



生命旋梯书系

ON GROWTH  
AND  
FORM

# 生长和形态

*On Growth and Form*

[英] 达西·汤普森 著

[英] 泰勒·邦纳 改编

袁丽琴 译



上海科学技术出版社

本书关注的是事物生长的道路和采取的形态。首版于1917年的这本著作具有重大的历史意义，它从数学和物理学层面分析生命的进程，因富有诗意的描述而著称。作为一个敏感关注自然界魅力和美的伟大科学家，达西·汤普森讲述了跳蚤和履螺，嫩芽和种籽，蜂巢和雨点，陶工的拇指和蜘蛛的网，肥皂膜和油泡，小卵石在池水中的飞溅。被誉为“既是优美的文学，又是高深的科学；既是科学论文，又是娓娓道来的散文”的这本著述，现在可以呈献给更广泛的读者。当今最伟大的科普大师斯蒂芬·杰伊·古尔德为之作序，解释了本书对于新一代读者的重要价值。

“20世纪极少数传世科学著作之一，毋庸置疑，只要人类文明一息尚存，它就将与之同在。”

—— 哈钦森

“有史以来英语科学典籍中无与伦比的文学作品。”

—— 梅达沃，诺贝尔奖得主

“达西·汤普森的著述和瓦格纳的歌剧有异曲同工之处：在华美的乐音中娓娓道来，在高潮时刻来一点抑扬顿挫。”

—— 斯蒂芬·杰伊·古尔德

ISBN 7-5323-6697-9



9 787532 366972 >

定价：32.00 元



www.sstp.com.cn

**KJ 书展**  
SHENGMINGXUANTISHUXI  
生命旋梯书系

[英] 达西·汤普森 著  
[英] 泰勒·邦纳 改编  
袁丽琴 译

# **生长和形态**

---

上海科学技术出版社

## 图书在版编目(CIP)数据

生长和形态/(英)汤普森著;袁丽琴译. —上海:  
上海科学技术出版社, 2003.1

(生命旋梯书系)

ISBN 7-5323-6697-9

I.生... II.①汤...②袁... III.生命科学-普及  
读物 IV.Q1-0

中国版本图书馆CIP数据核字(2002)第091433号

On Growth and Form

Copyright © Cambridge University Press 1961

Chinese (Simplified Characters) Trade Paperback Copyright © 2002 by  
Shanghai Scientific & Technical Publishers

ALL RIGHTS RESERVED

上海科学技术出版社出版、发行

(上海瑞金二路450号 邮政编码200020)

新华书店上海发行所经销

常熟市兴达印刷有限公司印刷

开本 850×1156 1/32 印张 14.25 字数 296千字

2003年1月第1版 2003年1月第1次印刷

印数: 1-3 000

定价: 32.00元

---

本书如有缺页、错装或坏损等严重质量问题,  
请向本社出版科联系调换

## 内容提要

Neirong Tiyao

为什么生命和物理现象如此千姿百态？达西·汤普森的这本经典著作关注的正是事物生长的道路和采取的形态。首版于1917年的这本著作具有重大的历史意义，它从数学和物理学层面分析生命的进程，因为富有诗意的描述而著称。作为一个敏感关注自然界魅力和美的伟大科学家，他讲述了跳蚤和履螺，嫩芽和种子，蜂巢和雨点，陶工的拇指和蜘蛛的网，肥皂膜和油泡，小卵石在池水中的飞溅。达西·汤普森的著述，被誉为“既是优美的文学，又是高深的科学；既是科学论文，又是娓娓道来的散文”。

## 序



Xu

### 这是一个人

从福斯塔夫到《尼贝龙根指环》，但凡伟大的艺术形象和文学巨作，无不需作者超凡的智慧。达西·温特沃思·汤普森 (D'Arcy Wentworth Thompson, 1860—1948)，苏格兰圣安德鲁斯大学动物学教授，也许是20世纪最博学的人，但绝对不是一个读死书的人 (*homo unius libri*, 某书中的人物形象)。他对古希腊典籍中提到的所有鸟类和鱼类都作了注解，汇编成上下两卷；他对亚里士多德的《动物志》进行了规范的翻译；他年复一年、不辞辛劳地为苏格兰渔业部做统计工作；他还为《剑桥博物学》丛书写作了皆足虫（一种微小但有趣的节肢动物）部分。但是，达西·汤普森不朽（事实上与日俱增）的声名还是因为他的巨著——《生长和形态》（1917年第一版有793页，1942年第二版扩充到了1116页），这本书与其说是

展现个体发育的舞台，不如说是对生命进程的积极探索。

尽管对这样一本书进行缩略而又不损原意，足以令每一个学者和出版者头痛（因为这种举动实在无异于肢解）；但正如耶稣所说的，人不可以点灯却把它放在斗底下遮住（马太福音 5:14 ~ 17）。《生长和形态》正是这样一盏科学（以及英语散文）的明灯；它理应以合适的价格、便携的分量奉献给读者：“你们的光也当这样照在人前，叫他们看见你们的懿行。”

传闻言之凿凿，达西·汤普森曾有三个风马牛不相及的教席可供选择：古典文学、数学和动物学。《生长和形态》的伟大正是因为它是这三个方面的完美组合（而不是卖弄学识）。

1. 古典文学和人文学科。《生长和形态》是20世纪科学著作中最伟大的散文作品。两位杰出的科学人文学者曾对该书有如下论述：梅达沃（P.B. Medawar）称之为“有史以来英语科学典籍中无与伦比的

文学作品”，G. E. 哈钦森(G. E. Hutchinson)视之为“20世纪极少数传世科学著作之一，毋庸置疑，只要人类文明一息尚存，它就将与之同在。”达西·汤普森的文章和瓦格纳的歌剧有异曲同工之处：在华美的乐音中娓娓道来，在高潮时刻来一点抑扬顿挫。仅举一例，我能背出第二章“关于大小”的结尾佳句，此刻作者正从寻常的人类引力世界中淡出，走过昆虫栖息的表面力王国，来到全然陌生的细菌世界：“我们已经来到了陌生世界的边缘，在这里，一切成见都必须抛弃。”

但是达西·汤普森也深受博学之累。今天，很少有人能拥有汤普森那样的文学和语言功底；能够掌握那些古文典故的人更是寥若晨星（更不用说那些未经翻译的希腊文和拉丁文词句），这些典故绝非单纯的点缀，它们是该书不可分割的部分。打开书就足以令人气馁，迎头就是康德的德文论述（但至少还给出了译文），接下去的更是一行罗杰·培根的没有注解的拉丁

文原句，还有同样未经翻译的列奥纳多·达·芬奇的一段脚注——这一切出现时，第一段甚至还没有过半：

2. 数学。达西·汤普森在后记中表明了自己的初衷：“揭示形态学的某些数学侧面……对于正确地研究与理解生长与形态问题不仅有所帮助，甚至是不可或缺的。”乍听之下，将数学方法引入生物的形态问题似乎是一种非常摩登的创意，但达西·汤普森的例证很少采用类似研究中经常采用的方法：用微分方程构建理论模型或者用复杂的统计做逻辑实证论述。达西·汤普森不是不懂这些手段，但他是作为一个古典主义学者、特别是装备了牛顿力学知识的毕达哥拉斯派几何学家来创作本书的。书中强调的是米拉尔迪角 (Miraldi Angle)、斐波那契数列、对数螺线以及黄金比例。

3. 动物学。达西·汤普森最初选择了成为一名无脊椎动物学家。他运用自己的古典文学和数学素养充实了本书，但是究

其本质，这本伟大的著作提出的还是一个生物学理论。这个理论很容易迷失在达西·温特沃思·汤普森详尽的阐述和简明的例证中，而且还极易被读者所忽视。因为它实在惊世骇俗，以至我们无法相信他真的讲过这么一件事。我曾经非常好奇，想知道会有多少人会读到这本书、享受它优美的文笔、拥抱它精妙的例证，然后彻彻底底地忽视了这个同样重要的理论。

毕达哥拉斯和牛顿学说的混合理论主张物理力直接塑造了生物（“内在的”和遗传的力量只是产生了素材，为按照物理原理塑造成品提供生理梯度和时间安排）——在古代雅典人推崇的完美几何图形中，有很多生物的形态，因为自然法则眷顾这种作为力的最佳表现的朴素形式。我不知道达西·汤普森的宗教观，但我们有理由相信他的上帝是一个几何学家，正如爱因斯坦的上帝不会掷骰子。达西·汤普森在后记中告诉大家：

世界的和声表现为形态和数字，自然

哲学的灵魂和所有的诗篇都在数学美的概念中得到展现……一个比弥尔顿还要杰出的伟人阐发了这一主旨，称颂神“坐在地球大圆之上”，赞美：他曾用手心量诸水，用手的虎口量苍天，用升斗盛大地的尘土。

和往常一样，达西·汤普森没有注明引文出处（甚至没有用引号来提示读者），但最后一句话源自以赛亚书40: 12，主角正是伟大的耶和华。

章节的安排和全书的逻辑都围绕着这个主旨。读者见到的首先是对应用于形态的数学方法的介绍，然后是关键的章节“关于大小”：其中心论点是面积/体积比随生物体变大而下降，因此大动物和小动物生存在不同的作用力的领域。如果说物理力直接塑造了生物，那么小动物应当是表面力的产物，大动物则是重（体积）力的作品。接下去的几个章节一脉相承：小动物由表面力塑形（例如原生动物的普拉托回转曲面）；大小介乎中间的动物体现了一种均衡（像黏滴状的水母，表面有张

力维持，但又受到重力吸引往下渗滑)；大动物则在重力的主宰之下(请看比较腿骨受力和起重机的著名示意图)。

达西·汤普森无意把讨论展开到复杂生物形态的所有细枝末节：河马和橡树迥然不同，绝非仅仅因为它们在生长中受到了不同外力的作用。书中余下的章节里，达西·汤普森用两种方式阐明复杂的形态事实上遵循了普遍的原理。(1) 即使没有受到物理力的直接塑形，部分或者整体仍采用了理想几何学的最优形态来解决形态学的问题(软体动物的等角螺线、公羊角和飞蛾奔向光明的路线是生物体长大时盘旋、保持同一形状的唯一办法；叶序学中斐波那契数列表现为互生螺线是因为在极点增加了新的单元后，系统空间保持了最优分布)。(2) 即使因为遗传所赐，生物体必须接受复杂的原始型，但最起码它们向相关形态的转化仍然表现为整个系统的简单物理变形——变换坐标理论。(最后一章也是影响最广泛的一章，就以这个理论

为主题。但这个论点往往被读者误以为是和书中其他内容不相干的尾声。只有我们意识到正是这种坐标变换的几何简单性，而不是原型的复杂性表达了达西·汤普森的主旨，我们才领会了全书的精髓。)

今天，我们可能会把《生长和形态》这本书当作理所当然的杰作，但是达西·汤普森在他的有生之年却因为离经叛道饱受挫折。他原本无意在那么一个小而封闭的苏格兰大学中度过整个职业生涯；他也曾向牛津、剑桥和伦敦申请要职，但是无一成功。晚年他获得了许多荣誉，包括1945年牛津授予的一个荣誉学位，但是在他任教的大多数时间里，他始终处在学术的边缘。

1971年，二十出头的我曾写下我关于达西·汤普森的最早的文章之一——因为年轻人不合时宜的浪漫主义，我误解了他（或者说是只理解了一部分）。我将他视为一个抵制了现代平庸潮流的高贵的克努特王——一个鼎盛期已过了两千多年的希

腊几何学家。这种不受时间影响的特征的确是达西·汤普森的一个特质——就如同他在阐述有孔虫（单细胞原生动物）试验时，抛弃了血统的偶然性，转而主张的几何恒久性。

但是达西·汤普森不可能脱离他所生活的那个时代，我却未能意识到这一点。他对达尔文学说的质疑（与对进化事实的深信不疑并存）反映了1917年（本书第一版的那年）世人的普遍观点，但到了第二版1942年时，这些怀疑已经变得非常落伍可笑了。达西·汤普森对达尔文主义的两个主要批评，实际上就是比他更守旧的同时代人威廉·贝特森强调的那两个，当然，达西·汤普森对每一个标准的怀疑都加上了自己的花样：(1)不要仅仅因为观察到了某种渐进转换，就编造一些关于自然选择的推测性的故事（对达西·汤普森而言，这样的转换也许只是一组变化的外力作用于不变生物实体的反映，(2)有些变化是突变而不是渐进的（就如同有些构造只能通过

不连续性转换成其他的构造)。

那么，真实的达西·汤普森是怎样一个人呢？古典文学家？自成一派的散文家？精确例证的汇编者？特立独行的形态学家？达尔文学说同时代的批评家？希腊几何学家？他承负得起其中的每一个称号，但达西·汤普森拥有更多的内涵。可以用莎士比亚的话作为结束语：“……他的身上混合了各种要素，以至造物主站出来对全世界说，‘这是一个人！’”

斯蒂芬·杰伊·古尔德  
哈佛大学比较动物学博物馆  
1992年

## 编者序

Bianzhe Xu

新版达西·汤普森的《生长和形态》问世有两大理由：其一，新版简短，可以使这部作品更为普及，至少可以使一般读者能够涉猎；其二，1942年版的许多段落在今天看来已经过时了。自1917年首次出版以来，迄今为止，该书始终具有相当重要的地位，如果要保持这一点，那么用注评的方式稍微更新一下，这个主意算得是顺应时代潮流吧。

这本著作的重要性不容置疑，但是我同意梅达沃\*的看法，即它的影响是“无形的、间接的”。我将简要说明该书之所以独

---

\* 但凡关注作者和他的作品的人，将发现露丝·达西·汤普森写的她父亲的传记（达西·温特沃思·汤普森，牛津大学出版社，1958）值得一读，其中收有一篇附言，是梅达沃对《生长和形态》的尖锐评论。我必须承认，梅达沃的这篇文章和G.E.哈钦森的另一篇同样精彩的文章[纪念达西·温特沃思·汤普森，*Amer. Sci.*, 36 (1948), 577]使我的这篇序言变得容易又困难：易是因为它们告诉我写作的内容，难在我很难不引用他们精雕细琢的语句，显然，我终于还是没能抵挡得住这种诱惑——编者注

独一无二的一些理由，因为这些理由，这本书必然会引起世人瞩目。但我相信，最根本的原因是因为达西·汤普森一贯以全新的视角探究生物学领域的重要课题，对于那些容易陷入所谓科学时尚、不试图超越“流行观点”的人来说，这种（第一个设想这种方法的是从前的某个古人）看问题的另类视角绝对将使他们震惊，并得到激励。

该书最显著的特点是它以数学和物理学的方法分析生物生长的进程。这里我不想讨论这种方法的细节，达西·汤普森在书中，尤其是引言中已反复谈过，而且其他人也就此作过深入探讨。除开某些具体分析的细节外，达西·汤普森采用的一般方法在今天的生物物理学、数学生物学和控制论领域并不新奇，但是这种方法在1917年该书第一版出现时，则绝对值得大书特书一笔。

关于达西·汤普森的物理和数学，有两方面比较特殊，需要评点一下。首先，达

西·汤普森显然对以物理数学语汇诠释生物学上的生长和形态充满热情，因此读者若想在书中寻找生长和形态变化的直接原因，则不免要大失所望。对于大多数实验科学家来说，通过生物直系祖先的外形搞明白某种具体形态的由来，然后再以同样的方法分析其先祖，以此揭示渐成说的环节，他们才会心满意足；这也是某些理论，例如“因果”胚胎学的基础。但达西·汤普森不同，他还沉迷于数学的描述和物理学的类比。无疑，这种思维方式和他本身不是一个动手做实验的人这一事实密切相关。在1942年的版本中，他甚至拒绝承认那些与1917年版本中的事实相关的实验。但他的这种专注也有其长处和力量，因为它总在启发实验或者新的实验方法，因此，他别具一格的盲目固执对我们大家都有好处，因为这一点，他不应受到指责，甚至反而应当得到称颂。

他的方法引人注目的另一方面是，它还遗漏了另一部分内容。除开化学的物理

学方面，其他化学内容几乎无影无踪。在生物学中，生物化学已经成为新知的最大源泉和增长最快的新信息渊藪，然而，达西·汤普森几乎彻底无视形态及其变化与化学物质的活性特点有关的观点。当然，如果达西·汤普森将此作为著作的重点，则生化领域日新月异的发展可能已经无数次地把这本书扫入故纸堆中，它的巨大影响早就成为过眼云烟。达西·汤普森在生物学进展的主流部分确有欠缺，但这一点再一次成为一种优势，使他的书历久弥新。

《生长和形态》一书之所以重要且独特，还有另一个显著事实，即它不仅是科学名著，而且是优美的文学作品；它还是内容丰富的人文著作。梅达沃称之为“有史以来英语科学典籍中无与伦比的文学作品”。我相信这绝非溢美之词。

了解了达西·汤普森的个人背景，我们也许可以找到一点原因。他的父亲是一位古典文学家，非常注重儿子的教育，这为达西·汤普森的一生打下了基础。在晚

年，除开从事科学研究外，达西·汤普森还能翻译亚里士多德的《动物志》(*Historia Animalium*)、写作《希腊鸟类词典》(*Glossary of Greek Birds*)和《希腊鱼类词典》(*Glossary of Greek Fishes*)。为了后面这两本书，他收集了希腊典籍中提到的所有鸟类和鱼类的资料，凭借自己的动物学知识阐释引文，将科学和古典文学融会贯通。达西·汤普森，再一次引用梅达沃的话：

才高八斗、学富五车，几乎无人能同时拥有这么多天赋。作为一个声誉卓著的古典文学家，他任职英格兰和威尔士以及苏格兰古典文学联合会的主席；作为数学家，英国皇家学会曾完整出版了他的一篇数学论文；他还是一位担任多个要职64年之久的博物学家，换言之，单就时间跨度而言，我们需要将呱呱坠地直到退休的这段生命全部投身工作才堪与他比肩。他不仅善于辞令，而且是著名的演说家（人们总是想当然地把这两种特质联系在一起，

事实上很少有人能同时具备这两项才能)，他还创作了一部巨著，他高超地驾驭了宛如美声唱法的写作风格，该书的文学魅力足可与佩特（Pater）或洛根·皮尔索尔·史密斯（Logan Pearsall Smith）的传世名作媲美。除此之外，他有超过1.8米的高大身材和维京人的体魄，并且因为相貌堂堂而信心十足。

达西·汤普森（人们总是称呼他达西·汤普森或者达西）不仅拥有成功的必要条件，而且的确成为了三方面的专家。在每一个领域，他都出类拔萃，甚至如果以达西·汤普森的成就作为标尺，其他任何人都算不上严格意义上的该学科的伟人。如果这三方面的学识仅仅是简单地集中在达西·汤普森的身上，各自为政、互不相干，我想我们恐怕还得把达西·汤普森称作票友，虽然，他肯定是票友中的佼佼者；也许我们还会说，尽管达西·汤普森成就惊人，但是他缺少今天职业学者的特征，即高度的专一。但是这三方面绝不是简单地

相加；它们是一个不可分割的整体——如克利福德·多贝尔 (Clifford Dobell) 所言是化合为一体。我要说的是，达西·汤普森不是那些拥有两项或者更多不相干，甚至有些不协调声名的人，比如说作曲家兼化学家或者政治家兼小说家，或者一个既驰骋于英国越野障碍马赛又跻身于皇家学会的人；他是一个以专一的精神认识多项事物的人。就他学识的广度、深度、用途以及为大众知晓的方式，达西·汤普森在我眼中，绝非票友，而正符合了自然哲学家一词的本义。

梅达沃谈及的这种风格绝对是本书的一大特色。就我亲身体验，大学生们初次涉猎这本书时，深感它内容广博，而且“想像实在奇特”；现代科学文章一贯是简明扼要、语言贫乏，采用的词汇全如一个模子里出来的，但它不是。可是我要指出，有些学生学会了欣赏这种特色，并且发现在科学和写作课程之间并非必然横亘有巨壑深沟。所谓科学传统，尽管有充分的传承

理由，但有时抛弃这些模式也许更有益处。

达西·汤普森的著作还有另一个明显特点，即历史意义。科学和人文学科之间往往有这么一个区别，即科学作为一门日积月累的学科，我们只需研究一下某一课题最新的论文，就可以获取深入研究所必需的所有背景材料。例如，在细菌学期刊上，极少有文章提到巴斯德或者范·列文虎克，尽管它上面的每一篇文章最终都可以追溯到这些伟人们的研究成果。相反，在人文学科领域，重要的是文稿本身，而不是发表时间、次序，就像我们今天仍然欣赏莎士比亚和吉本（Gibbon）的优美篇章并从中受益。历史更是一系列的事实、观念和诠释，正是在这个意义上，《生长和形态》一书在产生了科学最终产品的同时，还是一部科学史。正如哈钦森所言：

《生长和形态》的伟大，因为它向我们揭示，科学是一项传统活动，这个传统是充满冒险精神和想像力的……弘扬文明

人的标准需要很多才学，极少有人能掌握其中的大多数。达西·汤普森的才智超过了绝大多数世人，并且这些才智的运用也同样超凡脱俗。比起其他作者，他的作品清楚地揭示了科学的思想对于成为文明人的意义；他向我们展现的一幕幕场景，照亮了我们前进的道路，在向人类奉献的同时，达西·汤普森也赢得了世间罕有的殊荣。

尽管达西·汤普森才华过人，但是在科学的世界里，他还是形单影只。他对此心知肚明，甚至还为自己的特立独行而骄傲。我曾经谈到这个特点在许多方面有助于《生长和形态》的成书，但我并未涉及达西·汤普森的进化观，纵观全书，这些观点时有露头。

1917年版的《生长和形态》一书中有一些想法，当年属于离经叛道，由于种种原因，必须承认它们今天仍属异端。尽管它们不总是人见人爱，但无疑它们刺痛、震动了一切轻率的沾沾自喜。达西·汤普森不否认自然选择，但他认为自然选择的

作用只是消灭不适者，而不是作为进化的一种促进力量。至于每一种构造都是在选择中形成的遗传适应性变化，他认为这种观点大谬不然、不切实际；他认为，在很多情况下，生物构造源自直接的物理力，很细微的构造取决于分子力，大一些的则受机械力影响（亦即“直接适应”）。书中除开一些无关紧要的引文，完全没有提到遗传和发育过程中基因活动的作用，这似乎暗示了它们在达西·汤普森的理论系统中没有容身之地（我们这里又有了一个例子，如同上文提到的生物化学，书中压根儿没有出现过去 50 年里生物学思想中最重要的一股潮流）。种系发育研究的是生物世系和亲缘关系，在本世纪初，它是比较解剖学家工作的重点，但在书中它也被撇到一边，取而代之的观点是形态的功能侧面远比血缘和家系重要。

我认为，今天的读者不必为这些内容与如今公认的理论不一致而困惑，因为如果就此在相关领域排斥达西·汤普森绝对

是因小失大。并且，对物理力在形态变化过程中的作用予以格外关注，必定会使所有的进化理论更加完善，因为这些力是真实存在和不容忽视的。对现代的进化理论此处毋庸赘述，但请容我简单谈谈达西·汤普森的旁门左道如何能轻松变换为正统理论。

今天，我们认为变异有其遗传基础，进化过程可以在基因变化（突变）和选择的基础上合理解释。并且，在发育过程中，在生长和最终形态的形成期间，通过空间上有序的化学反应，生物体某种特定的基因添加物直接影响了“生长和形态”。可以从两方面来解释为什么生物形态往往有其机械效率这个事实。假定某一给定的基因组合产生了一种在力学设计方面上好的构造，因而此生物可能就有高度的适应能力，历经有利于自身的自然选择傲视同侪、一枝独秀。环境因素通过机械力或物理力显然也直接影响了生物结构的形态。在直接适应的情况下，我们可以假定这些

对环境的反应确有适应利益，因而，对环境因素的反应或响应有利的基因添加物得到了自然选择的青睐，并且在选择中得到保持。于是，有了这样一些奇特的例子，如鸵鸟脚上的硬皮，一方面因为摩擦而不断增厚，属于形态的直接适应；另一方面它又完全是一种遗传，因为在鸵鸟蛋孵化之前，在受到机械力作用之前，鸵鸟胚胎的脚上就有硬皮存在。对这个有趣的现象此处不再多谈，第八章中有简要的考察，我们会知道它和我们今天的发育、遗传和进化观点是不矛盾的。

在序言的最后，我还想解释一下我进行文字删减的准则；或许用“整理”一词更加准确，因为对一部经典作品指手画脚、舞刀弄枪实在干系重大。我之所以长久以来一直认为也许能进行一些剪辑，是因为读者普遍认为1917年版的793页文字在许多方面都优于1942年版的1116页文字。理由是达西·汤普森的基本观点在1917年版中已经表露无遗，第二版增加的大量内容

主要是插入了许多补充例子。换言之，1917年版的出色之处在于达西·汤普森的观点在恰如其分的长度中得到铺陈。这样的话，我的想法就有了立足点，即进一步去芜存精，特别是将过时的、有误的段落删除，会使达西·汤普森的观点更鲜明有力。

但在删减的过程中，我费尽心机努力不去简化、改写以及压缩原文；所有的文字都是原汁原味的达西·汤普森制造\*。有时候，正如我刚才所言，我的愿望和指导准则就是使文字焕发青春；但有时我的心中只有一个念头，即保持读者对阅读的兴趣。我屡屡发现1917年版本能帮助我找出该删节的部分（但有一处我恢复了1942年版中删除的1917年版的一段内容）。在这个过程中，我无法保证留住所有重要内容，我只盼损失能减到最小。

---

\* 唯一例外是在某些承上启下的场合，我不得不改动一些句子来弥合删节处出现的上下文不连贯现象——编者注

尽管每一章都有一些细小的删节,但对于部分大刀阔斧删除的内容,我要稍作解释。最大的删节是整个“生长速度”一章。这一章有200多页,正如大量批评\*指出的,因为种种原因,它存在先天不足。它结构松散、内容重复,将中心聚焦于人类的生长未必有用,对生长加速缺乏了解也使作者无法自圆其说,特别是无法正确评价差异生长或者相对生长(异速生长)的重要性,对此J.S. 赫胥黎和G. 泰塞却曾作出突出贡献。也许,简单地说,但凡对生长速度感兴趣的人,最好还是去参看别人的文章,例如S. 布罗迪\*\*或者J.S. 赫胥黎\*\*\*。

还有一章“细胞的内部形态和结构”

---

\* 辛诺特(E.W.Sinnot), *Quart. Rev. Biol.* 18(1943), 65; F.Mayer, *Anat. Rec.* 85(1943), 111; 梅达沃, 出处同上——编者注

\*\* *Bioenergetics and Growth* (Reinhold, New York, 1945) ——编者注

\*\*\* *Problems of Relative Growth* (Methuen, London, 1932) ——编者注

也被删掉了，主要原因是随着时光飞逝，它完完全全失去了生命力。随着当代电子显微镜学的飞速发展，细胞学成为一门崭新的科学。尽管有丝分裂问题还是没能取得长足进展，但近来一些优秀的论文，如F. 施雷德 (F. Shrader)\*、A. 休斯 (A. Hughes)\*\*和M.M. 斯旺\*\*\*的文章，为我们条分缕析，提供了许多新的信息。而达西·汤普森的这个章节只有无可奈何花落去了。

另外，有一个比较短的章节“关于吸收”也被删去了，它主要想揭示吸收作用也可能插足细胞形态，但对于这一点威拉德·吉布斯 (Willard Gibbs) 已经阐述得非常清楚了。吸收和其他一切物理力一起

---

\* *Mitosis*, 第2版 (哥伦比亚大学出版社, 1953)

——编者注

\*\* *The Mitosis Cycle* (学术出版社, 纽约, 1952)

——编者注

\*\*\* *Cancer Res.* 17 (1957), 727; 18 (1958), 18

——编者注

共同作用于细胞内部并且影响着细胞的形态,对此我们今天仍然赞同,但无论如何,达西·汤普森在这方面的寥寥几笔在今天都显得作用有限。

“关于最短程线的附言”这一个小章节也不再出现在本书中,它又偏到了几何学方面,而且许多生物体(如水绵的叶绿体)可以用最短程线来解释,这个事实也似乎与文章的主题思想干系甚微。

是否删除“叶子的排列或叶序学”这一章,则令我颇费思量。最重要的理由是,尽管达西·汤普森精要地总结了旧有的观点以及数字对策论,但他似乎对这门老学科并未提出新的见解。至于当时研究者对这个问题复苏的兴趣,以及某些作者如斯诺(R. Snow)、沃德洛(Wardlaw)以及其他人所做的有趣的实验,他更是只字未提。

被删除的最后大部分是“蛋和其他

---

\* 斯诺对叶序问题曾有一篇短小有用的评述,*Endeavour* 14 (1955), 190——编者注

一些中空构造的形状”。其中整个开头都在津津有味地讨论禽蛋的外形。禽蛋的外形有很多成因，对其中某些原因人们一直在研究。但是达西·汤普森却把主要精力集中在一点之上，即输卵管的蠕动波使得禽蛋钝端向前，因为众所周知，鸟类产蛋时的确是钝的一头先面世的。但事实令人沮丧，布拉德菲尔德 (Bradfield)\* 最近在一些射线成相研究中发现，禽蛋在输卵管中运行时是尖端朝前的，仅仅在产出体外前才调了个头。所以达西·汤普森振振有词的论证恰和事实相反。更糟的是，人们早就猜想是这个样子，而且尼达姆 (Needham)\*\* 在 1931 年就讨论过这个问题。这一章中还有一部分是关于海胆形状试验的，不怎么令人信服，最后有几页很精彩，讲到血管分支的形态和角度，我把大部分保留了下来、增补到第四章中。

---

\* *J. Exp. Biol.* 28 (1951), 125——编者注

\*\* *Chemical Embryology* (剑桥大学出版社, 1931), p.233——编者注

讨论什么内容被删掉了实在不是一件开心事，让人无所适从，现在让我们干点积极的事，来关心一下在经过了岁月磨蚀、编者恣意妄为之后，达西·汤普森的书中还有哪些幸存下来，甚至熠熠生辉的吧。

1961年

## 补篇

Bupian

写下上文这篇编者序，时光倏忽流转，已过了30多年。这30年里，生物学领域的发展尤其巨大。最惊人的变化是分子生物学的兴起和持续繁荣。它极大地影响了发育生物学，使之成为细胞生物学的一部分。与达西·汤普森的观点联系更密切的要算人们越来越倾向于应用数学方法来分析发育机制。在这一进程中，杰出的数学家阿兰·图灵（Alan Turing）首先迈出了一大步。他告诉世人，可以建立有用的数学模型，将胚胎内部的化学反应活动和诸如弥散力的物理力结合起来。30年的时光见证了一点，所有这些生物学的新成果并不能抹杀达西·汤普森的思想，它们只有使它更臻完善。

达西·汤普森的理论适应现代进化论和发育生物学有一个特殊的方式。自从遗传学兴起（分子遗传学的出现更大大强化了这一趋势），就有这么一种倾向，认为基因指令可以解释生物体的一切生长和形态问题。但今天人们越来越清醒地认识到一

个非常明显的事实：基因不能一意孤行，而是要受到物理-化学规则的制约，后者极大地限定了生物可能采取的形状与形态。实际上，这正是达西·汤普森所要表述的；差别仅在于表述的语言不同。基因负责产生蛋白质，它接下去还要承担起构建生物形态的责任，但是基因的活动不是无拘无束的。制约来自基因向之发布组装指令的生物结构本身的特性。形态的发生发展受到自然规律的限制。生物结构在成长过程中采取何种形状，很大程度上取决于原材料本身以及它们组合的方式。打个简单的比方，建筑师和他手下的工人并不能随心所欲地造房子，房子的结构要受到钢、砖和木料自然特性的制约。生物体也是这个道理：物理定律制订了终极游戏规则，世间万物无一得免。

最近的文献把这些制约形态的物理规则称作“强制物”。“结构主义者”认定物理力设定了这些强制物，而且正是物理力对引领进化和发育负全责。但我认为这种

观点过于极端，人们的动机往往出于强调达尔文主义存在根本性错误的愿望。我的态度要保守得多。自然选择和物理定律都不容忽视，它们共同制约着发育和进化。

同30年前相比不同的是，今天我们对强制物和设定强制物的物理定律的重要性有了不同的认识。读者从这个角度研究达西·汤普森的主要思想，如果有什么不同的话，那就是它在20世纪90年代比在60年代展现出更加璀璨的光辉。

1992年

# 目 录

Mulu

序	I
编者序	XI
补篇	XXIX
第一章 引言	1
第二章 关于大小	19
第三章 细胞的形态	55
第四章 组织或胞团的形态	101
第五章 针突和针突状骨骼	147
第六章 等角螺线	191
第七章 角和牙齿的形状	225
第八章 形态和机械效率	247
第九章 变换论和相关形态的比较	297
第十章 后记	361
译后记	365
注释和文献	367



第一章  
引 言

在康德的眼里，当时的化学是一门学科，但并不是科学——*eine Wissenschaft, aber nicht Wissenschaft*——衡量是否是真正的科学，要看它与数学的联系。这不是什么新鲜创意，因为罗杰·培根已经把数学称作科学的门径和钥匙，列奥纳多·达·芬奇也有过几乎一样的表述。康德之后一百年，又有杜波伊斯·雷蒙德 (Du Bois Reymond)，一位对生理学的许多基础学科均有造诣的杰出学者，旧话重提。他声称，在严格意义上，鉴于化学反应与速度、张力和分子成分的均衡条件存在因果关系，只有当化学反应能够被解释时化学才可以跻身于科学的行列；总之，未来的化学应当运用数学方法和严谨的数学语言来研究分子构成问题，正如牛顿和拉普拉斯的天文学用它们来研究天体。当范托夫 (van't Hoff) 为数学化学奠定坚实基础之时，我们知道化学向着康德界定的远大目标已经迈出了一大步，范托夫因此也赢得了墓志铭上不朽的荣耀——连通物理与化学的人。

我们可以将康德定下的这个原理直接应用于自然科学，而无须等待他的愿望全部实现。尽管化学在数学技术细节上仍未达到它的最终目标，但是生理学因为应用了当时的化学和物理得到了长足的强化和发展。慢慢地，它一点一点地接近了人们

眼中的真正的科学，与自然科学的每一个分支都发生了千丝万缕的关系。它学会了运用每一条物理定律和数学定理。尽管哈勒（Haller）的生理学已有不俗成绩，但他的研究成果与李比希（Liebig）、亥姆霍兹（Helmholtz）、路德维希（Ludwig）、克劳迪·贝尔纳（Claude Bernard）的成就相比，绝不能同日而语。<sup>1</sup>

一旦我们认可了物理学家的行为方式，我们就学着称和量，研究时间、空间、质量以及其他有关的概念，通过数的概念表达越来越多的知识，同时不断满足人类的需要，实现着柏拉图和毕达哥拉斯的梦想与想像；现代化学的发展也会令那些伟大的哲学梦想者欢欣鼓舞。撇开梦想不谈，数的精确性是科学的灵魂，这个目标的实现是对我们努力的最好回报，也许还是检验理论真伪和实验正确与否的唯一标准。<sup>2</sup>一百年前，约翰·赫歇尔（John Herschel）爵士如是说；康德也说将数学引入自然科学的不是数学家，而是自然本身。

在求取物理和数学的援手方面，尽管生理学家早就急不可待，但动物学家或者形态学家却反应平平；之所以出现这样的巨大差别，有其深层原因，部分是因为传统不同，部分是因为学者们的想法和禀性有异。在帕斯卡看来，把生命当作物理过程不仅让人反感，甚至是滑天下之大稽；热爱自然的歌德更是把数学远远地逐出了自然发展过程。即使是今天，也几乎没有哪个动物学家的脑中浮现以数学语汇定义哪怕最简单的生物形态的念头。当见到一个简单的几何结构比如蜂窝时，他宁可将它归结为精神本能、技巧或者聪明，也不会和物理力的作用或者数学定律联系起来；看到蜗牛、鹦鹉螺、微小的有孔虫或者

放射虫的壳体非常近似于球形或者螺旋形，出于老习惯，他还是倾向认定它们不仅是球形或者螺旋形那么简单，多出来的那点东西正是数学和物理学都说不清道不明的。总而言之，他极不情愿将有生命的和无生命的东西做比较，或者用几何学、力学来解释与神秘的生命世界沾亲带故的事物。不仅如此，他几乎不想感觉到有这种解释和扩展自己思维空间的必要性。他也不是全无理由，他觉得在欣赏大自然的杰作时，自己的视野已经足够开阔。在他自己的学术领域内，他也拥有许多迷人的理论作为后盾，尽管少了一点精确性，但它们也能使他的思想条理清楚，为他指出新的研究对象。他的分类学技巧变成对现存生物血缘关系和逝去生物谱系的无尽追索。胚胎学的事实向他表明的[正如沃尔夫(Wolff)、冯·贝尔(von Baer)和弗里兹·缪勒(Fritz Müller)所称]不只是个体的生命历程，而且是整个种族的久远记录。鸟类的地理分布甚至迁徙活动都在不断指引他探索消失的大陆、沉没的岛屿还有跨越远古大洋的陆桥。每一只筑巢的鸟儿、每一个蚁冢、每一片蛛网，都展现出它心理学上的本能或者悟性问题。最重要的是，事物不论大小，博物学家都会被它吸引，然后全神贯注于在鲜明的合理性或者适应性中表现出来的那种独特的优点，就如蜂儿恋花、鸟儿爱浆果。

空间和数这样玄奥的概念，会使真相远离因果关系的范畴；因此，如亚里士多德所言，如果我们有幸得到了纯粹的事实，我们应当满意了。但是，博物学研究的是短暂和偶然的事物，而非永恒或普遍的事物；普遍性事物的原因和结果唤起了我们的好奇心，也成了我们研究的终极方向。

长久以来，人们多半习惯于用“终极因”解释生命世界的各种现象，其目的论术语为“目的”、“意图”或“规划”，形式多样（因为使用术语的人思想倾向各异）。盖伦和亚里士多德一样，认为这就是医生之道；约翰·雷（John Ray）和亚里士多德都认为这就是博物学家之道；康德赞同亚里士多德，此为哲学家之道。它也是古代希伯来人的信念，可以从传说中找到它辉煌的起源，即“田里的每一种作物、地里的每一根草在破土而出之前”都出自上帝之手。它是一个普遍、伟大的思路；它向人类展现了神圣幻想的一角，它与对自然的爱一样深深植根于人类的心中。

在18世纪的物理学中，有利于终极因的证据非常明显，和它们相比，继承了莱布尼兹思想的欧勒（Euler）、费马和莫佩尔蒂（Maupertuis）等人主张的“动力因”或物理因几乎黯然失色。虽然它几乎被物理思想遮盖，但是克劳迪·贝尔纳的《生命现象教程》（*Lecons sur les phénomènes de la Vie*）一书仍以终极因为主线，现代生理学的很多内容仍有终极因的身影。奥肯（Oken）一脉相承自黑格尔，终极因主导了他的《自然哲学》（*Naturphilosophie*），也得到了他的门徒的支持，他们惯常把生物进化过程比作建设礼拜堂，经过精心设计，最后用闪闪发亮的尖塔做顶，而不是一棵树上恣意蔓生枝条。

尽管比较粗略，但在现代胚胎学中还保留有这种观点，持此观点的人认为研究早期生长过程意在“展望未来，而非回顾既往”，即胚胎现象“直接由其在构建未来生物身体中的作用决定”<sup>3</sup>。这等于和亚里士多德异曲同工，即有机体是其自身生殖发育过程的终极因。德里施（Driesch）曾经重拾“隐德来

希” (Entelechy) 这个词，广为宣扬，使得许多从未听说过亚里士多德这个词的人，从未像莱布尼兹一样研究过这个词的人，或者和拉伯雷、伏尔泰一样嘲弄过隐德来希的人，都了解了它的含义。此外，尽管听起来有些不可思议，但据说目的论经过了达尔文物种起源说的“重建、重组和重振”；<sup>4</sup> 因为正如老一代博物学家坚持的[艾迪生语 (Addison)]<sup>5</sup> “每种动物的构造都和他种动物不同；尽管它的肌肉笔直、纤维没有扭曲，但这样的构造并不会使该种生物比它采取其他构造或肌理时更适合自己的生活方式”。亦即，根据自然选择论，“每一种形态和性质都在迫切、确实地要求给予它存在的权利，要么作为一种积极有效的动因，要么就是作为过去年代里积极有效动因的残存者”。但在最后这种非常重要的情况下，目的论已经摆脱了终极因，正如巴特勒 (Butler) 和雅内 (Janet) 等人迅速指出的，是一种未经“规划”的“适应性变化”，在这样的目的论里，如果说终极因还有一席之地的话，充其量也就是纯粹的优胜劣汰、去芜存精，亦即一个物理过程的表现或产物。意图或适应性变化的鲜明表现已经成为物理学的一部分，“认识的一种方法论的形态”，据此，“自然总是以最简单的形式表现出来”，<sup>6</sup> “事物的完善总是通过适应环境实现的”，正如伊壁鸠鲁学派有信条或格言说自然为万事万物找出其用途。总而言之，这条道路和莫佩尔蒂的路有其近似之处，但绝非毫无差别，循着这条道路，我们能够一窥人类生存的这个世界的堂奥，发现这个世界即使不是“所有可能中最好的一个世界”，但它正在朝这个方向转变。<sup>7</sup>

但是，目的论原则的应用只是一种方法，并不是我们了解

事物发展变化以及它们在这个和谐复杂的世界中位置的全部或者唯一的方法。物理学家们孜孜以求的不是目的，而是前因，他们认为“原因”是其研究对象的基本特质、不可分割的伴随物或者说是事物和能量的不变法则。亚里士多德有个寓言，有了房子人就可以居住在里面，但房子之所以存在，是因为建筑工人一砖一瓦地造了它。在物理学家眼中，世界是一个物理过程或者说是物理构造；物理学先驱、古希腊圣贤之一德谟克利特认为应当将所有的自然现象都看作物理过程，终极因则可以撇到一边。

然而，自始至终，如同经线和纬线，物理过程和目的论交织在一起，我们无法将它们彻底分开，它们紧密结合在一个整体之中。如果为了解释现象而去寻找一个终极因，我们可能不会喜欢甚至厌倦这种做法；但当我们用最朴素的物理因果关系原理来解释现象后，考察终极因如何与物理因殊途同归就显出了有用与合理性。今天，哲学家们既不会小看也不会过分夸大宇宙的物理方面；博物学家也不必抬高或者贬低物理现象。它们与生命血肉相连，与我们对生长和形态的认识不可分离。

尽管理性告诉我们应当同时倾听并且信守物理因和目的论阐释的内容，我们仍然发现这些规则难以遵从。因此，和培根时代一样，人们经常会因为偏重于终极因而“终止了对一切真实物理因的严肃而孜孜不倦的探求”，以至于“忽视和湮没了寻找物理因”。只要“偶然变异”<sup>8</sup>和“适者生存”仍然作为令人满意的基本假设渗透在生物学的基本原理之中，这些“令人满意的、貌似合理的原因”仍将使得“严肃而孜孜不倦的探

究……”停留于“强力阻止和损害未来发现的局限和偏见之中”。在基普勋爵 (Lord Keeper) 写下这些话以前很久, 罗杰·培根就已经告诉我们, 研究自然的活动并把自然的杰作归因于偶然性或者上帝的直接干预, 这是多么容易又是多么徒劳。

围绕“真实”原因存在种种困难, 用培根和牛顿的话来说, 即从经验主义的角度对原因和结果间的联系作出合理的、站得住脚的解释难如登天, 但这些并不一定能阻挡我们进行物理探索的脚步。作为数学和实验物理学学者, 我们愿意研究那些现象的前因或伴随物, 没有它们, 现象就不可能产生, 总之, 起因正是现象的必要条件。我们的意图仍可以得到充分实现。由于我们仍旧可以把特定的现象和周围越来越多的物理现象扯上关系, 我们能建立一张相互依存的关系之网为我所用, 虽然玄学家们总是不肯承认这种相互依存有因果关系存在。尽管真正的结论还是云深不知处, 但我们已开始接触经院哲学家所称的认识的根据 (ratio cognoscendi), 如此, 对物理因的探究和另一个伟大的逻辑命题融合了, 即在显然毫不相干的事物间找出联系, 在“常人眼中迥异的事物间找相似性”。<sup>9</sup> 牛顿并没有告诉我们苹果落地的原因, 但他向我们揭示了苹果与天体的相似性 (“苹果的例子使我们更加好奇”)。这样做的同时, 牛顿把旧有的事实转化为新知; 他也很赞同将不同现象置于“运动二原则或三原则”下讨论, “即使仍未找出这些原则的成因”。

很多人一心一意要在有机和无机、有生命和无生命物体的各种现象间找出不同点或者本质差异, 但少有人想到要找出

它们之间本质的共同点或者最基本的相似性；而且，人们还往往容易夸大现象之间的差别，尽管它们本来或许也不容忽视。M. 杜南 (Dunan) 在一篇被 M. 柏格森 (Bergson) 称颂备至的文章中讨论生命问题时，<sup>10</sup> 宣称“物理化学的定律是盲目而粗暴的，在它们独裁的世界里，有的只是秩序与一致，很少有不协调和嘈杂”。但物理学家大声指出，人类偶尔见到的各种物理现象，在形态上并不比那些令我们叹为观止的生命现象逊色，而且也同样丰富多彩。水中的浪涛、沙滩的波纹、海角间沙湾的曲线、山脉的轮廓、云朵的形状，所有这些都充满了形态之迷，都是形态学问题，但物理学家大致可以轻松地理解并且给出完满的答案。追溯这些现象产生之前的事，用它们所属的力的实体系统来解释，用系统力学来解释现象成因似乎是顺理成章的事。

生命体的物质形态也不例外。细胞和组织、壳和骨骼、叶子和花朵，它们都是大千世界的一分子。它们同样遵守其组成微粒移动、塑形、整合的物理定律。<sup>12</sup> 它们的形态首先是数学问题，它们的生长更是基本的物理问题，形态学家于是成为事实上的物理学研究者。

在生理学上的物理化学问题之外，对形态学进行物理数学或者动态研究这条路人迹罕至；但这条小径古已有之。在亚里士多德之前，这条路的左近就曾有爱奥尼亚人、阿那克萨哥拉<sup>13</sup> (Anaxagoras)、恩培多克勒 (Empedocles) 及其门徒的足迹。这是伽利略和博雷利 (Borelli) 的研究方法，哈维发现血液循环时走的也是这条路。此后很久，这条路上杳无人迹，只有斯瓦姆默丹 (Swammerdam) 和列奥米尔 (Rèaumur) 路过。再

后来，莫塞莱、迈尔、贝托尔德 (Berthold)、埃雷拉 (Errera) 和鲁 (Roux) 的身影出现在那一小群行路人中间。我们不必猜测是否这条路荆棘丛生，这些旅行者有否偶尔聚首。别人已经收获了一季产出，在葡萄园里拾遗总归晚了一步。

我们理当铭记，在物理学领域中，往往是伟人发现了简单的东西。解释石头的轨迹、链条的悬垂、泡沫的迷离五色、杯中的倒影时，我们总要提起他们的英名。但除非物理学家和数学家们把我们的这些问题提上研究日程，抑或又有一个博斯科维克 (Boscovich) 为博物学家们撰写新的《自然哲学论》，否则我们所能期待的只有动力形态学的一个最粗浅的轮廓。

尽管如此，无人能够预见数学究竟可以描绘、物理学可以解释多少物体的结构问题。一切能量定律、物质特性以及所有胶体的化学性质；在解释生物体的这一刻，也许都和阐述精神时一样苍白无力。但我则持不同观点。关于精神如何控制肉体，物理学束手无策；生命物质如何影响思想以及被思想影响，也同样是云遮雾罩、毫无头绪。生理学家用尽神经通路和神经元等手段也不能使我搞清意识之谜；同样，为什么有些人脸上闪耀着美善之光，而另一些人的丑恶面目一览无余，我也不能求诸物理学给出答案。但是，关于生物体的结构、生长和活动，正如地球上其他一切实实在在的东西一样，鄙人窃以为，物理学是我们唯一的导师和引路人。

我们的物理知识在面对生物体的物理活动时，往往显得力不从心；现象纷繁复杂，过程有如乱麻，人们穷尽毕生心力仍然只能徒呼奈何。当物理学对于解释贯穿所有这些复杂现象的规律——相对于个别现象，这种规律在总体中表现更为典

型——捉襟见肘时，人们急于祈求一条指导原则，一个隐德莱希，抑或其他名称的一样东西。但自始至终，即使是在立体化学、生理学上的表面活动和渗透这样的谜团中，也从未听闻生物结构违背哪条物理定律，就好像生物结构摆脱不了重力的影响一样。

有些物理学家如麦克斯韦宣称，解释生命现象所需的原子或分子远比化学家的假设所要求的多。如果这可以作为对精神现象的一种解释的话，我们姑且肯定这一点；甚至进而同麦克斯韦一道，认为物理上复杂的类型已经足够让人激动，而其他物理学家，如奥尔巴赫<sup>14</sup> (Auerbach)、拉莫尔<sup>15</sup> (Larmor)、乔利<sup>16</sup> (Joly) 则断言，热力学定律不能或者不适合解释生物体能量的保持或加速吸收（乔利用语）以及熵的延迟，还有对象征死亡的寒冷黑暗的不懈抗争。在这里我不想讨论这些重量级问题，我唯一的目的是用数学语言和物理定律讨论某些简单一点的外在现象，关于生物的生长和结构或者形态，尽管我始终以为生物体的构造，根据假设，是一种物质和力学的构形。这就是本书的意图。但我无论如何不希望大家以为这就是生命的全部内涵。一个人不可能在只研究了生物一辈子后，就断言物理和化学足以解释一切。<sup>17</sup>

物理学和哲学比肩而立、互为依傍。没有物理学的支持，哲学将软弱无力；同样，离开了哲学知识，物理学也会理屈词穷。“没有什么比哲学之手更能从科学的布料中抽出金丝了。”<sup>18</sup>但是在某些领域，最起码在某些时刻，这两门学科必须各自为政、独力打拼；正是在我们需要借助物理学去发现的地方，物理学存在局限、力有不逮。同时，关于生命体的物理问题，物

理学家合理、恰如其分的假设也仅限于没有受到外力干扰的物理现象。尽管这种假设有一定的合理性，并且也是进行科学研究必不可少的前奏，但它在将来的某一天可能会被证明为误；然而这样的反证并不是物理学家的失败，相反是对他工作的奖赏。在形态这一和生命如影随形，甚至可以说是由生命控制的问题上，如果物理学家模仿一个非常著名的范例，从古老的学院派质疑：*An Vita sit? Dico quod non* 开始他的论证，那绝不是过分自信的傲慢行为。

生长和形态，也就是书名中的这个词，无需我多言，大家将会明白它和生物研究密切相关。我们希望弄清楚，最起码在某些情况下，如何从物理学角度解释生物以及生物组成部分的形态，并且认识到，一般而言，不可能存在悖逆物理和数学定律的生物形态。尽管相对于一件非常复杂的事物，生长是一个比较含糊的字眼，它取决于从简单的水分吸收到复杂的营养化学的结果等不同东西，但它值得我们联系形态加以研究：究竟生长过程仅有体型的增长而没有明显的形态改变，还是在生长过程中，既有渐进的形态改变又有或多或少的复杂构造的缓慢发育。

在牛顿的基础物理学中，人们认识力是因为力能产生和改变运动，或者阻止运动的改变，或者保持静止。当我们研究固体时，严格地讲，可以不必考虑力的因素，因为和物质不同，力不是独立的客观存在。它是作用于物体的已知、未知的各种形式的能。但当我们从物质转向物质的形态，从事物转向事物的运动做抽象思维时，当我们研究的是形态、运动或者形态改变运动中包含的主观概念时，力正是这么一个最恰当的用语，

来定义产生形态和形态变化的起因。当我们用力这个词时，和物理学家的习惯做法一样，我们是为了简明扼要，在某种物体符号或示意图中，用这么一个符号来表示运动的量和方向。力和形态一词都是主观和象征性的，因此用在和形态有关的地方正是得其所哉。

那么，一切物质，无论死活，它的形态以及在运动和生长中出现的明显的形态变化，所有这一切都可以归结为力的作用。简言之，物体的形态就是一幅“力图”，并且至少在这个意义上，我们能够从形态上识别或者推断正作用于或者曾作用于该物体的力；在这个特定的严格的意义上，形态是力的图示——固体反映了该固体的形状形成时施压于其上的力，还有令它保持这种形状的其他力；液体（或气体）则反映了此刻作用其上遏止其固有的流动性或保持平衡的力。生物体无论大小，它都不仅仅是我们必须以力的语言来诠释的生命物质运动的表现物（根据动力学），它还表现为生物体本身的形态，这种不变或平衡可以用静力学中力的相互作用或者力的平衡来解释。

如果我们细看一下变形虫或者水绵的细胞活体，会发现某种活跃的运动，其形态有点变化不定或者大致稳定；如同研究其运动一样，我们可以运用物理方法调查研究，也可以祭起力的数学概念来解释特定时刻的细胞形态。

现在，包括形状或形态在内的每一种物质的状况都是许多力的作用产物，这些力又反映和标志着不同的能量现象；同样，我们要进行讨论，很明显地必须接受大量的物理学知识作

为必要的前奏。但我们至少可以试着非常简洁地揭示一下我们的课题迫使我们研究的主要的力特性以及物质的主要性质。比如，我们可以设想一下所谓的“原始”生物，如变形虫；要是借助它的少数物理特性就可以继续我们的研究，我们就无需多虑从更广阔的物理视角看它是多么不完整和不充分。

这样的物质是由分子间的内聚力组合到一起的；它的各个微粒之间、它与其他物体之间都发生着相对运动，运动中遇到了另一种相反的摩擦力——没有摩擦力，变形虫就不能爬行。它还受到重力的影响，重力总是（尽管因为变形虫体积小，而且和周围液体的密度相差无几，重力作用很弱）使它扁扁地平贴在其爬行的固体物质之上。其次，我们的变形虫很容易因为外来压力而变形，即使作用在它身上的这种力非常微小，这说明变形虫的组成物质是流体，起码也是半流体状态——我们在变形虫体内观察到的流体运动更清楚地表明了这一点。和其他流体一样，无论变形虫的表面<sup>19</sup>接触的是什么物质——气体、液体或者固体，它的体表都是分子力的舞台，分子力表现为表面张力，产生许多重要的后果，极大地影响着流体表面的形态。

尽管变形虫的细胞质对最微小的压力都有反应，易于“流动”，尽管我们因此称它为一种流体，<sup>20</sup>但它的流动性显然比水这样的流体小得多，它在外力作用下变形时缓慢的蠕动更像糖浆。我们说这样的流体黏度很高，它明显起着抗拒变形的作用，亦即阻滞了力的干扰作用。如果这种黏稠的流体能被拉成细丝，这样的流体我们称之为半流体或者表现出黏性，我们

知道在变形虫个体之间这种特性的差别很大。又，在变形虫体内始终存在一个分子弥散过程，这一点和变形虫的液态无关，当然，变形虫采取液态时这个过程的强度远胜于取固态时的表现（尽管与气态相比弥散过程要慢得多）。通过这种活动，变形虫的组成微粒在体内交换位置，同时虫体周围的液体、气体和固体溶液在虫体内外弥散。只要细胞外壁和细胞内部的性状不同，无论是变形虫这样纯粹的质膜还是原球藻这样坚牢的细胞壁，通过这层细胞壁发生的弥散活动有时用渗透一词更合适。

化学力也在细胞内部发挥着作用，同样细胞内多半还存在电动力（类推可知）；生物体也会对化学、电和热作用引起的外力作出反应。通过将不论是否经过化学变换的水、盐分和食物吸入细胞质内，细胞内部的弥散和化学活动过程导致了生长，我们毋需讨论这种复杂现象的特点和缘起，我们通常把它作为一种力来描绘。实际上，我们应该明显倾向于在两个意义上运用生长这个词，正如我们谈论引力或重力一样，一方面它是一个过程，另一方面是一种力。

在细胞分裂现象中，在裂变中细胞核各部分的吸引和排斥中，以及伴生的“有丝分裂”中，我们似乎都发现了力和力的影响，而且至少可以说它们与已知的物理现象非常相似。但是，尽管它们和物理现象近似，我们仍然对它们充满疑问，讨论不休，无论由此产生的形态还是起作用的力至今都未获满意的简明解释。也许不难承认，在各种现象中，除开那些明显的物理现象，我们的知识不允许我们想当然地将活体细胞中发生

的可见或不可见的活动归因于任何已知的物理力；这些现象最终也许会，也许不会屈服于物理的研究方法。无论它们是否会投降，有一点显而易见，即关于何者有生命，何者无生命，我们没有明确的标准可循；一切所谓生命现象的集合抑或生物体的特性，都无法泾渭分明地一分为二，即分为物理起因的或生物体所独有的、自成一类的。与此同时，我们所能做的只有一点点地去分析总体中的某些部分，某些大致明显地、无疑可以适用普通的物理力定律的部分。

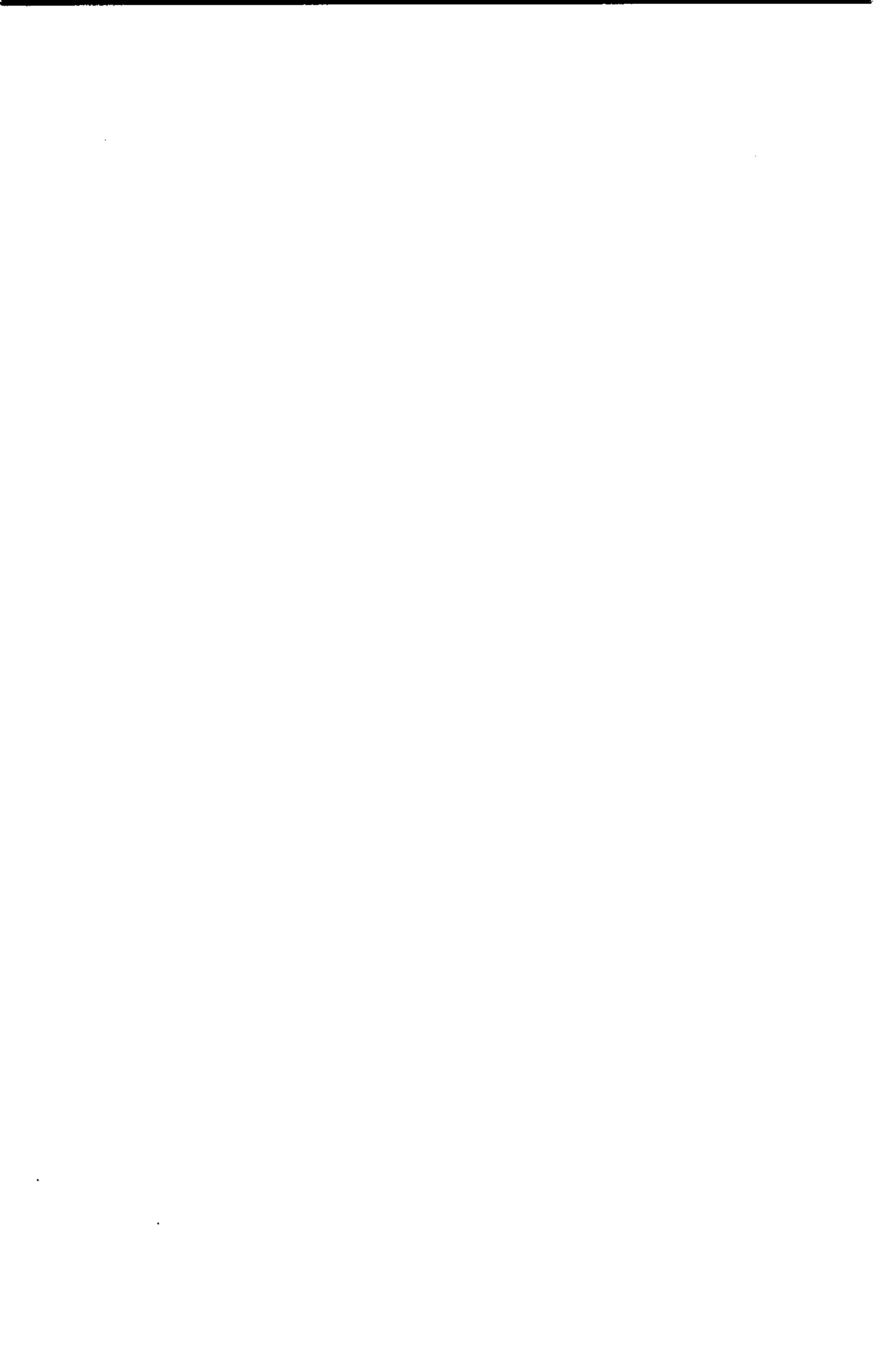
但是，即使是物理力普遍定律也不是那么简单明了的。给钟上发条（开尔文曾经说过）还有相关事物的性质中，包含了很多的谜团，它们足够我们用有限的知识苦思冥想，甚至超出了我们的理解范围：“理解表的发条要比理解气态星云困难得多”。我们上下求索，但是对于那些微不足道的东西，从来不曾明明白白。因此，圣波拿文都拉（St Bonaventure）言道：“至今，我们对大自然中的小草、蝇之类的渺小生物无法有一个很好的理解。”这样的无知真令人惊疑；我们没有泄气，（和阿贝·加利亚尼一样）我们懂得了科学就是“注定了与其说是认识，不如说是在学习；与其说是找到真理，不如说是在探索”。

形态学不仅研究有形物质和它们的形态，还有动态的一面，我们用力的语言来诠释能量活动。<sup>21</sup>\* 很值得一提的是，在讨论胚胎学细节或者遗传现象时，似乎有关的书籍都不吝笔墨，过分偏重于涉及的物质要素，以此作为发育、变异和遗传的原

---

\* 亦可参看 H.F. Blum, *Time's Arrow and Evolution*, 第2版（普林斯顿大学出版社，1955）——编者注

因。尽管它们或许可以简化我们的描述和对术语的命名，但这样的物质不能产生什么，不能改变什么，也不能做什么。我们必须一开始就谨慎意识到精子、细胞核、染色体或者遗传物质永远不会出现像物质单独存在那样的情况，而永远只能作为能量的舞台和力的靶心。



## 第二章

---

# 关于大小

## 相似性原理

我们所有的关于形态的设想，都离不开大小和方向。如果我们知道了一个物体在不同方向上的实际的或者相对的量值，就能确定该物体的形态；当生长涉及大小、方向这两个概念时，还牵涉到更深一层的概念或者“维”——时间。在我们深入探讨具体的形态之前，最好先来看一下关于空间大小的普遍现象，或说是物体在空间各个维度上的延展。

基础数学告诉我们——阿基米德也功不可没——形状相似时，面积按平方增长，体积按立方增长。举一个简单的例子，球体的半径为  $r$ ，球面积为  $4\pi r^2$ ，体积为  $\frac{4}{3}\pi r^3$ ；由此得出球的体积与面积比  $V/S$  为  $r/3$ 。亦即  $V/S$  随  $r$  变化；换言之，球体越大，其体积（或质量，只要球体密度一致）与表面积之比也会按这个比例增大。并且，以  $L$  表示线形维，我们可以作出形态的一般等式

$$S \propto L^2, \quad V \propto L^3,$$

或  $S = kL^2$  和  $V = k'L^3$ ，

这里  $k, k'$  是“比例因子”，

以及  $\frac{V}{S} \propto L$  或  $\frac{V}{S} = \frac{k}{k'}L = KL$ 。

因此，在小人国里，“陛下的大臣发现格列佛的身高是他们的12倍，因为彼此体形相似，所以格列佛的葡萄酒容量至少是他们的1728（或 $12^3$ ）倍，应该相应提供”。<sup>1</sup>

从这些基本原理可以阐发出许多颇有些趣味的结果，其中有些甚至相当重要。首先，尽管长度的生长（姑且如是说）和体积（通常即意味着质量或重量）的生长其实是同一现象或过程的不同部分，但是一者的增长总是比另一者更引人注目。例如，一条鱼，身长翻个倍，其体重的增加不会少于8倍；如果它的身长由10厘米增至12.5厘米，体重则会翻倍。

其次，我们认识到在任一特定动物的身长和体重之间存在某种相关性，亦即只要确定了公式 $W = kL^3$ 中的 $k$ ，我们就可以随时将一种量换算成另一个，（也可以说）用一把量尺称出动物的体重；当然，这一点总要受制于一定的条件，即动物的形态或比重绝对不改变。生物的比重或密度不太可能发生实质性的或迅速的变化；但是，只要生长继续，形态就很容易也很可能发生改变，即使这种变化肉眼无法觉察。现在，称要比量容易和精确得多；要揭示一条鱼身上发生的细微的、肉眼几乎无法觉察的变化——如长、宽、厚度上微小的相对变化——的确需要非常精密的测量。但只要我们能够非常精确地测定长度——它实在是确定起来再容易不过的线形维，然后和体重相联系，于是 $k$ 值的变动或恒定可以即时告诉我们在总体形态上是否存在变化趋势，也就是不同方向上的生长速度的异同。

我们惯常把大小当作是纯相对的事物。我们说一事物大或者小，比方说一头小象或一只大老鼠，是以它们惯常的大小作为参照物的；相应地，我们也容易得出大小并不会构成本质区

别的推论，就好像小人国和大人国的居民<sup>2</sup>，其实非常相似，不同的只是从望远镜的这头或那头看罢了。格列佛在大人国宣称“无疑哲学家们是对的，他们说无比较即无大小”：与之类似，奥列佛·亥维塞（Oliver Heaviside）曾言道，宇宙中没有绝对的大小，因为宇宙既可以无穷大也可以无穷小。牛顿哲学的精髓即在于我们可以延伸概念和推理，从量的一个极端到另一个极端。

关于数，关于相对量，这些都是真的。在宇宙中，大小、远近、多寡的范围无边无际。尽管如此，在物理学中，绝对的数量标准却是极其真切、极其重要的；当我们开始考虑各种物理关系必然发生的变化时，我们不由对与之密切相关的维量变化率产生出新的浓厚兴趣。所谓规模的意义不是取决于事物本身，而与事物的周围环境或背景有关；它必须符合该物体在“自然中的位置”，以及它在宇宙中的作用和反作用空间。天下之大，事物的规模都逃不过自然之手。万事万物都有各自合适的尺寸。人和树、鸟和鱼、星星和星系，都有一定的大小，其绝对量值的变动范围也是有限的。人类观察和体验的范围也只限于厘米、米和千米这样狭小的领域，这一切都是以人类自我意识和自我行为的语汇来度量的。至于光年、秒差距、埃、原子或亚原子单位这样的尺度，则属于另一类事物和另外的认知方法。

规模大小的一个普遍意义在于这样一个事实，即有些物理力要么直接作用于物体表面，要么按表面积或面积比例施力；而其他物理力，尤其是重力，它们作用于一切成分，无分内外，按照质量，通常也就是物体的体积发挥作用。

---

\* 亦见 F. Moog, *Sci. Amer.*, 179, No. 5 (1948), 52 ——编者注

举一个简单的例子，两根类似的金属丝各悬挂一块重物。重物施于吊线的力与它们的质量成比例，而质量则与其体积、与各线形维的立方成比例。但由于金属吊线的截面积是上述线形维的平方；所以每单位面积金属线上的应力是不等的，而是依重物线形维的比例增加，构造越大，应力越强：

$$\frac{\text{力}}{\text{面积}} \propto \frac{l^3}{l^2} \propto l; \text{结构越小, 金属丝就能经得起垂吊。}$$

简言之，经常会发生这样的情况，当力作用于某系统时，在涉及到的质量、距离和其他量等因素中，有些力随其中一个量变化，另一些力则随其他因素变化；在我们的恒等式中，“维”保持不变，但相对值则随大小变化，这就是“相似性原理”，又称动态相似。这个原理以及它的逻辑结论非常重要。在少数事物中，内聚力、毛细引力、化学亲和力、电荷都有强大影响；在整个太阳系中，万有引力是至高无上的；<sup>3</sup>但在星云这样的神秘领域里，偶尔也存在万有引力丧失权威、无足轻重的情形。

让我们回到普通事物中来。一根铁制的大梁其强度随构件的截面积变化，每个截面都是线形维的平方；但整个结构的重量是线形维的立方。于是有如下推论，如果我们造了两座结构相似的大桥，大的那座一定不及小的那座牢固，<sup>4</sup>牢固程度与两座桥的线形维成比例。正是类似这样的基础工程经验，引导着赫伯特·斯宾塞（Herbert Spencer）将相似性原理引入生物学领域。<sup>5</sup>

但是，在深入讨论之前，请务必注意，某一构造的规模增大并不必然伴随着强度的减弱。其中存在例外，在这些特例

中，我们碰到的力只随受力面面积大小变化。例如，一大一小两艘船，两根相似的桅杆各张一面形状相似的船帆，两面帆对应部位所受应力相似，其紧张度相仿，所能抵抗的风力相当。两把相似的雨伞，尽管大小不一样，但它们在同样天气里的遭遇差不多。

在18世纪的名医勒萨（Leasage）一本未完成亦未公开发行的著作中，有一些例子明显很好地运用了相似性原理。<sup>6</sup> 例如，勒萨认为，小动物的面积与质量比越大，越是容易造成过度蒸腾。因为它的皮肤和人类的一样是“有孔”的，由此可以解释为什么昆虫和其他许多小型陆生动物长着很硬或者很厚的皮肤。同样，因为果实的重量是线形维的立方，而茎的强度是线形维的平方，因此，茎的生长比例必须超过果实的；如其不然，高树将无法负荷枝条上的硕大果实。再比如，支撑四足动物大脑袋的脖颈，要么是像牛的那样特别粗壮，要么是大象的那样非常短。<sup>7</sup>

但是，将近三百年前，第一个阐明相似性普遍原理的是伽利略；他以大量有生命和无生命的构造为实例进行尽可能清楚明了的说明。<sup>8</sup> 他说，假如我们试图建造巨型船舶、宫殿或者寺庙，桁、梁、合栓会四分五裂；同样，自然也不能用某种较小型构造的比例和材质来创造超出一定尺寸的树木和动物。<sup>9</sup> 物体会因为自身重量而崩溃，除非我们改变各部分的相对比例，但这样做最终只会令它变得笨拙、大而无效，除非我们找到一种更强力、更坚牢的新材料。造化和人工都不乏这样的例子，伽利略做梦也想不到，在这个钢筋水泥的现代社会，人类的每一次奢求都得到了切实的满足。<sup>10</sup>

在纯粹的应力和应变之外，伽利略还详细解释了肌肉举起递增重量和骨骼抵抗碎应力的强度，将我们引入了有关挠矩的重要问题。这已经大致进入了本书的讨论范围；它影响到骨骼的整体形态，并为一株大树的高度设定了极限。<sup>11</sup>

基础力学有个简单的例子，两根类似的大梁，两端有支点，除开自重外没有其他负重。在其弹性极限内，它们下弯或中央下陷的程度与它们的线形维平方成比例；假定一根火柴长5厘米，大梁长1.8米，长度为火柴的36倍，则导致大梁下弯的自重是火柴的1300倍。为对抗这种趋势，动物随着体形增长，四肢变得粗短，整个骨架也壮硕沉重起来；骨骼占全部躯体重量的比率，家鼠和鸚鵡为8%，鹅和狗为13%或14%，人类则是17%或18%。大象和河马生成大而笨拙的模样，驼鹿当然不及瞪羚身形轻捷。但另一方面，有趣的是，小海豚和大鲸鱼的骨骼比例竟然相差甚微，即使鳍和鳍骨部位也是如此；因为在它们身上，重力的全部影响都已经或者近乎可以忽略不计。

在高树问题上，我们需要确定一个高度，假定树木若稍有偏离垂直方向，在这一高度上树木因自重而开始弯曲。<sup>12</sup>在这个问题中，我们必须做一定假设——例如树干均匀变细，树枝的截面积按一定规律变化或者[如罗斯金（Ruskin）假定的]在任一水平面上均为恒值；对此做数学描述往往有一定难度。但是格林希尔（Greenhill）在上述假设的基础上告诉我们，基尤（Kew）旗杆67米高、底部的直径53厘米，用于制作这根旗杆的某种不列颠哥伦比亚省的松树在理论上不可能长到超过90米。让人称奇的是，伽利略也曾精确预测过这个高度是树高

的最上限。一般而言，正如格林希尔所述，一个高大的同质物体，其直径增长必须为其高度增长的 $3/2$ 次幂，这就是为何小树苗条，而大树、老树矮胖的理由。<sup>13</sup>简言之，如歌德在“虚构与真相”中所说，“令人担心的是，树木不再向天空生长”。

但是，逐渐变细的松树只不过是我們讨论的一般问题中的一个特例。橡树长得不及松树高，但负重超过松树，它根系发达，树冠宽广，呈现出和松树迥异的风貌。斯米顿 (Smeaton) 的灯塔以橡树干为原型，埃菲尔则在与之类似但更加严密的设计基础上造就了304.8米高的钢铁巨树。这里，塔和树干的轮廓都遵循或趋向于遵循一条对数曲线，根据我们稍后讨论动物骨骼形态和机械效率时将要涉及的一个原理，该曲线上各点的强度均等。此外，树木的锚状根系形成了强有力的防风支柱，树根在盛行风的反方向上发育最为繁盛；在树的一生中，经常受到风暴的洗礼，因此它的强度也和它必须承受的风力有关。<sup>14</sup>

在动物世界中，无需借助数学或者物理学，我们可以发现小型的鸟兽是多么轻捷灵活，庞大的身躯伴随的是缓慢沉着的举止，过于沉重的躯体造成动作笨拙、效率低下，而这只会招致危险，在绝大多数情况下是不利因素。欧文 (Owen) 对此曾有详细阐述，该文和康多尔 (De Candolle) 的文章一起作为“生存竞争”的前言。欧文写到：“和物种的躯体大小成比例的是生存竞争的难度，因为作为一个有机的生命整体，物种个体必须在与外部力量的不断斗争中生存，后者永远在试图破坏生命链接，让生命向无所不在的化学和物理力低头。因此，在某一物种已经适应了的外部环境中出现的任何改变，都会与该物种的体积成一定比例，甚而是几何级数的幅度威胁到它

的生存。假如旱季大幅延长，大型哺乳动物会比小型哺乳动物更快受到影响；如果气候变化影响到蔬食的数量，那么第一个感受到营养匮乏的必然是体型硕大的食草动物。”<sup>15</sup>

## 速度和大小

但是伽利略的原理让我们循着更确定的思路走得更远。肌肉的力量和绳索、大梁一样，随截面积变化；骨骼抵御碎应力的强度也和大梁一样与截面积大小相关。但是，陆生动物的肢足支撑或是肌肉移动的重量是线形维的立方；因此，对于生活在重力的直接作用下的动物而言，其身体大小有一个确定的范围。与小一点的哺乳动物相比，大象腿部的骨骼已经显出过分粗壮的苗头；大象的活动多方受阻、灵活性降低；它已经接近了物理力许可的最大躯体极限。<sup>16</sup> 蚊蚋的腿虽然细长，但较之轻盈的身体重量，自有其安全性，因为即使是这些小动物也会按照自己的方式朝着自然尺寸的另一无法回避的极限发展。但伽利略也看到，如果动物能像鲸鱼一样全身没入水中，或是像中生代的巨型爬行动物可能采取的那样部分浸在水中，那么其体重就会得到相应体积水的重力抵消，如果动物身体以及体内空气的密度和水的密度相等（鲸的情况与之极为近似），则该部分的体重会被完全抵消。在这种情况下，不再存在限制动物无限生长的这种物理障碍。事实上，正如赫伯特·斯宾塞指出的，水生动物有一个明显的优势，即长得越大，速度越快。因为它们所能获取的能量取决于肌肉的质量，但阻碍它们在水中运动的不是重力而是“皮肤摩擦力”，后者是线形维的平方：由此可知，当其他要素相等时，船或鱼越大，能

够达到的航速越快，当然其比率是长度的平方根。鱼类的游速（ $V$ ）取决于它所做的功（ $W$ ）和它必须克服的阻力（ $K$ ）。现在我们看到  $W$  的大小为  $l^3$ ， $R$  的大小为  $l^2$ ；根据基础力学

$$W \propto RV^2 \text{ 或 } V^2 \propto \frac{W}{R}, \text{ 因此 } V^2 \propto \frac{l^3}{l^2} \text{ 和 } V \propto \sqrt{l}。$$

这就是众所周知的关于速度的弗劳德定律（Fraude's Law）——“维量论”（dimensional theory）的一个虽然简单却非常好的例子。<sup>17</sup>

但这些问题往往还有另一面，所以它们才会复杂到一言难尽。例如，两台类似的发动机所做的功（每冲程）应该是其线形维的立方，因为它一方面随活塞面积变化，另一方面还要受到冲程距离的影响；在动物身上也是这样的情形，相应功率不仅取决于肌肉的截面积，而且与肌肉收缩的距离有关。但是两台类似的发动机的功率实际上是线形维的平方，而不是立方；这是因为实际产生的能是由锅炉的加热平面决定的。<sup>18</sup>因此，与之类似，动物身上必定也存在一个这样的趋势，即运动能量的供给率随肺的面积变化，亦即（在其他条件相同时）由动物的线形维平方决定。这就是说，在同等条件下，小型动物要比体型大的动物更强健（每单位质量的力量更大）。无疑（但背离了相似条件）我们可以通过改造锅炉的内部管道系统而不增加它的外部维量来扩大锅炉的加热平面，大自然通过复杂的支气管系统和细微的气囊来扩大肺部呼吸面也是同样的道理；尽管如此，根据弗劳德的汽船比较定律（Froude's law of steamership comparision），在两头相似的并且亲缘关系密切的动物身上，正像两台构造相同的蒸

汽机，其功率似乎仍随线形维的平方变化。造一艘巨船，如果追求航速，只要增加锅炉的尺码和数目，直到最后锅炉房和轮机舱的比例远远超过普通小船的设置。<sup>19</sup> 尽管我们发现，正如在鸟类之中常见的，肺部空间可以在需要加大做功的动物中有所扩大，但是像“超多锅炉式”巨船那样，肺部面积以超出身体其他部分比例的速率增加的事情，我闻所未闻。肌群的做功系统能生发出与身体线形维立方成比例的力，而呼吸系统只能提供与线形维平方成比例的能量储备，如果是这样，那么唯一的结论就是，拿游水为例，大鱼的冲刺速度远远高过小鱼。同样还可以推出，小鱼的疲劳曲线比大鱼陡峭，其耐力也不及后者。长距离赛马就是这样，没有选手遥遥领先，体型较大的赛马只是在最后时刻才爆发出更强的冲刺力，赢得比赛的胜利。赛马有句箴言正是源自于此，“大小两匹马，大者更佳”。同理，聪明人都知道在大学划船赛上，明智的选择是把宝押在大个船员的那一方。

### 大小和热量得失

我们来进一步探讨一下身体的实际能量。100年前，在斯特拉斯堡，一个生理学家和一个数学家曾经研究过温血动物的体温问题。<sup>20</sup> 他们认为热量的散失与动物的表面积成比例，由于体温保持恒定，因此热量的获取必然等于散失的数量。所以，看来通过辐射失去的热量和氧化作用获取的热量，其变化程度都和动物的体表面积或者说是线形维平方的变化是一样的。这个结论是真却看似非，因为尽管热量散失可能随体表面积紧密变化，但氧化产热应该与动物的体积更有关系，即一者

随线形维平方变化，一者随线形维的立方而动。因此失与得之比，如同面积体积的比率，应该是随着动物的渐小而不断提高。另一个生理学家卡尔·伯格曼 (Carl Bergmann) 进一步研究了这个问题。<sup>21</sup> 附带说明一下，正是这个人第一个提出真正的区别不在于所谓温血与冷血动物，而在于恒温与变温；也是他创造了我们今日所用的“homoeothermic” (恒温的) 与“poeciloothermic” (变温的) 这两个词。他进而得出结论，为了抵消表面积的下落，小动物 (每单位质量) 产生的热量应当比大动物更多；并且这种额外的热量生成意味着消耗了更多能量，摄取更多食物和做更多功。<sup>22</sup> 显然小动物需要的食物必定更多一些。一只小飞虫所消耗的食物和氧气数量是巨大的；故此蜜蜂、苍蝇、天蛾和蜂鸟以进食花蜜为生，这是最充裕也是能量最集中的食物。<sup>23</sup> 人类每天要消耗相当于自身重量1/15的食物，但一只小鼠每天却要进食相当于自身一半重量的食物；相形之下，小鼠生活节律快、繁殖快、衰老更是快得多。\*温血动物要再比小鼠小上许多是不可能的；因为这样一来它既不能获取也不能消化保持恒温所需的食物，所以没有哪一种哺乳动物和鸟类会有像最小的蛙类和鱼类那样的迷你身材。当热量散失因传导而加速，譬如在北极，或者在海洋中因为传导对流而加速时，体型小的不利之处表现得尤为突出。极北之地是大型鸟类的家园，而不是小鸟的天堂：只有熊才能捱过北极的严冬，而不是老鼠；海豚很少栖息于温水区，海洋当中也见不到小型哺乳动物的身影。这一规律一度被唤作伯格曼定律

---

\* 此处讨论的观点主要参见 S. Brody, *Bioenergetics and Growth* (Reinhold, New York, 1945) ——编者注

(Bergmann's Law)。

这一说法论据并不充分，时至今日，它仍然值得怀疑，至少是一个有争议的原理。最近一次的重大讨论见于朔兰德 (P.F. Scholander) 与迈尔 (E.Mayr) 的主题辩论\*。主要观点是认为这个定律只是针对某些族类的物种。所以，正如伦施 (Rensch) 揭示的，对于许多鸟类来说，越往北某一特定物种的变种有体型增大的趋势。但在某些其他物种则不同，如水獭，活动范围越往北，体型越小。此外，正如朔兰德提出的，各种有必要提起注意的生理上的适应性变化会弥补北极地区的小体型问题，所以旅鼠、鼬和娇小的雪鹑都能在此生息；而自大象始，所有大型陆生动物无不生活在热带地区。

## 大小和跳跃

撇开能量供应不谈，继续讨论机体的机械效率问题，我们可以发现无数关于相似性原理的生物学例证。在运动生理学领域中，我们在各种场合都能领会这一点，例如我们看见金龟子驮起是自重许多倍的食物或者当一只跳蚤跃起几厘米高时。伽利略言道，“一只狗有可能背起两三只同样的狗；但我认为一匹马甚至连自己那么大的一匹马都背不起。”

伽利略和博雷利曾就这些问题做过极好的探索，但很多作者都忽视了他们的工作。林奈 (Linnaeus) 指出，如果一头大象和一只鹿角锹甲的强壮程度是与它们的大小等比例的话，那么大象完全能够移山填海。柯尔比 (Kirby) 和斯宾塞有一段著名的对话，谈到造物之所以赋予昆虫如此神力而不给高等动

---

\* *Evolution*, 9 (1955), 15; 10 (1956), 105 和 339 ——编者注

物，是因为一旦后者拥有巨力，它们会“将这世界糟蹋成蛮荒之地”。<sup>24</sup>

像跳蚤的弹跳力<sup>25</sup>这类问题尽管究其本质纯属生理机能；但我们在此仍有必要给予关注。动物随着体型的增大，不仅会因为自重造成生命结构的破碎，而且活动也将不断趋于减少，这也给它的体型继续增长设置了障碍。在跳跃时，我们要做的是个突发的冲力而不是持续的作用力，这种冲力以施力的速度来度量。速度与冲力( $x$ )成正比，与移动的质量( $M$ )成反比： $V = x/M$ 。但依据我们仍旧称作“博雷利定律”的原理，该冲力（亦即神经冲动所作的功）与产生冲力的肌肉体积成比例，<sup>26</sup>也就是和（结构相似的动物）整个身体的质量成比例。因为冲力一方面与肌肉的截面积成比例，另一方面还和肌肉收缩的距离成比例。由此可见，不论动物大小，速度是一个恒量。

说得更明白一点，跳跃所做的功和主体的质量、跳跃的高度成正比， $W \propto mH$ 。做功所需的肌力与肌肉的质量，或者说是与动物（结构须相似）的质量成正比， $W \propto m$ 。由此推出  $H$  是或者趋向于恒定。换言之，所有动物，只要结构相似，只要它们采用的各种施力杠杆的比例相仿，尽管不能跃到同一相对高度，但它们跳跃的实际高度是一样的。<sup>27</sup> 蚱蜢的跳跃规划和跳蚤不相上下，它们跳跃的实际高度也是半斤八两；但跳蚤能跃起自身高度的 200 倍之多，而蚱蜢充其量只有 20~30 倍；但比起马和人来，跳蚤和蚱蜢无论如何也只能算是一个拙劣的跳跃者。<sup>28</sup>

事实上，博雷利谨慎地指出，在跳跃运动中，神经冲动并非像铁锤撞击一样是瞬间完成的，而是要用上一小段时间，在

这段时间内完成施力行为，动物的身体也因之向前推进；大动物的施力杠杆长一些，所需时间相对也要延长。某种程度上，该原理是对一般原理的一种修正，也倾向于为大动物带来在跳跃力方面的某些利益平衡。<sup>29</sup>但另一方面，材质的强度问题又摆在了面前，考虑到应力、应变、挠矩诸因素，自然更是难以把她赐予蚱蜢或跳蚤的杠杆长度给予大动物。对柯尔比和斯宾塞而言，看来“昆虫神奇的力量无疑是由它们的肌肉结构和排列中某些特殊的東西造成的，主要是肌肉有非凡的收缩力”。这个假设在物理学角度显然是多余的，费列克斯·普拉托(Felix Plateau)的一系列优秀论著也充分否定了这个假设。<sup>30</sup>

## 行走

关于行走有一个貌似简单的问题，乍看之下甚至是简单得出奇，即如果腿部借助重力摆动也就是存在一定摆率，无疑会节省不少功。腿的锥体形状、腿的关节联合、脚踩在地上的时间，这些以及其他一些机体差异都使得问题趋于复杂化，也使摆率难于确定或计算。尽管如此，通过估算自己的脚步，我们能够证实腿的确有像钟摆一样以某个确定的速率摆动的趋势。<sup>31</sup>割草机上的长柄大镰刀顺畅地摆动也是同样道理，当然它的摆臂要长，摆动频率也要慢一些。

要走得更快，我们只有“出界”了；腿摆在我们看来，是一个大的弧形，但除非我们缩短摆长，开始跑步，否则腿不会摆得更快。现在有两个相似个体A与B，以相似的方式行走，亦即摆的角度相似(图1)。腿摆的弧形或者每一步的摆幅，随腿长变化(即 $a/b$ )，也即人的身高或其他线形维( $l$ )变化。<sup>32</sup>

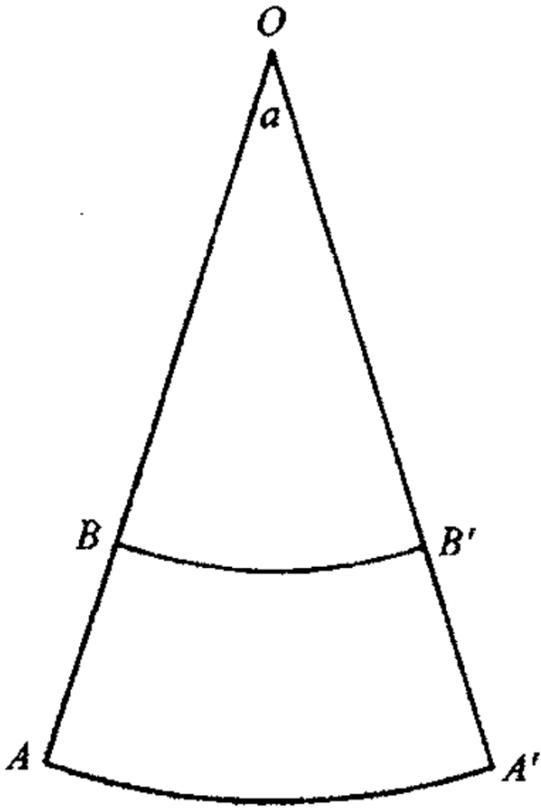


图 1

但摆动的时间与摆长的平方根—— $\sqrt{a}/\sqrt{b}$ ——成反比。因此，用摆幅/时间来度量的速度，即  $a/b \times \sqrt{b}/\sqrt{a}$ ，也随线形维的平方根变化；这又是弗劳德定律。

体型小的人或动物比大个子走得慢，是因为他们线形维的平方根小；但是，如果肢体移动相似，不考虑动物的大小——如果老鼠的腿移动得不是比马快——那么老鼠会步履蹒跚，慢得像乌龟，甚至还会在龟鼠比赛中落败。德莱

尔 (M. Delisle) 发现，苍蝇每半秒钟移动 7.6 厘米，<sup>33</sup> 这是非常平稳的步幅。当我们每小时走 8 千米时，我们每秒钟移动了 222.2 厘米，即  $222.2/15.2=14.7$  倍于德莱尔苍蝇的行走速度。如果人的身高是  $1/(14.7)^2$ ，或现身高的  $1/216$ ，即  $183/216$  厘米或 0.84 厘米高，我们的步速就和苍蝇刚好一样。顺带提一句，腿的数目无关紧要，就好像马车的速度和马车有几个轮子无关一样；百足虫虽然有一百条腿，但跑得也不见得更快。

但是腿组成了一个复杂的杠杆系统，由此通过多种实践能得到迥异的结果。例如，小心地提起足弓能增加步长或摆幅，极大地提升速度；不可思议的是自然究竟如何延伸了马<sup>34</sup>、野兔、灰狗、鸵鸟、袋鼠以及各种健步如飞的动物的跖关节或者说是足弓杠杆。此外，我们在跑动时弯起腿因而缩短了腿

长以适应更快的摆动频率。<sup>35</sup> 简言之，腿部的关节构造使得腿在摆动时成为尽可能短的杠杆，在发挥推力时则成为尽可能长的杠杆。

## 飞翔

鸟的例子具有特殊意义。在跑动、行走或游泳时，我们考虑的是动物能够达到的速度以及体型的增长能够提升的速度，但在飞行时则存在一个必须达到的速度（相对于空气）。为了维持在空中不落地，鸟儿必须达到一定的速度，而且随鸟儿体型增长，该速度也必须提高。正如兰彻斯特（Lanchester）指出，利林塔尔（Lilienthal）的早逝（1896年8月）极有可能是因为他的速度低于保持平衡所必需的速度，而飞行器本身在设计或结构上的错误反而在其次。

必要速度（necessary speed）原理，或是某一飞行动物的大小与其平稳飞行的最小速度之间存在的必然联系，可以解释我们观察到的大量现象。它告诉我们为什么体型硕大的鸟在起飞离地时，也就是达到支撑身体所必需的初始水平速度表现出明显的困难；还有如穆亚尔（Mouillard）<sup>36</sup> 等人观察到的，为什么身体较重的鸟儿，即使其分量不到一二磅，常常会落入朝天张设的小罗网。如艾贝尔·查普曼（Abel Chapmen）所言，它也说明了为什么“所有笨重的鸟儿如野天鹅、鹅、大鸨、松鸡，甚至雄黑琴鸡，它们实际上飞得比肉眼看上去更快”，而“体重轻、翼展宽大的鸟儿如鹭和鹳，却一点也没有速度天赋”。<sup>37</sup> \*事实上，笨重的鸟要么索性不飞，要飞就必须飞得快。它告诉我们为什么迷你型的鸟特别是那些蜂鸟般大小的鸟儿，

当然还有体型更小的昆虫能够“静止飞行”，亦即对于从空气中获得支撑身体、保持平稳所必需的升力而言，其速度极小，不易察觉。还有，因为在这些例子中，我们谈的都是相对于空气的速度，所以我们能够解释为什么只要观察鸟儿起飞的方向就能判断风向。

希尔(A.V.Hill)的努力极大地推动了关于动物速度与体型大小关系的研究，对此我们不能认为仅仅是对达西·汤普森论述的补充，在某种意义上，它甚至还是对后者的更正<sup>\*\*</sup>。首先，希尔强调了肌肉本身的速度这个重要原理，并且揭示了每一块肌肉都有其特定的收缩速度（借以达到最大力量和最大效率），并且总体而言，小肌肉要比较大的肌肉速度快。这一点在鸟类的飞翔中表现得尤为突出，鸟类翅膀扑动的频率与其线形维大致成比例。例如，蜂鸟每秒扑翼约75次，麻雀约15次，鹤约为每秒2~3次。由于在动物的线形维尺寸与肌肉的收缩速度之间存在这种比例关系，所以他的结论是不同大小的动物都有大体一致的最大速度，或者如达西·汤普森指出的跳跃高度大体相同<sup>\*\*\*</sup>。希尔用最简洁的语汇阐述了这个事实，“如果甲动物体积为乙动物的1000倍，前者的线形维将是后者的10倍，前者的每一次运动耗时是为后者的10倍，既然运动距离也是其10倍，所以运动的线性速度是一样的”。但正如达西·汤普森已经指出的，体型大还是有一定优势的，希尔的结论是体型大些的动物弄到精疲力竭的耗时也是

---

\* 关于鸟儿和昆虫的最新讨论，参见H.I.Fisher, *Recent Studies in Avian Biology* (伊利诺斯大学出版社, 1955) 中的部分章节, p.82, 以及J.Maynard, *New Biology*, 14 (1953), 64——编者注

\*\* *Sci.Progr.*38 (1950), 209——编者注

\*\*\* 希尔提示了一些有趣的表格来证明这些观点——编者注

小动物的10倍。

从弗劳德定律得出的结论是速度为线形维的平方根，现在希尔告诉我们，结构相似的动物，不论其体型大小，速度总是一样的。之所以有这种差异，部分是因为弗劳德定律过于简单化，以至于在其他事物中没有将肌肉本身的速度考虑在内。这无疑和大型生物每单位质量的组织代谢率呈下降趋势这一事实有关，而这个事实使得我们对锅炉和动物的能量传递结构的相似性存有疑问，进一步削弱了弗劳德定律的效力。

但是，有关游水动物的情况还有其他一些复杂的问题，具有特殊意义。多年以前，格雷（J.Gray）就能够揭示，如果在海豚游泳的水中有任何湍流存在（正如人们预料的，海豚破浪前进时是一个惰性模型），那它达到游速15节需做的功会大到令人难以置信\*。事实上，剩下的唯一结论是在海豚的身体表面必然有层流存在，但模拟实验显示这极端不可能。一名轻型护卫舰上的观察员向希尔报告他在战时的一次偶然发现，在充满发光物体的水域中，在海豚的后方没有湍流。显然，如格雷指出的，海豚身体起伏有致的节律运动可能抑制了湍流，出色地保持了完全层流，亦即完美的流线型。

### 重力以及其他限制大小的因素

从上述讨论可知，正如克鲁克斯（Crookes）曾经指出的，我们的身体形态和活动完全受制于这个星球上的重力强度（只有水生动物例外）；或者如贝尔（Charles Bell）爵士大约60年前所述，在地球表面活动的动物总是大小相称的。假如重力

---

\* *J.Exp.Biol.* 13 (1936), 170——编者注

作用翻倍，人类就不可能依靠双腿行走，大多数陆生动物会变成短腿的蜥蜴或大蛇模样。鸟类和昆虫也将遭受类似的命运，尽管空气密度的增加会抵消一些重力对它们的影响。另一方面，假如重力减半，人体会变得苗条，体重下降，动作更敏捷，所需的能量、热量要少，心脏和肺部的血液量也缩减。重力不仅控制着所有生物的行为，而且还影响到它们的形态，只有极少数生物能逃脱重力的巨灵之手。一棵树如果粗枝很少，树叶或者果实的重压会改变它的每一根曲线和轮廓，积雪也会改变树木的形态。下垂的皱褶、悬吊的乳房以及其他许多老年征候都是重力无休止缓慢作用的后果。

在重力之外，还有其他物理因素也参与了设定动物体型的生长极限和界定它们的生存环境。在池塘表面滑行的小昆虫，它们的运动和自由都受到水面和空气之间表面张力的制约，张力的大小决定了它们生长的极限。人在出浴时身上湿漉漉的，水量有几盎司之多，体重也会比洗澡前重上1%左右；但如果一只苍蝇沾了水，它的体重会比原来多一倍，变成一只欲振不能的可怜虫。一滴水会令一只小虫不能自拔，苍蝇如果不幸将两只脚陷入水滴中，也会难以脱身。

昆虫和甲壳纲动物在长到一定大小时，机体构造效率最高，但即使是蟹和龙虾也不能超出某个适当大小无限制生长，只有在比较窄小的一定变动幅度内，它们的身体构造才能保持良好的运作。它们的身体包裹在一层中空的壳内，然而，这一种中空的构造越大，每个圆穹或圆柱越大，就会越发弱不禁风。铁罐易造，大锅炉却更为复杂；锅炉要用“强化圈”或脊突来增加强度，龙虾壳也是如此；但是这种对大体型弱化作用

的抵消方法也不是无限制的。普通的梁式桥跨距至多不能超过60米左右，否则难以保持稳固；但是这样一来，要跨越福思湾就变得毫无可能。体型庞大的日本蜘蛛蟹——高脚蟹 (*Macrocheira*)——的跨距长达3.6米；自然碰到了麻烦，解决问题的办法是把蟹的身体造小一些，用短而细的管子制造又细又长的蟹腿。小动物中空的壳固然令人欣羡，但造物主没有、也无法将此构造恩赐给大动物。

在昆虫界，还有其他因素迫使它们保持娇小的身材。在它们特有的呼吸系统中，并没有血液为组织输送氧气，但无数纤细的小管或者说是气管会把空气送达身体间隙。假如它们长到蟹或龙虾般大小，它们就必须拥有非常复杂的气管，但这样会造成身体内部的摩擦加剧、空气扩散迟滞，它们很快变成无能的、不适宜生存的生物。

## 听觉和大小

声带和共鸣器的振动和腿脚的钟摆式运动有共同之处：其频率也趋于与线形维的平方根成反向变化。从提琴、鼓或风琴的常识中可知，音管、鼓膜和琴弦越细，音调越高或者说是振动频率越高；同样，我们认为大动物必定是低声咆哮，而小动物则会如管乐般尖声高唱。一根弦绷紧时的振动频率 ( $N$ ) 取决于它的张力和密度；如果张力和密度恒定， $N$  则与弦的长度与直径成反比变化。对于相似的弦而言， $N \propto 1/l^2$ ，如是圆形的鼓膜，半径为  $r$ ，厚度为  $e$ ，则  $N \propto 1/(r^2\sqrt{e})$ 。

但是各种动物精巧的共鸣器或鸣腔似乎只有直径上的差别，厚度的差别则要小得多，我们乐意再申明一次， $N \propto 1/r^2$ 。

假定甲动物比乙动物小50倍，声带和其他器官也不例外，甲的音高会达到乙的2500倍，约合10个或11个八度音的倍数，同样比例也适用于接受振动的鼓膜。但是人类对声音的听觉上限每秒大约为4000次振动，我们鲜能听见老鼠和蝙蝠的吱吱尖叫，每秒振动10000次以上的声音则压根儿听不见。撇开构造不谈，单单体型大小就足以使比人小的鸟类和动物的听觉与人迥异。据我们所知，蜂鸟可以唱上一整天。一只迷你小昆虫可以发出和接收的振动速度快得惊人；连它的小翅膀每秒也能拍击几百次。<sup>38</sup> \* 对于它来说，一秒钟内发生的事要比人类多得多；于是1/1000秒的瞬间也不容忽视；于是它们的时间似乎与人类的时间不在一个意义层面上。

## 视觉和大小

眼睛和视觉组件均有其大小范围和极限。一只大狗的眼睛不会比小狗的大多少；就比例而言，松鼠的眼睛比大象的大得多，旅鸫的眼睛也不比鸽子和乌鸦的眼睛小。因为视杆和视锥细胞并不随动物大小而变化，而是受到光波干涉图样的光学限制，有自己的大小，这样才可以产生清晰的视觉影像。的确，大动物可能需要较大的视野；但这一点并无大碍，因为看东西用到的或者需要用的只是视网膜的一小部分。简言之，眼睛当然不能太小，但也无需太大，在动物的大小之外，眼睛还有自己的工作条件和限制。但是昆虫的眼睛则是另一码事。假如苍蝇有一个人一样的眼睛，它的瞳孔会小到不可能通过衍射产生一个清晰的映

---

\* 有关蝙蝠和昆虫的发声与听觉的最近讨论参见D.R.Griffin, *Listening in the Dark* (耶鲁大学出版社, 1958), P.T.Haskel, *New Biology*, 23 (1957), 29——编者注

像。唯一的选择是用许多在视觉上彼此独立的小小的单眼组成一个复眼，在昆虫身上，自然使这种方案成为了可能。<sup>39</sup>

## 面积与体积齐头并进

纵观整个形态学领域，还可以发现另一个现象，即通过一定的形态变化，面积有与体积齐头并进的趋势（无疑每种情况都有其特定的物理原因）。肠壁绒毛的发育（这样可以增加肠壁面积，和我们的浴巾上的毛线头作用非常相似），肠壁的各种瓣膜褶皱包括引人注目的鲨鱼肠道中的“螺瓣膜”，大动物的肾小叶，<sup>40</sup>气囊和肺泡使呼吸面积大幅增加，大的甲壳纲动物和蠕虫发育出鳃，而小一些的物种则以体表来满足呼吸需要——所有这一切，还有其他不胜枚举的例证都提示在体积和面积之间存在一个大致恒定的比率。如果动物的表面形态没有如此的变化，随着动物体型的增大，该比率的背离趋势将愈益明显。<sup>41</sup>一棵阔叶树、一片草皮\*、一块海绵、一丛珊瑚，都是类似现象的绝好例证。事实上，为了在发育中保持面积与体积的适当平衡，要涉及大量的演化过程。

由于分子力的作用局限在表层，所以在迷你型动物以及单个细胞之中，这个原理尤为重要。在我们提到的这些情况下，面积的增加促进了分子力作用的发挥，例如，营养液和呼吸气体的扩散由于表面积的增大变得更加迅速；但是在另外一些情况下，面积与体积之比会使系统的整个外部环境发生改变。铁暴露在潮湿的空气中会生锈，如果先把铁弄成一堆小铁屑，它

---

\* 此处需补充一句，F.O.Bower在他的著述 *Size and Form in Plants* (Macmillan, 1930) 中对这种现象做了大量重要研究，尤其是蕨类植物维管组织的排列——编者注

们生锈得更快，而且很快会腐蚀殆尽。这只是一个度的差别，但是雨滴和海洋的球面则是两个完全不同的现象（尽管在数学形态上两者恰好相似），一者因表面能而形成，另一者由重力之下的质能造成。波浪的情况中反差更是显著。潋滟微波的形态和传播方式受到表面张力的制约，传播速度为波长平方根的反比；而寻常的大浪则受到重力控制，波速与波长的平方根成正比。与之类似，我们发现所有微小生物的形态都和重力无关，它们中的大多数如果不是主要受表面张力的作用，要么是表面张力对半流体生物体持续作用的结果，要么就是在发育的早期受到了表面张力的作用，然后产生了一种形态，该形态随后的化学变化严格稳定。无论是哪种情况，我们都会发现一种大趋势，即微小生物要么是球形，要么是其他与普通无生命表面张力现象有关的简单形态，这些形态不会出现在大型动物的外形中。

我们曾讨论过相似性原理的几种表现，现在这又是一个非常重要的事实而且是一个著名的例证。我们将会得出一个结论，它将影响本书讨论的整个进程，那就是在大型与小型生物的形态现象上存在本质的显著差别。我把本书称作对生长和形态的研究之作，因为在我们最熟悉的一些生物形态的例子中，比如我们自己的身体中，这两个因素紧密结合、不可分割，并且因为我们此处有充分理由认为形态是生长的直接产物和后果：生长的渐进性和增长的不均衡造成不同方向上的速率不同的生长、连续的发育阶段和整个物质结构最终外形的生长。但是在微小生命物质的身上，形态和生长是相关或互补的，这一直接而简单的关系是不争的事实。因为在小型生物以及大型生

物的个体细胞中，我们发现了一个关于大小的结论，即在有利条件下，分子间力和重力展开竞争并最终胜出；其他造成对流运动的力也是如此，它们在较大物质集合体中占主导地位。

## 细胞的大小

活体细胞是一个非常复杂的涉及多种能量的能量场，其中，表面能绝对不容忽视。细胞中的表面能不仅限于细胞表面，因为细胞是一种差异很大的异质结构，它的细胞质小泡和其他可见的（以及不可见的）异成分组成了复杂的内表面系统，在系统的每个部分，一个“相”与另一个“相”相联系，表面能也就相应表现。但外表面仍是整个系统中最确定的一部分，隔离了一个明确的“相”。尽管我们对系统中所有能的分布所知甚少，但有一点是显然的，改变外表面积与体积的比率，即细胞大小发生变化，会显著改变保持细胞诸种平衡的要件。简言之，不管生长细胞产生分裂现象的原因为何，无疑这种分裂正是使面积与体积比保持相当稳定，是使表面能和系统中的其他力保持或恢复平衡所需要的。<sup>42</sup> 但当一个生殖细胞分成或“分裂”成两个时，其体积并未增加；即使如果卵细胞在分裂时存在某种轻微的所谓体积增加的倾向，那也是非常之微小的，一般难以觉察，有些人甚至一概否定有这样的倾向存在。<sup>43</sup> 卵细胞从单细胞阶段到两个或更多细胞阶段的生长或发育因此是一种有点儿不寻常的生长；它是仅限于形态变化和面积增加的生长，而不伴有体积或大小的增加。顺带讲一下，如果一个肥皂泡分成两个小泡，尽管表面积大大增加了，但体积实际上是变小了；<sup>44</sup> 变小的原因我们后面将予以探讨，即因为小肥皂

泡曲率增加而引起压力上升。

刚才我们讲述的规律有一个显著的直接后果,即按细胞的不同种类,部分细胞的大小存在围绕某一平均值变化的倾向,并且它们事实上也有某个大小的绝对限度。一个大的薄壁组织细胞的直径约为小细胞的10倍;但是最高的显花植物是最矮品种的10 000倍高。简而言之,造物主有她预先定好尺寸的材料,然后无论造大厦还是小平房用的都是同样的砖头。即使普通的水滴也趋向某个固定的大小,这个大小是表面张力的函数,所以也可以用来作为度量标准[正如昆克(Quincke)采用的]。有关大小恒定或近乎恒定有一个最大规模的例子,它虽然和水滴或细胞的大小极限差了十万八千里,但自有其相仿之处,即天空中的星星(尽管它们彼此有一定区别)或星云,它们的体积差不多是相等的。引力将物质吸引到一处,聚合成一个世界或一颗星星;但以太压力则是一种对抗的力,它导向分崩离析,对小型物体而言,这种以太压力可以忽略不计,但在大型物体上,则是强有力的。在规模等级的高端,在从 $10^{33}\text{g}$ 到 $10^{35}\text{g}$ 的物体上,这两种巨大的宇宙力达到了平衡;所有星星的规模都在这个比较窄的范围内或左右波动。

萨克斯(Sachs)(1895年)指出在活体细胞中存在这么一种倾向,即每个细胞核的周围都聚集着一定数量的细胞质。<sup>45</sup>稍后,德里施发现可以通过对卵细胞进行人工分割,培养出相当于原来大小 $1/2$ 的、 $1/4$ 的甚至 $1/8$ 的矮种海胆幼体;矮种幼体的组成细胞数只有正常数量的 $1/2$ 、 $1/4$ 和 $1/8$ 。<sup>46</sup>后人屡屡再现了这些观察结果并给予了充分证明,洛布(Loeb)还发现海胆的卵细胞缩减到一定大小后,不能继续缩小。

康克林 (Conklin) 成功地培养出了 *Crepidula* (一种美洲履螺, 现在已经在牡蛎养殖场里为人们熟识) 的矮种和巨种个体, 后者有前者的 5~20 倍大。<sup>47</sup> 但是无论矮种还是巨种个体, 其细胞个体, 它们的皮肤、消化道、肝、肌肉与其他组织的细胞个体都是一样的大小。<sup>48</sup> 与之类似, 无论普通的睡莲, 还是巨大的王莲 (*Victoria regia*), 甚至是叶长近 3 米的庞大日本茭实 (*Euryale ferox*), 它们的叶细胞都是同样大小。<sup>49</sup> 德里施特别重视这个“细胞大小恒定”原理, 但它也有其限度和例外。在诸多例外或者显著的例外中, 有蕨藻 (*Caulerpa*) 巨大的叶状细胞, 还有黏菌 (*Myxomycete*) 大而未分化的合胞体。前者的扁平和后者的分叉都使得 (或者有助于) 面积与体积比增加, 细胞核也会成倍增长, 细胞内外通过胞质环流保持沟通。

关于大小限定原理我们还有一个很好甚而是很熟悉的例子, 即将脑细胞或神经节细胞作比较, 至于取自低等动物还是高等动物倒无关紧要。<sup>50</sup> 图 2 中我们看到的是从小鼠到大象各

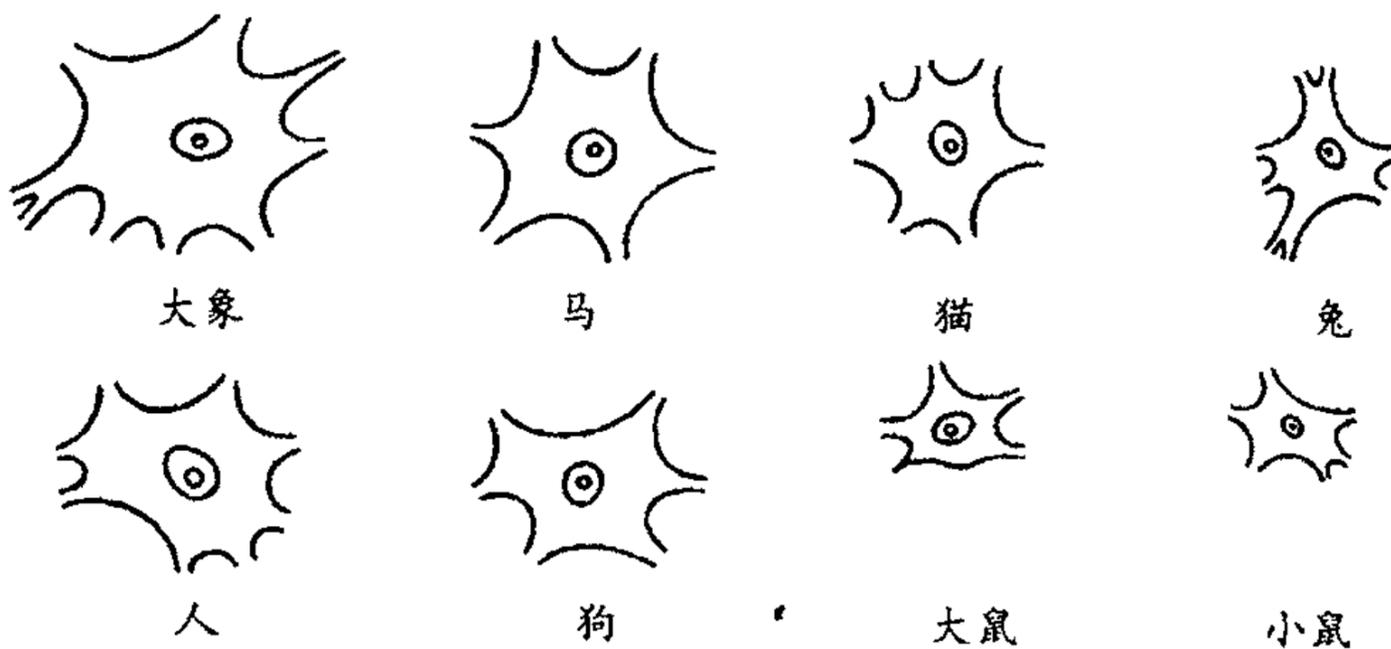


图 2 运动神经节细胞, 取自颈脊髓。引自迈诺特 (Minot)

种哺乳动物的神经细胞个体,放大倍数是一样的;我们可以发现它们的样子非常相似。大象的神经细胞在线形维度上约为小鼠的2倍,因此其体积或大小约为后者的8倍。但如果忽略体形的差异,大象的线形维与小鼠之比不下于50:1,因而,大象的体积也有小鼠的125 000倍那么大。由此可知,如果两者神经细胞的大小为8:1,那么,在神经系统的对应部分,大象的细胞数量应当有小鼠的15 000多倍。简而言之,我们可以把这作为一个普遍规律,即在动物身上,不论动物大小,神经节细胞的大小变动幅度都是极其有限的;此外,在不同种类动物神经系统内观察到的形形色色的结构中,小型物种的神经节往往比大型物种的简单,也就是说神经节的细胞数目要少。<sup>51\*</sup>一般而言,关于细胞理论的这些事实的意义当然不容忽视;但是有一个非常显著的前车之鉴,即不能过分热衷于把生理过程归结到有关细胞的看得见的结构上去,而不与相关的能量系统或者力场相联系。因为生物体的生命绝不仅仅是组成身体的细胞的简单堆砌,正如歌德所说,“尽管生物体能被拆分成组成元素,但是人们不能从这些元素来重新构建生物体”。

在某些极其微小的生物例如轮虫(Rotifera,它在所有多细胞动物中平均身型最小,且大小的变化幅度最窄)中,组成一个复杂程度一般的器官如肾脏、胃或卵巢所需的细胞数目很少,少到令人震惊;有时我们甚至可以数清它们的数目,而大动物的,有时还不是高等动物的同一器官却要有成千上万个组成细胞。拿柄翅卵峰(Fairy flies)为例,几十个柄翅卵峰也不会比一个大轮虫重多少,100 000个柄翅卵峰也不及一只蜜蜂的分量。它们的形态很复杂,小小的身体精致纤美;但我确

信它们的细胞数量很少，身体器官在组织学上也极其简单。我认为，这些考虑有助于阐释这样的观点，即尽管从结构上或者力学的角度看将组织细分成细胞是重要而且有益的，但是这个事实并没有像人们一度——甚至今天仍然常常——认为的那样具有根本的重要性。

正如萨克斯发现聚集在细胞核周围的细胞质数量存在一个极限，博韦里 (Boveri) 论证了细胞核本身也有大小的极限，并且在受精后发生细胞分裂时，每个新的细胞核都和母细胞核差不多大。<sup>52</sup> \* 今天我们可以把这个论断转移到染色体上。所以一个细菌没有细胞核，理由很简单，因为它太小容不下细胞核，某些微型植物如蓝藻 (Cyanophyceae) 和蓝绿藻 (blue-green algae) 的情况也是同样道理。甚至有“蛋白质”的色素细胞似乎也不能小于一定的尺寸。<sup>53</sup> \*\*

## 身体的大小

身材大小绝非偶然。施尽百计千方，人都不可能小到像昆虫一样，反之亦然；只有在个别情况下，在花金龟科大甲虫 (Goliath beetle) 身上才会发生小鼠和甲虫大小相似乃至部分相同的情况。哺乳动物的体重下降到 5 克左右时即戛然而止，甲虫的体长也不会短于 0.5 毫米，每一种动物的身材都有自己的上下限。于是，长串的细菌队伍也只能小到接近人类的视觉

---

\* 亦参见费兰克豪泽 (G.Fankhauser) 以及其他人所做的一个非常有趣的研究，关于水螅幼体二倍体和三倍体的学习能力、神经元大小以及神经元数目之间的关系——编者注

\*\* 关于动物的最新研究参见 G.Frankhauser 在 *Analysis of Development* 中的章节，Willier, Weiss 和 Hamburger 编 (Saunders, 1955) ——编者注

极限。还有一些更小的微粒，连超倍显微镜都只能看清一点点。小成这样的还有那些叫做“病毒”或“滤过性病毒”的物质。它们是因为诱发了如恐水症、口蹄疫、土豆和烟草的花叶病等疾病才进入了人类的视野。这些微粒的直径只有最小的细菌的 $1/10$ ，它们没有可扩散的组成部分，不含水——在这一点上有别于一切生命物质。它们似乎是无生命的核蛋白胶体（甚或类晶体）聚集物，直径大约为普通蛋白质分子的10倍，不比巨大的血红蛋白或血蓝蛋白分子大多少。

皮杰瑞克（Beijerinck）把这种病毒叫做触染原。“传染性核蛋白”这个称呼则要新一些。我们仅跨了一步就从生命界走入了无生命世界，从细菌尺码进入了蛋白质化学中分子的大小。

但是说到底，我们需要的只是一个简单的列表，就能揭示极微小的生物是多么接近分子大小。事实上，动物的每个主群均有其典型的平均大小，而且有其变化幅度，有时大些有时小些。在一定的变化领域，也是一个狭小的范围中，生存着小鼠和大象，它们终日奔走；这也是我们人类生存的世界，在这个范围内，人的生命、四肢与感官和谐有序。身躯庞大的巨鲸因为有了水的支撑而超出了这个领域，恐龙在沼泽中打滚，河马、海象和大海牛则在河流或海洋中度过一生。飞行动物比起走和跑的动物来体型要小；飞鸟绝不会像大型哺乳动物那样巨大，身型相差无几的鸟类和哺乳动物只是少数，但昆虫在这个变化范围内则前进了一步甚至更多。不断减弱的重力有利于飞翔，但却使得行走和奔跑不那么方便，动用脚爪，还有钩突、吸盘和腺体毛发可以使昆虫站稳脚跟，以至飞檐走壁如履平地。鱼类由于避开了重力的部分束缚，其大小极限超出了陆生

动物的变化幅度。比上述生物更小的则超出了我们的视野，进入了微型生命体领域，这里生活着原生动物、轮虫、孢子、花粉粒和细菌。除开它们中一些最大的个体，其他都是漂移而不是游动的；它们被空气或者水的浮力托起，[正如斯托克斯定律 (Stoke's law) 阐释的那样]以极端缓慢的速度下降。

### 表面张力

我们已经知道，例如，表面张力或毛细引力的强大力量在大约 0.05 微米的范围内开始发挥作用，肥皂膜和水面上的油膜还可以比这更薄；通过各种测量方法得出的一致结果，人们知道肥皂泡上的黑斑厚度可以薄到  $6 \times 10^{-7}$  厘米或 0.6 微米左右，瑞利 (Lord Rayleigh) 和德沃 (M.Devaux) 甚至还得到过厚度只有 0.2 微米甚至 0.1 微米的油膜。尽管液膜有可能以如此分子尺寸的方式存在，在我们达到这个尺寸之前很久，必然已经存在着某种情形，但对此我们所知甚少而且很难想像。细菌生活在一个远离人类世界的王国的边缘，在那里，任何人类角度的先入之见都是枉然。

### 黏度

当我们在空间远足之时，很多时候，都会发现通常的物理行为准则令人失望。斯托克斯 (Stokes) 分析过人们非常熟悉的一个例子，即当物体小于一定尺寸后，周边环境的黏度对它就会产生相当强的影响。一滴水，直径若为 25 微米，则它在静止空气中的下落速度不可能高于每秒 3.81 厘米；水滴若是更小，它的阻力就会与半径而不是（像大一点的物体那样）与

面积成正比；它的“临界”或终端速度与半径的平方或面积成正比。雾霭中的小水滴其大小也许只有标准水滴的1/10，于是下降速度要慢100倍，即每分钟2.54厘米；如果直径再小，再为1/10（即0.25微米，或者说只有两个微球菌那么大），那速度将达到每两个小时才下降2.54厘米。<sup>54</sup>根据这个原理，不仅是尘埃颗粒、孢子<sup>55</sup>和细菌在空气中下降很慢，而且一切微粒在液体中都会遇到与其运动成比例的巨大阻力。由于摩擦系数较大，盐水中的阻力要比在淡水中的更大；<sup>56</sup>即使是相对较大的生物如硅藻和有孔虫，虽然它们有坚硬的或石灰质的重壳，似乎也能够悬浮在海水中，以极慢的速度下沉。

### 布朗运动

尚需讨论的还有布朗运动。一百多年以前，罗伯特·布朗<sup>57</sup> (Robert Brown) ——洪堡 (Humboldt) 眼里首屈一指的植物学家，细胞核的发现者<sup>58</sup>——就研究过这个现象。在生物学家为自然科学提供的或帮助提供的诸多基本现象中，它是最有价值的。

从一个压扁的花粉粒中会释放出极微细的粒状物，它们不断颤动，并且伴有滚动而后平移，布朗证实了这种运动虽然没有生命意义，但是所有微粒都表现出这种运动形式，该现象多年以来始终无人能解。在布朗撰文论述三十多年以后，人们认为它“要么是由流体中一再发生的某些热量变化直接引起的，要么归因于热能间接推动下固体微粒与流体间某些隐蔽的化学作用”。<sup>59</sup>在这些文字面世后不久，克里斯蒂·维纳 (Christian Wiener) 将它归因于流体内部的分子运动，此说作为微粒原子

(或分子)构成说的明显证据广受欢迎。<sup>60</sup>现在我们知道,实际上这种运动是由于分子冲撞或轰击的是这么小的物体,以至于这种冲击一时之间不能在各个方向上达到相对平衡。<sup>61</sup>微粒大约在20微米大小时即开始表现出这种运动,小到10微米左右时表现更明显,在某些胶状悬浮液或乳剂中尤为显著,因为其组成微粒的直径只有1微米不到。撞击使得微粒行为如同不寻常尺寸分子,这种行为在数个层面上都有所体现。<sup>62</sup>

人们进行理论研究的只是形态最为简单的微粒现象,至于复杂一点的微粒,如身体蜷曲的螺菌(Spirillum),我们可以确信其表现将大异其趣且更为复杂。<sup>63</sup>至少有一点很清楚,正如布朗之前的早期显微镜专家从未怀疑过这些现象的生命意义,今天在某些时刻,我们仍然容易混淆各种现象。如果没有经过最仔细的观察,我们的确无法确定那些最微小生物的运动在本质上究竟是否属于“生命”(即从超乎物理机制或工作模型的角度而言)。例如,肖丁(Schaudinn)提出梅毒螺旋体(*Spirochaete pallida*)的波浪式运动想必是因为存在一层很薄的看不见的“波动起伏的膜”;多弗莱因(Doflein)认为这种生物“它们经常执着地向一个方向缓慢轻微地运动”。多弗莱因描述了抖动或颤动,肖丁描述了波动或滚动,这两种运动都很容易也很自然地当成布朗运动的一部分。

尽管布朗运动貌似生物的实际运动,但相反的论断在一定程度上也站得住脚。当人们在夏日的清晨醒来,有时会看到苍蝇在天花板下飞舞。这真是一场非常值得一看的舞蹈。舞者不是集体或单独旋转,而是前进和后退;它们看上去是在挨挨挤挤、跳来跳去;在两次跳跃间它们以短平快的飞行方式这儿那

儿地猛冲，在每一次冲刺结束后猛地折返进行新的弹跳。<sup>64</sup> 它们的动作毫无规律可言，彼此独立、没有共同目的。<sup>65</sup> 整个景象就是一幅布朗运动的巨幅放大照或者影像；两种情况都彻底地无规律性，但这恰巧在它们之间构建了紧密的相似性。在一个熙熙攘攘的集市上，假使人群不是为做买卖，而是毫无目的地挤来挤去，那情形是完全一样的。卢克莱修 (Lucretius) 和之前的伊壁鸠鲁也曾以类似方式观察过横梁上飞扬的尘埃，从中看到了原子永恒运动的一幅模拟影像。同样的现象在显微镜下也能得到证实，在一滴水中聚集着的草履虫和类似的纤毛虫中，用计数测试可以反映这种相似性。用一支铅笔跟踪每个小泳者的足迹，每隔几秒钟（跟着一台节拍器的敲击）点一下它的位置，卡尔·普拉日布莱姆 (Karl Przibram) 发现从一条共同的基线量起，每个泳者的平均各次距离严格遵守了“爱因斯坦公式”，亦即可应用于布朗运动的“机遇律”的特殊形式。<sup>66</sup> 这些现象（当然）仅仅是一种类比，不可能和布朗运动一模一样；至于那些活跃的小型生物的活动范围，不论是蚊蚋还是纤毛虫，都要比在撞击下消极被动的微粒广泛得多；尽管如此，普拉日布莱姆仍倾向于认为，即使纤毛虫相对而言身型较大，也已经小到分子撞击足以诱发它们无规律的断续运动的程度了，即使这不是真正的动因。<sup>67</sup>

斯托尼 (George Johnstone Stoney)，这位提出了电子 (electron) 的名称和概念的著名人士，对此的研究更加深入，因为他猜想分子撞击可能是细菌生命能量的源泉。他设想快速移动分子深深扎入生物小小的体躯内，这样反过来又可以利用这些能量的输入。<sup>68</sup>

我们现在接近了本次讨论的尾声。首先我们发现“规模”对物理现象有着显著影响，大小的增减可能意味着静态或动态平衡的彻底改变。最后，我们开始看到大小的发展是不连续的，在各个确定的阶段中，存在着不同的主导力量和不同的优势条件。生命的大小幅度比起自然科学研究的范围来实在是比较窄小的；但它同时又是广阔的，它至少包括了三种相异的生存条件，人类、昆虫和细菌各得其所、各领风骚。人类在重力的巨灵之掌下，生息在大地母亲的怀抱里。池塘的水面是水生甲虫的乐园和墓地，既是危险的羁绊又是须臾不可分离的依靠。在细菌生活的第三世界里，重力被抛在脑后，液体的黏度、斯托克斯定律确定的阻力、布朗运动中的分子撞击，无疑还有离子环境中的电荷构成了物理环境，对生物起着强劲的直接影响。这些主导因素不是在人类世界的尺度之上；我们已经来到了一个陌生世界的边缘，在这里，一切成见都必须抛弃。



### 第三章

---

## 细胞的形态

本章（以及下一章的开始部分）存在一个奇怪的盲点：它主要着墨于表面张力对细胞形态的影响，却完全无视自20世纪30年代初期以来哈维（E.N.Harvey）、柯尔（K.C.Cole）等人就细胞表面张力的实际大小所做的出色的实验研究。哈维近来在一篇文章中对此有极为精彩的论述\*，在此我仅列举其中两个重要结论。首先，有许多明证，表明细胞主要是运用膜张力而非真正的表面张力。事实上起作用的是两者的合力，并且哈维把所有这些张力统称为“表面上的张力”。其次，这些张力都非常之弱，因其太小，所以难以用它们来解释细胞的形状问题。于是我们必须从细胞表面的显微结构来理解细胞的形态。尽管书中对如此重要的一大堆实验研究只字未提，但必须承认，在某些段落中，达西·汤普森似乎已经意识到这种困难。

假如我们把达西·汤普森的描述作为一种模型而不是事实，那么这种遗漏绝不会令本章减色。拉普拉斯公式对说明作用于细胞的力的位置仍然很有用，尽管这些力并不只是表面张力。实际上，所有的主题——普拉托回转曲面、平衡的极限、飞溅和落滴的类比——要么是有用的描述、要么是发人深省的模型。哈维和其他实验者的工作始终是科学文献的主流，这正是一个绝好的例

---

\* *Protoplasmatologia*, 2 (1954), 1——编者注

子，说明为什么达西·汤普森的研究是完完全全地个人独创、无与伦比。只要我们认识到这种类比和描述的价值，那么它的缺陷就可以搁到一边去。

## 表面张力

表面张力源自分子力，亦即起因于一个分子对另一个分子的作用力；由于这种作用力只是在几个分子大小的“作用球面”内，所以这种力的表现范围是狭窄的。在液态物质内部，我们认为这种分子间的相互作用彼此抵消掉了；但是在自由面上以及邻近的区域，在约等于分子力作用范围或者说在等于上文所述的“作用球面”半径的膜或层面内，这些分子力无法达到均衡，于是有力的表现。

分子力的作用有各种各样的解释。其中一个简单的答案（或者表述形式）是，表层分子不断地被吸引入内，进入稍微深些的位置，由于分子深入、表面收缩，这种表面收缩表现为表面张力。这个过程持续不断直到无以复加，即直到表面变成“最小面积”。它充分说明了对部分液体起作用的不是别人，正是它自身的分子力，并且（由于在所有固形物中，体积一定时球形的表面积最小）它解释了为什么雨点、弹丸、无数原始生物的生命细胞都呈现球形。正如我们即将看到的，它还解释了许多不那么简单条件下表现出的复杂得多的形态。

## 表面张力的形式

现在我们来探讨一下，在单纯表面张力的影响下的液面形态问题。这样做的先决条件是，其他的力相对无关紧要，也就

是说在整个能量系统中表面能成为举足轻重的一份；一般来说，这种情况是，我们讨论的为液体的一部分，它们的尺度必须小到被包含在或者接近我们称作分子尺度的范围之内，又或者更常见的是“比表面”较大时的情况。换言之，只有小生物、微生物或者较大生物的微小细胞成分，它们的形态才受制于表面张力；而较大生物的形态则源自非分子力的其他力。大片水体的表面之所以平滑如镜，是因为重力傲视同侪；但如换作一根细细的试管，其中的水面则有一定曲率，因为我们此处讨论的是处在彼此分子力范围内的微粒。与之相仿的是细胞表面和细胞内分隔区的情况，以及物体没入接近自身密度的液体时的情况，因为这时重力的作用会被大幅抵消和掩盖。

我们已经知道，作为“毛细引力”的基本规律，均衡状态下的液膜要达到面积最小的形态，必须满足下列条件。这些条件包括(1)边界形态，(2)液膜受到的压力：假定液膜闭合，压力和膜内包含的空气或液体的量紧密相关。最简单的情况，即当我们在一个平面金属环上覆盖一层肥皂膜，膜的两面都受到相等的大气压力，而且显然在取平面形态时面积最小。只要我们的金属环位于同一平面上（不管环的轮廓多少不规则），上覆的膜就始终处在一个平面上；但如果我们弯曲金属环，使它不再位于同一平面，则膜也会弯成一个极为复杂的曲面，但是在一切可能覆盖这一不平整边界的连续面中，该曲面仍然是面积最小的一个。

压力问题涉及的不仅是作用于膜的外部压力，而且还有膜本身施加的力。因为我们看到膜总是收缩到无以复加；而且当它弯曲时，会产生一个向内的压力，即垂直于膜表面的压力。

在肥皂泡的例子中，膜面的均匀收缩使得肥皂泡成为球形，向内的压力和泡内空气的压力达到了平衡；假如给空气一个出口，肥皂泡会以一种可以觉察的力收缩，直到最后只在管口上形成一层膜，只盖住我们吹泡泡的管口。水滴和水银珠的表层、一定或一滴细胞质的表面质膜都会施加一个向内的极其相似的压力。只是我们必须牢记，在肥皂泡或者玻璃匠吹出的泡泡内，其压力为表面膜施于液滴的压力的两倍，因为泡由一层液体组成（除非它薄到只有一层分子），<sup>2</sup> 内外都有一个自由面，每个面都有各自相等的张力和对应的压力。<sup>3</sup>

在平坦的桌面上绷紧一根带子，不论带子的张力如何，显然它没有对桌面施加向下的压力。但如果我们在一个曲面，比如柱面上绷紧带子，它就产生了一个向下的压力；曲面曲率越大，压力越大，亦即全部张力中消散于向下方向上的部分越大。用数学语言表述，压力 ( $p$ ) 和张力 ( $T$ ) 成正比，与曲面半径 ( $R$ ) 成反比，亦即每单位曲面  $p = T/R$ 。

如果不是只有一个弯曲方向的柱面，而取一个二维曲面（比如一个球面），那么这两个曲面的作用要叠加起来才能得出产生的压力  $p$  等于  $T/R + T/R'$ ，或

$$p = 1/R + 1/R'。$$

压力  $p$  是由表面张力引起的，假如除此之外我们再把重力或别的力引起的其他压力考虑在内，则总的压力变成

$$P = p' + p'' + T(1/R + 1/R')。$$

这一虽然简单但却极为重要的公式系由拉普拉斯 (Laplace) 所提出。<sup>4</sup>

在某些情况下，比如关于禽蛋的形状，我们还必须考虑

到外部压力；但是在我们刚刚进入这个话题时，多半可以略过不谈。

我们的等式是一个平衡方程式。液态物体对压力的阻力，即向外的压力，是一个常量 ( $P$ )；向内的压力  $T(1/R + 1/R')$  也是常量；如果表面（不同于变形虫变化无常的表面）同质，则任一点上的  $T$  均相等，则在整个面上

$$1/R + 1/R' = C \text{ (一个常数)}。$$

现在，当表面收缩到极限时，即表面收缩到最小面积时，均衡形成了。我们从物理学的角度得出结论，一个  $1/R + 1/R' = C$  的面，即各点平均曲率相等的面，就是相对所围住的体积而言面积最小的面；<sup>5</sup> 从纯粹的数学角度也能够得到同样结论。平面和球面是这种面之中两个鲜明的例子，因为它们无论在哪一点上的曲面半径都是恒定的。

### 普拉托回转曲面

我们可以在任一金属环上形成一层肥皂膜，不论该金属环被弯得如何奇形怪状，从这个事实可见，我们能够构建或者想像的面积最小的面有无数个。<sup>6</sup> 尽管其中一些的确非常复杂，但其他有一些如螺面或螺旋面，则是比较简单的。假如我们限定在回转曲面（即轴对称面）的范围内，则正如普拉托首先指

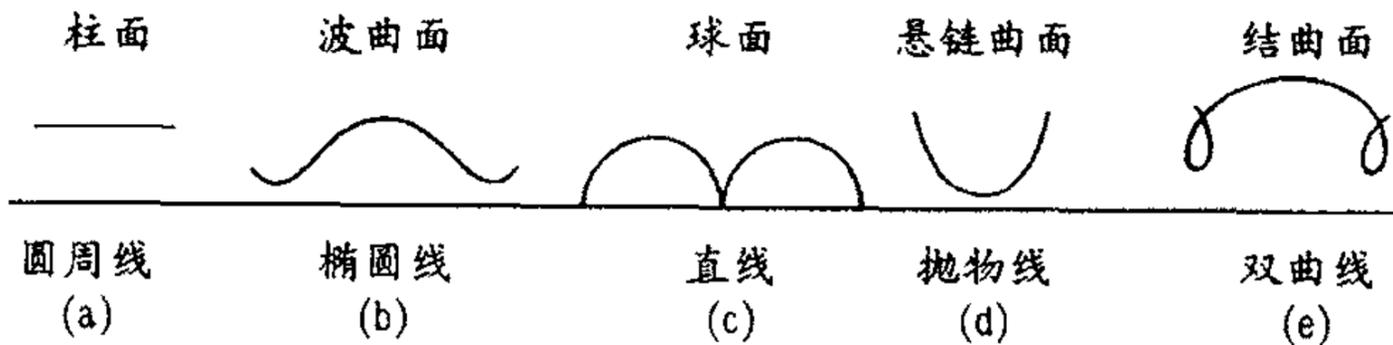


图3 二次曲线的一般旋轮线

出的，符合条件的面为数甚少。共计有六个，分别为平面、球面、柱面、悬链曲面（catenoid）、波曲面（unduloid），以及普拉托称之为结曲面（nodoid）的非常奇特的曲面。

这些曲面彼此之间关系密切，而且互相转化通常也很容易。德劳内（Delaunay）<sup>7</sup>在1841年首先提出旋转产生曲面的平面曲线本身是以二次曲线的“旋轮线”方式产生的，这一事实表明了这些曲面间的数学关系。

假定以一根直线为轴，沿着这根轴，一根圆周线、椭圆线或其他二次曲线进行滚动；二次曲线的焦点会画出一根和固定的轴相关的线，当以这根线（或一般旋轮线）绕轴旋转时，则在空间上可以画出我们所说的六个回转曲面。

假定我们以一根椭圆线沿基线滚动，则它的两个焦点会各自画出一根在空间距离上离轴线最远或最近的起伏曲线或波形线 [图3 (b)]；这根波形线围绕轴线旋转时就成为所谓“波曲面”的经线，椭圆的两根轴悬殊越大，一般旋轮线的波浪形起伏就越显著。假如椭圆的两根轴等长，椭圆就成了圆形；其滚动中心画出的图形是一条和轴平行的直线 [图3 (a)]，由此旋转产生的回转体是一个柱面。换言之，柱面是波曲面的“极端情况”。如果椭圆的一根轴消失，而另一根轴仍保持一定长度，则椭圆变成一线段，焦点落在线段的两端，一般旋轮线则是一系列在轴上彼此相连的半圆 [图3 (c)]；回转体是一系列相等的球面。假定椭圆的一根轴和前面一样消失，但另外一根轴无限长，则椭圆的焦点绘出的一般旋轮线将是一根无限长的圆弧；亦即将有一根垂直于轴的直线，以此绕轴旋转绘出的回转曲面是一个平面。假定椭圆的一个焦点和轴保持一定距离，而

另一焦点则离轴无限远，等于是说椭圆变成一根抛物线；抛物线沿轴滚动，其焦点绘出一根悬链曲线 [图 3 (d)]，它的回转体是悬链曲面。

最后是双曲线的情况，但这种情形想像起来要困难一些。我们很难想像双曲线沿着一根固定的直线滚动时，其焦点绘出一根连续曲线的情景。但我们假定这根固定的线开始是渐近于双曲线的一支，滚动一直持续到这根线渐近于另一曲线支，即在无穷远处相接；接着用第二根曲线支滚动，再用第一根曲线支滚动，直到滚动结束，这就有了数学上的连续性。我们想一下就会发现一支曲线和同侧焦点绘出的线是一根“弹性曲线”，绘出了一系列的纽结或结节 [图 3 (e)]，以此为经线绕轴画出的回转体即是所谓“结曲面”。

这些面之间的物理变换通过肥皂泡方法可以得到实验证实，但普拉托还有另外一个更好的方法，即采用一大滴油珠，必要时用金属环支承，然后放在和油珠比重相等的液体中。

准备一种密度和油珠完全一样的酒精与水的混合物是一桩麻烦事，达令 (C.R.Darling) 设计的方法大大减少了普拉托法的难度。<sup>8</sup> 达令采用的是油状液体邻甲苯胺，它不溶于水，有一种漂亮耀眼的红色，在 24℃ 时它和水的密度完全相同。因此，只要在这个温度下将该液体倒入水中，就能随心所欲地获得大小不等的漂亮的球形液滴；如果在下层水中加入一点点盐，则液滴可以悬浮在这样密度增加了的盐水中。

我们已经看到，肥皂泡一开始是球形的，如果我们释放其内部压力，让肥皂膜缩回到吹管口上，它则成为一个平面。如果我们吹出一个肥皂泡，然后用另一根吹管口接住，当我们将

两根管子分开时则肥皂泡在两个管口间拉长，球面在纵向上渐趋扁平，肥皂泡变成圆柱形。但如果我们把两根管子分得更开，圆柱的中间部分越来越细呈现沙漏状，其横截面上增加的曲率和纵截面上逐渐增大的负曲率相等；柱面因而也变成了波曲面。当我们把一根软性玻璃管放入火焰中然后“拉长”，同样也能把一个柱面变成波曲面 [图 4 (a)]；另一方面，如果我们堵住管子的一端然后吹气，柱面也可以变成波曲面 [图 4 (b)]，只不过是正曲，而前者为负曲。这两个图形实质上是一样的，只不过一图中的两半部分在另一图中交换了位置罢了。

博物学家都知道，<sup>9</sup> 在单细胞生物和较简单胞团的细胞个体中，球面、柱面和波曲面都属于最常见的形态，并且这些形态相互之间的转换在生长、繁衍和发育过程中都是常事，我们也将对这样的现象展开讨论。但在深入研究之前，我们至少得对这六种不同面的曲率做一些考虑，以便确定适用于它们全体的一般等式在各种情况下须作哪些修正。我们将发现这个问题和膜施加的以及受到的压力问题密切相关，并且必然和制约某

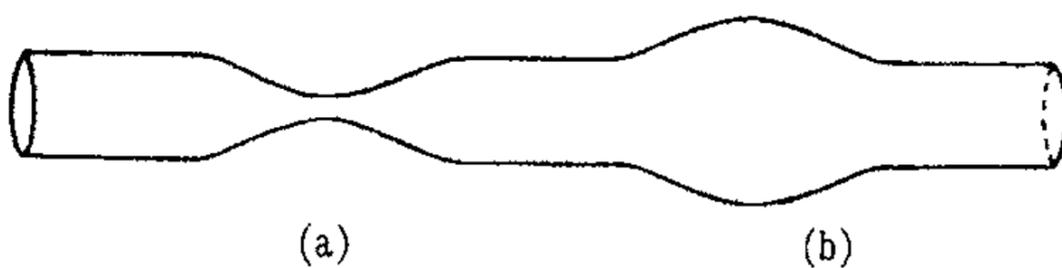


图 4

些图形发展的限制因素这个非常重要的问题有关。这全然是一个数学问题，我们将用最简单易懂的方法来探讨。

在一般等式中，我们已经看到表达式  $1/R + 1/R' = C$ ， $C$  是一个常数；这就是说在所有情况下，曲面所要求的条件是

面积最小。换言之，在我们将讨论的所有六种曲面中，这一条件都是适用的；但常数  $C$  必定有一个值，正值、负值或者零。

在平面情况下， $R$  和  $R'$  均为无穷大，则  $1/R+1/R'=0$ 。这个表达式不再有影响的效果，我们的动态平衡式变成  $P=p$ 。简言之，当面的两侧压力相等或者根本不存在压力时，我们的膜只能是平面或者细胞中只有平面；举一个简单的例子，两个大小相等、结构相似的细胞之间的中隔面为平面，比如水绵 (*Spirogyra*) 的丝状体。

球面时，半径相等， $R=R'$ ；它们均为正值， $T(1/R+1/R')$  或  $2T/R$ ，也是一个正值，在等式的另一边因而产生一个恒定的正压力  $P$ 。

在柱面情况下，曲面的一个半径是有穷的正值  $R$ ；另一个半径则是无穷大。我们的公式变为  $T/R$ ，对应着一个正的压力  $P$ ，和球面一样  $P$  也是由表面张力引起的，但大小显然只有球面时的一半。

在平面、球面和柱面中，两个主曲率分别为恒值、相等和不等；但在波曲面中，两点间的曲率一直在变化。在一个鼓起的气泡”或泡状物的中央，曲率都是正的；表达式  $(1/R+1/R')$  因而也是正的有穷值。膜（和柱面时一样）施加一个向内的正压力，被膜内一个相等的向外的压力抵消。在两个相邻的气泡间，在一个狭窄的颈部中央，横向的曲率显然大得多；但总压力没有改变，我们现在发现沿着波曲面的负的曲率抵消了横向上曲率增加的部分。两者之和必定仍然是一个正的恒值；因此，同一点上，凸起或正曲总是比凹进或负曲大一些，这在波曲面图形中清晰可见。

悬链曲面作为波曲面的一个极端情况而言,它在一个方向上的曲率与另一方向的曲率相等,但正负相反,这个特点在悬链曲面的各个点上得到保持; $R = -R'$ ;表达式于是变为

$$(1/R + 1/R') = (1/R - 1/R) = 0。$$

这就是说,平均曲率为 0,悬链曲面和平面一样没有曲率,因而不施加压力。除开悬链曲面和平面,其他任一种曲面都不具备这一显著特性;由此推出,平面和悬链曲面有时可以作为某一边界系统的一部分共存,就好像柱面和波曲面也可以成为球面的一部分。还能推出如果我们在两个环之间展开一个肥皂膜,形成一个两端开口的环面,这个面也是悬链曲面:最简单的例子是,当两环平行且与图形的轴垂直时肥皂膜表现出的情况。<sup>10</sup>

和波曲面一样,结曲面也是连续曲面,曲面各点随着与轴距离的变化不断改变曲率;但是在结曲面中,产生的向内压力是负的而非正值。但这个曲面比较复杂,讨论它的全部数学意义在这里显得太难了。

在普拉托的一个实验中,两环之间的一个油泡达到了均衡(用与油泡密度相等的液体消除重力的影响);通过调整环间的距离,可以产生如图 5 的形态,亦即形成一个两端为球面的柱体;于是对于油泡的液膜来说到处都有一个向内的压力,这是由膜面凸起造成的。将两环再拉开一点或者抽取一些油,柱面会变成波曲面,直到最后发生破裂,柱体变成两滴油珠。又或者,假如周围的液体比油液重或轻一点儿,则重力开始介入,平衡条件亦相应改变,柱面变成波曲面的一部分,其上下膨胀部分如图 6 所示。

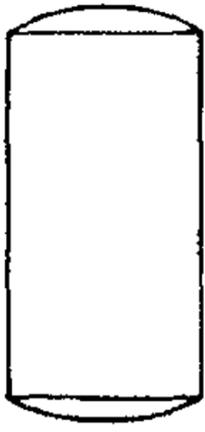
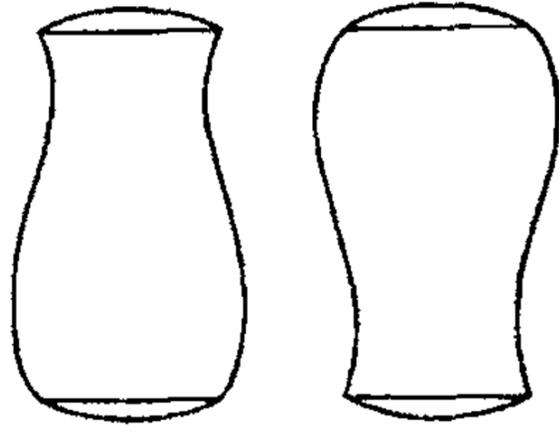


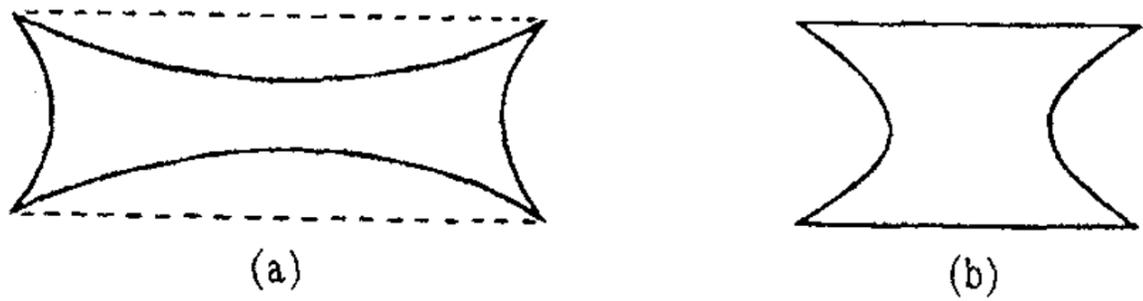
图 5



(a) (b)

图 6

在上述各种情况下，和原来的柱体一样，波曲面的两端都是球面，这正是波曲面的曲壁产生了一个正压力的标志和结果。但假如最初的柱体不是细高个，而是较为矮胖平扁（高度和宽度保持某个确定的比例），则新的情况产生了。现在，假定以一个小的注射器从柱体中小心地抽取油液，则柱体会平扁下去以至上下两端都变成平面。这正是向内压力为零的充分显示。但是就在上下两个曲面成为平面的此刻，我们发现柱体的侧面向内弯曲如 [图 7(b)] 所示。这是一个悬链曲面，正如我们所见，和平面一样，悬链曲面是一个不施加任何压力的曲面，因此它能和平面作为同一系统的一部分共存。



(a) (b)

图 7

继续从油泡中抽取更多的油，一滴又一滴。由于内部压力

为负，现在上下两个面内凹形成球面的凹进部分 [图 7 (a)]；由此这个悬链曲面变形了（也许规模小到无法觉察），成为结曲面的一部分。事实上，它呈现的正是图 8 所示的结曲面位于  $O$ 、 $P$  两点间的部分。尽管我们可以轻松地绘出结曲面的轮廓线或者横截面，但显然由此产生的回转体不可能完整地呈现出来。因为这个回转体的各个部分会彼此阻断或纠缠。于是我们能做的只是呈现结曲面的各个部分。<sup>11</sup>

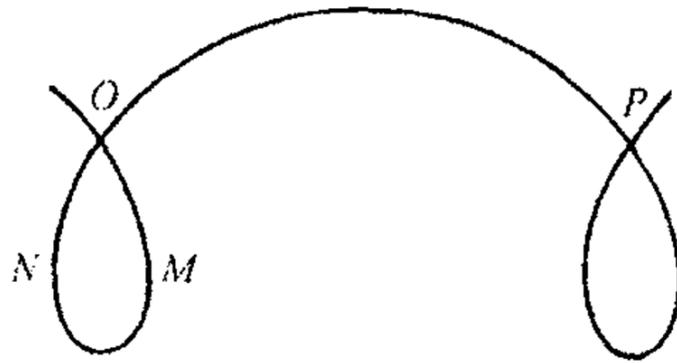


图 8

在所有这些例子中，圈或者环不仅仅是一种机械的约束手段，控制着液滴或泡的形态；它还标明了曲面之间的界限或“不连续轨迹”。

假如对普拉托先前的实验深入探讨，用固体的圆盘代替圆环，正如我们先前可以对油珠进行牵拉一样，我们还可以对它施加压力。首先我们也是调整圆盘的压力使油珠成为圆柱形，亦即将圆盘调整到一定位置，使它们施加的机械压力刚好等于先前例子中由液泡球端的表面张力施加的力量。现在如果我们稍稍加大压力，柱体的外壁会向外弯凸，产生一个恰好相等的压力；我们这个图形的侧边形成的形态现在是波曲面的一部分。如果我们继续加压，则油液的外表会鼓得越来越厉害，不

久就会成为球面的一部分。但我们还可以继续，在一定限度内这个系统仍会保持相当的稳定。从波曲面进而形成球面，那么球面后形成的这个新的曲面又是什么形状呢？它正是在图8中位于  $M$  和  $N$  点之间的结曲面的一部分。这个面和先前脱胎而来的球面一样也对油液施加压力；而我们刚才在讨论前面的实验时已经说明过，结曲面施加的向内的压力是一个负压。这里看似存在矛盾，原因在于一个简单的事实，循着图8中结曲面的曲线轮廓， $OP$ 这一段是前面这个例子中的曲面形状， $MN$ 则是现在的曲面形状，我们可以看到，两个实验中液面的形状是不一样的，一者位于曲面的正方，一者处在曲面的负侧。

普拉托的这些表面张力曲面成为将数学定律形象化的绝好例子。理论导出某些等式，决定着某一系统中点的位置，凭这些点我们可以在坐标图中绘制曲线；但一个液滴或一个液泡可以在刹那间呈现我们计算的全部结果，使整套曲面结构具体化。这样的一个例子正是培根所谓的“集体例子”，证明了一个事实，即系统中的每个点或微粒都遵守着一个共同的定律。正如在无数自然形态中一样，此处我们对潜在的均衡状况也不是很明了，但我们仍旧可以确信类似的数学定律一直是被自发地遵循，不变地恪守着，偶尔露峥嵘。

在我们描述过的所有曲面中，球面是唯一一个能够独自包容空间的曲面，其他曲面只能互相结合或者与球面相结合达成此目标。不仅如此，在所有可能的图形中，表面积最小而容量最大的也是球面；<sup>12</sup> 它绝对是而且也的确是**最小面积曲面**。事实上，如果一个单细胞生物（如同雨点）是几乎同质的，并且如果像海洋中浮游的圆球虫（*Orbulina*）一样其周

边环境也是同质的，所处力场对称，它就会采取球形这种形态。<sup>13</sup> 所谓剩余的构形是最小面积曲面仅仅是相对而言的，因为它们要受到各种压力或约束物的限制。这样的约束物由支撑和圈囿油珠或皂泡的管或环充当；对生物细胞而言，细胞表面或细胞壁中部分或全部的固形物，或者局部或全体的转化物担当起类似的约束物角色。

有件事我们必须牢记。在肥皂泡的例子中，我们在它的几种形态之中寻找稳定或不稳定、平衡或不平衡。但有生命的细胞极少能够达到均衡状态，它始终在使用或消耗能量；这种持续不断的能量流产生了一种“稳恒态”，取代了均衡状态，成为拟均衡态。与之类似，喷流或瀑布的外形几乎从不改变，正是处在这种拟均衡状态；从动态角度而言，它处于稳恒态。生理学上的许多令人困惑不解、显而易见的矛盾，举一个例子，如细胞膜两面都维持着一个恒量的渗透压，就可以由这样一个事实得到解释，即不断消耗能量做功以此保持稳恒态或拟均衡态。

### 均衡极限

在普拉托的众多理论发现中，有一个尤为重要，即在球面和平面之外，我们讨论的曲面只在一定的维数极限内才能达到完全的均衡状态，换言之，具备一定的稳定极限；只有平面和球面或者球面的一部分才是绝对稳定的，因为它们是完全对称的图形。

也许更确切点说，平面和球面如此对称，无论扰动如何微小，它们都有可能进行自我调整，于是平面或球面一如既往地

仍然保持稳定，而在其他构形中，情况只可能是这样的，一旦扰动产生，它就会向各个方向传递并不断增强。因为（玻尔兹曼为我们揭示）均衡和可能性是密切相关的。它们的关系如此紧密，以至于最有可能发生的或者说是最有可能持续的系统状态，正是我们所说的均衡状态。

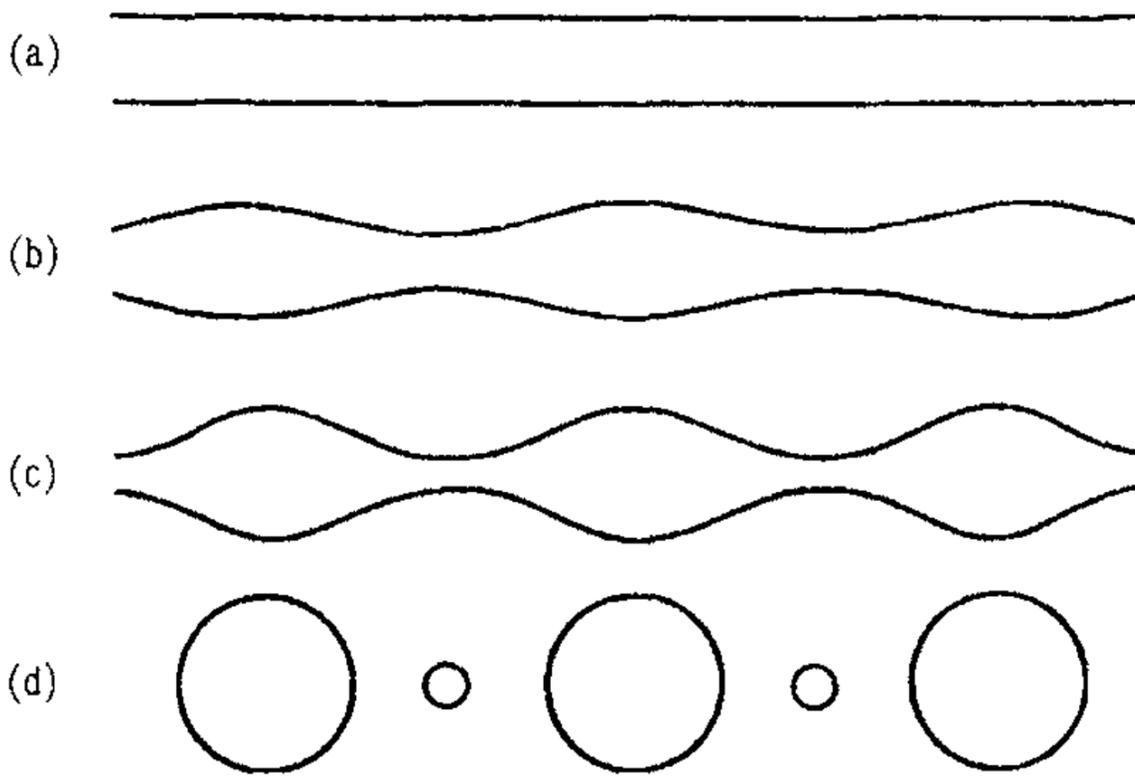


图 9

对实验论证而言，柱面是最简单的情形。不论是用两个圆环拉开一个泡泡还是支承一滴油珠，假定我们以此创建一个柱面，我们很容易就能使柱面的长度达到其直径的三倍。但之后不久，不稳定就开始了，柱面变形了；它的中腰变窄形成一个波曲面，变形加速直到柱面一分为二，各自成为球面的一部分。这种曲面间的物理变化相当于数学家所说的极小值问题的“不连续解”。按照普拉托的说法，稳定的理论极限是柱面长度等于其圆周长，即  $L = 2\pi r$ ，或者长度与直径比等于  $\pi$ 。

事实上，任何微小的扰动都是以波的形态沿柱面传递的。

短波不会影响系统的稳定性；但波长超过柱面圆周长的波振幅则会加大：柱面这里收缩，那里扩张，直到变成一个明显的波曲面，不久再裂成两半乃至更多部分。因此，柱面在其长度不多于圆周长时是一个稳定的图形，超过这个限度，破裂的风险可以说是开始了。瑞利指出，为了打破物质的抗性，需要能产生更大不稳定性的更长的波。<sup>14</sup>但是，正如普拉托清醒地认识到的，瑞利的结论是一个理论推断，和实际情形大相径庭；它不仅受到黏度的巨大影响，而且正如流动柱面或喷流那样受到惯性的影响。当惯性占主导地位并且黏度很小时，产生最大不稳定性的波长相当于简单或理论情况下的一半左右；这个结果非常近似普拉托自己从萨瓦尔 (Savart) 的喷流实验中推导出的结论。<sup>15</sup>假如外部为流体（正如柱体充满空气时），产生最大不稳定性的波长还要长。最后，如果黏度非常强并占主导地位，则产生最大不稳定范围内的波长会变得非常之长，以至于（如瑞利所言）“长（黏）丝不易在相当于柱面直径的距离附近断裂成珠，而会在更远的少数几个位置上变细坍塌”。正是这一点使我们有可能制作长玻璃管、纺制“黏”丝以及类似的物体；但尽管这些物质保持了自身的连续性，普拉托原理仍令它们具有起伏的波曲面，使它们增色不少。我们已经有了心理准备，有机世界中的这样的柱面和波曲面罕有理论或者肥皂泡表现的那么规则，而是程度各有不同，从极其简明规则到粗糙的、远未达到理想状态的情况均有表现。<sup>16</sup>

在蛛网上我们可以看到刚才解释的几种表面张力原理的例证。由蜘蛛体内的腺体分泌物拉出的蛛丝是半流体的柱形，蛛丝的排出力规定了蛛丝的长度，表面张力使之具有圆形的截

面。因为蛛丝太黏而且暴露在空气中硬化太快，所以不会断裂成珠或球；但与此同时，蜘蛛还有一个腺体分泌出另外的黏性物质，当蜘蛛制造蛛网的螺旋形部分时，它被灌注在松弛的交叉蛛丝上。后一种分泌物要比前一种流性好，过几个小时才会干。<sup>17</sup> 通过毛细引力，它“润湿”蛛丝，使蛛丝成为更均匀的细丝或液柱。但它本身也有稳定的极限，由于黏膜流性欠佳，更由于它与它接触的内侧蛛丝间存在摩擦阻力，所以其断裂点的距离往往比理论波长更长。除开这个缺憾以外，柱面的断裂方式并无异常，首先变成波曲面的浪形起伏，隆起的结间部膨胀得越来越厉害，直到中间的狭窄颈部破裂成几部分，只留下一串球状物或者沿蛛丝规则排列的露珠状小珠串。如果我们试图用清漆漆一根绷紧的细金属丝，必定会产生同样的结果；<sup>18</sup> 除非我们采用的清漆在聚成小珠之前的瞬间就变干，它们才无法自由伸展。根据所用清漆的快干特点，这个过程可以在形成完美的漆珠之前任一时点上停止；我们最后只能得到半成品的珠状物或者起伏的波曲面形状。猝然震动绷紧的蛛丝有助于形成丝珠，但这样就扰乱了黏性柱体不稳定的均衡。据说这正是蜘蛛的行径，但贝内特博士（G.T.Bennett）的研究结论是蜘蛛决不会做出这等事情。它只是将蛛丝拉出一点点，让蛛丝保持少许松弛；如果胶丝裂成小珠，那也行，无伤大雅，带着黏珠的蛛网就此不再改良。于是，我们又拥有了另一个奇妙的现象。

在普拉托将油柱分成两个油珠的实验中，我们注意到，当油液即将断离时，即波曲面的狭长部分变得极为纤细时，这两个球状油滴不是像先前一样从狭颈部吸取油液充实自身，而是将剩余的这一点油液拉长为一根细细的油丝，直到自己变成彻

底的球形，彼此断开。其中的原因在于，当丝或“狭长部分”细到一定程度时，其内部的摩擦力阻止或迟滞了油液从油丝向相邻的油珠快速转移。我们在—根玻璃棒或玻璃管的中间部分加热，然后拉住两端快速分开，也可以将之拉成一个长而均匀的圆柱体或者细线。玻棒的例子中，细长的玻璃丝冷却凝固得很快，而通常我们分裂—根液柱时其中间部分仍为液态；因此，和任何液柱—样，只要油柱的长度超出稳定极限它就容易断裂。其长度—般使它在两个点上发生断裂，两端部分与球体连接并融为一体，中间部分则合为—粒球滴，正好介于原来两个大球滴中间。偶尔，中间那个小球与两端大球之间的那根液丝还会重复发生第二次同样的成珠过程；这时候我们就会得到另外两个更小的球滴，—边—个，位于我们第—次得到的小球两侧。我们在蜘蛛网，比如圆蛛（*Epeira*）的网上很容易发现这种等距离规则排列的成珠现象，常常在大珠之间又有间隔均匀的小珠，不时还会均匀地插入第三等级的更小的珠，有序而美丽，虽然有时因为分泌的液体同质性欠佳，这种秩序也会被打破；蛛网上缀有露珠时这个现象的发生更是明显，无数晶莹剔透的小珍珠在蛛丝上闪烁。蛛网上这些有序排列、形态美观的小珠常常令从前的博物学家啧啧惊叹。布莱克沃尔（Blackwall）在2.54毫米内数到大约20粒珠球，由此推算出—只大的十字园蛛（garden spider）的蛛网上有120 000颗左右的小珠；蛛网可以在大约40分钟内竣工，布莱克沃尔对于蜘蛛制造这些小珠的技巧和敏捷由衷地钦佩。无疑，根据上述推算，这些小珠的制造速度当在每秒50颗左右。<sup>19</sup>

在普拉托告诉我们的最小面积定律中，柱面变形为波曲

面，然后裂变成球面，我们现在看到了活生生的例证。有孔虫如网足虫 (*Gromia*) 细长的伪足上点缀着精美的小珠，球房虫 (*Globigerina*) 的辐针上覆的细胞质膜上也有同样类似的小珠出现，它们表现的是同一种现象。其实我们可以用细胞质的细丝研究这一整个成珠过程。如果将槲寄生浆果里的黏液挤出来，滴出来的长长的黏丝可以把整个现象展现得淋漓尽致。不错，许多长柱状细胞，比如在植物中常见的那些，没有半点成珠或破裂的征象；但这是因为它们的细胞壁不是流性的而是越长越硬，内中的细胞质被细胞壁束缚着，形状也随细胞壁变化。多年以前，霍夫迈斯特 (Hofmeister) 曾经注意到<sup>20</sup>，如果我们把某种水生植物如水鳖 (*Hydrocharis*) 或 *Trianea* 长长的根毛浸入某种黏稠的液体 (如一点点糖液或稀释甘油) 中，细胞液会往外弥散，细胞质与周围的支撑细胞壁分离，然后在细胞内部形成自由的细胞质柱——贝托尔德后来还解释过这一现象。随即，柱体很快就表现出不稳定的迹象，开始破裂；它会聚成小球，虽然如我们画的那样，那些狭窄的部分会妨碍它们形成完美的球形；并且在这些球体中间，或多或少还有序地穿插着一些更小的球珠。<sup>21</sup>

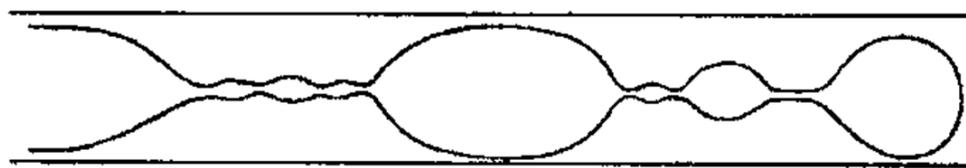


图 10 甘油中 *Trianea* 的根毛。仿贝托尔德

钱伯斯 (Robert Chambers) 做过许多严密的实验，其一是用小针从海星卵中拉出一根细胞质组成的丝。如果拉得太长了，它会断开，一部分缩回细胞质内，其余部分则在针尖上聚

成一团。如果拉得不那么长，长丝看上去就好像一行小珠或一串珠链；如果更松一点，则液滴会融合直至整根细丝缩回卵细胞中；重新再拉又会重复上述过程。整个情形正是对不同长度和厚度的液流或液柱变化的绝妙展示。<sup>22</sup>

## 飞溅

有一组引人注目的现象在此处不能不提，尽管乍看之下它们属于全然不同的类型，但它们和参与并引起液柱或液丝碎裂的现象紧密相关。

沃辛顿（Worthington）先生曾做过漂亮的飞溅实验，他发现，一块圆形卵石从高处落入水中时，首先是在水面上形成一个凹陷或一个坑，然后凹陷的周边升腾起“杯”状水膜，至于水膜是喇叭状开口还是泡状闭合则视卵石下落的高度而定。<sup>23</sup>水杯或“水坑”上往往交替出现脊突和沟槽，边缘亦相应存在波瓣和凹口，呈荷叶状，凸起的波瓣往往会碎裂为水滴或水珠（见插页）。<sup>24</sup> 在一个开花浪的边沿看到的类似景象规模更大：平滑的浪沿变成锯齿状或者蜿蜒起伏，附近的峰面也变得凹凸不平，因为黏滞的剪力使得波浪内部的水流在这里加速那里受阻；然后在突然之间，凹凸不平的浪沿喷发出大量细流，水流再碎裂成无数水珠组成“浪花”。博物学家一定想起，在许多螅类植形动物的杯状小体上，有着漂亮的对称性凹口，那些小小的杯状体在变得黏稠坚硬之前曾是液态或半液态的膜。飞溅的下一个阶段（这一过程我们不太能直接观察到）出现以下情形，凹陷平息，升起一根高高的水柱，当水柱升到一定高度时往往会碎裂成水珠。最后水柱沉降，原处只留下一圈又一圈的涟漪。

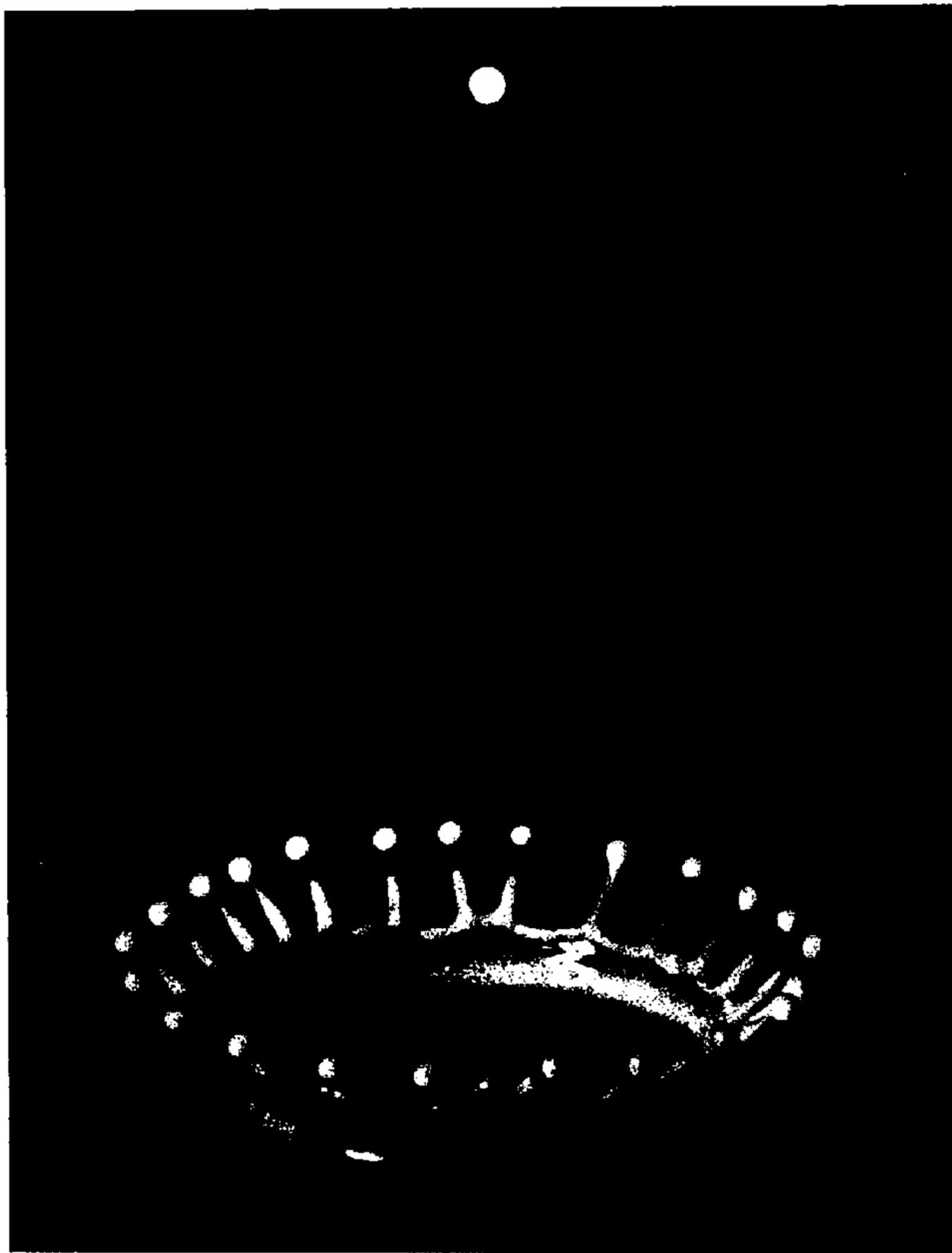


插图1 牛奶飞溅的瞬间。引自麻省理工学院埃杰顿

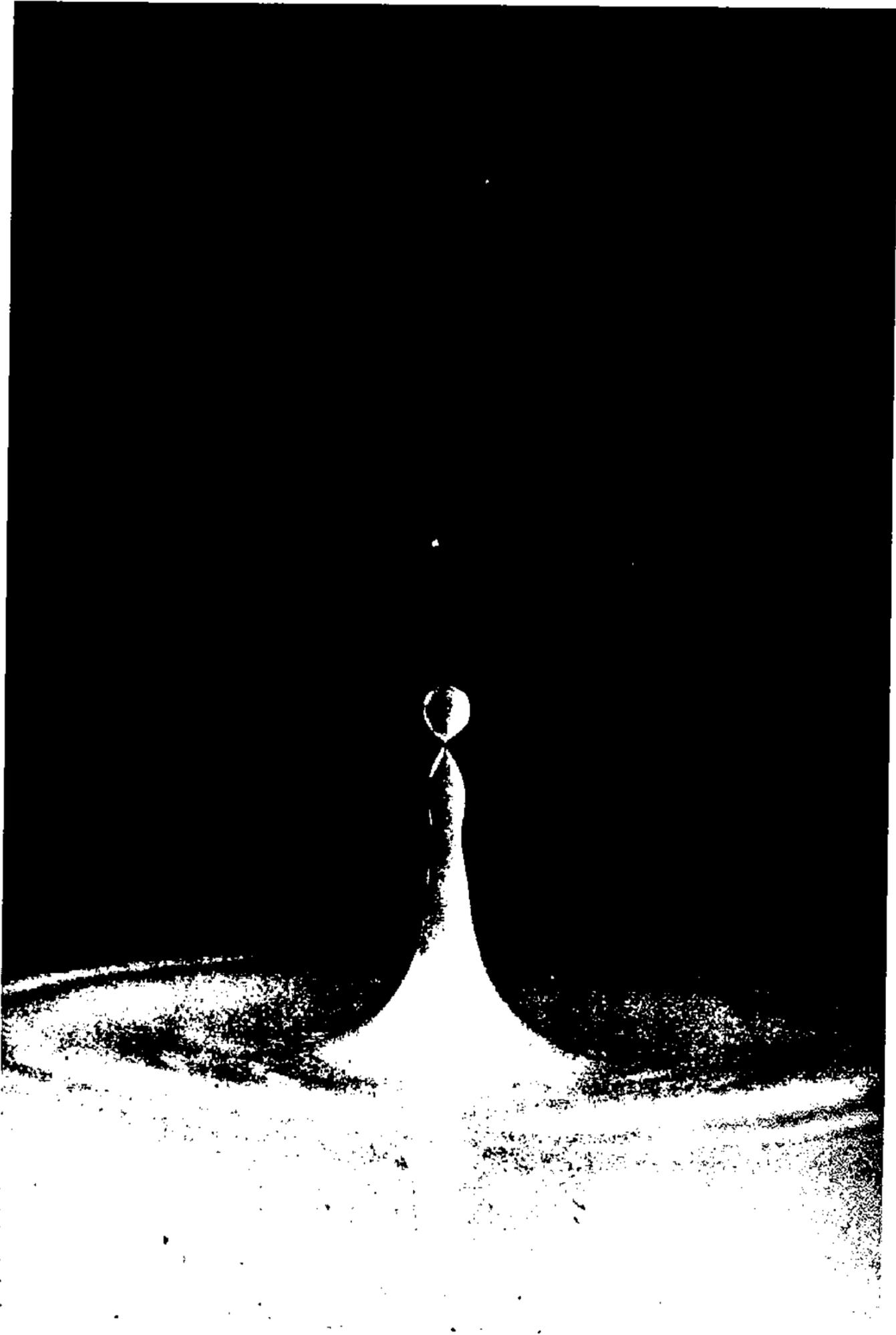


插图2 飞溅后期：弧坑平息，升起一股喷流的液柱，液柱分裂成液滴。引自麻省理工学院埃杰顿

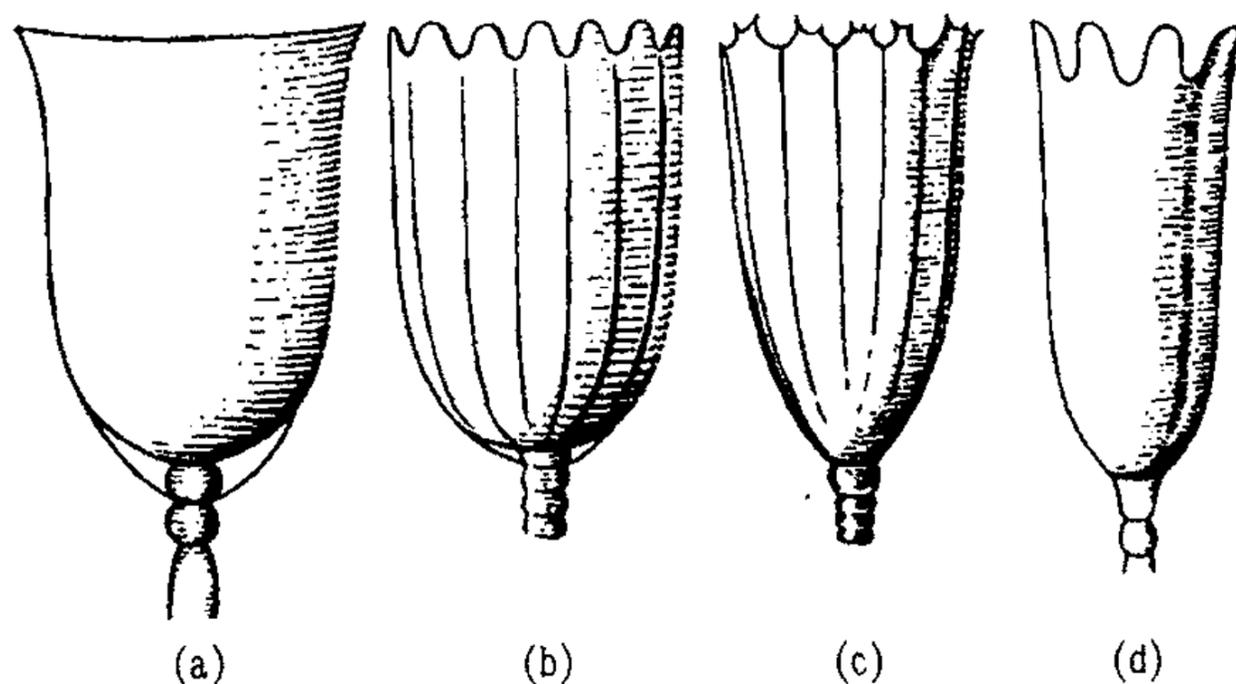


图 11 各种钟螅 (*Campanularia* spp) 的杯状体

我们的小杯边缘形成了一个液环或液圈，一方面类似开花浪的浪沿，一方面又像液丝或液柱——只要我们想像液丝围成了环；所以，正如细丝首先形成波曲面而后变成一个个小珠，杯沿或环边也会出现类似的情况。这种飞溅边缘的凹陷或成珠阶段在沃辛顿的许多实验中都有美妙展示，<sup>25</sup>在埃杰顿 (Harold E. Edgerton) 近来的研究中更是美不胜收 (见插页)。其次，凹陷处上升的事实意味着液体从下面流入；边缘的分割意味着水流的下降通道正在建立，沿此通道液体被导入或驱入隆起处；最后它们扩大为在凹陷边缘非常显眼的水流或水柱。简言之，任何膜、膜状液体或半流体的液杯都是不稳定的；它的不稳定性往往体现在表面的凹凸和边缘的凹口上。这样的凹凸是许多微小的杯状生物构造的典型特征。在水螅中 (见图 11)，我们经常看到杯状物和柄部的环，这些特征都属于同类现象。杯壁的索状加厚是同类现象的变形；这是因为在各条自下而上的液流边缘有阻滞的缘故。类似的增厚现象，不仅在一些螅类的杯状体中而且在许多钟虫 (*Vorticellae*) 和其他杯形生物身

上也能看到。此外，我还必须声明，在飞溅中，类似生物形态的表面张力表现还有更丰富的内容。<sup>26</sup>

普通的液体飞溅现象发生在瞬息之间，只是昙花一现，所以对它们的研究只能借助于摄影手段；但是这种极度快速并非是该现象的必要成分。例如，我们可以把水溅到干燥的沙面上<sup>27</sup>或者把子弹射入一个软金属靶，用一种固定的或者半固定的形态来演示许多较为简单的飞溅现象。如果采用黏度高的媒质比方说原生质生物，这样在流性强的液体中出现和消失在瞬间的现象就可以有缓慢和持久的表现。飞溅本身并无独特之处；它只不过是在液体媒质中，甚至包括砂层这样差劲的流体中，建立某种流或运动并产生一定曲面形态的一种便捷手段。沃辛顿告诉我们，可以通过一个特殊的实验方法展示现象，相应地，我们拥有大量的可行条件，在这些条件下，生物体完全可能表现出与之类似的、甚或一模一样的形态。

观察一下用陶轮制陶的工人，就会清楚发现陶工的大拇指和玻璃匠吹出的气流一样，效率取决于所加工的黏土或“泥浆”的物理特性。当然，那时后者实质上还是一种流体。与管、球一样，杯碟（以它们简单自然的形态）也展现出在某种限制条件下漂亮的均衡曲面。它们简直就是逐渐形成于某些强化或展现其数学对称性的约束条件之下的壮观“飞溅”。我们已经看到，并且很容易就能发现玻璃匠的手艺值得博物学家和物理学家好好借鉴，因为它说明，大量数学构形和生物形态的形成过程完全取决于在一个闭合的弹性壳层、流性的膜或泡内确立一个均匀恒定的压力。与之类似，陶工的技艺说明的问题多少要更令人费解、更复杂一些（生物学上绝非罕见），涉及开放

式回转曲面这种均衡图形。这两组问题其实非常相似；因为吹制玻璃的匠人只要把他中空的材料切掉一部分，就可以制作大多数陶工的活计。此外，如果这一招不能奏效，玻璃匠还可以停止吹气，改用他的小棒去修整玻璃酒杯或大口杯的杯面，以及翻转杯沿，这也是从陶工那更悠久的手艺中借得的招数。

从水螅虫的杯状小体延伸到杯内的水螅虫，将它们和液体的表面张力现象相比较，似乎有点胆大妄为；但是通过这样的比较我们仍然可以学到一些东西（图12）。微小的水螅虫有着柱状的身体，一排喷流状的触手，触手上有串珠环纹，（它们稍稍离开时）有网状膜和基座相连，这种小生物口缘有薄薄的环状膜组织，环状“围口部”收缩闭拢的方式<sup>28</sup>仿佛一个不断缩小的肥皂泡；在所有这一切特征中，我们都可以找到与飞溅中表面张力现象鲜明、惊人的相似之处。<sup>29</sup>

### 落滴

大约七十年前，亥姆霍兹[还有基尔霍夫 (Kirchhoff)]有

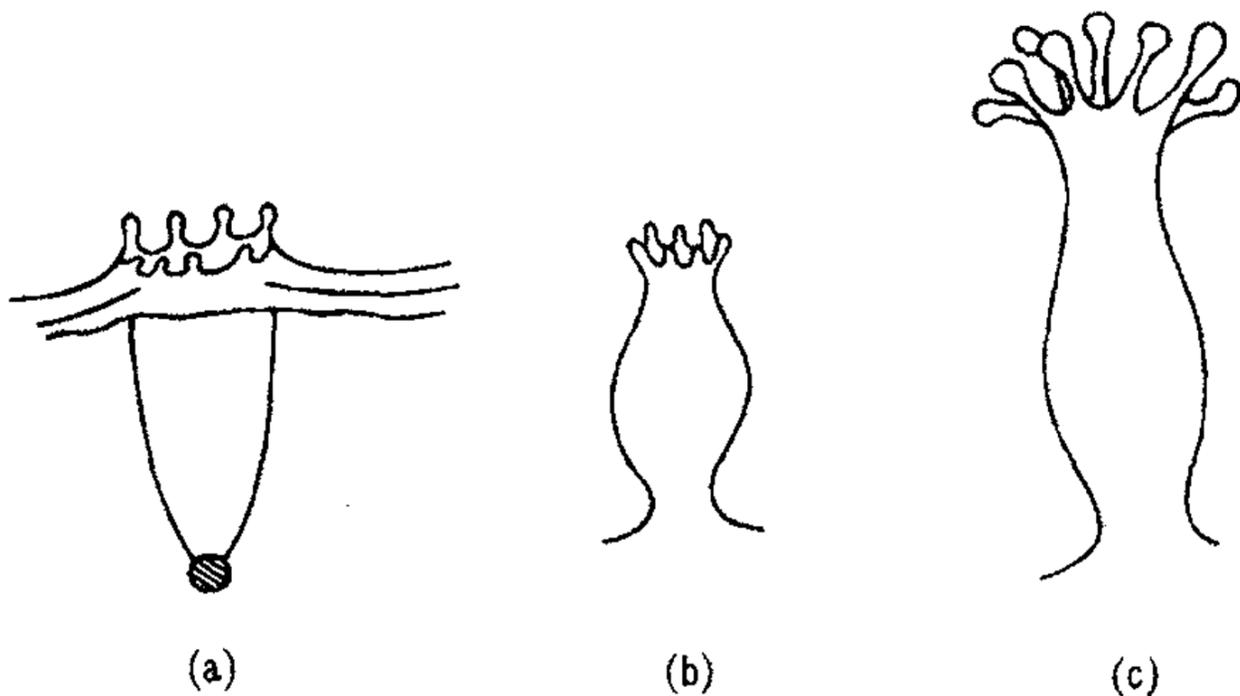


图12 (a, b) 更多飞溅相，仿沃辛顿；(c) 一种水螅虫，仿奥尔曼 (Allman)

关“流体不连续运动”的研究激起人们无穷的兴趣。<sup>30</sup> 这种研究探索的是有关一种流体在另一种流体内部如何运动以及两种流体接触面之间的摩擦力产生何种现象。开尔文<sup>31</sup>所指的亥姆霍兹“在理想流体涡动定律领域惊人的发现”正是这一研究的主要成果；为了阐明和扩展它的数学结论，人们后来又做了许多实验工作。

滴、泡和飞溅是同一长卷的不同内容；“落滴”或者说是在流体中运动的滴值得我们费心探究。将一滴水染上品红色，然后在一杯水的底部轻轻地释放出这一滴水（压力为

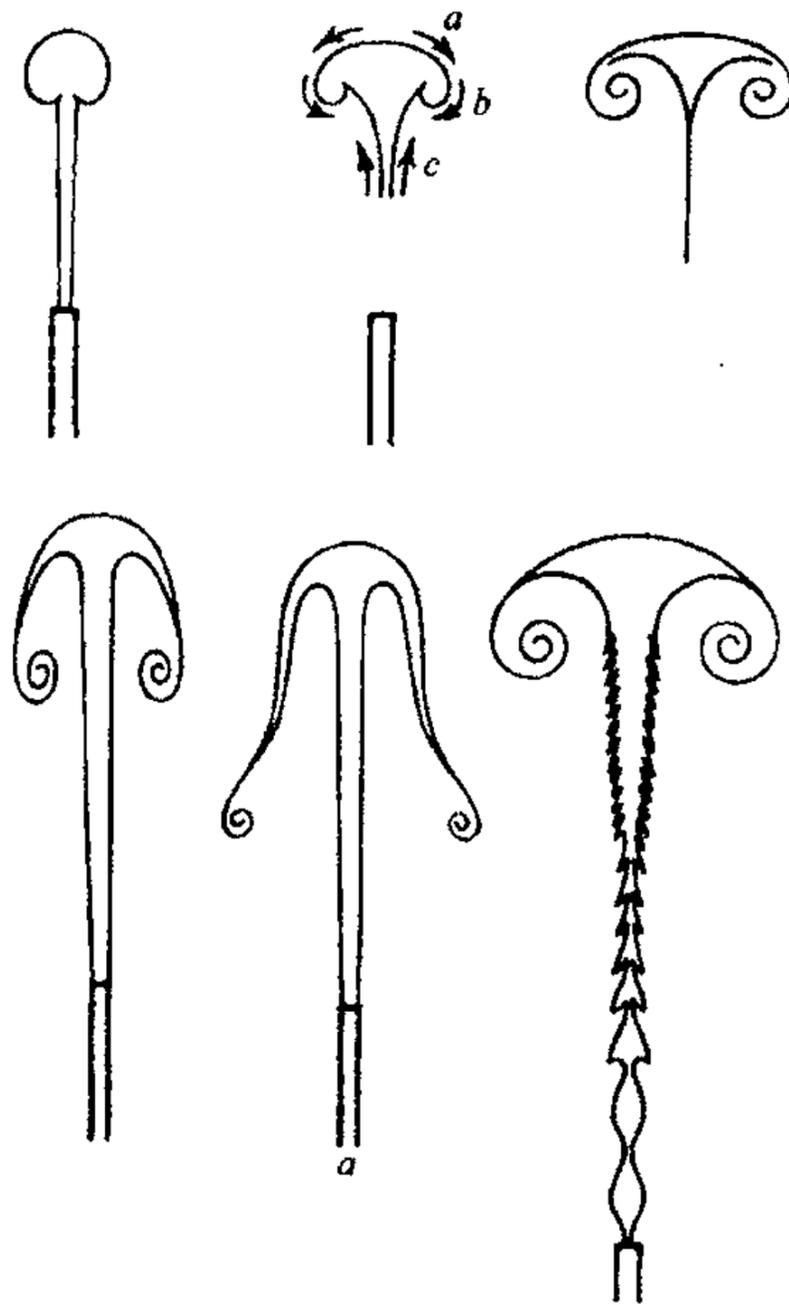


图 13 喷射液流。引自奥弗贝克

233 帕)。<sup>32</sup> 水滴的动量使它能够在水周围升腾起好几厘米，与此同时它还向周围水域传递运动。上升的水滴几乎就像一粒固体一样在前方给自己挤出一条通道；通过流体摩擦它又把周围的水拖在身后；<sup>33</sup>这两种运动共同形成了漂亮的涡状构造，斯特罗孟斯皮尔茨 (Stromungspilze)、廷特皮尔茨 (Tintepilze) 首先发现了这些现象 (图 13)。如果压力更高、更连续，则水滴变成喷流；涡流的形态也因此改变，如果水温 (亦即密度) 再有轻微变化，则涡流的形态会进一步改变。把一滴墨水滴入水中是一个简单却非常美妙的实验。<sup>34</sup>效果要

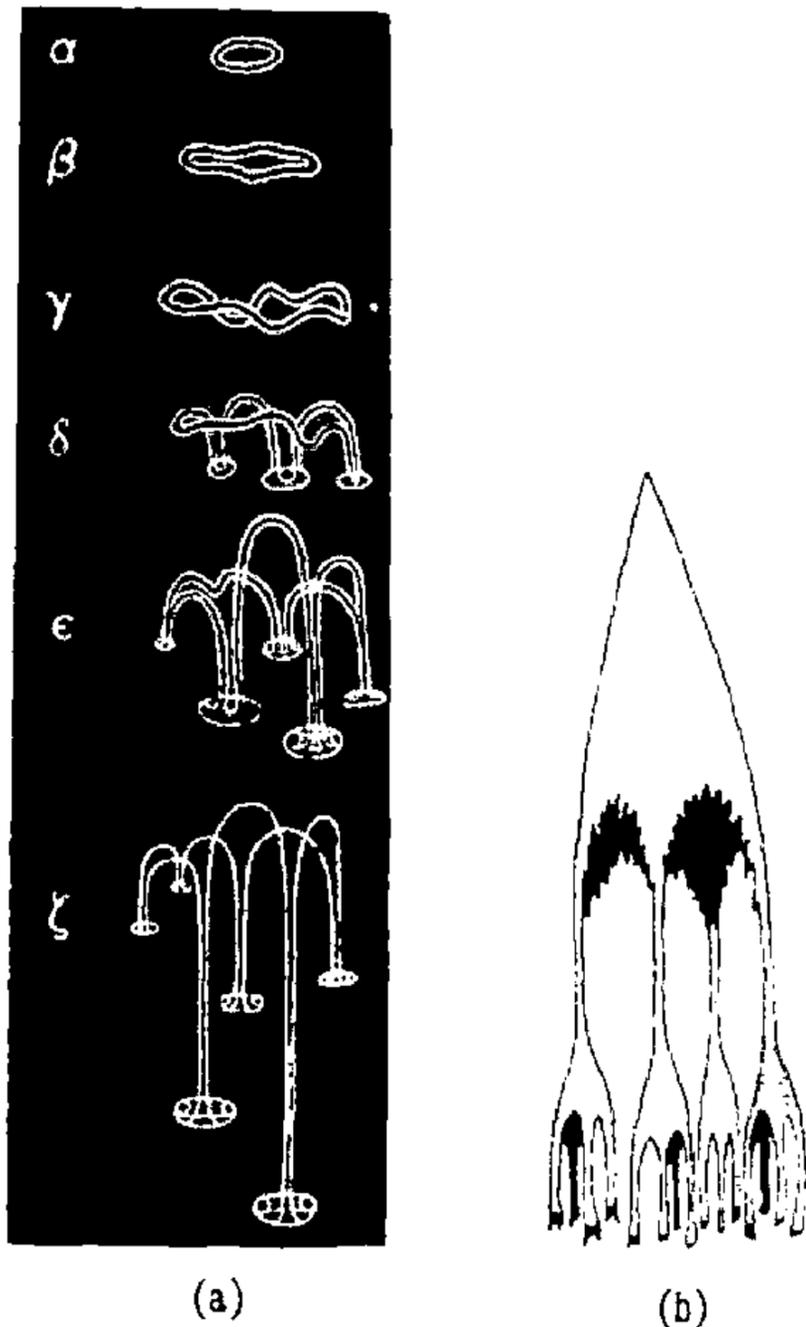


图 14 落滴 (a) 墨水在水中，仿詹姆斯·汤姆森和纽沃尔 (H.F.Newall); (b) 杂醇油在煤油中，仿汤姆林森 (Tomlinson)

比前面的例子更为强烈。下降的墨滴变成一个完整的涡环；涡环扩展着，逐渐淡下去；它起伏波动，然后下降的环又变成了先前的涡环（图 14）。

最后，我们不让落滴自由升降，而可以采用一个悬吊的

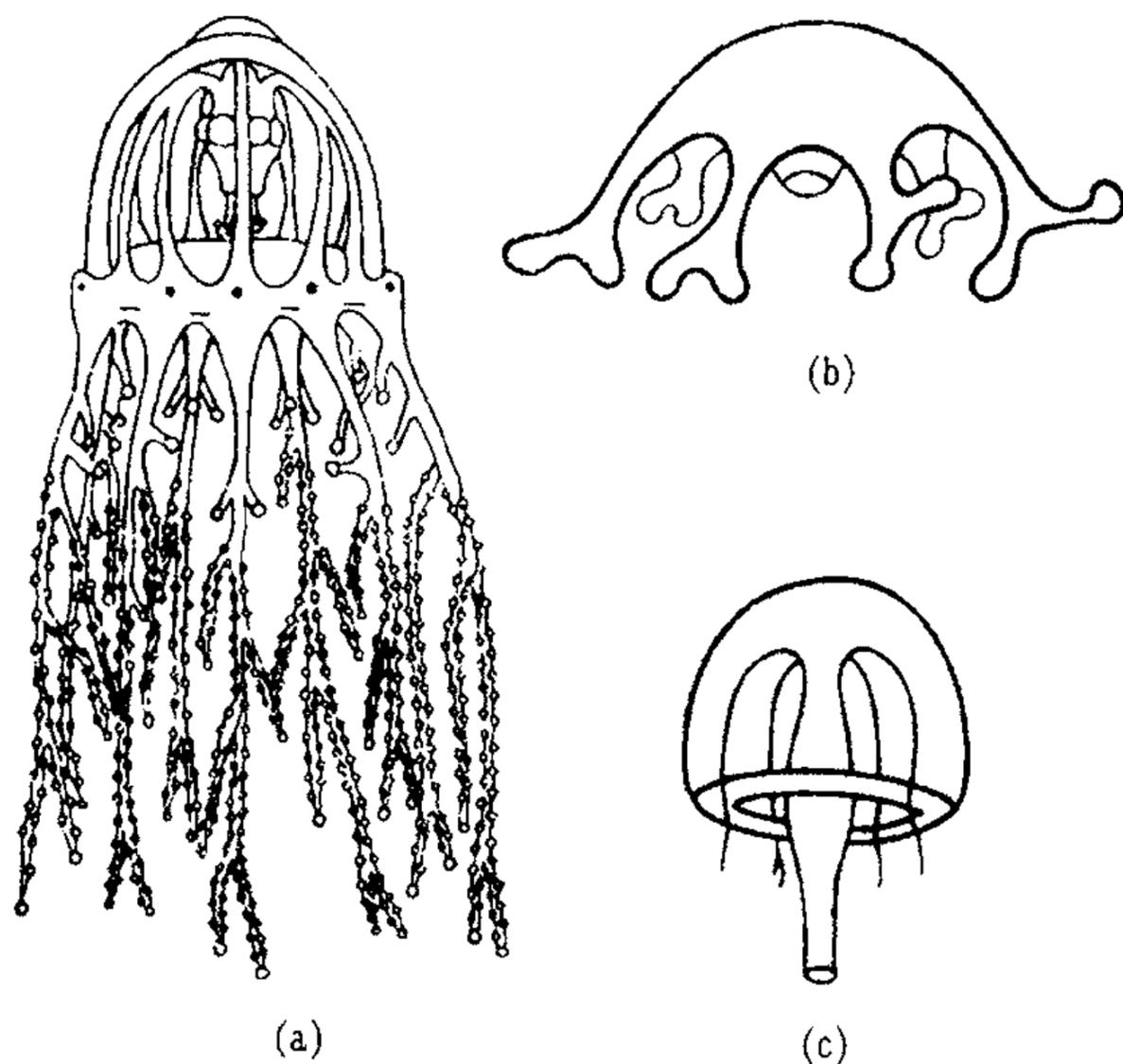


图 15 各种水母状物体：(a) 棒螅 (Cordylophora)；(b) 枝手水母 (Cladonema)；(c) 遍肢螅 (Syncoryme)。仿奥尔曼

滴。当它下沉时可以悬浮在流体表面，所以它不能形成一个完整的圆环，而只是由一根线或柱悬吊着的一部分涡环——正如奥弗贝克 (Overbeck) 的喷流实验所示；这两种情况下产生的形态都和水母或海蛰的伞膜或“伞”以及铃锤或“垂管”非常近似。以前哈切克 (Emil Hatschek) 把胶液滴入

一种不断硬化的流体中制造出了这样的涡滴 (图 16)。由于不断凝固的液体使之脱水收缩, 这些“人造水母”有时会表现出对称的辐射状“凸纹”。哈切克实验的一个令人诧异之至的结果是揭示了这些涡滴对物理环境是多么的敏感。始终采用同一种胶液, 单单变动后一种液体密度的小数点后三位, 就可以获得从一般的悬滴到有凸纹的悬滴, 以及其他形形色色的水母状涡环形态。

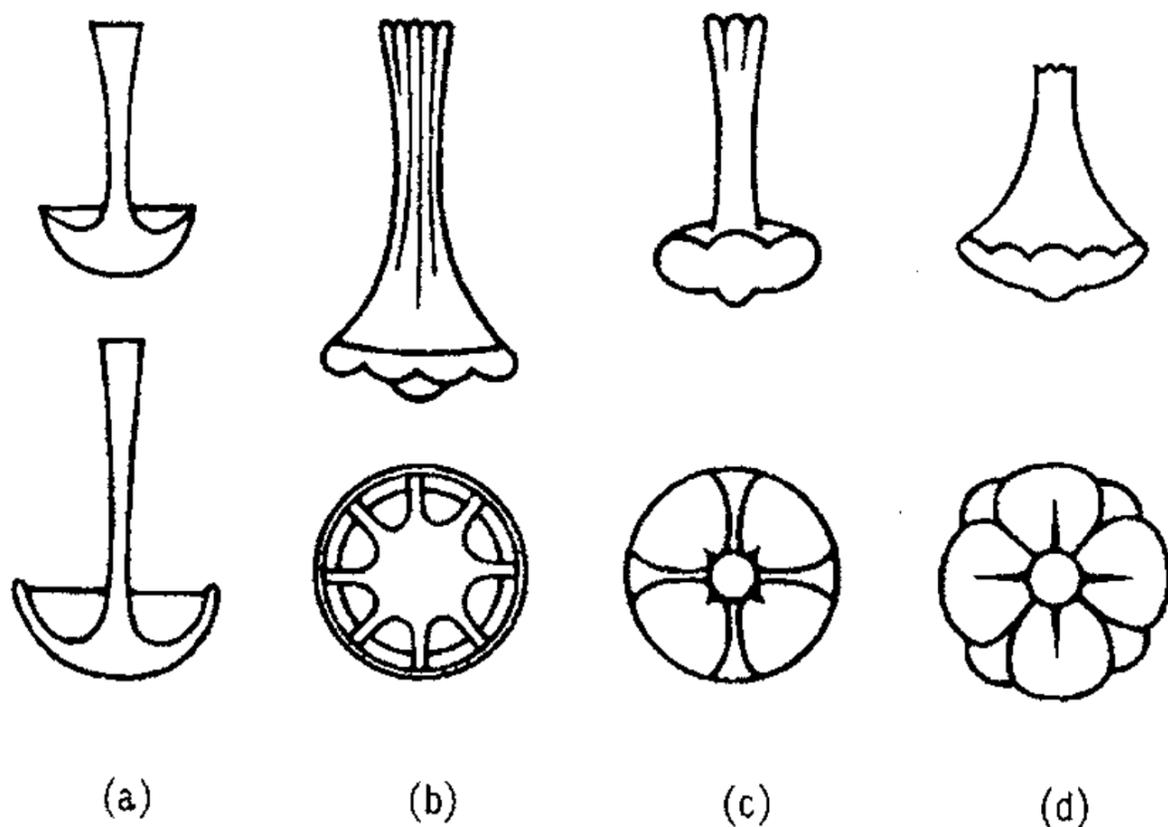


图 16 “水母状”胶滴。仿哈切克

活体水母的几何对称如此明显且规则, 暗示着在这种小动物的生长和构造中存在物理或力学的因素。首先, 它有着涡状的伞膜和柱形的柄或垂管。伞膜上的横贯辐管数量为 4 或 4 的倍数; 伞的边缘围绕着触手, 多数呈串珠状, 也有光滑的, 触手间距离规则, 触手大小不等。某些传感结构包括固体凝结物如“耳石”也是对称间隔排列的。在它成形不久后就开始震动, 小铃伞开始“鸣响”。在触手和垂管上都非常容易长出芽体,

即母体的小型摹本，有时这种情况也发生在伞膜的边缘。呈现在我们眼前的似乎是一个涡环产生其他很多涡环。就这个角度而言，类水母体的形成值得不带任何成见地深究。蕺枝螅 (*Obelia*) 细小的类水母体其发芽显然不但快而且完美。这意味着成形行动是自发的而且完成于瞬间，并非一个渐进的生长过程。

此外，我们在涡滴中认识到的不仅仅是水母状的“模式”或相似，而且我们似乎还能在近乎不计其数的活体海螫类型中发现飞溅和滴的各种真实相。在枝手水母身上我们看到的好比一颗落滴碎裂的早期镜头，棒螅则展现了涡环初起时的迷人画面。所有这些相似之处究竟有多大意义，的确很难做定论。但至少它们说明了一点，即当重力、表面张力和液体摩擦力各显身手，温度、密度和化学成分都处在稳定状态时，某种低级的生物形态是如何以一种流体的形式形成在另一种流体之中的。

波罗的海中有一种小小的绿色纤毛滴虫 (图 17)，它几乎就是水母的微缩版。<sup>35</sup> 能够在比一般水母低等并且微小得多的形态中找到这种水母状或者是我们现在称之为涡状的构造，的确让人称奇。



图 17 一种纤毛滴虫——水母绿螅 (*Medusachloris*)

## 黏丝

普拉托认为，液体的黏滞性尽管能够阻滞柱体的破裂，把各部分的长度延长到超出理论要求，但是在这一点上它的效用并不像我们想像的那样重要。另一方面，任何外来的支承或粘附或者单单和某一固体的接触，都等于减少了表面张力，可以极大地增强柱体的稳定性。正是由于这个原因，温度计里的水银很少会碎裂成小珠；虽然有时也有这样的麻烦。管状或柱状细胞中的细胞质之所以不会分成一个个细胞和结间部，除非细胞的长度大大超出了理论极限，也正是这个道理。

举一个有裨益的例子，将一滴黏液浸没在另一种黏液中，通过后者的剪切运动拉成一根丝。黏丝一开始似乎是稳定的，但一旦静止就会断裂成一定大小的、均匀的液滴，液滴的大小或者产生液滴的波曲面的波长取决于两种黏液的相对黏度。<sup>36</sup>

尽管普拉托的结论是通过实验得出的，尽管（我们曾说）它们是数学定律的“具体化”，但这些理论结论本质上仍然只是接近而不是在物质系统中得到再现。液柱长度超过 $2\pi r$ 时不再稳定，这一点在数学对于一个近乎无形的肥皂泡上几近千真万确；但是普拉托本人也非常清楚，在喷射流的例子中，由于黏性和惯性的介入，这个结论和真实情况相距甚远。定理并没有错，而且普遍适用；但是，如同一般的流体滴或喷流，又或者玻璃匠手中急拉骤冷管子的情况一样，我们那些活生生的柱体也并不遵循抽象的数学定律。

普拉托说过，在大多数液体中，由于黏性的影响，液柱只有当长度达到直径的4倍甚至6倍时才会断裂，而不是理论要求一种理想流体的3倍多一点。假定长度为直径的4倍，则形

成的液珠直径为原来柱体直径的1.8倍，彼此的间距约为原始直径的2.2倍；要揭示围绕一个固体核心形成的柱体，比如蛛网的情况中，这些数据如何变化，计算并不困难。普拉托还观察到柱体裂变的时间和它的直径成正比，但因液体的特性不同而异。关于细胞或丝状物分裂所需时间与其维量的关系问题，据我所知尚无生物学家研究过。

### 不对称性和各向异性

在所有构形中，容量一定且表面积最小的是球形，从这个简单的事实中可见，如果不考虑干扰因素，则滴或泡的均衡图形之一就是球形；但是这种不存在反向作用的情况很少，正如雨滴和地球都无法保持它们最初的球形。首先，总归要考虑到重力，重力会拉扯滴或泡，使之变形，除非它们小到和表面张力相比弱得不足挂齿。如果我们从肥皂泡的下方或上方给予支承，即使是肥皂泡也会被重力压扁或拉长；只有当肥皂泡非常薄，质量小得近乎隐形时它才是最接近球形的。<sup>37</sup>

当滴或泡彼此发生联系，在中间形成一层中隔膜或中隔壁时，就要引入无数以复杂的张力和压力形式表现出来的新条件。这个问题我们稍后联系胞团或组织时再予以讨论。我们将发现要进行这样的探讨，首先必须深入理论研究。在此期间，我们先来谈谈细胞的形态问题，要么是单独的细胞，要么是结构简单且个体细胞形态很少受到干扰的胞团。我们必须明白我们将要讨论的情形是球体的理想对称被另一种不那么彻底的对称所取代，比如被一个椭球或圆柱所取代。芽体生成或者旁支发育中也表现出不对称变形或者位移，这种情况要简单得多；

因为这时我们只须假定表面张力发生了轻微的局部变异,这种变异可能是在细胞的异质变化中通过各种途径产生的。但像造成酵母细胞椭球形的那种发散的、分级的不对称性则是另一码事。

如果球面是唯一完全对称、独立均衡的曲面,那么每一种非球形的细胞之所以偏离球形必然存在一定原因;并且,即使仅仅是有一个固化的外壳如蛋壳或坚硬的细胞壁产生了阻力这么明显的原因,我们仍然必须在作出这个刚性假设之前找出形成这种特殊形状的变形力。这样的原因可能源自细胞外部,也可能发自细胞内里。一方面是由于外部压力或某种机械约束物,就好像我们用盘或环又或更复杂的金属框架局部约束泡状物一样;另一方面则是出于内因,要么是因为内部压力不等,要么是细胞膜的同质性或各向同性欠佳。<sup>38</sup>

我们关于弹性曲面的平衡式是 $P = p_e + (T/R + T'/R')$ ,  $P$ 是内部压力,  $p_e$ 是垂直于表面的外部压力,  $R$ 和 $R'$ 是某一点上的曲率半径,  $T$ 和 $T'$ 是曲面上彼此垂直的对应的张力。

现在,在我们力图解释的任一给定形态中,  $R$ 和 $R'$ 是已知数,但等式中其余的因子都有待探察。而且无论如何,我们都必须依据这条等式解释所有单个细胞的形态(只要它不是连续固化形成的),包括水绵的柱状细胞、椭圆形的酵母细胞甚至平常的禽蛋。迄今为止,我们应用这条等式时采用的都是简化形式,即做了几个限制性假设。我们假定 $P$ 是液体的均匀的流体静压力,在所有方向上均无差异;同样我们假定张力 $T$ 是均质液膜的表面张力,因此各个方向上的 $T$ 都是相等的,所以 $T = T'$ ;我们所研究的是不存在外部压力 $p_e$ 的曲面或部分曲

面。以禽蛋为例，外部压力  $p_n$  即输卵管施加的压力是一个极其重要的因素；但是酵母细胞和水绵是完全浸没在水中的，所以没有受到这样的外部压力。因此在后面这两种情况下，我们只有两个假设，即偏离球形的原因是由于内部压力不均衡或者张力  $T$  不均衡，即  $T$  有别于  $T'$ 。换言之，理论上有此可能，酵母细胞的卵圆形是因为椭圆的长轴方向上内部压力更大，“生长趋势”更强；如其不然，生长趋势相等且对称，则必定存在外部阻力和张力的差异，无疑细胞壁的分子结构也有区别。现在第一种假设不是不可能的。细胞质远非理想的流体，它是各种内力的舞台，有时明显呈极性，渗透力和其他的力使得细胞的内容物增加并表现为向外的针对细胞壁的压力，这些力极有可能是不对称的，结果会使原本应当正球形的细胞变形。尽管这种假设并非不能成立，但要令人接受并非易事。细胞质虽然不是一种理想流体，但基本上还是具备了流体的特性；在细胞内部这么狭窄的空间内，并没有多少地方可供形成不对称的压力。在水绵的例子中，绝大多数的腔隙都充满了稀薄的汁液，这种情况更明显是或者说更近似流体静压力均匀作用的情况。但当  $T$ ，即具体的每单位面积的表面张力变化时，我们要研究的形形色色的变形就有了广阔天地。我们的条件现在变为  $(T/R + T'/R')$  等于一个常数，但由此并不能推出它就代表一个绝对面积最小的曲面，尽管情况往往如此。一旦  $T$  不等于  $T'$ ，我们面对的就不是一个理想的液膜面；它偏离理想流性的程度是千差万别的，从黏度轻微的各向异性到坚牢的弹性膜状态都有可能；<sup>39</sup>至于这种黏性或半刚性表现在仍然作为细胞质一部分的同一层面上还是彻底变异为不同的单独膜层，这无

关紧要。一旦通过分泌或吸收，曲面层的分子结构发生了改变，可以确信，这种改变或者紧随其后发生的二级化学变化会产生各向异性，使得一个方向上施加收缩力的分子力小于另一方向上的力，而这种收缩力正是细胞实现表面积最小化的分子力。两个相对方向上分子力的轻微不等会导致细胞成为椭球形，差异悬殊则会形成柱状细胞。

因此，水绵的柱状细胞或者任何其他没有受到明显外在约束的自由生长的柱状细胞，之所以形成这种特定的形态，我认为原因只在于发育中的细胞壁或细胞膜的分子结构；分子结构的各向异性才会使得一方向上的延展比另一方向上容易。细胞壁均质性或各向同性的这种缺乏往往是可以察觉的，特别是在植物细胞内，表现在同心层、环状或螺旋状条纹以及类似的形态中。但是有助于我们解释为何长丝、毛发、纤维、柱体如此多见的还有另外一种异质性。多年以前，内格勒(Carl Nägeli)曾有言，生物体、淀粉颗粒、纤维素以及细胞质本身都是由看不见的微粒组成的，每个微粒都是许多分子的集成体——他称之为“微团”(micellae)；在稀薄的液态介质里，这些微粒会分离或如我们所言“弥散”。该理论原本是要解释胶体状态；但与此同时，也猜想微粒因为这样的排列布局才形成了物质的各向异性，亦即今天我们说的赋予了物质有向特性，这就解释了淀粉颗粒和毛发为什么能够令光发生偏振。比奇利(Bütschli)和埃布纳(von Ebner)曾指责这种理论即使不被湮没也是摆不上台面的，但它在很大程度上倒是正确的。冯·劳厄(von Laue)凭借X射线揭示了晶体的分子定向和点阵结构，借助这种方法，我们现在可以清楚地对羊毛、棉花、蚕丝以及类似物

质的微团构造作一番观察了。

### 普拉托回转曲面的生物学例证：球面

许多单细胞形态还有其他一些初级生物都是球形，这足以最简洁地说明我们讨论的观点。单细胞水藻，如原球藻 (*Protococcus*) 和 *Halisphaera*，无数漂浮的鱼卵，浮游的单房有孔虫圆球虫，池塘里绿意可人的多细胞团藻 (*Volvox*)，所有或简单或复杂的这些物体，之所以呈球形是因为没有外力使它们变形或畸形。但是除开团藻的球形表面完全被微细的纤毛均匀覆盖着，上述其他所有的例子都是消极的、不活跃的状态；许多单细胞生物在“休眠”或包囊阶段一般也多采取球形。

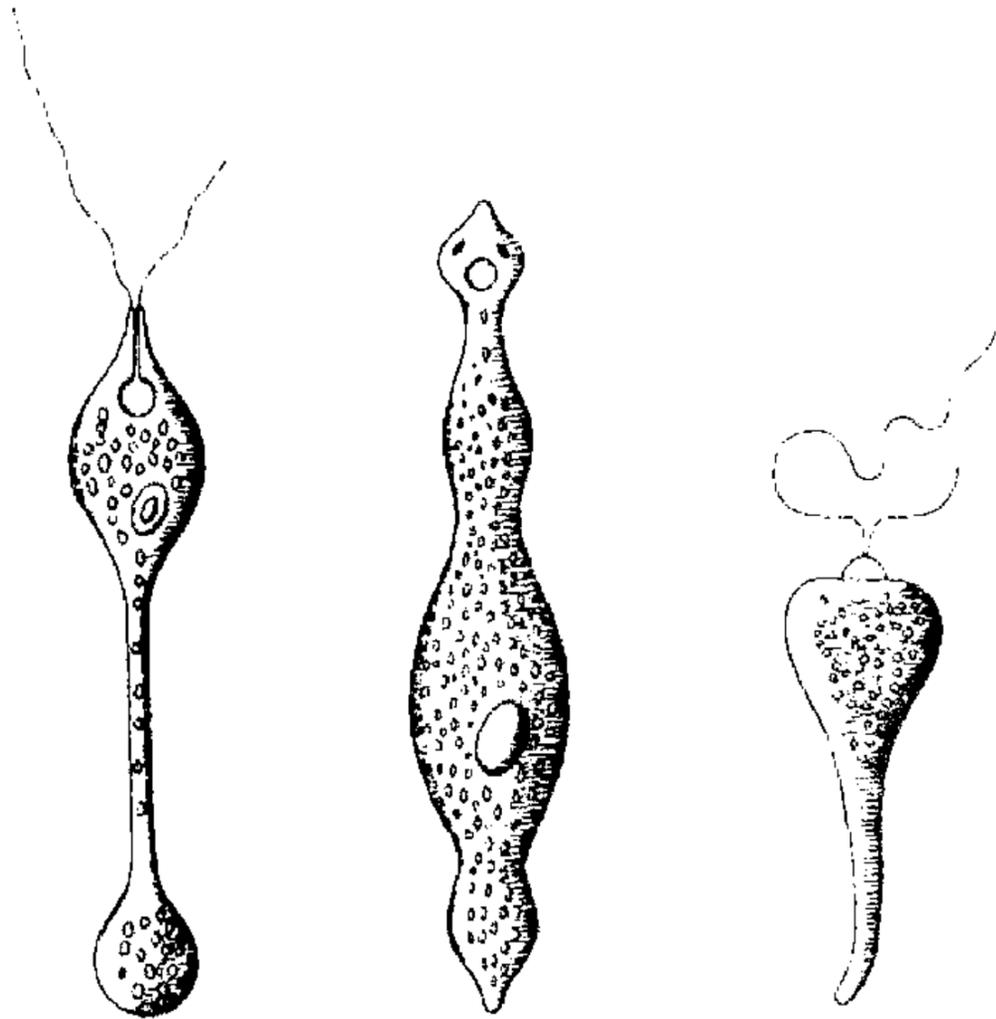


图18 一种有鞭毛的“单胞虫”——神变多形虫 (*Distigma proteus* Ehr)。仿萨维尔·肯特 (Saville Kent)

相反，我们看到，那些明显偏离球形的单细胞形态——阿米巴虫样的和带骨骼的形态暂时除外——都是纤毛虫或鞭毛虫。纤毛和鞭毛是别具一格的；从物理学角度我们对此一无所知，我们无法在任何无生命的滴或液面上繁殖或仿制纤毛与鞭毛。但它们显然不仅有运动功能而且还影响着形态。微小的单胞虫 (*Monad*) 或眼虫 (*Euglena*) 长出一根鞭毛，这本身就是小小细胞出现非对称性或极性、非同质性的标志；在各种鞭毛虫中，鞭毛或者类似鞭毛的东西总是出现在显著的点位上，或两端或细胞边缘，即曲度大、表面张力理应低一点的位置——因为表面张力和平均曲率的比值趋于恒定。

与鞭毛一样，纤毛也往往要占据一定位置或者覆盖一定的面，否则这些部位就会是不稳定的；而且这一圈纤毛往往似乎的确起到了普拉托的金属环的作用（比如担轮幼虫、轮虫的例子），支承和稳定着半流体的虫身，否则这种结构将是不稳定的。此处我们（顺带）讲一下另一个有点类似的现象。几丁质的毛发、刺毛或刚毛在小型甲壳纲动物中是普遍的特征性构造，在节肢动物中也很常见，在每一个容易受到攻击的点或角上都可以见到它们的身影；它们装饰着动物肢体尖锐的边缘；我们绘制这些动物的图像时，似乎本能地知道应该在哪里添上这种毛发。简言之，与鞭毛一样，假如表面处在流体环境下，它们往往就生长在表面张力最小的位置上。

## 柱面

我们发现，在其他普拉托曲面中，柱面也频繁出现在水绵和许多别的丝状水藻与真菌中。但我们要到植物王国里去寻找，

植物富含纤维素的表皮使得柱面能够逾越常规的限制来发育。

## 波曲面

每当球面和柱面开始变形时，波曲面就浮现出来。在单细胞或者细胞核本身分裂时，也会有波曲面的身形转瞬即逝；在早先蛛网的成珠过程以及细胞质伪足状细丝中，我们都已经看到过完美的波曲面。很多纤毛虫都有，或者至少有部分的波曲面外形。大量形态中都出现和再现着这种曲面。各种钟虫(Vorticellae)纤毛环下面的杯状体，看上去就是一组漂亮的波曲面，从几近柱面到几近正球形的各种变化阶段均有呈现，多姿多彩(图19)。此外，它们生命里程中的连续相也表现为完全级进的波曲面形态变化。后来人们发现，至少有一两个例子，钟虫的形态会发生改变，换言之，人们以为是某种钟虫独具的形态并非“特有”。钟虫的波状并不是完全对称的，倒是更像我们用两个大小不一样的圆环拉长油珠或者用两根大小不同的管子吹制皂泡时形成的波曲面。钟虫的钟状冠由两端的支撑物悬吊着，细柄在下，上面的粗环上则萌生出环口的纤毛；当钟冠离开钟柄(有时会发生这种事)游走时，会形成一个新的纤毛环来包围和支撑它较细的那一头，这个过程非常有趣。其他纤毛虫科或属中，类似的波曲面变种更多。

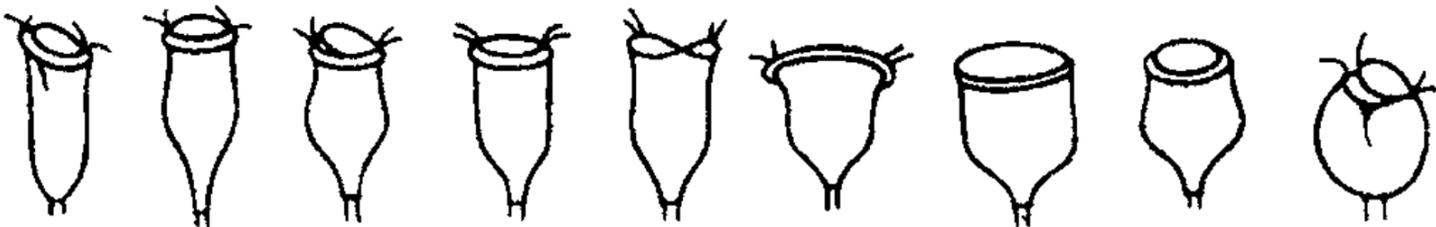


图19 各种钟虫

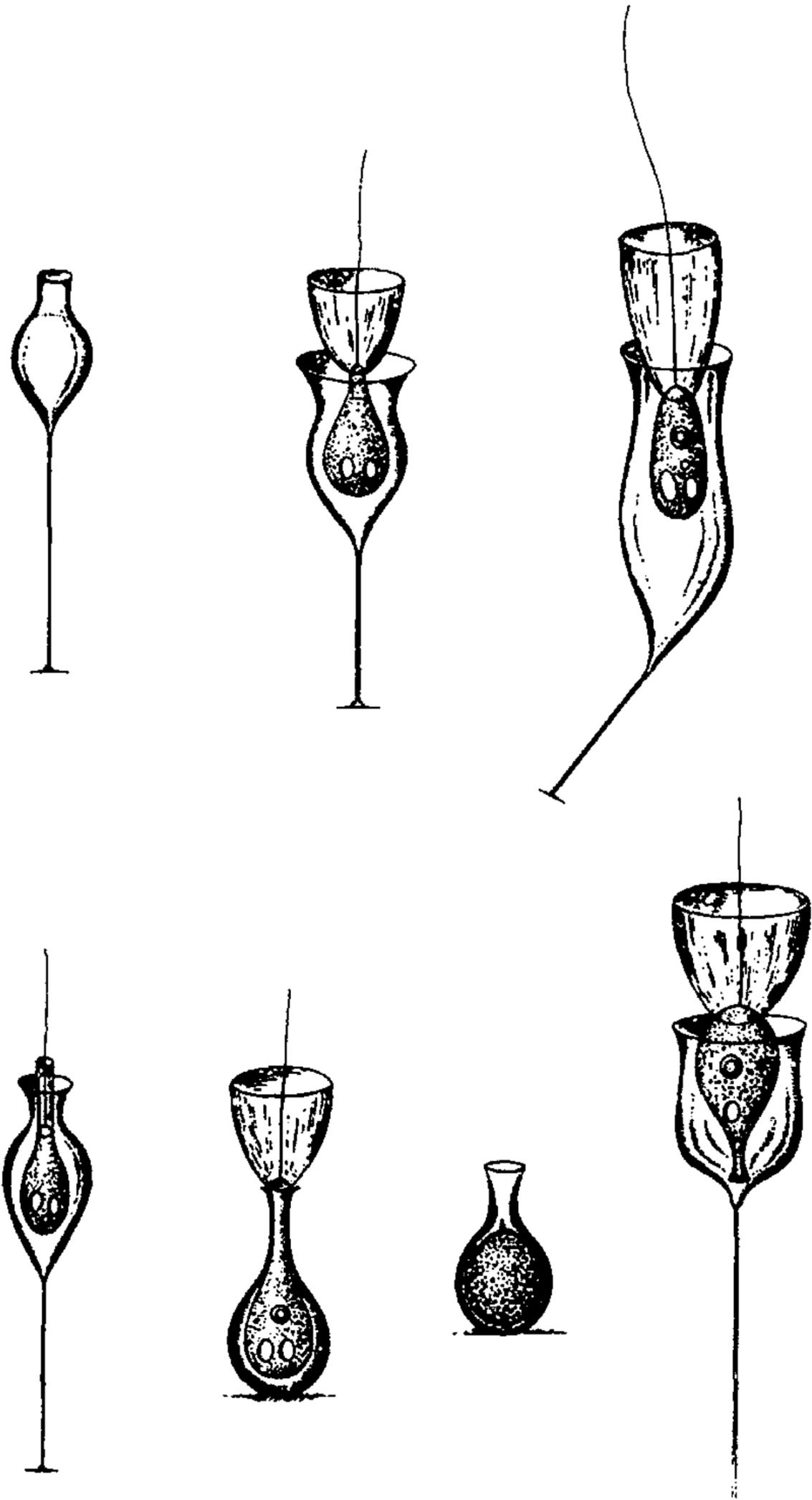


图 20 各种箩领鞭毛虫 (*Salpingoeca*)。仿萨维尔·肯特

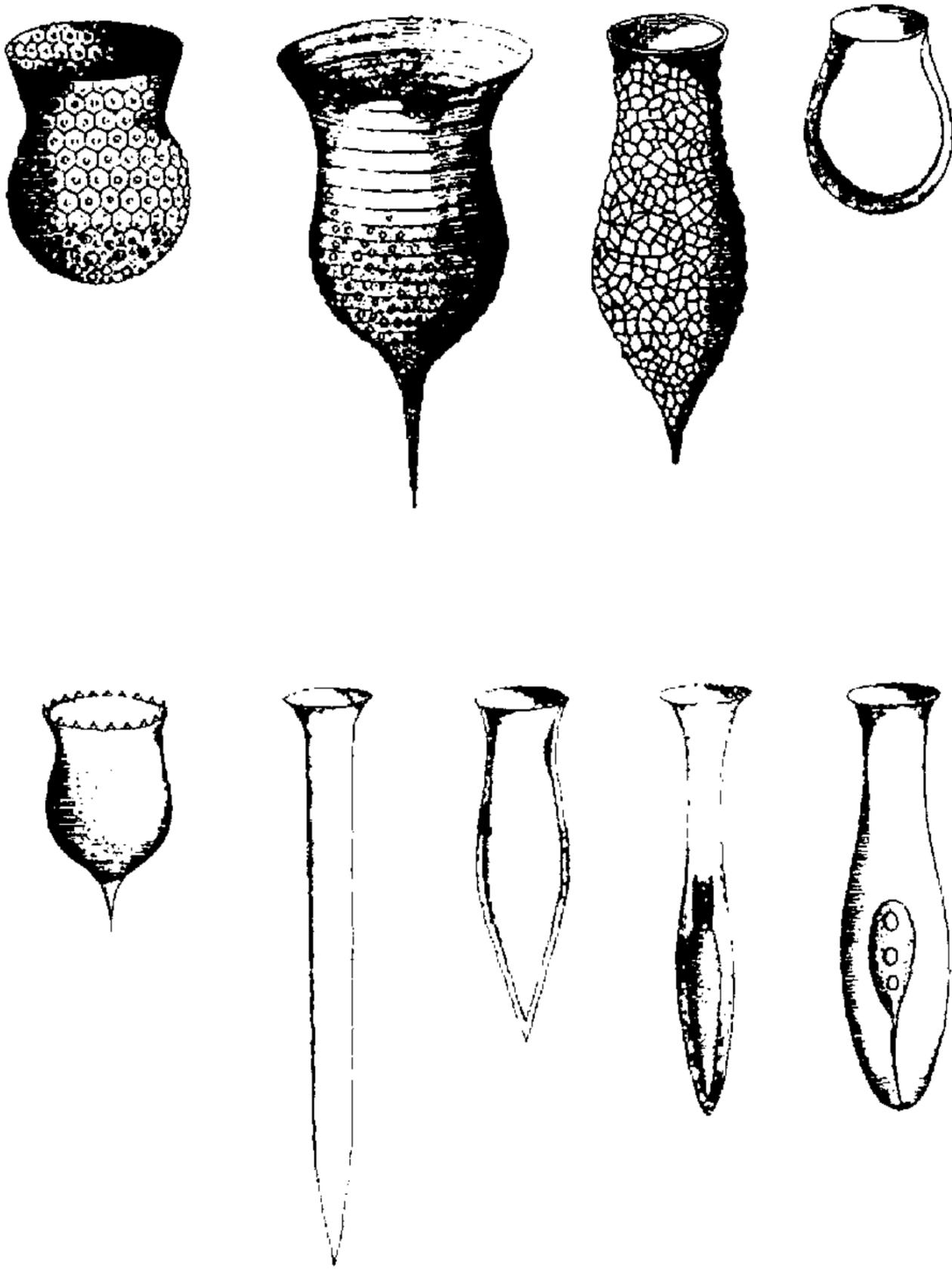


图 21 各种钟鞘纤虫 (*Tintinnus*)、钟罩藻 (*Dinobryon*)  
和杯形铃纤虫 (*Codonella*)。仿萨维尔·肯特等人

有孔虫中，除窄缩的柱形外，还有瓶孔虫 (*Lagena*) 单个的瓶状细胞 (图 22)，或者如图 23 所示的连续波曲面形态。有时候，如砂生的 *Rheophax*，我们看到的是分成一段段的柱形。

但在其他情况中，结构不是源自连续的细胞质柱面。正如我们查看壳的内里可以发现的，波曲面的形成要经过一系列的步骤，起初是一个结构简单的波状“细颈瓶”，在固化、累积了另一滴细胞质后，变成了波状或瓶形。许多年前，默里(Morey)和德雷帕(Draper)把树脂融化后做成的一串相连的泡泡，即使与它不是一模一样，也是比较相似的。<sup>40</sup>

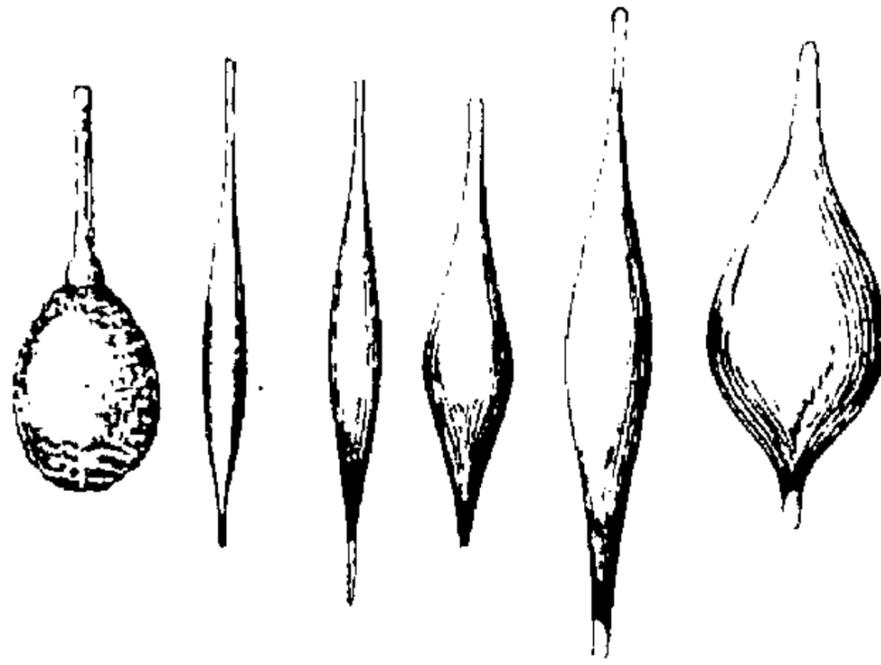
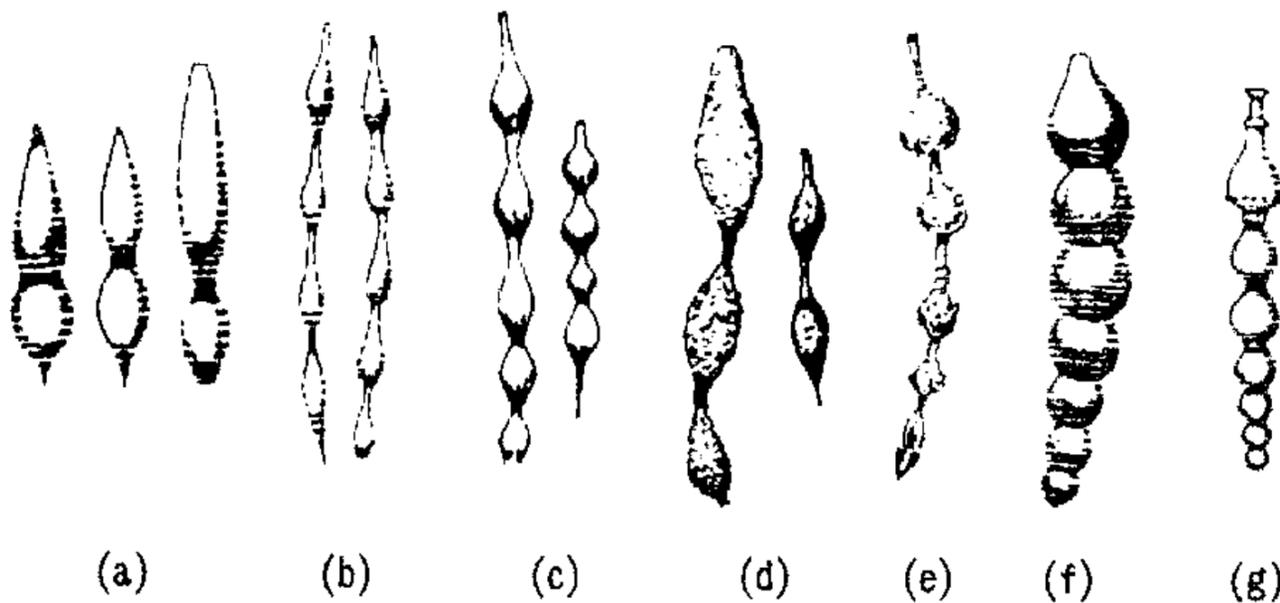


图 22 各种瓶孔虫，仿布雷迪 (Brady)



(a) (b) (c) (d) (e) (f) (g)  
图 23 各种节房虫 (*Nodosaria*)、*Rheophax*、*Sagrina*。仿布雷迪

### 其他回转曲面的例证

我们发现，举例说明六种普拉托曲面中的球面、柱面和波曲面这三种是比较容易的，它们在最初级的生物中都拥有无数实例。到流体的有限形态中去找平面几乎是不可能；悬链曲面作为平均曲率为零的曲面，同样也只是一种罕见的、短暂的形态。\*现在还剩下最后一种曲面即结曲面。此外，一

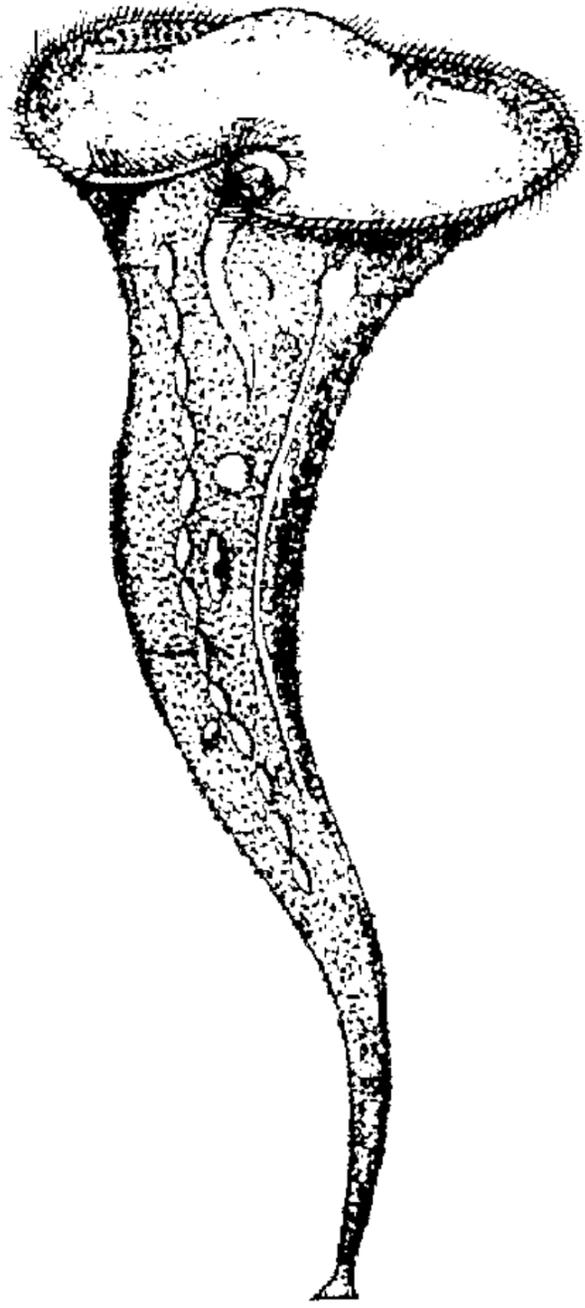


图 24 喇叭线虫 (*Stentor*) —— 一种有纤毛的滴虫。引自萨维尔·肯特

\* 达西·汤普森也提出有纤毛的毛沟藻 (*Trichodina Pediculus*) 近似一个悬链曲面，1942 年版，p.382 —— 编者注

种非常普遍的但主要见于原生动物的形态，即有纤毛的纤毛虫形态，迄今为止我们还没有给它的主要特征找到一种物理类似。弯曲的线条进入、重返、消失在身体内部，围成一个深深的螺旋状空间或通道，与流体内容物相融合而后消失在细胞内部，博物学家称之为“胞咽”。只有当体表的纤毛，特别是所谓胞咽或体表凹陷处的纤毛连续活动时，这种极其特殊、极其复杂的结构才会保持稳定存在。现在我们已看到结曲面是一个不断自我回归重返、无有穷尽的曲面；不管是以金属环还是其他方法支承，我们都只能构建或形成这种图形的一小部分。但是，假如我们只能在一滴流体中认识结曲面（或者结曲面的一部分），并设想纤毛的持续活动使之保持准均衡，典型的纤毛虫如草履虫，看上去正是我们想像的结曲面形状。我的确认为这正是结曲面的部分有形化，所谓胞咽是曲面中典型的倒转或“扭结”；这种形态得以实现和维持不稳定的均衡，离不开通常密布表面且环绕胞咽的纤毛。果真如此——这仅仅是一种设想，仅此而已——那么，全部普拉托六曲面中的每一种在初级生物中都有完整的再现，只不过丰度不同罢了。每一种曲面我们都拥有大量的、形形色色的“样板”；它们如此美妙、这般规则，所以它们应当能以几何方法表述——它们都在等待自己的诠释者。

## 膜张力

我们刚才讨论的情形使我们不禁要思索另外一个问题。在水可以自由出入的半渗透膜中，液面情况发生了很大的变化。理想或极端的情况下，既没有所谓的表面也就不存在表面张

力。这使我们多少要反思一下我们的立场，探究一下我们归因于表面张力的现象是否的确由液膜表面张力引起，又或者其中某些现象的有些部分并非源自弹性膜的收缩力。但在具体情况下探究这个问题是生理学家的任务，而形态学家则可以走自己的路，无需留意那些不是特别费解的情况。由于处在表面张力之下，我们拥有了一个具备弹性膜特性的膜，而且它还有一个特点，即无论收缩了多少，它始终以同样的能力收缩；而一般的弹性膜收缩到一定程度时即不再收缩。但是在很大程度上，这种重要现象在两种膜上都是一样的。我们的基本等式也都同样适用。相应地，只要我们的目的是形态学侧面，只要我们力图解释的是形态的规律性和确定性，那么我们这儿那儿地偶尔混淆表面张力与弹力，或者液面表现的收缩力与在弹体复杂内面上起作用的收缩力，就变得无关宏旨了。



## 第四章

---

# 组织或胞团的形态

## 表面张力

从单个的细胞过渡到彼此接触的许多细胞——我们首先可以称之为“胞团”，这样我们最终可以进入对复杂组织的研究。在这部分研究中，和前面的章节一样，我们将必须考虑各种力的影响；但是如同单个细胞的情形一样，我们可能会发现，至少首先可以假设表面张力具有特别显要的影响。表面张力的影响将体现在最小面积曲面上，正如普拉托总是仔细地指出的，我们必须弄明白，所谓的最小面积指的不是绝对的而是相对的面积最小，亦即在当时的环境和物质条件许可的前提下接近绝对最小面积。

现在我们用能量术语把构成表面张力或毛细引力理论基础的一般原理再复述一遍。<sup>1</sup>

当液体与另一种液体、固体或气体相接触时，系统全部能量的一部分（亦即所谓的表面能）与接触面的大小成比例；每一对特定物质之间还存在一个特定的系数，该系数除了会受到温度和电荷变化的影响外是一个恒值，表面能和该系数也成常比。均衡是系统内最小势能的前提条件，相应地，在同等条件下，也只有当接触面减到最小时才能达到均衡。

当三物体相互接触时，上述原理仍为真；但这时情况要复

杂一点。假设一滴A液体浮在另一种液体B之上，两者均暴露在空气C中，则产生了三个接触面，即A液与它浮于其上的B液之间、空气与液体A之间、空气与液体B之间共三个面。系统的全部表面能E亦由存在于这三个面上的三部分能组成，也可以说是三个比能 $E_{AB}$ 、 $E_{AC}$ 、 $E_{BC}$ 。要达到最小势能，或言均衡这个前提，只有收缩比能大的接触面，扩展比能小的接触面——收缩导致“球滴”的形成，扩张则产生了一个延展的“膜”。同样是浮在水面上，松节油聚成小滴，而橄榄油则平铺为膜；这些情形都是根据各自的比能，以实现系统总能减小、达到均衡的不同方式。

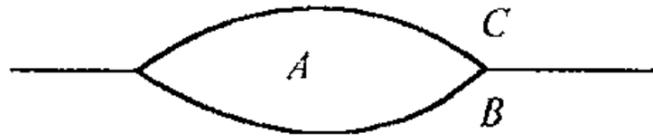


图 25

液滴A持续存在的条件是，在单位面积上的它自己两个表面能之和大于水-空气界面的比能，即只要（图25）

$$E_{AB} + E_{AC} > E_{BC}。$$

但假如液体之一恰好为油，而另一为水，则在每单位面积上油-水比能与油-空气比能之和小于水-空气界面比能：

$$E_{wa} > E_{oa} + E_{ow}。$$

因此，油-空气与油-水的接触面扩大。而空气-水的界面收缩乃至消失，油覆盖了水面，“油滴”让位于“油膜”。当然，在上述两种情况下，总的接触面积都是当时条件下最小的，并且没有外力，如重力介入令情况复杂化。

我们这里提到的表面能表现为收缩力或张力,关于后者我们已经讲了很多很多。例如,在自由水面上的任一部分,一表面微粒吸引另一表面微粒,无数个这种吸引导致均衡。但是,由于与液滴比邻而居,一个水面微粒会受到另一个水面微粒向外的拉力,但另一方面它又没有谁可提供反引力;均衡所要的引力因此只有由另外两个接触面上的张力提供。简言之,假定将一微粒置于接触点上,则它将受到三种不同力的牵拉,力的方向在三个接触面上,大小与三个界面的比张力成比例。作用于一点的这三个力要达到均衡,根据力的三角形定理,它们的大小和方向应该能以三角形的三条边依次表示。因此,如果我们知道浮于水面的液滴的形态(图26),则通过从O点(接触点)处引切线P、R可以确定三角形的三个角,由此获知与三条边成比例的三个表面张力的相对大小。相反,假如我们知道

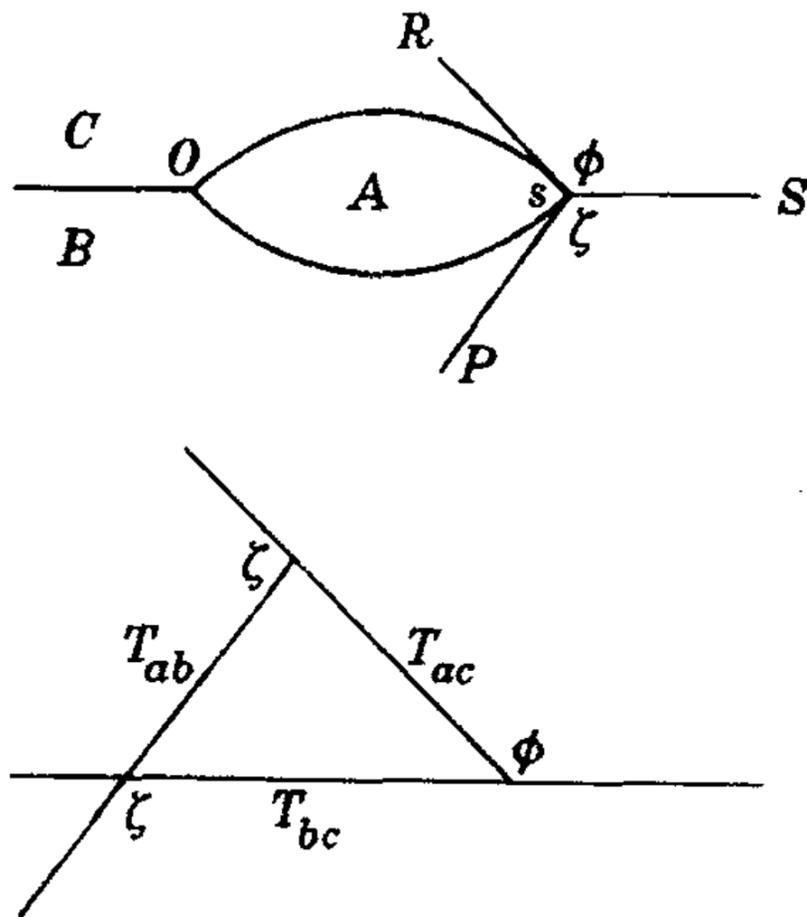


图 26

作用于方向  $P$ 、 $R$ 、 $S$  (即  $T_{ab}$ 、 $T_{ac}$ 、 $T_{bc}$ ) 上的三个张力大小,我们就知道了三角形的三条边,从三个角的角度知道液滴的形态。液滴边缘的各个点都是同样的情形,该液滴的横切面必定为圆形,它的外形则是一个回转体。<sup>2</sup>

力的三角形原理可以展开如下,成为一个古老的 17 世纪的拉米定理 (Lamy's Theorem):

如果作用于一点三个力达到均衡,则每一力和另两力方向夹角的正弦成常比。亦即 (在图 26 中)

$$P : R : S = \sin \phi : \sin s : \sin \zeta ,$$

或  $P / \sin \phi = R / \sin s = S / \sin \zeta 。$

反过来,我们由此可以推出平衡式,式中每一力都用另两力以及它们的夹角来表示:即

$$P^2 = R^2 + S^2 + 2RS \cos \phi , \text{ 等。}$$

由这些以及上面的论述可以得出如下重要推论:

(1) 只有当每一力小于另外两力之和时,三力才能达到均衡,否则三角形不能建立。在橄榄油滴浮于水面的情况下,三个张力的相对大小 (15°C 时) 大致如下:

水 - 空气界面 59

油 - 空气界面 25

油 - 水界面 16

不可能存在具有这样相对大小的三条边的三角形,所以这样的液滴无法持续存在。<sup>3</sup>

(2) 三个界面可以完全一样,正如当两个肥皂泡分处隔膜两侧之时的情况。此刻三个张力均等,三个角也是等角;这就是说,当三个一样的液面或液膜汇合时,它们的夹角都为  $120^\circ$ 。

不管两个相连的肥皂泡是否一样大小，该原理均成立；因为某一特定界面的比张力与形态或者大小无关。

(3) 如果三个面都不一样，比如液滴位于水和空气之间，三个表面张力（十有八九）也不相同，而且液滴的两个界面曲率也不相等。

(4) 假如只有两个面一样，则三角形的两角相等而第三个角不相等，最后一个角的角度为 $360^\circ$ 与另两个角和的差。有一个特例，即在两个平行的固体壁间拉开一层膜时，比如一个圆柱状管内的肥皂膜。这样，只要膜两面都没有外来压力，只要管的两端都是开口或闭合的，膜两侧的角度均相等，亦即膜和固体壁成直角。许多年以前，塞奇 (Sachs) 将它归纳为一个原理，就是植物学中有名的塞奇法则，即一细胞壁往往总是和另一细胞壁成直角。这个法则只适用于我们刚才阐述的情况；它之所以正确，源于这么一个事实，在植物组织中，细胞壁的一侧往往在另一侧撞击它之前就已经固化变硬了。

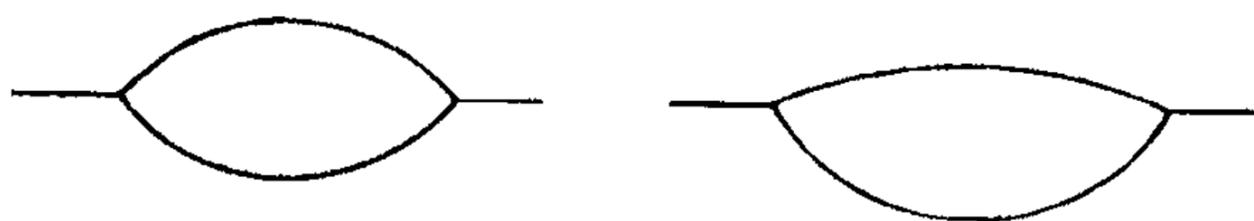


图 27

(5) 另外还有一条重要的原理，它并非源自我们的等式，而是来自导出等式的一般原因。我们在肥皂泡中发现，在几个面的接触点上以及该点的附近，有一个连续的力的平衡（可以说）贯穿间隔面；换言之，在面与面之间存在物理上的连续性，通过一个连续曲面，面和面实现了融合。不论接触面的形态如

何，也不论它们之间的角度大小，总归有一个小的中间曲面连结面之间的接合线；这个垫角或者如普拉托所称的“垫圈” (bourrelet) 固然很小，但它又大到足以成为显微镜下组织检查的一个普遍的显著特征 (图 28)。在漂浮的肥皂泡与它漂浮其上的液体的边界上，我们也可以清楚地看到类似的“垫圈”：在这种情况下，它形成了一个“环形块面”，凡·德·孟斯布鲁赫 (van der Mensbrugghe) 曾经研究过它的数学性质以及和肥皂泡近乎半球状形态的关系。<sup>4</sup> 太阳虫 (*Actinophrys*) 和光球虫 (*Actinophaerium*) 的表面液泡呈现出的是一样的现象。

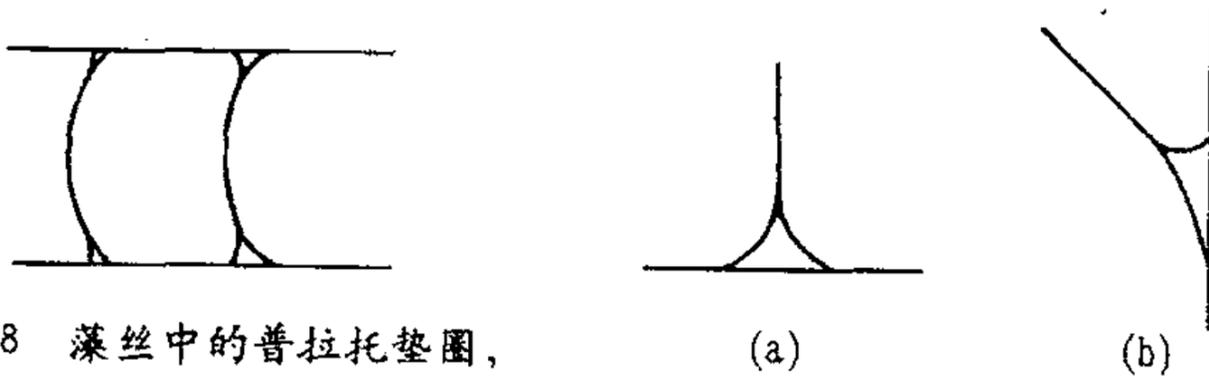


图 28 藻丝中的普拉托垫圈，  
仿贝托尔德

图 29

(6) 垫圈有一个奇特的现象或后果，即“水平的”肥皂膜绝非水平或平面。因为垫圈在边缘受到重力的影响而变形，皂膜的接合处因而也相应地向上斜交成角 [图 29 (b)]。

(7) 垫圈作为与液膜相连的流体块面，并非仅仅是被动的现象，而是有其积极影响或者说是动态的效应。威拉德·吉布斯指出了这一点，<sup>5</sup> 普拉托的垫圈今天也被更多地唤作“吉布斯环”。这个环的相和膜的内部是连续的，膜内的液体被吸入环内，膜于是迅速变薄；这成为比重力还要重要的不安因素，很快就导致了膜的破裂。因此普拉托把垫圈单纯作为“连续

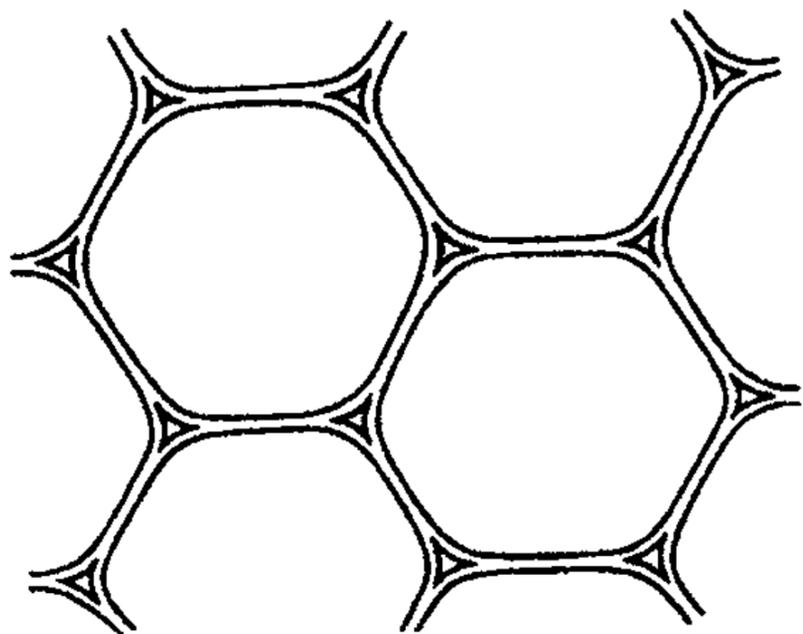


图 30 表现了细胞间空隙的玉米薄壁组织

面”来解释只是揭开了真相面纱的一小角。

(8) 在植物的肉质或薄壁组织中,细胞的内角都被修圆了(图30),这从一个侧面提示垫圈的存在,但是成因则有所不同。

在角度被修圆的地方,细胞壁之间往往会分离开来,每个细胞似乎都在尽可能地缩成一个球形;发生这一幕的组织已经不是幼嫩组织,这时的细胞壁也不是柔软的半液态,此刻在细胞的表面正大量地生成纤维素。细胞壁之间不再是液膜的交会,它们已经变硬成为质膜;曾经是一群液泡的细胞现在成了如许多的圆球,彼此要么实实在在地接触要么部分地分离。弹力和弹性取代了先前液态期的表面张力。<sup>6</sup>

(9) 从静态而非动态角度而言,亦即作为普拉托意义上的连续线或连续面,我们的垫圈类似于两条波节线交叉的克拉德尼图形中的沙子堆积:“在波节线相切的地方,它们总是向外延伸;其形态为相切处的振动部分不带棱角,而是或多或少地圆滑,往往是以双曲线的形式。”<sup>7</sup>还有一个稍微远一点的类比,我们可以把三个半月瓣小结看成三个垫圈,有助于填满大动脉基底三个半月瓣交会处的角。

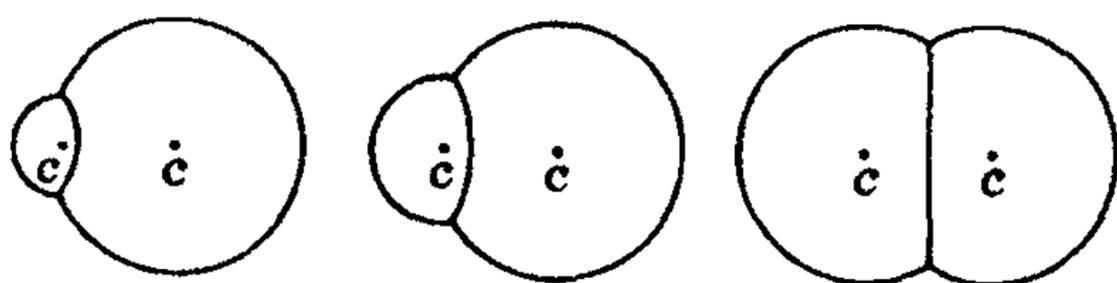


图 31

### 细胞的间壁

现在我们可以说明一下前面的一些原理, 牢记我们在细胞的形态这个章节中阐明的, 特别是和曲膜施加的压力有关的一些。

我们先来看两个肥皂泡的间隔壁表现出来的情况。正如我们刚才所见, 三个接触的皂膜 (即两个肥皂泡的外壁和它们之间的间隔壁) 都是由同样的物质组成, 同样和空气接触, 因此三个张力必定相等, 而且三个膜定然交会成  $120^\circ$  的等角。但除非两个肥皂泡的大小完全相同、曲率相等, 否则间隔壁一定是一个曲面, 事实上是一个球面; 只有当间隔壁分开的是两个相等的对称小室时, 它才是一个平面。显然, 由图形的对称性可见, 两个肥皂泡的中心以及它们间隔壁的中心位于同一根直线上。

两个肥皂泡施加一个向内的压力, 力的大小和泡的半径成反比, 亦即  $\frac{p}{p'} = \frac{1/r}{1/r'}$ ; 间隔壁为达均衡必定要施加一个和上述两个压力的差相等的压力 ( $P$ ), 即

$$P = \frac{1}{R} = \frac{1}{r'} - \frac{1}{r} = \frac{(r - r')}{rr'}$$

由此推出间隔壁的曲率必须刚好可以施加这个压力, 即  $R = rr' / (r - r')$ 。则间隔壁为球面的一部分, 它的半径等

于两个肥皂泡半径的乘积除以半径之差；假如两个肥皂泡大小相等，则间壁曲面的半径为无穷大，即间壁（如我们所见）是一个平面。

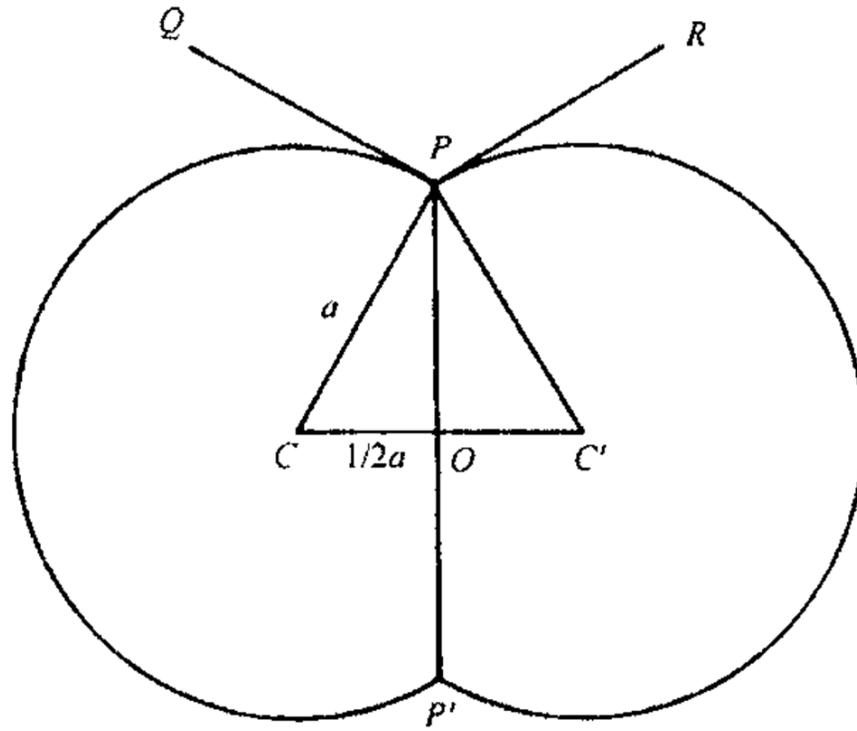


图 32

在一个对半分的小室，如一双相等的肥皂泡（图32）中，间壁和外壁是一模一样的，它们同样和空气接触，我们可以毫不费力地确定整个系统的形态。因为在间壁边缘的任一点 $P$ 上，张力均相等，角 $QPP'$ 、角 $RPP'$ 和角 $QPR$ 均为相等的 $120^\circ$ 角。 $PQ$ 、 $PR$ 为切线，两个球体（图中为圆弧）的中心位于 $PQ$ 、 $PR$ 的垂线上；因此半径 $CP$ 、 $C'P$ 相交成 $60^\circ$ 角， $CPC'$ 是一个等边三角形。亦即，每个圆的圆心都在另一个圆的圆周上；间壁则位于两个圆心的中间；间壁的直径 $PP'$ 则为两个小室直径的 $OP/CP = \sin 60^\circ = \sqrt{3}/2 = 0.866$ 倍。这就给出了在均匀状态下的两个相等球室组合的形态。

当肥皂泡大小不等时，间壁的曲率也不难确定，见图33。

交会于点  $P$  的三个膜（同前）是一样的，三根切线  $PQ$ 、 $PR$ 、 $PS$  交会成  $120^\circ$  的等角， $PS$  等分角  $QPR$ 。 $PQ$ 、 $PR$  是垂直于半径  $CP$ 、 $C'P$  的切线；在  $P$  点作一根  $PS$  的垂线可知  $C''P$  是球面间壁  $PP'$  的半径。从图形的对称性可知球心  $C''$  在  $C$  和  $C'$  的连线上。

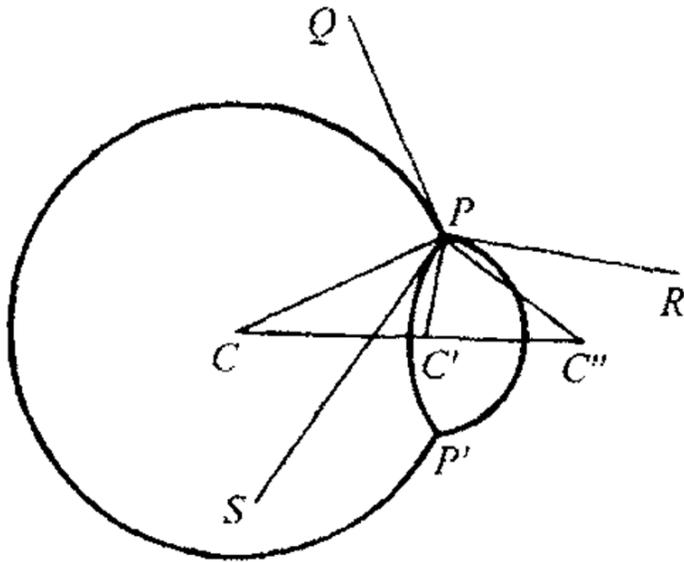


图 33

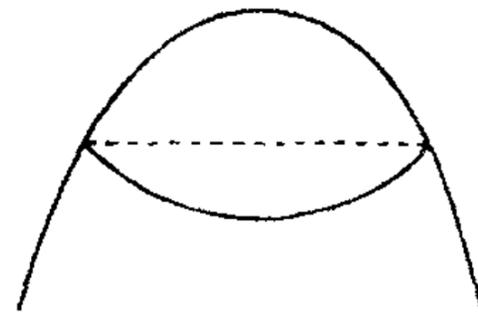


图 34

不论间壁是否是一个平面，显然它与系统其他部分连结的线处在一个平面上，和对称轴成直角。从光学截面上容易看出间壁的实际曲率；但在平面视图上，连结线是一个平面的投影，垂直于轴（图 34），这种外观有助于为塞奇法则提供证据和理由。

一旦泡壁的张力不等，且不论是由自身的还是接触物的物理变化所致，形态就会发生变化。假如沿间壁  $P$  的张力减弱，间壁面将扩张，角  $QPR$  将增大，直到张力  $P$  与  $q$  或  $r$  相比非常之小，整个图形变成一个球形，分开两个半球的内壁则与外壁成直角。这正是细胞外壁几成固体时的情形。另一方面，如果  $P$  相对于  $q$  和  $r$  而言开始增强，则间壁收缩，两个相邻泡室的

外形变成越来越大的球体部分,直至系统被分为两个独立的泡室。

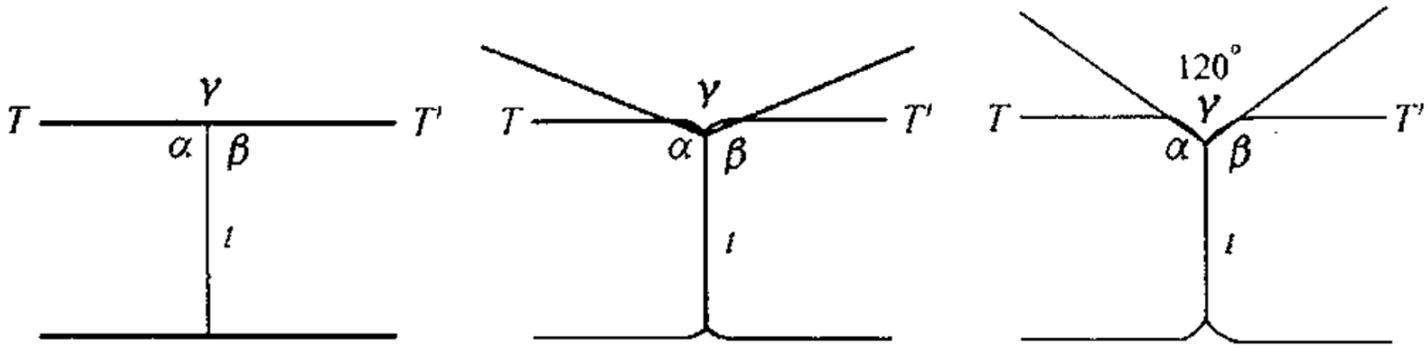


图 35

再简单一点,我们用附图(图35)表示一个由三个膜组成的系统,其中一个膜是位于另外两膜之间的间壁;在间壁 $t$ 与外壁 $TT'$ 的交会处,令施于交会面上某点的几个张力或拉力与 $T$ 、 $T'$ 及 $t$ 成比例。如图以 $\alpha$ 、 $\beta$ 、 $\gamma$ 表示相对的角。则:

- (1) 假如 $T = T'$ ,  $t$ 相对很小,则角 $\alpha$ 和 $\beta$ 为 $90^\circ$ 。
- (2) 假如 $T = T'$ , 但比 $t$ 只大一点点,则 $t$ 将施加一个相当可观的拉力, $\alpha$ 、 $\beta$ 也将大于 $90^\circ$ ,比如说是 $100^\circ$ 。
- (3) 假如 $T = T' = t$ ,则 $\alpha$ 、 $\beta$ 、 $\gamma$ 均为相等的 $120^\circ$ 角。

在第一种情况下,间壁两侧的泡室外壁都是直而且连续的,在另外两种情况下则多少有点弯曲。关于第一种情况,蜂

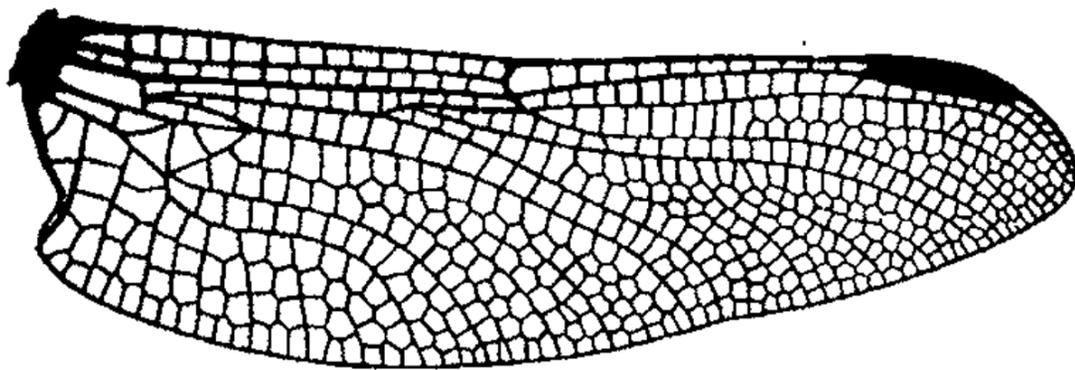


图 36 蜻蜓的一个翅膀。引自尼达姆和韦斯特福尔(Westfall), *A Manual of the Dragonflies of North America*, 加州大学出版社

巢的截面对此有生动的展示（虽然略嫌粗糙）：巢室的蜡壁相互成 $120^\circ$ 的角，与蜂箱的木头框架则成 $90^\circ$ 的角。

蜻蜓的翅膀展示了一个貌似复杂的翅脉系统，对此上述讨论有助于大大简化其复杂性。翅膀上横贯有一些粗壮的“翅脉”或凸纹，它们彼此近乎平行。在它们中间由微细的翅脉组成了一个“翅室”的网状结构。这些细小的翅脉之间面目相似，施加的张力和那些粗壮的翅脉相比微不足道。当（a）两根横脉接近到中间只有一排翅室时，这些翅室呈四角形，它们之间薄薄的间壁和两边的横脉成直角。（b）当一对横脉之间夹有两排翅室时，由于张力相等，两排翅室成 $120^\circ$ 角彼此吻合；但同前面相似，两者和横脉均成直角。（c）两根横脉之间夹有无数排翅室，它们的角度往往都是 $120^\circ$ 的等角，结果翅室就变成了六角形的网。\*

许多球形细胞，比如原球藻（*Protococcus*），都是被一个平面间壁均分成两半。在别的类似原球藻的低等水藻中，如念珠藻和颤藻，细胞嵌入胶状基质之中，我们发现了图37所示的一系列形态。据我们所知，这些不同的情况取决于细胞表面和它们的间壁上张力的相对大小。有些情况中[图37(b)]，因为细胞完全嵌入基质之中所以仍为球形，此刻在细胞之间没有别的物理连续性——两个肥皂泡不会连在一起，除非它们的表面是湿润的，或者我们把一滴皂液置于它们中间。在别的一些情况中，系统由一根外壁相对较厚的管子组成，由更纤细的间壁将管子切分成很多部分[图37(d)]，这时间壁往往为平面，

---

\* 这些翅脉当初是作为循环通道形成于发育过程中的，因此，以本章末尾讨论的影响血管分支的原理来阐述它们的形态也许更加恰当——编者注

与管壁成直角。又或者，侧壁和间壁可以一模一样或者近乎一样；则构形 [图 37 (c)] 成为一串肥皂泡形状。<sup>8</sup>

如果情况不再是我们已经讨论过的两个肥皂泡接触的情

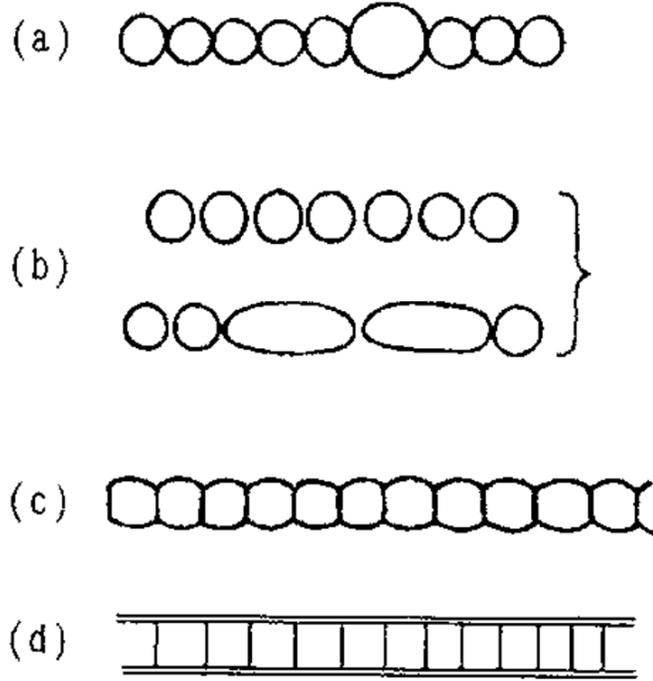


图 37 各种低等藻类的细胞链或丝状体: (a) 念珠藻 (*Nostoc*); (b) 项圈藻 (*Anabaena*); (c) 胶须藻 (*Rivularia*); (d) 颤藻 (*Oscillatoria*)

形，而是三个肥皂泡相互接触，出现的现象和原来的情况也极为相似。三个皂泡有三个中隔面，间壁的曲率取决于皂泡的相对大小。如果三个皂泡一样大，则间壁为平面；但无论间壁为平面还是曲面，它们或它们的投影面都相交成  $120^\circ$  的角。

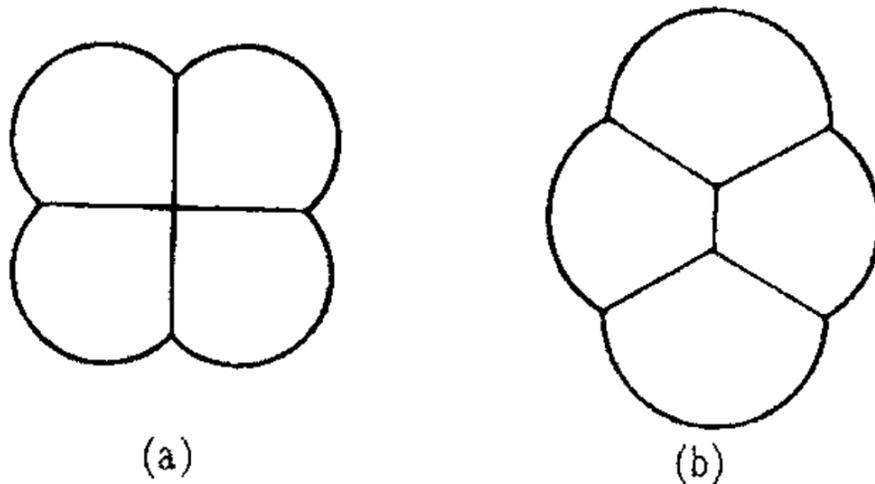


图 38 (a) 四个细胞或四个泡室的不稳定排列; (b) 稳定的常规图形，显示出极沟

当四个液泡会聚在同一平面上时(图38),它们似乎能够以两种对称的方式排列:要么(a)四个间壁相交成直角,要么(b)五个间壁三三交会成 $120^\circ$ 的角。后一种排列方式和三个液泡的排列方式极其相似。现在,尽管由它们的明显对称可见这两个图形似乎都是均衡图形。但事实上后者为稳定的均衡,而前者是不稳定的均衡。如果我们试图把四个泡室摆成图38(a)形,这种排放模式只能是转瞬即逝;间壁会彼此滑移,产生一个中间的新的间壁,系统成为图38(b)形,有两个三联而不是一个四联。同样,把四个台球靠得紧紧的放在桌面上,两个球将靠到一起,将另外两个球隔开。

我们来概括一下液膜组合这种特定情况下的最小面积定律以及它的主要推论,拉马勒(Lamarle)是这么做的第一人。<sup>9</sup>(1)一般而言,每一个处在稳定均衡状态下的液态薄膜系统中,薄膜的面积和总是一个最小值。从观察和实验而非论证可知,推出(2)每个膜的面积都是在自身限制条件下的最小值,进而(3)任一膜的平均曲率在其自身面积内是一个恒值,当膜两侧压力相等时,曲率为零,否则曲率和压力之差成常比。下面两个命题是由普拉托凭经验总结出的,它们虽然没有那么明显,但也是非常重要的,需要进行严密的数学论证(虽然并非易事):(4)在任一边会合的膜的数量只能为三。(5)在任一隅会合的棱或边的数量为四,不多也不少。最后,由上述理论可轻松推出(6)会合于一棱或一边的三个膜成等角,会合于一隅的四边亦成等角。

无论何时,只要我们拥有的是一个真正的细胞集合体、一个通过间壁保持真实的物理接触的细胞组,我们都会发现有这

些普遍原理在发挥作用；我们必须牢记，因为它们外形规则、容易识别，所以我们一定能看到目标在平面上与界壁成直角。例如，在植物薄壁组织的任一普通的平面截面之上，我们都可以看到一堆“泡室”，非常近似我们把一堆肥皂泡塞进一根狭窄、四壁平滑的玻璃管中的情景；这两种情况下，不论单个小室的大小如何，小室壁总是三三交会成 $120^\circ$ 的角；另一方面，间壁的曲率是由细胞的相对大小决定的。在蜂巢的曲面上，我们看到的也是完全一样的联合，在巢室与巢室之间界壁三三交会成 $120^\circ$ 的角。我们在胚胎学中观察到，一个卵细胞在分裂成四个（或更多个）细胞后，即使不是所有的细胞，但大多数的表现也和上述情况很类似，因此仍然可以作为同一原理的例证。四个分裂出的细胞不是会聚于一个共同的中心，而是每一个细胞都和另外两个细胞相接触；三个，也只有三个共同的间壁相交成 $120^\circ$ 的法角。连结（或分隔）两个三方接触的是一个唤作极沟（polar furrow）<sup>10</sup>的垂直间壁，如图38（b）所示，这就形成了一个菱形图案，鲁斯科尼（Rusconi）早在一百多年以前（在水蛭或蝶蛭身上）就认识到了这一点，他称之为四嵌（*tetracitula*）。

## 表皮层

尽管蜂巢内里的巢室呈对称分布，和相邻的巢室共同承担均匀分布的压力或张力，因此它们的形态都极为近似，但是处在蜂巢边缘的巢室则有明显的不同。我们的肥皂泡也是如此。泡团内部的肥皂泡或小室其一般特点都很相似，如果大小再相等的话，就变成所有方面都一模一样了。借助投影法可见，它

们的表面不仅同样平整，而且总是交会成 $120^\circ$ 的等角。但是，外层的肥皂泡却保持了自己的球面（正如蜂窝中的巢室一般），虽然球面和连接彼此的间壁仍如常成 $120^\circ$ 角。组成泡团表面的这些外层皂泡，其组成方式在植物学上谓之“表皮”层方式。但是一般来说，在一群肥皂泡中，皂泡的内外都属于同样的接触类型（亦即都是与空气接触）；而在有生命的细胞中，表皮层细胞的外壁一面暴露在空气之中，另一面则与细胞内的细胞质相接触。于是，这涉及到了一个张力差异的问题，细胞外壁和它们相邻的间壁不再正好交会成相等的 $120^\circ$ 角。此外，也许由氧化或许还有吸收作用引起的化学变化很容易影响外壁，导致“表皮”层的形成；如我们所见，这个过程相当于外壁的张力大幅增强，使得相邻的间壁与它的交角越来越接近 $90^\circ$ ，结果造成每个细胞的泡状表面或球面变得越来越扁平。最后，影响表层细胞外壁的化学变化或多或少也会延伸至内壁，以至于这些细胞变得有些像长方形，无法填补与下层细胞之间的空隙。这些正是我们在表皮中看到的一般特征；现在我们认识

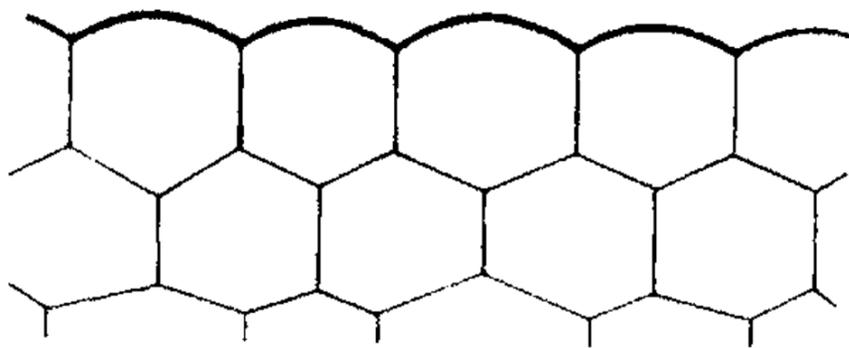


图 39 泡团及其内外小室或泡囊

到，它的基本特点只不过是它处在外层，而它的物理特征必然是由它所占据的位置以及该位置引发的各种后果所造成的。

在显花植物的嫩芽或生长点处，植物学家们[自汉斯坦

(Hanstein) 始]发现了三个细胞层，分别叫做表皮原 (dermatogen)、皮层原 (periblem) 和中柱原 (plerome)。第一层是我们刚才描述过的表皮。它的细胞随嫩芽的生长而变长；新的间壁穿过变长的细胞并与硬化的细胞壁成直角；这一层表皮一旦形成就始终处在表面。底下叫做皮层原的那几层，被致密的表皮细胞和内部生长的实体部分压得扁扁的；在这种束缚之下，皮层原的细胞层还是继续在自己的那一个或者几个层面上进行分裂。但是内里的实质或者说中柱原细胞由于身处的环境更加均质，往往形成“填空”式多面体，根据填补空隙之不同而有不等的十二面或十四面。塞奇在一篇著名的文章中断言，生长点处的细胞不是由自身的具体特点或性状所决定，而是受制于它们在系统中所处的位置以及所承受的力。<sup>11</sup> 他委实具有先见之明，该观点得到了充分的确认。<sup>12</sup>

### 细胞的致密组合

迄今为止，我们已经讨论过位于平面上的细胞或肥皂泡，而且还讨论过它们投影在这个平面上的形状；但我们尚需关注它们作为立方体的外形，不论它们位于平面（如图 38 中的四个细胞）之上还是如同一个泡团或是一堆炮弹那样堆叠在一起。复杂的分隔研究任重道远，全部问题要从“致密组合”物体的立体几何学或从三维并置着手。

### 六角对称

我们用来解释形成六角对称的这个原理必然不仅适用于（生物学意义上的）细胞，而且还适用于一切大小相同、初始

为圆形并在平面上致密组合的物体；因此在这个变化多端的世界中，六角形是非常普遍的事件。好奇的读者可以查阅托马斯·布朗爵士《波斯王的花园》(*Garden of Cyrus*)一书中优雅而美妙的记述。关于动植物中的六边形还有梅花状对称，书中“扼要说明了自然是如何在所有事物上体现几何形态并且奉行此法则的”。

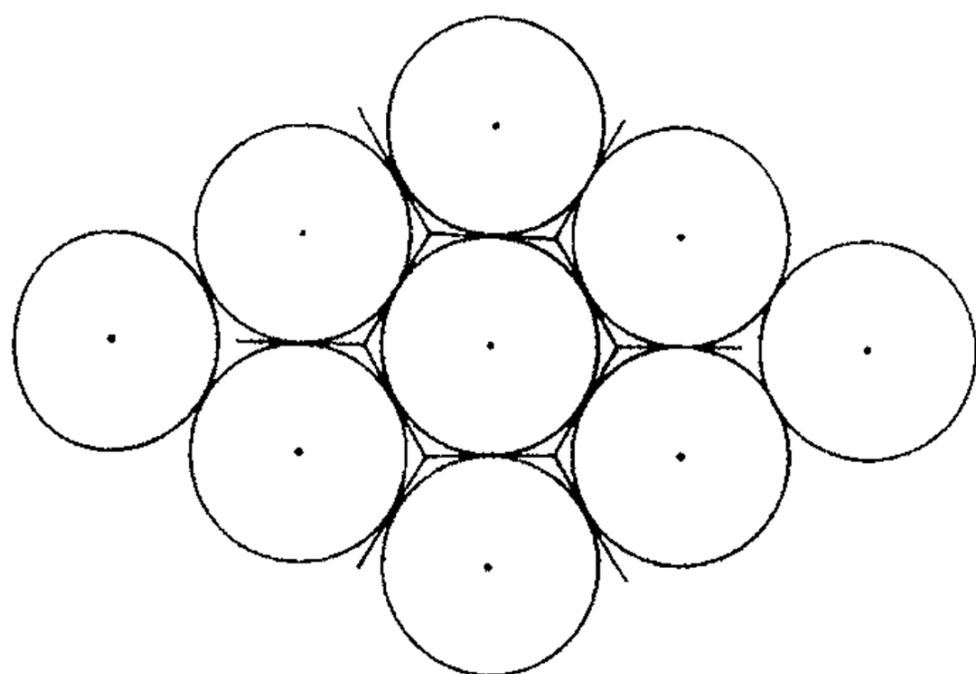


图 40 六边形的细胞。仿博南尼

我们假定一个相等的圆柱或球形系统，在平面上彼此接触，以图 40 中相邻的等圆表示其截面。古代意大利的一位博物学家博南尼 (Bonanni) (博雷利、雷、威洛比和马丁·利斯特的同时代人) 在一本主要讨论软体动物甲壳的书中提到了这个问题，我借用了他的图形。<sup>13</sup>

作为一个简单的几何学事实，显然每一个等圆都和周围六个圆相切。假定整个系统都处在大致均匀的压力之下——或是因细胞内部的生长或扩张所致，或是源于细胞外部大致均匀的收缩压。在这些时候，图中各圆之间的六个切点可以延伸为切

线,表示球形或圆柱的实际接触面;图中的等圆将变成相等的正六边形。只要我们讨论的是形态,只要我们探讨的是形态学上的结果而非生理学上的过程,结论总是一样的,不论将物体聚于一处的力量究竟为何。例如,一个卵子的分裂细胞位于卵黄膜或者某些共同的膜或外质内,它们在成长中被挤到一起所以发生变形;它们的表面积趋向于最小面积,但我们在一开始无需探究造成这个现象的究竟是表面张力、机械压力还是其他物理力。<sup>14</sup>

### 弥散模型

关于多边形相互作用的结果,贝纳尔(Bénard)的多孔旋流以及勒迪克(Leduc)的一些弥散实验都有精彩的说明:当条件绝对对称时,它们呈现正六边形。在勒迪克的实验中,把一些胶液放入玻璃盘,然后把小滴亚铁弱氰化钾滴入胶液中,保持均匀间隔。很快,每个小滴成为一个弥散流系统的中心,系统之间相互抵触和排斥;这样,每个小区域不久就变成一个

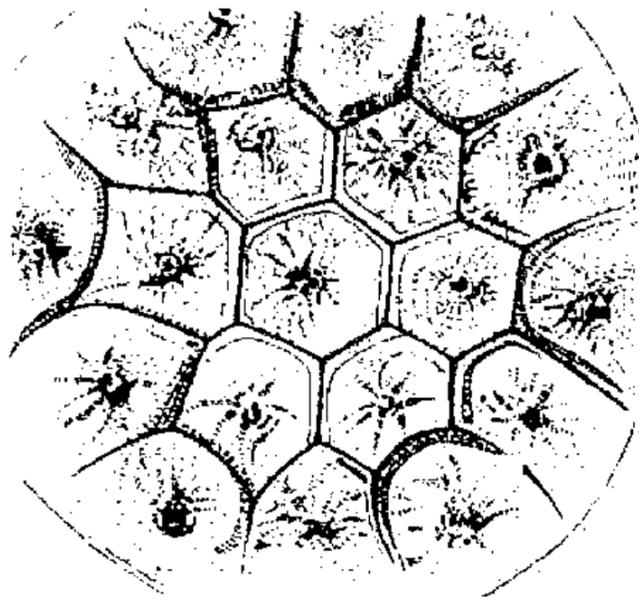


图 41 将有色的氯化钠液滴在稀一点的氯化钠溶液中弥散即可以得到一种“人造的组织”。仿勒迪克

往复流系统的舞台，液流不断地流出、返回，直到区域内浓度相等，弥散流才会停止。当达到均衡之后，令胶液变干，我们就得到了一个人造的、极为类似有机薄壁组织的六边形“细胞”组织；按照勒迪克描述的几种方法改变实验内容，我们还可以模仿各种组织的形态，产生厚壁或薄壁的、紧密接触或间距很宽的、细胞间壁为平面或曲面的等等细胞组织。

詹姆斯·汤姆森 (James Thomson) (开尔文的兄长) 在几近六十年前观察到一个奇特的“棋盘格形构造”出现在液面，亦即洗衣盆里的肥皂水之上。旋动的水流中有旋涡，也有条纹，它们形成了一个网状构形，在数小时之内不停地改变细节；小的网眼消失了，大的网眼越来越大，然后再分成小网眼。每一个网结处正好有三个间壁会合，只有少数和短暂的例外；(在我看来) 相继发生的变化都是由于导致三个邻角越来越接近等角的中隔线的移动，而这显然使图形愈益呈现规则的六边形形状。<sup>15</sup>

还有一个实验也同样很简单，把热水倒进一个浅罐中，浅罐底下是一层牛奶；轻轻吹气令水冷却，牛奶中就会出现许多近乎致密组合、间隔均匀的小洞眼。它们展示了冷却的发生过程，冷却可以说是一点一点发生的，冷却的水以柱状下降。

贝纳尔的多孔旋流<sup>16</sup>则建立在一层薄薄的液体之中，它和詹姆斯·汤姆森的棋盘格图案很相似，但在简洁程度上更胜一筹。两者都要比勒迪克的实验来得严谨，因为勒迪克的实验凭借的是把弥散中心人为地插入系统之中，然后再测定“细胞”的数目和位置，而在其余两个实验中，泡室是自发产生的。贝纳尔的实验是在一个铜盘中加热薄薄的一层液体。液体处在独

特的不稳定条件中,因为这里那里地偶尔会有一些多余的热量,就是这一点点热量已经足以掀起液流,于是整个系统理所当然地就处在高度的不稳定和不对称之中。即使我们小心翼翼地把一切都处理得很均匀,系统内仍然会随机出现小的扰动。一股液流升起在扰动中心;当液流沉降,互相撞击,就勾勒出一个“细胞”系统。此刻可以说,如果系统没有达到稳定均衡的话,也是实现了“稳恒态”。如果我们一开始让液体微微运动,则第一次“细胞分裂”出现,在水流方向上,形成了长长的管子,或者如植物学家惯常称谓的是“脉管”。当水流减速时形成了新的泡室间壁,和最初的管子成直角,间壁之间间距均匀;一排排平行的泡室诞生了。这种暂时的局部均衡或不完全对称足以唤起植物学家对形成层(cambium)组织的记忆。后者可以说是组织均衡的一种暂时相。如果加压运动不是取纵向而是采用旋转式,一开始出现的界线就会是螺线形,然后才出现正交线。

不论我们最初采用的是运动的还是静止的液体,最终都会达到对称和规则。泡室总是朝向整齐划一方向发展,但是四、五、七边形也会出现在六边形占多数的行列中。大的泡室变小一些,小的泡室长大一点或者索性消亡;偶尔会出现四个间壁交会在一处的情形,但是它们会滑移直到只有三个交会在一起;泡室的边自我调整为同样的长度,角度也成为等角。在最后阶段,泡室变成大小一定的六边形棱柱,它们的大小取决于温度以及液层的特性和厚度;除开一个确定的泡室图形之外,分子力提供给我们的还有“固定的泡室大小”。\*

\* W. Robbins, *Bull. Torrey Bot. Cl.* 79 (1952), 107, 发现裸藻的纯培养物中出现六边形态。普林斯顿大学的 T. Morrison 发现有充分证据证明这是弥散力的作用,可以和贝纳尔的实验媲美——编者注

## 蜂巢

在所有六边形构造中最著名的，也是最美丽的，是蜜蜂的巢室。在玄武岩或者珊瑚当中，我们会遇到一组截面为圆形的相等柱体，它们被挤压成规则的六角棱柱；但是在蜂巢中我们看到有两层这样的圆柱或棱柱，一层朝这面，另一层朝那面，这就产生了一个关于柱体内侧端面的新问题。我们猜想原来的圆柱有着球形的端面，<sup>17</sup>这是它们通常对称的终端方式；但由于被挤压得紧紧的，无疑两层之中随便哪一层的圆柱尾端都会碰到另一层面上三个圆柱的端面，而且还嵌入其中。这正像我们堆放圆形的弹丸时的情景；我们一开始总是放三个，把第四个放在前面三个中间的凹坑里，四个弹丸形成一个“四元组”或者规则的四角组合。

实际上很明显，由于六个相邻小室侧面的相互挤压，每一个小室都会被挤成六角棱柱，所以，由于和三个对侧邻居尾端的相互挤压，每一个圆柱、每一个小室的一侧端面都被压成了一个三面棱锥。在平面投影图上，锥体的三面彼此成 $120^\circ$ 的等角；但从几何学的角度看，<sup>18</sup>这三个顶角（如同我们已经描述的肥皂泡系统中的相似情形）其实是比 $109^\circ$ 稍大的等角。

假如我们不是拿圆柱而是拿球体做实验，比如把圆面包堆在一起，然后施以均匀的压力，就像我们马上会看到的布丰的做法，每个圆球（就像开普勒说的石榴子）都会接触到另外十二个圆球——其中六个处在同一平面上，另外三个在上、三个在下，在压力之下它将生成十二个平面。在这个例子中，上下左右都会重复这样的情况，而蜜蜂的巢室只有一端会受到这样的压力；并且，由于该圆球和四面八方的邻球都呈对称放置，

可以推断，球面压缩成的这十二平面是相似、相等而且位置相似的。此外，由于我们通过把原来的球体压紧产生出这个结果，显然这样产生的物体是严丝合缝的。符合所有这些条件的正多面体是菱形十二面体。蜂窝中的巢室是这个图形的未完成态；可以说只是菱形十二面体的一半，巢室的顶端和六个邻角符合标准，但是朝向入口那端或者未完工的那一端的六个侧面仍然属于六角棱柱。<sup>19</sup>

蜂窝是垂直的，巢室却近乎水平，只是从入口到底部微微向下倾斜；每一个棱柱形的巢室中，有两个垂直面，壁角上下各一。因此就每个蜂窝或蜂窝截面而言，有也只有一个“向上的正方向”；这么说来蜂群的工作受到了重力的操纵。黄蜂的巢别具一格，巢室垂直而蜂窝呈水平状；在大黄蜂或者长脚胡蜂的蜂窝里，巢室和黄蜂的一样是垂直的，但是大黄蜂巢室的入口在下，而黄蜂的在上。

古往今来，杰里米·泰勒 (Jeremy Taylor) 谓之“蜂群的守则和蜂窝的罕见构造”必定吸引了无数数学家的注意，博得了啧啧惊叹。《一千零一夜》里这么描写蜜蜂：“根据一个严格的建筑学定律，我的房子已经造好了。”<sup>20</sup> 普林尼 (Pliny) 也谈到过毕生研究此课题的人。

亚历山大的帕普斯 (Pappus the Alexandrine) 针对巢室呈六边形曾给出一个解释，并且推断蜜蜂一定具有天赋的“某些几何学预见”。“有三种图形可以填满围绕一个点的空间，它们是三角形、正方形和六边形，蜂群明智地选择了有最多角的那一个来组建家园，而且想来这个形状比起另外两个来能够装下更多的蜂蜜。”<sup>21</sup> 伊拉兹马斯·巴多林 (Erasmus Bartholin)

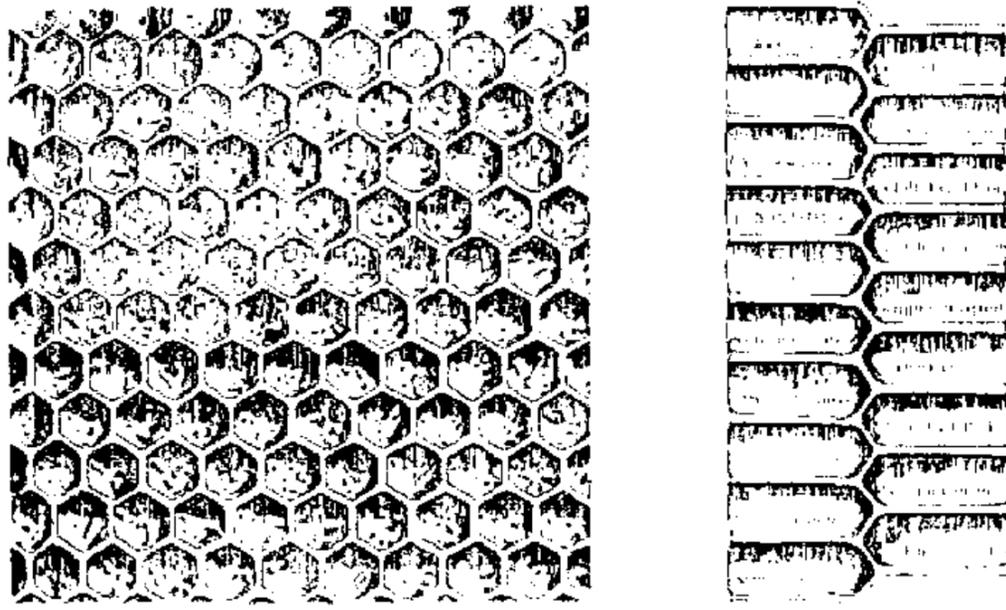


图 42 蜂窝局部。引自雷蒙特 (T.Rayment)

显然是第一个质疑这种“经济”假设的人，他指出六角形的巢室不过是压力均等的必然结果，每一只蜜蜂都在尽可能地拓展自己小小的势力范围。

关于巢室两端的研究要比研究周边困难一些，我们稍后再来谈这个问题。人们经常用非专业的措辞对巢室的排列组合加以研究和描述，例如，在《波斯王的花园》中：“蜂窝本身设计得如此规则，它们彼此相交，在巢室底部形成三个菱形；分开来看则形成三排整齐的长菱形图案，角角相接，形成贯穿整个蜂窝的三条长链。”又如列奥米尔稍后言道：“三个并列的蜂巢小室形成一个金字塔形的空间，基座朝向相反方向的小室亦是如此。”

开普勒从蜂窝的填空式对称推断巢室的角一定是菱形十二面体的角；斯瓦姆默丹也在巢室的底座上看到了同一种几何图形。<sup>22</sup>但开普勒的发现湮没无闻，第一个查明菱形以及它们组成的立体角的荣誉被归给了多米尼克·卡西尼 (Dominic Cassini) 的侄子、天文学家米拉尔迪 (Maraldi)。在卡西尼毗

邻巴黎天文台的花园中，通过观察玻璃蜂箱里的蜜蜂，米拉尔迪发现了这一切。<sup>23</sup>他告诉我们菱形的角度为 $110^\circ$ 和 $70^\circ$ ：“蜂房的每个基座都是由三个几乎全等且相似的菱形组成。这些菱形，根据我们已做的测量，有两个均为 $110^\circ$ 的钝角和两个均为 $70^\circ$ 的锐角。”进而，他观察到巢室基部三个菱形的角的大小取决于组成巢室六边的六个梯形的基角；他忍不住要问如果基座的角和六边的角是相等的，它们等于什么呢？问题的答案是菱形的锐角是 $70^\circ 32'$ ，而钝角则为 $109^\circ 28'$ ，和它们相邻的梯形角也应该有相同的大小。最后：“由于这种方式使蜜蜂们只需使用两种角，由此导致这角度的大小不仅给建造带来了方便和简洁，而且给蜂房的分布和外形上带来了更为美观的对称。”简言之，米拉尔迪以相似性原理和数学的美作为自己有效、充分的指南。

下一步早在帕普斯之前很久就有人预示过。虽然当时欧勒尚未出版他关于曲线的著名论文“无穷小分析引论”，但作为指导性的基本原理，最大和最小的概念已经为人们所认识，而且如同米拉尔迪应用相似性原理一样，人们也把最大和最小作为一个探索性的方法。所以列奥米尔想到了米拉尔迪显然没有想到的事情，即巢室采取最小化的构形节省了建造蜡壁耗用的蜂蜡，这才是问题的根源。这样，如同致密组合的六边形是平面上范围最小的物体，因此米拉尔迪确定的图形，亦即菱形十二面体，可能是给定容量前提下表面积最小的图形。换言之，它能以最小的蜂蜡耗量容纳最多的蜂蜜。“我确信蜜蜂们使用金字塔形的底，这种底部是值得被偏爱的。我由此猜想它们之所以这么做的原因，或原因之一，是由于对蜡的节省。对于有相

同容量的小室和金字塔形的底部,能用最少的物料或蜡做成的,是那些有两个均为 $110^\circ$ 角和两个均为 $70^\circ$ 角的菱形。”他向一个年轻的瑞士数学家塞缪尔·柯尼希 (Samuel Koenig) 指出了这个问题:假定一个六角形的巢室其尾端是三个相似的、大小相等的菱形,那么建造这么一种结构所需材料最少的形态是什么呢?柯尼希证实了列奥米尔的猜测,得出满足条件的角度为 $109^\circ 26'$ 和 $70^\circ 34'$ ;列奥米尔寄给他1712年的科学院记事录,柯尼希在里面又惊又喜地发现“菱形的解决方案真好比是天意,和米拉尔迪用精确的测量方法测量蜂巢小室的每个菱形所得的角度只相差 $2'$ 。解决方案和实际测量之间如此的吻合确实是件令人吃惊的事。”柯尼希断言蜜蜂解决的问题绝非古代的几何学可及,而需要牛顿和莱布尼兹的方法援手。于是,作为终身干事的丰特内勒 (Fontenelle),在一个著名的论断中总结了这个话题,尽管他否定了蜜蜂的天生聪慧,但还是发现它们在神的指引下盲目地运用了最高深的数学知识。<sup>24</sup>

柯林·马克劳林 (Colin Maclaurin) 在爱丁堡研究蜂窝,比米拉尔迪在巴黎晚了一些年,他着手解决这个问题,没有采用“任何比古人掌握的更高深的几何学”,他这样开始自己的叙述:“这些基座由三个相等的菱形组成,菱形的钝角恰好是数学家们研究最大最小问题时经常碰到的那个角的两倍”。<sup>25</sup>这个角的度数是 $109^\circ 28' 16''$ ,补角为 $70^\circ 31' 44''$ 。米拉尔迪、柯尼希和马克劳林以各自的方式测定了蜜蜂巢室中这个角的大小,它的余弦为 $1/3$ ,它两倍于正切值为 $\sqrt{2}$ 的角,它一方面是菱形十二面体的一个角,另一方面,它又正是肥皂膜在四面体框架中自然形成的简单四面体的那个角,对于它的频频亮相和

广泛的重要性我们已经有所涉及。

许多人很久以来一直相信，“真正的理论角度是 $109^{\circ} 28'$ 和 $70^{\circ} 32'$ ，与实际测得的蜜蜂巢室的角度精确吻合”。蜜蜂“被证明是对的，错的是数学家”。洛德·布鲁厄姆 (Lord Brougham) 显然助长了这些以及相关的一些谬误的流传，照格莱舍 (Glaisher) 看来，布鲁厄姆关于蜂巢的文字包含了“正如我们在有关数学课题的文章中屡见不鲜的惊人拙劣推理”。事实上，尽管蜂窝的角和面这般轮廓清晰和平整，这般稳定和规则，可堪媲美石英晶体，但是要把角度准确测定到误差不超过一两分，仍然是一件精细活，所需技术在米拉尔迪的时代尚未面世。时钟的分针 (假定它在不停地走动) 走过 $1^{\circ}$  圆弧需时 10 秒，走过 $2'$  弧度需时  $1/3$  秒——后面这个据说正是米拉尔迪能测量的角度。在米拉尔迪告诉列奥米尔那个角的度数之后，时间过去了 80 年，博斯科维克首次指出，通过直接测量蜡制的巢室来把这个角的大小精确到分是完全不可能的。但是列奥米尔确信并且显然说服了柯尼希，即米拉尔迪的结果的确是测量得来的；丰特内勒作为科学院的记事者，在概括柯尼希的论文时言及“米拉尔迪的实际测量”，说蜜蜂搞错了这小小的 $2'$  角度，它们的天赋奇才差点儿就解决了这个属于高等几何学的问题。最后还是莱斯列·埃利斯 (Leslie Ellis) 解释并纠正了这个由来已久的误会；格莱舍在一篇默默无闻的但非常精彩的文章中做得更好。<sup>26</sup> 这两位数学家揭示，虽然米拉尔迪的“测量”记录引起了误解，但他真的做得相当好、相当科学，他在精密的理论指导下进行了初步的观察，因此他有资格用一个数学家谈论巢室几何原型的精确语汇谈论巢室和它的角度。

关于节省蜂蜡的问题，格莱舍总结如下：“在对全部问题作过还算仔细的研究之后，我可以赞同吕利耶 (Lhuiller) 的意见，相信节省蜂蜡在决定巢室形态的过程中居于非常次要的地位\*；实际上，如果以后人们主张巢室的形态是由其他因素决定的，而节省蜂蜡的考虑不在其内（亦即不是显著要件；当然我不是说蜜蜂毫不在意蜂蜡的用量），我一点也不会惊讶。所有的二面角都是 $120^\circ$ ，这一事实作为决定巢室形态的原因也并非不可能。”这最后一个事实，即巢室内每个平面都和其他平面相交成 $120^\circ$ 的角，克卢格尔 (Klügel) 和博斯科维克都知道；它不仅仅是推论，而是问题的根源。正如格莱舍揭示的，它是基本的建筑学原理， $109^\circ$ 的顶角正是由此得出的几何学推论。而且的确奇怪的是为什么吸引大家目光的总是菱形的钝角和它的余弦—— $1/3$ ；而菱形六面体的 $120^\circ$ 二面角以及它的三根短对角线相互间 $90^\circ$ 的倾角却少有人关注。

达尔文太过于听信布鲁厄姆等人了，所以他说蜜蜂的建筑是“所有已知昆虫中最奇妙的”；他还声称“自然选择不可能带来比这更完美的建筑；因为就我所见，蜜蜂的巢穴在节省劳动和蜂蜡方面是无懈可击的。”

巢室的最小化特性以及所有的几何推论决定了巢壁应该纤薄均匀、边线笔直。但是室壁总是会厚一些，边线更甚；边线从来不曾真的笔直过，巢室也不会绝对水平，底座总比侧壁厚；它的立体角绝非棱角分明，而是被蜂蜡填成曲面，样子仿佛普拉托的垫圈，但要粗糙一点，因此很少或从未达到米拉尔

---

\* 如果巢室的端面取菱形而不是平底，可以节约大约2%的蜂蜡——编者注

迪角的度数，工蜂巢室的平均值[据福格特 (Vogt)]仅仅只有  $106.7^\circ$ ，雄蜂的则为  $107.3^\circ$ 。棱柱的六面角还算恒定；偏差最多不超过大约  $4^\circ$ ，每一侧的平均误差在  $1.8^\circ$  左右。

蜜蜂不会算经济账，无论怎样，所谓经济只是出现在建筑理论当中，而蜜蜂的手艺不至于精巧完美到能够利用经济理论。<sup>27</sup>

巢室的尺寸变化甚微，以至斯瓦姆默丹的朋友泰弗诺 (Thévenot) 提议用巢室的大小作为一种长度标准；但是这种稳定性毕竟没有人们想像的那么好。斯瓦姆默丹提供了一些测量方法，确定工蜂巢室的平均直径为 5.15 毫米，雄蜂的为 7 毫米；杰弗里斯·怀曼 (Jeffries Wyman) 发现工蜂巢室的平均直径在 5.1~5.2 毫米；福格特经过多次仔细测量之后，发现工蜂巢室直径的平均值为 5.37 毫米，不同巢室的直径间微有差异，雄蜂房间的直径平均为 6.9 毫米，其水平直径稍微长一点，平均在 7.1 毫米。意大利的养蜂人近年来曾经做过一些尝试，他们让蜜蜂在较大的基座上筑巢，试图使它们营造大一点的巢室，其中有些人声称在大房间里养出来的蜂宝宝体格比较魁梧，但决不是所有人都这么认为。<sup>28</sup>

蜂巢这样中规中矩，是由于某些物理力在自动发挥影响，(帕普斯和列奥米尔) 说蜜蜂有意识地寻求一种节省蜂蜡的方法，这无疑是异想天开；但人们尚不清楚这种自发作用的具体方式。蜜蜂为将要发育成蜂后的蜂卵营造的一个房间或是一小群房间，不过是很简陋的建筑。后宫是把大块粗糙的蜂蜡掏空后再用嘴草草咬成形才造好的，上面都是蜜蜂口部的痕迹，就像钝扁斧砍木头留下的斧痕。

按下最简单的形态不表，当 (某些大黄蜂) 蜂群用旧的卵

囊盛装蜂蜜时,独居的黄蜂和蜜蜂建造的巢室式样则更加五花八门。它们可能是在中空的茎梗中隔出的一个个小房间;也可能是用烂泥、植物纤维或小石子非常巧妙地筑造后,用涎腺的分泌物粘结起来的圆形或椭圆形的小舱室;但是除了这圆形或管状的形态之外,找不到丝毫的对称性。群居的黄蜂和许多种蜂在筑巢时,往往拌以唾液把植物原料嚼成糊状,造出非常漂亮的巢穴;这样组成蜂巢的密密麻麻的巢室轻薄如纸,和蜜蜂的蜡制巢室一样也是规则的六边形。但是在这些情况中(几乎所有)巢室都只有一排;它们的侧面是正六边形,但底端由于缺乏相对方向力的挤压,仍然保持完全的球形(见图43)。

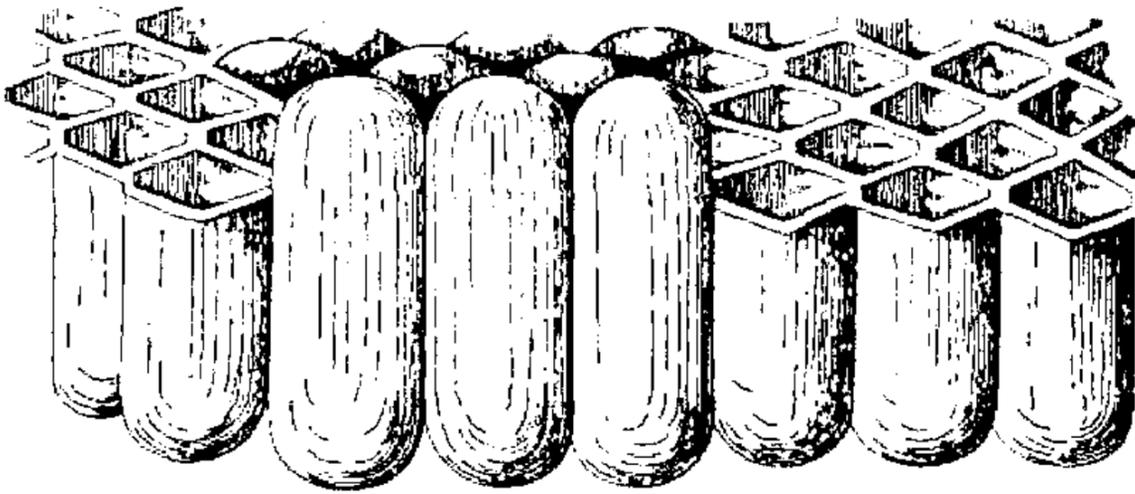


图43 无刺蜜蜂(*Trigona carbonaria*)有球形端盖的育儿室。引自雷蒙特

在墨西哥蜂(*Melipona domestica*)中(对此达尔文概括了皮埃尔·休伯的描述)“近乎球形、大小几乎相等的大型蜡制巢室,聚集成一个不规则的团块。”但是只有在团块的外面才能看出球形;因为在内里,每个巢室“按照它和两个、三个甚至更多别的巢室毗连的情况被压出两个、三个乃至更多的平面。当一个巢室居于另外三个巢室之上时,非常多见而且也必

然的情形就是它们不再是大小几乎一样的球形,而是压出的三个平面组成一个锥体;如休伯所述,这个锥体显然和蜜蜂巢室三面锥体的基座大致相似”。<sup>29</sup>我们应该可以说这都是由同样的初等几何学决定的。

问题是,在所有这些情况中,巢室侧面的平面和角、巢室排与排之间相对的尾端,这些究竟是由何种特定的力量决定的呢?巴多林的观点至今仍有众多的信徒,他认为这些都是由于纯粹物理力的作用,每一只蜜蜂都在尽可能地扩张建造中的巢室,把墙壁向外推,直到填满每一点空隙,和隔壁邻居共同用力把墙壁压实。<sup>30</sup>

假如听任一只蜜蜂自便,蜜蜂会“在它自己的一亩三分地内劳作”,就是说建造一个圆形的接近球形的巢室,这是一个古老的论点,<sup>31</sup>维克托·威廉(M. Victor Willem)最近的一些实验对此有详尽的叙述和证明。<sup>32</sup>威廉生动地描述了每一个巢室一开始怎么会是小小的半球形凹地或“盆状”,工蜂一开始是怎样杂乱无章地像燕子用烂泥筑巢一样堆放蜂蜡;然后它们又是怎样不辞辛劳地埋头于自己的盆地里,慢慢地刮、蹭、夯实自己的小家;另一侧的蜜蜂又是如何慢慢适应自己的邻居;巢室的圆端是怎样变形为长菱形锥体,“在相邻隔膜渐渐变薄后,这些薄膜两面受到了对抗的压力”。

在其他奇特的、富有启示性的观察中,威廉还观察了蜜蜂在蜡制“地基”上的工作情况。人们总以为蜜蜂会采用被压好的长菱形模子来开始工作,节省蜂力。(他说)蜜蜂放弃了这些半成品的地基;它们掏空蜂蜡,擦掉菱形,然后如常把这些锥形空间变成半球状的“盆地”;它们中规中矩地竖起的笔直

的蜡壁一开始并非六角形而是圆柱状的。棱柱和底面是那么多，只能是逐渐地，较后地形成，好像是反复修改、挖掘和对正在变薄的隔膜加压的结果。这种压力是由工蜂们通过对抗的方式给予的”。

但说到底，这些修整和竖墙壁还有对面的压力、这些断续施加的机械力是否能产生接近光滑的墙面、几近恒定的角度以及接近最小化的构型这些巢室的典型特征，它们是否是蜜蜂用蜂蜡所建造抑或黄蜂用薄薄的糊状物所建造，仍然值得怀疑。我们要考虑材料的性能，而且我认为我们更有可能面对的是真正的张力效应。换言之，墙壁是在半流体状态下成型的，此刻稀薄的糊状物还是液体，蜂蜡在蜂群密集的高温下还热乎乎的。黄蜂巢最初的几个巢室中，在蜂群压挤和相互压力存在之前很久，我们发现它们的形态与三四个肥皂泡、卵细胞分裂后形成的最初三四个细胞的组合所呈现的形态是全然一样的。可以猜到黄蜂或蜜蜂在这个阶段的直接努力仅限于制作材质许可前提下的尽可能薄的、半球形的小杯子，以及把这些小杯子排得密密实实。可以想像，也的确有可能，这些半液态膜的对称的张力足以（尽管受到黏滞性的妨碍）使整个系统达到均衡，亦即使之成为蜂窝的实际形态。

总体而言，布丰（Buffon）讨论蜜蜂和六角形构造的著名段落具有非凡的历史价值，与我们研究的总趋势也非常吻合，所以在我们结束这个主题前我想全文引用如下：<sup>33</sup>“我还想说一句，这些蜜蜂的小室，受到那么多的夸奖和赞美，却给我提供了一个对抗热情和赞美的证据。这一外形，显得是那样地具备几何形且规则；其实经过思考，在这里只不过是力学结果且

并不完美。这种不完美在自然界中是常见的。这也体现在最简单的产品上，如水晶和其他很多石头，一些盐，等等。它们总是在构型上选择这种形状。观察一个玫瑰花结表皮的小鳞叶，可看到它们呈六角形。因为每个在同一时间增长的鳞叶使自身成为障碍物，并在一定的空间内尽可能多地抢占空间。在反刍动物的第二个胃里可看到一模一样的六角形，也可在种子里、在它们的包膜和一些花里找到它们。往一器皿里装满豌豆，或是装别的圆柱形的种子；用水将其遮没，直至种子之间的缝隙被水填满；使水沸腾，则所有这些圆柱体都变成了六角柱。从这一过程中，我们可以清晰地看到原因。这原因是纯粹力学上的。其外形是圆柱体的每颗种子因其在给定空间内占据尽可能多的空间而膨胀拉伸。它们由于交互压力，势必都变成六角形。每只蜜蜂力求在给定空间内尽可能多地占据空间。因为蜜蜂的身体是圆柱体形的，它们的小室为六角形也是必定的了。这和交互作用的障碍物的情形是一致的。人们赋予工作最有规律的飞虫最多的才智，蜜蜂被说成比胡蜂、大胡蜂等更具创造力。胡蜂和大胡蜂也通晓建筑学，但它们的建筑物和蜜蜂的相比，更为粗糙和不规则。人们不想看到，或者说没料到，这样一种规律性，或多或少地只是取决于数目和外形，而和这些小虫子无关。小虫子的数量越多，就越有相等的在相互对抗着的力存在，由此产生的机械强迫、强制出来的规律性以及它们对于建筑物的明显类似也就越多。”<sup>34</sup>

## 空间的分隔

我们已经看到，博南尼和其他早期作者都力图用力学原理来解释六角对称，和他们一样，其他早期的博物学家也多少凭借与蜜蜂巢室的相似性，试图解释植物薄壁组织的细胞；认为它们属于菱形十二面体或石榴子形。那时，甚至很久以前人们就已经认定这种立体图形的致密组合可以用最小的表面积包容一定的空间。

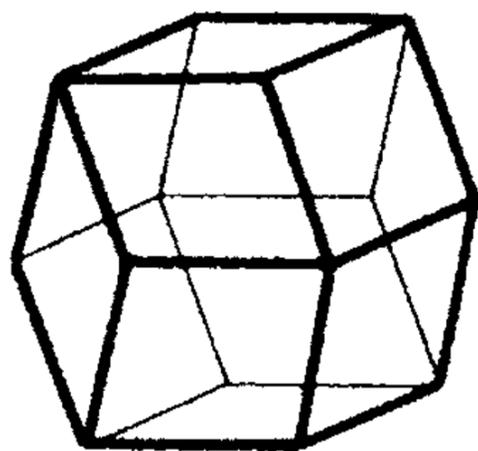


图 44 一个菱形十二面体

普拉托的书付印以后，洛德·开尔文在一篇短小精彩的论文<sup>35</sup>中提示我们不能草率地认定菱形十二面体的致密组合，或者在液态“泡群”中呈现的就是以最小间壁面积划分空间问题的真实的、一般解决方案，可以完全自然地解决这个普遍的问题。针对这个问题的一般数学解是，每个界面或间壁的平均曲率恒定；间壁在会合的边线处相交成角，在垂直于交线的平面上的相等的力达到均衡；正好三个这样的界面交于一直线或一条边线，由此可知（因为对称）所有面的交角均为 $120^\circ$ ；不多不少正好四条边交于一点或一角。菱形十二面体的组合正好能够满足这些条件。它能填满空间；它的表面或界面是平面，所以曲率都是一样的；它们交成 $120^\circ$ 的角。尽管如此，说菱形十二面体就是最小面积形状的证据（蜜蜂的巢室是一个例证）并不充分；它有一定的条件限制，事实上它的意义也就仅止于此，即在所有面面相同、侧面均为平面的一般填充形立方体中，菱形十二面体是一定体积下表面积最小的一个。

洛德·开尔文用一个十四面体的组合作出了这一了不起的发现。十四面体的组合同样可以填满空间，将空间均匀分割成大小相等的、一模一样的位置相似的小室，它的面积与体积之比甚至比菱形十二面体的组合还要小。<sup>36</sup>

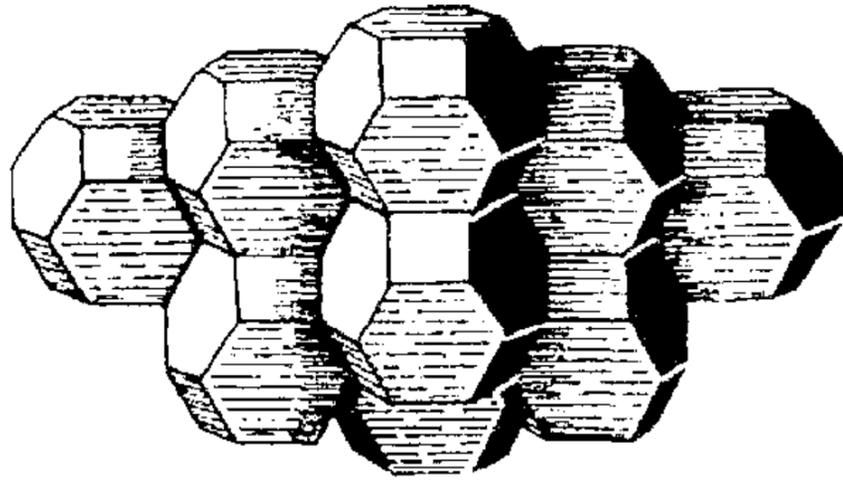


图 45 一组十四面体，呈致密组合状。引自刘易斯 (F.T.Lewis)

最常见的十四面体是由三对相等相对的四边形、四对相等相对的六边形围成的，但这些六边形和四边形的面未必都是平面。最简单的十四面体是所有的面均为相等的平面，即开尔文的“正十四面体”；而且也是十三个半规则的等角多面体，即“阿基米德立体”之一（但开尔文没有意识到这个事实）。在特定情况下，十四面体的四边形是有曲边的平面；六边形则是微微弯曲的“鞍形面”；鞍形曲面的每一点上曲率都是相等且对应的，它是由六条曲边围拢来的曲率最小的曲面。这种图形的显著特征是，和平面的菱形十二面体一样，它分隔空间时也是三面交一边成相等的 $120^\circ$ 角；但和菱形十二面体不同的是，它交于一点或一角的四条边的交角是相等的 $109^\circ 28'$ 。

我们可以确信，在均质的液膜系统内，比方说一群肥皂泡的内部，膜有互相滑动或滚动的充分自由，而且液膜的大小大

致相等,实际上这一团物体已经被分隔成一个个非常形态的小室。本书第一版时就已指出,甚至在普通的植物薄壁组织中也有可能出现这样的构型。这只是一个约束问题,流性或移动性的程度问题。假如我们把一堆黏土球挤压到一起,就像布丰的豌豆一样,它们或所有在内部的小球都会变成整齐的石榴子形或菱形十二面体。但是一个年轻学者(在耶鲁)\*曾向我展示,假如使这些小土球浸湿,使它们可以很容易地彼此滑移,即获得一种拟流性,则它们将不再呈现规则的十二面体,而是呈现出那些变形的或者半成品的十四面体也有的四边形面和六边形面。

刘易斯博士\*\*曾对各种植物薄壁组织作过长期的仔细研究,只是通过简单地把它们浸软、覆上蜡复原以及别的一些办法,他成功地发现在某些简单均匀的组织内存在近似甚至就是十四面体的形态。在重建一个大型的接骨木树心细胞模型后,他发现十四面体显然就是细胞近似的典型或特征形态,尽管细胞一直在分裂而且造成细胞大小的差异。点一点100个细胞中每一个细胞与相邻细胞的接触数目,亦即所有实际的和潜在的细胞面数,刘易斯发现74%的细胞有12、13、14、15或16个面,56%的细胞有13、14或15个面,在这个实验中平均面数或接触数为13.96。这些数字显示了细胞的总体对称性以及它们偏离十二面体,向十四面体发展的趋势。<sup>37</sup>

---

\* 这个“年轻的学者”正是美国西雅图华盛顿大学的著名的原生动物学家塔塔 (Dr Vance Tartar) ——编者注

\*\* 有趣的是,刘易斯坦承正是本书的第一版令他开始这些研究。见E.Mayer, *Anat. Rec.* 85 (1943), 116 ——编者注

但毕竟,肥皂膜瞬息之间即可完成的十四面体形状在生物结构中只能是粗糙的体现,即使是在接骨木树心这般精细的构造亦是如此;因为摩擦、黏滞还有固化都使情况大大复杂化了,事情变得不那么简单。我们在显微镜下观察熔化的金属冷却形成的泡沫状构造时,发现了同一现象奇怪的、出人意料的变异。如果这些泡状小室也呈十四面体,它们的面要么是四边形要么是六边形;但是五边形的面要比这两种情况都多见,小室往往非常近似规则的五边形十二面体。这种形状中小室的边交成 $108^\circ$ 的角,和典型的米拉尔迪角 $109^\circ 28'$ 相差不远;而会合于一个角的面与面之间的交角则近乎 $120^\circ$ 。泡状小室的这些面稍稍弯曲即足以使五边形十二面体成为一个可能的均衡图形。我们无法把五边形十二面体排得密密实实填满所有的空隙,无论它们的大小是否相等;但是,在组成金属泡群的大小、形状各异的多面体中,可能或看来还是五边形十二面体最多见。<sup>38</sup>

马文(J. W. Marvin)发现了一个有些相似的奇怪的结果,

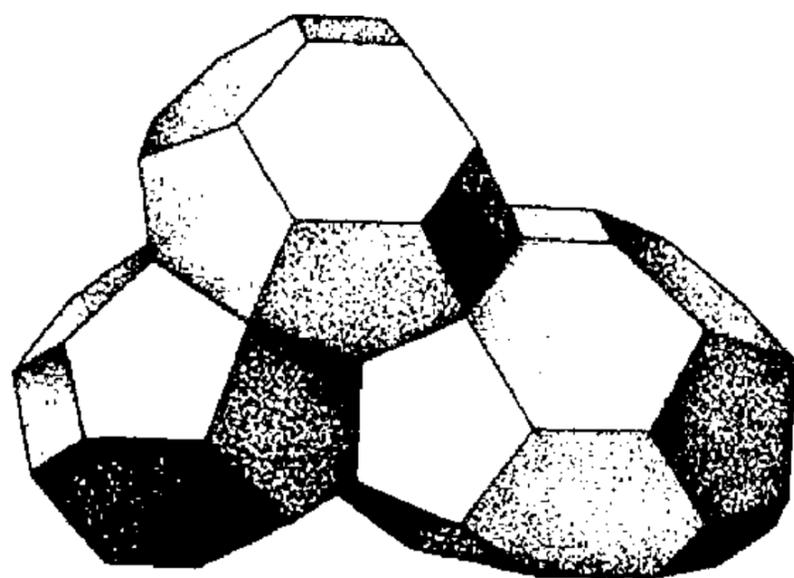


图 46 三个不规则的多面体(上方为十四面体,左下方为十三面体,右下方为十五面体)。引自 F.T.刘易斯, *Amer. J. Botany*, 30 (1943), 77

他把铅制的小球压入一根钢管内,就像布丰压紧豌豆一样;但这次活塞的压力从4 500牛到156 000牛不等,或是每平方米接近3吨。当把铅球小心注入使它们达到通常的致密组合时,产生的是意料之中的与布丰发现的一样规则的菱形十二面体组合。但如把铅球随机倒入钢管内,产生的结果会迥然不同,因为现在每粒铅球的平均面数将随压力变化,从4 500牛时的8.5左右到45 000牛时的12.9,填满所有空隙时则有不少于14.16个面或触点,这时要施加全部156 000牛的压力。面数平均为14个多一点似乎意味着有形成十四面体的趋势,恰如肥皂泡群的情形,但事实并非如此。经过挤压的铅球形状是不规则的,其中以五边形的面最多见,和我们在显微镜下看到的一度熔化过的金属结构一样。尽管这个实验教给我们一点有关在有限空间内随机排放的内容,但它似乎并无生物学意义;然而奇怪的是,人们发现泽兰属植物树心细胞的一般形态与之相似,也是以五边形的面占绝大多数。<sup>39</sup>

一句话,我们从刘易斯和马文这里知道了互相挤压的力学后果要比我们预想的更为复杂多变,即使是相等的球体之间也不例外。菱形十二面体和十四面体组合这两个简单的均质构型很容易形成而且也很多见,一个是将球体压成普通的致密组合,另一个是当处于液态的球体或泡室系统可以自由滑移时把它们压得更紧。在这两种构型间不可能有其他对称或均匀的排列组合;但是随机排组和挤压程度的不同会产生其他的结果,这当中不时会有规则的图形和对称性的踪影。

在讨论组织内细胞的致密组合时,有许多要点需要进一步阐明,马茨克(E.B.Matzke)和他的合作者对此做了仔细的研究。马

茨克在一篇短小的论文中做了简要概括，指出这里面存在一系列的误解或错误，而且它们似乎往往都以文字形式仔细地记录了下来。

首先是达西·汤普森提到的“布丰豌豆”。经过一番查考，马茨克发现1727年斯蒂芬·黑尔斯（Stephen Hales）第一个在《植物静力学》（*Vegetable Staticks*）中描述过这些豌豆。“我把几批新鲜豌豆分别放进同一个罐子里，分别施以7120、3560和1780牛不等的压力；在这些试验中，尽管豌豆膨胀了，但是杠杆却没有抬高，因为豌豆增加的体积被巨大的上方压力挤入了豌豆间的空隙，充分填塞后形成了十分规则的十二面体。”现在轮到布丰，1753年在《自然史》中，他做了一个有些相似的报告，但他没有提到黑尔斯。真是可叹，因为正如马茨克指出的，在作为一个28岁的年轻人时（1735年），布丰的首批专业任务之一即是把黑尔斯的书译成法语。因此，布丰豌豆“应该是黑尔斯豌豆”。

更糟的是，当马茨克仔细地重复这个实验时，豌豆居然未能形成“非常规则的十二面体”而仅仅展露了一些菱形面的细微迹象，因为豌豆是如此地不规则而且在内部结构上很不均匀，所以或许这个结果也应当在意料之中。

下一步，如达西·汤普森所述，轮到马茨克和他的伙伴马文来挤压均匀的铅弹了，只有当铅弹和传统的炮弹一样有规律地堆垛时才会挤压出菱形十二面体。否则它们只会形成平均在十四面左右的不规则形状，这个结果和刘易斯以及其他后来者在生物组织细胞身上发现的很类似。

因此，开尔文的理想十四面体只剩下无摩擦的大量肥皂泡了。但这里也有例外。马茨克设计了一种可以产生均匀的肥皂泡的机制，分析了一堆肥皂泡中600个处在内部的皂泡，只发现它们和生物细胞以及铅弹一样平均面数也是在14个左右，而个体皂泡则是不规则的。

提出可以被检验的假说是有风险的，但即使世界的新知使我们目不暇接，这个问题并没有丧失它的趣味性。所有这些情况下“细胞”都是不规则的，这一事实提示在每一种情况下都存在一组作用力，它们会自然而然地挫败任何完美的、规则的构型，这些作用力的差别都很悬殊。而所有这些情况中“细胞”的平均面数都在14个左右，这一事实又提示我们，伴随促成不规则性的作用力，还存在一个朝向最小构型的总趋势，这和达西·汤普森的最终结论在本质上是吻合的。

### 血管的形态和分支

尽管看起来是完全不同的另一个主题，我们还是发现血管的形态和结构存在许多有趣的特点。

我们知道血管内的液体压力( $P$ )等于(1)血管壁的张力( $T$ )除以曲半径加上(2)垂直于血管壁的外部压力( $P_n$ )。于是有公式

$$P = P_n + T (1/r + 1/r')$$

如果把外部压力忽略不计，亦即忽略周围组织给予血管的承负，并且如果我们讨论的是圆柱状静脉或动脉，这个公式就可以简化为 $P = T/R$ 。这就是说，压力恒定时，张力与半径成正比。但每单位面积血管的张力取决于管壁的厚度，亦即组成血管壁的膜尤其是肌肉组织的数量。因此，只要压力恒定，血管壁的厚度与血管的半径或直径成正比。

但是压力不是恒定的，因为它从大动脉到小动脉流动时会因为摩擦减损而缓慢下降；相应地我们发现尽管在一定范围内大小血管的截面都是对称图形，管壁的厚度与血管的大小成常比，但这个比例会慢慢下降，小动脉的管壁会变得越来越薄，毛细血管更甚，而不是和血管变细的程度成严格比例。

人体心脏的每个腔室内，心脏壁的压力在任何时候都是恒定的，但是心脏壁的厚度变化则非常显著。例如，左心室心尖部位最薄，曲率也最大。因此，我们可以假定（至少是猜想）公式  $t(1/r+1/r')=C$  成立；亦即，管壁厚度 ( $t$ ) 与平均曲率成反比。这一点可以通过实验进行检验，在已知压力下用酒精把心脏泡胀，在整个器官变硬以后测量各部分心脏壁的厚度。通过这种方法可知对于每一个腔室而言这条公式都精确成立。<sup>40</sup>此外，如果我们先膨胀右心室然后再使左心室胀大，直到整个心脏均匀、对称膨大，我们发现(1)使左心室膨胀的压力为作用于右心室时的6~7倍，(2)心脏壁的厚度也是同样的比例。<sup>41</sup>

流体动力学的许多问题都源自血液在血管内的流动；尽管这些问题对于生理学家最重要，但是只要形态学家关注结构和形态问题，他们也会对此感兴趣。作为这种力学问题的一例，我们可以考虑决定动脉分支方式或者动脉分支生长角度的条件；因为约翰·亨特 (John Hunter) 说过，<sup>42</sup> “为了使该部分的血液循环不多不少刚好够用，造物主会相应地改变动脉起端的角度”。这是一个非常重要的主题，因为约翰·亨特用这些简单的语汇表达的原理正是生理学上很基本的“最小功原理”，有些人认为它正是“组织”的准则。<sup>43</sup> 因为拉格朗日“虚功原理”是达到生理机能均衡的关键，生理学本身也被称作最大和最小问题。<sup>44</sup>

这个原理外延到形态学上，促使形态学和生理学概念融为一体。我们已经讨论过许多简单构造的最大和最小问题，当时似乎只考虑了形态问题；现在我们又碰到了同一条原理，这次不仅要做功还要考虑做功的机制。关于这个机制是所有条件下

可能的最好机制，是做功时以最小能耗获得最大效率，也许并非始终处在我们定量论证的范围内，但是，相信这一切是我们对天工巧作共有信念的一部分。生理学家的全部经验和本能告诉他这是真的；他开始把它作为一个基本原理或者是探索新知的办法，它也没有令他误入歧途。认清心脏瓣膜和静脉适合单向血液循环这一事实，蕴涵着或者紧跟着血液循环的发现。同样，我们也可以先假设在血液循环中所有的细枝末节都有着相当的合理性或适应性。

作为组织概念的一部分，我们假设某个生理系统的运作消耗为最小，这里所说的消耗是以卡路里和尔格来度量的，血液循环中充满了这一了不起的基本原理的例证。“为了使该部分的循环刚好够用”，造物主不仅改变了血管分支的角度使之得心应手，她还调节每个血管分支、干支、小支以及毛细血管的大小；心脏的正常运作是自我完善的，即使进出毛细血管的氧气含量也是如此，以便令氧气交换和运输过程中所做的功最小。总而言之，输送氧气是血液循环的主要目的，并且在发育和进化的反复试验中似乎已经建立了一种有效的运输模式。要证明在所有可能的运输模式中这一种最佳，这并非我们能力所及，而且我们也无需如此；但是假定它绝对经济的假设本身却十分合理有用。<sup>45</sup> 我们寻求通过这一有用的假设，搞清楚这个构造的形态和大小或者说是它所需要的功。

一般原理是血管的形态和排列总

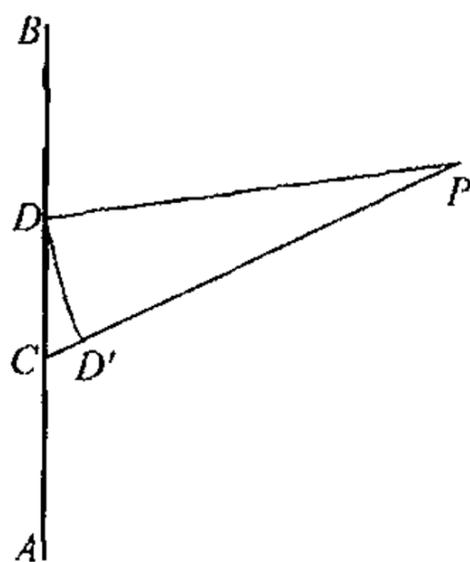


图 47

是使循环能够以最小能耗和最小血管壁面积进行,后一条件使得摩擦最小化,因此也包括在第一个条件中,那么血管分支的角度究竟应为多少才能使循环过程中的能耗最少呢?为了解决特定情形下的这个问题,我们显然要知道(1)输送距离如何决定能耗,以及(2)能耗与血管直径的变化关系。血管越窄,能耗显然越大,距离越长,能耗也明显越大。假设大动脉  $AB$  长出通往  $P$  的较窄的分支(比如  $CP$  和  $DP$ ),路径  $ACP$  显然比  $ADP$  短,但另一方面,  $ADP$  路径中,血液在粗血管  $AB$  中逗留的时间比较长,在窄血管分支中的行程则要短些。这两种路径的比较利益取决于  $CD$  部分和对应的  $CD'$  部分的能耗比。 $CD'$  短窄,  $CD$  长宽。如果说长度和宽度哪个因素更重要一点,我们可以有把握地说这是一个度的问题;当动脉和动脉分支的大小存在显著差异时宽度因素变得更重要。换言之,小分支分支点的角度大而大分支分支点的角度小,似乎总要好一点。鲁提出了某些有关动脉分支的原则。它们和我们刚才作出的一般结论是吻合的。其中最重要的有如下几点:(1)如果一根动脉等分为两个分支,则两分支与主干的角度相等;(2)如果一分支比另一分支小,则主分支或说是原来动脉的延续与原来动脉的交角小于小分支或“旁支”与原来动脉的交角;(3)如果所有的分支都小到几乎没有令主干有所削弱或变细,则它们和主干的交角比较大,从  $70^\circ$  到  $90^\circ$  不等。

在如此这般讨论过最合适的分支角度问题后,我们还要考虑分支与主干相比合适的截面大小,比如在一根主动脉一分为二时的情况。两个分支的截面积加起来等于母血管的截面积,这(当然)只需主干与分支的直径比为  $\sqrt{2}:1$ , 或(大约)是

14:10, 又或(更粗略一点)为10:7; 大血管的情况中, 这简单的比率非常接近真实。例如, 在腹主动脉再分为髂总动脉的情况中, 我们有如下的测量数据:

	腹部动脉内径(毫米) <sup>46</sup>			
	腹主动脉	15.2	12.0	14.1
左髂总动脉	10.8	8.8	10.4	8.6
右髂总动脉	10.7	8.6	9.5	10.0
髂总动脉平均	10.8	8.7	10.0	9.3
比率(%)	71	72	69	67

平均 70%

但是分支增加了面积, 这就意味着摩擦的增加以及血流速度的放慢; 因此分支的血容量一定比初看起来要大些。容量问题变成了阻力问题; 一般而言, 作为系统内摩擦最小的条件, 系统每一部分在分支前后其阻力与截面积之比应该相同; 因此, 分支的截面积之和必定大于主干的截面积, 大小程度与阻力的增加成常比。

研究流体动力学的学者都熟悉这么一个大致的结论, 即当主干截面积与分支截面积之和的比率为 $1:\sqrt[3]{2}$ 或 $1:1.26$ 时, 阻力最小, 循环最佳。相应地, 当血管分成两个大小一样的分支时, 分支的直径与主干的直径比为

$$\sqrt{1.26/2}: 1 \text{ 或 (大约) } 8:10.$$

尽管这些论断迄今仍然正确, 尽管它们肯定包含了大量观察得到的事实, 但很明显, 在所有这些情况下, 我们都不能把它作为一个完全彻底的答案, 而只能是一个复杂现象的诸多因素之一。切记最博学的心血管学者之一的托玛斯·扬

博士 (Dr. Thomas Young) 所言,<sup>47</sup> 所有这样的问题, 所有与血管的肌肉和弹力有关的事情, “都属于水力学中最精妙的部分”; 欧勒对此类问题“不可逾越的困难”也曾发表过意见。<sup>48</sup> 我们一定还要寻找其他的答案来解释令约翰·亨特留下深刻印象的一个现象, 即肋间动脉系列发源于胸主动脉的角度逐渐变化的问题。对这个问题的特殊兴趣来源于这个系列的规则性和对称性, 因为“人体内再没有另一套动脉在起源、任务、从端点到结束处的距离以及作用 (大小)<sup>49</sup> 方面, 都如此一致。”

作为总结陈辞, 我们现在可以更概括地探讨血管大小经济与否的问题。它们不可以太小, 否则驱动血流要做的功太多; 它们不可以太大, 否则它们容纳的血液太多造成浪费——而鲜血是多么宝贵啊。我们又要求助于泊肃叶 (Poiseuille) 定理了。<sup>50</sup> 它告诉我们克服阻力驱动血液在血管中流动要做多少功, 该阻力以血黏度、摩擦系数和血管大小来计量; 但我们亦要考虑血液本身, 血液的维护需要一定的躯体养料, 每毫升血液每天的能耗 (至少在理论上) 需要不少的卡路里或尔格。某一部分动脉运作的总能耗有如下相关因素: (1) 克服阻力需做的功, 以及 (2) 供应血液充满血管要做的功; 我们又遇见了一条能导出一个最大效率公式的微分方程。结论如下:<sup>51</sup> 只要导入已知的实验值, 这就是一条定量公式。假如血液没有那么宝贵, 想来所有的动脉都要比现在粗一圈, 因为这样心脏的负担 (假定血流不变) 就会大大减轻——因此如果血管直径翻一番, 血容量将 4 倍于从前, 心脏要做的功只有从前的十六分之一。另一方面, 假如血液更珍稀昂贵, 人体就会以窄细的血管盛装给定的血液; 但为了克服增强的阻力, 心脏就必须更大更强健。

第五章

---

针突和针突状骨骼

在本章和随后的几个章节中，达西·汤普森都在和这么一种观点作斗争，即一切形态都可以完全用遗传来解释，因此形态的变化必定可以勾勒出种系发生的关系。相反，他一再提出物理力（比方那些造成雪花形态变异的物理力）是最重要的，形状上的关联并不能成为哪种系统树或时间序列的理由，而只是显示了某种可能性极小的数学亲缘关系。今天我们倾向于综合这两种观点，认为基因这种遗传单位的确操纵着形态，但基因的活动又受制于化学物质的物理化学性质以及这些化学物质表现在生物体内的构型。但是这并未涉及是否所有的形态都具有适应性意义的问题。达西·汤普森坚决主张它们没有适应性意义，是对那些在所有构造中都看到选择利益的人的回击。但是除非我们对每个实例都做一番生态学研究，否则无法解决这一争论，而这个任务实在是工程浩大，几乎没有完成的指望。此刻我们所能说的只是，为什么突变引起的、受制于物理化学定律而形成的某些构造只有很少适应性意义，却仍然在种群中保持不变，其中没有一个第一位的理由。我们甚至可以主张，某一特定的基因变化产生了一些有适应意义的结果，而其中没有那么明显的其他基因作用则引起了保持种群中适应惰性构造不变的选择压力。

但如果我们把重点放在物理力的重要性上，似乎一瞥之下就会发现本章中存在一个奇特的矛盾。达西·汤普森提出的最新颖、最有影响力的观点是晶化力不足以解释针突和骨骼的形状，但这

并不意味着他已经放弃了寻求物理原因的希望；相反，运用细胞之间或者泡状原生质体泡群之间表面物质沉积的语汇，他已经向着这个方向迈出了第一步，得出的结论是解决这个问题的希望很渺茫，因为“造物主总是喜欢把有些秘密保留得更久一点”。

## 问题

无机物在生物体内的沉积是一个常见现象，通常采取钙盐或二氧化硅的形式。它最初表现为一个个晶体或非晶状的小颗粒，形态和生物的构造关系很小甚至毫不相干；最终形成脊椎动物组合式的骨骼、珊瑚虫的块状骨骼，还有软体动物光滑的如雕似刻极为规则的甲壳。即使非常低级的生物，比如硅藻、放射虫、有孔虫和海绵，要么由于其基本成分的固有形态，要么因为这些基本成分相互联结，排列上具有几何对称性，它们的骨骼也多姿多彩、美丽绝伦。

关于这些不同构造的形态（在这里它们和我们的关系如此直接），我们必须处理两个不同的问题，虽然它们是不同的理论问题，但并不是说就可以截然分开。因为举一个简单的但并非绝无仅有的例子，比如当针突和其他骨骼组成部分是纯粹的晶体，则其形态主要取决于它们的化学性质；又或者，无机物也可以按照细胞、组织和器官具有的形状储存，可以说是被塑造成生物的样子；而且这两种现象同时作用的中间阶段也有存在的可能，此时，分子力和系统内固有的其他力共同参与其事。

至于单纯化学角度的研究，我们只能一笔带过了。因为迄今为止这方面的专门研究非常少见，即使是主要的事实我们也所知甚少。但至少有一点非常清楚，那就是我们将要讨论的这

个现象深入了胶体化学的领域,尤其是进入了和表面现象有关的胶体科学部分。要解决这个问题,只有向胶体化学和胶体物理学的专家寻求答案。<sup>1</sup>

在我们最初、最简单的讨论内容中,基本的问题是胶体中的晶化。植物细胞中比较多见的是真晶体,绝大多数采取草酸钙的存在形式。例如,在大黄的茎和根、秋海棠的叶柄以及其他无数植物身上,有时是细胞内,有时在细胞壁的组成物质里,我们都看到了大量形状完美的草酸钙晶体;它们形态多样,数不胜数,其实不过是草酸钙特有的结晶形,总体上可以分成两大类:立方晶系和单斜晶系。根据结晶体的含水量,草酸钙的晶化非此即彼。当草酸钙按单斜晶系结晶时(即一个草酸钙分子与两个水分子相结合),晶体微粒呈细针状或“针晶体”;植物中这种情况非常多见,在葡萄糖或糊精中让草酸钙结晶也可以产生人造的“针晶体”。<sup>2</sup>

另一方面,植物细胞中常有碳酸钙存在(比如荨麻科和爵床科植物的钟乳体中,皮壳藻(*Melobesia*)和其他钙质的或“坚硬”的水藻中都有大量的碳酸钙),呈现细小的圆形颗粒状,其内在的晶体结构只有在偏振光下才能展现(和软体动物的壳一样)。在动物中,由碳酸钙组成的骨骼形式多样,我们只需评点其中最引人注目的一些。钙质海绵的骨针是三射的,偶尔也有四射,上有尖刺,骨针的外形并非晶体,但内质显然属晶体构造;我们稍后将为这种形态找出一个满意的答案。在软珊瑚类植形动物中有大量的针突形态,<sup>3</sup>有时呈挺直纤秀的条杆状,有时是扁平的有些条纹的板状,而更多时候则是微晶体的凌乱集合,呈现表面粗糙、疙疙瘩瘩的圆形或者有分叉的

固结物状。<sup>4</sup> 第三种类型存在于几种截然不同的物体中，例如珍珠和硬骨鱼的耳石，它们大体上呈圆形，有时球形，有时扁平一点，钙质呈同心层沉积，层层叠叠，愈益致密，纹理清晰。在软体动物甲壳的发育和鸟蛋或蟹壳的钙化过程中，出现了一个个表面有相似的同心条纹的小球体；但这些小球不是各自为政，而喜欢成群结队，在集合过程中很容易形成六角形态。有时候，石灰钙被酸溶解后会留下少量的某种有机残余；许多时候，还有少量的磷酸钙、氨和氧化镁等盐类出现；即使不是百分之百，但也是绝大多数时候，成长中的骨针和固结物与活体细胞结合得如此紧密，以至于我们常常想当然地以为它们的形态是由细胞的合成或塑形力量所致。

可是所谓与活体细胞的直接组合往往是虚妄的；因为真正发生的成形现象不是在活性的组织而是在已经死亡的或者至少是惰性的组织中，这已经成为一个不争的规律；<sup>5</sup> 亦即存在于集聚于活体细胞周围，或者细胞间隙中的“成形物质”或基质中，更多时候是在细胞壁、细胞膜而不是在细胞质内。我们无需极端地断言这条规律绝无例外；但在限定的范围内，它仍然非常重要，我们马上将折回讨论。<sup>6</sup>

和这一点相似的是这么一个事实，即至少在某些情况下，限制乃至完全剥夺生物用以制造针突或甲壳的物质，生物的健康毫无受到损害的迹象。海胆的卵即使生长在完全不含钙质的水里，它们也能发育成海胆幼体，显然康乐一如往昔，只是没有了通常的杆状钙质骨骼；相应地，要用杆骨支撑延展的长腕幼体的长长的触手也就完全消失了。<sup>7</sup> 又，当使有孔虫在水中生息繁衍，一代复一代，逐渐耗尽水中的钙质，它们的壳会渐

趋透明，最后薄到只剩一层几丁质的表膜；另一方面，如果水中钙含量过高，有孔虫的壳会发生巨大的变形，因为各种脊突或“装饰物”的出现而得到强化，甚至变得类似其他的亚种乃至“种”。<sup>8</sup>

一个关键的实验是在生物之外形成类似骨针或固结物。尽管这种尝试在理论上是可行的，但我们必须准备面对重重困难；并且要清醒地认识到，虽然实验中涉及的各种反应都没有离开物理化学的范畴，但真实情况是这般复杂、微妙和棘手，所以只有在个别时候，只有在最简单的情况下，我们才有可能成功地模拟自然对象。斯蒂芬尼·勒迪克和其他研究人员寻寻觅觅、上下求索，试图用人工方法产生类似生物中的那些形态；我们现在这个企图只是这项范围广阔的研究工作的一个明确部分。<sup>9</sup>通过化学或物理实验，我们得到了类似的构形，例如类似于细胞核分裂的现象、六边形的细胞，又或者类似某些特殊细胞或胞团的胞聚，这样，我们的确证明了本书要阐述的主题，亦即物理力能够产生特定的生物形态。但这绝不意味着我们可以认定我们在实验中讨论的物理力不仅仅类似于，而且就是在自然界中起作用并产生我们成功模拟的那些结果的物理力。目前，我们的探索是有限制条件的，而且是分明简化了的；我们首先要做的是以纯粹的化学手段得到纯粹的化学结论，因而，对实验的阐释少有偏歧。

### 分子不对称

当我们发现，我们研究的是化学成分和生命体在特定组合下形成的形态，这些形态不仅是典型的和可以识别的，而且与

同种物质在其他条件下形成的形态有所不同,这时,我们的脑海中会联想到我们的研究主题和有机化学家的某些合成问题存在一定的相似,即使实际上两者之间还是有着不小的差别。无疑在针突及固结物的肉眼形态和单个分子的假想形态之间不仅有大小的差别,而且还存在本质的不同。但分子形态是一个非常重要的概念;从维勒(Wöhler)时代起,化学家不仅成功地合成了许多与生命物质存在独有联系的物质,而且还努力去解释某些自然界中的“非对称”物质——葡萄糖、苹果酸等等——的分子形态。这些物质在人工合成时没有旋光性,但我们的确发现生物体内的它们可以使偏振光平面改变方向(溶解状态);因此右旋糖和左旋苹果酸是司空见惯的植物代谢产物,但在自然界中绝无右旋苹果酸和左旋糖的踪影。正如巴斯德在80年前指出的,<sup>10</sup>这些物质的旋光性取决于组成分子的右旋或左旋形态,分子的不对称在晶体集成物中产生了相应的右旋或左旋(对映形态)。显然这属于有机化学或者生物化学的范畴,但并不是说形态学家对它就毫无兴趣,因为形态学家要探索对于每一种特定物质,大自然是如何惯于把它们分子造就成右旋或左旋的单向形式。这种现象当然有它的偶然性,正如加利亚尼(Abbé Galiani)所言“大自然的骰子是陷阱”。

这个问题和我们要详细探讨的直接主题相差甚远;尽管如此,它与有关生命现象的一般形态问题还是存在一定的相关性,作为历来争论不休的一个话题也自有其历史意义。据巴斯德所言,在生命现象和无生命现象两者诸多最本质的差别中,自然物的分子不对称和人造物的分子对称问题就是其中之一。进而,他提出“这也许是当前(1860年)唯一可以将研究无生

命物质和有生命物质的两种化学区分开来的界线。”大约四十年后，姚普（Japp）在一篇著名的演说<sup>11</sup>中继续并发展了同一主旨，我相信这种区别在许多化学家的心目中都是举足轻重的。“我们得出结论”，姚普教授说道，“正如巴斯德坚持认为的，单一不对称成分的产生或从对映形态混合中的离析，正是生命独有的优势。只有生物体和提出不对称概念的智能生命才有这个产物。只有不对称可以引起不对称。”这最后的几句话（对化学家和生物学家来说，这几句话千真万确）正是困难的症结所在。

### 海绵的骨针：三射形态

钙质海绵的骨针有三射的，三根辐条常常彼此斜交成近乎相等的角度；某些情况下，其中两根辐条几乎成一直线，与第三根成直角。<sup>12</sup>它们并非一直位于同一平面之上，而往往彼此斜交成一个在显微镜下也难以精确测定角度的三面角。在三根辐条之外常还有第四根辐条做补充，这第四根指向四面体的另一个角，和另外三根近乎成等角。钙质的骨针主要含有以方解石形态出现的碳酸钙，还有（冯·埃伯纳言）碳酸钠、氧化镁、硫酸盐和水的混合物。同样也是埃伯纳的看法，骨针中不含有机物质，不论是轴纤维形态还是其他一切形态皆是如此；之所以有类似轴纤维的分层出现，是由于各种不同成分的“混晶化”。就偏振光下所见，骨针是一种真晶体，所以它的存在和形态主要源于晶化的分子力。但它的轴不能称为晶轴，它的角度变幻不定，其形态不仅不同于，甚至随便哪方面都与方解石可以晶化成的无数多晶形找不出相似之处；事实上，骨针是一

种受限制的晶体,是在由周围的海绵细胞或结构性囊泡组成的框架中成长出的晶体。

我们已经研究过三个、四个甚或更多细胞或泡状物在表面张力作用下聚合的方式,它们的构形在外形上类似于机械压力均匀分布时的产物。虽然这些研究还只停留在基础阶段,但对我们来说已经足够了。我们还知道表面能会引起某些化学物质的吸附,首先出现在角上,而后是各条边,最后才出现在胞聚的界壁之上。在这种聚合体内形成的针突萌生于四胞室的聚角处,而后沿邻边发展,最后(理论上)形成蜂巢结构中呈现出来的典型形态,一点四射线,四根辐条彼此成大致 $109^\circ$ 的等角。经常形成的正是这种“四射”骨针。

如果我们的视线仅仅聚焦在平面的胞聚或说是这么一个胞团的外层面,则我们要对付的只是简单的六边形结构。在平面聚合中,我们看到胞室三三会聚;如果胞室大小相同,则直线形的中隔组合成正六边形;而当胞室不一般大时,中隔会弯曲,组成不那么规则的多边形。同样,胞团外层面的骨性分泌物也始于聚角处,而后沿胞室边发展,最后形成四射骨针,(典型情况下)辐条相互成 $120^\circ$ 的等角[图48(f)]。后面这种胞室大小不等的情况很容易产生变形。相邻胞室的表面张力不等可以导致这种结果。作为一个特例,当一个针突恰好形成在垂直于胞层的平面上,三根辐条之一位于两个相邻胞室之间,而另两根与胞室和周围介质的接触面连在一起,此刻,系统表面往往会发生巨大变化;这种时候(与我们在前面探讨过的细胞形态如出一辙),我们得到的针突就会有两个等角,另一个角则和它们不等[图48(a)、图48(c)];并且,两根外面的

或者说表面的辐条往往会显著弯曲。当系统中的各个胞室不再是一致大小，而且相应地也不再具有系统的六边对称时，不仅会背离针突等角的情形，而且辐条也会出现弯曲。最后，尽管我们说辐条相交成一定角度，实际上这个观点只适用于辐轴而非辐条本身。因为假如四射骨针成长在三个并置胞室的间隙中，显然骨针的侧面会向内凹进，因为三个相邻等圆之间的空隙是一个等边的曲边三角形；即使骨针不是沉积在三个胞室的间隙中，而是产生在界壁的最厚处，我们仍须记起各个界壁之间的交角并非真的轮廓分明，交角总是由一层沉积物质（量多量少则因流性而有所不同）弥合成圆弧状，成为普拉托的垫圈状。在毛壶属 (*Grantia*) 四射骨针的任一实例中，或是在海克尔 (Haeckel) 栩栩如生的图画系列中，所有这些形形色色的构形都可以找到各自活生生的例证。

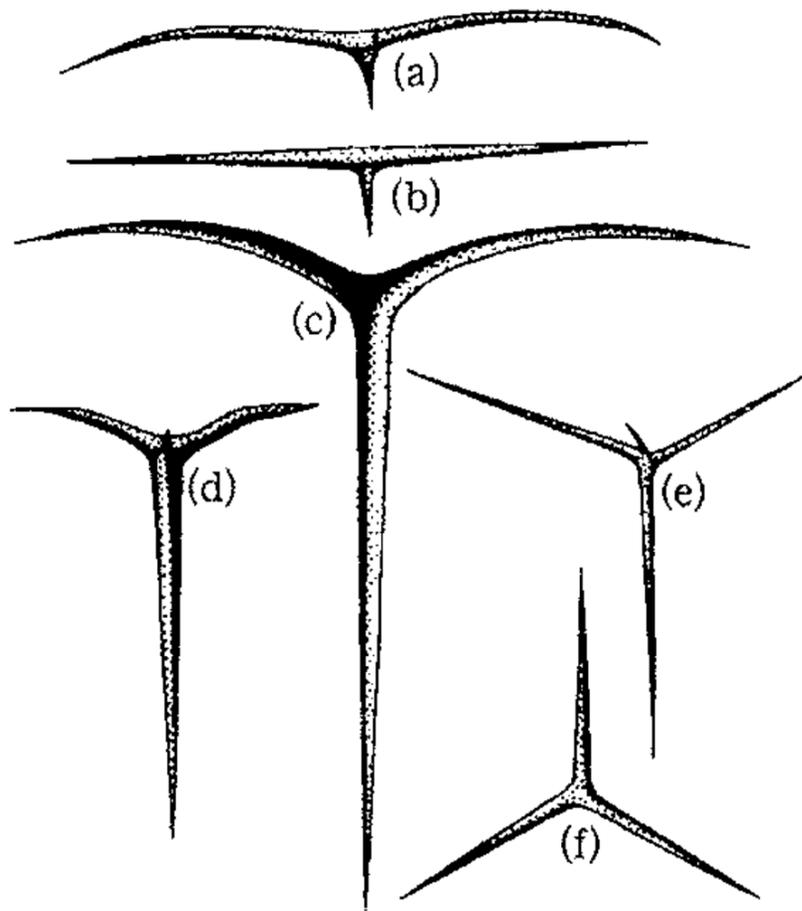


图 48 毛壶和其他钙质海绵的骨针。仿海克尔

对四面体或四射骨针 [图 48 (d)、图 48 (e)] 无需进一步详加解释。因为正如三射骨针对应着三个相切的胞室一样，四射骨针对应着四个胞室的立体会聚。四胞室聚合成一个四面体系统，有四条边，每条边上会合了三个面或界面，四条边斜交成 $109^\circ$ 左右的等角——米拉尔迪角。即使在只有一层胞室或是胞室的表层情况下，如果骨骼的发端处与所有的接触边都有连接，我们得到的（在完整典型的例子中）也是一个有四根辐条的骨针，一根直辐条对应着三个胞室的结合线，另外三根（弯曲的）辐条则对应着系统面与三个胞室相会的三条边。

### 骨针形成的机理

但是，骨针形成说的这个物理学答案如果要让人信服，就必须找出某些物理动因来解释为什么固体物质恰好出现在细胞的连接处或界面上，找出制约并让它们按照细胞间或界面间的接触模式成形的力。我刚才叙述的关于针突形状的物理或力学理论要归功于德雷耶——该理论最终得仰仗胞聚或泡聚在表面张力之下的形态。但是从这个基本点出发，我们还有另外几种可能的观点可以对该现象详加阐述。

假如我的理解没有错，德雷耶愿意这样假设，生物分泌或排泄的固体物质在细胞间隙累积起来，并且由于细胞自身和系统整体的发育使得细胞之间越来越紧密而受到机械压力或制约。就针突的一般形态而言，这样的解释已经足够，虽然如果采信它就必须抛弃关于系统表面事件的一些假设。但纵使分泌说在前些年似乎非常正确，我们今天却认为吸附现象更能说明事实，这里就有一个适当的例子。在海绵组织中，无论何处，

只要有二个细胞会合，总有一个确定的接触面，相应地也就有了表面能的表现形式；表面能的丰度在接触面的连接线或连接边处达到最高值。关于海绵细胞的微量化学我们几无所知；但（无需涉险对这一过程的化学细节做何假设）我们可以确信，某些物质集中，最后沉积在细胞的接触、连接线处具有一个内在的概率。换言之，在德雷耶的机械压力使细胞的间隙处发生积聚的观点之外，在渗透压下，发生在包围相邻细胞的表面膜上和膜内，尤其是这些膜会合、相交的边线处的吸附集中，也是一种备选的形成说（而且在我看来，这个答案非常可取）。

但是我们可以仰仗的不仅仅只有纯粹化学吸附或者纯粹分子吸附这一种假说。因为从纯粹物理学的角度而言，相邻细胞的接触角和接触边位于表面能的分布范围内，任何物质微粒在进入这样一种界区后自由度都会降低。我们假设有二个相切的肥皂泡；每个皂泡的表面都有细微的泡和水滴在向四面八方滑移；但一旦它们进入通往两个皂泡间的凹沟或凹角的路径，它们的运动自由度就会受到极大限制，几无可能或几无逃出这道凹沟的自由。在钢或者其他金属的显微镜切片上也可以见证类似的现象。同为晶体结构，金属由于同质性欠佳产生网状构造——胶体化学家所谓的分散相和连续相。在一个光滑的切片上，我们很容易就能观察到石墨小颗粒和其他在基质中常见的外来物体聚集在多边形网室的中隔和交角处——这是它们在进入界区后经历的自由度减退的直接后果。在各种“分离工序”中，金属微粒被吸入泡聚的间隙，亦即泡室的界壁中，利用的也是这种现象。<sup>13</sup>

我认为海绵的骨针物质之所以集中或聚合在细胞的分界

处,是由于这两种原理的组合,一方面因为化学吸附作用,另一方面是由于物理的准吸附或较粗颗粒的集中;骨针的三射和四射形态与这一假说完全吻合。有些一般事实还有某些特例尚待探讨。针突赖以存在的多孔构造的组织特性或“等级”和我们讨论的现象关系不大,甚至毫不相干。有些情况中(除海绵以外),它们可能仅仅就是细胞内细胞质网组成的一个个小泡,至少原生动物中糙内管虫(*Entosolenia aspera*)就是这个样子,麦比乌斯(Möbius)描绘其单个细胞内的多孔状细胞质中有许多微小的四面体状针突,表面或凹或凸。棘皮动物的针突萌芽时可能也是这种情况。在海绵中我们有很多变化的条件。有些情况下我们有理由认为骨针生成在真的细胞或组织学单位的边界处;但是大型的三射或四射骨针远远超出了真正“细胞”的大小。我们发现它们呈规则的对称排列,位于“毛孔”或“纤毛室”之间,其形状也和这些大的圆球状构造的形状和排列一致。

并且,成年海绵的大型骨针可能不仅大大超出真正细胞的范围而且也越过了纤毛室的边界,有时甚至任意突出了海绵的体表。这一点在我们的假说中并不矛盾。因为我们已经看到。骨针无需显著改变形态就可以通过一层又一层钙分子的沉积或结晶继续生长,即使在人造溶液内也是如此;我们有理由相信,在海绵组织中,即使一组典型的细长三面或四面辐条的形态已经建立了很久,也可以在沒有大幅改变骨针的对称性的同时继续上述过程。

至于放射状骨针必定起源于一个单一结构还是可以发端于不同的几个小聚合点,这对我们的假设并无大碍。米尚

(Michin) 揭示至少有些时候骨针存在多个发源点。他告诉我们，骨针一开始是三根彼此分离的小棒，各自生成于两个姐妹细胞间的空隙中，而这两个细胞本身是三个一组细胞中的一个分裂产物；这三根小棒在还非常幼小时就已经融会在一起了，此刻整个针突只有 1/200 毫米长。有趣的是在这个阶段，骨针并不是晶体；但新添附的钙质很快就会以晶体形态沉积下来。

这一观察结果不仅为先前骨针成形的力学理论设置了障碍，而且和德雷耶的观点也不一致。在德雷耶看来，骨针必定起源于一个中心晶核，后者和三个相邻细胞的交会处，或是它们中间的空隙重合。但当我们引入吸附的观点，难题就迎刃而解了；因为凭借吸附作用，沉积发生在同一曲面系统的不同部分就变得非常合理，而且很好理解；并且如果细胞是在彼此的界面尚未延展交角并构成多边腔室之前会合，骨针自然就必须

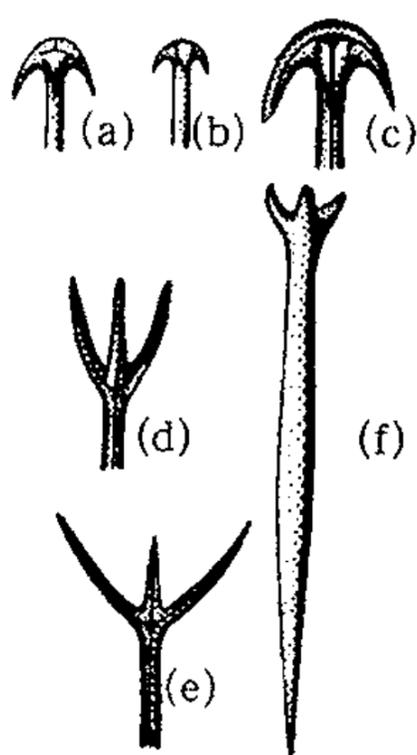


图 49 四射海绵的骨针。仿索拉斯 (Sollas): (a-c) 后向三叉骨针 (anatriaenes); (d-f) 前向三叉骨针 (protriaenes)

先以分离的支或条状面世。

在四射海绵中，骨针是由非晶形的硅石或蛋白石构成的，上文述及的主要的骨针类型都有或者大多都有表现，但正如这一群的名称所示，尤以四根辐条组成的四面体骨针最为多见。有一种频频出现的骨针类型是一根辐条发育得最好，而另外三根辐条则是从主辐或轴辐上等角分叉出来的小支。德雷耶认为这种情况多半是一组四个胞室，其中三个同样大小，而第四个不仅小得多，且还高高在上，居于三个胞室之间。有时候我们还会碰到类似的一大三小四根辐支的情况，但三根小支是向后弯曲的，如图49 [(a) - (c)]。这种类型，除开另外一个更重要的差别，即它们只出现在长轴的一端而不是两端，余者都和我们曾经解释过的可能在卵圆形的腔室内发育的那种类型非常相似，骨针的分支受到卵圆形腔壁的制约。但我们这里讨论的骨针的发育环境更有可能是三个相等并有点细长的或柱状的胞室或腔室，长轴辐对应于它们共同的切边或切线，三根短辐条则各自位于每两个相邻细胞间的表面凹沟内。

### 海参纲动物的骨片

正如在一个胞室的束缚中形成小小的S型针突一样，在海参纲动物中，我们也发现了海绵中存在的那种大型四射骨针。和海绵的骨针相比，海参的骨片没有那么匀称，要粗糙一点，而且有些海参的骨片形态在海绵之中没有，但绝大多数海参的骨片和海绵的骨针存在明显的、惊人的共性（图50）。

海参纲锚参 (*Synapta*) 的骨片非常独特，居然会有一个小小的锚围绕着一个有孔的锚板转动或者随之转移，颇让人费

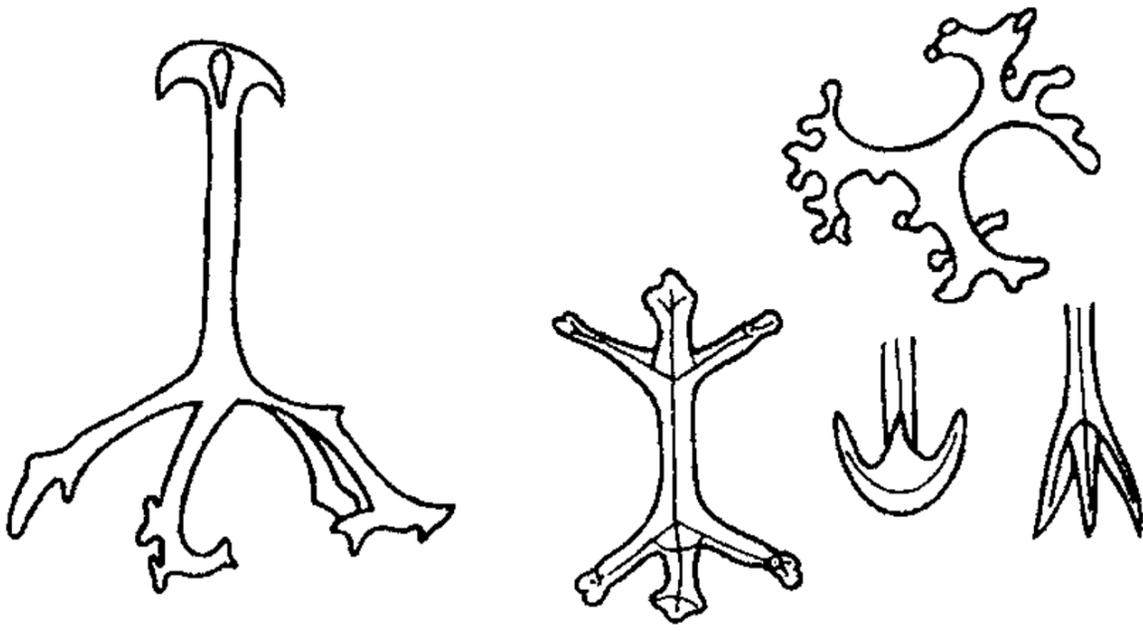


图 50 各种海参纲动物的骨片。仿泰勒 (Théel)

思量；但我们起码可以解答其中部分的疑难。我不知道这种铰合是怎样形成的，或许类似我们猜想的拂子介 (*Hyalonema*) 的“两盘体”形成反折辐条的方式，但有孔的锚板则要好理解得多。每个锚板一开始都是一小群细胞，吸附作用使得钙质沉积在它们的界壁中，成形后锚板上的孔洞则对应着形成锚板的细胞。致密组合导致六个细胞团聚在一个中心细胞的周围，锚板的常规形式就表现出这种六角构型。钙质锚板一开始是一根小棒，两端开叉再开叉，以同一种必然的三结模式进行。小锚是先形成的，而后再添加了下面的小锚板。锚板最初的骨片萌芽可能和锚柄平行也可能横过锚柄。<sup>14</sup>从物理学的角度看，细胞群中的细胞如何排列似乎纯属偶然；但这种方向的不同却会令形成的锚板存在对称性上的差别。动物分类学家一度就是利用了这个差别区分了 *Buskii* 锚参和另外两种常见的“种” (*S. inhaerens* 和 *S. digitata*)。后两者的主要区别就在于锚板上的孔洞数，亦即形成锚板或骨片的那一小簇细胞的平均数目不同。在很多甚至可能是绝大多数其他海参纲动物中，骨片也是

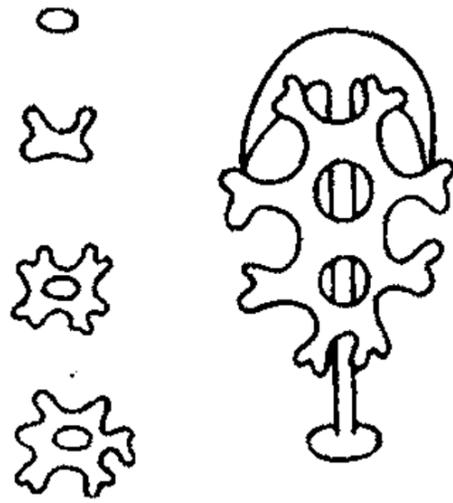


图 51 锚参的锚-锚板的发育。仿西蒙 (Semon)

由小型穿孔的锚板或篮状物组成的，发育方式也一样；细胞或腔室大致紧密组合，从而形成大致对称的排列（图 51）。

### 六射海绵的骨针

尽管六射海绵的六射硅质骨针可能是迄今为止整个种群中形状最规则、最美妙的骨针，但却难以解释，德雷耶也承认自己对这种形状的成因一筹莫展。<sup>15</sup>但我们或许可以这么解释——虽然这样做也只能稍稍降低一点难度，形成骨针的腔室不是以所谓的“致密组合”形式而是以线形串联方式排列的；这样的排列再经过腔室的相互挤压，我们就会得到正方形而不是六边形的图案；腔室的立体形态也不再是十二面体而成为立方体或平行六面体。的确存在这种情况。不是表现在（组织学意义上的）单个腔室，而是表现在造成六射骨针主体的较大的单位或胞室。如此这般，在线形或立方形的胞室串联中形成的骨针，对应于立方体系统中的角和邻边，会有六射趋势，就好像在前面的例子中，骨针形成于一个六边形或菱形十二面体的系统中，对应于该系统的角和边形成四射或四射形。

尽管六射骨针的排列（这很难确定）和海绵的组织与腔室有关，但至少我们清楚一点，无论骨针是彼此分离还是融合为

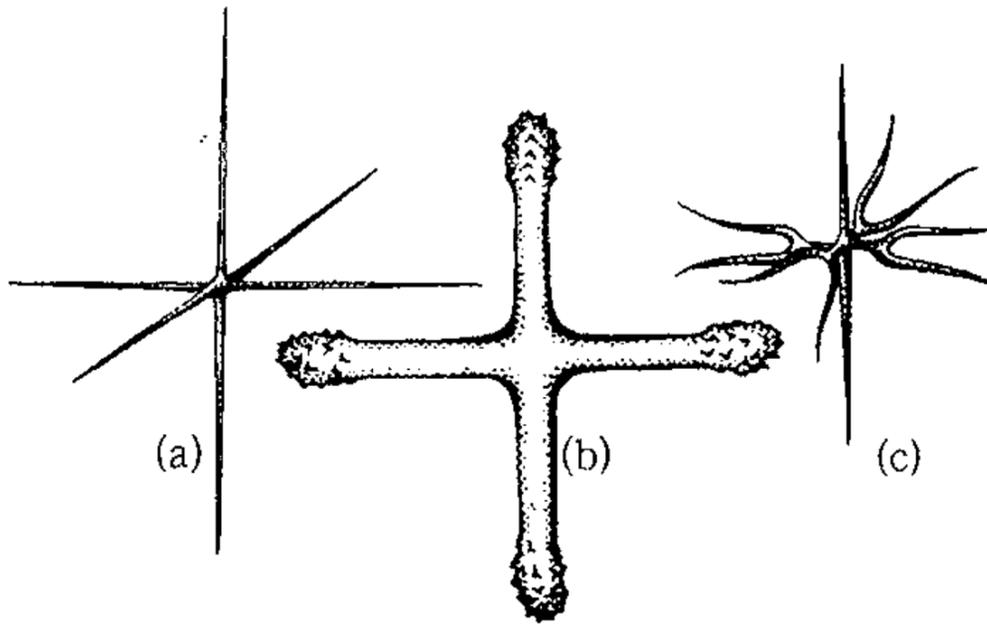


图 52 六射海绵的骨针。仿舒尔茨 (F.E.Schultze)

一个复合的骨骼，它们都表现出和立方体系统相适应的对称的空间分隔方式，而不是四面体系统表现出的致密组合形。<sup>16</sup>

在组织学意义上，这种情况有一个胚胎学上的著名现象可为佐证。卵细胞分裂时，细胞有线形萌生的倾向；这样，至少在相当一段时间内，在几次连续的细胞分裂过程中，细胞总是保持整齐的一排排队形。胚胎学家把这样的排列方式称作分裂的“辐射型”。<sup>17</sup>但据说“螺旋型”分裂是这样的，一旦第一道水平沟把细胞分成上下两层，那些“上层细胞就会围绕垂直的轴旋转，以此实现相对于下层细胞的移动”。<sup>18</sup>无疑，整个过程明显就是物理学家熟悉的“致密组合”。这是洛德·开尔文称为“趋性问题”的一个非常简单的例子。它纯粹是系统的刚性问题，是在部分组成细胞之上的运动自由度问题。至于这种趋势会否以及在多大程度上将逐渐演变为最紧密的或说是最小势

位，则有待观察。

## 自然选择和针突

我们现在要讨论的海绵骨针的形态起因问题，因为它曾经被生物学上的不同流派从各自独特的视角反复辩论过，所以愈显重要、倍添趣味。海克尔发现在海绵骨针的形态中存在他的“生物晶化”说的典型例证；他认为这些“生物晶体”代表了介于无机晶体与有机分泌物之间的中间体；认为“在碳酸钙的结晶努力与合胞体融合细胞的形成活动之间达成了妥协”；碳酸钙的半晶体状分泌物“被自然选择用来做了‘针突’，以此架构骨骼。然后，通过适应和遗传的相互作用，在生存竞争中变形、分化出百态千姿”。<sup>19</sup>海克尔这段文字到底想表明什么含义，我还没有琢磨透彻。

舒尔茨摒弃了所有基于晶化的理论，认为不论是否晶体，针突都会发育成同样的形态；他在骨针的形态和排列中只看到对目的的“最佳适应”，即支撑和强化海绵多孔的体壁，在这些骨骼成分的性质中清楚地看到了“功利”的证明，理当将它们归因于自然选择。

我们看到，索拉斯和德雷耶以各种方式导入了物理成因说——海克尔本人在讨论某种骨针时也有异曲同工之处。他假设骨针的位置是由于水流不断穿行所致；顺带提一句，如果我没有会错海克尔的意，他即使这么说也并不意味着他对一个直接物理成因的承认，而只是认为有一个通过自然选择的巨灵之手表现出来的物理原因。<sup>20</sup>索拉斯偏重于把“最小阻力路线”当作决定发育方向的因素；而德雷耶则更详尽地讨论了在由海

绵腔室、组成细胞或细胞质的微小结构构建的多孔组织中，发育中的骨针所承受的张力和压力问题。但就本人管见所及，他们之中没有哪一个对生物学的既定准则产生过丝毫的怀疑，都把这样的构造当作真正生物物种的特征，视它为血缘和亲缘近似的标志，以及追索和破译全部地质时期进化遗传的证据。

米尚在一篇著名的文章<sup>21</sup>中站在舒尔茨一边，并且说明了他对索拉斯和德雷耶等人的观点持异议的理由。例如，他指出所有的细胞质都含有许多“小颗粒”或微粒体，后者存在于一个泡室结构中或者卡在网状构造的结节处。然后，他提出，假如这些微粒体和骨针的形态都是由身处的位置决定的，而它们的位置是相似甚至完全一样的，则微粒体也应当具有骨针那样的形态。“如果泡张力在其他时刻都不能令结节处的微粒体获得四轴形状，那为什么它可以使骨片变成这种样子呢？”答案并非遥不可及。如果“力学”假说中谈到的力只是固体之间的“机械压力”，那么我们真的可以料到夹在相撞球体之间的任何物质都将变成四射或“四轴”型。但这个结论并不意味着我们能把这一现象归因于表面能。具体物质的具体特性导致了结果的千差万别。我们无法由一物去证明另一物；吸附引力作用于一物，但另一物可能完全处在引力的影响之外；如果我们发现，当细胞质的小颗粒浸没在流性更强的细胞质中时，这些颗粒（可能，从它们的形状上可以看出）本身有更大的表面张力，它们朝向相邻泡室的运动方式完全不同于早先的钙质或硅质集成体在胶体中的运动模式。米尚教授说道，“骨针的个体发育表明它们规则的形态是一种种系发育中的适应性变化，遗传使之固定下来、代代相传，作为先知先觉的适应变化出现在个体

发育的过程中。”又，“骨针形态是满足海绵整体需求的适应性变化的结果，由对各方面的变异进行自然选择所致。”要说明达尔文主义的因果论与形态决定说以及建立在物理学基础上的作为物理学特性的学说之间的根本差别，简直不可能有比列出这几句话（或者如本节开始时引用的海克尔的与之类似的几句话）更简洁、更令人信服的做法。

最后，丹迪（Dendy）折衷了一下，在承认海绵骨针中的大多数“很大程度上是纯粹物理条件的产物”的同时，他仍然从中发现了“极高的分类学价值”，它们是“种系发育史的标志”，“其他办法似乎无法解释这个事实，即我们真的可以把这样的渐进系列的不同形态进行分类。”同时，他相信“绝大多数的骨针特征似乎都是非适应性的，骨针的形态之间没有生存值大小的区别，这已经成为一条规律”，“自然选择恩待有利的变种，但和这件事却没有多少干系。”<sup>22</sup>

多年以来，有关世系和遗传证据的探索一直主宰着形态学，而且盘踞了两三代博物学家的思想空间。但我们似乎更容易看清，渐进的或连续的形态序列有其物理原因，非常相似的形态可能属于生物学上关系很远的生物，总之，单纯依靠形态上的相似性探究时间进化以及血统和遗传关系，是虚妄的和靠不住的。

### 放射虫的骨骼

虽然站在物理学的角度看，海绵的无机骨骼这个主题非常有趣，但如果说我的讨论显得仓促了一点，这有几个理由。首先，尽管该现象的一般趋向已经很清楚，但我们必须承认还有

许多内容仍然未能有效澄清，争议颇多。其次，即使我已经展现给各位的物理学理论屡屡与胚胎学家给出的骨针发育的解释发生矛盾，也有悖于这些解释体现的流行生物学理论；但这些解释的细节并非本书讨论范围。最后，我们发现采用同样的物理学原理可以更清晰、更有把握地阐述另一群动物，它们就是放射虫。

放射虫这群微小的生物其形态或“种类”可谓丰富之极。我不知道博物学家一共记录和定义了多少种放射虫，但是大约在50年前，这个数字据说就已经超过了4 000，分成700多个“属”，<sup>23</sup>虽然近年来这个数字有减少的趋势。放射虫除开形态异常丰富多彩以外，其他的多样性特征也引人注目。它们在空间上的分布非常奇特，地域界限模糊。放射虫的踪迹遍及全球，最起码是到处都有分布，丝毫没有地理生境受到特殊限制的迹象；有些放射虫出现在两极地区，有些生活在海洋的暖流中，有些则选择了寒流。它们的时间分布也不明晰，以至于有人断言“从寒武纪往下，各科乃至各属的放射虫都和现有的活体完全一样”。最后，绝大多数动物都存在某种在本地占数量优势的种类，但是在放射虫中，除开某些大型的“集群形态”可能具有这种情况，我们很少发现这个现象。相反，在一小撮深海的淤泥或是地下的“放射虫土”中，我们可能会找到几十种乃至几百种不同的放射虫形态。此外，虽然放射虫的骨骼相当细小，而且与它们栖息其中的“单细胞”生物比较结构还相对简单一些，但它们委实精美复杂之至；这些复杂形态具有的非同一般的几何规则性也让人叹为观止。

## 与雪晶体的相似性

所有这些讨论似乎都在为我们提出某种物理上的因果假设作铺垫。这些迷你的骨骼令我们想起诸如雪晶体（它们形态多样、异彩纷呈、变化无穷）之类的事物，而不是各种构造满足功能需要、分布一致于适应特定位置的动物骨骼。尽管如此，人们还是不辞辛劳地要把“生物学意义”赋予这些精致的构造，希望有一天能够更彻底地认识它们的实用主义特性。<sup>24</sup>

恩斯特·海克尔记录、绘制了数百种放射虫的骨骼，同样，物理学家也描绘了几千种不同的雪晶体形态。<sup>25</sup>雪花形态繁多源于一个简单的晶体形态的对称重复——这是柏拉图的多之中见到一的绝好例证。另一方面，放射虫的骨骼则把自己无穷无尽的变化圈定在极薄的泡团中某些面、角和边的组合。横亘在这两者之间的鸿沟显而易见、发人深思。

开普勒曾深入仔细地研究过片片雪花，尽管他说关注这种琐事实实在有如苏格拉底测量跳蚤的弹跳高度。据我所知，首次绘制雪晶体图的是多米尼克·卡西尼；如果这位伟大的天文学家对这些图画还满意的话，它们说明了物理是如何滞后于天文

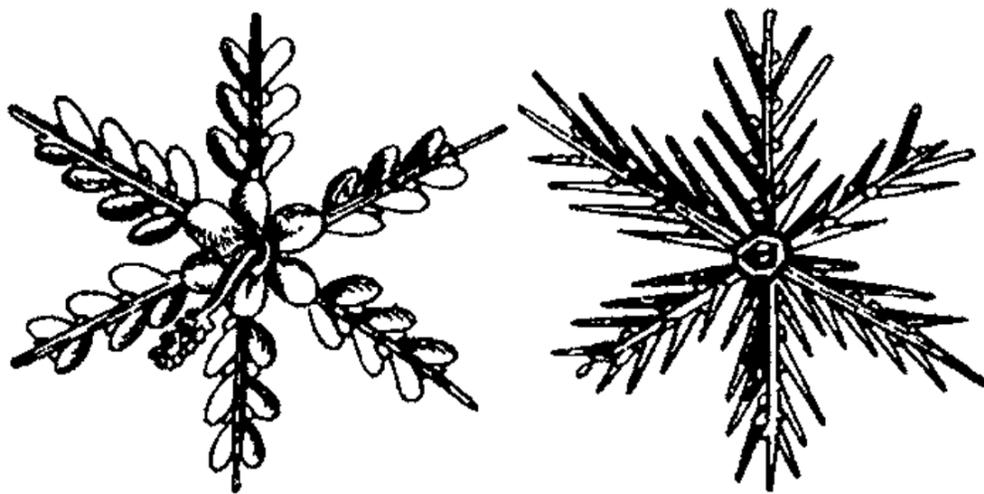


图 53 雪晶体或“雪花”。引自多米尼克·卡西尼(约 1600 年)

学的。这些图画始于卡西尼的侄子米拉尔迪研究蜂巢的年代；再一次说明了米拉尔迪对蜂巢的测量是多么粗糙。

晶体不在本书讨论的范围之内，但是雪晶体以及其他所有的晶体告诉了我们许许多多关于形态的内容，关于形态的多样性、形态的美和形态的本质。首先，雪晶体是正六边形的片状或细长的棱柱状；亦即，雪晶体的上下两面都是六边形，六条边成 $120^\circ$ 的等角。以此作为变化的基本型之后，造物主在这个最初的六边形上添加了无数同样的片或棱柱的组合，它们的角度都一样，只是边长不相等；无论造物主如何巧手装帧、修饰每一个组件，它们总是围绕六边形的三根轴保持完美对称。似乎这些雪晶体[如塔顿（Tutton）所言]正是肉眼可见的空间晶格构造的证明。

雪晶体的美在于它非常规则和对称；但它也是同一型的众多变体的组合，它们无一相同却又非常相似，我们在赏心悦目的同时更是啧啧惊叹不已。这正是日本画师在一簇灯心草或一丛翠竹中，尤其是风吹草动、扶摇有致之时发现的独特之美；这也是（我们见过的）花枝从含苞待放到黯然凋谢的各个阶段之中展现出来的美。

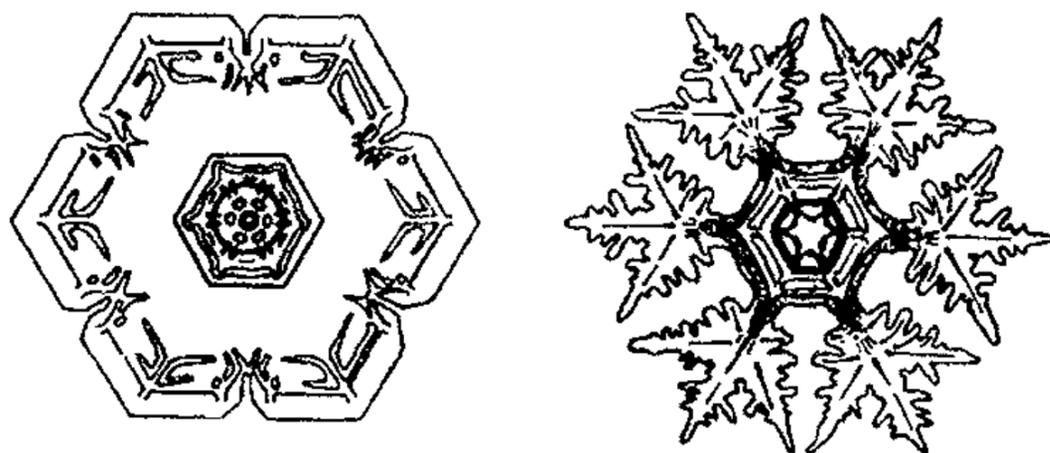


图 54 雪晶体。引自本特利 (Bentley) 和汉弗莱 (Humphreys), 1931

雪晶体越是复杂,它内含的小气泡和小水珠越是令它美不胜收,这些气泡和水珠的对称形态与排列非常奇特而且往往令人困惑。<sup>26</sup>最后,我们屡屡发现,雪晶体在稍微融化后会锐气大挫,没有那么棱角分明,柔和的轮廓使它更加美丽迷人。

### 放射虫的结构

大多数情况下,放射虫的骨骼由二氧化硅组成;等幅骨虫亚纲(Acantharia)这一大科,可能还有另外一些科的放射虫的骨骼成分却非常独特,是硫酸锶。<sup>27</sup>这两种成分组成的壳体在形态特征上没有什么重要区别;而且这些无机物的化学性质据说也不会影响到复杂的骨骼或壳体的形态,只除开因为硬度、韧性和刚度的不同,它们组成的壳体会比钙质结构来得纤薄脆弱一点。

这个规律只有少数例外,出现在某些放射虫如胶球虫(*Collosphaera*)的中央囊内。<sup>28</sup>约翰尼斯·穆勒(Johannes Müller)(他的渊博知识和深邃见解总是出人意料)<sup>29</sup>评论道,它们与天青石晶体——一种锶和钡的硫酸盐——一模一样;比奇利发现的硫酸锶和硫酸钡的类似形态说明它们实际上几乎就是天青石的真晶体。<sup>30</sup>

放射虫的典型形态是这样的。放射虫的身体含有一团细胞质,隔着某种多孔的“被膜”,在这团细胞质的外面还有呈泡沫状的细胞质,后者冒出大量的气泡或液泡,内中充斥着与海水真伪莫辨的液体。<sup>31</sup>根据它们的表面张力情况,这些液泡有可能以一个个独立的小球状出现,也可能组合成多边形的泡群;后一种情况更为多见,这时,液泡大小趋于一致,产生的

多边形网状构造也很是规则悦目。有时候，大量的放射虫单体聚集在一起，形成一个漂浮的群落；其他许多放射虫很有可能只是这样组成集群生物体的一部分，而我们只熟悉它们各自分散的骨骼。

换言之，放射虫身体的很大一部分，尤其是海克尔定名为“胶泡”的外层部分是由一团气泡组成的某种稠黏的泡沫，因为这些小气泡边界明确，有自己的表面现象，所以虽然未必是生物学上的“细胞”，却等同于物理意义上的泡室。我们讨论细胞和组织时谈到的细胞表面和细胞结构的内容也同样适用这些小室，两者所处的条件也差不多。某些情况下，即使像常见的光球虫 (*Actinosphaerium*) 身上的这样简单的多孔物质，我们也可以看到它们与致密排列且后来形成泡状结构的细胞或薄壁组织极为近似，或者说形态相似，即使后者的室壁有时存在轻度的膜硬化。莱迪 (Leidy) 曾经绘制过一些光球虫奇特的身形，它们仿佛小团的泡沫，看上去就是已经死亡的空壳或者极薄的骨骼；<sup>32</sup> 卡努瓦 (Carnoy) 也记述过在某些细胞核内存在几乎完全一样的网状构造，非常稀薄微细，由致密组合的泡系中的间质物质通过吸附或部分固化而形成 (图 55)。<sup>33</sup> 简言之，我们讨论的或正要讨论的又是某种网状物或篮状物，网孔对应着小室或小泡之间的分界线。正是在这些界壁或界膜之中，特别是它们的交边或交角处，表面能最集中，吸附作用卖力工作；这种组合会推出，或者易于推出最小面积法则——界壁彼此成等角，三三交于一边，四边会于一隅。

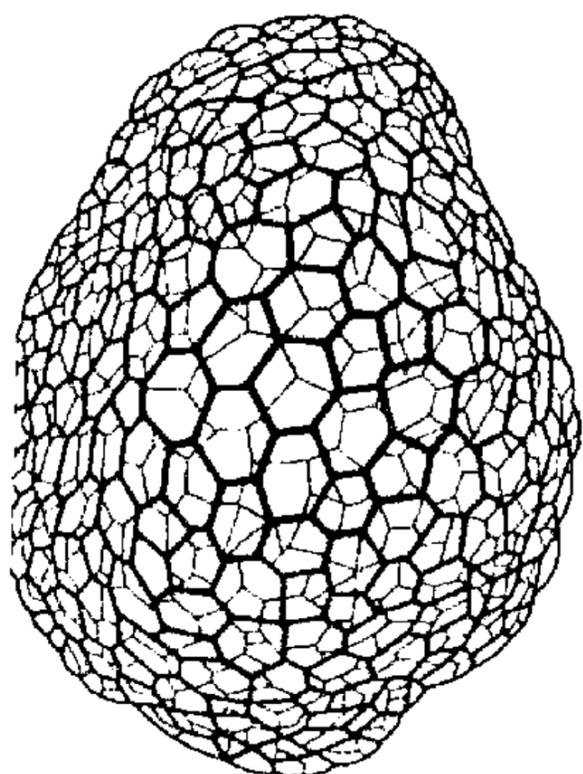


图 55 “原生质网”。仿卡努瓦

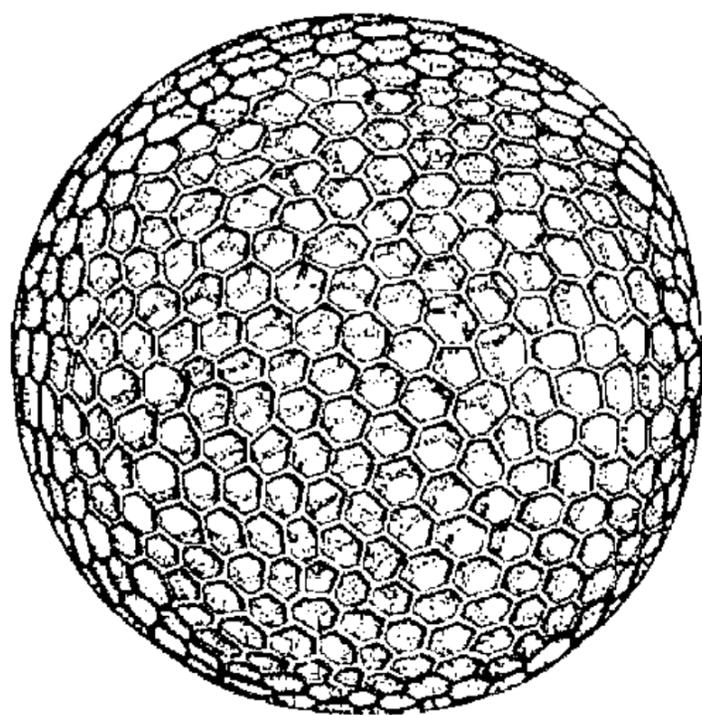


图 56 *Aulonia hexagona* Hkl

## 六边形骨骼

我们假定放射虫的体表覆盖着一层泡沫状的囊泡,大小相等或近乎相等。我们知道这些气泡相互之间的拥挤容易使它们形成蜂巢的样子,或者规则的六边形网状构造,每个六边棱柱未受挤压的那一端有点呈球面形。假定现在在细胞质的表面(与周围的海水相接触)有分泌或吸附钙质的倾向;表面能的分布会使得硅质颗粒积聚在气泡之间的沟隙中,结果就会形成一个由无数细小的柱体组成的精致球体。小柱按照卡努瓦的原生质网样式组成六边形或貌似六边形的网状构造,只是更加坚实、更整齐划一。海克尔在“挑战者号科考放射虫专论”中描述的另一种放射虫(*Aulonia*)的硅质骨骼中,就有这么一个美妙绝伦的中国牙雕球状的球形网篮。

但这里又出了一件奇事。任何六边形的系统都无法包住一块空间;不论这些六边形的大小是否相同以及是否规则,在任

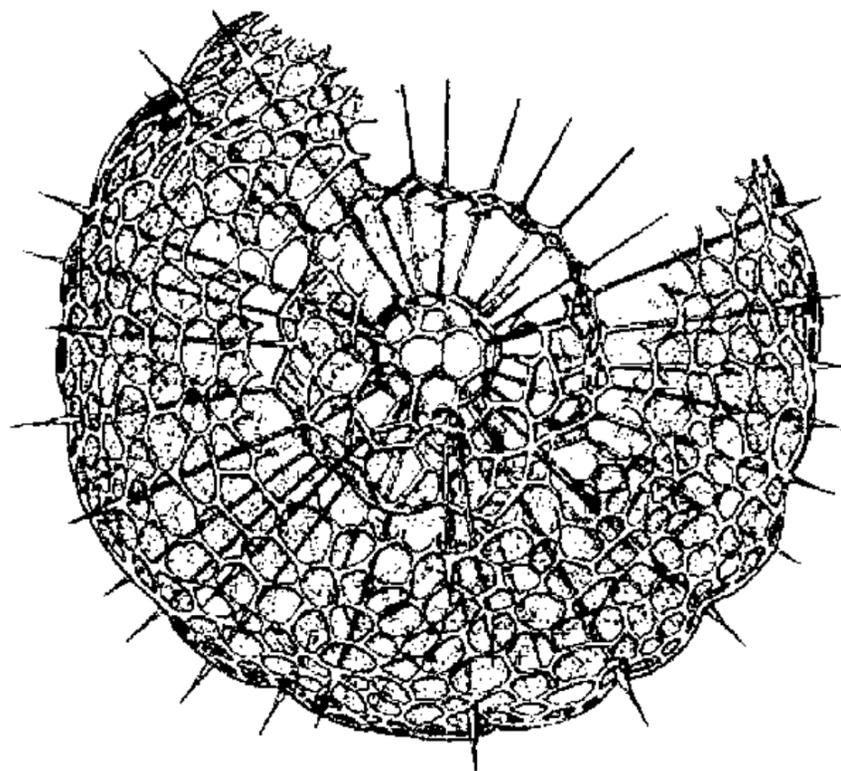


图 57 拱光眼虫 (*Actinomma arcadophorum* Hkl)

何情况下都做不到这一点。欧勒告诉我们，不管是在平面上还是曲面上，六边形的队列都可以任意延伸，只是无法合而拢之。无论 *reticulum plasmatique*（一种放射虫）还是 *Aulonia*（一种放射虫）看似完美的六边形对称都不是我们想像的东西；两者之中的确都是以六边形为主，但还是有相当数量的面不是而且肯定不是六边形。如果细看一下卡努瓦的工笔画，就会发现在这个网中既有五边形也有七边形，事实上海克尔在对 *Aulonia hexagona*（一种放射虫）的简短描述中也说明了在六边形中杂有一些正方形和五边形的面。

这样的构型并不鲜见。天工造物，纵然千变万化，也总有一定之规。在它的许多变形中，有些[如光眼虫属 (*Actinomma*)]泡室的大小不那么规则；有些网状构造不是形成于表面，而是在连续的层面上，构成一个同心球系统。如果硅质不局限在腔室的接合线处，而是延展覆盖了外球面或球端

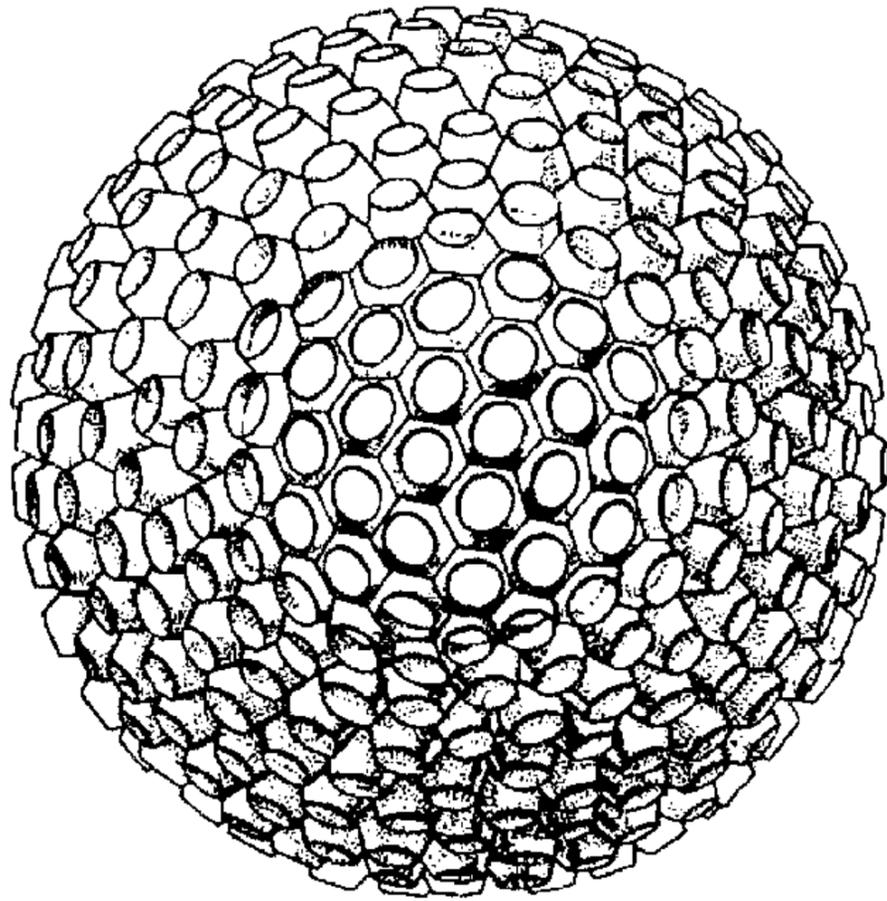


图 58 筛球虫 (*Ethmosphaera conosiphonia* Hkl.)

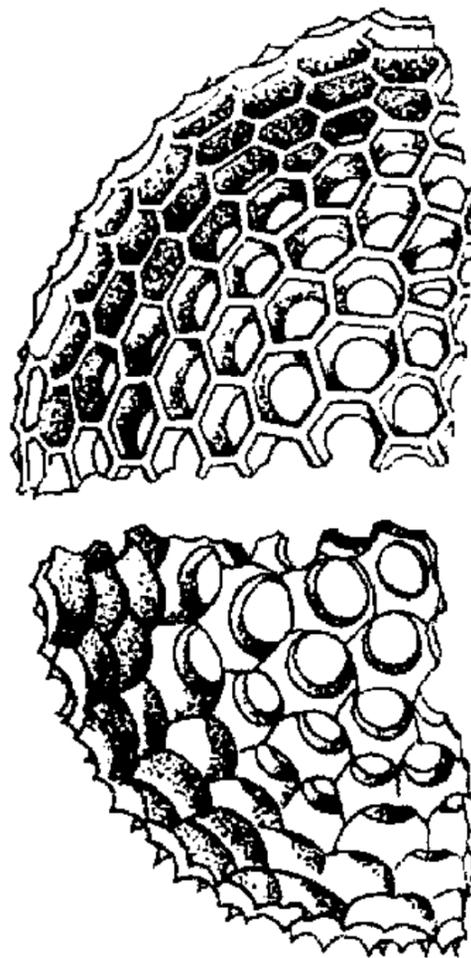


图 59 两“种”空球虫 (*Cenosphaera*): 上图, *C. favosa*; 下图, 蜂空球虫 (*C. vesparia* Hkl.)

的一部分，我们就会见到如图 58（筛球虫）的情形，壳上的孔不再是六边形而变成了圆形，圆孔还微微呈球状隆起；与之相关，*Cenosphaera favosa* 和蜂空球虫中，不断集聚的骨质薄膜从接合边处延展到腔室的界壁物质内，形成一个垂直于球面的膜系统，组成了一个非常完美的蜂巢形状。<sup>34</sup>

在一两种原始的形态如淡水多孔锤虫（*Clathrulina*）中，这样的有孔球壳是由锶骨质状的某种有机物质组成的；多孔锤虫中的某些个体，其几丁质的壳体晶格结构同样规则精美，绝大多数的网眼和海洋中放射虫的硅壳一样，呈现漂亮的六边形。如果说这些迷你的骨骼构造之所以具有独特的形态和特点，不是因为其成分有何特殊，而是因为覆盖在一层泡状构造之上，这是又一个证据（假如需要证据）。

### 其他骨骼构型

我们再假设有另一层腔室或泡室发育自某种类似刚才描述的晶格构造上；骨骼物质往往会垂直于球面发育，亦即沿外层泡室（现在已经被挤压成六角棱柱）三三交会的放射边发育，而不是形成第二个六边形晶格构造。如果移走泡室，剩下的将是一系列放射状针突，从原来的多面体网孔交角处向外伸出，见图 60。进而，这些放射状骨质小棒的外端还会分出几个小支，成三叉形，对应着三个相邻腔室表面的界沟（像我们在前面描述过的其他海绵骨针的情形）；这其实是介于结构简单的小棒或放射状针突与另一个六边形晶格球体完型之间的中间阶段。在诸多情况中还有另外一种可能，即外层细胞质中大而均匀的泡室被小一点的泡室取代，层叠成同心层。此时放射状小

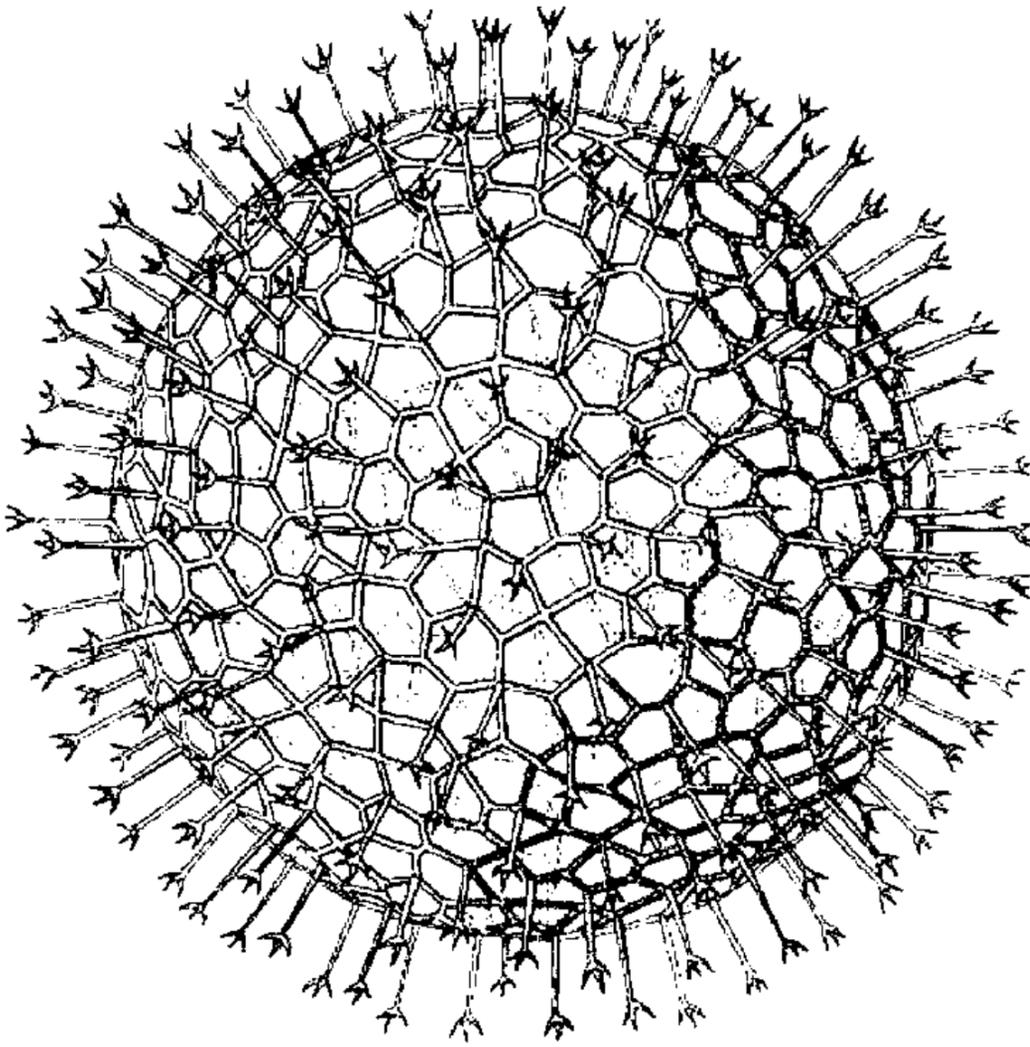


图 60 *Aulastrum tricerus* Hkl



图 61

棒不再笔直，而是弯曲成锯齿状，三个垂直面上的角对应着各连续腔室层之间的交互接触（图 61）。

在所有这些例子中，固体骨骼都被限定在相邻腔室的界线、界边或界沟内，但吸附能会顺着界壁延伸。不仅是有些放射虫，而且在罩笼虫（*Nassellaria*）这一群中都存在此类现象，并造就了精致的、数学上非常美观独特的几何形态。

当普拉托用金属丝做成正四面体的框架，然后把它浸入肥皂水里，他得到了由六个膜面组成的完美对称系统。膜面三三相交于四条边，这四条边始于四面体的四角，终于四面体的对称中心，它们在交点处两两相交成米拉尔迪角；膜面三三交成向内凹的立体角，我们在讨论蜂巢的结构时称之为

“米拉尔迪角锥”。在丽巾虫 (*Callimitra*) 的硅质骨骼中很容易见到同样的结构。只有两点不同,但都不会产生矛盾。骨骼的形态不是直线构成的四面体,而是球面四面体,就像四个相等的泡泡组成的四面体状泡群的边线围出的形态;由于普拉托

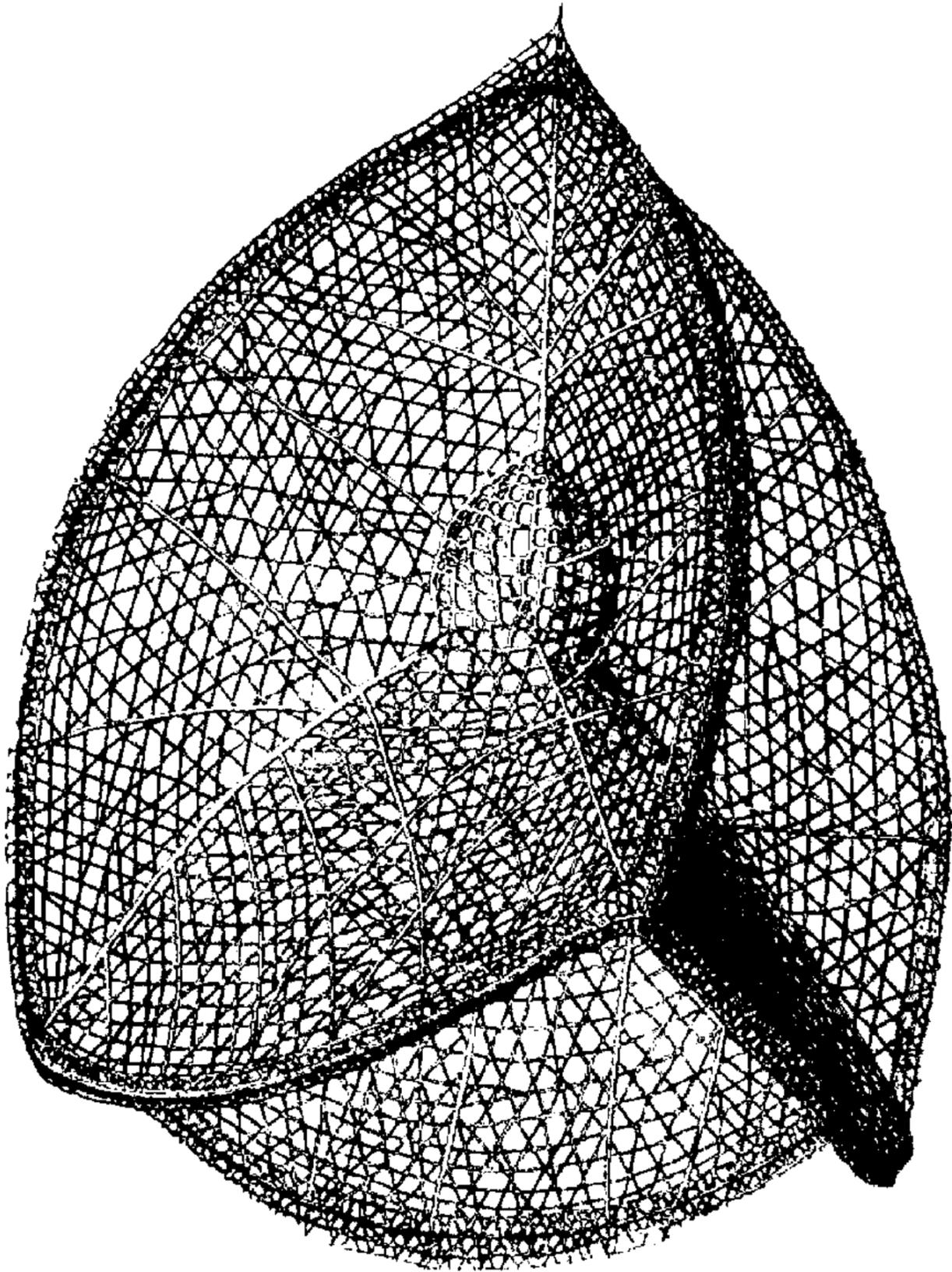


图 62 一种罩笼虫的骨骼,阿格内塞丽巾虫 (*Callimitra agnesae* Hkl) (直径 0.15 毫米)

继续他的实验，在四面体系统的中间吹出了一个小泡，正像这种情形，我们在丽巾虫骨骼中多了一个中央泡。

这个泡的大小是不确定的；<sup>35</sup>但它所处的位置（假如它存在）是一样的，它的四个角也总是构成米拉尔迪角。泡壁的张力和它借以滑动和获得支撑的膜的张力相互抵消，因此中央泡的平面投影图是一个曲边正三角形；只要把这个平面图形变成对应的立体形态，就可以得到我们要阐述的球面四面体（图63）。

这个居于里面的小四面体其几何构造同样简单精致。它的六条边和四个面都是相等的，连结它和外层骨骼的膜都是平面。它的面都是球面，球心在对角处；边为圆弧，余弦值为 $1/3$ ；每

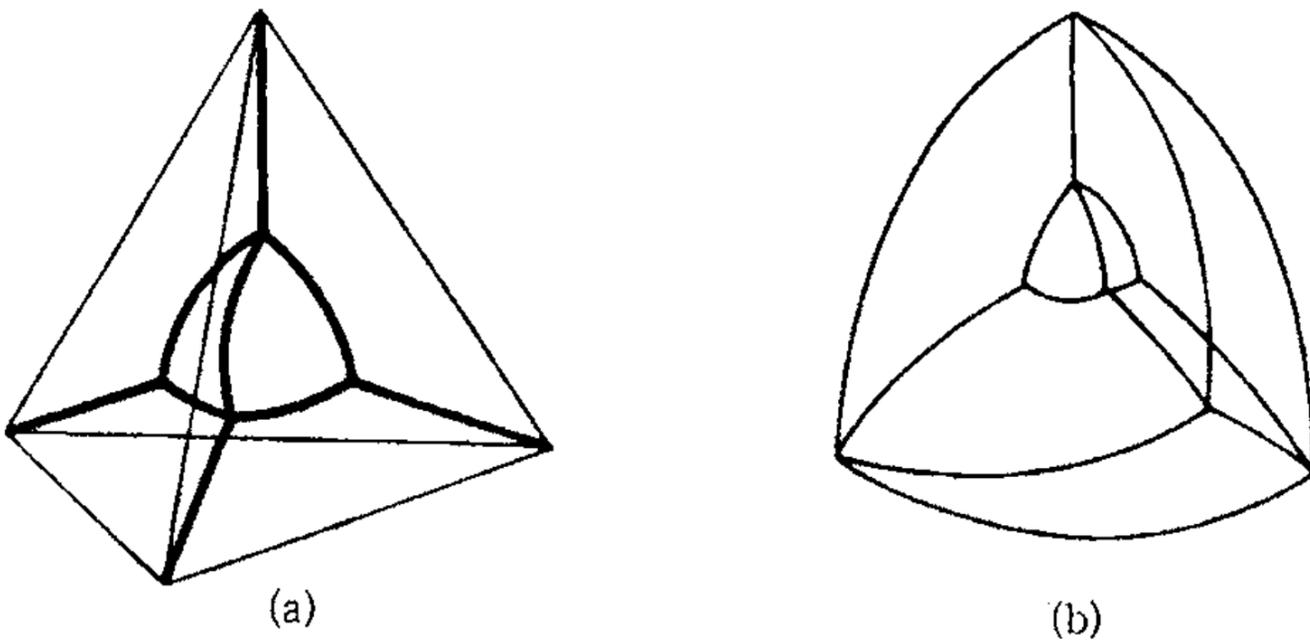


图63 丽巾虫结构图解：(a)四面体框架中悬有一泡状物；  
(b)第一个泡内的另一泡状物

条弧边都在垂直于对面弧弦的平面上，圆心在对面弧弦的中间位置。沿着每条弧边相交的球面交成 $120^\circ$ 的角。<sup>36</sup>

这就是该图形的全部基本几何内容，但其中还有一两点需要探讨一下。

我们注意到，这个小架构的边沿都有所强化或增厚，即使表面其他部分有瑕疵或破裂的迹象，但这些厚边总是完整坚固的。此外，四面体的四个角也不是（像在泡群中）内凹的，而是每个角处都多出一一点东西形成一个小尖头或小尖点。这些并无新意，也没有异常。因为我们已经看到，在边缘，尤其是角上，表面能达到最大——产生两倍于吉布斯环或普拉托垫圈的细胞质性物质的积聚作用以及边线上骨物质的吸附分泌作用。其他一些类似丽巾虫的四面体系统中，骨物质全部沿界边集中，无一覆盖在界面之上：正如在球形放射虫中，骨骼往往只形成于众多腔室的界边之上，因而形成球状的骨骼和六边形的网状构造。被海克尔叫作 *Archiscenium* 的漂亮虫种中，外面的界边消失了，会合于中点的四条边更粗更厚，六个会合的面中只有三个面继续存在。但尽管存在这两点外表上的差别，这种几何形状和丽巾虫的外形在本质上仍然是完全一样的。

也是普拉托告诉我们，正如一个四面体的泡状物可以插进四面体的框架或骨架内，因此一个立方体的泡也能纳入立方体

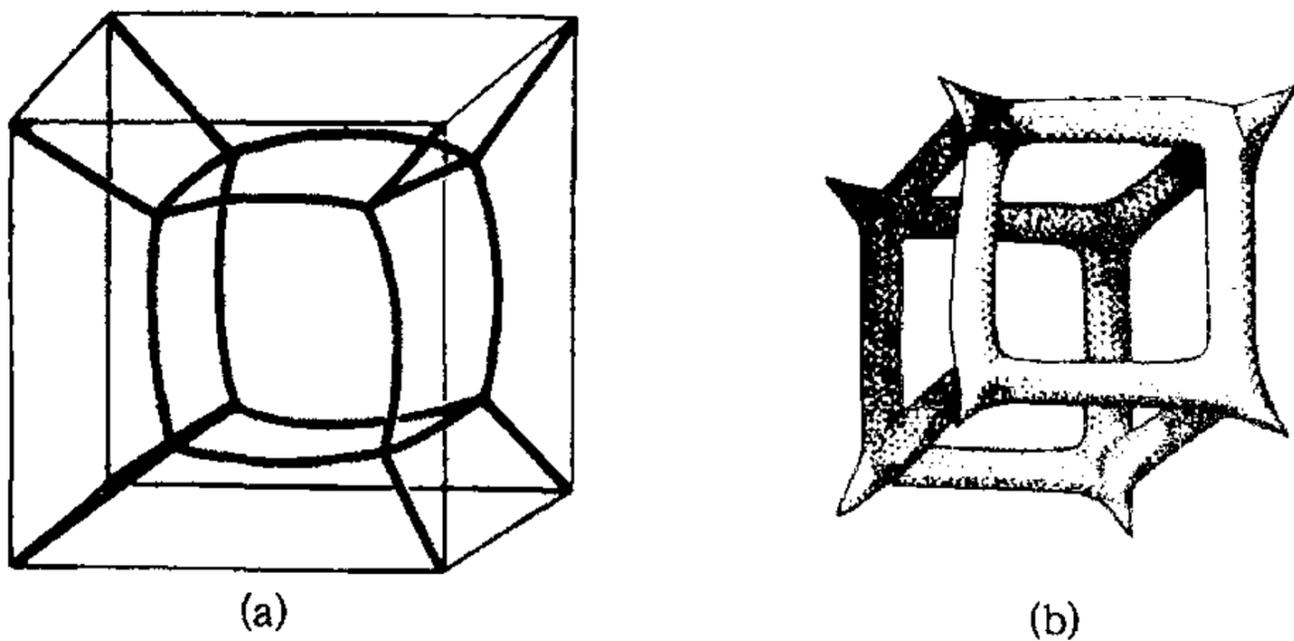


图 64 (a) 立方体框架中悬有一泡；(b) *Lithocubus geometricus* Hkl

的框架中去；这个内部的立方体其各边恰好弯曲到可以在角上形成米拉尔迪角。在海克尔的放射虫中，有一种（他称之为 *Lithocubus geometricus*）与这种内部的立方体泡的构造完全一致；从各个角上伸出的辐条或骨钉是立方体各边的有机构成部分，这些边一度把内外两个结构的角连在了一起。

又，如果我们把金属框架做成等边三角形的棱柱状，然后如前操作，我们可能会看到在棱柱中央有一根连结两端附近两个中心点的垂直棱，每个中心点处都有米拉尔迪图形。但如果我们慢慢缩短棱柱的高度，直到两个结点都消失，此时在图形中央将出现一个水平的平面曲边三角形，三个角处都有四条曲边交成米拉尔迪角。我们也可以插入一个中央泡，这时中央泡取曲边等边三角棱柱的形态。海克尔的 *Prismatium tripodium* 是该形状的翻版（图 65）。

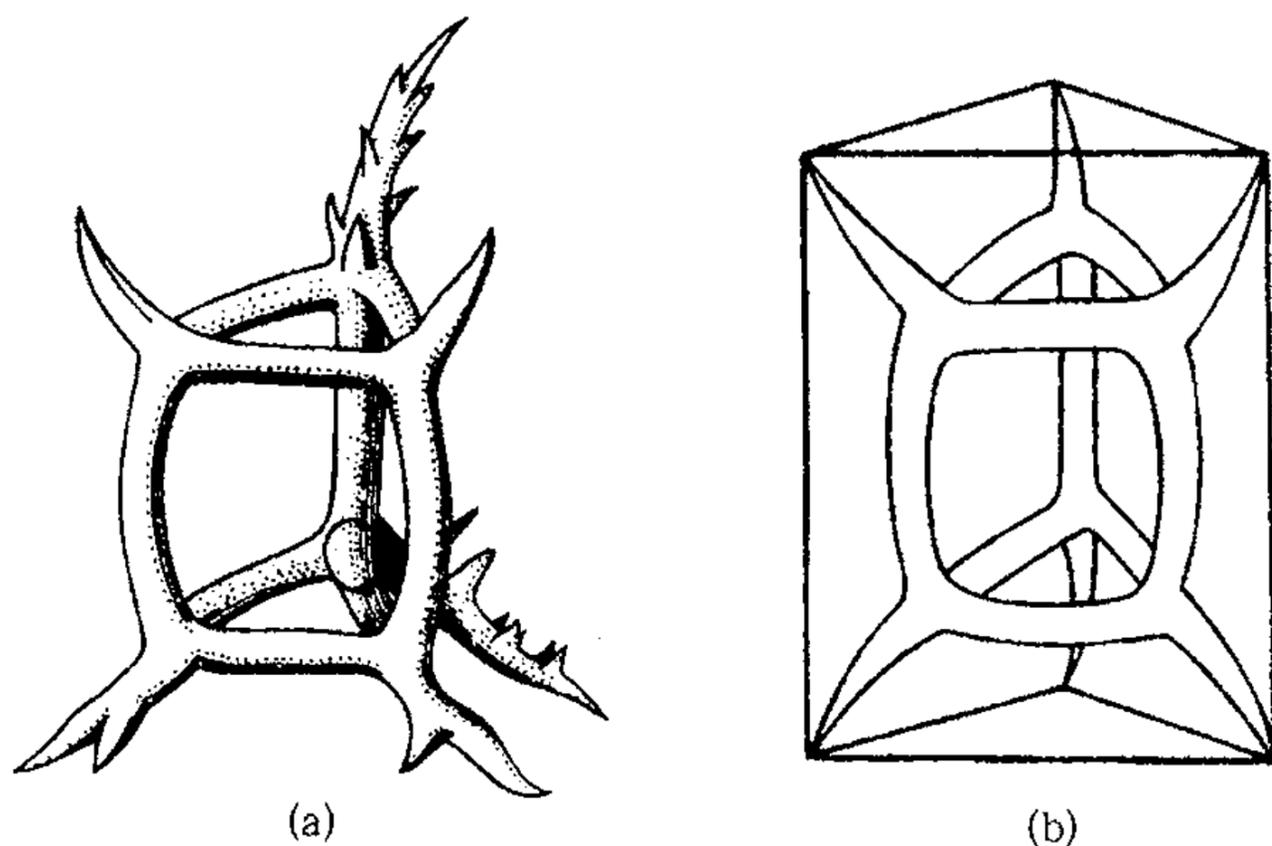


图 65 *Prismatium tripodium* Hkl. 引自格哈塞 (P.Grassé), 动物学专论 (Paris: Masson et Cie)

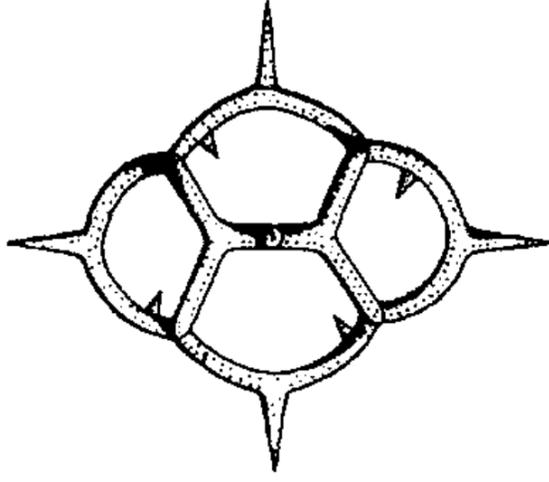


图 66 硅鞭藻 (*Dictyocha*) 骨骼的一个单元部分

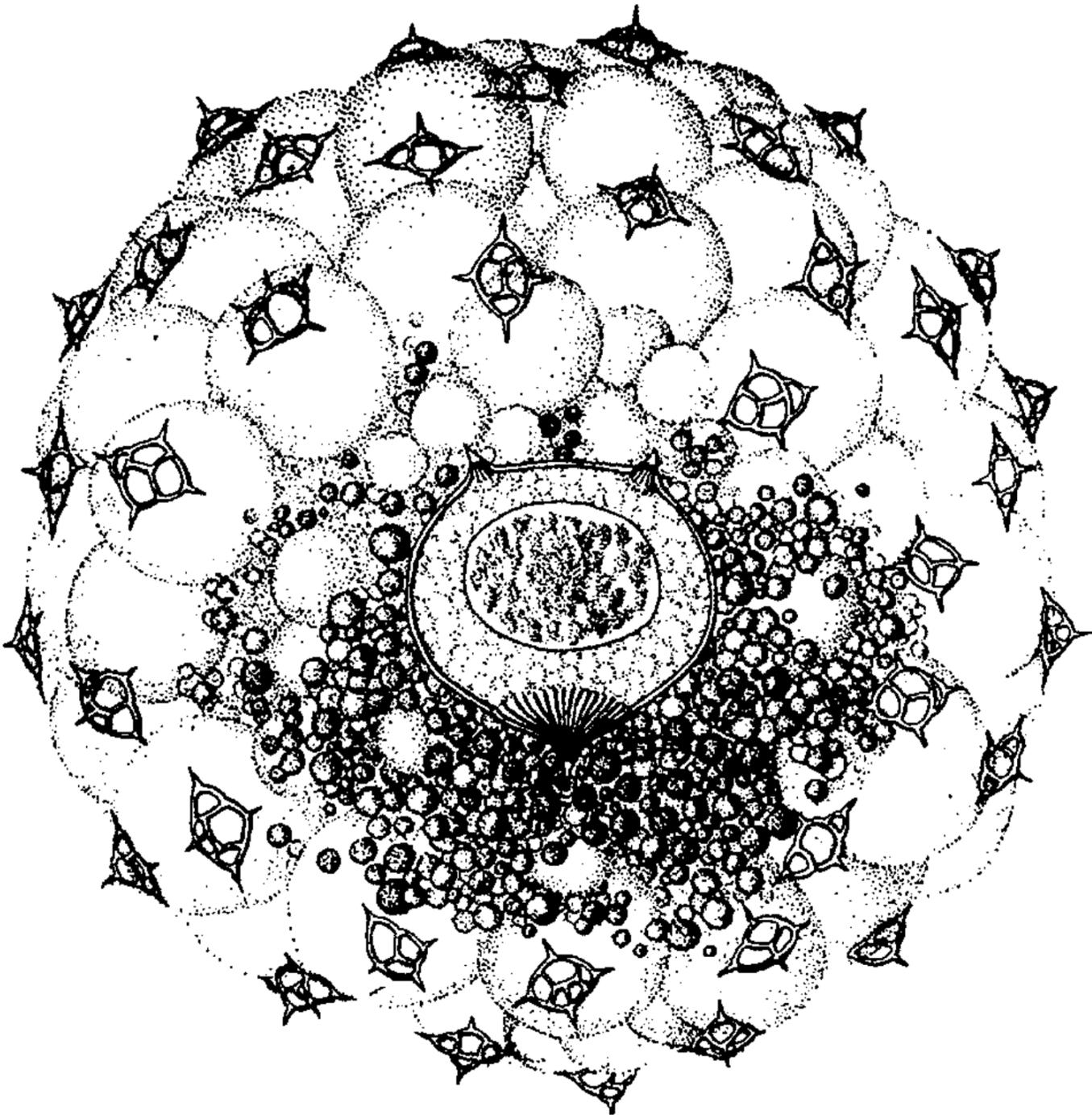


图 67 硅鞭藻 (*Dictyocha stapedia* Hkl)。引自格雷尔 (K.G.Grell)

在两个十字交叉的矩形框架中,我们可以插入一个又一个泡泡,产生一条叠置的泡链,在我们变换矩形的相对位置时,泡状物的形状也相应发生变化。*Triolampas*、神簏虫属(*Theocyrtis*)等各种类都有大致相仿的复杂的均衡图形。把一串泡泡纳入四面体或平行六面体的膜系统内,会形成一系列非常美妙的形态。泡状物和悬提膜的形态与弯曲美妙之至,各种罩笼虫属(Nassellarian)的放射虫如足篮虫(*Podocyrtis*)和它的近亲身上就有这种图形清晰的摹本。

图66中,我们看到一种奇特小型骨骼构造或复合针突,这种形态倒容易解释。像这样的一个个针突不仅组成了硅鞭藻属的骨骼,还散布在这种生物的表面(图67)。这种篮网形的针突明显是在一簇位于生物体内部或体表的四个细胞或泡室的周围发育起来的,因此它们的排列方式不是像丽巾虫的三维四面体形态,而是四个相邻泡室肩并肩地共处同一平面之上,彼此的相处方式就像由同一卵细胞分裂出的四个细胞一样,亦即有一个介于中间的“极沟”,极沟的端点标示了四个细胞三个一组互成等角的交会处。向外投射的小辐条或骨钉垂直于大的篮网构造,似是一个更大的篮网的未完工部分,对应着无数更多的泡聚。我们还发现了大量类似但更加复杂的形态,也都可以这么解释,即在一簇细胞周围发育的篮网构造,或者说在相邻细胞或泡状物共有的界沟中分泌或吸附形成的篮网构造。

硅鞭藻的针突,是在一些细胞簇之间的界沟中发育形成的硅质结构,它们如此简单自然,以至于我们无法将之归结为哪一群动物的特征。在海参纲赛瓜参属(*Thyone*)中我们已经见过这样的钙质骨片,在硅鞭藻目(Silicoflagellate)这群原生

动物中我们又可以见到形形色色的此类针突(图68)。<sup>37</sup>这一类形态在各种不同生物群中的屡屡出现,最能说明它们的物理化学特性。有一个朴素的事实,即似乎我们在生物学方面的知识越是浅薄,对 these 事物了解得越少,对它们的物理和数学性质就懂得越多。我已经不相信海克尔有四千“种”放射虫的说法了。

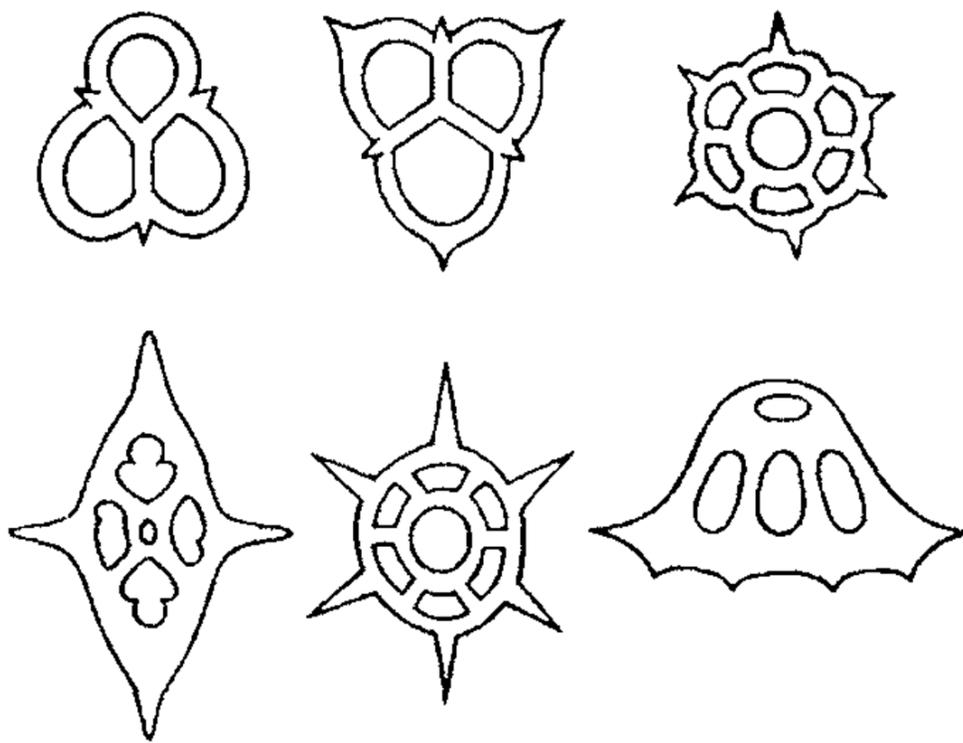


图 68 各种圆板虫(*Distephanus*) (硅鞭藻目)

在前面关于放射虫的例子中,生物体表现出来的对称性似乎和力的对称完全一致——这些力源自系统中表面张力的作用和相互作用。在一个纲中,对称性表现为近乎球形的泡群,在另一纲中,则只是一个简单的由一些泡室组成的泡聚甚至单个泡室。这两种情况下,各种各样的骨骼构造都是同一种表面作用的结果,即对应着系统内各种面和界面的、在泡壁和边线处的硅质吸附沉积。但在大量已知的放射虫中,某些形态[尤其是稀孔虫(*Phaeodaria*)和等幅骨虫亚纲中]中的对称性表现得更

明显，原因却至今仍不明了，虽然表面张力也许脱不了干系。但即使这一点也存有疑问，因为在胞室的连结处没有看到三向结点；这个事实意味着在最小面积定理之外此处还有另外一条作用律。这些例子（和某些我们已经描述的例子一样）中，骨骼的组成部分包括(1)数量和位置一定的辐针或小棒以及(2)相连的棒或板，它与大体呈球形的生物体相切，使后者相应变成整齐的多面体立体。这些形态的高度规则性、数不胜数的对称形，简单明确，使它们成为另类的一族，向我们提出了迄今尚未解决甚至还未研究过的课题。

通过海克尔的“挑战者号科考放射虫专论”(*Monograph of the Challenger Radiolaria*)一书中附有的图片(图69)，可以部分说明这一问题。<sup>38</sup>我们看到，里面有一个正八面体、一个正十二面体或五边形十二面体，还有一个正二十面体。所有这些图形都是非常对称的，虽然八面体、二十面体的三角形面和十二面体的五边形面未必都是平面。在这些例子中。辐针都在图形的尖角处，而且针突的数目相应为八面体六个、十二面体二十个、二十面体十二个。如果在这三种图形之外再添上我们刚才研究的正四面体，还有立方体(六射海绵的骨针至少勾勒出了立方体的轮廓)，我们就列出了几何学家们眼里的完整的五个正多面体，旧时数学家称之为正立体(*Platonic bodies*)。<sup>39</sup>当我们记起，尽管矿物的晶体形态千千万万，虽然从数学角度看正十二面体和正二十面体都很简单，但矿物的晶形中从无它们的踪影，因此乍一看，我们在这里居然会见到全部的五个正多面体，实在非同寻常。不仅晶体学中没有正十二面体和正二十面体，而且(正如晶体学教材中的解释)已经证实它们不可

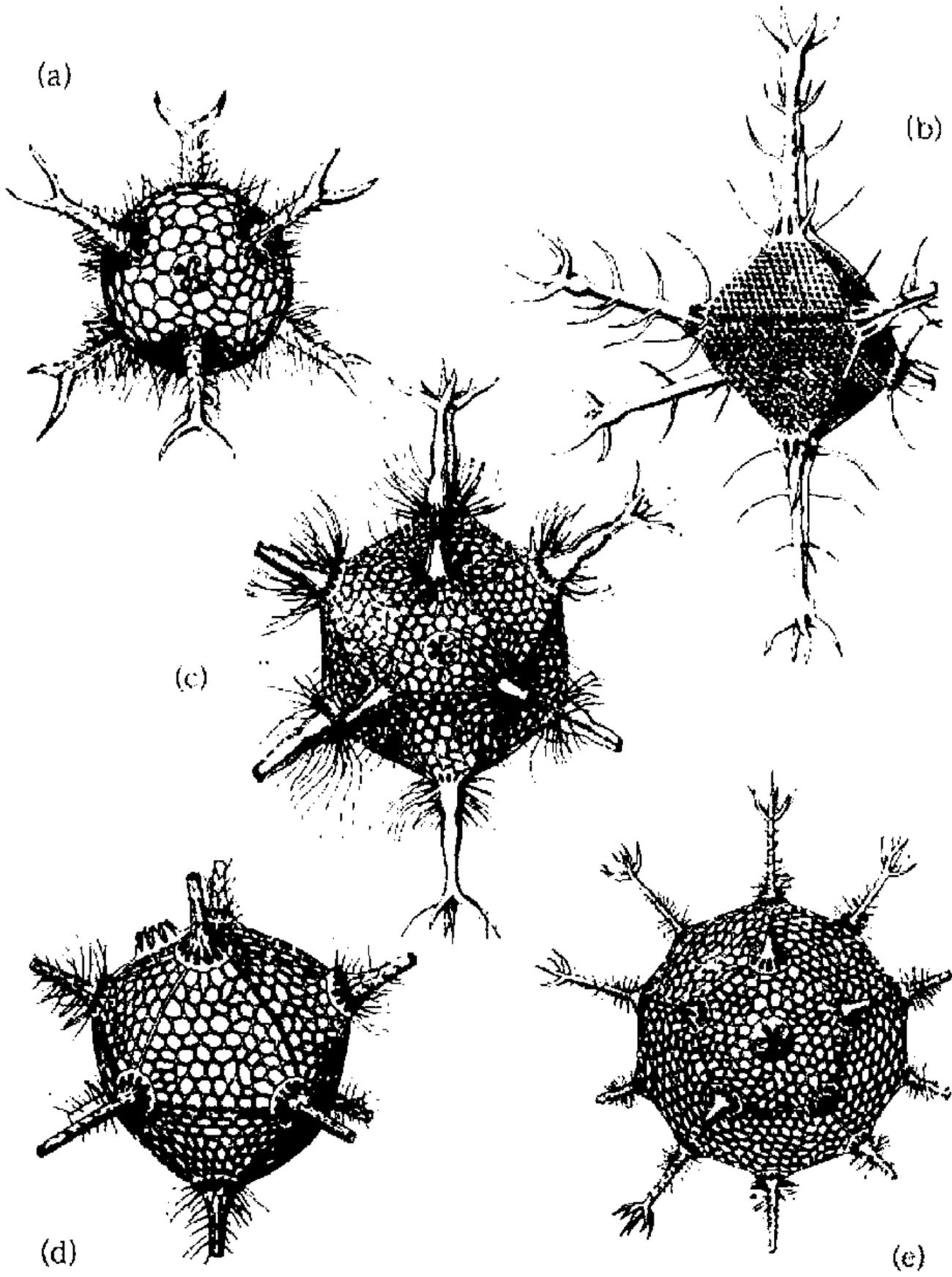


图 69 各种放射虫的骨骼: (a) 环孔虫 (*Circoporus sexfurcus*); (b) *C. octahedrus*; (c) *Circogoniaicosahedra*; (d) *Circospathis novena*; (e) *Circorrhagma dodecahedra*。仿海克尔

能出现，因为它们的指数（或者说是表示面与三根主轴之间关系的数字）中含有一个无理数，但是作为晶体学的一个基本定律，同时也是全部空间分隔理论的一部分，“晶体任何一个面的指数都是小的自然数。”<sup>40</sup>与此同时，晶体中常见的是有瑕疵的五边形十二面体，五边形的五条边是不相等的。如果我们从海克尔的图画中可以断定，放射虫（*Circorrhegma*）的五边形十二面体非常规则，相应地我们就可以确信，这一现象并非由类似晶体现象中体现出来的空间分隔定理所致。在所有这些多面体的放射虫壳体中，我们都观察到，每一个外侧面都是由无数微小的六边形组成的网络，它的起因可能与我们已经讨论过的气泡构造有关。

### 极性和液晶

很多时候，问题的根源在于轴杆的排列——整个生物的“极对称”；要是我们能够解释这个现象，那么对表面形态的解释就会相对容易一点。但是这里并没有明显的机械力可供我们解释这种特殊的极性。至少有一点很清楚，这种极性发自中央细胞质团，中央细胞质团是生物最重要的生命区域，与有助于我们解释许多表面或外部骨骼构造现象的体表泡沫区完全不同。说这种排列取决于细胞的特殊极化作用，只是把问题换了种说法以待来日。但研究一下勒曼（Lehmann）的“液晶体”以及液晶展现的分子集成现象，可能会找到寻找答案的思路。

许多化学物中都存在“液体晶化”现象；各种物质的晶化都要有一个特定的温度；而且似乎也仅限于分子中有细长的或“长链状”原子排列的物质。这种物质在合适的温度下，往往

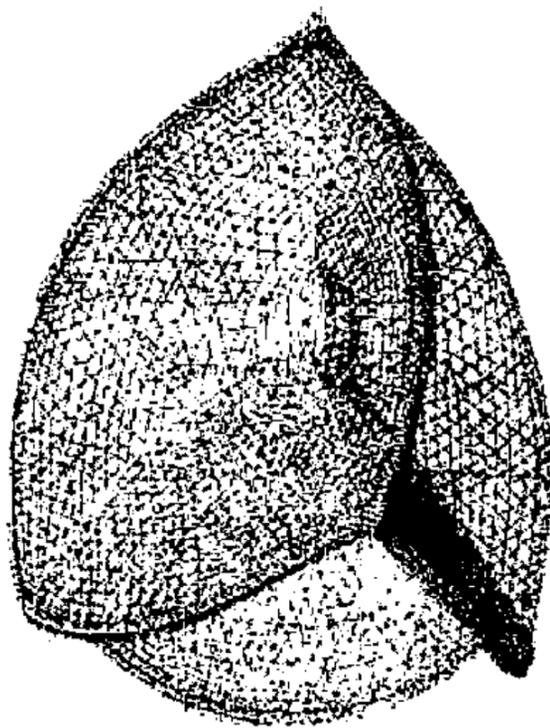
会聚集在一起，有时呈球滴或小珠状（即所谓的“球粒”），有时则是针状或棱柱形晶体形态。但无论采取哪一种形态，它们仍然保持液态，也有双重折射，产生瑰丽的偏振光。和这种液态物质同时存在的还有已经成形的常见的固体晶体，具有典型的偏振现象，所有液态物质最终都将转变为这种固形晶体。在这些液晶体中，虽然分子仍旧和水分子一样行动自由，但它们要受制于或者说是被赋予了一种“定向力”，这种力会使它们形成一种特定的构型或说有了“极性”，即勒曼的“成形力”（*Gestaltungskraft*）。

这样的一种假说已经逐渐浮出数学晶体学理论的水面。<sup>41</sup> 我们理解，一个同质晶体结构的对称形态可以用纯粹的适当的构造单位按照最容易最简单的“致密组合”方式进行机械组合得到充分解释，正如一堆橘子的外形和内部结构组合一定时，并未受到任何特殊的定向力的作用。虽然我们关于晶体分子有规立构的想法一如既往，以“组合模式”或“空间晶格”的假说来定义和解释分子排列仍然充分有效，但当我们发现，在迄今一直认为分子有自由的液态领域，也存在类似空间晶格的东西，这就产生了一个新的想法。勒曼于是使我们相信可以假设某种特殊的分子力或“成形力”（和开普勒的“*facultas formatrix*”并无两样）造成了这种现象。<sup>42</sup>

现在，正如某种特殊的“成形力”（如开普勒所言，*gnara totius geometriae, et in ea exercita*）已经成为所有这些晶体现象的旧时所谓的解围之神，并且这样一种假说在被摒弃和否定之后又杀了个回马枪要求大家侧耳倾听，在生物学上也发生了同样的变化。起初我们随意假设每种生物之所以具有各自

独特的形态是因为它们特有的属性；后来我们明白（这正是本书要阐述的议题）在生物形态的广阔领域中，有无数的形态现象并非生物独有，而是普通物理定律或多或少的简单表现。但我们时不时地仍然会碰到细胞质的对称性或极化现象，它们深处生物体内部，似乎并非寻常的物理力所能及。这绝不意味着这种物理力不是基本的物理力，比其他的物理力更隐蔽，或者我们对它不及对其他物理力那么熟悉；它似乎正是我们要从勒曼绝妙的发现中学习的重要一课。因为勒曼声称在无生命的化学物质中已经证明存在这么一种因子，一种“成形力”，如果我们假定它可以解释（比如）放射虫的轴对称，则对我们有莫大的助益。我们无法走得太远，我们在勒曼现象中看到的这种相似性很快躲开了我们，令我们驻足不前。海克尔竭力在放射虫以及其他生物中寻找和揭示的晶体对称，变成了微乎其微的相似性，从中无法得出任何结论。对许多漂亮的原生动物形态我们很容易给出物理数学解释；而对其他的一样简单一样美丽的形态，却难以作答。造物主总是把她的一些奥秘藏得更久些——她泄露了彩虹的秘密但对北极光的玄妙秘而不宣——我还是小男孩的时候就懂得了这个道理。





第六章

---

等角螺线

## 自然界的螺线

我们研究生物形态时碰到的螺旋形实例多如恒河沙粒，它们尤其适宜以数学方法调查研究。但在我们着手这项工作之前，首先必须谨慎解释我们的用词，然后再尝试对我们的研究对象进行粗略的分类。

一般来说，螺线是一根自原点出发，曲率随原点的远离不断减小的曲线；换言之，该曲线的曲率半径不断增加。这个定义宽泛到足以包括了许多不同的曲线，但另一方面它又至少排除了在习语中容易和真正的螺线相混淆的一种曲线。后者指的是简单的螺旋或柱状螺旋，它既非起自某个确定的原点，在曲线延伸中也没有曲率的改变。木本植物细胞的“螺旋形”加厚、昆虫气管内的“螺旋”线、攀缘茎的“螺旋形”扭结缠绕，都不是数学意义上的螺线 (spiral)，而只是螺旋形 (screws) 或螺旋线 (helices)。它们属于一个完全不同的曲线家族，尽管彼此之间并非形如陌路人、毫不相干。

我们并不欠缺真正的生物螺线。<sup>1</sup> 我们立刻想到了反刍动物的角，还有比它们更精美的软体动物的壳。在向日葵的复花序小花中可以发现非常近似的螺线；一片心形树叶的轮廓展示的就是真正的螺线，虽然我们顺带要提一句，研究螺线并非

易事；此外，在一绺毛发、一截羊毛<sup>2</sup>、象鼻的舒卷、长蛇的“盘旋”、乌贼肉腕的屈曲还有猴子和变色蜥蜴的尾巴中，都可以见到典型的螺线，虽然它们只是转瞬即逝。

在这样的形态中，还有我们可以一口气举出的其他许多例子中，有一点很显然，即我们的研究对象尽管存在数学上的相似性，但在生物学角度上则有本质的区别；考虑到它们各自的成因，可以说它们不仅在生物学上风马牛不相及，而且还有物理学上的差异。因为，正如我们已经讲过的，象鼻和蜥蜴尾巴的螺线形卷曲只是一种暂时的构形，而且明摆着是某种肌力作用于一个形态通常迥异的确定构造的结果。在我们所指的形态含义上，与其说它是一种形态，倒不如说是一种姿势、一种姿态更确切；而且，和我们研究的大多数形态不同，它和生长现象没有或几乎没有直接的联系。

此外，向日葵的螺线是由连续的一朵朵小花组成的，而蜗

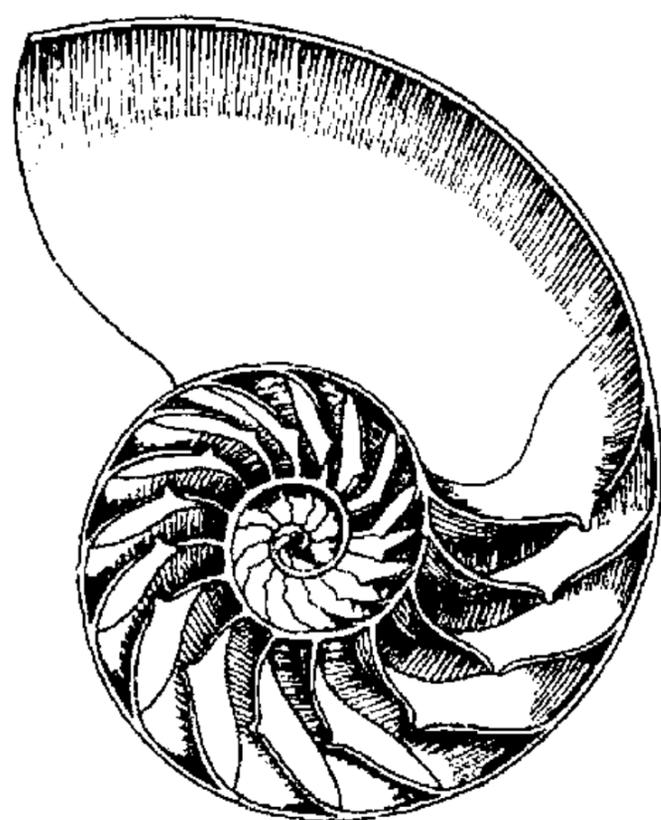


图 70 鹦鹉螺 (*Nautilus pompilius*) 的壳。引自切诺 (J.C.Chenu)

牛和鹦鹉螺 (*Nautilus*) 的壳却显然是一个个体单位, 这两种螺线形是不一样的。在鹦鹉螺和有孔虫的小壳房之间也有一个类似 (但不是同样) 的差别, 虽然这两种壳的形态非常近似: 因为有孔虫螺线形的壳是一个复合构造, 由一系列独立的房室组成, 而软体动物的壳尽管可以 (如鹦鹉螺的壳) 进行二次分割, 但它们是一个连续的管腔。由上可知, 鹦鹉螺、球房虫 (*Globigerina*)、公羊角、向日葵花序中, 很可能存在一个共同的、限定其螺线形态的数学生长律, 但却不可能存在物理的、力学的生长律。起码造物主在它们身上都展现了“非常精确的几何形态的映像”。<sup>3</sup>



图71 一种有孔虫壳的三向视图胖砂轮虫 (*Trochamma inflata*)。仿布雷迪, 引自格哈塞, 动物学专论

在我们提到的螺线形态中, 每一个 (只有叶子的心形轮廓例外) 都是一种与众不同的曲线实例, 这种曲线就是等角螺线或称对数螺线。但在深入等角螺线的数学研究之前, 我们先来仔细观察一下全部等角螺线的清晰、持久的生物表现形式, 虽然它们在外表、特性和成因上各不相同, 但在某种意义上却都属于同一种形态类别。绝大多数时候, 当我们局部或全面研究一种生物时, 当我们凝视自己的手脚, 或是端详一只昆虫、一条蠕虫时, 我们没有 (或者鲜有) 理由认为现存构造的这一部

分的历史要比另一部分悠久；新的微粒已经完全彻底地融入、混合到旧的微粒中去了；外形不过是某些力的作用结果，而且这些力的大多数还在继续发挥自己的塑形作用，作用于整体的形态。但是角和蜗牛壳却有着显著的差别。因为在这些现存的构造中，可以说有些是旧的，有些是新的。它们的成形经过一系列的连续增长实现，从原点开始的每一个生长阶段，都是该生长构造固有的、不可分的不变组分。

我们可以深入一点，谈谈角和壳，虽然它们属于生物体的一部分，但却了无生机。<sup>4</sup>它们是动物的副产品；它们是“有机物质”组成的——有时候人们这么说；它们的生长并非出于自动，而是由下面的或周边的活体细胞所为。表现出对数螺线形态的这许多构造不是生长所致，而是增加或累积而成。鹦鹉螺、蜗牛壳、有孔虫的多室壳体，还有象牙、海狸牙、猫爪、金丝雀爪——所有这些都呈现出同一种简单却非常漂亮的螺线形态。它们都同样是由活体细胞分泌或沉积的物质组成；它们的生长犹如大厦之拔地而起，是一砖一瓦，通过物质的不断积聚、添附完成的；而且它们的组成部分一旦形成就无法改变。

向日葵螺线状排列的小花虽然略有不同，但也非常近似。因为我们看到的又是一个复合构造顺序排列的各个部分；它们在形态上彼此相同，不同的只是年龄；而且年龄的绝对比率相差甚远。不知何故，等角螺线总是和时间因素有关；这一重要事实不仅有数学意义，而且充满奇特的生物学意义，下文将回头来探讨这一问题。

## 阿基米德螺线

在螺线的基本数学含义中，我们将原点称为极点 ( $O$ )；一直线以极点为端点，绕极点旋转，该直线叫作向量径；一点 ( $P$ ) 沿向量径在一定速度条件下运动，其轨迹就是我们的螺线。

有好几种数学曲线的形态和形成过程可以作此解释，其中有两种最重要（也就是我们要讨论的那两种曲线），它们是(1)平面螺线，或称阿基米德螺线和(2)等角螺线或称对数螺线。

我们大致可以把平面螺线描述为水手在甲板上盘起的一卷缆绳；缆绳粗细均匀，所以总体上，螺圈的每一个螺层宽度都是一样的。在前、在后的螺层都是如此。采用从前的定义，我们可以这么解释平面螺线，“如果一直线绕端点匀速旋转，同样沿该直线匀速运动的一点绘出的轨迹就是平面螺线”。<sup>5</sup>或者可以用现代一点的语汇表达，“如果向量径绕极点匀速旋转，则沿向量径匀速运动的一点 ( $P$ ) 绘出的曲线就叫作平面螺线或阿基米德螺线”。很显然，阿基米德螺线可以比作一个卷成的圆柱体，虽然这么比喻也嫌粗糙。同样很明显，由连续的等宽螺层组成的半径 ( $r = OP$ ) 以等差级数增长：等于某一恒值 ( $a$ ) 乘以螺层总数或（更确切一点说）乘以它旋转的度数 ( $\theta$ )，即  $r = a\theta$ 。而且半径与螺线（或它的切线）的交角显然将缓慢地连续变动，随螺层数的增加，这个角趋向成直角，螺线也越来越近似圆形。

## 等角螺线

鹦鹉螺、蜗牛壳或球房虫的壳呈现等角螺线，在此，螺层的宽度以稳定的速率持续增长。我们对它有如下定义：“如果

一点沿向量径不是匀速运动，而是离极点距离越远速度越快，则该点的轨迹称作等角螺线”。在等角螺线中，和向量径相交的每个螺层都比前一个螺层宽，两者的宽度之比一定；向量径在转过连续的等角时其长度以几何级数增长；等角螺线的方程式为  $r = a^\theta$ 。因为如果以卷起的缆绳为例，阿基米德螺线可以看作一个卷起的圆柱，所以（但同样不够确切）壳的等角螺线也可以比作一个卷起的锥形；正是象鼻和变色蜥蜴的尾巴这样的圆锥形态，把它们卷起来就是一根等角螺线的大致轮廓。

尽管古时候人们就已经认识了平面螺线，而且即使不是阿基米德发现的，他也研究过平面螺线，但认识等角螺线的第一人则是笛卡儿，1638年他在给梅塞纳（Mersenne）的信件中讨论了这一图形。<sup>6</sup> 通过设想一根生长曲线与每一向量径都相交于恒定的角度——像圆形一样——笛卡儿说明了为什么必然能够推出在极点处彼此成等角的向量径之间成连比例；因此，连续螺层或螺环的回旋将同一向量径切成的各个线段之间也成连比例；进而，从原点起算，被任一向量径切断的曲线长与该

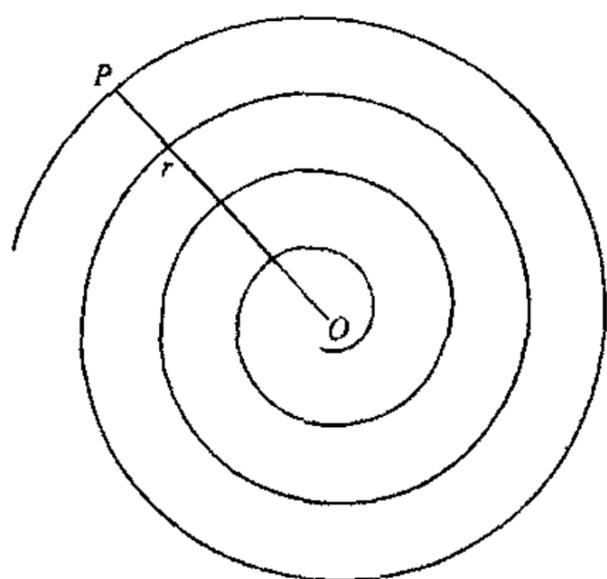


图 72 阿基米德螺线

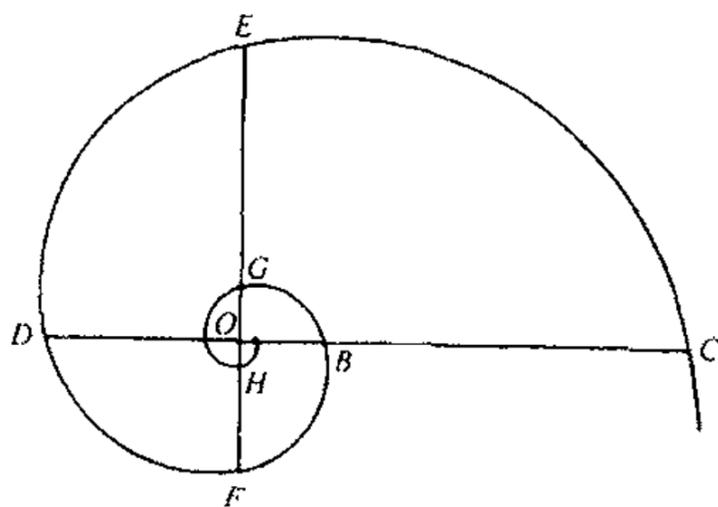


图 73 等角螺线

向量径的长度成常比，如  $OB$ 、 $OC$  的曲线距离与  $OB$ 、 $OC$  这两根半径长成常比。由此推出，连续向量径截取的向量角相等的扇形在各方面都是相似的；进一步可以认为整个图形在连续生长的同时始终不曾改变其形态。

等角螺线的许多具体性质彼此之间有着密切的联系，我们甚至可以任选其一作为定义的根据，然后再以解析法或初等几何导出其他的性质。在代数中，如果  $m^x = n$ ， $x$  叫做  $n$  之于底  $m$  的对数。因此，在本例中，方程式  $r = a^\theta$  可以写作  $\lg r = \theta \lg a$ ，或者  $\theta = \lg r / \lg a$ ，又或者（因为  $a$  是一个常数） $\theta = k \lg r$ 。<sup>7</sup> 这等于是说（笛卡儿发现了这一点）极点的向量角与一系列半径的对数成常比。“对数螺线”的别名正是源于此。

另外，由于这种螺线具有如此之多的性质，所以它可以获得许多称谓，而且大多很贴切。詹姆斯·伯努利（James Bernoulli）叫它对数螺线，我们现在还常常这么叫；P·尼古拉斯称之为几何螺线，因为极角相等的向量径以几何级数增长；哈利（Halley）称它作比例螺线，因为被连续螺层所切的各段向量径成连比例；最后，罗杰·科茨（Roger Cotes）回到笛卡儿的第一种描述或第一个定义，叫它等角螺线。<sup>8</sup> 我们还记得牛顿的著名证明，如果引力与距离

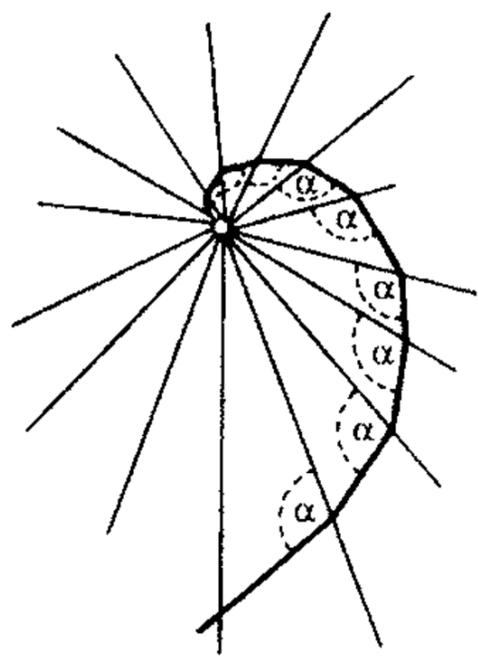


图 74 昆虫扑火时的螺线路径。  
引自威格尔斯沃斯 (Wigglesworth)

斯称之为几何螺线，因为极角相等的向量径以几何级数增长；哈利（Halley）称它作比例螺线，因为被连续螺层所切的各段向量径成连比例；最后，罗杰·科茨（Roger Cotes）回到笛卡儿的第一种描述或第一个定义，叫它等角螺线。<sup>8</sup> 我们还记得牛顿的著名证明，如果引力与距离

的立方而不是距离的平方成反比，则行星将不再固着于它们椭圆形的轨道，而会在螺线形的轨道上离太阳远去，这时就是等角螺线的情形。<sup>9</sup>

这种螺线有一个孤例，即某些昆虫扑向烛火的路线。由于这些昆虫的眼睛是复眼，它们视物不是笔直向前，而是扑向横向的成一定角度的烛火。它们不断调整路线以保持一定的角度，最终它们到达目的地的路线呈现螺线形态。<sup>10</sup>

在力学构造中，曲的本质是一种力学现象。弹性构造屈曲后产生弯曲，或者说结构中引入曲就可以抗拒弯曲。但无论壳、牙齿还是爪子都不是弹性构造；它们不是被弯成各自的曲线形态，它们是长成这样的。

在壳的生长中，我们想不出更简单的规律，即它会以同一不变的比例加宽变长；造物主遵循的正是所有规律中最简单的这一条。壳和里面的动物一样，只有大小的生长却无形态的变化；存在这种稳定的生长关系或是形态的恒同性，正是等角螺线的本质所在，也可以作为其中一种定义的根据。<sup>11</sup>

虽然数学家不常采用这种定义，但人们还是偶有应用；从这种定义中，我们也能非常简便地导出该曲线的其他性质。用数学语言可以作如下表述：“从一固定点（即极点）出发的任一（平面）曲线上，被任两根彼此成一定角度的半径截取的弧总是相似的，该曲线即是等角螺线或称对数螺线。”

这个定义中拥有该曲线最根本的内在性质，即连续相似。正是这一性质和角或壳这种构造的有机生长相关。例如，螺线形壳的特征就是形态不因生长而改变；每一点增长都和前面的生长类似，整个壳在每一阵生长后仍然和生长前模样相仿。分

泌出壳的动物或者其他任何动物为了保证形态的不变而以匀称扩张的方式生长，对此我们丝毫也不感到奇怪；正如我们所见，即使形态不变标志着各个方向上的生长速度达到了很好的平衡，但这种平衡很少能够长时间地精确保持。尽管壳的生长并不对称，但它的形状却能保持不变；它只在一端生长，角也是如此。这种顶端生长但整体形态不变的鲜明特性，正是等角螺线独有，而其他任何数学曲线俱无的特征。等角螺线的确当得起詹姆斯·伯努利的称谓——“奇异螺线”（*spiramirabilis*）。

只要画出一个鸚鵡螺大壳套小壳的轮廓线，就能马上说明这一奇特的现象。我们知道或者我们顷刻看到，它们的形状是完全一样的；所以如果我们透过放大镜看小壳，它就变得和大壳一模一样。但另一方面我们也知道，小的鸚鵡螺壳长成大壳，不是像小孩长成大人一样每个部分、各个方向上都同步生长或放大，而是只在一端生长。<sup>12</sup>

尽管在所有平面曲线中，只有等角螺线具备连续相似的特性，但是有许多直线图形具有连续相似性。例如，锥形就是如此；显然，无论通过周边同步放大 [图 75 (a)] 还是一端增加 [图 75 (b)]，小的内锥形（以三角形截面表示）都可以和大锥形变得一模一样；这种情况也可以不改变表面，以另两条边的增长来表示 [图 75 (c)]。所有这一切都和我们提到的一个事实有关，即鸚鵡螺的壳就是一个卷起来的锥形；换言之，锥形就是螺线形壳的一个特例，或是“极限情况”。

## 馨折形

我们在锥形中发现的作为对数螺线特征的奇特连续相似，

从更广义的角度来说,甚至早在毕达哥拉斯时代就已经引起了古代数学家的特殊兴趣,而且毫无疑问,还可以追溯到更遥远的古代,即毕达哥拉斯由此获得启蒙知识的埃及学派时代;<sup>13</sup>它之于壳的生物学问题,虽然只是间接的,但其密切程度值得我们细细探究一番。

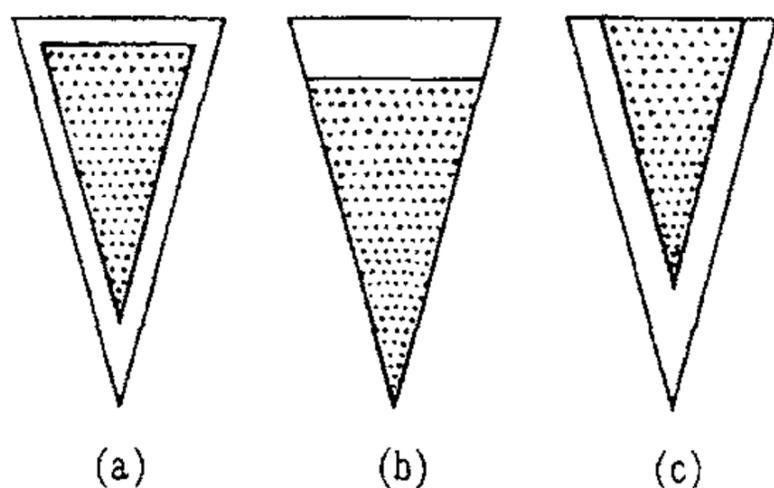


图 75

亚里士多德说过,有几样东西在生长时(除了大小)不会发生改变。<sup>14</sup>因此,如果我们在一个正方形上加上一个形状像木匠的丁字尺的L形部分,得到的还是一个正方形;我们添加的能够产生这个奇特结果的部分,在希腊语中叫做“磬折形”(gnomon)。

欧几里德将这个术语扩展到包括一切平行四边形在内的情

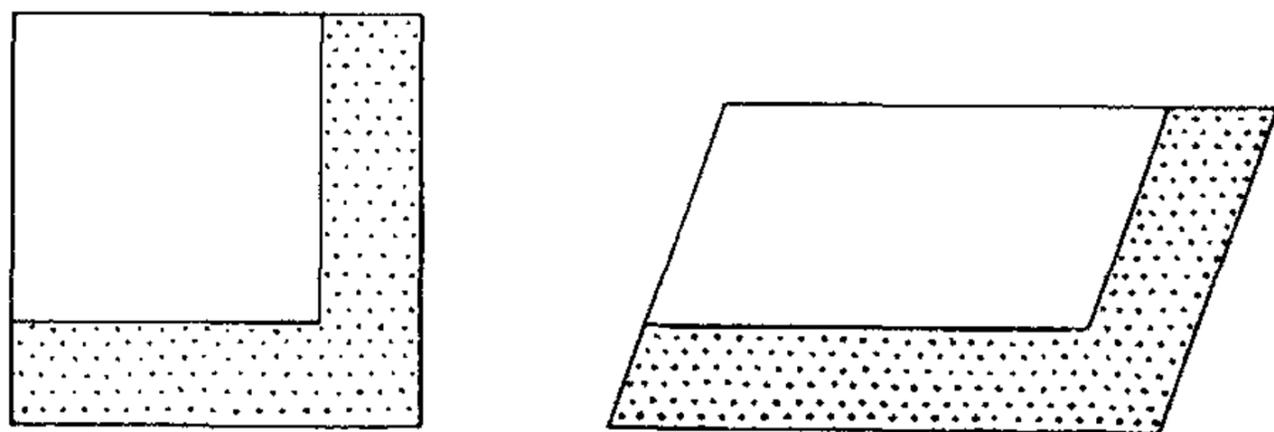


图 76 磬折图形

况,<sup>15</sup> 而不论是否是矩形 (图 76); 亚历山大的希罗 (Hero of Alexandria) 明确解释了磬折形 (其实亚里士多德已经含蓄地做过这件事), 即添加在任一图形上产生和原型相似图形的那个图形就是磬折形。这个重要的定义包含的还有从几何学角度考虑的数字, 它们用点阵或其他符号 (参见亚里士多德 *Metaph.* 1092 b 12) 或是铺地砖的方式可以转化为形态。这种转化根据的是毕达哥拉斯的神奇方法还有数字的神秘魔力。例如, 三角数 1、3、6、10 等等, 它们的“差”也是自然数; 因此, 可以称这些自然数为前者的磬折形, 后者可以使三角数仍然保持三角不变。同样, 平方数的磬折形是连续的奇数, 如下

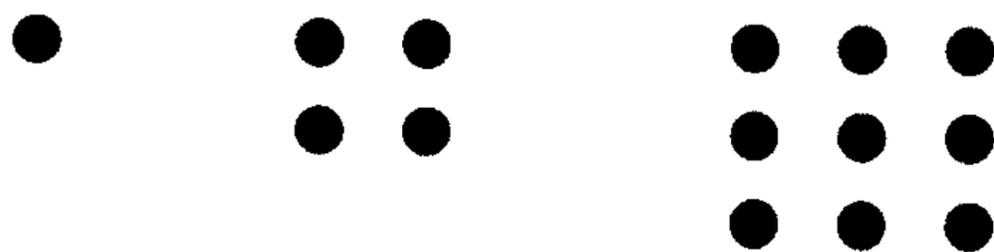
$$0 + 1 = 1^2$$

$$1^2 + 3 = 2^2$$

$$2^2 + 5 = 3^2$$

$$3^2 + 7 = 4^2 \text{ 等。}$$

这种磬折关系我们可以用点阵作图说明, 添上去的点可以使原来的图形仍为正方形:<sup>16</sup>



还有其他更加奇特的磬折形。例如, 作一矩形, 两条边的比为  $1:\sqrt{2}$  (见图 77)。显然, 将该图形对折也是一个相似的矩形; 因为  $1:\sqrt{2} = \sqrt{2}:2$ ; 于是, 这个图形的每一半都成为另一半的磬折形。如果我们用纸来折出这么一个形状 (大约为 25 厘米  $\times$  17.8 厘米), 我们可以对折、再对折, 对开、四开和八开的形状都是一样的。另一个例子则要精确一点, 我

们先作一矩形 (A), 长宽比为“完美”或“黄金分割”比例, 即  $1 : \frac{1}{2}(\sqrt{5}-1)$ , 或约为  $1 : 0.618 \dots$  这个矩形的磬折形是以矩形长为一边所作的正方形 (B), 如此连贯下去, 可以无穷 (图 78)。<sup>17</sup>

亚历山大的希罗告诉我们, 三角形的每一部分都是其他部分的磬折形。例如, 在三角形 ABC (图 79) 中, 作 BD 线使

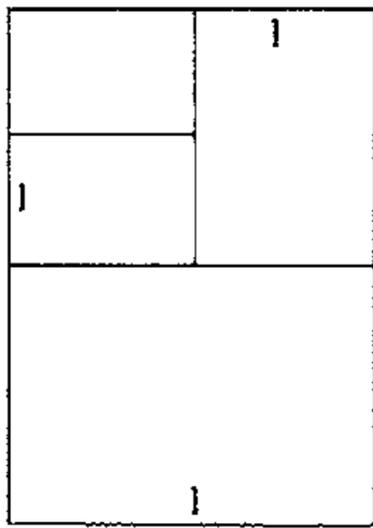


图 77

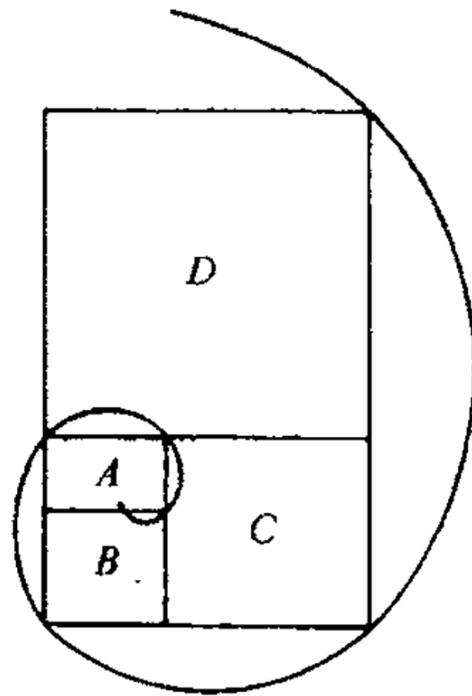


图 78

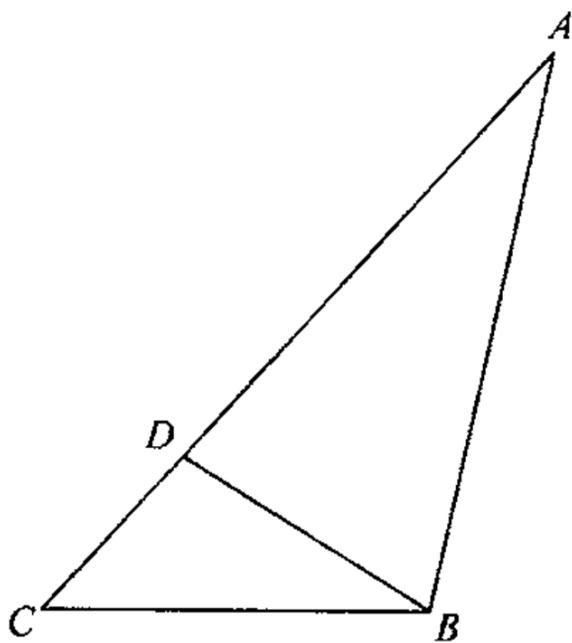


图 79

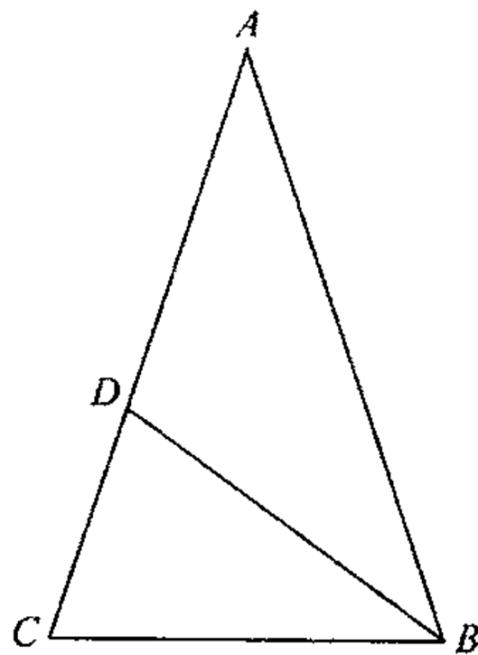


图 80

角  $CBD$  等于角  $A$ ，则  $BCD$  部分是三角形  $ABC$  的相似三角形， $ABD$  部分成为  $BCD$  部分的锯齿形。举一个非常精确的例子，当原来的三角形  $ABC$  为顶角  $36^\circ$  的等腰三角形时，则另两个

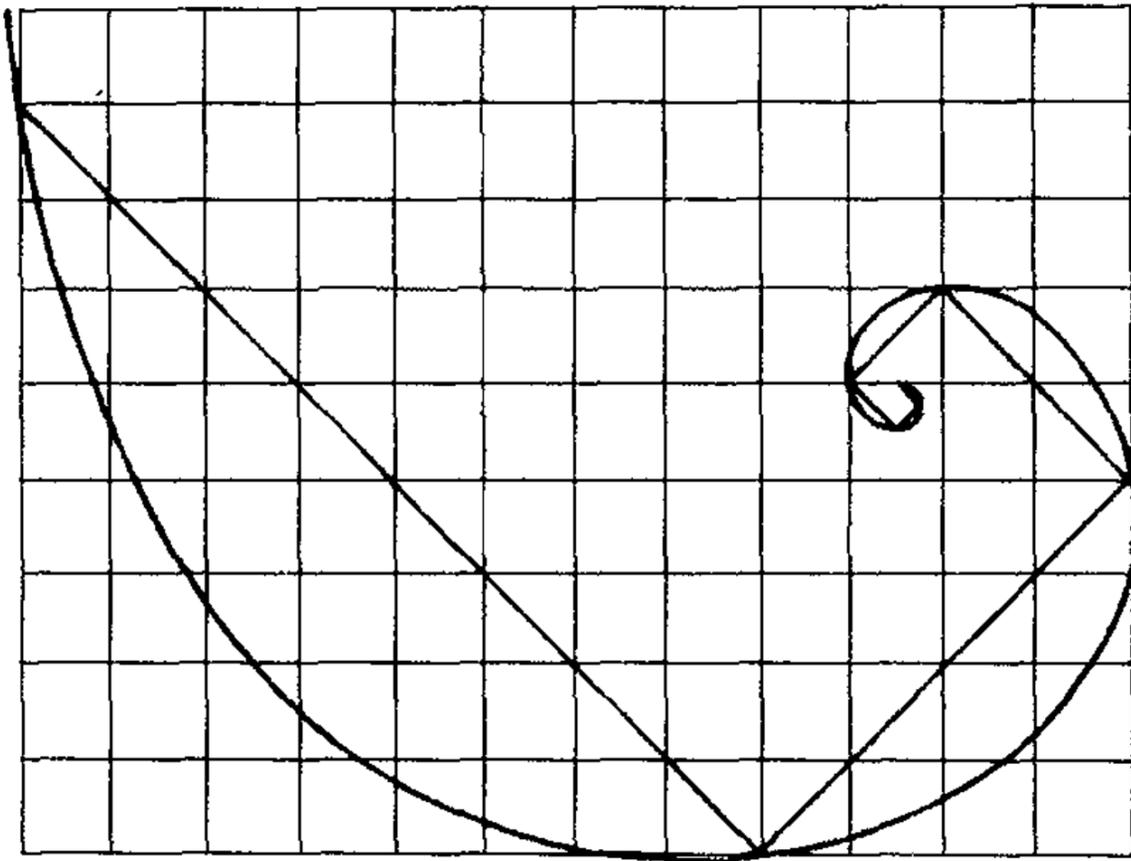


图 81 在正方形系统中通过对应各点引出的对数螺线

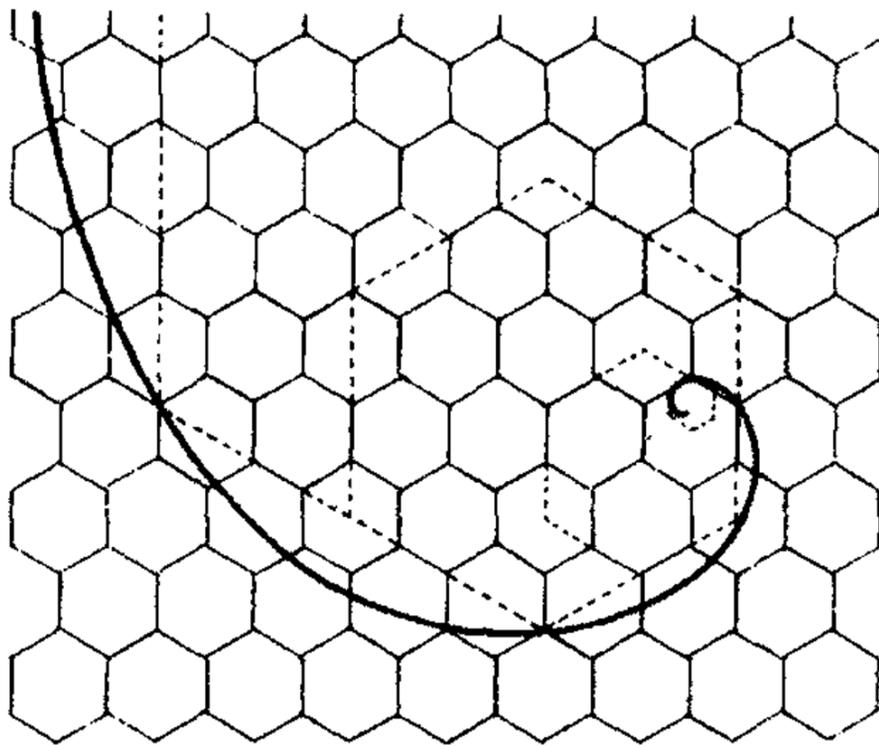


图 82 六边形系统内对应各点引出的对数螺线。引自内伯斯 (Naber)

角均为  $72^\circ$  (图 80)。过其中一个底角作等分线, 得到两个等腰三角形, 其中一个与三角形  $ABC$  相似, 另一个是它的罄折形。<sup>18</sup> 我们有充分理由相信毕达哥拉斯曾专门研究过这个三角形; 因为它是许多有趣的几何构形的基础, 比如正五边形和神秘的“五角星形”, 还有古代数学家们钟爱的其他一系列奇异的形状,<sup>19</sup> 其中以正十二面体或五边形十二面体为最, 它象征着宇宙本身, 欧几里德几何学到此画上句号。

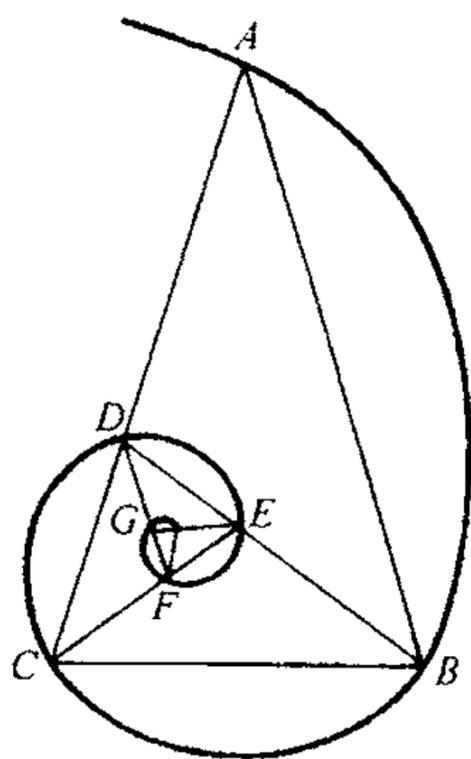


图 83

如果在这些图形中任择其一, 比方举刚才讨论过的等腰三角形为例, 然后在上面连续增加 (或减少) 一系列罄折形, 使它变成原来那个三角形越来越大 (或越来越小) 的相似三角形, 我们发现这些三角形的顶点 (或其他相应的点) 位于一根等角螺线上: 这个结果可以从我刚才引用的惠特沃斯 (Whitworth) 对等角螺线的另一定义 (p199) 中直接导出。

假如在这个或其他任一等腰三角形中, 作连续三角形的相应中线, 连结  $C$  和  $AB$  中点 ( $M$ ), 连接  $D$  和  $BC$  中点 ( $N$ ), 则螺线的极点, 或者说  $ABC$  和  $BCD$  的相似中心就是  $CM$  和  $DN$  的交点。<sup>20</sup>

我们还可以作一系列直角三角形, 每一个都是前面三角形的罄折形; 这样, 这些连续三角形的相应点也在一根等角螺线上。最后, 每当我们用一组大小相等的相同图形填满空间时,

总能发现图形连续放大绘出的系列等角螺线(图 81、图 82)。

于是我们又可以变动定义,说“从一固定点(或极点)引出的一平面曲线,任一部分向量区总是前面整个图形的磬折形,这个曲线就是等角螺线或称对数螺线。”我们可以把这个新概念和新术语引入对鹦鹉螺和其他相关生物形态的描述中:

(1) 如果一生长构造的一系列组成部分形态相似,大小呈几何级数递增,与一相似中心的位置相似,则通过对应各点我们总能得到一系列的等角螺线;(2) 能够从中发现等角螺线的角、壳和其他所有生物形态总具有如下特征,每一次的生长增加物总是形态相似,相应放大,位置同前相仿,成为之前整个构造的磬折形;(3) 在壳和角的螺线形态中,我们总有无数其他内接的磬折形,这些构造的特性或发育模式并无必然联系,只有数学上的偶然。但是我们注意到,正方形的磬折形可以取任意大小;但在有管腔的鹦鹉螺,或者如图 83 所示的连续三角形中,表现出更强的对称性,生长是通过级进的磬折形系列实现的,在这个系列之中每一个都是另外一个的磬折形。

这三个命题中,第二个命题对我们认识和描述软体动物的壳,以及其他大量生长模式类似,因而具有同样数学性质的构造,不仅非常有用,而且有益,它可以使问题变得简单容易。我们看到,螺线状的鹦鹉螺和笔直的直角石(*Orthoceras*)的连续腔室、滨卵(*periwinkle*)或其他腹足纲软体动物的每一个螺层或螺层的一部分、腹足纲软体动物厣的每一点新增物、象牙新长出的部分、螺线形有孔虫每一个新房室,通过这个简单的陈述,即它是先前已经存在的全部构造的磬折形,就可以表达它们的主要特征,解释它们的形态。这里也有我们先前讲

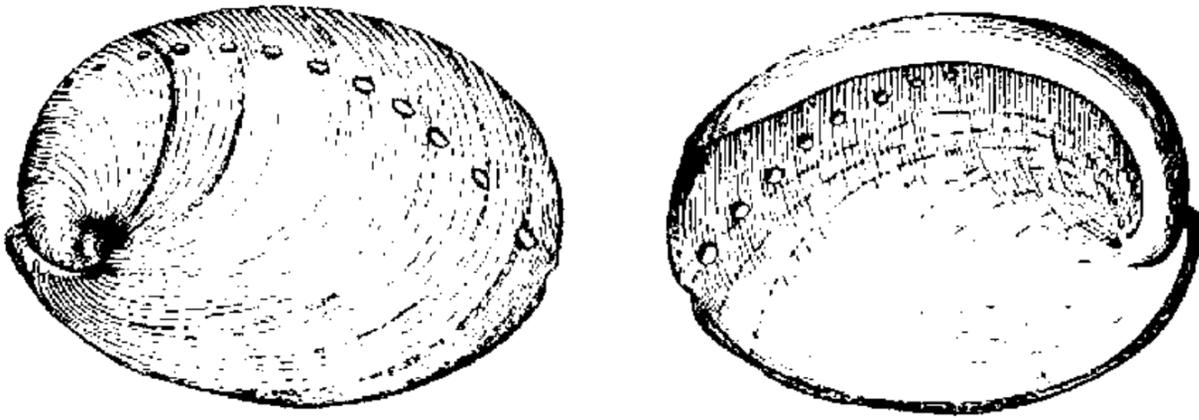


图 84 鲍的壳，上面有很多生长线或生成线，这些生长线之间的区域每一个都是先前壳体的磬折形。引自切诺

到的有机螺线发育的“时间因素”的答案；因为对磬折形理论做简单推论即可得出，在组成部分同时形成的构造中，例如叶缘，还有构成鱼体轮廓的诸多曲线中，它绝对不可能存在。但无论在哪里，只要生物保持或仍然奇怪地呈现出先前生长阶段的连续相，即当生长如常、继续其稳定的进程，生物的大小、外形连续增长之时，则我们必须从中寻找对数螺线的身影。由此可见，作为特征性标志，对数螺线通常出现在生物坚硬的部分而不是柔软、多肉、积极生长的部分。对数螺线不在新鲜的活动组织中，此时组织的形态只受当时的作用力制约；它只存在于诸如壳和牙、角和爪子这等明显由连续的、形态固定的部分组成的构造之中。没有壳的软体动物不可能呈现螺线形；蜗牛可以是螺线形，但蛞蝓就不是。<sup>21</sup> 一句话，是蜗牛壳令蜗牛弯曲，而不是蜗牛弯曲了蜗牛壳。对数螺线是死亡组织而非生命组织的特性。形态及大小各连续阶段的这种长久记录中，为何总是或者几乎总是伴随和装点有某种“生长线”，正是这个

原因。

### 植物中的螺线

植物学家所谓的聚伞花序和等角螺线之间存在一种奇异的相似，对我们很有启发。图 85 (b) 反映了申佩尔 (Schimper) 的蝎尾状聚伞花序 (*Cicinnus*) 或者布拉韦 (Bravais) 的单歧蝎尾状花序 (*cyme unipare scorpioide*) 如紫草科植物的样子。在此图中，从主枝上以一定角度抽出第二枝，然后再在同侧以同样角度从第二枝上抽出第三枝，如此等等。偏度或者说曲率是连续累进的，因为它非由外力而纯系系统内因所致。整个系统是匀称的：抽枝的角度始终相等，新枝长度成常比减少。结果是使相继的枝条或者相继的新增生长成为某一曲线的切线，这一曲线就是如假包换的对数螺线。换言之，我们可以将每一根后继枝视为形成或界定了先前构造的磬折形。虽然在这个简单的例子中，我们把相继的枝条描绘成处在同一个平面上，但是在这些枝条彼此的连续角偏离发生在一个平面的情况之外，也会出现连续等角偏离这个平面的情况；这样就在等角螺线的基础上又叠加了螺旋或扭曲。在特殊情况下，若后面这种偏离平面的角恰好等于  $180^\circ$ ，即两个直角，则相继的枝条会再次处于同一平面，但它们会在两侧交互生出，如图 85 (a)。这正是申佩尔的螺状聚伞花序 (*Schraube, Bostryx*)、布拉韦的单歧卷伞花序 (*cyme unipare hélicoide*)。这里面同样也潜藏着等角螺线；但由于螺旋的变形而不易看出。许多植物学家并未发现（如同布拉韦兄弟）后一种情形的数学意义，而是被蝎尾状聚伞花序的蜗牛状螺旋形态所迷惑，赋予它“螺旋” (*helicoid*) 的名称。<sup>22</sup>

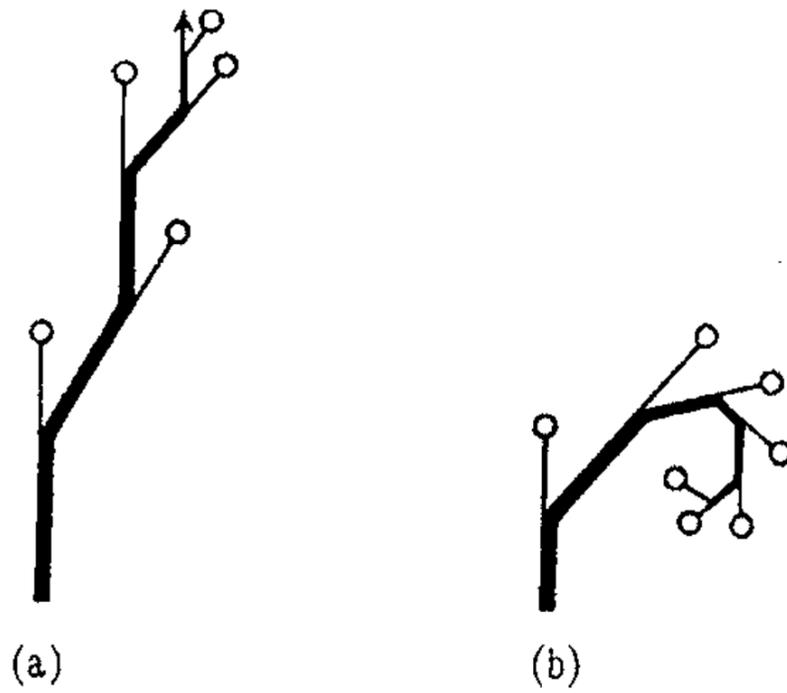


图 85 (a)螺旋状聚伞花序; (b)蝎尾状聚伞花序

## 软体动物的壳

一百多年前，卡农·莫塞莱<sup>23</sup> (Canon Moseley) 在一篇文章中对单壳软体动物壳的螺线形态给出了一个简单的数学解释，这篇文章是博物学上的一篇经典之作。但在他之前，甚至有的还先于他很久，其他学者已经开始认识形态和构造上的这种相似性。大约在1818年，赖内克 (Reinecke) 提出，鸚鵡螺的壳是一个轮廓分明的几何图形，腔室成常比或连比例；莱波尔德·冯·布克 (Leopold von Buch) 和其他一些人接受，甚至还发展了这一观点。

很久以前，斯瓦姆默丹<sup>24</sup> 凭借更深刻的见解抓住了整件事情的本质；举几个不同的例子，如苹果蜗牛 (*Helix*) 和旋壳乌贼 (*Spirula*)，他发现它们以及其他任何螺线形的壳其实都属于同一种模式，即简单的管型根据一定的数学规律作不同弯

曲的结果；在此基础上可以添加各式饰物，如棘突、结节、色带等等，不一而足，但是万变不离其宗，自始至终它们都属于一种模式，而且是同一几何类型中的具体差异。

不仅如此，我们还可以上溯到200年前，那时克里斯托弗·雷恩爵士（Sir Christopher Wren）就已经琢磨过蜗牛壳的结构，在其中发现了对数螺线的踪影。因为沃利斯<sup>25</sup>（Wallis）在非常仔细、简洁地定义和描述了这种曲线之后，告诉我们雷恩不仅认为螺线状的壳是绕着垂直方向上轴旋转的圆锥或角锥，而且还发现螺线角（*the angle of the spire*）的大小决定着壳的具体形态。

任何壳面，不论盘状还是陀螺状，它们都可以视为一根闭合曲线围绕固定轴旋转的产物，只有维量的增加，形状总是相似的。由于图形的大小以几何级数递增，而旋转角度以算术级数递增，相似中心保持固定，生成线上相应各点的空间轨迹曲线都是等角螺线。盘状壳的情况下，生成的图形位于垂直于轴的平面上，如鹦鹉螺、船蛸（Argonaut）和菊石（Ammonite）。陀螺状壳时，图形是按照一个偏斜于旋转轴的路径生成的，任何给定点生成的空间曲线与包络锥的轴成常角，因此兼有螺旋与对数螺线的特征；严格意义上它应该冠名螺旋螺线。这种陀螺形或螺旋螺线的壳包括蜗牛、滨卵和所有一般的典型腹足纲软体动物的壳。

生成的图形可以被看作是壳的一个截面，与轴或平行，或垂直或成倾角。通常假定它和壳口部一致，这时它可能就是一根形态简单的平面曲线；但在更多不计其数的时候，生成的图形不仅形态复杂，而且其边界也不在一个平面之上，但这时候



图86 螺线形单壳软体动物, 皱法螺 (*Triton corrugatus* Lam.)  
的截面。引自伍德沃德 (Woodward)

我们可以用它在一个与生长方向成一定角度的平面上的“轨迹”来代替这个图形, 比如用它位于过螺壳轴的截面上的形态替代图形本身。生成线的形状五花八门。梯螺 (*Scalaria*)、环口螺 (*Cyclostoma*) 和旋壳乌贼的生成线是圆形, 玉螺 (*Natica*) 和扁卷螺 (*Planorbis*) 的看起来是圆的一部分。芋螺 (*Conus*) 和宽肩螺 (*Thatcheria*) 的生成线是三角形, 车贝 (*Solarium*) 和汇螺 (*Potamides*) 的是菱形。更为多见的是近乎椭圆形的: 椭圆的长轴在榧螺 (*Oliva*) 和宝贝 (*Cypraea*) 平行于壳轴; 在许多马蹄螺 (*Trochi*) 中则几乎相互垂直; 还有很多时候却是明显相互倾斜的, 如口螺 (*Stomatella*)、片螺 (*Lamellaria*)、*Sigaretus haliotoides* (图87) 和鲍的情形。鸚鵡螺的生成线大致呈半椭圆形, 脐状鸚鵡螺 (*N.umbilicatus*) 的则要比半椭圆更多一点, 这两种情况

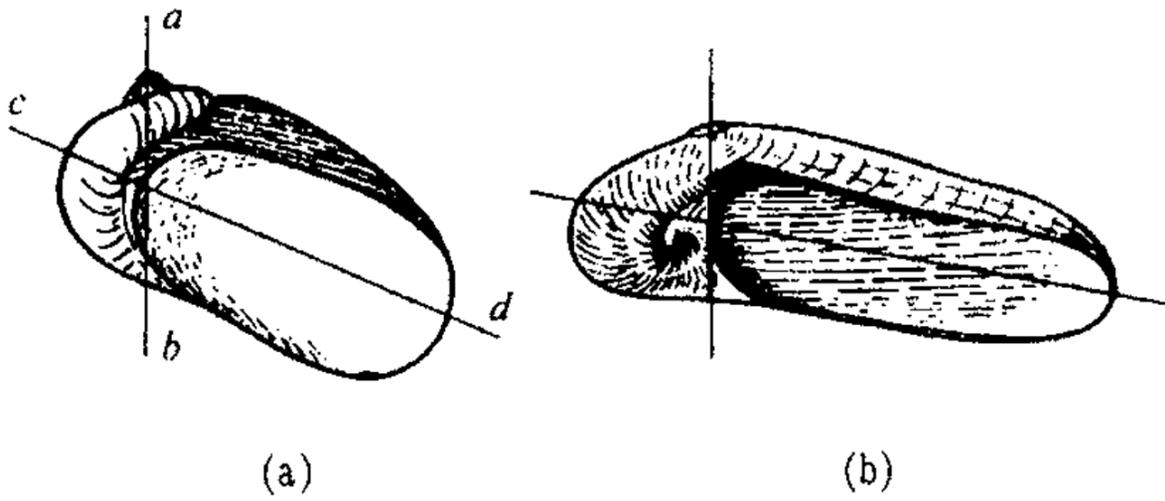


图 87 (a)片螺 (*Lamellaria perspicua*); (b) *Sigaretus haliotoides*。仿伍德沃德

下椭圆的长轴都和壳轴垂直。<sup>26</sup>生成线的形态除非是正圆或者椭圆，否则难以用数学语言表达；但这一规律有一个例外，某些菊石的生成线形成了“心脏线”（Cordati）群，（正如布莱克指出的）这时候这条曲线非常近似一根心脏线，曲线方程为  $r = a(1 + \cos \theta)$ 。

当连续螺层的生成线彼此相切时，交线形成了明显的螺旋螺线或恒向线，贝类学者称之为缝线（suture）。

生成线的生长有快有慢。角贝（*Dentalium*）和锥螺（*Turritella*）的曲线生长因子很慢，蜒螺（*Nerita*）、*Pileopsis*、鲍和贻的则非常迅猛。壳轴可以就在生成线所在平面上，例如鸚鵡螺；生成线也可能平行于轴，如大多数腹足纲软体动物；也可能和轴成倾角，鲍的倾角还相当明显。事实上，鲍生成线和壳轴的偏度大到看上去壳似乎只在一边生长（参见图 84）。

决定整个壳的外观的（除开生成线的形态以外）还有三个角的角度，这三个角反过来又受到一定生长速度比率的制约。这三个角是(1)等角螺线的常角（ $\alpha$ ）；(2)陀螺状壳中锥体的包络角或是螺层切线和壳轴的交角（ $\beta$ ）（包络角的一半）；(3)叫作“迟滞角”的一个角度（ $\gamma$ ），它表示的是每一螺层内圈与

外圈相比生长的迟缓度,从而可以测算螺层之间彼此复叠或分离的程度。

螺旋角( $\alpha$ )在蛾身上很小,一般取作 $0^\circ$ ;虽然因为管壳极短而不引人注目,但它无疑还是有一个不可忽略的量。角贝中螺旋角虽然还是很小,但已经足以产生正则曲线的形状;这时角的大小为 $30^\circ \sim 40^\circ$ 。鲍的螺旋角由 $70^\circ \sim 75^\circ$ 不等;鸚鵡螺约为 $80^\circ$ ;大多数腹足纲软体动物则在 $80^\circ \sim 85^\circ$ ,甚至更大。<sup>27</sup>

钥孔蛾(*Fissurella*)的情况很奇特。它的锥壳毫无螺曲的迹象,或(换言之)螺旋角接近 $0^\circ$ ;但是在迷你的胚壳(就像蛾的胚壳那样)上,却能清楚地看到螺线状盘旋。看来这时生成线的生长因子之大异乎寻常,以至于壳体膨大成一个广角锥体,锥形的顶部丧失或被合并了,余下的部分因为太短所以无法清楚地展现自己内在的曲度。在它的近亲凹缘蛾(*Emarginula*)中,不仅胚壳上同样存在明显的螺线,在接近锥形的成壳上仍有螺线弯曲的表现。这两个例子中,我们遇到的壳都是非常广角的圆锥形,螺层的内圈迟滞因素很大。像帆螺(*Calyptraea*)这样的形态,则从非常简单的锥形到彻底的螺线形都有表现。

$\alpha$ 角并非总是一个精确的常角。有些菊石的 $\alpha$ 角会随时间增长,螺层也变得越来越密;有些则会迅速变小,甚至小到为零,螺卷的壳也会变直,如喇叭角石(*Lituities*)以及类似的形态。许多直角石的 $\alpha$ 角是逐渐变小的,所以幼年时微有卷曲,但到成年之后就变直了。某些常见的陆生贝类如蛹螺(*Pupae*)和豆田螺(*Bulimi*)的 $\alpha$ 角往往显著增长;琥珀螺(*Succinea*)

则会减小。

至于  $\beta$  角，常有随生物的年龄增加变化的情况，但（如布莱克所指出的）常常难以和  $\alpha$  角的变化区分或辨别开来。螺层不能完全和同一包络锥相接触，即螺旋有些凹进凸出，在许多

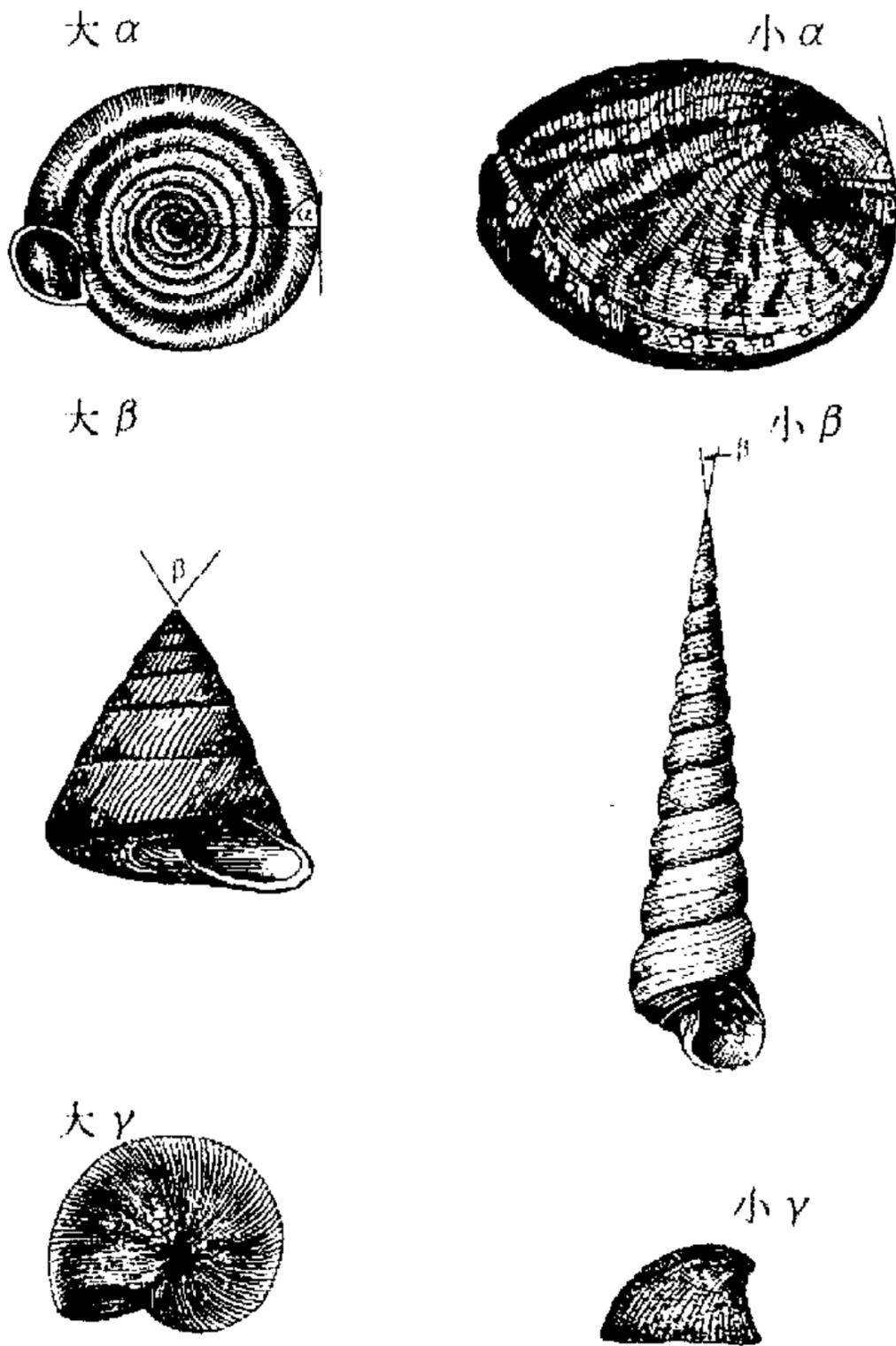


图 88 各种腹足纲软体动物，其中因角度的不同产生了明显差异。第一排壳是螺旋角 ( $\alpha$ ) 的大小不同；中间一排是锥顶包络角 ( $\beta$ ) 大小不同的情况；最后一排是迟滞角 ( $\gamma$ ) 大小的情况，它决定着螺层之间复叠的程度。引自切诺

这样的腹足纲软体动物的壳上，都存在 $\beta$ 角的变化，有些还兼有 $\alpha$ 角的改变。蟹手螺 (*Cerithium*) 只有 $\beta$ 角变化，而冠螺 (*Cassis*)、鹑螺 (*Dolium*) 和一些羊螺 (*Cones*) 的尖头螺壳上以 $\alpha$ 、 $\beta$ 两者均有改变更多见。

角贝和帽贝 (*Patella*) 的迟滞角 ( $\gamma$ ) 非常小；鲍的则非常大；船蛸和宝贝的 $\gamma$ 角更是极其巨大。盘壳相邻螺层之间、陀螺状壳相邻与相向螺层之间，究竟是接触还是分离，以及分合的程度，都与迟滞角的大小有关。

### 有孔虫的螺线

有孔虫有下述独特的性质，甚至可以说是其特征性标志：  
(1) 它的发育过程有清晰的休眠期与活动期更替——活动期，原生质生长，在休眠期形成壳；(2) 壳形成在原生质生物体的外面，往往会形成一个连续的或几乎连续的覆盖物；(3) 上述两个因素决定了每一次的连续增长都添加在上次增长的外侧，前后两次增生清晰可辨，壳的各个连续部分或房室的形成时间不同，先后相继，所以总是部分壳相对年轻一点，而其他部分的历史则要悠久一些，只是程度不同而已。

有孔虫的壳朝向螺线形发展，这一事实不致于令我们意外；因为我们已经知道，此处具备了形成一个有形螺线的一个基本条件，即通过一系列的逐步增长，外加于前次增长物之上，然后连续形成一个牢固坚硬的构造的一部分，由此实现构造的发育。这个条件之于有孔虫显然是现成之举，但放射虫的壳就完全不具备。形成对数螺线的第二个基本条件是，每一连续增长物的位置和形态必须使它的添附不改变系统原有的形

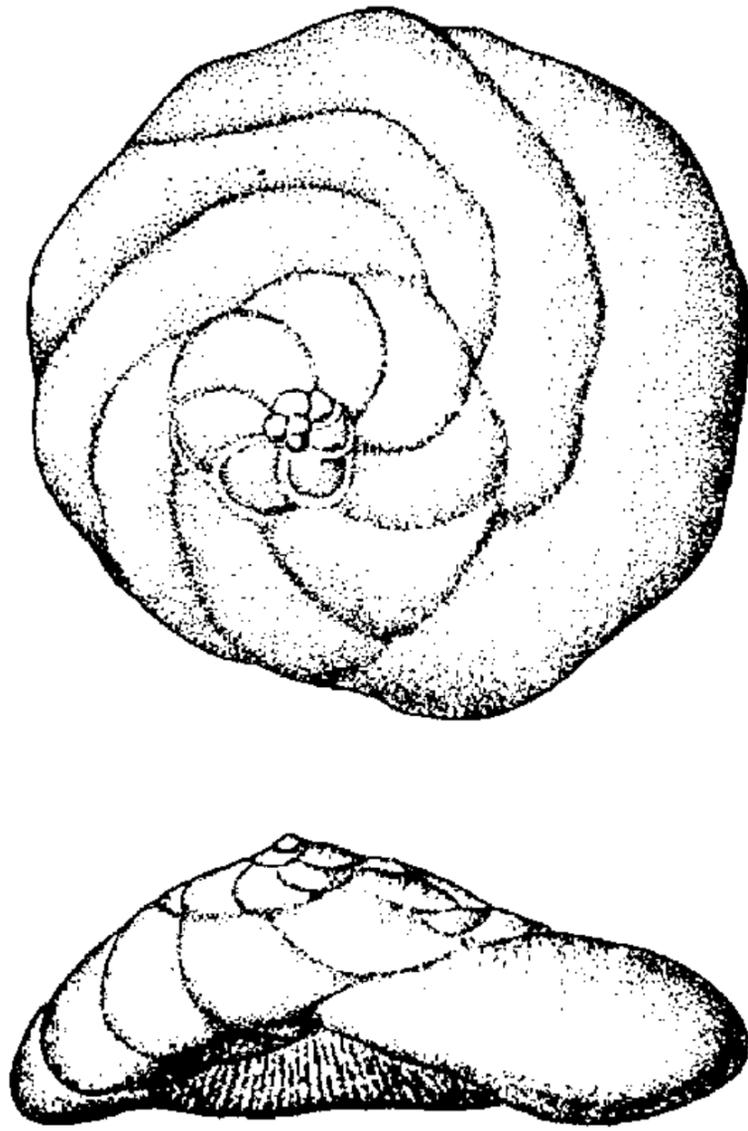


图 89 圆盘虫 (*Discorbis*)。仿卡尔韦 (Le Calvez), 引自格雷尔 (K.G.Grell)

态。我们现在就来看看这第二个条件, 确定有孔虫壳的连续增长部分或连续的房室是否真的成为整个构造的罄折形。为了达到目的, 查看一下有孔虫的各种构形是一个很好的途径。

我们首先看一看典型螺线形壳, 大量的有孔虫都是这种壳形, 对此 (就当前研究目的而言) 我们无需赘述。我们要注意的仅仅只是某些品种, 如球房虫, 它们的一个个房室是如何保持球形且很少变化; 换言之, 相邻房室之间的接触面很小。另一方面, 像砂环虫 (*Cyclammina*) 和 *Pullvinulina* 这样的形态中, 每一个房室都被后继房室大量复叠, 因为明显的不对称而

丧失了球形。进而，在球房虫和其他一些品种中，甚至有发育成一条歪扭的空间螺线的倾向，就好像许多单壳软体动物的情形。关于在我们先前所做的假设之下壳应该如何生长的数学问题，球房虫的情况可能就是它最普遍的答案，球房虫的栖息和生长完全是浸没在与自身密度没有多少差别的介质中实现的。

另一方面，大多数螺线形态都是平面螺线或盘状螺线。我们可以认为在这些情况中有某些力施加了决定性作用，使得所有房室都位于同一个平面之上。像轮虫和圆盘虫这样的形态尤其如此（图 89），此时生物附着于石头或海藻之上，正如龙介（*Serpula*）和螺旋虫（*Spirorbis*）这样的小虫在类似条件下形成的螺管有一面扁平，这时轮虫和圆盘虫的螺盘本身也是不对称的，在它的附着面上显著趋向扁平。

我们还可以解释其他情况下的一个非常奇特的例子。原生质完全覆盖了壳面，却没有达到均衡；这时候，不论旧壳是只有一个房室还是已经形成了多房螺壳，都会在旧壳的外面形成一个新的包壳。这正是圆球虫身上经常发生的情况，这时在球壳里面我们可以找到一个小一点的但形态很完整的螺旋形“球房虫”。<sup>28</sup>

各种小栗虫科（*Miliolidae*）和典型的螺线或旋线形态之间存在的唯一区别，就在于每个房室所对的大角，角度之大使得房室之间彼此陡然倾斜。这时候壳已经失去了螺线外观，我们更加应当记起螺线并非必然和壳的轮廓重合，而一直是组成螺壳的连续房室上对应点的连线。

对数螺线有一个极端的例子，即各房室成一直线的情形。与这个极端情况类似的还有无数相关的例证，螺旋角很小，壳

体没有连续的包络螺层，只是微有起伏。节房虫这一类就是这一般模样（图 23）；我们假定存在某种力使得这些房室成直线排列：例如作用于“悬滴”系统的重力。

在串珠虫（*Textularia*）和它的近亲（图 90）中，存在和植物学家的螺状卷伞花序非常近似的情况，即也有一个垂直于潜在对数螺线所处的平面的螺旋变换。换言之，在通过全部连续房室描绘发生螺线的轨迹之时，我们要把一根连续向量径不断转过一系列的  $180^\circ$  角（有些品种是  $120^\circ$ ），这时极点沿一根垂直于螺线原来所在平面的轴移动。

另一种类型是拟圆片虫（*Orbitolitidae*）的“环状”壳，无数小房室一圈又一圈地叠加在系统之上，形成一个圆形扁盘。从数学角度而言，这又是对数螺线的一种极端情况；螺线近乎圆形，常角接近  $90^\circ$ 。

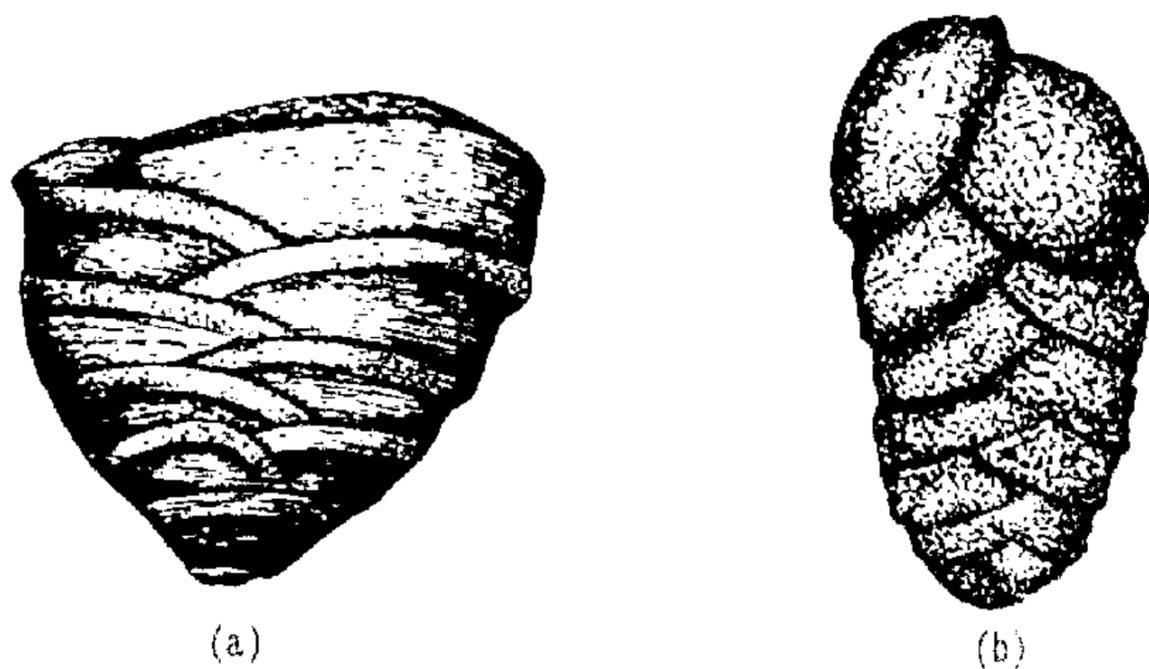


图 90 (a) 盘串珠虫 (*Textularia trochus* d' Orb.)  
(b) 凹串珠虫 (*T. concave* Karrer)

## 有孔虫中的变种

最后，有些有孔虫的情况不大一样，这么说吧，简言之，它们的房室排列是不规则的，违背大小成常比、形态固定的规律。房室乱糟糟地堆叠在一起，博物学家称这种形态为堆房虫。

我们不能过分夸大大多数形态中表现出来的规律性或持久性，显然最后这种情况极其不规则。很难相信我们刚才描述过的那些个简单的原因和简单的定律可以使千千万万个个体产生并不断产生复杂精细的形态。但我们还是非常想当然地断言它们的确行之有效。正如费尔沃恩 (Verworm) 揭示的，当我们在典型的大变形虫 (*Amoeba proteus*) 栖息的水中加入一丁点碱，由于表面张力改变了，它们伸出了辐射变形虫 (*A. radiosa*) 独具的更纤细的伪足——当水中碱性再高上一点儿，就明显变成了蛞蝓变形虫 (*A. limax*) ——因此，很显然，在变形虫中，表面能的轻微改变往往会导致所谓的一个品种变成另一个品种。至于这种情况在实际生活中的发生频率，我们一无所知。

但是这样或者这类事情的确有，对此我们丝毫也不怀疑。例如，在马刀虫 (*Peneroplis*) 属中，壳的早期部分是由一系列螺线形或鸚鵡螺状排列的房室组成的；但随着时间的流逝，这种螺线状排列会发生各种变形。<sup>29</sup> 有时候，连续房室会迅速往宽里长，整个壳体变成扇形。有时候房室会变窄，窄到它们包不住早先的房室，只和最近的那个房室保持有联系，结果造成壳体变直，（考虑到早先的螺线形部分）变成好似主教的权杖一般。在这两种形态的极端变化之间，不考虑地理分布因

素，单单其他的如厚薄、光洁度的变化，就有无数中间变形和混合形：“无论何处，只要有马刀虫大量存在，就会有广泛的变形，它们彼此迥异，以至于拣起一些个引人注目的样本，很容易就能给它们分门别类、取一个不同的名字，非此不能把它们分‘类’”。<sup>30</sup>有些作者曾因这种特殊的壳奇特的变异惊讶不已；<sup>31</sup>但就我们对有孔虫生活史的了解，很可能把它们当成不同种类，甚至不同属区分开来的大量别的形态都只是同一变形的暂时表现形式罢了。

如果我们能以这种思路理解和阐释有孔虫壳的形态和生长模式，我们也可以开始认识这一群生物的两个显著特点。一方面，存在大量形形色色的类或科，同时每一类或科内又有大量品种和亚种。另一方面其形态又有着持久性。许多形态自白垩纪甚至更早的年代起直到今天为止变化极小乃至毫无改变。在其他族群中，也许只有放射虫例外，我们几乎不曾看到这样一幅近乎完整的全景图：形态与形态之间拥有可能存在的全部转换型，进化树上的全部支系都有表现，仿佛它几无甚至从未有过消亡，过去和现在的全部生命网络也完整一如往昔。它使我们不禁想像这些壳遵循的生长规律如此朴素，与它们的材质、身处的环境、承受的内力和外力如此和谐，以至形态之间不分伯仲，在适者生存方面没有高下之别。它也使我们思索是否存在一种可能性，即各种可能的变异路线如此狭窄有限以至同一种形态的反复出现之间并无关联。

尽管从这些小小的壳中我们可以最完美地描绘形态的变换，而且（只要我们愿意）将它们最终归入一个系列。这个系列最初总是圆球虫这样简单的球形或是星根虫（*Astrorhiza*）

的变形虫状，但有一个问题摆在了我们面前，即这是否是一种我们有理由将其和历史时间联系起来“进化”。数学家可以查看二次曲线的变化，通过无数个椭圆阶段，把直线“成长”为圆形：记录到的连续步骤是一次真正的“进化”，尽管这里没有时间的参与。正是按照这种方式，黑格尔，还有亚里士多德都成了进化论者——对他们而言，进化是一个思想观念，和思维的顺序与连续性有关，而不是真正的时间事件序列。现代生物学家不仅难以理解这样的进化概念，更谈不上欣赏了。即使如德雷耶<sup>32</sup>和鲁布勒（Rhubler）这样把有孔虫的壳当物理系统来研究，认为它的生长过程和模式与流体滴在特定条件下的表现非常近似，用同样的物理原理和数学定律解释壳体形态的人们，也是如此——他们始终不曾对现代生物学的基本原理贬抑分毫，也不曾怀疑过达尔文进化论的有效性和普遍适用性。在这些作者眼里，生物遗传的基本法则（*biogenetisches grundgesetz*）是颠扑不破、无懈可击的。他们始终认为有孔虫是一棵巨大的家族树，它的真正根系可以追溯到最遥远的年代里；在有孔虫身上，历史进化就是累进的变化；对某一（或某些）特定功能的结构适应发挥着自己的选择作用，保证了“最适者生存”。我们猜想，经过连续的进化史，无规律的星根虫过渡到圆棍虫（*Rhabdammina*）更为集中的盘状；到同一属中单管中央房室的形态；再到中央房室越分越细；然后是典型的多房室节房虫；这些再经过一次明显的飞跃，又一次进化，才有了螺线形的砂轮虫。正是以这种方式，通过有孔虫的全部变化系列，德雷耶和鲁布勒[追随诺伊迈尔（Neumayr）]认识到了如此多的相关形态演替，其中存在明确的血统或世系关

系。从简单到复杂的形态的每一次进化，相信都会为生物带来一点益处，伴随对生物生存和繁衍机会的强化；因此，在时间顺序上老的形态总体而言结构较为简单；反过来，较为简单的形态如结构单一的球形，最早出现在远古的海洋之中；最后，相信生物个体终其一生所经历的渐进演化和不断复杂化的过程至少是对其种族和家族未知历史的部分重演。<sup>33</sup>

当我们试图把这些想法扩展到有孔虫身上，就会面临许多困难。例如，像鲁布勒一样，我们不禁要断言壳体的不断复杂化以及房室之间彼此连合的方式都是利益所系；鲁布勒据以立论的特殊利益是强度。按照他的说法，增加强度是有孔虫进化的指导原则，地质史上有孔虫演化的各个历史阶段也以强度的增加为标志。但是流年似水，我曾在小小的康尼马拉（Connemara）湾的海滩上看到千千万万有孔虫残骸密布，从结构简单的瓶虫到复杂一点的节房虫还有更复杂的轮虫，它们都是随波逐流，被海浪和徐缓的洋流从海洋摇篮一直推到沙滩的坟场：风吹日晒，白壳嶙峋、了无生气。它们一个比一个纤巧，但都（或者是其中巨量都是）完好无损。所以我不倾向认为形态的细节会对全局产生多大影响，而且有孔虫的生活一般也不是这么一种生存竞争，即壳的破损是必须避免的危险，壳的强度是必须确保的生存利益。

也是在这个论证过程中，鲁布勒指出正如威廉姆森（Williamson）多年以前观察到的，在粗糙的沙砾中没有有孔虫的身影，认为其中的原因是，这样有孔虫至少可以逃离碰撞的危险。但这实际上只是一个非常简单的力学分析事项。海底沉积物的粗细可以作为度量洋流的标准：水流强，大的砾石就

会被冲刷干净，待到风平浪静，细腻的淤泥沉积下来；然后，和其他各种不同等级的沉积物在这一场自然的淘选中的表现一样，轻薄易碎的有孔虫的壳也会找到适合自己的位置。

生物进化论是一回事，破译进化路线、种系发育次序、亲缘和血缘程度的问题又是全然不同的另一码事。在高等生物中，我们通过比较各种环境证据，研究变异的合力，考虑因果交叠的可能与不可能得出结论；但即使如此，我们的结论仍然是十分不确定的，我们的判断总是容易受到修正，遭到指责，我们所有的证据和证明都直接来自古生物学零碎的证物。

但是，既然人们揭示形态取决于物理力的作用，形态的变异直接源于物理力作用的量变，在这个意义上，我们只有重新质疑生物学上的血缘概念，被迫修改联系分类学和种系发育的模糊的准则。

物理学家用事物的特性来解释所有的滴和滴的形态、相互关系、各种泡沫与泡状物，他可以在各种无生命物质中发现它们，根据数学分析对它们分门别类；他的任务仅止于此。但是一旦这样的形态、结构与构形出现在生物身上，生物学家就会立即引入他的一系列概念，比如遗传、历史进化、时间顺序、个体生长对祖先进化史的重演。纵然远隔千山万水、跨越历史长河，相似的形态必然拥有共同的起源（除非存在直接反对证据）、功能适应性、适应环境、高等与低等、“优”与“劣”。这正是在物理学家与生物学家的两种“答案”之间存在的本质区别。

在物理、数学的复杂性中，不存在历史时间的顺序问题。形成球形、柱形或椭球形的力在从前和将来都是一样的。今天

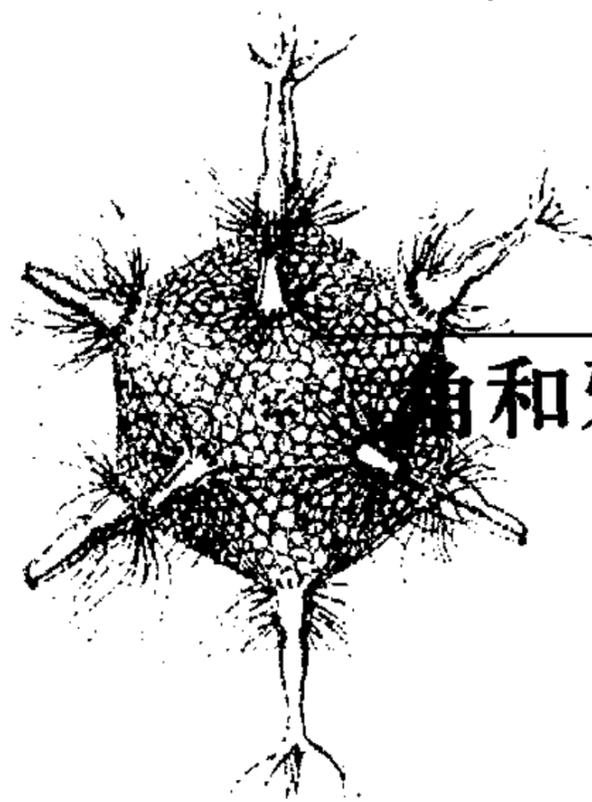
的雪花和从前第一场雪飘落时并无二致。塑造圆球虫、星根虫、瓶虫、节房虫形态的物理力古今相同，我们有理由认为这些物理力作用时的自然条件自我们称作白垩纪的昨天起就没有变过；或者说在所有地质记录标出的而非测量的时间阶段一直没有显著差异。

一句话，由于我们研究的生物如此娇小，它的形态完全处在分子力的作用范围内；它的生长和形态规律似乎取决于简单的方法；总而言之，在我看来，生物学家常用的推理模式未必就适合这种情况，连续时间进化的思想也未必或者可以可靠地、合乎逻辑地应用于此。

万事万物不仅在改变，而且在改进，这是一个信条，而且也是进化思想最重要的部分。这一点究竟有多少真实性，很难说；但在我眼中，翼手龙的搏击长空完全可以和信天翁的展翅高飞媲美，老红砂岩中鱼儿的游动和今天海洋中的鱼儿一样自如又潇洒。

第七章

角和牙齿的形状



## 角

关于壳的螺线问题我们已经讲了很多，所以对于在绵羊、山羊、羚羊和其他有角的四足动物的角上表现出来的类似问题，我们只得简略一点了；而且更因为和壳的螺线相比，角的螺线总体而言没那么对称，不容易测量，也就是说研究起来较为困难。这次我们将完全放弃数学的方法；满足于对角的构形作一个非常简单的解释。

有三类问题必须分别探讨：首先是犀牛角；其次是绵羊、山羊、牛或羚羊的角，即反刍动物空心的角；第三种是鹿独有的实心的骨质角或称“角枝”。

犀牛角问题并不棘手。这种角在生理机能上其实就是一团固结的毛发，和普通的毛发一样，它也是由基底部的活体组织不断添加的无生命物质或“有机”物质组成的。角的截面为椭圆形，一根长轴纵向贯穿整个角，有些种类的犀牛角截面近似圆形。它的纵向生长速度要数前部最快，后部最慢；速度间的比率是一定的，角弯成我们已经研究过的对数螺线状。螺线的角度很小，但是在长角的品种如大白犀牛（角犀）的角上，可以清楚地看到这种螺线弯曲。由于角在头部占据着正中位置——

即和两侧的力场都对称的位置——因此不存在侧向弯曲的趋势，角也相应长成平面对数螺线状。如果同时存在两个正中的角，则后面一个角会小得多，这等于是说角的生长力或生长速率往后递减，独角情况也是如此。相应地，即使两个角的形状在本质上并无区别，第二个角的螺线形弯曲也不及第一个明显，原因只有一个，因为它比较短。

反刍动物的角通常是空心的，如绵羊和山羊，它们那一对角的生长状况在某些方面类似于犀牛角，但是两者在其他一些重要的方面存在差异。这种角的内中有一个骨核，骨核外包有皮层；这一层皮肤的真皮层分布着丰富的营养血管，表皮层则演变为纤维或几丁质物质，在化学成分和形态上都类似于胶结的或固结的毛发，它们组成了角的“鞘”。在角的基底部有一个活动生长带，它使角鞘一圈复一圈地不断增长，这种环带特殊形态也可以视为角的“生成线”。<sup>1</sup>每一个角现在不是像犀牛的独角那样处在该动物的对称面上；同样，和角的起源与生长相关的有限的力场也当然是有些横向不对称的。但是两角之间是对称的；它们形成了“共轭螺线”，彼此互为“镜像”。正如在动物的毛皮上，每根毛发无论位于中“缝”的哪一侧，往往都有一个偏离整个系统中轴面的确定生长方向，角的骨核和组成角鞘的毛发团或毛发状物质也是如此，角的主轴也有点倾斜于，甚至近乎垂直于该动物的轴面。

角鞘的生长是不连续的，而是有点儿或是明显呈阶段性生长。有时候，如绵羊，这种阶段尤为显著，导致角鞘形成了一系列彼此分离的环带，人们假设它是每年形成一环，因此也就记录下了该动物的年岁。<sup>2</sup>

正如莫塞莱在软体动物的口部或“唇”部找寻真正的生成线，我们因而也假设，在螺线形的角上，生成线相当于角环的边缘。环缘或者说是圈边通常是一条起伏的曲线，曲线不在一个平面上，而是犹如非常复杂的鞍形曲面的曲边状；这个现象的由来和意义我们稍后再谈。但是在软体动物的壳上，口部本身的复杂性或者对应的壳的生成线的复杂性不会影响到我们对螺线发育的研究，因为我们可以用它们的“轨迹”或者说在垂直于轴的平面上的投影——亦即螺层横截面的简单轮廓来代替这些真正的边线。

角的横截面往往是圆形或者近乎圆形的，牛和许多羚羊的角概莫能外；偶尔会有变成复杂的多边形的情况，如高地公羊；也有很多羚羊、绵羊的角截面是一个等腰有时甚至是等边三角形，最典型的例子是像盘羊 (*Ovis ammon*) 的角。盘羊的角是一个三面棱柱，三个面分别为：(1)上面或额面，在额骨平面的延伸面上；(2)外面或眼眶面，起自眼眶上缘；(3)内面或颈背面，毗连顶骨。<sup>3</sup> 沿着这三个面与相应的角和边，



图 91 蟠羊：盘羊。引自库克 (Cook)

我们可以在角的纤维物质中描绘出一系列的同调螺线,好比我们在上一章中所谓的界定或组成平面的“生长螺线总体”。

角的情况和软体动物的壳有所不同。其一,角总是管状的——其生成线的实际和理论一致,为一根闭合曲线;这里不存在螺层之间相互“纠结”、缠绕,或者生成线连续相交的情况。还有,尽管成壳的钙质是一次成型、固定无法变动的,但我们有理由相信嫩角最初具备一定的弹性、一定的自由度,纵然很小,但足以使角变弯、打折或者起褶皱。正因为如此,虽然在认清大致的力场或者总的生长方向上角并不比壳难上多少,但角的实际情况多少总要复杂一点。

有些时候,角并不是发育成连续的螺线,公麝牛就是其中最明显的例子之一。它的角边长边变形,正如我们所见,这足以说明它并不能构成一根对数螺线。原因在于角鞘赖以成形的角核或外生骨疣不是连续生长的,在长足全长以后也不是保持一定的尺寸固定不变。由于角越长越重,骨核不堪重负向下弯曲,这就改变了整个角的生长方向。此外,随着年龄的增长,骨核的强度进一步减弱,或很大程度上被消减了,角鞘或者说角本身由于失去了支撑,在继续生长时就会形成一根和原来的螺线迥异的平伏的曲线。<sup>4</sup>岩羚羊的情况实际上与之有点相似。角的顶端即角龄最久的这部分是弯曲的;它向着螺线形状发展,虽然因为短,似乎只会弯成钩状。但随着内里骨核的生长、强度的增加,角变得不那么容易弯曲,所以会挺直一些。在很多别的羚羊(如麋羚)和野牛身上,当角失去了内核的支撑时,或者没有支撑核的角都会出现同样的曲率改变现象;其中又以骨核相对短小或者比较软弱时这种情况最为显著。这些都说明

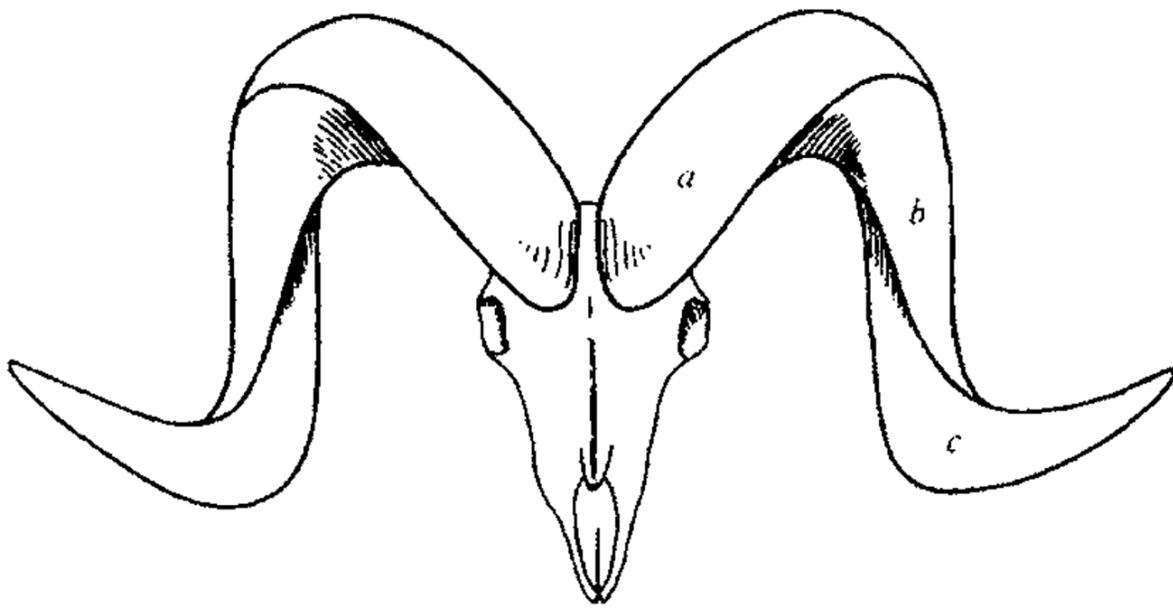


图 92 公羊角的示意图  
(a) 额面; (b) 眼眶面; (c) 颈背面。仿布鲁克 (Sir Vincent Brooke), 引自 *Proc. Zool. Soc. Lond*

在角和角内骨核的生长之间存在有基本的区别：前者无生命，后者是活组织；前者不断增长，保持连续的增量，后者易变、可塑、始终在变动。

但是，在绝大多数的角上我们都不难发现连续的对数螺线，并且容易将这种现象和角的两个对应方向上（平行于轴）的生长速度的不同联系起来，这种速度的不相等在全部分生长过程中始终保持一个固定的比率。有些羚羊，如好望角大羚羊的螺线角非常之小，亦即它们的角接近笔直；同是长角羚 (*Oryx*) 属的另一些品种，如白沙羚和阿拉伯长角羚，却明显有着舒缓的曲线形态（虽然它们和角贝的壳相比，曲率要小一点，但只是大同小异）；据我的测量，它们的螺线角在  $20^\circ$  左右到接近  $40^\circ$ 。在某些大野山羊如 Scinde 野山羊的角上，我们发现了漂亮的对数螺线，螺线角不到  $70^\circ$ 。我们还可以毫无困难地列出一串名单，如西伯利亚巨角塔尔羊、欧洲盘羊、盘羊等等，最后是长角高地公羊；在它们的角上，我们发现了非常相似的螺线，角

常数不断增大，螺线角的大小在盘羊的角上约为 $75^\circ$ 或更小一些，在高山公羊则为 $75^\circ$ 多一点点。我们已经看到，螺线角在 $70^\circ$ 或 $80^\circ$ 左右时，角度的一些微小变化都会令螺线的外观发生显著改变；我们还知道，角的实际长度对角的外观也有重要影响，因为如果角和壳长到可以显示几个螺层，或者至少是可



图93 各种类型的野山羊角：上，西班牙羴羊 (*Capra pyrenaica*)；中，高加索山羊 (*C. caucasia caucasia*)；下，东高加索羴羊 (*C. caucasia cylindricornis*)。引自格哈塞，动物学专论 (Paris: Masson et Cie)

以展示一个完整螺圈的相当一部分的地步时，螺线形态就会变得特别触目。

即使像野山羊角这样最简单的例子，螺线也并非处在同一平面之上，而总是有点歪扭，偏转度大小不等。这使得在原本

的平面对数螺线上又叠加了空间螺旋线的影子。有时候后者不大明显，因为角长不足以展示一个完整的螺旋（尽管我们讲到的野山羊的角已经很长了），在其他时候，比如公羊、捻角羚之类的很多羚羊更甚，这时角的螺旋线已经成为它最典型的性状。所以，我们可以像研究软体动物的壳一样研究角螺线的螺旋成分，也就是研究我们称作 $\beta$ 角的变化。这个因子和对数螺线的常角比起来，对各种羊，例如亲缘关系密切的各种亚洲野山羊或盘羊的特征性外观影响更大。这些羊角上对数螺线的常角几无差别，但是锥形的包络角则相去甚远。因此，马可波罗羊 (*Ovis poli*) 足足有1.2米多的挺拔的长角和盘羊或者西藏盘羊 (*O. hodgsoni*) 的角大异其趣，在后者的角上，一根非常相似的对数螺线却绕在了矮胖得多的锥角之上。

我们还是拒绝数学介入，因为数学方法用来研究偏转螺线总是复杂到令人发怵。我们就用实验来探讨这个问题。我们看到，典型的公羊角其生成线或者横截面是三角形状的，取一个盘羊样本，测量这种三面结构角的三条边长度，分别称作外边、内边和后边（以角的基底部之于颅骨的位置而言）。我发现外边长8厘米，内边7.4厘米，后边为4.5厘米；这么说吧，它们的比例大致为9:8:5。然后，我们用卡纸板做了许多三角形，在每一个三角形上都装上三根（我用软木做的）小支柱，支柱间的长度比为9:8:5。然后再把它们堆叠起来、粘牢，我们立刻就得到了一根倍率曲线；它和公羊角的曲线形态极为相似，只除了一点不同，即在这第一次模拟中，我们没有使三角形的面积逐步增加或减少，亦即因生成线的缩小或放大而使角一端粗一端细的形态。

在这个例子中，还有其他大多数三面角或三向角的情况中，三个不相等的生长速度中有一个相对比较慢，而另两个却近乎相等。生长速率的这种差异有一个直接后果，即角会向另一个方向旋转，羚羊还有某些山羊如捻角山羊（*Capra falconeri*）都是这种样子。

简单归纳一下，我们据以解释角的螺线形态的理由如下：由于角的基底部一个窄带或窄圈之中的连续生长作用，角不断伸长。如果这个生长带各方的生长速度是完全相等的，角就会长成笔直；如果一侧的生长速度较快，角就会长弯；并且角的一侧生长速度很有可能确实快于另一侧，因为每一个角所站立的这块区域较之该动物的对称平面都是不对称的。如果最大和最小的生长速度正好出现在生长带的对侧，则产生的螺线会是平面螺线；如果它们不是精确位于正对的或者说是在直径的两端，就会产生一个空间偏转螺线；最大和最小的生长速度绝对不可能恰好出现在对径两端，因为生长圈对应的或者所需的力场中不存在这样的对称平面。

现在我们须得牢记，此处所谓的生长速度指的是角在纵向

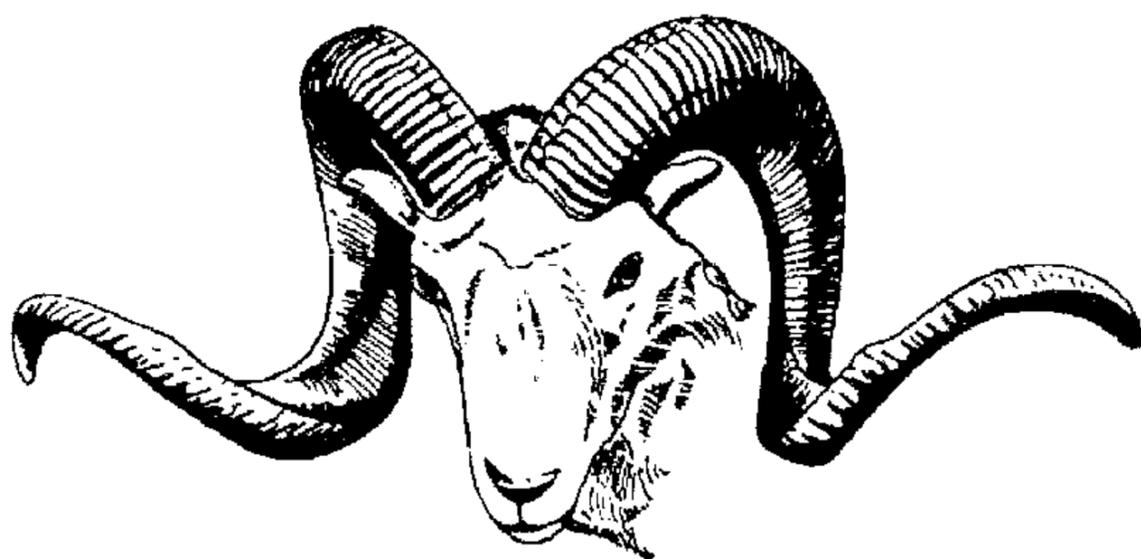


图 94 马可波罗的羊(马可波罗羊)。引自库克

上增长的净速，在这个增长过程中，基底部生长带上生命细胞的活动只是一个因素（尽管这是根本的因素）。换言之，如果角鞘的连续生长在活跃生长带周边的速度相等，但同时因为与内里骨核的黏附或膜连结的程度不同，导致一侧角鞘较之另一侧延伸迟滞（在完全固化之前），则唯一的结果就是形成和原先生长速度不等时所产生的情况完全一样的螺旋线。这样看来，似乎这也可能是一个重要因素，有时甚至成为主要因素。正是这种与骨核的黏附，还有随后产生的角鞘在骨核面上滑动的摩擦与阻滞现象，产生了各种附生现象，其中就有角横向起皱打褶，还有皱褶在角的各个面或边上分布不等的情况。尽管有关角的几乎全部特征都可以用角的各个面上纵向延伸速度的不等来解释，这一条理由是千真万确，但还有一点也很明显，即真实情况下的力场实在是非常复杂。例如，我们（至少绝大多数时候）不难发现角鞘角质纤维的生长方向从来不是平行于骨核的轴，于是角质纤维往往会围绕骨核作螺旋线状，但这种角鞘的螺旋扭转以及其他螺旋弯曲的倾向都会受到内中骨核阻力的对抗或改变。另一方面，活的骨头是可塑性极强的构造，

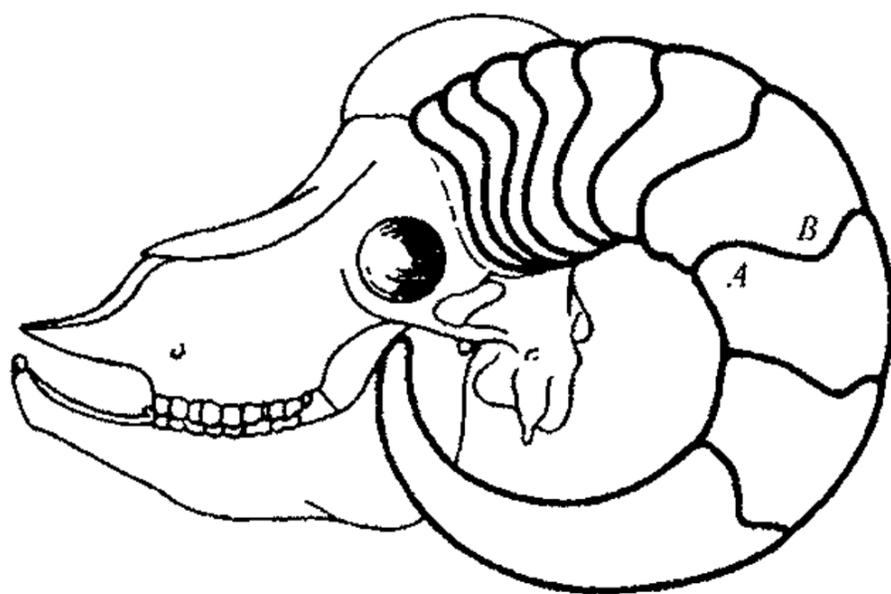


图 95 盘羊的头颅，表现出圣韦南曲线

很容易顺从任何使之变形的力量，虽然这个适应过程很缓慢；这样，在很大程度上，骨核本身也会被生长中角鞘的弯曲塑形，最后的结果取决于这两种力系之间达成的均衡。

要就什么样的角螺曲度更大、什么样的角螺曲度小总结出一个普遍规律，虽然不是十分有把握，但我认为，总体而言，角愈厚，螺曲愈大。白沙羚羊这样纤细的角曲线柔和，山羊和绵羊粗壮的角弯曲更明显。别的也是如此，这已在我们的意料之中；因为不论是生长活跃还是生长放慢之时，角的横截面越大，我们知道相对面上或者各部分的力场强度差异也就越显著。

但是，当角的生长采取倍率曲线这种形状时，还有另外一个非常显著的现象需要引起我们的关注，即扭应变的影响；正是它使得“生长线”凹凸不平，或者说是造成各个角环边缘的起伏，关于后者我们已经提到过。初看之下，扭应变和角的生长似乎并没有多少关系。在我们的实验中，我们建立了由各个组成部分拼叠起来的螺旋形，但在系统的形成过程中扭应变并未参与其事。所以，如果角鞘在连续环增长的过程中，除了彼此的环间联系之外未受扭应变的影响，与内里的固体骨核也无黏附，产生的就是实验中的情形。但事实上，由于皮下结缔组织的存在，鞘和骨核之间确有黏附；于是，只要角鞘的生长力方向和骨核轴有一点点偏斜，则角鞘的生长中就免不了扭应变的产生；因为这样就引入了一个“力偶”，产生了应变，而这个应变在角鞘可以在骨核上（可以说是）自由滑动，单纯受到底下角的生长压力推动时是不存在的。此外，角的生长（即角鞘的生长）中，连续的增长物并非同时自有生命的物质变成僵

硬的固形物；这中间有一个过渡的阶段，可能持续很长时间。在这段时间内，活跃在生长带附近新形成的角物质仍然具有可塑性，可以变形。

现在，我们从著名的圣韦南（St Venant）实验<sup>5</sup>中可知，在除开截面为圆形的柱体之外的一切弹性物体的扭转中，都产生了一个非常显著的应变状态。如果该物体为圆柱体（不论实心还是空心），则扭转并不会改变圆形截面的大小和形状。但在其他各种情况下，比如椭圆形的杆棒或者随便什么截面的棱柱体，扭转会产生平行于柱轴的作用力，把每一个截面扭曲成复杂的“鞍形”面。因此在等边三角形棱柱的情况中，如图96 (a)所示，假定截面所示的这部分杆棒被箭头所示方向上的作用力扭转，原来的平面截面会变形为图中的情形——相对于原来的平面，实线代表向上隆起，虚线表示向下凹陷。在棱柱的外表面，原本平行和水平的轮廓线会被扭曲成蜿蜒的曲线，使得棱

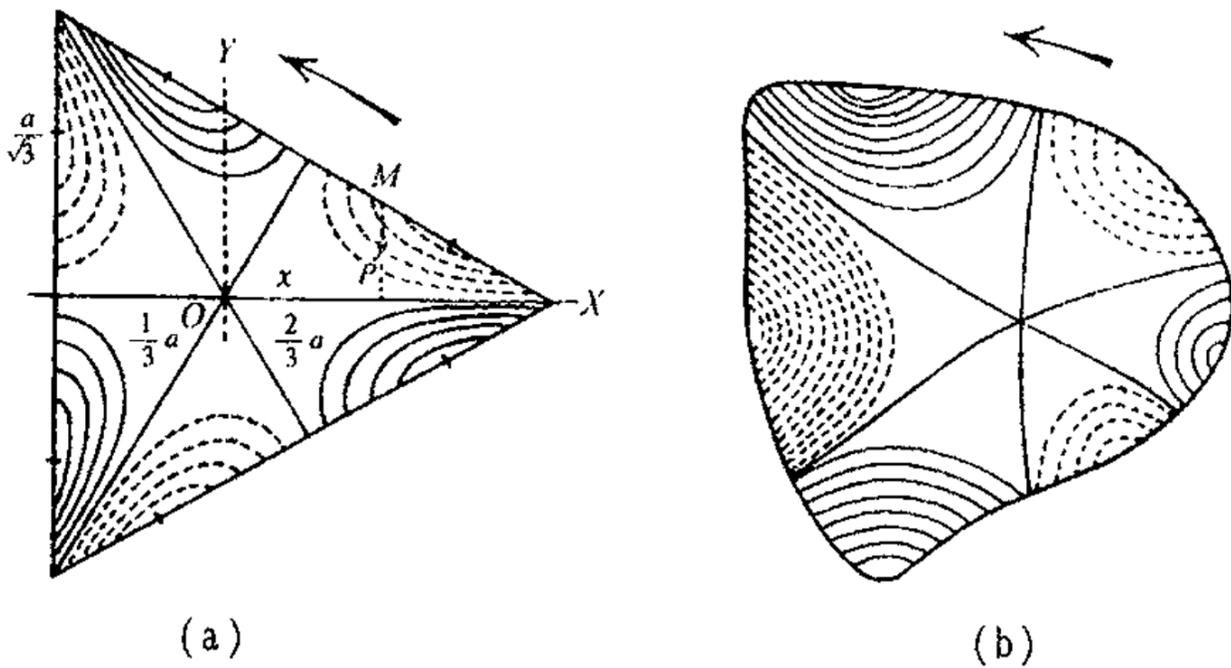


图 96

柱所有的三个面上的曲线都是一半向上凸起，一半向内凹陷。公羊角特别是盘羊的角就类似于这样的棱柱体，只是截面不够等边，而且三个面也并非平面罢了。因此造成的扭曲在角的三个面上也不是完全一样；但在曲线的总体分布上，是完全符合理论的。<sup>6</sup>在许多羚羊的角上也可以清晰地看到类似的鞍形曲线，但是圆柱形的牛角上不存在这样的鞍形曲线，这一点委实引人注目。

对这个现象阐述得越是清楚，揭示角的特性就越容易。我曾用盘羊的角做了一个角环的石膏模型，借以获得角环曲边的精确轮廓；然后用湿的黏土填满模型，做出一个鞍形曲面，尽可能地符合曲边的起伏形态。<sup>7</sup>最后，做了一个曲面截面的石膏模型，再靠着一种简单的球面曲率仪画出曲面的轮廓，如图96 (b) 所示。看上去，这个图形的绝大部分都和圣韦南扭曲三角棱柱的截面图非常相似，棱柱截面锐角附近的情形尤其如此。图中部分地方不是很对称，这一点并没有出乎我们的意料。（除开因制作方法略嫌粗糙造成的不够精确之外）这种不对称有很多充足的理由，如组成物质的各向异性、角鞘各部分厚薄不均，我认为，特别还有角上的小皱褶引起的角的刚性分布不均。正是因为存在这些细小的皱褶，因此像高地公羊那样皱纹粗大的角与盘羊及其同属动物比较光滑的角比起来，前者的圣韦南效应表现得没有那么明显。<sup>8</sup>

在角的生长和形态中表现出来的力的分布情况并不是简单的表面现象。各种因素在其中不分高下，同样重要。角轴的方向、截面的轮廓线、角的螺线和角周边部分的具体生长速度——所有这一些都有份参与其事，反过来，它们又受到营养供应的制

约，而营养供应又是由邻近组织的特性和血管分布共同决定的。认为一种类型的角比另一种角在防守、攻击或是其他用途上更有用时，然后自然选择就产生或改变、取得或丧失这样那样大小和形状的角度，这种假设甚至比某些想像更难阐述和证实。

在我们离开角的螺线这个话题前，还有一两个小问题需要谈一下。狩猎爱好者每每猎获大件战利品时，总要量一下两角尖之间的跨距，沿角的曲度测一下角长，而后记下战绩。现在如果我们对这些测量结果（在罗兰德·沃德先生的书中有记载）<sup>9</sup>进行研究，就会发现这两个结果无法吻合：同一对角，沿角的曲度测量结果较长时两尖的跨距却较短，反之亦然。我们可以用纯粹形态的变形来解释，但真正的原因其实更简单。如果两角的轴笔直向外，与中间的平面成直角，则角的长度与跨距的宽度同步增长。但如若两个角偏离平面的角度小于 $90^\circ$ ，那么，随着角的生长，螺旋弯曲会使两角尖之间忽远忽近、交替发生。

在公羊角上还有最后一个非常奇怪的特性。虽然羊角又大又沉——马可波罗羊的两角长到23或31千克不是什么稀罕事——但公羊却可以优雅从容地顶着这一对角，既不破坏身体的平衡也不会妨碍活动。原因是，头和角之间保持了精确的平衡，这样随便怎么俯仰转动都不会使脑袋高于或低于它在第一颈椎中的支点；我们只要把两个指头插入枕骨大孔，就可以抬起沉重的颅骨，而且令它保持完美的平衡。此外，尽管角一直在生长，但生长从来不会破坏或者改变这种平衡；因为对数螺

线的重心始终不变。但在其他一些例子中，沉重的角虽然无疑也平衡得非常好，但却明显影响到头颅的位置和平衡。牡鹿的头总是比马昂得高，印度水牛口鼻后仰的程度更甚于奶牛。

### 齿、喙和爪

我们发现，凡有类似生长现象的其他大量有机构造中，也内含有类似壳与角上的等角螺线。这是说，生长过程中因为相对于轴的不对称导致纵向生长速度不等，而且新的增长物始终是整体形态的一个恒久不变的部分。趾、爪、喙和齿都属于这一范畴。虽然对数螺线总是出现在这样的构造中，但是总要在更长一些的构造中，也就是说向量径转过的角度相当大时，它才会吸引我们的目光。金丝雀的爪子因为用得太多而长长，兔子和老鼠的门牙因为疾患或者用来磨牙的对向门牙受损也会长得过长，<sup>10</sup> 我们知道这时的牙齿或爪子会长成螺线形态，我们说这是畸形生长。<sup>11</sup> 但此时形态并未发生根本的改变，只不过在长度上异常增长；畸长的齿爪其弯曲形状和原本较短时的形状并无不同，只是长得越长，螺线形越是明显。所以尽管非常古怪，但兔子畸长的门牙变得和猪或大象的獠牙非常近似也是情理之中，只是在后者身上司空见惯的长牙在兔子身上就是生长过度了。还有一个奇特的相似，在新西兰的北岛垂耳鸦 (Huia bird) 中，雄鸟的喙比较短直，而雌鸟的喙就是同一形态的延展或者伸长。在雕和鸚鵡这样弯得更多的喙上，只要我们愿意，完全可以像鸚鵡螺中一样确定对数螺线的常角；同样，当鸟儿一天天成长，喙也越来越长，这种螺线弯曲也就日益明显，比如老雕的钩吻，还有紫蓝色金刚鸚鵡的巨喙。

我们再来看看牙齿的螺线弯曲情况。

牙科医生知道每颗牙齿都有自己的曲度,拔牙时他必须按照这种弯曲的方向顺势而为;但是在一般的牙齿上我们几乎看不到弯曲,当牙齿的直径和长度不相上下时更是如此。在结构简单近乎圆锥形的牙齿,如海豚的牙齿,还有形状有些类似的哺乳动物的犬牙和切牙上,这种牙齿的弯曲看得特别清楚。我们在刺猬细碎的小牙还有猫狗的尖牙上的确也可以非常清晰地看到一定的曲度。当食肉动物的大尖牙更大更长时,比如剑齿虎属 (*Machairodus*) 的牙齿,就变成了已经灭绝的剑齿虎那样弯得厉害的剑齿;野猪的獠牙则会长成非洲疣猪或者东南亚疣猪的螺线形长牙。啮齿动物过度生长的是切牙;牙轴两侧的生长速度有些微差别,日积月累,在牙齿的迅速生长中逐渐产生了一根如假包换的对数螺线;在海狸还有大型地老鼠囊鼠 (*Geomys*) 的牙齿上,我们都惊奇地看到了这一点。象牙的情形也与之类似,只是因为大象的牙齿相对少有磨损,所以螺线状弯曲保存得更完好。啮齿动物牙齿最早形成的那部分,即牙尖(除开上文提到的异常生长的情况)的磨损速度和牙根部的生长速度一样快;在成年啮齿动物身上,牙齿靠近对数螺线极点附近的那些部分更是已经磨损殆尽了。另一方面,我们在大象身上看到的实际是从头到尾完全未经磨损的全部牙齿,牙尖和螺线的极点几乎是同一的。如果我们假定(误差也不是非常大)牙尖和极点真的一致,我们就可以非常方便地画出现有长牙划出的部分连续螺线。这样做时,我们看到普通大象微曲的短牙会慢慢长成猛犸的螺曲形长牙。无疑,和软体动物的壳一样,无论个体还是整个物种,其牙齿螺线的常角都有一个变化趋势;有些大象和有些象种的螺旋角显然比别的象或象种更

大。但大多数时候，只要象牙稳定生长不改变形态，一直长到猛犸长牙般大小，这个螺线角都足以将螺线形状表现得非常鲜明。像 *Mastodon angustidens* 和 *M. arvernensis*（两种乳齿象）这样的象种中，不仅具体的螺线角较小而且象牙也较短；但美洲乳齿象和现存的一些象种的牙齿却和猛犸螺线状弯曲的巨大獠牙并无显著不同，只是因为大小不一般，前者的象牙相对短小所以螺线发育欠佳，呈现在我们眼前的也就只有些许弯曲。一旦牙齿够长，长到像猛犸和海狸这样，则这种微曲，以及牙齿生长中几乎不可避免的侧边不对称就开始显山露水了。换言之，螺线并非必然处在同一平面上，而是像扭转的角一样成为一根偏转曲线。在东南亚疣猪巨大的獠牙上这一点非常显著；而且也是猛犸长牙的一个鲜明特征，我们在普通大象的象牙上也能大致看到一点。

### 独角鲸的“角”

独角鲸的“角”或长牙是一样惹眼的、极为反常的东西。它是这种动物脑袋上唯一的可以长成的牙齿，它居然长到显然会招致不便的2.4米乃至2.7米左右的长度；它从来不会弯曲起皱，而是长得笔直——的确是一件非常独特的稀罕物事。看上去它好像是扭转的，实际上围绕它笔直的轴旋转的只是几根螺距很长的相邻螺纹；而且（还有最后一件怪事，也是最让人称奇的）有时候，独角鲸偶尔还会长出两根长牙而不是一根，这一边一根的两个长牙还不是对生或对称的一对，它们居然不

---

\* 关于独角鲸和它们的长牙还有其他许多趣怪之事，见 M.P. Porsild, *J. Mammol.* 3 (1922), 8——编者注

是彼此互为镜像，而是一模一样的螺旋，连螺纹的走向都毫厘不爽。<sup>12</sup> \*

我们已经看到，所有正常的牙齿都或多或少地拥有自己的自然曲度，随着牙齿的生长变长，这一点表现得日益明显。我们不认为独角鲸长牙所处的力场（内外力场）会简单和均匀到可以使得长牙在年复一年的生长过程中保持绝对的对称，不会向两侧发生半点偏斜或者存在偏斜的倾向；我们情愿假定长牙在生长过程中遇到的阻力相互成均势而后彼此抵消，没有产生一边倒的后果。人们常说这又长又直、一头尖细的长牙上有一个“螺旋”，实际上这里没有任何旋转；独角鲸长牙内部的纹理是彻底的笔直和均匀。一句话，它是有几道左旋螺纹而且是螺距很长的直螺纹；起伏有致的凹凸螺纹均匀连贯地从长牙的一端绕卷到另一端，甚至延伸到牙根部，深入上颌的牙槽或牙臼中。

这种组合螺纹究竟是如何形成的，我们一无所知。我们只知道它并非源于牙轴的扭转。它均匀贯穿长牙的两端说明它和牙齿是一个整体；螺纹深入牙槽充分说明它不是由外力压印或凿刻于牙齿之上的。我们注意到，作为一个很小的特性，组成复合螺纹的几道沟、脊存在各自的偶然区别；宽窄不等的凹沟从一端连贯到另一端，清晰可辨。换言之，在牙齿的生长过程中，有某种力量使得每一道沟和脊都特立独行。一般而言，螺旋包括平移和旋转运动的组合，而且在旋转中还要符合塑造螺纹的模型；我不能不相信，独角鲸的牙齿就是这样一边长一边始终非常缓慢地绕着纵轴旋转——尽管这样一种生长模式实在太过奇特反常，而且难以想像。我们知道牙齿在一生中都在纵

向生长，开放的牙根和“永生的牙髓”是其原因；但因为牙面的沟和“来复线”并未有自身的扭转，因为这种来复线一直延伸到上颌中的牙槽里，因为相邻的几道沟脊在曲折迂回的路途中仍然保有自己的个性，所以只有同时伴有同样连贯的牙齿的旋转（就我所见）才能解释长牙的挺拔笔直。我们要的只是一种非常缓慢的旋转——即在独角鲸的一生中，长牙只有四到五个完整的绕转。

鲸或海豚破浪前进可以解释为对从头到尾漫卷过来的波浪的反作用，它们的游速比波速要慢一些。在鱼身上也是同样道理；但是背鳍和腹鳍使鱼产生的波浪处在一个平面上，而海豚可以说是“圆偏振”的，波浪可以被分解成两股振动，分处在互相垂直的两个平面上，这是由海豚的尾巴和尾尖沿圆形轨道挥动造成的，从一个横截面到另一个横截面协调变换。正如螺旋桨或鱼雷（鱼雷的运动方式经过特殊修正或校正）的情况，这种行动方式必然造成一定的能量浪费；导致产生一个“有害的力矩”，这时海豚的身体往往绕轴转动，在行进过程中作螺旋运动。海豚的尾巴微微左旋对纠正这种倾向不无小补。舒莱金（M.Shuleikin）对海豚运动学的研究<sup>13</sup>——在实验和理论两方面都是一件杰作——揭示海豚和鱼类相比技高一筹，因为它的前进速度更接近沿其身体传播的波速；在一段单位时间内前进的所谓“步长”或身长部分，海豚约为0.7，而游速飞快的鱼（金枪鱼或鲭）只有0.57。

舒莱金曾对它们头骨的不对称（有些鲸目动物的身上可以看到这个现象）作过好奇的评论，海豚的头骨呈螺旋形扭转，螺距大致等于身长。这可以作为对海豚运动过程中螺旋成分的

一种校正抑制，据此“头骨不对称迄今未解的目的”得到了解答。但我对此存有异议，我认为头骨的反螺旋正是运动中的螺旋成分的直接后果。我以为它是身体前部对后部旋转冲力的一种滞后的、不完全的反应，用工程师的术语，即惯性扭矩。

这种倾向在海豚的头骨上隐约可见，在独角鲸的“角”上则是清晰可辨，为独角鲸的许多特异之处给出了完满的答案。独角鲸和它的角紧密相连，前进中浑然一体——几乎总是如此，但并非绝对！因为挺直沉重，所以大长角的惯性中心远在独角鲸的前方，而且离尾巴的推力很远。尾巴每一次有力的摆动之后，独角鲸不仅向前猛冲，而且会突然向一侧扭转或旋转；而笨重的角因为只有角根部的支承，反应比较困难。因为角根部纤细，要靠它实现与身体同步旋转的“力偶”极为不便。于是“惯性扭矩”肯定要有所表现。角不是随动物的身体完全同步旋转；相反，可以说是动物的身体在慢慢地、一点一点地绕着自己的角转。这种运动，以及头和角之间的这种滞后的确非常微小；但是尾巴的每一下摆动都在重复着这种滞后。牙齿的根部，也即永生的牙髓，感受到了这一切，然后就在牙根处、在牙齿的钙化过程总共施加了一个作用力，产生扭转。

假定尾巴的每一下摆动，只会在牙齿和身体的旋转间产生不超过 $1/5$ 秒弧度<sup>14</sup>的滞后，但大致估计独角鲸的年龄和活动量，这么小的量已经足以解释一根中等尺寸的长牙上存在的螺旋旋转数了。

尽管这根长牙的螺线形态已经很美观，但是它仍然不及我们看到的，比如长而尖的笋螺 (*Terebra*) 和锥螺 (*Turritella*) 还有别的螺线形腹足纲软体动物的壳那样规则精致。不出我们

所料,独角鲸身上扭转的速度和生长速度之间只是大体一致而不是精确一致;因为平移和旋转的两种速度是不相干、各自独立的,它们的合力保持得相当稳定,仅此而已。相反,在蜗牛壳当中,积极的组织生长是纵向和扭转位移的共同原因,所以产生的螺线形态非常完美规则。

达西·汤普森在解释独角鲸长牙之上的扭转时提出的天才论点存在无数可能的障碍,虽然无一真正危及他的假说。受到非难\*最多的是他确信鲸目动物的头骨不对称源于“运动中的螺旋成分”,而这个观点据迈尔(Mayer)称是古根塔尔(Kükenthal)(1908)首先提出来的,后者把它归因于“水压不等”。主要的障碍在于独角鲸的胚胎和成年独角鲸的头骨都呈现出这种不对称,这就意味着排除了运动中产生的机械力直接导致头骨变形的可能性。

首先,我要指出即使这个主张确为真实,它对独角鲸长牙的扭转问题也并无任何意义。其次,它很可能并不是有效的证据,因为其他一些情况表明物理力也可以引致遗传产生的某种特殊构造。既然这个现象与下一个章节相关性更大,那就让我们在下一章中再讨论它的意义吧。

---

\* E.迈尔, *Anat.Rec.*85 (1943), 115; G. E. 哈钦森, *Amer.Sci.*36 (1948), 581  
——编者注



## 第八章

# 形态和机械效率



本章讨论的是“直接适应性作用”，即机械力作用于某一生命构造，使它发生改变从而具有机械效率。这里马上产生了一个问题，即适应作用和遗传的关系问题，尽管达西·汤普森谨慎地绕开了这个问题。两者的相关性不仅可以自达尔文进化论的必要条件推出，而且还拥有直接的证据。

有些情况下，某种特殊的结构未必源自遗传（比如断腿复位不当时骨小梁的形状），但是细胞对物理力的刺激感受性肯定是一种可以遗传的因素，而且明显具有适应性意义。

另外一些时候，力学因素的刺激可以产生某种结构，但是在力学因素能够发挥作用之前，这种结构在胚胎中就已经存在。人类尚在母腹中时足跖就已经变厚了，虽然赤脚走路的摩擦显然会大大强化这种胚胎期的萌芽。有关生物如何遗传具有适应意义的对环境的反应，我们已经提出了一种解释，现在我们面临的问题是结构本身如何能够未经运用而直接遗传。

一个最简单的可能[有时被称作鲍德温效应 (Baldwin effect)]\*是，如果某些基因组合可以产生和机械因素产生的一样的结构，则这种基因组合显然是有益的，并将被种群所保留。尽管这种可

---

\* G.G.Simpson, *Evolution*, 7 (1953), 110 ——编者注

能性符合逻辑，而且甚至有可能就是全部的答案，它仍然面临困难。有些人发现实在难以想像能够生成复杂结构的某个幸运基因组合的产生纯粹出于偶然，剩下唯一的选择是拉马克学说的解释，但后者明显会招致异议。

许多作者还提出了另一种可能，尤以沃丁顿 (Waddington)\* 阐述得最为明确。他的结论建立在一系列特别有趣的实验基础上。例如，让某个种系的果蝇在成长过程中经受温度剧变。他发现少数果蝇会长出没有横脉的翅翼。如果挑出这些没有横脉的果蝇，然后重复这个实验，横脉缺失的个体百分比就逐渐上升，连续数个世代经受温度剧变后，情况仍是如此。奇怪的是，过了一段时间，有些果蝇没有经受温度变化也出现了横脉缺失的现象，而不再需要实验刺激手段。

这个例子与有关机械因素的情况存在惊人的相似性，因为通过选择有反应的果蝇个体，沃丁顿培育出了无需刺激即有反应的果蝇，恰如未降生足跖就已经加厚的胎儿。由此，沃丁顿提出演化过程本身才是选择的目标，这些情况应该用对特定刺激反应性的级进选择来解释，直到最终无需刺激即可作出此种反应（这就是演化的具体过程）。它仿佛不断下挫微力扳机，直到枪支自动击发。

我们无法逐一评述这些个有趣的观点。此处重要的不是我们能否对直接适应和它们的遗传给出最终的解释，而仅仅是达西·汤普森在本章中关注的现象是否和发育、遗传及进化问题有重要联系。它们都只是故事的部分情节，而这个故事还没有讲完。

---

\* *The Strategy of the Genes* (George Allen 和 Unwin, 伦敦, 1957) ——编者注

有一大类形态学问题我们尚未谈到。关于它们我们也几乎无言以对。尽管如此，它们非常重要，极具理论价值，而且和形态以及形态作为生长结果的功用问题密不可分。因此谈及生长和形态必然要对它们做一些考虑，虽然只是很简短的、不完善的。我所指的现象是明显存在最严格意义上适应的一些情况——为了施行某种与生物不可分割的特定功能或作用，而产生了清晰可见的力学上合理的形态。

和这些现象相关的问题相遇委实让我们举步维艰，但我们到达成因之谜的终点还有很远的路要走；就我个人而言，我承认即使是对鱼、昆虫、鸟儿的形态做最初步的讨论，自己也缺乏足够的知识。但是在—根骨头的形状问题上，虽然我们面对的问题仍属同一种类，但却简化、具体到了我们可以做一番探讨的地步，我们甚至可以不揣冒昧，为潜藏在全部此类现象背后的因果规律找出几丝线索。

## 张力和压力

在讨论骨头的形态之前，我们先来谈谈成骨物质的力学特性，<sup>1</sup>关于它显示的强度以及耐受的力。请牢记，我们此处所指的新鲜的或者有生命的骨头的性质包括骨头所有的有机与无机成分，因为已经死亡的、干枯的骨头完全是另一码事。在工程师建立的所有构造中，在各式各样的梁、桁、支柱和大梁中，不管怎样都必须作两种强度准备，耐受压力的强度或抗碎强度、耐受张力的强度或抗张强度。设计均匀承重的柱子时，就要考虑到承受一个向下的压力，钢丝绳和肌腱一样往往只能承受张应力；但许多时候甚至绝大多数情况下，这两种功能是血

肉相连、密不可分的。对于大家都熟悉承重梁，我们必须提及，我们现在知道这个例子貌似简单，实际上绝非如此，“栋梁上的应力和应变如此复杂，以致我们求得的答案总是和实际经验中获得的大梁已知强度

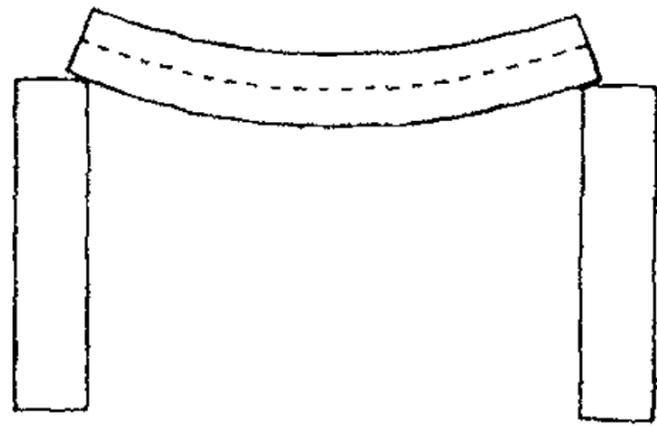


图 97

存在差距”。<sup>2</sup>虽然我们大致知道，当横梁中间承重，两端有支撑时，它往往会弯成弧形。这时横梁的下部纤维绷紧，或者说承受一个张应力，而上部纤维则经受着压力。由此可见，在某个中间层面上存在“中区”，这里的木纤维既未受到压力，也没有经受张力。

抗压构件和抗张构件比肩而立，可以用许多简单的方法来说明这个现象。罗斯金（Ruskin）描绘过冰川中的此类现象。他吩咐我们加热一条封蜡，而后把它弯成马蹄形，“然后透过一台中等放大率的透镜，你就可以看到在凸面上由于张力产生了冰川裂缝最精致的摹本，压力则在凹面上产生了冰川涌浪的翻版”。要显示作用力的分布还有一个更妙的法子，即采用明胶，借助碳酸氢钠把气泡注入其中。当把一条明胶弯成圈状时，一侧的气泡会因张力而变长，而另一侧的气泡则因承受压力而缩短。<sup>3</sup>

同样，一根立柱如果承重不均匀（例如，人的股骨骨干通常就是如此）容易弯曲，这样其凹面受到压力，而凸面须经受张应力。许多时候，工程师有必要尽可能地划清压力线与张力线的界限，以便应用不同的建筑方法乃至不同的材料抵受不同

的力。例如，在一条悬索桥上，很大一部分结构只承受张应力，所以纯粹由绳索或金属丝制造；而桥两端巨大的桥墩肩负着整个桥梁结构还有桥上载重的分量，承受着系统内部固有的全部“压力”。构成动物骨骼的支杆和拉杆的绝妙组合，和它极为相仿。我们在博物馆里看到的“骨架”，其实并不能很好地展现机械效率，甚至会造成误导。<sup>4</sup>从工程师的角度看，它是一幅显示了所有压力线的示意图，但远未包括全部的张力线；上面有所有的支杆，但绝少拉杆，甚至可以说一根主要的拉杆都没有；要不是我们竭尽所能、笨拙僵硬地把它们固定在一起，骨架就会四分五裂。但是在生物体内，支杆构造的周围存在非常复杂的拉杆系统，它们彼此交织——“它活的表面结合得多么牢固，还有那闪闪发光的带和银白色的索”<sup>5</sup>——韧带和膜、肌和腱，在骨与骨之间交错纵横。显然，力学构造的美和强度不在于这个或那个组成部分，而在于所有部分的和谐会聚，软硬、刚柔、抗张与抗压的各部分，必定完美地交织在一起。<sup>6</sup>

无论天工还是人造，虽然我们发现了这种特性，去区分抗张和抗压两种组分，但我们无法做到彻底和纯粹；于是，工程师寻找着这么一种材料，它可以尽可能近似地同等抗拒两种作用力。<sup>7</sup>

在工程师的眼里，骨头或许的确很脆弱，但它有一个巨大的优势，它适合做拉杆，但它也同样是优良的支杆，它能承受压力，也受得了张力，不易碎裂。木料的强度各异，但它们的抗张性往往胜过抗压性，熟铁的强度虽然远胜木材，但在这件事上也是半斤八两；但铸铁的情况有很大不同，因为它可以充作优良的支杆，但作为拉杆来说，实在非常糟糕。在所有工程

建筑中，低碳钢已经取代了老式的熟铁，它不仅强度要大得多，而且和骨头一样两种强度的比例大致相当。<sup>8</sup>

## 形态和强度

工程师建造钢铁大梁取代原先的木梁时，我们知道他利用了我们刚才讲过的基本原理，并且为减轻重量和节约材料计，还尽可能地不去理会中间部分，以及所有位于“中区”附近的部分，这样做的结果是他把大梁变成了有上下“凸缘”并且中间由一块“腹板”连接的构造，其整体截面仿佛一个I或工字形。

但有一点很明显，即如果上下梁缘上的应力不仅相反而且相等时，如果所用材料为铸铁或熟铁一类，则其中一个梁缘必须造得比另一个厚，这样它们才会同样坚固；<sup>9</sup>并且如果两块梁缘间或会换位扮演对方的角色，就必须引入一个安全厚度，使得较脆弱的梁缘也足以抗拒此时的那种应力。如果一种材料正好拥有近乎相等的抗压与抗张强度，这当然是非常经济的，所以从工程师或承包人的角度入手，骨头是一种很好的适宜建筑材料。

I字梁或H梁，还有铁轨的设计都是为了抗拒某一特定方向上的弯曲变形，但如果像一根高高的支柱一样，需要抵御四面八方来的弯力，显然管状或圆筒状构造最合适；因为中空的管柱明显就是I字梁的旋转产物，是“回转体”，在任何相对的两侧压力和张力均为相等，抗力也相同，所以完全没有必要在管子的空心处设置腹板或“填料”。这种结构不仅在支柱中很有用，也适合所有需要劲度、抗拒弯曲的场合。一张纸卷起来

可以变成一根硬硬的纸棒，薄木板卷成中空的管子用在飞机结构中可以抵御很强的推力。鸟翼的长骨无需或者几乎不必负重，但它必须承受很大的挠矩；在翼展宽的鸟儿如信天翁的肱骨中，我们看到这种管状构造表现得淋漓尽致，它的骨质部分被压缩成薄薄的理想柱面，几乎成了空壳。<sup>10</sup> 鸟儿的羽管、芦苇中空的茎干、支撑沉甸甸麦穗的麦秆，都是伽利略解释这个力学原理时用过的例证，<sup>11</sup> 他的务实思想由这一系列不同的例子可见一斑，其实，论证一次就已经非常清楚了。

同样是这个原理，在昆虫或甲壳纲动物中空的身体和管状肢中也有极好的表现；这些复杂、连接精巧的构造无疑可以教给我们许多有关结构的内容。例如，我们知道柱状薄管在受到弯应力时，在它变弯之前先会变平，在弯曲的受压一侧还会出现“瓣裂”；在蟹足的关节部位我们往往可以看到这两种现象。<sup>12</sup>

这里有两点非常重要，在深入讨论之前我们先来谈谈它们。首先，显而易见，弯曲的横梁其中间部分的弯应力最大；如果我们把手杖用力抵住地面，手杖往往会在中间喀嚓一声折断。因此，如果管柱要承受强大的弯应力，则精明、经济的做法是把中间的管壁做得最厚，向两端逐渐变薄。如果看一下股骨的纵截面，就会发现造物主正是这么做的，有效地避免了“危险点”的出现；柱壁的厚度不啻于一幅绝妙的示意图，图解了沿骨头长度方向上各点的挠矩。

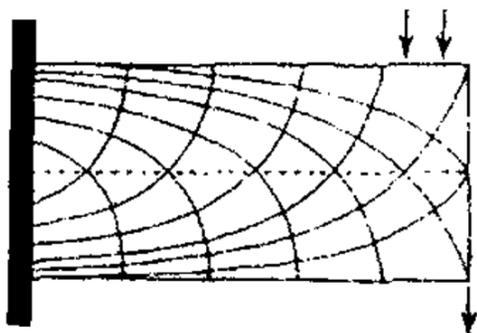


图 98

第二点需要稍微费点口舌。假定承重梁只有一端受到支撑（比如砌进一堵墙内），这样就形成了所谓的“隅撑”或

“悬臂梁”，于是显见横梁的应力线走向如图 98 所示。在负重后，“压力线”马上会垂直向下，而在隅撑与墙面的固定处，在接触面的下部存在一个针对墙壁的水平压力；这些压力线的垂直端与水平端连续成平滑的数学曲线形状——碰巧形成了抛物线的一部分。张力线的形状和压力线一模一样，它们互为“镜像”；两种力线的交叉处成直角，或彼此“正交”。我们稍后再来讨论这些应力线系统；这里我们先来谈一个重要的却又可说是明显的事实，即尽管在横梁上这两组力线结合起来共同承重，但往往存在这种可能，一组力线的弱化是以另一组的减损为代价的，有时候甚至完全消除了其中的一组力线。例如，我们用一个上翘或下弯的隅撑代替原先一端有支撑的横梁，这时显然去除了大部分的张力线或者大部分压力线，而且，如果我们不是用木头架桥，而是用一根绳子架在溪流之上，这个新的建筑显然包括了所有的张力线，但原来的压力线则荡然无存。和这一原理相关的生物学意义主要见于灯心草以及其他典型的柱状茎干的力学结构。组成茎干的材质在抵挡压力方面不堪一击，但其中部分材料却有非常强大的抗张强度。伽利略最早注意到了这个问题，但仔细研究柱状茎干强度的是身兼植物学家和工程师两职的施文德纳 (Schwenderer)。施文德纳<sup>13</sup>揭示茎干的强度集中在小小的“韧皮组织”维管束上，在其弹性极限内，这些韧皮纤维每平方毫米截面的抗张强度比起当时采用的钢丝来毫不逊色。

例如，下表列出了各种纤维和金属丝在各自的“弹性极限”而不是断裂点内能够承受的负荷，弹性极限指超出此限度后即使去除负重也无法恢复到原有长度。

	弹性极限时 每平方毫米 承受的应力 或负重克数	每平方厘米 的应力或负 重吨数	每毫米应变 或伸展量
黑麦 ( <i>Secale cereale</i> )	15~20	1.45~1.94	4.4
天香百合 ( <i>Lilium auratum</i> )	19	1.83	7.6
新西兰麻 ( <i>Phormium tenax</i> )	20	1.94	13.0
大伞莎草 ( <i>Papyrus antiquorum</i> )	20	1.94	15.2
蓝丝草 ( <i>Molinia coerulea</i> )	22	2.1	11.0
<i>Pincenectia recurvata</i>	25	2.42	14.5
紫铜丝	12.1	1.18	1.0
黄铜丝	13.3	1.32	1.35
铁丝	21.9	2.12	1.0
钢丝	24.6*	2.39	1.2

\* 采用当今最好的钢材这个数据会高得多。

在其他方面,植物纤维无疑逊色于金属丝;前者一旦超出弹性极限就会断裂,而铁丝在过了弹性限度之后,在断开之前能够承受两倍于弹性极限时的负重。用现代工程师的语言来说,韧皮纤维的“屈服点”较低,仅略高于弹性极限。正如施文德纳指出的,造物主似乎对植物纤维的强度能够在弹性极限之上已经心满意足了;因为一旦越过这个极限,整个结构也就丧失了平衡,而真正的断裂点还有多远已经无关紧要了。<sup>14</sup> 尽管如此,在一定限度内,植物纤维和金属丝仍然同样牢固,同样出色。施文德纳还用了许多漂亮的示意图说明一点,即各种茎干的强大的抗张组织束其排列方式也各有千秋:有时比较简单,无数小维管束排成圆环状,不一定充满圆周,因为必须给活性生命组织留下一定的空间;有时,粗大的维管束排成稀疏的环状;有时这些维管束进一步强化为辐式的垄或脊突;有时所有的维管束紧密排成一个连续的中空柱体。在图 99 所示的

情况中,施文德纳计算出六根主要的维管束这么排列可以耐受25倍于它们密集排列成实心茎核时所能承受的弯力。许多时候,茎干是完全中空的;在其他时候内中则有各种功能的柔组织存在,但这绝不是为了增加刚度的目的。像棕榈树这样高高的锥形树干中,我们不仅可以在圆筒状树干的结构中发现这些原理,而且我们还发现,朝向树顶的纤维束弯曲,彼此正交,完全仿佛图98所示的应力线的形态;但在这个例子中,我们研究的当然还是抗张构件,树干摇摆时,由对侧的维管束发挥抗张应变的功能。<sup>15</sup>

解剖学家可以从福思大桥中学到不少东西,这座桥由管件建成,管子的结构和柱状茎干非常相似。主要的斜撑支杆是直径3.6米的管子,每根管子的管壁内还有6根T形的“加劲杆”,和图99中所示的维管束完全一样;在这些巨大的管状支杆内,每隔6米还布有“加劲环”或者有孔的横隔梁来抗拒“弯曲变

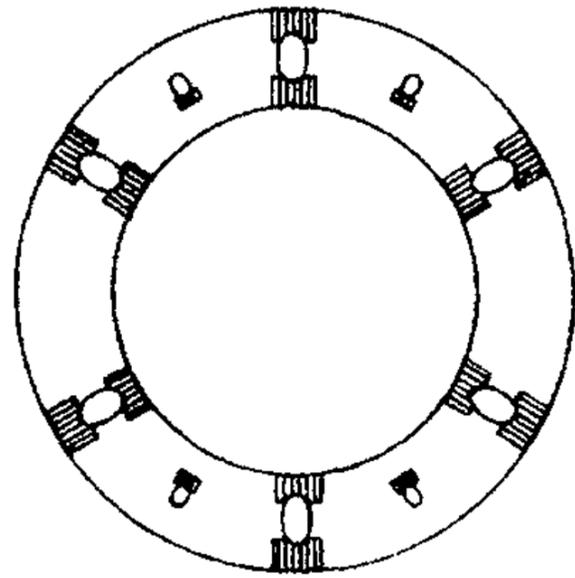


图 99

形”的趋势,这正如同竹子竹节的作用。我们可以再作一个奇特的比较,尽管纯属插曲。一个工程建筑,它和动植物的骨骼一样,也要“生长”;但生物的生长完全是在一个个生存阶段中实现的,而工程师的未完工的、欠妥当的建筑却难以具备充分的强度。嫩枝要比老枝竖得更直,冬夏之间叶子的重量差异也会影响到树木起伏的轮廓。制造大桥的构件时,大型斜撑管哪怕是几厘米的曲度微微上翘,也是深思熟虑的产物;实在要

归功于工程师的远见卓识，料到和嫩枝一样，随着长度和重量的增加，这些构件最终会变直，摆正位置。

## 骨的构造

现在我们终于要谈到骨的力学构造了。关于这一点，我们在人体的各种下肢骨中找到了一个著名的典型例证。拿胫骨来说，它逐渐向上变宽，中空的骨干上方覆有一个几乎平扁的顶，身体的重量直接压在顶上。显然，在这种情况下，工程师会发现确有必要设法支撑这个扁顶，将作用于它的垂直压力分散于骨干柱壁。

鸟儿长长的翼骨中，骨腔是空心的，只有一层薄薄的生命组织内衬于骨壁之上；但在人的这部分骨和所有承重骨的空腔内都充塞有骨髓、血管和其他组织；在这些生命组织中间，还分布着细小的交错的骨小梁，形成精致的格构，即所谓的“网状骨质组织”。从前的解剖学家喜欢把这些网状骨质组织描绘成一种多孔网状或者不规则的蜂窝状；<sup>16</sup>但一旦人们开始认识到它的结构是整齐的，就试图找出这样排列的意义或“意图”。查尔斯·贝尔爵士撩开了真相的一角，他声称<sup>17</sup>“组成骨头内部结构的这种细密格构或网格，还是和作用与骨头的各种力脱不了干系”；但他还是没能揭示这些力究竟为何，也说不清这些网状骨质的排列与它们的相关性。

波士顿的杰弗里斯·怀曼有过一篇文章，虽然长期以来一直湮没无闻，但文中的观点离真相要近得多。<sup>18</sup>他用两小段文字点出了整件事情的实质：“(1) 参与支撑人体重量的这些骨的网状骨质，其排列方式要么顺着重量的方向，要么可以支持

和加固重量方向上的其他网状骨质。在力学角度上，几乎所有这些骨头内的网状骨质都可以看作一系列的‘立柱’和‘拉索’。(2) 人体骨骼中某些骨内的纤维组织方向别具一格，据信这和人类独有的直立姿势有关。”时光流逝，一些年后，人们旧事重提，这一次具有令人信服的准确性。赫尔曼·迈尔(此后还有朱利斯·沃尔夫等人)揭示股骨纵向上的骨小梁从股骨头一直到中空的骨干，延伸成漂亮的曲线；这些线束彼此交叉，排列异常规则，每一处交叉都几近正交直线：这就是说，各组纤维或网状骨质之间但凡相交均成直角。杰出的工程师、苏黎士的库尔曼教授(Culmann)偶然(1866年)走进他的同事迈尔的解剖室，当时这位解剖学家正在琢磨一根骨头的截面，<sup>19</sup>顺带提一句，现代的整套“图解静力学”方法都要归功于库尔曼。工程师当时正潜心设计一种新式的大功率起重机，他立刻发现骨小梁的排列方式正是承重结构中应力线，或者说是张力和压力方向的示意图，简言之，造物主恰好在需要强度的方位上强化了骨头；据说库尔曼当时大叫，“这就是我的起重机！”在图98中所示一端有支撑的横梁中，我们已经见到了更简单的张力和压力线，在后附的库尔曼起重机头图片中我们见到的是它的简单变形。这纯系该结构本身形状的弯曲所致。起重机轴干的凹陷面或称内侧，上面有突出的承重头，这是“抗压构件”；外侧是“抗张构件”；起自承重面上的压力线总是顺着产生的压力方向聚在一起，直到形成沿轴干受压方向向下延伸的密集的力线束；同时，沿轴干对侧向上延伸的张力线，在承重头内与压力线系统正交连接。股骨头(图100)与库尔曼的图解起重机比起来，形状稍微要复杂一些，也没有那

么规则，主要不同在于股骨的负重分成两部分，即一部分由股骨头承受，小部分由大转子支承；但这等于是在结构弯曲的上表面开了一个凹槽，我们还是可以清楚地看到，骨小梁的解剖排列完全依据张力和压力的力学分布，换句话说，完全符合起重机的理论力学示意图。应力线沿骨干侧集结成束，消失或隐蔽在骨的实壁组织中间；但是在股骨头上，一层圆圆的骨壁并不足以承负这些力线，于是在中间延伸出真实具体的骨小梁形态。<sup>20</sup>

经必要的变更，其他任何容易弯曲的承重骨中都可以看到同一现象。在跟骨、胫骨，还有几乎所有下肢骨中，这种排列

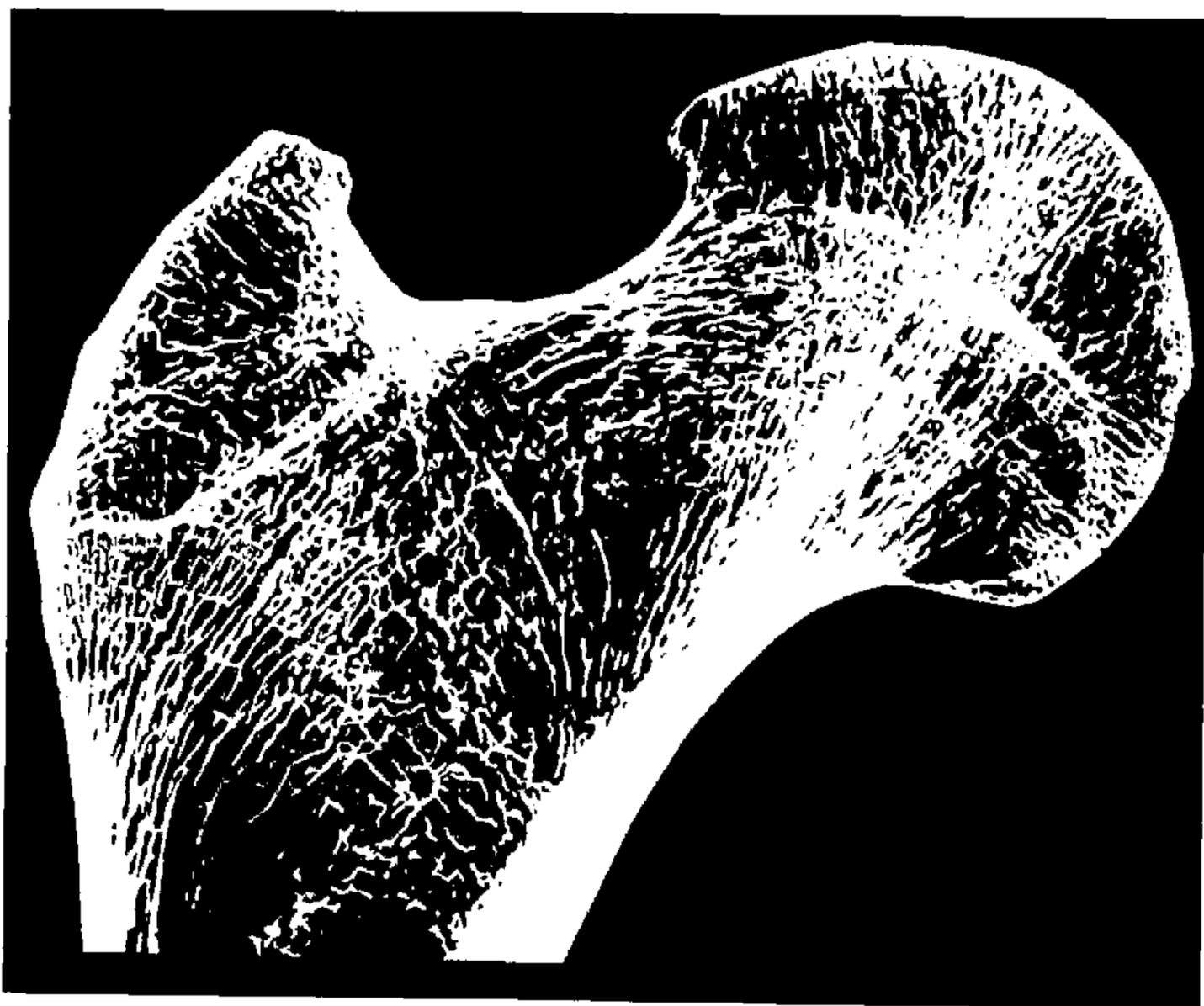


图 100 人体股骨头截面。仿沙夫 (Schäfer)

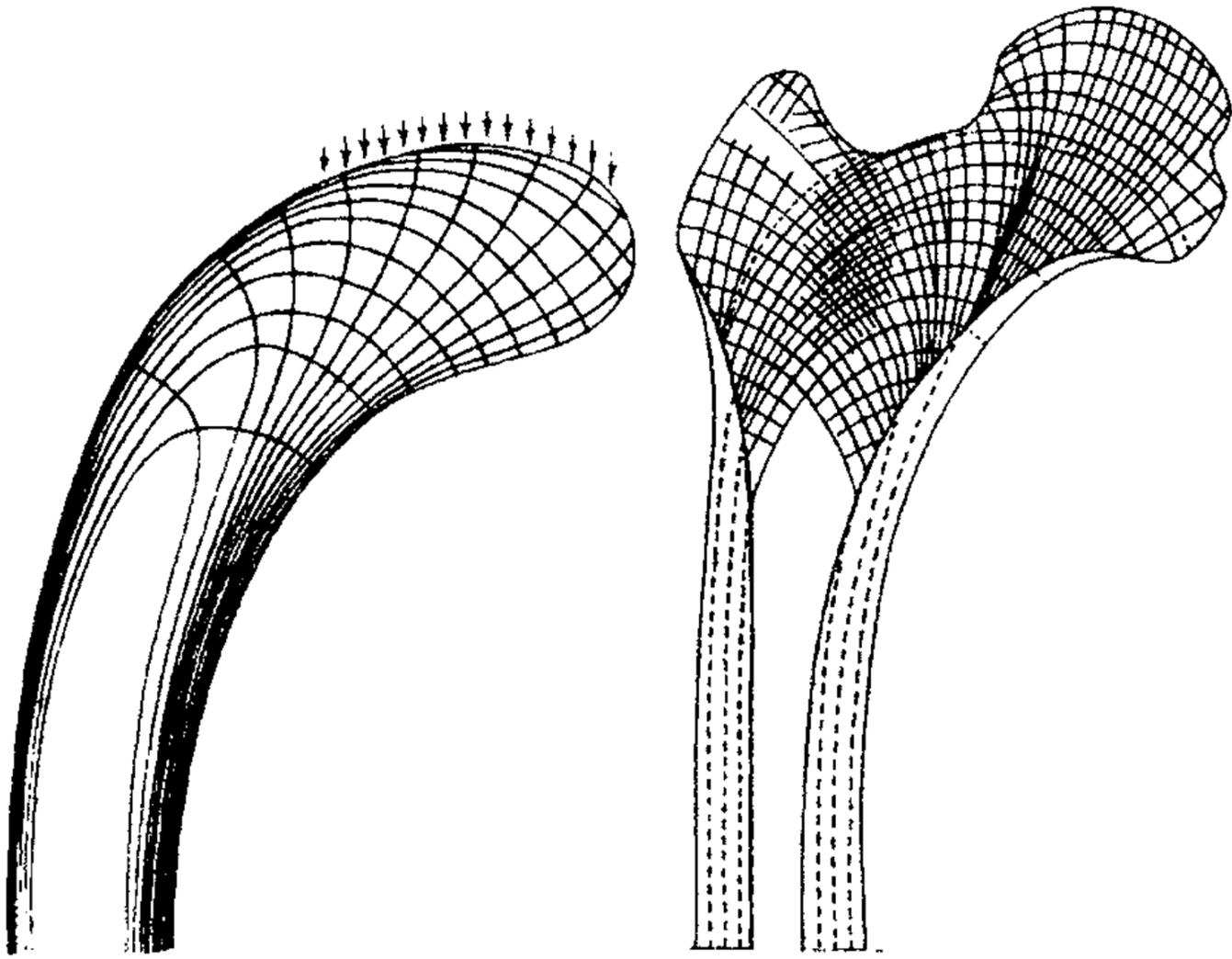


图 101 起重机头和股骨。仿库尔曼和J. 沃尔夫

方式都一目了然。

因此，在跟骨中，跟骨头承受的重量部分通过后突的足跟传到地面，部分通过它与骰骨的关节连接向前传给足弓。我们因而拥有了两个彼此倾斜的抗压构件，极像三角栋梁。这两个构件必由一根系梁或抗张构件联结在一起，它相当于水平的第三个构件——承材。

这是一个简单的推论，并且经由观察得到确认：在行动和姿势与人存在本质不同的水生哺乳动物如海狸和海豹身上，骨小梁的分布必然有很大的不同。<sup>21</sup> 不举那么极端的例子，单单研究不同动物的同一根骨头在负重方向和负重大小变化时的情况，就可以了解很多知识。大猩猩的跟骨和人的很相似，但跟

骨负重要少得多，因为大猩猩的直立姿势尚有欠缺。普通猴子的足跟提得很高，因此骨小梁的走向变化更大。熊用脚掌走路，虽然没有人那么稳健，但骨小梁的分布明显和人以及猴子的都有相似之处；但是与人的相比，熊的跟骨中将重量向前传递给脚趾的线束更强健，通过足跟向地面传递重量的线束要弱一些。在豹身上，我们看到了趾行或者以足尖行走的全部结果。足跟长长的后部（或结节部）与其说是一个支柱，倒不如说更像纯粹的杠杆，它就是一根加劲棒，相对的两束抗张和抗压构件在两端正交连接。<sup>22</sup>

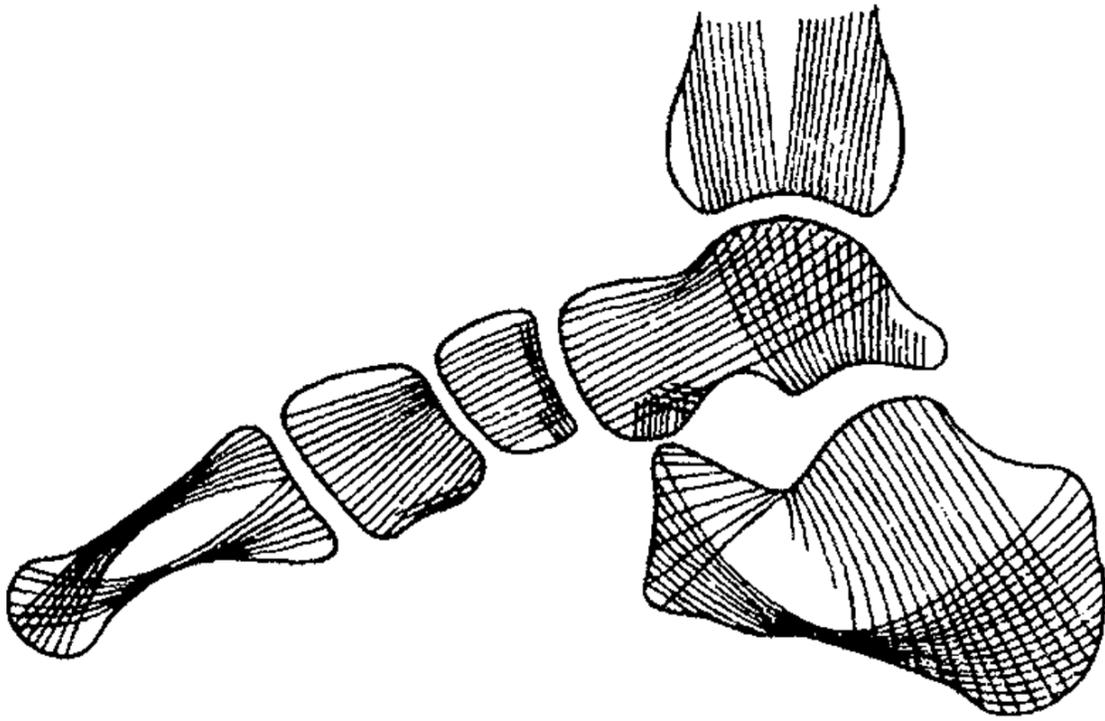


图 102 人体足部应力线示意图。引自  
迈克阿里斯特 (D. McAlister)。仿迈尔

鸟儿的掌骨虽然纤小，但在支撑长长的初级飞羽时仍很有用，而在为翅膀端部形成了一个硬轴。尽管简单的管状结构很适合长而纤细的肱骨，但在需要更有力的加劲物的地方，就有点不足了。在解剖学的力学方面，没有什么东西可以和兀鹫的掌骨相媲美，如图所示（图 103）。工程师在其中看到了完美的

沃伦桁架，就是飞机上常用作主翼肋的那一种。不仅如此，兀鹫的掌骨还胜过桁架。因为工程师只能把V形支杆全部架设在一个面上，而在这种掌骨中，它们形成三维构型，具有无与伦比的明显优势。



图 103 兀鹫翅膀上的掌骨，加劲方式和沃伦桁架相仿

迄今为止我们讨论的完全是张力和压力引起的应力和应变，我们遗漏了工程师们必须考虑的第三个非常重要的因素，即所谓的“剪应力”。所谓剪力是指使物体产生“角变形”的力，或者（其实结果是一样的）易使物体的质点相互滑动的力。剪应力有点复杂，我们需要尽量用最简单的方法来阐述（尽管不够完善）。比方说我们用水平的扁石板瓦或者一副纸牌叠成一根立柱，柱顶垂直方向上的重荷会产生压力，但不会使牌与牌之间发生滑动或剪切；同理，如果用平行的金属丝做成一根缆绳，把它悬垂放置，下吊一均匀重物，产生的张应力也不会使金属丝之间发生滑动或剪切。但如果我们用纸牌或石板瓦搭成的柱子与压力线倾斜，则立柱的组件顷刻之间就会发生滑动，坍塌散落，产生地质学家称作结构“断层”的现象。

这等于是说，在上述负重形式下，平行（垂直）于主要应力线或者平行于最大压力（张力线）的平面处不存在剪应力；但在

其他所有平面上都有一定剪力存在，力的方向与截面成 $45^\circ$ 时剪力值最大。我们还可以用各种简单的方法作进一步阐述。当我们把一个铁块放入试验机器中受压，它并不会碎裂，而总是因为受到剪力而变形，并且是沿着与压力中心线大致成 $45^\circ$ 角的某个平面变形；这就是众所周知的库仑断裂论 (Coulomb's Theory of Fracture)，尽管它有许多缺憾，但瑕不掩瑜，它仍然是重要的，是对真相的第一次亲密接触。又，在我们已经讨论过的处在一定挠矩之下的横梁上，我们知道如果用一沓纸牌代替这根横梁，纸牌之间会发生强力剪切；剪应力在“中区”达到最大，亦即在和压力及张力的正交线成 $45^\circ$ 等角的直线上剪力最大，这里既无张力也无压力表现。

简言之，我们看到，尽管我们无计根除剪应力，但是建筑材料越是平行于系统的压力线和张力线排列，剪应力带来的碎裂坍塌风险就越小，因为与这些力线平行时剪力为零。<sup>23</sup>

要把这些原理应用到骨的生长发育中去，我们只有想像一下骨质内部一片骨小梁（或一组骨小梁）偶然分泌、排列的方向。如果它恰好位于，比如某根压力线的走向上，它就处在相对平衡或扰动最小的位置上；但如果它与压力线成斜角，剪力将立刻作用其上，迫使它移动位置。这也正是我们梳理头发或者一撮羊毛时的情形：位于梳齿方向上的毛丝留在原处；而其余的毛发，在压力斜向分力的影响下，被切离原处，直到和力线走向一致为止。因此，麦秆可以标识风向——确切点说是它被风吹动的方向。每一根倾斜于风向的麦秆都会被剪切到随风舞动；一旦它顺从了风向，它也就不再扰动，当然，除非它被整个儿猛力推离。

至于这种情况的生物学方面,我们必须牢记人体的骨头不仅有生命,而且是高度可塑的,骨小梁总是处在形成与变形、毁坏与重组之中。只有在这里,我们才可以大胆地说骨小梁的形状和排列与“遗传”无关,也不可能与“遗传”有关。因为我们看到,在有生之时,骨小梁总是因着系统经受的各种力的直接作用与影响而在不断成形。如果一根骨头断后愈合,部分骨质偏离了原位,压力线和张力线也会重新分布,用不了几个星期,骨小梁系统也会全部重组以适应新的力线系统。正如沃尔夫指出的,这个重建过程会蔓延到离伤处很远的地方,所以不能把它看作仅仅是生理上的愈合复原事件;例如,一根长骨的骨干折断后,可能会发生相距遥远的骨头两端内的小梁网也全部变形重组的情况。此外,在骨移植的情况下,比如用尺骨下端部分代替病变的掌骨,骨组织的可塑性迅捷就有所表现,结果无论在外观还是在内部构造上新老部分都真伪莫辨。

因此,就我们观察所及,至少有很大一部分的物理因乍看之下被我们当作纯粹的功能适应作用。换言之,现象的物理因与终极因或结果同样让人费解。

### 应力和应变

和这个现象部分相关同时部分又只能看作另外一个事实的是一个非常重要的生理学原理,即应力产生的应变状况是对生长的直接促进因素。这的确是理论生物学的一个基本事实。我们的鞋底越磨越薄,但我们的脚底却越走越厚,因为有生命的细胞似乎会在压力或者我们所谓的“锻炼”刺激下生长和增殖。外科医生知道,给断肢打绷带,绷带起的不仅仅是把断开

的部分固定在一起的作用,他娴熟施加的恒定压力还直接促进了生长,成为愈合的积极动因。在塞迪约 (Sédillot) 的经典实验<sup>24</sup>中,切除一些小狗的大部分胫骨骨干,让腓骨来支撑小狗身体的全部重量。腓骨的直径一般只有胫骨的1/5或1/6;但是在这种新的状况之下,在负重增加的“刺激”下,它居然长到和一般胫骨同样粗细,甚至更粗。这个现象在植物组织中非常明显,而且有点不同寻常;因为由某一恒定重量或不断增长重量(比如梨柄的负重随着梨子的生长和成熟加大)造成的应变虽然使得承应物的强度显著增加,却未必表现为体积的增长,伴随的只是组织的结构或分子发生变化。赫格勒 (Hegler) 和普雷弗 (Pfeffer) 等人都研究过这个问题,使植物嫩枝负重,接近断裂点,过几天再重新测定枝条的抗断强度。向日葵的一些嫩枝开始时的致断应力为160克;但当它们负重150克后,过两天重新测定,发现它们可以负重250克;再使它们负重略轻于250克,第二天它们可以支撑住300克的重量,再过几天甚至达到了400克。<sup>25</sup>

揉面团也是一个相似现象。面团的黏性也许还有其他性质都会受到我们施加的作用力的影响,因此可以说不仅仅取决于物质的特性,而且还受到物质预处理过程的制约。<sup>26</sup> 尽管淋巴团块中神经纤维的实验生长和这个简单的例子似乎关山迢递,但借助想像的翅膀我们可以轻松地飞越阻隔。我们把淋巴凝块往这个或那个方向拉扯,等于设定了拉力线或张力线,成为生长遵循的路线。<sup>27</sup>

这样的实验已经被充分证实,但就我所见,我们知道的也就只有这么一点内容。例如,我们不知道通过转换其他组织,

韧皮纤维数量增长带来的变化究竟到什么程度；或者变化与韧皮纤维大小的增长有多少相关性；又或者变化的起因不是仅仅由于原来纤维的分子发生改变造成纤维强度增加那么简单。但我非常倾向于猜测这最后一种说法和该现象大有关系。今天我们知道铁轨或者其他钢构件的强度会因为频繁断续的应变而减弱；据说它会“疲劳”，要经过一段时间的休息强度才能恢复。可以用一个简单的例子来说明同一方向上连续应变的反作用。甜食师傅准备了一团煮开的糖或糖浆（其特定的分子状态取决于当时被提升到的温度），然后从这团又软又黏的物质中拔丝；再把糖丝纵向折起，不断重复这个过程。一开始，从这个可以延展的团块中拔丝很容易；但是随着动作的不断反复，拔丝变得困难了，最后甜食师傅要把吃奶的劲都用上才能拔丝。这里强度不断增加的现象在力学上伴随着分子的重组，原本分子各向同性越来越嬗变为分子不对称性或各向异性；黏丝显然“自我调适”适应了它要承受的不断增加的应变，这种方式至少意味着和植物纤维在拉伸、负重状态下强度的增加有相似之处。关于微粒重组使强度增加，我们已经在毛撮和丝束的例子中作过初步说明。如果丝束的纤维纠结、凌乱歪斜，它能够承受的重量就很有有限：一旦我们梳理或“栉梳”过丝束，把所有的纤维都平行排列，这时它就成了一根坚牢有用的绳索。<sup>28</sup>

但我们自面团和糖浆中得出的经验今日在钢铁中也有明显表现，而且异常重要。因为钢铁的可塑性也和它们的结构重组能力有关，由此导致强度的增加。要使钢铁更坚韧、强度更大，常常要采用滚压、拉伸、弯折、锻击等等复杂的步骤。固体的“力学构造”已经成为一个重要课题。当工程师说起反复承重、

弹性疲劳、滞后以及其他与可塑性和应变有关的现象时，将这些物理现象类推用到生理学上也是比较适当的。

采用类似的方法，我们似乎可以或者有望把生长现象和某些漂亮的结构现象挂上钩，在我们眼中，在最需要强度的地方表现出强度，这种结构现象是“未雨绸缪”或者力学适应性变化。<sup>29</sup>这就是说，这种现象的缘起或者成因似乎部分在于应变下的生长加速倾向；部分由于剪应变的自发作用，它使长得偏离张力和压力线方向的部分发生位移，而那些恰好平行或者垂直于力线的部分则留在原处。我们可能追寻到的这种自发作用规模不等，却可以解释金属或纤维微粒的重组，还有植物纤维和骨小梁顺乎力线的生长。

### 整体的骨骼

现在我们要试着从对单根骨头的研究转移到更广泛但同样美妙的主题中来，即作为一个整体呈现在我们眼前的骨骼的力学构造。<sup>\*</sup>解剖学的作者们从未忽视这一大类问题，其中许多问题从博雷利乃至更早的作者开始一直沿革到今天。例如，解剖教学有一个由来已久的传统，即以人体为例指出三类杠杆；<sup>30</sup>又，根据欧勒定律，一根易于弯曲的柱子能够支撑的重量与柱长的平方成反比，比较解剖学家都清楚地认识到动物越是沉重，支撑身体的肢骨往往越短这个道理；此外，身体的静态平衡与人体的直立姿势的关系，一直是解剖学家津津乐道的主题。但是就我所知，我们在研究骨头时介绍过的以图解静力学

---

<sup>\*</sup> 关于四足动物骨骼的力学问题，最近的论著见 J.Gray, *J.Exp.Biol.* 20 (1944), 88——编者注

为基础的一般方法并未应用于骨骼的总体构造。可是正如一片或一组骨小梁在骨头中的地位一样，显然每根骨之于整个身体都是不可或缺的一角；这就是说，在身体内的力正常分布的情况下，骨头往往会顺着应力线尤其是压力线生长。要想阐述得面面俱到，无疑很困难；因为我们要讨论的结构极其复杂，必须考虑大量的先决条件。<sup>31</sup> 这个结构的复杂，在于我们所见的骨骼（正如我们所述）只是，或者多半是整个结构中可见的支杆；要详细认识骨骼的力学构造，必须把更复杂的拉杆，即肌和韧带的排列也弄个水落石出，我们还要了解更详尽的信息，比如，关于各部分的重量，关于牵涉到的各种力。没有最后这些资料，我们对该问题的研究只能是初步的和不完善的。但我们可以再一次从一个大题目中选取简化的一小部分内容，以某种站立的四足动物（比如马）为例，看看是否像在分析单根骨的精细结构一样，工程师的方法和术语可以帮上一点忙。我们还要附带提一下，不论两腿还是四条腿的“站立姿势”，都是不同凡响的，和它的结构一样（可以说）只是少数生物的专利。

靠前腿和后腿稳固站立，身体的重量悬在中间，这样的四足动物使我们立刻联想到了相似的由两个桥墩托起的桥梁。并且，作为博物学家，如果我们看到一头站立的四足动物时总会想到桥，那么反过来，工程师的脑海中也会冒出类似的念头，如费得勒（Fidler）教授，在他的《论桥梁建筑》（*Treatise on Bridge-Construction*）中就以“桥梁的比较解剖学”为题，讨论了其中描述的主要部分。<sup>32</sup> 这个命名真是十分正确，因为面对各式各样的桥梁时，我们研究的其实是一系列设计精妙的骨骼；<sup>33</sup> 而且我们还可以更进一步（尽管有卖弄之嫌），仿照解剖

学家的做法，研究桥梁结构的“骨学”和“韧带学”，亦即以“支杆”代表骨、“拉杆”代表韧带一类。更有甚者，仿照比较解剖学家的做法，根据桥梁各具特色的符合一定条件和功能的力学特征，可以把桥梁分成不同的科、属、种。

四足桥梁的不同凡响，不只一点点。它最不寻常的特点也

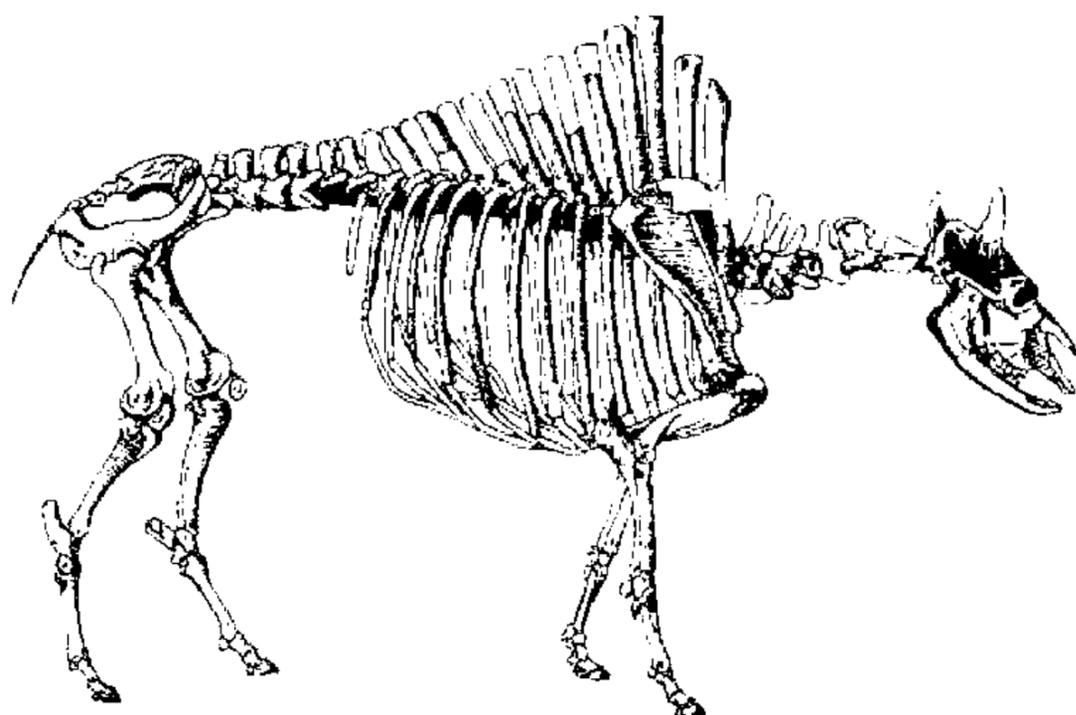


图 104 野牛化石的骨骼。引自海 (O.P.Hay),  
依阿华地质调查年度报告, 1912

许在于它是一座由关节联结的有弹性的桥，即使曲度发生显著的有时甚至是巨大的改变，比如一头牛弓起或放平它的背脊，它也能保持平衡。弹性是四足桥的本质特征——虽然这是工程师首先要避免但最后才想要具备的特性，这个事实为骨骼构造的设计设定了某些重要的限制条件。我们首先从静止时的四足动物谈起，这时它以四肢站立，静止不动。此时，四条腿只发挥了支撑身体全部重量的功能。就这个功能而言，我们现在或许可以把马的四条腿比作铁路桥细高的桥墩；但这些有关节的腿显然经不起以它们为支点的任何拱的水平推力。由此可

见，马儿弯曲的脊柱看似像拱一样跨越马肩和胁腹，但实际上并非工程师所指的拱。它徒有拱的形态，不具备拱的功能。因为它不像拱一样在每一端都有能够耐受水平推力的拱座（每个拱都受到拱座的阻留），马的骨骼之中没有必需的拱座。工程师可以用各种方式修改它的结构来提供这些外部的反推力，在单拱中这无疑是不可或缺的。例如，我们开始可以插入一根直的钢系梁  $AB$ （图 105）连结弯拱肋  $AaB$  的两端；这根系梁可以充作外部的反推力，把整个结构变成一个“有拉杆的拱”，我们在许多火车站的顶棚上都可以看到这种结构。又或者，我们可以继续在拱和系梁之间插入“腹杆系”，把它变成工程师所说的“抛物线状的弓弦式大梁”（图 105）。这两种情况下的结构都是一个“独立式大梁”，两端都有非固定的支撑，主要由一个上部抗压构件  $AaB$  和下部抗张构件  $AB$  构成。但是在四足动物的骨骼中，还是找不到单弓大梁必不可少的系梁  $AB$ ；由此可见，这些相对简单的桥梁类型和造物主在四足动物的骨骼中设计的桥梁并不一致，也无助于我们弄清后者的结构。尽管如此，如果我们努力以工程师的眼光去看待动物骨骼的实际构思以及实际的负重分布情况，就会发现这种设计实在是有着绝好的适应性，符合严格的工程建筑原理。这种结构不是一个拱，不是一个有拉杆的拱，也不是弓弦式大梁，但它绝对像双臂悬臂桥的主梁。

显然，四足桥的上部结构并不仅是两个支点间的内容（图 97），而是伸过支点以外，以伸展的臂或“悬臂梁”一端扛起颅骨，另一端有时候还要悬吊一条沉甸甸的尾巴。

在一座典型的悬臂桥如福思大桥（图 106）中，我引入了

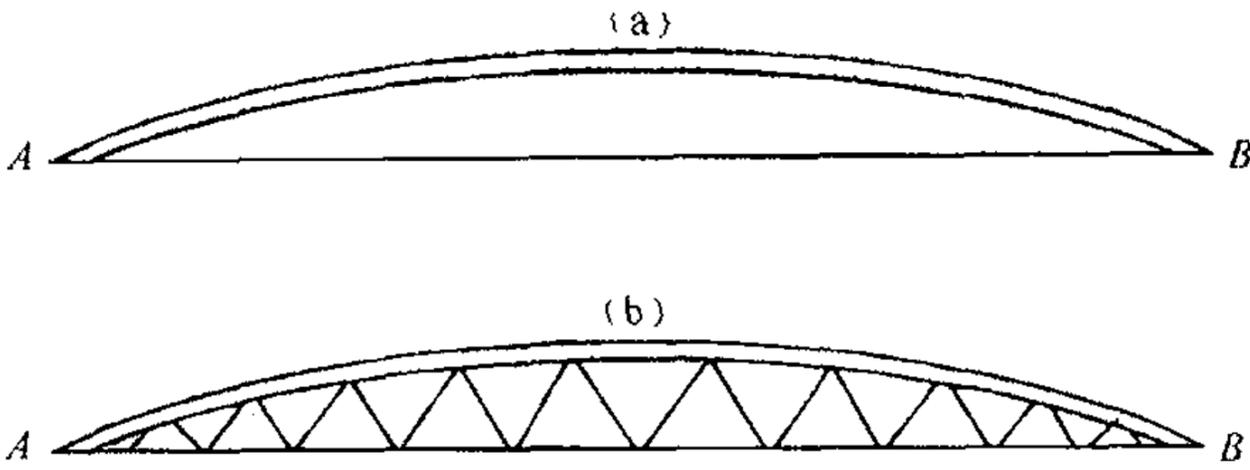


图 105 (a)有拉杆的拱; (b)弓弦式大梁

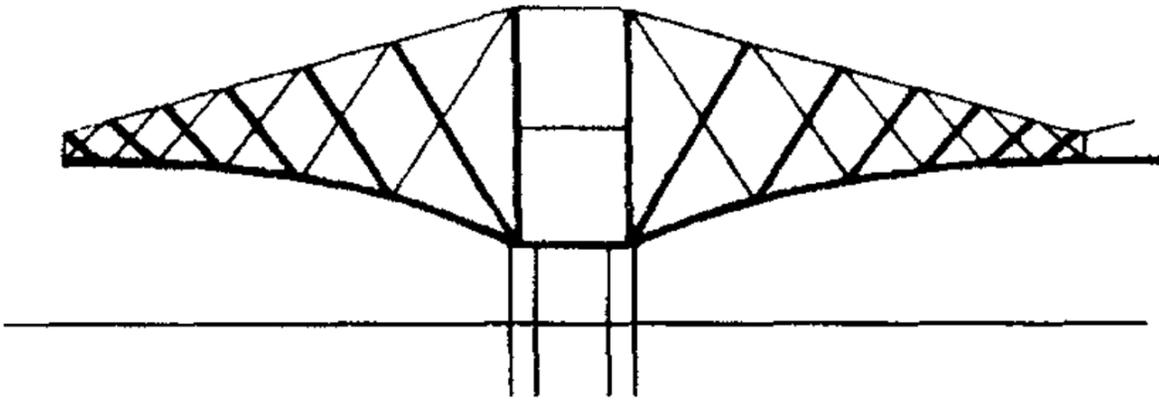


图 106 福思大桥的一个双悬臂梁: 粗线表示抗压构件(骨); 细线表示抗张构件(韧带)

一定的简化方法。因为在这种情况下, 每个桥墩都负载着自己的双悬臂梁, 和旁边的桥墩之间通过一根短短的连结梁相连, 但是这种连结并未使得悬臂梁之间发生重量传递。简单点说, 整座大桥被切割成一段段, 彼此实际上是独立的; 每个桥墩都各司其职, 只承载自己的那部分负重。通过这样的安排, 工程师发现设计和建筑都可以更简化更便捷。在马或牛身上, 显然四足桥的两个桥墩, 即前腿和后腿并非(像福思大桥的桥墩那样)分开来各自负重, 而是由整个系统形成一个连续构造。这种情况下, 计算承重就要困难一点, 相应的结构设计也会复杂一些。假如我们入手时先把四足动物的骨骼看作由两个独立的

系统组成，即存在两个对称的悬臂梁，一个以前腿为支撑，另一个位于后腿之上，这样相应地可以大大简化我们的问题；稍后再研究这么一个事实，即两个悬臂梁其实并非互不相干，而是受制于共同的力场，是同一建筑方案的组成部分。

在马和牛身上，显然我们据以分析四足桥的两个悬臂梁系统在大小和重要性上是不等的。这些动物的前部要比后部体积大得多，前腿也显然比后腿负重多，这一明显的事实不仅早已为人们所知，而且证明起来也很容易：我们只要把一匹马赶上地磅，先称一下前腿，再称后腿，就会发现我们说的马的前半部要比后腿支撑的身体分量重得多，前者的重量约为身体总重的  $3/5$ 。

马的大（或前）悬臂梁的组件有，前腿代表的桥墩，一侧是沉重的颅骨和颈项，另一侧则由胸椎扛起躯干的大部分重量。两部分重量在前肢上方得到很好的平衡，因此被骨骼其他部分“固定”住的这个大悬臂梁并不能将多少重量转嫁给后腿，而且转嫁的重量也要视颅骨的姿势以及人为负重的位置而

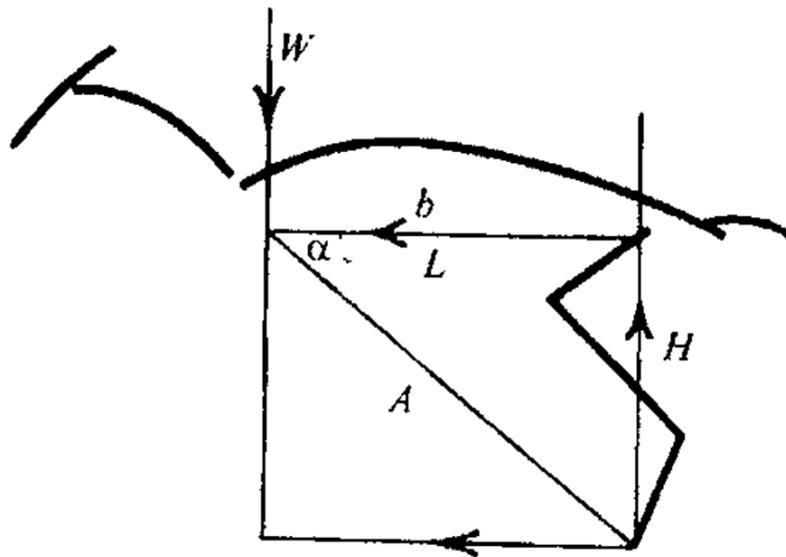


图 107

定。<sup>34</sup> 在一定条件下，比如当脑袋前伸相当程度时，后腿的实际承重显然将比原先正常位置时减轻了较小的一部分。

现在，我们要从静态的问题转向动态，从静止时的马转到活动中的马，从重量主要位于前腿之上的观察事实转而探究这种负重分布方式的好处。我们现在可以确定后腿是主要的推力动因，推力矩在后蹄附近；则（如我们在图 107 中所见）我们可以定重量  $W = A \sin \alpha$ ，推力

$$f = A \cos \alpha, \text{ 且 } W/f = H/L, \quad WL = fH$$

为平衡条件。从静态角度看，负重必须在前腿上平衡；从动态角度看，平衡点可能还要前移很多。当马师蜷伏在赛马的脖颈上，当特德·斯隆 (Tod Sloan) 引入“美式骑姿”，他们都显示出对动态命题的某种真知灼见，尽管可能只是下意识的。

我们的下一个问题是，初步找出双悬臂梁上的均衡负重对整个构造的细节影响。

采用图解静力学的工作方法，工程师的任务在理论上变得极其简单。首先他要画出建筑的轮廓；计算按该结构的规模与

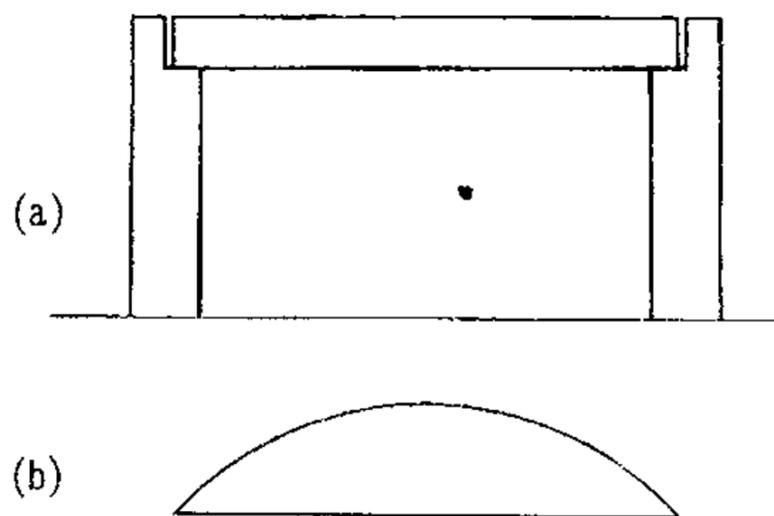


图 108 (a) 计划中的桥梁跨距；(b) 应力或挠矩示意图<sup>35</sup>

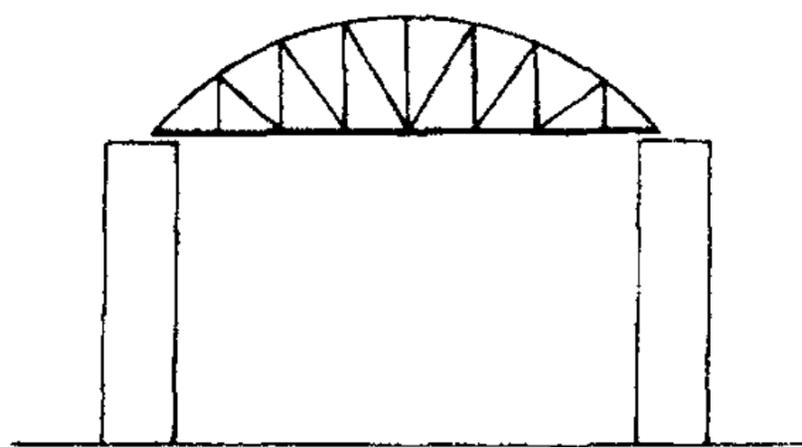


图 109 竣工的抛物线形大梁桥

负重应有的应力和挠矩；再画一张新的示意图表示这些力，然后严格按照这张静态示意图设计、施工。一句话，他做的正是我们所见的造物主对骨骼的作为。因为如果我们先大致画出股骨的草样，研究它的位置与大小，研究它的支撑方式与支承的重量，我们可以立刻作出力场中充斥的应力线示意图；造物主在塑造股骨时正是一丝不苟地遵照了这些应力线，连骨小梁的精细分布都丝毫不差。

桥梁的基本功能是跨越一定的距离以及承载一定的重量。既然如此，设计桥梁时的主要问题就在于有效地耐受负重引起的“挠矩”。这些挠矩沿大梁各点变动，拿最简单的均匀负重的情况来说，不论大梁是一端还是两端有支撑，都可以用抛物线上的各点表示这些挠矩。如果横梁厚薄一致，截面相同，即它的两边梁缘彼此平行相等，梁缘上的应力和挠矩就成正比，相应地应力也在中间最大，往两端逐渐变小。但如果我们使横梁各处的厚度与挠矩成比例，即横梁照搬挠矩示意图的线条，那么我们的设计必然能够满足此时的情况，因为每个梁缘上的水平应力在横梁长度方向上都是相等的。简言之，用费德勒教授的话来说，“每一幅力矩示意图，都表现了某种支承给定重

量的合理框架构造的轮廓,这种框架在主构件上的水平应力相同。”

在上面的示意图中(引自库尔曼原作),我们马上发现承重梁或隅撑[图 110 (a)]在靠近固定基座处,即在离负重最远的点上存在一个“危险点”。但是抛物线形的隅撑[图 110 (b)]却全然不存在危险点,因为这个结构的维量和挠矩同比增加:应力和抗力一起改变。我们画了一个简单的桥跨[图 110 (a)]和它的应力图[图 110 (b)],在[图 111 (c)]中是对应的抛物线形大梁,梁上各点的应力相等。实际上经过转换,一图中的应力图就成了另一幅结构示意图。<sup>36</sup>这一切就是伽利略若干最著名的命题之一的现代版。在我们多次提到的“对话”中,<sup>37</sup>萨格雷多(Sagredo)说道“如果我们能够找出合适的形状,使一个几何体各点具有对外相等的耐受力,实在值得称庆,因为这样一来,中间负重就不会比其他各点上负重更容易产生断裂”。<sup>38</sup>伽利略(用Salviati这个名字)第一个指出了这个问题的普遍形式;告诉我们如何采用抛物线形状的横梁,一劳永逸地解决这个问题。正是这样的学说使得密立根(R.A.Millikan)说“今天的文明归功于伽利略”。

在悬臂桥的例子中,图111a表示的是原来的大梁,图111b是挠矩示意图;如果我们把图上下颠倒,显然图111b和前面一样仍然可以说明挠矩点到点的变化,因为它只是一幅相对大小的示意图或图解而已。

无论正放还是倒置,根据这幅应力示意图,我们都能够作出对应的建筑设计图,如图111和图112。

由于不同动物的重量和负重分布存在巨大差别,所以不要

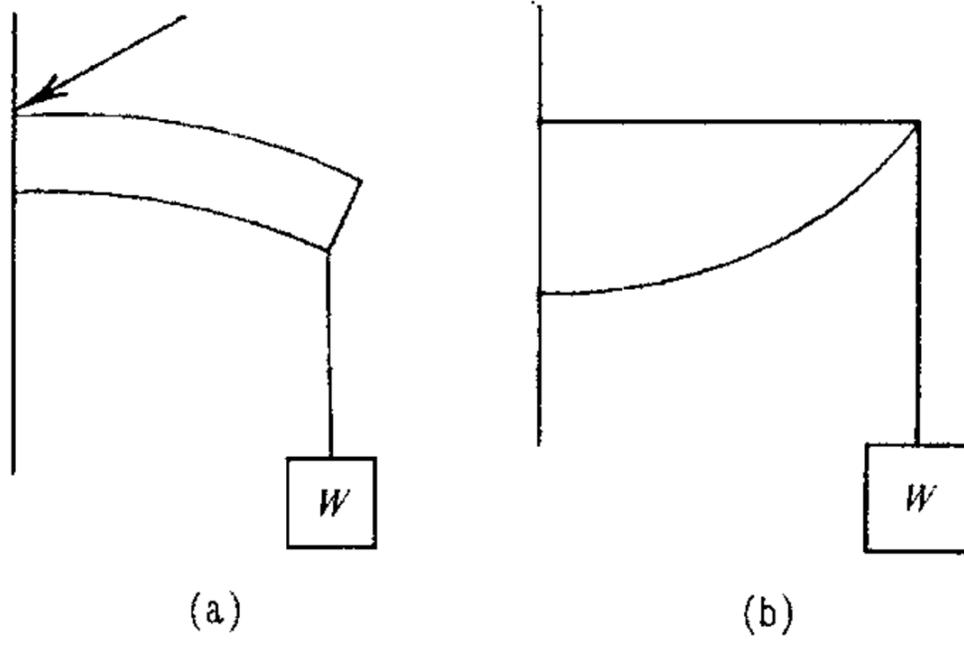


图 110

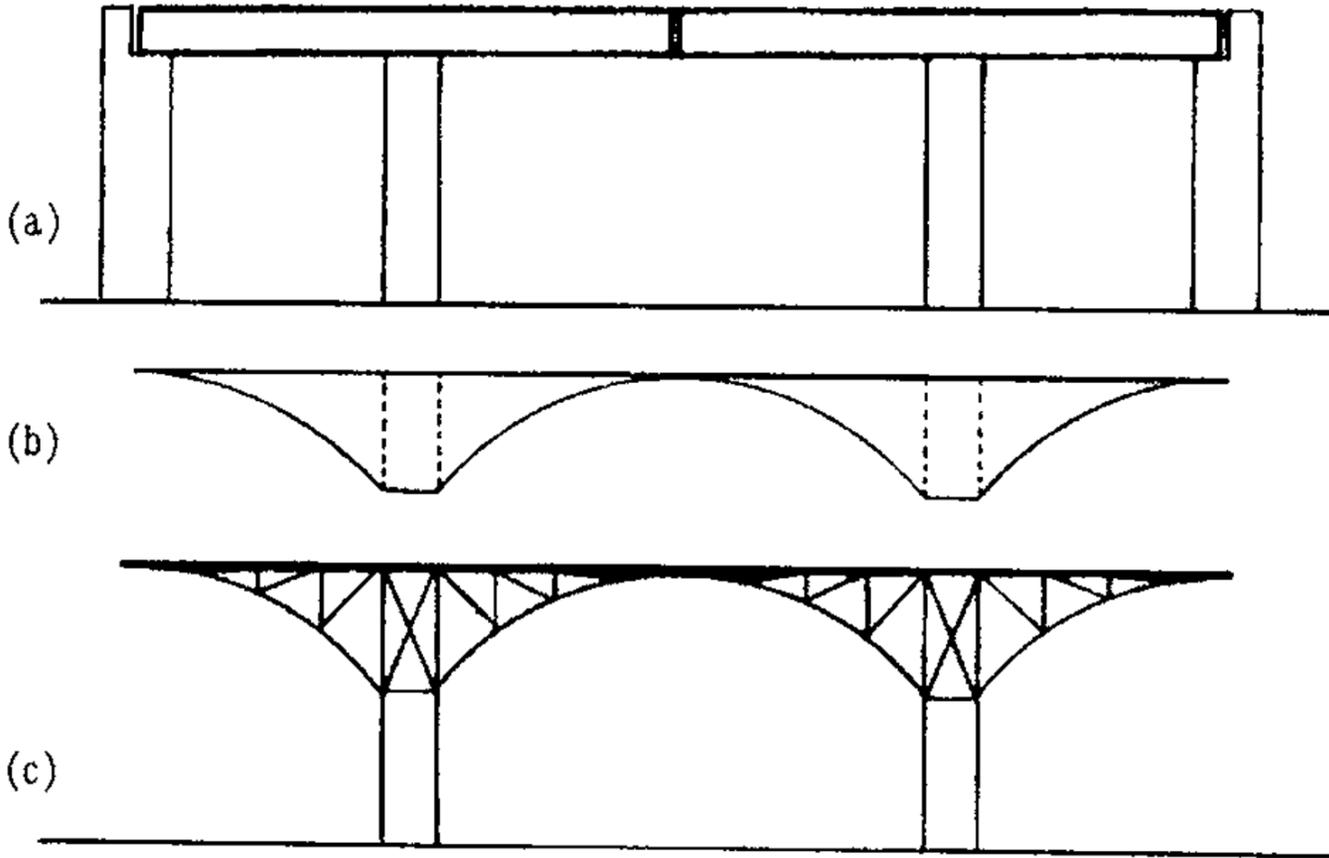


图 111

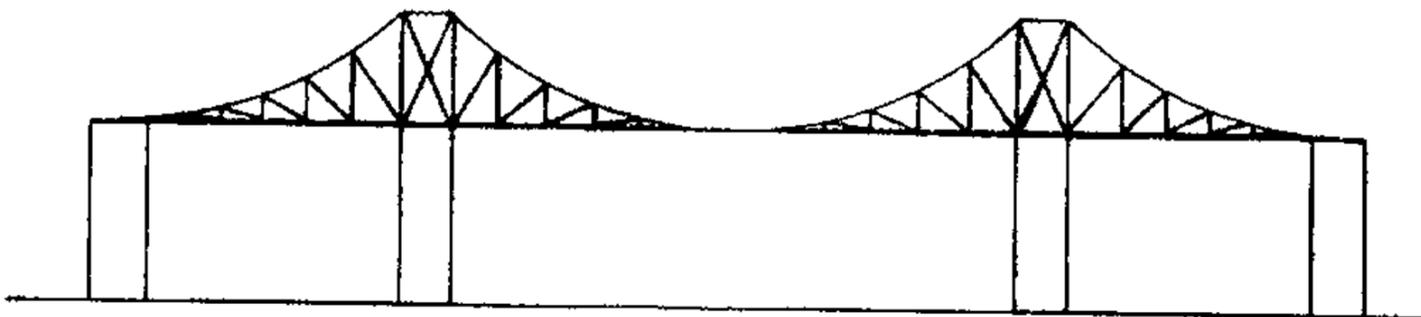


图 112

指望从桥梁的比较解剖学中得出一幅图，能同等地适用于全部四足动物比较解剖学的例子；纵然如此，我们还是对四足桥“结构设计”的一般原理洞察了一点玄机。

在上一幅示意图中，悬臂梁的上部构件处在张力作用之下；在四足动物身上，悬臂梁的一侧表现为项韧带，另一侧则是胸椎的棘上韧带。悬臂梁两侧的抗压构件也有类似的表现物，即脊柱或椎体；而大梁的腹板或“填充物”，即从一片梁缘延伸到另一片梁缘的垂直构件或斜构件，则一方面表现为椎棘，一方面为倾斜的棘间韧带和肌——这就是彼此对向倾斜的抗压构件与抗张构件。四足动物髻甲上的高棘正是抛物线形大梁桥承重桥墩上高高的支杆，对应着最大挠矩的位置。四足动物髻甲高隆的椎棘往往向后倾斜，有时倾角还很陡峭，这个事实解释起来不难，而且非常显见。<sup>39</sup> 因为每一块椎骨都如同一个“铰接杠杆”，椎棘在两侧韧带传来的张力作用下，地位相当于作用其间的力的平行四边形的对角线。

在这些比较简单的悬臂桥种类中，整个抛物曲线正好转化为这个那个主要的构件，要么是抗张构件，要么是抗压构件。如果两个构件都呈抛物线形，方向相反，当然也同样可行。福思大桥的情况尽管并非完全如此，但大致相仿；福思大桥的主要抗压构件是弯的或称之为拱形，主要的抗张构件则从桥墩上方的最高点向两侧下斜。简言之，福思大桥（图 106）比我们列举过的其他桥梁都更接近四足动物的骨骼结构；因为主抗压构件总是令我们想起脊柱的形态，而主抗张构件虽然和棘上韧带及项韧带没那么近似，却也可以视作略微简化了的设计。

福思大桥的每一个独立部分，还有我们设想的马的前部都

是由单个桥墩支撑的双悬臂梁,现在我们可以轻而易举地转到四足动物身上真实的例证,后者双悬臂梁的负重分布在两个独立的桥墩上。这并不完全是工程师所指的“连续”梁,因为这个词定义的大梁是有三个支柱、两个或两个以上跨的连续构造,而此处只有一个跨。虽然如此,四足桥的大梁事实上从头到尾也是连续的;在每一个支点( $A$ 和 $B$ )上,由于每个外伸的悬臂 $AH$ 和 $BT$ 上方的负重,挠矩为负。挠矩示意图(按照常规)应在基线之下(因为力矩为负),而且必定是图113所示的形态,因为大梁最大的弯应力受力点不在中间,而在两个支点 $A$ 与 $B$ (此处力矩的大小由纵坐标可知)。很明显,这个图形与两个独立的双悬臂梁的示意图只有一点不同,即在跨的中间不存在一个挠矩为零的点,而只有两个桥墩之间挠矩逐渐减小的一个区域。

这幅示意图实现了正负力矩的图解求和,但是根据我们选用的不同图解求和法,示意图的形态也会产生各种变化;很明显,负重的实际分布情况也会给示意图的形态带来许多改变。我们在各种情况下观察到的基本要点如下:其一,能够抵抗由负重引起的挠矩的大梁必须拥有两个主要构件——上部的抗张

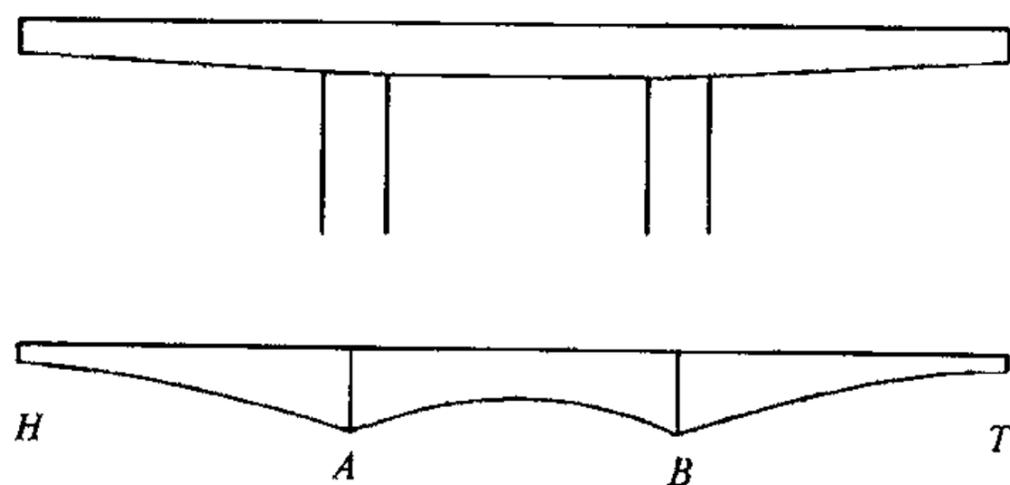


图 113 双悬臂梁及其应力示意图

构件或拉杆，表现为韧带（其张力必然在长度方向上变化），下部的抗压构件表现为骨；连结这些构件的腹板，表现为椎棘和棘间韧带，它们名副其实地相间排列。其次，我们注意到腹板的深度，或是离主构件的距离——也就是椎棘的高度——与大梁长度方向上各点的挠矩成比例。

在主要用前腿支撑体重的动物如马和牛身上，挠矩是不对称的，如图 114。精确的形态则取决于重量与距离的分布。

另一方面，头小尾大的恐龙，给了我们一个相反的不对称形力矩图，最大的弯应力现在位于 B 点的拱掖之上（图 115）。扫一眼梁龙的骨骼，就会发现椎棘的高突处位于腰部上方，完全符合图中的要求。这类似于马的情形，由于负重情况截然相反，所以最高的椎棘位于髻甲处，即后颈椎和前胸椎的椎棘。

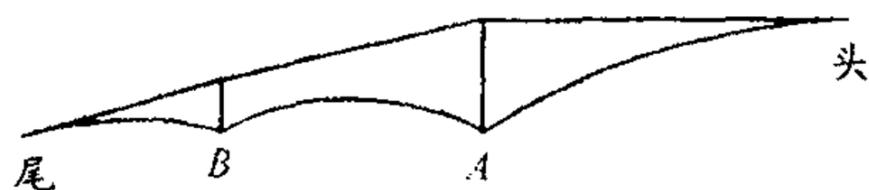


图 114 马脊柱应力示意图

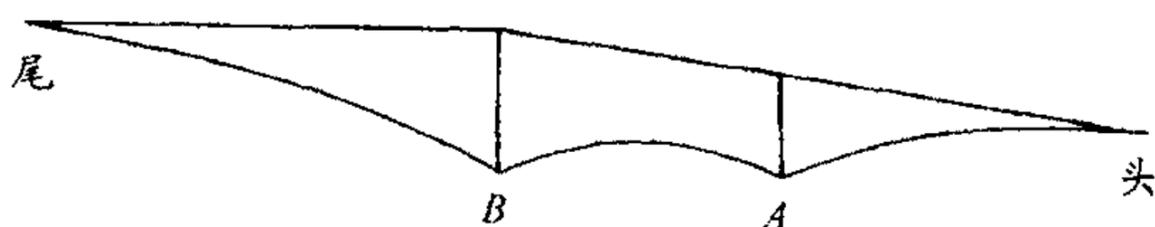


图 115 恐龙脊柱应力示意图

我们现在不仅要讨论四足动物的脊椎以及相关韧带和双悬臂梁在结构和功能上的大体相似，我们还要开始探讨不同四足动物的不同负重情况如何必然引起脊椎系统的特征差别，特别

是组成腹板的椎棘高度与负重引起的挠矩的大小和位置存在何种确定关联。在我们对各类骨骼的机械效率进行量化分析之前，首先必须掌握身体各部分实际重量的详细资料；但是我们已知的内容已经可以让我们大致认识到，在比较解剖学的这个特殊部分中，结构和功能之间存在许多有趣的一致性。尽管我们必须谨慎指出，大悬臂梁系统并非必定只有脊柱和韧带这两样构件，其实和骶椎紧密结合，向后远远伸出髌臼之外的骨盆也是该系统固有的组成部分；骨盆（事实上）也有助于支撑腹腔中内脏的重量，于是成为悬臂梁后臂的很大一部分，如果尾巴的大小和重量可以忽略不计，则骨盆甚至成为后臂的主要部分，大多数陆生哺乳动物就是这种情形。

这里我们还要指出，正如桥梁总是“复合”或合成结构，在构造中表现为要素的组合，因此也可以说在四足动物身上还有另外一条架在同一桥墩之上的支承内脏的大梁；它是一条倒置的抛物线形大梁，抗压构件也是脊柱，抗张构件是胸骨和腹肌，肋和肋间肌则成为腹板或填充物。

稍举几个例子，已经足以说明负重的主要变化在各种四足动物身上引起的挠矩图和结构的改变。我们首先举几例四足动物前后腿的实际负重情况（见下表）。<sup>40</sup>

	毛 重 (千克)	前腿负重 (千克)	后腿负重 (千克)	前腿负重 百分比	后腿负重 百分比
骆驼(双峰驼)	724	470	229	67.3	32.7
美洲驼	140	89	44	66.7	33.3
大象(印度)	1816	1041	749	58.2	41.8
马	419	241	178	57.6	42.4
马(克莱兹代尔大马)	787	432	356	54.8	45.2

从上述数据可知，在所有这些动物中，前腿的负重显著超过后腿的负重。这种悬殊差别在大象身上的表现比马更甚，而骆驼和美洲驼更是远胜马和大象。尽管这些重量数据对我们不无裨益，有一定启示，但显然它们不足以让我们了解动物遵循的结构图的全貌。要达此目的，必需将总重分成许多个部分而不是两个部分来称量，我们还要密切关注动物的总体形态、形态与负重分布的关系、传递张力和压力的每根骨、每根韧带的实际走向。所有这一切都不在我们当前的讨论范围之内。尽管如此，我们还是要非常扼要地谈谈我们在研究中涉及的主要情况，上述动物只是其中不完整的初步例证。

(1) 但凡悬臂梁的前臂负重很大，即头颈部在身体的全部重量中占据相当比例时，前腿上方的挠矩往往很大，髻甲处的椎棘相应也高高隆起。这正是绝大多数四足陆生动物的情况，主要的例外是那些脑袋较小同时却有沉重的大尾巴的动物，如食蚁动物、恐龙状爬行动物，自然还有鳄鱼一类的动物，我们几乎不能说最后这些动物身上也有所谓的“桥梁”，因为它们沉重的大尾巴完全拖曳在地上。马的例子充分说明了本类动物的情况，鹿、牛和猪的例子更明显。图解见野牛的骨骼(图104)还有附图中已经灭绝的雷兽示意图。

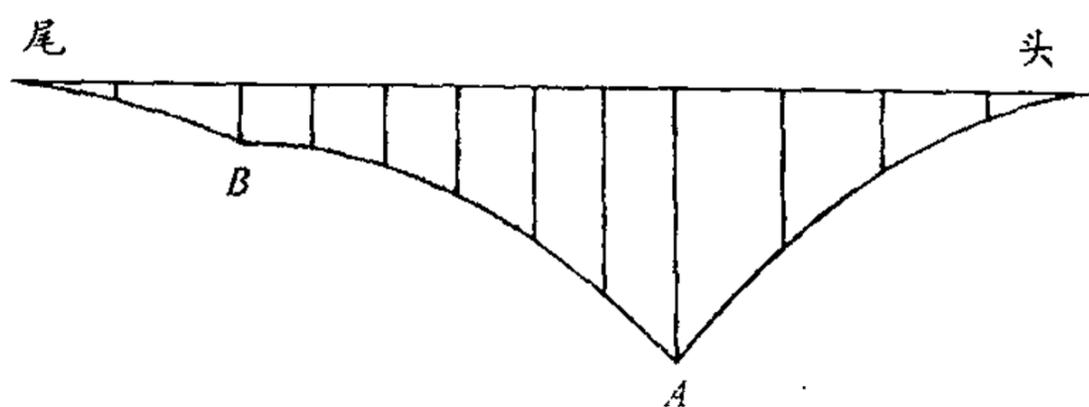


图 116 雷兽应力示意图

(2) 大象和骆驼的情形和前类动物有些相仿,但略有不同。这两种动物,尤其是骆驼的前部负重较大;因为骆驼脖颈长而前伸,大象在前部有沉重的獠牙,这些使得挠矩增大。它们的胸椎棘固然很粗大,这在我们意料之中;但是它们明显向后倾斜,大象尤甚。正如我们已经阐述过的,无论何种情况下,每一个椎棘都必须处在作用于其端点的张力界定的力的平行四边形的对角线位置;因为它是一个“铰接杠杆”,通过它两侧的挠矩自动平衡。显然,椎棘向后倾斜得越多,越是说明颈部的大韧带受到的应变相对较大,而受力更直接的、比较脆弱的背部及腰部韧带的应变有所减轻。这两种动物和牡鹿相比,挠矩更均匀地分布在背部,因为牡鹿沉重的鹿角在前面,身体后部却很轻盈;而且,高隆的棘突向腰部方向延伸,这表示高高在上的“立梁”也有明显的延长。猛犸的长牙极长极重,我们马上就意识到它前肢上方的挠矩将是非常厉害的;而且前肢上方部位的胸椎棘比起一般大象来也有显著抬高。

(3) 虽然我们手头没有数据,无法确定长颈鹿的负重比率,但无疑它们前腿的负重非常厉害。但是这种比例失调的负重状态,因为存在一个通过倾斜的背一直到奇低的后部的向下和向后的推力,从而得到最大可能的化解。长颈鹿的胸椎棘非常高隆粗壮,整个大梁系统也非常完美。颅骨抬高而非前伸尽可能地减少了前部的挠矩,但同时却产生了一个非常巨大的压应力,通过脖颈几乎笔直向下。与之相关,我们注意到长颈鹿的颈椎椎体异常粗壮,而且自头部向下大小和强度稳步增长。

(4) 袋鼠的前肢完全不承重,因此,在所有颅骨沉重的四

足动物身上非常显著的髻甲上方高隆的椎棘，在袋鼠身上无影无踪。袋鼠变成两足行走，身体和尾巴成为一个平衡悬臂梁的两臂，高而强壮的腰椎与骶椎，以及形态特别、强壮异常、近乎直立的髻骨都标示出最大挠矩之所在。

禽龙的情况和袋鼠一模一样，甚至更加明显，因为禽龙体型硕大，沉重的身体完全由脊柱还有作为桥墩的后腿支撑着。禽龙长而笨重的身体和颈项也有平衡砝码，和袋鼠一样，那是同样长而沉重的尾巴，这样就组成了一个双悬臂梁，高度不等的全部椎棘形成了漂亮的抛物曲线状，在腰腿上方达到最高点，向颈部和尾端逐渐下降。

(5) 某些大型美洲化石爬行动物如梁龙，关于它们是否和禽龙一样采取直立的两足行走姿势一直存在争议。我们发现它们的骨盆都有伸长，后腿上方的椎棘抬升尤为明显；它们都有一条沉重的长尾，大多数的前肢和颅骨在大小和重量方面都有明显下降。这些动物的硕大体型本身并不会妨碍它们取直立姿势，因为它们完全可能同时具备水生或部分水栖的生活习惯，沉重的身躯产生的压应力因而得到相应缓解。但我们必须全面考虑各种动物的自身情况，显然，正如四足哺乳动物可能把大部分但不是全部的重量置于前腿之上，因此尾巴沉重的爬行动物可能是由后肢来承担大部分体重，但这种变化过程不会进行到令前腿完全不负重的地步。这似乎正是梁龙，还有剑龙的形态，马什（Marsh）制作的复原模型无疑是基本正确的。<sup>41</sup> 它们的前肢虽然相对较小，但明显还是起着负重的作用，尽管前肢必须分担的重量要比后腿少得多。它们头小颈短，后部和尾巴却硕大无比。脊柱弯成一个巨大的双悬臂梁，最高点在骨盆

和后腿上方，此处的棘突也最高最粗壮，从而成了大梁的抗张构件和抗压构件的分野。前肢成为这个大型连续梁的第二个受力桥墩，悬臂梁的大部分重量在后腿上方得到平衡。

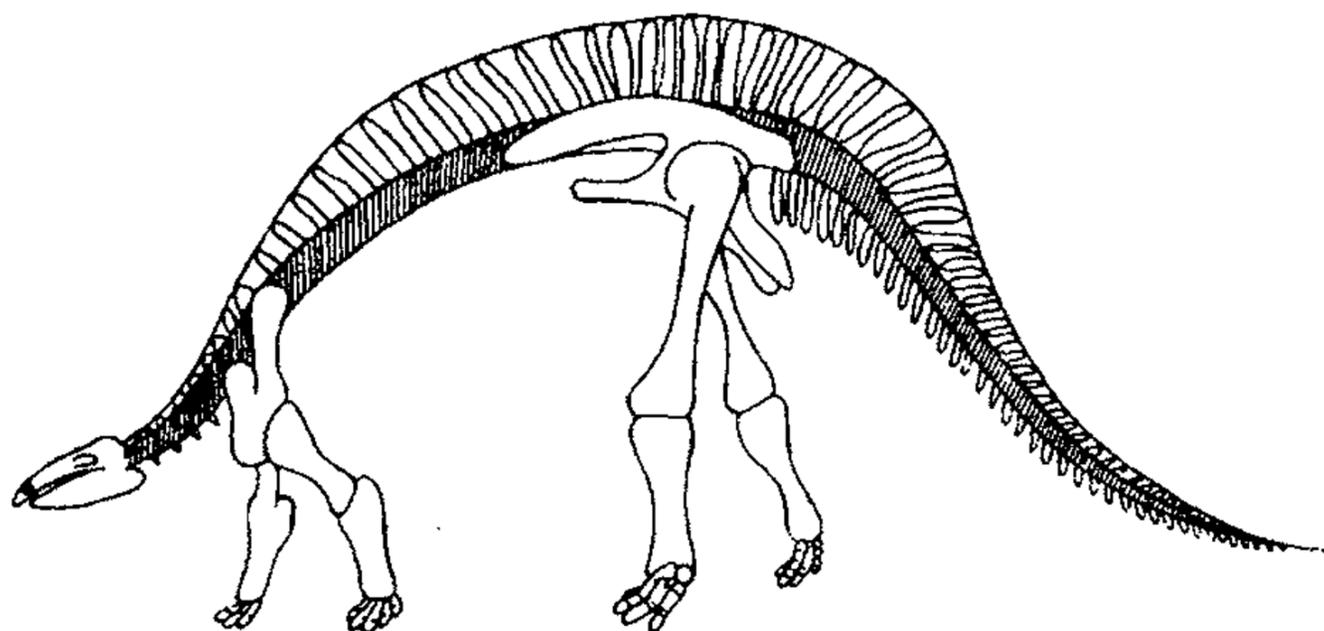


图 117 剑龙示意图

(6) 鼬的身体又细又长，无论头还是尾巴都无法形成有效的悬臂梁；并且虽然它柔软的身躯在剧烈运动时弯成弓形，但和桥梁却并无相似之处。这种形态究竟和别的什么东西可堪比照，我们还是一头雾水；但是它的这种力学机制（也许）有点儿类似弹簧。有这种习性的动物体型都很娇小；因为体重负担很轻，所以重力失去了平时的威力。

(7) 树懒的例子有些不同一般，非常奇特。在巴西的密林里，树懒用带钩的手脚头朝下悬吊在高高的树枝上。它的椎骨不仅数目奇多，难以计数，而且完全一样，我们完全可以认为，这根悬垂的椎骨链非常近似悬链曲线。<sup>42</sup>

## 水生动物

在水生动物中我们发现了一个非常重要的推论。在它们之中，重力的影响被抵消了；它们既没有桥墩也没有悬臂梁；相应地，在各群水生哺乳动物——鲸、海豹、海牛——中，我们发现髻甲上高隆的拱形椎棘或者后腿上方的相应构造都完全消失了。

但是鲸和海豚（水栖鸟类亦如是）的身体必须有一定的劲度，这样肌肉才能施力抗拒游水时水的阻力；相应地，造物主

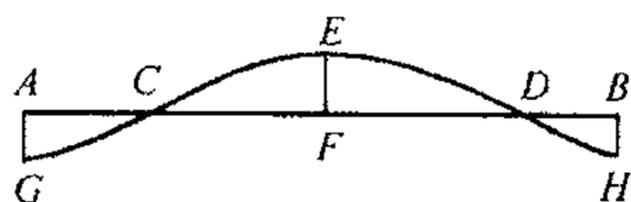


图 118

必须设法防止重力之外的挠矩。

海豚的情况不管怎么样，与两端固定的柱子或横梁稍有类似，弯转时，如图 118 中所示 C、D 处，有两个屈曲相反的点。

在 C 和 D 间有一个不断变化的挠矩，表现为一段连续曲线，最高点位于两个拐点正中的曲线上。相应地，海豚也有一串连续、高隆的胸椎棘，在海豚身体中央处达到最高位，在离尾端一定距离处降为零。和往常一样，胸椎棘负责把强健的棘上韧带组成的抗张构件与抗压构件隔离开，后者如常由脊柱充任。但在我们的示意图中，我们看到在 C 和 D 的外侧挠矩位于一个负的曲线上，或者说挠矩在反方向上。无需探究这些应力是如何精确地向海豚头部汇合（此处的并合颈椎可能是部分的缘由），我们立刻可以看到朝向尾部时它们是通过一系列强壮的 V 形骨汇合的，V 形骨位于尾部区域，这里高隆的背椎棘突失去了存在的必要性，因此改换成低于椎骨的位置；和挠矩示意图完全吻合。在这些水生动物之外，其他很多时候，但凡我

们研究的动物长着又长又重的尾巴(如我们已经讨论过的禽龙和袋鼠的情况), 我们往往可以见到类似的V形骨, 虽然一般要短一点; 而且在所有这些例子中, 可以清楚地看到, 在垂直方向上有一个负的挠矩必须予以阻抗或克制。

在海豚身上, 我们找到了这一事实的说明, 不仅垂直方向上必须具有一定刚度, 而且水平方向上往往也有此需要, 任何弯曲的趋势必须在两侧予以阻抗。这个功能部分由肋骨以及相关肋肌充当, 但是它们只延伸了一点点, 因此是杯水车薪。但是, 在肋区后方, 在脊柱的两侧有一组粗壮的、长而扁平的横突, 为普通韧带组成的抗张构件扮演了支撑腹板的角色, 与海豚身体中背椎棘所起的作用极其相似。在一般鱼类如鳕鱼或黑线鳕中, 我们看到的情况并无二致, 因为有了三组由韧带连结的突起——棘突和两组横突; 在它们的鼎力相助之下, 脊柱的劲度大大增强; 但是鳗鱼身上就没有这种加劲杆。我们再来看它们的尾巴, 这里对刚度的需求被横向弹性的需求所代替, 三

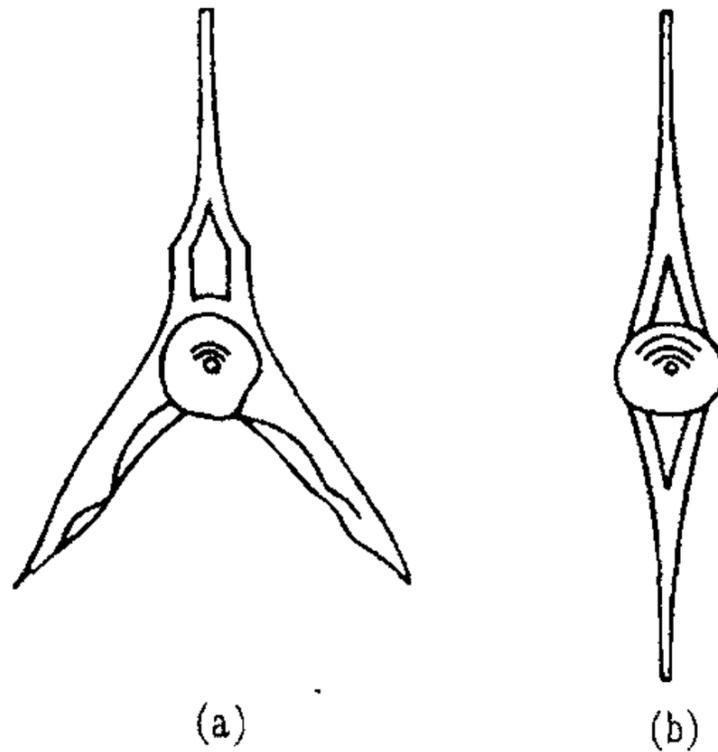


图 119 黑线鳕的(a)背椎骨和(b)尾椎骨

个加劲杆也变成了两个——尾椎棘突和背椎棘突。三组突起或支杆（如果三组都存在）往往成几乎 $120^\circ$ 等角排列，提供了这么一个系统许可的最大、最均匀的强度。另一方面，在扁平的鱼类如欧鲽中，从它们生就的前进方式可见，脊柱在一个方向上必须可以弯曲，而另一个方向上则要加强劲度。我们看到欧鲽的身形就像一座双弓弦大梁，抗压构件如常仍为脊柱本身，两侧的抗张构件由棘间韧带和棘间肌组成，每块椎骨向上、向下对称伸出长长的背侧棘突和腹侧棘突，均匀排列成为完美的腹板或填充物。

在鲽形目鱼类的骨骼中，因为要给内脏腾出空档，原本完美的抛物线形大梁只得去除腹板部分。如果像鳎鱼那样身体长、椎骨多，内脏所需空间和大梁的长度相比就很小，所以对大梁的强度并无大碍。但是对于椎骨较少、体躯短圆的品种，如鲑鱼，内脏占去的空间和鱼身长度相比就显得很大，因此似乎严重削弱了大梁的强度。但是造物主消除了这种隐忧，在这块空档的后部加了一根粗而弯的隅撑或“角钢”，非常有效地填补了被去除的支杆骨的角色。

关于脊柱和相关部分的结构问题，我们现在得出了主要结论，即我们可以把它看作大梁的一种，大梁上各点的厚度总是和力矩图中对应的纵坐标高度成常比，正如一个现代工程师设计的大梁。简言之，直到19世纪和20世纪，工程师们才绞尽脑汁构思出大悬臂梁的设计方案，但是，在某些大型蜥形动物还有大型哺乳动物的构造中，多少年前就已经实现了其中一些绝妙的创意。

但现代的工程师有可能对骨梁提出两三点异议，他尤其会

觉得,像梁龙和剑龙体内的骨梁其厚度并不足以支撑如此庞然大物约莫 20 吨的体重。如果我们像现代的悬臂梁那样设计得非常厚(或者厚度与长度比很大)的话,当然可以大大提高结构强度;但与此同时,结构的刚度也会大幅增强,而这正是造物主在这些动物身上必须避免的。我们当然不至于认为这些蜥形巨兽敏捷灵活,但它无论如何还是必须具备一定的灵活性和弹性,它千方百计要有一根既强壮又柔韧的脊柱。这就开启了问题的另一扇窗户,而且给一个长篇故事开了个头,这种对强度和柔韧性的双重需要在所有方面都给设计提出了新的要求。要表示所有的相关量,我们不仅要建立一幅力矩图,而且还需要一幅弹性偏转以及所谓的“曲率”示意图;工程师在了解韧带抗张构件的质料之外,尚需掌握更多——它的柔韧性、它在直接张力之下的弹性系数、它的弹性极限以及它的安全工作应力。

在许多方面,我们的结构问题都受到“限制条件”的困扰。在具备刚性的同时,不时还要具备柔韧性,而且还得确保各种位置和姿势的稳定性,最初的支撑或负重功能还必须加上为运动中涉及的肌肉提供支点。我们不指望对这个复杂化了的问题给出数值的或是量化的解决方案,但我们发现勾勒出部分的量化答案还是有可能的。一般而言,我们确信与她解决肥皂泡系的最小面积难题一样,造物主自己会解决每一个问题;因此她为每种动物配以合适的脊柱,满足各自所需,或者(换句话说)应对它身处的力学系统中各种应力的平均合力。

通过对建筑原理所作的简短讨论,我们看到在作为整体的骨骼中起作用的普遍原理,还是我们在单根骨的设计和结构中

看到的那一些。这就是说，我们看到的倾向是把材料按应力线放置，借以避免剪力引起的变形和瓦解。在这些现象中，不论其终极表现或理由为何，存在一个确定的生长律。我们不要太苦苦追逼理由或前提，我们应该满意地看到，骨骼的形态不仅是生长的产物，而且很大程度上受到力学因素的制约，往往表现为力学应力的示意图或者映像。因为这个问题极其错综复杂，我们无力阐明骨骼结构中涉及的所有数学原理，但是通过把数学方法应用到解剖学研究中熟悉的对象中去，我们还是获益非浅：只要仔细观察，满目都是数学。<sup>43</sup>

### 整体的动物

在离开力学适应作用这个话题前，我们再多逗留一会儿，谈谈来自力场或应力场构想的问题，其中（诸如）张力和压力自是不可割裂的，由生性适于耐受它们的材料组合在一起。人们曾经无数次地评说生物体是一个多么和谐的整体，结构的各个部分之间严格按照功能上的相互关系组合在一起。尽管从来没有人否认过这种构想，但是在我们将复杂生物盘根错节的谜团时，在为简单起见进行越来越细化的分析过程中，往往会忘记这种设想。

当我们把一事物分解成各个部分，或者它的各种性能时，我们往往会放大后者，夸大它们表面的独立性，有此一叶障目，自然就（至少一度）看不到合成整体本质上的完整与不可分性。我们把躯体细分到组成器官，把骨骼细分成骨头，其方式犹如我们按照心理学的教义对思维进行主观分析、拆成各种组成要素。但我们深知，判断力和学识、勇气和柔情、爱和恐

惧不可能独立存在,而只是某种纯粹表现或者非常复杂整体的虚系数。同样,作为生物学家,我们讲骨头本身也只有在一定意义上才是单独的事物。甚至这么说也不是百分百可靠。骨骼生来是一个统一体,而且终身是一个统一体。连结骨与骨的物质、软骨、韧带还有膜都起源于同一原始组织,和骨同步形成。整个结构的组成部分有软有硬,有刚有柔;但除非我们把骨、软骨与纤维部分全部肢解破开,否则它就是一副骨骼,是一个完整的不可分的整体。

一座桥梁,一度曾是一堆零散的钢柱、钢棒和铆钉。一旦桥梁落成,它们融合为一个紧密相连的整体,失去了自己的个性;只有当我们分析影响桥梁组成部分的应力,即张力和压力时,才会认识和分析它们各自的功能;这些应力本身也不是独立的存在,而是对整个力场进行分析的产物。并且,桥梁一旦断裂就不成其为桥梁,它的全部强度都烟消云散。骨骼的情形和桥梁完全一样。骨骼反映了力场。某种程度上,它的作用和反作用都和力场同步,整个骨骼、骨骼的各个组成部分,乃至骨头本身细微的内部结构,其形态和位置都与力线,或与它必须面对的阻力有关。因为按照生物学的奥秘之一,阻力产生阻力,哪里有压迫,哪里的生长强度就会迅速提高以反抗压力。因循同一思路,我们可知上述原理不仅适用于骨骼,而且适用于身体的全部构造。比如肌和骨,骨肉相连,不可截然分开;它们生来就在一起,相互作用和反作用。<sup>44</sup>对它们,我们可以分开来研究,但这正是我们无能和思想偏狭的表现。尽管眼前还有迷雾缭绕,但我们仍然可以用全部的自信认为在肌与骨之间,不可能只有一方发生变化,而总是一方的改变引起另一方

的变化；它们彻彻底底地形成了牢不可破的联合；当它们作为其中一部分的整体失去了组合的完整性，不复存在时，只有在这个极端的、从属的意义上，肌和骨才是独立的实体。

和哲学家一样，生物学家也开始认识到整体不单单是部分的总和。整体确是部分的总和，但又远不止于此。因为整体不是一堆部分，而是部分的组织，是部分错综排列、彼此配合的产物，亚里士多德称之为“整体的唯一和不可分原理”；这不仅仅是抽象的概念，在生物学上还是一个基本的原理，构成了杰弗里（或歌德）的“代偿”或“生长平衡律”的基础。

尽管如此，达尔文坚信“自然选择的长期趋势就是去除生物内部因环境改变而成为多余的部分。但绝不会造成其他某些部分以相应的速度大量发展。相反，自然选择可能非常成功地大量发展某一器官，却无需缩减某些毗连部分作为必要的补偿”。<sup>45</sup>古生物学家更是将这个观点发展成一种“单一性状独立”说（不可与孟德尔学说中富有创意的“单位性状”混淆）。因此，奥斯本（Osborn）主张“遗传相关性原理”和“遗传独立性原理”的组合，在后者“身体是单个独立可分性状组成的群体和马赛克”。<sup>46</sup>我不认为这个学说有多少可信之处。正如康德所说，“一个生物体的每个部分存在的原因是，因为构成了一个完整的生物体”。并且，按照我们的思路或者思考方向，我们现在可以把协调的各部分看作与整体的目标或功能相关配合，看作不仅相关，而且正是起源于整体经受的整个力量系统固有的物理因，正是在这个力量系统的影响下，才会产生这样的整体。<sup>47</sup>

## 种系发生问题

单单把每根骨看成物理或力学条件直接、直系的生产物，我敢说太夸大其词了；因为这样一来，在这一点上就否定了遗传因素的存在。尽管纵览全书，我都尽量把重点放在直接的因果作用而不是遗传上，即使提到遗传作用，也仅限于作为形态学上一个有用的假设，但毫无疑问，遗传仍然是一个极其重要又非常神奇的玩意；它是生物学的要素之一，尽管我们试图描绘，我们仍然甚至无法想像它潜在的物理解释。但是我始终认为，如果我们试图无视这些直接的物理和力学原因，把一根骨的性状单纯视作变异和遗传的生产物，从而相信这些性状是亲缘和种系发生的当然的、确凿无疑的向导，这也是言过其实。比较解剖学有它生理学的一面，约翰·亨特和欧文的时代，人们的脑海中充斥着这方面的想法；它也有着分类学和种系发生的内容，几乎成为早期达尔文主义的全部研究内容。我们不可有所偏废，否则就会造成差错和误解。

种系发生问题从来都不简单，当物理和力学条件发生了巨大变化，早先的物理和生理限制因此改变或者取消时，这个问题就更为复杂了。深邃的海洋不同于其他的环境，不仅仅在于它们永恒的静谧。逗留在海洋深处的鱼类都是稀奇古怪的，它们有着巨大的脑袋、庞大的口吻还有长长的尾巴与触须，这些可以说是将常见的普通鱼类的特征夸张到极致。我们徒劳地为这些庞然大物寻找所有目的因或者生理机能上的解释，留给我们的只有一个模模糊糊的印象，似乎生物之所以这样是为了确保近乎完美的平衡，由此产生的形态在摆脱了许多常规的限制之后得以异常自由、无拘无束地生长。

详尽地讨论这些问题，则进入了拉马克的生物学哲学以及其他许多内容的领域。但请允许我举一个简单的例子。鲸的亲缘关系是种系发生分类学上一个公认的重量级难题。我们现在知道，已经绝灭的轭齿鲸（*Zeuglodon*）和古老的肉齿亚目食肉动物存在亲缘关系，因此与海豹是亲戚（虽然关系疏远）；<sup>48</sup> 据猜想它们反过来可以被视为现代齿鲸的祖先，或者说是和现代的齿鲸有亲缘关系，但这一点并不能得到确认。<sup>49</sup> 任何类似观点的论证，在我看来必将极端困难与复杂；经常采用的论据（照培根的说法）与其说能够服人，还不如说是诱惑迷人。尽管轭齿鲸是水生动物，但我们不知道，也没有理由猜测它们像一头鲸一样游水（比海豹更像）、下潜、跃起。但是鲸游水、下潜、跃起的事实和方式反映在它的许多骨骼结构中，也许是所有的骨骼组成部分之中——这些活动施加的应力线成了鲸身体大部分结构的设计和工作示意图。轭齿鲸有和鲸相似的肩胛骨，在我看来，这并不能构成它和鲸血缘相近的必要证据，它的脊椎与鲸迥异也不是它们之间不存在亲缘关系的可信证据。前一个事实对证明它运用鳍肢的方式与鲸非常相似大有助益；后一事实更是论证了轭齿鲸在水里的总体的运动和平衡方式与鲸全然不同。鲸是食肉动物的后裔，而且，正如从前某一派博物学家的看法，它可能是有蹄类哺乳动物的苗裔。但不论是否如此，我们决不至于指望在鲸的身上找到狮子或牛的肩胛骨、骨盆和脊柱，因为它完全不可能以上面随便哪一种结构过它现在的生活。简而言之，当我们试图寻找鲸和它的陆生祖先之间缺失的种间连接体时，绝对不能从肩胛骨、枢椎，甚至是一颗牙齿中得出结论，而要靠

发现整体结构介于它们中间的形态，以此找出介于陆生种类与鲸目动物之间的生物以及一种事实上的生存模式。说 A 有一个像海豹那样扁平弯曲的肩胛骨，B 也有一个像海豹那样扁平弯曲的肩胛骨，因此 A 和 B 都与海豹存在亲缘关系，乃至 A 和 B 之间存在亲缘关系，这个三段论在逻辑上并不真实，这只是一个不周延的中项的极其明显的例子。但是如果 B 的整体结构，或者这块那块骨头都和 A 以及海豹相似，据此可以认为 B 的生活遗传习惯和实际的血缘关系与 A 以及海豹都有关系，这是合乎逻辑的。同这个论点相似，正如每一个古生物学家都知道的，我们发现某些结构要比其他结构更易成为亲缘关系的线索，也就是说少一点矛盾，不那么令人费解。我斗胆说一句，在没有各种相互作用力的情况下，是作为形态遗传主要基础的深层的生长节律，产生了形态上的恒久相似，但是环境和习惯的改变产生了新的力量体系，它作用与那些正好位于特定力场中的结构特定部分，肯定马上就会以不可避免的形态的显著改变表现出来。并且，如果该假设为真，那就进而可知，形态的改变不是表现为孤立的、细微的现象，表现在身体结构的这部分或那部分中的变化，表现为肩胛骨或肱骨的变化，而是以一种缓慢的、全体的、多少有些一致的或级进的改变，涉及到大量相关的部分，有时甚至扩展到身体的全部或者大部分结构。是否存在这种广泛的相关变换趋势，我们将尝试在下一个章节中进行讨论。



第九章



---

变换和相关形态的比较

这是本书中最负盛名的章节，诸多生物学著述都曾对它作过广泛评点。我虽然没有作过仔细调查，但我猜想本章中著名的变换示意图曾被形形色色的科学文献无数次地引用。

各种评论中几乎无一例外地具有几大共同点，我简短归纳如下。首先，尽管笛卡儿变换声名远扬，但奇怪的是人们很少采用这些方法。这是因为用梅达沃的话来说，它们“逻辑上必然不实用”。屈指可数的几次应用是有关某一单独体系中形态的发展或改变，如理查德和赖利\*对两栖动物在不同条件下发育的研究还有梅达沃\*\*对组织培育的分析。

就实际应用而言，有一个意义大得多的结果，即达西·汤普森的变换体系激发促成了简单得多的异速生长分析法，揭示了后者的广泛用途的主要是J·S·赫胥黎的书\*\*\*。这种方法不是企图把一个整体结构分成两个（或三个）部分进行分析，而是分离出两个因子，尔后在对数比率上进行比较，由此可能发现不同结构生长速度的比率，它在胚胎学、分类学、古生物学乃至生态学中都得到了广泛应用。

---

\* *J.Exp.Zool.*77 (1937), 159 ——编者注

\*\* *Essays on Growth and Form* (Oxford, 1945), p.157 ——编者注

\*\*\* *Problems of Relative Growth* (Methuen, London, 1932) ——编者注

因此尽管笛卡儿变换“逻辑上必然不实用”，但它们还是具有很大的影响力，而且这种力量极有可能持续下去，在未来的日子里激发出崭新的思想与前所未有的方法。这正是达西·汤普森诸多贡献的普遍特征，它们都极富创意，而且经得起时间的考验，本例尤其如此。也许正是因为他在不断地提出新问题、拓展人们的想像空间，同时又留下程度不等的谜团，这样才留住了大家的好奇心。

## 数学和形态

本书中，前面的章节都在试图研究生长和形态间的相互关系以及物理力在这个复杂关系中扮演的角色问题；而且在这个探索的过程中，我们在一些比较简单的情况中尝试以数学方法和数学术语来描述和定义生物的形态。这样做的同时，我们知道了我们自己对生物形态的研究，即歌德命名的形态学 (Morphology)，只是更广泛的形态科学 (Science of Form) 的一部分。形态科学探讨的是物质在各种情况和条件下呈现的形态，更广泛一点的话，还包括一切在理论上可以想像的形态。

对形态的研究，可以是完全描述性的，也可以是分析性的。一开始，我们用通俗的语言，用简单的字眼描述某一物体的形状；到终了，则用严谨的数学语汇来定义这种形状。两种方法的接续往往有着严格的科学秩序和历史连续性。因此，譬如地球、雨点、彩虹的形态，垂链的形状，或者掷向空中的石子的轨迹，虽然并不充分，却都可以用普通的文字来描述；但当我们懂得认识和定义球体、悬链曲线和抛物线时，我们就有

了一个显著的，甚至是长足的进步。对某种“形态”的数学定义具有严谨的特征，这在我们单纯描述的早期阶段非常欠缺；一种形态只需少数的词语甚至更简明的符号就足以表示，这些词语或者符号具有如此丰富的含义，以至我们根本无需费神多思；通过这种方法，我们理解了伽利略的警句（和柏拉图、毕达哥拉斯，也许还有埃及的哲人一样睿智），即“自然之书是以各种形状写就的”。<sup>1</sup>

我们往往会认为数学定义应用于寻常的事物太过僵硬刻板，但是它们的精确性又伴生了几乎无穷无尽的自由。对一个椭圆的严谨定义使我们认识了世上所有的椭圆；一根“二次曲线”的定义扩展了我们的视野，“高阶曲线”更是令我们享有了更广泛的自由。<sup>2</sup>通过这些大的限制，通过有制约的、有节制的自由，我们从数学的分析达到了数学的综合。我们发现了从前隐晦的相似或者一致，与其说我们从前的描述是在揭示这种相似，还不如说是在遮掩，例如，我们知道，不论如何悬挂链条，如何射出枪弹，前者的轮廓与后者的轨迹在数学上总是类似的。

还有一个最大的收获，我们再一次从静止形态的数学概念迅速、轻松地转到了动态联系中的形态上；我们从形态的概念上升到对产生形态的力的认识。在形态的表现还有类似形态的比较中，我们一方面看到了处于均势的力的示意图，一方面了解了足以使一形态转换为另一形态所需力的大小和方向。既然物质形态的改变只有通过物质的运动来实现，<sup>3</sup>我们在这里又得到了经院神学家和哲学家格言的支持，“忽略运动，无法了解自然。”

还有另一种方式——亨利·庞加莱 (Henry Poincaré) 教会了我们——可以认识数学的功用,认识为什么自然科学的各个部分都是必定以数学定理和数学方法为基础的。每一种自然现象,不论如何简单,实际上都是合成的,每一种可见的作用和结果都是无数更小的作用的总和。这是数学显示出它独有的组合与归纳力量。平均数概念、曲线方程、对泡沫和网室组织的描述,都属于数学的范畴,理由只有一个,它们都是更基础的原理或现象的总和。生长和形态贯穿于这个复合世界中,因此,它们必然以数学定律为基础,数学方法也就尤其适合诠释生长和形态。

由于这样那样的理由,有大量的有机形态我们无法用数学语汇来描述,遑论定义。自然科学中的这些问题超出了现有的数学知识。我们不指望一条公式就可以定义这种鱼或那种鱼,或是这样那样的脊椎动物颅骨。但我们已经可以用数学语言来描述,甚至用常用的术语定义蜗牛壳的形状、角的螺曲、叶子的外观、骨的构造、骨骼的组合、飞鸟游鱼的流线,还有昆虫翅膀上精美的网格。在做这些事情的时候,我们必须向数学家学习如何排除、如何抛弃;谨记标准型,不去理睬个别情况以及一切偶然因素。这种舍其琐屑、留其精髓的做法正是数学方法独特的长处之一。<sup>4</sup>

### 坐标法

在形态学的很大一部分研究中,我们的基本任务是比较相关的形态,而不是对它们各自进行精确的定义;虽然我们不能对某种复杂的图形本身进行分析和定义,但却有可能很容易地

理解它的变形现象。在精确、充分地认识“原型”或比较标准之外,认识一个形态是由另一个形态进行一定的置换或变形而来,这个比较的过程正是在数学的直接范畴之内,寻找这种变形的答案也正是数学家采用的某种方法的基本用途。这种方法就是坐标法,在它的基础上产生了变换论(Theory of Transformations)。<sup>5</sup>

我猜想当笛卡儿构想出坐标法时,他只是对画家和建筑师的比例图作了一些归纳,当时他也根本没有预见这种解析方法巨大的潜在价值,他的脑子里只有一个非常简单的目的,或许仅仅就是找出一种能够把曲线的形态(和点的位置)转换成数字和词语的方法。这正是我们每次用坐标法研究统计曲线时所做的事;反过来,我们“绘制曲线”来说明死亡表格、生长速度或气温和气压的每日变化时,是把数字转换为形态。正是采用这样的方法,我们可以在直角坐标系中内接一条鱼的轮廓,然后把它转换为一组数字,凭借这些数字我们可以随时重现原来的曲线。

但是,说到对形态学家具有特殊利益和作用的坐标系的应用,那是下一步的事。这一步要做的包括将我们的坐标系更改或者变形,研究坐标系中内接的曲线或图形发生的相应变换。

我们在一个笛卡儿坐标系中内接某一生物的轮廓,或者生物体某一部分的轮廓,比方说一条鱼,一只蟹或者一具哺乳动物的颅骨,暂不去考虑它如何复杂。现在我们可以用通用的语汇把这个复杂的图形表示为  $x, y$  的函数。如果我们的直角坐标系经受的变形只是简单的、可识别的线形变形,例如,改变坐标轴的方向、 $x/y$  的比率、或者用更复杂的表达式替代  $x$  和

$y$ ，我们就会得到一个新的坐标系，在原来的标准型的这个变形过程中，内接的图形也会随之改变。换言之，我们得到了一个表示处在大致均匀的作用力之下的原有图形的新图形，它是新坐标的函数，一如原来的图形是原来的坐标  $x$  与  $y$  的函数。

这个问题非常类似于地图绘制者把同一数据转换成这种那种投影图；<sup>6</sup> 他的目标就是确保（如果可能的话）两种表示之间每一个小面积单位都完全对应。形态学家寻求的不是对生物形态作一个新的人工投影图；但是，他反过来去探讨是否可以这样解析和阐释两种存在明显亲缘关系的不同形态，即它们互为变换表形。这一点一旦得到证明，则确定能够产生所需变换的力的方向和大小（十有八九）就是一件相对容易的任务。又，如果能够证实力系的这样一个简单变动足以满足要求，我们就会发现我们完全可以摒弃生物成因中许多疏离的倾向和许多复杂的假设。因为这是自然科学的一个普遍真理，即如果少数原因足以产生某个结果，那该结果就不应归因于许多原因的共同作用。

### 亲缘形态

我们可以假定，在某些适当的力的共同作用下，任何物质形态都可以变换为另一种形态，正如陶工和雕塑家由“不成形”的黏土团塑造了他的艺术作品；又如我们将把简单的配子逐渐、连续变换成复杂生物的神力归因于造物主本身。但我们无须震慑于这些因素而不敢研究亲缘形态的比较方法。我们的研究严格限制在下列范围内，即凡进行比较必需的变换应该是一种简单的变换，变换后的坐标和原来的坐标一样都要形成和

谐的、大致对称的坐标系。不论采用的是数学方法还是其他任何方法，如果我们企图把在自然界中和动物分类学上都很疏远的生物拿来作比较，则必将也理当陷入混乱之中。我们采用的方法还有事物的全部本性，都把我们的比较限制在明显存在亲缘关系，或属于动物学上同一个纲的生物之间。因为在博物学和逻辑上，种族之间的跃迁都是极其荒唐的。<sup>7</sup>

简言之，我们的研究就在亚里士多德定义“属”（genus）时设定的界限内，他指出（在他称之为“偶有属性”的表面性状，比方颜色之外）“种”（species）与他种之间的本质差别就在于纯粹的比例、相对大小的差别，或者（照他的说法）是“过与不足”的差别。“除开过与不足的差别，同一属的动物的其他部分都是一模一样的”。又，“在同一属的范围内，作为一条普遍法则，绝大多数组成部分表现出来的差别……都是多与寡、巨大与微细，一句话，即过与不足的不同。因为‘多一点’与‘少一点’也可以表示为‘过’与‘不足’”。<sup>8</sup>我们的坐标法特别适合分析、揭示和论证的正是这种相对大小的区别，也即亚里士多德“过与不足”在形态中的表现，它也正是定义“种”的差别（也是在亚里士多德所指的意义上）的主要原因。

我们的坐标法在具体情况下的适用性取决于，或是受到一定的实际因素和先决条件的进一步限制。其中，主要的且最根本的条件是，我们考察的整体构造的形态变化必须大体均匀，即如同一个大致同质的、各向同性的物体。但是一般只要其变异过程始终遵循“连续性原理”，各向同性欠佳就不会对坐标法构成严重障碍；它只会令我们的变换坐标没有那么规则和匀称罢了，稍稍有别于物理学家描述理想流体的运动或者均一介

质中理论力场的那些情况。

又，我们的构造必须是整体变异，至少“独立变体”必须相对极少，这一点必不可缺。独立变异的发生不仅可能而且明显，我们不时可以发现局部生长的减缩或扩张；它们甚至会显著到似乎组成了新的构造。亚里士多德对这样的独立变体就有清醒的认识：“进而会产生这种情况，某些个体具有的部分别的个体没有；例如，有些（鸟）有距，有些没有，有些有羽冠或肉冠，其他则无；但是，作为一条普遍法则，大多数组成部分以及那些组成身躯的部分要么彼此完全一样，要么就是对照之下有所差别，存在过与不足的不同。因为‘多一点’和‘少一点’也可以表示为‘过’与‘不足’。”<sup>9</sup>

拿一条鱼的进化来说，假如它的各个组成部分——鱼头、鱼身和尾巴，这个鳍和那个鳍——的表现如许多的独立变体，我们的坐标系立刻就会复杂到难以理解；我们要做的不是一个比较，而是几次不同的比较，一般方法就会不适用。现在这种部分和器官——生物体内这里那里、每一处——的独立可变性似乎已经内含在我们关于变异的普遍被接受的观点中；而且，除非我大错特错，否则这种组成部分轻易、频繁且通常是独立可变的观念，就是我们关于自然选择过程概念根本的基石。形态学家在比较各种生物时，是从一点到另一点、一个一个“性状”地描述它们之间的差别。<sup>10</sup>如果他时时刻刻被迫承认性状之间“相关性”的存在（正如一百年前居维叶首先示范的），他同时认识到相关性这个事实有些模糊，是一种几乎无望追索其成因（只有少数例外）的现象，他就很容易陷入这么一种思维和言论习惯，即把进化当成像他所描述的那样是从点到点、一

个性状一个性状地进行的。<sup>11</sup>

孟德尔遗传学说的“性状”无可指摘；高与矮、粗糙与光滑、素色和彩色都是截然相反的趋势或者特性，逻辑上也存在鲜明的对比。但形态学家从点到点、一个一个性状地对不同动物进行比较，大多纯属人为分割、剖析的产物。有生命的物体是一个不可分的整体，我们怎么找也找不到在颅骨与躯干、肌与腱、筋与骨之间有什么严格的界线。我们细分开来的性状一定要融合为一体，生物各个方面的结合只有我们的思维分析才能够破解。坐标示意图使我们得以一览往往被视为复杂微妙的相关性实际上是多么简单。

但是，另一方面，如果形形色色的不同鱼类作为一个整体都可以成为迥异的坐标系的相同函数，这个事实本身就证明了变异遵循着有条不紊的一定路线，在整个构造的整体性中遍布着一条可以认识的生长规律，某种多少比较简单的、可以识别的力系在操纵着这一切。这不仅说明在形态方面，“相关”现象是多么真切深刻，而且还证明了这么一个事实，即许多时候看似复杂得难以分析或理解的相关性实际上可以有非常简单的图解表示。经过许多次的试验，我相信这是一个普遍现象，但是必须记住有时也要考虑独立的或局部变异的出现。

### 笛卡儿变换

假如我们先绘制一个直角等距坐标系（关于轴 $x$ 和 $y$ ），然后我们可以用各种方法改动或者使这个坐标系变形。其中几种实际上非常简单。

(1) 我们可以改变系统的维量，把它沿其中一根轴延伸，

这样就把一个个小正方形转变为成比例的对应长方形(图120、图121)。可见我们内接于原有坐标网内的转换到新坐标网内的任何图形,都会严格按照整个形状的变形比例变形,在新坐标系内还是以对应的点来界定,和原来的图形保持一致。例如,内接于原来的笛卡儿坐标网内的圆在坐标系沿  $y$  轴方向延伸后,将拉长为椭圆。用初等数学的语言来表述,即以  $x_1$  和  $cy_1$  来替换原来的  $x$  和  $y$ ,原来的圆方程  $x^2 + y^2 = a^2$  变成了椭圆的方程式  $x_1^2 + c^2y_1^2 = a^2$ 。

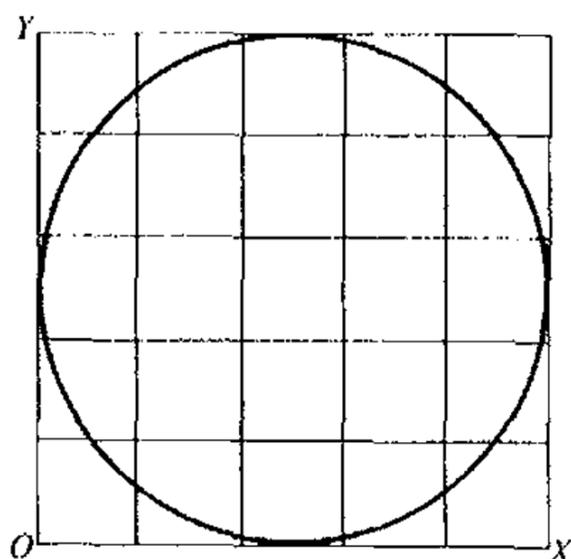


图 120

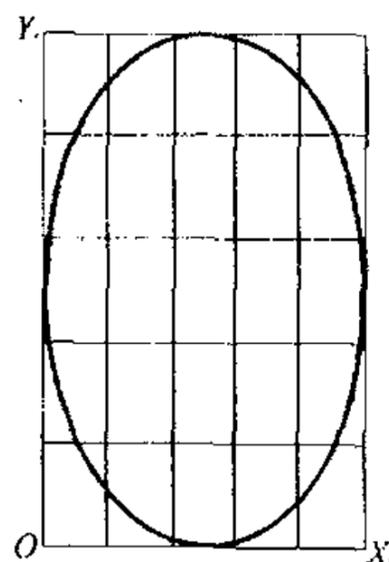


图 121

比方我在一个直角坐标系内绘制牛的炮骨 [图 122 (a)], 然后一点一点地将它转到以  $x' = 2x/3$  代替原来坐标图中  $x$  的坐标系内,我们就得到了图 122 (b), 非常近似于羊的炮骨。换言之,牛和羊的炮骨其主要(也许是唯一)的区别仅在于,和牛的炮骨相比,羊骨以  $3/2$  的比例沿纵轴变长。同样,长颈鹿细长的炮骨也可以视作同一类型,只是宽度缩减或长度增加,相应的  $x'' = x/3$ 。

(2) 第二种类型是离开原点向外不等或不均匀延伸。延伸

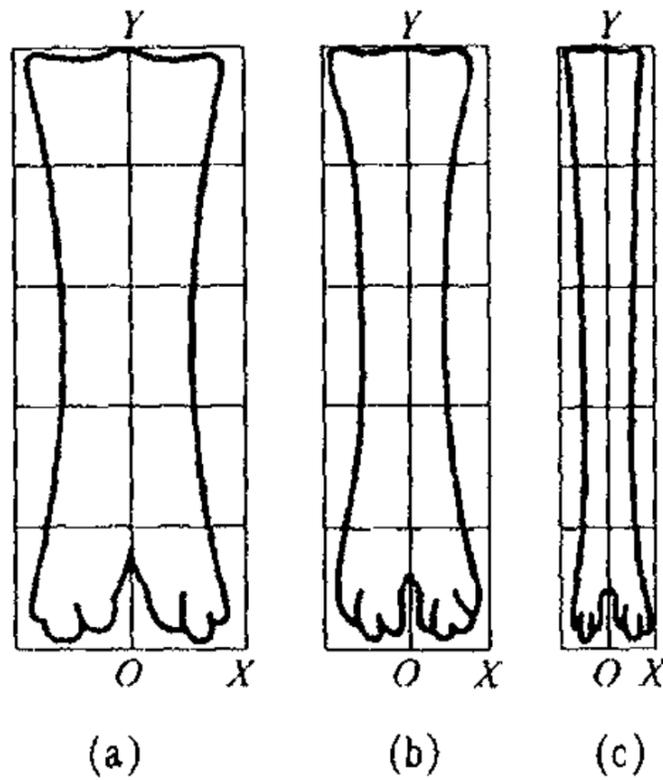


图 122

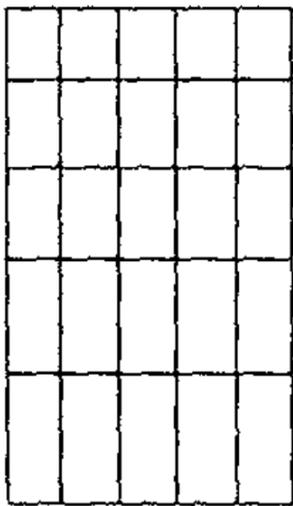


图 123

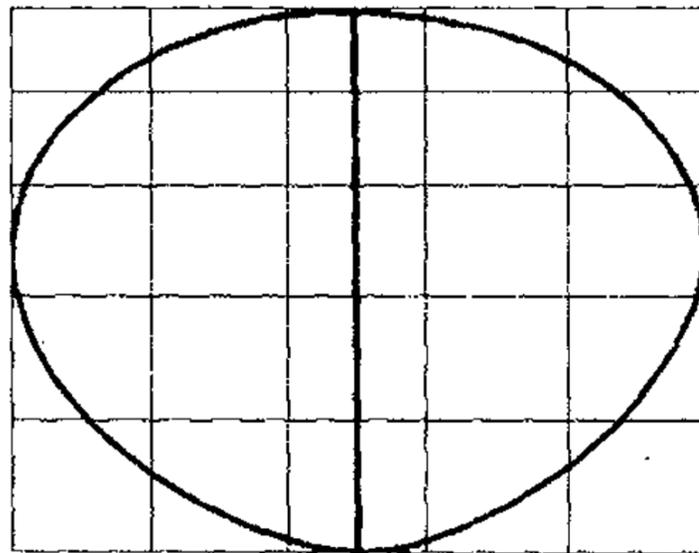


图 124

有多有少，好比我们拉扯一根越来越细的橡皮筋。像我在图 123 中所示的情形，坐标成对数级增长，我们以  $\varepsilon^y$  代替  $y$ 。显然，对数延伸包括横坐标和纵坐标，在  $y$  变成  $\varepsilon^y$  的同时  $x$  变为  $\varepsilon^x$ 。原图中的圆现在变形为图 124 中所示的形状。这也是常用的一种变形方法。

(3) 第三种是“简单切变”，将直角坐标变为“斜角”，两根轴彼此斜交成角度  $\omega$ 。原来的矩形现在变为图 125 中的图形。

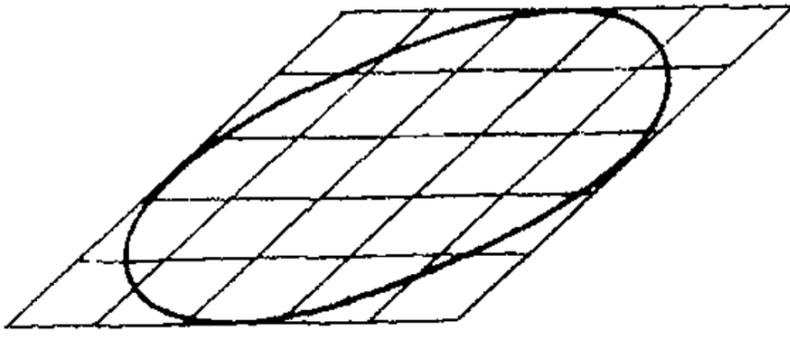


图 125

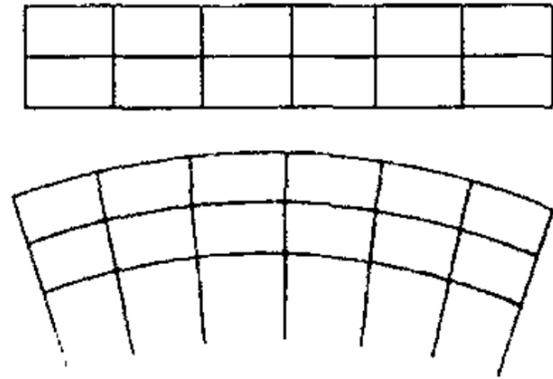


图 126

系统可以用斜轴  $X, Y$  来表示; 也可以简单代换  $x = \xi - \eta \cot \omega$ ,  $y = \eta \operatorname{cosec} \omega$ , 直接参照新的直角坐标  $\xi, \eta$ 。

### 径向坐标

还有另一类重要的变形, 可以用径向坐标来表示。其中, 一组直线表现为从一点或“焦点”发散, 而另一组直线则变换为与半径正交的圆弧。这些径向坐标特别适用于构造的某些部分 (不论图形还是图形外) 未经变形的情况, 横梁弯曲的示意图就是一个简单的例证 (图 126)。在生物学上, 这些坐标尤其适合生长构造中存在一个“节”或者生长缺乏、生长最小点的情况; 在这个节附近, 生长速度是均匀增长的。普通双子叶植物的叶片正是这种样子。典型单子叶植物——如禾本科植物和百合科植物——的叶片从基部开始连续生长, 不存在节或“停止点”。按照该种植物特有的某种减量规律, 叶缘从宽阔的茎部到纤细的叶尖逐渐尖细; 纵向和横向生长相对速度的任何更动都只会使叶片变得更宽或者更窄, 而不会令叶片的轮廓发生其他显著改变。但是如果存在一个节点, 或者“零生长点”, 那么我们可以断定节点周围的生长——风信子叶片的生长为纵向和横向——将以径向和相对于半径的横向进行, 我们不久就将

发现风信子斜斜的叶边变成了更典型的“叶状”轮廓。如果我们改变径向和切向生长速度的比率,即如果我们增加相应半径的夹角,我们就会依次得到植物学家描述为矛尖状、卵圆形和心形叶片的各种形状(图127)。在某些合适的例子中,在叶片的成长过程中,一定程度上会发生这些连续的改变;但作为一条更普遍的规律,由于力的平衡,径向和切向的生长保持得如此完美,达到了稳定的平衡,因此叶片大小的增长并未伴生形态的显著改变。倒是我们称作长期变异的、一代代的相对生长速度的变动趋势,通过这种描述可以见到变化的结果。

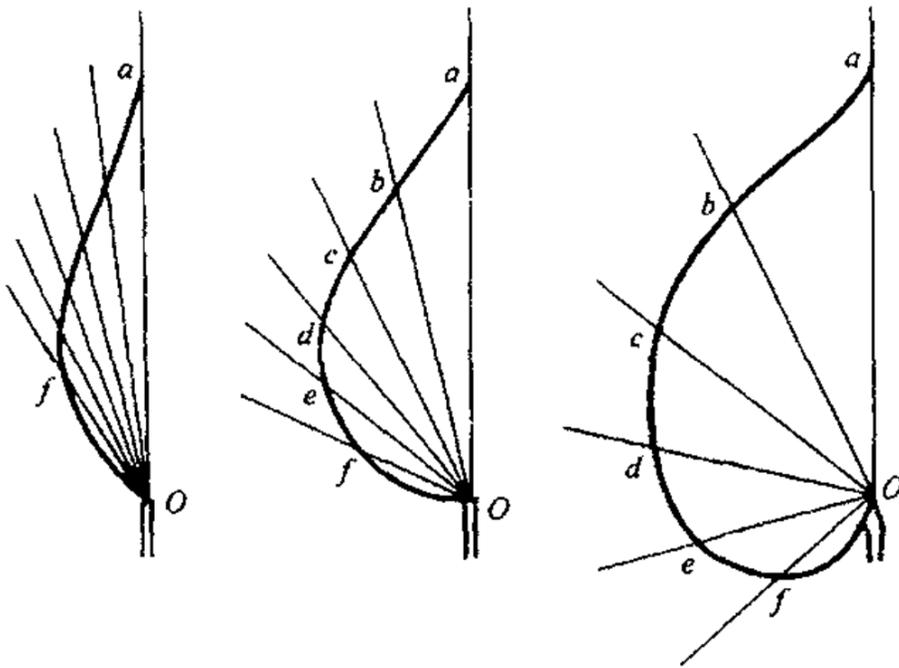


图 127

关于此处提及的描述叶片形态的方法有诸多推论。例如,秋海棠属植物所谓的不对称叶片,<sup>12</sup>一侧完全是卵圆形而另一侧为心形轮廓,的确是中脉两侧的生长不相等,但并非真的不对称。在它的构形中,一根分叉细支的一个分支居然长得比另一个分支长,实在是奇怪之至。秋海棠的叶子委实有趣,值得图解说明,所以在图128中我画出了巨大的粗伏毛秋海棠

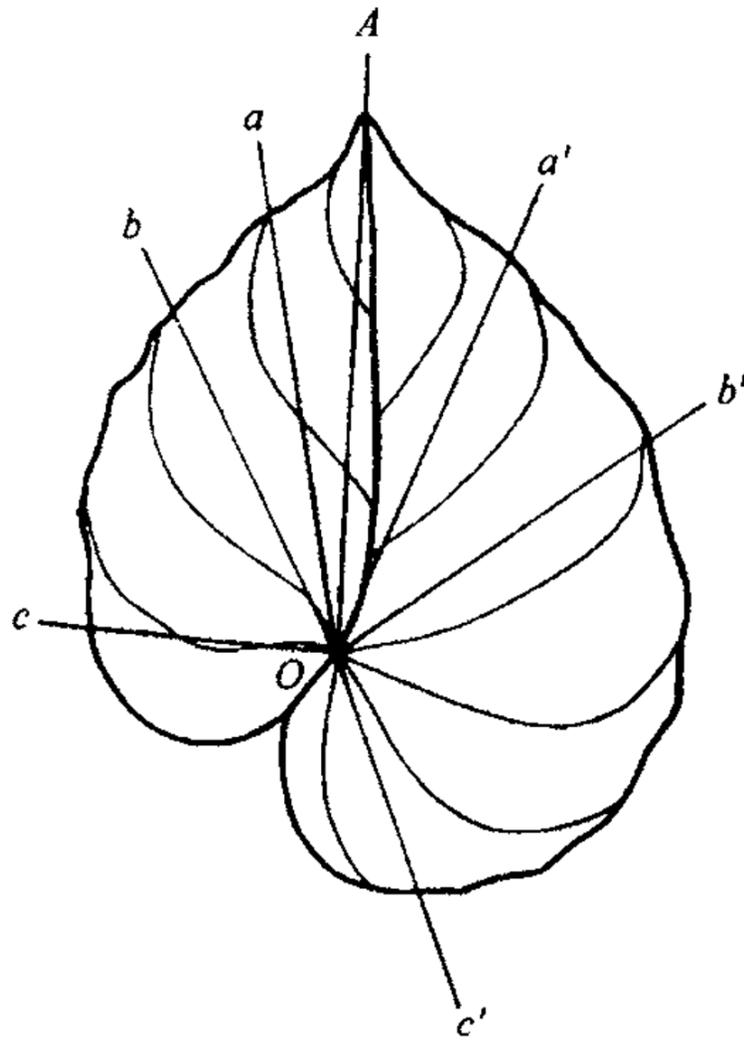


图 128 粗伏毛秋海棠

(*Begonia daedalea*) 的叶片轮廓。在叶片较小的左侧随机取三点  $a, b, c$ , 量出角  $AOa$  等的度数, 即叶门到这些点的半径与中轴的交角, 在叶片的另一侧标出点  $a', b', c'$ , 使得叶门到叶边该点的半径等于前者,  $Oa'$  等于  $Oa$ , 等等。现在如果叶片的两侧在数学上相似, 则显然各个角应为连比例, 亦即  $AOa$  与  $AOa'$  之比等于  $AOb$  与  $AOb'$  之比。事实证明这非常切合实际。因为我曾量过一侧的三个角和另一侧的一个角的大小, 然后将计算结果和另两个角的观测值比较如下:

	$AOa$	$AOb$	$AOc$	$AOa'$	$AOb'$	$AOc'$
观测值	$12^\circ$	$28.5^\circ$	$88^\circ$	—	—	$157^\circ$
计算值	—	—	—	$21.5^\circ$	$51.1^\circ$	—
观测值	—	—	—	$20^\circ$	$52^\circ$	—

两者间的一致性非常紧密，即使存在不符也可以由以下理由得到充分解释，其一，叶缘蜿蜒曲折，存在轻微的不规则；其二，叶片的中脉或真轴并非笔直，而是微有弯曲，因此我们测量的应是曲边三角形而非直边三角形。我们理解了关于叶片周边弯曲的这几点情况后，就容易发现叶片主要的叶脉非常近似一个完美的等角坐标系。同样明显的还有，通过切变，我们可以轻而易举地从主叶脉发端于叶基部的情况过渡到叶脉相继起自中脉的情况。大多数双子叶植物的叶子都属于后一种情形。

有时也存在节<sup>13</sup>或“停止点”出现于叶身上端而非下端的情形；偶尔还有两端都有一个节的情况。雏菊的叶片就是前面这一种情况，这时叶片的形态可以说是倒转过来了。近乎心形的宽阔轮廓出现在上端，叶身向下逐渐尖细，直到轮廓不是很分明的叶基部。后一种情形如捕蝇草 (*Dionaea*)。它的叶片两端对称扩张，都呈卵圆形或心形。最后，我们注意到苹果和樱桃这样的实心果实的形状是一个回转体，产生于类似的曲线，也可以用同一原理作解释。樱桃的“停止点”在果仁基部，即樱桃与花梗的连结处，在这个点周围果实（假想截面）鼓起成心形；而苹果有两个这样的明显的停止点，上下各一，围绕这两个点形成同样的心形轮廓。豆子和人的肾脏都是“肾形”的，这种形状的产生源自同一种现象，亦即存在一个节或“门”，在它周围生长力呈径向对称分布。当籽实还小时，荚很宽敞，籽实可以长得圆圆的，或者近乎圆形，像一粒豌豆；但是如果籽实被狭长的荚所挤压，就会变得扁平呈现豆状，或者是菜豆那样的椭圆形。如果原来的籽实有像经圈或纬圈那样的简单图

案，我们很容易就看出和球体的变形一样，籽实是如何经受保形变换的。

只要篇幅允许，我们可以深入探讨，通过径向坐标论证叶片的形状，甚至尝试采用极方程定义各种形态。我们可以把正弦曲线视为方便、逐渐和自然的转换——也许是所有转换中最简单最自然的——从最小到相对最大，再反过来从最大到最小，连续不断；我们发现当我们在径向坐标系中绘制这根曲线，使它不离开原位，它就好像时钟的分针一样原地绕圈圈。无论怎样，它都表现为一种“简谐运动”。我们刚刚已经看到常见的双子叶植物的叶片有一个“停止点”，或者是一定方向上的零增长，而朝向叶尖的反方向上生长速度最快。这个从零到最大值的过程使人想到正弦曲线的一半；换言之，如果我们把叶片的轮廓看作生长的向量示意图，生长速度从零到零依照  $360^\circ$  角变化，这意味着，作为一个可能的、非常简单的情形， $r$  的轨迹  $= \sin(\theta/2)$ 。这样，我们就得到了一根非常近似于植物学家称为卵圆形（或肾形）叶片的曲线（图 129），亦即心形的轮廓，基部一边一个“心房”，尔后向上修圆，没有凸出的尖点。<sup>14</sup> 欧亚活血丹（ground-ivy）和犬堇菜（dog-violet）（图 130）的叶子就是一个例证；有时候，比如堇菜，叶脉的曲线跟叶缘的轮廓很相似。此外，堇菜叶也是一个很好的例子，可以说明卵圆形的叶片是如何延伸，越来越接近急尖的卵圆形。

从  $\sin(\theta/2)$  我们可以继续以给定的  $\theta$  分数绘图，如  $r = \sin(5\theta/3)$ ，如图 131；这幅图现在表现的不再是一片单叶，而成为五基数花的五个花瓣的示意图。18 世纪初

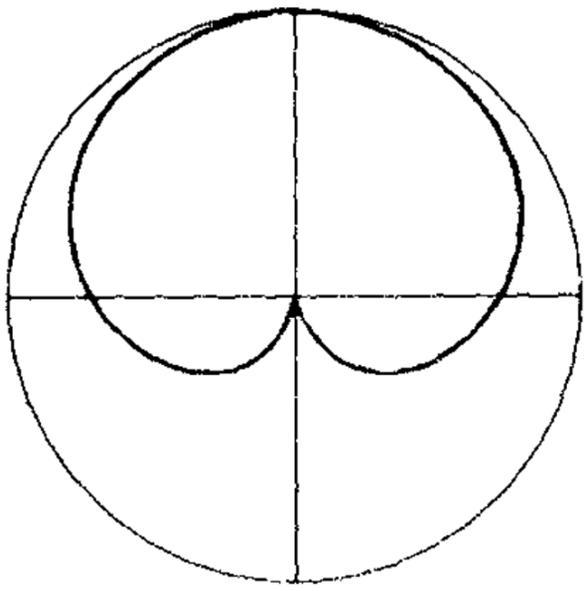


图 129 类似卵圆形叶片轮廓的曲线： $r = \sin(\theta/2)$

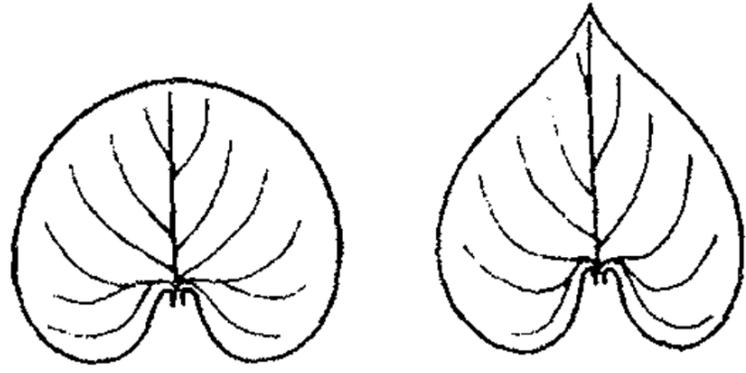


图 130 堇菜叶

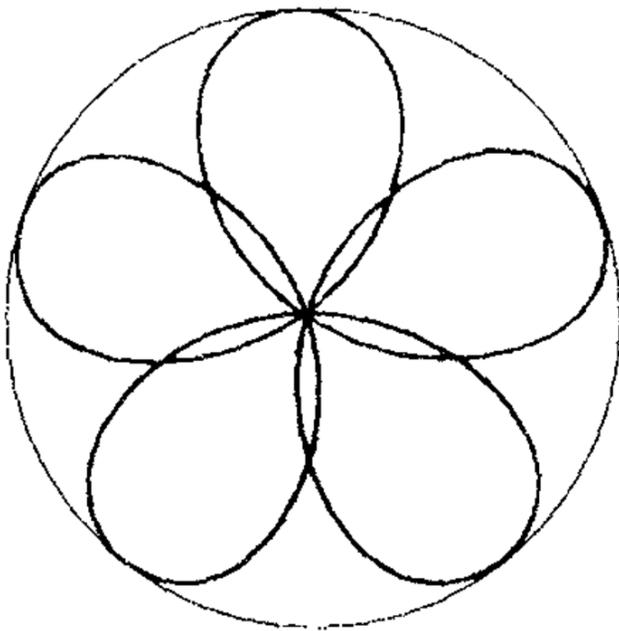


图 131 基于  $r = \sin(5\theta/3)$  的格兰迪曲线 (Grandi's curves), 表现为单瓣花的五个花瓣

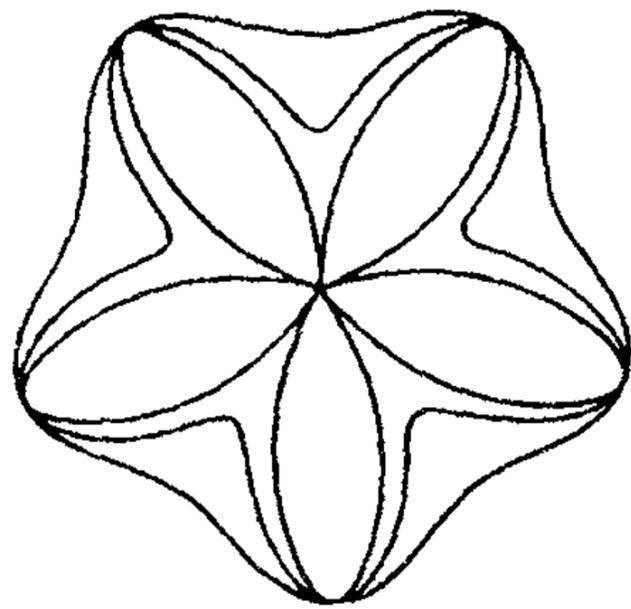


图 132 基于方程  $r = a + b \cos n\theta$  的五瓣或五裂花冠示意图

叶比萨的数学家艾博特·圭多·格兰迪 (Abbot Guido Grandi) 绘制了这样一根曲线, 并指出它和植物中的类似; 我们今天仍然把这一族曲线称作“格兰迪曲线”。<sup>15</sup>

合瓣花冠可以方便地转换为极坐标, 其中的向量径现在由两部分组成, 一部分是一个恒量, 另一部分表现为正弦曲线的

全幅（或半幅）；公式可以写作  $r = a + b \cos n\theta$ 。图 132 中  $n = 5$ ；两根正弦曲线中外面一根的  $a : b$  值为  $9 : 1$ ，内侧一根的  $a : b$  值为  $3 : 1$ ， $a = b$  时，五个花瓣分开，公式也缩减为  $r = \cos^2(5\theta/2)$ 。

图 133 中，我们看到的是基本近似七叶树科植物叶片的图形。它有许多类似图 132 中五瓣的分离的小叶，但这些小叶现在内接于图 129 中的心形或卵圆形轮廓线内（或者说轨迹在该曲线内）。简单说来，新的曲线是一根复合曲线；它的一般等式为  $r = \sin(\theta/2) \sin(n\theta)$ 。邻近叶柄的两片小叶非常纤小，这正是该曲线的特征，有助于解释“托叶”的形成。

最后，我们把两根曲线组合在一起，这样就开启了新的可能空间。关于单叶的轮廓，无论卵圆形、矛尖状还是心形，我们都可以按照傅立叶级数那样，叠加辅助的周期较小、幅角不

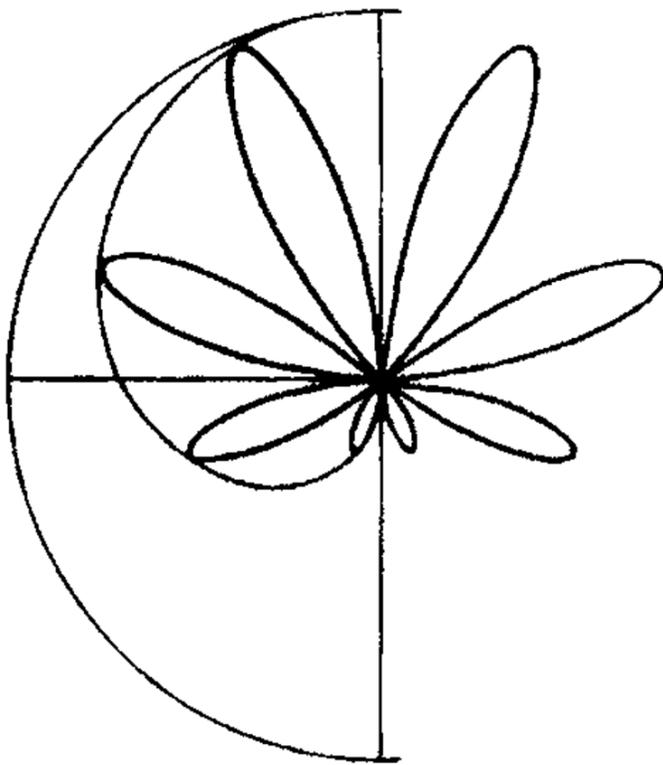


图 133 基于方程  $r = \sin(\theta/2) \sin(n\theta)$  的复合正弦曲线形的复叶轮廓，比如七叶树科植物的叶片

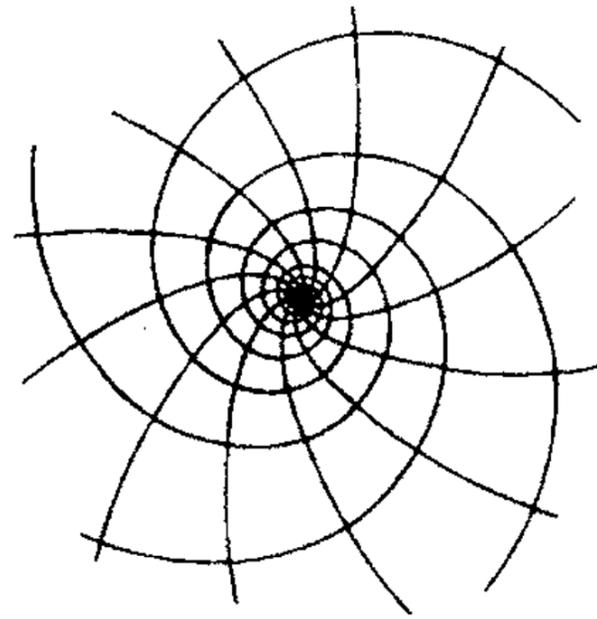


图 134

等的正弦曲线；产生的结果各种各样，从彻底的圆齿状到常春藤叶片的掌状裂叶，或者是像我们研究过的七叶树科植物的分离的小叶都会出现。又或者，我们还可以在一根螺线内内接图 134 的分离瓣，至于是平面螺线还是等角螺线则视情形而定；如此不断继续，我们可以得到类似景天的簇生叶，又或者类似睡莲和其他离瓣花的花瓣的图形。

迄今为止，我们讨论的大多数变换都是一种常规变换的具体情况，通过共轭函数法可以实现，相当于把原来的图形作一个新的平面投影。在这些共同的线条基础上作适当变换，可以产生共轴圆替代笛卡儿坐标的共轴系，或者共焦椭圆和共焦双曲线替代笛卡儿坐标的共焦系。

同样属于这一类的还有另外一种奇特而重要的变换，通过这种方式，直线系可以变形为保形对数螺线系：直线  $Y - AX = c$  对应于对数螺线  $\theta - A \ln r = c$  (图 134)。这个简单漂亮的变换可以使我们即刻把翼足目软体动物或者直角石笔直的锥壳转换成鸚鵡螺壳状；它包含的这种数学符号表示只不过比我们初步研究对数螺线时采用的方法再稍稍复杂了一点。

我们刚才简短讨论过的各种各样的坐标系，之所以有时被称作“等温坐标”，源于这么一个事实，即当它们被用在物理学的这个特定分支中时，可以很好地表示热的传导现象，等温轮廓线在一定条件下表现成为坐标系的正交直线。由此可见，通过正交坐标系进行的生物学分析预见到了，至少是预示了这么一条“生长律”，即根据这条生长律，生物的生长或发育是以流线方式进行的，它可以用合适的数学变换来解释。

如果像下面许多例证一样，坐标系不再是正交的——如翻

车鱼 (*Orthogoriscus*) 的坐标 (图 155) ——则这种变换已经不属于相对简单的数学分析能力所及。这种与“流线”系统的典型对称偏离的现象首先可以由一个简单的事实得到充分解释, 即生长中的生物绝非同质、各向同性, 换言之, 生物的表现并不像一种理想流体。这种时候, 纵然我们的坐标系已经不能再作严谨的数学分析了, 但它们仍然图示着新老坐标系之间的联系, 反过来为我们提供了一些“生长律”的指南, 或者是指引着制造变换的力的作用方式。

### 一些特例

在我们离开这部分对一般变换的简单讨论前, 让我们再来看一两个例子, 其中涉及的力大致比较明显, 但是产生的变换从数学角度看却是极端复杂。

装订工的“大理石花纹纸”是可见“流线”的绝好例证。工人在一碟某种半液态的树胶上撒有色物质的粉末, 构成一些简单的线条或者色块; 然后用一把梳子掠过胶液, 把色带搅出条痕、波纹还有螺线, 让它们形成大理石花纹的花样, 再把花纹转移到放置在胶液上的纸张上去。通过这样的切变系, 通过叠加在一个简单原型上的各向不等牵拉或不等生长的作用, 我们可以解释像我们在大蟒蛇皮肤上看到的大理石花纹, 它们并无二致。但我们有必要指出, 在给纸张制造大理石花纹的情况下, 虽然力的应用方法很简单, 但是密密麻麻的梳齿所建立的力系还是极其复杂的, 这种复杂性在建立图样的复杂“力图”中有所显现。

再举一个更富启发性的例子。从数学家的角度来说, 把一

个圆（或球）变成两个圆（或球）是一种至为复杂的变换。但是实际上，这么做不费吹灰之力。小圆瓜通过匀称的扩张生长力，很自然地长成了圆圆的或有点卵圆形的大南瓜或者大甜瓜。<sup>16</sup>\*但是摩尔农夫在小瓜中间系上一根布条，在这个束缚以外生长力别无其他变化，如此球形构造将膨大长成两个连着的球体。又，如果改变绑带的位置，或者不止扎一根带子，就会产生许多人造的“葫芦”形态，实际生活中也的确如此。我认为，显然许多常见的生物演化过程和形态的变换都可以由存在束缚物或者遭遇限制得到解释，它们限制和决定着原本应当均匀对称的生长扩张力的作用。这种情况和玻璃匠的工艺非常相似，对于后者我们已经屡次提及。<sup>17</sup>吹玻璃的匠人用一根管子开始了他的工作，先封住管子的一端，使它成为一个中空的泡，他吹出的气流给玻璃泡的四壁施加均匀的压力；均匀的膨胀力自然会使之成为球形，但如果玻璃泡的各部分加热或冷却不均时，就会产生束缚或阻抗，使球形泡发生变形。奥利佛·温德尔·赫尔姆斯（Oliver Wendell Holmes）常常拿一根简单的管子做试验，这样做使她第一个揭示了玻璃匠的操作和造物主天工之间奇特的相似性。<sup>18</sup>消化道和包括心脏在内的动脉系统，还有脊椎动物的中枢神经系统，包括大脑本身，最初都是简单的管状构造。对于它们，造物主做的正是玻璃匠的那一套，如果说仅此而已甚至也不为过。因为造物主可以把管子这里扩张一点，那里收窄一点；把管壁弄得厚薄不均；吹出一个侧支或者盲肠憩室；弯曲，或者扭、卷管

---

\* 辛诺特曾经用达西·温特沃思·汤普森的变换法论证过葫芦科植物的形状变化，*Ann.N.Y.Acad.Sci.*71 (1958), p.1223, 图7——编者注

子；可以说是随心所欲地在管壁上打褶，让它起皱。从这个角度出发，就很容易解释人的胃为何是这般模样：胃就是一个吹变形了的泡泡，这个泡泡因为一侧存在约束物或者阻抗，无法对称膨胀，所以两边不对称——玻璃匠使玻璃泡的一侧冷却时就会产生这样的约束物——在胃本身则是由一根肌带实地充当了这个角色。

佛罗伦萨瓶以及随便其他哪一件吹玻璃匠的作品，永远都是非常美妙的。因为它有生命的原型一样，它起伏有致、舒缓渐进的轮廓正是塑形时施力的形象展示。它是数学美的一个例证，这种美在机制的、模制的瓶上了无影踪。雪花石膏瓶的情况又有不同。它不再是一个均衡的波曲图形，它是用车床加工成形的回转体，虽不乏美观之处，但无论如何总不及吹制的瓶或泡那般美妙动人。

重力场是影响和决定生物形态的复杂力场的一部分。在总的力场中它究竟占多少份额，不易确定，但是悬垂的乳房、困乏的眼皮还有一切松松垮垮的皱纹都是重力作用的结果。我们不仅可以发现在生物体正常的构造上有重力的作用存在，而且还可以大致定性描述重力产生的形态影响。人的每一对肋骨都形成一个环状，肋骨环因为自重所以在前部下垂，使胸部变得扁平，同时还使悬垂点附近的两侧肋骨发生扭转。<sup>19</sup>但是狗的肋骨环则笔直下垂，成为一个垂直的而不是水平的椭圆形，朝向胸骨缘上的某一点均匀变窄。

## 直角坐标

在无数同样适用这种研究方法的生物形态的置换或变换

中，我们现在可以继续选几例来论证一番。

我们已经初步比较过牛、羊和长颈鹿的掌骨或炮骨（图 122）；我们已经看到这三种骨头在形态上的本质差别只是相对长度和相对宽度的问题，以至于如果我们把图形调整为同一长度标准（或一样的  $y$  值），则羊骨的宽度（或  $x$  值）约为牛骨的  $2/3$ ，长颈鹿骨的宽度约为牛骨的  $1/3$ 。为了进行能够更仔细的比较，比方说比较同一物种内不同亚种间的区别，无疑我们可以方便地、更精确地测定这些比值，顺带提一句，当我们要比较的是牛、马的不同品种或者亚种时，这时这根骨头的长度及宽度比具有极为重大的意义。<sup>20</sup>

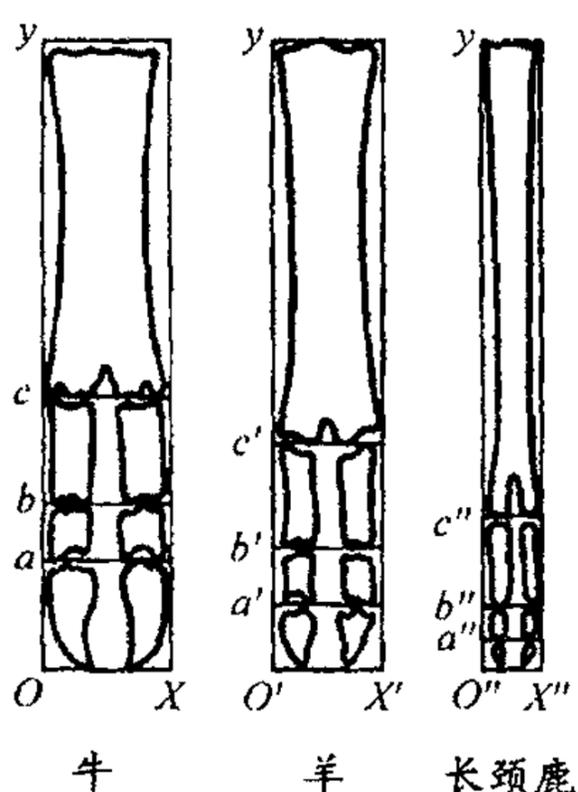


图 135

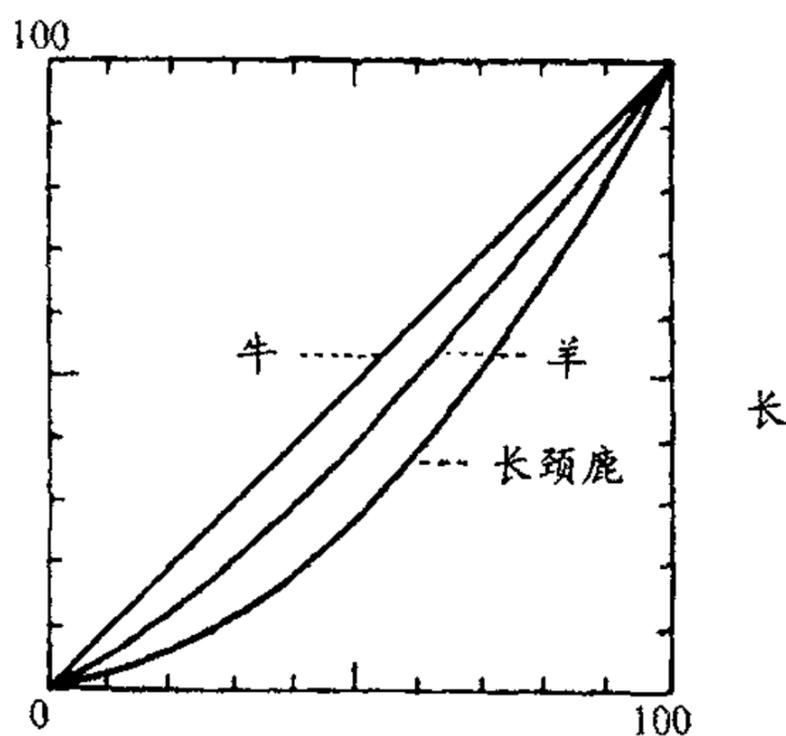


图 136

如果我们的视野不局限于炮骨，在坐标系中内接的是这几种有蹄哺乳动物完整的脚，刚才炮骨的  $x$  比值仍然可以为这个比较提供大致的近似值。但即使是牛和羊这样亲缘关系密切的形态，在比较中仍然存在明显的缺憾。原因在于，这

几种动物蹄足的各个部分或者每根骨头的相对延长，并不是均匀地或者按比例进行；换言之，必须同时改变  $y$  值才能满足  $x$  的关系式（图 135）。这样可能只有某些对数公式或者其他公式才能符合  $y$  值的变化；但即使有此可能，要找出或者证实这种可能性在目前这种情况下可能还是有一定的难度，因为在这种和那种对象之间显著的对应点实在太少，特别是像牛、鹿、美洲驼和长颈鹿的炮骨这种长骨的骨干方向上更是完全不存在容易识别的对应点。这种时候，只有将明显对应的  $y$  值或者那些和蹄足每根骨头的界限一致的明显对应的点列一简表，比如下面的例子，我们才无须作一新的方程式。 $y'$  值的一览表结合  $x$  值的等式，可以使我们由牛蹄的草图相当准确地绘制羊和长颈鹿的蹄形。

		$a$	$b$	$c$	$d$
$y$ (牛)	0	18	27	42	100
$y'$ (羊)	0	10	19	36	100
$y''$ (长颈鹿)	0	5	10	24	100

从图 136 中可以觉察，在腿的各部分经受的不同延伸量背后，潜藏着一条连续性原理或定理。如果把牛的  $y$  值绘作一条直线，则对应的羊的  $y'$  值（取自上表）形成一根大致均匀规整的曲线。这个简单的图形结果意味着在  $y$  和  $y'$  之间存在一条比较简单的关系式。

像我们刚才用坐标原理论证某根骨头的比例变化一样，16、17 世纪的艺术家用坐标原理初步研究人体形态的比例。这种做法当时已蔚然成风，其历史可能还要悠久得多，甚至可以追溯到古希腊时期；<sup>21</sup> 阿尔布雷克特·丢勒 (Albrecht

Dürer)在他的《几何学》(*Geometry*)特别是《论比例》(*Treatise on Proportion*)<sup>22</sup>中有充分描述和实际的应用。在后一本书中,关于轻微变动各部分的相对大小即可彻底变换和更改人的形象、特征以及面部表情,书中有翔实精要的论证(图137)。

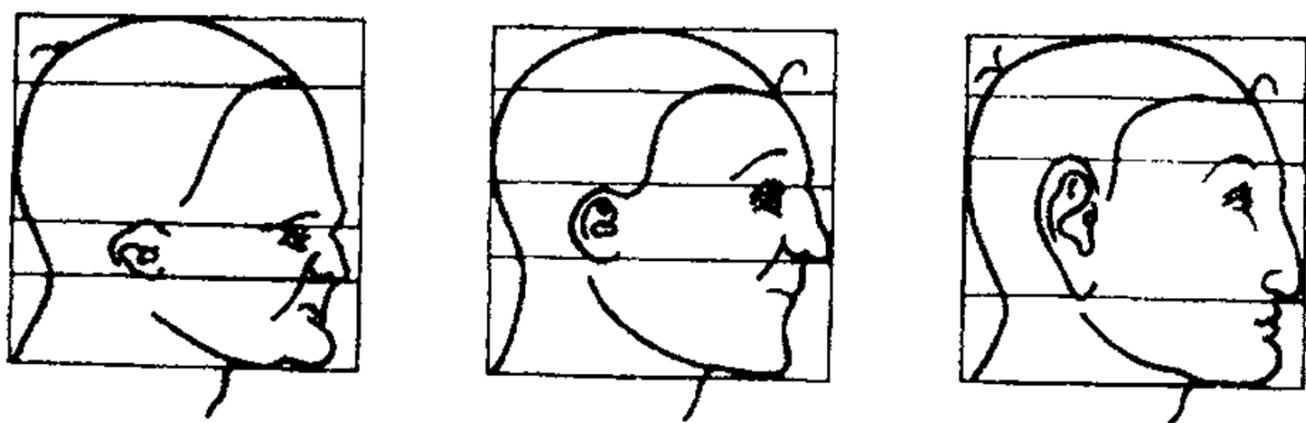


图137 仿丢勒

在獾这种动物的脚上,中趾和其他任何一个不对称的芳邻之间都存在显著的差别,但同时又显然具备潜在的相似性。我们取中趾趾骨末节,将它的轮廓内接于一个直角等距坐标系中[图138(a)]。然后作一个类似的坐标网,只不过坐标轴不再成直角,而是斜交成 $50^\circ$ 左右的角[图138(b)]。如果我们在新的坐标系中,一点一点地把完全对应于原来的中趾图案的新的图形轮廓内接于其中,虽然我们发现新图把侧趾的一侧,即内侧画得有点粗隆,但该图实际已经表现了侧邻趾骨的主要特征。现在如果我们用一个新的坐标系替代这个等距坐标系,也就是坐标朝向足趾靠中趾一侧越来越紧密,我们得到的示意图和真实的侧趾轮廓摹本已经不存在实质性的差别[图138(c)]。简言之,如果以直角等距坐标系表示獾中趾的轮廓,用坐标轴斜交成 $50^\circ$ 角、横坐标间距以一定的对数比率减少的斜角坐标系表示旁边的侧趾的轮廓,

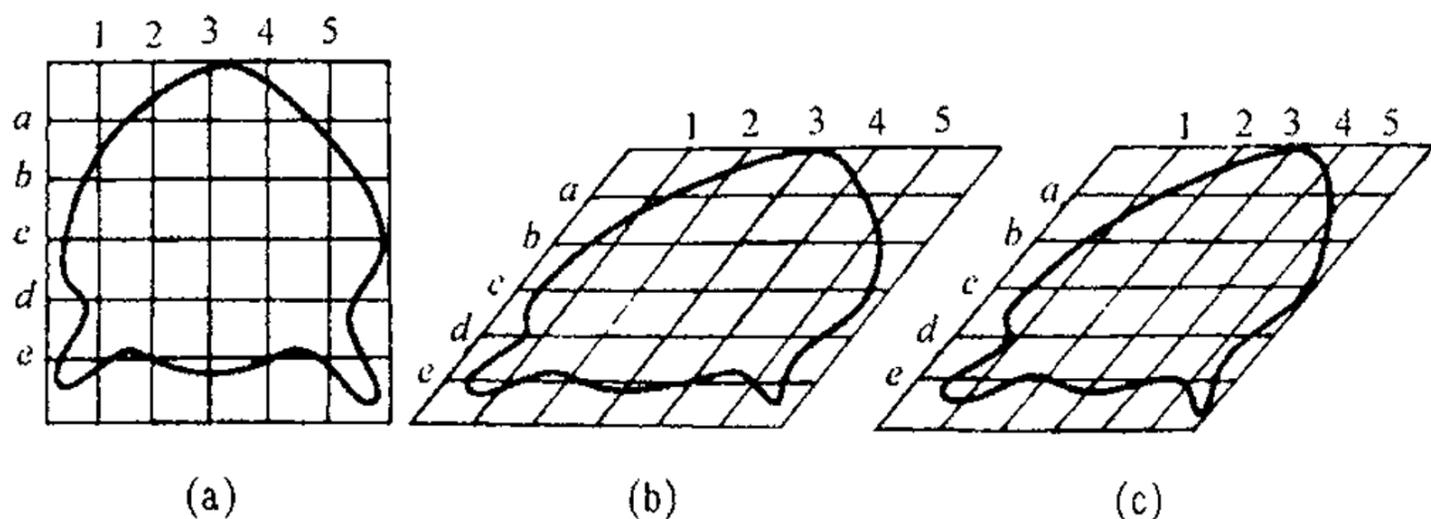


图 138

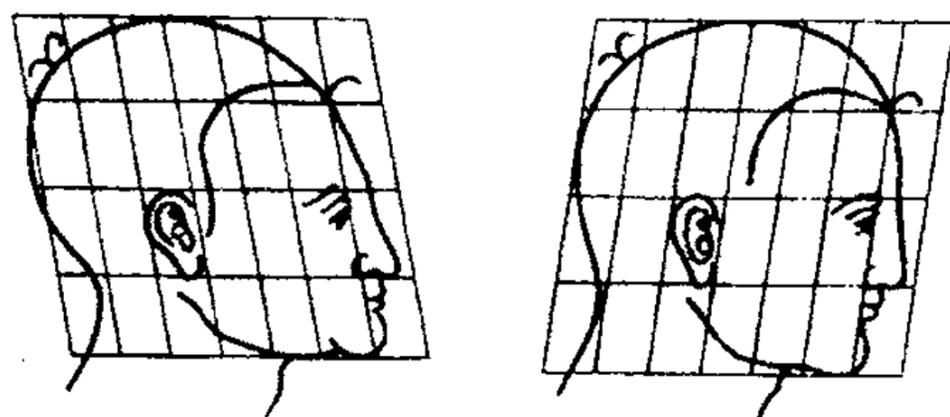


图 139 仿丢勒

就几乎可以完全展示两者间的差异。我们把原来那根复杂的曲线或者说是獭趾的投影图作一函数  $F(x, y) = 0$ ，獭侧趾的形状则是形式完全一样的函数  $F(x_1, y_1) = 0$ ，其中  $x_1, y_1$  是斜交成  $50^\circ$  角的斜角坐标轴。

丢勒也很熟悉这些斜角坐标，于是我从他的书中复制了两幅插图。<sup>23</sup>

### 甲壳纲动物

图 140 中画的是常见的桡足动物小长腹剑水蚤 (*Oithona nana*) 的草图，内接于一个直角坐标网中，横坐标的长度为纵坐标的  $3/5$ 。并排放置的 (图 141) 是另一种迥异的剑水蚤属

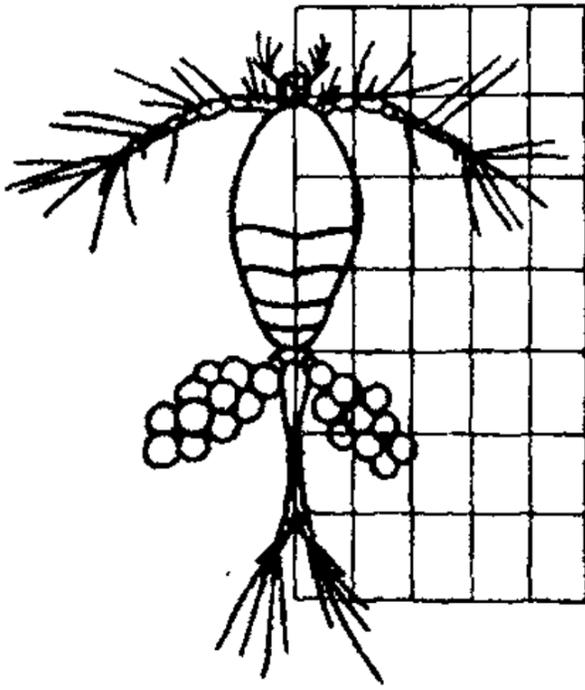


图 140 小长腹剑水蚤

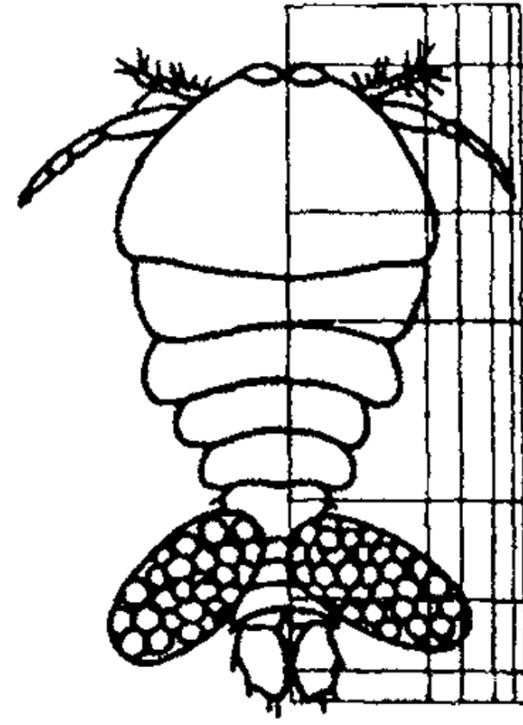


图 141 剑水蚤

(*Sapphirina*) 桡足动物的图案，它置身的坐标网中的每一个坐标都（尽可能地）经过和前一幅图形中的点相对应的点。两者的差别显而易见。(1)图 141 中的  $y$  值在图案的上部较大，朝向基底部迅速减小。(2)极点附近的  $x$  值较大，以中间的纵轴为基准，向两侧迅速减小；它们的减小可能存在一个确定的比率，虽然有一点复杂。如果我们不去求出实际的等式，只是列出和第一幅图相比的第二幅图中的  $x$  和  $y$  值（正如我们比较有蹄动物脚的做法），我们就可以确定一个新坐标网的维量，在这个坐标系中，只要作小长腹剑水蚤的投影图，即可轻而易举地得到剑水蚤的图形，例如：

$x$ (小长腹剑水蚤)	0	3	6	9	12	15	—
$x'$ (剑水蚤)	0	8	10	12	13	14	—
$y$ (小长腹剑水蚤)	0	5	10	15	20	25	30
$y'$ (剑水蚤)	0	2	7	3	23	32	40

采用这种方法，只要具备一个可供拷贝的模型或标准型，我们就可以在非常短的篇幅内记下绘制众多形态的大致轮廓所

必需的数据。例如，纤细的蛸(*Caprella*)和粗壮的鲸虱(*Cyamus*)相比，两者的身体乍看之下存在天壤之别，实际上只有少许不同，可能只是相对大小的不同，这既可用数字列表表示，也可通过直线坐标作全景展示。

甲壳纲动物中有无数更复杂的变形例子。因此我们可以对各种高等甲壳纲动物进行互相比较，即使像龙虾和蟹这样迥异的形态也可作一番比较。龙虾显然比蟹长，蟹的背甲部分比较宽，但它朝向纤细、短截的尾巴方向迅速变窄。总体而言，如果把我们可以内接龙虾轮廓的狭长的直角坐标系用在蟹身上，就变换为一个缩短的三角形。再细致一点，我们可以比较不同蟹背甲的轮廓。这些比较将是相对容易的，而且很有意义，很多时候甚至可以深入到最小的细节问题，比方边缘棘突的数目和位置，虽然这些东西说不定独立可变。

假如我们一开始选择巨神蟹(*Geryon*) [图 142 (a)] 这样的蟹，把它内接于直角等距坐标系之内可以很方便地转到横向更长的形态，如黎明蟹(*Matuta*)或梭子蟹(*Lupa*) [图 142 (e)]，反过来，通过横向压缩也可以变成盔蟹(*Corystes*) 这样的形态 [图 142 (b)]。其他某些蟹的背甲符合边微有弯曲的三角形示意图，如图 142 (d)，反映的就是刺石蟹(*Paralomis*) 的形态。显然，刺石蟹的后部较之巨神蟹呈横向延长，同时前部与后部相比纵向延伸。如图所示，如果一个对数间距的坐标系统其纵坐标略微弯曲收敛，横坐标线正交，即可满足这些条件。

有一组有趣的例子，比如 *Chorinus* 和蠢蟹(*Scyramatia*) 还有一般的蜘蛛蟹，它们的总体情况似乎正相反。虽然这些蟹的背甲也有些呈三角形，乍看之下和我们刚才描述过的蟹大致相仿，

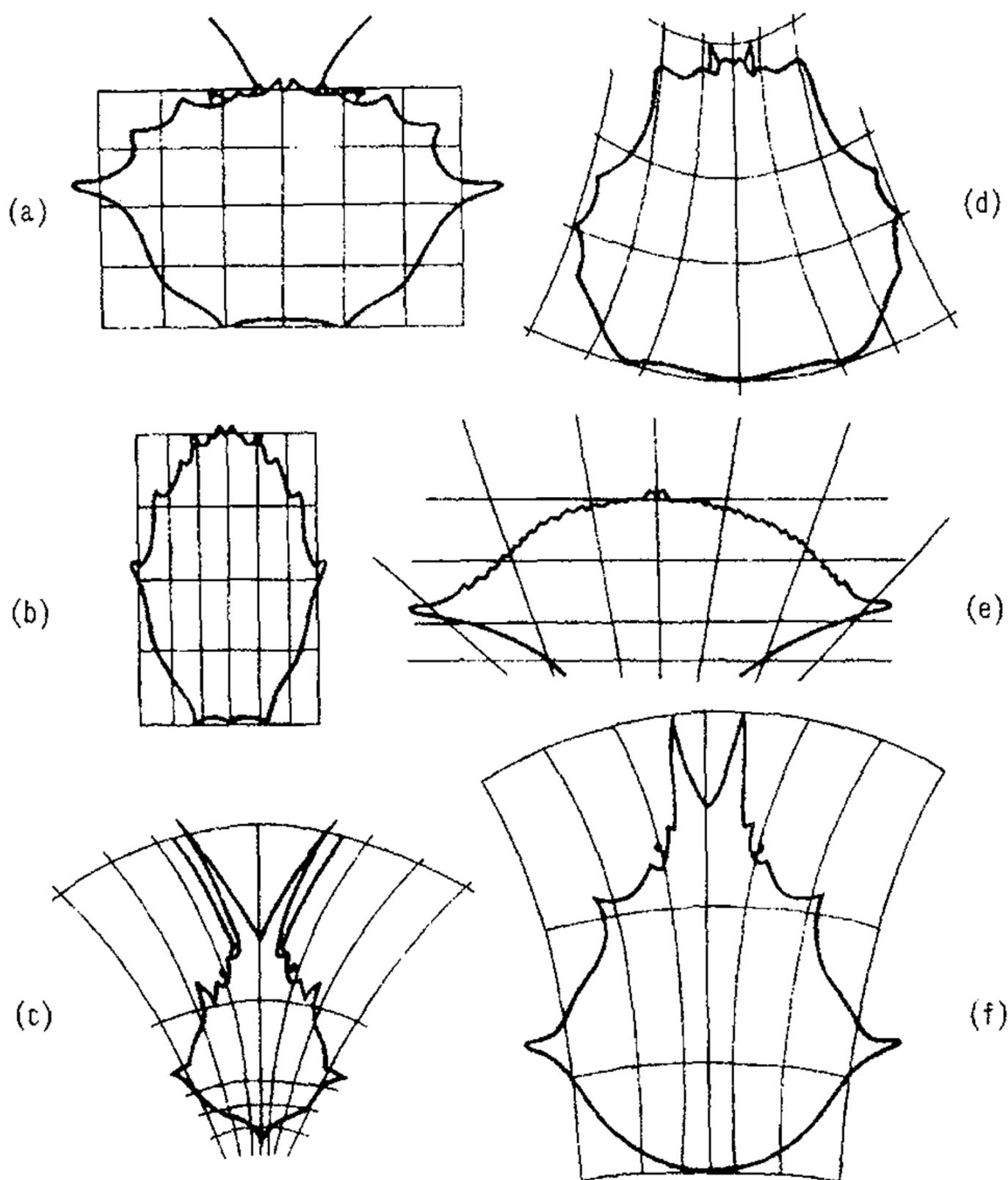


图142 各种蟹的背甲: (a) 巨神蟹; (b) 蜃蟹; (c) 蜃蟹;  
(d) 刺石蟹; (e) 梭子蟹; (f) *Chorinus*

但我们很快发现它们的后部实际上是变窄而非变宽,其背甲最宽的部分真正对应的不是刺石蟹的最宽处,而是巨神蟹的最宽处;但它们和巨神蟹的最显著的差别在于它们的背甲前部呈前后延伸,最后令蟹身前部大大伸长,形成两个棘突或“角”。弯曲的

纵坐标在后部收敛,在前部却发散得很开[图142(c)、图142(f)],而横坐标间距的不断减缩也的确非常明显。

当我们试图描绘一具完整、复杂的动物形态,而不仅仅比较各对应部分,如各种软甲亚纲动物的背甲或者像獾足趾中有关的骨头时,我们的坐标变换法就要面临一场更严峻的考验。尽管如此,在一定程度上,坐标法非常好地经受住了测试。换言之,贯穿于整个生物体的某种特定的变异模式和变异方向往往(甚至经常)如此显要,以至于一个综合的坐标系已经足以充分展示实际现象。再举一个甲壳纲动物的例子,我在图143(a)

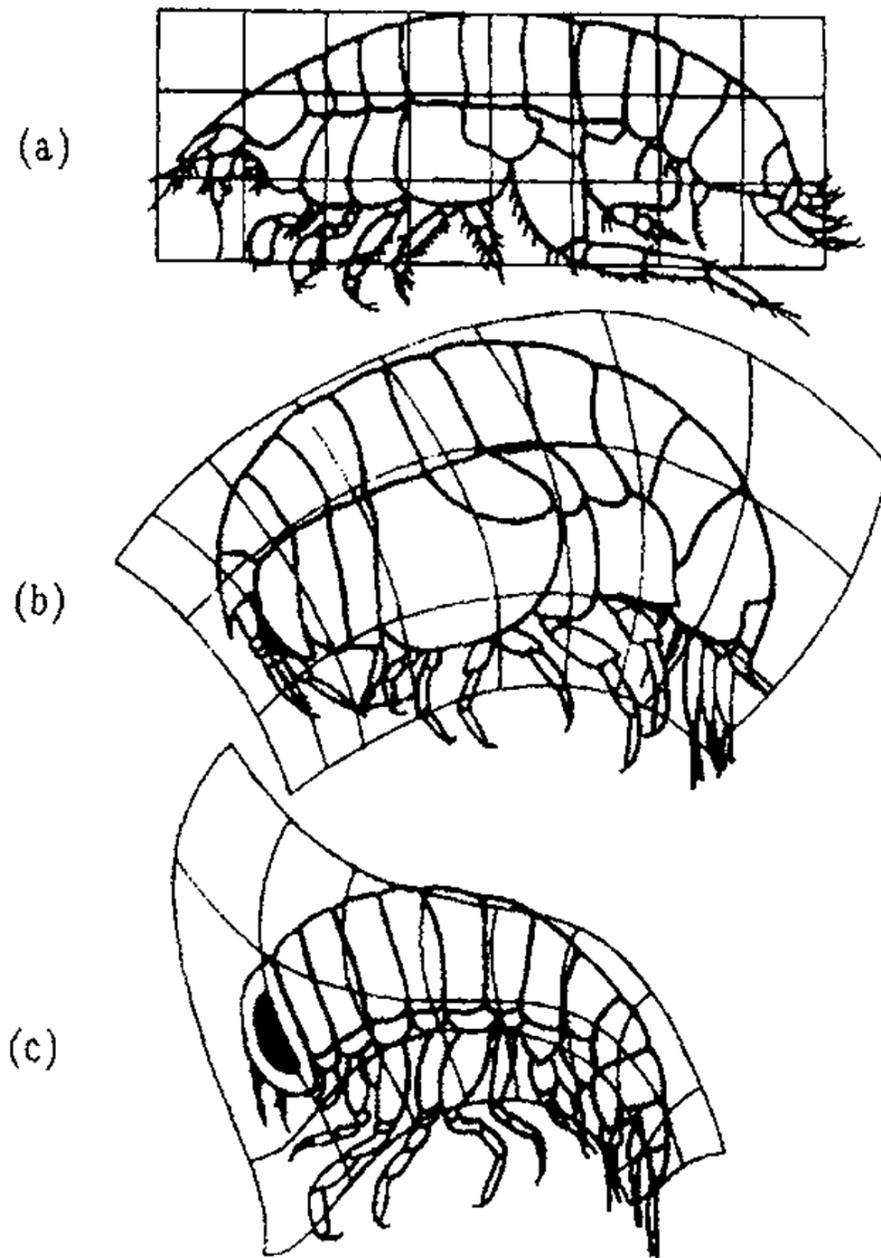


图 143 (a) 镰吻钩虾; (b) 膨胀大头钩虾; (c) 小胖娥 (*Hyperia galba*)

中粗粗勾勒尖头钩虾科 (Phoxocephalidae) (镰吻钩虾属 *Harpinia* sp.) 的一种小型端足目动物的形态。把图形的坐标系变成图 143 (b) 的正交曲线<sup>24</sup>坐标系, 立刻就得到了一幅与它有亲缘关系的非常逼真的另一类端足目动物的画像, 即大头钩虾属 (*Stegocephalus*)。如果离标准型距离更远, 则坐标系需要经过更大的变形, 产生的图形一般就没有那么准确。图 143 (c) 中我画了一个坐标网, 如果我们把镰吻钩虾或者大头钩虾的示意图转到这个坐标网中, 就会得到一幅畸变的蛾 (*Hyperia*)<sup>25</sup> 的示意图, 该图对它窄窄的腹部、缩小的侧垂片、大眼还有膨隆的头部都有较好的示意。

## 螅类

螅类植形动物组成了一个“多态”群, 其中大量的种类已经被区分开来; 分类博物学家的劳动还在使这个数字不断增长。种间差异大多并不是基于活体生物直接表现出来的性状, 而是基于组成这种复合生物的一个个小小的水螅虫所栖息藏身的小杯或“杯状小体”的形态、大小和排列方式。这种形态的变异显然是无穷无尽的, 而且显然只是一个相对的量问题, 能够通过或者非常简单, 或者稍微复杂一点的坐标网得到充分的展示。

例如, 通过简单的笛卡儿坐标系 (图 144) 可以马上充分展现及比较钟螅水母科 (Campanularidae) 类似玻璃酒杯的各种杯状小体的不同简单形状。在海榧螅科 (Plumularidae) 和羽螅科 (Aglaopheniidae) 这两种有亲缘关系的水螅科中, 杯状小体位于有节的柄脚上方一侧, 与这些大的杯状小体在一定

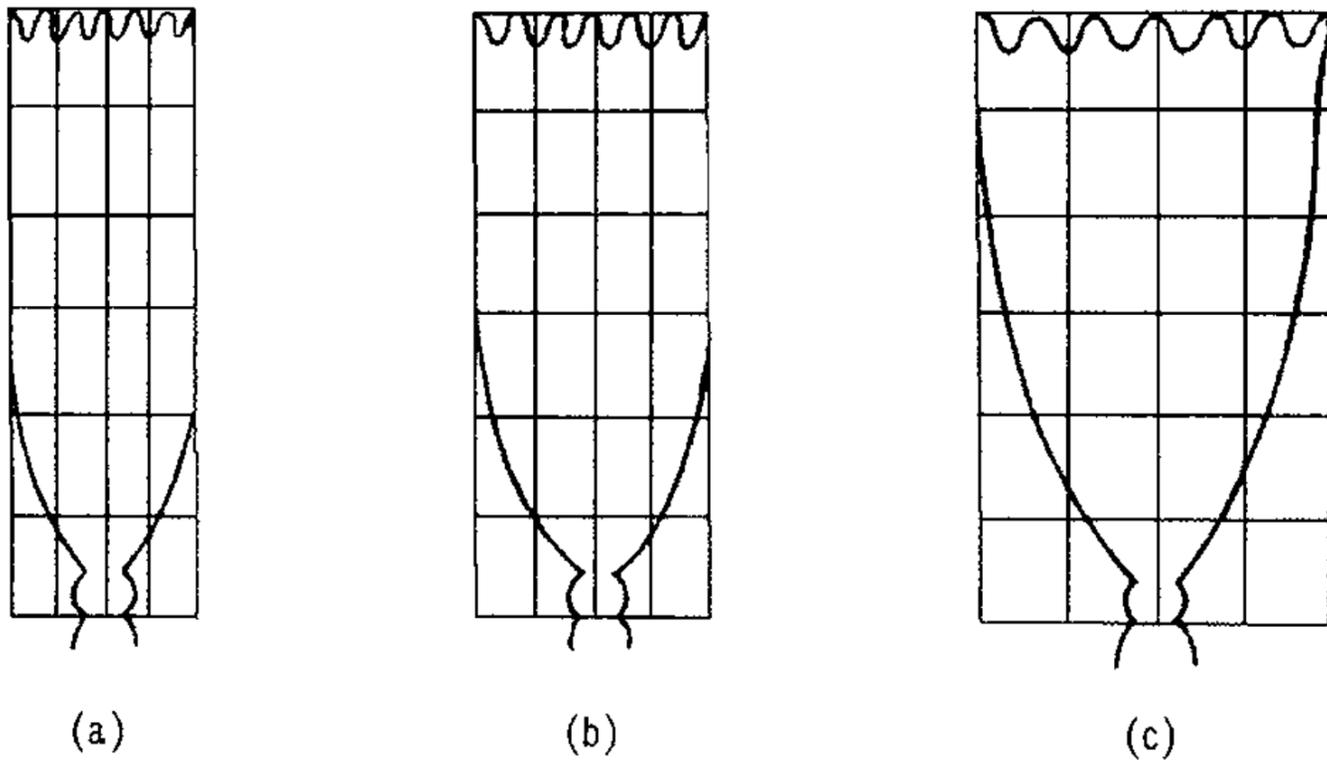


图 144 (a) 巨钵钟螅 (*Campanularia macroscyphus* Allm.); (b) 透明殖口螅 (*Gonothyrea hyalina* Hincks); (c) 约氏美螅水母 (*Clytia Johnstoni* Alder)

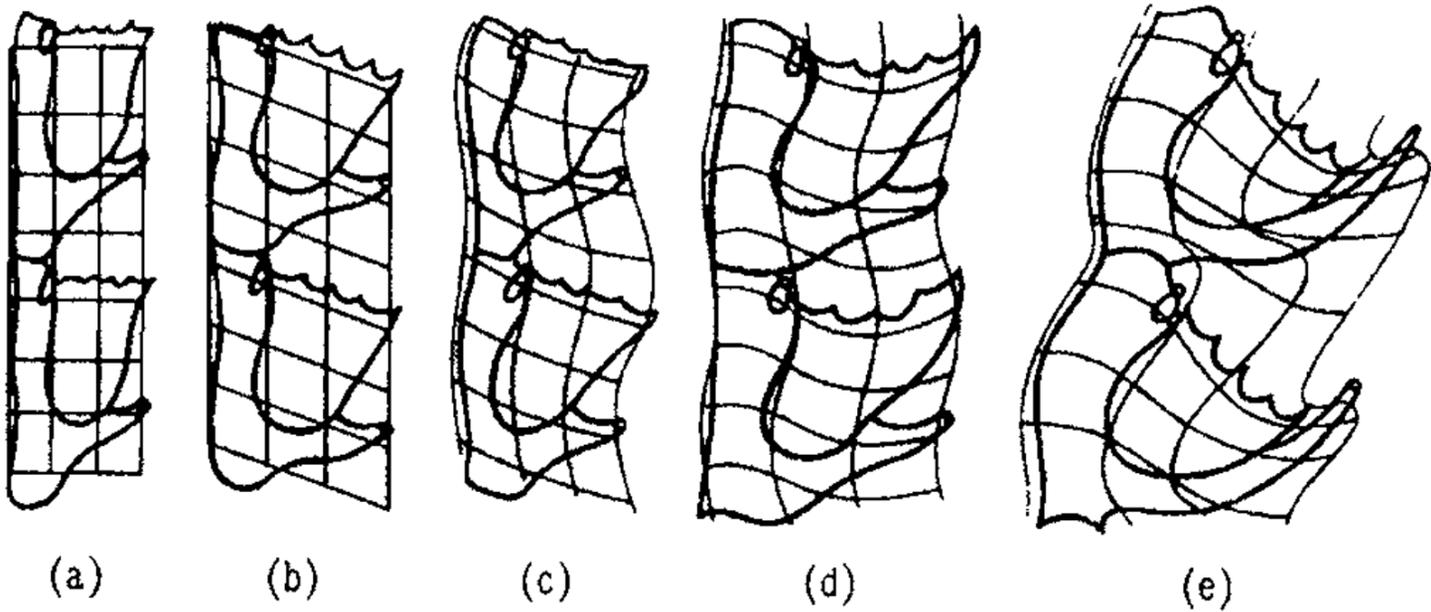


图 145 (a) *Cladocarpus crenatus* F.; (b) 美羽螅 (*Aglaophenia pluma* L.); (c) *A. rhynchocarpa* A.; (d) 角羽螅 (*A. cornuta* K.); (e) 小枝羽螅 (*A. ramulosa* K.)

部位相连的还有一定数目的小型杯状构造(盛装水螅幼虫用)。这些小型杯状小体的数量虽然有些差别,但绝大多数情况下它们都是三个一组地与大杯状小体相连——两个立于后者上部,另外一个,也是形态与大小变化最大的一个则位于大杯的基底

部。水螅柄脚不仅易于弯曲，而且有很好的延展性与压缩性；这种变异往往以夸大的规模延伸到相关的杯状小体。结果我们发现可以绘制各种曲线的或波状的坐标系统，它们几乎可以完整地表现内接于其中的各种水螅的构形（图145）。杯状小体边缘齿突的相对光滑程度、齿突的数目组成一个独立的变异，需要予以单独描述；我们已经看到这种细齿状突出十有八九是由某种特定的物理因素造成的。

只要时间和篇幅允可，我们可以列举无数别的无脊椎动物的例子，其中双壳软体动物将某种特性展现得淋漓尽致。从大致为长椭圆形的贝类如河蚌(*Anodon*)、蛤(*Mya*)和紫云蛤(*Psammobia*)着手，我们可以看到将它们转变成更圆的或者说是正圆形有多么容易，当然，前后形态之间还是得存在密切的亲缘关系；另一方面，将长椭圆形的河蚌变换为三角形的尖头贻贝(*Mytilus*)、燕蛤(*Avicula*)和江珧(*Pinna*)，一次简单的切变就是全部所需的变换过程。现在假定我们在常规的直角坐标系中绘制河蚌的壳形，然后将这个坐标网变形为对应的贻贝的斜角坐标系，进而可以在这两种坐标网中绘制这两种软体动物的构造。于是在河蚌为同样大小的两个闭壳肌，转换到贻贝的斜角坐标网中就变成一大一小；与此同时，基足变短小、虹吸孔变大。简言之，在将一种壳形“变换”为另一种时，我们还可以对它们的内部结构作同样的变换。由此（只要这两种动物的亲缘关系不是太过遥远），就我们对一种动物的了解，可以推出另一种动物的身体结构，虽然只是大致近似，但绝对不可小觑。

## 鱼类

在鱼类中间，我们发现了大量的变形，有些非常简单，而其余的更引人注目，出人意料得多。图 146 和图 147 表现的是比较简单情况，只牵涉到简单的切变。笛卡儿坐标内表现的是一种叫做奥氏银斧鱼 (*Argyropelecus olfersi*) 的小海鱼。另一幅图表现的是同样的形态，只是坐标系统变换为坐标轴成  $70^\circ$  斜角的斜角坐标系；但此时坐标网中的图案（就绘图规模所见）变成了一幅栩栩如生的亲缘鱼类的肖像，它属于完全不同的另一个属，叫做褶胸鱼 (*Sternoptyx diaphana*)。银斧鱼的例子阐明的这种变形，与岩层中切应力造成的、最简单最常见的化石变形极其相似。

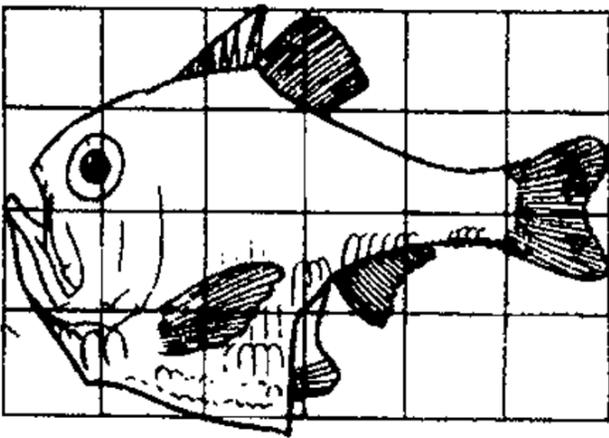


图 146 奥氏银斧鱼

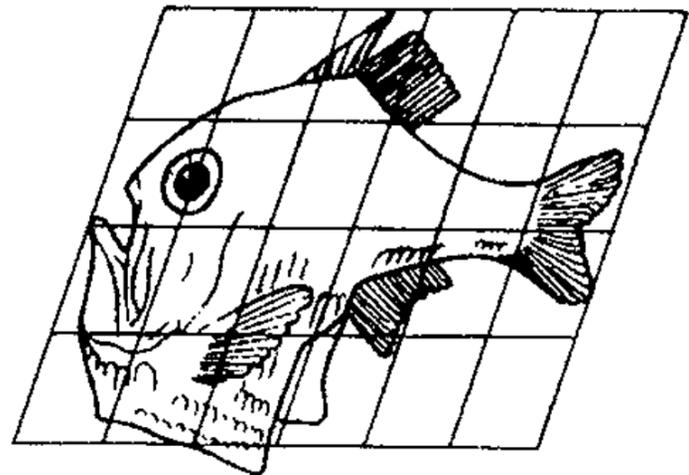


图 147 褶胸鱼

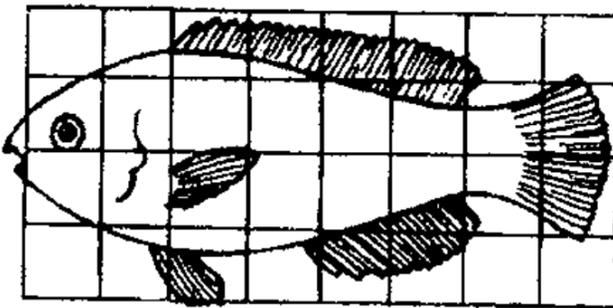


图 148 鸚嘴鱼

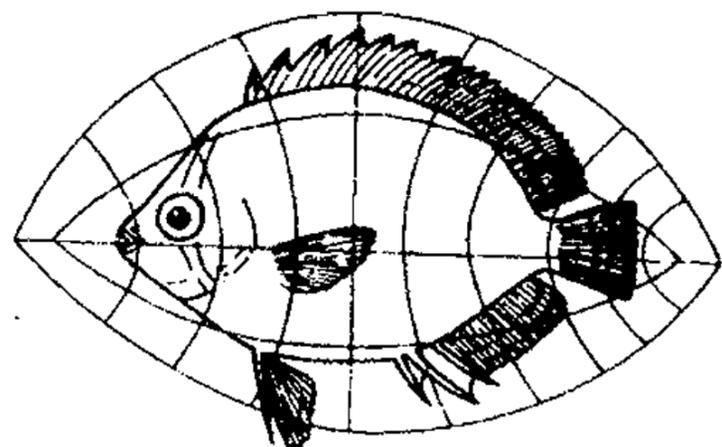


图 149 刺盖鱼

图148是一种典型的鹦嘴鱼科鱼类的轮廓图。我们先把直线坐标(大致)变形为共轴圆坐标系,如图149,然后再在新的坐标系内一格一格、一点一点地填入原来的鹦嘴鱼(*Scarus*)示意图,如此这般就得到了属于邻科的刺盖鱼(*Pomacanthus*)属的亲缘鱼类的逼真轮廓图。这个例子之所以格外有趣,是因为刺盖鱼身上有鲜明的色带,它们的走向和新的曲线坐标线非常一致。同样,对类似的坐标系作细微变动,即对共轴曲线

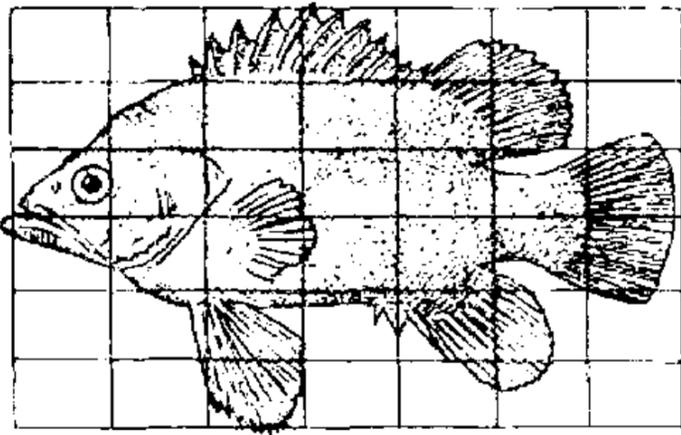


图 150 多锯鲈

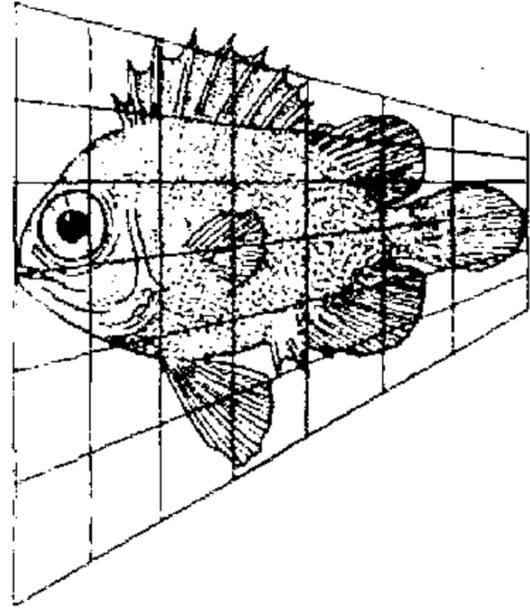


图 151 高体拟大眼鲷

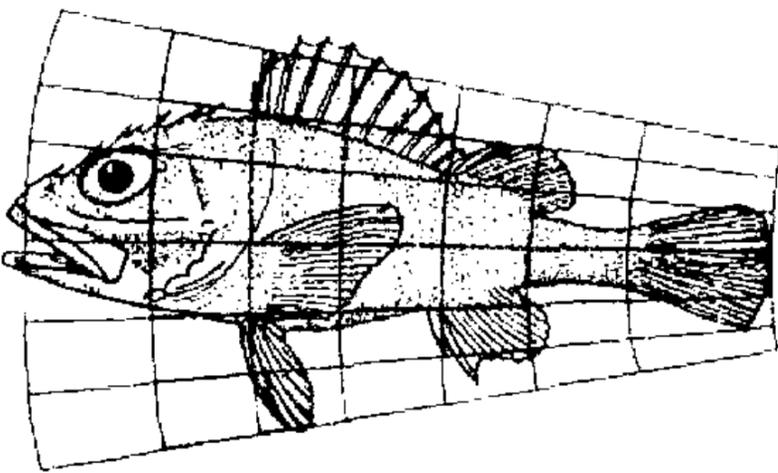


图 152 鲷(*Scorpaena* sp.)

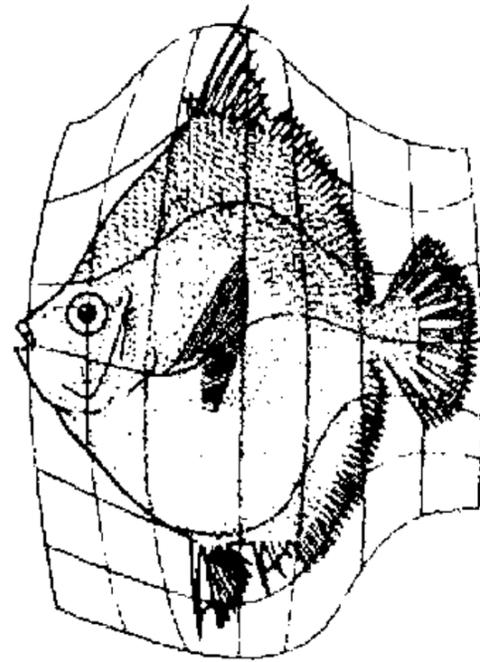


图 153 高菱鲷(*Antignonia capros*)

的常量值作少许变动,就产生了同属蝴蝶鱼科的其他鱼类更怪异的外形。

在图150~图153中,呈现在大家眼前的是另一组鱼类,一组和上述鱼类亲缘关系不是很远的棘鳍鱼类。图150中,如果以多锯鲈(*Polyprion*)的图形作为这一组鱼的始基型,我们看到,只要把内接多锯鲈的直角坐标系换成三角的或者径向的坐标系,即可方便地导出拟大眼鲷(*Pseudopriacanthus*) (图151) 和平鲷(*Sebastes*) 或鲷(*Scorpaena*) (图152) 的外形。高菱鲷(*Antigonia capros*) 这种非常奇特的鱼类是我们的帆鳍鱼在海洋中的亲戚,它的外形和图153中展示的这种独特的变形非常吻合。

图154是一种常见的典型的刺鲀科(*Diodon*) 或二齿鲀科(*porcupine-fish*) 鱼类,在图155中我把它的纵坐标变形为同心圆系,横坐标变为一组曲线——暂时大致类似一组双曲线。原来的外形在整体转换到新的坐标网中后,看上去明显是一种外观迥异的近亲鳍臀鱼即翻车鱼(*Orthogoriscus mola*) 的形态。这是特别发人深思的一个变形或说变换的例子。的确,在数学意义上,它不是百分之百令人满意的或者说是极为规则的变形,因为系统不再是各向同性的;尽管如此,它看上去仍然是对称的,而且明显接近处在一定的抵触或约束条件下的各向同性系统。通过一次整体变换,就可以解释这两种鱼之间所有明显独立的、显著的外在差异。坐标系原点附近的部分,整个头部、鳃盖孔和胸鳍的实际形态、大小和位置都没有发生变化;从原点朝向坐标系的外缘,鱼的形态和大小表现出越来越明显的变化。

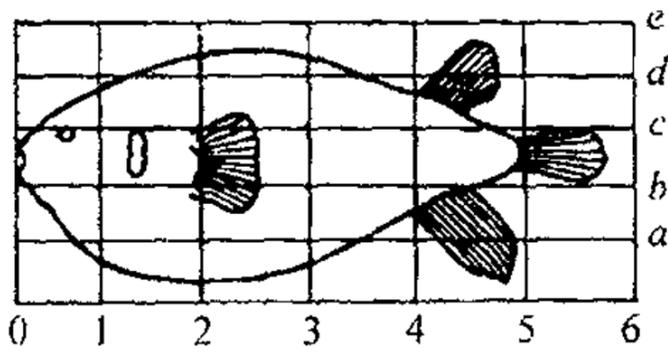


图 154

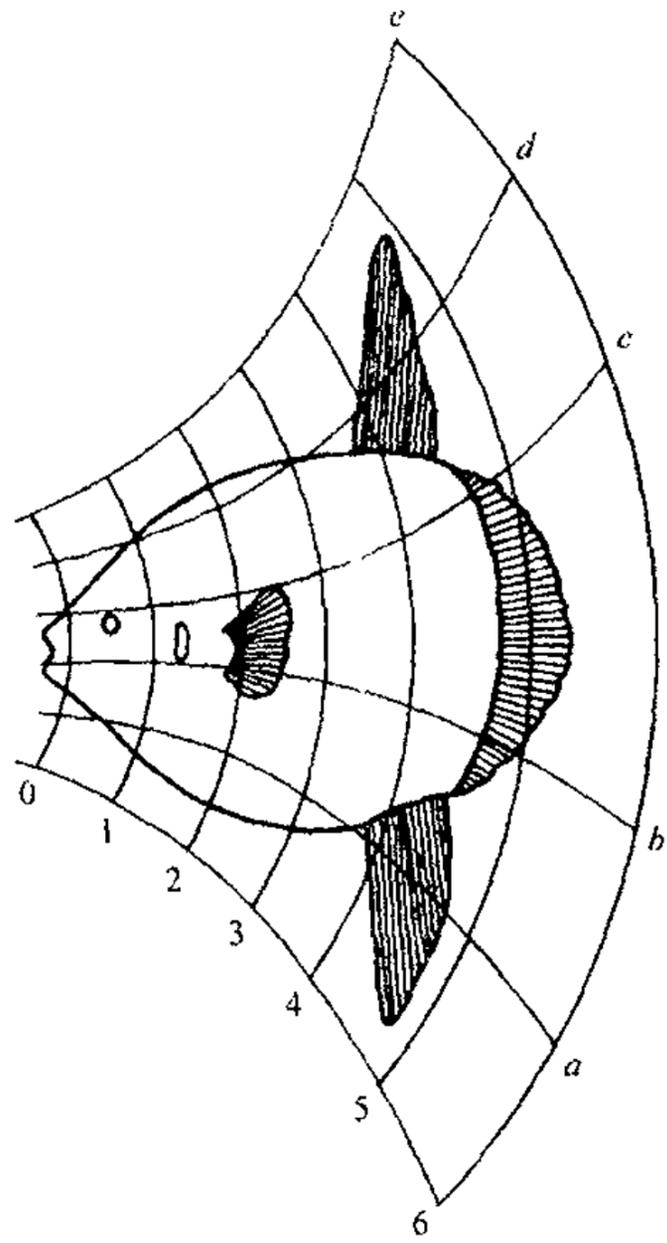


图 155 翻车鱼

总而言之,这样的变形充分解释了鲜明的新形态中为什么出现浑圆的身躯、夸张的背鳍和腹鳍、截形的鱼尾这些重要的细节。同样,也是采用这一种坐标网,我们几乎还能一根根骨头地揭示这两种鱼骨骼中的相关性;换言之,我们揭示了这两种鱼在外观上的一致性,在这种一致性的指导下,凭着对一种鱼骨骼的了解就能重建另一种鱼的骨骼结构。

### 爬行动物

赫胥黎指出,鳄类动物的各种过渡形态形成了一组紧密

的、几乎未曾断裂的链条，在各个连续的地质层面上环环相接，这种连续性仅次于马和马的祖先。自此以后，鳄科动物对于进化学家就有了特殊意义。我喜欢用其他语汇来表述这种一般陈述，即鳄目明显体现出一种独特的变换模式趋势，而且使问题复杂化的独立变体少得出奇。假如我们在比较中同时排除一些最古老的鳄类动物，如 *Belodon*，它们与其他鳄鱼存在更本质的不同，我们就会发现各属鳄类形成了长长的一组，我们不仅可以把它们颅骨变化，甚至还可以把许多组成颅骨的骨的形状、大小以及中间的空隙或“空间”引入同一个简单的经过变换的坐标系统进行研究。举三四个例子就足以阐明各种鳄类的颅骨究竟存在何等差别。

我们以一种典型的现代鳄类如湾鳄 (*Crocodylus porosus*) 作为形态标准，然后将其内接于普通的笛卡儿坐标系，如图 156 (a)。把这个直角坐标网变形为三角坐标系，三角形的顶点在口鼻部前方，如图 156 (b)，这样就得到了美洲鳄 (*C. americanus*) 的形态。这个变形过程再夸大一点，我们立刻就得到了另一种形态，近似于一种如马来鳄属 (*Tomistoma*) 的尖嘴鳄鱼或长吻鳄鱼。在美洲鳄的颅骨上，眼眶的位置相对倾斜，枕部呈弧形，还有别的一些特征都说明横坐标部分存在一定曲率，如我在图中所示 [图 156 (b)]。像恒河鳄 (*Indian Gavial*) 这样颅骨更长的形态中，整个颅骨都经受了大幅纵向延伸，亦即  $x/y$  的比值大大减小；并且这种延伸不是均匀进行的，鼻骨和上颌骨部分延伸幅度最大。这一块拉伸最厉害的区域同时还异常窄缩，窄到纵坐标部分出现弯曲，向中轴凸出。我们再举最后一个中生代鳄鱼的例子，发现

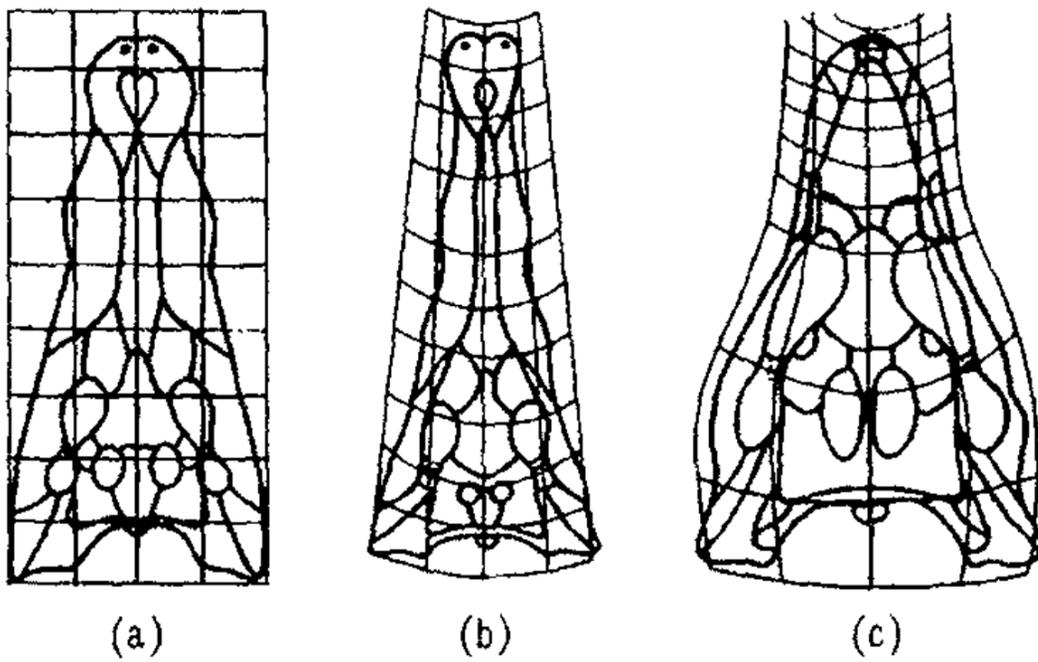
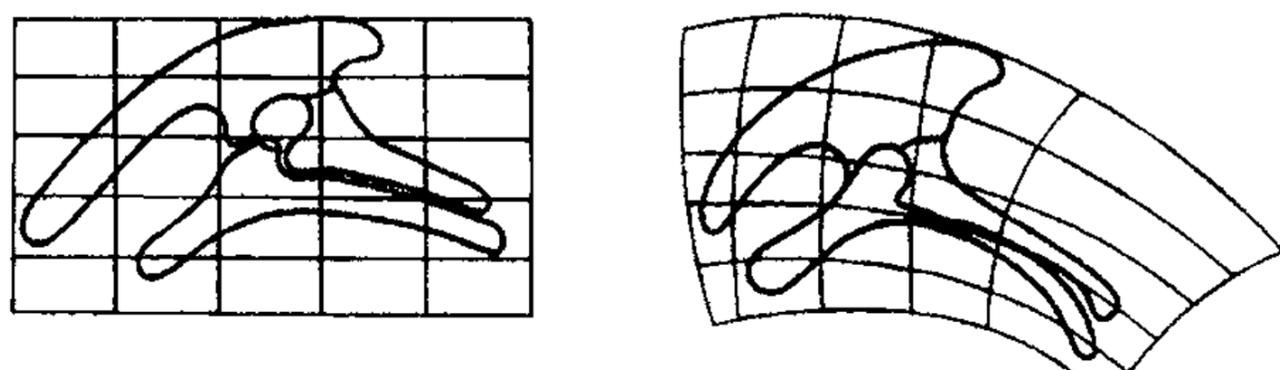


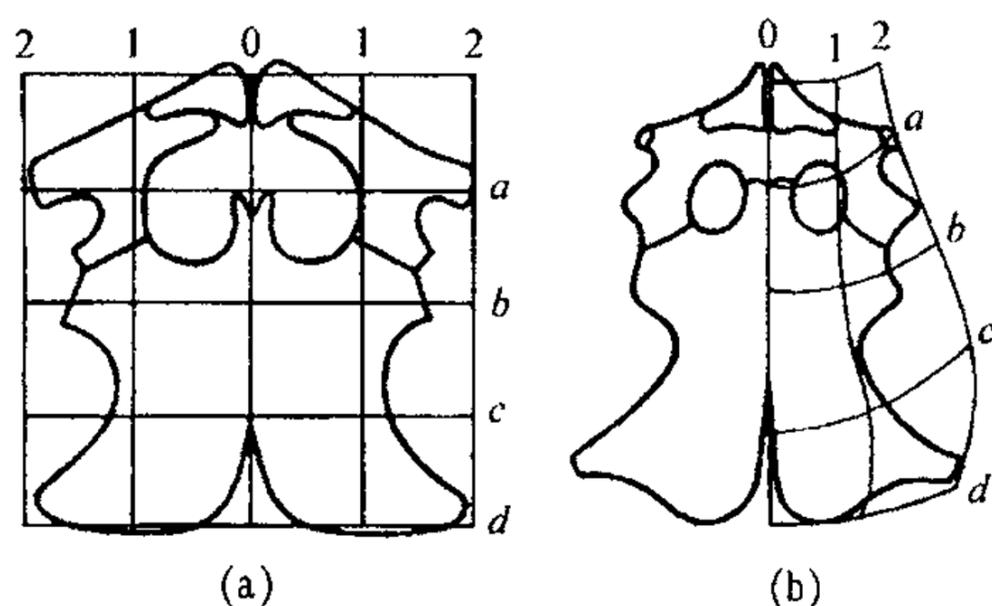
图 156 (a) 湾鳄; (b) 美洲鳄; (c) *Notosuchus terrestris*

于白垩纪地层中的小型 *Notosuchus*。这种小型鳄鱼的头骨比例迥异于我们的标准型。额骨前方的口鼻部，包括额骨在内都大大缩短，从一般鳄类占头骨全长的  $2/3$  缩减到不到一半，或者说  $3/7$  左右；整个颅骨尤其是后部变得出奇的壮实、宽矮，眼眶也异常大。如果在这种颅骨的示意图中选取一些点，让它们明显对应于我们的直角坐标系与特定骨相切的点或者标准型鳄鱼脑袋上其他可资识别的特征，我们很容易发现 *Notosuchus* 上这些点的连线属于如图 156 (c) 所示的这种坐标系。实际上，这种并不是很复杂的坐标系，表现了一种匀称的变形，解释了两图形之间所有的差别，足以使我们从普通鳄鱼的模式一根一根骨头地重建 *Notosuchus* 颅骨的工笔详图。

许多恐龙状爬行动物彼此形态迥异，但在许多表面差异的背后，却潜藏着强烈的家族共性，为我们的变换比较提供了丰富的素材。例如，我绘制了剑龙和柔龙 (*Camptosaurus*) 的髌骨 [图 157 (a)、图 157 (b)]，以此说明，如果以前者作为笛卡儿坐标的标准型，只要将  $x$  轴略微弯曲，近乎作对数延伸即



(a) (b)  
图 157 (a) 剑龙的骨盆; (b) 揉龙的骨盆



(a) (b)  
图 158 (a) 幼体的肩带; (b) 成年 *Cryptocleidus* 的肩带

可方便地得到后者的构形。在原来马什绘制的揉龙标本图中，<sup>26</sup> 髌骨前部缺失；马什的复原样本中，这部分骨头好像有些突兀地形成一个尖端。我在绘图时补全了缺失的这部分骨头，使它与 我们比较两种完整的骨盆时产生的坐标网保持总体上的一致性，我斗胆认为这个结果不仅在外观上更自然，而且比马什凭猜测所作的复原正确性把握更大。这样看来，应用坐标法再现某种构造中缺失的部分，使之比例恰当，与相关形态和谐一致，事实上大有用武之地。关于这个话题我们稍后再谈。

图 158 (a)、图 158 (b) 中，我画了一种蛇颈龙状爬行动物 *Cryptocleidus* 的肩带，一幅属于成长中的个体，另一幅属于成年动物。身体的这部分在发育过程中形态改变非常显著，两

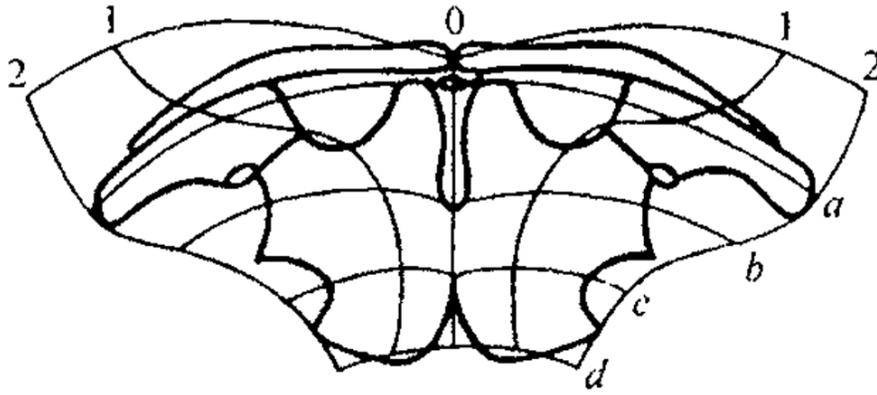


图 159 鱼龙的肩带

个坐标系也很好地揭示了它的特征。图 159 中，我画的是鱼龙的肩带，以便与作为标准的 *Cryptocleidus* 进行比较。鱼龙具有的锁间骨在 *Cryptocleidus* 身上小而隐蔽；两种肩带形态之间还有无数其他的差别，主要是鱼龙的两根锁骨有显著延长，但这些在我们的示意图中看来都是一次整体的系统变形的细节问题。

在离开爬行动物这个主题之前，我们再来看一眼无齿翼龙 (*Pteranodon*) 非常古怪的颅骨，这是一种已经灭绝的会飞的爬行动物或者说是翼手龙。在这种非常奇特的颅骨中，口部或

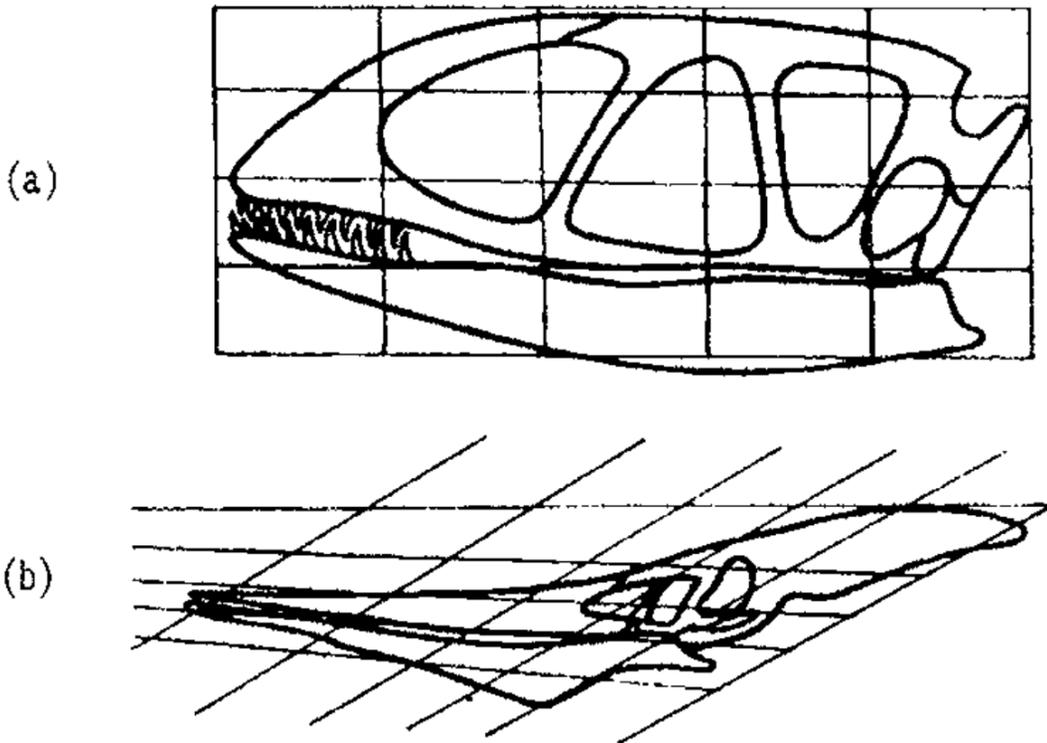


图 160 (a) 两形龙 (*Dimorphodon*) 的颅骨; (b) 无齿翼龙的颅骨

者喙状头部大幅拉伸，形成尖头；枕骨拉成一个巨大的反向冠脊；下颌的后部也同样向后延长；眼眶小；方骨向前、向下严重倾斜。整个颅骨的形状显然和两形龙这样更标准的鸟臀类恐龙形成最强烈的反差。但如果我们把两形龙内接于笛卡儿坐标系 [图 160 (a)]，把无齿翼龙引入斜角坐标系 [图 160 (b)]，并将两组平行坐标线变成两组发散的线条，我们就找出了始终贯穿在这两种外观迥异的颅骨各部分间的一致性。

### 鸟类的骨盆

到目前为止我们都在讨论坐标法在比较两种已知构造的作用，而且这种研究多半还将持续下去。但是正如我所言，坐标法显然还可以用来绘制假想的构造，只要假定它们是由已知的形态经过一定的变换产生。当坐标法被用来描绘已知确有存在的两种形态之间的过渡型时，即从某种祖型进化到它的后裔时如果存在形态的改变，以坐标法重建进化过程所经过的过渡型时，它特别有效，而且显然非常合理。多年以前我给我的朋友、哥本哈根的格哈德·海尔曼 (Gerhard Heilmann) 先生寄去了一些我自己绘制的坐标草图。内中包括某些古老原始的鸟类骨盆的坐标比较图。海尔曼先生不仅是一个高明的制图员，还是一位出色的形态学家。他寄还给我一套大大改进了的示意图。图 161~

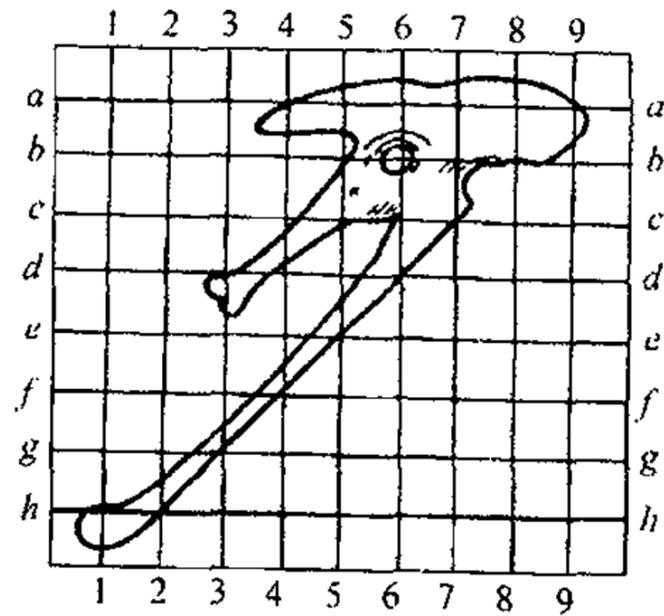


图 161 始祖鸟的骨盆

图166就是它们的摹本。这里有两个极端的例子，一是始祖鸟 (*Archaeopteryx*) 的骨盆，这是已知鸟类中最古老的一种，二是阿普吐鸟 (*Apatornis*) 的骨盆，这是在北美洲白垩纪地层中发现的“有牙齿”的化石鸟——这种鸟有点像现代的燕鸥。以始祖鸟的骨盆作为标准型，相应引入笛卡儿坐标系 (图161); 图162表示的是迥异的阿普吐鸟的骨盆对应的坐标; 图

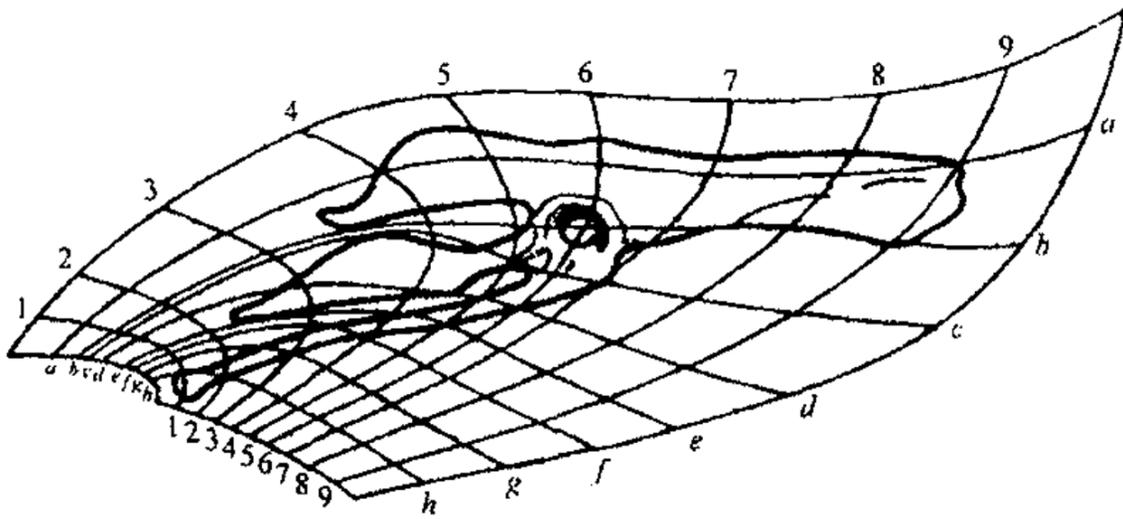


图162 阿普吐鸟的骨盆

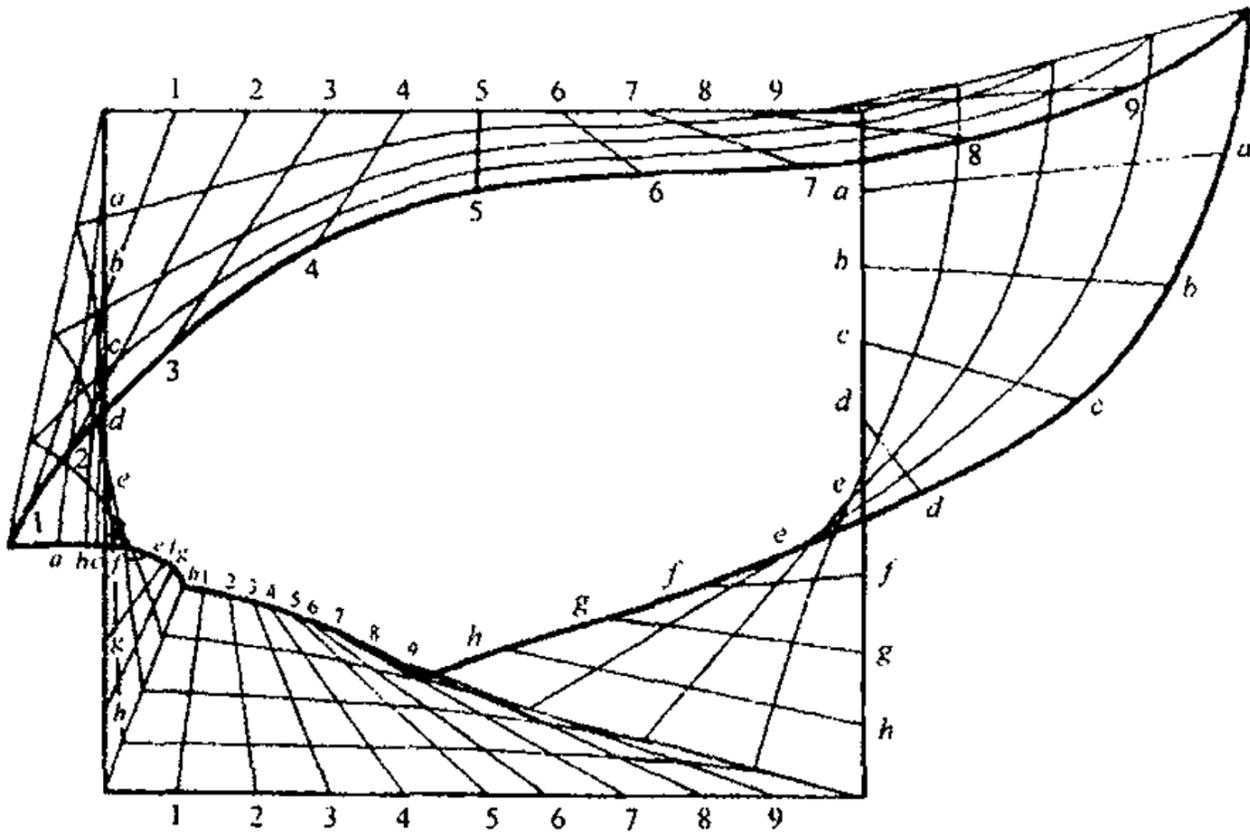


图163 图161和图162的坐标系，以及三个内插的过渡坐标系

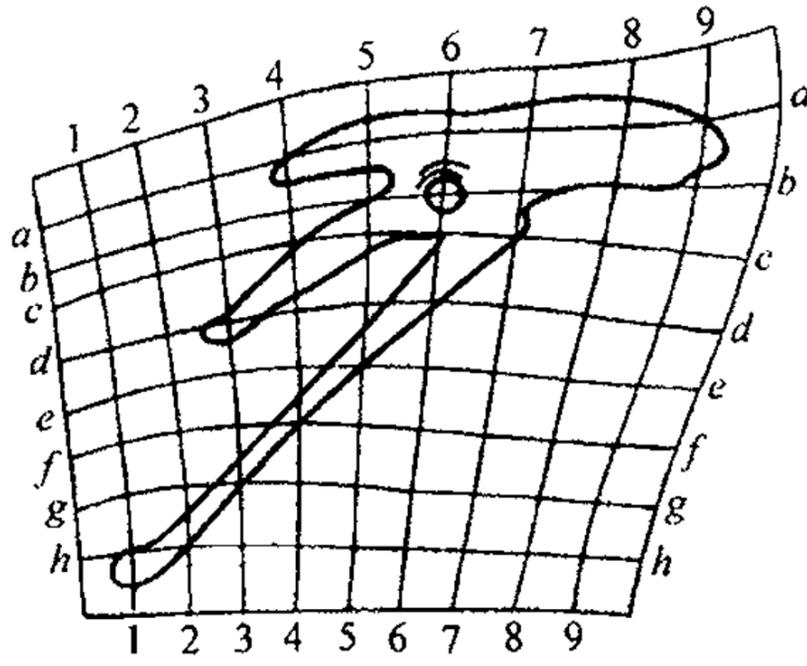


图 164 第一幅过渡坐标网及相应内接的骨盆

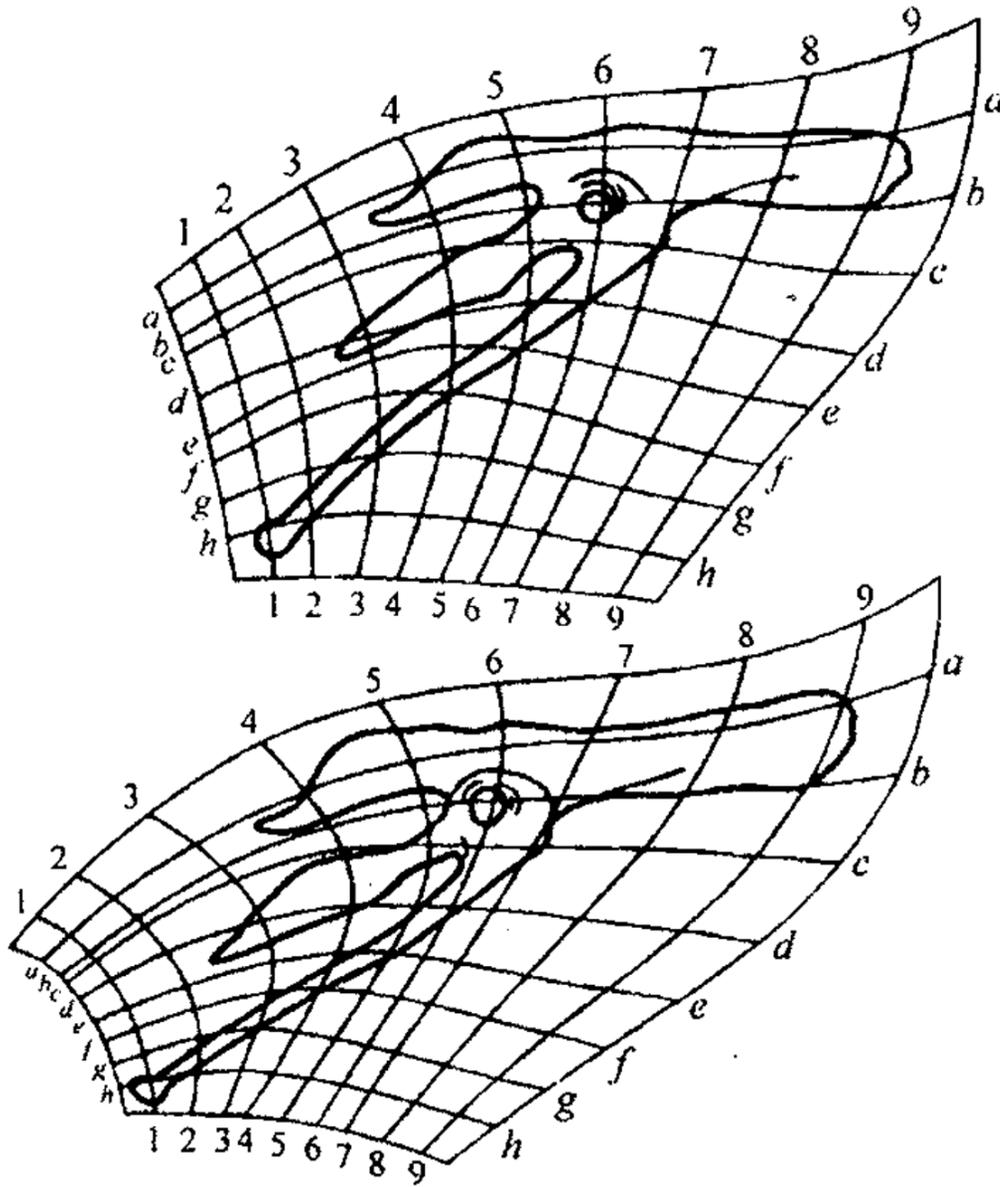


图 165 第二、第三幅过渡坐标网及相应内接的骨盆

163是叠加了这两种坐标系的轮廓，中间还内插了三个过渡的等距坐标系。直接内插得出的这三个坐标系每一个都可以绘制一幅完整的坐标图，在这些坐标系的每一个中都可以发现相应的骨盆轮廓，如图164、图165。最后，图166中列出了完整的一组骨盆，从已知的始祖鸟的骨盆，三种假想的中间过渡型，一直到已知的阿普吐鸟的骨盆。

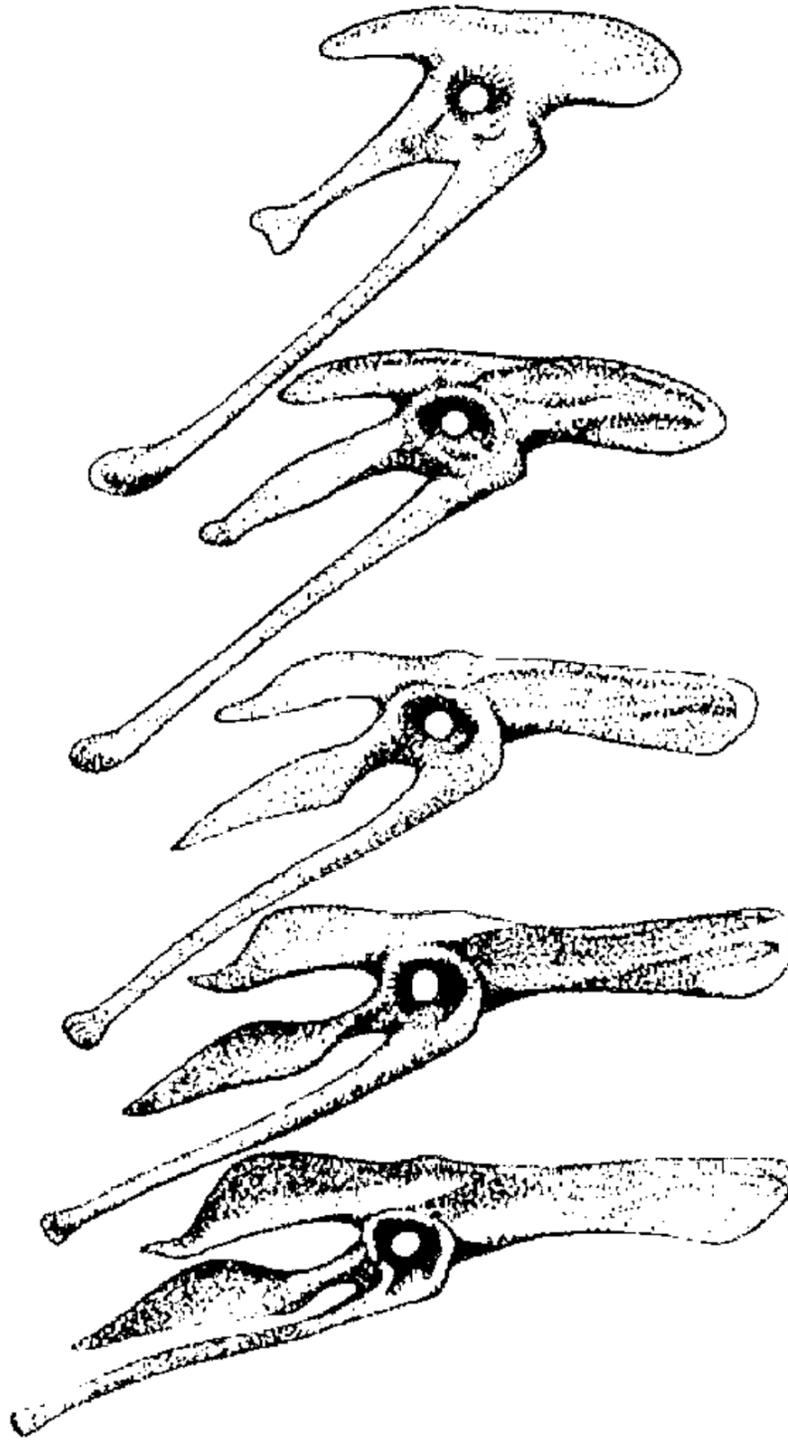


图 166 始祖鸟和阿普吐鸟的骨盆及内插于其间的三种过渡型

## 哺乳动物的颅骨

在哺乳动物的颅骨中，我只举两个例子。一是人的颅骨与高等类人猿颅骨进行的比较，一是奇蹄哺乳动物的颅骨，这一群包括犀牛、獾和马。

奥斯本曾经在他的《灭绝的犀牛》(*Monograph of the*

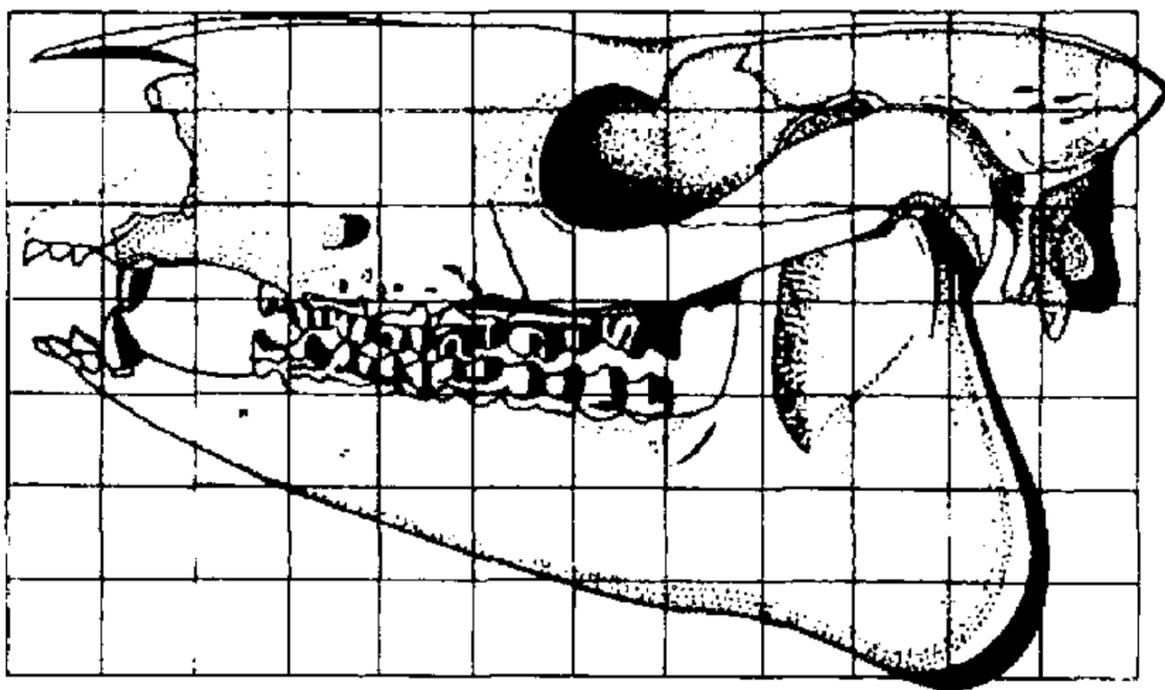


图 167 獾犀的颅骨。仿奥斯本

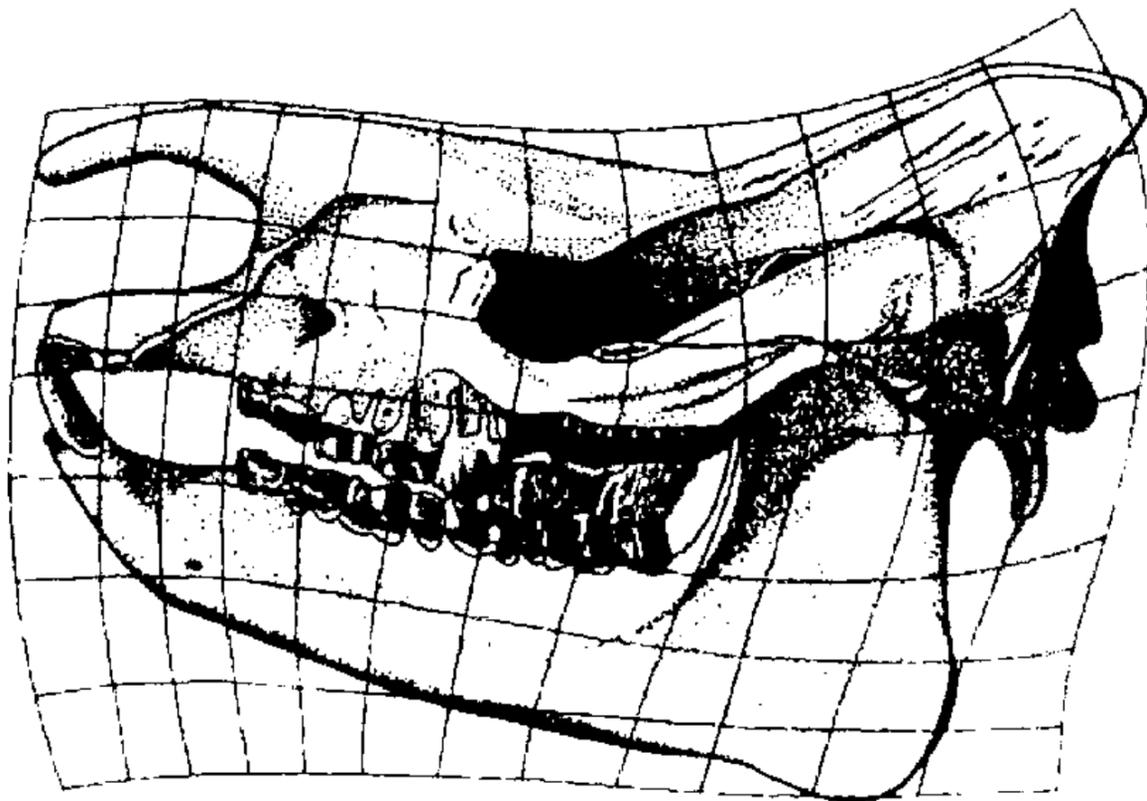


图 168 三趾无角犀的颅骨。仿奥斯本

*Extinct Rhinoceroses*) 中绘制了北美中始新世的一种獬犀 (*Hyrachyus agrarius* Cope) 的颅骨, 我们先拿它作为标准型 (图 167)。<sup>27</sup>

这本专著中描绘的其他许多原始犀牛形态在各种细节上都不同于獬犀——牙齿的特征不同, 有时连脚趾的数目都有不同, 如此这般, 不一而足; 而且, 它们颅骨的整体外观也存在非常显著的差别。但是尽管这些颅骨形态上的差别乍看之下非常明显, 但其实一次简单的、均匀的变换, 比如某种并非十分复杂的应力造成的变换, 就足以产生这些变化。例如, 图 168 所示的对应的三趾无角犀 (*Aceratherium tridactylum*) 的坐标证明这具颅骨和标准型之间的本质差别归结起来只有一点, 即无角犀颅骨的长轴经过了轻微的倍率, 并且颅骨的上部同时经受纵向的延伸, 或者说是生长比例比下部大一些。正是程度微有过之的这种变化过程, 产生了现代犀牛的颅骨形态。

在各种无角犀中, 颅骨的后部或枕部视图表现出的种间差

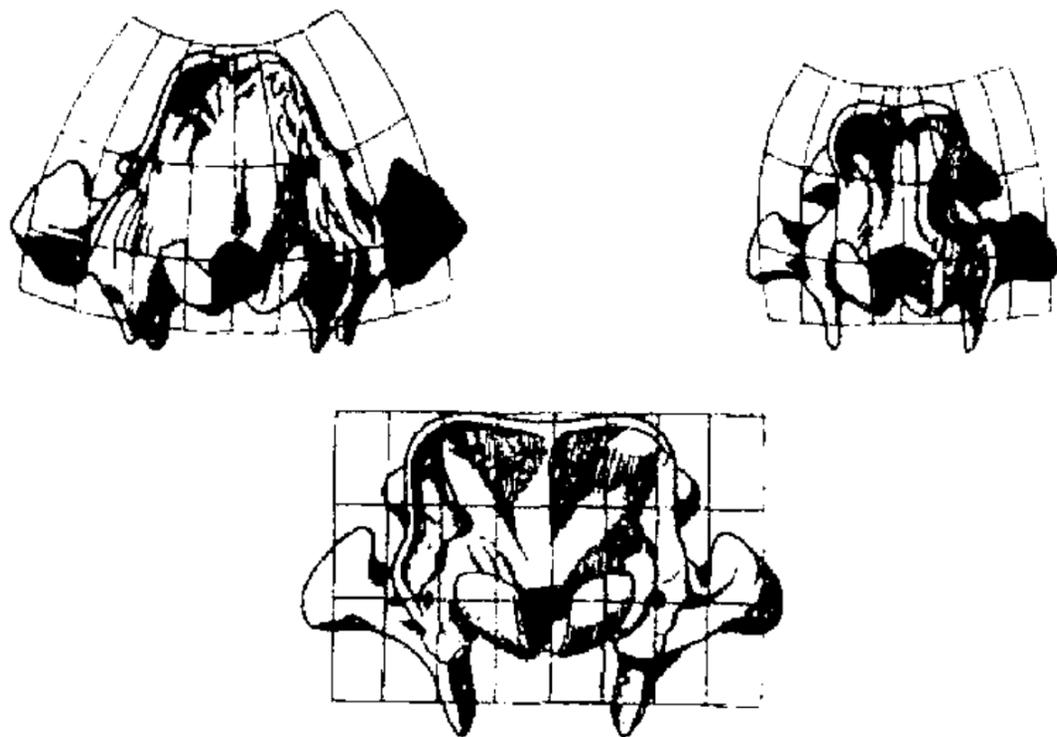


图 169 各种已经绝灭的犀牛(无角犀种)颅骨的枕部视图。仿奥斯本

异也许比颅骨的侧视图更显著；在图169所示的一系列保形变换中，这些差异表现得非常清晰。在这个例子里，我们可能会注意到这种相似性在细节上并非一贯十分正确。但只要把某些坐标稍作波形曲率变换即可获得正确得多的表示。其实在这些颅骨坐标图中表现出来的相似性还是十分紧密的，图形的简明性只有将变换的整体特征表现得更加鲜明。

无需用更强烈的类似变形我们即可到达雷兽(*Titanotheres*)这样的亲缘形态(图170)；奥斯本教授用来论证属的进化的著名雷兽系列，成为应用坐标变换方法的一个简单适宜的例子。

但是我们的方法使我们能够跨越比这更宽阔的鸿沟，去认识犀牛、獾和马的头骨间整体的相似性，在很大程度上甚至还可以深入到细节上的相似之处。从把原始犀牛的颅骨内接于笛卡儿坐标系开始，到转换到獾的头骨(图171)，要经过下列变换。首先，把直角坐标系变成三角坐标系，这样可以造成颅骨前部的凹陷和后部的不断抬升；然后，给纵坐标一个曲度，以使颅骨前部产生一定的纵向压缩或挤压，特别是鼻部和眼部区域。

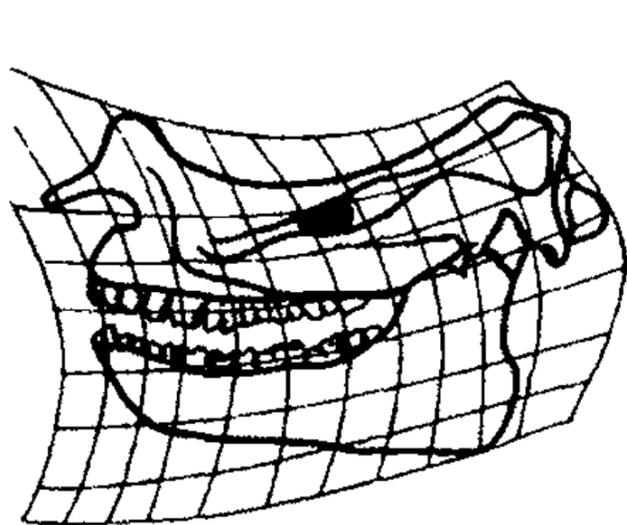


图 170 雷兽的颅骨

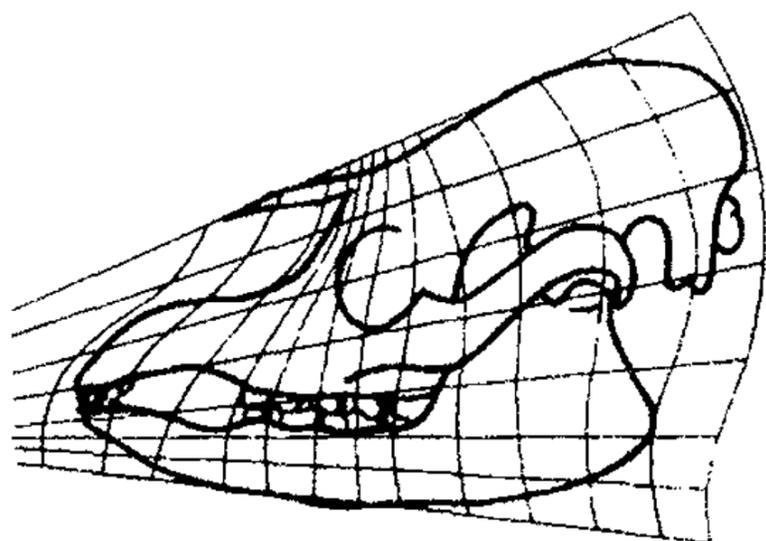


图 171 獾的颅骨

马颅骨的形状偏离我们的原始奇蹄动物(即古代的一种犀牛, 獾犀) 的趋势与雷兽以及近代的犀牛种几乎正好相反。因为就图 172 可知, 雷兽的横坐标变形为曲线时是凹面向上, 而马的情况正相反, 而且在图 172 中, 纵坐标也是曲线, 有些类

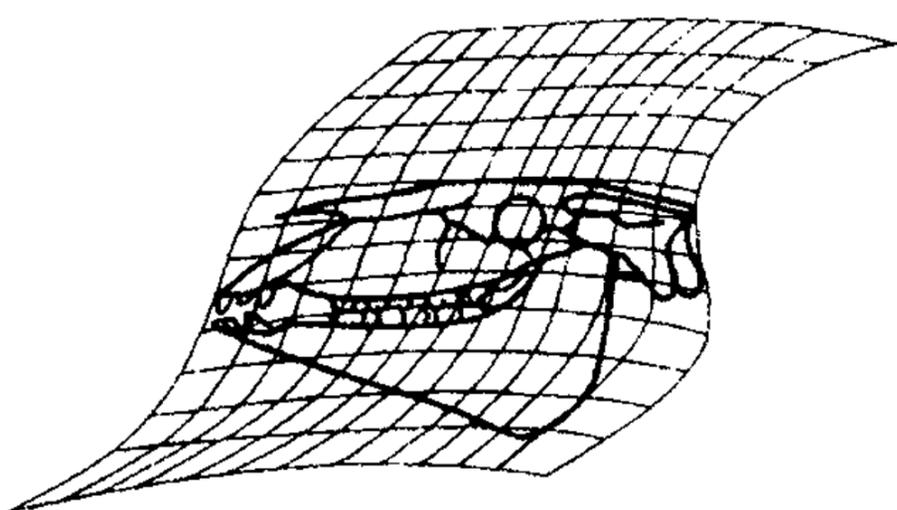


图 172 马的颅骨

似獾的情况, 但是却几近等距, 不像獾的纵坐标往前方收敛。如图 172 所示, 横坐标和纵坐标形成了一个斜角坐标系。在这个例子中, 我试着把坐标网的范围扩展到超出图示马颅骨形状

的实际需要, 借以更清楚地展现总体的变换形态。

一瞥之下, 我们不由要大吃一惊。通过类似的, 甚至更加简单的一次变换居然可以从奇蹄动物的颅骨变换为兔子的颅骨; 但是, 我们的确可以轻松地做到这一点。这个事实正是在

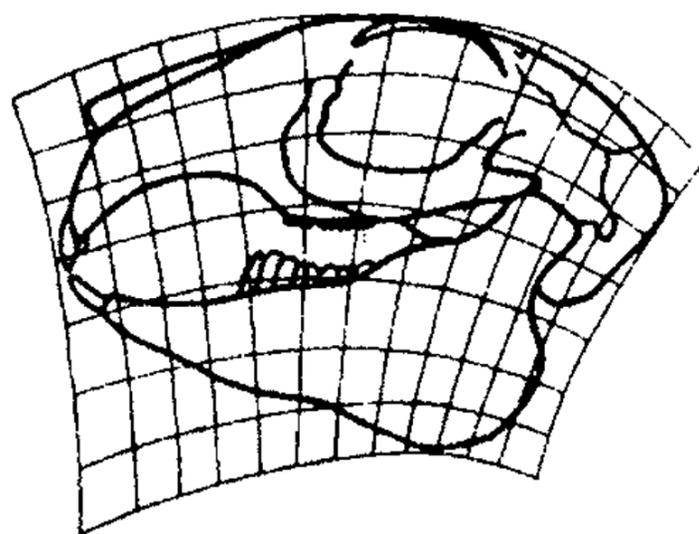


图 173 兔子的颅骨

啮齿动物, 尤其是兔科动物与更原始的有蹄动物之间存在不容置疑的亲缘关系的一个简单证明。就我的观点, 还可以更深入一些, 我有十足的理由相信奇蹄动物和兔科动物的亲缘关系要比它们与其他有蹄动物的关系更密切, 也要胜过兔科

动物与其他啮齿动物的亲缘关系。而且自图173中可见，显然兔子的颅骨与这种坐标系很匹配，后者与我们内接獾犀颅骨的笛卡儿坐标系很相似，只有两点不同，其一，该坐标系的横坐标变成了凹面向下、近乎圆弧的等距曲线；其二，纵坐标变换为一束与圆弧大致正交的径线。简言之，只要把原始犀牛的颅骨大力均匀下弯，就产生了兔子颅骨的构形，这个过程如此简单实在出人意料（参见图167）。但兔子颅骨每块骨的形状和总体变换的契合程度不及我们比较各种奇蹄动物时所见到的情形；主要的不相符在于眼眶的大小以及紧包眼眶的骨头的轮廓。原因很简单，兔子相对巨大的眼睛成为独立变异，无法纳入基本的整体变换，必须予以单独考虑。眼睛的增大和牙齿的形状及数目变化一样，属于一种独立的现象，它是对完整颅骨进行整体比较的补充而不是抵触。

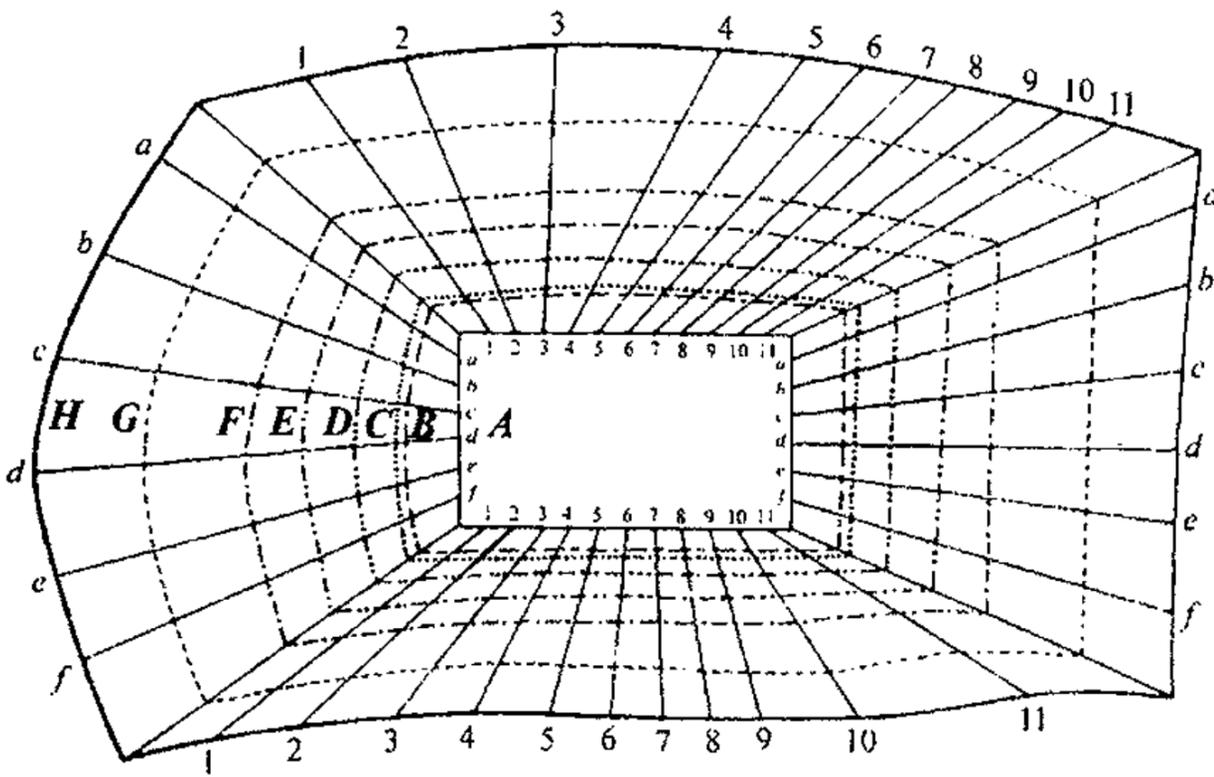
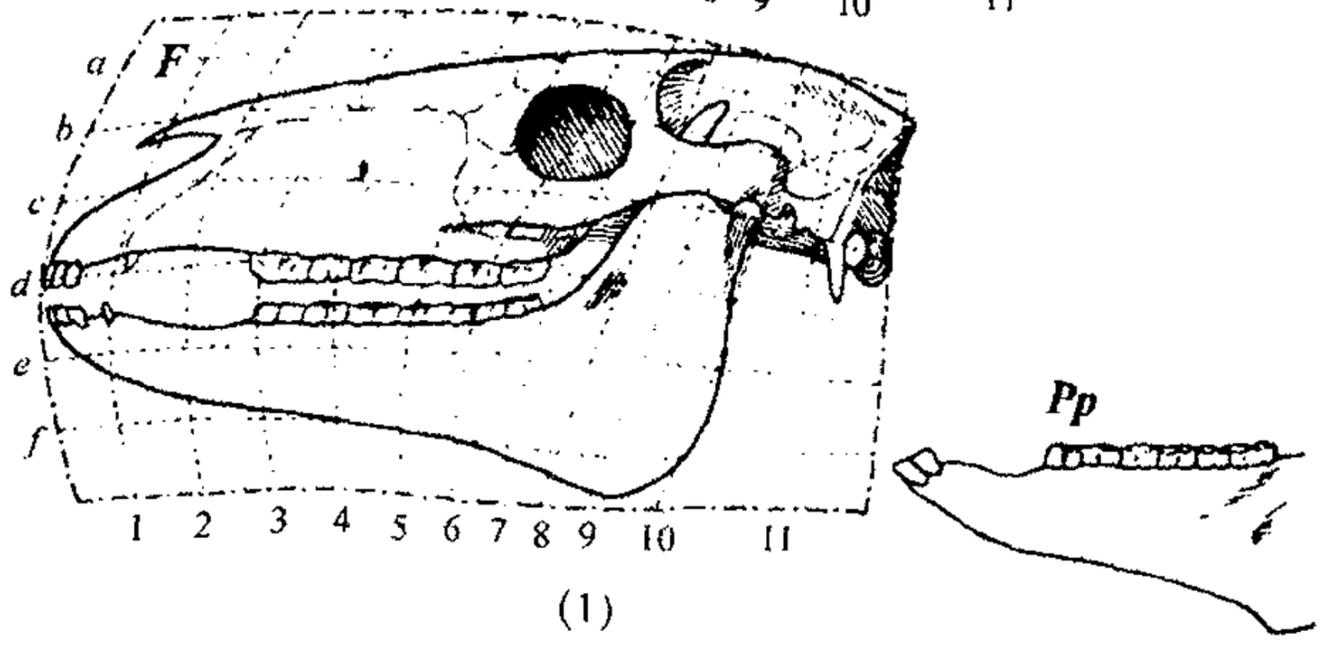
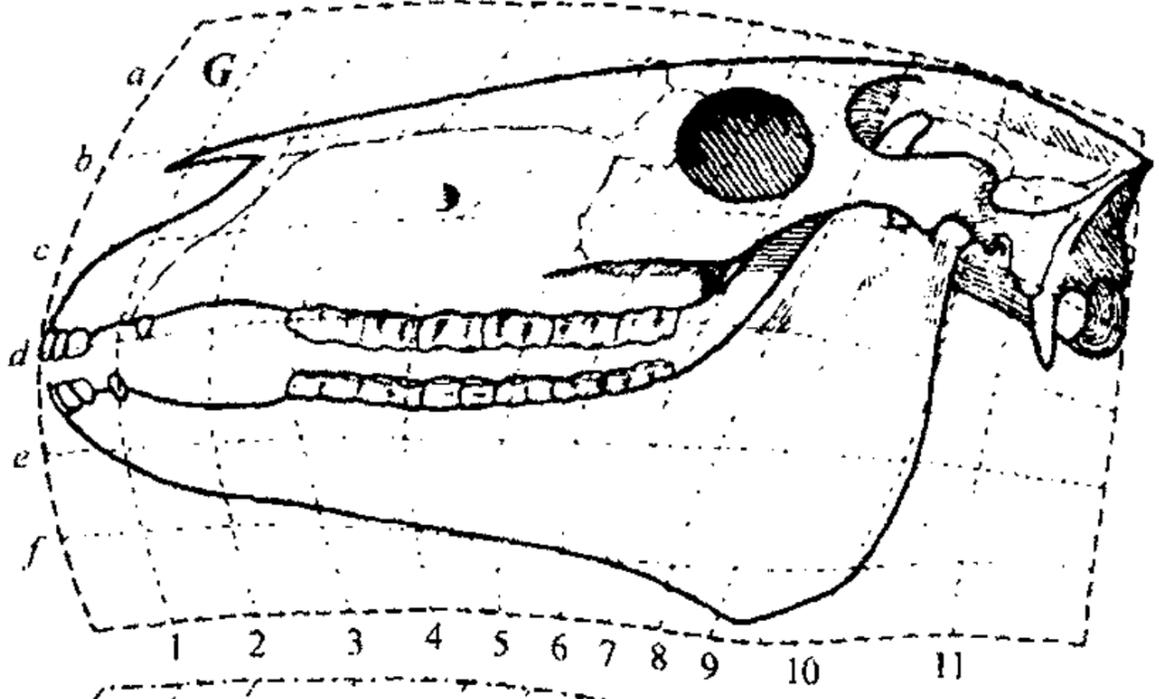
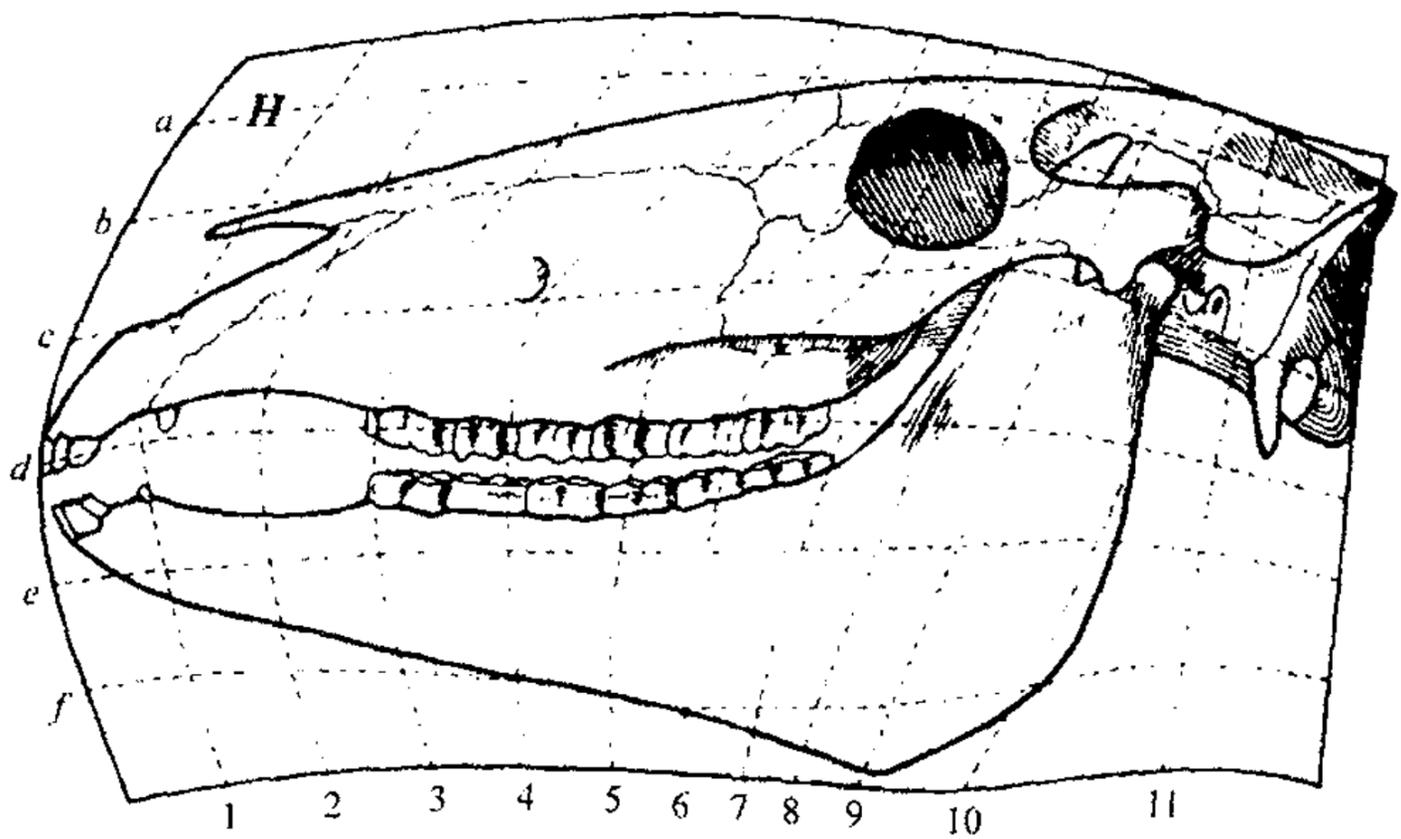
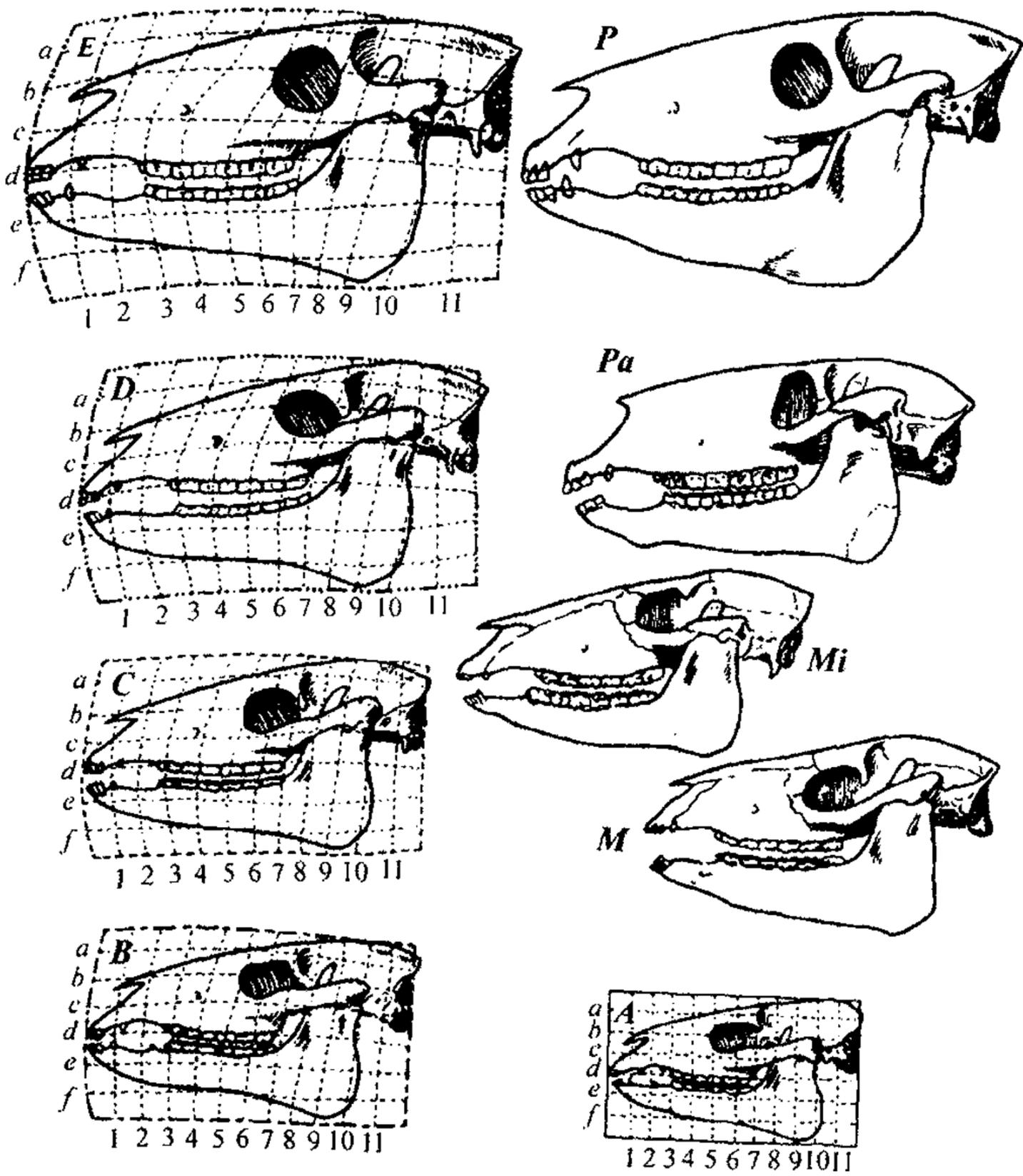


图174 A, 如图175所示的始马或始祖马颅骨的笛卡儿坐标轮廓图;  
A~H, 马颅骨对应的投影轮廓图; B~G, 中间或内插的轮廓图



(1)



(2)

图 175 A, 始新马的颅骨, 仿斯科特 (W.B.Scott); H, 马的颅骨, 表现为始马颅骨的坐标变换, 按照同一大小比例绘制; B~G, 各种人造的或者假想的种类, 按 A 与 H 的中间型复原; M, 渐新世渐新马的颅骨, 仿斯科特, 以与 C 图作比较; P, 中新世原马的颅骨, 仿科普 (Cope), 以与 E 作比较; Pd, 普氏原马的下颌, 仿马修 (Matthew) 和吉德利 (Gidley), 与 F 作比较; Mi, 中新马, 仿奥斯本。Pa, 副马, 仿彼得森 (Peterson), 与 C、D 有一定相似, 但不是十分吻合

在结束奇蹄动物及其亲缘动物的话题之前,我们凭借格哈德·海尔曼先生提供的另一套示意图再进一步研究一下马和马的直系亲属或称原种的情况。<sup>28</sup>这次我们重头来过,把始马(*Hyracotherium*)[或始祖马(*Eohippus*)]的颅骨[图175(A)]内接于一个简单的笛卡儿坐标系。在这一组图的另一端H是内接于相应坐标网的马(*Equus*)的颅骨;中间的图形([图175(B)~(G)]与前面关于始祖鸟和阿普吐鸟的海尔曼系列一样,都是通过直接的简单内插得出的。这幅图形表示了几种颅骨的形态和相对大小。和这些复原图并排放置的是某些已经绝种的“马”(马科动物或者古兽科动物)的图形,而且有两种马,即渐新马(*Mesohippus*)和原马(*Protohippus*) [图175(M)、(P)]的真实的颅骨化石与我们的坐标变换法发现的从始马到马的过渡阶段内含的某种假想形态或假想个体相比简直是惟妙惟肖。<sup>29</sup>第三例即关于副马(*Parahippus*) [图175(Pa)] 颅骨的图中,这种相似性(正如海尔曼指出的)一点也不显著。其中颅骨的外形最接近假想的过渡型D,但这种“拟合”现在比较拙劣;因为副马的颅骨明显要长一些、窄一些、直一些,而且在其他细节上也有不同。简言之,虽然有些作者认为副马属于介于马和始祖马之间的直系,但是我们一眼就看出它的位置不在那里。因此,副马必然属于马科动物的一个分支或旁系。<sup>30</sup>我们可能会注意到,特别是在原马[图175(P)]的例子中,下颌的角度没有颅骨的其他部分和假想图吻合得那么好。事实上,这个部位在同一属的各个种间,甚至在同种的不同个体身上都存在有一定的变异;在普氏原马(*Protohippus placidus*)的小图[图175(Pp)]中,这种一致性要确切一点。

研究这一组图形时，给我们留下深刻印象的不仅是“变换”系列的规则性，而且还有那些将相邻形态，甚至系列的两个极端区分开来的细微差别。这些差别不会比（除开实际大小方面的考虑）人类头骨间的差异更显著，起码当我们研究更古老，或者更久远的人种时是如此；并且，这些差别与某些其他人骨，比如肩胛骨在人种与个体之间的变异范围比起来，如果不是更小的话，也不会更大。<sup>31</sup>

肩胛骨的可变性的确很大，但这并不令人惊讶；因为肩胛骨和我们在上一章节中讨论的机械效率以及功能适应的所有因素均有联系。可以说肩胛骨处在一个极其重要的力场的焦点位置；人体肌肉的不同发育过程，以及肌肉的惯常用途，都将大幅改变会合于肩胛骨之上的力线。

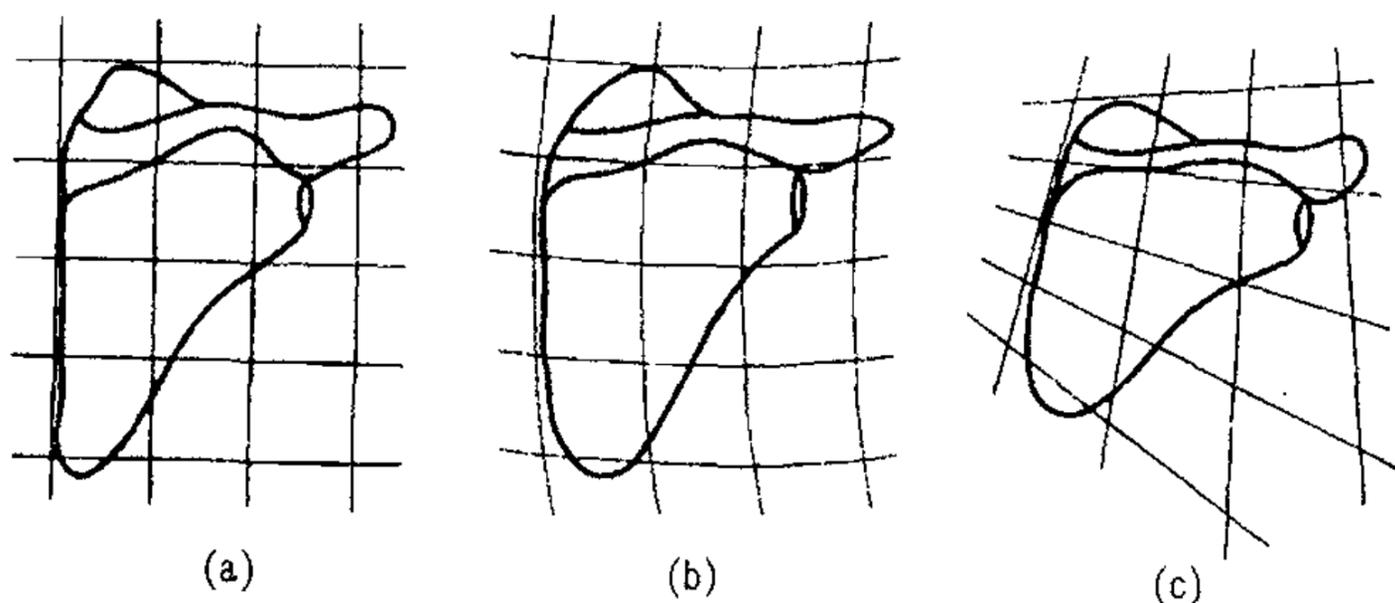


图 176 人的肩胛骨：(a)白种人；(b)黑人；  
(c)北美印第安人(肯塔基山区)

为了和某些高等类人猿的颅骨进行比较，我们现在在笛卡儿坐标系中内接人的颅骨（图177）。我们事先已经知道人类和类人猿颅骨标准型之间的主要差别在于人类的大脑和头盖骨增

大或扩张，同时嘴部相对减缩。发生这些变化的同时，人类的颜面角也从一个锐角增大到接近直角，组成面部和颅骨的每一根骨的形态都经受了改变。一开始我们不知道，而且普通的比较方法也无法揭示这些形形色色的变化究竟在多大程度上属于一个和谐一致的整体变换，

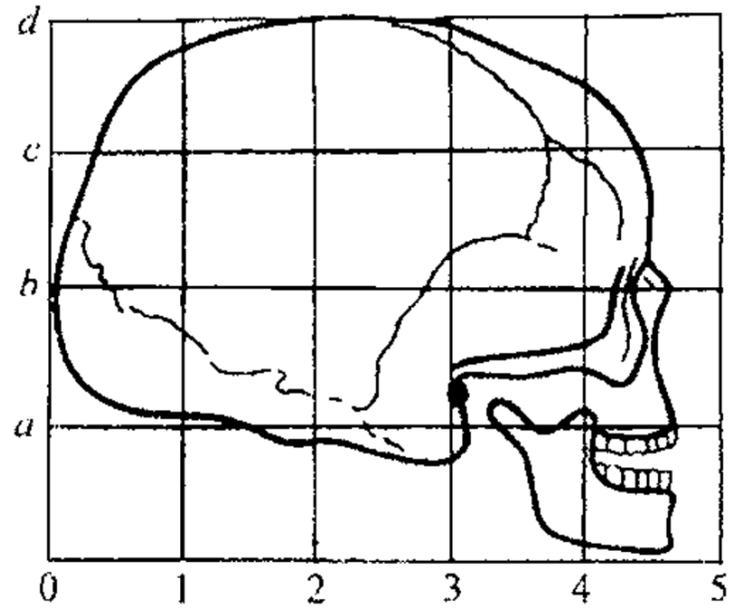


图 177 人的颅骨

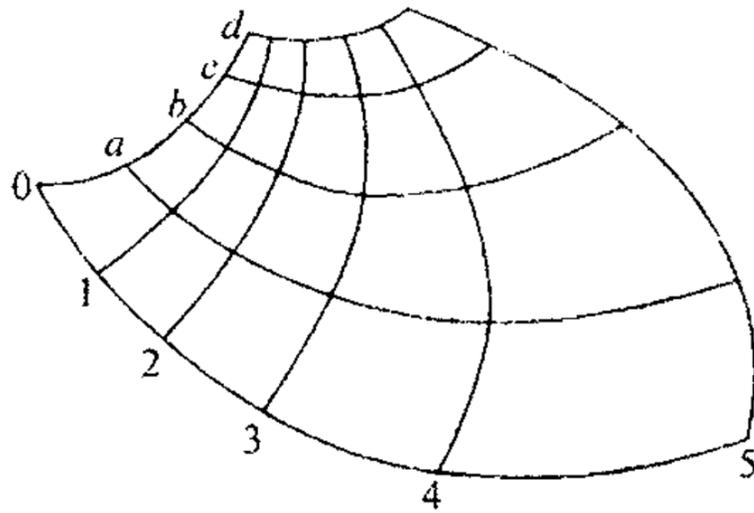


图 178 黑猩猩颅骨的坐标网，系笛卡尔坐标系的投影图

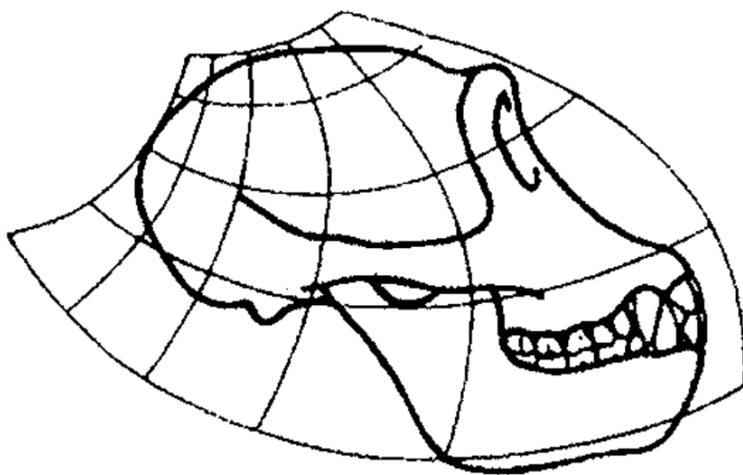


图 179 黑猩猩的颅骨图

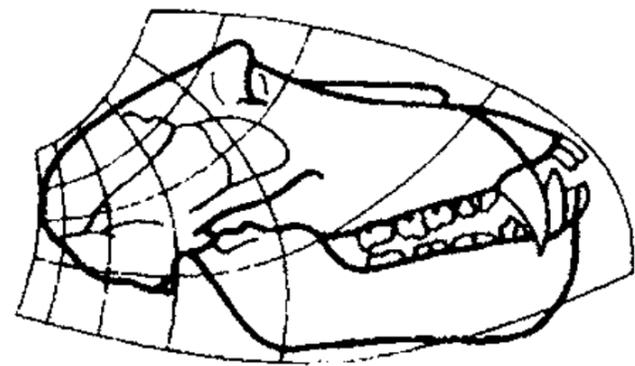


图 180 狒狒的颅骨

抑或我们该把诸如额部、枕部、上颌、下颌部位的改变视为一堆单独的变化或者独立变体。但一旦我们在大猩猩或者黑猩猩的颅骨上标出笛卡儿坐标系与人类颅骨的交点的许多对应点时，我们发现这些对应点顷刻之间可以连成平滑的相交曲线，形成一个新的坐标系，成为笛卡儿坐标系的一个简明的“投影”。图 178 所示的坐标网正是这么一个我们可以用比喻来称作的在黑猩猩“平面”上的投影图；图 179 整幅表现的就是这种一致性。图 180 中，展示的狒狒颅骨也是类似的变形，显然这种变换完全属于同一种类型，唯一的不同只是变形的强度或程度增加了。<sup>32</sup> 我们可以通过“连续变换”对这些类人猿的颅骨进行互换，它们成为利斯廷 (Listing) 所谓“拓扑相似”的极好的例证。

与高等颅型相比，由上往下，自后向前，在这两个维度上，低等颅型其对应的坐标区都呈渐进的近乎对数阶增大；简单说来，这立刻表明嘴部、头盖骨以及它们中间部位的变化都是一个连续的不可分割的变换过程的组成部分。无疑我们也可以方便地绘制反向示意图，把类人猿的笛卡儿坐标系变换为人的曲线不等距坐标系。<sup>33</sup>

将大猩猩或者黑猩猩的颅骨与人的颅骨作此比较后，可见人类学家采用少数几根参考轴线的颅骨比较法潜藏着本质的缺陷。这些轴线中最重要的轴线是“颜面”轴和“颅底”轴，两者的夹角是为“颜面角”。但是首先，显然这些轴线只是坐标系的主轴，孤立的、局限的运用这些主轴必然忽略了所有可以从坐标系其他部分的内容中获取的信息。其次，人类学家通常用来比较不同的人类颅骨的轴线或者人类颅骨与大猩猩颅骨的

轴线，比如“颜面轴”，它总是被当作一根直线；但是我们的研究显示，直线轴只适用于最简单的、亲缘关系最近的变换。例如，类人猿的颅骨上就没有这样一根与人类颅骨上的直线轴相对应的直线，实际上对应的是一根明显的曲线。

海尔曼先生告诉我，他曾经试图找出一组介于人类颅骨与某些人类之前的类人猿颅骨之间的中间型，这一系列颅骨中（和马科动物的情形一样）应该包括其他已知的直系类型，可惜未获成功。但是，我们似乎不可能获得这样的一组中间型，或者说不可能依次连续地从中新猿、爪哇猿人、尼安德特人，再到低等或高等的现代人种这样的形态一路进化过来。失败并非我们的变换法有什么错误。它只说明了一点，即不存在这种直线进化或说是直线式连续变换；相反，在现存的和已经灭绝的各种人类和类人猿中，我们要面对的是一个复杂的分叉变异问题，而不是连续变异问题。<sup>\*</sup>同样，尽管我们很容易就能找出狒狒和黑猩猩的颅骨各自与人的颅骨的相关性，而且显而易见黑猩猩的颅骨与人类颅骨的关系要比狒狒之与人类近得多，但我们亦不难看出，这并不是严格意义上的连续组，这两种类人猿哪个都不是精确位于我们假定连接另一种类人猿和人类的变形直线或者变形系列之中。

在轻松地将人类颅骨的坐标图变换为对应的类人猿或者狒狒的示意图之后，我们可以进一步将人或猴子的颅骨变换为狗的颅骨图，这个变换过程也一样方便；我们受此鼓舞，大胆认

---

<sup>\*</sup> 这一点已被证明是相当正确的。正如G·E·哈钦森，*Amer.Sci.*36, 600 凭借对人类世系的新知识指出和阐明的，我们现在有可能借助坐标变换来查考原始人的顺序——编者注

为随便哪两种哺乳动物的颅骨都可以采用这种方法进行比较并且彼此变换。在这些变换中，有一种本质的、不可或缺的、共有的东西，它虽然处于我们全部变换的对象之上，但在所有的变换中它始终是一个不变量（如数学家所言）。在我们的这些变换中，每一个点都可能挪动位置，每一条线都可能改变曲率，每一块区域都可能增减大小；但在另一方面，历经所有的变形或者变换，每一个点、每一条线都仍然存在、保持着各自相应的次序和位置。某根直线上的一组点  $a, b, c$ ，不论这根线如何延伸与弯曲，始终有各自对应的点  $a', b', c'$ ；和点一样，线如此，面亦如此。耳朵、眼睛和鼻孔以及其他所有颅脑构造中的重大地标，在我们的所有变换中不仅持续存在，而且还保持了各自的相对次序与位置。

在哺乳动物的颅骨与禽鸟、蛙类甚至鲱类海鱼的颅骨间，我们固然也可以找到一定的不变性，但总归比前述的更有限。在它们之中也存在某种共同之处；用另一个数学术语（也许不那么确切）表示，我们可以说存在一个不变的判别特征（discriminant characters），一直从属于我们的变换对象。但是就这种变换法本身而言，也有它的局限性。无论如何变形，我们总归无法将甲虫和乌贼放到同一种结构中去；无论怎样的坐标变换都不可能使它们彼此变换或者变到脊椎动物的类型。它们全然不同，全无可以合理比较之处。它们固然都有眼睛、嘴巴和口部；但是这些个名称所指的东西已经不再属于同一种类，不再位于同一相对位置；它们不再是同一事物，因而也丧失了变换中保持不变的基础。乌贼的眼睛看上去和人眼一样有着非常好的视觉；但两者之间不存在一个恒定的位置关系，或

者（如我们博物学家所言）两者之间没有真正的对应性，这已经足以说明它们是不相干的事物，彼此独立存在。

我再拿狗的颅骨外形作最后一个例子，把它内接于一个可以与图177中人类颅骨的笛卡儿坐标系相比较的坐标网中。这一次，我们试图跨越比以往任何一次比较中都更宽阔的鸿沟。尽管存在各种各样的种间差异，例如开式的或闭合的眼眶，等等——这些必须予以单独讨论和解释，但是我们的坐标变换法显然一如既往地管用。我们看到，狗与人的颅骨示意图中主要的本质差别在于这么一个事实，即相对而言，前者在前部不断尖窄，呈现三角形而不是矩形的轮廓；其次，和尖窄的趋势一致，颅骨的整个前部不断延长或拉伸；最后还有一个细微的差别，人类颅骨笔直的纵坐标到了狗身上，就变成了向前凸出的曲线。尽管最终的结果和黑猩猩的情况一样，狗的头盖骨比人小，嘴部也要比人的大一些，但是显而易见，类人猿的坐标网绝非介于另外两者之间的中间型。两种变形模式属于不同的系列；而且，尽管我们可以说黑猩猩和狒狒更像野兽，但我们却绝对不可以断言它们比人类更像狗。

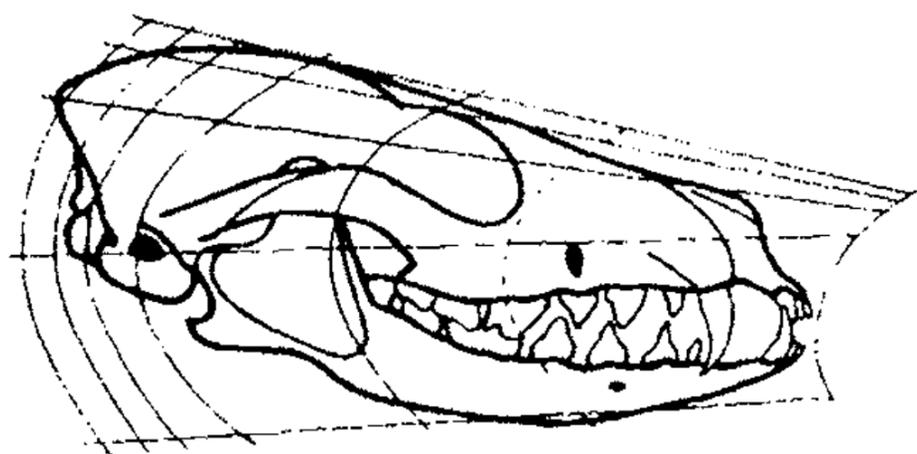


图 181 与图 177 中人颅骨比较的狗的颅骨

### 三维坐标系

在对坐标变换及其形态学效用的简单论述中,我只讨论了平面坐标,尚未提到比它复杂的三维空间中的坐标问题。将我们的方法作此延伸在理论上不存在丝毫困难;把鱼或者头颅的形态表示为直角坐标  $x, y, z$  或者极坐标  $\xi, \eta, \zeta$ , 与作它们之于限定的两根轴的平面投影图同样方便。而且这么做的好处不言而喻,因为我们要认识的是立体的形状,而不是单纯平面的形状;我们已经发现立体几何学的一些简单问题正在快速引领我们转向坐标分析和保形变换论(如同双壳软体动物甚至是单壳软体动物壳的形态问题)。但我并未打算讨论这个扩展了的命题,它应当留待其他专业人士在另外的时候进行阐述。虽说如此,我们还是来瞥一眼某些简单的例子,或可能开始这种研究的最简单的例子;我们曾发现,平面坐标系应用在某些鱼类身上时如此方便有效,因此我们可以在这些鱼类中寻寻觅觅,尝试将某些鱼类第一个引入到三维坐标系中去。

我们应用于一个平面的描绘和分析法显然也可以应用到另一个平面上;通过观察、试错,我们可绘出各种最相称的截面和坐标系。但是现在浮现出一个重要的新问题,即把我们在一个平面上发现的与我们在另一个平面上已观察到的变形或变换并置对比;然后,也许在掌握这种相关性的一般原理后,当我们熟知两个维上的内容时,最终能近似地预测第三维上可能出现的情况,即根据另外两根轴来确定第三根轴向上的值。

我们假定有一种常见的“圆”鱼和一种常见的“扁”鱼,如黑线鳕和欧鲽。这两种鱼不像我们研究过的有些东西那么适宜用平面坐标法进行比较,因为它们眼睛的位置,或者鱼鳍的

数目存在明显的不同,虽然这些差异实际上无关紧要——亦即欧鲽连续的背鳍到了黑线鳕身上,就被切成了或者割裂成许多分离的鳍,诸如此类。但是我们可以大胆地说,一般而言,在这些细微的差别之中,主要的不同点(就我们目前所见)只不过是与黑线鳕的身体比较起来,欧鲽的身躯在背-腹方向,即沿  $y$  轴方向上高了许多;换言之,黑线鳕的  $x/y$  比欧鲽的小很多(实际只有一半多点)。我们立刻也发现(与黑线鳕相比)欧鲽虽然在一个方向上扩张,但它同时在另一个方向上平扁或者说瘦窄下去,即相对于  $x$ ,  $y$  增加,但  $z$  减少了。此外,我们很快认识到这是一个常见的甚至是普遍的现象。与我们选作参照标准或者比较标准的亲缘鱼类相比较,菱鲷(*Antigonia*)、棘臀鱼或者海鲂的身体往高里发展的同时,左右方向平扁或者压缩;相反,像鳐这样的鱼,虽然和鲨鱼或狗鲨比起来呈左右扩张,但同时其纵截面却呈扁平或者阔扁状。我们不禁要问个究竟,在扩张和压缩这两个密切相关的因素之间是否有什么可以识别的简单的量的关系;而且宽度与高度成反比这个事实使我们有理由相信,在整个变形过程中,体积和截面积受到的影响要小于这两个线形维的改变。多年以前,当我研究鱼类的重量—长度系数(关于这个内容,我们在第二章中已经有过讨论),即公式  $W = kL^3$  中的系数  $k$  时,发现在像黑线鳕和欧鲽这样外形迥异的鱼身上,  $k$  (本例中我们称之为  $k_l$ ) 居然几乎是一模一样的。我实在是大吃一惊。这说明只要这两种鱼身长相等,它们的体积就几乎是一样的;换言之,欧鲽增宽的幅度恰好与它平扁或者窄瘦的幅度相抵。一句话,如果我们设想把黑线鳕直接变换为一条欧鲽,绝大部分的变化可以这样解释,

即设想像糕饼师傅擀面那样，浑圆的鱼被“擀”成了扁平的鱼。这可以说是器官平衡或者“器官代偿”的极端吧。

我们研究鱼的“变形”时，万万不可以忘记，和鸟儿一样，鱼也具有某些严格的形态限制。我们碰巧发现的这个不寻常的情况其实早在50年前，一个船舶工程师站在职业的角度研究鱼类时就已经观察到了，而且将之归纳为一条一般原理。帕森斯（Parsons）先生研究了许多鱼类和几种鲸鱼的外形与截面积；<sup>34</sup>他发现从身体前端量起，身长的同比距离处的截面积总是相等的。<sup>35</sup>鱼身高度的增长（正如我们所见）被宽度的减缩抵消；鱼前进时与水面的“入射角”的大小总是相当固定的。此外，据帕森斯观察，各种鱼的最大截面位置是一致的，位于口鼻部后身长的36%处。我们无须驻足讨论像鳗鱼或者河豚（刺鲀属）这种极端的例子，它们的推进方式和运动模式已经发生了实质性的改变。但是有一点无疑是奇特的，即一旦我们试图将一个方向上的变形与另一个方向上的变形联系起来，我们立刻就被引领朝向一条普遍规律，它涉及流体动力学的条件、形态的极限以及由此被施以限制的构造。

我们简单的或者简单化了的图解只引领我们走了一小段路，凭借它去解决更艰巨的问题是不够的。虽然这个课题如此有趣，但我们现在只得暂且搁下；我们必须明白，如果我们能够克服描绘与表示的困难，那么凭借空间坐标系的帮助，我们终将揭开变形过程和生长趋向的令人信服的全部画卷。



第十章

---

后 记

读者终将发现这么一个事实，即我毫不看重当今生物学的某些公设（而且往往是人们心目中最基本的公设），我也无意隐瞒这一点。但是我所写的文字并非供辩论之用，对于本人无法苟同的学说我也仅止于顺带提及。如果本书能够揭示形态学的某些数学侧面，我就已经功德圆满了，虽然迄今为止形态学家几乎无人关心这方面的内容。但它却实实在在地交织在形态学的诸多问题之中，不仅构成形态学描述性任务的补充，而且对于正确地研究和理解生长与形态问题不仅有益，甚至必不可少。

而且，当我试图向博物学家展示数学概念和力学原理可以帮助并指导他的工作的同时，我也努力地为数学家指出他的研究领域——一个少有人涉足并且无人探究过的领域。这里会碰到的一些熟悉的问题，正是常常令数学家们绞尽脑汁却只得到琐屑的联系和简单的表面假象的那一种。

无须讳言，我本人并非一个多么高明的数学家。我所做的探究还只“停留在入门阶段”；但我认为我能理解数学的某些用途和数学的美。我知道在有形物质的研究中，数字、次序和位置是求取真知的三要素；在数学家的手中，这三者完成了“宇宙草图最初的轮廓”；和埃米尔·费尔哈伦（Emile

Verhaeren) 的木匠一样, 凭借方和圆, 我们确信, “毋庸置疑且丰富的定律, 它们是整个世界的法则和光亮”。因为世界的和声表现为形态和数字, 自然哲学的灵魂和所有的诗篇都在数学美的概念中得到体现。比费尔哈伦更了不起的伟人了然于胸, 他说“上帝永恒的府库中预备着金色圆规”。比弥尔顿还要杰出的伟人阐发了这一主旨, 称颂上帝“坐在地球大圆之上”, 赞颂: 他曾用手心量诸水, 用手的虎口量苍天, 用升斗盛大地的尘土。

此外, 数学如此美妙 (正如柯林·麦克劳林在蜜蜂身上所见), 以至但凡极之美丽、极之规则的东西总是非常有用和不同凡响的。

不仅日月星辰的运转必须由数学家测定和解释, 而且万物都可以用数字来表示, 用自然规律来界定。这是柏拉图和毕达哥拉斯的信条, 也是古希腊智者给人类的启示。因此, 活着的、死了的, 有生命的、无生命的事物, 居住在这个世界上的人以及人们居住的这个世界, 都同样受到物理和数学定律的制约。“广阔如空间, 悠久如时间, 莫非数学的领地; 在它的王国内, 数学拥有至高无上的统治权; 非遵从数学的号令不能存在, 凡抵触其规律者都无法产生。”大约 60 年前, 一位数学家如是说;<sup>1</sup> 毕达哥拉斯学派的菲洛劳斯 (Philolaus) 也说过同样的话。

但是今时今日, 在我们这个时代中, 也有一位伟大的博物学家,<sup>2</sup> 同样热爱和关注形态与数字科学——这位雄辩的老人是蜜蜂和蚂蚁的睿智学者与门生, 本书写作时他已经辞世; 在他几近一个世纪的人生中, 他已经品尝到了不朽声名的第一批

果实；他严谨地接合了古人的智慧与今人的学识；他的普罗旺斯语的诗篇似乎有多利亚音乐的风格；他最平实的语言宛如蜜蜂不倦的呢喃；他秉承着柏拉图和毕达哥拉斯的精髓，在数字中看到了事物的原因与根由，发现了苍穹的奥秘。

## 译后记

翻开本书的英文原版，我心头的敬畏油然而生。看看这些科学界权威的评价：“有史以来英语科学典籍中无与伦比的文学作品”、“20世纪极少数传世科学著作之一，毋庸置疑，只要人类文明一息尚存，它就将与之同在”。我自问既不具备达西·汤普森般“化合为一体”的多方面学识，也不具有渊博深刻的知识，如何敢对以物理数学语汇诠释生物形态的“科学（以及英语散文）的明灯”妄加变换呢？

数学、物理学、化学、动物学……每一个主题于我都是相当深奥与奇妙的领域。惟其玄妙，所以我毫不掩饰自己的好奇。既然达西才智过人并且这些才智的运用也超过了绝大多数世人，或许我可以跟着他的叙述，造访我从前只敢遥望的灿烂的科学殿堂，学会理解那些造物赋予的复杂的形态。终究无法抵挡这种诱惑，我小心地迈出了追随达西之旅的第一步。

以英语为母语的人尚气馁于达西之博学，可想而知我的旅途上布满了歧路和凹坑。当我穿梭在各门科学的森林中，英语的古文典故、康德的德文论述、培根的拉丁文原句还有大段的法文等等荆棘，也常常是突然伸出迫使我驻足停顿。幸好有徐郁菲小姐和计斌先生及时施我以法语和德语的援手，我才能勉强跟上达西的脚步。在此我向他们表示最诚挚的感谢。

翻译本书，我丝毫不曾想过赢得荣誉，我心中只有学习的虔诚。但是本书翻译的好坏已经不取决于我的虔诚。对于所谓“译事三难”我第一次有了真正的认识。求其信已大难矣，遑

论达雅！但尽我的全力！

德国犹太作家本雅明在《翻译者的任务》中曾经说过，翻译是一个毁灭原著的过程。因为翻译者并未置身于语言森林的中心，而是置身于外，面对着长满了树木的原野；他在没有进入的情况下造访了作品的殿堂，并把自己的这一造访向外界传达。无疑这会把误解也忠实地发布出去——在欺骗别人之前首先欺骗了自己。读者诸君，也许本书哪一天会在你的手中，我真心想望你能解除我的误会，让我领悟达西的真意；同时，我也为我努力之后仍然无计消除的误解真诚地道歉，毕竟这不是我的本心。我惟愿达西·汤普森在偏僻的苏格兰乡下写作的这本巨著，在经过了英文改编者的缩写、再经过了艰难的语言转换后，仍然能为读者揭示出生命中蕴藏但却常常被平庸掩盖的形态法则。如果不是这样，我把自己的无知暴露在公众的目光中毫无意义。

对于我个人来说，本书的翻译与小女的孕育诞生同步，这种双重的收获真是人生中一段奇妙的体验。

袁丽琴

上海

2002年11月9日

## 注释和文献

### 第一章 引言

- <sup>1</sup> 我深深记得汤姆森 (Thomson)、泰特 (Tait)、克莱因 (Klein) 和西尔维斯特 (Sylvester) 是多么侧重数学层面以及用数学方法研究自然科学。
- <sup>2</sup> 约翰森 (Johnson) 博士说“计算是现代才有的行为，古时候人们用猜”；但塞尼卡 (Seneca) 注意到了不同——“magnum esse sole philosophus probabit, quantus sit mathematicus”。
- <sup>3</sup> Conklin, “Embryology of Crepidula”, *J. Morph.* 13 (1897), 203; 参见 F.R. Lillie “Adaption in Cleavage”, *Woods Hole Biol. Lectures* (1899), p.43-67。
- <sup>4</sup> Ray Lancaster, *Encycl. Brit.*, Zoology 词条 (第9版, 1888), p.806。
- <sup>5</sup> *Spectator*, no.120.
- <sup>6</sup> Janet, *Les Causes Finales* (1876), p.350.
- <sup>7</sup> 此句引自莱布尼兹的 *Théodicée*; 可以追溯到亚里士多德——如果有一种方法比较好，你应当相信它就是造物主的方法。 *Nic. Eth.* 1099b, 23, 等等。
- <sup>8</sup> 读者将明白，我不是在说有关变异或偶然性的“严肃而孜孜不倦的探求”，而纯粹是一个简单的假设，即有了自然选择的最强大后盾，这些现象已经成为有限渐进进化论的坚实基础。
- <sup>9</sup> 开普勒说“*Plurimum amo analogias, fidelissimos meos magistros, omnium Naturae arcanorum conscios*”，皮兰在《原子》中亦曾

称颂伽利略和卡诺 (Carnot) 这样的人拥有“极度的感知相似性的能力”。休谟称所有推理不管建立在相似还是类似的基础上，重要的是认识能力，穆勒(Mill)也曾有类似表述。比较解剖学(Vicq d' Azyr首创这一名称)和比较物理学(马赫用语)，正是人们不倦探究相似性的具体例证。

<sup>10</sup> *Revue Philosophique*, 33 (1892).

<sup>11</sup> 乔治·雷尼 (George Rainey) 多年以前就清楚地掌握了这条一般原理，并且作了如下表述：“如果以为在有生命的生物身上，一种力的存在可以产生完全是物理动因所能产生的后果，这是不合理的，特别是许多情况下根本就达不到此目的。事实正相反，只有力与力共同作用才能达到目的。”[关于人工演算，*Quart. J. Micr. Sci. (Trans. Micr. Soc.)*, 6, 1858, 49](乔治·雷尼博学多识、有独创性，曾任圣托马斯分校解剖学示教讲师；他从事这份脚踏实地的职业一直到老，许多从前的学生都非常爱戴他)。

<sup>12</sup> 在这方面他受到了苏格拉底的指责，见《裴多篇》。参见麦克斯韦 (Maxwell) 的“物理学家的阿纳克萨哥拉”，*哲学杂志*(4)，46 (1873)，453-60。

<sup>13</sup> *Ektropismus oder die physikalische Theorie des Lebens*(莱布尼兹，1810)。

<sup>14</sup> 王尔德讲座，*Nature*，1908年3月12日；出处同上，1900年9月6日；*Aether and Matter*，P288，亦参见 Kelvin，*Fortnightly Rev.* (1892)，P.313。

<sup>15</sup> 生命丰度，*Proc. Roy. Soc. Dublin*，7 (1890)；*Scientific Essays* (1915)，60页以下。

<sup>16</sup> 哲学家无人否认物理过程占据了自然进程的一部分。亚里士多德(抑或 *De Mundo* 的作者)甚至宣称在绝大多数自然的力学活动中都可以看见上帝神圣的属性。

<sup>17</sup> J.H.Fr Papillon，*现代哲学史和某些自然科学发展的关系*，I (1876)，300。

<sup>18</sup> 动物细胞具有的究竟是一层细胞膜还是质膜或者限制带 (*zona*

*limitans*), 曾被认为极端重要, 早期斯旺 (Schwann) 的细胞说和麦克斯·舒尔茨 (Max Schultze) 等人的细胞质说的争议焦点之一正在于此。

- <sup>19</sup> Dujardin 关于细胞质 (或如他所称的原生质) 的最早的论点之一为细胞质不是一种液体; 倚重这个事实说明细胞质是有生命的或者说是有机构造。
- <sup>20</sup> 这是一个重大主题。1886年玻尔兹曼在阐述热力学第二定律时, 宣称在生存和世界的发展中最成问题的是可用能量。参看洛特卡 Lotka, “The Energetics of Evolution”, *Proc. Nat. Acad. Sci* (1922), p.147。

## 第二章 关于大小

- <sup>1</sup> 同样, 格列佛的半品脱葡萄酒是小人国的1桶, 这是按既定比例, 即1728个半品脱或108加仑等于格到佛的1桶。但是塞尔伯恩的吉尔伯特·怀特 (Gilbert White of Selborne) 居然不明白对于小人国的居民来说如此显而易见的道理; 他看到一种长腿的小鸟长脚鹬, 132克重, 腿长20厘米, 他就认为体重2千克的火烈鸟腿长应为3米, 这样两者比例才相当。但我们很清楚, 由于这两种鸟的体重比为1:15, 因此腿长之比 (或其他线形维量之比) 应是这些数字的立方根, 约为1:2.5。按照这个比例, 火烈鸟的腿长应在50厘米左右, 这个数字才符合实际。
- <sup>2</sup> 斯威夫特 (Swift) 非常关注大小的算术方面, 但对其物理层面则只字未提。参见摩根 (De Morgan), 关于小人国, “N.and Q. ”, VI.p123-125, 1858。关于相对大小, 亦参见柏克莱 (Berkeley), *新视角理论漫谈*, 1709。
- <sup>3</sup> 在万有引力理论发展初期, 有一个观点风行一时, 认为引力的作用“与物体内部固体物质的数量成比例, 而不是像一般力学作用与物体的面积成比例; 因此, 引力作用不只是纯粹的物理过程”。Colin Maclaurin, *关于牛顿爵士的物理发现*, IV, 9。

- <sup>4</sup> James Thomson 教授从一个工程师的视角讨论这个问题“相似结构弹性、强度和稳定性之比较”，*Coll. Papers* (1912), p.361-72, *Trans. Inst. Eng. Scot.* (1876); A. Barr 教授亦有论述，出处同上 (1899)。亦参见 Rayleigh, *Nature*, 1915年4月22日; G. Greenhill 爵士“关于力学相似性”，*Math. Gaz.* (1916年3月), *Coll. Works*, VI, 300。从数学角度的论述，参见 (如) P. W. Bridgeman, *Dimensional Analysis* (第2版, 1931), F. W. Lanchester, *The Theory of Dimensions* (1936)。
- <sup>5</sup> Herbert Spencer, “地球的形态等”，*Phil. Mag.* 30 (1847), 194-6; *Principles of Biology*, 第2部分 (1864), p.123 以下。
- <sup>6</sup> 见 Pierre Prévost, *勒萨传记和作品简介* (1805)。George Louis Lesage, 1724年生于日内瓦，享年80，其中63年致力研究引力力学理论；见 W. Thomson (Lord Kelvin), “On the Ultramundane Corpuscles of Lesage”, *Proc. Roy. Soc. Edingb.*, 7 (1872), 577-89; *Phil. Mag.* 45 (1873), 321-45; 参见麦克斯韦, *大英百科全书*(9), “Atom” 词条, p.46。
- <sup>7</sup> 参见 W. Walton, “论大型动物和树木之弱化”, *Quart. J. Math.* 9 (1868), 179-84; L. J. Henderson, “生物学中的体积问题”, *Proc. Amer. Acad. Sci.* 2 (1916), 654-8; 等等。
- <sup>8</sup> *Discorsi e Dimostrazioni matematiche, intorno à due nuove scienze attenenti alla Mecanica ed ai Muovimenti Locali*; appresso gli Elzevirii (1638); 全集, Favoro 编, VIII, p.169 以下。Henry Crew 和 A. de Salvio 译本 (1914), p.130。
- <sup>9</sup> 因此沃纳评论道, 米开朗基罗和布拉曼特在巴黎的石膏建筑不可能像在罗马用石灰华造的那样大小。
- <sup>10</sup> 在当今这个盛行巨型建筑的时代, 克莱斯勒大厦和帝国大厦是最新的作品, 后者从它60米高的“系泊桩”基部算起, 有314.4米高。
- <sup>11</sup> 欧勒和拉格朗日 (约在1776-8) 首先揭示, 一根柱子在某一高度只会被压扁, 但如果更高则会因自重弯曲。参见欧勒, “De altitudine columnarum etc.”, *Acta Acad. Sci. Imp. Petropol.*

- (1778), p.163-93; G.Greenhill, “测定给定比例的树木生长的最高限”, *Proc. Camb. Phil. Soc.*4 (1881), 65; 以及 Chree 的文章, 出处同杂志, (1892)。
- <sup>12</sup> 同理, 麦秆在麦穗的重量下弯曲, 猫尾巴立起时也会弯曲——这不是因为它们“有弹性”, 而是由于它们超出了在垂直方向上保持稳定平衡的维量。但另一方面, 小猫长而尖的尾巴, 却可以竖得直直的。
- <sup>13</sup> 巨竹的茎干可以高达60米, 但它根部的直径不到40厘米, 这种比例和理论极限差不多。尤尔特 (A.J.Ewart), *Phil. Trans.*198 (1906), 71。
- <sup>14</sup> 参见 (特别) T.Petch, “On Buttress Tree-roots”, *Ann. R. Bot. Gdns, Peradeniya*, 11 (1930), 277-85。James Macdonald 有一篇有趣的文章“关于针叶树的形态”; *Forestry*, 6 (1931/2), 1和2。
- <sup>15</sup> *Trans. Zool. Soc.*, 4 (1850), 27。
- <sup>16</sup> 参见 A.Rauber, “Galieo über Knochenformen”, *Morph. Jb.*, 7 (1882), 327。
- <sup>17</sup> 尽管兰彻斯特说, 伟大的造物主“并没有被维量论缚住手脚”。
- <sup>18</sup> 这个比较不是很严格规整。比如, 我们没有考虑到锅炉钢板的厚度。
- <sup>19</sup> 以  $L$  代表船的长度,  $S$  为 (吃水) 面积,  $T$  为吨位,  $D$  为排水量; 假定它以速度  $V$  横穿大西洋。于是, 在两艘结构相似但大小不等的船之间进行比较, 我们已知  $L=V^2$ ,  $S=L^2=V^4$ ,  $D=T=L^3=V^6$ ; 同时,  $R$  (阻力)  $=SV^2=V^6$ ;  $H$  (马力)  $=RV=V^7$ ; 航程必备煤炭量  $C=H/V=V^6$ 。亦即, 用通常的工程术语来表示的话, 要把轮船横渡大西洋的速度提高1%, 则船长须增加2%, 吨位或排水量则须增加6%, 增加的煤炭耗量也是6%, 它的马力因而也就是锅炉容积增加7%。相应地, 其煤舱也该和船体同步增大, 但是锅炉增加的比例似乎超出了可能的空间比例。假定一艘汽船长120米, 2000吨, 1500千瓦, 船速26千米/小时, 那么相应的240米长的船应该能够达到船速37千米/小时 ( $1:2=26^2:37^2$ ), 吨位16000,

功率在18 750千瓦左右。这样的一艘船应当配备四个推进器而不是一个，每一个的推进力为45 00千瓦。(其他资料)参见W.J.Millar，“关于汽船最经济的航速”，*Proc. Edinb. Math. Soc.*7 (1889), 27-9; James R.Napier 爵士，“关于满载货轮在给定航程中最合算的航速”，*Proc. R. Phil. Soc. Glasg.*6 (1865), 33-8。

<sup>20</sup> 转抄并略作改动, Rameaux 和Sarrus, *Bull. Acad. Méd.*3 (1838-9), 1094-100。

<sup>21</sup> Carl Bergman, “Verhältnisse der Wärmeökonomie der Tiere zu ihrer Grösse”, *Göttinger Studien*, I (1847), 594-708 ——一篇非常有创意的论文。

<sup>22</sup> 各种哺乳动物每 24 小时的代谢活动大致如下:

	重量 (千克)	卡 / 千克
豚鼠	0.7	223
兔	2	58
人	70	33
马	600	22
大象	4 000	13
鲸	150 000	约 1.7

<sup>23</sup> 参见R.A.Davis 和G.Fraenkel, “The Oxygen-consumption of Flies during Flight”, *J. Exp. Biol.*, 17 (1940), 402-7。

<sup>24</sup> *Introduction to Entomology*, II (1826), 190。柯尔比 (Kirby) 和斯宾塞, 与许多学识不如他们广博的作者一样, 都对违反力学原理的所谓“大自然的奇迹”的通俗例证大感兴趣。他们认为如果一只白蚁大到像人一样, 它的洞穴就应该是“直径超过100米的宏伟的圆柱体”; 而某只闹哄哄的巴西昆虫如果和人长得一样大, 它的嗓门会响到令全世界侧耳, “和这些个昆虫比起来, 斯藤托耳 (Stentor) 就成了哑巴!” 这就是拟人论的简单推理, 也是童话故事的共有特点, 无视相似性的力学方面, 强调的只是几何学侧面。

<sup>25</sup> 跳蚤是非常聪明的跳跃者; 它来个背跃式、流线型, 用两条长长

- 的后腿飞身落地。参见 G.I. Watson , *Nature, Lond.* (1938 年 5 月 21 日)。
- <sup>26</sup> 这就是说, 每千克肌肉能够提供的能量, 以米/千克为度量单位, 所有动物都是一样的。这是当我们比较种类迥异的动物如昆虫和哺乳动物的肌力时需要满足的一个前提条件。
- <sup>27</sup> 博雷利, Prop. CLXXVII。Animalia minora et minus ponderosa majores saltus efficiunt respectu sui corporis, si caetera fuerint paria。
- <sup>28</sup> 今时今日, 跳高已经成了一项高度技巧性的活动。选手必须设法使自己的重心低于横杆, 同时身体再一点点地越过横杆。
- <sup>29</sup> 亦参见詹姆斯·伯努利, *De Motu Musculorum* (Basil, 1694); Chabry, “Mécanisme du saut”, *J. Anat., Paris*, 19 (1883); “Sur la longueur des membres des animaux sauteurs”, 出处同上, 21 (1885), 356; Le Hello, “De l’action des organes locomoteurs, etc.”, 出处同上, 29 (1893), 65~93, 等等。
- <sup>30</sup> “Recherches sur la force absolue des muscles des Invertébrés”, *Bull. Acad. R. Belg.* (3), 6, 7 (1883-4), 亦参见出处同上, ②, 20 (1865); 22 (1866); *Ann. Mag. N. H.* 17 (1866), 139; 19 (1867), 95。参见 M. Radau, “Sur la force musculaire des insectes”, *Revue des deux Mondes*, 64 (1866), p. 770。Strauss-Dürckheim 曾在他的 *Considérations générales sur l’anatomie comparée des animaux articulés* (1828) 对这个问题有过详细探讨。
- <sup>31</sup> Weber 兄弟 (*Mechanik der menschl. Gehwerkzeuge*, Göttingen, 1836) 首先提出腿部的摆动存在节律。后来有些作者 (如 Fischer) 曾质疑这一观点, 但尽管如此, 在特定的、大量的先决条件之下, 它仍然是基本正确的。
- <sup>32</sup> 所以大人国的居民步距有 9.1 米长, 而人的平均步距或者说是一小步, 只有 78 厘米, 前者为后者的 12 倍之多。
- <sup>33</sup> 摘自 Todd 的 *Cyclopaedia*, III, 443, 毕晓普 (John Bishop) 有趣的文章。

- <sup>34</sup> 小型赛马和高大的载重马相比,其“炮骨”不仅仅是相对长一些,而是甚至的确要长一点。
- <sup>35</sup> 这里可能还涉及到另一个因素。因为在曲腿、缩短腿长时,腿部重心靠近了支点即关节,所以肌肉可以运动得更快。毕竟我们明白钟摆论只是事实的一部分,只是对一个复杂现象的一次重要的初步猜测。
- <sup>36</sup> Mouillard, *L'empire de l'air; essai d'ornithologie appliquée à l'aviation* (1881); 译文见 *Annual Report of the Smithsonian Institution* (1892)。
- <sup>37</sup> 关于翼展和鸟类体重的关系,参见 Lendenfeld, *Naturw. Wochenschr.* (1904年9月), 译文见 *Smithsonian Inst. Rep.* (1904); 亦见 E.H.Hankin, *Animal Flight* (1913), 等等。
- <sup>38</sup> 关于扑翼次数,据说蜻蜓每秒 28 次,蜜蜂 190 次,家蝇 330 次; 参见 Erhard, *Deutsche Zool. ges. Verh.* 23 (1913), p.206。
- <sup>39</sup> 参见 C.J.van der Horst, “The Optics of the Insect Eye”, *Acta. Zool.* (1933), p.108。
- <sup>40</sup> 参见 R.Anthony, *C. R.* 69 (1919), 1174, 等。亦参见 A. Pütter, “Studien über physiologische Ähnlichkeit”, *Pfug. Arch. ges. Physiol.* 168 (1917), 209-46。
- <sup>41</sup> 根据组织学和解剖学细分,对表面积的增长有多种计算方法,参见 E.Babak, “Ueber die Oberflächenentwicklung bei Organismen”, *Biol. Zbl.* 30 (1910), 225-39, 257-67。
- <sup>42</sup> 研究者发现黄瓜的某些细胞长到“静止细胞”的 1.5 倍时会分裂。因此静止细胞、分裂细胞和子细胞的体积比为 1:1.5:0.75; 它们的面积是这些数字的 2/3 次幂,约为 1:1.3:0.8。所以面积/体积为 1:0.9:1.1, 非常近似。参见 F.T.Lewis, *Anat. Rec.* 47 (1930), 59-99。
- <sup>43</sup> 尽管整个卵细胞的体积没有增加,但这并不意味着它的活性细胞质始终未以储存物质的减少为代价得到增长。
- <sup>44</sup> 参见 P.G.Tait, *Proc. Roy. Soc. Edinb.* 5 (1866) 和 6 (1868)。

- <sup>45</sup> *Physiologische Notizen*(9) (1895), p.425。参见 Amelung, *Flora* (1893); Strasbürger, “Ueber die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgrösse”, *Histol. Beitr.* (5) (1893), p.95-129; R. Hertwig, “Ueber Korrelation von Zell- und Kerngrösse (Kernplasmarelation)”, *Biol. Zbl.* 18 (1903), 49-62, 108-19; G. Levi 和 T. Terni, “Le variazioni dell’indice plasmatico-nucleare durante l’intercinesi”, *Arch. Ital. Anat. Embriol.* 10 (1911), 545; 亦参见 E. le Breton 和 G. Schaeffer, *Variations biochimiques du rapport nucléo-plasmatique* (Strasbourg, 1923)。
- <sup>46</sup> *Arch. Entw. Mech.* 4 (1898), 75, 247.
- <sup>47</sup> E. G. Conklin, “Cell-size and Nuclear Size”, *J. Exp. Zool.* 12 (1912), 1-98; “Body size and Cell-size”, *J. Morph.* 23 (1912), 159-88。参见 M. Popoff, “Ueber die Zellgrösse”, *Arch. Zellforsch.* 3 (1909)。
- <sup>48</sup> 因此大狗和小狗的晶状体纤维是同样大小的, Rabl, *Z. Wiss. Zool.* 67 (1899)。参见 (特别) Pearson, “On the Size of the Blood-Corpuscles in Rana”, *Biometrika*, 6 (1909), 403。Thomas Young 博士观察到了这个现象: “血液的单个微粒并不随动物体型的同一变化率改变大小”, *Natural Philosophy* (1845年版), p.466; 列文虎克和斯蒂芬·黑尔斯在大约两百年前就已经觉察到这一点。实际上, 列文虎克对人体血球的大小非常有精辟的见解, 而且还惯常采用血球的直径——约0.8微米——作为比较标准。尽管血球的大小和动物的大小没有关系, 但是它们无疑与动物的活动有关; 已知懒惰的两栖纲动物的血球最大, 而鹿和其他敏捷的速度型动物血球最小。(参见 Gulliver, *P. Z. S.* (1875), p.474, 等)。这种相关性可以由血球表面氧的凝聚或吸附来解释, 正因为血球如此微小, 所以表面积的增加可以大大促进或强化这个过程。
- <sup>49</sup> Okada 和 Yonosuke, *Sci. Rep. Tôhoku Univ.* 3 (1928), 271-8.
- <sup>50</sup> 参见 P. Enriques, “La forma come Funzione della grandezza;

Ricerche sui gangli nervosi degli invertebrati”, *Arch. Entw. Mech.* 25 (1907-8), 655。

- <sup>51</sup> 尽管在不同动物之间, 细胞大小的区别要远远小于动物大小的差别, 比面积的区别也要小许多, 但是毕竟是存在一定区别的; 人们试图把这一点和某种需要联系起来, 即较大的动物有多细胞神经节, 其中的细胞需要一个更复杂的“交换系统”, 以便和更多的、无数的邻居保持相互联系。另一种解释是基于这样的事实, 即尽管所有哺乳动物的某些细胞始终处在分裂之中, 并且细胞的大小保持不变, 但有些细胞并不分裂, 尤其是神经节细胞, 它们只是不断生长, 于是细胞的大小成为生存期限的一个应变变量。参见 G. Levi, “Studi sulla grandezza delle cellule”, *Arch. Inta. Anat. Embriol.* 5 (1906), 291; 参见 A. Berezowski, “Studien über die Zellgrösse”, *Arch. Zellforsch.* 5 (1910), 375-84。
- <sup>52</sup> Boveri, *Zellenstudien*, “V: Ueber die Abhängigkeit, der Kerngrösse und Zellenzahl von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen” (Jena, 1905)。亦参见 (int.al) H. Voss, “Kerngrössenverhältnisse in der Leber etc.”, *Z. Zellforsch.* 7 (1928), 187-200。
- <sup>53</sup> 细胞核中所含的染色体数目影响甚至决定着细胞核的大小。像某些巨型月见草 (*Oenothera*)、报春花 (*Primula*) 和茄属 (*Solanum*) 植物, 其细胞核包含的染色体数目两倍于正常数, 而一种小型淡水甲壳纲动物剑水蚤 (*Cyclops*) 的矮种, 其数目只有通常的一半。细胞质然后随细胞核物质的数目变化, 于是整个细胞变得异常大或异常小; 在这些特例中, 我们看到在生物的大小与细胞的大小之间存在直接的联系。参见 (特别) R. P. Gregory, *Proc. Camb. Phil. Soc.* 15 (1909), 239-46; F. Keeble, *J. Genet.* 2 (1912), 163-88。
- <sup>54</sup> 阻力取决于微粒的半径、黏度和下降速度 ( $V$ ); 阻力要克服的有效重量取决于重力、微粒与环境的密度比以及微粒的体积 ( $r^3$ )。阻力 =  $krV$ , 有效重量 =  $kr^3$ ; 当这两者相等时, 即得出临界或终端速度,  $V \propto r^2$ 。

- <sup>55</sup> A.R.H.Buller 发现某种真菌（金钱菌 *Collybia*）的孢子大小为  $5\mu \times 3\mu$ ，下降速度为每秒0.5 毫米，更确切点说是每分钟30厘米；*Studies on Fungi* (1909)。
- <sup>56</sup> 参见 W.Krause, *Biol. Zbl.*1 (1881), 578; Flügel, *Meteorol. Ztschr.* (1881), p.321。
- <sup>57</sup> A Brief Description of Microscopical Observations...on the Particles contained in the Pollen of Plants; and on the General Existence of Active Molecules in Organic and Inorganic Bodies (伦敦, 1828)。亦参见 *Edinb. New Philosoph. J.*5 (1828), 358; *Edinb. J. Sci.*1 (1829), 314; *Ann. Sci. Nat.*14 (1828), 341-62; 等等。布朗运动对某些人而言，受欢迎程度不亚于莱布尼兹的单子论 (*theory of Monads*)，单子论曾经如此深入人心，广为传播，以至于即使在施旺的细胞说问世之后，Johannes Müller 和 Henle 仍把细胞叫作“有机单子”；参见 Emil du Bois Reymond, “Leibnizische Gedanken in der neueren Naturwissenschaft”, *Mber. Akad. Wiss. Berl* (1870)。
- <sup>58</sup> “细胞核” (nucleus) 首见于兰科植物的表皮中；但“这种小区，或者如同命名是所谓细胞的核，并不仅限于表皮”，等等。参见他的论文“Fecundation in Orchideae and Asclepiadae”, *Trans. Linn. Soc.*16 (1829-33)。
- <sup>59</sup> Carpenter, *The Microscope* (1862 版), p.185。
- <sup>60</sup> 见 *Poggendorf's Annalen*, 118 (1863), 79-94。这位著名人物的生平，见 *Naturwissenschaften*, 15 (1927)；亦参见 Sigmund Exner, “Ueber Brown's Molecularbewegung”, *S. B. Akad. Wien*, 56 (1867), 116。
- <sup>61</sup> Perrin, “Les preuves de la réalité moléculaire”, *Ann. Phys.* 17 (1905), 549; 19 (1906), 571。分子的碰撞事实上频繁到不可思议，我们看到的只是遗留的波动。
- <sup>62</sup> 要全面地、尽管仍然只是初步的了解，参见 J.Perrin, *Les Atomes*; Th.Svedberg, *Die Existenz der Moleküle* (1912); R.A.

Millikan, 电子 (1917); 等等。现代关于布朗运动的文献非常丰富 (爱因斯坦、皮兰、德布罗意、斯莫卢霍夫斯基和密立根撰写), 主要是因为该现象在确定原子的大小和电子电荷上的价值, 并且如 Ostwald 所述, 布朗运动为原子论提供了实验证据。

<sup>63</sup> 参见 R.Gans, “Wie fallen Stäbe und Scheiben in einer reibenden Flüssigkeit?” *Münchener Bericht* (1911), p.191; K.Przibram, “Ueber die Brown'sche Bewegung nicht kugelförmiger Teilchen”, *Wiener Bericht* (1912), p.2339; (1913), p.1895-1912。

<sup>64</sup> 正如麦克斯韦 1873 年在布拉德福德向英国科学促进会提出的, “没有比观察一窝蜜蜂更好的办法, 每一只蜜蜂都在四面乱飞, 而整个蜂群则要么静止, 要么在空中缓慢漂移。”

<sup>65</sup> 尽管如此, 这些看似随机的偏移仍然可能存在一定量的倾向或趋势; 参见 J.Brownlee, *Proc. Roy. Soc. Edinb.* 31 (1910-11), 262; F.H.Edgeworth, *Metron*, 1 (1920), 75; Lotka, *Elem. of Physical Biology* (1925), p.344。

<sup>66</sup> 这就是说, 微粒在任一方向上位移的均方, 与所花的时间成常比。参见 K.Przibram, “Ueber die ungeordnete Bewegung niederer Tiere”, *Pflüg. Arch. ges. Physiol.* 153 (1913), 401-5; *Arch. Entw. Mech.* 43 (1917), 20-27。

<sup>67</sup> 实际上得到证明的只是“纯粹的偶然性”主导着微小生物的运动。普拉日布莱姆还做过类似的观察, 纤毛虫只要不是过分密集, 它们通过孔洞从一根管到另一根管的扩展或弥散速度非常近似通常分子弥散的一般规律。

<sup>68</sup> *Phil. Mag.* (1890 年 4 月)。

### 第三章 细胞的形态

<sup>1</sup> 雨点一定是球形的, 否则不会有彩虹形成; 彩虹的上部最为明亮耀眼, 这个事实说明高处的雨点比低处的更圆也更小。所以小露珠比

- 大的更璀璨，说明前者也是更接近球形；参见 T.W.Backhouse , *Mon. Meterol. Mag.* (1879年3月)。水银的表面张力很高，水银珠也非常近似圆球形。
- <sup>2</sup> 或者更严格地说，除非它的厚度小于分子力作用范围的两倍。
  - <sup>3</sup> 由此可知泡的张力只取决于表面状况，而和膜的厚度无关。
  - <sup>4</sup> Laplace, *Mécanique Céleste*, Bk x, 补篇. *Théorie de l'action capillaire*, 1806。
  - <sup>5</sup> 就占地面积或容量而言，一个面可以“最小”，而不论是否平面。当肥皂膜形成于一个环的表面时，这时的膜面是占地面积最小的面。几何学家倾向于认为“最小的面”就是这些甚或一切平均曲率为零的面；其他的面只有就容量而言才有所谓最小，他们称之为“平均曲率恒定的面”。
  - <sup>6</sup> 拉格朗日用公式表述了在空间上一根给定的闭曲线界内填补最小面积的问题，但普拉托用他的肥皂膜解决了这个问题，所以广为人知的是“普拉托问题” (problem of Plateau)。
  - <sup>7</sup> “Sur la surface de révolution dont la courbure moyenne est constante”, *J. de Math.*, J.Liouville 编, 6 (1841), 309。参见 (特别) 麦克斯韦, “On the Theory of Rolling Curves”, *Trans. Roy. Soc. Edinb.* 16 (1849), 519-40; J.K. Wittemore, “Minimal Surfaces of Rotation”, *Ann. Math.* (2), 19 (1917); *Amer. J. Math.* 40 (1918), 69; Gino Loria, *Courbes planes spéciales, théorie et histoire* (Milan, 1930, 574页)。
  - <sup>8</sup> 见 *Liquid Drops and Globules* (1914), p.11。Robert Boyle 的方法与之几乎完全一样，只不过采用的是松节油。
  - <sup>9</sup> 在 Leduc, Herrera 和 Lillie 所做的实验中，在模拟生物形态的凝结结构中，它们也往往有同样明显的表现。
  - <sup>10</sup> 中桅帆被风鼓起时不是一个悬链曲面，但在纵切面上则都是悬链曲线；丢勒在老人眼睛下方的皱纹里绘制了完美的悬链曲线。有一个简单的实验，将一个小漏斗倒扣在另一个大漏斗中，用肥皂液润湿漏斗，然后将两者分开；两个漏斗之间产生的膜是一个垂直于漏

斗的悬链曲面。关于肥皂膜和固体边界成直角这个事实的此一例证以及其他几何例子，参见 Mary E. Sinclair, *Annals of Mathematics*, 8 (1907)。

- <sup>11</sup> 这个曲线和打结的弹性曲线很相似，但它的轴在曲线的另一侧。在本书第一版中节曲面被倒置，其他人，包括麦克斯韦本人在大英百科全书（第9版）“毛细引力”词条中也曾犯过同样错误。
- <sup>12</sup> 有关面积或容积给定时，圆形和球形是最小界面的内容，参见 Jacob Steiner, “Einfache Beweise der isopermetrischen Hauptsätze”, *Berlin. Abhandlungen* (1836), p.123-32。
- <sup>13</sup> 同质性和对称性这两个必要条件实在少见，球形的生物也只有到结构简单的物质中去找。漂游（或浮游）的鱼卵、红藻的孢子、墨角藻 (*Fucus*) 或鞘藻 (*Oedogonium*) 的卵球、无隔藻 (*Vaucheria*) 细胞中逸出的浆块，都是出现在我们脑海中的实例。
- <sup>14</sup> Rayleigh, “On the Instability of Fluid Surfaces”, *Sci. Papers*, 3, 594。
- <sup>15</sup> 参见 E. Tylor, *Phil. Mag.* 16 (1933), 504-18。
- <sup>16</sup> 参见 F. Savart, “Sur la constitution des veines liquides lancées par des orifices, etc.”, *Ann. Chimie.*, 53 (1833), 337-86。Rayleigh, “On the Instability of a Cylinder of Viscous Liquid” 等, *PhilMag.* (5), 34 (1892), 或 *Sci. Papers*, 1, 361。亦见 Larmor, “On the Nature of Viscid Fluid Threads”, *Nature, Lond.* (1936年7月11日), p.74。
- <sup>17</sup> 我们看到蛛网上密布着清晨的露珠，其实露水并非单纯由水组成，而是混杂有交叉蛛丝黏性的胶液；蛛网的弧边上如果有露珠的话，也是很少几颗。见 F. Strehlke, “Beobachtungen an Spinnengewebe”, *Ann. Phys.*, *Lpz.* 40 (1937), 146。
- <sup>18</sup> Felix Plateau 推荐采用负重的线或铅垂线，将它慢慢地从一罐水或油中拉出来；*Phil. Mag.* 34 (1867), 246。
- <sup>19</sup> J. Blackwall, *Spiders of Great Britain* (Ray Society, 1859), p.10; *Trans. Linn. Soc.* 16 (1833), 477。关于蛛网的强度和弹性，

- 见 J.R.Benton , *Amer. J. Sci.*24 (1907), 75-8。
- <sup>20</sup> *Lehrbuch von der Pflanzenzelle*, p.71 ; 参见 Nägeli, *Pflanzenphysiologische Untersuchungen (Spirogyra)*, III, 10。
- <sup>21</sup> 每当液流碎裂为液滴, 中间的小液珠总是非常有序美观。所以当肥皂泡破裂时会向四周喷溅出一阵液滴, 有时这些液滴完全一样, 但更多时候则是大小不等、错落有致。至于外力震动如何促使细丝或细流破碎, 使之成为规则的液滴, 有时甚至更复杂, 则是另外一码事, 但同样很重要。
- <sup>22</sup> 参见 R.Chambers , *Colloid Chemistry, Theoretical and Applied* (1928), II, 24 章; 及 *Ann. Physiol.*6 (1930), 234; 等等。
- <sup>23</sup> *A Study of Splashes* (1908), p.38 , 等; 还有 *Proc. Roy. Soc.* (1876-82) 和 *Phil. Trans.A* (1897, 1900) 中的各种文章。
- <sup>24</sup> 这幅图片要感谢麻省理工学院 Harold E.Edgerton 先生的帮助。它展示的是牛奶滴进一薄层牛奶引起的飞溅场景; 图上方可以看到紧随第一滴牛奶落下的第二滴牛奶。曝光时间为 1/50 000 秒。
- <sup>25</sup> 参见 *A Study of Splashes*, p.17 , 77。同样的现象在船桨击水时常可以看得更清楚。船桨拍击起伏的水面激起一股强劲的水流, 然后水花四溅, 飞溅现象连续不断、美观清晰。
- <sup>26</sup> 当飞溅发生在一个电场之中, 同一现象有各种各样的变形, 产生的液滴量要多得多——这都是由于液面带电处在普遍的不稳定状态; 在关于这个主题的侧面项研究中或许存在和生物形态更多的相似性。参见 J.Zeleny , *Phys. Rev.*10 (1917); J.P.Gott , *Proc. Camb. Phil. Soc.*31 (1935), 等等。
- <sup>27</sup> 在某些来源于冰川的制砖用黏土上, 我们不时可以发现硬硬的圆环, 上面还有一个同样坚硬的、圆圆的或者扁平的小球。我们可以精确地模拟这种现象, 只要把大颗水珠泼溅在光滑、干燥的细沙面上。圆环显然对应着溅起的凹陷, 而小球 (或内中的水) 则对应于中间升起的水柱。
- <sup>28</sup> 见 *A Study of Splashes*, p.54 。
- <sup>29</sup> 在飞溅与泡的爆裂之间, 没有或者只有很细微的差别。月亮上的

凹坑可以和它们相比，也能用它们来解释。

<sup>30</sup> Helmholtz, *Berl. Mber.* (1868), p.215-28 ; Kirchhoff, *Crelle's J.*70 , p.289-98 ; 71 (1869-70), 237-73.

<sup>31</sup> W.Thomson , *Proc.Roy.Soc.Edinb* . 6 (1867), 94.

<sup>32</sup> 见 A.Overbeck , “Ueber discontinuierliche Flüssigkeitsbewegungen”, *Wiedemann's Annalen*, II, 1877; W.Bezold , “Ueber Strömungsfiguren in Flüssigkeiten”, 出处同上, XXIV (1885), 569-93; P.Czermak , 出处同上, 50 (1893), 329.

<sup>33</sup> 船舶、鸟类和飞机身上都可以感觉到类似落滴后部遇到的摩擦阻力,后者往往会产生减速的涡旋。通过这样那样的方法可以将摩擦阻力最小化,本例中,随着落滴稀释,阻力会自然而然地越来越小。

<sup>34</sup> J.J.Thomson 和 H.F.Newall , “On the Formation of Vortex-rings by Drops”, *Proc. Roy. Soc.*39 (1885), 417-36; Emil Hatschek, “On Forms Assumed by a Gelatinising Liquid in Various Coagulating Solutions”, 出处同上, A, 94 (1918), 303-16.

<sup>35</sup> A.Pascher , *Medusachloris phiale*, *Biol. Zbl.*37 (1917), 421-9.

<sup>36</sup> 特别见 Rayleigh, *Phil. Mag.*34 (1892), 145, 他把普拉托的研究推进了不少。亦参见 G.I.Taylor , *Proc. Roy. Soc. A* , 146(1934), 501; S.Tomotika , 出处同上, 150 (1935), 322; 等等。

<sup>37</sup> 参见 Dewar, “On Soap-bubbles of Long Duration”, *Proc. Roy. Inst.* (1929年1月19日)。

<sup>38</sup> 有一个情况我们未曾予以特别关注,但它在生物学上又是值得引起注意的,即细胞或滴悬浮在密度不等的液体中,比方说在一种存在表面聚合作用的液体(如海水)的上层,这样就会形成一个平稳的密度梯度。这时,通常为球形的滴会变扁成椭圆形,它的最大表面曲率出现在周围液体密度同它的密度相等的层面上。滴的截面形状并非真正的椭圆或卵形,而是一个有点复杂的四次曲面(Rice, *Phil. Mag.*1915年1月)。还有一个更常见的例子也值得生物学家好好研究,那是(比如)处在一个均匀力场中的气泡。它会在力线

方向上延展或拉长，从原先的球面连续变换为一个回转椭球面。

<sup>39</sup> 事实上，任何各向异性的黏滞，即使  $T$  是均匀的，也类似于不黏、 $T$  各向异性的情况，而且两者难以分辨。

<sup>40</sup> 见 *Silliman's J.* 2 (1820), 179。

#### 第四章 组织和胞团的形态

<sup>1</sup> 见麦克斯韦著名的词条“Capillarity”，*Encyclopaedia Britannica* 第9版，由 Lord Rayleigh 在第10版中修订过。

<sup>2</sup> 泡在较明显的特性之外还有许多美妙的特点。例如，一个漂浮的泡总是球体的一部分，但绝不会超过球体的一半；实际上它总是还要小一点，而且一个非常小的泡要比半球小得多。另外，当我们吹泡泡时，它的厚度和直径的平方成反比；当泡的直径从2厘米扩大到3厘米时，泡会薄上150倍。实际计算时还必须考虑到膜或薄膜两面的张力问题。

<sup>3</sup> 尽管如此，只要水面上沾染了薄薄的一层油膜，则油珠就可以漂浮在上面了。见 Rayleigh 关于泡沫的文字，*Collected Works*, III, 351。

<sup>4</sup> 参见普拉托，*Collected Works*, III, p.366。

<sup>5</sup> *Collected Works*, I, 309。

<sup>6</sup> J.H.Priestley, “Cell-growth...in the Flowering Plant”, *New Phytol.* 28 (1929), 54-81。

<sup>7</sup> E.F.F.Chaldni, *Traité d'acoustique* (1809), p.127。

<sup>8</sup> 参见 Dewar, “Studies on Liquid Films”, *Proc. Roy. Inst.* (1918), p.359。

<sup>9</sup> Ernest Lamarle, “Sur la stabilité des systèmes liquides en lames minces”, *Mém. Acad. R. Belg.* 35, 36 (1864-7)。

<sup>10</sup> 1897年 Conklin 在一篇关于履螺的文章 (*J. Morph.* 13, 1897) 这样称谓。它是 Rabl 的 *Querfurche* (*Morph. Jb.* 5, 1879); O.Hertwig 的 *Polarfurche* (*Jena Z. Naturw.* 14, 1880); Rauber 的

*Brechungslinie* (Neue Grundlage zur Kenntniss der Zelle, *Morph. Jb.*8, 1882); T.H.Morgan 的 *crossline* (1897)。

<sup>11</sup> *Lectures on the Physiology of the Plant* (Oxford, 1887), p.460, 等等。

<sup>12</sup> 参见 J.H.Priestley, *Biol. Rev.*3 (1928), 1-20; U.Tetley, *Ann. Bot.*50 (1936), 522-57; 等等。

<sup>13</sup> A.P.P.Bonanni, *Ricreations dell'occhio e della mente, nell'Osservazione delle Chioccioline*, Roma, 1681.

<sup>14</sup> 以下是我们谈到的致密组合原理的诸多严谨推论之一。一圆被六个相似的圆围绕, 它们再被一个半径三倍于它们的大圆包容, 组成一个在等级上可以说是紧随小圆之后的单位。一粒圆圆的豌豆或弹丸可以穿过相当于自身大小的洞眼, 但是这一组豌豆或弹丸却无法穿过一根直径小于自身直径三倍的管子。在面对一个小一点的洞眼时, 致密组合的弹丸中间没有了运动的余地。参见 K.Takahasi, *Sci. Pap. Inst. Phys. Chem. Res. Tokyo*, 26 (1935), 19。

<sup>15</sup> James Thomson, "On a Changing Tessellated Structure in Certain Liquids", *Proc. Glasg. Phil. Soc.* (1881-2); *Coll. Papers*, p.136 —— M. Bénard 并不熟悉这篇文章, 但可见 Bénard 后来在 *Ann. Chim.* (1911年12月) 中的评注。

<sup>16</sup> H. Bénard, "Les tourbillons cellulaires dans une nappe liquide", *Rev. gén. Sci. pur. appl.*12(1900); 1261-71, 1309-28; *Ann. Chim.* (7), 23(1901), 62-144; 出处同上(1911)。Quincke 很久以前就看到了同样的现象: *Ann. Phys.*139(1870), 28。希恩图形 (figures of de Heen) 是一个类似的电气现象: 参见 P.de Heen, "Les tourbillons et les projections de l'éther", *Bull. Acad. Belg.* (3), 57(1899), 589; A.Lafay, *Ann. Phys.*(10), 13(1930), 349-94。人们还经常从数学角度研究这些产生六边形图案的不同现象: 参见 Rayleigh, *Phil. Mag.*32(1916), 529-46; *Coll. Papers*, VI, 48; 以及 Pellew 和 R.V.Southwell, *Proc. Roy. Soc. A*, 176(1940), 312-43。六边形是一种独特的稳定形态, 但未必是最简单的, 只

- 有通过实验我们才知道在无限制的范围内六边形是持久不变的。
- <sup>17</sup> 在某些热带蜂的蜂巢中，六边形的构造不够完美，巢室和圆柱相去不远。它们层叠排列，只是被小的蜡柱隔开而不是相互接触，巢室的底座是球面的一部分。它们和普通蜂窝的区别正如簇生的珊瑚之于大块的珊瑚。参见 Leonard Martin, “Sur les Mélipones de Brésil”, *La Nature* (1930), p.97-100。
- <sup>18</sup>  $120^\circ$ 的二面角实际上是本质， $109^\circ$ 的米拉尔迪角等等是几何学的结果。参见 G. Césaro, “Sur la forme de l’avéole de l’abeille”, *Bull. Acad. Belg. Cl. Sci.* (1920), p.100。
- <sup>19</sup> 特别参见晶体学家 Haüy: “Sur le rapport des figures qui existe entre l’avéole des abeilles et le grenat dodécaèdre”, *J. hist. naturelle*, 2 (1792), 47。
- <sup>20</sup> Ed. Mardrus, XV, 173.
- <sup>21</sup> 这根据的是“齐诺多热斯定理”(theorem of Zenodorus)。帕普斯以“经济”作为指导原则与众不同。因为与 Hero 的法术一样，这意味着帕普斯的头脑中对最小原理有着非常清晰的认识，该原理最后演变为最小作用量原理，指引着18世纪的物理学。拉格朗日(仿费马)概括了这一原理，促使哈密尔顿(Hamilton)和麦克斯韦进行研究，波动力学近来的发展再次涉及这部分内容。
- <sup>22</sup> *Kepleri Opera omnia*, Fritsch 编 (1864), V, 115。122。178; VII, p.719; Swammerdam, *Tractatus de apibus* (观察作于1673年)。
- <sup>23</sup> “Obs. sur les abeilles”, *Mém. Acad. R. Sci.* (1712), 1731, p.297-331。Sir C. Wren 很久以前就用“透明的蜂巢”；他在信中提到了这个赏心悦目的、有价值的发明。见 S. Hartlib 的 *Reformed Common-Wealth of Bees* (1655)。
- <sup>24</sup> “令人称奇的是，这些角度的确定经过很多几何集合的力的考验。但是最终蜜蜂们对此了解甚多，并且它们荣耀的超越部分是对该方法的破坏。应该追溯到一个无穷尽的神灵，这神灵按着他的命令，使它们盲目行动，而不是给予它们能依靠自己的智慧。这些智慧就

- 是我们的理由。” *Histoire de l'Académie Royale* (1739), p.35。
- <sup>25</sup> Colin Maclaurin, “On the Bases of the Cells wherein the Bees Deposit their Honey”, *Phil. Trans.* 42 (1743), 561-71; 亦见摘要, 8 (1809), 709-13; 这是马克劳林的特色, 他把几何方法用到几乎每一件事情上, 甚至是关于流数的书或是关于行星旋转均衡的著名实验。亦参见 Lhuiller, “Mémoire sur le minimum du cire des alvéoles des Abeilles, et en particulier sur un *minimum minimorum* relatif à cette matière”, *Nouv. Mém. Acad. Berl.* 1781 (1783), p.277-300。参见 Castillon, 出处同上 (评 Lhuiller); 还有 Ettore Carruccio, “Notizie storiche sulla geometria delle api”, *Period. Mat.* (4), 16 (1936), 35-54。
- <sup>26</sup> Leslie Ellis, “On the Form of Bees' Cells”, *Mathematical and other Writings* (1863), p.353; J.W.L. Glaisher, *Phil. Mag.* (4), 46 (1873), 103-22。
- <sup>27</sup> 对所有这一切, Heinrich Vogt 有充分说明, 部分是通过巢室内部铸模的方法, 正如 Castellan 一百年前的做法。见 Vogt 著名的关于 “Geometrie und Oekonomie der Bienenzelle” 的文章, *Festschrift Universität Breslau* (1911), p.27-274。
- <sup>28</sup> (特别) 参见 H. Gontarsi, “Sammelleistungen von Bienen aus vergrößerten Brutzellen”, *Arch. Bienenk.* 16 (1935), 7; A. Ghetti, “Celli ed api più grandi”, *IV Congresso nazion. della S. A. I.* (1935)。
- <sup>29</sup> *物种起源*, 第八章 (第 6 版, p.221)。K. Müllenhoff 曾对各种蜜蜂、大黄蜂、群居黄蜂的巢室作过描述和仔细的研究: *Pflüg. Arch. ges. Physiol.* 32 (1883), 589。但是他的许多有趣的结论过于复杂、一言难尽。关于各种巢穴的图形, 见 (比如) von Bttel-Reepen, *Biol. Zbl.* 33 (1903), 4, 89, 129, 183。
- <sup>30</sup> 达尔文有一个大致相同的观点, 虽然他更多偏重蜜蜂的本能或自觉意识。因此, 当他注意到某些半成品的巢壁是一面凹进、另一面凸出, 当交付蜂群使用了一段时间后就会变得非常平整时, 他说

道：“因为墙板薄到极点，所以蜜蜂显然不可能通过啃咬凸面使巢壁变平；我猜想蜜蜂这时是站在反面推，然后把温暖的具有可塑性的蜂蜡弯成（我试过这易如反掌）合适的平面隔断，然后再把它弄平。”Huber认为巢室内外有别正是蜜蜂智慧的明证；实际上它是一个直接反证。虽然当环境和位置变化时巢室也会有所不同，但是在蜂巢的广大区域内巢室是极其规则的，这种规律性未被任何个体差异所悖逆，这正是巢室惊人的力学特征。

<sup>31</sup> *Penny Cyclopaedia* (1835) 中“Bees”词条这么记载；G.H. Waterhouse在一篇文章 [*Trans. R. Ent. Soc. Lond.* 2 (1864), 115] 中这么阐述，达尔文从中获益匪浅。Waterhouse揭示，蜜蜂面对一块蜂蜡时，它们在里面营造的洞穴仍然是半球形的，或者造成管柱状；但是并置的巢室其界壁被压扁，形态类似棱柱。

<sup>32</sup> Victor Willem, “L’architecture des abeilles”, *Bull. Acad. R. Belg.* (5), 14 (1928), 672–705.

<sup>33</sup> Buffon, *Historie naturelle* (Paris, 1753), IV, 99。Bonnet批评布丰的解释，理由是他的说明不够完整；因为布丰没有考虑到米拉尔迪锥体。不少人在他的假说中发现了渎神言论，有些人摒弃这些假说的理由是“哲学上的荒诞不经是最难辩驳的”；参见 W. Smellie, *Philosophy of Natural History* (Edinburgh, 1790), p. 424。

<sup>34</sup> 有关蜂巢的文章不计其数，见 John Barclay 等人 *Ann. Phil.* 9, 10 (1817)；Henry Lord Brougham, *Dissertations...connected with Natural Theology*, app to Paley’s Works (1839), I, 218–368；C. R. Acad. Sci., Paris, 46 (1858), 1024–9；*Tracts, Mathematical and Physical* (1860), p. 103–21, 等；E. Carruccio, “Note storiche sulla geometria delle api”, *Period. Mat.* (4), 16 (1936), P. 20；G. C é saro, “Sur la forme de l’alvéole des abeilles”, *Bull. Acad. R. Belg.* (10 Avril 1929)；Sam. Haughton, “On the Form of the Cells made by Various Wasps and by the Honey-bee”, *Proc. Nat. Hist. Soc. Dubl.* 3 (1863), 128–40；*Ann. Mag. Nat. Hist.* (3), 11 (1863), 415–

29; A.R. Wallace, "Remarks on the Foregoing Paper", 出处同上; J.O. Hennum, *Arch. Math. Vidensk.*, Christiania, 9(1884), 301; F. Huber, *Nouv. obs. sur les abeilles*, 2(1814), 475; F.W. Hultmann, *Tidsskr. Math.*, Uppsala, 1(1868), 197; John Hunter, "Observations on Bees", *Phil. Trans.* (1792), p. 128-95; Jacob, *Nouv. Ann. Math.* 2(1843), 160; G.S. Klügel, "Mathem. Betrachtungen üb. d. kunstreichen Bau. D. Bienenzellen", *Hannoversches Mag.* (1772), p. 353-68; Léon Lalanne, "Note sur l'architecture des abeilles", *Ann. Sci. Nat. Zool.* (2), 13(1840), 358-74; B. Powell, *Proc. Ashmol. Nat. Hist. Soc.* 1(1844), 10; K.H. Schellbach, *Mathem. Lehrstunde: Lehre v. Grössten u. Kleinsten* (1860), p. 35-7; Sam. Sharpe, *Phil. Mag.* 4(1828), 19-21; J.E. Siewart, "Die Mathematik im Dienste d. Bienenzucht", *Schw. Bienenzeitung*, 3(1880); O. Terquem, *Nouv. Ann. Math.* 15(1856), 176; C.M. Willick, "On the Angle of Dock-gates and the Bee's Cell", *Phil. Mag.* (4), 18(1859), 427; C.R. 51 (1860), 633; Chauncy Wright, *Proc. Amer. Acad. Arts Sci.* 4(1860), 432.

<sup>35</sup> Sir W. Thomson, "On the Division of Space with Minimum Partitional Area", *Phil. Mag.* (5), 24 (1887年12月), 503-14; 参见 *Baltimore Lectures* (1904), p. 615; *Molecular Tactics of a Crystal* (Robert Boyle Lecture, 1894), p. 21-5.

<sup>36</sup> 开尔文首先描述了平面的十四面体; 后来他又展示了这个图形是怎样弯曲自己的面和边以求达到最小面积的。

<sup>37</sup> F.T. 刘易斯, "The Typical Shape of Polyhedral Cells, in Vegetable Parenchyma, and the Restoration of that Shape Following Cell-division", *Proc. Amer. Acad. Arts Sci.* 58(1923), 537-52, 以及其他文章。(特别) 亦见 J.W. Marvin, "The Aggregation of Ortho-tetrakaidekahedra", *Science*, 83(1936), 188; E.B. Matzke, "An Analysis of the Orthotetrakaidekahedron", *Bull. Torrey Bot. Cl.* 54 (1927),

- 341-8。Delft 的 Van Iterson 教授告诉我天冬草 (*Asparagus sprengeri*) (一种常见的温室植物) 是发现十四面体细胞的好对象。
- <sup>38</sup> 参见 Cecil H.Desch, “The Solidification of Metals from the Liquid State”, *J. Inst. Met.*22 (1919), 247。
- <sup>39</sup> J.W.Marvin, “The Shape of Compressed Lead-shot, etc.”, *Amer. J. Bot.*26 (1939), 280-8; “Cell-shape Studies in the Pith of Eupatorium”, 出处同上, p.487-504。
- <sup>40</sup> R.H.Woods, “On a Physical Theorem Applied to Tense Membranes”, *J. Anat. Lond.*26 (1892), 362-71。Haughton 在动物中曾尝试对子宫壁的张力以及子宫壁肌肉的厚度变化进行类似的研究。
- <sup>41</sup> 这符合 Knohl 测定的正常压力值 (收缩期), 比率为 1 : 6.8。
- <sup>42</sup> *Essays*, Owen 编 (1861), I, 134。Keats 对这个课题相当感兴趣。见他的笔记, M.B.Forman 编 (1932), p.7; 参见 Sir Wm Hale-White 的文章 “Keats as a Medical Student”, 发表于 *Guy's Hosp. Rep.*73 (1925), 249-62。
- <sup>43</sup> 参见 Cecil D.Murray, “The Physiological Principle of Minimal Work, in the Vascular System, and the Cost of Blood-volume”, *Proc. Nat. Acad. Sci., Wash.*12 (1926), 207-14; “The Angle of Branching of the Arteries”, *J. Gen. Physiol.*19 (1926), 835-41; “On the Branching-angles of Trees”, 出处同上, 10 (1927), 725。
- <sup>44</sup> 语出 Dr F.H.Pike, 为 C.D.Murray 引用。
- <sup>45</sup> 参见 A.W.Volkman, *Die Haemodynamik nach Versuchen* (Leipzig, 1850); G.Schwalbe, “Ueber...die Gestaltung des Arterien-system”, *Jena. Z. Naturw.*12 (1878), 267; W.Hess, “Eine mechanisch bedingte Gesetzmässigkeit im Bau des Blutgefäß systems”, *Arch. Entw. Mech.*16 (1903), 632; “Ueber die peripherische Regulierung der Blutzirkulation”, *Pflüg. Arch. ges. Physiol.*168 (1917), 439-90; R.Thoma; “Die mittlere

Durchflussmengen der Arterien des Menschen als Funktion des Gefässradius”, 出处同上, 189, 282-310, 193, 385-406 (1921-2); E.Blum, “Querschnittsbeziehungen zwischen Stamm u. Ästen im Aretriensystem”, 出处同上, 175 (1919), 1-19。

<sup>46</sup> 引自 R.Thoma。

<sup>47</sup> 关于心脏和动脉的功能, *Phil.Trans.* (1809), p.1-31; 参见 (1808), p.164-86; *Collected Works*, I (1855), 511-34。Volkmann, E.H.Weber 和 Poiseuille 的此类文章传送的是同样道理; 参见 Stephen Hales 的 *Statical Essays*, II, *Introduction*: “特别考虑到它们 (即动物的身体) 是由无数管道组建的连续迷宫, 液体在内中不尽循环, 有些高速有力, 有些则速度要慢一些, 程度不等。”甚至 Leonardo 也要借用流体动力学的知识解释心脏瓣膜和血液的涡状旋流; 参见 J.Playfair McMurrich, *L. da Vinci, the Anatomist* (1930), p.165; 等等。上述情况的生理学层面变得有多复杂从上面引用的 Thoma 的论文可见一斑。

<sup>48</sup> 在一篇题为 *Principia pro motu sanguinis per arterias determinando* (*Op. posth.* 11 (1862), 814-23)。

<sup>49</sup> “大小”是欧文编书时修订, 似乎很有道理。

<sup>50</sup> 因为错误测定毛细血管内压力的下降, 人们曾以为泊肃叶定理不适用; 但 Krogh 最近的研究改变了或者有助于改变这种矛盾 (*Anatomy and Physiology of the Capillaries*, 耶鲁大学出版社, 1922)。

<sup>51</sup> 参见 C.D.Murray, 在前注引用的书中, p.211。

## 第五章 针突和针突状骨骼

<sup>1</sup> 在 H.C.Sorby 给地质学会的呈文 (*Proc.Geol.Soc.* 1879, p.56-93) 中有大量关于甲壳和其他有机产物的化学成分及矿物结构的资料; 但 Sorby 没有认识到与“有机”物或者胶体物质 (不论有否生命) 的组合涉及到一组新的纯粹的物理现象。

- <sup>2</sup> Julien Vesque, "Sur la production artificielle de cristaux d'oxalate de chaux semblables à ceux qui se forment dans les plantes". *Ann. Sci. Nat. (Bot.)* (5), 19 (1874), 300-13.
- <sup>3</sup> 参见 Kölliker, *Icones Histologicae* (1864), p.119 等。
- <sup>4</sup> 有时它们只有一根光轴,但这种情况很罕见。W.J.Schmidt, *Arch. Entw. Mech.* 51 (1922), 509-51。
- <sup>5</sup> 在 Robert Irvine 和 Sims Woodhead 一篇关于 "Secretion of Carbonate of Lime by Animals" (*Proc. Roy. Soc. Edinb.* 15, 308-16; 16, 324-51, 1889-90) 的有趣论文中 (P.351), 断言 "不论何种形态的钙盐都只会沉积在惰性的生命组织中"。
- <sup>6</sup> 凿船贝 (*Teredo*) 的管壳没有丝毫有机物的迹象,而是纯由不规则的棱柱状晶体组成,整个结构 "同我们在薄石片上看到的方解石的细密纹理一模一样" (Sorby, *Proc. Geol. Soc.* 1879, p.58)。这对完全形成于动物有机物质外层的甲壳而言是一个例外。
- <sup>7</sup> 参见 Pouchet 和 Chabry, *C. R. Soc. Biol., Paris* (9), 1 (1889), 17-20; *C. R. Acad. Sci. Paris*, 108 (1889), 196-8。
- <sup>8</sup> 参见 Heron-Allen, *Phil. Trans. B*, 206 (1915), 262。
- <sup>9</sup> Leduc 的人工产物多半是这样形成的,把重金属盐类或碱土加到溶液内,形成一层 "沉淀膜" ——如同我们把硫酸铜注入氰亚铁酸溶液中出现的情形。参见他的 *Mechanism of Life* (1911), 第 5 章,其中旁征博引了其他许多有关 "生物形态的人工产物" 的内容。和勒迪克的实验关系密切的还有 Denis Monnier 和 Carl Vogt 的实验, "Sur la fabrication artificielle des formes des éléments organiques", *J. Anat., Paris*, 18 (1882), 117-23; 参见 Moritz Traube, "Zur Geschichte der mechanischen Theorie des Wachstums der organischen Zelle", *Botan. Ztg.* 36 (1878)。亦参见 A.L.Herrera, "Sur les phénomènes de vie apparente observés dans les émulsions de carbonate de chaux dans la silice gélatineuse", *Mem. Soc. Alzate, Mexico*, 26 (1908); *Los Protobios*, *Boll. Dir. Estud. Biolog., Mexico*, 1, 607-31, 以及

其他文章。(特别) 还有 R.S.Lillie 和 E.N.Johnston 的文章, “Precipitation-structures Simulating Organic Growth”, *Biol. Bull.* 23 (1917), 135; 26 (1919), 225-72; *Sci. Mon.* (1922年2月), p.125; H.W.Morse, C.H.Warren 和 J.D.H.Donnay, “Artificial Spherulites, etc.”, *Amer. J. Sci.* (5), 23 (1932), 421-39。

<sup>10</sup> 关于天然有机成分的分子不对称的报告, *Chemical Soc. of Paris* (1860); 亦见 Ostwald 的 *Klassiker exact. Wiss.* no.28, *Alembic Club Reprints*, no.14 (爱丁堡, 1897); 参见 G.M.Richardson, *Foundations of Stereochemistry* (纽约, 1901)。

<sup>11</sup> F.R.Japp, “Stereochemistry and Vitalism”, *Brit. Ass. Rep.* (Bristol, 1898), p.813; 亦见 *Nature, London.* 1898-9 的长篇讨论文章。

<sup>12</sup> 关于钙质海绵的三射和四射骨针有无数例证, (特别) 见 Dendy (*Quart. J. Micr. Sci.* 35, 1893), Minchin (*Proc. Zool. Soc. Lond.* 1904), Jenkin (*Proc. Zool. Soc. Lond.* 1908) 等人的文章。

<sup>13</sup> Hooke 在 *Micrographia* (1665) 中发现了铁的晶体构成; 列奥米尔在 *Art de convertir le fer forgé en acier* (1722) 清楚地识别了铁的网状或多面体构造。

<sup>14</sup> 参见 S.Becher, “Nicht-funktionelle Korrelation in der Bildung selbständiger Skelet-elemente”, *Zool. Jb. Zool. Physiol.* 31 (1912), 1-189; Hedwiga Wilhelmi, “Skeletbildung der füsslosen Holothurien”, 出处同上 37 (1920), 493-547; *Arch. Entw. Mech.* 46 (1920), 210-58。亦见 W.Woodland, “Studies in Spicule-formation”, *Quart. J. Micr. Sci.* 49 (1906), 535-59; 51 (1907), 483-509; 还有 R.Semon, “Naturgeschichte der Synaptiden”, *Mitt. Zool. Sta. Neapel*, 7 (1886), 272-99。关于常见的锚参种类, 见 Koehler, *Faune de France, Echinodermes* (1921), p.188-9。

<sup>15</sup> 参见 Albr.Schwan, “Ueber die Funktion des

- Hexactinellidenskelets, u.seine Vergleichbarkeit mit dem Radiolarienskelet", *Zool. Jb. Zool. Physiol.* 33 (1913), 603-16; 参见 V.Hacker, "Bericht über d.Tripyleenausbeute d.d. Tiefsee-Exped." *Verh. zool.-bot. Ges.* (1904)。
- <sup>16</sup> *Chall. Rep.*, *Hexactinellida*, 插 16, 53, 76, 88。
- <sup>17</sup> 参见, 如, Korschelt 和 Heider 的 *Vergleichende Entwicklungsgeschichte* 中锚参卵细胞分裂的插图 (仿 Selenka)。有关螺旋型分裂是机械原因引起的、“辐射”型分裂的二级派生, 见 E.B.Wilson, "Cell-Lineage of Nereis", *J. Morph.* 6 (1892), 450。
- <sup>18</sup> Korschelt 和 Heider, p.16。
- <sup>19</sup> *Die Kalkschwämme* (1872), I, 377; 亦见 p.482, 483。
- <sup>20</sup> *Die Kalkschwämme* (1872), p.483。
- <sup>21</sup> "Materials for a Monograph of the Ascones", *Quart. J. Micr. Sci.* 40 (1898), 469-587。
- <sup>22</sup> 参见 A.Dendy, "The Tetraxonid Spong-spicule: a Study in Evolution", *Acta Zool.* (1921), p.136, 146, 等等。亦见 "Bye-products of Organic Evolution", *J. Quekett Micr. Cl.* 12 (1913), 65-82。
- <sup>23</sup> Haeckel 在他的 *Challenger Monogr.* (1887), p.188, 估计已知形态的放射虫有 739 个属的 4314 种。其中 3508 种是由该书首次披露。
- <sup>24</sup> 参见 Gamble, *Rdiolaria* (Lankester 的 *Treatise on Zoology*), I (1909), 131。亦参见 V.Häcker 的文章, *Jena Z. Naturw.* 39 (1905), 581; *Z. Wiss. Zool.* 83 (1905), 336; *Arch. Protistenk.* 9 (1907), 139; 等等。
- <sup>25</sup> 见开普勒, *De nive sexangula* (1611), *Opera*, Fritsch 编, VII, 715-30; Erasmus Bartholin, *De figura nivis*, *Diss.* (Hafniae, 1661); Dom.Cassini, "Obs. de la figure de la neige" (摘要), *Mém. Acad. R. Sci.* (1666-99), X, 1730; J.C.Wilcke, "Om de

- naturliga snö-figurers”, *K. V. Akad. Handl.* 22 (1761); 还有现代的无数文献。
- <sup>26</sup> 对于这些吸留现象, 在 Emil Hatschek 的文章中有一些引人遐思的相似物, “Gestalt und Orientierung von Gasblasen in Gelen”, *Kolloid. Z.* 20 (1914), 226-34。
- <sup>27</sup> Bütschli, “Ueber die chemische Natur der Skeletsubstanz der Acantharia”, *Zool. Anz.* 30 (1906), 784。
- <sup>28</sup> 这些晶体的图片见 Brandt, *F. u. Fl. d. Golfes von Neapel*, 13, *Radiolaria* (1885), 插 v。参见 Johannes Müller, “Ueber die Thalassicollen, etc.”, *Abh. K. Akad. Wiss. Berl.* (1858)。
- <sup>29</sup> 名人干大事时的小发现和小发明甚是有趣。约翰尼斯·穆勒第一个采用拖网, Edward Forbes 首先借用了采牡蛎人的耙网。在显微镜下观察栖息在小杯内的水螅虫其实 John Goodsir 是第一人, 超薄切片机本身就是 Goodsir 得心应手的实验工具“老斯特令”中最好的一件发明。
- <sup>30</sup> 天青石其实就是  $\text{SrSO}_4$  中部分  $\text{SrO}$  被  $\text{BaO}$  代替的产物。
- <sup>31</sup> 在胶体化学家看来, 我们可以说乳浊液 (spumoid 或 emulsoid) 指的是充满液体的泡团, 而泡沫 (froth) 则专指充满空气或其他气体的泡群。
- <sup>32</sup> J. Leidy, *Fresh-water Rhizopods of North America* (1879), p. 262, 插 41, 图 11, 12。
- <sup>33</sup> Carnoy, *Biologie Cellulaire*, p. 244, 图 108; 参见 Dreyer, 上注所引之书 (1892), 图 185。
- <sup>34</sup> 在后面这些例子中, 我们看到了和普拉托的垫圈, 凡德孟斯布鲁赫的环形块 (masse annulaire) 或者吉布斯环原理的相关性, 或说是后者的延伸。关于它们, 我们已经谈得很多。
- <sup>35</sup> 普拉托把这个框架第二次浸入肥皂水中, 就在这个立方体或四面体中产生了中央泡; 这样就多了一层面-膜; 此刻, 央泡的大小是确定的。
- <sup>36</sup> 验算见 Lamarle。拉马勒指出可以用七种方法切分这个球体, 但其

中只有四面体是稳定的。另外六种是立方体和正十二面体；底面为正三角形和正五边形的棱柱，底边和高的比例一定；五边形和四边形构成的两个多面体。

<sup>37</sup> (特别) 见 G.Deflandre, “Les Silicoflagellés, etc.”, *Bull. Soc. Fr. Micr.* 1 (1932), 1。文中图片多摘自 Ehrenberg 的 *Mikrogeologie* (1854)。

<sup>38</sup> 在这本书中，有一百四十幅插页共计几千幅精美的插图，内中几乎无一不展示了精致的几何构型。

<sup>39</sup> 在柏拉图之前，它们已久为人知。

<sup>40</sup> 假定一晶体的平面晶面可以作一等式  $hx+ky+lz=1$ ，则  $h$ 、 $k$ 、 $l$  就是我们说的指数。它们是参数的倒数，或者是平面与几根轴相交的原点距离的倒数。在正十二面体或五边形十二面体的例子中，指数为  $2$ ， $1+\sqrt{5}$ ， $0$ 。开普勒对十二面体和二十面体的共同特征有简扼描述 [*De nive sexangula* (1611), Opera, Fritsch 编, VII, 723]。开普勒对梅花点式以及六边形的研究，有点参照 Thomas Browne 爵士的方法，而且在为五瓣和三瓣花不可思议的甚至神秘的美寻找答案。

<sup>41</sup> 参见 Tutton, *Crystallography* (1911), p.932。

<sup>42</sup> 如果我的理解没错，开普勒知道如何解释蜂巢和石榴子的形态；但由于缺少这样的力学理由，也等于是承认自己的无知，他借助 “*facultas formatrix*” 来解释雪花六出和花朵的五瓣形态。糟糕的是，他还动辄用同一个 *facultas formatrix* 来解释蝗灾或苍蝇漫天飞舞的情形。

## 第六章 等角螺线

<sup>1</sup> 大量有机抑或人造的螺线形态，在 T.A.Cook 爵士的 *Spirals in Nature and Art* (1903) 和 *Curves of Life* (1914) 中都有记述，并附精美图片。

<sup>2</sup> 关于这个有趣的例子，参见 J.E.Duerden, *Science* (1934年5月

- 25日)。
- <sup>3</sup> Haton de la Goupillière, 关于他的重要论文“Surfaces Nautiloides”的导言, *Annaes sci. da Acad. Polytechnica do Porto*, Coimbra, III, 1908。
- <sup>4</sup> 在Oken和Goodsir看来,对数螺线有显著的意义,因为他们发现其中生命的表现形式。同样理由,Theodore Cook爵士说它是生命的曲线; Alfred Lartigues言道(在他的*Biodynamique générale*, 1930, p.60): “Nous verrons à la Conchyliologie apporter une magnifique contribution la Stéréodynamique du tourbillon vital。”但螺线往往是无生命物质形成的,这一点有助于反驳这些神秘主义的想法。
- <sup>5</sup> Leslie的*Geometry of Curved Lines* (1821), p.417。这和阿基米德本人的定义(Torelli编, p.219)实际上是一样的; 参见Cantor, *Geschichte der Mathematik* (1880), I, 262。
- <sup>6</sup> *Œuvres*, Adam et Tannery 编(Paris, 1898), p.360。
- <sup>7</sup> 我们可以把 $r = a^\theta$ 写作 $r = r_0 a^\theta$ ;  $r_0$ 是当 $\theta$ 为零值时 $r$ 的值。
- <sup>8</sup> James Bernoulli, *Acta Eruditorum* (1691), p.282; P.Nicolas, *De novis spiralibus* (Tolosae, 1693), p.27; E.Halley, *Phil. Trans.* 19 (1696), 58; Roger Cotes, 出处同上 (1714); 以及*Harmonia Mensurarum* (1722), p.19。关于这种曲线的进一步史料, 参见(如) Gomes de Teixeira, *Traité des courbes remarquables* (Coimbra, 1909), p.76-86; Gino Loria, *Spezielle algebraische Kurven* (1911), II, 60页以下; R.C.Archibald (对他我深表谢意), *Amer. Math. Mon.* 25 (1918), 189-93, 还有Jay Hambidge的*Dynamic Symmetry* (1920), p.146-57。
- <sup>9</sup> *Principia*, I, 9; II, 15。关于这些“科茨的螺线”见Tait和Steele, p.147。
- <sup>10</sup> 参见W.Buddenbroek, *Sitzungsber. Heidelb. Akad.* (1917); V. B.Wigglesworth, *The Principles of Insect Physiology* (1939), p.167。

- <sup>11</sup> 参见 W.A.Whitworth 的一篇有趣的文章, “The Equiangular Spiral, its Chief Properties Proved Geometrically”, *Messenger of Mathematics*(1), 1 (1862), 5。著名的 Christian Wiener 在他的极具创意的 *Grundzüge der Weltordnung* (1863) 中对壳的对数螺线形线条作了解释。
- <sup>12</sup> 螺线形的壳因为顶端生长, 所以在大小增长时形态保持不变, 关于这个事实如需进一步证明或例证, 我们可以借助比率  $W:L^3$ , 只要形态不变,  $W:L^3$  的值亦不变。下面是某种微小的陆生贝类烟管螺 (*Clausia*) 重量和大小的一组数据:

W (毫克)	L (毫米)	$\sqrt[3]{W/L}$
50	14.4	2.56
53	15.1	2.49
56	15.2	2.52
56	15.2	2.52
56	15.4	2.44
58	15.5	2.50
61	16.4	2.40
63	16.0	2.49
67	16.0	2.54
69	16.1	2.56
平均		2.50

取 100 个烟管螺的样本,  $\sqrt[3]{W/L}$  的平均值为 2.517, 变差系数 0.092, 标准差 3.6。这就是说, 90% 以上  $\sqrt[3]{W/L}$  的值都在 2.5 左右, 离差小于 4%。参见 C.Petersen, *Das Quotientengesetz* (1921), p.55。

- <sup>13</sup> 我非常清楚, 希腊科学承袭了古埃及文化, 但很多学者竭力否定东方文化, 有些人甚至坚称埃及人没有任何科学, 只除了一些“丈量田地和金字塔的粗糙的经验法则”(Burnet 的 *Greek Philosophy*, 1914, p.5)。
- <sup>14</sup> *Categ.*14, 15a, 30.

- <sup>15</sup> Euclid (II, def.2).
- <sup>16</sup> 参见 Treutlein, *Z. Math. Phys.* 28 (1883), 209.
- <sup>17</sup> Euclid, II, 11.
- <sup>18</sup> 这就是所谓的 *Dreifachgleichschenkelige Dreieck*; 参见 Naber, 在下注提到的书中。在这个构造中亦不难发现 1: 0.618 的比例。
- <sup>19</sup> 关于磬折形的数学史料, 参见 Heath 的 *Euclid* (1908), I, 书中各处; Zeuthen, *Théorème de Pythagore* (Genève, 1904); 还有 H.A.Naber 博士的一本奇特有趣的书 *Das Theorem des Pythagoras* (Haarlem, 1908)。
- <sup>20</sup> 对这个简单新颖的图形, 和其他许多内容一样, 我要感谢 Dr.G. T.Bennett。
- <sup>21</sup> 还有石鳖 (*Chiton*), 壳可以分离成一块一块, 没有任何螺线迹象。
- <sup>22</sup> 这种构造的名称常常会使人迷惑, 以至误解; 参见 S.H.Vines, "The History of the Scorpoid Cyme", *J. Bot.* (n.s.), 10(1881), 3-9。
- <sup>23</sup> 剑桥圣约翰学院的 Henry Moseley 教士大人 (1801-1872)、布里斯托尔大教堂教士、伦敦国王学院自然哲学教授, 是一位非常了不起的多才多艺的人。他是 H.N.Moseley 的父亲, 后者是挑战者号科学考察的成员、博物学家、牛津动物学教授; 他的孙子是 H.G. J.Moseley (1887-1915) ——莫塞莱数字 (Moseley numbers) 的那个莫塞莱——他死于加利波利, 英年早逝, 是四年战争的主要悲剧之一。
- <sup>24</sup> *Biblia Naturae sive Historia Insectorum* (Leyden, 1737), p.152.
- <sup>25</sup> Joh.Wallis, *Tractatus duo, de Cycloide*, 等 (Oxon., 1659), p.107, 108。
- <sup>26</sup> 鸚鵡螺两性的“兜状瓣”大小略有不等, 壳上也有性别的印记, 即“生成线”的不同。雄性的椭圆线要比雌性宽。但是幼体的壳上则较难察觉这种差异; 换言之, 生成线的形态随年龄增长出现显著变化。d'Orbigny 很久以前就已经猜想菊石的壳上类似的差异是因为

- 性别不同所致。参见 Willey, *Natural Science*, 1895, VI, 411; *Zoological Resuts*, 1902, p.742。
- <sup>27</sup> 被 Leslie 唤作偏转角 (angle of deflection) 的角是我们所谓的螺旋角 ( $\alpha$ ) 或者螺线斜度的补角。当偏转角为  $6^{\circ}17'41''$  时, 即螺旋角为  $83^{\circ}42'19''$  时, 连续螺层的幅度或宽度每过一整圈加宽一倍。
- <sup>28</sup> 参见 G.Schacko, "Ueber Globigerina-Einschluss bei *Orbulina*", *Wiegmann's Archiv*, 49 (1883), 428; 布雷迪, *Chall. Rep.* (1884), p.607。
- <sup>29</sup> H. 布雷迪, *Chall. Rep., Foraminifera* (1884), p.203, pl.XIII。
- <sup>30</sup> 布雷迪, 在上注引用的书中, p.206; Batsch 是有关有孔虫的早期作者之一, 他曾提到耳状和权杖形的壳体系列具有形态的各种变化阶段; *Conchylien des Seesandes* (1791), p.4, pl.VI, 图 15a-f。亦特别见 Dreyer, *Peneroplis; eine Studie zur biologischen Morphologie und zur Speciesfrage* (Leipzig, 1898); 还有 Eimer und Fickert, "Artbildung und Verwandtschaft bei den Foraminiferen", *Tübing. zool. Arbeiten*, 3 (1899), 35。
- <sup>31</sup> Doflein, *protozoenkunde* (1911), p.263: "Was diese Art veranlässt in dieser Weise gelegentlich zu variiren, ist vorläufig noch ganz räthselhaft."
- <sup>32</sup> F.Dreyer, "Prinzipien der Gerüstbildung bei Rhizopoden, etc.", *Jena Z. Naturw.* 26 (1892), 204-468.
- <sup>33</sup> 在有些幼壳比老壳复杂的形态 (如马刀虫) 中, 最早形成的部分近乎螺旋形, 而后面的部分却又直又简单, 这时就产生了困难: "简单地说, 寻找生物体形式的艺术如同人们寻找到生物遗传规则那样费力", Rhumbler, *Foraminiferen der Plankton-Expedition*, 1911, p.33, 等。

## 第七章 角和牙齿的形状

<sup>1</sup> 本章中, 我们恪守莫塞莱 (Moseley) 的方法, 把壳和角的空间等

角螺线当作是一定的图形以某一合适的具体速度 (a) 生长 (b) 绕轴旋转 (c) 沿或平行于轴平移的产物。对于博物学家而言, 这种方法虽然简单, 但已经足够了; 但在数学家看来, 并非如此或者说远非如此。

- <sup>2</sup> 参见 R.S.Hindekoper , *On the Age of the Domestic Animals* (Philadelphia and London, 1891), p.173 。公羊角一年形成一个环的假设或许有点道理。牛角就远没有那么明显了, 母牛有时显著一些; 在瑞典, 人们叫它“犊环”, 因为人们相信角上的环数记录了所生子女的数目。这就是说, 人们猜想在妊娠期角的生长会减缓, 分娩后因为过剩的营养需要寻找新的出路所以角的生长就加速 (参见 Lönnberg, *Proc.Zool.Soc.Lond* . (1900), p.689 )。
- <sup>3</sup> 参见 Sir V.Brooke , “On the Large Sheep of the Thian Shan”, *Proc. Zool. Soc. Lond.* (1875), p.511 。
- <sup>4</sup> 参见 E.Lönnberg, “On the Structure of the Musk Ox”, *Proc. Zool. Soc. Lond.* (1900), p.686-718 。
- <sup>5</sup> St Venant, “De la torsion des prismes, avec des considérations sur leur flexion, etc”, *Mém. Savants Étrangers, Paris*, 14(1856), 233-560。Karl Pearson把他的 *History of the Theory of Elasticity* 部分题献给这位心灵手巧、有独到见解的科学家。关于这个主题的当代记述参见 Love的 *Elasticity*, 第 14 章。
- <sup>6</sup> 锥形薄壳的扭转情况要比圆柱或棱柱体更为复杂; 就这个角度而言, 更尖细的角的情况无疑值得深入探讨。参见 R.V.Southwell , “On the Torsion of Conical Shells”, *Proc. Roy. Soc.A* , 163 (1937), 337-55。
- <sup>7</sup> 假如黏土够湿或者呈半流体状, 然后用一把大的湿刷子做修整工作, 不难做到这一点, 而且精确度相当高。
- <sup>8</sup> 在 “On the Large Sheep of the Thian Shan” 一文中, 有 Sir V.Brookes 关于各种盘羊的画像, 其中大多数都清晰展现出这种曲线。

- <sup>9</sup> *Records of Big Game* (第9版, 1928)。
- <sup>10</sup> 参见John Hunter, *Natural History of the Human Teeth* (第三版, 1808), p.110: “当一颗牙失去了对生的牙齿, 它总会长到比别的牙长很多的地步, 因为别的牙齿会被磨损, 而它不会。”参见James Murie, “Notes on some Diseased Dental Conditions in Animals”, *Trans. Odont. Soc., Lond.* (1867-8), p.37-69, 257-98。现在我们知道咬肌中出现多头绦虫蚴囊会使兔子的下巴扭向一边, 因此切牙不能咬合, 尔后就长得很长: H.A.Baylis, *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.* 33 (1939), 4。
- <sup>11</sup> 参见W.C.Mcintosh 教授的文章 “Abnormal Teeth in Certain Mammals, especially in the Rabbit”, *Trans. Roy. Soc. Edinb.* 56, 333-407, 其中有大量配有精美插图的例子。
- <sup>12</sup> 雄性独角鲸有长牙, 而雌性却没有; 但捕鲸人说罕见的两角标本都是雌性。汉堡博物馆内的一具著名的两角头颅就属于一头怀孕的母鲸。这具标本收藏于1684年, 是世界上最古老的馆藏标本之一; 牙长分别为242厘米和236厘米。在我与敦提捕鲸人三十年的密切交往中, 经我手的只有四条两角独角鲸。Bateson (*Problems of Genetics*, 1913, p.44) 作过好奇的评论 “独角鲸的长牙居然会向一个方向扭转, 实在匪夷所思, 仿佛双胞胎一般”。
- <sup>13</sup> Wassilev Shuleikin, “Kinematics of a Dolphin (Russian)”, *Bull. Acad. Sci. U. R. S. S. (Cl. sci. math. phys.)* (1935), p.651-71; 以及, “Dynamics, External and Internal, of a Fish”, 出处同上 (1934), p.1151-86。后一个主题参见James Gray, *Croonian Lecture*, (1940), 以及其他文章。
- <sup>14</sup> 或者说是钟表上一分钟涵盖的角度的十万分之一。

## 第八章 形态和机械效率

- <sup>1</sup> 参见Donald Macalister, “How a Bone is Built”, *Engl. Ill.*

- Mag. (1884)。
- <sup>2</sup> Claxton Fidler 教授, *On Bridge Construction* (第4版, 1909), p.22; 参见 Love, *Elasticity*, p.20 (*Historical Introduction*) (第2版, 1906), 书中对横梁弯曲、截面变形或扭曲的研究都仿照了 St Venant 的 *Memoir on Torsion* (1855) 中的方法。这个问题的复杂度可以自 Price 的文章中作出判断, “On the Structure of Wood in Relation to its Elastic Properties”, *Phil. Trans.A*, 208 (1928); 或 D.B.Smith 和 R.V.Southwell, “On the Stresses Induced by Flexure in a Deep Rectangular Beam”, *Proc. Roy. Soc.A*, 143 (1934), 271-85。
  - <sup>3</sup> 参见 Emil Hatschek, “Gestalt und Orientierung von Gasblasen in Gelen”, *Kolloidzshr.*15 (1914), 226-34。
  - <sup>4</sup> 在制备或“浸解”一副骨骼时, 现今的博物学家以留下森森白骨为制作目标。但从前的解剖学家其目的不仅是研究“比较形态学”, 而且包括更广泛的比较生理学内容。他们惯常采用更方便的浸解步骤, 在他们的许多最富启发性的动物标本中, 有意留下联结骨的韧带, 成为“骨骼”的组成部分。
  - <sup>5</sup> 参见 Oliver Wendell Holmes, *Anatomist's Hymn*。
  - <sup>6</sup> 在有些解剖示意图如 Schmaltz 的 *Atlas der Anatomie des Pferdes* 中的某些插图中, 我们可以看到“系梁”系统插入骨架中的图解。参见 W.K.Gregory, “On the Principles of Quadrupedal Locomotion”, *Ann. N. Y. Acad. Sci.*22 (1912), 289。
  - <sup>7</sup> 材质的强度讨论起来有点困难, 列表尤甚。每种材料的质量各异, 就木料而言砍伐的方向也会造成质量的很大不同, 并且各种情况下屈服点和断裂点之间的巨大差异, 都是一言难尽的。
  - <sup>8</sup> 现代的“钢筋混凝土”装置中, 水泥块和钢棒联手能够充分或同等地抵御压力及张力。
  - <sup>9</sup> 一旦铁被广泛用作建筑材料之后, 人们就认识到了这个原理。只有

利用熟铁，Telford 才可能建造巨大的悬索桥。

- <sup>10</sup> Marsigli (在前面引用的书中) 了解鹳鹬中空的翅骨；布丰在他的论鸟的特性 (*Discours sur la nature des oiseaux*) 中也讨论过整个问题。
- <sup>11</sup> Galileo, *Dialogues concerning Two New Sciences* (1638), Crew 和 Salvio 的译本 (纽约, 1914), p.150; *Opere*, Favaro 编, VIII, 186。(据 R.A. Millikan, “今天的文明都归功于伽利略”。) 参见 Borelli, *De Motu Animalium* (1685), I, prop. CLXXX。亦参见 P. Camper, “La Structure des os dans les oiseaux”, *Œuvres* (1803 版), 3, 459; A. Rauber, “Galileo über Knochenformen”, *Morph. J.* 7 (1881), 327, 328; Paolo Enriques, “Della economia di sostanza nelle osse cave”, *Arch. Entw. Mech.* 20 (1906), 427–65。O. Fischer 在他写作的 *Physiologische Mechanik* 词条中也讨论过伽利略关于人体力学的观点, *Encycl. mathem. Wissenschaften* (1904)。
- <sup>12</sup> 参见 L.G. Brazier, “On the Flexure of Thin Cylindrical Shells, etc.”, *Proc. Roy. Soc. A*, 116 (1927), 104。
- <sup>13</sup> S. Schwendener, *Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotyleen* (莱比锡, 1874); “Zur Lehre von der Festigkeit der Gewächse”, *Sb. Berlin Akad* (1884), p.1045–70。
- <sup>14</sup> 植物纤维之所以具有巨大的延展性, 原因在于组成韧皮纤维的超微胶束是螺旋状排列的。纤维拉伸时螺旋被解开, 螺旋究竟是左旋还是右旋则依植物品种而定。参见 C. Steinbrück, “Die Micellartheorie auf botanischem Gebiete”, *Biol. Zbl.* (1925), p.1。
- <sup>15</sup> 更多植物学例证, 参见 (特别) R. Hegler, “Einfluss der Zugkräfte auf die Festigkeit und die Ausbildung mechanischer Gewebe in Pflanzen”, *SB. sächs. Ges. Wiss.* (1891), p.638; “Einfluss des mechanischen Zuges auf das Wachstum der Pflanze”, *Cohn's Beitrge*, 6 (1893), 383–432; O.M. Ball, “Einfluss von Zug auf

die Ausbildung der Festigkeitsgewebe”, *Jb. wiss. Bot.* 39 (1903), 305-41; L.Kny, “Einfluss von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände in sichteilenden Pflanzenzellen”, *Ber. bot. Gesellsch.* 14 (1896), 378-91; Sachs, “Mechanomorphose und Phylogenie”, *Flora*, 78 (1894); 亦参见 Pflüger, “Einwirkung der Schwerkraft, etc., über die Richtung der Zelltheilung”, *Archiv*, 34 (1884); G.Haberlandt’s *Physiological Plant Anatomy*, Montagu Drummond 译 (1914), p.150-213。关于这种情况的工程学侧面, 参见 Angus R.Fulton, “Experiments to Show how Failure under Stress Occurs in Timber, etc.”, *Trans. Roy. Soc. Edinb.* 48 (1912), 417-40; Fulton 揭示“木头断裂的起因在于髓射线”。

<sup>16</sup> 约翰·赫歇尔爵士这样描述一根骨头, 它是“最奇特的木匠活, 里面既没有一根直线, 也没有任何已知的几何曲线, 虽然一切显然都是按照令我们费解的规则有条不紊地组建起来的”(On the Study of Natural Philosophy, 1830, p.203)。

<sup>17</sup> 见 *Animal Mechanics*, 或 *Proofs of Design in the Animal Frame* (1827)。

<sup>18</sup> “Animal Mechanics: on the Cancellated Structure of some of the Bones of the Human Body”, *Boston Soc. of Nat. Hist.* (1849)。Morrill Wyman 将该文与贝尔爵士的著作一起选刊 (剑桥, 麻省, 1902)。

<sup>19</sup> 对于库尔曼最先从中辨认出网状骨质的压力和张力正交力线的骨头, 迈尔认为是股骨, 但其实是第一跖骨。参见 A.Kirchner, “Architektur der Metatarsalien des Menschen”, *Arch. Entw. Mech.* 24 (1907), 539-616。

<sup>20</sup> 关于骨力学构造的其他文献, 参看 Bourguery, *Traité de L’anatomie (I. ostéologie)*, 1832 (还有骨小梁结构的精美插图); L. Fick, *Die Ursachen der Knochenformen* (Göttingen, 1857); H.Meyer, “Die Architektur der Spongiosa”, *Arch. Anat. Phys.*

47 (1867), 615-28; *Statik u. Mechanik des menschlichen Knochengerüstes* (莱比锡, 1873); H. Wolfermann, "Beitrag zur K. der Architektur der Knochen", *Arch. Anat. Phys.* (1872), p.312; J. 沃尔夫, "Die innere Architektur der Knochen", *Arch. Anat. Phys.* 50 (1870); *Das Gesetz der Transformation bei Knochen* (1892); Y. Dwight, "The Significance of Bone-Architecture", *Mem. Boston Soc. Nat. Hist.* 4 (1886), 1; V. von Ebner, "Der feinere Bau der Knochensubstanz", *Wien. Bericht*, 72 (1875); Anton Rauber, *Elastizität and Festigkeit der Knochen* (莱比锡, 1876); O. Meserer, *Elast. u. Festigk. d. menschlichen Knochen* (斯图加特, 1880); Donald MacAlister 爵士, "How a Bone is Built", *English Illustr. Mag.* (1884), p.640-9; Rasumowsky, "Architektonik des Fußskelets", *Int. Monatsschr. Anat.* (1889), p.197; Zschokke, *Weitere Unters. über das Verhältnis der Knochenbildung zur Statik und Mechanik des Vertebratenskelets* (苏黎世, 1892); W. Roux, *Ges. Abhandlungen ber Entwicklungsmechanik über Organismen, Bd. I, Funktionelle Anpassung* (莱比锡, 1895); J. 沃尔夫, "Die Lehre von der Funktionellen Knochengestalt", *Virchows Arch.* 155 (1899); R. Schmidt, "Vergl. anat. Studien über den mechanischen Bau der Knochen und seine Vererbung", *Z. wiss. Zool.* 65 (1899), 65; B. Solger, "Der gegenwärtige Stand der Lehre von der Knochenarchitektur", *Moleschott's Unters. Naturlehre Menschen*, 16 (1899), 187; H. Triepel, "Die Stossfestigkeit der Knochen", *Arch. Anat. Phys.* (1900); Gebhardt, "Funktionell wichtige Anordnungsweisen der feineren und gröberen Bauelemente des Wirbelthierknochens, etc.", *Arch. Entw. Mech.* (1900-1910); Revenstorff, "Ueber die Transformation der Calcaneus-architektur", *Arch. Entw. Mech.* 23 (1907), 379; H. Bernhardt, *Vererbung der inneren*

*Knochenarchitektur beim Menschen, und die Teleologie bei*  
 J. 沃尔夫 (Inaug.Diss. , München, 1907); Herm.Triepel , “Die  
 trajectoriellen Strukturen”, *Einf. in die Physikalische Anatomie*  
 (1908); A.F.Dixon , “Architecture of the Cancellous Tissue  
 Forming the Upper End of the Femur”, *J. Anat. Lond.* (3), 44  
 (1910), 223-30 ; A.Benninghoff , “Ueber Leitsystem der  
 Knochencompacta; Studien zur Architektur der Knochen ”, *Beitr.*  
*Anat. funktioneller Systeme*, 1 (1930)。

<sup>21</sup> 参见.G.de M.Rudolf , “哺乳动物的习性及其股骨结构” (Habit  
 and the architecture of the mammalian femur), *J. Anat.* ,  
*Lond.* 56 (1922), 139-46。

<sup>22</sup> 参见Fr.Weidenreich , “Ueber Formbestimmende Ursachen am  
 Skelett, und die Erblichkeit der Knochenform”, *Arch. Entw.*  
*Mech.* 51 (1922), 438-81。

<sup>23</sup> 显然自由面也是零剪力区。

<sup>24</sup> Sédillot, “De l’ influence des fonctions sur la structure et la  
 forme des organes”, *C. R.* 59 (1864), 539; 参见 60 (1865), 97;  
 68 (1869), 1444。

<sup>25</sup> 在前面引用的书中, Hegler的结论受到O.M.Ball 的批评, “Einfluss  
 von Zug auf die Ausbildung der Festigungsgewebe ”, *Jb. wiss.*  
*Bot.* 39 (1903), 305-41, H.Keller 对此也有异议, “Einfluss von  
 Belastung und Lage auf die Ausbildung des Gewebes in  
 Fruchtsielen” (*Inaug.Diss.Kiel* , 1904)。

<sup>26</sup> 参见R.K.Schofield 和G.W.S.Blair , “On Dough”, *Proc. Roy.*  
*Soc.A* , 138, 707; 139 (1932-3), 557; 以及Nadai和Wahl的  
*Plasticity* (1931)。关于毛发和纤维的类似性质, 参见Shorter, *J.*  
*Textile Inst.* 15 (1924), 等等。

<sup>27</sup> 参见Ross Harrison的 *Croonian Lecture* (1933)。

<sup>28</sup> 参见Charles Bell爵士的 *Animal Mechanics*, 第五章, “of the  
 tendons compared with cordage”。

- <sup>29</sup> 因此, P.Enriques (*Arch. Entw. Mech.*20, 1906) 撰文评论骨头构造中材料的经济性, 承认“*una certa impronta di teleologismo qua e la é rimasta, mio malgrado, in questo scritto*”。
- <sup>30</sup> 例如(1)颅骨以寰椎为支点前后晃动, 支点在负载和力点中间; (2)以地面为支点, 脚趾承受身体的重量, 负载位于支点与力点中间, 力点为跟腱; (3)手提重物, 力点(即二头肌)在支点和负载中间。[顺带提一句, 第二种情况有不少争议; 参见 Schäfer *Textbook of Physiology* (1900) p.251 中 Haycraft 的文字。]参见 G.H.Meyer, *Statik u. Mechanik der menschlichen Knochengestelle* (1873), p.13-25。
- <sup>31</sup> 我们的问题类似 Thomas Young 的木船木料的最佳配置问题 (*Phil. Trans.*1814, p.303)。当时, 他刚刚发现作用于木船结构的力非常之多, 而且变化多端, 因此抵抗这些作用力的最佳方式, 或者说强度最大的最佳结构组合成了极端复杂的问题。
- <sup>32</sup> Fontenelle 大胆地说牛顿“以解剖学为指路明灯”。
- <sup>33</sup> 与之类似, 麦克斯韦也忍不住要用“骨骼”(skeleton)一词界定数学上由点与点的连线组成的“框架”(frame)概念。在研究后者的平衡时, 我们认为不同的点是相互作用的, 作用力的方向就是点与点之间的连线。因此(麦克斯韦说), “为了用最简明的方法表现框架的力学作用, 我们可以把它当作一副骨骼, 图中各点由直线相连, 线上附有的数字表示框架各组成部分的张力或压力” [*Trans. Roy. Soc. Edinb.*26 (1870), 1]。可见这样画出的图是一幅“力学示意图”。在这个意义上, 就力的位置和方向而言, 它是几何示意图, 就力的大小而言它又是算术的。动物的骨骼往往近似这么一幅示意图。
- <sup>34</sup> 马师蜷伏在赛马的脖颈上、特德·斯隆采用“美式骑姿”, 目的显然都是减轻马后腿的负重, 使它们解放出来专司推进。关于后腿在推进中扮演的角色, 还有其他一些内容, 参见 Stillman, *The Horse in Motion* (1882), p.69。
- <sup>35</sup> 这幅图和下面的示意图借用了费得勒教授 *Bridge Construction* 中

的图片，并作了适当调整。回味一下麦克斯韦的话确有帮助，他说“示意图的应用是象征手段的一个特例，它对科学的进展施以强有力的援手”；据他解释“正是在这个意义上示意图不同于图画。在示意图中，不会去表现不属于我们具体研究目标的实物系统因素”。

<sup>36</sup> 交互式示意图 (reciprocal diagram)，即一幅表示结构的轮廓的图，一幅表示令结构平衡的作用力系统的图；首见于 Culmann 的 *Graphische Statik*；不久兰金 (Macquorn Rankine) (*Phil. Mag.* 1864年2月，以及各辑 *Applied Mechanics*) 大大发展了这一方法，这个原理应用到工程实践中去主要归功于兰金。亦见 Fleeming Jenkin, “On the Practical Application of Reciprocal Figures to the Calculation of Strains in Framework”, *Trans. Roy. Soc. Edinb.* 25 (1869), 441-8; 麦克斯韦，出处同上，26 (1870), 9, 及 *Phil. Mag.* (1864, 4月)。

<sup>37</sup> *Dialogues concerning Two New Sciences* (1638); Crew 和 Salvio 的译本，p.140 以下。

<sup>38</sup> 好比了不起的埃菲尔铁塔的情况，见上注的书中。

<sup>39</sup> 关于椎棘的形态以及走向的细致描述，屡见不鲜；参见 (例如) H. Gottlieb, “Die Anticlinie der Wirbelsäule der Säugethiere”, *Morph. Jb.* 49 (1915), 179-220, 以及其中引用的许多文章。根据 Morita, “Ueber die Ursachen der Richtung und Gestalt der thoracalen Dornfortsätze der Säugethierwirbelsäule”, 兔子棘突的方向或倾斜和棘间韧带与背肌的截面一致，有各种变化。这些变化似乎和我们根据简单的力学原理推测的一样。亦参见 O. Fischer, *Theoretische Grundlagen für eine Mechanik der lebenden Körper* (莱比锡, 1906), 特别参见 p.372。

<sup>40</sup> 前面四例的测量数据要感谢 P. Chalmers Mitchell 爵士的协助，他为我 在动物学会的园子里测定了这些数字；而克莱兹代尔大马的数据则是敦提 (Dundee) 的一个朋友向我提供的。

<sup>41</sup> 关于梁龙以及其他蜥脚类爬行动物的姿势，有过许多讨论。参见 (特别) O. Abel, *Abh. zool. bot. Ges. Wien*, 5, 1909-10 (60pp.);

Tornier, *S. B. Ges. Naturf. Fr. Berl.* (1909), p.193-209 ; O.P. Hay, *Amer. Nat.* (1908, 10月); *Trans. Wash. Acad. Sci.*42 (1910), 1-25; *Holland, Amer. Nat.* (1910, 5月), p.259-83 ; Matthew, 出处同上, p.547-60; C.W.Gilmore (*Restoration of Stegosaurus*), *Proc. U. S. Nat. Mus.* (1915)。

<sup>42</sup> 一条很沉的绳索或是一根等距离悬挂等重的绳索呈悬链曲线状下垂。假定它冻住了,然后倒置,我们就有了一个拱,仍以原先的方式负重,只受到向下的压力。另一方面,一根有弹性的绳(本身的重量可忽略不计),沿水平投影线均匀负重,则呈抛物线形下垂。

<sup>43</sup> 这是1857年Macquorn Rankine的箴言,参见*Trans. Roy. Soc. Edinb.*26 (1872), 715。

<sup>44</sup> John Hunter很少犯错误;但我不相信他这句话也对(*Scientific Works*, Owen编, I, 371),“从力学角度看,第一个要研究的是骨。我们可以研究它们的形状、联结、数量、功用等等,而无需考虑身体的其他部分”。

<sup>45</sup> *物种起源*(第6版), p.118。

<sup>46</sup> *Amer. Nat.* (1915年4月), p.198, 等等。参见下文。

<sup>47</sup> 德里施认为“隐德来希”在生物中,是某种使得整体有别于组成部分总和的东西:“我们知道,机体是一个系统;它的单个成分本身是无机的;只有各种成分按其排列模式组成的整体才具有特异性,这要归功于‘隐德来希’”(Gifford Lectures, 1908, p.229)。我认为其他许多哲学家也说过同样的话。就这个观点本身而言,我不觉得这种隐德来希尤其或特别与有生命的机体有关。这种想法(是General Smuts整体主义的真正根源)即整体总是和它的组成部分迥异是由来已久的一种理论。读者或许还记得Martinus Scriblerus是如何用另一种风格讨论这个主题的(赫胥黎曾因为自己的需要引用过一次):“In every Jack there is a meat-roasting Quality, which neither resides in the fly, nor in the weight, nor in any particular wheel of the Jack, but is the result of the whole composition; etc., etc.”事实上正是在那个时候,在

18世纪早期，才开始应用“机体”(organism)和“组织”(organisation)这两个词来表示部分的和谐组合“一起促使产生这种被我们称之为生命的总体效应”(Buffon)。参见Ch.Robin, “Recherches sur l’origine et le sens des termes organisme et organisation”, *J. Anat., Paris* (1880), 1-55。

<sup>48</sup> 见(尤其)我在*Studies from the Museum of University College, Dundee* (1889)上的文章“On the affinities of Zeuglodon”。

<sup>49</sup> “毫无疑问，Fraas是正确的，他认为这种模式(Procetus)是介于鲸齿鲸和肉齿亚目之间的一种连接型，但虽然由此阐明了鲸齿鲸的起源，我们仍然不能像他那样肯定地说鲸齿鲸就不是齿鲸亚目的祖型”(Andrews, *Tertiary Vertebrata of the Fayum*, 1906, p.235)。

## 第九章 变换论和相关形态的比较

<sup>1</sup> 参见Plutarch, *Symp.* viii, 2。

<sup>2</sup> Gustav Theodor Fechner, 费希纳定理的作者，一百年前如是说。“有机体的外形和过程通过了数学处理”，(*Berichte sächs. Gesellsch., Math.-phys. Cl., Leipzig*, 1849, p.50-64。)费希纳的论述和我们的比起来，范围和意义更多属于纯粹的数学，较少物理学内容，虽然他的文章很短小，但得出的结论却和我们相差无几。摘取其中的一句话，结合上下文，它的思路和我们在这本书中遵循的路线不谋而合：“So ist also die mathematische Bestimmbarkeit im Gebiete des Organischen ganz eben so gut vorhanden als in dem des Unorganischen, und in letzterem eben solchen oder äquivalenten Beschränkungen unterworfen als in ersterem; und nur sofern die unorganischen Formen und das unorganische Geschehen sich einer einfacheren Gesetzlichkeit mehr nähern als die organischen, kann die Approximation im unorganischen Gebiet leichter und weiter

getrieben werden als im organischen。Dies wäre der ganze, sonach rein relative, Unterschied。”简言之，这里就是整件事的实质。

- <sup>3</sup> “我们能够移动物质，这就是我们对它所能做的全部” (Oliver Lodge)。
- <sup>4</sup> 参见 W.H.Young, “The Mathematical Method and its Limitations”, *Congresso dei Matematici* (Bologna, 1928)。
- <sup>5</sup> 数学上的变换论是群论的一部分,在现代数学中具有非常重要的地位。代换群 (Substitution-groups) 与变换群 (Transformation-groups) 的区别就在于前者是不连续的,而后者是连续的——这样,在同一个群内,各种变换之间的差别是无穷小的。生物学家关于突变 (mutation) 和变异 (variation) 的差别与之极为相似。
- <sup>6</sup> 参见 (如) Tissot, *Mémoire sur la représentation des surfaces, et les projection des cartes géographiques* (Paris, 1881)。
- <sup>7</sup> Coleridge在他的 *Aids to Reflexion* 中讨论过 *heterogena comparari non possunt* 这句格言。
- <sup>8</sup> *Historia Animalium* I, 1.
- <sup>9</sup> 亚里士多德的观点甚至更深奥;因为他所说的不仅仅是一只鸟与另一只鸟的区别,而且是所有鸟与标准型或者说是柏拉图式的理想鸟类间的区别。
- <sup>10</sup> 参见 *Historia Animalium*, 第八章,“整体的动物”一节。
- <sup>11</sup> 参见 H.F. 奥斯本,“On the Origin of Single Characters, as Observed in Fossil and Living Animals and Plants”, *Amer. Nat.* 49 (1915), 193-239 (及其他文章); 出处同上, p.194, “每一个体都是由大量新旧有点类似的性状组成的,每个性状都有自己单独的历史,每个性状都处在一定的进化阶段,每个性状都和个体的其他性状有关……真正的问题是性状的起源和发展。自从《物种起源》问世以来,变异和变异性指的总是单个的性状;如果我们说一个物种可变,我们的意思是组成这个物种的相当数量的单个性状或者性状群可变”。

- <sup>12</sup> 参见 Sir Thomas Browne 在 *The Garden of Cyrus* 中的文字：“但是为什么叶片的两侧常常是不等的呢，比如榛树和橡树的叶子，在主脉的两侧为什么较小的、衍生的凹槽不是在对侧完全对应、成等角，而往往是一侧的叶脉和凹槽的角度比另一侧的大，如胡桃 (Walnut) 和其他许多植物的情形，这值得我们另作探讨。”
- <sup>13</sup> “节” (node)，是指其植物学意义，而不是数学意义上的“结”。
- <sup>14</sup> 图 129 表现的是整片叶子，但却只显示了正弦曲线的一般。另一半只要把水平轴上已经画出的这部分作一映像即可得到 ( $\theta = \pi/2$ )。
- <sup>15</sup> Dom Guido Grandus, *Flores geometrici ex rhodonearum et cloeliarum curvarum descriptione resultantes...* (Florentiae, 1728)。参见 Alfred Lartigues, *Biodynamique générale* (Paris, 1930) ——一本奇特深奥的书。
- <sup>16</sup> 类似的结构差异，尤其是维管束中的差异，有助于解释 (比如) 一个光滑的甜瓜和罗马甜瓜之间，又或者各式各样或长或扁或球形的甜瓜之间的差别。这些不同的繁殖纯种，杂交时也符合孟德尔遗传定律。参见 E.W. 辛诺特，“Inheritance of Fruit-shape in Cucurbita”，*Bot. Gaz.* 74 (1922)，95-103，以及其他文章。
- <sup>17</sup> 但凡葫芦科植物多见的地方，玻璃匠仍旧和史前的陶工一样，往往拿它们作为原型。例如，一个高高的、有环纹的佛罗伦萨油瓶正是葫芦科植物的翻版，工匠虽然不再是刻意地模仿，但还是采用我们描述过的方式以葫芦作为原型。
- <sup>18</sup> 参见 *Elsie Venner*, ch.II.
- <sup>19</sup> 参见 T.P. Anderson Stuart，“How the Form of the Thorax is Partly Determined by Gravitation”，*Proc. Roy. Soc.* 49 (1891)，143。
- <sup>20</sup> 该意义与速度的发生发展相联系尤显重要，因为掌骨区域是推进身体的非常重要的杠杆所在。有一个苏格兰博物馆内并排陈列着一匹挽车大马 (因为把 Bell Rock 灯塔的全部石料拉到海边而著称) 的骨骼和一匹赛马漂亮的骨骼，长久以来人们一直猜想后者就是 Eclipse 的遗骨。小时候我祖父曾经指给我看小型赛马的炮骨和大型

克莱兹代尔马的炮骨相比，不仅相对比较长，而且的确长。

- <sup>21</sup> 参见 Vitruvius, III, 1。
- <sup>22</sup> *Les quatre livres d'Albert Dürer de la proportion des parties et pourtraicts des corps humains* (Arnheim, 1613), 对开本 (以及更早的版本)。亦参见 Lavater, *Essays on Physiognomy* (1799), III, 271; 还有 H.Meige, “La géométrie des visages d'après Albert Dürer”, *La Nature* (1927年12月)。关于作为数学家的丢勒, 参见 Cantor, II, 459; S. Günther, *Die geometrische Näherungsconstructione Albrecht Dürers* (Ansbach, 1866); H. Staigmüller, *Dürer als Mathematiker* (Stuttgart, 1891)。
- <sup>23</sup> 正是丢勒的这些图使得 Peter Camper 产生了“颜面角”(facial angle) 的想法。Camper 的比较方法和我们采用的并无不同, 只是他的坐标系中只画了坐标轴, 而没有填上坐标网; 他清楚地认识到这个基本事实, 即颅骨是作为一个整体进行变化的, “颜面角”正是总体变形的指数。“宏伟目标是揭示自然差别可以压缩成规律, 其标准或规范是颜面线的方向; 伴随这些方向和倾角的总是颅骨其他部分相称的形态、大小和位置”; 引自 Dr T.Cogan 为 Camper 的著作 *On the Connexion between the Science of Anatomy and the Arts of Drawing, Painting and Sculpture* (1768?) 写作的序, Dr R. Hamilton 的 *Camper* 传曾有引用: *Lives of Eminent naturalists* (Nat. Libr.), 爱丁堡, 1840。亦见 P.Camper, *Dissertation sur les différences réelles que présentent les Traits du Visage chez les homes de différents pays et de différents âges*, Paris, 1791 (遗作); 参见 P.Topinard, “Études sur Pierre Camper, et sur l'angle facial dit de Camper”, *Rev. Anthropol.* 2 (1874)。
- <sup>24</sup> Lamé 讨论过类似的坐标, *Leçons sur les coordonnées curvilignes* (Paris, 1859)。
- <sup>25</sup> 关于类似但更详尽的比较, 参见 H.Mogk, “Versuch einer Formanalyse bei Hyperiden”, *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, etc., 14 (1923), 276-311; 17 (1926), 1-98。

- <sup>26</sup> *Dinosaurs of North America* (1896), 插 81, 等等。
- <sup>27</sup> *Mem. Amer. Mus. Nat. Hist.* 1, 第 3 部分 (1898)。
- <sup>28</sup> 在 G. Heilmann 先生出色新颖的 *Fuglenes Afstamning* (Copenhagen, 1916) 一书中可以找到这些以及其他的坐标图, p.398; 特别见于 p.368-80。
- <sup>29</sup> 参见 Zittel, *Grundzüge d. Palaeontologie* (1911), p.463。
- <sup>30</sup> 参见 W.B.Scott (*Amer. J. Sci.* 48, 1894, 335-74), “我们发现任何完整的哺乳动物组, 就好像马这组一样, 都是异常连续的, 而且发现的过程正在稳步填补仅剩的几处空白。连续的各阶段彼此接续得如此紧密, 以至于我们有时实在难以正确排序, 也难以区分清楚其中的种型究竟是遗传的主干还是早期的分支。有些种系发生史正在受到素材过于丰富的困扰。”
- <sup>31</sup> 参见 T.Dwight, “The Range of Variation of the Human Scapula”, *Amer. Nat.* 21 (1887), 627-38。亦参见 Turner, *Chall. Rep.* XLVII, 关于人类的骨骼, p.86, 1886: “我收集了我本人以及其他观测者的测量数据, 发现肩胛骨的相对长度以及宽度的变异范围在同一人种当中是非常显著的, 因此需要大量的样本才能得出准确的人种平均骨形。”
- <sup>32</sup> 我把人颅骨的笛卡儿坐标作保形变换绘制成黑猩猩的经验主义坐标, 它们看上去似乎属于等位椭圆域。它们实际非常近似 M.M.Y. Ikada 和 M.Kuwaori 画过的一些图形, “Some Conformal Representations by means of the Elliptic Integrals”, *Sci. Pap. Inst. Phys. Res.*, Tokyo, 26 (1936), 208-15。
- <sup>33</sup> 说起“成对示意图”(diagrams in pairs), 无疑还想到了他的“互易示意图”(reciprocal diagrams), 麦克斯韦(在大英百科全书他写的 diagram 这一词条中)说道: “这种我们同时琢磨两个图形, 在一图中的某些点与另一图中的某些点之间找出相似性的方法, 是迄今为止科学领域中最强有力的、最多产的方法之一……有时候又被称作对偶法或对偶原理。”
- <sup>34</sup> 帕森斯, “Displacements and Area-curves of Fish”, *Trans.*

*Amer. Soc. of Mechan. Engrs*, 9 (1888), 679-95。

- <sup>35</sup> 这就是说,如果计算横截面面积与该处和鱼身前端的距离之比,就所有研究的鱼种而言,答案是非常近似的。亦见 Selig Hecht, "Form and Growth In Fishes", *J. Morph.* 27 (1916), 379-400。

## 第十章 后 记

- <sup>1</sup> William Spottiswoode, 在他 1878 年于都柏林向英国科学促进会递交的会长呈文中如是说。

- <sup>2</sup> 亨利·法布尔 (Henri Fabre)。