

花豹的斑紋是怎麼來的

不得不用數學來說的故事

作者：廖思善·陳文翊

廖思善為中興大學物理系教授，現任科技部駐捷克代表處科技組組長。研究主題包括生物的斑紋，碎形，賽局理論，顆粒集體行為，腦波特性等。科普著作有《動手玩碎形》（2006，天下文化）。

陳文翊現就讀於臺灣大學物理研究所。

在試圖解釋一切現象的同時……我們現在有理由做的就是要證明，某某行為是在已知的物理行為及現象的範圍內……不知何故，這些已知的行為和現象最後都能歸結到動力學定律和物理科學的一般原理。

——湯普森，《論生長與形態》，第四章

1917年，蘇格蘭動物學家湯普森（D'Arcy W. Thompson）出版了《論生長與形態》（*On Growth and Form*）一書，探討大自然中各種生物的形態與其成因。

自牛頓以降直到20世紀，物理學已經跨入新時代，以最基本的法則試圖解釋周遭的世界。而自從達爾文提出演化論，生物學也慢慢跨出博物誌式的研究方式。但是20世紀初的生物學家，依然認為生命世界極其複雜，即使是明顯如形態，也無法簡單解釋。當時生物學家認為「適者生存」是生物功能、結構、包括形態的根本解釋。

湯普森相信這種解釋並不完全，無法解釋形態的發生過程與形態的模式。畢竟作為生物體基本構成的細胞與組織，其中所有的分子移動、作用與行為模式都必須遵循物理法則。因此完整的解釋必須包含物理和化學的原理和機制。另外，形態的基本模式明顯與數學相關，因此在探討生物形態時，也應納入數學的語言。湯普森的觀點在當時算是先知式的見解。

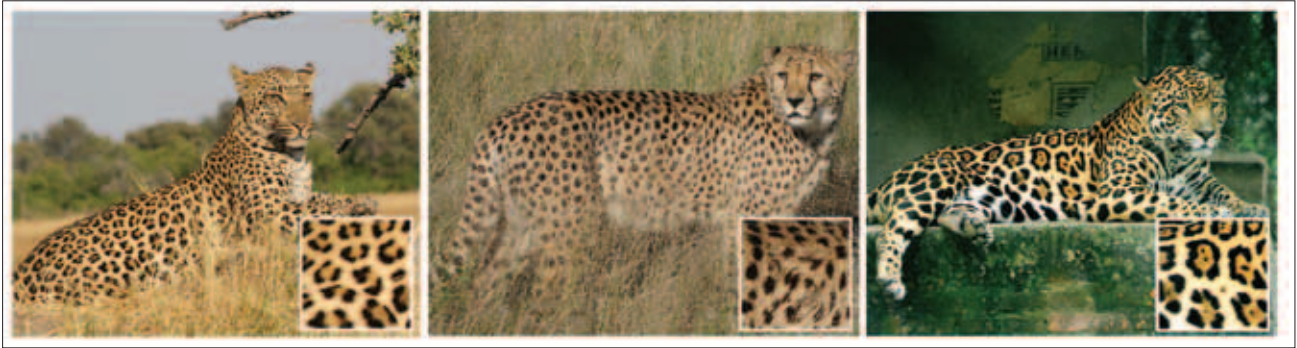
以湯普森自己喜歡的對數螺線為例^①，他發現對數螺線普遍出現在動物犄角的紋路，軟體動物如鸚鵡螺外殼的生長紋。甚至如今我們更知道，即使是非生命世界也有許多對數螺線的模式，例如颱風氣旋的轉臂，許多銀河的螺旋臂等。

花豹的斑紋

豹的美麗斑紋很能吸引人類的眼光，也是時尚界經常使用的素材。但是很多人可能沒有注意到，花豹（leopard）、美洲豹（jaguar）、獵豹（cheetah），甚至臺灣雲豹的斑紋各有獨立的特色。獵豹的花紋最簡單，呈圓點狀；花豹的斑紋濃淡不一，看起來像指頭按壓的痕跡；美洲豹的斑紋則是破直的多邊形，中間有一些小點。動物的斑紋來自色素的沈澱，但是動物身上為什麼會有這些斑紋呢？^②

解釋的方式有很多種。一種最廉價而無趣的解釋就是斑紋是上帝（或某個神祇）所創造的。這種解釋一下子就阻斷了任何想要更深入理解其中機制或連結其他現象的可能。

第二種解釋是依賴文學家的想像力。譬如英國作家吉卜林（Joseph Kipling）就以小朋友的口吻問過：「花豹的斑紋是怎麼來的？」（*How the Leopard Got His Spots*），這是吉卜林為兒童所寫的《原來如此》（*Just So Stories*）系列故事書中的一本。故事的大要是，很久以前衣索匹亞人和花豹本來在一片黃沙的土地上獵捕長頸鹿、斑馬等動物。當時這些動物的膚色是不同的黃色，但是衣索匹亞人和花豹的膚色和大地背景最接近，所以獵捕動物無往不利。於是動物只好逃入原始森林裡，並在那邊長出如今長頸鹿、斑馬身上的斑紋。沒有獵物的衣索匹亞人和花豹在飢餓下，依照智者狒狒的指示來到森林中。可是衣索匹亞人和花豹只能聞到動物的味道，卻完全看不到它們。他們自己身上的黃色又太顯眼，於是衣索匹亞人在身上塗上黑泥，變成現在的黑膚色。花豹不想變黑，於是衣索匹亞



左為花豹，中為獵豹，右為美洲豹。各圖右下為牠們特殊的斑紋。(維基)

人把他身上剩下的塗料，在花豹身上到處「拍粉」，就變成了花豹身上好像五指印的斑紋，至今還有人稱為「衣索匹亞人的指紋」。

這段故事有趣又言之成理，是小朋友也可以理解的目的論解釋。就好像說人因為要走路所以長出腳，孔雀因為要求偶所以會開屏，狗為了清潔的原因在解便之後要往後踢沙子一樣。



1865 年歲末，吉卜林為這本小書手繪的插圖。除了較明顯的衣索匹亞人和豹，林中據說還藏著三隻動物。(http://evolution-textbook.org/content/free/figures/ch20.html)

第三種解釋是達爾文「物競天擇，適者生存」的演化論。動物斑紋的原始演化論解釋，可能是「隱藏自己的保護」、也可能是「炫耀性的性擇」，重點是這樣的斑紋有助於生存，因此才成為演化生存暫時的勝利者。我們要注意的是，演化論和目的論的解釋其實極端不同，但常會令人混淆。以吉卜林的故事為例，斑馬和花豹是因為想要在環境中隱身，所以才塗上斑紋。而演化的解釋則是完全非目的論的：因為在所有後代中，只有具備斑紋的（能隱身？）最適於生存，因此才只看到有斑紋的後代。

自從 20 世紀後半，新達爾文理論把原來的達爾文天擇說和孟德爾的遺傳理論結合之後，演化的單位從個體或族群轉移到遺傳的單位上^①，於是斑紋似乎變成花豹基因載體身上的表現。這兒產生了很微妙的問題，如果基因是指示建構有機體的藍圖，那斑紋是如何發展的？是基因決定斑紋的形狀嗎？但是觀察顯示，動物的斑紋並不像外貌、體態、身體組織，直接由父母傳遞給子女，兩者的斑紋似乎沒有繼承關係。因此基因傳遞的是什麼？斑紋形成

① 對數螺線的極坐標方程是 $r = ae^{b\theta}$ 。如果在線上繫上重物，拿在頭上旋轉，同時以固定速率把線放長，旋轉固定角度就增加固定比率的長度。這時重物的軌跡就是一條對數螺線。這個機制也是自然界出現對數螺線的線索。

② 本文旨在探討「豹」紋。因此雖然獅（無斑紋）、虎（長條紋）和花豹、美洲豹都屬於豹亞科豹屬，我們並不討論，反而納入屬於貓亞科獵豹屬的獵豹。

③ 箇中最基進者或許是道金斯 (Richard Dawkins) 的「自私的基因」理論。

的機制到底是什麼？這些問題，打開了第四種解釋的需要。

湯普森對花豹斑紋的「為什麼」並不怎麼在意，他關心的是「花豹斑紋是如何產生的？」也就是我們所謂的第四種解釋。可惜湯普森終生不知道答案，他在《論生長與形態》中，也僅用兩頁記錄不同種類的斑馬花紋。不過《論生長與形態》這部大作，從新穎的角度思考生物的形態，給後人很大的啟發。《論生長與形態》於1942年再版。10年後，就有一位頗受這本書啟迪的聰穎數學家，對這個問題提出了符合湯普森期待的革命性創見。

涂林的巧思

被後世稱為計算機科學之父的涂林（Alan Turing），24歲時就提出計算其實是抽象的數學概念，他引進涂林機（Turing machine）的想法，證明合理的數學理論都是不可判定的（undecidable）。而涂林機的構思也成為今天電腦架構的基礎。另外涂林在二戰期間，製作解碼機 Enigma 破解德軍密碼的故事，如今也膾炙人口，甚至拍成賣座電影《模仿遊戲》（*The Imitation Game*）。涂林晚年更投入心力，思考機器擁有智慧的意義，為現今正熱門的人工智慧領域奠下基石。

鮮為人知的是，涂林年少時就曾讀過《論生長與形態》，對自然形態的突現很感興趣。他也跟湯普森一樣，好奇到底是什麼機制造成「花豹的斑紋」？1952年，涂林發表他在這個領域裡唯一的一篇論文〈形態發生學的化學基礎〉（*The chemical basis of morphogenesis*）[1]，嘗試從數學的面向回答「花豹斑紋」這一類自然模式的問

題。他讓我們看到，如何從物理過程或化學反應產生出形態或模式。

涂林的論文中提到的偏微分方程，如今稱為反應擴散方程（reaction-diffusion equation）。可以簡化如下：

$$\begin{aligned}\frac{\partial u}{\partial t} &= F(u, v) + D_u \Delta u \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= G(u, v) + D_v \Delta v\end{aligned}$$

濃度變化率 反應 擴散

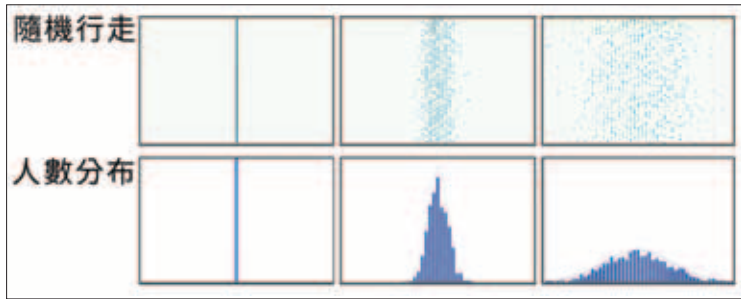
其中 u 、 v 是涂林所謂形態素（morphogen）的濃度函數，其變數包含空間面向的位置坐標，也包含時間 t 。這個微分方程包含反應項和擴散項。其中反應項，除了很簡單的情況外，通常都是 u 、 v 的非線性函數。這些反應就像複雜的化學反應一樣，其中包含自我加強或消耗，以及不同分子間互動（加強或抑制）的部分。當形態素的數量增加時，整個方程組的結構並不改變。

比較有趣的是方程中加入了在空間拓展的擴散項，會將形態素的影響往外傳播。關於擴散，我舉一個簡單的例子：想像在某會場或操場，有一群人集中站在中心線，一旦解散後，所有人往不同方向隨機移動，他們在空間位置的人數分布可電腦模擬如右上圖，會從集中在中心的尖峰分布，變成越來越平緩的分布（這些分布都很接近常態分布）。

逼近此現象的數學模型，就是沒有反應項的單純擴散方程：

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \alpha \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}$$

其中 u 是 x 和 t 的函數。藉由此方程就可得到模



本圖上半部是人群隨機行走模擬圖，下半部是同一橫向位置人數統計圖與對應的常態分布。時間從最左圖開始往右變化，人群從集中在中心「擴散」到兩側。左下圖因人數太多已截掉上面的部分。

擬上述擴散行為的一個解：

$$u = \frac{1}{\sqrt{4\pi\alpha t}} e^{-\frac{x^2}{4\alpha t}}$$

其中假設中心點是 0。這些解正好是常態分布，標準差為 $\sqrt{2\alpha t}$ ，隨時間逐漸變大。

涂林這篇經典文章發表於英國皇家學會期刊的生科系列，並不是純數學的論文。文中提到許多化學和生物的論述，尤其是胚胎發育的形態發生學問題。換句話說，涂林設想的形態素其實是一個抽象概念，他希望用來說明一些廣泛的現象，例如胚胎發育從球對稱轉為鏡像對稱所發生的對稱破缺（symmetry breaking）問題，而不單純只是為了說明皮膚上的斑紋。另外，涂林也意識到這個困難的非線性偏微分方程組在數學上不容易求解，因此在文章最後他特別強調需要電子計算機的協助，才能更深入的理解這個方程。

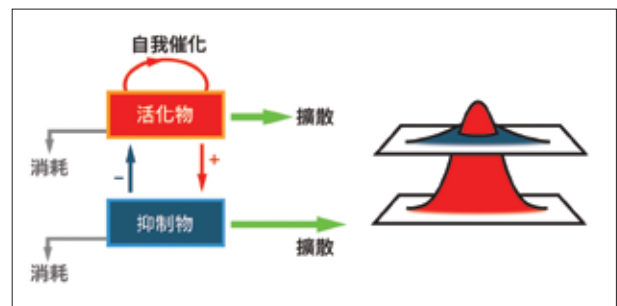
換句話說，涂林以直觀與深思所提出來的方程，只能預見形成圖案模式（如斑紋）的可能，但在文中並沒有建立更確定的機制，也缺乏實驗證據。直到 20 年後的 1972 年，德國普朗克研究院（Max Planck Institute）的兩位發展生物學家麥因哈特（Hans Meinhardt）和吉爾（Alfred Gierer），才在當時的電腦協助下，指認出形成圖案模式所必需的「涂林機制」。⁴

麥因哈特和吉爾提出所謂的活化物／抑制物系統（activator-inhibitor scheme，如右圖），其中活化物會自我催化，也會促進抑制物的成長。相反的，抑制物則會抑制活化物。重要的是兩者都會擴散。但是抑制物的擴散速率必須快於活化物的擴散速

率，才有助於形成穩定的圖案。這是因為擴散速率快的抑制物有兩項特性：在遠方能抑制活化物往外擴張的傾向，但在局部卻減弱了抑制的強度。這兩者都有助於穩定圖案的形成。

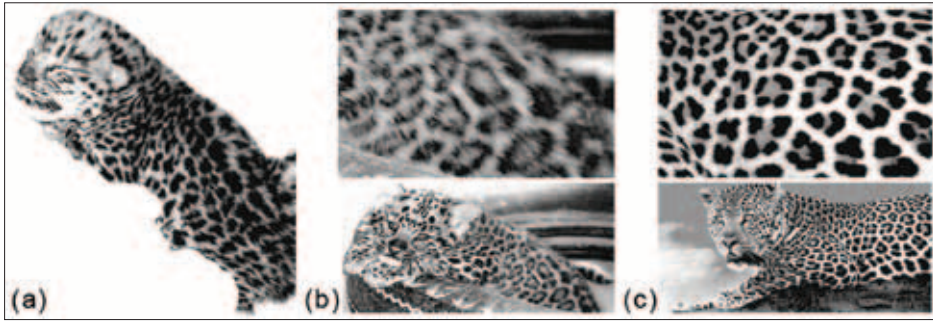
不過，涂林的數學方程是否符合實際世界的現象，是否有實驗支持，如今並不清楚。單純從電腦模擬，我們的確可以看到類似獵豹的圓點分布或者斑馬的平行長條。1980 年代，麥因哈特和生物數學家莫瑞（James D. Murray）在電腦協助下，分別演示了涂林機制可以說明廣泛的生物色素模式的形態。本文後面要談到以涂林機制二階段模型來模擬豹紋的故事，也是這個研究理路的成果。

但是真實世界的實驗呢？在化學方面，會形成奇妙圖案的化學反應，在本世紀初期與中期以來即已出現，例如知名的貝魯索夫／扎鮑庭斯基反應（Belousov-Zhabotinsky reaction，BZ 反應）。1971 年，美國化學家溫弗里（Arthur Winfree）曾說明 BZ 反應的螺旋波可以間接透過活化物／抑制物過程來理解。直到 1990 年，法國波爾多大學的

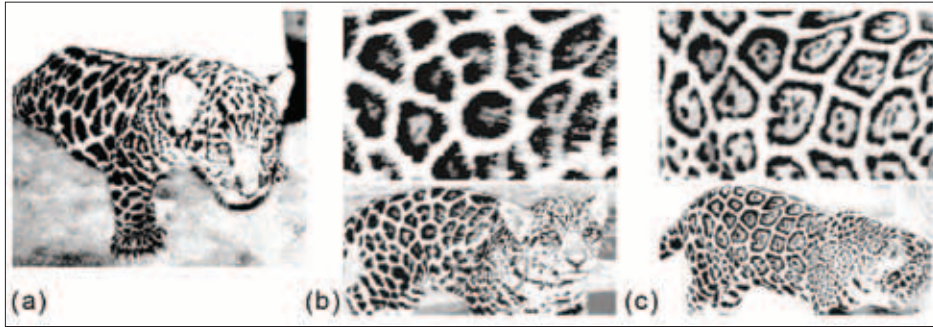


活化物與抑制物系統之作用簡圖，注意到要形成穩定的模式，抑制物的擴散速率必須快於活化物。右圖可見到兩者競爭形成斑點的示意圖

⁴ 有趣的是，兩人研究時完全不知道涂林的工作，一直到論文投稿時，審稿人才告訴他們。。



花豹在不同成長階段的斑紋：(a) 圓點（兩天）；(b) 環紋（八週）；(c) 花環（成年）。



美洲豹在不同成長階段的斑紋：(a) 圓點（五週）；(b) 不規則環紋（三個月）；(c) 不規則斷續多邊形包繞著小點（成年）。

單的涂林機制複雜化，並不是很理想。

後來劉瑞堂在閱讀一篇討論豹類斑紋的生物學

論文時，得到一個靈感。那是瑞典古生物學家韋德林（Lars Werdelin）與動物學家奧森（Lennart Olsson）在 1997 年的研究。他們發現好幾種貓科動物在發展初期，都以斑點作為原始花紋。而其他更複雜的斑紋模式，都是從原來的斑點發展而成。請參見上圖，看看花豹和美洲豹從剛出生一直到成年時，成長過程中斑紋所發生的變化。

德凱珀（Patrick De Kepper）團隊才運用「CIMA 反應」，在化學上建立與涂林機制相關的實驗結果。

在生物學方面，由於生物發展的機制十分複雜，可能的說明方式很多。目前涂林機制在生物學中的影響，除了色素斑紋之外，仍然微乎其微。關於涂林這篇文章的綜合影響，伯爾（Philip Ball）2014 年在英國皇家學會的期刊中有一篇歷史鳥瞰式的綜述，很值得讀者進一步參閱（見本文「延伸閱讀」）。

豹紋的兩階段模型

回到豹的斑紋。從前面的敘述知道花豹的圓點斑紋比較容易用涂林模型來模擬。但是對於更複雜的美洲豹與獵豹斑紋，似乎一直一籌莫展。

我與我的博士生劉瑞堂在投入豹紋研究前，曾先用涂林機制模擬瓢蟲的斑紋，過程還算順利，但轉為研究豹紋時，卻一直找不到適當的參數組合。後來劉瑞堂到牛津大學從數學系教授麥尼（Philip Maini）深造。他回國後重拾豹紋模擬的研究，我們發現必須改變幾個涂林方程的參數，才似乎找到了約略可行的步驟，但是這個過程相當於把原來簡

單的涂林機制複雜化，並不是很理想。

後來劉瑞堂在閱讀一篇討論豹類斑紋的生物學

論文時，得到一個靈感。那是瑞典古生物學家韋德林（Lars Werdelin）與動物學家奧森（Lennart Olsson）在 1997 年的研究。他們發現好幾種貓科動物在發展初期，都以斑點作為原始花紋。而其他更複雜的斑紋模式，都是從原來的斑點發展而成。請參見上圖，看看花豹和美洲豹從剛出生一直到成年時，成長過程中斑紋所發生的變化。

基於這個認識，我們的模擬似乎也應該要從「原始」的圓點開始，或許才能得到不同豹類成年時的斑紋。於是在這個研究方向上，我們和麥尼提出一個新的兩階段模型，將斑紋形成的過程分為兩個階段：第一階段，花豹和美洲豹斑紋的產生方式類似；第二階段，我們使用第一階段的結果當作第二階段的初始分布，再各別調整方程的參數，模擬成年動物的斑紋。

值得注意的是，即使單一階段涂林模型可以模擬出這些豹紋，但過程中所出現的圖案變化，不見得和真實花豹或美洲豹斑紋的成長斑紋變化相當。我們這個二階段模型主要的意義，是盡量也模擬從幼獸到成年時的斑紋演變過程。

斑紋模擬的研究，是一段參數調整的辛苦過程。當然對微分方程本身的分析，能夠先提供許多限

第一階段先從塗林模型產生的斑點圖形，作為第二階段模擬的初始分布。恰當調整參數之後，可模擬得到第二階段的花豹斑紋和美洲豹斑紋，包含其生長變化的斑紋形態。

制的線索。可以想見，斑紋形成的模擬中，參數的選擇不是唯一的。光是可形成斑點的參數範圍可能就很廣，而最後的「成年」斑紋也是在第二階段中，適當調整參數及選擇調整時機來決定的。

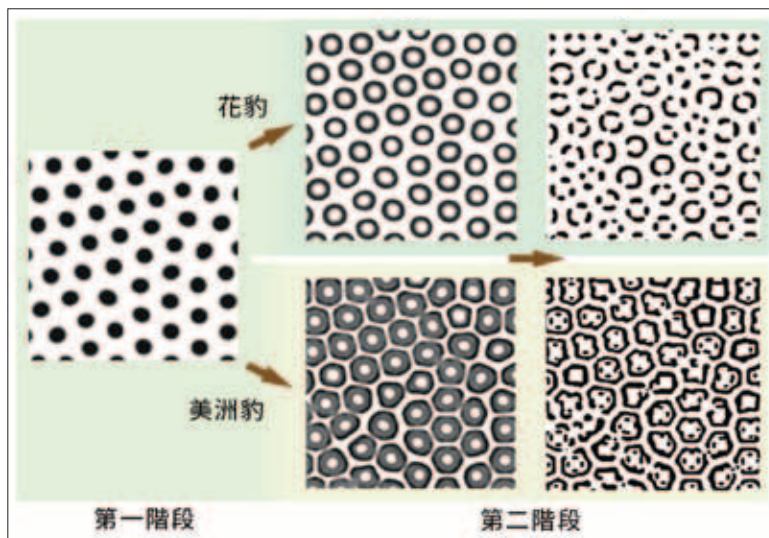
為了能夠提出客觀的比對證據，我們選用二維傅立葉變換，詳細分析比對模擬圖案跟實際豹紋的相似程度。在過程中，我們還做了多次模擬，改變參數，並且討論參數變化與豹體長大的關係等等。最後，還需要論證我們方法的穩定性，才終於在2006年完成並發表這個研究結果 [2]。⑤

結論

在過去，許多生物學家認為塗林方程和真實生物學相差太遠，無法提供正確的模型，所以轉而研究 DNA 攜帶的遺傳訊息與作用。但過於重視基因機制，也是另一種極端。DNA 雖然解釋了蛋白質的製造機制，但無法適當解釋蛋白質如何組成生物體，甚至無法解釋為什麼大自然會傾向運用某些數學模式。

實際狀況介於兩者之間，DNA 中的基因作為生物體的藍圖，當然不能忽略。但是生物體無法隨意變成任意的形態，而是在物理與化學定律限制下，以符合動力定律發展過程的各種可能性中，透過演化機制做出選擇。新的數學模型應該同時考慮兩者，發展既有基因資訊，也有動力學過程，兩者相互為用的模型。

總之，除了演化論之外，我始終相信形態的自然語言來自數學，而形態形成的機制則來自物理。⑥



本文參考資料請見〈數理人文資料網頁〉

<http://yaucenter.nctu.edu.tw/periodical.php>

本文出處

本文主要內容為 2016 年 4 月 30 日廖思善在臺灣大學科學教育發展中心「秩序與複雜的華爾滋」系列講座的演講稿，並由陳文翎和本刊編輯改寫。

延伸閱讀

► 廖思善〈花豹的斑紋與數學不得不說的故事〉(2016/4/30)，CASE 探索《秩序與複雜的華爾滋》系列講座第四講錄影：

https://youtu.be/ALpO_7VBdEk

► Marris, Emma "How a leopard changes his spots" *Nature News* (2006/8/4)。《自然》介紹本文講者研究的網上新聞。1988 年 3 月，文中提到的生物數學家莫瑞在 *Scientific American* 寫了一篇廣為流傳的文章 "How the Leopard Gets Its Spots"，名稱來自文中提到的吉卜林書名，只是將 Got His 有意識的改成 Get Its。《自然》的記者變化這個梗，提示兩階段模型的意義。

► Ball, Philip "Forging patterns and making waves from biology to geology: a commentary on Turing (1952) 'The chemical basis of morphogenesis'" *Phil. Trans. Royal Soc. B* 370 (2015) issue 1666。出身《自然》編輯的 Ball，撰寫了許多關於大自然模式的書籍，例如他曾撰寫 *Shape*、*Branch*、*Flow* 三大冊，2009 年由牛津出版社出版。

► Stewart, Ian, *Life's Other Secret: The New Mathematics of the Living World* (1997)。臺灣譯本：史都華《生物世界的數學遊戲》(2010 改版)，蔡信行譯，天下文化。

► 廖思善《動手玩碎形》(2006)，天下文化。

⑤ 還有其他科學家採取類似的策略。例如 Rihito Asai 等人用此模擬不同成長階段的斑馬魚花紋；Juan Luis Aragón 等人也用特定圖案為種子，產生海膽的花紋。