

生物学研究概说

生物力学

R. M. 亚历山大 著



科学出版社

· 生物学研究概说 ·

生 物 力 学

R. M. 亚历山大 著

凌复华 译

科 学 出 版 社

1980

内 容 简 介

本书以很少篇幅介绍了生物力学的概貌和进展,内容包括生物材料的力学性质,动物运动的力学及测量,人体力学,植物力学,细胞力学等。涉及了许多有趣的生物力学问题,如动物的奔跑、游泳、飞行,关节的润滑,血液循环的动力学,肺的表面张力,树液的提升,气孔的张开,细胞的分裂等。本书简明扼要、深入浅出,生物学工作者阅读不会感到所用力学原理过于深奥,力学工作者也不会感到所用生物学知识过于专门。可作为生物力学的基础读物,由于书中特别注意介绍了生物力学中进展较快的分支,提出了一些待解决的问题。每章后还附有参考文献,故亦可供生物力学工作者选择课题深入研究参考。

本书的读者对象为生物力学、生物学、力学、医学方面的科技人员及有关大专院校的师生。

R. McNeill Alexander
Outline Studies in Biology
BIOMECHANICS
Chapman and Hall 1975

· 生物学研究概说 ·

生 物 力 学

R. M. 亚历山大 著
涂曾生 译

科学出版社出版
北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1980 年 11 月 第 一 版	开本: 787×1092 1/32
1980 年 11 月 第一次印刷	印张: 2 7/8
印数: 0001—4,880	字数: 63,000

统一书号: 15031·1412
本社书号: 1951·13-10

定 价: 0.40 元

译 者 的 话

近年来,生物学的研究突飞猛进,它正从一门描述性的学科迅速地向精确定量的学科发展。数学、物理学、力学和化学等与生物学互相渗透,与生物学有关的边缘学科如同雨后春笋,生机勃勃。生物力学就是其中重要的一门。

生物力学是力学的基本原理在生物体中的应用。从微小的细胞、原生动物,到参天大树、巨兽,生命过程中时时、处处充满着各式各样有趣而不易解决的力学问题,因此,生物力学的内容十分丰富。生物力学目前正处在蓬勃发展的时期,研究论文数量很多,所讨论问题的范围也很广泛,但它还缺少自己特有的概念和方法,系统的论述和专著也不多。国内有关生物力学的研究也已开始,不少生物学、医学和力学工作者希望了解它的概貌和进展。因此,特译出这本由著名的生物学家 R. McNeill Alexander 撰写的人门性读物,以满足各方面的需要。

本书的特点是叙述简明、深入浅出,生物学家不会感到其中用到的力学原理过于深奥,力学家也不会感到其中用到的生物学知识过于专门。本书以不大的篇幅介绍了生物力学的主要研究成果,包括了刚体、固体和流体等力学原理在细胞、植物、动物、人体中的应用,也提出了一些有待于解决的问题。因此,本书既可使初学者对生物力学有一般性的了解,也可供研究者在选择自己的研究方向和课题时作参考。

本人是力学工作者,有关生物学的知识很浅薄,还因翻译时间有限,错误和缺点在所难免,欢迎读者批评指正。

凌复华

1979年3月

目 录

第一章 引言	1
第二章 生物材料	3
2.1 高聚物	3
2.2 复合材料	8
2.3 肌肉	13
参考文献	16
第三章 结构和材料	17
3.1 在测力台上的狗	17
3.2 其他组织和其他方法	21
3.3 羽状肌肉和管状骨骼	25
参考文献	28
第四章 动物的运动	30
4.1 功率要求	30
4.2 奔跑	35
4.3 由于弹性而节省的能量	41
4.4 飞行	43
4.5 游动	48
参考文献	50
第五章 人体力学	52
5.1 关节的润滑	52
5.2 血液	54
5.3 肺内的表面张力	59
参考文献	62

第六章 植物力学	64
6.1 树液怎样提升	64
6.2 气孔怎样张开	69
6.3 种子的降落	72
参考文献	74
第七章 细胞力学	75
7.1 纤毛和鞭毛	75
7.2 细胞分裂	79
7.3 肌丝	80
7.4 细胞膜	82
参考文献	83
结论	85
参考文献	86

第一章 引言

生物力学是力学在生物体研究中的应用，它超越了传统的学科界限，这自然增加了一些困难。几乎所有的生物力学研究者都或是自学过一些物理学和工程学的生物学家，或是自学过生物学的工程师。生物学家容易因误解一些物理原理而犯一些相当幼稚的错误，而工程师则容易低估生物结构的复杂性。生物学家与工程师的合作会有很多好处，但咨询不能代替学习。生物学家必须确保他所获得的力学知识是正确的，哪怕只是初等的。工程师必须熟悉他正在研究的生物体的解剖学和生理学。这本书将表明生物学和力学的结合并无克服不了的困难。

本书打算阐明生物力学的范围，说明本学科的现状和指出一些未解决的问题。创造性的科学是不能预言的，所以作者不能断言下一个重要进展将在哪里出现，但我可以报道一些正在探索的问题。

许多读者是熟悉国际单位制的，有一些多年前学习物理学的读者可能不熟悉。本段是为他们而写的。长度、质量和时间的基本单位是米、千克和秒。力的单位是牛顿：1 牛顿的力能使质量为 1 千克的物体以 1 米/秒^2 的加速度运动。因为重力加速度是 9.8 米/秒^2 ，故 1 牛顿是 $1/9.8 = 0.102$ 公斤重。能量用焦耳度量：1 焦耳是 1 牛顿力沿着它的作用线移动 1 米时所作的功。功用瓦特度量，它等于每秒的焦耳数。单位的倍数和分数用标准的前缀表示。即

$$1 \text{ 千兆牛顿} = 10^9 \text{ 牛顿} \quad 1 \text{ 兆焦耳} = 10^6 \text{ 焦耳}$$

1 千米 = 10^3 米

1 毫瓦 = 10^{-3} 瓦

1 微秒 = 10^{-6} 秒

1 毫微克 = 10^{-9} 克

参 考 文 献

- [1] Alexander, R. McN. (1968), *Animal Mechanics*, Sidgwick and Jackson, London.
- [2] Holwill M. E. J. and Silvester, N. R. (1973), *Introduction to Biological Physics*, Wiley, London.
- [3] Walshaw, A. C. (1970), *S. I. Units and Worked Examples*, Longman, London.
- [4] Larman, M. (1970), *Examples in Quantitative Zoology*, Arnold, London.
- [5] White, D. C. S. (1974), *Biological Physics*, Chapman and Hall, London.

第二章 生物材料

本章涉及构成动物和植物的材料，主要讨论它们的强度和弹性，读者将会看到，我们对这些性质的了解还是很不完全的^[5]。本章也有一节涉及肌肉的收缩性能。

2.1 高聚物

动物和植物的构成材料中，很多是多糖和蛋白质。蛋白质(例如构成腱和韧带的骨胶原)由数量很多的氨基酸连接成长链而构成。多糖(例如植物细胞壁的纤维素)则由糖单元的长链构成。分子由大量或多或少地相类似的单元构成，与以上这些材料相类似的材料，被称为高聚物。高聚物具有独特的力学性质，这种性质更多地取决于分子的排列，而不是取决于其构成单元的化学性质。橡胶和塑料也是高聚物，因为它们在工业上的重要性，对它们的力学性质已进行了深入的研究^[6]，这给我们带来了方便。橡胶和塑料工程师已经发展了高聚物理论，生物学家可以把它应用于蛋白质和多糖。

图 2.1 表示一些分子长而柔韧的聚合物的小块，这些分子用弯曲的线条表示。该图表明三种不同类型的聚合物及其拉长时的现象。分子不交联的无定形聚合物(a)的分子互相分开，其分子间可以互相滑动，因此材料可以拉长或无规则地扭变，并无回到原来形状的趋势；它不是弹性的，而是具有如同液体或塑性固体性质的。

无定形、分子不交联的材料虽然没有弹性(除开因分子缠

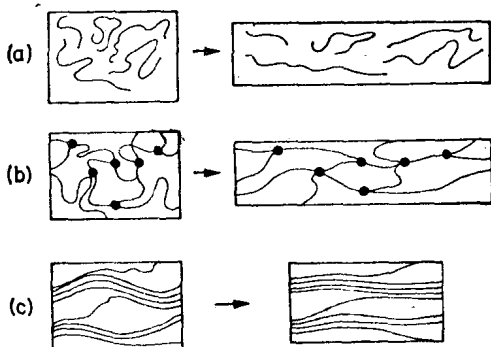


图 2.1 三种类型的高聚物的分子排列及其拉长时现象的示意图。
(a) 分子不交联的无定形聚合物；(b) 分子交联的无定形聚合物；(c) 纤维

结而引起的瞬时弹性)，却常有高的粘弹性。弹性与粘弹性有本质上的差别。无论弹性材料还是粘性材料都能抵抗变形，但对弹性材料(例如橡胶)，抵抗力取决于变形量，而对粘性材料(例如糖浆)，抵抗力取决于变形速率。用于使弹性材料变形的能量贮藏于材料中，当回弹时能恢复。用于使粘性材料变形的能量则耗损为热量。弹性和粘性并不相互排斥，所有弹性材料都有一定的粘性。

橡浆是一种无定形不交联的聚合物，是一种粘性液体。它可以通过硫化过程转变为橡胶。橡胶当然是一种弹性固体。因为硫化过程使分子间有了硫桥，而成为一个三维的网络。橡胶是一种典型的无定形交联聚合物，其结构示如图 2.1(b)。它在很低的温度下象玻璃一样硬而脆，但在正常温度下却是高度可延伸的。橡皮筋可以拉长到三倍于它的原长，并当放松时弹回原长。

橡胶性聚合物的弹性的机制与其他材料(例如钢)大不相同。这种不同的机制解释了它的特异的、可延伸性。长分子作

布朗运动,时时扭动着。在确定的时刻,一个确定的分子可以卷成一个紧密的球,也可以伸直,但多半是处于这两种极限状态之间的某种状态。分子的长度当卷紧和弹开时作随机变化,但具有某个特定的最可能值。当材料拉长时,分子间因交联而不能互相滑动,趋于在拉长的方向伸直。当它被放松时,随机卷紧和弹开趋于使分子回复到最可能的长度,而材料则回复到原来的尺寸。

打开扇贝 (*Pecten*) 的外壳,可以看到在铰合部有一块叫做外展肌的材料(图 2.2)。只要它是湿的,它就与橡胶极其相象。如果把它切下来并扔到地板上,可以发现它回跳甚好。打开外壳时,它有象压缩弹簧那样的作用。有一块肌肉使扇贝壳关闭并保持关闭状态,但当肌肉放松时,外展肌就使贝壳弹开。外展肌的性质与橡胶十分相象,但它是一种无定形交联蛋白质。



图 2.2 扇贝 (*Pecten*) 的横剖面图,表明外展肌和使贝壳闭合的肌肉

节枝弹性蛋白是另一种有类似性质的蛋白质^[1]。它是无定形的和交联的,但这种交联在化学上与外展肌不同。它可以在昆虫的胸部找到,它在飞行机制中起着重要的节省能量的作用(看第 48 页)。它构成弹射机构的弹性元件,使跳蚤能跳得很高^[2]。它也存在于蝴蝶和蛾的口器中。这是一个螺旋管,通过对其中的流体施加压力而弹开以供使用。使用后,在管壁中节枝弹性蛋白回弹的作用下,它会整齐地再次卷紧。

蜻蜓有一个几乎纯粹是节枝弹性蛋白构成的表皮内突。即使对相当大的蜻蜓,它的长度也小于 1 毫米。但因其形状

如杆而很适合于进行力学性质的研究。Torkel Weis-Fogh 在其端部系以细尼龙丝并在一个水室中拉伸,用显微镜观察^[1]。它可以拉长到三倍于原长,并可以在拉长状态下保持几天,而当放松后仍能弹回原长。就温度对其弹性性质效应的研究表明,它的弹性机制与橡胶是一样的。

节枝弹性蛋白有一条性质优于橡胶,这就是回弹性。一个落下的球不能回跳到它下落时的高度。这部分地是因为橡胶和类似的材料在某种程度上是粘性的,使它变形的一部分能量被用来克服粘性而耗损为热量,因此在弹回时不能恢复。恢复的百分比就是回弹性,它取决于变形和弹回的速率,也取决于材料:变形和弹回在几分之一秒内发生的情况与几分钟或几小时内发生的大不相同。在最适当的速率下,橡胶的典型回弹性约 91%。在蝗虫节枝弹性蛋白每秒变形和放松 50 次的试验中,它的回弹性为 97%。在说明了节枝弹性蛋白在飞行中的作用后,就很容易明白快速变形和放松时回弹性高是一种有用的性质。

弹性硬蛋白是另一种弹性蛋白质。在有蹄类颈部脊椎上的项韧带是由弹性硬蛋白构成的,它帮助动物支持头部,并可以自由伸展,从而能低头吃草。在动脉血管壁,特别是靠近心脏的动脉血管壁中,也有弹性硬蛋白。动脉因心脏的每次搏动而扩张、贮存血液并在心脏的两次搏动之间因回弹而重新排出。这样,在整个心脏搏动周期中,血液都能在较小的血管中流动。

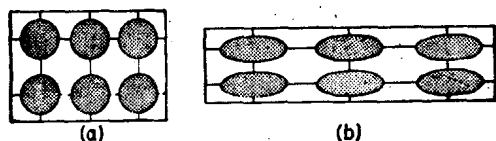


图 2.3 表明弹性硬蛋白可能的结构和拉长时现象的图

以前普遍认为,弹性硬蛋白是一种简单的无定形交联聚合物,与外展肌、节枝弹性蛋白和橡胶一样。近年的研究指出它有一种不同的结构和完全不同的弹性机制^[4]。弹性硬蛋白可能由球状蛋白质构成,它们相互交联且相互之间有水(图2.3)。小球原为球形,被拉长后呈橄榄球形,这导致表面积增加,因而受到表面张力的抵抗。当拉长的弹性硬蛋白被放松时,表面张力使这些椭球再次成为球形,这就是回弹性的机制。这种弹性机制的假定是用来说明对于温度效应的试验结果的,这种效应与橡胶类型的弹性不相一致,但还可能有其他解释^[11]。

弹性材料的力与变形之间的关系用弹性模量表示。对应着各种类型的变形有不同的模量。最熟知的是杨氏模量,它是关于单向的拉伸和压缩的。它等于拉伸应力(即单位横截面积上的力)除以应变(即长度的相对变化)。对于交联聚合物,它的数值取决于交链的间隔:一条交链与另一条交链间的分子长度越短,模量就越高(即材料在拉伸时越硬)。对软橡胶、外展肌和节枝弹性蛋白,杨氏模量大致为1兆牛顿/米²。弹性硬蛋白的恰巧几乎一样,尽管弹性机制是不同的。

另一类高聚物有高得多的杨氏模量,其量值为1或10兆牛顿/米²。它们不能象橡胶那样拉长那么多:它们通常在被拉伸20%甚至更少时就破坏了。它们是纤维(所谓弹性硬蛋白纤维不是在这个技术意义下的纤维),它们不大能延伸,因为它们的分子在随机状态中不能卷拢。X射线衍射研究表明,它们有分子相互平行排列的晶体状区域,也有并非如此的无定形区域。用电子显微镜可以看到,大部分(但并非全部)纤维有细小蜷曲的小纤维沿其长度分布。图2.1(c)表明典型纤维中分子排列的几个方案之一。只可能拉长一点儿,因为晶体状小纤维很快伸直,即使这种拉长也为弹性力所抵抗,因为这

使小纤维之间的无定形材料发生扭变。

丝和骨胶原都是蛋白质纤维。丝是在蚕体中形成的无定形无交联聚合物。它在通过吐丝口前是液体。当分子通过吐丝口时,它们趋向沿着流动的方向排列。一旦排列好,它们趋于象晶体一样相互贴附。液体只要通过吐丝口后就变成了纤维。

骨胶原不算是一种典型的纤维,因其小纤维有规则的扭结^[8]。当它被拉长时,扭结伸直。其纤维状结构受热而破坏:加热超过 65°C 的腱收缩到它原长的三分之一,并成为无定形交联聚合物,有类似于橡胶的性质。

纤维素和几丁质都是多糖纤维。纤维素是葡萄糖的聚合物,它是植物细胞壁的主要组成部分。几丁质与之类似,但在每一个葡萄糖单位中有一个羟基被 NHCOCH_3 所取代。它是昆虫表皮的主要成分。

2.2 复 合 材 料

木材和昆虫表皮都是由纤维嵌入其他材料中而构成的。木材的纹理就是管胞的方向,管胞是细长的,有很厚的细胞壁[图 2.4(a)]。细胞壁中的纤维素纤维顺着细胞分布,稍呈螺旋

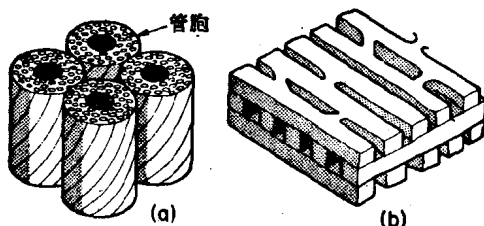


图 2.4 表示 (a) 木材和 (b) 甲虫表皮结构的图。
在 (a) 中的每个管胞中仅表示了纤维的主要 (S_2) 层

形^[13]。典型软木的约 70% 干重量是纤维素或统称为半纤维素的有关聚合物。余下的大半是木质素——一种分支无定形聚合物。木质素充填纤维素纤维及管胞之间的空间。昆虫表皮由平行几丁质纤维层组成{图 2.4(b); 文献 [12]}。相邻接各层的纤维可取不同的方向, 故表皮更类似于胶合板而不同于木材。纤维之间的空间中充填着交联蛋白质(对硬的表皮), 蛋白质是通过醌鞣过程获得胶链的。

这样, 木材和昆虫表皮都是复合材料, 与近年来发明的许多人造材料相类似^[9]。最有用的人造材料之一是玻璃钢, 它是由很细的玻璃纤维嵌在合成树脂中构成的。玻璃是脆的, 树脂的强度也不特别高, 但由它们构成的玻璃钢却有足够的强度和韧性并能用来制造小船和钓鱼杆。为什么复合材料可能优于它的组成成分呢? 很显然, 当纤维素或几丁质纤维浸渍某种胶时, 它们会得到加强, 但是否整块的纤维素或几丁质会有更好的刚度和强度呢? 与玻璃钢作类比可以推测也许并非如此。

要使材料破坏就要使破坏面两侧的原子层互相分开。用物理学可以计算出为此所需的应力。对玻璃、赛璐珞和钢, 其数值为 10 千兆牛顿/米², 但大块材料决没有这样高的强度。很细的、新拉制的玻璃纤维能达到接近于理论值的强度, 但普通玻璃的强度仅 0.2 千兆牛顿/米², 玻璃钢的强度可以达到约 1 千兆牛顿/米²。

材料趋于在远低于其理论强度的应力下破坏, 原因是应力集中现象, 示如图 2.5(a)。这张图表示了一根有缺口的杆受拉伸。细线表示拉伸的方向, 若细线间隔均匀, 则杆的横截面上的应力是均匀的。在缺口周围, 细线转向而互相接近, 因而在缺口顶端的应力很高。根据缺口的尖锐程度, 这里的应力可以是材料中应力的好多倍, 断裂会在这里发生, 而大部分材

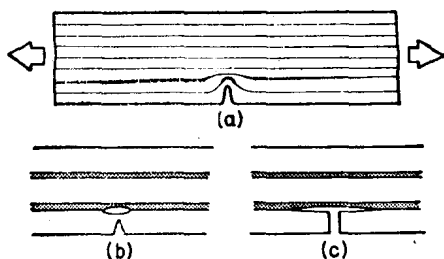


图 2.5 这些图在文中说明

料中的应力还远低于理论破坏应力。如果发生这种情况，在缺口顶端形成的裂缝会扩展到整个杆截面；裂缝实际上是很尖锐的缺口，因此，在其顶端将出现高的应力。当然不会故意去刻划一根杆，但在任何经受普通的磨损的材料中，表面缺陷不可避免，从而必然产生应力集中。细的新控制玻璃纤维可以有完美的表面，所以能接近理论强度，但不能使普通的结构也这样完善。

复合结构有助于制止裂缝的扩展。受拉伸的杆中有纵向拉伸应力，但在力绕裂缝转向处[图 2.5(a)]，拉伸应力有横向作用的分量。假定杆由强度低的胶质把强度高的纤维粘合在一起而构成，则当裂缝接近于两纤维的边界时，应力的这个横向分量足以使胶质破坏并把纤维推开[图 2.5(b)]。裂缝可以达到边界，但随后即被阻断，不会与下一条纤维相交[图 2.5(c)]。这是一种奇特的情况：低强度的胶质反而能使材料的强度提高。

许多动物的骨骼中含有无机盐晶体。象在骨头中和软体动物的外壳中那样，晶体通常较小并被蛋白质所分隔，棘皮动物的小骨例外^[7]。每一根小骨都是碳化钙杆的三维网络。在晶体之间并无界限：好象每根小骨都是由一个单晶体刻成的一样。这种奇特的结构有助于阻止开裂。实心晶体易于横向

开裂,但小骨将不大可能如此:裂缝可以横贯一根杆,但不易继续扩展。

骨是骨胶原纤维和无机晶体的组合物^{[4], [5]}。晶体是微小的,长约 20 毫微米,分子式大概是 $3\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2 \cdot \text{Ca}(\text{OH})_2$ 。看来它们牢固地贴附于以各种方式排列的纤维。通常,骨头围绕血管呈同心圆层(图 2.6)。环绕单根血管的骨层就是骨板。在每一层的大部分区域中,所有骨胶原纤维都是平行的,但每一层纤维的方向是不同的。在接续的层中,纤维可由纵向变为环向,或由左螺旋线的变为右螺旋线的。各层的厚度不一定相等,故构成骨板的可以主要是纵向纤维,也可以主要是环向纤维。可以预期,主要由纵向纤维构成的骨板抗拉强度最高,而主要由环向纤维构成的骨板抗压强度最高。对由骨头分解得出的单片骨板的试验结果证明情况确实如此^[2]。看来很可能是这样:主要是纵向纤维的骨板在那些通常受拉的骨头中趋向发展,而主要是环向纤维的骨板则在受压的骨头中。但据我所知,迄今还没有人去研究情况是否如此。

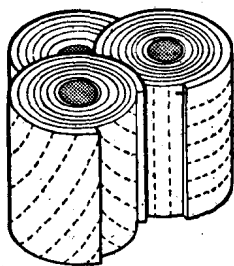


图 2.6 表示骨板结构的图

无机晶体使骨头比只有骨胶原的情况要硬得多(骨胶原的杨氏模量是 1 千兆牛顿/米²,而骨头的是 10—20 千兆牛顿/米²),它们也对提高骨头强度起一份作用。不然的话,由等体积的骨胶原和晶体构成的骨头的强度将只及纯骨胶原的