

Over groei en vorm

door

D'Arcy Wentworth Thompson

Een verkorte editie

onder redactie van
John Tyler Bonner



NEDERLANDSE VERENIGING

Inhoudsopgave

1	Inleiding	19
2	Over afmeting	32
3	Celvorm	65
4	Weefselvorm, of celaggregaatvorm	101
5	Over sponsnaalden en spiculaire skeletten	142
6	De gelijkhoekige spiraal	178
7	De vorm van hoorns en (slag)tanden	206
8	Vorm en mechanische efficiëntie	223
9	Transformatietheorie	266
10	Epiloog	318

Voorwoord

Dit was een man

STEPHEN JAY GOULD
Museum voor vergelijkende dierkunde
Harvard University

Grootse producties en grootse kunstwerken, van Verdi's *Falstaff* tot Wagners *Der Ring des Nibelungen*, betalen vaak een prijs voor hun buitengewone proporties. D'Arcy Wentworth Thompson (1860-1948), een professor in de dierkunde aan de Schotse universiteit van St. Andrews en wellicht de meest veelzijdige geleerde van onze eeuw, was nauwelijks een *homo unius libri* (man van één boek). Hij stelde twee boeken samen over alle vogels en vissen die in Oudgriekse geschriften voorkomen; hij schreef de standaardvertaling van het *Historia animalium* van Aristoteles; hij werkte jarenlang aan statistieken voor de Schotse visserij-administratie en hij schreef het hoofdstuk over pycnogonida (een kleine maar fascinerende groep geleedpotigen) voor de *Cambridge Natural History*-reeks. Maar zijn aanhoudende en toenemende roem is gebaseerd op een glorieus (en erg lang) boek dat voor hem meer een levensproject dan een levensfase was - *Over Groei en Vorm* (de eerste editie van 793 bladzijden werd uitgegeven in 1917, de tweede, verlengde editie van 1116 bladzijden in 1942).

Al doet het elke geleerde en elke serieuze uitgever pijn om een dergelijk boek in te korten (het heeft iets van lijkontleding), toch steekt men geen kaars aan, zoals Jezus sprak, om die uit het zicht onder een korenmaat te zetten (Matteüs 5:14-17). *Over Groei en Vorm* is een van de grote wetenschappelijke werken (en een van de hoogtepunten van de Engelse literatuur); het moet verkrijgbaar zijn voor een redelijke prijs en in draagbaar formaat: 'Laat uw licht schijnen voor de mensen, dat zij uw goede werken mogen zien.'

Volgens een waarschijnlijk waar verhaal kon D'Arcy Thompson kiezen uit drie professoraten in schijnbaar ongerelateerde vakgebieden: klassieke talen, wiskunde en dierkunde. Het briljante van *Over Groei en Vorm* ligt in de werkelijke integratie van deze drie zwaartepunten (de

klassieke talen zijn niet alleen gebruikt om indruk te maken).

1. Oude talen en klassieke teksten. In de natuurwetenschappen is *Over Groei en Vorm* het meest vooraanstaande prozawerk van de twintigste eeuw. Denk maar aan het oordeel van twee zeer vooraanstaande natuurwetenschappelijke classici: P.B. Medawar noemde het "zonder weerga het beste literaire werk in alle annalen van de wetenschap ooit geschreven in de Engelse taal." G.E. Hutchinson beschouwde het als "één van de zeer weinige wetenschappelijke boeken van deze eeuw waarvan met zekerheid gezegd kan worden dat het net zo lang zal meegaan als onze te breekbare cultuur." D'Arcy Thompsons schrijfstijl doet denken aan een Wagneriaanse opera: het voortkabbelen van weelderig geluid met op enkele hoogtepunten een cadans. Ik ken de laatste prachtige zin van hoofdstuk 2, 'Over afmetingen' bijvoorbeeld uit mijn hoofd. Daarin daalt de schrijver af van de alledaagse wereld van onze eigen, aan de zwaartekracht onderhevige soort, via de insectenwereld die geregeerd wordt door oppervlaktespanning, tot het volslagen onbekende domein van de bacterie: "We hebben nu een wereld bereikt waarmee we geen ervaring hebben en waar we al onze vooropgezette meningen moeten herzien."

Maar D'Arcy Thompson wordt soms ook het slachtoffer van zijn eigen, duidelijk geëtaleerde eruditie. Er zijn tegenwoordig maar weinig mensen die zijn literaire en taalkundige achtergrond hebben. Nog minder lezers zullen de klassieke zinspelingen begrijpen die er niet ter versiering staan, maar intrinsiek deel uitmaken van de tekst, laat staan de onvertaalde regels in het Grieks en Latijn. Het begin van het boek kan behoorlijk intimiderend zijn: een Kantiaanse (ditmaal wel vertaalde) uitdrukking in het Duits, gevolgd door een Latijnse zin van Roger Bacon zonder verklarende aantekening en een evenzeer onvertaalde Italiaanse voetnoot van Leonardo - allemaal in de eerste helft van de eerste paragraaf!

2. Wiskunde. In de epiloog verklaart D'Arcy Thompson zijn bedoeling met dit boek, "te laten zien dat een bepaald wiskundig aspect van de morfologie nuttig, nee, essentiéél is voor het goed bestuderen en begrijpen van *Over Groei en Vorm*". (De epiloog van 2 bladzijden heeft vervolgens nog een onvertaald Grieks citaat, twee onvertaalde Latijnse en twee Franse citaten, inclusief de slotregel.) Het lijkt een heel moderne onderneming om wiskunde toe te passen op vormen van de levende natuur. Toch bevatten D'Arcy Thompsons voorbeelden gelukkig maar weinig van de aanpak die normaal bij zoiets gebruikt wordt: theoretische modellen met differentiaalvergelijkingen of empirische benaderingen met ingewikkelde statistische methodes. D'Arcy Thompson was bekend met die vakgebieden, maar benaderde *Over Groei en Vorm* zoals een klassieke geleerde, in het bijzonder een Pythagorische meetkundige, gedaan zou hebben - maar dan wel eentje met kennis van de Newtoniaanse natuurkunde. Dit boek gaat in op de Maraldi-hoek, de rij van Fibonacci, de

logaritmische spiraal en de Gulden Snede.

3. Dierkunde. D'Arcy Thompson was ten eerste een dierkundige (gespecialiseerd in ongewervelde dieren). Hij maakte ten volle gebruik van zijn klassieke en wiskundige opleiding en integreerde die tot voordeel van *Over Groei en Vorm*, maar zijn befaamde betoog is toch hoofdzakelijk een biologische theorie. Die theorie is bijna verstopt tussen D'Arcy Thompsons uitwijdingen en uitstekende voorbeelden, en kan eigenlijk over het hoofd gezien worden doordat die theorie zo iconoclastisch is dat we nauwelijks kunnen geloven wat hij zegt. Ik heb me erover verbaasd hoeveel mensen er zijn die het boek lezen, van het proza en de vindingrijke voorbeelden kunnen genieten, maar toch de coördinerende theorie volledig missen!

De kruising van de theorieën van Phytagoras en Newton stelt dat natuurwetten direct de vormgeving van organismen bepalen, waarbij de "interne" en genetische invloeden het bouw materiaal verzorgen, en de natuurkundige wetten de opbouw bepalen (hoewel in gradiënten en op gezette momenten). Hij stelt ook dat de ideale geometrische vormen, waar men in het oude Athene zo van hield, vaak terug te zien zijn in natuurlijke vormen, omdat natuurwetten bij de optimale uitwerking van hun krachten aan zulke eenvoud de voorkeur geven. Ik ben niet bekend met D'Arcy Thompsons religieuze ideeën, maar we kunnen zeker stellen dat zijn God een meetkundige is, net zoals we weten dat Einsteins God niet met het heelal dobbelt. D'Arcy Thompson vertelt ons in de epiloog:

Want de harmonie van de wereld wordt uitgedrukt in Vorm en Getal, en hart en ziel en alle poëzie van de natuurfilosofie wordt belichaamd door het idee van wiskundige schoonheid... Een beroemder schrijver dan Milton heeft het thema uitvergroot en Hem verheerlijkt 'die daar zit boven den kloot der aarde,' zeggende: Hij heeft de wateren met Zijn vuist gemeten, en van de hemelen met de span de maat genomen.

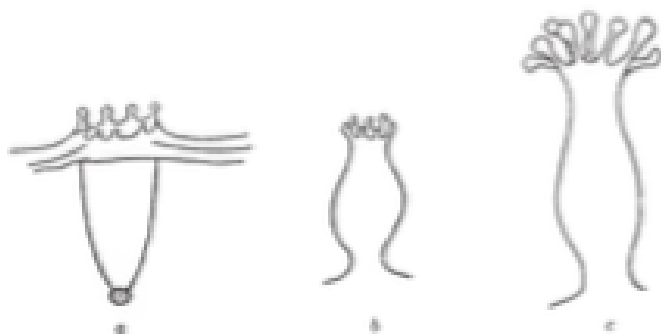
Zoals gewoonlijk geeft D'Arcy Thompson ons geen duidelijke verwijzing (en gebruikt hij niet eens aanhalingstekens om ons erop te wijzen), maar de bron van die laatste zin is Jesaja 40:12 en de beschreven persoon is Jehova zelf.

Dit thema bepaalt de opbouw en de logica van het hele boek. Eerst zien we een introductie tot een wiskundige benadering van vorm, gevolgd door een cruciaal hoofdstuk 'Over afmetingen'. Dat hoofdstuk heeft tot voornaamste argument dat de verhouding oppervlakte/volume af moet nemen met het kleiner worden van organismen, en dat groot en klein daardoor domeinen bewonen die door verschillende krachten worden beheerst. Als organismen op directe wijze worden beheerst door natuurwetten, zouden kleine wezens het product moeten zijn van



Figuur 3.9: Een momentopname van een 'spetter' melk. Foto: Harold E. Edgerton, Massachusetts Institute of Technology © 2010 MIT. Courtesy of MIT Museum.

blazen van een glasblazer, afhankelijk is van de fysische eigenschappen van de klei. Ofwel dat het 'slib' (of kleisuspensie) waarmee hij werkt tijdelijk op een vloeistof lijkt. De vorm van de kop en schotel vertonen net als die van de pijp en de bol (in hun eenvoud en primitiviteit) prachtige evenwichtsoppervlakken, die onder zekere beperkende omstandigheden kunnen voorkomen. Het zijn niets meer of minder dan verfraaide 'spetters', die langzaam gevormd worden onder beperkende omstandigheden die hun wiskundige symmetrie onthullen of vergroten. We hebben het al eerder gezien en zullen het nogmaals tegenkomen, want de kunst van het glasblazen zit vol lessen voor de bioloog en voor de natuurkundige omdat het de ontwikkeling van allerlei wiskundige vormen en levensvormen illustreert, die in wezen afhangen van het ontstaan van een constante en uniforme druk binnen een gesloten buigzaam omhulsel of vloeibaar vlies. De manier waarop een pottenbakker potten vormt, werpt ook licht op de minder bekende en aanzienlijk complexere vraagstukken (waarvan er in de biologie veel zijn) rond het evenwichtsfiguur van een open omwentelingsoppervlak. De twee vraagstukken zijn nauw aan elkaar gerelateerd want de glasblazer kan de meeste dingen maken die een pottenbakker maakt, door delen van zijn holle producten af te snijden. Daarbuiten kan de glasblazer, als afsnijden niet volstaat, zijn ruimer gebruiken om de zijanten in te korten of de randen van een wijnglas of beker uit te draaien. Wanneer hij die techniek gebruikt, leent hij haar van het nog oudere pottenbakkersvak. Het lijkt misschien ver gezocht om de vergelijking tussen deze oppervlaktespanningverschijnselen van de kwalpoliepenkelk door te trekken tot de kleine kwalpoliep daarbinnen, maar toch valt daar iets van te leren.



Figuur 3.12: (a,b) Meer fasen van een spetter, naar Worthington; (c) een kwalpoliep, naar Allman.

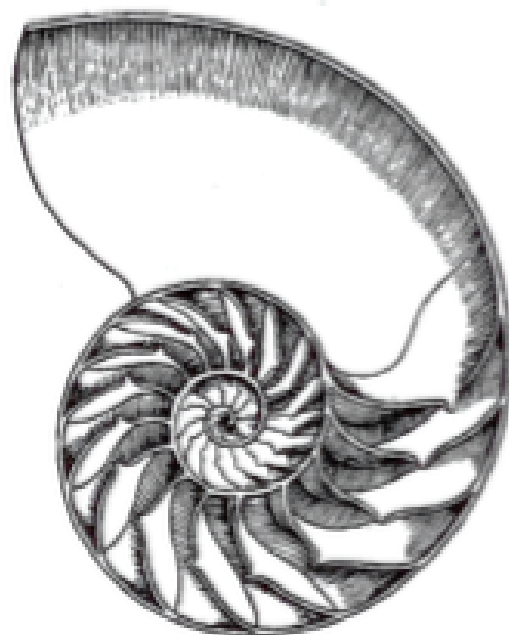
Het cilindervormige lichaam van de kleine poliep, de straalachtige rij tentakels, de met kralen afgezette ringen op de tentakels, het webachtige vlies dat hun stelen soms met elkaar verbindt (als ze een weinig van elkaar vandaan staan), het dunne ringvormige vlies rondom de mond van het

wezentje en de manier waarop dit ringvormige 'peristoom' samen-

De gelijkhoekige spiraal

Spiralen in de natuur

De talrijke spiralen die we tijdens het bestuderen van levende vormen tegenkomen, zijn buitengewoon geschikt voor een wiskundige benadering. Maar voor we daarmee kunnen beginnen, moeten we met zorg onze termen definiëren en de objecten waarmee we te maken krijgen grofweg classificeren.



Figuur 6.1: De schelp van *Nautilus pompilius*. J. C. Chenu.

In het algemeen, is een spiraal een kromme waarvan de kromming afneemt met de afstand tot de oorsprong, dat wil zeggen een kromme waarvan de *boogstraal* gestaag toeneemt. Deze definitie is breed genoeg om aan aantal verschillende krommen te beschrijven, maar sluit zeker één vorm uit

en dat is de spiraal die in het populaire taalgebruik vaak wordt verward met een ware spiraal, namelijk de simpele *schroef* of cilindrische *helix*. Want die begint niet op een duidelijk gedefinieerd punt en de kromming ervan verandert niet met afstand. De 'spiraalvormige' verdikking van houtachtige plantencellen en de spiraalwindingen van insecten-

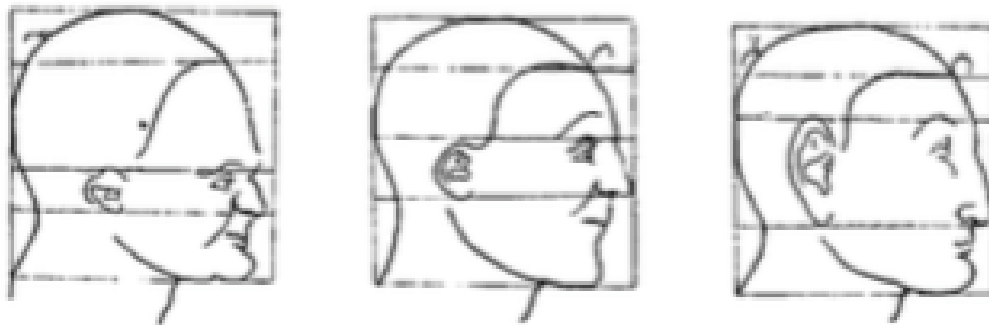
basis wordt de hoorn langer. Als de groeisnelheden aan alle kanten van deze ring gelijk zijn, groeit de hoorn recht; als de groeisnelheid aan de ene kant groter is dan aan de andere kant, groeit de hoorn krom. En de groeisnelheid zal hoogstwaarschijnlijk aan één kant groter zijn dan aan de andere kant, omdat iedere hoorn zich in een asymmetrisch krachtenveld bevindt in relatie tot het symmetrievlak van het dier. Als de maximale en minimale groeisnelheden precies tegenover elkaar in de groei-ring voorkomen, is de resulterende spiraal een vlakke spiraal. Maar als ze niet precies diametraal tegenover elkaar voorkomen, dan wordt de spiraal een scheve spiraal in de ruimte. Het is vrij onwaarschijnlijk dat het maximum en het minimum precies diametraal tegenover elkaar voorkomen, want zo'n symmetrievlak komt in het krachtenveld, waaraan de groeiende basis onderhevig is, niet voor.



Figuur 7.4: Het marcopoloschaap: *Ovis poli*. Uit Cook.

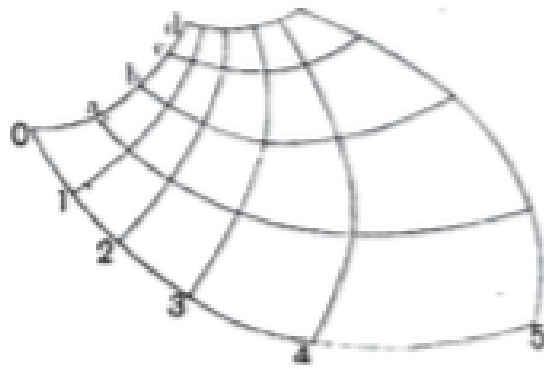
We moeten wel blijven bedenken dat de groeisnelheden waarover we hier spreken de netto lengtegroei betreffen, waarbij de toename ten gevolge van levende cellen in de groeizone aan de basis van de hoorn slechts één (fundamentele) factor is. Anders gezegd, als de hoornen mantel voortdurend en met gelijke snelheid rondom de hele zone waarin actieve groei plaatsvindt wordt aangevuld, maar die verlenging tegelijkertijd ook oneven wordt vertraagd (voor verharding) door het optreden van verschillende mate van verkleving aan de botkern in het midden - zodat er meer vertraging aan de ene dan aan de andere kant optreedt - dan is het netto resultaat een spiraalkromme die hetzelfde is, als zou zijn ontstaan wanneer er ongelijkheden in de groeisnelheden botkern optreedt, is waarschijnlijk een zeer belangrijk effect, misschien wel hét allerbelangrijkste effect en heeft samen met de bijbehorende frictie waarmee de mantel over het botoppervlak glijdt nog andere gevolgen, zoals de aanwezigheid van dwarsvouwen of rimpelingen op

In de zestiende en zeventiende eeuw werd een eenvoudige vorm van het coördinatenstelsel, zoals we hier gebruikt hebben om de variërende verhoudingen van een bot te illustreren, vaak door kunstenaars gebruikt voor de studie der verhoudingen bij het tekenen van de menselijke vorm. De techniek is waarschijnlijk nog veel ouder, en stamt

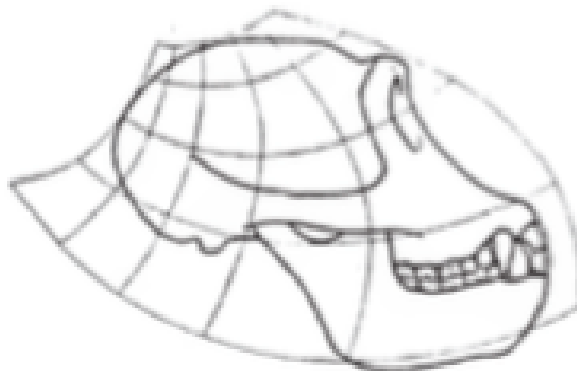


Figuur 9.18: (Naar Albrecht Dürer.)

misschien zelfs uit de klassieke oudheid.²¹ De methode is volledig beschreven en toegepast door Albrecht Dürer in zijn *Geometry*, en vooral in zijn *Treatise on Proportion*.²² In zijn latere werk is de manier waarop hij het menselijk lichaam en gelaatsuitdrukkingen transformeert en aanpast, met kleine variatie in de relatieve afmetingen van de onderdelen ervan, bewonderenswaardig rijkelijk geïllustreerd (Fig. 9.18).



(a) Coördinaten van een chimpanseeschedel, als projectie van de cartesische coördinaten uit Fig. 9.47.



(b) Schedel van een chimpansee.



(c) Schedel van een baviaan.

Figuur 9.48

coördinaten intekenen (Fig. 9.47) om ze met schedels van de hogere apen te vergelijken. We weten al dat de belangrijkste verschillen tussen de schedels van mensen en mensapen bestaan uit een groter brein en grotere schedel, en relatief kleine kaken bij de mens. Verder neemt de 'gezichtshoek' toe van een schuine hoek bij mensapen naar een bijna rechte hoek in de mens, en veranderen alle samenstellende botten van het gezicht en schedel van vorm. In het begin weten we niet in hoeverre dit soort veranderingen deel uitmaakt van een harmonieuze en congruente transformatie, en de gewone vergelijkingsmethoden laten ons dit ook niet zien. We weten ook niet of we bijvoorbeeld naar de veranderingen in de frontale, occipitale, boven- en onderkaakgebieden dienen te kijken als een losse hoop afzonderlijke wijzigingen, of als onafhankelijke varianten.