

ANIMATIE

door Prof. Dr. J.W.M. Osse



Voordracht gehouden op 18 februari 1999 door J.W.M. Osse bij zijn officiële afscheid als hoogleraar in de Algemene Dierkunde aan de Landbouwniversiteit te Wageningen

ANIMATIE

GEACHTE TOEHOORDERS

"Ach welnee, een koe is toch voor meer dan 90% het product van de veeteelt". Het is al bijna 10 jaar geleden dat ik bij een bijeenkomst in Utrecht over het welzijn van landbouwhuisdieren die uitspraak hoorde. De ongehoorde arrogantie. Een deskundige sprak! Als door een horzel gestoken stond ik op en riep uit dat een dergelijke claim blijk gaf van wanbegrip en stuitende onwetendheid, zeker op een dergelijke bijeenkomst. In één koe komen meer dan 1000 miljard (10^{12}) cellen voor van meer dan 210 typen en functies, nog afgezien van een detaillering van hersen- en bloedcellen. Daaraan hebben veeartsen en veetelers maar zeer weinig toegevoegd. Al die onthutsende complexiteit heeft zich zelfstandig, onder gunstige milieuomstandigheden uit één eicel ontwikkeld. Dát systeem, dat geeft melk!

Tekent zo'n uitspraak van een "deskundige" (denk aan "Oost-Europa deskundigen") het gebrek aan kennis, inzicht, gevoel en inleving dat wij bij de ontmoeting met dieren hebben? Bijna even onverantwoord als bovenstaande uitlating over die "zelfgemaakte koe" zou het zijn "dat gebrek" aan kennis aan de kaak te stellen. Plausibele veronderstellingen en gegeneraliseerde meningen komen vooral aan het eind van dit verhaal. Een verhaal waarin ik zal proberen Uw beeld van dieren wat meer breedte en diepgang te geven, dat beeld van contour te voorzien, want daarmee heb ik me de laatste 40 jaar bezig gehouden, dat beeld, die constructie van dieren, waarom dieren zijn als ze zijn! Een verhaal dus over animals, organismen met een naam afgeleid van anima, dat adem, ziel, geest betekent. Georganiseerde levende wezens, die ervaringen opdoen vanuit de buiten- en hun

eigen binnenwereld, en het vermogen tot beweging, voedselopname, stofwisseling en voortplanting bezitten. Ik hoop, met enig animo, deze animals opnieuw te animeren, te re-animeren (= van hun werkelijke ziel te voorzien) omdat ik denk dat dat hard nodig is. Verstedelijking, gebrek aan natuur, en TV (passieve natuur) leiden af van eigen waarneming en daardoor van diepere en vooral stillere appreciatie van de natuur. Want, wat je zelf doet, maakt of schrijft, beklijft beter. Die natuur is om ons heen en in ons zelf. Want ook wij zijn in heel veel opzichten dieren. Wanneer je b.v. neuronen van mens, hond, kikker en vis vergelijkt, of spiervezels, qua bouw en werking, moet je van goede huize zijn om verschillen vast te stellen en te meten, verschillen van een andere orde bedoel ik, dan verschillen die ook bestaan binnen de neuronen of spiervezels van één mens, één hond, één kikker of één vis. De verschillen tussen die klassen van organismen bestaan enerzijds in hun DNA, maar worden zichtbaar in de organisatie op systeemniveau en op dat van het intacte complete functionerende organisme, met zijn gedrag als zenit van de onderliggende complexiteit. Op dit gedragsniveau zijn de verschillen overigens deels minder goed bekend, minder vanzelfsprekend, minder zeker dan vroeger. Voorwaar, een nieuw en onverwacht resultaat van voortgaand wetenschappelijk biologisch onderzoek. Droefheid en andere emoties, moreel gedrag en altruïsme, bewustzijn en vooral zelfbewustzijn waren exclusief menselijke eigenschappen totdat de nauwkeurig waarnemende en registrerende ethologen concludeerden dat veel van deze eigenschappen ook te vinden zijn bij sommige dieren en tenminste bij onze naaste verwanten, de mensapen (F. de Waal, 1995) Met betrekking tot het zelfbewustzijn heb ik onlangs van een psycho-neuro-

farmacoloog gehoord dat in hun analyse van de werking van het brein, van de stof-geest interactie" nog geen behoefte is aan het invoeren van het tamelijk lastige begrip "zelfbewustzijn". Anderen zijn het daarmee geheel oneens.

Ik wil even terug naar de appreciatie van de natuur en speciaal van dieren in onze huidige cultuur. Een somber scenario schetst dat de allerkleinste kinderen opgevoed worden "met wat een kip is en wat die zegt" (grootvader worden brengt je weer terug to basics!) maar dat al spoedig het echte dier niet genoeg is en vervangen wordt door tot leven gebrachte fantasie-dieren met zeer vaak grote oren en misselijke trucs t.o.v. hun mededieren, animatie heet dat. Het werkelijk verwonderlijke en bewonderenswaardige van de natuur, waarschijnlijk omdat je je daarvoor enige inspanning moet getroosten, wordt minder zichtbaar en daardoor te weinig geapprecieerd. Zoals overal in de cultuur en natuur om ons heen, je moet er wat voor over hebben. Vragen moet je stellen aan die natuur, bij voorkeur gebaseerd op enige kennis. Zeesterren en zee-egels b.v. paren niet (het zou ook niet meevallen) maar staan hun geslachtsproducten, op hoop van zegen, af aan het kustwater. Maar hoe komt het dat in die eindeloze verdunning van zaadcellen en eicellen er nog aanwas is van de populatie? Wel, omdat die voortplantings-activiteiten nauwkeurig gesynchroniseerd blijken te zijn op maanstand, seizoen en getij, de partners zien elkaar niet maar zijn toch synchroon actief. En effectief is het ook! De meeste van de talrijke zaden van éénjarige kruiden gaan niet onmiddellijk kiemen maar wachten een winter lang op het sein om te starten. Welk sein? Is het rood of groen? Van waar komt het, hoe wordt dit door het zaad waargenomen, hoe doorgegeven,

waaraan? Wanneer dergelijke vragen, misschien nog veel eenvoudiger vragen en ook vragen over fenomenen in de levensloze natuur achterwege blijven, niet worden gesteld, de dingen om ons heen vanzelfsprekend worden, dan dreigt de appreciatie van de natuur buiten en in ons, verloren te gaan. Het is een wisselwerking tussen inzet en inzicht, waardoor dat bijzondere verwonderlijke, niet vanzelfsprekende van de natuur zichtbaar wordt. Als die appreciatie ontbreekt worden de dagen grauw en eenvormig, ontwijkreacties treden op : te veel bier, uren rondhangen op onduidelijke plaatsen, vervuld van saaiheid leidend tot wrevel, in de hoop op ontsnapping aan die eentonige werkelijkheid. Interesse voor de natuur en daaronder fascinatie voor dieren is voor velen zingevend. Vooral, wanneer deze uit de mensen zelf voortkomt, op amateurniveau beoefend wordt. Ik achtte het nuttig met deze preambule te beginnen omdat echte interesse wellicht nodig is om het volgende te kunnen pruimen.

Zoologie; biologie kijkend naar het complete dier

De afgelopen decennia waren ongunstig voor de zoologie en goed voor de moleculaire biologie. Met een enorme intellectuele inspanning, voorzien van heel veel geld en nieuwe technieken zijn in de biologie op moleculair, soms op cellulair niveau nieuwe werelden geschapen, of het nu gaat om de overeenkomende homeoboxgenen bij b.v. fruitvlieg, vis en mens of om mechanismen die via signaalstoffen (o.m. hormonen) en receptoren, cellen aanzetten tot bepaalde activiteiten.

In de biologie heb ik altijd, ook in de vele colleges die ik heb gegeven, drie invalshoeken onderscheiden: de principiële eenheid van alle levende organismen, de

enorme verscheidenheid (tegenwoordig biodiversiteit genoemd) en de continuïteit van de opeenvolgende generaties van soorten. Die eenheid kan eigenlijk alleen goed op cel- en moleculair niveau bestudeerd worden. Hoewel al lang vermoed zijn de bewijzen daarvoor, overtuigend en overstelpend, pas de laatste decennia verkregen uit moleculair en cellulair onderzoek. Op dat niveau, in de moleculaire- en celbiologie, ligt ook diè eenheid diè niet alleen de grondslag vormt van de huidige biotechnologie, maar ook van het vergelijkend biologisch onderzoek bij dieren in geneeskunde en farmacologie. Verscheidenheid, het beschrijven, het ontstaan, de verspreiding en de geschiedenis van soorten en families is een kernveld van de biologie met weinig beoefenaren. Hier is een groot gebrek aan fondsen.

Continuïteit, succesvolle voortplanting in genetische zin en qua overleefkans van de nakomelingen, mogelijk gemaakt door de benutting van externe energiebronnen, leidt tot voortzetting van de soort. Meestal wordt de erfelijkheidsleer, de studie van chromosomen, genen, DNA, geslachtscellen en ontwikkeling alsmede de studie van evolutie onder deze invalshoek samengevat.

Wat is dan de plaats en betekenis van studie op het organisme niveau, van daaruit afdalend naar de cel en opklimmend naar analogiën tussen soorten? Waarom moet je op dat niveau studies blijven doen? Het antwoord op deze en onderliggende vragen wil ik hieronder geven, aangestoken in de huidige tijd tot het afleggen van rekenschap. John Henry Newman deed dat al in 1865 in zijn "apologia pro vita sua".

Genealogische hiërarchie ecologische hiërarchie

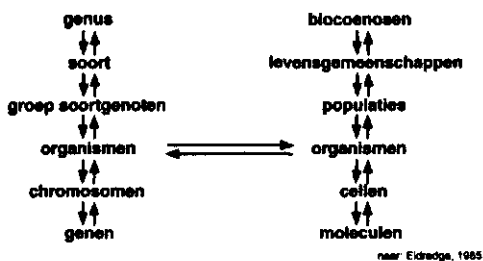


Fig. 1

Schema van de genealogische en ecologische hiërarchie in de biologie, die op het niveau van het organisme met elkaar verbonden zijn (naar Eldredge, 1985).

Organismale benadering

De organismale benadering, het integratieniveau van het intacte organisme is in feite de meest voor de hand liggende in de biologie, veel ouder dan de weg naar Kralingen. Aristoteles legt in zijn *Historia Animalum* reeds de relatie tussen structuur en functie: "Vogels met zwemvliezen leven zonder uitzondering in de nabijheid van zeeën, rivieren of plassen, omdat ze van nature verblijven op plaatsen passend bij hun bouw" (Moore, 1988).

Organismale biologie start met het onderzoek vanuit de dagelijkse (voorwetenschappelijke) ervaring. Vragen over het hoe en waartoe van de bouw van dieren zijn oeroud. De studie van het organisme verbindt ook twee onderscheiden hiërarchische niveaus in de biologie (Eldredge 1985; fig 1). De genealogische hiërarchie wordt gevormd door taxa, er zijn steeds nieuwe individuen die het genoom van die soort dragen en gegroepeerd zijn in lokale populaties, subspecies, species, families etc. De continuïteit in de kiembaan houdt deze hiërarchie in stand. In de andere, op economie, energie, gerichte hiërarchie nl. die bestaande uit cellen, organismen, populaties, lokale gemeenschappen, biocoenose zien we een andere hiërarchische reeks. Die reeks gaat over het overleven, voedsel vergaren op steeds grotere schalen van integratie. Het boeiende is nu dat tussen die beide hiërarchieën het intacte organisme de meest duidelijke schakel vormt, een sleutelpositie inneemt, zowel als lid van een lange reeks verwanten als als onderdeel van de harde wereld waarin de strijd om voedsel, schuilplaats etc. gestreden wordt. Naast bovenstaande rol van het organisme als schakel tussen hiërarchieën in de biologie zijn er andere belangrijke argumenten voor de studie van het intacte organisme.

Onze eerste ervaring met dieren is met intacte levende dieren, met organismen, niet met cellen, genen of populaties. Andere argumenten voor organismale zoologie zijn: dat de vergelijkende studie van biodiversiteit er centraal staat, dat het organismen zijn die het eerste aangrijpingspunt vormen voor natuurlijke selectie en evolutie, terwijl bovendien op het organismale niveau het topniveau van regel- en stuurmechanismen dat in de biologie te vinden is, wordt aangetroffen.

Tenslotte geldt dat ook in teelt het organisme centraal staat, hoewel aandacht voor verschijnselen optredend in groepen van dieren groeit.

Dieren, functionele constructies

Binnen die organismale biologie hebben wij ons met de functionele morfologie, met de verklaring van de architectuur van dieren, bezig gehouden. De keuze voor het bestuderen van het intacte functionerend organisme leidt echter tot tenminste drie problemen, n.l. :

- 1) hoe analyseer je dat geheel en weerstaat het geheel die analyse?
- 2) wat is de rol van het experiment in die benadering?
- 3) hoe voer je de dynamiek van het dier in de tijd in?

Laten we deze problemen nader bezien. Onderzoek vergt analyse: soms heel gedetailleerd. Op organismaal niveau is dat lastig omdat dat meestal uiteenleggen, vastleggen, doden, fixeren, kleuren etc. vergt waarmee de clou van het intacte organisme verloren lijkt te gaan. Dit is een methodologisch probleem dat aangepakt kan worden door gebruik te maken van non-invasieve methoden zoals high speed film, video en röntgentechnieken en ook van MRI. Een tweede probleem betreft ook de methode, nl. de moeilijke plaats van experimenteel onderzoek aan

architectuur bij dieren. Experimenteel gewijzigde dieren, cheetah's met het beenwerk van antilopen, vissen met snavelachtige snuiten zijn hersenspinsels. Ze bestaan slechts in de geest van kunstenaars en, dat terzijde, zijn nu te bezichtigen in een tentoonstelling die in het Arnheems museum voor Moderne Kunst gehouden wordt. Hersenspinsels, bij analyse van dat woord blijkt dat zelf een kluwen te zijn. Om zonder dit type experimenten tot verifieerbare conclusies te komen zijn er gelukkig drie andere wegen : a) het werken met fysische, mathematisch en/of materiele modellen die je naar believen kunt veranderen; b) het bestuderen van verwante soorten, dus door gebruik te maken van experimenten van de natuur zelf en c) de laatste tijd door gebruik te maken van mutante vormen van een soort waarbij slechts één element van de architectuur gewijzigd is en de rest hetzelfde is gebleven. Zo hebben wij bij ons werk aan het zwemmen van vislarven ook high speed video-opnamen geanalyseerd (500 bldn/sec) van een zebra vislarve met een mutatie, waardoor de staartvin zich niet ontwikkelt. Chirurgisch of anderzijds ingrijpen in het intacte organisme, behalve in het geval van het gericht en nauwkeurig aanbrengen van kleine laesies in het centrale zenuwstelsel, werkt meestal niet omdat gemakkelijk te grote en te onafgegrensde ingrepen worden gepleegd en de interpretatie van de verkregen resultaten onmogelijk wordt. En, last but not least, experimenteren met dieren vergt vooraf uitvoerige ethische overwegingen, naast de toestemming van een dierexperimentcommissie de toestemming van jezelf. Experimenteren blijft dus lastig.

Het derde probleem bij de studie van de dierlijke architectuur is hun dynamiek in de tijd. Van bevrucht ei tot het volwassen stadium ontwikkelen organismen zich om

een beeld te gebruiken "van een minihorloge via reiswekker, klok en pendule tot een functionerend staand horloge" zonder het kloppen van het "hart" ook maar eenmaal te onderbreken. De tijd is de vierde dimensie van de morfologie. Het sediment van de tijd op geologische en macro-evolutionaire schaal is te vinden in fossielen. En ook die tijdschaal hoort erbij. Architectuurstudie omvat dus ook ontwikkelingsbiologie en de studie van fossielen.

Kernvragen

Kernvragen in de functionele morfologie van dieren richten zich op de verklaring van de aanwezige vorm, de oorsprong daarvan, op de verklaring van details in de constructies en de daarbij gebruikte materialen, dit alles in relatie tot functie, gedrag, milieu en tijd (evolutie).

En met die vraag naar de oorsprong raken we meteen aan een vaak veronachtzaamd punt. De natuur uitgezonderd is allès wat je ziet door de mens zelf vervaardigd met vooraf een uitdrukkelijke doelstelling. Dat is gebeurd volgens de ontwerpmethodede; functie-eisen vaststellen, eisen formuleren t.a.v. kosten (incl. materialen), het maken van het ontwerp, de uitvoerbaarheid toetsen, keuze van toe te passen materialen, uitvoeren van bewerkingen en tenslotte het toetsen van het gemaakte product aan de gestelde eisen t.a.v. de functie, m.a.w. werkt het? Of het nu op micro- of macroschaal is, onze architectuur is of hoort te zijn de realisatie van een set eisen, sommige stringent (b.v. stevigheid), andere rekkelijk (b.v. harmonie of schoonheid). In de functionele morfologie worden we geconfronteerd met het omgekeerde, we treffen complete dieren aan, groot en klein, in het water of op het land, hard of zacht, ontroerend of afstotelijk, lief of vals, ten naaste bij 1.033.614 soorten (Wilson, 1992) en niemand heeft de

blauwdruk, het plan ooit gezien. U gelieve zich daarbij te realiseren dat deze recente "miljoen" soorten niet meer dan 1 à 2% is van wat er ooit in de biosfeer op aarde te zien is geweest. Die andere 98% zijn uitgestorven soorten. Die dieren bestaan zoals gezegd uit talloze cellen, bijeengezet in weefsels, in organen in een intact groeiend organisme zonder dat we het ontwerp kennen. Behalve het historische bouwplan is er ook geen ontwerp, geen plan, wel een complexe som van effecten. Daarom noemt Richard Dawkins zijn eerste boek over evolutie "The blind watchmaker". Als verklaring van het aangepast zijn, het economisch functioneren, de zuinige bouw van dieren hebben we alleen het principe van de natuurlijke selectie in een veranderend milieu, het principe dat het betere de vijand is van het goede. Dat principe, tesamen met het historisch gegeven bouwplan zou een verklaring moeten geven voor het aangepast zijn, de efficiëntie van bouw en werking en het passen van dieren in hun milieu. Omdat dat een hoge wissel trekt op het voorstellingsvermogen, noemt Richard Dawkins zijn volgende boek dan ook: "Climbing Mount Improbable". Ook al in Darwin's tijd waren heel bijzondere dierlijke constructies, zoals ons oog, aanleiding tot kritiek op de afstammingsleer omdat onduidelijk was of en welke de overlevingskansen waren van constructies intermediair tussen een lichtgevoelige pigmentvlek en een oog met lens, pupil, retina etc. Hier liggen vele nog onbevredigend beantwoorde maar boeiende vragen te wachten op toekomstig onderzoek.

De wetenschappelijke formulering van de vraag wordt dan: welke verklaring is er in functioneel opzicht voor deze gegeven vorm van een dier of van een onderdeel in het licht van evolutie door natuurlijke selectie, in de context van de historische factoren, beperkingen,

(constraints) die, vervat zitten in de continuïteit van het levende. Want, de afstamming van iets van vroeger betekent ook een vastgestelde context, een bouwplan. En, deze vraag is nog incompleet, want zelfs als je de functies weet waarop geselecteerd is, dan nog is dat geen antwoord op de vraag naar de causaliteit, de reeks van oorzaak-gevolg relaties die b.v. maken dat er op die plaats, op die tijd, in die zaak zich een grote hoektand ontwikkelt. Die causale vraag laten we nu even terzijde, deze is heel belangrijk, nu en in de toekomst, om het organismale niveau te koppelen aan het moleculair celbiologische niveau, alsmede aan de ecologie.

Methoden

Hoe verklaar je iets wat er al is, welke methoden zijn er? Wij gebruikten het volgende schema: analyse van de bouw, studie van de functie(s) bij het levende intacte dier, het modelleren van die functie, het optimaliseren van het model naar energie en materiaalgebruik en vanuit een gegeven historisch bouwplan. Neem dit model als je hypothese en vergelijk die met de werkelijkheid. Kwantitatieve modellen vergen meer kennis van fysische en chemische wetten, leiden tot gekwantificeerde hypothesen, maar hebben boven kwalitatieve modellen het aanzienlijke voordeel dat de toetsing nauwkeurig er kan worden uitgevoerd en daarom meer zekerheid verschaft. Deze lastige route wordt en werd niet altijd gevolgd. Het is simpeler om van de aanwezige vorm de functie af te leiden en dan de vorm-functie relatie te leggen. Maar dat is niet toelaatbaar of tenminste erg riskant. Je kunt altijd wel een functie verzinnen, die de betreffende structuur verklaart, m.a.w. verklaart wat je al weet. Deze weg leidt tot groene tafelbiologie, geeft antwoord op alle gestelde

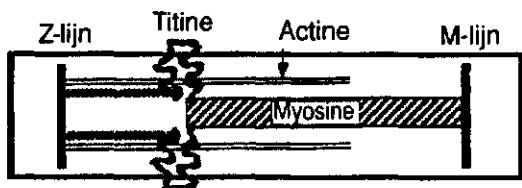
vragen. Ik noem dat Roodkapje functionele morfologie; "Grootmoeder wat heeft U grote ogen" etc. en dat dit geen bestaansrecht heeft is duidelijk. Sterker nog, zulke gemakkelijke meestal onjuiste verklaringen van structurele aanpassingen hebben in het verleden de toch al zelfingenomen fysici, astronomen en chemici een gemakkelijke doch terechte scoringskans geboden t.o.v. de biologie. Hiervan wordt, dit terzijde, nog altijd gebruik gemaakt als het op het verdelen van geld aankomt, bij NWO bijvoorbeeld. Heersende ideeën over wat moderne biologie is zijn veelal antiek en veranderen uiterst traag. Vorige week pas heeft de minister schoorvoetend ingestemd met ook voor de biologie een 5-jarige opleiding. Maar, genoeg over frustraties, nu verder naar dieren.

Bij de studie van architectuur, vorm-functie-omgeving relaties is het nuttig drie niveaus te onderscheiden. Hier maak ik onderscheid tussen

- 1) Binnenhuysarchitectuur, het interieur (Studio 2000 als u wilt),
- 2) "Gestalt" architectuur, het exterieur, de uitwendige vorm van het geheel, harmonie, kleur, tekening, details in de afwerking en
- 3) Vergelijkende architectuur, analoge constructies bij verwante dieren die uitgelegd kunnen worden vanuit de interactie tussen verschillende soorten, die bijeen in één habitat voorkomen.

Het wordt tijd om dit verhaal wat op te fleuren met voorbeelden, van opklimmende grootte niveaus, ten dele uit onze groep afkomstig.

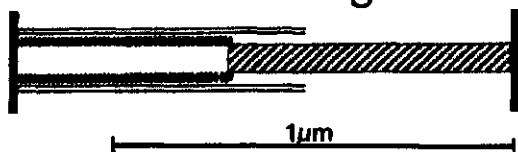
Titine molecuul in rust



Verkorting



Uitrekking



Schema van een halve sarcomeer

naar Spierts et al 1999

Fig. 2

Het titine molecuul en zijn rol als begrenzing van de rek van een sarcomeer (naar Spierts et al., 1999).

Voorbeelden

Binnenhuisarchitectuur, het interieur van dieren, niveau van de ultrastructuur. Spieren hebben een grote variatie aan taken, snelle of langzame contracties, kortdurend of aangehouden, vanuit een uitgerekte toestand of binnen de rustlengte. Het is daarom niet te verwonderen dat er vele typen van dwarsgestreepte spieren voorkomen, aeroob of glycolytisch, met één, enkele of vele eindplaatjes voor de innervatie. Gebleken is (Van Leeuwen et al., 1990) dat bij zwemmende vissen de spieren links actief worden, terwijl de staart nog naar rechts slaat. In zo'n uitgerekt wordende, actieve spier wordt elastische energie opgeslagen, waardoor het begin van de retourslag start met een grote kracht. Igor Spierts (die over een paar maanden doctor wordt in de Landbouwwetenschap) heeft de enorme eiwitmoleculen bestudeerd die naast het contractiele systeem in een sarcomeer van een dwarsgestreepte spier voorkomen, titine geheten. De grafiek van uitrekking en bijbehorende kracht (stress-strain) van die afzonderlijke moleculen heeft hij gemeten in een lab van een oud-student in de States. Uit snelle filmbeelden van zwemmende vissen, bepaalde hij de maximale kromming van het lichaam en de bij die kromming behorende rek in de sarcomeren. De titine moleculen worden gekarakteriseerd door het bezit van een rekdomein op moleculair niveau, een "zig-zag zone" (fig. 2) met een totaal elastisch gebied, dus vrijwel zonder hysteresis (energieverlies). Bij volwassen vissen komen er vòòr en achter in de lichaamsspieren verschillende isovormen van titine voor passend bij de daar optredende rek. Achter in het lichaam zijn de moleculen langer dan vooraan; de uitrekking achteraan is ook het grootst. De correlatie tussen grootte en architectuur, functie en plaats van toepassing van deze structurele eiwitten is treffend. Larven van vissen (lengte

b.v. 5 mm) bezitten in hun sarcomeren kortere en dus stijvere titine, overeenkomend met verwachtingen over de zwemslagverschillen tussen larve en adult. Ik vind het heel intrigerend dat de isotypen van deze eiwitmoleculen, lengte ongeveer 1 micrometer, verschillend in rekdomeinen op de schaal van nanometers, exact passen bij de verschillen in lichaamskromming.

Macroscopische architectuur

Subtiliteit en doelmatigheid, het gevolg van het beklimmen van Mount Improbable vinden we bij de nekconstructie van grote grazende zoogdieren. Beschouwd als een model is hier sprake van een zware kop, een grote massa, die hangt aan het eind van een omhoogstekende balk (fig. 3). Wat verwachten we hier voor constructie? Wat zijn de mechanische eisen? Welke materialen zou je hier verwachten? Aan welke functie-eisen moet die constructie voldoen? Je verwacht vanwege het grazen, het wenden van de nek naar links en naar rechts en het omhooghouden van kop en nek in rust een flexibele constructie. Grazers zijn ca. 10 uur per etmaal bezig met het oogsten van planten, vleeseters met een geschikte prooi zijn per etmaal in een half uur klaar. Ook een paard graast lang, de lippen bereiken de grond, de nek is gebogen, de nekband uitgerekt. De toch gewenste stijfheid van zo'n flexibele constructie kan met spieren en/of met banden geleverd worden. Met alleen spieren zou er permanent een grote en energetisch kostbare spierkracht vereist zijn. Beter is ophanging van kop en nek met stevige collageenbanden. Het nadeel van collageen is echter dat het een zeer grote kracht vergt om die band te rekken bij het grazen. Hoe kan je de gewenste beweeglijkheid en de gewenste stijfheid met elkaar verzoenen? Het materiaal

van de nekband blijkt voor een deel uit collageen maar voornamelijk uit elastine te bestaan. Dit samengestelde materiaal heeft een kracht-uitrekkingcurve die de samenstelling uit twee soorten bindweefselvezels suggereert (fig. 4). Zoals de figuur toont is er voor een beperkte rek slechts een kleine kracht nodig. In die fase wordt het elastine gerekt en de collageen vezels bereiken hun longitudinale orientatie in het ligament. Dan bereikt de kop de grond. Verdere uitrekking in het steile deel van de curve vereist een veel grotere kracht per unit strain. Deze opbouw maakt het goedkoop om de kop tijdens lange graasperiodes naar beneden te houden en ook is er slechts een geringe spieractiviteit nodig voor de ruststand, slaapstand (met nek en kop) van het dier in de normale positie (zie Alexander, 1988, voor meetwijze, details en vergelijking van soorten).Treffend is hoezeer op het niveau van een macroscopische constructie, van een mechanisme als geheel, plaats, materiaal, bevestiging en eigenschappen van onderdelen tesamen één functionerend geheel vormen, vermoedelijk geoptimaliseerd naar gebruik van energie en materiaal. Niet samenvallende eisen van functies leiden blijkbaar ook in de architectuur van dieren tot compromissen..

Weer gaan we een niveau verder. Vergelijkende architectuur van in hetzelfde habitat voorkomende soorten, planteneters en vleeseters, hoefdier en roofdier, antilope en jachtluipaard. De vraag is waarom de constructie van een cheetah niet zodanig is aangepast dat de prooi altijd gepakt wordt en niet in 9 van de 10 keer wordt gemist? Succesvol prooivangen biedt ongetwijfeld selectief voordeel. Beschouwen we een model van een bewegende ledemaat: het traagheidsmoment van een

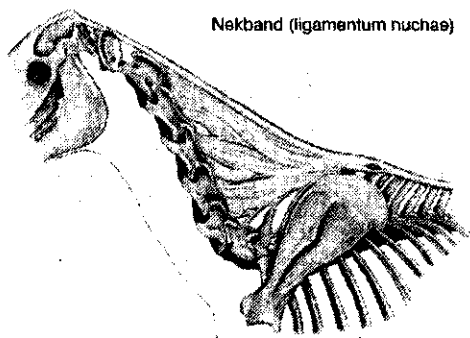


Fig. 3
 Beeld van de "elastische" nekband van een paard (naar Popesko, 1977).

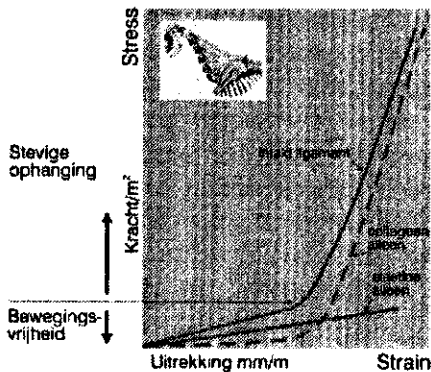
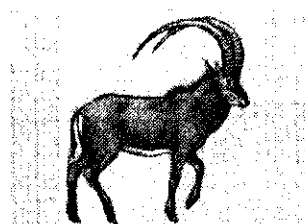


Fig. 4
 Schema van de relatie tussen spanning, kracht per oppervlak van de dwarsdoorsnede en uitrekking bij een nekband. Let op de aanwezigheid van een meer horizontaal en van een meer verticaal deel van de curve. Dit is het gevolg van bewegingsbegrenzing door verschillende materialen.

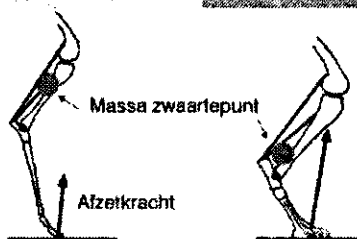
roterende poot hangt af van de totale massa en de verdeling daarvan langs de lengte van de poot (fig. 5). Massa ver van het draaipunt van de poot maakt het traagheidsmoment kwadratisch hoger. En dat traagheidsmoment (I) bepaalt de energetische kosten van het roteren van een poot tijdens het rennen ($1/2 I\omega^2$, ω is de hoeksnelheid). Poten worden bij het rennen versneld en afgeremd bij het neerzetten. Een jachtluipaard heeft 2 à 3 keer zoveel energie nodig als een antilope voor de achterwaartse pootrotatie (Van Ingen Schenau, 1992). Bij een supersprint is een roofdier daarom sneller uitgeput en ontsnapt de antilope op den duur altijd. Maar waarom is er dan geen cheetah met antilope-poten? Dat lijkt een aardige oplossing, maar de vereiste hoge afzetkracht (zie fig. 5 voor voetreactiekracht) voor een bliksemsnelle sprint vergt krachtige onderbeenspieren; de enorme buigkrachten op de voetwortelbotten vereisen korte en stevige, dus zware, botten en het toeslaan op de prooi vergt krachtige (hoewel ultralicht gebouwde) klauwen met bijbehorende spieren. En deze delen kunnen niet anders dan aan het einde van die poot zitten. Daardoor heeft deze een groot traagheidsmoment. Zo heeft elke leefwijze zijn eigen set eisen, gerealiseerd in de bouw. Er staat geschreven: "je kunt niet God en de Mammon dienen". Dat is beslist een mooiere en ook hygiënischer uitspraak dan de dagelijkse term die wij daarvoor gebruiken: "van twee walletjes eten".

Ook bij vissen zie je die "incompatibilité des constructions". De efficiëntie van de voedselopname is door Nagelkerke en Sibbing (1997) kwantitatief bestudeerd bij drie soorten inheemse vissen: brasem, kolblei en blankvoorn. Brasem is een prima filteraar maar hij weet geen raad met grotere zoetwatermosseltjes.



Antilope
(Herbivoor)

Jachtluipaard
(Carnivoor)



Vergelijkende architectuur

naar: Verbruggen-Schneeu, 1962

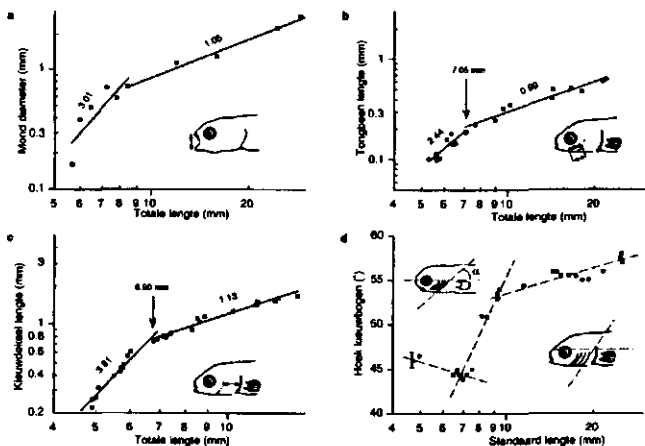
Fig. 5

Schema van de verschillen in bouw, positie van het zwaartepunt en de voetreactiekrachten bij een herbivoor en een carnivoor zoogdier. Bij dezelfde kracht van de kuitspieren heeft het roofdier een veel grotere sprintkracht. Het hoge traagheidsmoment van de meer gedrongen pootbouw (verhouding femur, tibia en metatarsus) bij roofdieren leidt spoedig tot vermoeidheid bij de achtervolging. Het grote moment van de kuitspieren bij het hoefdier zorgt al bij lage verkortingsnelheid van de spier voor een grote streksnelheid van het enkelgewricht.

Kolblei zowel als blankvoorn eten sneller, grotere mosselen. Juist dergelijke, aan de uitrusting van het dier gebonden verschillen, structureren de samenleving van verwante soorten in één habitat, leiden tot verdeling van resources en leveren dus inzicht in de samenhang in een levensgemeenschap. Hiermee worden de eerder gedane beloften over het belang van het niveau "intact organisme" goed geïllustreerd.

Er is tenminste nog een aspect van de functionele morfologie dat beslist aandacht moet krijgen, nl. de rol van de tijd. Wanneer we dat doen zien we bijna altijd een grote dynamiek van de vorm, zowel in de inwendige als in de uitwendige architectuur. Gezien de rol van natuurlijke selectie zouden we dat ook verwachten. Een jeugd stadium heeft meestal een andere voedselvoorkeur, een andere schuilplaats en dus een andere milieupreferentie dan een volwassen diersoort. Wij hebben de laatste jaren de dynamische morfologie van groei en ontwikkeling van vislarven bestudeerd in een poging de logica (in natuurwetenschappelijke zin) van die snelle vormveranderingen te achterhalen en mede daardoor de gewenste kennis voor teelt en kweek te verruimen. De vragen zijn: waarom zijn de grootte-verhoudingen tussen kop, romp en staart bij de juist uitgekomen larve zo verschillend van die bij de jeugd vorm? Hoe wijzigen die verschillen zich tijdens de groei? Zijn er opvallend veranderende milieu-invloeden tijdens de larvale periode? Zien we de effecten daarvan terug in groei, bouw en functie?? Geldt dat voor alle soorten vis en in dezelfde mate? etc. Heel summier wil ik U daarover een paar inzichten overbrengen. Uit beelden van karperlarven (al door de Romeinen gekweekt in Europa) van 5, 10 en 20 mm lang blijken grote verschillen in bouw. Vissen hebben relatief kleine eieren en meestal

weinig of geen broedzorg. Het zijn de kleinste, zelfstandig levende Vertebrata, de kleinste larven zijn die van de ansjovis: 2 mm. lang. Met die zeer beperkte uitrusting moeten ze zwemmen, eten, ontsnappen aan gevaar en tegelijk groeien en verder differentieren. Aangezien de hoeveelheid dooier initieel het budget bepaalt, verwachten we prioriteiten en posterioriteiten in de groei. Een snelle ontwikkeling van het apparaat voor voedselopname en van het zwemapparaat is noodzakelijk voor overleven en groei. We verwachten hier prioriteit in de groei. De geslachtscellen b.v. worden wèl binnen 20 uur na de bevruchting in het embryo aangelegd maar blijven als het ware in de ijskast opgeborgen terwijl andere systemen in 4 à 6 weken meer dan 100-voudig groeien. Voortplanting is aanvankelijk nog posterioriteit. Zulke veronderstellingen m.b.t. prioriteiten en posterioriteiten blijken inderdaad op te treden. Daarnaast verwachten we dat de voor voedselopname noodzakelijke structurelementen zeer vroeg en in onderlinge balans zullen groeien. Het verschijnsel dat de onderdelen van een constructie afgestemd zijn op de eisen van de functie van het geheel noemen we symmorphose. Metingen van de groeisnelheden van mondopening, tongbeen, kieuwdeksel en de stand van de kieuwbogen bij larven en juvenielen van de karper (tussen 4,8 en >20 mm totale lengte, fig. 6) tonen inderdaad de verwachte synchronie aan van de aanvankelijk hoge, later lagere, groeisnelheid. Ook hoe water als milieu ervaren wordt hangt af van de grootte. Voor hele kleine vislarven is het water stroperig. Die overheersende viscositeit ten opzichte van de traagheidskrachten (laag Reynolds getal) leidt inderdaad tot een andere zwemtechniek bij kleine larven in vergelijking met grotere (b.v. >10 mm). Deze voorbeelden



Groei van onderdelen van een karperlarve Naar: Ose et al., Aquaculture 1997

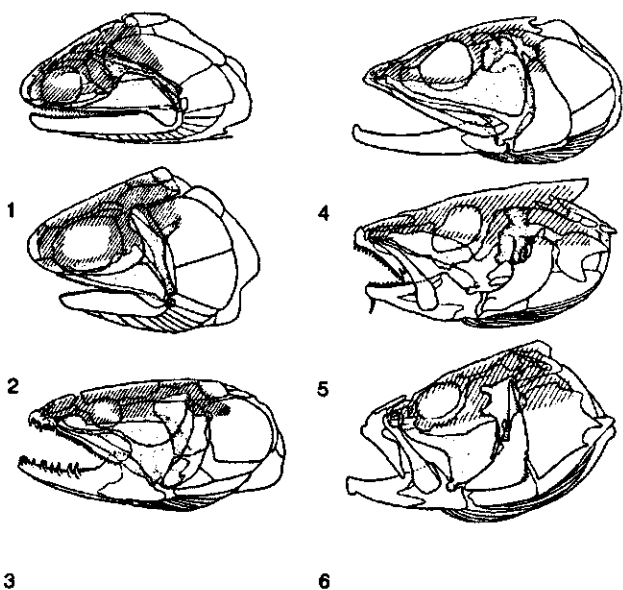
Fig. 6

De groei van vier parameters van het apparaat voor de voedselopname bij karperlarven. Merk op dat mondopening, tongbeen en kieuwdeksel heel snel groeien tot een lengte van 7 à 8 mm. Hierdoor wordt de vislarve snel een gespecialiseerde predator van zooplankton, die een prooi opzuigt in 8 ms met een relatieve volumevergroting van de bek, die 3x zo groot is van een volwassen roofvis als de baars. De nog kleine hoek tussen lichaamsas en kieuwbogen ondersteunt die beweging. De schalen zijn logaritmisch.

zijn wellicht voldoende om aan te tonen dat de dynamiek van ontwikkeling en groei van organismen in de tijd voldoet aan onze voorspellingen m.b.t. verwachte functionele optimalisaties.

Na deze vormveranderingen in de vroege ontwikkeling rijst de vraag of er iets te zeggen is over vormveranderingen die op een geologische tijdsschool optreden? Als gevolg van natuurlijke selectie verwachten we een wapenwedloop tussen prooi en predator, zich uitend b.v. in een geleidelijke perfectionering van het systeem voor het vangen van voedsel bij de predator en van de zintuigen, de snelheid en wendbaarheid van de prooi voor het ontsnappen. Uit ons modelonderzoek (Muller en Osse, 1984) over de hydrodynamische eisen aan de zuigende voedselopname bij vissen blijkt dat snelle kopexpansie (1); een goede afsluitende klep bij de kieuwen (2) en een ronde mondopening (3) o.m. optimalisaties zijn van dat zuigsysteem. Zij vergroten de vangkans (onderdruk, stroomsnelheid). Dit opzuigen van een prooi door een roofvis duurt 20-30 ms. Het gaat werkelijk heel snel, ook bij zgn. "slome" vissen. Vinden we eigenschappen bij fossiele en recente vissen, die passen bij deze verwachte structurele ontwikkelingen?

Als we de hoofdtypen bestuderen van fossielen van beenvissen, vanaf het Perm tot vandaag dan zien we in die 250 miljoen jaar wel degelijk bij deze optimalisatie-hypothese passende veranderingen. Het kopskelet van oervissen verandert van een soort Middeleeuws harnas van beenplaten in een uiterst flexibel uitstulpbaar systeem van stangen en platen van been (fig. 7), verbonden door spieren en banden waardoor in 20 ms een 20-voudige volumevergroting mogelijk wordt. Dus ook daar nemen we



Schedels van vissen vanaf circa 250 miljoen jaar geleden (1) tot het hoogst ontwikkelde recente type (6).

naar Schaeffer en Rosen, 1961

Fig. 7

Kopskeletten van vissen, de oudste links, de recente rechts. Er is geen sprake van een orthogenetische reeks.

de verwachte optimalisatie waar, tenminste wanneer je de bestaande gegevens welwillend wilt interpreteren. Dat is nodig omdat algemeenheden over de evolutie van de 25.000 bestaande vissoorten en over de afstammingsreeksen bij hun voorouders grote onzekerheden bevatten. Objectief echter geldt dat de grootste en nieuwste visgroepen inderdaad bovenstaande uiterst flexibele constructie bezitten terwijl de oudste fossielen van beenvissen in het bezit waren van lange kaken met tanden in combinatie met kleine bijtspieren en een klein kieuwdeksel, kortom van een grijp-apparaat, niet van een zuig-constructie.

Met deze korte rondgang over architectuur en renaissance van architectuur bij het broed hoop ik U een nieuwe en bredere visie te hebben gegeven op dieren, ze meer adem en ziel gegeven te hebben. Re-animeren noem ik dat.

In een korte slotbeschouwing behoren nog enkele vragen gesteld te worden: a) wat heb je aan zulk onderzoek (in grof stoffelijke zin), een Wageningse vraag en b) wat is de betekenis van biologie voor de wereld van vandaag en morgen?

Mijn antwoord op de eerste vraag is dat door deze analyse de logica van bestaande constructies en van groei bij dieren zichtbaar gemaakt kan worden en er zinvolle vervolgvragen kunnen worden gesteld. Deze kunnen ook gevlochten worden in nieuw in te dienen 2^e of 3^e geldstroomprojecten. Dit is in het verleden ook en met succes gebeurd. Nieuwe gefundeerde en ook kwantitatieve hypothesen worden mogelijk. Deze benadering bevredigt onze nieuwsgierigheid en die van de studenten en daagt deze verder uit.

Dit stuk biologie levert niet alleen een bijdrage aan de wetenschap maar ook aan de toepassing daarvan in kweek,

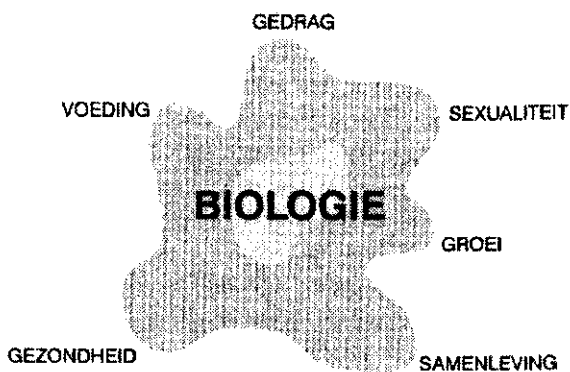
teelt en optimalisatie van groei. Het is genoegzaam bekend dat pas wanneer inzicht de plaats inneemt van empirie, gerichte toepassing van kennis mogelijk is. Veel huidige geldschietters voor onderzoek hopen op directe resultaten "zoetere suikerbieten, zwaardere halmen". Als er veel kennis is gaat dat èven goed. Vaak blijkt dat de hooggespannen verwachtingen gewekt door b.v. de eerste regels van een ingediend project niet bereikt worden. Om hun projecten gehonoreerd te krijgen wordt van onderzoekers optimisme in de aankondiging van het belang en resultaten van het project verwacht (om de wereld te bevrijden (!) van b.v. malaria, spierdystrofie, hartziekten) terwijl voor goed onderzoek strikt realisme en objectiviteit in planning en uitwerking vereist is. Deze situatie is zowel voor opdrachtgever als onderzoeker vol risico's.

De tweede vraag was naar de betekenis van biologie in wetenschap en maatschappij. Het enorme belang van dat onderzoeksveld is duidelijk voor ieder die zichzelf als onderdeel van de levende natuur ziet. Het is echter moeilijk zo niet onmogelijk om dat ondubbelzinnig aan te tonen want ook hier geldt dat enige kennis van zo'n veld nodig is. Nieuwe ideeën en theoriën uit de biologie werden en worden onmiddellijk opgepikt en toegepast in medische, veterinaire en landbouwkundige toepassingen. De buitenwereld keek welwillend, mogelijk meewarig toe naar het onderzoek van Lorenz met ganzen, van Tinbergen met sluipwespen en vogels en wanneer Von Frisch met bijen "speelde". Wanneer veertig jaar later de Nobelprijs naar deze eminente lieden gaat omdat ze samen met anderen een nieuw stuk natuurwetenschap hebben gecreëerd wordt het beter, totdat tenslotte blijkt dat hun benadering onmisbaar is, b.v. om het gedrag van dier en

mens te bestuderen en praktisch vereist is bij de welzijnsproblematiek van landbouwhuisdieren.

De genetica van *Drosophila*, de stofwisseling van gist, maar ook de biomechanica van dieren, leverden onmisbare ideeën en kennis op. In de geschiedenis van de Vertebrata verschijnen achtereenvolgens vissen, amfibieën, reptielen, vogels en zoogdieren. Het èèrste, dat in die reeks verandert is de wijze van voortbeweging, van zwemmen, via kruipen en lopen naar rennen, springen en klauteren en zelfs vliegen. Daarmee verandert het gehele spierskeletstelsel, de sturing daarvan etc. Ook dit onderzoek is belangrijk voor praktische toepassingen in b.v. revalidatie, orthopaëdie en sporttraining, maar ook als kapstok voor groei- en teeltstudies. Wat de een spier noemt noemt een ander vlees!

Ik besluit met een beeld (fig. 8) waarin de biologie, met de voor haar studie noodzakelijke fysica en chemie, een kernveld is in de natuurwetenschap en hèt vertrekpunt voor geneeskunde, landbouw, voeding, artseneijbereidkunde, maatschappij- en gedrags (b.v. consument)-wetenschappen. Biologie is ook een bron van inspiratie voor geesteswetenschappen. Heeft U kanker ooit bekeken in evolutionair perspectief? Wat vindt u van het volgende? Zodra er meercellige dieren ontstonden, ontstond natuurlijk het probleem welke cellen in zo'n dier, wanneer, en in welke mate, mochten groeien en welke niet! Het systeem werkt meestal goed, maar soms onttrekken cellen zich aan het hogere gezag!



BIOLOGIE; vertrekpunt van geneeskunde, landbouw, maatschappij- en gedragswetenschappen. Bron van inspiratie voor geesteswetenschappen.

Fig. 8

Biologische inzichten en kennis vormen de grondslag van biomedische en landbouwkundige kennis en zijn van toenemend belang voor andere terreinen in wetenschap en maatschappij.

Dankwoord

Ik heb met veel plezier en met grote waardering voor het instituut de afgelopen 27 jaar gewerkt aan de Landbouwniversiteit. In het onderwijs wilde ik het vissige van een vis, het vogelige van een vogel uitleggen. Dat vergt een briljant docent. Goed onderzoek vergt een eminente onderzoeker. Handig (vooruitziend) en evenwichtig bestuur vereist een doorgewinterde manager. Dat bijeen is te veel gevergd. Gebreken zijn te compenseren met deugden, enthousiasme bijvoorbeeld. Wat er bereikt is in EDC, in WIAS, in Zodiac en daarbuiten was teamwork. Goede teamgeest brengt het beste in werkers naar boven. Daarin bloeien mensen op. Dat is redelijk gelukt. Daarvoor ben ik veel dank verschuldigd. Op de eerste plaats aan de directe medewerkers in de eigen groep, Nand, Mees, Henri, Truus, Arie, Jos, Henk en John, aan alle EDCers, vooral ook aan opeenvolgende secretaresses en Anke in het bijzonder. Zodiac, als gemeenschap, de ondersteuning door bureaus op Zodiac en daarbuiten, aan PZ en FEZ, ook b.v. de mensen die al 27 jaar het laboratorium schoon houden droegen belangrijk bij aan het scheppen van de juiste voorwaarden. De studenten dank ik voor hun èlan, hun spiritualiteit en hun kritiek en dat geldt ook voor alle promovendi. Lucy Timmermans en Wim van Muiswinkel, dank voor de constructieve samenwerking. De commissie, die het wetenschappelijk symposium van vandaag organiseerde dank ik voor hun inzet en spiritualiteit. Ik blijf nog even actief en zal nu tijdelijk mijzelf vervangen. Werken vereist een voorwaarden scheppend beleid. De belangrijkste, die ik in dit verband moet noemen is Jeltje. Haar beleid heeft de LUW heel wat aan avond- en

weekendwerkuren, anders te besteden aan een half bruin en rode kool, opgeleverd. Maar meer nog, zij was ook klankbord criticus, beteugelaar en stimulator. Fantastisch gedaan, zeer bedankt. De opvoeding ontvangen van mijn eigen en nu ook onze aangetrouwde kinderen is onmisbaar vind ik, als contragewicht bij het ouder worden.

Ik dank u voor uw aanwezigheid en aandacht.

Literatuurlijst

Alexander, R.McNeill. (1988). Elastic mechanisms in animal movement. Cambridge University Press. 141 pp.

Dawkins, R. (1987). The blind watchmaker: why the evidence of evolution reveals a universe without design. W.W. Northon & Company. 358 pp.

Dawkins, R. (1997). Climbing mount improbable. W.W. Northon & Company. 340 pp.

De Waal, F. (1996). Good natured, the origins of right and wrong in humans and other animals. Harvard Univ. Press. 296 pp.

Eldredge, N. (1985). Unfinished synthesis. Biological hierarchies and modern evolutionary thoughts. Oxford Univ. Press. 237 pp.

Hallet, F.R., Speight, P.A. and Stinson, R.H., eds. (1977). Introductory biophysics. Chapman and Hall, London. 243 pp.

Moore, J. A. (1988). Understanding nature - form and function. Amer. Zool. **28**:449-584.

Muller, M. and Osse, J.W.M. (1984). Hydrodynamics of suction feeding in fish. Trans Zool. Soc. London **37**(2): 51-135.

Nagelkerke, L.A.J. and Sibbing, F.A. (1997). Efficiency of feeding on zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) by common bream (*Abramis brama*), white bream (*Blicca bjoerkna*), and roach (*Rutilus rutilus*): the effects of morphology and behavior. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **53**: 2847-2861.

Newman, J.H. (1865). *Apologia pro vita sua*. 1. Prisma boek 184 (1955). Het Spectrum, Utrecht/Antwerpen.

Osse, J.W.M., Van den Boogaart, J.G.M., Van Snik, G.M.J. and Van der Sluys, L. (1997). Priorities during early growth of fish larvae. *Aquaculture* **155**: 249-258.

Popesko, P. (1980). Atlas d'anatomie topographique des animaux domestiques. Vol I. Maloine, Paris (french translation).

Schaeffer, B. and Rosen, D.E. (1961). Major adaptive levels in the evolution of the actinopterygian feeding mechanism. *Am. Zool.* **2**: 187-204.

Spierts, I.L.Y. (1999). Swimming and muscle structure in fish. Thesis, Agricultural University Wageningen, the Netherlands.

Van Ingen Schenau, G.J. (1992). De bouw van de achterste extremititeit in relatie tot hardlopen, sprinten en springen. In: *Biologie, mechanica en sport*. Biologische raad reeks (KNAW), Amsterdam. 164 pp.

Van Leeuwen, J.L., Lankheet, M.J.M., Akster, H.A. and Osse, J.W.M. (1990). Function of red axial muscles of carp (*Cyprinus carpio*): recruitment and normalised power output during swimming in different modes. *J. Zool.* **220**: 123-145.

Wilson, E.O. (1992). *The diversity of life*. Norton New York N.Y.