NATUURTECHNISCHE BEGRAZING

Een aanzet tot een modelmatige benadering

B. Lotz & H. Poorter

RIN-rapport 83/2

Rijksinstituut voor Natuurbeheer
Leersum

1983

185949

INHOUDSOPGAVE blz.

1 SAMENVATTING 4

2 INLEIDING 4
2.1 Inleiding natuurtechnische begrazing 4
2.2 Reeds verricht begrazingsonderzoek 5
2.3 Modellen en begrazingssystemen 6
2.4 Waarom een eigen begrazingsmodel? 7

3 DOELSTELLING 8

4 MATERIAAL EN METHODEN 8
4.1 Gehanteerde begrippen 8
4.2 Apparatuur en programmatuur 9
4.3 Gevoeligheidsanalyse 10

5 MATRIXMODELLEN MAT1 EN MAT2 10
5.1 Algemene inleiding 10
5.2 Inleiding en beschrijving van MAT1 10
5.3 Beschrijving van MAT2 17
5.4 Overzicht van premissen voor matrixmodellen MAT1 en MAT2 18
5.5 Resultaten 20
5.6 Discussie matrixmodellen MAT1 en MAT2 31
5.7 Veldwerk ten behoeve van MAT1 en MAT2 34

6 SIMULATIEMODEL PROCOS 35
6.1 Inleiding 35
6.2 Veronderstellingen 35
6.3 Structuur van het model 36
6.4 Werking van PROCOS 40
6.5 Gevoeligheidsanalyse 44
6.6 Invloed van de begrazingsintensiteit op de vegetatie 50
6.7 Veldwerk ten behoeve van PROCOS 56

7 VERGELIJKING VAN MAT2 EN PROCOS 57

8 EEN VERVOLG VAN MODELONDERZOEK IN BEGRAZINGSWERK 60

9 LITERATUUR 63

Voorwoord

In het begin van de jaren zeventig werden door het RIN initiatieven ontplooid om meer natuurreservaten te gaan beheren door het gebruiken van landbouwhuisdieren in een lage tot zeer lage bezetting. De beheersmaatregel was en is gericht op het verhogen van de natuurwaarden in dergelijke terreinen en wordt nu veelal aangeduid met extensieve of natuurtechnische begrazing. Bij een in 1982 aangevangen enquête bleek dat in Nederland thans al enkele honderden natuurterreinen op deze wijze worden beheerd. Dit beheer wordt vanuit het RIN door adviezen, ondersteund door eigen onderzoek, mede begeleid.

Het produkt van de natuurtechnische begrazing is niet wol, vlees of melk, maar een zo gedifferentieerd mogelijk landschap; een landschap met een opbouw zoals de beheerder zich die wenst, met een optimaal leefmilieu voor zeldzame of bedreigde plante- en diersoorten en veelal ook aantrekkelijk voor de mens.

Bij veel beheersvormen worden of korte vegetaties kunstmatig in stand gehouden of vindt ontwikkeling naar bos plaats. De grenzen zijn scherp. Met behulp van natuurtechnische begrazing wordt vaak naar een middenweg gestreefd, een mozaïek van korte grazige vegetatietypen, ruigte, struweel en bos met geleidelijke overgangen inclusief zo mogelijk de in de laatste decennia vrijwel verdwenen soortenrijke zoomvegetaties. Het tot stand komen en in stand houden hiervan duurt, in tegenstelling tot vele andere beheersvormen, tientallen jaren, soms eeuwen.

Zowel de onderzoeker die zijn onderzoek in adviezen moet laten uitmonden, als de beheerder met de dagelijkse zorg voor de ontwikkelingen in het terrein, hebben behoefte aan een terugmelding om te weten of zij met het gevoerde beheer op de goede weg zijn, welke stadia nog zijn te verwachten en wanneer zich bij een bepaald begrazingsregime een zekere evenwichtssituatie kan gaan instellen. Hierbij is vooral inzicht in de gevolgen van het gebruik van de verschillende diersoorten in uiteenlopende dichtheden gewenst.

Tegen deze achtergrond is het RIN begonnen met een onderzoek naar de ontwikkeling en toepassingswaarde van voorspellende rekenmodellen. Dit rapport is hiervan het eerste resultaat, dat in de eerste plaats is bereikt dank zij de toegewijde en kundige inzet van de auteurs, die hebben gewerkt onder directe leiding van RIN-onderzoekers.

Het ligt in de bedoeling de opgevatte lijn van onderzoek op intensieve wijze voort te zetten, enerzijds gericht op verdere structurering en vervolmaking van het model, anderzijds gericht op het verzamelen van de deelinformatie die in het model moet worden ingevoerd om tot betrouwbare uitspraken te komen. Ook zal verder worden gezocht naar toetsingsmogelijkheden in reële veldsituaties. Beperkend hierbij is, naar nu reeds is gebleken, het vrijwel altijd ontbreken van een nauwkeurige beheersverslaglegging over een reeks van jaren die lang genoeg is om duidelijke veranderingen in de vegetatie te constateren.

De directie

1 SAMENVATTING

De laatste jaren is gebleken dat begrazing van natuurterreinen door landbouwhuisdieren een goed en goedkoop alternatief vormt voor beheersmaatregelen als maaien, plaggen of branden. Om een beter inzicht te krijgen in de mogelijkheden van natuurtechnische begrazing - vooral de effecten op lange termijn - en om eventuele beheersadviezen duidelijker te kunnen presenteren leefde bij het Rijksinstituut voor Natuurbeheer de wens een simulatiemodel te ontwerpen dat de invloed van verschillende vormen van begrazing op de vegetatieontwikkeling weergeeft. Een aanzet hiertoe wordt in dit rapport gepresenteerd.
Er zijn modellen gemaakt op twee integratieniveaus. De eerste twee modellen, MAT1 en MAT2, zijn beschrijvende modellen die zeer compact en handzaam zijn. Er hoeven maar weinig parameters ingevoerd te worden om het model te kunnen laten lopen. Het derde model, PROCOS, is verklarend en is opgesteld om een beter inzicht te krijgen in de verschillende processen die een rol spelen bij begrazing.

De modellen worden gepresenteerd aan de hand van de vraag, wat de invloed is van soort en aantal grazers op de vegetatieontwikkeling in een bepaald gebied. Zowel MAT2 als PROCOS laten zien dat de invloed van de grazers vooral afhankelijk is van het aantal beesten en niet zozeer van de soort grazer. Bovendien blijkt uit simulaties met PROCOS, dat de grazers de grootste invloed op de vegetatiestructuur uitoefenen in de winter.

Deze conclusies zijn echter afhankelijk van de ingevoerde parameterwaarden, die in veel gevallen niet of nauwelijks bekend, en daarom voorlopig geschat, zijn. Om hierin verbetering te brengen wordt voor beide modellen aangegeven wat de belangrijkste parameters zijn die in het veld gemeten zouden moeten worden om het model te kunnen laten draaien met als invoer gemeten veldgegevens. Validatie wordt daarmee mogelijk. Tot slot worden suggesties gedaan voor eventuele wijzigingen in beide modellen.

2 INLEIDING

2.1 Inleiding natuurtechnische begrazing

Vanouds heeft veeteelt een belangrijke rol gespeeld in de voedselvoorziening van de mens. De beweiding van graslanden met gedomesticeerde dieren levert hem belangrijke produkten als melk en vlees, maar ook huiden, wol etc. In het natuurbeheer heeft zich echter de

laatste jaren ook een vorm van door de mens ingestelde begrazing ontwikkeld die niet is gericht op produktie: de natuurtechnische begrazing. Deze begrazing heeft als doel het bereiken of in stand houden van een bepaalde kwaliteit van natuurterreinen.

In de moderne opvatting over natuurbehoud in Nederland staat het begrip natuurbeheer centraal: wil men zich richten op het behoud van de nog resterende verscheidenheid aan levensvormen, dan zal men bepaalde beheershandelingen moeten verrichten (Oosterveld 1975). Een niet onbelangrijk aandeel van de gevarieerdheid van het Nederlandse landschap is te danken aan agrarische ingrepen in vroegere tijden, bijvoorbeeld plaggen, branden, kappen enz. In de moderne tijd zijn deze activiteiten niet alleen voor de landbouw te weinig rendabel, maar zij vormen ook vaak voor het natuurbeheer een te grote financiële last. Bovengenoemde natuurtechnische begrazing wordt beschouwd als een goedkoop alternatief waarmee natuurgebieden beheerd kunnen worden (Oosterveld 1975, Hulsmans 1981, Thalen 1981).

De laatste jaren doet zich dan ook een sterke toename voor van het aantal natuurterreinen met een graasbeheer. Natuurtechnische begrazing vindt nu reeds plaats in enkele honderden terreinen (mond. med. D.C.P. Thalen). Een overzicht van de uitgangspunten voor natuurtechnisch graasbeheer in Nederland wordt gegeven door Oosterveld (in voorbereiding).

2.2 Reeds verricht begrazingsonderzoek

Sinds 1971 wordt door het RIN in samenwerking met enkele universiteiten onderzoek gedaan naar ontwikkelingen in vegetaties van natuurterreinen onder invloed van natuurtechnische begrazing. Tabel 2.1 geeft enkele voorbeelden van natuurterreinen waar begrazingsexperimenten worden verricht.

Slim (1981) geeft een overzicht van rapporten en publikaties verschenen onder (mede-) verantwoordelijkheid van de Werkgroep Begrazing van het RIN.

Internationaal is en wordt uitgebreid onderzoek gedaan naar begrazing, vooral van graslanden. In vrijwel alle gevallen betreft dit produktiegericht onderzoek of onderzoek gericht op een analyse van natuurlijke begrazingssystemen. Coupland (1979) geeft een overzicht van uiteenlopende graslandstudies. Veel werk is verricht in het kader van het 'International Biological Program' (IBP) met als centrale thema: 'the biological basis of productivity and human welfare'.

Tabel 2.1 Enkele voorbeelden van natuurterreinen met begrazingsexperimenten

Gebied	Grootte (ha)	Terreintype	Diersoort	Aantal (±)	Referentie
Cranendonck	100	Dennenbos, heide en verlaten akkers	Ponys	8	Oosterveld 1976
Westerholt (Dr.)	11	Vergraste heide, heide, bosschage	Schapen	20	Dallinga & Tjaden 1981
Oosterkwelder (Schiermonnikoog)	96	Midden- en lage kwelder	Koeien (jongvee)	130	Allersma 1976

2.3 Modellen en begrazingssystemen

Binnen het IBP-werk is veel aandacht besteed aan modelonderzoek en systeemanalyse. Breymeyer en Van Dyne (1980) hebben in een zeer uitvoerig overzicht een groot aantal modellen samengevat die begrazing van graslanden simuleren. Hieronder worden kort drie voorbeelden van modellen van begrazingssystemen besproken en enkele begrippen verklaard.

2.3.1 Het analytische model van Noy-Meir

Een analytisch model is een model dat bestaat uit formules, opgesteld met het doel waarden of verdelingen te voorspellen (Jeffers 1978). Noy-Meir (1978) postuleert een model waarin de veranderingen in biomassa van weidevegetaties met een beperkt groeiseizoen worden beschreven. Uit onder andere de veronderstelling dat groeisnelheid van de vegetatie en consumptie door het dier beide afhankelijk zijn van de biomassa van beschikbaar groen materiaal, leidt hij formules af welke na mathematische bewerking het verloop in de tijd geven van

- de bovengrondse biomassa van de vegetatie,
- de primaire produktie,
- de dierlijke produktie.

Naast analytische modellen bestaan er modellen die kunnen worden opgevat als een herhaalde opeenvolging van rekenkundige operaties.

2.3.2 Het ELM-model

In een dynamisch model worden ontwikkelingen gesimuleerd in de tijd. Het tot uitdrukking brengen van de relatie van verschillende variabelen tot elkaar kan in de familie van de dynamische modellen op vele manieren geschieden.

Het 'ELM-graslandmodel' (Innis 1978) is een dynamisch model van een graslandecosysteem, ontwikkeld in het kader van 'US/IBP Grassland Biome Program'. Parton en Risser (1979) simuleren met behulp van dit zeer uitgebreide model de effecten van verschillende beweidingspraktijken op een 'tallgrass prairie'.

Uit de resultaten van deze simulatie blijkt dat het aanvangstijdstip van seizoenbegrazing met stieren van invloed is op de soortensamenstelling van de vegetatie en daardoor zowel op de primaire produktie als op de opbrengst aan vlees. Een driejaarlijkse voorjaarsbrand heeft een overeenkomstig effect. In beide gevallen wordt het aandeel van eenjarige C3-planten in de vegetatie teruggedrongen. Irrigatie verhoogt de primaire produktie en de toename van vlees, maar verlaagt het nutriëntgehalte van de plantaardig biomassa. Genoemde resultaten komen goed overeen met waarnemingen uit het veld.

2.3.3 Het matrixmodel van Redetzke en Van Dyne

Matrixmodellen vormen een aparte groep binnen de simulatiemodellen. Deze modellen representeren een bepaald proces door een herhaaldelijk vermenigvuldigen van een toestandsvector met een transitiematrix. Als voorbeeld kan genoemd worden het werk van Redetzke en Van Dyne (1976). Zij leiden af uit een zeer groot aantal waarnemingen van vegetatieontwikkelingen onder verschillende begrazingsintensiteiten:

- een aantal discrete typen vegetaties - weergegeven in een toestandsvector,
- schattingen voor waarschijnlijkheden waarmee het ene type vegetatie in een jaar overgaat in een ander onder invloed van begrazing. De waarschijnlijkheden staan geordend in een transitiematrix.

Door de toestandsvector herhaaldelijk te vermenigvuldigen met de transitiematrix verkrijgt men telkens een nieuwe toestandsvector die de situatie weergeeft van het daaropvolgende jaar. De theorie van het vermenigvuldigen van matrices vindt men in Searl (1966). In 5.1 wordt een voorbeeld van een matrixvermenigvuldiging nader uitgewerkt.

Redetzke en Van Dyne stellen afzonderlijke matrices op voor vegetatieontwikkelingen in gebieden met verschillende begrazingsintensiteiten, bodemtypen en klimaateigenschappen. Zij valideren hun model met behulp van een onafhankelijke reeks gegevens van vegetatieontwikkelingen.

2.4 Waarom een eigen begrazingsmodel?

Vanuit het RIN bestaat duidelijk behoefte aan een apart model dat natuurtechnische begrazing simuleert. Men heeft te maken met een eigen probleemstelling. De desbetreffende vegetatieontwikkeling is specifiek en verschilt aanzienlijk van die van bijvoorbeeld de prairies van Noord-Amerika. Daarnaast tracht men in het begrazingsonderzoek van het

RIN de vegetatie niet alleen te karakteriseren op grond van floristische samenstelling, maar ook met behulp van structuurtypen (zie hoofdstuk 4). Juist dit structuurconcept leent zich door zijn betrekkelijke eenvoud goed voor een vegetatiekarakterisering in een modelmatige aanpak.

Zeer belangrijk is het feit dat men door het opstellen van een model inzicht verkrijgt in het te onderzoeken systeem, dat men leert zien welke processen als essentieel mogen worden beschouwd en welke lacunes er bestaan in de reeds verworven kennis.

Naast het verkrijgen van inzicht in het begrazingssysteem kunnen met behulp van een (voldoende gevalideerd) model beheersadviezen worden onderbouwd en mogelijke toekomstige resultaten van een begrazingsbeheer voorspeld worden. Men kan beter gefundeerde uitspraken doen over de effecten van veranderingen onder invloed van het begrazingsbeheer en voor beleidsinstellingen aangeven op welke termijn bepaalde resultaten gerealiseerd kunnen worden. Men dient zich hierbij terdege bewust te zijn dat resultaten verkregen door middel van een simulatie afhankelijk zijn van het gebruikte model en de waarden van parameters. Om aan de behoefte van een eigen model te voldoen werden een matrixmodel (met twee varianten: MAT1 en MAT2) en een dynamisch model (PROCOS) opgesteld.

3 DOELSTELLING

De doelstelling van dit onderzoek is het opstellen van een model dat ontwikkelingen in de vegetatie van natuurterreinen onder invloed van natuurtechnische begrazing simuleert. Daarbij staat de volgende vraagstelling centraal: wat is de invloed van soort en aantal grazers op de vegetatieontwikkeling in een bepaald gebied?

4 MATERIAAL EN METHODEN

4.1 Gehanteerde begrippen

Het RIN doet onderzoek naar de invloed van begrazing op de vegetatie, in termen van structuur. Daartoe is de volgende classificatie opgesteld:

1. Kort — Kruiden, korter dan 25 cm, *
2. Ruig — Idem, hoger dan 25 cm,
3. Struweel — Vegetatie gedomineerd door houtige gewassen, korter dan 2 m,
4. Bos — Idem, hoger dan 2 m.

*In dit rapport wordt onder kruiden alle niet-houtige gewassen verstaan, dus ook grassen, russen, zeggen en dergelijke.

Met de oppervlakten die door de vier structuurtypen ingenomen worden, kan een gebied op simpele wijze gekarakteriseerd worden. Het voordeel van deze classificatie is dat zij door haar eenvoud algemeen en voor iedereen hanteerbaar is. Bovendien zijn de bovengenoemde structuren in het algemeen op luchtfoto's van de in Nederland meest gangbare schalen (niet kleiner dan 1:20 000) te onderscheiden. Voor een verdere uitwerking van de hierboven genoemde classificatie zij verwezen naar Oosterveld (in voorbereiding).

Het structuurconcept is als basis voor de verschillende hieronder te bespreken modellen gebruikt. Daarnaast worden twee van dit concept afgeleide begrippen gehanteerd, de gemiddelde structuurwaarde (GSW) en de diversiteit. De GSW is een gewogen gemiddelde, dat verkregen wordt door voor elk type de oppervlakte ingenomen door die structuur te vermenigvuldigen met een aan die structuur toegekende waarde, de produkten te sommeren en te delen door het totale oppervlak. De structuurwaarde voor Kort bedraagt 0, voor Ruig 1/3, voor Struweel 2/3 en voor Bos 1. In formule:

$$\underline{\text{GSW}} = \frac{\text{opp. Kort} * 0 + \text{opp. Ruig} * 1/3 + \text{opp. Struw.} * 2/3 + \text{opp. Bos} * 1}{\text{Totale oppervlak}}$$

De GSW kan waarden aannemen tussen 0 en 1.

De diversiteit wordt uitgedrukt als fractie van de grootst mogelijke diversiteit, berekend op grond van de Shannon-and-Weaver index (MacArthur & MacArthur 1961). De grootst mogelijke diversiteit (of structuurniveau) is aanwezig als elke klasse in gelijke mate aanwezig is, en dus een kwart van het gebied inneemt. In formule:

$$\text{Diversiteit} = \frac{-\sum_i P_i * \ln P_i}{-\sum_i 0.25 * \ln 0.25}$$

Ook de diversiteitswaarden liggen tussen 0 en 1.

4.2 Apparatuur en programmatuur

De opgestelde simulatiemodellen zijn geschreven in Pascal (zie o.a. Jensen & Wirth 1978). Zij werden verwerkt op de Cyber 170/760 van de Rijksuniversiteit Groningen. De grafieken zijn getekend met behulp van het grafische pakket 'EENGRAP' (zie RC-pamflet 10, 1981) op een Versatec elektrostatische plotter.

4.3 De gevoeligheidsanalyse

De gevoeligheidsanalyse van PROCOS is afgeleid van de methode gebruikt door Steinhorst e.a. (1978). Elke parameter die in de analyse meegenomen wordt, krijgt twee waarden. De eerste is het getal dat op grond van experimentele gegevens de beste schatter is. De tweede is een 10% hogere waarde. Bij x parameters zijn 2^x verschillende combinaties van hoge en lage parameterwaarden mogelijk. Elke combinatie wordt ingevoerd en er wordt berekend hoe groot een geselecteerde uitvoervariabele in het model wordt. Op de zo verkregen uitkomsten wordt een x-voudige variantieanalyse uitgevoerd, waarbij elke factor staat voor een parameter (zie bijvoorbeeld Sokal & Rohlf 1969). Zo kunnen voor de diverse parameters hoofd- en interactie-effecten berekend worden en met elkaar worden vergeleken.

5 MATRIXMODELLEN MAT1 EN MAT2

5.1 Algemene inleiding

Volgens Breijmeijer & Van Dyne (1980) heeft bijna elke graslandmodelmaker gewerkt met lineaire modellen. Het belang van dergelijke lineaire simulaties is volgens hen gering en vrijwel beperkt tot linearisatie naar een evenwichtspunt. In appendix 1 wordt een overzicht gegeven van families van matrixmodellen en wordt tevens aandacht besteed aan voor- en nadelen van deze modellen. Om de mogelijkheden bij het toepassen van een matrixmodel van natuurtechnische begrazing maximaal te benutten is besloten in het onderhavige onderzoek een lineair (MAT1) en een niet-lineair model (MAT2) op te stellen.

5.2 Inleiding en beschrijving van MAT1

Korte karakterisering: een lineair deterministisch matrixmodel met een ontwikkeling in discrete tijdstappen.

De vegetatieontwikkeling wordt gesimuleerd door het één of meer keren verwerken van een programma (een run). In zo'n run vindt een matrixvermenigvuldiging plaats met als basisformule:

$$X_{k+1} = A * X_k$$

X_k is een toestandsvector. Hierin staan hoeveelheden oppervlakte van een gebied, die toegekend worden aan structuurtypen Kort (K), Ruig (R), Struweel (S) en Bos (B). De oppervlakten (toestandsvariabelen) worden uitgedrukt als fractie van de totale oppervlakte van het gebied.

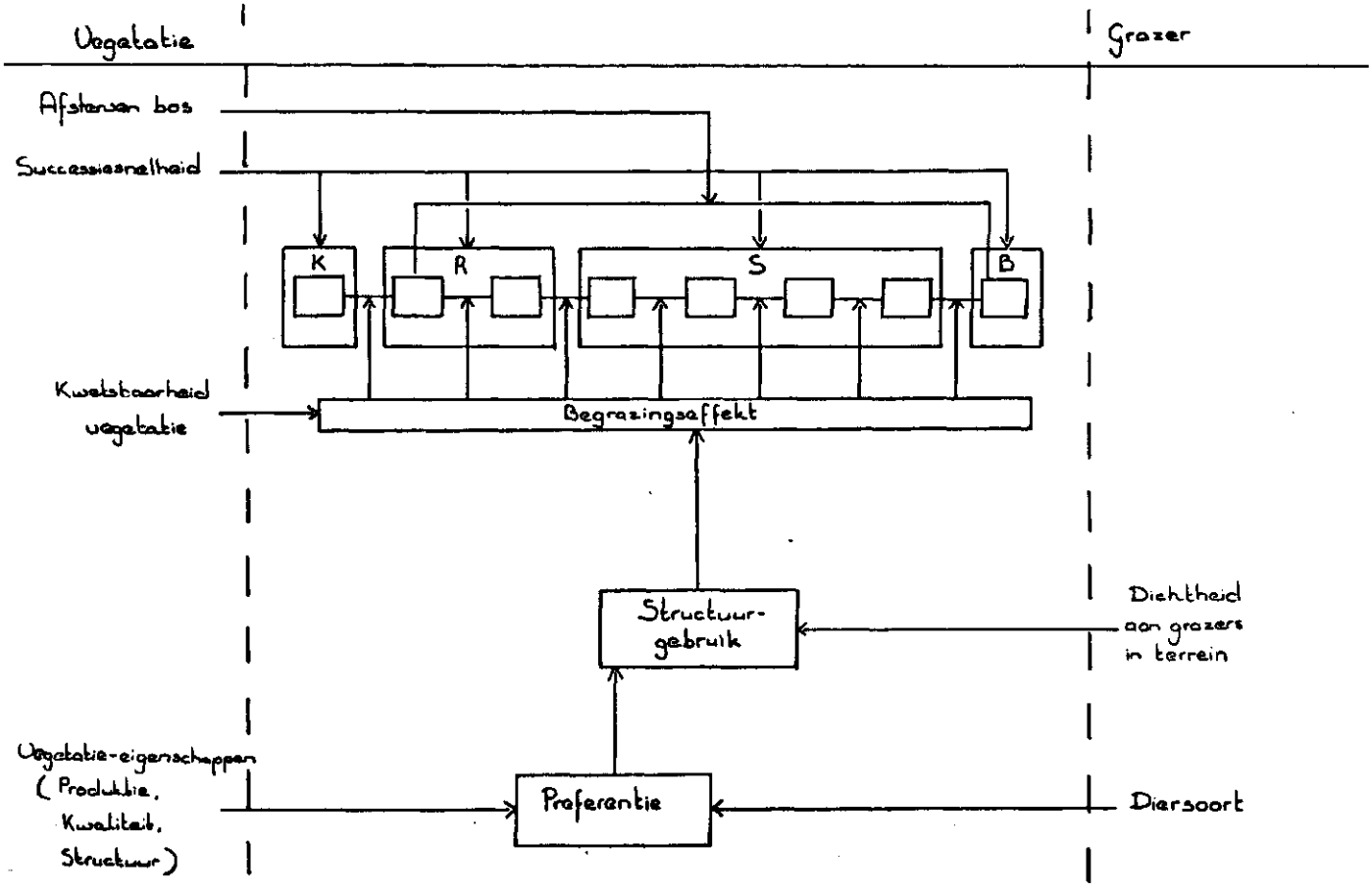
X_k vermenigvuldigd met matrix A levert X_{k+1} - de nieuwe toestandsvector voor het tijdstip k+1 (zie schema figuur 5.1).

```
                    .. .. .. ..
.. .. .. .. *       .. .. .. ..   =   .. .. .. ..
          k         .. .. .. ..                 k+1
toestandsvector  transitie-          toestandsvector
op tijd k        matrix A            op tijd k+1
```

Figuur 5.1 Basisformule van MAT1

In transitiematrix A staan fracties waarmee de structuurklassen in oppervlakte toe- of afnemen. Er is derhalve sprake van een deterministisch proces. De naam transitiematrix wordt volgens Reddingius (mond. med) slechts gebruikt voor matrices waarin de elementen waarschijnlijkheden zijn. Voor het onderhavige onderzoek is een ruimere interpretatie aan het begrip transitiematrix gegeven.

De werking van MAT1 wordt evenals de bijbehorende parameters behandeld aan de hand van een relatieschema (figuur 5.2).



Figuur 5.2 Schema matrixmodel MAT1

Centraal in het schema staan de structuurtypen K, R, S en B. Zonder begrazing zal er successie plaatsvinden van K via R en S naar B. Elk structuurtype bestaat uit één of meer ontwikkelingsstadia. Met behulp van het aantal ontwikkelingsstadia per structuurtype kan de parameter 'successiesnelheid' ingesteld worden.

De toestandsvector X_k is de algebraïsche weergave van de totale verzameling van ontwikkelingsstadia van achtereenvolgens de structuurtypen K, R, S en B.

Op welke manier oppervlakte van de ene structuur overgaat in een andere zal duidelijk worden gemaakt aan de hand van de ontwikkeling in een vegetatie waar elk structuurtype slechts bestaat uit één ontwikkelingsstadium. Door de matrixvermenigvuldiging $X_{k+1} = A * X_k$ uit te voeren verkrijgt men het volgende stelsel van vergelijkingen:

$$Y_1 = A_{11} * X_1 + A_{21} * X_2 + A_{31} * X_3 + A_{41} * X_4$$

$$Y_2 = A_{12} * X_1 + A_{22} * X_2 + A_{32} * X_3 + A_{42} * X_4$$

$$Y_3 = A_{13} * X_1 + A_{23} * X_2 + A_{33} * X_3 + A_{43} * X_4$$

$$Y_4 = A_{14} * X_1 + A_{24} * X_2 + A_{34} * X_3 + A_{44} * X_4$$

Hierin komt
- (X_1, X_2, X_3, X_4) overeen met toestandsvector X_k,
- (Y_1, Y_2, Y_3, Y_4) " " " X_{k+1},
- $\begin{matrix} A_{11} & A_{12} & A_{13} & A_{14} \\ A_{21} & A_{22} & A_{23} & A_{24} \\ A_{31} & A_{32} & A_{33} & A_{34} \\ A_{41} & A_{42} & A_{43} & A_{44} \end{matrix}$ " " transitiematrix A.

De coëfficiënten A_{11}, A_{21}, A_{31}, A_{41} bepalen hoeveel oppervlakte van resp. K, R, S en B toegekend wordt aan K in de toestandsvector in het volgende jaar. De coëfficiënten (m.a.w. de elementen van transitiematrix A) zijn afhankelijk van parameters aangegeven in figuur 5.2. De totale oppervlakte van het gebied is constant (gelijk aan 1). Hieruit volgt dat in transitiematrix A de som van elke rij van elementen ook gelijk is aan 1.

Transitiematrix A wordt volgens de volgende algoritmen samengesteld: begrazing wordt benaderd met het begrip aanwezigheid. De grazer heeft voor het aanwezig zijn in een bepaald structuurtype een bepaalde voorkeur (d.i. de variabele *preferentie*). De voorkeur is afhankelijk van de parameters *diersoort* en *vegetatie-eigenschappen* (produktie, kwaliteit en structuur). Zie tabel 5.1.

Tabel 5.1 Schatting van de voorkeur van koe, schaap, paard en geit voor verschillende structuurtypen (mond. med. Oosterveld). Waarden geven % aanwezigheid van dier per type.

	K	R	S	B
Rund	80	10	5	5
Schaap	60	20	15	5
Paard	60	15	15	10
Geit	40	15	30	15

Grazers vertonen een vrij vast terreingebruik. Ook indien er maar een gering aantal beesten in een gebied aanwezig is, zullen bepaalde delen van het gebied veel bezocht worden en andere delen minder (Oosterveld 1979). Uit de variabele *preferentie* wordt een terreingebruik afgeleid voor elk structuurtype, m.a.w. een structuurgebruik. Daarbij wordt aangegeven hoeveel van een bepaald type respectievelijk intensief, normaal, extensief en zeer extensief wordt gebruikt. De structuurgebruikswaarden zijn afhankelijk van de parameter *dichtheid aan grazers in terrein* (tabel 5.2).

Tabel 5.2 Structuurgebruik (%) bij 5 dichtheidscategorieën van grazers (naar Oosterveld, niet gepubliceerd).

Standaardvee-eenheden per structuurtype oppervlak	structuurgebruik intensief	normaal	extensief	zeer extensief
> 1.0	80	15	5	0
0.3 - 1.0	20	50	25	5
0.1 - 0.3	5	15	50	30
0 < - 0.1	0	10	25	65
0	0	0	0	100

Door de aanwezigheid van de grazer (structuurgebruik) kan er een verandering in de vegetatie plaatsvinden. Uit het structuurgebruik worden daartoe drie maten van aanwezigheid afgeleid, elk resulterend in een bepaalde invloed op de vegetatie:

Mate van aanwezigheid (beïnvloeding)		Effect op de vegetatie in de desbetreffende structuur
- Zwaar	(Z)	De successie in de vegetatie wordt teruggedrongen.
- Matig	(M)	Er treedt geen vegetatieontwikkeling in het structuurtype op.
- Licht	(L)	De vegetatieontwikkeling volgt de successie.

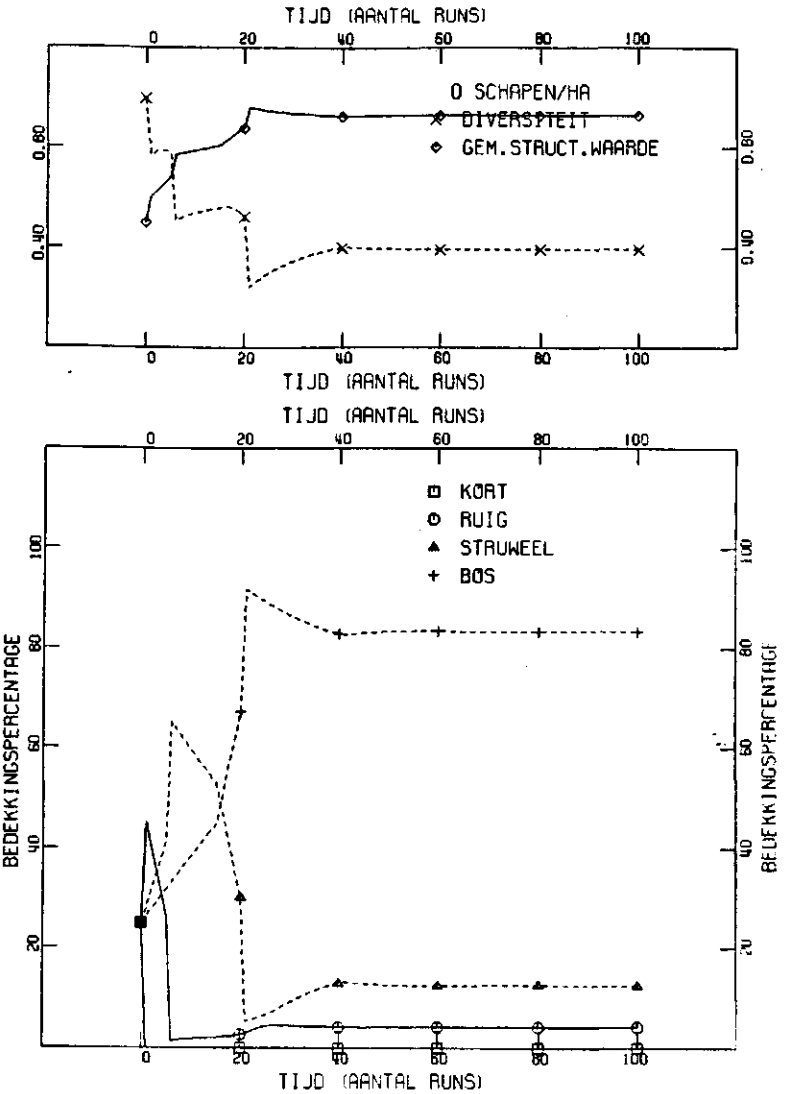
De getallen Z, M en L worden samengesteld aan de hand van tabel 5.3 en zijn fracties die ingevuld worden als elementen van de transitiematrix A. Ze zijn afhankelijk van de parameter *kwetsbaarheid vegetatie*.

Tabel 5.3 Begrazingseffect uitgedrukt als aanwezigheidseffect.
Het effect van begrazing wordt weergegeven door de getallen
Z (zware beïnvloeding : successie teruggedrongen);
M (matige beïnvloeding: geen vegetatieontwikkeling);
L (lichte beïnvloeding: vegetatie volgt successie).
Z, M en L worden samengesteld uit de getallen die het structuurgebruik aangeven (tabel 5.2).

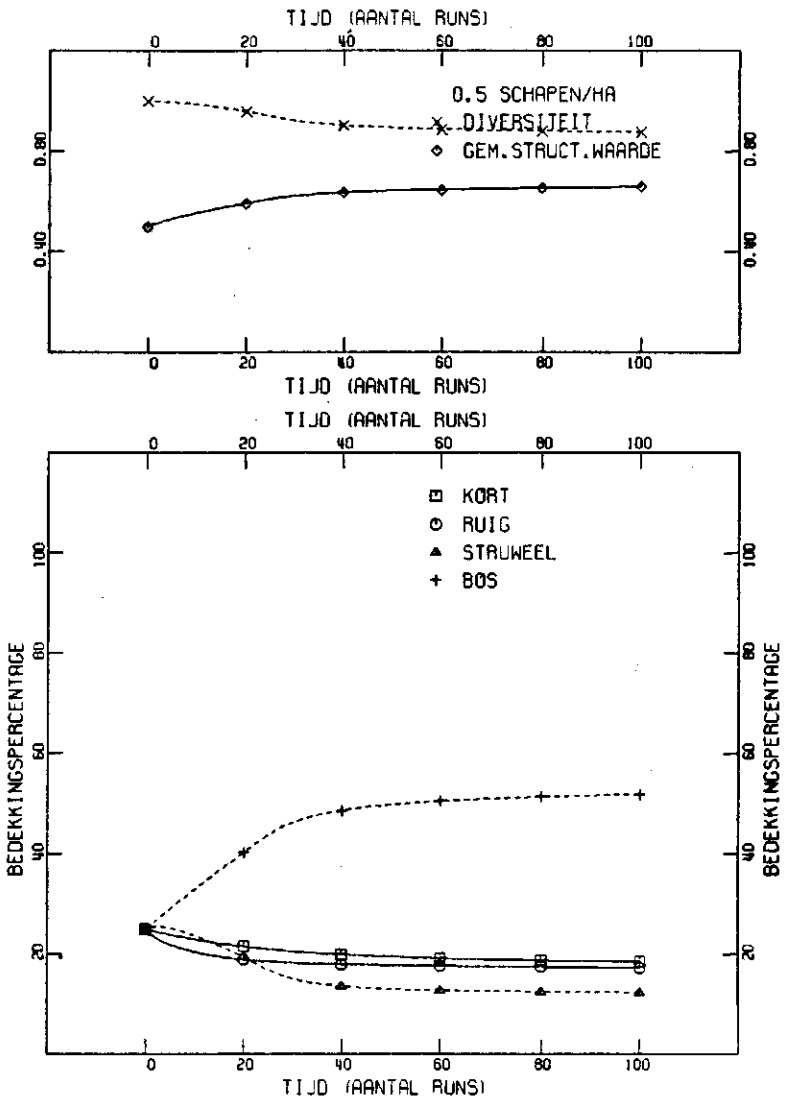
Structuurtype	Aanwezigheidseffect		
	Z	M	L
Kort	intensief + normaal	extensief	zeer extensief
Ruig	intensief + normaal	extensief	zeer extensief
Struweel	intensief	normaal + extensief	zeer extensief
Bos	-	intensief + normaal	-
		extensief + zeer extensief	

Een voorbeeld ter verduidelijking. In een terrein (vegetatie: 25% K, 25% R, 25% S en 25% B) bevindt zich één koe per ha. Daar de preferentie van koeien voor het structuurtype R 10% bedraagt, zal in R 0.1 koe/0.25 ha = 0.4 koe/ha aanwezig zijn. Uit tabel 5.2 blijkt het structuurgebruik: intensief 5%, normaal 15%, extensief 50% en zeer extensief 30%. Voor de structuur R verhoudt het aanwezigheidseffect zich dan als Z 20%, M 50%, L 30%, met als gevolg dat in de periode van begrazing, corresponderend met een run van het programma, 20% van de oppervlakte behorend tot R overgaat naar een ontwikkelingsstadium lager (richting K), 50% R niet verandert en 30% de successie volgt en overgaat naar een ontwikkelingsstadium hoger (richting S).

Door middel van de parameter *afsterven bos* kan per run een fractie van de opervlakte behorend tot B overgaan naar R. Ter illustratie twee voorbeelden van vegetatieontwikkeling gesimuleerd met MAT1: figuur 5.3 toont de ontwikkeling van een gevarieerde vegetatie waarop geen begrazing plaatsvindt. Figuur 5.4 geeft de invloed weer van een begrazingsbeheer van 0.5 schaap/ha op een zelfde uitgangsvegetatie.



Figuur 5.3 Simulatie van een vegetatieontwikkeling met MAT1.
Begrazingsdruk: 0 schaap/ha. Aantal ontwikkelingsstadia per structuurtype. K: 1, R: 5, S: 15 en B: 1. Per jaar sterft 1% Bos en gaat over naar Ruig. Uitgangsvegetatie: 25% K, 25% R, 25% S en 25% B.



Figuur 5.4 Simulatie van een vegetatieontwikkeling met MAT1.
Begrazingsdruk: 0.5 schaap/ha. Aantal ontwikkelingsstadia per structuurtype K: 1, R: 5, S: 15 en B: 1. Per jaar sterft 1% Bos en wordt Ruig. Uitgangsvegetatie: 25% K, 25% R, 25% S en 25% B.

Opmerkingen

1. De invloed van de grazer wordt gesimuleerd met behulp van het begrip aanwezigheid en niet slechts door consumptie. De benadering van begrazing door aanwezigheid biedt enkele voordelen:
   - op een relatief eenvoudige wijze zijn met behulp van veldwerk cijfers te verkrijgen die aangeven hoeveel tijd een grazer in een bepaald structuurtype doorbrengt. Voor toepassing van het model voor de simulatie van vegetatieontwikkeling in een bepaald gebied zijn derhalve geen omvangrijke metingen naar bijvoorbeeld produktie en consumptie vereist.
   - met name grote grazers beïnvloeden in niet geringe mate de vegetatie behalve door consumptie ook door lopen, mesten en rusten. Dit blijkt bijvoorbeeld uit beschrijvingen door Kuiper (1980) van aantastingen van struwelen langs de Vecht door runderen. Aanwezigheid lijkt derhalve een goede benadering voor 'begrazing'.
2. Als verband tussen dichtheid aan grazers in het terrein en het structuurgebruik is geen continufunctie gehanteerd. Aan discrete klassen van dichtheden van grazers is een structuurgebruik toegekend gebaseerd op ongepubliceerde gegevens van Oosterveld (tabel 5.2).
3. Model MAT1 is een lineair model. Aan een dergelijk model kleven duidelijke bezwaren. Het volgende voorbeeld kan dit illustreren. Structuurgebruik wordt bepaald door o.a. de dichtheid aan grazers. Treedt er tijdens een run een oppervlakteverandering van een bepaald structuurtype op, dan zal ook de dichtheid aan grazers voor dat type veranderen en daarmee het structuurgebruik. In MAT1 blijft transitiematrix A echter gedurende de vegetatieontwikkeling constant. In een extreem geval kunnen hierdoor zelfs grazers aanwezig zijn in een type dat in de vegetatieontwikkeling reeds verdwenen is. Model MAT1 heeft hierdoor een geringe werkelijkheidswaarde. Linearisatie naar een evenwichtspunt (appendix 2) kan echter zinvolle informatie geven.

5.3 Beschrijving van MAT2

Korte karakterisering: een deterministisch matrixmodel met een ontwikkeling in discrete tijdstappen (overeenkomstig MAT1). Elementen van transitiematrix A zijn afhankelijk van de toestandsvector.

Het basisprincipe van model MAT2 is weergegeven in de formule:

$$X_{k+1} = A_{Xk} * X_k$$

Hierin hebben X_k en X_{k+1} weer de betekenis van toestandsvector. Matrix A is nu afhankelijk van toestandsvector X_k, m.a.w. hoeveel een grazer in een bepaald structuurtype aanwezig is, wordt mede bepaald door de oppervlakte van dit type. De terugkoppeling is weergegeven in figuur 5.5. Het volgende algoritme wordt toegepast:

1. De grazer heeft een bepaalde voorkeur voor een bepaald structuurtype (tabel 5.1).
2. Is een bepaald type niet aanwezig, dan wordt hieraan een voorkeurswaarde 0 toegekend.
3. De grazers worden verdeeld over de structuurtypen aan de hand van de gecorrigeerde voorkeur.
4. Per structuurtype wordt de dichtheid van grazers berekend (*aantal grazers per oppervlakte structuurtype*).
5. Overschrijdt grazersdichtheid voor een bepaald structuurtype een maximumwaarde (= *draagkracht*, bijvoorbeeld 5 standaardvee-eenheden, zie 5.4), dan wordt het overschot aan grazers weer naar voorkeur verdeeld over de overige structuurtypen, waarbij de draagkracht niet mag worden overschreden.

Overschot aan grazers = (dichtheid grazers in structuur - draagkracht) * oppervlakte van structuur.
De overige algoritmen zijn identiek aan die van MAT1.

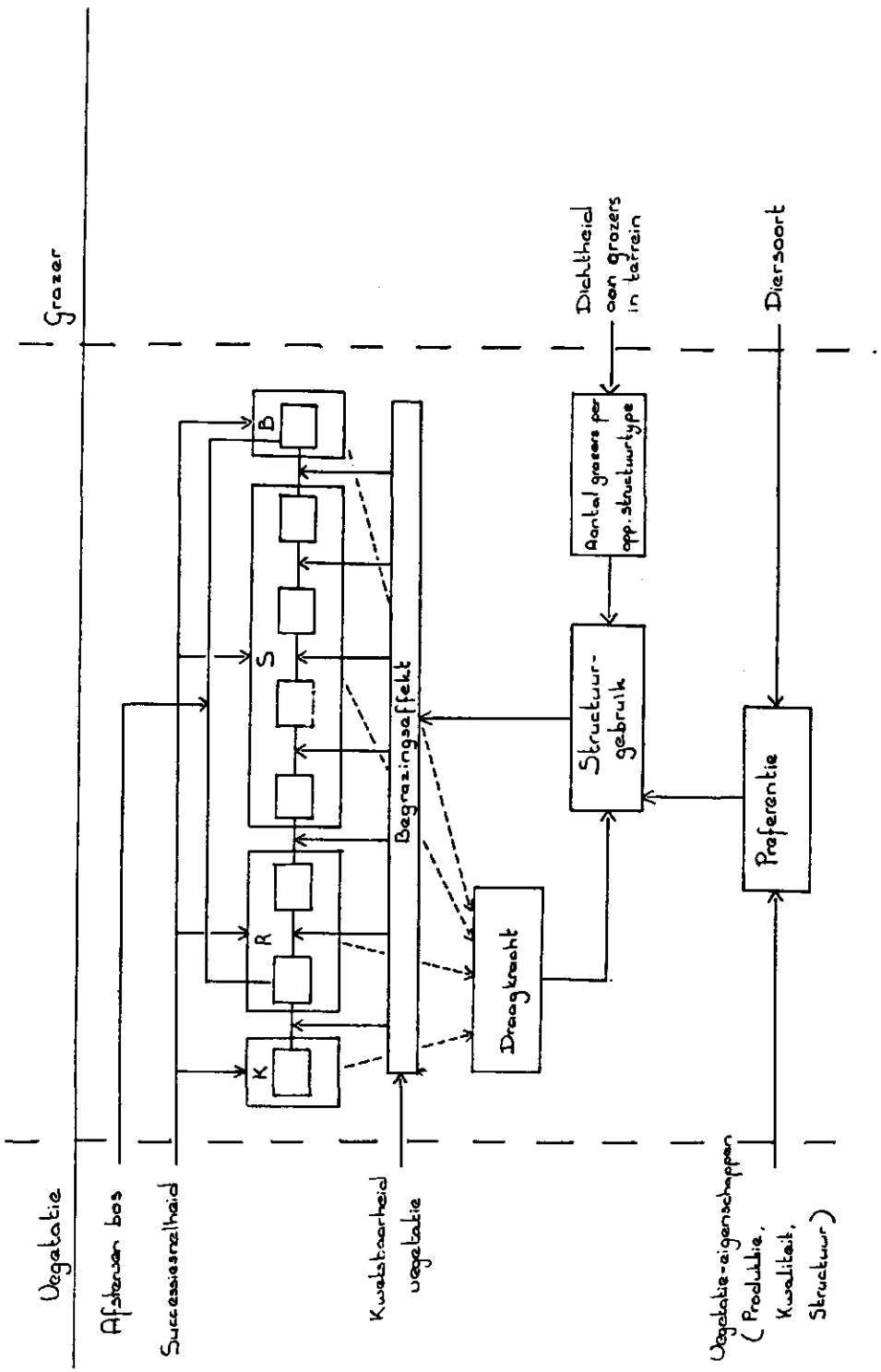
5.4 Overzicht van premissen voor matrixmodellen MAT1 en MAT2

Premissen gelden voor MAT1 en MAT2:

1. Een vegetatie in een gebied wordt gekarakteriseerd door het aandeel in oppervlakte
   - Kort (0 - 25 cm, kruidachtig*)
   - Ruig (> 25 cm, kruidachtig*)
   - Struweel (< 2 m, houtig)
   - Bos (> 2 m, houtig).

   Deze eenheden worden structuurtypen genoemd. De som van aandelen is gelijk aan 1; onder Struweel en Bos komen geen Kort en Ruig voor. Elk structuurtype bestaat uit een of meer ontwikkelingsstadia.
2. Bij het uitblijven van begrazing treedt een vegetatieontwikkeling op volgens Kort —) Ruig —) Struweel —) Bos (successie). De vegetatieontwikkelingen Kort —) Struweel
   Kort —) Bos
   Ruig —) Bos vinden niet plaats.

*Onder de term kruidachtig worden alle niet-houtige gewassen verstaan.



Figuur 5.5 Schema matrixmodel MAT2.

3. De ontwikkeling van de vegetatie wordt gesimuleerd met behulp van discrete tijdstappen ter grootte van tenminste één jaar.
4. De begrazing wordt gesimuleerd door aanwezigheid van de grazer. Een begrazingsbeheer wordt gedefinieerd door
   - diersoort (in een simulatie is slechts sprake van één diersoort),
   - aantal grazers per terrein.
5. De soort grazer wordt gekarakteriseerd door de preferentie voor structuurtypen en het aantal standaardvee-eenheden (tabel 5.1). Hierbij gelden de volgende verhoudingen:

Soort dier	aantal standaardvee-eenheden
Rund	1
Schaap	1/3
Paard	1
Geit	1/3

6. Het aantal grazers wordt uitgedrukt in standaardvee-eenheden, een relatieve maat die aangeeft hoe sterk een individu van een diersoort de vegetatie beïnvloedt.
7. De aanwezigheid van een grazer in een structuurtype (structuurgebruik) resulteert in een begrazingseffect (tabel 5.3). Te onderscheiden maten van aanwezigheid:
   (beïnvloeding)
   Zwaar (Z): successie teruggedrongen.
   Matig (M): geen vegetatieontwikkeling.
   Licht (L): vegetatie volgt normale successie.
   De getallen Z, M en L doen dienst als elementen van een transitiematrix.
8. De preferentie en het structuurgebruik zijn onafhankelijk van de grootte en situering van afzonderlijke structuurelementen, m.a.w. ruimtelijke effecten zijn verwaarloosbaar.

Allen geldend voor MAT1:

9. Tijdens de simulatie verandert de transitiematrix niet. De verdeling naar voorkeur van grazers over de structuurklassen is onafhankelijk van de 'hoeveelheid aanwezigheid' van elke klasse. Het structuurtype in de aanvangssituatie.

5.5 Resultaten

5.5.1 Resultaten MAT1

Figuur 5.3 toont de ontwikkeling van een vegetatie bestaande uit K, R, S en B waarop geen begrazing plaatsvindt. De vegetatie ontwikkelt zich in de richting Bos (successie). Door de factor *afsterven bos*

blijft er slechts R, S en B aanwezig. De diversiteit wordt geringer. Door een extensieve begrazing met schapen (figuur 5.4) neemt de diversiteit tijdens de ontwikkeling veel minder af. De structuurtypen K en R blijven in belangrijke mate vertegenwoordigd.

Zoals opgemerkt in 5.2 bezit MAT1 een geringe werkelijkheidswaarde en ligt de verdienste van dit model vooral in het onderzoek van evenwichten (linearisatie naar evenwichtssituaties met behulp van een eigenvector). Ter illustratie dient de ontwikkeling van een sterk vereenvoudigde vegetatie bestaande uit één ontwikkelingsstadium per structuurtype. Indien er een begrazingsbeheer van 0.5 schaap/ha ingesteld wordt en er geen Bos afsterft naar Ruig, ontwikkelt de vegetatie zich tot Bos (figuur 5.6). Een vergelijkbare simulatie zien we in figuur 5.7. In deze laatste begrazingssimulatie sterft 1% Bos per jaar af en gaat over in Ruig. De vegetaties na 100 jaar grazen, weergegeven in figuren 5.6 en 5.7, zijn te benaderen door het berekenen van de eigenvector met eigenwaarde 1 van de beide transitiematrices (zie appendix 2):

- *Afsterven Bos* = 0 transitiematrix 0.95 0.05 0.00 0.00
  0.20 0.50 0.30 0.00
  0.00 0.00 0.35 0.65
  0.00 0.00 0.00 1.00

  berekende eigenvector met
  eigenwaarde 1 : 0.00 0.00 0.00 1.00

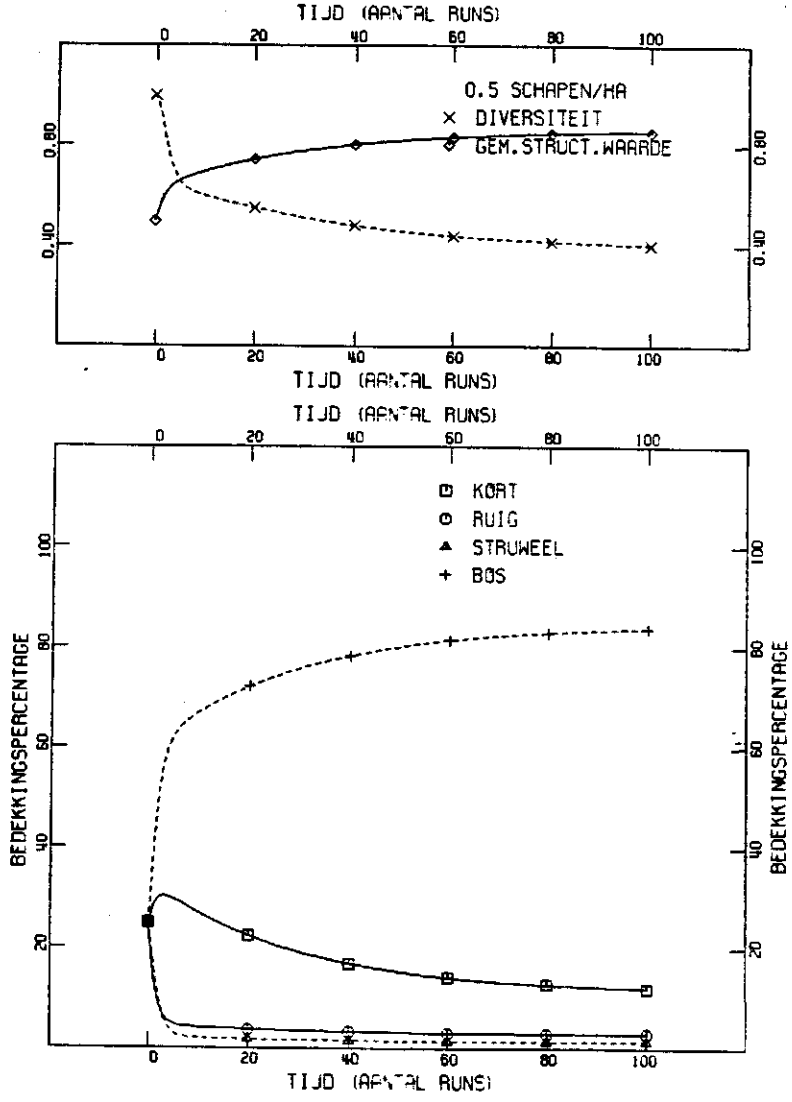
  Deze toestandsvector representeert een vegetatie die geheel uit Bos bestaat.

- *Afsterven Bos* = 0.01 transitiematrix 0.95 0.05 0.00 0.00
  (per run verandert 1% 0.20 0.50 .065 0.00
  Bos in Ruig) 0.00 0.00 0.35 0.65
  0.00 0.01 0.00 0.99

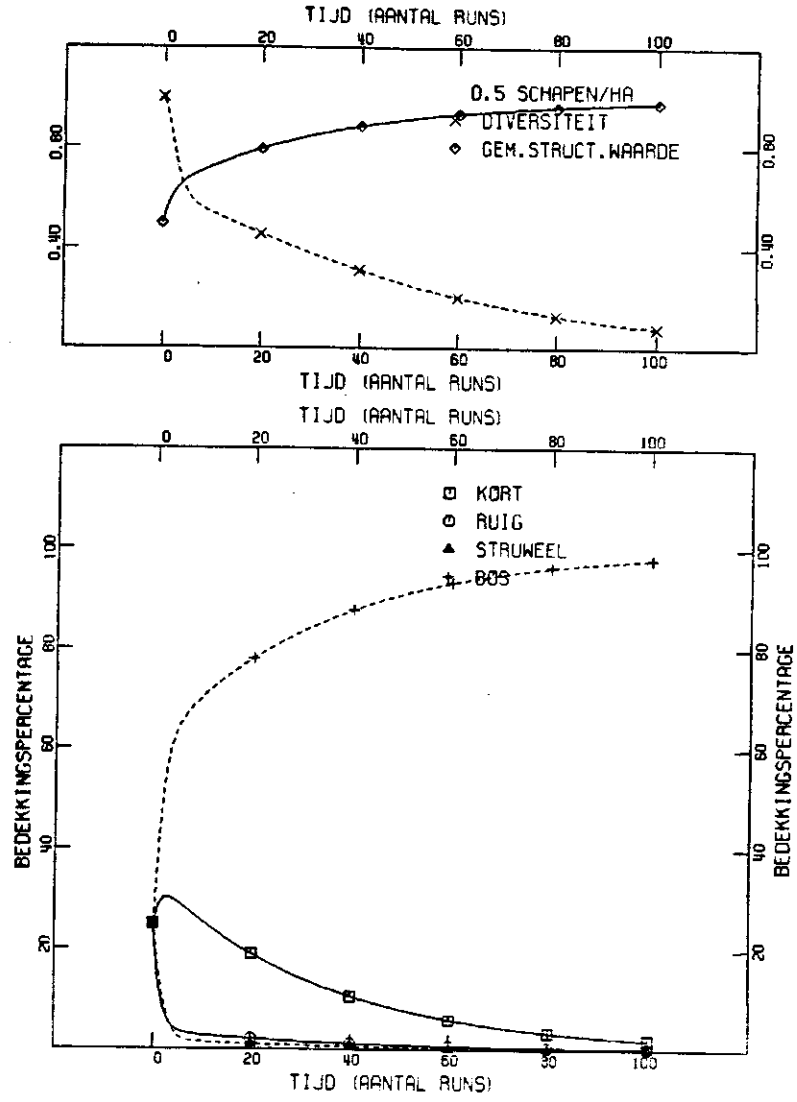
  berekende eigenvector met
  eigenwaarde 1 : 0.11 0.03 0.01 0.85

  Deze toestandsvector representeert een vegetatie die zeer nauw overeenkomt met die van figuur 5.7 (T = 100).

Met behulp van linearisaties naar een evenwichtssituatie kunnen specifieke eigenschappen van begrazingssystemen (zoals evenwichten, cyclussen e.d.) nader onderzocht worden. De waarde van dergelijk onderzoek ligt met name in het theoretische vlak van de systeemanalyse. Voor het beschrijvend simuleren van de processen die zich in het veld afspelen, geeft deze benadering minder houvast.



Figuur 5.6 Simulatie van een vegetatieontwikkeling met MAT1. Begrazingsdruk: 0.5 schaap/ha. Aantal ontwikkelingsstadia per structuurtype: K: 1, R: 1, S: 1 en B: 1.
Per jaar sterft 0% Bos af.



Figuur 5.7 Simulatie van een vegetatieontwikkeling met MAT1. Begrazingsdruk: 0.5 schaap/ha. Aantal ontwikkelingsstadia per structuurtype K: 1, R: 1, S: 1 en B: 1. Per jaar sterft 1% Bos af en gaat over in Ruig.

5.5.2 Resultaten MAT2

In het eerste deel van deze paragraaf worden een aantal karakteristieke vegetatieontwikkelingen besproken, welke gesimuleerd zijn met behulp van MAT2. In het tweede deel zal een indruk worden gegeven van de gevoeligheid van het ontworpen systeem.

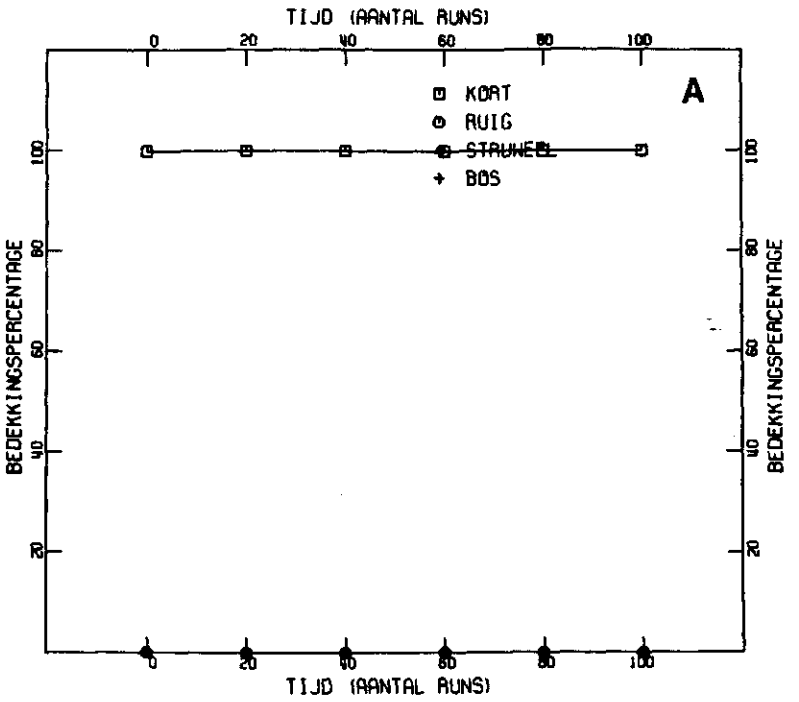
Een gesimuleerde vegetatieontwikkeling wordt gekarakteriseerd door de verandering van de aandelen K, R, S en B in de tijd en door de (eventueel) ingestelde evenwichtssituatie. Een vegetatieontwikkeling is derhalve in een waarde niet volledig te schetsen.

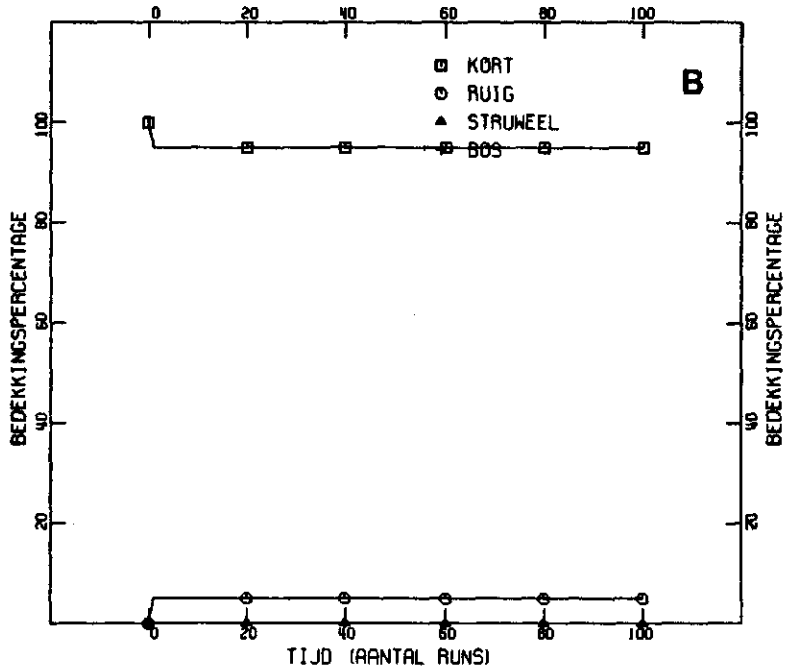
De met MAT2 gesimuleerde ontwikkeling van de vegetatie bij afwezigheid van begrazing (figuur 5.8A) is identiek aan die van MAT1. De figuren 5.8B, C, D en E tonen de invloed van een begrazingsbeheer met schapen. Bij 5 schapen/ha vindt geen vegetatieontwikkeling plaats, De vegetatie blijft kort. Bij 2.5 schapen/ha stelt zich spoedig een evenwichtssituatie in: grotendeels Kort en een weinig Ruig. Onder een beheer van 1 schaap/ha ontwikkelt zich een periodiek veranderende vegetatie. Er stelt zich geen evenwicht in binnen de gesimuleerde 100 jaar. Ook simulatie van 500 jaar vegetatieontwikkeling vertoont geen evenwicht. Bij 0.5 schaap/ha zien we een beeld dat sterk overeenkomt met de ontwikkeling bij afwezigheid van begrazing. De overgangen van K — R — S — B vinden echter langzamer plaats en de aandelen van elke structuurtype blijven in ruime mate aanwezig.

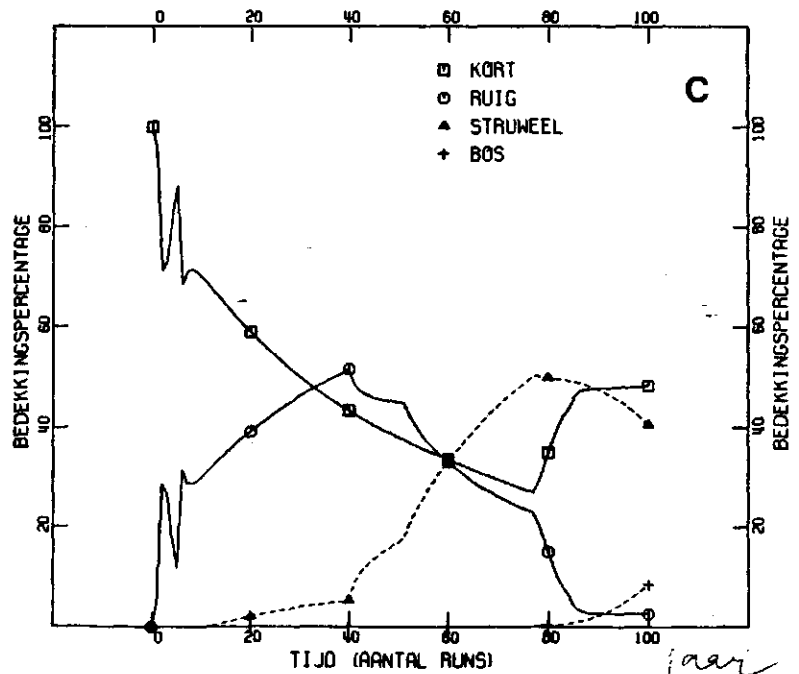
De gedifferentieerde vegetatie die ontstaat bij een begrazingsbeheer van 0.5 schapen/ha verdient nader onderzoek. Figuur 5.9A toont dat er inderdaad na ongeveer 90 jaar geen verdere vegetatieontwikkeling* optreedt. Indien het evenwicht tot stand is gekomen, kan men enige jaren het beheer veranderen, waarna weer de oude begrazingsintensiteit wordt ingesteld ('pulse analysis'). In figuur 5.9B is zo'n ontwikkeling weergegeven. Een begrazingsbeheer van 0.5 schaap/ha wordt afgewisseld met een beheer zonder begrazing (T = 200-210). In het laatstgenoemde interval volgt de vegetatieontwikkeling de successie. Vanaf T = 210 wordt er weer gegraasd door schapen (0.5 schapen/ha). Het eerder verkregen evenwicht blijkt zich weer te herstellen.

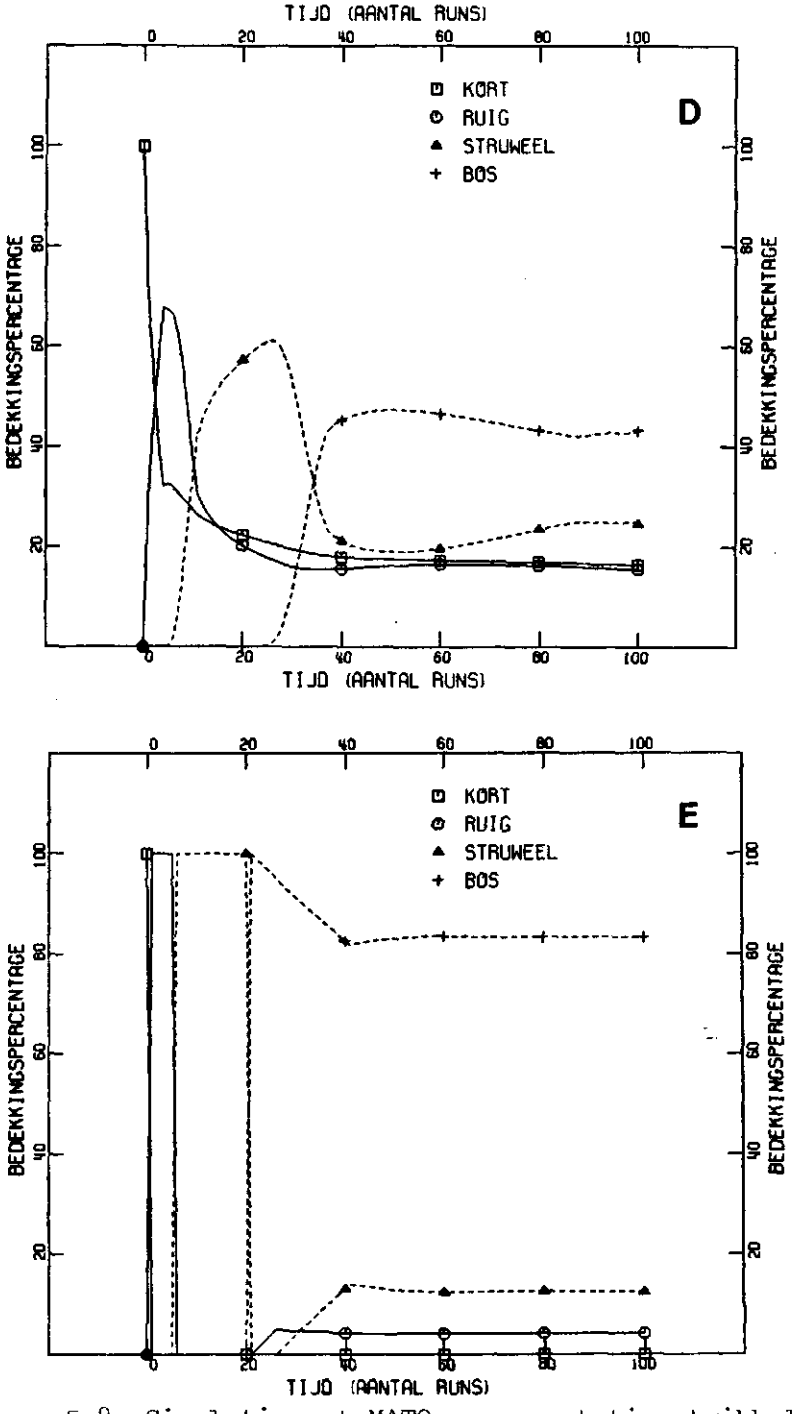
De invloed van de soort grazer komt tot uitdrukking in de figuren 5.10-5.13 onder een begrazingsbeheer van 0.5 geit/ha (figuur 5.10) stelt zich een evenwicht in dat zeer weinig verschilt van een zelfde

*De samenstelling van de vegetatie uitgedrukt in structuurtypen blijft ongewijzigd.


TIJD (AANTAL RUNS)
KORT
RUIG
STRUWEEL
BOS
A
BEDEKKINGSPERCENTAGE
0
20
40
60
80
100

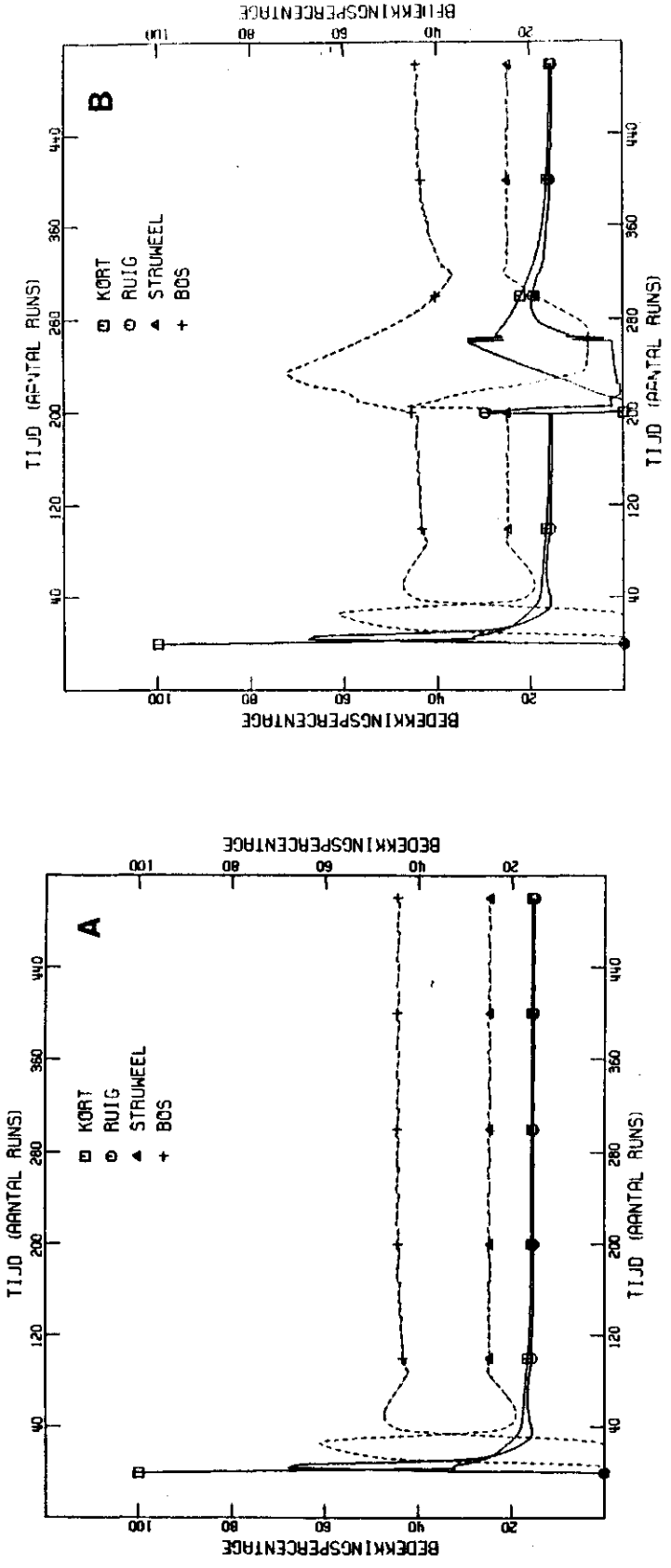

TIJD (AANTAL RUNS)
KORT
RUIG
STRUWEEL
BOS
B
BEDEKKINGSPERCENTAGE
0
20
40
60
80
100


TIJD (AANTAL RUNS)
KORT
RUIG
STRUWEEL
BOS
C
BEDEKKINGSPERCENTAGE
0
20
40
60
80
100



Figuur 5.8 Simulatie met MAT2 van vegetatieontwikkeling onder invloed van verschillende begrazingsdichtheden. Aantal ontwikkelingsstadia per structuurtype K: 1, R: 5, S: 15 en B: 1. Per jaar sterft 1% Bos af en gaat over in Ruig.

	Begrazingsdruk
A	5.0 schapen/ha
B	2.5 " / "
C	1.0 " / "
D	0.5 " / "
E	0 " / "



Figuur 5.9) Simulatie van vegetatieontwikkeling met MAT2. Aantal ontwikkelingsstadia per structuurtype K: 1, R: 5, S: 15 en B: 1. Per jaar sterft 1% Bos en wordt Ruig.

A Onafgebroken begrazing van 0.5 schapen/ha.

B Begrazing van 0.5 schapen/ha onderbroken door een periode zonder begrazing (jaar 200-210).

begrazing met dezelfde intensiteit met schapen. Grote grazers als koeien en paarden geven bij een begrazingsintensiteit van 0.5 beest/ha als resultaat een weinig diverse vegetatie bestaande uit Kort en Ruig (figuur 5.11). Corrigeren we voor de grootte van deze laatste grazers in vergelijking met schapen door slechts een derde van 0.5 beest/ha te laten grazen, dan ontstaan na enige tijd gevarieerde evenwichtsvegetaties (figuur 5.12 en 5.13).

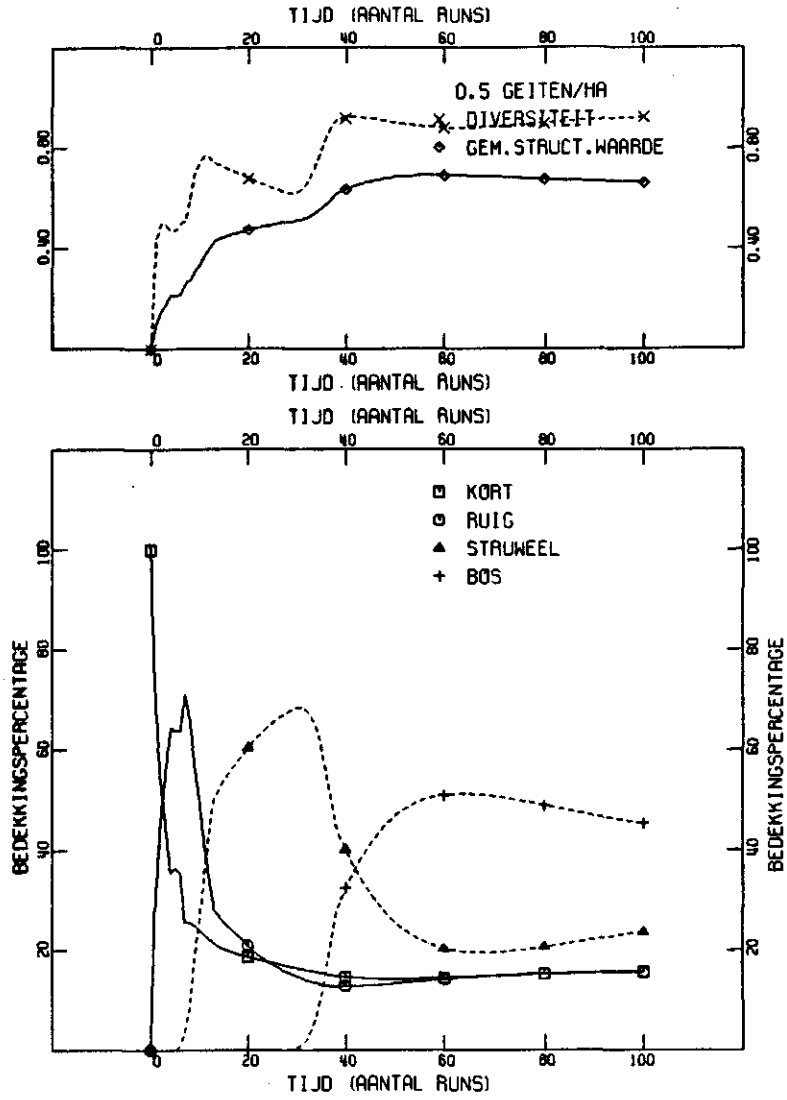
De verkregen evenwichten zijn samengevat in tabel 5.4. Klaarblijkelijk beïnvloeden de verschillende grazers (bij een zelfde begrazingsintensiteit uitgedrukt in standaardvee-eenheden) op overeenkomstige wijze de vegetatieontwikkeling: 100 jaar grazen resulteert niet in sterk verschillende vegetaties. De soort grazer wordt gesimuleerd met de variabele *preferentie*. Het effect van het veranderen van waarden voor *preferentie* beïnvloedt bij de gekozen begrazingsintensiteiten slechts in geringe mate de vegetatieontwikkeling. De ingestelde evenwichten worden waarschijnlijk met name bepaald door de parameters *afsterven bos* en *successiesnelheid*. Bij een iets grotere dichtheid kunnen verschillen in preferentie echter wel degelijk sterk verschillende vegetatieontwikkelingen tot gevolg hebben. Vergelijk bijvoorbeeld het beheer van 1 geit/ha (figuur 5.14) met 1 schaap/ha (figuur 5.15). De geiten geven Struweel en Bos geen kans om tot ontwikkeling te komen.

Systeemanalyse van MAT2

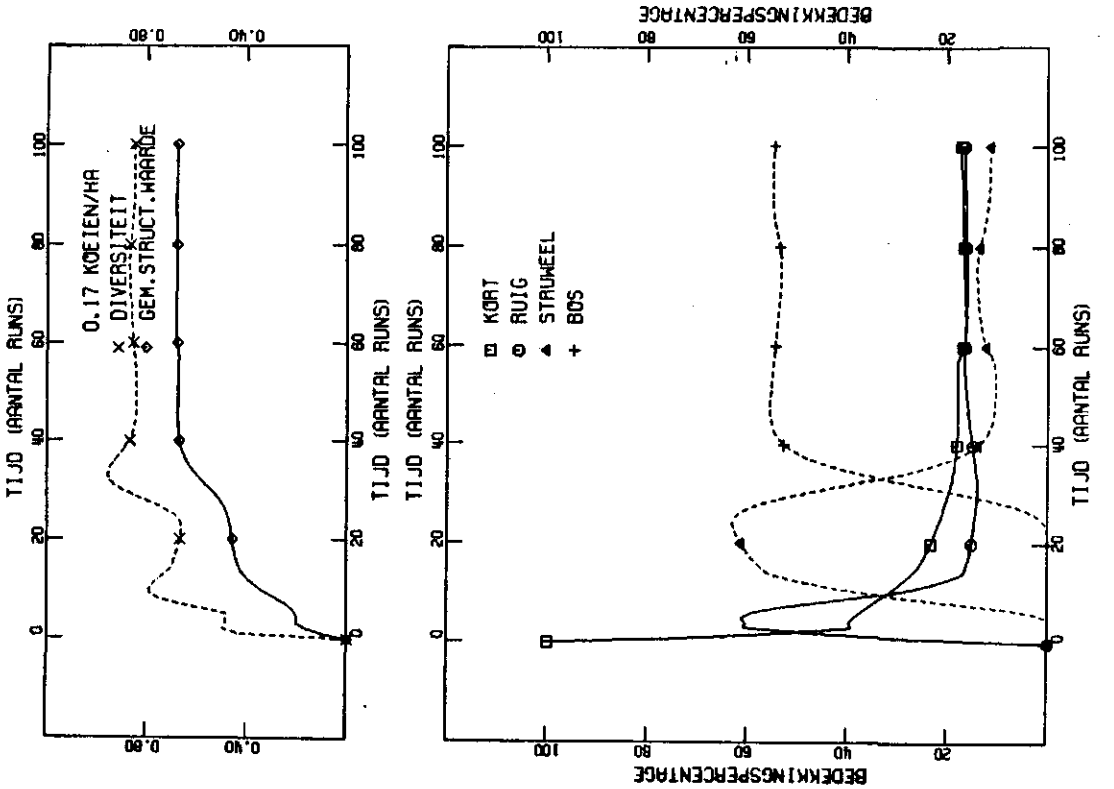
In het kort worden hieronder tendenzen geschetst welke optreden afhankelijk van het variëren van de ingevoerde parameters die de vegetatieontwikkeling beïnvloeden.

- Parameter *successiesnelheid*.
  Naarmate een structuurklasse meer ontwikkelingsstadia bezit, blijft dit structuurtype langer aanwezig in de vegetatieontwikkeling naar Bos. Een groot aantal ontwikkelingsstadia in een structuurtype verhoogt het aandeel van die typen bij een optredend evenwicht.

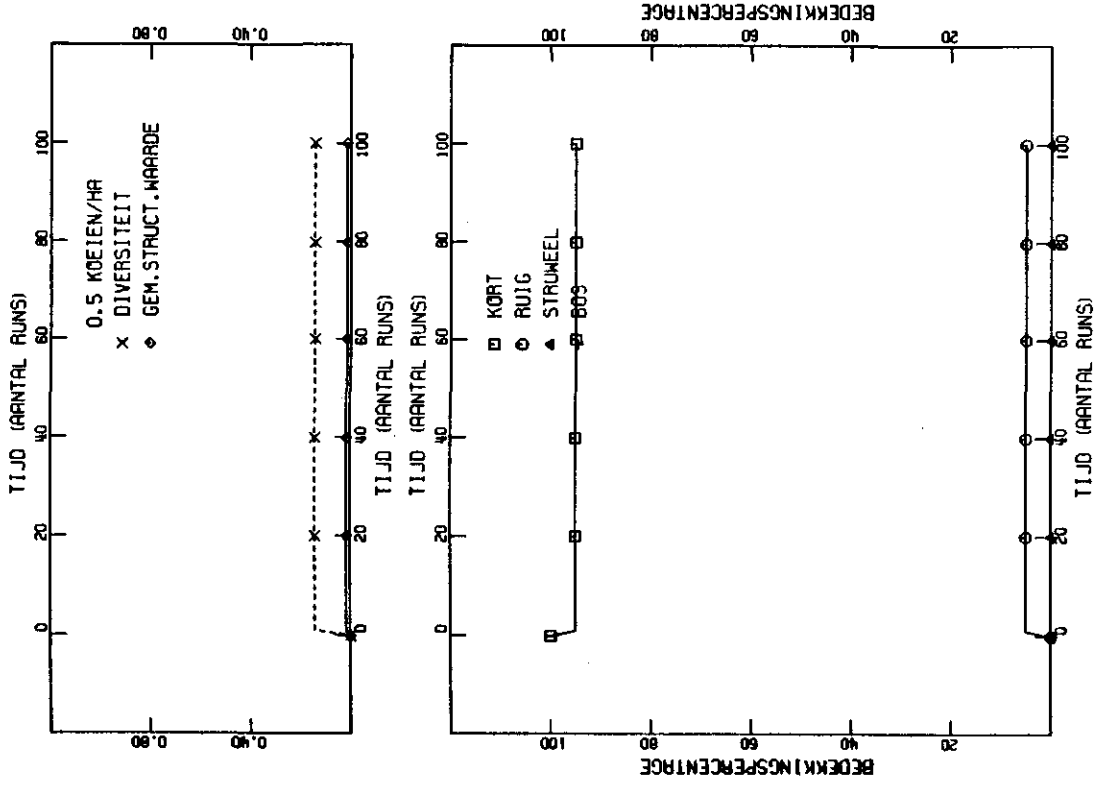
- Parameter *afsterven bos*.
  Deze parameter bepaalt hoeveel van de structuurtypen K, R, S en B aanwezig is bij evenwichtssituaties: hoe hoger de waarde van *afsterven bos* des te meer R en S aanwezig zijn ten koste van B. Indien *afsterven bos* de waarde groter dan 0.1 krijgt, doen zich sterke fluctuaties voor die in amplitudo afnemen.



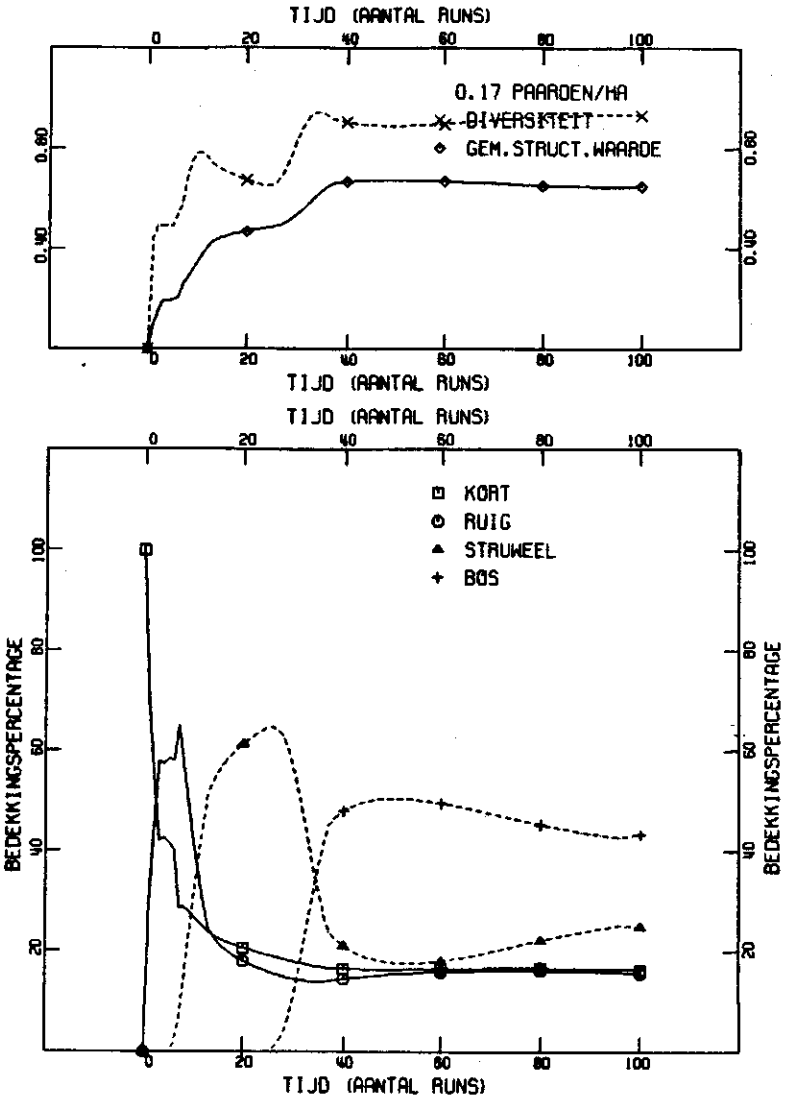
Figuur 5.10 Simulatie van vegetatieontwikkeling met MAT2. Begrazingsdruk: 0.5 ~~schaap~~ Geit/ha. Aantal ontwikkelingsstadia per structuurtype K: 1, R: 5, S: 15 en B: 1. Per jaar sterft 1% Bos af en gaat over in Ruig.



Figuur 5.12 Simulatie van een vegetatieontwikkeling met MAT2. Begrazingsdruk: 0.17 koe/ha. Aantal ontwikkelingsstadia per structuurtype K: 1, R: 5, S: 15 en B: 1. Per jaar sterft 1% Bos af en gaat over in Ruig.



Figuur 5.11 Simulatie van een vegetatieontwikkeling met MAT2. Begrazingsdruk: 0.5 koe/ha. Aantal ontwikkelingsstadia per structuurtype K: 1, R: 5, S: 15 en B: 1. Per jaar sterft 1% Bos af en wordt Ruig.



Figuur 5.13 Simulatie van vegetatieontwikkeling met MAT2. Begrazingsdruk: 0.17 paard/ha. Aantal ontwikkelingsstadia per structuurtype K: 1, R: 5, S: 15 en B: 1. Per jaar sterft 1% Bos af en gaat over in Ruig.

Tabel 5.4 Vegetatieontwikkeling na 100 jaar grazen met verschillende soorten grazers onder gelijke dichtheden in standaardvee-eenheden.

Graasbeheer	Structuurtypen (%)			
	K	R	S	B
0.5 schaap/ha	16.50	15.58	24.69	43.26
0.5 geit /ha	15.65	15.41	23.60	45.34
0.17 rund /ha	17.30	16.59	11.48	54.64
0.17 paard /ha	16.32	15.58	24.89	43.22

- Parameter *draagkracht*.
  Bij lage begrazingsintensiteit (0.5 schaap/ha) is de invloed van de grootte van *draagkracht* gering. Het geringe effect van veranderingen in *draagkracht* wordt mogelijk afgezwakt door de discrete klassen die voor structuurgebruik gehanteerd worden. Indien sprake is van een dichtheid van 1 schaap/ha, doen zich wel verschillen voor. De invloed van de grootte van *draagkracht* is uit figuren niet eenvoudig af te leiden.

- De parameter *dichtheid aan grazers in terrein* werd reeds behandeld in 5.5.2.

- De parameter *kwetsbaarheid vegetatie*.
  Deze parameter bepaalt de overgang van het ene structuurtype in het andere. Daar de instelling van deze parameter geschiedt met behulp van discrete klassen, beïnvloedt deze parameter in sterke mate de vegetatieontwikkeling. Indien een structuurtype slechts door een intensief structuurgebruik terug te leiden is, neemt dit type een groter aandeel bij een evenwichtssituatie voor zijn rekening.

- De parameter *soort grazer*
  De invloed van deze parameter is behandeld in 5.5.2.

- De parameter *uitgangsvegetatie*
  Deze parameter bepaalt zeker in de beginjaren van de simulatie in sterke mate de vegetatie. De uitgangsvegetatie beïnvloedt niet een eventueel ingestelde evenwichtssituatie.

5.6 Discussie matrixmodellen MAT1 en MAT2

De matrixmodellen MAT1 en MAT2 kenmerken zich door het feit dat ze beide op een hoog geïntegreerd niveau natuurtechnische begrazing simuleren: de parameter *kwetsbaarheid vegetatie* en de invoervariabelen *preferentie* en *structuurgebruik* zijn afgeleid van produktie, consumptie, betreding en dergelijke. MAT1 en MAT2 zijn dan ook vooral beschrijvende modellen.

De modellen kunnen worden toegepast op uiteenlopende veldsituaties. Dank zij de structuur van een matrixmodel kunnen gemakkelijk eventuele retrogressies, extra structuurtypen en/of ontwikkelingsstadia ingebouwd worden. De mogelijkheid bestaat bijvoorbeeld het begrazingseffect te simuleren van een 'intermediate feeder' als de wisent, een grote grazer die in belangrijke mate de structuur van een bos kan beïnvloeden (Van de Veen & Van Wieren 1980). Daartoe zouden de ontwikkelingsstadia van Bos uitgebreid moeten worden. Met de juiste vooronderstellingen

kunnen dan te verwachten veranderingen in dit structuurtype worden aangegeven.

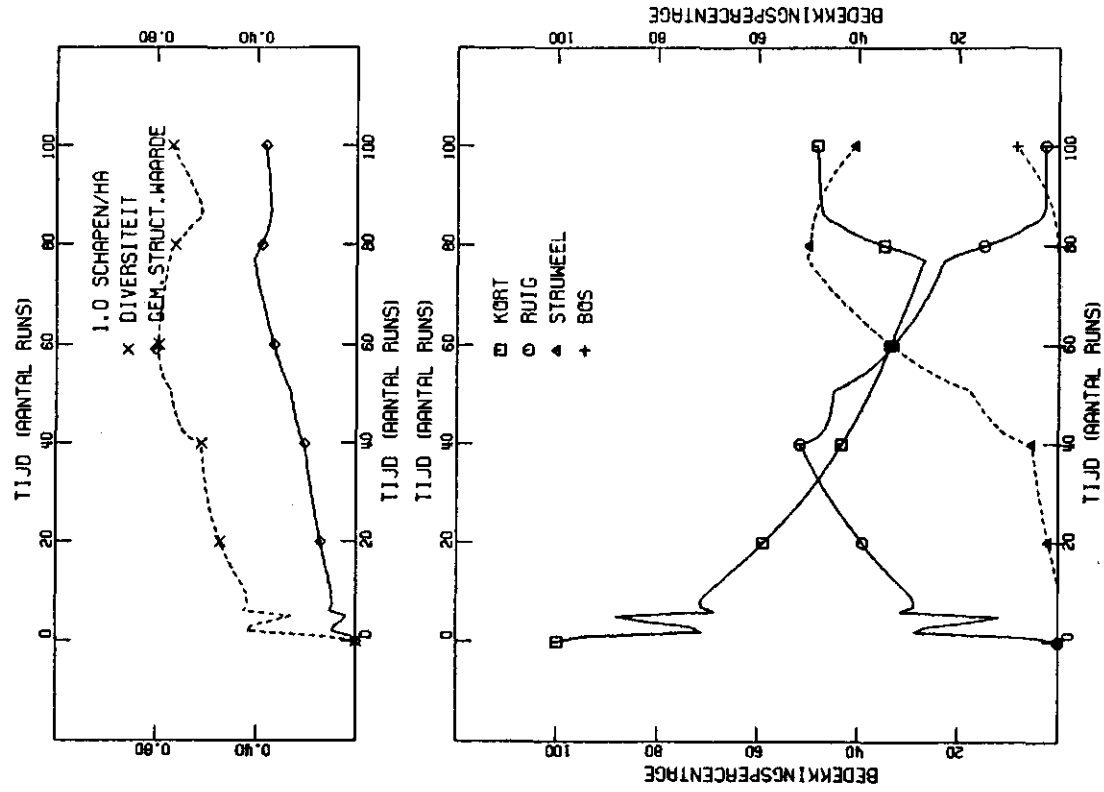
Voor het verkrijgen van de benodigde waarden voor de gebruikte parameters is eenvoudig veldwerk vereist (zie 5.3). De in bovenstaande simulaties gebruikte waarden zijn deels gebaseerd op ongepubliceerd onderzoek, deels op schattingen van Oosterveld. Breymeyer & Van Dyne vatten een groot aantal gemeten presentiecijfers van grazers samen (tabel 5.5). Deze cijfers komen goed overeen met de waarden van Oosterveld.

Het lineaire model MAT1 bezit een geringe werkelijkheidswaarde. Toch zijn de resultaten van de vegetatieontwikkelingen gesimuleerd met behulp van MAT1 en MAT2 niet sterk verschillend. Met name bij hoge en lage begrazingsintensiteiten zijn er onverwacht grote overeenkomsten. Onder een begrazingsdruk van bijvoorbeeld één schaap per ha verschillen de resultaten echter sterk. Bij deze intermediaire dichtheden spelen zich klaarblijkelijk belangrijke processen af. De dieren moeten kiezen tussen structuurtypen; bij een beperkt aanbod moeten zij zich in model MAT2 tevreden stellen met typen van tweede, derde of vierde keus. Deze terugkoppeling van aanbod op preferentie gaat gepaard met fluctuaties in het aandeel van de verschillende structuurtypen.

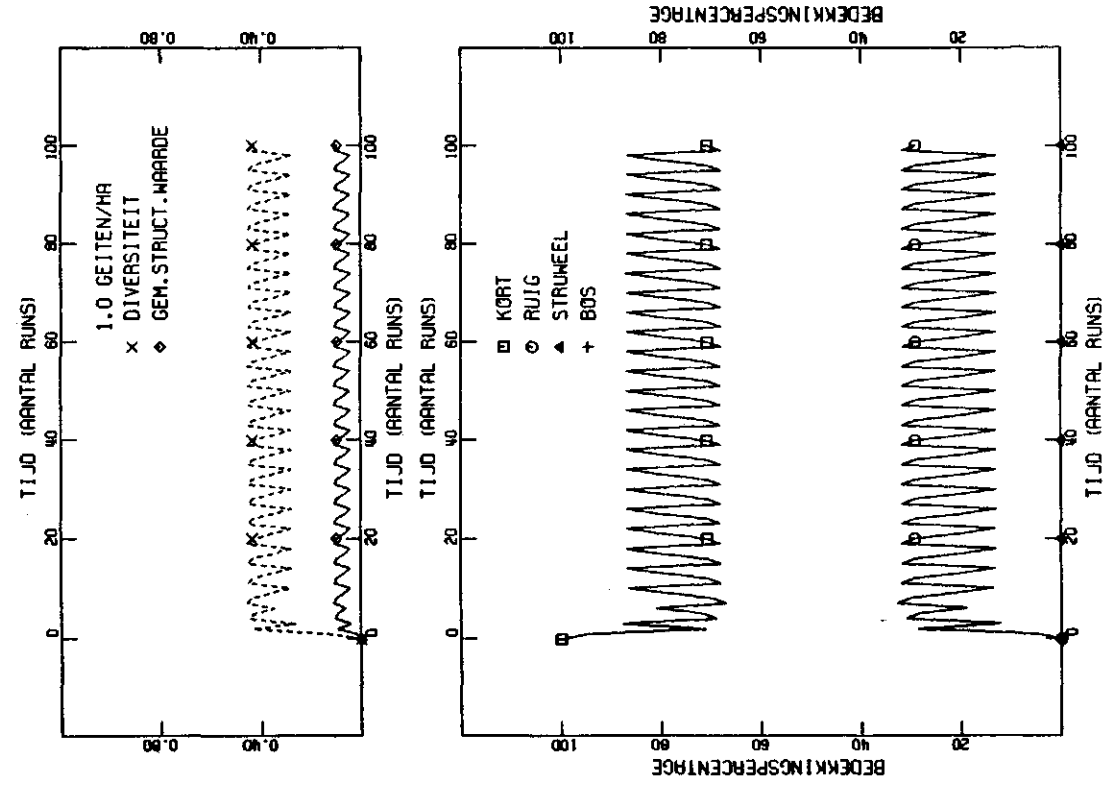
Uit de in MAT2 gesimuleerde vegetatieontwikkelingen blijkt dat, alweer bij hoge en lage dichtheden standaardvee-eenheden, de beïnvloeding door verschillende soorten grazers niet sterk van elkaar afwijken. De gebruikte preferentiewaarden resulteren bij deze dichtheden niet in belangrijk uiteenlopende vegetatieontwikkelingen. Begrazingsregimes van één geit per ha of één schaap per ha geven echter wel degelijk verschillende resultaten (figuur 5.14 en 5.15). We mogen concluderen dat in de met MAT1 en MAT2 gesimuleerde vegetatieontwikkelingen onder invloed van natuurtechnische begrazing vooral de dichtheid van de grazers (aantal dieren per ha uitgedrukt in standaardvee-eenheden) het verloop van structuurveranderingen bepaalt.

Tabel 5.5 Samenvatting van onderzoek naar de botanische samenstelling van het dieet (over het gehele jaar) van grote herbivoren. Vermeld zijn gemiddelden met standaarddeviaties.

Soort	Aantal studies	Grassen	Dicotylen (niet-houtig)	Struiken
Koeien	121	72 ± 2	15 ± 16	13 ± 21
Schapen	105	50 ± 2	50 ± 23	20 ± 21
Paarden	8	69 ± 2	15 ± 16	16 ± 10
Geiten	13	19 ± 1	12 ± 11	59 ± 18



Figuur 5.15 Simulatie van een vegetatieontwikkeling met MAT2. Begrazingsdruk 1.0 schaap/ha. Aantal ontwikkelingsstadia per structuurtype K: 1, R: 5, S: 15 en B: 1. Per jaar sterft 1% Bos af en gaat over in Ruig.



Figuur 5.14 Simulatie van een vegetatieontwikkeling met MAT 2. Begrazingsdruk: 0.1 geit/ha. Aantal ontwikkelingsstadia per structuurtype K: 1, R: 5, S: 15 en B: 1. Per jaar sterft 1% Bos af en gaat over naar Ruig.

5.7 Veldwerk ten behoeve van MAT1 en MAT2

Voor de toepassing van de modellen voor de simulatie van een vegetatieontwikkeling in een bepaald gebied, is het volgende veldwerk gewenst.

1. Modellen MAT1 en MAT2 zijn gebaseerd op aanwezigheid van grazers in vegetatietypen. De preferentie van grazers voor de te onderscheiden typen (vergelijk tabel 5.1) kan geschat worden uit activiteitsprotocollen. Deze schattingen dienen gebaseerd te zijn op veldwerk gedurende het hele jaar.
2. In de premissen wordt een structuurgebruik verondersteld. Binnen structuurtypen vinden verschillende maten van aanwezigheid plaats (vergelijk tabel 5.2). Nader onderzoek naar een dergelijk graasgedrag verdient prioriteit omdat hiermee het begrazingseffect bepaald wordt en derhalve de structuurontwikkeling in een vegetatie. In navolging van Allersma (1977) en Immink (1977) kan aanwezigheid eventueel indirect geschat worden uit de hoeveelheid mest.
3. Dichtheid aan grazers, uitgedrukt in standaardvee-eenheden, blijkt een belangrijke factor voor de vegetatieontwikkeling te zijn. Op grond van metingen van consumptie-, betredings- en bemestingseffecten dienen verschillende soorten grazers gewaardeerd te worden in standaardvee-eenheden.
4. Uit gegevens van permanente kwadraten kan de gevoeligheid van verschillende structuurtypen voor de aanwezigheid van grazers afgeleid worden. Daar in de vegetatieontwikkeling vaak verschillende processen, bijvoorbeeld antropogeen toegevoerde nutriënten en ontwatering, een rol spelen, dienen vele waarnemingsresultaten met elkaar te worden vergeleken.
5. Voor een gedegen validatie betreffende de opgestelde modellen zijn gegevens vereist van de verandering van structuurtypen onder invloed van een bekend graasbeheer. Dergelijke cijfers zijn echter alleen bruikbaar indien zij betrekking hebben op perioden van vele jaren, door zich te richten op de structuurtypen Kort en Ruig kan wellicht toch binnen enkele jaren een indruk worden verkregen van de effecten van aanwezigheid op de typen.

6 SIMULATIEMODEL PROCOS

6.1 Inleiding

De in hoofdstuk 5 behandelde matrixmodellen hebben de eigenschap dat zij zeer compact zijn. Alle factoren die een rol spelen bij de begrazing, zijn samengebracht in één operator, de transitiematrix. Door deze compactheid zijn matrixmodellen relatief eenvoudig en elegant om mee te werken. Het zijn echter beschrijvende modellen, die relaties tussen elementen van het systeem wel aangeven, maar niet verklaren (De Wit 1978). Daar inzicht in de verschillende processen die bij begrazing een rol spelen van essentieel belang is om tot een goed beheer van natuurterreinen te komen, is ook een verklarend model opgesteld. Dit model, PROCOS genoemd, tracht de invloed van begrazing op de structuur van de vegetatie te beschrijven op basis van de bovengrondse produktie van de plantaardige biomassa en de consumptie hiervan door de grazers.

6.2 Vooronderstellingen

Aan PROCOS liggen de volgende premissen ten grondslag:

- Vegetatie

1. De vegetatie in een gebied wordt gekarakteriseerd door het aandeel van Kort, Ruig, Struweel en Bos.
2. In het gebied behorend tot de structuurtypen Struweel en Bos groeien geen kruiden.
3. Elk structuurtype kan worden onderverdeeld in een aantal ontwikkelingsstadia.
4. Binnen elk ontwikkelingsstadium van de structuurtypen Kort en Ruig wordt de biomassa opgesplitst in jong, oud en staand dood materiaal.
5. Binnen elk ontwikkelingsstadium van de structuurtypen Struweel en Bos wordt de biomassa opgesplitst in hout, oude twijgen en jonge twijgen. Onder de categorieën oude en jonge twijgen vallen ook de bladeren.
6. Door de vegetatie in het structuurtype Bos worden vruchten geproduceerd.
7. De voedingswaarde van de hierboven onderscheiden klassen is constant over het jaar.
8. De biomassa in het eerste ontwikkelingsstadium Kort is niet beschikbaar voor de grazer, vanwege de geringe hoogte van de vegetatie. Dit geldt niet voor het materiaal dat er door groei bijkomt.
9. De produktiekarakteristiek van de verschillende structuurtypen verandert niet over de jaren.

10. Begrazing van Struweel is over de gehele hoogte mogelijk.
11. Bos wordt niet gegeten, op de twijgen van de onderste twee meter na.
12. Ruimtelijke effecten zijn verwaarloosbaar.

- Grazers

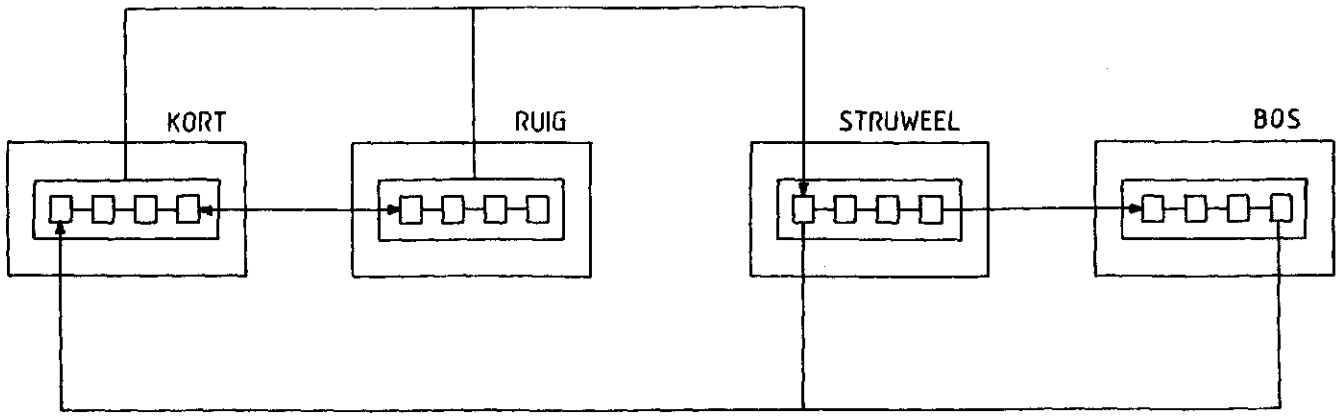
1. Grazers kunnen onderscheid maken tussen de typen Kort, Ruig, Struweel en Bos. Binnen elk type kunnen zij de hierboven genoemde ontwikkelingsstadia onderscheiden.
2. Er wordt per tijdseenheid gegeten tot aan een bepaalde behoefte voldaan is.
3. Er is slechts één soort grazer per simulatie.
4. Er is geen invloed van de grazer op de vegetatie door bodemverdichting, mestplakken, schuren, eten van schors enz.
5. De grootte van het terrein is niet van invloed op de verdeling van de beesten over het gebied.

Voor een aantal premissen geldt dat zij een sterke vereenvoudiging vormen ten opzichte van de werkelijkheid. In hoofdstuk 8 worden een aantal suggesties gedaan om deze premissen te verfijnen.

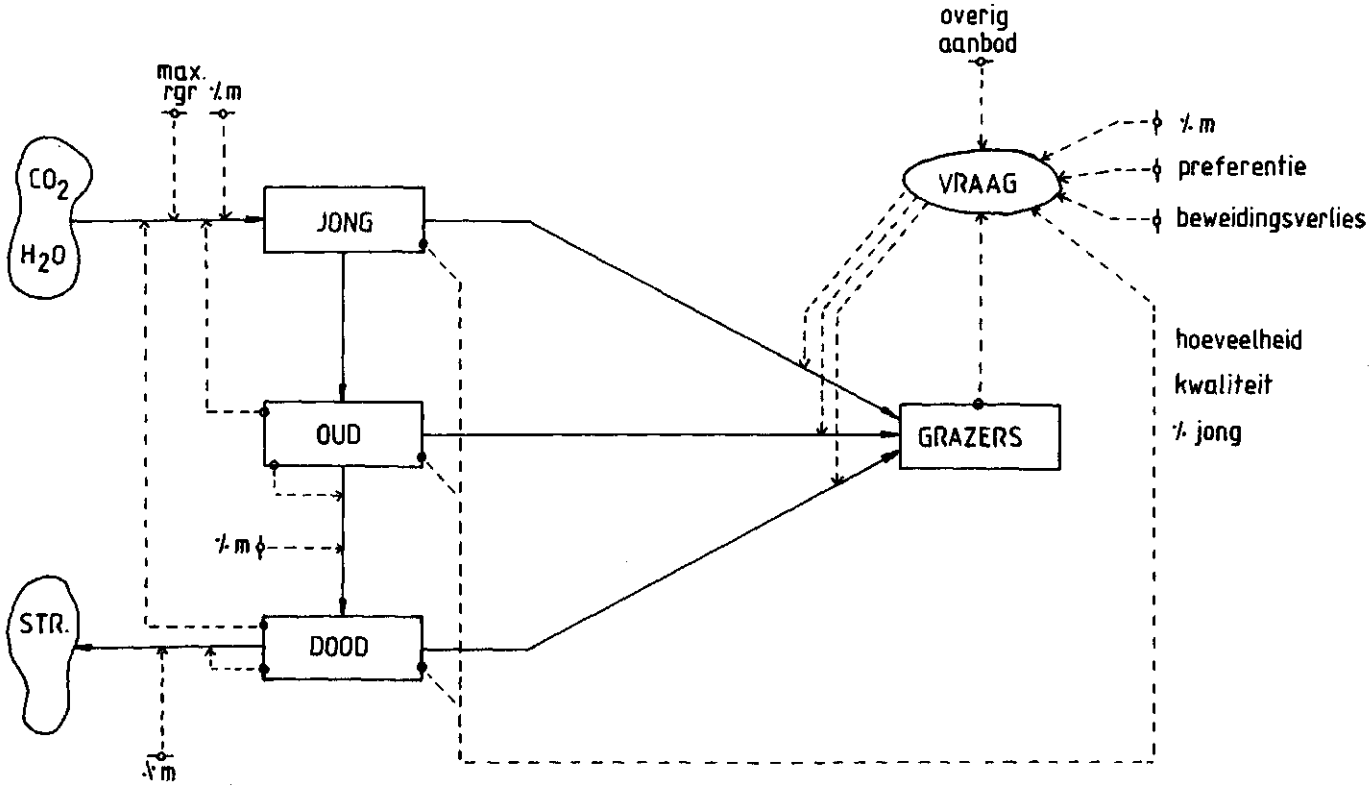
6.3 Structuur van het model

Hieronder wordt de werking van PROCOS globaal beschreven. Voor een exacte formulering wordt verwezen naar appendix 3.

Binnen PROCOS worden de structuurtypen Kort, Ruig, Struweel en Bos elk onderverdeeld in een aantal ontwikkelingsstadia (figuur 6.1). Elk ontwikkelingsstadium komt overeen met een bepaalde biomassa per ha. Overgang van de vegetatie van een (deel)-gebied van het ene ontwikkelingsstadium in een ander vindt plaats afhankelijk van de biomassaverandering in het gebied. Door toename (groei) van plantaardig materiaal gaat de vegetatie van een terrein over naar een hoger ontwikkelingsstadium, door afname (afbraak en consumptie) naar een lager ontwikkelingsstadium. Ook de overgang van Kort naar Ruig en andersom kan geschieden door toename, respectievelijk afname, van de standing crop. Door vestiging van houtige gewassen ontstaat Struweel. Dit kan tot Bos uitgroeien. Vraat van jong struweel en afsterven van bomen laten Struweel en Bos weer overgaan naar Kort. De verschillende hierna te behandelen processen zijn - wat de kruidlaag betreft - weergegeven in het relatiediagram van figuur 6.2. Voor de houtige gewassen geldt een nagenoeg gelijk schema, alleen wordt daar geen klasse dood materiaal onderscheiden.



Figuur 6.1 Schema van de mogelijke vegetatieontwikkelingen. De vegetatie is opgedeeld in de structuurtypen Kort, Ruig, Struweel en Bos. Binnen elk structuurtype kunnen een aantal (in dit geval vier) ontwikkelingsstadia worden onderscheiden, overeenkomend met een bepaalde standing crop.



Figuur 6.2 Relatiediagram voor één van de ontwikkelingsstadia van de kruiden. Max. rgr.: maximale relatieve groeisnelheid. Str.: strooisel; % M.: seizoeninvloed.

Aan het begin van iedere tijdsstap is in elk ontwikkelingsstadium in de kruidenvegetatie een hoeveelheid groen en een hoeveelheid dood materiaal aanwezig. Door groei zal er jong materiaal bijkomen. Deze groei is afhankelijk van:

- de hoeveelheid levend materiaal,
- de maximale relatieve groeisnelheid (i.v.m. de fysiologische leeftijd van het levende materiaal, de soortensamenstelling en de nutriëntenstatus van het gebied),
- de tijd van het jaar (i.v.m. temperatuur, watervoorziening, licht enz.),
- de hoeveelheid dood materiaal.

Een zelfde verhaal gaat in grote lijnen ook op voor houtige gewassen. Hier wordt onderscheid gemaakt tussen hout (niet consumeerbaar voor de grazers) en twijgen (wel consumeerbaar). Door groei zal er een hoeveelheid jong materiaal bijkomen, afhankelijk van de hoeveelheid levend materiaal, de maximale relatieve groeisnelheid en de tijd van het jaar.

Daarnaast worden door de houtige gewassen in de klasse Bos vruchten geproduceerd ~~worden~~.

Door het afsterven van de kruiden zal een gedeelte van het groene materiaal overgaan naar de klasse dood materiaal. Dit is afhankelijk van de fysiologische leeftijd van het groene materiaal en de tijd van het jaar (i.v.m. temperatuur, vochtvoorziening). Er vindt ook afbraak plaats van staand dood materiaal en vruchten. De afbraaksnelheid is afhankelijk van de tijd van het jaar.

Kort samengevat is het aanbod van de plantaardige biomassa dus verdeeld over de volgende voedselklassen: A. Kruidlaag: jong, oud en dood materiaal, B. Houtige gewassen: jong en oud materiaal, C. Vruchten. Voor elk ontwikkelingsstadium van elk structuurtype is bekend hoeveel van iedere voedselklasse aanwezig is.

De behoefte van de grazers is afhankelijk van de soort grazer, het aantal beesten en de tijd van het jaar. De behoefte wordt uitgedrukt in kwaliteitseenheden. Daarbij kan het bijvoorbeeld gaan om een hoeveelheid eiwit, energie of een bepaald mineraal. In de meeste gevallen zal een dier niet op één factor selecteren, maar trachten aan verschillende behoeften tegelijk te voldoen. Zo vonden Vangilder e.a. (1982) dat de kruiden in het dieet van witstaartherten een hoog eiwit-, P- en Na-gehalte hebben, de twijgen een hoog Ca-gehalte en de vruchten veel energierijk materiaal bevatten. Daarom is in deze simulatie niet één van deze factoren als bepalend genomen, maar is de behoefte uitgedrukt in gewichtseenheden plantaardig materiaal.

Als de grazers geen voorkeur voor een bepaalde voedselklasse hebben, is het aandeel van elke klasse in het dieet gelijk aan het aandeel in het aanbod. Dit is echter vrijwel nooit het geval. Zo zal bijvoorbeeld jong materiaal geprefereerd worden boven oud en dood materiaal. Niet alleen de kwaliteit speelt een rol, maar bijvoorbeeld ook het al dan niet aanwezig zijn van doornen en stekels, giftigheid, enz. Vaak wordt de preferentie voor een bepaalde voedselklasse berekend door de fractie van die voedselklasse in het dieet te delen door het aandeel van die voedselklasse in het aanbod (Loehle & Rittenhouse 1982). Deze preferentie is echter nog steeds afhankelijk van het aanbod. Verondersteld wordt dat de werkelijke preferentie bepaald kan worden uit de consumptie, wanneer elke voedselklasse in overmaat en in gelijke hoeveelheden aangeboden wordt.

Daarnaast zal ook de samenstelling van de vegetatie op een bepaalde plaats een rol spelen. In een gebied waar tussen het jonge materiaal veel dood materiaal zit, zal minder gegeten worden dan op een plek met alleen jong materiaal.

Kort samengevat is de consumptie van elke voedselklasse van elk ontwikkelingsstadium afhankelijk van de de behoefte van de grazer, de preferentie van de grazer, de biomassa van de aangeboden voedselklasse, de kwaliteit van de aangeboden voedselklasse en de biomassa van de overige voedselklassen in dat ontwikkelingsstadium.

De plantaardige biomassa neemt niet alleen af door consumptie, maar ook doordat beesten materiaal vertrappen of uit hun bek laten vallen. Dit 'beweidingsverlies' is afhankelijk van de hoeveelheid grazers, de soort grazer en de lengte van het gewas. Zie ook Sonnema (1974).

Nadat groei, afbraak en consumptie hebben plaatsgevonden, wordt voor elk deelgebied de balans opgemaakt. Is de consumptie plus afbraak gelijk aan de produktie, dan is de standing crop gelijkgebleven. Het gebied blijft in hetzelfde ontwikkelingsstadium. Is er minder geconsumeerd dan geproduceerd, dan zal de vegetatie van (een gedeelte van) het gebied overgaan naar een hoger ontwikkelingsstadium. In het tegenovergestelde geval zal de vegetatie van (een gedeelte van) het gebied overgaan naar een lager ontwikkelingsstadium. Hierbij is gecorrigeerd voor het feit dat binnen een ontwikkelingsstadium de vegetatie niet egaal begraasd wordt (Spedding 1971).

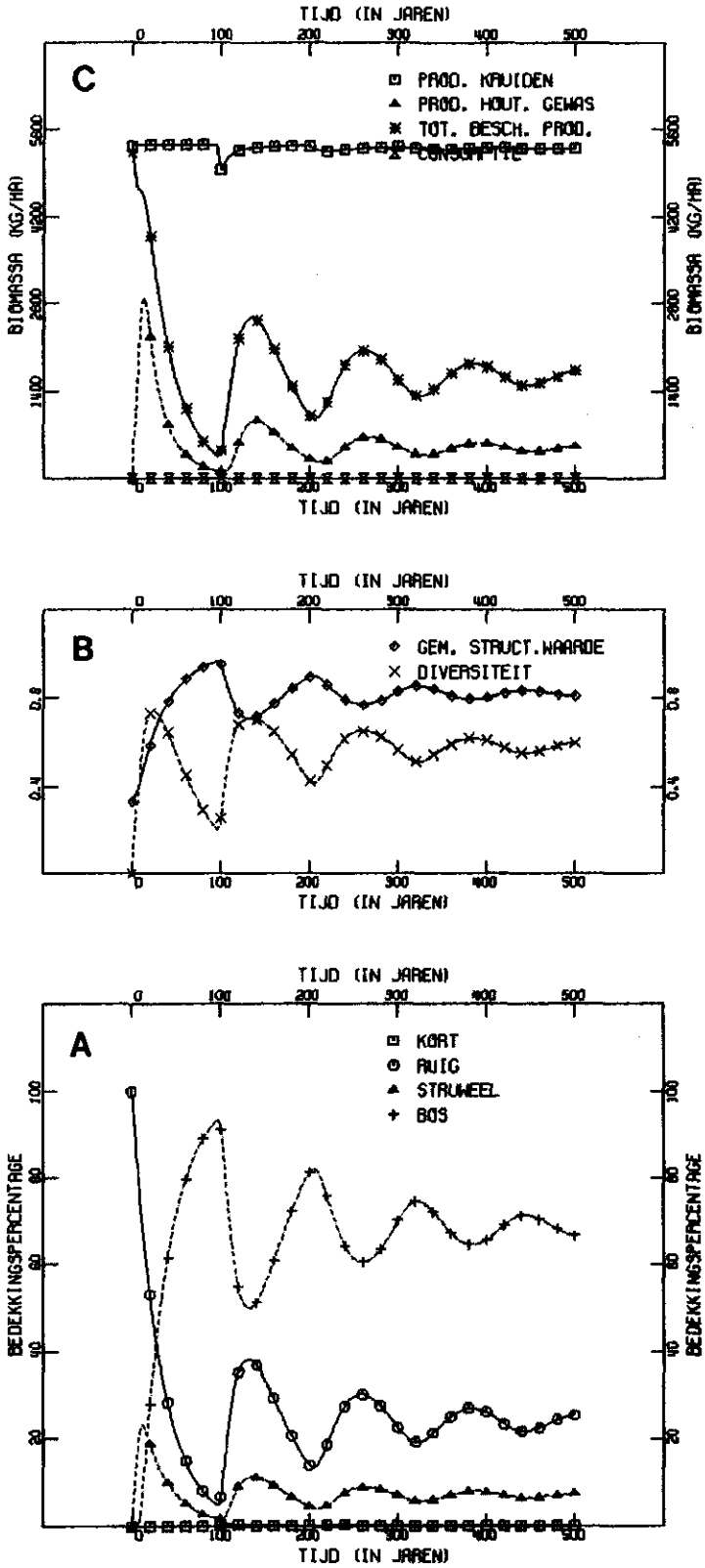
Naast produktie en consumptie vindt de vestiging van houtige gewassen plaats. Welk deel van een gebied hierdoor na verloop van tijd door bomen of struiken bezet wordt hangt af van de oppervlakte aan kruiden, de standing crop, de tijd van het jaar en de situering van het gebied.

De hoeveelheid Bos neemt af doordat de bomen bij een bepaalde leeftijd afsterven. Struweel jonger dan één jaar kan weggegeten worden. Van struweel dat ouder dan één jaar is (en dus al verhout) kan per jaar slechts een bepaald percentage door begrazing verdwijnen.

6.4 Werking van PROCOS

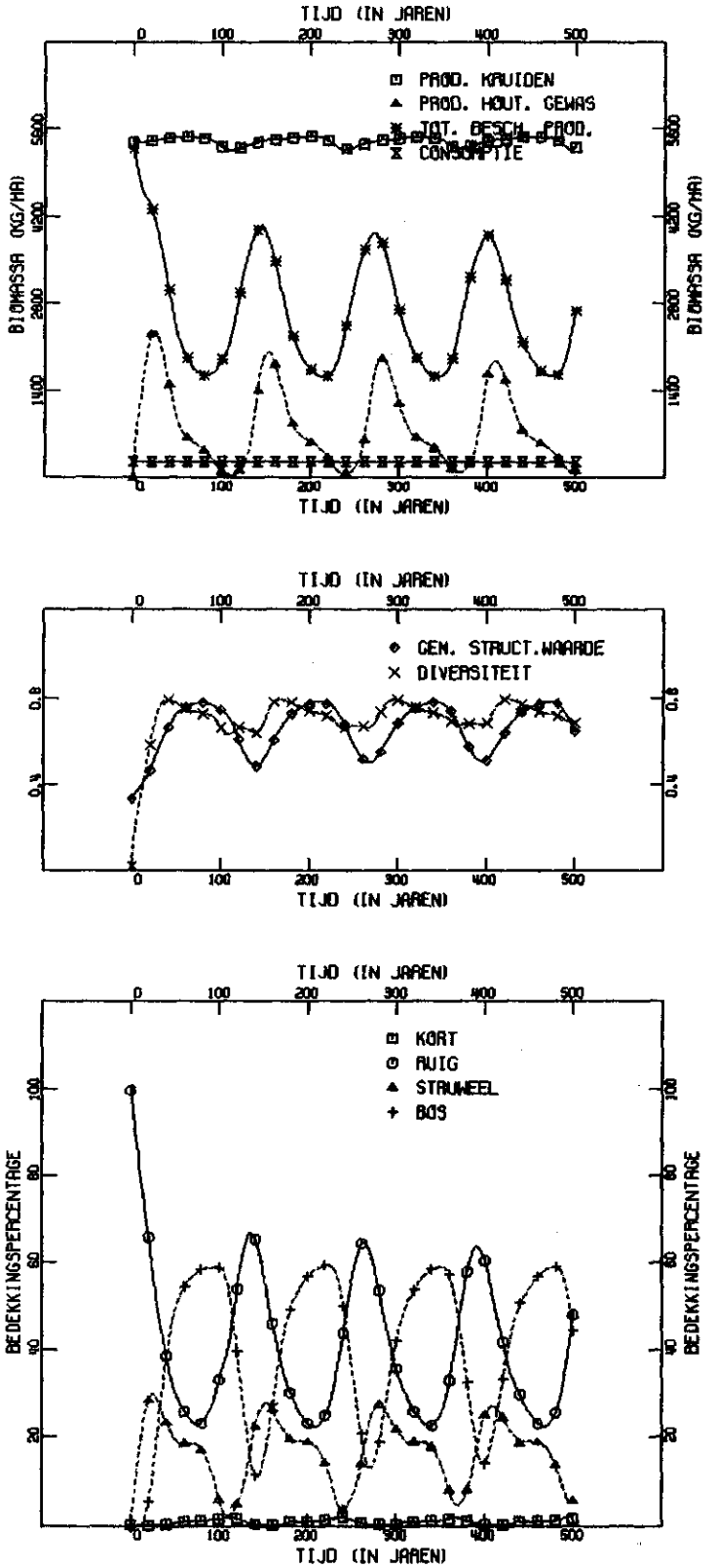
In figuur 6.3 is het verloop in de tijd weergegeven van het aandeel van de verschillende structuurtypen in een niet-begraasd gebied. Uitgangssituatie hierbij is een in april van het eerste jaar geheel korte kruidenvegetatie. In de grafiek is voor de daaropvolgende 500 jaar weergegeven hoe de situatie begin september is. Het gebied wordt al snel bezet door houtige gewassen, in eerste instantie behorend tot het structuurtype Struweel, later overgaand in Bos. Na 100 jaar neemt de hoeveelheid Bos af, doordat een groter oppervlak door afsterven verdwijnt dan er door uitgroei van struweel bijkomt. Vervolgens ontstaat een golfbeweging, die langzamerhand uitdooft. Het afsterven en de nieuwvorming zullen elkaar na zo'n 1300 jaar precies in evenwicht gaan houden. De totale produktie die beschikbaar is voor eventuele grazers, neemt vanaf het eerste jaar snel af. Dit is een gevolg van het feit dat de oppervlakte houtige gewassen toeneemt ten koste van de kruidlaag. De eerstgenoemden zijn, wat betreft de voor grazers beschikbare biomassa, duidelijk minder produktief dan de laatste. Ook hier ontstaat een golfbeweging, veroorzaakt zowel doordat de verhouding tussen de hoeveelheid kruiden en bomen varieert, alsmede door het feit dat de leeftijdsopbouw binnen het type Struweel aan veranderingen onderhevig is.

Wat er gebeurt wanneer het gebied met bovenbeschreven uitgangsvegetatie in begrazing genomen wordt, is weergegeven in figuur 6.4. In eerste instantie vinden dezelfde vegetatieontwikkelingen plaats als in een gebied zonder begrazing, zij het iets langzamer. Toch ontstaan er verschillen. Een klein gedeelte van de vegetatie wordt kort gehouden, de hoeveelheid Bos is kleiner. Wat het meeste opvalt is het cyclisch verloop van de vegetatie. Dit laat zich als volgt verklaren. Bos produceert nauwelijks voor de grazer beschikbare biomassa. Als Bos zich uitbreidt, zal de graasdruk op de rest van de vegetatie toenemen. Vestiging van nieuw struweel neemt af omdat de oppervlakte kruiden kleiner wordt. Dat betekent dus dat er minder jong struweel komt, en dat het struweel dàt er komt, zwaarder begraasd wordt. Zo zwaar dat het niet kan doorgroeien tot Bos. Dat is pas weer mogelijk als een groot gedeelte van het bos afgestorven is. Zo ontstaat er een cyclus die niet of nauwelijks gedempt is.



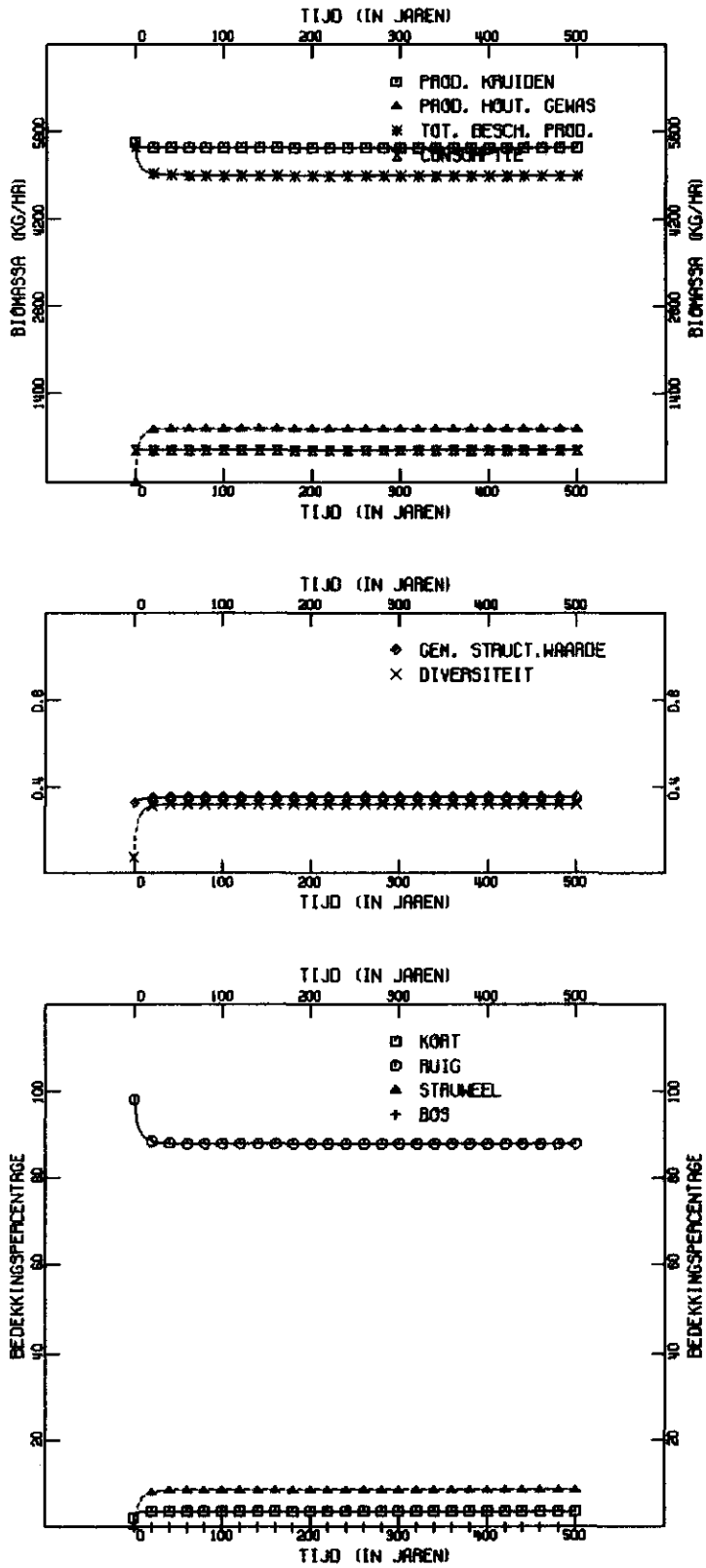
Figuur 6.3

Simulatie van de vegetatieontwikkeling met PROCOS.
Begrazingsdruk: geen begrazing.
Aanvangssituatie: 100% Kort.
A. Het verloop van het aandeel van Kort, Ruig, Struweel en Bos in de tijd (zie hfdst.4.1). Situatie begin september.
B. Het verloop van de gemiddelde structuurwaarde en de diversiteitswaarde in de tijd (zie hfdst. 4.1). Situatie begin september. C. Het verloop van de kruidenproduktie (kg.ha kruiden^{-1}. jaar^{-1}), de produktie van de voor grazers beschikbare houtige gewassen (kg.ha houtig gewas^{-1}. jaar^{-1}), de totale voor grazers beschikbare produktie inclusief vruchten (kg.ha^{-1}. jaar^{-1}) en de consumptie (kg.ha^{-1}. jaar^{-1}).
De waarden van de diverse parameters staan vermeld in appendix 4.



Figuur 6.4

Simulatie van de vegetatie-ontwikkeling met PROCOS. Begrazingsdruk: 0.5 schaap/ha. Zie verder tekst figuur 6.3.



Figuur 6.5

Simulatie van de vegetatie-ontwikkeling met PROCOS. Begrazingsdruk: 1.0 schaap/ha. Zie verder tekst figuur 6.3.

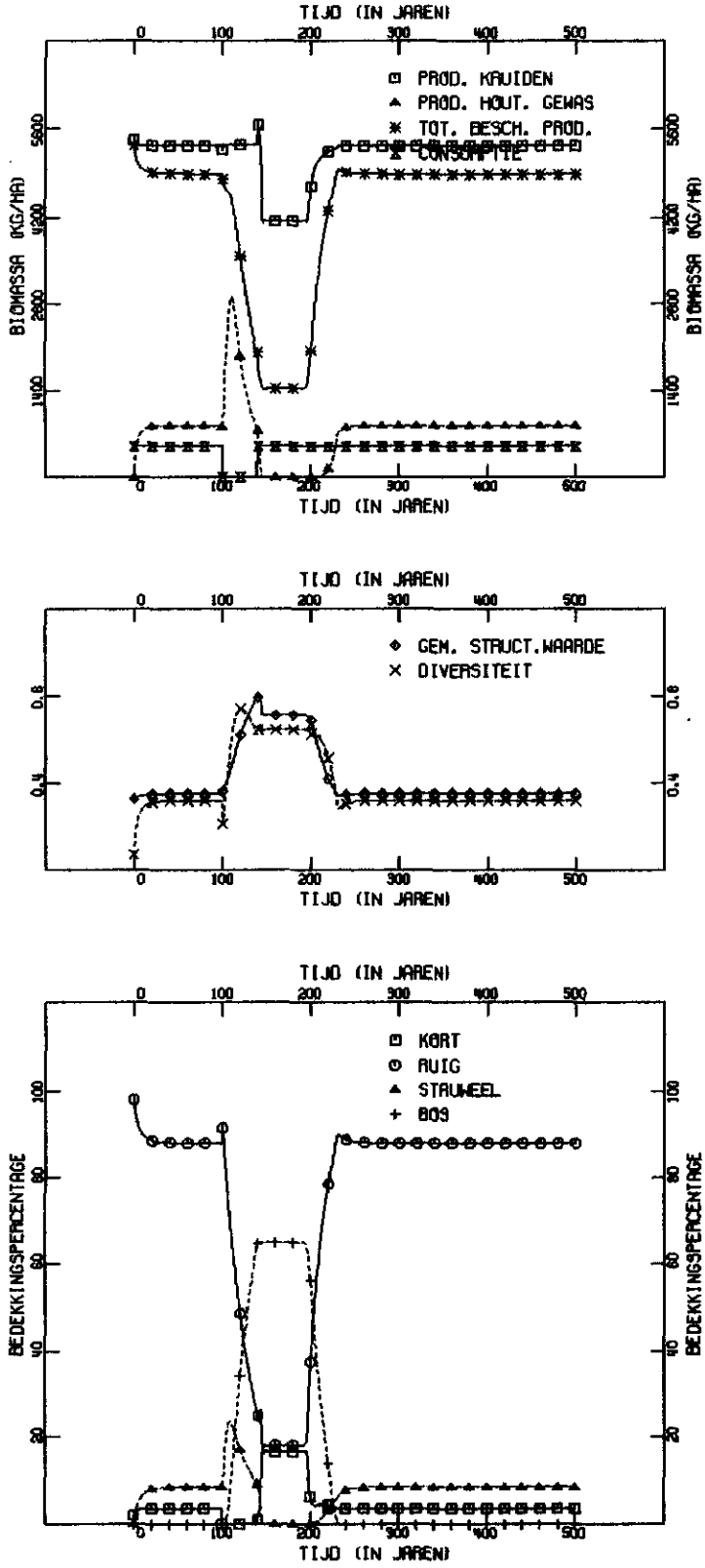
Figuur 6.5 toont wat er gebeurt bij een twee keer zo hoge begrazingsdruk. Er vindt nog wel vestiging van struweel plaats, maar dit krijgt niet de kans om door te groeien. Binnen dertig jaar ontstaat een evenwichtssituatie, waarin het aandeel van de verschillende structuurtypen gelijkblijft, evenals de produktie.

Dit evenwicht is onafhankelijk van de aanvangssituatie van de vegetatie. Dat kan onder andere worden geïllustreerd aan de hand van figuur 6.6. Daar is weergegeven wat er gebeurt wanneer een gebied met een begrazingsdruk van één schaap per ha tijdelijk niet beweid wordt. Het structuurtype Kort verdwijnt, de hoeveelheid Struweel neemt toe en er verschijnt Bos. De zo ontstane successie stopt zodra er weer begraasd wordt. De hoeveelheid Bos blijft in eerste instantie nog gelijk, Struweel wordt geheel weggegeten. Omdat Bos geen voor de beesten beschikbare biomassa produceert, zal er een verhoogde druk op de kruidenvegetatie ontstaan. Dit heeft tot gevolg dat er meer Kort komt. Op het moment dat het bos begint af te nemen, vermindert de druk op de kruidenvegetatie en neemt het aandeel Ruig toe. Uiteindelijk ontstaat er een evenwichtssituatie gelijk aan de situatie voor de verstoring.

De structuur van de vegetatie verandert niet alleen van jaar tot jaar, maar ook binnen een jaar. Hierbij gaat het voornamelijk om de kruiden, waar Kort en Ruig in elkaar kunnen overgaan. Figuur 6.7 geeft voor een kruidenvegetatie het vegetatieverloop weer in een niet-begraasde situatie, figuur 6.8 in een sterk begraasd terrein (3 schapen/ha). Er blijken duidelijke verschillen in structuurverloop. Onder invloed van begrazing blijft het gebied langer Kort en gaat, voor zover het nog Ruig wordt, in het najaar ook weer sneller terug naar Kort. De maximum standing crop is niet alleen lager dan bij het ontbreken van begrazing, maar verschijnt ook later in de tijd. Dit komt overeen met metingen van Alberda (1971) op de kwelder van Schiermonnikoog. Deze vond in een enclosure begin augustus een maximum standing crop van 4200 kg per ha. In het begraasde proefvlak werd midden september een maximum standing crop van 2800 kg per ha gemeten.

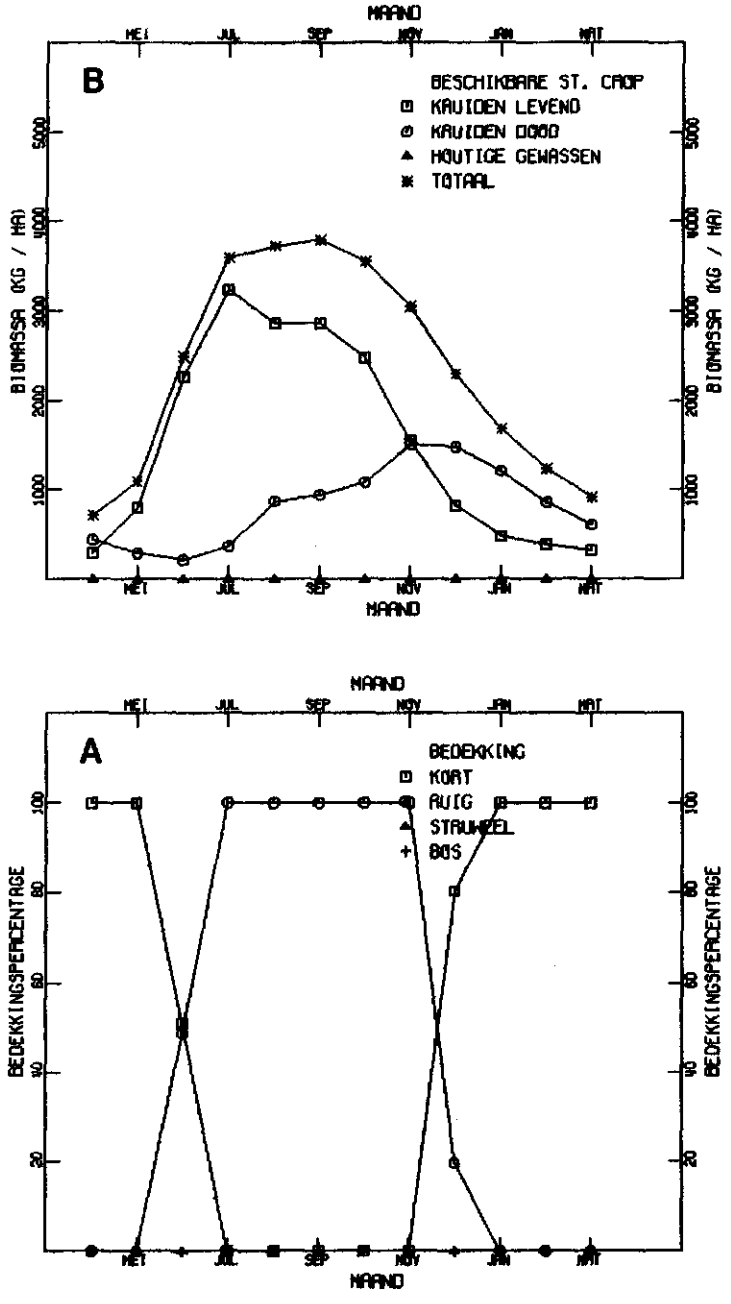
6.5 Gevoeligheidsanalyse

De werking van een model hangt niet alleen af van de gemaakte vooronderstellingen en de gedefinieerde relaties, maar tevens van de waarden van de diverse parameters. Deze worden geschat met behulp van experimenteel verkregen gegevens, welke vaak een zekere spreiding vertonen. Tevens zullen waarden voor de diverse parameters verschillen van gebied tot gebied. Het is dan ook nuttig om te weten hoe gevoelig het model reageert

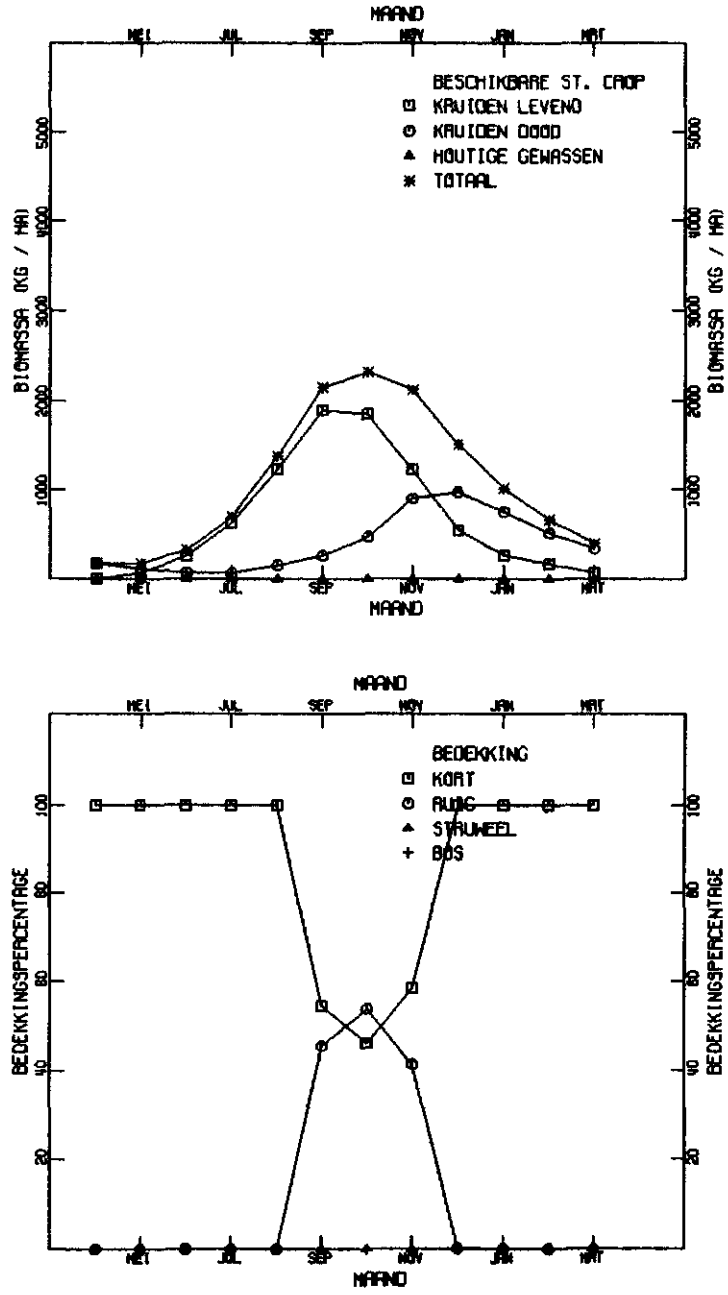


Figuur 6.6

Simulatie van de vegetatie-ontwikkeling met PROCOS. Begrazingsdruk: 1.0 schaap/ha van jaar 0 t/m 100 en van jaar 141 t/m 500. 0.0 schaap/ha van jaar 101 t/m 140. Zie verder tekst figuur 6.3.



Figuur 6.7 Simulatie van de vegetatieontwikkeling met PROCOS. Begrazingsdruk: geen begrazing. Evenwichtssituatie van een vegetatie zonder opslag van houtige gewassen. A. Het verloop van het aandeel van Kort en Ruig binnen een jaar. B. Het verloop binnen een jaar van de standing crop van de levende biomassa (kg/ha), staand dode biomassa (kg/ha) en de totale biomassa (kg/ha).



Figuur 6.8 Simulatie van de vegetatieontwikkeling met PROCOS. Begrazingsdruk: 3.0 schaap/ha. Evenwichtssituatie van een vegetatie zonder opslag van houtige gewassen. Zie verder tekst figuur 6.7.

op een kleine verandering in de waarde van de verschillende parameters (Swartzman 1980). Zo kan bepaald worden welke parameters voor het functioneren van het model belangrijk zijn en dientengevolge in experimentele studies extra aandacht verdienen. Ook zegt de gevoeligheidsanalyse iets over de robuustheid van het model. Zal een geringe verhoging van de waarde van een bepaalde parameter een grote verandering in de uitkomst van het model teweegbrengen, dan is dat een aanwijzing dat het model op dat punt nader bekeken moet worden. Tot slot geeft een gevoeligheidsanalyse ook kort samengevat weer, welke parameters een positieve invloed, en welke parameters een negatieve invloed hebben op de diverse variabelen in het model.

Als uitvoervariabelen voor de gevoeligheidsanalyse van PROCOS zijn de gemiddelde structuurwaarde (GSW) en de totale voor grazers beschikbare produktie (TBP) genomen. De analyse spitst zich toe op de 9 parameters die in tabel 6.1 vermeld zijn. Zij is tweemaal uitgevoerd, eenmaal voor een gebied met zware begrazing (2 schapen/ha) en eenmaal voor een systeem met lichte begrazing (0.5 schaap/ha). In het eerste geval zijn de GSW en de TBP bepaald als er een evenwichtssituatie ontstaan is. Dat is in het tweede geval niet mogelijk omdat er een cyclisch proces optreedt van bosuitbreiding en -inkrimping (zie hoofdstuk 6.4). Om toch een uitspraak te kunnen doen over de invloed van de diverse parameters op de structuur en de produktie in zo'n systeem, zijn de waarden voor de uitvoervariabelen bepaald 35 jaar na het begin van de simulatie.

De uitkomsten van de variantieanalyse zijn weergegeven in tabel 6.1. Alleen de hoofdeffecten zijn vermeld. Duidelijk is dat in sterk begraasde situaties zowel de GSW als de produktie slechts beïnvloed worden door de relatieve groeisnelheid en het afsterven van de kruiden en door de consumptie van de grazers. De voorkeur van de beesten, het maximale beweidingsverlies en parameters die met de groei van houtige gewassen te maken hebben zijn nauwelijks van belang. De situatie ligt anders in een systeem met lichte begrazing. Hier hebben vooral de relatieve groeisnelheid van de houtige gewassen en de vestiging van jong struweel een sterk positieve invloed op de GSW. De consumptie, die negatief werkt op de GSW, stimuleert hier de produktie. Dit laat zich verklaren uit het feit dat door een hogere consumptie de houtige gewassen teruggedrongen worden. De oppervlakte kruiden wordt bijgevolg groter. Aangezien deze veel produktiever zijn dan de bomen (wat betreft de voor grazers beschikbare biomassa) zal de TBP toenemen. Dit is ook de reden waarom de TBP groter wordt als het percentage kruiden dat afsterft groter is. Doordat een gebied met veel dood materiaal weinig aantrekkelijk is voor de grazers zal een groter gedeelte van het dieet uit houtige gewassen bestaan, met het hierboven genoemde gevolg.

tabel 6.1 Gevoeligheidsanalyse PROCOS. Variantieanalyse uitgevoerd door de volgende parameters:

A. relatieve groeisnelheid kruiden,
B. relatieve groeisnelheid houtige gewassen,
C. % kruiden afstervend,
D. vestiging boompjes,
E. % hout van twijgen,
F. maximaal beweidingsverlies,
G. preferentie jonge kruiden,
H. preferentie twijgen oud,
I. jaarlijkse consumptie

De analyse is uitgevoerd op de variabelen 'gemiddelde structuurwaarde' en 'produktie', bij een dichtheid van 0.5 en 2.0 schapen/ha. Alleen hoofdeffecten zijn vermeld. Percentage van de totale variatie verklaard door één parameter: + : 1-5; ++ : 5-20; +++ 20-100.

	Gem. str. waarde		Produktie		
	0.5	2.0	0.5	2.0	schapen/ha
A		+++	++	+++	
B	+++		--		
C	--	--	++	--	
D	+++		--		
E			---		
F					
G	+		-		
H	--		+		
I	---		+++	-	

Slechts in twee gevallen blijken interacties van de eerste orde meer dan 1% van de spreiding rond het gemiddelde te kunnen verklaren. Er is een positieve interactie van de relatieve groeisnelheid van de kruiden met het percentage kruiden dat afsterft en met de consumptie. Het gaat hier om de GSW bij zware begrazing.

PROCOS is redelijk robuust. De grootste afwijking van het totale gemiddelde valt toe te schrijven aan het effect van de relatieve groeisnelheid van de kruiden op de TBP en bedraagt 4.2%. De overige effecten hebben een belangrijk kleinere verstoring tot gevolg. Van de totale variatie

is door de hoofdeffecten en die van de eerste orde meer dan 99% verklaard.

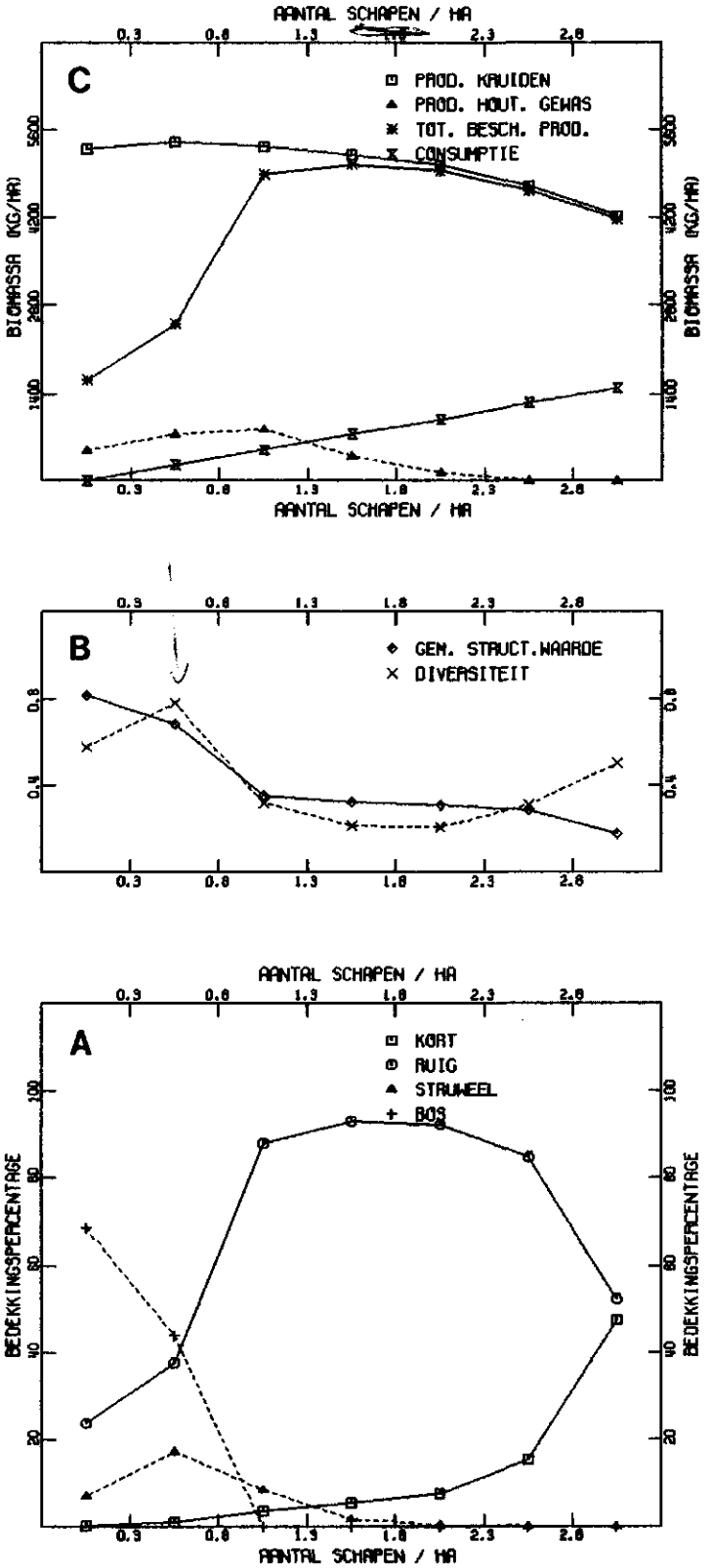
Benadrukt moet worden dat deze conclusies slechts gelden voor de hier gebruikte uitvoervariabelen en parameterwaarden.

6.6 Invloed van de begrazingsintensiteit op de vegetatie

Een goede manier om het effect van soort en aantal grazers op de vegetatiestructuren weer te geven is het vergelijken van evenwichtssituaties. Zoals in 6.4 gebleken is zal zich in sommige gevallen geen evenwicht instellen, maar ontstaat een cyclisch patroon van bostoename en -afname. In dat geval wordt een evenwichtswaarde benaderd door de gemiddelde bedekking over de jaren 250 tot en met 750 te nemen.

Het effect van het aantal grazers op de vegetatie is weergegeven in figuur 6.9. Daar zijn de evenwichtssituaties uitgezet zoals die ontstaan bij verschillende dichtheden schapen. Hoe hoger de graasdruk, hoe kleiner het aandeel van de houtige gewassen in de vegetatie is. De hoeveelheid Kort neemt juist toe. De kruidenproduktie wordt door lichte begrazing gestimuleerd, maar daalt bij intensief gebruik. De totale voor grazers beschikbare produktie neemt in eerste instantie toe met de graasintensiteit, omdat de kruidenbedekking toeneemt. De daaropvolgende afname wordt veroorzaakt door de afname in kruidenproduktie bij intensieve begrazing. Opvallend is dat zelfs bij een graasdichtheid van drie schapen per ha - de maximale bezetting waarbij alle beesten het gehele jaar door in hun voedselbehoefte kunnen voorzien - de jaarlijkse consumptie slechts een derde bedraagt van de totale produktie. Wordt de druk nog hoger, dan treedt aan het eind van de winter een voedseltekort op. Het voedselaanbod in het winterseizoen vormt dus een duidelijk beperkende factor voor het aantal beesten dat in een bepaald terrein rond kan lopen.

In PROCOS wordt de soort grazer gekarakteriseerd door zijn jaarlijkse voedselbehoefte, de preferentie voor de verschillende voedselklassen, het verloop van de behoefte over het jaar, het door de grazer veroorzaakte beweidingsverlies en de mate waarin de vegetatie binnen een ontwikkelingsstadium gelijkelijk geconsumeerd wordt. Over de laatste drie factoren zijn zo weinig gegevens bekend, dat deze voor de hier te bespreken grazers constant gehouden zijn. Voor de waarden van deze parameters zij verwezen naar appendix 4. De jaarlijkse behoefte aan plantaardige biomassa is voor schaap, koe en geit overgenomen uit de Tabel Voedernormen (1979). De behoeften zijn weergegeven in tabel 6.2. De preferenties zijn geschat door Oosterveld (pers. med.) en staan vermeld in tabel 6.3.



Figuur 6.9

Simulatie met PROCOS. Evenwichtssituaties bij verschillende dichtheden schapen. A. Het aandeel van Kort, Ruig, Struweel en Bos bij de verschillende evenwichten. Situatie begin september. B. Gemiddelde structuurwaarde en diversiteit bij de verschillende evenwichten. Situatie begin september. C. De kruidenproduktie (kg.ha kruiden^{-1}. jaar^{-1}), de produktie van de voor grazers beschikbare houtige gewassen (kg.ha houtige gewas^{-1}. jaar^{-1}), de totale voor grazers beschikbare produktie, inclusief vruchten (kg.ha^{-1}. jaar^{-1}) en de consumptie (kg.ha^{-1}. jaar^{-1}) bij de verschillende evenwichten. De waarden van de diverse parameters staan vermeld in appendix 4.

Tabel 6.2 Voedselbehoefte van paard, koe (jong rundvee), geit en schaap, uitgedrukt in kg droge stof per jaar (naar Tabel Voedernormen 1979).

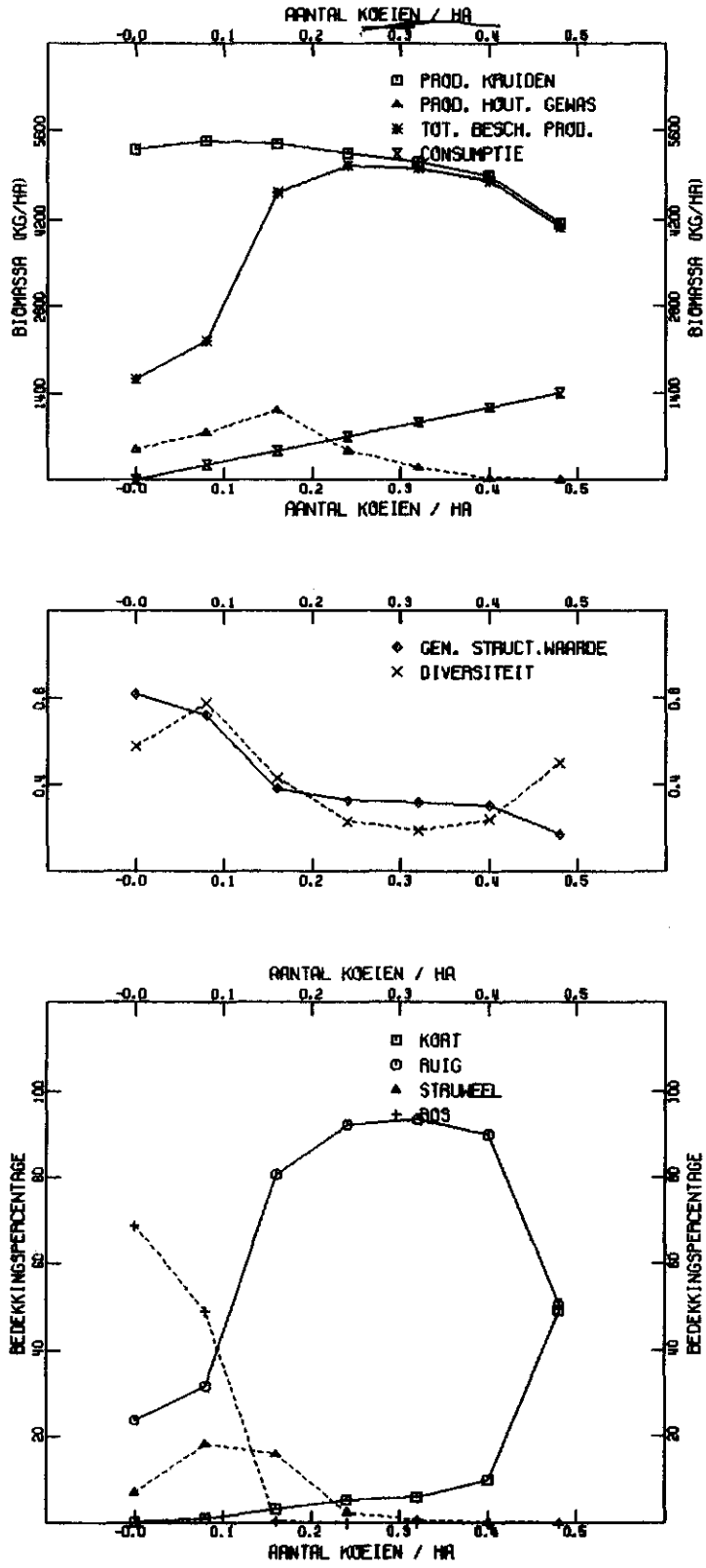
Paard	3200
Koe	2900
Geit	750
Schaap	500

Tabel 6.3 Preferentie van paard, koe, geit en schaap voor de diverse voedselklassen (geschat door Oosterveld).

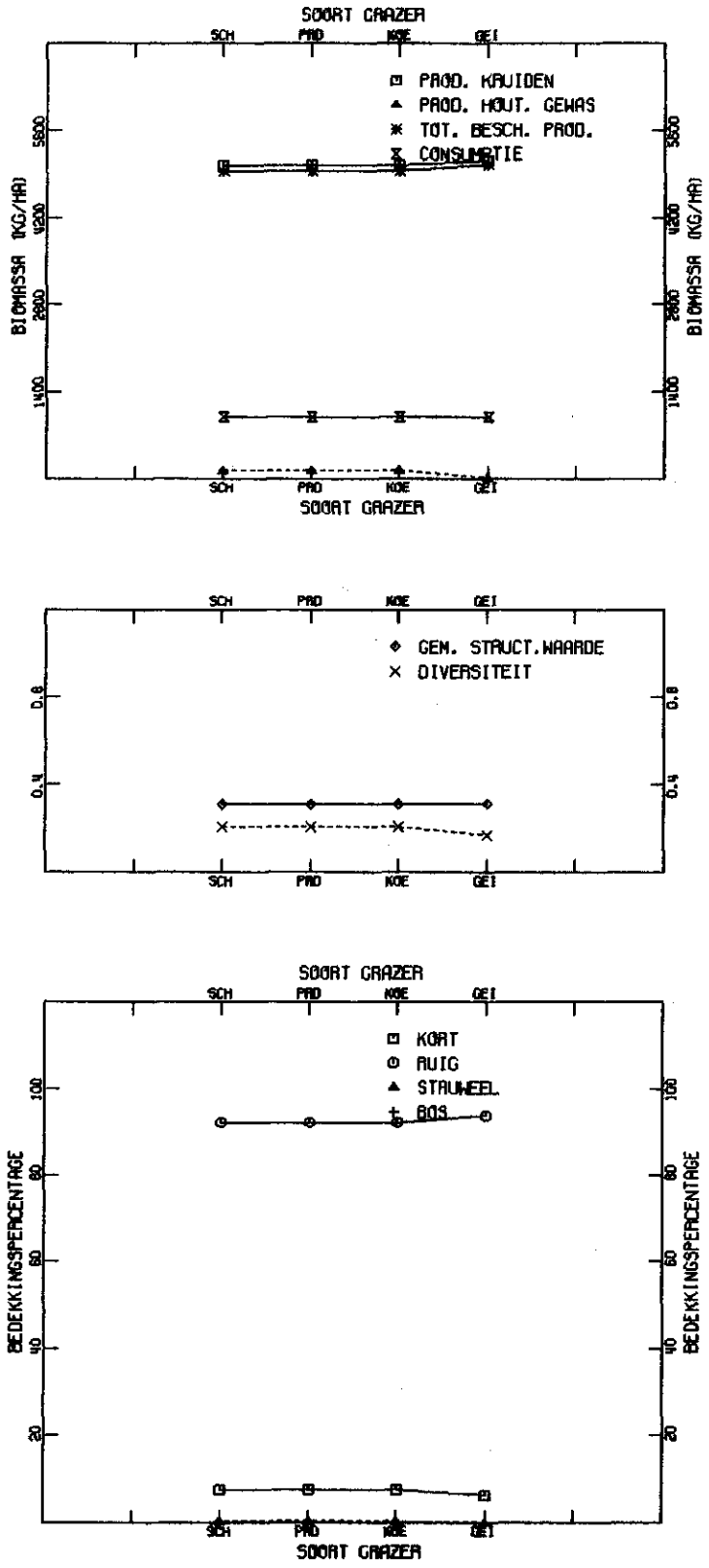
	Paard	Koe	Geit	Schaap
Kruiden jong	100	100	100	100
Kruiden oud	10	10	5	10
Kruiden dood	1	1	1	1
Twijgen jong	25	10	100	25
Twijgen oud	5	5	5	5
Vruchten	100	100	100	100

Variatie van de totale jaarlijkse behoefte per beest heeft hetzelfde effect als verandering van het totale aantal grazers. Hiervoor kan dus verwezen worden naar figuur 6.9. Een zelfde beeld geeft figuur 6.10 waarin het effect van koeien op de vegetatie is weergegeven. De vorm van de grafiek is gelijk aan die voor schapen. De dichtheden die nodig zijn om de successie in een bepaalde mate terug te dringen, zijn ongeveer zes maal lager. Dit komt overeen met een zes maal grotere behoefte van koeien. Blijkbaar zijn de verschillen in preferentie van minder betekenis dan de verschillen in totale opname. Dat wordt ook nog eens geïllustreerd in figuur 6.11. Daar zijn evenwichtssituaties weergegeven bij begrazing door respectievelijk schaap, paard, koe en geit. De totale opname is gelijk, de preferenties verschillen. Deze verschillen hebben nauwelijks effect op de uiteindelijke structuurverdeling. Alleen de geit springt er enigszins uit door zijn sterkere aanpak van de houtige gewassen.

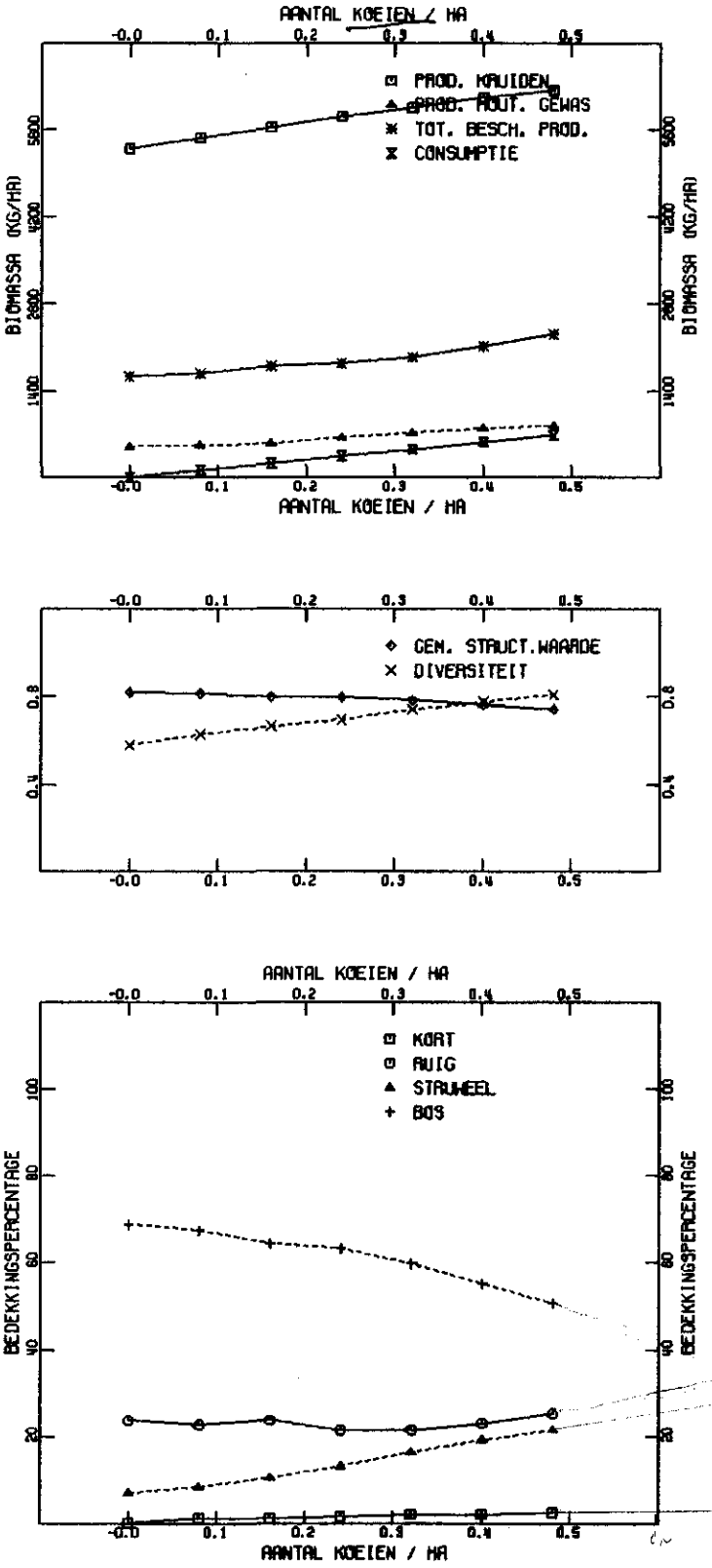
De begrazingsdruk kan nog op een derde manier gevarieerd worden, namelijk door het toepassen van seizoenbegrazing. Dat vindt vooral plaats bij koeien. Figuur 6.12 geeft het effect van koeien op de vegetatie weer bij begrazing van mei tot en met september. Dezelfde dichtheden zijn aangehouden



Figuur 6.10 Simulatie met PROCOS. Evenwichtssituaties bij verschillende dichtheden koeien. Zie verder tekst fig. 6.9.



Figuur 6.11 Simulatie met PROCOS. Evenwichtssituaties bij begrazing met schaap (sch), paard (prd), koe en geit (gei). De dichtheden zijn zo gekozen, dat bij elke simulatie 1000 kg biomassa ha^{-1}. $jaar^{-1}$ gegeten wordt. Zie verder tekst figuur 6.9.



Figuur 6.12 Simulatie met PROCOS. Evenwichtssituaties bij verschillende dichtheden koeien, Seizoenbegrazing van mei t/m september. Zie verder tekst figuur 6.9.

als in figuur 6.11. De invloed van de grazers op de structuur is veel geringer dan bij continue beweiding. Blijkbaar is voor het effect van de beesten op de structuurverdeling vooral de winterperiode van belang. Dit is ook gevonden bij begrazing met fjällkoeien in de Weerribben (mond. med. Oosterveld). Wat de simulatie betreft blijkt dit een gevolg te zijn van het lage aanbod in de kruidlaag, wat een verhoogde consumptie van twijgen tot gevolg heeft.

6.7 Veldwerk ten behoeve van PROCOS

PROCOS is op dermate uniforme grondbeginselen gebaseerd dat het in principe structuurontwikkelingen in allerlei soorten vegetaties kan simuleren. Of het daarbij gaat om een dichtgegroeide heide, een kwelder of een savanne is voor de structuur van het model niet van belang. Slechts de waarden van de parameters zullen verschillen. Datzelfde geldt voor de soort grazer. In Nederland is nog weinig onderzoek gedaan naar de invloed van natuurtechnische begrazing op produktie-consumptieniveau.

Een van de functies van een model is dan aan te geven welke parameters belangrijk zijn voor het systeem en dientengevolge de meeste aandacht verdienen. Hierbij moet worden benadrukt dat de conclusies die daarbij getrokken worden, afhankelijk zijn van de structuur van het model en van de ingevoerde waarden van de parameters (Swartzman 1980). Daarnaast dienen experimentele gegevens verzameld te worden om het model te kunnen valideren (zie hoofdstuk 7).

Punten welke belangrijk zijn voor het functioneren en het valideren van PROCOS:

1. Structuurverloop van de vegetatie, zowel binnen een jaar als over de jaren.
2. Produktie van de kruidenvegetatie. Daarbij zouden iedere maand drie groeicijfers bepaald moeten worden:
   - produktie in de begraasde situatie,
   - produktie in een onbegraasd gedeelte,
   - produktie in een onbegraasd deelgebied waar de maand daarvoor gemaaid is.
3. Afsterven levend materiaal over het jaar.
4. Afbraak staand dood materiaal over het jaar.
5. Standing crop: voor iedere maand de totale biomassa levend en staand dood.
6. Produktie- en standing cropverloop voor het type Struweel (hout en twijgen).
7. Vestiging van struweel in begraasd terrein.

8. Verloop van de consumptie over een jaar.
9. Verloop van eiwit- en energiegehalte voor de onderscheiden voedselklassen over een jaar.
10. Schatting van de preferentie van de grazers voor de verschillende voedselklassen.

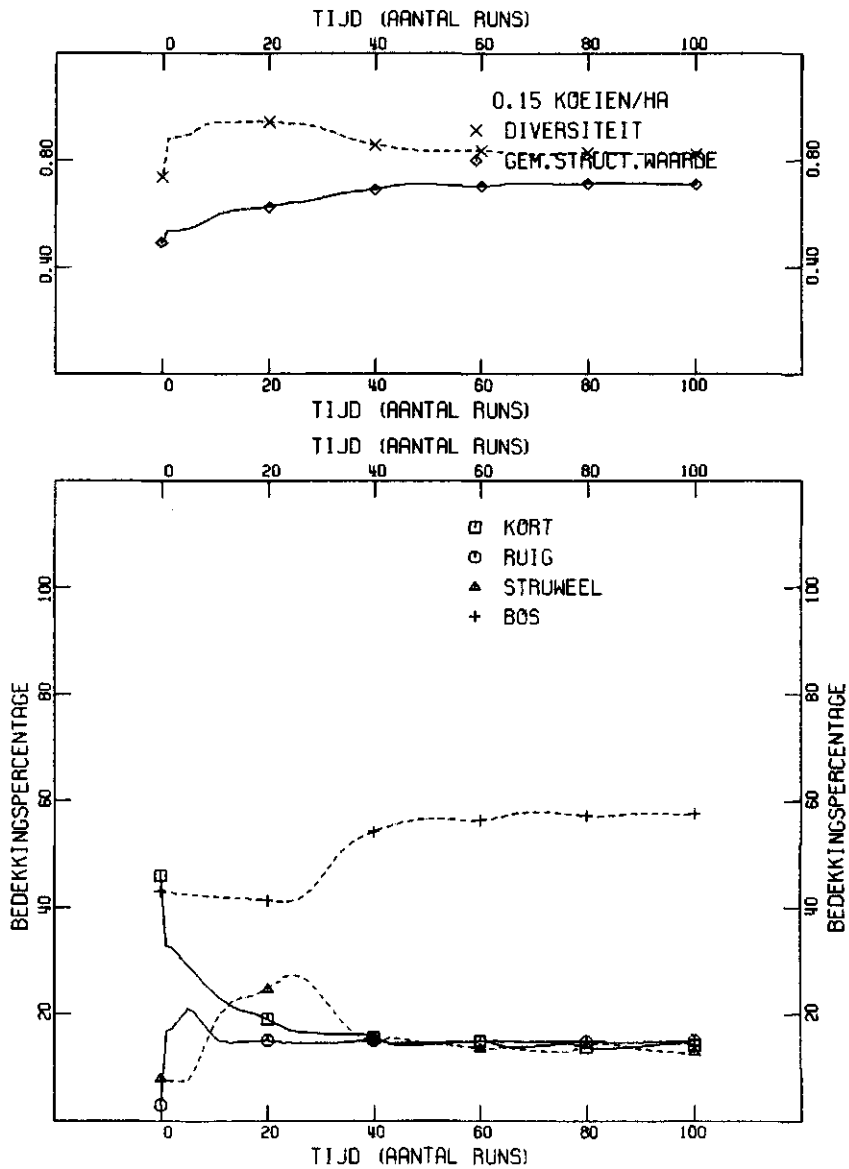
7 VERGELIJKING VAN MAT2 EN PROCOS

Om een indruk te krijgen van de voorspelkracht van een model kunnen gegevens uit het veld vergeleken worden met door het model gegenereerde gegevens. Helaas blijkt deze validatie voor de hier besproken modellen niet goed mogelijk te zijn. Daar zijn drie redenen voor. Ten eerste ontbreken de gewenste gegevens voor gebieden die gedurende een redelijk lange tijd begraasd worden zonder dat er enig andere vorm van menselijk ingrijpen zoals maaien, kappen of branden heeft plaatsgevonden. Ten tweede is de graasdruk vaak aan schommelingen onderhevig, zonder dat bekend is hoe lang welke diersoort in bepaalde aantallen in het gebied aanwezig is geweest. Tot slot zijn er nog erg weinig gegevens bekend over structuurveranderingen van de vegetatie in de loop van de tijd.

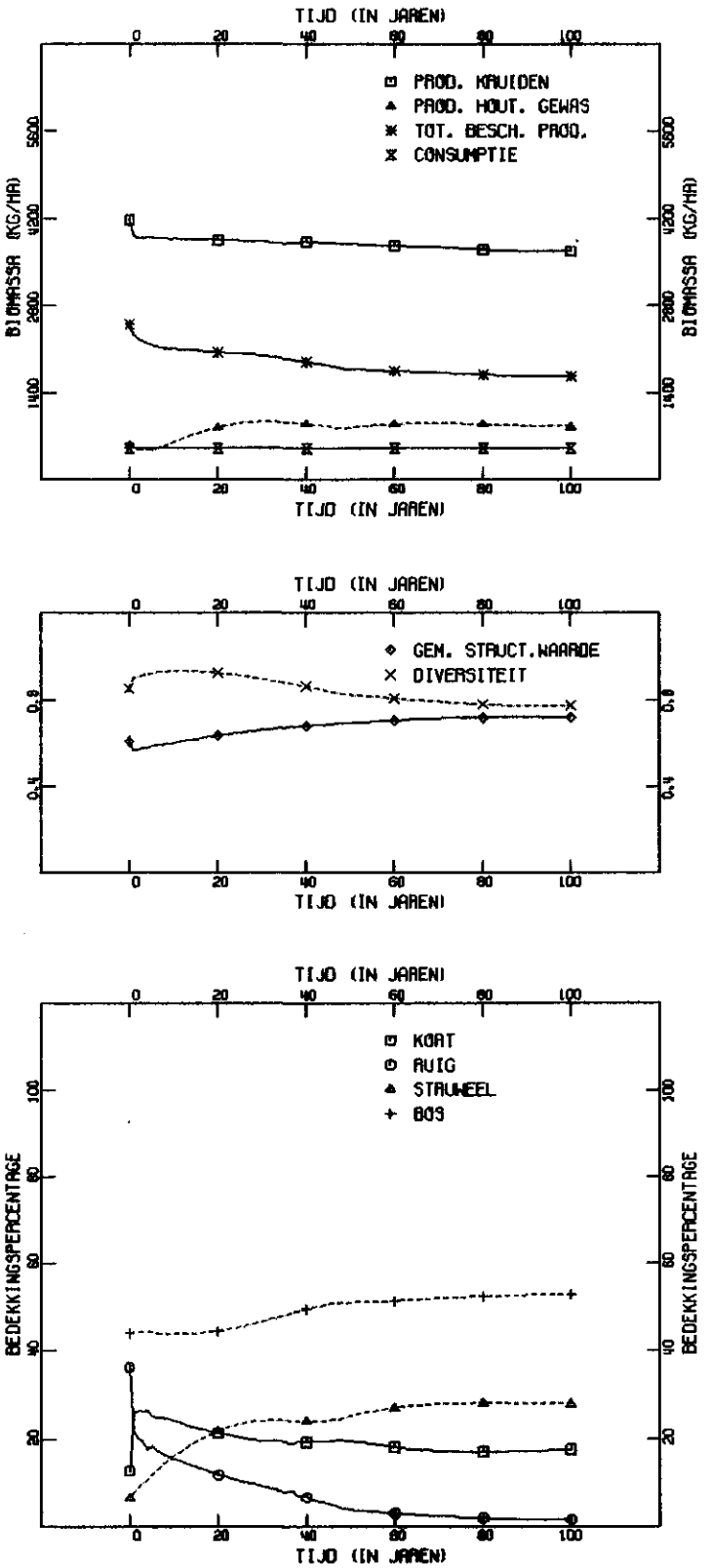
Om toch een idee te krijgen van de realiteitswaarde van MAT2 en PROCOS, is de werking geïllustreerd aan de hand van een gebied dat al sinds lange tijd redelijk constant begraasd wordt. Het gaat om het Borkener Paradies, een natuurreservaat in een meander van de Ems bij het Duitse plaatsje Meppen. Voor een schatting van het aandeel van de vier structuurtypen is gebruik gemaakt van een vegetatiekaart van Franzisket (1980). De waarden staan vermeld in tabel 7.1. Aangenomen is dat in het gebied begrazing plaatsvindt van mei tot en met oktober met een intensiteit van 0.3 koe per ha. Voor MAT2 is daarbij een omrekening gemaakt. Omdat in dit model geen seizoenbegrazing ingevoerd kan worden, is verondersteld dat het effect van 0.3 koe gedurende een half jaar gelijk is aan 0.15 koe gedurende het hele jaar. Figuur 7.1 geeft het vegetatieverloop weer, zoals berekend door MAT2. Figuur 7.2 laat de vegetatieontwikkeling zien berekend met behulp van PROCOS. Beide modellen voorspellen een toename van de houtige gewassen. Dit komt overeen met de situatie zoals die zich in het verleden regelmatig heeft voorgedaan. Door kappen van bomen moesten de boeren het dichtgroeien van het gebied voorkomen (Franzisket 1980). Daarbij moet men zich realiseren dat de graasdruk in het verleden niet constant geweest is. Een tijdelijke verhoging van de graasintensiteit zal weinig gevolgen hebben voor de structuursamenstelling van de vegetatie,

Tabel 7.1 Aandeel van de structuurtypen Kort, Ruig, Struweel en Bos in het Borkener Paradies (zie tekst).

Kort	0.46
Ruig	0.03
Struweel	0.08
Bos	0.43



Figuur 7.1 Simulatie van de vegetatieontwikkeling met MAT2. Begrazingsdruk: 0.15 koe/ha. Uitgangssituatie: de huidige vegetatie van het Borkener Paradies (zie tekst).



Figuur 7.2 Simulatie van de vegetatieontwikkeling met PROCOS. Begrazingsdruk: 0.3 koe/ha van mei t/m oktober. Uitgangssituatie: de huidige vegetatie van het Borkener Paradies (zie tekst).

een tijdelijk verlaging des te meer. Dit geeft de kortgehouden struikjes en boompjes de kans om door te groeien (zie ook figuur 6.6). Een dergelijke fluctuatie in begrazingsdruk heeft in belangrijke mate bijgedragen tot de bosvorming in het New Forest (Peterken & Tubbs 1965) en kan in het Borkener Paradies ook een rol gespeeld hebben. De verwachting is dan ook dat de verhouding Bos-Struweel in werkelijkheid hoger zal liggen dan de figuren aangeven. In de Kort-Ruig-verdeling verschillen beide modellen aanzienlijk. MAT2 geeft gelijke hoeveelheden Kort en Ruig. PROCOS laat een veel groter aandeel Kort in de vegetatie zien. De uitvoer van het laatste model sluit duidelijk beter aan bij de huidige Kort-Ruig-verdeling. Dit is niet zo verwonderlijk als men de structuur van beide modellen beziet. MAT2 werkt met tijdstappen van een jaar, PROCOS met intervallen van een maand. Daarom zal PROCOS de Kort-Ruig-verdeling, die binnen een jaar sterk kan veranderen, beter beschrijven dan MAT2. Niettemin komen beide modellen globaal gezien wel met elkaar overeen en lijken zij de ontwikkeling in het gebied redelijk te kunnen voorspellen.

8 EEN VERVOLG VAN MODELONDERZOEK IN BEGRAZINGSWERK

Een model is een vereenvoudigde weergave van de werkelijkheid. Wil men de werkelijkheid bestuderen, dan kan het maken van een model zeer vruchtbaar werken en voor een beter begrip zorgen. Het construeren van een model is geen zaak van één maal een programma schrijven. Het is een continu proces van schaven, modelleren en evalueren. Juist dit proces werkt een beter begrip in de hand.

Het is daarom gewenst om op de ingeslagen weg door te gaan en zowel het beschrijvende MAT2 als het verklarende PROCOS verder te ontwikkelen. Met een vervolg op MAT2 kan de mogelijkheid van het beschrijven en het voorspellen van een vegetatieontwikkeling met een gering aantal parameters beter benut worden. Een voortbouwen op PROCOS zal het inzicht in processen die onder invloed van begrazing plaatsvinden doen toenemen.

Aanbevelingen voor een vervolg op MAT1 en MAT2

1. In de matrixmodellen MAT1 en MAT2 wordt aanwezigheid van grazers (structuurgebruik, tabel 5.2) weergegeven in discrete klassen. Door deze klassen te benaderen in een continu-functie kan het systeem beter reageren op veranderingen in parameters.

2. De vegetatie wordt thans gekarakteriseerd door een toestandsvector. Door het opstellen van een toestandsmatrix kunnen ruimtelijke effecten zoals bereikbaarheid structuurtypen, reliëfinvloeden en gradiëntvorming gesimuleerd worden. Een uitbreiding in deze zin moet als zeer zinvol worden beschouwd.
3. In een simulatie vindt nu begrazing plaats door slechts één diersoort. Door een resultante te hanteren van preferenties van verschillende diersoorten, kan een gemengde begrazing worden gesimuleerd.
4. De parameters *vegetatie eigenschappen* (produktie, kwaliteit en structuur) en *successiesnelheid* zijn afhankelijk van bodemvruchtbaarheid en waterhuishouding. De laatste twee factoren dienen als parameters in het model te worden opgenomen.
5. Daar in zeer veel natuurterreinen seizoenbegrazing of bijvoedering in de winter plaatsvindt, behoren wisselingen in begrazingsintensiteit binnen een jaar in het model ingebouwd te worden.
6. Het structuurconcept kan aangepast worden aan verschillende milieus. Het structuurtype Ruig kan bijvoorbeeld worden opgesplitst in verschillende deeltypen, elk met een eigen preferentiewaarde.

De volgende veranderingen zouden PROCOS in waarde doen toenemen:

1. Het opsplitsen van de kruidlaag in verschillende levensfasen, bijvoorbeeld vegetatief/generatief/dood materiaal. Binnen elke fase zou onderscheid gemaakt kunnen worden tussen hoeveelheid blad- en stengelmateriaal.
2. Binnen elk structuurtype in de vegetatie zouden diverse functionele groepen kunnen worden onderscheiden. Te denken valt aan een aparte categorie voor grassen of annuellen binnen Kort en Ruig. Binnen de houtige gewassen is een opsplitsing heide, naald- en loofbomen mogelijk.
3. De invloed van begrazing op de vegetatie leidt bij de meeste gehanteerde begrazingsdrukken tot een dynamisch evenwicht tussen producent en consument. In PROCOS is de groei van de producent slechts afhankelijk van het ontwikkelingsstadium van de plant en de maand waarin groei plaatsvindt. Voor een beter begrip van begrazing als factor die de vegetatie beïnvloedt, is opname aan te bevelen van abiotische variabelen als verklarende factoren voor produktie en ontwikkelingsfase waarin de plant verkeert (zie 1).
4. Aansluitend bij bovenstaande suggestie lijkt ook het opnemen van een vertragingsfactor voor hergroei van belang. Deze factor kwantificeert de periode die planten nodig hebben om van vraat te herstellen.

2..
Vroeg of laat gaan meer d. belang dan bij bomen

5. Binnen PROCOS wordt geen rekening gehouden met ondergroei in bossen. Door deze ondergroei in het model te betrekken zal niet alleen het aanbod van plantaardig materiaal beter benaderd worden, maar is ook de secondaire successie die volgt op het afsterven beter te simuleren.
6. De opname van voedsel door herbivoren wordt niet bepaald door één factor. Zo is bijvoorbeeld zowel eiwit als energie voor de grazer belangrijk. Ook de fractie ruwe celstof en de hoeveelheid lignine en cutine zijn van belang (Van de Veen 1979). Door het opnemen van dergelijke factoren in het model kan de voedselkeus van het beest - en daarmee de invloed op de vegetatie - beter gesimuleerd worden. Ook zal dit de effecten van de verschillende foerageerstrategieën van de diverse grazers beter tot hun recht laten komen.
7. In PROCOS zijn jong, oud en dood materiaal als aparte categorieën beschikbaar voor de grazer, waarbij een correctiefactor is aangebracht voor de fractie dood materiaal. De mate waarin de verschillende soorten grazers deze categorieën echter apart kunnen opnemen (en dan gaat het vooral om het jonge materiaal) is verschillend (zie Van de Veen & Van Wieren 1980). Het verdient aanbeveling deze verschillende manieren van consumeren in het model in te bouwen.
8. In natuurterreinen waar begrazing als natuurtechnische maatregel wordt toegepast, spelen naast de geïntroduceerde landbouwhuisdieren ook de natuurlijke herbivoren een rol. Hierbij moet vooral aan konijnen gedacht worden, maar ook aan reeën enz. Vandaar dat het binnen PROCOS mogelijk moet worden de beïnvloeding door verscheidene soorten grazers tegelijkertijd te simuleren.
9. Invloed van de grazer op de vegetatie vindt niet alleen plaats door consumptie en vertrapping, maar ook door bodemverdichting, bemesting, schuren en schillen. Mogelijkerwijs kunnen deze effecten ook opgenomen worden.
10. De hierboven vermelde suggesties verfijnen het model dermate, dat een haast logisch gevolg lijkt ook de tijdstap waarbinnen de verschillende processen zich afspelen te verkleinen.
11. Factoren als schuilplaatsen tegen slecht weer en drinkwatervoorzieningen kunnen van grote invloed zijn op de aanwezigheid van de grazers. Ook de lokale verschillen in hoogteligging en grondsoort hebben hun effect op de vegetatie. Het lijkt daarom zinvol een begrazingsmodel te construeren waarin ook de ruimtelijke effecten zijn opgenomen.

9 LITERATUUR

Alberda, Th. 1970. De plantaardige produktie. Contactbl. Oecol. 6: 7-15.

Allersma, G.R.J. 1976. Beweiding op de Oosterkwelder van Schiermonnikoog. Seizoen 1974 en 1975. Haren (Gr.)/Leersum.

Allersma, G.R.J. 1977. Begrazing als beheer: aantal en type. Koeieplakken als indicatoren van beweidingsdruk op kweldervegetaties. Contactbl. Oecol. 13: 44-51.

Breymeyer, A.I. & G.M. van Dyne 1980. Grassland, systems analysis and man. IBP 19, Cambridge University Press.

Coupland, R.T. 1979. Grassland ecosystems of the world. IBP 18, Cambridge University Press.

Cox, D.R. & H.D. Miller 1967. The theory of stochastic processes. Chapman & Hall, London.

Dallinga, H. & P. Tjaden 1981. Vijf jaar maaien en beweiden op het 'Westerholt'. Onderzoek naar het effect van enkele sedert 1972 toegepaste beheersmaatregelen waaronder beweiding door schapen, op een grasland- en heidevegetatie in het Drentse A-gebied. Haren/Leersum.

Franzisket, L. 1980. Die Hudelandschaft 'Borkener Paradies' in Emstal bei Meppen. Abhandlungen aus dem Landesmuseum für Naturkunde zu Münster im Westfalen. 42, Heft 4. Westfalische Vereindruckerei, Münster.

Godron, M.J. & J. Depart 1975. Sur la représentation de la dynamique de la végétation au moyen de matrices de succession. In: Sukzessionsforschung. Berichte der Internationalen Symposien der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde, Redaction W. Schmidt. Herausgegeben von R. Tüxen.

Hulsmans, H. 1981. Begrazing als beheersmaatregel in natuurreservaten. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum.

Immink, H.J. 1977. Voedselkeuze- en graasdrukbepaling van het wilde konijn, Oryctolagus cuniculus L. (1758), in het CRM-reservaat. 'Baronie Cranendonck'. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum.

Innis, G.S. (ed.) 1978. Grassland simulation model. Ecol. Stud. 26. Springer Verlag, New York.

Jachtenberg, W.D. 1961. Vijftien jaar bruto opbrengstbepaling op grasland. Verslagen van het CI203-onderzoek. P.A.W.-mededeling 57, 57a.

Jeffers, J.N.R. 1978. An introduction to systems analysis with ecological applications. Arnold, London.

Jensen, K. & N. Wirth 1978. Pascal. User manual and report. Springer Verlag, New York.

Jewell, P.A., C. Milner & J.M. Boyd (eds.) 1974. Island survivors: the ecology of the Soay Sheep of St. Kilda. The Athlone Press (Univ. of London), London.

Kuiper, L. 1980. De invloed van beweiding op struweelontwikkeling in het Junner Koeland. LH/NB nr. 504, Wageningen.

Krahl-Urban, J. 1959. Die Eichen. Hamburg.

Laar, J.A. van de & P.A. Slim 1979. Veranderingen in de flora en vegetatie van de verlaten landbouwgronden in het CRM-reservaat Baronie Cranendonck na vijf jaar begrazing door IJslandse pony's (1972-1977). Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum.

Loehle, C. & L.R. Rittenhouse 1982. An analysis of forage preference indices. J. of Range Manage. 35: 316-319.

MacArthur, R.H. & J.W. MacArthur 1961. On bird species diversity. Ecology 42: 594-598.

Maillette, L. 1982. Structural dynamics of silver birch 2, a matrix model of the bud population. J. of Appl. Ecology 19: 219-238.

Noy-Meir, J. 1978. Grazing and production in seasonal pastures; analysis of a simple model. J. of Appl. Ecology 15: 809-835.

Oosterveld, P. 1975. Beheer en ontwikkeling van natuurreservaten door begrazing. Natuur en landschap 29: 162-171.

Oosterveld, P. 1976. Integratie van voormalige landbouwgronden d.m.v. een extensief graasbeheer met IJslandse pony's in de Baronie Cranendonck. Contactbl. Oecol. 12: 99-109.

Oosterveld, P. 1979. Maaien, grazen of stuiven; via natuurbeheer naar meer natuur. Duin 2: 3-8.

Parton, W.J. & P.G. Rissen 1979. Simulated impact of management practices upon tallgrass prairie. In: N. French (ed.), Perspectives in grassland ecology. Springer Verlag, New York.

Peterken, G.F. & G.R. Tubbs 1965. Woodland regeneration in the New Forest, Hampshire, since 1650. J. of Appl. Ecology 2: 159-170.

R.C.-pamflet 10, 1981. Eengrap. 1. Uitgave rekencentrum der Rijksuniversiteit Groningen.

Redetzke, K.A. & G.M. van Dyne 1976. A matrix model of a rangeland grazing system. J. of Range Manage. 29: 425-430.

SBB-formulieren 1976. Toelichting van het 'model van een beheersplan' in het kader van de Beschikking Bosbijdragen en Beschikking Natuurbijdragen.

Schans, D. & J. van Soest 1952. Wanneer groeien bomen het hardst? Ned. Bosbouwtijdschrift 24: 179-191.

Searl, S.R. 1966. Matrix algebra for the biological sciences. John Wiley & Sons, New York.

Sokal, R.R. & F.J. Rohlf 1969. Biometry. Freeman, San Francisco.

Sonnema, M. 1974. Weidebouw; cultuur en gebruik van grasland. Stam-Robijns, Culemborg.

Spedding, C.R.W. 1971. Grassland ecology. Clarendon Press, Oxford.

Steinhorst, R.K., H.W. Hunt, G.S. Innis & K.P. Haydock 1978. Sensitivity analysis of the ELM-model. In: G.S. Innis (ed.), Grassland simulation model. p. 231-255. Springer Verlag, New York.

Swartzman, G. 1980. Evaluation of ecological simulation models. In: S. Levin (ed.), Mathematical modelling in biology and ecology. p. 230-267. Springer Verlag, New York.

Tabel Voedernormen 1979. Voedernormen voor de landbouwhuisdieren en voederwaarde van veevoeders. Verkorte tabel. Uitgave: Centraal Veevoederbureau in Nederland.

Thalen, D.C.P. 1981. Grote grazers en snelle snoeiers. Verslag van het Veluwe-symposium gehouden op 9-5-1980 te Arnhem. Uitgave: Gelderse Milieufederatie.

Usher, M.B. 1966. A matrix approach to the management of renewable resources, with special reference to selection forests. J. of Appl. Ecol. 3: 355-367.

Usher, M.B. 1969. A matrix model for forest management. Biometrics 25: 309-315.

Usher, M.B. 1971. Developments in the Leslie matrix model. In: J.N.R. Jeffers (ed.), Mathematical models in ecology, 12th Symposium of the British Ecological Society. Blackwell Scientific Publications, London.

VanGilder, L.D., O. Torgerson & W.R. Porath 1982. Factors influencing diet selection by white-tailed deer. J. of Wildl. Manage. 46: 711-718.

Veen, H.E. van de 1979. Food selection and habitat use in the red deer (Cervus elaphus L.). Proefschrift Groningen.

Veen, H.E. van de & S.E. van Wieren 1980. Van grote grazers, kieskeurige fijnproevers en opportunistische gelegenheidsgrazers. IVM-studie, VU, Amsterdam.

Williamson, M. 1974. The analysis of discrete time cycles. In: M.B. Usher & M.H. Williamson (eds.), Ecological stability. Chapman & Hall, London.

Wit, W.D. de 1978. Simulatie van levende systemen. Landb. Tijdschr. 90: 237-240.

Appendix 1. Nadere inleiding matrixmodellen

In de familie van matrixmodellen kunnen we twee groepen onderscheiden: Leslie-modellen en Markov-modellen.

De Leslie-modellen zijn deterministische modellen (Jeffers 1978) die groei simuleren van discrete klassen in een populatie door middel van bekende overlevings- en reproduktieratio's. Vele dergelijke modellen van groei van populaties, maar ook van bijvoorbeeld organismen, zijn reeds opgesteld (Usher 1966, 1969, 1971; Williamson 1974; Maillette 1982).

Markov-modellen zijn stochastische modellen. In de transitiematrix worden ingevuld de waarschijnlijkheden, waarmee elementen van de ene klasse overgaan in de andere. De waarschijnlijkheden worden vaak empirisch bepaald. In tegenstelling tot de Leslie-modellen worden slechts verhoudingen van de grootte van klassen binnen de populatie aangegeven. In de systeemanalyse nemen Markov-modellen een zeer belangrijke plaats in (Cox & Miller 1965). Voorbeelden van matrixmodellen zijn talrijk (Horn 1975; Redetzke & Van Dyne 1976; Godron & Lepart 1975).

Jeffers (1978) behandelt uitvoerig de voor- en nadelen van matrixmodellen in het algemeen en van Markov-modellen in het bijzonder. Samengevat kan gezegd worden dat matrixmodellen de volgende voordelen bieden:

- Het model is zeer compact en daardoor krachtig. Het vat expressies en vergelijkingen in één matrix-vermenigvuldiging samen.
- Matrixrekening is eenvoudig te programmeren.
- Indien in een matrixmodel gedurende de simulatie de stransitiematrix niet verandert, noemt men het model lineair. Voor zulke modellen vergemakkelijkt lineaire algebra het oplossen van een aantal complexe problemen. Door het berekenen van eigenwaarden en eigenvectoren van een transitiematrix kan men uitspraken doen over resp. groeisnelheden en stabiele toestanden waarin het systeem kan verkeren (Appendix 2).

Als nadeel van een matrixmodel kan genoemd worden het feit dat het model door compactheid zijn werkelijkheidswaarde verliest. Dit geldt met name voor lineaire modellen, waar de transitiematrix onafhankelijk is van de toestandsvector.

Appendix 2. Toepassing van lineaire matrixmodellen

- Eigenwaarden en eigenvectoren -

Door het berekenen van eigenvectoren kan men bepalen welke evenwichtstoestanden voorkomen in een systeem gesimuleerd in een matrixmodel (Jeffers 1978).

Basisprincipe van een matrixmodel: $X_{k+1} = A * X_k$.

Hierin zijn X_k en X_{k+1} toestandsvectoren

A een vierkante matrix (transitiematrix).

Er bestaan X_k waarvoor geldt $X_{k+1} = \lambda * X_k$

Nu geldt:

$$A * \nu = \lambda * \nu$$

Hierin is λ* : eigenwaarde.

ν* : eigenvector.

Indien A een N*N-matrix is, zijn er N waarden voor λ te berekenen.

Elke eigenwaarde heeft een daarmee geassocieerde eigenvector.

In een simulatie met MAT1 geldt:

$$\lambda = (x_1, x_2 \ldots x_n) \qquad (1)$$

$$x_1 + x_2 + \ldots + x_n = 1 \qquad (2)$$

$$\lambda = \nu * \lambda \qquad (3).$$

Uit (1), (2) en (3) volgt dat er maar 1 reëele eigenwaarde ν is ($\nu = 1$) met een voor het begrazingssysteem relevante betekenis. De bijbehorende eigenvector geeft een gestabiliseerde vegetatie-toestandsvector:

$$A * \nu = \nu$$

M.a.w. begrazing gesimuleerd door vermenigvuldiging met matrix A heeft geen verdere vegetatieontwikkeling tot gevolg. Door het oplossen van de vergelijkingen:

$$x_1 + x_2 + \ldots + x_n = 1$$

$$(x_1, x_2, \ldots, x_n) * A = (x_1, x_2, \ldots, x_n)$$

verkrijgt men de bijbehorende waarde van de eigenvector. Bij een gering aantal ontwikkelingsklassen zijn genoemde vergelijkingen eenvoudig op te lossen. Indien het aantal ontwikkelingsklassen groter wordt, dient

men de eigenvector te berekenen met behulp van specifieke programmatuur aanwezig in programmatheken behorend bij grote computers.

Appendix 3. Structuur van PROCOS

Overgang van een gebied van het structuurtype Kort naar Ruig en andersom kan geschieden door toename (groei) respectievelijk afname (afbraak en consumptie) van plantaardig materiaal. Door vestiging van houtige gewassen kan Struweel ontstaan. Dit kan door groei overgaan in Bos. Vraat van jong struweel en afsterven van bomen laten Struweel en Bos weer overgaan naar Kort.

- Binnen elk structuurtype worden een aantal ontwikkelingsstadia onderscheiden, overeenkomend met een bepaalde biomassa per ha. Overgang van het ene ontwikkelingsstadium naar een ander vindt plaats, afhankelijk van de biomassaverandering.
- Voor elk structuurtype i geldt, dat de oppervlakte ingenomen door i, gelijk is aan de som van de oppervlakten van de ontwikkelingsstadia, behorend bij i.

$$AI = \sum_j O_{ij} \qquad (1)$$

waarbij

AI = oppervlakte ingenomen door structuurtype i ($i \in K, R, S, B$) (ha)

O_{ij} = oppervlakte, ingenomen door ontwikkelingsstadium j van structuurtype i. (ha)

- Aan het begin van iedere tijdstap is de beschikbare biomassa van een bepaald ontwikkelingsstadium gelijk aan:

$$BB_{ij} = SC_{ij} * O_{ij} \qquad (2)$$

waarbij

BB_{ij} = totale beschikbare biomassa voor ontwikkelingsstadium j van structuurtype i (kg).

SC_{ij} = biomassa per oppervlakte-eenheid voor ontwikkelingsstadium j van structuurtype i (kg/ha).

- Binnen elk ontwikkelingsstadium j van de structuurtypen Kort en Ruig kan de biomassa aan het begin van iedere tijdstap opgedeeld worden in een hoeveelheid groen en een hoeveelheid dood materiaal.

KO_{ij} = biomassa groen materiaal voor ontwikkelingsstadium j van structuurtype i (kg).

KD_{ij} = biomassa staand dood materiaal voor klasse ij (kg)

Binnen elk ontwikkelingsstadium j van de structuurtypen Struweel en Bos kan de biomassa aan het begin van iedere tijdstap opgedeeld worden in de klassen hout (dikkere houtige delen, niet voor consumptie beschikbaar), en twijgen (bladeren en dunnere verhoute delen, die wel geconsumeerd kunnen worden). Alleen deze laatste klasse is voor de grazers van belang.

HO_{ij} = biomassa twijgen voor ontwikkelingsstadium ij ($i \in S, R$) (kg).

- Door groei zal de biomassa van de kruiden toenemen. Deze toename is afhankelijk van:
  - de fysiologische leeftijd van het levende materiaal,
  - de hoeveelheid levend materiaal,
  - de tijd van het jaar waarin de groei plaatsvindt (i.v.m. temperatuur, watervoorziening, licht, enz.),
  - de hoeveelheid dood materiaal.

$$KJ_{ij} = MGK * KO_{ij} * c1_m * c2_{ij} * \Delta t \qquad (3a)$$

waarbij

KJ_{ij} = nieuw gevormde biomassa voor ontwikkelingsstadium ij ($i \in K, R$) (kg).

MGK = maximale relatieve groeisnelheid kruiden, afhankelijk van de hoeveelheid levende biomassa (kg. kg^{-1}. $maand^{-1}$).

$c1_m$ = correctiefactor voor de groei van de kruiden, afhankelijk van de maand waarin de groei plaatsvindt.

$c2_{ij}$ = correctiefactor voor de groei van de kruiden, afhankelijk van de fractie dood materiaal.

Δt = tijdstap (maand)

$$c2_{ij} = h\left(c2x1, c2x2, c2y1, c2y2, \frac{KD_{ij}}{KO_{ij} + KD_{ij}}\right).$$

De functie h is als volgt gedefinieerd:

$$h(x1, x2, y1, y2, v) = \begin{cases} y2 & \text{als } v >= x2 \\ \dfrac{v - x1}{x2 - x1} * (y2 - y1) & \text{als } x1 < v < x2 \\ y1 & \text{als } v <= x1 \end{cases}$$

- De groei van houtige gewassen is als volgt gekwantificeerd:

$$HJ_{ij} = MGH * HO_{ij} * c3_m * \Delta t \qquad (3b)$$

waarbij

HJ_{ij} = nieuw gevormde biomassa voor ontwikkelingsstadium ij ($i \in S, B$) (kg).

MGH = maximale relatieve groeisnelheid houtige gewassen, afhankelijk van de hoeveelheid levende biomassa (kg. kg^{-1}. $maand^{-1}$).

$c3_m$ = correctiefactor voor de groei van houtige gewassen, afhankelijk van de maand waarin de groei plaatsvindt.

- Tevens wordt er door de bomen een hoeveelheid vruchten geproduceerd.

$$M = PB * AB * c4_m * \Delta t \qquad (4)$$

waarbij

M = hoeveelheid vruchten (kg)

PB = produktie van de bomen (kg. ha^{-1}. $maand^{-1}$)

$c4_m$ = correctiefactor, afhankelijk van de maand waarin de produktie

- Een gedeelte van het plantaardig materiaal zal afsterven. Deze hoeveelheid is afhankelijk van:
  - de hoeveelheid groen materiaal,
  - de fysiologische leeftijd van het groene materiaal,
  - de maand waarin het afsterven plaatsvindt.

$$VD_{ij} = KO_{ij} * c5_{ij} * c6_m * \Delta t \qquad (5)$$

waarbij

VD_{ij} = hoeveelheid groen materiaal, afgestorven in ontwikkelingsstadium ij (kg)

$c5_{ij}$ = correctiefactor, afhankelijk van de standing crop van het oude groene materiaal ($maand^{-1}$)

$c6_m$ = correctiefactor, afhankelijk van de maand.

$c5_{ij} = h(c5x1, c5x2, c5y1, c5y2, KO_{ij})$

Dit betekent dat de hoeveelheden oud groen en dood materiaal veranderen.

$$KO_{ij} = KO_{ij} - VD_{ij}$$

$$KD_{ij} = KD_{ij} + VD_{ij}$$

- De hoeveelheid staand dood materiaal die wordt afgebroken, wordt bepaald door de biomassa staand dood materiaal en de tijd van het jaar waarin de afbraak plaatsvindt.

$$VH_{ij} = KD_{ij} * c7_m * \Delta t \qquad (6)$$

waarbij

VH_{ij} = afname staand dood materiaal voor ontwikkelingsstadium ij (kg).

$c7_m$ = afbraakfactor, afhankelijk van de maand ($maand^{-1}$)

zodat

$$KD_{ij} = KD_{ij} - VH_{ij}$$

- Binnen de klasse bos verdwijnt door veroudering een vast percentage van de voor grazers beschikbare biomassa.

$$HO_{bj} = (1-c8) * HO_{bj} \qquad (7)$$

- Tevens zal een gedeelte van de vruchten verdwijnen:

$$VM = M * c9_m * \Delta t \qquad (8)$$

waarbij

VM = afname hoeveelheid vruchten (kg)

$c9_m$ = afbraakfactor vruchten, afhankelijk van de maand ($maand^{-1}$)

- Kort samengevat is het aanbod aan plantaardige biomassa verdeeld over de volgende voedselklassen:
  A. Kruidlaag: jong (KJ), oud (KO) en dood (KD) materiaal,
  B. Houtige gewassen: jong (HJ) en oud (HO) materiaal,
  C. Vruchten (M).

Voor elk ontwikkelingsstadium van de verschillende structuurtypen is bekend hoeveel van elke voedselklasse aanwezig is.

- De behoefte van de begrazers wordt uitgedrukt in kwaliteitseenheden (k.e.). Dat kan eiwit zijn, energie, biomassa, enz. De behoefte is afhankelijk van:
  - de soort grazer,
  - het aantal beesten,
  - de tijd van het jaar.

$$C = CY * c10_m * E * \Delta t \qquad (9)$$

hierbij is

C = totale behoefte per tijdseenheid (k.e.),

CY = jaarlijkse behoefte per beest (k.e.),

$c10_m$ = correctiefactor voor de behoefte, afhankelijk van de maand waarin de consumptie plaatsvindt (maand^{-1}),

E = aantal grazers.

- Als de grazers geen voorkeur voor een bepaalde voedselklasse hebben, is het aandeel van elke klasse in het dieet gelijk aan het aandeel in het aanbod. Vaak zal dit niet het geval zijn en zal bijvoorbeeld jong materiaal geprefereerd worden boven oud of dood materiaal. Hierbij speelt niet alleen de kwaliteit een rol, maar ook het al dan niet aanwezig zijn van doornen of stekels, giftigheid, enz. De preferentie P' voor een bepaalde voedselklasse kan berekend worden door de fractie van die voedselklasse in het dieet te delen door het aandeel van die voedselklasse in het aanbod. Met andere woorden: de preferentie van voedselklasse k op een zeker tijdstip is

$$P'_k = \frac{C_k / \sum_k C_k}{W_k * Q_k / \sum_k W_k * Q_k} \qquad (10a)$$

waarbij

P'_k = preferentie boor voedselklasse k (k.e./k.e.)
$k \in KJ, KO, KD, HJ, HO, M$,

C_k = consumptie van voedselklasse k (k.e./k.e.),

W_k = aanbod van voedselklasse k (kg),

Q_k = kwaliteit van voedselklasse k (k.e./kg).

- P'_k is afhankelijk van de hoeveelheid biomassa W_k en van de totale biomassa op dat moment. Verondersteld wordt dat de werkelijke preferentie, onafhankelijk van het tijdstip, bepaald kan worden uit de consumptie, wanneer elke voedselklasse in overmaat en in gelijke hoeveelheid aangeboden wordt.

$$P_k = \frac{C_k / \sum_k C_k}{1/n} \qquad (10b)$$

hierbij is

P_k = werkelijke preferentie van voedselklasse k (k.e./k.e.),

n = totaal aantal onderscheiden voedselklassen.

Met andere woorden, P_k is de preferentie voor een bepaalde voedselklasse, uitgedrukt als % in dieet gedeeld door % aangeboden, wanneer alle voedselklassen in gelijke hoeveelheden en in gelijke mate worden aangeboden.

- Ook de samenstelling van de vegetatie op een bepaalde plaats is van belang. Is jong materiaal gemengd met dode plantedelen, dan zal dat minder aantrekkelijk zijn dan een plek met alleen jong materiaal. Het aandeel van voedselklasse k, voor zeker ontwikkelingsstadium j van structuurtype i wordt dan:

$$a_{ijk} = \frac{P_{ijk} * W_{ijk} * Q_{ijk} * c11_{ij}}{\sum_i \sum_j \sum_k P_{ijk} * W_{ijk} * Q_{ijk} * c11_{ij}} \qquad (11)$$

waarbij

a_{ijk} = aandeel van klasse k, ontwikkelingsstadium ij in dieet begrazer,

$c11_{ij}$ = correctiefactor voor de fractie dood materiaal, aanwezig in een gebied met ontwikkelingsstadium ij,

$$c11_{ij} = h(c11x1, c11x2, c11y1, c11y2, \frac{KD_{ij}}{KD_{ij} + KO_{ij} + KJ_{ij}}).$$

- Door (9) en (11) te combineren kan voor elke voedselklasse van Kort en Ruig de hoeveelheid geconsumeerde biomassa berekend worden.

$$C_{ijk} = a_{ijk} * C \quad \text{als} \quad a_{ijk} * C < W_{ijk} * Q_{ijk} * (1-c11_{ij}) \qquad (12a)$$

$$C_{ijk} = W_{ijk} \quad \text{als} \quad a_{ijk} * C >= W_{ijk} * Q_{ijk} * (1-c11_{ij}) \qquad (12b)$$

hierbij is

C_{ijk} = consumptie voor voedselklasse k, ontwikkelingsstadium ij (k.e.). $i \in K, R$

$c11_{ij}$ = beweidingsverlies voor ontwikkelingsstadium ij

$c11_{ij} = h(c11x1, c11x2, c11y1, c11y2, KO_{ij} + KJ_{ij} + KD_{ij})$

- Voor de houtige gewassen geldt hetzelfde:

$$C_{ijk} = a_{ijk} * C \quad \text{als } a_{ijk} * C < W_{ijk} * Q_{ijk} * (1-c12_{ij}) \qquad (12c)$$

$$C_{ijk} = W_{ijk} \quad \text{als } a_{ijk} * C >= W_{ijk} * (1-c12_{ij}) \qquad (12d)$$

$c12_{ij} = h(c12x1, c12x2, c12y1, c12y2, HO_{ij} + HJ_{ij})$

- Nadat groei en consumptie plaatsgevonden hebben, zal de nieuwe biomassa W' worden:

voor kruiden:

$$W'_{ij} = KO_{ij} + KD_{ij} + KJ_{ij} - \sum_k C_{ijk} \qquad (13a)$$

voor houtige gewassen:

$$W'_{ij} = HO_{ij} + HJ_{ij} - \sum_k C_{ijk} \qquad (13b)$$

- Stel dat binnen elk ontwikkelingsstadium de vegetatie egaal wordt begraasd, dus laagje voor laagje weggenomen. Bij een consumptie gelijk aan de produktie, is dan de standing crop aan het eind van tijdstap Δt gelijk aan de standing crop voor groei en consumptie. Het gebied blijft in hetzelfde ontwikkelingsstadium. Is er minder geconsumeerd dan geproduceerd, dan zal een fractie f_k van het gebied overgaan naar een hoger ontwikkelingsstadium.

$$f_k = \frac{W'_{ij}/O_{ij} - SC_{ij}}{SC_{(i+m)j} - SC_{ij}} \qquad (14a)$$

waarbij

f_k = fractie van het gebied, dat overgaat naar ontwikkelingsstadium i+m. $(0 <= f_k <= 1$

Een fractie $(1-f_k)$ zal overgaan naar ontwikkelingsstadium i+m-1.

Is de consumptie groter dan de produktie, dan geldt:

$$f_g = \frac{W'_{ij}/O_{ij} - SC_{ij}}{SC_{(i-m)j} - SC_{ij}} \qquad (14b)$$

waarbij

f_g = fractie van het gebied dat overgaat naar ontwikkelingsstadium i-m. $(0 <= f_g <= 1)$

m = het kleinste getal waarvoor geldt: $0 < f_g <= 1$

$(m \in N)$

$(1-f_g)$ is de fractie die overgaat naar ontwikkelingsstadium i-m+1.

- Bovenstaande gaat alleen op als de vegetatie, behorend bij elk ontwikkelingsstadium egaal begraasd wordt. Met name in situaties waarin de consumptie gering is ten opzichte van de biomassa, zal dit niet het geval zijn. Dan zel een gedeelte van de oppervlakte intensiever begraasd worden dan de rest van het gebied. Hiervoor wordt als volgt gecorrigeerd. Voor een fractie x_s van O_{ij} geldt:

voor kruiden:

$$W'_{sij} = x_s * (KO_{ij} + KJ_{ij} + KD_{ij}) - y_s * C_{ij} \qquad (15a)$$

voor houtige gewassen:

$$W'_{sij} = x_s * (HO_{ij} + HJ_{ij}) - y_s * C_{ij} \qquad (15b)$$

waarbij

x_s = fractie van O_{ij} $(0 <= x_s <= 1)$,

y_s = fractie van de consumptie (in kg) gegeten in fractie x_s van ontwikkelingsstadium ij.

$(0 <= y_s <= 1)$

Bovendien geldt: $\sum_s x_s = \sum_s y_s = 1$.

- Vestiging van boompjes vindt plaats in de typen Kort en Ruig. De aanwezige standing crop heeft een negatieve invloed op de vestiging.

$$V_{ij} = c14_m * c15_{ij} * O_{ij} * \Delta t \qquad (16)$$

waarbij

V_{ij} = oppervlakte houtige gewassen, gevestigd in ontwikkelingsstadium ij ($i \in K, R$) (ha),
$c14_m$ = correctiefactor, afhankelijk van de maand (maand^{-1}),
$c15_{ij}$ = correctiefactor, afhankelijk van de standing crop van ijm

$c15_{ij} = h(c15x1, c15x2, c15y1, c15y2, B_{ij})$

zodat

$O_{sj} = O_{sj} + V_{ij}$
$O_{ij} = O_{ij} - V_{ij}$

Appendix 4. Waarden van de parameters van PROCOS

	standing crop levend (KO)	maximale produktie (MG)
Kort	0	300
	250	600
	500	1000
	750	1400
	1000	1900
	1250	2000
	1500	2100
	1750	2000
	2000	1800
	2250	1500
Ruig	2500	1200
	2750	1000
	3000	900
	3250	800
	3500	700
	3750	600
	4000	400
	4250	300
	4500	200
	4750	100
	5000	0

	standing crop levend (HO)	maximale produktie (MG)
~~Struweel~~ Struweel boompjes	300	150
	600	180
	900	240
	1500	300
	2100	400
	3100	450
	3900	500
	5000	550
	6000	550
	7000	600

- De standing crop en de maximale produktie van Struweel zijn gebaseerd op de biomassa twijgen zonder bladeren.
- Produktie eikels (PB): 500 kg/ha bos (Rohmeder (1948) en Messer (1948) geciteerd in Krahl-Urban (1959))
- Kwaliteit

kruiden jong	(Q_{kj})	: 1 k.e.
kruiden oud	(Q_{ko})	: 1 k.e.
kruiden dood	(Q_{kd})	: 1 k.e.
twijgen jong	(Q_{hj})	: 1 k.e.
twijgen oud	(Q_{ho})	: 1 k.e.
vruchten	(Q_{m})	: 1 k.e.

(gesteld)

- Preferentie

		schaap	geit	koe	paard
kruiden jong	(P_{kj}) :	100	100	100	100
kruiden oud	(P_{ko}) :	10	5	10	10
kruiden dood	(P_{kd}) :	1	1	1	1
twijgen jong	(P_{hj}) :	25	100	10	25
twijgen oud	(P_{ho}) :	5	5	5	5
vruchten	(P_{m}) :	100	100	100	100

(geschat door Oosterveld)

- Jaarlijkse behoefte (CY)

schaap	geit	koe	paard
500	750	2900	3200

(Tabel Voedernormen 1979)

- Gewichtspercentage blad t.o.v. totaal gewicht twijgen: 40
(Lotz & Poorter, gemeten waarden, niet gepubliceerd)
Aangenomen is dat de bladeren in mei aan de bomen komen en er eind oktober weer afvallen.
- Vestigingspercentage struweel (c14) : 5
(geschat).
Vestiging vindt plaats in de maand juli.
- Gemiddelde levensduur boom in type Bos: 90
(zie ook SBB-formulieren 8057, 1976)
- Consumptie binnen deelgebieden van een ontwikkelingsstadium

% van biomassa geconsumeerd (y_s)	deelgebied (% van ontw. st.) (x_s) 3	20	77
0 - 1	100	0	0
2 - 5	40	60	0
6 - 20	18	24	58
21 - 50	5	22	73
51 -100	3	20	77

(gesteld)

- % beschikbare biomassa bos verdwenen per maand (c8) : 2
(geschat)
- % vruchten verdwenen per maand (c9): 40
(geschat)
- % struweel ouder dan 1 jaar in eerste ontwikkelingsstadium dat maximaal kan verdwijnen: 20%
(geschat)
- fractie levend materiaal (c2x1) : 0.0
(c2x2) : 0.5

Correctiefactor groei kruiden

(c2y2) : 0.5

(c2y2) : 1.0

(geschat)

- Standing crop levend materiaal

(c5x1) : 0 kg/ha

(c5x2) : 1000 kg/ha

Correctiefactor afsterven (c5y1) : 0.25

(c5y2) : 1.00

(geschat)

- Fractie jong materiaal (c11x1): 0.0

(c11x2): 1.0

Correctiefactor preferentie ontwikkelingsstadium

(c11y1): 0.25

(c11y2): 1.00

(geschat)

- Standing crop kruiden (c12x1) : 500 kg/ha

(c12x2) : 3000 kg/ha

Correctie opname voor beweidingsverlies

(c12y1) : 1.0

(c12y2) : 0.6

(Sonnema 1974)

- Standing crop houtige gewassen

(c13x1) : 7000 kg/ha

(c13x2) : 7000 kg/ha

Correctie opname voor beweidingsverlies

(c13y1) : 0.9

(c13y2) : 0.9

(geschat)

- Standing crop kruiden (c15x1) : 0 kg/ha

(c15x2) : 5000 kg/ha

Correctiefactor vestiging struweel

(c15y1) : 1.0

(c15y2) : 0.5

(geschat)

-

nr	apr	mei	jun	jul	aug	sep	ok	nov	dec	jan	feb	mrt
1	91	100	88	74	59	35	25	2	2	2	2	5
2	4	100	19	57	9	0	0	0	0	0	0	0
3	10	5	15	30	20	25	50	50	50	30	30	30
4	35	35	35	35	35	35	35	35	35	35	35	35
5	8	10	10	10	10	9	9	8	7	5	6	8
6	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100

1 : correctiefactor voor de groei van kruiden (c1)
(voor mei t/m sep: Sonnema 1974)
(voor apr, okt: Jagtenberg 1961 (gecorrigeerd)
(voor nov t/m mrt: geschat)

2 : correctiefactor voor de groei van houtige gewassen (c3)
(Schans & Van Soest 1952)

3 : % afstervend groen materiaal (c5) geschat

4 : % staand dood materiaal afgebroken (c7) geschat

5 : % van de jaarlijkse behoefte van de grazer (c10)
(Jewell, Milner & Boyd 1974)

6 : % van maximale begrazing in het jaar gesteld

Appendix 5. Korte schets van de voorlopers van MAT1 en PROCOS

Het modelonderzoek is begonnen met het opstellen van GRAAS. GRAAS is gebaseerd op de vegetatieontwikkeling Kort - Ruig - Struweel - Bos, met tijdstappen van minimaal één jaar. De successiesnelheid kan ingesteld worden door het aantal ontwikkelingsstadia te variëren. De graasdruk wordt vertaald in drie getallen. Het eerste geeft aan welke fractie van een ontwikkelingsstadium naar het ontwikkelingsstadium ervoor gaat, het tweede welke fractie in hetzelfde ontwikkelingsstadium blijft en het derde welk gedeelte naar het volgende ontwikkelingsstadium gaat. De fracties zijn voor elk structuurtype gelijk. MAT1 vormt een uitbouw van dit model, waarbij een algoritme is geconstrueerd om de waarden van de transitiematrix te berekenen.

Daarnaast is het BIOM-model ontwikkeld. Ook hier wordt dezelfde vegetatieontwikkeling aangehouden, met tijdstappen van één jaar. Overgang van het ene naar het andere ontwikkelingsstadium vindt plaats op basis van consumptie en produktie. Hoe verder de vegetatie zich ontwikkeld heeft in de richting van Bos, des te groter de biomassa. Door groei neemt de biomassa toe, door consumptie verdwijnt weer een gedeelte. Het uiteindelijke verschil bepaalt de vegetatieontwikkeling. Dit concept is verfijnd. Zo werd een preferentie van de grazers voor een bepaald structuurtype opgenomen. De tijdstap is verkleind. Toch voldeed het BIOM-model op den duur niet. Daarom werd een nieuw model geconstrueerd: VEGE. Hier hoeft de vegetatieontwikkeling niet per se via Kort - Ruig - Struweel - Bos te lopen. Ook in Kort kan vestiging van houtige gewassen plaatsvinden. Tevens is het mogelijk dat een gebied binnen één jaar de cyclus Kort - Ruig - Kort doorloopt. Produktie en consumptie zijn hier afhankelijk van het seizoen. Binnen elke structuur is de plantaardige biomassa opgesplitst in jong en oud materiaal. In de klasse kruiden is een aparte categorie verruigde soorten opgenomen, binnen de houtige gewassen zijn eveneens twee categorieën onderscheiden. Er is rekening gehouden met de kwaliteit van de gewassen, de beweidingsverliezen, de fysiologische leeftijd van het gewas, afsterven van levend materiaal en afbraak van staand dood.

In het laatste model, PROCOS genaamd, is het onderscheid binnen de kruiden in verruigde en niet-verruigde soorten vervallen. Ditzelfde geldt voor de tweedeling struiken en bomen bij de houtige gewassen. Hoewel het zinvol kan zijn verschillende functionele groepen binnen elk type te onderscheiden, leek het beter bij de huidige evaluatie van het model dit onderscheid buiten beschouwing te laten. Het dode materiaal vormt binnen PROCOS geen aparte klasse naast de structuureenheden meer, maar is opgenomen in de ontwikkelingsstadia. De structuurtypen zijn niet meer van belang voor de werking van het model en worden alleen nog maar gebruikt om de uitvoer overzichtelijk samen te vatten. Er is dus geen preferentie meer voor Kort of Ruig, alleen nog maar voor jong, oud en dood materiaal. De preferentie is ook afhankelijk geworden van de samenstelling van elk ontwikkelingsstadium.