

Nicolaos Starreveld

Korteweg-de Vries Instituut voor Wiskunde
Universiteit van Amsterdam
n.j.starreveld@uva.nl

Boekbespreking D'Arcy Thompson: Over groei en vorm

Over groei en vorm

In 2017 vieren we het honderdjarig bestaan van de eerste editie van het boek *On Growth and Form* geschreven door D'Arcy Wentworth Thompson. Uitgeverij Meromorf Press heeft, in samenwerking met Begonia Translations, het boek voor het eerst in het Nederlands vertaald onder het titel *Over Groei en Vorm*. Het oorspronkelijke boek werd voor het eerst in 1917 gedrukt en telt negentien hoofdstukken en ongeveer duizend pagina's. Het boek dat we hier bespreken is een vertaling van een verkorte versie die in 1961 verscheen. Daarnaast heeft er een aantal lezingen plaatsgevonden, de eerste was in maart in de Balie in Amsterdam en de tweede in oktober op het Lorentz Center in Leiden. Nicolaos Starreveld bezocht de lezing in maart en bespreekt het boek.

On Growth and Form heeft een substantiële bijdrage geleverd aan de natuurwetenschappen. Het wordt beschouwd als het eerste boek over wiskundige biologie. D'Arcy Thompson (1860–1948) was een Schotse bioloog en wiskundige gespecialiseerd in ongewervelde dieren. In die tijd waren het de ideeën van Darwin die dat vakgebied domineerden en de vorm en structuur van organismen werden voornamelijk gezien als een resultaat van natuurlijke selectie. D'Arcy Thompson postuleerde de stelling dat biologen, en vooral morfologen, meer aandacht moesten besteden aan de natuurlijke wetten en hun invloed op de ontwikkeling van organismen. De morfologie is het onderdeel van de biologie dat de bouw en vorm bestudeert van organismen. In de epiloog verklaart D'Arcy Thompson zijn bedoeling met dit boek: "Te laten zien dat een bepaald wiskundig aspect van de morfologie essentieel is voor het goed bestuderen en begrijpen van groei en vorm."

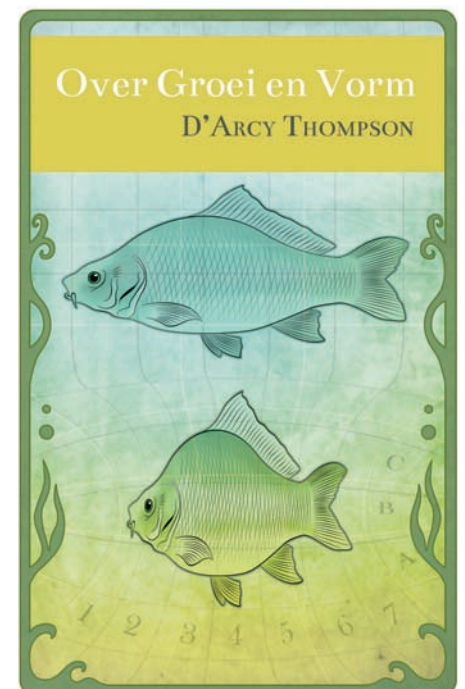
D'Arcy Thompson had een klassieke opleiding, zijn vader was hoogleraar Grieks, en dat is evident in zijn boek. In zijn onderzoek gebruikte hij methoden

die Aristoteles introduceerde. We moeten de wereld waarnemen en meten, daarna gaan we vergelijken en potentiële correlaties ontdekken. Hij durfde een stap verder te gaan dan de deskundigen van zijn tijd en hij probeerde de empirische kennis van de bioloog en de dierkundige uit te drukken door middel van het getal. Hij gebruikte vergelijkingen om relaties te bestuderen en symmetrieën om patronen te identificeren. Zoals Stephen J. Gould van Harvard University het samenvat: "De kruising van de theorieën van Pythagoras en Newton stelt dat natuurwetten direct de vormgeving van levende wezens bepalen, waarbij de 'interne' en genetische invloeden het bouw materiaal verzorgen en de natuurkundige wetten de opbouw bepalen."

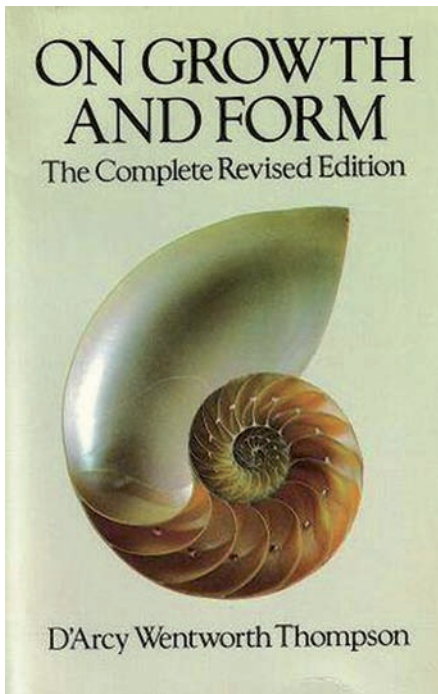
Het boek

Deze verkorte versie telt tien hoofdstukken en ongeveer driehonderd pagina's. Beide edities beginnen met het hoofdstuk 'Over afmeting' dat cruciaal is voor het begrijpen van de hoofdstukken die volgen. In de oorspronkelijke editie volgt een uitgebreide analyse van de maat van groei; die is weg-

gelaten in de verkorte versie. Daarna volgen hoofdstukken over de vorm van cellen, weefselvorm en celaggregaatvorm en drie hoofdstukken over sponsnaalden en spiculaire skeletten, de gelijkhoekige spiraal en de vorm van hoorns en tanden. De laatste twee hoofdstukken gaan over vorm en mechanische efficiëntie en de transformatietheorie. D'Arcy Thompson probeerde zijn wiskundige opleiding volledig te gebruiken ten gunste van *Over Groei en Vorm*, maar zijn betoog is toch hoofdzakelijk een biologische theorie.



D'Arcy Thompson: *Over groei en vorm*, Meromorf Press, 2016, 332 p., ISBN 9780992900809, prijs € 24,95.



Omslag van de verkorte Engelstalige versie uit 1961

Over afmeting

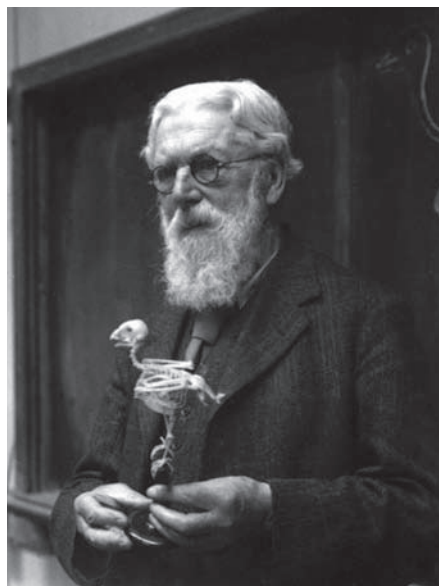
In de elementaire meetkunde leren we dat het volume van een bol gelijk is aan $\frac{4}{3}\pi r^3$ en het oppervlak gegeven wordt door $4\pi r^2$, waarbij r de straal van de bol is. Het was Archimedes die dit voor het eerst bewees maar dit resultaat kan ook bewezen worden door analyse. Beschouw een infinitesimale bol rond een punt x en integreer van $-r$ tot r . Een vergelijkbare methode kan toegepast worden om het oppervlak te bepalen. Hieruit volgt dat de verhouding van het volume tot het oppervlak gelijk aan $\frac{1}{3}r$ is; en r is dus evenredig met deze verhouding.

D'Arcy Thompson was bekend met het werk van Newton en de infinitesimaalanalyse. Dat begrijp ik tenminste uit zijn redeneringen, hij gebruikte deze methode van opsplitsen in infinitesimaal kleine bollen en dan op te tellen om de vorm van verschillende wezens te bestuderen. Een toepassing van deze wiskundige methoden vinden we als D'Arcy Thompson begint te spreken over afmeting en warmte-uitwisseling. Het warmteverlies door uitstraling is evenredig aan het huidoppervlak van het dier, maar de door verbranding geproduceerde warmte is evenredig aan de massa van het dier. Dus de verhouding van het oppervlak tot het volume is evenredig aan $\frac{1}{r}$, waar r de lineaire dimensie is. Daarom hoort de verhouding tussen warmteverlies en warmteproductie, evenals die tussen

oppervlakte en volume, toe te nemen naarmate het dier kleiner wordt. Hij kwam tot de conclusie dat kleine dieren meer warmte per kilo produceren dan grote dieren, om gelijke tred te kunnen houden met het warmteverlies door oppervlakte-uitstraling. Met zulke prachtige wiskundige methoden kon D'Arcy Thompson verschillende restricties op de grootte, de vorm en de functies van wezens beschouwen, bijvoorbeeld op het springvermogen, het vliegen en de opbouw van het skelet van dieren.

Maat van groei

In de originele tekst bestaat er een hoofdstuk (Hoofdstuk III) met de titel 'The rate of growth'. D'Arcy Thompson verzamelde in dit hoofdstuk uitkomsten van experimenten die hij had uitgevoerd en probeerde daarna, door het gebruik van statistische analyse, groei te analyseren. We zien onder andere ook toepassingen van differentiaalvergelijkingen, van de normale verdeling en van de stelling van Stokes. Dit hoofdstuk is volgens een aantal critici zwak en daarom is het weggelaten in de verkorte versie van 1961. Vandaag de dag is er ook een duidelijker beeld over dit onderwerp en er zijn boeken die een betere uitleg bieden. De belangstelling voor dit hoofdstuk blijft in ieder geval nog steeds bestaan. Historisch gezien stijgt het afleiden van wiskundige vergelijkingen gebaseerd op waargenomen biologische processen uit boven het wetenschappelijke niveau van zijn tijd. Daarom kan dit hoofdstuk nog nuttig zijn voor hedendaagse wetenschap-



D'Arcy Wentworth Thompson (1860–1948)

pers, zelfs als het niet in overeenstemming is met de wiskundige strengheid en de recente wetenschappelijke ontdekkingen.

Celvorm, weefselvorm en celaggregaatvorm

Om celvorm te kunnen bestuderen is het vooral belangrijk alle krachten die een rol spelen in aanmerking te nemen. Het gaat voornamelijk over de zwaartekracht en de oppervlaktespanning. D'Arcy Thompson beperkte zich in eerste instantie tot die weefsels en die omstandigheden waarin de zwaartekracht relatief onbelangrijk is en oppervlakte-energie dus een belangrijk deel van de totale energie in het systeem betreft. Dit is in het algemeen het geval waar we te maken hebben met heel kleine hoeveelheden vloeistof en afmetingen die de moleculaire afmetingen benaderen. In die kleine cellulaire organismen wordt de vorm grotendeels door oppervlaktespanning bepaald, in tegenstelling tot grote organismen, van wie vorm tot stand komt onder invloed van andere krachten zoals de zwaartekracht. De manier waarop celvorm wordt beïnvloed door oppervlaktespanning is bestudeerd door het gebruik van het natuurkundige concept van evenwicht en het wiskundige concept van een minimaaloppervlak. Een evenwicht wordt bereikt nadat het vlak tot het kleinste mogelijke oppervlak is gereduceerd zodat de inwaartse en uitwaartse spanningen gelijk aan elkaar zijn. In het werk van D'Arcy Thompson wordt een minimaaloppervlak beschouwd als een oppervlak dat op elk punt dezelfde gemiddelde kromming kent, niet perse gelijk aan nul, en het heeft het minimale oppervlak voor het ingesloten volume.

Na eenvoudige alleenstaande cellen belande Thompson uiteindelijk bij het bestuderen van complexe weefsels. Deze transitie wordt in stappen gezet, van eenvoudige cellen gaan we naar cellen die met elkaar in contact staan, of anders gezegd celaggregaten. Technieken van de vlakke meetkunde leiden tot prachtige formules die de opbouw van verschillende complexe systemen kunnen beschouwen. Een voorbeeld dat in het boek te vinden is, bevat het berekenen van de hoeken waaronder de bloedvaten afsplitsen. De algemene stelling die Thompson voorstelde, is de volgende: "de vorm, ordening en de hoeken waaronder de bloedvaten afsplitsen is zodanig, dat de bloedsomloop met een minimale hoeveelheid arbeid en een minimum van wandoppervlak plaatsvindt".

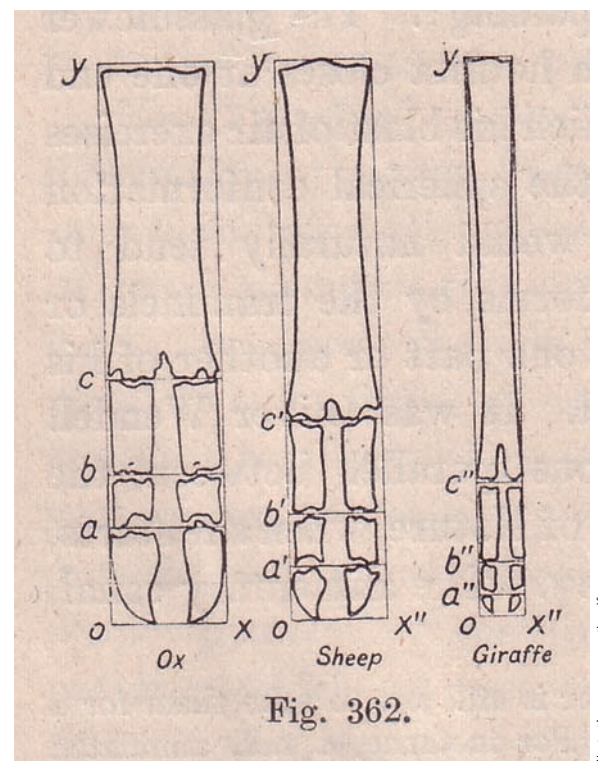
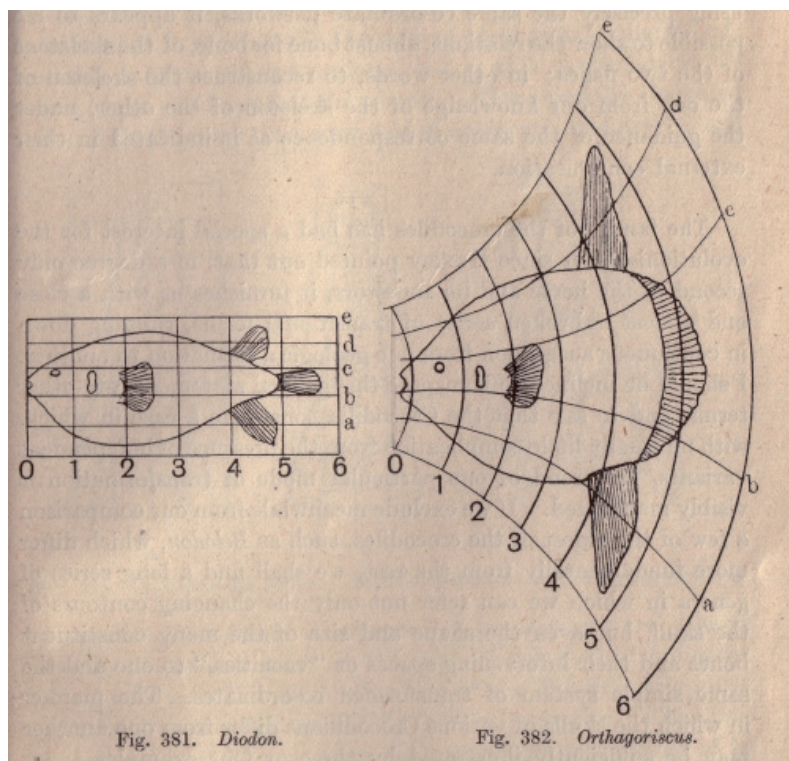
Transformatietheorie

De transformatietheorie is waarschijnlijk een van de grootste bijdragen aan de morfologie van D'Arcy Thompsons werk. Om groei en vorm op een uniforme schaal te kunnen bestuderen, gebruikte hij de wiskundige methode van de 'coördinatenmethode'. Het herkennen van een vorm als een van de vele mogelijke permutaties of vervormingen van een andere vorm is de kern van de transformatietheorie. Een ander significant voordeel van de coördinatenmethode ligt in het feit dat hij de eenheid van het organisme onder de aandacht brengt. De onderliggende intuïtie is precies hetzelfde als in de functietheorie en het verschil tussen puntsgewijze en uniforme eigenschappen. Als we juist diverse en ongelijke organismen en vormen in hun geheel als een identieke 'functie' binnen ver-

schillende coördinatenstelsels kunnen zien, vormt dit een sterke aanwijzing dat variatie volgens bepaalde lijnen is voortgeschreden en dat hier een 'groeiwet', in de vorm van een krachtstelsel, verantwoordelijk voor is. D'Arcy Thompson heeft over drie verschillende coördinatenstelsels gesproken: het cartesische, het radiale en het logaritmische. Hij heeft een uitgebreid experiment gepresenteerd om te laten zien dat zijn transformatietheorie nuttig is in de morfologie. Transformaties in coördinaten zijn in het algemeen wiskundig uitdagend om te analyseren, maar zijn doel is alsnog in voldoende mate bereikt. Met behulp van dergelijke transformaties, die vaak "niet aan een strikt wiskundige analyse onderworpen kunnen worden", kunnen we grafisch nog steeds de relatie tussen het nieuwe en het oude coördinatenstelsel aantonen.

Tot slot

In het algemeen vond ik het een goed verzorgde vertaling die een prachtig werk hopelijk in de schijnwerpers zal zetten. Als wiskundige raak ik gefascineerd door de eenvoudige manier waarop wiskundige principes zo natuurlijk voorkomen in verschillende biologische processen en in de morfologie. Het boek is niet altijd makkelijk om te lezen en de lezer moet alert zijn om belangrijke details niet te missen. Hoewel er geen voorkennis wordt geëist om dit boek te kunnen lezen, zou het toch nuttig zijn om wat basiskennis van analyse en mechanica te hebben. Het is prettig dat de hoofdstukken onafhankelijk van elkaar gelezen kunnen worden. Ik zou iedereen aanraden om het boek, of ten minste een paar hoofdstukken van het boek, te lezen. ☼



Twee afbeeldingen uit de oorspronkelijke uitgave van *On Growth and Form* uit 1917.