
een model voor de zeegrasgroei
in het grevelingenmeer

verslag onderzoek

R1310-9

november 1981

INHOUD:

blz.

Inleiding

1	<u>Materiaal en methode</u>	1
2	<u>Inleidende beschouwing over de essentie van het model.</u> . . .	3
3	<u>Het zeegrasmodel</u>	
3.1	De biomassa van één zeegrasplant als functie van de tijd . .	9
3.2	De produktie van nieuwe scheuten	13
3.3	Het verlies aan planten.	17
3.4	De ondergrondse zeegrasbiomassa per m ²	19
3.5	De bovengrondse zeegrasbiomassa per m ²	20
4	<u>De uitvoer van het rekenprogramma.</u>	23
5	<u>Resultaten en discussie</u>	
5.1	Bovengrondse zeegrasbiomassa en aantal planten per m ²	24
5.2	De produktie van bovengrondse biomassa	24
5.3	De produktie van ondergrondse biomassa	30
5.4	Het verlies aan bovengrondse zeegrasbiomassa	30
5.5	De bovengrondse zeegrasbiomassa per leeftijdsklasse.	30
5.6	De verdeling van de zeegrasbiomassa over de diepte	31
5.7	De ondergrondse zeegrasbiomassa als functie van de tijd. . .	32
6	<u>Hoe het model te verbeteren?</u>	35
	<u>Epiloog.</u>	38

Referenties

Appendix

Inleiding

Dit rapport beschrijft de ontwikkeling van een model voor de groei en afsterving van zeegras in het Grevelingenmeer in relatie tot externe factoren als instraling, temperatuur en wind.

De modelstudie van het zeegras vormt een onderdeel van het WABASIM-zout project (Water Basin Model), opgedragen aan het Waterloopkundig Laboratorium door de Deltadienst, hoofdafdeling Milieu en Inrichting.

Het onderzoek, beschreven in dit negende rapport van de WABASIM-cyclus, is uitgevoerd door ir. J.H.G. Verhagen in samenwerking met het Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, de hoofdafdeling Milieu en Inrichting van de Deltadienst en de afdeling Milieuhydrodynamica van het Waterloopkundig Laboratorium.

1 Materiaal en methode

Materiaal:

Het zeegrasmodel is gebaseerd op de volgende publicaties:

- . Nienhuis, P.H. en de Bree, B.H.H. 1977, Production and ecology of eelgrass (*Zostera Marina* L.) in the Grevelingen estuary, The Netherlands, before and after the closure, *Hydrobiologia*, Vol. 52, 1 55-66 [1].
- . Nienhuis, P.H. en de Bree, B.H.H. 1980, Production and growth dynamics of eelgrass (*Zostera Marina* L.) in brackish Lake Grevelingen (The Netherlands), *Neth. J. Sea Res.* [2].

Daarnaast werden detailgegevens geput uit Pellikaan ref. [3], McRoy [4], Drew [5].

Methode:

De uiteindelijke modelformulering is het resultaat van een leerproces gebaseerd op de methodiek van "trial and error".

In dit proces worden de volgende fasen doorlopen:

- a. Uitgegaan wordt van de gegevens uit bovengenoemde publicaties.
- b. Deze gegevens worden geïnterpreteerd vanuit modeloogpunt. Dat wil zeggen een zodanige modelschematisatie wordt gekozen, dat het, bij dat concept behorende, specifieke modelgedrag correspondeert met het gedrag van de gemeten toestandsvariabelen.
- c. De gekozen modelschematisatie wordt ingevuld met relaties en coëfficiënten die in eerste instantie als redelijk worden beschouwd. Modelsimulaties worden uitgevoerd.
- d. Een bespreking van de resultaten vindt plaats met biologen (in dit geval dr. P. Nienhuis en drs. I. de Vries), waarbij interpretatie van de modelresultaten naast additionele biologische informatie in de meeste gevallen leidt tot gerichte wijzigingen in de aannamen.
- e. Op basis hiervan wordt een gewijzigd model geformuleerd en de fasen c en d worden nogmaals doorlopen. Het circuit c, d, e, c wordt net zo lang doorlopen totdat hieruit zonder aanvullende gegevens geen verdere inzichtverhoging meer komt. Het model is daarmee in een (voorlopige) eindversie.

Alleen de eindversie is in dit verslag gerapporteerd. Van het eerste modelconcept bestaat nog een memo van sept. 1980 ref. [7]. De overeenkomst tussen de eerste en de eindversie van het model blijkt nog slechts enigszins in het basisconcept aanwezig.

Tussenliggende modelversies werden niet gerapporteerd. Resultaten daarvan voor zover van belang voor de gerapporteerde modelversie worden waar nodig in dit verslag besproken.

De uitvoerige discussies met dr. P. Nienhuis, in vele gevallen gevoerd langs de kanalen van de P.T.T., leverden een onmisbare bijdrage aan de ontwikkeling van het model.

Daarnaast was de inbreng van drs. I. de Vries bij de interpretatie van experimentele gegevens en modelgegevens van grote waarde.

Ook de actieve begeleiding van de werkgroep WABASIM-zout dient in dit verband te worden genoemd.

Het aangeven van de relatie tussen het ontwikkelde zeegrasmodel en bestaande literatuurmodellen past in een bespreking van de methode van modelontwikkeling. In de eerste plaats moet dan geconstateerd worden dat het aantal modellen in de literatuur over zeegras uitermate gering is. Bovendien wijken die modellen sterk af van elkaar en van het hier ontwikkelde model. Het lijkt daarom verstandiger de essentiële punten van overeenkomst aan te geven.

Het basisconcept van het ontwikkelde model, namelijk het in rekening brengen van de voorgeschiedenis door een indeling in plantleeftijdsklassen ieder met eigen groei- en verlieskenmerken, is in principe overeenkomstig het basisconcept van een recent gepubliceerd model nl. van Short, F.T., 1980, ref. [6]. Short verdeelt weliswaar niet de planten in leeftijdsklassen, maar de bladeren in grootte-klassen ieder met eigen kenmerken hetgeen in principe vergelijkbaar is.

Met ander literatuurmodellen is althans in essentiële punten geen vermeldenswaardige overeenkomst aanwezig. De geringe overeenkomst zal niet in de laatste plaats te maken hebben met het gebrek aan bruikbare en gedetailleerde veldgegevens over zeegras in de literatuur.

2 Inleidende beschouwing over de essentie van het model

Een inleidende beschouwing over de essentie van het ontwikkelde model wordt gegeven omdat:

- a. het basisconcept, namelijk de introductie van (1) de voorgeschiedenis via de plantleeftijd en (2) een ruimtebeperking in de produktie van nieuwe planten sterk afwijkt van het concept waarop de meer bekende planktonmodellen zijn gebaseerd.
 - b. die essentie minder duidelijk aan het licht komt, wanneer de aandacht wordt opgeëist voor detailbeschrijvingen.
 - c. het modelgedrag in hoofdlijnen bepaald wordt door dit basisconcept.
- De laatstgenoemde reden houdt in, dat de aanvaardbaarheid van het basisconcept bepalend is voor de waarde van het model. Een duidelijke beschrijving van het basisconcept is dus noodzakelijk, te meer daar een eerdere beschrijving in de zeegrasliteratuur, voor zover mij bekend, niet gegeven werd.

De opstelling van het basisconcept

Om misverstand te voorkomen moet hier worden beklemtoond dat de nu volgende uiteenzetting van het basisconcept min of meer los staat van het model zoals beschreven zal worden in paragraaf 3. Het basisconcept moet gezien worden als een schematisatie waarin alleen dat aspect uit het model wordt belicht dat van overwegend belang is voor het modelgedrag.

Stel dat op zeker tijdstip de produktie van zeegras begint. We noemen dit tijdstip $t = 0$.

Het aantal planten per m^2 duiden we aan met $N(t)$.

Zou de toename van het aantal planten per tijdseenheid constant zijn voor $t > 0$ en gelijk aan a dan is:

$$\frac{dN}{dt} = a \quad (1)$$

Is het aantal planten op $t = 0$ gelijk aan nul dan is de oplossing $N = at$. Deze toename van de plantdichtheid kan uiteraard niet eindeloos doorgaan. Er zijn in principe twee mogelijkheden waardoor de toename in de plantdichtheid kan worden afgeremd:

- a. een dichtheidsafhankelijk verzadigingseffekt in de groeisnelheid, of een bij grotere plantdichtheid toenemende sterfte.
- b. een eindige plantleeftijd.

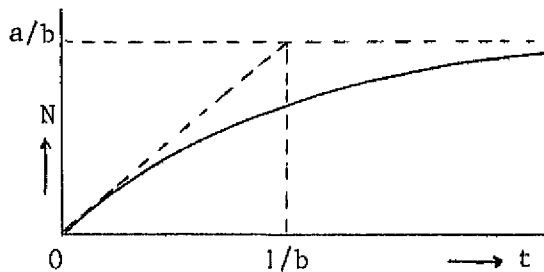
(N.B.: andere remmende factoren, zoals in het werkelijke model van paragraaf 3.2 in rekening gebracht, blijven in deze schematisatie achterwege.)

ad a). De eerste mogelijkheid zou in model beschreven kunnen worden als:

$$\frac{dN}{dt} = a - bN \quad (2)$$

met als oplossing $N = \frac{a}{b} (1 - e^{-bt})$.

In grafische vorm is de oplossing:



ad b). De tweede mogelijkheid, waarin het effect van de eindige plantleeftijd L , zou in model beschreven kunnen worden als:

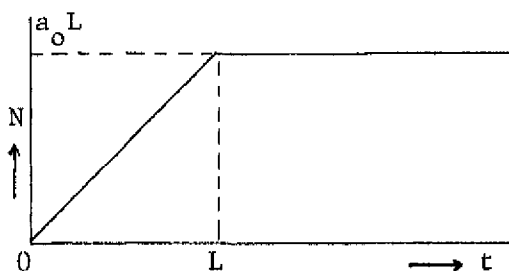
$$\frac{dN}{dt} = a(t) - a(t-L) \quad (3)$$

waarin $a = a_0$ voor $t \geq 0$
 $a = 0$ voor $t < 0$

met als oplossing

$$N = a_0 t \text{ voor } 0 \leq t \leq L$$
$$N = a_0 L \text{ voor } t > L.$$

In grafiek:



Opgemerkt dient te worden dat bij de tweede mogelijkheid de toename van de plantdichtheid voor $t > L$ gelijk is aan nul; de toename van het aantal nieuwe planten per oppervlakte- en tijdseenheid echter constant blijft en gelijk aan a_0 . Dus voor $t > L$ is de toename van nieuwe planten gelijk aan het verlies van oude planten per tijdseenheid.

Een meer algemeen geldige beschrijving zal uiteraard opgebouwd zijn uit een combinatie van beide genoemde mogelijkheden.

Alhoewel de voorgaande formulering een eindige bovengrens in de plantdichtheid oplevert is de beschrijving van de situatie toch niet goed.

De toename van het aantal nieuwe planten per tijdseenheid zal namelijk niet in de eerste plaats gereduceerd worden door de reeds aanwezige plantdichtheid zoals dat in vergelijking (2) is geformuleerd, maar meer door de mate waarin de ruimte door de aanwezige planten in beslag wordt genomen. Het is voor de hand liggend dat een volwassen plant meer ruimte in beslag zal nemen dan een jonge scheut.

Om het effect van ruimtebeperking in rekening te kunnen brengen is het nodig het aantal planten per m^2 te tellen, waarbij iedere plant vermenigvuldigd wordt met een weegfaktor die toeneemt met de plantleeftijd. Een oudere plant wordt op die manier zwaarder geteld dan een jonger exemplaar. De gemiddelde waarde van de weegfaktor is één. Nemen we bij wijze van voorbeeld, de weegfaktor lineair toenemend met de plantleeftijd dan is:

$$\text{weegfaktor} = 2 \frac{\text{plantleeftijd}}{L}$$

Opmerking: In feite is niet de leeftijd maar de biomassa van de plant maatgevend. In de gedetailleerde modelbeschrijving wordt daarmee ook gerekend. In deze principebeschrijving kan voor de leeftijd biomassa gelezen worden, wanneer de plant lineair met de tijd in biomassa zou toenemen.

Het aldus gewogen aantal planten per m^2 aangeduid met NG is dan een maat voor de door die planten ingenomen ruimte.

Om de uitdrukking voor NG af te leiden, beschouwen we eerst het werkelijke aantal planten per m^2 . Deze volgt uit een integratie van vergelijking (3):

$$N(t) = \int_{t-L}^t a(\tau) \cdot d\tau$$

Hierin is $a(\tau)$ de toename van het aantal nieuwe planten per tijdseenheid en oppervlakte-eenheid op het tijdstip τ waarbij $\tau \leq t$. De planten ontsproten op tijdstip τ hebben op tijdstip t een leeftijd $t-\tau$ en dus gezien het voorgaande, een weegfactor $2 \cdot \frac{t-\tau}{L}$.

Het gewogen aantal planten per m^2 in NG is derhalve:

$$NG = \frac{2}{L} \int_{t-L}^t a(\tau) \cdot (t-\tau) \cdot d\tau \quad (4)$$

De toename van het aantal nieuwe planten per tijdseenheid en oppervlakte-eenheid $a(t)$ wordt nu gelimiteerd door de grootte van NG . We kunnen dit als volgt formuleren:

$$\begin{aligned} a(t) &= a_0 \text{ voor } NG \leq NG_{\max} \\ a(t) &= 0 \text{ voor } NG > NG_{\max} \\ a(t) &= 0 \text{ voor } t < 0 \end{aligned} \quad (5)$$

dus $a(t) = a(NG, t)$.

Stel verder de duur van het groeiseizoen gelijk aan T .

Voor $t > T$ geldt: $a(t) = 0$.

Uit vergelijking (4) is met gebruikmaking van (5) $NG(t)$ op te lossen. Voor de analytische oplossing ervan wordt verwezen naar appendix A.

De vergelijkingen (3) en (5) beschrijven in gesimplificeerde vorm, het basisconcept waarop het ontwikkelde zeegrasmodel is gebouwd.

De eigenschappen van het basisconcept

We zullen de specifieke eigenschappen van het basisconcept bespreken aan de hand van de in de figuren 1, 2 en 3 gegeven oplossingen van vergelijkingen (4) en (5). Er zijn vier oplossingen gegeven voor vier verschillende waarden van de toenamesnelheid van nieuwe planten $a_0 = 90; 60; 30$ en 15 aantal/ m^2 .dag. De keuze van de overige vaste parameters is als volgt:

$$\begin{aligned} L &= 60 \text{ dagen} & (L = \text{plantlevensduur}) \\ T &= 110 \text{ dagen} & (T = \text{duur van groeiseizoen}) \\ NG_{\max} &= 2400 \text{ aantal}/m^2 & (NG_{\max} = \text{gewogen dichtheid waarboven ruimte-} \\ & & \text{beperking optreedt}). \end{aligned}$$

In de figuren 1, 2 en 3 is tevens uitgezet het werkelijke, dus niet gewogen, aantal planten/ $m^2 = N(t)$. Het werkelijke aantal planten volgt uit de vergelijking:

$$\frac{dN}{dt} = a(NG(t)) - a(NG(t-L)) \quad (6)$$

Tevens is uitgezet de gemiddelde leeftijd van de planten in de populatie $l(t)$. Deze is gedefinieerd als:

$$l = \frac{\frac{L}{2} \cdot NG}{N}$$

Worden de figuren voor de verschillende waarden van a onderling vergeleken, dan valt in de eerste plaats op, dat het karakter van de oplossing voor grote waarden van a_0 (90 en 60) sterk verschilt van die voor kleine waarden van a_0 (30 en 15).

Voor grote waarden van a hebben we een tweelobbige curve in het groeiseizoen, voor kleine waarden van a een eenlobbige curve.

De overgang van eenlobbig naar tweelobbig vindt plaats bij die waarde van a waarbij voor het eerst ruimtebeperking optreedt, dus waarvoor ergens in het groeiseizoen het criterium $NG > NG_{\max}$ wordt bereikt. Dit modelgedrag is als volgt te verklaren:

Bij kleine waarden van a is de produktie van nieuwe planten te gering om, in een periode gelijk aan de levensduur van een plant, zodanig in aantal toe te nemen dat er sprake is van ruimtebeperking. De produktie van nieuwe planten gaat in dat geval, zij het op een laag niveau, het gehele groeiseizoen ongehinderd door.

Wanneer de produktie van nieuwe planten groot is, hetgeen zal corresponderen met de situatie in het zeegrasveld op niet te grote waterdiepten (uit latere modelresultaten blijkt de grens te liggen bij ca. 2 m) treedt ruimtebeperking op. Tijdens ruimtebeperking wordt de produktie van nieuwe planten afgeremd en in het gegeven principemodel zelfs tot nul gereduceerd. Het verlies aan oude, veel ruimte in beslag nemende planten, gaat een rol spelen voor waarden van $t > L$. De ruimte die hierdoor vrij komt wordt in eerste instantie ingenomen door het uitgroeien van reeds aanwezige planten. Omdat de jonge generatie planten tijdens ruimtebeperking niet wordt aangevuld, veroudert de populatie, met als gevolg een sterke achteruitgang in het aantal planten per m^2 en daarmee ook in de ruimte door die planten ingenomen. De ruimtelimitatie $NG > NG_{\max}$ wordt op een gegeven moment opgeheven en de groei van nieuwe planten neemt opnieuw een aanvang. De populatie verjongt (zie figuur 1 en 2). De ontwikkeling van de populatie in de tweede helft van het groeiseizoen is een herhaling van die in de eerste helft van het groeiseizoen. Deze beschouwing heeft uiteraard alleen betrekking op de uitkomsten van het principe model, en niet op de fysische realiteit.

Het feit dat de curve maximaal tweelobbig is, en niet drie of meer, hangt samen met het gegeven dat het groeiseizoen ca. 2x de plantlevensduur bedraagt. Zou het groeiseizoen op kunstmatige wijze voor langere tijd in stand gehouden worden, dan zou een groter aantal oscillaties het gevolg zijn geweest.

Resultaten principemodel vergeleken met meetgegevens

Alhoewel de oplossing van het beschreven basisconcept niet pretendeert de meetgegevens te kunnen volgen, zijn in figuur 1 toch de meetgegevens van de plantdichtheid op 0,75 m waterdiepte ingetekend.

Uit de reeds aanwezige overeenkomst valt op te maken, dat de nog aan te brengen detaillering waarin het effect van licht, temperatuur, stroming en veroudering, de uitkomsten slechts in beperkte mate behoeft te modificeren. Hiermee is het belang van dit basisconcept aangetoond.

Verder valt uit de belangrijkste afwijking van de berekende dichtheid met de gemeten waarden, namelijk het te lang voortduren van de berekende najaarsgroei, op te maken dat het basisconcept nog te kort schiet. Het ziet er naar uit dat de plantlevensduur die in het principemodel constant gehouden werd in het najaar korter is dan in het voorjaar. Een criterium waardoor de plantlevensduur zou kunnen worden bepaald heb ik niet kunnen vinden.

Op de vergadering WABASIM-zout van 12-3-'81 werd gesteld, dat ook al zijn de causale factoren van een bepaald gemeten verschijnsel niet bekend, het model een dergelijk verschijnsel dan maar van buitenaf opgedrukt moet introduceren. Wel zal dan gezocht dienen te (blijven) worden naar die causale factoren. Op grond van deze uitspraak is gekozen voor twee waarden van de plantlevensduur, één lange levensduur voor de planten ontstaan in het begin van het groeiseizoen en één kortere levensduur voor de planten ontstaan in het laatste deel van het groeiseizoen.

Ook voor het tijdstip van overgang tussen voor- en naseizoen dient dan een aanname te worden gemaakt. Hierop wordt in paragraaf 3.2 teruggekomen.

3 Het zeegrasmodel

3.1 De biomassa van één zeegrasplant als functie van de tijd

Aangenomen wordt dat het biomassaverloop van één zeegrasplant als functie van de tijd te beschrijven is als een eerste orde proces. Dus:

$$\frac{dPL}{dt} = PL \cdot (RGS - RDS) \quad (1)$$

waarin: PL de biomassa van een zeegrasplant uitgedrukt in gram koolstof
 RGS de relatieve groeisnelheid in dag⁻¹, die een functie is van het licht I(t), de temperatuur T(t) en de plantleeftijd j
 RDS de relatieve sterftesnelheid in dag⁻¹, die een functie is van T en j, alsmede van de stroomsnelheid van het water waarin de plant zich bevindt.

Figuur 4 toont vergelijking (1) in Forrester-notatie.

Het zal duidelijk zijn, dat in deze formulering zowel de groeisnelheid RGS, via de diepteafhankelijkheid in het licht, alswel de sterftesnelheid RDS, via de diepteafhankelijke waterbeweging ten gevolge van golven, beiden functies zijn van de waterdiepte H waarin de plant zich bevindt.

Gesteld wordt:

$$RGS(I, T, j) = MRGS \cdot FI(I) \cdot FT_1(T) \cdot GS(j)$$

$$RDS(T, H, j) = MRDS \cdot FT_2(T) \cdot FH(H) \cdot DS(j)$$

waarin:

$$I = I_0 \exp(-kH) \quad \text{Wet van Lambert-Beer}$$

I_0 lichtintensiteit aan wateroppervlak in golflengtebereik 400-700 nm.

k extinktiecoëfficiënt.

Het verband tussen snelheidsvariabelen en stuurvariabelen intern (j), zowel als extern (I, T, H) is in Figuur 4 ook nog eens in Forrester-notatie afgebeeld. De geïntroduceerde functies werden als volgt gespecificeerd:

Lichtreduktiefactor FI(I)

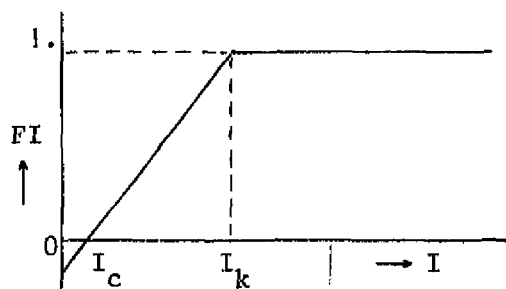
$$FI(I) = \frac{I - I_c}{I_k - I_c} \quad \text{voor} \quad 0 < I \leq I_k$$

$$= 1 \quad \text{voor} \quad I > I_k.$$

Relatie volgens Drew, 1979 [5].

$$I_k = 60 \text{ J.cm}^{-2}.\text{dag}^{-1}$$

$$I_c = 8 \text{ J.cm}^{-2}.\text{dag}^{-1}$$



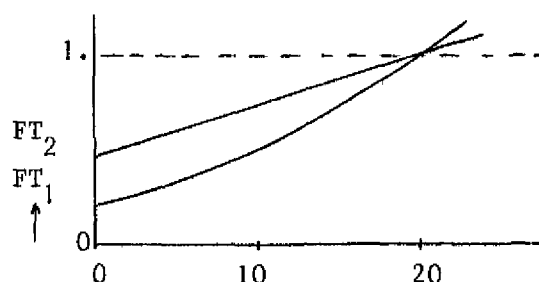
Temperatuur reductiefactor $FT_1(T)$, $FT_2(T)$

$$\left. \begin{aligned} FT_1(T) &= \theta_1^{(T-20)} \\ FT_2(T) &= \theta_2^{(T-20)} \end{aligned} \right\} \text{ van 't Hoff-} \\ \text{relaties}$$

T in °C

$$\theta_1 = 1,08$$

$$\theta_2 = 1,04$$



Maximale relatieve groeisnelheid

$$MRGS = 0,08 \text{ dag}^{-1} \quad (\text{uit Pellikaan [3] en McRoy [4]})$$

Maximale relatieve bladverliessnelheid in stilstaand water

$$MRDS = 0,013 \text{ dag}^{-1}$$

Een eerste schatting van deze waarde werd verkregen uit de volgende gegevens van Nienhuis en De Bree [2]:

- één nieuw blad wordt geproduceerd per 14 dagen
- het gemiddeld aantal bladeren per bladbundel is 3,4.

Uit deze beide gegevens volgt dat de relatieve bladproduktiesnelheid gelijk is aan:

$$\frac{1}{14 \times 3,4} = 0,021 \text{ dag}^{-1}$$

In een evenwichtssituatie is de bladproduktiesnelheid gelijk aan de bladverliessnelheid.

Deze gegevens werden verkregen uit waarnemingen van een zeegrasveld op 0,75 m diepte. Houden we rekening met een vergroot bladverlies ten gevolge van golfwerking op 0,75 meter, dat zal de waarde van MRDS wat lager zijn dan $0,021 \text{ dag}^{-1}$.

De uiteindelijk gekozen waarde $0,013 \text{ dag}^{-1}$ werd verkregen via een calibratie aan meetgegevens (zie paragraaf 5.1).

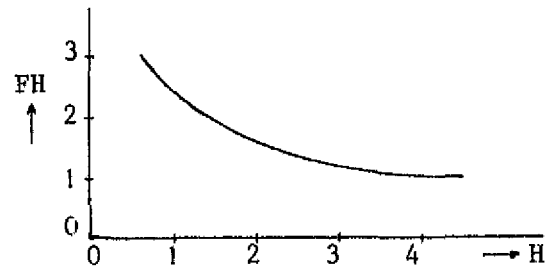
Versterkingsfaktor in bladverlies als gevolg van golfwerking $FH(H)$:

$$FH(H) = 1. + \delta \cdot e^{-\lambda \cdot H}$$

H = waterdiepte in m

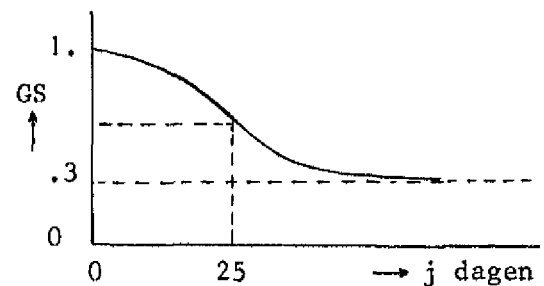
δ = 5

λ = $1,5 \text{ m}^{-1}$

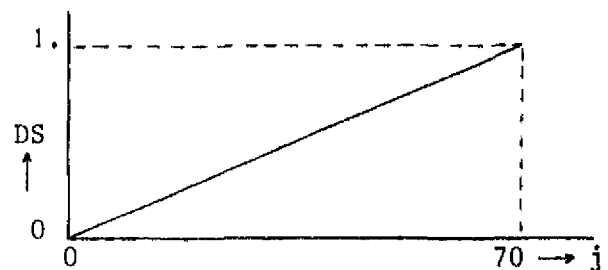


Verouderingsfuncties:

$$GS(j) = \frac{0,7}{1 + (j/25)^2} + 0,3$$



$$DS(j) = \frac{j}{70}$$

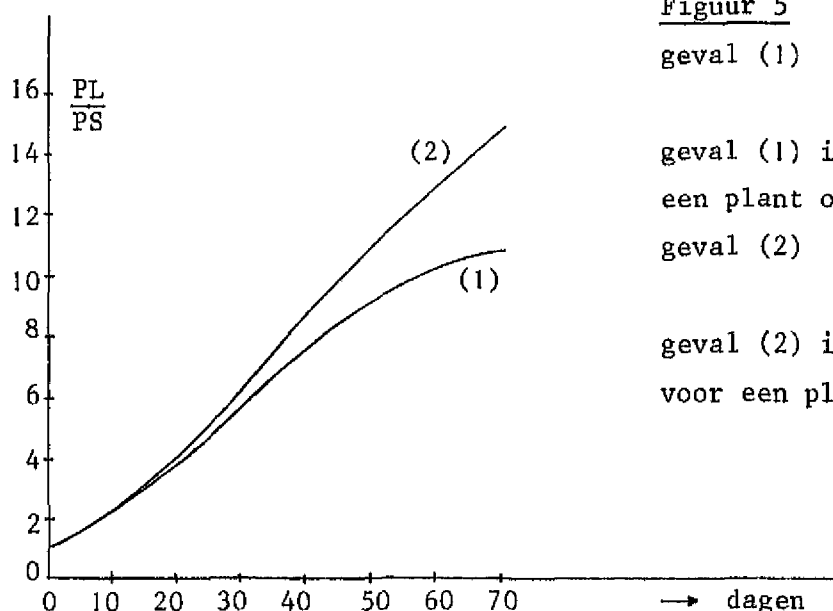


Bovenstaande functies pretenderen niet meer te zijn dan één speciale keuze uit de vele denkbare mogelijkheden. Vele andere keuzen werden gemaakt tijdens de simulatiestudie. De verschillen in modelresultaten voor verschillende keuze van functies of parameters blijkt meestal niet groot. De modelstructuur zoals geïntroduceerd in de inleidende beschouwing blijkt meer maatgevend voor het modelgedrag.

Korte toelichting bij enkele geïntroduceerde functies:

- a. de relatieve groeisnelheid neemt af door veroudering; de relatieve sterftesnelheid neemt juist toe door veroudering maar meer gelijkmatig
- b. de relatieve bladverliessnelheid neemt toe met de stroomsnelheid door getij, winddrift maar vooral golven
- c. de groeisnelheid is afhankelijk gesteld van de lichtintensiteit op de bodem. In het merendeel van de uitgevoerde simulatiestudies werd niet de waterdiepte, maar de waterdiepte minus $2/3$ maal de zeegrasplantlengte als representatieve diepte voor het licht beschouwd. Die aanname was gebaseerd op gegevens van Drew, 1979 [5] met betrekking tot het verloop van fotosynthese en chlorophyll over de lengte van het blad. In de gerapporteerde versie is van deze verfijning afgestapt, enerzijds omdat het effect ervan op het eindresultaat niet groot was, anderzijds omdat de plantlengte niet berekend werd, maar als gemeten grootheid in het programma werd ingevoerd, hetgeen als minder bevredigend werd ervaren.

Figuur 5 toont de oplossing van vergelijking (1) voor bepaalde waarden van de coëfficiënten.



Figuur 5

geval (1) $MRGS.FI.FT_1 = 0,08 \text{ dag}^{-1}$

$MRDS.FT_2.FH = 0,03 \text{ dag}^{-1}$

geval (1) is representatief voor
een plant op ca. 1 m diep

geval (2) $MRGS.FI.FT_2 = 0,08 \text{ dag}^{-1}$

$MRDS.FT_2.FH = 0,02 \text{ dag}^{-1}$

geval (2) is meer representatief
voor een plant op ca. 2 m diep.

PS is de biomassa van de zeegrasplant van leeftijd nul die gelijk is aan de biomassa van de scheut.

In het gerapporteerde programma is $PS = 6$. mg asvrij drooggewicht $\approx 2,4$ mg C.

3.2 De produktie van nieuwe scheuten

Aangenomen wordt dat de produktie van nieuwe scheuten per oppervlakte-eenheid toeneemt bij hogere waarden van licht en temperatuur. Verder wordt aangenomen dat die produktie geremd wordt bij toenemende waarde van de zeegrasbiomassa per oppervlakte-eenheid als gevolg van ruimtebeperking. Ten slotte wordt gesteld dat de biomassa van de scheut onttrokken wordt aan de biomassa levende wortelstokken. Dit heeft tot gevolg dat de produktie van nieuwe scheuten gelimiteerd wordt door de beschikbare biomassa levende wortelstokken.

In de inleidende beschouwing gegeven in paragraaf 2 kwam reeds naar voren, dat planten die zich uit nieuwe scheuten, uitgelopen in het najaar, ontwikkelen een kortere levensduur moeten bezitten dan planten ontstaan in het begin van het groeiseizoen. We onderscheiden in dit model twee soorten planten:

- de eerste soort ontwikkelt zich uit scheuten uitgelopen in het begin van het groeiseizoen. De groeiwijze van de eerste soort is aanvankelijk vegetatief later generatief dat wil zeggen de plant vertakt zich. In model wordt dit tot uitdrukking gebracht door de levensduur N van deze eerste soort lang te kiezen en wel $N = 70$ dagen.
 - de tweede soort ontwikkelt zich uit scheuten uitgelopen in het najaar. De groeiwijze van deze soort blijft vegetatief. De tweede soort krijgt in model een kortere levensduur M en wel $M = 40$ dagen.
- De specifiek keuze voor N en M volgde uit datafitting.

De produktie van het aantal nieuwe scheuten per oppervlakte- en tijdseenheid van de eerste soort wordt aangeduid met DNDTG, die van de tweede soort met DNDTV. De formulering van DNDTG is als volgt:

$$DNDTG = DNDTM \cdot FI(I) \cdot FT_3(T) \cdot FB(B) \cdot FW(W) \quad (2)$$

Hierin is:

DNDTM de maximale produktie van het aantal nieuwe scheuten per oppervlakte- en tijdseenheid

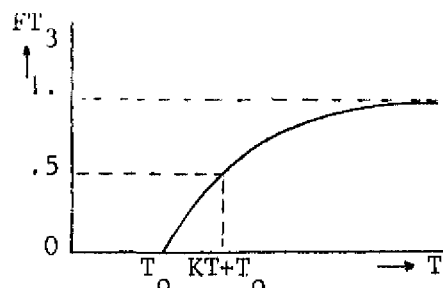
FI(I) de reeds gedefinieerde lichtreduktiefactor

$FT_3(T)$ een temperatuur reductiefactor gekozen als

$$FT_3 = \frac{T - T_0}{KT + T - T_0} \quad \text{voor } T > T_0$$

$$= 0 \quad \text{voor } T < T_0$$

dus volgens de Monod-relatie.

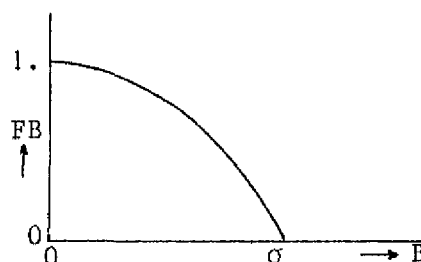


FB(B) een reductiefactor in de toename van nieuwe scheuten ten gevolge van ruimtebeperking.

B is de totale bovengrondse zeegrasbiomassa per m^2 .

$$FB = 1 - \left(\frac{B}{\sigma}\right)^2 \quad \text{voor } B \leq \sigma$$

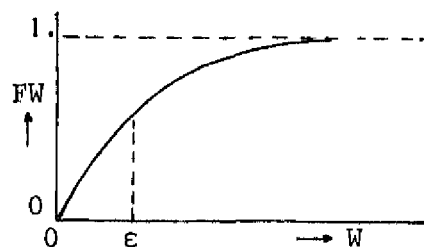
$$= 0 \quad \text{voor } B > \sigma$$



FW(W) een reductiefactor ten gevolge van een beperking in wortelstok-biomassa.

W is de levende ondergrondse biomassa per m²

$$FW = \frac{W}{W + \epsilon} \quad \text{voor } W \geq 0$$



In de gerapporteerde modelversie hebben de

hierboven geïntroduceerde coëfficiënten de volgende waarden:

$$DNDTM = 150 \text{ aantal.m}^{-2}.\text{dag}^{-1}$$

$$T_0 = 9 \text{ }^{\circ}\text{C}$$

$$KT = 3 \text{ }^{\circ}\text{C}$$

$$\sigma = 90. \text{ g asvrij drooggewicht.m}^{-2}$$

$$\epsilon = 1. \text{ g asvrij drooggewicht.m}^{-2}$$

Korte toelichting bij de specifieke keuze van enkele reductiefactoren.

- De temperatuurreductiefactor FT_3 is zodanig gekozen dat de groei pas begint wanneer een bepaalde temperatuur T_0 wordt overschreden. Het tijdstip van begin van groei kan door een geschikte keuze van T_0 in overeenstemming worden gebracht met meetgegevens. Omdat in de literatuur over landbouwgewassen vaak gesteld wordt dat het begin van groei niet samenhangt met de temperatuur, maar met de temperatuursom gerekend vanaf bijvoorbeeld 1 januari, werd in de gerapporteerde modelversie de keuze van T_0 niet door bovengenoemde criterium bepaald. Het begin van groei werd in deze versie als een invoergegeven opgelegd op dag 140.

De keuze van FT_3 had dus een willekeurige andere kunnen zijn (bijvoorbeeld overeenkomstig FT_1).

- De reductiefactor FB speelt een sleutelrol in dit model. Simulaties met verschillende vormen van FB werden uitgevoerd. De beste aanpassing aan de meetgegevens werd verkregen met een functie FB, die een geringe reductie bezit voor kleine B en een zeer grote reductie voor B groter dan een bepaalde waarde. De gekozen functie is één van de mogelijke functies, die aan deze voorwaarden voldoet.

Eveneens zijn simulaties uitgevoerd, waarin FB een gegeven functie werd verondersteld van de zeegrasbiomassa per volume-eenheid B/PL, in plaats van die per oppervlakte-eenheid B. (Hierin is PL de gemiddelde plantlengte.) Omdat enerzijds de modelresultaten niet te sterk beïnvloed werden door die alternatieve formulering, anderzijds gestreefd werd naar een model waarin geen gebruik wordt gemaakt van ingevoerde meetgegevens zoals PL, is van dit alternatief afgestapt.

- De reductiefactor FW speelt vooral een beperkende rol op grotere waterdiepten. Op grotere diepte is de biomassa B namelijk zo gering dat de voorgaande reductiefactor FB daar nauwelijks enige invloed heeft.

De formulering van het aantal nieuwe scheuten van de tweede soort, waaruit zich vegetatief groeiende najaarsplanten ontwikkelen, is als volgt:

$$\text{DNDTV} = \text{DNDT} \cdot \text{FI}(\text{I}) \cdot \text{FT}_3(\text{T}) \cdot \text{FB}(\text{B}) \cdot \text{FW}(\text{W}) \quad (3)$$

Deze formulering is volkomen identiek aan die voor nieuwe scheuten van de eerste soort, met uitzondering van de term DNDT. De toelichting kan dus beperkt blijven tot argumenten met betrekking tot de keuze van DNDT.

Bij simulaties waarbij voor DNDT een constante werd ingevuld (met dimensie $\text{aantal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{dag}^{-1}$) bleek de najaarsproduktie van nieuwe scheuten te lang door te gaan. Dit is ook niet verwonderlijk, daar de temperatuur in oktober beslist niet lager is dan die in het begin van het groeiseizoen, terwijl ook de instraling zeker op geringe diepte nog altijd voldoende is voor een aanzienlijke groei. Ook de reductiefactoren FB en FW worden in oktober-november eerder groter dan kleiner. Een bijzonder keuze voor DNDT was derhalve nodig. Die keuze is:

$$\text{DNDT} = \text{A} \cdot \text{DNDTG} (t-L)$$

waarin:

A een constante en

DNDTG.(t-L) de produktie van nieuwe spruiten van de eerste soort
L dagen terug.

De aanname, die hier gemaakt is, is dat een generatief uitgegroeide plant, alvorens af te sterven op de laatste dag van zijn leven (levensduur L), één of meerdere nieuwe scheuten van de tweede soort produceert. Hoeveel nieuwe scheuten hangt mede af van de constante A.

Deze aanname zou op basis van biologische argumenten te verdedigen zijn. Een zeegrasplant is namelijk éénjarig en bestaat uit wortelstokken en een bovengrondse plant die zich aanvankelijk vegetatief ontwikkeld, zich vervolgens vertakt (generatieve groei) en daarna weer opnieuw een vegetatieve groei vanuit de wortelstokken begint gedurende de loop van dat ene jaar.

In de gerapporteerde modelversie is $A = 1,4$.

Vanwege de introductie van twee soorten scheuten, uitlopend respectievelijk in het eerste en het laatste gedeelte van het groeiseizoen, is het ten slotte

nodig een tijdstip te definiëren dat het groeiseizoen in tweeën deelt. De bepalende factoren voor de keuze van dit tijdstip zijn niet bekend. Mogelijkheden daglichtduur, afnemende instraling, afnemende temperatuur? Gekozen werd het tijdstip DDAY = dag 215.

Het kiezen van zomaar een tijdstip van overgang van het ene proces naar het andere is uit modeloogpunt bezien niet bevredigend. Gelukkig blijken de modelresultaten weinig gevoelig voor de specifieke keuze van DDAY.

Dit is een gevolg van het feit dat omstreeks juli-augustus het biomassa-maximum wordt bereikt zodat de reductiefactor FB en daarmee de ontwikkeling van nieuwe scheuten in die maanden minimaal is. Het aantal scheuten dat door een verandering in DDAY gerekend wordt tot de eerste dan wel tot de tweede periode van het groeiseizoen blijft daarmee beperkt.

Figuur 6 toont vergelijking (2) en (3) in Forrester-notatie.

3.3 Het verlies aan planten

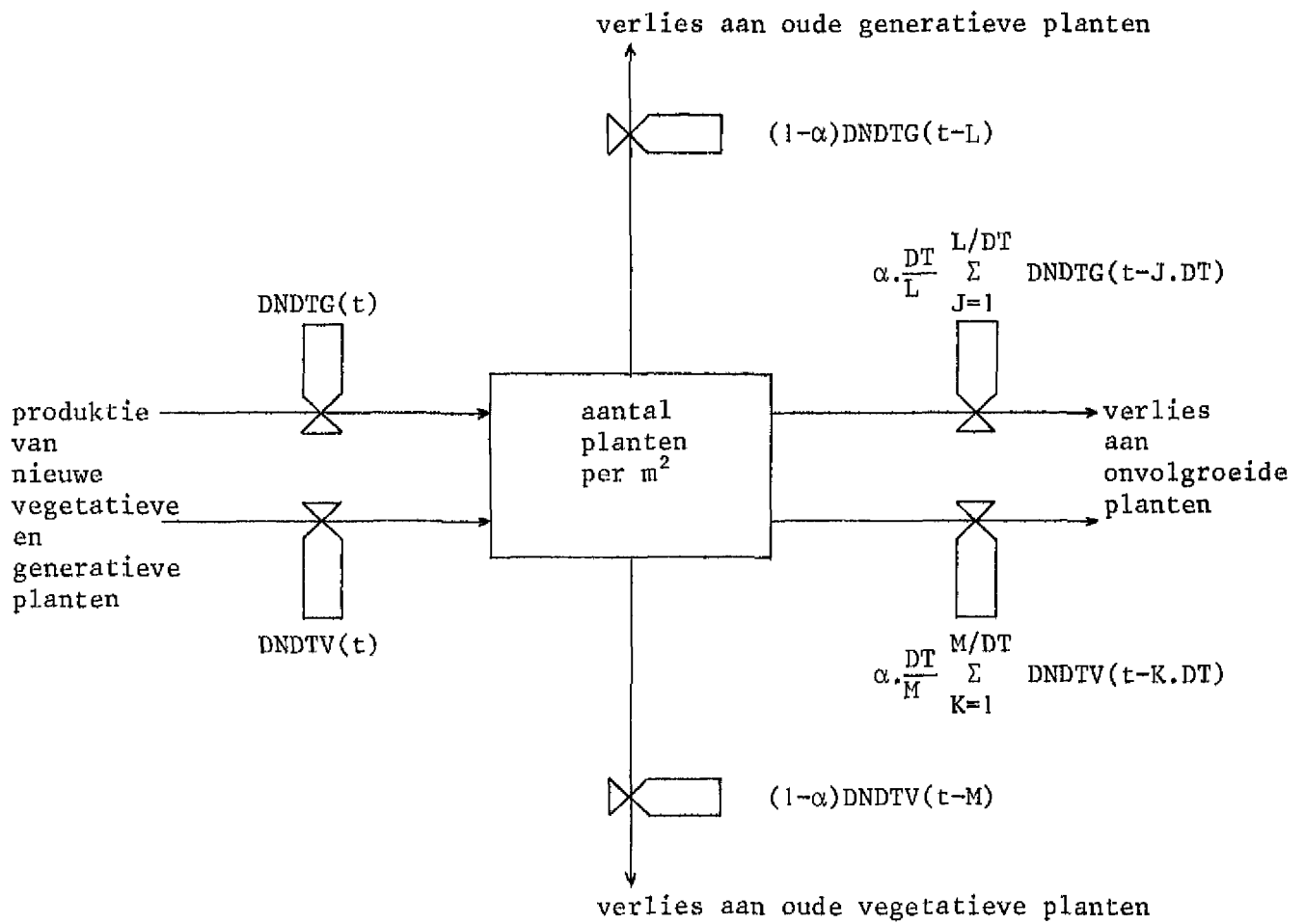
Aangenomen wordt dat generatieve planten die een leeftijd van L dagen bereiken uit het zeegrasveld worden afgevoerd. Eveneens verdwijnen de vegetatieve najaarsplanten die een leeftijd van M dagen hebben bereikt. (L = 70, M = 40.)

Het bovenstaande betreft het verlies aan oude planten. Het is niet realistisch aan te nemen dat alle planten hun maximum leeftijd bereiken. Daarom is ook nog aangenomen dat het verlies aan planten per leeftijdsklasse een constante fractie bedraagt van de oorspronkelijke produktie aan nieuwe scheuten waaruit die leeftijdsklasse is voortgekomen. Met andere woorden, het aantal planten ontstaan uit nieuwe scheuten van een bepaalde datum neemt lineair af met het voortschrijden van de tijd (leeftijd).

De fractie die per leeftijdsklasse verdwijnt uit het zeegrasveld is in de gerapporteerde modelversie zodanig gekozen, dat slechts de helft van het aantal planten, ontstaan uit het aantal nieuwe scheuten van een bepaalde datum, de maximale leeftijd L respectievelijk M dagen bereikt. Simulaties werden ook uitgevoerd waarbij de genoemde fractie niet constant maar leeftijdsafhankelijk werd gemaakt.

Het effect daarvan bleek beperkt te zijn.

Figuur 7 brengt de hiervoor genoemde aannamen in beeld.



DT is duur van één leeftijdsklasse

α is evenredigheidsfaktor

In gerapporteerde model: $DT = 0,5$ dag, $\alpha = 0,5$

$L = 70$ dag $M = 40$ dag.

Figuur 7 De produktie en het verlies van het aantal zeegrasplanten per m^2

3.4 De ondergrondse zeegrasbiomassa per m²

De levende ondergrondse biomassa per m² bestaande uit wortels en wortelstokken wordt aangeduid met W.

McRoy (1974) [4] stelt dat 17% van de bovengrondse C-fixatie, bepaald met C₁₄, wordt getransporteerd naar de ondergrondse biomassa W. Aangetekend moet daarbij worden dat dit gegeven afkomstig is uit een Alaska populatie, dat een naar verhouding hogere ondergrondse biomassa bezit vergeleken met de Grevelingenpopulatie. Het percentage van 17% is dus vermoedelijk aan de hoge kant voor de Grevelingensituatie. Op basis van de gegevens van McRoy werd aangenomen dat de toenamesnelheid in W evenredig zou zijn met de produktie van bovengrondse biomassa. De evenredigheidscoëfficiënt K₁ werd gevonden door aanpassing van de berekende W aan de meetgegevens. Hieruit kwam K₁ = 0,19, dat gezien de voorgaande aantekening dus wellicht aan de hoge kant is.

De ondergrondse zeegrasbiomassa neemt af door de produktie van nieuwe bovengrondse scheuten. Hier is sprake van een naar boven gericht transport van biomassa door het scheidingsvlak bodem-water. De afname in W is derhalve evenredig met DNDTG of DNDTV. De evenredigheidscoëfficiënt P_S is de reeds eerder gedefinieerde biomassa van de scheut, en bedraagt 0,0024 g C.

Tenslotte neemt de levende ondergrondse biomassa af door sterfte. Deze sterfte werd evenredig gesteld met het verlies aan planten per m².

De vergelijking voor de ondergrondse levende biomassa wordt:

$$\frac{dW}{dt} = K_1.PR - P_S.(DNDTG + DNDTV) - K_2.PLOSS \quad (4)$$

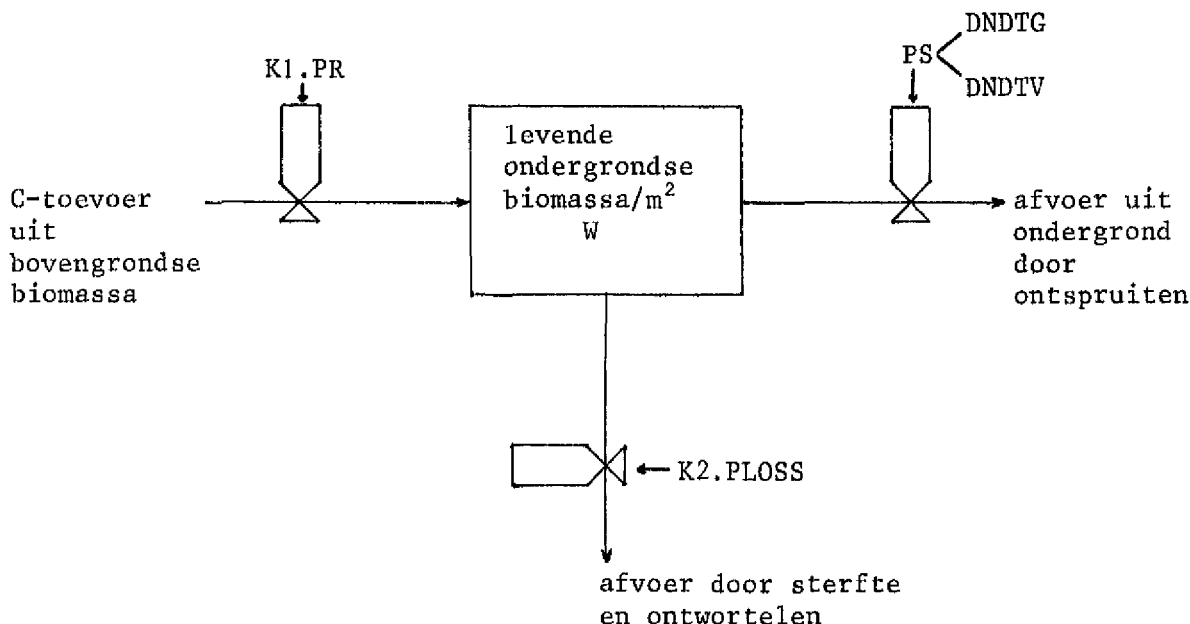
waarin:

PR de produktie van bovengrondse biomassa die is opgebouwd uit de produktie per plant per leeftijdsklasse maal het aantal planten per m² uit die leeftijdsklasse en dat gesommeerd over alle leeftijdsklassen

PLOSS het verlies aan planten per m².

Met de informatie gegeven in voorgaande paragrafen zijn de uitdrukkingen voor PR en PLOSS uit te schrijven. Omdat dit geen extra informatie oplevert kan verwezen worden naar het bijgevoegde rekenprogramma.

Figuur 8 brengt vergelijking 4 in beeld.



Figuur 8

De produktie en het verlies aan levend ondergrondse zeegrasbiomassa per m^2

3.5 De bovengrondse zeegrasbiomassa per m^2

De bovengrondse zeegrasbiomassa per m^2 aangeduid met B , kan worden berekend op basis van de gegevens uit de voorgaande paragrafen. Zoals gesteld bestaat B uit een sommatie van generatief groeiende planten per m^2 over alle leeftijds- klassen L/DT plus een sommatie van vegetatief groeiende najaarsplanten per m^2 over alle leeftijdsklassen M/DT . Dus:

$$B = \sum_{l=1}^{L/DT} BG_l + \sum_{m=1}^{M/DT} BV_m$$

Figuur 9 toont een overzicht van de modelstructuur. Hierin is BG_l de biomassa van een generatief groeiende plant van leeftijdsklasse l maal het aantal planten per m^2 uit die leeftijdsklasse. BV_m is op analoge wijze gedefinieerd. Omdat B op een gegeven tijdstip is opgebouwd uit planten van alle leeftijds- klassen is de informatie in B dus sterk afhankelijk van de voorgeschiedenis in de externe stuurvariabelen als licht, temperatuur en wind. Die voor- geschiedenis strekt zich uit over een periode van maximaal de totale plant- leeftijd is $L + M = 110$ dagen.

Voor het model betekent dit dat vergelijking (1) opgesplitst dient te worden in $(L+M)/DT = 220$ differentiaalvergelijkingen, die hun beginwaarden hebben op de 220 tijdstippen voorafgaande aan het tijdstip waarop B berekend wordt.

Voor de berekening van het aantal planten per m^2 voor de verschillende leeftijdsklassen is een zelfde opsplitsing in 220 vergelijkingen noodzakelijk. Hier ligt de zaak echter iets eenvoudiger omdat de basis differentiaalvergelijking waarmee het aantal planten per m^2 in een bepaalde leeftijds-klasse wordt beschreven, gemakkelijk analytisch is op te lossen. Ten gevolge daarvan is het aantal planten per m^2 , op een gegeven tijdstip t in een bepaalde leeftijdsklasse l direct uit te drukken in de produktie van het aantal nieuwe scheuten op het tijdstip $(t-1).DT$.

Tesamen met de differentiaalvergelijking voor de ondergrondse zeegras-biomassa bestaat het zeegrasmodel in de gerapporteerde versie derhalve uit 221 niet-lineaire, eerst-orde gewone differentiaalvergelijkingen voor de 221 toestandsvariabelen.

De oplossing hiervan is een kwestie van boekhouden waarvoor verwezen kan worden naar het bijgevoegde programma.

Een inhoudelijk belangrijk punt, dat beslist vermeld moet worden, is dat in de gerapporteerde modelversie het effect van zelfoverschaduwing op de groei niet in rekening is gebracht. De motieven voor deze verwaarlozing zijn de volgende:

Uit simulaties met andere modelversies, waarin het effect van zelfoverschaduwing wel werd meegenomen, bleek de berekende jaargemiddelde netto produktie van bovengrondse biomassa aanzienlijk lager uit te vallen dan de gemeten waarde. Het leidmotief bij de ontwikkeling van het zeegrasmodel is er van het begin af aan op gericht geweest een zodanig model te construeren, dat de gemeten hoge netto bladproduktiecijfers althans bij benadering zou kunnen reproduceren. Daartoe zijn met name allerlei factoren, die het blad- en plantverlies stimuleren in het model opgevoerd. Factoren die een tegenovergesteld effect sorteren als zelfoverschaduwing (of groeiremming door nutriëntenbeperking) zijn om die reden, wellicht ten onrechte, in de loop van de modelontwikkeling terzijde gelegd.

Een tweede minder belangrijk motief voor die verwaarlozing is, dat voor het goed in rekening brengen van de zelfoverschaduwing, additionele gegevens in model dienen te worden ingevoerd die althans voor een deel onbekend zijn.

Die gegevens zijn:

gemiddelde plantlengte

specifieke extinctiecoëfficiënt per eenheid plantbiomassa/m³

de verdeling van de plantbiomassa/m³ over de plantlengte

de verdeling van het chlorofyl over de plantlengte.

Alleen het eerste gegeven is bekend, over de laatste gegevens zijn in niet-gerapporteerde modelversies aannamen gemaakt.

De resultaten van die modellen bleken het meest gevoelig voor de aannamen over de verdeling van het chlorofyl over de plantlengte waarover juist de grootste onzekerheid bestaat.

Een derde en laatste motief voor de verwaarlozing hangt samen met een ervaring verkregen uit simulaties met de hiervoor genoemde modelversies. Werd namelijk aangenomen dat het chlorofyl over de plantlengte zodanig verdeeld was dat alleen het bovenste deel van de plant over een gegeven vaste lengte aan de produktie deelnam, dan vertoonde de formulering van de plantgroei een grote gelijkenis met het alreeds in rekening gebrachte effect van veroudering. Met andere woorden het valt te verdedigen dat via de keuze van de coëfficiënten in de verouderingsfunctie voor de groei een deel van het effect van zelfoverschaduwning toch ook al in rekening is gebracht in de gerapporteerde modelversie.

4 De uitvoer van het rekenprogramma

Een voorbeeld van de uitvoer van het rekenprogramma is gegeven in tabel 1, 2 en 3.

Toelichting:

Tabel 1 heeft betrekking op de zeegrasplanten die voor het tijdstip DDAY = 215 ontspruiten en die na een vegetatieve groei generatief verder groeien.

Tabel 2 heeft betrekking op planten die na DDAY ontspruiten en uitsluitend vegetatief groeien.

Tabel 3 is de sommatie van tabel 1 en 2 dus heeft betrekking op het totaal aan zeegrasplanten.

De eerste kolom aangeduid met DAY geeft het dagnummer gerekend vanaf 1 januari. Dus dag 140 correspondeert met 19 mei 1976.

De tweede kolom aangeduid met NUMBER geeft het aantal scheuten per m^2 dus de scheutdichtheid.

De derde kolom aangeduid met DN/DT geeft de toename in het aantal nieuwe scheuten per m^2 per dag.

De vierde kolom, aangeduid met PROD, geeft de produktie aan bovengrondse zeegrasbiomassa uitgedrukt in gram asvrij drooggewicht per m^2 per dag. Deze produktie is opgebouwd uit de produktie per plant per dag maal de plantdichtheid per m^2 plus de produktie aan nieuwe scheuten per m^2 per dag.

De vijfde kolom, aangeduid met DECAY, geeft het verlies aan bovengrondse zeegrasbiomassa uitgedrukt in gram asvrij drooggewicht per m^2 per dag. Dit verlies is opgebouwd uit bijdragen ten gevolge van bladverlies (zie figuur 4) en een bijdrage ten gevolge van plantverlies van oude zowel als onvolgroeide planten (zie figuur 7).

De zesde kolom, aangeduid met BIOM, geeft de bovengrondse zeegrasbiomassa uitgedrukt in gram asvrij drooggewicht per m^2 .

De volgende zeven kolommen geven de bovengrondse zeegrasbiomassa per m^2 opgesplitst in zeven leeftijdsklassen van ieder 10 dagen uitgedrukt in gram asvrij drooggewicht. Het aantal leeftijdsklassen is ten behoeve van de presentatie gecomprimeerd tot zeven, door samenvoegen van telkens twintig opvolgende klassen van een halve dag tot klassen van 10 dagen.

De laatste kolom, aangeduid met RHIZOMES, en ingevuld in tabel 3, geeft de ondergrondse zeegrasbiomassa per m^2 uitgedrukt in gram asvrij drooggewicht. Het rekenprogramma werd geschreven door ir. S. Groot. Een listing van het programma is bijgevoegd.

5 Resultaten en discussie

5.1 Bovengrondse zeegrasbiomassa en aantal planten per m²

De meetgegevens van de bovengrondse biomassa en het aantal planten per m² op 0,75 m diep zijn gebruikt om het model te calibreren. Zie figuur 10 en figuur 11.

De mate van overeenstemming tussen het resultaat van het gecalibreerde model en de meetgegevens zegt iets over de geschiktheid van het model de meetgegevens te kunnen reproduceren.

De afwijkingen blijken het grootst aan het einde van het groeiseizoen vanaf dag 271. Het model geeft dan te lage biomassa's en te hoge plantdichtheden vergeleken met de meetgegevens.

De onnauwkeurigheid in de meetgegevens speelt hier echter een rol. De gegevens van de plantdichtheid zullen dicht bij de modelwaarden moeten liggen omdat de lage gemeten plantdichtheid in die periode anders onwaarschijnlijk hoge biomassa's per plant zou opleveren. Een belangrijker punt dat opgemerkt kan worden is, dat het verloop in de biomassagegevens een vlakkere ofwel bredere top vertoont dan het gecalibreerde model. Een mogelijke oorzaak zou kunnen zijn dat de afvoer van verouderde planten uit het zee-grasveld in werkelijkheid minder momentaan plaatsvindt als in model wordt aangenomen.

De beschikbare meetgegevens, die niet gebruikt werden voor de modelcalibratie, dienen nu voor de modelverificatie.

Het zijn: de produktiegegevens van de bovengrondse biomassa
de produktiegegevens van de ondergrondse biomassa
de biomassacurve ondergronds
de biomassaverdeling over de vertikaal gesplitst in bovengrondse
en ondergrondse biomassa.

5.2 De produktie van bovengrondse biomassa

De netto-produktie van bovengrondse zeegrasbiomassa per m² berekend met het model blijkt aanzienlijk lager dan opgegeven wordt door Nienhuis en De Bree in NJSR 1980. Het verschil gemiddeld over het jaar bedraagt ca. een faktor 2. (Figuur 12). De interpretatie van de gegevens en de methode van de zeegras-produktiebepaling vormden het centrale thema van de discussie tussen de auteur en dr. Nienhuis plus drs. De Vries.

Het resultaat van die discussie wordt hier samengevat.

De zeegrasproduktiegegevens uit Nienhuis en De Bree (1980) zijn verkregen volgens de methode Sand-Jensen.

De netto-produktie per m^2 wordt hierbij berekend uit het produkt van de gemiddelde netto-produktie per bladbundel en het aantal bladbundels per m^2 .

De gemiddelde netto-produktie per bladbundel wordt verkregen met een blad-markeringstechniek toegepast op een aantal bundels die wat samenstelling betreft representatief dienen te zijn voor de populatie. De keuze van de te merken bladbundels aan het begin van ieder bemonsteringsinterval gebeurde zo goed mogelijk "at random". Het nemen van een goede steekproef, bestaande uit een beperkt aantal exemplaren (in dit geval meestal 10), die representatief is voor de populatie blijkt echter geen eenvoudige zaak.

Om namelijk een indruk te krijgen in hoeverre de steekproef representatief was voor de populatie werd het beschikbare basismateriaal als volgt bewerkt en onderling vergeleken. De biomassa van de gemerkte bladbundels gemiddeld per bundel aan het eind van het bemonsteringsinterval vermenigvuldigd met het aantal bladbundels per m^2 gemiddeld over het bemonsteringsinterval werd vergeleken met de bovengrondse zeegrasbiomassa van het permanent kwadraat. Onderstaande tabel geeft het resultaat.

Zeegras PQ Herkingen 1976

periode	A	B ₂	C=A×B ₂	D
23/2 -26/3	0,002	517	1,03	0,8
25/3 -11/5	0,008	436	3,49	1,0
11/5 -25/6	0,029	1695	49,16	26,2
23/6 - 5/7	0,034	2714	92,28	71,1
5/7 -19/7	0,033	4720	155,76	83,7
19/7 - 2/8	0,031	9738	301,88	81,4
2/8 -16/8	0,025	8950	223,75	80,1
16/8 -31/8	0,043	4982	214,23	71,3
31/8 -13/9	0,039	3280	127,92	41,7
13/9 -27/9	0,037	1998	73,93	25,05
27/9 -15/10	0,032	1337	42,78	22,8
15/10-27/10	0,022	965	21,23	18,4
			C _{gem.} =108,95	D _{gem.} =43,63

$$\frac{C_{\text{gemiddeld}}}{D_{\text{gemiddeld}}} = 2,5$$

A = gemiddeld gewicht gemerkte bladbundel aan het einde van de observatieperiode in g asvrij drooggewicht

B_2 = gemiddeld aantal bladbundels per m^2 in observatieperiode

$C = A \times B_2$

D = gemiddelde biomassa per m^2 over observatieperiode in g asvrij drooggewicht per m^2 .

Vergelijken van kolom C en D leidt tot de voorlopige conclusie dat de steekproef niet representatief zou zijn voor de populatie. De keuze van de bladbundels voor de markeringsexperimenten is te zwaar geweest; er zijn te weinig lichte ofwel kleine bladbundels meegenomen. Het gewicht per bladbundel is in de steekproef een faktor 2,5 groter dan die in de populatie gemiddeld over het jaar.

Deze conclusie is alleen terecht wanneer voldaan is aan de voorwaarden:

- a. De basisgrootheden A, B_2 en D zijn goed gemeten.
- b. A gemeten aan het eind van de observatieperiode is dezelfde als die gemiddeld over de observatieperiode.

Ten aanzien van de eerste voorwaarde wordt aangenomen dat de waarden van A en D redelijk "hard" zijn. Met betrekking tot B_2 is er wellicht enige onzekerheid. Het aantal bladbundels per m^2 is namelijk verkregen uit tellingen van een, opzettelijk niet representatief gekozen, monster van $10 \times 10 \text{ cm}^2$. De achtergrond hiervan is dat zeegrasbegroeiingen een sterke "patchiness" vertonen. Binnen 1 m^2 vindt men onbegroeide en dicht begroeide gedeelten. Het $10 \times 10 \text{ cm}^2$ monster is altijd genomen uit een dichtbegroeid gedeelte. De waarde B_2 werd verkregen door het aantal bladbundels geteld in het $10 \times 10 \text{ cm}^2$ monster te vermenigvuldigen met de verhouding tussen bovengrondse biomassa in permanent kwadraat en die in het monster. De aanname is dus dat het gewicht per bladbundel in het monster dezelfde is als die in het permanent kwadraat.

Aan de tweede voorwaarde b. is beslist niet voldaan. Immers een steekproef die representatief is voor de populatie aan het begin van een observatieperiode zal dat aan het eind niet meer zijn. De gemerkte bladbundels zullen aan het eind van de periode naar verhouding te zwaar zijn, omdat nieuwe dus lichte bundels, ontstaan binnen de observatieperiode, buiten de gemerkte steekproef vallen. Om een indruk te krijgen van de mogelijke fout zou voor dit facet als volgt gecorrigeerd kunnen worden:

$K = \text{gemiddeld gewicht bladbundel in observatieperiode} =$

$$\frac{1}{2} (\text{begingewicht} + \text{eindgewicht}) \approx \text{eindgewicht} - \frac{1}{2} * \text{netto groei per bundel in observatieperiode} = A - \frac{1}{2} * E * F.$$

De onderstaande tabel toont het resultaat voor de aldus gecorrigeerde gegevens.

Zeegras PQ Herkingen 1976

periode	A	$10^3 \cdot E$	F	$K = A - 1/2 \cdot E \cdot F$	$C' = B_2 \cdot K$
23/2 - 26/3	0,002	0,075	31	0,00084	0,433
25/3 - 11/5	0,008	0,126	47	0,00504	2,20
11/5 - 25/6	0,029	0,590	45	0,0157	26,65
23/6 - 5/7	0,034	0,660	12	0,0300	81,43
5/7 - 19/7	0,033	0,959	14	0,0263	124,08
19/7 - 2/8	0,031	0,947	14	0,0244	237,32
2/8 - 16/8	0,025	0,740	14	0,0198	177,39
16/8 - 31/8	0,043	1,110	15	0,0347	172,75
31/8 - 13/9	0,039	1,119	13	0,0317	104,06
13/9 - 27/9	0,037	0,795	14	0,0314	62,81
27/9 - 15/10	0,032	0,740	19	0,0250	33,39
15/10 - 27/10	0,022	0,358	12	0,0199	19,16
					$C'_{\text{gem.}} = 86,81$
					$\frac{C'_{\text{gemiddeld}}}{D_{\text{gemiddeld}}} = \frac{86,81}{43,63} \approx 2,0$

E = gemiddelde produktie per bladbundel in g.AFDW.dag⁻¹

F = aantal dagen van observatieperiode

K = gemiddeld gewicht bladbundel in observatieperiode in g AFDW.

Vergelijken van kolom C' en D leidt tot de conclusie dat ook na toepassing van een correctie, voor de overgang van het gewicht per bladbundel aan het eind van de observatieperiode naar de waarde gemiddeld over de observatieperiode de gemerkte bladbundels naar verhouding te zwaar zijn gekozen.

De overschatting in het gemiddelde gewicht per bladbundel gemiddeld over het jaar is nu een faktor 2.

Deze conclusie is uiteraard weer alleen juist wanneer A, B₂ en D goed zijn bepaald.

Uit bovenstaande tabellen kolom C' en D blijkt verder dat de overschatting op gaat treden in de periode na 5/7, waarin naar verhouding zeer veel kleine bladbundels voorkomen.

De vraag die in de discussie gesteld werd is:

- Is uit het beschikbare basismateriaal een betere schatting te verkrijgen van de netto-produktie van bovengrondse biomassa dan tot nu toe verkregen werd?-

Het antwoord op deze vraag luidt bevestigend en is afkomstig van Nienhuis.

De basisgegevens zijn namelijk als volgt te bewerken:

Beschouw de netto produktie per biomassa-eenheid door de gemeten produktie per bladbundel te delen door de biomassa per bladbundel. Door de zo verkregen relatieve netto produktie te vermenigvuldigen met de biomassa per m^2 van het permanent kwadraat wordt de netto produktie van bovengrondse biomassa per m^2 verkregen. We duiden deze berekeningsmethode aan met Methode II. De

berekeningsmethode volgens Sand-Jensen gebaseerd op de netto produktie per bladbundel maal het aantal bladbundels per m^2 duiden we aan met Methode I.

Methode II heeft ten opzichte van Methode I een tweetal voordelen.

Voordeel a.: Methode II maakt geen gebruik van het aantal bundels per m^2 en is dus onafhankelijk van een mogelijke fout in de bepaling van dat gegeven.

Voordeel b.: Methode II lijkt minder gevoelig voor de representativiteit van de steekproef. Verwacht wordt namelijk dat de netto groei per biomassa-eenheid minder afhankelijk is van de gemiddelde biomassa van de gemerkte bladbundel dan de netto groei per bladbundel. Anders gezegd: een 2x te zware bundel zal een bijna 2x te grote absolute netto groei opleveren per bundel, dus een overschatting van de produktie met een faktor 2, terwijl de relatieve netto produktie per biomassa-eenheid slechts een procentuele onderschatting zal bevatten ten gevolge van het feit dat de gemerkte bundel naar verhouding iets te oud is.

Onderstaande tabel toont het resultaat van de netto produktieberekening van bovengrondse biomassa gebaseerd op Methode II vergeleken met de netto bladproduktieberekening volgens Methode I.

Zeegras PQ Herkingen 1976

periode	$\frac{E.F}{K}$	$\frac{D.E.F.}{K}$	$\frac{D.E}{K}$	P_L	(Methode I)
23/2 -26/3	2,77	2,21	0,071	1,20	
25/3 -11/5	1,18	1,18	0,025	2,58	
11/5 -25/6	1,69	44,2	0,982	45,0	
23/6 - 5/7	0,266	18,9	1,58	21,7	
5/7 -19/7	0,511	42,75	3,05	63,4	
19/7 - 2/8	0,544	44,28	3,16	129,1	
2/8 -16/8	0,523	41,87	2,99	92,7	
16/8 -31/8	0,480	34,24	2,28	82,95	
31/8 -13/9	0,459	19,12	1,47	47,7	
13/9 -27/9	0,354	8,87	0,634	22,2	
27/9 -15/10	0,563	12,84	0,676	18,8	
15/10-27/10	0,216	3,98	0,332	4,15	
		274,4	+	531,5	+

$\frac{E.F}{K}$ = netto produktie van bovengrondse biomassa per biomassa-eenheid gedurende observatieperiode

$\frac{D.E.F}{K}$ = netto produktie van bovengrondse biomassa per m^2 gedurende observatieperiode in $g.AFDW.m^{-2}.periode^{-1}$

$\frac{D.E}{K}$ = netto produktie van bovengrondse biomassa per m^2 per dag in $g.AFDW.m^{-2}.dag^{-1}$

P_L = netto bladproduktie berekend volgens methode I per periode in $g.AFDW.m^{-2}.periode^{-1}$.

De netto produktie van bovengrondse biomassa per m^2 per jaar berekend met methode II is $274,4 g.AFDW.m^{-2}.jaar^{-1}$.

De netto bladproduktie berekend volgens methode I is $531,5 g.AFDW.m^{-2}.jaar^{-1}$. Nienhuis en De Bree (1980) maken ook nog een schatting voor de produktie van zeegrasstengels en bloeiwijzen hetgeen samen met de netto bladproduktie een netto produktie van bovengrondse biomassa per m^2 per jaar oplevert van $648,7 g.AFDW.m^{-2}.jaar^{-1}$ volgens methode I.

Conclusie: De jaarproduktie berekend met methode II is 2,35 maal lager dan berekend met methode I.

In figuur 13 wordt de gemeten bovengrondse zeegrasproduktie zoals bepaald volgens methode II vergeleken met het resultaat van de modelberekening. De overeenstemming is zeer goed; niet alleen het jaargemiddelde maar ook het verloop in het groeiseizoen wordt redelijk goed gereproduceerd. De nog aanwezige afwijking is klein ten opzichte van het verschil in resultaat tussen bepalingmethode I en II. Een verdere interpretatie van die nog aanwezige geringe afwijking is derhalve niet zinvol meer.

Samenvattende conclusie:

De produktie berekend in Nienhuis en De Bree (1980) NJSR lijkt een faktor 2,35 te hoog. Dit is een gevolg van het feit dat het aantal bundels per m^2 maal het gewicht per bundel zoals verkregen uit de steekproeven een faktor 2,35 hoger lag dan in het permanent kwadraat. Een nieuwe produktiebepaling gebaseerd op een relatieve groei per biomassa-eenheid maal de biomassa per m^2 ligt een faktor 2,35 lager en is minder gevoelig voor fouten in de steekproef. De nieuwe produktiebepaling stemt goed overeen met het modelresultaat.

5.3 De produktie van ondergrondse biomassa

De produktie van ondergrondse biomassa berekend met het model correspondeert redelijk goed met de meetgegevens (zie figuur 14). Het model berekent in de tweede helft van het groeiseizoen dat wil zeggen vanaf augustus iets te lage produkties. De gemeten produktie in de periode 2 augustus-16 augustus (dag 215-229) is misschien een wat minder betrouwbare uitschieter. Het overige deel van de geconstateerde afwijking moet worden toegeschreven aan tekortkomingen van het model. Kennelijk wordt in de tweede vegetatieve groeiperiode een groter deel van de bovengrondse produktie naar de ondergrondse biomassa getransporteerd dan in het begin van het groeiseizoen. Het model introduceert hiervoor een constant percentage namelijk 19% gebaseerd op een gegeven van McRoy [4].

5.4 Het verlies aan bovengrondse zeegrasbiomassa

Het berekende verlies aan bovengrondse zeegrasbiomassa als funktie van de tijd is weergegeven in figuur 15. Vergelijkingsmateriaal in de vorm van meetgegevens is hiervoor niet aanwezig.

Toch wordt de rekenuitvoer gepresenteerd omdat de detritusproduktie uit zeegras in het algemene model van de koolstofkringloop voor de Grevelingen een niet onbelangrijke rol vervult.

Uit de figuur valt de plotselinge toename op in het verlies aan biomassa omstreeks dag 210. Dit is een direkt gevolg van de aanname in het model dat planten ouder dan 70 dagen momentaan verloren gaan.

5.5 De bovengrondse zeegrasbiomassa per leeftijdsklasse

De rekenuitvoer van de bovengrondse zeegrasbiomassa in een aantal leeftijdsklassen is gepresenteerd in figuur 16. Zoals uit de figuur te zien valt bestaat de biomassa in de zomermaanden vrijwel uitsluitend uit oudere generatief uitgegroeide planten.

Het ontbreken van de jonge leeftijdsklassen in de zomermaanden is een direkt gevolg van de beperking in ruimte en/of wortelstokbiomassa op de produktie van nieuwe scheuten; een beperking die in de zomermaanden maximaal is.

Direkt vergelijk tussen modelresultaten en meetgegevens is niet mogelijk.

Om toch enige indruk te krijgen over de betekenis van de rekenuitvoer is in figuur 17 ter vergelijk een figuur uit Nienhuis en De Bree 1980 [2] weergegeven.

Het betreft hier de gemeten bovengrondse biomassa (o) van een uitgezocht monster van $10 \times 10 \text{ cm}^2$ uit het permanent kwadraat te Herkingen 1976, uitgesplitst in bladbiomassa (\square), stengels (x) en bloeiwijzen (Δ). Uit deze figuur is op te maken dat de generatieve planten (met stengels en bloeiwijze) in de maand augustus inderdaad het sterkst vertegenwoordigd zijn.

5.6 De verdeling van de zeegrasbiomassa over de diepte

Figuur 18 toont de gemeten verticale verdeling van bovengrondse zeegrasbiomassa. Behalve de gegevens van 1976 zijn in de figuur ook de beschikbare gegevens van andere jaren opgenomen.

De benedengrens waarop zeegras voor kan komen, komt overeen met die diepte waar de onderwater-lichtintensiteit gelijk is aan de compensatiewaarde I_c in de produktie-lichtintensiteitsrelatie.

Bij de in model aangenomen waarden van I_c en de extinctiecoëfficiënt k bedraagt de benedengrens ca. 5 meter. De bovenste waterlaag, waarin de lichtintensiteit groter of gelijk is aan de optimale lichtintensiteit I_k , is bij de in model aangenomen waarden van I_k en k gelijk aan ca. 3 meter. Met dit gegeven in gedachte is het dan verwonderlijk uit figuur 18 te moeten constateren dat er op een diepte van 2 á 3 meter een aanzienlijke afname in de zeegrasbiomassa wordt gevonden.

Om dit verschijnsel te kunnen verklaren is in het model een limitatie ingevoerd in de produktie van nieuwe scheuten bij een tekort aan ondergrondse zeegrasbiomassa op verschillende diepten. Figuur 19 laat inderdaad zien dat er tussen de 2 en 3 meter diepte nauwelijks nog ondergrondse biomassa aanwezig is.

Uit de uitgevoerde modelsimulaties blijkt nu dat: op geringe diepte, zeg tot op 1 m diepte, de zeegrasgroei uitsluitend beperkt wordt door ruimtebeperking. Op grotere diepte, zeg tussen 2 en 3 meter wordt de bovengrondse zeegrasgroei beperkt door een limitatie in ondergrondse biomassa. Tussen 1 en 2 meter is een overgangsgebied waarin beide beperkende factoren aanwezig zijn. Tussen 3 en 5 meter diepte spelen licht en ondergrondse biomassa beide een beperkende rol op de groei. En ten slotte is beneden de 5 meter diepte onvoldoende licht aanwezig voor groei.

0	
1	ruimtebeperking
2	overgang ruimte - ondergrondse biom. beperking
3	ondergrondse biom. beperking
↓	
z	licht + ondergrondse biom. beperking
5	
	onvoldoende licht voor groei

De vraag, die na bovengenoemde constatering, gesteld moet worden is:

"Welke externe factor veroorzaakt in het model het tekort aan ondergrondse biomassa op grotere diepte?".

Het antwoord op die vraag is te achterhalen door modelsimulaties uit te voeren bij verschillende waarden van de externe factoren als licht, temperatuur en wind. Het antwoord blijkt dan te zijn, de factor wind via het effect van de door wind opgewekte golven en stroom op de relatieve bladverliessnelheid. De invloed van dit effect op de ondergrondse biomassa is niet zonder meer te begrijpen en behoeft daarom een nadere toelichting. Golven en stroom hebben meer effect op het bladverlies in ondiep water dan in diep water. Dit bladverlies moet worden gecompenseerd door bladproductie. Op ondiep water is de produktie per biomassa-eenheid dus groter, als gevolg van het genoemde golfeffect, dan op diep water buiten het bereik van golven. De produktie aan ondergrondse biomassa is een vast percentage van de produktie aan bovengrondse biomassa. De ondergrondse biomassa krijgt dus per eenheid bovengrondse biomassa op dieper water buiten het bereik van golven minder energie toegevoerd dan op ondiep water. Een tekort aan ondergrondse biomassa zal dus eerder optreden op dieper water. Anders gezegd: de windgolven "maaïen" het zeegrasveld op waterdiepten die liggen binnen het golfbereik ten gevolge waarvan de produktie van wortelstokken in ondiep water meer gestimuleerd wordt dan die in dieper water.

5.7 De ondergrondse zeegrasbiomassa als funktie van de tijd

Uitgebreide simulaties met het model bij verschillende waterdiepten, waarbij meer aandacht werd besteed aan de interpretatie van bepaalde, aanvankelijk als van ondergeschikt belang beschouwde, kenmerken van het modelgedrag werden pas bij de afsluiting van het onderzoek uitgevoerd (mei 1981).

De ervaringen opgedaan tijdens die uitgebreidere simulaties tesamen met aanvullende gegevens verkregen van Nienhuis (d.d. 8-5-'81) hebben echter bepaalde inzichten opgeleverd over zeegrasgroei die, indien juist, uit wetenschappelijk zowel als uit beheersoogpunt, van wezenlijk belang lijken. Een uitgebreidere beschrijving van die ervaringen en gegevens lijkt daarom op zijn plaats.

Het aanvankelijk als van ondergeschikt belang beschouwde kenmerk van het modelgedrag betrof het verschijnsel dat de ondergrondse biomassa aan het eind van het jaar aangeduid met W(365), in het merendeel van de vroegere simulaties lager lag dan die in het begin van het jaar aangeduid met W(0).

Omdat het verschil niet groot was, namelijk gemiddeld genomen ca. 10%, werd aan dit punt door mij aanvankelijk weinig aandacht geschonken. Mijn bedoeling was bij de definitieve presentatie van de rekenuitvoer in dit rapport een zodanige beginwaarde $W(0)$ te kiezen dat de eindwaarde $W(365)$ gelijk was aan de beginwaarde. Dit is een voor de hand liggend criterium voor het kiezen van een beginwaarde. Het betekent in feite dat het gesimuleerde jaar wordt beschouwd als een standaardjaar en dat het biomassaverloop in evenwicht is met de externe condities in dat standaardjaar.

Bij de uitvoering van deze werkwijze werd het programma gedraaid bij verschillende waarden van $W(0)$ en bij verschillende waterdiepten, nodig om die keuze $W(0) = W(365)$ voor iedere waterdiepte te kunnen maken. Dit leverde echter het volgende onverwachte resultaat:

Voor diepten kleiner dan ca. 0,75 m evenals voor diepten groter dan ca. 2 m bleek voor iedere keuze van $W(0)$ de waarde $W(365)$ kleiner dan $W(0)$. Dat wil zeggen voor deze beide dieptezônes is nooit evenwicht mogelijk. De zeegras-biomassa verdwijnt in genoemde zônes na ca. 1 tot 3 van deze standaardjaren in successie. Voor het diepte-interval tussen ca. 0,75 m - 2 m was wel een evenwichtskeuze mogelijk. In figuur 21 en figuur 22 is die situatie gepresenteerd. Dit evenwicht bleek echter labiel! Dat wil zeggen dat door een kleine verstoring het modelgedrag ieder jaar verder van de evenwichtoplossing afraakt. Omdat $W(365)$ ca. 10% kleiner bleek dan $W(0)$ zal de biomassa ook in deze dieptezône na ca. een jaar of 10 verdwenen zijn.

Conclusie: Het ontwikkelde model geeft bij geschikte keuze van de beginvoorwaarde $W(0)$ een redelijk verloop van de zeegrasbiomassa over één jaar. De afwijking van de realiteit wordt echter groot wanneer de simulatie wordt voortgezet over meerdere jaren. Het model is instabiel en dus ongeschikt voor lange termijnvoorspellingen.

Opmerking: Het advies van Di Toro, naar voren gebracht op de WABASIM-vergadering d.d. 5 en 6 mei 1981, het model te draaien voor meerdere jaren, werd in feite gegeven om een eventueel instabiel modelgedrag aan het licht te brengen. De uitvoering van dit advies is dus nu niet meer nodig.

De mate van instabiliteit zoals in het voorafgaande beschreven is slechts gebaseerd op gegevens van 1976, waarbij 1976 als een standaardjaar werd beschouwd.

In het commentaar op het concept rapport vond Nienhuis het toch wenselijk die basis te verbreden door ook de zeegrasbiomassagegevens van 1974 en 1975 bij de berekeningen te benutten. Dit is uitgevoerd op 7-7-1981.

De resultaten kunnen als volgt worden samengevat:

- a. Het instabiele gedrag van het model is ook in 1974 en 1975 aanwezig.
- b. Omdat 1976 een jaar was met hoge zomertemperaturen en het model op gegevens van 1976 is gecalibreerd, is het gevolg dat in andere (koudere) jaren zoals 1974 en 1975 een nog snellere afname van de berekende ondergrondse biomassa wordt gevonden.

Naar de mening van Nienhuis, gegeven d.d. 8-7-1981, lijkt op grond van deze resultaten de berekende ondergrondse biomassa te gevoelig voor variaties in de jaartemperatuur. Als mogelijke oorzaak noemt hij de naar zijn mening te hoge waarde (19%) van het energietransport van bovengrondse produktie naar de wortelstokken voor het Grevelingen zeegras.

Figuur 23 toont de vertikale verdeling van het jaar maximum in bovengrondse en ondergrondse zeegrasbiomassa zoals berekend met het model.

Deze modelresultaten kunnen vergeleken worden met de meetgegevens uit de figuren 18 en 19.

Tevens is in figuur 23 de met het model berekende jaarproduktie van bovengrondse biomassa op verschillende waterdiepten weergegeven.

De berekende P/B-verhouding blijkt ca. 3 te bedragen.

6 Hoe het model te verbeteren?

De voorgaande conclusie houdt een negatief waarde-oordeel in over het model waar het de direkte toepassing betreft. Uit het oogpunt van modelontwikkeling is de geconstateerde afwijking echter uitermate waardevol.

We zitten hiermee namelijk weer in de meest belangrijke fase d van het leerproces zoals beschreven in de paragraaf Materiaal en Methode. In dit leerproces hebben we aan de ene kant de modelafwijkingen die aangeven waar gezocht moet worden voor aanvulling of verbetering, aan de andere kant een hoeveelheid nog niet in model verwerkte biologische informatie waarin de gezochte aanvulling of verbetering mogelijk gevonden zou kunnen worden wanneer daar de gerichte aandacht op valt.

In dit specifieke geval heeft de additionele biologische informatie betrekking op gegevens van zeegrasvoortplanting via uit zaad ontkiemende planten. Wanneer de voortplanting door zaad in model zou worden opgenomen zullen de geconstateerde modelafwijkingen voor een belangrijk deel worden opgeheven.

De confrontatie tussen de modelafwijking en de additionele biologische informatie zullen we aan een aantal punten toelichten, waaruit dan tevens zal blijken in hoeverre die afwijkingen door de genoemde modeluitbreiding kunnen worden opgeheven en hoe een dergelijk uitgebreid model zich zal gedragen.

- a) Modelafwijking: Bij reproductie uit wortelstokken alleen neemt de zeegras-biomassa, in de dieptezône met de grootste biomassa, per jaar ca. 10% af. Additionele biologische informatie van Nienhuis per brief d.d. 8-5-'81 luidt letterlijk: "Eerste vegetatieve groei-start mei
- | | |
|---------------------------------------|-----------------------|
| ca. 10% kiemplanten uit zaad | } schatting De Bree". |
| ca. 90% ontspruiten uit wortelstokken | |
- b) Modelafwijking: Op diepte groter dan 2 meter verdwijnt de zeegrasbiomassa na een jaar of 1 à 2. Wanneer het verwaarlozen van kiemplanten hiervoor verantwoordelijk is, zou het aantal planten uit zaad afkomstig op die grotere diepte dus een hoger percentage dan 10% moeten uitmaken van het totale aantal planten.
- Additionele biologische informatie afkomstig van Nienhuis d.d. 8-5-'81. Het betreft hier gegevens van Herkingen d.d. 2-8-'76.

waterdiepte	aantekeningen op waarnemingsformulieren over plantlengten
3,5 meter	"korte wortelstokken, hoofdzakelijk zaailingen, enkele fructificaties"
4 meter	"wortels met korte wortelstok, 90% uit zaad voortkomende planten, enkele fructificaties"
4,5 meter	"wortels zeer kort, hoofdzakelijk zaailingen".

- c) Modelafwijking: Op diepten kleiner dan 0,75 m verdwijnt de zeegrasbiomassa na een jaar of 2 à 3. Ook hier zou het aantal zaailingen dus meer dan 10% van het totale aantal planten moeten uitmaken.

Aanvullende biologische informatie met betrekking tot dit punt is uit het beschikbare materiaal van de Grevelingen niet te halen.

In de literatuur ref.[8] echter wordt melding gemaakt van een duidelijke gelaagdheid naar herkomst van scheuten van *Zostera Marina*. Het betreft hier een overigens nauwelijks vergelijkbare situatie van een getijdegebied waar de bovenste laag (boven MLW) volledig bestaat uit zaailingen zonder wortelstokken in de winter, en de onderste laag (beneden MLLW) gekarakteriseerd wordt door scheuten uit wortelstokken die overwinteren.

- d) Een model waarin de voortplanting door zaad is opgenomen zou op diepte groter dan 2 meter een zeegrasveld opleveren dat ieder jaar opnieuw hoofdzakelijk uit zaailingen is voortgekomen. Het zaad moet van elders worden aangevoerd omdat op grotere diepte nauwelijks zaad geproduceerd wordt (zie onder b). Het is dan voor de hand liggend, dat het zeegrasveld op die diepte niet homogeen zal zijn.

Biologische informatie uit Nienhuis en De Bree 1977.

Zostera Marina groeit beneden 4 meter alleen in verspreide vlekken "scattered patches".

- e) Het huidige labiele karakter van het model kan door introductie van voortplanting door zaad slechts opgeheven worden indien kiemplanten en planten uit wortelstokken elkaar om een bepaalde reden, bijvoorbeeld ruimte, beconcurreren. Dat wil zeggen er moeten meer kiemplanten een groeikans krijgen wanneer er minder scheuten uit wortelstokken zijn en omgekeerd.

Aanvullende biologische informatie uit de bron Nienhuis d.d. 8-5-'81.

Het betreft hier weer kanttekeningen op waarnemingsformulieren betreffende plantlengten in het permanent kwadraat te Herkingen op 0,75 m diep.

datum	kanttekening
20-4-'76	kiemplanten aanwezig, gemiddelde lengte 3,24 cm
4-5-'76	kiemplanten aanwezig, gemiddelde lengte 4,96 cm
28-5-'76	geen kiemplanten meer.

Op de laatstgenoemde datum zet de groei van planten uit wortelstokken flink door (gemiddelde plantlengte 13,32 cm)

Mijn interpretatie van deze gegevens is, dat kiemplanten vroeger in het jaar beginnen met groei en in dichtheid gelimiteerd worden door de dichtheid van de later opkomende scheuten uit wortelstokken.

Kiemplanten vullen het eventuele tekort aan wortelstokplanten aan, en hebben daarmee een stabiliserende invloed op variaties in plantdichtheden.

- f) Een model waarin de voortplanting door zaad is opgenomen zou als resultaat opleveren dat een jaar met geringe zaadproduktie zou worden gevolgd door een jaar met minder zeegras, vooral op diepten kleiner dan 0,75 m en op diepten groter dan 2 meter. Zou een dergelijke situatie zijn opgetreden in de jaren 1979-1980? (Zie ook de Epiloog.)

Het huidige model zou als volgt de voortplanting door zaad in rekening kunnen brengen:

- a) de hoeveelheid zaad zou evenredig kunnen worden gesteld aan de biomassa bovengrondse zeegrasplanten in een bepaalde hogere leeftijdsklasse (van het voorafgaande jaar)
- b) de verspreiding van zaad kan bepaald worden uit berekening van het transport door windstromingen en door bezinking van zaad gedurende de tijd van bloei (in het voorafgaande jaar)
- c) de ontkieming van zaad zou beschreven kunnen worden als functie van onderwaterlicht en temperatuur (in het beschouwde jaar)
- d) een dichtheidsafhankelijke concurrentie kan beschreven worden tussen kiemplanten en planten uit wortelstokken.

Een dergelijke modeluitbreiding is in principe uit te voeren. Met dit uitgebreide model zou het dan mogelijk moeten zijn de aanvankelijke uitbreiding van de zeegrasvelden na afsluiting van de Grevelingen te simuleren.

Epiloog

In de vergadering WABASIM-zout van 12-3-'81 werd gesteld, dat de definitieve versie van het rapport dient te worden afgesloten met een epiloog waarin de aandacht wordt toegespitst op beheersrelevante zaken met betrekking tot zeegras.

Deze opdracht ligt in het verlengde van de hoofddoelstelling van WABASIM-zout en werd dus terecht gegeven.

Het WABASIM-zout project heeft namelijk als hoofddoelstelling de kennis omtrent zoute aquatische systemen zodanig te bundelen en in model te presenteren, dat dit bijdraagt tot beter begrip van genoemde systemen, zodat hieruit richtlijnen ten behoeve van waterkwaliteitsbeheer kunnen worden afgeleid.

De ontwikkeling van het zeegrasmodel heeft inderdaad in de eerste plaats geleid tot inzichtsverhoging over de rol van externe factoren op zeegrasgroei. Het is mogelijk maar tevens noodzakelijk voor de beantwoording van beheersvragen over de grenzen en beperkingen van de huidige modelversie heen te kijken.

Beheersrelevante zaken zijn:

1. de invloed van nutriënten op zeegras en andersom
2. de invloed van maaien op zeegras
3. de bepalende factoren in de verspreiding en biomassa van zeegras, waaruit eventueel andere beheersmaatregelen zijn af te leiden.

Ad 1 De invloed van nutriënten op de zeegrasgroei

De invloed van nutriënten op de zeegrasgroei is van belang, omdat nutriënten-beheersing van het Grevelingenbekken via manipuleren met de Brouwerspuisluis in principe tot de mogelijkheden behoort. Op de vraag of nutriënten een beperkende rol hebben gespeeld in de jaren na de afsluiting is echter nog geen concreet antwoord gegeven. Het vermoeden bestaat dat dit niet of nauwelijks het geval was.

Dit vermoeden is versterkt ten gevolge van de waargenomen zeegrasontwikkeling na openen van de Brouwerspuisluis. De stikstoflimitatie aanwezig voor 1978 werd opgeheven na openen van de sluis ten gevolge waarvan de primaire produktie van fytoplankton aanzienlijk toenam.

Zou ook de ontwikkeling van het zeegras in de jaren voor 1978 door stikstof geremd zijn geweest dan had het zeegras zich in een versneld tempo na 1978 moeten uitbreiden. Het tegendeel werd echter geconstateerd. De hypothese

dat concurrentie om licht hiervoor verantwoordelijk zou zijn moest worden afgewezen; de extinctie blijkt niet of nauwelijks toegenomen na 1978.

Alhoewel dus niet met zekerheid kan worden gesteld dat nutriëntenbeperking op de zeegrasgroei geen rol van betekenis heeft gespeeld, kan wel met zekerheid gesteld worden dat er andere factoren in het spel zijn die een grotere invloed hebben op het verloop in de zeegrasontwikkeling.

Op de vraag welke factoren dat zouden kunnen zijn wordt ingegaan onder punt 3.

Ad 2 De invloed van maaïen op zeegras

Maaïen van zeegras als beheersmaatregel versterkt het in model al geïntroduceerde golfeffect. Het golfeffect bleek effectief in de reductie van zeegrasbiomassa op diepten kleiner dan ca. 1 meter. Maaïen heeft tot gevolg dat de produktie van wortelstokken wordt gestimuleerd omdat er een verjonging en dus grotere produktie optreedt in de bovengrondse biomassa.

Anderzijds heeft het opheffen van ruimtebeperking door maaïen tot gevolg dat de produktie van nieuwe scheuten toeneemt waardoor weer een afname in de wortelstokbiomassa. Het netto effect van beide factoren is een afname in wortelstokken. Maaïen is dus op den duur effectief indien de aanvoer van zaad uit aangrenzende gebieden kan worden voorkomen.

Eenmalig maaïen is slechts effectief voor een beperkte duur. Op een diepte van 0,75 m geeft het model een produktie in de zomermaanden van ruwweg 4 gram asvrij drooggewicht per dag. Vanwege de verjonging van de zeegrasplanten na maaïen zal bladverlies in de periode daarna geen rol van betekenis spelen. Dat wil zeggen dat binnen één maand na het maaïen de biomassa zeegras zijn oorspronkelijke waarde weer heeft bereikt. In hoeverre maaïen dan zinvol is, is de vraag.

Ad 3 De bepalende factoren in de verspreiding en bedekkingsgraad van zeegras, waaruit eventueel andere beheersmaatregelen zijn af te leiden.

In de voorgaande paragraaf, onder de aanhef "Hoe het model te verbeteren", werd gesteld dat de verspreiding en ontkieming van zaad een belangrijke rol speelt in de zeegrasontwikkeling.

Als mogelijke oorzaken van de geconstateerde afname in 1980 van de zeegrasverspreiding werden in de WABASIM-zout vergadering d.d. 12-3-'81 genoemd:

- a) vermindering van de zaadproduktie in de zeegrasvelden
- b) vermindering van de ontkieming uit zaad vanwege een toename van de anaërobie in de bodem van de Grevelingen.

Beide mogelijkheden sluiten aan bij de resultaten van het model.

Het model laat namelijk zien dat, wanneer voortplanting uit zaad niet aanwezig is, de zeegrasbedekking terugloopt, en wel als volgt:
bij waterdiepten tussen ca. 0,75 m en ca. 2 m met ca. 10% per jaar
bij waterdiepten groter dan ca. 2 m met ca. 50 tot 100% per jaar
bij waterdiepten kleiner dan ca. 0,75 m met ca. 30 tot 50% per jaar.
Indien in de jaren 1978 en/of 1979 geen zaad van betekenis werd geproduceerd, dan zou het model gedraaid voor de jaren 1978 t/m 1980 een zeegrasbedekkingspercentage hebben opgeleverd dat tussen 0,75 m en 2 m waterdiepte ruwweg 10 á 20% was afgenomen ten opzichte van 1978 en beneden 2 m waterdiepte zowel als boven 0,75 m een bedekkingspercentage dat gedecimeerd was ten opzichte van 1978.

Hetzelfde modelresultaat zou uiteraard worden verkregen indien niet de zaadproduktie in de jaren 1978 en/of 1979 was verdwenen, maar de ontkieming van zaad in de jaren 1979 en/of 1980 achterwege was gebleven.

Om te zien in hoeverre een dergelijk modelresultaat overeenstemt met de gegevens over de verspreiding van zeegras in 1978 respectievelijk 1980 wordt verwezen naar de zeegrasverspreidingskaarten K1 en K2.

Tevens is in figuur K3 een dieptekaart van het Grevelingenmeer gegeven waarin het gebied tussen waterdiepten van 0,75 m en 2 m gearceerd is weergegeven. Duidelijk is een overeenstemming waar te nemen van die gearceerde dieptezone met de zeegrasverspreiding in 1980. Die overeenstemming wordt zelfs nog beter wanneer men zich realiseert dat ten westen van de Veermansplaat het bedekkingspercentage van zeegrasvelden ook in 1978 al gering was, waardoor na een reductie van 10 á 20% de detectiegrens van het kaartje voor 1980 al snel wordt overschreden en dat gebied dus niet meer als zeegrasgebied wordt herkend.

Als eerste en meest belangrijke conclusie kan dus worden gesteld dat de verspreiding en ontkieming van zaad ook volgens het model inderdaad een belangrijke rol lijkt te spelen in de zeegrasontwikkeling. Op basis van deze conclusie zou een beheersmaatregel die erop gericht is de afzetting van zeegraszaad in een vooraf aangegeven gebied te verhinderen, op zijn praktische uitvoerbaarheid kunnen worden onderzocht.

Aangegeven kan nu reeds worden dat een dergelijke maatregel effectief kan zijn na 1 á 2 jaar op waterdiepten kleiner dan 0,75 m en op waterdiepten groter dan 2 m.

Voor de genoemde feasibility study is informatie nodig over de periode waarin zeegraszaad in het water wordt verspreid en op welke wijze.

Volgens informatie van Nienhuis drijft het zeegraszaad gedurende enige tijd

aan het wateroppervlak alvorens te bezinken. Het gevolg hiervan is een maximale verspreiding door waterstroming ten gevolge van wind. Die stromingen zijn immers aan het wateroppervlak maximaal. Afzetting van zeegraszaad zal dan plaats vinden op luwe plaatsen, die in de Grevelingen voornamelijk te vinden zijn in het oostelijk deel van het meer.

Naast de genoemde conclusie blijft nog de vraag hoe het komt dat de zaadproduktie in de zeegrasvelden in 1979 is afgenomen. Het antwoord hierop zou in de eerste plaats door biologen moeten worden gegeven. Nienhuis noemt de toenemende invloed van de draadwier *Chaetomorpha*. Die toename zou samen kunnen hangen met de toevoer van stikstof door de Brouwerspui sluis. De draadwier zou het zeegras verstikken, zodat het zeegras niet tot bloei komt. In hoeverre de weersomstandigheden van invloed zouden kunnen zijn op de omvang van de zaadproduktie kan enigszins worden afgetast door experimenteren met het ontwikkelde model. Het ligt namelijk voor de hand te veronderstellen dat de zaadproduktie evenredig zal zijn met de biomassa generatief uitgegroeide planten in de hogere leeftijdsklassen. Door het variëren van de externe stuurgrootheden in het model kan nagegaan worden waardoor een reductie optreedt in de biomassa generatieve planten van hogere leeftijdsklassen. Het blijkt dan, dat de volgende externe factoren een reductie van generatieve planten tot gevolg hebben:

- 1^e) lage watertemperaturen in de eerste helft van het jaar tot ca. half augustus
- 2^e) een warm najaar gerekend vanaf ca. half augustus in het voorafgaande jaar
- 3^e) stormen vooral in de maand september van het voorafgaande jaar.

De achtergrond van deze uitkomsten is de volgende:

Met betrekking tot punt 1

De groei van de vegetatief-generatieve plantensoort wordt vertraagd door lage watertemperaturen. Alleen de eerste helft van het jaar tot ca. half augustus is in dit opzicht van belang, omdat het ontstaan van nieuwe scheuten die generatief kunnen uitgroeien tot die periode is beperkt.

Met betrekking tot punt 2

Vanwege de korte levensduur van vegetatieve, niet bloeiende, najaarsplanten wordt door die planten minder energie toegevoerd aan de wortelstokken dan ze onttrekken bij het ontspruiten. Een warm najaar stimuleert de produktie van een groter aantal najaarsplanten per oppervlakte-eenheid. Het gevolg daarvan is een lage wortelstokbiomassa aan het eind van het jaar en als consequentie een vroeger optredende wortelstoklimitatie in het daaropvolgende groeiseizoen.

Met betrekking tot punt 3

De energie-onttrekking aan wortelstokken in het najaar, zoals hiervoor genoemd, wordt versterkt wanneer ook nog door een storm in het najaar de ruimtebeperkende faktor bij het ontstaan van nieuwe scheuten wordt verminderd. Speciaal stormen in de maand september hebben in dit opzicht betekenis omdat dan nog sprake kan zijn van ruimtebeperking.

Voor de beoordeling van die externe factoren in de jaren 1978 t/m 1980 beschouwen we de gegevens van het KNMI-station te Vlissingen.

Maandgemiddelde luchttemperatuur T_M .

Normale maandgemiddelde luchttemperatuur T_N .

Aantal dagen per maand met daggemiddelde windsnelheid groter of gelijk aan 13 m/sec. N_{storm} .

	1978		1979		1980		normaal jaar
	T_M	N_{storm}	T_M	N_{storm}	T_M	N_{storm}	T_N
jan.	3,9	1	-1,0	0	1,8	0	2,9
febr.	1,8	0	0,0	0	5,5	1	3,0
mrt.	6,3	3	4,7	2	5,5	0	5,2
april	7,3	0	7,8	0	8,1	0	8,4
mei	11,8	0	11,2	0	12,1	0	12,1
juni	14,6	0	14,4	0	14,8	1	15,3
juli	15,5	0	16,6	0	15,8	0	17,2
aug.	16,2	0	16,4	0	17,5	1	17,4
sept.	14,9	4	15,2	0	16,4	4	15,5
okt.	12,7	0	12,5	0	11,0	1	11,5
nov.	7,7	0	7,5	0	5,9	3	7,3
dec.	3,3	0	6,7	4	4,7	2	4,3

Misschien is de lage wortelstokbiomassa eind 1978 mede een gevolg van de stormachtige wind in de eerste helft van september 1978. Deze factor is genoemd onder punt 3.

Het jaar 1979 werd gekenmerkt door lage temperaturen tot en met augustus. Deze factor correspondeert met het genoemde onder punt 1.

Of deze factoren inderdaad bepalend zijn geweest voor de afname in de zaad- . produktie kan het snelst worden nagegaan door de zeegrasontwikkeling in 1981 te volgen. Blijft de zeegrasbiomassa afnemen dan moet naar andere bepalende factoren worden uitgekeken.

Referenties

- 1 Nienhuis, P.H. en de Bree, B.H.H. 1977.
Production and ecology of eelgrass (*Zostera Marina* L.) in the Grevelingen estuary, The Netherlands, before and after the closure,
Hydrobiologia, Vol. 52, 1 pp. 55-66.
- 2 Nienhuis, P.H. en de Bree, B.H.H. 1980,
Production and growth dynamics of eelgrass (*Zostera Marina*) in brackish Lake Grevelingen (The Netherlands),
Netherlands Journal of Sea Research, 14, 1 pp. 102-118.
- 3 Pellikaan, G.C. 1980.
De verspreiding en de groei van zeegras, *Zostera Marina* L, in relatie tot de instraling,
Studentenverslagen nr.D8, Delta Inst. v. Hydrob. Ond.
- 4 McRoy, C.P. 1974.
Seagrass productivity: carbon uptake experiments in eelgrass, *Zostera Marina*,
Aquaculture 4 pp. 131-137.
- 5 Drew, E.A. 1979.
Physiological aspects of primary production in seagrasses,
Aquatic Botany 7 pp. 139-150.
- 6 Short, F.T. 1980.
A simulation model of the seagrass production system.
In "Handbook of Seagrass Biology: An Ecosystem Perspective". Edited by Philips R.C. en McRoy, C.P., Garland STPM Press.
- 7 Verhagen, J.H.G. 1980.
Eerste concept van een zeegrasmodel,
Memo ML-47, WABASIM-zout.
- 8 Bayer, R.D. 1979
Intertidal zonation of *Zostera Marina* in the Yaquina estuary, Oregon.
Syesis, 12, pp. 147-154.

APPENDIX

Analytische oplossing van de vergelijkingen (4) en (3):

$$NG(t) = \frac{2}{L} \int_{t-L}^t a(\tau) \cdot (t-\tau) \cdot d\tau \quad (4)$$

met voorwaarden:

$$\begin{aligned} a(t) &= a_0 && \text{voor } NG \leq NG_{\max} \\ a(t) &= 0 && \text{voor } NG > NG_{\max} \\ a(t) &= 0 && \text{voor } t > T \text{ en voor } t < 0 \end{aligned} \quad (5)$$

$$\frac{dN}{dt} = a(t) - a(t-L) \quad (3)$$

met $N = 0$ voor $t < 0$.

Er zijn twee verschillende soorten oplossingen te onderscheiden, namelijk:

I De waarde voor a_0 is zodanig klein dat NG nooit de waarde NG_{\max} bereikt in de periode $0 < t < T$

dus geval I $NG(t) < NG_{\max}$ voor $0 < t < T$.

II In geval II geldt $NG(t) \geq NG_{\max}$ voor $0 < t < T$.

Beschouw eerst geval I $NG(t) < NG_{\max}$ dus

$$a(t) = a_0 \text{ voor alle } t \text{ tussen } 0 \text{ en } T.$$

Vergelijking (4) wordt dan:

voor $0 < t \leq L$

$$NG(t) = \frac{2}{L} a_0 \int_0^t (t-\tau) d\tau = \frac{2a_0}{L} \left(t\tau - \frac{1}{2}\tau^2 \right)_0^t = \frac{a_0 t^2}{L}$$

voor $L < t \leq T$

$$NG(t) = \frac{2}{L} a_o \int_{t-L}^t (t-\tau) d\tau = \frac{2a_o}{L} \left(\frac{1}{2}t^2 - t(t-L) + \frac{1}{2}(t-L)^2 \right) = a_o L$$

voor $T < t \leq T+L$

$$\begin{aligned} NG(t) &= \frac{2}{L} a_o \int_{t-L}^T (t-\tau) d\tau = \frac{2a_o}{L} \left(tT - \frac{1}{2}T^2 - t(t-L) + \frac{1}{2}(t-L)^2 \right) = \\ &= \frac{a_o}{L} (L+T-t)(L-T+t) \end{aligned}$$

voor $t > T+L$

$$NG(t) = 0$$

Vergelijking (3) in geval I wordt:

$$\text{voor } 0 < t \leq L \quad \frac{dN}{dt} = a_o \quad \rightarrow \quad N = a_o t$$

$$\text{voor } L < t \leq T \quad \frac{dN}{dt} = a_o - a_o \quad \rightarrow \quad N = a_o L$$

$$\text{voor } T < t \leq T+L \quad \frac{dN}{dt} = -a_o \quad \rightarrow \quad N = a_o (L+T-t)$$

$$\text{voor } T+L < t \quad \frac{dN}{dt} = 0 \quad \rightarrow \quad N = 0$$

Beschouw nu geval II.

In dit geval dienen verschillende perioden te worden onderscheiden.

P1) Periode $0 \leq t \leq t_1$ waarin $NG \leq NG_{\max}$ en $t_1 < L$
dan is

$$NG(t) = \frac{2}{L} \int_0^t a_o (t-\tau) d\tau = \frac{a_o t^2}{L}$$

$$NG(t_1) = NG_{\max} = \frac{a_o t_1^2}{L}$$

Hieruit volgt:

$$NG(t) = NG_{\max} \left(\frac{t}{t_1} \right)^2$$

$$\text{en } \frac{dN}{dt} = a_o \rightarrow N = a_o t$$

P2) Periode $t_1 < t \leq L$

dan is

$$NG(t) = \frac{2}{L} \int_0^{t_1} a_o (t-\tau) d\tau = \frac{2a_o}{L} \left(t t_1 - \frac{1}{2} t_1^2 \right) = NG_{\max} \left(2 \frac{t}{t_1} - 1 \right)$$

$$\text{en } \frac{dN}{dt} = a_o - a_o \rightarrow N = a_o t_1$$

P3) Periode $L < t \leq t_2$

waarbij $NG(t_2) = NG_{\max}$

dan is

$$\begin{aligned} NG(t) &= \frac{2}{L} \int_{t-L}^{t_1} a_o (t-\tau) d\tau = \frac{2a_o}{L} \left(t t_1 - \frac{1}{2} t_1^2 - t(t-L) + \frac{1}{2} (t-L)^2 \right) = \\ &= \frac{a_o}{L} (L-t+t_1)(L+t-t_1) \end{aligned}$$

$$NG(t_2) = NG_{\max} = \frac{a_o}{L} (L-t_2+t_1)(L+t_2-t_1) = \frac{a_o t_1^2}{L}$$

$$\rightarrow t_2 = t_1 \pm \sqrt{L^2 - t_1^2}$$

het minteken vervalt dus:

$$\rightarrow t_2 = t_1 + \sqrt{L^2 - t_1^2}$$

$$\text{en } \frac{dN}{dt} = -a_o \rightarrow N = a_o (t_1 + L - t)$$

P4) Periode $t_2 < t \leq t_1 + L$ waarin $NG < NG_{\max}$
dan is

$$\frac{dN}{dt} = a_o - a_o \rightarrow N = a_o(t_1 + L - t_2) = a_o(L - \sqrt{L^2 - t_1^2})$$

en

$$\begin{aligned} NG(t) &= \frac{2}{L} \int_{t-L}^{t_1} a_o(t-\tau) d\tau + \frac{2}{L} \int_{t_2}^t a_o(t-\tau) d\tau = \\ &= \frac{2a_o}{L} \left[tt_1 - \frac{1}{2}t_1^2 - t(t-L) + \frac{1}{2}(t-L)^2 + t^2 - \frac{1}{2}t^2 - tt_2 + \frac{1}{2}t_2^2 \right] = \\ &= \frac{a_o}{L} \left[t_1^2 - (t-t_2)\sqrt{L^2 - t_1^2} \right] \end{aligned}$$

P5) Periode $t_1 + L < t \leq T$

Hierin is

$$\frac{dN}{dt} = a_o \rightarrow N = a_o(t - t_2)$$

en

$$\begin{aligned} NG(t) &= \frac{2}{L} \int_{t_2}^t a_o(t-\tau) d\tau = \frac{2a_o}{L} \left(t^2 - \frac{1}{2}t^2 - tt_2 + \frac{1}{2}t_2^2 \right) = \\ &= \frac{a_o}{L} (t - t_2)^2 \end{aligned}$$

P6) Periode $T < t \leq L + t_2$

Hierin is

$$\frac{dN}{dt} = 0 \rightarrow N = a_o(T - t_2)$$

en

$$\begin{aligned} NG(t) &= \frac{2}{L} \int_{t_2}^T a_o(t-\tau) d\tau = \frac{2a_o}{L} \left(tT - \frac{1}{2}T^2 - tt_2 + \frac{1}{2}t_2^2 \right) = \\ &= \frac{a_o}{L} (T - t_2)(2t - T - t_2) \end{aligned}$$

P7) Periode $L+t_2 < t \leq L+T$

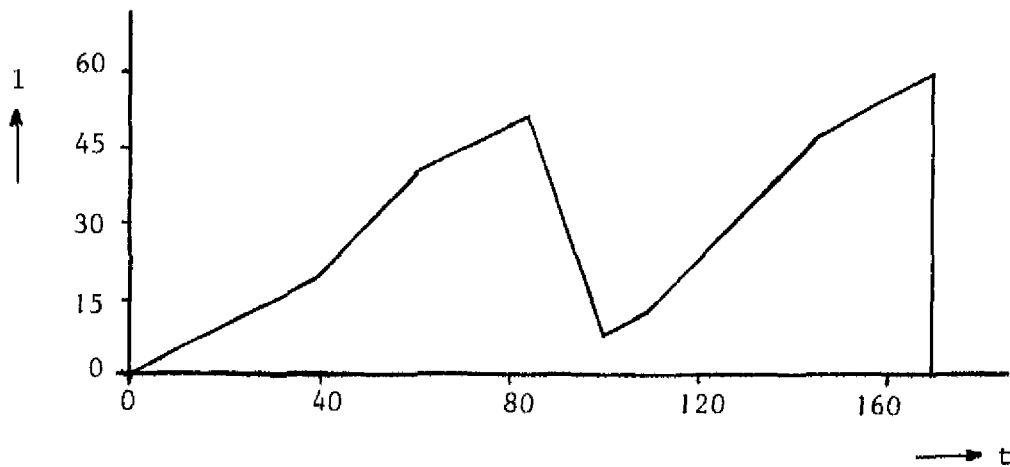
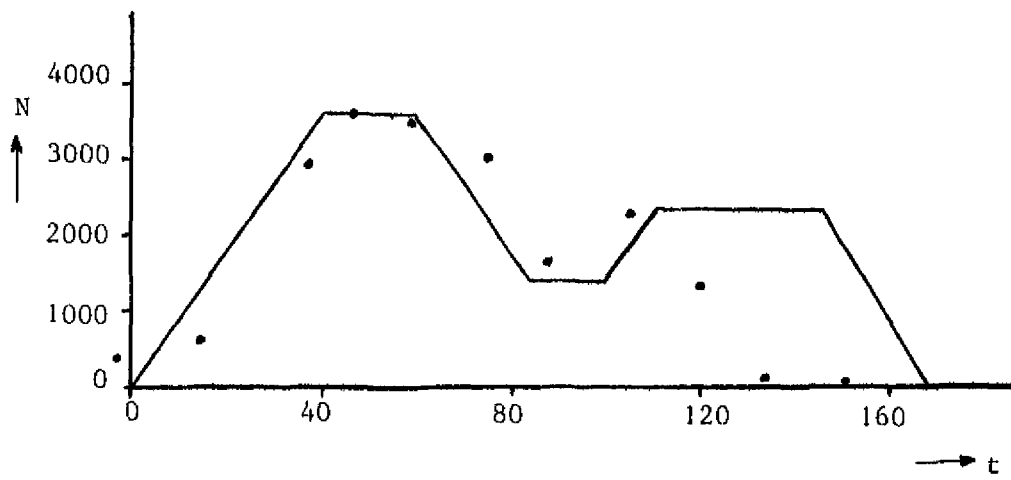
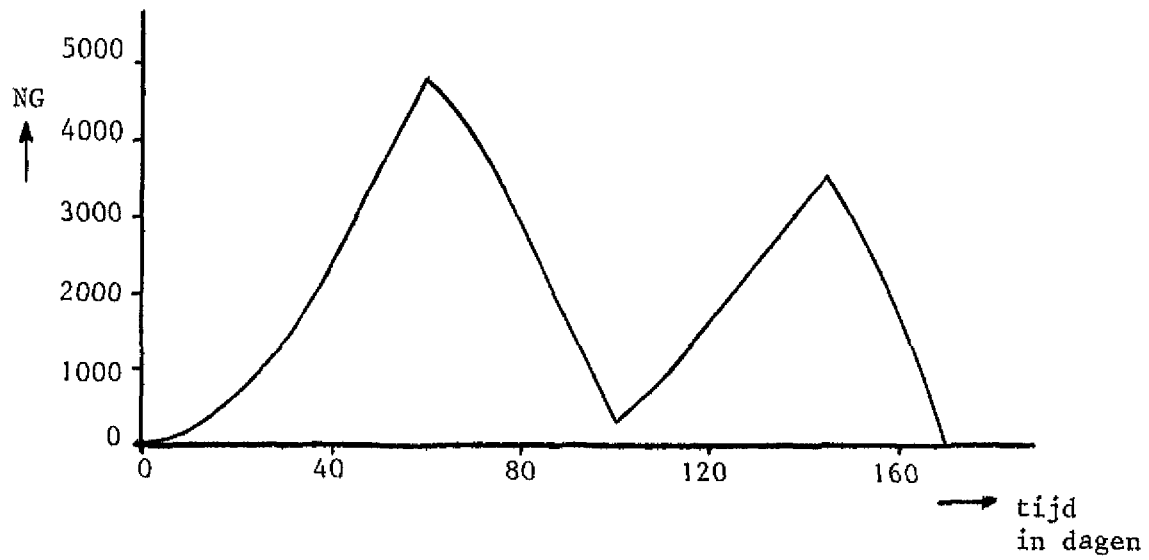
Hierin is

$$\frac{dN}{dt} = -a_o \rightarrow N = a_o (L+T-t)$$

en

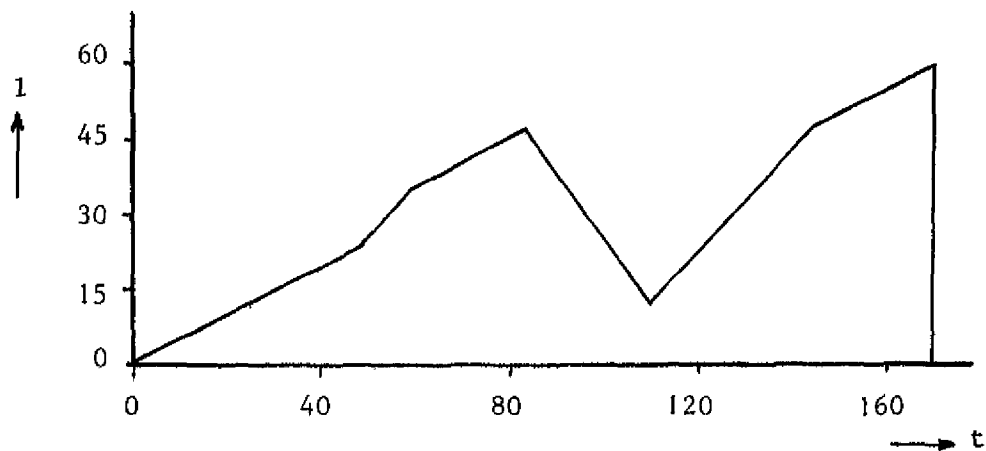
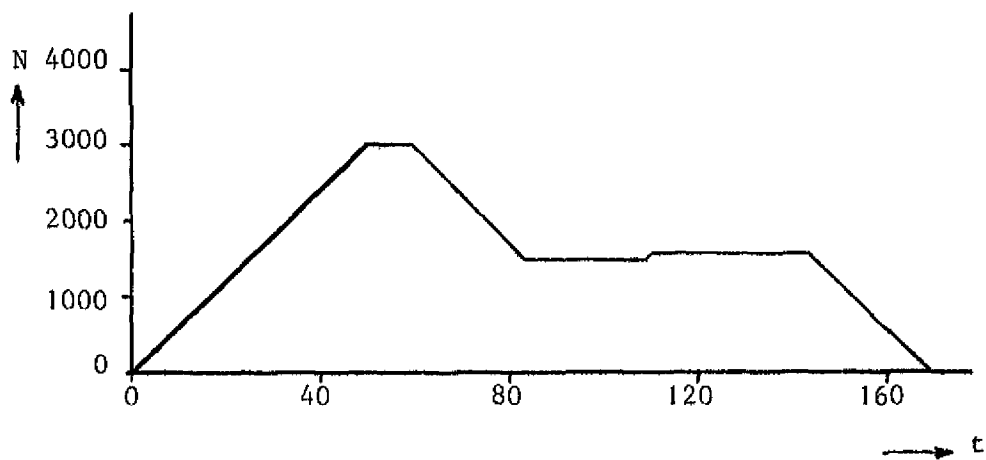
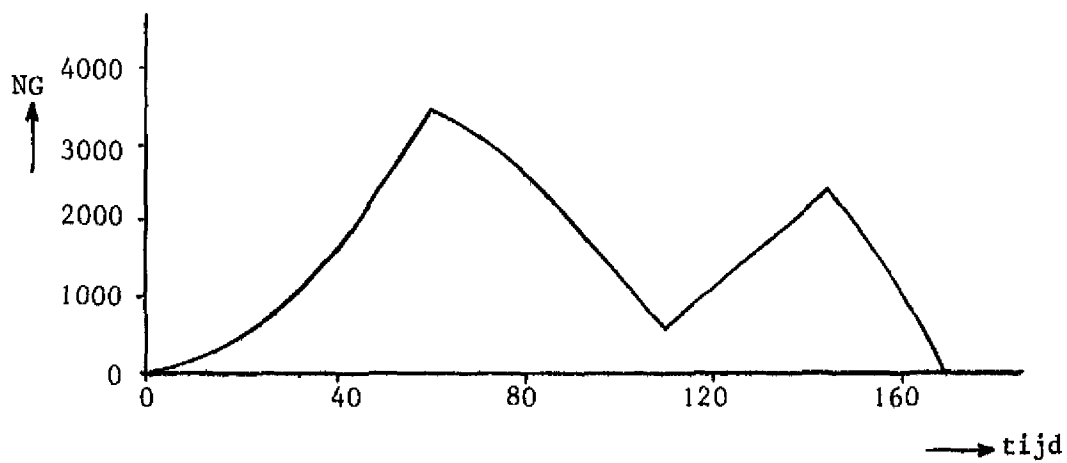
$$NG(t) = \frac{2}{L} \int_{t-L}^T a_o (t-\tau) d\tau = \frac{a_o}{L} (L^2 - (t-T)^2)$$

De oplossing is in de figuren 1 t/m 3 grafisch weergegeven.



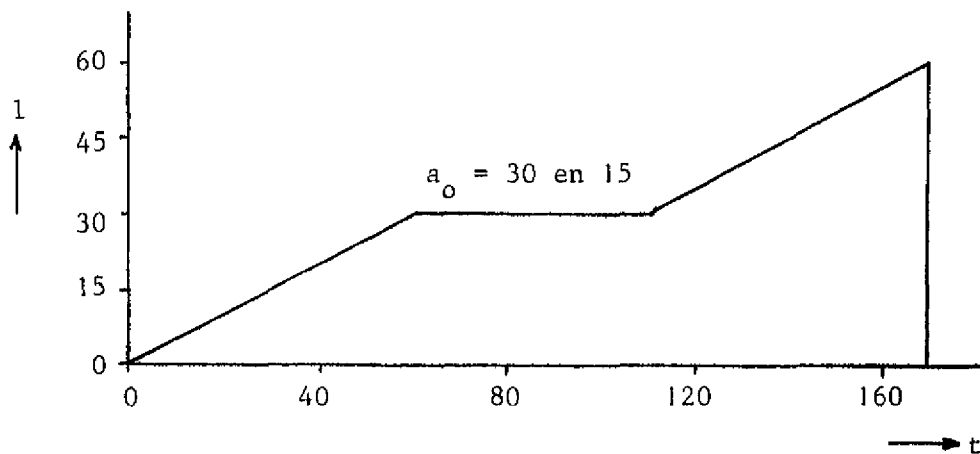
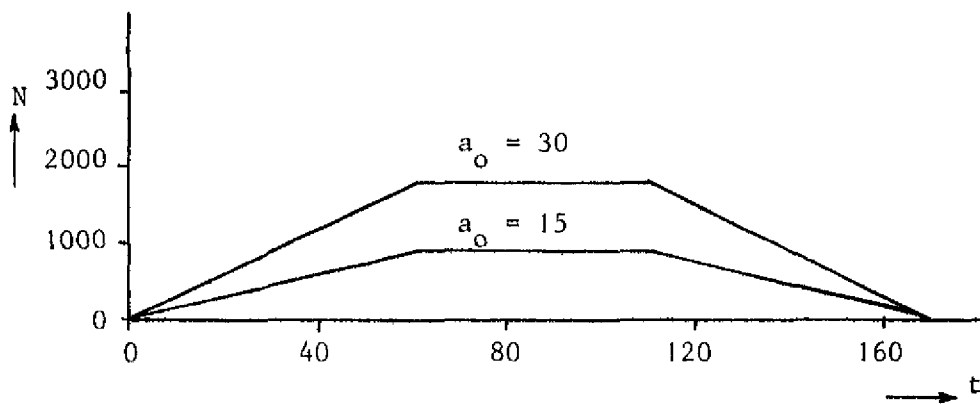
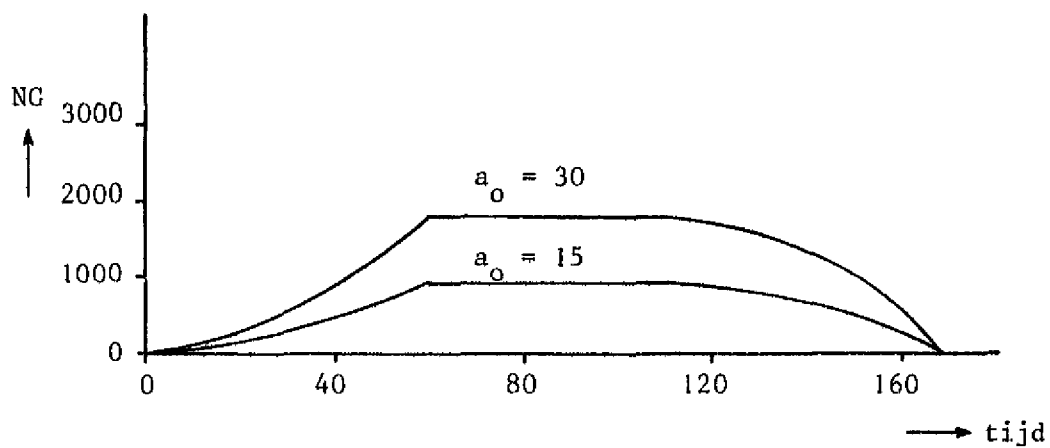
Figuur 1

Gewogen plantdichtheid NG in aantal/m^2 , plantdichtheid N in aantal/m^2 en gemiddelde plantleeftijd in dagen als functie van de tijd voor de waarde $a_0 = 90$ in $\text{aantal.m}^{-2}.\text{dag}^{-1}$.



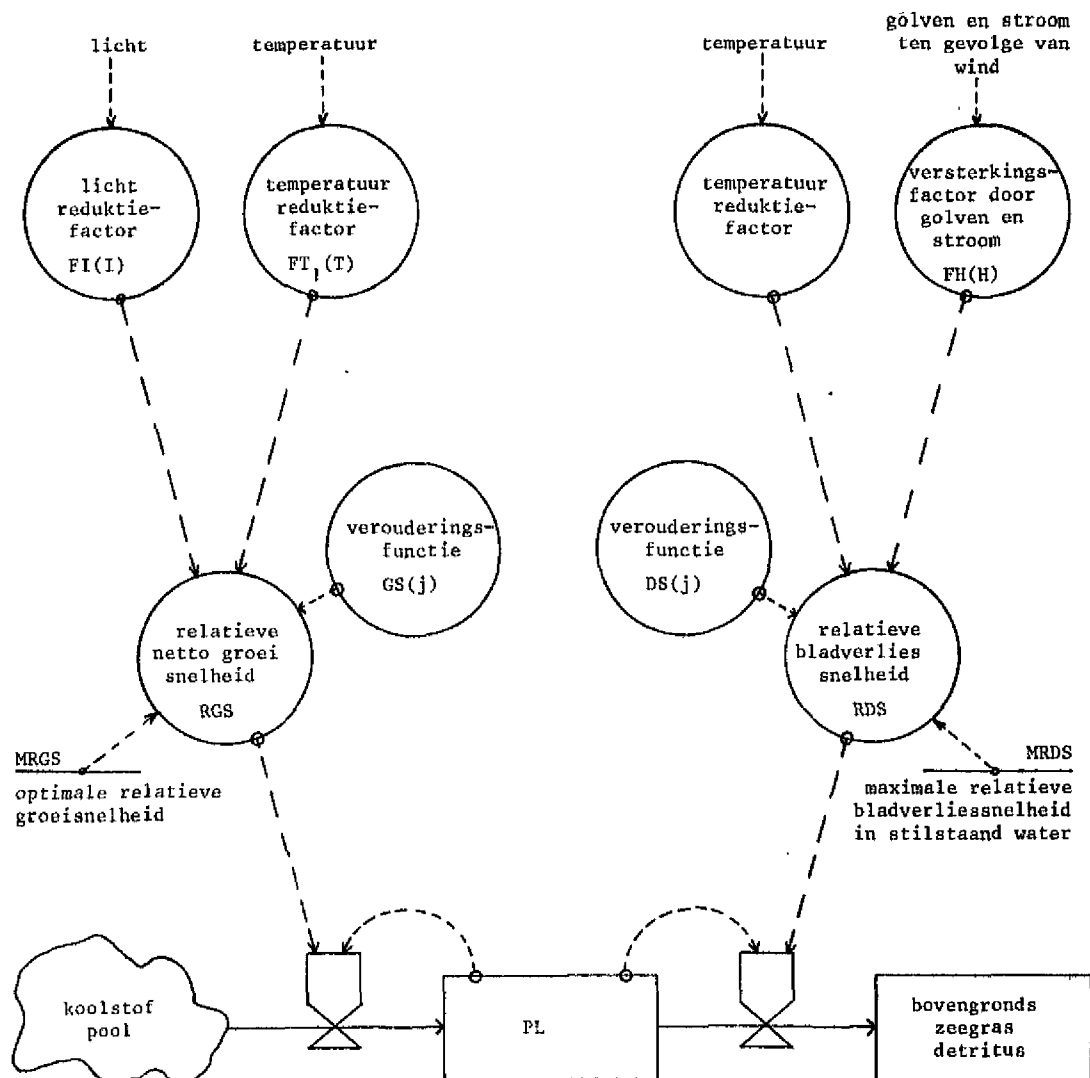
Figuur 2

Gewogen plantdichtheid NG in aantal/m^2 , plantdichtheid N in aantal/m^2 en gemiddelde plantleeftijd in dagen als functie van de tijd voor de waarde $a_0 = 60$ in $\text{aantal.m}^{-2}.\text{dag}^{-1}$.



Figuur 3

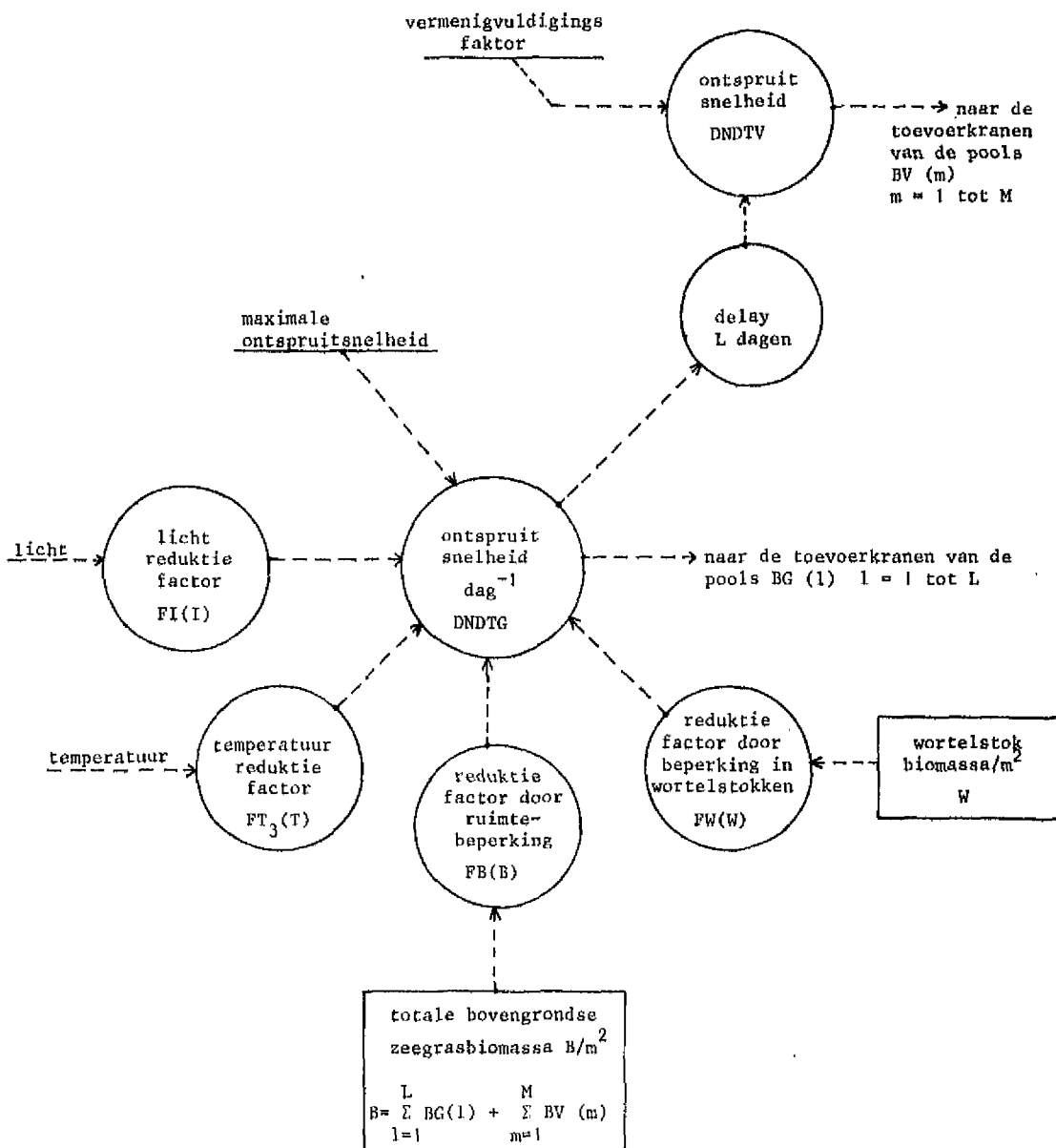
Gewogen plantdichtheid NG in aantal/ m^2 , plantdichtheid N in aantal/ m^2 en gemiddelde plantleeftijd in dagen als functie van de tijd voor de parameterwaarde $a_0 = 30$ respectievelijk 15 in aantal. m^{-2} .dag $^{-1}$.



Figuur 4

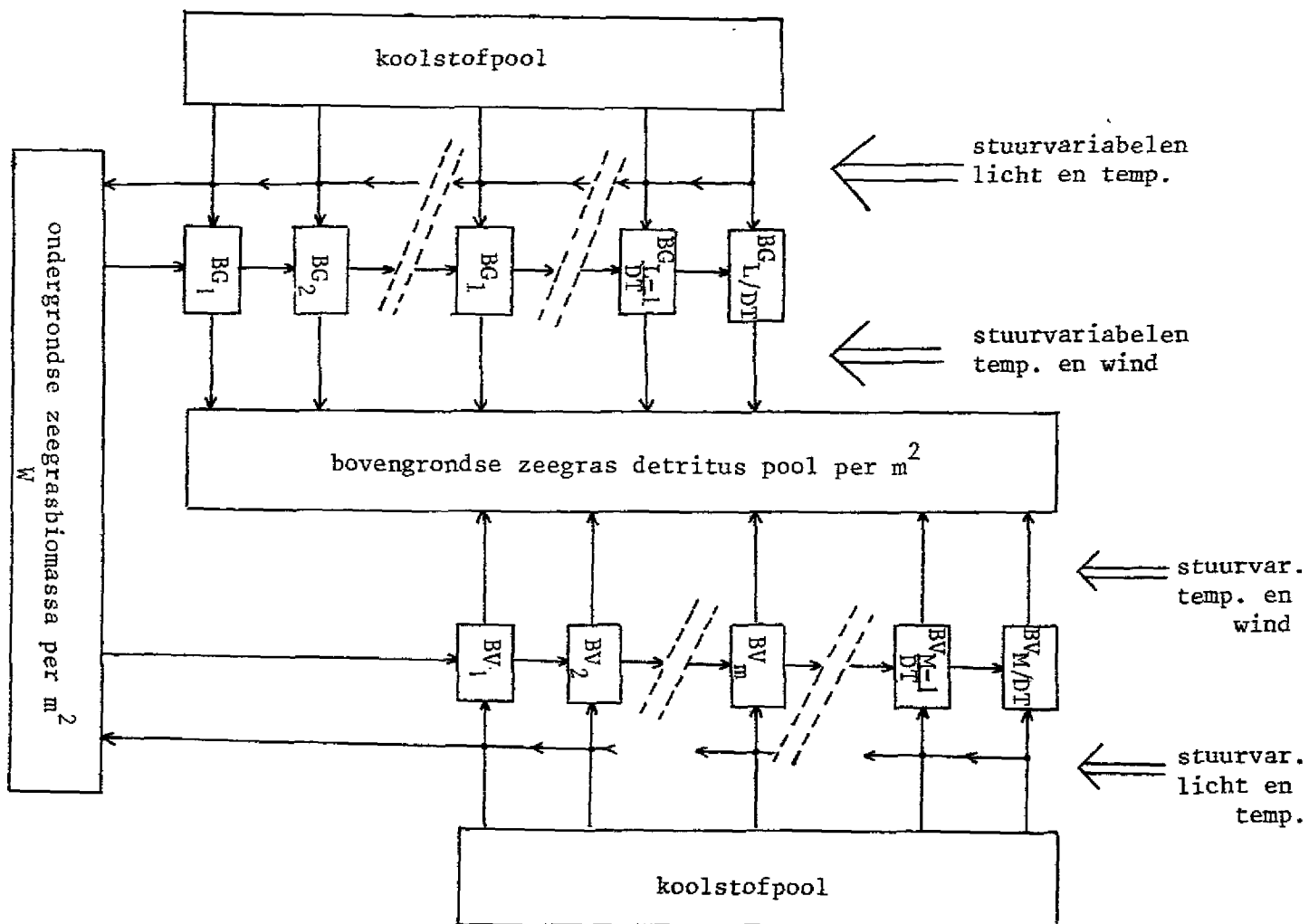
Het model van de groei van één bovengrondse zeegrasplant weergegeven in Forrester-notatie.

Stuurvariabelen zijn: licht, temperatuur en windgeïnduceerde golven en stroom.



Figuur 6

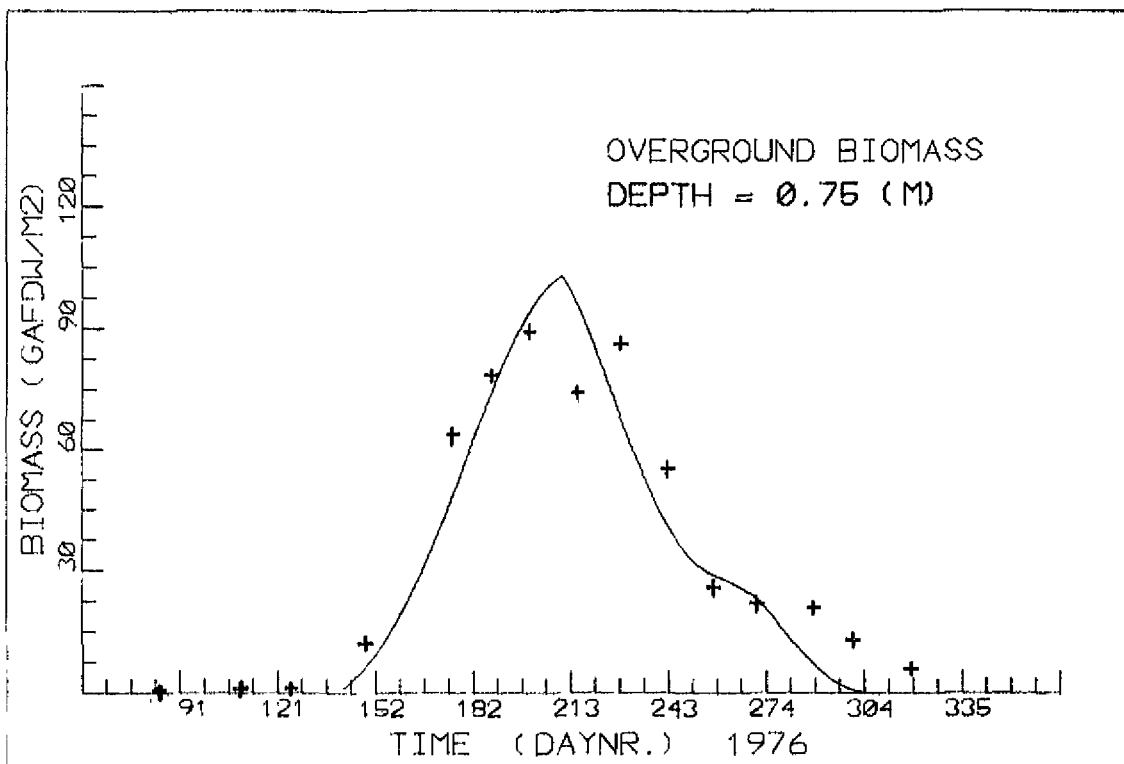
Het schema van de produktiesnelheid van nieuwe scheuten. Hierbij heeft DNDTG betrekking op scheuten van planten die generatief kunnen uitgroeien zoals geproduceerd in de eerste helft van het groeiseizoen. DNDTV heeft betrekking op scheuten geproduceerd in de tweede helft van het groeiseizoen, die zich uitsluitend vegetatief ontwikkelen.



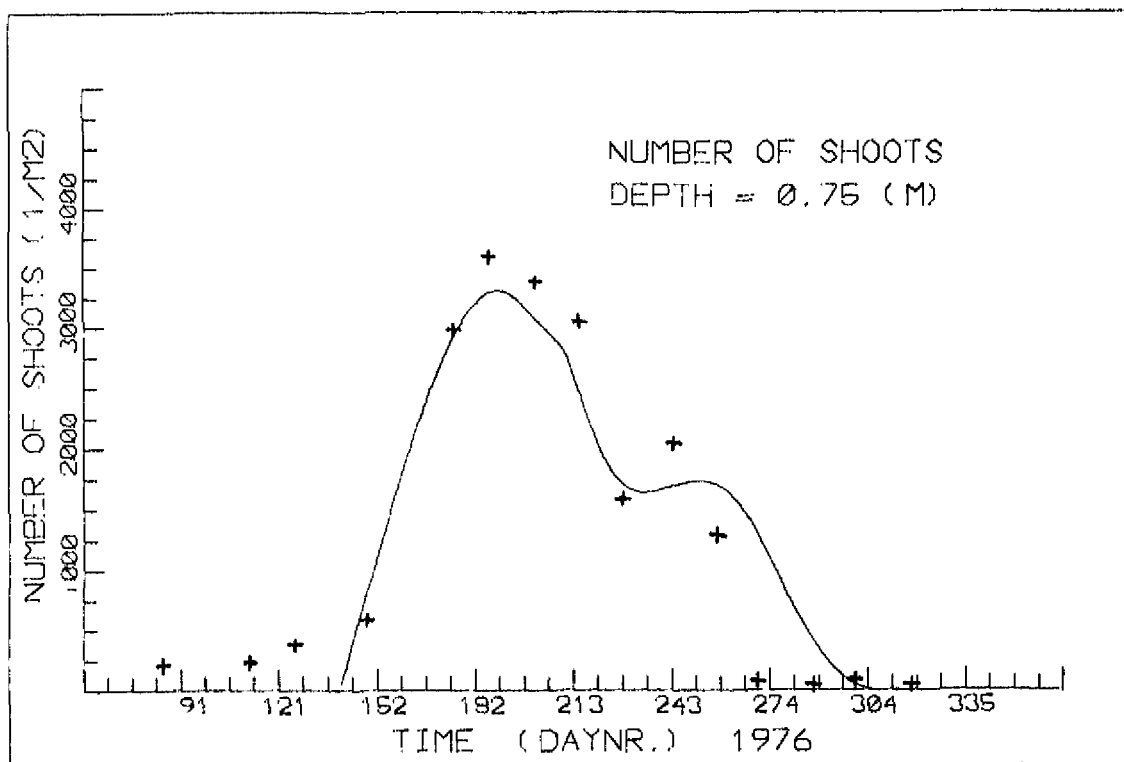
tijdas waarlangs de opeenvolgende pools BG en BV achtereenvolgens worden gevuld uit de C-pool en de W-pool en vervolgens weer worden geleidigd in de detritus pool

Figuur 9

Een overzicht van de modelstructuur
De bovengrondse zeegrasbiomassa is:



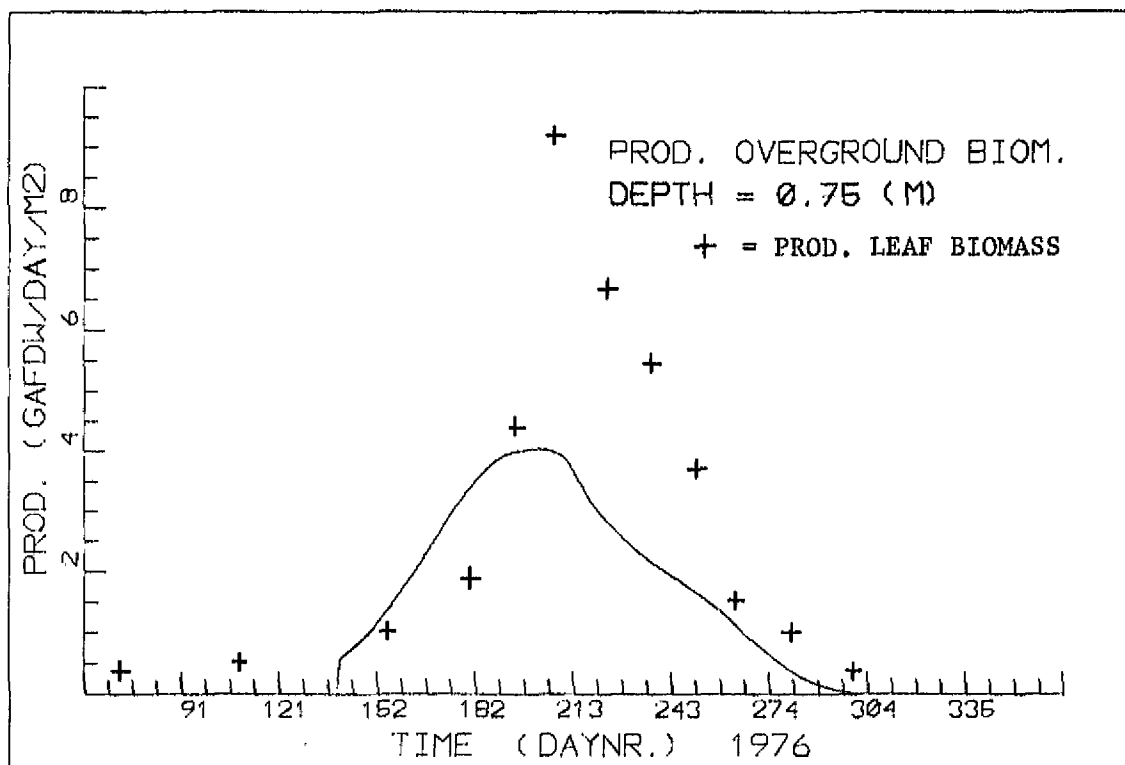
Figuur 10



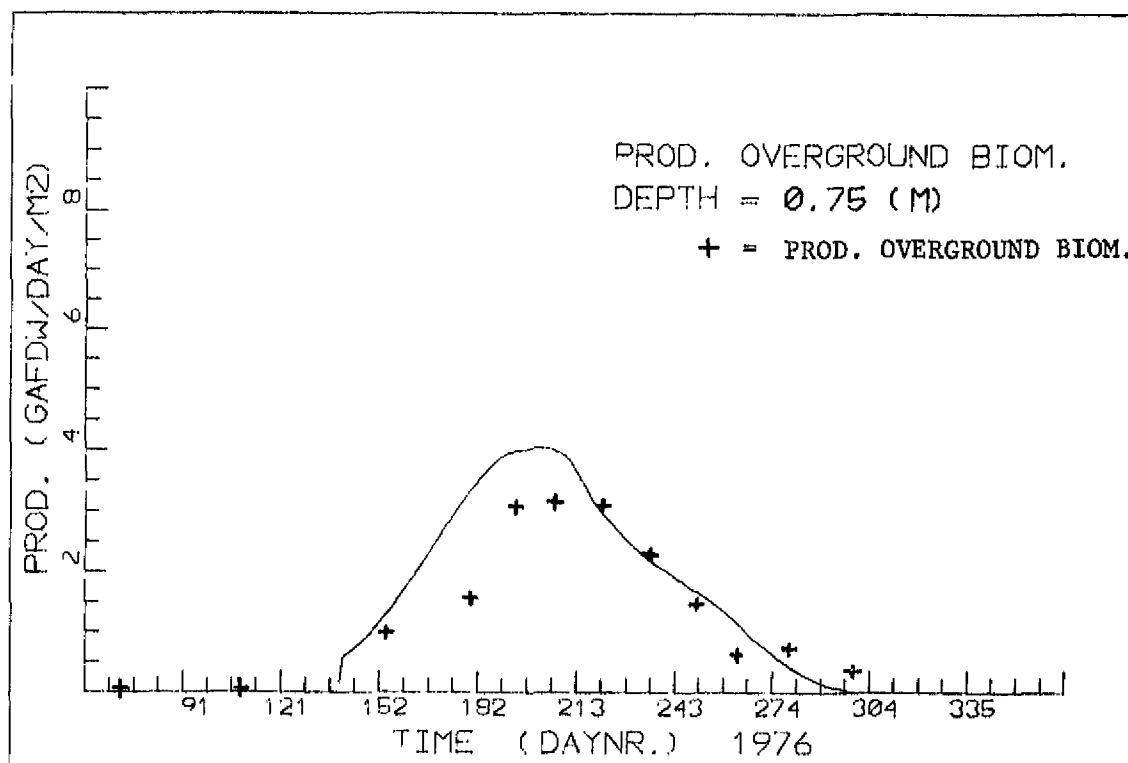
Figuur 11

Figuur 10 De berekende bovengrondse biomassa gecalibreerd op de meetgegevens (+ = metingen)

Figuur 11 De berekende scheutdichtheid gecalibreerd op de meetgegevens (+ = metingen)



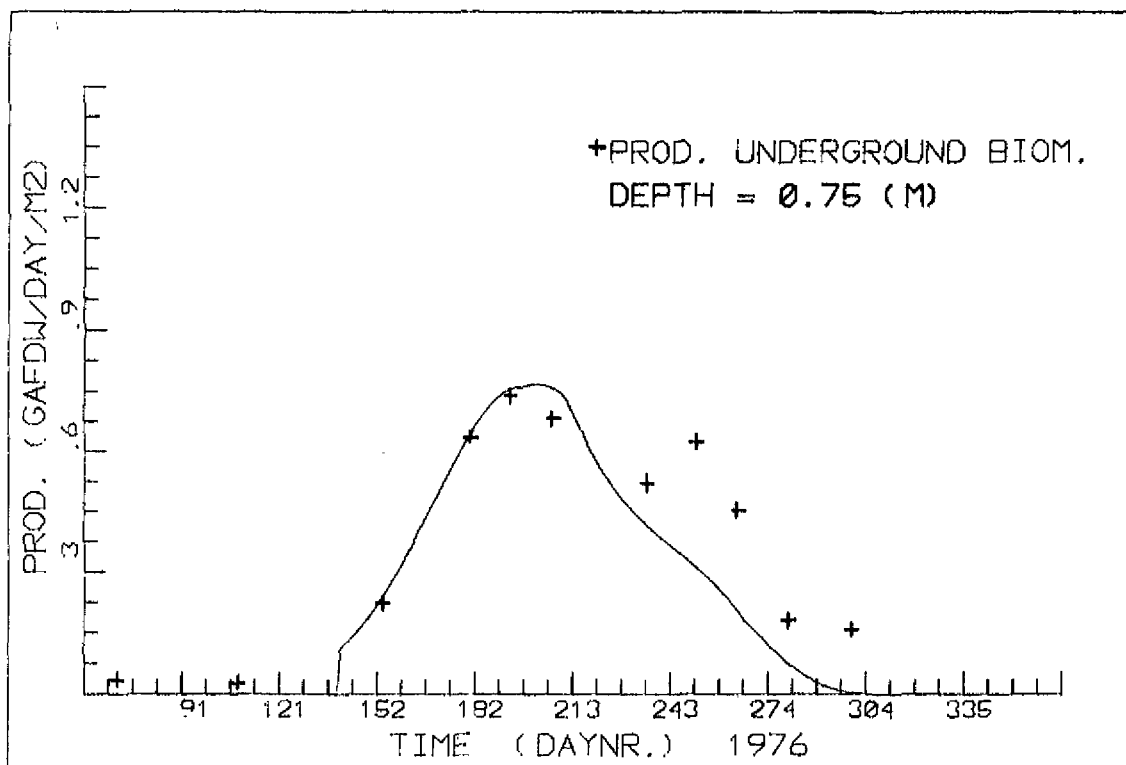
Figuur 12



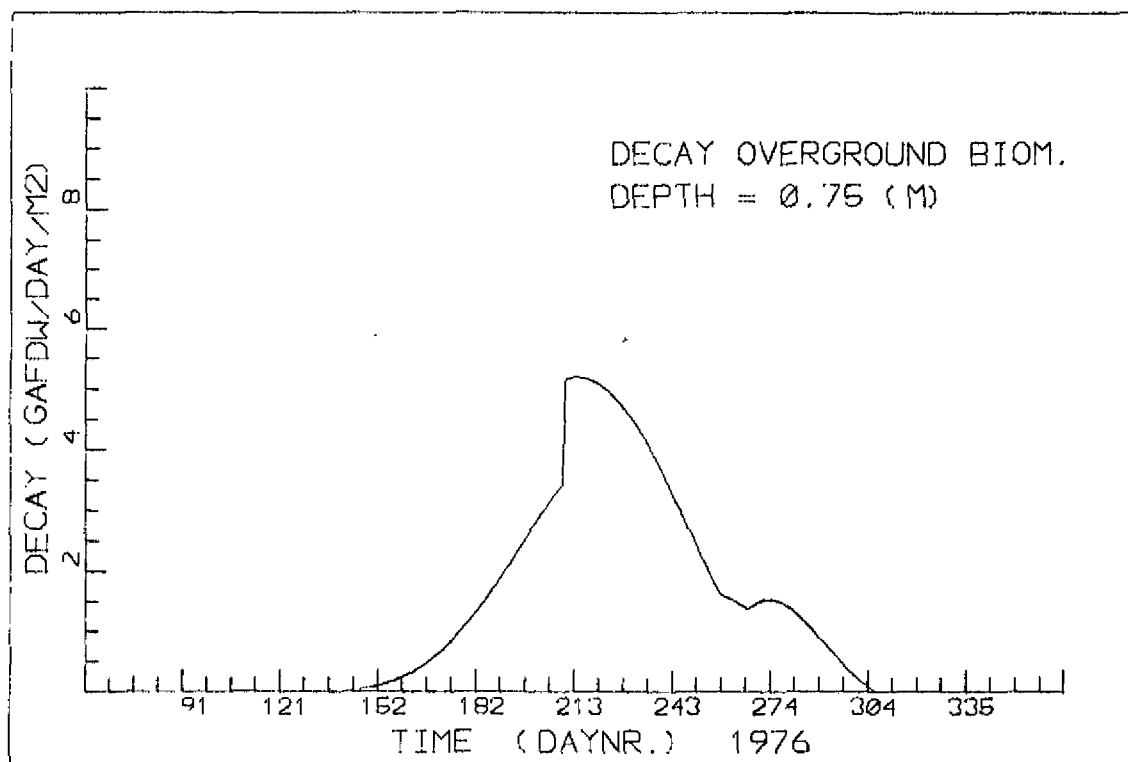
Figuur 13

Figuur 12 Metingen bewerkt volgens Methode I (Sand-Jensen)
(+ = metingen)

Figuur 13 Metingen bewerkt volgens Methode II
(+ = metingen)



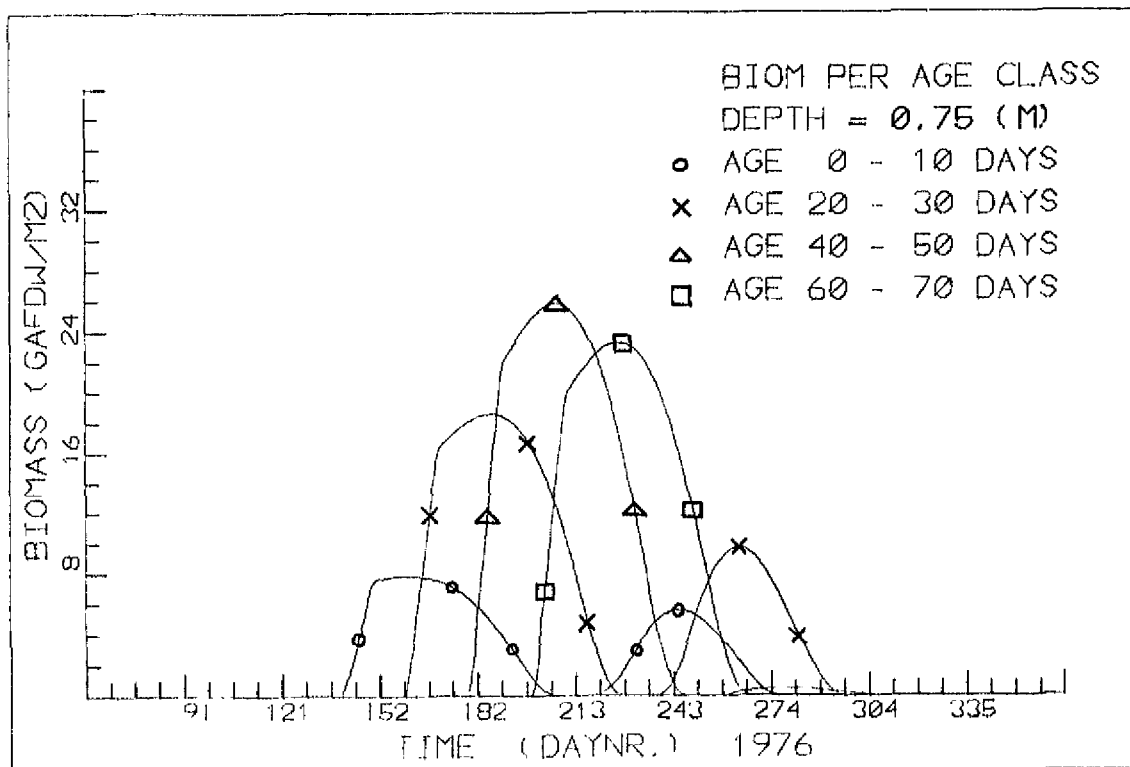
Figuur 14



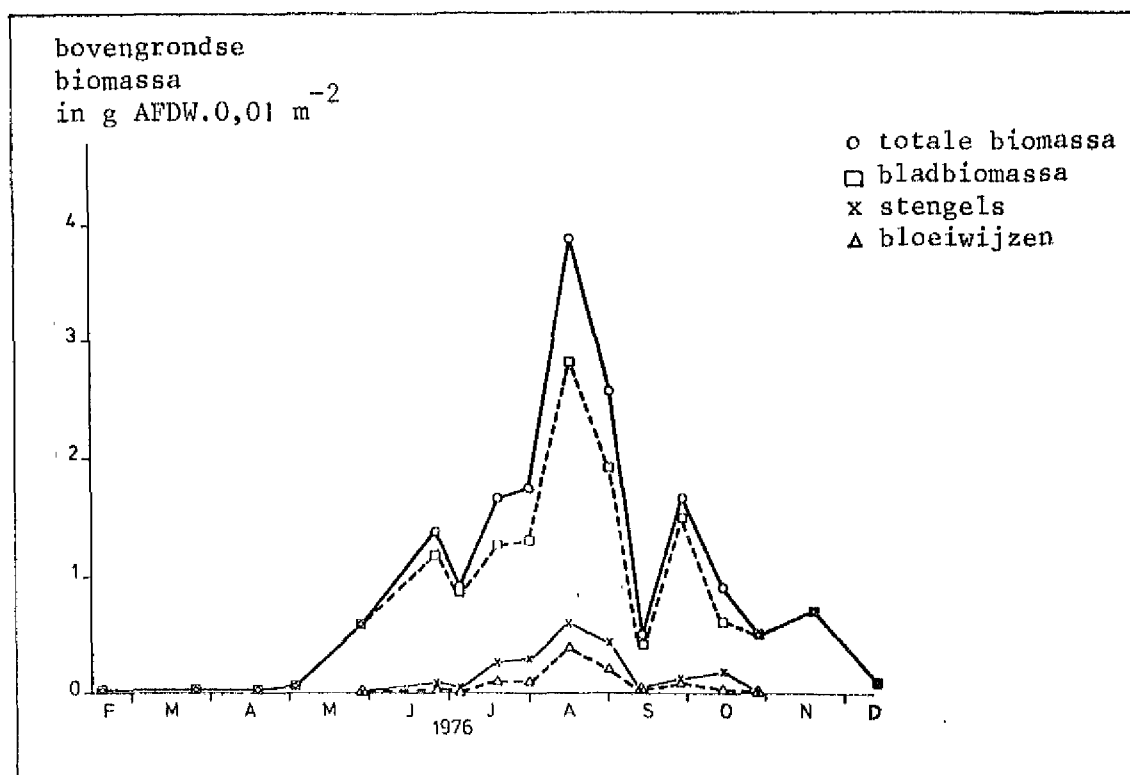
Figuur 15

Figuur 14 (+ = metingen)

Figuur 15



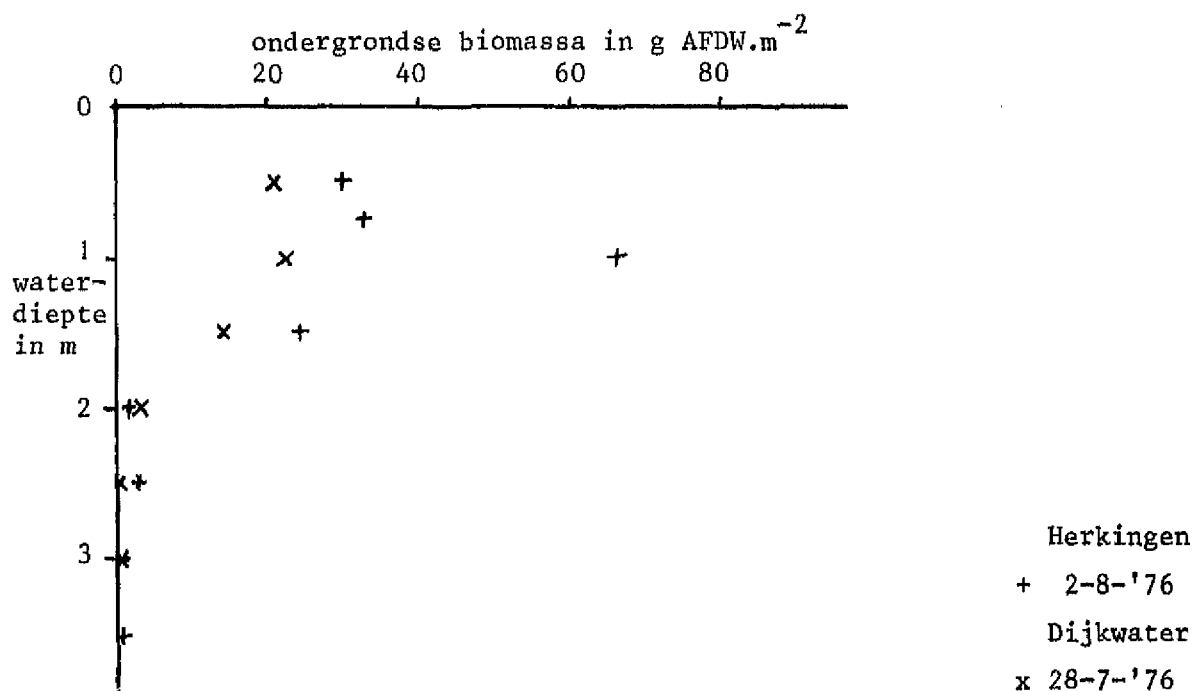
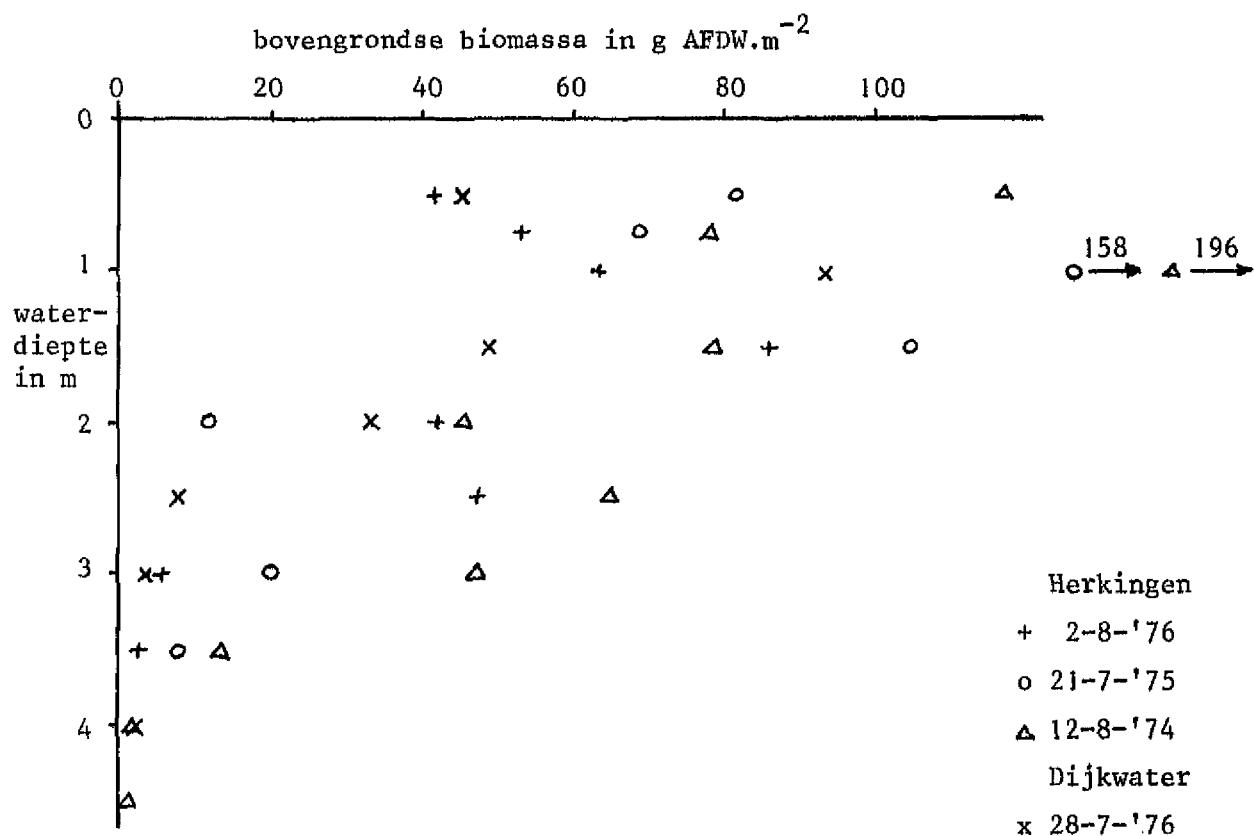
Figuur 16



Figuur 17

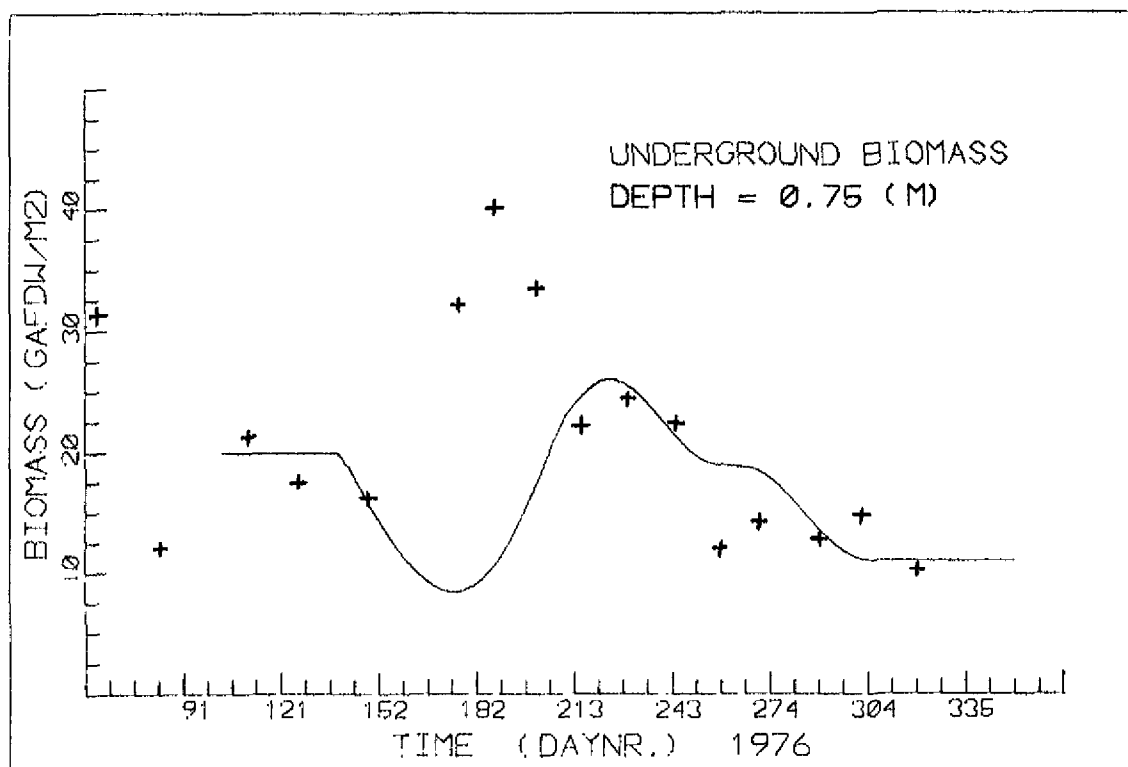
Figuur 16
Figuur 17 Bovengrondse biomassa in een monster van 10x10cm²
uit het permanent kwadraat te Herkingen 1976
Uit Nienhuis en De Bree 1980 [2].

Figuur 18



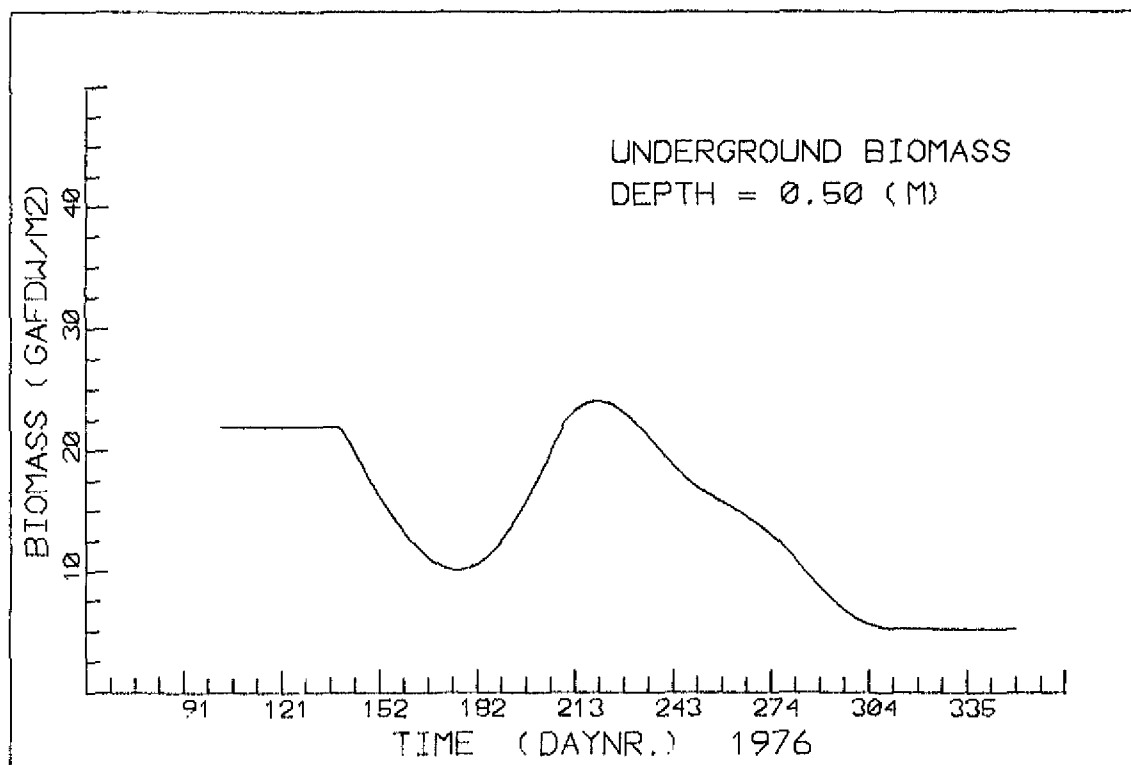
Figuur 19

Vertikale verdeling van bovengrondse en ondergrondse biomassa in de
meetstations Herkingen en Dijkwater
Meetgegevens uit [1] en [2].

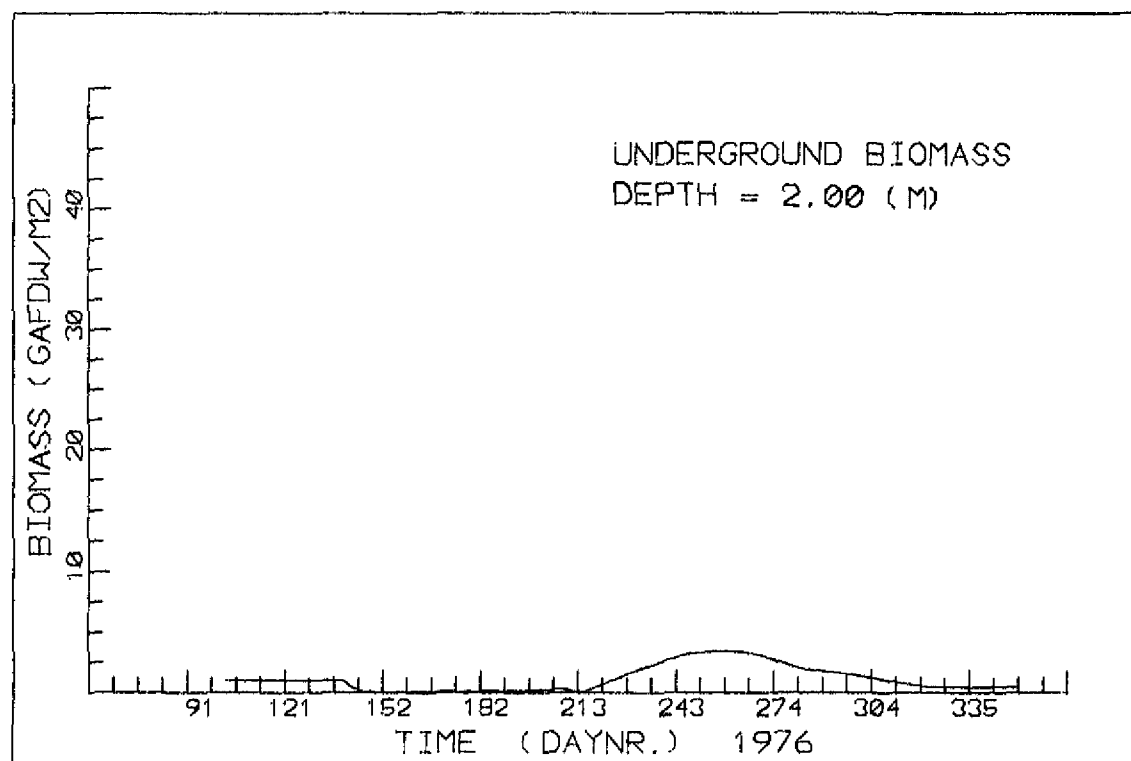


Figuur 20

Figuur 20 (+ = metingen)



Figuur 21a

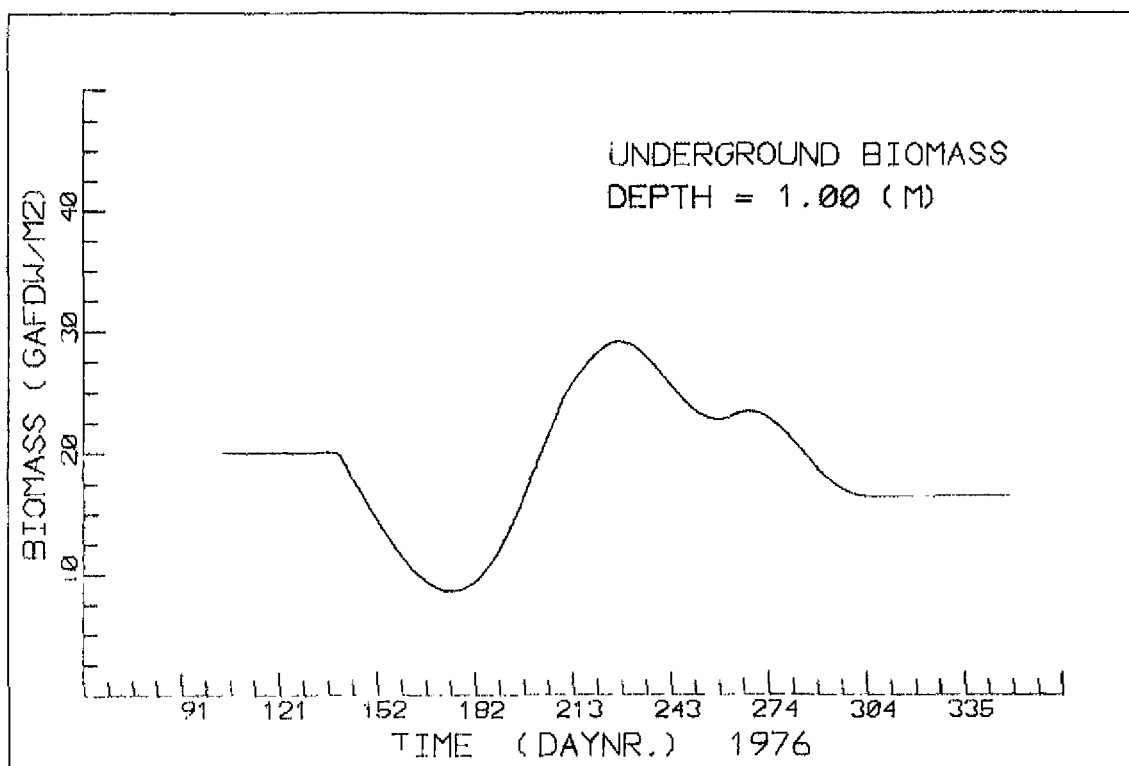


Figuur 21b

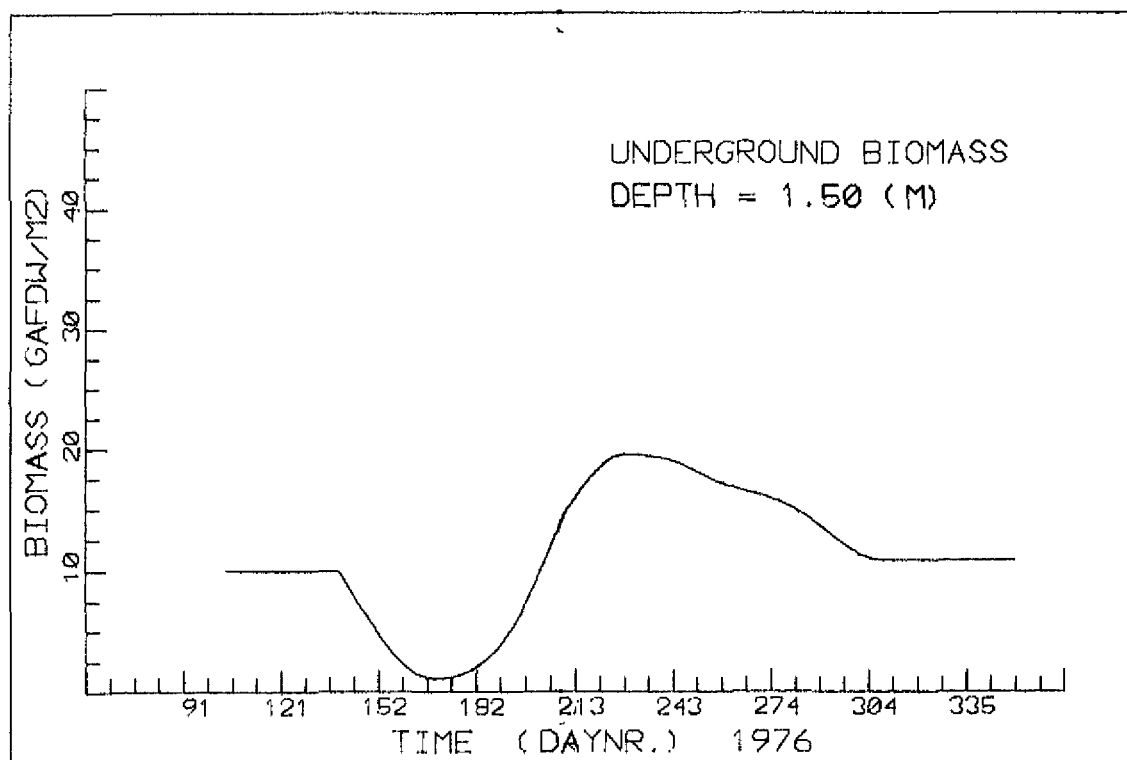
Figuur 21a

Figuur 21b

A4



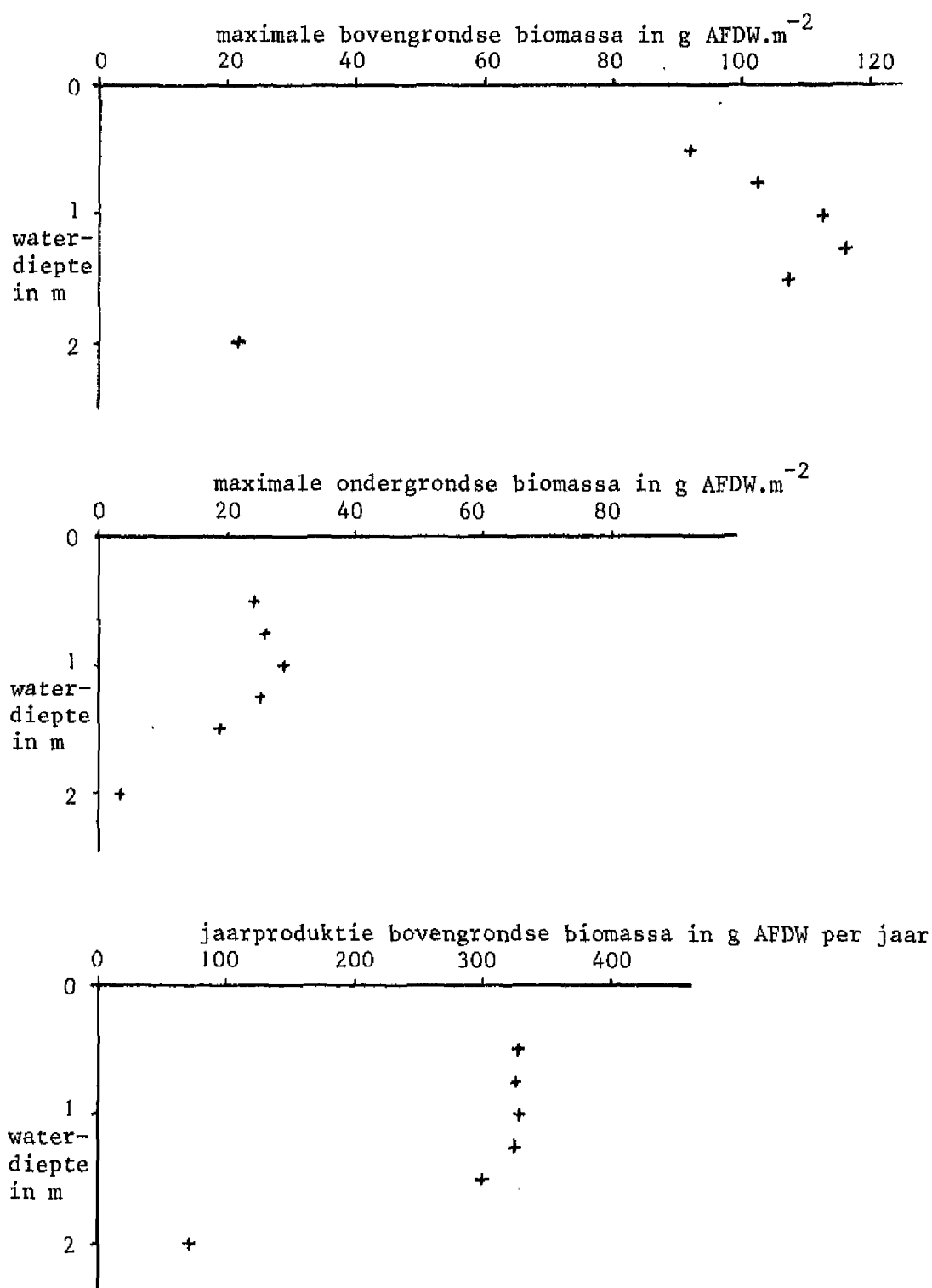
Figuur 22a



Figuur 22b

Figuur 22a

Figuur 22b



Figuur 23

Het berekende jaarmaximum in boven- en ondergrondse biomassa op verschillende waterdiepten.

De berekende jaarproduktie van bovengrondse zeegrasbiomassa op verschillende waterdiepten.

DAY	NUMBER	DN/DT	PROD.	DECAY	BIOM.	BIOMASS /AGE CLASSES 1 - 7				LK = 10, L = 70.			
140	24,2	96,65	0,58	0,00	0,14	0,2899	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	
145	504,1	98,97	0,79	0,03	3,51	3,6544	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	
150	975,2	100,16	1,06	0,08	7,85	7,5440	0,4599	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	
155	1430,9	99,89	1,38	0,15	13,36	7,7402	5,7665	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	
160	1862,9	97,74	1,75	0,26	20,11	7,8240	11,7716	0,6654	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	
165	2261,1	93,25	2,15	0,41	28,13	7,7568	12,3480	8,1630	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	
170	2613,6	86,03	2,57	0,61	37,29	7,4956	12,7434	16,3239	0,8517	0,0000	0,0000	0,0000	
175	2907,3	75,86	2,98	0,87	47,35	7,0022	12,8756	17,3783	10,2102	0,0000	0,0000	0,0000	
180	3128,9	62,58	3,36	1,18	57,96	6,2487	12,6517	18,1715	20,0113	0,9751	0,0000	0,0000	
185	3265,2	46,20	3,67	1,53	68,63	5,2170	11,9866	18,5651	21,4871	11,4401	0,0900	0,0000	
190	3304,7	27,34	3,89	1,93	78,73	3,9099	10,8147	18,4039	22,6235	22,0055	1,0123	0,0000	
195	3242,2	7,71	3,99	2,34	87,59	2,3794	9,0946	17,5454	23,2304	23,7230	11,6313	0,0000	
200	3098,7	0,00	4,03	2,75	94,66	0,8815	6,8306	15,8930	23,0981	25,0406	21,9676	0,9603	
205	2947,2	0,00	4,01	3,14	99,84	0,0659	4,1345	13,3555	22,0393	25,7362	23,7019	10,8066	
210	2795,7	0,00	3,89	5,15	102,86	0,0000	1,4972	9,9852	19,9212	25,5713	25,0084	20,0372	
215	2409,3	0,00	3,45	5,18	95,27	0,0000	0,1085	5,9705	16,6815	24,3405	25,6627	21,5935	
220	2036,0	0,00	2,95	5,08	85,54	0,0000	0,0000	2,0999	12,3780	21,9100	25,4227	22,7357	
225	1679,1	0,00	2,44	4,86	74,09	0,0000	0,0000	0,1472	7,3019	18,2357	24,0999	23,2589	
230	1342,8	0,00	1,93	4,50	61,52	0,0000	0,0000	0,0000	2,5003	13,4166	21,5785	22,9547	
235	1031,8	0,00	1,44	4,03	48,55	0,0000	0,0000	0,0000	0,1703	7,8131	17,8413	21,6601	
240	751,6	0,00	1,01	3,45	35,93	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	2,6141	13,0179	19,2902	
245	508,1	0,00	0,65	2,79	24,42	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,1738	7,4934	15,8510	
250	307,0	0,00	0,37	2,09	14,68	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	2,4578	
255	153,8	0,00	0,17	1,39	7,25	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,1601	6,5434	
260	52,7	0,00	0,05	0,73	2,42	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	2,1097	
265	5,0	0,00	0,00	0,18	0,22	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,1351	
270	0,0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	
275	0,0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	
280	0,0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	
285	0,0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	
290	0,0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	
295	0,0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	
300	0,0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	
305	0,0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	
310	0,0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	
315	0,0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	
320	0,0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	
325	0,0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	
330	0,0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	
335	0,0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	
340	0,0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	
345	0,0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	
350	0,0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	
355	0,0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	
360	0,0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	

TABEL II

VEGETATIVE PART												
DAY	NUMBER	DN/DT	PROD.	DECAY	BIDM.	BIOMASS /AGE CLASSES 1 = 7 LK = 10. L = 40.						
140	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
145	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
150	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
155	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
160	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
165	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
170	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
175	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
180	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
185	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
190	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
195	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
200	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
205	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
210	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
215	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
220	11.0	10.17	0.07	0.00	0.07	0.0849	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
225	117.5	33.64	0.26	0.01	0.84	0.8249	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
230	324.7	53.97	0.51	0.04	2.64	2.5736	0.1475	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
235	601.6	67.79	0.77	0.09	5.52	4.1374	1.4853	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
240	906.0	73.13	1.02	0.17	9.35	5.1778	4.0755	0.2074	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
245	1192.6	69.87	1.21	0.28	13.70	5.5545	6.3589	1.9862	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
250	1422.5	59.38	1.31	0.41	18.37	5.2710	7.7503	5.2043	0.2356	0.0000	0.0000	0.0000
255	1567.6	43.74	1.32	0.55	22.54	4.4449	9.1003	7.8976	2.1638	0.0000	0.0000	0.0000
260	1608.9	25.37	1.23	0.85	25.65	3.2512	7.4875	9.4034	5.4611	0.0833	0.0000	0.0000
265	1504.7	6.93	1.02	1.26	26.00	1.8854	6.1470	9.6138	8.1044	0.2592	0.0000	0.0000
270	1279.5	0.00	0.80	1.48	23.58	0.6472	4.3727	8.6976	9.4760	0.3892	0.0000	0.0000
275	1019.8	0.00	0.59	1.52	19.48	0.0442	2.4578	6.9897	9.5220	0.4560	0.0000	0.0000
280	755.8	0.00	0.40	1.39	14.62	0.0000	0.8094	4.8642	8.4847	0.4578	0.0000	0.0000
285	510.9	0.00	0.25	1.14	9.84	0.0000	0.0530	2.6666	6.7144	0.4066	0.0000	0.0000
290	304.3	0.00	0.13	0.84	5.77	0.0000	0.0000	0.8476	4.5997	0.3210	0.0000	0.0000
295	148.7	0.00	0.06	0.54	2.75	0.0000	0.0000	0.0536	2.4755	0.2199	0.0000	0.0000
300	49.3	0.00	0.02	0.27	0.88	0.0000	0.0000	0.0000	0.7652	0.1187	0.0000	0.0000
305	4.5	0.00	0.00	0.06	0.08	0.0000	0.0000	0.0000	0.0469	0.0302	0.0000	0.0000
310	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
315	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
320	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
325	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
330	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
335	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
340	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
345	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
350	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
355	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
360	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000

TABEL III

SUMMARY RESULTS

DAY	NUMBER	DN/DT	PROD.	DECAY	BIOM.	BIOMASS /AGE CLASSES 1 - 7							LK = 10.	RHIZOMES
140	24.2	96.65	0.58	0.00	0.14	0.2899	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	19.7101
145	504.1	98.97	0.79	0.03	3.51	3.6544	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	17.9574
150	975.2	100.16	1.06	0.08	7.85	7.5440	0.4599	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	15.0877
155	1430.9	99.89	1.38	0.15	13.36	7.7402	5.7666	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	12.9942
160	1862.9	97.74	1.75	0.26	20.11	7.8240	11.7716	0.6654	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	11.1771
165	2261.1	93.25	2.15	0.41	28.13	7.7568	12.3480	8.1630	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	9.7415
170	2613.6	86.03	2.57	0.61	37.29	7.4956	12.7434	16.3239	0.8517	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	8.7924
175	2907.3	75.86	2.98	0.87	47.35	7.0022	12.8756	17.3783	10.2102	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	8.4280
180	3128.9	62.58	3.36	1.18	57.96	6.2487	12.6517	18.1715	20.0113	0.9751	0.0000	0.0000	0.0000	8.7317
185	3265.2	46.20	3.67	1.53	68.63	5.2170	11.9866	18.5651	21.4671	11.4401	0.0000	0.0000	0.0000	9.7647
190	3304.7	27.34	3.89	1.93	78.73	3.9089	10.8147	18.4039	22.6235	22.0055	1.0123	0.0000	0.0000	11.5519
195	3242.2	7.71	3.99	2.34	87.59	2.3794	9.0946	17.5454	23.2304	23.7230	11.6313	0.0000	0.0000	14.0575
200	3098.7	0.00	4.03	2.75	94.66	0.8815	6.8306	15.8830	23.0981	25.0406	21.9676	0.9603	0.0000	17.0707
205	2947.2	0.00	4.01	3.14	99.84	0.0659	4.1345	13.3555	22.0393	25.7362	23.7019	10.8066	0.0000	20.1420
210	2795.7	0.00	3.89	5.15	102.86	0.0000	1.4972	9.9852	19.9212	25.5713	25.0084	20.0372	0.0000	23.0301

215	2409.3	0.00	3.45	5.18	95.27	0.0000	0.1085	5.9705	16.6815	24.3405	25.6607	21.5935	0.0000	24.6085
220	2047.0	10.17	3.02	5.08	85.61	0.0849	0.0000	2.0999	12.3780	21.9100	25.4227	22.7357	0.0000	25.7365
225	1796.7	33.64	2.70	4.87	74.93	0.8949	0.0000	0.1472	7.3019	18.2357	24.0999	23.2589	0.0000	25.9853
230	1667.5	53.97	2.43	4.54	64.16	2.5736	0.1475	0.0000	2.5003	13.4166	21.5785	22.9547	0.0000	25.9959
235	1633.4	67.79	2.22	4.12	54.07	4.1374	1.4853	0.0000	0.1703	7.8131	17.8413	21.6601	0.0000	24.1958
240	1657.6	73.13	2.03	3.62	45.28	5.1778	4.0755	0.2074	0.0000	2.6141	13.0179	19.2902	0.0000	22.6853
245	1700.7	69.87	1.86	3.07	38.21	5.5548	6.3589	1.9862	0.0000	0.1738	7.4934	15.8510	0.0000	21.1764
250	1729.5	54.38	1.68	2.50	33.05	5.2710	7.7503	5.2043	0.2356	0.0000	2.4576	11.4812	0.0000	19.9399
255	1721.4	43.74	1.49	1.93	29.79	4.4449	9.1003	7.8976	2.1638	0.0000	0.1601	6.5434	0.0000	19.1779
260	1661.6	25.37	1.28	1.58	28.07	3.2512	7.4875	9.4034	5.4611	0.0833	0.0000	2.1097	0.0000	18.9435
265	1509.7	6.93	1.02	1.44	26.22	1.8854	6.1470	9.6138	8.1044	0.2592	0.0000	0.1351	0.0000	18.8061
270	1279.5	0.00	0.80	1.48	23.58	0.6472	4.3727	8.6976	9.4760	0.3892	0.0000	0.0000	0.0000	18.4942
275	1019.8	0.00	0.59	1.52	19.48	0.0442	2.4578	6.9897	9.5280	0.4560	0.0000	0.0000	0.0000	17.6088
280	755.8	0.00	0.40	1.39	14.62	0.0000	0.8094	4.8642	8.4847	0.4578	0.0000	0.0000	0.0000	16.3025
285	510.9	0.00	0.25	1.14	9.84	0.0000	0.0530	2.6666	6.7144	0.4066	0.0000	0.0000	0.0000	14.9149
290	304.3	0.00	0.13	0.84	5.77	0.0000	0.0000	0.8476	4.5997	0.3210	0.0000	0.0000	0.0000	13.3609
295	148.7	0.00	0.06	0.54	2.75	0.0000	0.0000	0.0536	2.4755	0.2199	0.0000	0.0000	0.0000	12.1932
300	49.3	0.00	0.02	0.27	0.88	0.0000	0.0000	0.0000	0.7632	0.1187	0.0000	0.0000	0.0000	11.3842
305	4.5	0.00	0.00	0.06	0.08	0.0000	0.0000	0.0000	0.0469	0.0302	0.0000	0.0000	0.0000	11.0141
310	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	10.9876
315	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	10.9876
320	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	10.9876
325	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	10.9876
330	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	10.9876
335	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	10.9876
340	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	10.9876
345	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	10.9876
350	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	10.9876
355	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	10.9876
360	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	10.9876

YEARLY PRODUCTION:

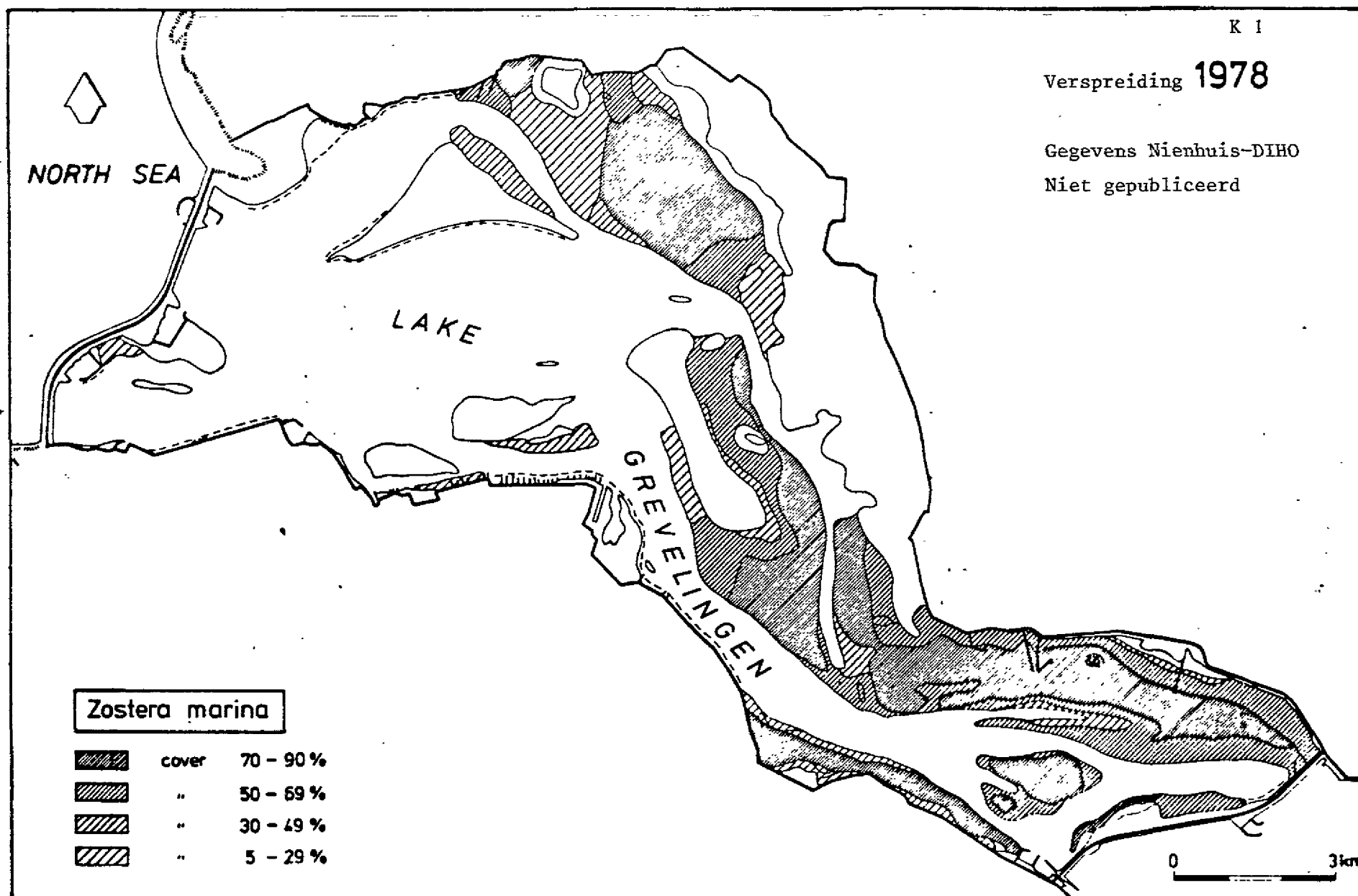
326.25

K 1

Verspreiding 1978

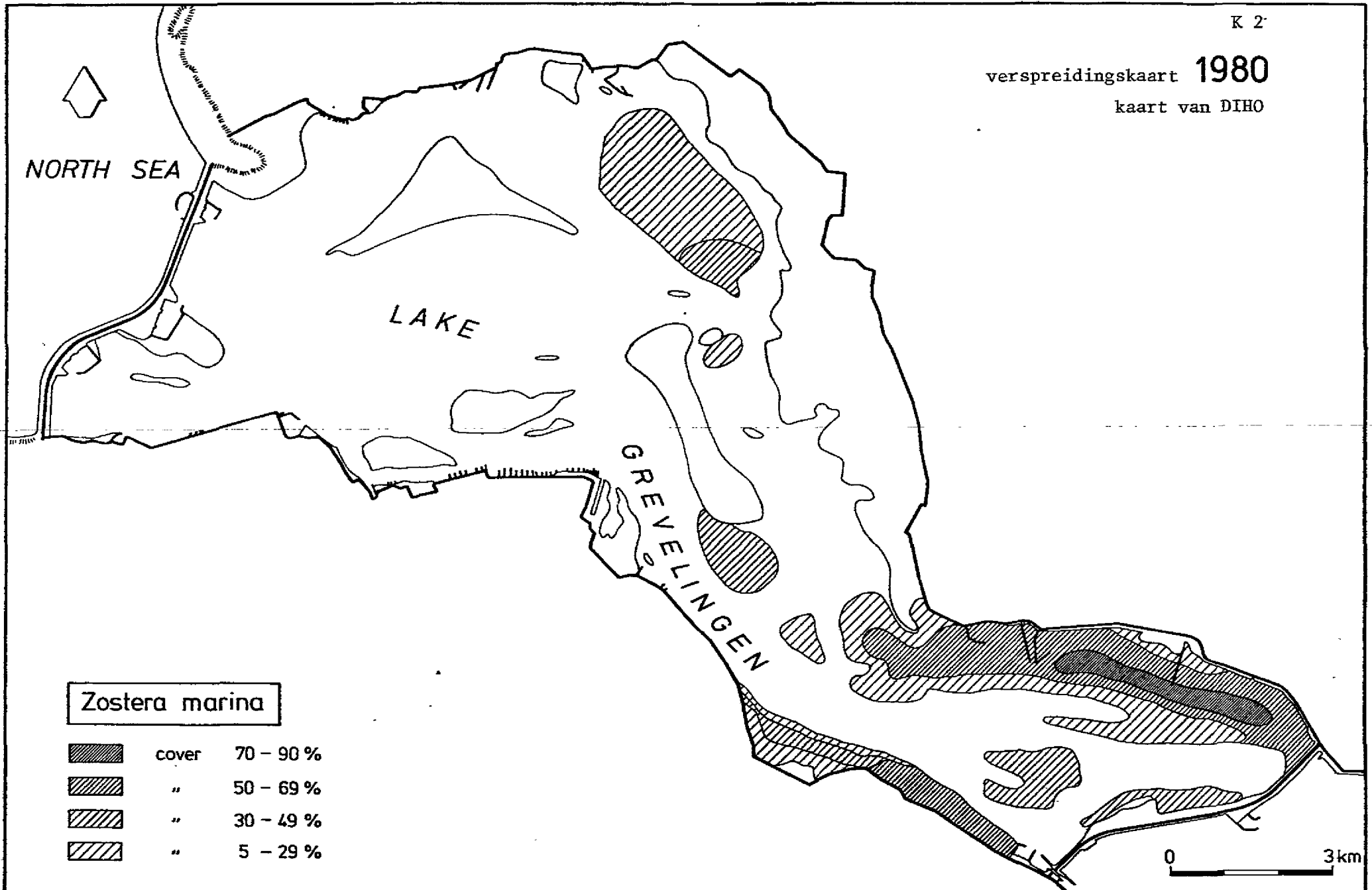
Gegevens Nienhuis-DIHO

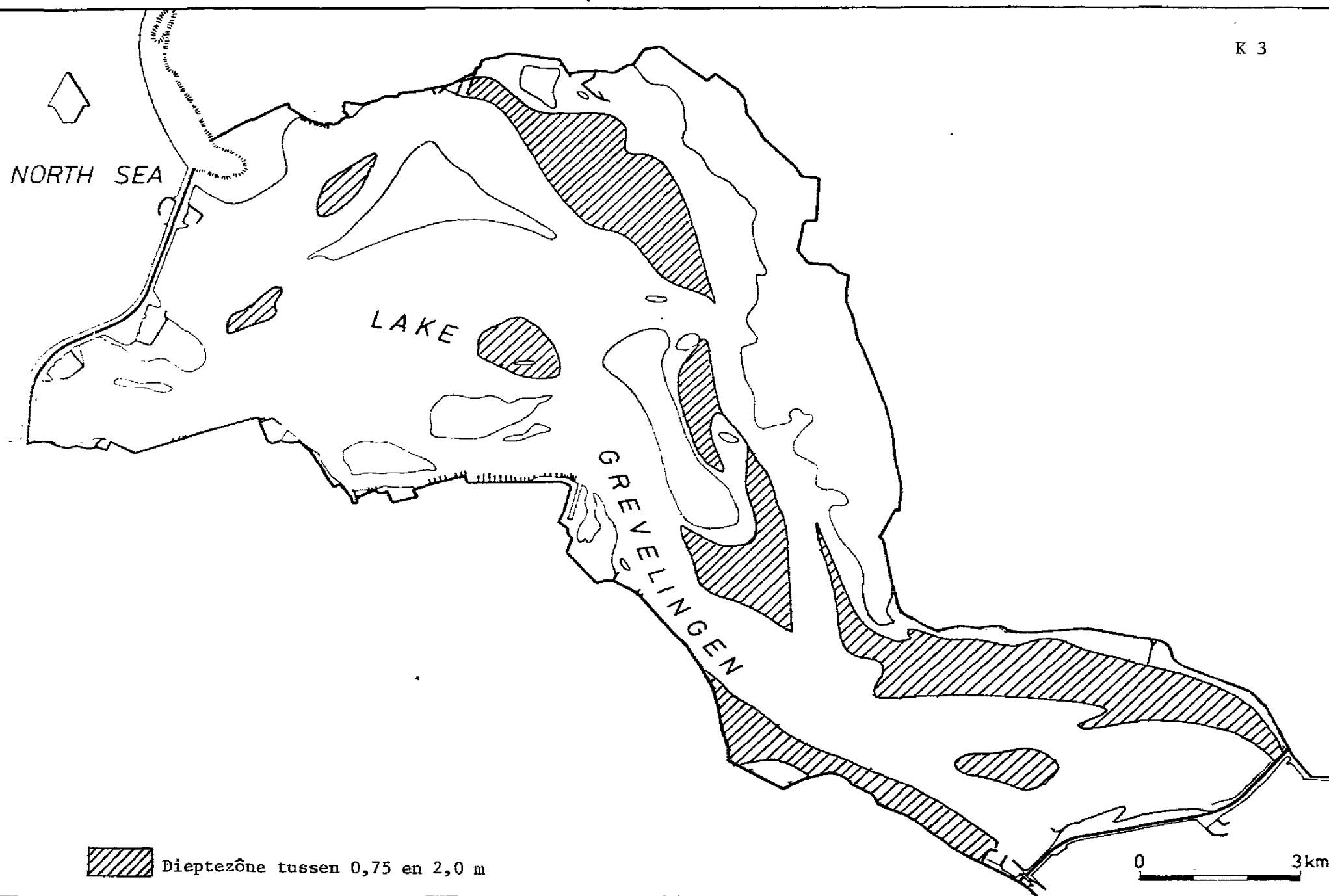
Niet gepubliceerd



verspreidingskaart 1980

kaart van DIHO






```

C*****
C*****
C***** E E L G R A S S *****
C*****
C*****

```

```

C
C
C      CREATION DATE VERSION 6:  19 - 5 - 1981
C
C

```

```

C      WAGENINGEN HYDRAULIC LABORATORY
C      ENVIRONMENTAL HYDRAULICS BRANCH
C      NIEUWE KANAAL 11
C      WAGENINGEN HOLLAND
C      TEL. 08370 - 82786 / 83841
C

```

```

C*****      DEC-10  JOB INFORMATION      *****
C

```

```

C      PROGRAM WRITTEN FOR A DEC - 10 SYSTEM THAT HAS
C      THE  K O M P L O T - PACKAGE AVAILABLE TO MAKE
C      GRAFICAL OUTPUT ON A CALCOMP PLOTTER POSSIBLE.
C

```

```

C      E E L G R A S S  IS A NON-INTERACTIVE PROGRAM
C      THAT GIVES THE OUTPUT ON UNITS 7, 8, 9, WHILE
C      THE PLOTTER INFORMATION IF NECESSARY  IS SEND
C      TO THE CENTRAL PLOTTER.
C

```

```

C      RUNNING  E E L G R A S S  ON DEC-10 WAGENINGEN:
C

```

```

C      .SET TTY NO CRLF
C      .ASS DSK 6
C      .ASS DSK 7
C      .ASS DSK 8
C      .ASS DSK 9
C      .ASS DSK PLT
C      .EX EELGR6.F10,SYS:KOMPLO.REL/SEARCH
C

```

```

C  PRINTERPLOT:      .R KOMPRI
C  PRINTERPLOT:      .TY FOR06.DAT
C  PLOTTER:          .R KOMPLO
C  PLOTTER:          .R QUEDEL
C                   *PLT:=DATA.PLT/DEL
C                   */EX
C

```

```

C  PRINTER:          OUTPUT IN FOR07.DAT,FOR08.DAT,FOR09.DAT
C

```

```

C*****      MEANING VARIABLES      *****
C

```

```

C      T      TIME IN DAYS / T=0 CORRESPONDS TO JANUARY 1. 1976
C      W      CIRCULAR FREQUENCY IN DAYS-1 =2*PI/365
C  A-AB* $\cos(W*(T-T_0))$  LIGHT INTENSITY AS A FUNCTION OF T
C      IN J/DAY*CM**2.  RANGE 400 - 700 NM.
C      TE     =C-DR* $\cos(W*(T-T_0))$  TEMP. (CELC) AS A F(T)
C      RK     LIGHT EXTINCTION COEFF. (1/M)

```

H WATERDEPTH
 RLVEGE MAXIMUM AGE OF A PLANT THAT IS GROWING BOTH
 VEGETATIVE AND GENERATIVE
 RLVE MAXIMUM AGE OF A PLANT THAT GROWS VEGETATIVE
 DDAY TRANSITION DAT FOR THE 2 PERIODS IN A YEAR
 WITH DIFFERENT TYPES OF NEW SHOOTS.
 B(I) ABOVE GROUND BIOMASS IN GRAM ASHFREE DRY WEIGHT
 PER M**2 (GAFDW/M**2)
 BS(I) UNDERGROUND BIOMASS IN GAFDW/M**2
 RN(I) NUMBER OF SHOOTS PER M**2
 DNDT(I) PRODUCTION OF NEW SHOOTS PER DAY AND M**2
 PR(I) PRODUCTION OF ABOVE GROUND BIOMASS GAFDW/DAY.M**2
 DR(I) LOSS OF ABOVE GROUND BIOMASS IN GAFDW/DAY.M**2

THE LETTER V IN FRONT OF THE FOREGOING 6 VARIABLES REFER
 TO CORRESPONDING VARIABLES FOR THE VEGETATIVEPLANTS ALONE

PS SHOOT BIOMASS IN GAFDW
 BSO INITIAL VALUE OF BS(I) FOR I=0 IN GAFDW
 RMG MAXIMUM RELATIVE GROWTH RATE PER DAY
 RMD MAXIMUM RELATIVE DECAY RATE PER DAY
 RMD0 AS RMD FOR STAGNANT WATER
 DNMAX MAXIMUM PRODUCTION OF NEW SHOOTS PER DAY AND M**2
 FTE1 \
 FTE2 - TEMPERATURE REDUCTION FUNCTIONS
 FTE3 /
 THET1 COEFFICIENTS IN THE
 THET2 TEMPERATURE REDUCTION FUNCTIONS
 RKT MONOD PARAMETER IN TEMP. RED. FUNC. (CELC)
 RIC COMPENSATION VALUE FOR LIGHT INT. J/DAY.CM**2
 RIK SATURATION VALUE FOR LIGHT INT. J/DAY.CM**2
 RLAMD FACTOR INVERS. PROPORT. TO WAVE HEIGHT (1/M)
 DELT MULTIPLIER FOR WAVE CONTRIBUTION IN DECAY RATE
 SIG SATURATION VALUE FOR THE ABOVE GROUND BIOMASS
 PER M**2 IN GAFDW/M**2
 EPS MONOD PARAMETER FOR THE UNDERGROUND BIOMASS
 LIMITATION IN GAFDW/M**2
 ALP AGE SCALE IN THE AGING FUNCTION FOR GROWTH IN DAY
 RGS(J) AGING FUNCTION FOR THE GROWTH
 RDS(J) AGING FUNCTION FOR THE DECAY
 P(J) BIOMASS OF ONE PLANT OF AGE CLASS J IN GAFDW
 DT LENGTH OF AGE CLASS; =TIMESTEP IN CALCULATION
 FF(I,J) ABOVE GROUND BIOMASS IN COMBINED AGE CLASSES
 LK NUMBER OF AGE CLASSES COMBINED FOR ONE AGE CLASS
 IB DATE AT WHICH GROWTH STARTS
 YRPR ABOVE GROUND YEARLY NET PRODUCTION GAFDW/YR.M**2

DIMENSION ARRAYS

DIMENSION FI(0/800),FTE1(0/800),FTE2(0/800),FTE3(0/800)
 DIMENSION Z(0/200),P(0/200),RGS(0/200),RDS(0/200)
 DIMENSION D(0/800),RN(0/800),PR(0/800),B(0/800)
 DIMENSION VD(0/800),VRN(0/800),VPR(0/800),VB(0/800)
 DIMENSION DNDT(0/800),VDNDT(0/800),BS(0/800),VBS(0/800)
 DIMENSION RLT(0/800),FF(0/800,7),VFF(0/800,7)
 DIMENSION F(250),XX(250),YY(250)

```

C
C
C*****      FORMAT  STATEMENTS      *****
C

```

```

100  FORMAT(1H ,I4,F8.1,4F7.2,5X,7F9.4,4X,F9.4)
102  FORMAT(1H ,/,4X,'VEGETATIVE AND GENERATIVE PART',/)
103  FORMAT(1H ,/,4X,'VEGETATIVE PART',/)
104  FORMAT(1H ,/,4X,'SUMMARY RESULTS',/)
105  FORMAT(1H ,///,4X,'YEARLY PRODUCTION: ',F10.2)
106  FORMAT(1H , ' DAY NUMBER  DN/DT  PROD.  DECAY  BIOM.
      1      BIOMASS  /AGE  CLASSES  1 - 7   LK =',
      2      F4.0,' L = ',F4.0,10X,'RHIZOMES',/)
107  FORMAT(1H , ' DAY NUMBER  DN/DT  PROD.  DECAY  BIOM.
      1      BIOMASS  /AGE  CLASSES  1 - 7   LK =',
      2      F4.0,' L = ',F4.0,/)
108  FORMAT(1H , ' DAY NUMBER  DN/DT  PROD.  DECAY  BIOM.
      1      BIOMASS  /AGE  CLASSES  1 - 7   LK =',
      2      F4.0,20X,'RHIZOMES',/)

```

```

C
C
C*****      BOUNDARY  CONDITIONS      *****
C

```

```

      DT      =      0.5
      DDAY    =      215.
      NN      =      5
      IFLOT   =      1

      RLVEGE  =      70.
      RLVE    =      40.
      TO      =      9.
      TC      =      20.
      TB      =      140.
      RK      =      0.691
      H       =      0.50
      C       =      11.
      DR      =      9.
      RIC     =      13.
      RIK     =      100.
      A       =      400.
      AB      =      340.
      THET1   =      1.08
      THET2   =      1.04
      ALP     =      50.
      RK1     =      0.19
      RK2     =      0.005
      PS      =      0.006
      RMG     =      0.08
      RMD0    =      0.013
      DNMAX   =      150.
      RLAMD   =      1.5
      SIG     =      90.
      RKT     =      3.
      EPS     =      1.
      DELT    =      5.
      BSO     =      22.

```

```

C
C
C*****      INITIAL  FUNCTIONS  (VEG. + GEN.)      *****
C
C
      LK  = INT(10./DT)
      RLK = FLOAT(LK)*DT
      N   = INT(365./DT)
      IB  = INT(TB/DT)
      INOGEN=INT(DDAY/DT)
      PI  = 4.*ATAN(1.)
      W   = 2.*PI/365.
      EXT = 1.*EXP(-RK*H)
C
      DNDTM = DNMAX
      RMD    = RMD0*(1.+DELT*EXP(-RLAMD*H))
C
      DO 5 I = 0,N
      T=I*DT
      FI(I)=(A-AB*COS(W*(T+10.)))*EXT/RIK-RIC/RIK
      IF(FI(I) .GT. 1.) FI(I)=1.
      EXP0=(C-DR*COS(W*(T-TC)))-20.
      TE=EXP0 + 20.
      FTE1(I)=(THET1)**EXP0
      FTE2(I)=(THET2)**EXP0
      FTE3(I)=(TE-T0)/(RKT+TE-T0)
      IF(TE .LT. T0)FTE3(I)=0.
      RLT(I)=FTE1(I)*FI(I)
      DNDT(I)=0.
      VDNDT(I)=0.
      BS(I)=BS0
      VBS(I)=0.
      B(I)=0.
      VB(I)=0.
      RN(I)=0.
      VRN(I)=0.
      PR(I)=0.
      VPR(I)=0.
      D(I)=0.
      VD(I)=0.
C
      DO 10 K = 1,7
      FF(I,K)=0.
      VFF(I,K)=0.
10      CONTINUE
C
      5      CONTINUE
C
      DO 15 I = 0,200
      P(I)=0.
      Z(I)=0.
15      CONTINUE
C
C
C*****      SOLVING THE EQUATIONS  (VEG. + GEN.)      *****
C
C
      RL = RLVEGE
      IF(RL .LT. DT) RL = DT
      L  = INT(RL/DT)

```

```

C      DO 20 IK = 0,L
      RGS(IK)=FLOAT(IK)/ALP
      RGS(IK)=.7/(1.+RGS(IK)**2.)+.3
      RDS(IK)=FLOAT(IK)*DT/RLVEGE
20     CONTINUE
C
C      DO 30 I = IB,N
C
C      DO 40 J = L,1,-1
      REV = RMG*RLT(I)*RGS(J)-RMD*FTE2(I)*RDS(J)
      P(J)=P(J-1)*(1.+DT*REV)
40     CONTINUE
C
      DO 45 J = L+1,200
      P(J) = 0.
45     CONTINUE
C
      P(0) = PS
      Y = 1.-(B(I-1)/SIG)**2.
      IF (Y .LT. 0.) Y = 0.
      DNDT(I) = DNDTM*FTE3(I)*FI(I)*Y/(1.+EPS/BS(I-1))
      IF (I .GE. INOGEN) DNDT(I)=0.
C
      BB=DNDT(I)*PS
      CC=0.
C
      DO 50 K = 1,L
      CC = CC+DNDT(I-K)*P(K)*(1.-.5*(FLOAT(K)/FLOAT(L)))
50     CONTINUE
C
      B(I) = DT*(0.5*BB+CC)
      DD = 0.
C
      AA = 0.
      DO 52 K=1,L
      AA = AA + DT*DNDT(I-K)
52     CONTINUE
C
      DO 55 K=1,L
      DD=DD+DNDT(I-K)*(1.-.5*(FLOAT(K)/FLOAT(L)))
55     CONTINUE
C
      PLOSS = 0.5*AA/RL + 0.5*DNDT(I-L)
      BS(I) = BS(I-1) + (RK1*PR(I-1)-PS*DNDT(I)-RK2*PLOSS)*DT
      IF (BS(I) .LE. 0.) BS(I)=0.
      RN(I)=DT*(0.5*BB/PS+DD)
C
      EE=0.
      EEE=0.
C
      DO 60 J=1,L
      DNF=DNDT(I-J)*P(J)*(1.-.5*(FLOAT(J)/FLOAT(L)))
      EE=EE+RGS(J)*DNF
      EEE=EEE+RDS(J)*DNF
60     CONTINUE
C
      PLS = 0.
      DO 65 K=0,L
      PLS = PLS + 0.5*P(K)*DNDT(I-K)/FLOAT(L)
65     CONTINUE

```

```

C      PR(I)=DT*RMG*RLT(I)*EE+FS*DNDT(I)
      D(I) = DT*RMD*FTE2(I)*EEE + 0.5*P(L)*DNDT(I-L) + PLS
C
      DO 70 K=0,L
      Z(K)=DNDT(I-K)*P(K)*(1.-.5*(FLOAT(K)/FLOAT(L)))*DT
70    CONTINUE
C
      DO 75 K=L+1,200
      Z(K)=0.
75    CONTINUE
C
      DO 80 K=1,7
      EG=0.
C
      DO 85 J=0,LK-1
      EG=EG+Z(LK*(K-1)+J)
85    CONTINUE
C
      FF(I,K)=EG
80    CONTINUE
C
C
30    CONTINUE
C
C
C*****      RESULTS OF VEG. + GEN. COMPUTATIONS      *****
C
      WRITE(7,102)
      WRITE(7,104) RLK,RL
      DO 90 KK=1,365,NN
      K=KK
      IF(KK .GT. NN) K=KK-1
      I=INT(FLOAT(K)/DT)
      IF(FLOAT(K).LT.TB) GOTO 90
      WRITE(7,100)(K,RN(I),DNDT(I),PR(I),D(I),
1    B(I),(FF(I,J),J=1,7),BS(I))
90    CONTINUE
C
C
C*****      INITIAL FUNCTIONS (VEG.)      *****
C
      DO 16 I = 0,200
      P(I)=0.
      Z(I)=0.
16    CONTINUE
C
C
C*****      SOLVING THE EQUATIONS (VEG.)      *****
C
      RL = RLVE
      IF(RL .LT. DT) RL = DT
      L = INT(RL/DT)
C
      DO 31 I = 1B,N
C

```

```

DO 41 J= L,1,-1
RBV = RMG*RLT(I)*RGS(J)-RMD*FTE2(I)*RDS(J)
P(J)=P(J-1)*(1.+DT*RBV)
41 CONTINUE

```

```

C
DO 46 J = L+1,200
P(J) = 0.
46 CONTINUE

```

```

C
P(0) = PS
Y = (1.-(B(I)/SIG)**2.)/(1.+EPS/BS(I-1))
IF (Y .LT. 0.) Y = 0.
LL = INT(RLVEGE/DT)
IF(LL .LT. 1) LL = 1
VDNDT(I)=1.4*VDNDT(I-LL)*FTE3(I)*FI(I)*Y

```

```

C
BB=VDNDT(I)*PS
CC=0.

```

```

C
DO 51 K = 1,L
CC = CC+VDNDT(I-K)*P(K)*(1,-.5*(FLOAT(K)/FLOAT(L)))
51 CONTINUE

```

```

C
VB(I) = DT*(0.5*BB+CC)
AA=0.
DO 53 K=1,L
AA = AA + DT*VDNDT(I-L)
53 CONTINUE
VFLOSS = 0.5*AA/RL + 0.5*VDNDT(I-L)

```

```

C
DD = 0.

```

```

C
DO 56 K=1,L
DD=DD+VDNDT(I-K)*(1,-.5*(FLOAT(K)/FLOAT(L)))
56 CONTINUE

```

```

C
AAAA=RK1*VFR(I-1)
VBS(I) = VBS(I-1) + (AAAA - PS*VDNDT(I) - RK2*VFLOSS)*DT
BS(I) = BS(I) + VBS(I)
VRN(I)=DT*(0.5*BB/PS+DD)

```

```

C
EE=0.
EEE=0.

```

```

C
DO 61 J=1,L
VDNDP=VDNDT(I-J)*P(J)*(1,-.5*(FLOAT(J)/FLOAT(L)))
EE=EE+RGS(J)*VDNDP
EEE=EEE+RDS(J)*VDNDP
61 CONTINUE

```

```

C
PLS = 0.
DO 66 K=0,L
PLS = PLS + 0.5*P(K)*VDNDT(I-K)/FLOAT(L)
66 CONTINUE

```

```

C
VPR(I)=DT*RMG*RLT(I)*EE+PS*VDNDT(I)
VD(I) = DT*RMD*FTE2(I)*EEE + 0.5*P(L)*VDNDT(I-L) + PLS

```

```

C      DO 71 K=0,L
C      Z(K) = VINDT(I-K)*P(K)*(1.0-0.5*(FLOAT(K)/FLOAT(L)))*DT
71      CONTINUE
C
C      DO 76 K=L+1,200
C      Z(K)=0.
76      CONTINUE
C
C      DO 81 K=1,7
C      EG=0.
C
C          DO 86 J=0,LK-1
C          EG=EG+Z(LK*(K-1)+J)
86      CONTINUE
C
C      VFF(I,K)=EG
81      CONTINUE
C
C      31      CONTINUE
C
C      C***** RESULTS OF VEG. COMPUTATIONS *****
C
C      WRITE(8,103)
C      WRITE(8,107) RLK,RL
C      DO 91 KK=1,365,NN
C      K=KK
C      IF(KK .GT. NN) K=KK-1
C      I=INT(FLOAT(K)/DT)
C      IF(FLOAT(K).LT.TB) GOTO 91
C      WRITE(8,100)(K,VRN(I),VINDT(I),VPR(I),VD(I),
1      VB(I),(VFF(I,J),J=1,7))
91      CONTINUE
C
C      C***** SUMMARY OF RESULTS VEG. + GEN. PART *****
C
C      YRFR = 0.
C      DO 92 I=1,N
C      RN(I)=RN(I)+VRN(I)
C      DNDT(I)=DNDT(I)+VINDT(I)
C      PR(I)=PR(I)+VPR(I)
C      D(I)=D(I)+VD(I)
C      B(I)=B(I)+VB(I)
C      YRFR=YRFR+PR(I)*DT
C          DO 93 J=1,7
C          FF(I,J)=FF(I,J)+VFF(I,J)
93      CONTINUE
92      CONTINUE
C
C      WRITE(9,104)
C      WRITE(9,108) RLK
C      DO 94 KK=1,365,NN
C      K=KK
C      IF(KK .GT. NN) K=KK-1
C      I=INT(FLOAT(K)/DT)

```



```

      IF(FLOAT(K).LT.TE) GOTO 94
      WRITE(9,100)(K,RN(I),DNDT(I),PR(I),D(I),
1      B(I),(FF(I,J),J=1,7),BS(I))
94      CONTINUE
C
      WRITE(9,105) YRFR
C
C
C*****          EVT PLOT OF RESULTS          *****
C
C      IF(IPLOT .NE. 1) GO TO 95
C
      F(1)=-1.0
      NCLASS=0
      NSTART=100
      NPOINT=250
C
      DO 96 I=1,NPOINT
      XX(I)=FLOAT(I+NSTART)
96      CONTINUE
C
      CALL CHANGE(4,1.3,1.6)
      CALL CHANGE(5,4.,4.)
      CALL CHANGE(6,0.,0.)
      CALL CHANGE(13,-1.,-1.)
      CALL CHANGE(100,0.,0.)
C
      DO 97 NPLOT = 1,7
C
      IF(NPLOT.EQ.1) CALL CHANGE(7,0.,0.)
      IF(NPLOT.EQ.2) CALL CHANGE(7,0.,0.)
      IF(NPLOT.EQ.2) CALL CHANGE(101,0.,13.)
      IF(NPLOT.EQ.3) CALL CHANGE(7,0.,0.)
      IF(NPLOT.EQ.3) CALL CHANGE(101,0.,26.)
      IF(NPLOT.EQ.4) CALL CHANGE(7,0.,0.)
      IF(NPLOT.EQ.4) CALL CHANGE(100,0.,0.)
      IF(NPLOT.EQ.5) CALL CHANGE(7,1.,0.)
      IF(NPLOT.EQ.5) CALL CHANGE(101,0.,13.)
      IF(NPLOT.EQ.6) CALL CHANGE(7,0.,0.)
      IF(NPLOT.EQ.6) CALL CHANGE(101,0.,26.)
      IF(NPLOT.EQ.7) CALL CHANGE(7,0.,0.)
      IF(NPLOT.EQ.7) CALL CHANGE(20,8.5,8.)
      IF(NPLOT.EQ.7) CALL CHANGE(101,0.,39.)
      IF(NPLOT.EQ.1) CALL FRAME(13.0,60.,365.,8.,0.,5000.,
1      'TIME (DAYNR.) 1976;', 'NUMBER OF SHOOTS (1/M2);',
2      'NUMBER OF SHOOTS;')
      IF(NPLOT.EQ.2) CALL FRAME(13.0,60.,365.,8.,0.,10.0,
1      'TIME (DAYNR.) 1976;', 'PROD. (GAFDW/DAY/M2);',
2      'PROD. OVERGROUND BIOM.;')
      IF(NPLOT.EQ.3) CALL FRAME(13.0,60.,365.,8.,0.,10.0,
1      'TIME (DAYNR.) 1976;', 'DECAY (GAFDW/DAY/M2);',
2      'DECAY OVERGROUND BIOM.;')
      IF(NPLOT.EQ.4) CALL FRAME(13.0,60.,365.,8.,0.,150.,
1      'TIME (DAYNR.) 1976;', 'BIOMASS (GAFDW/M2);',
2      'OVERGROUND BIOMASS;')
      IF(NPLOT.EQ.5) CALL FRAME(13.0,60.,365.,8.,0.,1.50,
1      'TIME (DAYNR.) 1976;', 'PROD. (GAFDW/DAY/M2);',
2      'PROD. UNDERGROUND BIOM.;')

```

```

      IF(NPLOT.EQ.6) CALL FRAME(13.0,60.,365.,8.,0.,50.,
1    'TIME (DAYNR.) 1976;', 'BIOMASS (GAFDW/M2);',
2    'UNDERGROUND BIOMASS;')
      IF(NPLOT.EQ.7) CALL FRAME(13.0,60.,365.,8.,0.,40.,
1    'TIME (DAYNR.) 1976;', 'BIOMASS (GAFDW/M2);',
2    'BIOM PER AGE CLASS;')
98    IF(NPLOT.EQ.7) NCLASS=NCLASS+1
      DO 99 I=1,NPOINT
        K = INT(FLOAT(I+NSTART)/DT)
        IF(NPLOT.EQ.1) YY(I)=RN(K)
        IF(NPLOT.EQ.2) YY(I)=PR(K)
        IF(NPLOT.EQ.3) YY(I)= D(K)
        IF(NPLOT.EQ.4) YY(I)= R(K)
        IF(NPLOT.EQ.5) YY(I)=PR(K)*RK1
        IF(NPLOT.EQ.6) YY(I)=BS(K)
        IF(NPLOT.EQ.7) YY(I)=FF(K,NCLASS)
99    CONTINUE
      IF(NCLASS.EQ.0) GO TO 190
      IF(NCLASS.EQ.1) GO TO 191
      IF(NCLASS.EQ.2) GO TO 199
      IF(NCLASS.EQ.3) GO TO 193
      IF(NCLASS.EQ.4) GO TO 199
      IF(NCLASS.EQ.5) GO TO 195
      IF(NCLASS.EQ.6) GO TO 199
      IF(NCLASS.EQ.7) GO TO 197
190    CALL GRAPH(NPOINT,XX,YY,F,1,0,'DEPTH = 0.50 (M);')
      GO TO 199
191    CALL GRAPH( 10 ,XX,YY,F,1,0,'DEPTH = 0.50 (M);')
      CALL GRAPH(NPOINT,XX,YY,F,1,0,'AGE 0 - 10 DAYS;')
      GO TO 199
192    CALL GRAPH(NPOINT,XX,YY,F,1,0,'AGE 10 - 20 DAYS;')
      GO TO 199
193    CALL GRAPH(NPOINT,XX,YY,F,1,0,'AGE 20 - 30 DAYS;')
      GO TO 199
194    CALL GRAPH(NPOINT,XX,YY,F,1,0,'AGE 30 - 40 DAYS;')
      GO TO 199
195    CALL GRAPH(NPOINT,XX,YY,F,1,0,'AGE 40 - 50 DAYS;')
      GO TO 199
196    CALL GRAPH(NPOINT,XX,YY,F,1,0,'AGE 50 - 60 DAYS;')
      GO TO 199
197    CALL GRAPH(NPOINT,XX,YY,F,1,0,'AGE 60 - 70 DAYS;')
      GO TO 199
199    IF(NPLOT.EQ.7 .AND. NCLASS.LT.7) GO TO 98
97    CONTINUE
C
C 95    CONTINUE
C
C      STOP
C      END
C
C
C*****
C*****
C*****      END OF E E L G R A S S COMPUTATIONS      *****
C*****
C*****

```