

## Odo Diekmann

Mathematisch Instituut  
Universiteit Utrecht  
o.diekman@uu.nl



Odo Diekmann

### Afscheidsrede

# Tegenlicht

**Op 5 november 2013 nam Odo Diekmann afscheid als hoogleraar toegepaste wiskunde aan de Universiteit Utrecht. Als toegepast wiskundige hield hij zich niet alleen met wiskunde bezig, maar ook met theoretische biologie, met name met modellen voor de verspreiding van besmettelijke ziekten en economie. In zijn afscheidsrede kijkt hij terug op het toeval dat soms richtingbepalend was.**

Het leven begint met wachten tot het echte leven begint. En dan opeens is er het besef dat er voornamelijk verleden tijd is. Het stuk daartussen is merkwaardig snel verlopen. In het boek *À l'ombre des jeunes filles en fleurs*, oftewel 'In de schaduw van de bloeiende meisjes', onderdeel van *À la recherche du temps perdu*, verwoordt Marcel Proust dit als vreselijk pijnlijke vermoedens over (ik citeer): "de omstandigheid dat (terwijl ik mij elke dag als op de drempel van een nog onaangeroerd leven beschouwde dat pas de volgende zou beginnen) mijn bestaan reeds een aanvang had genomen, erger nog, dat datgene wat zou volgen niet zo veel zou verschillen van wat voorafgegaan was. Het tweede vermoeden, dat eigenlijk slechts een andere vorm van het eerste was, was dat ik klaarblijkelijk niet buiten de tijd bestond, maar onderworpen was aan de wetten daarvan, precies als de personen in een roman die mij om deze reden met zoveel weemoed vervuld hadden, als ik, weggedoken in mijn rieten strandstoel in Combray, hun levensloop las. Theoretisch weet men dat de aarde draait, maar in werkelijkheid merkt men het niet, de grond waarop men loopt schijnt zich niet te bewegen en zo leeft men rustig verder. Zo is het ook met het leven. Om zijn voortgang merkbaar te maken zijn romanschrijvers wel gedwongen de loop van de wijzer sterk te versnellen en de lezer tien, twintig, dertig jaar

in twee minuten te laten doorlopen.

Bovenaan een bladzijde heeft men een hoopvolle minnaar achtergelaten en onderaan de volgende vindt men hem terug als tachtigjarige, die op de kleine met gras begroeide binnenplaats van een bejaardenhuis moeizaam zijn dagelijkse wandeling maakt en nauwelijks antwoord geeft op de aan hem gestelde vragen, daar hij het verleden al lang vergeten is."

Gelukkig heb ik dat laatste stadium nog niet bereikt en kan ik me de verlopen tijd tamelijk helder voor de geest halen. Maar waarom zou ik? Wel, als een periode formeel ten einde loopt, komt de neiging om terug te blikken vanzelf opzetten. En misschien levert terugkijken wel een andere invalshoek en daarmee nieuwe inzichten.

De historica Annie Romein-Verschoor gaf haar autobiografie de veelzeggende titel *Omzien in verwondering*. Herbezien in het tegenlicht van de ondergaande zon, van de door de verlopen tijd geschapen afstand, verliezen veel gebeurtenissen die ons leven bepalen hun vanzelfsprekendheid. De lijnen van geleidelijkheid getuigen lang niet altijd van doelgerichtheid, zijn vaak terug te voeren op toeval dat in kleine hoekjes zit.

Bijvoorbeeld, dat ik nu hier het woord tot u richt, met mathematische biologie als belangrijkste onderwerp, komt doordat ik geld

wilde verdienen. Niet vandaag, niet gisteren, maar in het najaar van 1971 toen mijn oudste dochter Katja op komst was. Ik was voor drie middagen in de week kandidaats-assistent bij het natuurkunde practicum van de UvA, de Universiteit van Amsterdam, en, mede omdat ik in toenemende mate vooral genoot van de wiskundeonderdelen van mijn studie, leek het me aantrekkelijk om daarnaast twee halve dagen assistent bij wiskunde te worden, om ons inkomen wat op te peppen. Dus toog ik naar hoogleraar toegepaste wiskunde Lauwerier, van wie ik een heel aantal colleges met plezier had gevolgd. Hij hoorde mij belangstellend aan, zei dat er op de UvA niets vrij was, maar dat hij ook verbonden was aan het Mathematisch Centrum (waar ik, eerlijk gezegd, nog nooit van gehoord had) en dat daar wellicht wel mogelijkheden waren, maar dan voor de volle aanstelling van vijf halve dagen.

En zo kwam ik dankzij toevallige omstandigheden terecht bij wat ik beschouw als mijn eigenlijke leerschool, het Mathematisch Centrum, tegenwoordig CWI, Centrum Wiskunde & Informatica geheten, waar ik de kunst van door nieuwsgierigheid gedreven onderzoek kon afkijken van zeer inspirerende collega's en waar ik werd ingewijd en meegesleept, met name ook door adviseur Bert Peletier, in het organiseren van werkgroepen, colloquia en zomerscholen, met geen ander doel dan iets trachten te begrijpen, iets onder de knie te krijgen.

Al in 1971 werd er op het Mathematisch Centrum een werkgroep biomathematica in het leven geroepen, een ontmoetingsplaats

voor toegepast wiskundigen en biologen van diverse pluimage, variërend van meer medisch/fysiologisch tot meer ecologisch gericht. Multidisciplinair avant la lettre! In dat kader ontmoette ik Hans Metz, een Leids theoretisch bioloog met enorme kennis van, en belangstelling voor, de wiskunde. Hans fungeert voor mij tot op de dag van vandaag als leermeester wat betreft de vele facetten van de biologie en, tegelijkertijd, als richtingwijzer, inspirator en wegbereider van onderzoek op het raakvlak van wiskunde en biologie. Het feit dat wij in 1985 als duo werden uitverkoren om de leerstoel mathematische biologie aan de Universiteit Leiden te bezetten, illustreert zowel onze verbondenheid als onze vruchtbare complementariteit.

Omzien mag dan tot verwondering leiden over de beslissende invloed van toevalligheden op de weg die het leven neemt, als ik op eenzelfde manier terugkijk op de resultaten van mijn onderzoek, dan winnen die juist aan vanzelfsprekendheid en geldt de verbazing eigenlijk alleen de hoeveelheid tijd die het gekost heeft om de mist te verdrijven. Op gevaar af dat een deel van u na afloop zegt dat er geen touw aan vast te knopen viel, wil ik proberen iets te vertellen over de inzichten die dat onderzoek heeft opgeleverd. Ik begin met te omschrijven wat er nu precies 'toegepast' is aan de toegepaste wiskunde die ik beoefen, besteed vervolgens aandacht aan de conceptuele kant van de modelbouw en ga dan geleidelijk over op de wiskundige vergelijkingen en de mogelijkheden om deze te analyseren. De resultaten van zo'n analyse leiden, na interpretatie, tot inzichten omtrent de samenhang tussen mechanismen en fenomenen.

Wiskunde die zich bezighoudt met biologie valt onder de noemer toegepaste wiskunde. Daarbij kan het best om heel theoretische biologie gaan, het bijvoeglijk naamwoord verwoordt het perspectief van de wiskunde en drukt niet uit dat het noodzakelijkerwijs om toegepaste wetenschap gaat. Tussen de biologische bestrijding van witte vlieg in groentekassen en het principe van gelineairiseerde stabiliteit voor delay-vergelijkingen bestaat een verband, maar het is duidelijker, vind ik, om te denken aan een via-via-verbinding in de vorm van een keten van mensen, met twee aan twee zowel overlappende belangstelling alsook voldoende gedeeld taaleigen. De gapende kloof wordt overbrugd dankzij samenwerking met tussenstapjes, een efficiënt proces met als enig nadeel dat het langzaam en onvoorspelbaar verloopt (en daardoor, ten onrechte, niet altijd serieus wordt genomen als de modieuze roep om valorisatie klinkt).

Zelf heb ik me inderdaad vooral bezig gehouden met theoretische biologie, en dan met name met populatiedynamica, met in het bijzonder aandacht voor de verspreiding van infectieziekten. Het opsporen van verbanden, tussen mechanismen op individuniveau enerzijds en fenomenen op populatieniveau anderzijds, is daarbij de rode draad.

Want inderdaad, een populatie bestaat uit individuele organismen. En dat individuen op tal van manieren van elkaar kunnen verschillen, hoef ik u niet te vertellen. In een bepaalde context zijn sommige van die verschillen relevant en andere irrelevant. Laten we afspreken dat 'relevant' in de huidige context betekent 'van invloed op toekomstige aantallen'. En laten we de kenmerken, die aan het totaal van relevante verschillen ten grondslag liggen, samenvatten onder de noemer 'individoestand'. Als ik nu als voorbeeld van individoestand de leeftijd van een mens geef, dan is het u meteen duidelijk dat de specificatie van de individoestand inderdaad een voorspellende waarde heeft wat betreft voortplanting en overleving, maar ook dat het een grove vereenvoudiging van de werkelijkheid is om te beweren dat de leeftijd alle relevante informatie voor zo'n voorspelling bevat. Door het woord 'toestand' te gebruiken, geef ik aan dat ik er desondanks voor kies te doen alsof, met in mijn achterhoofd de hoop dat de overige verschillen uitmiddelen als ik naar de populatie als geheel ga kijken. En ik ben niet de enige: de humane demografie is in hoge mate gebaseerd op het willens en wetens veronachtzamen van alles wat niet door de leeftijd bepaald wordt. De eufemistische benaming hiervoor is 'idealiseren' en modelbouw zonder idealisatie is ondenkbaar, namelijk onwerkbaar. Trouwens, als ik voor de in Figuur 1 afgebeelde watervlo de grootte van een individu tot toestand verklaar, dan zal maar een enkeling onder u de wenkbrauwen fronsen: voor organismen die verder van ons afstaan, hebben we weinig moeite met over een kam scheren en gaat het idealiseren dan ook meestal moeiteloos.

Onder 'individoestand' versta ik dus een representatie van de voor het bepalen van de toekomst relevante informatie over de opbouw, zeg maar het inwendige, het interne, van een individu. De toestand vat het verleden samen, in de zin dat verdere informatie over de in de loop van het leven tot dusver ondervonden levensomstandigheden, de zogeheten 'input', niets toevoegt aan onze mogelijkheden om de toekomst te voorspellen. Die levensomstandigheden zijn de relevante externe factoren, zij beschrijven de wereld

waarin het individu leeft. We noemen ze 'omgevingsvariabelen'. In het geval van de watervlooiën moet u denken aan de voedselconcentratie, de concentratie van de algen in het water dat de watervlooiën filteren om aan de kost te komen. In dat geval kunt u het woord input letterlijk opvatten. Maar ook de hoeveelheid van op de loer liggende vissen is een omgevingsvariabele, want bepalend voor de overlevingskansen van de watervlooiën. In z'n algemeenheid moet u dus input ruim interpreteren.

Met toestand voor het inwendige en omgevingsvariabelen voor het uitwendige als uitgangspunt, moet een modelbouwer nu specificeren hoe de individoestand verandert, wat de kans op overleven is en in welke mate voor nageslacht wordt gezorgd. Zolang de omgevingsvariabelen als gegeven worden beschouwd, zijn individuen onafhankelijk van elkaar. Afhankelijkheid, oftewel interactie, ontstaat doordat individuen op hun beurt invloed op de omgeving uitoefenen. Er is feedback en ook die moet gemodelleerd worden. Opnieuw leveren de watervlooiën een verhelderend voorbeeld: de algenconcentratie wordt mede beïnvloed door consumptie, door het filteren van de watervlooiën zelf. Ik kom hier straks nog uitgebreid op terug.

De stap naar het populatieniveau is nu slechts een kwestie van boekhouden. De populatie toestand is domweg een specificatie van de aantallen individuen in de verschillende mogelijke individoestanden. Oftewel, in wiskundig jargon, een maat op de ruimte van individoestanden, al dan niet in de vorm

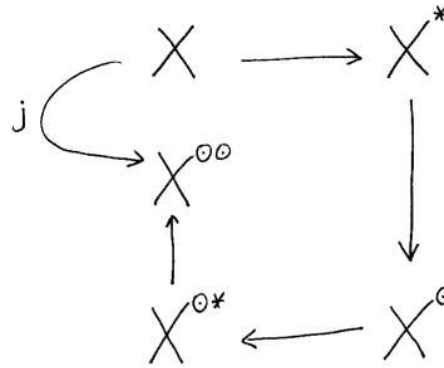


Figuur 1

van een dichtheid. En de dynamica van de populatie toestand wordt gegeneerd door een partiële differentiaalvergelijking. Maar dan? Dan begint de wiskunde. En dat valt soms tegen. Samen met Hans Metz en Mats Gyllenberg uit Helsinki heb ik jarenlang mijn tanden stuk gebeten op het ontwikkelen van een algemene theorie voor dynamische systemen gegeneerd door deze partiële differentiaalvergelijkingen. Faliekante mislukking is de enige manier om het resultaat van deze zoektocht te omschrijven.

Wellicht waardeert u het dat ik dat ruiterlijk erken, maar vraagt u zich af waarom ik dat met een vrolijk gezicht doe en niet met lede ogen. Allereerst is dat omdat een intellectuele zoektocht door onbekend gebied met goede vrienden, in mijn geval dus Mats en Hans, een enorm genoegen is, ongeacht het uiteindelijke resultaat. Maar een belangrijke tweede reden is dat, zoals zo vaak, een andere weg wel tot het beoogde doel heeft geleid. Die andere weg zie je niet als je er geen oog voor hebt. Onze ogen werden geopend tijdens een verblijf voor *research in triples* in Oberwolfach, het wiskunde Walhalla in het Zwarte Woud. De natuur daar nodigt uit tot lange wandelingen en, workaholics als we zijn, poogden we in onze gesprekken tijdens die wandelingen vaak om te doorgronden waarom we maar steeds vastliepen. We proefden alternatieven op het puntje van onze tong, vaak de zin inslikkend voordat hij uitgesproken was, omdat het tijdens het formuleren al duidelijk werd dat het om een doodgeboren geesteskindje ging. En dan opeens de openbaring van binnen uit: als we de boekhouding totaal anders aanpakken dan ... Het leek in eerste instantie haast te mooi om waar te zijn.

Het 'puntje-puntje-puntje'-idee is eigenlijk heel eenvoudig. De huidige toestand van een individu wordt, zoals we al zagen, volledig bepaald door de toestand bij geboorte en het verloop van de omgevingsvariabelen, de input, in het tijdvak tussen geboorte en nu. En ook de overlevingskans wordt volledig door dat verloop van de omgevingsvariabelen bepaald. Wanneer je nu, voor iedere mogelijke toestand bij geboorte, specificceert hoeveel individuen hoelang terug geboren werden en, bovendien, welke waarden de omgevingsvariabelen in het verleden aannamen, dan leg je daarmee de huidige populatietoestand volledig vast. De vergelijkingen die het updaten van deze informatie beschrijven zijn nu geen partiële differentiaalvergelijkingen, maar delay-vergelijkingen, dat wil zeggen vergelijkingen waarbij het verleden expliciet in



Figuur 2

de formulering is betrokken. In feite is een delay-vergelijking een regel om eenduidig een functie van de tijd voort te zetten naar de toekomst, op basis van het bekend veronderstelde verleden. Via opschuiven van de tijd definiëer je vervolgens een dynamisch systeem.

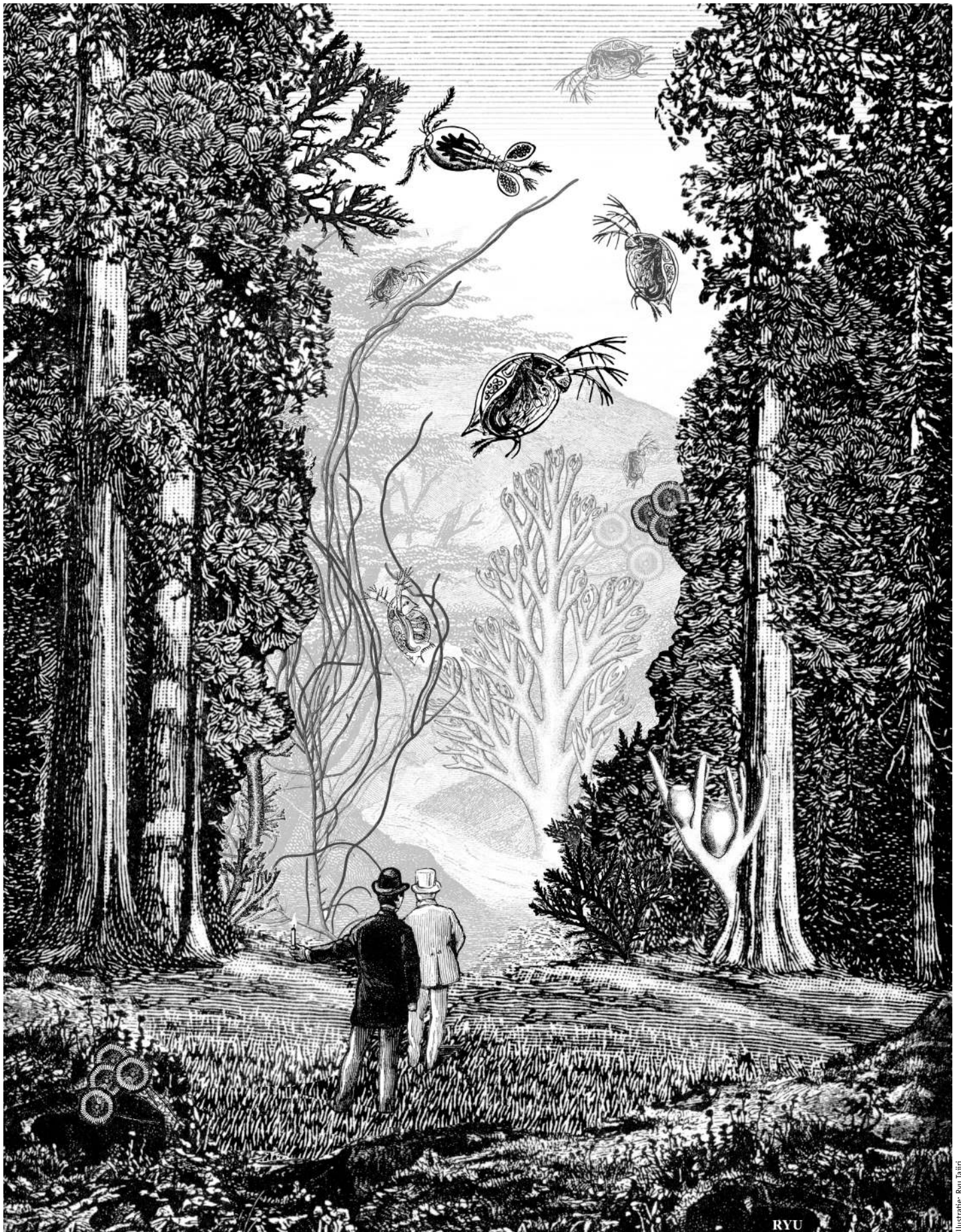
So what, vraagt u zich af. Zijn we hiermee ook maar iets opgeschoten? Jazeker, want voor delay-vergelijkingen had ik, jaren eerder, samen met Mats en met Horst Thieme, Henk Heijmans, Philippe Clément, Stephan van Gils, Sjoerd Verduyn Lunel en Hans-Otto Walther een afdoende algemene theorie ontwikkeld. De motivatie, destijds, was het onder één wiskundige noemer brengen van leeftijdsgestructureerde populatiemodellen en de, vooral door Jack Hale ontwikkelde, theorie van differentiaalvergelijkingen met delay. We kwamen nooit eerder op het idee om ook de grootte-gestructureerde watervlo modellen onder deze noemer te brengen, omdat het heel onnatuurlijk is het verleden van de omgevingsvariabelen bekend te veronderstellen. Dat is inderdaad een andere, en meer discutabele, vorm van idealisatie. Maar dat probleem lost zichzelf op met een beetje geduld: wat we over zekere tijd verleden noemen, is wat nu nog de toekomst is, en die toekomst construeren we middels onze regel voor voortzetting.

De technische moeilijkheid met de partiële differentiaalvergelijkingen strekt zich ook uit tot de delay-vergelijkingen, maar in een iets mildere vorm omdat we in feite beperkingen opleggen aan de klasse van populatietoestanden die we als beginconditie toelaten. Voor delay-vergelijkingen was het ons gelukt om via dualiteit een natuurlijke uitbreiding van de oorspronkelijke setting te definiëren en wel zo dat, dankzij deze uitbreiding, de moeilijkheid wordt overwonnen. Die uitbreiding via dualiteit wordt weergegeven in het diagram dat in Figuur 2 staat afgebeeld. Als mijn gehoor enkel en alleen uit wiskundigen had bestaan, dan had ik een uur over dat dia-

gram en allerlei aanverwante zaken [2–5] door kunnen zagen. Nu laat ik het bij dat plaatje, als symbolische illustratie van het feit dat populatiebiologie tot interessante wiskunde kan leiden.

En hoe zit het omgekeerd? Levert die wiskundige beschrijving iets op waar de biologie wat aan heeft? Nu kom ik weer met mijn keten van mensen op de proppen, maar dan met een beetje naam en toenaam, in de zin dat ik mensen noem met wie ik interesses deel en goed kan praten. Houdt u daarbij in uw achterhoofd dat het van daaruit weer doorgaat, richting onderwerpen zoals zuivering van afvalwater, biologische bestrijding van plagen, herstel van commercieel interessante vispopulaties, vaccinatie tegen kinkhoest en antibiotica resistentie van bacteriën.

Dat ik het over watervlooiën heb, gaat terug op de toxiciteitsexperimenten die Bas Kooijman, nu hoogleraar theoretische biologie bij de Vrije Universiteit, lang geleden bij TNO deed. Zoals u op zijn website [12] kunt zien, is daar inmiddels het omvangrijke bouwwerk van Dynamic Energy Budget-theorie uit voortgekomen. De populatiemodellen waar ik het over heb, hielpen om de experimentele gegevens te vertalen naar effecten op natuurlijke populaties in het veld. Aan de UvA houdt academie-hoogleraar Maus Sabelis zich vooral bezig met de ecologie en evolutie van mijten. Een gezamenlijke promovendus, Vincent Jansen, is inmiddels hoogleraar mathematical biology aan de Royal Holloway University of London. De populatiemodellen waar ik het over heb, spelen een rol bij de analyse van het melker-killer-dilemma [1, 11] waar roofmijten voor staan als ze een lokale kolonie spintmijten exploiteren. In een onlangs verschenen boek [10] laten André de Roos, een promovendus van Hans en mij en al geruime tijd collega van Sabelis, en Lennart Persson uit Umea, zien dat predatie de negatieve effecten van voedselcompetitie van de prooi kan verminderen. U moet dan denken aan zoiets als het krenten van druiven: je vergroot de opbrengst door te verwijderen. Het resultaat is positieve dichtheidsafhankelijkheid, in de zin dat er meer prooi komt als er meer predatiedruk is, als er meer gejaagd wordt. Het soort populatiemodellen waar ik het over heb speelt in hun analyse de hoofdrol. Stelt u zich nu tot slot voor dat die predator kabeljauw heet en dat deze op zijn beurt intensief wordt bevestigd door mensen. Het samenspel van dat vissen en de positieve dichtheidsafhankelijkheid kan dan bij geleidelijke intensivering van de visserij leiden tot een plotselinge dramatische inkrimping van de kabeljauw populatie,



Illustratie: Ryu Hijiiri

RYU

een inkrimping die niet ongedaan te maken is door vervolgens minder te gaan vissen.

En dan zijn er, helaas, de besmettelijke ziekten. Dat 'helaas' slaat op het feit dat u en ik die ziekten liever kwijt dan rijk zijn. Als het gaat om de toepasbaarheid van modellen die zich laten formuleren in termen van delay-vergelijkingen, kun je 'helaas' gerust door 'gelukkig' vervangen.

Epidemiemodellen zijn in zoverre speciaal, dat de populatie van pathogeen, meestal een virus of een bacterie, figuurlijk verborgen maar meer letterlijk geborgen zit in wat eufemistisch de gastheer wordt genoemd. Toestand bij geboorte moet u nu opvatten als toestand op het moment dat het gastheerindividu besmet wordt. Besmetting vindt plaats tijdens contacten tussen gastheren onderling en dus is het modelleren van het contactproces een essentiële bouwsteen. Al op het CWI organiseerden we colloquia met deelnemers uit de hoek van de humane-, de veterinaire- en de planten-epidemiologie. De wiskunde fungeerde daarbij als de verbindende schakel. Belangrijke gangmakers en vormgevers waren Mart de Jong, nu hoogleraar in Wageningen, Hans Heesterbeek, bij Hans Metz en mij gepromoveerd en nu hoogleraar bij diergeneeskunde en Mirjam Kretzschmar, nu werkzaam bij zowel het RIVM als bij het Julius Centrum van het UMCU en drijvende kracht achter het UCID [13], het Utrecht Center for Infection Dynamics, een samenwerkingsverband waar de Utrechtse wiskunde intensief bij betrokken is. De kiem voor dat UCID werd gelegd toen theoretisch bioloog Rob de Boer mij een jaar of dertien geleden in contact bracht met de in antibioticaresistentie gespecialiseerde internist Marc Bonten. Dat leidde tot vruchtbare samenwerking en een van onze gezamenlijke promovendi, Martin Bootsma, is nu werkzaam bij zowel geneeskunde als wiskunde. Hij is dus in wel heel letterlijke zin een verbindende schakel.

Wat ik vooral probeer te betogen, is dat het formuleren en analyseren van algemene modellen een essentieel onderdeel van de theoretische populatiedynamica en epidemiologie is, maar dat er vaak nog een volgende specificatiestap nodig is om uit te komen bij de praktische problemen van volksgezondheid, veestapelgezondheid en gewasbescherming. Via een aantal tussenschakels is er een bijdrage van vrij abstracte wiskunde aan het bestrijden van specifieke besmettelijke ziekten. Die bijdrage is deels formeel, in de zin dat je kunt aangeven hoe een zekere wiskundige uitspraak zich vertaalt in een epidemiologisch inzicht. Maar zeker zo belangrijk is de

informele bijdrage die geleverd wordt tijdens gesprekken en brainstormsessies. Het formuleren van een model werkt op zich al verhelderend, het brengt inconsistenties in ons denken en leemtes in onze kennis aan het licht, het fungeert als een schijnwerper die meedogenloos de zwakke plekken in ons begrip uitlicht.

Kortom, aan biologische en medische motivatie geen gebrek en al leveren de wiskundige inspanningen in eerste instantie vooral algemene theoretische inzichten op, in een volgende vertaaltap worden deze toegepast bij het oplossen van heel concrete problemen.

En wat betreft de wiskundige kant kom ik samenvattend tot de conclusie dat inmiddels twee zaken grondig zijn opgehelderd:

- We weten hoe we systematisch modellen voor de dynamica van gestructureerde populaties kunnen formuleren in termen van delay-vergelijkingen.
- We weten hoe we wiskundig analytisch moeten omgaan met de dynamische systemen die door deze delay-vergelijkingen via opschuiven van de tijd gegeneerd worden.

Je zou denken dat de klus geklaard is, dat de wiskundigen nu tevreden achterover kunnen leunen en de rest van het werk kunnen overlaten aan modelbouwers die dicht bij de concrete toepassingen staan. Jammer genoeg is dat niet zo. Via deze constatering gaat terugkijken nu als vanzelf over in speculeren over de toekomst. Maar laat ik eerst uitleggen waarom we er nog niet zijn.

Om in detail gespecificeerde complexe modellen te analyseren, moet er gerekend worden. Numerieke bifurcatietheorie, zoals met name ontwikkeld door mijn collega Yuri Kuznetsov [6], geeft een systematische aanpak. Om die aanpak in praktijk te brengen, heb je software tools nodig. En die ontbreken. Het ontwikkelen van zulke tools is, helaas, een heidens karwij [9]. Nog niet zo lang geleden laaide, al luisterend naar een voordracht van Dimitri Breda uit Udine, de hoop in mij op dat er een korte weg bestaat die naar het beoogde doel leidt. Het idee is om via Lagrange-interpolatie de delay-vergelijkingen te benaderen door gewone differentiaalvergelijkingen en vervolgens bestaande en goed geteste tools voor numerieke bifurcatieanalyse van gewone differentiaalvergelijkingen toe te passen. Die hoop koester ik nog steeds. En hoop doet, zoals u weet, leven en werken! De toekomst zal leren of deze hoop al dan niet het epitheton 'gerechtvaardigd' verdient.

Aan het begin van deze rede heb ik, zelf enigszins verwonderd, geconstateerd dat

mijn bemoeienis met mathematische biologie niet voortkwam uit al jong gevoelde motivatie gepaard aan doelgerichtheid, maar meer uit plezier in dingen die min of meer bij toeval op mijn weg kwamen. Daarna heb ik lang uitgeweid over de stukjes wiskunde en de beetjes populatiebiologie waar ik me in de loop van vele jaren mee heb bezig gehouden. Misschien is het me zelfs gelukt u van het maatschappelijk nut van de mathematische biologie te overtuigen. Maar niets wijst er tot nu toe op dat we via mathematische biologie ook iets kunnen leren over het maatschappelijke gebeuren, over politieke en bestuurlijke regelprocessen. Het was voor mijzelf vrij verrassend om op een gegeven moment te ontdekken dat dat wel degelijk het geval is, dat een onderdeel van de mathematische biologie, namelijk adaptieve dynamica, veel inzicht kan verschaffen in de niet zo toevallige aspecten van ons maatschappelijk handelen. In, zeg maar, het spel en de spelers. Ik kan de verleiding niet weerstaan u ook daar iets over te vertellen.

Adaptieve dynamica [14] beschrijft biologische evolutie als gevolg van natuurlijke selectie en mutatie, met voorbijgaan aan genen en seksuele voortplanting, maar volle aandacht voor het fenotype (dat is zoiets als de individutoestand, maar dan op iets hoger niveau) en de ecologische feedback-loop via omgevingsvariabelen, waar ik u al eerder over vertelde. Het is evolutionaire speltheorie waarbij de payoff bestaat uit nageslacht en de onderlinge wisselwerking indirect verloopt via zaken als voedsel en het risico om door een predator verschalkt te worden. Adaptieve dynamica bouwt dus voort op het soort populatiemodellen waar ik het al de hele tijd over heb, maar vraagt zich af of de ingrediënten van deze modellen wellicht vorm kregen tijdens een evolutionair proces op zeer lange tijdschaal. Met name moet u dan denken aan eigenschappen van individuen die bepalend zijn voor gedrag en fysiologie. Die eigenschappen vatten we samen onder de 'fenotype'-noemer en competitie tussen populaties van individuen met verschillend fenotype wordt beslecht op de relatief korte ecologische tijdschaal. Mutaties leiden op de lange evolutionaire tijdschaal tot nieuwe fenotypen die hun geluk kunnen proberen in het toernooi van de ecologische interactie. Geluk is hierbij niet helemaal het goede woord, want het gaat om een behendigheidsspel en beslist niet om een loterij, ook al speelt in de beginfase, als de aantallen nog klein zijn, een kansproces een belangrijke rol.

Ik stond er met mijn neus bovenop toen de adaptieve dynamica in Leiden door Hans Metz en Stefan Geritz ontwikkeld werd en heb er later met veel plezier les over gegeven in internationale zomerscholen.

Ik wil nu proberen om via een eenvoudig voorbeeld aan te tonen dat adaptieve dynamica ons begrip van sociale en economische processen kan vergroten. En, omdat 'begrijpen' ook altijd iets in zich heeft van 'in je greep krijgen', zodoende kan bijdragen aan wijs beleid. Wanneer we zeggen dat evolutie leidt tot optimale aanpassing aan de omgeving, klinkt dat positief en dus prettig. De weg gaat als het ware altijd omhoog. Maar we gaan er dan aan voorbij dat er terugkoppeling is, dat die omgeving zelf verandert als gevolg van de aanpassing.

Herinnert u zich de watervlo nog? Als we voor het gemak de vissen even vergeten, is er maar één ding dat telt: de concentratie van algen in het water dat gefilterd wordt. De omgeving wordt dus volledig gekarakteriseerd door de voedselconcentratie. Als er veel voedsel is, komen er veel kindertjes, die veel gaan eten en zodoende de concentratie omlaag brengen. Onder milde voorwaarden stelt zich een evenwicht, een steady state, in. De constante algenconcentratie zal dan zodanig zijn dat een pasgeboren watervlo gemiddeld precies één nakomeling krijgt.

Stel nu dat zich vervolgens een mutatie voordoet, waardoor er een watervlo ten tonele verschijnt die iets beter is in filteren. Met een beetje geluk krijgt deze mutant dan meer dan één nakomeling. Als de mutatie overerft op deze nakomelingen, dan groeit het aantal mutanten snel. De algenconcentratie wordt dan mede door de mutanten bepaald en zal gaan zakken. De populatie van watervloeren van het oorspronkelijke type krijgt nu niet meer voldoende voedsel binnen om zichzelf via reproductie in stand te houden en legt het loodje. De mutant neemt de wereld over. Vervolgens herhaalt dit liedje zich. En nog eens. Enzovoort. En bij elke overname door een nieuwe mutant zakt de algenconcentratie! Terwijl de watervlo er beter op wordt als je naar het fenotype kijkt, wordt de wereld er onaantrekkelijker op, want de algenconcentratie is na elke machtsovername een tikje lager. Als jouw type het hoofd boven water kan houden onder omstandigheden waarin een ander type kopje onder gaat, dan verlos je jezelf van de concurrentie van dat andere type door die omstandigheden te creëren. Ik vind 'pessimization principle' een goede naam voor dit verschijnsel, ook al is het twijfelachtig of het woord 'pessimization' wel bestaat.

Essentieel in dit voorbeeld is dat de terugkoppeling verloopt via een eendimensionale grootheid, de algenconcentratie. Eendimensionale grootheden kun je ordenen, van groot naar klein, van veel naar weinig of wat dan ook in een bepaalde context een goede terminologie is. Dat is reuze handig als je wilt vergelijken. Ook voor beoordelaars en beslissers is het dus zeer aantrekkelijk om een vergelijkend warenonderzoek te baseren op eendimensionale indicatoren zoals, om maar iets te noemen, de h-index, wanneer het over wetenschappelijke publicaties gaat. Uiteraard leidt de keuze voor een bepaalde indicator tot bedenkingen, tot discussie, tot strijd. Maar wat ik vooral naar voren wil brengen, is dat er aan de hele klasse van eendimensionale indicatoren een inherent nadeel kleeft, namelijk dat tegenover het gemak dat de mogelijkheid tot ordenen verschaft aan de beoordelaars, staat dat degenen die beoordeeld worden het al maar moeilijker krijgen. En dat is vervolgens op z'n minst een verleiding, en maar al te vaak de aanleiding, om tijd en energie zo te gaan besteden dat er een zo gunstig mogelijk effect is op de indicator-score. Het middel van de beoordelaars wordt zo het doel van de beoordeelden. Ik ben er van overtuigd dat, vooral in de Verenigde Staten, voor veel jonge onderzoekers de drijfveer voor het schrijven van artikelen het veilig stellen van een tenure-positie is, en ik kan het ze absoluut niet kwalijk nemen. Maar het gevolg is dat iedereen schrijft en niemand leest en dat er in de stortvloed van artikelen nauwelijks artikelen zijn die een stortvloed van ideeën bevatten. Competitie op basis van een eendimensionale grootheid werkt productieverhogend als je naar die grootheid kijkt, maar leidt tegelijkertijd tot eenvormigheid en verschraling wat betreft aspecten die niet of nauwelijks in die grootheid doorklinken.

Diversiteit, het naast elkaar bestaan van verschillende typen, vereist terugkoppeling via een hogerdimensionale omgevingsvariabele. Die laten zich niet zo makkelijk ordenen. Maar dat is nu juist ook het punt! Als we diversiteit en kwaliteit van bestaan nastreven, moeten we af van de neiging alles te reduceren tot eendimensionale grootheden, zoals geld, om het allerbelangrijkste voorbeeld ook maar even te noemen. Dat maakt het nemen van beslissingen een stuk moeilijker, maar vermijdt dat de gevolgen van de beslissingen eenvormigheid en zware omstandigheden in de hand werken.

Om u definitief te genezen van het idee dat evolutie altijd een weg omhoog volgt, wil ik nog vermelden dat er zo iets als evolutionai-

re zelfmoord [7] bestaat. Dat is nauw verwant aan de 'Tragedy of the Commons' [8], de Tragedie van de Meent, de gemeenschappelijke weide, en doet zich voor in situaties waarin wat op korte termijn goed is voor het individu, met enige vertraging desastreuus uitpakt voor de populatie als geheel. Van het pessimization principle word je niet vrolijk, maar in zekere zin pakt de evolutie daar neutraal uit. Echter, als bij de populatiedynamica van je voedselbron de eerder genoemde positieve dichtheidsafhankelijkheid een rol speelt, wordt het mogelijk je zelf de das om te doen, terwijl je de illusie hebt dat je erop vooruit zult gaan.

We zien dat evolutie kortzichtig is, niet kan anticiperen op de invloed die aanpassingen aan de omgeving hebben op diezelfde omgeving in de nabije of verre toekomst. Helaas belanden ook mensen maar al te vaak in die valkuil. We denken te weten hoe, gegeven de ons omringende wereld, allerlei zaken verbeterd kunnen worden en proberen elkaar met argumenten van de juistheid van onze zienswijze te overtuigen. We vergeten daarbij om vooruit te zien. Gemakshalve gaan we voorbij aan het feit dat het doorvoeren van de veranderingen, die tot de beoogde verbeteringen moeten leiden, ook die omringende wereld zal beïnvloeden, anders zal maken. De doelgerichtheid maakt ons blind voor de indirecte afhankelijkheden, die maar al te vaak de betonnen fundering van onze gedachtengang in drijfzand veranderen.

Een levensverzekering bestaat niet. Daarmee bedoel ik dat geen enkele organisatievorm volledig vrij is van het risico van onbedoelde en onvoorziene zelfmoord. Maar ik denk dat kleinschaligheid sterk bijdraagt aan het beperkt houden van dat risico. Om te beginnen is de invloed op de omgeving uiteraard klein als de eigen omvang klein is. Maar bovendien is de wisselwerking voor alle betrokkenen overzichtelijk. De intuïtie van de mens is evolutionair gevormd in een kleinschalige leefwereld en ten onrechte vertrouwen we er op dat die intuïtie even goed werkt als we zaken ordes van grootte opschalen. Het is verleidelijk om je blind te staren op de omvang van de winst die door schaalvergroting valt te behalen en daarbij geen oog te hebben voor de omvang van de mogelijke rampen.

De theorie van adaptieve dynamica laat zien hoe interactie via omgevingsvariabelen uiteindelijk uitwerkt als mutatie en selectie vrij spel hebben. Dat hielp mij om een beetje minder blind te worden en ik kon het niet nalaten u deelgenoot te maken van deze ma-

nier van kijken. Ik wil er zelfs nog een schepje bovenop doen.

Ook al weten we nooit precies welk spel er nu eigenlijk gespeeld wordt, wij zijn onmiskenbaar de spelers. We kiezen hoe we ons opstellen en denken in termen van medestanders en tegenspelers. Vaak kiezen we om braaf te zijn, om mee te gaan met de brede sociale stroom die we ook wel de tijdgeest noemen. Want anders snijden we onszelf in de vingers, is de achterliggende gedachte. We laten ons dan leiden door het onmiddellijke eigenbelang, terwijl het, zoals ik net heb betoogd, allerminst uitgesloten is dat diezelfde braafheid misschien wel bijdraagt aan een veel ergere vorm van onszelf collectief in de vingers snijden. Toegegeven, de voorbeelden van evolutionaire zelfmoord uit de adaptieve dynamica zijn karikaturen en je kunt deze niet klakkeloos toepassen op zoïets ingewikkelds als, bijvoorbeeld, ons systeem om wetenschap te waarderen en te financieren. Maar toch, een vertekend beeld kan ons helpen om scherper te zien. Of, zoals Picasso het gezegd schijnt te hebben: “Kunst is de leugen die ons helpt de waarheid te ontdekken”.

Terwijl ik deze rede aan het voorbereiden was, kreeg ik dan ook spijt dat ik niet wat tegendraadser ben geweest. Als kind van de jaren zestig en liefhebber van de vroege Rolling Stones had ik daartoe de goede vooropleiding. Ik las met instemming het boek *l'Homme révolté*, ‘De mens in opstand’, van Camus en voelde me aangesproken door anarchistische denkbeelden die in sommige van Dostojevski's boeken doorklinken. Maar tot veel meer dan een paar cynische kantteke-

ningen heeft dat allemaal niet geleid. Ik heb in bestuurlijke kringen nooit mijn stem verheven. Als ik al een tegengeluid liet horen, was dat met zachte stem. Het lijkt misschien vergezocht, maar ik zie in het feit dat zich zoïets als evolutionaire zelfmoord kan voordoen, aanleiding om de jeugd onder u aan te moedigen niet terug te schrikken voor tegendraadsheid, om minder meegaand te zijn dan ik ben geweest.

Voor een zeer groot deel is die meegaandheid trouwens te verklaren uit het feit dat ik oneindig veel meer plezier beleefde aan het overgrote niet-bestuurlijke deel van mijn werk. En als werken zoveel plezier verschaft, is het uiteraard een twijfelachtig genoegen om ‘uitgediend’ te zijn. De troost dat men ‘uitgediend’ vertaalt in ‘emeritus’ is schraal. Maar in plaats van daarover te zeuren, moet en wil ik van geluk spreken over dat plezier! Omziend naar de voorbije dienstjaren, constateer ik dat ik zowel op het CWI als op het Mathematisch Instituut in Utrecht met volle teugen heb genoten van zowel de wiskunde zelf alsook van de goede sfeer die uit de gedeelde passie voor wiskunde voortkomt. En het Instituut voor Theoretische Biologie in Leiden heeft op allerlei manieren mijn blikveld verruimt, mij in een moeite door de inspirerende diversiteit van het leven op aarde, van de vormen van wetenschap en van het karakter van wetenschapsbeoefenaars duidelijk gemaakt.

Aan verbindende schakels tussen wiskunde en biologie kun je al dan niet werken, dat is een kwestie van keuze. Maar verbindende schakel tussen verleden en toekomst zijn we

vanzelf, daar valt niet aan te ontkomen. Onderwijs is een van de vormen die deze schakel aanneemt. Van zowel het college geven als van het begeleiden van studenten bij scripties en proefschriften, heb ik zelf ongelofelijk veel geleerd en daarnaast heb ik er veel vol-doening uit geput als ik niet de enige was die iets leerde. Dat zeven van mijn promovendi inmiddels hoogleraar zijn, stemt me zeer tevreden.

Wiskundigen gebruiken bijvoeglijke naamwoorden als ‘mooi’ en ‘goed’ wanneer ze het over problemen hebben en scheppen er plezier in zich het hoofd te breken. Niet iedere wiskundige houdt van schrijven, maar ik doe dat wel. Om je samen met anderen eerst het hoofd te breken en dan, als het begrip is doorbroken, het resultaat zo helder mogelijk op te schrijven, is een ongelofelijk genoegen. Ik hoop dat genoegen nog vele jaren te smaken.

Ooit had ik de illusie dat werk zich laat wegwerken. Daarmee bedoel ik de illusie dat je de hoeveelheid werk die morgen op je bordje ligt, kunt verminderen door vandaag hard te werken aan de klussen die er nu op liggen. Het omgekeerde is het geval: hoe harder je werkt, hoe meer werk je krijgt. Dit is ongetwijfeld een van de mechanismen die aan het ‘druk, druk, druk’ fenomeen ten grondslag liggen. Toen ik vele jaren geleden besepte dat het hier een illusie betreft, vond ik dat ontmoedigend. Nu vind ik het eerder bemoedigend, ik heb het tempo waarin ik in letterlijke zin zonder werk kom te zitten kennelijk zelf in de hand. En met die voor mij geruststellende gedachte beëindig ik mijn uiteenzetting. Ik dank u voor uw aandacht. ←

## Referenties

- 1 M. van Baalen en M.W. Sabelis, The milker-killer dilemma in spatially structured predator-prey interactions, *Oikos* 74 (1995), 391–400.
- 2 Ph. Clément, O. Diekmann, M. Gyllenberg, H.J.A.M. Heijmans en H.R. Thieme, Perturbation theory for dual semigroups. I: The sun-reflexive case, *Math. Ann.* 277 (1987), 709–725.
- 3 O. Diekmann, Ph. Getto en M. Gyllenberg, Stability and bifurcation analysis of Volterra functional equations in the light of suns and stars, *SIAM Journal of Mathematical Analysis* 39 (2007), 1023–1069.
- 4 O. Diekmann, S.A. van Gils, S.M. Verduyn-Lunel en H.-O. Walther, *Delay Differential Equations: Functional-, Complex- and Nonlinear Analysis*, Springer Applied Math Sciences 110, 1995.
- 5 O. Diekmann, M. Gyllenberg, J.A.J. Metz, S. Nakaoka en A.M. de Roos, Daphnia revisited : local stability and bifurcation theory for physiologically structured population models explained by way of an example, *Journal of Mathematical Biology* 61 (2010), 277–318.
- 6 Yu.A. Kuznetsov, *Elements of Applied Bifurcation Theory*, Springer, New York, 1995, 1998, 2004.
- 7 K. Parvinen, Evolutionary suicide, *Acta Biotheoretica* 53 (2005), 241–264.
- 8 D.J. Rankin, K. Bargum en H. Kokko, The tragedy of the commons in evolutionary biology, *Trends in Ecology and Evolution* 22 (2007), 643–651.
- 9 A.M. de Roos, O. Diekmann, Ph. Getto en M.A. Kirkilionis, Numerical equilibrium analysis for structured consumer resource models *Bulletin of Mathematical Biology* 72 (2010), 259–297.
- 10 A.M. de Roos en L. Persson, *Population and Community Ecology of Ontogenetic Development*, Monographs in Population Biology 51, Princeton University Press, 2013.
- 11 M.W. Sabelis, A. Janssen, O. Diekmann, V.A.A. Jansen, E. van Gool en M. van Baalen, Global persistence despite local extinction in acarine predator-prey systems: lessons from experimental and mathematical exercises, *Advances in Ecological Research* 37 (2005), 183–220.
- 12 <http://www.bio.vu.nl/thb/personnel/members/kooijman.html>.
- 13 <http://www.juliuscentrum.nl/ucid>.
- 14 <http://mathstat.helsinki.fi/~kisdj/ad.htm>.