

УДК 678  
ББК 28.072  
К 92

*Печатается по решению редакционно-издательского совета  
Южного федерального университета*

*Учебник подготовлен и издан в рамках национального проекта  
«Образование» по «Программе развития федерального  
государственного образовательного учреждения  
высшего профессионального образования  
“Южный федеральный университет” на 2007–2010 гг.»*

**Куприянов М. Ф., Владимирский Б. М.,  
Кирой Р. И., Кофанова Н. Б.**

**К 92** Структура биополимеров. Общие проблемы структуры, самоорганизации и функционирования белковых молекул. Методы структурного анализа белков : учебник / М. Ф. Куприянов, Б. М. Владимирский, Р. И. Кирой, Н. Б. Кофанова. Ч. 1. — Ростов н/Д : Изд-во ЮФУ, 2008. — 224 с.

ISBN 978-5-9275-0469-5

В предлагаемом учебнике подробно рассмотрены особенности строения аминокислот — структурных звеньев белков, валентные и невалентные взаимодействия, стабилизирующие структуру белков, основные уровни структурной организации белков, их способность к самоорганизации, основные модели и факторы фолдинга белков, термодинамические и кинетические аспекты этого процесса, а также основные физико-химические методы структурного анализа белков.

**УДК 678**

**ББК 28.072**

ISBN 978-5-9275-0469-5

© Куприянов М. Ф., 2008  
© Владимирский Б. М., 2008  
© Кирой Р. И., 2008  
© Кофанова Н. Б., 2008  
© Оформление. Макет. Издательство  
Южного федерального университета,  
2008

## Оглавление

<b>ВВЕДЕНИЕ .....</b>	<b>3</b>
<b>Глава 1. АМИНОКИСЛОТЫ — СТРУКТУРНЫЕ ЗВЕНЬЯ</b>	
<b>БЕЛКОВ .....</b>	<b>7</b>
<i>1.1. Особенности строения протеиногенных аминокислот .....</i>	<i>8</i>
<i>1.2. Классификация аминокислот на основе строения и свойств радикалов .....</i>	<i>10</i>
<i>1.3. Ионизация аминокислот в водных растворах .....</i>	<i>17</i>
<i>1.4. Стереои́зомерия аминокислот .....</i>	<i>18</i>
<b>Глава 2. ВАЛЕНТНЫЕ И НЕВАЛЕНТНЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ</b>	
<b>В БЕЛКАХ .....</b>	<b>25</b>
<i>2.1. Особенности строения пептидной связи .....</i>	<i>26</i>
<i>2.2. Дисульфидные связи .....</i>	<i>29</i>
2.2.1. Дисульфидные мостики как составные части структуры белков.....	29
2.2.2. Роль дисульфидных связей в структуре внеклеточных и внутриклеточных белков .....	31
<i>2.3. Координационные связи .....</i>	<i>32</i>
<i>2.4. Невалентные взаимодействия .....</i>	<i>34</i>
<i>2.5. Стабилизация структуры белков в воде.....</i>	<i>40</i>
<i>2.6. Концепция свободной энергии .....</i>	<i>48</i>
<b>Глава 3. СТРУКТУРНЫЕ УРОВНИ В АРХИТЕКТУРЕ</b>	
<b>БЕЛКОВ .....</b>	<b>57</b>
<i>3.1. Первичная структура белковой молекулы .....</i>	<i>57</i>
3.1.1. Сопоставление первичных структур нормальных и аномальных белков .....	60
3.1.2. Выявление гомологии аминокислотных последовательностей белков — основа изучения молекулярной эволюции белков .....	61

3.1.3. Предсказания пространственных структур белков по их аминокислотным последовательностям .....	62
<b>3.2. Вторичная структура белков .....</b>	<b>63</b>
3.2.1. Регулярные вторичные структуры.....	65
3.2.2. Нерегулярные вторичные структуры .....	70
3.2.3. Предсказания вторичной структуры белков .....	70
3.3.4. Изменения вторичной структуры белков прионов.....	72
<b>3.3. Сверхвторичные структуры белков .....</b>	<b>72</b>
3.3.1. Особенности сверхвторичных структур фибриллярных и глобулярных белков .....	73
3.3.2. Доменный (модульный) принцип организации белков. Структурные домены.....	74
<b>3.4. Пространственная структура белков .....</b>	<b>79</b>
3.4.1. Взаимодействия, стабилизирующие третичную структуру глобулярных белков.....	88
<b>3.5. Олигомерные белки .....</b>	<b>91</b>
<b>3.6. Посттрансляционные модификации главной цепи, контролируемые ферментами .....</b>	<b>95</b>
3.6.1. Модификации по N- и C-концам полипептидной цепи .....	96
3.6.2. Специфическое расщепление полипептидной цепи .....	97
3.6.3. Сигнальные последовательности в пробелках .....	98
3.6.4. Контролируемые ферментами модификации боковых цепей аминокислот.....	99
<b>Глава 4. ФОЛДИНГ БЕЛКОВ .....</b>	<b>101</b>
<b>4.1. Модели сворачивания белков .....</b>	<b>103</b>
4.1.1. Модель промежуточных состояний.....	103
4.1.2. Сворачивание по принципу «все или ничего».....	105
<b>4.2. Факторы фолдинга .....</b>	<b>107</b>
4.2.1. Ферменты фолдинга.....	107
4.2.2. Молекулярные шапероны — белки, обслуживающие фолдинг .....	110
<b>4.3. Термодинамика и кинетика свертывания полипептидной цепи .....</b>	<b>115</b>
4.3.1. Термодинамические аспекты .....	115
4.3.2. Структурные элементы в несвернутых цепях .....	121

<b>Глава 5. ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ СТРУКТУРНОГО АНАЛИЗА ВЕЩЕСТВ .....</b>	<b>125</b>
<i>5.1. Электронная микроскопия.....</i>	<i>128</i>
<i>5.2. Зондовая микроскопия .....</i>	<i>131</i>
<i>5.3. Атомно-силовая микроскопия.....</i>	<i>132</i>
<i>5.4. Масс-спектрометрия.....</i>	<i>132</i>
<i>5.5. Резонансные методы анализа.....</i>	<i>138</i>
5.5.1. Электронный парамагнитный резонанс.....	138
5.5.2. Спектрометрия магнитного резонанса.....	145
5.5.3. $\gamma$ -резонансная спектрометрия (эффект Мессбауэра) .....	161
5.5.4. Комбинационное рассеяние света .....	167
<i>5.6. Дифракционные методы анализа структур .....</i>	<i>174</i>
5.6.1. Основы теории дифракции рентгеновских лучей .....	178
<i>Литература.....</i>	<i>211</i>
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ.....	213
СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ .....	214