

enkele begrippen

Gedurende de afgelopen twintig jaar is veel aandacht besteed aan de bestudering van ingewikkelde, dynamische systemen in de ingenieurswetenschappen. Gesterkt door de ervaring in dat gebied, wordt ook in de biologische wetenschappen meer en meer aandacht besteed aan een wijze van benaderen van het onderwerp die gekarakteriseerd wordt door de begrippen: model, systeem en simulatie.

Een *systeem* is een begrensde deel van de werkelijkheid, waarvan de elementen in verband tot elkaar staan. Het geheel van verbanden binnen een systeem wordt de 'structuur van het systeem' genoemd: modellen en systemen hebben beide een structuur. Een *model* is een vereenvoudigde voorstelling van een systeem. En simulatie is het bouwen van een model en het bestuderen van zijn gedrag in vergelijking met die van het systeem.

Er zijn veel soorten modellen. Een eenvoudig wiskundig model is het bekende verband tussen de snelheid en de afstand bij het vallen van een appel in afhankelijkheid van de versnelling van de zwaartekracht. Een voorbeeld van een niet-wiskundig model is een kaart. Het is een vereenvoudigde voorstelling van het aardoppervlak dat alle van belang geachte informatie bevat en metingen van afstand of oppervlakte mogelijk maakt. Afhankelijk van de doeleinden worden spoorlijnen, lijnen van gelijke regenval of vegetaties weergegeven. Een schaalmodel van een schip in een sleeptank maakt het mogelijk metingen te verrichten die het gedrag van het nog te bouwen origineel in het water min of meer voorspellen.

Het volgt uit de definitie dat een model een systeem is, maar het omgekeerde kan ook waar zijn. Een machine is een model van wat de ingenieur bedoelde en functioneert zeker slechter dan verwacht werd. En wanneer een ingenieur simulatie toepast, ontwikkelt hij eerst een model en dan pas probeert hij iets in werkelijkheid te bouwen. De uiteindelijke machine is in feite een model van zijn simulatiemodel, dat op zijn beurt een vereenvoudigde voorstelling is van zijn bedoelingen. Biologische systemen kunnen nauwelijks opgevat worden als het model van een systeem dat de bioloog zich voorstelt, al gaat het in de landbouw die kant uit. Het is daarom de vraag of een benaderingswijze die vooral in de technologie successen heeft geboekt, een-

zelfde succes zal boeken in de biologische wetenschappen.

Voorbeelden van biologische systemen zijn er natuurlijk te over: een membraan, een cel, een orgaan, een plant, een dier, een akker, een bos, en een meer. Akkers, bossen, meren, zeearmen, weiden en wat dies meer zij, hebben in dit verband de verzamelnaam 'ecosystemen' gekregen.

Een systeem is een begrensde deel van de werkelijkheid en men doet er verstandig aan, de grens zo te kiezen dat het systeem geïsoleerd is van zijn omgeving. Dit blijkt vrijwel nooit mogelijk, maar dan wordt getracht de grens tussen systeem en omgeving zo te kiezen dat de omgeving weliswaar het systeem beïnvloedt, maar het systeem niet de omgeving. Om dit te bereiken, is het vaak nodig het systeem groter te kiezen dan nodig lijkt voor een eerst gesteld doel. Zo is in ecologische systemen het microklimaat vaak een onderdeel van het systeem, maar een ieder verwaarloost, — hoewel niet terecht — met graagte

de invloed van de processen in het ecosysteem op het macroklimaat, dat als een meetbare en niet door het ecosysteem bepaalde omgeving opgevat wordt.

beschrijvende en verklarende modellen

'Een kast vol met gegevens over een ecosysteem' kan een model genoemd worden, maar is er dan wel een van het meest ondoorzichtige en onbruikbare soort. De doorzichtigheid wordt bevorderd door het bewerken van deze gegevens. Deze bewerking kan uitmonden in kaarten waarop allerlei aspecten van het ecosysteem worden weergegeven of in het resultaat van een statistische analyse, die de waargenomen samenhangen op vereenvoudigde wijze weergeeft.

Wanneer bij het verzamelen en bewerken van de waarnemingen ook de factor tijd in beschouwing genomen wordt, zijn deze modellen niet meer *statisch*, maar *dynamisch*. Het blijven echter

* Prof.dr.ir. C.T. de Wit is verbonden als buitengewoon hoogleraar aan de Vakgroep Theoretische Teeltkunde van de Landbouwhogeschool en als wetenschappelijk hoofdambtenaar aan het Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek (CABO) te Wageningen.

beschrijvende modellen die het bestaan van relaties tussen de elementen van een systeem wel aangeven maar niet verklaren, wat trouwens ook niet de bedoeling van deze modellen is.

Verklarende modellen zijn echter wel mogelijk in de biologie, omdat deze wetenschap, zoals elke andere natuurwetenschap, uiteenvalt in verschillende niveaus van kennis, die zich onderscheiden door het integratieniveau waarop de processen zich afspelen. Integratieniveaus die in volgorde van toenemende verwevenheid en grootte gekenmerkt kunnen worden door het gebruik van begrippen als moleculen, celstructuren, cellen, weefsels, organen, populaties en levensgemeenschappen. Verklarende modellen vereisen het deelhebben aan onderzoek op tenminste twee integratieniveaus. Het onderliggende integratieniveau is dan het verklarend niveau en het bovenliggende het te verklaren niveau.

Zo kan men proberen de eigenschappen van membranen af te leiden uit de eigenschappen van de moleculen waaruit ze zijn samengesteld, en men kan trachten de gang van zaken in een ecosysteem te verklaren op basis van kennis van gedrag en fysiologie van de samenstellende soorten. Wanneer de kennis op het verklarende niveau voldoende uitgebreid en betrouwbaar is, en op grond hiervan een model van het te verklaren systeem ontworpen wordt, is het niet nodig het model te toetsen door een vergelijking van uitkomsten van model en systeem. Dit komt wel voor: de modellen waarmee gewerkt wordt in de ruimtevaart zijn zo goed, dat het doen van de proef op de som, de reis zelf, overbodig is.

Verklarende modellen in de biologie zijn veelal zo gebrekkig dat de proef op de som wél nodig is. Zelfs wanneer de uitkomsten van het model overeenkomen met de waarnemingen aan het gemodelleerde systeem, is twijfel aan de juistheid van het model nog vaak gerechtvaardigd. Overeenkomst is echter meer uitzondering dan regel.

Wanneer nu bij discrepantie tussen uitkomst van model en werkelijkheid aan het model gesleuteld wordt met het verkrijgen van een betere overeenstemming als enig doel, degenereert iets wat als een verklarend model begonnen

is, tot een beschrijvend model. Het woord 'degeneratie' is hier op zijn plaats, niet omdat beschrijvende modellen inferieur zijn aan verklarende, maar omdat zo ondoorzichtige beschrijvende modellen verkregen worden, met een niet waargemaakte pretentie tot verklaren. Het is om deze reden dat verreweg de meeste modellen in de ecologie tot nu toe meer kwaad dan goed doen.

De juiste werkwijze is heuristisch, dat wil zeggen: langs de weg van methodische verbetering. Bij het constateren van afwijkingen tussen model en systeem is wellicht vast te stellen, door middel van experimenten met beide, welke aspecten van het model van twijfelachtige waarde zijn. Deze aspecten worden dan bestudeerd op het verklarende niveau en dienen op grond daarvan in het model vervangen te worden door een betere versie, waarna een hernieuwde vergelijking van uitkomsten van model en werkelijkheid kan volgen. Verklarende modellen kunnen zowel statisch als dynamisch zijn. Een voorbeeld van een statisch model is een model waarmee het verband tussen respiratie en groei van organismen berekend wordt op grond van kennis van de biochemische processen die zich afspelen. Een ander voorbeeld is een model waarmee de lichtverdeling over de bladeren van een vegetatie berekend wordt uit de gewasarchitectuur, reflectie en transmissie van bladeren, zonnestand en toestand van de hemel. De resultaten van berekeningen van deze statische modellen of de modellen zelf vormen vaak een onderdeel van de dynamische modellen, die in de systeem-ecologie de grootste aandacht trekken. Deze dynamische modellen zijn vereenvoudigde voorstellingen van dynamische systemen, dat wil zeggen systemen die met de tijd veranderen. Het bouwen van deze modellen en het bestuderen van hun gedrag wordt veelal 'simuleren' genoemd.

door toestanden bepaalde dynamische systemen en modellen

Het simuleren van ecologische systemen met een verklarend model is gebaseerd op de veronderstelling dat de

toestand van elk systeem op elk moment kwantitatief gekarakteriseerd kan worden en dat veranderingen in een systeem beschreven kunnen worden met wiskundige vergelijkingen. Deze hypothese leidt tot de formulering van door toestanden bepaalde dynamische modellen, waarin toestanden, snelheden en stuurvariabelen onderscheiden worden.

Toestandsvariabelen zijn grootheden als de hoeveelheden biomassa, het aantal dieren van een bepaalde soort, de hoeveelheid stikstof in grond, plant of dier, het watergehalte en de temperatuur van de grond, enzovoorts.

Stuurvariabelen karakteriseren de invloed van buiten en worden niet beïnvloed door de processen die zich binnen het systeem afspelen. Het kunnen macro-meteorologische variabelen zijn zoals regen, wind en straling, de hoeveelheid voedsel die aan het systeem wordt toegevoegd of de hoeveelheid mineralen. Afhankelijk van de grenzen van het systeem kunnen dezelfde variabelen stuurvariabelen, toestands- of snelheidsvariabelen zijn.

Snelheidsvariabelen geven de snelheid aan waarmee de toestandsvariabelen veranderen. Hun waarde wordt bepaald door de toestandsvariabelen en de stuurvariabelen. Volgens regels die gebaseerd zijn op de kennis van de plaatsvindende fysische, chemische en biologische processen en niet op basis van een statistische analyse van het te verklaren systeem zelf. We herhalen: hierin onderscheiden zich beschrijvende en verklarende modellen.

Na berekeningen van de snelheden worden deze gerealiseerd over een kort tijdsinterval volgens het schema: toestandsvariabele op tijdstip $t + \Delta t$ is gelijk aan toestandsvariabelen op het tijdstip t plus de snelheid op tijdstip t maal Δt . Dit geeft dan nieuwe waarden van de toestandsvariabelen, waarna het rekenproces zich kan herhalen. Onnodig te zeggen dat moderne rekenmachines bij de uitvoering onmisbaar zijn. In het verdere verloop van de cursus zullen verschillende voorbeelden van toepassing in de ecologie worden gegeven.

In door toestanden bepaalde systemen zijn snelheden niet onderling afhankelijk: iedere snelheid hangt op een bepaald moment af van de waarde van toe-

stands- en stuurvariabelen en kan daarom onafhankelijk van alle andere snelheden berekend worden. Deze onderlinge onafhankelijkheid van snelheden kunnen we illustreren met een voorbeeld.

Het is duidelijk dat de snelheid van plantengroei, gemeten aan het gewicht van de structurele weefsels, nauw samenhangt met de netto-fotosynthese in de bladeren. In een verklarend model van de plantengroei is dit echter een samenhang die het resultaat is van het gelijktijdig opereren van verschillende processen en geen direct verband. De fotosynthesesnelheid draagt bij tot de hoeveelheid reserves in de plant en, mede afhankelijk van andere toestandsvariabelen, hangt de groeisnelheid van de verschillende organen samen met de hoeveelheid reserves. Wanneer het donker wordt, stopt weliswaar de fotosynthese, maar gaat de groei door, totdat de reserves uitgeput zijn en soms zelfs wel wat langer, maar dan ten koste van reeds eerder gevormde structurele weefsels.

Het aantal toestandsvariabelen dat onderscheiden kan worden in ecosystemen is ontmoedigend groot. Het betreft hier niet alleen planten, planteters, dieren-eters, micro-organismen, maar ook hun verschillende soorten, en daarvan het aantal, de grootte, de ouderdom, het ontwikkelingsstadium, enz. Voor planten zijn niet alleen het gewicht en de oppervlakte van de bladeren belangrijk, maar ook hun gehalten aan stikstof en mineralen, hun enzymen en andere bio-chemische karakteristieken. Men kan zo doorgaan en daarom zijn pogingen tot modelbouw op grond van een volledige kennis van alle biologische, fysische en chemische processen volslagen onrealistisch. Modellen zijn nu eenmaal vereenvoudigde voorstellingen van de werkelijkheid. Deze vereenvoudiging kenmerkt zich door het beperkte aantal toestandsvariabelen dat in de beschouwing betrokken wordt.

Naar analogie van andere wetenschappelijke benaderingen wordt aangenomen dat het aantal toestandsvariabelen in een model niet alleen beperkt kan worden door een scherpe begrenzing van het systeem dat bestudeerd wordt, maar ook door een scherpe

omschrijving van de doelstellingen. Het helemaal begrijpen van een ecosysteem kan zo nooit een redelijke doelstelling van een model zijn, maar wat dan wel? Voor iedere toepassing van modellen of de constructie van modellen, dient te worden begonnen met een duidelijke omschrijving van de doelstelling.

In de landbouw is deze doelstelling in eerste instantie gemakkelijk te beantwoorden: het verkrijgen van inzicht in het verband tussen opbrengst enerzijds en menselijke inspanning anderzijds. Een doelstelling die zich weer verder laat concretiseren in vragen als het verband tussen stikstofgift en opbrengst bij goed omschreven randvoorwaarden. Voor iedere doelstelling is een optimum te vinden voor het aantal toestandsvariabelen dat in de beschouwing betrokken kan worden. In eerste instantie neemt de toepasbaarheid van een model toe met toeneming van het aantal toestandsvariabelen dat in het model betrokken wordt. Maar dan neemt de toepasbaarheid weer af, doordat de invoer van een nieuwe toestandsvariabele de aandacht afleidt van eerder in beschouwing genomen toestandsvariabelen, juist omdat deze van groter belang geacht werden. Het proberenderwijs rangschikken van toestandsvariabelen in volgorde van hun belangrijkheid neemt veel tijd in beslag, en veel van de inspanningen op het gebied van modelbouw in de ecologie zijn soms bewust, maar nog vaker onbewust hierop gericht.

de bruikbaarheid van ecologisch modelonderzoek

Het handhaven van de integriteit en van opties voor ontwikkelingen van eco-systemen, zoals akkers, bossen, zee-armen en de menselijke samenleving in zijn geheel is een van de grootste maatschappelijke problemen. De vraag is of het ook een wetenschappelijk probleem betreft. Dit is alleen het geval wanneer men het probleem niet heeft opgelost en op theoretische gronden aannemelijk gemaakt kan worden dat het probleem oplosbaar is. Over het eerste hoeven we ons geen zorgen te maken,

en wat de oplosbaarheid betreft: juist het bestaan van technieken die kennis kunnen samenvatten in operationele simulatiemodellen, verleidt sommigen tot een optimistische visie.

Maar is deze gerechtvaardigd? Problemen zijn alleen oplosbaar wanneer weerlegging van de oplossing mogelijk is of, om het ten aanzien van modellen wat positiever te stellen, wanneer modellen op hun bruikbaarheid getoetst kunnen worden.

Om de mogelijkheid hiervan te exploreren, is het nuttig onderscheid te maken tussen verifieerbare en speculatieve modellen.

Verifieerbare modellen kunnen alleen gemaakt worden van herhaalbare of weerkerende systemen. Voorbeelden van herhaalbare systemen zijn doorstroomcultures van bacteriën, boerderijen en industrieën. Weerkerende systemen doen zich tezelfdertijd aan ons voor in verschillende stadia. Voorbeelden zijn: sterrenstelsels, weersveranderingen, individuen van een soort en ecologische systemen waarvan de ontwikkeling in de tijd beheerst wordt door negatieve terugkoppelingen, zoals hoogveen.

Nu kan men direct opmerken, dat van deze laatstbedoelde ecosystemen er geen twee gevonden zullen worden die precies gelijk aan elkaar zijn, maar dit houdt niet in dat hun modellen niet aan elkaar gelijk kunnen zijn: een model is immers een vereenvoudigde voorstelling van de werkelijkheid. Ook is het duidelijk dat met herhaalbare systemen altijd geëxperimenteerd kan worden, maar weerkerende systemen zijn niet of minder toegankelijk voor experimenten.

De ecologie ontwikkelt zich van een beschrijvende wetenschap, tot een wetenschap waarin ook geëxperimenteerd wordt met herhaalbare en weerkerende systemen. Dit laatste is verantwoord, omdat vanwege het bestaan van negatieve terugkoppelingen in deze systemen, de kans op verstoring klein is en omdat verscheidene systemen van dezelfde soort tezelfdertijd voorkomen. Het systeem-analytisch onderzoek en de simulatie dienen zich nog meer dan de experimenten tot herhaalbare en weerkerende systemen te beperken, omdat de kennis van de processen die zich af-

spelen nog zo klein is dat verificatie van de modellen onmogelijk gemist kan worden.

Naast herhaalbare en weerkerende systemen hebben we te maken met *unieke systemen*. Voorbeelden zijn klimaatsystemen en door geografische omstandigheden bepaalde systemen zoals de Oosterschelde, de Waddenzee, de wereld zelf en de menselijke samenleving, en ook ecosystemen waarvan de ontwikkeling slechts binnen nauwe grenzen beheerst wordt door negatieve terugkoppelingen, zodat oorspronkelijk gelijke systemen divergeren in ruimte en tijd. De evolutie zelf is een voorbeeld van zo'n systeem en daarmee de veredeling in de landbouw. Juist omdat het veredelingsproces onomkeerbaar is, is veredeling alleen verantwoord, wanneer tezelfdertijd maatregelen ter conservering van de genenpool genomen worden.

Modellen van unieke systemen zijn *speculatieve modellen*, omdat deze niet op hun bruikbaarheid getoetst kunnen worden. Immers, analyse en toetsing dienen op onafhankelijk van elkaar opererende systemen betrekking te hebben, wil het resultaat van de toetsing tot verwerping van het model kunnen leiden. Unieke systemen hebben natuurlijk wel weerkerende elementen, en deze kunnen geïsoleerd worden en zo voor experiment en modelbouw toegankelijk gemaakt worden.

Unieke systemen kunnen dus wel ten dele geanalyseerd worden en men kan er soms in of mee experimenteren. Het belang van de waarneming en het experiment moet dan afgewogen worden tegen het risico van verstoren van het systeem; onthouding is nodig in geval van twijfel. Het zogenaamde genetisch sleutelen dient daarom met grote omzichtigheid te gebeuren.

Speculatieve modellen kunnen niet geverifieerd, maar wel min of meer worden vertrouwd. Het vertrouwen in deze modellen groeit, wanneer analoge methoden van analyse van herhaalbare en weerkerende systemen tot verifieerbare modellen met bruikbare resultaten leiden. Het vertrouwen in modellen van unieke systemen waarvan het gedrag beheerst wordt door natuurkundige verschijnselen, kan zelfs vrij groot zijn. Niemand hoeft serieus te twijfelen aan de berekeningen van Rijkswater-

staat over het verband tussen dijkhoogte en overstromingskans, maar wanneer de kans zich toevallig voordoet, is alle vertrouwen weg.

In de ecologie is het tot nu toe alleen gelukt bruikbare modellen te maken van betrekkelijk eenvoudige systemen en volgens sommigen alleen van systemen die ook doorzien kunnen worden zonder gebruik te maken van geavanceerde methoden van systeemanalyse en modelbouw. Het vertrouwen in speculatieve modellen van unieke systemen is daardoor terecht klein. Het tragische van de situatie is dat ecologen wetenschappelijk gezien alleen uitspraken kunnen doen over een groeiend aantal herhaalbare en weerkerende systemen, maar dat vanuit de maatschappij juist uitspraken gevraagd worden over de ontwikkeling van unieke systemen. Het aan deze maatschappelijke behoefte tegemoetkomen, leidt gemakkelijk tot boerenbedrog. Veel ecologen realiseren zich dit en onthouden zich van oordelen, maar dit heeft weer ten gevolg dat deze witte plek in onze kennis op onverantwoorde wijze ingekleurd wordt door 'instant'-ecologen.

'Wereldmodellen' met enig perspectief van bruikbaarheid zijn ingewikkelder dan modellen van die ecosystemen waarvan de bruikbaarheid is aangetoond. Immers, in deze modellen moet kennis uit een groot aantal wetenschapsgebieden verwerkt worden, en deze kennis is in sommige relevante wetenschapsgebieden aanzienlijk kleiner dan die van de natuurkundige, scheikundige en biologische processen die een rol zullen spelen in eenvoudige ecosystemen, zodat de basis van vertrouwen ontbreekt en in veel gevallen ook niet gelegd wordt. 'Wereld' modellen blijven zo onbruikbare instrumenten voor het voorbereiden van beleidsbeslissingen. De vraag is daarom of in het geheel van onderzoeksinspanning gewerkt moet worden aan de analyses van 'wereld' systemen die uitmonden in speculatieve, interdisciplinaire modellen.

Het antwoord is niettemin bevestigend. Door vergelijkend onderzoek van verifieerbare en speculatieve modellen kan de basis van vertrouwen op den duur gelegd worden. Systeemanalyse en modelbouw zijn ook de enige in ontwikke-

ling zijnde interdisciplinair werkende vakgebieden waarmee, uitgaande van de bestaande gebrekkige kennis, het geheel is te overzien, en het heeft geen zin half afgemaakte schoenen weg te gooien voordat nieuwe ontworpen zijn. En lang voordat speculatieve, interdisciplinaire modellen bruikbaar zijn voor het begeleiden van bestuursbeslissingen in het maatschappelijk leven, zijn dit soort modellen bruikbaar als instrument van onderzoeksbeleid om prioriteiten van onderzoek tussen disciplines af te wegen.

Het is mogelijk criteria te formuleren waaraan speculatieve, interdisciplinaire modellen en beschouwingen moeten voldoen om bij te dragen tot de ontwikkeling van de wetenschap. Hieruit kunnen aanbevelingen tot onderzoek voortvloeien die veel aan kracht winnen naarmate meer modellen op onderling vergelijkbare wijze geëvalueerd zijn. Mogelijke criteria zijn de volgende:

- Het model moet doorzichtig zijn en door anderen dan de opstellers gebruikt kunnen worden.
- De doeleinden van het model moeten goed omschreven zijn.
- Uitgaande van de omschrijving van de doeleinden moet beredeneerd zijn welke disciplines en dan in welke mate van detaillering aan het model horen bij te dragen.
- De bijdragen uit de disciplines dienen redelijk wetenschappelijk verantwoord te zijn.
- Verifieerbare onderdelen van het model dienen inderdaad getoetst te zijn.
- Bruikbaarheidsclaims moeten kritisch geëvalueerd zijn.
- Het model moet integer zijn; dat wil zeggen: men moet weten welke veronderstellingen ingebouwd zijn, en dit moet zo gebeurd zijn dat de consequenties van andere veronderstellingen vastgesteld kunnen worden binnen het raam van de doelstellingen van het model.
- Het model moet integer gebruikt zijn. Dit wil zeggen dat de opstellers de gevolgen van een redelijk aantal veronderstellingen onderzocht en becommentarieerd hebben en niet alleen van veronderstellingen die vooronderstellingen over de uitkomsten bevestigen.