

$$\text{tarce } \mathcal{M} = 0 \text{ 或 } \hat{K}^2 = \frac{\alpha N^0 - \beta M^0}{D_M + D_N} \quad (4.12)$$

以及

$$\frac{\alpha N^0 - \beta M^0}{D_M + D_N} > \frac{D_N \alpha N^0 - D_M \beta M^0}{D_M D_N} \quad (4.13)$$

但在通常情况下,因有数量级关系

$$D_N \gg D_M$$

方程(4.13)不能满足,持续的振荡行为就不会出现。

与条件(4.9)和(4.10)相反,系统的定态将不稳定的,则有可能由此演化为新的定态结构。

我们充分意识到,我们的模型是十分粗糙的。核苷酸单体之间的差别,这是对生物信息来说是头等重要的事情,被我们忽略了。另外,生物分子之间的各向异性,这又是一个生物结

构的重要特点,也没有给予考虑。

但是,不管怎样粗糙,这个模型以纯粹的物理、化学的方式给出了一个复制过程中结构形成的清晰图象。由于给出如此的边界条件,这个图象是可以进行实验验证的,比如用激光拉曼光谱。我们希望一些实验科学工作者能对此发生兴趣。

参 考 文 献

- [1] Glansdorff P. and Prigogine I.: Thermodynamic theory of structure, stability and fluctuations, 1971.
- [2] Chandrasekhar S.: Hydrodynamic and hydromagnetic stability, 1961.
- [3] Turing A. M.: *Phil. Trans. Roy. Soc., London*, Ser. B, 37, 237, 1952.
- [4] Greenhill A. G.: The application of elliptic functions.

[本文于1979年4月9日收到]

生物膜的激励与耗散结构

谈 洪 乐 瑶

(中国科学院力学所)

一、引 言

在一层可透界面的两侧维持着不同的物质浓度,这显然不是一般的熵最大状态,但整个过程都应服从热力学第二定理。Prigogine 学派发展的非平衡热力学理论对理解和分析膜上发生的过程肯定是很帮助的。

显然,宏观的热力学分析还必须依据微观的机制研究才能成为一种真正的理论;但是在细致的分子结构及转移机理尚未完全弄清之前,就可以根据一些局部的现象和线索,在非平衡热力学一般原理的指导下提出一些合理的模型,定量地解释膜的激励过程,这或许是适合当前生物学现状的一种研究方法。

本文的目的在于介绍近年来这种方法在生

物膜理论研究中取得的进展。

二、生物膜的基本结构和功能

生物膜的种类很多,而研究得较详细的是叶绿体膜,线粒体膜,细胞的质膜,神经膜,视觉接受器膜以及1976年发现的嗜盐菌紫膜等。虽然这些膜的形态特征是完全不同的,但它们的化学组成主要是蛋白质和类脂以及少量的糖和微量的核酸。它们都具有类脂双分子层的结构,膜的厚度约在40—100埃之间,蛋白质嵌镶在类脂双分子层中,整个结构表现出一定的长程有序特性但又或多或少地具有某些二维流动的特点,因而有些类似于液晶态。

各类生物膜的基本功能除了作为界面起了和外界的机械隔离作用之外,主要的功能是不

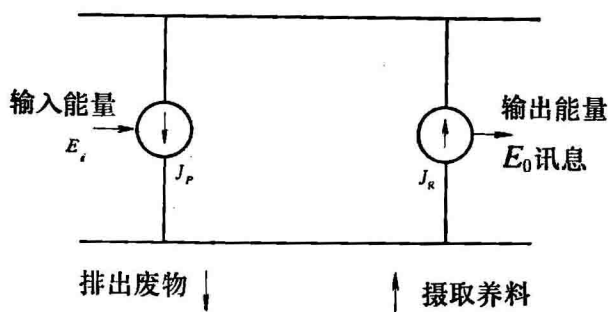


图1 生物膜的功能

膜上的离子泵可以不只一个,运转的方向也可以不同

断有选择地让养料从外界流入内部,让废料从内排出,保持膜内物质有一个相对稳定的组成,同时在膜上完成能量的转化或者信息的传递。由于膜的主要组成是类脂,所以可溶于类脂的物质很容易透过膜,但其它物质可透性就很低,而一些离子如 H^+ , K^+ , Na^+ , Ca^{+} 等由于受电镜像力的排斥就更难透过膜了。然而,在生物膜的内外总是能保持相对稳定的离子浓度差,这种浓度差对生物的功能是很重要的。如在静息状态下枪乌贼神经膜内钾离子摩尔浓度是膜外的 20 倍,而钠离子浓度则是膜外的 $1/9^{[1]}$ 。正是利用了膜内外的这种浓度梯度,在神经膜上完成了信息传递。线粒体膜和嗜盐菌紫膜则利用膜内外氢离子的浓度差完成了 ATP 的合成^[2,3]。

可以用图 1 示意地表示生物膜的主要功能。膜上有离子泵和换能器,离子泵的作用是消耗输入能量,把离子从一侧泵浦到另一侧造成离子梯度,离子泵可以不只一个,各个离子泵泵浦不同的离子,方向也不尽相同,单位时间通过单位膜面积泵浦的第 i 种离子流记为 J_{pi} 。糖酵解或氧化代谢的生化反应为线粒体膜,神经膜及视膜提供能量;而光能则是叶绿体膜及菌紫膜离子泵的动力源。换能器的作用和离子泵相反,它是利用离子梯度形成的回流 J_{Ri} (J_{pi} 和 J_{Ri} 方向相反) 作为动力合成高能的物质(如合成 ATP) 或输出电脉冲(视膜及神经膜完成讯号的放大及传输)。在满足

$$J_{Ri} = J_{pi} \quad (1)$$

时,膜两侧的离子浓度达到定态。对于一定的膜, J_{pi} , J_{Ri} 和膜所处的温度;内外各种组元的浓度与外界条件有关(如光的强度等)。可以认为,流 J_{pi} , J_{Ri} 是广义力 X_i 的函数^[4]

$$\begin{aligned} J_{pi} &= f_i(X_i) \\ J_{Ri} &= F_i(X_i) \end{aligned} \quad (2)$$

研究膜的一个有效的方法是把分离提纯的膜蛋白单个组装在双层类脂分子的人工膜上,研究各种蛋白组合所起的作用,从而有可能分开地研究离子泵及换能器,从理论或实验上得到 J_{pi} , J_{Ri} 和各种参数(广义力)之间的定量关系。当然分离和重新组合在实验技术上是非常困难的。

三、耗散结构

从图 1 可以看到,生物膜是一个和外界有能量和物质交换系统的开系,对于这类情况熵产生 P (Entropy production) 必须满足^[4]

$$P = \frac{d_i s}{dt} = \sum J_\alpha \cdot X_\alpha \geq 0 \quad (3)$$

这一公式是热力学第二定理的一般表达式。如果偏离平衡态不远,则 J_α 和 X_α 存在线性关系

$$J_\alpha = \sum_\beta L_{\alpha\beta} X_\beta \quad (4)$$

在线性热力学的范畴内,利用 Onsager 倒易关系,Prigogine (1945) 由 (3) 推导出定态时最小熵产生原理。对于平衡态,熵产生应为零。但对于线性区的定态 P 虽不是零但它是在一定约束条件下的最小值。这就以变分的形式表达了热力学第二定理。对于这种定态最小熵产生定理表达了尽可能接近平衡态的特征趋势,之所以维持在定态只是由于受到了边界条件的约束,所以这种定态总是稳定的。在线性范围内,边界条件的变化只能导致从一种定态过渡到另一种定态而不会出现极限环之类的耗散结构。

如果约束进一步加强,系统进一步远离平衡态,这时线性关系 (4) 已不复存在,非线性热力学理论^[4,5]认为,可以将熵产生的微商分解为

两项

$$dP = d_x P + d_j P = JdX + XdJ \quad (5)$$

从质量及能量方程可以推断,在定常约束下变化的方向总是满足

$$d_x P \leq 0 \quad (6)$$

等号对应于定态。这一准则如果采用倒易关系则马上退化为最小熵产生原理 $dP \leq 0$ 。公式(6)是非线性热力学第二定理的具体表达式。 $d_x P$ 和 dP 的不同仅在于它可以不必是一个标量势的精确微分,更确切地讲可以分为两类情况。第一种情况是流 J 和广义力 X 之间的动力学函数关系能允许把 $d_x P$ 变换为某一势函数 Ψ 的全微分 $d\Psi$ 而仅差一个正的积分因子,这时就得到类似于最小熵产生定理的最小势函数定理,整个问题可用变分法求解。第二种情况是 $d_x P$ 不能归结为一个精确的微分表达式,对这种更一般的情况由公式(6)可知,如果沿着任何一个从定态出发的轨道 $\delta_x P > 0$,则它是稳定的,而 $\delta_x P = 0$,则是临界状况。对于定态附近的小扰动,可以近似地把稳定性条件表达为

$$\sum_a \delta J_a \delta X_a \geq 0 \quad (7)$$

由于 $\delta_x P > 0$ 才是稳定的,所以把 $\delta_x P$ 称为过剩熵产生 (excess entropy production),只有在它“过剩”时 (> 0) 定态才是稳定的。

对于生物膜的情况,我们设想如果外界约束参数 λ (例如输入能量 E_i , 膜外某组元的浓度 C 等) 逐渐从平衡值 λ_{eq} 偏离,这时膜内外某组元的浓度差 ΔC 离开平衡态 (对应于可透膜的熵最大状态), ΔC_{eq} 越来越远。偏离平衡态不远时,由于在线性热力学范畴内最小熵产生原理的限制,系统是稳定的,对应的状态 (a) 称为热力学分支。但当 λ 继续增长,进入非线性区域并超过某一临界值 λ_c (不一定总是有的) 时,热力学分支 b 变得不稳定,出现了对应于另一种定态的新的分支 (c), (d)。至于是处在 (c) 或 (b) 需要由约束条件而定,在 B 点处形成分支现象。在分支点之后定态对应的有序构象称之为“耗散结构”。从上分析不难看出,越远离

平衡,系统内部耗散过程的熵产生越大,总的膜能量转换效率就越低。所以对于主要功能是能量交换的膜来说,似乎不产生耗散结构较为合理,但对于主要功能是产生信息的膜来说,耗散结构 (全或无型的跃变) 更能提高信号的信噪比。

总的来说,由于生物膜体系的复杂性,这一方面的理论研究还很不成熟,下面对各类膜分别作一概略的介绍。

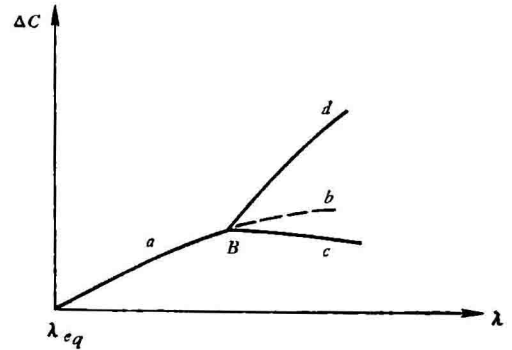


图2 远离平衡的分支现象

四、嗜盐菌紫膜的光激励

嗜盐菌 (Halobacterium Halobium) 的紫膜可能是现在知道的最简单的一种生物膜。它只含有一种多肽,功能仅相当于一个光驱动的质子泵,输入光能把质子从膜内泵浦到膜外造成质子浓度梯度。而在嗜盐菌的红膜上,换能器利用了这个梯度合成 ATP。

对嗜盐菌紫膜的 X 射线衍射研究,中子衍射研究及电镜观察证明^[6]: 菌紫膜上的分子由七根和膜平面接近垂直的 α 螺旋棒组成,每根长度和膜的厚度 40 埃接近,棒间的间距为 10 埃。根据光化学的研究^[7],菌紫蛋白 bR₇₀ 受光后漂白为 M₄₁₂ (下角数字表示吸收峰的波长) 同时在膜的一侧和蛋白相连的生色团 (视黄醛) 脱落,连接二者的质子化 Schiff 碱基放出一个质子。

根据上述这些基本的实验结构研究,作者在文献 [3] 提出下面的计算模型 (见图 3)。

1. 只考虑质子通过膜的迁移,膜外侧质子

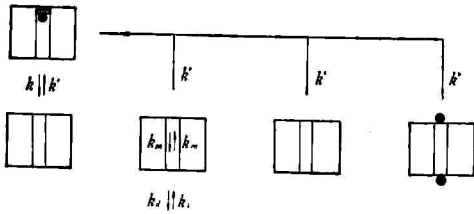


图3 菌紫膜的构象

(●质子, 斜纹色团)

的数密度记为 A_0 , 膜内侧质子的数密度记为 A_i 。

2. 质子必须经过膜上菌紫蛋白的通道才能从膜上一侧迁移到另一侧。图3画出了五种可能的构象, 关门状态“1”对应于 bR_{570} , 这时生色团通过携带一个质子(黑圈)的 Schiff 碱基“关”闭了离子的通道。受光后变为 M_{412} 使离子通道处“开”的状态。从 bR_{570} 变到 M_{412} 的化学反应速率常数是 K , 而逆转的速率常数为 k' 。 M_{412} 有四种构象 2, 3, 4, 5。不考虑质子的吸附系数 k_a , 脱附系数 k_d 及穿透系数 k_m 在膜两侧的差别。

3. 红膜上换能器的工作机理是非常复杂的化学渗透过程^[2], 根据 Bakker^[8] 暗适应 ($J_R = 0$) 的实验数据得到流和力的经验公式

$$J_R = K \left\{ \log \frac{A_0}{A_i} - 4.6 \left[\left(\frac{A}{A_0^*} \right)^{0.08} - 1 \right]^2 - 0.176 \right\}^n \quad (8)$$

A_0^* 是对应膜外 pH 值等于 8 时氢离子的浓度值。假定在偏离零定态不远的情况, $n = 1$ 。

对于上述模型可以列出构象的速率方程

$$x_1 + x_2 + x_3 + x_4 + x_5 = 1 \quad (9)$$

$$\frac{dx_1}{dt} = -kx_1 - k'(x_2 + x_3 + x_4 + x_5) \quad (10)$$

$$\frac{dx_3}{dt} = -k'x_3 + k_a(A_ix_2 - A_0x_3) + k_d(x_5 - x_3) + k_m(x_4 - x_3) \quad (11)$$

$$\frac{dx_4}{dt} = -k'x_4 + k_a(A_0x_2 - A_ix_4) + k_d(x_5 - x_4) + k_m(x_3 - x_4) \quad (12)$$

$$\frac{dx_5}{dt} = -k'x_5 + k_a(A_ix_4 + A_0x_3) - \partial k_d x_5 \quad (13)$$

$$\frac{dA_0}{dt} = Nk_d(x_4 + x_5) - Nk_aA_0(x_2 + x_3) - k'Nx_2 + kNx_1 - J_R \quad (14)$$

$$\frac{dA_i}{dt} = Nk_d(x_3 + x_5) - Nk_aA_i(x_2 + x_4) + k'Nx_5 + J_R \quad (15)$$

式中 x_i 是 i 种构象相对数密度, N 是菌紫蛋白的数密度, 定义下列无量纲

$$j = k'/k_d$$

$$m = k_m/k_d$$

$$\langle r \rangle = x_2 + x_3 + x_4 + x_5$$

$$a_0 = A_0k_a/k_d$$

$$a_i = A_ik_a/k_d$$

$$k = K/Nk_d$$

$$J_{ch} = J_R/Nk_d$$

$\langle r \rangle$ 表示 M_{412} 的百分数, j 是关门的速率常数和脱附系数的比。 $\langle r \rangle$ 和 j 都小于 1, 而且 $\langle r \rangle$ 随光强的下降而减小, 全暗的 $\langle r \rangle = 0$ 。 k/k' 是和 $\langle r \rangle$ 有关的一个常数。穿越过程显然要比脱附过程慢得多, m 比 1 小很多。 a_0 和 a_i 分别是膜外, 膜内的无量纲质子浓度。

在 $k', k_d > Nk_a$ 时可假定构象的浓度很快达到定态, 这时 (10), (11), (12), (13) 式的左边等于零, 由此可解出 x_1 至 x_5 的值, 代入 (14) 和 (15) 得到

$$\frac{1}{k_a N} \frac{da_0}{dt} = J_p - J_{ch} \quad (16)$$

$$\frac{1}{k_a N} \frac{da_i}{dt} = -J_p + J_{ch} \quad (17)$$

$$J_p = \langle r \rangle \frac{\alpha \delta (m + j) a_i^2 - \alpha m \delta a_0^2 +}{\delta a_0 a_i (a_0 + a_i) + \delta \theta a_0 a_i +} \times \frac{(\alpha m + j) \delta a_0 a_i + (j \alpha + 2m) a_i - m a_0}{\delta (m + \alpha) (a_i^2 + a_0^2) + \lambda (a_0 + a_i) + \xi} \quad (18)$$

式中 $\alpha, \delta, \theta, \xi$ 是由 j, m 决定的常数

$$\delta = 1/\alpha + j$$

$$\alpha = j + 1$$

$$\theta = 3j + 3m + 4$$

$$\xi = (j + 1)(j + 2m + 1)$$

方程 (16) 和 (17) 的右边仅差一个负号, 可见

积分曲线是 $a_0 + a_i = c$ 的直线族, 常数 c 由初始条件给定。直线反映了模型中只考虑质子通过膜的迁移而不考虑质子净产生和净消灭的化学过程。它表示膜两侧总质子数守恒的约束条件。

非线性微分方程组 (16) 和 (17) 的奇线是 $J_p = J_R$ 描述的曲线 (图 4), 对应的参数 $a_0^* = 0.003$, $k/\langle r \rangle = 0.004$ 。由光照前初始条件决定的定态 A , 在受光后沿着直线过渡到 B 点, 没有光时又返回 A 点。计算的曲线和 Bakker 等人的实验符合得很好。简单的数学讨论可以证明这种定态是稳定的, 因为在图 4 上暗适应和明适应的两条曲线把 a_0, a_i 平面分为三个部分, 在 I, II 部分 $J_p > 0$, 在 III 部分 $J_p < 0$, 在 II 还满足 $J_p > J_{ch}$, 在 I 满足 $J_{ch} > J_p$ 。所以在 II, $\frac{da_0}{dt} > 0$, $\frac{da_i}{dt} < 0$, 而在 I, $\frac{da_0}{dt} < 0$, $\frac{da_i}{dt} > 0$, 所以变化的方向如箭头所示, 满足稳定性条件。

从上分析可知, 在嗜盐菌紫膜的光能-化学能变换过程中, 虽然通量和膜内外浓度之间存在非线性的关系, 但膜外浓度的变化尚不能导致耗散结构的出现。这种情况能够保持较高的能量转换效率。

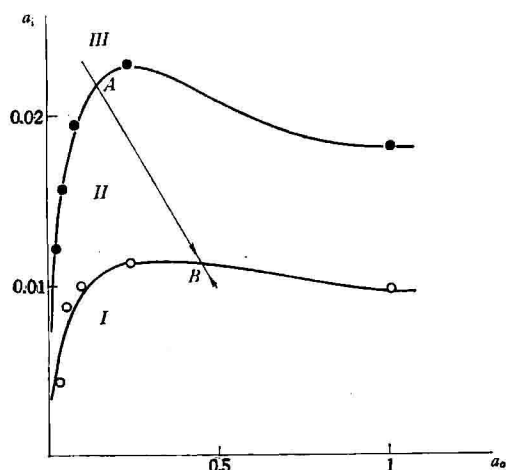


图 4 a_0, a_i 平面上的奇线与定态

● 暗 ○ 明

在 I, $J_{ch} > J_p > 0$; 在 II, $J_p > J_{ch} > 0$; 在 III, $J_p < 0$, $j = 0.3$, $m = 0.001$

五、神经冲动的传导

神经纤维被认为是一根长的圆柱体(轴索), 直径通常在 0.1—20 微米之间, 但枪乌贼中神经纤维的直径可达 1 毫米。在圆柱体内的凝胶体和为轴浆, 圆柱的表面有一层厚约 70 埃的轴膜, 通常称之为神经膜。神经膜上传导讯号的一个显著特点是在激励膜处产生的小而局部的电压变化能够放大为 100—120 毫伏的动作电位脉冲, 以不变的波形, 每秒 20—40 米的速度沿膜传播, 这种全或无型的传导对消除热噪音的干扰或者对克服细小纤维高的纵向电阻 (对 1 微米直径的纤维, 每厘米长的电阻为 10^{10} 欧姆) 而言是信息传输上最合理的设计。由此马上可以联想到, 全或无的特征应当和膜的某种类相交有联系, 也就是说, 当膜从静息的极化态突变到激励的去极化态说明存在耗散结构^[9]。虽然直到现在这种突变的分子机理尚未弄清, 但从 Hodgkin (诺贝尔奖金获得者) 和 H. H. Huxley 等人的理论和实验研究, 已经能够从离子透过性的变化解释这种现象。

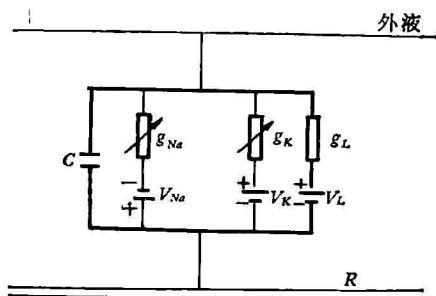


图 5 激励的神经膜单元模式图

HH 理论^[1]用电学的模式描述神经膜上的换能器。图 5 是电学模式图, 电阻 R 代表轴浆电阻率, 把外液视为等电位, 用短路代表。图上仅画出了膜的一个单元, 而由大量的这种单元连成神经膜。膜电容以 c 代表, 电导 g 表示透过性的大小, 用钾、钠电池来代表内向的钾泵和外向的钠泵造成的跨膜电位差, 电池的电压接近 Nernst 公式算出的平衡电位。在激励时透过性不发生变化的离子贡献用电池 V_L 和电阻

R_L 表示。由上述模型得到 HH 方程^[2]

$$C \frac{\partial V}{\partial t} = I(V) + \frac{a}{2R} \frac{\partial^2 V}{\partial x^2} \quad (19)$$

式中 a 是轴浆半径, x 是沿神经的距离。

$I(V)$ 的关系应是

$$I(V) = g_{Na}(V)(V - V_{Na}) + g_K(V)(V - V_K) + g_L(V)(V - V_L) \quad (20)$$

Hodgkin 和 Huxley 为了表示钾、钠电导随电压的变化, 假定在电场作用下有四个带电粒子运动到膜的某处时膜的构象发生变化, 钾离子通道形成。 n 是单个粒子位于正确位置的几率, 则 $g_K = \bar{g}_K \cdot n^4$, 而 $\bar{g}_K$ 是最大钾电导, n 由下式给出

$$\frac{dn}{dt} = \alpha_n(1 - n)\beta_n n \quad (21)$$

钠离子通道则由几率为 m 的三个带电的激活粒子同时处于正确位置时而打开, 而由几率为 $(1 - h)$ 的另一个抑制粒子的到达而关闭, 因之 $g_{Na} = \bar{g}_{Na} m^3 h$, $\bar{g}_{Na}$ 是最大钠电导。 m, h 值满足

$$\frac{dm}{dt} = \alpha_m(1 - m) - \beta_m m \quad (22)$$

$$\frac{dh}{dt} = \alpha_h(1 - h)\beta_h h \quad (23)$$

α, β 是温度、钙离子浓度和膜电位的函数。当膜内电位向正变化时, $\alpha_n, \alpha_m, \beta_h$ 增加, 而 β_n, β_m 和 α_h 下降。在电压固定下 α, β 是常数, 由 (21), (22) 和 (23) 式解出 n, m 和 h 随时间的

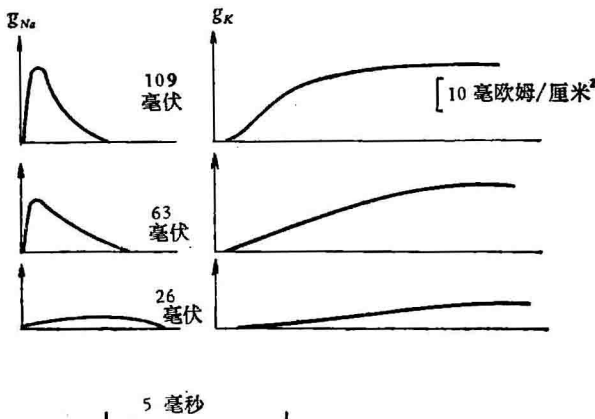


图6 在不同去极化电位下, 钾、钠电导随时间的变化

指数变化。以经验公式得到的膜电位和 α, β 的单一数值关系之后, 算出和实验数据符合得很好的钾、钠电子变化曲线 (图 6)。

知道了 g_{Na}, g_K 和电压 V 的关系, 由方程 (19) 和 (20) 可以算出在传导时动作电压随时间变化的形状。图 7 是计算的结果和实验结果的比较。

从图 6 电导的变化就可以想到存在着去极化电位的阈值, 当膜电位被去极化超过某一临界值时, 初始阶段的 g_{Na} 上升比 g_K 上升得足够快, 在钾离子流出的速率还没有赶上钠离子流入的速率之前, 膜电容已充电到钠电池的电压 (达到动作电位)。随着时间的推移钾电导的

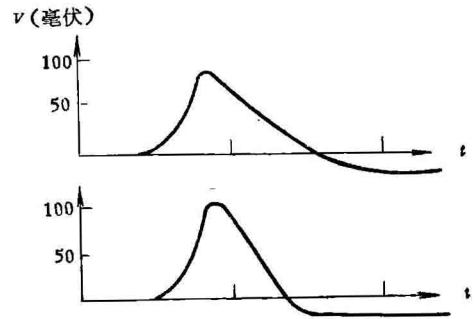


图7 动作电位随时间的变化

上侧是理论计算结果, 计算的波速 18.8 米/秒, 下侧是实测的波形, 波形 21.2 米/秒

增大又使电压下降到静息值, 波形如图 7 所示。但若去极化的电位 ΔV 小于临界值时, 由于钾离子流出的速率在电压尚未升到 V_{Na} 之前已超过钠离子流入的速率, 所以电压在初期扰动之后很快恢复到静息值。Lefever 等人^[9] 计算了 ΔV 和电压最大值的关系 (图 8), 可以看到 ΔV 的临界值在 41 到 42 毫伏之间。比较图 2 的定义, 可见动作电位沿膜的传导是耗散结构的传导。

一次激励大约使每平方厘米的膜外流 4 个微微克分子的钾离子, 内流 3—4 微微克分子的钠离子。这个数量约占 500 微米直径轴浆含量的百万分之一, 所以上述单对换能器的理论分析能和实验结果相比较。另外许多的研究工作是讨论代谢过程

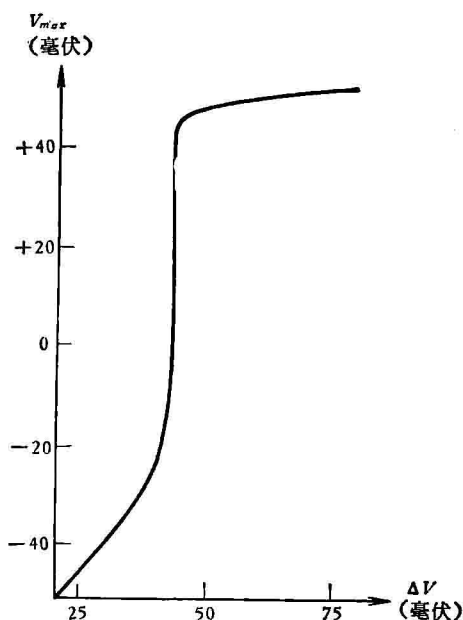


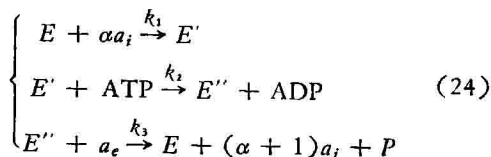
图 8 激励电位的最大值 V_{max} 和去极化电位 ΔV 的理论曲线
 ΔV 的临界值在 41—42 毫伏之间

和膜上离子泵的关系,在此就不一一介绍了。

六、视觉接受器膜的耗散结构

关于视杆或视锥盘膜的研究报道在生物膜的文献中占有相当大的比重。G. Wold 由于在这方面研究有杰出贡献而获诺贝尔奖金。可能因为膜的结构比较复杂,有关的理论分析报道则远少于神经膜方面的工作。

法国科学家 Delmotte^[10,11], 提出了视黄醛接受孤立光子的模型。为了简单起见仅考虑一种离子的迁移,膜外侧的浓度 a_e 保持常数,膜内侧的浓度 a_i 是变量,但膜内 ATP 的浓度为常数。 a_e 和 ATP 浓度是热力学的约束条件,保持系统远离平衡。化学泵把离子从外侧泵浦到内侧,经历下列自催化中间反应



E 及 E' , E'' 都是酶及其激活形态, P 是产物。经过换能器的离子迁移服从简单的 Fick 定理

$$J_d = D(a_i - a_e) \quad (25)$$

对这一系统 $\frac{da_i}{dt} = J_{ch} - J_d$, 定态解是

$$J_{ch} = A a_i^2 / (1 + \beta a_i^2) = D(a_i - a_e) \quad (26)$$

图 9 上画出 J_c , J_d 和 a_i 的关系, 方程 (26) 的定态解有三个。静息状态是 A 点, B 点是不稳定的, 如果接受光能引起的扰动越出了 B 点, 那么出现耗散结构, 到达新的稳定态 C 点, 实现了讯号的放大。由于储存能量 (ATP) 的下降或者阻化的反应都使 J_{ch} 的曲线倾斜从而返回基态 (见图 9)。

从以上讨论可以看到全或无型的响应, 讯号放大都只能出现在非线性的区域, 这类非线性的动力学关系常常可能导致耗散结构的出现。

谈镐生教授, 徐京华教授以及理论生物学讨论班的其它同志对本文提了不少有益的建议在此表示谢意。

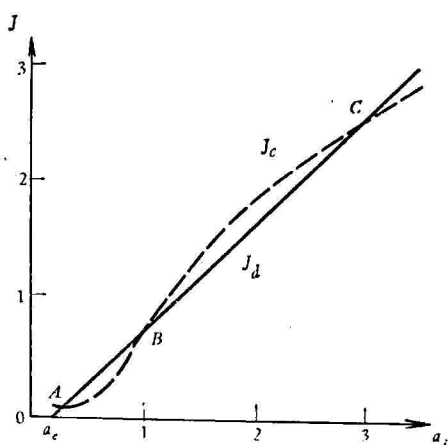


图 9 J_d , J_c 和 a_i 的关系

$\alpha = 2$, $A = 1$, $B = 0.25$, $D = 1$, $a_e = 0.2$

参 考 文 献

- [1] Hodgkin A. L.: The conduction of the Nervous Impulse Liverpool u. p. (1964), 中译本《神经冲动的传导》, 徐科, 谭德培译, 科学出版社(1966)。
- [2] Peter Mitchell: *Biol. Rev.*, 41, 445, 1966.
- [3] 谈洪, 谈曼洪: 《嗜盐菌紫膜质子转移的非平衡过程分析》(待发表)。
- [4] P. Glarsclorff and I. Prigogine: *Thermodynamic Theory of Structure, Stability and Fluctuation*, John Wiley & Sons 1971.
- [5] G. Nicolis and I. Prigogine: *Self-Organization*

- in Nonequilibrium Systems, John Wiley & Sons 1977.
- [6] R. Henderson: *Annual Review of Biophysics and Bioeng.*, 6, 87, 1977.
- [7] A. Lewis et al.: *Spectroscopy in Biol. and Chem.*, Ed by S. Chen and S. Yip, 543, 1977.
- [8] E. P. Bokker et al.: *Biochimica Et Biophysica Acta*, 440, 557, 1976.
- [9] R. Lefever and J. L. Deneubourg: *Advances in Chemical Physics*, 29, p. 349, 1975.
- [10] M. Delmotte: *Vision Rev.*, 10, 671, 1970.
- [11] M. Delmotte et al.: *Advances in Chemical Physics*, 29, 343, 1975.

[本文于1979年4月9日收到]

生物进化和时间的方向

徐京华

(中国科学院生物物理研究所)

一、生物学的进化论

进化论在自然科学中占有很重要的地位,因为它标志着人类对自然界(当然也包括人类自身在内)认识的一个重要发展。进化论对生物学来说尤为重要,因为生物学家可以把生物学中一切非常奇妙,难以用简单的因果规律说明的一切现象都说成是亿万生物进化的结果。以致有些生物学家认为在生物学中,除了进化论以外其它的理论都是无足轻重的。用 Dobzhansky 的话来讲就是:

“Nothing in biology makes sense except in the light of Evolution”^[1]

谈及进化论总要包括这样两部分内容:一是关于自然界各种生物体都通过亿万年的进化发展而形成的历史事实;另一部分则是说明这种事实的理论或机理。各种生物,物种会发生变化,这个现象很早人们就知道了,产生变化的可能机理也很早就有人对之进行讨论和猜测。但是用大量有系统的实例揭示生物体的亿万年的演化过程,那是应该归功于达尔文。至于对这个复杂过程的理解却有很多不同看法,达尔文的自然选择学说只是提供了一种可能的理论解释。

进化的理论从历史上讲,大致可分为两个体系,一个是以达尔文自然选择、适者生存为主的学派;另一个是拉马克的用进废退、获得性遗

传学派。本世纪以来由于孟德尔的遗传规律的重新发现,基因论的提出、突变现象的实验研究等等,遗传学有了很大的进展。进化论与这些进展相结合,使得达尔文的学说得到了很多新的理论论据和实验支持,从而加强它的地位。而拉马克的观点在经过了长期的热烈的争论之后,由于缺乏实验的验证逐渐不被重视了。虽然如此,在今天来看进化的机理仍然是一个没有完全解决的难题。

对达尔文的自然选择学说,一直还存在着争论,其原因还是因为这个理论本身不完备,矛盾很多,在事实面前遇到困难。如果我们不去仔细回顾这些争论的细节,只要罗列一些问题,就可以看到达尔文进化理论的缺陷了。

1. 根据达尔文的理论,用他自己的话来说:“保存有利的个体差异和变异,消灭那些有害的,我称之为自然选择或适者生存”。后人把他的理论总结起来成为三个要素:变异、遗传、选择力。三者相互作用就可导致物种的进化。这个理论本身是值得怀疑的。因为在同样的环境中,直至今日,常常同时存在着从最简单的生物体如细菌,到最复杂的生物体如人,一系列的生物。如果只用自然选择的理论,就很难说明:最简单的生命形态为什么还会保留到今天而没有被淘汰,而最复杂的生物又怎样能够被选择出来?同样也很难说明在同样的生活环境中,生物形态分化的原因,例如反刍类牛适于生存,不