

1

Model voor de simulatie van verschillende levens-
fasen van de Sahel-grassen *Cenchrus biflorus*, *Era-*
grostis tremula en *schoenefeldia gracilis*.

Anjes de Bruijn

Utrecht, september 1980

Voorwoord.

Dit verslag geeft de resultaten van mijn bezigheden in de periode oktober 1979 - april 1980 weer.

In het kader van het projekt primaire produktie van de Sahel ben ik begonnen met het opzetten van een simulatie-model dat de levenscyclus van drie Sahelgrassen beschrijft.

Aanvankelijk is in samenwerking met Sjoerd Andela de kieming gekwantificeerd. Daarna is dit kiemingsmodel gemodificeerd en het onderdeel sterfte van de kiemplantjes is ingebracht. Aanzet is gemaakt tot kwantifikatie van de biomassa-produktie en de konkurrentie.

De volgende personen wil ik bedanken voor hun adviezen bij het opzetten van het model: Gonnie, Jan, Wim, Frits en mijn begeleiders Kees en Henk.

September 1980

Anjes de Bruijn

Inhoudsopgave.

	Blz.
I Inleiding	6
1. Algemeen	6
2. Studies aan de dynamiek	7
3. Het simulatiemodel	8
II Kieming en vestiging	II
1. Kiemingsverdeling	II
2. De induktieperiode	13
3. Kiemsnelheid en maximaal kiempercentage	17
4. Relatie kieming - bodemvochtigheid	19
5. Sterfte van de kiemplantjes	22
6. Simulatie - resultaten	25
6.1. Proeven van Van Loon	25
6.2. Proeven van Elberse	42
6.3. Konklusie	44
III Konkurrentie en biomassa-productie	46
1. Inleiding	46
2. Invloed van waterstress	48
3. Konkurrentie en groei in het model	49
4. Diskussie	54
Samenvatting	55
Literatuur	56
Bijlagen	58

I. Inleiding.

I. Algemeen.

Het simulatiemodel, dat beschreven is in dit verslag, is opgezet in het kader van het projekt Primaire Produktie van de Sahel (P.P.S.).

Eén van de problemen die men in dit projekt bestudeert, is de verandering van de soortensamenstelling van de natuurlijke Sahelweiden.

Breman en Cissé (1977) hebben de vegetatiedynamiek bestudeerd in een overgangsgebied van savanne naar Sahel. Als gevolg van de droogte in de jaren 1972-1973 zagen zij een verdwijnen van de meerjarige savannesoort *Andropogon gayanus*. Deze werd vooral vervangen door éénjarige pioniers (*Borreria* ssp.) en door een enkele Sahelsoort (*Blepharis linariifolia*, *Schoenefeldia gracilis*), die naar het zuiden afzakte. Vanaf 1976 begonnen de snelkiemende grassen *Schoenefeldia gracilis* en *Diheteropogon hagerupii* een steeds belangrijkere plaats in te nemen in de vegetatie van langzaam kiemende pioniers, terwijl ook weer meer en meer jonge planten van *Andropogon gayanus* werden waargenomen, maar kwa biomassa was hun aandeel nog onbelangrijk (Breman, 1980).

Naast de verandering op lange termijn vindt er ook een jaar-op-jaar verandering plaats. Factoren die deze dynamiek bepalen zijn het regenregime aan het begin van het regenseizoen, beweiding, bemesting, vuur... Een voorbeeld hiervan is een veldwaarneming gedaan in een bepaald vast kwadrant (site I6); in vier opeenvolgende jaren zijn hier vier verschillende dominante soorten waargenomen (Tabel I). Dit zijn achtereenvolgens: *Eragrostis tremula*, *Cenchrus biflorus*, *Schoenefeldia gracilis* samen met *C. biflorus* en *Elionurus elegans*.

De bruikbaarheid van vegetatiekaarten van Sahelweiden, gebaseerd op éénmalige vegetatie-opnamen, is erg twijfelachtig bij het ontbreken van inzicht m.b.t. de vegetatiedynamiek.

Tabel I. De totale biomassa en het relatieve aandeel van verschillende soorten aan het eind van het regenseizoen, zoals waargenomen op site I6 (in licht glooiend duingebied met $\pm$ 450 mm gemiddelde jaarlijkse regenval en lichte begrazing).

		1976	1977	1978	1979
Totale jaarlijkse regenval	mm	420	200	350	300
Geproduceerde biomassa	t/ha	2.0	0.6	2.5	0.9
droge stof					
Eragrostis tremula	%	53	8	8	0
Cenchrus biflorus	%	8	34	30	10
Elionurus elegans	%	14	27	17	63
Schoenefeldia gracilis	%	0	1	27	1
Overigen	%	25	30	18	26

2. Studies aan de dynamiek.

De Ridder (1979) heeft de invloed bestudeerd van de aard van de regenval op éénjarige weidevegetaties. Hij heeft hiervoor proefveldjes gekozen op een ranch in Niono (Mali) in een gebied zonder beweiding. Door aan het begin van het regenseizoen de veldjes te besproeien of af te dekken heeft hij variatie aangebracht in het regenpatroon.

Hij komt tot de konklusie dat de regenval in het begin van het seizoen en dan speciaal de grootte van de regenbui en het al of niet volgen van meerdere buien een bepalende faktor is voor de vegetatiesamenstelling in het betreffende seizoen.

Hij geeft als mogelijke oorzaken:

1. De verschillen in kiemsnelheid en vestigingsstrategie tussen de verschillende soorten.

2. Verschillen in droogtegevoeligheid tussen de soorten.

Later in het seizoen kunnen nog verschillen optreden in biomassa per soort door verschil in konkurrentiekracht.

Beck (1978) heeft aan de eerste twee aspecten onderzoek verricht in de klimaatkamers van het CABO.

Hij komt tot een verdeling van kiem- en vestigingsstrategiën in optimisten en pessimisten.

En optimistische kiemer is een soort die snel en synchroon kiemt, terwijl een pessimist langzaam en niet synchroon kiemt. Een soort die optimistisch is in zijn vestiging neemt na een regenbui snel ruimte en beschikbaar water in beslag, wat bij doorzetten van het regenseizoen tot een voorsprong in de concurrentie kan leiden en zo tot een grote droge-stof produktie.

Van Loon(1979) heeft de hypothese van De Ridder getoetst dat een verschillende kiemings- en vestigingsstrategie tot verschillen in de soortensamenstelling kan leiden.

Hij heeft daartoe een aantal verschillende regenbehandelingen bedacht, die elk een snelle of langzame kiemer zouden moeten bevoordelen. Snelle kiemers zouden in het voordeel zijn als na een regenbui er voldoende water aanwezig bleef, terwijl langzame kiemers in het voordeel zouden zijn als de eerste kiemflush, bestaande uit snelle kiemers zou afsterven door te lang wegblijven van de volgende bui.

Met betrekking tot deze verwachtingen konstateert hij dat die voor sommige behandelingen wel uitgekomen zijn en voor andere behandelingen niet. Hij komt tot eenzelfde konklusie als waartoe De Ridder gekomen is nl. dat het aandeel dat een soort heeft in een vegetatie sterk kan variëren als gevolg van een verschillend regenpatroon tijdens de vestiging van de vegetatie.

Het simulatiemodel is opgezet met het doel de factoren die bepalend zijn voor het aandeel van de verschillende soorten in een vegetatie met elkaar in verband te brengen en hun relatieve belang te onderzoeken.

De soorten die als voorbeeld gekozen zijn, zijn dezelfde als Van Loon in zijn potproeven heeft gebruikt nl. *Cenchrus biflorus*, *Schoenefeldia gracilis* en *Eragrostis tremula*.

3. Het simulatiemodel.

Het doel van het simulatiemodel is om soortseigenschappen ten aanzien van kieming, vestiging, concurrentie, biomassa-produktie e.d. te kwantificeren en met elkaar in verband te

brengen. Dit kan meer inzicht geven in de factoren die de vegetatiedynamiek onder verschillende regencondities bepalen.

Een aantal eigenschappen van de betrokken soorten in de verschillende levensfasen van de plant zijn gekwantificeerd. Dit heeft tot de volgende opbouw van het model geleid:

- Kieming van de verschillende soorten.

Kiemingsparameters zijn de tijd voordat de eerste kiemplanten te voorschijn komen, snelheid en spreiding van kieming, maximaal kiempercentage.

- Sterfte van de kiemplantjes.

De sterfte die optreedt onder de kiemplantjes na een 'kiemende' regenbui, is afhankelijk van de soortsafhankelijke resistentie tegen droogte en van de grootte van de 'kiemende' bui.

- Konkurrentie tussen de verschillende soorten en tussen de planten van de verschillende kiemflushes.

Dit onderdeel is gebaseerd op het konkurrentiemodel van Baeumer en De Wit(1968).

- Biomassaproduktie van de soorten als ze eenmaal gevestigd zijn. Deze wordt bepaald door de potentiële produktie van de soorten en door de ruimte die ze in beslag hebben genomen.

De kieming van het zaad en de sterfte van de kiemplantjes vormen samen één onderdeel. De parameters waarmee deze ontwikkelingsfasen beschreven worden zijn geschat uit potproeven van Van Loon(1979). Ter controle van dit onderdeel zijn de verschillende regenbehandelingen die hij de potten gegeven heeft, nagesimuleerd. De output van dit onderdeel, de aantallen kiemplanten die zich kunnen vestigen, vormt de input voor de volgende onderdelen. Deze onderdelen, konkurrentie en biomassaproduktie, worden in dit verslag grof benaderd. Zij dienen nog verfijnd te worden voordat ze aan proefresultaten getoetst kunnen worden. De konkurrentieparameters zijn geschat uit standdichtheidsproeven, gedaan door Spittel(1977) voor *Schoenefeldia gracilis* en door Bouman(nog niet beschreven) voor *Eragrostis tremula* en *Cenchrus biflorus*.

De uiteindelijke output is de biomassa van de verschillende soorten aan het eind van het regenseizoen.

Het model is tevens getoetst aan resultaten van proeven die gedaan zijn door Elberse en Baan-Hofman(CABO).

Zij hebben gekeken naar kieming van zaad in grond die afkomstig was uit site I6(zie I.I) en vervolgens naar sterfte onder verschillende regenregimes.

De gebruikte simulatietaal is CSMP.

In het model zijn twee verschillende notaties voor CSMP-statements gebruikt:

- Array-integralen en -parameters.

De relatie tussen array-grootheden worden in een 'DO' loop geplaatst wat resulteert in een 1 maal doorlopen van de 'DO' loop bv. DO 5 I = I, IO

A(I) = B(I) x C(I)

5 CONTINUE

In dit geval wordt de 'DO' loop IO maal doorlopen, zodat A I t/m IO berekend is, waarna het programma vervolgd wordt. Een voorwaarde voor het gebruik van de 'DO' loop is dat deze alleen in een NOSORT-section geplaatst kan worden.

- Voor de PULSE- en IMPULS-functie is de index-notatie gebruikt, omdat deze functies niet functioneren in een 'DO' loop. De notatie die eruit ziet als A'I, IO' = B'I, IO' + C'I, IO' wordt door de preprocessor COSMOP omgeschreven tot

A I = B I + C I

t/m

AIO = BIO + CIO

II. Kieming en vestiging.

I. Kiemingsverdeling.

Gezocht is naar een kiemingsverdeling om de kieming van de drie Sahelspecies vast te leggen.

Janssen(1974) heeft de kieming van twee winterannuellen gesimuleerd. Tijdens het kiemproces bevindt het zaad zich in verschillende ontwikkelingsklassen die in zijn model zijn aangebracht door middel van een 'boxcar train' met een dispersie. In deze klassen nemen de algemene metabolische activiteiten van het zaad toe en de vorming van een zaailing uit het embryo vindt plaats. De verblijfstijd in iedere klasse wordt bepaald door de temperatuur en de vochtigheidscondities.

Bij het optreden van droogte doorlopen de zaden in tegengestelde richting de klassen die ze eerder onder goede vochtige condities hebben doorlopen. De zaden die zich in de laatste ontwikkelingsklasse bevinden gaan dood bij optredende droogte omdat ze in een te ver gevorderd ontwikkelingsstadium zijn om nog reversibel te zijn en nog niet ver genoeg om als gekiemd aangemerkt te worden.

In tegenstelling tot het model van Janssen wordt in het in dit verslag gepresenteerde model uitgegaan van de kiemingsvergelijking die opgesteld is door Van Loon(1979) en gemodificeerd door Andela(1980) : $Y = C (1 - \exp(-A (T - IND)^2))$ (fig.I).

waarin Y = kieming op tijdstip T

C = maximaal mogelijke kieming gezien het aantal kiembare zaden.

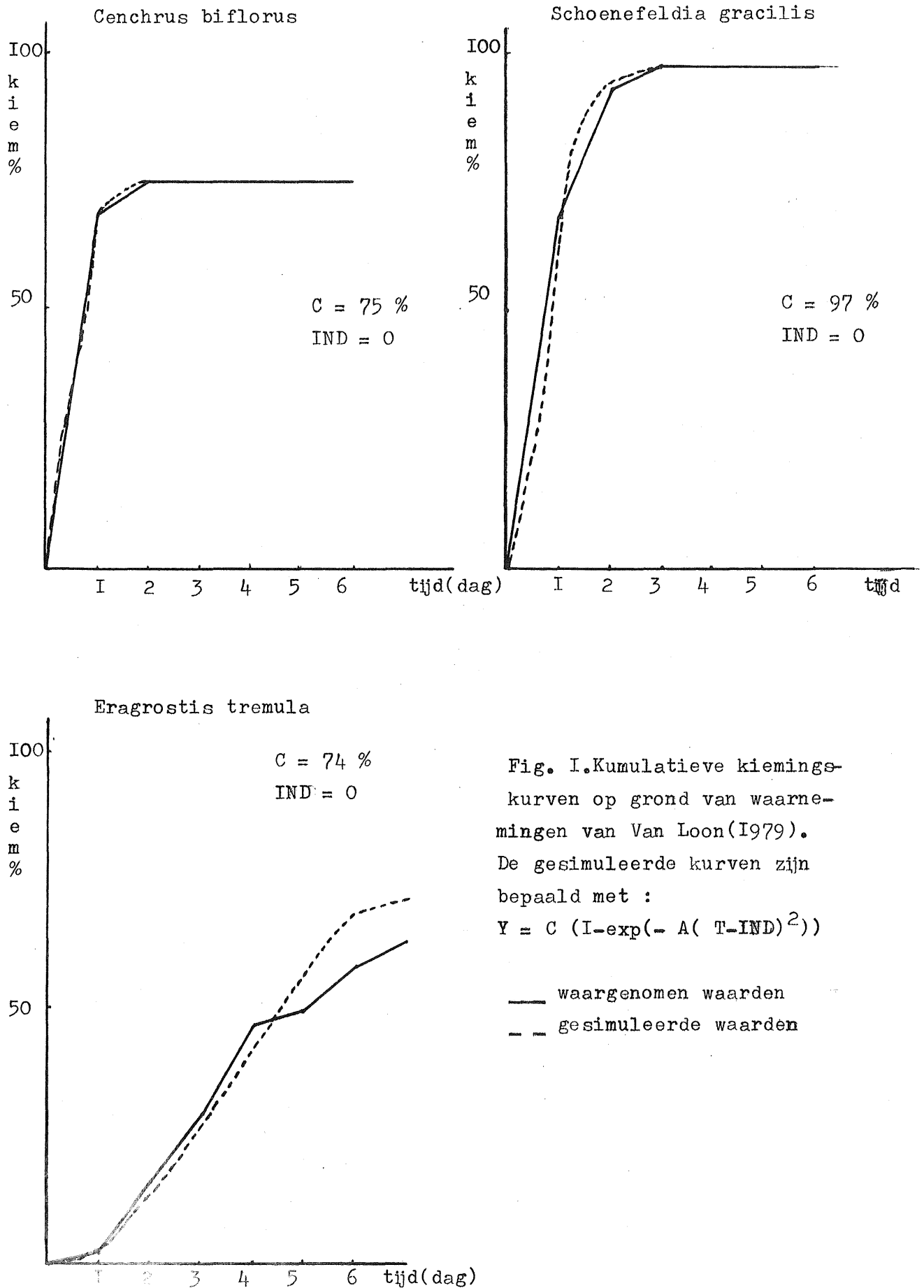
EXP = exponentiële macht

A = maat voor de helling van de curve

IND = inductieperiode; dit is de periode tussen het begin van de regenbui en het te voorschijn komen van de eerste kiemplantjes

De kiemingskurve van Van Loon wordt gekarakteriseerd door de soortsafhankelijke parameters A, C en IND.

De gebruikte waarden van deze parameters voor de verschillende soorten zijn uitgezet in tabel 2.



Tabel 2. De in het model gebruikte parameter-waarden voor de drie soorten.

Soort	A (dag ⁻²)	C (kiemplanten)	IND (dag)
<i>Cenchrus biflorus</i>	2.5	90	0.72
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	1.1	90	1.40
<i>Eragrostis tremula</i>	0.04	110	0.40

2. De induktieperiode.

De induktieperiode is de tijd die het zaad nodig heeft totdat de eerste kiemplantjes te voorschijn komen vanaf het moment dat de wateropname begonnen is.

Bewley en Black (1978) verdelen de induktieperiode in drie fasen (fig.2).

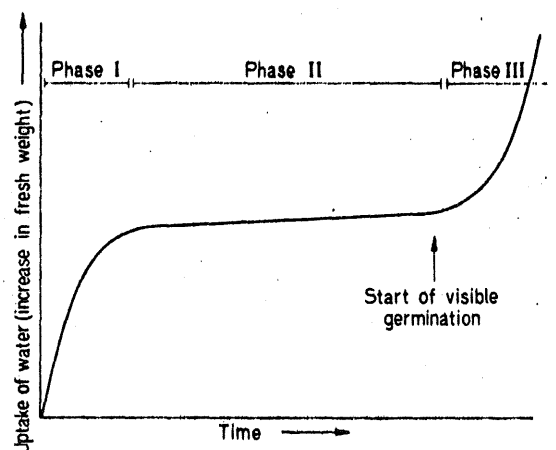


Fig.2. Wateropname van kiemende zaden in drie fasen (Naar Bewley en Black, 1978).

Fase I: Door de matrixkrachten van de celwanden en de celinhoud van het zaad heeft het droge zaad een matrixpotentiaal van soms meer dan -4000 bar, wat veel lager is dan de waterpotentiaal van de grond. Als gevolg hiervan vindt er een passieve waterstroom het zaad in plaats. Dit proces heet imbibitie en treedt op bij zowel dode als levende zaden,

maar niet bij zaden waarvan de zaadhuid impermeabel is.

Fase II: In deze fase vindt nauwelijks wateropname plaats, maar vooral metabolische processen vinden plaats. Een deel van deze processen gaat niet verloren bij optredende droogte.

Fase III: Als gevolg van de wateropname in deze fase wordt de turgordruk verhoogd. Wanneer de turgordruk te hoog wordt met betrekking tot de celwandelasticiteit, springt de cel stuk en kan het worteltopje doorbreken.

In het kiemingsmodel is uitgegaan van een verdeling van de inductieperiode in drie fasen, te weten FI, F2 en CP. Deze drie fasen zijn niet identiek aan de fasen I, II en III in het model van Bewley en Black

FI bestaat voor de eerste regenbui uit de imbibitieperiode en een gedeelte met reversibele metabolische processen. Voor de volgende buien bestaat deze fase bovendien uit een gedeelte voor herstelprocessen die na rehydratatie van het zaad plaatsvinden. De FI-periode moet na iedere regenbui opnieuw doorlopen worden.

F2 is de fase die bij opeenvolgende regenbuien alleen gedurende de eerste regenbui doorlopen hoeft te worden. De totale inductieduur wordt na de eerste regenbui verkort met de F2-fase. Het uitgangspunt hiervan is dat bij optredende droogte na een regenbui een gedeelte van het opgenomen vocht niet meer onttrokken wordt aan het zaad en een gedeelte van de metabolische produkten niet verloren gaat.

Bovenstaande uitgangspunten gelden voor *Cenchrus biflorus* terwijl de inductieperioden van *Eragrostis tremula* en *Schoenefeldia gracilis* op een andere manier verlopen. *Eragrostis* blijkt pas te kiemen nadat het zaad, gesommeerd over alle regenbuien, in totaal ongeveer 35 mm regen heeft gehad. De oorzaak hiervan zou het uitspoelen van remstoffen kunnen zijn. Als *Eragrostis* begint te kiemen is zijn inductieperiode vrij kort en omdat de processen van de F2-fase al plaatsgevonden hebben hoeft deze fase niet doorlopen te worden.

Schoenefeldia blijkt niet te kiemen beneden een totale regenval van 10 mm. Zijn inductieduur is vrij lang.

Ten aanzien van de verkorting van de inductieduur na rehydratatie is door verschillende onderzoekers o.a. het volgende geconkludeerd:

Kidd en West (1919, geciteerd door Hegarty, 1978) zijn door werk van een aantal onderzoekers tot de konklusie gekomen dat zaad **dat** gezwollen is in water en daarna langzaam gedroogd of gezaaid in nog vochtige toestand sneller kiemt dan onbehandeld zaad.

Heydecker et al. (1975) hebben ditzelfde geconkludeerd. Als eerste oorzaak geven zij verandering in de fysische structuur van de zaadhuid na hydratatie, hoewel er steeds meer zekerheid bestaat over het feit dat **ook de fysiologische ontwikkeling in het** zaad niet volledig verloren gaat door dehydratatie. Een bewijs voor accumulatie van substraat of versnelling van activiteit van enzymen of systemen in zaden die afgehouden zijn van kieming door waterstress is een versnelling in respiratiesnelheid na dehydratatie en opnieuw bevochtigen, vergeleken met niet behandelde zaden.

CP is de kritieke periode die optreedt na de F2-fase, vlak voordat het kiemplantje zichtbaar wordt. Zaden in deze fase gaan dood bij optredende droogte. Het aantal zaden **dat** sterft is afhankelijk van de duur van deze periode en van de voortschrijding van het **kiemproces in de kiemingsverdeling**.

May (1962) suggereerde dat het laatste stadium waarin de zaden teruggedroogd kunnen worden het tijdstip vlak voor doorbreken van het worteltopje door de zaadhuid is, d.i. als de celstrekking begint.

Hubac (1962, geciteerd door Hegarty, 1978) heeft beweerd dat de mogelijkheid van zaden om dehydratatie te overleven verloren gaat als de hydratatie van de vacuolen van het embryo begint.

Hillel (1972) heeft eenzelfde konklusie getrokken nl. dat het meristematisch weefsel tolerant is voor waterstress en het stadium met vacuole niet.

Janssen (1974) heeft in zijn model de laatste ontwikkelingsklasse irreversibel gemaakt voor optredende droogte.

Tabel 3. De waarden van FI, F2 en CP voor de drie soorten.

Soort	FI (dag)	F2 (dag)	CP (dag)
C. biflorus	0.08	0.08	0.04
S. gracilis	1.24	0.08	0.08
E. tremula	0.20	0.00	0.20

De parameters IND, F2 en CP zijn geschat uit de resultaten van de kiemingsproeven onder invloed van verschillende regenregimes van Van Loon(1979).

IND is bepaald door het verschil te meten van de zaadvochtigheidsduur ten gevolge van de eerste regenbui(10 mm, beh.A; 25 mm, beh.D en E; tabel 6) en de tijd die nodig is om de zaden die als gevolg van die bui gekiemd zijn tot kieming te laten komen.

Van F2 is een grove schatting gemaakt door van de tweede regenbui de inductieduur te bepalen. Het verschil met de inductieduur van de eerste regenbui geeft een aanwijzing voor de grootte van de F2-periode, ermee rekening houdend dat de kiemsnelheid bij de tweede regenbui anders is dan bij de eerste.

Van de parameter CP is een eerste grove schatting gemaakt uit het aantal kiembare zaden dat tijdens alle regenbuien niet tot kieming is gekomen. De duur van de CP-fase per bui is geschat door de geschatte tijd die het zou duren om deze zaden wel te laten kiemen te delen door het aantal regenbuien. Hierbij wordt ervan uitgegaan dat alle kiembare zaden die niet tot kieming komen dood zijn gegaan.

Na deze eerste schattingen van F2 en CP zijn deze waarden bijgesteld door verschillende waarden te nemen en te kijken naar de simulatieresultaten. Dit is gedaan voor de behandelingen A, D en E van Van Loon. De waarden met de beste resultaten zijn aangehouden in het model.

3. Kiemsnelheid en maximaal kiempercentage.

De kiemsnelheid is het aantal gekiemde zaden per tijdseenheid. De snelheid van het kiemproces die volgt uit de kiemkurve van Van Loon geeft een scheve verdeling te zien waarbij het maximum eerder in de tijd ligt dan bij een normale verdeling.

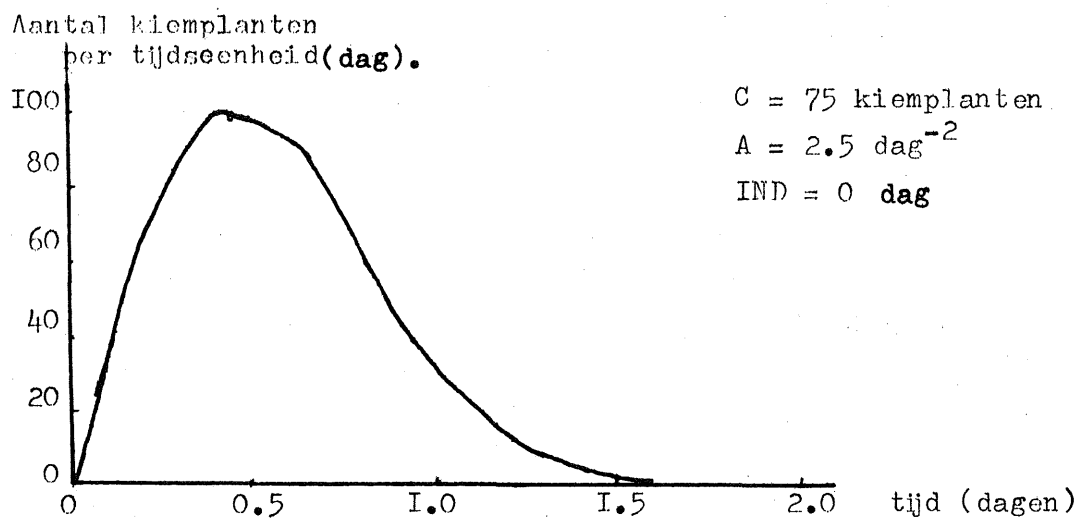


Fig.3. Het verloop van de kiemsnelheid in de tijd. De gekozen parameters gelden voor Cenchrus.

Deze kurve wordt beschreven met de formule :

$$dY/dT = 2 \times C \times A \times (T - IND) \times EXP (-A (T - IND)^2)$$

De parameter A is bepalend voor de snelheid en de spreiding van de kieming bij een gegeven C-waarde.

Het voordeel van een meer gespreide kieming is dat bij het optreden van ongunstige omstandigheden een kleiner gedeelte van de zaadvoorraad verloren gaat. In de Sahelsituatie kan dit voordeel opleveren bij de vestiging van kiemplantjes.

Het maximaal aantal kiemingen, dit is het aantal zaden dat kiemt onder optimale omstandigheden gezien de zaadvoorraad wordt uitgedrukt door de parameter C.

Over het verloop van de kiemkurve bij verschillende vochtomstan-

digheden in de bodem bestaan nogal wat tegenstrijdigheden in de literatuur.

Bokhari, Singh en Smith(1972) vonden bij verschillende vochtsituaties in de bodem verschillende maximale kiemwaarden. Hoewel het moment waarop de kieming begint niet gelijk is, wijken de hellingen niet sterk van elkaar af.

Hegarty(1978) gaat ervan uit dat de zaden een drempelwaarde van de bodemvochtspanning hebben waaronder ze niet kiemen en dat deze waarde verandert kan worden bij andere voorbehandelingen.

Bewley(1977) vond dat dehydratatie van haverzaden volgend op imbibitie en voorafgaand aan de eerste tekenen van zichtbare kieming geen invloed heeft op de kiemsnelheid tijdens de opvolgende rehydratatie. Hierbij gaat hij ervan uit dat de tijd die nodig is voor het komplementeren van een voorraad zaden afhangt van de totale tijd dat ze gehydrateerd zijn, onafhankelijk van het feit of deze tijd wel of niet onderbroken wordt door een droge periode. Dit is in tegenstelling tot het in dit verslag beschreven model, waarin het komplementeren van de kieming afhankelijk is van het aantal keren dat de hydratatie onderbroken wordt. **Na iedere nieuwe bui moet, voordat de kieming begint, de inductieperiode doorlopen worden,**

De grootte van de parameter A is geschat uit de kiemproeven onder optimale omstandigheden van Van Loon met behulp van $Y = C (1 - \exp(-A (T - IND)^2))$ (fig. I).

De C-waarde ligt in deze proeven vast, Y kan op ieder tijdstip T bepaald worden, de enige onbekenden zijn dan IND en A. Met een vaste waarde van IND is de kurve voor verschillende A-waarden gesimuleerd.

Cenchrus, die geen hardschaligheid bezit is een snelle en homogeen kiemende soort. Deze soort zou gekarakteriseerd kunnen worden als een optimist, nl. een soort die na de eerste bui meteen te voorschijn komt, wat bij regelmatig regenen tot een voorsprong in de konkurrentie kan leiden. Eragrostis bezit de eigenschappen van een pessimist nl. een late en zeer heterogene kiemer met hardschalige zaden.

Schoenefeldia neemt een intermediaire positie in: hij verschijnt eerder dan Eragrostis maar heeft een kleinere A-waarde dan Cenchrus.

4. Relatie kieming - bodemvochtigheid.

De duur van de bodemvochtigheid na een regenbui wordt bepaald door de grootte van de regenbui, de luchtvochtigheid, de instraling, tijdstip van de dag dat de bui valt, de diepte van de betreffende bodemlaag en door de grondsoort. De bodem wordt als vochtig aangemerkt als de pF-waarde kleiner is dan 4,2 (verwelkingspunt). De vochtigheidsduur bij verschillende buiengrootten is door Van Loon en Wösten (1979) gesimuleerd met behulp van hun evaporatieprogramma. Zij vonden voor de toplaag (0-0,5 cm) van een zandgrond een duur dat het vochtgehalte hoger is dan 5 vol% (pF-waarde kleiner dan 4,2) van 14,3 uren voor een kleine avondbui (6,5 mm) en 24,6 uren voor een grote avondbui (25,4 mm) (fig.4).

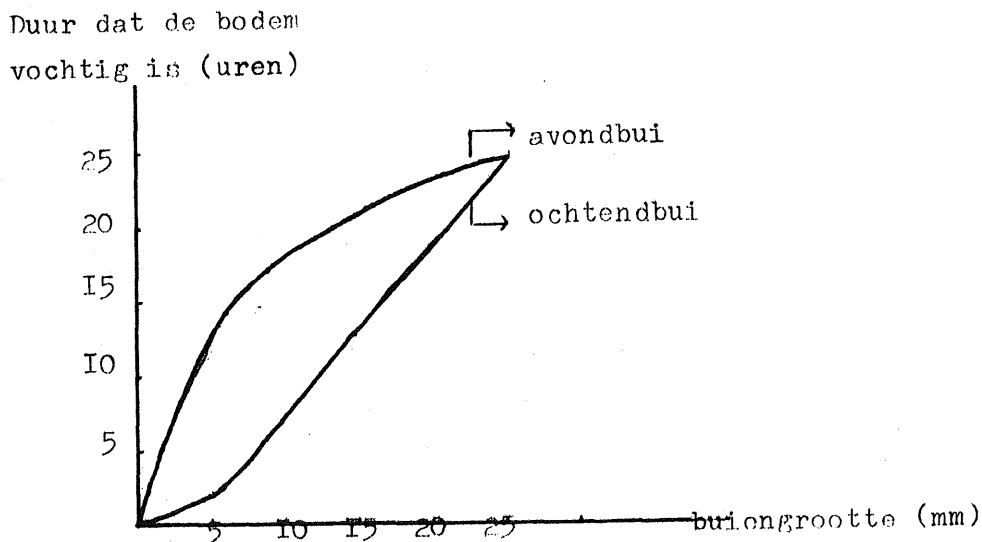


Fig.4. Duur dat de bovenste laag van een zandgrond (0-0,5 cm) vochtig is, in relatie met de buiengrootte. Naar de simulatie van Van Loon en Wösten (1979). De volgende condities gelden: R/V dag/nacht 60/80 %
lichtintensiteit $\pm 100 \text{ W/m}^2$
daglengte 12,5 uren

De bodemvochtigheidskurve in fig.4 komt overeen met de zaadvochtigheidskurve van *Cenchrus* zoals die bepaald is uit de duur dat er kiemplantjes verschijnen na een bepaalde regenbui in de regenbehandelingsproeven van Van Loon (1979).

Daarentegen blijven Schoenefeldia en Eragrostis nadat de bodem ingedroogd is (pH groter dan 4,2) nog enige tijd kiemen. Een mogelijke verklaring is dat de zaadstructuren van deze soorten in staat zijn water vast te houden. Een andere oorzaak zou kunnen zijn dat het zaad van Cenchrus door zijn grotere omvang meer op het substraat ligt dan de zaden van Schoenefeldia en Eragrostis die enigszins naar beneden zakken, maar waarschijnlijk niet dieper dan 0,5 cm. Door het betere contact met het substraat van de dieper liggende, kleinere zaden zijn deze langer in staat water op te nemen.

Naast deze mogelijke oorzaken zijn nog andere verklaringen mogelijk:

Er bestaan aanwijzingen dat Eragrostis in het donker kiemt waardoor het mogelijk is dat de zaden die kiemen in de bodemlaag van 0,5-1,0 cm liggen, terwijl de zaden gelegen in de bovenste 0,5 cm niet kiemen. De vochtigheid van de laag 0,5-1,0 cm is beduidend groter dan die van de top laag (Van Loon en Wösten, 1979).

Schoenefeldia vormt bij de kieming een gelatineuze laag rond het zaad, welke een rol bij de vochtaantrekking en de vasthouding kan spelen (Beck, 1978).

De duur van de zaadvochtigheid bepaalt, afhankelijk van de kiemeigenschappen van de soort, hoeveel zaden van de verschillende soorten zullen kiemen na een regenbui.

In tabel 4 staan de in het model aangehouden waarden van de duur van de vochtigheid van het zaad van de drie soorten in afhankelijkheid van de grootte van de regenbui. De waarden voor Cenchrus zijn geschat uit de duur dat er kiemplantjes verschijnen na een regenbui. Deze geschatte waarden komen nauwkeurig overeen met de bodemvochtigheidskurve zoals berekend door Van Loon en Wösten (1979, table 3, p.90). De geschatte waarde van de vochtigheid na een bui van 10 mm (0,8 dag) wordt extra bevestigd door het feit dat de proef van Van Loon dagelijks 20 uur onder gekonditioneerde omstandigheden stond. In de resterende 4 uur werd de dagelijkse behandeling aan de proef uitgevoerd. Kiemingen in deze tijd zouden geresulteerd hebben in kiemingen die op de tweede dag na de bui geregistreerd zouden zijn (Andela, 1980, p.22). De zaadvochtigheidswaarden voor Schoenefeldia en Eragrostis zijn eveneens geschat uit de duur dat er kiemplantjes verschijnen na

een regenbui.

De waarden voor Schoenefeldia liggen ongeveer twee maal zo hoog als die voor Cenchrus. De waarden voor Eragrostis lopen voor kleine buien parallel met die voor Schoenefeldia, voor grotere buien wijken deze waarden af naar boven. Dezelfde afwijking doet zich voor bij de vochtigheid van diepere bodemlagen vergeleken met die van de toplaag.

Tabel 4. Relatie tussen de grootte van de regenbui en de duur dat het zaad vochtig is voor de soorten Cenchrus, Schoenefeldia en Eragrostis.

grootte regen- bui (mm)	duur vochtigheid (dag)		
	Cenchrus biflorus	Schoenefeldia gracilis	Eragrostis tremula
5	0,48	0,80	0,80
7,5	0,68	1,36	1,36
10	0,80	1,60	1,60
20	0,92	1,84	2,76
25	1,00	2,00	3,20

Hieronder volgt een kort overzicht van de statements die in het model gebruikt zijn om de kieming te beschrijven. Voor een verklaring van alle gebruikte symbolen zie bijlage I.

TX is het tijdstip (in dagen) waarop de regenbui valt.

PV is de periode waarin het zaad vochtig is, voor Cenchrus is dit de periode waarin de bodem vochtig is, voor Schoenefeldia en Eragrostis is deze periode langer (tabel 4).

SM is de duur dat het zaad vochtig is geweest, gesommeerd over alle regenbuien. Dit is van belang voor Schoenefeldia en Eragrostis die pas kiemen na een bepaalde totale vochtigheidsduur.

```
XC'1,10'=PULSE(PVC'1,10',IMPULS(TX'1,10',FINTIM+DELT))
XS'1,10'=PULSE(PVS'1,10',IMPULS(TX'1,10',FINTIM+DELT))
XE'1,10'=PULSE(PVE'1,10',IMPULS(TX'1,10',FINTIM+DELT))
```

Op het tijdstip TX wordt het kiemproces op gang gezet met behulp van de IMPULS-functie gedurende een duur PV. De PULSE-functie geeft aan X de waarde 1 als het kiemproces loopt en de waarde

0 als het proces stiltigt.

```
TC(I)=FCNSW(XC(I),0.,0.,TIME-TX(I))
TS(I)=FCNSW(XS(I),0.,0.,TIME-TX(I))
TF(I)=FCNSW(XF(I),0.,0.,TIME-TX(I))
```

Als het proces loopt heeft X de waarde één en dit geeft T de waarde TIME-TX. T begint na elke regenbui met de waarde nul op het tijdstip TX = TIME en blijft dan toenemen zolang het kiemproces loopt.

De periode waarover kieming plaatsvindt is voor de eerste regenbui $TK = T - IND$. Bij de volgende regenbuien gaat de kieming op het vorige eindpunt verder en duurt een periode F2 langer:

$T - IND + F2$.

Zaden die in de CP-fase zitten gaan dood bij optredende droogte, wat een vermindering op de kiemduur geeft. Daarom is er onderscheid gemaakt tussen de periode waarin kieming plaatsvindt inclusief de CP-periode die dode zaden geeft en een periode exclusief CP die bepalend is voor het aantal kiemplanten. Deze duur is voor de eerste regenbui $T - IND - CP$ en voor de volgende regenbuien $T - IND - CP + F2$.

Eragrostis kiemt na een totale vochtigheidsduur SME = 4,8 dag, dwz. na ongeveer 35 mm regenval. Schoenefeldia begint na een SMS = 4,8 dag dwz. 10 mm regenval.

De INSW-functie zet de kiemtijd op nul beneden deze SM-waarden.

```
TKCM(I)=AMAX1(TKC(I),TKCM(I))
TKSM(I)=AMAX1(TKS(I),TKSM(I))
TKEM(I)=AMAX1(TKE(I),TKEM(I))
```

De TKM-functie is nodig om de maximale waarden van TK aan te houden wanneer deze weer nul wordt.

De integraal over de kiemsnelheid SN geeft het aantal kiemplanten H of het aantal kiemplanten plus dode zaden HK!

5. Sterfte van de kiemplantjes.

Aangezien er onvoldoende bekend is over de planteigenschappen die de droogtegevoeligheid bepalen, is in het model een empirische benadering toegepast.

Elberse(CABO) heeft met behulp van potproeven onderzocht hoe lang kiemplantjes onder bepaalde kondities een droge periode kunnen overleven. De kondities voor kieming en vestiging waren een dag/nachttemp. van 31/24 graden Celcius, R.V. was overdag 60% en 's nachts 80% en de lichtintensiteit was 100 W/m^2 met een daglengte van 13,5 uren. De potten met zaad hebben drie regenbuien gekregen van ieder 10 mm op dag 10, 12 en 16 en daarna zijn de kiemplantjes uitgedroogd. De zaden die op dag 13 gekiemd zijn, zijn met elkaar vergeleken. Schoenefeldia gracilis bleek het langst bestand tegen deze droogte nl. 41 dagen na de kieming(dag 13) was 50% van de kiemplantjes gestorven. Van Eragrostis tremula was 50% gestorven na 38 dagen, van Cenchrus biflorus was dit na 37 dagen.

Alleen Schoenefeldia-gegevens zijn betrouwbaar door voldoende planten(110 planten), Cenchrus-gegevens zijn gebaseerd op 1 plant, die van Eragrostis op 8 planten. Van Elionurus elegans, die ook bij deze proef betrokken was, bleek na 27 dagen 50% gestorven te zijn(fig.5).

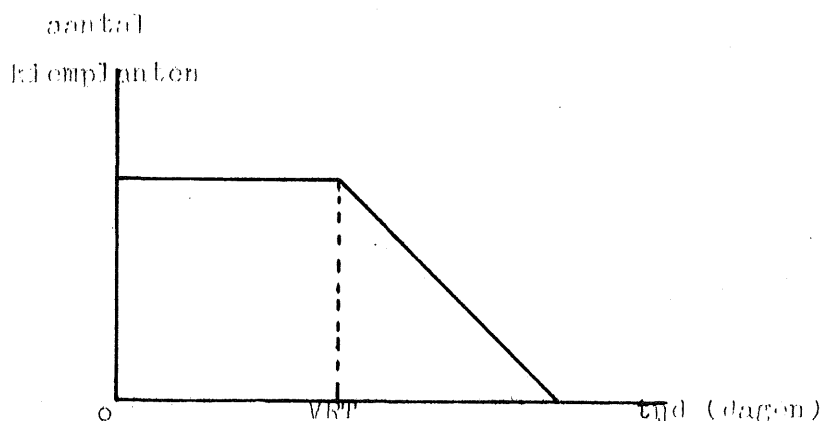


Fig.5. Verloop van het aantal kiemplantjes in de tijd vanaf het begin van de droge periode(tijd = 0 dagen). De helling van het dalende gedeelte is de relatieve sterftesnelheid.

In het model is de tijd vanaf het moment dat het zaad droog is tot het moment waarop de plantjes beginnen te sterven, ingevoerd als vertraging VRT. Voor een bui kleiner dan 25 mm is VRT op nul gesteld, bij het optreden van droogte beginnen de plantjes meteen te sterven volgens de geschatte helling. Voor een bui van 25 mm heeft deze vertraging waarden die kleiner zijn 28 dagen(zie beh. D en E van Van Loon). Het verschil van deze waarden voor de verschillende soorten is gehaald uit de proefresultaten van Elberse.

Tabel 5. De waarden van de relatieve sterftesnelheid en de vertraging voor de drie soorten.

	rel. sterfte- snelheid (dag^{-1})	aantal dagen waarover laatste flush sterft	VRT (dag)
<i>C. biflorus</i>	0.33	3	23
<i>S. gracilis</i>	0.20	5	27
<i>H. tremula</i>	0.80	11	26

De R. V. in de proeven van van Loon ligt op 50/60 % wat lager is dan in de proeven van Elberse. Dit betekent een snellere uitdroging van de grond. Ook de kleinere hoeveelheid regen (25 mm) vergeleken met de hoeveelheid in de proeven van Elberse (3x10 mm) betekent een snellere uitdroging.

De VRT van de meest resistente soort is op 27 dagen gesteld, de anderen zijn hieraan gerelateerd.

In het model is DR de duur dat de kiemplantjes in een droge omgeving staan, d.w.z. de tijd nadat het zaad uitgedroogd is. Op het moment dat er een nieuwe bui valt $\text{TIME} = \text{TX} (I + 1)$ wordt de duur nul. Voor Cenchrus staat dit als volgt in het model:

```

DRC(I)=AMAX1(0.,TIME-TX(I)-PVC(I)-VRTC(I))
DRC(I)=INSW(TIME-TX(I+1),DRC(I),0.)

```

Er is aangenomen dat de kiemplantjes alleen sterven in de eerste droge periode volgend op de vochtige periode waarin ze gekiemd zijn. Bij latere droge perioden heeft hun wortelstelsel zich voldoende ontwikkeld om de plant van water te kunnen voorzien.

ST is de sterfte van de kiemplantjes. Deze sterfte is gelijk aan de snelheid waarmee de soort sterft $\times$ de duur van de droge periode $\times$ het aantal kiemplantjes dat gekiemd is in de vorige vochtige periode. Het maximale aantal wat kan sterven is gelijk aan het aantal kiemplantjes H.

De relatieve snelheid waarmee de soort sterft, in percentages van het aantal na de betreffende bui gekiemde plantjes per tijdseenheid, is geschat uit de regenbehandelingsproeven van Van Loon door het gemiddelde te nemen over de sterfteperioden.

In de proeven van Elberse sterft schoenefeldia gespreid over 11 dagen en Eragrostis over 6 dagen. In het model is dit op resp. 5 en 1 $\frac{1}{4}$ dag geschat. De belangrijkste reden voor dit verschil is waarschijnlijk dat de planten in de proeven van Elberse groter zijn wat een grotere spreiding in de sterfte geeft.

6. Simulatie - resultaten.

6.1. Proeven van Van Loon.

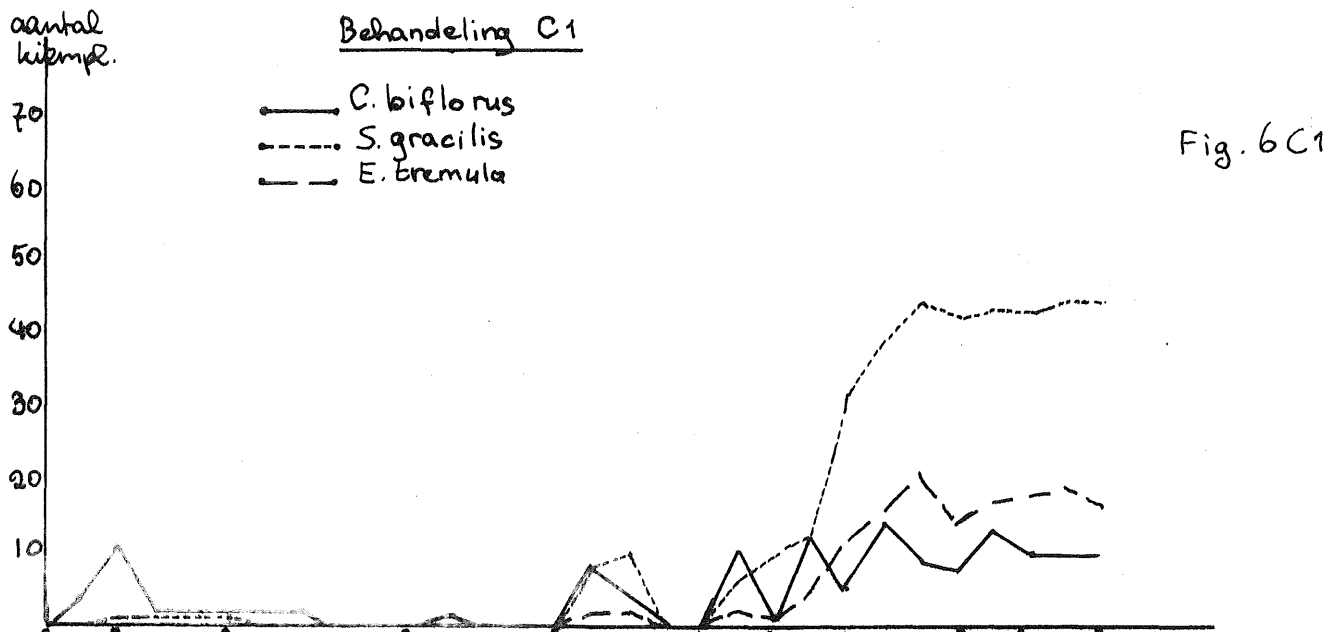
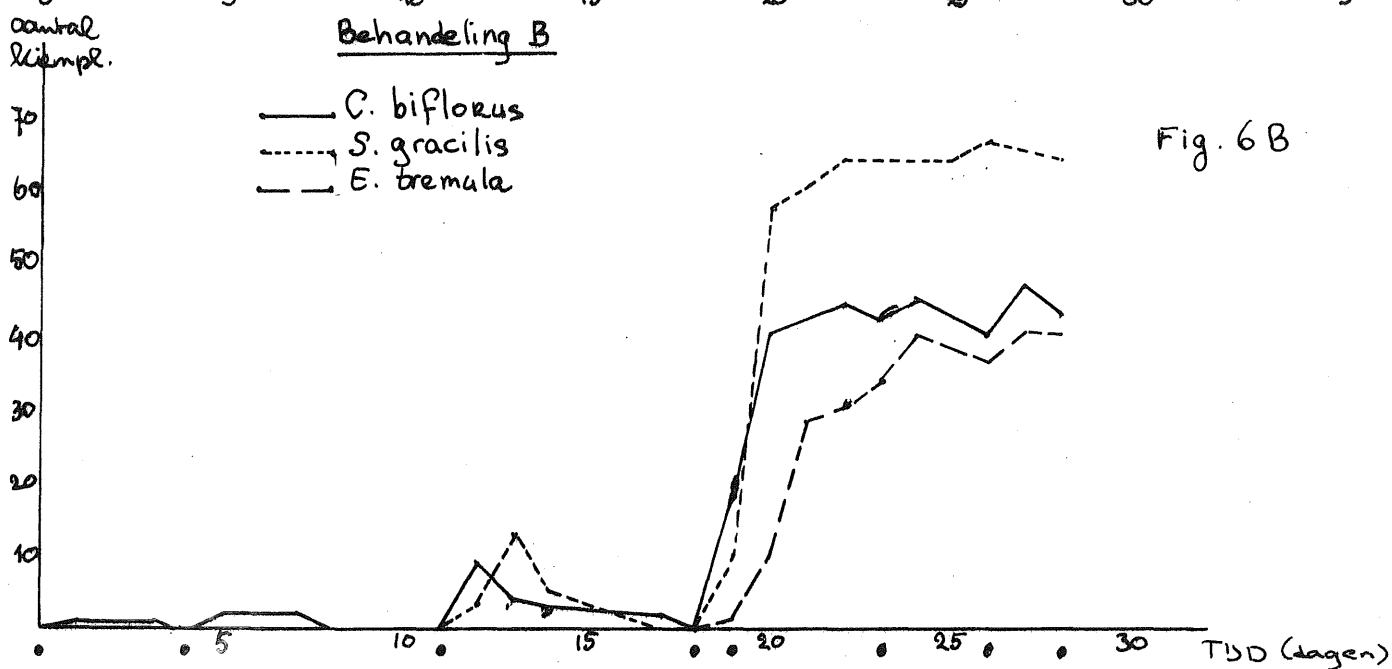
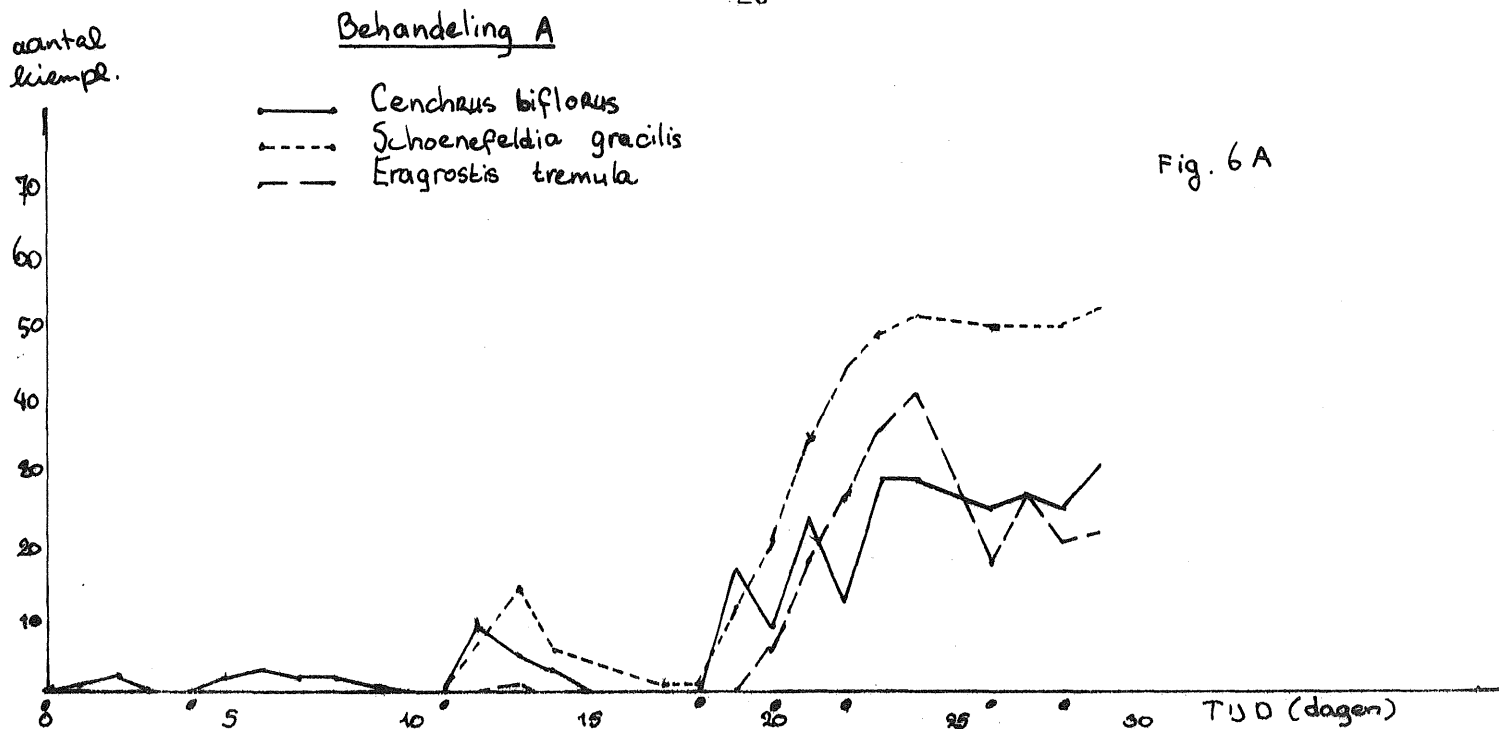
Met behulp van het simulatiemodel (bijlage 2) en met de parameters en aannames zoals beschreven in de voorgaande paragrafen, zijn de verschillende regenbehandelingen van Van Loon gesimuleerd (fig. 6 A t/m F).

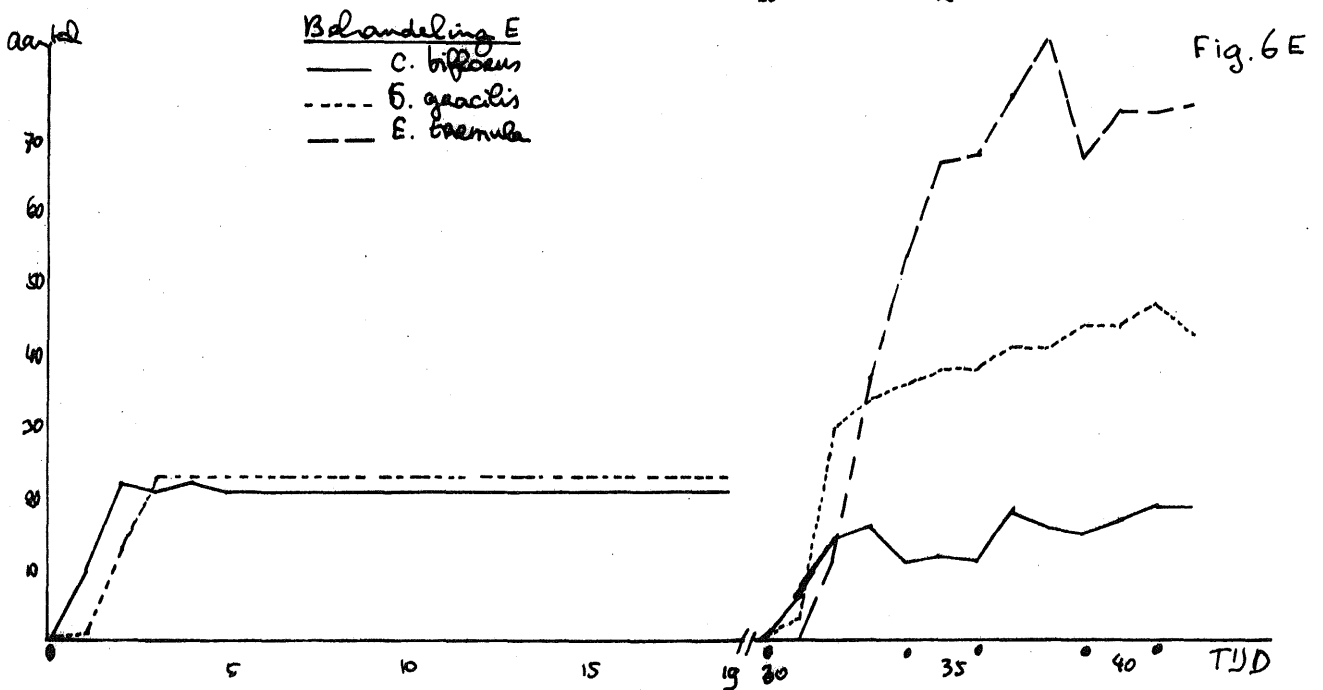
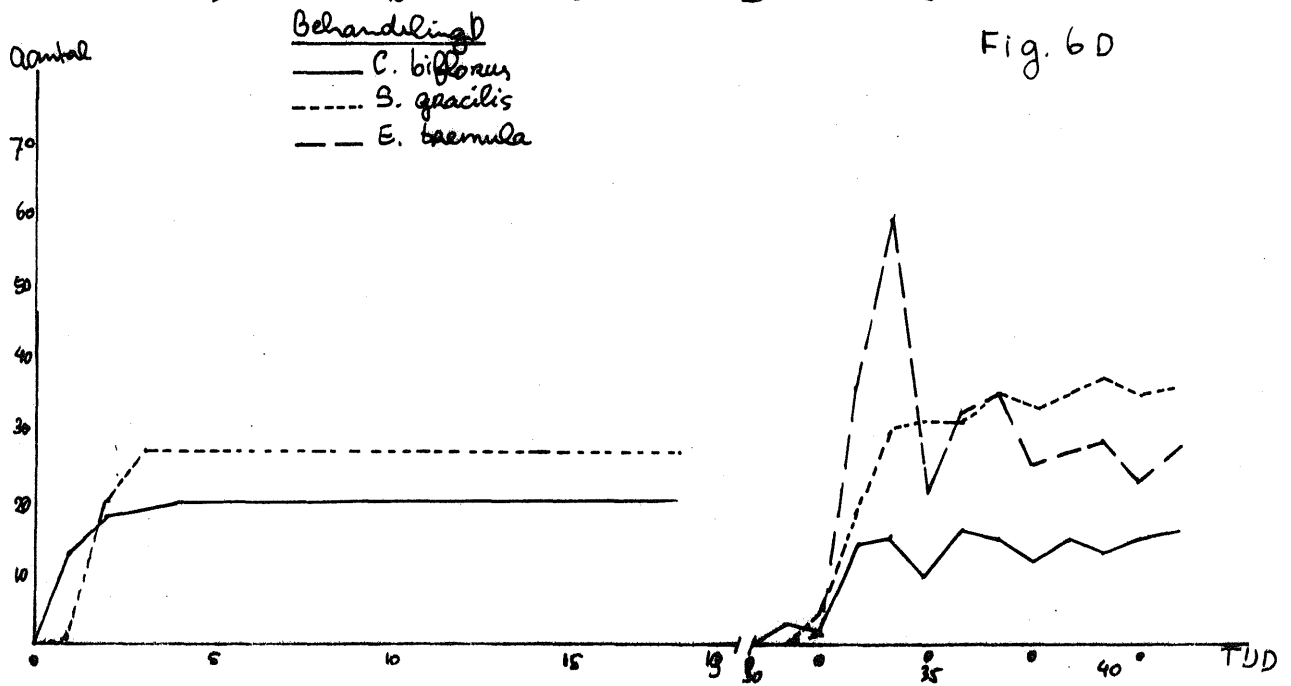
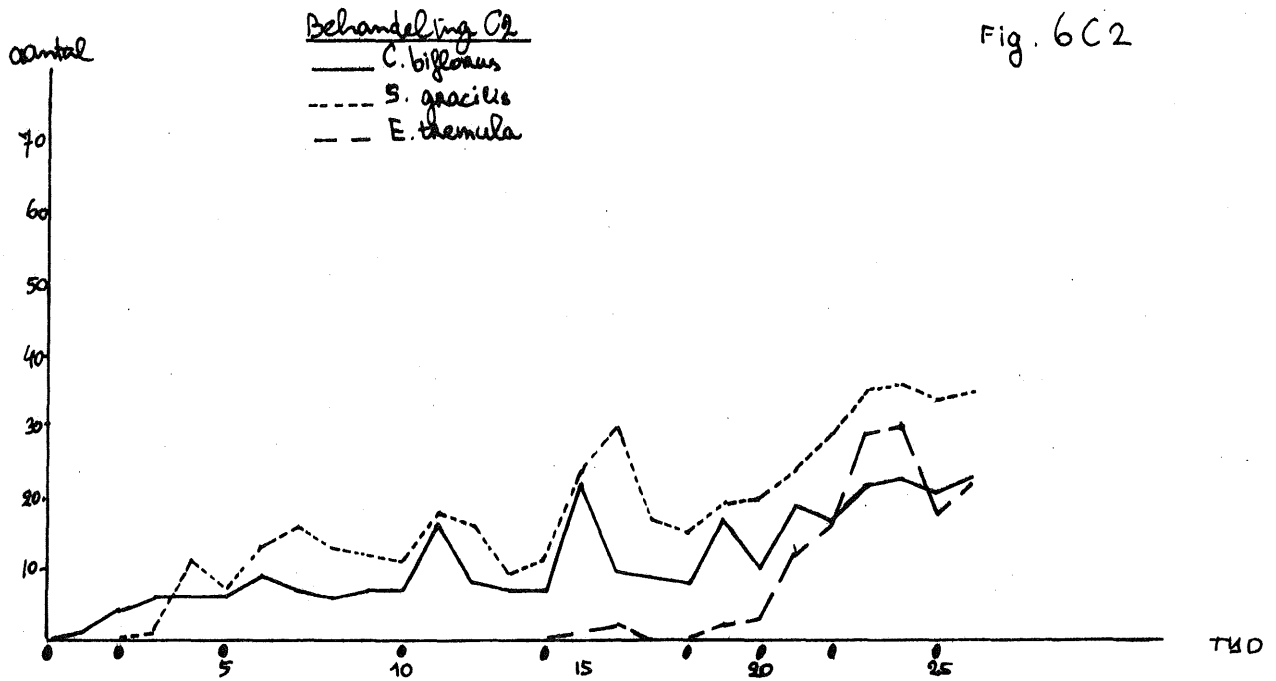
Tabel 6. De verschillende regenbehandelingen van Van Loon. De cijfers geven de grootte van de regenbui in mm aan.

Beh.	dag	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
A		10				10							10							10		10	
B		10				10							10							10	20		
CI		10		5			5					7 $\frac{1}{2}$				7 $\frac{1}{2}$				10		10	
C2		10		10			10					10				10				10		10	
D		25																					
E		25																					
F		25																				10	

Beh.	DAG	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43
A		10				10		10			10		10		10			10					
B			10			10		10			10		10			10		10					
CI		10			10		10		10			10			10			10		10			10
C2		10			10																		
D										10		10			10			10			10		
E									25					10		10			10		10		10
F		10																					

Beh.	DAG	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	65	67
CI				10																	
D		10		10				10					10			10			10	10	10
E				10		10		10			10		10		10		10				

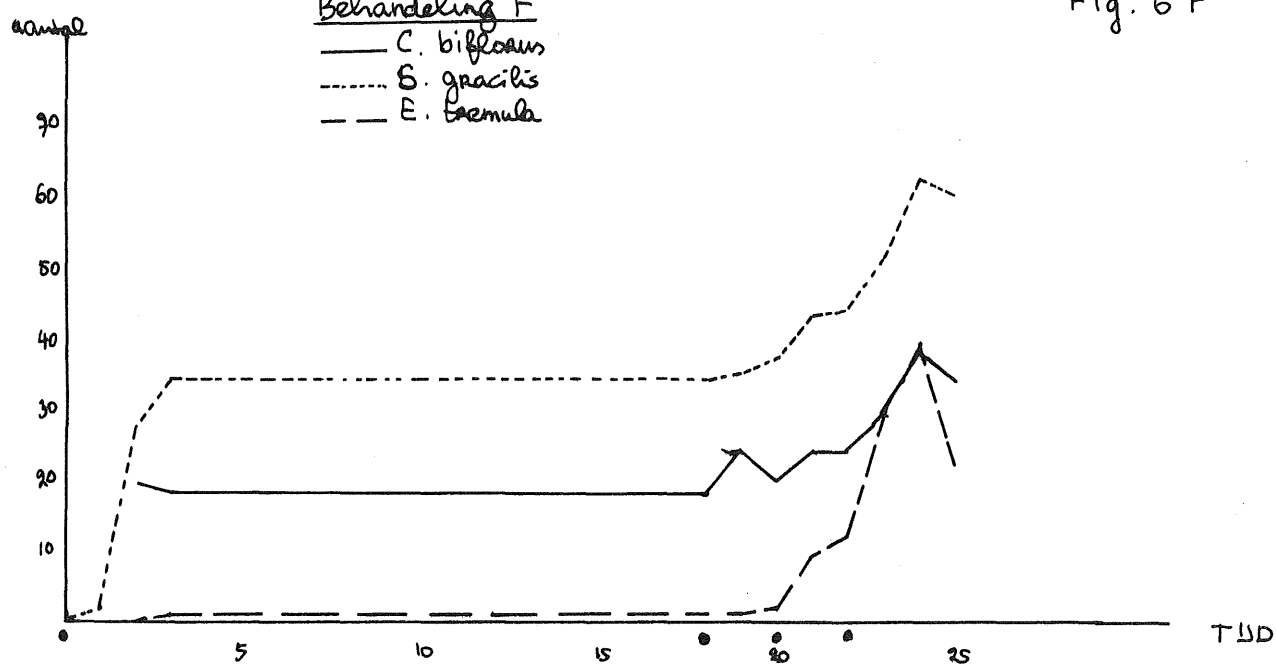




Behandeling F

- 28 -

Fig. 6 F



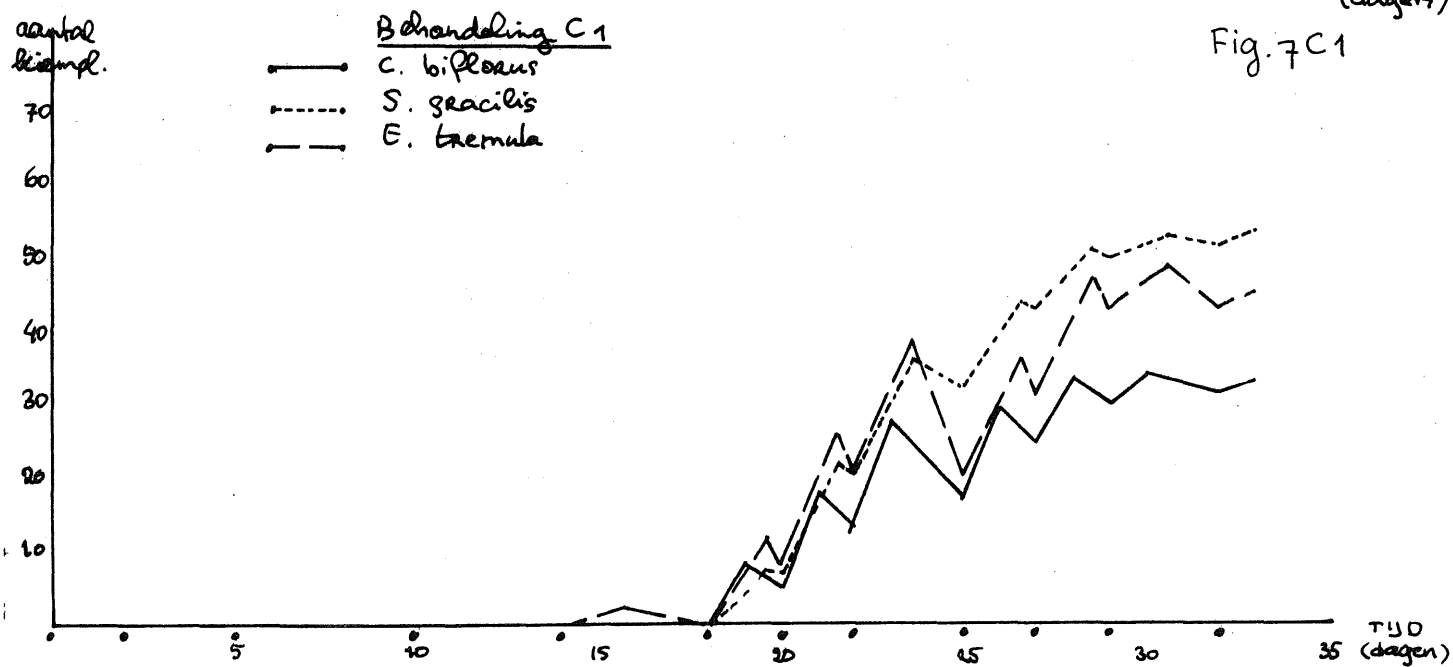
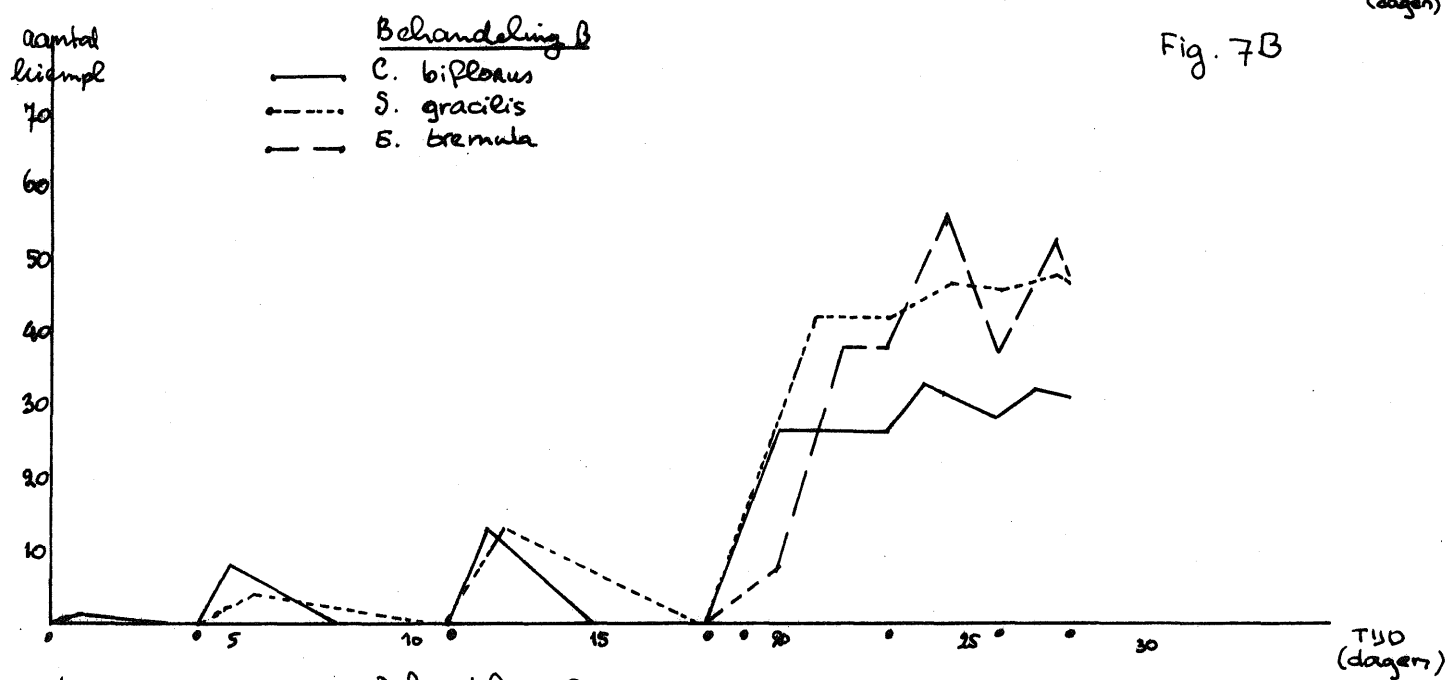
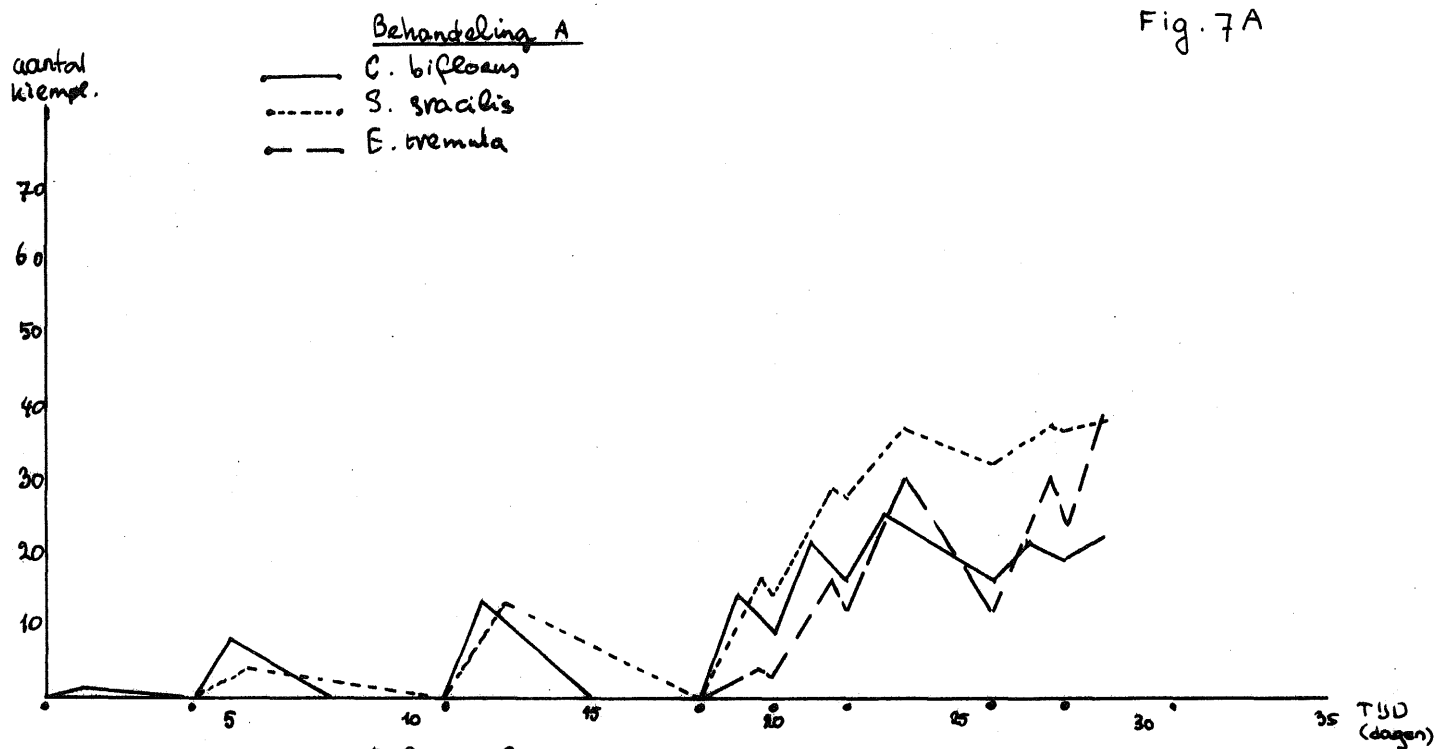


Fig. 7 C 2

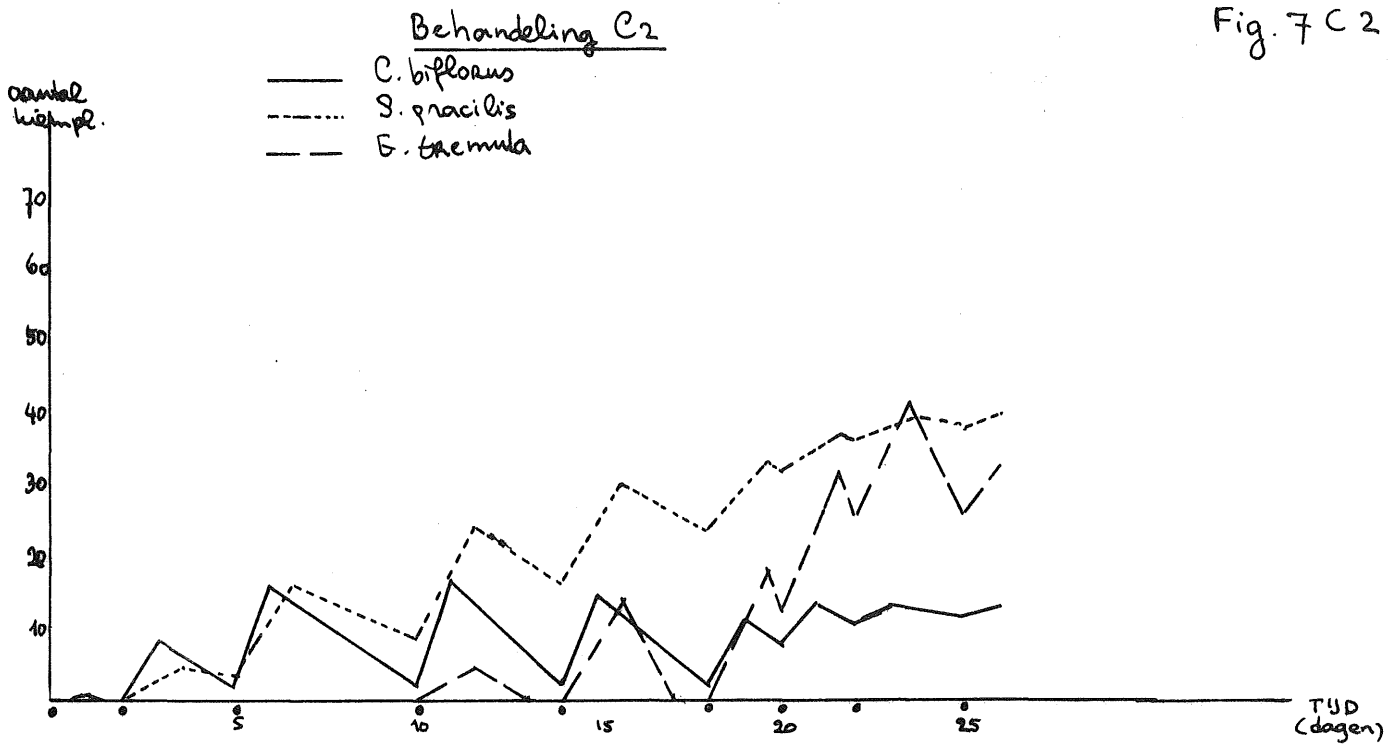


Fig. 7 D

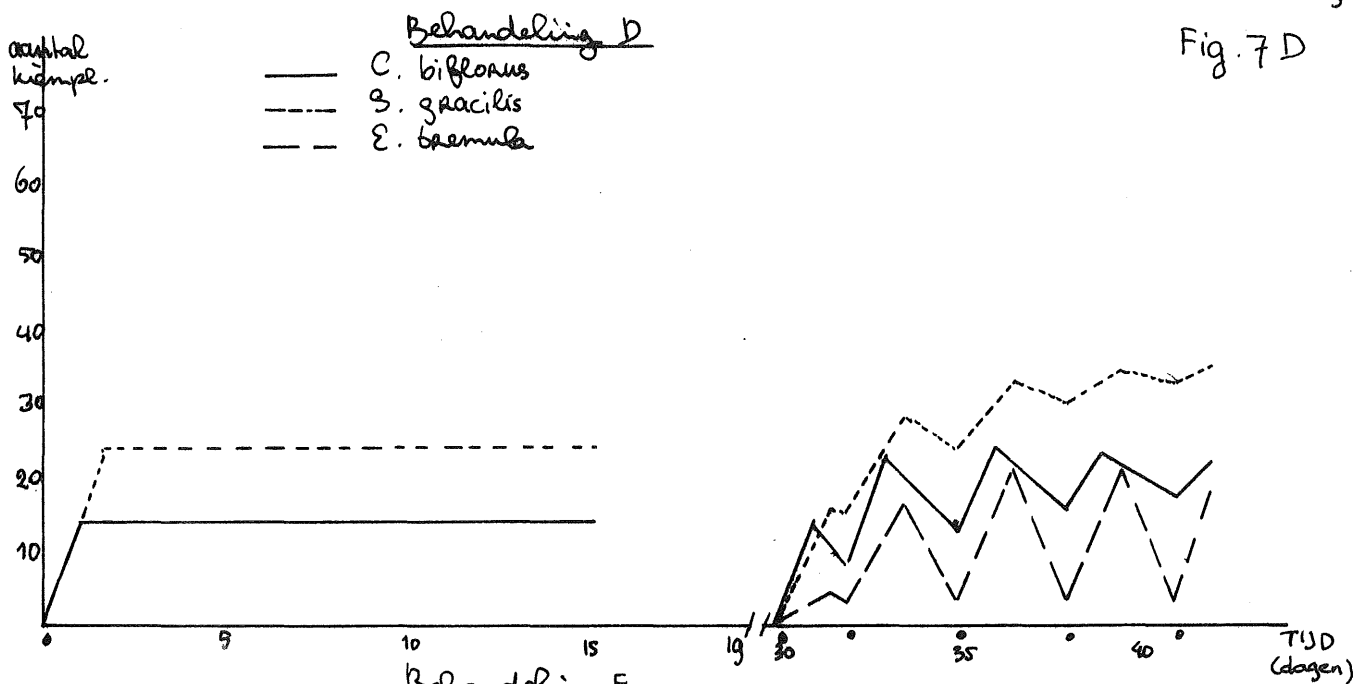


Fig. 7 E

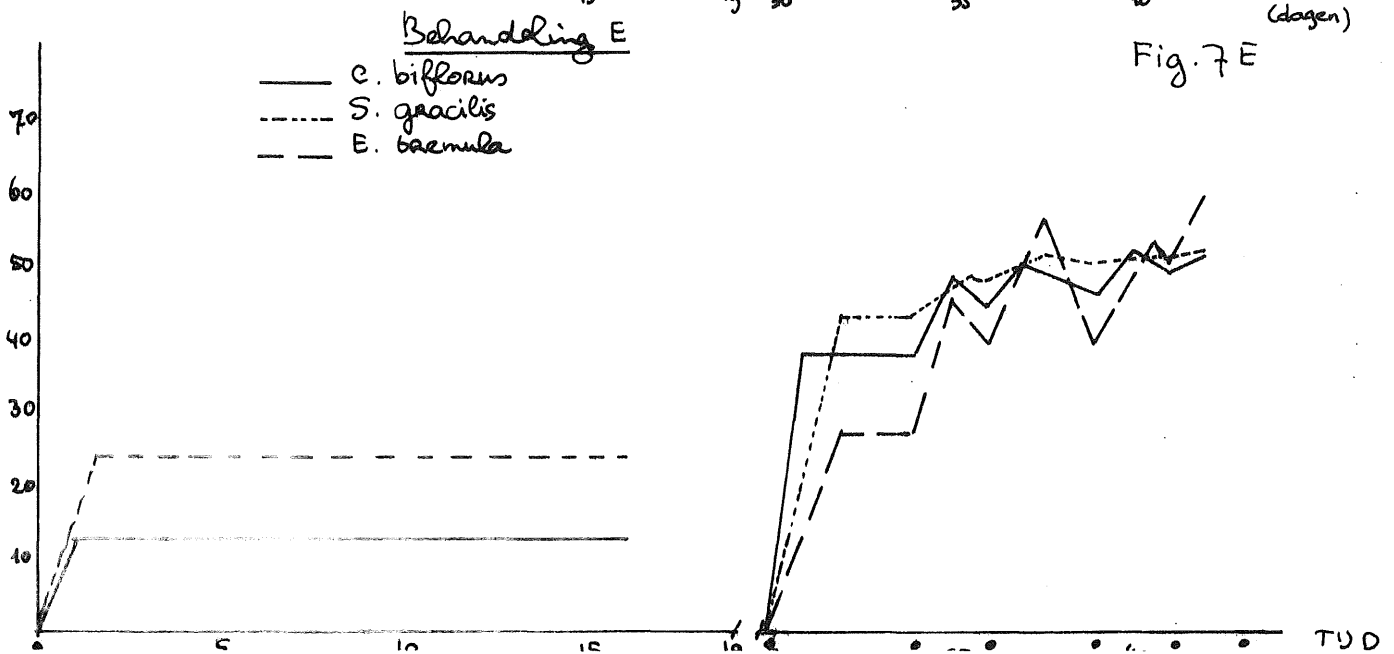
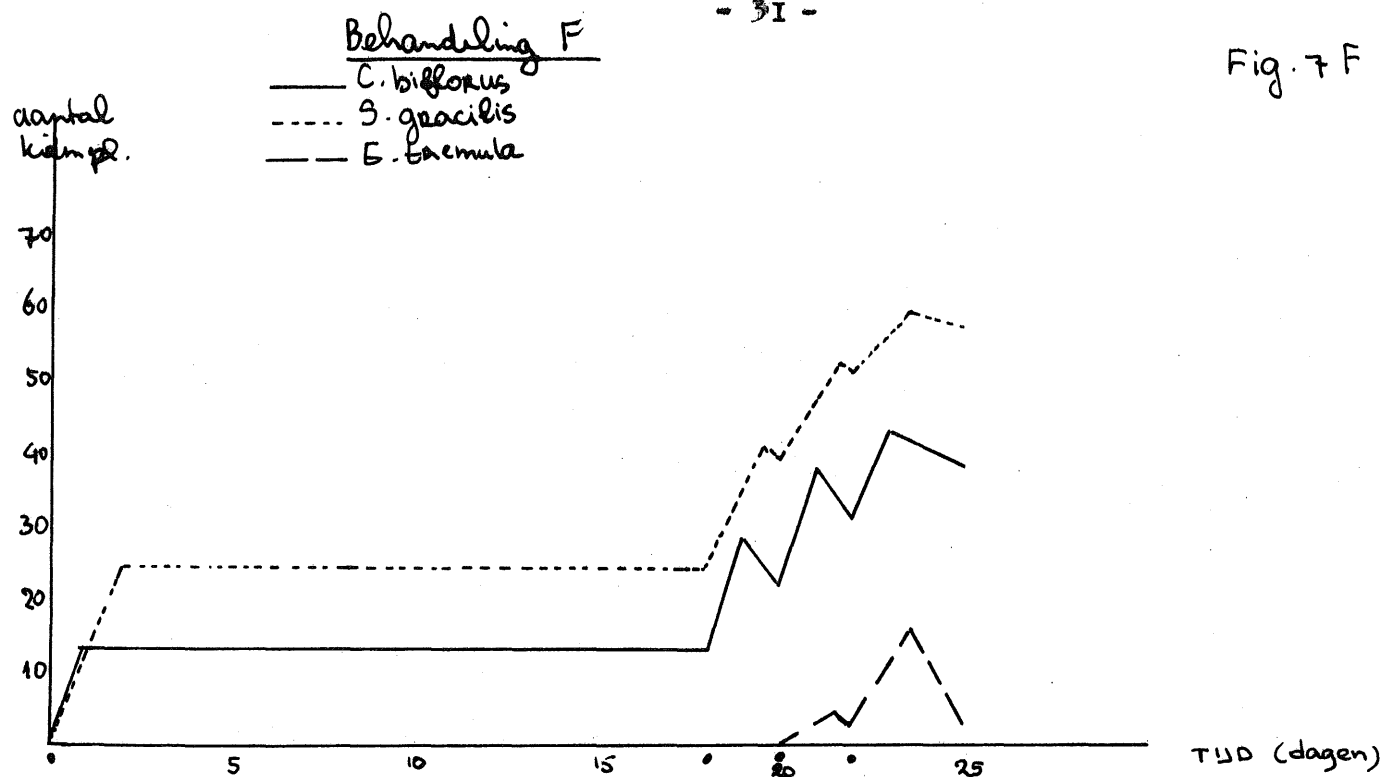


Fig. 7 F



De input voor de simulatie bestaat uit de dagen waarop er een regenbui valt (tabel 6) en de duur dat het zaad van de verschillende soorten vochtig is als gevolg van de regenval (tabel 4).

De output van de simulatie is om simuleertechnische redenen gescheiden in twee grootheden: het aantal zaden dat per flush kiemt en het aantal kiemplantjes dat sterft in de droge perioden. Om deze twee grootheden te combineren tot het aantal kiemplantjes op ieder moment zou de PRDELaanzienlijk kleiner gemaakt moeten worden om ook het maximale aantal kiemplantjes in de output te krijgen.

Het aantal planten dat er op ieder moment van de drie soorten in het mengsel is, is in figuur 7 A t/m F uitgezet. In figuur 8 worden de simulatie-resultaten per soort en per behandeling vergeleken met de gevonden resultaten van Van Loon. In het algemeen is de ligging van de pieken goed voorspeld terwijl het nivo van het aantal kiemplanten vaak wat minder goed overeen komt.

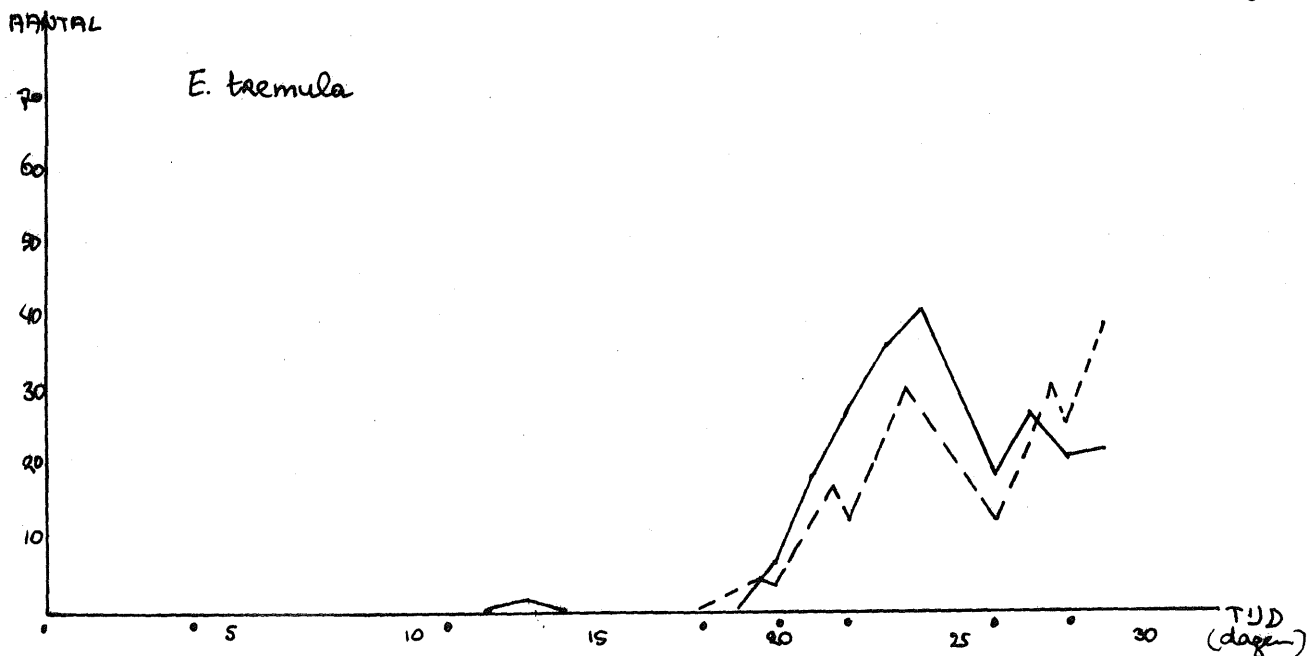
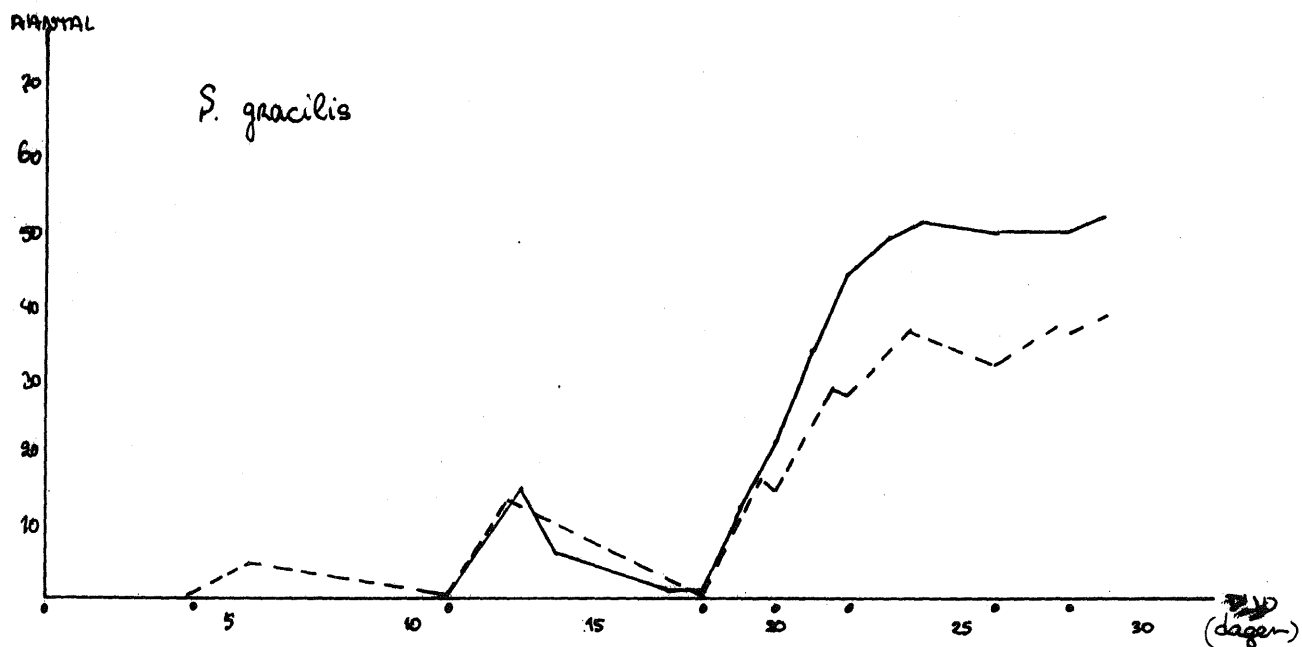
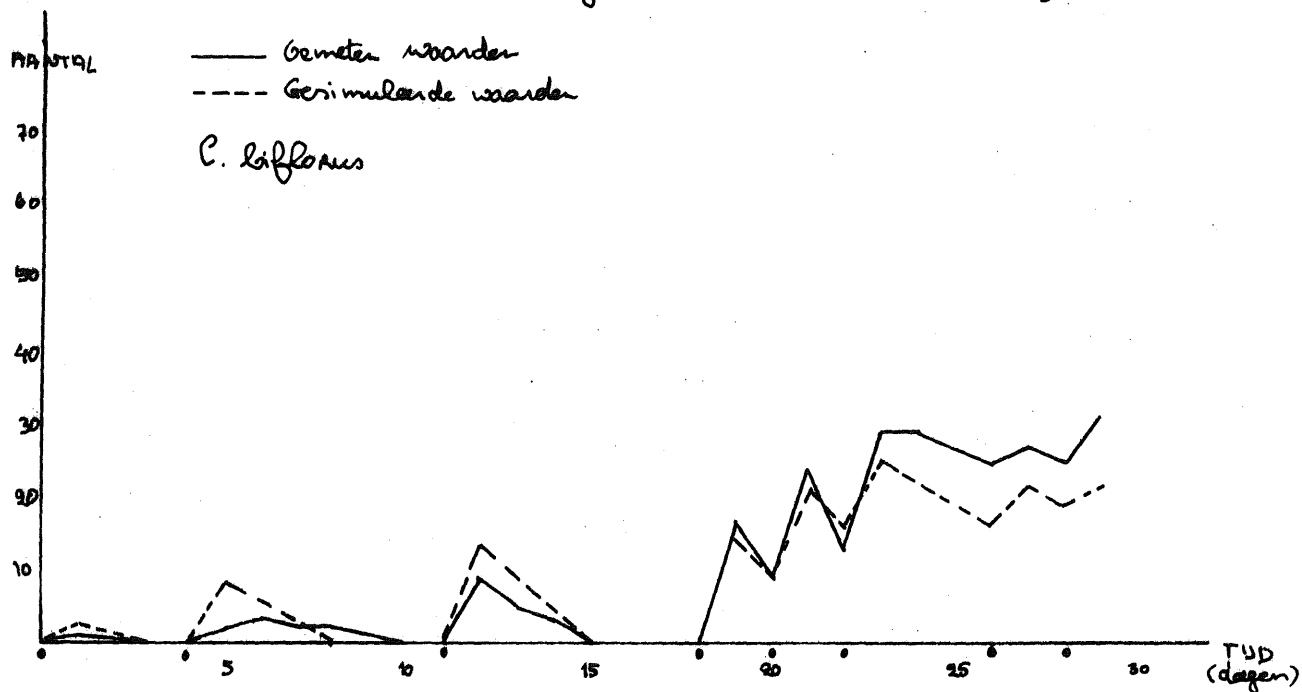
In behandeling A vertonen de simulatieresultaten van *Cenchrus* goede overeenkomst met de gevonden waarden (figuur 8 A). Het verschil in verloop van de twee kurven wordt vnl. veroorzaakt door de lagere kieming na bui 6 op dag 22. Voor behandeling C2, die kwa buiengrootte vergelijkbaar is met beh. A is voor bui 5 (dag 14) een lagere kieming en een grotere sterfte gesimuleerd dan waargenomen werd. Het gevolg is dat zowel in beh. A als in beh. C2 het uiteindelijke gesimuleerde nivo lager ligt dan het gemeten nivo.

De kieming van *Schoenefeldia* is in behandeling A vanaf bui 6 te langzaam gesimuleerd om de gemeten kieming te kunnen volgen. In beh. C2 ligt voor *Schoenefeldia* de gesimuleerde kieming iets hoger dan de gemeten kieming.

De gesimuleerde kieming van *Eragrostis* ligt zowel in beh. A als in beh. C2 hoger. In de kiemingskurve van *Eragrostis* valt op dat vanaf dag 4 de gesimuleerde kieming duidelijk sneller verloopt dan de gemeten kieming (fig. 1). In beh. A wordt een totale vochtigheidsduur van 4 dagen, die gesommeerd wordt over de buien vanaf het moment dat de kieming van *Eragrostis* is begonnen, overschreden gedurende de vochtige periode na de bui op dag 22 (3,2 - 4,8 dag). Vanaf deze bui valt er een groter aantal kiemingen in de simulatie waar te nemen dan het gemeten aantal kiemingen. Dit geldt niet voor beh. C2, waar de gesimuleerde kieming meteen vanaf de eerste kiemende bui hoger ligt dan de gemeten kieming.

Behandeling A

Figuur 8 A



Behandeling B

Fig. 8B

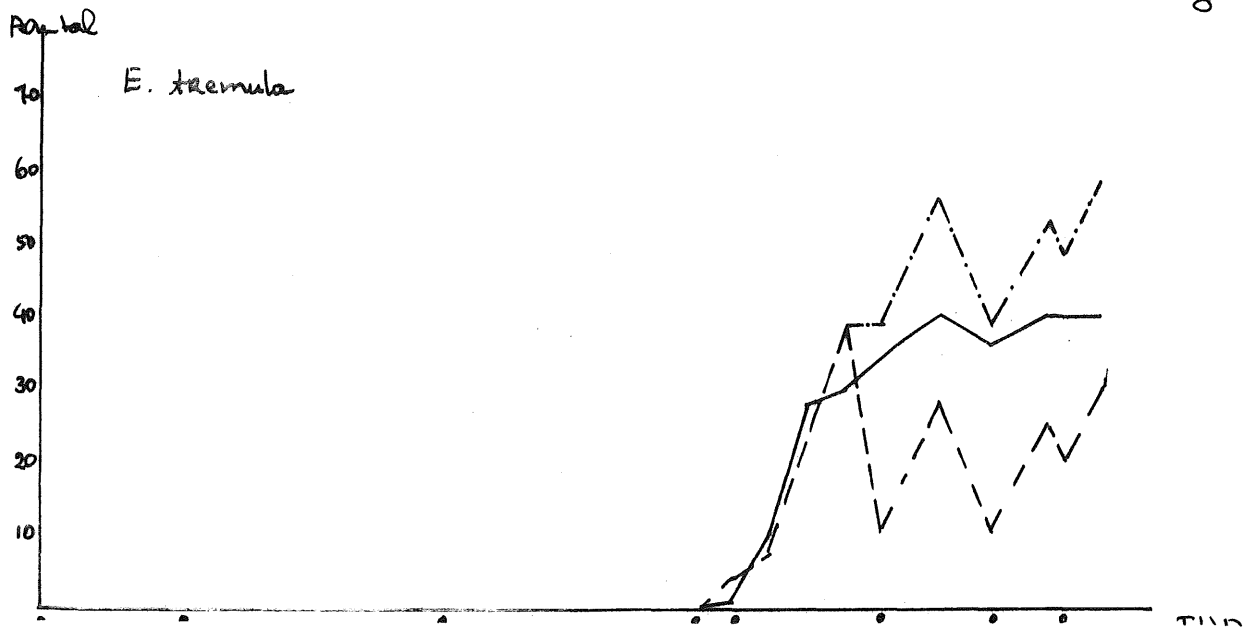
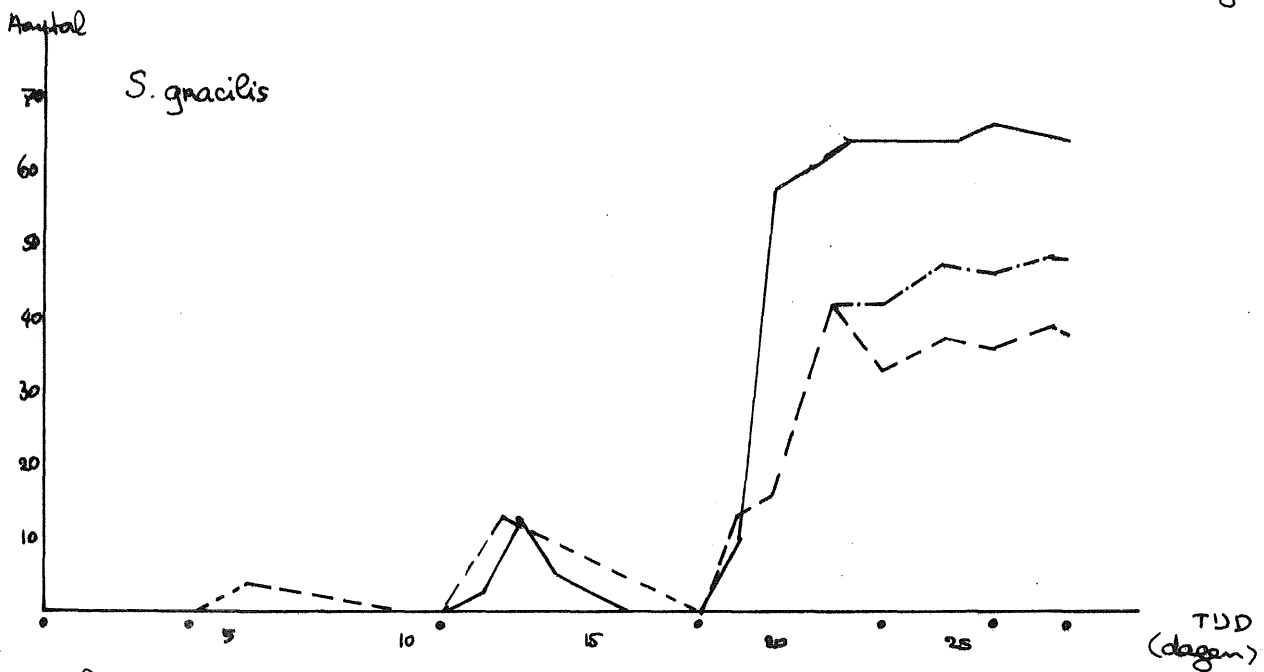
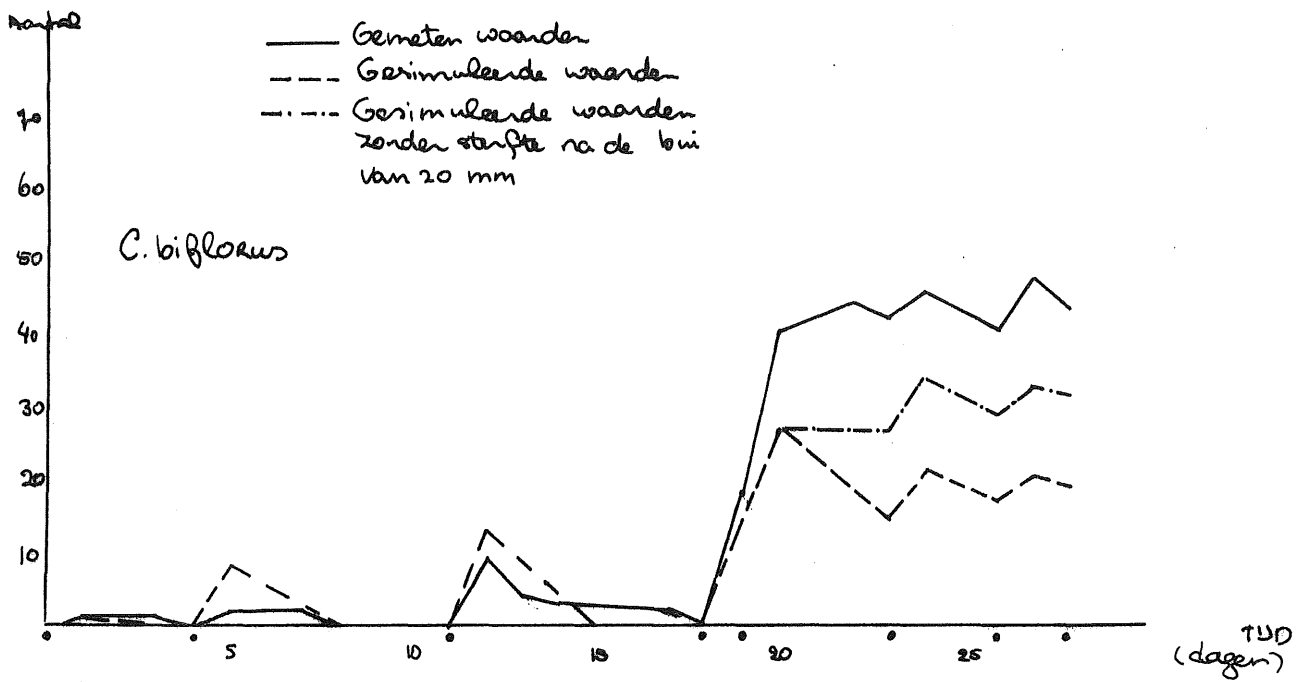


Fig. 8C1

Behandeling C1

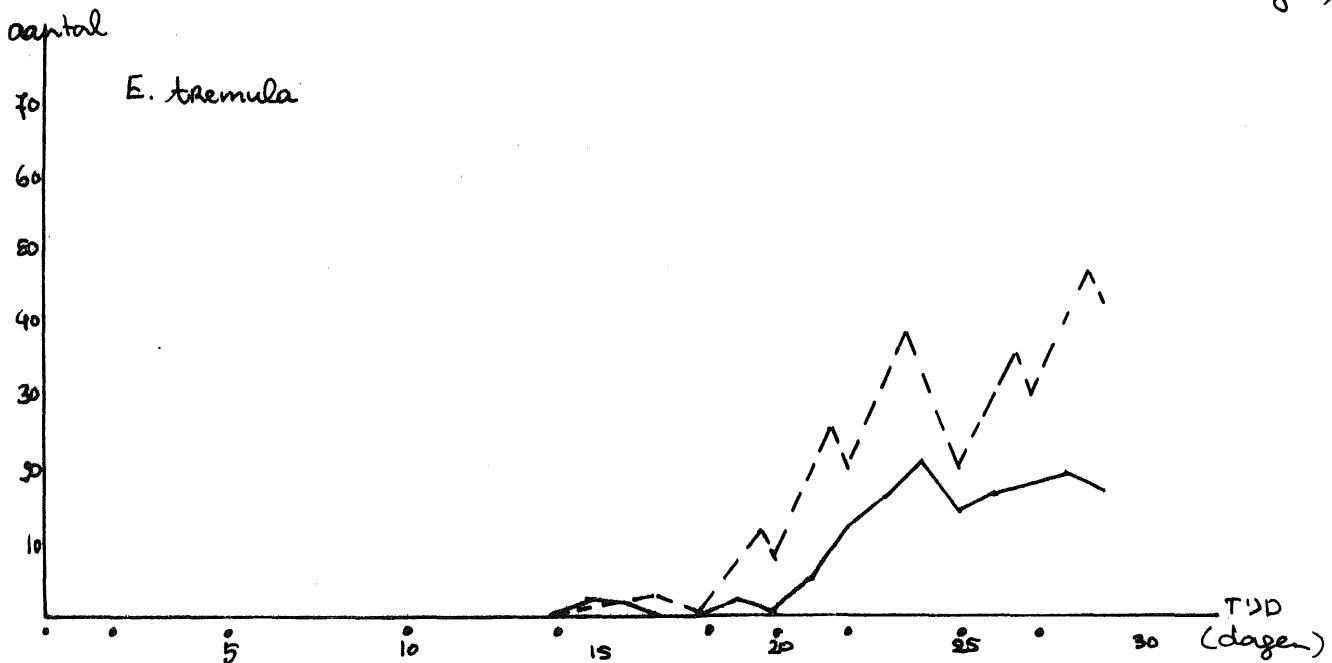
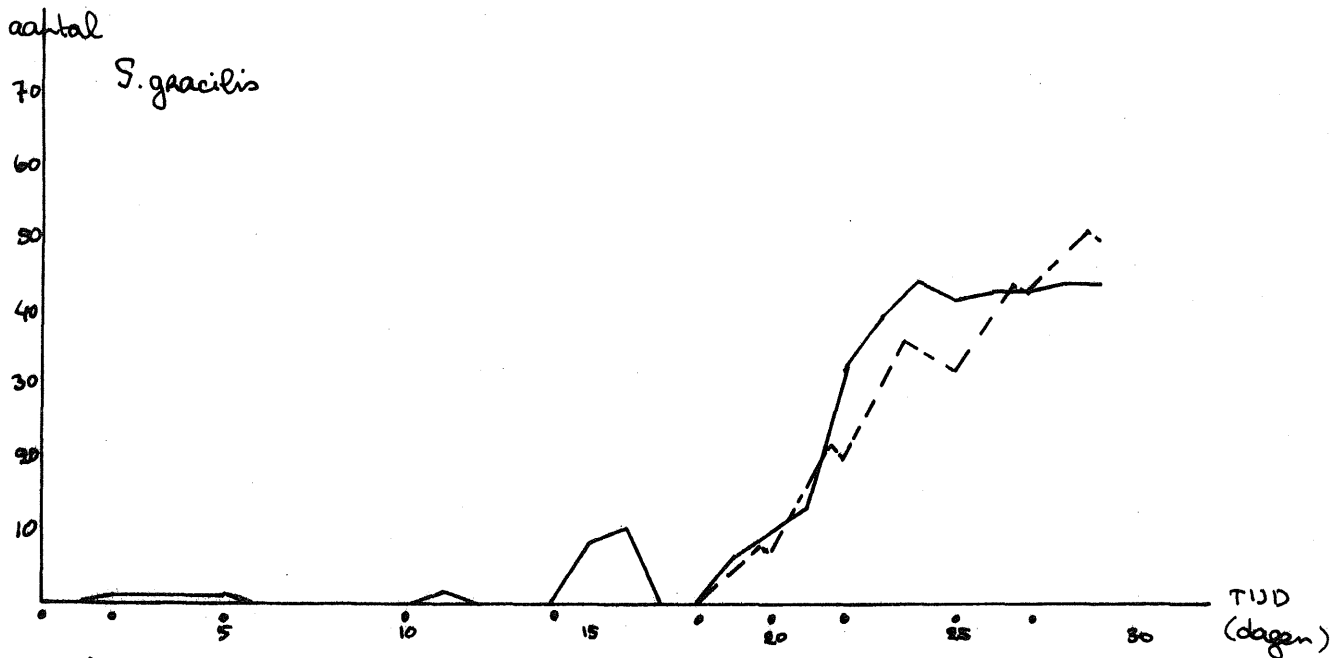
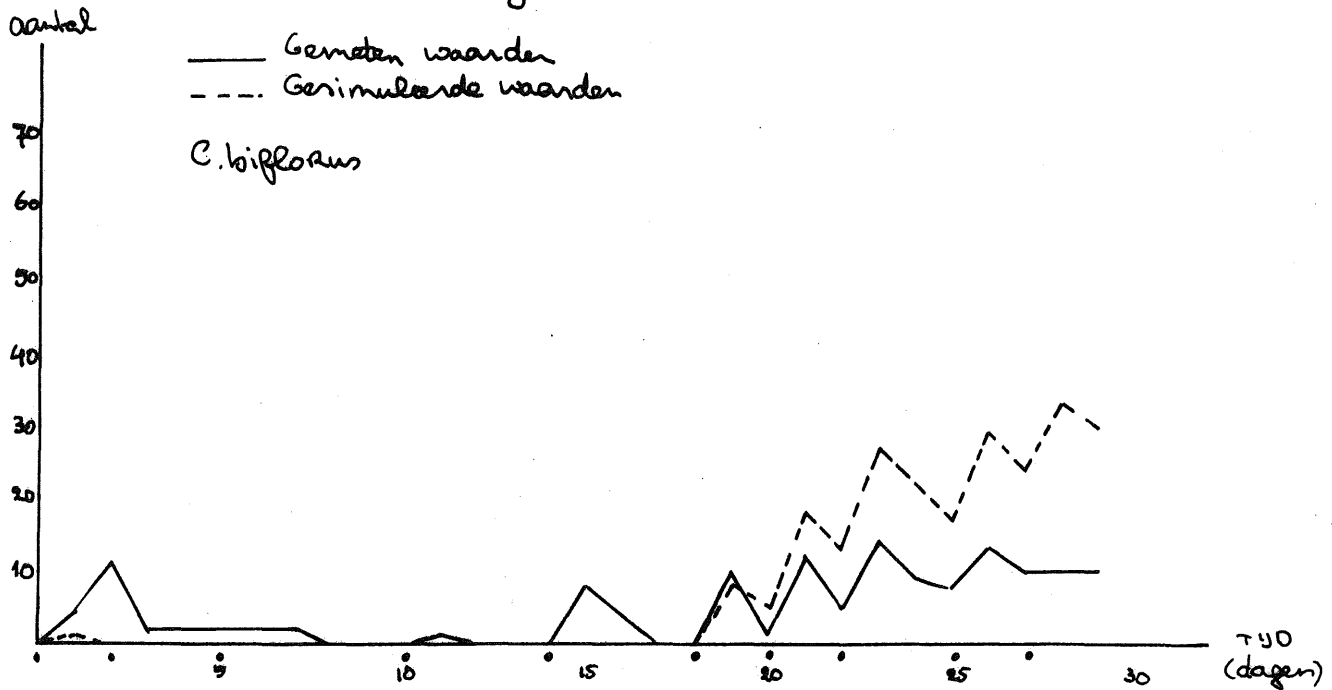


Fig. 8C2

Behandeling C2

— Gemeten waarden
 --- Geïmuleerde waarden

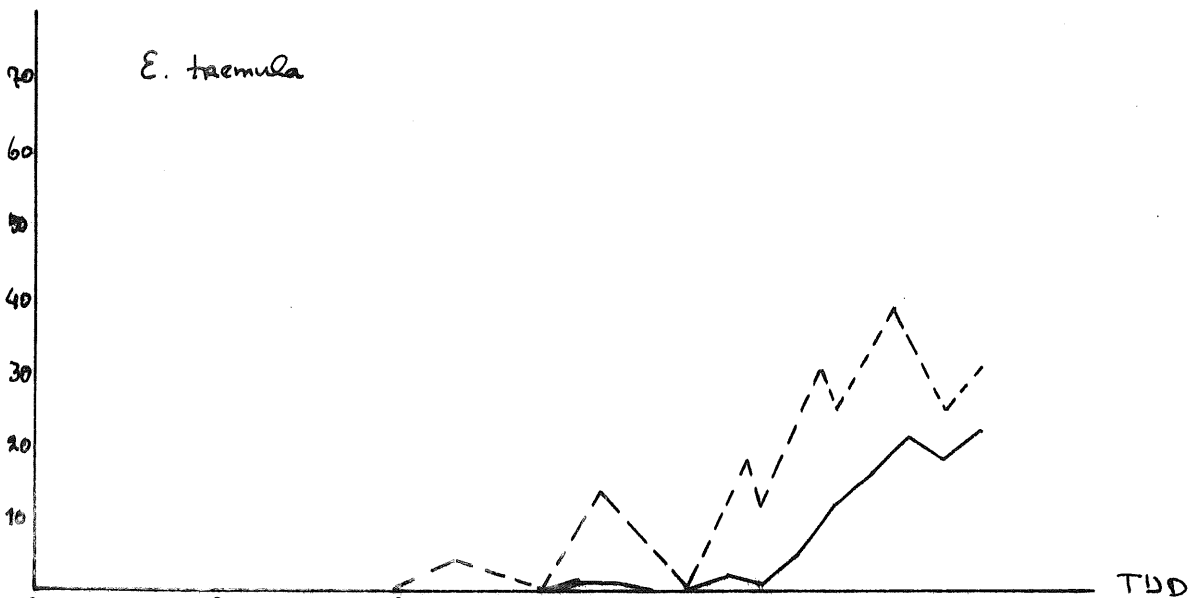
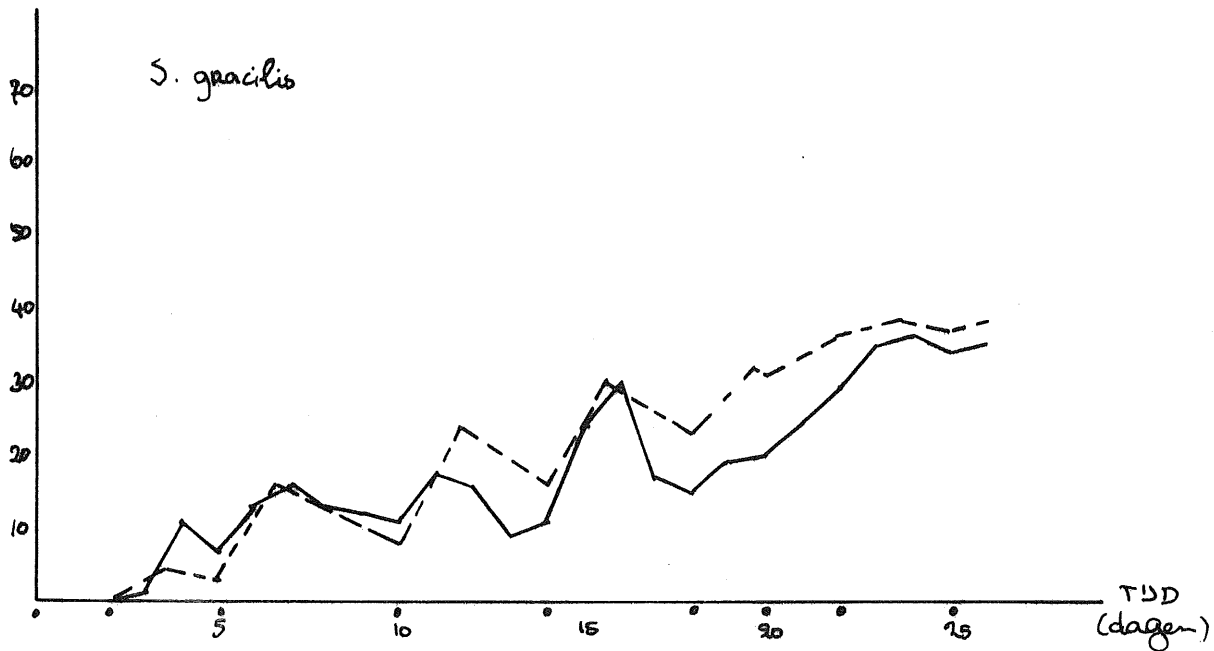
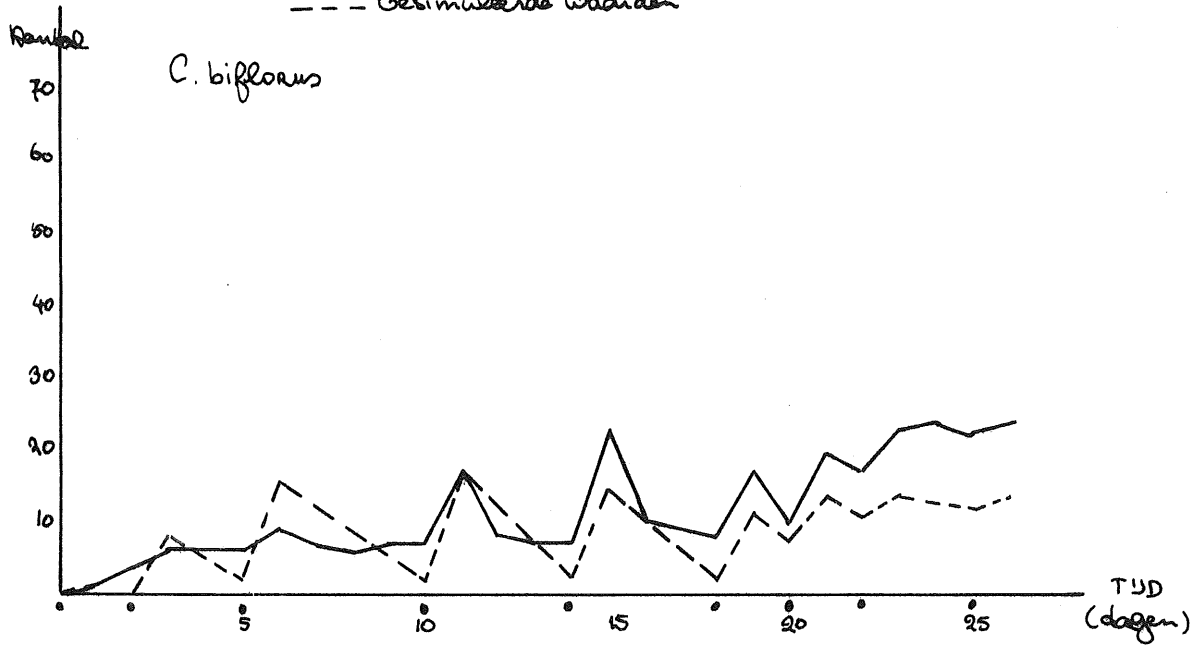
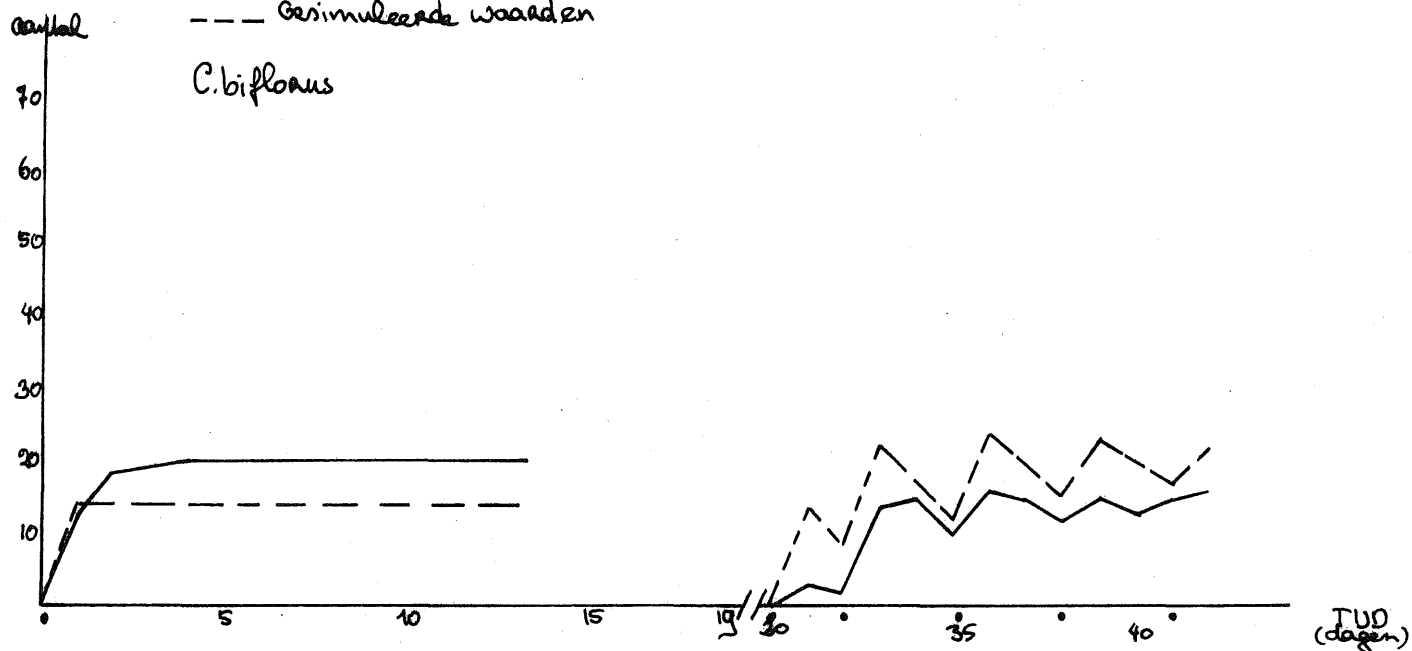


Fig. 8 D

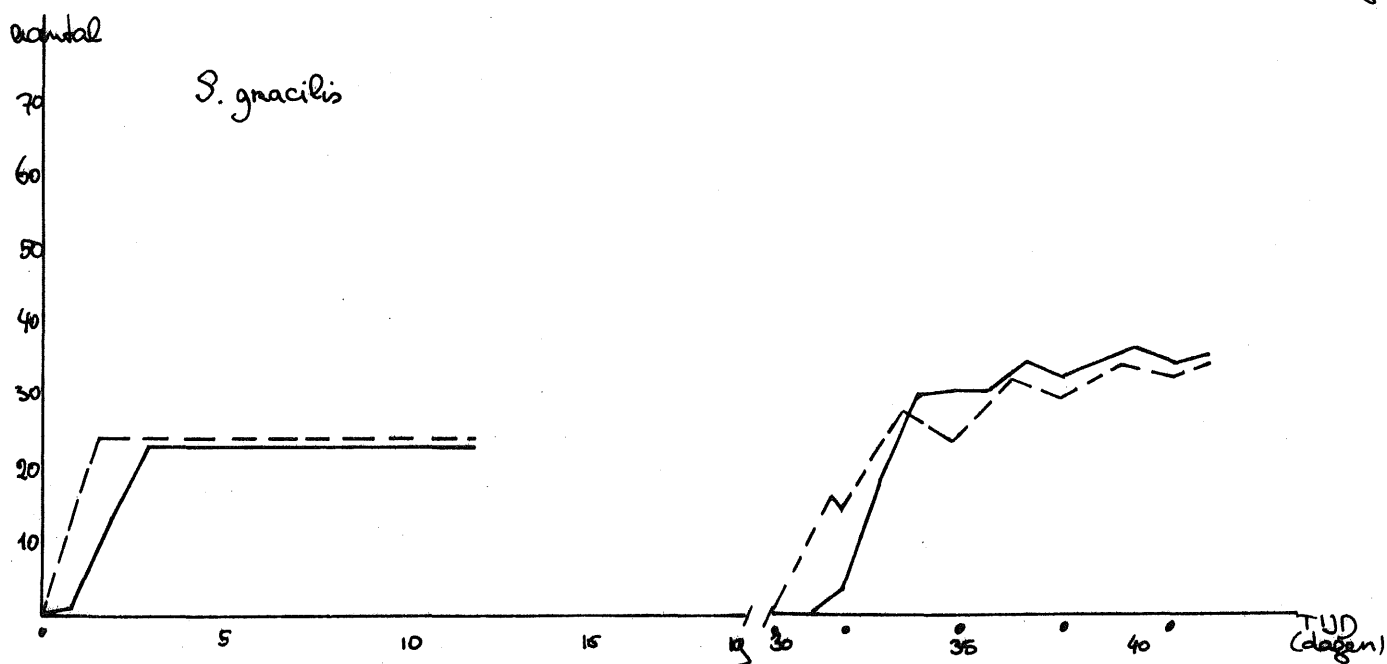
Behandeling D

— Gemeten waarden
--- Gesimuleerde waarden

C. biflorus



S. gracilis



E. taenula

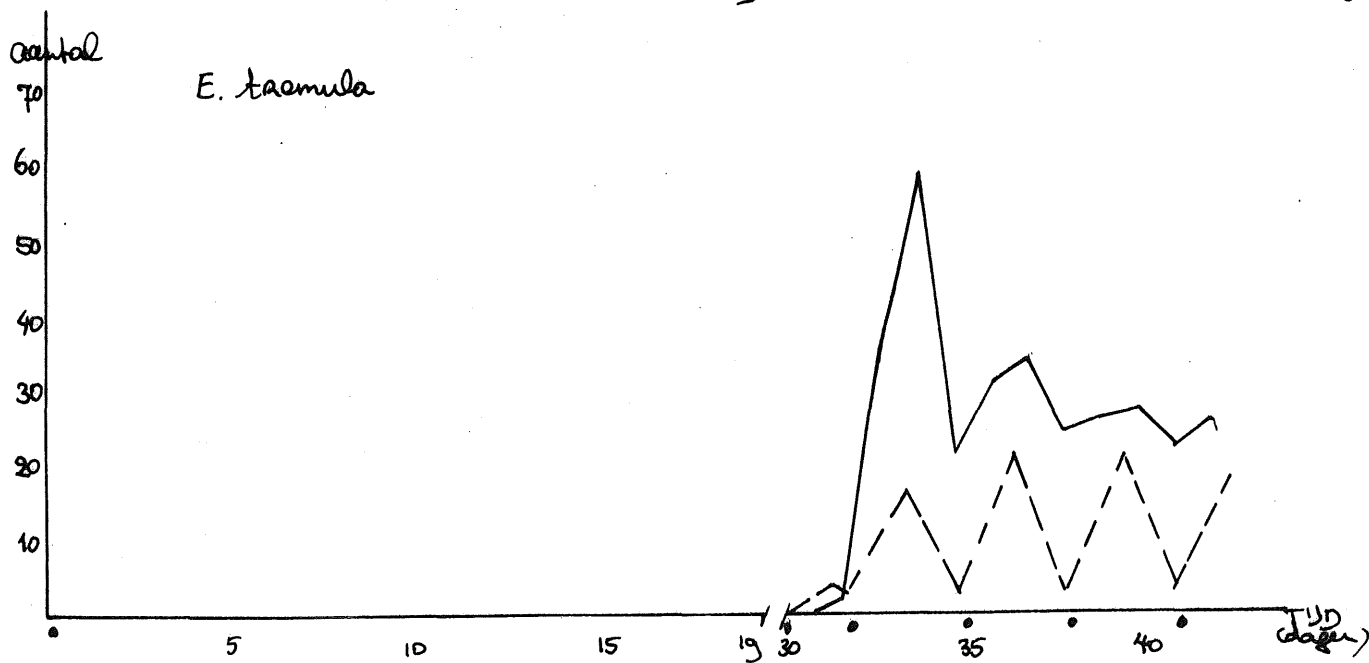


Fig. 8E

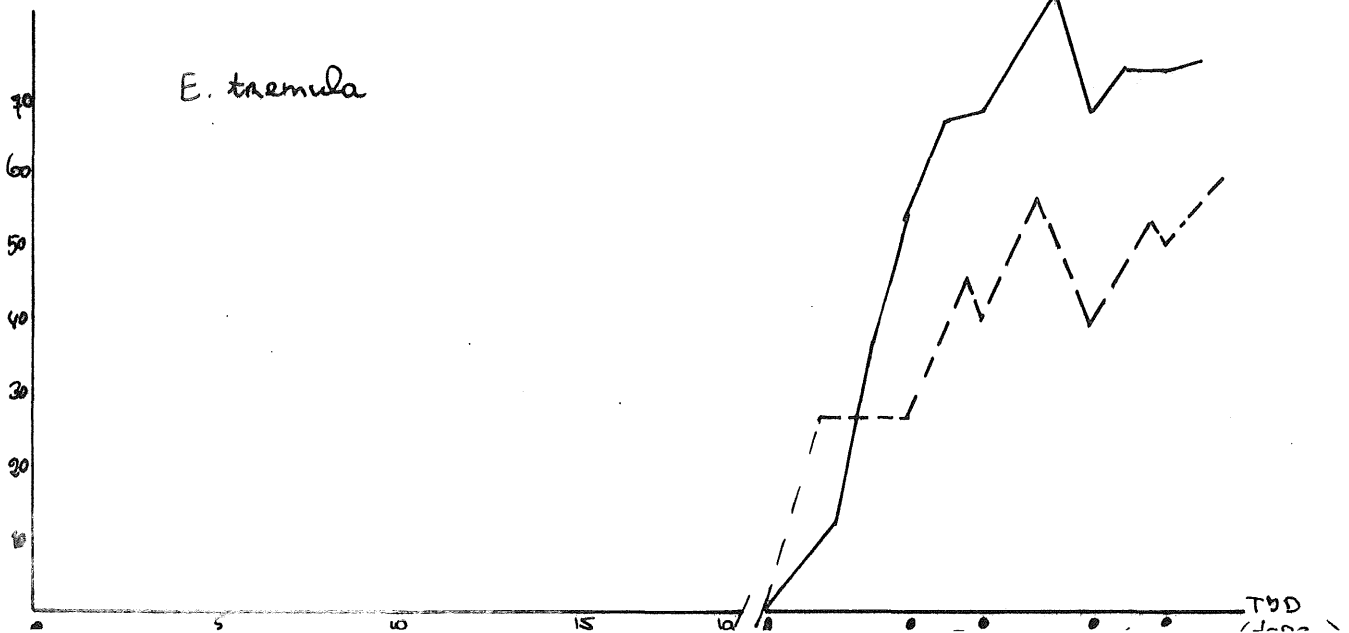
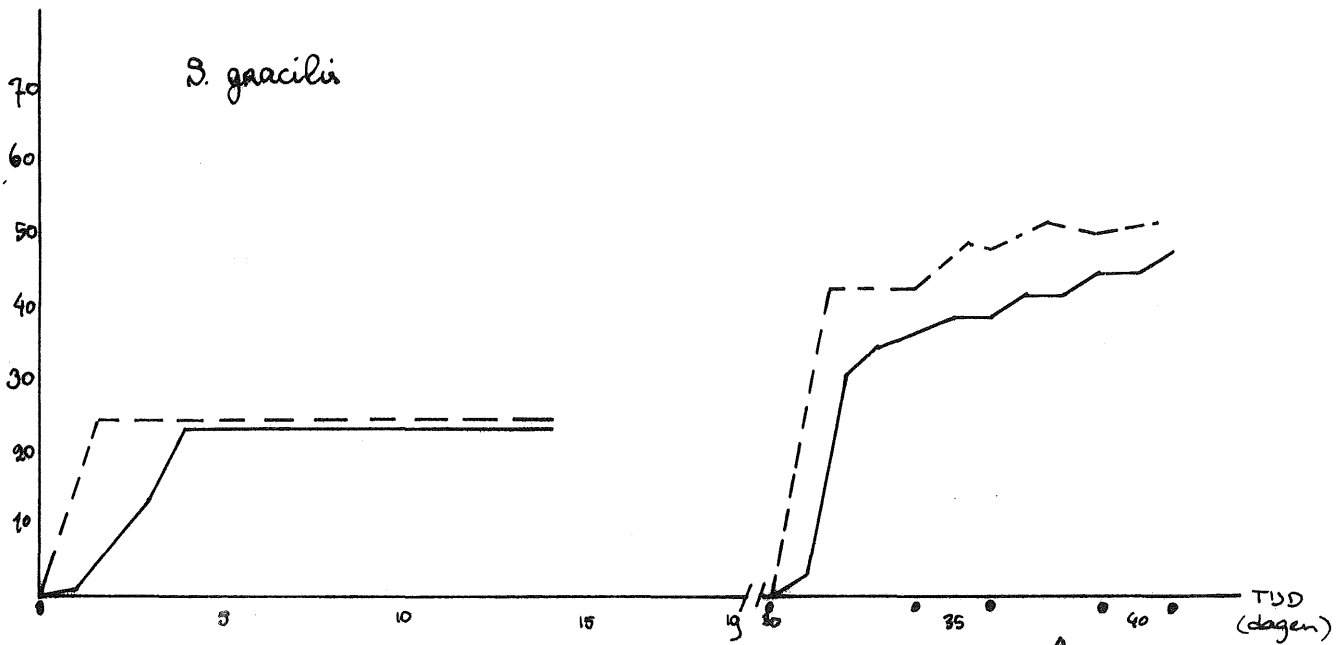
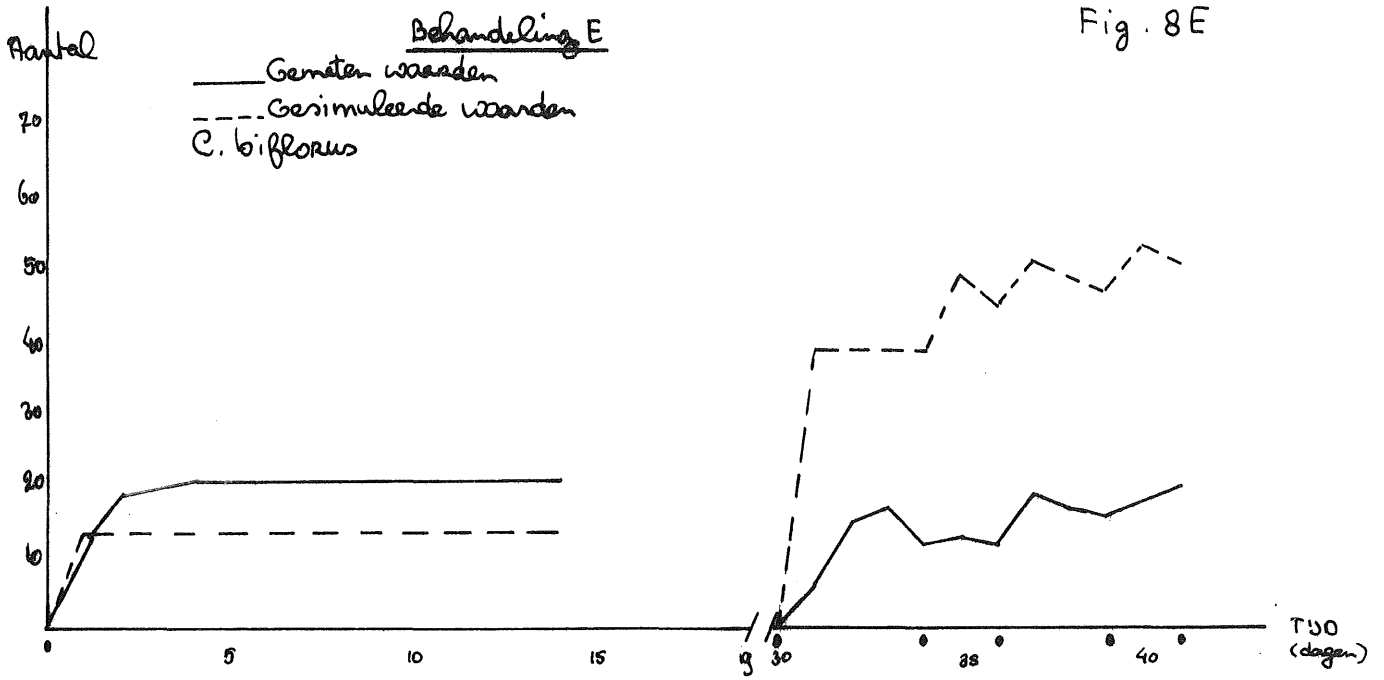


Fig. 8F

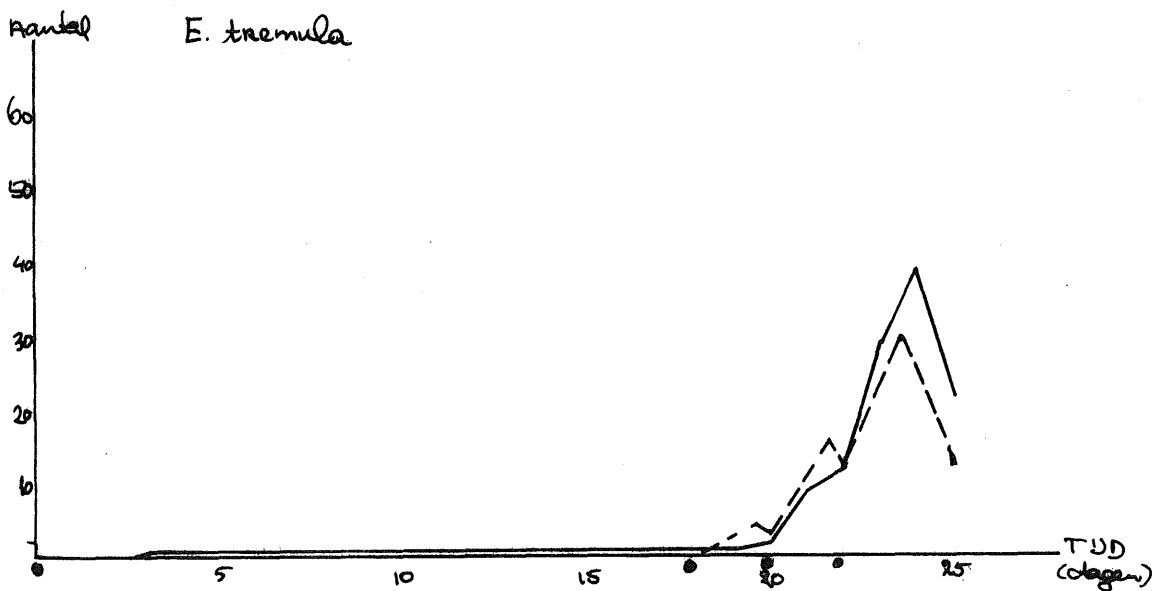
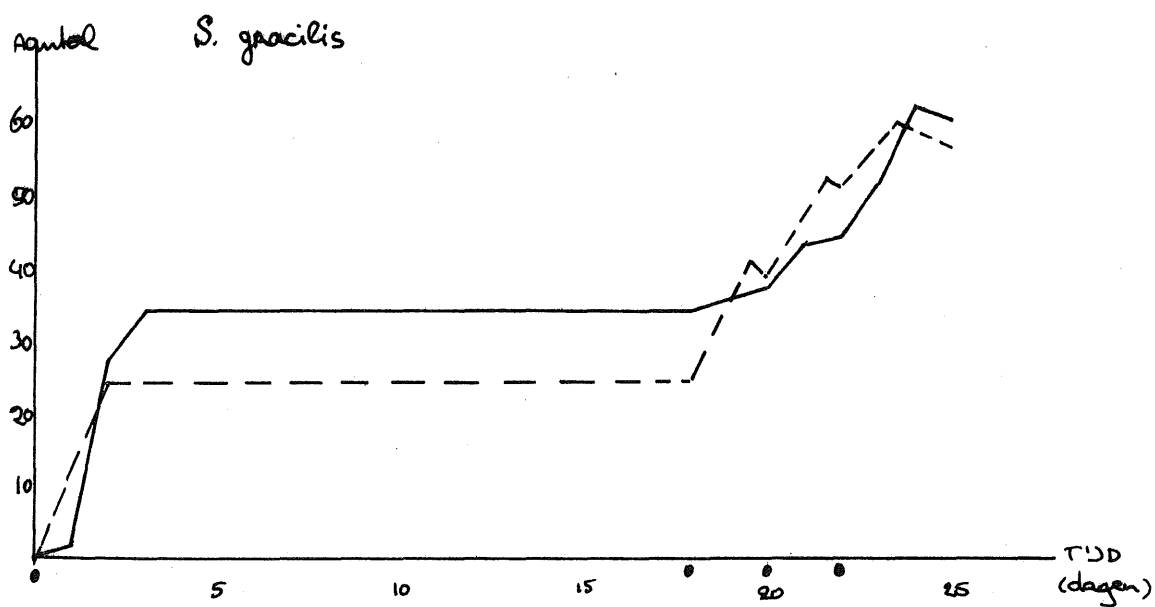
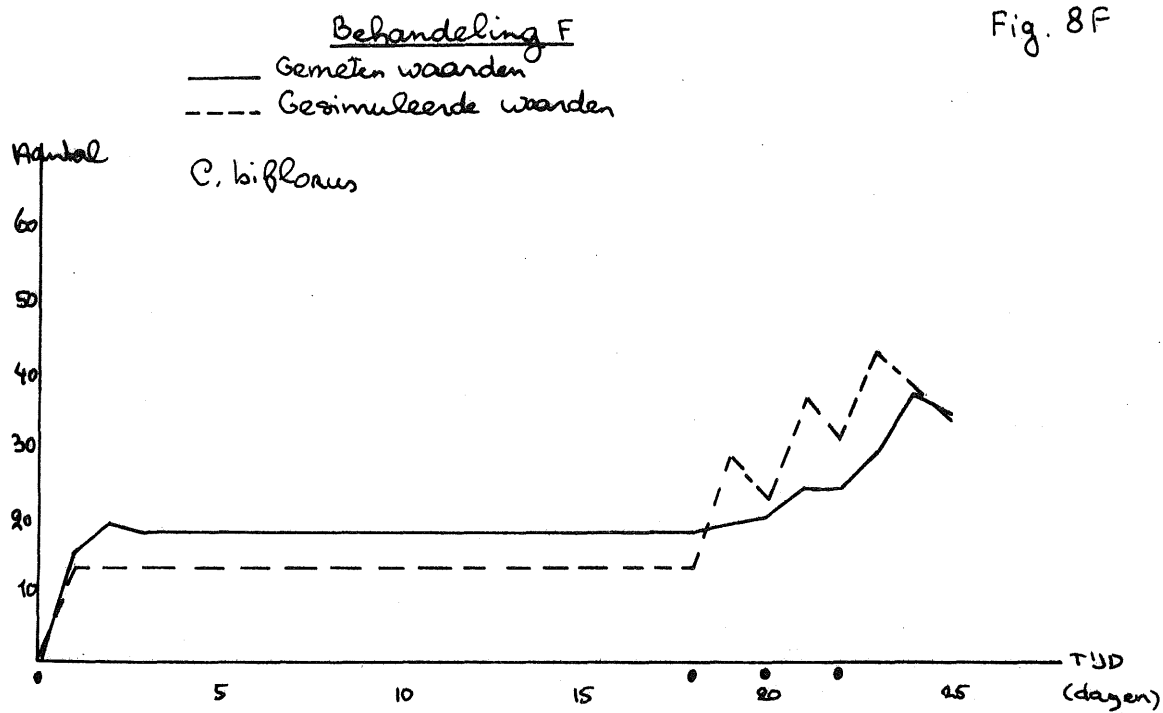
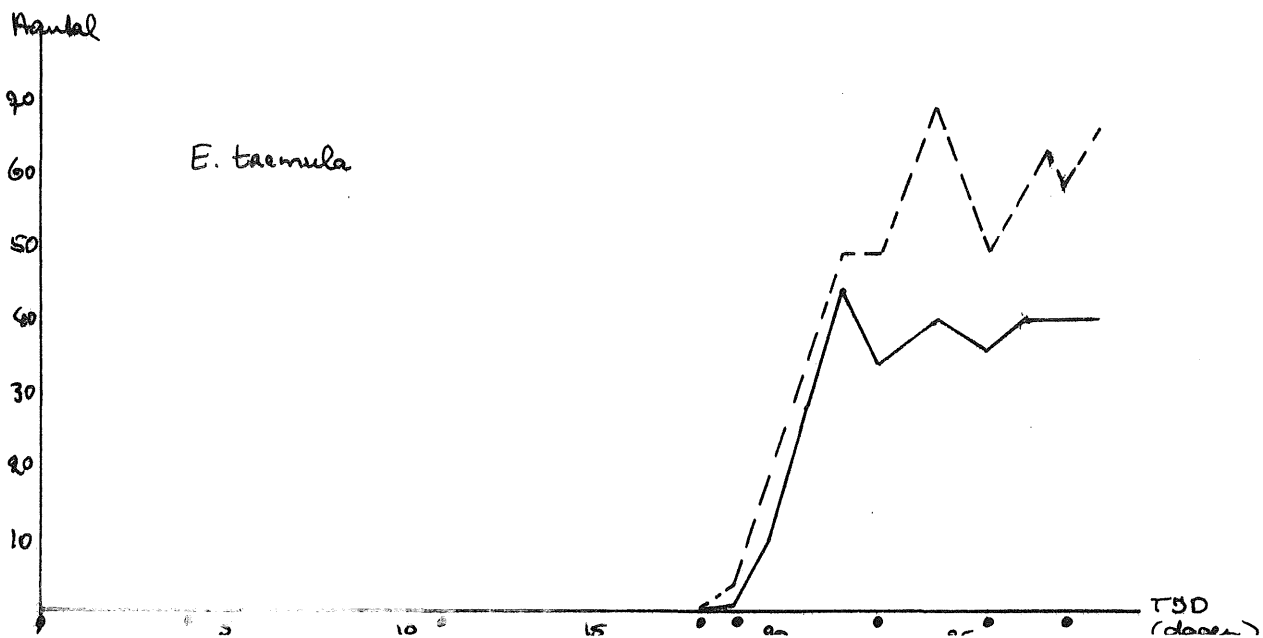
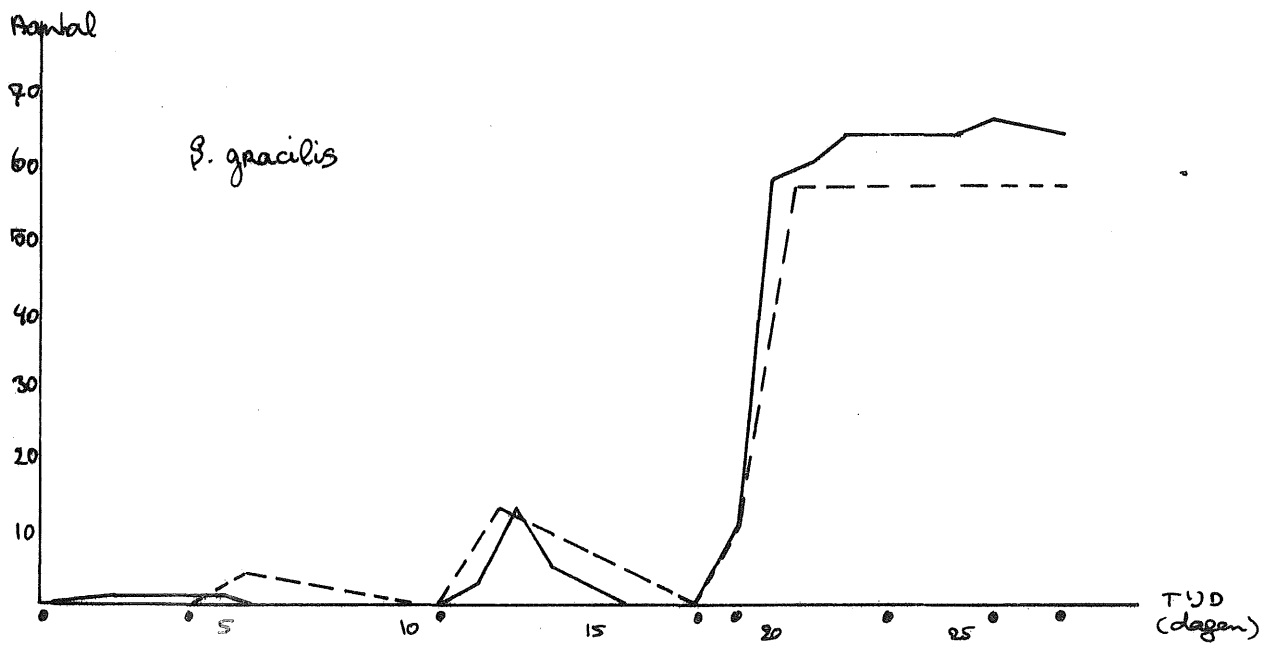
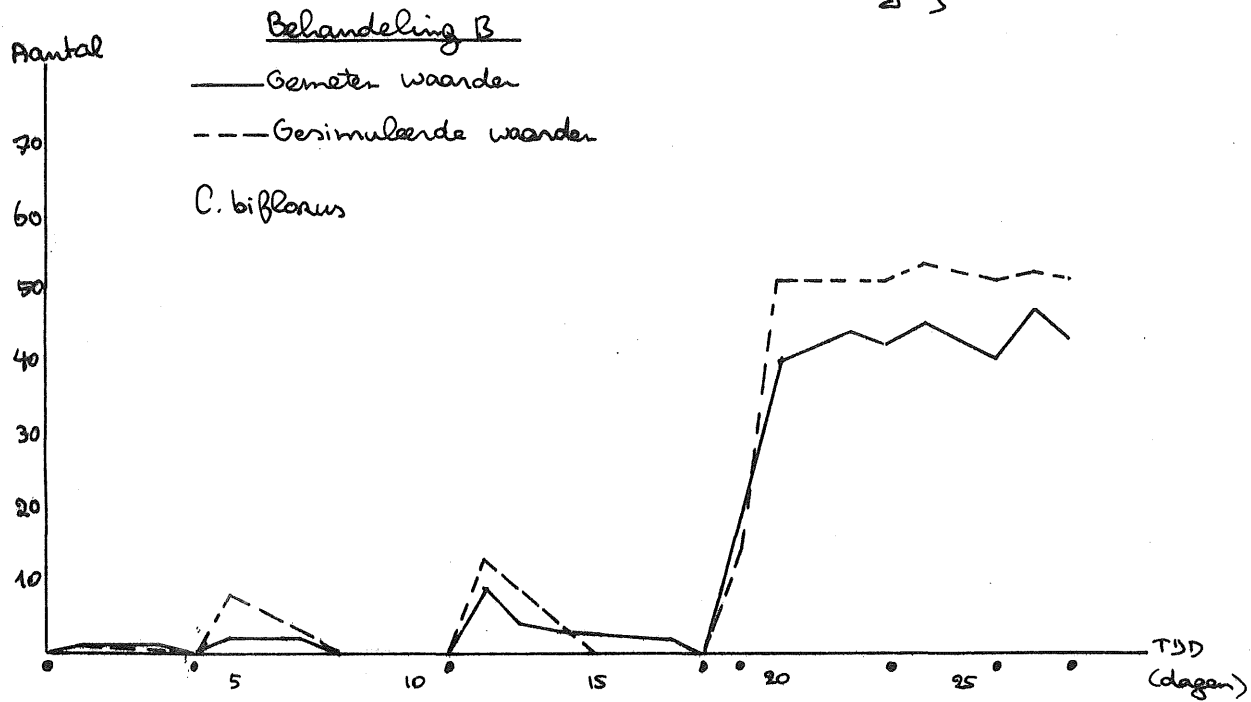


Fig. 9



De droogte na de regenbui van 20 mm in behandeling B heeft volgens het model meteen sterfte tot gevolg d.w.z. $VRT = 0$. Door niet onmiddellijk sterfte te laten optreden, wat gezien de resultaten van Van Loon reeël is, verloopt het kiemingspatroon beter (figuur 7 B). In de simulatie moeten de zaden na bui 5 (dag 19), die één dag later valt dan bui 4, de hele inductieperiode opnieuw doorlopen. Cenchrus-zaden zijn dan nog maar 0,2 dag droog, wat korter is dan de inductieperiode. Indien de inductieperiode gezien wordt als een teruglopend proces vanaf het moment dat er droogte optreedt en het resultaat van de inductie dus niet meteen verloren is op het moment dat de zaden droog worden zou de inductieperiode voor Cenchrus 0,2 dag zijn. Schoenefeldia en Eragrostis zaden zijn na bui 4 nog niet droog geworden wat dan zou betekenen dat zij na bui 5 de inductieperiode niet hoeven doorlopen. Hoe het resultaat van de simulatie is wanneer dit gegeven ingevoerd wordt is te zien in fig. 9. De simulatieresultaten voor Cenchrus en Schoenefeldia geven nu goede overeenkomsten met de gemeten waarden. De grotere simulatie-aantallen van Eragrostis kunnen weer verklaard worden door de afwijking in de kumulatieve kiemingskurve na dag 4 nl. de buien van dag 18 en 19 geven een totale vochtigheidsduur van 4,36 dag. Vanaf de daaropvolgende bui (dag 23) is de gesimuleerde kieming veel groter dan de gemeten kieming.

De gesimuleerde aantallen kiemplantjes van Cenchrus in beh. CI zou te hoog kunnen liggen omdat er in tegenstelling tot de gemeten waarden geen kieming en sterfte heeft plaats gevonden na de buien die kleiner zijn dan 10 mm.

De simulatieresultaten voor Schoenefeldia in deze behandeling zijn bevredigend terwijl de simulatie-aantallen voor Eragrostis weer duidelijk te hoog liggen.

Behandeling D en F zijn kwa buiengrootte vergelijkbaar met elkaar, beiden beginnen met een regenbui van 25 mm. Na deze bui wordt in beh. D pas weer water gegeven als alle kiemplantjes dood gegaan zijn, terwijl dit in beh. F al gebeurt voordat het eerste kiemplantje begint te sterven. De resultaten voor Cenchrus en Schoenefeldia zijn in beide gevallen bevredigend.

In tegenstelling tot de andere behandelingen begint in deze twee behandelingen de kieming van Eragrostis bij een totale gesommeerde

regenval van 35 mm(SME=4,80) in plaats van na 40 mm.

Beh. E geeft voor Schoenefeldia een redelijke overeenkomst met de waarnemingen. De gesimuleerde kieming als gevolg van de tweede bui van 25 mm(dag 30) ligt voor Eragrostis veel hoger en voor Cenchrus veel lager dan de gemeten kieming. De overige buien geven voor Eragrostis een hogere gesimuleerde kieming, wat misschien weer verklaard kan worden door de afwijking in de kumulatieve kiemingskurve(fig. I). Ook in beh. D ligt de gesimuleerde kieming voor Eragrostis na de bui op dag 30(10 mm) veel lager dan de gemeten kieming.

Wanneer de figuren 7 A t/m F vergeleken worden met de figuren 6 A t/m F dan blijkt dat in zowel alle gesimuleerde behandelingen als in alle gemeten behandelingen de uiteindelijke aantallen Schoenefeldia boven die van Cenchrus liggen.

De uiteindelijke aantallen Eragrostis planten liggen voor sommige behandelingen hoger en voor andere lager dan de aantallen Cenchrus en/of Schoenefeldia. Deze grote variatie kan misschien verklaard worden door een grote variatie in vochtigheid van Eragrostis zaden.

6.2. proeven van Elberse.

Vervolgens zijn proeven, gedaan door Elberse(CABO), gesimuleerd. Deze proeven hadden dezelfde opzet als die van Van Loon. Niet het verloop in de tijd is gevolgd, maar alleen het eindresultaat is genoteerd. De bovenste 0,5 - 1,0 cm van het oppervlak van de potten bestond uit zand afkomstig uit site I6(zie I.I).

Het aantal kiembare zaden is geschat uit de opkomst van de kiemplantjes. Het maximale aantal kiemplantjes wat opgekomen was met een marge van $\pm 20\%$ voor sterfte van het zaad is het aantal kiembare zaden.

De resultaten van deze proeven zijn weergegeven in tabel 8. Deze zijn omgerekend naar percentages voor de drie soorten waarbij het totale aantal kiemplanten gesommeerd over de drie soorten op 100 % gesteld is en vergeleken met de simulatieresultaten(tabel 9).

Tabel 7. De verschillende regenbehandelingen in de proeven van Elberse.

dag beh.	0	2	3	5	10	14	18	20	22	25	27	29	32	34 etc.
SS	10	5		5	7,5	7,5	10	10	10	10	10	10	10	10
CC	10		10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
EE	25												10	10

Tabel 8. Resultaten van de potproeven van Elberse.

soort	% aantal planten / totaal aantal		
	CC-gem.	SS-gem.	EE-gem.
Schoenefeldia gracilis	35	45	17
Eragrostis tremula	4	3	12
Cenchrus biflorus	2	7	1
Elionurus elegans	50	39	52
Overigen	9	6	18

Tabel 9. Resultaten van de potproeven van Elberse(A) en van de simulatie van deze proeven(B).

A: % aan- tallen beh.	Schoene feldia	Cen- chrus	Era- grostis	B: Schoene feldia	Cen- chrus	Era- grostis
CC	85	4	11	82	6	12
EE	56	5	39	69	14	17
SS	83	12	5	80	10	10

Schoenefeldia vertoont zowel in de proefresultaten van Elberse als in de simulatie-resultaten de beste kieming in de behandelingen CC en SS

De resultaten voor Eragrostis zijn evenals in de proef in de simulatie het beste in de beh. EE, hoewel het percentage veel lager ligt in de simulatie. Ook de behandeling D van Van Loon, die kwa regenregime vergelijkbaar is met deze behandeling EE gaf in de simulatie veel lagere aantallen voor Eragrostis. Het gevolg hiervan is dat de percentages voor Cenchrus en Schoenefeldia hoger komen teligen. Hierdoor heeft Cenchrus in deze beh. de beste resultaten behaald en niet in

de behandeling SS zoals in de proef van Elberse.

6.3. Konklusie.

Terwijl de resultaten van de simulatie van de proeven van Van Loon voor *Cenchrus* en *Schoenefeldia* voor de meeste behandelingen redelijk tot goed gebleken zijn, is dit voor *Eragrostis* niet het geval.

In de behandelingen die niet met een regenbui van 25 mm beginnen (A, B, CI en C2) liggen de simulatie-aantallen van *Eragrostis* steeds hoger dan de aantallen in de proef. Dit zou verklaard kunnen worden door het slechte fitten van het eind van de kumulatieve *Eragrostis*-kurve (fig. I). In deze kurve ligt vanaf dag 4 het gesimuleerde aantal boven het gemeten aantal. De grootste afwijkingen van de *Eragrostis* simulatie blijken vooral op te treden vanaf de derde bui (gesommeerde vochtigheid over de buien loopt van 3,20 tot 4,80 dag) en voor beh. B vanaf de tweede bui (1,60 tot 4,36 dag).

Het feit dat de simulatie een afwijking begint te vertonen tijdens de buien waarin de gesommeerde vochtigheid boven 4 dagen komt en dat dit overeen komt met de afwijking in de kumulatieve *Eragrostis*-kurve geeft een aanwijzing voor een juiste schatting van de bodemvochtigheid bij verschillende buiengrootten. Aangezien de totale inductie-duur en de bodemvochtigheid aan elkaar gekoppeld zijn is deze schatting nog afhankelijk van de juistheid van de schatting van de bodemvochtigheid. Een empirische bepaling van deze twee parameters, inductietijd en bodemvochtigheid (zie ook Andela, pp. 34-35) kan hierover uitsluitsel geven.

In de behandelingen D en E blijkt *Eragrostis* juist een sterke afwijking naar beneden te vertonen. Mogelijk spelen in deze situatie, een lange droogte na een eerste grote bui, andere, onbekende factoren een belangrijke rol bij de kieming na de lange droogte. Ook voor het grote verschil in aantallen van *Cenchrus* in behandeling E is geen verklaring.

Behandeling F die eenzelfde buiengrootte heeft als beh. E maar met een kortere droge periode na de eerste bui geeft voor de drie soorten een redelijke overeenkomst van de simulatie met de proef.

Een gedeelte van de afwijking naar beneden van *Eragrostis* in de beh. D en E kan verklaard worden door de resultaten van Van Loon. Bij hem ligt in deze twee behandelingen het kumulatief aantal gekiemde zaden

hoger dan het aantal kiembare zaden zoals dat geschat is met een kiempercentage van 74%(fig. I).

Door de redelijk tot goede overeenkomsten van de simulatieresultaten van *Cenchrus* en *Schoenefeldia* met de proefresultaten is het waarschijnlijk dat de parameters A en C voor deze soorten goed geschat zijn. Dit wordt bevestigd door het goede fitten van de kumulative kiemingskurven, waarin deze waarden ingevuld zijn, met de kurven zoals die gevonden zijn door Van Loon (fig. I). Het fitten van de kurve van *Eragrostis* is, vooral vanaf dag 4, minder goed. Bovendien kan er getwijfeld worden over de juistheid van de C-waarde van *Eragrostis*. In de behandelingen D en E van Van Loon zijn meer zaden gekiemd dan volgens deze waarde mogelijk is. Dat betekent dat deze waarde verkeerd bepaald is of dat de parameter C afhankelijk is van de milieu-omstandigheden.

De twee sterfteparameters, relatieve sterftesnelheid en vertraging VRT, zijn alleen bepaald voor de gegeven milieu-omstandigheden. Toepassing van het model in andere omstandigheden vereist eerst een nieuwe bepaling van de grootte van deze parameters. Een bepaling van deze parameters in afhankelijkheid van de milieu-omstandigheden maakt een direkte toepassing van het model mogelijk.

III. Konkurrentie en biomassa-produktie.

I. Inleiding.

Het onderdeel konkurrentie en biomassa-produktie is gebaseerd op het konkurrentie-model van Baeumer en De Wit(1968).

Dit model gaat uit van de veronderstelling dat de soorten om dezelfde 'ruimte' concurreren. Met ruimte worden alle factoren bedoeld die nodig zijn voor de groei zoals licht, water en mineralen. De twee belangrijkste parameters die het model bevat zijn B en OM die bepaald kunnen worden m.b.v. een standruimteproef.

In een standruimteproef wordt, om het verloop van B en OM in de tijd te schatten, uitgegaan van minimaal twee dichtheden per soort en meerdere oogsten per groeiseizoen. De biomassa van een soort als functie van de plantdichtheid laat een verzadigingskurve zien (fig. 10).

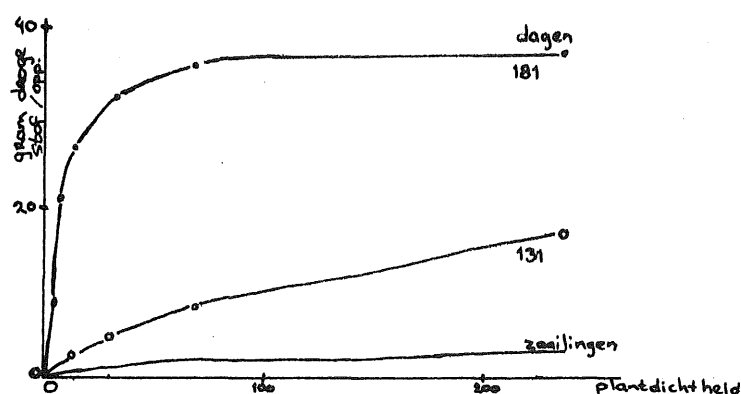


Fig. 10. Relatie tussen opbrengst en plantdichtheid, geoogst op verschillende tijdstippen na planten.

(Naar De Wit en Goudriaan, 1978)

De hyperbole relatie tussen opbrengst en dichtheid wordt weergegeven als:

$$O = \frac{B \times Z}{B \times Z + I} \times OM$$

waarin O = opbrengst op tijdstip t bij een zaaidichtheid Z.

OM = theoretische maximale opbrengst van desoort in een monokulture. Dit is de opbrengst van een gewas dat vanaf tijdstip t = 0 groen en gesloten is geweest.

B = maat voor de kromming van de dichtheidsresponskurve.

B en OM zijn functies van de tijd. Een gesloten gewasdek heeft vaak een konstante groeisnelheid per dag zodat OM bij benadering een lineaire functie in de tijd is.

De kurve van B, de ruimte die ingenomen wordt door een enkele plant die ongestoord kan groeien, neemt eerst exponentieel toe en na een bepaalde tijd vlagt de kurve vervolgens af, waarna B konstant blijft. Dit breekpunt in de B-kurve treedt meestal op op het tijdstip waarop de bloei begint (Spitters en Van den Bergh, 1980).

De verzadigingskromme kan omgezet worden in een lineaire vergelijking: $\frac{I}{O} = \frac{I}{OM} + \frac{I}{B \times OM} \times \frac{I}{Z}$

Wanneer de reciproken $\frac{I}{O}$ en $\frac{I}{Z}$ tegen elkaar uitgezet worden zijn de snijpunten van deze lijn met de assen resp. $\frac{I}{OM}$ en B (fig.II).

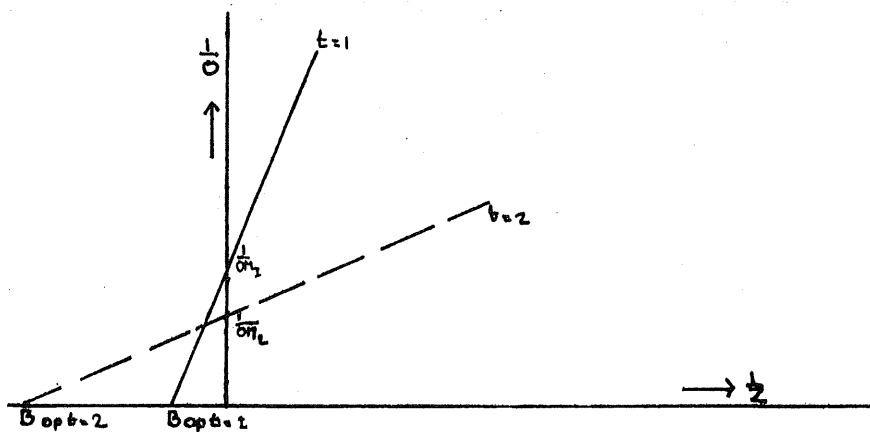


Fig. II. Relatie tussen $\frac{I}{O}$ en $\frac{I}{Z}$ op verschillende tijdstippen.

Op basis van B, OM en Z per sp. is de opbrengst van de spp. in een mengsel te voorspellen.

Terwijl de opbrengst OM bereikt wordt wanneer alle beschikbare ruimte ingenomen wordt door de populatie geldt voor een populatie van een lagere dichtheid dat deze een relatieve ruimte inneemt van:

$$RS = \frac{O}{OM} = \frac{B \times Z}{B \times Z + I}$$

RS varieert van bijna nul aan het begin van het groeiseizoen tot bijna één aan het eind van het groeiseizoen.

De snelheid waarmee RS in de tijd verandert is:

$$\frac{dRS}{dt} = \frac{\frac{dB}{dt}}{B} \times RS \times (I - RS)$$

Als B exponentieel toeneemt in de tijd is de verhouding $\frac{dB/dt}{B}$ konstant in de tijd en kan vervangen worden door RGR (relative growth rate van B).

De opbrengst O is gelijk aan RS x OM

Als twee soorten in een mengsel geen onderscheid maken tussen de ruimte die bezet is door de ene of de andere soort geldt voor hun RS in het mengsel: $dRS_I / dt = RGR_I \times RS_I \times (I - RS_I - RS_2)$

$$dRS_2 / dt = RGR_2 \times RS_2 \times (I - RS_2 - RS_I)$$

Voor n soorten wordt de reductiefactor: $(I - \sum_{i=1}^n RS_i)$

2. Invloed van waterstress.

Van Keulen(1975) heeft de groeisnelheid van een gewas uitgedrukt als water use efficiency (W.U.E.) x aktuele transpiratiesnelheid. De W.U.E. is gelijk aan de verhouding potentiële groei die voor C3-planten een ruwe $20 \text{ g.m}^{-2}.\text{dag}^{-1}$ en voor C4-planten een ruwe $40 \text{ g.m}^{-2}.\text{dag}^{-1}$ blijkt te zijn en van de potentiële transpiratie, die bepaald wordt door de evaporatieve vraag van de atmosfeer.

De waterpotentiaal in de plant, die de resultante is van de waterafgifte en de wateropname heeft een direkte invloed op de groei. Bij watergebrek is de groei kleiner omdat de huidmondjes zich sluiten. Als gevolg van het hierdoor ontstane teruglopen van de fotosynthese is er minder droge-stof produktie. Bij een konstante waterpotentiaal in de lucht is de waterpotentiaal in de plant kleiner naarmate de waterpotentiaal in de bodem kleiner is. De relatie tussen de hoeveelheid beschikbaar water in de bodem en de wateropname door de plant kan op drie verschillende manieren beschreven worden(fig.12).

1. Zodra de waterbeschikbaarheid minder dan veldkapaciteit wordt begint de wateropname door de wortels onmiddellijk af te nemen.
2. De wateropname door de wortels is maximaal boven een waterbeschikbaarheid van ongeveer 1/3 van het beschikbare water bij veldkapaciteit. Beneden dit punt vertoont de opname een lineaire afname die nul wordt op het moment dat de waterbeschikbaarheid nul is(verwelkingspunt).
3. Er is onbelemmerde wateropname tot het verwelkingspunt. Vanaf dit punt kan er geen wateropname meer plaats vinden.

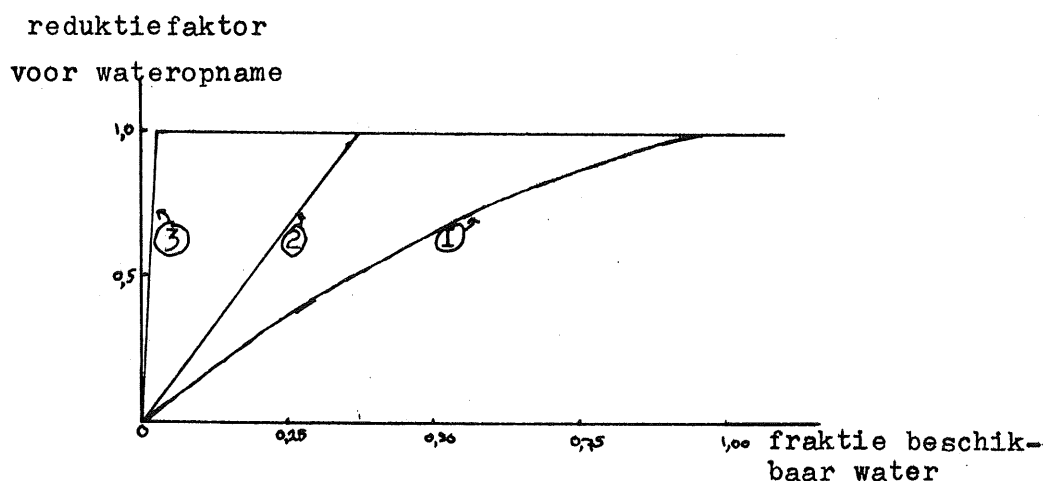


Fig. I2. De reductiefactor voor wateropname door de wortels als een functie van het beschikbare water als fractie van de hoeveelheid water die beschikbaar is bij veldcapaciteit.

3. Konkurrentie en groei in het model.

B- en OM-waarden op verschillende tijdstippen voor de soorten *Eragrostis tremula* en *Cenchrus biflorus* zijn afkomstig van Elberse, uit proeven van Bouman (nog niet beschreven). Deze waarden zijn te vinden in tabel IO. De B- en OM-waarden voor *Schoenefeldia gracilis* zijn berekend uit standdichtheidsproeven van Spittel (tabel II).

De reciproke waarden $1/O$ en $1/Z$ zijn uitgezet in figuur I3, waaruit de B- en OM-waarden gelezen kunnen worden (tabel IO).

Tabel IO. B- en OM-waarden op vier verschillende oogsttijdstippen.

B wordt uitgedrukt in potopp./plant; OM in gram/potopp.

Het potopp. is 314 cm^2 .

Dag van oogsten	E. tremula		C. biflorus		Dag	S. gracilis	
	B	OM	B	OM		B	OM
21	0,021	6,48	0,105	7,78	21	0,133	0,46
28	0,112	7,18	0,295	12,29	38	0,389	7,67
35	0,288	11,66	0,648	19,37	52	1,580	20,84
43	0,834	15,58	1,066	26,57	72	8,300	47,64

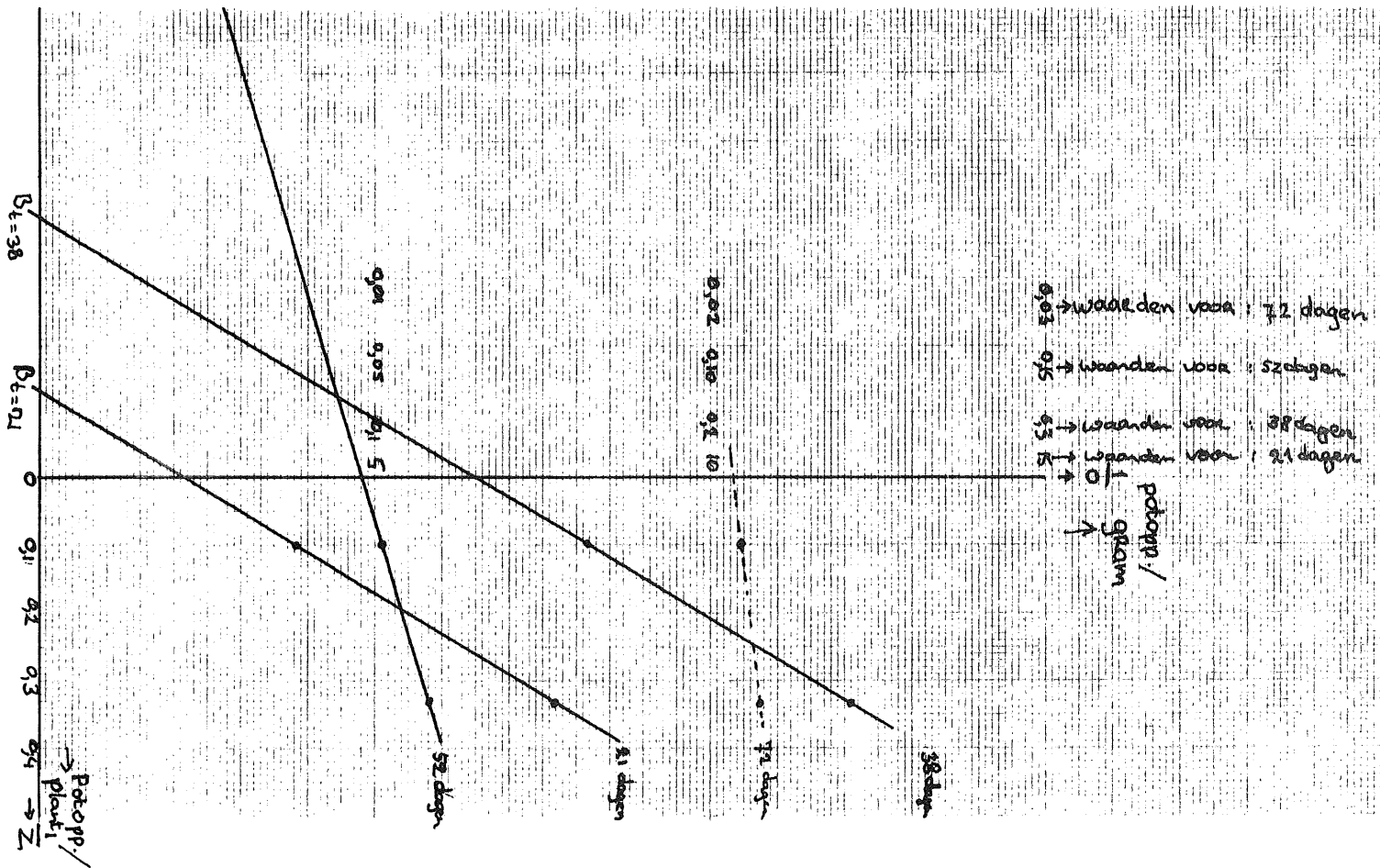


Fig. 13. Relatie tussen I/O en I/Z op vier verschillende oogsttijdstippen van de soort *Schoenefeldia gracilis*. (Naar Spittel, 1977).

Tabel II. Opbrengst van de bovengrondse delen in grammen droge stof in een standruimteproef met *Schoenefeldia gracilis*. (Naar Spittel, 1977).

Dag van oogsten	aantal planten per pot	
	3	10
21	0,13	0,26
38	4,13	6,10
52	17,24	19,57
72	46,58	47,74

B uitgezet als functie van de tijd laat, zoals verwacht, een exponentiële toename zien. In het simulatiemodel is daarom de verhouding $\frac{dB}{dt}$ vervangen door de RGR van B.

RGR is te lezen uit fig. I4 als de helling van de kurve met de tijdas. Het snijpunt van deze kurve met de as waarop $\ln-B$ uitgezet staat is de waarde van de logarithme van de initiële waarde van B ($t=0$).

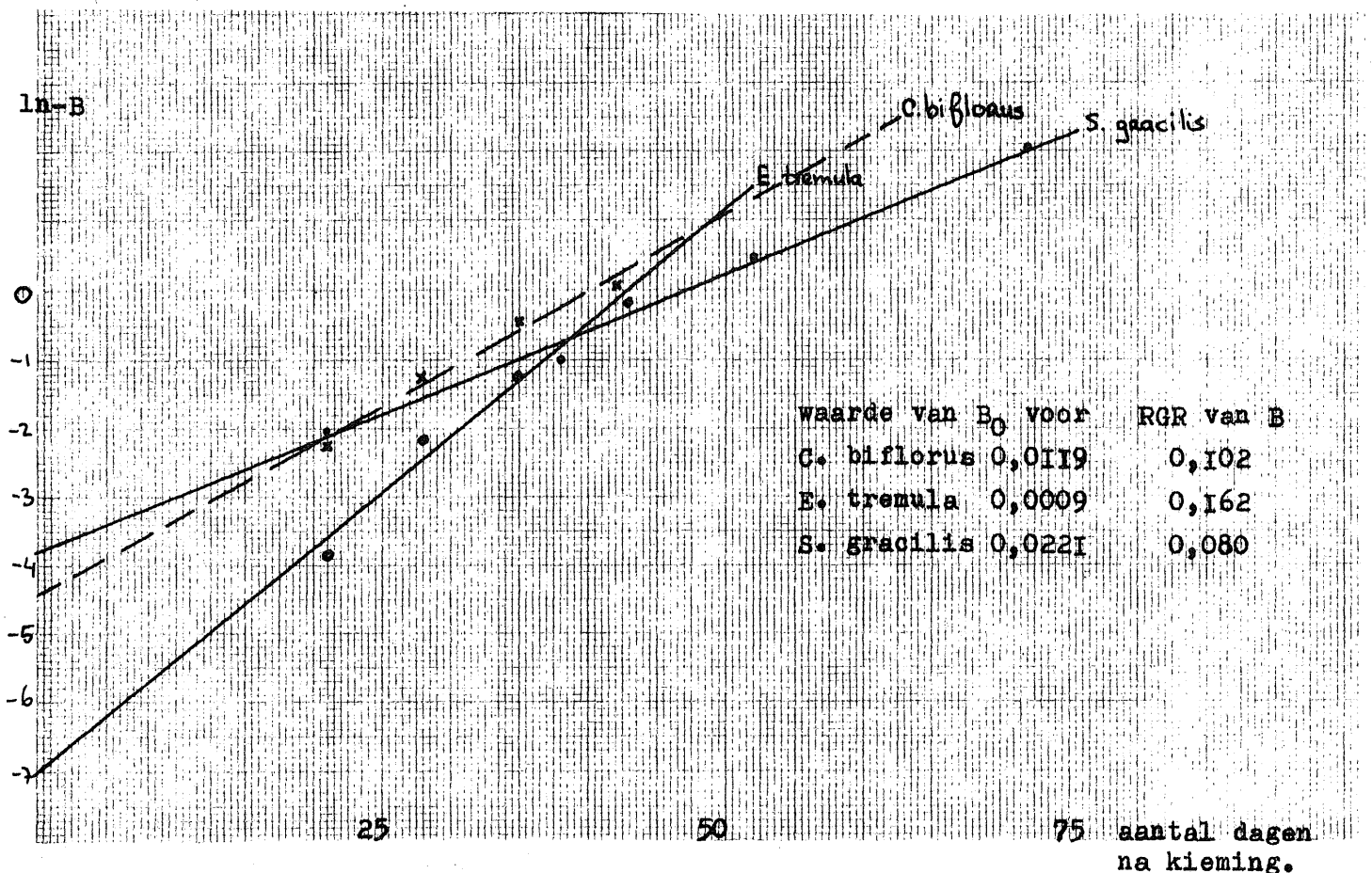


Fig. I4. Relatie tussen de logarithme van B en de tijd.

De soort die de beschikbare ruimte op een eerder tijdstip weet te bezetten is een sterkere konkurrent.

De B-kurve laat zien dat de konkurrentiekracht van een soort groter is als deze soort een hogere initiële waarde van B heeft of een grotere RGR van B. Een grotere RGR van B houdt in dat de soort de bezette ruimte sneller uitbreidt. Vroege opkomst vergroot indirect de initiële waarde van B omdat de B van de vroege soort op het moment dat beide soorten zich gevestigd hebben hoger is als de late

soort relatief later is (Spitters en Van den Bergh, 1980).

De relatieve ruimte RS die een soort weet te bezetten wordt niet alleen bepaald door de ruimte B die een vrij groeiende plant van die soort weet te bezetten, maar ook door de plantdichtheid Z (verg. p.47). Z beïnvloedt de relatieve ruimte via zijn initiële waarde:

$$RS_0 = \frac{B_0 Z}{B_0 Z + 1}$$

Van de drie soorten die gebruikt zijn in het model heeft *Eragrostis* een veel lagere initiële B-waarde dan de beide andere soorten. Dit komt overeen met zijn zeer kleine zaden (0,05 mg; *Schoenefeldia*: 0,22 mg en *Cenchrus* heeft een zaadgewicht van 2,10 mg.). Alleen als *Eragrostis* zich, door ongunstige omstandigheden voor de twee andere soorten, vroeg weet te vestigen zal hij door zijn hoge RGR en als zijn Z erg groot is een sterke konkurrentie-positie kunnen innemen.

OM neemt sneller dan lineair toe in de tijd (fig.15). Dit kan verklaard worden door het feit dat in de klimaatkamer de instraling voor de planten groter wordt: bij een toename in de lengte komen de planten belangrijk dichterbij de lichtbron en bovendien zijn de randeffekten in de potten niet uitgeschakeld zodat het gewasoppervlak met name bij een lang gewas veel groter kan zijn dan het oppervlak van de pot.

In het model zijn de gevonden waarden van OM ingevoerd in een tabel (OMTB). Voor de veldsituatie kan beter voor C4-planten $40 \text{ g.m}^{-2}.\text{dag}^{-1}$ ingevoerd worden of een OM in afhankelijkheid van milieugegevens gedefiniëerd worden.

In het model is verondersteld dat de RGR van B in dezelfde mate beïnvloed wordt door waterstress als de RGR van de biomassa.

Aangenomen is dat er remming van de groei begint op te treden bij 1/3 van veldkapaciteit en dat vanaf dat moment de groei lineair afneemt tot nul bij een droge grond (kurve 2 in fig.12). Dit gegeven is ingevoerd door de RGR een vermenigvuldigingsfaktor te geven. Om toepasbaar te zijn in het model moet deze faktor omgerekend worden van waterbeschikbaarheid naar tijd.

Bij een optimale wateropname is de vermenigvuldigingsfaktor één, onder niet optimale omstandigheden wordt hij als volgt berekend:

De potkapaciteit in de proeven van Van Loon is 1,57 liter. Er wordt uitgegaan van een geschatte uitdroging van 8 mm per dag (Beck, 1978), wat met een potoppervlak van 314 cm^2 een vochtverlies van 0,25 liter

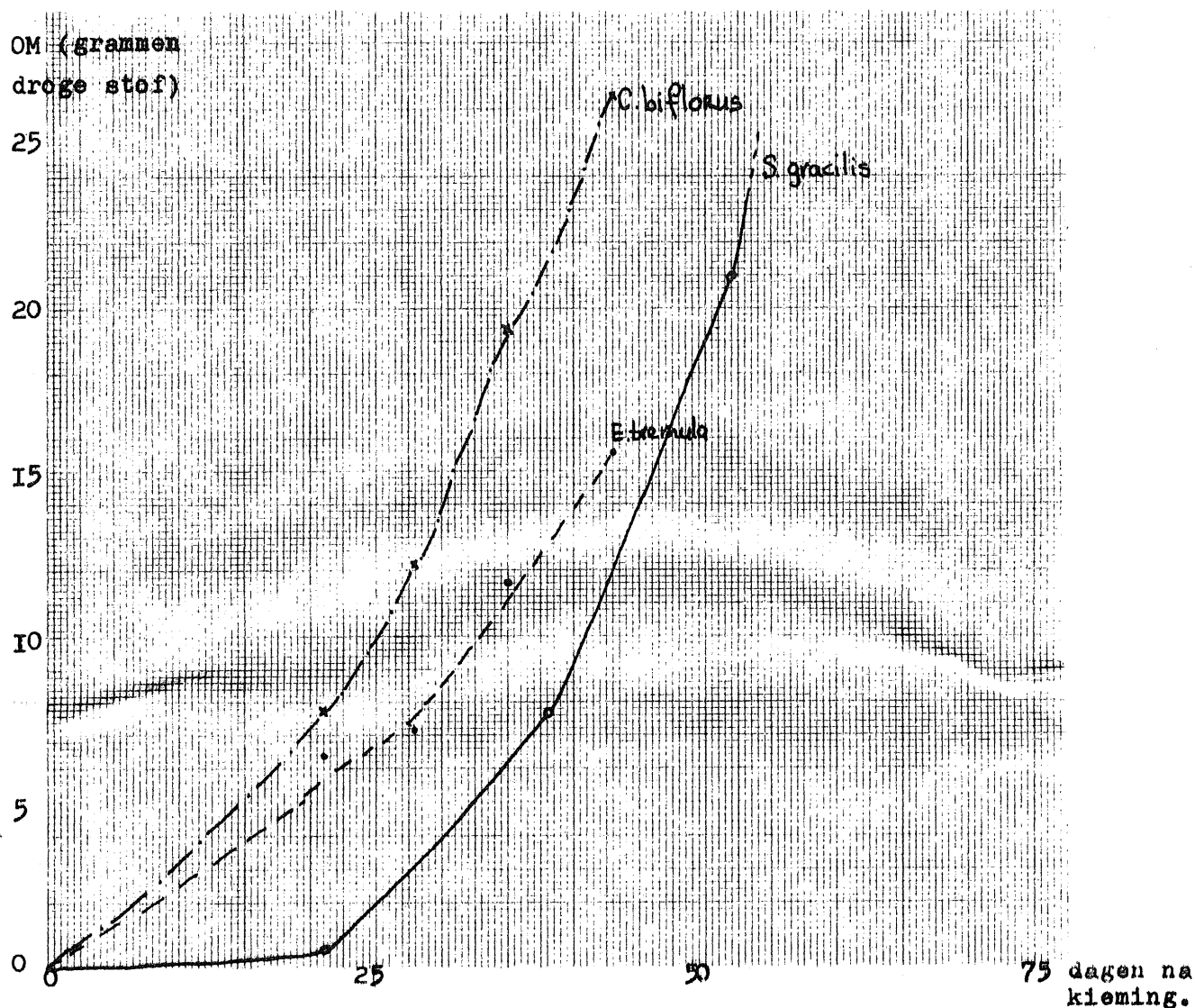


Fig. I5. Relatie tussen OM (grammen droge stof) en de tijd voor *C. biflorus* (x), *E. tremula* (.) en *S. gracilis* (o).

per dag betekent. Na vier dagen is de waterhoeveelheid in de pot gereduceerd tot $1/3$ van veldcapaciteit, 0,50 liter. Deze hoeveelheid verdampt vervolgens in twee dagen terwijl in die tijd met afnemende waterhoeveelheid de RGR parallel afneemt (fig. I6).

De lineaire vergelijking voor het schuine gedeelte is $F = 3 - 0,5 \times \text{tijd}$ geldig voor de tijd van 4 tot 6 dagen.

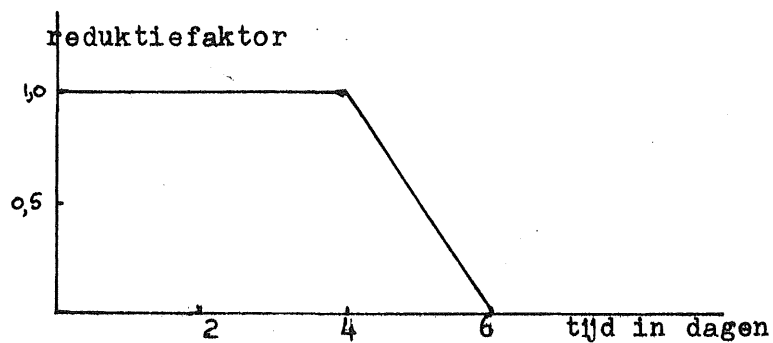


Fig. 16. De reductiefaktor voor RGR als een funktie van de tijd voor potten onder de bestudeerde omstandigheden.

4. Diskussie.

Het toetsen aan proefresultaten van dit onderdeel is vanwege tijdgebrek niet gebeurd. Deze grove benadering van konkurrentie en groei verdient bovendien nog een verfijning.

Vervolgens kan de cyclus rond gemaakt worden door de zaadproduktie per biomassa in te voeren. Deze bepaalt, samen met factoren als predatie, verspreiding van het zaad etc., de initiële zaadvoorraad voor het volgende jaar.

Samenvatting.

Het doel van het simulatiemodel was het kwantificeren van soortseigenschappen ten aanzien van kieming, vestiging, konkurrentie en biomassaproductie en om deze eigenschappen met elkaar in verband te brengen.

Met de methode die in het model gebruikt is om de kieming en de vestiging te beschrijven is het mogelijk gebleken om het verloop van het aantal plantjes in de tijd bij verschillende regenregimes adequaat te simuleren.

De kiemingsparameters van *Cenchrus* en *Schoenefeldia* geven goede simulatieresultaten terwijl deze parameters van *Eragrostis* nog een nauwkeurigere kwantifikatie behoeven.

De parameters die de sterfte van de kiemplantjes beschrijven zijn voor de gegeven omstandigheden in staat de sterfte goed te simuleren.

Toepassing van het model onder andere omstandigheden vergt een beschrijving van deze parameters in afhankelijkheid van milieu-omstandigheden.

Het gedeelte dat de konkurrentie en de biomassa-productie beschrijft dient nog verfijnd te worden voordat het aan proefresultaten getoetst kan worden.

Literatuur.

- Andela, S. Een simulatiemodel voor de kieming van éénjarige Sahelsoorten, bij een afwisselend vochtige en droge bodem. CABO, Wageningen, 1980
- Baeumer, K. and Wit, C.T.de. Competitive interference of plant species in monoculture and mixed stands. Neth. J. agr. Sci. 16, 103-122, 1968
- Beck, R. Een druppel geeft nog geen kieming. Verslag van een zesmaands studentonderzoek naar kieming en vestiging van weidesoorten uit de Sahel, CABO, Wageningen, 1978
- Bewley, J.D. and Black, M. Physiology and Biochemistry of Seeds in Relation to Germination. Vol. I. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, 1978
- Bokhari, U.G., Singh, J.S. and Smith, F.M. Influence of temperature regimes and waterstress on the germination of three range grasses and its possible ecological significance to a short-grass prairie. Nat. Res. Ecol. Laborat., Colorado, U.S.A., 1972
- Breman, H. and Cissé, A.M. Dynamics of Sahelian Pastures in Relation to Drought and Grazing. Oec. 28, 301-315, 1977
- Breman, H. Pasture Dynamics and Forage Availability in the Sahel, 1980
- Hegarty, T.W. The Physiology of seed hydration and rehydration, and the relation between waterstress and the control of germination: a review. In: Plant, Cell and Environment I, pp. 101-119, 1978
- Heydecker, W. Seed Ecology. Proceedings 19th Easter School in Agr. Science, Nottingham, 1972
- Hillel, D. Soil moisture and seed germination. In: Kozlowski, T.J. (ed.) Water Deficits and Plant Growth. Vol. III pp. 65-89. Academic Press. N.Y. London, 1972
- Janssen, J.G.M. Simulation of Germination of Winter annuals in Relation to Microclimate and Microdistribution. Oec. 14, 197-228, 1974
- Keulen, H. van. Simulation of water use and herbage growth in arid region. Simulation Monographs. PUDOC, Wageningen, 1975
- Lof, H. Water use efficiency and competition between arid zone annuals, especially the grasses *Phalaris minor* and *Hordeum murinum*. Agr. Res. Rep. PUDOC, Wageningen, 1976

- Loon, A. van. Kiemgedrag van enige Sahel-weide soorten. CABO, Wageningen, 1979
- Loon, W. van en Wüsten, H. A model to simulate evaporation of bare soils in arid regions. Doctoraalverslag Theor. Teeltkunde, Landb. Hogesch. Wageningen, 1978
- May, L.H., Milthorpe, E.J. and Milthorpe, F.L. Pre-sowing hardening of plants to drought. Field Crop Abstracts, 15, 93-98, 1962
- Ridder, N. de. De invloed van de eerste regenbuien in een regen-seizoen op de soortensamenstelling van een uit éénjarigen bestaande Sahelvegetatie, CABO, Wageningen, 1979
- Spittel, M.C. Autoecologisch onderzoek aan Schoenefeldia gracilis, Borreria radiata en Digitaria exilis onder geconditioneerde omstandigheden, CABO, Wageningen, 1977
- Wit, C.T. de. On competition. Verslag landb. onderzoek no. 66.8 Wageningen, 1960
- Wit, C.T. de and Goudriaan, J. Simulation of ecological processes. Simulation Monographs, PUDOC, Wageningen, 1978

Bijlage I.

Lijst van gebruikte symbolen.

De letters C, S, E staan voor resp. Cenchrus, Schoenefeldia en Eragrostis.

	<u>Dimensie</u>
TX Tijdstip waarop er een regenbui valt.	dag
PV Duur dat het zaad vochtig is.	dag
SM Totale duur dat het zaad vochtig is geweest, gesommeerd over alle regenbuien.	dag
X Is de funktie die het proces laat lopen. Wordt door een IMPULS op tijdstip TX in beweging gebracht en vastgehouden over een periode PV.	
A Helling van de kiemkurve, maat voor de kiemsnelheid en -homogeniteit.	dag ⁻²
C Aantal kiembare zaden.	
IND Induktieperiode.	dag
F2 Fase in de induktieperiode die bestaat uit irreversibele fysiologische processen en uit irreversibele opname van water.	dag
CP Kritieke fase in de induktieperiode.	dag
T Als het kiemproces loopt(X ~ I) wordt door de FCNSW aan T de waarde TIME - TX gegeven.	
TK De periode in de kiemingsverdeling waarover kieming plaatsvindt inklusief de kritieke periode CP.	
TCC, TSS, TEE Is hetzelfde als TK, maar dan exclusief CP.	
TKM Houdt de maximale waarde van TK per kiemflush vast.	
SNK Snelheid van kiemen gedurende tijd TK.	aantal.dag ^{-I}
SNCC, SNSS, SNEE Snelheid van kieming gedurende de resp. tijd TCC, TSS en TEE.	aantal.dag ^{-I}
HK Aantal kiemplantjes plus het aantal dode zaden per kiemflush.	
H Aantal zaden dat kiemt per flush.	
VRT Tijdsduur voordat de kiemplantjes gaan sterven vanaf het moment dat ze in een droge omgeving staan.	dag
DR Tijdsduur dat de kiemplantjes in een droge omgeving staan.	
ST Aantal kiemplantjes dat sterft gedurende de droge periode.	

TITLE KIEMING

INITIAL

NOSORT

TABLE TKCM(1-10)=0.,0.,0.,0.,0.,0.,0.,0.,0.,0.

TABLE TKSM(1-10)=0.,0.,0.,0.,0.,0.,0.,0.,0.,0.

TABLE TKEM(1-10)=0.,0.,0.,0.,0.,0.,0.,0.,0.,0.

TABLE TX(1-11)=0.,2.,5.,10.,14.,18.,20.,22.,25.,28.,30.

TABLE PVC(1-10)=.8.,.8.,.8.,.8.,.8.,.8.,.8.,.8.,.8.,.8.

TABLE PVS(1-10)=1.6,1.6,1.6,1.6,1.6,1.6,1.6,1.6,1.6,1.6

TABLE PVE(1-10)=1.6,1.6,1.6,1.6,1.6,1.6,1.6,1.6,1.6,1.6

TABLE SMC(1-10)=.8,1.6,2.4,3.2,4.0,4.8,5.6,6.4,7.2,8.0

TABLE SMS(1-10)=1.6,3.2,4.8,6.4,8.,9.6,11.2,12.8,14.4,16.

TABLE SME(1-10)=1.6,3.2,4.8,6.4,8.,9.6,11.2,12.8,14.4,16.

PVC'1,10'=PVC('1,10')

PVS'1,10'=PVS('1,10')

PVE'1,10'=PVE('1,10')

TX'1,10'=TX('1,10')

DYNAMIC

XC'1,10'=PULSE(PVC'1,10',IMPULS(TX'1,10',FINTIM+DELT))

XS'1,10'=PULSE(PVS'1,10',IMPULS(TX'1,10',FINTIM+DELT))

XE'1,10'=PULSE(PVE'1,10',IMPULS(TX'1,10',FINTIM+DELT))

NOSORT

XC('1,10')=XC'1,10'

XS('1,10')=XS'1,10'

XE('1,10')=XE'1,10'

PARAM AC=2.5,CC=90.

PARAM AS=1.1,CS=90.

PARAM AE=.04,CE=110.

PARAM INDC=.72,F2C=.08,CPC=.04

PARAM INDS=1.4,F2S=.08,CPS=.08

PARAM INDE=.40,F2E=0.0,CPE=.20

STORAGE TX(11),PVC(10),XC(10),TC(10),SME(10),SMS(10)

STORAGE PVS(10),PVE(10),XS(10),XE(10),TS(10),TE(10)

NOSORT

DO 3 I=1,10

TC(I)=FCNSW(XC(I),0.,0.,TIME-TX(I))

TS(I)=FCNSW(XS(I),0.,0.,TIME-TX(I))

TE(I)=FCNSW(XE(I),0.,0.,TIME-TX(I))

3 CONTINUE

TKC(1)=AMAX1(TC(1)-INDC,0.)

TKH(1)=INSW(SMS(1)-1.6-DELT,0.,TS(1)-INDS)

TKS(1)=FCNSW(TS(1)-INDS+F2S,0.,0.,TKH(1))

TKI(1)=INSW(SME(1)-4.8-DELT,0.,TE(1)-INDE)

TKE(1)=FCNSW(TE(1)-INDE+F2E,0.,0.,TKI(1))

TCC(1)=AMAX1(TC(1)-INDC-CPC,0.)

TSH(1)=INSW(SMS(1)-1.6-DELT,0.,TS(1)-INDS-CPS)

TSS(1)=FCNSW(TS(1)-INDS+F2S-CPS,0.,0.,TSH(1))

TEI(1)=INSW(SME(1)-4.8-DELT,0.,TE(1)-INDE-CPE)

TEE(1)=FCNSW(TE(1)-INDE+F2E-CPE,0.,0.,TEI(1))

TKCM(1)=AMAX1(TKC(1),TKCM(1))

TKSM(1)=AMAX1(TKS(1),TKSM(1))

TKEM(1)=AMAX1(TKE(1),TKEM(1))

STORAGE TKC(10),TKCM(10),TCC(10),TKI(10),TEI(10),TKH(10),TSH(10)

STORAGE TKS(10),TKSM(10),TSS(10),TKE(10),TKEM(10),TEE(10)

DO 5 I=2,10

TKC(I)=FCNSW(TC(I)-INDC+F2C,0.,0.,TKCM(I-1)+TC(I)-INDC+F2C)

```

TKH(I)=INSW(SMS(I)-1.6-DELT,0.,TFSM(I-1)+TS(I)-INDS+F2S)
TKS(I)=FCNSW(TS(I)-INDS+F2S,0.,0.,TKH(I))
TKI(I)=INSW(SME(I)-4.8-DELT,0.,TFEM(I-1)+TE(I)-INDE+F2E)
TKE(I)=FCNSW(TE(I)-INDE+F2E,0.,0.,TKI(I))
TKCM(I)=AMAX1(TKC(I),FKCM(I))
TKSM(I)=AMAX1(TKS(I),TKSM(I))
TKEM(I)=AMAX1(TKE(I),TKEM(I))
TCC(I)=FCNSW(TC(I)-INDC+F2C-CPC,0.,0.,TKCM(I-1)+TC(I)-INDC+F2C-CPC)
TSH(I)=INSW(SMS(I)-1.6-DELT,0.,TKSM(I-1)+TS(I)-INDS+F2S-CPS)
TSS(I)=FCNSW(TS(I)-INDS+F2S-CPS,0.,0.,TSH(I))
TEI(I)=INSW(SME(I)-4.8-DELT,0.,TKEM(I-1)+TE(I)-INDE+F2E-CPE)
TEE(I)=FCNSW(TE(I)-INDE+F2E-CPE,0.,0.,TEI(I))
5 CONTINUE

```

```

DO 10 I=1,10
SNKC(I)=2.*AC*TKC(I)*CC*EXP(-AC*(TKC(I)**2.))
SNKS(I)=2.*AS*TKS(I)*CS*EXP(-AS*(TKS(I)**2.))
SNKE(I)=2.*AE*TKE(I)*CE*EXP(-AE*(TKE(I)**2.))
SNCC(I)=2.*AC*TCC(I)*CC*EXP(-AC*(TCC(I)**2.))
SNCS(I)=2.*AS*TSS(I)*CS*EXP(-AS*(TSS(I)**2.))
SNCE(I)=2.*AE*TEE(I)*CE*EXP(-AE*(TEE(I)**2.))
10 CONTINUE

```

```

HKC=INTGRL(0.,SNKC,10)
HKS=INTGRL(0.,SNKS,10)
HKE=INTGRL(0.,SNKE,10)
HC=INTGRL(0.,SNCC,10)
HS=INTGRL(0.,SNCS,10)
HE=INTGRL(0.,SNCE,10)

```

```

STORAGE VRTC(10),DRC(10),DRCC(10),STC(10),STCC(10)
STORAGE VRTS(10),DRS(10),DRSS(10),STS(10),STSS(10)
STORAGE VRTE(10),DRE(10),DREE(10),STE(10),STEE(10)

```

```

DO 15 I=1,10
VRTC(I)=INSW(PVC(I)-1.,0.,3.)
DRC(I)=AMAX1(0.,TIME-TX(I)-PVC(I)-VRTC(I))
DRCC(I)=INSW(TIME-TX(I+1),DRC(I),0.)
STC(I)=.33*DRCC(I)*HC(I)
STCC(I)=AMIN1(STC(I),HC(I))
VRTS(I)=INSW(PVS(I)-2.,0.,7.)
DRS(I)=AMAX1(0.,TIME-TX(I)-PVS(I)-VRTS(I))
DRSS(I)=INSW(TIME-TX(I+1),DRS(I),0.)
STS(I)=.20*DRSS(I)*HS(I)
STSS(I)=AMIN1(STS(I),HS(I))
VRTE(I)=INSW(PVE(I)-2.8,0.,4.)
DRE(I)=AMAX1(0.,TIME-TX(I)-PVE(I)-VRTE(I))
DREE(I)=INSW(TIME-TX(I+1),DRE(I),0.)
STE(I)=.80*DREE(I)*HE(I)
STEE(I)=AMIN1(STE(I),HE(I))
15 CONTINUE

```

```

STORAGE BC(10),BS(10),BE(10),F(10),FK(10),RSCI(10),RSSI(10)
DO 16 I=1,10

```

```

F(I)=INSW(TIME-TX(I)-4.,1.,3.,-.5*(TIME-TX(I)))
FK(I)=AMAX1(F(I),0.)
BC(I)=.0119*EXP(FK(I)*.102*(SMS(I)-SMS(1)))
BS(I)=.0221*EXP(FK(I)*.080*(SME(I)-SME(1)))
BE(I)=.0009*EXP(FK(I)*.162*(SME(I)-SME(1)))
RSCI(I)=HC(I)*HC(I)/(BC(I)*HC(I)+1.)
RSSI(I)=BS(I)*BS(I)/(BS(I)*BS(I)+1.)

```

RSEI(I)=BE(I)*HE(I)/(BE(I)*HE(I)+1.)

16 CONTINUE

RSC=INTGRL(RSCI,RC,10)

RSS=INTGRL(RSSI,RS,10)

RSE=INTGRL(RSEI,RE,10)

SRS(1)=RSC(1)+RSS(1)+RSE(1)

DO 17 I=2,10

SRS(I)=SRS(I-1)+RSC(I)+RSS(I)+RSE(I)

17 CONTINUE

STORAGE RSEI(10),SRS(10),TOC(10),TOE(10),OC(10),OS(10),OE(10)

DO 18 I=1,10

RC(I)=FK(I)*.102*RSC(I)*(1.-SRS(I))

RS(I)=FK(I)*.080*RSS(I)*(1.-SRS(I))

RE(I)=FK(I)*.162*RSE(I)*(1.-SRS(I))

TOC(I)=AMAX1(TIME-TX(I)-INDC,0.)

TOS(I)=AMAX1(TIME-TX(I)-INDS,0.)

TOE(I)=AMAX1(TIME-TX(I)-INDE,0.)

OC(I)=RSC(I)*AFGEN(UMTBC,TOC(I))

OS(I)=RSS(I)*AFGEN(UMTBS,TOS(I))

OE(I)=RSE(I)*AFGEN(UMTBE,TOE(I))

18 CONTINUE

FUNCTION UMTBC=(0.,0.), (21.,7.78), (28.,12.29), (35.,19.37), (42.,26.57)

FUNCTION UMTBS=(0.,0.), (21.,0.46), (38.,7.67), (52.,20.84), (72.,47.60)

FUNCTION UMTBE=(0.,0.), (21.,6.48), (28.,7.18), (35.,11.66), (43.,15.58)

TIMER FINTIM=30.,DELT=0.04,PRDEL=.40

PRINT STCC(1-10),STSS(1-10),STEE(1-10)

METH RECT

END

STOP

Bijlage III.

Lijst van gebruikte symbolen in de onderdelen konkurrentie en biomassa-produktie.

De letters C, S, E staan voor resp. Cenchrus, Schoenefeldia en Eragrostis.

	<u>Dimensie</u>
TX Tijdstip waarop er een regenbui valt.	dag
H Aantal plantjes dat gekiemd is als gevolg van de betreffende regenbui.	dag
PV Duur dat het zaad vochtig is.	dag
SM Totale duur dat het zaad vochtig is geweest, gesommeerd over alle regenbuien.	dag
A Helling van de kiemkurve, maat voor de kiemsnelheid en -homogeniteit.	dag ⁻²
C Aantal kiembare zaden.	
IND Induktieperiode	dag
F2 Fase in de induktieperiode die bestaat uit irreversibele fysiologische processen en uit irreversibele opname van water.	dag
CP Kritieke fase in de induktieperiode.	dag
F Reduktiefaktor voor RGR waarin na 6 dagen de waarden verder afnemen en negatief worden.	
FK Reduktiefaktor voor RGR waarbij de waarden beperkt zijn van I tot 0.	
B De ruimte die ingenomen wordt door een enkele plant die ongestoord kan groeien.	pot.plant ⁻¹
RSI Initiële waarde van RS	
RS Relatieve ruimte van een soort in een mengsel waarin de twee soorten geen onderscheid maken tussen de ruimte die bezet is door de ene of de andere soort.	
SRS Som van de relatieve ruimten van de verschillende soorten.	
R Snelheid van verandering van de relatieve ruimte RS.	
TO De tijd die gaat lopen vanaf het moment dat de zaden beginnen te kiemen.	dag
O De opbrengst op tijdstip t bij een bepaalde plantdichtheid.	g droge stof
OMTB De experimenteel gevonden waarden van OM	g droge stof

TITLE GROEI

INITIAL

TABLE TX(1-11)=0.,2.,5.,10.,14.,18.,20.,22.,25.,28.,30.
 TABLE HC(1-10)=2.,3.,9.,17.,15.,16.,2.,6.,0.,0.
 TABLE HS(1-10)=0.,0.,15.,20.,23.,7.,0.,2.,0.,0.
 TABLE HE(1-10)=0.,0.,1.,6.,21.,14.,9.,1.,0.,0.
 TABLE PVC(1-10)=.8.,.8.,.8.,.8.,.8.,.8.,.8.,.8.,.8.,.8.
 TABLE PVS(1-10)=1.6,1.6,1.6,1.6,1.6,1.6,1.6,1.6,1.6,1.6
 TABLE PVE(1-10)=1.6,1.6,1.6,1.6,1.6,1.6,1.6,1.6,1.6,1.6
 TABLE SMC(1-10)=.8,1.6,2.4,3.2,4.0,4.8,5.6,6.4,7.2,8.0
 TABLE SMS(1-10)=1.6,3.2,4.8,6.4,8.,9.6,11.2,12.8,14.4,16.
 TABLE SME(1-10)=1.6,3.2,4.8,6.4,8.,9.6,11.2,12.8,14.4,16.

DYNAMIC

PARAM AC=2.5,CC=90.
 PARAM AS=1.1,CS=90.
 PARAM AE=.04,CE=110.
 PARAM INDC=.72,F2C=.08,CPC=.04
 PARAM INDS=1.4,F2S=.06,CP3=.08
 PARAM INDE=.40,F2E=0.0,CPE=.20

STORAGE TX(11),PVC(10),,HC(10),HS(10),HE(10),SME(10),SMS(10)
 STORAGE PVS(10),PVE(10),SMC(10),SRS(10)
 STORAGE BC(10),BS(10),BE(10),F(10),FK(10)
 NOSORT
 DO 10 I=1,10

F(I)=INSW(TIME-TX(I)-4.,1.,3.-0.5*(TIME-TX(I)))
 FK(I)=AMAX1(F(I),0.)
 BC(I)=.0119*EXP(FK(I)*.102*(SMC(I)-SMC(1)))
 BS(I)=.0221*EXP(FK(I)*.080*(SMS(I)-SMS(1)))
 BE(I)=.0009*EXP(FK(I)*.162*(SME(I)-SME(1)))
 RSCI(I)=BC(I)*HC(I)/(BC(I)*HC(I)+1.)
 RSSI(I)=BS(I)*HS(I)/(BS(I)*HS(I)+1.)
 RSEI(I)=BE(I)*HE(I)/(BE(I)*HE(I)+1.)

10 CONTINUE

RSC=INTGRL(RSCI,RC,10)
 RSS=INTGRL(RSSI,RS,10)
 RSE=INTGRL(RSEI,RE,10)

SRS(1)=RSC(1)+RSS(1)+RSE(1)

DO 15 I=2,10
 SRS(I)=SRS(I-1)+RSC(I)+RSS(I)+RSE(I)
 15 CONTINUE

STORAGE TOC(10),TOE(10),OC(10),OS(10),OE(10)
 DO 16 I=1,10

RC(I)=FK(I)*.102*RSC(I)*(1.-SRS(I))
 RS(I)=FK(I)*.080*RSS(I)*(1.-SRS(I))
 RE(I)=FK(I)*.162*RSE(I)*(1.-SRS(I))
 TOC(I)=AMAX1(TIME-TX(I)-INDC,0.)
 TOS(I)=AMAX1(TIME-TX(I)-INDS,0.)
 TOE(I)=AMAX1(TIME-TX(I)-INDE,0.)
 OC(I)=RSC(I)*AFGEN(OMTBC,TOC(I))
 OS(I)=RSS(I)*AFGEN(OMTBS,TOS(I))
 OE(I)=RSE(I)*AFGEN(OMTBE,TOE(I))

16 CONTINUE

NOSORT

FUNCTION OMTBC=(0.,0.), (21.,7.78), (28.,12.29), (35.,19.37), (42.,26.57)

FUNCTION OMTBS=(0.,0.), (21.,0.46), (38.,7.67), (52.,20.84), (72.,47.60)

FUNCTION OMTBE=(0.,0.), (21.,6.48), (28.,7.18), (35.,11.66), (43.,15.58)

TIMER FINTIM=42.,DELT=0.5,PRDEI=1.

PRINT RC(1-10),RSCI(1-10),OC(1-10)

METH RECT

END

STOP