

〔比利时〕 C. 西伯斯马 著

生物物理学引论



科学出版社

生物物理学引论

[比利时] G. 西伯斯马 著

沈淑敏 王大成 等 译

科学出版社

1979

内 容 简 介

本书具有一般生物物理教课书的性质,是从物理学家的观点来讨论生物学的一些基本问题。

全书共分七章。第一、二两章论述物理学和生物学的关系,生物学的基本单位,细胞与它的成分等。第三、四章论述生物的结构与功能,尤其是生物结构的改变如何影响它的功能,分子间及分子内相互作用又如何作为结构功能相互关系的基础。第五、六章讲生物能力学与感觉系统的生物物理学,着重讨论了生命系统的基本过程,包括能量转换。第七章为理论生物学,这是生物学中的一个新的领域。

本书适于作为大专院校有关专业四年级学生及研究生课本,也可供生物物理学研究工作者参考。为照顾部分读者的学习基础,书末有两个附件:量子力学与热力学。

C. Sybesma

AN INTRODUCTION TO BIOPHYSICS

Academic Press, 1977

生 物 物 理 学 引 论

[比利时] C. 西伯斯马 著

沈淑敏 王大成 等 译

科学出版社出版

北京朝阳门内大街137号

石家庄地区印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

1979年7月第一版 开本: 787×1092 1/32

1979年7月第一次印刷 印张: 9 3/8

印数: 0001—25,410 字数: 210,000

统一书号: 13031·1009

本社书号: 1422·13—10

定价: 0.97 元

前 言

一段时间以来就需要一本教科书作为生物物理学的基础入门教程，编写这本书就是满足这种需求的一个尝试。本书从物理学家的观点来规定生物物理学作为研究生物学的一个领域所应有的内容，并不试图写成将物理化学应用于生物学的教程。这里强调的是基本的生物学问题，而不是那些与医学物理和生物工程相关联的问题。

第一、二两章讨论了物理科学和生物学之间的关系，以及生物学怎样以物理科学的概念得到发展。这两章里介绍了生物的单位、细胞与它的组份(大分子与膜体系)的定义，这些定义侧重在细胞结构的总体而不是各种细胞实际存在的多样性。

第三、四两章讨论了分子结构与生物学功能之间的关系。讨论了如何测定结构，这些结构又怎样影响生物的功能。最后讨论了分子间和分子内相互作用是怎样依赖于结构-功能相互关系的。

第五、六两章涉及生物能力学与感觉系统的生物物理学。在这两章里讨论了生命系统的一些重要基本过程。能量转化是所有生命过程都必需的部分，反过来许多重要的生命过程都与能量转化有关。物理科学对这个领域的贡献特别显著。视觉感觉系统是迄今为止研究取得重大进展的唯一的整体系统，但也讨论了其他的感觉系统，目的是引起更多的人对开展这些研究起来困难比较大的系统进行生物物理学研究的兴趣。

第七章是理论生物学。这个新的生物学分支是作为物理科学渗入生物学而出现的。它的出现对生物学发展的影响值得注意,不仅由于它增加了我们对生物学中存在问题的了解,同时还因为它常常指导和决定生物物理实验研究的方向。虽然在讨论时只涉及理论生物学的很窄的范畴,但是它们可以使读者了解这一领域所包含的问题和可预期的结果。

本书是若干年来在伊利诺斯大学、厄巴纳大学及布鲁塞尔大学作为大学四年级及研究生院一年级生物物理课讲课内容编写而成。这本书的读者应该是对微积分、量子力学及热力学有一定基础。为了使本书对没有那些基础的人也能读,加了二个附件即量子力学和热力学部分。虽然这本书主要读者是学物理及化学的学生,但对生物物理学有兴趣的其他学生也可以作为引论介绍给他们。

(沈淑敏 译)

目 录

前 言	v
第一章 引论	1
1.1 什么是生物物理学	1
1.2 生物学的基本原理	4
第二章 生物的单位	7
2.1 细胞的含义	7
2.2 原核细胞与真核细胞; 细胞器	10
2.3 原核细胞与真核细胞细胞器之间的关系	18
2.4 生物大分子	20
2.5 膜	30
第三章 生物的结构和功能	34
3.1 生物大分子的粗略物理结构测定	34
3.2 扩散	36
3.3 沉降	40
3.4 X射线晶体结构分析	44
3.5 蛋白质的结构和功能	54
3.6 核酸的结构和功能	64
第四章 分子的相互作用和生物学	75
4.1 相互作用力和能量	75
4.2 弱相互作用	77
4.3 强相互作用	81
4.4 分子电子跃迁	89
4.5 光的吸收和发射	93
4.6 激发能的传递和陷获	101
4.7 红外光谱学	108

4.8 量子力学和生物学	112
第五章 生物能力学	116
5.1 生物的能量流	116
5.2 偶联反应中的三磷酸腺苷, 吡啶核苷酸	119
5.3 光合作用	125
5.4 发酵与呼吸	139
5.5 被动传输和主动传输: 膜的通透性	156
5.6 联系着膜的能量转导作用	173
5.7 作用电位; 神经传导	185
5.8 收缩	194
第六章 感觉系统的生物物理学	208
6.1 信息的传递	208
6.2 视觉感受器	213
6.3 听觉感受器	225
6.4 化学、体感和内脏感受器	229
第七章 理论生物学	232
7.1 物理概念和生物学	232
7.2 非平衡态热力学	233
7.3 模型化	235
7.4 控制论	237
7.5 生物学中的一般性	240
附录 I 量子力学基础和原子的电子结构	243
A I .1 量子化原理和测不准原理	243
A I .2 原子的电子结构	248
附录 II 平衡态热力学基础	255
A II .1 定义	255
A II .2 热力学第一定律和第二定律	256
A II .3 熵	261
A II .4 热力学势	262
A II .5 化学势和电化学势	264

A II.6 化学反应的标准自由能	267
A II.7 氧化还原电位	269
参考资料	273
索引	276

第一章 引 论

1.1 什么是生物物理学

生物物理学的定义是生物物理学领域几乎每一本教科书都无法回答的问题。许多课本中对什么是生物物理学几乎都只能含糊其词而没有给出正面的回答：生物物理学是那么一个领域没有明确的内容范围；生物物理学还不是一个成熟的学科；它的主要内容还不定型；生物物理学只是个别生物物理学家按照他们自己的设想来规定的等等。但是许多杰出的科学家所从事的工作为阐明许多生物学现象作出了显著的贡献，他们显然多少是由于实用主义的原因都自己认为是生物物理学家。因此说明有那么一个科学领域，它不是由于定义而是由于一般公认常识是属于生物物理学。因此与其去讨论它的定义或者去强调它的定义，还不如用讨论物理科学与生物学之间的关系来明确生物物理学的概念。

物理学的发展 物理学从哥白尼及加利略以来就逐渐明确它的特点而成为一门精确的科学。它的威力就在于它的精确性，换一句话说，它是进行精确定量测定，简炼地概括性地给出事物的相互关系。早先人们努力致力于描述性科学(局限于叙述现象和事实)，后来才发展成更精确的科学，当称量刻度进入化学实验室时就结束了它的描述科学阶段。在化学发展史上当引进了定量测定，就产生了拉瓦锡的物质不灭定律和波义尔定比定律和倍比定律，接着是道尔顿的原子和门捷列也夫的元素周期表。但是虽然化学通常是一种完全不同

于物理的科学,当它愈来愈成为一种精确的科学,它就愈与物理接近。现在化学与物理学几乎是一件事情的二个侧面。一个戏剧性的事例就是在化学上的道尔顿化学原子与物理学中卢瑟福与玻尔的物理原子的一致性。道尔顿原子的稳定性与原子价特性与卢瑟福-玻尔模型本来是说不到一块的。但量子力学的发展把二个模型联系在一起,导致一代科学活动使物理学的基础与化学的基础汇合到一起去了。

生物学的发展 生物学发展的步调比较缓慢。这个学科依然以荟集着一些分支学科的形式存在。它们中间的许多——如植物学、动物学、昆虫学、真菌学及鸟类学——长期以来都是描述性科学;而且迄今还是带着那种味道。然而生物学的发展,联系和依赖于医学的发展比较多。比如对创伤愈合问题的研究进展就依赖于解剖学、细菌学、药理学和生理学的发展。这些领域的发展推动了现代医学的进展,但也使这些领域本身得到发展(尤其像生理学)。自从19世纪后半叶Wöhler人工合成尿素取得成功,从而打破了人们认为有机物质不能在生命机体之外产生的陈旧传统概念,之后生物化学的兴起,大大促进了生物科学的发展。

物理学与生物学之间的关系 19世纪末叶生理学家也开始用物理概念如力学、流体力学、光学、电学及热力学的知识渗入到生理学领域,这样就逐渐形成一个新的分支学科,许多人认为这学科就是最初的生物物理学。如果我们试图追溯物理学渗透到生物学的历史,那我们将追溯到18世纪Galvani用静电刺激蛙肌肉的工作。J. R. Mayer在19世纪受过医学训练,但他在1842年以提出能量守恒作为一条一般定律而闻名。他也是第一个指出光合作用主要是一个能量转化过程。最突出的例子是H. L. Von Helmholtz(也是一个学医的),由于他在阐明生物的和物理的概念所作出的成就而

被认为是早期的生物物理学家。他研究肌肉收缩、神经脉冲传导、视觉及听觉,研制了分析语言及音乐频率的仪器,创建了眼科术,并在热力学领域作出了贡献。历史上另一个事例是 J. Tyndall 作为一个总在法拉第手下工作的物理学家对生物学所作出的贡献是值得一提的。他对微生物学所作出的贡献可以与同时代的路易·巴斯德齐名。

本世纪以来物理概念及仪器渗入到生物学领域就更显著了。作为结构分析的 X 射线衍射技术的发展强烈地影响了生物学。在研究肌肉收缩过程中热力学成为主要的参与者,而近年来发展的非平衡态热力学更是直接牵连到生物学问题。电生理没有电学和电子学的概念和技术的渗入是不能想像的。在生理学的许多领域光谱学是个不可缺少的工具,而要在亚细胞水平及分子水平说明生物体系结构与功能关系没有量子力学作为基础也是徒然的。直接包含在生物学领域中的如信息论和控制论(由通讯技术发展而来)的应用将导致在更新的水平上阐明生物学问题。

这样一类的生物物理学问题可以说是从生理学中衍生出来。它反作用于生理学使生理学从医学中独立出来并且以它自己的特点成一门科学。生物物理学发展成生物学的一个主要组成部分不仅由于已存在的物理学理论的渗入,同时也是物理科学家的一些不成熟物理概念的渗入。这样一些跨学科的科学活动大大超越了原来给有机体下定义的描述性生物学。生物物理学的一个重要贡献是识别和承认了物理学与化学规律在生命系统中同样是有有效和正确的。生物体系中的基本过程与物理学和化学基本过程没有区别是再也不用怀疑的了。

然而我们也能看到不是从生理学(医学)脱胎出来的另一类生物物理学。这一派主张的人常常是物理学家和物理化学

家，他们在探索并可以用来解释我们周围世界的普通的一般的规律时常常由于活机体所占有的奇妙和特殊地位而强烈地受到感染。因而也正是这一部份生物物理才是真正的生物学的基本规律。

1.2 生物学的基本原理

生命抑或非生命 自从人能思考以来常常在问，什么是促使他和周围的其他活物质在这个世界上与环境中其他物质有所区别？科学家和哲学家都曾提出不少理论来，有些根据宗教来提出一个假设，另一些又拒绝这种假设。一直到19世纪所有这些学说概括为活力论或生源论，它们的中心意思认为活机体的所以区别于非生命物质，由于他们具有一种不同于生理化学的特殊的“力”。这些理论一直到今天不管以怎样一种形式出现仍然还有市场。20世纪开始对生命又有另一种机械论的观点，那就是认为只要物理和化学就可以解释一切生命现象。

生物的互补性规律 对生命系统在分子水平上的活动过程了解得愈多，这样一种机械的观点也就愈发展。当然许多优秀的科学家很难接受这样的理论，说是物理学理论完全适合于生命世界与非生命世界这样二个绝然不同的领域。长时间的进化过程从相对简单的自我复制体系开始，形成了今天生命世界的多样化和复杂性，而且看来是对热力学第二定律的挑战。同样，种内连续许多代那么忠实的复制而不变，使许多寻求普遍解释的人感到困惑。1949年物理学家 M. Delbrück 用物理学的观点讨论生物学问题作了一个报告，回顾了进化过程中的大量事实，他下了这样的结论，即今天的有机体是亿万年进化历史所决定的。他又说“你不能期望用一些

简单的语言来描述一个复杂的机体”。近代物理奠基人之一玻尔也十分惊奇地注视着活机体的特殊性。他看到生物学领域有十分相似于量子理论中的测不准原理，但这是一种在更高级水平上的测不准原理：阐明活机体的生命现象人们必须进行一些测量，而这样做往往强烈地干扰生命活动过程以至使生命本身被破坏。1933年玻尔以二元论的形式提出了生物的互补性规律。事隔很久同样的概念又被量子力学的奠基者海森伯提出来，他在1962年说“从一个物理学家的角度来看，完整地描述一个生命体系是不可能的，因为需要进行的实验本身又强烈地干预生物正常功能。”这样的概念也正是理论物理学家 W. Elsasser 所提出的生物学理论的基础，我们在第7章将简单叙述和讨论这一理论。

机械论观点 二次世界大战以前，在生物学研究中物理方法极快地得到应用，许多物理学家开始对生物学愈来愈感兴趣。1943年著名的量子波理论物理学家薛定谔第一次在都柏林从物理学观点对活细胞作了四次讲演。1944年这些讲演的内容以“什么是生命”这本小册子与大家见面。这些事实说明早期物理科学与物理概念被生物学研究无条件地接受。这本小册子最重要的贡献是它出现在发现基因的真正结构，即DNA分子的结构和基因密码是怎样以核苷酸线性序列排列以前10年，就已经明确提出这种概念。薛定谔只用量子力学的概念而并没有用其它的二元论基础。他看到必须用他称之为“非周期性晶体”作为基因控制中遗传密码原件。注意到基因之小然而必须蕴藏大量信息才能发展成复杂的有机体。他说“一个由许多原子缔合而成的有序结构，具有足够的抗性来保持永恒的有序，并可在一个很小的空间范围内，为足以容纳一个具有决定意义的复杂体系提供多种可能的排列，这

人此以后，在纯物理与物理化

学原理的基础上分子生物学的进展就一日千里。

本书下面内容介绍生物物理学作为研究生物学的手段, 不仅从描述生命系统活动过程的物理化学基础, 同时也从物理学的概念来讨论主体。我们将从为什么与怎样对生命系统来概括, 然后通过从分子水平直到更完整体系的水平上, 对这些体系中所发生的相互作用和过程的观察来讨论怎样将物理学的理论与概念应用于这些概括的系统中。最后一章, 这些概括性再次从理论生物角度进行讨论, 我们希望能找到这样的概括在生物学基本规律中的意义究竟是什么。

(沈淑敏 译
刘 蓉 校)

第二章 生物的单位

2.1 细胞的含义

细胞作为生命的基本单位 物理学家和化学家研究物质总是简单化和统一化到量子力学范畴，认为物质的基本单元是原子。人们要问这种原子的单位是否也存在于生物学。许多生物学课本中提出活细胞就是这种原子的单位。自从1665年 Robert Hooke 在木栓组织上发现“小格子或细胞”以来，就建立了细胞概念，从此公认生命具有一种细胞的结构。尽管细胞在大小、形状和功能上有很大的差异，但却都具有界限明确的、相对独立的小体，并且在所有的有机体中的一种普遍的形式，因此是可以被认为是生物的一个原子的单位。必须注意这只是一种相似于原子的单位的提法。原子及其组成的基本粒子是物质的基本要素在非生命物质与生命世界都是一样的。无疑我们都清楚生命系统与非生命物质就物理性状来看没有根本的差别。因此我们可以这样说，原子既是物质的基本单位同样也是生命的基本单位。当细胞破成碎片，不久就完全失去了它们的特性，同时也失去了它们在完整细胞状态时能进行的反应，虽然这时它们的物质组分并没有改变。因此生命中有那么一种东西比一般物质的基本单位要超越些。这是一种还没有确切意义的叫做有组织形式的东西。如果把组成细胞的分子或分子聚集体随意地堆积在一起，那不可能是活的。只有当它们以一种特殊的组合方式，并且在它们之间的相互作用和反应也是有序和有控制的进行时才能形成

有生命的物质。

组织形式 在生命的各级水平上都具有组织形式。生命实际上就是由各级有组织的形式构成，无论从人类所组成的社会，或者一个多细胞的有机体到一个单细胞生物、如原生动物、绿藻和细菌等都是如此。如果我们把各级组织的阶梯从顶上推倒那么最后得到的就是细胞。社会可以在破坏后形成新的形式(历史充分说明了这样的事实)。多细胞有机体的器官可以从有机体上拿下来，在特定的条件下无限期地活下去。器官也可以解离成组成该器官的细胞，这种细胞也可以培养(组织培养)并且在无数代培养过程中保持它们的功能；甚至于从鸡胚胎上完全分化了的肝脏与肾脏取下的细胞可以培养出微型肝脏与肾脏来。但当一个细胞被分解成各种组分时就不可能形成一个新的细胞，它们可以继续执行特殊功能如发酵、呼吸、原初光合过程甚至是合成生命需要的大分子，但是不久它们终将死去。因此，细胞可以说是生命的最低形式的物质组织。

生命界细胞是多种多样的，不仅大小(神经细胞可以达一米长，而肺炎球菌则直径仅 0.2 微米)而且形状与功能同样也是多样化的。图 2.1 显示了在多细胞与单细胞有机体中存在的细胞形状。然而它们都共同地具有高度精确的细胞器，这些细胞器执行着能量供应、合成及其他特殊功能的反应，以及一个控制这些反应的中心和它们间通讯的通道。这样一个机器是那么有序地组织起来；同样的分子，同样的结构特征联合起来完成各种功能。例如首要的蛋白质合成问题不管是什生物来源的细胞都以同样的代谢方式进行。因此看起来从生物物理(生物化学)的观点说我们可以这样概括地认为细胞的结构与功能的研究是研究生命活动的基础。

膜 在所有的细胞中有一个共同的结构组分那就是

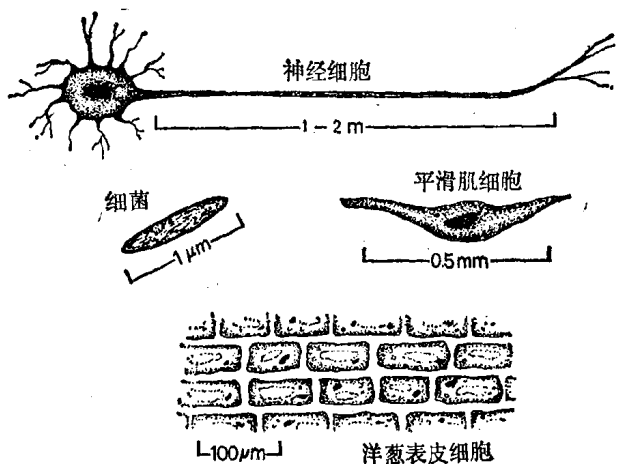


图 2.1 某些细胞的形状与大小。

膜。膜不仅是细胞周边的组成物，也是细胞内所有系统的基本组织形式。许多生化反应就在膜上或膜内进行。早先认为膜是一种静止的结构，它的主要作用也只是细胞及亚细胞周边组分，但目前则认为膜是高度动态的结构并且是许多重要代谢过程的参与者。在下面 2.5 节中我们将讨论膜的重要作用。

在细胞最外层的膜叫细胞质膜(或简称质膜)。它形成一个具有选择性的屏障而保持了细胞的化学完整性。后面我们将讨论正是由于膜上的主动与被动传输过程，它的选择性不仅表现在什么分子能进入或离开细胞，同时也表现在分子进出细胞的速度上。虽然也还有其他方式物质能进入细胞。某些游离细胞，例如阿米巴可以通过胞饮及吞噬这两种方式把物质吞进细胞内。胞饮作用是这样一个过程，细胞的质膜向内凹陷形成一个窄的管道通向细胞。液体可以流入这些小管道，然后膜把小通道的下端夹成一个小囊，质膜重新连接起来，小囊进入胞质后被消化掉，见图 2.2。吞噬作用则是当细