

зывает на конформационное превращение. Если $\tau_{\text{конф}}$ переходит от одного постоянного значения к другому, то имеются лишь две конформации. Резкость перехода характеризует кооперативность. Киришнер исследовал релаксационными методами D-глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназу (ГАФД) и действительно установил все отмеченные особенности релаксационного спектра в согласии с теорией МУШ. Эти данные не исключают, однако, альтернативной модели Кошланда и соавторов (см. стр. 460).

Недавно Шварц предложил теорию химической релаксации при кооперативных конформационных переходах в линейных биополимерах [128]. Исследована релаксация в переходах спираль — клубок в полипептидах на основе модели Изинга. Теория применима как к коротким, так и к длинным цепям. Показано, что конформационный переход контролируется наибольшим временем релаксации.

Очевидно, что именно изучение релаксационного спектра дает наиболее непосредственные сведения об ЭКВ, позволяя раздельно изучать быстрые и медленные движения в ФСК. Было бы особенно интересно исследовать оксигенацию гемоглобина с целью прямой проверки динамической модели, предложенной Перутцом (см. стр. 430). Можно думать, что широкое развитие релаксационных исследований — дело ближайшего будущего. Эффективные методы быстрых возмущений системы и скоростной регистрации релаксационных процессов успешно применяются [123—127, 129, 130, 129, 130], однако нет сомнений в том, что здесь имеется много неиспользованных возможностей.

Литература

1. M. Perutz, Proc. Roy. Soc. **B167**, 448 (1967).
2. М. Вейсблут, Физика гемоглобина, в сб. «Структура и связь», «Мир», 1969.
3. A. Rossi-Fanelli, E. Antonini, A. Caputo, Biochim. Biophys. Acta **35**, 93 (1959).
4. T. Samejima, J. Yang, J. Mol. Biol. **8**, 863 (1964).
5. К. Бальхаузен, Введение в теорию поля лигандов, «Мир», 1964.
6. K. Ohno, Y. Tanable, F. Tasaki, Theor. Chim. Acta **1**, 378 (1963).
7. A. Veillard, B. Pullmann, J. Theor. Biol. **8**, 317 (1965).
8. M. Zerner, M. Gouterman, H. Kobayashi, Theor. Chim. Acta **6**, 363 (1966).
9. Г. П. Гуринович, А. Н. Севченко, К. Н. Соловьев, Спектроскопия хлорофиллов и родственных соединений, «Наука и техника», Минск, 1968.
10. C. Johnson, Physics Today **24**, 35 (1971).
11. G. Lang, T. Asakura, T. Yonetani, Biochim. Biophys. Acta **214**, 381 (1970).
12. A. Hill, J. Physiol. **40**, IV (1910).
13. E. Antonini, A. Rossi-Fanelli, A. Caputo, Arch. Biochem. Biophys. **97**, 343 (1962).
14. G. Adair, J. Biol. Chem. **63**, 529 (1925); Proc. Roy. Soc. **A109**, 282 (1925).
15. L. Pauling, Proc. Nat. Acad. Sci. US **21**, 186 (1935).
16. J. Wyman, Adv. Protein Chem. **4**, 407 (1948).

17. *F. Roughton*, in «Haemoglobin», eds *F. Roughton*, *J. Kendrew*, Butterworths, 1949.
18. *D. Allen*, *K. Guthe*, *J. Wyman*, *J. Biol. Chem.* **187**, 393 (1950).
19. *G. Guidotti*, *J. Biol. Chem.* **242**, 3694 (1967).
20. *A. Rossi-Fanelli*, *E. Antonini*, *A. Caputo*, *Adv. Protein Chem.* **19**, 73 (1964).
21. *E. Antonini*, *M. Brunelli*, *Ann. Rev. Biochem.* **39**, 977 (1970).
22. *F. Roughton*, *A. Otis*, *R. Lyster*, *Proc. Roy. Soc.* **B144**, 29 (1955).
23. *M. Perutz*, *Nature* **228**, 726 (1970).
24. *M. Perutz*, *H. Muirhead*, *J. Cox*, *L. Godman*, *Nature* **219**, 139 (1968).
25. *Б. Атанасов*, *Nature* **233**, 560 (1971).
26. *Б. Атанасов*, *Мол. биол.* **4**, 51, 348 (1970).
27. *Е. А. Сабурова*, *Д. С. Маркович*, *М. В. Волькенштейн*, *Мол. биол.* **5**, 461 (1971).
28. *J. Wyman*, *Adv. Protein Chem.* **19**, 223 (1964); *Quart. Rev. Biophys.* **1**, 35 (1968).
29. *J. Wyman*, *J. Mol. Biol.* **11**, 631 (1965).
30. *J. Wyman*, *J. Mol. Biol.* **39**, 523 (1969).
31. *М. Парадей*, Экспериментальные исследования по электричеству, т. 3, Изд-во АН СССР, 1959, стр. 13.
32. *М. В. Волькенштейн*, Молекулярная оптика, Гостехиздат, 1951.
33. *М. В. Волькенштейн*, Физика ферментов, «Наука», 1967.
34. *B. Briat*, *C. Djerassi*, *Nature* **217**, 918 (1968).
35. *Ю. А. Шаронов*, Оптика и спектроскопия **29**, 463 (1970).
36. *R. Serber*, *Phys. Rev.* **41**, 489 (1932).
37. *I. Tobias*, *W. Kautzmann*, *J. Chem. Phys.* **35**, 538 (1961).
38. *M. Groenewege*, *Mol. Phys.* **5**, 541 (1962).
39. *A. Buckingham*, *P. Stephens*, *Ann. Rev. Phys. Chem.* **17**, 399 (1967); в сб. «Дисперсия оптического вращения и круговой дихроизм в органической химии», «Мир», 1970.
40. *D. Macaluso*, *O. Corbino*, *Nuovo Cimento* **8**, 257 (1898); **9**, 381 (1899).
41. *Р. Вуд*, Физическая оптика, ОНТИ, 1936.
42. *D. Schooley*, *E. Bunnenberg*, *C. Djerassi*, *Proc. Nat. Acad. Sci. US* **53**, 579 (1965).
43. *Ю. А. Шаронов*, Оптика и спектроскопия **25**, 930 (1968).
44. *П. Шатц*, *А. Мак Каффи*, *Успехи химии* **40**, 1698 (1971).
45. *W. Voelter*, *G. Barth*, *R. Records*, *E. Bunnenberg*, *C. Djerassi*, *J. Amer. Chem. Soc.* **91**, 6165 (1969).
46. *W. Voelter*, *R. Records*, *E. Bunnenberg*, *C. Djerassi*, *J. Amer. Chem. Soc.* **90**, 6163 (1968).
47. *G. Barth*, *R. Records*, *E. Bunneberg*, *C. Djerassi*, *W. Voelter*, *J. Amer. Chem. Soc.* **93**, 254 (1971).
48. *С. Джерасси*, Лекция на Симпозиуме по химии природных соединений, Рига, 1970.
49. *V. Schashoua*, *J. Amer. Chem. Soc.* **86**, 2109 (1964); **87**, 4044 (1965); *Nature* **203**, 972 (1964); *Biochemistry* **3**, 1719 (1964); *Arch. Biochem. Biophys.* **111**, 550 (1965).
50. *М. В. Волькенштейн*, *Ю. А. Шаронов*, *А. К. Шемелин*, *Nature* **209**, 709 (1966); *Мол. биол.* **1**, 467 (1967).
51. *Б. Атанасов*, *М. В. Волькенштейн*, *Ю. А. Шаронов*, *А. К. Шемелин*, *Мол. биол.* **1**, 477 (1967).
52. *М. В. Волькенштейн*, *Л. И. Говшовичус*, *Ю. А. Шаронов*, *А. К. Шемелин*, *Мол. биол.* **1**, 854 (1967).
53. *М. В. Волькенштейн*, *Ю. А. Шаронов*, *А. К. Шемелин*, *Мол. биол.* **2**, 864 (1968).
54. *Б. Атанасов*, *М. В. Волькенштейн*, *Ю. А. Шаронов*, *Мол. биол.* **3**, 518, 696, 804 (1969).

55. Н. А. Шаронова, Ю. А. Шаронов, М. В. Волькенштейн, *Biochem. Biophys. Acta* **271**, 65 (1972).
56. А. М. Арутюнян, Ю. А. Шаронов, *Мол. биол.* **7**, 587 (1973).
57. Ю. А. Шаронов, Н. А. Шаронова, *FEBS Letters* **27**, 221 (1972).
58. G. Lang, W. Marshall, *Proc. Phys. Soc.* **87**, 3 (1966).
59. М. В. Волькенштейн, *Изв. АН СССР, сер. биол.*, № 6, 805 (1971).
60. T. Li, B. Johnson, *Biochemistry* **8**, 3638 (1969).
61. P. Stephens, W. Suetaaka, P. Schatz, *J. Chem. Phys.* **44**, 4592 (1966).
62. M. Malley, G. Feher, O. Manzerall, *J. Mol. Spectr.* **26**, 320 (1968).
63. A. McHugh, M. Gouterman, C. Weiss, *Theor. Chim. Acta* **24**, 346 (1972).
64. H. Umbarger, *Science* **123**, 848 (1956); **145**, 674 (1964).
65. J. Monod, J. Wyman, J.-P. Changeux, *J. Mol. Biol.* **12**, 88 (1965).
66. Н. Томова, М. Сеченска, Г. Дечев, Н. Кръстева, Л. Димитриева, Ферментативная регуляция клеточного метаболизма по принципу обратной связи, изд. Болгарской АН, София, 1968.
67. «Итоги науки. Биологическая химия, 1969. Аллостерическая регуляция действия ферментов», изд. ВИНТИ, 1971.
68. J. Gerhart, A. Pardee, *Cold Spring Harbor Symposia* **28**, 329 (1963).
69. С. Уэбб, Ингибиторы ферментов и метаболизма, «Мир», 1966.
70. М. В. Волькенштейн, в сб. «Молекулярная биофизика», «Наука», 1965.
71. J. Monod, J.-P. Changeux, F. Jacob, *J. Mol. Biol.* **6**, 306 (1963).
72. J.-P. Changeux, *Cold Spring Harbor Symposia* **28**, 313 (1963).
73. M. Kotani, *Progr. Theor. Phys. Suppl. extra number* **233** (1968).
74. E. Whitehead, *Biochemistry* **9**, 1440 (1970).
75. D. Koshland, G. Nemethy, D. Filmer, *Biochemistry* **5**, 365 (1966).
76. J. Teipel, D. Koshland, *Biochemistry* **8**, 4656 (1969).
77. D. Koshland, in «Current Topics in Cellular Regulation», vol. 1, eds. B. Horecker, E. Stadtman, Acad. Press, 1969.
78. Б. И. Курганов, *Мол. биол.* **1**, 17 (1967); **2**, 166, 430 (1968).
79. Б. И. Курганов, В. А. Яковлев, *Мол. биол.* **4**, 781 (1970).
80. Б. И. Курганов, О. Л. Полянский, *ЖВХО им. Менделеева* **16**, 421 (1971).
81. Н. А. Киселев, *ЖВХО им. Менделеева* **16**, 431 (1971).
82. V. Rabin, *Biochem. J.* **102**, 226 (1967).
83. Н. П. Сидоренко, В. И. Дещеревский, *Биофизика* **15**, 785 (1970).
84. G. Schwab, *Z. Phys. Chem.* **88**, 141 (1930).
85. I. Horiuti, *J. Res. Inst. Catalysis Hokkaido Univ.* **5**, 1 (1957).
86. J. Christiansen, *Adv. Catalysis* **5**, 311 (1953).
87. Н. Н. Семенов, *Ж. физ. хим.* **17**, 183 (1943); **27**, 187 (1953).
88. E. King, C. Altman, *J. Phys. Chem.* **60**, 1375 (1956).
89. J. Wong, C. Hanes, *Canad. J. Biochem Physiol.* **40**, 763 (1962); *Arch. Biochem. Biophys.* **135**, 50 (1969).
90. A. Schulz, D. Fisher, *Canad. J. Biochem.* **47**, 889 (1969).
91. R. Hurst, *Canad. J. Biochem.* **47**, 643, 941 (1969).
92. W. Cleland, *Biochim. Biophys. Acta* **67**, 104, 173, 183 (1963).
93. К. Берж, Теория графов и ее применения, ИЛ, 1962.
94. Л. А. Бессонов, Основы теории графов, Физматгиз, 1964.
95. F. Haray, *Graph Theory and Theoretical Physics* Acad. Press, 1967.
96. М. И. Темкин, *ДАН СССР* **152**, 156 (1963); **165**, 615 (1965); в сб. «Научные основы подбора и производства катализаторов», «Наука», Новосибирск, 1964.
97. М. В. Волькенштейн, Б. Н. Гольдштейн, *ДАН СССР* **170**, 963 (1966); *Биохимия* **31**, 541, 679 (1966); *Biochim. Biophys. Acta* **115**, 471, 478 (1966).
98. С. Мэзон, Г. Циммерман, Электронные цепи, сигналы, системы, ИЛ, 1964.
99. Л. Робишо, М. Буавер, Ж. Робер, Направленные графы, «Энергия», 1964.
100. П. А. Ионкин, А. А. Соколов, *Электричество*, № 5, 67 (1964); № 8, 26 (1964).
101. H. Fromm, *Biochem. Biophys. Res. Comm.* **40**, 692 (1970).

102. Б. Н. Гольдштейн, Ю. Б. Магаршак, М. В. Волькенштейн, ДАН СССР 191, 1172 (1970).
103. М. В. Волькенштейн, Ю. Б. Магаршак, Биофизика 15, 777, 949 (1970); ДАН СССР 192, 665 (1970).
104. М. В. Волькенштейн, Ю. Б. Магаршак, В. Е. Стефанов, ДАН СССР 197, 958, 1193 (1971).
105. М. В. Волькенштейн, Ю. Б. Магаршак, В. Е. Стефанов, Биофизика 17, 379 (1972).
106. Ю. Б. Магаршак, Биофизика 19, 219 (1974).
107. Б. Н. Гольдштейн, М. В. Волькенштейн, Мол. биол. 5, 555 (1971).
108. A. Conway, D. Koshland, Biochemistry 7, 4011 (1968).
109. A. Cornish-Bowden, D. Koshland, Biochemistry 9, 3325 (1970).
110. J. Darvey, J. Theoret. Biol. 19, 125 (1968).
111. A. Levitzki, D. Koshland, Proc. Nat. Acad. Sci, US 62, 1121 (1969).
112. G. Weber, S. Anderson, Biochemistry 4, 1942 (1965).
113. J. Botts, Trans. Faraday Soc. 54, 593 (1958).
114. Б. Н. Гольдштейн, М. В. Волькенштейн, ДАН СССР 178, 386 (1968).
115. Б. Н. Гольдштейн, Метод графов в кинетике ферментативных реакций, Диссертация, МФТИ, 1971.
116. Б. И. Курганов, В. А. Яковлев, Мол. биол. 6, 113 (1972).
117. З. С. Каган, Д. А. Хашимов, Б. И. Курганов, Биохимия 35, 937 (1970).
118. М. В. Волькенштейн, Б. Н. Гольдштейн, В. Е. Стефанов, Мол. биол. 1, 52 (1967).
119. Д. Уэй, Ч. Претер, Катализ, «Наука», 1965.
120. A. Deri, M. Wolleman, Acta Biochim. Biophys., Acad. Sci. Hungarica 5, 177 (1970).
121. C. Schugurensky, J. Olavarria, Acta Physiol. Latino-americana 19, 153 (1969).
122. M. Eigen, Disc. Faraday Soc. 17, 194 (1954).
123. M. Eigen, L. de Maeyer, in «Techniques of Organic Chemistry», vol. 8, Intersci. Publ., 1963, № 2, p. 895.
124. G. Czertlinsky, Chemical Relaxation, ed. M. Dekker, 1966; in «Theoretical and Experimental Biophysics», ed. A. Cole, vol. 2, 1969, p. 69.
125. M. Eigen, G. Hammes, Adv. Enzymol. 25, 1 (1963).
126. G. Hammes, Adv. Protein Chem. 23, 1 (1968).
127. M. Eigen, in «Fast Reactions and Primary Processes in Chemical Kinetics», Nobel Symposium 5, ed. S. Claesson, Intersci. Publ., 1970; Quart. Rev. Biophys. 1, 3 (1968).
128. G. Schwartz, J. Theor. Biol. 36, 569 (1972).
129. B. Havsteen, J. Biol. Chem. 242, 769 (1967).
130. G. Schwartz, Biopolymers 5, 321 (1967).
131. И. Б. Голованов, В. М. Соболев, М. В. Волькенштейн, ДАН СССР 218, 478 (1974).
132. Ю. А. Шаронов, Н. А. Шаронова, Мол. биол. 9, 145 (1975).