De studiedag over mathematische ecosysteemmodellen werd georganiseerd door de Programmerings- en Studiegroep Landschap en Ecosysteem van de Raad voor het Milieu- en Natuuronderzoek, Postbus 186, 2600 AD Delft

# Ecosysteemmodellen

Mogelijkheden en beperkingen

Proceedings van de PSG-studiedag
over mathematische ecosysteemmodellen,
Den Haag, 13 maart 1986

F.J.A. Saris en T. Aldenberg (red.)

Rijksinstituut voor onderzoek
in de bos- en landschapsbouw
„DE DORSCHKAMP"
BOSRANDWEG 20
6704 PH WAGENINGEN

24.110

ISN= 145654-

Pudoc Wageningen 1986

C 201

**CIP-GEGEVENS KONINKLIJKE BIBLIOTHEEK, DEN HAAG**

Ecosysteemmodellen

Ecosysteemmodellen : mogelijkheden en beperkingen : proceedings van de PSG-studiedag over mathematische ecosysteemmodellen, Den Haag, 13 maart 1986 / F.J.A. Saris en T. Aldenberg (red.). Wageningen : Pudoc. – Ill.
Met lit. opg.
ISBN 90-220-0912-2
SISO 573.3 UDC 502.5.001.573
Trefw.: ecosystemen ; wiskundige modellen.

ISBN 90 220-0912-2

© Pudoc, Centrum voor Landbouwpublikaties en Landbouwdocumentatie, Wageningen, 1986.

Niets uit deze uitgave, met uitzondering van titelbeschrijving en korte citaten ten behoeve van een boekbespreking, mag worden gereproduceerd, opnieuw vastgelegd, vermenigvuldigd of uitgegeven door middel van druk, fotokopie, microfilm, langs elektronische of elektromagnetische weg of op welke andere wijze ook zonder schriftelijke toestemming van de uitgever Pudoc, Postbus 4, 6700 AA Wageningen. Voor alle kwesties inzake het kopiëren uit deze uitgave: Stichting Reprorecht, Amsterdam.

Gedrukt in Nederland.

INHOUD

Modellen en het beheer van ecosystemen - J. van der Meer 1
Ecosysteemmodellen voor beheer: Problemen en perspectieven - G. van Straten 15
Toepassing van zoetwater eutrofiëringsmodellen in beleid en beheer - F.J. Los, N.M. de Rooij en J.P.G. v.d. Kamer 35
Een model voor de responsie van water- en moerasplanten op de watersamenstelling - M.J. Wassen, A. Barendrecht, E. Lippe, J.T. de Smidt en M.C.H. Witmer 49
Het WAFLO-model: Voorspelling van effecten van veranderingen in grondwaterregime op natuurlijke vegetaties - N.J.M. Gremmen, M.J.S.M. Reijnen, J. Wiertz en G. van Wirdum 61
Het Eems-Dollard ecosysteem model - J.W. Baretta en P. Ruardij 73
Modellen: Een hulpmiddel bij het heidebeheer? - F. Berendse 85
Toepassing van modellen in het visserijonderzoek - N. Daan 93
Epipre, een agro-ecosysteem voor ziekte- en plaagbeheersing van tarwe - J.C. Zadoks
Synopsis en perspectief - T. Aldenberg en F. Saris 112

# MODELLEN EN HET BEHEER VAN ECOSYSTEMEN

J. van der Meer

Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren, Middelburg

## Inleiding

Ecosystemen staan in onze tijd onder grote druk. Begrijpelijk is dan ook dat geprobeerd wordt van elke grote ingreep (vorm van menselijk handelen) de gevolgen voor het ecosysteem te weten te komen. Wanneer een beslissing ten aanzien van een te nemen maatregel onderbouwd wordt door een beleidsanalyse dan ligt het ook in de lijn van verwachting dat in de op te stellen alternatieven-criteria matrix (te vergelijken met de bekende consumentengids methode) ruim plaats ingeruimd wordt voor milieu-criteria. Die milieuhokjes in de matrix zullen dan natuurlijk wel ingevuld moeten worden en de vraag hoe de gevolgen van een beleids- of beheersmaatregel voor het ecosysteem te weten te komen, staat dan ook elke keer levensgroot voor de deur.

Onder meer vanwege het grootschalige karakter van de ingreep liggen manipulaties met het werkelijke systeem niet voor de hand. Je kan je dan beperken, en in veel gevallen is het daar ook bij gebleven, tot zoiets als 'best professional judgment' in de vorm van logische redeneringen als 'als ik dit doe, dan gebeurt hier dat, waarna daar zus en elders zo'. Vanwege de complexiteit van ecosystemen met allerlei terugkoppelingen loop je dan al gauw vast.

Wat rest is het gebruik van modellen. Hierbij kan men denken aan laboratoriumexperimenten, micro- en mesoecosystemen als wadbakken of aquaria, fysische (schaal)modellen en niet in de laatste plaats aan wiskundige modellen. Hoewel voor het maken van wiskundige modellen niets meer nodig is dan potlood en papier heeft de aan de teloorgang en afbraak van ecosystemen gepaard gaande opkomst van de computer het gebruik van wiskundige modellen sterk gestimuleerd.

Waar een veld, c.q. de wiskundige modellen t.b.v. het beheer van ecosystemen, zich ontwikkelt is het goed om af en toe even stil te staan, de balans op te maken en toekomstige wegen te verkennen. Dat gebeurt op deze studiedag. In dit eerste verhaal wordt kort ingegaan op het model in het algemeen, het wiskundig model in het bijzonder en op de werkwijze bij het maken van wiskundige modellen. Uiteraard blijft in dit theoretische gedeelte veel liggen en alleen enkele punten, die wat meer aandacht verdienen, worden aangestipt. Hieropvolgend wordt de theorie vanuit de praktijk, c.q. het gebruik van wiskundige modellen bij de milieuafdeling van de Deltadienst (inmiddels overgegaan in de Dienst Getijdewateren), belicht.

## Het model

Eykhoff (1974) geeft de volgende definitie van een model: 'Een model is een representatie van de essentiele aspecten van een systeem. Het presenteert kennis van het systeem in een bruikbare vorm'. Anders gezegd het model zorgt ervoor dat datgene wat je wilt zien (de essentiële aspecten) ook te overzien is (bruikbaar).

Wat die essentiele aspecten zijn hangt af van de doelstelling die je met het model hebt. Landkaarten behoren tot de oudste modellen die er zijn. Zij laten die aspecten die je wilt zien overzichtelijk zien. Maar aan een bodemkaart van Zeeland heeft de automobilist ter plekke niets. Die heeft een autokaart nodig, waar de snelwegen (de essentiele aspecten) overdreven op weergegeven zijn. Teruggerekend is een breedte van 5 km. geen uitzondering voor snelwegen. De vaak geuite opmerking 'ja maar, dit model is niet realistisch' is in het algemeen dan ook een zinloze. Niemand gaat met zijn net gekochte autokaart boos terug naar de A.N.W.B omdat zijn huis er niet op staat. Juist het niet realistisch zijn van het model is zijn kracht. Dit geldt voor alle modellen. Zonder doelstelling is geen zinvol model te maken. Een poging, die slechts omschreven wordt als het willen modelleren van de Oosterschelde of de Westelijke Waddenzee of de Stabrechtse heide kan dan ook op niets anders dan een mislukking uitlopen of om met Box (1978) te spreken op een ramp.

Bruikbaar kan in eerste instantie vertaald worden met makkelijk toepasbaar en relatief simpel. Zo is een laboratoriumexperiment met individuele dieren een veel bruikbaarder model om effecten van bepaalde toxicanten te toetsen dan een wadbak. Goed opgezette experimenten (aselecteren, voldoende onderscheidingsvermogen) zijn in het laatste geval nauwelijks te realiseren.

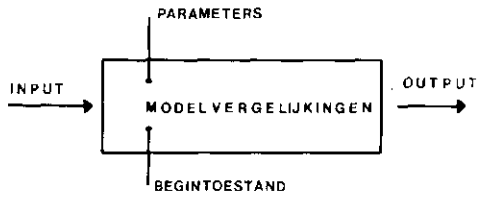
## Het wiskundig model

In zijn algemeenheid kan een wiskundig model als volgt geschreven worden (figuur 1):

$$u(t+\Delta t) = f(u(t),p,x(t),t)$$
$$y(t) = g(u(t))$$

waar:

u : de toestandsvariabelen
p : de parameters
x : de input
y : de output
t : de tijd

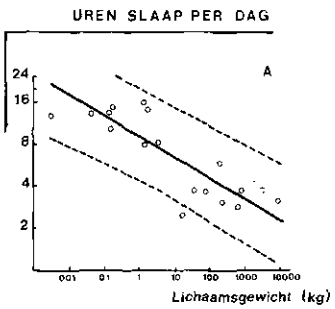



Figuur 1. Het wiskundig model.

Jørgensen (1983) geeft vele tweedelingen waar het gaat over wiskundige modellen : statisch versus dynamisch, lineair versus niet-lineair, black-box (empirisch,statistisch) versus white-box (causaal, verklarend) enzovoort. Alleen op de laatste tweedeling wordt hier verder ingegaan. Het idee leeft dat wanneer er sprake is van een directe relatie tussen input-

en outputvariabelen er sprake is van een black-box model en dat wanneer er in het model gebruik gemaakt wordt van relaties op een lager integratieniveau het model wit geworden is. Als wit dan synoniem is aan hard, aan het hebben van een grote voorspellende waarde, dan lijkt mij dit niet juist. Als ik een ijzeren bal in de hand hou op een hoogte x boven de grond, dan zal de bal nadat ik hem losgelaten heb na $y = \sqrt{(2x/g)}$ seconden de grond raken. Hier in Den Haag, maar ook op Antarctica en in Wladiwostok. De betrouwbaarheid is gewaarborgd in een groot toepassingsgebied, een zeer groot toepassingsgebied. Daar draait het om. Als ik een model wil maken van een electrisch circuit dan wordt dat een 'hard' model met een grote voorspellende waarde. Niet omdat ik een integratieniveau lager ga, maar omdat de wetten van Kirchhoff en Ohm zo'n groot toepassingsgebied hebben. Het zijn 'wetten'. Einstein's relativiteitstheorie en de quantummechanica hebben de theorieen, de wetten zo u wilt, van Newton niet omvergekegeld. Alleen het toepassingsgebied is afgebakend. Bij hele hoge snelheden en bij hele kleine deeltjes gaan ze niet meer op.

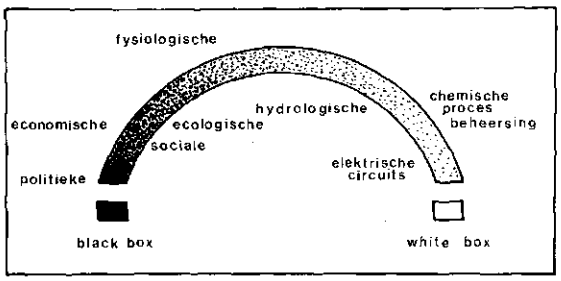
De relatie tussen lichaamsgewicht en de tijd die besteed wordt aan slapen bij zoogdieren lijkt misschien een biologische wet, maar is het niet (figuur 2). De onbetrouwbaarheid is groot en er zijn geen geconditioneerde omstandigheden denkbaar waar die sterk verkleind kan worden.




Figuur 2. De relatie tussen de lichaamsgrootte en het aantal uren slaap per dag bij herbivore zoogdieren. De onderbroken lijn geeft het 95% betrouwbaarheidsinterval weer van de individuele punten (naar Peters, 1983).

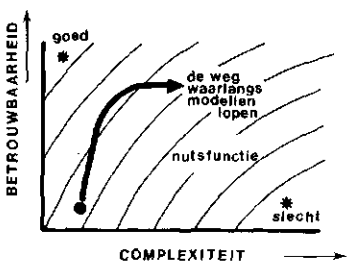
Helaas ontbreken wetten in de ecologie nagenoeg. Naast een beetje structuur (vaak aan de hand van analogieen) dat bekend is zal de modelleur van ecologische systemen af moeten gaan op relaties, die ofwel het prototype (een bepaald systeem in een bepaalde tijdsperiode) als toepassingsgebied kennen, ofwel een onduidelijk toepassingsgebied hebben (het laboratorium van een universiteit op een bepaalde tijd). Waarmee het een open vraag is wat de verklarende waarde en betrouwbaarheid is van deze relaties onder andere dan de geconditioneerde omstandigheden waaronder ze bepaald zijn. Veel lichter dan donkergrijs zijn ecologische modellen niet.

In navolging van van de Kamer (1982) haal ik hiermee Karplus (1975) aan, die opmerkt dat de meeste modellen in een bepaald onderzoeksveld ongeveer dezelfde grijstint hebben. Op een spectrum lopend van zwart naar wit deelt hij modellen uit verschillende onderzoeksvelden in (figuur 3). Ecologische modellen plaatst hij in het donkergrijze deel. Bij velen zal de optimistische visie bestaan dat dit plaatje de huidige mate van in-




Figuur 3. Het spectrum van wiskundige modellen (naar Karplus, 1975).

zicht in het systeem weergeeft en dat de donkergrijze modellen na voldoende onderzoeksinspanning wel gewit kunnen worden. Helaas valt dit sterk te betwijfelen. Het plaatje ligt vast en de systemen zelf bepalen de ligging van de modellen. Ecosystemen zijn niet wit en zullen het nooit worden: wetten liggen vele integratieniveau's lager, geplande experimenten zijn nauwelijks mogelijk en er zit grote onzekerheid in de velddata. Figuur 4 geeft aan welke weg ecosysteem modellen kunnen bewandelen, maar, belangrijker nog, ook hoe ze, op zoek naar de grote witmaker, kunnen doorschieten op deze weg (Bennett, 1979).

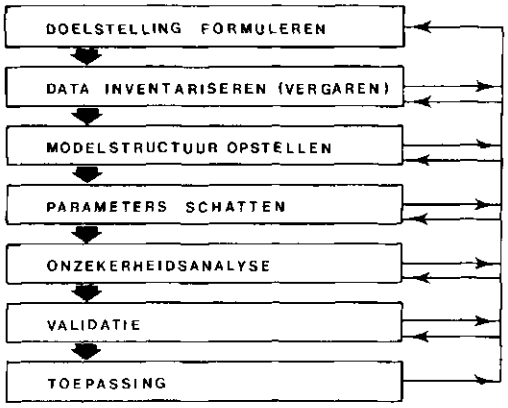



Figuur 4. De weg die modellen kunnen afleggen (naar Bennett, 1979).

Net zo donkergrijs als de ecologische zijn de economische modellen. Aardig is het misschien om zich te realiseren dat zelfs ingrijpende beslissingen op economisch terrein van onze regering nauwelijks of niet gestoeld zijn op de modellen van het Centraal Planbureau en daarbij tegelijk te bedenken welke geweldige inspanningen op het terrein van de econometrische modellen gepleegd zijn en worden. Een voorbeeld ter vergelijking: van een studierichting Biometrie is nog nooit sprake geweest.

De werkwijze bij het modelleren

In het ecologisch modelonderzoek moeten verschillende stappen doorlopen worden. In figuur 5 zijn deze stappen in schema gezet. Hieronder zal bij elke stap een aantal zaken belicht worden.




Figuur 5. De te nemen stappen in het modelonderzoek.

Het formuleren van de doelstelling en de keuze van het toepassingsgebied

Dit is de belangrijkste stap. Duidelijk moet zijn over welk(e) systeem(en) we praten. Naast het afbakenen van het systeem van zijn omgeving (liefst zo dat er geen terugkoppelingen buiten het systeem om lopen) moet aangegeven worden binnen welk gebied de (beheersbare) inputvariabelen zich mogen bevinden. Outputvariabelen moeten gekozen worden. Wat dit laatste betreft kan men bij ecosysteemmodellen alle kanten uit.

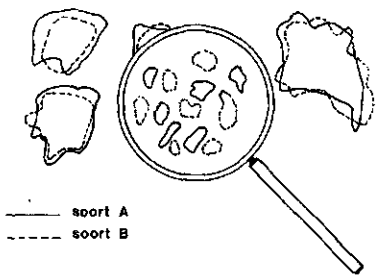
Data-inventarisatie en vergaring

Elk model staat of valt bij de data die de modelleur ter beschikking staan. In het ecologisch veldonderzoek kunnen de (statistische) populaties nooit in zijn geheel bekeken worden. Men zal zich altijd tot het nemen van steekproeven moeten beperken. Over het algemeen krijgt men dan ook *nog te maken met grote variaties. Zaak is het dus dat elke puntschatting* gepaard gaat met een intervalschatting, waarbij het interval dan niet zinloos groot is. Helaas lijkt hier vaak de schoen te wringen. Het is misschien prikkelend om in dit verband de statisticus Jeffers (1972) te citeren die opmerkt dat in een groot deel van het onderzoek dat door biologen gedaan wordt zelfs de meest elementaire principes van de opzet van experimenten en veldonderzoek genegeerd worden. In gerenommeerde tijdschriften worden artikelen gepubliceerd waar de methoden van dataverzameling en statistische analyse betreurenswaardig zijn. Naar zijn schatting (zonder betrouwbaarheidsinterval) is meer dan 50 procent van het biologische onderzoek verspild door een slechte experimentele of survey opzet. Waarna hij besluit met de opmerking dat de tweede revolutie voor de deur staat (de wiskundige modellen) terwijl de eerste (de statistische methodologie) aan de meeste biologen voorbij gegaan is.

Het opstellen van de modelstructuur

Aan de hand van de doelstelling, de beschikbare data, algemeen aanvaarde en eigen ideeen over de structuur, analogieen en laden vol met literatuur zal de modelleur een modelstructuur gaan opstellen. Toestandsvariabelen worden uitgekozen en relaties bepaald. Bij het kiezen van toestandsvariabelen zal aggregatie plaatsvinden, d.w.z. in het model worden

meerdere variabelen gegroepeerd. Het model rekent dan met zoiets als het fytoplankton en de deposit-feeders. Maar ook met de kom van de Oosterschelde en de getijgemiddelde waarden. Bij de keuze voor een tijd- en ruimteschaal is het zaak consistent te zijn en valkuilen te vermijden.
Een voorbeeld: wanneer de relatie tussen de concentratie van zwevende stof en de ingestiesnelheid van een mossel in het laboratorium bepaald is kan deze niet zonder meer in een model gestopt worden waar gerekend wordt met een tijdschaal van een getijfase. De correlatie tussen het voorkomen van soort A en soort B hangt af van de gekozen ruimteschaal (figuur 6).




Figuur 6. De verspreiding van soort A en soort B.

Veel is in theorie te zeggen over dit onderdeel, in praktijk blijft deze fase in de bouw van ecosysteemmodellen een tamelijk intuitieve aangelegenheid. Toch zijn er in dit bestek wel een paar algemene opmerkingen te maken.

Zo lijkt de meest logische gang van zaken te beginnen met de eenvoudigste modellen, die je je voor kan stellen en het model alleen 'realistischer' te maken als de doelstelling niet beantwoord wordt.

Bij de ecologische modelbouw is sprake van het zogeheten 'identificatie probleem'. Een bepaalde input met een bijbehorende output is gegeven en daarbij moet een passende modelstructuur gevonden worden. Deze is niet uniek. Het lijkt dan ook verstandig om in eerste instantie meerdere alternatieven naast elkaar te ontwikkelen en daarmee de verdere procedure te doorlopen.

Weinig zin heeft het de verschillende modulen van het model sterk te laten verschillen in de mate van detail als dit niet door de doelstelling ingegeven wordt. Een model dat slechts de afspiegeling is van de (altijd specifieke) kennis van de onderzoeker(s) zal of niet aan de doelstelling beantwoorden of een overbodige ballast aan detail met zich meedragen.

Het schatten van de parameters

Eigenlijk zou je net als bij het eenvoudige lineaire regressiemodel met behulp van een schatter (bijvoorbeeld de maximum likelihood schatter) de parameters van het model aan de hand van de input- en outputdata willen schatten, waarbij een covariantiematrix (die de samenhang tussen de parametervarianties weergeeft) van de parameters opgesteld wordt.

Hoe ingewikkelder een model hoe lastiger dit wordt. Een idee is om met Monte-Carlo simulaties uit een vastgelegd gedeelte van de parameterruimte (waarvan de grootte bepaald wordt door de a-priori kennis plus ruime marges) te monsteren en de bijbehorende output goed- of af te keuren op

grond van van te voren vastgelegde criteria, waarmee de covariantiestructuur van de parameters aan het licht komt (Fedra et al., 1981, van de Kamer, 1983).

Een andere benadering, die men wel volgt is om helemaal geen parameters te schatten uit de velddata, maar gebruik te maken van de verwachte waarde van een parameter, bepaald in laboratoriumexperimenten. Als dan blijkt dat de modeluitkomsten niet overeenstemmen met de data wordt de modelstructuur aangepast. Het eerder gesignaleerde probleem dat hierbij natuurlijk om de hoek komt kijken is de extrapolatie van parameterwaarden naar een totaal ander toepassingsgebied. In deze benadering wordt dan ook misschien teveel waarde gehecht aan de laboratorium parameterpuntschattingen vergeleken met bijvoorbeeld de waarde, die gehecht wordt aan de in eerste instantie opgestelde modelstructuur. Er wordt gecalibreerd met behulp van de modelstructuur. Een ander bezwaar is dat de afhankelijkheidsstructuur van de parameters verwaarloosd wordt.

Onzekerheidsanalyse

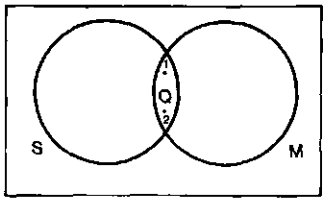
Duidelijk is dat wiskundige modellen gepaard gaan aan grote onzekerheden. Te onderscheiden vallen:
- onzekerheid in de modelstructuur
- onzekerheid in de parameters
- onzekerheid in de begintoestand
- onzekerheid in de input

Uitgaande van een bepaalde modelstructuur zijn de overige onzekerheden te kwantificeren. De onzekerheid in de output als gevolg van de opeenstapeling van deze onzekerheden zal altijd doorberekend moeten worden. Dit kan natuurlijk weer met Monte-Carlo simulaties. Modeluitkomsten die niet gepaard gaan met een doorberekening van deze onzekerheden zijn van weinig waarde. Daarnaast wordt bij deze methode de valkuil vermeden dat bij niet-lineaire modellen de modeluitkomst met gebruikmaking van de verwachte waarde van de parameters niet gelijk is aan de verwachting van de uitkomst.

Validatie

De onzekerheid van het gehele model (dus inclusief de onzekerheid in modelstructuur) komt aan de orde in de validatieprocedure.

In het algemeen is er in de calibratie gebruik gemaakt van slechts een dataset en wordt het model bij de validatie getest tegen een nieuwe onafhankelijke dataset. In feite wordt afgetast hoe groot het toepassingsge-




Figuur 7. In de doorsnede Q van het modelgedrag M en het systeemgedrag S ligt naast het calibratiepunt 1 een validatiepunt 2. De grootte van Q blijft onbekend (naar Cale et al., 1983).

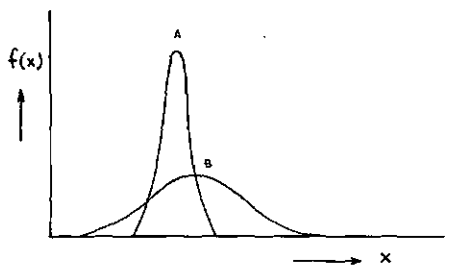
bied is. Het Venn-diagram in figuur 7 (Cale et al., 1983) werkt verhelderend en laat zien dat een validatie niets meer is dan dat er nog een punt in de doorsnede van modelgedrag en systeemgedrag ligt. De grootte van deze doorsnede blijft onbekend. In die zin is een invalidatie dus van meer waarde. Duidelijk zal zijn dat de beslissing of het model gevalideerd of geinvalideerd is alleen genomen kan worden als de onzekerheden in zowel de modeluitvoer als de data bekend zijn.

Het mooiste is natuurlijk dat er van de datasets uit het van te voren vastgelegde toepassingsgebied van het model een aselecte steekproef genomen wordt, waarvan een gedeelte gebruikt wordt voor de calibratie. Bij de validatie kan dan tegen de nog niet gebruikte gegevens de toetsing van het model plaats vinden.

Toepassing

Binnen het toepassingsgebied kan het model ingezet worden ter ondersteuning van beleids- en beheersbeslissingen uiteraard gepaard gaande met een onzekerheidsanalyse (figuur 8).

Buiten het toepassingsgebied blijft het gebruik van ecosysteemmodellen misschien wel altijd een geloofskwestie.




Figuur 8. Het meenemen van onzekerheden maakt het de beslisser overigens niet gemakkelijker. De keuze valt niet meer automatisch op het beleidsalternatief alleen op grond van de verwachtingswaarde. Bij het afsluiten van verzekeringen geven mensen, ondanks het feit dat zij variabele x zouden willen maximaliseren, de voorkeur aan alternatief A.

De praktijk

De praktijk is meestal minder mooi dan de theorie. Ook de Deltadienst ontkomt daar niet aan. Toch heeft er de afgelopen 10 jaar bij de milieuafdeling van de Deltadienst wel degelijk een ontwikkeling plaatsgevonden. Hieronder zullen vier in de tijd opeenvolgende toepassingen van modellen, gericht op het beleid en beheer van ecosystemen aan de orde komen. De toegenomen nadruk op de onzekerheidsanalyse valt op.

Zoals al eerder in de inleiding geschetst vindt zo'n toepassing van modellen plaats in het kader van een beleidsanalyse. Een stap in zo'n analyse is het doorrekenen van een beleids- of beheersalternatief met een model om zodoende een of meerdere hokjes in de alternatieven-criteria matrix te vullen.

De in 1975 begonnen POLANO studie, een project van Rijkswaterstaat en de RAND corporation uit Santa Monica (V.S.), is een voorbeeld van een uitgebreide beleidsanalyse (Goeller et al., 1977). Drie alternatieven

(een stormvloedkering, een afgesloten en een open Oosterschelde) zijn in beschouwing genomen. Met behulp van een ontwikkeld algenbloeimodel (Bigelow et al., 1977a) en een 'algemeen ecomodel' (Bigelow et al., 1977b), een jaargemiddelde koolstofbalans, zijn de verschillende alternatieven doorgerekend. De resultaten zijn samengevat in een scorekaart (tabel 1). Het model is gecalibreerd op Oosterscheldegegevens en gevalideerd op de Grevelingen. Het model bleek in staat de ontwikkelingen in de Grevelingen na de afsluiting goed 'voorspeld' te hebben. Onzekerheidsanalyses ontbreken.

De in POLANO gestarte modelontwikkeling is ondermeer voortgezet in het project WABASIM (WAter BASIn Models), een samenwerking tussen de Deltadienst en het Waterloopkundig Laboratorium. De zoete poot van dit project heeft de eutrofieringsmodellen BLOOM II en CHARON (Los, 1981; de Rooij, 1985) voortgebracht, die ondermeer gebruikt zijn ten behoeve van de beleidsanalyse Grevelingen zout/zoet. Een globale beschrijving van het gekoppelde model is elders in deze uitgave te vinden (Los et al., 1986). Daarnaast is in de studie Grevelingen zout/zoet ook gebruik gemaakt van de meer empirisch getinte modellen van CUWVO (1980) en Vollenweider (1976). Door de werkgroep VI van de CUWVO zijn, gebaseerd op metingen in ongeveer vijftig nederlandse meren, de relaties vastgesteld tussen enerzijds het onderwaterlichtklimaat en de concentraties van totaal fosfaat en totaal stikstof en anderzijds de bovengrens van de zomergemiddelde concentratie van chlorofyl. Aangezien de bovengrenzen hoogstwaarschijnlijk bepaald worden door meren, waarin een mogelijke beperking van de algenbiomassa door bijvoorbeeld zooplankton of uitspoeling minimaal is, zijn de berekende verwachtingswaarden voor de bovengrens van de zomergemiddelde concentratie van chlorofyl in feite pessimistische schattingen. Door Vollenweider is, gebaseerd op metingen in zo'n 80 noordamerikaanse en europese meren, een relatie vastgesteld tussen de fosfaatbelasting en de waterverblijftijd en de zomergemiddelde concentratie chlorofyl. In deze benadering wordt impliciet verondersteld dat de meren fosfaatbeperkt zijn, maar in de regressieberekeningen zijn waarschijnlijk ook stikstof- en lichtbeperkte meren betrokken.

In tabel 2 zijn de zomerhalfjaargemiddelde concentraties van chlorofyl vermeld die met de drie modellen zijn berekend (van de Kamer & van der Meulen, 1984). Alleen het Vollenweider model geeft een spreiding bij de prognoses. Deze spreiding is overigens zeer ruim. Het ontbreken van een indicatie van de onzekerheid in de modelresultaten bij het model BLOOM II/CHARON werd als een gemis ervaren.

Tabel 1. Een gedeelte van de alternatieven-criteria matrix ten behoeve van de beleidsanalyse Oosterschelde.

Ecology Scorecard

| Item | Alternatives | | | |
|---|---|---|---|---|
| | closed case | SBB case | open case | present Oosterschelde |
| Key inputs: | | | | |
| Salt basin area (sq km) | 202 | 365 | 370 | 476 |
| Tidal range at Zierikzee (m) | 0 | 2 | 3 | 3 |
| Primary production (tons/day) | 200 | 350 | 350 | 450 |
| Detritus import (tons/day) | 0 | 990 | 550 | 700 |
| Percent of present primary food available[a] | 17 | 116 | 78 | 100 |
| Total biomass: | | | | |
| Amount (tons afdw[b]) | 5200 | 29700 | 21300 | 28500 |
| Percent of present amounts | 18 | 104 | 75 | 100 |
| Potential abundance of birds: | | | | |
| Benthos-eaters (tons afdw) | 1 | 9 | 7 | 10 |
| Fish-eaters (tons afdw) | 4 | .06 | .03 | .05 |
| Plant-eaters (tons afdw) | More | Same | Same | |
| Potential shellfish culture: | | | | |
| Mussels (percent of present) | 13 | 90 | 100 | 100 |
| Oysters (percent of present) | 0 | 90 | 100 | 100 |
| Nursery function: | | | | |
| Shrimp (percent of present) | 0 | 400 | 50 | 100 |
| Fish (percent of present) | 0 | 133 | 73 | 100 |
| Transients: | | | | |
| Rapid kill of benthic biomass (tons/afdw) | 11500 | 4500 | 4200 | |
| Rapid kill (percent of present benthic biomass) | 68 | 27 | 25 | |
| Change in average density of benthic biomass from present (g/sq m) | -25 | 22 | -1 | |
| Number of years to stabilize | 6.5 | 6 | 0 | |

[a] Primary food available = primary production rate + detritus import rate

[b] Ash-free dry weight

Tabel 2. Modelvoorspellingen van de zomergemiddelde chlorofylconcentratie in een zoete Grevelingen.

| Extra doorspoeling in $m^3/s$ | Zomergemiddelde Chlorofylconcentratie (µg/l) | | |
|---|---|---|---|
| | BLOOM II/CHARON | CUWVO | Vollenweider |
| 0 | 91 | 78 | 15 - 60 |
| 50 | 95 | 78 | 25 - 100 |
| 100 | 87 | 78 | 28 - 100 |

Vandaar dat in een latere soortgelijke studie (van Eck et al., 1986), waar met de waterkwaliteit van het toekomstige Volkerak/Zoommeer en Markiezaatsmeer betreft hier meer aandacht aan geschonken is. Voor het beleidsalternatief, waarbij geen water via het Bathse spuikanaal naar de Westerschelde geloosd wordt, zijn wederom met de bovengenoemde drie modellen de zomergemiddelde concentraties van chlorofyl berekend (tabel 3). De onzekerheden in de resultaten verkregen met het Vollenweidermodel zijn weer groot. Het CUWVO model leent zich wat moeilijker voor een onzekerheidsanalyse. Voor het BLOOM II/CHARON model is een techniek om de doorwerking van de foutenbronnen in het modelresultaat te bepalen nog in ont-

Tabel 3. Modelvoorspellingen van de jaargemiddelde (BLOOM II/CHARON) en zomergemiddelde (CUWVO, Vollenweider) chlorofylconcentratie in het Volkerakmeer, Zoommeer en Markiezaatsmeer.

| | Gemiddelde Chlorofylconcentratie (µg/l) | | |
|---|---|---|---|
| | BLOOM II/CHARON | CUWVO | Vollenweider |
| Volkerakmeer | 55 - 100 | 82 | 30 - 175 |
| Zoommeer | 55 - 100 | 82 | 25 - 105 |
| Markiezaatsmeer | 30 - 90 | 47 | 10 - 35 |

wikkeling. Vandaar dat van Eck et al. gekozen hebben voor de volgende eenvoudige onzekerheidsanalyse: allereerst zijn op grond van de modeluitkomsten de parameters/invoervariabelen geïdentificeerd die de modeluitkomsten in hoge mate bepalen. Voor het lichtgelimiteerde Volkerak/Zoommeer blijkt de achtergrondextinctie de gevoeligste variabele. Wordt aangenomen dat deze zal komen te liggen tussen 0.9 en 1.3 $m^{-1}$ dan berekent het model een jaargemiddelde concentratie van chlorofyl tussen 55 en 100 µg/l. Voor het fosforgelimiteerde Markiezaatsmeer blijkt de bodemflux de onzekerste factor. Met een bodemflux van 0.3 tot 0.8 $gP/m^2$ per jaar wordt een jaargemiddelde chlorofylconcentratie van 30 tot 90 µg/l berekend. De auteurs concluderen dat de onzekerheid in de resultaten van alle drie de modellen groot is. Wordt rekening gehouden met deze onzekerheid dan overlappen de resultaten elkaar grotendeels. Empirische modellen blijken in voorspellende zin nog steeds te kunnen concurreren met structuurmodellen. Uiteraard wordt dit genuanceerd. Onder meer door de sturende functie van het BLOOM II/CHARON-model op het onderzoek te benadrukken.

Een tweede punt waar in deze studie terecht de aandacht aan geschonken is, is de vraag of de modellen wel ingezet hadden mogen worden. Is het toepassingsgebied niet verlaten?

Zo beschouwt het Vollenweidermodel alleen de relatie tussen chlorofyl en fosfor. Volgens de beide andere modellen zullen het Volkerakmeer en het Zoommmeer niet fosforgelimiteerd zijn. Het is echter niet zeker dat het model alleen opgesteld is met fosforgelimiteerde meren. Het is dus mogelijk dat de beide meren wel binnen het toepassingsgebied vallen. Ware het niet dat de resultaten voor het Volkerakmeer, vanwege het hoge fosforgehalte alleen berekend konden worden door het Vollenweider model te extrapoleren.

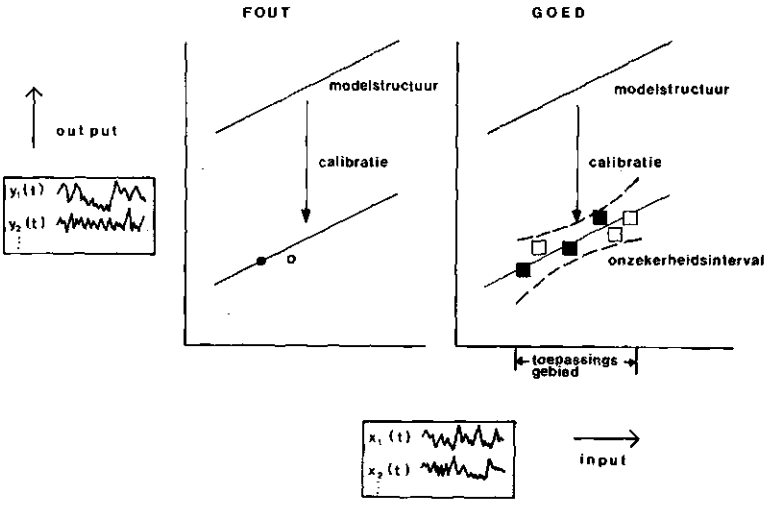
Met het BLOOM II/CHARON model is de meeste ervaring opgedaan met door Rijnwater gevoede eutrofe meren. In deze studie is ook gebruik gemaakt van de met IJsselmeer gegevens gecalibreerde versie. Het lijkt er dan ook op dat het mesotrofe, zeer ondiepe Markiezaatsmeer met een flink fluctu-

erend waterpeil buiten het toepassingsgebied van BLOOM II/CHARON valt.

Het laatste voorbeeld is het project BALANS, een samenwerking tussen de Rijkswaterstaat en het Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek te Yerseke. Naast het opstellen van een jaargemiddelde koolstofbalans (Klepper en van de Kamer, in prep.) wordt gewerkt aan een simulatiemodel van de belangrijkste koolstofstromen. Door het in balans brengen van de koolstofstromen in het jaargemiddelde model bleek de onzekerheid in bepaalde meetgegevens teruggebracht te kunnen worden. Een heel andere (boekhoudkundige) manier, waarop ook met onzekerheden omgegaan kan worden. Het simulatiemodel is nog in ontwikkeling en het stadium, waarin geformaliseerde onzekerheidsanalyses, zoals die in het theoretische gedeelte aan de orde gekomen zijn, uitgevoerd worden is aangebroken.

## Tot slot

Doelstelling, toepassingsgebied en onzekerheid zijn de sleutelbegrippen. Wanneer veel meer dan tot nu toe het geval aan deze aspecten aandacht besteed zal worden, in plaats van bijvoorbeeld aan fijnslijperij van de modelstructuur, kan de wiskundige modelbouw van ecosystemen aansluiting vinden bij de statistisch-methodologische eisen, die aan wetenschappelijk onderzoek gesteld mogen worden (figuur 9). Ondanks het feit dat het aanduiden van het toepassingsgebied en het verkrijgen van voldoende goede datasets binnen dit toepassingsgebied vaak op grote problemen kan stuiten moeten deze wegen ingeslagen worden. Immers ook voor de beleidsmaker en de beheerder stijgt alleen een voorspelling binnen het toepassingsgebied en met een aangegeven onzekerheid werkelijk boven het niveau van 'best professional judgment' uit. Door deze constatering moet men niet in pessimisme vervallen. Naast verbale uitingen van 'best professional judgment' zijn extrapolaties met behulp van wiskundige modellen uiteraard ook een vorm van 'best professional judgment', die bij de beleidsmaker en beheerder van harte welkom zijn. In dit geval is het aangeven van de betrouwbaarheid van de voorspelling een heikele zaak en kan alleen maar leiden tot schijnzekerheid. Voor de beslisser is het zaak niet blind te varen op dit soort voorspellingen en beleids- en beheersbeslissingen zo te nemen dat zoveel mogelijk andere wegen en de weg terug open blijven en er tegelijkertijd voor te zorgen dat er een bij het model aansluitend goed opgezet en uitgevoerd monitoringprogramma gerealiseerd wordt.




Figuur 9. In plaats van een dataset, waartegen de calbibratie plaatsvindt en een dataset, waartegen de validatie plaatsvindt, resulterend in een onduidelijk toepassingsgebied kan beter in een van tevoren vastgelegd toepassingsgebied een aselecte steekproef van datasets genomen worden, waarvan een gedeelte gebruikt wordt voor de calibratie en de rest voor de validatie. Binnen het toepassingsgebied kunnen dan voorspellingen gedaan worden, waarbij tegelijkertijd de betrouwbaarheid van de voorspelling aangegeven kan worden.

## Literatuur


Bennett, R.J., 1979. Spatial time series. Analysis, forecasting, control. Pion, London.

Bigelow, J.H., J.G. Bolten & J.C. De Haven, 1977a. Protecting an estuary from floods - a policy analysis of the Oosterschelde, vol. IV, assessment of algae blooms, a potential ecological disturbance. Rand report R-2121/4-NETH, Santa Monica.

Bigelow, J.H., J.C. De Haven, C. Dzitzer, P. Eilers & J.C.H. Peeters, 1977b. Protecting an estuary from floods - a policy analysis of the Oosterschelde, vol. III, assessment of long-run ecological balances. Rand report R-2121/3-NETH, Santa Monica.

Box, G.E.P., W.G. Hunter & J.S. Hunter, 1978. Statistics for experimenters. Wiley, New York.

Cale, W.G., Jr., R.V. O'Neill & H.H. Shugart, 1983. Development and application of desirable ecological models. Ecol. Modelling 18: 171-186.

CUWVO, 1980. Ontwikkeling van grenswaarden van doorzicht, chlorophyl, fosfaat en stikstof. Resultaten van de tweede eutrofieringsenquete. RIZA, Lelystad.

Eck van, G.Th.M., J.P.G. van de Kamer & J.P.F. Pieters, 1986. De waterkwaliteit van het toekomstige Volkerak/Zoommeer en Markiezaatsmeer. $H_2O$ 19: 116-122.

Eykhoff, P., 1974. System identification - Parameter and State Estimation. Wiley, New York.

Fedra, K., G. van Straten & M.B. Beck, 1981. Uncertainty and arbitrariness in ecosystems modelling: a lake modelling example. Ecol. Modelling 13: 87-110.

Goellers, B.F., A.F. Abrahamse, J.H. Bigelow, J.G. Bolten, D.M. de Ferranti, J.C. De Haven, T.F. Kirkwood & R.L. Petruschell, 1977. Protecting an estuary from floods - a policy analysis of the Oosterschelde, vol. I, summary report. Rand report R-2121/1-NETH, Santa Monica.

Jeffers, J.N.R., 1972. The challenge of modern mathematics to the ecologist. In: J.N.R. Jeffers (Ed): Mathematical models in ecology. Blackwell, Oxford.

Jørgensen, S.E., 1983. The modelling procedure. In: S.E. Jørgensen (Ed): Application of ecological modelling in environmental management, part A. Elsevier, Amsterdam.

Karplus, W.J., 1975. The place of systems ecology models in the spectrum of mathematical models. In: G.S. Innis : New directions in the analysis of ecological systems, part 2. SCS, La Jolla.

Kamer, J.P.G. van de, 1982. Ecologische en waterkwaliteitsmodellen bezien vanuit het onderzoek. Symposium waterkwaliteit en modellering. Waterloopkundig Laboratorium, Delft.

Kamer, J.P.G. van de, 1983. Monte-Carlo simulation and first order error analysis: two possible methods to cope with uncertainties in water quality modeling, applied on a specific model. Working paper 83-9, IIASA, Laxenburg.

Kamer, J.P.G. van de & J.H.M. van der Meulen, 1985. De toepassing van waterkwaliteitsmodellen voor het beleid en beheer van het Grevelingenmeer. $H_2O$ 18: 78-84.

Klepper, O. & J.P.G. van de Kamer, (in prep). The consistency of the carbon budget of an ecosystem. Ecol. Modelling (submitted).

Los, F.J., 1981. Mathematical simulation of algae blooms by the model BLOOM II. Report R1310-6. Waterloopkundig Laboratorium, Delft.

Los, F.J., N.M. de Rooij & J.P.G. van de Kamer, 1986. Toepassing van zoetwater eutrofieringsmodellen in beleid en beheer (this volume).

Peters, R.H., 1983. The ecological implications of body size. Cambridge University Press, Cambridge.

Rooij, N.M. de, 1985. Mathematical simulation of bio-chemical processes in natural waters by the model CHARON. Report R1310-10. Waterloopkundig Laboratorium, Delft.

Vollenweider, R.A., 1976. Advances in defining critical loading levels for phosphorus in the lake eutrophication. Mem. Inst. Ital. Idrobiol. 33: 53-83.

# ECOSYSTEEMMODELLEN VOOR BEHEER: PROBLEMEN EN PERSPECTIEVEN

G. van Straten

Technische Hogeschool Twente, Afdeling der Chemische Technologie, Enschede

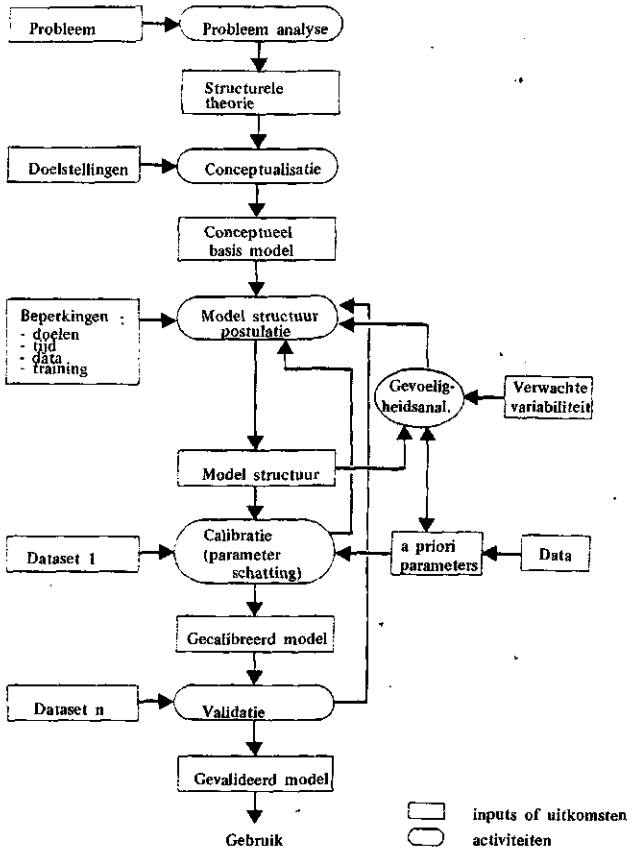
## Mathematische ecosysteemmodellen voor het beheer?

Schubert (1984) definieert in zijn boek modelbouw als het proces van nabootsing van het gedrag van een als systeem opgevat object met objectvreemde middelen. Zo gezien vormen van alle mogelijke modellen, waaronder afbeeldingen, kwalitatieve beschrijvingen, schaalmodellen enzovoort, de mathematische modellen slechts een subklasse. Niettemin hebben in het onderzoek mathematische modellen altijd een belangrijk rol gespeeld, en sinds de komst van gecomputeriseerde versies is deze rol alleen nog maar toegenomen. Bij het beschrijven van systemen, het onderling vergelijken, het opstellen van hypothesen, het ontwerpen en uitwerken van experimenten om hypothesen te toetsen worden mathematische modellen gehanteerd, en het gebruik ervan voor deze onderzoekstoepassingen is nauwelijks omstreden. Anders ligt dat bij toepassingen ten behoeve van het beheer. In zeer veel gevallen zien we dat in de praktijk gebruik wórdt gemaakt van een mengeling van noties, mentale modellen, intuïtieve voorstellingen over hoe het systeem in elkaar zit en globale berekeningen, al dan niet op basis van wetenschappelijk onderzoek. Met name in het milieubeheer vinden mathematische modellen nog maar beperkte toepassing, hoewel er onder druk van de economische omstandigheden een steeds sterkere behoefte is aan kwantitatieve methoden. De vraag die in deze bijdrage aan de orde wordt gesteld is: kunnen ecosysteemmodellen in deze behoefte voorzien, en een tweede vraag is: is het mogelijk, noodzakelijk of gewenst dat formele mathematische modellen in de plaats treden van de globale niet-mathematische modelvoorstellingen die nu veelal worden gehanteerd?

## Twee soorten van voorspellen

Laten we, om te beginnen, eens een ogenblik stil staan bij de procedure die bij de modelbouw wordt gevolgd (Figuur 1). Belangrijke stappen zijn: analyse van het probleem, analyse van de beschikbare gegevens, postuleren van een model, calibreren van het model op een deel van de gegevens, valideren op een ander, onafhankelijk deel van de gegevens. Veelal is de procedure iteratief; herformulering van het model vindt plaats indien de afwijking tussen model en werkelijkheid te groot wordt geacht. Op een aantal belangrijke details kom ik later nog terug, maar voor het moment gaat het me erom te bezien wat er gebeurt indien we een 'correcte' versie van 'het model' eenmaal in handen hebben. Nu komt het op de toepassing aan, en die toepassing houdt vrijwel altijd een vorm van voorspelling in. Maar er zijn verschillende vormen van voorspellen!

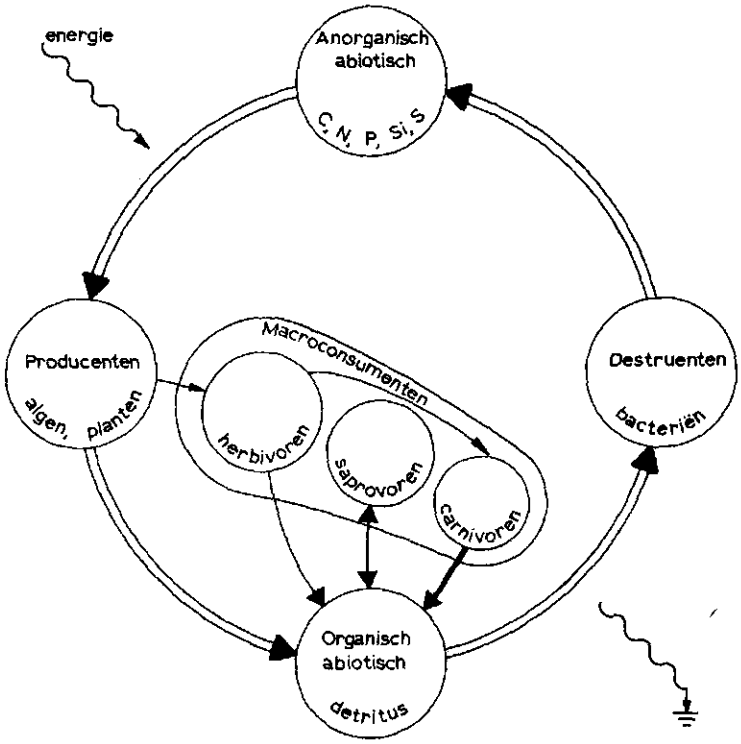
Zolang het model wordt gebruikt binnen wat we zouden kunnen noemen het werkgebied is er niet veel aan de hand. Het gaat dan om relatief geringe extrapolaties, om voorspelling bij geringe wijziging in systeeminputs. Deze vorm van voorspellen is nuttig als het gaat om zaken als operationeel beheer (bijv. destratificatie in spaarbekkens, voorkomen van lage zuurstofgehaltes door doorspoelen, verdeling van water over waterlopen,




Figuur 1. De modelbouwprocedure (uit: Somlyody en Van Straten, 1986).

enz.), het behoud van een bestaande toestand (bijv. natuurbehoud in strikte zin), en het aangeven van de gevolgen bij geringe afwijkingen van de gebruikelijke toestand (bijv. te verwachten fluctuaties in piekwaarden van het chlorophyl-gehalte in een meer als gevolg van de jaarlijkse variatie in de weersomstandigheden). Voor al deze toepassingen kunnen goed gecalibreerde modellen met vertrouwen worden ingezet, zeker als daarbij ook de onzekerheden mede worden aangegeven, waarvoor steeds meer technieken worden ontwikkeld. (In dit geval is het zelfs denkbaar dat de eis dat het model goed gecalibreerd moet zijn kan worden versoepeld!)

Heel anders liggen de zaken als het gaat om de veel voorkomende beheersvragen waarbij het systeem in aanzienlijke mate zal worden gewijzigd. Zolang het systeem goed gedefinieerd is, en de wetmatigheden in hoge mate bekend zijn, zoals bijvoorbeeld met mechanische systemen, is een voorspelling (ver) buiten het calibratiegebied nog wel te maken. Bij ecosystemen verkeren we echter niet in die situatie, zoals in een volgende paragraaf nog zal worden toegelicht. En we moeten er dus rekening mee houden dat processen of systeemonderdelen die in de huidige toestand (waarop de calibratie is gebaseerd) niet belangrijk zijn dat wel kunnen zijn in een toekomstige, sterk geperturbeerde toestand. En dan krijgen




Figuur 2. Ecosysteemstructuur (hier: het aquatisch milieu).

we te maken met het dilemma beschreven door Beck (1981, 1983): ofwel we baseren onze modellen alleen op calibreerbare processen met als gevaar met grote precisie een foutieve voorspelling te doen, ofwel we bouwen in onze modellen niet calibreerbare processen in, met als gevaar dat de onzekerheid in onze voorspelling zó groot is, dat we er in de praktijk nog niets aan hebben. Ook op het dilemma van Beck wil ik later nog terugkomen.

Het bovengenoemde onderscheid tussen beide voorspelvormen wordt in de literatuur zelden gemaakt, en een bruikbare terminologie ontbreekt. Voor de eerste vorm van voorspellen zal ik de term extrapolatief voorspellen of kortweg voorspellen (prediction) gebruiken. Het gaat immers om interpolaties of extrapolaties vanuit de huidige toestand zonder verdere poespas. De tweede vorm houdt meer het maken van projecties in de toekomst in: projectief voorspellen. Hierin zit duidelijk een speculatief en subjectief element; projectief voorspellen zal dus in de praktijk neerkomen op speculatief voorspellen. Ook woorden als verwachting, prognose (wellicht in het Engels: forecast) drukken dit uit. Mijn stelling is nu dat veel scepsis en frustratie over modelleren ten behoeve van beheerstoepassingen wordt veroorzaakt doordat men zich onvoldoende rekenschap geeft van dit onderschied in voorspelvormen. Maar al te vaak zien we dat modelbouw resulteert in een extrapolatief model, terwijl de beheersvragen eigenlijk speculatief van aard waren. Het doel van deze bijdrage is enkele aspecten te belichten die invloed hebben op het (projectief) voorspelgedrag van ecosysteemmodellen en een discussie te stimuleren over mogelijkheden tot verbetering ten gunste van het ecosysteembeheer.

Dit stuk is niet bedoeld als literatuuroverzicht, en volledigheid wordt niet nagestreefd. De bespreking is grotendeels gebaseerd op eigen observaties en ervaring. De opbouw is dat eerst een drietal elementen worden besproken die invloed uitoefenen op de keuze en eigenschappen van de modelstructuur. Dit zijn het object (in dit geval ecosystemen), de beoogde toepassing (ecologisch beheer), en de technische mogelijkheden (modelstructuren als afbeelding van de realiteit). Daarna volgt een beschouwing over het gebrek aan speculatieve voorspelkracht die uit deze drie elementen voortvloeit, en tenslotte volgt de discussie over mogelijke uitwegen.

Ecosystemen

Figuur 2 geeft een globaal beeld (model) van de structuur van ecosystemen. Soortgelijke figuren zijn te vinden in elk leerboek over ecologie. Door de voortdurende energie-input zijn ecosystemen geen gesloten systemen en bevinden ze zich niet in thermodynamisch evenwicht. Juist het zich bevinden in een punt ver van evenwicht maakt dat het systeem bij energietoevoer het vermogen heeft tot zelforganisatie en evolutie, waarbij niet-lineaire dynamische effecten een kenmerkende rol spelen. De theorie over orde uit chaos staat nog maar in de kinderschoenen (zie zijv. Prigogine, 1980), maar raakt een van de meest essentiële problemen die ten grondslag liggen aan de onzekerheid in de beschrijving van ecosystemen, namelijk het wezen van het leven zelf. Meer onderzoek naar de eigenschappen van systemen ver van het evenwicht zal naar mijn overtuiging ook de ecologie een belangrijk stuk verder kunnen brengen, maar de afstand tot de praktijk is vooralsnog erg groot. Daarom nu een korte beschouwing over enkele andere aspecten die er evenzeer de oorzaak van zijn dat het modelleren van ecosystemen zo moeilijk is.

Structuur, strategie, functie

Al vanouds zijn ecologische onderzoekers geobsedeerd door de observatie dat de ontwikkeling van ecosystemen lijkt te zijn gekenmerkt door een strategie gericht op het voortbestaan, via mechanismen als selectie, successie en aanpassing. Concreet heeft dit geleid tot het bestuderen van zulke macroscopische, ecologisch-theoretische begrippen als stabiliteit, persistentie, diversiteit, weerstand, veerkracht, kwetsbaarheid, connectiviteit, en de relaties die daartussen en in verband met de (al dan niet beheersbare) omgeving bestaan. In een recente literatuurstudie besteden Kwa en Ringelberg (1984) uitvoerig aandacht aan deze 'unifying concepts' in de ecologie, en vooral aan de relatie met het beheer. De vraag is of het zinvol is denkbeelden over de ecologische strategieën expliciet in modellen op te nemen. Een probleem bij het hanteren van deze concepten is enerzijds dat het gaat om tamelijk abstracte grootheden die moeilijk of niet kunnen worden gemeten, en anderzijds dat er weinig eensluidendheid bestaat over de algemene geldigheid van macroscopisch geformuleerde ecologische principes. Zo is lange tijd gedacht dat een divers ecosysteem ook een hoge stabiliteit heeft (stabiliteit in de zin van het vermogen om na een storing terug te keren naar de oorspronkelijk toestand). May (1972) heeft echter aangetoond dat dit geenszins het geval hoeft te zijn. Iets dergelijks doet zich voor in de discussie over de natuurlijke ontwikkeling van ecosystemen: maakt het systeem altijd een ontwikkeling door van pionierstadium naar een climaxstadium (met de daarbij veronderstelde grotere stabiliteit en persistentie), of is er veeleer sprake van een cyclische successie? En ook: bestaat er slechts één enkel climaxstadium, dus deterministisch bepaald, of is het

climaxstadium (als het bestaat) stochastisch? Door deze en soortgelijke fundamentele meningsverschillen is het opnemen van algemeen geformuleerde ecologische strategieprincipes in modellen moeilijk. Het is ook de vraag of het gewenst is. Immers, men kan ook redeneren dat de strategische eigenschappen van ecosystemen of onderdelen daarvan voortvloeien uit de structuur. Dit laat onverlet de mogelijkheid om delen van het ecosysteem desgewenst te beschrijven in termen van de functies die die delen in het geheel hebben, zonder zich over het mechanisme daarachter in detail te bekommeren. Phytoplankton vervult nu eenmal de rol van primaire producent, en zou dus in globale modellen als koolstofleverancier kunnen worden voorgesteld. In lijn hiermee is de meerderheid van de beschikbare ecologische modellen gebaseerd op de mathematische formulering van te onderscheiden compartimenten (groepen elementen uit het ecosysteem met een min of meer gelijksoortig gedrag) in termen van de behoudswetten en mathematische functies die de respons op de omgeving en op elkaar weergeven, en die in principe empirisch te toetsen zijn. Hierin zijn dus geen veronderstellingen over een strategie van het geheel opgenomen. Men kan mijns inziens deze aanpak (ook wel als reductionistisch aangeduid) met de doelgeöriënteerde aanpak (holistisch zo men wil) verzoenen door te verlangen dat de structuurgeöriënteerde modellen in elk geval niet leiden tot 'emergente' eigenschappen van het geheel die in strijd zijn met algemeen waargenomen ecologische principes. Tischler (1984) wijdt enkele lezenswaardige passages aan deze kwestie, en gaat nog iets verder: 'Zweckbeurteilung (allerdings nicht Zweckerklärung) steht keineswegs im Gegensatz zur Kausalforschung, sondern bietet eine notwendige Ergänzung zu ihr".

Veelheid van verschijningsvormen

Eén van de hoofdproblemen bij het modelleren van ecosystemen is de veelheid van organismen, interacties en invloeden. Weliswaar is het mogelijk hoofdgroepen te onderscheiden die ongeveer een gelijksoortige functie hebben (bijv. producenten, consumenten en destruenten), maar de respons van dergelijke aggregaten op de omgeving en op elkaar wordt in hoge mate door de samenstelling bepaald. Gemeenschapsadaptatie treedt veelvuldig op, doordat sommige soorten verdwijnen en andere opkomen, en zo schijnbaar de 'rol' van de verdwenen soorten op zich nemen. Soms blijven de overall eigenschappen van dergelijke aggregaten daardoor over een verrassend groot gebied redelijk constant (en zijn dan vaak ook wel empirisch althans globaal vast te stellen), maar extrapolaties buiten dat gebied zijn niet mogelijk. Een voorbeeld is dat in modellen voor de werking van rioolwaterzuiveringsinstallaties de samenstelling van de bacteriebiomassa meestal irrelevant is, maar dit is niet het geval als het erom gaat een biologisch zuiveringsproces voor moeilijk afbreekbare verbindingen te ontwerpen. Behalve op gemeenschapsniveau wordt het dynamisch gedrag ook op soortniveau soms door de samenstelling bepaald, met name als gevolg van (verschuivingen in) leeftijdsverdeling. De keuze hoe de grenzen worden getrokken, welke processen worden meegenomen en welke niet, en hoe deze processen moeten worden geformuleerd wordt in de praktijk bepaald door de doelstelling, de beschikbare tijd, mankracht en gegevens, en de ervaring en intuïtie van de modellenbouwer, maar een algemene theorie over de te volgen methodiek ontbreekt in feite.

Fysiologische adaptatie

Wat geldt op het niveau van de gemeenschap geldt ook op het niveau van de soort. Alle organismen zijn in staat door middel van interne verande-

ringen te reageren op hun omgeving. Zolang dit verband eenduidig is, d.w.z. dat bij de momentaan heersende omgevingsfactor één interne toestand heerst, is er geen probleem. Maar bij veel organismen is er niet zo'n simpele koppeling omdat de voorgeschiedenis meespeelt. Ter voorbeeld de bekende relatie tussen groeisnelheid van algen en ingestraalde lichtintensiteit (Figuur 3). De momentane reactie bij verandering van lichtintensiteit volgt een Smith curve, maar bij voortdurende blootstelling aan een nieuw constant niveau vinden zodanige aanpassingen in de cel plaats (bijv. via aanpassing van het chlorophyl gehalte) dat een hernieuwd opgenomen momentane response curve nu een andere beginhelling en een ander eindniveau heeft. Indien de externe veranderingen in lichtniveau langzaam gaan t.o.v. de aanpassingstijd, dan lijkt het erop dat de algenpopulatie een Steele-curve volgt. Maar het zonder meer gebruiken van deze curve in modellen kan nog wel eens voor verrassingen zorgen indien in het veld aan deze voorwaarde niet is voldaan. Een ander voorbeeld is dat veel planten hun nutriënt-koolstof verhouding aanpassen aan het aanbod, maar omdat deze interne cel concentratie ook de opname beïnvloedt levert dit direct een moeilijkheid op bij de modelbouw: ofwel men neemt de interne cel concentratie als variabele in het model op, met een navenante toename van het aantal te bepalen parameters, ofwel men doet dit niet, met als risico een minder realistisch modelgedrag.

Ruimtelijke variatie

Ruimtelijke inhomogeniteit is eerder regel dan uitzondering. Het is zelfs vaak een voor de mens begerenswaardige eigenschap van een ecosysteem. Verschil in grondsoort, bodemhelling, ligging t.o.v. de zon, en vele andere externe factoren meer zijn hiervoor bepalend. Het kan ook een emergente eigenschap zijn (bijv. kolonievorming). Zelfs in een veelal homogeen verondersteld systeem als een ondiep meer bij veel wind kunnen aanzienlijke inhomogeniteiten voorkomen door de vorming van windveren veroorzaakt door Langmuir circulaties. Voor de modellering geeft ruimtelijke variatie bemonsteringsproblemen, problemen van de te definiëren kleinste ruimtelijke eenheden en problemen met betrekking tot de mate van uitwisseling tussen de eenheden.

Dynamica en tijdschaal

Het behoeft nauwelijks betoog dat de tijd een grote rol speelt. Het is zelfs de vraag of zelfs bij constante omgevingsfactoren (zoals in het laboratorium) wel een steady state of een steady cycle bestaat. In het veld zijn de omgevingsfactoren, zoals het weer, nooit constant en zou het ecosysteem hoogstens over kleine perioden in een quasi-steay state kunnen zijn. Een bekend voorbeeld van de rol van variabele omgevingsfactoren is Hutchinson's paradox van het plankton. Dit kan als volgt worden toegelicht (enigszins afwijkend van Hutchinson's oorspronkelijke redenering, 1961): een planktongemeenschap die in het laboratorium in een chemostaat wordt gebracht ondervindt omstandigheden die in het algemeen slechts voor één enkele soort optimaal zijn. Afhankelijk van de beginvoorwaarden blijft op den duur alleen deze ene soort over. Ook modellen waarin de belangrijkste algenfysiologische eigenschappen zijn opgenomen geven deze uitkomst. Niettemin komen in het oppervlaktewater vele tientallen soorten naast elkaar voor. De oplossing van deze paradox is dat temporele variatie en niet-lineaire dynamica het persistent co-existeren van soorten mogelijk maakt zonder dat ooit een steady state wordt bereikt (Huston, 1979; Levins, 1979).

## De rol van het toeval

Toeval speelt een grote rol in de ecologie, en het is eigenlijk verbazingwekkend dat hieraan nog zo weinig onderzoek is verricht. Ik wil hier op zijn minst drie soorten toevalligheden onderscheiden (waarschijnlijk zijn er meer).

In de eerste plaats is er een invloed op ecosystemen die gepaard gaat met toevallige externe gebeurtenissen. Een voorbeeld is het op gang komen van bepaalde soorten in pionierlandschappen nadat zij daarheen door passerende vogels zijn overgebracht. Weliswaar is de gebeurtenis causaal te verklaren, maar het is niet mogelijk te voorspellen of, wanneer en waar het gebeuren zal. Het plotseling veranderen van de phytoplanktonsamenstelling in een meer zou in sommige gevallen wellicht in verband kunnen worden gebracht met inspoeling uit omringende waterlopen bij hevige regenbuien. Veel voorspellingen over toekomstig ecosysteemgedrag blijken impliciet te berusten op de aanname dat dergelijke externe gebeurtenissen in het geheel niet of juist met zekerheid wél zullen optreden; en er is dus altijd een kans dat de voorspelling om deze reden niet uitkomt.

Een tweede vorm van toeval is een zuivere richtingsloosheid, welke niet causaal te verklaren is. Het optreden van mutaties wordt wel in deze categorie ingedeeld, hoewel hierover nog wel discussie mogelijk is (zie hierover Tischler, 1984). Bij kleine populaties kan het al dan niet voortbestaan afhangen van toevallige ontmoetingen van de partners.

Dit laatste voorbeeld ligt overigens op het grensgebied met de derde vorm waarin het toeval zich openbaart en die kan worden omschreven met de term: het stochastisch karakter van causale verbanden. In modellen wordt dit aspect nog maar zelden mede beschouwd, hoewel het een zeer grote rol speelt. Streit (1980) geeft daarvan een aardig voorbeeld dat is ontleend aan Pielou (1969). Als in een discrete versie van het exponentiële groeimodel alleen discrete reproducties worden toegestaan (hetgeen uiteraard zeer realistisch is), en wel zodanig dat gemiddeld in een bepaald tijdsinterval dezelfde reproductiesnelheid wordt bereikt als in het meestal gebruikte, deterministische continue model, dan blijkt dat het verloop in de tijd zeer aanzienlijk kan afwijken van het deterministisch verloop. Herhaling (bijvoorbeeld overeenkomend met een volgende jaarcyclus) zou dan weer een ander patroon geven, en het gevolg is dat er een variatie in de populatiegrootte ontstaat. In dit voorbeeld blijkt het gemiddelde van alle realisaties nog wel het deterministisch traject te volgen. Worden echter interacties met andere soorten toegevoegd dan hoeft dit al niet meer het geval te zijn. Zo vonden Tiwari en Hobbie (1976) in een theoretisch voorbeeld zeer aanzienlijke afwijkingen als zij de parameters opvatten als stochastische grootheden die met een zekere kansverdeling random fluctueerden. Een interessant nevenproduct van hun onderzoek was ook, dat het leek of het systeem met de stochastische parameters een grotere stabiliteit had dan het tijd-invariante parametersysteem.

## Chaotisch gedrag

Zelfs als ecosystemen worden beschreven met deterministische vergelijkingen blijkt dat variabelen een ingewikkeld gedrag kunnen vertonen, ook bij simpele structuren en bij afwezigheid van omgevingsfluctuaties. In het meest eenvoudige voorbeeld, de Lotka-Volterra vergelijkingen voor één roofdier en één prooi, treden niet-sinusvormige oscillaties op. Weliswaar hebben deze een vaste en voorspelbare frequentie, maar de amplitude blijkt zeer gevoelig voor de begincondities en is dus nauwe-

lijks voorspelbaar als deze niet nauwkeurig genoeg kunnen worden vastgesteld. Prederen twee rovers op één buit dan is reeds sprake van zeer gecompliceerde tijdsverlopen. Alekseev en Kornilovsky (1985) bestudeerden een model met twee roofdier-prooi paren, waarbij de prooi-soorten concurreren om één nutriënt. Hun resultaten tonen een complexe cyclus waarop een ingewikkeld patroon van hogere frequenties is gesuperponeerd. Hoewel zij dat niet met zoveel woorden zeggen suggereren hun bevindingen ook dat deze patronen drastisch veranderen bij verschuivingen in totale hoeveelheid beschikbare nutriënt. Er treden Hopf bifurcaties op, en zij spreken in dit verband van 'stochastisatie' van het systeemgedrag en van 'chaotisch' gedrag. Niet duidelijk is evenwel of dit 'chaotisch' gedrag nu determinisitsch is bepaald of niet. Waarschijnlijk is dit nog wel het geval, maar de voorspelbaarheid in de praktijk zal gering zijn door de onmogelijkheid de randvoorwaarden exact te bepalen. Het is in elk geval duidelijk dat zowel het 'toeval' als het 'chaotisch' gedrag ons op de fundamentele vraag brengen tot op welke mate van detail ecosysteemgedrag eigenlijk voorspelbaar is.

De beoogde toepassing: beheer

Ecosystemen zijn dus complex, tijd-variant en in deterministische zin in zekere mate onvoorspelbaar. Betekent dit dat we de moed beter op kunnen geven om te zoeken naar modellen ten behoeve van het beheer? Geenszins. Maar voordat onder deze omstandigheden met modelleren wordt begonnen is het belangrijk eerst na te gaan hoe de beheersvraag is geformuleerd, aan welk type beheer wordt gedacht en over welke beheersinstrumenten we in de praktijk beschikken. Over elk van deze aspecten nu een enkel woord.

Bij de keuze van het meest geschikte model speelt de formulering van de vraag een grote rol. Het maakt een heel verschil of bij de eutrofiëringsbestrijding bijvoorbeeld de doelstelling is het terugdringen van het chlorophylgehalte (bijv. overeenkomstig de IMP-norm) of dat de doelstelling is het terugdringen van de blauwalgen ten gunste van een soortenrijk groenalgensysteem en het bereiken van een zichtdiepte van 100 - 150 cm (zoals voor het Veluwemeer wordt verlangd; Hosper, 1983). Maar al te vaak wordt de vraag aangepast aan het model in plaats van andersom. Wel kan het uiteraard zo zijn dat de vraag zelf een evolutie doormaakt onder meer door het met modellen verkregen vergrootte inzicht.

Een tweede element dat van invloed is op de modelkeuze is of de voorgenomen beheersvorm direct ingrijpend is of voorwaardenscheppend. In het waterbeheer heeft direct ingrijpen nogal de boventoon gevoerd (vermindering van de BOD en fosfaatbelasting, doorspoelen). Vaak (maar niet altijd) gaat het daarbij om maatregelen met een saneringskarakter. Voorwaarden scheppend beheer heeft een meer subtiel karakter. Bijvoorbeeld: om een divers ecosysteem te verkrijgen of te behouden moet er voor voldoende ruimtelijke variatie gezorgd worden, en zou het wel eens gunstig kunnen zijn een zekere fluctuatie in de omgevingsfactoren toe te laten (zie ook Kwa en Ringelberg, 1984). De moeilijkheid is natuurlijk dat ook, of misschien wel juist, voor voorwaardenschappend beheer een goed inzicht nodig is in het functioneren van ecosystemen. Omdat er echter een marge is waarbinnen gewenste structuren kunnen ontstaan is het mogelijk dat een aanpak gebaseerd op ervaring efficiënter is dan een modelmatige benadering. Een model is wel nodig als we willen weten tot hoever we kunnen gaan (of, meer technisch geformuleerd : waar de bifurcatiepunten liggen waar we bij uit de buurt moeten blijven of juist bewust voorbij willen gaan).

Er is geen duidelijke overgang tussen voorwaardenscheppend en direct

beheer. In een interessante studie over de mogelijkheden van biomanipulatie voor het waterkwaliteitsbeheer (Richter, 1985) worden zowel directe maatregelen genoemd, zoals intensieve selectieve visserij op brasem en het uitzetten en bevissen van snoekbaars, als indirect, zoals het aanbrengen van een geschikt kunstmatig substraat voor driehoeksmosselen. Omdat het hierbij om subtiele ingrepen gaat die goed gedoseerd dienen te worden om nadelige gevolgen te voorkomen (bijvoorbeeld het gevaar van massaal afsterven van de driehoeksmosselpopulatie) is het begeleiden en bijsturen van het feitelijke beheer met een operationeel ecosysteemmodel dat steeds op grond van de beschikbaar komende gegevens wordt geactualiseerd eigenlijk onontbeerlijk.

Het derde element dat invloed op de modelontwikkeling zou dienen te hebben, maar in de praktijk vaak nauwelijks heeft, heeft betrekking op de beschikbaarheid en de hoedanigheid van beslissingsmogelijkheden bij het beheer. Zo heeft het bijvoorbeeld weinig zin om een gedetailleerd algengroeimodel te ontwikkelen om de effecten van defosfatering op RWZI's na te gaan indien 80% van de belasting afkomstig is van diffuse bronnen. Veel beslissingen zijn van het wel/niet type. Intuïtief past hierbij geen verfijnde rekenpartij. En tenslotte kan al uit een globale analyse blijken of beslissingen wel gevoelig zullen zijn voor nadere detailleringen in het model. Als dit niet het geval is heeft verdere ter niet bij voorbaat mogelijk een dergelijke analyse uit te voeren. Ook dan zal men bij het doorrekenen van beheersvragen behoefte kunnen hebben aan een vereenvoudigd model, maar dit dient dan gebaseerd té zijn op gedetailleerde analyses en modellen waaruit de essentialia voor het beheer worden gelicht (zie Somlyody en Van Straten, 1986).

## Modelfouten

Vereenvoudigen is de quintessence van het modelleren. Beïnvloed door de karakteristieken van het te modelleren systeem en door de beoogde toepassing worden tijdens het modelleren vele beslissingen tot vereenvoudiging genomen. Er is weinig literatuur over de systematiek van het vereenvoudigen (afgezien van de model orde reductie technieken in de regeltheorie). Vaak worden vereenvoudigingstechnieken toegepast zonder dat de modellenbouwer zich dit bewust is. Appendix I geeft een formeel overzicht. Enkele aspecten worden hieronder beknopt belicht.

### Middeling in de tijd

Bekend is het middelen over een etmaal, waardoor de details van de dag-nacht lichtcyclus verloren gaan. Meestal wordt voor de eenvoud de lichtinstralingsfunctie gestileerd. De daardoor ontstane middelingsfouten kunnen deels worden gecompenseerd door de groeiconstanten aan te passen. Deze zijn dan dus niet meer gelijk aan die welke uit laboratoriumexperimenten volgen! Tijdsmiddeling bij stromende media leidt tot turbulentiebijdragen die niet nul zijn. Vrijwel steeds wordt deze bijdrage gemodelleerd alsof het een soortgelijk proces is als moleculaire diffusie. Het grote verschil is echter dat men er rekening mee moet houden dat de resulterende turbulente diffusiecoëfficiënt situatie afhankelijk is.

### Ruimtelijke middeling

In principe zijn hierbij zeven vormen mogelijk. Een belangrijke consequentie is dat aan de meetgegevens die voor de calibratie worden gebruikt de eis moet worden gesteld dat zij representatief zijn voor de

overeenkomstige ruimtelijk gemiddelde waarde. Hieraan is in de praktijk slechts zelden voldaan, zodat 'millimeteren' bij de calibratie meestal zinloos is. Ten aanzien van watersystemen moet worden opgemerkt dat middeling over drie dimensies minder ver gaat dan de aanname van ideale menging. De aanname van ideale menging (d.w.z. uniforme concentraties) is alleen nodig indien de reactietermen niet lineair zijn. Overigens blijkt uit het voorbeeld van de fotosynthese dat zelfs bij ideale menging nog aanzienlijke fouten kunnen optreden als er ruimtelijke gradiënten in inputfuncties bestaan, bijvoorbeeld t.g.v. diepteverschillen. Daar het bestaan van ruimtelijke verschillen zeer bepalend kan zijn voor de ontwikkeling van een ecosysteem mag niet te snel tot ruimtelijke middeling besloten worden. Vooral in aquatische ecosystemen is de rol die patchiness zou kunnen spelen in het onderzoek m.i. onderbelicht gebleven.

Aggregeren

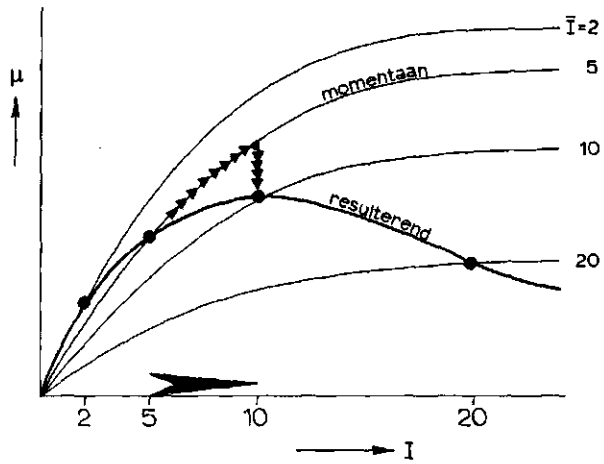
Het samenvoegen van componenten gebeurt in elk ecosysteemmodel, om de eenvoudige reden dat het onmogelijk is alle duizenden afzonderlijke soorten en hun levensstadia apart te beschrijven. Aggregatie is er de oorzaak van dat het moeilijk is in het laboratorium aan één soort verkregen parameters over te brengen naar het model: in het model moeten immers parameters worden gebruikt die het gedrag van een gehele groep weergeven. Deze kunnen dus beter empirisch worden bepaald door vergelijking met veldgegevens. Wel is laboratoriumonderzoek zinvol om functionele verbanden bloot te leggen. Een voorbeeld is hoe algengroei afhangt van de lichtintensiteit. Afgezien van de problemen met adaptatie (zie verder), treedt desondanks nog een probleem op: het samenvoegen van de voor elke soort geldende relaties tot die van het ensemble levert bij niet-lineariteit niet hetzelfde functionele verband op. Meestal wordt dit echter wel aangenomen, hetgeen op zijn minst betekent dat de ensembleparameters zeker niet constanten zullen zijn. Anderzijds moet men pragmatisch constateren dat temidden van alle andere onzekerheden en fouten dit soort fouten 'er ook nog wel bij kunnen'.

Samenballen (lumpen)

Dit staat voor de procedure bepaalde processen die wel bekend zijn niet expliciet te modelleren, maar te laten onderduiken in de parameters van de overige processen. Vaak is het mogelijk deze parameters afhankelijk te maken van externe beïnvloedingsfactoren die ook het onderliggende proces in sterke mate bepalen, teneinde toch een realistisch tijdsverloop te krijgen. Zo kan de mineralisatiesnelheid, die strikt genomen afhangt van de bacteriebiomassa, als een sterk temperatuursafhankelijk proces worden gemodelleerd, zonder de bacteriebiomassa expliciet te beschrijven.

Verwaarlozen

De vorm van verwaarlozing door weglaten van componenten en processen heeft dezelfde consequenties als hiervoor bij het lumpen besproken. Het kan zijn dat verwaarlozen mogelijk is omdat de rol van het proces aantoonbaar gering is. Men moet dan echter op zijn hoede zijn bij extrapolaties. Een andere vorm van verwaarlozen heeft betrekking op het weglaten van details die voor de grote lijn niet belangrijk zijn. Het is echter niet eenvoudig uit te maken wanneer dit zo is! Een voorbeeld is het weglaten van snelle dynamische verschijnselen, zoals korte termijn




Figuur 3. Momentane respons van fotosynthesesnelheid op licht en resulterende respons bij voldoende lange aanpassingstijd (naar een analyse van Van Raaphorst; Brinkman en Van Raaphorst, 1986).

adaptatie aan licht bij algengroei, zoals al in de vorige paragraaf beschreven. De vraag is: kan onder alle omstandigheden in een model dat werkt op de tijdschaal van seizoenen de overall Steele functie (Figuur 3) worden gebruikt of zijn er neveneffecten? In elk geval moet men erop bedacht zijn dat experimentele resultaten, zoals primaire productiemetingen, aanzienlijk door dit soort verschijnselen kunnen zijn beïnvloed. De gevonden parmeters zijn dan niet zonder meer in het model te gebruiken.

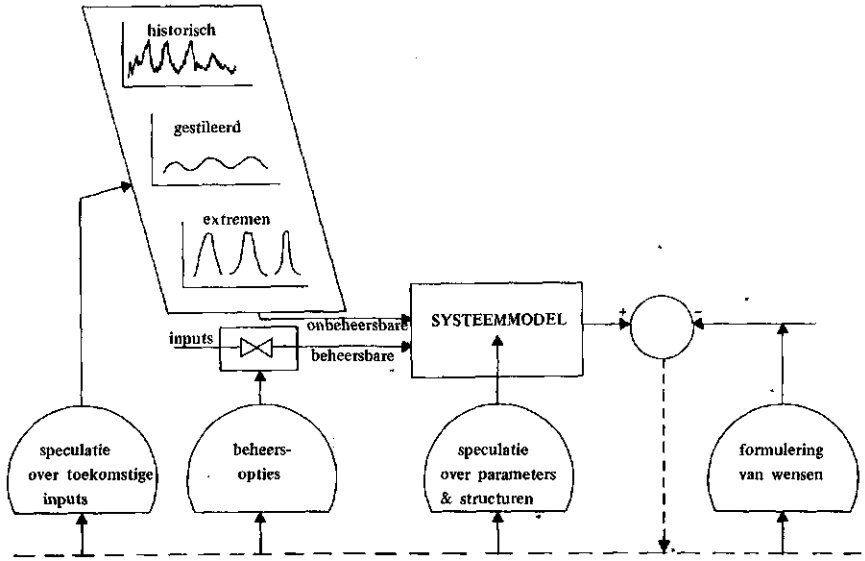
Continuïseren en discretiseren

Meestal worden in wezen discrete processen (zoals celdeling) beschreven met continue modellen (eerste orde groeicoëfficiënt). De hiermee gemoeide fouten zijn in het algemeen gering als de processen gelijkmatig verlopen en het om grote aantallen gaat. In veel gevallen zijn de discrete processen echter stochastisch van aard. Dit aspect komt in de gecontinuïseerde deterministisch geformuleerde modellen niet tot uiting. Wel is het mogelijk de modellen te 'stochastiseren' om zo een compensatie te bieden voor de variaties t.g.v. ruimtelijke en temporele continuïsatie. Veel onderzoeksresultaten zijn er op dit gebied nog niet. Over de gevolgen van discretisatie t.b.v. de numerieke oplossing, die bij het gebruik van digitale computers onvermijdelijk is, is wel veel literatuur beschikbaar. Vooral discretisatie in ruimtelijke zin dient met zorg te gebeuren om grote fouten te vermijden.

Beperkingen aan de mogelijkheid tot voorspellen

In het voorgaande is al een hele reeks oorzaken gegeven voor de moeilijkheid goede projectieve modellen van ecosystemen te maken. De nadruk bij deze beschouwing lag op de gebrekkige kennis over het systeem zelf en de fouten die ontstaan bij de bij modelbouw onvermijdelijke vereenvoudigingen. Deze resulteren in onzekerheden in het model. Er zijn daarnaast echter nog andere onzekerheidsbronnen, die nog niet aan de orde

zijn geweest. Laten we daarom nog een ogenblik terugkeren naar het voorspelproces als geheel. Globaal treden daarbij drie groepen onzekerheidsbronnen op, die we op het spoor kunnen komen door te inventariseren wat bij de voorspelling aan informatie nodig is. Zie hierbij Figuur 4.




Figuur 4. Informatie nodig voor het maken van voorspellingen ten behoeve van het beheer.

Gegevens over onbeheersbare inputs

Om het model te kunnen draaien moeten inputgegevens beschikbaar zijn. Het is zinvol een onderscheid te maken tussen beheersbare en niet-beheersbare inputs, en vaak ook voor een deel inputs die betrekking hebben op de hydrologie van het gebied. De volgende mogelijkheden staan ter beschikking. In de eerste plaats kan men uitgaan van gestileerde 'gemiddelde' inputreeksen. Dit heeft als voordeel dat zo slechts één modelrun hoeft te worden gemaakt om toch een goed beeld te krijgen van de 'gemiddelde' situatie. Maar het nadeel is natuurlijk dat natuurlijke variaties zo worden verontachtzaamd. Deze kunnen echter zeer aanzienlijk zijn. Bijvoorbeeld bij de Balatonstudie (Somlyody en Van Straten, 1986) is gebleken dat het effect van defosfateren op de algenbloei in een bepaald jaar volledig gemaskeerd kan worden door toevallige variaties in weersomstandigheden. Als met deze effecten geen rekening wordt gehouden zou men tot verkeerde conclusies kunnen komen over de effectiviteit van genomen beheersmaatregelen. Om aan dit bezwaar tegemoet te komen kan men in plaats van één gemiddelde reeks een dataset genereren, zodanig dat de stochastische eigenschappen overeenkomen met die van de werkelijkheid. Een eenvoudige, maar niet helemaal betrouwbare, manier om dit te bereiken is gebruik te maken van historische meetreeksen. Wel neemt de benodigde tijd voor de simulatie nu aanzienlijk toe, maar het resultaat is een voorspelling met een waarschijnlijkheidsverdeling. Een derde alternatief bestaat uit het doorrekenen van een aantal kritisch geachte extreme situaties, eventueel met een indicatie over hoe vaak deze situatie zich zal voordoen.

Uit bovenstaande blijkt dat de onzekerheid in onbeheersbare inputs in het algemeen gekwantificeerd kan worden.

Gegevens over beheersbare inputs

Het gaat hierbij om de kern: naast berekeningen over de toekomst 'bij ongewijzigd beleid' willen we uiteraard graag weten wat er bij beheersveranderingen gebeurt. Het zal dus nodig zijn de beheersalternatieven te vertalen naar stuurvariabelen van het model. Meestal is het ondoenlijk alle mogelijkheden door te rekenen: men zal veelal een selectie maken van waarschijnlijke of uitvoerbare combinaties. Tussenliggende opties zijn meestal met een geringe onzekerheid uit de resultaten te interpoleren. Het is denkbaar dat er inputs zijn die weliswaar in principe beheersbaar zijn, maar niet of niet direct door de beherende instantie. In zulke gevallen kan men niet veel anders doen dan de berekening herhalen voor verschillende waarden van deze externe variabele. Er onstaan zo scenario-berekeningen; welke van de scenario's het meest waarschijnlijk is valt dan buiten de eigenlijke modelstudie.

Gegevens over (ontwikkelingen in) modelparameters en structuur

Dit aspect is al uitvoerig aan de orde gekomen. Vooral aggregatie, lumpen en verwaarlozen leidt tot onzekerheid, omdat het nodig wordt bij aanzienlijke veranderingen in het beheer te speculeren over de te verwachten veranderingen in modelparameters, en wellicht modelstructuur. Een deel van de onzekerheden kan worden gekwantificeerd bij de calibratie: uit de na calibratie resterende afwijking tussen model en meetgegevens kan de parameteronzekerheid worden afgeleid (bij kleinste kwadraten methoden in de vorm van de parameter covariantiematrix, bijv. Van Straten, 1983, bij unknown-but-bounded methoden in de vorm van een parameterverzameling, bijv. Van Straten, 1981). Onder de veronderstellingen dat de parameters tijdsinvariant zijn, en dat het model correct is, kan nu bij de voorspelling de parameteronzekerheid worden omgerekend in een onzekerheidsband rondom de voorspelde trajectoriën (bijv. met behulp van een kalman-filter; zie bijv. Beck et al, 1979). Omdat het moeilijk is na te gaan of aan beide genoemde voorwaarden is voldaan blijven de berekende onzekerheden onzeker, al levert het in het geheel niet berekenen van deze marges (zoals maar al te vaak het geval is) een nog grotere schijn precisie op.

Zo komen we dus terecht bij het al eerder genoemde dilemma van Beck. De vraag is nu: kunnen we er iets aan doen en zo ja, wat? In de nu volgende slotparagraaf wil ik hierover enkele ideeën aandragen.

## Remedies

Bij het zoeken naar remedies voor de gebrekkige voorspelkracht kan men twee sporen volgen. Enerzijds kan men het zoeken in het verbeteren van de modellen zelf, anderzijds in de procedure van het gebruik van modellen ten behoeve van het beheer. Naar mijn overtuiging zijn beide sporen even belangrijk om binnen een redelijke termijn voor het beheer wezenlijke verbeteringen te bereiken.

Modelverbetering

Verbetering van modellen via vergroting van het inzicht is in de eerste plaats te verwachten van doelgericht ecologisch onderzoek. Mijns inziens zouden adaptatieverschijnselen zowel op soortniveau als gemeenschapsniveau, hierbij veel aandacht dienen te krijgen. Het is van groot belang dat het onderzoek wordt gestuurd vanuit de met het werken met

modellen gebleken behoefte. Er dient dus een goede integratie tussen modelonderzoek en objectonderzoek tot stand te worden gebracht.

In de tweede plaats is nog veel onderzoek nodig aan de modellen zelf. Belangrijke thema's zijn hierbij:

- technieken om onzekerheden te kwantificeren en de gevolgen ervan zichtbaar te maken (mogelijkheden zijn hier: filtertechnieken, unknown-but- bounded parameterschatting, introductie van fuzzy parameters en variabelen);
- onderzoek naar tijdsvariante parameters en mogelijkheden hiervoor tijdsinvariabele submodellen te ontwikkelen (belangrijke techniek: tijdreeksanalyse, bijvoorbeeld niet-lineaire meer-variabele instrumental variable methoden; zie Young, 1984);
- onderzoek naar stochastische differentiaalvergelijkingen en de consequenties voor voorspellingen over ecosysteemgedrag als de parameters als stochastische grootheden worden opgevat. Vooral de niet-lineaire effecten zijn hierbij interessant voor de praktijk;
- onderzoek naar het bifurcatiegedrag van ecosysteemmodellen, en naar de theorie dat kleine fluctuaties in de buurt van bifurcatiepunten het systeem in verschillende ver uiteenlopende richtingen kan doen gaan (Prigogine, 1980). Omdat het onmogelijk is a priori de fluctuaties precies te kennen krijgt de voorspelling het karakter van mogelijkheden: er zou dit kunnen gebeuren, maar ook dat. Voor het beheer is het bovendien van belang op welke wijze men uit de buurt van eventuele bifurcatiepunten kan blijven. Ook nader onderzoek naar 'chaotisch' gedrag dat hiermee vermoedelijk samenhangt is dringend gewenst.

Voor bovenstaande onderzoeksthema's zijn de te volgen wegen wel zo'n beetje aan te geven. Dit is veel minder het geval voor de opheffing van het dilemma van Beck. Bij de formulering van het dilemma is gesteld dat modellen gebaseerd op veel 'ecologische' structuur niet kunnen worden gecalibreerd en daarom onzeker zijn. Desondanks is die ecologische structuur noodzakelijk om betrouwbare voorspellingen te kunnen maken, immers liever een enigszins onzekere maar betrouwbare voorspeling dan een zekere onbetrouwbare. De oplossing moet hierin besloten liggen dat in feite een grote hoeveelheid informatie al aanwezig is uit ervaringen in andere systemen. Met andere woorden, het dilemma van Beck wordt een schijndilemma als het mogelijk is deze kennis in de modellen te verwerken. Het gaat hier voor een belangrijk deel om semi-kwantitatieve of kwalitatieve informatie, en er is dan ook dringend behoefte aan een methode om kwalitatieve ervaring in kwantitatieve modellen te kunnen opnemen. Een mogelijke oplossing zou kunnen worden gevormd door een flexibele modelstructuur waarbij de beslissing welke elementen en interacties onder de heersende omstandigheden actief zijn wordt gestuurd door een expertsysteem dat wordt gevoed met de beschikbare ervaringsfeiten. Een dergelijk systeem is veelbelovend, maar het ontwikkelen ervan is uiteraard geen eenvoudige zaak, en vergt veel onderzoek, en een goede geïntegreerde
samenwerking tussen modelbouwers en ecologen die in staat zijn elkaars taal te verstaan.

Procedure: modellen op maat

De modelbouw is tot nu toe teveel gedomineerd door de inhoudelijk-technische eisen, en te weinig geïnspireerd door wat we eigenlijk met het model willen doen. Zonder de techniek overboord te gooien is het zinvol een geïntegreerde procedure te ontwerpen die maakt dat er een product ontstaat dat berekend is voor zijn taak. Men kan een kopspijker-

tje inslaan met een moker, maar de risico's zijn een stuk kleiner bij gebruik van een hamertje met het juiste gewicht. Een geïntegreerde procedure zoals die onze groep thans voor ogen staat ziet er in grote lijnen als volgt uit:

- na een analyse van de probleemstelling en de beschikbare beheersopties wordt een globaal model, liever nog een aantal globale modellen opgesteld, met gebruikmaking van de beschikbare kennis en ervaring, en na een grondige analyse van het gegevensmateriaal;
- de modellen worden vervolgens globaal gecalibreerd. Fijnslijperij blijft achterwege. De calibratie vindt in hoofdzaak plaats op basis van een gevoeligheidsanalyse, waarbij tevens duidelijk wordt welke delen van het model niet identificeerbaar zijn;
- de nu volgende stap is essentieel: gekeken wordt naar de gevoeligheid van de op het model te baseren beleids- of beheersbeslissingen voor belangrijke aannames in het model, en met name de niet-identificeerbare gedeeltes, voor elk model afzonderlijk en in vergelijking met elkaar;
- tenslotte wordt beslist of de globale modellen reeds eenduidige antwoorden voor het beheer opleveren. Zo ja, dan is verdere modelontwikkeling niet urgent! Zo nee, dan zal moeten worden beslist in hoeverre verdere detailmodellering nodig is en op welke gebieden aanvullend ecologisch onderzoek nodig is. De modeluitkomsten leveren hiervoor gerichte informatie op;
- eventueel wordt de procedure nu met de meer verfijnde modellen herhaald.

## Tot slot

Ecosystemen zijn voor een groot deel nog onbegrepen, en veel van wat bekend is, is fragmentarisch. Modellen voor ecosystemen weerspiegelen deze toestand, hetgeen uiteraard weinig bevredigend is. We dienen echter te beseffen dat bij de beantwoording van de complexe, en soms subtiele beheersvragen van vandaag geen alternatief voorhanden is. Modellen zijn nodig, maar ze moeten meer dan tot nu toe toegespitst zijn op het doel waarvoor ze moeten worden gebruikt, en ze dienen beter dan voorheen gebruik te maken van ervaringsfeiten en kwalitatieve kennis. Hiervoor technieken te ontwikkelen is de uitdaging voor systeemtechnologen, niet vanuit een ivoren toren positie, maar in een open en eerlijke samenspraak met zowel ecologen als beheerders.

**Een groot deel van de ideeën uit deze bijdrage is ontsproten aan de stimulerende discussies binnen de groep Milieusysteemtechnologie van de T.H. Twente, veelal naar aanleiding van concrete praktijkstudies.**

## Literatuur

Alekseev V.V. en A.N. Kornilovsky; Ecosystems stochasticity model; Ecological Modelling 28: 217-229 (1985)

Beck M.B., E. Halfon, G. van Straten; The Propagation of Errors and Uncertainty in Forecasting Water Quality, part I: Method; Working Paper WP-79- 100, International Institute for Applied Systems Analysis, Laxenburg, Oostenrijk (1979)

Beck M.B.; Hard or Soft Environmental Systems?; Ecological Modelling 11: 233-251 (1981)

Beck M.B. and G. van Straten (Eds.); Uncertainty and Forecasting of Water Quality; Springer Verlag, Berlin (1983)

Brinkman A.G. en W. van Raaphorst; De fosfaathuishouding in het Veluwemeer; Dissertatie T.H. Twente (1986)

Hosper S.H.; Herstel van het Veluwemeer en het Drontermeer door aanpak van de fosfaatbelasting en doorspoeling met polderwater; $H_2O$ 8: 172-177

Huston M.; A general hypothesis of species diversity; American Naturalist 113: 81-101 (1979)

Hutchinson G.E.; The paradox of the plankton; American Naturlist 95: 137-146 (1961)

Kwa C.L. en J. Ringelberg; Algemene ecologische begrippen en hun relatie met ecologisch beheer van oppervlaktewater; Een literatuurverkenning ten behoeve van de Commissie Ecologische Normen Waterbeheer, Universiteit van Amsterdam (1984)

Levins R.; Coexistence in a variable environment; American Naturalist 114: 765-783 (1979)

May R.M.; Will a large complex be stable?; Nature 238: 413-414 (1972)

Pielou E.C.; An introduction to mathematical ecology; Wiley-Interscience, New York (1969)

Prigogine I.; From being to becoming: time and complexity in the physical sciences; W.H. Freeman and Company, San Francisco (1980)

Richter A.F.; Mogelijkheden van biomanipulatie ten behoeve van het waterkwaliteitsbeheer in Nederland; Limnologisch Instituut Oosterzee/Nieuwersluis, verslag nr 1985-8 (1985)

Schubert R.; Lehrbuch der Ökologie; VEB Gustav Fischer Verlag, Jena (1984)

Somlyody L. en G. van Straten; Modeling and managing shallow lake eutrophication; Springer Verlag, Berlin (1986)

Straten G. van; Analysis of model and parameter uncertainty in simple phytoplankton models for Lake Balaton; In: Dubois D.M. (Ed.); **Progress in Ecological Engineering and Management by Mathematical Modelling**; 107-134, Editions CEBEDOC, Luik, Belgie (1981)

Straten G. van; Maximum likelihood estimation of parameters and uncertainty in phytoplankton models; In: Beck, M.B. and G. van Straten (eds.); **Uncertainty and forecasting of water quality**; pp. 157-172; Springer Verlag, Berlin (1983)

Streit B; Ökologie, ein Kurzlehrbuch; Georg Thieme Verlag, Stuttgart (1980)

Tischler W.; Einführung in die Ökologie; Gustav Fischer Verlag, Stuttgart (1984)

Tiwari J.L. en J.E. Hobbie; Random differential equations as models of ecosystems: Monte Carlo simulation approach; Mathematical Biosciences 28: 25-44 (1976)

Young P.; Recursive estimation and time-series analysis; Springer Verlag (1984)

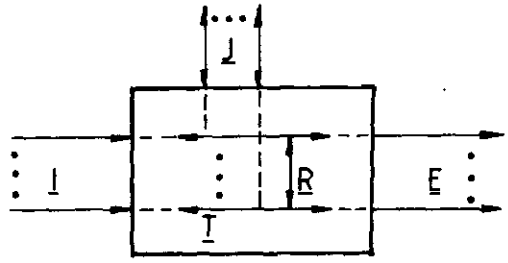
APPENDIX I: MODELVEREENVOUDIGINGEN

Laat

$\underline{C} = \underline{C}(x,y,z,t)$

vector van n variabelen als functie van de plaats x,y,z en tijd t

$\underline{I}$ = importtermen (geen functie van $\underline{C}$)
$\underline{T}$ = transporttermen (afhankelijk van ruimtelijke verdeling van $\underline{C}$)
$\underline{J}$ = uitwisselingstermen (met de omgeving, afhankelijk van $\underline{C}$ en uitwendige waarde)
$\underline{E}$ = exporttermen (een functie van $\underline{C}$)
$\underline{R}$ = reactietermen (interacties tussen de elementen van $\underline{C}$)




Algemene differentiaalvergelijking

$$\dot{C}_j = I_j + T_j + J_j - E_j + R_j \ (\underline{C},x,y,z,t) \qquad j = 1, \ldots, n$$

---

1. Tijdsmiddeling

$$\overline{C}(\theta) = \frac{1}{\tau} \int_{\theta - \frac{1}{2}\tau}^{\theta + \frac{1}{2}\tau} C(t)dt$$

middelingstijd $\tau$ groot t.o.v. snelle fluctuaties in C(t) en klein t.o.v. langzame veranderingen in $\overline{C}(\theta)$.

Consequenties/modelfouten:
a) $\overline{R}(C) \neq R(\overline{C})$
   tenzij de reacties lineair zijn
b) kruisproducten van twee of meer variabelen rond gemiddelde niet nul.
   Voorbeeld water: met $u = \overline{u} + u'$
   $C = \overline{C} + C'$
   (u stroomsnelheid, het accent duidt fluctuatie rond gemiddelde aan) resulteren termen als

$\overline{\frac{\partial}{\partial t}(u'C')} \neq 0 \longrightarrow$ turbulente diffusie

---

2. Ruimtelijke middeling

$\bar{C}(x,y,t) = \frac{1}{H} \int_H C(x,y,z,t)dz$

$\bar{\bar{C}}(x,t) = \frac{1}{A} \iint_A C(x,y,z,t)dy\,dz$

$\bar{\bar{\bar{C}}}(t) = \frac{1}{V} \iiint_V C(x,y,z,t)dx\,dy\,dz$

etc.
met x,y = horizontale richting; z = verticale richting; H = diepte; A = dwarsdoorsnede oppervlak; V = volume.

Consequenties/modelfouten:
a) uitwisselingstermen nu betrokken op ruimtelijk gemiddelden in plaats van locale waarden.
b) kruisproducten van twee of meer variabelen niet nul.
Bijvoorbeeld voor water: met $u = \bar{u} + u'$
$C = \bar{C} + C'$
u stroomsnelheid, u', C' variaties rond ruimtelijk gemiddelde. Er resteren termen als:

$\overline{\frac{\partial}{\partial x}(u'C')} \neq 0 \longrightarrow$ dispersie

c) $\bar{R}(C) \neq R(\bar{C})$ tenzij reacties lineair zijn.

Voorbeeld:
- fotosynthese
$\iiint_V f(I)\ \mu_{max}\ A(x,y,z)dx\,dy\,dz \neq \int_{\bar{H}} f(I)\ \mu_{max}\ \bar{A}(z)dz$

$\mu_{max}$: groeisnelheid
f(I): lichtfunctie
A : algenconcentratie

- roofdier R, prooi P
$\iiint_V R(x,y,z)\ P(x,y,z)dx\,dy\,dz \neq \bar{R}\ \bar{P}$

---

3. Aggregeren

Het samenvoegen van componenten tot grotere eenheden

$C_{nieuw} = \sum C_{oud}$ dim $(C_{nieuw})$ < dim $(C_{oud})$

Consequenties/modelfouten:
a) R $(C_{nieuw}) \neq$ R $(C_{oud})$

Voorbeeld fotosynthese:

$A = A_1 + A_2$

$f_j(I) = \frac{I}{I_{sj}} \exp\left(1 - \frac{I}{I_{sj}}\right)$ $\qquad j = 1, 2$

dan bestaat i.h.a. geen $I_s$ waarvoor

$f(I) = \frac{I}{I_s} \exp\left(1 - \frac{I}{I_s}\right)$

---

4. Samenballen of lumpen

Het onderduiken van processen of componenten in geaggregeerde processen.

Consequenties/modelfouten:
a) parameters worden afhankelijk van niet zichtbaar gemaakte interne structuur, dus zijn strikt genomen tijdsvariant.

Voorbeeld 1: BOD reactie

$\dot{L} = -kL$

is niet gelijk aan

$\dot{L} = -\mu \frac{L}{L_k + L} B$

$\dot{B} = \frac{1}{y} \mu \frac{L}{L_k + L} B - k_2 B$

$k(\text{nieuw}) = \frac{\mu B}{L_k + L}$ (oud) = niet tijdsinvariant

k : BOD afbraaksnelheid
L : substraat
B : bacteriebiomassa
$\mu$ : groeisnelheid
y : yield factor
$k_2$: sterftesnelheid
$L_k$: Monod-coëfficiënt

Voorbeeld 2: opnemen van het zoöplanktongraas effect bij algenmodellen in de algensterfteterm

---

5. Verwaarlozen

Van componenten en/of processen

Consequenties/modelfouten:
a) als bij 4.

Voorbeeld: verwaarlozen van adaptatieverschijnselen in phytoplankton-modellen (licht, nutriënten)

---

6. Discretiseren

$C_j^n = C(x_k, y_l, z_m, t_n) \neq C(x,y,z,t)$

$t_n = n\Delta t,\ x_k = k\Delta x,\ y_l = l\Delta y,\ z_m = m\Delta z$

Consequenties/modelfouten:
a) verminderd ruimtelijk en temporeel detail
b) discretisatiefouten bij benadering van gradiënten
Bijvoorbeeld:

$$\frac{\partial c}{\partial x} \neq \frac{1}{\Delta x}(C_{x+\Delta x} - C_x)$$

etc.

---

7. Continuiseren

Continue beschrijving van in wezen discrete processen (in ecosysteem modellering zeer vaak!).

$C(x,y,z,t) \neq C(x_k, y_l, z_m, t_n)$

Consequenties/modelfouten:
a) verwaarlozing van de statistische eigenschappen van de discrete processen. Continue parameters zouden dus in feite stochastisch en niet deterministisch moeten zijn.

---

# TOEPASSING VAN ZOETWATER EUTROFIERINGSMODELLEN IN BELEID EN BEHEER

F.J. Los[1], N.M. De Rooij[1], J.P.G. v.d. Kamer[2]

## 1.0 Inleiding

Eutrofiering wordt algemeen beschouwd als een van de grootste waterkwaliteitsproblemen van Nederland. Hiervoor zijn twee hoofdoorzaken:

1. De dominerende rol van de zwaarbelaste Rijn, die ongeveer twee derde van de Nederlandse zoetwater voorziening voor zijn rekening neemt,
2. De geringe diepte van de meeste Nederlandse meren, waardoor enerzijds de mengdiepte van het fytoplankton klein is en anderzijds de bodem grote hoeveelheden nutrienten teruglevert aan het oppervlaktewater.

Eutrofiering van zoete wateren is in Nederland al vele tientallen jaren, wellicht zelfs eeuwen, een probleem. Mogelijk is een aantal verschijnselen, die recent in zoute wateren zoals het Nederlandse deel van de Noordzee en de Waddenzee zijn waargenomen, eveneens het gevolg van eutrofiering. Hier zal echter uitsluitend aandacht worden besteed aan het zoete water.

Vele Nederlandse waterkwaliteitsbeheerders konstateren, dat de IMP-normen voor fytoplankton, uitgedrukt in eenheden chlorofyl, bij lange na niet worden gehaald. Bovendien overheersen in veel wateren de blauwalgen, die slecht in de voedselketen worden opgenomen, zodat een sterke verarming van het ecosysteem plaatsvindt. Er zijn veel maatregelen bedacht ter bestrijding van eutrofiering, maar de resultaten zijn nogal verdeeld. Daarbij komt dat de meeste maatregelen, zoals defosfatering van het effluent van rioolzuiveringsinstallaties, buitengewoon kostbaar zijn. De beheerder vraagt zich dan ook af, wat het effekt zal zijn van dergelijke saneringsmaatregelen. Helpen ze, en zo ja, in welke mate en wanneer?

Beantwoording van dergelijke vragen is meestal niet eenvoudig. Eutrofiering van ondiepe meren is een gekompliceerd proces, dat beinvloed wordt door nutriententransport in rivieren en chemische en biologische processen in de bodem zowel als in het bovenstaande water. Wiskundige modellen bieden een mogelijkheid voor een benadering, waarin de proceskennis op de verschillende deelgebieden kan worden geintegeerd. Hiermee kunnen in principe een groot aantal verschillende beheersmaatregelen worden doorgerekend tegen verhoudingsgewijs lage kosten. Aan de toepassing van dergelijke modellen zijn echter nog heel wat haken en ogen verbonden, zoals uit het volgende zal blijken.

## 2.0 Beschrijving van de modellen CHARON en BLOOM II

Bij het Waterloopkundig Laboratorium wordt sinds bijna tien jaren gewerkt aan de ontwikkeling en toepassing van eutrofieringsmodellen. Centraal hierbij staan de modellen CHARON voor de chemie van het oppervlaktewater en BLOOM II voor het fytoplankton. Momenteel wordt een derde model ontwikkeld, genaamd SEDMOD, voor de chemische modellering van de

1 Waterloopkundig Laboratorium, Delft
2 Rijkswaterstaat, Dienst Getijde Wateren, Middelburg

bodem (zie hoofdstuk 'Diskussie, beperkingen en nieuwe ontwikkelingen'). De genoemde modellen zijn ontwikkeld in samenwerking met en op kosten van de Rijkswaterstaat, aanvankelijk de Deltadienst, sinds 1 januari 1986 de dienst binnenwateren, Rijks Instituut voor de Zuivering van Afvalwater (RIZA), in het zogenaamde WABASIM projekt (WAter BASin Models).

Het chemisch model CHARON is gebaseerd op twee hoofdwetten uit de thermodynamika: de wet van behoud van massa en de massa aktie wet (minimalisatie van de vrije Gibbs energie). Het model berekent de chemische samenstelling van het oppervlaktewater als funktie van de externe belasting, de uitwisseling met de bodem en de atmosfeer, biochemische processen en de uitstroming.

Tot nu toe wordt de uitwisseling met de bodem door middel van kalibratie vastgesteld. Hieraan zijn twee grote bezwaren verbonden:

1. Vaak blijkt dat de uitwisseling tussen het oppèrvlaktewater en de bodem zeer substantieel is. Niet zelden is de fosforbelasting vanuit de bodem in de zomermaanden groter dan de externe belasting. Een adekwate berekeningswijze hiervan is daarom dringend gewenst.
2. Veel beheersstrategieen beinvloeden met name de externe nutrientenbelasting. Een belangrijke, steeds terugkerende vraag is hoe de interne nutrientenbelasting hierdoor wordt beinvloed.

Deze problematiek wordt nader besproken in hoofdstuk 'Diskussie, beperkingen en nieuwe ontwikkelingen'.

In CHARON wordt onderscheid gemaakt in evenwichtsverbindingen en langzame reaktanten. Het model bestaat uit modules voor (1) evenwichtsreakties, (2) langzame reakties en (3) koppeling met BLOOM II.

Het evenwichtsmoduul berekent de koncentratie van verbindingen, die relatief snel worden gevormd, gelet op de karakteristieke tijdschaal van fytoplankton. Het moduul voor langzame processen berekent de koncentratieveranderingen van langzame reaktanten en hun invloed op de evenwichtsverbindingen. De langzame processen worden beschreven met behulp van eerste orde differentiaalvergelijkingen. Het fytoplankton-moduul zorgt voor de kommunikatie tussen de modellen CHARON en BLOOM II, maar kan ook worden gebruikt om gemeten fytoplanktonkoncentraties aan CHARON op te leggen.

Als invoer heeft het model een initiele chemische samenstelling en de vrije Gibbs energien nodig, welke eenduidig kunnen worden bepaald uit de bekende chemische evenwichtskonstanten.

Het model is beschreven in de Rooij (1982), de Rooij et al. (1982) en de Rooij (1986, in prep.)

Het fytoplanktonmodel BLOOM II is gebaseerd op het 'Algenbloei model', dat door de amerikaanse RAND corporation is ontwikkeld en toegepast op de Oosterschelde (Bigelow et al., 1977). Het model gebruikt een optimalisatietechniek, genaamd Lineaire Programmering, om de maximale totale biomassa van verschillende fytoplanktonsoorten te berekenen gedurende een bepaalde tijdsperiode in overeenstemming met een aantal randvoorwaarden. De nauwkeurigheid, waarmee deze randvoorwaarden worden bepaald, heeft grote invloed op de uitkomsten van het model.

Het model beschouwt zes tot tien verschillende fytoplanktonsoorten, aangezien de nadelige effekten van eutrofiering niet alleen bepaald worden door de totale biomassa, maar ook door de soortensamenstelling. Deze soorten worden onderscheiden naar hun groei versus lichtrespons, temperatuursafhankelijkheid, en behoefte aan stikstof, fosfor en silicium.

Afhankelijk van de omgevingskondities kan iedere soort in het model zijn interne stochiometrie aanpassen. Hiertoe is elke soort in het model

gesplitst in verschillende (meestal 3) 'types', die karakteristiek zijn voor de eigenschappen van de soort onder extreme kondities (bijvoorbeeld fosforlimitatie). Het model kan vervolgens een van deze types in zijn optimale oplossing kiezen. De stochiometrie van de modelsoorten is echter niet beperkt tot deze extremen, maar kan hiertussen kontinu varieren omdat het model tevens elke kombinatie van types binnen een soort kan selekteren.

Fytoplanktonsoorten kunnen zowel onder veld- als onder laboratoriumkondities vaak zodanige groeisnelheden bereiken, dat hun biomassa verschillende keren per week verdubbelt. De eenvoudigste versie van BLOOM II veronderstelt daarom een evenwicht voor fytoplanktonbiomassa met een nominale tijdschaal van een week of langer. Hiermee is het mogelijk een soort bovengrens vast te stellen onder voor het fytoplankton gunstige en voor de beheerder ongunstige kondities. Het zal duidelijk zijn dat de opeenvolgende tijdstappen in de evenwichtsversie volledig onafhankelijk zijn, maar de geleidelijke veranderingen in de externe kondities leiden er niettemin toe, dat de modelresultaten vrij glad verlopen in de tijd.

Meestal worden bij de toepassing van het model extra randvoorwaarden opgelegd, die de groei in een tijdstap beperken als funktie van (1) de biomassa gedurende de vorige tijdstap en (2) de potentiele groeisnelheid (de zogenaamde groei randvoorwaarden). Hiernaast is een dynamische versie beschikbaar, die de groei in plaats van de biomassa maximaliseert met een tijdstap van een dag. Gelukkig leveren deze verschillende modelversies vaak nagenoeg hetzelfde resultaat op. Soms zijn er echter signifikante verschillen, waarbij de ene keer de ene, de andere keer de andere versie beter met de werkelijkheid overeenkomt. Dit hangt uiteraard samen met de karakteristieke tijdschalen van de processen in verschillende wateren. Met andere woorden: zelfs het dynamische gedrag van relatief simpele organismen zoals algen laat zich niet steeds eenduidig beschrijven. Verschillende vooronderstellingen leiden tot verschillende modelformuleringen, die op hun beurt tot verschillende resultaten leiden. Of deze verschillen ook konsekwenties hebben voor het beheer is een andere vraag. Voorspellingen aan de hand van verschillende modelkoncepties kunnen zeer wel tot dezelfde beleidsaanbevelingen leiden.

Om de externe randvoorwaarden te bepalen heeft het model informatie nodig omtrent de beschikbare nutrientenkoncentraties, de temperatuur, de hoeveelheid zonlicht en enkele meer-specifieke karakteristieken (diepte en helderheid). Deze randvoorwaarden kunnen allemaal direkt of indirekt worden bepaald aan de hand van metingen. Hiermee kan het model worden gekalibreerd en gevalideerd.

Het model rekent in eenheden drooggewicht, maar de metingen (en normen) zijn vrijwel altijd uitgedrukt in eenheden chlorofyl. De noodzakelijke konversie van de modeluitvoer verschilt per fytoplanktontype en hangt daarmee af van (1) de dominante fytoplanktonsoort(en) en (2) de externe kondities.

Naast de biomassa van de fytoplanktonsoorten bepaalt het model de beperkende milieukonditie(s). Een nutrientenlimitatie betekent dat de opgeloste hoeveelheid hiervan is uitgeput. Een energielimitatie betekent dat de totale aanvoer van lichtenergie juist voldoende is om de fytoplanktonproduktie gelijk te maken aan de verliezen ten gevolge van natuurlijke sterfte, respiratie en graas. In de tijdsafhankelijke modelversies kan het fytoplankton ook groei gelimiteerd zijn, wat betekent dat de omzettingssnelheid van lichtenergie naar biomassa niet snel genoeg verloopt om al het invallende licht daadwerkelijk te benutten.

Het model is beschreven in Los (1980; 1982; 1986, in prep.) en Los et al. (1982).

Zowel BLOOM II als CHARON zijn procesgerichte, deterministische modellen, die onder sterk uiteenlopende kondities zijn toegepast, zoals bij de bespreking van de resultaten nog zal blijken. Behalve in eutrofieringsstudies wordt CHARON voor zeer veel andere chemische problemen toegepast zoals het dumpen van verontreinigd slib en de bepaling van zure regen effekten.

Vanwege de nauwe samenhang van biologische en chemische processen in eutrofe systemen is een gekoppelde versie van BLOOM II en CHARON ontwikkeld, waarin de dynamische, tijdsafhankelijke versie van BLOOM II is gebruikt. Deze versie wordt JSBACH (Joint Simulation of Biology And Chemistry) genoemd.

## 3.0 Resultaten

### 3.1 Beschrijving huidige toestand

Bij de eerste kalibratie- en validatierondes van BLOOM II en CHARON is gebruik gemaakt van gegevens, die door de toenmalige Deltadienst en het toenmalige RID zijn verzameld in de jaren 1975 tot en met 1982 in het drinkwater spaarbekken de 'Grote Rug' bij Dordrecht. Deze wekelijkse meetgegevens in vier verschillende basins hebben een belangrijke rol gespeeld bij de ontwikkeling van de modellen.

Er was echter meer systematische kennis nodig omtrent de groeisnelheden van diverse fytoplanktonsoorten. Vanuit het WABASIM projekt is hiertoe een laboratoriumonderzoek uitbesteed aan het laboratorium voor microbiologie van de universiteit van Amsterdam. Dit onderzoek heeft veel nieuwe gegevens opgeleverd over de groeisnelheden als funktie van de lichtintensiteit, daglengte, en temperatuur, over de fotosynthese snelheid, en over de minimale stochiometrie van zes representatieve soorten. Hiernaast is gebruik gemaakt van literatuurgegevens.

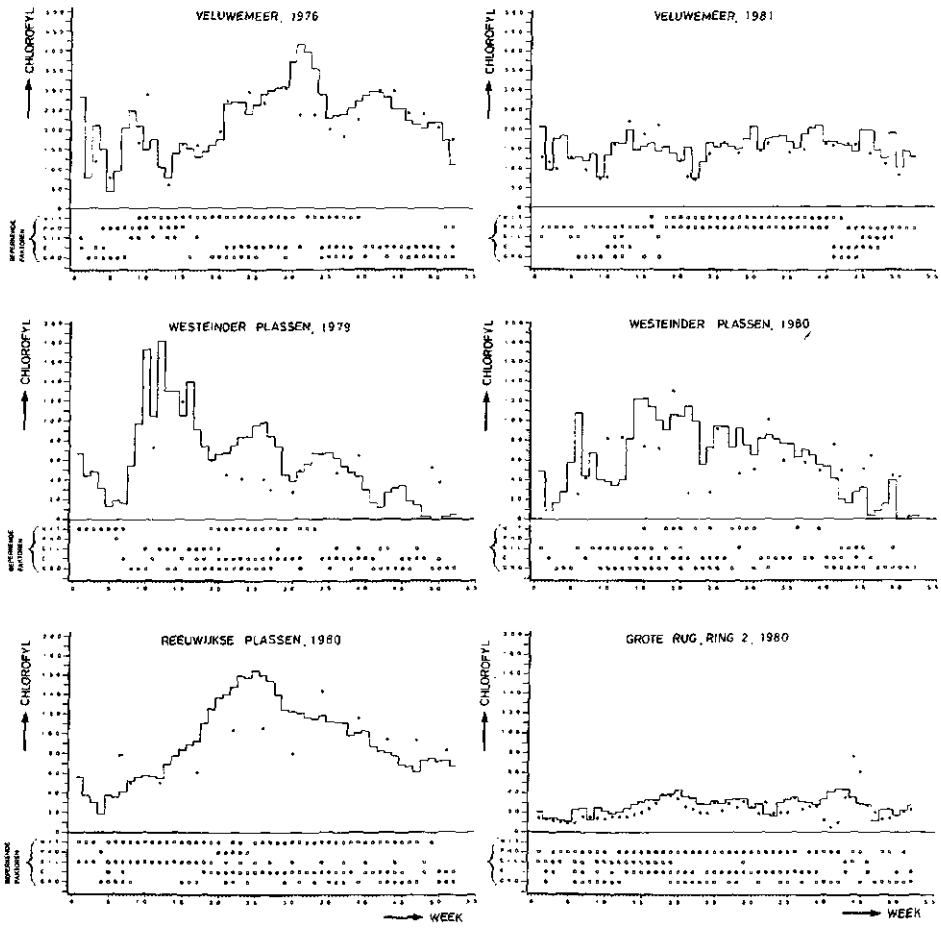
In de loop der jaren zijn de modellen, gekoppeld zowel als individueel, toegepast in een groot aantal beheersstudies. Hierbij zijn meer dan 30 verschillende meren beschouwd, dikwijls voor enkele verschillende jaren. Deze meren verschillen sterk in eigenschappen zoals nutrientenbelasting, diepte, helderheid etc. Voorbeelden van dergelijke studies zijn te vinden in Los et al. (1982), de Rooij et al. (1982a; 1982b), en Smits et al. (1985).

Bij de toepassing van de modellen vindt eerst een vergelijking plaats tussen de berekende en gemeten hoeveelheden van een aantal karakteristieke grootheden in de huidige toestand. Indien nodig wordt het model opnieuw gekalibreerd en vervolgens gevalideerd op een andere set met gegevens. Gedurende deze voor een projekt zeer kritische fase worden met het model als regel ook nieuwe berekeningen gedaan voor situaties, waarin het al eerder was toegepast. Uitgangspunt hierbij is dat een algemeen geldende set met modelkoefficienten gebruikt moet worden, ter voorkoming van curve-fitting en ter vergroting van de voorspellende waarde van het model.

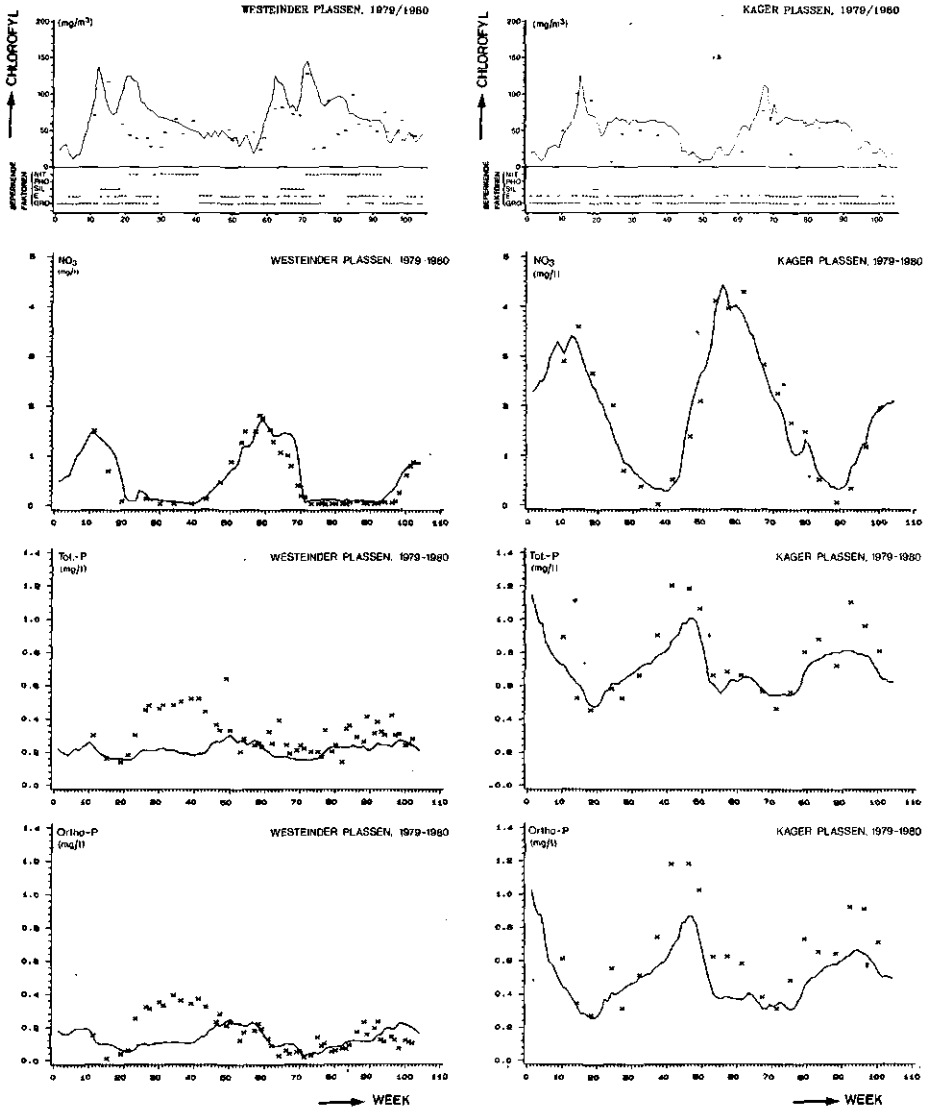
Het is overigens goed erop te wijzen, dat de waarden van veel berekende grootheden sterk van elkaar afhangen. Het is dan ook niet mogelijk iedere grootheid apart te kalibreren. Bij voorbeeld de pH, die in hoge mate bepaald wordt door de fotosynthese snelheid van het fytoplankton, beinvloedt de ligging van veel chemische evenwichten, waaronder die welke de beschikbaarheid van het nutrient fosfor bepalen.

In Fig. 1 en Tabel 1 staan enkele resultaten van het (zelfstandige) BLOOM II model voor zes verschillende gevallen. Hierbij is steeds gebruik

gemaakt van de modelversie met de groei beperkingsoptie. In Fig. 2 staan enkele karakteristieke resultaten van JSBACH voor twee van de zeven gemodelleerde meren in het Hoogheemraadschap Rijnland. Alle getoonde resultaten zijn gebaseerd op dezelfde set met invoergegevens.




Figuur 1. Resultaten van BLOOM II. Gemeten (diamanten) en berekende (histogram) chlorofyl koncentraties in ug/l en beperkende faktoren in zes verschillende gevallen. Let op het verschil in de vertikale as voor het Veluwe meer.




Figuur 2. Resultaten van JSBACH. Gemeten (kruisjes) en berekende (getrokken lijn) koncentraties van chlorofyl, nitraat, totaal- en ortho-fosfor in mg/l in de Westeinder en Kager plassen.

Enkele konklusies:

1. De voorspelde fytoplanktonniveaus, uitgedrukt in eenheden chlorofyl, komen goed overeen met de metingen, hoewel de waargenomen koncentraties bijna een faktor tien uiteenlopen.

2. Het seizoensverloop wordt over het algemeen zeer redelijk gemodelleerd. Er zijn echter uitzonderingen; in de Westeinder plassen worden vaak te hoge waarden voorspeld gedurende het tweede kwartaal.
3. De berekende waarden voor de chemische verbinding nitraat komen zeer goed overeen met de metingen. Ortho- en totaal-fosfor worden echter systematisch ondervoorspeld in de Westeinder plassen, maar in veel mindere mate in de Kager plassen. Dit resultaat wordt later besproken.
4. Berekening van de limiterende faktoren en dominante fytoplanktonsoorten komen goed overeen met de metingen.

Tabel 1. Waargenomen en berekende soortensamenstelling en beperkende faktoren (in volgorde van belangrijkheid) in vijf verschillende meren.

| Geval | Dominante soort | | Beperkende faktoren | |
|---|---|---|---|---|
| | waargenomen | berekend | waargenomen | berekend |
| Veluwe meer | Oscillatoria | Oscillatoria | N, Energie, P, Si | Energie, N, P, Si |
| Westeinder plassen | Microcystis, diatomeeen | Microcystis, diatomeeen, Oscillatoria | Energie, N, Si | Energie, N, Si |
| Reeuwijkse plassen | Oscillatoria, Lyngbya[1] | Oscillatoria, Aphanizomenon | N, P | N, P |
| Kager plassen | Microcystis, diatomeeen | Microcystis, diatomeeen | Energie | Energie |
| Grote Rug Ring2 | ? | Oscillatoria, Aphanizomenon | P | P |

1 Niet in het model opgenomen.

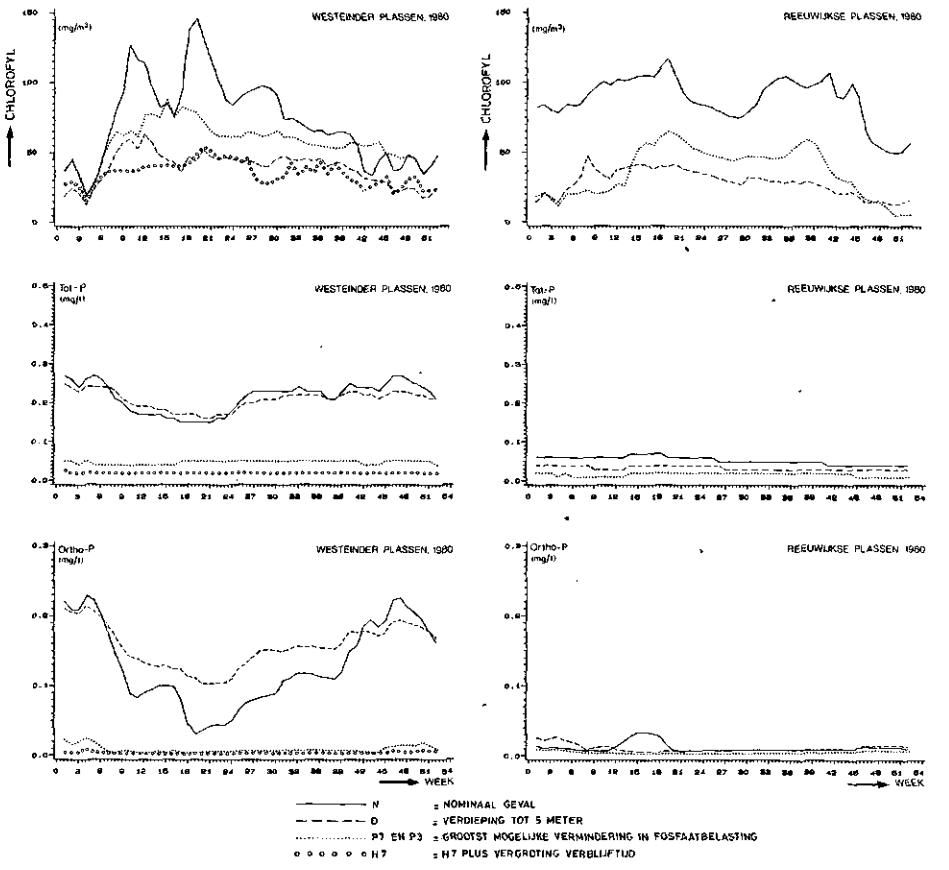
## 3.2 Simulatie van beheersscenario's

Het gekoppelde JSBACH model wordt met name toegepast om de effekten van beheersstrategieen te simuleren zoals:

- o Fosfaatverwijdering (lokaal, maar ook op nationale en zelfs internationale schaal met behulp van het model voor de Rijn, dat ontwikkeld is door Van Pagee (1981).
- o Verandering van verblijftijden en daaruit resulterende nutrientenbelastingen.
- o Veranderingen in het lichtregime, bijvoorbeeld ten gevolge van verdieping.
- o Verandering van de mengdiepte ten gevolge van artificiele menging, bijvoorbeeld in spaarbekkens.

Bij wijze van voorbeeld zijn enkele resultaten opgenomen in Fig. 3 voor twee meren in het Hoogheemraadschap Rijnland (Smits et al., 1985). Met nadruk wordt erop gewezen, dat deze voorbeelden geenszins representatief zijn. Ze zijn in tegendeel juist uitgekozen, omdat de gesimuleerde beheersmaatregelen in elk geval merkbaar afwijken van de huidige situatie.

Vaak wijkt de gesimuleerde toestand in het geheel niet af van de huidige, wat betekent dat de gesimuleerde maatregel niet effektief is.




Figuur 3. Effekt van verschillende strategien op chlorofyl, ortho-fosfor, en totaal-fosfor in de Westeinder en Reeuwijkse plassen.

## 4.0 Diskussie, beperkingen en nieuwe ontwikkelingen

Uit de vele toepassingen is gebleken, dat het model JSBACH over het algemeen redelijk tot goed in staat is om de nominale situatie te beschrijven in ondiepe, eutrofe wateren. In het volgende zullen vier vragen aan de orde komen: (1) Hoe gedraagt het model zich in andere dan de hier getoonde gevallen? (2) Wat valt er te zeggen over de betrouwbaarheid van de modellen, met name voor wat betreft de simulatie van saneringsmaatregelen? (3) Hoe goed is het koncept van de twee gebruikte modellen? (4) Hoe kan het signifikante verschil tussen de berekende en gemeten ortho- en totaal-fosfaat worden verklaard in de Westeinder plassen?

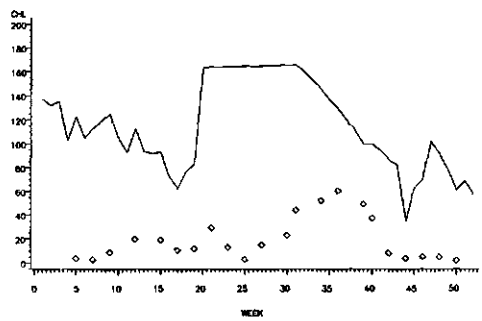
Over het algemeen zijn de modelresultaten in termen van chlorofyl, limiterende faktoren en chemische verbindingen vergelijkbaar met de hier

getoonde voorbeelden. Dat geldt in mindere mate voor de berekende soortensamenstelling. Deze wijkt in een aantal gevallen af van de metingen, hoewel de berekende dominante groep (meestal blauwalgen) als regel met de waarnemingen overeenkomt. Met name het onderscheidend vermogen tussen Oscillatoria en Microcystis is voor verbetering vatbaar.

Het grote aantal suksesvolle modelberekeningen voor sterk uiteenlopende gevallen is de belangrijkste rechtvaardiging voor de toepassing van het model ter voorspelling van toekomstige situaties in bestaande, en soms zelfs in niet bestaande meren zoals het toekomstige Zoommeer. Hierbij moet worden opgemerkt dat de gesimuleerde kondities meestal vergelijkbaar zijn met de kondities in een van de meren (niet per se hetzelfde) waarop het model eerder is toegepast.

Hiernaast wordt sinds ongeveer een jaar gewerkt aan de mathematische onzekerheidsanalyse van de modellen. De methoden, die hiervoor in de literatuur worden beschreven, zoals de Monte Carlo methode, zijn gemakkelijk toepasbaar op kleine modellen, maar veel moeilijker op komplexe modellen met grote aantallen parameters, zoals BLOOM II, CHARON en JSBACH. Hierdoor is het nog niet mogelijk een bandbreedte rondom de modelresultaten te bepalen met de bijbehorende betrouwbaarheidsintervallen. Op dit gebied is zeker nog meer theoretisch onderzoek noodzakelijk.

Soms bestaat er een aanzienlijk verschil tussen de berekeningen en metingen zoals blijkt uit Fig. 4. Volgens de berekeningen is het potentiele fytoplanktonniveau in het Braassemermeer vele malen hóger dan de waarnemingen. Dit moet worden toegeschreven aan een onjuiste berekening van het energiebudget, aangezien de gemeten opgeloste nutrietenkoncentraties voldoende hoog zijn voor een sterke fytoplanktonontwikkeling. Zelfs de berekende, veel te hoge fytoplanktonniveaus worden slechts gedurende korte tijd beperkt door de beschikbare nutrientenniveaus. Mogelijk heeft de aanwezigheid van een diepe zandwinningsput iets te maken met het opmerkelijke energiebudget. Het mengingspatroon zou ertoe kunnen leiden dat (levend) fytoplankton massaal in deze put bezinkt. Om deze mogelijkheid verder te onderzoeken kan een 3-dimensionale versie van JSBACH worden gebruikt. Hiervan zijn echter nog geen resultaten beschikbaar. Meer in het algemeen geldt dat de invloed van hydrodynamische processen op de ontwikkeling van fytoplankton nog onvoldoende is onderzocht.




Figuur 4. Gemeten (diamanten) en berekende (getrokken lijn) chlorofyl koncentraties in ug/l in het Braassemermeer.

Een van de sterkste punten van het CHARON is de manier waarop evenwichtsreakties worden opgelost met gebruikmaking van universele, thermodynamische wetten. Hierdoor is het model zeer flexibel en toepasbaar in kompleet verschillende chemische systemen met kompleet verschillende tijdschalen. Als voorbeeld kan hier worden genoemd de berekening van de effekten van gedumpt havenslib op het grondwater. Hierbij gaat het om evenwichten, die pas na tientallen jaren worden bereikt.

BLOOM II is onkonventioneel vanwege de doelstelling (maximalisatie van biomassa of produktie) en oplossingstechniek (lineaire programmering). In andere modellen zoals beschreven door Di Toro et al.(1977), Nyholm (1978) en Bierman et al. (1979) wordt een stelsel van differentiaalvergelijkingen opgelost. De verschillen komen vooral naar voren in de manier, waarop de keuze tussen verschillende fytoplanktongroepen plaatsvindt, zo die in de laatste groep modellen al worden onderscheiden. De opzet van BLOOM II is vooral om praktische redenen gekozen. Er is sinds jaar en dag behoefte aan een beheersmodel, dat antwoord kan geven op vragen zoals:

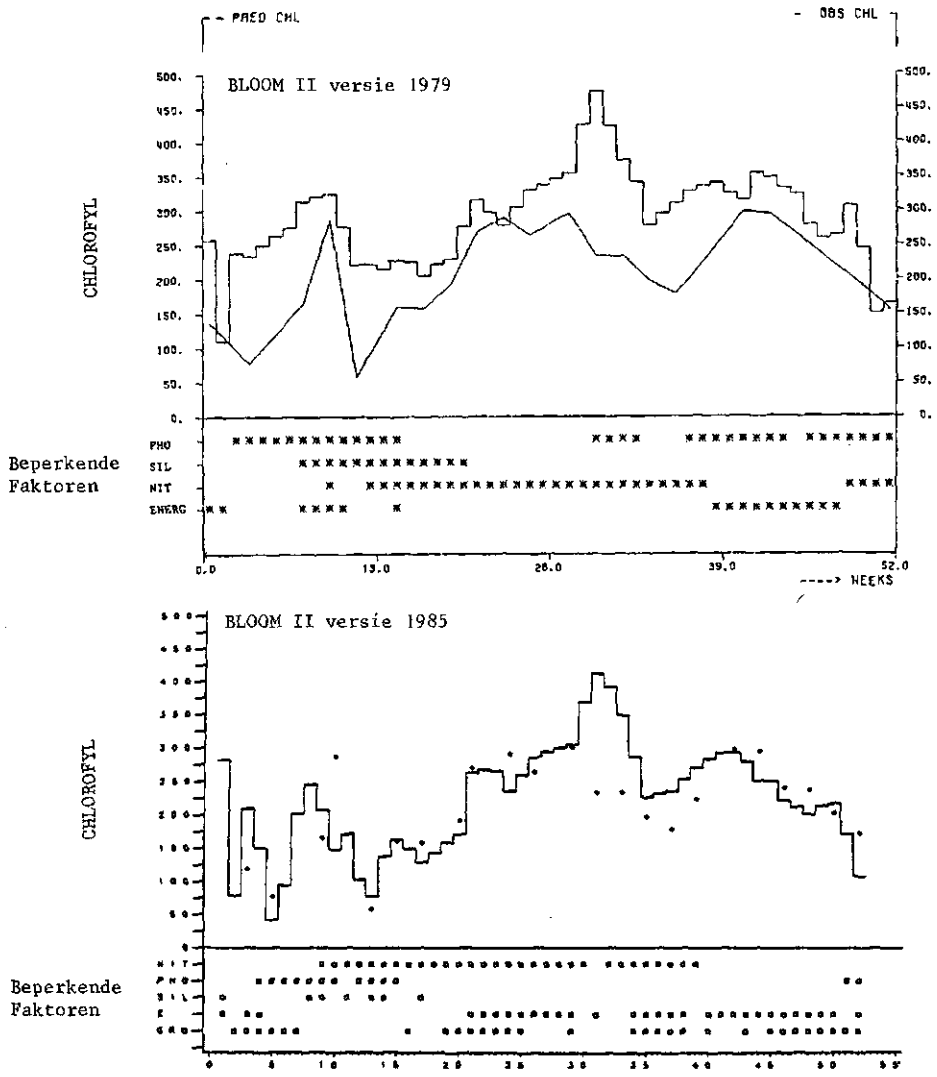
- Wat is de te verwachten omvang van een algenbloei onder de voor het fytoplankton gunstigste kondities, die in een meer voorkomen?
- Welke soorten zullen overheersen?
- Wat is het te verwachten effekt van beheersmaatregelen?

Het koncept van BLOOM II is afgestemd op dit soort vragen. Dat wil overigens niet zeggen, dat de biologie van het fytoplankton geen belangrijke rol speelt in het model. Het blijkt integendeel juist noodzakelijk om een groot aantal fysiologische en ecologische karakteristieken te modelleren, zoals variabele stochiometrie, om realistische resultaten te verkrijgen.

Een theoretische beschouwing over het modelkoncept is te vinden in Los (1982 en 1986, in prep.).

De evolutie van het model kan worden geillustreerd aan de hand van het Veluwemeer in 1976. Dit geval werd voor het eerst met het model doorgerekend in 1979 (Los et al., 1982) tijdens een grote, nationale studie betreffende de waterhuishouding van Nederland (het zogenaamde PAWN projekt van de Rijkswaterstaat). Overeenkomstig de doelstelling werd het chlorofylniveau gedurende het gehele seizoen vrij konsekwent overvoorspeld. Hetzelfde geval werd opnieuw doorgerekend in 1985 tijdens een projekt betreffende de sanering van de randmeren. Uit een vergelijking van de resultaten (Fig. 5) blijkt dat de huidige modelversie ertoe neigt de aktuele in plaats van de maximale biomassa's te berekenen. Dit komt doordat kennistoename ertoe geleid heeft, dat de randvoorwaarden, die het model bij de optimisatie krijgt opgelegd, alsmaar strenger zijn geworden.

Hetzelfde geval leent zich tevens voor een andere belangrijke konstatering: een model behoeft zeker niet altijd perfekt te zijn om er toch verantwoorde voorspellingen mee te doen. De 1979 versie van BLOOM II voorspelde dat het chlorofyl jaarmaximum min of meer zou halveren tot 160 a 270 ug/l, als de totale fosforkoncentratie zou dalen tot 0.23 mg/l (de gemiddelde waarde gedurende vier recente jaren). Let wel, JSBACH was destijds nog niet operationeel en het was daardoor niet mogelijk het toekomstig fosforgehalte te voorspellen. In plaats hiervan is het in BLOOM II ingevoerde fosforgehalte stap voor stap verminderd. De bandbreedte weerspiegelt de toenmalige onzekerheid in de verhouding tussen fytoplankton-drooggewicht en -chlorofyl. Vergelijking met Tabel 2 toont aan, dat de voorspelling zeer akseptabel was, ook al was het model veel minder ver ontwikkeld dan nu het geval is.




Figuur 5. Berekening van totaal chlorofyl (ug/l) in het Veluwe meer in 1976 door de 1979 en door de 1985 versie van BLOOM II (1979 versie: berekend is histogram, gemeten is getrokken lijn; 1985 versie: berekend is histogram, gemeten is diamand).

Tabel 2. Waargenomen jaar maximum van totaal fosfor and chlorofyl in het Veluwemeer na vermindering van de fosforbelasting.

| Jaar | Totaal P maximum | Totaal Chlorofyl maximum |
|---|---|---|
| 1980 | 0.23 | 221 |
| 1981 | 0.22 | 166 |
| 1982 | 0.18 | 149 |
| 1983 | 0.26 | 188 |

Bij de bespreking van het chemische model CHARON is al gewezen op de belangrijke rol van de bodem in de nutrientenhuishouding van ondiepe meren. Het ligt dan ook voor de hand eutrofieringsmodellen voor het oppervlaktewater, zoals JSBACH, te koppelen aan een sedimentmodel. Momenteel is men op het Waterloopkundig Laboratorium bezig met de ontwikkeling van het model SEDMOD, dat in de loop van 1986 moet worden toegepast op de Loosdrechtse plassen en diverse randmeren. Dat een dergelijk model niet eerder operationeel is geworden, komt vooral door gebrek aan gegevens: konceptuele sedimentmodellen bestaan al sinds een aantal jaren. De grote gradienten die optreden in lagen van enkele centimeters, en de grote horizontale inhomogeniteiten van bodems, ondermeer tengevolge van variaties in samenstelling, bemoeilijken echter de verzameling van goede, betrouwbare gegevens in hoge mate. Of de gegevens, die in de afgelopen jaren zijn verzameld door de Delta Dienst in het spaarbekken de Grote Rug en door de TH Twente in het Veluwemeer, voldoende houvast bieden om SEDMOD te kalibreren, en mischien zelfs te valideren, zal in de loop van 1986 moeten blijken.

De sterke ondervoorspelling van het ortho-fosforgehalte in de Westeinder plassen in 1979 is een interessant, wellicht zelfs een verontrustend fenomeen vanuit beheersstandpunt. Soortgelijke verschillen tussen berekende en gemeten gehaltes zijn ook in andere Nederlandse meren gevonden, niet alleen voor fosfor, dat bij veel chemische reakties betrokken is, maar ook voor silicium. Zeer opvallend is de sterke stijging van het siliciumgehalte van het IJsselmeer in de (droge) zomer van 1976 met een faktor tien juist in een periode, waarin de externe belasting verwaarloosbaar klein was. Uiteindelijk werd het gehalte zelfs hoger dan in de Rijn/IJssel. Aangezien er geen andere mogelijke bron is, moet deze 'explosieve' toename van het nutrientengehalte wel het gevolg zijn van belasting vanuit de bodem.

Uit een zorgvuldige analyse van JSBACH resultaten en waterkwaliteitsmetingen is gebleken dat een 'explosieve' fluks voorkomt wanneer zuurstof en nitraat (nagenoeg) uitgeput raken aan het bodemoppervlak. Onder die omstandigheden lossen de Fe(OH)3 coatings van de bodemdeeltjes op, waardoor het sediment zijn konsistentie verliest. Veel stoffen waaronder fosfaat lossen op en diffunderen naar het bovenstaande water, aangezien de koncentraties hierin vele malen lager zijn dan in de bodem. Een dergelijke 'explosieve' fluks is het meest waarschijnlijk in de tweede helft van de zomer, wanneer de temperaturen hoog, en de windsnelheden laag zijn, en wanneer het verbruik van zuurstof en nitraat (door produktie van fytoplankton en door denitrifikatie) hoog zijn.

Dit fenomeen is momenteel niet opgenomen in JSBACH en kan dus ook niet adekwaat met behulp van dit model worden beschreven. Het zou een zeer waardevolle uitbreiding van de huidige eutrofieringsmodellen betekenen,

wanneer in de toekomst een sedimentmodel zoals SEDMOD in staat zou zijn dit soort fluksen te voorspellen.

Tenslotte moet nog worden opgemerkt dat in de modellering tot nu toe slechts aandacht is besteed aan fysische, chemische en biologische processen op lage trofieniveaus. Zowel uit de resultaten van praktijkmaatregelen (met name defosfatering), als uit de modelresulaten blijkt, dat eutrofiering slechts ten dele, en soms in het geheel niet, kan worden bestreden met behulp van maatregelen, die genoemde processen beinvloeden. Langzamerhand groeit dan ook het besef, dat een sterker biologisch getinte aanpak van de eutrofiering op lange termijn wellicht veel gunstiger perspektieven biedt voor de oplossing van dit probleem. Begrippen als geintegreerd waterbeheer en biomanipulatie raken snel ingeburgerd en worden inmiddels serieus overwogen naast of zelfs in plaats van de klassieke maatregelen ter bestrijding van eutrofiering. Juist op dit terrein zullen modellen in de toekomst een grote rol gaan spelen.

## 5.0 Dankwoord

De hier beschreven modellen konden alleen maar ontwikkeld worden dankzij de steun van en samenwerking met de Delta Dienst en het RIZA van de Rijkswaterstaat. Voorts is het gebruik van gegevens van het Hoogheemraadschap van Rijnland van grote betekenis voor de kalibratie en validatie van de modellen.

## 6.0 Referenties

Bierman, V.J. Jr, and D.M. Dolan, 1979. Modelling of phytoplankton-nutrient dynamics in Saginaw Bay, Lake Huron, Journal Great Lakes Research, Vol. 7, No. 4, p. 409-439.

Bigelow, J.H., J.G. Bolten, and J.C. De Haven, 1977. Protecting an Estuary from Floods--A Policy Analysis of the Oosterschelde: Vol. IV, Assessment of Algae Blooms, A potential Ecological Disturbance, Rand Corp.

Di Toro, Dominic M., Robert V. Thomann, Donald J. O'Connor and John L. Mancini, 1977. Estuarine phytoplankton models-verification analysis and preliminary applications,
In: E.D. Goldberg (ed.); The sea Volume 6, Marine modeling, New York.

Los, F.J., 1980. Application of an algal bloom model (BLOOM II) to combat Eutrophication. Publikatie nummer 230., Waterloopkundig Laboratorium, Delft. Tevens gepubliceerd in Hydrobiological Bulletin, 14, p. 116-124.

Los, F.J., 1980. An algal bloom model as a tool to simulate management measures. In: J. Barica and L. R. Mur (eds.), Developments in Hydrobiology, Vol. 2, Dr. W. Junk b.v. Publishers, The Hague, p. 171-178.

Los, F.J., 1982. Mathematical simulation of algae blooms by the model BLOOM II. Report R1310-7, Waterloopkundig Laboratorium, Delft.

Los, F.J., 1986. Mathematical simulation of algae blooms by the model BLOOM II. Part 2. Modifications and extensions of the model. Report R1310, Waterloopkundig Laboratorium, Delft(in prep.).

Los, F.J., N.M. de Rooij, J.G.C. Smits and J.H. Bigelow, 1982. Design of of Eutrophication Control Strategies. Rand Corp. N-1500/6-NETH.

Nyholm, Niels, 1978. A simulation model for phytoplankton growth and nutrient cycling in eutrophic, shallow lakes,
Ecological Modelling, Vol. 4, p. 279-310.

Van Pagee, J.A., 1981. Toepassing van het waterkwaliteitsmodel MODQUAL op de Rijn, Waterloopkundig Laboratorium, Rapport R1056 VII/S321 VI.

Rooij, N.M. de, 1980. A chemical model to describe nutrient dynamics in lakes. In: J. Barica and L. R. Mur (eds.), Developments in Hydrobiology, Vol. 2, Dr. W. Junk b.v. Publishers, The Hague, p. 139-150.

Rooij, N.M. de, J.G.C. Smits, F.J. Los, J.C Stans, B. de Groot en R. Klomp, 1982a. Waterkwaliteitsmodel IJsselmeer; onderzoek naar de invloed van een aantal beheersmaatregelen op de eutrofiering van het IJsselmeer, Waterloopkundig Laboratorium, Verslag onderzoek R 1552.

Rooij, N.M. de, M.F.X. Veul en B. de Groot, 1982b. Berekeningen toekomstige waterkwaliteit van het zoete Grevelingen, het Volkerak en het Zoommeer, Waterloopkundig Laboratorium, Verslag onderzoek R 1644/ R 1645.

Rooij, N.M. de, 1986. Description of CHARON, Report R1310, Waterloopkundig Laboratorium, Delft (in prep.).

Smits, J.G.C., J.C. Stans, F.J. Los and N.M. De Rooij, 1985. Waterkwaliteitsmodel Rijnland. Rapport R1651, Waterloopkundig Laboratorium, Delft.

# EEN MODEL VOOR DE RESPONSIE VAN WATER- EN MOERASPLANTEN OP DE WATERSAMENSTELLING

M.J. Wassen, A. Barendregt, E. Lippe, J.T. de Smidt en M.C.H. Witmer

Interfakultaire Vakgroep Milieukunde RU Utrecht

## Doel en modelkeuze

De mogelijkheid veranderingen in de waterhuishouding te simuleren riep de oecologische vraag op, hoe plantesoorten en vegetatietypen reageren op die veranderingen. Deze mogelijkheid ontstond door de ontwikkeling van een simulatiemodel van de regionale grondwaterstromingen in het Gooi en de Vechtstreek (Witmer, in voorbereiding), als onderdeel van het interdisciplinair onderzoeksproject "Functies en functieverlies van de zoetwatervoorraad in het Gooi". Dit hydrologisch model geeft aan welke veranderingen er optreden in de hoeveelheden van grond- en oppervlaktewater bij wijzigingen in de grondwateronttrekkingen in het Gooi en bij wijzigingen in de polderpeilen. In aansluiting hierop is een voorspellingsmodel ontwikkeld (ICHORS), waarmee de effecten van die veranderingen op plantesoorten en vegetatietypen van de Vechtstreek kunnen worden aangegeven. De ontwikkeling van dit model is mede gefinancierd door Provinciale Waterstaat van Noord-Holland, die voor het opstellen van het waterhuishoudingsplan dezelfde behoefte had aan kennis over de effecten van ingrepen in de waterhuishouding op water- en moerasplanten.

Gekozen is voor een descriptief model, dat berust op empirisch gevonden correlaties tussen plantesoorten en waarden van milieufactoren. In het model worden geen experimenteel vastgestelde causale relaties verwerkt, maar statistische verbanden. De onderlinge interacties tussen de biotische componenten van de ecosystemen en de invloed van de biotische op de abiotische componenten worden niet expliciet onderzocht, hoewel deze impliciet in de correlaties aanwezig kunnen zijn.

De plantesoorten zijn gekozen als biotische parameters omdat soorten relatief goed zijn gedefinieerd. Dit is veel minder het geval op het integratieniveau van de levensgemeenschap. Het model is op correlatieve verbanden gebaseerd omdat die onderzocht kunnen worden voor alle in een gebied voorkomende plantesoorten en veel milieufactoren tegelijk. Bovendien kan al na één of twee vegetatieseizoenen een model worden opgesteld. Dit is belangrijke winst vergeleken met modellen die berusten op causale verbanden tussen milieufactoren en plantesoorten. Causaal onderzoek is veel arbeidsintensiever en kan om die reden moeilijk op korte termijn uitspraken doen over een groot aantal soorten.

## Methode

In het veld zijn van een groot aantal waarnemingsgebieden gegevens verzameld over abiotische parameters, waaronder de watersamenstelling, en de floristische samenstelling van de vegetatie.

Het onderzochte gebied beslaat een groot deel van de Vechtstreek. Tevens zijn in de omgeving van Groet en Petten gedeelten van de binnenduinrand en het gebied met zoute kwel achter de Hondsbossche Zeewering onderzocht. Voor het verzamelen van de waarnemingen zijn "homogene gebieden" onderscheiden. De homogeniteit van deze waarnemingsgebieden is gedefinieerd door per milieufactor de maximaal toelaatbare variatie vast

te stellen. Aan de waarnemingsgebieden is tevens de eis gesteld dat geen sterke veranderingen zijn opgetreden in het nabije verleden, zoals waterstandsdaling of sterke eutrofiëring. Daarmee wordt voorkomen dat waarden van milieufactoren worden gerelateerd aan plantesoorten die zich niet in het huidige milieu kunnen handhaven. Er zijn 800 waarnemingsgebieden onderzocht, waarin 200 soorten water- en moerasplanten zijn aangetroffen.

Met behulp van multipele regressie techniek zijn vergelijkingen berekend die de relatie beschrijven tussen enerzijds de aan- en afwezigheid van water- en moerasplanten en anderzijds de waarden van een aantal abiotische milieufactoren. Deze regressievergelijkingen zijn daarna gebruikt om voorspellingen te doen over de effecten van veranderingen in waterkwaliteit op soorten. De methode wordt uitvoerig besproken in Barendregt et al. (1986).

Parameterkeuze

Voor het berekenen van in de praktijk bruikbare regressies is het nodig veel waarnemingen te verkrijgen van plantesoorten bij verschillende combinaties van (voor de plantesoorten relevante) milieufactoren. Wijzigingen in de watersamenstelling beïnvloeden wellicht alle plantesoorten die voorkomen in gebieden met hoge waterstanden, maar in elk geval de planten die afhankelijk zijn van grond- of oppervlaktewater. Daarom zijn alleen de hydrofyten en freatofyten (Londo, 1975), voorkomend in aquatische en semi-aquatische ecosystemen, in het onderzoek betrokken.

Een belangrijke keuze is die van de milieuparameters. De parameters die in het model gebruikt zijn, zijn zowel discrete als continue parameters. Ze vormen een verzameling van sturende parameters die de standplaats en de plant indirect beïnvloeden en parameters die direct fysiologisch invloed hebben. Gekozen is voor het opnemen van veel parameters in het model. Hiermee is het risico verkleind dat een belangrijke milieufactor buiten beschouwing blijft. Wel is dan de kans groot op onderlinge correlaties, waarmee bij de verwerking van de gegevens rekening gehouden dient te worden.

De waterstand is in natte gebieden indirect van invloed op de plantengroei, tenzij de waterstand zover daalt dat de vochtvoorziening van de planten in gevaar komt. De waterstand reguleert bijvoorbeeld redoxomstandigheden en temperatuur, die weer invloed hebben op bodemchemische processen. De oppervlaktewaterstanden (in zomer en winter) zijn als parameter in het model opgenomen. Over de grondwaterstanden waren geen gegevens beschikbaar. In semi-aquatische systemen komen de oppervlaktewaterstand en het freatisch vlak echter sterk overeen. Derhalve is voor semi-aquatische systemen eveneens de oppervlaktewaterstand gebruikt. Het verschil tussen zomerpeil en winterpeil is bovendien als aparte parameter in het model gebruikt. Betere maten om waterstandfluctuaties vast te leggen, zoals duurlijnen (Niemann, 1973) vereisen waterstandwaarnemingen over het gehele jaar. Deze waren niet beschikbaar.

In lager gelegen gebieden, die grenzen aan hoger gelegen pleistocene en holocene zandgronden kan kwel optreden van relatief voedselarm en mineraalrijk grondwater. De chemische en fysische eigenschappen van dit water hebben een belangrijke invloed op plantesoorten uit kwelmilieus (Van Wirdum, 1979, 1982; Verhoeven et al., 1983; Grootjans, 1985). Het verschil tussen de potentiaal van het eerste watervoerende pakket en de oppervlaktewaterstand (in zomer en winter) is gebruikt als parameter voor kwel of inzijging. Behalve het potentiaalverschil heeft de weerstand van de bodem invloed op de omvang van de grondwaterstroming. Deze

kan lokaal sterk verschillen. Derhalve is dit potentiaalverschil slechts in het model opgenomen als een discrete variabele die de verticale stromingsrichting van het grondwater aangeeft. Het verschil tussen zomer en winter in potentiaal van het eerste watervoerende pakket is in het model opgenomen als maat voor de constantheid van de grondwaterinvloed.

In alle waarnemingsbieden werd de samenstelling van het oppervlaktewater resp. het interstitiëel-water bepaald. De monsters werden geanalyseerd op macroionen, nutriënten, zuurgraad en ijzer- en siliciumgehalte. De ionenratio (een maat voor de relatieve kalkrijkdom van het water - Van Wirdum, 1979) werd als aparte parameter opgenomen in het model. Op grond van gedetailleerde bodemkarteringsgegevens werd van de bodemlagen 0-30 cm, 30-60 cm en 60-120 cm het aandeel aan klei, zand, zavel, veen, humus en sapropelium bepaald. Voor de bovenste bodemlaag werd het hoofdbestanddeel en de eventuele bijmenging aangegeven; voor de andere twee onderscheiden bodemhorizonten alleen het hoofdbestanddeel.

Statistische verwerking

De gegevens zijn statistisch verwerkt met logistische regressie (Dobson, 1983; McCullagh & Nelder, 1983), een regressietechniek die met binominale (tweewaardige) responsvariabelen werkt. Als responsvariabele is de aan- resp. afwezigheid van een soort genomen. De belangrijkste reden hiervoor werd gevormd door de statistisch gezien aantrekkelijke eigenschappen van binominale gegevens. Een andere reden was de beschikbaarheid van programmatuur voor de verwerking van dit soort gegevens.

Bij logistische regressie is de responsvariabele een kans, in dit geval de kans op het voorkomen van een plantesoort. De wijze waarop de kans afhangt van een milieuparameter wordt uitgedrukt door een responsiecurve. In de praktijk blijkt deze curve vaak een eentoppige optimumcurve te zijn (Austin 1980, 1984). Het logistische regressiemodel is in staat dergelijke curves te beschrijven. Het heeft de gedaante
$p(x) = \exp(f(x)) \;/\; 1 + \exp(f(x))$, waarbij $f(x) = ax^2 + bx + c$.

Het model geeft door de kans $p(x)$ het optimum en de tolerantie van de soort voor een milieuvariabele (x) aan. Aangezien er in totaal 24 milieuvariabelen zijn, is er een aanpassing in de procedure gemaakt. Hierbij wordt $f(x)$ beschouwd als een combinatie van verschillende milieufactoren, zodat
$f(x_1,x_2,\ldots) = a_1x_1^2 + b_1x_1 + a_2x_2^2 + b_2x_2 + \ldots + c$

De berekening van de regressies is verricht met het statistische pakket GENSTAT (Alvey et al., 1977). De procedure werkt stapsgewijs. Om beurt wordt een variabele aan het begin-model toegevoegd, waarna met de deviantie getest wordt welke variabele het beste de aan- of afwezigheid van de soort beschrijft. De deviantie is analoog aan de restkwadratensom bij lineaire regressie. Deze variabele wordt in het model opgenomen, waarna de procedure opnieuw start met het beurtelings toevoegen van nog niet opgenomen variabelen aan het nieuwe model. De procedure stopt als er statistisch gezien geen verbetering meer aangebracht wordt aan het model, of als er reeds 10 variabelen zijn opgenomen. Deze werkwijze heeft het voordeel, dat een variabele met sterke correlatie met reeds toegevoegde variabelen alleen aan het model wordt toegevoegd als deze onafhankelijk van andere variabelen bijdraagt tot een betere voorspelling.

Volgens deze procedure zijn regressievergelijkingen opgesteld voor 135 soorten. Deze modellen zijn verwerkt in het programma ICHORS, dat waarden van alle opgenomen variabelen (een kwantitatieve milieu-omschrijving) als invoer nodig heeft en als uitvoer de kans op aantreffen geeft voor de opgenomen soorten.

## Betrouwbaarheidsintervallen

Een groot voordeel van logistische regressie is dat het mogelijk is om betrouwbaarheidsintervallen aan te geven voor de voorspelde kans. Deze berekeningen zijn analoog aan die bij lineaire regressies. Als er een belangrijke factor, die niet gecorreleerd is met de gemeten factoren, ontbreekt, zal dat zich uiten in een breed betrouwbaarheidsinterval. Uit berekeningen voor 16 soorten onder 55 verschillende milieuomstandigheden blijkt dat de 95%-betrouwbaarheidsintervallen redelijk smal zijn; gemiddeld tussen 0.1 en 0.2 (Barendregt et al., 1985). Dit is een aanwijzing dat direct of indirect de belangrijkste factoren gemeten zijn.

## Validatie

Een van de methoden om ICHORS te testen, is te onderzoeken hoe goed het model voorspelt op een onafhankelijke dataset. Voor een aantal soorten is dit gebeurd door de dataset (N=800) random in twee delen te splitsen en vervolgens een regressievergelijking die op de ene helft berekend is toe te passen op het onafhankelijke andere deel.

Het toetsen van de kwaliteit van de voorspellingen levert problemen op. Het model voorspelt kansen en in de praktijk is alleen realisering van die kansen zichtbaar (aan- of afwezigheid van de soort). De wijze waarop dit probleem is aangepakt, zal worden verduidelijkt aan de hand van tabel 1. De onafhankelijke dataset is ingedeeld in vier (ongeveer

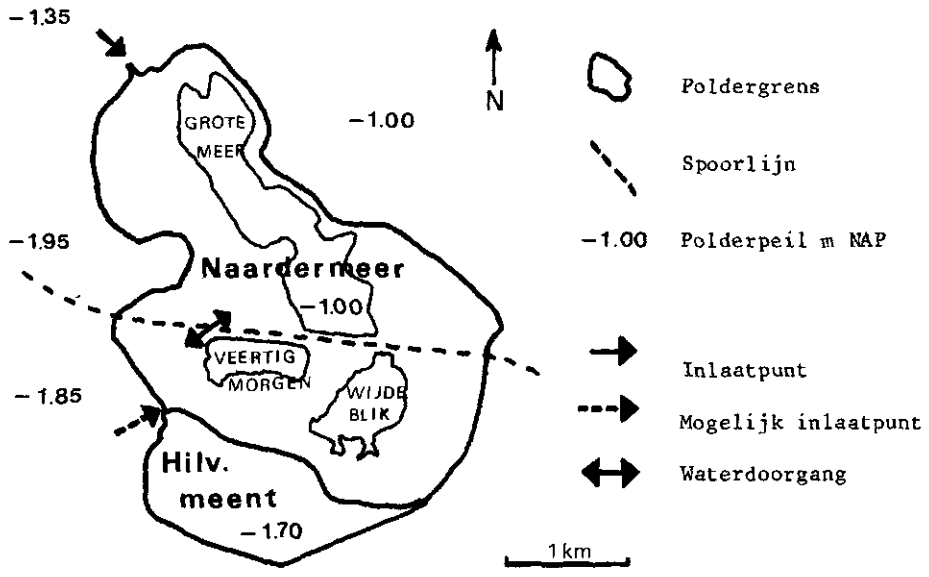
Tabel 1. Toetsing regresssievergelijkingen op een onafhankelijke dataset (N=379). De waarnemingen zijn ingedeeld in 4 klassen met oplopende kansen. Binnen een klasse wordt het voorspelde en het gevonden aantal keren dat een soort aanwezig is, uitgedrukt in percentages. $X^2$-test met als nulhypothese: het model heeft geen voorspellende waarde.

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| Butomus umbellatus ($X^2$ = 102.07, 3 d.f., p 0.001) | | | | |
| Voorspeld percentage | 2.111 | 17.129 | 30.697 | 73.849 |
| Gevonden percentage | 1.923 | 15.854 | 23.333 | 54.237 |
| Aantal waarnemingen | 208 | 82 | 30 | 59 |
| Caltha palustris ($X^2$ = 30.85, 3 d.f., p 0.001) | | | | |
| Voorspeld percentage | 2.772 | 15.696 | 31.094 | 62.611 |
| Gevonden percentage | 4.979 | 11.250 | 29.032 | 29.630 |
| Aantal waarnemingen | 241 | 80 | 31 | 27 |
| Elodea nutallii ($X^2$ = 118.12, 3 d.f., p 0.001) | | | | |
| Voorspeld percentage | 3.197 | 17.164 | 32.695 | 60.395 |
| Gevonden percentage | 4.459 | 21.918 | 28.205 | 64.545 |
| Aantal waarnemingen | 157 | 73 | 39 | 110 |
| Glyceria maxima ($X^2$ = 125.66, 3 d.f., p 0.001) | | | | |
| Voorspeld percentage | 8.446 | 30.027 | 50.047 | 82.592 |
| Gevonden percentage | 16.832 | 44.444 | 58.333 | 83.249 |
| Aantal waarnemingen | 101 | 45 | 36 | 197 |
| Potamogeton natans ($X^2$ = 51.30, 3 d.f., p 0.001) | | | | |
| Voorspeld percentage | 3.127 | 15.738 | 29.777 | 69.146 |
| Gevonden percentage | 5.618 | 16.364 | 13.636 | 45.714 |
| Aantal waarnemingen | 267 | 55 | 22 | 35 |

gelijke) klassen met verschillende voorspelde kansen. Bijvoorbeeld Butomus umbellatus heeft voor de eerste klasse voorspelde kansen tussen 0 en 10%; voor de tweede klasse tussen 10 en 25%; voor de derde tussen 25 en 40%; de laatste klasse heeft voorspelde kansen boven de 40 %. Daarna is geteld hoe vaak de soort in werkelijkheid voorkwam binnen de klasse. Als het model geen voorspellende waarde heeft, wordt de soort in gelijke aantallen aangetroffen binnen alle klassen. Deze hypothese is getoetst met een $X^2$-test. Uit tabel 1 is af te lezen dat de nulhypothese verworpen moet worden en dat het model in staat is om te voorspellen. Tevens zijn de voorspelde kansen redelijk gespreid; er komen lage en hoge voorspellingen voor. Blijkbaar discrimineert het model redelijk.

Toepassing

Het model is toegepast bij het opstellen van het provinciale waterhuishoudings- en grondwaterplan van de provincie Noord-Holland (PWS NH, 1985, 1986). Hierbij is de invloed van verschillende watervoorzieningsmogelijkheden op de plantesoorten van de Vechtstreek onderzocht. Daaruit blijkt dat aanvoer van grondwater is te prefereren boven aanvoer van water uit de Vecht of het IJmeer (Barendregt et al., 1985). Om hier een indruk te geven van de toepassingsmogelijkheden van het model is van een aantal ingrepen in de waterhuishouding van het Naardermeer het effect op de plantegroei berekend. Deze ingrepen bestaan uit het inlaten van verschillende typen oppervlaktewater ter suppletie van het tekort in de zomer. De resultaten worden met enig voorbehoud gepresenteerd. Bij het opstellen van ICHORS zijn namelijk geen gegevens van het Naardermeer gebruikt. Er wordt gewerkt aan een nieuwe versie van het model waar ook gegevens van het Naardermeer in betrokken zullen worden.




Figuur 1. Situatieschets van het Naardermeer.

Waterbeheersproblematiek van het Naardermeer

Het Naardermeer geniet vooral bekendheid vanwege zijn vogelrijkdom, maar ook in botanisch opzicht is het een rijk gebied. Het is een natuurlijk meer dat gelegen is aan de voet van de stuwwal van het Gooi. Vermindering van kwel uit het Gooi en toename van inzijging naar de aangrenzende polders vormen het voornaamste probleem in de waterhuishouding. De toevoer van kwelwater is verminderd door de afname van de grondwatervoorraad in het Gooi. Het verlies door inzijging is het gevolg van de lage peilen die in de aangrenzende polders worden aangehouden (figuur 1). Het directe gevolg is peildaling en daardoor toename van de mineralisatie van organisch materiaal, waardoor de hoeveelheid beschikbare nutriënten toeneemt. Een indirect gevolg is het inlaten van boezemwater om verdroging van het terrein tegen te gaan. Aanvankelijk werd in droge perioden vervuild water uit de Vecht ingelaten in het Grote Meer en vervuild water uit de Karnemelksloot in de Wijde Blik. Vanaf 1962 is er geen water meer ingelaten. Na 1970 daalde het peil herhaaldelijk meer dan een halve meter, ten gevolge van het grote neerslagtekort, dat een maximum bereikte in 1976. Om de negatieve gevolgen van deze peildalingen in de zomer te voorkomen wordt sinds 1985 gedefosfateerd IJmeerwater ingelaten. De hoeveelheid wordt afgestemd op het neerslagtekort, de aanvoer door kwel en de afvoer door infiltratie.

Met behulp van het hydrologisch model is nagegaan of voor aanvulling van het tekort in de zomer ook voldoende water aangevoerd zou kunnen worden uit de Hilversumse Meent. Deze polder aan de zuidrand van het Naardermeer heeft een waterpeil dat 0.70 m lager ligt. In deze polder kwelt grondwater op dat afkomstig is uit het Gooi, het Naardermeer en de Polder Hollands-Ankeveen.

Het wateroverschot in de Hilversumse Meent gedurende de zomer is voor twee situaties berekend:

1. De huidige situatie, met alle bestaande onttrekkingen in het Gooi.
2. De situatie die ontstaat door reductie van particuliere onttrekkingen (totale reductie 1.7 miljoen $m^3$ per jaar, verspreid over het hele Gooi) en sluiten van het pompstation Bussum (2.2 miljoen $m^3$ per jaar).

Deze hoeveelheden zijn berekend voor twee fictieve zomers, een 50% droge zomer en een 5% droge zomer, d.w.z. de kans dat een zomer droger is dan deze zomer, is resp. 50% en 5% (tabel 2). Onder zomer wordt verstaan de maanden april t/m september. Bij het bepalen van de verdamping is rekening gehouden met het oppervlak van drie begroeiingstypen, nl. moerasvegetatie, grasland en open water. Er is aangenomen dat de werkelijke verdamping in dit natte gebied gelijk is aan de potentiële verdamping.

Tabel 2. Watertekorten voor het Naardermeer (NM) en wateroverschotten in de Hilversumse Meent (HM) (gedurende de zomer, in $10^6$ $m^3$), voor een 50% en een 5% droge zomer, in de huidige situatie en bij sluiting van het pompstation Bussum en reductie van particuliere onttrekkingen.

| | 50% droge zomer | | 5% droge zomer | |
|---|---|---|---|---|
| | tekort NM | overschot HM | tekort NM | overschot HM |
| huidige situatie | 1.0 | 1.3 | 1.7 | 1.1 |
| bij gereduceerde onttrekking | 0.8 | 1.4 | 1.5 | 1.2 |

Het huidige wateroverschot in de Hilversumse Meent is voldoende om in een gemiddelde zomer het totale watertekort van het Naardermeer aan te vullen. In een droge zomer kan het tekort voor een groot deel worden aangevuld (overgebleven tekort = 0.6 miljoen $m^3$). De reductie van de particuliere onttrekkingen en de sluiting van pompstation Bussum verkleinen het overgebleven tekort tot 0.3 miljoen $m^3$ in een droge zomer.

Als het overtollige water uit de Hilversumse Meent aan de zuidwestzijde van het Naardermeer wordt ingelaten (figuur 1) zal dat via de Veertig Morgen en de verbinding onder de spoorlijn naar het Grote Meer stromen. Hierdoor komt het ten goede aan deze twee grote open watergebieden. Het suppletiewater zal de Wijde Blik vermoedelijk niet bereiken door de geïsoleerde ligging en de tegenstroom van afvloeiend kwelwater vanuit het oosten.

Omdat het IJmeerwater van de noordwestzijde binnenkomt, wordt in een gemiddelde zomer alleen het noordelijke deel van het Grote Meer beïnvloed. In een droge zomer zal het IJmeerwater eventueel de spoorlijn en vervolgens de Veertig Morgen kunnen bereiken.

Invloed van suppletiewater op plantesoorten

De invloed van suppletiewater op enkele water- en oeverplanten wordt vergeleken met de invloed van het water met de samenstelling zoals deze in juni 1985 was. De inlaat van gedefosfateerd IJmeerwater was op dat moment nog niet gestart.

Voor het Grote Meer zijn de effecten van 3 varianten onderzocht:
- nulsituatie (juni 1985)
- gedefosfateerd IJmeerwater
- oppervlaktewater Hilversumse Meent

Voor de Veertig Morgen zijn de effecten van 2 varianten onderzocht:
- nulsituatie (juni 1985)
- oppervlaktewater Hilversumse Meent

Voor de overige abiotische parameters, die in ICHORS worden ingevoerd, is uitgegaan van de bestaande situatie. De output van ICHORS geeft de responsie van de plantesoorten op de ingevoerde varianten in de vorm van een trefkans die varieert tussen 0 en 1.

In tabel 3 zijn de responsies weergegeven van een aantal in het Naardermeer voorkomende soorten. Vergelijking tussen de nulsituatie en gedefosfateerd IJmeerwater geeft aan dat veel soorten in het Grote Meer een lagere trefkans vertonen bij gedefosfateerd IJmeerwater. Oppervlaktewater uit de Hilversumse Meent is voor een aantal soorten minder gunstig dan de nulsituatie, maar voor een aantal andere soorten gunstiger. Oppervlaktewater uit de Hilversumse Meent heeft in de Veertig Morgen voor de meeste soorten hetzelfde effect als in het Grote Meer.

Een aantal voor het natuurbeheer relatief belangrijke soorten vertoont een hogere trefkans bij zowel de huidige situatie als bij aanvoer van water uit de Hilversumse Meent (Juncus subnodulosus, Lotus uliginosus, Lychnis flos-cuculi). Voor sommige voor het natuurbeheer belangrijke soorten schept aanvoer van water uit de Hilversumse Meent gunstiger omstandigheden dan de huidige (Carex nigra, Equisetum fluviatile, Ranunculus lingua).

In tabel 4 zijn van de eerste vijf soorten de betrouwbaarheidsintervallen gegeven voor de eerste twee varianten. De responsies van Calamagrostis canescens en Typha angustifolia zijn significant verschillend. Voor Hydrocharis mursus-ranae en Nymphaea alba valt de voorspelde kans bij de ene variant buiten het betrouwbaarheidsinterval van de andere variant; er bestaat echter een overlap in de betrouwbaarheidsintervallen, waardoor deze soorten slechts een tendens aangaven. Aan het verschil in

Tabel 3. Responsie van plantesoorten berekend met ICHORS.

Grote Meer
1. huidige waterkwaliteit
2. gedefosfateerd IJmeerwater
3. opp.water uit Hilversumse Meent

Veertig Morgen
4. huidige waterkwaliteit
5. opp.water uit Hilversumse Meent

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
|---|---|---|---|---|---|
| Calamagrostis canescens | .36 | .12 | .17 | .12 | .03 |
| Hydrocharis morsus-ranae | .15 | .07 | .08 | .16 | .07 |
| Nymphaea alba | .51 | .15 | .23 | .42 | .22 |
| Typha angustifolia | .66 | .47 | .40 | .57 | .40 |
| Utricularia vulgaris | .52 | .36 | .37 | .27 | .37 |
| Cicuta virosa | .75 | .68 | .38 | .75 | .38 |
| Iris pseudacorus | .54 | .50 | .28 | .50 | .28 |
| Lycopus europaeus | .62 | .47 | .22 | .56 | .22 |
| Peucedanum palustre | .33 | .28 | .12 | .34 | .11 |
| Thelypteris palustris | .82 | .69 | .42 | .83 | .41 |
| Alisma plantago-aquatica | .07 | .02 | .10 | .07 | .09 |
| Carex paniculata | .31 | .05 | .43 | .36 | .42 |
| Cirsium palustre | .43 | .19 | .29 | .40 | .28 |
| Glyceria maxima | .36 | .14 | .27 | .35 | .26 |
| Juncus subnodulosus | .24 | .07 | .23 | .19 | .23 |
| Lotus uliginosus | .16 | .09 | .19 | .16 | .18 |
| Lychnis flos-cuculi | .10 | .02 | .10 | .13 | .10 |
| Mentha aquatica | .42 | .15 | .38 | .44 | .37 |
| Nuphar lutea | .39 | .18 | .57 | .29 | .57 |
| Rumex hydrolapathum | .41 | .25 | .52 | .42 | .52 |
| Scutellaria galericulata | .16 | .03 | .15 | .17 | .14 |
| Stachys palustris | .25 | .13 | .30 | .25 | .29 |
| Bidens tripartitus | .07 | .32 | .04 | .05 | .04 |
| Typha latifolia | .28 | .34 | .14 | .24 | .13 |
| Carex nigra | .02 | .00 | .17 | .07 | .16 |
| Equisetum fluviatile | .06 | .01 | .15 | .06 | .15 |
| Filipendula ulmaria | .16 | .12 | .25 | .17 | .25 |
| Ranunculus lingua | .00 | .00 | .23 | .01 | .23 |
| Ranunculus sceleratus | .35 | .59 | .76 | .42 | .75 |
| Sparganium erectum | .28 | .20 | .45 | .31 | .45 |

Tabel 4. Betrouwbaarheidsintervallen van de responsie van 5 soorten in het Grote Meer. Berekende responsie tussen haakjes weergegeven.

| | huidige situatie | gedefosfateerd IJmeerwater |
|---|---|---|
| Calamagrostis canescens | .25 - (.36) - .49 | .05 - (.12) - .24 |
| Hydrocharis morsus-ranae | .08 - (.15) - .24 | .03 - (.07) - .12 |
| Nymphaea alba | .32 - (.51) - .70 | .05 - (.15) - .39 |
| Typha angustifolia | .55 - (.66) - .75 | .22 - (.47) - .37 |
| Utricularia vulgaris | .10 - (.52) - .91 | .04 - (.36) - .89 |

responsie van Utricularia vulgaris op de twee varianten mag geen conclusie worden verbonden.

Evaluatie van de toekomstmogelijkheden voor de waterhuishouding

In het oosten van het Naardermeer vindt voortdurend kwel plaats vanuit het Gooi. Berekeningen met het hydrologisch model laten zien dat deze, zelfs bij reductie van de particuliere onttrekkingen en sluiten van het pompstation Bussum, niet voldoende is om het gewenste waterpeil in het Naardermeer te bereiken. Ter voorkoming van daling van het waterpeil in het Naardermeer dient 's zomers suppletie plaats te vinden.

De berekende responsies van plantesoorten geeft aan dat water uit de Hilversumse Meent de voorkeur heeft boven gedefosfateerd IJmeerwater. Niettemin zal gedurende droge zomers extra aanvulling moeten plaatsvinden. De inlaat van IJmeerwater kan onder die omstandigheden in de behoefte voorzien. Het licht brakke IJmeerwater is dan slechts gedurende korte tijd 's zomers van invloed in het noordelijk deel van het Naardermeer waar vanouds de grootste invloed van zoute kwel aanwezig was. De negatieve invloed van gedefosfateerd IJmeerwater blijft in dit geval beperkt tot een gering oppervlak.

## Discussie

Regressiemodellen zijn vooral geschikt als model voor ecosystemen waarvan de samenstelling wordt gedomineerd door externe factoren en die snel reageren op veranderingen in het milieu. De door ons onderzochte ecosystemen voldoen in het algemeen aan deze eisen. In water en moerasvegetaties is de component water een dominante factor. De waterkwaliteit kan bovendien relatief sterk en snel beïnvloed worden door externe ingrepen. Hydrofyten en freatofyten zijn afhankelijk van de kwalitatieve en kwantitatieve eigenschappen van het water, waardoor met het model de reactie op een voor deze plantesoorten belangrijk complex van factoren onderzocht wordt. De snelheid waarmee de onderzochte plantesoorten op veranderingen reageren kan van soort tot soort verschillen.

In principe kunnen uitspraken worden gedaan over reacties van alle soorten die in de onderzochte ecosystemen voorkomen. Dit is een belangrijk winstpunt vergeleken met modellen die zich beperken tot reacties van dominante soorten of van componenten zoals de producenten of de biomassa. Met logistische regressie kunnen vrij snel voorspellingen worden gedaan over veel soorten tegelijk, waar autecologisch weinig over bekend hoeft te zijn. Logistische regressie kan ook gebruikt worden voor het opsporen van mogelijke sleutelfactoren. Deze factoren kunnen daarna op

hun oecologische betekenis experimenteel worden getoetst en vervolgens in een mechanistisch model worden verwerkt. Het is mogelijk een groot aantal factoren te verwerken in het logistische regressiemodel en de samenstelling van het milieu daarmee goed te beschrijven. Dit heeft het voordeel dat arbitraire indicatorgetallen worden vermeden. Bij modellen die voor een groot deel gemaakt zijn met de uitkomsten van laboratoriumexperimenten is het vaak de vraag of daarmee de veldsituatie voldoende benaderd kan worden. Het is bijvoorbeeld mogelijk dat een goed model is verkregen voor het effect van eutrofiëring maar dat in het veld zoutinvloed veel belangrijker is.

Bij het meten in een veldsituatie is het belangrijk dat de juiste milieuparameters worden gemeten en dat de juiste methode wordt gebruikt. De concentratie in het water is niet altijd een maat voor de beschikbare hoeveelheid. Een lage concentratie kan duiden op een geringe beschikbaarheid, maar ook op een grote opname door de planten. Een aanname van het model is dat een eenmalige bemonstering tijdens de zomer voldoet. Er treden echter fluctuaties op in de loop van het jaar waardoor een eenmalige meting geen goed verband hoeft te hebben met oecologisch relevante extremen. Voor de vestiging van veel soorten is bijvoorbeeld de voorjaarswaterstand van belang. Op deze punten kan de methode echter niet verbeterd worden zonder de tijdsinvesteringen te verveelvoudigen. Het model is moeilijk aan te vullen met nieuwe parameters, hetgeen een groot nadeel is. Als bijvoorbeeld uit nieuwe publikaties blijkt dat een niet gemeten factor belangrijk is voor een soort, dan moet die factor weer in alle waarnemingsgebieden gemeten worden en moeten de regressies opnieuw worden berekend.

Bij de mate waarin wordt voldaan aan de eis dat de oecologische situatie in de waarnemingsgebieden op langere termijn constant is, kan eveneens een vraagteken worden gezet. Als de situatie de laatste jaren slechter is geworden, terwijl de soorten nog niet verdwenen zijn, dan zullen de voorspellingen van het model te optimistisch zijn. Een land als Nederland is door de overal optredende beïnvloeding van het milieu in feite nauwelijks geschikt om correlatief veldonderzoek te doen aan ecosystemen die lange tijd nodig hebben om zich aan een veranderend milieu opnieuw aan te passen. Om deze reden is het model minder geschikt om de reacties van traag reagerende componenten van ecosystemen te voorspellen (plantesoorten die een verandering tientallen jaren kunnen overleven).

De voorspellingen zijn in feite interpolaties tussen de waarnemingen die gebruikt zijn om het model te berekenen. Het model moet niet gebruikt worden voor extrapolaties. Het is namelijk mogelijk dat niet de voor een plant causale factor gemeten is, maar een andere daarmee gecorreleerde factor. Extrapolatie levert in zo'n geval problemen op als de correlatie tussen die twee factoren in andere gebieden anders is. Verder kunnen bepaalde factoren tussen het ene en het andere gebied verschillen (bijv. klimaat). Het model kan alleen dan in het tweede gebied gebruikt worden als er voldoende zekerheid is dat de verschillen tussen de twee gebieden geen invloed hebben op de plant.

Omdat extrapolatie moet worden afgeraden zijn de mogelijkheden tot toepassing voor een groot deel afhankelijk van het verzamelde gegevensbestand. De mesotrofe kalkrijke kwelstroom treedt in de Vechtstreek slechts in een klein aantal polders aan de oppervlakte, terwijl veel voor het natuurbeheer belangrijke plantesoorten juist in dit watertype hun optimum vinden. Door waarnemingen te verrichten in gebieden waar de hydrologische omstandigheden minder beïnvloed zijn en dit watertype meer voorkomt, wordt de toepasbaarheid van het model belangrijk groter. Te-

vens wordt bij de uitbreiding van het gegevensbestand prioriteit gegeven aan het verzamelen van waarnemingen van zeldzame soorten.

Er worden voorspellingen gedaan met behulp van klokvormige responsiecurven. Hoewel het waarschijnlijk lijkt dat de meeste responsiecurven inderdaad eentoppig zullen zijn, is het mogelijk dat deze curven afwijken van de logistische, bijvoorbeeld door asymmetrische vorm. De verschillen tussen de voorspelde en gevonden aantallen bij de validatie kunnen hieraan te wijten zijn. Het is mogelijk met aanpassingen in de regressietechniek om anders gevormde responsiecurven te gebruiken, bijvoorbeeld asymmetrische. Een ander probleem is dat de vorm van de responsiecurve, bijvoorbeeld de ligging van het optimum, voor een variabele vrijwel onafhankelijk is van waarden van de andere variabelen. Dit hoeft niet altijd waar te zijn. Hiervoor zijn uitbreidingen van het model mogelijk door middel van het invoeren van interactietermen.

Invoer van een hypothetische nieuwe watersamenstelling ter berekening van de responsies, gebeurt op dit ogenblik nog zeer eenvoudig (zie Barendregt et al., 1985, 1986). Bijvoorbeeld door aan te nemen dat de nieuwe waterkwaliteit overeenkomt met een gewogen gemiddelde van het oude water en het suppletiewater, waarbij de wegingsfactoren bepaald worden door de mengverhouding. Fysisch-chemische reacties, lokale hydrologische omstandigheden en bodemeigenschappen kunnen de samenstelling van het water na een verandering echter sterk beïnvloeden. Het wordt nog gecompliceerder omdat de vegetatie de watersamenstelling eveneens beïnvloedt. De voorspellingen kunnen dus nog verbeterd worden door een nauwkeuriger inschatting van de waterkwaliteit na een ingreep.

Samenvattend mag gesteld worden dat het model redelijk past op de gegevens, zoals blijkt uit de in de meeste gevallen vrij smalle betrouwbaarheidsintervallen. Uit de resultaten van de validatie blijkt dat het model in staat is de geschikte gebieden voor de plantesoorten te voorspellen. De correlaties tussen de gemeten milieufactoren en daarmee gecorreleerde causale factoren dienen echter in de bemonsterde gebieden hetzelfde te zijn als in het gebied waarover voorspellingen worden gevraagd.

Bij de verdere ontwikkeling van het model kunnen een aantal prioriteiten worden gesteld, die betrekking hebben op de tekortkomingen van het model en de kennislacunes.

- Onderzoeken van de vorm van de responsiecurven: asymmetrische curven en interactietermen.
- Uitvoeren van gevoeligheidsanalyse, hetgeen door de wiskundig eenvoudige structuur van het model relatief eenvoudig is; bijv. door differentiëren van de vergelijkingen of door het gebruik van multipele regressietechnieken.
- Nader oecologisch onderzoek naar de hier bediscussiëerde foutenbronnen.

Literatuur


Alvey, N.G., et al., 1977. GENSTAT: a general statistical program. Rothamsted Experimental Station, Harpenden, England.

Austin, M.P., 1980. Searching for a model for use in vegetation analysis. Vegetatio 42: 11-21.

Austin, M.P., R.B. Cunningham & P.M. Fleming, 1984. New approaches to direct gradient analysis using environmental scalars and statistical curve-fitting procedures. Vegetatio 55: 11-27.

Barendregt, A., J.T. de Smidt & M.J. Wassen, 1985. Relaties tussen milieufaktoren en water- en moerasplanten in de Vechtstreek en de omgeving van Groet. Interfakultaire Vakgroep Milieukunde, Utrecht.

Barendregt, A., M.J. Wassen, J.T. de Smidt & E. Lippe, 1986. Ingreepeffectvoorspelling voor waterbeheer. Landschap (in druk).

Dobson, A.J., 1983. An introduction to statistical modelling. Chapman and Hall, London.

Grootjans, A.P., 1985. Changes of groundwater regime in wet meadows. Proefschrift, Groningen.

Londo, G., 1975. Nederlandse lijst van hydro-, freato- en afreatofyten. Rapport Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum.

McCullagh, P. & J.A. Nelder, 1983. Generalized linear models. Chapman and Hall, London.

Niemann, E., 1973. Grundwasser und Vegetationsgefüge. Nova Acta Leopold 6, Bnd 38. 147 pp.

Provinciale Waterstaat van Noord-Holland, 1985. Inventarisatie watervoorzieningsmogelijkheden in de zone tussen Gooi en Vecht. Provinciale Waterstaat, Haarlem.

Provinciale Waterstaat van Noord-Holland, 1986. Concept Grondwaterplan. Provinciale Waterstaat, Haarlem.

Verhoeven, J.T.A., S. van Beek, M. Dekker & W. Storm, 1983. Nutrient dynamics in small mesotrophic fens surrounded by cultivated land. I. Productivity and nutrient optake by the vegetation in relation to the flow of eutrophicated ground water. Oecologia (Berlin) 60: 25-53.

Wirdum, G. van, 1979. Dynamische aspecten van trofiegradiënten in een kraggelandschap. $H_2O$ 132: 45-56.

Wirdum, G. van, 1982. The ecohydrological approach to nature protection. Jaarverslag 1981: 60-74. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum.

Witmer, M.C.H. (in voorbereiding). Watermanagement and groundwaterprotection on a regional scale: the case "Het Gooi". Proefschrift, RU Utrecht.

# HET WAFLO-MODEL: VOORSPELLING VAN EFFECTEN VAN VERANDERINGEN IN GRONDWATERREGIME OP NATUURLIJKE VEGETATIES.

N.J.M. Gremmen, M.J.S.M. Reijnen, J. Wiertz & G. van Wirdum

Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum

## Inleiding

Het grondwateregime in veel delen van Nederland wordt beinvloed door waterbeheersmaatregelen, m.n. ten behoeve van landbouw en waterwinning. Voor het voorspellen van de effecten van voorgenomen maatregelen op kwantitatieve aspecten van het waterregime en de landbouw (b.v. vochtleverantie, gewasopbrengst) zijn formele methoden beschikbaar. Dit is niet het geval voor de voorspelling van de effecten op het natuurbehoud. Met het WAFLO-model (WAter-FLOra) willen we een aanzet geven tot een dergelijke methode, die kan worden gebruikt als instrument bij de effectenevaluatie vanuit het oogpunt van natuurbehoud. Dit is van groot belang omdat veel voor het natuurbehoud belangrijke planten gebonden zijn aan natte en vochtige milieus.

In 1981 is een eerste opzet voor dit model ontwikkeld door het Rijksinstituut voor Natuurbeheer (Reijnen e.a. 1981, Reijnen & Wiertz 1984). In 1984 is een verbeterde versie van dit eerste model gemaakt (WAFLO2), waarbij een deel van de veronderstelde verbanden tussen ingreep en effecten met feitenmateriaal is onderbouwd (Gremmen 1984a, Gremmen e.a. 1985).

Bij de ontwikkeling van het model golden een aantal praktische uitgangspunten:

- de methode moest objectief reproduceerbare resultaten opleveren
- de resultaten moesten aansluiten bij methodieken voor de waardering van natuurbehoudswaarden
- er was weinig gelegenheid voor nieuw onderzoek: er moest nagenoeg volledig uitgegaan worden van beschikbare kennis en gegevens
- het verzamelen van de voor het werken met het model noodzakelijke invoergegevens moet niet te veel kosten met zich meebrengen

Om praktische redenen beperkten we ons tot de effecten van grondwateronttrekking op vaatplanten, en beschouwden we alleen het verdwijnen van soorten als gevolg daarvan. Dit laatste werd gerechtvaardigd door de ervaring dat als gevolg van voornoemde ingrepen in het algemeen zeldzame (en dus een hoge natuurbehoudswaarde indicerende) soorten verdwijnen, terwijl de soorten die zich als gevolg van deze ingrepen kunnen vestigen meestal veel minder zeldzaam zijn. Een verdere beperking gold de bodemtypen: alleen pleistocene gronden zijn beschouwd. De relaties tussen abiotisch milieufactoren en planten is gelegd met behulp van Ellenbergs (1979) vocht- en stikstofindicatiecijfers en Londo's (1975) classificatie van de Nederlandse plantesoorten ten aanzien van milieudynamiek.

## Het WAFLO-model

De leveranties van vocht en nutrienten (vooral N, P en K) worden algemeen gezien als de belangrijkste factoren die het gedrag van plantesoorten bepalen. Voor sommige soorten zijn ook bepaalde metaalionen (m.n. Al en Fe) van groot belang. Deze operationele factoren (cf. Van Wirdum 1981, 1985) worden voor een deel beinvloed door de aeratie van de wortelzone en daarmee samenhangende redoxprocessen. Van Wirdum & Van Dam (1984) geven een overzicht van de manieren waarop veranderingen in het waterregime de beschikbaarheid van vocht, voedingsstoffen en bepaalde metaalionen beinvloeden. Het expliciet modelleren van al deze fysisch-chemische veranderingen als gevolg van grondwateronttrekking en van de effecten van deze veranderingen op de plantengroei zou een reusachtige hoeveelheid en verscheidenheid aan invoergegevens vereisen met betrekking tot de hydrologie, bodemeigenschappen, waterkwaliteit en de responsie van plantesoorten op veranderingen in de gebruikte parameters. Aanzienlijke vereenvoudigingen zijn derhalve onvermijdelijk.

Als beschrijving van de responsie van plantesoorten op de gebruikte milieufactoren zijn de indicatiegetallen van Ellenberg(1979) gebruikt. Ellenberg heeft aan een groot aantal soorten indicatiegetallen toegekend, die de positie van het zwaartepunt van de verspreiding van de soorten met betrekking tot een aantal milieufactoren (b.v. vocht, stikstofgehalte, zuurgraad, zoutgehalte van het substraat) op een ordinale schaal aangeven. In het WAFLO-model hebben we de indicatiegetallen van de soorten gebruikt om hun respons op veranderingen in hun milieu te schatten. Hierbij is aangenomen dat alle soorten met hetzelfde indicatiegetal een gelijke reactie op dergelijke veranderingen vertonen.

In het WAFLO-model maken we onderscheid tussen aquatische en terrestrische situaties. In terrestrische situaties beschouwen we vier parameters:

a. milieudynamiek

Deze complexe factor is moeilijk te definieren, en ook niet goed te kwantificeren (cf. Van Leeuwen 1966, Van Wirdum 1981, 1985). De ervaringen van een aantal onderzoekers die zich met theoretische en praktische aspecten van het natuurbehoud in Nederland hebben bezig-gehouden (b.v. Van Leeuwen 1966, Londo 1971, Westhoff e.a. 1970) wijzen op een verband tussen het voorkomen van bepaalde soorten en deze hypothetische factor.Van belang in dit verband lijken reacties van soorten op veranderingen in P-beschikbaarheid en metaalionen activiteit. Elke verandering in het grondwater heeft het verdwijnen van hiervoor gevoelige soorten tot gevolg. Londo (1975) geeft een lijst van de soorten die in dergelijke gevallen naar alle waarschijnlijkheid zullen verdwijnen. Gremmen (1984a) heeft enkele kleine modificaties in deze lijst aangebracht. Aangenomen wordt dat deze reacties in droge gebieden minder snel optreden dan in natte gebieden (cf. tabel 1).

b. stikstofleverantie

Als exponent van de invloed van grondwaterstandsdaling op de nutrientenhuishouding werd genomen het effect op de stikstofleverantie. De effecten van daling van het grondwater op de P- en K-huishouding, en van de reacties van de plantesoorten op veranderingen daarin, zijn onvoldoende bekend voor toepassing in het model. Daling van het grondwater gaat veelal gepaard met een toename van de stikstofleverantie, met name als gevolg van een toename van de mineralisatie van organisch

Tabel 1. Synopsis van het WAFLO-model. De stikstof- en vochtgetallen zijn beschreven door Ellenberg (1979). Ten aanzien van de factoren 3, 4 en 5 is de kans op verdwijnen van soorten in drie categorieen gedefinieerd: verdwijnt niet, verdwijnkans 0.5, verdwijnkans 1 (verdwijnt zeker). Voor terrestrische situaties gelden de deelrelaties 1, 2, 3, en 4; voor aquatische situaties de deelrelaties 1 en 5.

| VERANDERING IN ABIOTISCHE OMSTANDIGHEDEN TEN GEVOLGE VAN WATERSTANDSDALING | | SOORTENGROEPEN DIE VERDWIJNEN |
|---|---|---|
| 1.toename milieudynamiek | treedt op bij grondwaterstandsdaling in nagenoeg alle situaties | gevoelige soorten (onderstreepte freatofyten en hydrofyten) |
| 2.toename stikstofmineralisatie | af te leiden uit bodem- en grondwaterstandsgegevens | |
| | - geen of geringe toename van stikstofmineralisatie | geen |
| | - matige tot sterke toename van stikstofmineralisatie | soorten met stikstofgetal 1, 2 en 3 |
| 3.toename aeratie van de bodem | af te leiden uit de GVG; er zijn 9 klassen onderscheiden | afhankelijk van de grootte van de GVG, soorten met vochtgetal 12 t/m 6 |
| 4.afname vochtleverantie | af te leiden uit bodem-, grondwaterstands- en klimaatgegevens; wordt uitgedrukt in mm vochttekort per groeiseizoen; er zijn 8 klassen onderscheiden | afhankelijk van het vochttekort, soorten met een vochtgetal 12 t/m 4 |
| 5.afname van de waterdiepte | het water valt nu en dan droog en/of water gaat over in land | soorten met vochtgetal 12 en 11 (waterplanten) |

GVG= gemiddelde voorjaars grondwaterstand

materiaal. Belangrijk zijn hiervoor onder meer de diepte van de grondwaterspiegel en het gehalte aan organisch materiaal in de bodem. Op grond hiervan kan voor elke combinatie vann bodemtype en grondwatertrap een stikstofmineralisatie coefficient worden geschat (Pape, STIBOKA, pers. meded.). Aangenomen wordt dat bij een matige of sterke toename van de stikstofleverantie alle soorten die hun optimum hebben bij voedselarme omstandigheden (stikstofgetal 1, 2, of 3 volgens Ellenberg 1979) zullen verdwijnen.

c. aeratie van de bodem

Behalve met de samenstelling van de gasfase in de bodem, heeft deze factor ook te maken met fosfaatleverantie en metaalion-activiteit. Als maat voor de indicatie van de sterkte van deze effecten is de gemiddelde voorjaarsgrondwaterstand (GVG) na de ingreep genomen. De respons van de plantesoorten is gerelateerd aan de door Ellenberg (1979) toegekende vochtgetallen. Deze respons is gebaseerd op het verband tussen de verspreiding van plantesoorten en de GVG in 1100 proefvlakken in het pleistocene deel van West-Brabant.

d. vochtleverantie in de wortelzone

Met behulp van de beschikbare bodemfysische modellen kan op basis van gegevens omtrent bodem en klimaat de vochtleverantie op een bepaalde plaats worden geschat. Als bepalende factor is genomen het vochttekort (gedefinieerd als het verschil tussen de potentiele evapotranspiratie in een 10% droog jaar in het beschouwde groeiseizoen en de vochtleverantie

van de bodem in dat seizoen). Ook hier is de respons van de plantesoorten gerelateerd aan hun vochtgetal volgens Ellenberg (1979), en gebaseerd op de relatie tussen de verspreiding van planten met verschillende vochtgetallen en het vochttekort in 1100 proefvlakken in het pleistocene deel van West-Brabant. De vochttekorten zijn geschat met behulp van het model UNSAT (Awater & De Laat 1980; De Laat 1980).

In aquatische situaties zijn twee parameters gebruikt:

a. milieudynamiek (zie boven)

b. waterdiepte

Alle niet aan veranderingen in milieudynamiek toegeschreven effecten zijn gerelateerd aan de waterdiepte. De belangrijkste effecten treden op wanneer de waterdiepte zodanig verandert dat permanent open water nu en dan droog gaat vallen, of dat in de uitgangssituatie aquatische situaties overgaan in land. De talrijke fysisch-chemische veranderingen die dit met zich meebrengt, zijn niet expliciet beschouwd. De effecten op de plantengroei zijn weer aan de vochtgetallen van de soorten gerelateerd. Ook hier zijn de gegevens uit de reeds eerder genoemde proefvlakken gebruikt voor het opstellen van het verband tussen het verdwijnen van bepaalde categorieen van planten en daling van de waterstand (Gremmen 1984a). Opgemerkt zij dat voor het voorspellen van effecten van meer subtiele veranderingen in aquatische systemen andere, op dit moment meer uitgewerkte methoden denkbaar zijn (cf. Looman 1985, Barendrecht e.a. 1985).

Algemene opmerkingen

Bij het opstellen van het model werd in hoge mate rekening gehouden met de beschikbaarheid van de bij toepassing noodzakelijke invoergegevens (cf tabel 2).

Tabel 2: Lijst van invoergegevens en uitvoer van WAFLO2.

| | |
|---|---|
| invoer: | grondwatertrap in de uitgangssituatie |
| | (in het geval van open water: waterdiepte) |
| | verwachte daling van de GVG |
| | geschatte vochttekort in de uitgangssituatie |
| | verwachte verandering in het vochttekort |
| | stikstofmineralisatie coefficient van de bodem |
| | soortenlijst uitgangsituatie |
| uitvoer: | soortenlijst voor de situatie na de ingreep |
| | aantal en percentage verdwenen soorten |
| | zeldzaamheidssom in uitgangsituatie |
| | afname zeldzaamheidssom |

De belangrijkste bronnen van abiotische gegevens zijn de bodem- en grondwatertrappenkaarten. Hieraan kunnen direkt gegevens omtrent de grondwatertrap en het bodemtype worden ontleend. Deze informatie is

voldoende voor een schatting van de GVG en van de stikstofmineralisatie coefficient. Ook kunnen op basis van de bodemgegevens en klimaatsgegevens de vochttekorten worden geschat. Een probleem vormen wel de generalisaties in de bodemkaart. Hierdoor zijn de in het model geformuleerde relaties tussen ingreep en effecten niet optimaal. Tevens kunnen er soms aanzienlijke discrepanties optreden tussen de uit deze kaarten afgeleide waarden voor de gebruikte parameters en de werkelijk op een bepaalde plaats geldende waarden. Ook het gebruik van ruimtelijke verspreidingspatronen voor de schatting van de respons van soorten op veranderingen kan problemen veroorzaken. Bij het opstellen van de relaties tussen abiotische veranderingen en het verdwijnen van soorten werd aangenomen dat soorten met identieke indicatiegetallen ook dezelfde reactie op veranderingen vertonen. Dit impliceert de veronderstelling van gelijke oecologische amplitudes voor deze soorten. Deze veronderstelling is zeker niet correct (cf. Gremmen & Ter Braak 1984), maar het is niet bekend hoe groot de hierdoor veroorzaakte fouten in de resultaten van simulaties met het model kunnen zijn. Op grond van het voorgaande is het niet zinvol om de reactie van de plantesoorten op een gedetailleerde wijze te beschrijven. Derhalve is hiervoor een driedelige schaal gebruikt: (1) de soort verdwijnt niet, (2) de soort heeft een vrij grote kans om te verdwijnen en (3) de soort verdwijnt. Deze schaaleenheden zijn gekwantificeerd in de vorm van verdwijnkansen van respectievelijk 0, 0,5 en 1,0. De voor elk van de beschouwde factoren opgestelde deelmodellen worden in serie geschakeld, waarbij de resultaten van elk deelmodel eenvoudigweg worden opgeteld bij die van de andere deelmodellen. Tabel 1 geeft een samenvatting van het WAFLO-model.

In het WAFLO-model worden geen uitspraken gedaan over de tijd die nodig is voor het opnieuw bereiken van een evenwichtstoestand na de ingreep. De reaktietijd kan voor verschillende soortengroepen resp. vegetatietypen sterk uiteenlopen. In gemeenschappen waarin eenjarigen een belangrijke rol spelen zal het effect op de plantengroei eerder aan het licht treden en mogelijk ook eerder tot een nieuw evenwicht leiden dan b.v. in een bos. Voor het bereiken van een nieuw evenwicht zijn in het algemeen tenminste enkele decennia gemoeid.

In onze benadering van het voorspellen van effecten van grondwateronttrekkingen is de voorspelling van de abiotische en biotische effecten strikt gescheiden van de evaluatie van deze effecten uit het oogpunt van natuurbehoud. Voor deze evaluatie hebben we een eenvoudige procedure gekozen. Uitgaande van de veronderstelling dat de aanwezigheid van zeldzame soorten een indicatie vormt voor uit natuurbehoudsoogpunt belangrijke situaties, wordt de waarde van een gebied voor het natuurbehoud afgemeten aan de som van de zeldzaamheidswaarden van de aanwezige soorten (cf. Reijnen e.a. 1981, Gremmen 1984c). Achteruitgang van de zeldzame soorten vormt een indicatie voor de vermindering van de natuurbehoudswaarde van een gebied. Op basis van de uitkomsten van WAFLO-simulaties kan een schatting van deze achteruitgang worden gemaakt.

Opgemerkt moet worden dat de nauwkeurigheid van de resultaten van simulaties met WAFLO (verdwijnkansen voor elk van de oorspronkelijk aanwezige soorten) niet impliceert dat de betrouwbaarheid van deze resultaten op het niveau van de individuele soorten ook groot is. Van belang in dit verband zijn de generalisaties met betrekking tot de reactie van soorten middels de indicatiegetallen van de soorten. We zien geen reden om te veronderstellen dat fouten in de resultaten als gevolg van deze generalisaties een tendens in een bepaalde richting vertonen. Derhalve gaan we ervan uit dat resultaten die op een groot aantal soorten zijn gebaseerd wel voldoende betrouwbaar zijn.

Tabel 3 geeft een voorbeeld van een toepassing van het model op een

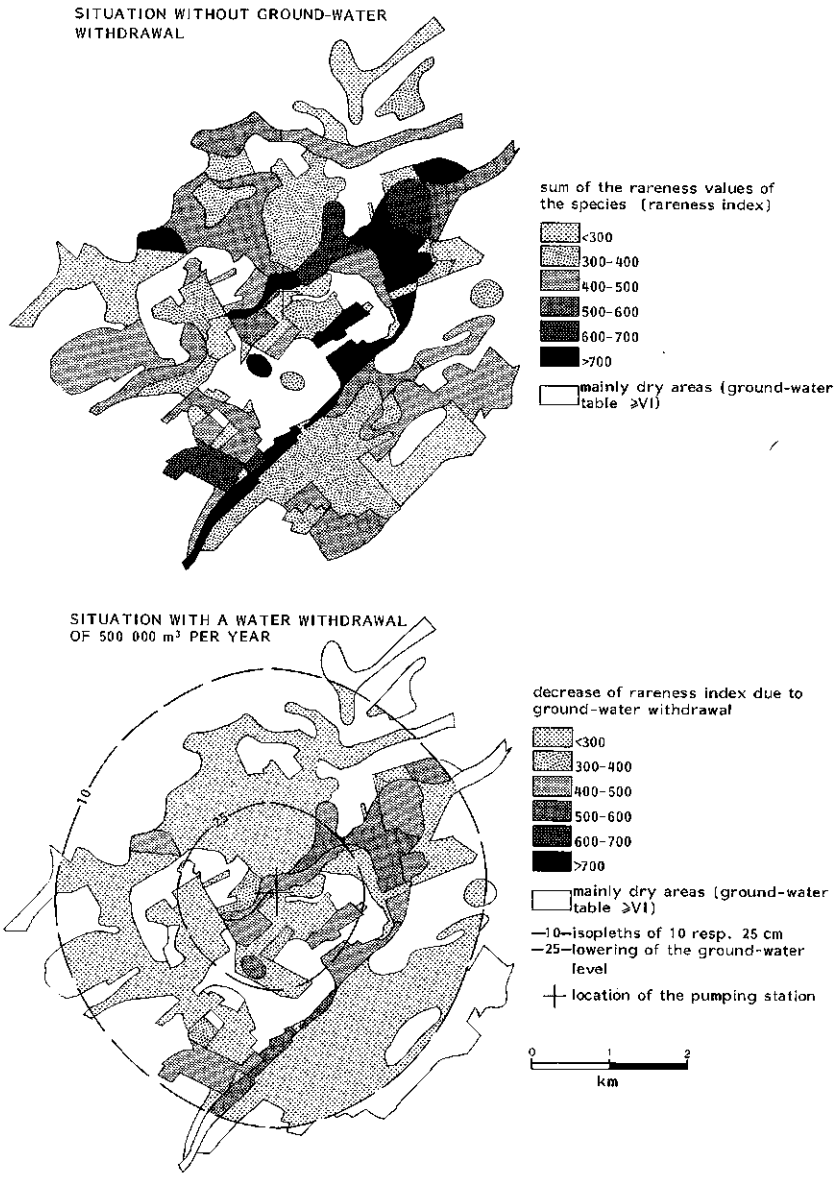
Tabel 3. De geschatte veranderingen in soortensamenstelling van een bepaalde vegetatie na een grondwaterstandsdaling van 15 cm. (Pq-nummer: 30087; onbemest grasland in een natuurreservaat, jaarlijks gemaaid en gehooid; bodemtype: Leek/Woudeerd grond; vochttekort: geen tekort in de wortelzone; gemiddelde voorjaarsgrondwaterstand in de uitgangssituatie: 22 cm beneden maaiveld.

| Plantesoorten in uitgangssituatie | | | | Voorspelde situatie | |
|---|---|---|---|---|---|
| | F | N | L | V | M |
| Agrostis canina | 9 | 1 | 2 | 1.0 | 2 |
| Anthoxanthum odoratum | x | x | 2 | 0.0 | |
| Betula pendula | x | x | 2 | 0.0 | |
| Cardamine pratensis | ? | ? | 2 | ? | |
| Carex nigra | 8 | 2 | 2 | 1.0 | 2 |
| Cirsium palustre | 8 | 3 | 2 | 1.0 | 2 |
| Dactylorchis majalis | 8 | 2 | 1 | 1.0 | 1 |
| Deschampsia cespitosa | 7 | 3 | 2 | 1.0 | 2 |
| Festuca rubra | x | x | ? | ? | |
| Filipendula ulmaria | 8 | 4 | 2 | 0.0 | |
| Galium uliginosum | 8 | x | 2 | 0.0 | |
| Holcus lanatus | 6 | 4 | 2 | 0.0 | |
| Hydrocotyle vulgaris | 9 | 2 | 2 | 1.0 | 2 |
| Juncus conglomeratus | 7 | x | 2 | 0.0 | |
| Juncus subnodulosus | 8 | x | 2 | 0.0 | |
| Lotus uliginosus | 8 | 6 | 2 | 0.0 | |
| Luzula campestris | 4 | 2 | 2 | 1.0 | 2 |
| Lythrum salicaria | 8 | x | 2 | 0.0 | |
| Molinia caerulea | 7 | 2 | 2 | 1.0 | 2 |
| Nardus stricta | x | x | 2 | 0.0 | |
| Plantago lanceolata | x | x | 2 | 0.0 | |
| Poa trivialis | 7 | 7 | 2 | 0.0 | |
| Potentilla erecta | x | 2 | 2 | 1.0 | 2 |
| Potentilla palustris | 10 | 2 | 2 | 1.0 | 2, 3 |
| Ranunculus acris | x | x | 2 | 0.0 | |
| Ranunculus flammula | 9 | 2 | 2 | 1.0 | 2 |
| Ranunculus repens | 7 | x | 2 | 0.0 | |
| Rumex acetosa | 7 | x | 2 | 0.0 | |
| Salix cinerea | 9 | 4 | 2 | 0.0 | |
| Succisa pratensis | 5 | 5 | 2 | 0.0 | |
| Vicia sepium | 5 | 5 | 2 | 0.0 | |

| | uitgangsituatie | voorspelde situatie |
|---|---|---|
| aantal soorten | 31 | 18 (+2?) |
| verdwenen soorten | | 42% |
| zeldzaamheidssom | 177 | 66 |
| afname zeldzaamheids-som | | 111 |

F =vochtgetallen Ellenberg
N =stikstofgetallen Ellenberg
L =milieudynamiekgetallen van Londo (1 =gevoelige soorten)
x =indifferente soort
V =kans op verdwijnen
M =betrokken deelmodel; 1=milieu dynamiek, 2=mineralisatie, 3=aeratie

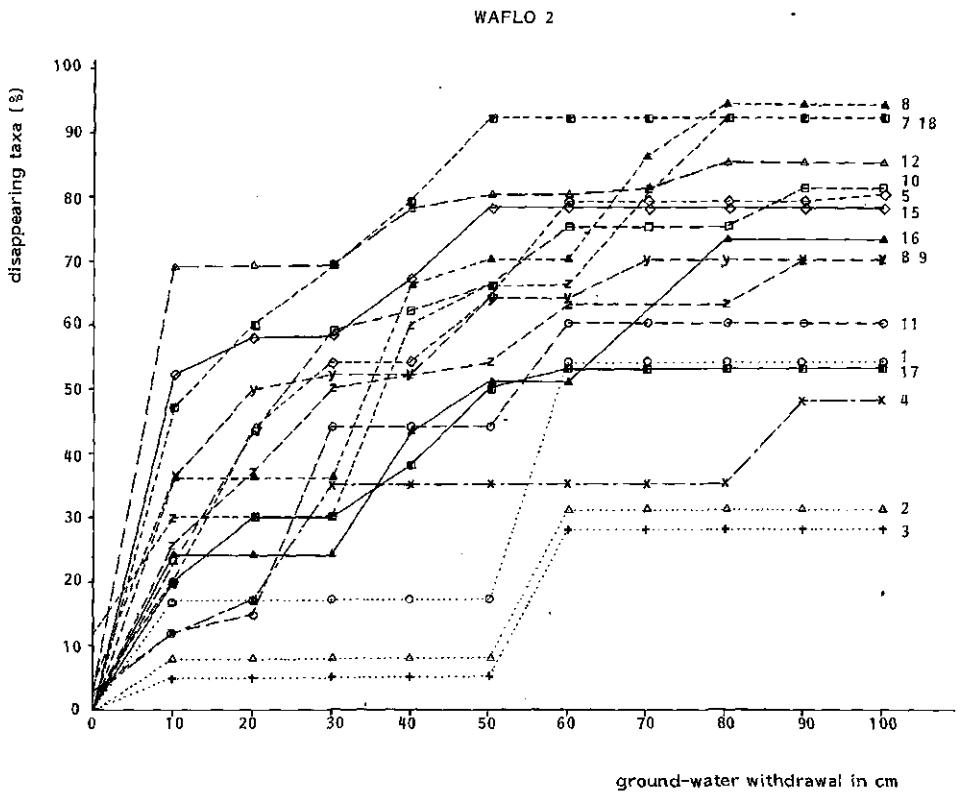
klein, homogeen proefvlak, waarbij per soort de kans op verdwijnen na de ingreep wordt aangegeven. Het model is op een grotere schaal toegepast in het gebied ten zuiden van Breda. Figuur 1 geeft een deel van de resultaten daarvan.




Figuur 1. Voorbeeld van de evaluatie en kartografische weergave van voorspellingen gebaseerd op simulaties met WAFLO2 van de effecten van grondwaterwinning in een gebied nabij Breda.

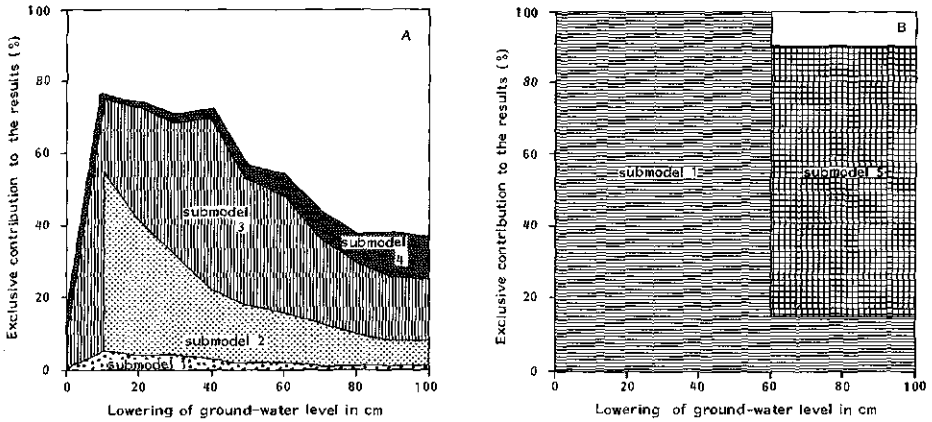
Gevoeligheidsanalyse en validatie

Nadat het model was opgesteld is nagegaan in hoeverre de resultaten van simulaties beinvloed werden door de invoergegevens (met name vegetatie en ingreepgrootte). Tevens is nagegaan wat de invloed van veranderingen in de structuur van het model voor gevolgen op de resultaten had. Zoals uit figuur 2 kan worden afgelezen, heeft de initiele soortensamenstelling een grote invloed op de resultaten. De verschillen in de resultaten van simulaties voor verschillende dalingsgroottes nemen af naarmate de grootte van de ingreep toeneemt. In de simulaties met dalingen van 60 cm of meer is bij de meeste vegetaties bijna het maximale effect van de ingreep bereikt.




Figuur 2. Resultaten van simulaties met het WAFLO-model voor 16 vegetaties met de bijbehorende bodems en grondwatertrappen, voor een aantal grondwaterstandsdalingen van verschillende grootte. Voor iedere simulatie is het resultaat uitgedrukt als percentage van het oorspronkelijk aantal aanwezige soorten dat zou verdwijnen door de aangegeven daling. De getallen aan de rechter kantlijn duiden de vegetatietypen aan: 1,2 en 3 zijn aquatische vegetaties; 4 is een akkeronkruidvegetatie; 5,6,7 en 18 zijn moerasvegtaties; 8,9,10 en 11 zijn graslanden; 12 is een hoogveen; 15,16 en 17 zijn bossen(Gremmen 1984b).

Door simulaties uit te voeren waarbij telkens een enkel deelmodel werd weggelaten kon nagegaan worden wat de werkelijke bijdrage van elk deelmodel aan de resultaten was. De resultaten hiervan wezen op een wezenlijke bijdrage van elk deelmodel aan de resultaten, tenminste in bepaalde omstandigheden. Gemiddeld genomen was de bijdrage van deelmodel 4 (vochtleverantie), zeker bij kleine verwachte dalingen, gering (figuur 3).




Figuur 3. De exclusieve bijdrage van ieder deelmodel aan de resultaten van simulaties voor 13 terrestrische vegetaties (A) en 3 aquatische vegetaties (B). Het niet gearceerde deel geeft het aandeel weer dat door meer dan een deelmodel tegelijk geleverd wordt.

Om het model te toetsen zijn gegevens verzameld over de veranderingen in de vegetatie en de hydrologie van een groot aantal gebieden in het pleistocene deel van Nederland (Den Hoed e.a. 1985, Jonker 1983). Van de voor een toetsing bruikbare gebieden werd verlangd dat er geen veranderingen in andere factoren dan het waterregime waren opgetreden, en dat de situatie zowel voor als tenminste 10 jaar na de ingreep redelijk nauwkeurig moest zijn beschreven. De meeste van de in eerste instantie geselecteerde gebieden vielen af, omdat er onvoldoende gegevens beschikbaar waren, of omdat er ook andere veranderingen waren opgetreden (cf. Gremmen 1984c). Uiteindelijk leken slechts 29 van de 110 geselecteerde proefvlakken bruikbaar. Vergelijking van de uitkomsten van simulaties met het WAFLO-model met de soortensamenstelling van de vegetatie na de ingreep liet zien dan ongeveer 50% van de soorten waarvan het verdwijnen voorspeld was ook inderdaad verdwenen zijn (tabel 4). Deze resultaten moeten echter met grote voorzichtigheid worden geïnterpreteerd, omdat het twijfelachtig is dat zelfs voor deze proefvelden de gegevens voldoende betrouwbaar en nauwkeurig zijn. Dit heeft zowel betrekking op de hydrologische en bodemkundige gegevens als op de vegetatiegegevens (Gremmen 1984c, cf. Jonker 1983).

Tabel 4. Een samenvatting van de effecten van grondwateronttrekking op de soortensamenstelling volgens simulaties met het WAFLO-model, vergeleken met veldwaarnemingen. In de graslanden met grondwateronttrekking daaalde de grondwaterstand met ca. 15 cm; in de bossen met grondwateronttrekking varieerde de daling van 5-80 cm.

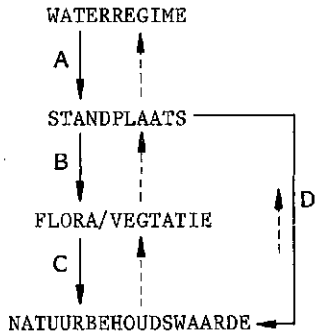
| | Aantal soorten dat verdwijnt in de simulatie | | Aantal soorten dat blijft in de simulatie | |
|---|---|---|---|---|
| | en in het veld | en blijft in het veld | en in het veld | en verdwijnt in het veld |
| proefvlakken met grondwateronttrekking | | | | |
| grasland (n= 7) | 37.0 (38%) | 61.0 (63%) | 33.0 (44%) | 42.0 (56%) |
| bos (n=18) | 46.5 (61%) | 39.5 (39%) | 104.5 (45%) | 125.5 (55%) |
| proefvlakken zonder grondwateronttrekking | | | | |
| grasland (n=2) | | | 21.0 (64%) | 12.0 (36%) |
| bos (n=2) | | | 11.0 (35%) | 20.0 (65%) |

## Verder onderzoek

Het verdere onderzoek verloopt via twee lijnen: deels door een voortzetting van het WAFLO-project en deels door ontwikkeling van nieuwe activiteiten in het kader van het werk van de Studiecommissie Waterbeheer Natuur Bos en Landschap (SWNBL).

Aangezien het WAFLO-model tot nog toe het enige model is (tenminste voor het pleistocene gebied) dat aan de in de inleiding geformuleerde randvoorwaarden voldoet, is er behoefte aan operationalisering van het model voor gebruik in de praktijk. Dit omvat het maken van een gebruikersvriendelijke versie van een computerprogramma waarmee de simulaties kunnen worden uitgevoerd, en een samenvatting van de acht tot nu toe verschenen deelrapporten. Daarnaast zal worden gepoogd om voor de soorten uit de Nederlandse flora waarvoor Ellenberg (1979) geen indicatiegetallen voor vocht en stikstof geeft, deze indicatiegetallen te schatten. Bovendien worden aanwijzingen opgesteld voor het gebruik van het model en de interpretatie van de simulatie-uitkomsten, en voor de interpretatie van hydrologische gegevens, b.v. voor het opstellen van ecohydrologische kaarten. Deze ecohydrologische kaarten geven een globaal beeld van de voornaamste waterstromen (en dus ook nutrientenstromen) in het landschap: het oppervlaktewaterstelsel, de ligging van de waterscheiding, de stroomrichting van het ondiepe grondwater en de ligging van potentiele kwelzones van het diepere grondwater (cf. Reijnen e.a. 1981, Reijnen & Wiertz 1984). Voor de verdere toekomst wordt gedacht aan het verzamelen van gegevens voor de validatie van het model. Voorts wordt een verbetering van de parameterschatting en uitbreiding van het modelconcept overwogen.

In het kader van het SWNBL-project wordt momenteel gewerkt aan de ontwikkeling van een ander modelconcept dan het WAFLO-model: het zgn. standplaatsmodel. De bedoeling is een model te ontwerpen voor meer globale toepassingen, waarbij (nog) lagere eisen gelden voor de invoergegevens, en waarbij ook (gemakkelijker) voorspellingen mogelijk zijn van een eventuele toename van de natuurbehoudswaarde bij een daarvoor gunstige abiotische verandering. In het standplaatsmodel zou de




Figuur 4. De vier belangrijke schakels in een model voor het voorspellen van de effecten van veranderingen in het waterbeheer op de natuurbehoudswaarde. Het WAFLO-model voorspelt via de relaties A-B-C; een standplaats-model via A-D.

voorspelling niet verlopen via verandering van de soortensamenstelling, maar zou de verandering in de standplaatsfactoren direct vertaald worden in een veranderde natuurbehoudswaarde (zie fig. 4). In het kader van het SWNBL-project worden ook modellen ontwikkeld voor de stikstof- en fosfaatleverantie. Dit onderzoek wordt verricht door R.H. Kemmers en J. Mankor (Instituut voor Cultuurtechniek en Waterhuishouding). Deze modellen zullen tezijnertijd een belangrijke verbetering kunnen opleveren in de invoergegevens met betrekking tot de nutrientenleverantie zowel voor het standplaatsmodel als voor het WAFLO-model.

Literatuur

Awater R.H.C.M. & P.J.M. de Laat, 1980. Groundwater flow and evapotranspiration. A simulation model. Part 2. Applications. Basisrapport ten behoeve van de Commissie Bestudering Waterhuishouding Gelderland.

Barendregt, A., J.T. de Smidt & M.J. Wassen, 1985. Relaties tussen milieufactoren en water- en moerasplanten in de Vechtstreek en de omgeving van Groet. Rapport Vakgr. Milieukunde R.U. Utrecht. 47 p.

Ellenberg, H., 1979. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. 2.Aufl. Scripta Geobotanica 9: 1-122.

Gremmen, N.J.M., 1984a. Bijstellen van het WAFLO-model. Intern rapport Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum. 46 p.

Gremmen, N.J.M., 1984b. Gevoeligheidsanalyse van het WAFLO-model. Intern rapport Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum. 61 p.

Gremmen, N.J.M., 1984c. Een poging tot toetsing van het WAFLO-model. Intern rapport Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum. 54 p.

Gremmen, N.J.M. & C.J.F. ter Braak, 1984. Ekologische amplitudo's bij Ellenbergs vochtindicatiegetallen en de responsie van plantesoorten op het vochtleverend vermogen van de bodem in het pleistocene deel van West-Brabant. Intern rapport Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum. 84 p.

Gremmen, N.M.J., M.J.S.M. Reijnen, J. Wiertz & G. van Wirdum, 1985. Modelling for the effects of groundwater withdrawal on the species composition of the vegetation in the pleistocene areas ofThe Netherlands. Annual Report 1984. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum :89-112.

Hoed, M.A. den, L.M.F. Husson & M.J.S.M. Reijnen, 1985. Toetsing van het WAFLO-model: Selectie van proefgebieden en inventarisatie van botanische gegevens en beheersaspecten. Intern rapport Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum. 89 p.

Jonker, J., 1983. Verificatie en ijking van WAFLO: beschrijving van het grondwaterregime in de proefgebieden. Rapport 4 Technisch Secretariaat Commissie Grondwaterwet Waterleidingbedrijven, Utrecht. 257 p.

Laat, P.J.M. de, 1980. Model of unsaturated flow a above shallow water table applied to a regional sub-surface flow problem. Agric. Res. Rep. 895. Pudoc, Wageningen.

Leeuwen, C.G. van, 1966. A relation theoretical approach to pattern and process in vegetation. Wentia 15: 25-46.

Londo, G., 1971. Patroon en proces in duinvegetaties langs een gegraven meer in de Kennemerduinen. Diss. K.U. Nijmegen.

Londo, G., 1975. Nederlandse lijst van hydro-, freato- en afreatofyten. Rapport Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum. 52 p.

Looman, C.W.N., 1985. Responsie van slootplanten op standplaats factoren: uitwerking van een methode. Rapport Studie Comm. Waterbeheer Natuur Bos en Landschap, Utrecht. 93 p.

Reijnen, M.J.S.M., A. Vreugdenhil, & H.M. Beije, 1981. Vegetatie en grondwaterwinning in het gebied ten zuiden van Breda. Rapport Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum. 140 p.

Reijnen M.J.S.M. & J. Wiertz, 1984. Grondwater en vegetatie: een nieuw systeem voor kartering en effectenvoorspelling. Landschap 1: 261-281.

Westhoff,V., P.A. Bakker, C.G. van Leeuwen & E.E. van de Voo, 1970. Wilde planten, flora en vegetatie van onze natuurgebieden. Deel 1. Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland., Amsterdam. 320 p.

Wirdum, G. van, 1981. Linking up the natec subsystem in models for the water management. In: Committee for Hydrological Research TNO: Water resources management on a regional scale. Proc. of Technical Meeting 37 (Nov.1980). Proc. and Informations 27, The Hague :108-128.

Wirdum, G. van, 1985. Evaluation of ecological shifts. Annual report 1984. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum. p. 35-37.

Wirdum, G. van, & D. van Dam, 1984. Bepaling belangrijkste standplaats factoren. Rapport Studiecommissie Waterbeheer Natuur, Bos en Landschap, Utrecht. 54 p.

# HET EEMS-DOLLARD ECOSYSTEEM MODEL

J.W. Baretta en P. Ruardij

Ecosysteemmodellen van estuaria, en zeker van estuaria waarvan grote gedeelten onder invloed van het getij droogvallen bij laagwater zijn zonder kennis van de biologie en de hydrografie van het betreffende gebied moeilijk te interpreteren. Omdat echter de tijd ontbreekt om hier ook op deze aspecten van het systeem in te gaan, verwijzen wij voor een overzicht van het Biologisch Onderzoek Eems Dollard Estuarium (BOEDE) naar Rijkswaterstaat communications no. 40 (1985). Hier zullen we ons beperken tot de structuur en de inhoud van het model, gevolgd door enkele modelresultaten die de reactie van het systeem op een beleidsmaatregel doorrekenen.

Het functioneren van een ecosysteem is de resultante van een groot aantal processen in en interacties tussen de levende componenten, binnen de mogelijkheden die het abiotische milieu biedt. Juist deze dynamiek laat zich met behulp van modellering goed bestuderen immers:

- Het bestuderen van biologische processen als op zichzelf staande, onafhankelijke fenomenen is erg lastig in een zo wisselend milieu als een estuarium.
- Het meten van de samenhang tussen de verschillende processen is vrijwel ondoenlijk in het veld.

Een model van het ecosysteemmaakt het mogelijk het functioneren van het systeem als geheel te bestuderen, omdat daarin de samenhangen, tegenkoppelingen en andere interacties tussen al deze processen gekwantificeerd moeten en kunnen worden. De consequenties van (deel)hypothesen betreffende het functioneren van (delen van) het systeem worden bij het doorrekenen op hun onderlinge consistentie getoetst. Lacunes in onze kennis worden bij de modelbouw pijnlijk duidelijk.

Een van onze doelstellingen was om de wetenschappers, die het veld- en laboratoriumwerk gedaan hebben, in staat te stellen zelf hun kennis en gegevens in een wiskundig model onder te brengen. Daarom is door Ruardij een programmapakket ontwikkeld, dat het de biologen mogelijk maakt zich actief bezig te houden met het modellenmaken. Dit pakket, BAHBOE genaamd, maakt het worstelen met een al dan niet weerspannige computer een stuk gemakkelijker. De interactie tussen modelmaker en computersysteem is gereduceerd tot een aantal keuzemogelijkheden via een zogenaamde menu-sturing.

De essentie van BAHBOE is dat het ontworpen is voor gebruik tijdens workshops. Het is daarom sterk gericht op interactief gebruik door meerdere (groepen van) gebruikers gelijktijdig. Tijdens de modelbouw workshops werken kleine groepen onderzoekers, ondersteund door een modelleur, elk aan een deelmodel. BAHBOE zorgt daarbij voor een constante interface tussen deze deelmodellen, zodat ze als onderdeel van het totaalmodel getest en verder ontwikkeld kunnen worden.

Een van de meest opvallende kenmerken van een getijdengebied met droogvallende delen is het verschil in aanblik dat zo'n gebied afhankelijk van het getij biedt. Met hoogwater is alleen de waterfase zichtbaar en met laagwater domineert het stelsel van wadplaten het uitzicht.

Beiden zijn facetten van een en hetzelfde systeem. Een bruikbaar concept voor modelleringsdoeleinden dient beide facetten te omvatten. Het eenvoudigste model dat beide facetten omvat is (fig. 1) een kolom die zowel het water als de bodem omvat plus het grensvlak tussen beide, een z.g. punt- of boxmodel. Binnen dit model onderscheiden we op grond van

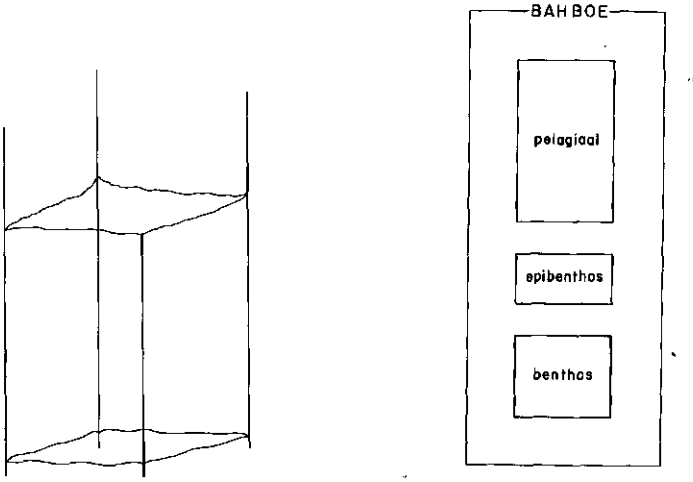



Fig. 1. Het boxmodel.
Links : een doorsnede van 1 $m^2$ door waterkolom en sediment.
Rechts: de onderverdeling in deelmodellen met de omhullende programmatuur.

de verschillende processen die zich in bodem en water afspelen de volgende deelmodellen: het Pelagische en het Benthische deelmodel, met op het grensvlak tussen deze twee, met de organismen die op dat grensvlak leven, een derde deelmodel, het Epibenthische deelmodel.

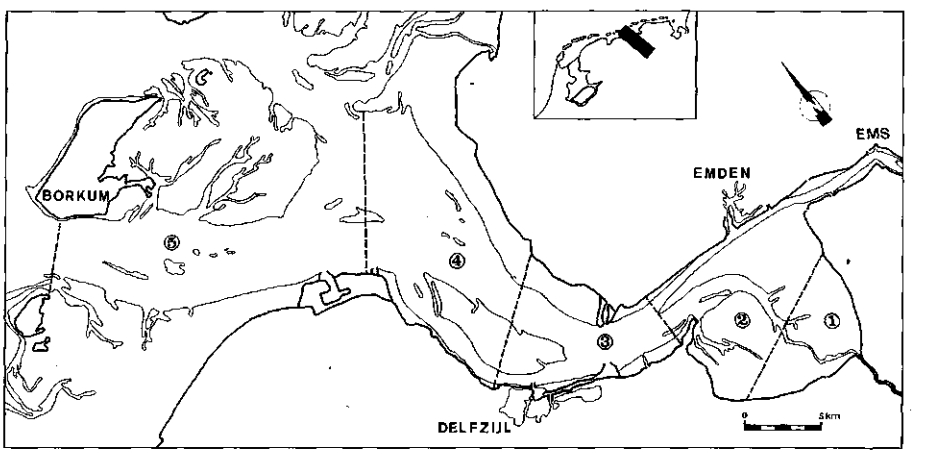



Fig. 2. Het Eems estuarium, met daarin de modelcompartimenten.

Omdat het Eems-estuarium een gebied is dat allerminst homogeen en uniform is, is het enigszins naïef om te veronderstellen dat een punt- of boxmodel een goede representatie kan zijn van het hele gebied. Omdat de verschillen in het gebied groot zijn, wordt het gebied, en daarmee het model onderverdeeld in compartimenten. De indeling en begrenzing van deze compartimenten in het gebied is gebaseerd op biologische verschillen tussen de compartimenten (fig. 3). Ons box-model wordt hiermee een compartimenten-model. Dit betekent echter niet dat we voor elk comparti-

ment een verschillend model hebben: Het model van de biologische processen zoals die geacht worden zich af te spelen in het gebied is voor elk compartiment identiek, maar doordat de compartimenten elk andere fysische eigenschappen hebben (verschillende dieptes, volumes en oppervlakken) is de uitkomst van deze processen voor elk compartiment verschillend (fig. 3 en 4). Bovendien veroorzaken de morfologische verschillen tussen de compartimenten in combinatie met de getijwerking verschillen voor wat betreft droogvaltijd etc.

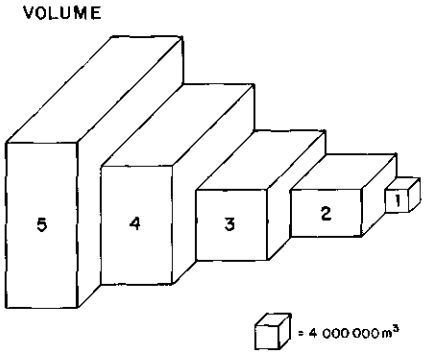



Fig. 3. De gemiddelde watervolumes van de modelcompartimenten.

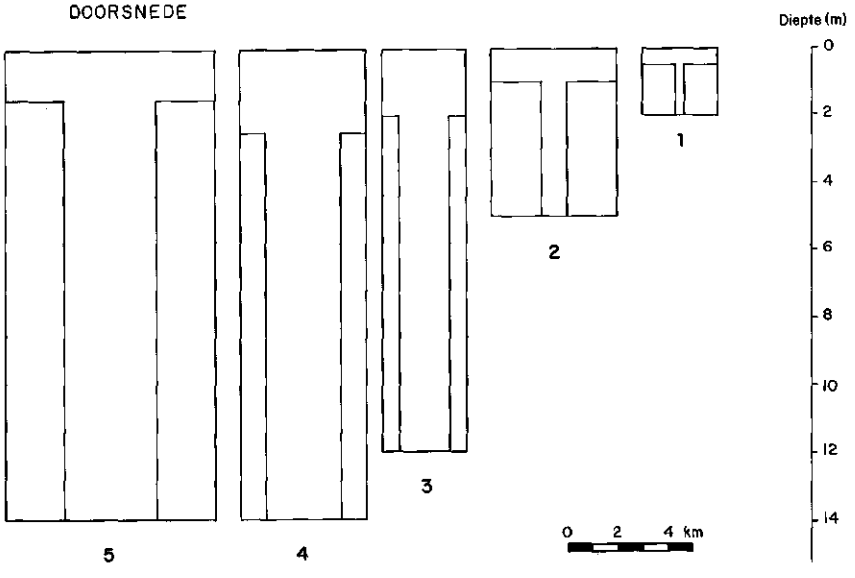



Fig. 4. De doorsneden van de modelcompartimenten met daarin aangegeven de gemiddelde waterhoogte boven de wadplaten, de gemiddelde diepte van de geulen en de relatieve bijdrage aan het totale oppervlak van de geulen en de wadplaten.

We komen daarmee uit bij een compartimentenmodel waarvan de compartimenten onafhankelijk naast elkaar staan. Deze onafhankelijkheid is principieel onjuist want de getijden, in combinatie met de zoetwateraanvoe-

ren van de Eems en de Westerwoldsche Aa zorgen ervoor dat er een grote mate van uitwisseling is tussen de compartimenten van zowel water als van door het water getransporteerde stoffen en organismen.

Er moet dus een verbinding komen tussen de verschillende compartimenten in het model. Deze verbinding wordt verzorgd door het transportmodel.

Het transportmodel werkt alleen rechtstreeks in op het pelagische deelmodel.

In het transportmodel worden twee verschillende transportmechanismen onderscheiden:

- Enerzijds het diffusief transport waarbij concentratieverschillen tussen de compartimenten verkleind worden omdat de transportrichting parallel aan de concentratiegradiënt is.
- Anderzijds het sedimenttransport waarbij particulair materiaal tegen de concentratiegradiënt in wordt getransporteerd. Dit komt in het algemeen neer op transport naar binnen en uit zich in de vorm van verhoogde concentraties gesuspendeerd materiaal naar binnen toe en als opslibbing, sedimentatie van detritus, etc.

De organismen in het pelagische deelmodel zijn planktonisch, dat wil zeggen dat ze zich ten opzichte van het water niet in belangrijke mate kunnen verplaatsen. Deze organismen zijn daarom onderhevig aan diffusief transport.

De organismen in het epibenthos (zoals garnalen, vissen, krabben etc.) kunnen zich wel onafhankelijk van het getij verplaatsen. Zij verplaatsen zich op eigen kracht onder invloed van voedselaanbod, temperatuur, zuurstofverzadiging, seizoen etc. tussen de verschillende compartimenten.

De benthische organismen leiden een sessiel bestaan in de bodem en worden niet getransporteerd.

In elk deelmodel zijn een aantal functionele groepen als biologische toestandsvariabelen gemodelleerd. Voorbeelden uit het pelagisch model zijn: Primaire producenten (Diatomeeën, Flagellaten), Herbivoren (Copepoden), Pelagische bacterien, Microplankton (Protozoën) en Pelagische carnivoren (Ribkwallen). In het algemeen zijn de volgende hoofdgroepen te onderscheiden:

1) Producenten, die met behulp van licht, $CO_2$ en mineralen, organische koolstofverbindingen creëren en daarmee in het systeem brengen.
2) Consumenten, die zich voeden met de producenten.
3) Predatoren, die leven van de consumenten.
4) Mineraliseerders, die de verschillende detritus componenten mineraliseren.

Omdat de laatste 3 groepen alle meerdere voedselbronnen hebben, krijgt het model een voedselweb- in plaats van een voedselketen-structuur. Het model beschrijft de koolstofstromen door dit voedselweb.

In alle gemodelleerde groepen zijn de universele biologische processen meegenomen. Hiermee wordt bedoeld dat zich in en om deze groepen al die processen afspelen die zich in en om elk levend organisme afspelen, zoals voedselopname, ademhaling en uitscheiding. Fig. 5 illustreert dit met een schema van de processen die zich in en om een organisme, in dit geval een predator, afspelen. We onderscheiden de volgende processen:

- Voedselopname: De onderste helft van fig. 5 laat de processen van voedselkeuze en voedselopname zien, in dit geval uit drie verschillende voedselsoorten. De hoeveelheid voedsel die van elke voedselbron opgenomen wordt, wordt bepaald door de voorkeur voor en de relatieve hoeveelheid van elke voedselbron. De verdeling van de voedselopname

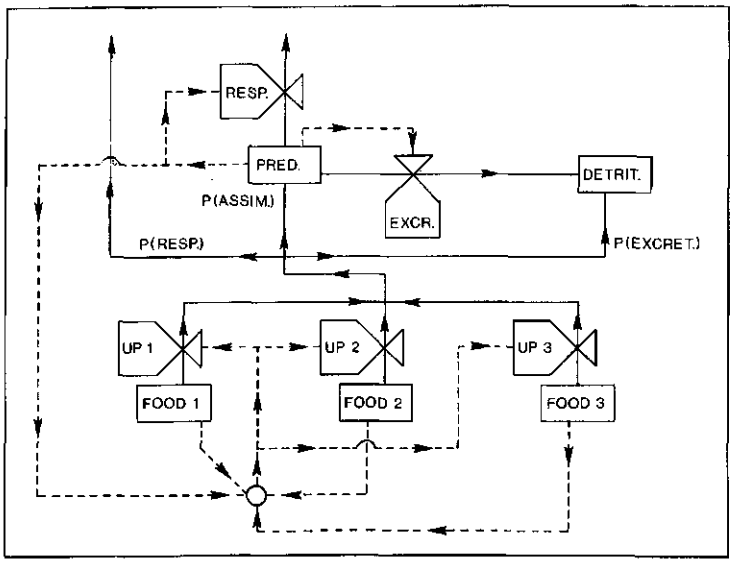



Fig. 5. Schema van de processen van voedselopname, respiratie en excretie zoals die zich in en om levende organismen afspelen zoals deze in het model geformuleerd zijn.
Verklaring notatie:
rechthoeken : biomassa
kranen : processen
getrokken lijnen : koolstofstromen
gestippelde lijnen: informatielijnen die processen reguleren
cirkel : beslissingsprocessen

over de verschillende voedselbronnen is afhankelijk van de functionele groep en kan proportioneel met de voedselconcentratie, maar ook selectief zijn. De opnamesnelheid van de verschillende voedselbronnen wordt gereguleerd via een beslissingsproces (cirkel). De bovenste helft van fig. 5 vertegenwoordigt de processen in het organisme zelf.

- Rust- en activiteitsrespiratie: Het voedselzoeken en eten kost een bepaalde hoeveelheid energie, de activiteitsrespiratie, die proportioneel is met de opgenomen hoeveelheid voedsel. Dit gedeelte van het voedsel wordt direct weer verademd tot $CO_2$. Ook wanneer het organisme niet actief is, is er nog sprake van ademhaling: de rust-respiratie.
- Assimilatie: Het opgenomen voedsel wordt met een bepaalde efficiency opgenomen, verteerd en omgezet in biomassa.
- Excretie: De vertering van het voedsel is niet volledig en de (onverteerbare) rest wordt uitgescheiden.
- Mortaliteit: De sterfte wordt in dit model als een vorm van temperatuurafhankelijke excretie behandeld.

Behalve de in dit schema genoemde processen spelen zich ook nog interacties met andere organismen af, evenals met het milieu waarin het organisme zich bevindt onder invloed van bijvoorbeeld saliniteit, temperatuur en slib.

Elk deelmodel omvat een aantal van deze functonele groepen waarbij de verschillen tussen de groepen bestaan uit verschillen in voedselbronnen, in de manier van voedselopname, de snelheid en de efficiency waarmee de besproken processen zich afspelen, temperatuur- en licht-gevoeligheid,

de tolerantie voor verlaagde zuurstofverzadiging, de mortaliteit enz.

**TOESTANDSVARIABELEN**

| | Organisch koolstof | | | | Overige |
|---|---|---|---|---|---|
| | Detritus | BACT | Prim. prod. | Sec./tert. cons. | |
| PEL. | PLOC<br>PDET<br>PROC PDROC | PBAC | PFLAG<br>PDIA | PMIC PBLAR<br>PCOP<br>CARN | OX PO4<br>SALT SILIC<br>SILT CSILT |
| EPIB. | | | | EMES EMAC (BIRDS) | |
| aeroob | BLOC<br>BDET<br>BROC* | BBAC | BDIA* | BMEI<br>BBBM<br>BSF | BAL |
| BENT. anaeroob | ALOC<br>ADET<br>BROC* | ABAC | (BDIA*) | | BSUL<br>BPYR |

Fig. 6. De toestandsvariabelen in het model. Verklaring van gebruikte afkortingen voor zover niet vanzelfsprekend:
In het pelagiaal (P), benthos (B) en anaerobe benthos (A)
LOC = Labile Organic Carbon; ROC = Refractory Organic Carbon;
BAC = bacteria; DET = detritus; FLAG = flagellate phytoplankton;
DIA = diatoms; MEI = meiobenthos; BBM = deposit feeders;
BSF = suspension feeders; MIC = microzoöplankton;
COP = macrozoöplankton; CARN = carnivoor zoöplankton;
EMES = meso-epibenthos; EMAC = macro-epibenthos;
BAL = dikte aerobe laag (cm); SUL = sulphides; PYR = pyriet

De biologische toestandsvariabelen (fig. 6) in dit model vormen ongestructureerde populaties, zonder onderverdeling in stadia of grootteklassen. De voedselopname door de verschillende groepen vindt plaats uit meerdere voedselbronnen, die zelf ook, al dan niet levende, toestandsvariabelen zijn.

In totaal omvat het model 15 organisme-groepen in elk waarvan zich de universele biologische processen afspelen van voedselopname, respiratie, excretie, groei en mortaliteit. Hier zij opgemerkt dat reproductie als een vorm van groei wordt behandeld. Het Eems model omvat ook nog 18 niet-levende toestandsvariabelen waarvan 9 de verschillende vormen van detritus beschrijven. Al deze toestandsvariabelen komen in alle 5 compartimenten van het model voor. Alleen al voor de toestandsvariabelen hebben we te maken met 33 X 5 = 165 (bio)massaverlopen door het jaar heen. Hierbij komt dan een nog groter aantal verschillende koolstoffluxen. Het zal duidelijk zijn dat voor het doorrekenen van al deze grootheden een behoorlijke computercapaciteit nodig is om, interactief werkend, binnen een redelijke tijd een jaarrun te kunnen doorrekenen. Als, arbitraire, norm houden we daarvoor een rekentijd van $\pm$ 6 minuten aan.

Hoe gaat nu zo'n modelrun? Alle in het model voorkomende toestandsvariabelen krijgen een beginwaarde die is gebaseerd op veldwaarnemingen. Omdat het Eemsestuarium een open systeem is, zowel wat de invoer van stoffen via rivieren en vanuit zee betreft als voor de afvoer naar zee toe, worden randvoorwaarden voor de aan transport onderhevige stoffen aan het modelsysteem opgegeven. De concentraties van deze stoffen fluctueren in de loop van het jaar en daarom worden de randvoorwaarden als

tijdseries opgegeven.

De processen in het model spelen zich, uitgaande van de opgegeven beginwaarden en de randvoorwaarden, volkomen autonoom af en worden in tijdstappen van 1 dag voor een periode van 1 of meerdere jaren doorgerekend

Na een modelrun kan het verloop door het jaar heen van de gemodelleerde grootheden vergeleken worden met de in de loop van het onderzoek (10 jaar) verzamelde meetwaarden van de betreffende variabelen (verificatie). Deze hele set van meer dan 100 verschillende variabelen is geïntegreerd in het BAHBOE-pakket en biedt middels een verificatieprocedure in BAHBOE de mogelijkheid een objectieve evaluatie van de overeenkomst tussen model-uitkomsten en veldwaarnemingen uit te voeren. Ook kunnen de meetwaarden in de model-plots opgenomen worden. Benadrukt dient te worden dat de meetwaarden onafhankelijk zijn van de simulatie en het verloop van een modelrun niet beïnvloeden.

Om U nu een aantal modelresultaten te laten zien en tegelijkertijd het effect van een mogelijke beheersmaatregel op het functioneren van het modelsysteem en, hopelijk, van het systeem zelf te tonen, hebben wij de volgende gevoeligheids-analyse gemaakt:
In een driejaarsrun over de periode van 1978-1981 van het model hebben we vanaf 1 februari 1979 de lozing van gemakkelijk afbreekbaar organisch afvalwater (PLOC) stopgezet (fig. 7). Daarmee wordt de grootste externe bron van makkelijk afbreekbare organische stof weggenomen.

Zoals fig. 8: (OX) laat zien, heeft dit aanzienlijke gevolgen voor het seizoensverloop van de zuurstofconcentratie in het water. De zuurstofconcentratie in het model is de resultante van de processen van zuurstofproductie door de primaire producenten, zowel in het water als op de wadplaten, de zuurstofconsumptie door alle ademhalingsprocessen en de reaeratie vanuit de lucht (fig. 9). Zuurstof functioneert in het model daarmee als een controlevariabele op de totale omvang van de biologische activiteit. Het kan ook, zoals in dit voorbeeld, gebruikt worden om de effecten van ingrepen in het systeem te volgen.

In compartiment 1, het compartiment dat het lozingspunt Nieuwstatenzijl omvat, zien we in 1978 dat de zuurstofconcentratie sterk daalt zodra de afvalwater lozingen beginnen. In de maanden septembernovember 1978 blijft de OX(1) concentratie zeer laag, maar in december begint hij weer op te lopen onder invloed van de lagere watertemperatuur, die de bacteriële activiteit doet afnemen zodat de reaeratie de zuurstofconsumptie kan bijhouden.

De zuurstofconcentratie in compartiment 1 blijft in 1979 en 1980 wel hoger door het ontbreken van de afvalwater lozingen maar benadert alleen in de winter en het vroege voorjaar de verzadigingswaarde. De lagere waarden in de rest van het jaar wijzen op een grote zuurstofvraag, ook in afwezigheid van het afvalwater. Deze vraag komt voor het grootste deel van het benthische systeem in en op de wadplaten die ongeveer 80% van het totale oppervlak van compartiment 1 vormen. In het dichtst bij zee gelegen compartiment wijken de zuurstofconcentraties (OX(5)) het hele jaar nauwelijks van de verzadigings waarde af.

Wanneer we naar de effecten van deze ingreep op de biologische componenten van het systeem kijken, zien we een sterk uiteenlopend beeld.

De primaire producenten, die 3 toestands variabelen omvatten, namelijk Benthische en Pelagische Diatomeën en Flagellaten, zijn hier samengevat tot een grootheid PRIM (fig. 10). Deze groep reageert zelf niet sterk op een vermindering van de vuilwater lozing maar door de effecten hiervan op de consumenten waardoor de begrazing verandert, treden duidelijke veranderingen in het biomassa verloop op. In het najaar van 1978 is een duidelijke biomassa verhoging te zien in de biomassa van de primaire

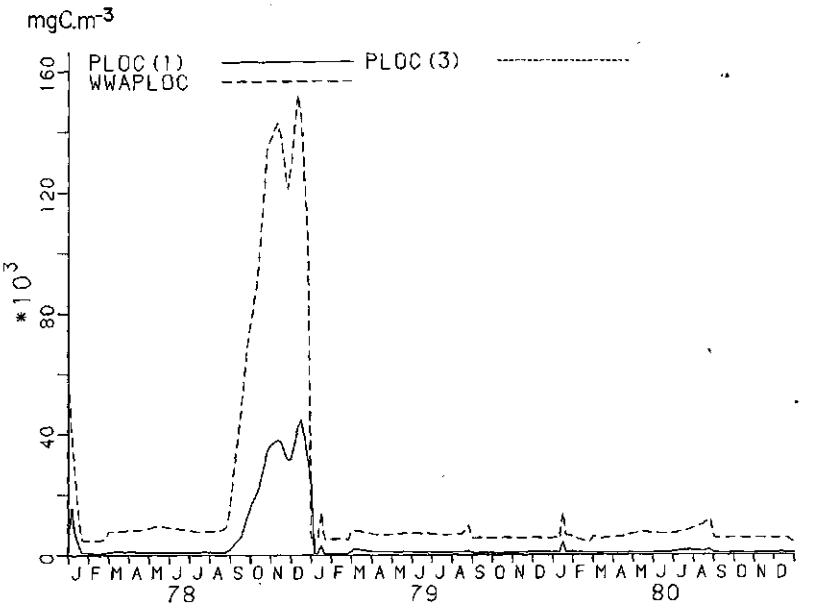



Fig. 7. De concentraties labiel organisch koolstof in de Westerwoldsche Aa (WWAPLOC), compartiment 1 (PLOC(1)) en compartiment 3 (PLOC(3)). Zie voor de compartimentindeling figuur 2.

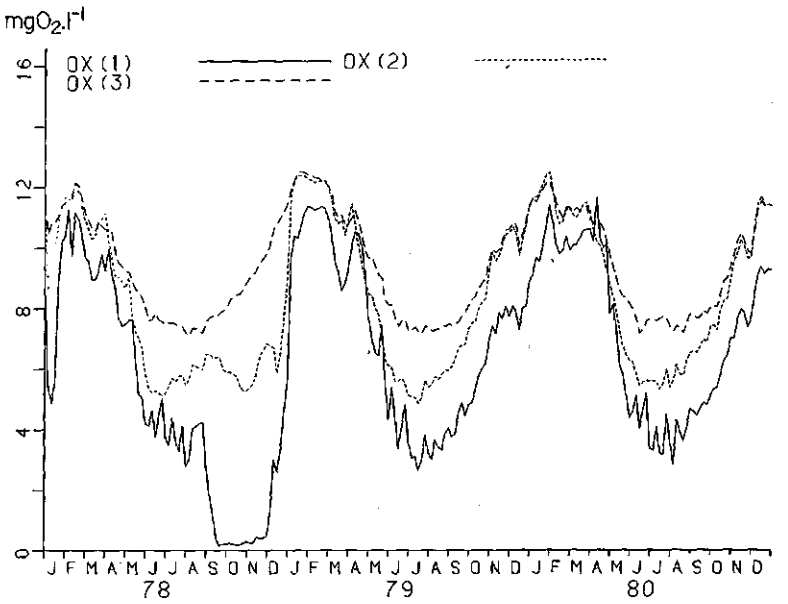



Fig. 8. De zuurstofconcentratie in het water van compartment 1 (OX(1)), compartment 2 (OX(2)) en compartment 3 (OX(3)).

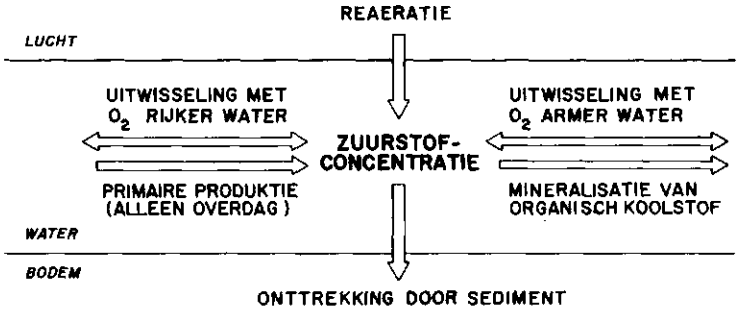



Fig. 9. Schema van de processen die de zuurstofconcentratie in het water bepalen.

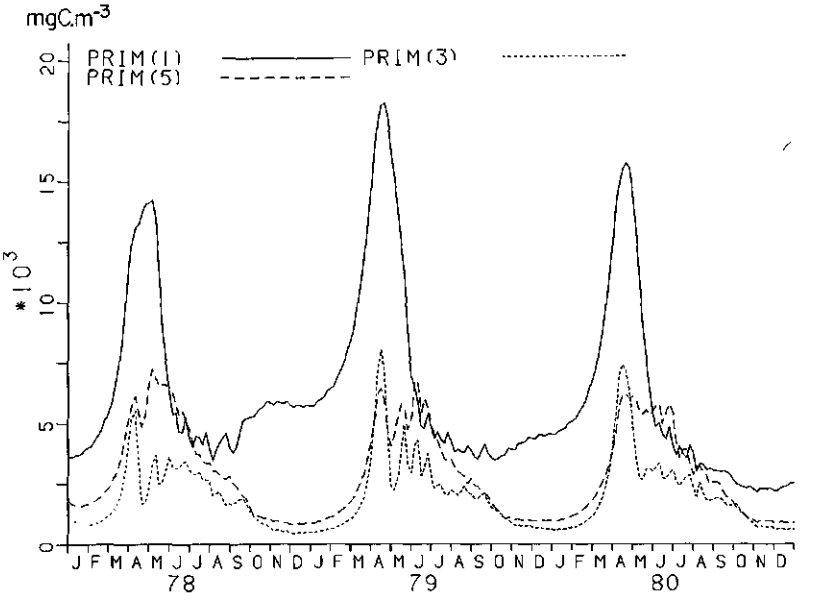



Fig. 10. Biomassa van de primaire producenten per $m^2$ in de compartimenten 1, 3 en 5.

producenten in compartiment 1 (PRIM(1)). Deze verhoging wordt veroorzaakt door een terugval in begrazingsdruk door het sterven en/of wegvluchten van de grazers uit compartiment 1 onder invloed van de zuurstofloosheid. In 1979 is de verhoging veel kleiner en in 1980 is hij helemaal afwezig. Hier is dus een langzame verschuiving te zien naar een nieuwe evenwichtstoestand. In de meer naar buiten gelegen compartimenten (3 en 5) ontbreekt elk zichtbaar effect op deze component. De duidelijk hogere biomassapiek in voorjaar 1979 schrijven wij toe aan de lage winter temperatuur (1978-1979 was een strenge winter) die een sterker remmend effect had op de grazers dan op de producenten.

Een groep organismen die vrijwel momentaan reageert op veranderingen in de concentratie makkelijk afbreekbaar materiaal is die van de pelagische bacteriën (fig. 11). De enorme toename van deze groep onder invloed van de afvalwater lozingen in het najaar van 1978 loopt met het beeindigen van de lozingen op 1 januari 1979 weer terug tot een veel lagere waarde. Elke verandering in de concentratie van labiel organisch koolstof in het water (PLOC) onder invloed van excretie en mortaliteit van andere groepen geeft een snelle respons van PBAC zodat de biomassa PBAC sterk blijft fluctueren op een veel lager niveau. Belangrijke leveranciers van dit PLOC zijn de primaire producenten, zodat in PBAC de voorjaarspiek van de primaire productie goed te zien is. Met name in PBAC(2) is dit goed te zien.

Groepen die sterk reageren op de veranderde zuurstofhuishouding zijn mesoepibenthos (EMES) en benthic suspension feeders (BSF) (fig. 12). In 1978 vlucht het mesoepibenthos uit compartiment 1 weg, zodra de zuurstofconcentratie te laag wordt, om in december, wanneer het zuurstofgehalte weer oploopt, sterk uitgedund terug te komen. 1979 en 1980 vertonen deze massale uittrek in september niet. Overigens nemen de concentraties EMES(1) nauwelijks toe. In tegenstelling tot de eerdergenoemde groepen herstellen de suspension feeders (een groep die o.a. Cardium edule en Mya arenaria omvat) langzaam tengevolge van hun biologische eigenschappen. Ze vertonen in 1979 al enig herstel maar pas in 1980 neemt de biomassa duidelijk toe.

Als laatste voorbeeld van langzame veranderingen in het systeem laten we de verandering in de dikte van de aerobe laag (BAL) zien (fig. 13). De dikte van deze laag in cm vertoont altijd een sterke seizoensdynamiek onder invloed van de zuurstofvraag uit de bodem. De vraag is maximaal in het late voorjaar waardoor de dikte terugloopt om in de winter ten gevolge van de lagere zuurstofvraag een maximum te bereiken. Dit seizoenspatroon wordt slechts in detail anders na het stoppen van de lozingen, maar de laagdikte begint een duidelijke trend omhoog te vertonen.

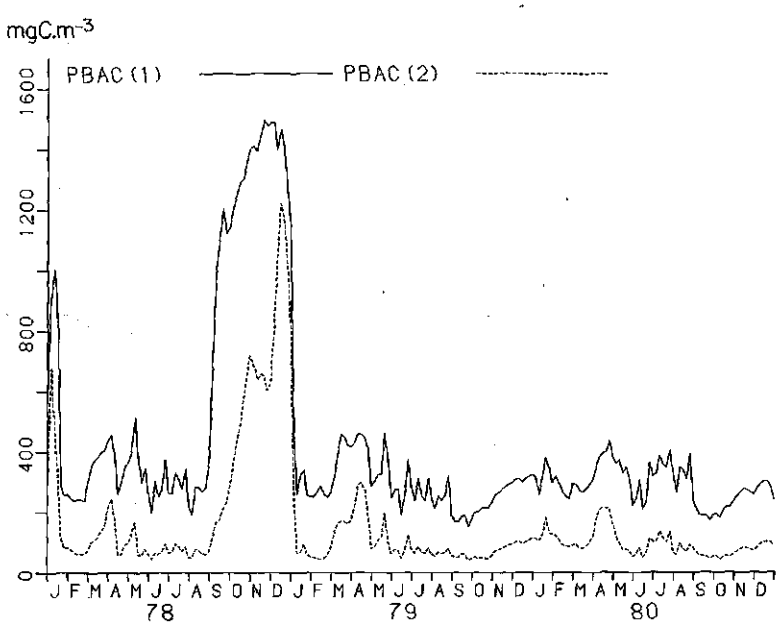



Fig. 11. De biomassa bacterioplankton in compartment 1 en 2.

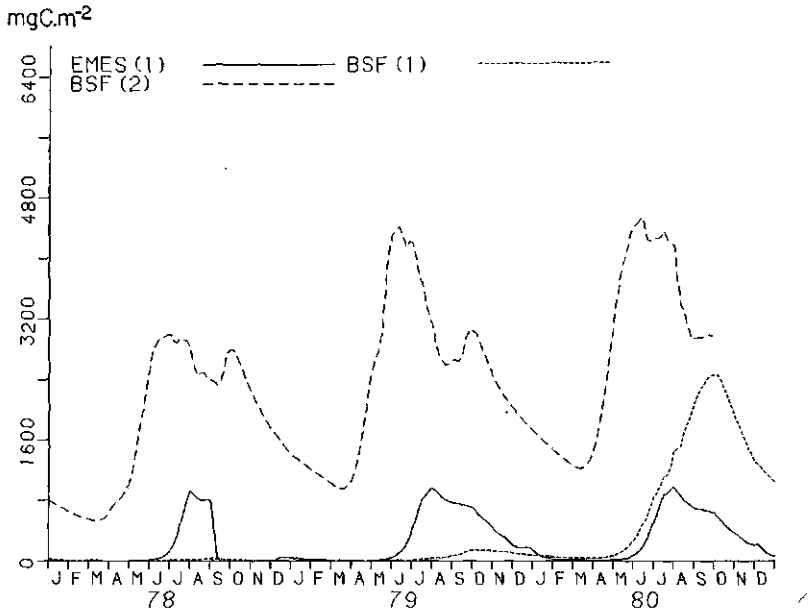



Fig. 12. De biomasa van meso-epibenthos in compartment 1 (EMES(1)) en van benthhische deposit feeders (BSF) in compartment 1 en 2.

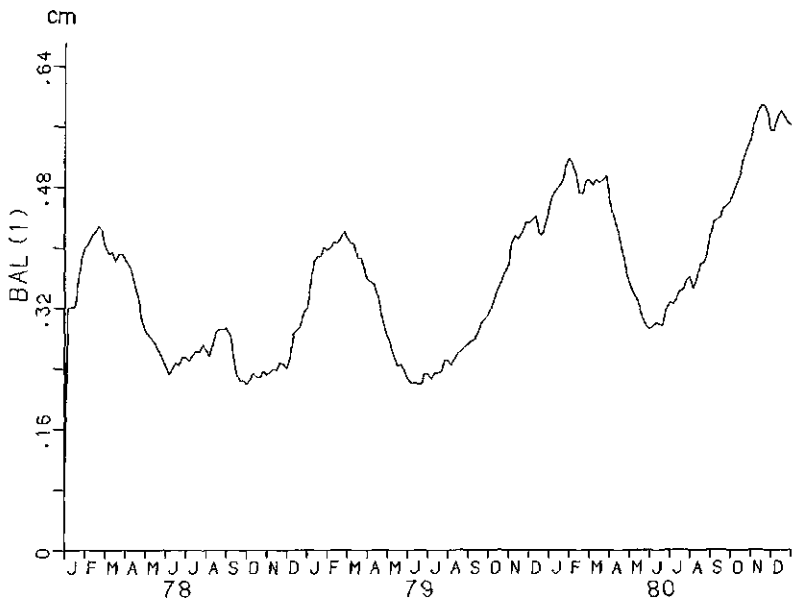



Fig. 13. De dikte van de aerobe toplaag van de wadplaat in cm.

Het hier gegeven overzicht is zeer onvolledig; een groot deel van het functioneren van het systeem blijft nu onbesproken, maar bepaalt mede het gedrag van de componenten die we hier wel hebben laten zien.

Volgens Levins (1966) kan men modellen aan de hand van een drietal criteria beoordelen, te weten: precisie, algemeenheid en realisme.

Elk van deze karakteristieken van een model kan versterkt worden, maar dit zal altijd ten koste gaan van een zekere verzwakking van de andere. Bijvoorbeeld, modellen die gemaakt zijn om zeer nauwkeurige afspiegelingen van een bepaald systeem te zijn, verliezen aan algemeenheid; met andere woorden ze zijn minder geschikt om andere, erop lijkende systemen te representeren. Modellen, die sommige geselecteerde systeemvariabelen zeer goed benaderen, worden precies genoemd voor die variabelen. Modellen die alle relevante variabelen en relaties omvatten zijn realistisch als systeemmodel. Het streven van onze groep is geweest om een realistisch estuarien model te maken dat zo algemeen mogelijk is. Precisie hebben we als een secundair doel beschouwd dat ondergeschikt was aan de doelstellingen van realisme en algemeenheid.

Om na te gaan in hoeverre het Eems model inderdaad algemeen en realistisch is, hebben we het omgezet tot een model van het Bristol Channel en Severn Estuary en de model uitkomsten vergeleken met die van het General Ecosystem Model of the Bristol channel And Severn Estuary, dat gebouwd is voor dat gebied door IMER in Plymouth. De uitkomsten kwamen kwalitatief zeer goed overeen. Ons inziens is het nu mogelijk om, voortbouwend op het Eems model, een generiek estuarien ecosysteem model te maken voor de gematigde klimaatzone, omdat de abiotische omstandigheden en de morfologie van een estuarium het functioneren van het ecosysteem verregaand determineren, terwijl de biologische processen zelf in de gematigde klimaatzone overal ongeveer gelijk zijn. Als een eerste aanzet tot een generiek model zijn we nu bezig om de biologische deelmodellen van het Eemsmodellen te combineren met een transportmodel van de Westelijke Waddenzee tot een Ecologisch Model van de Westelijke Waddenzee (EMOWAD).

Literatuur

Biological Research Ems-Dollard Estuary. Rijkswaterstaat communications no. 40/1985: 1-182.

Levins, R., 1966. The strategy of model building in population biology. Amer. Sci. 54: 421-431.

# MODELLEN: EEN HULPMIDDEL BIJ HET HEIDEBEHEER?

F. Berendse

Vakgroep Botanische Oecologie, Rijksuniversiteit Utrecht, Lange Nieuwstraat 106, 3512 PN Utrecht

## Inleiding

De toename van de nutriëntenbeschikbaarheid in de oligotrofe milieus in ons land heeft gedurende de afgelopen decennia geleid tot dramatische veranderingen in de soortensamenstelling van de hier aanwezige levensgemeenschappen. Eén van de voorbeelden hiervan is de systematische vergrassing van vochtige heidevelden, die de laatste 20-30 jaar heeft plaatsgevonden.

In de meeste voedselarme oecosystemen is het nutriëntenaanbod de primaire factor, die veranderingen in de soortensamenstelling bepaalt. Het is daarom voor de natuurbeheerder noodzakelijk de hoeveelheid voedingsstoffen, die voor opname door de vegetatie beschikbaar is, te kunnen manipuleren. Het nutriëntenaanbod bestaat steeds uit een tweetal componenten: de externe input van nutriënten door atmosferische depositie en toevoer van verontreinigdgrond- of oppervlaktewater en de interne mineralisatie van nutriënten vanuit de humus- en strooisellaag.

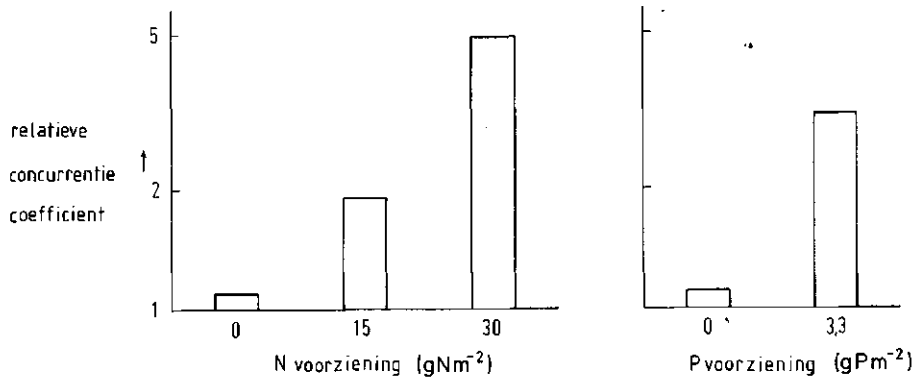
In veel gevallen is het niet mogelijk om op korte termijn de externe toevoer van voedingsstoffen tot aanvaardbare proporties terug te brengen. Het is daarom van des te groter belang om precies te weten in welke mate de mineralisatie van voedingsstoffen vanuit de humus- en strooisellaag door inwendige beheersmaatregelen kan worden gereguleerd.

Het onderzoek is voorlopig beperkt tot vochtige heidevegetaties. Deze plantengemeenschappen werden tot voor een aantal jaren terug nog voor een belangrijk deel gedomineerd door Dopheide (Erica tetralix). Daarnaast kwamen in deze vegetaties een aantal min of meer zeldzame plantesoorten voor zoals Kleine Zonnedauw, Klokjesgentiaan, Moeraswolfsklauw en Bruine en Witte Snavelbies (Drosera intermedia, Gentiana pneumonanthe, Lycopodium inundatum, Rhynchospora fusca en R. alba). Gedurende de laatste tientallen jaren heeft een sterke uitbreiding van het gras Pijpestrootje (Molinia caerulea) plaatsgevonden, waardoor de oorspronkelijke Dopheide-gemeenschappen geleidelijk zijn vervangen door monocultures van Molinia, waarin de bovengenoemde soorten meestal zijn verdwenen.

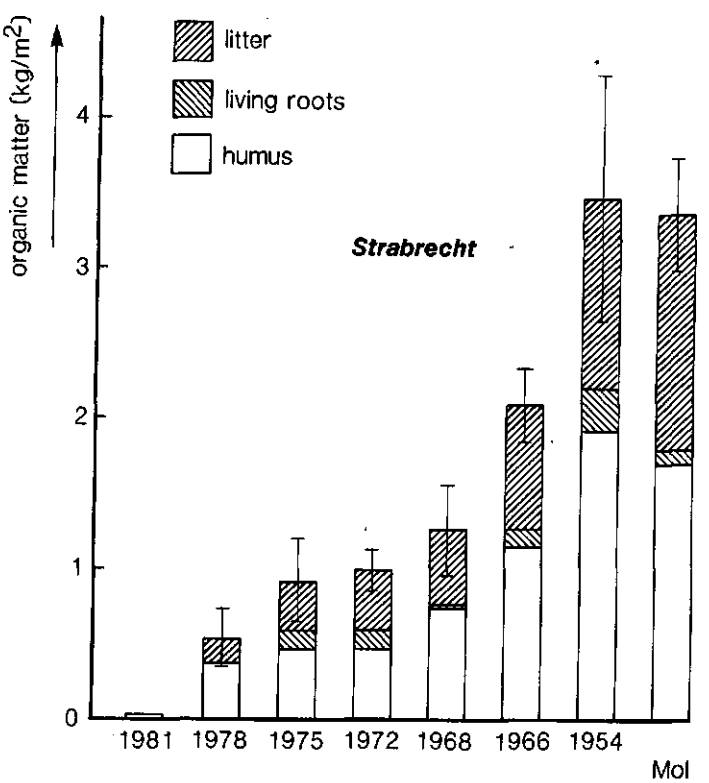
Eerst zal kort worden ingegaan op het biologische mechanisme van de veranderingen in deze oecosystemen. Vervolgens zal het opgestelde simulatiemodel worden besproken en de voorspellingen, die op grond van het model geformuleerd kunnen worden over het effect van verschillende beheersmaatregelen. Tot slot zullen enige opmerkingen worden gemaakt over de strategie voor verder onderzoek.

## Het biologische mechanisme

De veronderstelling, dat een toename in de nutriëntenbeschikbaarheid verantwoordelijk was voor de sterke toename van Molinia werd getoetst met behulp van een aantal bemestings- en concurrentie-experimenten in het veld en in de proeftuin. Uit deze experimenten kon worden geconcludeerd, dat stikstof en fosfor de belangrijkste groeibeperkende factoren waren in de onderzochte oecosystemen. In de concurrentie-experimenten met Erica en




Figuur 1. De invloed van de stikstof- en fosfaatbeschikbaarheid op de relatieve concurrentiecoëfficiënt van Molinia ten opzichte van Erica (naar Berendse & Aerts, 1984).

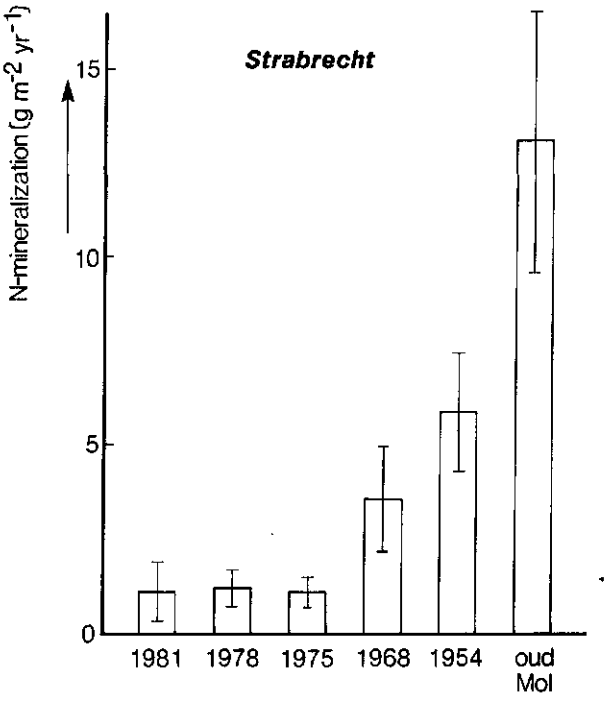



Figuur 2. De hoeveelheid strooisel, humus en levende wortels (kg organische stof/ m$^2$) in een aantal proefvelden, die een verschillend aantal jaren geleden zijn afgeplagd. Bij de x-as staat het jaar aangegeven, waarhet betreffende proefveld is afgeplagd. De proefvelden worden gedomineerd door Calluna vulgaris, behalve het laatste proefveld, dat door Molinia caerulea wordt gedomineerd.

Molinia is gebleken, dat bij een toename van het stikstof- of fosfaataanbod het concurrentievermogen van Molinia ten opzichte van Erica duidelijk toeneemt (Figuur 1). De oorzaak hiervan schuilt in een aantal aanzienlijke morfologische en fysiologische verschillen tussen beide soorten. Gedurende de zomerperiode heeft Molinia ongeveer 40% van zijn biomassa in fotosynthetisch actieve weefsels geïnvesteerd, terwijl deze investering bij Erica slechts ca. 10% bedraagt. Door dit verschil is Molinia in staat relatief snel te reageren op een verhoging van het nutriëntenaanbod met een verhoging van de groeisnelheid. Onder voedselarme omstandigheden is het concurrentievermogen van beide soorten ongeveer gelijk (Figuur 1). Molinia verliest door strooiselproduktie jaarlijks veel meer voedingsstoffen dan Erica (ongeveer 2 maal zoveel stikstof en 1.5 maal zoveel fosfaat). Deze verschillen in de zuinigheid, waarmee door beide soorten wordt omgegaan met de opgenomen voedingsstoffen, hebben tot gevolg, dat bij een min of meer gelijk concurrentievermogen Erica in staat is zich als dominante soort in de vegetatie te handhaven (Berendse, 1985a; 1985b).

Bij vergelijkend onderzoek over het nutriëntenaanbod op de Kruishaarse heide in de Gelderse Vallei maten wij, dat de N-input via atmosferische depositie varieerde tussen 20 en 40 kg N $ha^{-1}$ $jr^{-1}$. De mineralisatie van stikstof vanuit de humus- en strooisellaag bedroeg daarentegen 100 tot 110 kg N $ha^{-1}$ $jr^{-1}$ (Berendse et al., in prep.). Uit figuur 1 blijkt, dat bij een dergelijke N-beschikbaarheid reeds een zeer duidelijke toename van het concurrentievermogen van Molinia heeft plaatsgevonden. Deze gegevens laten duidelijk zien, dat het voor inzicht in het proces van vergrassing noodzakelijk is om de ontwikkeling van de humus- en strooisellaag nader te analyseren en na te gaan wat de gevolgen van de accumulatie van humus en strooisel zijn voor de N-mineralisatie.

Op de Strabrechtse heide zijn een aantal proefvelden vergeleken, die een verschillend aantal jaren geleden waren afgeplagd. Bij het ouder worden van de proefvelden vindt een duidelijke accumulatie plaats van de hoeveelheid humus en strooisel (Figuur 2). In 1984 is in deze proefvelden gedurende een geheel jaar de stikstofmineralisatie gemeten. Gedurende de eerste 10 jaar vindt er geen toename plaats van de mineralisatiesnelheid, maar daarna neemt de stikstofmineralisatie toe met de toenemende hoeveelheid organische stof in de bodem (Figuur 3). Uit een multipele regressie-analyse, die werd uitgevoerd op de gegevens over N-mineralisatie in 17 proefvelden op de Strabrechtse heide, de Dwingeloose heide en de Hoge Veluwe, bleek, dat de hoeveelheid humus + strooisel het grootste deel van de variatie in de mineralisatiesnelheid verklaart. Daarnaast kon worden geconcludeerd, dat in vegetaties die door Molinia worden gedomineerd de mineralisatie per eenheid van organische stof meestal duidelijk groter is dan in vegetaties die grotendeels uit Erica of Calluna bestaan. Dit verschijnsel wordt vermoedelijk veroorzaakt door de veel grotere snelheid, waarmee strooisel van Molinia door micro-organismen kan worden afgebroken. Bovenstaande gegevens leveren tesamen het volgende beeld op. Tijdens de successie in afgeplagde heidevelden vindt een toenaplaats van de hoeveelheid humus en strooisel, die een toename in de stikstofmineralisatie tot gevolg heeft. Dit betekent, dat bij een voortgaande accumulatie van organische stof in de bodem altijd een moment aanbreekt, waarop Molinia de oorspronkelijk aanwezige dwergstruikvegetatie zal vervangen. Wanneer Molinia toeneemt kan dit door een toename van de decompositiesnelheid van het strooisel een versnelde toename van de mineralisatiesnelheid en daarmee van de concurrentiekracht van Molinia tot gevolg hebben. In een model, waarmee we de effecten van beheersmaatregelen op de mate van vergrassing willen voorspellen zullen dus de processen concurrentie, humusaccumulatie en N- en P-mineralisatie een centrale plaats moeten innemen.

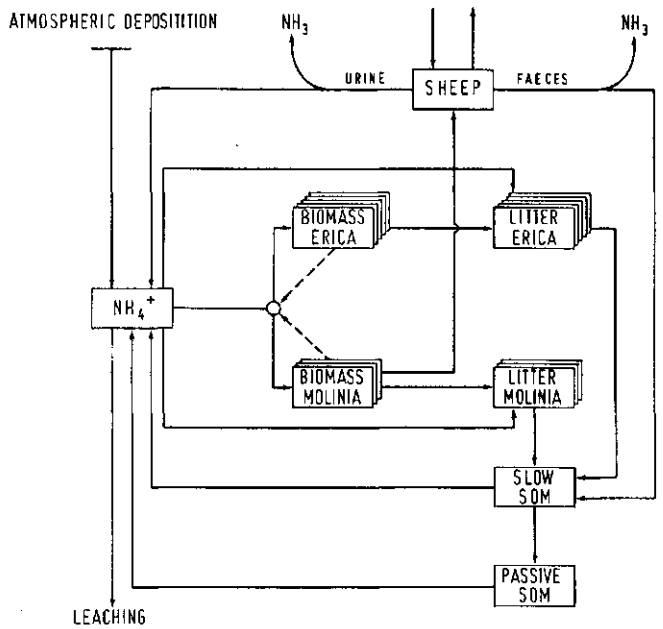



Figuur 3. De stikstofmineralisatie (g N $m^{-2}$ $jr^{-1}$) in een aantal proefvelden, die een verschillend aantal jaren geleden zijn afgeplagd. Zie verder Figuur 2.

Het model

De structuur van het ontwikkelde model (NUCOM1) kan het meest effectief worden duidelijk gemaakt aan de hand van een schema van de voornaamste stikstofstromen in een heide-oecosysteem (Figuur 4). De anorganische stikstof in de bodem is vooral aanwezig in de vorm van ammonium en wordt opgenomen door Erica of Molinia, waarbij de hoeveelheid die door beide soorten afzonderlijk wordt opgenomen wordt bepaald door de verhouding waarin de soorten in de vegetatie voorkomen en door het concurrentievermogen van de twee soorten ten opzichte van elkaar. Het verband tussen het relatieve concurrentievermogen en het het stikstofaanbod is gequantificeerd op basis van de resultaten van onze concurrentie-experimenten. De door de planten opgenomen stikstof wordt verdeeld over de verschillende organen zoals bladeren, bloemen, takjes en wortels. De sterftekans van de verschillende plantedelen is berekend op de basis van nauwkeurig demografisch onderzoek per plantedeel, dat is uitgevoerd gedurende een periode van drie jaar. Voorafgaande aan de abscissie van blaadjes van Erica en spruiten van Molinia wordt een belangrijk deel van de stikstof in het afstervende orgaan teruggetrokken en binnen de plant geredistribueerd.

De afgestorven plantedelen komen in de strooisellaag terecht en worden daar afgebroken door schimmels en bacteriën, waarbij in eerste instantie ammonium wordt geïmmobiliseerd. In een latere fase gaat de netto-immobilisatie over in netto-mineralisatie. Beide worden berekend op grond van het verschil tussen de critische C:N-ratio en de actuele C:N-ratio van het substraat. Een deel van de in de afgestorven plantedelen aanwezige verbindingen (lignine, wassen etc.) is zeer moeilijk afbreekbaar en wordt slechts chemisch gemodificeerd door de in de bodem aanwezige micro-organismen. Op deze wijze ontstaan humusverbindingen. Er is door ons onderscheid



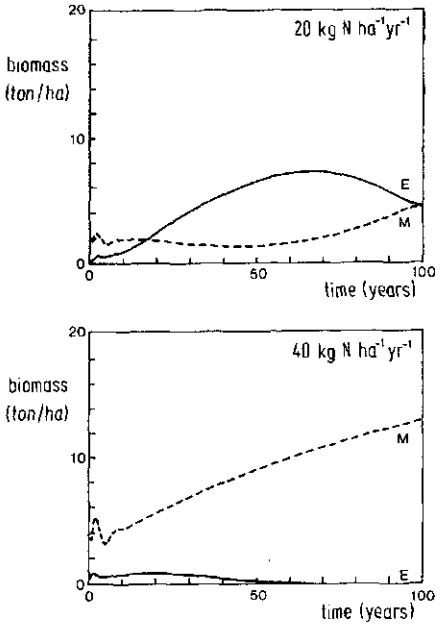

Figuur 4. De belangrijkste stikstofstromen in een heide-oecosysteem. De onderbroken lijnen hebben betrekking op informatie-stromen. SOM: Soil Organic Matter.

gemaakt tussen twee humusfracties: een fractie met een middellange turnover-tijd (Slow Soil Organic Matter) en een fractie met een zeer lange turnover-tijd (Passive Soil Organic Matter). De eerste fractie ontstaat bij de afbraak van vers strooisel, de tweede fractie bij de afbraak van de eerste fractie. De C:N-ratio van de FH-laag varieert tussen 25 en 30, waarbij in deze voedselarme oecosystemen in het algemeen een netto-mineralisatie van stikstof plaatsvindt. De decompositie-snelheid van de verschillende soorten strooisel is gemeten in lange termijn-decompositie-experimenten in het veld. De turnover-snelheid van de twee humusfracties is geschat op basis van verschillende literatuurgegevens.

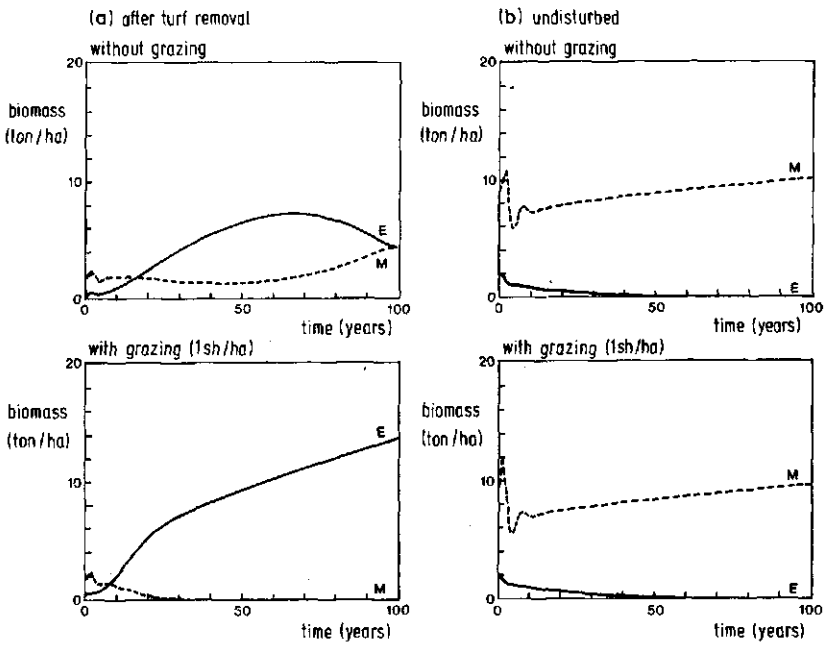
Het model is relatief eenvoudig en bevat 37 toestandsvariabelen: de hoeveelheid koolstof en de hoeveelheid stikstof in de verschillende organische stof componenten in het bovenstaande schema en de hoeveelheid ammonium in het bodemcompartiment. De begrazing door schapen wordt gehanteerd als inputvariabele. Het model bestaat uit differentievergelijkingen, die zoveel mogelijk het mechanisme van de interactie tussen de betreffende variabelen beschrijven. Een nadere mathematische analyse van de belangrijkste vergelijkingen wordt gegeven door Berendse (1985a) en Bosatta en Berendse (1984). Als tijdsinterval wordt één jaar gebruikt teneinde voor de doelstelling van het model niet relevante aspecten zoveel mogelijk te vermijden. Het model is beschikbaar in verschillende programmeertalen en kan gebruikt worden op de meeste microcomputers.

De voorspelling van het effect van verschillende beheersvormen

De effecten van plaggen of maaien kunnen vrij eenvoudig berekend worden door op een bepaald tijdstip een deel van de bovengrondse biomassa en/of




Figuur 5. Het gesimuleerde verloop van de biomassa (boven- + ondergronds) van Erica (E) en Molinia (M) na éénmalig afplaggen bij een jaarlijkse N-input van 20 kg N/ha (a) en van 40 kg N/ha (b).




Figuur 6. Het gesimuleerde verloop van de biomassa (boven- + ondergronds) van Erica (E) en Molinia (M) na éénmalig afplaggen (a) en in een niet-verstoorde situatie (b). Boven: geen begrazing; beneden: begrazing met 1 schaap per ha.

de humus- en strooisellaag te verwijderen. De effecten van beweiding zijn vaak gecompliceerder. Door grazers wordt niet alleen een deel van de levende biomassa verwijderd, waardoor de accumulatie van humus en strooisel wordt vertraagd, maar een deel van de door de grazers opgenomen stikstof keert in een aantal verschillende vormen weer terug naar de bodem. Een zeer belangrijk deel van de stikstof in de urine verdwijnt als ammoniak in de atmosfeer door een snelle hydrolyse van ureum. Ook een deel van de stikstof in de uitwerpselen verdwijnt op deze manier, terwijl een ander deel in de bodem terecht komt in de vorm van humusachtige verbindingen. Ongeveer 20% van de door de grazers opgenomen stikstof wordt opgeslagen in dierlijke weefsels en verlaat als zodanig in de meeste gevallen het oecosysteem.

Nog niet alle experimenten, die nodig zijn om de parameters in het model te bepalen,zijn volledig afgerond. Daarom kunnen op dit moment nog slechts enkele voorlopige resultaten worden gepresenteerd. Om een indruk te geven van de uitkomsten van het model zal het effect van twee beheersmaatregelen worden besproken: afplaggen en beweiding met schapen. Als uitgangssituatie is gekozen voor een sterk vergraste heide, die voor 90% uit Molinia en voor de resterende 10% uit Erica bestaat. Bij een jaarlijkse input door atmosferische depositie van 20 kg N/ha blijkt afplaggen te leiden tot een vegetatie, die gedurende langere tijd door Erica wordt gedomineerd (Figuur 5a). Na een aantal jaren is echter de hoeveelheid humus in de bodem en daarmee de stikstofmineralisatie zo sterk gestegen, dat er toch weer eerst een langzame en later steeds snellere toename van Molinia plaatsvindt. Waarschijnlijk is de snelle toename van Molinia in het laatste deel van deze grafiek de fase, die we laatste jaren hebben kunnen waarnemen, waarbij het proces waarschijnlijk nog verder is versneld door een toename van de atmosferische N-depositie. Bij een hogere N-input van 40 kg N/ha, zoals die in de omgeving van bedrijven voor intensieve veeteelt kan worden gevonden, blijkt afplaggen geen enkele zin meer te hebben (Figuur 5b).

Het is de moeite waard om te kijken naar het gecombineerde effect van afplaggen en beweiden (Figuur 6). Niets doen in een sterk vergraste heide leidt tot het verdwijnen van de laatste Erica-planten en daarmee tot een vegetatie die alleen maar uit Molinia bestaat (Figuur 6b, boven). Uit de simulaties blijkt, dat beweiding met 1 schaap per ha (een vaak gebruikte begrazingsdichtheid) in een sterk vergraste heide nauwelijks enige zin heeft (Figuur 6b, onder). Wanneer de heide eerst wordt afgeplagd, kan een lichte beweiding met schapen tot gevolg hebben, dat een min of meer stabiele situatie ontstaat, waarin vergrassing ook op langere termijn wordt voorkomen (Figuur 6a, onder). Dit resultaat staat in duidelijke tegenstelling tot de situatie, waarin na afplaggen geen beweiding wordt toegepast (Figuur 6a, boven). Hier moet na verloop van tijd steeds weer opnieuw worden afgeplagd.

## De strategie voor verder onderzoek

Het blijkt mogelijk te zijn om met behulp van het ontwikkelde model uitspraken te doen over de effecten van verschillende beheersmaatregelen onder verschillende omstandigheden. Daardoor is het bijvoorbeeld mogelijk om te berekenen na hoeveel jaar een heide weer moet worden afgeplagd teneinde Erica als dominante soort te kunnen handhaven. Op deze manier kan niet alleen worden nagegaan of bepaalde beheersvormen - bezien op langere termijn - wel zin hebben, maar tevens zouden de financiële consequenties ook over een langere periode kunnen worden vastgesteld. In 1984 en 1985 zijn een groot aantal veldmetingen verricht in verschillende proefterreinen om de uitkomsten van het model te kunnen toetsen. Wanneer vergelijking

tussen de resultaten van dit onderzoek en de resultaten van de model-simulaties heeft plaatsgevonden, zal het mogelijk zijn om aan te geven hoe realistisch de uitkomsten van het model zijn.

Na afronding van de toetsingsfase kan de geschetste benaderingswijze vermoedelijk toegepast worden op andere oecosysstemen op onze oligotrofe zandgronden. De voorlopige berekeningen die we met het reeds bestaande model hebben uitgevoerd wijzen er bijvoorbeeld op, dat wanneer men dennebos wil omzetten in heide het noodzakelijk is om de gehele humus- en strooisellaag inclusief alle boomstronken te verwijderen. Bovendien zal het noodzakelijk zijn daarna het terrein in te zaaien met heidezaad. Indien men niet aan deze voorwaarden voldoet ontstaat waarschijnlijk een begroeiing met Deschampsia flexuosa, Molinia, Rubus of kapvlakte-soorten zoals Chamaenerion angustifolium of Senecio sylvatica. Op bouwland, dat uit gebruik wordt genomen, zal het veel moeilijker weer vestiging van heide mogelijk te maken. De organische stof is hier door grondbewerking over een veel groter deel van het bodemprofiel verdeeld, zodat een belangrijk deel van de grond zal moeten worden afgegraven.

Bij het uitzetten van een strategie voor verder onderzoek is het goed ons te realiseren, dat de modelleringsfase sensu stricto meestal een relatief geringe tijdsinvestering zal vragen. Om een effectieve voortgang van het onderzoek mogelijk te maken zal het grootste deel van tijd en financiën geïnvesteerd moeten worden in:

1. het ophelderen van de relevante biologische en bodemchemische mechanismen;
2. het uitvoeren van onderzoek om de waarden van de modelparameters te bepalen;
3. het uitvoeren van onderzoek om de uitkomsten van het model op eerlijke wijze te toetsen.

Een belangrijke lacune in de kennis, die nodig is voor het modelleren van de nutriëntenhuishouding van voedselarme oecosystemen, wordt gevormd door de zeer gebrekkige kennis over de eigenschappen en de dynamiek van de verschillende humusfracties in de bodem. De preciese programmering van het deel van het model, dat het gedrag van de twee humusfracties beschrijft, heeft een relatief grote invloed op de uitkomsten van het model, terwijl de gebruikte vergelijkingen en parameterwaarden volledig zijn gebaseerd op literatuurgegevens, die betrekking hebben op semi-aride graslanden in Noord-Amerika. Helaas wordt momenteel op de Nederlandse onderzoeksinstituten - ondanks de stimulering van het bodembiologisch onderzoek - nauwelijks aandacht aan deze processen gegeven.

Referenties

Berendse, F., 1985a. The effect of grazing on the outcome of competition between plant species with different nutrient requirements. OIKOS 44: 35-39.

Berendse, F., 1985b. Concurrentie en de nutriëntenbalans van plantenpopulaties. Vakbl.Biol. 65(12): 276-277.

Berendse, F. & R. Aerts, 1984. Competition between Erica tetralix L. and Molinia caerulea (L.) Moench as affected by the availability of nutrients. Acta Oecol./Oecol. Plant. 5: 3-14.

Bosatta, E. & F. Berendse, 1984. Energy or nutrient regulation of decomposition: implications for the mineralization-immobilization response to perturbations. Soil Biol. Biochem. 16: 63-67.

# TOEPASSING VAN MODELLEN IN HET VISSERIJONDERZOEK

Niels Daan

Rijksinstituut voor Visserijonderzoek, IJmuiden

## Inleiding

Binnen het visserijonderzoek bestaat een lange traditie voor het gebruik van mathematiese modellen om de dynamika van geëxploiteerde vispopulaties te beschrijven. Met name Beverton & Holt (1957) en Ricker (1975) hebben een hechte theoretiese basis geschapen en hun modellen vormen de algemeen aanvaarde grondslag voor adviezen met betrekking tot het beheer van vispopulaties.

Het centrale probleem in de visserij is gelegen in de optimalisatie van de vangst, waarbij het exploitatieniveau zich als konkrete extern reguleerbare variabele aandient. Hierbij blijken de diverse betrokkenen met zeer verschillende noties van tijd tegen het begrip optimaal aan te kijken. De individuele visserman is gebaat bij een optimale vangst hier en nu, omdat elke vis die hem ontkomt door een ander gevangen kan worden. Optimaal staat in dit geval gelijk aan maximaal en deze hebzucht kan alleen leiden tot uitroeiing van de vis en, mutatis mutandis, tot de ondergang van het visserijbedrijf. Ekonomen denken gewoonlijk in afschrijvingstermijnen voor investeringen en hebben daarom meer begrip voor spreiding van vangsten over meerdere jaren. Biologen hebben een nog wijdere tijds-horizon, omdat zij de visstand zien als rentedragend kapitaal, waarvan de opgenomen rente afgestemd moet zijn op de geproduceerde rente om tot in lengte van jaren van een zo groot mogelijke opbrengst verzekerd te zijn. Beleidsfunktionarissen tenslotte zijn als gevolg van hun politieke en opportunistiese orientatie gevoelig voor argumenten uit elk van deze geledingen, afhankelijk van uit welke hoek de wind waait. Wij zullen ons hier richten op de biologiese benadering.

Een visstand vormt een zichzelf regenererende voedselbron, die ingebed is in een komplex web van trofiese interakties binnen een veel groter systeem. Voor zover het zeevis betreft is de produktie, en daarmee de potentiële vangst, niet anders door de mens te beinvloeden dan door de oogst te reguleren. Bemesting van het systeem of 'onkruid'-beheersing met als doel de produktie van een specifieke vissoort te bevorderen zijn vooralsnog uitgesloten. Om deze reden zal elke vorm van beheer tot uitdrukking komen in inperking van de visserij.

In het algemeen is het een goed gebruik om modellen simpel te houden en de hoeveelheid detail af te stemmen op de doelstellingen, waarvoor zij ontwikkeld worden. Het is daarom niet verwonderlijk, dat visserijmodellen de interaktie tussen visserij en visstand in detail beschrijven en in de regel voorbijgaan aan gekompliceerde interakties met de rest van het systeem, waarop het beheer toch weinig greep zou hebben. Bijvoorbeeld wordt visserijsterfte gespecificeerd naar leeftijdsgroep in elk jaar, terwijl natuurlijke sterfte, waarin eigenlijk de systeeminterakties besloten liggen, als konstant populatiegemiddelde gehanteerd wordt.

Naast deze in essentie autekologiese predator-prooi-modellen, waarbij de visserij als predator optreedt en die als 'single species' modellen worden aangeduid, zijn een enkele maal pogingen ondernomen om

visserijaspekten in een ekosysteemmodel te integreren. Ook zijn in recente jaren hybride vormen van multispecies modellen tot ontwikkeling gekomen, die nieuwe perspektieven openen.

Hoewel in het visserijonderzoek ekosysteemmodellen, die ik zou willen definiëren als op enigerlei wijze begrensde systemen met een gesloten stof-balans, van ondergeschikt belang zijn en dit boek misschien niet de aangewezen plaats biedt om diep op de visserijmodellen in te gaan, wil ik de drie klassen en hun onderlinge samenhang bespreken, zonder hierbij overigens naar volledigheid te streven.

Gezien de ekonomiese implikaties van beleidsadviezen is validatie vanzelfsprekend ook hier een belangrijk aspekt. Het behoeft overigens geen betoog, dat geen enkel model waar is en dat validatie meer een toets is op bruikbaarheid voor het vooropgestelde doel, waartoe het model ontwikkeld is, dan op haar principiële juistheid.

## Single Species Modellen

Voordat advies gegeven kan worden met betrekking tot het beheer van visstapels zal inzicht verkregen moeten worden in (1) de interaktie van visserij en visstand in het verleden, (2) het huidige exploitatieniveau en de huidige grootte van de stand als referentiepunt voor toekomstige ontwikkelingen en (3) het te verwachten effekt van eventuele maatregelen. Voor een goed begrip is het nuttig om twee soorten modellen te onderscheiden: schattingsmodellen zijn primair gericht op het schatten van populatiegrootheden op basis van historiese tijdreeksen van gegevens, terwijl voor voorspellingen simulatiemodellen worden aangewend.

### Schattingsmodellen

Aangezien het uitgesloten is dat procesvariabelen in zee direkt gemeten kunnen worden, zijn we voor het schatten van sterfte- en produktieprocessen geheel aangewezen zijn op herleiding van informatie uit steekproeven tot de werkelijke populatie. De kommerciële vangst, die in de aanvoerplaatsen relatief eenvoudig bemonsterd kan worden, is in dit verband verreweg de belangrijkste bron van informatie en vrijwel alle analytiese modellen zijn gebaseerd op de twee vergelijkingen, die de vangst relateren aan de veranderingen in de populatie:

$$N_t = N_0 \cdot e^{-(F + M)t} \qquad (1)$$

en

$$C_{0-t} = \frac{F}{F + M} \cdot (N_0 - N_t) \qquad (2)$$

waarin N het aantal in de populatie, C de vangst in het tijdsinterval tussen 0 en t en F en M de koëfficiënten voor respektievelijk de visserijsterfte en natuurlijke sterfte voorstellen. Deze laatste worden verondersteld additief te zijn, zodat de totale sterftekoëfficiënt gelijk is aan de som van F en M.

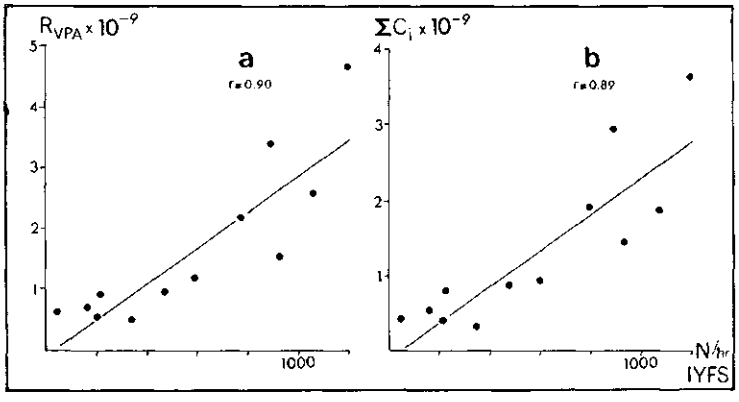
Het belangrijkste hieruit afgeleide schattingsmodel is de Virtual Population Analysis (VPA, Gulland, 1965), waarmee, op basis van een leeftijdsverdeling van de totale internationale vangst over meerdere

jaren, zowel de visserijsterfte als de aantallen per leeftijdsgroep per jaar verkregen kunnen worden. Het principe berust hierop dat het oorspronkelijke aantal in zee aanwezige individuen (het recruitment R) van een kohort of jaarklas (j) gezien wordt als de som van de vangsten (C) van dat kohort gedurende zijn latere bestaan, gekorrigeerd voor de verhouding van totale sterfte en visserijsterfte:

$$R_j = \sum_{i=1}^{n} \frac{F_{ij} + M}{F_{ij}} \cdot C_{ij} \qquad (3)$$

waarbij i een index is voor de leeftijdsklasse en n het aantal leeftijdsklassen, waarover een kohort in de vangst voorkomt.

Het is duidelijk, dat naarmate F groter is de korrektieterm dichter tot 1 nadert. Dit houdt in dat in een licht geëxploiteerde populatie door onzekerheden ten aanzien van de waarde van de natuurlijke sterfte M het schattingsmodel een geringe nauwkeurigheid heeft. Dit principiële bezwaar wordt echter in de praktijk als minder belangrijk ervaren, omdat onder deze omstandigheden nooit ingrijpende beheersmaatregelen noodzakelijk zijn en volstaan kan worden met een globale schatting met een lage precisie. Naarmate een populatie zwaarder wordt geëxploiteerd, wordt in toenemende mate de waarde van M van ondergeschikt belang: de modeluitkomsten zijn juist het betrouwbaarst, wanneer de exploitatiedruk hoog is en beperkende maatregelen noodzakelijk zijn!




Figuur 1. Korrelatiediagrammen voor Noordzee-schelvis tussen (a) recruitmentschattingen d.m.v VPA en (b) kumulatieve vangsten per kohort enerzijds en survey-indices voor de relatieve jaarklassterkte, uitgedrukt in gemiddeld aantal per uur vissen, anderzijds (IYFS : International Young Fish Surveys).

Naast een dergelijke theoretiese benadering van modelvalidatie kunnen soms de modeluitkomsten vergeleken worden met onafhankelijk verkregen gegevens, die overigens ook zelden een bekende precisie hebben. Hoewel overeenstemming als hoopgevend kan worden aangemerkt, kan bij tegenstrijdigheiden zelden worden achterhaald welke methodiek de

betrouwbaarste resultaten levert.

Uit jaarlijkse bestandsopnamen met onderzoekingsschepen worden bijvoorbeeld schattingen gemaakt van de relatieve jaarklassterkte van elk kohort op eenjarige leeftijd en een korrelatie tussen de absolute R-schattingen uit de VPA en deze relatieve indices kan in eerste aanleg opgevat worden als een validatie van het model. Inderdaad blijken dergelijke onafhankelijke schattingen vaak zeer significant gekorreleerd (fig 1a). Echter, in het besef dat de VPA eigenlijk een gekorrigeerde som van de vangst van een kohort gedurende zijn bestaan levert, kan ter vergelijking ook de ongekorrigeerde som uitgezet worden tegen de indices (fig 1b). Aangezien deze even significant gekorreleerd blijken te zijn, is de enige gerechtvaardigde konklusie, die hieruit getrokken mag worden, dat de bemonstering van de internationale vangst gegevens oplevert, die kongruent zijn met die van bestandsopnames. Dat betekent, dat hiermee wel de invoergegevens tot op zekere hoogte gevalideerd zijn, maar het blijft onzeker of het model bijdraagt tot een nauwkeurige schatting van het exploitatieniveau. In het algemeen geldt dat bij elke toepassing van de VPA expertise noodzakelijk blijft om de uitkomsten op waarde te schatten.

Simulatiemodellen

Voor het opstellen van verwachtingen vanuit het heden naar de toekomst, kunnen weer twee typen onderscheiden worden, die wel strategiese en taktiese modellen genoemd worden. De eerste stellen ons in staat de doelstelling voor een visserijbeleid kwantitatief te onderbouwen, terwijl de taktiese modellen een handvat geven voor het bepalen van de optimale wijze om vanuit een status quo toestand dat doel te bereiken. Bijvoorbeeld, wanneer een vloot gehalveerd zou moeten worden, kan een momentane ingreep de totale bedrijfstak ontwrichten, terwijl een geleidelijke afbouw uiteindelijk hetzelfde effekt heeft zonder overmatig nadelige bijverschijnselen.

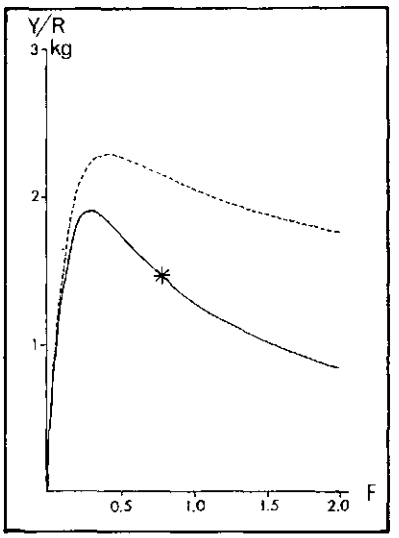
Strategiese modellen

Van oudsher wordt als strategiese basis voor het visserijbeleid in de analytiese benadering een tweedeling gemaakt in enerzijds het 'yield per recruit' model (Y/R) en anderzijds het 'stock-recruitment' model (S-R) De reden voor deze splitsing is gelegen in het feit, dat de processen, die de vis gedurende het volwassen leven beheersen, totaal verschillen van die welke gedurende de allereerste levensstadia de sterkte van het recruitment bepalen. Overeenkomstig verschillen de modellen zowel in aard als precisie.

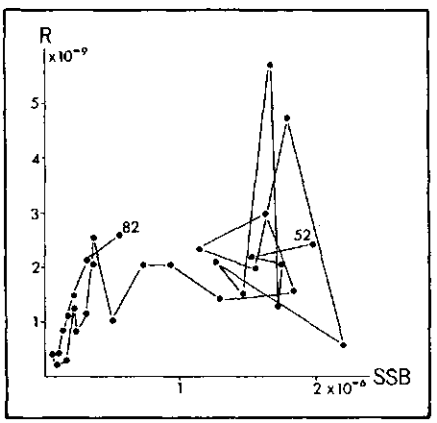
Het Y/R model koppelt het sterfteproces aan een groeiproces en beschrijft de gewichtsopbrengst per vis die de arbitraire leeftijd van bv een jaar bereikt als de integraal van de gevangen frakties gedurende zijn gehele bestaan bestaan. Deze opbrengst is een funktie van de visserijsterfte en van de leeftijd, waarop hij niet meer door de mazen van het net kan ontsnappen (fig 2). Gegeven het groeipatroon en de natuurlijke sterfte, kan de gewichtsopbrengst berekend worden bij elk willekeurig niveau van sterfte voor elke theoretiese maaswijdte. Wanneer de in gebruik zijnde maaswijdte met bijbehorende selektieparameters evenals de huidige visserijsterfte bekend zijn, kan uit Y/R berekeningen direkt worden afgeleid, wat het effekt zou zijn van een verhoogde maaswijdte en/of een reduktie in visserijsterfte.

Er moet op gewezen worden dat dit model de uiteindelijke evenwichtssituatie beschrijft, die ontstaat na stabilisatie van de visserijsterfte op elk niveau. Er kan daarom niet uit afgeleid worden,

wat het onmiddellijke effekt van eventuele veranderingen op de opbrengst is. Ook is het gebaseerd op een gemiddelde groei en natuurlijke sterfte, die beide konstant worden verondersteld . Deze aannames kunnen niet getoetst worden dan door de proef op de som te nemen. Hoewel aan de voorspelde maximale yield per recruit oorspronkelijk een absolute waarde werd toegekend, is men tegenwoordig meer geneigd om alleen de richting te bepalen, waarin het beheer zou moeten gaan.




Figuur 2. Yield per recruit kurves voor Noordzee-kabeljauw voor twee maaswijdtes (a: 80 mm; b: 110 mm mazen). Het huidige niveau van sterfte bij de voorgeschreven maaswijdte is aangegeven (*).




Figuur 3. Stock-recruitment relatie als tijdserie bij Noordzeeharing (R: recruitment; SSB: spawning stock biomass).

Op overeenkomstige wijze kan ook de biomassa per recruit berekend worden, hetgeen van belang is voor de koppeling aan het

stock-recruitment model, dat het gemiddelde recruitment projekteert als funktie van de biomassa van de paaipopulatie. Uit de kombinatie van beide modellen kan vervolgens de Maximum Sustainable Yield (MSY) als funktie van de visserijsterfte afgeleid worden. Voor de S-R relatie zijn diverse theoretiese modellen ontwikkeld (Beverton en Holt, 1957; Ricker, 1954; Shepherd, 1982), maar helaas is in de regel de variabiliteit in jaarklassterkte zo groot, dat serieuze parameterschattingen nauwelijks mogelijk zijn. Recruitment blijkt gewoonlijk over een grote range van biomassa's in essentie onafhankelijk te zijn en uitsluitend een grote stochastiese variabiliteit te bezitten. Alleen bij zeer sterk gereduceerde stocks zijn soms konkrete aanduidingen van een verlaging van het recruitment, zoals bij de Noordzeeharing (fig 3). In zulke situaties zijn stringente beheersmaatregelen gewenst teneinde de stand de gelegenheid te geven zich te herstellen.

Aangezien de S-R relatie in het beste geval een geschatte funktie is op basis van vele waarnemingen in het verleden en er gezien de spreiding geen voorspellende waarde voor individuele recruitmentschattingen van uit gaat, is validatie vrijwel uitgesloten.

Taktiese modellen

Teneinde het onmiddellijke effekt van veranderingen in exploitatie in de naaste toekomst te simuleren wordt gebruik gemaakt van dezelfde basisvergelijkingen, die aan de VPA ten grondslag liggen. Uitgaande van de geschatte stand op dit moment en het huidige exploitatieniveau, worden in de voorspellende vorm de vangsten en populatiegroottes geschat uit de gesimuleerde visserijsterfte. De gewenste visserijsterfte, die aansluit bij een adekwaat beheersbeleid, wordt 'vertaald' in een vangstquotum in de verwachting dat omgekeerd naleving van het quotum zal resulteren in de voorziene visserijsterfte.

Kenmerkend is dat dit model, binnen zekere grenzen van gesimuleerde veranderingen in exploitatieniveau, zeér robuust is voor veranderingen in diverse aannames zolang de direkte terugkoppeling met de VPA gewaarborgd blijkt. De waarde van M bijvoorbeeld heeft nauwelijks invloed op de voorspelde vangsten, omdat visserijsterftes en stock-groottes in de VPA en in de voorspelling proportioneel veranderen. Bovendien is de populatiegrootte bij langlevende soorten een grootheid met een sterk konservatief karakter: wat er nu zit bepaalt in belangrijke mate wat er de komende jaren gevangen gaat worden. Aangezien er echter jaarlijks nieuwe kohorten bijkomen, waarvan de jaarklassterkte onvoorspelbaar is, worden vangstverwachtingen vanzelfsprekend onbetrouwbaarder naarmate de projekties verder in het toekomst worden uitgevoerd.

Hoewel er door het model konkrete voorspellingen gedaan worden, blijft validatie in de regel een moeizaam proces, omdat (1) het beleid zelden de geadviseerde optie precies volgt en (2) de visserij allerlei onvoorziene veranderingen kan ondergaan. Nog afgezien van knoeierijen bij de vangstopgave, die vanzelfsprekend desastreus zijn voor de kwaliteit van de analyse, kunnen vissers binnen de grenzen, die het voorgeschreven quotum stelt, bijvoorbeeld op andere plaatsen gaan vissen of meer kleine vis overboord gooien. De voorspelling gaat er echter vanuit dat het exploitatiepatroon gelijk blijft. Achteraf is het wel mogelijk om de vangstverwachting bij te stellen overeenkomstig de waargenomen veranderingen in vlootgedrag, maar daarmee wordt validatie eigenlijk een self-fullfilling prophecy!

## Ekosysteemmodellen

Er bestaan slechts weinig modellen, die uitgaande van het mariene ekosysteem pogen de interakties tussen vissoorten onderling en de visserijen daarop te verklaren. Een moeilijkheid bij dit soort komplexe modellen is dat individuele vissoorten en visserijen tot in detail gedefinieerd moeten worden, wil het model in de praktijk bruikbaar kunnen zijn. Een model immers, waarin het visserijaspekt sterk vereenvoudigd wordt, is reeds bij voorbaat ongeschikt, omdat het binnen elk realisties visserijbeheer uitgesloten is, dat bijvoorbeeld haring an kabeljauw onder een noemer beheerd zouden kunnen worden. De specifieke soortsafhankelijkheid van elk type visserij en de markante prijsverschillen maken een simpele optelsom van individuen van verschillende soorten weinig zinvol. Omdat informatie over de lagere trofieniveaus meestal beperkt is, moet dit deel meestal onevenredig simpel gehouden worden, waardoor visserij-ekosysteemmodellen gauw de indruk van een kind met een waterhoofd wekken.

Hoewel de direkte toepasbaarheid voor kwantitatieve beheersadviezen gering is, kunnen dergelijke exercities een grote theoretiese betekenis hebben. Met name een gesloten stofbalans schept immers een aantal randvoorwaarden, waarbinnen het totaal aan interakties moet opereren. Dit houdt feitelijk een beperking in van het aantal vrijheidsgraden voor het funktioneren van single species modellen in een ekosysteem kontext.

Ekosysteemmodellen verschillen vaak meer dan de ekosystemen zelf en mogelijk zeggen zij meer over de aard van de ontwerpers dan over het ekosysteem. Ik wil hier twee voorbeelden noemen.

### Noordzee Ekosysteem Model

In de zeventiger jaren hebben Andersen & Ursin (1977), voortbouwend op de theorie van Beverton & Holt (1957), een model ontwikkeld voor het Noordzee ekosysteem. Maximaal 81 systeemkomponenten in diverse trofiese niveaus, maar merendeels betrekking hebbend op individuele soorten gespecificeerd naar jaarklas, werden d.m.v. een 300-tal differentiaalvergelijkingen ingebed in een gesloten fosfaatbalans. Alleen reeds als geintegreerde presentatie van een uitputtende literatuurstudie over het funktioneren van de Noordzee als produktiebron vertegenwoordigt het model een onschatbare wetenschappelijke inspanning. De primaire doelstelling was om aan de hand van de historiese tijdreeks van assessments van individuele vissoorten te onderzoeken wat de invloed geweest zou kunnen zijn van de waargenomen verschuivingen in het Noordzee-visbestand op de energiestroom door de lagere trofiese niveuas en wat de konsekwenties zouden zijn van een konstante natuurlijke mortaliteit op vraag en aanbod van voedsel in de oorspronkelijke, onbeviste situatie.

De uitgevoerde simulaties gaven aan, dat de vastgestelde afname in de haring- en makreelstand ten gevolge van de visserij voldoende voedsel in het systeem moet hebben vrijgemaakt om in de toegenomen behoefte van de andere soorten te voorzien. Daarbij moet echter wel de toename in de kabeljauwstand gepaard zijn gegaan met een drastiese verhoging van de predatiesterfte op andere soorten. Bovendien wezen de extrapolaties naar de onbeviste situatie uit, dat er redelijkerwijs niet genoeg voedsel in de Noordzee aanwezig geweest kan zijn om de gigantiese kabeljauwstand, die zich ontwikkeld zou hebben bij een konstante natuurlijke sterfte te onderhouden. Deze resultaten waren in direkte strijd met de gangbare notie dat de natuurlijke sterfte konstant is.

Vanzelfsprekend ligt de waarde van een dergelijk omvangrijk model niet

zozeer in de vaststelling of het model een getrouwe nabootsing is van de werkelijkheid dan wel in de mogelijkheden om in een bredere kontext bepaalde hypothesen op hun waarschijnlijkheid te toetsen. Ook al kan van een validatie geen sprake zijn, het model draagt bij tot ons begrip omtrent reikwijdte van bepaalde aannames. In zoverre heeft het ecosysteemmodel onmiskenbaar een stimulerend effekt gehad op het integrale visserijonderzoek.

Bulk Biomass Model

Een geheel ander systeemmodel, gebaseerd op numerieke integratiemethoden voor een schier onbeperkt aantal komponenten, werd ontwikkeld door Laevastu et al (1982) voor de visserij in de Behringzee. In tegenstelling tot Andersen en Ursin kozen zij voor een open voedselketen, waarin naast de mens walvisachtigen en robben een belangrijke rol als toppredator vervullen, en een hoge ruimtelijke resolutie, waardoor bestanddelen onder invloed van hydrografiese faktoren naar believen hergegroepeerd kunnen worden. Sterfte- en produktieprocessen werden beschreven in termen van biomassaveranderingen. Hiermee sloten zij niet aan op alle gangbare modellen, die altijd uitgaan van aantalsveranderingen en groeimodellen. Overigens verkeerden zij in de gelukkige omstandigheid, dat er zeer weinig informatie over de Behringzee beschikbaar was, hetgeen hen alle vrijheid gaf nieuwe wegen in te slaan en ook gegevens zelf te maken. Omdat de open voedselketen-struktuur geen volledige terugkoppelingen waarborgde, dreigden bepaalde komponenten wel eens explosief toe te nemen, respektievelijk uitgeroeid te worden, maar boven mathematiese konsistentie gaven zij de voorkeur aan het aanleggen van arbitraire grenzen in hun programma om zulks te verhinderen.

Voor een buitenstaander is het model buitengewoon ondoorzichtig en de doelstelling lijkt primair gericht op het bevredigen van een ongewone fantasie en inspiratie: het geheel heeft meer van een creatie door een goddelijke natuur dan van een bruikbaar hulpmiddel voor onderzoek en beleidsadviezen.

Multispecies benadering

De direkt uit de exercities van Andersen & Ursin voortvloeiende notie dat predatie tussen vissoorten onderling een sterftefaktor van betekenis is, heeft een markant effekt gehad op zowel modelontwikkeling als veldonderzoek in de tachtiger jaren. De VPA werd als schattingsmodel voor sterftes uitgebreid tot een simultane mulstispecies VPA (MSVPA; Pope, 1979; Helgason & Gislason, 1979), waarin de onderlinge predatiesterfte expliciet is opgenomen:

$$Z_{ij} = F_{ij} + P_{ij} + M \qquad (4)$$

waarin P de predatiesterfte is voor zover die veroorzaakt wordt door kommercieel belangrijke soorten onderling en M de overige natuurlijke sterfte representeert.

Alle kommercieel belangrijke soorten worden in principe beheerd en daarmee wordt de predatiesterfte tussen deze soorten onderling indirekt door het beheersbeleid beinvloed. Omgekeerd heeft de predatie weer een terugslag op het beheer en daarom moet deze medebepalend zijn voor het te voeren beleid. Wanneer er daarentegen andere dan kommercieel belangrijke soorten bijdragen tot de predatie, is dit vanuit het oogpunt

van beheer weinig interessant, omdat er toch niets aan gedaan kan worden.

Deze formulering leidt tot een verdubbeling van het aantal te schatten variabelen en, aangezien de VPA toch reeds kampt met een een tekort aan vrijheidsgraden, is additionele informatie onontbeerlijk. Deze werd verkregen door een grootscheeps bemonsteringsprogramma op te zetten, waarbij verspreid over 1981 meer dan 50000 magen verzameld en geanalyseerd werden, verdeeld over 5 vooraanstaande vispredatoren (Daan, 1983). De analyse werd op zodanige wijze uitgevoerd dat het gemiddelde aantal prooien per soort en leeftijdsklasse dat jaarlijks gegeten werd per predator per leeftijdsklasse geschat kon worden. De informatie over konsumptie is daarmee op identieke wijze gestruktureerd als de samenstelling van de vangst.

De predatiemortaliteit op prooi kategorie i kan uitgedrukt worden in de konsumptie van prooi i door alle predator-kategorieen j in het systeem, gedeeld door het aantal aanwezige individuen van i:

$$P_i = \frac{\sum_{j=1}^{n} N_j \cdot r_j \cdot f_{ij}}{N_i} \qquad (5)$$

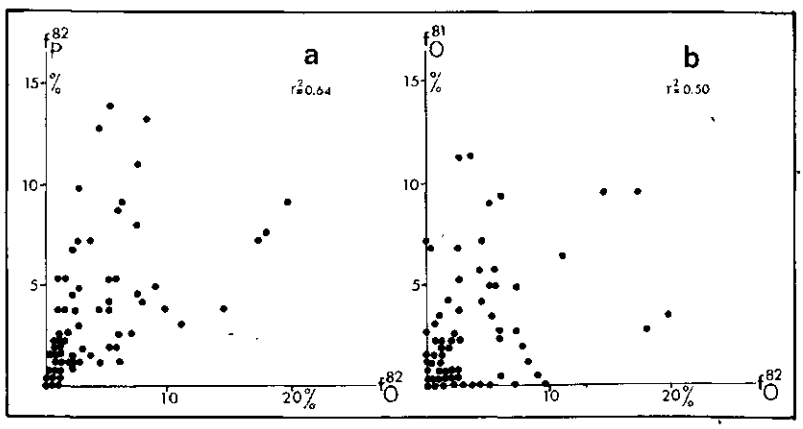
Hierbij stelt r de aantallen gekonsumeerde prooien per jaar door een predator voor en f de fraktie die prooi i uitmaakt van het totaal. Wanneer voor elk jaar deze beide parameters bekend zijn, kan door middel van iteratieve procedures binnen een simultane multispecies VPA de predatiesterfte direkt bepaald worden.

Aangezien een krachttoer als het maagbemonsteringsprogramma in 1981 niet jaarlijks herhaald kan worden, is het echter noodzakelijk de konsumptie in 1981 te extrapoleren naar andere jaren. Om het model eenvoudig te houden zouden de frakties f evenals de gegeten aantallen r van jaar op jaar konstant gehouden kunnen worden. Een konstante fraktie is echter ongewenst, omdat afname van de talrijkheid van een prooi zou leiden tot verhoogde predatiesterfte, hetgeen niet alleen onwaarschijnlijk is, maar bovendien tot situaties zou kunnen leiden, waarbij het gekonsumeerde aantal groter is dan het aanwezige aantal. Daarom is gekozen voor een andere benadering, waarbij de waargenomen fraktie in 1981 uitgedrukt wordt in de relatieve beschikbaarheid van elke prooi, gewogen naar een schalingsfaktor (v), die feitelijk de preferentie ('vulnerability') van de predator tot uitdrukking brengt:

$$f_{ij} = \frac{v_{ij} \cdot N_i}{\sum_{k=1}^{n} v_{kj} \cdot N_k} \qquad (6)$$

De index k loopt in dit geval over alle prooikategorieen n. De aanname nu, dat de 'vulnerability' van jaar op jaar konstant is, vertegenwoordigt een cruciaal element in de MSVPA. De procedures met betrekking tot de verschillende stappen in de berekeningen zijn uitvoerig beschreven door Sparre (1984).

Men kan zich afvragen wat de zin is van het opstellen van een gekompliceerder model, wanneer de validatie van de eenvoudiger versie reeds hoofdbrekens kost. Toch biedt in het onderhavige geval de MSVPA een beter handvat tot validatie, omdat het model expliciet de gegeten frakties in elk jaar voorspelt, die op basis van onafhankelijke waarnemingen getoetst kunnen worden.




Figuur 4. Korrelatiediagrammen voor (a) voorspelde prooifrakties in 1982 door MSVPA tegen waargenomen prooifrakties in 1982 en (b) waargenomen prooifrakties in 1981 tegen die in 1982 (O: observed; P: predicted).

Voor kabeljauw is naast de maaganalyses voor 1981 een dataset beschikbaar voor 1982. De waargenomen frakties van de diverse prooien in 1982 kunnen daarom vergeleken worden met de voorspelde frakties (fig 4a). Hierin stelt elk punt de waargenomen en voorspelde fraktie van een individuele prooi-leeftijdsgroep in het voedsel van een kabeljauw-leeftijdsgroep voor (Anonymus, 1986). Niettegenstaande een aanzienlijke spreiding blijkt de korrelatiekoëfficiënt zeer significant ($p<0.001$). Ter vergelijking toont fig 4b de korrelatie tussen de waargenomen frakties in het eerste kwartaal van 1981 en 1982. Hoewel ook zeer significant valt de korrelatiekoëfficiënt in dit geval aanzienlijk lager uit en is de spreiding overeenkomstig groter. De konklusie is daarom in de eerste plaats dat kennelijk de waargenomen prooisamenstelling van jaar op jaar een konsistent beeld vertoont. Dat wil zeggen dat een prooi, die in het ene jaar veel gegeten wordt, gewoonlijk ook een volgend jaar frekwent in het voedsel voorkomt. Ten tweede blijkt echter dat de aanname van een konstante 'vulnerability' de gekonsumeerde frakties in andere jaren aanzienlijk beter voorspelt dan wanneer uitgegaan zou zijn van een konstante fraktie. Dit wijst er op dat in de maaginhouden het signaal van de talrijkeid van een prooi duidelijk opgevangen wordt en dit maakt het zeer aannemelijk dat de additionele informatie over konsumptie de uitkomsten van de MSVPA betrouwbaarder maakt dan de simpele som van de uitkomsten van de diverse single species VPA's.

Vanzelfsprekend wordt de MSVPA hiermee niet waar. Er blijven nog talloze onzekere aspekten over, maar de oorspronkelijk veronderstelde meerwaarde lijkt voorlopig aannemelijk gemaakt.

## Slotkonklusie

In het visserijonderzoek is modelonderzoek geen doel op zich: het model dient uitsluitend als hulpmiddel bij het opstellen van kwantitatieve adviezen voor het visserijbeleid. Afhankelijk van de beschikbaarheid van gegevens, het niveau van exploitatie en de specifieke eigenschappen van een vissoort, zullen gerichte adaptaties al of niet noodzakelijk en/of mogelijk zijn. Visserijbiologen koesteren geen verwachtingen van een universeel geldig of waar model. Integendeel, hoewel een aantal uitgangspunten met betrekking tot de dynamika van geëxploiteerde vispopulaties overeind blijft staan, houden weinig modellen jaren lang ongewijzigd stand. Bij toepassing van modellen komt het primair aan op de interpretatie van de uitkomsten en dat is zeker geen taak voor modelleurs alleen. Om die reden is in het visserijonderzoek het onderscheid tussen modelleur en bioloog vervaagd: de integratie bij zowel het opstellen van modellen, het uit te voeren onderzoek en het daadwerkelijke assessment garandeert dat 'expert judgement' reeds in een zeer vroeg stadium in de modelontwikkeling verwerkt wordt.

De multispecies benadering is ontstaan uit het single species assessment met als grote katalysator het Noordzee-ekosysteemmodel van Andersen & Ursin (1977). Zeer belangrijk daarbij is geweest, dat het veldonderzoek gelijke tred hield met de modelontwikkeling, zodat exakt bekend was, hoe de informatie uit de maaganalyse gestruktureerd moest zijn. Al heel spoedig bleek namelijk, dat al het onderzoek op dit gebied in het verleden waardeloos bleek in deze specifieke kontext. Het komt nog steeds voor, dat na afloop van veldonderzoek een modelleur wordt opgezadeld met een grote brei ongestruktureerde informatie, waar hij maar het beste van moet maken. Ik meen dat dit voorbeeld heel duidelijk aangeeft, dat veel efficienter met tijd en energie omgesprongen kan worden, wanneer modelleur en veldonderzoeker van meet af aan samenwerken en dezelfde taal leren spreken, teneinde er zeker van te zijn, dat gegevens verzameld worden, die in een model ingebouwd kunnen worden en dat het model informatie vraagt, die verkregen kan worden.

Met de MSVPA zijn echter geenszins alle problemen opgelost, omdat het slechts een schattingsmodel is zoals de VPA dat is. Wel leent het model zich ook voor een voorspellende vorm als takties simulatiemodel, waarbij overigens blijkt dat vangstverwachtingen voor de nabije toekomst slechts marginaal afwijken van de single species methode (Anonymus, 1986). Anders wordt de situatie echter met betrekking tot een strategies simulatiemodel. Nu de aanname van een konstante natuurlijke sterfte niet houdbaar blijkt, zou de soortspecifieke yield per recruit geprojekteerd moeten worden in een multidimensionale ruimte van wisselende predatordichtheden. Hoewel kwalitatieve implikaties aangeduid kunnen worden, schept de variabele predatiesterfte vooralsnog onoverkomelijke problemen bij het opstellen van een geïntegreerd multispecies beleidsadvies.

## Literatuur

Andersen, K.P., & E.Ursin, 1977. A multispecies extension to the Beverton and Holt theory of fishing, with accounts of phosphorous circulation and primary production. Meddr Danm.Fisk.- og Havunders., N.S. 7:319-435.

Anonymus, 1986. Report of the ad hoc Multispecies Assessment Working

Group. ICES C.M. 1986/Assess: 9 (mimeo).
Beverton, R.J.H., & S.J.Holt, 1957. On the dynamics of exploited fish populations. Fishery Invest, Lond. (2), 19:1-533.
Daan, N., 1983. The ICES stomach sampling project 1981: aims, outline and some results. NAFO SCR Doc. 83/IX/93 (mimeo).
Gulland, J.A., 1965. Estimation of mortality rates. Annex to Arctic fisheries working group report. ICES C.M. 1965/No 3 (mimeo).
Helgason, T., & H.Gislason, 1979. VPA-analysis with species interaction due to predation. ICES C.M. 1979/G:52 (mimeo).
Laevastu, T., F.Favorite, & H.A.Larkins, 1982. Resource assessment and evaluation of the dynamics of the fisheries resources in the northeastern Pacific with numerical ecosystem models. In: M.C.Mercer (Ed): Multispecies approaches to fisheries management advice. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci., 59:70-81.
Pope, J.G., 1979. A modified Cohort Analysis in which constant natural mortality is replaced by estimates of predation levels. ICES C.M. 1979/H:16 (mimeo).
Ricker, W.E., 1954. Stock and recruitment. J.Fish.Res.Bd Can., 11:559-623.
Ricker, W.E., 1975. Computation and interpretation of biological satistics of fish populations. Bull.Fish.Res.Bd Can., 191:3-20.
Shepherd, J.G., 1982. A versatile new stock-recruitment relationship for fisheries and the construction of sustainable yield curves. J.Cons.int. Explor.Mer, 40 (1):67-75.
Sparre, P., 1984. A computer program for estimation of food suitability coefficients from stomach content data and multispecies VPA. ICES C.M. 1984/G:25 (mimeo).

# EPIPRE, EEN AGRO-ECOSYSTEEM VOOR ZIEKTE- EN PLAAGBEHEERSING BIJ TARWE

J.C. Zadoks

Laboratorium voor Fytopathologie, Binnenhaven 9, 6709 PD Wageningen

## Samenvatting

EPIPRE is een gecomputeriseerd systeem voor ziekte- en plaagbeheersing bij tarwe. EPIPRE adviseert tarwetelers omtrent de bestrijding van ziekten en plagen op grond van individuële perceelsgegevens en algemene wetenschappelijke en bedrijfseconomische kennis. Het systeem functioneert in de praktijk in een aantal landen. Enkele merkwaardige ervaringen bij het construeren van het systeem worden geschetst. Mogelijke toekomstige ontwikkelingen worden aangegeven.

## Inleiding

Ecosystemen kunnen gerangschikt worden in een hiërarchie (Figuur 1). Agrarische ecosystemen hebben een grote uitgestrektheid, bepaald door bodemkundige en klimatologische grenzen. Het agro-ecosysteem kan gedacht worden als een mozaïek van bedrijfssystemen, de individuële landbouwbedrijven. Het bedrijf heeft een aantal gewassen, met evenzoveel teeltsystemen. De combinatie van 1 gewas(soort) met 1 beschadiger(soort) heet pathosysteem; het kan gezien worden als een deelsysteem van het teeltsysteem. In de praktijk vinden we per gewas een reeks van beschadigers, dus een multipel pathosysteem.

De boer manipuleert het multipel pathosysteem bewust en onbewust, maar de manipulatie gaat niet uitsluitend in één richting (Figuur 2). Het pathosysteem reageert op het handelen van de boer, vaak in hoogst ongewenste zin. Er ontstaan stammen van de beschadiger, die resistent zijn tegen bestrijdingsmiddelen. Ook kunnen secundaire ziekten, plagen of

HIERARCHIE ECOSYSTEMEN

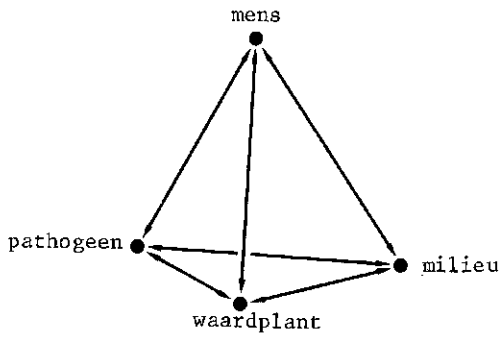
Agroecosysteem

Bedrijfssysteem

Teeltsysteem

Pathosysteem

Figuur 1. Een hiërarchie van agrarische ecosystemen (Naar Zadoks en Schein, 1979).




Figuur 2. De ziekte-tetraeder (Naar Zadoks en Schein, 1979).

onkruiden verschijnen. De medici kennen een parallel en spreken van "iatrogene" ziekten. Daarom werd gezocht naar andere handelwijzen, waarvoor termen als biologische, geleide, harmonische en geïntegreerde bestrijding werden bedacht. Worden teeltfrequentie, rassenkeuze, teeltwijze, gewasverpleging en bestrijding van beschadigers bewust en in hun onderling verband gemanipuleerd, met het doel zowel financiële verliezen door beschadigers als milieuschade door bestrijdingsmiddelen te beperken, dan is dat geïntegreerde ziekte- en plaagbeheersing (Integrated Pest Management, IPM).

Een methode van geïntegreerde beschadiger-beheersing wordt ontworpen door een deelsysteem af te grenzen, de onderlinge relaties van de samenstellende componenten te bestuderen, invoer-uitvoer relaties op te stellen, en deze in een kwantitatief en zoveel mogelijk verklarend model onder te brengen. Met behulp van de computer blijven we het omvangrijke rekenwerk de baas. Een dergelijke methode wordt landbouwkundig bezien doelmatig, wanneer een software pakket ontstaat, waarmee boeren op (semi)commerciële wijze bediend worden.

EPIPRE is de naam van een dergelijk software pakket. EPI staat voor EPIdemiologie en PRE staat voor PREdictie en PREventie. Het adviseert deelnemende boeren bij de geïntegreerde bestrijding van ziekten en plagen in tarwe. In zijn huidige vorm is EPIPRE een gecentraliseerde, computergesteunde adviesmethode. Het geven van honderden adviezen per dag stelt bijzondere eisen aan de software, zelfs als een snelle computer gebruikt wordt. De aandacht voor combinatoriek leek het te winnen van de zorg voor wetenschappelijke diepgang. Gerechtvaardige eisen van deelnemers en gebrek aan geschikte wetenschappelijke informatie leidden tot een ongewone ontwerp-strategie.

## Werkwijze

EPIPRE is perceel-specifiek. Het ontleent zijn meerwaarde aan de combinatie van specifieke perceelsgegevens en algemeen beschikbare kennis. EPIPRE verenigt populatie-biologische en bedrijfs-economische overwegingen (Rabbinge en Rijsdijk, 1984; Zadoks, 1984a, b). De boer levert voor ieder veld twee soorten gegevens. Dit zijn (1) vaste gegevens, voorafgaand aan en invariabel tijdens het spuitseizoen en (2) variabele gegevens, die gedurende het spuitseizoen bijgesteld worden (veldwaarnemingen). De opbouw van een advies verloopt in een aantal stappen (Figuur 3).

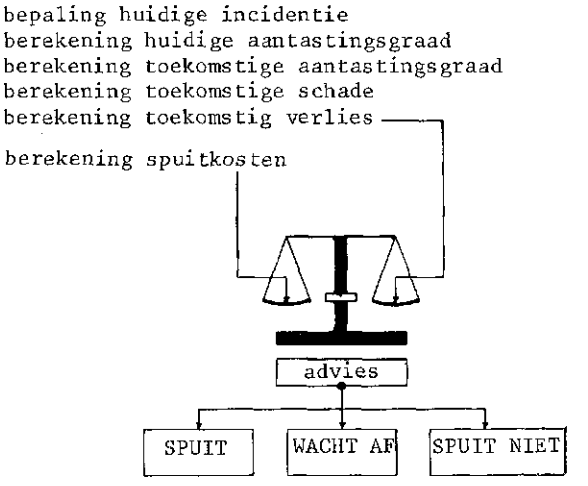
Stap 1 wordt gevormd door de veldwaarneming van de boer, die deze waarneming verricht volgens een voorgeschreven protocol. De kwaliteit van de waarneming bepaalt de kwaliteit van het advies. Aldus is de eigen verantwoordelijkheid van de boer duidelijk vastgelegd. De veldwaarneming wordt doorgegeven aan de computer. In technische zin is de veldwaarneming een incidentie-meting. Dat wil zeggen: de meting betreft de fractie van beschadigde eenheden (planten, bladeren).

Stap 2 wordt gedaan door de computer. Volgens een per beschadiger verschillend algorithme wordt uit de incidentie een aantastingsfractie berekend. De incidentie en de aantastingsfractie betreffen het heden.

In stap 3 berekent de computer de aantastingsfractie in de toekomst. In het algorithme is populatiebiologische kennis verwerkt.

In stap 4 wordt uit de toekomstige aantastingsfractie de toekomstige schade berekend, uitgedrukt als een fractie van de opbrengst. De hiertoe benodigde algorithmen berustten aanvankelijk op ruwe schattingen. Zij worden telkenmale verbeterd op grond van lopend onderzoek.

In stap 5 wordt het verwachte verlies berekend door de verwachte schade te vermenigvuldigen met de verwachte opbrengst in kg per ha, zoals die door de boer wordt opgegeven. Hij kan zijn opbrengstverwachting in de loop




Figuur 3. EPIPRE doorloopt een aantal stappen, om tenslotte kosten en baten van een ingreep tegen elkaar af te wegen (Naar Zadoks, 1984a).

van het seizoen bijstellen. Het verlies wordt uitgedrukt in guldens per ha of, bij gegarandeerde prijzen, in kg per ha.

In stap 6 worden voor verschillende bestrijdingsalternatieven de te verwachten verliezen berekend. De gestandaardiseerde basisgegevens worden hiertoe jaarlijks als centrale gegevens in het computergeheugen ingevoerd. Het bestrijdingsalternatief met het minste verlies is het beste alternatief. Tenslotte wordt het advies aangemaakt. Dit kan één van drie vormen aannemen: spuiten, niet spuiten, of afwachten en nog eens kijken. In het laatste geval wordt een wachttijd aangegeven. In het eerste geval wordt het meest geschikte bestrijdingsmiddel opgegeven in termen van actieve bestanddelen.

## Ervaringen bij de systeembouw

EPIPRE is het produkt van een team, met Ir. F.H. Rijsdijk als spil. Dr. R. Rabbinge verzorgde het entomologisch deel. Het team was doorkneed in computertechnieken en had reeds een aantal dynamische simulatiemodellen van epidemieën geproduceerd. Helaas, deze modellen waren te traag om honderden keren per dag te draaien en daarmee honderden klanten te bedienen. Zij werden van alle overbodige versieringen ontdaan, zodat tenslotte simpele exponentiële groeifuncties overbleven.

Nog een ander computertechnisch probleem diende zich aan. Als honderden percelen in administratie genomen moeten worden, gaan de boekhoudkundige aspecten veel zwaarder wegen dan de wetenschappelijke aspecten. Hoe kan de administratie zodanig worden ingericht, dat tijdens de lunchpauze - als de computer het rustig heeft - enkele honderden adviezen berekend kunnen worden? Data Base Management Systems, van eigen maaksel of gekocht, deden hun intrede.

Ook de omlooptijd moest in de gaten gehouden worden ten dienste van de klant. Op topdagen kwamen 300 kaarten per dag binnen met de ochtendpost van negen uur. Met de uitgaande post van vijf uur moesten 300 antwoordkaarten verzonden zijn. Dank zij invoer van gegevens en uitvoer van adviezen middels een satelliet-computer hoefde de hoofdcomputer alleen

tijdens de lunchpauze te draaien, als de vraag van de LH-medewerkers en -studenten gering was.

Veel klemmender dan de computertechnische problemen was het tijdgebrek bij de ontwikkeling van EPIPRE. Het was aanvankelijk de bedoeling EPIPRE te ontwikkelen voor één goed bekende ziekte, de gele roest (*Puccinia striiformis*). Binnen een jaar maakten onze klanten ons duidelijk, dat ze aan waarschuwingen tegen gele roest alleen niets hadden. Meeldauw (*Erysiphe graminis*) kon net als gele roest met triadimefon bestreden worden. Een waarschuwingssysteem tegen gele roest en meeldauw was een minimum eis. Het team kwam voor een keuze te staan: of wetenschappelijk verantwoord werken maar de belangstelling van de boeren verliezen, of de boeren blijven boeien ten koste van wetenschappelijke diepgang. Het team maakte zijn keuze en gooide het roer om. Geen diepe en smalle aanpak maar een brede en oppervlakkige aanpak. Niet eerst één ziekte grondig doorwerken en daarna pas met een tweede ziekte beginnen, maar zo snel mogelijk de belangrijke ziekten en plagen opnemen. Met wat gezond verstand konden een aantal bochten worden afgesneden, zodat het werk toch door een klein team gedaan kon worden. Naast gele roest en meeldauw werden bruine roest (*P. recondita*), blad- en aar-septoria (*Septoria tritici* en *S. nodorum*) en bladluizen (als groep van soorten) in EPIPRE opgenomen.

Het lijkt een tegen-wetenschappelijke aanpak en dat was het ook (met uitzondering van het luizenmodel), maar er was een wetenschappelijke rechtvaardiging voor de gemaakte keuze. Merkwaardigerwijs bleek het grootste probleem voor het team te liggen bij het gebrek aan wetenschappelijke informatie. De wetenschappelijke literatuur en de wetenschappelijke rapporten bevatten heel weinig informatie over de broodnodige groeisnelheden van ziekten en plagen, vrijwel niets over de invloed van andere variabelen op die groeisnelheden, en helemaal niets over de effecten van bestrijdingsmiddelen op die groeisnelheden. Dit onverwachte vacuüm aan informatie dreigde EPIPRE te doen mislukken. Goede raad was duur. Gezond verstand en een strikt pragmatische aanpak hebben EPIPRE voor de ondergang behoed. Talloze proefveldgegevens werden globaal geanalyseerd, en ruwe parameterschattingen werden gemaakt. Het motto was, dat bij gebruik van veel parameters een fout in de ene parameter de fout in een volgende wel zou compenseren.

Geloof het of niet, deze aanpak werkte. Natuurlijk werden alle schattingen aan de veilige kant gehouden. Natuurlijk werden de eerste jaren alle geadministreerde percelen meermalen per seizoen bezocht. Het foutenpercentage was steeds beneden de 1%. Werkelijke ongelukken zijn niet gebeurd omdat de zeldzame missers bij een voorgaande adviesronde werden gecorrigeerd in een volgende adviesronde. De echte fouten ontstonden als boeren met de pet gooiden naar de waarnemingen, hun bril vergaten, de ziekten verkeerd identificeerden, de telmethode niet begrepen, of de waarnemingskaart na invullen niet verzonden. In de loop van vijf jaar werden deze kinderziekten overwonnen.

De basis van het succes werd gelegd door vanaf het eerste begin een driehonderdtal boeren deelgenoot te maken in het onderzoek. Zij werden gerecruteerd door tussenkomst van de Landbouwvoorlichtingsdienst. Zij waren nieuwsgierig naar een andere benadering van de gewasbescherming. Zij spaarden het team hun kritiek niet, maar waren bereid uitleg en tegenkritiek te aanvaarden. Zij stelden de leden van het team op vele manieren op de proef, door hun vakkennis te toetsen, hun bezoekfrequentie te controleren, en - in één geval - door de hele rekenprocedure met de hand door te worstelen. Veel boeren behandelden slechts de helft van een perceel volgens de aanwijzingen van EPIPRE en de andere helft naar eigen inzicht, om te vergelijken. Langzaam groeide het vertrouwen.

Een belangrijk element in het winnen van dat vertrouwen was veelvuldig contact met de deelnemers. Dit contact begon bij de regionale instructiebijeenkomsten in het vroege voorjaar. Het eindigde met regionale evaluatievergaderingen in het najaar. Daartussen lagen eerst geen, later één en toen twee regionale veldinstructies, waarbij de deelnemers werd voorgedaan hoe ze moesten waarnemen. Het team toonde zieke planten met symptomen, om de deelnemers wat meer zelfvertrouwen te geven. Ook de deelnemers brachten tassen vol zieke planten mee om de diagnose te laten stellen. Een eigen telefoonnummer met antwoordapparaat bleek een trouvaille te zijn. Tenslotte konden de deelnemers monsters van zieke planten opsturen ter diagnose. Dusdoende werd het educatieve element van EPIPRE steeds sterker en - merkwaardigerwijs - bij latere evaluaties bleek het educatieve element het meest gewaardeerd te worden.

De vraag of de boeren veel verdienden met EPIPRE is niet ondubbelzinnig te beantwoorden. Volgens de enquêtes niet (Blokker, 1983), volgens onze berekeningen wel (Zadoks, 1984b). Enquêtes zijn voor deze vraag een slecht toetsmiddel. Toen de boeren meegedeeld werd, dat zij met ingang van 1980 moesten betalen voor EPIPRE, leverde dat veel gemopper maar weinig afzeggingen op. De gemiddelde verblijfsduur van tarwetelers in EPIPRE is twee à drie jaar. Daarna menen zij het klappen van de zweep te kennen. EPIPRE maakt zichzelf overbodig, een beter compliment is niet te bedenken. Vermoedelijk hebben nu een 3000 tarwetelers met EPIPRE gewerkt, een 10% van het beschikbare aantal.

Per 1 januari 1982 werd EPIPRE overgedragen aan de overheid, die het systeem nu exploiteert. EPIPRE is ook operationeel in België en Zwitserland, terwijl het beproefd is of wordt in Duitsland, Engeland, Frankrijk en Zweden.

## Nevenaspecten van EPIPRE

EPIPRE wil niet meer zijn dan een beslissingsondersteunend systeem (E: decision support system). De boer is ten alle tijde verantwoordelijk voor zijn eigen beslissingen; hij blijft baas in eigen bedrijf. Zijn verantwoordelijkheid berust op de juistheid van de door hem opgegeven vaste en variabele grootheden en op zijn interpretatie van het advies. Koopt de boer bijvoorbeeld de bestrijdingsmiddelen in tegen groothandelsprijzen, dan veranderen de beslissingsgrenzen. Is de boer uitzonderlijk milieubewust, dan zal hij eigener beweging terughoudend zijn. Bij gebruik van een centrale computer is het niet onmogelijk maar wel lastig met zulke individuële varianten rekening te houden. Mede hierom moet de boer de ruimte krijgen om het advies naar eigen inzicht te verwerken.

De meeste boeren gaven aan, dat het leereffect van EPIPRE voor hen belangrijker was dan het economisch aspect (Blokker, 1983; Rossing et al., 1985). Gemiddeld over Nederland lijkt het gedrag van de boeren door EPIPRE weinig beïnvloed, maar dit is schijn. In spuitgrage streken is de spuitlust bij deelnemers iets afgeremd, terwijl in kennis-arme gebieden iets meer gespoten wordt als gevolg van kennis-toename. Deze ontwikkeling is zowel in Nederland als in het buitenland geconstateerd.

Belangrijker lijkt het neveneffect, waarbij de boeren op grond van hun ervaring met tarwe nu ook andere gewassen met andere ogen gaan bezien. De gemiddelde EPIPRE-deelnemer kijkt anders en beter naar zijn gewassen, ook nadat hij afgehaakt heeft (Blokker, 1983).

EPIPRE maakt het mogelijk ten laste van de boer een eigen risico in te bouwen ten behoeve van het milieubeleid. Dit is in Zwitserland metterdaad gedaan. Een spuitadvies wordt pas gegeven, nadat de boer een - in geldswaarde uitgedrukt - eigen risico heeft gelopen. Pas als het verlies boven de eigen-risico grens dreigt te komen wordt een spuitadvies gegeven, waarbij dan het eigen risico weer vervalt.

## Toekomstige ontwikkelingen

De toekomstige ontwikkelingen zijn van drieërlei aard: (1) technisch, (2) maatschappelijk en (3) landbouwkundig.

De technische ontwikkelingen in de toekomst liggen voor de hand. De verbetering van EPIPRE-tarwe zal voortgaan, waarbij verwerking van weersgegevens voorop staat. Uitbreiding met meer ziekten en plagen is denkbaar, maar nog niet urgent. Uitbreiding met onkruidbestrijding daarentegen is zeer gewenst en vermoedelijk zeer nabij. Integratie met besmettingsadviezen, vooral inzake stikstof, ligt voor de hand.

De maatschappelijke ontwikkelingen gaan in de richting van kostenbesparing bij de teelt, teneinde overproduktie-heffingen te ontlopen. Afgezien van de algemene besturingsmechanismen zoals prijsstelling, overproduktie-heffing, en milieuheffing lijken vier bijzondere besturingsmechanismen het overwegen waard. (1) Het milieu-puntenstelsel, waarbij aan ieder middel een milieu-belasting wordt opgelegd min of meer evenredig aan het milieuschadend effect van het middel (Zadoks, 1978). (2) Een voorwaardelijke toelating van middelen, waarbij als toelatingsvoorwaarde wordt gesteld dat het middel binnen het advieskader van EPIPRE wordt gebruikt (Bestevaar, 1985). (3) Het instellen van een milieu-risicodekking middels een eigen risico binnen EPIPRE, aangevuld met een milieuheffing wanneer EPIPRE niet wordt benut. (4) Tenslotte is een oogst(dervings)-verzekering een vervangende mogelijkheid voor gebruik van bestrijdingsmiddelen, die bij onverhoopte schade het inkomen van de boer veilig stelt. Waarschijnlijk is voor toepassing van deze besturingsmechanismen nieuwe wetgeving nodig.

De landbouwkundige ontwikkeling in Nederland lijkt nu om te buigen in de richting van een zeer kennis-intensieve maar minder energie-intensieve landbouw, met behoud van financieel rendement per ha gewas (Nelson, 1986; Wieringa en Soest, 1985). Proeven van de Stichting Ontwikkeling Bedrijfs Systemen (OBS, 1985) doen hopen, dat een dergelijke ombuiging levensvatbaar is. Strategische teeltbegeleidingssystemen kunnen helpen de gunstigste beslissing vooraf te nemen.

Het huidige EPIPRE is een tactisch adviessysteem. Daarmee wordt bedoeld dat het beslissingen stuurt gedurende het groeiseizoen. EPIPRE zou kunnen worden omgebouwd tot een strategisch adviessysteem. Hiermee wordt bedoeld een adviessysteem, dat voorafgaande aan het nieuwe seizoen alle modaliteiten doorrekent teneinde binnen de voor de boer beschikbare randvoorwaarden de optimale combinatie te kiezen van teeltfrequentie, rassenkeuze, zaaidatum en bemesting. Toepassing van wiskundige optimaliseringstechnieken is in studie.

## Nabeschouwing

Het produkt EPIPRE is ontwikkeld in de periode 1977 - 1981. Sindsdien wordt het routinematig toegepast in Nederland en diverse andere landen. Het software pakket wordt jaarlijks bijgesteld, door ieder land op eigen wijze. Aldus ontstaat een familie van EPIPRE-systemen.

EPIPRE was het eerste functionele computergestuurde beschadigerbeheersingssysteem in Europa, en het eerste voor tarwe wereldwijd. Een uitzonderlijk kenmerk is het grote aantal beschadigers en het grote aantal teeltmaatregelen dat EPIPRE aankan. Toch is EPIPRE niet meer dan een eerste stap op een weg leidende tot computer-ondersteunde teeltbegeleidingssystemen. Bij die eerste stap werd het weer, met zijn veelvuldige wisselingen, niet meegenomen.

In een EPIPRE van de tweede generatie is dat nadrukkelijk wel de bedoeling, en in Zwitserland gebeurt het al. Voorts wordt gewerkt aan EPIPRE-achtige systemen voor andere gewassen. Een EPIPRE-gerst ligt klaar.

Een EPIPRE-bacterievuur (in peer en appel) is in voorbereiding. De gedachte aan een centrale computer wordt verlaten. Het boerenbedrijf zal snel geïnformatiseerd worden. Individuële adviespakketten, geheel op maat gesneden voor het individuële bedrijf, waarin de wensen van de individuele teler tot uitdrukking kunnen komen, zijn binnen bereik.

Het voorgaande is allerminst science fiction. Aan alle aspecten wordt nu reeds gewerkt. Zij alle komen onder de noemer van toepassing van ecosysteemanalyse in de praktijk. Wanneer begon dat? Uit mijn aantekeningen blijkt, dat ik mijn eerste voordracht over systeemanalyse in de gewasbescherming hield in 1969. Nu, vijftien jaar later, en dank zij de snelle ontwikkeling van computers, begint de oogsttijd. Het hoogtepunt daarvan zal circa 25 jaar na de zaai vallen, in het begin van de negentiger jaren.

Literatuur


Bestevaar, H., 1985. Scriptie (niet gepubliceerd).

Blokker, K., 1983. Computergesteunde voorlichting. Een decisiegericht voorlichtingskundig onderzoek naar EPIPRE en andere geautomatiseerde informatiesystemen in de landbouwvoorlichting. Wageningen, proefschrift, 389 pp.

Nelson, J.W., 1986. De groene zorgen van Europa. Landbouwkundig Tijdschrift 98: 17.

OBS, 1985. Proefbedrijf Ontwikkeling Bedrijfs-Systemen. Verslág over 1983. OBS-publikatie nr. 4, Lelystad, PAGV, 106 pp.

Rabbinge, R. & F.H. Rijsdijk, 1984. Epidemiological and crop physiological foundation of EPIPRE. In: E.J. Gallagher (Ed.): Cereal Production. Butterworths, London. p. 227-235.

Rossing, W.A.H., J. Schans & J.C. Zadoks, 1985. Het project EPIPRE, projectanalyse in de gewasbescherming. Landbouwkundig Tijdschrift 97: 29-33.

Wieringa, K. & J.P. van Soest, 1985. De Nederlandse landbouw op een keerpunt? Landbouwkundig Tijdschrift 97: 5-9.

Zadoks, J.C., 1978. De gewasbescherming op de korrel. In: H. van der Molen (Ed.): Omstreden landbouw. Aula-boeken, Spectrum, Utrecht. p. 65-91.

Zadoks, J.C., 1984a. EPIPRE, a computer-based scheme for pest and disease control in wheat. In: E.J. Gallagher (Ed.): Cereal production. Butterworths, London. p. 237-244.

Zadoks, J.C., 1984b. Analyzing cost effectiveness of EPIPRE. EPPO Bulletin 14: 401-407.

Zadoks, J.C. & R.D. Schein, 1979. Epidemiology and plant disease management. Oxford University Press, New York, 427 pp.

# SYNOPSIS EN PERSPECTIEF

T. Aldenberg* en F. Saris**

* Rijksinstituut voor Volksgezondheid en Milieuhygiene, Bilthoven
** Studie- en Informatiecentrum TNO voor Milieu-onderzoek, Delft

## Inleiding

In de voorgaande artikelen zijn voor een aantal milieucompartimenten of typen beheersvraagstukken ecologische of ecosysteemmodellen behandeld. In dit artikel wordt, na een samenvatting van het voorgaande, ingegaan op een aantal aspecten die meer of minder algemeen aan de orde zijn binnen dit soort modellen. Daarna wordt een aantal mogelijke perspectieven geschetst voor verder onderzoek.

## Synopsis

### Modellen: typen, doelen en toepassing

Van der Meer bespreekt een aantal algemene aspecten van modellen, van toepassing bij het beheer van ecosystemen. Er wordt vooral aandacht besteed aan de werkwijze bij het (wiskundig) modelleren: doelstelling formuleren, data inventarisatie, modelstructuur, schatting parameters, onzekerheidsanalyse, validatie en toepassing. Hieropvolgend wordt de theorie vanuit de praktijk, c.q. het gebruik van wiskundige modellen bij de milieuafdeling van de Dienst Getijdewateren, belicht.

### Ecosysteemmodellen voor beheer: problemen en perspectieven

Van Straten gaat in op de redenen van de beperkte toepassing van mathematische modellen in het milieubeheer. Hij behandelt de vraag of ecosysteemmodellen in de behoefte aan kwantitatieve methoden kunnen voorzien en of het mogelijk, noodzakelijk, dan wel gewenst is dat formele mathematische modellen in de plaats treden van de globale, niet-mathematische modelvoorstellingen die nu veelal worden gehanteerd. Zij worden door de aard van het object en door de beoogde toepassing (beheer) gekenmerkt door een relatief groot gebrek aan voorspelkracht in situaties waarin door verregaande beïnvloeding van het ecosysteem een geheel andere toestand kan ontstaan.
Verbeteringen hierin worden zowel verwacht aan de kant van de modellen zelf als in de procedure van het gebruik van modellen ten behoeve van het beheer.
Op de bijdragen van Van der Meer en Van Straten in dit boek wordt nader ingegaan in de de paragraaf "perspectief".

### Toepassing van zoetwater eutrofiëringsmodellen in beleid en beheer

Meer nog dan in andere landen is eutrofiëring van zoete wateren in Nederland een ernstig probleem door:
(1) de dominerende rol van de Rijn als waterleverancier,
(2) de rol van de bodem in de nutriëntencyclus.
Het Waterloopkundig Laboratorium heeft in samenwerking met de Delta Dienst van Rijkswaterstaat een drietal modellen ontwikkeld, die tij-

dens een groot aantal eutrofiëringsstudies zijn toegepast. Het model BLOOM II maximaliseert de totale fytoplankton biomassa bij gegeven randvoorwaarden. Voorts bepaalt het model de soortensamenstelling en limiterende factoren. Het model CHARON berekent de concentraties van relevante chemische verbindingen zoals nutriënten. Het model onderscheidt hierbij evenwichts- en langzame reacties. De twee modellen kunnen afzonderlijk of geïntegreerd worden gebruikt.

Deze twee modellen zijn inmiddels toegepast op meer dan dertig verschillende meren voor meer dan honderd gevallen. Meestal zijn hierbij tevens de effecten van saneringsstrategieën gesimuleerd. Een derde model, SEDMOD, berekent de uitwisseling van nutriënten met de bodem. Dit model is wel operationeel, maar nog niet gecalibreerd.

Een model voor de responsie van water- en moerasplanten op de watersamenstelling

In Nederland zijn een aantal modellen gepubliceerd waarmee de invloed van milieuingrepen op water- en moerasplantesoorten kan worden voorspeld. Twee van deze modellen zijn opgesteld voor een specifiek doel: grondwateronttrekkingen (WAFLO) en veranderingen in fysisch-chemische eigenschappen van oppervlaktewater en grondwater (ICHORS). Beide modellen zijn afgestemd op het soortniveau, waardoor integratie tot een hoger niveau niet direct mogelijk is.

In het WAFLO-model is de huidige kennis van de complexe veranderingen die optreden na een grondwaterstandsdaling geoperationaliseerd. Met ICHORS, een regressiemodel, zijn statistische relaties tussen plantesoorten en watersamenstelling vastgesteld, die bruikbaar zijn bij effectvoorspelling van wijzigingen in de waterhuishouding. Dit wordt geïllustreerd aan de hand van de waterbeheersproblematiek van het Naardermeer.

Voorspellingen van de effecten van veranderingen in grondwaterregime op op terrestrische vegetaties

Het grondwaterregime in veel delen van Nederland wordt beïnvloed door waterbeheersmaatregelen, m.n. ten behoeve van landbouw en waterwinning. Voor het voorspellen van de effecten van voorgenomen maatregelen op kwantitatieve aspecten van het waterregime en de landbouw (b.v. vochtleverantie, gewasopbrengst) zijn formele methoden beschikbaar. Dit is niet het geval voor de voorspelling van de effecten op het natuurbehoud. Met het WAFLO-model (WAter-FLOra) wordt door Gremmen et al. een aanzet gegeven tot een dergelijke methode, die kan worden gebruikt als instrument bij de effectenevaluatie vanuit het oogpunt van natuurbehoud. Dit is van groot belang omdat veel voor het natuurbehoud belangrijke planten gebonden zijn aan natte en vochtige milieus.

Bij de ontwikkeling van het model golden een aantal praktische uitgangspunten:

- de methode moest objectief reproduceerbare resultaten opleveren
- de resultaten moesten aansluiten bij methodieken voor de waardering van natuurbehoudswaarden
- er was weinig gelegenheid voor nieuw onderzoek: er moest nagenoeg volledig uitgegaan worden van beschikbare kennis en gegevens
- het verzamelen van de voor het werken met het model noodzakelijke invoergegevens moet niet te veel kosten met zich meebrengen

Om praktische redenen werd het model beperkt tot de effecten van grondwateronttrekking op vaatplanten, en dan alleen het verdwijnen van soor-

ten als gevolg daarvan. Dit laatste werd gerechtvaardigd door de ervaring dat als gevolg van voornoemde ingrepen in het algemeen zeldzame (en dus een hoge natuurbehoudswaarde indicerende) soorten verdwijnen, terwijl de soorten die zich als gevolg van deze ingrepen kunnen vestigen meestal veel minder zeldzaam zijn.

Het Eems-Dollard ecosysteemmodel

Ecosysteemmodellen van estuaria met een duidelijke getijdewerking dienen kennis van de biologie en de hydrografie van het betreffende gebied te bevatten. Anderzijds is het mogelijk om op basis van modelbouw essentiële kennislacunes op het spoor te komen. Dit wordt geïllustreerd aan de hand van het Eems-Dollard ecosysteemmodel. Volgens Baretta en Ruardij is het mogelijk om op basis hiervan een generiek estuarien ecosysteemmodel te maken voor de gematigde klimaatzone, omdat de abiotische omstandigheden en de morfologie van een estuarium het functioneren van het ecosysteem verregaand determineren, terwijl de biologische processen zelf in deze klimaatzone overal ongeveer gelijk zijn.

Toepassing van modellen in het visserij-onderzoek

Binnen het visserijonderzoek bestaat een lange traditie voor het gebruik van mathematische modellen om de dynamica van geëxploiteerde vispopulaties te beschrijven. Het centrale probleem in de visserij concentreert zich rond de optimalisatie van de vangsten met het exploitatieniveau als concrete extern reguleerbare variabele. Hierbij doet zich het probleem voor dat de diverse betrokkenen met verschillende noties van tijd tegen het begrip optimaal aankijken.

Een visstand vormt een zichzelf regenererende voedselbron, die ingebed is in een complex web van trofische interacties binnen een veel groter systeem. Voor zover het zeevis betreft is de produktie, en daarmee de potentiële vangst, niet anders door de mens te beïnvloeden dan door de oogst te reguleren. Om deze reden zal elke vorm van beheer tot uitdrukking komen in een beperking van de visserij.

In het algemeen is het een goed gebruik om modellen simpel te houden en de hoeveelheid detail af te stemmen op de doelstelling, waarvoor zij ontwikkeld worden. Het is daarom niet verwonderlijk, dat visserijmodellen de interactie tussen visserij en visstand in detail beschrijven en in de regel voorbijgaan aan gecompliceerde interacties met de rest van het systeem, waarop het beheer toch weinig greep zou hebben.

Naast deze in essentie autoëcologische predator-prooi-modellen, waarbij de visserij als predator optreedt en die als 'single species' modellen worden aangeduid, zijn een enkele maal pogingen ondernomen om de visserijaspecten in een ecosysteemmodel te integreren. Tenslotte wordt ingegaan op de perspectieven van de zgn. 'multi-species' modellen.

Modellen: een hulpmiddel bij het heidebeheer?

In veel gevallen is de belangrijkste doelstelling van het natuurbeheer om ongewenste veranderingen in de soortensamenstelling van het beheerde terrein te voorkomen of de oorspronkelijke situatie weer te herstellen. De toename van de nutriëntenbeschikbaarheid in de oligotrofe milieus in ons land heeft gedurende de afgelopen decennia geleid tot dramatische veranderingen in de hier aanwezige levensgemeenschappen. Eén van de voorbeelden hiervan is de systematische vergrassing van vochtige heidevelden, die gedurende de laatste 20-30 jaar heeft plaatsgevonden.

Daar het nutriëntenaanbod in oligotrofe oecosystemen de primaire factor is die veranderingen in de soortensamenstelling bepaalt, is het voor de natuurbeheerder noodzakelijk de hoeveelheid voedingsstoffen, die voor opname door de vegetatie beschikbaar is, te kunnen manipuleren.
Eerst wordt kort ingegaan op het biologische mechanisme van de veranderingen in deze oecosystemen, waarna het opgestelde simulatiemodel wordt besproken alsmede de voorspellingen die op grond van het model over het effect van verschillende beheersmaatregelen geformuleerd kunnen worden.

EPIPRE, een agro-ecosysteem voor ziekte- en plaagbeheersing bij tarwe

EPIPRE is een gecomputeriseerd systeem voor ziekte- en plaagbeheersing bij tarwe. EPIPRE adviseert tarwetelers omtrent de bestrijding van ziekten en plagen op grond van individuele perceelsgegevens en algemene wetenschappelijke en bedrijfseconomische kennis. Het systeem functioneert in de praktijk in een aantal landen. Enkele opmerkelijke ervaringen bij het construeren van het systeem, alsmede mogelijke toekomstige ontwikkelingen zijn door Zadoks geschetst.

Perspectief

Het ideaal dat de modellerende ecoloog of ecologisch georiënterende maker van modellen voor ogen staat is de gereedschappen van de wiskunde en de systeemanalyse even doelmatig aan te kunnen wenden in theoretische en toegepaste ecologische problemen, als het geval is in bijv. de fysica. Het zal duidelijk zijn dat men in vergelijking met de fysica in de (landschaps-) ecologie nog nauwelijks beschikt over een vaste methodologische basis (zowel theoretisch als experimenteel), noch over universele relaties. Daarom zal men voorlopig niet kunnen tippen aan de soms verbluffende voorspelkracht van de fysische modellen. Daarentegen is het opvallend dat men in de biologische en ecologische modellen vaak gebruik maakt van hetzelfde type modellen als in de fysica, zoals differentiaalvergelijkingen, e.d., zodat men zich kan afvragen of dit het gevolg is van historische naïperij of van diepere analogieën.
Een daaraan gerelateerde vraag is of men ooit met wiskundige middelen, welke dan ook, hetzelfde zal kunnen bereiken in de ecologie als in de fysica, en zo ja, of de weg die gegaan wordt reeds de bouwstenen bevat om in de eerder als ideaal omschreven situatie te geraken.
In de voorgaande artikelen is duidelijk gebleken dat modellen nu al een rol spelen in het beheer en beleid t.a.v. ecosystemen of delen daarvan en als zodanig niet meer zijn weg te denken uit het beslissingsproces. Deze rol is meer een ondersteunende dan een werkelijk beslissende, zoals dat bijv. wel het geval is bij baanberekeningen in de ruimtevaart. Van der Meer heeft laten zien hoe de beslissingen t.a.v. grootschalige ecosysteembeïnvloedingen in het Deltagebied mede gebaseerd zijn op ecologische modeloverwegingen, hoewel ze beslist geen hoofdcomponent vormen.
Hiervoor zijn twee redenen. Enerzijds zijn de modellen nog te onbetrouwbaar en is het bepalen van de een of andere vorm van onzekerheidsmarge een punt van studie. Deze marges, waarvan men intuïtief aanvoelt dat ze groot zijn, laten overigens toe per belangengroep meer of minder waarde aan de resultaten te hechten. Anderzijds, zelfs al waren de resultaten nauwkeurig, dan is het duidelijk dat in grootschalige projecten, naast ecologische, andere aspecten zoals sociaal-economische, landbouwkundige, waterstaatkundige, enz. een rol spelen. Men kan de vraag stellen in welke mate onzekerheidsmarges juist toelaatbaar zijn, omdat in een multi-criteria afwegingsproces, waar overwegingen en voorspellingen in geen der deelgebieden op zichzelf beslissend zullen zijn, het eind-

resultaat toch niet wezenlijk wordt beïnvloed.
Ziet men het totale beslissingsproces bij inrichting en beheer van gebieden als één (misschien niet expliciet geformuleerd, maar zeker in principe te formuleren) model, dan is de laatste vraag equivalent met de kwestie, hoe robuust de uitkomsten van een model zijn in geval van onzekerheden van allerlei aard in de deelmodellen. Maar deze problematiek is uiteraard niet inherent aan modellen voor grootschalige beslissituaties. Ze speelt in elk model, dus ook al in de deelmodellen zelf.

In "witte" modellen is de doorwerking van onzekerheden minimaal en de overdraagbaarheid naar andere situaties het grootst, in "zwarte" modellen verworden voorspellingen tot een tautologie over de voor calibratie gebruikte gegevens en is de overdraagbaarheid minimaal. Ecologische modellen zouden zich in het donkergrijze deel van het spectrum bevinden (Van der Meer). Gevoeligheidsanalyses en "scenario" analyses zijn dan essentiëel.

Men kan de zojuist gemaakte koppeling tussen doorwerking van onzekerheden en overdraagbaarheid naar andere situaties als volgt evolutionair interpreteren. In de visie van Popper is een model geldig wanneer het, onderworpen aan tests in essentiëel verschillende situaties, steeds niet verworpen hoeft te worden. Dus modellen die nauwkeurige uitkomsten bieden in specifieke situaties en de minste herformulering of recalibratie behoeven in andere situaties - anders dan de altijd noodzakelijke bijstelling van de van de modelgrootheden onafhankelijke inputgrootheden - zijn modellen met de hoogste overlevingswaarde. De wetenschappelijke gemeenschap heeft zich blijkbaar ten doel gesteld steeds wittere modellen na te streven. Zo is de relativistische kijk op de mechanica witter dan die van Galileï/Newton.

Voor de fysica als geheel is een dergelijke ordening van de bestaande modellen niet mogelijk, laat staan voor de ecologie. In de praktijk blijkt de voorspelkracht en overdraagbaarheid van het ene model groter te zijn dan van het andere, maar het is niet mogelijk op grond van de mathematische structuur hierover a priori uitspraken te doen. Eén oorzaak wordt gevormd door de enorme verschillen in structuur tussen ecologische modellen.

Daan heeft aangegeven hoe zelfs binnen een welomschreven veld als de visserijbiologie totaal verschillende modellen een rol spelen. De verschillen ontstaan door een wisselende focussering op het ecosysteem of onderdelen daarvan. Een aantal vooral commercieel belangrijke vissoorten worden bijvoorbeeld in detail en in interactie beschreven, terwijl voor een even gedetailleerde beschrijving van de andere trofieniveaus de informatie of de moed heeft ontbroken. Hetzelfde geldt voor de eutrofiëringsmodellen (Los et al.).

Andersom, namelijk het zoveel mogelijk kwantificeren van de verschillende trofische niveaus en het aangeven van de effecten op soortniveau in kwalitatieve termen is geredeneerd vanuit het ecosysteem als systeem evenzeer verdedigbaar.

Een belangrijke constatering die Daan doet is dat in modellen voor een heel ecosysteem terugkoppelingen via materiaalcycli e.d. interne randvoorwaarden scheppen, waarbinnen het totaal aan interacties zich moet afspelen. Dit zou het aantal vrijheidsgraden t.o.v. de verzameling van elk op zich eenvoudiger éénsoorts modellen aanzienlijk beperken.

Hier komt een andere rol van ecologische modellering naar boven: het genereren van hypotheses over ecosystemen die in de praktijk getoetst zouden kunnen worden en/of een basis zijn voor generalisatie. Welke uitspraken robuust zijn, d.i. niet afhangen van de precieze gekozen vorm van de formuleringen, is a priori weer niet te zeggen, omdat we niet goed met onzekerheid kunnen omgaan.

Van Straten heeft de mogelijke bronnen van onzekerheden in modellen ("modelfouten") geïnventariseerd. Bij de modelformulering wordt gemiddeld, samengevoegd, verwaarloosd e.d., niet zelden op intuïtieve gronden. Dit kan leiden tot tijdsafhankelijke parameters waarvan de tijdsvariatie echter niet a priori bekend zal zijn. "Wittere" modellen zijn modellen met relatief meer tijdsinvariante parameters. Ook kan deze formuleringsonzekerheid tot uitdrukking komen in correlatiestructuren tussen op zich constant veronderstelde parameters, die pas achteraf te schatten zijn, zodat weer de overdraagbaarheid in het geding is.

Deze dynamische, respectievelijk statistische, visies op onzekerheid laten echter nog veel te wensen over. Het algemene bezwaar is dat men met steeds zwaardere technieken, zoals filtering, niet-lineaire parameterschatting en systeemidentificatie, zgn. Monte Carlo simulaties, stochastische differentiaalvergelijkingen, e.d., naar uitermate precies geformuleerde vergelijkingen blijft kijken, waarvan de uitkomsten, tenminste in de deterministische situatie, in principe op een willekeurig aantal decimalen nauwkeurig uitrekenbaar zijn. In de stochastische situatie heeft men dan wel kansverdelingen over deze continue uitkomsten, maar één realisering is weer in principe oneindig precies. Het is deze precisiemodellering toegepast op slecht gedefinieerde en onvolledig bekende systemen die mogelijk iets te vanzelfsprekend is overgenomen van de fysica.

In de deterministische modellen met continue toestandsvariabelen zit nog een adder onder het gras die overigens ook al in de fysica een rol speelt in de turbulente vloeistofstroming, n.l. chaotische dynamische systemen. Dat zijn systemen met zich nooit herhalende periodiciteiten. Men beweert dat, ook al zou men een continuum van weerstations over de aarde leggen, men nooit het weer meer dan twee à drie weken vooruit zal kunnen voorspellen. Chaos komt ook voor in chemische, biochemische, fysiologische, epidemiologische en populatiedynamische vergelijkingen en kan ook in tijdreeksen van metingen worden gedetecteerd; zie voor een overzicht: Olsen en Degn (1985). May (1976) en May en Oster (1976) hebben het verschijnsel gepopulariseerd, mede n.a.v. Ricker's zgn. 'stock-recruitment' relatie (zie Daan), die in feite een differentievergelijking is. Chaotische dynamica wordt momenteel zeer intensief bestudeerd en is van groot belang voor het inzicht in dynamische systemen in het algemeen. Het verschijnsel illustreert het bovenstaande punt. Wat van deze complexiteit (bifurcerende cycli e.d.) is relevant voor de relaties tussen 'stock' en 'recruitment' in de visserij, die zich niet met de beste wil van de wereld in dit eenvoudige type vergelijkingen laten vangen (vgl. Daan)?

Er is dus bij de keuze van modelformulering al iets misgegaan op het moment dat men bijv. een chlorofylgehalte stilzwijgend als een reëel (oneindig precies) getal veronderstelt, dit om het apparaat van de analyse (differentiaalvergelijkingen, optimalisering e.d.) te kunnen gebruiken. En dit in een situatie waar de precisie van de bepaling in het geding is (monstername, tijdverschil tot de bepaling, de extractie), waar ruimtelijke en temporele variaties kunnen optreden en waarin 10 of 15 ug per liter niet een interessant verschil is voor de waterbeheerder, 200 of 300 eigenlijk ook niet (beide zijn onaanvaardbaar) en tussen 50 en 75 wel eens een grens zou kunnen liggen.

Enige nu reeds te onderscheiden onderzoekslijnen

Er is een grote behoefte aan het kunnen rekenen met intervallen van grootheden, of algemener met de zogenaamde 'fuzzy sets' (vage verzamelingen) en 'possibility distributions' oftewel mogelijkheidsverdelingen

(cf. Negoita en Ralescu, 1975; Gupta, 1979; Zimmermann, 1985). Aanzetten zijn gegeven, maar een recept ontbreekt. Het kan namelijk best zo zijn dat de duizelingwekkend gestructureerde dynamica die in meer-dimensionale deterministische (en dus de meeste ecologische) modellen schuilt niet persisteert onder 'fuzziness' en als het ware artefacten zijn van de precisie. Zoals de wiskundige Lasota het op een in maart 1986 in Eisenach gehouden IIASA-workshop verwoordde: 'If you have noise, the worst you can get is periodicity' (zie ook Lasota en Mackey, 1985). Het netto effect kan zijn dat er over deze vage modellen uiteindelijk mogelijk juist meer ecologisch relevante dingen te zeggen zijn, dan over de precieze.

De 'fuzzy set' theorie gaat uit van het bestaan van de zgn. 'membership' functie. Een eenvoudig voorbeeld waar elke wetenschapper mee te maken heeft wordt gevormd door het opbergen en opzoeken van literatuurreferenties. Een sleutelwoord voor een wetenschappelijk artikel is niet óf wel, óf niet van toepassing op de inhoud van een artikel, maar voor bijv. 0.7 van toepassing. Is in de normale situatie een artikel dus gekarakteriseerd als een deelverzameling van de verzameling van toegestane sleutelwoorden (oftewel de thesaurus) en zijn de logische operatoren van toepassing voor de vervulling van een zoekopdracht, met vage verzamelingen is een artikel een vage deelverzameling: ecologie/0.7, vegetaties/1.0, computers/0.2, etc. en nu doen de minimum/maximum operatoren van de theorie der vage verzamelingen de logische 'matching'. Het is echter een open kwestie hoe men aan deze 'membership' waarden komt.

De door Wassen et al. en Gremmen et al. in dit boek behandelde modellen voor de voorspelling van de samenstelling van de vegetatie in relatie tot het fysisch-chemisch milieu maken gebruik van regressietechnieken scorend op aanwezigheid en van klasseindelingen volgens Ellenberg. Deze benaderingen zouden een rol kunnen spelen bij het interval- of klassegewijze modelleren, de opzet van 'fuzzy' databanken en symbolische dynamica. Ook in de besliskunde lijken 'fuzzy sets' door te dringen, hetgeen verklaart dat ook in EPIPRE (zie Zadoks) het werken met 'fuzzy sets' overwogen wordt.

Mogelijk is in het bovenstaande te veel ingegaan op de vraag hoe we het eigenlijk zouden willen en waarom de kwantitatieve modellen hun doel voorbij zouden schieten. Het neemt niet weg dat het "klassieke" dynamische deterministische werk in de ecologie, zoals in de voorgaande artikelen weergegeven door Los et al., Baretta en Ruardij, Daan en Berendse, zinvol is en de 'state-of-the-art' van deze werkwijze vertegenwoordigt. Zoals eerder aangegeven is het genereren van nieuwe hypothesen belangrijk naast het daadwerkelijk doen van voorspellingen met of zonder onzekerheidsmarges.

Het door Van Straten ook genoemde begrip "bifurcatie" (het ontstaan van nieuwe evenwichten uit oude bij passeren van een kritische parameterwaarde) kan van groot belang zijn voor het inzicht in deterministische ecologische modellen. Dit begrip heeft o.a. relatie met overgangen van een systeem naar een totaal andere modus bij grote verandering van de 'input', door Van Straten aangeduid als de projectieve situatie. Bij een dergelijke overgang veranderen ook de gevoeligheden in het systeem, zodat de bevindingen bij de calibratie, vóór het moment van omslag, niet meer relevant zijn. De oplossing van dit dilemma is de nieuwe situatie (bijv. na soortverschuivingen) te verdisconteren in het model. Dus in een model dat de overgangen van zout naar zoet moet kunnen beschrijven, moeten dan de zoete soorten al zitten en bijv. gecalibreerd zijn op een zoete situatie elders.

Naast het uiteraard continueren van toegepast ecologisch onderzoek aan ecosystemen, successie, stabiliteit, diversiteit, e.d. zijn er zeker twee sporen waarlangs verder onderzoek zich kan bewegen:

1. De verdere ontwikkeling van moderne technieken (gevoeligheidsanalyse, bifurcatietheorie, tijdsvariante parameteridentificatie, stochastische methoden) in klassieke modellen;
2. De verdere ontwikkeling van de 'fuzzy' systeemtheorie in relatie tot kwalitatieve kennis, klassegewijze modellering (intervallen) en 'data base management'.

In het begin van dit artikel is gesteld dat in grootschalige multicriteria afwegingen precisie minder belangrijk zou hoeven te zijn. Daar waar het gaat om behoud van een ecologisch systeem (vergelijk Wassen et al., Baretta en Ruardij, Gremmen et al., Berendse), voldoen aan kwaliteitseisen (Los et al.), of optimalisering van de opbrengst (Daan, Zadoks) kan de voorspelkracht van de ecologische modellen wel degelijk een belangrijke factor zijn. Maar evenals in de grootschalige projecten, zoals in het Deltagebied, zijn in het ecologische- of populatiebeheer op kleinere schaal de mogelijkheden om de ecologische voorspellingen verschillend te interpreteren, terzijde te leggen of juist te overschatten inherent aan de sociaal-economische omgeving waar de boeren, vissers, reders, nationale en internationale overheden en commissies, waterkwaliteits- en terreinbeheerders, actievoerders en niet te vergeten biologen/ecologen, zelf deel van uitmaken. Het is daarom zaak dat de (mathematisch) ecologen hun methodieken verder ontwikkelen om vooral duidelijker - misschien niet alleen maar preciezer - te kunnen zijn over ecosystemen. Het is hun verantwoordelijkheid de samenleving een, mogelijk intrinsiek vaag maar overigens haarscherp geformuleerd, ecologisch beeld voor te houden van haar functioneren om zodoende verschillende criteria en belangen in een ecologisch kader te kunnen afwegen.

Literatuur

Gupta, M.M., R.K.Ragade & R.R.Yager, 1979. Advances in fuzzy set theory and applications. North-Holland.
Lasota, A. & M.C.Mackey, 1985. Probabilistic properties of deterministic systems. Cambridge.
May, R.M., 1976. Simple mathematical models with very complicated dynamics. Nature 261: 459-467.
May, R.M. & G.F.Oster, 1976. Bifurcations and dynamic complexity in simple ecological models. Am.Nat. 110: 573-599.
Negoita, C.V. & D.A.Ralescu, 1975. Applications of fuzzy sets to systems analysis. Birkhäuser Verlag.
Olsen, L.F. & H.Degn, 1985. Chaos in biological systems. Quart.Rev.Biophys. 18: 165-225.
Zimmermann, H.J., 1985. Fuzzy set theory and its applications. Kluwer Nijhoff Publishing.