

- [2] Wetmur, J. G. and Davidson, N.: *J. Mol. Biol.*, **31**, 349, 1968.
- [3] Wetmur, J. G.: *Ann. Rev. Biophys. Bioeng.*, **5**, 337, 1976.
- [4] Britten, R. J., et al.: *Methods in Enzymology* (Grossman, L. and Moldave, K. eds), Academic Press, New York, **29E**, 363, 1974.
- [5] Goldberg, P. B.: *Biochem. Genet.*, **16**, 45, 1978.
- [6] Murray, M. G., et al.: *Biochem.*, **18**, 5259, 1979.
- [7] Flavell, R. B.: *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **31**, 569, 1980.

- [8] Walbit, V. and Goldberg, R. B.: *Nucleic acids in Plants* (Hall, T. C. and Dannies, J. W. eds), CRC Press, 1979.
- [9] Pearson, W. R. and et al.: *Nucleic Acid Res.*, **4**, 1727, 1977.
- [10] Cullis, C. A.: *Biochem. Biophys. Acta*, **652**, 1, 1981.
- [11] Cairns, J.: *Gold Spr. Harb. Symp. Quan. Biol.*, **28**, 43, 1963.

[本文于1982年8月23日收到]

对生物进化理论新发展的一点认识

刘 端*

(内蒙药物检验所)

现在得到大多数人公认的生物进化的理论是达尔文的自然选择学说与孟德尔遗传理论相结合所发展起来的“现代达尔文主义”或“综合进化论”。这个理论认为经过基因的突变。重组及生殖隔离等因素的相互作用,在自然选择的压力下,生物群体渐次分化,造成了种群的多样性和适应性的变化,即生物的进化。其核心仍是自然选择。

六十年代后期分子生物学的发展,从分子水平上揭示出了与自然选择学说不同的进化图象。日本的木村和美国的金和朱克斯相继提出了“中性突变漂变学说”(Neutral mutation random drift hypothesis),简称中性学说,或称为“非达尔文进化学说”,它的要点是:生物的突变大部分对于进化来说不是有利的,也不是有害的,而是中性的;生物进化的速率由中性突变的速率所决定,突变后的基因通过随机的“遗传漂变”在群体内消失或固定,自然选择只起次要的作用。

“中性突变”学说是大量实验结果和数学模拟的理论运算的基础上提出来的,是从分子水平提出的关于生物进化的一种新学说,不涉及表现型。至于表现型的演化,中性学说的提出人之一、日本的木村认为,还只能用达尔文自然选择说来解释。而且他还说:“今后的问题在于分子的进化同表现型的进化,将怎样联系在一起”。中性学说被认为是向以自然选择为基础的达尔文进化论的严峻挑战,它提出了达尔文进化观点所完全不能解释的一些问题。

显然,围绕达尔文主义的争论,预示着生物学孕育着一场革命,这场革命将使人类对生物发展规律的认识将提到一个新的高度。以下就这个问题谈一下笔者的一些认识。

生物进化的根本原因在于生物内部,而不是在外

部。生命在按其自身规律向前发展中受到环境很大的影响。自然选择在其中起相当的作用,但选择的基础不只是结构基因的突变,而在于生命本身自控系统的变化。

生命区别于非生命的主要特点在于它是一种具有高度秩序的物质系统,在于组成自身的化学物质都遵循精密的法则,保持相互之间以及与周围环境协调的和有条不紊的相互作用,并能不断地自我更新、自我调节,自我复制、有选择地进行反应。这表明生命存在一个自控系统。比如,现在已经能人工合成蛋白质晶体,这说明生命物质与非生命物质之间没有不可逾越的鸿沟,但是人工合成的蛋白质只是有机物质,决不是生命。因为它不具备生物体内蛋白质分子的功能,没有一套指挥它行动的“自控系统”。这好比一台电子计算机,不但要有机器系统(硬件),还要有程序系统(软件);只有机器部分未编有程序设计的“计算机”不过是一堆金属。生命也是如此,没有控制系统的“生物体”只是一堆有机物质,高分子化合物。

一般认为,生命的起源和进化可以分为三个阶段,一是化学进化阶段,这一阶段中产生了氨基酸、核苷酸等有机分子、并可能合成蛋白质、核酸等大分子;二是分子自组织阶段,这个过程导致普适密码的统一细胞结构;三是生物进化阶段,在这一阶段中原始的单细胞系统逐步进化到复杂的,高度组织起来的多细胞系统^[1]。与此同时,生命的自控系统也在逐步发展和完善。生物体结构的有序性必然带来生物大分子活动的更为奇妙的有序性。这里必须说明的是生命的有序性

* 作者是内蒙古大学生物系78级毕业生。此文原是她在校时写的一篇学习心得,现略加删节发表。

也不是什么“超物质”的力量,而是由组成生命的物质的物理、化学、生化等方面的性质所决定的。

对于生命有序性的进化问题涉及对生命本质的认识,这个问题现在的还没有研究清楚,但目前关于耗散结构理论的探索为我们提供了一点新的启示。比利时布鲁塞尔自由大学的伊·普利高津教授(E. Prigogine)及其合作者将热力学推广到远离平衡的系统,提出了非平衡热力学及耗散结构的理论,从理论上证明了远离平衡时就可以产生有序性,可以出现有序的结构——耗散结构,这是对生命现象探索的一种新的尝试。

热力学第二定律表明,在孤立系统中所有自然过程其物质的总熵值趋于极大值。如以 S 表示熵值,即 $ds > 0$ 向 $ds = 0$ 变化。但生命不是孤立系统,普利高津学派首先引入局域平衡假说,认为对于非平衡的开放系统,其熵可以表示为:

$$S = \int s v \cdot dv$$

其中 sv 是局部熵,是随时间 t 变化的函数。经过很短的一段时间 dt 以后,系统的总熵产生了一个小的变化 ds :

$$ds = d_e s + d_i s$$

其中 $d_e s$ 来自与外界的交流,我们称为熵流, $d_i s$ 是由系统内部的化学反应、扩散等不可逆过程造成的,称为熵产生。热力学第二定律就表现在 $d_i s \geq 0$ 上。如果能令 $ds = 0$, 这时体系的熵就可以不增加,此时 $d_e s = -d_i s$ 意味着只要给系统以足够的负熵流,系统就可以维持有序结构而不趋向混乱。如果继续增大负熵流, ds 还会小于零,这就意味着系统变得更有序,更有组织了。普利高津等根据能量守恒及被研究体系的热力学特征,写出代表该体系状态的各种力学量之间的方程式,进一步的计算表明,当体系处于远离热力学平衡的状态时,描写体系的反应扩散方程是非线性微分方程,此时体系可以是稳定的,也可以是不稳定的。如果体系是不稳定的,那么随机的小的涨落可以使得系统由不稳定的状态通过涨落跃迁到一个新的稳定状态(涨落来自系统本身的分子结构),这时体系有可能朝着熵减少的方向进化。从数学理论解释就是描写远离热力学平衡体系状态的反应扩散方程在某点(分支点)失去稳定以后,按微分方程的分支理论它可以产生新的分支解。在一定条件下,这些分支解往往对应着体系在空间上、在时间上的一种有序结构,就是所谓耗散结构。如果强行维持系统处于不平衡的外界条件,则系统的反应是产生维持不断的“流”,是要消耗能量的,此类过程称为“耗散过程”。

如果说经典热力学在本质上是一种“结构破毁”的理论,那么,耗散结构理论本质上就是一种“结构产生”的理论,即研究宏观系统如何从无序变为有序的理论。

生物作为一个具体的体系是不断地与环境进行物质、能量与信息交换的系统,也就是远离热力学平衡的系统。热力学所揭示的物理过程是不可逆的,生命进化过程也是时间不可逆的,两者都可以用数学分支理论来研究。从这种意义上讲,生命就是耗散结构,耗散理论完全可以用于探讨生物进化的本质与动力。

而且,根据这一理论,当耗散结构形成之后到新的分支点出现之前,系统有保持其稳定的有序结构,抵抗干扰的能力,此时涨落是一种破坏稳定的因素;而在新分支点出现以后,涨落就不再是一种干扰因素,而是耗散结构形成的杠杆了。这完全可以用来解释生命的遗传性和变异性之间的对立统一,可以用来解释生命有序性的进化基础。

另外,我们知道, DNA 上存在着大量的非结构基因,虽然它们中的大部分的机能还不清楚,但有“调节基因”存在是无疑的。另外,生物体内还存在着酶系统,高等动物还有神经系统,体液系统等,都是生命的调控系统。从现存生物来看,这些系统随着物种不断地向高级演化,也逐渐变得更精密、更完善。这一点是众所周知的。

近年来用物理学规律解释生命现象已成为一股潮流。我们知道,生命之所以存在与组成生命物质的量子状态^[1]、粒子之间的引力、电磁力、强相互作用力、弱相互作用力以及所谓的“超循环”组织有关^[1],而且,基因的“突变”实际上也不过是量子跃迁的一种表现罢了。关于生命有序性进化的生物学基础,现在还没有更多的报道。只是 DNA 长链上调节基因与结构基因的组成相似,但它们的突变是否相似?对自然选择的敏感性如何?现在还都不清楚,似乎还没有人进行这方面的研究,可是从量子跃迁的角度上考虑应该是相似的,调节基因也应存在着有利突变,中性突变和有害突变。既然如此,有利突变接受自然选择的影响,其他突变导致生命按自身规律向前发展,也不排除偶然因素或“遗传漂变”的影响。随着对生命本质问题的进一步揭示,可以相信,对这个问题我们会得到明确的答案。

生物的进化是整体的进化,而结构基因只占生物体基因库很少的一部分。结构基因的改变往往不能引起生物的进化,在这方面,“中性突变学说”给我们提供了大量的证据:

1. 根据蛋白质突变率计算出来的生物进化速率与实际生物进化速率不相符合。木村和金、朱克斯分别根据实验测得的几种蛋白质的交换速率,然后采用数学模拟的方法推算生物进化的速率,并将推算结果和生物进化的实际速率相比较。尽管他们各自得到的数据不同^[4,5],但却有一个共同的结论,这就是实际进化速率要比理论推算的速率慢得多。也就是说,相当一部分突变不一定影响蛋白质的功能,不会影响生物对

环境的适合度,不被自然选择所淘汰。

2. 近年来分子生物学、生物化学的研究取得了很大的进展。人们已经知道决定蛋白质复制的密码子对一种氨基酸来说不只一个,碱基的突变可能是“同义突变”。如 UUU 和 UUC 都是苯丙氨酸的密码子,C 和 U 之间相互置换,并不改变密码子的功能,染色体的 DNA 长链上有很多重复单位及目前认为是功能不明的异染色质,据金和朱克斯的计算,哺乳动物的基因中只有 1% 是结构基因,其他部分的突变对生物体结构基因的表达毫无影响;蛋白质组成中很重要的一部分是生物体内的酶,一种生物体内常存在几种结构不同而功能相同的“同功酶”,其中的某一种发生了突变常对生物体生活力的影响不大。

3. 分子进化的特征是进化速度的一致性。通过对几种蛋白质分子的比较研究发现:不同物种的同一蛋白质分子进化速率大致相同(见表 1),而同种生物的不同蛋白质分子有着不同的进化速率,特定蛋白质的不同位置也以不同的速率进化:执行重要功能的蛋白质分子进化速度慢、功能不重要的进化速度快,恰提供了与达尔文进化论相反的事实。象细胞色素 C,为了维持分子的一定卷曲(呼吸功能所必须的)、某些部位必须是疏水支链或亲水支链,这些部位的突变是很慢的,而其他部位则较快。

表 1 关于构成蛋白质的各种氨基酸平均十亿年的置换率

蛋 白 质	置 换 率
血纤蛋白肽	9.0
核糖核酸酶	3.3
生长激素	3.7
血红蛋白	1.4
免疫球蛋白	3.2
肌红蛋白	1.3
动物溶菌酶	1.0
促胃液激素	0.8
细胞色素 C	0.3
胰岛素	0.4
组蛋白 IV	0.006

木村等在研究了美国的“活化石”动物负鼠后发现,尽管它的表型水平进化非常慢,而在分子水平上血红蛋白的进化和别的动物几乎相同。他们还发现人类和鱼虽然从距今约四亿年前就开始分支了,但二者的血红蛋白平均每年的进化速率仍几乎是一致的^[6]。而且,近年来用凝胶电泳技术研究蛋白质的变异结果表明,在物种不变的情况下,种内蛋白质的变异程度远比我们想象的要大得多(表 2)。象果蝇(*Drosophila pseudoobscura*)的十八个基因座位中,30% 有电泳变异,普通个体 11.5% 的基因座位是杂合的。人的十多个基因座位中 30% 是多态的,普通个体的杂合性是

表 2 自然群体中遗传变异性的典型估计

生 物	基因座位数目	每个个体基因合性的平均百分数
浮游甲壳动物	26	5.8
鲎	25	9.7
蚶	30	20.2
蟋蟀	20	14.5
果蝇	11—33	14.5
翻车鱼	18	5.9
蜥蜴	15—29	5.8
麻雀	15	5.9
鼠	32	4.8
鹿	22	12.9
人	70	6.7

9.9%^[7]。

另据报道,黑猩猩的结构基因同人的结构基因似乎差不多,但两者的表型及功能相差如此之大,只能用两者的调节系统的不同来解释。他们的蛋白质组成虽差不多,但何时合成,合成多少,何时发挥作用,这都由不同生物体的“程序设计”来决定,在这点上,黑猩猩和人肯定是有很大差别的。所以,我认为生物的进化首先是自控系统的进化,生命有序性的进化,结构基因的进化只是其中的一个方面,因为结构基因的有序性也是生命有序性的一部分。

按这样来解释生物进化的机制,就能较好地将达 尔文进化理论和中性突变学说统一起来。首先,我觉得达尔文传统理论可能是过分地强调了环境的影响,而忽视了生命自身发展规律的作用。比如,人类是现代生物系统演化的最高峰,按照自然选择的理论,人类是目前对环境适应性最强的生物,而其他适应性差的早应被淘汰掉了,但是,为什么还有与原始生命相类似的单细胞生物能与人类共存呢?这说明单细胞生物对环境也是能适应的。既然如此,又怎么能有由于“生存斗争、适者生存”而导致生物的进化以致于人类的产生呢?如果从生命自身的发展规律上考虑,这个问题就能得到比较合理的解释。生命的基础是物质、能量、信息三个量有组织、有秩序的活动,生命的有序性在其发展过程中,由于受到自然选择及其他因素的作用,生物群体逐渐分化,在演化过程中有渐变、也有飞跃;有连续、也有间断,所以不同生物进化的方向、速度都是可以理解的。不同生物对同一环境的适应方式是多样的。象对于取食方式,植物的进化采取“光合路线”,菌类是“吸收路线”,而动物却是“摄食路线”,很难说哪种对环境最适应。它们各自按自己的特点向前发展,在生存上占据不同的生态位,互相依存,互相制约,组成一个生态系统。其次,我认为,“中性学说”把生物体结构基因的演化当成整个生物进化的规律来研究,也是不全面的。当然一种蛋白质的演化对不同生物来说

是基本相同的,可以根据蛋白质来研究进化,但仅仅蛋白质的演化不一定导致生物的进化,这点是必须说明的。

另外,我认为这样解释生物进化的机制,能够较地把辩证法中的偶然和必然,内因和外因等关系联系起来。

一百多年前达尔文进化论的问世,不仅使人类对于生物界而且对整个自然界的认识大大前进了,而且对自然科学和哲学产生了深远的影响,所以被恩格斯誉为十九世纪三大发现之一。但是人类在一定的历史条件下对物质世界的认识总是有限的,随着科学实践的发展,人们根据新的证据,提出新的学说,向传统理论挑战,显然是科学发展途程中的正常现象。

参 考 文 献

- [1] 刘为民:《生物化学与生物物理进展》,1981年,第5期,P22—27。
- [2] 黄惠慈:《生物化学与生物物理进展》,1981年,第1期,P1—3。
- [3] 木村资生:《科学与哲学》杂志,1979年,第3期,P13—18。
- [4] King, J. Cieral:《科学与哲学》,1979年,第3期19—48页。
- [5] 佐佐木敏裕:《科学与哲学》,1979年,第3期,6—7页。
- [6] 阿伐斯 J. C.:《科学与哲学》,1979年,第3期,74页。

[本文于1982年6月17日收到]

第十二届国际生化大会有关生物膜研究的动态

杨 福 愉

(中国科学院生物物理研究所)

第十二届国际生化大会于1982年8月15日至21日在澳大利亚西部佩思市举行。这次会议共有53个国家与地区的2,000多名生化工作者参加,与三年前在加拿大多伦多市举行的十一届大会(7,000—9,000人参加)的盛况相比较,显得有些冷清。很多人认为,这主要是由于会址距离欧、美两洲太远,旅费过于昂贵,因而导致出席人数剧减。

这次会议共有四种交流形式:(1)大会综述报告,(2)科学论文板报,(3)专题讨论会以及(4)结合板报内容的小型交流讨论会。

大会综述报告共举行三次,美国 P. Leder 作了“小鼠和人的基因排列与重排”的报告,美国 J. R. Knowles 作了“酶的催化在机理上有必然性吗?”此外,还有:日本 S. Numa 的“多-激素前体和它们的基因”;澳大利亚 M. P. Hatch 的“光合的碳同化途径:生物化学的多样性和植物的功绩”;日本 K. Yagi 的“黄素蛋白催化:基础与生物医学方面”;瑞士 C. Weissmann 的“克隆干扰素 α 基因在原核和真核细胞中的表达”。

大会按13个研究领域组织专题讨论、科学论文板报展出以及小型交流讨论会,它们是:(1)基因组,(2)蛋白质合成与转录后的控制,(3)生长与分化,(4)免疫生化,(5)代谢与调节,(6)激素,(7)植物生化,(8)膜,(9)生物能力学,(10)酶作用机理调节,(11)结构蛋白和结合蛋白,(包括收缩蛋白)的结构和功能,(12)神经化学,(13)生物工程学。

从这次大会的学术交流内容来看,以分子遗传学(包括遗传工程)最为活跃,但生物膜仍然是一个引人注目,十分活跃的研究领域,与三年前十一届国际生化大会相比较,有些方面也取得了明显的进展。下面仅就作者参加较多的、有关生物膜的结构、能量转换以及膜蛋白的跨膜运送等方面扼要地作些介绍。

一、生物膜的结构

在生物膜研究领域,这次大会组织了两次“生物膜结构”的专题讨论会,报告的题目有(1)生物膜中脂分子的组织化(Organization)和脂-蛋白质的相互作用,(2)生物膜中脂-蛋白质的