	0.950	8.209	6.230	13.174

tabel 10.2. Resultaten van een parametergevoeligheidsanalyse van een simulatie zonder begrazing. Vergeleken zijn de BIOMASSA van agrostis in een normale situatie (van vak (4,3) van dag 154 tot en met dag 300 in 1983) en in een situatie waarbij een groeifactor een constante waarde heeft gedurende de hele simulatie.

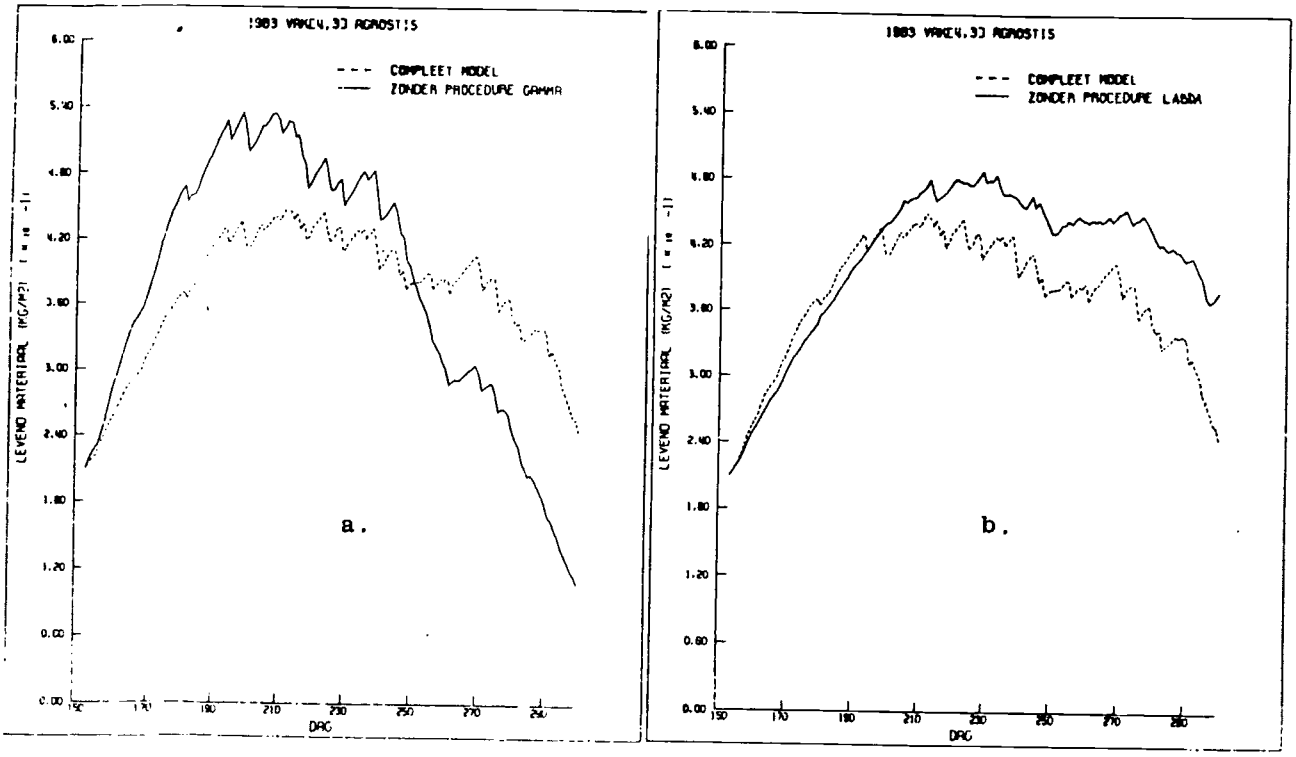


fig. 10.1. Simulaties, waarbij een groeifactor een gemiddelde, constante waarde heeft, vergeleken met de simulatie, waarbij de procedure normaal werkt.
a. groeifactor γ b. groeifactor λ.

Bij vergelijking van de grafieken van de biomassa, als de groeifactor normaal varieert en als de groeifactor constant de gemiddelde waarde uit de simulatie heeft, blijken vooral de procedures GAMMA en LABDA een grote invloed te hebben (fig. 10.1). Deze constatering laat ook zien dat de gebruikte maten voor het bepalen van de gevoeligheid van het model gebrekkig zijn. Een grafiek blijkt een goede aanvulling.

10.3.1 parametergevoeligheid van de simulatie van begrazing

De resultaten van de parametergevoeligheidsanalyse voor het submodel BEGRAZING staan in tabel 10.3. Hierbij is onderscheid gemaakt tussen het effekt van het uitschakelen van enkele procedures in het submodel BEGRAZING en de variatie (+ 20% en -20%) van enkele parameters. De effekten zijn opgesplitst in effekten op de totale standing crop, effekten op de levende biomassa en het effekt op het dode materiaal.

procedure	parameter	zonder totaal	zonder levend	zonder dood	+20% totaal	+20% levend	+20% dood	-20% totaal	-20% levend	-20% dood
EPSILON	GOPT(1)	-0.46	-0.42	-0.77						
	GOPT(1)				0.38	0.47	-0.52	-0.19	-0.06	-1.33
	OPT(1)				-	-	-	0.00	0.00	0.00
	LETH(1)				0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
BEHOEFTE	C5	-8.15	-6.43	-24.09						
	SATURATIE				-0.14	-0.01	-1.38	0.00	0.00	0.00
PREFERENTIE	EI	9.33	7.78	23.74						
	LI				-11.33	-8.79	-34.96	16.13	11.28	61.20
VAKKEUZE	XK				1.06	0.96	2.05	-1.01	-0.80	-2.92
VERTRAPPING		3.38	2.62	10.40						
	C3(1)				-0.75	-0.59	-2.23	1.16	1.17	1.10
CONSUMPTIE	MAXCONS				-6.42	-4.62	-23.13	7.71	5.47	28.50
	PREF(1)				-3.72	-2.91	-11.25	4.43	3.73	10.96
VERLIES		1.15	0.93	3.14						
	C4				0.01	-0.08	0.81	0.64	0.53	1.68
Met VOCHT $\geqslant$ 50 dan LI/5		8.07	6.53	22.39						
Zonder VOCHT $>$ 50 dan $2xC_3$		0.44	0.33	1.49						
BEGRAZING na GROEI		-0.39	-0.38	-0.49						

tabel 10.3. De door parameterveranderingen en door het uitschakelen van procedures uit het submodel BEGRAZING ontstane gemiddelde afwijkingen van de output (in procenten).

De volgende punten vallen hierbij op:
- De abiotische plaatspreferentiefaktor LI heeft grote invloed op de standing crop. Ook de vochtcorrectie op de LI heeft een vrij sterk effekt op de standing crop; vak (4,3) is dan ook een laag gelegen vak.
- De procedure EPSILON heeft nauwelijks effekt op de standing crop. Verlaging van de parameters OPT en LETH voor agrostis met 20% heeft helemaal geen effekt.
- Algemeen blijkt dat parametervariaties en het uitschakelen van procedures meestal het grootste effekt hebben voor het dode materiaal in de standing crop.

HOOFDSTUK 11: discussie

11.1.1 discussie

Het begrazingssimulatiemodel bevat nog veel punten waarop het verbeterd kan worden. In deze discussie zullen enkele aandachtspunten besproken worden die het model ten goede kunnen komen.

In § 4.1.1 werd reeds gesteld dat de parameter OMZETTING niet constant mag zijn in de loop van de tijd, maar moet varieren afhankelijk van het vochtgehalte en de temperatuur. Kemmers en Jansen (manuscript) hebben de mineralisatie gesimuleerd afhankelijk van de temperatuur, het vochtgehalte en de pH van de bodem. Deze simulatie geschiedt met de volgende vergelijking:

$$-\frac{\Delta Ntot}{\Delta T} = K \times Fv \times Ft \times Fph \times Ntot$$

waarbij
- Ntot : de hoeveelheid gebonden stikstof in de bodem
- T : de tijdstap (in dagen)
- K : snelheidsconstante onder optimale condities voor vocht, temperatuur en pH
- Fv : reductiefactor voor het vochtgehalte (0±=Fv±=1)
- Ft : reductiefactor voor de temperatuur (0±=Ft±=1)
- Fph : reductiefactor voor de pH van de bodem (0±=Fph±=1)

In het begrazingssimulatiemodel wordt het vochtgehalte van de bodem en de temperatuur al gesimuleerd. Door de waarde van de parameter OMZETTING te koppelen aan deze variabelen

gaat OMZETTING varieren in de loop van het jaar. Toch blijft er nog een probleem bestaan. De waarde die Kemmers en Jansen aan de snelheidsconstante onder optimale condities (K) geven is niet constant in de loop van het jaar. In de zomer vinden zij een lage mineralisatie die gesimuleerd wordt door de snelheidsconstante K met een factor 20 te verlagen. Deze lage netto-mineralisatie wordt volgens hen verklaard doordat op dat moment zich dood organisch materiaal met een hoge C/N-verhouding heeft opgehoopt. Het afbraakproces van dit dood organisch materiaal (humificatie) wordt geremd door stikstofgebrek. Alle stikstof die eigenlijk vrij zou komen o.i.v. het vochtgehalte, de temperatuur en de pH, wordt dan gebruikt voor de humificatie. Daardoor komt er geen stikstof voor de planten beschikbaar.

Deze redenering plaatst een belangrijke kanttekening bij de gemeten verschillen in 1982 en 1983. In 1983 (Van Deursen en Strik 1984) wordt er geen strooisel in het begin van het seizoen gevonden. De productie is dat jaar echter ook een factor 2 hoger dan in 1982. Dit zou verklaard kunnen worden doordat er meer stikstof beschikbaar was voor de planten. Tot nu toe is het verschil in standing crop tussen beide jaren in het model voornamelijk verklaard doordat de groei reageert op verschillen in weersomstandigheden. Het is echter ook mogelijk dat enkel een verschil in beschikbaarheid van stikstof hiervoor verantwoordelijk was. Waarom er in 1982 zoveel strooisel aanwezig was, is dan echter een volgende vraag die verklaard moet worden.

Kemmers en Jansen (manuscript) hebben een maximale mineralisatiesnelheid (vergelijkbaar met parameter OMZETTING) van 0.00125 per dag. Deze waarde ligt veel lager dan de waarde voor OMZETTING in het begrazingssimulatiemodel (=0.00629). De hoeveelheid niet beschikbare stikstof in de bodem is echter van allerlei herkomst (dood plantemateriaal, humus en faeces). De snelheid waarmee stikstof uit deze voorraad beschikbaar komt is daarmee moeilijk uit literatuurgegevens te halen omdat deze meestal gebaseerd zijn op afbraak van een type materiaal.
Verder is het model voorlopig alleen geschikt voor simulatie van een graasseizoen. In zo'n korte tijd heeft de hoeveelheid niet beschikbare stikstof in een vak op het begintijdstip (zie § 10.2.1) een grote invloed op het resultaat. Samen met de waarde van de parameter OMZETTING bepaalt dit de hoeveelheid stikstof die voor de plant beschikbaar is tijdens de simulatie. Volgens Dickinson (1984) komt slechts 6% van de aanwezige nutrienten in de vegetatie terecht. In het model is dit op het moment meer dan 20%. In vergelijking met Kemmers en Jansen (manuscript) is de mineralisatiesnelheid echter aan de hoge kant. Het verhogen van SN op het begintijdstip (Dickinson 1984) en het verlagen van de parameter OMZETTING (Kemmers en Jansen, manuscript) zou netto wel eens een geringe invloed kunnen hebben.

In het begrazingssimulatiemodel is het submodel STERFTE op

een zelfde manier opgezet als Botkin (1972) en Van Tongeren (manuscript) dit voor respectievelijk bomen en heideplanten hebben gedaan. Grassen blijken echter een andersoortige relatie tussen groei en sterfte te hebben. De hoogste sterfte treedt namelijk op tijdens de snelste groei (mond. med. J. Bokdam). Fig. 9.4 ondersteunt deze bewering. In het veld wordt na een periode van snelle groei in het begin van het seizoen meer dood materiaal in de standing crop gevonden, dan volgens de simulatie wordt voorspeld. Bovendien sterft in het begrazingssimulatiemodel in de winter teveel levend materiaal af, doordat de groei dan langere tijd stilstaat. Dit alles maakt een heroverweging van het submodel STERFTE voor grasachtigen aannemelijk.

Bij simulatie van houtige gewassen is het noodzakelijk om onderscheid te maken in houtige delen en bladeren. De groei, sterfte en preferentie van houtige delen verschilt namelijk sterk van die van de bladeren. In het model is dit onderscheid tot nu toe niet gemaakt.

Bij het analyseren van het begrazingssimulatiemodel is vooral gelet op het verloop van de standing crop. Over dit verloop zijn gegevens bekend waardoor dit te toetsen was aan de gemeten situatie. Naar het verloop van het oppervlak is minder gekeken. Hierover zijn ook minder gegevens te vinden. Dit neemt niet weg dat een grondige analyse hiervan noodzakelijk is. Voor 1982 is voor een AV vak en een phragmites vak het verloop van het open oppervlak gesimuleerd. Hieruit blijkt dat in een AV vak onder onbegraasde omstandigheden het open oppervlak halverwege het groeiseizoen toeneemt. Dit is een gevolg van het ophopen van het dode materiaal. Hierdoor vergaat er meer dood materiaal en ontstaat er meer open oppervlak. Door het submodel VESTIG zou echter deze open oppervlakte weer opgevuld moeten worden. Dit blijkt echter niet of onvoldoende te gebeuren. Dit kan zowel aan een te geringe kieming worden geweten als aan een te geringe horizontale uitbreiding (zie § 6.1.1). Voor agrostis (dominant in een AV vak) is het bereiken van BIOMAX geen remmende faktor voor de horizontale uitbreiding, zodat geconcludeerd kan worden dat of de parameter C(agrostis) voor de horizontale uitbreiding, of de parameter COZ(agrostis) voor de kieming een te kleine waarde is gegeven, of dat beiden te klein zijn genomen. Of dit ook voor de andere soorten in het model geldt is nog niet uitgezocht.

Bij de parameterinvulling van de procedures kappa, labda en mu is teveel geprobeerd het verloop van de standing crop, zoals die gemeten is in het veld, te beschrijven met deze procedures. Waarschijnlijk zijn er veel betere waarden voor de verschillende parameters te vinden. Temeer omdat het steeds duidelijker wordt dat de variabele beschikbaarheid van stikstof voor de plant in belangrijke mate het verloop van de standing crop gedurende een jaar kan verklaren. Toch spelen temperatuur, licht en water ongetwijfeld een grote rol bij de groei. Vooral in het vroege voorjaar of het late

najaar zal het belang van deze procedures tot uiting komen, omdat ze dan bepalen of er net wel of net geen groei optreedt.

Uit de simulaties met begrazing blijkt dat de begrazing een sterke reduktie van het dode materiaal in de standing crop tot gevolg heeft. Uit de parametergevoeligheidsanalyse blijkt ook dat een verandering in een begrazingsparameter vooral effekt heeft op het dode materiaal. Beide verschijnselen vinden hun oorzaak in het feit dat in het model BEGRAZING via twee wegen op het dode materiaal werkt (zie figuur 11.1). BEGRAZING werkt namelijk allereerst direkt op zowel het levende materiaal (BIOMASSA) als op het dode materiaal (BIOMDOOD). Het afsterven (STERFTE) van levende biomassa is bovendien afhankelijk van BIOMASSA. Dit betekent dat als door BEGRAZING de BIOMASSA kleiner wordt, er minder BIOMASSA afsterft en dit betekent dat er minder BIOMDOOD wordt gevormd.

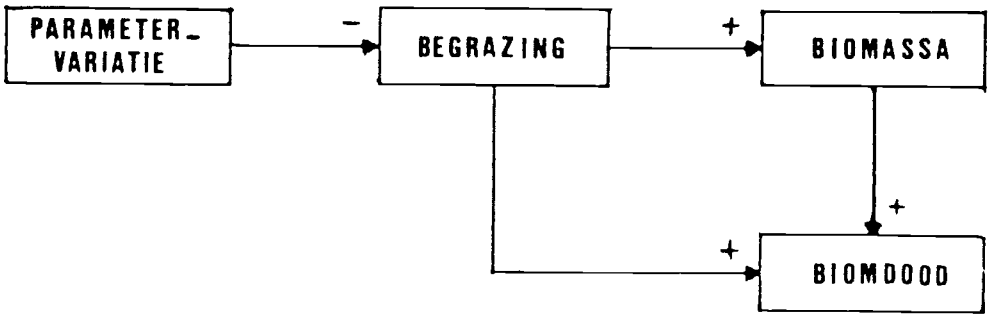


fig. 11.1. Schematische weergave van de invloed van begrazing op het dode materiaal (BIOMDOOD).

Ook de veldwaarnemingen wijzen erop dat begrazing grote invloed heeft op het dode materiaal. In de paar jaar dat begrazing is toegepast als beheersmaatregel voor de Schildhoek en de Pampusplaat is een sterke reduktie van het dode materiaal in de standing crop opgetreden. Bovendien is deze reduktie een van doelstellingen van de R.IJ.P., dit namelijk om het gebied geschikt te houden voor fouragerend waterwild.

De beginbiomassa van de vegetatie in de verschillende vakken heeft een groot effekt op de begrazingsdrukken in de verschillende vakken. Het aanbod van begraasbaar materiaal bepaalt via PREFERENTIE hoevaak een vak wordt bezocht, maar tevens hoeveel BIOMASSA en BIOMDOOD er wordt geconsumeerd. Uit de vergelijking van de gesimuleerde jaren 1982 en 1983 blijkt dat de twee keer zo grote beginbiomassa van agrostis in de AV vakken in 1983 een sterk eenzijdige begrazing tot gevolg heeft.
In het model wordt de consumptie op een vrij gecompliceerde manier berekend waarbij ook het toeval een rol speelt (zie § 7.6.1). In figuur 11.2 is de door het model gesimuleerde consumptie in vak (4,3) uitgezet tegen het aanbod in vak (4,3). Het aanbod in dit vak moet eerst een drempelwaarde

overschrijden alvorens het begraasd wordt. Deze drempelwaarde wordt bepaald door de andere vakken. Na deze drempelwaarde neemt de consumptie lineair toe met het aanbod. Bij een bepaalde waarde is het aanbod in vak (4,3) echter niet meer beperkend en heeft verdere verhoging van het aanbod in dit vak geen effekt meer op de consumptie.

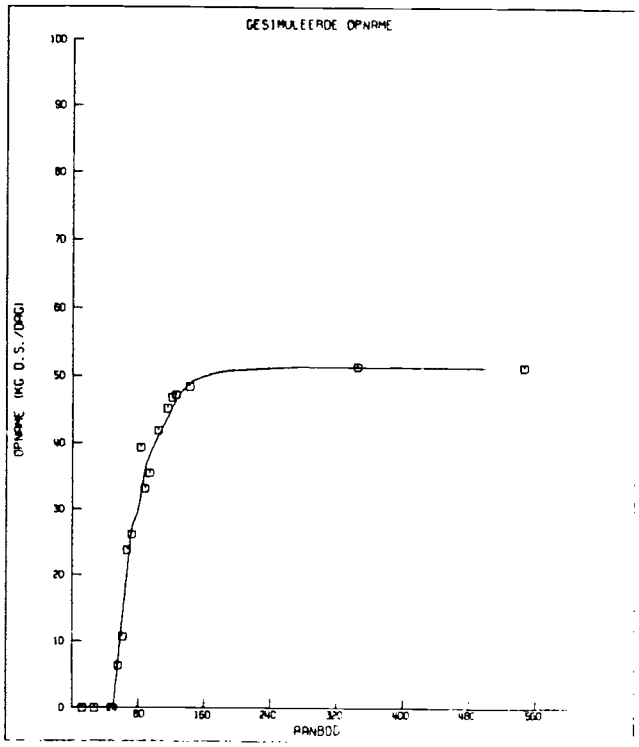


fig. 11.2. De door het model gesimuleerde relatie tussen aanbod van begraasbaar materiaal in vak (4,3) en de consumptie in vak (4,3).

Ook in het veld is een significant lineair verband gevonden tussen het aanbod van begraasbaar materiaal en de consumptie hiervan; zowel voor 1982 (Dijkstra & Schulte 1984) als voor 1983 (Beemster & Terpstra 1984). In beide jaren kon daarentegen geen significant verband worden aangetoond tussen de kwaliteit (eiwitgehalte) van het aanbod en de consumptie.
Er kunnen verschillende oorzaken worden genoemd waardoor de hoge beginbiomassa van agrostis in de AV vakken in 1983 zo'n eenzijdige begrazing tot gevolg heeft:

1. het verband tussen aanbod en consumptie moet niet lineair worden gesteld, dit ondanks de veldgegevens. Een betere relatie zou misschien kunnen zijn:
   PREFERENTIE = LI x EI x (PREF(j) x ln(BIOMASSA(s,t,j)).
   Door deze logaritme wordt de PREFERENTIE van vakken met een hoog aanbod lager en van de vakken met een laag aanbod hoger in vergelijking met de lineair berekende PREFERENTIE.
2. de produktieverhoging van agrostis o.i.v. begrazing is te hoog. Met andere woorden de negatieve invloed van begrazing is te klein. De procedure EPSILON heeft met de hui-

dige parameterinvulling bijna geen effekt op de groei (zie § 10.3.1). Een verbetering zou misschien kunnen zijn om OPT(1) te verlagen, waardoor begrazing eerder de groei gaat remmen.

3. de AV vakken hebben in vergelijking met de andere vakken een te hoge LI-waarde. Er zijn aanwijzingen dat phragmites en salix vegetaties een grote aantrekkingskracht op de pinken hebben die niet berust op het aanbod van begraasbare biomassa. Er wordt voornamelijk in deze vegetaties gelopen en gerust. Voor puccinellia vegetaties zou de ligging aan het water misschien een rol kunnen spelen, aangezien water vaak een aantrekkingskracht heeft op de pinken (vooral 's zomers kan dit een rol spelen).

De met het model gesimuleerde produktieverhoging o.i.v. begrazing geldt voor alle vijf soorten (zie bijlage 8). In de procedure EPSILON is echter met de in § 3.8.2 beschreven parameterinvulling voor geen van de vijf soorten een mogelijkheid voor groeistimulering door begrazing ingebouwd. Dat er desondanks een produktieverhoging optreedt heeft twee oorzaken, die ook in het veld een rol kunnen spelen:

1. door begrazing wordt de nutrientenkringloop versneld: nutrienten komen via mest en urine versneld weer beschikbaar voor de vegetatie.
2. door begrazing treedt een voortdurende verjonging op van de vegetatie; in het model komt dit tot uiting doordat de carrying capacity van de logistische groei (BIOMAX) van een vak niet wordt bereikt, zodat de vegetatie steeds exponentieel kan blijven groeien.

In het veld is in 1982 alleen maar voor agrostis en puccinellia o.i.v. begrazing een produktieverhoging gemeten (Dijkstra & Schulte 1984). Deze produktieverhoging was echter zeer klein (15%). Voor aster werd daarentegen een sterke produktiedaling gemeten (54%). In 1983 werd bijna voor alle soorten een produktiedaling o.i.v. begrazing gemeten. Alleen voor puccinellia was de produktie zonder begrazing even groot als met begrazing. Ook in de literatuur wordt vaak gesteld dat begrazing groeistimulerend (Hilbert 1981), dan wel produktieverhogend (Mc Naughton 1981) kan werken. Vaak echter wordt daarbij onderscheid gemaakt tussen grassen aan de ene kant en aan de andere kant de rest van de soorten. Dit onderscheid wordt gemaakt aangezien de grassen hun groeipunten dicht bij de grond hebben, dit in tegenstelling tot de andere soorten met vaak apicale meristemen. Dat in de simulaties dit onderscheid niet is terug te vinden komt doordat de procedure EPSILON voor de soorten aster, phragmites en salix bij een lage begrazingsdruk te weinig groeiremmend werkt. Een verlaging van de parameter LETH(j) voor deze drie soorten zou dit kunnen verbeteren.

Voor alle parameters blijft gelden dat geprobeerd moet worden ze beter in te vullen. Tijdens het behandelen van het model is uitgebreid ingegaan op de parameterinvulling. Veel parameters blijken nauwelijks gefundeerd te zijn of zijn onnauwkeurig bepaald. Een grondige literatuurstudie,

experimenten en overleg met vakmensen kunnen voor betere waarden zorgen. Hierbij geldt als voordeel dat de verschillende parameters gedefinieerd zijn.

LITERATUURLIJST

Arnold, G.W., Dudzinski, M.L., 1967. Studies on the diet of the grazing animal. The effect of physiological status in ewes and pasture availability on herbage intake. Australian Journal of Agricultural Research 18: 349-359.

Arnold, G.W., Wit, C.T. de (eds.), 1976. Critical evaluation of systems analysis in ecosystems research and management. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.

Bakker, J.P., 1978. Some experiments on heathland conservation and regeneration. Phytocoenosis 7: 351-370.

Beemster, N., Terpstra, H., 1984. Het gedrag van pinken en hun invloed op de vegetatie in het beweidingsgebied Schildhoek/Pampusplaat in 1983. Doktoraalverslag plantenoecologie R.U.G. / werkdocument R.IJ.P.

Biscoe, P.V., Callagher, J.N., 1977. Weather, dry matter production and yield. In: Environmental effects on crop physiology (Ed. by J.J. Landsberg and C.V. Cutting). Academic Press, London.

Boersma, S.K.T., Hoenderkamp, T., 1981. Simulatie, een moderne methode van onderzoek. Academic service, Den Haag.

Botkin, D.B., Janak, J.F., Wallis, J.R., 1972. Some ecological consequences of a computermodel of forest growth. J. of Ecol. 60: 849-872.

Breymeyer, A.I., Dyne, G.M. van (eds), 1980. Grsslands systems analysis and man. IBP 19. Cambridge University Press.

Christian, K.R. et al, 1978. Simulation of grazing systems. Centre for Agricultural Publishing and Documentation Wageningen.

Deursen, M. van, Strik, W., 1984. De invloed van beweiding met pinken op de vegetatie van Schildhoek en de Pampusplaat. Doktoraalverslag plantenoecologie R.U.G. / werkdocument R.IJ.P.

Dijkstra, C., Schulte, W.A., 1984. Pinkenbeweiding en vegetatie op de Schildhoek en de Pampusplaat. Doktoraalverslag plantenoecologie R.U.G. / werkdocument R.IJ.P.

Dickinson, N.M., 1984. Seasonal dynamics and compartmentation of nutrients in a grassland meadow in lowland England. J. appl. Ecol. 21: 695-701.

Donk, R. van, Visser, H., 1983. De werking van de response analyse en het dynamisch groeimodel, toegepast op vegetatiepatronen in de Lauwerszeepolder. Doktoraalverslag plantenoecologie R.U.G.

Duffey, E., Morris, M.G., Sheail, J., Ward, L.K., Wells, D.A., Wells, T.C.E., 1974. Grassland ecology and wildlife management. Chapman and Hall, London.

Elzas, M.S., 1978. Systemen en modellen. Landbouwkundig Tijdschrift 90: 8a.

Ellenberg, H., 1978. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in Okologischer Sicht. Verlag Eugen Ulmer Stuttgart.

Evans, L.T., 1975. The physiological basis of crop yield. In: Crop physiology, some case histories (Ed. L.T. Evans). Camebridge Univ. Press: 327-355.

Fresco, L.F.M., 1982. An analysis of species response curves and of competition form field data; some results from heath vegetation. Vegetatio 48: 175-185.

Friso, B. Esch, J. van, 1983. Een wiskundig model van de vegetatiedynamiek in een begraasd gebied. Doktoraalverslag plantenoecologie R.U.G.

Goodall, D.W., 1969. Simulating the grazing situation. In: Heinmets, Heinmets, F. (ed.). Concepts and models of biomathematicssimu- lation techniques and methods. Vol. 1: 211-236. Marcel Dekker Inc. New York.

Gray, A.J., Scott, R., 1967. The ecology of Morecambe Bay: VII. The distribution of Puccinellia maritima, Festuca rubra and Agrostis stolonifera in the salt marshes. J. appl. Ecol. 14: 229-241.

Gray, A.J., 1971. Variation in Aster tripolium L., with particular reference to some British populations. Dissertatie University of Keele.

Hamilton, B.A., Hutchinson, K.J., Annis, P.C., Donelly, J.B., 1973. Relationships between the diet selected by grazing sheep and the herbage on offer. Australian Journal of Agricultural Research 24: 271-277.

Haslam, S.M. 1969. The development and emergence of buds in Phragmites communis Trin.. Ann. Bot. 33: 289-301.

Haslam, S.M. 1969. The development of shoots in Phragmites communis Trin.. Ann. Bot. 33: 695-709.

Haslam, S.M., 1970. The development of the annual population in Phragmites communis Trin.. Ann. Bot. 34: 571-591.

Handboek voor de rundveehouderij. Proefstation voor de Rundveehouderij Lelystad. 3e druk, oktober 1980.

Heady, H.F., 1975. Rangeland management. Mc. Graw-Hill series in forest resources. Mc. Graw-Hill Book Company, New York.

Hilbert, D.W., Swift, D.M., Detling, J.K., Dyer, M.I., 1981. Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. Oecolgia 51: 14-18.

Hoffen, D. van, 1984. Oppervlak verzilting van ontziltende gronden in de Lauwerszeepolder. Doktoraalverslag planten- oecologie R.U.G.

Holmes, W. (ed.), 1980. Grass, its production and utilization. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Innis, G.S. (ed.), 1978. Grassland simulation model. Ecological studies 26. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

Jameson, D.A., 1963. Responses of individual plants to harvesting. The Botanical Review 29:532-594.

Jefferies, R.L., 1977. Growth responses of coastal halophytes to inorganic nitrogen. J. Ecol. 65: 847-865.

Jeffers, J.N.R., 1982. Modelling. Outline studies in ecology. Chapman and Hall, London, New York.

Jonge, H. de, 1958. Inleiding tot de medische statistiek, deel I en II. Ned. Inst. voor preventieve genees-

kunde.
Joenje, W., 1978. Plant colonization and succession on embanked sandflats. Dissertatie R.U.G.
Kerssies, H., Dijk, P. van, 1981. Kolonisatie van kunstmatige gaps in madelanden. Doktoraalverslag plantenoewcologie R.U.G.
Kemmers, R.H., Jansen, P.C., (manuscript). Stikstofmineralisatie in enkele onbemeste half-natuurlijke graslanden.
KNMI, 1982,1983,1984. Dagoverzicht van het weer in Nederland.
KNMI, 1982,1983,1984. Maandoverzicht van het weer in Nederland.
Londo, G. 1978. Moglichkeiten zur Anwendung von vegetationskundlichen Untersuchungen an Dauernflachen. Vegetatio 38: 185-190.
Lotz, B., Poorter, H., 1983. Natuurtechnische begrazing: een aanzet tot een modelmatige benadering. R.I.N. rapport 83/2.
Looyen, J., Looyen, R., Zomer, H., 1984. Tien jaar begrazing op de Oosterkwelder van Schiermonnikoog, het verband tussen veranderingen in vegetatie, hetterreingebruik door de pinken en de kwaliteit van het gewas. Doktoraalverslag plantenoecologie, R.U.G.
Mason, C.F., 1976. Decomposition. Studies in biology no. 74. Edward Arnold, London.
Mook, J.H., Toorn, J. van der, 1982. The influence of environmental factors and management on stands of common reed (Phragmites australis). Effects of yield and its relationships with shout density. J. of Apl. Ecol. 19:50 501-517.
Muis, A., 1980. Beheersvoorstel voor de Pampusplaat en de Schildhoek; begrazing. Intern Rapport R.IJ.P.
Mc. Naughton, S.J., 1979. Grazing as an optimization process: Grassland ungulated relationships in the Serengeti. American Naturalist 113: 691-703.
Noy Meir, I., 1978. Grazing and production in seasonal pastures. Analysis of a simple model. Journal of Applied Ecology 15: 809-835.
Noy Meir, I., 1975. Stability of grazing systems: an application of predator-prey graphs. Journal of ecology 63:459-481.
Oosterveld, P., 1975. Beheer en ontwikkeling van natuurreservaten door begrazing. Natuur en Landschap 29: 161-171.
Penning de Vries, F.W.T., Laar, H.H. van (Eds.), 1982. Simulation of plant growth and crop production. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
Penning de Vries, F.W.T., Witlage, J.M., Kremer, D.J., 1979. Rates of respiration and of increase in structural dry matter in young wheat, ryegrass and maize plants in relation to temperature, to water stressland to their sugar content. Ann. Bot. 44: 591-609.
Perkins, D.F., Jones, V., Millar, R.O., Neep, P., 1978. Primary production, mineral nutrients and litter decomposition in the grassland ecosystem. In:

Production ecology of British moors and montane grasslands. Ecological studies 27. Edited by D.W. Heal and D.F. Perkins. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

Perkins, D.F. 1978. The distribution and transfer of energy and nutrients in the agrostis festuca grassland ecosystem. In: Production ecology of British moors and montane grasslands. Ecological studies 27. Edited by D.W. Heal and D.F. Perkins. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

Platt, T., Denman, K.L., 1975. Spectral analysis in ecology. In: Annual review of ecology and systematics, ed. R.F.Johnston. Palo Alto, California. Volume 6: 189-210

Reitsma, J.H., 1981. De vegetatie in het Lauwersmeergebied in 1980. Werkdocument R.I.J.P.

R.I.N., R.IJ.P., R.U.G., L.H., 1984: Vegetatieveranderingen onder invloed van begrazing: ontwikkeling en toetsing van verklarende en voorspellende modellen. Onderzoeksvoorstel voor een gezamenlijke subsidieaanvraag.

Senft, R.L., Rittenhouse, L.R., Woodmansee, R.G., 1983. The use of regressionmodels to predict spatial patterns of cattle behavior. Journal of Range Management 36 (5): 553-558.

Sluis, A. van der, Gorts, C.A.C., 1981. Cursus Pascal. Academic Service, Den Haag.

Smit, M.J., 1985. Een meerfactoren interferentie experiment met Agrostis stolonifera, Puccinellia maritima en Aster tripolium. Doktoraalverslag plantenoecologie, R.U.G.

Smit, K. en Ratering, P., 1985. Vergelijking van de groei bij twee wilgesoorten. Doktoraalverslag plantenoecologie R.U.G.

Sutcliffe, J., 1977. Plants and temperature. Studies in biology no. 86. Edward Arnold, London.

Toorn, J. van der, 1972. Variability of Phragmites australis in relation to the environment. Dissertatie R.U.G.

Tongeren, O. van, (manuscript).

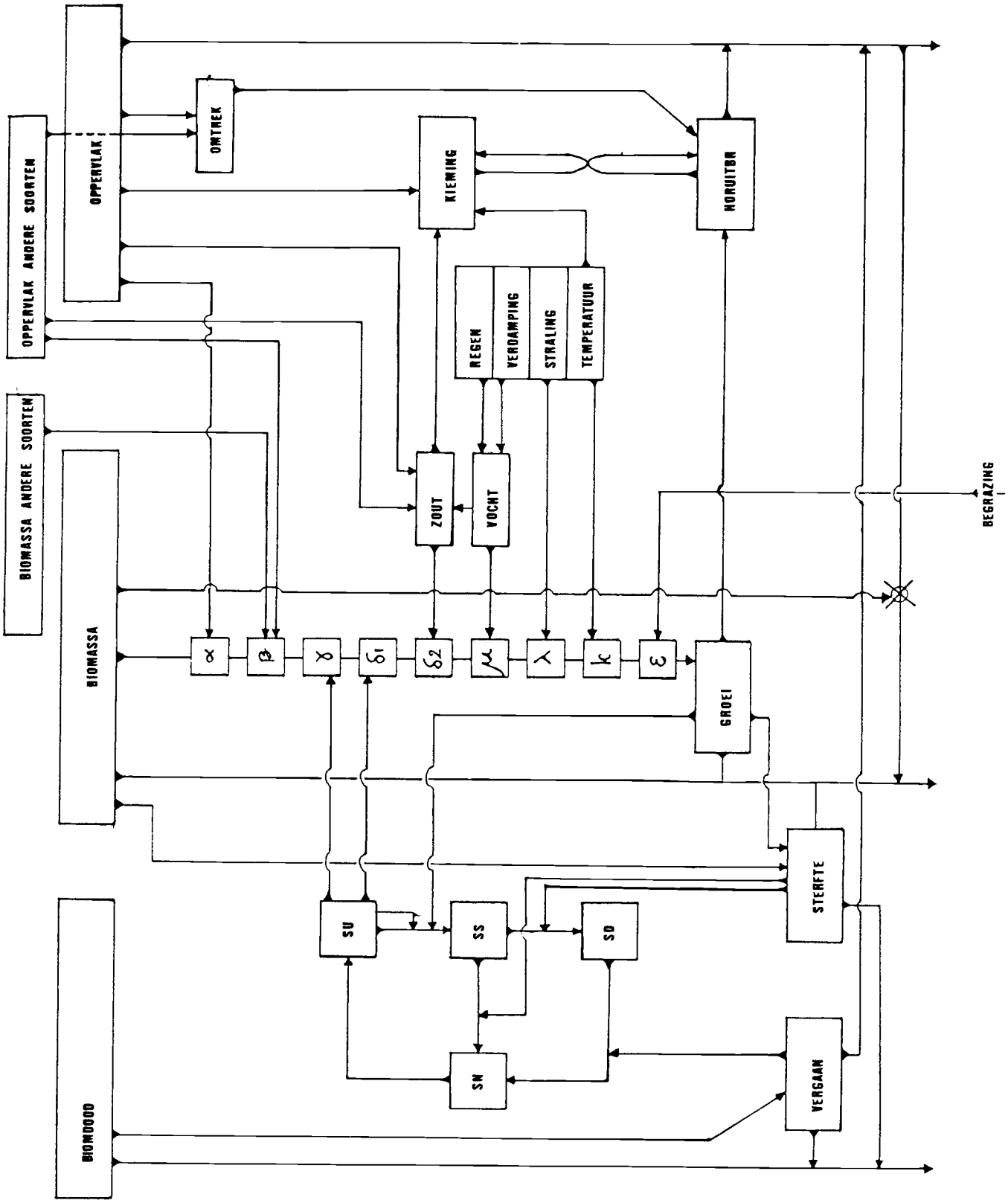
Watson, D.J., 1962. Climate, weather and plant yield. In: Environmental control of plant growth (Ed. L.T. Evans). Academic Press, London: 337-349.

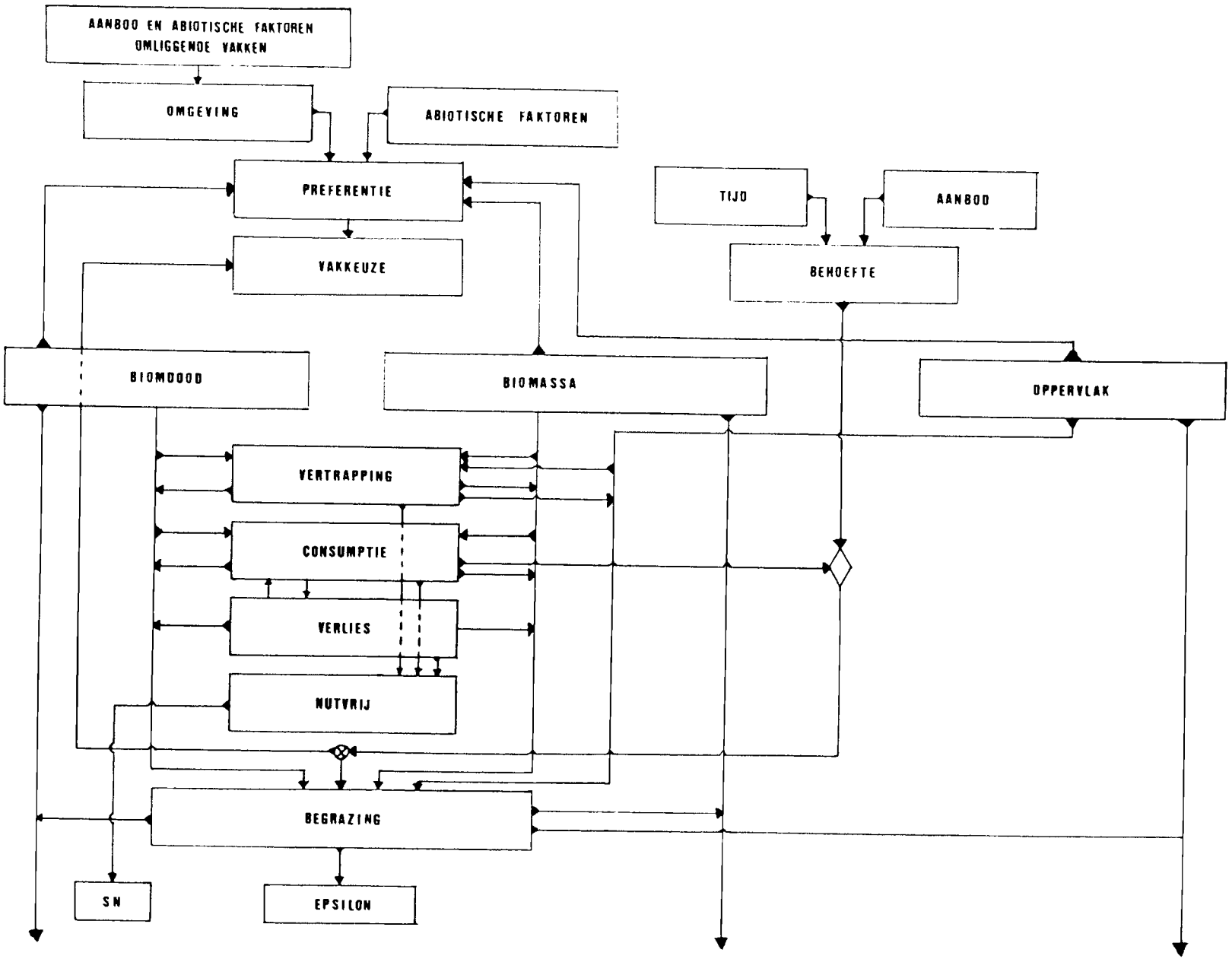
Wit, C.T. de, 1978. Simulatie van levende systemen. Landbouwkundig Tijdschrift 8a (90): 237-240.

Wit, C.T. de, Goudriaan J., 1974. Simulation of ecological processes. Centre for Agricultural Publishing and Documentation Wageningen.

Zwerver, P., 1984. Vergelijkend onderzoek naar zoutresistentie bij Salix alba L., Salix repens L., en Salix aurita L. Doktoraalverslag plantenoecologie R.U.G.

BIJLAGE 1. stroomschema van het model.




AANBOD EN ABIOTISCHE FAKTOREN
OMLIGGENDE VAKKEN
OMGEVING
ABIOTISCHE FAKTOREN
PREFERENTIE
VAKKEUZE
TIJD
AANBOD
BEHOEFTE
BIOMOOOD
BIOMASSA
OPPERVLAK
VERTRAPPING
CONSUMPTIE
VERLIES
NUTVRIJ
BEGRAZING
SN
EPSILON

BIJLAGE 2. berekening van de maximale relatieve groeisnelheid van Phragmites (zie blz. 7)

Uit de biomassametingen van phragmites (Van Deursen en Strik, 1984) is de geconstateerde relatieve groeisnelheid per dag (RGR*) berekend. Er is alleen gebruik gemaakt van de eerste 8 meetpunten omdat de groei in deze periode erg sterk is, waardoor de sterfte verwaarloosbaar is (volgens het model). De groeifactoren weergegeven in de tabel, zijn berekend met de volgende aannames:

α : aangenomen is dat 40 % van het beschikbare oppervlak door phragmites wordt ingenomen.

β : er staat geen salix in het betreffende gebied dus β=1

γ : de maximale biomassa die in de raai bereikt wordt is 184 gr/m^2; er is een hoeveelheid stikstof aanwezig om 1,5 x deze biomassa te vormen.

δ_1: is constant verondersteld (SU=64)

δ_2: de hoeveelheid zout is gesimuleerd voor een plaats die vergelijkbaar is met de onbegraasde agrostisplek waar Van Hoffen (1984) heeft gemeten.

k, λ en μ : zijn gesimuleerd, zoals beschreven in dit verslag

Vervolgens is er een lineaire regressielijn berekend tussen RGR* en het product van de groeifactoren (tot):

RGR* = 0,122 x tot + 0,004 (r=0,962)

Als het product van alle groeifactoren 1 bedraagt, geldt:

RGR = RGR* = 0,126 ≈ 0,13

datum	biomassa	RGR*	α	β	γ	δ_1	δ_2	k	λ	μ	tot
27-5	51,3	0,026	0,94	1,00	0,81	0,97	0,74	0,64	0,65	0,99	0,23
6-6	66,3	0,047	0,92	1,00	0,76	0,97	0,72	0,83	0,94	0,93	0,35
9-6	76,0	0,033	0,91	1,00	0,72	0,97	0,68	0,74	0,92	0,87	0,26
14-6	89,5	0,025	0,89	1,00	0,68	0,97	0,69	0,59	0,63	0,95	0,14
16-6	94,0	0,028	0,88	1,00	0,66	0,97	0,67	0,60	0,87	0,84	0,17
20-6	104,9	0,030	0,87	1,00	0,62	0,97	0,62	0,89	0,96	0,77	0,21
24-6	118,2	0,022	0,85	1,00	0,57	0,97	0,57	0,78	0,86	0,71	0,13
28-6	129,2										

tabel. De getallen waarmee de maximale relatieve groeisnelheid (RGR) van phragmites berekend is.

BIJLAGE 3. de parameterwaarden van Smit (1985)

omschrijving		symbool	eenheid	agrostis	puccinel.	aster
maximale relatieve groeisnelheid		RGR	mgr/mgr x dag	0.31	0.21	0.20
fysiologisch maximale biomassa		BIOMAX	mgram	10000	10000	10000
competitiefactoren	agrostis			0	0	0
	puccinellia			0	0	0
	aster			0	0	0
nutrientgehalte	constant deel	p1		0.3	0.1	0.6
	variabel deel	p2		0.1	0.3	0.1
	omrekeningsfactor	p3		6	6	6
lethale dosis nutrient		Z1		2100	4000	2600
lethale dosis zout		Z2		12	20	20

eenheid nutrient : 1= $\frac{1}{64}$ Hoogland-opl.

eenheid zout : 1 8.125 gram NaCl per liter bodemvocht

diameter pot : 12 cm

nutrientniveaus : 1, 4, 16, 64, 256, 1024

zoutniveaus : 0, 1, 4

BIJLAGE 4. berekening van de EPSILON-parameters.

Voor een schatting van de 3 parameters uit EPSILON is voor de soorten agrostis, aster en puccinellia gebruik gemaakt van de experimentele gegevens van Smit (1985). In het door Smit gebruikte computer simulatieprogramma is de in § 3.8.1 beschreven procedure EPSILON ingebouwd. De volgende parameter-invulling is gebruikt:

	agrostis	puccinellia	aster
a	0.31	0.21	0.20
x	0.1	0.1	0.3
k	10000	10000	10000
p1	0.30	0.10	0.60
p2	0.10	0.30	0.10
p3	6	6	6
t_{xnutr}	2100	4000	2600
t_{xzout}	12	20	20
g_x	5	5	10
g_e	0.90	0.85	0.80

De gemete n eindopbrengsten van de monocultures van Smit zijn met verschillende waardes voor de drie EPSILON parameters gesimuleerd. Als maat voor de fit met de gemeten waardes is de euclidische afstand gebruikt:

$$\text{euclidische afstand} = \sum (\text{gemeten} - \text{gesimuleerd})^2.$$

agrostis:

potno	gemeten	GOPT=1.00 OPT =0.93 LETH=1.00	GOPT=1.11 OPT =0.93 LETH=1.00	GOPT=1.00 OPT =0.90 LETH=1.00
19	32.50	22.79	22.92	22.79
20	39.50	52.09	53.07	52.09
21	123.50	150.86	155.89	149.12
22	425.00	396.79	404.36	359.77
23	998.50	899.39	943.94	699.53
24	481.00	871.27	909.36	871.27
25	19.00	21.89	21.99	21.89
26	54.50	48.93	49.80	48.93
27	148.50	139.15	143.67	138.62
28	410.00	371.38	375.55	346.96
29	801.50	891.31	913.32	780.66
30	192.50	606.90	620.82	606.90
31	29.50	18.51	18.53	18.51
32	25.00	37.95	38.33	37.95
33	31.00	99.61	101.88	99.61
34	103.00	248.11	256.67	248.11
35	243.00	509.89	530.89	509.89
36	83.00	182.73	182.73	182.73
eucl. afstand:		452564.76	507180.93	530355.13

puccinellia:

potno	gemeten	GOPT=1.00 OPT =0.87 LETH=1.00	GOPT=1.11 OPT =0.87 LETH=1.00	GOPT=1.00 OPT =0.80 LETH=1.00	GOPT=1.00 OPT =0.87 LETH=1.00
19	26.00	20.96	20.96	20.96	20.96
20	36.00	28.82	29.03	28.82	28.82
21	86.00	68.18	69.51	68.18	68.18
22	106.00	158.92	163.89	156.82	158.92
23	511.50	356.18	371.19	344.47	356.18
24	203.50	494.31	508.88	494.31	494.31
25	17.00	20.59	20.59	20.59	20.59
26	30.00	27.69	27.85	27.69	27.69
27	80.00	64.69	65.80	64.69	64.69
28	176.00	148.57	152.75	148.15	148.57
29	251.50	325.01	337.14	322.81	325.01
30	267.50	423.59	432.40	423.59	423.59
31	12.50	19.29	19.29	19.29	19.29
32	21.50	24.15	24.19	24.15	24.15
33	121.50	53.91	54.38	53.91	53.91
34	118.50	117.30	119.15	117.30	117.30
35	77.00	234.62	239.09	234.62	234.62
36	64.00	250.99	251.21	250.99	250.99
eucl. afstand:		207096.28	217808.49	210359.09	207096.28

aster:

potno	gemeten	GOPT=1.00 OPT =0.55 LETH=1.00	GOPT=1.18 OPT =0.55 LETH=1.00	GOPT=1.00 OPT =0.80 LETH=1.00	GOPT=1.00 OPT =0.55 LETH=1.00
19	25.50	17.64	17.64	17.64	17.64
20	23.00	33.04	33.16	33.04	33.04
21	92.50	81.91	82.83	83.22	81.09
22	208.50	182.87	194.94	217.83	121.30
23	407.50	372.51	418.02	516.29	49.30
24	421.50	489.86	499.22	489.86	489.86
25	106.00	17.37	17.37	17.37	17.37
26	61.50	31.99	32.05	31.99	31.99
27	98.50	78.85	79.39	79.47	78.53
28	269.50	181.39	190.58	205.57	151.93
29	279.50	387.48	420.03	480.02	259.49
30	279.50	416.91	419.85	416.91	416.91
31	41.50	16.49	16.49	16.49	16.49
32	35.50	28.65	28.65	28.65	28.65
33	112.50	67.85	68.91	67.85	67.85
34	113.50	162.77	164.68	165.19	161.39
35	561.00	344.85	349.00	349.42	342.52
36	161.50	249.39	249.39	249.39	249.39
eucl. afstand:		113787.90	119219.58	146941.44	243526.17

Voor phragmites zijn de volgende meetgegevens van rietraai 1 van van Deursen en Strik (1984) gebruikt:

- standing crop in gr/m^2
- consumptie in gr/m^2
- produktie in gr/m^2
- aantal vertrapte stengels per 200 stengels
- aantal afgestorven stengels per 200 stengels
- dichtheid: 76 stengels per m^2
- bedekking door riet: 3%

Hiermee zijn berekend:

- aantal vertrapte stengels per m^2:
  aantal gemeten per 200 x 76/200
- vertrapte oppervlak per m^2
  aantal x 1/76 x 0.03
- vertrapte biomassa per m^2
  oppervlak x 1/0.03 x standing crop
- idem voor afgestorven stengels

Hiermee is per periode een beginbiomassa berekend door:
st. crop - consumptie - vertr. biomassa - afgestorven biomassa.
Met deze beginbiomassa en de produktie in de betreffende periodes is de r.g.r. voor de periodes berekend.

Rietraai 1: (gegevens 1983)

datum	crop g/m^2	cons g/m^2	vertrapping aant	vertrapping oppvl	vertrapping biom	sterfte aant	sterfte oppvl	sterfte biom	prod g/m^2	begin biom	berek. rgr.
9/6-14/6	54.6	1.16	0.38	0.005	0.27	0.00	0.000	0.00	5.24	53.17	0.019
14/6-16/6	58.4	2.12	0.76	0.010	0.58	1.14	0.015	0.88	1.11	54.82	0.010
16/6-20/6	56.2	2.36	0.76	0.010	0.56	0.00	0.000	0.00	1.92	53.28	0.009
20/6-24/6	55.2	0.70	0.00	0.000	0.00	0.00	0.000	0.00	3.60	54.50	0.016
24/6-28/6	58.1	3.04	1.14	0.015	0.87	0.76	0.010	0.58	2.04	53.61	0.010
28/6- 5/7	55.6	5.73	3.04	0.040	2.22	0.76	0.010	0.56	2.40	47.09	0.007
5/7-19/7	48.4	6.64	3.04	0.040	1.94	5.70	0.075	3.63	3.23	36.20	0.006
19/7-26/7	37.2	0.86	0.76	0.010	0.37	1.90	0.025	0.93	0.90	35.04	0.003
26/7- 2/8	35.4	0.36	1.14	0.015	0.53	1.52	0.020	0.71	0.93	33.80	0.004
2/8-11/8	34.5	0.61	0.38	0.005	0.17	4.18	0.055	1.90	0.67	31.82	0.002
11/8-17/8	31.8	0.58	0.38	0.005	0.16	3.42	0.045	1.43	0.47	29.63	0.003
17/8- 1/9	29.1	0.42	0.38	0.005	0.15	11.02	0.145	4.22	0.21	24.31	0.001

Aangezien tijdens de betreffende meetperiodes de groeiomstandigheden waarschijnlijk niet constant zijn geweest, is hiervoor gecorrigeerd met de gemiddelde waardes van de groeifactoren en (zie hfdst. 3).

datum	α	γ	b_1	b_2	k	λ	μ	tot.	rgr	rgr*	SCHADE
9/6-14/6	0.97	0.81	0.97	0.76	0.74	0.92	0.87	0.34	0.019	0.056	2.12%
14/6-16/6	0.97	0.80	0.97	0.76	0.59	0.63	0.95	0.20	0.010	0.051	3.63
16/6-20/6	0.97	0.81	0.97	0.76	0.60	0.87	0.84	0.25	0.009	0.036	4.20
20/6-24/6	0.97	0.80	0.97	0.77	0.89	0.96	0.77	0.38	0.016	0.042	1.27
24/6-28/6	0.97	0.81	0.97	0.77	0.78	0.86	0.71	0.27	0.010	0.037	5.23
28/6- 5/7	0.98	0.83	0.97	0.78	0.69	0.66	0.70	0.19	0.007	0.038	10.30
5/7-19/7	0.98	0.87	0.97	0.78	0.87	0.85	0.60	0.27	0.006	0.022	13.71
19/7-26/7	0.98	0.87	0.97	0.78	0.82	0.75	0.66	0.26	0.003	0.011	2.31
26/7- 2/8	0.98	0.88	0.97	0.78	0.88	0.63	0.66	0.24	0.004	0.017	1.01
2/8-11/8	0.98	0.88	0.97	0.78	0.81	0.63	0.62	0.21	0.002	0.010	1.77
11/8-17/8	0.99	0.89	0.97	0.78	0.80	0.65	0.60	0.20	0.003	0.015	1.83
17/8- 1/9	0.99	0.91	0.97	0.78	0.85	0.61	0.66	0.23	0.001	0.004	1.44

De begrazingsdruk (SCHADE) is berekend als:

$$\frac{\text{consumptie}}{\text{st. crop}} \times 100\%$$

Voor de relatie SCHADE-rgr zijn alleen de eerste zeven punten gebruikt. De andere vijf punten zijn niet meegerekend omdat de begrazingsdruk hier erg laag is. Uit de relatie SCHADE-rgr is geen groeistimulatie o.i.v. begrazing te destilleren. elke begrazing werkt groeiremmend. Met lineaire regressie is het snijpunt met de y-as (maat voor de r.g.r. zonder begrazing) en het snijpunt met de x-as (maat voor de lethale begrazing) berekend. Dit leverde:

r.g.r. zonder begrazing: 0.051
GOPT(riet): 1.00
OPT(riet) : 1.00
LETH(riet): 0.27

BIJLAGE 5. berekening van de vertrappingscoefficient voor phragmites.

Voor de berekening van de C3(riet) is gebruik gemaakt van de meetgegevens van twee rietraaien van van Deursen en Strik (1984).
De gegevens zijn omgerekend naar een vak van 400 m^2. De bedekking van riet is 3% genomen. Dit betekent dat riet een oppervlak van 12 m^2 inneemt in een vak. Het aantal stengels is 76 per m^2, dus totaal 30400 stengels in een vak. Deze 30400 stengels staan op 12 m^2. Het oppervlak van 1 stengel is dus 0.000395 m^2. Van Deursen en Strik hebben het aantal vertrapte stengels bepaald per 200 stengels. Dit is omgerekend tot het aantal stengels per 30400 stengels. Hiermee zijn berekend:

opengetrapt oppervlak (m^2) = aantal stengels x 0.000395

$$\text{vertrapte biomassa (gr)} = \frac{\text{standing crop x opengetr. opp.}}{0.03}$$

Deze berekeningen zijn voor 2 raaien uitgevoerd (1 en 3), de andere raaien vielen af omdat ze of in een exclosure lagen, of gedureende een te korte periode waren bemonsterd.

Raai 1:

datum	crop kg.	cons. gr.	vertrapping no	opp.	biom.	c/v	C3	H_2O	μ	freq
9/6-14/6	21.84	462.0	152	0.06	109.2	4.23	0.013	33.5	0.87	0
14/6-16/6	23.36	848.8	304	0.12	233.6	3.63	0.065	36.3	0.95	1
16/6-20/6	22.48	944.0	304	0.12	224.8	4.20	0.032	30.4	0.84	0
20/6-24/6	22.02	280.0	000	0.00	00.0	--	0.000	21.4	0.77	0
24/6-28/6	23.24	1214.4	456	0.18	348.6	3.48	0.048	12.8	0.71	0
28/6- 5/7	22.24	2290.4	1216	0.48	889.6	2.57	0.072	7.7	0.70	1
5/7-19/7	19.36	2654.4	1216	0.48	774.4	3.43	0.036	0.0	0.60	0
19/7-26/7	14.88	344.4	304	0.12	148.8	2.31	0.018	1.3	0.66	1
26/7- 2/8	14.16	142.8	456	0.18	212.4	0.67	0.025	1.9	0.66	1
2/8-11/8	13.80	244.8	152	0.06	69.0	3.55	0.007	3.0	0.62	0
11/8-17/8	12.72	232.8	152	0.06	63.6	3.66	0.010	0.0	0.60	0
17/8- 1/9	11.64	168.0	152	0.06	58.2	2.89	0.004	0.7	0.66	2

Raai 3:

datum	crop kg.	cons gr.	vertrapping no	opp.	biom.	c/v	C3	H_2O	μ	freq
6/6- 9/6	13.92	45.6	0	0.00	0.0	--	0.000	40.9	0.93	0
9/6-14/6	15.56	1460.0	304	0.12	155.6	10.54	0.025	33.5	0.87	0
14/6-16/6	15.76	1440.0	152	0.06	78.8	18.27	0.030	36.3	0.95	1
16/6-20/6	14.68	616.0	608	0.24	293.6	2.10	0.062	30.4	0.84	0
20/6-24/6	14.52	918.4	0	0.00	0.0	--	0.000	21.4	0.77	0
24/6-28/6	14.80	1084.8	1064	0.42	518.0	2.09	0.110	12.8	0.71	0
28/6- 5/7	13.96	1758.4	912	0.36	418.8	4.20	0.055	7.7	0.70	1
5/7-19/7	12.84	1876.0	608	0.24	256.8	7.31	0.018	0.0	0.60	0
19/7-26/7	11.28	263.2	0	0.00	0.0	--	0.000	1.3	0.66	1
26/7- 2/8	10.92	176.4	152	0.06	54.6	3.23	0.009	1.9	0.66	1
2/8-11/8	10.64	226.8	152	0.06	53.2	4.26	0.007	3.0	0.62	0
11/8-17/8	9.76	91.2	456	0.18	146.4	0.62	0.031	0.0	0.60	0
17/8- 1/9	9.20	396.0	456	0.18	138.0	2.87	0.012	0.7	0.66	2
1/9-15/9	7.52	5.6	608	0.24	150.4	0.04	0.017	31.1	0.91	7

De vertrappingscoefficient (C3) voor riet is benaderd met een simulatieprogramma dat bij de gegeven consumptie de vertrapping simuleerde.

In de laatste kolommen van de tabel staan de vochttoestand van de bodem en de hiermee berekende ψ. Tenslotte staat in de laatste kolom de frequentie dat het water boven het maaiveld staat (VOCHT(x,y)=50).

Raai 1:
Bij vergelijking van de berekende C3 en de vochttoestand van de bodem komt geen eenduidige relatie naar voren. Uit de laatste kolom blijkt echter wel dat een kleine verhouding consumptie:vertrapping steeds samenvalt met een periode dat het water op het maaiveld staat, m.a.w. na een regenperiode of bij een hoge grondwaterstand. Uitgezonderd de periodes waarvoor de frequentie (VOCHT(x,y)=50) groter is als 0 is de verhouding consumptie:vertrapping voor raai 1 vrij constant: gemiddeld 3.76 $\pm$ 0.33.

Raai 3:
Voor raai 3 is het beeld veel onregelmatiger. Dit hangt waarschijnlijk samen met feit dat raai 3 in een wilgenbosje lag (mond. med. van Deursen). Doordat deze wilgen een grote aantrekkingskracht op de pinken hadden werd er vaak door deze rietraai heengelopen zonder dat er werd geconsumeerd. Over het algemeen lijkt de verhouding consumptie:vertrapping voor raai 3 echter hoger te liggen als voor raai 1. Dit zou betekenen dat raai 3 minder gevoelig is voor vertrapping als raai 1. Dit is tegen de verwachting aangezien raai 3 gemiddeld lager ligt als raai 1. Raai 1 ligt nl. op N.A.P. terwijl raai 1 op N.A.P.-0.37 tot N.A.P.-0.50 ligt. De bodem van raai 3 bevat bovendien + 5% lutum terwijl de bodem van raai 1 uit lutumarm zand bestaat.

Om toch een schatting van de C3(riet) te maken zijn alleen de punten gebruikt waarbij de frequentie(VOCHT(x,y)=50) = 0, van deze punten is de gemiddelde C3 berekend:

C3(riet) = 0.024 $\pm$ 0.015.

BIJLAGE 6. de A- en B-cijfers van de Schildhoek, uit Van Hoffen (1984) waarmee in dit verslag gerekend is (blz. 38)

gebied	code	bedekking	2 juni 1983 A-cijfer	B-cijfer	20 juni 1983 A-cijfer	B-cijfer	30 juni 1983 A-cijfer	B-cijfer
puccinellia laag onbeweid	PLO	35	33,83	0,501	28,58	0,650	28,23	0,700
puccinellia laag beweid	PLB	35	33,72	0,503	26,08	0,638	23,60	0,687
agrostis onbeweid	AO	50	32,88	0,127	27,36	0,124	23,71	0,165
agrostis beweid	AB	70	35,76	0,093	29,94	0,094	25,43	0,113
puccinellia hoog onbeweid	PHO	60	39,56	0,373	29,00	0,471	25,01	0,471
puccinellia hoog beweid	PHB	40	32,65	0,318	27,16	0,449	23,68	0,477
pucc. laag onbeweid kaal	PLOK	0			28,34	0,746	27,03	0,837
agrostis onbeweid kaal	AOK	0			25,67	0,254	22,17	0,341

de waarde van variabele VOCHT,zoals die gesimuleerd wordt voor de verschillende meetdagen:

2 juni 1983 VOCHT = 50
20 juni 1983 VOCHT = 25
30 juni 1983 VOCHT = 11

BIJLAGE 7. programma DAMBORD (zie blz. 44)

Dit programma berekent bij een gegeven bedekkingspercentage uit, hoeveel overgang er bestaat tussen open oppervlak en vegetatie. Als belangrijke aanname geldt dat open ruimte alleen voorkomt in eenheden van 1 dm^2.
Het programma werkt volgens het volgende principe:

1. een vierkant vak van 400 m^2 wordt verdeeld in 40000 vakjes van 1 dm^2.
2. berekend wordt hoeveel vakjes (n) van 1 dm^2 geen vegetatie bevatten om te komen tot het totale open oppervlak.
3. deze n vakjes worden random over de 40000 vakjes verdeeld.
4. per vakje wordt nu van alle vier de zijden nagegaan of er een overgang aanwezig is tussen open oppervlak en vegetatie.
5. als dit het geval is wordt er bij variabele OMTREK een decimeter bijgeteld.
6. als een vakje zonder vegetatie grenst aan de rand van het veld,dan neemt variabele RAND met een decimeter toe.
7. als alle vakjes bekeken zijn, geeft de variabele OMTREK aan hoeveel meter overgang er bestaat tussen open ruimte en vegetatie binnen het vak. Variabele RAND geeft aan hoeveel open oppervlak van het betreffende vak, grenst aan een naburig vak

De resultaten van programma DAMBORD zijn weergegeven in fig. 6.1.

BIJLAGE 8. produktieberekeningen.

In het model is de produktieberekening ingebouwd door over het begrazingsseizoen de groei verminderd met de afbraak van dood materiaal te sommeren en dit te delen door het oppervlak van het vak:

seizoensproduktie(x,y,j) =

$$\frac{(\text{GROEI}(x,y,j) - \text{VERGAAN}(j) \times \text{BIOMDOOD}(x,y,j))}{0.400}$$

De jaarproduktie is berekend door analoog aan de veldmethodologie (zie Schulte en Dijkstra 1984) bij de seizoensproduktie de begin standing crop (dag = 154) op te tellen:

jaarproduktie = seizoensproduktie + st. crop op dag = 154

De percentages van de jaarprodukties die tijdens het begrazingsseizoen zijn geconsumeerd zijn berekend door de consumptie van zowel het levende als het dode materiaal van de soort j te sommeren over het hele begrazingsseizoen en dit te delen op de jaarproduktie:

$$\%\ \text{geconsumeerd} = \frac{(\text{EAT}(x,y,j) \times 2.5)}{\text{jaarproduktie}}$$

Resultaten:

-De gesimuleerde seizoensprodukties voor 1982 en 1983 van de verschillende soorten, zowel met als zonder begrazing in gram/m^2.

		1982		1983	
		zonder	met	zonder	met
AA	in vak(3,3)	139.36	157.28	152.47	152.48
AV	in vak(4,3)	252.03	362.69	385.87	647.50
puccinellia	in vak(5,3)	22.15	22.15	42.00	42.00
aster	in vak(2,3)	48.94	52.19	45.92	45.92
phragmites	in vak(1,3)	385.34	379.72	355.72	377.02
salix	in vak(1,3)	129.37	173.29	129.09	144.01

-De uit de gesimuleerde seizoensprodukties berekende jaarprodukties en de percentages hiervan die door de pinken zijn geconsumeerd. Alle waardes behalve die in de laatste kolom in gram/m^2.

1982	st.crop	zonder	met	consump	%
AA	61.07	200.43	218.35	56.91	26.1
AV	134.70	386.73	497.39	346.06	69.6
puccinellia	8.96	31.11	31.11	0.00	0.0
aster	25.59	74.53	77.78	17.20	22.1
phragmites	180.60	565.94	560.32	487.01	86.9
salix	56.39	185.76	229.68	35.41	15.4

1983	st.crop	zonder	met	consump	%
AA	59.78	212.25	212.26	0.00	0.0
AV	241.65	627.52	889.15	716.10	80.5
puccinellia	19.88	61.88	61.88	0.00	0.0
aster	25.58	71.50	71.50	0.00	0.0
phragmites	180.60	536.34	557.62	290.34	52.1
salix	56.40	185.49	200.41	14.66	7.3

N.B. In de figuren 9.13 en 9.14 is steeds van 10 dagen de gemiddelde produktie uitgezet tegen de tijd.

Veldgegevens:

1982	seizoen		jaar		
	zonder	met	zonder	met	%
AA	169	188	292	311	53
AV	231	263	477	509	67
puccinellia	200	236	262	298	65
aster	107	49	169	111	94
phragmites	-	-	-	-	-
salix	-	-	-	-	-

Bron: Schulte en Dijkstra (1984).

1983	seizoen		jaar		
	zonder	met	zonder	met	%
AA	357	267	449	417	52
AV	723	596	1133	674	47
puccinellia	381	382	438	433	61
aster	-	-	-	-	-
phragmites	80	29-39	184	60-77	31-43
salix	-	-	-	-	-

Bron: van Deursen en Strik (1984).

BIJLAGE 9. berekening van de soortspreferentiefactoren.

Voor de berekening van de PREF(j) is gebruik gemaakt van gegevens van Beemster en Terpstra (1984). Zij hebben voor 3 soorten bij verschillend aanbod de konsumptie bepaald. Met deze gegevens is per soort het lineaire verband berekend tussen aanbod en konsumptie:

	konsumptie gr/m^{2}xdag	aanbod gr/m^2	aanbod* gr/m^2
agrostis (vegetatief)	2.41	326.4	
	4.06	502.3	
	2.87	492.4	
	1.97	464.7	
	(0)	(352.1)	
agrostis (aartjes)	0.72	284.4	
	1.90	315.9	
	2.57	318.0	
	1.94	297.1	
	1.21	226.1	
puccinellia	2.39	176.9	
	1.53	206.9	
	3.20	326.4	
	2.07	231.1	
	(0.89)	(101.3)	
phragmites	0.58	70.9	46.0
	0.28	53.5	28.6
	0.05	35.9	11.0
	0.65	50.8	25.9
	0.21	43.6	18.7
	0.04	31.3	6.4
	1.80	178.3	153.4
	0.50	116.2	91.3
	0.06	43.2	18.3

Het aanbod van phragmites is gecorrigeerd (aanbod*) voor een residubiomassa, berekend als het snijpunt van de ongecorrigeerde lijn met de x-as.

De lijn voor agrostis is door de oorsprong getrokken.

Dit leverde de volgende resultaten:
agrostis: r.c. = 0.0064
correlatie-coefficient = 0.75
puccinellia: r.c. = 0.0093
correlatie-coefficient = 0.87
phragmites: r.c. = 0.0104
correlatie-coefficient = 0.91
De andere twee soorten zijn in deze reeks geplaats:
aster: een even grote r.c. als puccinellia
salix: een erg kleine r.c.

Dit levert de volgende verhoudingen:

agrostis	:	puccinellia	:	aster	:	phragmites	:	salix	=
64	:	93	:	93	:	104	:	10	=
0.17	:	0.26	:	0.26	:	0.28	:	0.03	.

BIJLAGE 10. werken met het programma van het model.

Het programma van het model is geschreven in pascal. Bijlage 10 is een listing van het hele model.

DE INVOER

Om het model te laten draaien zijn 6 extra files nodig met gegevens:

a. fimodin: de file met de invoergegevens. Procedure LEESIN leest van deze file alle parameters en beginwaarden voor de verschillende variabelen. De eerste regel van deze file bevat 5 getallen, die bepalen welke uitvoer het model zal hebben (zie verderop).
b. random: alle getallen van 0 tot 1000, gerangschikt in een willekeurige volgorde.
c. tempin: de gemiddelde dagtemperatuur per dag (in 'C).
d. zonin: de hoeveelheid zonnestraling (J/cm2) per dag.
e. regenin: de hoeveelheid neerslag per dag (in mm).
f. verdin: de verdamping volgens Pennman, per dag (in mm).

Voor de laatste 4 files geldt dat het eerste getal op de file de waarde voor dag 1 moet zijn.

DE UITVOER

Het model kan op 6 verschillende manieren uitvoer genereren:

	procedure	uitvoerfile
a.	prspec	fugro
b.	schrijf1, schrijf2, schrijf3	fucon
c.	print	fuves
d.	uitvoer	fumod
e.	grafiek	aglev, agdod, agtot, pulev, pudod, putot, aslev, asdod, astot, phlev, phdod, phtot, salev, sadod, satot, opopp, bevak.
f.	uitin	fuin

Voor a t/m e geldt dat de eerste regel van de invoerfile fimodin bepaalt welke uitvoer het model heeft en met welk

interval deze uitvoer afgedrukt wordt. Staat er een nul, dan wordt de betreffende file niet uitgeschreven. Als er een natuurlijk getal n staat, dan komt er om de n dagen een uitvoer van de situatie op die dag.

ad. a. fugro geeft een overzicht van alle waarden van de verschillende variabelen uit submodel GROEI, MORTALITY en BODEMVARIABELEN, die voor ieder vak berekend worden.

ad. b. fucon geeft een overzicht van alle waarden uit submodel BEGRAZING.

ad. c. fuves geeft per vak een overzicht van alle waarden van de verschillende variabelen uit submodel VESTIG.

ad. d. fumod geeft per vak en per soort een overzicht wat elk submodel veranderd aan de waarde van BIOMASSA en OPPERVLAK.

ad. e. procedure GRAFIEK schrijft op verschillende files het dagnummer en de waarde voor BIOMASSA, BIOMDOOD en OPPERVLAK per vierkante meter, die op een bepaald tijdstip voor een bepaalde soort gelden. Als van deze procedure gebruik wordt gemaakt, dan vraagt het programma interactief naar het vak waarvan de gegevens moeten worden uitgeschreven. Deze uitvoer-files zijn gemakkelijk te gebruiken bij het maken van grafieken met EENGRAP (RC-pamflet no. 10, RUG).

ad. f. uitmod is een file waarin de situatie van de laatste dag is vastgelegd en die kan dienen als invoer voor een nieuwe run van het model. Qua opbouw is deze file gelijk aan fimodin.