

неспиральных участков сильно варьирует. Принципиальные различия в кератинах млекопитающих определяются способом упаковки микрофибрилл и количеством и составом богатой серой глобулярной компоненты, т. е. матрикса, скрепляющего микрофибриллы друг с другом. При набухании в воде свойства этого матрикса заметно изменяются.

β -кератин изучен значительно хуже. Его не удается разделить на две указанные фракции. Примерно половина β -кератина имеет β -структуру, вторая половина не упорядочена. Микрофибриллы диаметром около 35 Å построены из двух переплетенных молекулярных нитей. Каждая нить содержит по четыре молекулы на период длиной в 95 Å. Дальнейшие подробности о структуре кератинов см. в [16, 170, 171].

Кератины представляют специальный интерес для биофизики, так как они являются хорошей моделью сложной надмолекулярной ориентированной структуры. Проблема связи этой структуры и ее свойств с первичной структурой соответствующих белков еще далека от своего решения.

Следует упомянуть еще об одном фибриллярном белке — о фиброине шелка. Фиброин имеет сравнительно простой аминокислотный состав и в этом отношении сходен скорее с коллагеном, чем с кератином. Он содержит 42,8% Гли, 33,5% Ала, 16,3% Сер и 11,9% Тир. Остальные аминокислоты присутствуют в малых количествах или отсутствуют (Цис, Мет). Рентгенограммы фиброина сходны с рентгенограммами β -кератина, основная конформация фиброина — β -форма.

Структура фиброина сходна со структурой полипептида (Гли — Ала)_n (шелк *Bombyx mori*) и полиаланина (шелк *Lysax*). Характерные для фиброина шелка последовательности Гли — Ала — Сер — Тир, большие участки состоят из сочлененный Гли — Ала.

Таким образом, специализированные структурные функции фибриллярных белков определяются их специфическим ориентированным строением. Биологическая роль таких белков не только защитная, как в случае кератина и фиброина. Выше уже указывалось, что коллаген необходим для остеогенеза, а миозин обладает ферментативной активностью — он катализирует гидролиз АТФ.

Литература

1. И. М. Лифшиц, ЖЭТФ 55, 2408 (1968).
2. П. Флори, Статистическая механика цепных молекул, «Мир», 1971.
3. V. Sasisekharan, in «Collagen», ed. N. Ramanathan, Intersci. Publ., 1962.
4. H. Scheraga, Adv. Phys. Org. Chem. 6, 103 (1968).
5. L. Pauling, R. Corey, H. Branson, Proc. Nat. Acad. Sci. US 37, 205 (1951).
6. L. Pauling, R. Corey, Proc. Nat. Acad. Sci. US 37, 241, 729 (1951).

7. *F. Crick, A. Rich. Nature* **176**, 780 (1955).
8. *А. Руч*, в сб. «Современные проблемы биофизики», т. 1, ИЛ, 1961.
9. *Conformations of Biopolymers*, vol. I., ed. G. Ramachandran, Acad. Press, 1967.
10. *D. Brant, P. Flory, J. Amer. Chem. Soc.* **87**, 663, 2791 (1965).
11. *G. Ramachandran, C. Ramakrishnan, V. Sasisekharan, J. Mol. Biol.* **7**, 95 (1963).
12. *C. Ramakrishnan, G. Ramachandran, Biophys. J.* **5**, 909 (1965).
13. *S. Leach, G. Nemethy, H. Scheraga, Biopolymers* **3**, 591 (1965).
14. *R. Scott, H. Scheraga, J. Chem. Phys.* **45**, 2091 (1966).
15. *T. Ooi, R. Scott, G. Vanderkooi, H. Scheraga, J. Chem. Phys.* **46**, 4410 (1967).
16. *D. Poland, H. Scheraga, Biochemistry* **6**, 3791 (1967).
17. *K. Gibson, H. Scheraga, Proc. Nat. Acad. Sci. US* **58**, 420 (1967).
18. *S. Lifson, I. Oppenheimer, J. Chem. Phys.* **33**, 109 (1960).
19. *D. Brant, W. Miller, P. Flory, J. Mol. Biol.* **23**, 47 (1967).
20. *G. Ramachandran, V. Sasisekharan, Adv. Protein Chem.* **23**, 283 (1968).
21. *Г. Г. Гельман*, Квантовая химия, ГТТИ, М. — Л., 1937.
22. *R. Feynman, Phys. Rev.* **56**, 340 (1939).
23. *Д. Гиршфельдер, Ч. Кертисс, Р. Берд*, Молекулярная теория газов и жидкостей, ИЛ, 1961.
24. *F. London, Trans. Faraday Soc.* **33**, 8 (1937).
25. *H. Margenau, Rev. Mod. Phys.* **11**, 1 (1939).
26. *J. Slater, J. Kirkwood, Phys. Rev.* **37**, 682 (1931).
27. *А. И. Китайгородский*, Органическая кристаллохимия, Изд-во АН СССР, 1955.
28. *W. Latimer, W. Rodebush, J. Amer. Chem. Soc.* **42**, 1419 (1920).
29. *Д. Пиментел, О. Мак-Клеелан*, Водородная связь, «Мир», 1964.
30. *Б. И. Степанов*, Ж. физ. хим. **19**, 507 (1945); **20**, 407 (1946).
31. *М. В. Волькенштейн, М. А. Ельшиевич, Б. И. Степанов*, Ж. физ. хим. **24**, 1158 (1950).
32. *Н. Д. Соколов, УФН* **57**, 205 (1955).
33. *G. Bradley, M. Kasha, J. Amer. Chem. Soc.* **77**, 4462 (1955).
34. *C. Coulson, Research* **10**, 149 (1957).
35. *E. Wollen, W. Davidson, C. Shull, Phys. Rev.* **75**, 1348 (1949).
36. *J. Bernal, R. Fowler, J. Chem. Phys.* **1**, 515 (1933).
37. *M. Magat, Ann. de Phys.* **6**, 108 (1936).
38. *C. Coulson, U. Danielsson, Ark. Fys.* **8**, 239, 245 (1954).
39. *H. Tsubomura, Bull. Chem. Soc. Japan* **27**, 445 (1954).
40. *E. Verwey, Rec. Trav. Chim. Pays-Bas* **60**, 887 (1941).
41. *D. Eisenberg, W. Kautzmann, The Structure and Properties of Water*, Clarendon Press, 1969.
42. *L. Pauling, J. Amer. Chem. Soc.* **57**, 2680 (1935).
43. *S. Peterson, H. Levy, Acta Crystall.* **10**, 70 (1957).
44. *Л. Онзагер, М. Дюпюи*, в сб. «Термодинамика необратимых процессов», ИЛ, 1962.
45. *J. Nagle, J. Math. Phys.* **7**, 1484 (1966).
46. *A. Narten, M. Danford, H. Levy, Disc. Faraday Soc.* **43**, 97 (1967).
47. *G. Nemethy, H. Scheraga, J. Chem. Phys.* **36**, 3382, 3401 (1962).
48. *О. Я. Самойлов*, Структура водных растворов электролитов и гидратация ионов. Изд-во АН СССР, 1957.
49. *J. Pople, Proc. Roy. Soc. A* **205**, 163 (1951).
50. *J. Bernal, Proc. Roy. Soc. A* **280**, 299 (1964).
51. *G. Walrafen, J. Chem. Phys.* **44**, 1546 (1966); **48**, 244 (1968).
52. *G. Nemethy, H. Scheraga, J. Chem. Phys.* **41**, 680 (1964).
53. *G. Oster, J. Kirkwood, J. Chem. Phys.* **11**, 175 (1943).
54. *M. Eigen, Angew. Chem. (Internat. edn)* **3**, 1 (1964).

55. П. Доти в сб. «Современные проблемы биофизики», т. 1, ИЛ, 1961.
56. P. Doty, Coll. Czechoslov. Comm., Special issue 22, 5 (1957).
57. B. Zimm, J. Bragg, J. Chem. Phys. 28, 1246 (1958).
58. J. Gibbs, E. Di Marzio, J. Chem. Phys. 28, 1 (1958); 30, 271 (1959).
59. S. Rice, A. Wada, E. Geiduschek, Disc. Faraday Soc. 25, 130 (1958).
60. T. Hill, J. Chem. Phys. 30, 383 (1959).
61. L. Peller, J. Phys. Chem. 63, 1194 (1959).
62. Т. М. Бирштейн, О. Б. Птицын, Конформации макромолекул, «Наука», 1964.
63. D. Poland, H. Scheraga, Theory of Helix-Coil Transition in Biopolymers, Acad. Press, 1970.
64. B. Zimm, J. Bragg, J. Chem. Phys. 31, 526 (1959).
65. S. Lifson, A. Roig, J. Chem. Phys. 34, 1963 (1961).
66. B. Zimm, P. Doty, K. Iso, Proc. Nat. Acad. Sci. US 45, 1601 (1966).
67. B. Zimm, S. Rice, Mol. Phys. 3, 391 (1960).
68. М. В. Волькенштейн, С. Н. Фишман, Биофизика 11, 956 (1966); 12, 14 (1967).
69. S. Lowey, J. Biol. Chem. 240, 2421 (1965).
70. P. Doty, K. Imahori, E. Klemperer, Proc. Nat. Acad. Sci. US 44, 424 (1958).
71. E. Blout, M. Idelson, J. Amer. Chem. Soc. 80, 4909 (1958).
72. Л. Д. Ландау, Е. М. Лифшиц, Статистическая физика, «Наука», 1964.
73. Т. М. Бирштейн, А. М. Ельяшевич, А. М. Скворцов, Мол. биол. 5, 78 (1971).
74. Е. В. Ануфриева и др., Биофизика 10, 918 (1965); J. Polymer Sci. 16, 3533 (1968).
75. P. Flory, Proc. Roy. Soc. A234, 60 (1956).
76. А. М. Ельяшевич, А. М. Скворцов, Мол. биол. 5, 204 (1971).
77. Д. Бернал, Труды симпозиума «Возникновение жизни на Земле», Изд-во АН СССР, 1961.
78. J. Yang, Adv. Protein Chem. 16, 323 (1961).
79. J. Klotz, Brookhaven Symposia Theor. Biol. 13, 25 (1960).
80. J. Klotz, J. Franklin, J. Amer. Chem. Soc. 84, 3461 (1962).
81. О. Б. Птицын, А. М. Скворцов, Биофизика 10, 909 (1965).
82. С. Е. Бреслер, Д. Л. Галмуд, ДАН СССР 43, 326, 367 (1944).
83. С. Е. Бреслер, Биохимия 14, 180 (1949).
84. П. А. Ребиндер, Поверхностно-активные вещества, Изд-во АН СССР, 1961.
85. В. А. Белицер, Е. Л. Ходорова, Укр. биохим. ж. 21, 34 (1949).
86. A. Kuroso, K. Hamaguchi, J. Biochem. 56, 432 (1962).
87. W. Kauzmann, in «The Mechanism of Enzyme Action», John Hopkins Univ. Press, 1954; Adv. Protein Chem. 14, 1 (1959).
88. E. Goddard, C. Hoeve, G. Benson, J. Phys. Chem. 61, 593 (1957).
89. J. Butler, Trans. Faraday Soc. 33, 235 (1937).
90. H. Frank, M. Evans, J. Chem. Phys. 13, 507 (1945).
91. F. Johnson, H. Eyring, M. Polissar, The Kinetic Basis of Molecular Biology, Wiley, 1954.
92. B. Jacobson, W. Anderson, J. Arnold, Nature 173, 772 (1954).
93. А. Сцент-Дьёрдьи, Биоэнергетика, Физматгиз, 1960.
94. M. Klotz, Science 128, 815 (1958).
95. H. Scheraga, J. Phys. Chem. 65, 1071 (1961); Ber. Bunsengesellschaft Phys. Chem. 68, 838 (1964).
96. G. Nemethy, H. Scheraga, J. Phys. Chem. 66, 1773 (1962).
97. H. Scheraga, G. Nemethy, I. Steinberg, J. Biol. Chem. 237, 2506 (1962).
98. I. Steinberg, H. Scheraga, J. Biol. Chem. 238, 172 (1963).
99. D. Poland, H. Scheraga, Biopolymers 3, 283, 305 (1965).
100. M. Bixon, H. Scheraga, S. Lifson, Biopolymers 1, 419 (1963).

101. О. Б. Птицын, Усп. совр. биол. **63**, 3 (1967).
102. G. Nemethy, I. Steinberg, H. Scheraga, Biopolymers **1**, 43 (1963).
103. H. Fisher, Proc. Nat. Acad. Sci. US **51**, 1285 (1964).
104. H. Fisher, Biochim. Biophys. Acta **109**, 544 (1965).
105. G. Tanford, J. Amer. Chem. Soc. **84**, 4240 (1962); **86**; 2050 (1964).
106. P. Dunnill, Biophys. J. **8**, 865 (1968).
107. Д. Брандтс, в сб. «Структура и стабильность биологических макромолекул», «Мир», 1973.
108. R. Dickerson, in «The Proteins», vol. 2, ed. H. Neurath, Acad. Press, 1964.
109. J. Kendrew a. o., Nature **190**, 663 (1961).
110. M. Perutz, J. Mol. Biol. **13**, 646 (1965).
111. M. Perutz, J. Kendrew, H. Watson, J. Mol. Biol. **13**, 669 (1965).
112. H. Muirhead, J. Cox, L. Mazzarella, M. Perutz, J. Mol. Biol. **18**, 117 (1967).
113. W. Bolton, J. Cox, M. Perutz, J. Mol. Biol. **33**, 283 (1968).
114. J. Kendrew, Brookhaven Symposia Theor. Biol. **15**, 216 (1962); Ber. Bunsengesellschaft Phys. Chem. **68**, 721 (1964).
115. G. Fasman, in «Polyamino Acids, Polypeptides and Proteins», ed. M. Stahmann, Univ. Wisconsin Press, 1962.
116. G. Fasman, E. Bodenheimer, C. Lidblow, Biochemistry **3**, 155, 1665 (1964).
117. H. Sage, G. Fasman, Biochemistry **5**, 286 (1966).
118. R. Kulkarni, E. Blout, J. Amer. Chem. Soc. **84**, 3971 (1962).
119. N. Lotan, A. Yaron, A. Berger, Biopolymers **4**, 365 (1966).
120. W. Gratzer, P. Doty, J. Amer. Chem. Soc. **85**, 1193 (1963).
121. K. Gibson, H. Scheraga, Physiol. Chem. a. Phys. **1**, 109 (1969).
122. J. Schellman, C. Schellman, in «The Proteins», vol. 2, ed. H. Neurath, Acad. Press, 1964.
123. K. Gibson, H. Scheraga, Proc. Nat. Acad. Sci. US **58**, 420, 1317 (1967).
124. N. Go, M. Go, H. Scheraga, Proc. Nat. Acad. Sci. US **59**, 1030 (1968).
125. J. Brandts, J. Amer. Chem. Soc. **86**, 4291 (1964); **87**, 2759 (1965).
126. J. Brandts, L. Hunt, J. Amer. Chem. Soc. **89**, 4826 (1967).
127. J. Schellman, C. R. Traveaux Lab. Carlsberg, Ser. Chim. **29**, 223, 230 (1955); J. Phys. Chem. **62**, 1485 (1958).
128. П. Л. Привалов, Биофизика **8**, 3 (1965); **15**, 206 (1970).
129. L. Riddiford, J. Biol. Chem. **241**, 2792 (1966).
130. G. Tanford, Adv. Protein Chem. **23**, 122 (1968); **24**, 1 (1970).
131. G. Tanford, J. Amer. Chem. Soc. **86**, 2050 (1964).
132. М. Жолу, Физическая химия денатурации белков, «Мир», 1968.
133. H. Scheraga, in «Polyamino Acids, Polypeptides and Proteins», ed. M. Stahmann, Univ. Wisconsin Press, 1962.
134. J. Schellman, C. R. Traveaux Lab. Carlsberg, Ser. Chim. **30**, 450 (1958).
135. T. Takagi, T. Isemura, J. Biochem. **52**, 314 (1962).
136. A. Imanishi, K. Kekiuchi, T. Isemura, J. Biochem. **54**, 89 (1963).
137. Х. Анфинсен, Труды 5-го Международного биохим. конгресса, симпозиум IV, Изд-во АН СССР, 1961.
138. E. Haber, C. Anfinsen, J. Biol. Chem. **236**, 422 (1961).
139. C. Epstein, C. Anfinsen, J. Biol. Chem. **237**, 2175 (1962).
140. K. Imai, T. Takagi, T. Isemura, J. Biochem. **53**, 1 (1963).
141. A. Guzzo, Biophys. J. **5**, 809 (1965).
142. М. В. Волькенштейн, Физика ферментов, «Наука», 1967.
143. J. Prothero, Biophys. J. **3**, 367 (1966).
144. M. Schiffer, A. Edmunson, Biophys. J. **7**, 121 (1967).
145. D. Phillips, Proc. Nat. Acad. Sci. US **57**, 484 (1967).
146. P. Periti, G. Quagliariotti, A. Liquori, J. Mol. Biol. **24**, 313 (1967).
147. О. Б. Птицын, Мол. биол. **3**, 627 (1969); J. Mol. Biol. **42**, 501 (1969); Усп. совр. биол. **69**, 26 (1970).

148. О. Б. Птицын, А. В. Финкельштейн, ДАН СССР 195 (1970); Биофизика 15, 757 (1970).
149. D. Kotelchuk, H. Scheraga, Proc. Nat. Acad. Sci. US 61, 1163 (1968); 62, 14 (1969); 63, 615 (1969); 65, 810 (1970).
150. R. Pain, B. Robson, Nature 221, 62 (1970).
151. В. Лим, ДАН СССР 203, 480 (1972); Биофизика 19, 366 (1974).
152. B. Robson, R. Pain, J. Mol. Biol. 58, 237 (1971).
153. Н. Г. Есипова, В. Г. Туманян, Мол. биол. 6, 840 (1972).
154. W. Grassman a. o., Z. Physiol. Chem. 323, 48 (1961).
155. G. Ramachandran, G. Kartha, Proc. Indian Acad. Sci. 42, 215 (1955); Nature 174, 269 (1954); 176, 593 (1955); 177, 710 (1956).
156. G. Ramachandran, V. Sasisekharan, Biochim. Biophys. Acta 109, 314 (1965).
157. A. Rich, F. Crick, J. Mol. Biol. 3, 483 (1961).
158. М. И. Миллионова, Н. С. Андреева, Биофизика 3, 259 (1958); 4, 374 (1959).
159. Н. С. Андреева и др., Биофизика 6, 244 (1961).
160. A. Miller, J. Wray, Nature 230, 437 (1971).
161. В. Г. Туманян, Мол. биол. 5, 499 (1971).
162. Н. Г. Есипова, Ю. Н. Чиргадзе, в сб. «Состояние и роль воды в биологических системах», «Наука», 1967.
163. П. Л. Привалов, Е. И. Тиктопуло, Biopolymers 9, 127 (1970).
164. H. Berendsen, C. Michelsen, Federation Proc. 25, 998 (1966); Ann. N. Y. Acad. Sci. 125, 365 (1965).
165. G. Ramachandran, R. Chandrasekharan, Biopolymers 6, 1649 (1968).
166. R. Rigby, in «Symposium on Fibrous Proteins», Butterworths, 1967.
167. W. Harrington, P. von Hippel, Adv. Protein Chem. 16, 1 (1961).
168. W. Astbury, Adv. Enzymol. 3, 63 (1943).
169. R. Fraser, Sci. American 221, № 2, 87 (1969).
170. H. Lundgren, W. Ward, in «Ultrastructure of Protein Fibers», ed. R. Borasky, Acad. Press, 1963.
171. W. Crewther, R. Fraser, F. Lennox, H. Lindley, Adv. Protein Chem. 20, 191 (1965).
172. Ю. П. Сырников, Ж. структ. хим. 7, 15, 665 (1966); Материалы конференции по тепловому движению в жидкостях, Самарканд, 1969; в сб. «Структура и роль воды в живом организме», т. 3, изд. ЛГУ, 1970.
173. A. Rahman, F. Stillinger, J. Chem. Phys. 55, 3336 (1971).
174. Г. Н. Саркисов, В. Г. Дашевский, Ж. структ. хим. 13, 199 (1972).
175. Г. Н. Саркисов, М. И. Дахис, Г. Г. Маленков, В. Г. Дашевский, ДАН СССР 205, 638 (1972).
176. Г. Н. Саркисов, Г. Г. Маленков, В. Г. Дашевский, Ж. структ. хим. 14, 3 (1973).
177. В. Г. Дашевский, Конформации органических молекул, «Химия», 1974.
178. И. М. Лифищиц, А. Ю. Гросберг, ЖЭТФ 65, 2403 (1973).
179. Д. А. Денисов, Л. Н. Дроздов-Тихомиров, Д. А. Григорьева, J. Theor. Biol. 41, 431 (1973).
180. С. Г. Галактионов, Исследование пространственной молекулярной структуры белков и пептидов, Докторская диссертация, Минск, 1973.
181. О. Б. Птицын, ДАН СССР 210, 1213 (1973); Вестник АН СССР № 5, 57 (1973).
182. О. Б. Птицын, А. А. Рашин, A model of self-organization of a myoglobin molecule, Preprint, Acad. Sci. USSR, Institute of Protein Research, Poustchino-on-Oka, 1973.