

生物物理学概论

[美] W. 休斯 著

复旦大学生物物理学教研室刘文龙等译

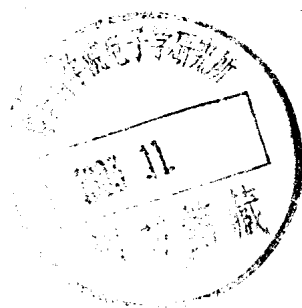
上海科学技术出版社

52.171
213

生物物理学概论

[美] W. 休斯 著

复旦大学生物物理学教研室 刘文龙 等译



上海科学技术出版社

1110904

内 容 提 要

本书主要讨论生物大分子的结构特性,能量转换,辐射效应,器官和组织的结构与生理反应的物理过程,生命起源,生物工程,以及有关研究技术。

本书论述的面虽广,但各章内容重点突出,故全书篇幅不大。适宜于高等学校开设生物物理学时作为教科书或参考书,也可作生物物理学专业工作者及非专业工作者的参考书。生物物理学研究工作者通过本书可以了解生物物理学的全貌,非生物物理学专业但对生物物理学有兴趣的数、理、化及工程工作者通过本书可以找出自己专业与生物科学的联系。

DS75/08

ASPECTS OF BIOPHYSICS

William Hughes

John Wiley & Sons

1979

封面设计 王可申

生物物理学概论

[美] W. 休斯 著

复旦大学生物物理学教研室 刘文龙 等译

上海科学技术出版社出版

(上海瑞金二路450号)

新华书店上海发行所发行 上海中华印刷厂印刷

开本 787×1092 1/32 印张 10.75 字数 237,000

1983年8月第1版 1983年8月第1次印刷

印数 1—7,700

统一书号: 13119·1078 定价: (科四) 1.00元

译 者 的 话

近年来,人们在揭示生命现象本质的研究中越来越认识到生物物理学的重要意义。因而来自各个学科的大批有才能的、敢于闯新的研究工作者转而从事生物物理学的研究。从研究生及高校本科招生中也可看出生物物理学是极受重视的学科。在这种情况下,系统地、深入浅出地介绍生物物理学的书就变得非常必要。但是由于生物物理学还是一门年青的学科,它的主要内容还不定型,因而能较全面介绍生物物理学并且其内容又精炼扼要的书实在不多。本书的内容却能满足上述要求。作者分别从分子水平、细胞水平、器官及整体水平阐述生物物理学领域中的主要问题,而在介绍某一题目时,并不是系统地全面地展开,而是有重点地较深入地介绍一、二个问题,但从这一、二个问题的介绍中又能把该题目的有关领域反映出来。加之本书主要取材于七十年代以后的文献著作,故本书堪称是一本内容新而有特色的专著。本书可作物理、数学、化学、工程学、医学工作者研究生物物理学时的参考书,也可作研究生、大学生学习生物物理学时的教科书。对专业生物物理学工作者更不失为一本较好的参考书。但限于译者的水平,译文中难免有错误之处,敬请读者批评指正。

前 言

本书是打算给那些具有物理学、化学和生物学基本知识，并且希望了解物理学的基本内容中有多少可以用于研究生命物质的人用的。当然本书中涉及的物理学用于生命研究的内容不可能包罗万象，因为那是不可能的，所以也不打算那样做。本书只从生物物理学中选用了某些有代表性的题目。附录中的参考书可以帮助学生了解这些题目的更多细节和深入的讨论。

生物物理学是既繁荣而又继续成长着的学科。在许多情况下，很容易把某些题目的发展情况联系到十分不肯定的知识领域。为了避免这一点，本书紧紧扣住一般的结果、方法和分析，从这些题目的自然发展来看，这种材料不是没有用的。

我在同许多人的讨论中得到了许多教益，特别是彼得·居伦(Peter Curran)博士，他讲演的不可逆过程热力学把我引进了生物物理学的领域。当然，这些帮助过我的人，对我这本书中的任何错误并不承担责任。

W. 休斯

致 读 者

在最近国家科学院的一个研究报告中,得出这样的结论:“生物学各个经典分支学科已无法引导人们对生命的各种各样表现作出现代的认识和评价”。因此经典动物学、植物学和微生物学没有列为科学院报告的分题。而代之以对生命现象的基础进行更高水平的探究,从分子开始,进而到细胞器、细胞、组织和器官、机体,最后到物种和生态系。在一定程度上,这本书的内容编排就反映了上述观点。现在对各章题目为什么符合上述观点作一些注释。

前面两章讨论学习生物大分子物理特性(这些特性区别于化学性质)最基本的方法和生物物质的微观结构。超结构的研究,是描述 $4\sim 10^2$ 毫微米分辨范围的生命物质的结构,这个领域使用许多实验方法。没有对细致的结构进行更多的讨论,理由有二:一是不使本书篇幅太长;二是物理学分析还不能深入到这个领域,尤其是在本书用到的数学水平情况下。当然,随着这方面内容的不断发展,最终会得到详细的分析,包括运用这些详细的结构知识。

第二章讨论某些研究大分子和亚细胞成分的技术。不过方法是一般性的,且目的不在于介绍大量的详细结果。这不是因为这些结果不重要,只是由于本书的水平并不需要它们。所讨论的方法一般在物理学化学中均用得到,但任何一种特殊方法的精确细节都视其应用情况而定。例如,如何准备离

心管取决于要分离什么样品，如何调整分光光度计取决于研究对象和所用分光光度计的型号。显然，这些细节最好留待实验工作中去讨论。

第三章介绍某些描述大分子行为和性质的最基本的概念。然后在第四和第五章中讨论两类重要生物大分子。不过，在纯生物化学内容中还有更多的内容，但在生物物理学这个水平上并不需要，因而略去，例如，本书对各种特殊的酶反应未予详细讨论。

第六章讨论细胞膜，主要针对膜的特有的性质，这些性质不但重要而且可在适当水平上加以处理。本章把重点放在跨膜现象，如物质运输，其他许多膜起作用的重要生物学现象，如免疫反应，不进行讨论。当然，目前对膜的研究是一个巨大的题目，本章只能作为这个主题的介绍。与此相似，对神经原的所有复杂细节不作讨论，而在第七章中突出了轴突中的传导这样一个中心问题。因而神经原的结构、功能和联结的生物学细节超出了分析这样一个问题的需要。最后，在第八章介绍了人工膜最基本的性质，但制备的特别细节和这种膜用于研究特殊生物学现象的情况，最好到实际的与实验问题有关的文献中去找。

第九章涉及能量转移，但不可避免地并不去讨论生物化学中取得很多成果的关于代谢化学反应的细节，也不讨论这些过程中最基本特征以外的内容。

第十章中列举辐射效应的基本理论。当然，特定的机体，甚至是特定的组织和器官对辐射反应的大量资料并不在此叙述。再者，关于辐射的治疗作用也忽略不提，这些材料可以在适当的医学书籍或杂志中去找。

第十一到十五章涉及生理学的内容，公平地讲，这里只

对某一题目最重要的方面作某些分析。必须指出，虽然有关器官和组织有大量的详细的结构和生理反应方面的资料，但这些资料可在适当的生理书籍和杂志中找到。本书所示的结构只是为最起码的生理学分析之用。

生命起源问题是若干推测性的但却很有前途的问题，这里作为一个专门题目。然而，需要较深的数学，特别是模型的建立是如此，同时也需要坚实的生物化学知识。由于这些限制，在第十六章中只用一般定性的方法作介绍并指出定量处理的途径。

最后一章介绍基于生物物理学的某些技术领域。生物工程已是一个独立题目，本章仅能向读者作一些介绍。

W. 休斯

目 录

引言	1
第 一 章 X 射线衍射和电子显微镜	12
X 射线衍射原理	12
X 射线衍射图的分析	15
电子显微镜的物理基础	24
第 二 章 研究生命物质组成的其他一些方法	32
离心法	32
光谱学	39
电泳	55
粘度的测量	56
第 三 章 生物大分子的基本物理特性	58
原子间和分子间的作用力	58
大分子的行为	64
第 四 章 酶的基本特性	76
酶的性质	76
酶行为的描述	77
酶行为的机理	79
第 五 章 核酸的基本特性	94
X 射线结构	94
结构的起源	96
DNA 的一些特性	101
细胞范畴中的 DNA	106
第 六 章 细胞膜	116
膜的基本性质	117

对转运的分析·····	120
电扩散·····	129
红血细胞中的主动转运·····	131
膜模型·····	135
第七章 神经脉冲 ·····	140
电缆理论·····	143
赫胥黎-霍奇金方法·····	146
中枢神经系统的电活动·····	157
第八章 人工膜 ·····	161
制备和性质·····	161
厚度测量·····	166
第九章 能量转换过程 ·····	169
线粒体过程·····	172
叶绿体过程·····	173
热力学考虑·····	178
人工膜的贡献·····	182
代谢要求·····	183
第十章 辐射生物物理学 ·····	185
基本实验·····	185
靶学说·····	186
辐射吸收的过程·····	188
辐射作用·····	191
第十一章 消化道内盐与水的运转 ·····	202
肠的结构·····	202
运转分析·····	205
第十二章 横纹肌的行为 ·····	213
基本性质·····	213
分子过程·····	219
第十三章 血流和心脏活动 ·····	227

流体力学·····	227
血流的应用·····	232
心脏力学·····	235
电活动·····	241
第十四章 听觉的物理学方面 ·····	248
声的物理学·····	248
耳的物理学·····	252
第十五章 视觉的物理学方面 ·····	262
成像·····	263
视细胞的反应·····	265
视杆细胞的敏感度·····	268
电活动·····	272
色觉·····	274
处理信号·····	275
第十六章 生命物质的起源 ·····	277
第十七章 生物工程 ·····	284
非侵入性方法: X射线·····	284
放射性同位素成像·····	285
X射线断层术的发展·····	286
超声法·····	290
磁场测量·····	292
人工肾·····	292
附录 1 关于四个实验的一些建议 ·····	299
附录 2 注解 ·····	311
习题·····	314
参考文献·····	318
索引·····	328

引 言

没有一个人会否认研究电和光是物理学的一个恰当的题目，而“生命是一股用太阳光推动的微小电流”，因此 Szent-Gyorgyi 建议物理学家研究生物材料的意见是完全对的。当然还有更重要的理由，例如，要了解错综复杂的生命过程和生命物质的复杂的结构排列，除了用物理学和化学知识之外似乎没有别的办法了。为了方便起见，这些由物理学知识组成的学科我们称作生物物理学。

生物物理学仅仅是科学上的一个新领域，它的确切的起源还有争论。对听觉和视觉有杰出研究的物理学家 Helmholtz (1821~1894) 常常被誉为生物物理学的奠基者，他认为研究生物学现象是很重要的。物理学在生理学方面的这些早期应用是众所周知的，而且也是很重要的。当时也已经注意到细胞过程是不可忽视的。例如，细胞的带电特性是十八世纪末期的十分重要的研究课题。然而，这些最初的研究者也指出那时的尝试是十分孤立和艰难的，那时的生物物理学不论在实验方面还是在理论方面的深入都有待于物理学的发展，有待于研究能力的发展。

从某种意义讲，物理学到最近才能达到这种状况，即能够清楚地研究象生物体这样复杂的结构。这种把现代物理学应用于生物体的兴趣是由薛定谔(Erwin Schrodinger) 的有名的文章“生命是什么？”激起的。在这篇文章中，他论证了除了

本身的兴趣外，在研究这些复杂的生物体的过程中新的物理学规律的发现也有益于物理学本身。虽然这一预言还没有成为事实，但是解决生物学难题的物理学家和化学家最近所取得的成就已经对生物所显示的令人迷惑的机制和行为提供了充分的证据。当然，我们既不知道生物物理学还存在哪些至今还无法解决的现实问题，也不能担保一些突出问题的解决可以显然地不依赖于进一步的发展。也许薛定谔还能被证明是正确的，因为生物体的复杂性不断促进引人入胜的、普遍应用于生物和非生物的新的物理学的发展。

生物所显示的基本特性是什么呢？我们可以非常简单地概括起来并作出笼统的回答，也可以考虑许多复杂性，最后陷入“定义生命”的困境。Seymour Benzer 曾经说过，根据其简化复杂问题的能力，科学家可以分为“能讲清楚者”（显然是赞扬的）和“不能讲清楚者”（显然不赞扬）。的确，当面临困难问题时，物理学常引导我们只考虑问题的最本质方面，而被排除的方面不一定是重要的，仅仅是比较不重要而已。因此我们坚定地站在“能讲清楚者”一边，以单细胞为例，认为生物有三个重要特征：

1. 细胞外面有一层膜，膜结构不是一只被动的袋子，而是一个系统的动态组成部分。

2. 在膜里面进行化学反应，这种化学反应不仅为细胞膜的各种活动提供能量，也为生物体进行生命活动所需的一些特殊分子的产生提供能量。

3. 通过活物质自我复制的方式，信息作为分子模板储存着。有了这些信息便足以允许合成所需要的物质。

此外，我们知道具有各种特殊形态和性质的细胞群是以组织和器官的形式生活着的，并假定这些特征和性质可以用

单细胞的特征和性质来理解。当然，必需明白这些简单的叙述包含着非常复杂的问题，这些问题的详细解答是庞大的，而且是一个迄今尚未实现的目标。

生物化学的目标之一是精确地鉴别和测定组成活物质的分子。由于这一研究，我们逐渐认识到即使是存在于一个单细胞中的分子的多样性也是令人惊讶的。例如，单细胞的大肠杆菌是一个长约3微米、直径1微米左右的圆柱体，质量 $10^{-12} \sim 10^{-13}$ 克，Lehninger 曾经指出这种大肠杆菌大约含有5000种不同的有机化合物，其中约1000种是各种核酸，约3000种是各种蛋白质。比较起来，人体大约有 5×10^5 种不同的蛋白质。就我们所知，大肠杆菌中的蛋白质分子没有一种是和人体中的蛋白质分子完全相同的。

从这一点可以清楚地看到，作为整体来讲，生命状态的性质不是取决于特定的、个别的一些分子，而是取决于某些分子种类的组合。究竟需要多少种不同的分子呢？这显然是一个无法回答的问题。图0.1十分明显地告诉我们，即使是一个单细胞，其结构也是相当复杂的。当然，我们没有必要去推测这些结构包括哪些相当小的有机化合物的特性基团，这些有机化合物的特性基团本身又由哪些更小的原子组成。事实也是如此，生物化学的存在大大精简了物理学家的任务，他们不需要去计算无数的特殊分子，所需要的只是各种类型的分子的共同特征。现在让我们以非特化的单细胞为例来总结一下生物的最基本方面。

构成生物体的这些关键性的结构元素是碳、氢、氧、氮、硫和磷。这些元素在活物质中出现得很频繁，超过人们从这些原子在地球上的藏量出发所猜想的程度。主要的辅助元素有钠、钾、镁、钙、铁、钴、锰、氯、铜和锌，在生物体中，这些元素比

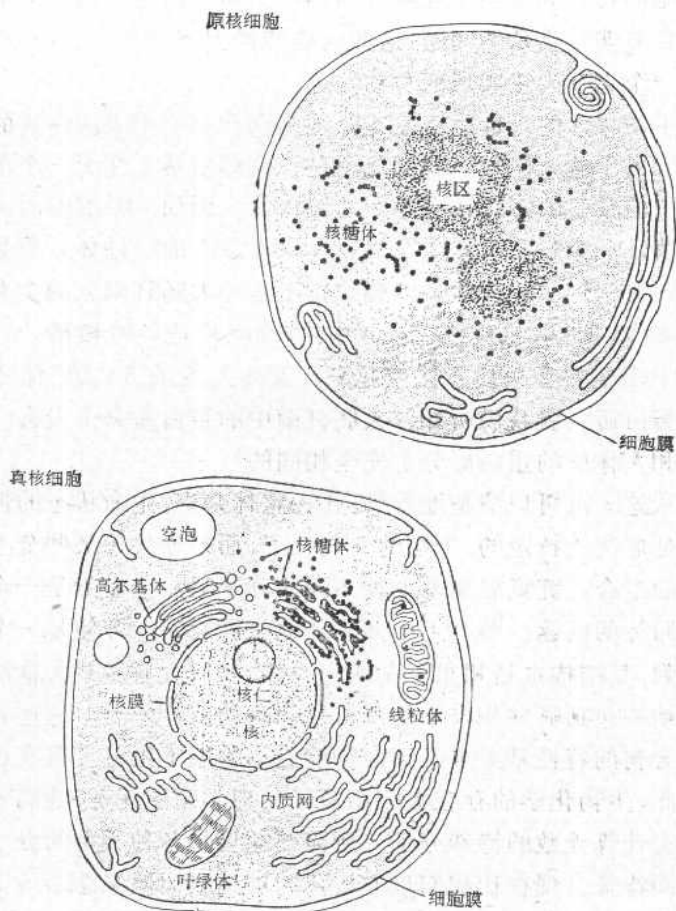


图 0.1 此图准确地显示出两种细胞的主要组成部分。原核细胞和真核细胞之间的本质区别在于真核细胞有膜包着的细胞器，特别是有膜包着的细胞核。细菌和蓝绿藻是原核细胞，而所有动物细胞以及高等植物的细胞都是真核细胞。植物真核细胞与动物细胞不同，植物真核细胞有纤维素的壁，进行光合作用的叶绿体和中央空泡(见图 9.3)

表 0·1 重要分子

化合物	注 释	举 例
己糖	单糖是一种化合物,其通式为 $(\text{CH}_2\text{O})_n$, $n \geq 3$ 。己糖分子式为 $(\text{CH}_2\text{O})_6$,是数量最丰富的单糖	葡萄糖,果糖
丙糖	是最简单的单糖,分子式为 $(\text{CH}_2\text{O})_3$	甘油醛
脂肪酸	以 COOH (羧基)结尾的长的碳氢链	棕榈酸,硬脂酸
嘌呤	结构复杂,正规称为含氮碱基	腺嘌呤,鸟嘌呤
嘧啶		胸腺嘧啶,尿嘧啶,胞嘧啶
类固醇	含有三个连在一起的环己烷的衍生物	胆固醇
碳氢化合物	碳氢链	鲨烯
氨基酸	COOH 、 NH_2 和侧链键合	亮氨酸,甘氨酸

人们估计的要少一些。Green 很恰当地概括了上述情况:“还没有发现上述任何一种原子可以用另外的原子代替的情况。可能增加,但决不会减少……特定原子对任何生命形式都是不变的。”

在生物体内,这些原子或者以离子形式存在(如 K^+ 、 Na^+),或者以简单的化合物分子形式存在(H_2O),但是最主要的是以表 0·1 所列的那些重要分子的形式存在。这些分子本身是构成重要大分子——蛋白质、核酸、脂类和磷脂——的主要单位。

蛋白质分子是以键合在一起的氨基酸为基础的，而氨基酸是由羧基($-\text{COOH}$)、氨基($-\text{NH}_2$)和一些称为侧链的特殊基团键合形成的化合物，如图 0·2 所示。所形成的氨基酸的种类由被连接的特殊基团决定。所有蛋白质都是由 20 种普通的氨基酸组成的。虽然动物不能用表 0·1 所列的简单分子来合成这 20 种氨基酸，但是高等植物能用表 0·1 所列的简单分子来合成所有氨基酸，因此动物也能够得到这些必需氨基酸。

如图 0·2 所示，蛋白质分子中的氨基酸通过肽键形成链。如果一条链的肽键不到 100，通常称此链为肽。许多氨基酸通过肽键相连形成多肽。通常，蛋白质分子由一条或几条链组成，含有 100~300 个不同的氨基酸。

第二类重要的大分子是核酸，核酸是由单核苷酸键合形成的。单核苷酸的形成如图 0·2 所示。

第三类是多糖。多糖是以葡萄糖或一些比较复杂的糖为重复单位组成的；而这种比较复杂的糖本身又可能是由更简单的糖连接形成的。

最后一类是脂类。脂类是由脂肪酸化合形成的，通常以含甘油的脂肪酸长链分子的形式存在。一个重要的变化就是一条脂肪酸链被磷酸取代，形成磷脂。

组成细胞的主要成分是以上几种大分子。细胞中每一种大分子的基本作用是什么呢？蛋白质有多种多样的功能。它们是一些酶，催化细胞内各种反应；它们也可以是一些结构元件；它们还是某些物质通过细胞膜的转运机制中的重要组成成分。核酸的主要作用是贮存细胞自我复制的信息，在细胞的能量转换过程中核酸也起了重要作用。脂类和磷脂是细胞膜的关键性组成成分。