

Prof.dr. L.M. Schoonhoven

LEVEN EN TIJD

rede
uitgesproken ter gelegenheid van
de 66e Dies Natalis
van de Landbouwhogeschool
9 maart 1984

Mijn hemel met jouw eeuwigheid
hoe raken we ons gevoel van tijd
dan als je blijft het eerste kwijt?

Leo Vroman, 1980

LEVEN EN TIJD

Mijnheer de Rector Magnificus,

Dames en Heren,

Vandaag vieren wij de verjaardag van de Landbouwhogeschool.

Uit het feit dat u daarvoor in zo grote getale bij elkaar bent gekomen, blijkt de grote betekenis die wij hechten aan het vieren van geboortedagen, niet alleen die van onze familieleden en vrienden, maar zelfs die van maatschappelijke organisaties, zoals onze hogeschool. Klaarblijkelijk hechten wij er aan de tijd niet ongemerkt te laten passeren. Waarom willen we de tijd zo nadrukkelijk markeren? Ligt daar achter een diep verborgen angst voor dat wat eens komen zal? Of komt het voort uit een behoefte onze wereld en ervaringen te structureren? En daarbij ook structuur in de tijd aan te brengen? Heeft tijd eigenlijk wel structuur?

Ik zou in deze diesrede willen proberen op deze laatste vraag een antwoord te zoeken en wel vanuit het perspectief van de biologie. Wij zullen dus de samenhang nagaan tussen *leven en tijd*. Daarbij wil ik achtereenvolgens drie verschillende tijdschalen bespreken, te beginnen met de astronomische tijdschaal. Daarna krijgt de biologische tijdschaal onze hoofdaandacht. Vervolgens zullen we een korte beschouwing wijden aan de subjectieve tijdschaal, en daarna zien of er enigszins concrete conclusies vallen te trekken.

De astronomische tijdschaal

De mensheid kent reeds sinds de nevelen van het verre verleden de regelmaat van de gang van zon en sterren, de cyclus der seizoenen en het dagelijks ritme van licht en duisternis. Daarvan getuigen de restanten van bouwwerken, zoals Stonehenge in Engeland, een reusachtige constructie, die werd opgericht in het megalithicum. Gedurende eeuwen werden daarmee de ecliptica van de zon gemeten in een sfeer van aanbidding en verwondering over de nauwkeurigheid van

haar bewegingen. Elders, in de nieuwe wereld, ontwikkelden de Maya's reeds vierduizend jaar terug een astronomische kalender die nauwkeuriger is dan de Gregoriaanse kalender, die wij momenteel in gebruik hebben (1). De precisie waarmee de hemellichamen zich bewegen is groot en leidt er gemakkelijk toe dat zij als absoluut, dat wil zeggen: onveranderbaar en zonder afwijkingen, wordt beschouwd. Dat is onjuist. Zo weten we dat de aarde geleidelijk aan trager om haar as gaat draaien, waardoor de daglengte, zij het heel langzaam, toeneemt. De daglengte aan het begin van het Cambrium, 600 miljoen jaar geleden, was slechts 21 uur, zodat een jaar toen 420 dagen telde. Fossiele koralen uit het Devoon vertonen in overeenstemming hiermee ongeveer 385-410 "dagringen" in hun kalkafzetting per jaarcyclus (2). Omdat astronomische tijden kleine onregelmatigheden vertonen, is onze chronometrische tijdschaal sinds 1967 niet meer gebaseerd op het astronomische jaar, maar op de seconde als tijdstandaard, die wordt gedefinieerd op basis van de specifieke trillingsfrequentie van cesium-133 atomen, de zgn. atoomklok (3). Wij proberen dus de tijd zo objectief mogelijk te meten en gaan er daarbij vanuit dat tijd een verschijnsel is dat een grote intrinsieke regelmaat bezit. Dit komt overeen met het beeld dat de oude Grieken zich reeds over het begrip tijd hadden gevormd. Zij meenden dat het verleden zonder begin is, de toekomst zonder einde. Het universum bezit een eeuwigheid die niet verandert, of waarin hoogstens een voortdurende cyclische beweging voorkomt, die altijd weer eindigt bij hetzelfde begin. De tijd is als een vloeistof, waarover een golf loopt. De kam van de golf vormt het nu. Voor ons ligt de diepte van de toekomst, achter ons het dal van het verleden. Het Griekse wereldbeeld is gecentreerd rond evenwicht, eeuwigheid en onveranderlijkheid. Met onze fysische instrumenten en als meest accuraat systeem de atoomklok, trachten we de tijd zo objectief mogelijk te markeren. In het dagelijkse leven van de westerse mens speelt tijdsmarkering een grote rol (4). Het horloge, de digitale klok geeft van minuut tot minuut de astronomische tijd aan. We dreigen echter te vergeten dat deze klok slechts de tijd indeelt op een objectieve wijze, maar dat het helemaal niet vast staat dat tijd een in alle opzichten objectief gegeven is, een onzichtbare factor die als een gelijkmatige stroom voorbij trekt (5). We moeten ons meetsysteem (de klok) niet

identificeren met datgene wat we trachten te meten. Het is bovendien heel wel denkbaar dat de objectieve tijdsmarkering goed voldoet voor processen in de levenloze natuur, maar dat zij ongeschikt is voor toepassing in de levende natuur. Ik hoop dat in het hierna volgende aan te tonen.

De biologische tijdschaal

De begrippen leven en tijd zijn onverbrekkelijk met elkaar verbonden. Zonder het element tijd wordt leven een imaginair begrip. Want leven is verandering, en kenmerkt zich door gereguleerde processen. Het gedrag van een dier, de inwendige fysiologische activiteiten van een organisme, de evolutie van planten en dieren zijn alle processen, waarin een bepaalde tijdstructuur valt te ontwaren. Kan die tijdstructuur nader worden gespecificeerd? Of, in andere woorden, kunnen er wetmatigheden worden geformuleerd, die de relatie tussen levensprocessen en tijd zichtbaar maken? Het antwoord luidt positief.

Laten we grootschalig beginnen en eerst kijken naar de evolutie. Met behulp van fossielen kunnen we de ontwikkeling van het leven op aarde globaal traceren. Er zijn aanwijzingen dat primitieve eencellige organismen (prokaryoten), die op sommige hedendaagse bacteriën lijken, reeds ongeveer 3,5 à 4 miljard jaar geleden zijn ontstaan (fig.1).

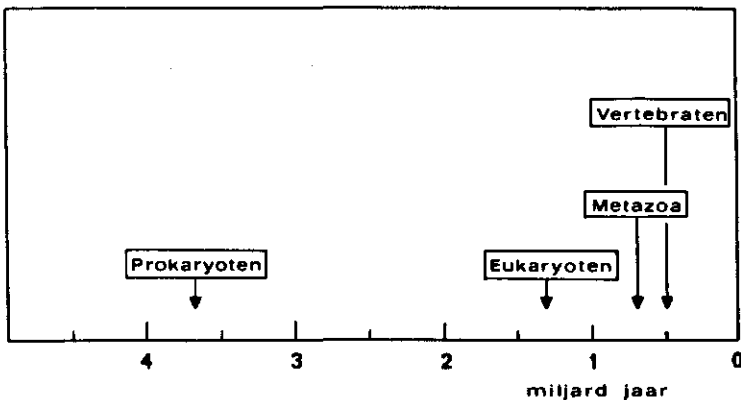


Fig. 1 Datering van het verschijnen van verschillende levensvormen op aarde.

Het duurde vervolgens 2 miljard jaar voordat de eerste organismen met een kern (maar nog steeds eencellig) werden gevormd. Daarna kwam de diversificatie geleidelijk aan op gang: 700 miljoen jaar terug treffen we de eerste meercellige organismen (Metazoa) aan, 500 miljoen jaar geleden de eerste gewervelde dieren en 200 miljoen jaar terug de eerste zoogdieren (6). Uit dergelijke, maar uiteraard meer gedetailleerde palaeontologische gegevens, springen drie wetmatigheden in het oog. Ten eerste: er is een gerichte ontwikkeling vanuit eenvoudige, zogenaamde primitieve organismen, met een geringe flexibiliteit, naar organismen die complexer van bouw zijn en zeer gespecialiseerde functies kunnen bezitten. Ten tweede: naarmate de diversiteit aan soorten toeneemt verloopt de evolutie sneller en sneller, zeker in de hoger ontwikkelde taxa. De verscheidenheid aan planten en dieren is momenteel dan ook groter dan ooit (7). De totale hoeveelheid biomassa op aarde is navenant in omvang toegenomen. Darwin reeds onderkende het principe dat "the greatest amount of life can be supported by great diversification of structure" (8). En ten derde kan men concluderen dat de evolutie niet op haar schreden terugkeert (9). De ontwikkeling verloopt, in grote lijn althans, in één richting, zoals L. Dollo reeds in 1893 heeft gepostuleerd.

De éénrichtingsweg die de evolutie van het leven op aarde volgt en de toenemende versnelling waarmee dat gebeurt, werpen het beeld van evenwicht en gelijkmatigheid, dat onze verre voorouders hanteerden, geheel omver (10). De tijdschaal waarop de evolutie zich afspeelt is een andere dan de astronomische tijdschaal.

Ik wil nu iets kleinschaliger naar de dierenwereld kijken en uw aandacht vragen voor de verschillen in generatieduur die er tussen verschillende diersoorten bestaan. In de biologie wordt de levenscyclus van een soort als een fundamentele eenheid beschouwd. De duur van die levenscyclus is een voor iedere soort specifiek kenmerk, waaraan vele consequenties zijn verbonden (11). Sommige eencelligen leven slechts enkele dagen, een aantal insecten vertonen een generatieduur van enkele weken, muizen worden ten hoogste enkele jaren oud, maar olifanten kunnen een leeftijd van 60 jaar en meer bereiken. Als wij de generatieduur van verschillende dieren onderling vergelijken (fig.2), dan blijkt er een opmerkelijke samenhang te bestaan met de lichaams-grootte (12).

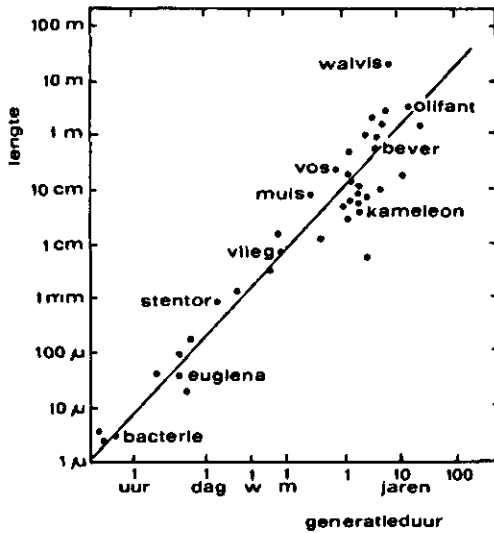


Fig. 2 Lichaamslengte van verschillende soorten in relatie tot levensduur.

De correlatie is zo sterk, dat er geen sprake kan zijn van toeval. Hier moet een heel fundamentele en wellicht betrekkelijk eenvoudige biologische verklaring aan ten grondslag liggen. Inderdaad kan de fysioloog een plausibele verklaring geven voor de gevonden samenhang tussen levensduur en lichaamsgrootte. Uit metingen van de warmteproductie bij een dier in rust, dat een maat vormt voor de verbranding, het basaal metabolisme, blijkt dat de verbrandingsintensiteit per kilo lichaamsgewicht kleiner wordt naarmate het een grotere diersoort betreft.

Evenredig met hun lager metabolisme eten grotere dieren (nog steeds uitgedrukt per kilo lichaamsgewicht) minder voedsel dan kleine diersoorten. Dit verschil tussen grote en kleine dieren in hun metabolisme is het onvermijdelijke gevolg van het conflict tussen oppervlakte en inhoud, dat bij toenemende afmetingen optreedt. Hetzelfde conflict dat maakt dat een kandijklont in onze koffie langzamer oplost dan een gelijke hoeveelheid suiker in korrelvorm. Immers wanneer een dier groter wordt blijven zijn brandstof- en zuurstofabsorberende oppervlakken (darm en longen) in omvang achter in verhouding tot de toe-

name in massa (13). Als rechtstreeks gevolg is de groeisnelheid van grote dieren kleiner dan van kleine dieren, en zal bijv. de draagtijd bij grote diersoorten langer zijn dan bij kleine dieren. Zo duurt de dracht bij een kat slechts twee maanden, bij een olifant daarentegen twee jaar. Een andere belangrijke consequentie van schaalvergroting is dat identieke spieren zich in grote dieren langzamer kunnen verkorten dan in kleine dieren (14). Dit hangt samen met een natuurkundige wet die zegt dat de natuurlijke frequentie voor massa- en spanningskarakteristieken afneemt bij een toenemende omvang van de spier. Vanuit dit dictaat wordt het begrijpelijk dat ritmische contracties, zoals de regelmatige ademhalingsbewegingen, darmcontracties en hartslag, willen zij mechanisch zo efficiënt mogelijk verlopen, bij grote diersoorten langer zullen duren dan in kleine dieren, evenals de slinger van een grote klok zich langzamer beweegt dan die van een kleine klok. De hartslagfrequentie is bij een:

muis	(2 jaar)	600/min
kat	(10 jaar)	125
koe	(20 jaar)	70
olifant	(50 jaar)	30
walvis		15

(tussen haakjes de levensduur). Uit dergelijke getallen laat zich berekenen dat alle zoogdieren, of het nu kort levende soorten of lang levende soorten betreft, globaal een zelfde aantal hartslagen beleven tussen geboorte en oude dag, te weten ongeveer 150 miljoen.

Als we de levensduur, de draagtijd, de duur van een in- en uitademingscyclus, de duur van een hartslag en de tijd nodig om een spier te doen concentreren samen in één grafiek weergeven in relatie tot het lichaamsgewicht (fig.3), dan blijkt daaruit duidelijk dat al deze functies meer tijd vragen naarmate de massa van het dier groter is. In de figuur zijn de tijdsrelaties van nog twee andere fysiologische processen opgenomen, namelijk de tijd die een dier gebruikt om een standaardhoeveelheid energie (in dit geval vet in een hoeveelheid gelijk aan 0,1% van het lichaamsgewicht) te verbranden, en de tijd die nodig is om het bloed van een bepaalde stof (in dit geval inuline) geheel te zuiveren. Wat nu zo

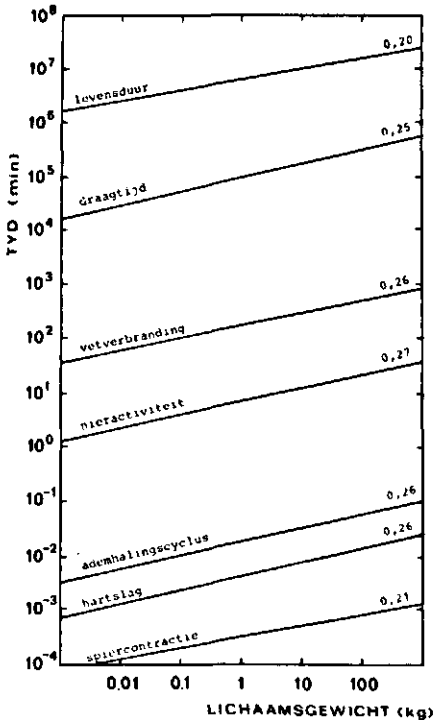


Fig. 3 Snelheid van enkele processen in relatie tot gewicht van vol-groeide zoogdieren.

opmerkelijk is in deze figuur, is het feit dat alle tijdsduurlijnen voor deze zeer verschillende fysiologische functies geheel of ten naaste bij evenwijdig aan elkaar lopen. Uit de voor iedere functie bekende kwantitatieve gegevens kan bovendien worden berekend dat de duur van alle genoemde processen evenredig is met de vierde-machts wortel uit het lichaamsgewicht (15). Het feit dat de lijnen parallel lopen betekent dat de samenhang in de tijd tussen de hier gepresenteerde fysiologische parameters bewaard blijft, terwijl de helling van de lijnen aangeeft dat de tijdas, naarmate de dieren groter zijn, sterker is uitgerekt. Klaarblijkelijk hebben verschillende zoogdieren een zelfde "fysiologische levensduur", maar deze strekt zich bij grote

dieren over een groter aantal jaren uit dan bij kleine dieren. Het hart van een olifant klopt in een traag tempo, zijn metabolisme is geringer dan van kleine viervoeters. De vlam van het leven staat in het grote dier wat zuinig afgesteld, maar in het kleine dier brandt zij fel. Uiteindelijk echter gebruiken alle, evenredig naar hun grootte, dezelfde hoeveelheid brandstof (16). Wanneer de brandstofaanvoer tijdens de groei enigszins wordt afgeknepen door het dier aan een matige ondervoeding bloot te stellen, blijkt de duur van de jeugdperuude zowel als de totale levensduur te worden verlengd. Deze waarneming past geheel in datzelfde beeld waarin iedere soort een zelfde "fysiologische levensduur" bezit (17).

Bij koudbloedige dieren kan de levensvlam lager worden gedraaid door de omgevingstemperatuur te verlagen. Wanneer poppen van meeltorren bij een matige temperatuur worden bewaard duurt het popstadium, tijdens welke de larvale weefsels worden omgebouwd tot volwassen structuren, langer dan bij hogere temperaturen. De totale ademhalingsintensiteit (gemeten aan de koolzuurproductie) tussen het moment van popvorming en het moment dat de volwassen kever zijn pophuid verlaat, vertoont bij verschillende temperaturen slechts een geringe variatie en deze is dus onafhankelijk van de duur van het popstadium:

temperatuur	duur popstadium (dagen)	CO ₂ -productie (l/kg pop)
21°C	320	60
23	234	59
27	173	58
33	140	59

Ook tijdens de actieve levensfase van een insect bestaat er een correlatie tussen metabolische activiteit en levensduur. Wanneer vliegen individueel in kleine aspirinebuisjes worden gehouden, waardoor zij niet in de gelegenheid zijn om enige vliegactiviteit te ontplooien, is hun (imaginale) levensduur bijna drie maal zo lang als van vliegen die, onder overigens gelijke omstandigheden, in een grote kooi onbeperkt kunnen rondvliegen (18).

Bij koudbloedige dieren bepaalt de temperatuur, althans binnen zekere grenzen, de snelheid waarmee geleefd wordt, het tempo van groei en het tijdstip waarop de seniliteit aanvangt. De antarctische ijsvis, *Trematomus*, die bij een constante temperatuur van $-1,6^{\circ}\text{C}$ leeft, heeft ondanks voldoende voedselaanbod 10 jaar nodig om de grootte van een forel te bereiken. De vraag kan worden gesteld of het mogelijk is om, door verdere verlaging van de temperatuur, de levensklok niet alleen te vertragen, maar zelfs geheel stil te zetten! Om deze vraag te beantwoorden heeft men enkele kleine organismen bij een temperatuur dicht bij het absolute nulpunt (-273°C) gebracht. Soorten die bij de afdaling naar deze temperatuur geen onherstelbare beschadigingen ondergaan, zoals beerdiertjes (Tardigrada) blijken dicht bij het absolute nulpunt latent in leven te blijven. Echter, alle levensfuncties zijn bij deze temperatuur geheel verstild en de twee-eenheid "vorm-functie", zo kenmerkend voor levende organismen, mist nu één van zijn dimensies en is daarmee gereduceerd tot een eenzijdig systeem. Terwijl de structuur (een in ruimtelijke dimensies vastgelegd patroon van moleculen) gehandhaafd blijft, gaat het aspect functie (een in de tijd vastgelegd patroon van molecuulactiviteiten, dat tot instandhouding van individu of zijn nakomelingen leidt) geheel verloren. Immers bij 0°K komen alle molecuulbewegingen tot stilstand, zodat de thermische onrust verdwijnt. Bij deze temperatuur vergeet het levende systeem de voorgaande processen, behalve die welke een "structuurspoor" hebben achtergelaten. Bij deze temperatuur bestaan alleen nog structuren, geen processen. Organismen die de invriezingsprocedure hebben doorstaan, zijn bij deze temperatuur onsterfelijk. In deze situatie heeft geen thermische afbraak plaats en bestaat geen dood, terwijl tegelijkertijd het leven onderbroken is. Biologisch staat de tijd hier geheel stil, hoewel de astronomische klok gewoon voorttikt. Na geconstateerd te hebben dat kleine dieren, biologisch gezien sneller leven dan grote dieren, blijft er nog een probleem dat enige toelichting vraagt. Terwijl de levensduur van kleine ongewervelde dieren enkele weken tot maanden bedraagt, kunnen de grote zoogdieren vele tientallen jaren oud worden. Deze sterk verlengde levensduur stelt de weefsels langer bloot aan slijtage. Vooral huid en maagdarmkanaal dienen constant vernieuwd te worden om door slijtage verlo-

ren gegane cellen te vervangen. Terwijl de lichaamscellen van rotiferen, nematoden en insekten, als zij eenmaal volgroeid zijn, geen deling meer vertonen, blijkt dat bij bepaalde typen cellen in volwassen vertebraten niet het geval te zijn. Uit bindweefsel afkomstige fibroblasten laten, mits gekweekt in een zorgvuldig samengesteld cultuurmedium, regelmatig celdelingen zien. Deze delingen herhalen zich echter niet tot in het oneindige: na zekere tijd verliest de kweek het delingsvermogen en sterft zij uit. Opmerkelijk, maar tegelijkertijd ook logisch is dat fibroblasten afkomstig van langlevende diersoorten, ook onder weefselkweekcondities, een groter aantal celdelingen doorlopen alvorens af te sterven dan die uit korter levende dieren.

	Maximale leeftijd (in jaren)	Aantal cel- delingen (fibroblasten)
muis	4	28
nerts	10	34
kangoeroe	16	46
kat	28	92
kip	30	35
paard	46	82
mens	100	60
schildpad	175	125

Klaarblijkelijk zijn deze bindweefselcellen zodanig geprogrammeerd dat hun delingsvermogen afgestemd is op de potentiële levensduur van de betreffende diersoort. We mogen dus zeggen dat de biologische tijdschaal van de soort gereflecteerd wordt in de delingscapaciteit van zijn fibroblasten.

Uit het voorgaande kan de volgende conclusie worden getrokken: er zijn drie factoren die in belangrijke mate de biologische tijdschaal bepalen, namelijk de temperatuur, de lichaamsgrootte en de complexiteit van het systeem.

De subjectieve tijdschaal

Wij allen weten uit eigen ervaring dat de tijd op verschillende momenten en in verschillende situaties verschillend snel voorbij gaat, of, zoals men zegt: verschillend snel voorbij *lijkt* te gaan, daarbij refererend aan de objectieve, astronomische tijdschaal. Zo valt dit uur, nu in deze zaal, u wellicht wat lang, maar de ervaring leert dat het hierna komende uur, beneden, om zal zijn voordat u daar erg in hebt. Ik zou aan het fenomeen subjectieve tijdsbeleving kort aandacht willen besteden, niet vanuit de omvangrijke psychologische literatuur, maar vanuit het gezichtspunt van enkele, zij het schaarse, biologische gegevens. Daarbij wil ik beginnen met een interessante proef die de bioloog Hoagland 50 jaar geleden uitvoerde met zijn zieke echtgenote. Toen mevrouw Hoagland met zware koorts in bed lag ging haar man naar de apotheek om medicijnen te halen, niet dan na haar beloofd te hebben onmiddellijk terug te komen.

Toen hij na 20 minuten terugkeerde, was zijn vrouw buitengewoon boos omdat zij meende dat het zeker een uur geduurd had. Hoagland, als begrijpend echtgenoot, veronderstelde dat er een biologische oorzaak aan de boosheid van zijn vrouw ten grondslag moest liggen, en vroeg haar in de volgende dagen bij geleidelijk dalende koortstoestanden op verschillende momenten aan te geven hoe lang naar haar idee een minuut duurde. Tot zijn genoegdoening zag Hoagland dat naarmate de koorts hoger was een minuut korter leek te duren (fig.4) Hoagland interpreteerde dit als een aanwijzing voor het bestaan van een metabolische klok, die in de hersenen zou zijn gelokaliseerd en die sneller loopt bij een hogere temperatuur (19). In hoeverre de subjectieve tijdsbeleving in causaal verband staat met de snelheid van eenvoudige biochemische processen is tot op heden, ondanks aanvullend onderzoek, nog steeds geen uitgemaakte zaak (20). Het is wel interessant om in dit verband een ander ervaringsfeit te noemen, dat de meesten onder u ongetwijfeld zullen herkennen. Terwijl voor een kind de tijd slechts traag voorbij lijkt te gaan, ervaart de volwassene dit anders en schijnt zij zelfs met het toenemen der jaren sneller en sneller te passeren. Hoewel daarbij zeker ook psychologische factoren een rol spelen, zoals de toename van het aantal in

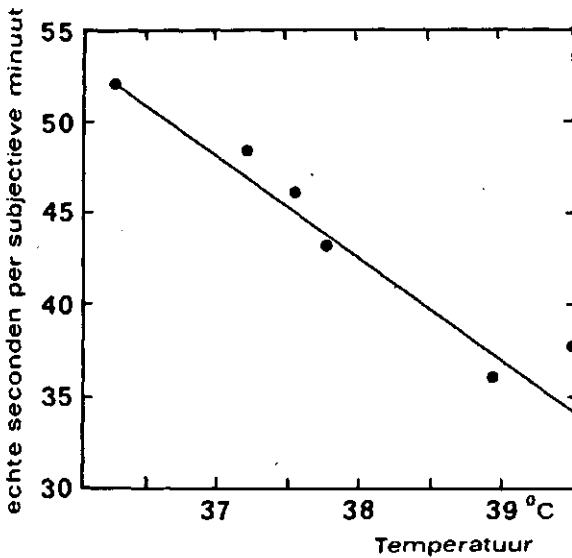


Fig. 4 Geschatte duur van 1 minuut bij verschillende lichaamstemperaturen.

het geheugen opgeslagen ervaringsfeiten, zou ook hier heel goed sprake kunnen zijn van een effect van het metabolisme op de subjectieve tijdschaal. Immers het basaal metabolisme van kinderen is beduidend hoger dan van volwassenen. Bij kinderen van 5 jaar ligt het rustmetabolisme bijna 50% boven dat van volwassenen. Na het 45-ste jaar zet zich wederom een, zij het zeer langzame, daling van het basaal metabolisme in. Naar analogie met de zo net genoemde proeven met mensen met een verhoogde lichaamstemperatuur (die overigens werden uitgebreid tot subjecten met verlaagde temperatuur) lijkt het aantrekkelijk voor de leeftijdsgebonden subjectieve tijdsbeleving de intensiteit van het metabolisme (mede) verantwoordelijk te stellen. Daarmee is een verband gelegd tussen de subjectieve tijdschaal en de biologische tijdschaal. Als we constateren dat de subjectieve tijdschaal een bepaalde zelfstandigheid vertoont t.o.v. de astronomische tijdschaal, komt de vraag op of er een "tijdzintuig" bestaat, dat het passeren van de tijd kan meten, evenals een watermeter de geconsumeerde hoeveelheid water aan-

wijst. Als antwoord op die vraag kan men niet eenvoudig verwijzen naar de zog. "inwendige (of biologische) klok", die wijd verbreid in het dierenrijk voorkomt. Deze inwendige klok manifesteert zich door regelmatige fluctuaties van verschillende fysiologische activiteiten, die een periodeduur vertonen, die lijkt op astronomische periodes, zoals de 24-uurs dag-nacht cyclus. Uit het feit dat de cycli van de inwendige klok niet exact gelijk zijn aan die van de astronomische klok, concludeert men dat de inwendige klok endogeen is, een eigen bezit van het organisme. Deze klok geeft de daglengte aan, maar aangezien zij een van individu tot individu verschillende afwijking vertoont van de astronomische klok, wordt de inwendige klok dagelijks gelijk gezet met de objectieve zonneklok. Mensen die langdurig in permanent verlichte ruimtes verblijven zonder enige tijdsindicatie blijken een inwendig ritme te vertonen met een cyclusduur van gemiddeld 24,9 uur (22). Als wij ons per vliegtuig in oostelijke of westelijke richting verplaatsen, raakt ons activiteitsritme in de war en hebben we enkele dagen nodig om onze inwendige klok te synchroniseren met de plaatselijke tijd. Maar deze inwendige klok is niet een zintuig dat de tijdspassage volgens de biologische tijdschaal of de subjectieve tijdschaal registreert. Een van de argumenten daarvoor is het belangrijke gegeven dat de inwendige klok onafhankelijk is van de temperatuur, hetgeen zoals we hebben gezien noch voor de biologische, noch voor de subjectieve tijdschaal geldt. De inwendige klok registreert geen tijdspassage langs de biologische of langs de subjectieve tijdschaal, maar zij synchroniseert de activiteiten van het organisme met de astronomische tijdschaal (23). Naast zintuigen die de intensiteit van fysische factoren zoals licht, zwaartekracht, elektrische en magnetische velden kunnen meten, ontbreekt een zintuig dat de grootheid tijd rechtstreeks zou kunnen meten. Als het echter waar is dat tijd geen zelfstandige grootheid is, geen ongrijpbare vloeistofstroom, maar dat tijd zich alleen weerspiegelt in de rangschikking van gebeurtenissen, een constructie van onze geest, zoals sommige filosofen zeggen (24), kunnen we het bestaan van een dergelijk zintuig niet eens verwachten.

Conclusies

Hoever zijn we nu gekomen? Ik heb drie tijdschalen besproken: de astronomische (fysische) tijdschaal, die een grote mate van objectiviteit bezit en door sommigen dan ook wel absolute tijdschaal wordt genoemd. Daarnaast hebben we aandacht besteed aan de biologische tijdschaal en de subjectieve tijdschaal. Zijn deze tijdschalen geheel eigenstandig en onafhankelijk van elkaar? Mijn antwoord zou zijn: natuurlijk niet. In principe moet het mogelijk zijn vertaalsleutels te vinden en de eerste aanzetten om biologische tijdschalen als een multifactoriële afgeleide van de astronomische tijdschaal te beschouwen zijn gedaan (25). In het licht van het voorgaande mogen we niet verwachten dat deze sleutels een eenvoudige vorm zullen hebben. Een combinatie van talrijke factoren, zoals temperatuur, voedselkwaliteit en -kwantiteit, populatiedichtheid etc. zullen de generatieduur van een bepaalde soort beïnvloeden en daarmee de vertaling van de biologische tijdschaal naar de astronomische tijdschaal bemoeilijken. De opheldering van de relatie tussen de subjectieve tijdschaal en de biologische tijdschaal zal ongetwijfeld nog veel moeilijker zijn, maar er is geen reden om een verband tussen beide tijdschalen op voorhand te ontkennen.

Dames en heren,

Ik hoop dat ik er in geslaagd ben duidelijk te maken dat het begrip tijd in de biologie facetten bezit, die in de natuurkunde geheel verborgen blijven. Een sneeuwvlok die vandaag neerwarrelt is niet anders dan toen de eerste sneeuw op aarde viel. Deze onveranderlijkheid kenmerkt de fysische wereld (26). In de biosfeer daarentegen ontmoeten we slechts verandering en beweging, waarbij de levenscycli van conceptie, groei, reproductie, veroudering en dood gesuperponeerd zijn op een gestage evolutionaire ontwikkeling.

De biologie is geheel doortrokken van het tijdsprobleem en alle biologische processen op verschillende integratieniveaux bezitten hun eigen tijdkaders. Zo wordt de ontwikkelingsbioloog bij zijn studie van de embryogenese geconfronteerd met het differentiatieproces van

cellen en weefsels, waarbij de innige verwevenheid van ruimte en tijddimensies een nauwelijks te doorgronden onaantastbaarheid lijkt te bezitten.

De fysioloog die de ingenieuze endocriene koppelingsmechanismen analyseert, waardoor een bepaalde parasiet zijn eigen levenscyclus, die in principe slechts twee (astronomische) maanden duurt, weet te synchroniseren met de zoveel langere, een vol jaar durende levenscyclus van zijn gastheer, houdt zich in zijn werk constant met het domein tijd bezig (27). De oecoloog, eveneens, realiseert zich dat de ontrafeling van de temporele relaties tussen de talloze organismen waaruit een oecosysteem is opgebouwd, een van de wezenlijke problemen van de biologie vormt. Wanneer hij er in slaagt de juiste tijdskaders te ontdekken en deze in zijn biologische modellen te incorporeren, zal de biologische wetenschap zich eens een doorzichtigheid verwerven, die een vergelijking met de klassieke fysica kan doorstaan (28). Zover is het echter nog lang niet.

Het moge duidelijk zijn dat het nadenken over het begrip tijd in relatie tot de bestudering van biologische processen niet slechts een interessante filosofische denksport is, maar van wezenlijk belang bij het begrijpen van biologische interacties van de meest uiteenlopende aard. Als zodanig worden velen van ons in hun dagelijks werk binnen de Landbouwhogeschool met de eenheid leven en tijd geconfronteerd.

Geachte toehoorders

Aan het begin van deze voordracht memoreerde ik dat wij bijeen zijn ter viering van de verjaardag van onze instelling. Ik heb u vervolgens laten zien dat grote organismen een langer leven is beschoren dan kleine organismen. De Landbouwhogeschool heeft binnen haar muren de grootste faculteit van Nederland. Wij mogen daarom verwachten dat zij nog een lang leven voor zich heeft liggen.

Ik dank u voor uw aandacht.

AANTEKENINGEN

- (1) De Maya-cultuur in het bijzonder was sterk gecentreerd rond het begrip tijd. Dit blijkt uit de bouwdata van de stèles en altaren, waarop altijd nauwkeurige gegevens over de tijdrekening voorkomen, zowel als uit bewaard gebleven codices. De aanvangsdatum van het gehanteerde systeem ligt volgens onze tijdrekening in 3113 v. Chr. Deze Maya-kalender vertoont een negatieve afwijking van 0,02 dag per 100 jaar, terwijl onze (door Gregorius XIII in 1582 ingevoerde) kalender 0,03 dag per eeuw te lang is. (J.E. Thompson (1956) *The Rise and Fall of Maya Civilization*. Gollancz).
- (2) De toename van de daglengte (2 sec. per 100.000 jaar) is een gevolg van een verlies van rotatie-energie door getijdekrachten. De rotatiesnelheid van de aarde rond de zon, de jaarlengte dus, is daarentegen nagenoeg niet veranderd.
- (3) Op 13 oktober 1967 werd tijdens de Thirteenth General Conference of Weights and Measures besloten de efemeridische seconde, gebaseerd op een astronomische eenheid, te vervangen door een fysische eenheid: "The second is the duration of 9 192 631 770 periods of the radiation of the atom of Cesium 133". De in deze definitie vastgelegde frequentie werd zorgvuldig gekozen om te voorkomen dat de seconde volgens de nieuwe definitie zou afwijken van de lengte van de seconde gebaseerd op de beweging van de aarde, zodat er geen overgangsproblemen zouden ontstaan (W.B. Harland, A.V. Cox, P.G. Llewellyn, C.A.G. Pickton, A.G. Smith & R. Walters (1982). *A Geologic Time Scale*. Cambridge University Press). De nauwkeurigheidsgrens van de cesium atoomklok bedraagt een seconde op 100.000 jaar.
- (4) J.A.M. Winnubst (1975) *Het Westerse Tijdssyndroom*. Dissertatie KUN. D. van Arkel (1974) Over ontwikkeling en gevolgen van het westers tijdsbewustzijn. *De Gids* 1974 (9/10): 609-618.
- (5) "Time remains subjective, since it is bound up with the process of apperception; it is only the measurement of time that can be termed objective..." (J. von Uexküll (1926) *Theoretical Biology*, Kegan Paul, Trench, Trubner and Co., p. 54). Zie ook:

- J.Z Young (1951) *Doubt and Certainty in Science*, Oxford University Press, p. 102, en: G.J. Whitrow (1980) *The Natural Philosophy of Time*, Oxford University press, 2nd Ed.
- (6) J.M. Olson (1981) Evolution of photosynthetic and respiratory prokaryotes and organelles. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 361: 8-19.
P.W. Atkins (1981) *The Creation*, W.H. Freeman & Co.
 - (7) R. Lewin (1982) A downward slope to greater diversity. *Science* 217: 1239-1240.
 - (8) W. Coleman (1977) *Biology in the Nineteenth Century*, Cambridge University Press, p. 76. Hoewel G.L.L. Buffon een eeuw vroeger leefde dan Darwin, was ook hij reeds van mening dat de levende natuur zoveel mogelijk ordening in de stof probeert aan te brengen, een gedachte die wonderwel aansluit bij de geciteerde uitspraak van Darwin. (T.S. Hall (1969) *Ideas of Life and Matter*, University of Chicago Press, Vol. 2, p. 10). De toename in organisatie en geordendheid in een individu (ontogenie) en evolutie (fylogenie) kan "anamorphosis" worden genoemd, dat synoniem is met onwaarschijnlijkheid (AD. Breck & W. Yourgrau (1972) *Biology, History and Natural Philosophy*, Plenum Press, p. 27)
 - (9) Kleine stapjes terug worden dikwijls gemaakt, maar de verklaring daarvoor is dat bepaalde eigenschappen nog wel aanwezig waren, maar tijdelijk niet tot uiting konden komen. Zie: R.F. Laurent (1983) Irreversibility: a comment on Macbeth interpretations. *Syst. Zool.* 32: 75.
 - (10) Ons gezichtsveld in het tijdsdomein is aanzienlijk uitgebreid sinds de oude Grieken leefden. Daarvan getuigt onze huidige kennis van de evolutie, onze wetenschap m.b.t. het ontstaan van de aarde, de grote "bang", het uitdijend heelal.
 - (11) J.T. Bonner (1965) *Size and Cycle: an Essay on the Structure of Biology*. Princeton University Press.
 - (12) De correlatie tussen levensduur en lichaamsgewicht is groot bij zoogdieren, maar geringer in andere groepen. De mens valt ook uit de toon. Sacher (1959) vond niet alleen een goede correlatie tussen levensduur en lichaamsgewicht, maar ook tussen levensduur en hersengewicht. De beste correlatie verkreeg hij wanneer levensduur werd gerelateerd aan de hersen/lichaamsgewicht verhouding.

- Opgemerkt zij dat *binnen* een soort geen goede correlatie tussen cefalisatie-index (of andere variabelen) en levensduur kon worden vastgelegd (G.A. Sacher (1959) Relation of lifespan to brain weight and body weight in mammals. In: G.E.W. Wolstenholme & M. O'Connor (Eds.) Ciba Foundation Colloquia on Aging, 5: 115-133).
- (13) K. Schmidt-Nielsen (1970) Scaling in biology: the consequences of size. *J. exp. Zool.* 194: 287-308; R.H. Peters (1983) *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge University Press.
 - (14) T.A. McMahon (1973) Size and shape in biology. *Science* 179: 1201-1204.
 - (15) Ook voor nog een aantal andere fysiologische functies geldt dat bij zoogdieren de tijdsduur evenredig is met $G^{0,25}$ (zie: S.L. Lindstedt & W.A. Calder (1981) Body size, physiological time, and longevity of homeothermic animals. *Quart. Rev. Biol.* 56: 1-16). De gevonden relatie komt goed overeen met de door Mc Mahon (zie noot (14)) op theoretische overwegingen voorspelde waarden.
 - (16) Voor een zoogdier over zijn gehele levensduur: $8 \times 10^5 \text{ kJ} \times \text{kg}^{-1}$.
 - (17) Dit is niet alleen van warmbloedige dieren (ratten) bekend, maar is ook waargenomen bij vissen, rotiferen, watervlooien en *Drosophila*.
 - (18) R.S. Sohal (1981) Metabolic rate, aging, and lipofuscin accumulation. In: *Age Pigments* (R.S. Sohal, Ed.) Elsevier, p. 303-316. Een mutant van *Drosophila*, die gekenmerkt wordt door een grote bewegingsactiviteit en verhoogd metabolisme, vertoont een proportioneel verkorte levensduur.
 - (19) H. Hoagland (1933) The physiological control of judgement of duration: evidence for a chemical clock. *J. gen. Psychol.* 9: 267-287.
 - (20) C.R. Bell (1975) Effects of lowered temperature on time estimation. *Quart. J. exp. Psychol.* 27: 531-538; C.R. Bell (1977) Time and temperature: a reply to Green and Simpson. *Quart. J. exp. Psychol.* 29: 341-344.
 - (21) M.C. Moore-Ede, F.M. Sulzman & C.A. Fuller (1982) *The Clocks That Time Us*. Harvard University Press.

- (22) 103 proefpersonen vertonen een biologische periodiciteit met een periodeduur van 24,91 uur (standaardafwijking: \pm 0,41 uur). Zie: R.A. Wever (1979) *The Circadian System of Man*. Springer, p. 90.
- (23) Bovendien stelt de inwendige klok een dier in staat bij zijn ruimtelijke oriëntatie gebruik te maken van zich verplaatsende hemellichamen d.m.v. tijdscompensatie.
- (24) G.J. Whitrow (1980) *The Natural Philosophy of Time*, Clarendon Press. "... it is generally believed nowadays that time does not exist in its own right but is produced by the events which we say 'occur in time'... Our idea of time is a mental construction that we only gradually learn to perform, our awareness of it being based on the number of changes that we observe occurring in a given interval" (p. 64). "Nor is time a mysterious illusion of the intellect. It is an essential feature of the universe" (p.375).
- (25) Zie bijv.: N.M. van Straalen (1983) Physiological time and time-invariance. *J. Theor. Biol.* 104: 349-358.
- (26) Volledigheidshalve zij opgemerkt dat ook in de levenloze, fysische wereld de onveranderlijkheid niet volledig is. Men denke aan het verschijnsel hysteresis, de thermodynamica en het verval van radioactieve elementen. Toch heeft het historische element hier een andere betekenis dan in de biologie, waar een web van in de tijd gereguleerde interacties leidt tot een onomkeerbare en unieke historische ontwikkeling.
- (27) T.F.H. Allen en T.B. Starr benadrukken het belang van een zorgvuldige keuze van biologische tijdschalen. Hantering van de juiste tijdskaders zal de ontrafeling van velerlei typen biologische interacties kunnen helpen. "Biological structures need very particular time frames if subtle biological interconnections are to be found. By doing most of our calculations in biology in sidereal time, we may substantially miss the point of what is going on in biological systems. Because we do not try out biologically sensitive time frames, we might reject hypotheses unnecessarily for lack of data; more seriously, we fail even to formulate hypotheses because phenomena lie unseen". (T.F.H. Allen & T.D. Starr (1982) *Hierarchy; Perspective for Ecological Complexity*. University of Chicago Press, p. 122).