

Modellen als brug tussen proces en systeem

C. T. DE WIT

Theorie

Systeem en model

Gedurende de afgelopen 20 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.

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.

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.

Welke onderdelen van een systeem al of niet voorgesteld worden in een model hangt af van de doeleinden van het model en van de eis dat het model doorzichtig en handelbaar blijft.

Uit bovenstaande omschrijving volgt dat een model een systeem is; beide hebben een structuur. Het omgekeerde is trouwens ook vaak

waar. Een kunstvoorwerp is een model van een gedachtenvoorstelling van de artiest en een machine is een model van wat de ingenieur beoefende. Biologische systemen kunnen nauwelijks opgevat worden als het model van een systeem dat de bioloog zich denkt, 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 eenzelfde 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 het is verstandig de grens zo te kiezen dat het systeem geïsoleerd is van zijn omgeving. Dit is 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, statische en dynamische 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 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 capaciteit gekenmerkt kunnen worden door het gebruik van begrippen als molekulen, 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 trachten de eigenschappen van membranen af te leiden uit de eigenschappen van de molekulen 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 wèl 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, degenerereert 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 experi-

menten 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 met 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.

Het simuleren van ecologische systemen

Het simuleren van ecologische systemen met een verklarend model is gebaseerd op de aanname 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 aanname leidt tot de formulering van toestands-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. Het wordt herhaald: hierin onderscheiden zich beschrijvende van 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 toestandsvariabele 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. Voor het gebruik hiervan voor dit specifieke doel wordt verwezen naar een leerboek van De Wit en Goudriaan (1974), waarin goed uitgewerkte en eenvoudige voorbeelden van modellen gegeven worden.

In toestands-bepaalde systemen zijn snelheden niet onderling afhankelijk: iedere snelheid voor zich hangt op een bepaald moment af van de waarde van toestands- en stuurvariabelen en kan daarom onafhankelijk van alle andere snelheden berekend worden. Deze onderlinge onafhankelijkheid van snelheden kunnen we illustreren aan een voorbeeld.

Het is duidelijk dat de snelheid van plantegroei, gemeten aan het gewicht van de structurele weefsels, nauw samenhangt met de netto fotosynthese in de bladeren. In een verklarend model van de plantegroei 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 in welk ecosysteem dan ook, is ontmoedigend groot. Het gaat niet alleen om de groene biomassa, maar de groene biomassa van alle plantesoorten afzonderlijk. Maar dit niet

alleen, ook het stikstofgehalte, het mineraalgehalte, de enzymgehalten en alle andere biochemische toestandsvariabelen die de ouderdom van de bladeren karakteriseren spelen hun rol. En dan zijn er niet alleen bladeren, maar ook wortels van verschillende activiteit in verschillende lagen van de grond; en de dieren en micro-organismen met al hun met de tijd veranderende eigenschappen. Niemand stelt zich daarom voor een model te maken dat de ecologische verschijnselen kan verklaren op basis van een volledige kennis van alle biochemische, chemische en fysische processen die zich afspelen. En zelfs al hadden we zo'n model, dan zou dit niet bruikbaar zijn op een bepaalde plaats en bepaalde tijd omdat het daar bestaande ecosysteem vernietigd zou worden tijdens de uitgebreide vastlegging van de begintoestand ofwel de initialisatie.

We moeten dus uit de veelheid van toestandsvariabelen die zich voordoen een heel beperkte keus doen: een model met 100 stuks is al veel. Deze noodzaak leidt tot een constatering en een werkwijze.

Eerst de constatering. Voorspellingen op grond van een model zijn onzeker. In het gunstigste geval geven ze een verwachtingswaarde omgeven met een betrouwbaarheidszone die breder wordt naarmate de voorspelling in de tijd voortschrijdt. Deze onzekerheid kan binnen de perken gebracht worden wanneer de voorspelling betrekking heeft op verzamelingen gelijksoortige ecosystemen, bijvoorbeeld tarweakkers. Immers, in dergelijke gevallen kan zonder bezwaar geëxperimenteerd worden met het systeem, is evaluatie van modelresultaten goed mogelijk en zijn er ruime mogelijkheden tot redelijke vaststelling van de beginvoorwaarden.

En nu de werkwijze. Hoe beperken we bij het modelonderzoek het grote aantal toestandsvariabelen dat in ecosystemen meespeelt drastisch?

In de eerste plaats door het beperken van de doeleinden van het model. Het doel kan en mag niet zijn het zo volledig mogelijk modelleren van het systeem. Bij niet unieke ecosystemen, zoals een tarweakker, zouden we ons kunnen beperken tot de vraag wat de opbrengst is afhankelijk van het weer, in geval voldoende mineralen en water aanwezig zijn, of in geval voldoende mineralen aanwezig zijn, maar het water beperkend is. Maar beide situaties in afwezigheid van ziekten en plagen. We kunnen ons ook afvragen wat er aan opbrengst verloren gaat bij het optreden van bepaalde schimmelziekten in bepaalde jaren, of ons concentreren op de problemen tijdens de kieming.

Een alomvattend model van tarwe is een luchtkasteel gebouwd van computerkaarten.

Het aantal aspecten van een ecosysteem dat voor modellering toegankelijk is, wordt echter minder naarmate het ecosysteem en de veranderingen die hierin optreden unieker zijn. Dit komt omdat een goede vaststelling van de uitgangstoestand (initialisatie) zonder onaanvaardbare verstoring moeilijker wordt, en omdat de aard van de vragen vaak meer gericht is op het zich al of niet voordoen van explosieve verschijnselen, waarbij het kanselement een grote rol speelt.

In de tweede plaats kunnen we het aantal toestandsvariabelen beperken en zoveel mogelijk van het bestaande kennispakket in het model laten meespelen door een hiërarchische opbouw van het model. Dat wil zeggen, bepaalde processen die in het systeem optreden, worden bestudeerd op elementair niveau. De zo vergaarde kennis wordt gebruikt voor het bouwen van een model dat het verloop van de processen op een hogerliggend integratieniveau voorspelt. Dit gedrag wordt vergeleken met het gedrag van het deelsysteem en dan worden de belangrijkste aspecten weer samengevat in een model dat kan dienen als bouwsteen van een model ter verklaring van het gedrag op een nog hoger liggend integratieniveau. In het tweede gedeelte van dit verhaal zal getracht worden deze wijze van werken te illustreren.

Praktijk

Gewasgroei

Nog geen 150 jaar geleden was de produktie van biomassa (uitgedrukt als organische droge stof) van bouw- en weiland niet hoger dan een paar duizend kilogram per hectare ($100 \times 100 \text{ m}^2$). Daarvan was bij akkerbouw vaak nog maar de helft geschikt voor directe menselijke consumptie. De opbrengsten zijn nu verviervoudigd door betere waterbeheersing, betere voorziening met mineralen, betere bestrijding van ziekten, plagen en onkruiden en het aanpassen van plantesoort en ras aan de zich veranderende omstandigheden. Bomen groeien echter niet tot de hemel en een voor de hand liggende vraag is die naar de grenzen van de groei. Wat is de opbrengst van onze landbouwgewassen bij optimale voorziening met water en mineralen en in afwezigheid van ziekten en plagen? Uit experimenten blijkt dat deze opbrengst nogal uiteenloopt. Dit is echter geen gevolg van sterk

uiteenlopende groeisnelheden: deze is in Nederland voor vrijwel alle gewassen circa 200 kg biomassa per ha per dag. Wat wel verschilt is de groeiperiode: vrij kort voor zomergranen en lang voor bieten en aardappelen, en ook lang voor gras, mits het produktieve bladoppervlak door geregeld oogsten vernieuwd wordt.

Wanneer we het antwoord weten, waarom dan nog modellen? Hiervoor zijn veel goede redenen. Er zijn modellen om na te gaan hoe door verandering van bepaalde eigenschappen van plant, gewas of grond de groei en opbrengst gewijzigd kunnen worden. En modellen om te voorspellen hoe in streken met ander weer de potentiële opbrengsten zijn, zodat een betere leidraad voor beleidsdoeleinden bij ontwikkelingsprojecten geformuleerd kan worden. Ook kunnen simulatiemodellen van gewassen dienen als een basis voor de bestudering van de interactie van ziekten en plagen en gewasgroei, om zo te komen tot een meer verantwoorde beheersing van de gezondheids-toestand van het gewas. Bovendien is de water- en mineralenvoorziening meestal niet optimaal, zodat een gewasgroei-model ook de basis vormt voor de bestudering van de invloed van beperkende factoren. En tenslotte zijn we nieuwsgierig naar de resultaten van een dertigtal jaren intensief natuurkundig, chemisch, bodemkundig, biochemisch, fysiologisch en teeltkundig onderzoek in de landbouw. Vormen deze een voldoende basis voor het begrijpen van het produktiesysteem waarbij zonlicht met behulp van groene planten, koolzuur, mineralen en water omgezet wordt in voedsel? En wanneer dit niet zo is, waar zijn dan de hiaten in onze kennis?

Gedurende de afgelopen jaren is door de vakgroep Theoretische Teeltkunde van de Landbouwhogeschool in nauwe samenwerking met de afdeling Ecologie en Fysiologie van het Instituut voor Biologisch en Scheikundig Onderzoek van Landbouwgewassen gewerkt aan de ontwikkeling van wat nu heet: BASic CROp Simulator (BACROS). De bedoeling is te komen tot een verklarend dynamisch model van de groei van landbouwgewassen, op basis van procesbeschrijvingen die in principe onafhankelijk zijn van grond en plantesoort, zodat wat dit betreft verschillende gewassen op verschillende grondsoorten gesimuleerd kunnen worden door een goede keuze van parameters. De enige stuurvariabelen van het model zijn de macro-meteorologische weer-gegevens, zoals temperatuur, vochtigheid en windsnelheid, totale globale straling, de warmtestraling vanuit de hemelruimte en de bewol-

king.

Dit altijd nog ambitieuze model omvat drie submodellen die betrekking hebben op kieming, morfogenese en produktie van biomassa.

Een goede aanzet tot een verklarend model van de kieming is gegeven door Janssen (1974) in het kader van een studie naar voorkomen en verspreiding van eenjarige soorten die als plant overwinteren. Het model beschrijft in globale termen de breking van kiemrust, het verlies van remstoffen of de produktie van stimulanten, en het eigenlijke proces van kieming op basis van fysiologische inzichten. De benodigde parameters voor een bepaalde plantesoort worden dan gevonden door het uitvoeren en analyseren van kiemprouwen in het laboratorium. Daarnaast is een micro-meteorologisch model ontwikkeld op grond van gedetailleerde micro-meteorologische (Goudriaan & Waggoner, 1972) en bodemfysische (De Wit & Van Keulen, 1972) beschouwingen. Dit model geeft van uur tot uur en van dag tot dag het verloop van temperatuur en vochtigheid aan de oppervlakte van de grond. Combinatie van beide modellen levert het kiemverloop van de soort onder natuurlijke omstandigheden. Voor landbouwgewassen zijn vereenvoudigde modellen van kieming aanvaardbaar, omdat de kiemrust vaak een kleinere rol speelt.

Het bouwen van morfogenese-modellen, dus betreffende de ontwikkeling van vorm en functie, is nauwelijks begonnen. Dit is niet zozeer een gevolg van gebrek aan tijd, maar gebrek aan kwantitatief inzicht in de processen die plaatsvinden. Het werk van Bensink (1971) en Pieters (1974, dit boek) gecombineerd met studies over de onderlinge beïnvloeding van spruit en wortel van Brouwer (Brouwer & De Wit, 1968) geeft echter enige hoop dat binnen afzienbare tijd een basis gevonden kan worden voor modellen op dit terrein. Ondertussen kruipt het bloed waar het niet kan gaan en zijn ad hoc modellen van beschrijvende aard aanwezig, die althans kunnen dienen voor het vastleggen van de randvoorwaarden waarbinnen de produktiemodellen opereren. Deze modellen richten zich vooral op de processen van stofuitwisseling en stofomzetting die zich afspelen in en om een gesloten groen gewasoppervlak, goed voorzien van water en mineralen, in afhankelijkheid van de weersomstandigheden.

Produktie van groene oppervlakken

Assimilatie en transpiratie Bij de produktie van gesloten, groene ge-

wasoppervlakken gaat het in de eerste plaats over de grootte van de fotosynthese. Wat dit betreft vormen fysiologische metingen van het verband tussen koolzuurassimilatie van bladeren bij verschillende lichtintensiteiten, koolzuurgehalten en temperaturen de basis (Gaastra, 1959). Hiermee zijn we er echter niet. Een gewas is geen vijver met plompebladeren waarvan de belichting direct gerelateerd kan worden aan stralingsmetingen op een horizontaal oppervlak, maar een samenstel van bladeren die allerlei kanten op staan en elkaar beschaduen. Gegeven het totale bladoppervlak, de reflectie en transmissie van de bladeren en de gewasarchitectuur enerzijds en bestraling uit verschillende hemelstreken anderzijds, is de berekening van de lichtverdeling over de bladeren een geometrisch probleem. Gegeven de temperatuur van en het CO₂-gehalte rondom het blad en de fotosynthesefunctie van de bladeren kan uit deze lichtverdeling de CO₂-assimilatie van het gewas berekend worden.

Deze numerieke berekeningen (De Wit, 1965) zijn te omvangrijk om toegepast te worden in produktiemodellen waar het licht van uur tot uur en van dag tot dag verandert en ook de gewasarchitectuur, de bladhoeveelheid en de eigenschappen van bladeren aan verandering onderhevig zijn. Door experimenteren met dit goed gefundeerde lichtklimaat-model, is dan ook door Goudriaan (1973) een model ontwikkeld dat met een fractie van het benodigde rekenwerk een voldoende kwantitatief inzicht geeft in de lichtverdeling over de bladeren, zonder verantwoording af te leggen van elk detail.

De assimilatieberekeningen vragen ook gegevens over de bladtemperatuur. Deze wordt berekend in een micrometeorologisch submodel (Goudriaan & Waggoner, 1972), waarbij op basis van de stralingsverdeling en de extinctie van turbulentie in het gewas een warmtebalans voor de verschillend aan het licht blootgestelde bladeren wordt opgesteld. De uiteindelijke temperatuur wordt in hoge mate beheerst door de verdeling van de inkomende stralingsenergie over de latente, voor verdamping gebruikte, en de voelbare warmte, en deze verdeling hangt weer af van de openingstoestand van de huidmondjes. Deze openingstoestand wordt in de eerste plaats beheerst door de waterbalans van het blad, maar hangt ook af van het CO₂-gehalte in de stomataire holte en daarmee weer van de CO₂-assimilatie.

In een weer gedetailleerder model wordt rekenschap afgelegd van het transport van water in de grond naar de wortel, de opname door de wortel en het transport door de plant, en het huidmondjesgedrag.

Het model wordt TROIKA genoemd omdat het op zichzelf weer samengesteld is uit drie modellen, maar ook omdat het evenals dit Russische driespan nog moeilijk te beheersen is (Lambert & Penning de Vries, 1971).

In gevallen waar de watervoorziening goed is, kunnen uit de gedetailleerde modellen weer vereenvoudigde modellen afgeleid worden, die met de gewenste nauwkeurigheid de openingstoestand van de huidmondjes, de temperatuur-, de vocht- en de CO₂-profielen en de bladtemperaturen beheersen in het produktiemodel. Bij beperkte watervoorziening zijn andere vereenvoudigde modellen nodig. In principe is het mogelijk een model te bouwen dat algemeen geldig is, maar handhaving van algemene geldigheid moet doorlopend afgewogen worden tegen overzichtelijkheid en kosten aan rekentijd.

Heterotrofe produktie Tot enige jaren terug heerste in de plantenfysiologie min of meer de opvatting dat respiratie nodig was om de plantenweefsels te onderhouden en daarom nauw samenhang met de hoeveelheid biomassa en, zoals bekend, met de temperatuur. Een analyse van de biochemische syntheseprocessen (Penning de Vries, 1974a, 1974b en 1974c) die zich in planten afspelen, heeft echter duidelijk gemaakt dat dit niet zo is en dat de respiratie van planten nauw samenhangt met de heterotrofe synthese van plantbestanddelen zoals cellulose, vetten en eiwitten. Ook is gebleken dat de onderhoudskosten weer voor een goed deel samenhangen met de resynthesekosten van eiwitten, die een beperkte levensduur hebben, en de handhaving van verschillen in ionconcentratie. Voor dit eigenlijke onderhoud bij groeiende planten blijkt maar een gering deel van de respiratie nodig.

Deze heterotrofe syntheseprocessen worden in dit boek uitvoerig besproken door Stouthamer en Pieters. Het blijkt mogelijk aan te geven hoeveel plantemateriaal van een bepaalde samenstelling geproduceerd kan worden uit een gegeven hoeveelheid fotosyntheseprodukt, dat op zichzelf vaak een mengsel is van suikers en aminozuren. De geproduceerde hoeveelheid CO₂ en de opgenomen hoeveelheid zuurstof gedurende deze omzetting kan ook berekend worden. Het zijn niet zozeer de biochemische processen dan wel deze omrekeningsfactoren die uiteindelijk in het produktiemodel gebruikt worden.

Hiermee zijn we er echter niet. Het gaat om snelheden van respiratie en produktie en deze hangen weer nauw samen met de temperatuur van de groeizones, en de beschikbaarheid van benodigdheden

voor groei. Centraal in het produktiemodel staat dan ook de *reserve* als een toestandsvariabele die toeneemt ten gevolge van de fotosynthese en afneemt ten gevolge van de heterotrofe synthese. Hier blijkt het produktiemodel te verzanden in gebrek aan kennis over de morfogenese.

Toetsing Het bouwen van deze modellen heeft geen enkele zin wanneer de resultaten van simulatieproeven niet vergeleken worden met de uitkomsten van werkelijke proeven.

In eerste instantie (De Wit et al., 1970) gebeurde dit bij de produktiemodellen door vergelijking van werkelijke groeicurven met gesimuleerde groeicurven. Op deze wijze werden meer de morfogenetische aspecten dan de produktieaspecten vergeleken, maar afgezien hiervan bleek al gauw dat aan metingen van groeisnelheden over korte tijdsintervallen via periodiek oogsten zoveel fouten kleven dat op deze wijze nauwelijks de waarde van een model getoetst kan worden. Tenzij grove fouten gemaakt worden, ligt de modelvoorspelling altijd wel binnen het betrouwbaarheidsinterval van de meting.

Voor een nauwkeuriger evaluatie wordt daarom nu gebruik gemaakt van het op het IBS ontwikkelde fotomobiel, waarmee de dagelijkse gang van fotosynthese, respiratie en verdamping in het veld gemeten kan worden. Hiertoe wordt een kleine kas van maximaal 2×2 meter in een gewas geplaatst. Door middel van afsluiting met grint en overdruk wordt bereikt dat bodemademhaling en verdamping niet bijdragen tot de CO_2 - en wateruitwisseling. De lucht in de kamer wordt door een circulatiesysteem in turbulente beweging gehouden en via koeling en verwarming wordt de temperatuur geregeld. De CO_2 in de lucht wordt doorlopend ververst en het gehalte op peil gehouden. Door meting van de CO_2 -gehalten in de toevoer en in de kas zelf (dus ook van de ontsnappende lucht) en de snelheid van luchttoevoer, wordt de assimilatie of respiratie bepaald. Het meten van vochtgehalten en van de condenseersnelheid van water in het koelsysteem levert de transpiratie op.

Het klimaat in een dergelijk kasje is natuurlijk niet hetzelfde als buiten. Vooral het turbulentiepatroon, de vochtigheid en de uitwisseling van warmtestralen met de omgeving verschillen. Hiermee wordt rekening gehouden door aanpassing van het submodel waarmee de micrometeorologische verschijnselen gesimuleerd worden.

De gemeten en gesimuleerde dagelijkse gang van fotosynthese

wordt dan gedetailleerd vergeleken (Van Keulen et al., 1974). De overeenstemming is soms verrassend goed en soms slecht. Dit laatste vooral wanneer uitzonderlijke omstandigheden wat betreft temperatuur en CO₂-gehalte beschouwd worden.

Ook de transpiratie blijkt vaak redelijk te kloppen, al doet zich hier een onverwachte moeilijkheid voor. Bladeren die vrijwel in het donker zitten hebben gesloten huidmondjes en onder veldomstandigheden dragen deze weinig bij tot de transpiratie omdat ze ook nog aan weinig wind bloot staan. Vandaar dat nooit veel aandacht geschonken is aan de weerstand tegen waterdampuitwisseling bij gesloten huidmondjes. In de kas van het fotomobiel staan echter alle bladeren bloot aan dezelfde turbulentie en is de bijdrage van beschaduwde bladeren aan de transpiratie veel hoger, zo zelfs dat de verdamping in de kas wel twee maal zo hoog kan worden dan van een vergelijkbaar gewas buiten de kas.

Er zijn echter grotere problemen. Op grond van fotosynthesemetingen aan maïsbladeren in eigen laboratoriumopstellingen en op grond van eensluitende literatuurgegevens blijkt dat de fotosynthese van deze plantesoort erg temperatuurgevoelig is. Bij 12°C is de snelheid al bijna verwaarloosbaar. Gesimuleerde fotosynthesesnelheden op basis van deze gemeten temperatuurafhankelijkheid van de fotosynthese gaven uiteraard hetzelfde resultaat. Bij metingen blijkt echter dat de netto assimilatie van in het veld gegroeide gewassen bij 12°C nog 80% is van die bij de optimum temperatuur. Van de grote temperatuurgevoeligheid blijkt dus niets.

Dit hangt samen met de aanpassing van de bladeren aan de omstandigheden waaraan ze zijn blootgesteld. Een analyse hiervan noodzaakt nu tot het bouwen van submodellen op grond van de biochemie en de celstructuur, niveau's waarmee de met fysiologische technieken bepaalde assimilatiefuncties nader verklaard en geanalyseerd kunnen worden.

Slot

Zo zien we dat voor het doorgronden van systemen het simuleren, dus het bouwen van modellen en het bestuderen van hun gedrag, een goed maar geen probleemloos hulpmiddel is.

Bij verstandig gebruik worden de kwantitatieve aspecten van de verschijnselen geaccentueerd, tegenstellingen in opvatting blootgelegd

en wisselwerkingen aan het licht gebracht en wordt een basis gelegd voor het stellen van prioriteiten voor onderzoek niet alleen binnen, maar ook tussen uiteenlopende onderzoekdisciplines. Onderzoek dat dan ook metterdaad moet gebeuren, want niets is onvruchtbaarder dan simuleren zonder experimenteren.