

# BIOFIZIKA

## Egészségügyi Mérnök MSc

---

*A tárgy felelős előadója: Dr. Fidy Judit egyetemi tanár*

*judit.fidy@eok.sote.hu*

*SE Biofizikai és Sugárbiológiai Intézet*

Két aspektus

### 1. „**Molekuláris biofizika**”

molekulaszerkezetek és **fizikai megközelítések**

### 2. „**Biológiai anyagtan**”

**fizikai módszerek és paraméterek** a speciális biológiai rendszerek leírására, jellemzésére

# ***Részletes tematika***

---

**<http://biofiz.sote.hu>**

## **Előadások**

**szerdánként, Beznák terem, 8.30-10.00**

## **Gyakorlatok**

**szerdánként, Beznák terem és a Biofizikai Int. gyakorló  
helyiségei I. em. 10.30-12.00**

**Felelős: Schay Gusztáv tanársegéd**

**[schayg@gmail.com](mailto:schayg@gmail.com)**

**20-663-2111**

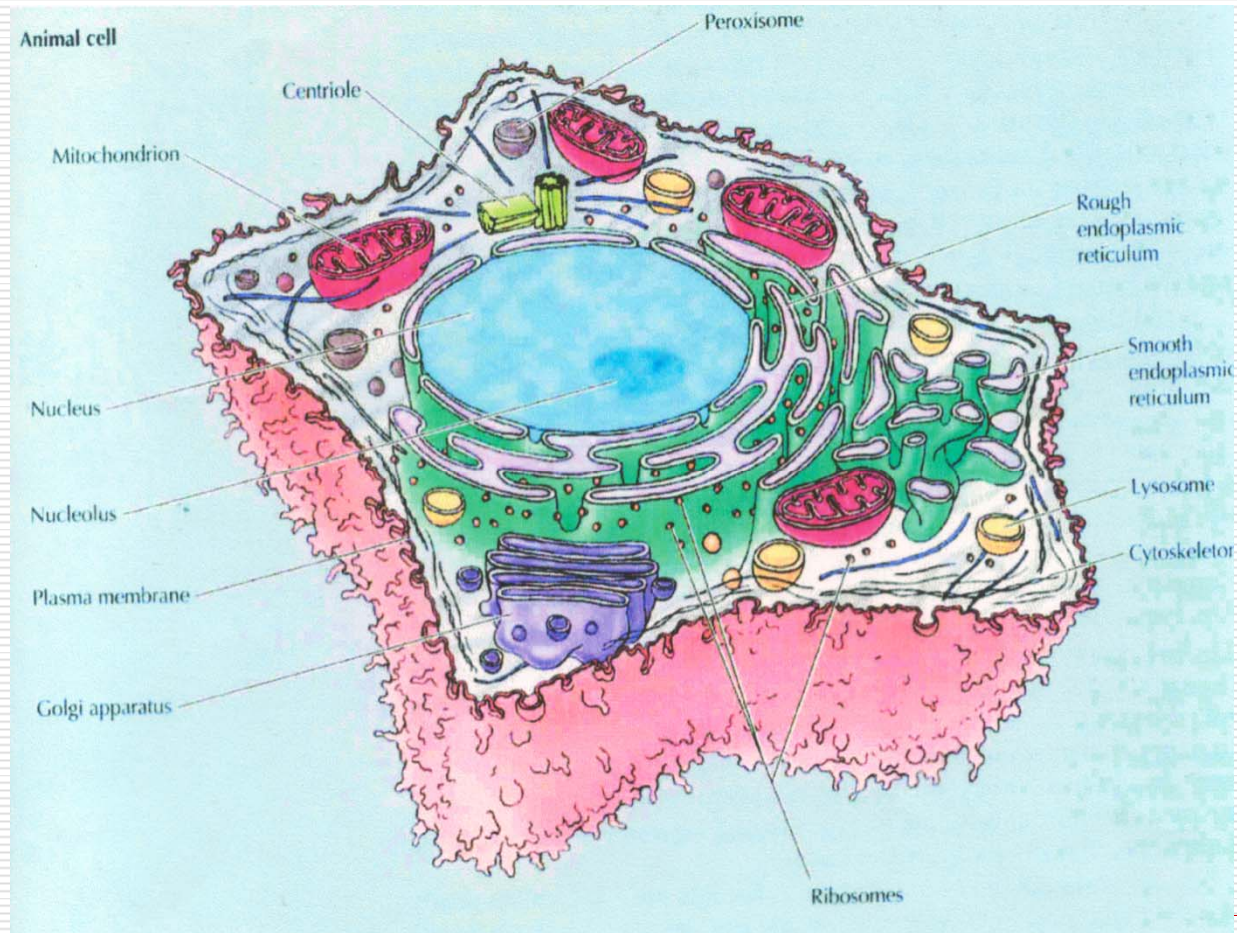
---

---

# **A molekuláris szerkezetet alakító kölcsonhatások és funkcionális jelentőségük.**

---

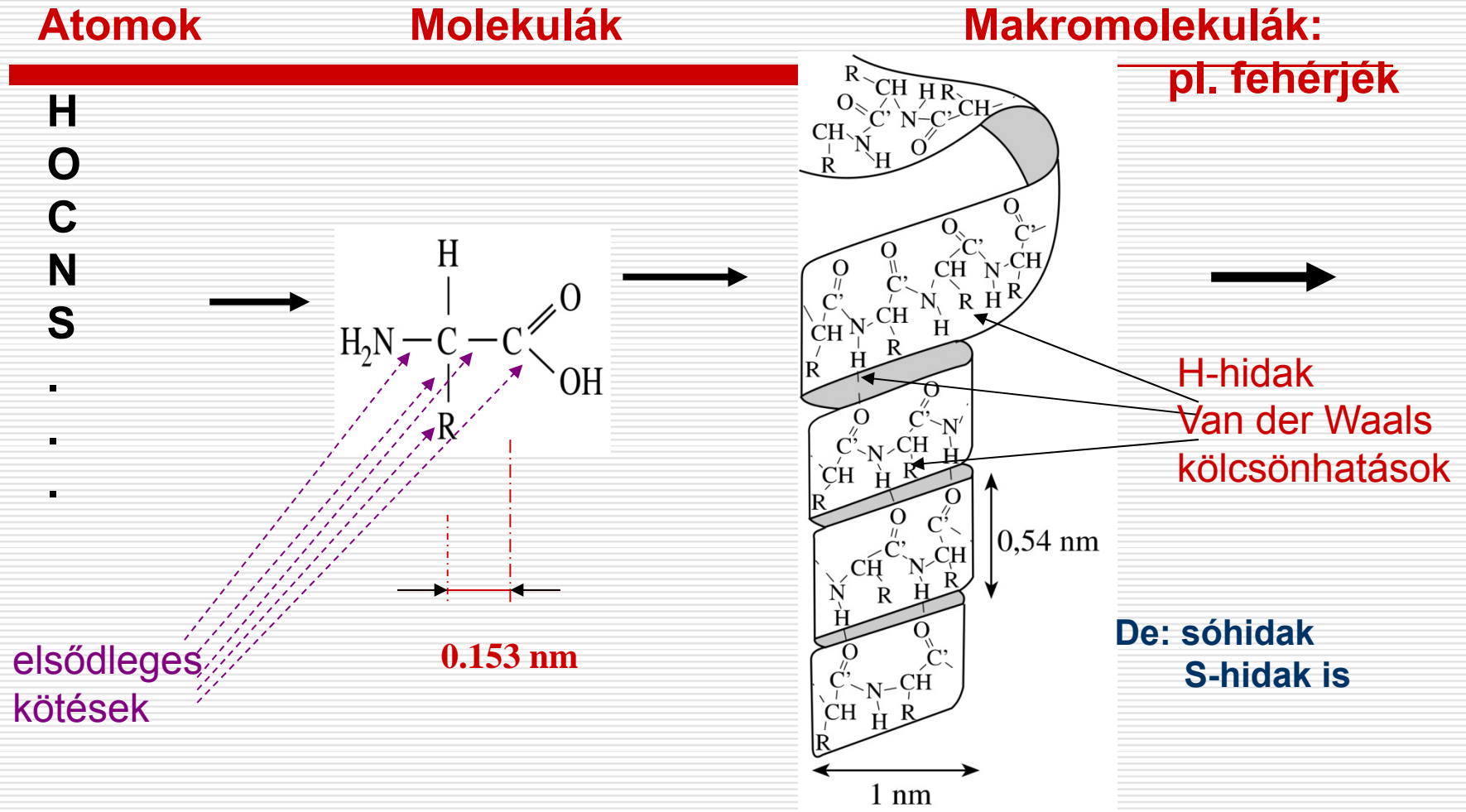
# *A szerkezeti rend kialakulásának szempontjai*



molekulák  
makromolekulák  
komplexek

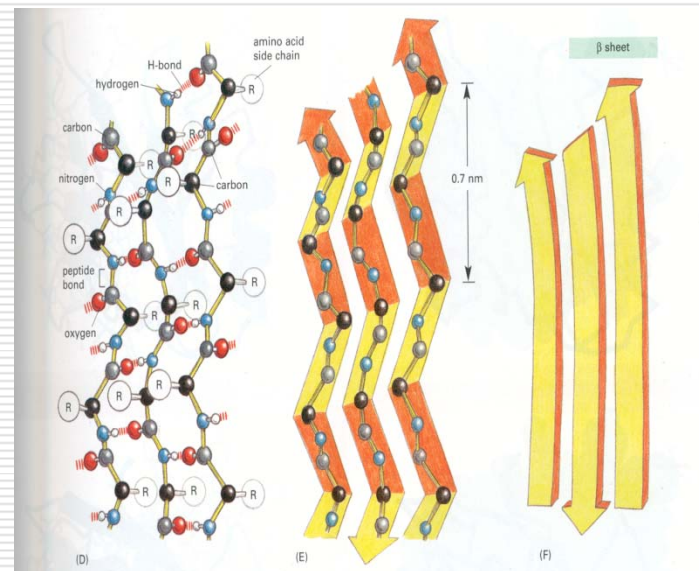
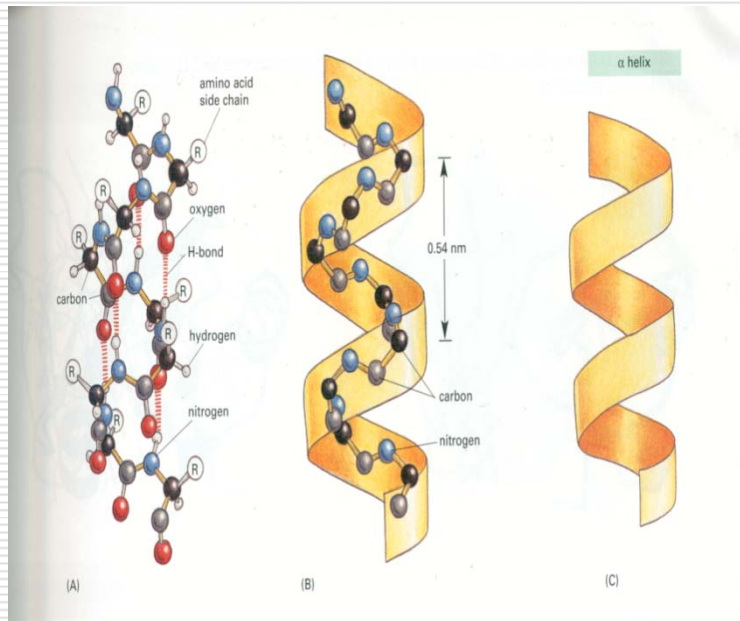
**szigorú  
de nem statikus  
rendben**

# Biológiai rendszerek szerkezetét a kötések *hierarchiája* jellemzi



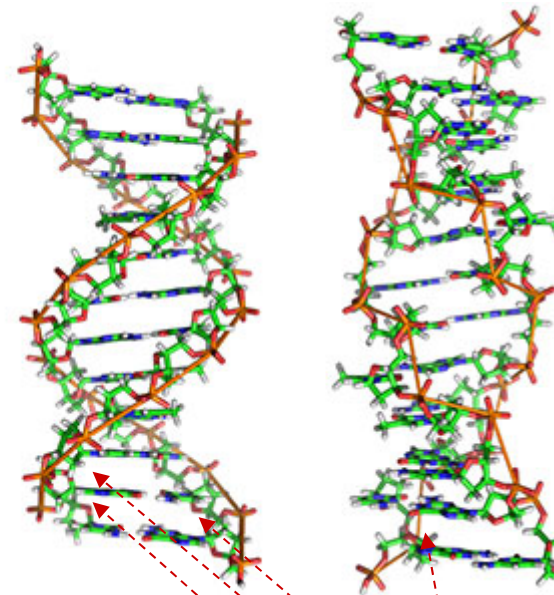
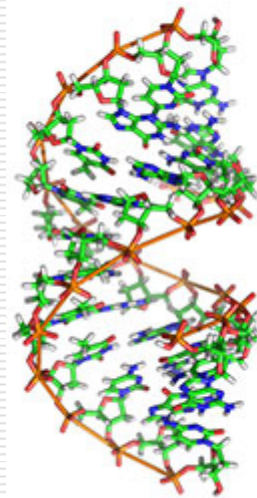
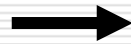
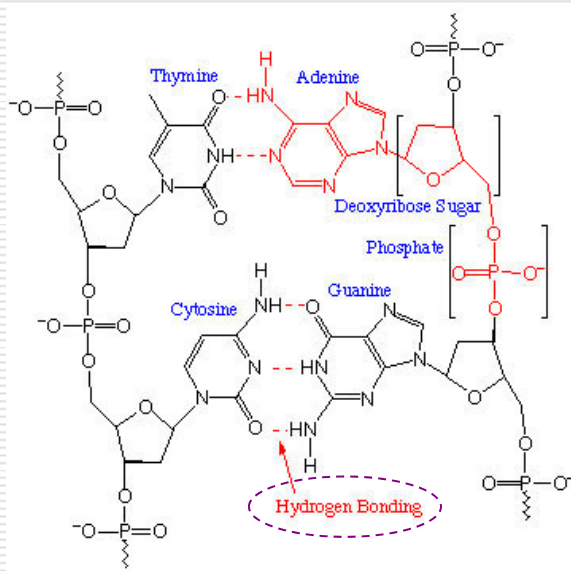
# Fehérje

## másodlagos szerkezeti elemek: alfa helix, béta lemez



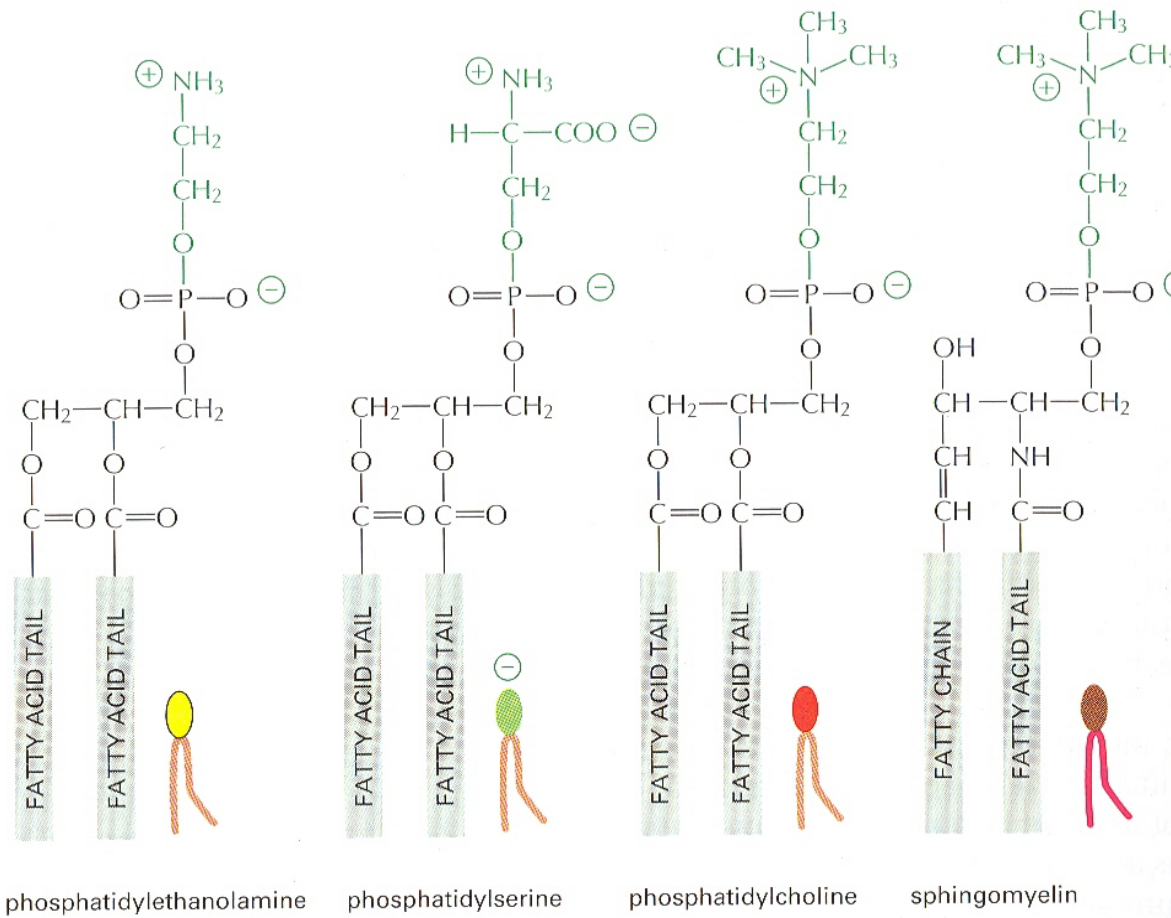
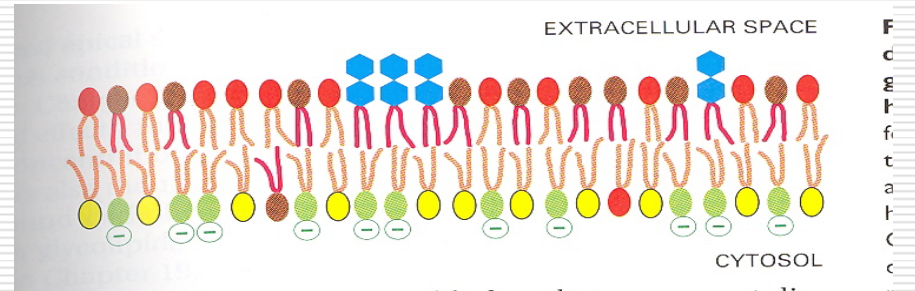


# ***DNS kettős hélix szerkezetek***

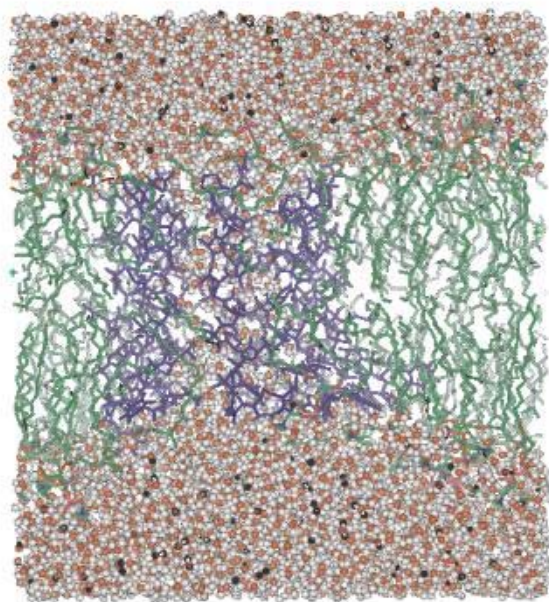


***van der Waals  
kölsönhatások***

# Kettős lipid-rétegek, biológiai membránok





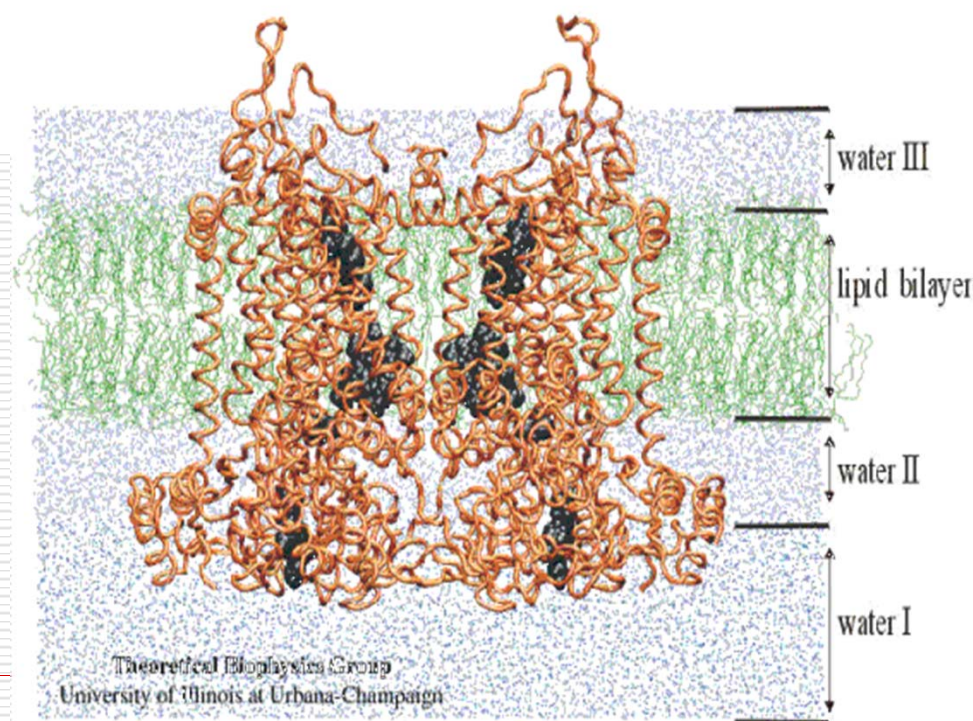


## *Lipid-membránok komplexei fehérjékkel*

---

Számítógépes szimuláció  
eredményei

---



# ***Molekulák***

## ***közötti kölcsönhatások biológiai rendszerekben***

Molekulaszerkezetek kovalens kötése → kémia ?

-----

## ***Elektrosztatikus kölcsönhatások***

### **1. Coulomb kölcsönhatás**

$q_1$  és  $q_2$  ponttöltések  $r$  távolságban

potenciális energia

$$E_{Cb} = \frac{q_1 * q_2}{\epsilon * r}$$

(relatív) dielektromos állandó

## A relatív dielektromos állandó $\varepsilon$

(„dielektrikum” : elektromos tér áthatol az anyagon – Faraday)

Definíció: kondenzátor kapacitása alapján

fegyverzetek között vákuum  $\rightarrow U_o$

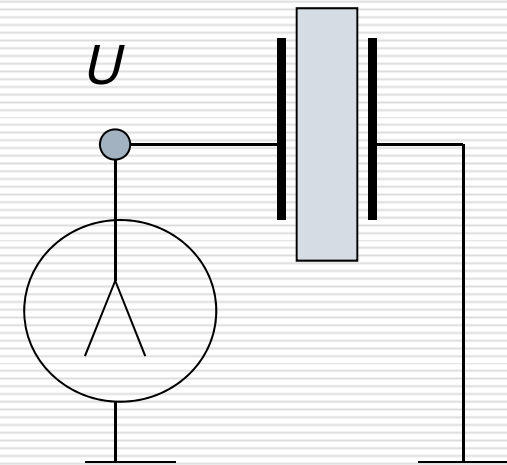
fegyverzetek között dielektrikum  $\rightarrow U < U_o$

dielektrikum kivétele  $U \rightarrow U_o$  ( $q_o = q$ )

$$C = \frac{q}{U}, \quad C_o = \frac{q}{U_o} \Rightarrow C > C_o$$

$$\varepsilon = \frac{C}{C_o} = \frac{E_o}{E} > 1$$

$$E = \frac{F}{q} \left[ \frac{\text{Newton}}{\text{Coulomb}} = \frac{N}{C} \right] \text{ elektromos térerősség}$$



**A dielektrikum részecskéi polarizálódnak elektromos térben:  
a fegyverzeten tárolt töltés erőtere csökken**

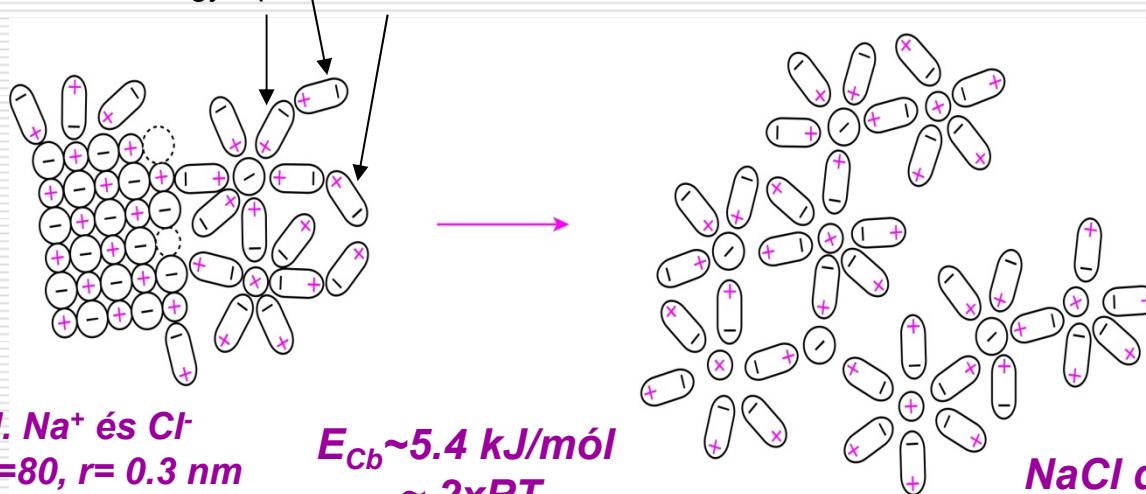
**Két fontos közeg**

**víz**  
**apoláros hidrokarbonok**

$\epsilon$   
80  
~2

Jelentősen módosítják az  
elektrosztatikus kölcsönhatásokat

Nagy dipólusmomentumu vízmolekulák



pl.  $\text{Na}^+$  és  $\text{Cl}^-$   
 $\epsilon=80$ ,  $r=0.3 \text{ nm}$

$E_{cb} \sim 5.4 \text{ kJ/mol}$   
 $\sim 2xRT$

Gyenge kölcsönhatás!

**NaCl disszociál vízben**

↓  
töltések eloszlását  
statisztikus fizikai modellek írják le

$$E_{cb} = \frac{q_1 * q_2}{\epsilon * r}$$

## A Coulomb-potenciál termodinamikai értelmezése ionos oldatban

---

$E_{Cb}$  az elektrosztatikus tér munkáját adja meg *állandó hőmérsékleten és nyomáson* miközben a töltések távolsága végtelenről „ $r$ ”-re változik

$E_{Cb}$  a **G** Gibbs potenciál-változásnak felel meg  $\Delta G = \Delta H - T\Delta S$   
miért lehet a  $Cb$ -potenciálnak entropikus jellege?

*Pl. vizes közeg*

$$\Delta S = -\frac{\delta \Delta G}{\delta T} = -\frac{\delta}{\delta T} \left( \frac{q_1 * q_2}{\epsilon * r} \right) = \frac{q_1 * q_2}{\epsilon^2 * r} \frac{\delta \epsilon}{\delta T} = \Delta G \left( \frac{1}{\epsilon} \frac{\delta \epsilon}{\delta T} \right)$$

vízre: -0.0046/K

$$T\Delta S (T=300K) = -1.38\Delta G$$

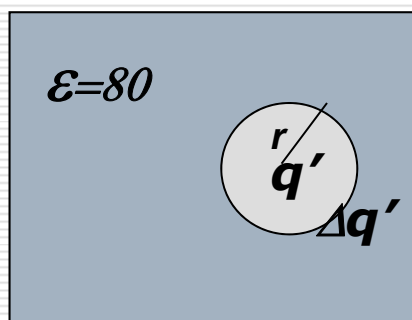
**a  $Cb$  potenciál ellen hat!**

**A  $Cb$  potenciál nemcsak a kötési energiát fedezi ( $\Delta H$ ), hanem az ionoknak a vízmolekulákat rendező ( $S$  csökken!) hatását is!**

---

# A Coulomb-potenciál-ból származtatott hidratációs energia

## Born-energia



$$\delta G = \frac{q' * \delta q'}{\varepsilon * r}$$

$$\Delta G = \frac{1}{\varepsilon * r} \int_0^q q' dq' = \frac{q^2}{2\varepsilon * r}$$

A végzett munka ha egy  $\varepsilon$  dielektromos állandójú közegbe, egy  $r$ -sugarú üregbe  $q$  töltést viszünk be **pl. hidratációs energia**

Mekkora a végzett munka, ha egy iont ( $\text{Na}^+$ ) vízből egy makromolekula v. lipid membrán belsejébe akarunk átvinni?

$$\Delta G_{total} = \Delta G(\varepsilon = 80) - \Delta G(\varepsilon = 2) = -355 \text{ kJ / mól}$$

**Nagy érték!**

$r=0.095 \text{ nm}$ , ion-rádiusz



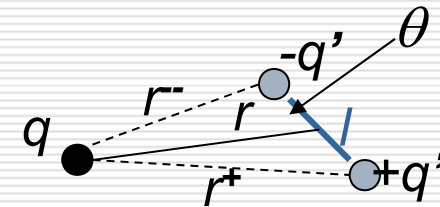
## 2. Dipól-kölcsönhatások

*ponttöltés – dipól, dipól – dipól, statikus dipól, forgó dipól, indukált dipól*

Egyszerű példa: ponttöltés – álló dipólus

$$E_{el.sztat.} = -\frac{q' * q}{\varepsilon * r^-} + \frac{q' * q}{\varepsilon * r^+} \approx -\frac{q * m * \cos \theta}{\varepsilon * r^2}$$

ha  $l \ll r$



$$\vec{m} = q' * \vec{l}$$

dipólus-momentum

erősebben csökken a távolsággal

**Trend:** minél bonyolultabb töltéeloszlások hatnak kölcsön,  
annál erősebben csökken az energia a távolsággal

**Pl. két dipólus  
+ orientációs mozgás**

$$E_{MozgóDip-Dip} = -\frac{m_1^2 * m_2^2}{3\varepsilon^2 * r^6 * kT}$$

**szabad rotáció csökkenti a kh.  
erősségét és rövidíti a  
hatótávolságot**

**Egy különleges dipól – kölcsönhatás**

**Diszperziós kölcsönhatás  
van der Waals kölcsönhatás  
(London-féle erő)**

**Alapjelenség:**

a töltéseloszlás molekulákon belül az atomok gyors hőmozgása miatt fluktuál → tranziens töltésszeparációk

egymás közelében levő molekulák tranziens dipólusmomentuma kölcsönhat → indukció, taszítás, vonzás

a vonzó kölcsönhatás energiája alacsonyabb → nagyobb populáció  
→ **eredőben vonzó kölcsönhatás**

molekulák polarizálhatósága

molekulák ionizációs energiája

$$E_{disp} = -\frac{1}{r^6} \frac{\alpha_1 * \alpha_2}{3n^4} \frac{I_1 * I_2}{I_1 + I_2}$$

közeg törésmutatója

**Eltérés a szabadon mozgó állandó dipólusok kölcsönhatásától →**

távolság – függés hasonló, de **más paraméterek!**

## Egy különleges dipól – kölcsönhatás

# Diszperziós kölcsönhatás van der Waals kölcsönhatás (London-féle erő)

### Megjegyzések:

--  $\alpha$  molekulák polarizálhatósága :  $\vec{m} = \alpha * \vec{E}$

--  $\varepsilon$  helyett  $n$

$$\varepsilon_{\text{víz}} \gg n_{\text{víz}} \Rightarrow E_{\text{MozgóDipólok}} \ll E_{\text{Diszp}}$$

-- formula érvényes, ha  $r \gg l$

$$E_{\text{diszp}} = -\frac{1}{r^6} \frac{\alpha_1 * \alpha_2}{3n^4} \frac{I_1 * I_2}{I_1 + I_2}$$

Ezt a faktort nehéz általában elméletileg meghatározni, empirikus módszerekkel határozzák meg

-- speciális eset: hosszúkás alakú II hidrokarbon láncok  
fehérjék, membránok lipidjei  $E_{\text{diszp}} \approx \frac{1}{r^5}$

## ***Az elektrosztatikus kölcsönhatások potenciális energiájának távolság-függése, és átlagos energiája***

---

<b><i>Kölcsönhatás</i></b>	<b><i>Energia-függvény távolság-függése</i></b>	<b><i>Átlagos kölcsönhatási energia (kJ/mól)</i></b>
<b><i>ion-ion</i></b>	$r^{-1}$	<b><i>200 - 300</i></b>
<b><i>ion - álló dipólus</i></b>	$r^{-2}$	<b><i>10 - 20</i></b>
<b><i>álló dipólus – - álló dipólus</i></b>	$r^{-3}$	<b><i>1 - 2</i></b>
<b><i>dipólus – dipólus hőmozgás mellett</i></b>	$r^{-6}$	<b><i>0.3</i></b>
<b><i>diszperziós kölcsönhatás</i></b>	$r^{-6}$	<b><i>2</i></b>

---

# Hidrogén-hidas szerkezetek



elektronegatív pillératomok: O, N, F



Kölcsönhatás összetett: - kovalens  
- elektrosztatikus - diszperziós



$d < \text{van der Waals rádiuszok összege}$

Nagysága széles tartományban fordulhat elő

3 - 4 kJ/mól  $\longrightarrow$  80 – 100 kJ/mól  
alifás szénhidrogének enzimatis katalízis

12 – 35 kJ/mól  
biológiai makromolekulák

## Víz - szerkezetek

	$\Delta H$ (kJ/mól)
$H_2O \cdots HOH$	
gáz	-23
folyadék	-14
jég	-12 -30

## Rendkívüli tulajdonságok

# Hidrogén-hidas szerkezetek

## Biológiai makromolekulák térszerkezetének kialakulása

- speciális szempontok:**
- kötéserősség függ a környezettől
  - nem a  $\Delta H$  hanem a  $\Delta G$  vezérli

?



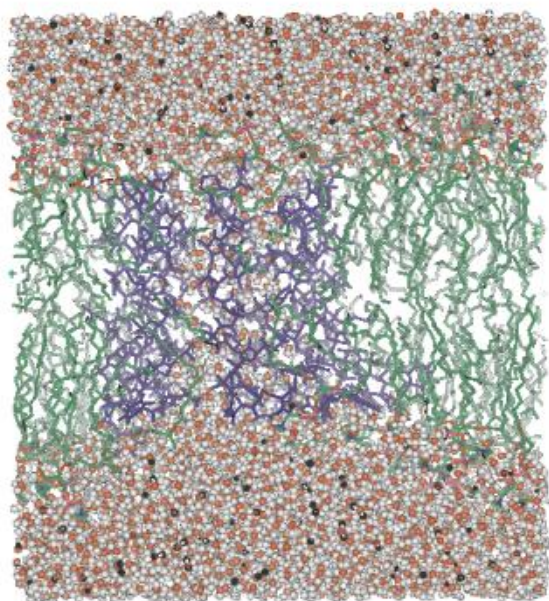
- amidok és karbonil csoportok erősen polárosak, de H-kötés csökkenti a polaritást  $\rightarrow$  H-kötések erősebbek a fehérjék és lipid membránok belsejében
- network – formációk: H-donor atom töltéseloszlása megváltozik  $\rightarrow$  nő az elektronegativitás  $\rightarrow$  jobb akceptor lesz  $\rightarrow$  víz-klaszterek kialakulása, H-kötések láncolata fehérjékben



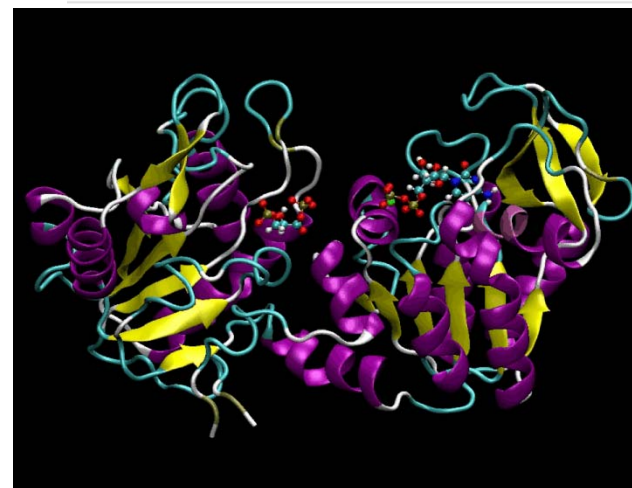
# ***Hidrofób kölcsönhatás***

***biológiai makromolekulák belső szerkezetében igen jelentős***

---



***loncsatorna-fehérje sejtmembránba ágyazva***



***foszfoglicerát kináz enzim víz-dobozban***

***Az apoláros szénhidrogén-láncok egymás felé fordulva a víz-molekulákkal való kölcsönhatásokat csökkentik - hidrofób effektus***

---

## Hidrofób kölcsönhatás – termodinamikai értelmezés

elv: szénhidrogének és víz kölcsönhatása energia-befektetést igényel

víz - víz      szénhidrogén - szénhidrogén  
dipól – dipól      diszperziós kh.

**ERŐS**

**Mi hajtja a szegregációt?**

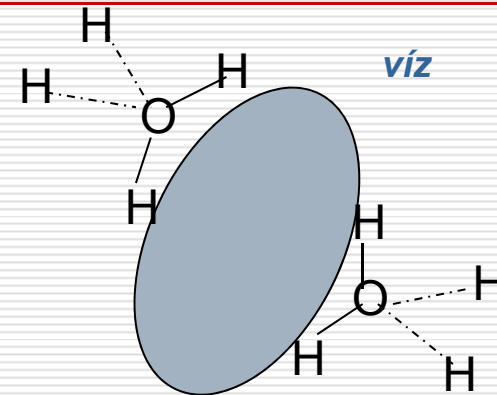
víz – szénhidrogén keveredés:  $\Delta H \geq 0$

**Jellegzetes hőmérséklet-hatás**

**Magas  $T \rightarrow$  diszperziós kh. erősödik  
víz-orientáció gyengül**

$\Delta S_{\text{szegr}} \sim \Delta S_{\text{oldott}}$ , de  $\Delta H \ll 0$   
 $\Rightarrow \Delta G = \Delta G_{\text{szegr}} - \Delta G_{\text{oldott}} < 0$

**magas hőmérséklet: „H-driven”**



**Alacsony  $T$  (RT): A víz molekulák rendezett szerkezetet alakítanak ki egymással az apoláros molekula felületénél  $\rightarrow S$  csökken, de szegregációnál kevésbé,  $\Delta H \sim 0$**

$\Delta G = \Delta H - T\Delta S = \Delta G_{\text{szegr}} - \Delta G_{\text{oldott}} < 0$

A szegregált és az elkeveredett állapot közötti különbség: szegregált állapotban a rendezésből eredő entrópia-változás kisebb

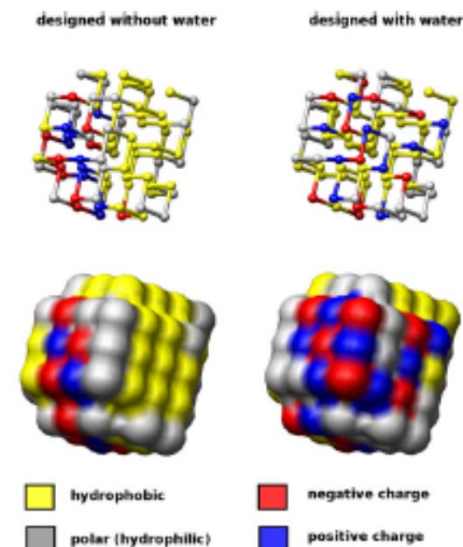
**alacsony hőmérséklet: „S-driven”**

# Hidratációs erők

**Makromolekulák felületi töltései kölcsönhatnak víz-molekulákkal.**

**Molekula – molekula kölcsönhatáshoz a kötött vízmolekulákat le kell választani. A kötött víz-molekulák helyettesítése nagy energia-befektetést igényel. Rövid távú kh.**

$$r_{\text{hydr}} \sim 0.1 r_{\text{el.sztat}}$$



**Különösen jelentős: fehérjéknél  
lipid membrán-felületeknél**

# $\pi$ elektron – kation kölcsönhatások

töltés – kvadrupól (két dipól)  
és  
töltés – indukált dipól jelleg

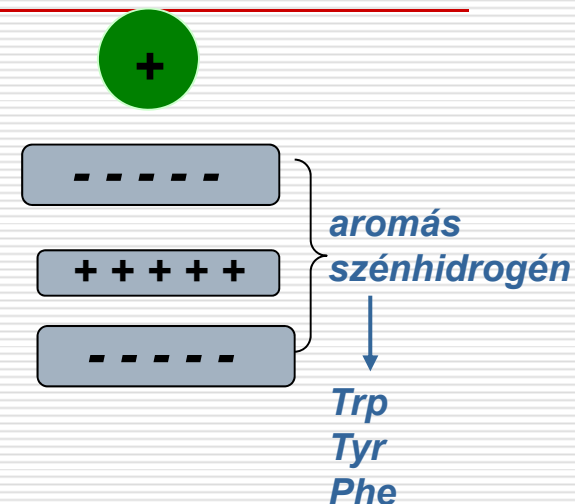
$$E_{kh} \approx -\frac{1}{r^3}$$

Vizes közeg kevésbé csökkenti mint a Cb-kh energiáját

$$E \xrightarrow{\text{víz}} 0.5 E$$

$$E_{Cb} \xrightarrow{\text{víz}} 0.05 E_{Cb}$$

$$\text{de } E \sim 0.25 E_{Cb}$$



# Kovalens (atomi/kémiai) kötések energetikai leírása

---

**Harmonikus potenciállal közelítik a kötés egyensúlyi paramétereit közelében:**

Harmonikus rezgés a  
kötés mentén

$$f = \sqrt{\frac{\phi}{m}}$$

kötéserősség

$$E_{kov} = \frac{1}{2} \phi (x - x_0)^2$$

egyensúlyi kötéstávolság

mérése IR spektroszkópiával :  $f \rightarrow \phi$

C – C kötés nyújtása :  $\phi = 275 \times 10^3 \text{ kJ/mol}(\text{nm})^2$   
pl. 0.01 nm nyújtás  $\rightarrow E > 10 RT$

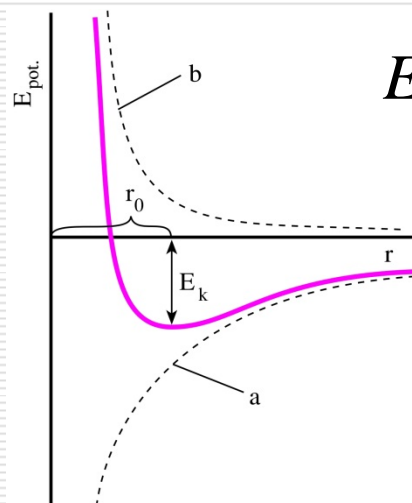
Hasonló harmonikus potenciálok a kötés – szögek függvényében is.

$\longrightarrow$  kötések körüli elfordulások energiája  $\sim RT$

---

## Eddig vonzó kölcsönhatások

### Kötések kialakulása: szterikus gátlás mellett



$$E_{pot} = \frac{B}{r^m} \quad \text{taszítás}$$

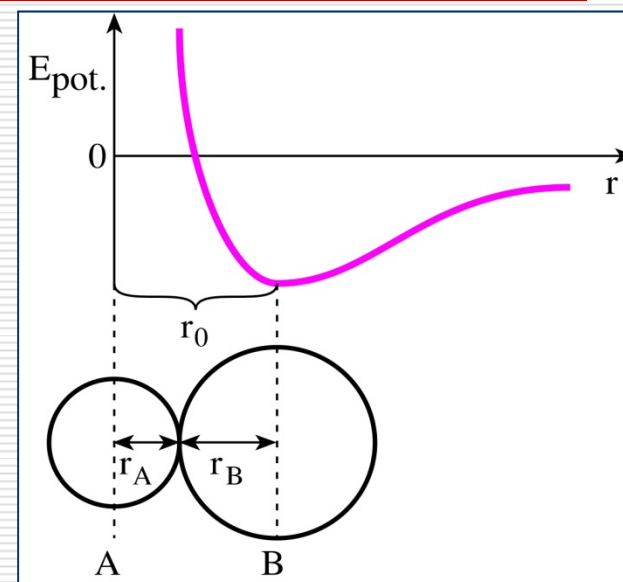
$$m > n$$

$$E_{pot} = -\frac{A}{r^n} \quad \text{vonzás}$$

$r$  = kölcsönható részecskék távolsága

$r_0$  = egyensúlyi kötéstávolság

$E_k$  = kötési energia



**Atomi rádiuszok  
értelmezése**

A kötéstávolság ( $r_0 = r_A + r_B$ ) és kötési energia  $E_k$  a kölcsönhatási energiafüggvények konkrét függvény-alakjától függ (**a** és **b**)



## Atomi rádiuszok különböző kölcsönhatásokban

---

Elem	Rendszám	Van der Waals sugár (nm)	Kovalens sugár (nm)	Ionsugár (nm)	Ion
H	1	0,120	0,037	–	H <sup>+</sup>
C	6	0,170	0,077	0,029	C <sup>+</sup>
N	7	0,155	0,075	0,025	N <sup>+</sup>
O	8	0,152	0,073	0,140	O <sup>2-</sup>
F	9	0,147	0,071	0,117	F <sup>-</sup>
P	15	0,180	0,106	0,058	P <sup>3+</sup>
S	16	0,180	0,102	0,184	S <sup>2-</sup>

**Szterikus gátlás a Pauli elv alapján:**

***Lennard – Jones potenciál***

---

**A *taszító* potenciált az elektronfelhők átlapolása okozza –  
rövid hatótávolságú kölcsönhatás**

**A *vonzó* kölcsönhatást a diszperziós/van der Waals potenciál adja:**

$$E_{L-J} = 4E_0 \left( \left( \frac{r_0}{r} \right)^{12} - \left( \frac{r_0}{r} \right)^6 \right)$$

***Kötési energia***

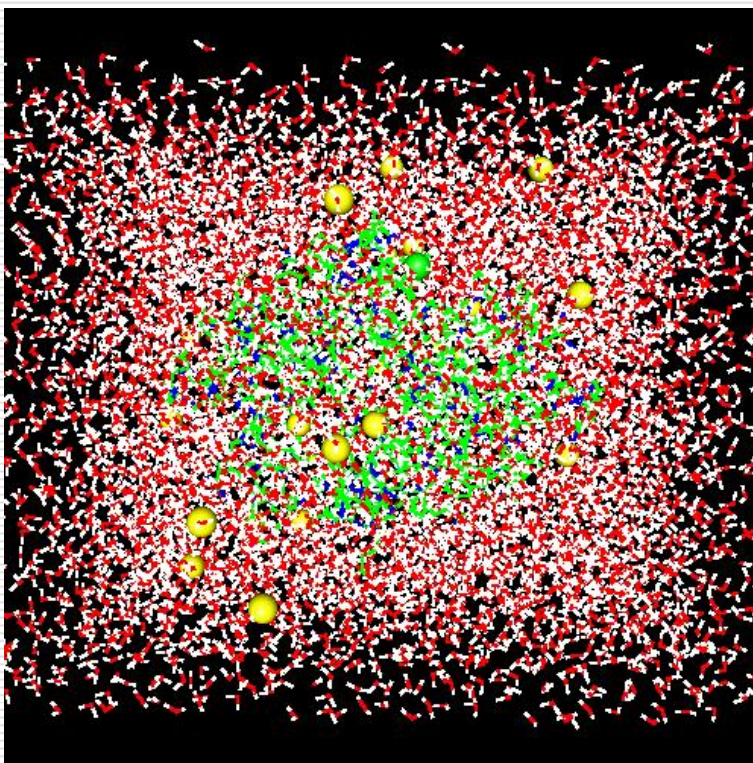
---

*A makromolekulák szerkezete és komplex-képzése a  
környezeti molekulákkal való kölcsönhatás jelenlétében  
energia-minimum-állapotot jelent*

---

Zöld: fehérje

44 kDa  
tormaperoxidáz  
enzim víz-ion  
környezetben

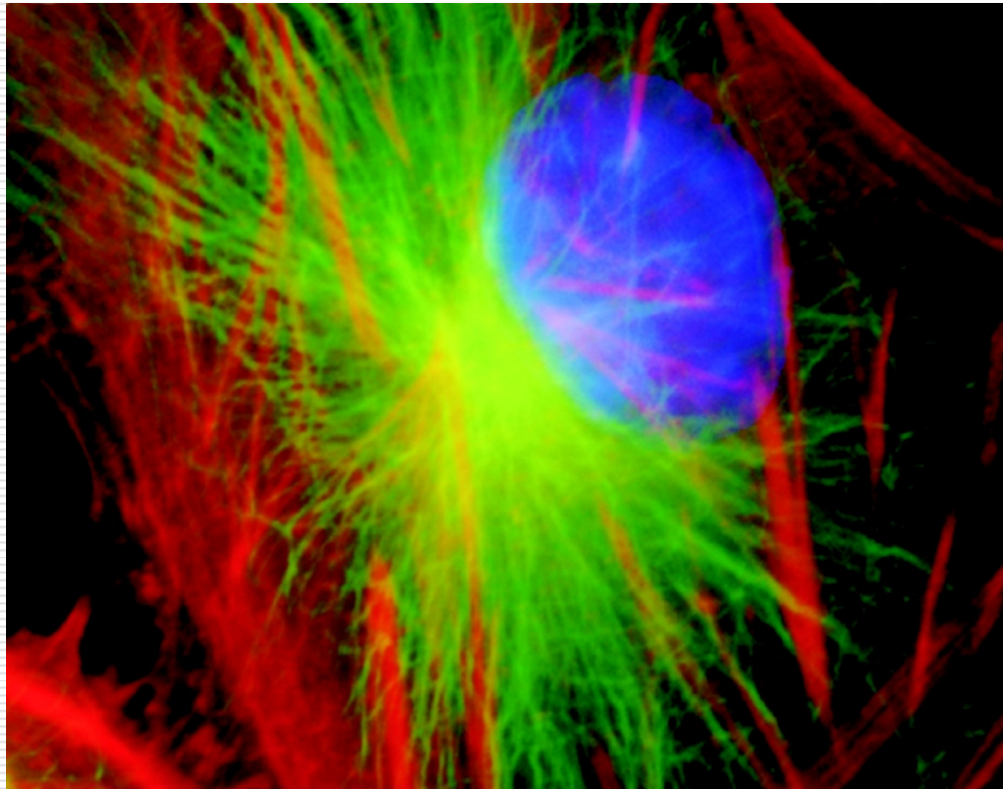


Sárga: ionok

Piros-fehér:  
vízmolekulák

## ***További szerveződés sejtes szinten*** ***– „molecular crowding”***

**Piros:** aktin  
filamentumok



**Kék:**sejtmag

**Zöld:**microtubulusok

---

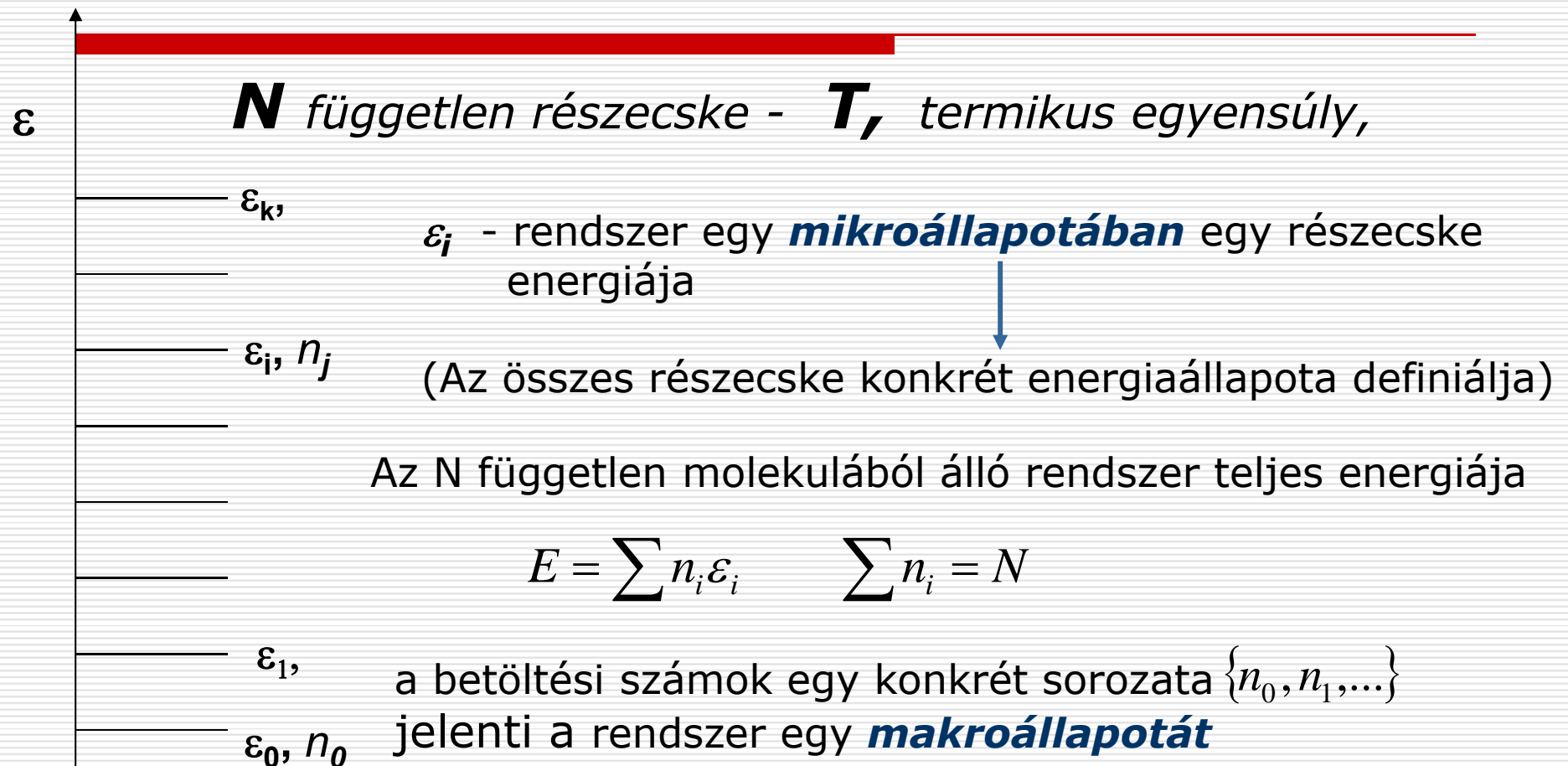
***A biológiai folyamatokban az energia-minimum-elvek statisztikus jelleggel érvényesülnek.***

***Kötések folyamatosan felszakadnak és újraépülnek, a kötéserősségek hierarchiája alapján***

***„szerkezeti dinamika”***

---

## Boltzmann eloszlás



# Boltzmann eloszlás

---

## **Boltzmann eloszlás** – fontos összefüggések

$$p_i = \frac{e^{-\frac{\varepsilon_i}{kT}}}{Z}$$

Annak valószínűsége, hogy adott  $\varepsilon_i$  energiájú állapot a rendszerben megvalósul

$$Z = \sum_i e^{-\frac{\varepsilon_i}{kT}} \quad \text{állapotösszeg}$$

$$n_i = \frac{N e^{-\frac{\varepsilon_i}{kT}}}{Z}$$

$$\frac{n_i}{n_0} = e^{-\frac{\varepsilon_i - \varepsilon_0}{kT}} = e^{-\frac{\Delta\varepsilon}{kT}}$$

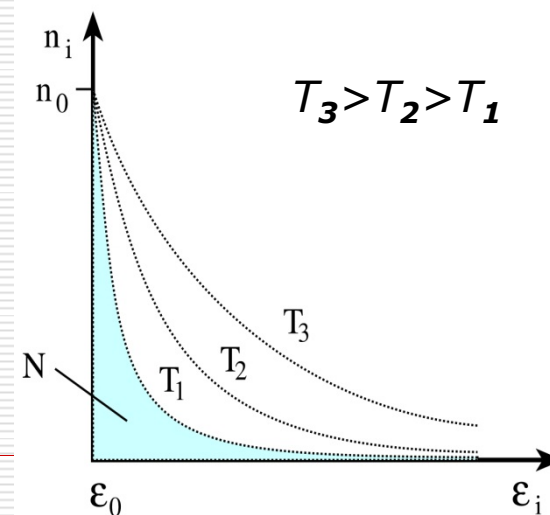
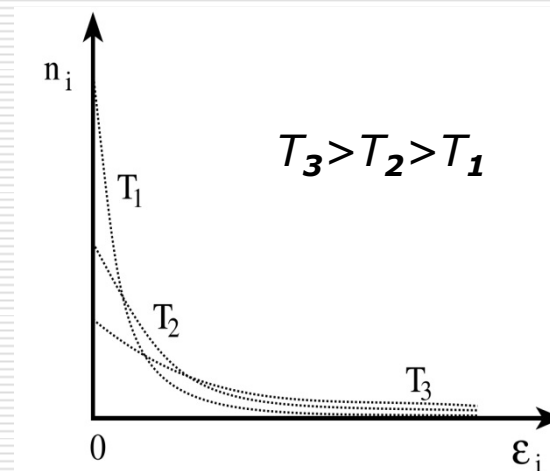
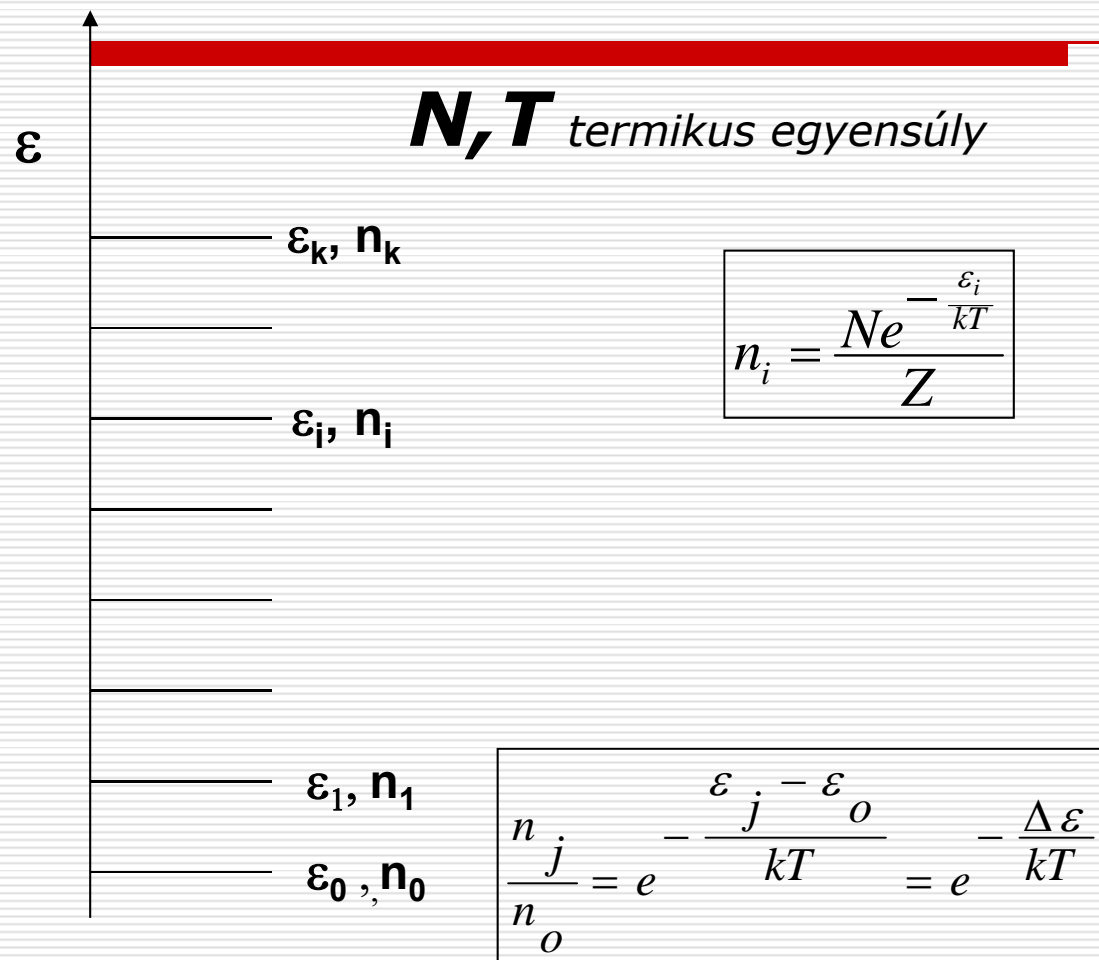
Boltzmann faktor

Két energiaállapot relatív betöltöttsége

---



# Boltzmann eloszlás – összhangban a tapasztalattal



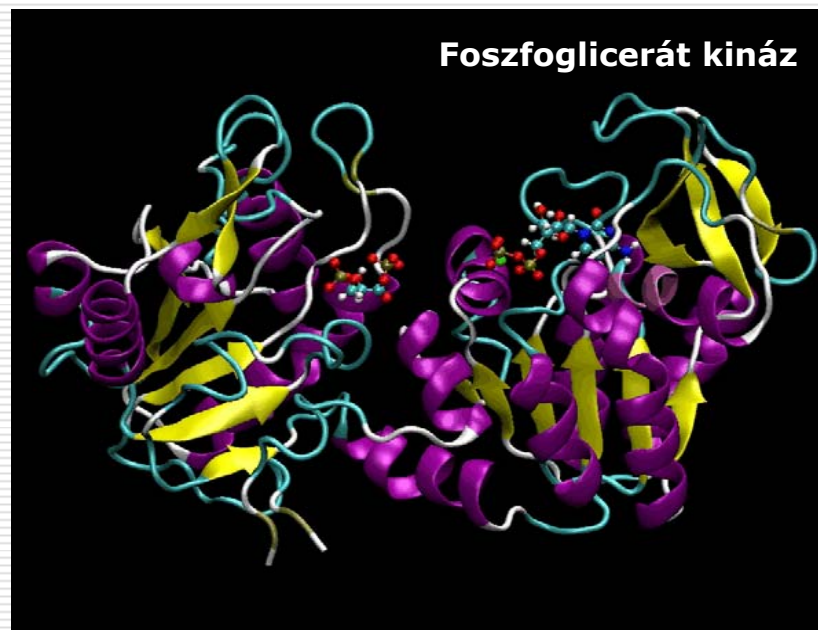
# Mit értsünk a biológiai anyag „szerkezetén”?

## Pl. makromolekuláris **konformáció** ?

---

Energia-minimum

igen sokféle kölcsönhatás



**Röntgenkristallográfia**  
**NMR**

A konformáció sok „mikroállapot” időbeli és térbeli eredője

**Hőmérsékletre érzékeny**

---

# Molekuláris/makromolekuláris szerkezetet kialakító kölcsönhatások

---

$E_k \sim$  *elsődleges kötések* : kovalens  
ionos  
fémes

2 – 6

eV/kötés

$E_k \sim$  *másodlagos kötések*

H-híd 0.1 - néhányszor x **0.1**

Hidrofób kölcsönhatás ~ **0.1**

van der Waals dipól – ponttöltés ~ **0.1-0.2**

dipól – dipól ~ **0.02**

dipól– indukált dipól ~ **0.01**

időleges dipól  
(diszperziós) ~ **0.02**

**elektronvolt**

1 eV= 23 kcal/mole ~  
~ 100 kJ/mole

## Szerkezeti rend testhőmérsékleten $T=310\text{ K}$

Kérdés: van-e olyan kötés a szerkezetben, ahol az energiaállapot a kötött állapothoz képest éppen a kötési energiával magasabb?

*többség-energiával bíró  
kötések száma*

$$\frac{n}{n_{\text{kötött}}} = e^{-\frac{E_k}{kT}} \approx \frac{n}{N}$$

$$kT \sim 0.027\text{ eV}$$

$$RT \sim 2.6\text{ kJ/mol}$$

$$T=310\text{ K}, \quad k=1.38 \times 10^{-23}\text{ J/K Boltzmann állandó}$$

$$\boxed{kT \longleftrightarrow E_k}$$

## Szerkezeti rend testhőmérsékleten $T=310\text{ K}$

$0.027\text{ eV} \longleftrightarrow E_k$

*többszörös-energiával bíró  
kötések száma*

$$\frac{n}{n_{\text{kötött}}} \approx e^{-\frac{E_k}{kT}} \approx \frac{n}{N}$$

Elsődleges kötések  $\text{pl. } E_k = 2.7\text{ eV}$

$$E_k \gg kT \quad \frac{n}{N} \approx e^{-\frac{2.7\text{ eV}}{0.027\text{ eV}}} = e^{-100} \approx 0$$

*Termikus okokból elsődleges kötések  
nem szakadnak fel testhőmérsékleten*

***A szervezetet felépítő alpmolekulák szerkezete stabil***

## Szerkezeti rend testhőmérsékleten $T=310\text{ K}$

0.027 eV



$E_k$

Másodlagos kötések  
**H-hidak**

$$\text{pl. } E_k = 0.1\text{ eV} \quad (1-7\text{ kcal / mole})$$

$$\frac{n}{N} \approx e^{-\frac{0.1\text{ eV}}{0.027\text{ eV}}} \approx e^{-3.7} = 2.46 \times 10^{-2} \approx 2.5\%$$

**Hidrofób kölcsönhatások,  
van der Waals kölcsönhatások**

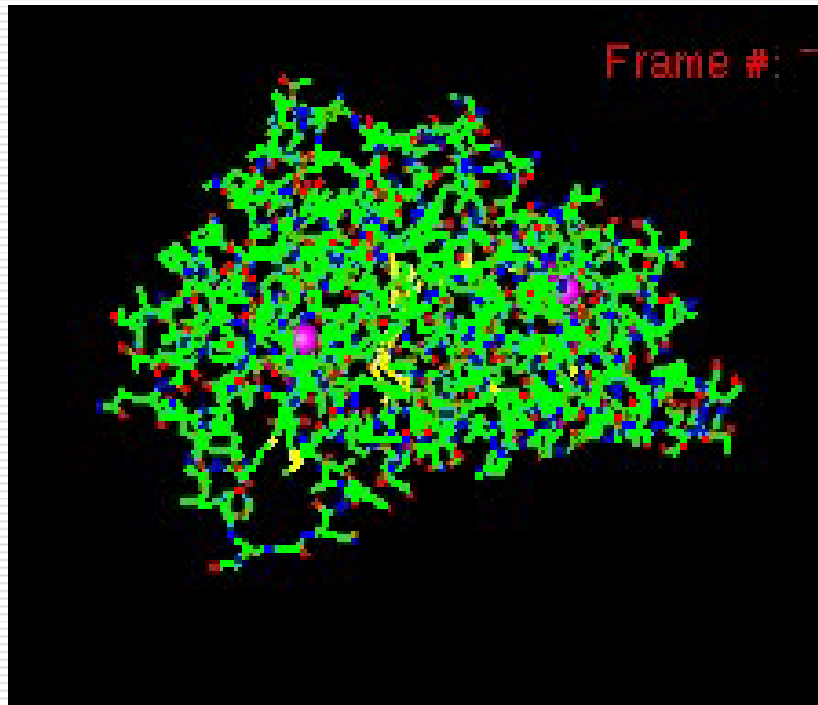
$$E_k \xrightarrow{\text{elsődleges} \rightarrow \text{van der Waals/diszperziós}} kT$$

**Termikus okokból elsődleges kötések  
nem szakadnak fel testhőmérsékleten**

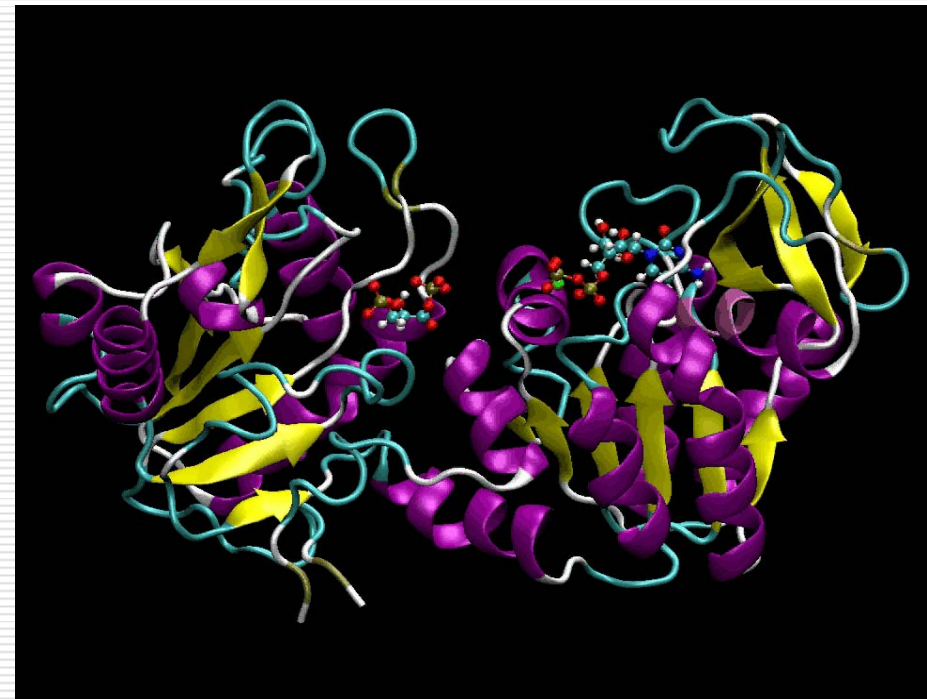
**A másodlagos kötések jelentős számban  
felszakadtak testhőmérsékleten  $\longrightarrow$  szerkezeti dinamika**

*A szerkezeti dinamika alapvetően fontos szerepet kap a biológiai makromolekulák funkcionális kölcsönhatásaiban*

---



**tormaperoxidáz enzim**  
nanosecundum-os időtartomány



**foszfoglicerát kináz enzim**  
millisecundum-os időtartomány

---



## A Boltzmann eloszlás figyelembevétele az energetikai megfontolásokban: *az elektrosztatikus potenciál leírása a Poisson – Boltzmann egyenlettel*

**Poisson-egyenlet** : ponttöltések és dipólusok helyett általános töltéssűrűség-eloszlásnak megfelelő potenciál-függvényre ( $\varphi$ ):

$$\nabla^2 \varphi(\vec{r}) = -\frac{4\pi}{\varepsilon} \rho(\vec{r}) \quad [cgs]$$

Egy referencia-ponthoz viszonyított helyzetvektor

Töltés-sűrűség-eloszlás

Ponttöltés által végzett munka a  $\varphi$  potenciáltérben

$$\Delta E = q * U = q * (\varphi_2 - \varphi_1)$$

$$\rho(\vec{r}) = q_e * N_{Av} * \sum_i z_i * c_i(\vec{r})$$

Ion-koncentráció Mól/l

$c_i(\infty) = \text{bulk konc. ahol } \varphi(\infty) = 0$

**Boltzmann-eloszlás figyelembevétele:**

$$\frac{c_i(\vec{r})}{c_i(\infty)} = e^{-\frac{q_e * z_i * \varphi(\vec{r})}{kT}}$$

**A Boltzmann eloszlás figyelembevétele az energetikai megfontolásokban: az elektrosztatikus potenciál leírása a Poisson – Boltzmann egyenlettel**

---

**Poisson-Boltzmann-egyenlet:**

$\varphi(r)$  elektromos potenciál-függvény, ami figyelembe veszi az ionok árnyékoló hatását

$$\nabla^2 \varphi(\vec{r}) = -\frac{q_e * N_A}{\varepsilon} \sum_i z_i * c_i(\infty) e^{-q_e * z_i * \varphi(\vec{r}) / kT}$$



**Egyszerűbb formák,  
Elhanyagolások,  
Következmények**

**Debye –távolság  
(ionok árnyékoló hatása)**

**gyakorlaton**

---

***Ajánlott irodalom:***

***Meyer B. Jackson: Molecular and Cellular Biophysics  
2006, Cambridge University Press***

***Damjanovich, Fidy, Szöllősi: Orvosi Biofizika  
2008, Medicina***

---