

FUNCTIONERENDE STRUCTUREN EN HUN RUIMTELIJKE RELATIES

REDE

UITGESPROKEN BIJ DE AANVAARDING VAN HET AMBT
VAN HOOGLERAAR IN DE ALGEMENE DIERKUNDE
AAN DE LANDBOUWHOGESCHOOL TE WAGENINGEN
OP 12 OKTOBER 1973

DOOR

Dr J. M. W. OSSE

H. VEENMAN EN ZONEN B.V. - WAGENINGEN

Functionerende structuren en hun ruimtelijke relaties.

Verwijzend naar een foto van een sexueel actief stekelbaarsmanneetje, stelt Tinbergen in zijn boek 'The study of instinct' het probleem waarop de wetenschappelijke studie van gedrag gebaseerd is nl. 'Why does the animal behave as it does', en constateert dan nogal laconiek: 'This question covers a rather complex set of problems'. Een soortgelijke vraag wil ik vanmiddag stellen, maar dan niet over gedrag bij dieren, maar over hun bouw. Waarom is een dier zo gebouwd als hij gebouwd is? Ook deze vraag dient gevolgd te worden door een opmerking van de strekking als hierboven.

Ook zij die zich met andere bouwsels dan dierlijke bezig houden, stuiten op moeilijkheden bij een zo veel omvattend onderwerp. Ik vond het daarom geruststellend om in Pevsner's boek 'An outline of European architecture', die voor dit onderwerp enige honderden pagina's en figuren beschikbaar had, zinsneden aan te treffen als 'One building must often be accepted as sufficient to illustrate one particular style or one particular point. This means that the reader is going to see gradations eliminated and colour is set against colour'. Het leek mij gewenst U vanmiddag een indruk te geven van de vragen, die in de diermorfologie naar voren komen en van de resultaten, die met dit onderzoek behaald worden. De reden hiervoor is, dat de Landbouwhogeschoolgemeenschap niet kan bogen op een verleden waarin een diversiteit aan dierkundige vakken aanwezig was. Door de toevoeging van de studierichting Biologie aan dit instituut voor hoger onderwijs zal deze situatie, helaas langzaam, zich enigszins gaan wijzigen.

Bij de opzet van de biologie aan de Landbouwhogeschool is gekozen voor een indeling in drie integratieniveaus en ik wil proberen U vanmiddag te introduceren in enige aspecten van het middelste van deze drie, het terrein van het individu. Het ligt voor de hand, dat hierbij aansluitingen gemaakt zullen worden naar de cel, als basis- en naar de populatie als volgend hoger niveau. De splitsing in deze drie niveaus is immers als elke andere een kunstmatige, die echter bevredigend aansluit bij de ontwikkelingen binnen de biologie. Een tendens om de niveaus van integratie scherp tegen elkaar af te grenzen en daarmee een continuïteit te ontkennen moet afgewezen worden.

In de voorwetenschappelijke ervaring met de ons omringende natuur komt het dierlijk organisme als individu naar voren. Onze zintuigen maken het ons mogelijk een merel op een tak waar te nemen,

maar niet zonder meer dat die merel is opgebouwd uit cellen en celprodukten en evenmin dat hij of zij deel uitmaakt van een groep individuen, waartussen uitwisseling van erfelijk materiaal plaatsvindt, een populatie.

Het is daarom niet verwonderlijk, dat de studie van het individu en in de eerste plaats de bouw daarvan, het oudste onderdeel van de biologie is. Dat daarmee niet gezegd wordt dat het ook een verouderd onderdeel daarvan is, dat hoop ik U in het volgende duidelijk te maken.

Hoewel de Oudheid verschillende auteurs kent, die secties uitvoerden, is Galenus rond het jaar 150 de auteur, wiens werken over anatomie vele eeuwen als standaard gehanteerd werden. Vesalius, eveneens een geneesheer, tevens artist, filosoof en dichter, baseerde de anatomie op een degelijk stuk observatie en toonde aan, dat het werk van Galenus, dat pretendeerde een beeld te geven van de anatomie van de mens, gebaseerd was op de dissectie van apen, honden en varkens. De door Vesalius gelegde methodische basis van de anatomie, nl. zorgvuldige observatie, werd toegepast door vele hem opvolgende auteurs en culmineerde in het eind van de vorige en het begin van onze eeuw in vele vaak brillante publikaties, waarin de bouw van organismen en hun ontwikkeling gedetailleerd beschreven wordt. Het is duidelijk, dat met deze exacte beschrijving slechts een eerste stap is gezet en dat naast de beschrijving, tevens de verklaring van het beschrevene in ontogenie en fylogenie ter hand moest worden genomen. Hoewel de gegevens van de vergelijkende anatomie als zeer waardevol moeten worden beschouwd en namen als Gegenbauer, Goodrich, Gaupp en Haeckel nog regelmatig te vinden zijn onder de figuren in vele recente handboeken, is het noodzakelijk een critische houding ten opzichte van de verkregen resultaten, met name de opgestelde stambomen van het dierenrijk, in te nemen.

Een voorbeeld, dat U wat meer inzicht geeft in de aard van de verkregen resultaten en in de critiek die hierop kan worden geleverd, is ontleend aan de vergelijkend anatomische studie van het kaakgewricht bij reptielen en zoogdieren. Bij reptielen ligt het onderkaakgewricht tussen een verbening aan het eind van de onderkaak, het articulaire en het vierkantsbeen van de schedel, het quadratum. Bij zoogdieren vinden we bij zeer jonge stadia ook deze elementen in het gebied aan het eind van de onderkaak; bij volwassen zoogdieren echter liggen het articulaire en het quadratum als kleine met elkaar articulerende elementen in het middenoor, als hamer en aambeeld. De onderkaak is bij deze dieren verbonden met de schedel via een nieuw ontstaan gewricht tussen dentale (onderkaaksbeen) en squamosum (schedeldekbeen). De onderdelen, die bij reptielen en zoogdieren een overeenkomende plaats en ontwikkeling hebben, de kaakgewrichtselementen en de middenoorbeenderen, noemt men homoloog en het

was het hoofddoel van de vergelijkende anatomie dergelijke homologieën op te sporen. Soortgelijke studies werden ook verricht aan b.v. de bouw van wervels, de ontwikkeling van de nier, de ontwikkeling van het dermale skelet, waarbij vele homologieën van bouwelementen werden aangetoond en de ontwikkeling en reductie van elementen door de gehele groep der gewervelde dieren heen zichtbaar werd.

Opvallend is daarbij, dat in de loop der evolutie de functie van lichaamsdelen sterk uiteen kan lopen. Ook hier is het voorbeeld van het articulare en het quadratum weer toepasbaar. Dezelfde elementen, die bij reptielen en andere Vertebrata het onderkaakgewricht vormen, dienen bij zoogdieren voor de overdracht van geluidstrillingen van trommelvlies naar ovale venster en liggen in het middenoor. De uit de homologieën afgeleide stambomen berusten meestal slechts op onderzoekingen aan één systeem, terwijl het levende organisme juist gekarakteriseerd is door een veelheid van wederzijds afhankelijke en elkaar completerende systemen. Dat deze handelwijze leidde tot een grote diversiteit in opvattingen over de fylogenese, de afstamming van de dieren, is begrijpelijk. Bij de opstelling van deze stambomen was er een andere overweging, die onvoldoende of soms in het geheel niet in de beschouwing betrokken werd. Bij de verschuivingen in de samenstelling en verhouding van de genetische constitutie van een soort, met andere woorden bij organische evolutie, is er sprake van een geleidelijk proces. Stelt men dus een stamboom op, dan dient zich onmiddellijk de vraag aan naar intermediaire vormen. Wanneer we dit aspect uitwerken bij de voorgestelde afstamming van zoogdieren uit reptielen en daarbij ons beperken tot een beschouwing van de veranderingen van het kaakgewricht, de kaakbouw en de spieren, dient het volgende overwogen te worden. De intermediaire vormen hebben zich kunnen handhaven in alle stadia van hun bestaan, als embryo, foetus, larve en adult en hebben zich voortgeplant, anders waren er nu geen zoogdieren. Hiervoor is een goed functionerend kaakgewricht onontbeerlijk. De noodzaak van een functionerend gewricht bij de intermediairen brengt ons vanzelf tot de volgende vragen: hoe was de bouw van de kaak bij vroege en late intermediaire stadia (we spreken hier over een periode van 50 miljoen jaar), welke selectiefactoren leidden tot de vorming van een nieuw kaakgewricht, speelde alleen de kaakfunctie een rol, of vormde de gehoorfunctie tevens een factor van betekenis? In verband met deze kaakfunctie komt vanzelf de vraag naar voren: bij welke groep van reptielen, herbivore of carnivore, traden deze verschijnselen op? Welke andere wijzigingen in de bouw van het skelet gaan gepaard met de wijzigingen van het kaakgewricht? etc. Een zeer belangrijke vraag is natuurlijk ook deze: worden de functionele tendensen die men in het fossiele materiaal onderkent heeft bevestigd door nieuwe vondsten? Ik hoop U straks enige antwoorden te geven op deze vragen, maar wil nu volstaan met het benadrukken van de noodzaak deze vragen te stellen om een op structurele homo-

logieën gebaseerde stamboom te toetsen en zinvol te maken.

Veel van dergelijke vragen werden ongepast geacht voor 'der reinen Morphologie' en Maurer, een leerling uit de school van Gegenbauer, zei in 1923 over dergelijke vragen 'Vergessen wir nicht, das wir Anatomen sind'! waartegenover Böker opmerkte 'vergessen Sie nicht, dass Sie Biologen sind'!

Wanneer vastgesteld is, dat het achterhalen van homologieën alleen, niet meer de opgave is, waarvoor een morfologisch onderzoeker zich gesteld ziet, wat is dan wel zijn taak?

De opgave van de morfologie is naar mijn mening het beschrijven en verklaren van de bouw van dieren in de loop van hun ontogenie en fylogenie tegen de achtergrond van het milieu, waarin zij leven en de functies, die zij uitoefenen. Bezien we dit eens nader. Met verklaren wordt bedoeld het formuleren van relaties tussen bouw en structuur enerzijds en functie en milieu anderzijds. Deze relaties zijn van causale, historische of finale aard. Het gaat de morfoloog echter niet alleen om de volwassen bouw; de ontwikkeling van bevrucht ei tot adult, de embryologie, behoort ook tot zijn terrein. Vele aspecten van groei en differentiatie eisen een aanpak op celniveau en worden dan ook daar bestudeerd. Hier ligt een continue overgang naar het celniveau. Tot de veranderingen van de bouw van het dier in de tijd behoort ook de studie van de fylogenie. Onderzoek op dit gebied brengt de morfoloog in contact met de taxonoom, de geneticus en de populatiebioloog. Wederom vinden we een continue overgang, nu tussen studies aan individuen en populaties. Het zijn de individuen echter, waarop de natuurlijke selectie werkt, niet de soorten of populaties, daarom is onderzoek aan individuen ook zo'n centraal onderdeel van de biologie. Een laatste aspect vermeld in de taak van de morfologie is dat de bouw bezien wordt tegen de achtergrond van het milieu en de functies daarin uitgeoefend. Behalve de al genoemde relaties met de populatiebiologie ligt hier de relatie tussen fysioloog en morfoloog. De vraagstellingen dezer disciplines zijn complementair en onlosmakelijk met elkaar verbonden. Na deze aanduiding van de taak van de morfologie is het gewenst na te gaan wat dit in de praktijk betekent om daarna enige resultaten te bespreken.

De afgrenzing van een onderzoeksgebied in de morfologie op grond van een systeem of stelsel in een dier, wordt niet vaak meer aangetroffen. De functioneel-morfoloog wil graag eenheden van structuur en functie bestuderen. Vele auteurs (o.a. van der Klaauw, 1945, Liem, 1967) hebben getracht een weg te vinden om de afgrenzing van het te onderzoeken onderdeel niet alleen te laten berusten op morfologisch onderscheidbare onderdelen, doch daarbij de functie mede in ogenschouw te nemen. Hierdoor ontstaan de begrippen 'functionele component', 'functional-unit' en 'mechanical unit', waaronder verstaan wordt een samenstel van onderscheiden vormonderdelen, waarmee

een functie wordt uitgeoefend. De inzichtverschillen, die tot deze namen leiden zijn terug te voeren op verschillen in opvattingen over het begrip functie. Indien men daarvoor Jeuken's definitie (1958) neemt, is de term functionele component het meest adequaat. In de term 'mechanical unit' is het begrip functie beperkt tot het actueel bewegen. Daarom ook is de laatste term praktisch gemakkelijker te gebruiken dan de eerste. Deze terminologie leidt echter licht tot het veronachtzamen van de onderlinge afhankelijkheid van de delen, tot opnieuw een atomistische benadering. Een collega stelde eens in een discussie, dat het holisme erdoor tot een hol isme gemaakt werd.

Na het onderscheiden van de onderdelen wordt de structuur met alle de morfoloog ten dienste staande middelen geanalyseerd. Reconstructies uit series microscopische preparaten, röntgen- en histochemische technieken spelen hierbij vaak een rol. Een analyse van de functie volgt hierna.

De functies, die tijdens het leven van een dier verricht worden zijn zeer talrijk en verschillen in intensiteit en duur tijdens de opeenvolgende levensfasen. De larve van de zeepok b.v. is een vrijlevend, zwemmend dier, de volwassen vorm is permanent vastgehecht aan objecten in zee en het lichaam is omgeven door een reeks stijve kalkplaten. Het kennen van de opeenvolging der functies van een dier in de loop van het individuele leven is een noodzakelijke voorwaarde om de relatie tussen vorm en functie te kunnen leggen. Vele functies zijn direct te herleiden tot intracellulaire processen en hoewel ook deze functies gerelateerd kunnen worden met de betreffende microstructuren zijn dit niet de functies, waarvan de analyse leidt tot een zinvolle interpretatie van de constructies die bij macroscopisch morfologisch onderzoek kunnen worden onderscheiden. Activiteiten als voortbeweging, waaronder begrepen zwemmen, lopen, kruipen, graven en vliegen en andere als voedselopname en ademhaling, lenen zich hiertoe bij uitstek, omdat er in het spiermateriaal, dat de krachten levert enige homogeniteit is en de mechanische aspecten van deze functies meetbaar zijn in termen van kracht, beweging, versnelling en arbeid. Om duidelijk te maken dat de onderdelen van een dier, samengevat in constructies, alleen te verklaren zijn tegen de achtergrond van de rol, die zij hebben in het levende organisme, wil ik voor U het eenvoudige voorbeeld van de bouw van een regenworm bespreken.

Een regenworm bestaat uit een lange reeks vrijwel identieke segmenten. Elk segment draagt aan de buitenzijde acht stijve borstels, onder de huid ligt een laag circulaire, daaronder een laag in de lengte verlopende spieren. In het centrum ligt de darm, de gekamerede ruimte tussen spieren en darm is gevuld met vloeistof. Deze beknopte beschrijving laat U achter met een serie onderdelen welke samenhang ondoorzichtig is. Een nauwkeurige studie van de vormveranderingen, die elk segment in een vast patroon ondergaat bij het graven in de bodem, toont aan dat de segmenten door samentrekking van de cir-

culaire spieren langer worden.* Wanneer dit in het voorste deel van het dier gebeurt en verder naar achteren het lichaam in de gang gefixeerd wordt door de borstels, leidt deze contractie tot een voortbeweging. Een deel van de aarde wordt weggeduwd, een ander deel in de darm opgenomen. Een ogenblik later trekken vooraan de lengtespieren samen, waardoor het lichaam daar dikker wordt, zich vastzet en het caudale deel van het lichaam naar voren getrokken wordt. Op deze wijze graaft een regenworm. In dit licht wordt de bovenbeschreven structuur inzichtelijk. De vloeistof tussen darm en lichaamswand wordt door de contraherende circulaire spieren samengeperst en strekt daarbij het segment en daarmee de lengtespieren. De vloeistofkolom werkt dus zowel als stijve as, waardoor een dier zonder skelet in de conventionele zin door een vast substraat kan boren, tegelijkertijd maakt ze een antagonistische werking tussen de beide spiersystemen mogelijk. De analyse van het graven werpt dus een nieuw licht op de betekenis van de structuuronderdelen van de regenworm, we zien de samenhang tussen één belangrijke functie en de aard en rangschikking van de vormonderdelen. De geschetste bewegingen zijn b.v. niet uitvoerbaar, indien de worm een verhard dik uitwendig skelet bezat, zoals dat bij Arthropoda wordt aangetroffen; de vormbaarheid der segmenten is een essentiële voorwaarde voor dit graven. Dit graven, omdat vele Arthropoda heel effectief doch op een andere manier graven.

De korte bespreking van het eenvoudige voorbeeld van de regenworm stelt ons in staat enige generalisaties te formuleren, die voor de rest van het betoog van belang zijn, nl.:

1. dat er meerdere constructieve oplossingen bestaan voor de activiteit - graven -.
2. dat bij elke oplossing de elementen in de constructie tezamen één functionerend systeem vormen.
3. dat vele details van de aangetroffen morfologie nog onverklaard zijn omdat slechts één functie, in dit geval de voortbeweging, geanalyseerd is.
4. dat de factoren, die in de loop der evolutie tot de aangetroffen morfologie geleid hebben, nog duister zijn.

De eerste conclusie komt bepaald niet wereldschokkend over, maar is toch voor morfologen en fysiologen leerzaam, indien ze verder wordt toegepast. Wanneer we constructieve oplossingen, voor welke functie dan ook, vergelijken, krijgen we een beeld van de eisen, die de functie i.h.a. stelt aan de structuur. Vanuit deze eisen kunnen we in bepaalde gevallen bepaalde structuren begrijpen.

Een voorbeeld moge dit verduidelijken. De structuren voor gaswisseling bij gewervelde dieren zijn kieuwen, longen en huid. Kieuwen

* (De lengte van de longitudinale spieren varieert omgekeerd evenredig met het kwadraat van de lengte der circulaire spieren).

zijn specialisaties van een apparaat, dat bij de eerste vertebraten alleen diende voor het filteren van voedsel uit het water. Het groter worden van dieren en de daarmee gepaard gaande verandering van de verhouding tussen oppervlakte en inhoud maakt diffusie door de lichaamswand allèen onvoldoende. Het ontstaan van speciale ademhalingsorganen uit een apparaat, dat reeds voor een andere functie, voedselopname, diende moet in dit licht gezien worden. Er zijn uit fossielen aanwijzingen, dat de oudste vissen reeds een luchtblaas bezaten. Deze komt voor in gemodificeerde vorm bij vrijwel alle latere vissen, te samen met kieuwen. Het bloedvaatstelsel van longvissen demonstreert de complexe circulatie bij dieren met twee typen gaswisselaars, longen en kieuwen. Het systeem van verversing van de longlucht bij deze dieren, verwant aan het systeem van irrigatie van de kieuwen, bestaat uit het inslikken van een luchtbel en deze door verkleining van de mondholte in de luchtblaas persen. De long moet door deze perspomp uitzetten tegen de tegendruk van water, ingewanden en schubbenpantser in; deze zorgen later voor de expiratie. Veel gegevens wijzen erop, dat de eerste Amphibia ook een dergelijk systeem hadden om de longlucht te verversen. Bij de overgang naar het landleven verdwijnen de kieuwen en ook de huidademhaling grotendeels en verzorgen de longen de gehele gaswisseling. Daar vinden we een compleet ander systeem van longventilatie, een systeem waarbij door rotatie van de ribben of anderszins de holte waarin de longen liggen zodanig vergroot wordt, dat de lucht naar de longen wordt gezogen en er later weer uit wordt geperst. Dit is een aspiratie-systeem, dat veel efficiënter werkt in termen van spierarbeid, totale capaciteit en het vermijden van dode ruimten. Met de ontwikkeling van dit aanzuigend apparaat hangt samen de ontwikkeling van ribben, die met de wervels articuleren; een luchtpijp, die wegens de negatieve druk versterkt moet worden; specialisatie van de somatische musculatuur, e.v.a..

Kunnen we nu de selectiefactoren, die het ontstaan van een aspiratie-type ademhaling bevorderden, aangeven?

Kieuwen stellen waterdieren in staat snel het koolzuur af te geven, koolzuur lost goed op in water. Kieuwen van landdieren drogen snel uit, verliezen daardoor hun gaswisselingsfunctie en leiden bovendien tot enorm waterverlies. De CO_2 afgifte bij landdieren moet dus nu, evenals de O_2 opname, door de long geschieden. Bovendien zal er meer CO_2 geproduceerd worden doordat het landleven een intensiever metabolisme met zich meebrengt. Locomotie op het land betekent tevens dragen van het lichaam. Voor het verwijderen van het CO_2 uit de long is een perspompsysteem niet optimaal. Elk systeem, dat bij de perswerking door het slikken van lucht de tegendruk tegen longvulling verkleint, vergroot de longcapaciteit. Een contractie van hypaxiale spieren, aangehecht aan het horizontale septum kan een dergelijk effect produceren en kan als aanloop naar een aspiratiesysteem beschouwd worden (Gans, 1970). Hierbij kan worden vermeld

dat bij recente vissen de ademhaling gereguleerd wordt door de O_2 concentratie in het bloed, terwijl bij landdieren het koolzuur deze rol vervult.

De tweede hierboven aangegeven conclusie, nl. dat het geheel en de daarin onderscheidbare constructies een samenhangend patroon vormen is onmiskenbaar. De vragen, die zich hierbij voordoen zijn: hoe kan de wederzijdse afhankelijkheid der onderdelen aangetoond worden; zijn er elementen, die meer dan andere, hun stempel op de constructie drukken; de vraag naar een relatieve of absolute dominantie en tenslotte dient zich het probleem aan van het formuleren en later van het quantificeren van de invloeden, die onderdelen op elkaar uitoefenen. Het zal U duidelijk zijn, dat deze vragen hier niet in extenso behandeld kunnen worden, niettemin wil ik U enige indicaties geven van de richtingen waarin oplossingen gezocht zijn.

De wederzijdse afhankelijkheid van de onderdelen is direct aangetoond, o.a. door Washburn (1947). Hij verwijderde bij jonge ratten een der grote kaakspieren, de m. temporalis aan één zijde. Vele belangrijke verschillen in bouw van de onderkaak en vorm en sculptuur van de schedeldakbeenderen waren het gevolg. De conclusie is dat de aanwezigheid en activiteit van een spier mede oorzaak zijn van de vormgeving van de kop als geheel en de skeletelementen in het bijzonder. Dullemeyer (1958, 1970) geeft invloeden die elementen op elkaar uitoefenen in een serie symbolen weer, die de aard van de invloed aanduiden en komt hierbij tot de opstelling van een patroon van elkaar beïnvloedende onderdelen, waarin hij tevens de dominantie van een element weergeeft. Deze benadering van het complete patroon van elementen visualiseert de interrelaties en introduceert het probleem op een pregnante wijze. Helaas ontbreekt nog een objectieve maatstaf om een mechanische, positionele of functionele invloed van een element op een ander met elkaar te vergelijken.

De derde hierboven getrokken conclusie was, dat bij onderzoek van één functie, slechts enige aspecten van de in een dier aangetroffen onderdelen verklaard kunnen worden.

Omdat de functioneel anatoom tenslotte de wetmatigheden, die aan de bouw en groei van een dier als geheel ten grondslag liggen, wil achterhalen, wil ik proberen U een indruk te geven van de methoden, die beschikbaar zijn om die architectuurregels te ontdekken.

De natuur biedt meer dan een miljoen soorten, materiaal genoeg, en het ligt voor de hand dieren met elkaar te gaan vergelijken. Zo kan men b.v. voortbewegingsmechanismen in het water met elkaar vergelijken en de structuren analyseren, die voor deze functie dienen.

Literatuurgegevens over de hiervoor gebruikte constructies bij dieren dragen geenszins bij tot verdiept architectonisch inzicht, integendeel; we maken kennis met een fantastische variabiliteit in oplossingen. Sommige vissen zwemmen door golven met een toenemende ampli-

tudo naar achter langs het lichaam te laten lopen, andere wrikken met de staart, zeldzaam is de voortbeweging met uitsluitend de vinnen; bij kikkers spelen de achterpoten een hoofdrol, bij vele zoogdieren zijn het juist de voorpoten die de grootste stuwkracht leveren bij het zwemmen. Zeesterren en hun verwanten wandelen met honderden gecoördineerd werkende voetjes over het substraat; inktvissen passen in bepaalde gevallen het raketmotorprincipe toe en dit geschiedt op een dergelijke manier bij sommige schelpdieren; vele wormen maken in het water een slangachtige beweging bij het zwemmen, waarbij soms de golf van achter naar voren loopt, dus in de bewegingsrichting. Kwallen zwemmen door hun paraplu-vormig lichaam te contraheren en weer te laten verslappen.

De totaal verschillende bouw van deze dieren en de verschillende bewegingstypen brengen ons weinig verder bij het vaststellen van architectuurgrondslagen in het dierenrijk. We stuiten voortdurend op zulke grote verschillen in het totale bouwplan, waarop het opportunistische mechanisme van de evolutionaire adaptatie voortgebouwd heeft, dat een zinvolle structuurvergelijking onmogelijk is. Hierdoor komen we vanzelf tot het bedrijven van vergelijkende functionele morfologie aan verwante soorten. Juist in die gevallen waar een nagenoeg gelijke historie de materiële achtergrond leverde voor adaptaties aan b.v. verschillende voedseltypen en verschillende manieren van voortbeweging zal het mogelijk zijn de structurele verschillen tussen de soorten te interpreteren in termen van verschillen in functionele eisen. Deze eisen dienen geformuleerd te worden na een nauwgezette analyse van de betreffende functie. Hieruit tracht de morfoloog algemene wetmatigheden te formuleren die inherent zijn aan de bouw van dieren, om deze later weer toe te passen. Dit is reeds gedaan voor materialen, zoals die in constructies bij gewervelde en ongewervelde dieren worden aangetroffen en ik wil enige resultaten van dit type onderzoek vermelden.

Beenelementen in vivo zijn onderworpen aan druk-, trek-, schuif- en torsiekrachten. Modellen van lengte-doorsneden van beenelementen, gemaakt van plexiglas kunnen belast worden met krachten die overeenkomen met die welke zij in vivo ondergaan. Via polarisatie-filters is het mogelijk fotografische opnamen te maken van de plaatsen waar een concentratie van spanningen optreedt in het model. Vergelijking van de resultaten der model-experimenten met het aanwezige botelement toont aan, dat het materiaal op die plaatsen compacter is dan elders en dat ook de richting der beenbalkjes met die van de druk- en trekkrachten samenvalt; het beenelement is tot in details aangepast aan de belasting die het in de natuur heeft.

De motoriek van het dierlijk lichaam is het resultaat van spiercontracties. Fysiologen bestuderen reeds vele decennia de eigenschappen van geïsoleerde spieren (A.V. Hill, 1950) en dit onderzoek heeft vele gegevens opgeleverd over de optredende kracht, de snelheid van de

contractie, de warmte-ontwikkeling, de volume-verandering en de onderlinge relaties dezer parameters in isotonisch en isometrisch contraherende spieren en afzonderlijke spiervezels. Deze gegevens zijn van essentiële betekenis bij het bestuderen van uit botten, pezen en spieren samengestelde constructies voor mechanische functies. Spieren die een grote kracht moeten leveren zijn dikker en hebben inwendig een geveerde structuur. Spieren die een element over een grote afstand moeten laten bewegen en dus een grote hefhoogte moeten hebben, zijn parallelvezelig en lang. Bij verkorting van een spier vanuit zijn rustlengte neemt de maximaal te ontwikkelen kracht snel af bij voortgaande procentuele verkorting. Dit is de verklaring van het feit, dat we lange spieren aantreffen op plaatsen waar de verkorting groot is. Indien een spier ver van een gewricht aangrijpt is zijn moment groot en behoeft de kracht en dus de doorsnede van de spier maar klein te zijn. In die gevallen is echter de gewenste verkorting groot en de snelheid van de beweging klein. Dicht bij een gewricht insererende spieren hebben een korte moment-arm; een geringe verkorting levert reeds een beweging over een grote hoek die snel optreedt. Een spier met een grote fysiologische dwarsdoorsnede is echter nodig.

Dergelijke bekende wetmatigheden van de spierbouw zijn toepasbaar op de complexe situaties rond gewrichten. Soms werken meer dan 15 spieren rond een gewricht. Deze spieren echter insereren aan beenelementen, die niet alleen moeten voldoen aan de bovenvermelde mechanische eisen, maar die moeten passen in de algemene lichaamsvorm en die tevens qua vascularisatie en innervatie aan bepaalde voorwaarden moeten voldoen. Bij dit alles zijn er veelal algemene eisen waaraan dergelijke constructies moeten voldoen. Zo is bij vogels een laag gewicht van groot belang voor het vliegen; bij bodemvissen is een hoog soortelijk gewicht van belang omdat dan zonder energieverlies door spieractiviteit, het dier in de gewenste omgeving blijft.

Kraakbeen bestaat uit cellen ingebed in een massa van intercellulair materiaal. De weerstand, die dit materiaal biedt tegen deformatie door torsie, trek- en afschuifkrachten is gering, het materiaal is echter vormveranderlijk, het is daarom niet verwonderlijk, dat het op gewrichtsvlakken wordt aangetroffen, waar het een functie heeft als smeermiddel. Bovendien vindt in dit materiaal door stroming van vloeistof in fijne canaliculi, dissipatie van energie plaats bij plotseling optredende belastingen, waardoor het eronder liggende beenmateriaal voor beschadiging behoed wordt.

Na deze korte bespreking van enige eigenschappen van materialen in dierlijke constructies is het zinvol een observatie te noemen en die te interpreteren. Bij geschoten gibbons, apen die snel en behendig van tak naar tak zwaaien, heeft men bij 33% van het materiaal geheelde botbreuken aangetroffen. De functionele eisen van lichtheid van het

skelet enerzijds en trekvastheid anderzijds leiden tot een compromisoplossing, die een werkelijk delicate balans is van tegengestelde eisen.

Indien het bovenstaande duidelijk gemaakt heeft, dat het noodzakelijk is meerdere, eigenlijk alle functies tesamen te beschouwen tegenover de totale structuur van een dier, is daarmee niet gezegd, dat in de praktijk dit ook mogelijk is. Een voorlopige beperking van het onderzoek tot enkele constructies is noodzakelijk.

De vierde conclusie van hierboven, de ongewisheid over de selectiefactoren, die in de historie een rol gespeeld hebben bij het ontstaan van een aangetroffen morfologie, is op grond van het daar opgemerkte over de regenworm juist. Het is echter niet juist de conclusie te trekken, dat bij voortgaand onderzoek deze onwetendheid is gebleven. De functionele morfologie heeft juist op dit gebied een belangrijke bijdrage geleverd. Dit is mogelijk, zoals bij het voorbeeld over de ademhaling van landdieren al ter sprake kwam, omdat het aannemelijk is, dat dezelfde mechanische wetten, die op constructies van nu levende dieren toegepast kunnen worden, ook kunnen worden gebruikt bij de beschouwing van fossiel materiaal. Daarom wil ik hier enige resultaten bespreken van recent onderzoek over het ontstaan van het 'nieuwe' kaakgewricht, dat een van de meest kenmerkende verschillen tussen reptielen en zoogdieren is en dat ik al eerder noemde.

Uit vele nieuwe vondsten is gebleken dat de zoogdieren zich uit de Therapsida hebben ontwikkeld en de aandacht is gericht op de Cynodontia, een in het midden Trias levende groep reptielen (o.a. Crompton and Jenkins, 1973). Binnen deze groep vormt het dentale een grote ventrocaudale plaat, die, naar nauwkeurig onderzoek aan spierafdruksels op skeletten, de aanhechtingsplaats vormt van de zich sterk ontwikkelende grote kaakspier, de masseter. Ook de temporalis, de andere grote kaakspier en de pterygoideus verschuiven hun insertie van de achter het dentale gelegen elementen der onderkaak naar het dentale zelf. De sterke ontwikkeling van de grote kaakspieren gaat gepaard met een sterke vergroting van het dentale naar dorso- en ventrocaudaal en tevens met een reductie van de achter het dentale gelegen onderkaaksbotten. De toenemende kracht van de beet moet een belangrijke selectiefactor zijn geweest in een tijd, waarin herbivore reptielen als prooi talrijk waren. Het dentale vormt, achter de gereduceerde kaakelementen langs, een uitsteeksel naar achteren dat de gewrichtsplaats van de onderkaak zeer dicht nadert. Dit uitsteeksel kan geïnterpreteerd worden als een versteviging van het contact tussen dentale en caudale onderkaakselementen; de toegenomen spierkracht en de meer voorwaartse aanhechting van de kaakspieren belastte immers ook de verbinding tussen de elementen van de onderkaak sterker. De toegenomen spiermassa, waarvan de resultante krachten in het kaakgewricht opwekte naar dorso-caudaal, heeft vermoedelijk een belangrijke rol gespeeld bij het transformeren van het caudale uitsteek-

sel van het dentale tot een gewrichtsuitsteeksel. Het werkte als een stut, die de neiging tot voorwaartse verschuiving van de post-dentale beenderen langs het dentale onder invloed van de toegenomen spierkracht verkleinde. Het nieuw ontstane gewricht ligt dus mediaal van het articulare-quadratum gewricht en beide liggen vrijwel op één lijn, die dwars op het mediane vlak staat. Zo is ook te begrijpen, dat het kaakgewricht bleef functioneren. Deze uiteenzetting laat zien, dat het consequent toepassen van mechanische principes volgend uit een toenemende spiergrootte in een bepaalde lijn van carnivore reptielen licht werpt op het ontstaan van het nieuwe gewricht (Barghusen and Hopson, 1970).

Opgemerkt dient te worden, dat de gehoorfunctie niet in deze beschouwing betrokken is en deze uiteenzetting geeft ongetwijfeld slechts één kijk op de factoren, die bij het ontstaan van het nieuwe kaakgewricht een rol speelden. De ideeën van Kermack (1972) die ook de gehoorfunctie ter sprake brengt, zijn geënt op gewrichtssituaties zoals die bij recente carnivore zoogdieren worden aangetroffen. De validiteit van zijn opvattingen kan pas getoetst worden indien gedetailleerde gegevens over de grootte en de richting van de krachten, opgewekt in het kaakgewricht van deze dieren, bekend zouden zijn. Vele andere verschillen tussen Mammalia en Reptilia, zoals endothermie, ontwikkeling van de hersenschors, ontwikkeling van het reproductieapparaat zijn buiten beschouwing gebleven, hoewel ook hiervoor theorieën zijn opgesteld die, hoewel niet direct verifieerbaar, toch de aandacht vestigen op terreinen van onderzoek, die na gedetailleerde studies directe of indirecte bewijzen over de aard van de reptiel-zoogdier overgang zouden kunnen opleveren.

Ik kan niet nalaten nog enige andere resultaten te vermelden van functioneel morfologisch onderzoek, waarbij de morfologie van vissen het onderwerp vormt. De kop van vissen is opgebouwd uit een groot aantal vrij los met elkaar verbonden onderdelen. De bewegingsmogelijkheden van de elementen zijn groter dan bij alle andere vertebraten. Het gering eigen gewicht van de afzonderlijke delen, veroorzaakt door het waterleven, gevoegd bij de hoge dichtheid van dit milieu, laten een weinig rigide constructie toe. Bij het openen van de bek bewegen zowel boven- als onderkaak, beide variëren ook in de breedte; samen met de kaak beweegt de wang van de vis zich naar buiten. De kieuwkorf bestaat uit 38 onderling articulerende kleine beenelementen, waarop de kieuwen zijn ingeplant. Deze liggen onder een serie plaatvormige elementen die onderling beweegbaar zijn en die de kieuwholte naar buiten toe kunnen afsluiten. Een gespecialiseerde kieuwboog steunt de tong en verbindt de kaken met de schedel. De schoudergordel maakt functioneel ook deel uit van de kop, articuleert met de achterzijde van de hersenschedel en vormt aan zijn voorzijde een groeve, waar het hart tegenaan ligt. In diezelfde kop liggen de

hersenen in een stijf omhulsel, vinden we behalve oog, oor en neus het voorste deel van het zijlijnsysteem, treffen we een menigte grote en kleine spieren aan, dat alles samengepakt in een uitwendige vorm, die aangepast is aan snelle voortbeweging in een milieu met grote dichtheid. Deze ontboezeming over de kop waarin geen rekening is gehouden met de vele sterk afwijkende typen van vissen geeft U een indruk van de complexiteit van de macromorfologie van een object, dat veelal tesamen met het schijfje citroen als oninteressant op de rand van het bord gelegd wordt.

Ook in dit geval geeft analyse van wat er gebeurt als een intact dier zijn kop gebruikt bij de voedselopname dieper inzicht in al deze vormonderdelen. Moderne roofvissen verkrijgen hun prooi door deze op te zuigen. Hiertoe neemt het volume van mond en kieuwholte in enkele tientallen milliseconden tot het zes- of tienvoudige toe, waarbij negatieve drukken gemeten worden van 3 à 4 meter water. Tegelijkertijd schiet de roofvis op zijn prooi af met een versnelling die meer dan 4 m/sec² kan bedragen en teweeggebracht wordt door de krachtige contractie van de lichaams- en staartspieren. De complexe regulatie van al deze simultane activiteiten is onderwerp van hedendaags meer fysiologisch georiënteerd onderzoek. Deze gegevens over de vormveranderingen, de optredende drukverschijnselen en de rol van de afzonderlijke spieren zijn verkregen door toepassing van technieken als electromyografie, elektronische drukmeting, snelle film- en röntgenfilmopnamen van intacte vrijzwemmende dieren en hebben tot een toenemend inzicht in bouw en ordening van de vormonderdelen geleid. Ook hier is een van de intrigerende vragen hoe dit complexe systeem zich ontwikkeld heeft in de loop van de evolutie. Onder de menigte vissen treffen we sommige typen aan, die in een beeldende maar onjuiste terminologie als levende fossielen worden aangeduid. Een relict van een belangrijke groep vissen, welker bloeiperiode samenviel met de tijd van de grote reptielen, is het geslacht *Amia*. Onderzoek heeft uitgewezen dat bij deze soort de gegenereerde negatieve druk bij het opzuigen van een prooi niet meer dan de helft bedraagt van bovenvermelde waarde. Ook bij *Amia* nemen alle onderdelen van de kop, inclusief de schoudergordel deel aan de serie bewegingen, die leidt tot het verzwelgen van de prooi. Het apparaat, bestaande uit de tongbeenboog, de branchiostegaalstralen en de bijbehorende musculatuur is minder ver gedifferentieerd dan in het eerste geval. De vorm, lengte en rangschikking van deze stralen bij *Amia* beperkt de uitzwaai-afstand van de kieuwdekselplaat en de branchiostegaalplaat, omdat er al spoedig aan de achterzijde van de zich vergrotende holte een lek ontstaat. Het is duidelijk dat het opvoeren van de zuigkracht alleen dan de kans op het verkrijgen van een prooi vergroot, indien deze kracht wordt uitgeoefend op het vóór de mondopening gelegen volume water dat de prooi bevat. Een vroeg ontstaan van een caudaal lek vermindert de efficiëntie van het zuigapparaat aanzienlijk. De grotere

rotatiemogelijkheid en de sterk gedifferentieerde musculatuur van het branchiostegaalapparaat bij moderne predatorische vissen leidt tot een toegenomen zuigkracht. Bij vroeger uitgevoerd uitsluitend structuuronderzoek ontsnapten deze aspecten van de prooiverwerving aan de onderzoeker, vooral ook omdat het systeem van stralen en spieren veraf ligt van de voorkant van de kop en de kaken.

De ruimtelijke relaties van de functionerende structuren zijn slechts te achterhalen indien structuur en bewegingsonderzoek hand in hand gaan.

Veel aspecten van de bouw en structuur van dieren zijn nog niet onderzocht of zijn voor verdere analyse alsnog ontoegankelijk. De veranderingen die in de loop van de individuele ontwikkeling van een dier optreden als gevolg van zich wijzigende functionele eisen komen gelukkig meer en meer aan de orde (de Jongh, 1968). Wanneer we voortgaan op de ingeslagen weg, daarbij strevend naar exactere formuleringen en quantificering van functies en vormen, kan dergelijk onderzoek een belangrijke bijdrage in de kennis van de, ons helaas niet meer zo duidelijk omringende, fauna leveren. Deze uitbreidende kennis van zuiver wetenschappelijke aard, draagt bij tot de cultuur van de samenleving en is op de eerste plaats daarom van maatschappelijke betekenis. Door bij de keuze van het object waaraan een probleem bestudeerd wordt, zich mede te laten leiden door elders in de Landbouwhogeschool bestudeerde organismen, die direct van praktische betekenis zijn, kan en wil dit vak een steentje bijdragen tot de kennis van dergelijke dieren.

Aan het eind gekomen van de rede, die ik ter gelegenheid van de aanvaarding van mijn ambt opstelde, spreek ik mijn dank uit aan Hare Majesteit de Koningin, die mij aan deze Landbouwhogeschool benoemde.

Het College van Bestuur van de Landbouwhogeschool dank ik voor het vertrouwen in mij gesteld, blijkens de voordracht voor het ambt van hoogleraar. Gaarne wil ik daaraan toevoegen, dat ik op mijn beurt veel vertrouwen in U heb bij het overwegen van verzoeken mijnerzijds ten behoeve van de Dierkunde. Hemelsbreed liggen wij het verst weg van het Salverdaplein (uitgezonderd de nieuwbouw van Hydraulica). Ik hoop, dat uit het oog uit het hart, niet op zal gaan en dat de uitzondering gevormd door de nieuwbouw van Hydraulica als gunstig teken moet worden gezien.

Hooggeleerde Dullemeyer, Beste Piet,

Jij was het, die mij vroeg in Leiden op de afdeling morfologie te komen werken aan het einde, dat ik tevens als begin zag van mijn studie. Voortdurend heb ik bij jou een kritische houding aangetroffen ten aanzien van de gevolgde werkwijze bij vakgenoten en bij jezelf. Ik ben ervan overtuigd, dat deze houding de juiste was en ik geloof,

dat bij mijn vorming in de morfologie, hoewel er sprake was van 'mutual influences', de dominantie duidelijk lag. De achting voor jou wil ik hier nog eens naar voren brengen en tevens wil ik de verwachting uitspreken, dat er nog een lange periode van samenspraak en samenwerking moge volgen.

Zeergeleerde Lucy,

Nooit eerder heb ik zo'n haastige eerste ontmoeting gehad met iemand, waarmee ik zo intensief zou gaan samenwerken. Ik ben blij, dat je mij je vertrouwen hebt geschonken en dat nog wel als Utrechts bioloog tegenover een Leenaar.

Ik hoop, dat we ook in het wetenschappelijk onderzoek voldoende verbindingen kunnen leggen voor een blijvende samenwerking.

Hooggeleerde Schoonhoven, Beste Louis,

Ik stel me veel voor van een langdurige en intensieve samenwerking tussen ons bij de verzorging van het onderwijs en de uitvoering van onderzoek. Uit onze contacten blijkt dat de voorwaarden hiervoor vervuld zijn. Het toekomstig nabuurschap zie ik daarom als zeer aantrekkelijk.

Leidse collega's en vrienden,

Juist omdat ik me als een vis in het water voelde op de afdeling Morfologie, heb ik waarschijnlijk zo goed naar andere vissen kunnen kijken. Wij hebben vele jaren van uitstekende samenwerking achter de rug, waarvan de waarde pas goed onderkend wordt bij een terugblik. Ook buiten het werk hebben de Leidse sleutels veel deuren voor mij geopend, waar ik graag binnen ging en met moeite weer wegkwam. Wageningen is niet ver, stroomopwaarts de Rijn volgen en links aanhouden. Ik hoop U hier vaak te ontvangen.

Zeergeleerde Bouw, Beste Job,

De Wet op de Universitaire Bestuurshervorming munt niet uit in goed geregelde voorzieningen, ook niet waar het betreft het opvangen van nieuwe docenten aan Universiteit of Hogeschool. Het was daarom, dat ik de ontmoeting met jou zo zeer op prijs stelde. Je wijst er weleens op, dat je in je periode bij de Dierkunde zoveel geleerd hebt; ik betreur het dan ook, dat onze ontmoetingen in de toekomst minder frequent zullen zijn, voor jou om bovengenoemde reden, voor mijzelf, omdat ik zoveel over Wageningen moest en moet leren. Hartelijk dank voor je introductie.

Leden van de vakgroep Dierkunde,

Reeds kort na mijn aankomst in Wageningen koos U mij tot vakgroepvoorzitter. Hoewel het gebrek aan alternatieven aan deze keus niet vreemd was, heb ik het toch als een teken van vertrouwen willen

opvatten. Wij hebben een tumultueus jaar achter de rug en de uitbouw van de Dierkunde in deze jaren 'van verdeling van armoede' zal ons nog voor vele problemen stellen. Ik meen, dat een openstaan voor elkanders eerlijke mening, ook indien die meningen botsen, een gezamenlijk voortgaan zal bevorderen.

Dames en Heren studenten,

De algemene Dierkunde die ik aan U doceren moet, bestaat eigenlijk niet. De colleges kunnen zo algemeen zijn, dat het geen Dierkunde meer is, ik wil ze liever echter zo vanuit de Dierkunde aan U geven, dat ze niet algemeen meer zijn.

Vroeger vertelde de docent de student wat hij moest doen. Hoewel sommigen nu menen, dat het andersom moet zijn, heb ik bewust voor een andere vorm van begeleiden gekozen. Door U te zeggen wat U niet moet doen, behoudt U een grote mate van vrijheid voor een eigen aanpak, het kenmerk van een echte studie, terwijl tevens tijdverlies aan overbodigheden vermeden kan worden.

De contacten, die ik tot op heden met U had, waren bijna zonder uitzondering plezierig en ik hoop en verwacht, dat dit zo zal blijven. Van mijn kant wil ik U graag verzekeren, dat ik mijn best wil doen om samen met U een gelukkige synthese tussen een biologische en een Wageningse opleiding te bereiken.

LITERATUUR

- BARGHUSEN, HERBERT R., and HOPSON, J. A., Dentary-squamosal joint and the origin of mammals. *Science* vol. 168: 573-575, 1970.
- CROMPTON, A. W., and JENKINS, F. A. Jr., Mammals from reptiles, a review of mammalian origins *Ann. Reviews of Earth and Planetary Sciences* vol. 1: 131-155, 1973.
- DULLEMEYER, P., The mutual structural influences of the elements in a pattern. *Arch.Néerl. de Zoologie*, Tome XIII, 1 suppl.: 74-88, 1958.
- DULLEMEYER, P., Evolution of Patterns and patterns of evolution. *Forma et Functio*, vol. 3: 223-232, 1970.
- GANS, C., Strategy and Sequence in the evolution of the external Gas exchange s of ectothermal Vertebrates. *Forma et Functio*, vol. 3: 61-104, 1970.
- HILL, A. V., The dimensions of animals and their muscular dynamics. *Science Progr.* 38: 209-230, 1950.
- JEUKEN, M. J., Function in biology. *Acta Biotheor.* 13.1: 29-46, 1958.
- De JONGH, H. J., Functional morphology of the jaw apparatus of larval and metamorphosing *Rana temporaria* L. *Neth.J. of Zoology*, 18(1): 1-103, 1968.
- KERMACK, K. A., The origin of mammals and the evolution of the temporomandibular joint. *Proc.Roy.Soc.Med.*, 65: 389-392, 1972.
- KLAAUW, C. J. VAN DER, Cerebral skull and facial skull. *Arch.Néerl. de Zoologie*, VII: 16-37, 1945.
- LIEM, K. F., Functional Morphology of the head of the Anabantoid Teleost Fish *Helostoma temmincki*. *J. Morph.*, 121: 135-158, 1967.
- WASHBURN, S. L., The relation of the temporal muscle to the form of the skull. *Anat.Rec.*, 99: 239-248, 1947.