

Под ред.

В.Г. Артюхова



Биофизика

gaudeamus

Под ред. В.Г. Артюхова

Учебник для вузов

БИОФИЗИКА

2-е изд.

*Рекомендовано Учебно-методическим объединением
по классическому университетскому образованию в качестве
учебника для студентов высших учебных заведений, обучающихся
по направлению 020200 «Биология» и по специальностям
020201 «Биология» и 020207 «Биофизика»*

Москва
Академический Проект
2013

УДК 577
ББК 28.07
Б 63

АВТОРСКИЙ КОЛЛЕКТИВ:

*В.Г. Артюхов, Т.А. Ковалева, М.А. Наквасина,
О.В. Башарина, О.В. Путинцева, В.П. Шмелев*

Под редакцией доктора биологических наук, заслуженного деятеля
науки Российской Федерации, профессора *В.Г. Артюхова*

РЕЦЕНЗЕНТЫ:

Кафедра биофизики биологического факультета Московского
государственного университета (зав. кафедрой член-корреспондент РАН,
доктор биологических наук, профессор *А.Б. Рубин*);
В.Л. Зима, доктор физико-математических наук
(Киевский государственный университет)

Биофизика: Учебник для вузов / Под ред. В.Г. Артюхова. — 2-е изд. — М.:
Б 63 Академический Проект, 2013. — 294 с. — (Фундаментальный учебник).

ISBN 978-5-8291-1495-4

Настоящий учебник дает систематическое изложение основ современной биофизической науки в соответствии с требованиями государственных стандартов образования. Книга включает главы, посвященные истории развития биофизики, методологии, физико-химическим методам исследования биосистем; кинетике и термодинамике биологических процессов; структуре и закономерностям функционирования биосистем на микро- и наноуровнях, механизмам воздействия на биосистемы ионизирующей радиации.

Особое внимание авторы уделили освещению таких актуальных направлений, как механизмы гомеостаза, регуляция синтеза и активности белков-ферментов, эндогенные низкомолекулярные биорегуляторы; проблематика мембранологии изложена с использованием новейших данных биофизических исследований.

Учебник предназначен для студентов-биологов, но может быть использован и студентами других специальностей, в частности медицинских, фармацевтических и сельскохозяйственных.

**УДК 577
ББК 28.07**

ISBN 978-5-8291-1495-4

© Коллектив авторов, 2008
© Оригинал-макет, оформление.
Академический Проект, 2013

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
ГЛАВА 1	
ИСТОРИЯ И МЕТОДОЛОГИЯ БИОФИЗИКИ	7
1.1. БИОФИЗИКА КАК НАУКА	7
1.2. ИСТОРИЯ БИОФИЗИКИ	10
Биофизические исследования в XVII и XVIII вв.	10
Развитие биофизических исследований в XIX и XX вв.	13
Становление и развитие биофизики в России	17
1.3. МЕТОДОЛОГИЯ БИОФИЗИКИ	19
1.4. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОНЯТИЯ «ЖИЗНЬ»	24
Контрольные вопросы	31
Список рекомендуемой литературы	32
ГЛАВА 2	
ТЕРМОДИНАМИКА БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ	33
2.1. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ И ТЕРМИНЫ	33
2.2. ПЕРВЫЙ ЗАКОН ТЕРМОДИНАМИКИ	36
2.3. ЭНТАЛЬПИЯ. ЗАКОН ГЕССА	37
2.4. ВТОРОЕ НАЧАЛО ТЕРМОДИНАМИКИ И ЖИВЫЕ ОРГАНИЗМЫ	39
2.5. БАЛАНС ЭНТРОПИИ ПРИ РОСТЕ И РАЗВИТИИ ОРГАНИЗМОВ	42
2.6. СТАЦИОНАРНОЕ СОСТОЯНИЕ. ТЕРМОДИНАМИЧЕСКОЕ РАВНОВЕСИЕ	43
2.7. ТЕОРЕМА ПРИГОЖИНА	47
2.8. РАБОТОСПОСОБНОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ. СООТНОШЕНИЕ ВЗАИМНОСТИ Л. ОНЗАГЕРА	48
2.9. СОПРЯЖЕНИЕ НЕОБРАТИМЫХ ПРОЦЕССОВ	52
2.10. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ОПРЕДЕЛЕНИЕ ТЕРМОДИНАМИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ	52
Контрольные вопросы и задачи	53
Список рекомендуемой литературы	54
ГЛАВА 3	
КИНЕТИКА БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ	55
3.1. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ КИНЕТИКИ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ	58
3.2. ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА СКОРОСТЬ БИОХИМИЧЕСКОЙ РЕАКЦИИ. ЭНЕРГИЯ АКТИВАЦИИ РЕАКЦИИ	65
3.3. ВЛИЯНИЕ КАТАЛИЗАТОРОВ НА СКОРОСТЬ РЕАКЦИИ	67
3.4. ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ФЕРМЕНТАТИВНОГО КАТАЛИЗА	70
3.5. КИНЕТИКА ФЕРМЕНТАТИВНЫХ РЕАКЦИЙ	75
3.5.1. Методы определения K_m и v_{max}	76
3.5.2. Определение констант скоростей ферментативной реакции	79
3.6. ИНГИБИТОРНЫЙ АНАЛИЗ	81

3.7. ВЛИЯНИЕ АКТИВАТОРОВ И ДРУГИХ ФАКТОРОВ МИКРООКРУЖЕНИЯ НА СКОРОСТЬ ФЕРМЕНТАТИВНОЙ РЕАКЦИИ	89
3.8. ВЛИЯНИЕ pH СУБСТРАТА НА СКОРОСТЬ ФЕРМЕНТАТИВНОЙ РЕАКЦИИ.....	90
Контрольные вопросы и задачи	93
Список рекомендуемой литературы	95

ГЛАВА 4

МОЛЕКУЛЯРНАЯ БИОФИЗИКА: МЕХАНИЗМЫ ГОМЕОСТАЗА, РЕГУЛЯЦИИ СИНТЕЗА И АКТИВНОСТИ БЕЛКОВ-ФЕРМЕНТОВ.....	98
4.1. МЕХАНИЗМЫ ГОМЕОСТАЗА.....	96
4.1.1. Общие представления о гомеостазе.....	96
4.1.2. Иерархия регуляторных систем.....	97
4.1.3. Механизмы внутриклеточной регуляции	98
4.1.4. Соответствие метаболизма потребностям клетки.....	99
4.1.5. Биологический смысл несовпадения катаболических и анаболических путей.....	100
4.1.6. Основные типы регуляции метаболических путей	101
4.2. ИЗОСТЕРИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ АКТИВНОСТИ ФЕРМЕНТОВ.....	103
4.3. АЛЛОСТЕРИЧЕСКИЕ И КООПЕРАТИВНЫЕ ЭФФЕКТЫ	104
4.3.1. Понятие об аллостерических ферментах.....	104
4.3.2. Доказательства пространственной обособленности центров, связывающих аллостерические лиганды.....	107
4.3.3. Кооперативные эффекты.....	108
4.3.4. Особенности кинетических свойств аллостерических ферментов.....	109
4.3.5. Физиологическое значение положительной и отрицательной кинетической кооперативности.....	113
4.3.6. Влияние эффекта краудинга на функционирование аллостерических ферментов	114
4.4. АДСОРБЦИОННЫЙ МЕХАНИЗМ РЕГУЛЯЦИИ ФЕРМЕНТАТИВНОЙ АКТИВНОСТИ	115
4.4.1. Общие представления.....	115
4.4.2. Изменение компарментализации ферментов	116
4.4.3. Понятие о метаболоне.....	117
4.4.4. Регуляция активности векторных ферментов мембран.....	119
4.5. ДИССОЦИАТИВНЫЙ МЕХАНИЗМ РЕГУЛЯЦИИ АКТИВНОСТИ ФЕРМЕНТОВ.....	121
4.6. КОВАЛЕНТНАЯ МОДИФИКАЦИЯ БЕЛКОВ.....	123
4.6.1. Основные способы ковалентной модификации белковых молекул в клетке.....	123
4.6.2. Каскады ферментативных реакций	124
4.7. РЕГУЛЯЦИЯ КОЛИЧЕСТВА БЕЛКОВ В КЛЕТКЕ.....	127
4.7.1. Динамическое равновесие белков.....	127
4.7.2. Регуляция биосинтеза белков.....	128
4.7.3. Регуляция экспрессии генов у прокариот.....	129
4.7.4. Регуляция экспрессии генов у эукариот	130
4.7.5. Общие транскрипционные факторы	132
4.7.6. Специфические факторы транскрипции.....	133
4.7.7. Стабильность мРНК.....	135
4.7.8. Регуляция трансляции.....	136
4.7.9. Механизм инициации трансляции	139
4.7.10. Изоферменты	139

4.7.11. Распад белков.....	141
Контрольные вопросы	144
Список рекомендуемой литературы.....	144

ГЛАВА 5

ЗИДОВЫЕ НИЗКОМОЛЕКУЛЯРНЫЕ БИОРЕГУЛЯТОРЫ: РОЛЬ В БИОСИСТЕМАХ	146
5.1. МАЛЫЕ НЕИОННЫЕ ЛИГАНДЫ	146
5.1.1. Оксид азота	146
5.1.2. Оксид углерода	151
5.2. НИЗКОМОЛЕКУЛЯРНЫЕ СЕРОСОДЕРЖАЩИЕ ТИОЛЫ.....	153
5.2.1. Восстановленный глутатион	153
5.2.2. Нитрозоглутатион	157
Контрольные вопросы	159
Список рекомендуемой литературы.....	159

ГЛАВА 6

МЕМБРАНОЛОГИЯ.....	160
6.1. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ БИОМЕМБРАН	161
6.1.1. Общая характеристика методов исследования мембран.....	161
6.1.2. Выделение и разделение мембран	163
6.1.3. Оценка чистоты мембранных фракций	164
6.1.4. Выделение и очистка мембранных белков.....	165
6.1.5. Выделение и фракционирование липидов мембран	166
6.2. СОСТАВ И СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ МОЛЕКУЛЯРНЫХ КОМПОНЕНТОВ БИОМЕМБРАН.....	167
6.2.1. Липиды биомембран: классификация, состав, структура; физико-химические и динамические свойства, функции.....	167
6.2.2. Классификация, структура и функции мембранных белков	173
6.2.3. Углеводы мембран	175
6.2.4. Взаимодействия мембранных компонентов и их роль в функционировании биомембран.....	175
6.2.5. Модели строения биомембран	178
6.3. ИСКУССТВЕННЫЕ МЕМБРАННЫЕ СТРУКТУРЫ И ИХ ПРАКТИЧЕСКОЕ ПРИМЕНЕНИЕ	180
6.4. ТРАНСПОРТ ВЕЩЕСТВ ЧЕРЕЗ МЕМБРАНУ.....	182
6.4.1. Общая характеристика процессов мембранного транспорта.....	182
6.4.2. Пассивный транспорт веществ через мембрану	184
6.4.3. Пассивный транспорт ионов через мембрану	186
6.4.4. Транспорт ионов через селективные каналы	187
6.4.5. Дискретное описание транспорта через ионные каналы	189
6.4.6. Индуцированный транспорт ионов.....	191
6.4.7. Активный транспорт	193
6.4.8. Перенос через мембрану макромолекул и частиц	197
6.5. РОЛЬ БИОМЕМБРАН В ОСУЩЕСТВЛЕНИИ И РЕГУЛИРОВАНИИ КЛЕТОЧНОГО МЕТАБОЛИЗМА	198
6.6. УЧАСТИЕ БИОМЕМБРАН В ПЕРЕДАЧЕ ИНФОРМАЦИИ В КЛЕТКУ.....	201

6.6.1. Характеристика компонентов каскада передачи внешнего сигнала в клетку	201
6.6.2. Основные пути передачи информации в клетку	204
6.7. МЕХАНИЗМЫ МОДИФИКАЦИИ КОМПОНЕНТОВ БИОМЕМБРАН:	
РОЛЬ АКТИВНЫХ КИСЛОРОДНЫХ МЕТАБОЛИТОВ	206
6.7.1. Пероксидное окисление липидов — универсальный способ модификации мембран	206
6.7.2. Механизмы образования, биологическая роль и пути утилизации активных форм кислорода	208
6.8. АДГЕЗИВНАЯ ФУНКЦИЯ МЕМБРАН	216
Контрольные вопросы	218
Список рекомендуемой литературы	219

ГЛАВА 7

КВАНТОВАЯ БИОФИЗИКА	220
7.1. ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ФОТОБИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ	220
7.2. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ КВАНТОВ СВЕТА С БИОЛОГИЧЕСКИ ВАЖНЫМИ СОЕДИНЕНИЯМИ	221
7.3. СПЕКТРАЛЬНЫЕ СВОЙСТВА НЕКОТОРЫХ БИОМОЛЕКУЛ	224
7.4. ПУТИ ДЕЗАКТИВАЦИИ ЭЛЕКТРОННО-ВОЗБУЖДЕННОГО СОСТОЯНИЯ МОЛЕКУЛЫ	228
Контрольные вопросы	238
Список рекомендуемой литературы	239

ГЛАВА 8

НЕКОТОРЫЕ БИОФИЗИЧЕСКИЕ (КОНФОРМАЦИОННО-ЧУВСТВИТЕЛЬНЫЕ) МЕТОДЫ АНАЛИЗА БИОСИСТЕМ	240
8.1. СВОБОДНЫЕ РАДИКАЛЫ В БИОСИСТЕМАХ	240
8.2. МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ СВОБОДНЫХ РАДИКАЛОВ	242
8.2.1. Супероксидный анион-радикал кислорода	242
8.2.2. Метод электронного парамагнитного резонанса	243
8.2.3. Метод ядерного магнитного резонанса	243
8.2.4. Метод импульсного фотолиза	244
8.2.5. Лазерная спектроскопия	247
8.2.6. Инфракрасная спектроскопия	247
8.2.7. Гамма-резонансная спектроскопия	248
8.2.8. Дисперсия оптического вращения	249
8.2.9. Дихроизм	251
8.2.10. Микрокалориметрия	251
8.2.11. Метод рентгеноструктурного анализа	252
Контрольные вопросы	253
Список рекомендуемой литературы	253

ГЛАВА 9

ОСНОВНЫЕ ФОТФИЗИЧЕСКИЕ И ФОТОХИМИЧЕСКИЕ ПРЕВРАЩЕНИЯ БИОСИСТЕМ	254
9.1. КЛАССИФИКАЦИЯ ФОТОБИОЛОГИЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ	254
9.2. ОСОБЕННОСТИ УФ-ИЗЛУЧЕНИЯ КАК БИОЛОГИЧЕСКОГО ФАКТОРА	257

9.3. ФОТОХИМИЧЕСКИЕ ПРЕВРАЩЕНИЯ БИОПОЛИМЕРОВ И БИОМЕМБРАН.....	258
9.3.1. Действие УФ-излучения на белковые системы	258
9.3.2. Действие УФ-излучения на нуклеиновые кислоты	261
9.3.3. Действие УФ-излучения на липиды и биологические мембраны.....	264
Контрольные вопросы	266
Список рекомендуемой литературы	267

ГЛАВА 10

ДЕЙСТВИЕ ИОНИЗИРУЮЩЕЙ РАДИАЦИИ НА РАЗЛИЧНЫЕ БИОСИСТЕМЫ.....	268
10.1. ПРЕДМЕТ И ПРОБЛЕМЫ РАДИОБИОЛОГИИ.....	268
10.2. ДОЗА ИОНИЗИРУЮЩЕГО ИЗЛУЧЕНИЯ.....	269
10.3. ОТНОСИТЕЛЬНАЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ ЭФФЕКТИВНОСТЬ ИОНИЗИРУЮЩИХ ИЗЛУЧЕНИЙ (ОБЭ)	270
10.4. ЛУЧЕВАЯ БОЛЕЗНЬ.....	273
10.5. МОДИФИКАЦИЯ РАДИОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ.....	274
10.5.1. Кислородный эффект в радиобиологических явлениях	275
10.5.2. Радиопротекторы и радиосенсибилизаторы	276
10.6. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О МЕХАНИЗМЕ БИОЛОГИЧЕСКОГО ДЕЙСТВИЯ ИОНИЗИРУЮЩИХ ИЗЛУЧЕНИЙ	278
10.6.1. Свободнорадикальные процессы при облучении воды и водных растворов (радиолиз воды).....	279
10.6.2. Принцип попадания и теория мишени	280
10.6.3. Гипотеза липидных радиотоксинов и цепных реакций	284
10.6.4. Структурно-метаболическая теория.....	285
10.7. СОВРЕМЕННАЯ РАДИОБИОЛОГИЯ: ТЕНДЕНЦИИ РАЗВИТИЯ И НОВЫЕ ПРОБЛЕМЫ.....	287
Контрольные вопросы	288
Список рекомендуемой литературы	289