

- 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

反刍的马也可活得不坏。

2. 达尔文的选择理论要求物种变化是渐进的,而生物界新的形态出现常常是以突变的形式实现的。很少找到中间过渡形态。

3. 达尔文的理论中,变异是没有方向性的,只有外界的选择力才决定了发展的方向。而我们的地球上自然条件是比较稳定的、一致的。变化在一个很长的历史时期内改变不大。因此很难用环境的选择来说明生物物种的多样性。也就是说,很难说明不同物种的形成。

随着遗传学的发展,突变现象的发现,用现代生物学的语言来讲,达尔文理论的三要素就变成了:突变,基因的重组合和自然选择。这样一方面为达尔文的理论提出了更多的论据,另一方面也带来了更多的困难,它们是:

1. 几乎所有被遗传学家观察到的突变是隐性的,优势突变非常罕见,那么这些野生的优势基因从何而来呢?

2. 几乎所有突变都是带有破坏性,或者说是退化的。在这样大量退化性的突变基础上,如何能建立起进化的理论呢?

3. 在基因学说的研究中,有一个分支即所谓数量或群体遗传学,研究基因在生物的群体中分配和重组的规律,引进了数学的研究方法。但这类工作实际上是研究各种不同的基因通过交配和遗传,进行混合和重组,所以也不会导致进化和出现新的性状。因此也找不到进化的道路。

4. 随着分子生物学的出现,我们大体上知道了生命活动的分子机理,其中生物大分子在生命活动中占有特殊的重要性。从中我们知道,大分子的一级结构起着基本的作用。这些大分子的活动决定了各种不同生物的结构和功能表现。联系到生命的起源与进化,我们就得寻求这类分子的起源和进化。从达尔文进化理论的观点来说,那就是这些大分子怎样通过单体的随机结合与自然选择而形成。但从信息论的估算中可以见到一个有二百五十个氨基酸组成的蛋白质,有 20^{250} 即 10^{325} 种可能的排列次序,这数字已经超过了世界上所有蛋白质的总数

(大约 10^{52}),如果用 10^{-13} 秒即化学反应最快速率来估算一次随机的尝试,那么要把 10^{325} 种排列都尝试一次,这时间要超过地球甚至宇宙的年龄。因此这个大数字就变成了所谓对进化论的数学挑战^[2]。

在七十年代初期, M. Eigen^[3] 提出了他的以化学动力学为基础的大分子进化论。这做为一个研究进化论的动向,是非常值得注意和有趣味的。但是他的工作目的是希望从大分子形成的动力过程中找出达尔文自然选择的根据来,那么不论成功与否,达尔文理论的困惑也就是他的理论困惑。看来事实也是如此。

综上所述,我们可以看到进化论的研究进展到今天为止,仍然没有新的突破。最能说明这种状态的可以引用著名进化论学者 Dobzhansky 最近出版“进化论”一书中的话,他说:

“一个合理的对进化的定义必须不要包含进化就是进步,即从简单到复杂生命形态的发展,这样的概念在内。”

我们可以想一想,如果从进化论中抽去了这个内容,那么还剩下什么呢? Dobzhansky 告诉我们说:

“生物的进化是在与环境相互作用的基础上产生的群体基因组成的一系列部分或全部的不可逆的转化。”

这个定义确实没有包含任何发展、进步的含义,但进化论本身的研究目的也从而消失了。

这就是进化论研究的现况。这使我们不得不想起达尔文在百多年前所讲的话:

“我倾向于把每一事物看成是特定规律的结果,而把它们细节交付于机遇。这种概念完全不能使我满意。我深刻感到整个问题对于人类智慧是太困难了。”^[4]

二、时间的方向

我们从上述的生物进化的研究中看到,单纯地希望从生物学的范围内寻找进化的机理是很困难的。因此很自然地会设想能否从其它科学领域(如物理学)中去寻找线索。我们知道在

现代自然科学的进展中，物理学常常起着主导作用，物理学不论在大的如宇宙的研究，或小的如微观世界的研究都取得了很大的成绩。是否它对生命进化的研究也有所帮助呢？

虽然物理学已经取得了很大的进展，但是谈到进化，却触及了物理学的一些基本困难。那就是时间的方向。我们知道物理学的所有定律，除去热力学第二定律以外都是时间可逆的，但是我们接触到的真实的自然界的所有变化都是时间不可逆的。事物的运动有着固定的方向，生物的进化、生命的出现与衰亡都是朝着一个一定的方向。在物理学中从百多年前波耳兹曼尝试说明这个问题以来，一直存在着争论。物理学家企图把物理学中的力学规律（经典或量子的）与宏观热力学的规律统一起来，总不可避免地遇到这个不可逆问题^[5]。

时间方向或称之为不可逆问题，由来已久、众说纷云。总起来看，不外两种说法：一是我们可以叫它做边界条件决定型。另一种说法，我们可以称之为生物时间方向决定型^[6]。

所谓边界条件决定型就是说：物理学的定律都是可逆的，不可逆性完全取决于具体问题，具体情况出现时的边界条件或初始条件。例如一个石子落入平静的水面，激起水波向四周扩散开去，而不能倒转。要用数学的语言加以描述的话就是取一个推迟解而舍去超前解。这是因为这个具体物理问题所规定。是中心水面受落下石子的作用而引起运动，而不是周边大量相干的发生器的共同相干作用的结果。如果是后一种情况，水波将向中心收拢，激起水柱有如喷泉。这个取舍完全由于具体条件所决定。

但是这种说明不能满足一个穷追到底的询问。那就是为什么取推迟解是物理学中绝大多数现象的趋势，而不是倒转过来的呢？为什么气体的绝热膨胀引起熵增加，是事物运动的自然趋向，而不是绝热收缩呢？如果把这个边界条件扩大到包括解释所有我们宇宙中事物运动的趋向的话，那么自然而然就导致宇宙大爆炸的初始条件。

所谓生物时间方向决定型是这样一些说

法：不可逆性是由于统计过程中的“粗粒法”、“时间光滑化”、“测量过程中的相互作用”、“信息的丧失”、“概率的不可逆性”等等。这些说法不论其表面形式如何，都或隐或现的把不可逆性与一个观测过程相联系，从观测者的不可逆性导出其它一切事物运动的趋向。这类说法总是把时间方向归结到某种有意识的物体的时间方向上来。这就等于兜了一个圈子，物理学又回过头来向生物学求教时间的方向如何决定的了。

如果我们不愿接受这种类似牛顿式的第一推动力型的大爆炸理论，因为这多少有些机械论的气息。而我们又不愿意接受只有生物活动才决定时间方向的观点，因为这多少有些唯心色彩。那么现在还没有一个完整的关于时间方向的理论。

问题发展到这个阶段，人们就会发现，物理学的基本问题与生物学的基本问题是不可分割地联系在一起了。这样的问题的解决，对于物理学与生物学都是很重要的。

三、“麦克斯韦妖”^[7] 和“兰茨柏克妖”^[8]

一百年前麦克斯韦曾提出一个假想的存在物，它把守着一个孤立体系中的两容器之间的通道，只允许运动速度大于平均值的气体分子从容器一到容器二中去，而不允许相反的运动，那么，这个存在物就可以破坏热力学第二定律。一百多年来很多物理学家对此进行了讨论，赋予它很多类似有生命活东西的性质，如具有记忆，有识别和判断能力等等，以致它获得“妖”这样的称号。如果我们不这样妄想，要求它去破坏第二定律，而把它看做具有一定不对称或者不可逆性的部件，有了这些部件会使系统内部的物质运动具有某种方向性，那么这样的存在物确实存在的。一个电子管、半导体元件、射流控制元件或生物体内的不对称分子都可能起着类似的作用。一个体系内部的运动如与这件部件偶合起来，它的热力学性质显然有特殊性的。

在讨论时间方向问题时,还有一个“妖精”,它没有“麦克斯韦妖”那样出名,也没有它那样长的历史。在七〇年讨论时间方向的会议上由兰茨柏格提出的。因为不论宇宙爆炸也好,收缩也好,必需有个参照系。在会议上有人谈到如果宇宙突然收缩人们会觉得怎样。兰茨柏格说:“只有上帝会觉得如此,有生命的东西是不会的。上帝会说,啊,宇宙在收缩,人人都越来越年轻了,只有我,上帝,越来越老。”由此这个“上帝”被戴上了“兰茨柏格妖”的帽子。

把这两个“妖”放在一起,那么对于时间的方向问题就有了些眉目了。时间这个现象取决于这样一些因素,一个是方向,一个是度量,而这两个性质都需一个参照系。这两位“妖”正好提供了这些性质。举个简单的例证:

根据开放系统的非平衡态热力学,我们对一个系统的运动进行研究时,可以有这样一个关系式来表达系统的熵产生:

$$\sigma = \sum J_i X_i$$

J_i 是系统内部参量 ξ_i 的时间导数 $J_i = \dot{\xi}_i$ 。 X_i 是相应的力。一个线性系统,或非线性系统做线性近似之后,即在这非线性系统的定态小邻域的情况。我们又可以有一个力与流的线性关系:

$$J_i = \sum_j L_{ij} X_j$$

一个著名的关系,称之为昂色格倒易关系:

$$L_{ij} = L_{ji}$$

由 L 矩阵的对称性,可以从而证明熵产生总是大于或等于零。这就是非平衡态热力学的基本论证之一。但是在远离平衡态的定态附近这个倒易关系并不成立。虽然如此,我们还是可以进行常规的矩阵代数的运算,把它化为对称形式。

$$S_{ij} = \frac{1}{2} (L_{ij} + L_{ji})$$

$$A_{ij} = \frac{1}{2} (L_{ij} - L_{ji})$$

那么

$$L_{ij} = S_{ij} + A_{ij}$$

S_{ij} 是对称矩阵, A_{ij} 是反对称的。而熵产生只取决于对称部分,因为根据矩阵代数的简单推理即可知反对称部分是等于零。也因此这个倒易关系受到非难。由于反对称部分为零,所以有人^[9]说,那么可以加上任何一个反对称部分到这个矩阵上去,它仍然保持同样的熵产生。熵产生就不能看做是一个好的状态描述函数。

但是我们知道这个反对称部分并不是可有可无,随意加减的,而是有一定物理内容。只不过它没有反映在熵产生上而已。这个反对称的矩阵表示了物质的不可逆环流运动。如果我们在相空间上取一个环形的闭轨道积分^[10],那么我们会有:

$$\oint r \dot{\xi} d\xi = \begin{cases} 0 & K_{ij} = K_{ji} \\ -2\pi K_{ij} R^2 & K_{ij} = -K_{ji} \end{cases}$$

这样就反过来了,对称部分的贡献为零。这里 R 是一个相空间上的距离函数,它也可以做为一个判断系统稳定性的李雅普诺夫函数^[11]。这些反对称矩阵元从非平衡统计物理学的角度来看是反映着微观粒子运动的不对称性。如果我们把矩阵 S 看成起着“兰茨柏格妖”的作用,因为它有时间反演不变性,可以做为参照系。而矩阵 A 表达了一个不可逆环流,代表了一个具有方向的运动,做为“麦克斯韦妖”。那么这个体系的时间方向与度量都可以决定了。换句话说,细微平衡起着参照系的作用,不可逆环流指出了方向。

四、生物物理学的进化观

从上面的讨论中,我们可以看到自然科学里的两个重要的难题,即生物的进化和时间的方向是相通的,是在不同的侧面反映事物运动的特点。经过长期的探讨,现在我们逐渐把这个问题的症结剥开了。但要最终解决这个问题那还有一段距离。这就是我们怎样来理解物质在运动中如何可以形成结构,而做为生物体的结构还有一个不断形成、发展和衰亡的过程。

最近在非平衡热力学中讨论得很热烈的所

谓“耗散结构”就是与此直接相关的,也是我们这次讨论会的中心议题之一。从流体力学中的 Bernard 的问题到各种化学振荡反应,凡是可以形成“耗散结构”^[12-20]的体系中都无一例外地存在着不可逆环流运动,当然细致平衡式的运动也同时并存。看来对这问题进行认真探讨的时机已经成熟。

从耗散结构的观点来看生物进化有下列一些特点:

用耗散结构来说明生物物种的存在,就可以从结构本身的稳定性来理解,不一定要把它的存在与其它物种的消亡在逻辑上联系起来,因此可以避免自然选择理论所遭遇的那些困难。

生物进化从这样的角度也可看做是由于对称性的破坏,一种稳定结构形式向另外一种稳定结构的跃迁过程,当然这样的过程是个突变过程,很少中间过渡的状态。

耗散结构的形式可以是多种多样的,主要取决于内部参量的特性,外界的作用只不过是条件而已。因此在说明生物物种的多样性时也不会遇到自然选择的理论困难。

由此种种,我们可以看到从非平衡态统计热力学的角度来研究生物进化问题,更可以接近事物的本质。这将是一个大有作为的领域。

参 考 文 献

- [1] Dobzhansky, T. et al.: Evolution, 1977.
- [2] Waddington, C. H.: Does Evolution Depend on Random Search? in Towards Theoretical Biology, Ed, by C. H. Waddington.
- [3] Eigen, M.: *Naturwiss.*, **58**, 465, 1971.
- [4] Darwin, C.: The Letter to Asa Gray, 22, May, 1860.
- [5] O. Costa de Beauregard: Logie, Methodology and Philosophy in Science, 313, 1967.
- [6] Gal-Or, B.: *Science*, **176**, 4040, 1972.
- [7] Ehrenberg, W.: *Scientific American*, **217**, 5, 1967.
- [8] Landsberg, P. T.: *Pure and Appl. Chem.*, **22**, 4, p. 543, 1970.
- [9] Coleman, B. D. and Truesdell, C.: *J. Chem. Phys.*, **33**, 28, 1960.
- [10] Lavenda, B. H.: Thermodynamics of Irreversible Processes, 1978.
- [11] 徐京华、江乃雄:《生物化学与生物物理学报》,1965年第5期第378页。
- [12] Lotka, A. J.: *J. Phys. Chem.*, **14**, 271, 1910.
- [13] Turing, A. M.: *Philos. Trans. Roy. Soc. (London)*, Ser. B, **237**, 37, 1952.
- [14] Prigogine, I. P. and Lefever, R.: *J. Chem. Phys.*, **48**, 795, 1968.
- [15] Edelstein, B.: *J. Theor. Biol.*, **29**, 57, 1970.
- [16] Vidal, C.: *C. R. Acad. Sci. Paris. C.*, **274**, 1713, 1972.
- [17] Noyes, R. M. and Field, R. J.: *J. Chem. Phys.*, **60**, 1877, 1974, *ibid*, **63**, 2289 1975.
- [18] Honusse, P.: *Proceed. of 25th Intern. Meeting of the Soc. de Chim. Physique.*, 1975.
- [19] Boissonale: *J. Chim. Phys.*, **540**, 5, 1976.
- [20] 丁达夫: 见本期讨论会报告 1978.

[本文于 1979 年 4 月 9 日收到]

变构现象中的类似相变重整化群研究

王 宝 翰

(中国科学院生物物理研究所)

一、引 言

所谓变构现象,是指寡聚蛋白(例如变构酶)这样的大分子与配位体(例如底物)这样的小分子结合中表现的协同现象,是分子生物物理中研究得很活跃的课题。如果令 θ_s 表示酶

蛋白分子的亚基结合底物分子的百分数, θ_c 表示酶蛋白分子亚基的某种构象呈现的百分数,则在热平衡条件下,实验观测到在不同配位体浓度 s 下, θ_s 或 θ_c 与 s 的关系皆呈 S-型曲线,如图 1。

S-型曲线表现了系统的宏观景像在某个配