

ГИДРОДИНАМИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ 12S-ОЛИГОМЕРА БЕЛКА ТЕЛА ВКЛЮЧЕНИЯ ВИРУСА ЯДЕРНОГО ПОЛИЭДРОЗА ТУТОВОГО ШЕЛКОПРЯДА *BOMBYX MORI* И МОДЕЛЬ ЕГО СТРУКТУРЫ В РАСТВОРЕ

В. В. Лыло, С. Б. Серебряный

Введение. Тела включения (ТВ), образующиеся в ядрах клеток насекомых при заражении их вирусами ядерного полиэдрога (ВЯП) или гранулеза представляют собой кристаллические белковые структуры (полиэдры и гранулы соответственно) с включенными в них вирусами. Матричный белок ТВ ВЯП назван полиэдрином [1]. В ряде работ [2—12] проводили электронно-микроскопические исследования кристаллической решетки полиэдров, а некоторые авторы предлагали различные модели ее организации. Так, например, Бергольд [5] предположил, что это кубическая решетка, образованная сферическими молекулами полиэдрина, причем каждая молекула имеет шесть точек соприкосновения с соседними молекулами. Хьюз [11] получил электронно-микроскопические изображения с разрешением большим, чем у вышеупомянутых авторов, и показал, что белковые макромолекулы в узлах кристаллической решетки полиэдров находятся в виде нерегулярной массы вещества, не контактируют друг с другом и разделены пространством, большим диаметра молекулы.

Как известно [13], полиэдры растворяются только при величине рН не ниже 10,5 или в концентрированных растворах уксусной либо муравьиной кислот. При рН 10,5 кристаллы диссоциируют на молекулы матричного белка [13], представляющие собой олигомер с коэффициентом седиментации 11—13S [10, 13—22] и молекулярной массой $(27—38) \cdot 10^4$ [13—15]. Предполагают, что он состоит из 8 [20] или 12 [10, 13, 14, 21] идентичных мономеров с молекулярными массами 26000—31000 [19—26]. Данные по молекулярной массе мономера долгое время были противоречивыми, так как не учитывалось действие щелочной протеазы, обнаруженной в ТВ [24, 27, 28], которая специфически расщепляет полиэдрин на несколько крупных фрагментов. Такой частично расщепленный белок получается из полиэдров, выделенных из гусениц *B. mori*. Нерасщепленный белок можно получить из куколок *B. mori* [27] или подавляя протеолитическую активность [24]. Для мономера полиэдрина ВЯП *B. mori* ранее была установлена первичная структура [29] и найдены константы седиментации и диффузии [22].

В настоящей работе определены молекулярная масса, гидродинамические характеристики (константы седиментации и диффузии) олигомера, а также фрикционные отношения олигомера и мономера, на основании которых делается предположение об их возможной конфигурации в растворе.

Материалы и методы. Полиэдры ВЯП, выделенные из куколок тутового шелкопряда *B. mori*, инфицированных ВЯП, и не содержащие щелочной протеазы ТВ, были предоставлены Э. А. Козловым (Ин-т молекуляр. биологии и генетики АН УССР).

Раствор полиэдрина (олигомер) получали по методике, предложенной авторами ранее [30].

Плотности и вязкости используемых растворов вычисляли из таблиц, приведенных в [31].

Парциальный удельный объем белка \bar{v}_{20} рассчитывали по [32], исходя из его известного [29] аминокислотного состава.

Аналитическое ультрацентрифугирование. Скорость седиментации измеряли на аналитической ультрацентрифуге МОМ-31706 (ВНР) при 20 °С, 50000 об/мин с регистрацией ширин- и ультрафиолетовой оптикой.

Равновесное ультрацентрифугирование выполняли в межфакультет. проблем. лаб. молекуляр. биологии и биоорг. химии им. А. Н. Белозерского, МГУ, на аналитической ультрацентрифуге «Spinco Model E» («Beckman», США) с регистрацией фотоэлектрической ультрафиолетовой оптикой при 20 °С, 7200 об/мин, 25 ч, в 12-миллиметровой двухсекторной ячейке [33]. Начальная оптическая плотность раствора A_{280} равна 0,23—0,25 опт. ед., высота столба раствора — 0,25 см. Гомогенность белка 97—98 %.

Диффузию измеряли на поляризационном диффузиометре Цветкова [34] при 20 °С в секторе биофизики Ин-та физиологии АН ГССР. Концентрация белка 0,4—0,6 мг/мл.

Определение констант седиментации и диффузии. Коэффициент седиментации $s_{20, \text{буф}}$ вычисляли по данным скоростного ультрацентрифугирования стандартным методом [35]. Для получения константы седиментации $s^{\circ}_{20, \text{в}} \equiv s^{\circ}$ измерения проводили при нескольких концентрациях белка (0,4; 0,6 и 0,8 мг/мл), экстраполировали к бесконечному разбавлению и вносили поправку на вязкость и плотность растворителя [35].

Коэффициент диффузии $D_{20, \text{буф}}$ вычисляли по методу «максимальных ординат» [35] из полученных на диффузиометре интерференционных кривых распределения градиента показателя преломления раствора полиэдрина и также приводили к стандартным условиям для получения константы диффузии $D^{\circ}_{20, \text{в}} \equiv D^{\circ}$ [35].

Молекулярную массу (M) вычисляли на ЭВМ по результатам седиментационного равновесия, как описано в работе [36], или из уравнения Сведберга [35] по данным седиментации — диффузии.

Фрикционное отношение (f/f_0) — это отношение фактического коэффициента трения исследуемой белковой молекулы к коэффициенту трения гипотетической несольватированной сферической частицы, имеющей тот же объем. Оно зависит от двух факторов: асимметрии и сольватации [37].

Коэффициент трения определяли из экспериментальных данных по одной из формул:

$$f = \frac{M(1 - \bar{v}_2 \rho_1)}{s^{\circ} N} \equiv \frac{RT}{D^{\circ} N}, \quad (1)$$

где \bar{v}_2 — парциальный удельный объем исследуемых белковых молекул; ρ_1 — плотность растворителя, N — число Авогадро; T — абсолютная температура; R — универсальная газовая постоянная.

Величину f_0 определяли по уравнению Стокса:

$$f_0 = 6\pi\eta_1 R_e, \quad (2)$$

где η_1 — вязкость растворителя; R_e — радиус несольватированной сферической частицы.

$$R_e = \left[\frac{3M}{4\pi N} \bar{v}_2 \right]^{1/3}. \quad (3)$$

При сольватации эффективный размер макромолекул возрастает и равен [37]

$$R_{es} = \left[\frac{3M}{4\pi N} (\bar{v}_2 + \delta \bar{v}_1) \right]^{1/3}, \quad (4)$$

где δ — сольватация белковой молекулы, равная массе в граммах растворителя с парциальным удельным объемом \bar{v}_1 , сольватирующего 1 г чистого растворенного вещества.

Для фактического коэффициента трения можно записать [37]:

$$f = K_a 6\pi\eta_1 R_{es}, \quad (5)$$

где K_a — коэффициент асимметрии, характеризующий отклонение формы реальной молекулы от сферической.

Объединяя уравнения (2)—(5), получаем:

$$f/f_0 = K_a [1 + \delta \bar{v}_1 / \bar{v}_2]^{1/3}. \quad (6)$$

Общую сольватацию белка в воде (гидратацию) δ находили, исходя из его известного [29] аминокислотного состава по формуле [38]

$$\delta = (M_{\text{H}_2\text{O}}/M_{\text{белка}}) \sum_i H_i M_i, \quad (7)$$

где H_i — гидратация i аминокислоты.

Расчет параметра асимметрии K_a проводили по следующей схеме: вычисляли f по формуле (1); f_0 — по формулам (2), (3); δ — по формуле (7). Полученные значения подставляли в (6) и находили K_a .

Величину асимметрии эквивалентного эллипсоида вращения, которым аппроксимируется форма растворенных белковых молекул, выражают через отношение полуосей a/b (аксиальное отношение), определяемое из таблиц функций Перрена [39] в зависимости от полученных K_a .

Результаты. Парциальный удельный объем и гидратация полиэдрина ВЯП *B. mori*, вычисленные исходя из его аминокислотного состава, равны при 20 °С соответственно 0,738 см³/г и 0,41 г воды на 1 г белка.

Сольватация и (или) асимметрия молекул полиэдрина ВЯП тутового шелкопряда B. mori рассчитанные по коэффициентам трения

The solvation and (or) the asymmetry of the VNP of silkworm B. mori polyhedrin molecules, calculated from values of the friction coefficients

Тип белка	Молекулярная масса	Максимальная сольватация, $K_a=1$		Максимальная асимметрия, $\delta=0$, $K_a=f/f_0$		
		δ , г/г	R_{es} , нм	K_a	a/b	R_e , нм
Мономер	29000	4,77	4,0	1,95	19	2,0
Олигомер	333000	1,29	6,4	1,40	8	4,6

Тип белка	Молекулярная масса	$\delta=0,41$, г/г			$\delta=1$, г/г		
		K_a	a/b	R_{es} , нм	K_a	a/b	R_{es} , нм
Мономер	29000	1,69	13	2,3	1,47	9	2,7
Олигомер	333000	1,21	4,5	5,3	1,05	2	6,1

Константа седиментации. Олигомер матричного белка полиэдров седиментирует в натрий-карбонатном буфере, рН 10,5, с коэффициентом седиментации $s_{20,буф}^0=11,25S$. После приведения к нормальным условиям получаем константу седиментации $s_{20,w}^0=(11,9\pm 0,2)S$.

Для мономера было получено [22] $s_{20,w}^0=1,6S$.

Константа диффузии. Коэффициент диффузии олигомера полиэдрина получился равным $D_{20,буф}^0=3,1\cdot 10^{-7}$ см²/с. Приведение к нормальным условиям дает $D_{20,w}^0=(3,2\pm 0,1)\cdot 10^{-7}$ см²/с.

Для мономера было получено [22] $D_{20,буф}^0=4,5\cdot 10^{-7}$ см²/с, откуда получаем $D_{20,w}^0=4,6\cdot 10^{-7}$ см²/с.

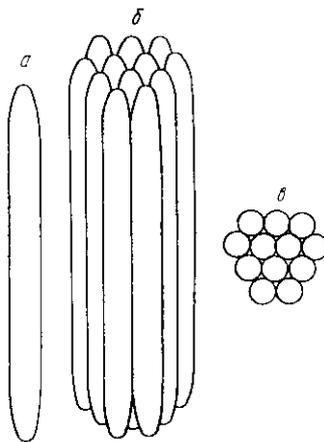
Молекулярная масса олигомера, вычисленная по результатам седиментационного равновесия, равна 333000 ± 7000 , а подсчитанная по уравнению Сведберга — 344000 ± 11000 . Молекулярная масса мономера (28576) рассчитана по аминокислотному составу.

Фрикционные и аксиальные отношения приведены в таблице, причем величина a/b относится к вытянутому эллипсоиду вращения.

Обсуждение результатов. В настоящей работе молекулярная масса олигомера полиэдрина ВЯП *B. mori*, полученная двумя методами: седиментационного равновесия (333000) и седиментации — диффузии (344000), падает в пределе величин, полученных для различных ВЯП [13—15]. Поскольку метод седиментационного равновесия является одним из самых точных способов определения молекулярной массы белков, то во всех последующих расчетах мы брали величину мо-

лекулярной массы, полученную именно этим методом. Для олигомера полиэдрина были найдены константы седиментации и диффузии в отличие от работ других авторов, где даются коэффициенты, не приведенные к стандартным условиям. К тому же эти авторы работали с недостаточно гомогенным и очищенным белком [30]. Найденное нами фрикционное отношение $f/f_0=1,4$ для олигомера хорошо совпадает с величиной 1,42, предложенной Бергольдом [3], тогда как для мономера величина $f/f_0=1,92$ сильно отличается от полученного им значения 3,09. Это объясняется отсутствием в то время сведений о протеазе ТВ и проведением измерений на расщепленном белке. Кроме того, Бергольд не учитывал сольватации белка.

Для объяснения гидродинамических свойств биополимеров обычно принимают упрощенную модель гидратации, где допускается, что некоторая неопределенность самого понятия гидратации, а также непол-



Гипотетическая модель молекулярной организации полиэдрина ВЯП *B. mori*: *a* — мономер; *б* — олигомер; *б* — олигомер, вид сверху

Hypothetical model of the molecular organization of the VNP *B. mori* polyhedrin: *a* — monomer; *б* — oligomer; *б* — oligomer, top view

нота информации как о свойствах, так и количестве связанной воды не имеют существенного значения [39]. В данной работе гидратацию рассчитывали по полуэмпирическому методу Кунтца [38], исходя из известного [29] аминокислотного состава белка. Хотя при сравнении с другими экспериментальными методами определения гидратации разброс величин достигает иногда 50% [39], это не существенно для полуколичественного определения степени асимметрии молекулы, так как величина коэффициента асимметрии в уравнении (6) зависит от корня кубического из гидратации, т. е. зависимость сравнительно слабая. Агрегация субъединиц сама по себе, по данным Кунтца, может привести к незначительному (<10%) уменьшению в связывании воды. По нашим расчетам, гидратация полиэдрина равна 0,41 г воды на 1 г белка, что хорошо совпадает со средним значением гидратации для большинства белков (0,3—0,4 г/г) [39].

Из полученных с учетом рассчитанной гидратации значений коэффициента асимметрии для мономера и олигомера полиэдрина были определены отношения полуосей вытянутого эллипсоида вращения, которым аппроксимировались полимерные молекулы белка. Были найдены также предельные значения гидратации и асимметрии (см. таблицу). В первом случае предполагалось, что молекула является сферой, а все избыточное трение возникает за счет гидратации, а во втором — что частица негидратирована. Хотя, вероятнее всего, реальная белковая молекула не может ни быть полностью лишенной гидратной оболочки, ни представлять собой правильную сферу. Для мономера максимальное отношение полуосей получилось равным 19, а с учетом гидратации — 13. Для олигомера максимальное отношение $a/b=8$, а для гидратированной молекулы $a/b=4,5$. Максимально возможное значение гидратации как для мономера, так и для олигомера получилось неоправданно высоким, так как, по утверждению Тенфорда [37], максимальная сольватация белка никогда не превышает 1 г растворителя на 1 г белка. Поэтому мы оценили асимметрию мономера и олигомера при максимально возможной сольватации белка. Полученные значения отношения полуосей равны соответственно 9 и 2. Из всех этих расчетов видно, что даже в самом грубом приближении мономер полиэдрина ВЯП *B. mori* не является чисто глобулярным белком, а представляет

собой достаточно вытянутую палочку. Олигомер также не является симметричной частицей, как утверждается в работах [3, 5, 10, 11], а имеет эллипсоидальную форму.

По полученной в данной работе молекулярной массе олигомера полиэдрина и по молекулярной массе его мономера, вычисленной ранее, находим, что число субъединиц мономера, входящих в молекулу олигомера, равно 11—12, что согласуется с данными многих авторов [10, 13, 14, 21]. Возникает вопрос о том, каким образом 12 молекул мономера укладываются в одну молекулу олигомера. Самым простым способом, как можно предположить, является способ, аналогичный укладке 11 протофибрилл кератина в микрофибриллу, когда две цилиндрические частицы расположены в центре, а девять — в круговую на периферии [40]. В нашем случае можно представить три частицы в центре в окружении девяти частиц, как показано на рисунке. Интересно заметить, что при такой укладке мономера с отношением полуосей $a/b=13$ получаем для олигомера $a/b=3$, что не противоречит полученному нами значению. Если предположить, что такие вытянутые олигомеры могут слипаться концами, образуя димеры, тримеры и т. д., то становится понятным происхождение нитчатых белковых образований, участвующих в формировании кристаллов полиэдров, что было показано несколькими авторами [9, 12] при электронно-микроскопических исследованиях ультратонких срезов клеток насекомых, зараженных ВЯП. Вопрос о способе укладки таких асимметричных олигомерных нитей в кристалл остается пока открытым.

HYDRODYNAMIC CHARACTERISTICS OF THE 12S-OLIGOMER OF THE PROTEIN OF INCLUSION BODIES OF A NUCLEAR POLYHEDROSIS VIRUS OF THE SILKWORM (*BOMBYX MORI*)

V. V. Lylo, S. B. Serebryani

Institute of Molecular Biology and Genetics,
Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, Kiev
Department of Bioorganic Chemistry, Institute of Organic Chemistry,
Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, Kiev

S u m m a r y

The molecular weight of the polyhedral protein was obtained by two techniques: sedimentation equilibrium ($M=333000$ Da) and sedimentation-diffusion ($M=344000$ Da). Its hydrodynamic characteristics (sedimentation constant $s_{20,w}^{0}=11.9$ S and diffusion constant $D_{20,w}^{0}=3.2 \cdot 10^{-7}$ cm²/s) were determined as well. Frictional and axial ratios of protein molecules approximated by ellipsoids of revolution were calculated by the data obtained earlier for the monomer and in this work for the oligomer. Taking account of the protein partial solvation the monomer has a semiaxis ratio of 13 and the oligomer has also an asymmetrical shape with a semiaxis ratio of 4.5. The model of 12 monomer molecules packing in one oligomer molecule, similar to a keratin model, is suggested.

1. Summers M. D., Egava K. Physical and chemical properties of *Trichoplusia ni* granulosis virus granulin // J. Virol.—1973.—12, N 5.—P. 1092—1103.
2. The macromolecular paracrystalline lattice of insect viral polyhedral bodies demonstrated in ultrathin sections examined in the electron microscope / C. Morgan, G. H. Bergold, D. H. Moore, H. M. Rose // J. Biophys. and Biochem. Cytol.—1955.—1, N 3.—P. 187—190.
3. Hall C. E. Measurement of globular protein molecules by electron microscopy // Ibid.—1960.—7, N 4.—P. 613—618.
4. Bergold G. H. Fine structure of some insect viruses // J. Insect Pathol.—1963.—5, N 1.—P. 111—128.
5. Bergold G. H. The molecular structure of some insect virus inclusion bodies // J. Ultrastruct. Res.—1963.—8, N 2.—P. 360.—378.
6. Arnott H. J., Smith K. M. An ultrastructural study of the development of a granulosis virus in the cells of the moth *Plodia interpunctella* (Hbn) // Ibid.—1968.—21, N 3—4.—P. 251—268.
7. Engström A., Kilkson R. Molecular organization in the polyhedra of *Porthetria dispar* nuclear-polyhedrosis // Exp. Cell. Res.—1968.—53, N 1.—P. 305—310.

8. Engström A. The arrangement of the protein molecules in nuclear-polyhedrosis inclusion // Biochem. Exp. Biol.—1974.—11, N 1.—P. 7—13.
9. Summers M. D., Arnott H. J. Ultrastructural studies on inclusion formation and virus occlusion in nuclear polyhedrosis and granulosis virus-infected cells of *Trichoplusia ni* (Hübner) // J. Ultrastruct. Res.—1969.—28, N 3.—P. 462—480.
10. Harrap K. A. The structure of nuclear polyhedrosis viruses. 1. The inclusion body // Virology.—1972.—50, N 1.—P. 114—123.
11. Hughes K. M. The macromolecular lattices of polyhedra // J. Invertebr. Pathol.—1978.—31, N 2.—P. 217—224.
12. Chung K. L., Brown M., Faulkner P. Studies on the morphogenesis of polyhedral inclusion bodies of a baculovirus *Autographa californica* NPV // J. Gen. Virol.—1980.—46, N 2.—P. 335—347.
13. Bergold G. H. Die Isolierung des Poliedervirus und die Natur der Polieder // Z. Naturforsch.—1947.—2b—S. 122—143.
14. Bergold G. H. Biochemistry of insect viruses // The viruses. Biochemical, biological and biophysical properties / Eds F. M. Burnet, W. M. Stanley.—New York: Acad. press, 1959.—P. 505—523.
15. Bergold G. H. The nature of nuclear polyhedrosis viruses // Insect pathology / Ed. E. A. Steinhaus.—New York: Acad. press, 1963.—Vol. 1.—P. 413—456.
16. Очистка полиэдренного белка вируса ядерного полиэдроза тутового шелкопряда и исследование процессов его ассоциации—диссоциации в растворах / Э. А. Козлов, В. М. Согуляева, Т. Л. Левитина и др. // Биохимия.—1969.—34, № 4.—С. 679—685.
17. Scott H. A., Young J. A. Isolation and some properties of components of nuclear polyhedra from the cabbage looper *Trichoplusia ni* // J. Invertebr. Pathol.—1971.—18, N 2.—P. 177—182.
18. Longworth J. F., Robertson J. S., Payne C. C. The purification and properties of inclusion body protein of the granulosis virus of *Pieris brassicae* // Ibid.—1972.—19, N 1.—P. 42—50.
19. Eppstein D. A., Thoma J. A. Characterization and serology of the matrix protein from a nuclear polyhedrosis virus of *Trichoplusia ni* before and after degradation by an endogenous proteinase // Biochem. J.—1977.—167, N 2.—P. 321—332.
20. Rohrmann G. F. Characterization of N-polyhedrin of two baculovirus strains pathogenic for *Orgyia pseudotsugata* // Biochemistry.—1977.—16, N 8.—P. 1631—1634.
21. Scharnhorst D. W., Weaver R. F. Structural analysis of the matrix protein from the nuclear polyhedrosis virus of *Heliothis zea* // Virology.—1980.—102, N 2.—P. 468—472.
22. Вторичная структура и процессы ассоциации—диссоциации в растворах белка тел включений вируса ядерного полиэдроза тутового шелкопряда *Bombyx mori* / Э. А. Козлов, В. В. Лыло, В. К. Кибирев, С. Б. Серебряный // Молекуляр. биология.—1981.—Вып. 29.—С. 42—48.
23. Comparative chemical studies of the nuclear polyhedrosis virus of *Bombyx mori* and *Galleria mellonella* / E. A. Kozlov, T. L. Levitina, N. M. Sidorova et al. // J. Invertebr. Pathol.—1975.—25, N 1.—P. 103—107.
24. Summers M. D., Smith G. E. *Trichoplusia ni* granulosis virus granulin: a phenol-soluble, phosphorylated protein // J. Virol.—1975.—16, N 5.—P. 1108—1116.
25. Cibulsky R. J., Harper J. D., Guolauskas T. T. Biochemical comparison of polyhedral protein from the nuclear polyhedrosis viruses infecting *Plusia larva* (Lepidoptera, Noctuidae) // J. Invertebr. Pathol.—1977.—29, N 2.—P. 182—191.
26. Сравнительные биохимические исследования полиэдренных белков бакуловирусов / Э. А. Козлов, Т. Л. Левитина, Н. М. Гусак и др. // Биохимия.—1978.—43, № 12.—С. 2189—2195.
27. Kozlov E. A., Sidorova N. M., Serebryani S. B. Proteolytic cleavage of polyhedral protein during dissolution of inclusion bodies of the nuclear-polyhedrosis virus of *Bombyx mori* and *Galleria mellonella* under alkaline conditions // J. Invertebr. Pathol.—1975.—25, N 1.—P. 97—101.
28. Eppstein D. A., Thoma J. A. Alkaline protease associated with the matrix protein of a virus infecting the cabbage looper // Biochem. and Biophys. Res. Commun.—1975.—62, N 2.—P. 478—484.
29. Сравнение аминокислотной последовательности белков тел включения вирусов ядерного полиэдроза тутового, непарного шелкопряда и большой вошковой моли / Э. А. Козлов, Т. Л. Левитина, Н. М. Гусак и др. // Биоорг. химия.—1981.—7, № 7.—С. 1008—1015.
30. Лыло В. В., Серебряный С. Б. Получение очищенного 11S-олигомера белка тел включения вируса ядерного полиэдроза тутового шелкопряда *Bombyx mori* // Биохимия.—1986.—56, № 1.—С. 45—50.
31. Elias H. G. Ultrazentrifugen-methoden.—München: Beckman Instruments GmbH, 1961.—232 S.
32. Cohn E. J., Edsall J. T. Proteins, amino acids and peptides.—New York: Reinhold publ. co., 1943.—372 p.
33. Черняк В. Я. Исследование биополимеров на аналитической ультрацентрифуге с фотоэлектрической сканирующей абсорбционной оптической системой // Физ.-хим. методы молекуляр. биологии / Под ред. И. В. Березина.—М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978.—С. 65—95.

(Окончание см. на с. 150.)

- одного из уровней пространственной организации ДНК в геноме про- и эукариотических организмов // Там же.— № 10.— С. 1123—1128.
19. *Zovetti M. A., Helinski R.* Relaxation complexes of plasmid DNA and protein. II. Characterization of the proteins associated with the unrelaxed and relaxed complexes of plasmid *ColE1* // *J. Biol. Chem.*— 1975.— 250, N 22.— P. 8790—8795.
 20. *Гаузе Г. Г.* Митохондриальная ДНК.— М.: Наука, 1977.— 288 с.
 21. *Обратная* транскриптаза из печени крыс: происхождение и вероятные функции / В. П. Томсон, Г. Б. Пыринова, Н. П. Корохов и др. // Докл. АН СССР.— 1983.— 272, № 6.— С. 1498—1501.
 22. *Тульчинский Е. М., Григорян М. С., Луконицин Е. М.* Экстрахромосомные кольцевые молекулы ДНК, содержащие гены интраистральных А-частиц // Структура и функция генома: Тез. IV симпозиум СССР — ФРГ.— Ленинград, 1985.— С. 1—39.
 23. *Vid H. M., Kelly D. G.* An electron microscope study of partially lysed baculovirus nucleocapsids: intranucleocapsid packaging of viral DNA // *J. Ultrastruct. Res.*— 1980.— 73, N 3.— P. 361—368.

Ин-т цитологии и генетики
Сиб. отд-ния АН СССР, Новосибирск

Получено 03.09.86

(Окончание. Начало см. на с. 139—144.)

34. *Цветков В. М., Эскин В. Е., Френкель С. Я.* Структура макромолекул в растворах.— М.: Наука, 1964.— 719 с.
35. *Боуэн Т.* Введение в ультрацентрифугирование.— М.: Мир, 1973.— 248 с.
36. *Chernyak V. Ya., Magretova N. N.* An «all-speed» autocalibration method for sedimentation equilibrium in dilute homogeneous and multicomponent solutions. 1. Theory, a computational scheme and verification by computer-simulated experiments // *Anal. Biochem.*— 1982.— 123, N 2.— P. 101—109.
37. *Тенфорд Ч.* Физическая химия полимеров.— М.: Химия, 1965.— 625 с.
38. *Kuntz I. D.* Hydration of macromolecules. 3. Hydration of polypeptides // *J. Amer. Chem. Soc.*— 1971.— 93, N 2.— P. 514—516.
39. *Кантор Ч., Шиммель П.* Биофизическая химия.— М.: Мир, 1984.— Т. 2.— 315 с.
40. *The chemistry of keratins* / W. G. Grewther, R. D. Fraser, F. G. Lennox, M. Lindley // *Adv. in protein chem.* / Eds C. B. Anfinsen et al.— New York: Acad. press, 1965.— Vol. 20.— P. 191—346.

Ин-т молекуляр. биологии и генетики АН УССР, Киев
Отд-ние биоорг. химии Ин-та орг. химии АН УССР, Киев

Получено 30.06.86