内 容 提 要

本书是根据加拿大数学家与生物学家Roger V.Jean教授所著"Mathematical Approach to Pattern & Form in Plant Growth"一书1984年版译出的。该书系统、全面地介绍了叶序研究的数学与物理学方法，被学术界誉为叶序研究领域里的一本划时代的著作。该书内容极其丰富，主要包括：叶序研究的数学基础，叶序的表示方法，数学模型，计算机模拟以及研究动向，进一步探讨了未来研究的可能方向等。

本书不仅包括近代数学的发展，而且还包含自1980年以来发表在专业刊物上的重要成果。

本书备有大量的练习题。附录给出了第1、2两章的所有习题的答案。

本书是从事生物数学、理论生物学及其有关领域教学与科研工作者的参考书；亦可作为大学高年级学生与研究生的植物数学的教程。

植物生长模式与形态的数理研究方法

〔加〕R.V.Jean著

王本楠 顾连宏 谢海生 译

阳含熙 校

学术书刊出版社出版（北京海淀区学院南路86号）

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

北京市密云县印刷厂印刷

*

开本：850×1168毫米1/32 印张：7.72 字数：210千字

1990年3月第1版 1990年3月第1次印刷

印数：1—970册 定价：11.20元

ISBN 7-80045-626-9/O·17

致中国读者

我感到非常荣幸，借此机会对中国读者说几句话。我的书的这一版是讨论植物形态发生的一个引人注目的题目，在这里数学被证明大有用武之地。可以说，叶序首先用数学方法来解决生物现象，远早于遗传学。尽管近来有所突破，但还有很多事情要做。特别是研究叶原基模式的形态发生的叶序这一学科，正处在发展的交叉路口，确定无疑应该加强数学家和生物学家之间的对话。我们需要一些模型，这些模型能够做预测并且能带来有益的实际应用，例如在农学中的应用。

本书使形态学家对一般问题感兴趣。也就是说，叶序问题已经基本上超越了植物学范围。确实，对于菠萝，球果以及向日葵所做过的结构分析，在很大程度上，已经发现推广到了别的研究领域，例如推广到了蛋白质，烟草花叶病毒以及水母。1984年发现了准晶体，所以准晶体研究者立即讨论了，例如在雏菊上所观察到的过度带的准晶体性质。在这个过度带观察到叶序从一对斐波那契数到下一对数的升级，同时晶体术语也开始渗透进这一领域。由此，对于叶序的研究引入了一个全新的思想。事实上，多学科的交叉，要求具有各种不同知识背景的科学工作者之间对话。而世界范围的广泛的协同努力无疑会对问题的解决产生更好的结果。

我们必须具备系统而全面考虑的头脑，否则就不能以一种综合的方式归纳而创造性地把握住问题的各个侧面，不论是数学的，植物学的，物理学的还是热力学的，在这里一切过去的发展将会找到一个和谐的位置，然而也将发现它们解决问题的局限性。通过这本书，真诚地邀请我们的中国朋友加入这一研究行

列。正如我看到的，本书就其本身来说可做为我们两国人民相互理解的礼物，并衷心地祝愿新的研究获得成功。

Roger V.Jean

1989年7月10日

译　　序

1988年夏天，在西安召开的一次生物数学国际学术讨论会上，加拿大生物数学家Roger V. Jean赠给我这本书，这是一本讨论叶序（Phyllotaxis）的数学方面的书。叶序是原基（叶、小枝、花瓣、果鳞）在轴上的排列次序。这是一个植物学的常见现象，同时也是植物学者，特别是植物形态发生学者研究的一个重要问题。这一现象是如此普遍存在，却又如此深邃费解。就拿它经常表现的斐波那契级数（$F(1)=F(2)=1$，$F(k+1)=F(k)+F(k-1)$，$k>1$）一点来说，这也决非偶然，而是有其深刻的内在原因的。我所要说的只是，数学的法则也反映自然现象之规律，它决不是数学家的主观想象。而自然界许多现象，普遍存在，却又十分费解，生命现象尤其复杂，几乎都包括了数学问题。生物数学是当代越来越受重视的交叉学科，我国从事这一领域的人实在还是太少了，象植物形态和生长方面的数学研究，似乎还未开始。我们希望此书将有助于引起我国学者的注意。

Jean教授以严谨慎密的态度，讨论叶序的数学意义，他不惮辛劳把一个世纪以来（如果从L.Bravais and A.Bravais 1837的研究算起）的研究，从许多并不常见的古旧刊物中找出，加以评价，有时还加上一些数学证明。他仔细总结前人的成果，指出他们的成绩，决不轻视前人之美，但又不受他们的束缚，创造性地说出自己的意见。这是每一从事科学研究的人必需遵循的态度和道路，可惜有些人并不愿意这样做。在我看来，这本书在这方面也是一个范例，值得年青同志特别注意。

作者认为许多过去研究是“还原的、个体发育的、分析的”，而提出自己“后成的（Epigenetic）整体的、系统的”观点。我没

有作过叶序的研究，没有评论的资格。不过象许多生物学问题一样，二种途径是否是相互补充，相互依赖的呢？！。当然叶序问题尚未得到最后解决，这是一个深邃的生物学本质问题。

此书第1、2章由王本楠翻译，3、4、6章由顾连宏翻译，第5章由谢海生翻译。文中特别是一些名词颇不易找到恰当的中译名，错误之处，希指出。

阳含熙

1989.9 于北京

阳含熙教授像

序

有机体的形态与模式是有机体最直接和最明显的特征。因此，形态和模式的研究是生物学最早的内容，在描述性水平上，形态和模式的研究（当然还有其它许多方面的研究）为林奈系统分类学的诞生奠定了基础。林奈系统分类学是生物学的基石之一。和所有成功的描述性分类（化学元素周期表是又一个例子）一样，林奈分类学显示出了深刻而又基本的组织原则，这可以从以下事实看出：分类学提供了导致进化论产生的一条基本线索。

模式和形态的研究对于作为遗传基本单位的基因的思想也是极为重要的。孟德尔（Mendel）就明确地把基因看作是控制形态的基本单元。实际上，作为一门学科的遗传学，其早期发展，无论是在理论上还是在实验上，都清晰地表明了这样的观点：基因的作用控制着整个多细胞生物体的形态的总体特征。

生物形态的描述性研究所提出的一个基本问题就是了解这些形态是如何产生的，以及这些形态的产生又是如何被控制的。这类问题可以从两个截然不同的层次上提出来。其一，进化过程决定有机体的形态；在这个意义上，形态研究是属于系统发生phylogenetic）的问题。因此，可以从以下两方面入手：(a)对操纵着表现型的自然选择的研究；（b）表现型的这种选择对于基本基因型的特征的影响的研究。其二，形态和模式的研究是一个个体发育的问题；它涉及到生物个体从最早祖先开始的发展，在关于形态发生问题的这两个方面之间，存在着许多有趣的关系。这些关系清楚地表现在汉克尔（Haeckel）的“重演”假说（“个体发育是系统发育的重演”）和达尔塞。汤普森(D'Arcy Thomoson）的转换理论中。

形态发生的研究是生物学中最活跃的研究领域之一，同时也

是最困难的研究领域之一。它探讨的内容包括形态和模式的产生与稳定性及其控制。目前，分子生物学所取得的进展不但远远没有阐明形态发生问题，反而使其更难以理解了。例如，孟德尔式的基因当初被当着完整的有机体（Intact Organism）形态调节物，而现在却只能被看成细胞内化学调控代谢物。化学和几何学分道扬镳的结果使得我们所掌握的知识和需要解释的问题之间的沟壑加宽甚至有所加深。

从最广泛的意义上来讲，叶序是形态发生研究中最使人感兴趣的未知领域之一。从经典意义上说，叶序是指高等植物的叶片围绕生长轴的排列方式。因之，高等植物分类学在很大程度上依赖于叶序。然而，它的内容远不止这些。所描述的叶序与数论中某些经典问题特别是著名的斐波那契数（Fibonacci numbers）间存在着紧密的联系。很明显，叶序同斐波那契序列之间存在的联系决不是偶然的或者随机的，而是某种深刻的形态控制机制的反映。这种机制表现于个体发育过程，而又牢固地存在于系统发育过程中。的确，上面提到的斐波那契序列甚至在最原始的植物的分枝模式（branching pattern）中也同样存在。

因此，叶序现象为研究形态发生的一般现象提供了一个天然实验室。认识叶序很有可能找到解开生命世界中形态模式的产生这一千古之谜的钥匙。

Jean博士正在从事这项艰难的研究工作。在这本书中，在描述性水平上，重新考察并介绍了叶序现象。目的在于解释叶序现象的许多对立的研究方法（包括Jean自己的研究）。我相信，Jean博士自己的研究方法已经向叶序研究注入了某些重要的新思想。简而言之，可以预言，单是个体发育的研究方法不足以解释叶序现象。正如他所说的那样：“叶序是一种后生的、整体的、系统的现象，非化学和物理学所能解释得通的”＊。当然，这并不意味着我们不能对叶序进行分析；只不过是，根据约化范式（reductive paradigm）设定的分析单元对于处理叶序问题以及

＊ 此引文原文为法文。

一般形态发生问题是否得当，我们所拥有的与这个基本问题有关的证据表明，它们是不充分的。其中，一部分证据见于Jean博士发表的有关叶序的一系列评论文章中。

总而言之，我相信，Jean博士的这本著作是一个重要贡献，它为研究生物系统的模式和形态提供了全新的方法。我极力向那些对叶序问题感兴趣的读者推荐此书。它是形态发生学这一重要领域的一本不朽著作。

Robert Rosen
阿灵顿
德克萨斯大学数学系

前　言

我们必须研究叶序。
叶序是植物学中的一怪，
如此简单，
却又那么深奥费解。

(Corner, 1981)

主　题

本书论述植物生长过程中出现的数学问题，更确切地说，是论述与通常所谓的**叶序现象**有关的问题。在绪言中提到过，叶序现象是植物茎顶端活动最引人注目、最令人困惑的特征之一。在过去的几十年中，根据植物茎顶端形态的起源理论提出了很多数学模型。本书将这些数学模型汇集在一起，进行了积极的批评分析，这样便于我们了解它们各自的成功之处并把它们加以比较，同时也便于我们确立今后的研究方向，以使得叶序问题更好地解决（叶序研究各个方面较好地统一）。本书是一本专著，它吸收了所有近代数学的新成果，同时也参考了出现在1830年以后的各种专门期刊上的数学论文。这里，特别应该提到的是L.Bravais和A.Bravais（1837），van Iterson（1907），Richards(1951)，以及Adler（1974）等人的优秀著作。

越来越多的研究者认识到叶序现象在植物形态发生中的重要地位。一些学者把叶序问题看成是检验生物数学的案例。生物数学家Robert Rosen认为“认识叶序很有可能找到解开生命世界中形态模式的产生这一千古之谜的钥匙”（引自序）。Dormer

(1965)认为“茎顶端的研究是形态发生研究的一个重要分支”。生长着的植物茎顶端是最复杂的实体之一，植物学家Wardlaw把它定义为“由生物组织构成的几何动态系统。”因而，植物学家和数学家都对它感兴趣，叶序现象正是产生在植物茎顶端上，简单说来，就是一种特殊的整数序列的相邻项的出现。这一特殊的序列就是所谓的Hauptreihe级数或称斐波那契级数$\langle F(k)\rangle$，其定义为$F(1)=F(2)=1$，$F(k+1)=F(k)+F(k-1)$，$k>1$。“这个序列为什么会出现在植物体上观察到的第二螺线(Secondary Spirals)上？”这就是叶序问题，它使我们联想到在系统发育和个体发育上存在着深刻的形态发生控制机制。

正如Alder所指出的那样(在Jean写的前言里，1978b)，物理学也有它的著名的级数。确定氢原子的两个电子轨道间的能量差的公式中就包含一个双-参数(two-parameter)序列$\langle 1/n^2-1/m^2\rangle$。“这个序列为什么会出现在原子光谱中”，就是原子结构的中心问题。这个问题的答案一经找到，原子结构诸问题也就得以解决。玻尔原子理论首先给出了部分答案，随后量子力学和电动力学给出了更为完整的答案。因此，对于所有那些羡慕数学、物理学公理化成就的生物学家和数学家，那些非归纳主义者，上述公式化的植物学问题似乎是研究形态发生的最令人鼓舞的出发点。

本书对于那些研究植物发育，植物宏观进化以及植物育种和遗传方面的学者有重要的参考价值。生物数学现已列入大学教学大纲。随着生命科学数学化程度的不断提高，本书可以在高级课程或自学中使用，也可以作为有关领域工作者的参考书。此外，对于那些要寻找一个数学应用的无尽领域，或者希望迅速了解植物生长研究中的一个最引人注目方面的现状的读者，本书亦可作为参考。

内 容

叶序现象是植物组织基本规律的外在表现。对于这一领域的研究已经采取了三种不同的形式：（1）实验和观察；（2）仅为描述性的数学建模；（3）旨在解释的数学建模。**实验和观察工作**持续了一个多世纪，它以分类学和生理学为基础。这方面的工作已由Cutter(1965)，Loiseau(1969)，和Wardlaw(1965b)作了充分阐述，其主要结果分散在本书的各章中，大部分包括在第5章以及第2、3、5章末尾“研究动向”之中。这些结果对于整个问题正确的数学论述以及充分的理解都是必要的。这些结果以及由之而形成的理论是20世纪70年代数学模型的基础。参考文献能使读者全面掌握有关叶序问题的生物学知识。本书能使经验主义者增加知识，从而使其能鉴赏不同的理论。“虽经数十年的工作，但对决定叶序及其有关现象的因素，我们仍然知道得不多。这对我们是一种责罚”。（Wardlaw，1968a）。

叶序的描述性问题包括两个方面：试图识别出一些参数和构造某些概念，由这些参数和概念可以准确地表述叶序现象。19世纪中叶，首先由L.Bravais和A.Bravais(1837）对叶序现象作了有条理的描述和数学处理。这些先驱者所采用的方法通常称为柱面表示（cylindrical representation）方法，20世纪初Van Iterson（1907）发展了这种方法，Adler（1974）有过详细的论述。Richards（1951）介绍了一种富有创造性的数学描述，即所谓的叶序现象的具心表示(centric representation)。对此，Jean（1979b）曾作过透彻的分析。**描述性的模型**，至少可以说是第三种研究方法的参考框架（Frame of reference）。因此，它是至关重要的。在探索某个解释模型的内涵之前，试图发现使该模型公式化的框架的一般特性，是既自然而又必要的。因此，在第1、2两章中对柱面网格的性质，在第3章中对叶序的具心表示的性质，在第4章中对叶序的扩散方程的性质都做了详细的分

析。叶序研究已深入到了植物体中有关差异生长和比速生长的核心问题。第3.3.5节介绍了最近被揭示出来的关于植物原基径向间隔的比速生长关系（Jean，1983g）。

当然，我们的主要目标还是集中在各种解释性模型上。这些模型如汇集在第5章中的Aodler(1977a）、Coxeter（1972）、Jean（1980c）、Veen（1973）、Thornley（1975b）和Young（1978）的模型，它们的理论基础是Hofmeister假说（1968）、Snow第一可及空间理论（R.Snow和M.Snow，1962)，Schwendeunr靠接压理论（1878)，Plantefol的叶螺旋线理论（1947)，Church的系统发育理论（1904）、Schoute场论（1913）以及在维管束水平上，Bolle分叉作用线理论（1939）等等。结语部分介绍了这些模型和理论的比较分析。

各节的研究动向介绍了专门出版物并指出正文中没有充分介绍的具体事实或发展趋势。附录中包括了第1、2两章中练习的全部解答。本书所用到的数学包括从中国剩余定理（孙子定理）和连分式的性质到偏微分方程和计算机模拟。本书并不过份强调解题的技术细节，而注重于解释已证明为与植物学有关的数学概念。

本书是关于叶序的第一本完整的专著。题名为《植物数学》（法文*Phytomathematiqnue*,Jean，1978b）与本书的侧重面有所不同；它讲述直观的处理方法，虽然它明显地涉及迷人的叶序问题，但是它只提到了在这里被独立地和系统地介绍的各个主题。叶序问题这个领域已成为更可达的和更有探索与发展余地的一门学科，它有自己的方法、概念、结果和演绎体系。我建议把这门学科称为**“植物几何学”**（Botanometry）。

本书英文版和法文版略有不同。其中除了引言是重写的外，增加了比速生长一节，又对第3章的标题作了重新安排，“研究动向”和注释的内容也稍有增加，目录表和索引更加完整。此外，删除了附录2和附录3。而将附录1和4的内容分散到引言以及第5章的“研究动向”中。

从法文手稿到本书，不得不校正了6个中间文本的校样。已使本书改进不少。虽然为避免本书出现错误我已尽了最大努力，但是期望消除所有的错误和前后不一致之处（对此我负全部责任）未免过于乐观。读者如果发现什么问题或有什么改进意见，请指出，我将非常感谢。

Roger V.Jean

蒙特利尔

1988年1月

致　谢

衷心感谢Rosen教授费心为本书作序。现在，他是达尔豪西大学生理学和生物物理学系教授。

非常感谢Wiley-Interscience的全体人员，特别是生命科学编辑Mary M.Conway。我一直和他们有工作往来，他们为人彬彬有礼，工作富有效率。出版者的职业作风使得本书英文版（经过改写）的出版成为一次令人难忘的经历。

位于里穆斯基的魁北克大学在1983年冬天减少了我的教学活动，使得我有可能为本书做好准备工作。对此，深表谢意。

感谢 Jocelyne Desgagnés 夫人以精心细致和认真负责的精神完成了最后定稿的打印。

在我的研究项目的初期，得到了加拿大研究员基金会的资助，随后，加拿大自然科学与工程研究会又为我的项目提供了资助。特别要指出的是，该机构提供的是两批三年为一期的资助。承蒙魁北克国际事务部为我多次提供参加研究代表团的机会。在此，谨向以上各单位表示感谢。

R.V.J.

目　　录

叶序研究
由于数学模型的建立
已取得崭新的进展