

University of Groningen

Holism and reductionism in biology and ecology

Looijen, Richard

IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.

Document Version

Publisher's PDF, also known as Version of record

Publication date:

1998

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

Citation for published version (APA):

Looijen, R. (1998). *Holism and reductionism in biology and ecology: The mutual dependence of higher and lower level research programmes*. s.n.

Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.

SAMENVATTING

Holisme en reductionisme worden over het algemeen gezien als tegenstrijdige visies op de natuur of op de relaties tussen wetenschappen. In dit proefschrift heb ik betoogd dat zij beter kunnen worden gezien als wederzijds afhankelijke en samenwerkende onderzoeksprogramma's, en dat deze samenwerking ook zou moeten worden nagestreefd. Deel 1 gaat over holisme en reductionisme in de biologie in het algemeen, en deel 2 over holisme en reductionisme in de ecologie in het bijzonder.

Na een inleidend hoofdstuk (1) heb ik in hoofdstuk 2 een overzicht gegeven van holistische en reductionistische opvattingen in de biologie. Reductionisme kan kort worden omschreven als de opvatting dat biologische gehele 'in wezen' niets meer zijn dan verzamelingen van atomen en moleculen; dat biologische gehele dus het best kunnen worden begrepen door ze te analyseren in termen van hun fysisch-chemische delen; en dat de biologie dus als een speciale tak van de natuur- en scheikunde kan worden beschouwd. Het laatste betekent dat biologische wetten en theorieën gereduceerd kunnen worden tot fysisch-chemische. Holisme daarentegen is de opvatting dat biologische gehele emergente eigenschappen hebben, die hun fysisch-chemische delen niet bezitten; dat biologische wetten en theorieën dus niet gereduceerd kunnen worden tot fysisch-chemische; en dat biologische gehele op hun eigen niveau (fenomenologisch) onderzocht moeten worden. Daarnaast benadrukt het holisme (in de vorm van organicisme) de functionele relaties tussen de delen in het geheel, en daarmee het belang van functionele verklaringen in de biologie. Volgens reductionisten zijn dit echter niet-wetenschappelijke pseudo-verklaringen, die vervangen moeten worden door causale verklaringen.

Er lijken dus drie tegenstellingen tussen holisme en reductionisme te bestaan: (1) de emergentie-these *versus* de reductie-these; (2) holistisch (fenomenologisch) onderzoek op het niveau van het geheel *versus* reductionistisch (mechanicistisch) onderzoek op het niveau van de delen; en (3) functionele *versus* causale verklaringen. In latere hoofdstukken heb ik betoogd dat dit schijn-tegenstellingen zijn.

Daartoe heb ik in hoofdstuk 3 eerst de begrippen 'reductie' en 'reduceren' in wetenschappelijke contexten besproken. Reduceren verschijnt dan als een vorm van verklaren. Een reductie is de verklaring van een bepaalde wet of theorie door middel van een andere, algemenere theorie, aangevuld met een of meer hulp-hypothesen. Er zijn verschillende typen reductie, afhankelijk van de aard van de hulp-hypothesen die, al dan niet in combinatie, worden gebruikt: approximatie-, aggregatie-, correlatie- of identificatie-hypothesen. Het voornaamste verschil is dat reducties met behulp van approximatie-hypothesen niet-deductieve verklaringen zijn, waarbij de te reduceren wet of theorie slechts bij benadering (approximatie) volgt uit de reducerende theorie, terwijl andere typen reductie deductieve verklaringen zijn.

Het meest relevante type reductie in de context van de holisme-reductionisme tegenstelling is heterogene micro-reductie. Dit is de verklaring van een macro-wet of -theorie (op het niveau van een geheel) door middel van een micro-theorie (op het niveau van de samenstellende delen), aangevuld met een aggregatie-hypothese (waarin over het individuele gedrag van delen wordt geaggregeerd) en een correlatie-hypothese en/of een identificatie-hypothese. De laatste zijn van groot belang, omdat de macro-wet of -theorie altijd een of meer termen bevat die niet voorkomen in de micro-theorie, zodat er brugprincipes nodig zijn om deze termen te verbinden met de theoretische termen van de micro-theorie. Vaak zijn dit correlatie-hypothesen, die (per definitie) causale verbanden uitdrukken, maar het kunnen ook identificatie-hypothesen zijn, die uitdrukken dat een begrip in de macro-wet of -theorie identiek is aan een begrip in de micro-theorie (bijvoorbeeld: het begrip 'temperatuur' in de

Samenvatting

ideale gaswet is identiek aan het begrip 'gemiddelde kinetische energie' in de kinetische gastheorie).

In het laatste geval wordt gesproken van begripsreductie. Vanwege hun problematische status heb ik identificatie-hypothesen in een apart hoofdstuk (hoofdstuk 4) besproken. De reden daarvoor is dat zij vaak 'ontologische identiteitsrelaties' worden genoemd. Daarmee wordt niet alleen de indruk gewekt dat twee verschillende ontologische entiteiten of attributen met elkaar zouden worden geïdentificeerd, maar ook dat begripsreducties ontologische reducties zouden zijn. Ik heb echter beargumenteerd dat identificatie-hypothesen relaties zijn tussen twee verschillende begrippen van dezelfde ontologische entiteit of van hetzelfde attribuut, met andere woorden, dat zij twee epistemische zijden van dezelfde ontologische medaille uitdrukken: 'temperatuur' en 'gemiddelde kinetische energie' zijn twee verschillende termen voor een en hetzelfde attribuut-begrip. De term 'ontologische identiteitsrelatie' is dus zeer misleidend, en de term 'ontologische reductie' kan in deze context zelfs als een contradictie in termen worden beschouwd.

Dit sluit aan bij de voornaamste conclusie van hoofdstuk 3, namelijk dat reductie een epistemologische kwestie is: het heeft betrekking op logische relaties tussen uitspraken of systemen van uitspraken (wetten of theorieën). Het moet dus niet worden verward met ontologische reductie, zeker niet in de zin van verlaging, vermindering of devaluatie. Bovendien zijn alle typen reductie (met uitzondering van zogenoemde instrumentalistische reducties) niet-eliminatieve vormen van verklaring. Dat wil zeggen dat een gereduceerde wet of theorie dus niet wordt geëlimineerd door de reducerende theorie, maar juist geconsolideerd of zelfs versterkt. Daarmee wordt ook de ontologie van de gereduceerde wet of theorie geconsolideerd.

In hoofdstuk 5 heb ik deze conclusies gekoppeld aan de emergentie-these. Ik heb laten zien dat de emergentie-these feitelijk twee componenten bevat: (1) een ontologische stelling, die luidt dat een geheel emergente eigenschappen heeft die de samenstellende delen niet bezitten, noch afzonderlijk noch in andere partiële combinaties; en (2) een epistemologische stelling, die luidt dat emergente eigenschappen 'niet-reduceerbaar' zijn. Ik heb betoogd dat stelling (1) kan worden beschouwd als een geldige, ontologische these, die echter niet alleen van toepassing is op biologische gehelen, maar op alle gehelen. Zelfs eenvoudige fysische of chemische gehelen, zoals macro-moleculen, vloeistoffen en metalen, blijken emergente eigenschappen te hebben in de zin van eigenschappen die de samenstellende delen niet bezitten, noch afzonderlijk noch in andere partiële combinaties (dat wil zeggen, andere combinaties dan die waarin zij voorkomen in het geheel). Dezelfde voorbeelden laten echter zien dat de irreduceerbaarheidsclaim, die door holisten aan de emergentie-these wordt verbonden, niet houdbaar is. De emergente eigenschappen van deze gehelen blijken (evenals die van veel andere, ook biologische, gehelen) namelijk wel degelijk verklaarbaar te zijn in termen van micro-theorieën over de samenstellende delen en hun onderlinge relaties. Het is echter van groot belang dat emergentie een ontologische kwestie is, terwijl reductie, zoals gezegd, een epistemologische kwestie is. Het zijn dus geen gehelen, of emergente eigenschappen van gehelen, die worden gereduceerd, maar uitspraken (wetten of theorieën) daarover. Reduceren is een vorm van verklaren, niet van weg-verklaren. Het laat de ontologie van wat wordt gereduceerd dus geheel intact. De emergentie-these laat zich dus heel goed verenigen met de reductie-these.

Ik heb vervolgens een nieuwe definitie van het begrip emergentie ontwikkeld, die emergentie uitdrukt in termen van de aanvullende hypothesen die in een reductie kunnen

worden gebruikt, met name aggregatie-, correlatie- en/of identificatie-hypothesen. Uiteindelijk heeft dit zelfs geleid tot twee opvallende conclusies. Ten eerste, emergentie kan worden beschouwd als het tegenovergestelde van ontologische identiteit. Ten tweede, als er geen emergentie zou zijn, zou er ook geen (micro-)reductie zijn: als er geen macro-objecten met macro-eigenschappen zouden zijn, zouden er ook geen macro-wetten en -theorieën zijn en zou er dus niets zijn om te reduceren. In dit opzicht is er dus geen sprake van een tegenstelling tussen holisme en reductionisme.

Vervolgens heb ik laten zien dat ook de tweede tegenstelling, die tussen holistisch of fenomenologisch onderzoek op het niveau van gehelen en reductionistisch onderzoek op het niveau van de delen, een schijn-tegenstelling is. Immers, voordat er zelfs maar gedacht kan worden aan reductie, moet er wel iets zijn om te reduceren. Voordat macro-wetten en -theorieën gereduceerd kunnen worden tot micro-theorieën, moeten zij wel eerst ontdekt of ontwikkeld worden. Bovendien is het niet aannemelijk dat macro-wetten en -theorieën ooit geconstrueerd kunnen worden op grond van micro-theorieën alleen, mede omdat dit ook brugprincipes vereist die termen in de micro-theorie verbinden met termen in een (tot dan toe onbekende!) macro-wet of -theorie. Dit betekent dat er dus een rol is weggelegd voor holistische onderzoeksprogramma's. Aan de andere kant bestaat de rol van reductionistische programma's uit het verschaffen van diepere (micro-reductieve) verklaringen van deze macro-wetten of -theorieën. Dit heeft geleid tot mijn stelling dat holistische en reductionistische onderzoeksprogramma's dus wederzijds afhankelijke en samenwerkende onderzoeksprogramma's zijn. Door macro-wetten of -theorieën te ontdekken of te ontwikkelen die zij zelf (bij gebrek aan de daartoe vereiste middelen) niet kunnen verklaren, treden holistische programma's op als gidsprogramma's voor reductionistische programma's. Reductionistische programma's treden op als toeleveringsprogramma's voor holistische programma's als zij er in slagen zo'n verklaring te geven (de macro-wetten of -theorieën te reduceren). Holistische programma's zijn dus afhankelijk van reductionistische programma's voor diepere (micro-reductieve) verklaringen van de door hen ontdekte of ontwikkelde macro-wetten of -theorieën, terwijl reductionistische programma's afhankelijk zijn van holistisch programma's voor het ontdekken of ontwikkelen van deze macro-wetten en -theorieën.

In hoofdstuk 6 heb ik deze stelling geïllustreerd aan de hand van de reductie van het Bohr-effect in de dierfysiologie. Dit is een wet over de snelheid waarmee zuurstof wordt opgenomen en afgegeven door het bloed. Ik heb laten zien dat deze wet is gereduceerd tot de theorie van allosterie, toegepast op hemoglobine-moleculen in rode bloedcellen, en dat deze toepassing van de theorie van allosterie is gereduceerd tot de theorie van chemische binding. Ik heb tevens laten zien dat bij deze reductie minstens zes onderzoeksprogramma's (uit de fysiologie, biochemie, moleculaire biologie en structuur-chemie) waren betrokken, en dat de relaties tussen deze programma's zeer goed kunnen worden beschreven in termen van het model van holistische gidsprogramma's en reductionistische toeleveringsprogramma's. De enige, maar wel belangrijke, kwalificatie die hieruit naar voren is gekomen, is dat de termen 'holistisch' en 'reductionistisch' uiterst relatief zijn en altijd dienen te worden gerelateerd aan een bepaald niveau van organisatie.

In hoofdstuk 7 heb ik de resterende 'tegenstelling' tussen holisme en reductionisme in de biologie besproken, namelijk die tussen de noodzaak van functionele verklaringen in de biologie (gekoppeld aan holisme in de vorm van organicisme) en de eis van reductionisten dat verklaringen causaal dienen te zijn. Ik heb betoogd dat functionele verklaringen volkomen legitieme verklaringen zijn, die in zekere zin (gegeven het beperkte domein van biologische

Samenvatting

wetten en onder uitsluiting van zogenoemde functionele equivalenten) gereconstrueerd kunnen worden als deductief-nomologische verklaringen. Ik heb tevens laten zien dat functionele verklaringen noodzakelijke onderdelen vormen van uitgebreidere causaal-evolutionaire verklaringen, omdat in de laatste een beroep wordt gedaan op de adaptieve waarde, en dus de functie, van een te verklaren eigenschap. In die zin kunnen functies worden opgevat als adaptaties, en kunnen functionele verklaringen dus worden beschouwd als een soort "short-hand" voor (causale) evolutionaire verklaringen. Omdat functionele verklaringen in eerste instantie worden opgeworpen als hypothesen, die vervolgens deductief moeten worden onderbouwd met behulp van onderliggende theorieën, is er ook in de context van functionele verklaringen sprake van samenwerking van holistische en reductionistische onderzoeksprogramma's.

In deel 2 heb ik mijn stelling toegepast op de ecologie, een discipline waarin de holisme-reductionisme discussie welig tiert. De ecologie omvat minstens vier niveaus van organisatie, te weten organismen, populaties, gemeenschappen en ecosystemen, en tussen elk van deze niveaus doen zich reductie-problemen voor. Mijn stelling luidt uiteraard dat de oplossing van deze problemen alleen kan komen van de samenwerking van holistische en reductionistische onderzoeksprogramma's. In de hoofdstukken 11 en 12 heb ik twee voorbeelden daarvan besproken.

In hoofdstuk 8 heb ik echter geconstateerd dat andere concrete oplossingen blijken te worden gefrustreerd door wat (ietswat overdreven) wordt genoemd de 'intellectuele onvolwassenheid' of de 'anomale status' van de ecologie. Hiermee wordt bedoeld op het vrijwel geheel ontbreken van algemene wetten en theorieën in de ecologie, in elk geval op de hogere niveaus van gemeenschappen en ecosystemen. De holisme-reductionisme discussie in de ecologie gaat dan ook niet zozeer over de vraag of wetten en theorieën over gemeenschappen en ecosystemen gereduceerd kunnen worden tot theorieën over de samenstellende soorten, als wel over de vraag of gemeenschappen en ecosystemen überhaupt wel bestaan als ontologische entiteiten in de zin van gehelen met een (niet-triviale) emergente structuur. Het alternatief is dat zij 'slechts' aggregaties zijn van soorten die samen voorkomen in ruimte en tijd.

Van een aantal mogelijk verantwoordelijke factoren voor dit gebrek aan algemene wetten en theorieën heb ik er twee uitgelicht, die zich lenen voor filosofische analyse en opheldering. De eerste is de ambiguïteit van een aantal sleutelbegrippen in de ecologie. Het blijkt bijvoorbeeld dat de term 'gemeenschap', maar ook termen zoals 'milieu', 'habitat', 'niche' en 'biotoop', worden gebruikt voor meerdere uiteenlopende begrippen. Deel 2 is daarom voor een belangrijk deel (hoofdstukken 9 en 10) gewijd aan conceptuele analyse en opheldering van deze begrippen, mede omdat deze een rol spelen in de voorbeelden die in hoofdstukken 11 en 12 worden besproken.

De tweede factor is de remmende invloed die de holisme-reductionisme tegenstelling blijkt te (kunnen) hebben op de groei van kennis (waaronder theorie-ontwikkeling en maturatie). De tegenstelling leidt vaak tot vruchteloze, maar tijdrovende controversen en polemieken. In het laatste hoofdstuk (13) heb ik een voorbeeld daarvan besproken.

Hoofdstuk 9 bevat een conceptuele analyse en opheldering van het begrip 'gemeenschap'. De term 'gemeenschap' blijkt te worden gebruikt voor verschillende objecten op verschillende niveaus van organisatie, variërend van een populatie van een enkele soort, via een groep van interacterende populaties van verschillende soorten, tot en met de biotische component van

een heel ecosysteem. Deze ambiguïteit lijkt op zichzelf al voldoende te zijn voor het gebrek aan 'algemene' wetten en theorieën over gemeenschappen. Om een bijdrage aan de oplossing van dit probleem te geven heb ik in de eerste plaats betoogd dat het mij verstandig lijkt om de term 'gemeenschap' (in het Engels: "community") alleen te gebruiken voor groepen van fylogenetisch en taxonomisch verwante soorten (in de zin van plantengemeenschappen, vogelgemeenschappen, etcetera), en om de term 'biocoenose' of 'levensgemeenschap' (in het Engels alleen: "biocoenosis") te (blijven) gebruiken voor het hogere niveau van organisatie, dat is gedefinieerd als de biotische component van een ecosysteem. In de tweede plaats heb ik betoogd dat, hoewel soorten in gemeenschappen uiteraard kunnen interacteren, interactie op zichzelf geen noodzakelijke of voldoende voorwaarde is voor lidmaatschap van een gemeenschap. Tot slot heb ik betoogd dat een gemeenschap niet moeten worden gedefinieerd als een groep van populaties die samen voorkomen in ruimte en tijd (zoals vrijwel zonder uitzondering wordt gedaan). Dit leidt namelijk tot twee buitengewoon lastige problemen. Het eerste staat bekend als het grenzen-probleem en wordt algemeen gezien als het meest notoire probleem in de gemeenschapsecologie. Het tweede probleem heb ik het probleem van heterogeniteit genoemd. Het grenzen-probleem bestaat uit het feit dat populaties van verschillende soorten zelden of nooit precies dezelfde ruimte innemen in een landschap, maar meestal voorkomen in verschillende, meer of minder sterk overlappende gebieden. Het gevolg daarvan is dat gemeenschappen, opgevat als groepen van populaties, geleidelijk in elkaar overgaan en dat de grenzen tussen verschillende gemeenschappen dus vaag zijn. Uiteraard belemmert dit adequate beschrijvingen en classificaties van gemeenschappen. Het probleem van heterogeniteit heeft dezelfde oorzaak: omdat populaties van verschillende soorten doorgaans verschillende gebieden bezetten, is de soortensamenstelling in het ene sub-gebied van het totale gebied dat wordt ingenomen door een gemeenschap (wederom opgevat als groep van populaties) meestal anders dan die in een ander sub-gebied, en is deze gemeenschap ruimtelijk gezien dus heterogeen qua soortensamenstelling. Dit is een probleem, omdat het optreden van algemene wetten blijkt te zijn gekoppeld aan homogene objecten. Beide problemen worden veroorzaakt door het feit dat gemeenschappen worden gedefinieerd als groepen van populaties die samen voorkomen in ruimte en tijd, terwijl het empirische gegeven dus juist is dat populaties van verschillende soorten doorgaans niet samen voorkomen in (precies) dezelfde ruimte. De problemen kunnen worden opgelost door een gemeenschap te definiëren als de verzameling van individuen van verschillende soorten, die voorkomt in het gebied van overlap van populaties van deze soorten. Alleen binnen zo'n gebied van overlap kan echt worden gesproken van samen voorkomen (coexistentie) van (individuen van verschillende) soorten. Ik heb de empirische adequaatheid van deze definitie geïllustreerd met een voorbeeld van plantengemeenschappen op de kwelder van Schiermonnikoog.

In hoofdstuk 10 heb ik een poging gedaan tot opheldering van twee andere belangrijke, maar reeds decennia controversiële, begrippen in de ecologie, te weten 'habitat' en 'niche'. De term 'habitat' speelt een belangrijke rol via de theorie van habitat selectie en het principe van habitat differentiatie. Deze hebben betrekking op ruimtelijke scheiding van soorten. De term 'niche' speelt een belangrijke rol via het principe van niche differentiatie, dat betrekking heeft op differentieel gebruik van hulpbronnen door soorten. Terwijl habitat differentiatie leidt tot non-coexistentie van soorten, is niche differentiatie juist een mechanisme van coexistentie. Beide principes spelen een belangrijke rol bij verklaringen van de structuur van gemeenschappen.

Wie echter probeert deze principes te doorgronden stuit al snel op het feit dat de begrippen

Samenvatting

'habitat' en 'niche' niet eenduidig zijn gedefinieerd. Het blijkt dat er vier verschillende habitat-begrippen en vier verschillende niche-begrippen zijn, met als extra complicatie dat twee van deze habitat-begrippen identiek zijn aan twee van de niche-begrippen. Daarnaast blijken sommige habitat-begrippen (en dus niche-begrippen) ook nog eens te corresponderen met verschillende milieu-begrippen en andere weer met verschillende biotoop-begrippen. Mijn doel in hoofdstuk 10 was om al deze begrippen van elkaar te ontwarren en elk ervan, voor zover nodig of zinnig, te voorzien van een geschikte term. De voornaamste resultaten daarvan zijn de suggesties om (a) de term 'milieu' te laten verwijzen naar de specifieke combinatie van waarden van biotische en/of abiotische variabelen op een bepaalde (topografische) plek; (b) de term 'biotoop' te gebruiken voor een (topografisch) gebied (verzameling plekken) met min of meer uniforme milieu's; (c) de termen 'potentiële habitat' en 'gerealiseerde habitat' te gebruiken voor de verzameling milieu's die tegemoet komen aan de ecologische eisen en toleranties van individuen van een bepaalde soort, respectievelijk de (deel-)verzameling van milieu's waarin individuen van deze soort daadwerkelijk voorkomen; en (d) de termen 'potentiële niche' en 'gerealiseerde niche' te gebruiken voor de verzameling hulpbronnen die individuen van een bepaalde soort kunnen exploiteren, respectievelijk de (deel-)verzameling van hulpbronnen die individuen van deze soort daadwerkelijk exploiteren. Het laatste betekent dat de niche van een soort gelijk is aan de restrictie van de habitat van de soort tot hulpbronnen. Bovendien moet binnen het begrip 'gerealiseerde niche' nog een onderscheid worden gemaakt tussen de 0-de, 1-ste en S-de partiële niches die individuen van een soort realiseren wanneer zij, respectievelijk, geen intra- en interspecifieke, alleen intraspecifieke, en zowel intra- als interspecifieke dichtheidseffecten ondervinden.

Na deze conceptuele ophelderingen heb in hoofdstuk 11 mijn stelling kunnen toelichten dat er ook in de ecologie, holisme-reductionisme discussies ten spijt, sprake is van samenwerking van holistische en reductionistische onderzoeksprogramma's. Als voorbeeld heb ik de reductie van het klassieke competitie-model van Lotka en Volterra tot de moderne niche theorie besproken. Het Lotka/Volterra-model is een fenomenologisch (holistisch) model: het beschrijft de mogelijke effecten van competitie tussen twee soorten (in termen van competitieve uitsluiting of coexistentie). Omdat het een fenomenologisch model is, roept het de vraag op naar een diepere verklaring van deze effecten, naar een mechanisme dat eraan ten grondslag ligt. Deze diepere verklaring wordt geleverd door de moderne niche theorie. Dit is een mechanistische theorie, waarin zowel de objecten van competitie (hulpbronnen) als een mechanisme (exploitatie van hulpbronnen door twee of meer soorten) wordt gespecificeerd. De reductie werd mogelijk toen bleek dat de term 'draagkracht' ("carrying capacity") in het Lotka/Volterra-model, dat staat voor de evenwicht-dichtheid van een populatie, ook kan worden geschreven als het quotiënt van de beschikbaarheid van een bepaalde hulpbron en de gemiddelde snelheid waarmee individuen van een soort deze hulpbron consumeren. Daarnaast waren twee aggregatie-thesen nodig, waarin wordt gesommeerd over alternatieve hulpbronnen en over individuen die alternatieve hulpbronnen exploiteren. De reductie is dus een mooi voorbeeld van heterogene micro-reductie in de ecologie. Het is tevens een mooie illustratie van mijn stelling: in de reductie speelde het Lotka/Volterra-model de rol van holistisch gidsprogramma en de moderne niche theorie de rol van reductionistisch (reductief) toeleveringsprogramma.

In hoofdstuk 12 heb ik een ander voorbeeld besproken in de vorm van de (approximatieve) reductie van MacArthur en Wilson's evenwicht-theorie van de eiland biogeografie. Dit is een eenvoudig holistisch model, waarin wordt aangenomen dat het aantal soorten op eilanden

wordt bepaald door twee processen, namelijk de immigratiesnelheid en de extinctiesnelheid van soorten, en dat de immigratiesnelheid alleen afhangt van de afstand van een eiland (tot het vasteland of een andere potentiële invasiebron) en dat de extinctiesnelheid alleen afhangt van de oppervlakte van een eiland. Dit model is van grote unificerende en vooral ook heuristische waarde geweest, maar bleek in de loop der tijd iets te simpel te zijn en op onderdelen te moeten worden gecorrigeerd. Er blijkt interferentie tussen oppervlakte en afstand te kunnen optreden, en onder beide termen blijken diverse factoren te kunnen schuilgaan die, al dan niet in wisselwerking, de immigratie- en extinctiesnelheid van soorten bepalen. Recent onderzoek in de eiland biogeografie is vooral gericht op analyses van deze factoren.

Het model van MacArthur en Wilson kan daarom goed worden gezien als een idealisatie (eerste benadering), die door latere onderzoeksprogramma's is geconcretiseerd (oftewel, op onderdelen is gecorrigeerd). Aangezien deze concretisering een reductief (zij het approximatief) karakter hebben, kan ook in deze structuur van idealisatie en concretisering een vorm van samenwerking van holistische en reductionistische onderzoeksprogramma's worden herkend. Een filosofisch interessante neven-conclusie hieruit is dat het model van idealisatie en concretisering dus niet alleen van toepassing is op ontwikkelingen binnen een programma, maar ook op relaties tussen onderzoeksprogramma's.

In hoofdstuk 13 heb ik een voorbeeld besproken van de remmende invloed die de holisme-reductionisme tegenstelling kan hebben op de groei van kennis. Dit voorbeeld betreft een controverse over de rol van interspecifieke competitie bij de structurering van (eiland-) gemeenschappen *versus* 'random' immigratie en kolonisatie van eilanden door soorten. Deze controverse heeft ongeveer tien jaar geduurd, lijkt eerder te zijn doodgebloed dan beslecht, en heeft inhoudelijk niets nieuws opgeleverd. Ik heb laten zien dat de controverse voornamelijk is gevoed door verschillende, *in casu* holistische en reductionistische visies op gemeenschappen (door competitie gestructureerde gehelen respectievelijk toevallige aggregaties van 'delen'). Hoewel dit een probleem vormt voor mijn stelling, heb ik betoogd dat de controverse uiteindelijk kan worden opgelost, en in zekere zin is opgelost, op een wijze die mijn stelling corroboreert. De structuur van de onderzochte gemeenschappen blijkt namelijk enerzijds significant niet-random te zijn, maar anderzijds grotendeels (micro-reductief) te kunnen worden verklaard in termen van eigenschappen van individuele soorten en eilanden, en voor een kleine deel door competitie.

In de epiloog, tot slot, heb ik een aantal resterende problemen gesignaleerd, die interessant zijn voor vervolgonderzoek. Deze hangen samen met (1) de vraag of ecologische wetten niet veeleer beperkt of specifiek zijn dan algemeen of universeel; (2) de vraag of reductie in de ecologie niet vaker geschied met behulp diverse micro-theoriën dan met behulp van één micro-theorie (zoals in huidige reductie-modellen wordt aangenomen); en (3) de vraag naar de mogelijke relatie tussen de eerste twee punten.