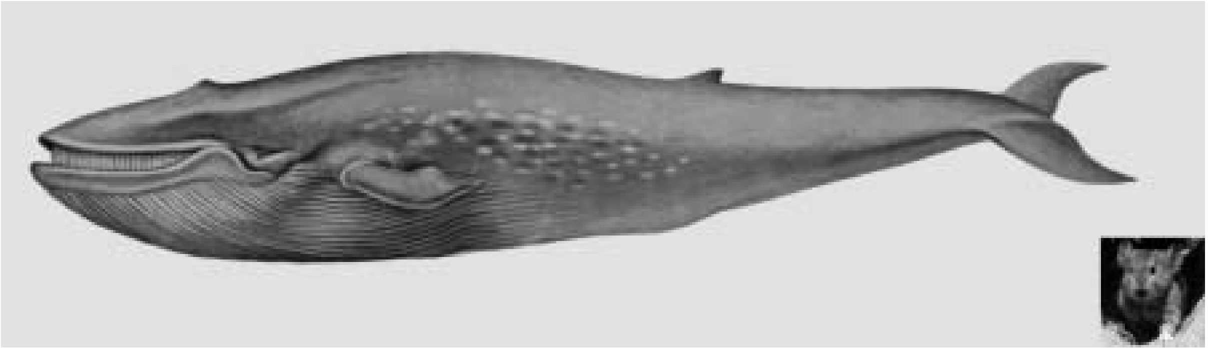
鯨魚、細菌與分形



最重和最輕的生物體質量相差達到21個數量級，也就是說前者是後者的10萬億億 (10^{21}) 倍。這個天文數字反映了鯨魚 (約30米) 和細菌 (約3微米) 在體長上約有千萬 (10^7) 倍差異，而兩者的密度則相差不遠。

令人感到詫異的是，生物的體重雖然如此懸殊，但它們卻全都服從一條所謂「異率定標規律」(allometric scaling law)，即它們的生命特徵Y，例如新陳代謝率 (metabolic rate)、心跳率 (heartbeat)、壽命 (life span) 等等，全部和體重M的一個定冪成比例：

$$Y = Y_0 M^b \qquad (1)$$

其中Y_0是只和物種有關的比例常數；定標指數 (scaling exponent) b 則取決於特徵Y的類別，而和物種無關。例如就整體代謝率B而言，b = 3/4，這一數值從鯨魚到大象、老鼠乃至樹木、細菌等迥然不同的生物都是一樣的。同樣，就血液循環時間、胚胎發育率和壽命而言，則 b = 1/4，等等。

尤其令人詫異的是，所有定標指數b都是1/4的倍數，但按長度與體積的關係推測，與體重、體積、結構有關的定標指數應該是1/3的倍數才對。那麼，對大小懸殊的各種生物都適用的定標指數律究竟是怎麼樣來的呢？許多似乎簡單而自然的想法，像陸地生物支撐體重的骨骼強度極限，或者海中生物透過流體動力邊界吸收物質流量極限的觀念等等，都是無法得到 b =1/4的倍數這一奇妙結果的。

到最近，這個定標指數規律之謎終於露出端倪了。美國新墨西哥大學和洛斯阿拉姆斯國立實驗室的韋斯特 (G.B. West) 等三位學者從分形 (fractal) 的觀念出發，建構了一個十分簡單而對所有生物普遍適用的數學模型，很自然地解釋了新陳代謝率的定標指數值①。

這一模型的基本假設是：所有生物都有賴於充滿體內的管道網絡來輸送必要物質，例如營養或氧氣，到身體各部分以維持生命。這一輸送網絡基本上是由主管道 (例如大動脈) 分成多條次級管道 (例如動脈)，每條次級管道又再分支，以迄末級管道 (例如微血管) 為止 (圖1)。網絡的下列三個基本特點就是決定定標指數 b 的要素。第一，網絡必須充滿身體以

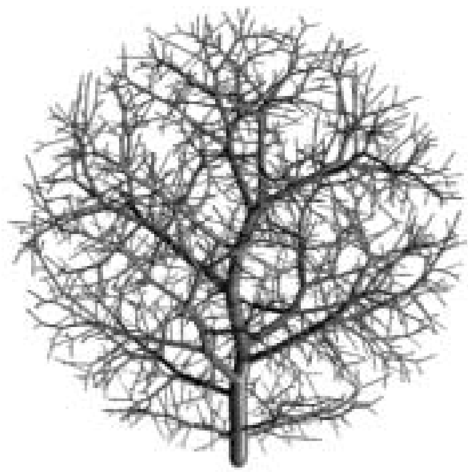


圖1　根據分形觀念用電腦建構的脊椎動物血管網絡模型

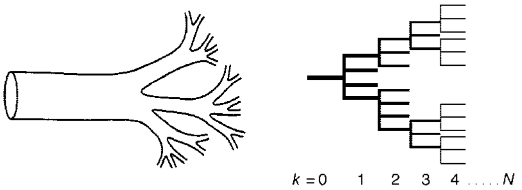


圖2　左：哺乳動物的循環和呼吸系統的管道分支情況。右：管道網絡模型整體示意圖，k是管道級別，最終的N級就是終端的毛細管。β 是k級和k-1級管道的半徑比，γ 則是相鄰級別管道的長度比。在本圖中，n=3。

使輸送渠道達到身體每一部分。很顯然，這一假定使網絡管道的基本體積與生物的整體體積，也就是體重（因為生物密度大體固定）建立一定關係。第二，網絡的終端管道（毛細管）的半徑和長度不變——因為對同一種生物來說，細胞的大小是固定的，而這也是決定毛細管大小的主要因素。由於流送的物質最後都要經過毛細管，因此總流量必然和毛細管總數N_c成比例（毛細管半徑和流速都是固定的）。但物質流量基本上是新陳代謝率B的決定因素，所以$B \propto N_c$。

第三，原則上，輸送物質所消耗的能量應減到最小，這可以證明相當於要求網絡是一個分形，也就是說，無論放大到甚麼層次，網絡都呈現相同的形態。在數學上，這導致一個十分簡單的結果：每一級輸送導管分支成下一級導管時，分支數目n（例如從一管分成5管或9管）以及導管半徑和長度的變化比率（分別為 β 和 γ）都固定，不因導管的級別而變化（圖2）。那也就是說，所有導管的總體積（這當然也與體重M成比例）可以由一個有限幾何級數之和決定。將以上三個假定結合，就可以很容易證明$B \propto M^b$，而

$$b = -\ln n / \ln(\gamma \beta^2) \qquad (2)$$

由於在不同級別導管中的物質流量不能改變，所以分支數 n和管徑遞減率 β 有一定關係：$\beta = n^{-1/2}$。又由於相鄰級別導管所供應的球形體積也必須相等，因此分支數和管長遞減率也有相類關係：$\gamma = n^{-1/3}$。這兩個關係代入(2)式之後便立即得到了神奇的定標指數 b = 3/4。同時，也可以輕易連帶證明，其他相關定標指數是1/4的倍數。例如，對於最大的主動脈而言，半徑$\propto M^{3/8}$，長度$\propto M^{1/4}$，這些都是可以與觀測數據比較的。

當然，以上的計算只是一個非常之粗略的所謂「硬管」模型。事實上，血管是有彈性，並會在壓力波動下擴充和收縮的。同時，流體在微細管道中經過，又會受到管壁黏力的影響。但經過更仔細和複雜的計算，可以證明對一般較大的動物而言，b 仍然等於3/4。這是因為管道網絡的體積主要仍然由較大，亦即是近於硬管的管道所決定。對於細小生物來說，末級管道的摩阻效應的確會變得更重要，因此模型的預測是 b 會稍大於3/4，這實際上也曾在細小哺乳動物中得到證實。

除了血液循環系統之外，生物的呼吸系統也具有相類的功能和結構特點。所以，上述模型可以簡單地移用於氣管—支氣管—⋯⋯—肺胞這個網絡系統，而所得的結果，基本上是相同而且可以一一得到證實的。因此，可以說，韋斯特等這一簡單、漂亮而又基本的模型，已經為了解千萬種不同生物的體重與生理結構之間的普遍關係作出一個重大突破了。

其實，從孟德布洛（B.B. Mandelbrot）提出分形觀念至今，已經有20年以上。它和生物結構（特別是血管、氣管和消化管道）的一般關係，也早已經為學者指出和談論多年②。為甚麼要到今天，才有人應用這一觀念來說明像異率定標指數那麼基本的一個生物規律呢？這也許是因為20年來，真正對分形有興趣、有研究的學者大都是數學家、物理學家而並非生物學家吧？假如是這樣，那麼分形觀念至今似乎還未曾應用到諸如城市交通流量或者文化、政治觀念傳播的量化規律上去，也並不是稀奇的事吧？

① G.B. West, J.H. Brown, B.J. Enquist, *Science* **276**, 122 (4 April 1997).

② 見例如H.E. Stanley & N. Ostrowsky, eds., *On Growth and Form* (Boston: Martinus, 1986)，特別是頁174-83。多年來本刊的封面也一直以分形作為主題，其中第9、10、20、21各期封面都是以生物結構為題材。