

Mag-1 N12963, 510

0

Landbouwniversiteit

015

model, schaal en
aggregatieniveau

door prof. dr. ir. J. Goudriaan

Ontvangen

0 4 OXT 1993

UB-CANDEX

71230

MODEL, SCHAAL EN AGGREGATIENIVEAU

door prof. dr.ir. J. Goudriaan



Inaugurele rede uitgesproken op 30 september 1993
bij de aanvaarding van het ambt van persoonlijk
hoogleraar bij de vakgroep Theoretische Produktie-
Ecologie aan de Landbouwuniversiteit te Wageningen.

**Het doel van de wetenschap is de zuinigste en
eenvoudigste abstracte uitdrukking van de feiten
(Mach, 1882)**

MODEL, SCHAAL EN AGGREGATIENIVEAU

Mijnheer de rector magnificus, dames en heren,

Nu ruim 100 jaar geleden stelde Mach als doel van de wetenschap de veelvuldigheid van de feiten zo abstract, eenvoudig en zelfs zuinig mogelijk weer te geven. De wiskunde is hiertoe het aangewezen medium, omdat een enkel symbool een hele reeks bewerkingen vervangt. Mach (1882) gaf duidelijk aan dat *beschrijving* en niet *voorspelling* het primaire doel van de wetenschap is. De gravitatiewet van Newton noemde hij hierbij als voorbeeld van een sublieme samenvatting van de drie wetten van Kepler, die op hun beurt weer een aanzienlijke vereenvoudiging waren van het antieke stelsel van scharnierende cirkelvormige planetenbewegingen. Dat hierbij tevens een verbetering van de voorspelbaarheid verkregen werd, was slechts een toegift.

In de biologische en landbouwkundige wetenschappen verkeren we bij lange na niet in een positie dat we uitzicht hebben op een soortgelijke vereenvoudiging van ons beeld van de werkelijkheid. Zeker, er zijn grote successen geboekt, maar de correlatieve verbanden die de bioloog of landbouwkundige na moeizame waarnemingen, hetzij aan van nature gegeven variaties, hetzij aan opzettelijk opgelegde behandelingstrappen, heeft gevonden zijn in precisie en betrouwbaarheid verre de mindere van fysische natuurwetten zoals die van de zwaartekracht of elektriciteit en magnetisme. De theorie van de zogenaamde quantum electrodynamica (QED) berekent het magnetisch moment van het elektron in 12 decimalen, waarvan de eerste 10 kloppen met de waarnemingen (Penrose, 1989). Op grond van deze ongelooflijke precisie voert Penrose voor fysische natuurwetten (hij spreekt overigens consequent van

hypothesen) de categorie "superb" in, in onderscheid van de gewone hypothesen of wetmatigheden. In het algemeen zien we een verslechtering van precisie en betrouwbaarheid naarmate we op een hoger wetenschappelijk integratieniveau komen. Verbaal wordt deze rangschikking tot uitdrukking gebracht in de volgende reeks van termen: natuurwet, wetmatigheid, trend, beeldspraak. Deze reeks stemt grofweg overeen met de wetenschapshiërarchie van wiskunde, natuurwetenschappen, levenswetenschappen, maatschappijwetenschappen. De achtergrond van de afnemende nauwkeurigheid en herhaalbaarheid naarmate wij ons van de wiskunde en natuurkunde af bewegen is toenemende organisatiegraad en complexiteit van de bestudeerde objecten.

Bij elke volgende stap in organisatiegraad van de materie verschijnen nieuwe, hogere-orde, wetmatigheden die weliswaar in principe te herleiden zijn tot de wetmatigheden op het onderliggende niveau, maar daaruit toch slechts bij uitzondering voorspeld hadden kunnen worden. Dit verschijnsel is de diepere achtergrond van de splitsing van de wetenschap in afzonderlijke disciplines. We zien dan ook een hiërarchische structuur ontstaan waarin de wetmatigheden op het hoger georganiseerde niveau niet van belang zijn voor het lagere niveau, maar die van het lagere niveau wel voor het hogere. Zo is biologie niet van belang voor de scheikunde, maar de scheikunde wel voor de biologie, en is fysische geografie niet van belang voor de natuurkunde maar natuurkunde wel voor de fysische geografie.

Nieuwe begrippen op het hogere organisatieniveau kunnen niet uit het onderliggende worden voorspeld,

maar zij zijn er wel aan onderhevig, of soms zelfs eruit verklaarbaar. Verklaring komt meestal achteraf en is dus zeker niet hetzelfde als voorspellen. Een eerste voorbeeld is de gaswet van Boyle-Gay Lussac, die zegt dat spanning maal volume gedeeld door de temperatuur van een hoeveelheid gas een constante is. Deze relatie is een fraaie en eenvoudige wet uit de klassieke natuurkunde, maar kan toch niet meer bogen op het predicaat "superb". Bij een zojuist geplofte ballon geldt deze wet bijvoorbeeld niet, doordat dan niet meer is voldaan aan de voorwaarde dat de beweging van de gasmoleculen geen enkele voorkeursrichting mag hebben. Ander tekortkomingen van de wet, voortkomend uit eigen volume en onderlinge aantrekkingskracht van de gasmoleculen, werden beschreven en verklaard door Van der Waals. Echter, met inachtnaam van enkele voorwaarden is de gasdruk goed herleidbaar tot gemiddelde van de botsingskracht van de gasmoleculen, die elk afzonderlijk de wetten van de klassieke mechanica volgen. De diffusiewet van Fick is een ander voorbeeld van een schijnbaar eenvoudige, basaal ogende natuurwet. Ook voor deze wet gelden echter beperkingen, zoals deze voor toepassingen in het bodemmilieu werden aangegeven door Leffelaar (1989).

Een stapje hoger in aggregatieniveau vinden we de wetmatigheden van de dynamische meteorologie. Processen als landwind overdag, passaatwinden, depressies en cyclonen en de draaiing van de wind erin, zijn herleidbaar tot de gaswet in combinatie met zwaartekracht, rotatie van de aarde, en differentiële verwarming van het aardoppervlak. Essentieel is hierbij dat processen op het hogere niveau worden

bepaald door relatief kleine afwijkingen in evenwichten op het lagere niveau. Luchtstromingen ontstaan door kleine verschillen in dichtheid en druk. In de geologie kennen we sortering van sedimenten, die optreedt door kleine verschillen in soortelijke massa of korrelgrootte. Zonering in vegetaties ontstaan door subtiele verschillen in concurrentiekracht en overlevingsstrategieën.

We zien hier dat hogere-orde verschijnselen ontstaan door een kleine onbalans in lagere-orde verschijnselen. Heel duidelijk is dit in de scheikunde waar de residuen van de fysische bindingsenergie bepalen hoe de scheikundige bindingen tot stand komen. Zo kennen we de dipool-dipool ordening en de polariteit van membranen als residuen van primaire elektrische krachten. Omdat atomen en moleculen onderling identiek zijn, vallen hun residuele krachten steeds hetzelfde uit, en zijn de scheikundige bindingen goed herhaalbaar. Gaat het om aggregaten die niet volstrekt identiek zijn, zoals sedimenterende partikeltjes, meteorologische druksystemen, of om levende wezens, dan kunnen individuele verschillen de balans op onvoorziene wijze doen doorslaan. Dan wordt het toeval steeds belangrijker, en ontstaat maar al te gemakkelijk de indruk dat elk verschijnsel nu eenmaal uniek is, en zich aan verder onderzoek onttrekt. Daardoor is één van de meest opvallende kenmerken van de biologie en landbouwwetenschappen ten opzichte van de natuurkunde de slechte herhaalbaarheid, de grilligheid, de bijzonderheid van elke nieuwe constellatie van factoren en organismen die voortkomt uit de grote complexiteit.

Toch is herleiding van bijzondere verschijnselen tot algemene principes een hoofdogave van alle wetenschappen, niet alleen van de natuurkunde, maar zeker ook van de biologie en de landbouw-wetenschappen. Hierbij gaat het erom om binnen de rijke schakering aan verschijnselen achterliggende wetmatigheden te ontdekken. We zullen dan twee geheel verschillende typen wetmatigheden tegenkomen. Die van de eerste soort vloeien direct voort uit de randvoorwaarden van de basale natuurwetten, zoals de behoudswetten van massa of energie. We kunnen hierbij denken aan fluxen van nutriënten in ecosystemen, aan verdamping in relatie tot de omgevingsfactoren, aan de efficiëntie van het gebruik van water en nutriënten. De wetmatigheden van de tweede soort ontstaan in het gebied van de levende natuur zelf in de vorm van geheel nieuwe verschijnselen, die dan ook met nieuwe concepten beschreven moeten worden zoals de *levensfasen* in de ontwikkelingsbiologie, *variatie en natuurlijke selectie* in de evolutiebiologie, *ecologische nis* in de ecologie. Het onderzoek in de theoretische produktie-ecologie en in de gewasecologie stelt zich tot taak beide typen wetmatigheden te verbinden, en op deze wijze een brug te slaan tussen de verschillende disciplines (Rabbinge, 1985).

Voor wat betreft de randvoorwaarden die worden gesteld door de basale natuurwetten is er geen verschil tussen de niet-levende en de levende natuur. Nu vanzelfsprekend, moest dit inzicht nog tot in de vorige eeuw door de wetenschap worden bevochten.

Lucretius (60 BC) was zijn tijd wel erg ver vooruit:

*Want uit dezelfde oerelementen
zijn toch de hemel, de zee, en de aarde, de zon,
de rivieren,
vruchten en bossen en levende wezens geschapen.
Maar deze
zijn in het ene ding zus, in het andere zo weer
verbonden...*

Levende wezens zijn weliswaar onderworpen aan de basale natuurwetten, maar kunnen tegelijkertijd dank zij hun buitengewone organisatiegraad de fysische wetten van de materie uitbuiten. Zonder dat de gravitatiewet wordt doorbroken kunnen vogels toch vliegen. Dit brengt ons op een fundamenteel punt van onderscheid tussen biologie en wetenschappen van de dode materie, namelijk het gebruik van het begrip "doelmatigheid" ter verklaring van verschijnselen of eigenschappen. Op de hogere hiërarchische niveaus van de wetenschap, zoals de biologie en de psychologie, kunnen verschillende soorten verklaringen, causale en teleologische, tegelijkertijd geldig zijn. We zouden kunnen spreken van *lagen van verklaring*. Aristoteles onderscheidde reeds vier soorten oorzaken (volgens H.C.D. de Wit (1993) geeft het woord *factoren* beter aan wat Aristoteles bedoelde) : de materiële factor, de oorzakelijke factor, de vormfactor, en tenslotte de doelfactor.

Ter illustratie zou ik het voorbeeld van bloei-inductie bij granen willen gebruiken. Op dit terrein is door Van Dobben (1957) in de jaren vijftig fundamenteel werk verricht aan het toenmalige CILO/IBS, nu CABO-DLO. Ondanks verschil in tijdstip van kiemen of van groeiomstandigheden komt een gewas als rogge

toch altijd eind mei in bloei. Dat kan alleen als bij late zaai de ontwikkeling van de plant sneller gaat dan bij vroege zaai. De verklaring bleek een versnelling van ontwikkeling te zijn door langere daglengte later in het voorjaar. In een fraaie reeks van proeven kon Van Dobben een effect van grotere daglengte via verhoogde fotosynthese uitsluiten. De causale factor in dit verhaal is dus de daglengte als zodanig. Nu de doelfactor: de daglengtereactie dient om de bloei van de planten te synchroniseren, en waarschijnlijk ook om de droogte te vermijden die gewoonlijk optreedt in het continentale klimaat waar gewassen als rogge en tarwe vandaan komen. Dan kunnen de planten nog tijdig tot zaadvulling komen. De doelfactor ligt dus in het patroon van de normale biologische ontwikkeling, en het volgen daarvan zou bestempeld kunnen worden als het doel van elk levend organisme. Natuurlijk kan dit op zijn beurt weer in causale termen worden ontleed. Maar op het hogere integratieniveau kan bloei-inductie door daglengte kortweg worden beschreven als een doelmatige reactie. De verklaring voor dit soort doelmatige reacties is nu, meer dan 100 jaar na Darwin, oude koek maar toch kan ik u zijn boek "The origin of species" (1859) nog steeds aanbevelen. Op indrukwekkende wijze beschrijft hij hoe het generatie na generatie optredende proces van variatie en natuurlijke selectie in de loop der tijd dit soort reacties in het genetische materiaal heeft doen ontstaan. Deze verklaring die teruggrijpt op processen die liggen in de diepte van de geologische tijd is causaal van aard, maar tegelijkertijd kunnen we op de korte tijdsschaal van één groeiseizoen kortweg spreken van een doelgericht proces.

Toch is het gebruik van doelgerichtheid als

verklaringsgrond niet geheel waterdicht. Er zijn uitzonderingen en niet alle eigenschappen of processen blijken een nuttig doel te dienen. Sommige processen zijn gewoon onvermijdelijk en hebben geen doel op zich. Dat geldt bijvoorbeeld voor verdamping door planten, en het geldt ook voor het verschijnsel van de fotorespiratie. Fotorespiratie is een verlies aan CO_2 , dat onmiddellijk is gekoppeld aan de fotosynthetische CO_2 -opname, waar het wel 30% van kan uitmaken. Fotorespiratie blijkt niet op te treden in een atmosfeer zonder zuurstof, en ook niet bij een hoog CO_2 -gehalte. Daarom gaat het bij fotorespiratie waarschijnlijk om een toevallige eigenschap van het fotosynthese-enzym, die in de tijd van het ontstaan van het fotosyntheseprocess nog niet merkbaar was, want de atmosfeer bevatte toen geen zuurstof maar wel veel CO_2 . Om verdamping als een zinloos proces voor de plant te brandmerken lijkt u misschien wel wat ver gaan en in strijd met de feiten. Met de verdampingsstroom worden immers voedingsstoffen aangevoerd, die door diffusie alleen de bovenste bladeren van een boom nooit hadden kunnen bereiken. Inderdaad, en we kunnen het het beste zo zien dat de plant aan de onvermijdelijke verdamping toch nog een nuttige bestemming heeft weten te geven. Opportunisme is één van de belangrijkste kenmerken van het leven.

Welke mechanismen staan levende organismen hierbij ter beschikking om op hun omgeving te reageren en er het beste van te maken? Om bij het voorbeeld van de verdamping te blijven, bij watergebrek zien we natuurlijk dat de verdamping geleidelijk aan terugloopt. Door de verdamping wordt een reactie op gang gebracht die de verdamping zelf reduceert.

Zoiets wordt een negatieve terugkoppeling genoemd. In het omgekeerde geval, wanneer een terugkoppeling positief is, wordt een proces door zichzelf juist alsmear versterkt. Voorbeelden zijn: groei van kapitaal door rente op rente, groei van een jong gewas, en groei van een bevolking.

De verdamping reduceert zichzelf echter wanneer de plant uitdroogt. Eén oorzaak van deze negatieve terugkoppeling is zuiver fysisch. De waterpotential in het blad daalt en daarmee de relatieve luchtvochtigheid, zodat de drijvende kracht voor de verdamping afneemt. In de regel blijkt echter dat de hoofdoorzaak van de daling van de verdamping een sluiting van de huidmondjes is, die optreedt ter voorkoming van uitdroging van het blad. Dit is een doelgerichte, fysiologische reactie van de plant, en meestal is deze reactie zo sterk dat de eerder genoemde fysische terugkoppeling zelfs helemaal niet in zicht komt. De biologische reactie is de fysische reactie dus voor.

Toch blijft het zo dat er bij terugkoppeling sprake is van een reactie achteraf. De verstoring is er dan al, en de hiermee verbonden tijdsvertraging kan aanleiding geven tot oscillaties, of erger nog, de reactie kan zelfs te laat komen. Anticiperende gedragingen kunnen dit soort problemen voorkomen, en die vinden we dan ook zowel in de natuur als in de techniek. Er zijn dan nog twee soorten anticiperende gedragingen, ten eerste de zogenaamde voorwaartse of feed-forward koppeling, en ten tweede de sturing door een inwendige klok, het bioritme. Het geijkte beeld van feed-forward koppeling is dat van de buitenthermometer die de keteltemperatuur van de CV regelt, teneinde een zuiniger gebruik van aardgas en een beter binnenhuiscomfort te bewerkstelligen. Een

alternatief is de schakelklok die bij bedtijd de verwarming uitzet, of het buiten nu warm is of koud, en dat staat model voor het andere anticiperende gedrag, dat van het bioritme. Feed-forward koppeling reageert op de toestand in de omgeving, maar het bioritme doet dat niet. Een voorbeeld van feed-forward koppeling bij planten is de sluitingsreactie van huidmondjes op droge lucht, die vooral voorkomt bij planten uit het Middellandse Zeeklimaat. Op het heetst van de dag is het vanuit het oogpunt van watergebruik beter om de huidmondjes even wat te sluiten, ook al gaat dat ten koste van de fotosynthese. Deze reactie kan zo sterk zijn dat de verdampings-snelheid in droge lucht zelfs lager wordt dan de verdampings-snelheid in vochtige lucht.

Het tweede type anticiperende reactie, het bioritme, is een aanpassing aan een regelmatig terugkerende cyclus, zoals de dagcyclus of de jaarcyclus. Huidmondjes gaan net voor zonsopgang wanneer het nog donker is al open, en reageren dan bijzonder gevoelig op licht. Overjarige planten gaan in het najaar in rust, en bouwen geleidelijk aan een vorstresistentie op die ze in het voorjaar weer verliezen. Een fraai voorbeeld van een bioritme is de dagelijkse verticale beweging van zoöplankton in de zee of in meren, zoals dat bij de watervlo *Daphnia* wordt gevonden (Ringelberg en Flik, 1993). Overdag zakken deze diertjes honderden meters naar de diepte om rovende vis te ontwijken, om 's-nachts weer bij de oppervlakte te komen. "How strange are these facts" schreef Darwin in 1859, over iets anders overigens, maar toch goed van toepassing. Als we dit soort processen causaal-mechanistisch, en niet slechts beschrijvend, in modellen willen opnemen zal er nog

heel wat onderzoek moeten gebeuren. Overigens hoop ik dat de ontrafeling van deze processen niet ten koste gaat van de primaire verwondering erover.

Bij het in kaart brengen van zo'n geheel van terugkoppelingen ontstaat een structuur die meestal vrij moeilijk is te overzien. De techniek van het op zinnvolle wijze verbinden van de variabelen in een model is een vak apart dat geleerd moet worden, vooral omdat modellen en wiskundige vergelijkingen minder star zijn dan soms wel wordt gedacht. Eén vergelijking kan op veel verschillende manieren worden geschreven, en een model kan op veel verschillende manieren worden samengesteld.

Voor de te kiezen structuur van een model is de tijdsschaal van groot belang. Eerst een eenvoudig voorbeeld uit de simulatie van groei en ademhaling van planten in relatie tot fotosynthese. Aangenomen wordt dat op de korte termijn, binnen een uur of zo, de groei van nieuw plantweefsel afhangt van de beschikbare voorraad aan assimilaten. De benodigde assimilaten voor deze groei, maar ook die voor onderhoudsademhaling worden beide tegelijkertijd onttrokken aan de assimilatenvoorraad. Er is dus sprake van een parallelle structuur van onttrekking. Op de lange termijn echter heeft de onderhoudsademhaling prioriteit. Pas als de behoefte daaraan gedekt is kan groei voortgang vinden. Daarom zal in een model met tijdstappen van een dag eerst de ademhalingsbehoefte worden berekend en afgetrokken voordat de groei wordt uitgerekend. Dan gebruiken we dus een seriële structuur van onttrekking. Dit verschil in structuur is heel gemakkelijk te begrijpen door vergelijking met uitgaven voor eerste

levensbehoefte en voor luxe artikelen. Ook al komt het geld uit dezelfde portemonnee (dus parallel), in de planning zullen we eerst de aankoop van voedsel veilig stellen (dus serieel). Het verschil tussen parallelle en seriële structuur wordt uitsluitend bepaald door de tijdsschaal, en hangt samen met het verschil in terugkoppeling. Groei hangt wél van assimilaten-voorraad af, maar ademhalingsnelheid niet. In economische termen vertoont groei een elastische respons, en ademhaling een inelastische respons. De conclusie is dat beide modelstructuren geldig zijn, maar elk op hun eigen tijdsschaal.

Het belang van tijdsschaal zien we ook in de temperatuurafhankelijkheid van groei. Bij meting over een periode die korter is dan een uur vinden we een vrij sterke reactie van groei op temperatuur, maar over een wat langere periode wordt de afhankelijkheid minder. De achtergrond van deze aanpassing ligt in de assimilaten-voorraad die een buffer vormt tussen fotosynthese en groei. Fotosynthese hangt minder sterk van de temperatuur af, dan de onmiddellijke groeireactie. Daarom zal bij een lagere temperatuur de groei aanvankelijk sterk terugvallen, maar omdat fotosynthese minder terugloopt, zal de assimilaten-voorraad toenemen en de groei zich enigszins kunnen herstellen. Een eenvoudige inwendige terugkoppeling verklaart dus het verschil in reactie op de korte termijn en de lange termijn.

Fysische wetten komen op verrassende wijze langs een achterdeur de biologie weer binnen.

Op de zeer lange termijn van de evolutionaire werkzaamheid van de natuurlijke selectie konden fysische randvoorwaarden geleidelijk aan omgezet

worden in schaalverhoudingen, aangeduid met de benaming allometrische relaties. Eenvoudige voorbeelden van allometrische relaties zijn die tussen lengte en gewicht, longvolume en hartslag. Juist omdat het om fysische randvoorwaarden gaat is ook de techniek eraan onderhevig. Tennekes (1992) stelde daarom in zijn boek "De kunst van het vliegen" dat een Boeing 737 te beschouwen is als een uitvergroete spreeuw. Veelal blijken allometrische relaties eenvoudige machtsfuncties te zijn, zoals de relatie tussen ademhalingssnelheid en gewicht, of tussen gewicht van de gewichtsheffer en de maximale prestatie (McMahon en Bonner, 1983). Allometrische relaties worden bijna altijd op logaritmische assen uitgezet en dat verbloemt een beetje de resterende spreiding rond de regressielijn. Juist de restspreiding is doorslaggevend in de concurrentieslag. Bij sportwedstrijden worden gewichtsklasse-indelingen gebruikt om enigszins tot eerlijke vergelijkingen te komen, maar bij de klassegrenzen krijgen we natuurlijk altijd problemen. Een deskundig gebruik van allometrische relaties zou deze problemen kunnen oplossen.

Zijn allometrische relaties in de zoologie en humane fysiologie gemeengoed, in de plantenwetenschappen vinden we ze veel minder vaak toegepast. Planten zijn nu eenmaal veel plastischer in hun groei en ontwikkeling dan dieren, waarschijnlijk doordat planten aan hun standplaats zijn gebonden. In de bosbouw worden allometrische relaties nog het meest toegepast, veelal noodgedwongen omdat destructieve bepalingen in bossen voor lange tijd merkbaar blijven.

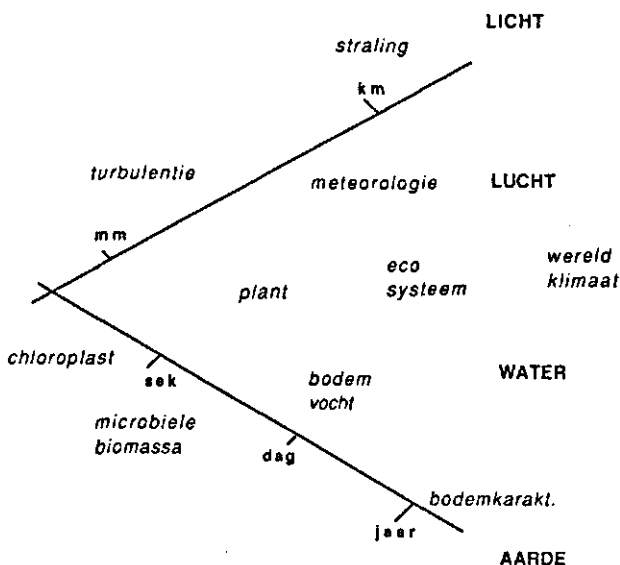
Van spreeuw naar Boeing, van surfplank naar

supertanker, of van tarweplant naar sequoia is een forse schaalvergroting. Dit betreft echter nog steeds het uitvergroten van één individu. De modelleer-opgave wordt ingewikkelder wanneer we de schaalvergroting het individu laten overstijgen. Voor die activiteit wordt meestal de Engelse term "scaling-up" gebruikt. Scaling-up is in, maar is natuurlijk niets nieuws. In de wetenschap wordt deze modieuze term vaak gebruikt voor de activiteit van afleiding van relaties op een groter, meer omvattend gebied vanuit relaties op een kleiner beperkter gebied. Gebiedsverdamping moet bijvoorbeeld worden geschat uitgaande van relaties die bekend zijn op dat van individuele kleine veldjes. Dit is moeilijker dan eenvoudig optellen want er zijn terugkoppelingen werkzaam in de onderste lagen van de atmosfeer. Deze vorm van scaling-up kan nog het best worden omschreven met *aggregatie*, het samenvoegen van min of meer gelijkwaardige elementen die onderling interactie vertonen. Andere voorbeelden zijn berekening van gewasfotosynthese uit dat van de individuele bladeren, of het gedrag van een populatie uit dat van de beestjes afzonderlijk.

Niet alleen ruimtelijk, ook in de tijd passen we scaling-up toe. We integreren bijvoorbeeld de dagelijkse gang van de netto CO_2 -assimilatie tot een seizoenstotaal ten einde de gewasopbrengst te vinden. Ruimtelijke of temporele aggregatie in modellen kan wiskundig-analytisch plaatsvinden, maar meestal gebeurt het numeriek. Het principe is heel eenvoudig: we herhalen de berekeningen voor de afzonderlijke elementen, of voor de opeenvolgende tijdstippen zo vaak als nodig is.

Door de activiteit van scaling-up worden onderzoeksvelden van verschillende schaal met elkaar verbonden. In Figuur 1 zijn enkele processen en verschijnselen gerangschikt aan de hand van hun karakteristieke tijd- en ruimteschaal. De as-indeling is logaritmisch, en de assen mogen daarom evenwijdig worden verschoven. De ruimte-as is schuin naar rechtsonder gericht, en de tijd-as schuin naar rechtsboven. Door deze weergave komen vluchtige processen die snel over grote oppervlaktes veranderen bovenaan terecht, en trage kleinschalige processen onderaan. Van onder naar boven zien we dus een toenemende diffusiecoëfficiënt, en dat stemt dan tevens overeen met de volgorde van de vier antieke oerelementen aarde, water, lucht en vuur (licht). In de Oudheid werd de natuurlijke plaats van aarde onderaan gedacht, en die van het naar boven strevende vuur ofwel licht bovenaan. Op deze manier weergegeven vindt integratie plaats van links naar rechts, terwijl overdracht van informatie (terugkoppeling) van rechts naar links verloopt.

De analyse tegenovergesteld van die van scaling-up: beschrijving van een geaggregeerd verschijnsel in termen van een hypothetische verdeling van componenten kan natuurlijk ook. Een origineel voorbeeld van deze werkwijze is geleverd door Rappoldt (1992) die aantoonde dat transportverschijnselen in onregelmatig gevormde bodemaggregaten kan worden beschreven alsof ze plaatsvonden in een voor het aggregaat op karakteristieke wijze verdeelde set van bollen, cilindres of plaatjes. Deze methode is een ruimtelijke tegenpool van wat de Fourieranalyse is in het temporele domein.



Figuur 1 Rangschikking van verschijnselen naar hun karakteristieke schaal in ruimte en tijd. Van onder naar boven is de volgorde van de vier klassieke oerelementen te zien, die correspondeert met een sterke toename van de effectieve diffusiecoëfficiënt. Integratie (scaling-up) verloopt naar rechts, en terugkoppeling verloopt naar links.

De ambitieuze beginnende modelbouwer wordt door de mogelijkheden van scaling-up gemakkelijk tot grootse plannen verleid, bijvoorbeeld om het ecosysteem te willen verklaren uit processen op het biochemische niveau in de cel. C.T. de Wit (1968) heeft in zijn inaugurele rede reeds gewezen op de moeilijkheden die ontstaan bij stapeling van modellaag op modellaag binnen één model, vooral wanneer de tijdscoëfficiënten van de bestudeerde processen vele ordes van grootte verschillen. In de inmiddels verstreken periode is de wiskundige theorie van de chaotische verschijnselen ontwikkeld. Deze theorie bevestigt wat De Wit reeds aangaf en werpt een nader licht op de zaak. Wanneer we de eenvoudige logistische groei numeriek integreren, gaat bij te grote tijdstappen de uitkomst onbeheerst heen en weer schieten. Normaal gesproken willen we deze fout vermijden en met de juiste programmatuur en kleine tijdstapjes lukt dat ook heel goed. Het onderzoek nu van wat er precies gebeurt wanneer we de fout van de te grote tijdstappen wel maken heeft geleid tot het nieuwe en fundamentele inzicht dat een zuiver deterministische vergelijking toch kan leiden tot onvoorspelbare resultaten met een zekere mate van chaos. In de theorie van de weersvoorspellingen is dit inzicht uiterst belangrijk gebleken. De chaotische bewegingen blijven gelukkig wel beperkt tot een gebied rond de zogenaamde "attractor", en het is de beschrijving van deze attractor die het onderwerp van onderzoek is in de grote klimaatsmodellen. Of chaotische verschijnselen ook een rol spelen in de groei van planten en dan mede kunnen verklaren waarom gewasgroeimodellen het soms nogal slecht doen is een vraag die nog niet is beantwoord.

In eerste instantie zou men denken dat chaotische verschijnselen in modellen vermeden zouden kunnen worden door de tijdstapjes van integratie maar klein genoeg te nemen, zodat curves zoals de logistische curve, gladjes kunnen worden gevolgd. Dat zou ook zo zijn als de tijdscoëfficiënt van de positieve terugkoppeling maar stabiel zou blijven. Wat we echter bij verschijnselen zoals groei van populaties tegenkomen is dat de groeiomstandigheden sterk seizoensgebonden zijn. De bereikte grootte van de populatie aan het eind van het seizoen bepaalt de uitgangssituatie voor een dan in werking tredende reeks van negatieve terugkoppelingen zoals door sterfte en predatie. Deze afwisseling van positieve en negatieve terugkoppeling kan principieel niet worden doorbroken door een kleinere tijdstap, en kan tot chaotische populatieschommelingen leiden. Een soortgelijk verschijnsel kan ook optreden bij scheiding van positieve en negatieve terugkoppeling zoals wanneer organismen verschillende fasen van ontwikkeling doorlopen.

Niettemin zijn er situaties waarin wel degelijk een modelmatige koppeling mogelijk is tussen processen die sterk in tijdsschaal verschillen. Ik denk hierbij aan de positieve respons van de groei van een niet-nutriëntengelimiteerd gewas op atmosferisch CO_2 . Deze gewas-respons kan regelrecht worden verklaard uit onderdrukking van de eerder genoemde fotorespiratie van het CO_2 -assimilerende enzym. Negatieve terugkoppelingen zijn wel degelijk aanwezig, maar veroorzaken waarschijnlijk geen grillige opbrengstwijzigingen. Overigens wordt dit onderwerp experimenteel intensief onderzocht bij het CABO-DLO, waarmee de vakgroep nauwe

operationele banden onderhoudt.

In gecompliceerde situaties, zoals de werkelijkheid die nu eenmaal kent, komen vele soorten terugkoppelingen en voorwaartse koppelingen tegelijkertijd voor. Een micrometeorologische illustratie is een model voor de simulatie van de luchttemperatuur vlak boven de grond. Deze temperatuur is gekoppeld aan die van de bovenlucht, maar ook aan die van de bodem. Bovendien is er een koppeling met luchtvochtigheid want in vochtige lucht zal meer dauwvorming en mist optreden. Ook de uitstraling hangt van de temperatuur af. We zien in zo'n ingewikkelde situatie al gauw instabiliteiten in onze modeluitkomsten optreden. Sommige daarvan liggen gewoon aan programmeerfouten zoals een onjuiste keuze van laagdikte en tijdstap, andere liggen fundamenteel in de aard van het systeem en zouden ook in de werkelijkheid kunnen voorkomen. Het voorbeeld van de prooi-predator oscillaties volgens de Lotka-Volterra vergelijkingen is uiterst leerzaam. Modelontwikkeling op elk terrein eist inzicht in mogelijke oorzaken van artefacten en in de relatieve grootte van terugkoppelingen. Een oppervlakkige overeenstemming tussen model en experimentele gegevens zegt vrij weinig, en het is de taak van de modelbouwer om uiterst kritisch de zwakke punten van het model te onderzoeken en te publiceren. Hoezeer de werkelijkheid ons bij de neus kan nemen toont het meteorologische verschijnsel van vlagerigheid van wind dat er zelfs toe leidt dat de traditionele diffusiewet van Fick in de onderste meters van de atmosfeer helemaal niet meer geldt! We komen daar het fysisch schijnbaar onmogelijke verschijnsel tegen van opwaarts transport tegen de gradiënt in. De

verklaring moet hierin worden gezocht dat transport en gradiënt ruw gezegd elkaar afwisselen. Als er transport is, is er praktisch geen gradiënt en omgekeerd. Transport vindt plaats tijdens korte heftige vlagen, onder invloed van een nogal grove uitwisseling met de bovenlucht, terwijl de gradiënt van bijvoorbeeld temperatuur zich in de tussenliggende rustige lange periodes zonder uitwisseling geleidelijk aan kan opbouwen. Dit verschijnsel heeft de aanpak van modellering van micrometeorologische verschijnselen fundamenteel veranderd, en is momenteel onderwerp van onderzoek samen met de vakgroep Meteorologie.

Op het geïntegreerde niveau kunnen nieuwe eigenschappen verschijnen en dat is de meeste modelbouwers wel bekend. Deze eigenschappen kunnen zeer verrassend zijn, zelfs in lineaire modellen (Goudriaan, 1977). Hoe onterecht is dan ook de uitspraak dat een model niet meer oplevert dan je erin stopt. Maar zeker bij niet-lineaire modellen geldt dat ze onverwacht gedrag opleveren. De rijkdom aan gedrag is vrijwel onuitputtelijk. Nauwgezette studie van modelgedrag kan nieuwe hypothesen genereren, die soms verrassend eenvoudig kunnen zijn. Zo hebben Kropff en Van Laar (1993), zich baserend op werk van Spitters en in samenwerking met vele anderen, aangetoond dat onkruidschade vooral samenhangt met relatief bladoppervlak van de onkruiden, eerder dan met hun plantdichtheid.

De term "model" wordt in de wetenschap gebruikt in vrijwel alle graden van complexiteit, maar in het dagelijks spraakgebruik wordt met de term "model" meestal een enkele gedachte bedoeld: het

overlegmodel, het Japanse ontwikkelingsmodel, het atoommodel. Modellen in de zin van simulatiemodellen zijn ingewikkelde uitwerkingen van concepten of vormen zelfs conglomeraten van concepten. Dit leidt wel tot problemen. Is zo'n conceptenconglomeraat nog wel een zinvolle afspiegeling van de werkelijkheid, of is het op zijn best een soort monster van Frankenstein? De voorspellende kracht van deze grote modellen is nogal teleurstellend. Ik noemde reeds de chaotische verschijnselen als mogelijke verklaring. Een andere oorzaak is dat bij de integratie naar netto balansen in- en uitgaande stromen worden opgeteld die elk afzonderlijk ook niet erg nauwkeurig bekend zijn. Ook in het IGBP (International Geosphere-Biosphere Program), waar ik overigens nauw bij betrokken ben, zijn de verwachtingen wel erg hoog gespannen als daar als doelstelling wordt genoemd: "To predict the effects of changes in climate, atmospheric composition, and land use on terrestrial ecosystems, including agricultural and production forest systems" (IGBP, 1992). Een nauwkeurige mechanistische voorspelling zal waarschijnlijk uitzondering blijven (Seligman, 1989). Eenvoudige modellen, mits goed gecalibreerd, zijn vaak nauwkeuriger dan ingewikkelde modellen en daarom beter geschikt voor voorspellingsdoeleinden. Ingewikkelde modellen voldoen echter aan de behoefte om alles eens in onderlinge samenhang bij elkaar te zien en de interacties en gevoeligheden goed te onderzoeken. De kracht van deze modellen ligt vooral op het vlak van het verschaffen van inzicht.

In de meteorologie is bekend dat simulatie van het weer een andere benadering vraagt dan simulatie van

het klimaat, juist vanwege het grote verschil in tijdshorizon. In de ecologie geldt hetzelfde voor simulatie van dagelijkse stof- en energiestromen in onderscheid van ecosysteemontwikkeling op de lange termijn. Desondanks acht ik bestudering van het ecosysteem op de tijdsschaal van een uur of korter gerechtvaardigd vanuit lange-termijn problemen zoals de klimaatsproblematiek. Kennis van de basisprocessen is nodig voor een beter begrip van de lange termijnprocessen. Men zou immers ook geen mondiale klimaatsmodellen kunnen maken zonder de basiskennis van de meteorologische processen.

Toetsing en ontwikkeling van modellen kan niet plaatsvinden zonder meetreeksen, die voor klimaat en ecologie lange periodes moeten beslaan. Juist om die reden is het van het grootste belang dat waarnemingsreeksen zorgvuldig en goed gedocumenteerd ononderbroken worden voortgezet, ook al lijken zij saai en oninteressant, en leveren zij niet ieder jaar een wetenschappelijke publikatie op.

Terugkoppeling, slingering, chaotisch gedrag, onvoorspelbaarheid, het is allemaal onlosmakelijk verbonden aan modellen en systemen, ook die van beleid en bestuur. Het is dus eigenlijk een wonder dat bestuurders van organisaties in bedrijfsleven of overheid niet vaker de plank misslaan. Bij contra-intuïtieve resultaten van bestuursmaatregelen is de verleiding groot om de besturende overhead en bureaucratie nog maar wat zwaarder aan te zetten. Afgeleide doelstellingen en criteria gaan de oorspronkelijke doelstelling overheersen. Een indirecte maatstaf voor productiviteit aan de universiteit als citatie-index of zelfs Engelstalige

uitvoering van publikaties kan dan plotseling belangrijk worden. Lukt het dan nog niet om met de bestaande structuren de doelstelling te verwezenlijken, dan probeert men een nieuwe structuur zoals bijvoorbeeld het onderzoeksinstituut. In het begin loopt dat moeizaam, maar zoals de plant heeft leren leven met de onvermijdelijke verdamping, en er het beste van heeft gemaakt, zo zullen ook mensen in organisaties leren om met de eigenaardigheden van nieuwe organisatiestructuren om te gaan. Zo'n aanpassingsproces vraagt echter wel tijd, en als het deze tijd toch moet kosten zal een geleidelijke ombuiging van de oude structuur waarschijnlijk effectiever zijn. Met goede inzet van de zogenaamde "human resources" moet dat lukken.

Geachte leden van het College van Bestuur,

Ik wil van deze plaats mijn grote dank uitspreken voor deze benoeming en het daaruit gebleken vertrouwen. Ik hoop van ganser harte dat ik in staat zal zijn om onderzoek en onderwijs aan deze universiteit te versterken.

Hooggeleerde De Wit, beste Kees,

Ik heb het nooit betreurd dat ik vanuit het technische Delft naar het landbouwkundige Wageningen ben gekomen, en pas later heb ik me gerealiseerd wat een geluk ik heb gehad dat ik bij jou ben terechtgekomen. Als onervaren Delftenaar heb ik van jou de principes van de gewasecologie en de systeemanalyse geleerd. Je verstaat de kunst om zwakke plekken in redenering of manuscript feilloos naar boven te halen, en daarbij tevens aan te geven hoe een uitweg is te vinden. Je bent en blijft een onvergelijkelijk inspirerende leermeester.

Hooggeleerde Schenk, beste Jaap,

Je hebt mij nu al weer ruim 15 jaar gelden bij de voorbereiding van mijn proefschrift op je eigen voorzichtige, maar toch zo grondige wijze bijgestaan. Mijn grote waardering voor die inspanning wil ik hier niet onvermeld laten.

Hooggeleerde Rabbinge, beste Rudy,

Je hebt het initiatief genomen om mij voor de positie van persoonlijk hoogleraar voor te dragen, en ik wil je daarvoor mijn welgemeende dank betuigen. Je hebt je altijd bereid getoond om de zwaarste klussen op te knappen, en in het gewoel van bestuurlijke verwickelingen de rest van de vakgroep het gevoel te geven dat alles vrij moeiteloos en soepeltjes verloopt. Je aanpak van het promovendi-overleg is voor mij een voorbeeld.

Geachte mevrouw Van Laar, beste Gon,

Als medewerkster van de vakgroep ben je een klasse apart. Met je werkkraft en kritische houding ben je promovendi en medewerkers tot steun en toeverlaat bij het professioneel afwerken van proefschrift of boek.

*Geachte collega's van de vakgroep Theoretische
Productie-ecologie,*

Onze samenwerking is uitmuntend. In een sfeer is van openheid en vertrouwen wordt er met enthousiasme aan sterk uiteenlopende vakgebieden gewerkt. Ik hoop dat we dit naar de toekomst zullen vasthouden.

*Geachte collega's aan de LUW en bij het
CABO-DLO,*

Ik heb in mijn rede de pluralistische benadering van de wetenschap verdedigd. Geen enkele discipline heeft

het recht zich boven een andere verheven te voelen, maar wel is het zo dat wij van elkaar in methodiek kunnen leren. Waarneming en theoretische analyse, eventueel ondersteund door computersimulatie, zijn elk afzonderlijk van beperkte waarde maar krijgen een bijzondere verklarende kracht bij wederzijdse interactie. Ik zie simulatie zelf echter niet anders dan als een verlengstuk van de normale analysemethodes, naast andere zoals het bestuderen van grafische weergaves en statistische analyses. Niettegenstaande mijn voltijdse aanstelling bij de Landbouwuniversiteit heb ik toch vaak en intensief contact met met het CABO-DLO. Ik ervaar deze historisch gegroeide situatie nog steeds als vruchtbaar. Tegen een toenemende neiging tot wederzijdse profilering in zou ik willen pleiten voor meer gezamenlijke projecten in onderzoek en onderwijs.

Geachte promovendi, AIO's en studenten,

Er is gedrevenheid en doorzettingsvermogen nodig om te studeren in een tijd waarin de vooruitzichten op een wetenschappelijke loopbaan moeilijk liggen. De toenemend slechte naam van de landbouw heeft u er gelukkig niet van kunnen weerhouden om naar Wageningen te komen danwel samenwerking met de LUW te zoeken. Juist in een tijd waarin de problemen rond het milieu en het gebruik van de grond groot zijn is het nodig dat er op rationele wijze naar oplossingen wordt gezocht. Met rationeel bedoel ik niet dat we het hart en de intuïtie moeten weglaten, en zeker niet dat we alleen economische waarden moeten laten tellen. Ik heb het overleg met u altijd als bijzonder stimulerend ervaren, en u weet dat mijn deur altijd voor u openstaat.

Geachte toehoorders,

Biologische processen hebben grote invloed op fysische factoren in het milieu. Het meest vergaande voorbeeld is de grote invloed van het leven zelf op de geologische toestand van deze aarde, zoals is aangetoond door Lovelock (1988). De hypothese van Lovelock dat de aardse biosfeer één superorganisme zou zijn, Gaia genaamd, dat de temperatuur aan het aardoppervlak als geheel zelf regelt, heeft grote indruk gemaakt in de wetenschappelijke wereld, maar ook veel kritiek opgeroepen. Ongetwijfeld heeft Lovelock baanbrekend werk verricht in de visie op het leven als geologische kracht (Westbroek, 1992), maar de Gaia-hypothese is naar mijn mening letterlijk genomen onhoudbaar. De aardse biosfeer is geen organisme, kent geen doelgerichte werking en een mechanisme zoals variatie en natuurlijke selectie waardoor dit had kunnen ontstaan ontbreekt. Het beeld opgeroepen in Lovelock's Daisyworld, waarin witte en zwarte madeliefjes door concurrentie en natuurlijke selectie hun optimale mix vinden en zo hun omgevingstemperatuur stabiliseren kan niet worden geëxtrapoleerd naar een eventuele regeling van CO₂-concentratie van de lucht, zoals ook Van Breemen (1993) reeds aangaf. Immers, het mechanisme van natuurlijke selectie werkt alleen wanneer het comparatieve voordeel aan de eigen soort toevalt. Dat is bij de witte en zwarte madeliefjes wel het geval omdat het effect lokaal werkt, maar bij een mondiaal effect zoals dat van atmosferisch CO₂ is dat niet het geval. Integendeel, we zien het omgekeerde. De evolutie van de C₄-planten die plaats vond in het Plioceen (Nambudiri et al., 1978) kan worden begrepen als aanpassing van de plantenwereld aan een aanmerkelijk gedaald CO₂-gehalte. Dit geheel nieuwe

fotosynthetische mechanisme kon de daling alleen nog maar verergeren, en verklaart wellicht mede waarom we sinds het Tertiair in een reeks van ijstijden zijn beland.

Inmiddels heeft de mensheid door bevolkingsgroei en technologische ontwikkeling enorme veranderingen in het vegetatiedek en in het milieu aangebracht. De aarde verkeert daardoor in een crisis en dat zal bijna zeker erger worden. De biologie leert ons dat het leven zich vermenigvuldigt tot de grenzen zijn bereikt of overschreden. De mens is slechts in zoverre een uitzondering op die regel dat hij steeds weer kans gezien heeft door technologische vindingen de grenzen keer op keer te verleggen. De historisch gezien plotselinge beschikbaarheid van fossiele brandstoffen en de grandioze mogelijkheden die daardoor zijn ontstaan hebben de illusie gewekt dat de ecologische begrenzing aan de groei van de mensheid doorbroken was. Nu de grenzen toch weer in zicht komen meent men soms dat wetenschap en techniek hebben gefaald, en dat men zich moet afwenden van rationalisme en reductionisme. Dat zou echter het paard achter de wagen spannen zijn. De mensheid is nu meer dan ooit aangewezen op het koele licht van nuchterheid en rationaliteit.

Referenties

- Breemen, N. van, 1993. Soils as biotic constructs favouring net primary productivity. *Geoderma* 57 : 183 - 230
- Darwin, C.R., 1859, (herdruk, 1985). The origin of species. Penguin Classics, Londen
- Dobben, W.H. van, 1957. Het voor fotoperiodische inductie gevoelige stadium bij rogge, tarwe, maanzaad, wikke en vlas. *Jaarboek IBS 1957* : 57 - 64
- Goudriaan, J., 1977. Crop micrometeorology: a simulation study. Pudoc, Wageningen
- IGBP/GCTE. 1992. Global Change and Terrestrial Ecosystems, The Operational Plan. Report No 21. Stockholm
- Kropff, M.J. and H.H. van Laar, 1993. Modelling Crop-Weed Interactions. CAB International, Wallingford, Groot-Brittannie
- Leffelaar, P.A., 1989. On scale problems in modelling: an example from soil ecology. In Rabbinge et al (Eds): Theoretical Production Ecology: reflections and prospects". Simulation Monographs 34. Pudoc, Wageningen
- Lovelock, J., 1988. The ages of Gaia, Norton, New York
- Lucretius, ca 60 BC. De rerum natura. Vertaling "Over de natuur". 1984. Polak en Van Genneep, Amsterdam
- Mach, E., 1882. Het economisch karakter van fysisch onderzoek. In "Natuurkunde, wetenschap en filosofie", 1980. Boom, Meppel
- McMahon, T.A. and J.T. Bonner, 1983. On size and life. Scientific American Books. New York

- Nambudiri, E.M.V., W.D. Tidwell, B.N. Smith, and N.P. Hebbert, 1978. A C₄ plant from the Pliocene. *Nature* 276 : 816 - 817
- Penrose, R., 1989. *The emperor's new mind*. Oxford University Press, Oxford
- Rabbinge, R., 1985. *De brugfunctie van de gewasecologie*. Inaugurele rede, Wageningen.
- Rappoldt, C., 1992. *Diffusion in aggregated soil*. Van Denderen, Groningen
- Ringelberg, J. en B.J.G. Flik, 1993. *Dagelijkse verticale migratie van Daphnia*. *Bionieuws* 13.
- Seligman, N.G., 1989. *The crop model record: promise or poor show?* In Rabbinge et al. (Eds): *Theoretical Production Ecology: reflections and prospects*". *Simulation Monographs* 34. Pudoc, Wageningen
- Tennekes, H., 1992. *De kunst van het vliegen*. Aramith, Bloemendaal
- Westbroek, P., 1991. *Life as a geological force*, Norton, New York
- Wit, C.T., 1968. *Theorie en model*, Inaugurale rede, Wageningen
- Wit, H.C.D. de, 1993. *Aristoteles en de biologie*. Knipphorst Boekverkopers, Wageningen.