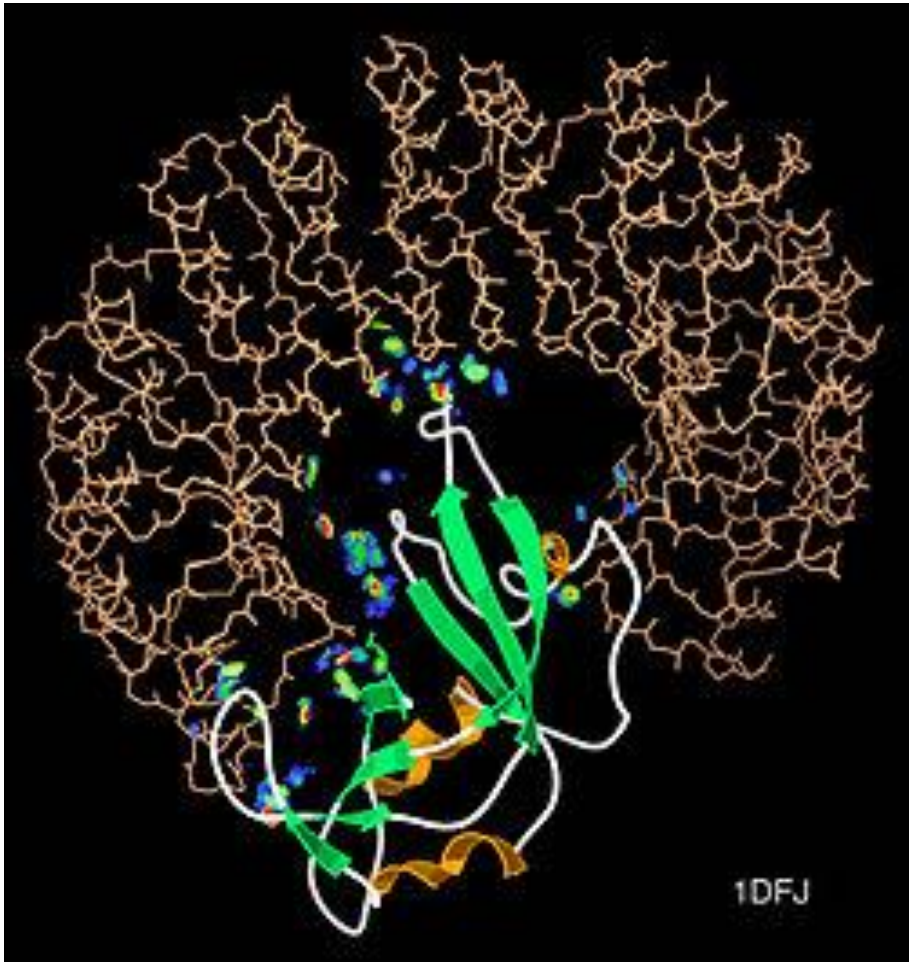
Лекция 13. Надмолекулярные структуры

Белок-белковые взаимодействия. Особенности строения и функционирования олигомерных белков. Комплексы белков с природными олигоаминами и синтетическими полиэлектролитами. Липопротеины. Строение, свойства и функции клеточных мембран. Жидко-мозаичное строение мембран. Надмолекулярные структуры внеклеточного матрикса. Протеогликаны и гликопротеины Липополисахариды. Взаимодействие белков и нуклеиновых кислот. Нуклеопротеидные комплексы: хромосомы, рибосомы, вирусы.

Белок-белковые взаимодействия — связи, установленные между двумя или более белками в результате биохимических событий и/или электростатических взаимодействий.

Белки — это важные макромолекулы как для внутриклеточных, так и для внешних процессов. Белки редко действуют в одиночку, различные жизненно важные процессы внутри клетки выполняются с помощью молекулярных машин, построенных из большого количества белков, которые организуются в результате белок-белковых взаимодействий. Эти взаимодействия составляют основу интерактома (полный набор взаимодействий в отдельной клетке) любой живой клетки, и неудивительно, что нарушения белок-белковых взаимодействий приводят ко многим заболеваниям, таким как болезнь Крейтцфельдта — Якоба, болезнь Альцгеймера и рак.

Белок-белковые взаимодействия изучаются со стороны биохимии, квантовой химии, молекулярной динамики, передачи сигналов в клетке. Полученная информация позволяет создавать обширные сети белковых взаимодействий, похожих на метаболические или генетические/эпигенетические связи. Это расширяет текущие знания о биохимических каскадах и патогенезе заболеваний, а также открывает новые возможности для терапии.



Подковообразный ингибитор рибонуклеазы (показана каркасная модель) формирует белок-белковое взаимодействие с рибонуклеазой. Контакты между двумя белками показаны цветными пятнами.

Примеры белок-белковых взаимодействий.

Передача сигналов. Активность в клетке может регулироваться внеклеточными сигналами. Передача сигналов в клетке зависит от взаимодействий между различными белковыми молекулами. Этот процесс, также называемый передачей сигнала в клетке, играет важную роль во многих биологических процессах, в частности, в патогенезе болезней.

Транспорт через мембрану. Белок может нести другой белок (к примеру, из цитоплазмы в ядро и наоборот, как в случае нуклеопор).

Клеточный метаболизм. Во многих реакциях биосинтеза ферменты взаимодействуют друг с другом.

Мышечные сокращения. Физиология мышечных сокращений включает несколько взаимодействий. Миозиновые филаменты действуют как молекулярные двигатели, связываясь с актином и вызывая скольжение филаментов.

Типы белок-белковых взаимодействий.

Комплексы белков могут образовывать гомо- и гетероолигомеры. Распространены комплексы фермент-ингибитор и антитело-антиген. Взаимодействия могут быть классифицированы как стабильные, временные или по типу химических связей между белками.

Гомо- и гетероолигомеры: гомоолигомеры — макромолекулярные комплексы, состоящие только из одного типа белковых субъединиц. В ходе сборки белковые субъединицы формируются за счет образования нековалентных связей в четвертичной структуре белка. Разборка гомоолигомеров зачастую требует денатурации. Некоторые ферменты, транспортные белки, факторы транскрипции выполняют свою функцию будучи гомоолигомерами.

Отдельные субъединицы взаимодействуют как **гетероолигомеры**, они необходимы для управления некоторыми клеточными функциями. Их важность наиболее наглядно видна в клеточных сигнальных путях, когда взаимодействия возможны только через структурные домены в протеинах.

Постоянные и временные взаимодействия: постоянные связи находятся в белках, которые долго взаимодействуют, образуя постоянные комплексы субъединиц, могут имеют структурные или функциональные связи. Они обычно присутствуют в гомоолигомерах (например, цитохром с) и в некоторых гетероолигомерах как субъединицы АТРазы. С другой стороны, белки могут взаимодействовать на коротком промежутке времени и в обратимой манере с другими белками в определённых контекстах в клетке, например: тип клетки, фаза деления, внешние факторы, и другие. Это свойственно большинству белков, участвующих в биохимических каскадах.

<u>Справка:</u> Цитохром С - небольшой гем-содержащий белок, относится к классу цитохромов, содержит в структуре гем типа *c*. Выполняет в клетке две функции. С одной стороны, он является одноэлектронным переносчиком, свободно связанным с внутренней мембраной митохондрий, и необходимым компонентом дыхательной цепи. Он способен окисляться и восстанавливаться, но не связывает при этом кислород. С другой стороны, при определённых условиях он может отсоединяться от мембраны, переходить в раствор в межмембранном пространстве и активировать **апоптоз** (регулируемый процесс программируемой клеточной гибели, в результате которого клетка распадается на отдельные апоптотические тельца, ограниченные плазматической мембраной). Такая двойственность связана со специфичными свойствами молекулы цитохрома *c*.

Такие взаимодействия называют временными, например, некоторые белки с SH_2-доменами пристыковываются к другим белкам, только когда их тирозиновые остатки фосфорилированы.

Ковалентные и нековалентные взаимодействия:

ковалентные связи — наиболее прочные и образуются в случае обмена электронами (например, дисульфидные связи). Хотя эти связи относительно редки при белок-белковых взаимодействиях, они являются определяющими в некоторых посттрансляционных модификациях, как, например, убиквитирование и навешивание SUMO белков (**SUMO — это маленький белок, главный участник посттрансляционной модификации (под названием *сумоилирование*) разных белков в клетке от дрожжей до человека. Процесс сумоилирования является необходимым для регуляции широкого спектра клеточных процессов, включая экспрессию генов, клеточный цикл, локализацию белков и состояние хроматина)**. Нековалентные связи обычно образуются во временных взаимодействиях за счет комбинаций слабых связей: водородных, ионных, ван-дер-ваальсовых или гидрофобных.

<u>Справка</u>: **убиквити́н** (от англ. *ubiquitous* — *вездесущий*) — небольшой (8.5 кДа) консервативный белок эукариот, участвующий в регуляции процессов внутриклеточной деградации других белков, а также их функций. Он присутствует почти во всех тканях многоклеточных эукариот, а также у одноклеточных эукариотических организмов.

Убиквитинирование — это посттрансляционное присоединение ферментами убиквитинлигазами одного или нескольких мономеров убиквитина с помощью ковалентной связи к боковым аминогруппам белка-мишени. Присоединение убиквитина может оказывать различное воздействие на белки-мишени: оно влияет на внутриклеточную локализацию, оказывает воздействие на их активность, способствует или препятствует белок-белковым взаимодействиям

Справка: для многих белков, принимающих участие в передаче сигналов, характерно присутствие т.н. **SH2** и **SH3**-доменов в составе аминокислотной последовательности.

Оба домена проявляют высокое сродство к определенным аминокислотным мотивам. Так, для SH2 характерно распознавание и связывание с последовательностями, содержащими фосфотирозин (Koch C.A. ea, 1989 ; Anderson D. ea, 1990 ; Ellis C. ea, 1990).

Нахождение в белке двух расположенных рядом SH2-доменов, вероятнее всего, повышает его сродство к своей "половине", содержащей фосфорилированный тирозин в определенном контексте.

Подобные взаимодействия осуществляються и внутримолекулярно [Weng Z. ea, 1994]. В конечном счете это приводит к изменению активности взаимодействующих молекул. В частности, определенные изоформы фосфолипазы С содержат SH2-домен и является субстратом для тирозинового фосфорилирования рецептором PDGF и рецептором EGF [Weng Z. ea, 1994 , Nishibe S. ea, 1990]. Этим способом PLC и, как следствие, PKC активируются без участия GTP-связывающих белков.

Домен SH3 связывается с короткими (10 аминокислотных остатка) консервативными последовательностями, богатыми пролином (Ren R. ea, 1993).

Таким образом, из вышеописанного следует, что биологическая функция мотивов SH2 и SH3 - направлять белок-белковые взаимодействия (Johnston C. ea, 1990).

Особенности строения и функционирования олигомерных (т.е. состоят из нескольких пептидных цепей, называемых <u>протомерами</u>) белков на примере гемсодержащего белка – гемоглобина:

1.Олигомерные белки могут содержать разное количество протомеров (например, димеры, тетра-меры, гексамеры и т. д.).

2.В состав олигомерных белков могут входить одинаковые или разные протомеры, например го-модимеры - белки содержащие 2 одинаковых протомера, гетеродимеры - белки, содержащие 2 разных протомера.

3. Различные по структуре протомеры могут связывать разные лиганды.

4. Взаимодействие одного протомера со специфическим лигандом вызывает конформационные изменения всего олигомерного белка и изменяет сродство других протомеров к лигандам. Это явление носит название **кооперативных изменений конформации протомеров.**

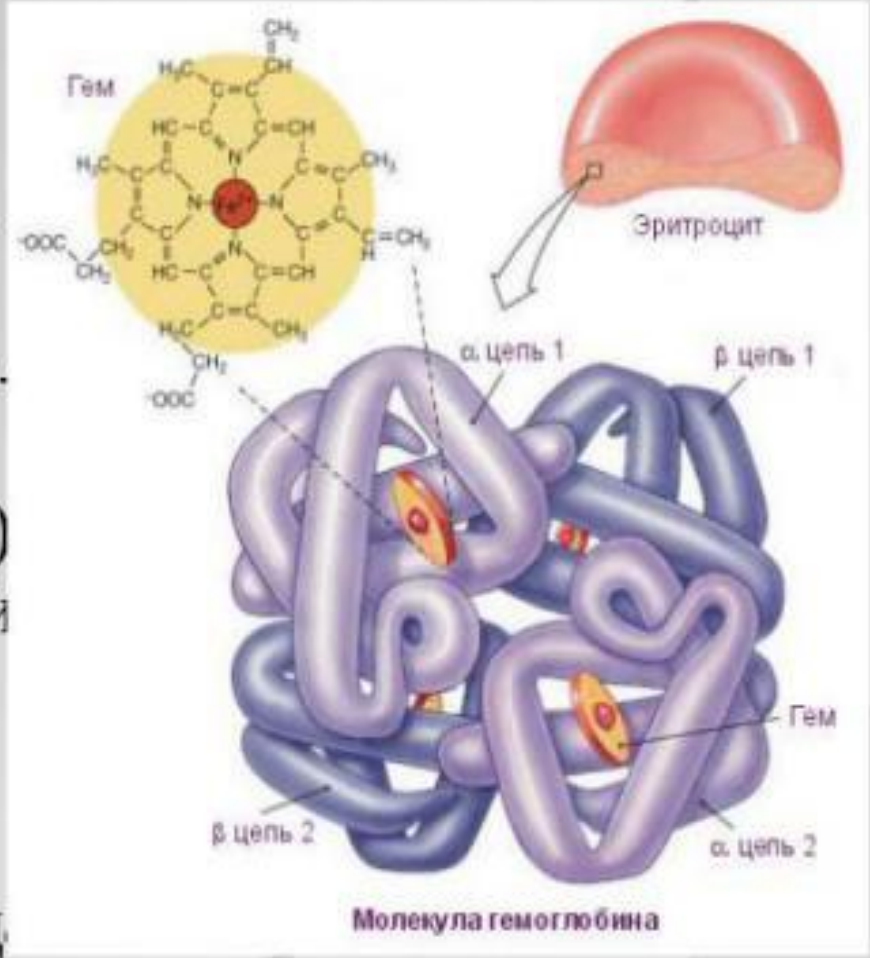
5. У олигомерных белков появляется новое по сравнению с одноцепочечными белками свойство — способность к аллостерической регуляции их функций.

Гемоглобин — олигомерный белок, функция которого регулируется различными лигандами.

1.Гемоглобин (НЬ) — сложный олигомерный белок, содержащийся в эритроцитах. Он состоит из 4 протомеров, соединенных нековалентными связями.
2.НЬ — белок, родственный миоглобину. Вторичная и третичная структуры миоглобина и протомеров НЬ очень сходны, несмотря на то что в первичной структуре полипептидных цепей идентичны только 24 аминокислотных остатка (каждый протомер содержит 8 ос-спиралей, обозначаемых буквами от А до Н). Следовательно, белки, значительно различающиеся по аминокислотной последовательности, могут приобретать сходные пространственные структуры.
3. Каждый протомер НЬ в белке связан с небелковой частью — гемом и 3 другими протомерами.
4.Соединение белковой части НЬ с гемом аналогично таковому у миоглобина: гидрофобные части гема окружены гидрофобными радикалами аминокислот, за исключением Гис F8 и Гис Е7, которые расположены по обе стороны от плоскости гема и играют важную роль в связывании гемоглобина с $\mathbf{0_2}$.

Структура белковой молекулы

- Наиболее изученным белком, имеющим четвертичную структуру, является ***гемоглобин.***
- Он образован двумя α-субъединицами (141 аминокислотный остаток) и двумя β-субъединицами (146 аминокислотных остатков).С каждой субъединицей связана молекула гема, содержащ железо.



PPt4WEB.ru

Комплексы белков с синтетическими полиэлектролитами (ПЭ) спонтанно образуются, главным образом, за счет электростатических взаимодействий. Белок–ПЭ комплексы устойчивы в широком интервале значений pH и ионной силы и отличаются высокой стабильностью благодаря кооперативному характеру взаимодействия. В водном растворе образование комплекса с ПЭ, как правило, не приводит к изменению конформации белка и каталитических параметров ферментов. Различия в конформациях свободного белка и белка в комплексе с ПЭ наблюдаются лишь в денатурирующих условиях — в водно-органических смесях с высоким содержанием органического растворителя (более 50 об.%) и при повышенной температуре. Например, в случае комплекса α-химотрипсина (ХТ) с полиметакриловой кислотой, предварительно образованного в водном растворе, вторичная структура белка остается неизменной в более широком интервале концентраций органического растворителя, чем в случае свободного фермента. Было найдено, что полиэлектролит стабилизирует ту конформацию белка, которая существует в условиях образования комплекса. Этот факт делает комплексообразование с ПЭ одним из наиболее эффективных и универсальных методов стабилизации белков и в частности, ферментов. Белок–ПЭ комплексы могут являться моделью неспецифических нуклеопротеидных комплексов, образованных за счет электростатического взаимодействия. Преимущества такого моделирования заключаются в том, что оно позволяет исследовать зависимость физико-химических свойств комплекса при варьировании в широких пределах длины цепи ПЭ, знака и плотности зарядов на ПЭ и т.д. Кроме того, такие системы легко образуются, оптически прозрачны и удобны для исследования физико-химическими методами.

КОМПЛЕКСЫ БЕЛКОВ С ПРИРОДНЫМИ ОЛИГОАМИНАМИ.

Многоточечное электростатическое взаимодействие с белком реализуется также при образовании комплексов с низкомолекулярными природными аналогами ПЭ – олигоаминами (ОА). Природные олигоамины играют существенную роль в регуляции процессов клеточного роста и дифференцирования клеток, биосинтеза белка, а также влияют на активность некоторых ферментов. Например, каталитическая активность АМФ-независимых протеинкиназ, аминоацил-тРНК-синтетаз и др. ферментов регулируется ОА. Механизм влияния ОА на активность ферментов связан с нейтрализацией заряженных групп белка, что может приводить к конформационным изменениям. В ряде случаев активирующая роль ОА связана с их действием не на фермент, а на конформацию высокомолекулярных белковых субстратов (например, казеина или РНК-полимеразы).

Таблица 1

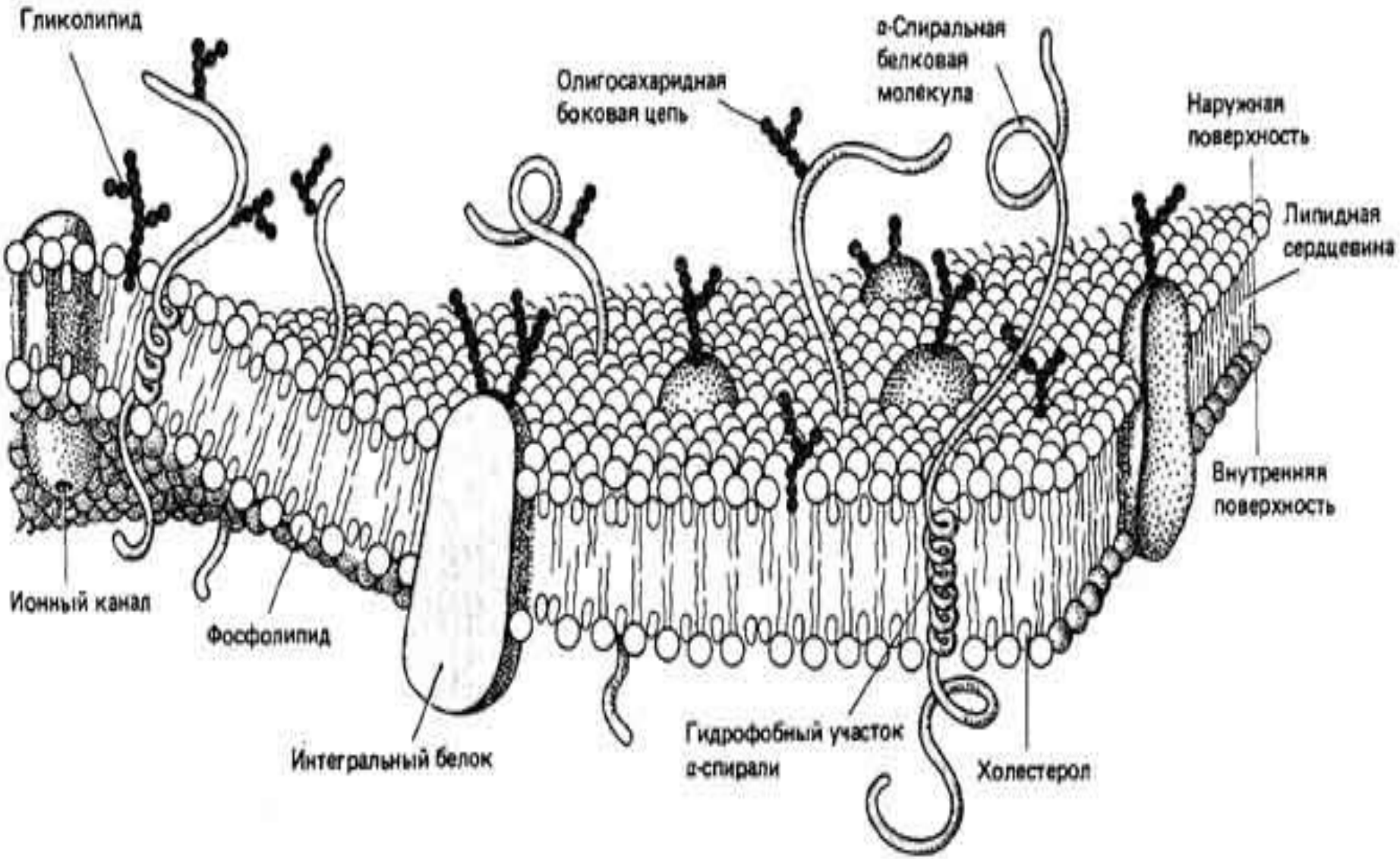
Белок-содержащие комплексы. Функции и особенности структуры.

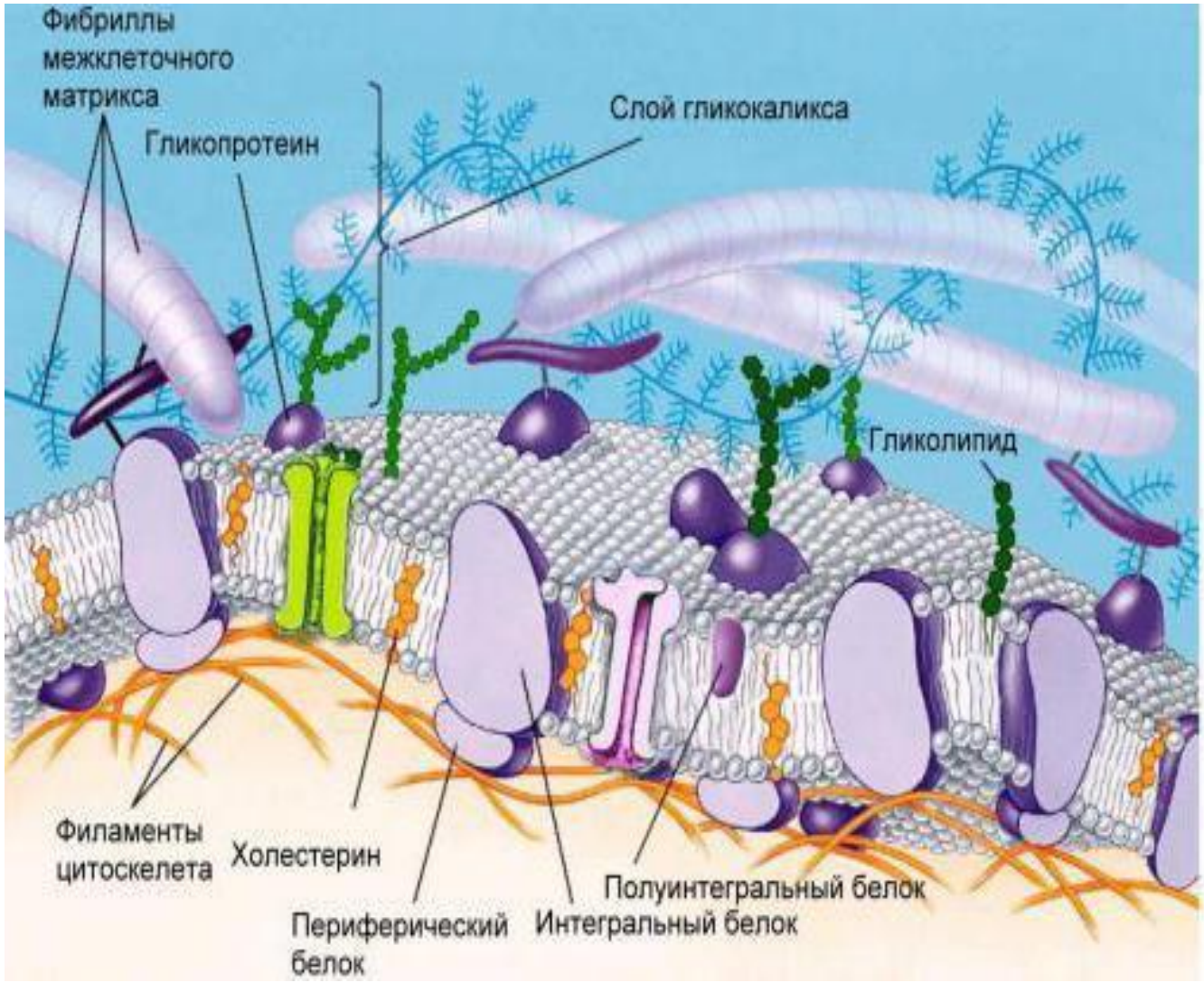
Комплексы с белками	Примеры комплексов	Функция	Примеры белков и особенности их структуры
Углеводы	Комплекс лектин-рецептор	Клеточное узнавание	*Лектины*: субъединичные белки, каждая субъединица содержит один углевод связывающий центр; высокое содержание β-структуры
Липиды	Липопротеины свободные структурные	Структурная, транспортная и рецепторная функции клеточных мембран	*Интегральные белки*: наличие протяженных участков с высоким содержанием неполярных аминокислот; содержание α-спиралей 30–50%
Белки *гомокомплексы*	Субъединичные ферменты	Регуляция активности и стабильности ферментов	Наиболее распространены димерные и тетрамерные белки; сложно выделить в виде мономеров
гетерокомплексы	Комплекс антиген–антитело	Иммунная система	*Антитела:* комплекс У- или Т-образной формы, состот из 4-х полипептидных цепей; содержит два F_{ab} фрагмента (связывание антигенов) и F_C фрагмент (связывание с мембраной).
	Мультиферментные системы (метаболоны)	Последовательное протекание ракций метаболического пути	Цепи дыхательных и фосфорилирующих ферментов
Нуклеиновые кислоты	Нуклеопротеиды (рибосомы, информосомы, хроматин)	Хранение и реализация генетической информации	*Гистоны*: высокое содержание остатков Lys и Arg, отсутствие Trp. Вторичная структура: преобладают α-спирали. Третичная структура: С-концевая часть и N-концевая часть не структурированы и обогащены Lys и Arg
Синтетические ПЭ	Белок-ПЭ комплексы	Биокаталитическая, аналитическая	Белки являются полиамфолитами, содержат положительно и отрицатено заряженные группы, способны образовывать неспецифические комплексы электростатической природы с ПЭ
Олигоэлектролиты (ОА)		Регуляция активности и стабильности ферментов	АМФ-независимые протеинкиназы, аминоацил-тРНК-синтетазы, неспецифические белки, содержащие доступные $-COO^-$ группы

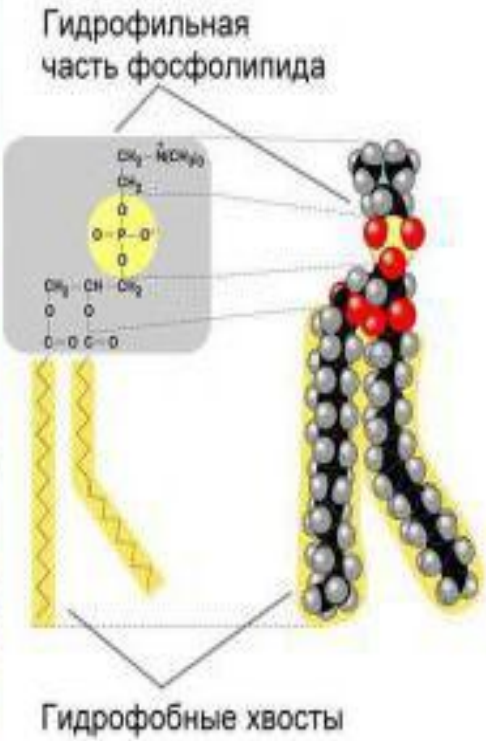
Строение, свойства и функции клеточных мембран.

В 1972 г. Сингер и Николсон (Singer, Nicolson) предложили **жидкостно-мозаичную модель мембраны**, согласно которой белковые молекулы плавают в жидком фосфолипидном бислое. Они образуют в нем как бы своеобразную мозаику, но поскольку бислой этот жидкий, то и сам мозаичный узор не жестко фиксирован; белки могут менять в нем свое положение. Покрывающая клетку тонкая мембрана напоминает пленку мыльного пузыря — она тоже все время «переливается».

На рисунке представлено плоскостное изображение **жидкостно-мозаичной модели мембран**ы и ее трехмерная модель.




Фибриллы межклеточного матрикса
Гликопротеин
Слой гликокаликса
Гликолипид
Филаменты цитоскелета
Холестерин
Периферический белок
Интегральный белок
Полуинтегральный белок


Гидрофильная часть фосфолипида
Гидрофобные хвосты

Функции клеточных мембран

- Барьерная – отделяют клеточное содержимое от внешней среды.
- Регуляция избирательной проницаемости веществ.
- Делят клетку на отсеки или компартменты, предназначенные для разных биохимических реакций.
- Некоторые биохимические реакции протекают на самих мембранах.
- На мембранах располагаются рецепторные участки для распознавания гормонов и др. внешних сигналов.

Надмолекулярные структуры внеклеточного матрикса.

Значительную часть объема тканей занимает внеклеточное пространство, заполненное сложной сетью макромолекул, образующих внеклеточный матрикс . В соединительных тканях внеклеточный матрикс часто более обилен, чем окружаемые им клетки, и определяет физические свойства ткани. В промежутке между эпителиальными и соединительными тканями матрикс образует базальную мембрану - тонкую, но жесткую подстилку, играющую важную роль в контролировании клеточного поведения.

Внеклеточный матрикс (extracellular matrix, pericellular matrix, лат. *matrix* — матка; источник) - основное гомогенное или тонкозернистое полужидкое вещество, заполняющее промежутки между клеточными структурами, неклеточная структура ткани. В состав В.м. входят три основных компонента: коллаген, протеогликаны и гликопротеиды. Консистенция Внеклеточный матрикс .зависит от соотношения в нем коллагена и протеогликанов. Хрящ, характеризующийся высоким содержанием протеогликанов, мягок, тогда как связки с высоким содержанием коллагенов — жесткие. В базальных пластинках преобладают протеогликаны, которые образуют структурную опору и выполняют роль молекулярного сита.

Протеогликаны – высокомолекулярные соединения, состоящие из белка (5–10%) и гликозаминогликанов (90–95%). Они образуют основное вещество межклеточного матрикса. Гликозаминогликаны (гиалуроновая кислота, хондроитинсульфаты и др.) – гетерополисахариды, состоящие из многократно повторяющихся дисахаридов, мономерами которых являются уроновые кислоты и гексозамины.. Раньше их называли мукополисахаридами, так как они обнаруживались в слизистых секретах. Они связывают большие количества воды, в результате чего межклеточное вещество приобретает желеобразный характер.

Белки в протеогликанах представлены одной полипептидной цепью разной молекулярной массы. Белки протеогликанов называют коровыми или сердцевинными белками. Полисахаридные компоненты у разных протеогликанов разные.

Функции протеогликанов:

1. структурные компоненты внеклеточного матрикса;
2. обеспечивают тургор различных тканей;
3. как полианионы связывают поликатионы и катионы;
4. действуют как сита во внеклеточном матриксе (фильтрация в почках);
5. влияют на клеточную миграцию;
6. противостоят компрессионным силам в межклеточном матриксе;
7. поддерживают прозрачность роговицы;
8. выполняют структурную роль в склере;
9. антикоагулянты;
10. формируют рецепторы на поверхности клеток;
11. образуют межклеточные контакты;
12. входят в состав синаптических и других везикул клеток.

В межклеточном матриксе присутствуют разные протеогликаны. Среди них есть очень крупные – например агрекан и ворсикан. Кроме них, в межклеточном матриксе имеется целый набор так называемых малых протеогликанов, которые широко распространены в разных видах соединительной ткани и выполняют там разнообразные функции. Эти протеогликаны имеют небольшой коровый белок, к которому присоединены одна или две цепи гликозаминогликанов. Наиболее изучены декорин, бигликан, фибромодулин, люмикан, перлекан. Протеогликаны отличаются от большой группы белков, которые называют гликопротеинами. Эти белки тоже содержат олигосахаридные цепи разной длины, ковалентно прикрепленные к полипептидной основе. Углеводный компонент гликопротеинов гораздо меньший по массе, чем у протеогликанов, и составляет не более 40% от общей массы.

Функции гликопротеинов:

1. структурные молекулы;
2. защитные (муцины, иммуноглобулины, антигены гистососместимости, комплимент, интерферон)
3. транспортные молекулы для витаминов, липидов, микроэлементов;
4. гормоны: тиротропин, хорионический гонадотропин;
5. ферменты (нуклеазы, факторы свертывания крови)
6. осуществление межклеточных контактов.

Метаболизм протеогликанов и гликопротеинов зависит от скорости их синтеза и распада. Их полипептидные цепи синтезируются на мембранносвязанных полирибосомах по матричному механизму синтеза. Полисахаридные цепи присоединяются к белку через связующую область, в состав которой чаще всего входит трисахарид галактоза-галактоза-ксилоза и соединяется с остатком серина

Липополисахарид (ЛПС; англ. *lipopolysaccharide*) — макромолекула, состоящая из полисахарида, ковалентно соединённого с липидом, основной компонент клеточной стенки грамотрицательных бактерий.

ЛПС включает 3 ковалентно-связанных компонента: Липид *А* - Центральный лигосахарид -*О*-антиген.

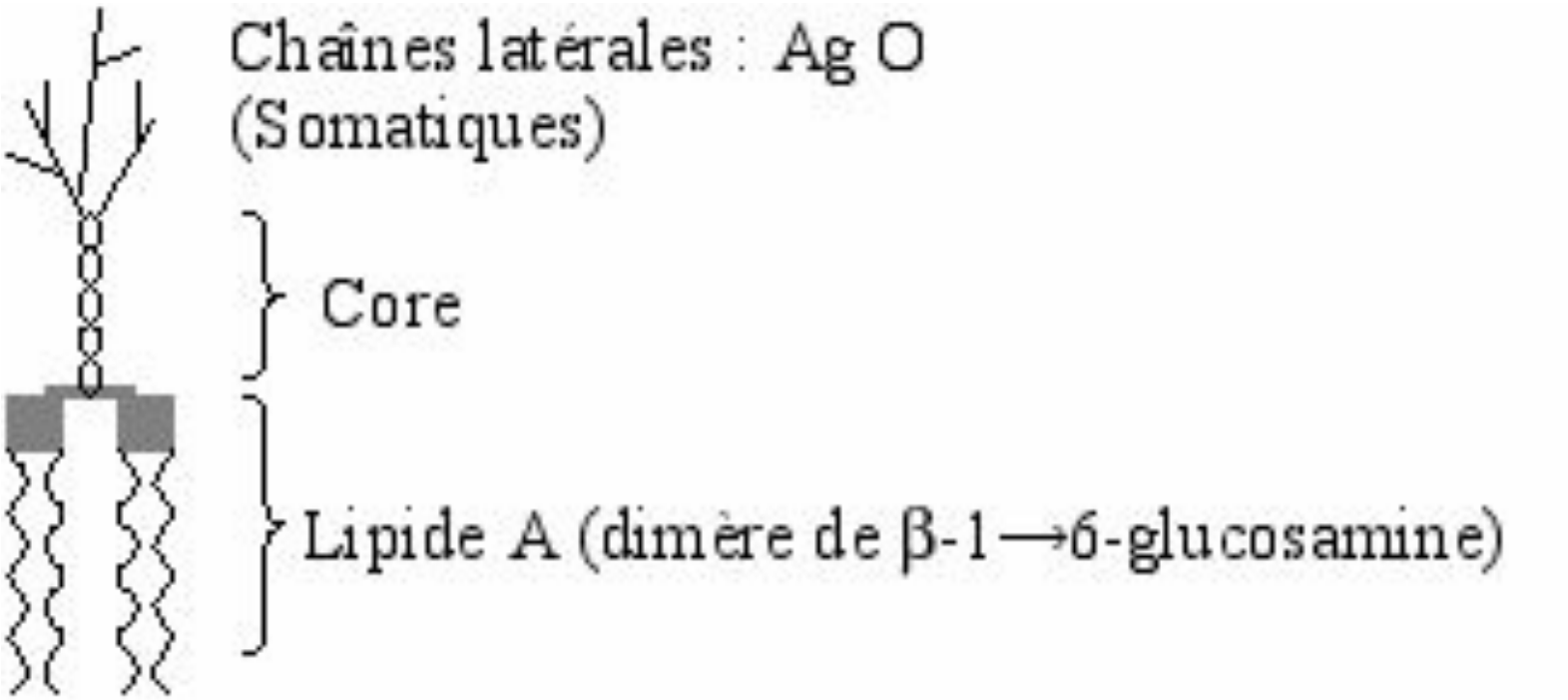
Липид А — дисахарид с несколькими соединёнными цепями необычной гидроксимиристиновой жирной кислоты, который «заякоривает» молекулу ЛПС в бактериальной мембране. После разрушения бактериальной клетки липид *А* высвобождается в кровь и может вызывать тяжёлые токсические последствия вплоть до септического шока.

Центральный олигосахарид состоит из необычных сахаров: кетодезоксиоктулозоната и гептозы. Он служит молекулярным мостиком и соединяет липид *А* с *О*-антигеном. Является эндотоксином и при высвобождении в кровь, также, как и липид *А*, может вызывать явления отравления вплоть до септического шока, хотя и в меньшей степени, чем липид *А*.

О-антиген представляет собой полисахаридные цепи, которые соединены с центральным олигосахаридом. Эта часть ЛПС экспонирована в окружающую среду. Состав *О*-антигена варьирует в зависимости от штамма бактерии. Чем протяжённее полисахариды *О*-антигена, тем хуже гидрофобные антибиотики проникают через них в бактериальную клетку. Эта часть ЛПС является наиболее иммуногенной и легко распознаётся иммунной системой хозяина, с чем и связано её название.

Функция

Липополисахарид (ЛПС, эндотоксин) — термостабильный компонент наружной части клеточной мембраны всех грамотрицательных микроорганизмов. ЛПС обеспечивает структурную целостность бактериальной клетки и защищает мембрану от агрессивных воздействий окружающей среды. Отрицательный заряд ЛПС повышает общий отрицательный заряд бактерии и стабилизирует её мембрану. Действие многих антибиотиков направлено на повреждение ЛПС.



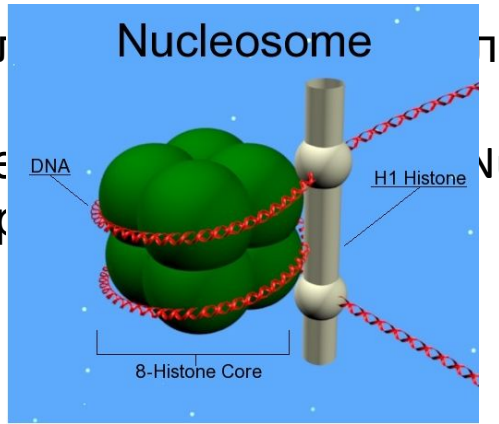
Строение липополисахарида: боковые полисахаридные цепи (*O*-антиген), центральный олигосахарид и липид *A*.

Нуклеопротеиды — комплексы нуклеиновых кислот с белками.

К нуклеопротеидам относятся устойчивые комплексы нуклеиновых кислот с белками, длительное время существующие в клетке в составе органелл или структурных элементов клетки в отличие от разнообразных короткоживущих промежуточных комплексов, белок — нуклеиновая кислота (комплексы нуклеиновых кислот с ферментами — синтетазами и гидролазами — при синтезе и деградации нуклеиновых кислот, комплексы нуклеиновых кислот с регуляторными белками и т. п.).

оборот вокруг
октамера гистонного комплекса H_{2a}, H_{2b}, H_3 и H_4, образуя нуклеосомы, соединённые
нитью ДНК. При присоединении к комплексу гистона H_1 шесть нуклеосом образуют
кольцеобразный комплекс, в результате происходит конденсация хроматина с
образованием фибриллярной структуры, которая далее при присоединении
топоизомеразы II и ряда вспомогательных белков способна конденсироваться в
гетерохроматин. ДНК, связанная в таком нуклеопротеидном комплексе не транскрибируется.

- Отдельным важным классом дезоксирибонуклеопротеидов являются вирусные нуклеопротеиды. Для репликации генетического материала ДНК-содержащих вирусов
необходим перенос вирусной ДНК в ядро клетки, и такой транспорт и проникновение
в ядро осуществляются в виде нукл лексов, белки которых несут
специфичные участки — сигналы яде Nuclear Localization Signal, NLS), обеспечивающие транспорт чер



рибонуклеопротеидов:

- Нуклеопротеидные комплексы рибосомальных РНК (рРНП) — субъединицы рибосом — органелл, на которых происходит трансляция мРНК и синтез белков. Рибосомы представляют собой агрегаты из двух различных рРНП-субъединиц.
- Малые ядерные рибонуклеопротеиды (мяРНП) — нуклеопротеидные комплексы малых ядерных РНК, являющиеся субъединицами сплайсосом (участников сплайсинга ядерных транскриптов — предшественников зрелых РНК).
- Нуклеопротеидные комплексы мРНК — матричные рибонуклеопротеиды (мРНП), в русскоязычной литературе часто называемые информосомами (название предложено по аналогии с синонимическим названием мРНК — информационная РНК А. С. Спириным, идентифицировавшим такие комплексы в 1964 году в цитоплазме зародышей рыб). Биологическая роль мРНП весьма разнообразна: они, предположительно, участвуют в транспорте мРНК, стабилизации (защите от деградации при транспорте) и трансляционной регуляции. мРНП также являются химически наиболее разнообразным классом нуклеопротеидов, и их разнообразие определяется транскриптомом, то есть совокупностью мРНК, синтезируемых в клетке.

Справка: Сплайсосома — структура, состоящая из молекул РНК и белков и осуществляющая удаление некодирующих последовательностей (интронов) из предшественников мРНК. Этот процесс называется **сплайсингом** (от 'англ.' splicing — сращивание). Сплайсосому составляют пять малых ядерных рибонуклеопротеинов (мяРНП) и некоторое количество дополнительных белковых факторов.

Справка: Транскрипт — молекула РНК, образующаяся в результате транскрипции (экспрессии соответствующего гена или участка ДНК). Примерами транскриптов являются: мРНК, рРНК, тРНК, малые РНК.

Нуклеокапсиды вирусов

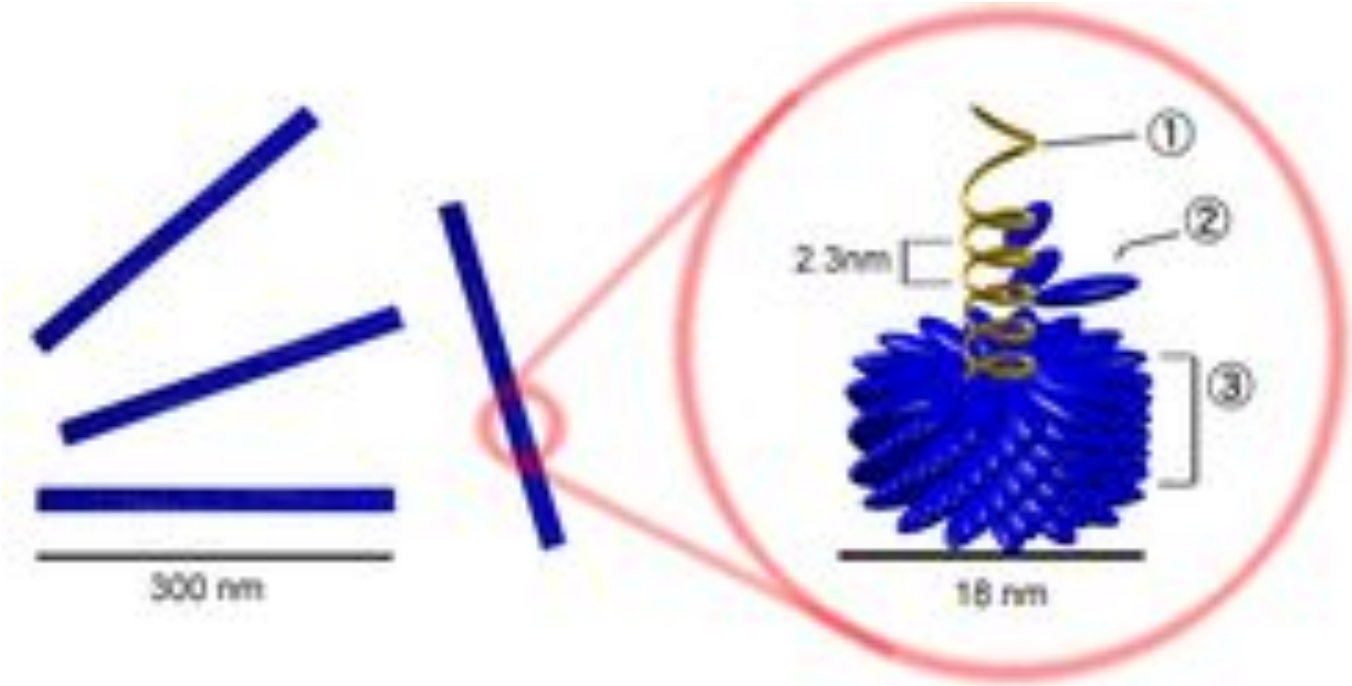
так и структурно близки хроматину, представляя собой компактную форму вирусного генома.

Существует два основных типа нуклеокапсидных структур: палочковидная (нитевидная),
либо сферическая («изометрическая»).

В первом случае связанные белковые субъединицы периодически располагаются вдоль
нити нуклеиновой кислоты таким образом, что она сворачивается в спираль, образуя своего рода «инвертированную нуклеосому», в которой, в отличие от нуклеосом эукариот,
белковая часть расположена не внутри, а снаружи структуры. Такая структура нуклеокапсидов типична для вирусов растений (в частности, вируса табачной мозаики) и миксо-, парамиксо- и рабдовирусов, нуклеокапсиды которых имеют спиральную форму.

В изометрических структурах упаковка нуклеиновой кислоты вирусного генома более
сложна: белки оболочки нуклеокапсида относительно слабо связаны с нуклеиновой кислотой или нуклеопротеидами, что налагает минимум ограничений на способ упаковки нуклеиновой кислоты. Нуклеопротеиды «сердцевины» при этом могут быть весьма сложно организованы: так, в паповавирусах двухцепочечная кольцевая ДНК, связываясь с гистонами, образует структуры, очень похожие на нуклеосомы.

Справка: Ретрови́русы (лат. *Retroviridae*, от лат. *retro* — обратный) — семейство РНК-содержащих вирусов, заражающих преимущественно позвоночных. Наиболее



Нитевидный нуклеокапсид вируса табачной мозаики: 1 — РНК, 2 — белковая субъединица, 3 — упакованный нуклеокапсид.