

Systeemanalyse en simulatie in  
landbouwwetenschappen  
Verpleegkundige Informatica  
SCAMC 1990 - Washington DC  
Telematics in Medicine



**VMBI**

*TIJDSCHRIFT VOOR MEDISCHE INFORMATICA*

KWARTAAL UITGAVE VAN  
DE VERENIGING VOOR  
MEDISCHE EN  
BIOLOGISCHE  
INFORMATIEVERWERKING

Jaargang 20 nr. 1  
april 1991

R. Rabbinge en J. Goudriaan :

Systeemanalyse en simulatie in de landbouwwetenschappen.



# SYSTEEMANALYSE EN SIMULATIE IN DE LANDBOUWWETENSCHAPPEN\*

prof.dr.ir. R. Rabbinge en dr.ir. J. Goudriaan  
vakgroep Theoretische Productie Ecologie, Landbouw Universiteit Wageningen

## Inleiding

De vakgroep Theoretische Productie Ecologie van de Landbouw-universiteit te Wageningen verricht onderzoek op het gebied van de gewasgroei in gematigde, semi-aride en tropische gebieden, op het gebied van de populatiebiologie, in het bijzonder in verband met ziekten, plagen en onkruiden in gewassen, op het gebied van de bodembioïologie en op het gebied van de gewasmeteorologie, de bodemscheikunde en de bodemnatuurkunde. Dit onderzoek is in het bijzonder gericht op het vergroten van de kennis van plantaardige en dierlijke productiesystemen. Hiertoe wordt basiskennis van natuurkundige, chemische en fysiologische processen geïntegreerd, zodat het inzicht in het functioneren wordt vergroot. Nieuw verworven inzichten worden zoveel mogelijk gebruikt om beheersmaatregelen te formuleren op het niveau van gewas, bedrijf en regio. De vakgroep vervult hiermee een brugfunctie tussen enerzijds de basisvakgroepen en anderzijds de toepassingsgerichte vakgroepen van de Wageningse universiteit. Deze brugfunctie vereist een multidisciplinaire werkwijze, hetgeen mogelijk wordt gemaakt door samenwerking met andere vakgroepen en instituten. Systeemanalyse en simulatiemodellen vervullen bij deze integratie een belangrijke rol.

## Doeleinden van systeemanalyse en simulatie

Simulatie, het bouwen van een model en het bestuderen van het gedrag, kan dienen voor voorspellen, vergroten van inzicht en het testen van kennis op consistentie en volledigheid. De drie punten worden hieronder uitgewerkt.

### a. Voorspellen

In het verst ontwikkelde stadium is het model zo goed dat het kan worden gebruikt bij voorspellen en dus ook als hulpmiddel bij bestuur en management. In de ecologie is het slechts zelden het geval dat de onderliggende processen zo goed bekend zijn dat een model tot dit stadium kan worden gebracht. Een voorbeeld waarin dit wel is gelukt is het werk van Van Keulen (1975), die bewees dat onder semi-aride omstandigheden, waar de zaken vereenvoudigd zijn door de overheersende invloed van de faktor water, de simulatietechniek met succes kan worden toegepast om opbrengsten van natuurlijk grasland te voorspellen. Toepassing van dezelfde techniek op de Sahelweiden heeft in de 70'er jaren plaatsgevonden en aangetoond dat met behulp van deze modellen goede voorspellingen mogelijk zijn. Voorspellende modellen van populaties van verschillende ziekte- en plaagorganismen worden op verschillende plaatsen in geleide bestrijdingssystemen benut, Zadoks et al. (1984).

### b. Inzicht in het mechanisme vergroten

Het vergroten van het inzicht kan ten dele worden geïllustreerd door de poging van Forrester (1972) om een wereld simulatiemodel te maken. Dit model was niet in de eerste plaats bedoeld om te voorspellen, maar om fundamentele gedragslijnen van enkele belangrijk geachte variabelen bloot te leggen. Afgezien van de realiteitswaarde van dit model, zou het gegeven de vergelijkingen bepaald moeilijk zijn om het verloop van de hoofdvariabelen in enig detail te voorspellen zonder gebruik van de computer. Forrester sprak zelfs over de "counter intuitive behaviour" van complexe

systemen, maar ervaring met dit soort modellen zal de intuïtie ongetwijfeld aanzienlijk verbeteren. Voor iemand die voor het eerst op de schaatsen staat heeft ijs ook nogal moeilijk te bereiden en eigenschappen.

Het inzicht dat gewenst is, is in de eerste plaats kwalitatief: hoe zien de curves eruit. Later komt de kwantitatieve belangstelling: wat is de orde van grootte van de variabelen, wat is het effect van een verandering. Onderzoek van de laatste vraag wordt een gevoeligheids-analyse genoemd. Zelfs als het model niet geschikt is voor een betrouwbare voorspelling is het vaak wel goed genoeg voor een nuttige gevoeligheidsanalyse. De bedoeling van zo'n gevoeligheids-analyse is om aan te geven op welke punten het model gevoelig is en waar dus eventueel verder onderzoek moet plaatsvinden. Juist voor dit vergroten van inzichten heeft modellenbouw veel betekenis. Gedurende de laatste 20 jaar is in vele disciplines gebruik gemaakt van verklarende simulatiemodellen. In het interdisciplinaire gebied der Theoretische Productie Ecologie is deze benaderingswijze zelfs zeer succesvol gebleken.

### c. Onderzoek van de beschikbare kennis op volledigheid en consistentie

Een verklarend model kan worden opgebouwd met behulp kennis die in de literatuur beschikbaar is en waarover eigenlijk geen meningsverschil bestaat. Na samenvoegen van dergelijke brokken kennis blijkt soms een model te ontstaan dat volslagen onzin produceert. Afgezien van programmeerfouten moet de oorzaak soms in de beschrijving van deelprocessen worden gezocht die kennelijk een meer beperkte geldigheid hebben dan aanvankelijk werd gedacht, of zelfs in het geheel niet houdbaar zijn. Zo blijkt combinatie van de bestaande kennis op het gebied van de nachtelijke uitstraling en de opbouw van stabiliteit in de atmosfeer leiden tot ernstige nachtvorst, ook in de zomer. Soms lijkt het geschreven programma gereed, maar wordt door de sorteerroutine van de simulatietaal ontdekt dat er een cirkelredenering in het programma zit.

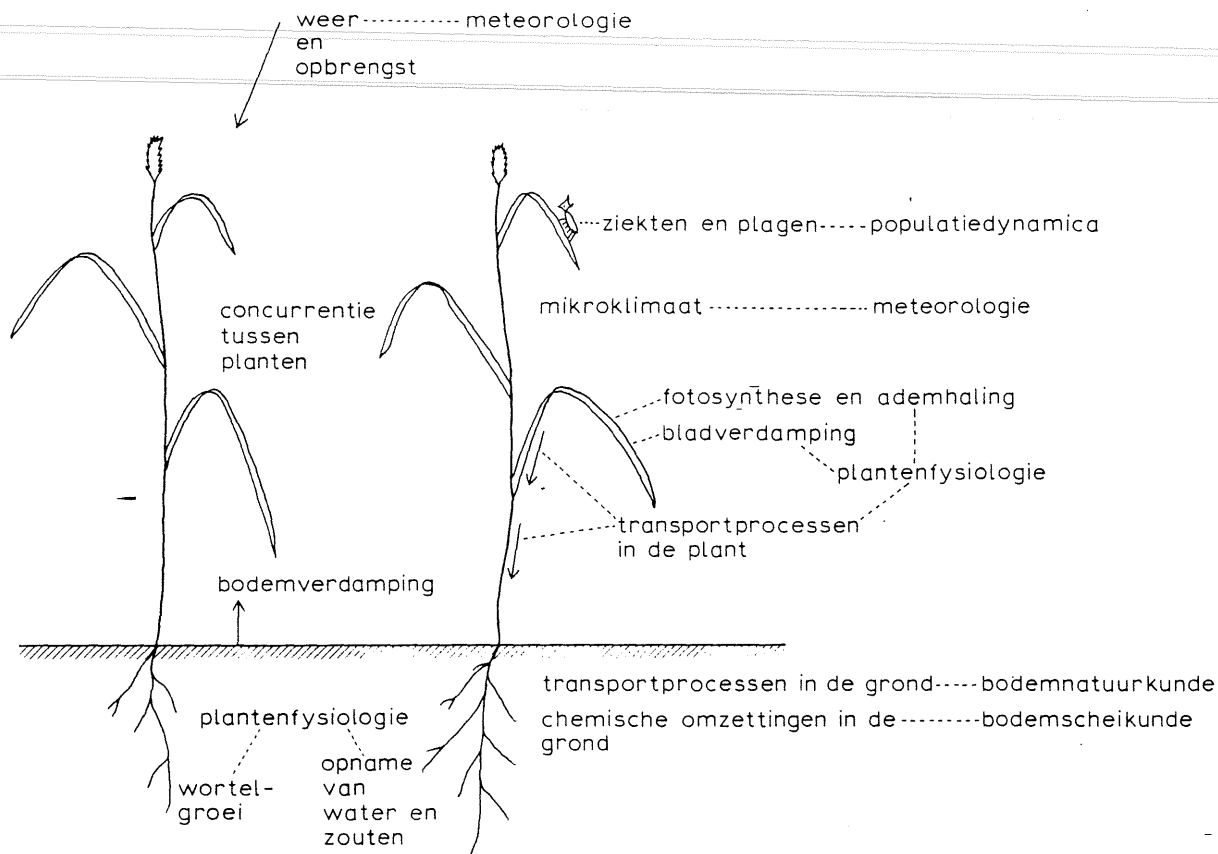
Aan de fase waarin het model werkelijk op de computer kan worden gedraaid gaat de constructiefase vooraf, waarin soms in de beschikbare kennis gaten blijken te bestaan. In dit stadium kan modelbouw ook zonder computergebruik nut hebben.

Ontwikkeling van een simulatiemodel betekent in het algemeen dat de aandacht van a via b naar c verschuift hoewel teruggrijpen op een vroeger stadium soms kan optreden. Grofweg kunnen daarom de volgende fasen in modelontwikkeling worden onderscheiden:

1. conceptuele modellen
2. veelomvattende verklarende modellen
3. samenvattende modellen.

De eerste fase van modelontwikkeling vindt veel plaats zonder dat er nog sprake is van een computermodel. In de 2e fase zoals verder wordt uiteengezet is er sprake van een groot computermodel, dat na gevoeligheidsanalyse en vereenvoudiging wordt omgezet in een samenvattend model. In de landbouwwetenschap hebben simulatie en modellen in toenemende mate aan populariteit gewonnen.

\*Nagekomen artikel in het kader van de special *Biologische Informatica*, TMI 19, 4



## Overzicht van het werk op het gebied van systeemanalyse en simulatie in de landbouwwetenschappen.

Weinig verwonderlijk is dat systeemanalyse en simulatie in de landbouwwetenschappen bijna steeds min of meer gerelateerd wordt aan gewasgroei (primaire productie) en veeteelt (secundaire productie). In figuur 1 zijn een aantal trefwoorden van het onderzoek weergegeven, verbonden door een streepje met het meest gerelateerde vakgebied.

De transportprocessen in de grond kunnen wiskundig beschreven worden door partiële differentiaal-vergelijkingen. In het simulatieprogramma wordt de grond in boven elkaar liggende lagen verdeeld, zodat een stelsel gewone differentiaal-vergelijkingen in de tijd ontstaat. De toestand van elke laag, zoals temperatuur, watergehalte, stikstofgehalte, etc. wordt bijgehouden in een integraal naar de tijd. Binnen een laag worden ruimtelijke variaties in deze grootheden verwaarloosd. De transportsnelheden tussen de lagen worden bepaald door de gradiënten en de geleidbaarheden voor de betreffende componenten, waarbij voor water de zwaartekracht er nog als extra drijvende kracht bijkomt. Bovendien kunnen binnen zo'n bodemlaag water en voedingsstoffen worden onttrokken door de aanwezige plantenwortels. Om dit laatste goed te kunnen beschrijven moet een stuk plantenfysiologie worden binnengehaald.

Essentieel is echter dat alle transportsnelheden afhangen van de toestand van grond en plant en dat snelheden elkaar niet rechtstreeks maar slechts indirect via verandering van toestandsvariabelen beïnvloeden. Dit wordt ook wel de "state variable" approach genoemd (de Wit, 1978). Aangezien geen wederzijdse afhankelijkheden optreden komen slechts expliciete vergelijkingen voor. De toestandsvariabelen van de plant die mede de opnamesnelheden bepalen zijn watergehalte, stikstofgehalte, omvang van het wortelstelsel, bovengronds plantgewicht en bladoppervlakte, reservegehalte, etc. De voedselreserves zijn

een tussenstation tussen de productie door fotosynthese enerzijds en verbruik door groei en ademhaling anderzijds. Een soortgelijke bufferwerking neemt het watergehalte van de plant in ten opzichte van wateropname en verdamping. Op lange termijn moeten fotosynthese en ademhaling plus groei wel gelijk zijn, maar binnen de dagelijkse cyclus kan een faseverschuiving van vele uren optreden.

De grootte van deze faseverschuiving wordt bepaald door de sterkte van de terugkoppeling van reserveniveau op groei en ademhaling, eventueel op fotosynthese, en van watergehalte op wateropname en verdamping. In het eerste geval resulteert de terugkoppeling in een tijdconstante van zo'n 10 uur, in het tweede geval is de terugkoppeling sterker en leidt tot een tijdconstante van ongeveer een half uur. Bij veel waterverlies sluit de plant de huidmondjes, daarmee zowel verdamping als fotosynthese onmogelijk makend. Aangezien dit verschijnsel vaak in droge klimaten optreedt is daar sprake van een zekere evenredigheid tussen verdamping en droogstoof productie, en daarmee tussen regenval en opbrengst. Als zo vaak wordt dit principieel gegeven vertroebeld door vele andere factoren als stikstofgebrek, directe bodemverdamping, etc., maar in het hierboven aangehaalde werk van Van Keulen zijn deze processen op een fysisch zo goed mogelijke wijze geïncorporeerd en bleken goede voorspellingen mogelijk.

In de landbouw kunnen aanzienlijke oogstverliezen optreden door ziekten en plagen. Simulatie van deze verschijnselen valt uiteen in het simuleren van de populatiedynamica van de schadeverwekkers en de interactie tussen schadeverwekkers en gewas. Voor de populatiedynamische modellen is studie van verschillende deelprocessen nodig. Zo worden de geboorte- en sterftesnelheden van de organismen als functie van leeftijd en temperatuur in het model gezet. Soms moet ook rekening worden gehouden met concurrentie en met predatie door rovers, die dan ook weer afzonderlijk moeten worden gesimuleerd. Het is gebleken dat de vermenigvuldiging van schimmelziektes zoals gele roest sterk

wordt beïnvloed door de vochtigheid van de lucht en vooral door de tijdsduur dat het blad nat is. Deze gegevens kunnen worden verkregen uit een mikrometeorologisch simulatieprogramma. In zo'n model wordt de luchtlag tussen grond en bovenkant van het gewas in een aantal lagen verdeeld en wordt in principe dezelfde methode toegepast als in het bodemsimulatieprogramma.

De toestandsvariabelen zijn luchttemperatuur, luchtvochtigheid en bladtemperatuur. Tussen de lagen onderling en tussen bladeren en lucht vindt uitwisseling plaats die sterk afhangt van de windsnelheid. De verdeling van de ingestraalde zonne-energie tussen verdamping en verwarming hangt weer af van de huidmondjesweerstand, die door de plant wordt geregeld. Hoe dit laatste precies gebeurt is weer een vraagstuk apart waarbij blijkt dat lichtintensiteit, koolzuurgehalte van de lucht, watervoorziening van de plant en de temperatuur alle invloed hebben. Voor het huidmondjesgedrag is dan ook een apart subdoel gemaakt.

In dit beknopte overzicht zijn we van proces naar proces en van model naar model gegaan. Eigenlijk zou het allemaal in één gigantisch model moeten worden gezet om een goede beschrijving van de werkelijkheid te krijgen. De natuur zou dan echter aanzienlijk sneller integreren dan wij met de beste computer zouden kunnen, zodat dit plan weinig realistisch is. We zijn genoodzaakt delen af te splitsen en afzonderlijk te beschrijven.

In de technologische wetenschappen kunnen dezelfde beschouwingen worden gehouden. Veel van de processen die in deze systemen plaatsvinden zijn kwantitatief beter beschreven dan voor levende systemen. Daardoor zijn de mogelijkheden voor voorspelling en beheersbaarheid in deze systemen veel groter. Voorspellende modellen komen dan ook veel meer voor. In de landbouwwetenschappen ligt de nadruk op conceptuele en verklarende modellen en zijn voorspellende en verkennende modellen veel minder ontwikkeld.

## Fasen van modelontwikkeling en toetsing

Bij de ontwikkeling en toetsing van simulatiemodellen wordt (zoal boven aangegeven) een aantal fasen doorlopen. In het onderstaande worden deze fasen geïllustreerd aan een populatiemodel van bladluizen in granen. Deze bladluizen zijn gedurende de laatste decaden in toenemende mate een plaag geworden in de tarweteelt. Dit is waarschijnlijk het gevolg van de bevordering van de populatiegroei door betere water- en

stikstofbeschikbaarheid in het gewas als gevolg van landbouwkundige maatregelen. Bovendien blijkt het effect van bladluizen bij toenemende opbrengstniveaus absoluut en relatief toe te nemen. Teneinde de populatiedynamische achtergronden van het bladluizenverloop op te sporen en dit inzicht te benutten voor de opstelling van voorspellende modellen werd een simulatiestudie opgezet. In tabel 1 worden de verschillende stappen die in deze simulatiestudie werden doorlopen, weergegeven.

De eerste stap, definitie van de doelstellingen van de studie, betreft in dit geval de analyse van de oorzaak en achtergronden van de populatiedynamica van de graanluizen. Om de studie in omvang te beperken worden alleen de graanluizen beschouwd als ze in het graanveld aanwezig zijn. De levenscyclus van de graanluizen op andere waardplanten wordt dus niet bekeken. Overwintering en immigratie van de graanluizen naar de tarwenvelden worden in deze studie buiten beschouwing gelaten, maar alleen de populatiedynamica van de graanluizen vanaf het ogenblik dat ze in het veld verschijnen.

Om de aantallen in het veld te kennen zijn betrouwbare en eenvoudige bemonsteringstechnieken, die ook door leken kunnen worden gebruikt, ontwikkeld (Rabbinge en Mantel, 1981). Deze resulteerden in een incidentiebepaling, zodat gedetailleerde tellingen achterwege kunnen blijven. De lineariteit van de relatie tussen de probitwaarde van het bezettingspercentage en de logaritme van het gemiddelde aantal luizen per halm berust op de sterk geclusterde verdeling van deze dieren in het veld als de dichtheden laag zijn. Van deze getransformeerde relatie wordt gebruik gemaakt om uit het bezettingspercentage het gemiddelde aantal bladluizen per halm te bepalen.

In de Nederlandse graanvelden verschijnen de eerste graanluizen in mei, als in de tarwe de aarzwelling net begint. Vanaf de komst van de eerste immigranten neemt het aantal langzaam toe. Tijdens de bloei zijn er al aanzienlijke aantallen graanluizen, die nog blijven toenemen, niet als gevolg van immigratie, maar wel als gevolg van de reproductie door eerder in het veld verschenen "moederluizen".

Vrijwel altijd blijkt de piekdichtheid van de graanluizen op te treden bij het gewasontwikkelingsstadium "laat melk-rijp". Hoewel het beeld van het populatieverloop van de graanluizen van veld tot veld en van seizoen tot seizoen verschilt, is er toch een algemeen beeld te onderscheiden, dat met de simulatiemodellen voor het populatieverloop kan worden verklaard. De oorzaak van het typische populatieverloop ligt voornamelijk in het effect van de gewasontwikkeling op de vleugelvorming bij de graanluizen, en als neven-factoren voedselconditie van de waardplant, natuurlijke vijanden zoals parasieten en predatoren en bladluispathogenen (stap 3 en 4).

Met de op grond van deze informatie geconstrueerde simulatiemodellen, stap 5, konden gedetailleerde veldwaarnemingen van graanluizen in diverse delen van Europa worden doorgerekend (Carter et al., 1982, Rabbinge et al., 1979) en konden toetsen worden uitgevoerd over het effect van verstoringen (stap 6 en 7).

Gevoeligheidsanalyses met deze getoetste modellen toonden aan dat het effect van de natuurlijke vijanden op de toename van de populatie-aantallen gering is, en dat het effect van veranderingen in de omgevingsfactoren eveneens relatief onbelangrijk is. Wanneer de temperatuur gedurende de korrelvulling hoger is dan normaal (voor Nederlandse omstandigheden) is de gewasontwikkeling sneller dan normaal en bereikt de populatiegroei een verdubbelingstijd van 2-3 dagen. Desondanks is de populatiepiek niet hoger; omdat de emigratie ook eerder begint, daar de gewasomstandigheden als voedselbron door de snelle gewasontwikkeling snel verandert. Koel weer heeft daarentegen een verlenging van de korrelvullingsperiode tot gevolg, en bevordert hoge opbrengst, maar eveneens een meer dan evenredige uitbreiding van de populatiegroei van de graanluizen en dus hogere piekdichtheden (stap 8).

De beschouwingen over graanluizen hadden tot nu toe alleen betrekking op de graanluizen in het algemeen, zonder de soort

Tabel 1. Voorbeeld van een simulatiestudie voor bladluizenpopulaties.

1.	Formulering van de doelstelling	Verklaar en voorspel de populatiedynamica
2.	Definitie van de grenzen van het systeem	1 veld wintertarwe van circa 10 ha.
3.	Geef de relaties binnen het systeem (toestandsvariabelen, snelheidsvariabelen, hulpvariabelen, sturende variabelen)	relatiediagrammen
4.	Kwantificering van relaties	experimenten en literatuur
5.	Bouw van het computermodel	bouw van het model, doorgaans geschreven in een simulatietaal
6.	Verificatie (interne validatie)	vergelijk model-output met gegevens teneinde het model op consistentie en betrouwbaarheid te toetsen
7.	Validatie (extern)	toetsing van het model in verschillende situaties teneinde de bruikbaarheid na te gaan
8.	Gevoeligheidsanalyses relaties na, b.v. temperatuur	ga het relatieve belang van diverse
9.	Vereenvoudiging	vereenvoudigd model, exponentiële groei afhankelijk van fysiologische gegevens
10.	Beslisregels	formulering van beslisregels op basis van dit vereenvoudigde simulatiemodel.

te noemen. Er komen evenwel twee belangrijke graanluizensoorten voor op tarwe die wat betreft hun levenscyclus en ook wat betreft de frequentie van hun aanwezigheid grote verschillen kunnen vertonen. De eenhuizige grote graanluis komt het meest voor en veroorzaakt in Nederland de meeste schade; maar het beeld van de andere soort, de roos-grasluis is wat betreft het populatieverloop niet sterk verschillend (Ankersmit en Carter, 1981), zodat dezelfde modellen, behoudens enige parameterwijzigingen voor beide soorten, kunnen worden gebruikt (stap 9). Op grond van de gevoeligheidsanalyse met de verklarende simulatiemodellen zijn zogenaamde samenvattende modellen ontwikkeld die nu in een adviesstelsel voor bestrijding van ziekten en plagen in tarwe worden gebruikt. In deze samenvattende modellen is de sterke koppeling van het populatieverloop aan het gewasontwikkelingsstadium benut en wordt het effect van natuurlijke vijanden op het verloop van de bladluizen in de tijd voorlopig verwaarloosd. Alleen als betere biologische bestrijdingsmethoden beschikbaar komen zullen deze effecten wel weer worden geïntroduceerd. De beslisregels die met deze vereenvoudigde modellen worden ontwikkeld (stap 10) omvatten een signaleringssysteem dat aangeeft wanneer waarnemingen moeten worden verricht of dat gegeven een bepaalde opbrengstverwachting en de daaraan gekoppelde opbrengstderving bestrijding van de luizen moet worden overwogen.

Op deze wijze worden de verschillende fasen van modelontwikkeling doorlopen en ontstaan adviesstelsels die gebaseerd zijn op kennis en inzicht van de populatiedynamica van de plaagverwekker.

## Epiloog

In het voorgaande zijn voorbeelden gegeven van systeemanalyse en simulatie in de Landbouwwetenschappen. Deze bespreking is niet uitputtend geweest. De vakgroep Theoretische Productie Ecologie heeft gedurende de laatste decennia, doorgaans in samenwerking met andere vakgroepen en instituten, bijgedragen aan deze ontwikkelingen. Toepassing van systeemanalyse en simulatie heeft er toe geleid dat het kwantitatieve inzicht in het functioneren van levende productiesystemen sterk is vergroot waarmee een basis is gelegd voor het nemen van beleids- en beheersbeslissingen. Dit geldt zowel voor beslissingen op het gewasniveau, waar o.a. is bijgedragen aan de ontwikkeling van geleide bestrijdingssystemen van ziekten en plagen en aan de verbetering van landbouwkundige activiteiten zoals bemesting en onkruidbeheersing, als voor inzichten op het niveau van agro-ecosystemen. Daar is bijgedragen aan de vergroting van inzichten van het functioneren van agro-ecosystemen zodat de gevolgen van al dan niet door de mens gewenste veranderingen kunnen worden nagegaan, de Wit et al. (1987). Zo kunnen de gevolgen en mogelijkheden van veranderingen in landbouwkundige ontwikkelingen in de EG op basis van de kwantitatieve simulatiemodellen worden nagegaan en zijn de gevolgen van verhoging van het CO<sub>2</sub>-gehalte in de atmosfeer voor de mondiale C-balans en voor landbouwkundige productiesystemen bestudeerd, Goudriaan and Unsworth (1990).

De modellen die voor al deze doeleinden zijn ontwikkeld zijn doorgaans geformuleerd met behulp van z.g. simulatietaal. Door samenwerking met informatica deskundigen zijn zowel op het gebied van kennisoverdracht (computer ondersteund onderwijs) als op het gebied van de vergroting van de toegankelijkheid en doorzichtigheid van de modellen resultaten geboekt. De kruisbestuiving van vakdeskundigen en modelbouwers/informatica deskundigen is daarbij bijzonder vruchtbaar gebleken.

## Literatuur

Ankersmit, G.W. and N. Carter, 1981. Comparison of the epidemiology of *Metopolophium dirhodum* and *Sitobion avenae* on winterwheat. *Neth. J. Pl. Path.* 87, 71-81.

Carter, N., R. Rabbinge and A.F.G. Dixon, 1982. Cereal aphid populations: biology, simulation and prediction. *Simulation Monographs*, Pudoc, Wageningen.

Forrester, J.W., 1982. *World dynamics*. MIT University press, Boston.

Goudriaan, J. and M.H. Unsworth, 1990. Implications of increasing carbon dioxide and climate change for agricultural productivity and water resources. In: *Impact of increasing carbon dioxide, trace gases, and climate change on global agriculture*. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America ASA Special Publication no 53, 111-130.

Keulen, H. van, 1975. Simulation of water use and herbage growth in arid regions. *Simulation Monographs*, Pudoc, Wageningen.

Rabbinge, R., G.W. Ankersmit and G.A. Pak, 1979. Epidemiology and simulation of population development of *Sitobion avenae* in winter wheat. *Neth. J. Plant Path.* 85, 197-220.

Rabbinge, R. and W.P. Mantel, 1981. Monitoring for cereal aphids in winter wheat. *Neth. J. Plant Path.* 87, 25-29.

de Wit, C.T., 1978. Simulatie van levende systemen. *Landbouwkundig Tijdschrift*, 90-8a, 237-240.

de Wit, C.T., H. Huisman and R. Rabbinge, 1987. Agriculture and its environment: Are there other ways? *Agricultural Systems* 23, 211-236.

Zadoks, J.C., F.H. Rijsdijk and R. Rabbinge: EPIPPE: A systems approach to supervised control of pests and diseases of wheat in the Netherlands. In: *Pest and pathogen control, strategie, tactical and policy models*, Ed. G.R. Conway. *International series on Applied Systems Analysis*. International Institute for Applied Systems Analysis, 344-351.

Prof. dr. ir. R. Rabbinge  
dr. ir. J. Goudriaan  
Vakgroep Theoretische Productie Ecologie  
Landbouw Universiteit Wageningen  
Hollandseweg 1  
6706 KN Wageningen