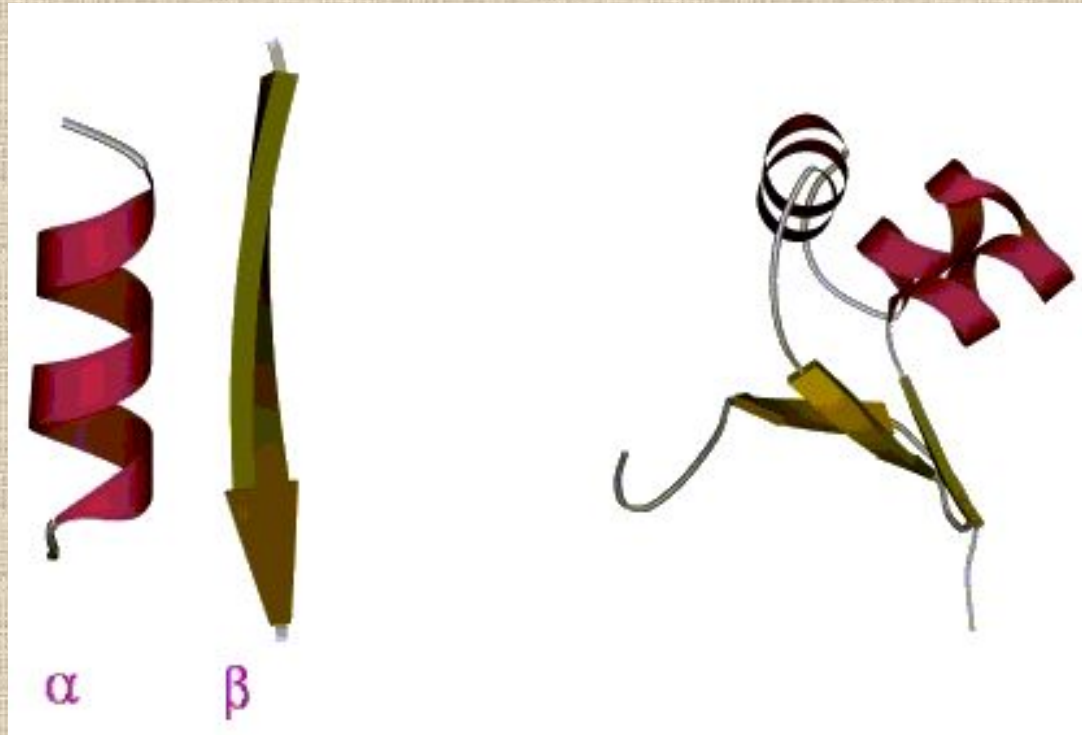
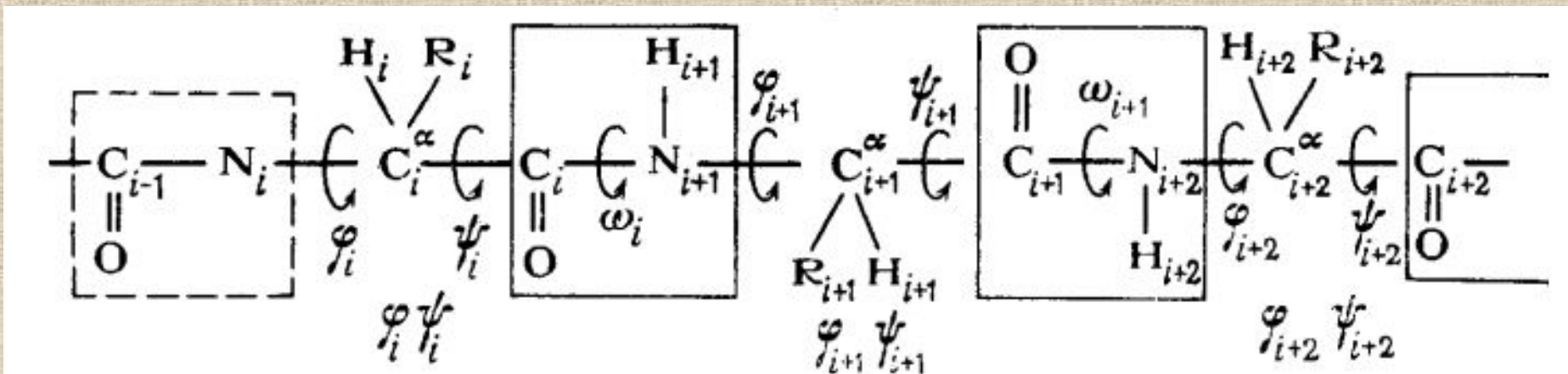


# Раздел: Молекулярная биофизика

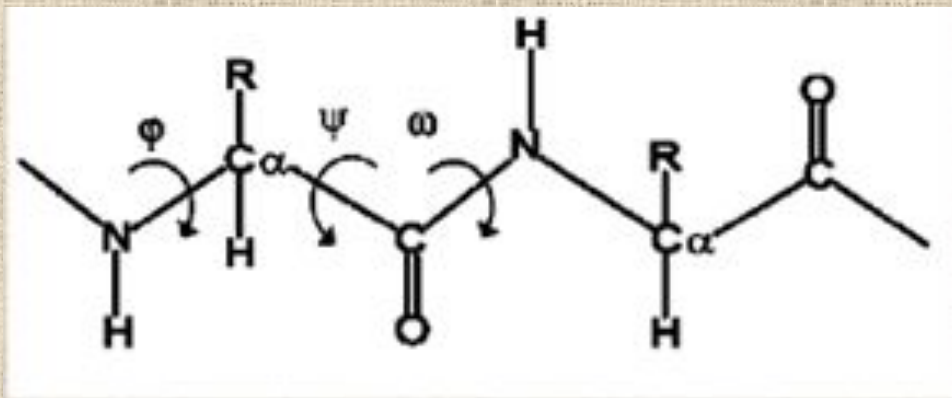


## Тема: Структура белка

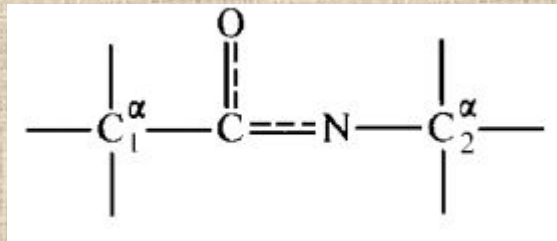
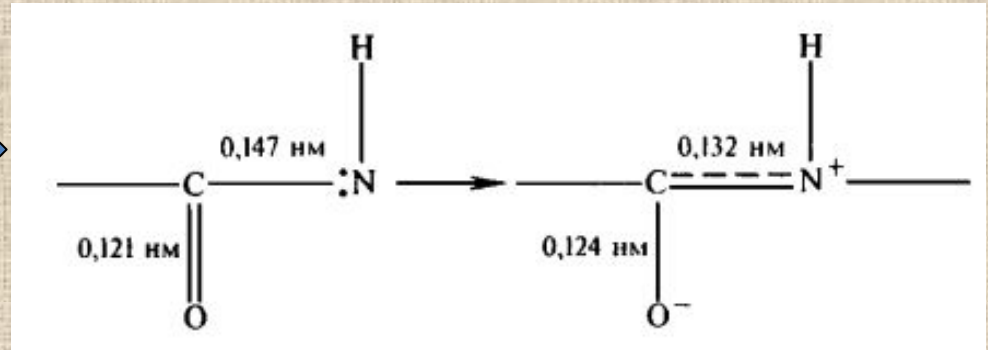
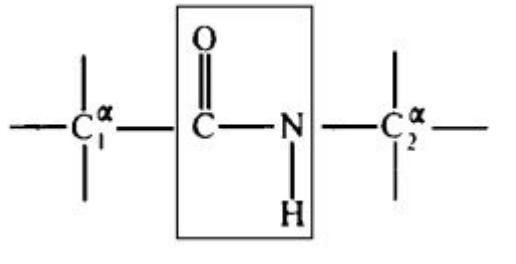
# Конформационная энергия полипептида



*Общее строение полипептидной цепи,  
характеризуется тремя углами:*

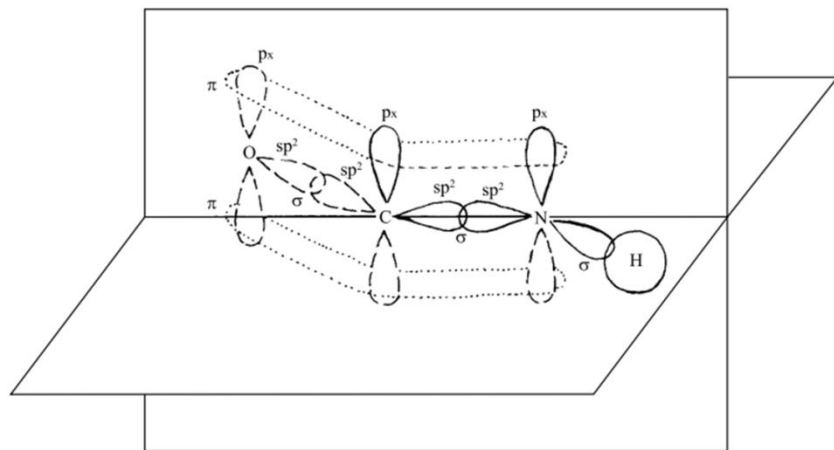
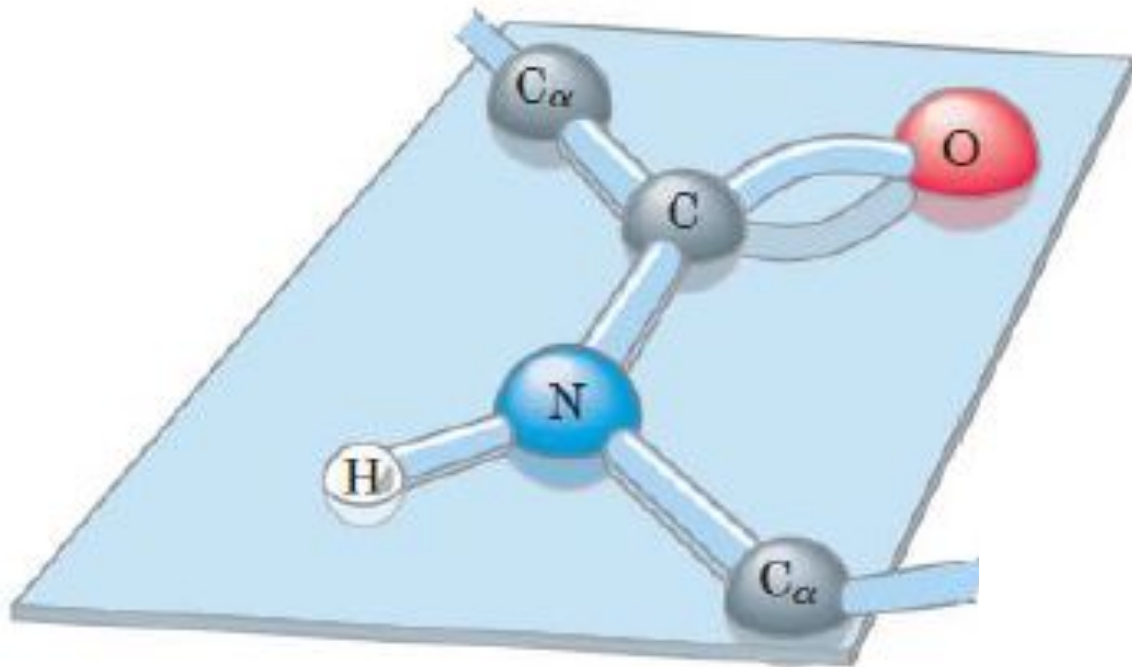


# Пептидная связь – $\omega$ - угол



Однако, двойной характер пептидной связи препятствует вращению вокруг нее:  $\omega = \text{const} = 180^\circ$ . В полипептидной цепи имеет место только попарное кооперативное взаимодействие при вращении вокруг единичных связей при одном  $\alpha$ -атоме аминокислот.

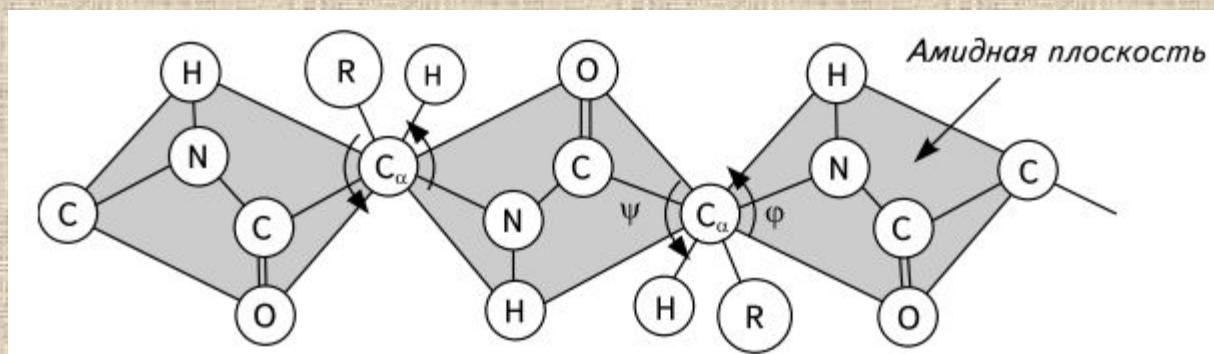
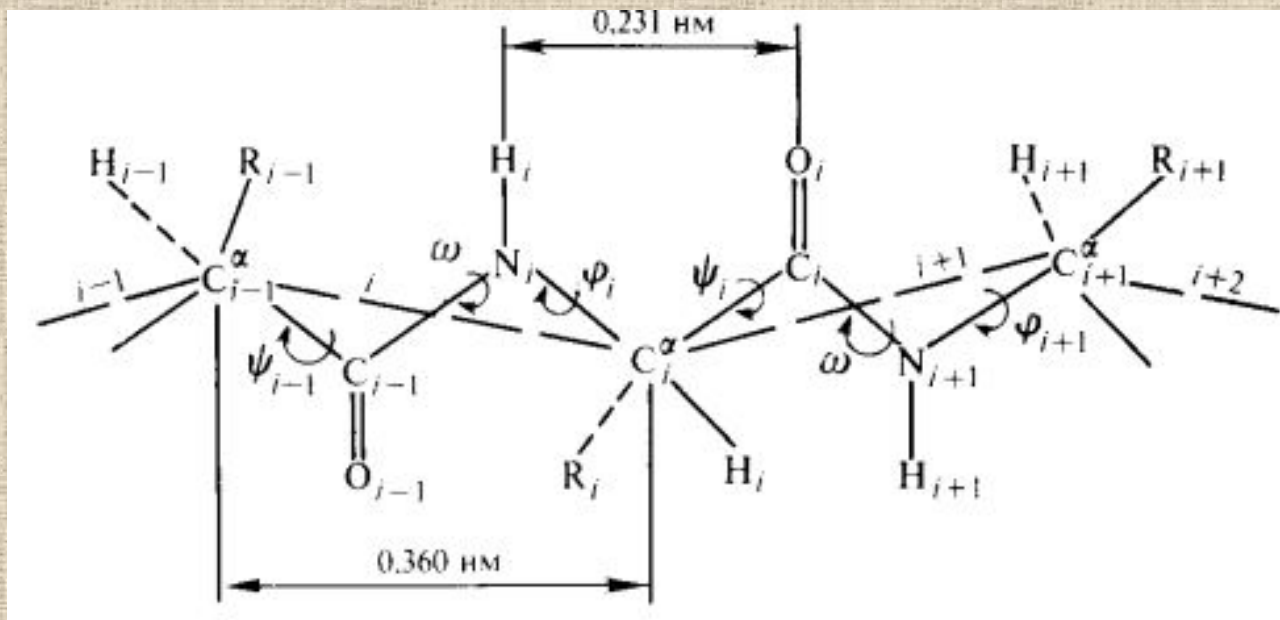
# Электронная конфигурация полипептидной цепи



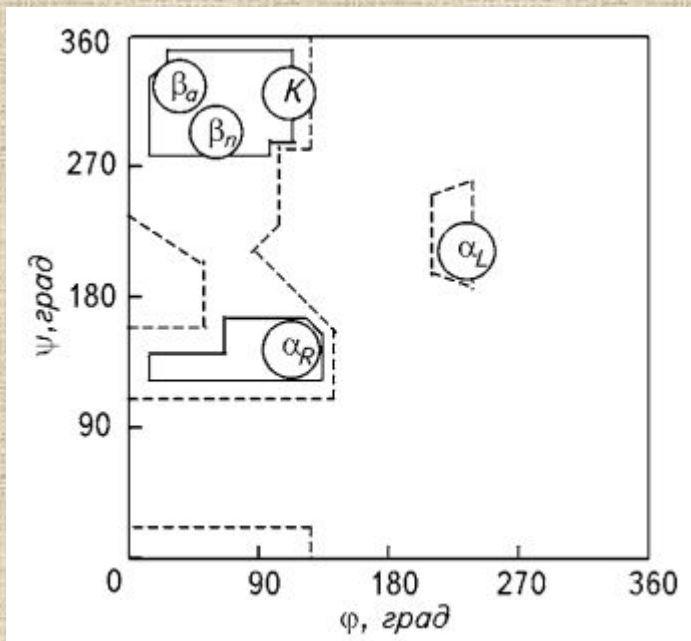
1. Компланарность – все атомы, входящие в пептидную группу, находятся в одной плоскости.
2. Способность к существованию в двух резонансных формах: (кетон- или енольная)
3. Транс-положение заместителей по отношению к C-N-связи.
4. Способность к образованию водородных связей.



# Пространственная конфигурация полипептидной цепи



Таким образом, пространственная конфигурация полипептидной цепи будет зависеть от кооперативного взаимодействия  $\varphi$  и  $\psi$  углов у альфа атома углерода.



Стерическая карта Рамачандрана для поли-L-аланина.

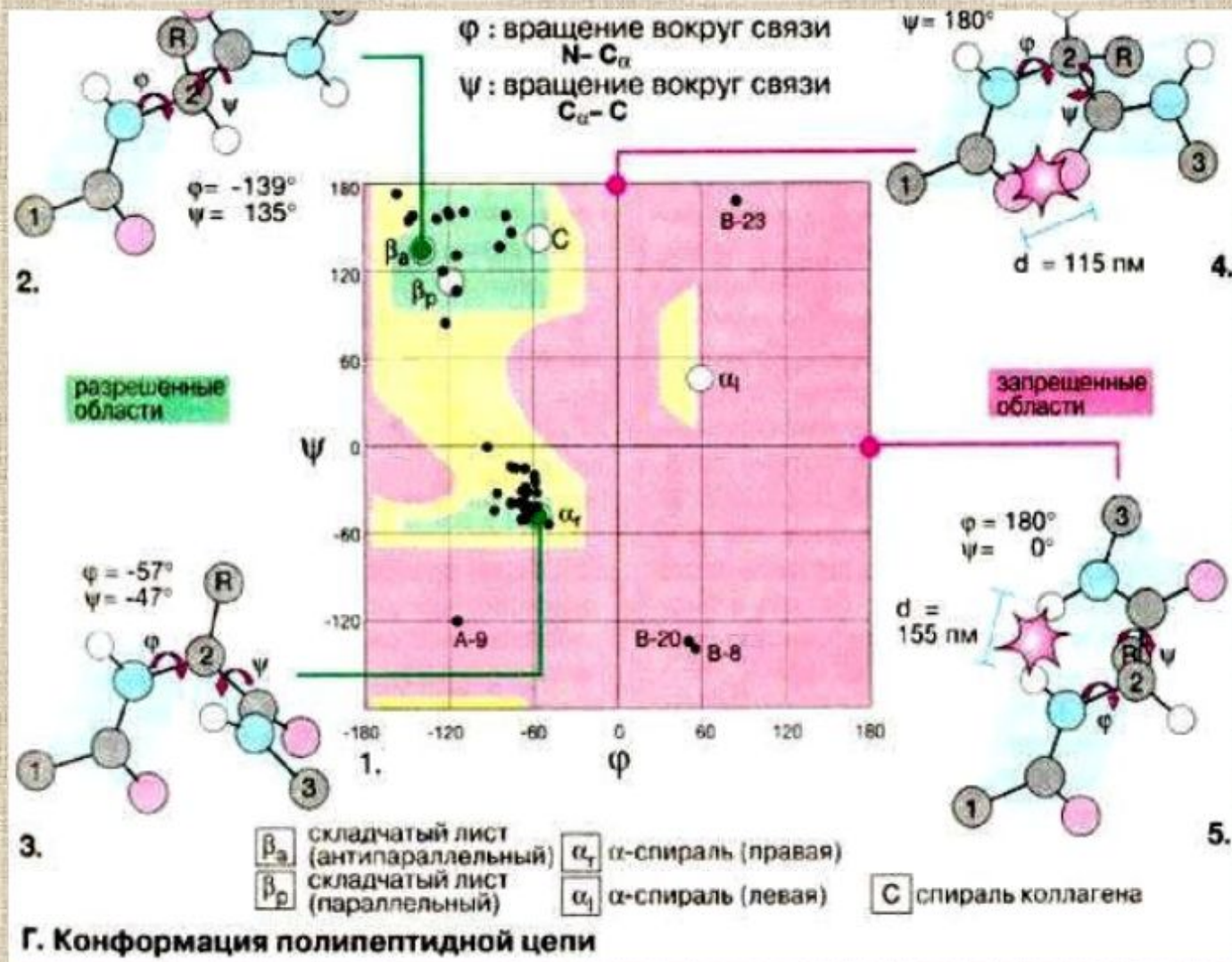
Сплошные линии обозначают границы полностью разрешенных областей; пунктирные - частично разрешенных. На карте указаны области значений углов  $\psi$  и  $\phi$  для параллельной ( $\beta_{п,}$ ) и антипараллельной ( $\beta_a$ )  $\beta$ -форм, спирали белка коллагена ( $K$ ), правой ( $\alpha_R$ ) и левой ( $\alpha_L$ )  $\alpha$ -спиралей.

Не все значения углов  $\psi$  и  $\phi$  допустимы вследствие возможного стерического несоответствия двух соседних аминокислотных остатков. Индийский ученый Г. Рамачандран рассчитал допустимые значения углов  $\psi$  и  $\phi$  (углы отсчитываются от плоской транс-конформации полипептидной цепи) и построил стерические карты, на которых по оси абсцисс откладываются значения углов  $\phi$  от 0 до  $360^\circ$ , а по оси ординат - значения углов  $\psi$ . На карте отмечаются полностью разрешенные (при обычных межатомных расстояниях) и частично разрешенные (при минимальных межатомных расстояниях) области значений этих углов.



# Конформационная энергия полипептида

Изображенные в координатах ( $\phi$ ,  $\psi$ ) "разрешенные" и "запрещенные" конформации остатка называются **картами Рамачандрана**.





# Конформационная энергия полипептида

## Общее выражение для конформационной энергии

$$U(\varphi, \psi) = \sum_{i,k} U_{i,k}(\varphi, \psi) + \frac{U_{\varphi}^0}{2} (1 - \cos 3\varphi) + \frac{U_{\psi}^0}{2} (1 - \cos 3\psi) + U_{\text{эл.стат}}$$

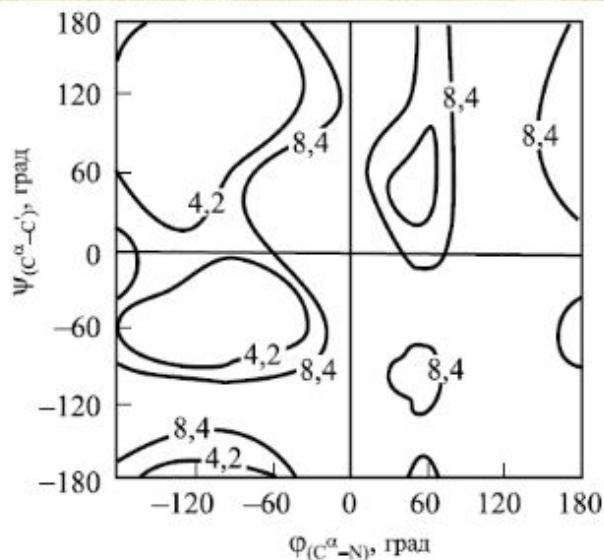


Рис. IX.9

Диаграмма потенциальной поверхности молекулы метиламида-N-ацетил-L-аланина (цифрами указана энергия конформации, кДж/моль) (по Е. М. Попову, 1981)

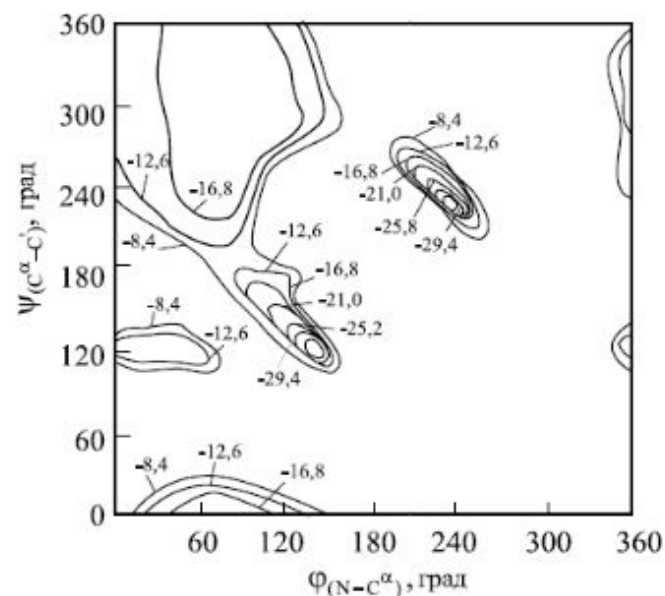
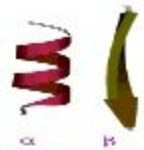


Рис. IX.10

Карта конформационной энергии поли-L-аланина (энергии конформации указаны так же, как на рис. IX.9) (по А. G. Walton, J. Blackwell, 1973)





## Предсказание пространственной организации белков

? В какой степени уникальность конформации белка определяется первичной аминокислотной последовательностью ?

1) Насколько детерминирован процесс укладки цепи в нативную форму?

2) Возможна ли укладка случайной последовательности остатков в структуру, подобную нативной структуре белка?

3) Каким образом возникли и были закреплены в ходе эволюции существующие природные первичные последовательности аминокислотных остатков?

Методы предсказания вторичной и третичной структуры белка на основе аминокислотной последовательности

Эмпирический

Физическое моделирование





## Предсказание пространственной организации белков

Эмпирические правила, отражающие связь первичной структуры со вторичной и третичной

Полярные группы – на поверхности  
Неполярные – внутри глобулы

На поверхности  $\alpha$ -спиралей и  $\beta$ -структур – также гидрофобные области

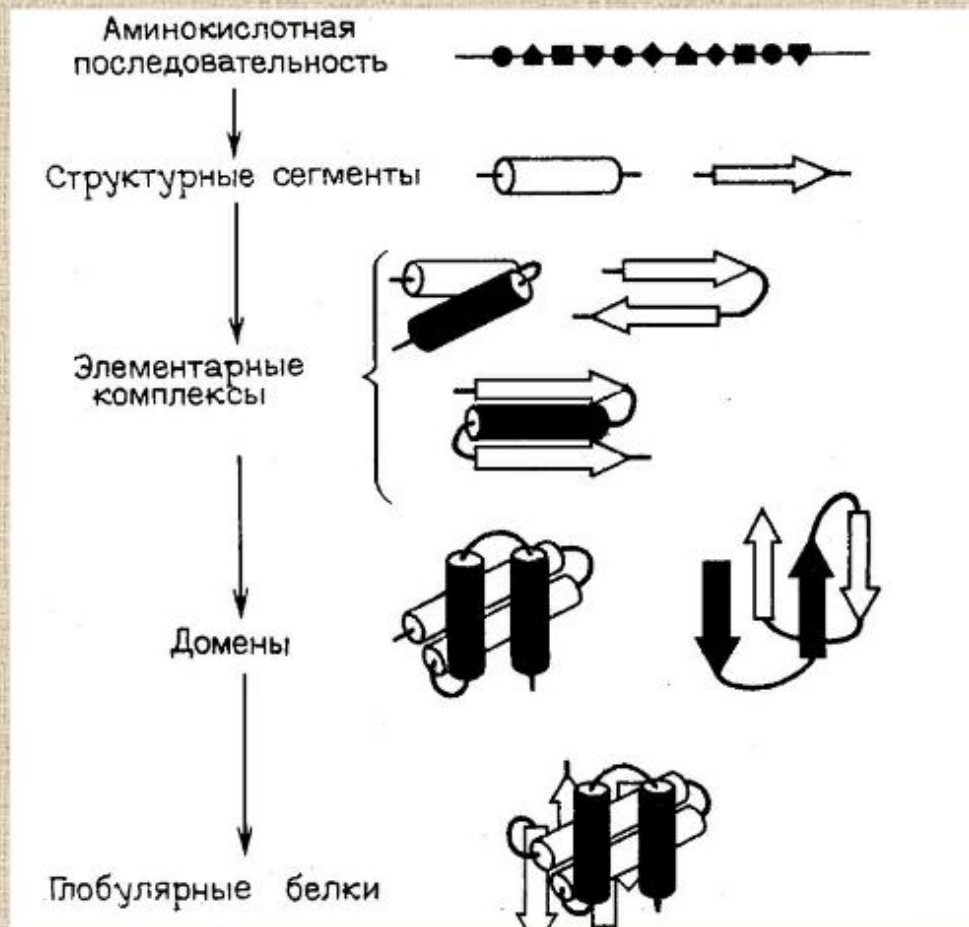
Внутримолекулярные водородные связи между пептидами максимально насыщены.

Статистические данные о частоте появления а.о. в  $\alpha$ - и  $\beta$ -структурах.



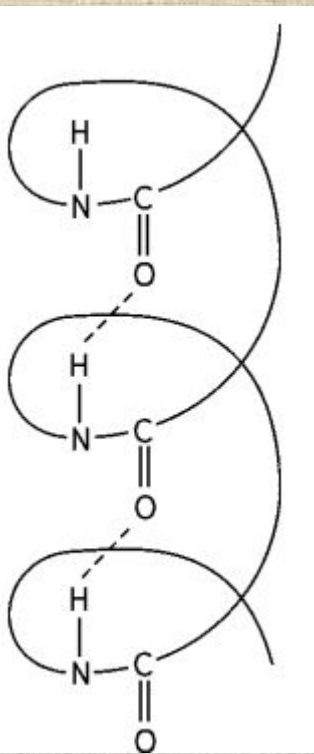
# Предсказание пространственной организации белков

Иерархия  $\approx$  последовательность стадий сворачивания белка

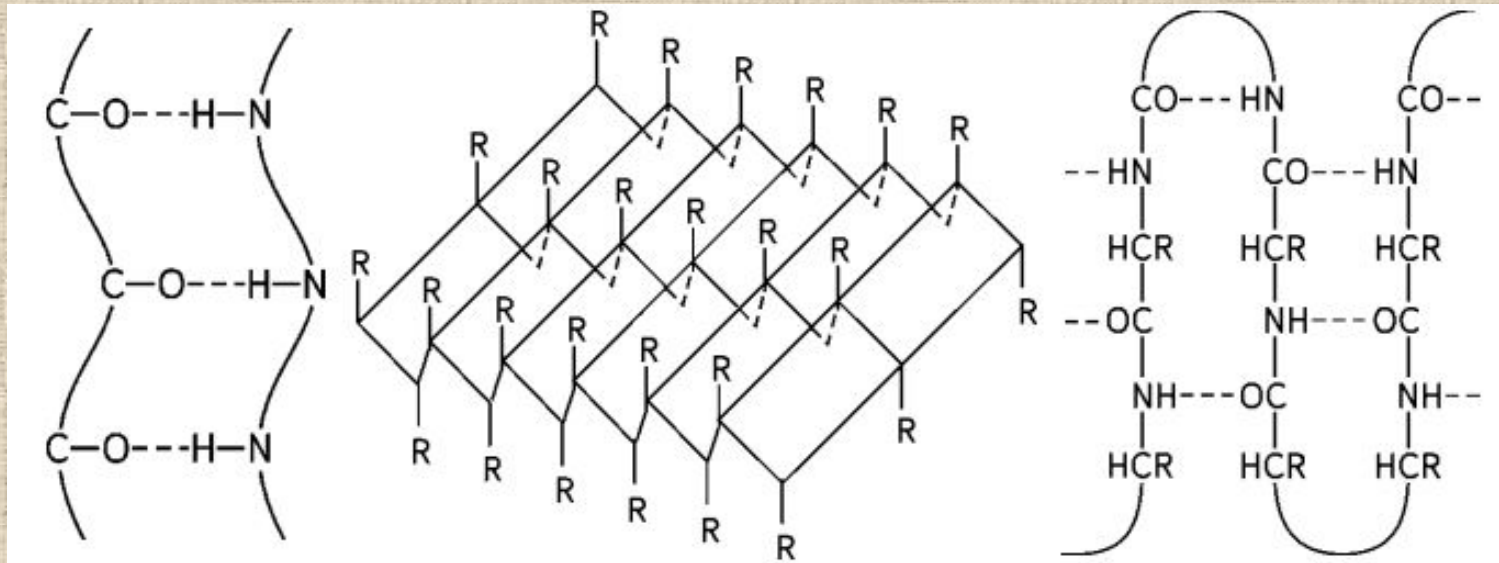




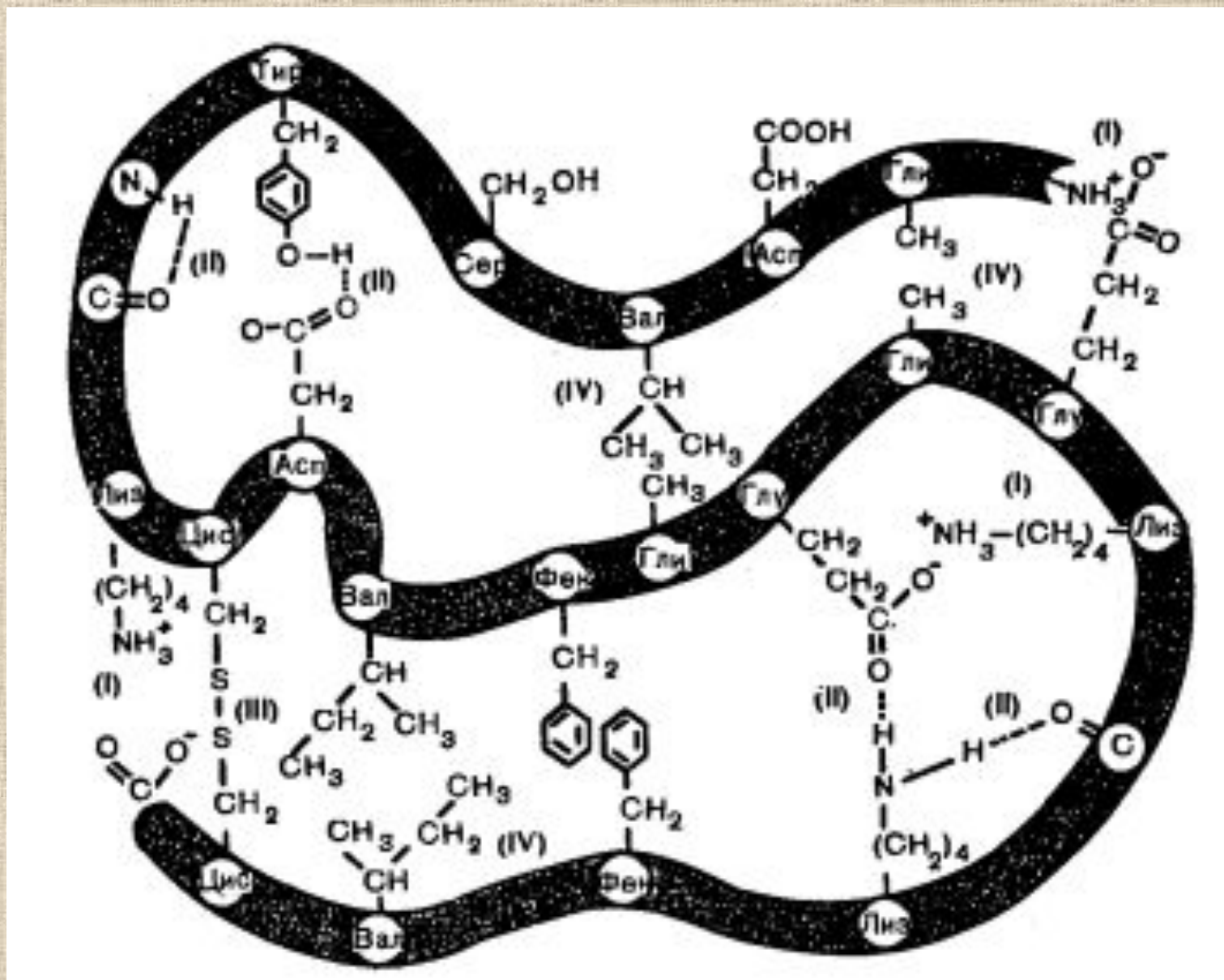
# Вторичная структура полипептида



А-спираль



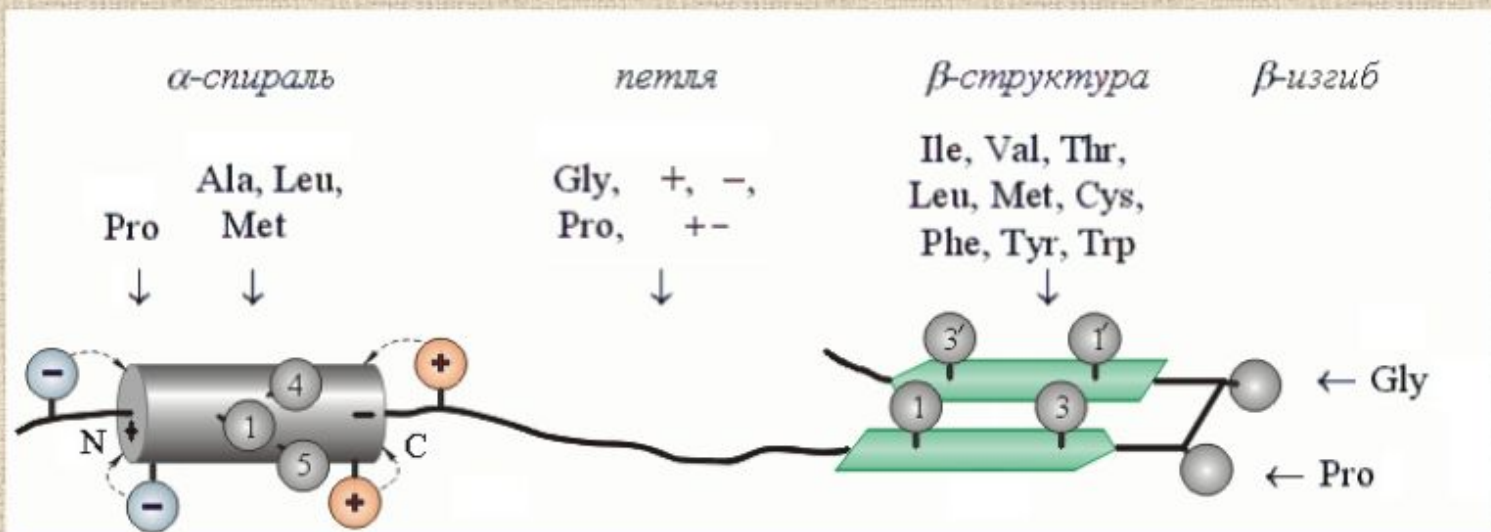
β – формы



Связи и взаимодействия, стабилизирующие пространственную структуру белков: I — ионная; II — водородная; III — дисульфидная; IV — область гидрофобных взаимодействий между неполярными группами.



# Предсказание пространственной организации белков



Шаблоны  $\alpha$ -спирали, петли,  $\beta$ -структуры и  $\beta$ -изгиба — те остатки, которые стабилизируют их или их отдельные части.

"+" означает все положительно заряженные аминокислоты,

"-" — все отрицательно заряженные,

"+ -" — все аминокислоты с диполем в боковой цепи.

Показан также стабилизирующий  $\alpha$ - и  $\beta$ -структуру порядок чередования гидрофобных групп в цепи (см. нумерованные группы). Такого типа чередование приводит также к образованию гидрофобных и полярных поверхностей  $\alpha$  а-спиралей и  $\beta$ -тяжей.





## Предсказание пространственной организации белков

**Метод физического моделирования**



Поэтапная оценка взаимодействия валентно несвязанных атомов между собой и с растворителем

На первом этапе расчета – оценивают набор низкоэнергетических состояний свободных остатков.



Расчет низкоэнергетических состояний ди- и три-пептидов.



Конформационный анализ более сложных олигопептидов методом последовательного увеличения цепи на один остаток.



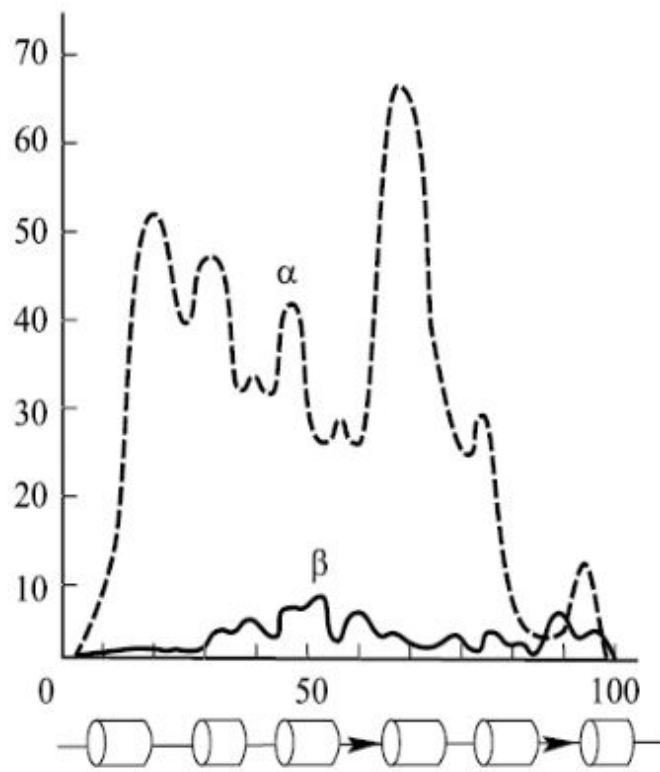


Рис. IX.15

Вторичная структура развернутой цепи кальций-связывающего белка мышц карпа на 1-й стадии самоорганизации (по О. Б. Птицыну, А. В. Финкельштейну, 1979)

Ось абсцисс — номера остатков в белковой цепи, оси ординат — вероятность α-спирального (пунктир) и β-структурного (сплошная линия) состояния для каждого остатка цепи. Внизу показана экспериментальная локализация α-спиралей (цилиндры) и β-участков (стрелки)





## Состояние воды в биополимерах

Гидрофобные взаимодействия, определяющие общую топологию белковой молекулы, имеют чисто термодинамическую природу.

$$\Delta F = \Delta U - T\Delta S, \text{ где } \Delta S > 0.$$

Неполярные углеводороды, встраиваясь, повышают энтропию воды → выгодно.

$$\Delta U > |T\Delta S|.$$

Но замена водородных связей на ван-дер-ваальсовы → невыгодно.

В целом  $\Delta F$  повышается

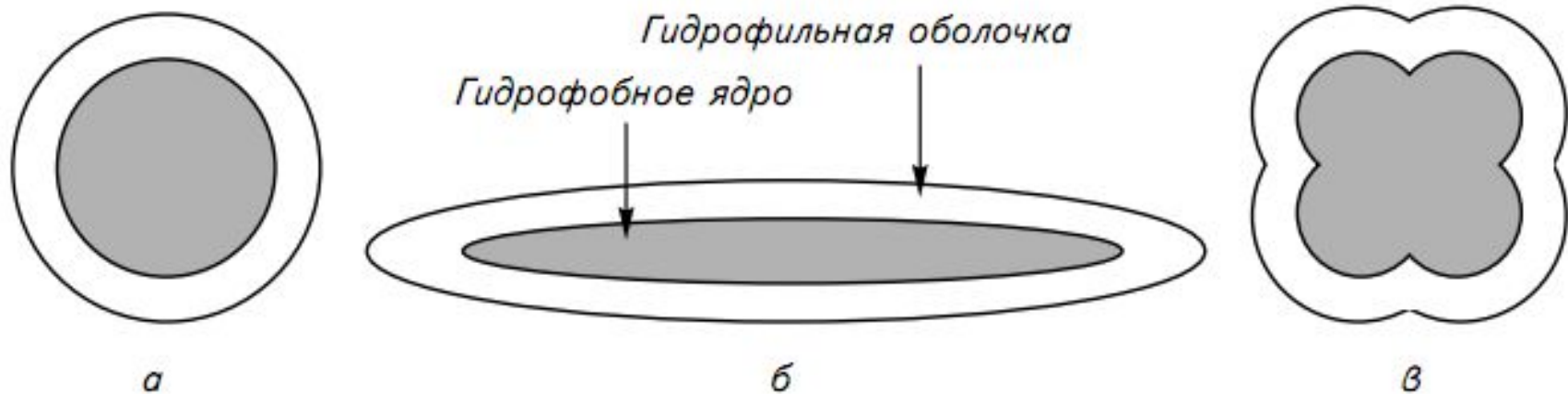
### Особенности взаимодействия макромолекул с водой:

А) Гидрофобные взаимодействия в целом стабилизируют макромолекулы.

Б) Молекулы воды распределены в глобуле неоднородно:

- Снаружи имеются локальные полярные центры гидратации, где молекулы сильнее связаны по сравнению с тонкой гидратной оболочкой на поверхности глобулы
- Около поверхности белка удерживается до 2-3 слоев воды
- Имеется фракция прочно связанной воды, которая фиксируется на малоподвижных элементах белковой структуры.



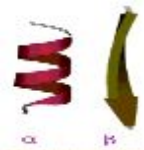


Различные формы белковой глобулы:

*a* — сфера ( $b = b_s$ ); *б* — эллипсоид ( $b > b_s$ ); *в* — надмолекулярные структуры ( $b < b_s$ )

Форма глобулы определяется соотношением числа полярных и неполярных аминокислотных остатков. Если в белке  $b = b_s$  (где  $b$  — отношение числа полярных остатков к неполярным;  $b_s$  — отношение объема гидрофильной фазы к объему гидрофобного ядра), то глобула будет стремиться образовать сферу. При  $b > b_s$ , то есть полярных остатков больше, чем необходимо, чтобы покрыть сферическое гидрофобное ядро, глобула примет вытянутую форму. При  $b < b_s$  полярных остатков не хватает и части гидрофобного ядра приходится контактировать с водой. Во избежание этого несколько таких молекул образуют комплекс друг с другом. На рис. 6.4.9 приведены возможные формы белковых глобул в зависимости от параметра  $b$ .





## Теоретические методы изучения структуры ДНК

Методы построения упрощенных физических моделей, основанные на экспериментальных данных и отражающие совокупность свойств целостной молекулы ДНК

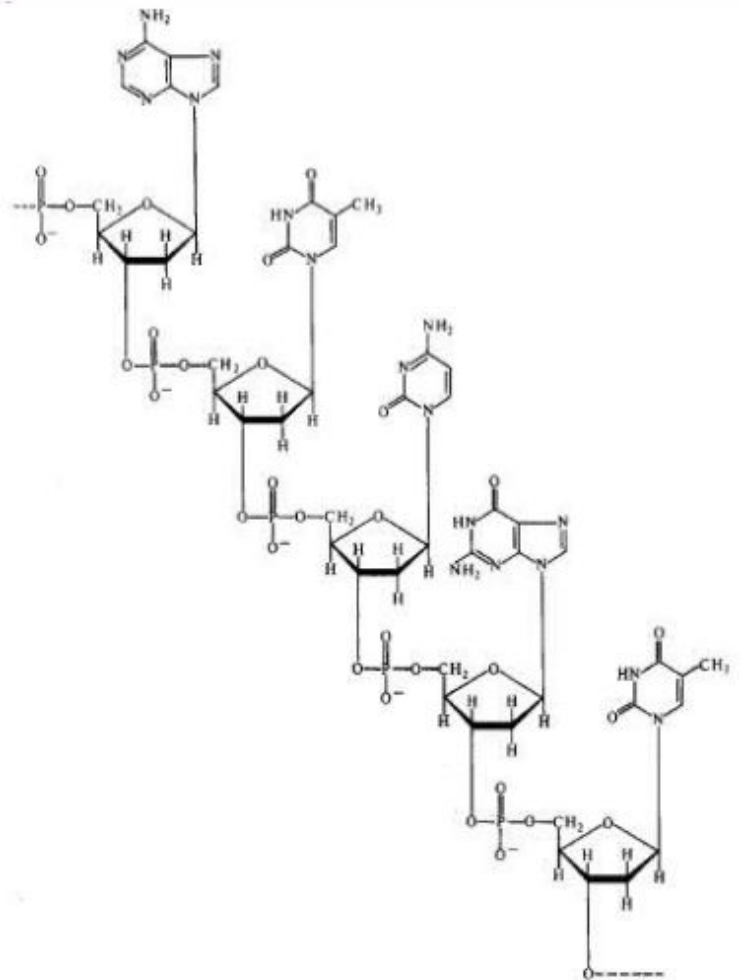
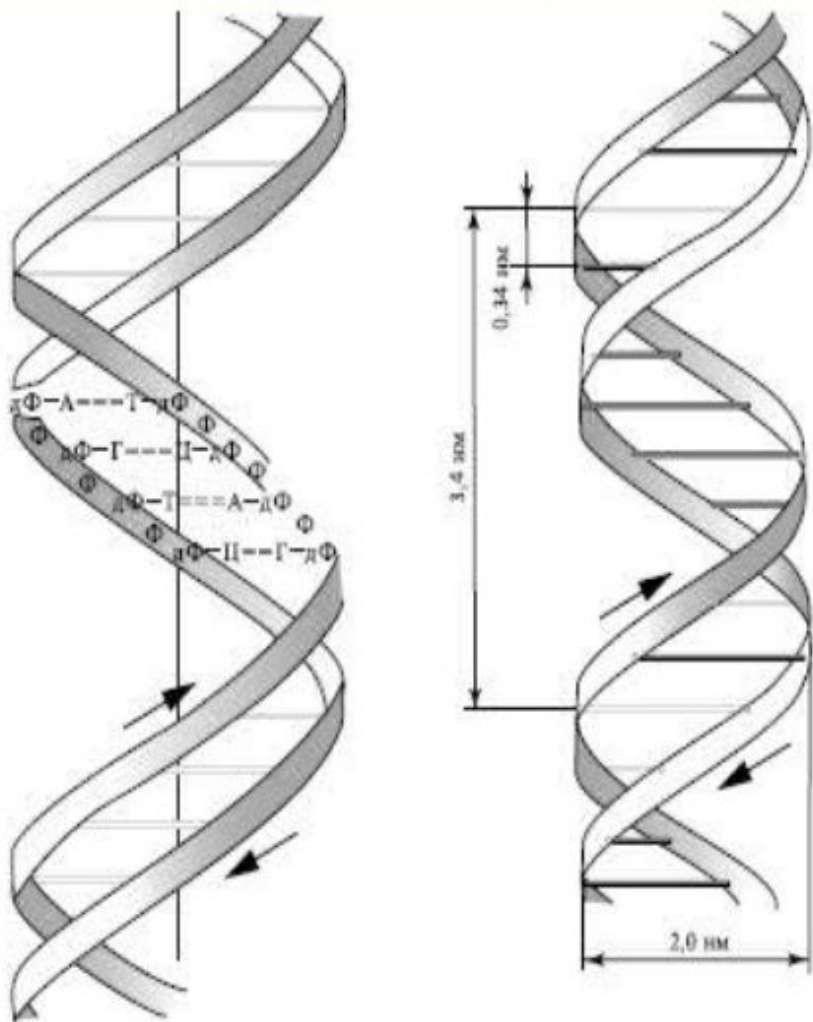
- Модель гибкого стержня
- Модель спираль-клубок

## Методы конформационного анализа и квантовой химии

Учитывают, что двойная спираль ДНК, обладая общей жесткостью по длине спирали, представляет собой вместе с тем своего рода шарнирное устройство (степени свободы вокруг единичных химических связей).



# Пространственная организация нуклеиновых кислот

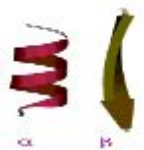


A

B

B

Рис. IX.16  
Строение ДНК. А, Б — двойная спираль, В — участок цепи ДНК



## ❖ Описание цепи ДНК – 6 углов

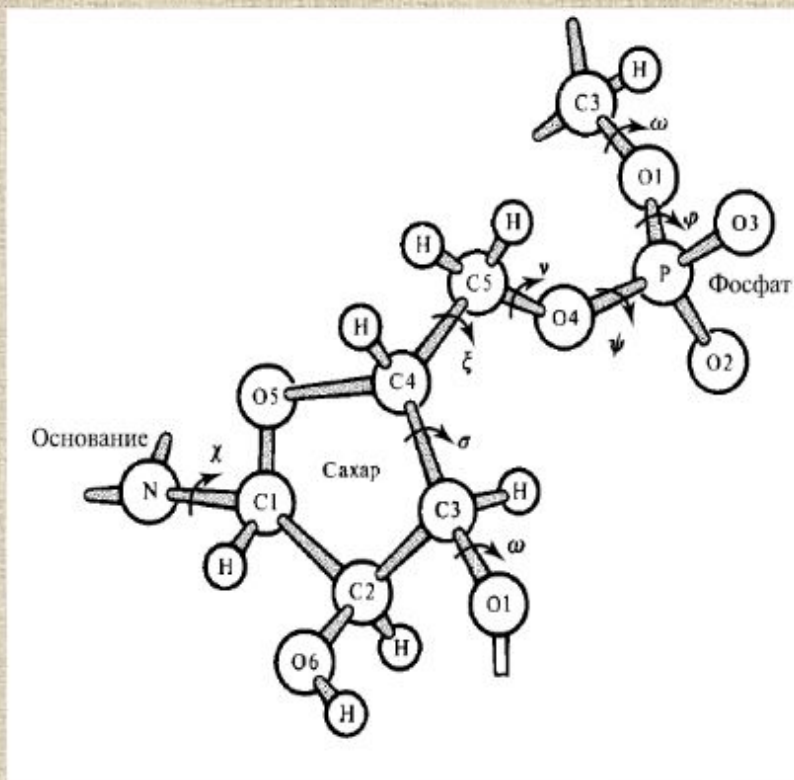


Рис. IX.18

Обозначения атомов и двугранных углов повторяющейся единицы сахарофосфатной цепи

Конформация мономера нуклеиновой кислоты задается конформацией сахарного кольца, пятью углами вращения вокруг единичных связей в сахарофосфатной цепи  $\xi, \nu, \phi, \omega, \theta$ . одним углом  $\chi$  (N-C1, гликозидная связь), определяющим ориентацию основания относительно сахарного кольца

**Число степеней свободы для цепи ДНК на порядок больше, чем для полипептида**



## ❖ Описание цепи ДНК – 6 углов и 5 параметров

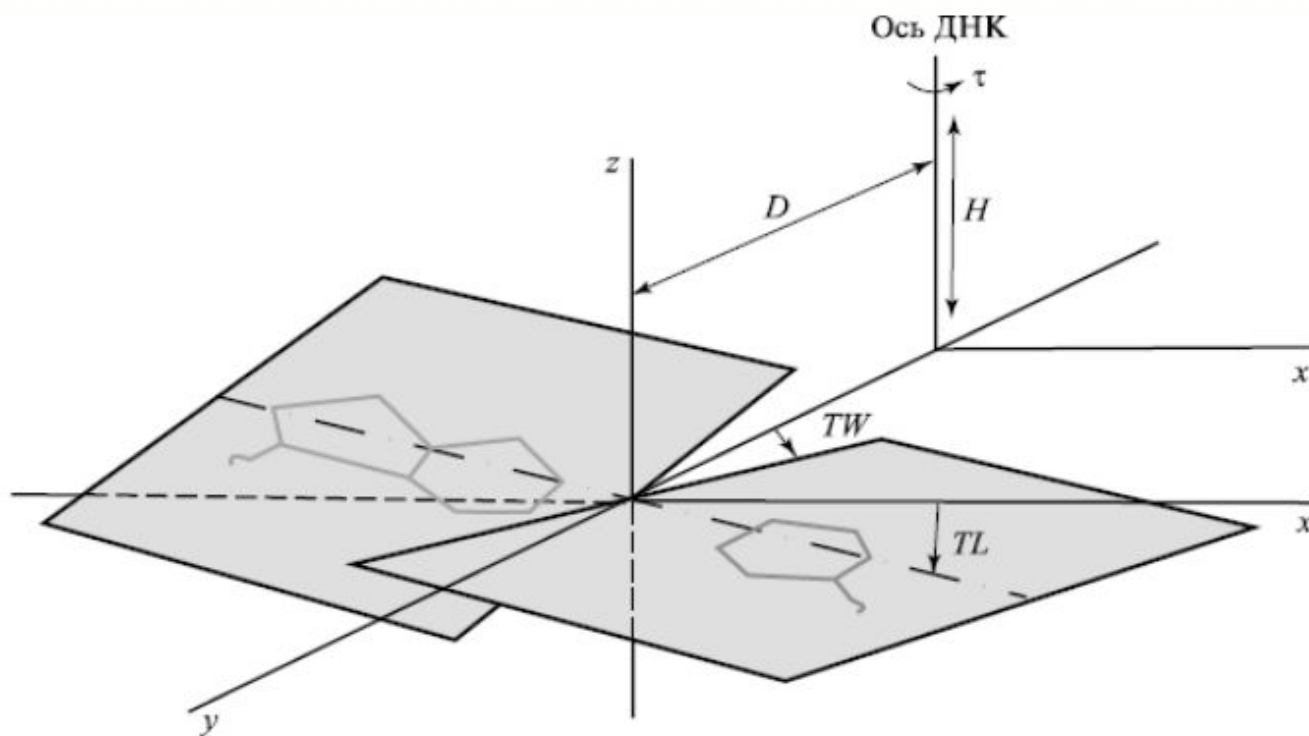


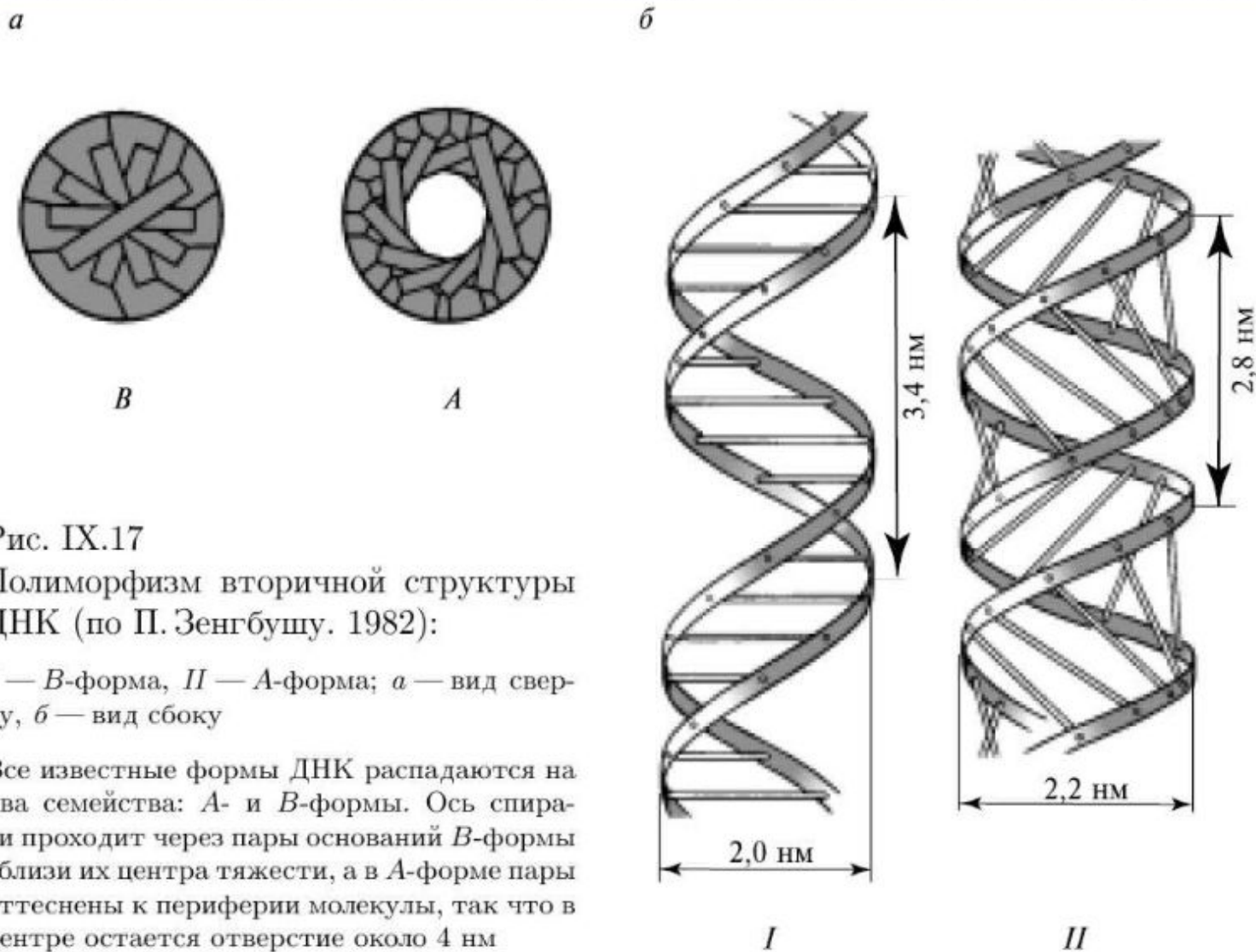
Рис. IX.19

Пять параметров Арнотта, задающих расположение оснований в регулярной двойной спирали: поворот пар  $\tau$ , расстояние от оси спирали  $D$ , наклон  $TL$ , «пропеллер» оснований в паре  $TW$ , проекция повторяющейся единицы на ось спирали  $H$  по В. И. Иванову, 1980)

Число степеней свободы для цепи ДНК на порядок больше, чем для полипептида



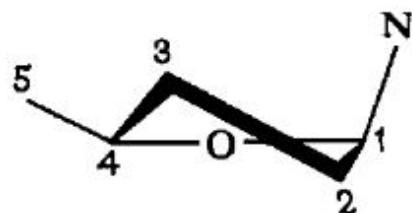
# Пространственная организация нуклеиновых кислот



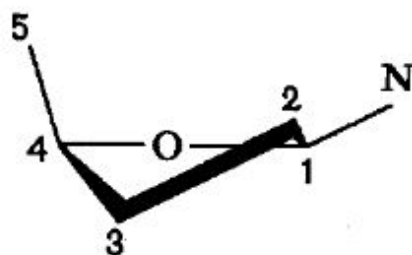


❖ Основная причина различий А и В-форм ДНК – альтернативная геометрия сахарного кольца

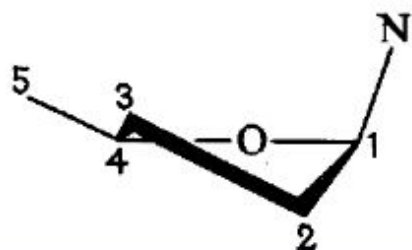
С3-эндо



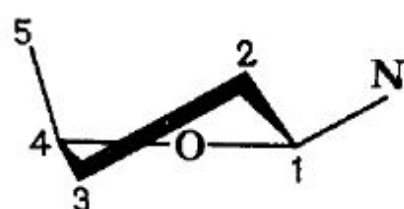
С3-экзо



С2-экзо



С2-эндо



Четыре наиболее устойчивые конформации сахарного кольца в нуклеотиде (по В. И. Иванову, 1980)

В В-формах присутствует С2-эндо- (С3-экзо) сахар; в А-формах — С3-эндо. При изменении геометрии сахара от С2-эндо (S-тип) к С3-эндо (N-тип) связи С4-С5 и N-С1, занимающие вначале почти экваториальное и меридиональное положения соответственно меняют свою ориентацию на противоположную.



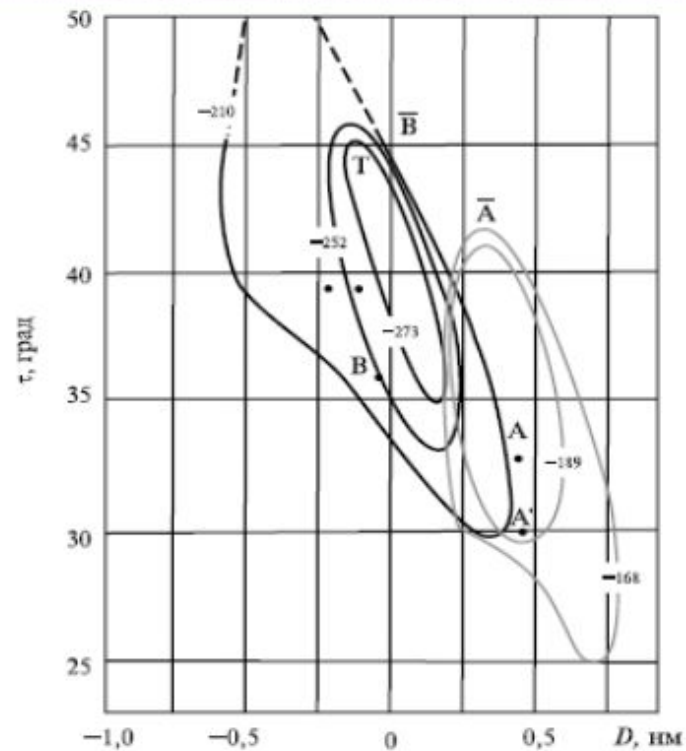


Рис. IX.21

Карта  $(D, \tau)$  для канонических семейств спиралей нуклеиновой кислоты (по В. И. Иванову, 1980)

Черными линиями обозначены семейства форм с С2-эндо-сахарами (В-форма), цветными линиями — с С3-эндо-сахарами (А-форма). Линии уровней маркированы величинами энергии в кДж/моль. Верхние части некоторых «оврагов» изображены точками, чтобы выделить области, в пределах которых спирали имеют очень узкий сахарный желоб (тот, в который входят гликозидные связи)





## Вопросы для самоконтроля по теме

1. Что такое «карта Рамачандрана»?

2. Какова причина наличия «запрещенных зон» на картах Рамачандрана?

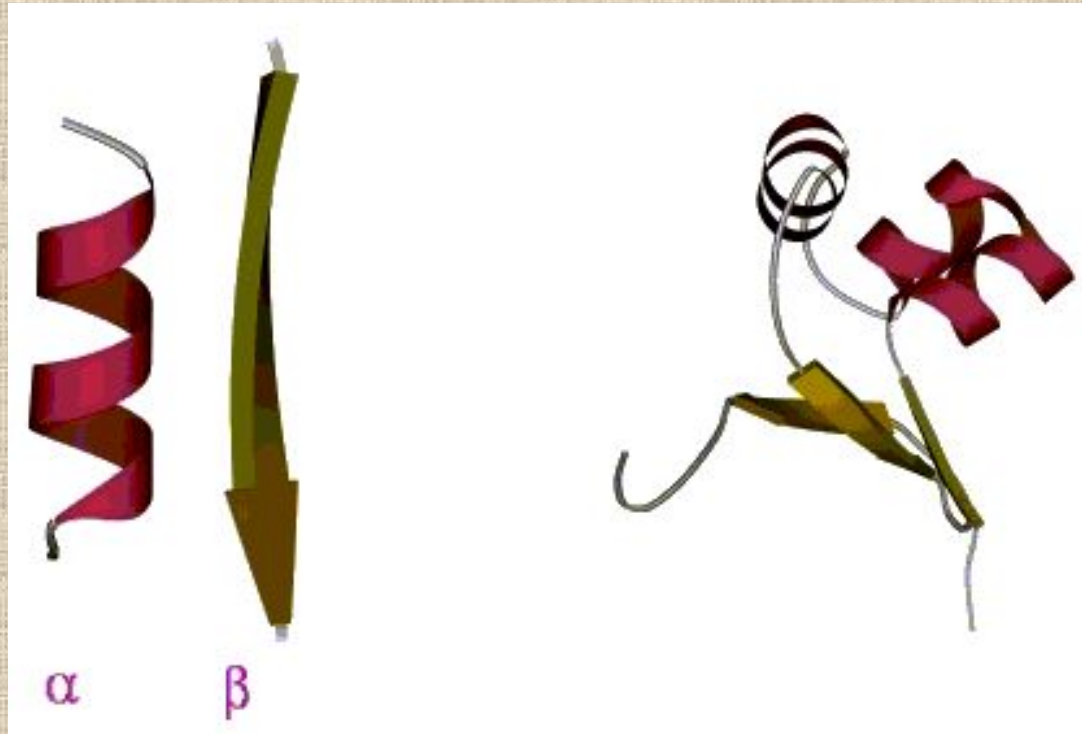
3. Какие существуют методы для предсказания вторичной и третичной структуры полипептида по первичной последовательности аминокислот?

4. Что такое шаблон  $\alpha$ -спирали, петли,  $\beta$ -структуры?

5. Чем различаются вторичные структуры А и В форм ДНК?  
В чем причина различий?

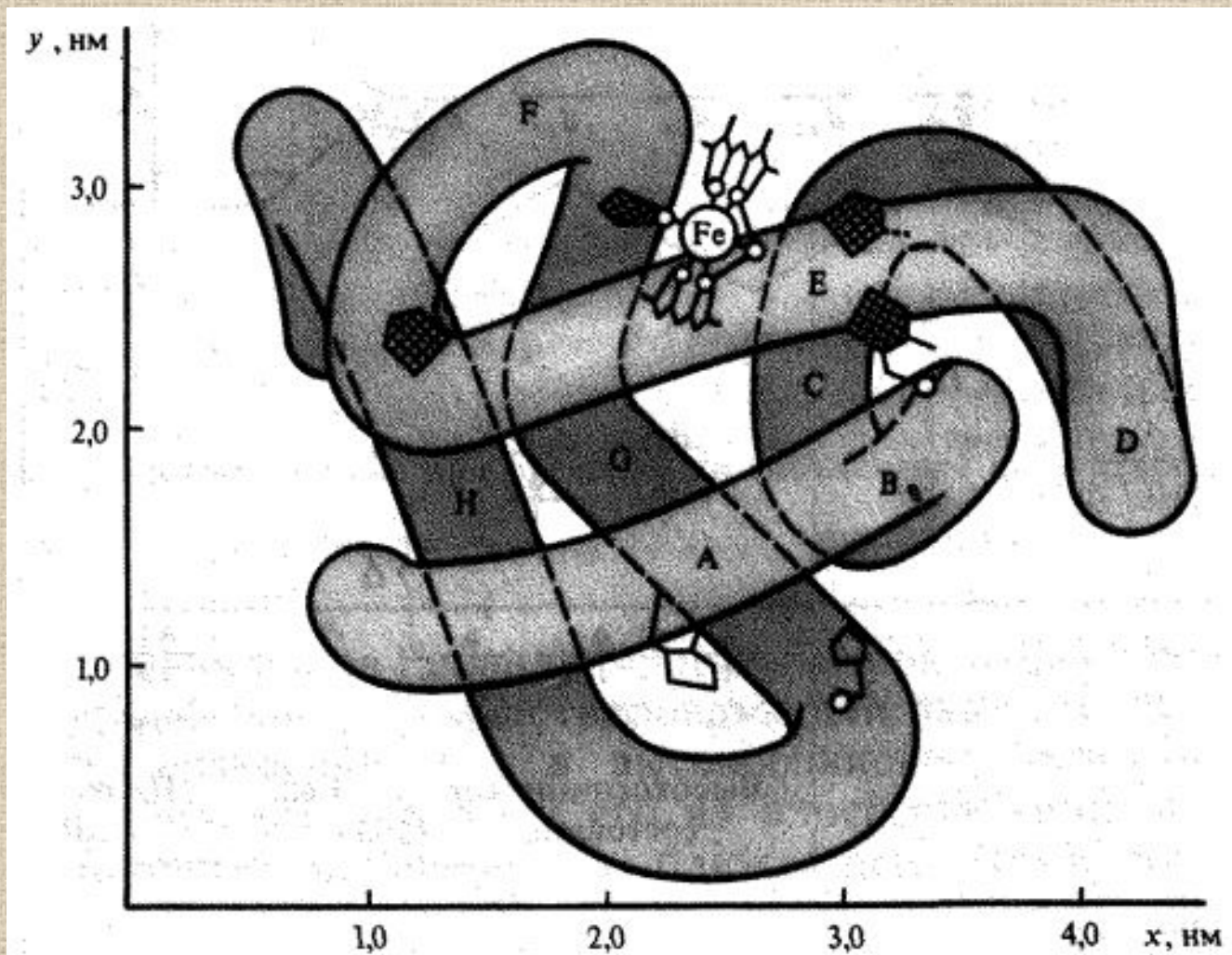
5. Какие параметры используют для описания пространственной структуры ДНК?

# Раздел: Молекулярная биофизика

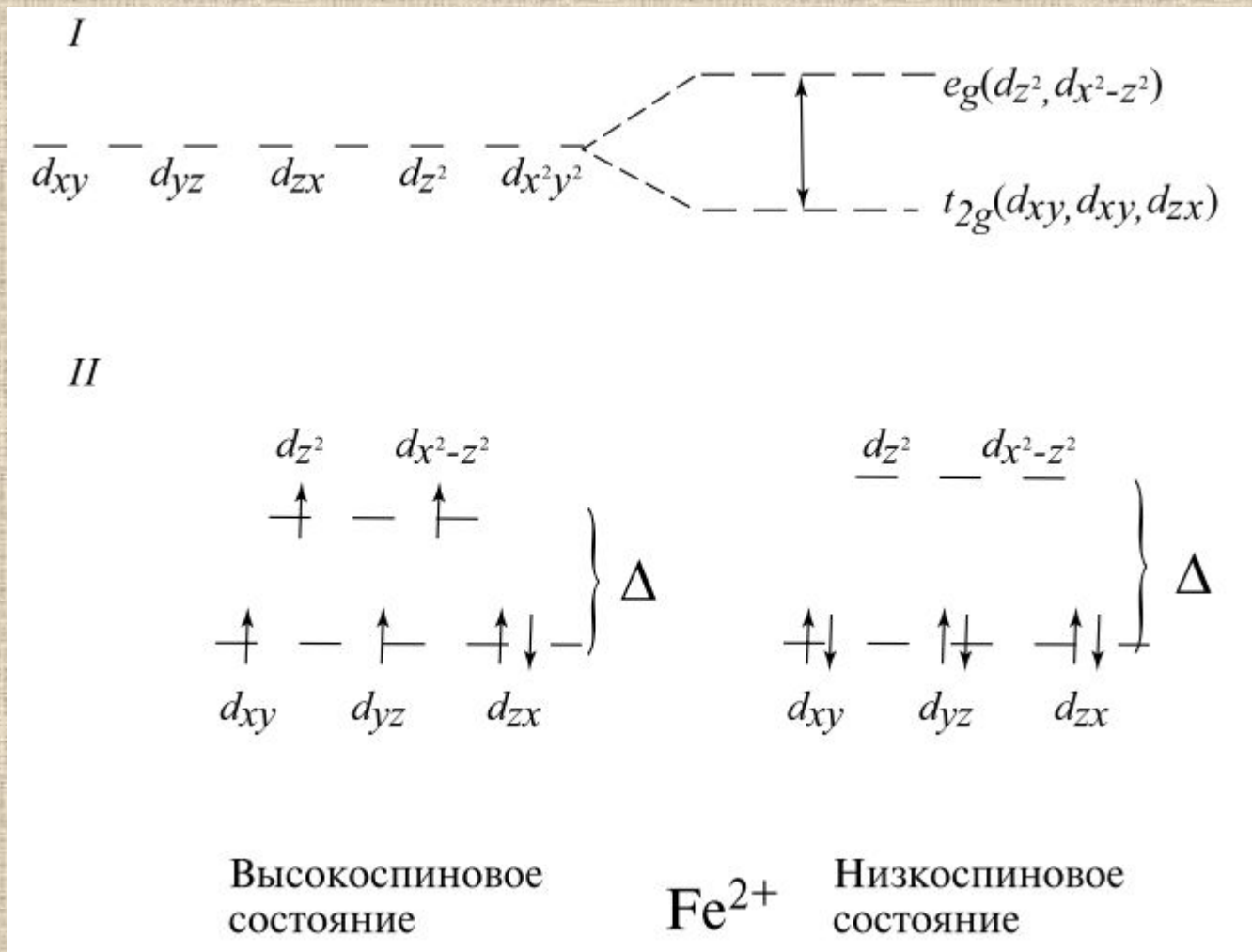


**Тема: Динамика  
биополимеров**





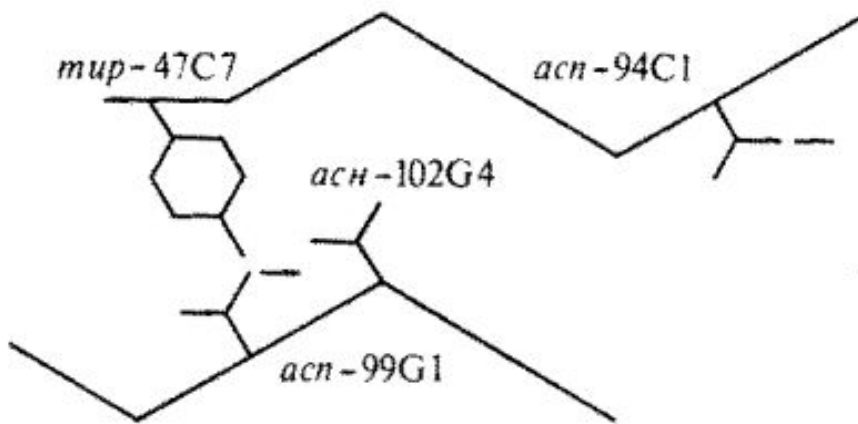
**Пространственная структура миоглобина (кашалота) в проекции  $xy$**   
**Миоглобин (переносчик кислорода в мышцах) содержит один гем и одну полипептидную цепь, включающую 153 остатка, которые распределены в основном по 8  $\alpha$ -спиральным участкам (А — Н). Гем, в центре которого расположен атом Fe, находится между спиралями Е и F.**



**Расщепление d-орбиталей в октаэдрическом комплексе (I): и распределение d-электронов по орбиталям высокоспинового (расщепление  $\Delta$  мало) и низко спинового (расщепление  $\Delta$  велико) состояний иона  $Fe^{2+}$  (II)**



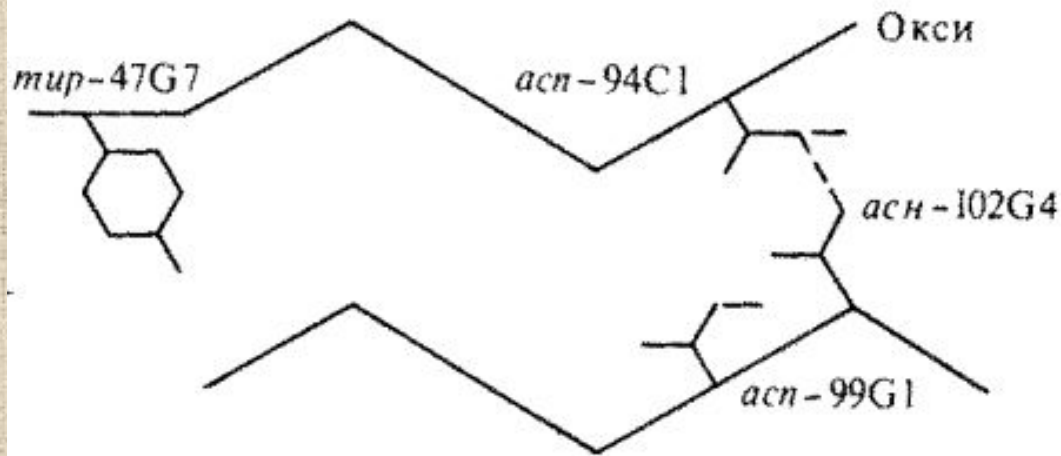
$\alpha$  – Субъединица



$\beta$  – Субъединица

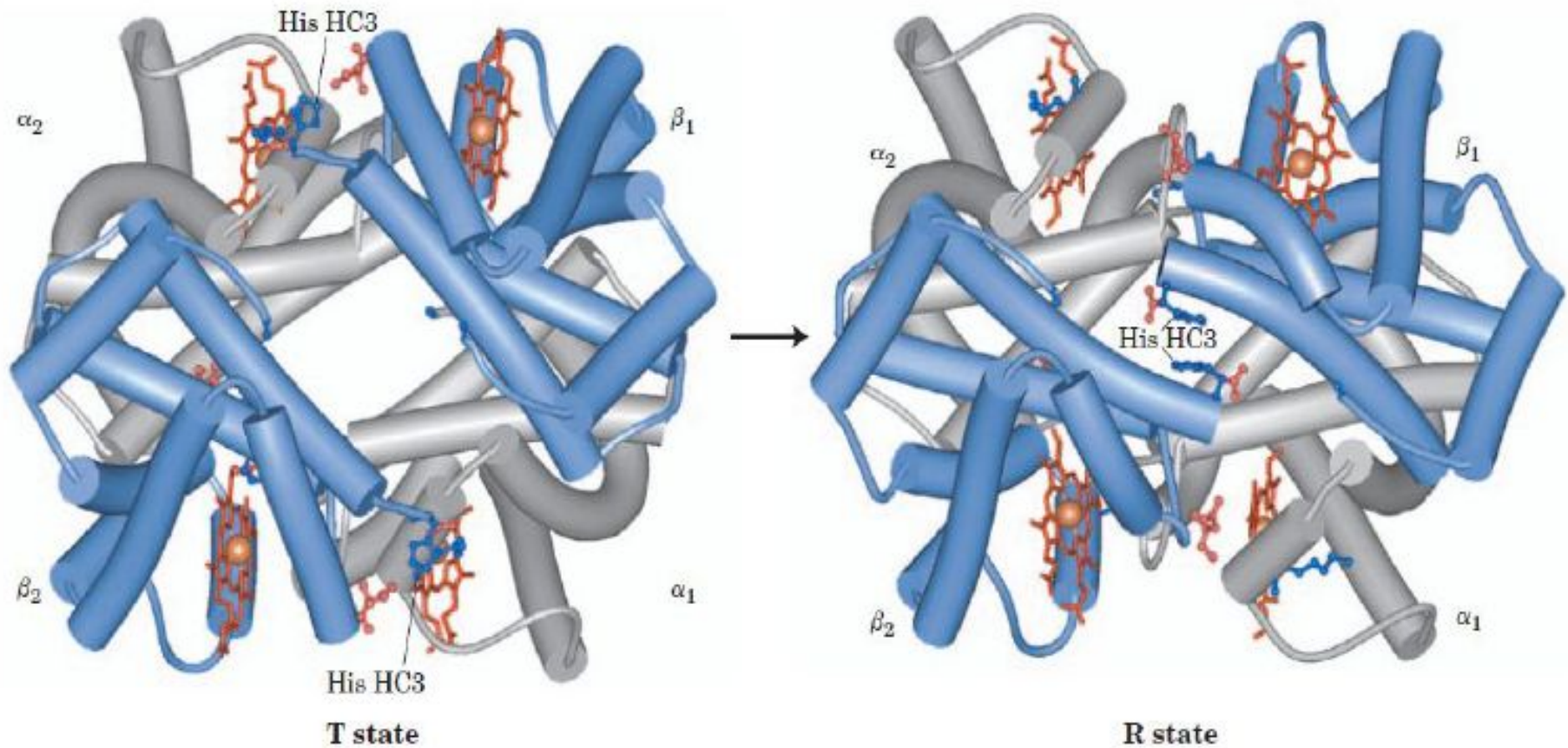
**Структурные изменения, происходящие в гемоглобине при оксигенации (объяснение см. в тексте) (по Д. Мецлеру, 1980)**

$\alpha$  – Субъединица

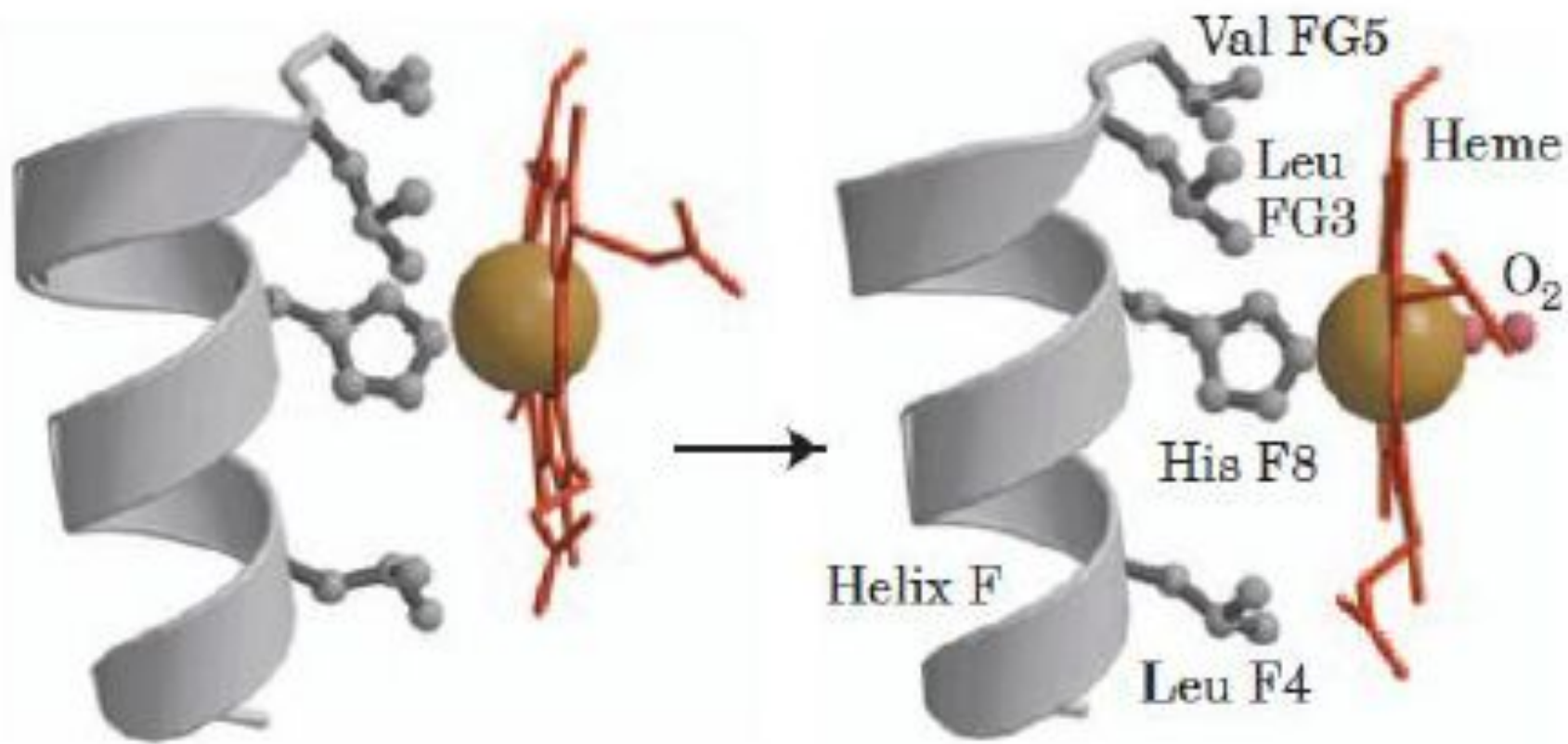


$\beta$  – Субъединица

# Переход из Т в R форму у гемоглобина



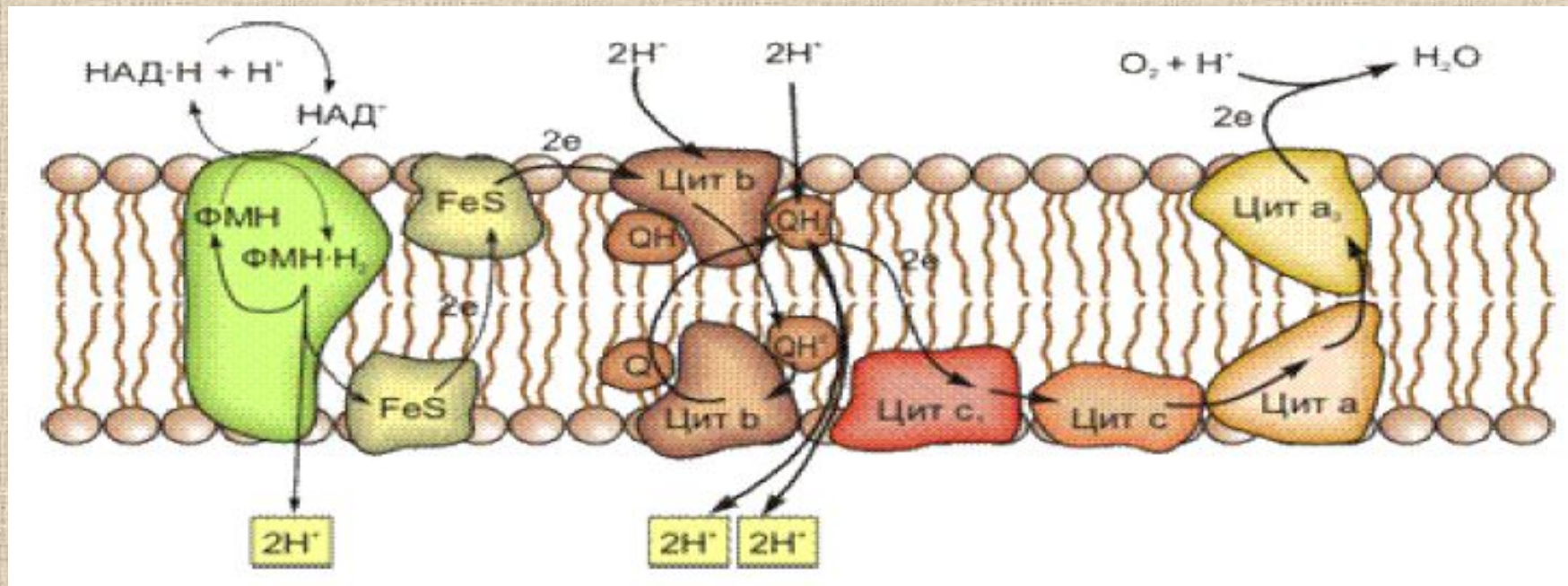




**T state**

**R state**

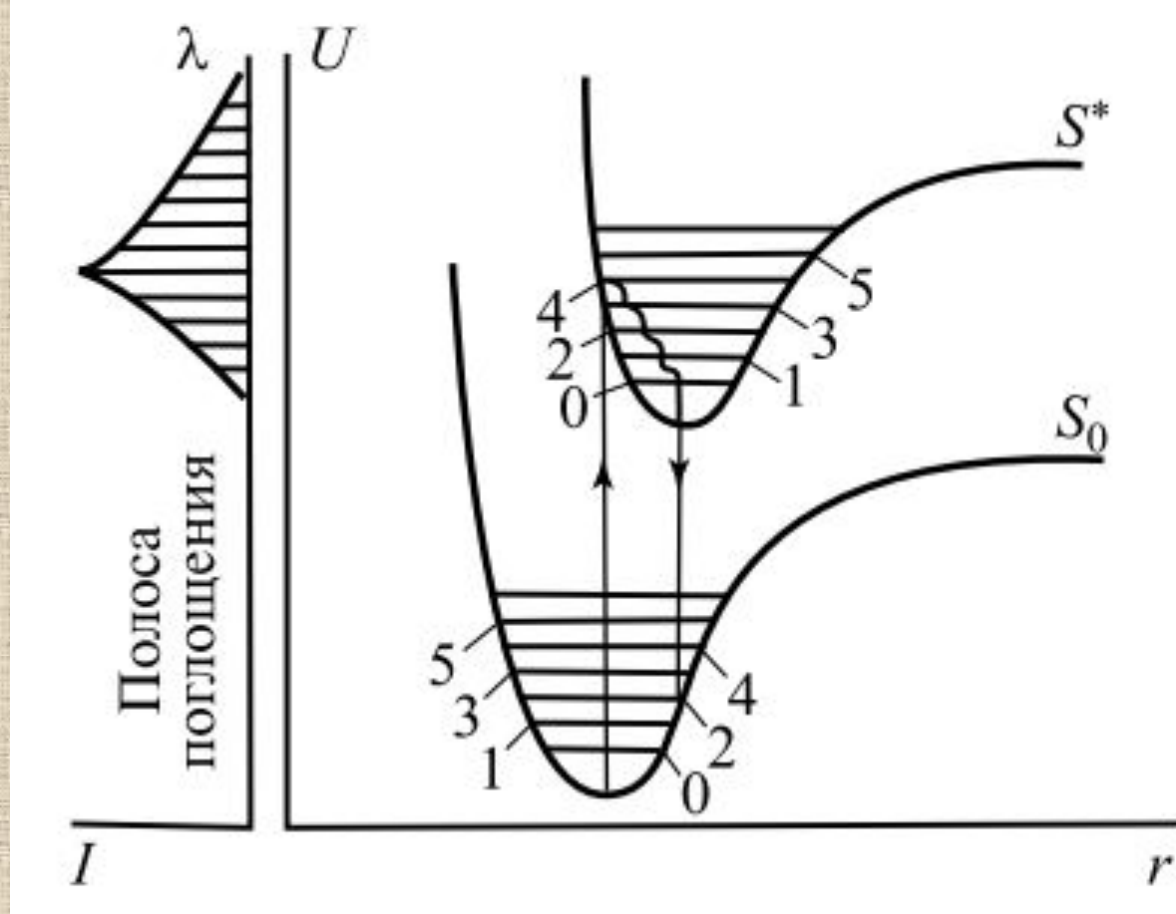
# Туннельный перенос электрона в биоструктурах





# Методы изучения подвижности белков

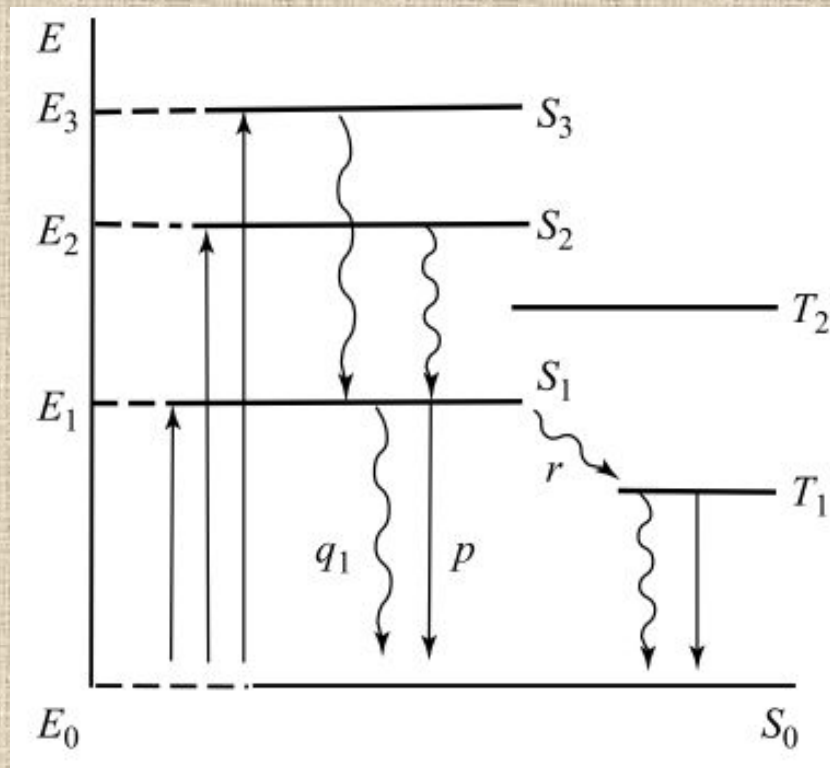
- Люминесцентные методы
- ЭПР
- ЯМР
- ЯГР спектроскопия
- Метод изотопного обмена



**Кривые потенциальной энергии основного ( $S_0$ ) и синглетного возбужденного ( $S^*$ ) состояний двухатомной молекулы:**

$U$  — потенциальная энергия;  $r$  — межъядерное расстояние;  $I$  — интенсивность поглощения;  $\lambda$  — длина волны; 0-5 — колебательные подуровни ядерных состояний





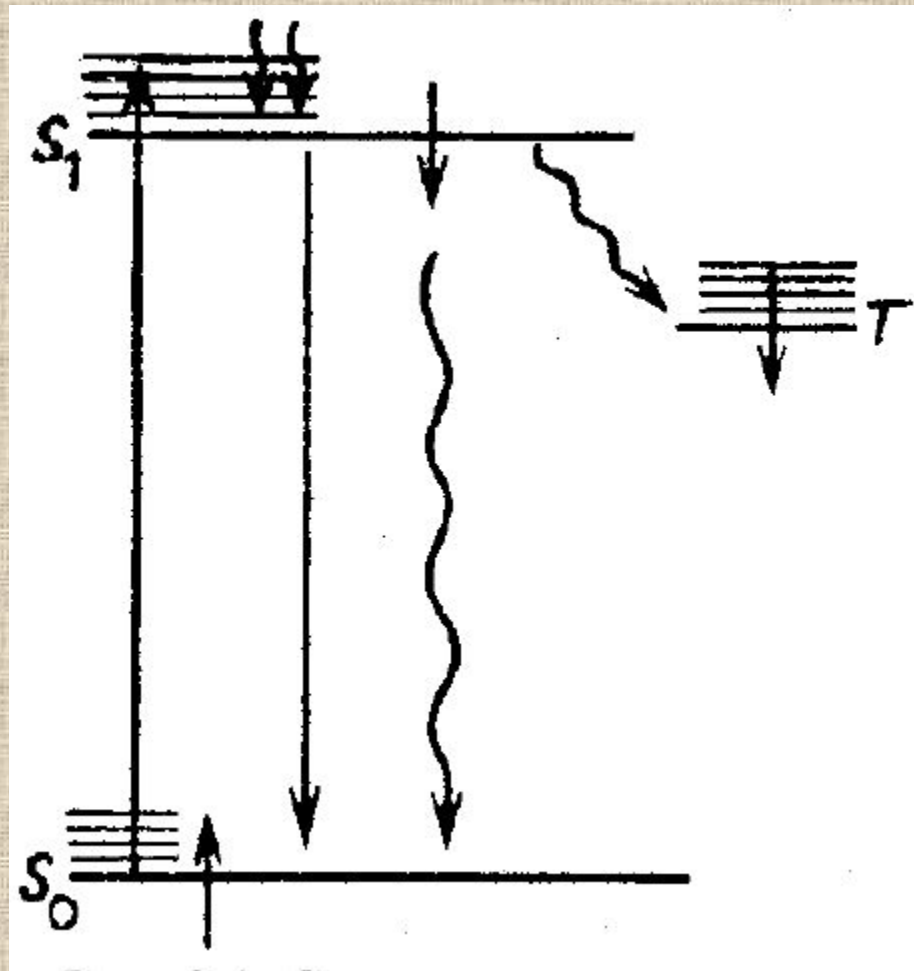
Электронные уровни органической молекулы и переходы между ними (схема Яблонского):  $p$  — вероятность переходов в единицу времени на основной уровень с испусканием флуорисценции,  $q_1$  — то же, без излучения;  $r$  — вероятность конверсии и триплетное состояние.

Молекула обладает системой триплетных  $T_1, T_2, \dots$  и синглетных возбужденных уровней  $S_1, S_2, \dots, S_n$ . При переходе на один из высших возбужденных синглетных уровней избыток энергии быстро ( $10^{-12}$  с) диссипирует; молекула попадает на низший возбужденный синглетный уровень  $S_1$ , с которого и происходит переход ( $S_1 \rightarrow S_0$ ) или внутримолекулярная конверсия ( $S_1 \rightarrow T_1$ ). Суммарная вероятность ( $P$ ) дезактивации определяется суммой величину,  $q_1, r$ :

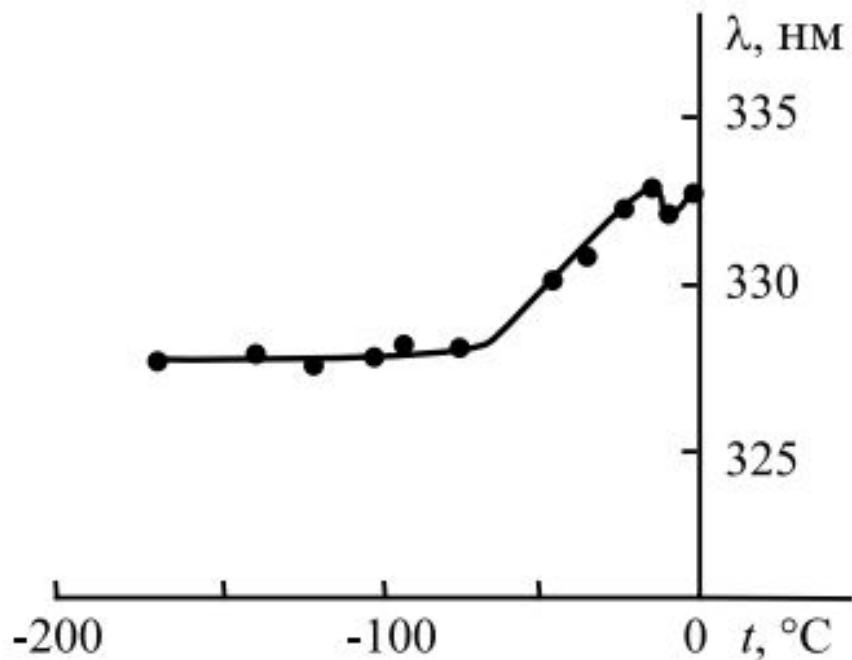
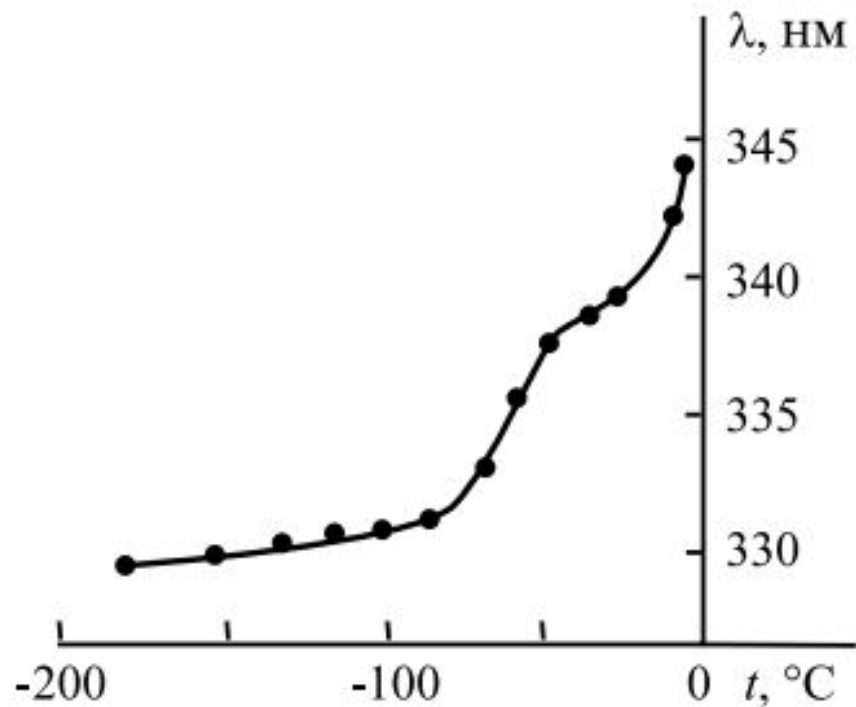
$$P = p + q_1 + r$$

# Люминесцентные методы

- Измерение внутримолекулярной подвижности белка по зависимости положения максимума люминесценции метки, введенной в белок, либо собственной люминесценции триптофана белка от температуры
- Характеристика подвижности окружения метки
- $t=10^{-2}-10^{-6}$  с
- $\tau=10^{-1}-10^{-2}$  с
- $\tau^*=10^{-8}-10^{-9}$  с

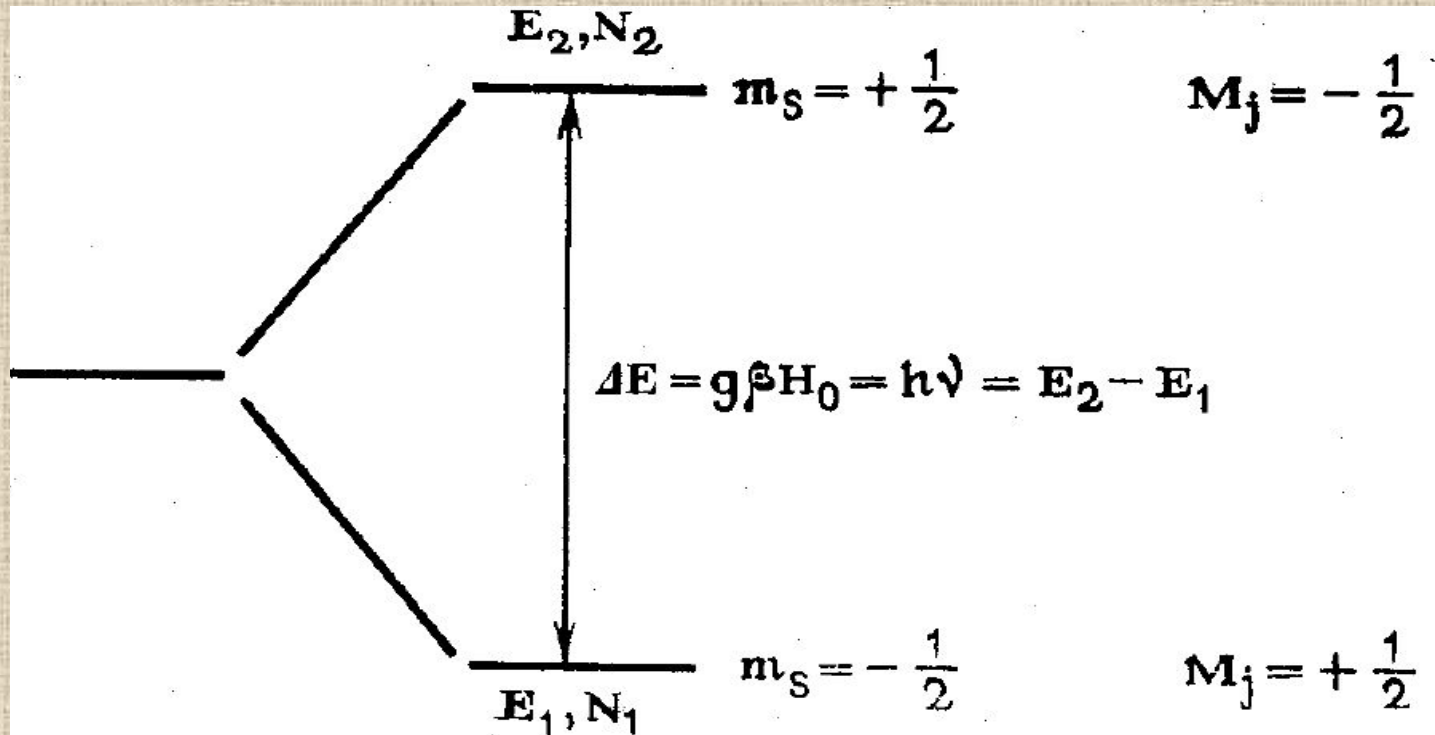




*I**II*

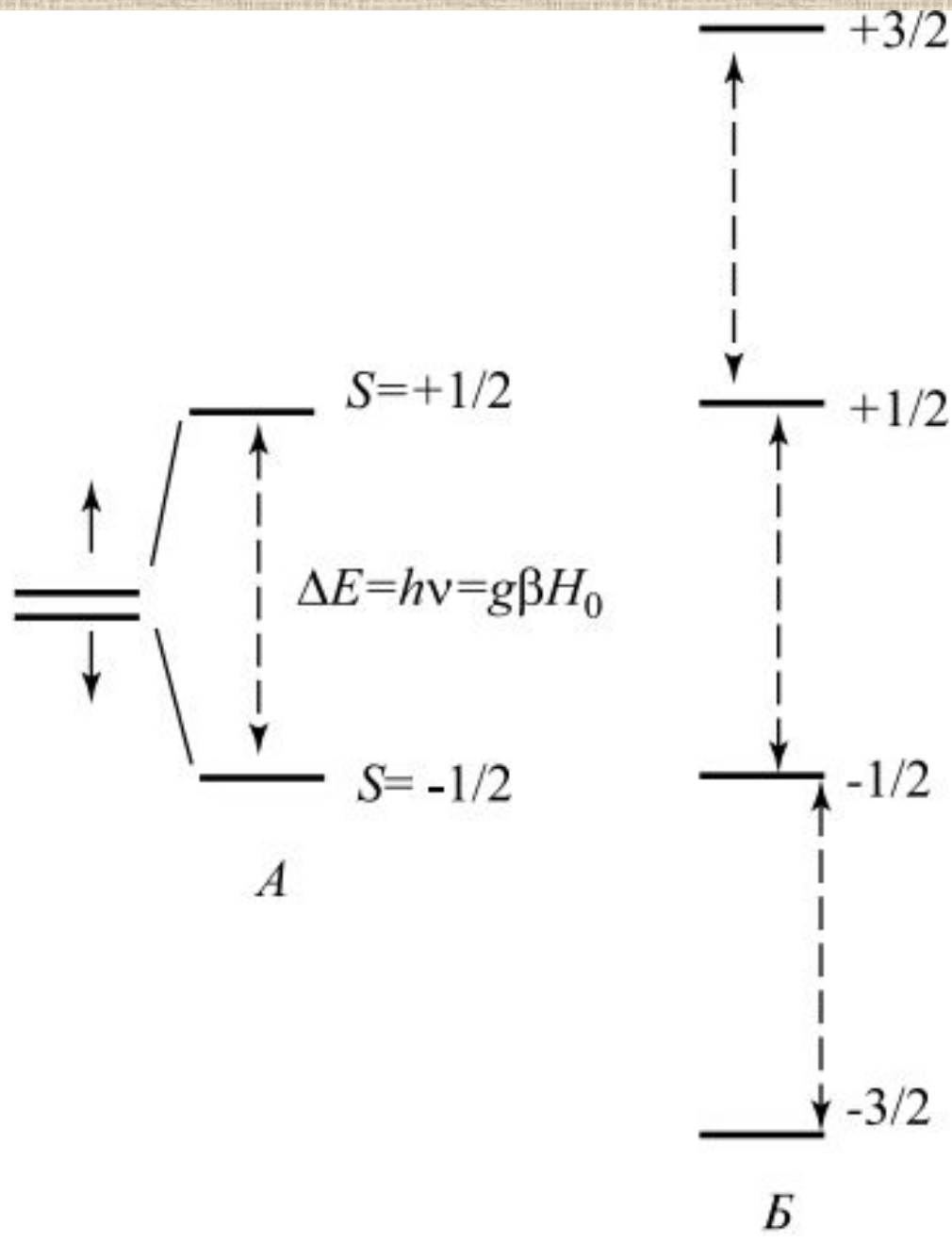
**Зависимость положения спектра флуорисценции водного раствора (3-лактоглобулина (I) и нейротоксина II кобры (II) от температуры при рН 6,5 (по Е. А. Пермякову, 1977)**

# Методы радиоспектроскопии ЭПР и ЯМР



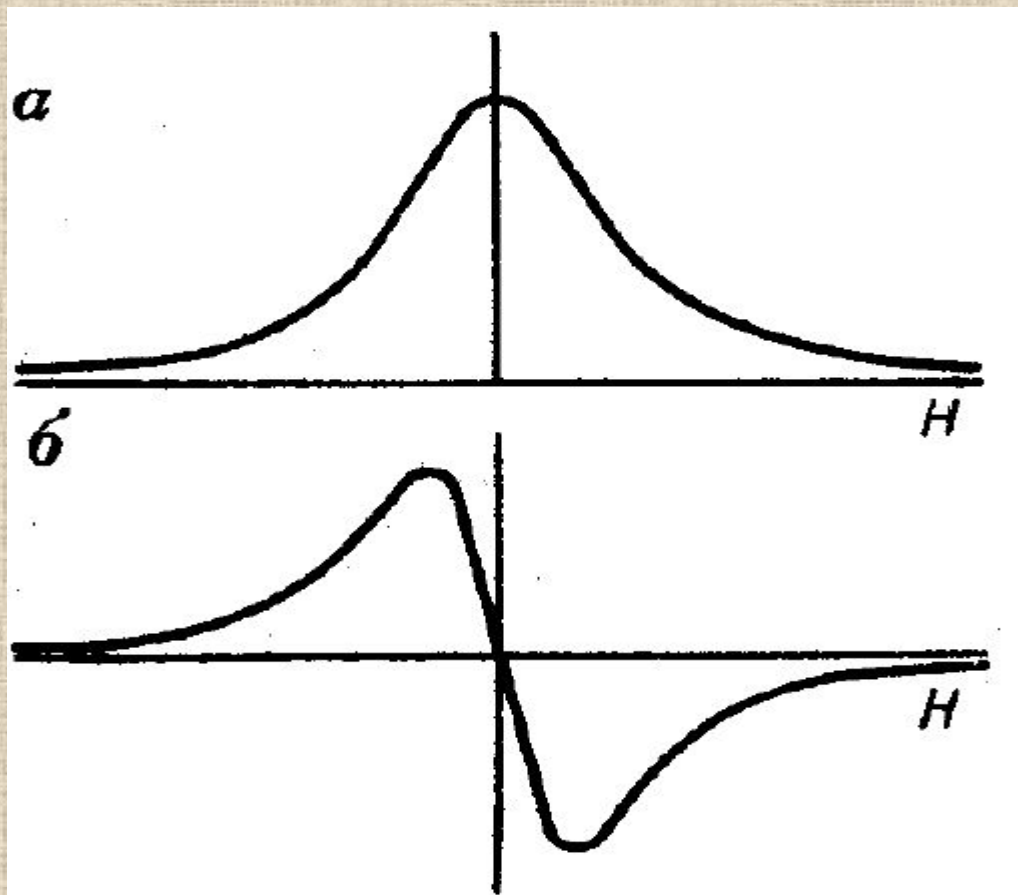
Расщепление энергетических уровней  
электрона (протона) в магнитном поле (H)





**Энергетические уровни электрона в магнитном поле. А — один электрон (спин 1/2); Б — три электрона (максимальное значение спина 3/2;**

# Линия поглощения СВЧ- а) поля б) ее первая производная



Ось абсцисс — величина постоянного магнитного поля  $H$ , которая плавно меняется при постоянной частоте СВЧ-поля до достижения значений, соответствующих условию резонансного поглощения



# Линия резонанса ЭПР

- Ширина:  $\Delta H \cong \frac{1}{2T_1} + \frac{1}{T_2}$
- $T_1$  – время передачи энергии окружающей среде
- $T_2$  – время спин-спинового взаимодействия

Для свободных радикалов:  $T_1 \gg T_2$   
$$\Delta H \cong \frac{1}{T_2}$$

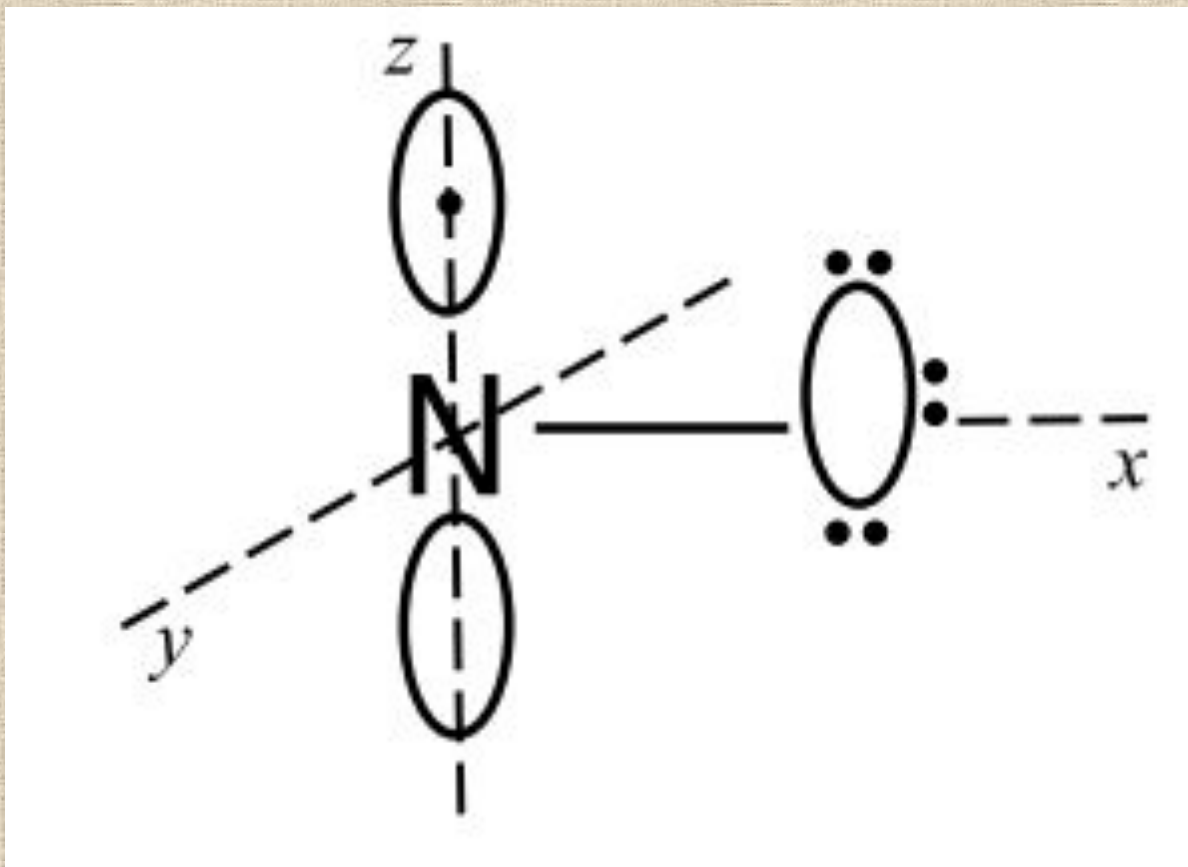
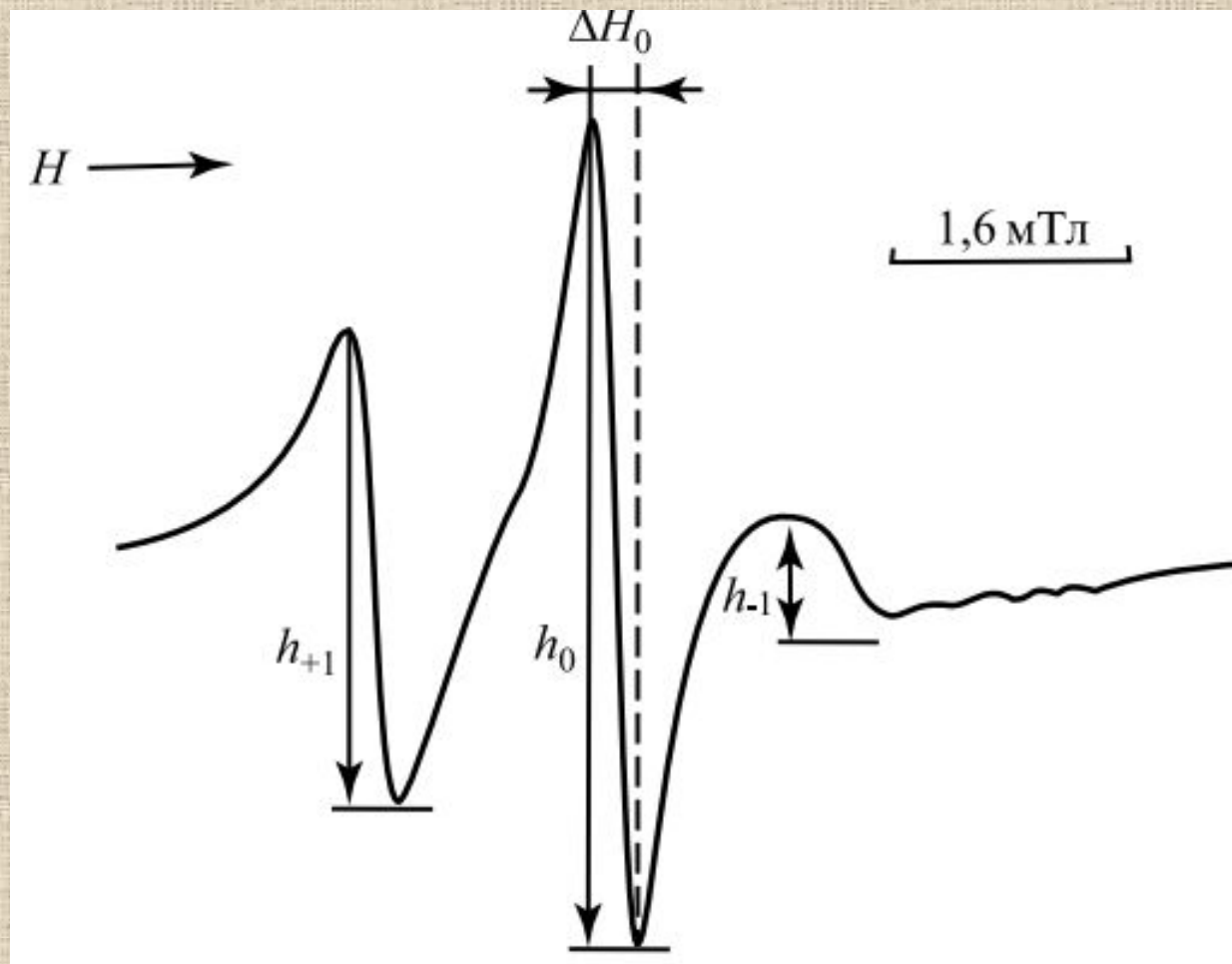


Схема парамагнитного фрагмента  
нитроксильного радикала





Спектр ЭПР парамагнитной метки, присоединенной к *гис*-15 лизоцима (рН 7,0;  $t=26^{\circ}\text{C}$ ) (по Г.И. Лихтенштейну, 1971):

$h_{-1}$ ,  $h_0$ ,  $h_{+1}$  — интенсивность компонентов, соответствующих  $M = -1; 0; +1$ ;  $\Delta H_0$  — ширина центрального компонента

# ЯМР-спектроскопия

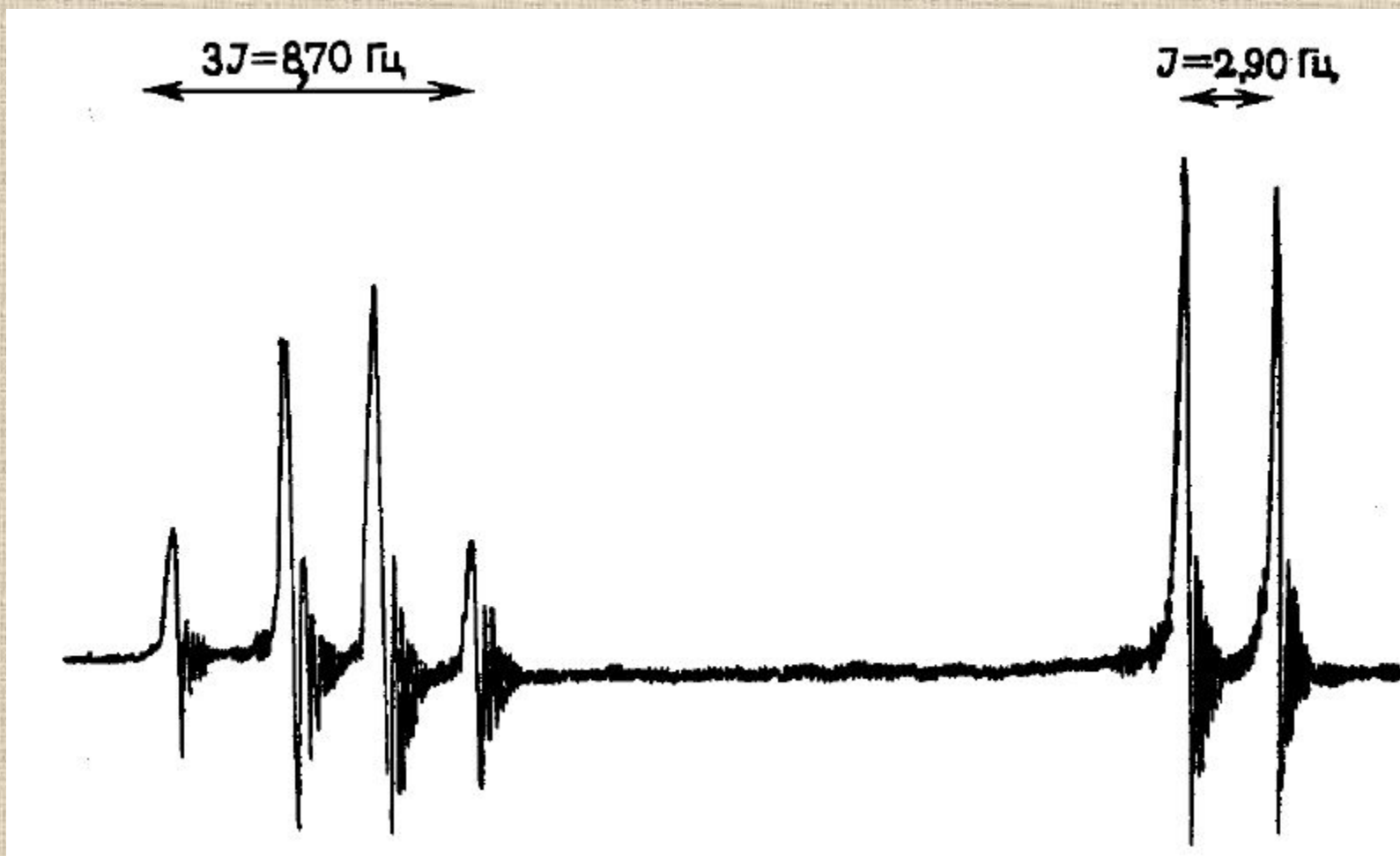
- Измерение времени релаксации  $T_1$  и  $T_2$  по ширине линии резонанса.
- Определение времени вращения метки, на которой наблюдается резонанс
- Оценка подвижности белковых структур в состав которых входят «резонирующие» протоны
- Изучение некоторых видов внутримолекулярного движения в белках
- Информация о химической структуре молекулы



# Спектр ЯМР ацетальдегида



по А.Керрингтону, Э. Мак-Лечлану, 1970



CHO

химический сдвиг

# ЯГР спектроскопия

- Дает информацию не только о временных, а также амплитудных характеристиках движений в белке (средние величины смещений атомов в структуре белка за  $t=10^{-7}-10^{-9}$  с)

Основан на резонансном поглощении  $\gamma$ -квантов тяжелым ядром атома

Эффект Мёссбауэра



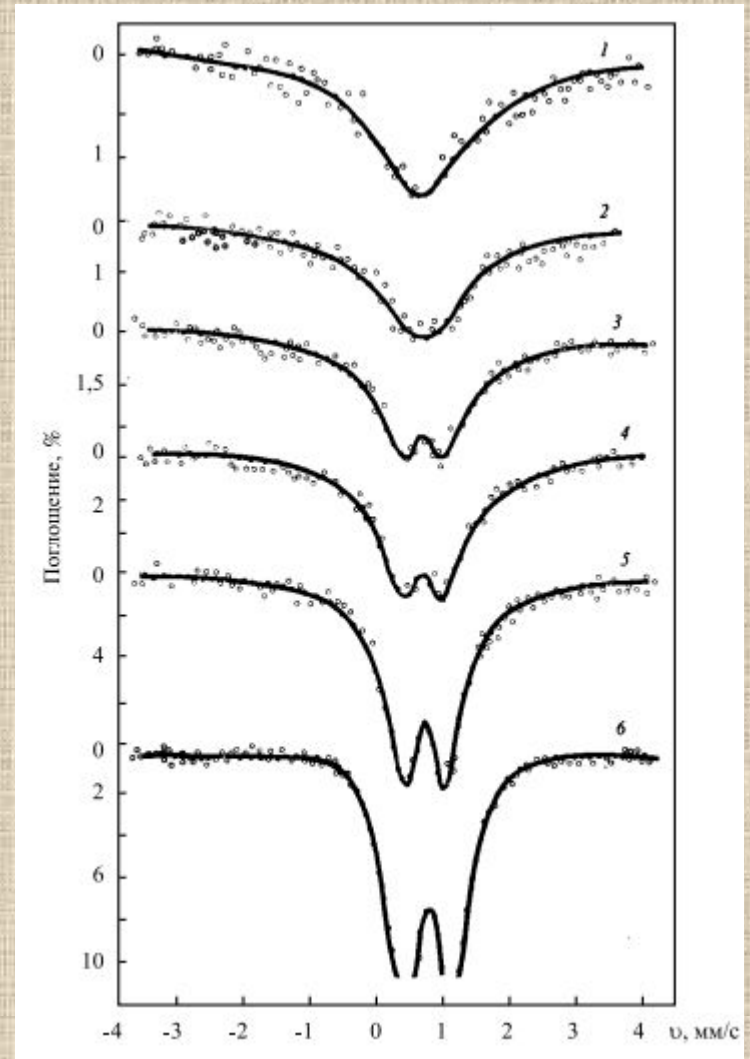
# Эффект Мёссбауэра

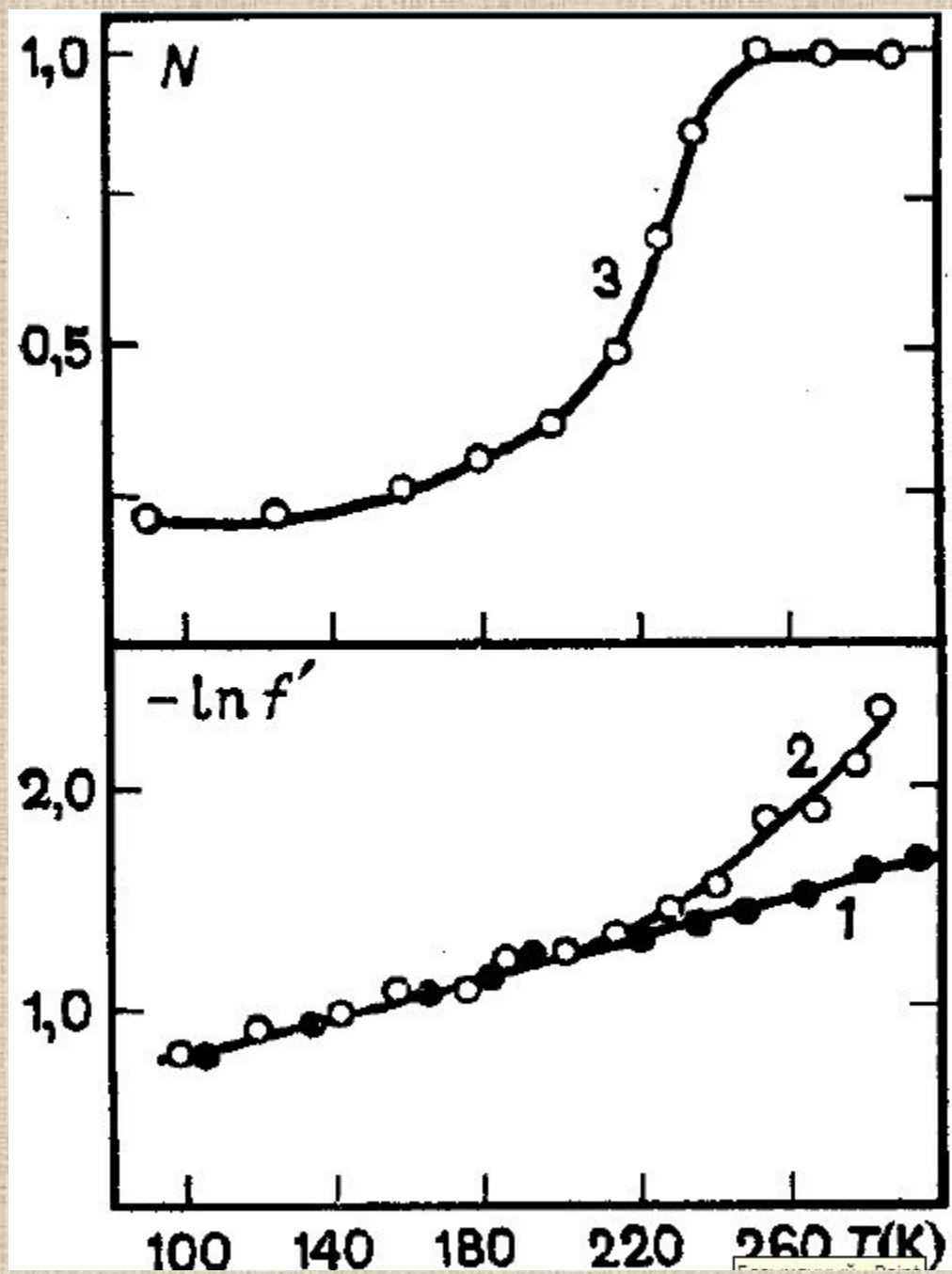
$$f' = e^{-x^2/\lambda}$$

$$\tilde{\lambda} = \lambda/2\pi$$

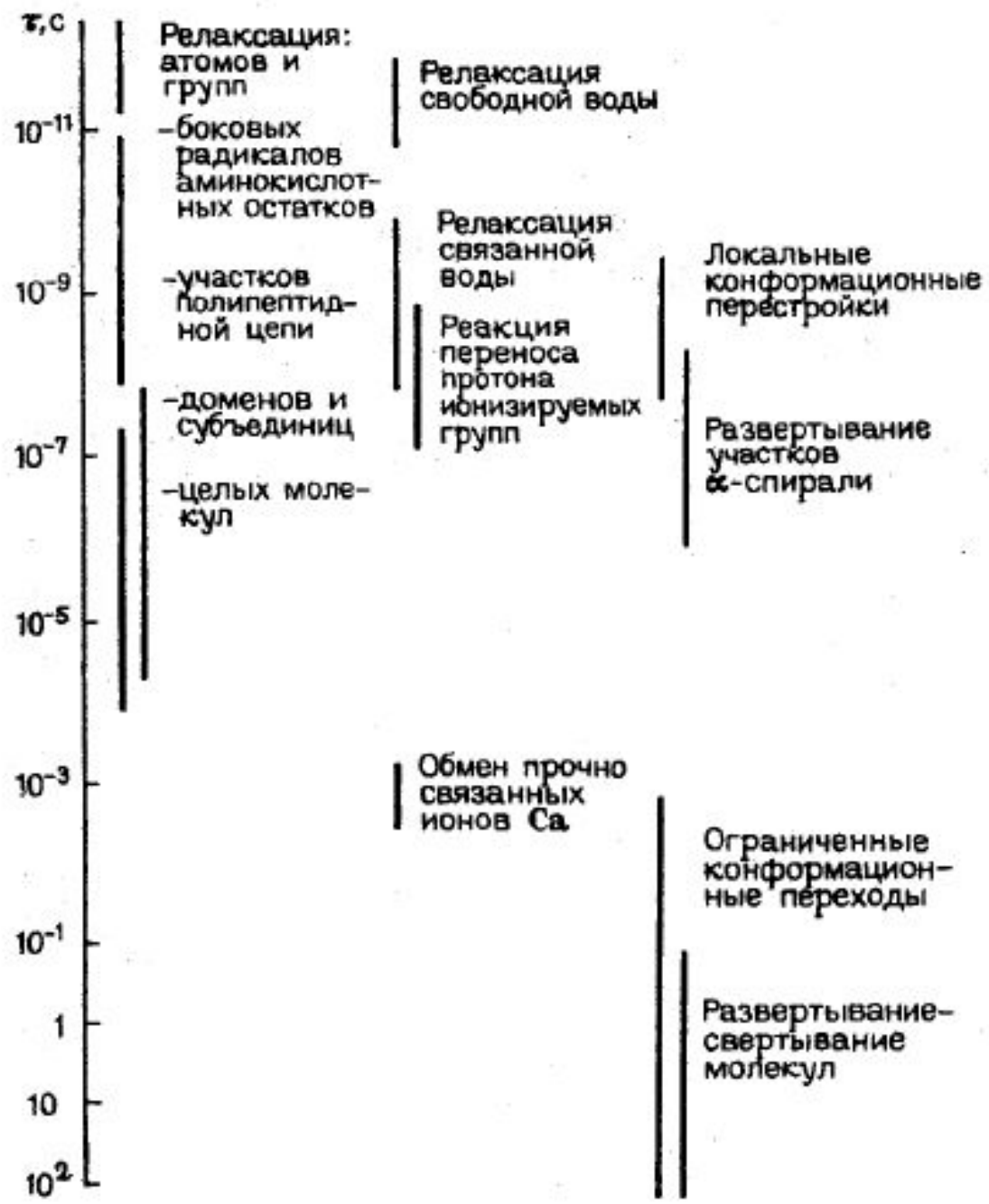
$$\tilde{\lambda} = 0,13 \text{ \AA} \text{ для } ^{57}\text{Fe}$$

Уширение спектра обусловлено диффузией молекул белка.  
Изменение частоты уширения пропорционально скорости источника ( $v$ )









# Ферментативный катализ



Ферменты (от латинского fermentum – закваска), энзимы (от греческого en – "в" и zyme – "закваска") или биокатализаторы, – это вещества биологического происхождения, ускоряющие химические реакции

Ферменты отличаются от других катализаторов тремя уникальными свойствами:

- высокой эффективностью действия,
- специфичностью действия,
- способностью к регуляции.



Таблица 8 – Эффективность протекания реакции разложения перекиси водорода

Катализатор	Энергия активации, кДж/моль	Относительная скорость реакции $2\text{H}_2\text{O}_2 \rightarrow 2\text{H}_2\text{O} + \text{O}_2$ при 300 К
Без катализатора	70	1
Pt (гетерогенный)	45	$2 \cdot 10^3$
Ионы железа (гомогенный)	42	$8 \cdot 10^3$
Каталаза (фермент)	7	$9 \cdot 10^{10}$

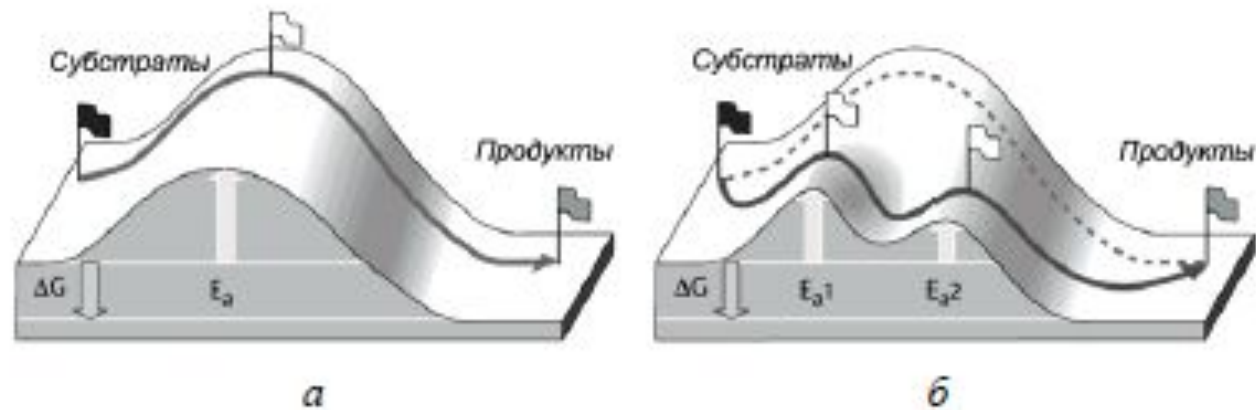


Рисунок 122 – Влияние катализатора на энергетический профиль реакции:  
*а* – энергетический профиль в отсутствие катализатора; *б* – энергетический профиль в присутствии катализатора

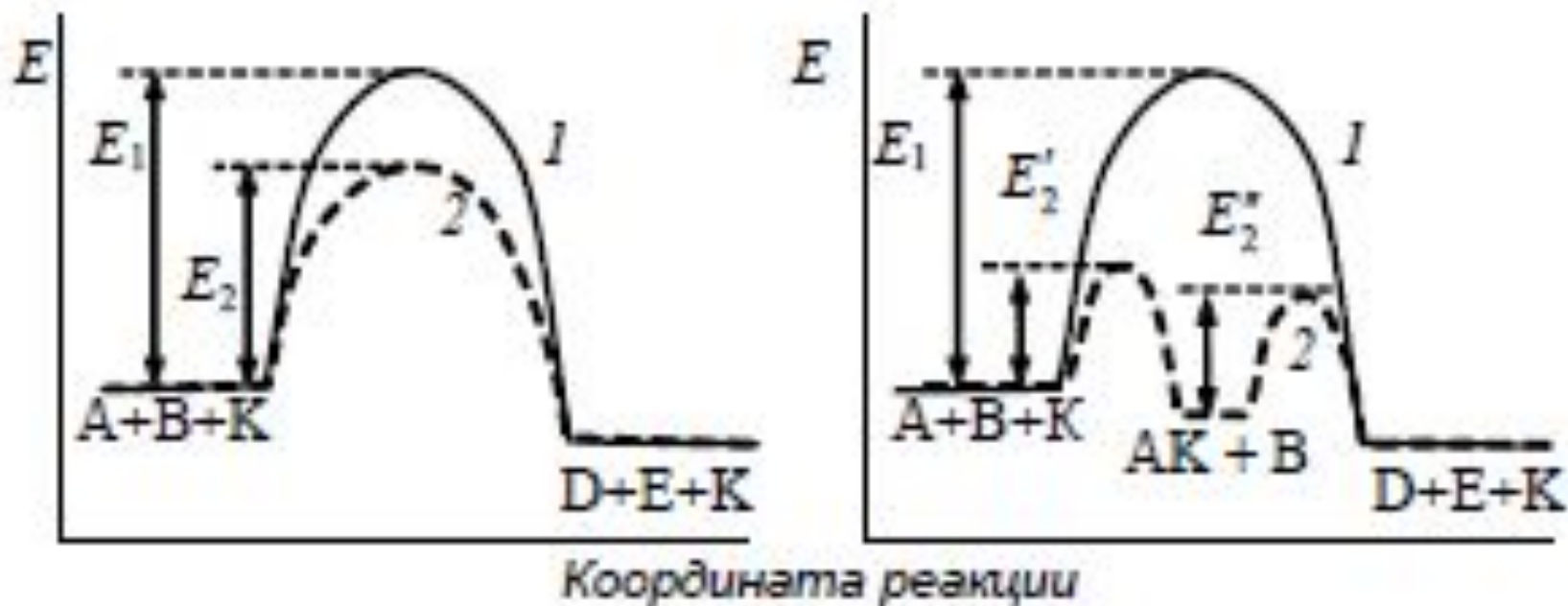
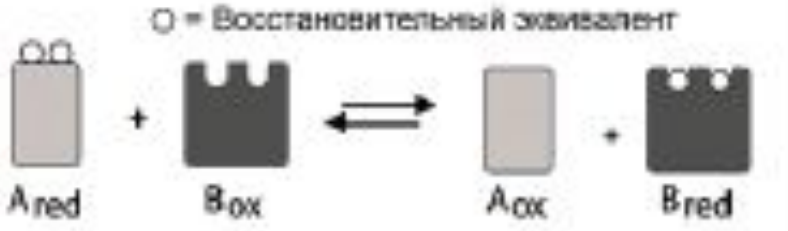


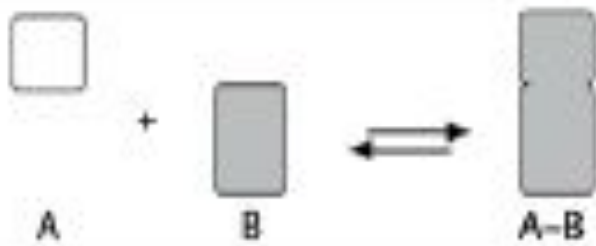






Таблица 10 – Классы ферментов

№	Класс	Тип реакции	Важнейшие под-классы
1	<i>Оксидо-редуктазы</i>	<p style="text-align: center;">○ = Восстановительный эквивалент</p>  <p style="text-align: center;"><math>A_{red} + B_{ox} \rightleftharpoons A_{ox} + B_{red}</math></p>	Дегидрогеназы Оксидазы Пероксидазы Редуктазы Монооксигеназы Днуксигеназы
2	<i>Трансфе-разы</i>	 <p style="text-align: center;"><math>A-B + C \rightleftharpoons A + B-C</math></p>	C <sub>1</sub> -Трансферазы Гликозил- трансферазы Аминотрансферазы Фосфотрансферазы
3	<i>Гидролазы</i>	 <p style="text-align: center;"><math>A-B + H_2O \rightleftharpoons A-H + B-OH</math></p>	Эстеразы Гликозидазы Пептидазы Амидазы

4	<p><i>Лиазы</i> (<i>"син-тазы"</i>)</p>	 <p>A + B <math>\rightleftharpoons</math> A-B</p>	<p>C-C Лиазы C-O Лиазы C-N Лиазы C-S Лиазы</p>
5	<p><i>Изомеразы</i></p>	 <p>A <math>\rightleftharpoons</math> изо-А</p>	<p>Эпимеразы цис-транс-изомеразы Внутримолекулярные трансферазы</p>
6	<p><i>Лигазы</i> (<i>"син-тазы"</i>)</p>	 <p>B + A + X=A,G,U,C + XTP <math>\rightleftharpoons</math> A-B + XDP</p>	<p>C-C Лигазы C-O Лигазы C-N Лигазы C-S Лигазы</p>



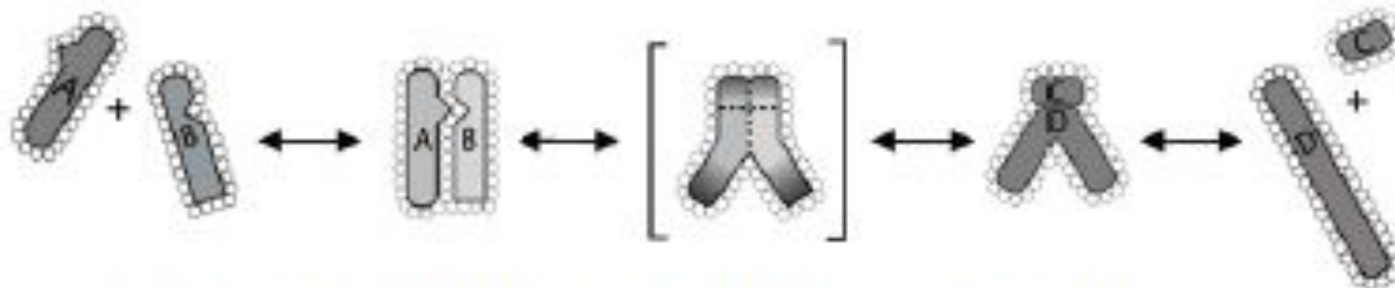


Рисунок 124 – Некатализируемая реакция (в отсутствие фермента)

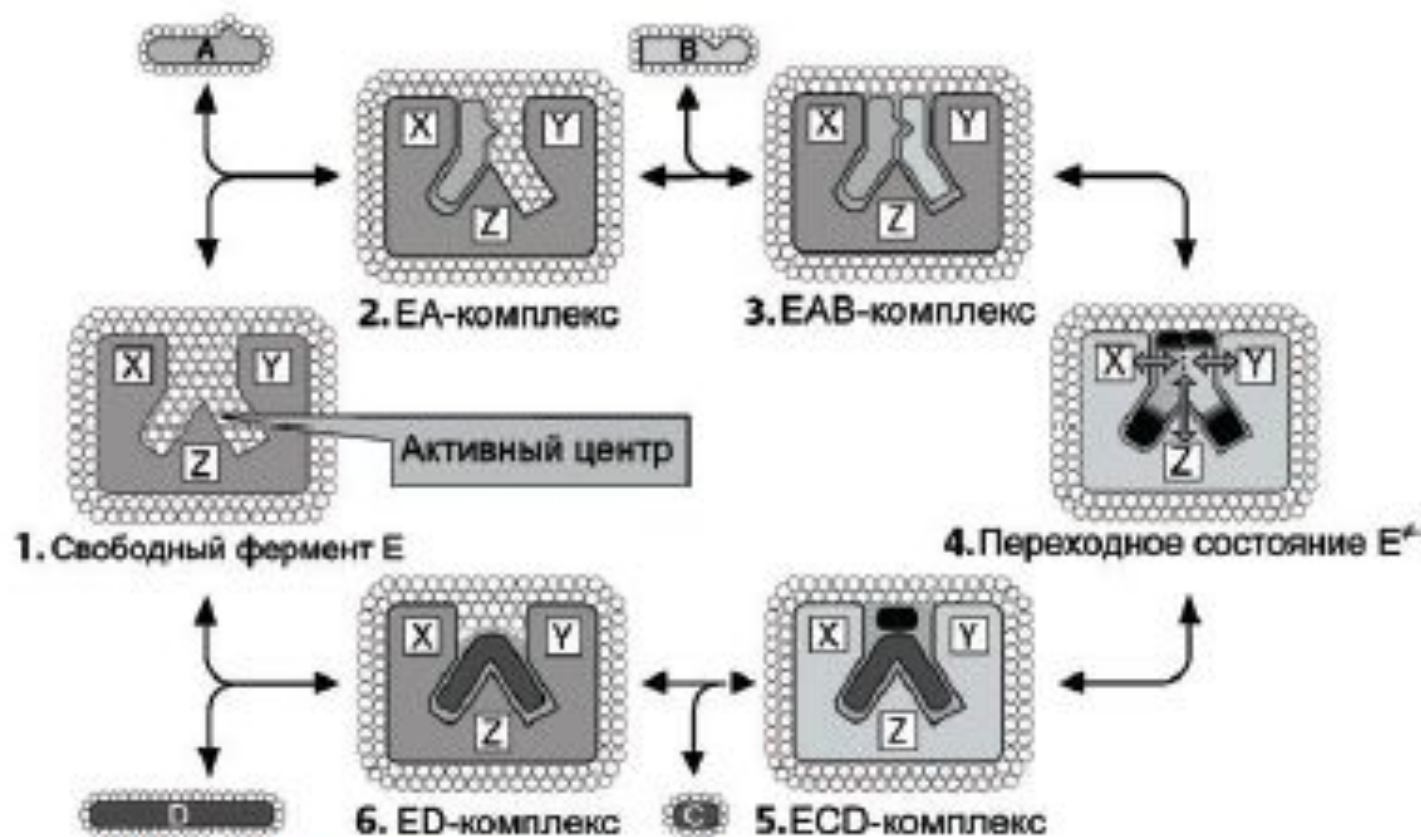


Рисунок 125 – Схема ферментативной реакции

Взаимодействия, которые играют главную роль при связывании субстрата в активном центре фермента и образовании комплекса фермент-субстрат в воде:

- 1) образование ковалентных связей;
- 2) гидрофобные взаимодействия между неполярными (углеводородными) фрагментами субстратной молекулы и дегидратированными (хотя бы частично) областями поверхностного слоя глобулы;
- 3) электростатические взаимодействия между заряженными группами субстрата и ионизованными аминокислотными остатками полипептидных цепей;
- 4) образование водородных связей.

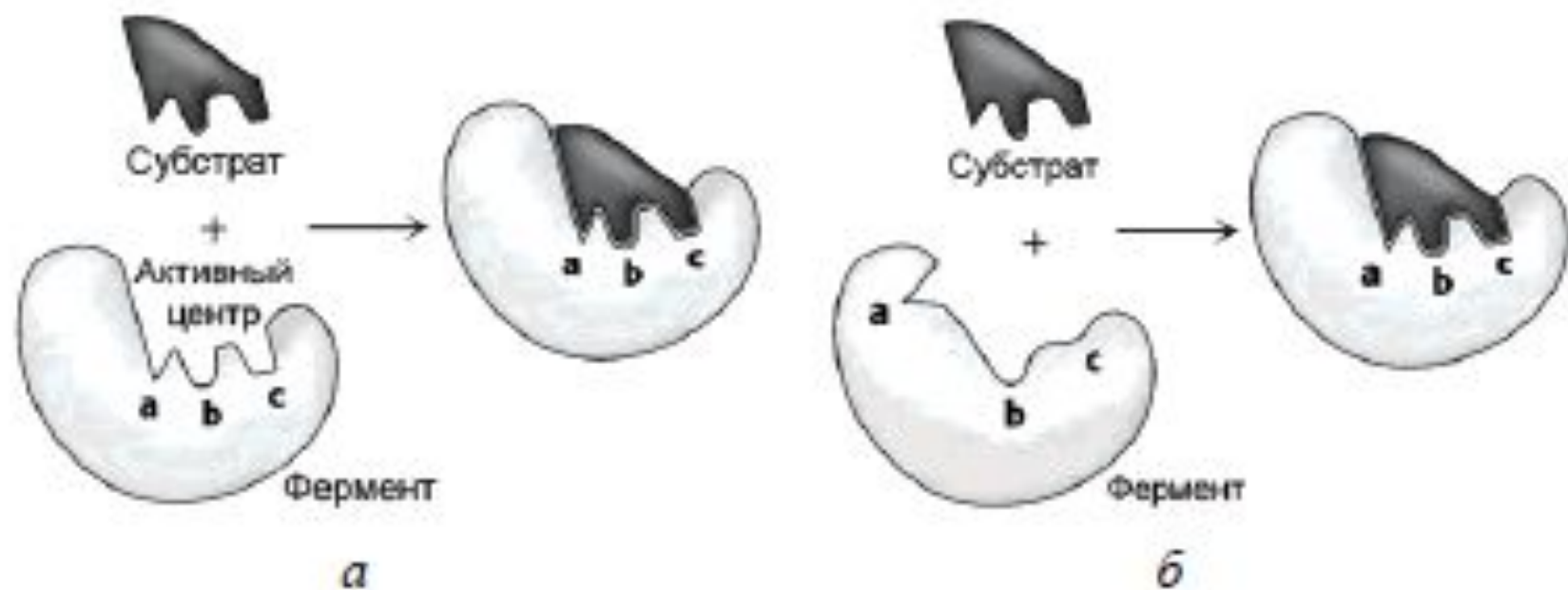


Рисунок 128 – Модели фермент-субстратного связывания: *a* – модель "ключ-замок" Фишера; *б* – Модель "рука-перчатка" Кошланда



Основные механизмы управления каталитической активностью фермента связаны со следующими явлениями и процессами:

- 1) аллостерия;
- 2) кооперативность;
- 3) связывание с лигандами (ингибиторами, активаторами, эффекторами, индукторами);
- 4) существование белковых переключателей.

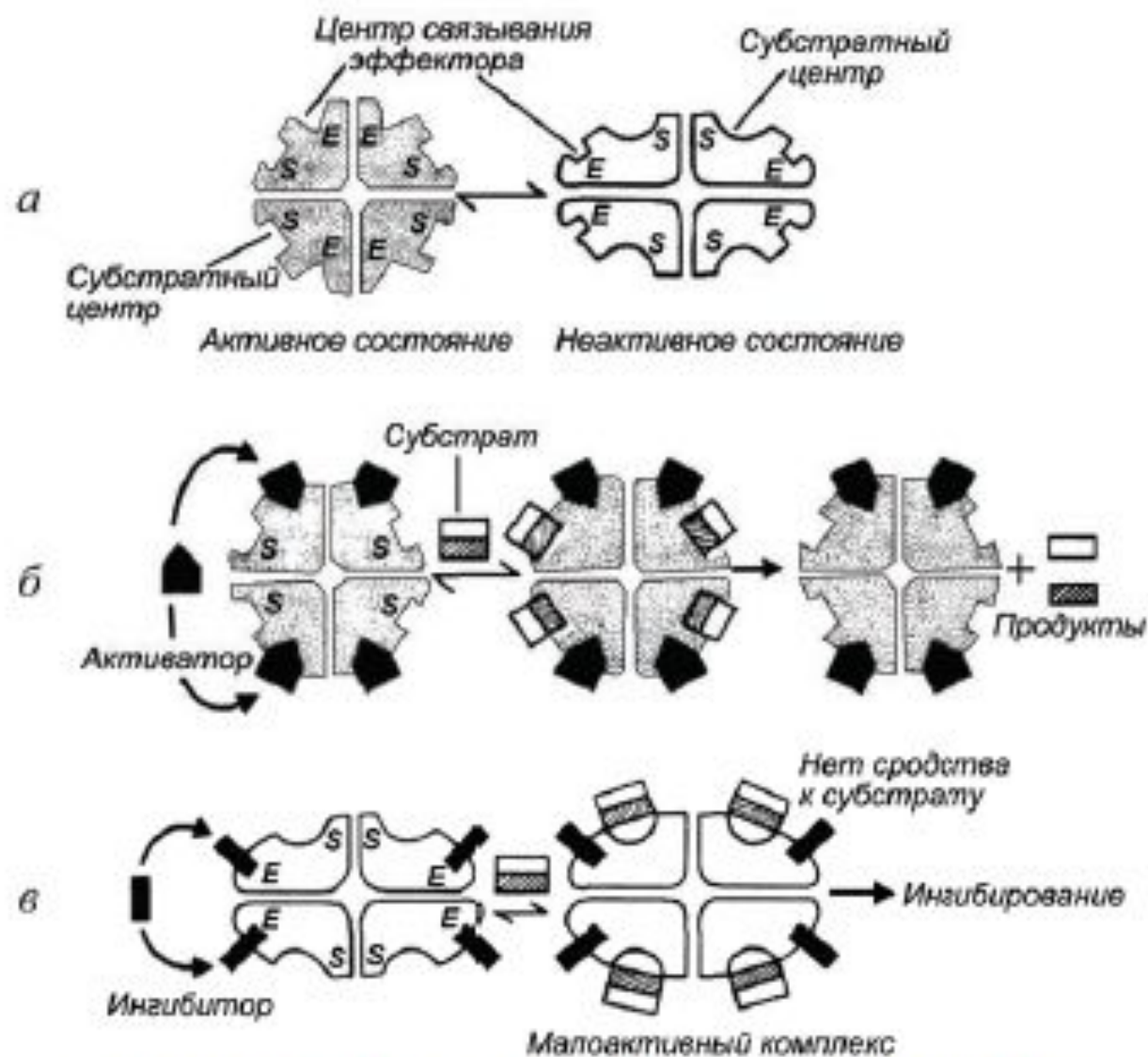


Рисунок 138 – Схема функционирования аллостерического фермента:

*a* – активность аллостерического фермента зависит от конформации его субъединиц;  
*б* – аллостерическая активация достигается связыванием активатора (положительного эффектора);  
*в* – аллостерическая инактивация происходит благодаря связыванию ингибитора (отрицательного эффектора)

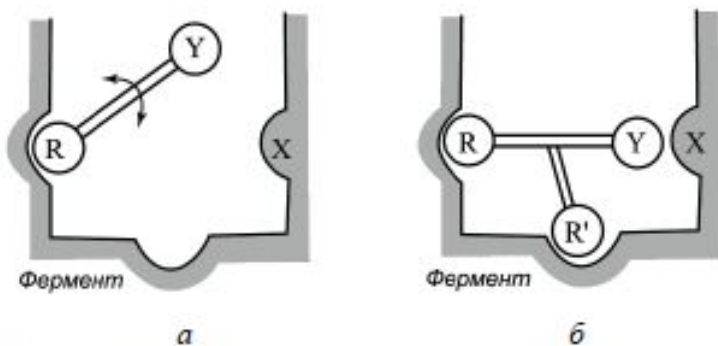


Рисунок 147 – Снижение свободной энергии активации химического превращения фермент-субстратного комплекса за счёт эффекта сближения и ориентации

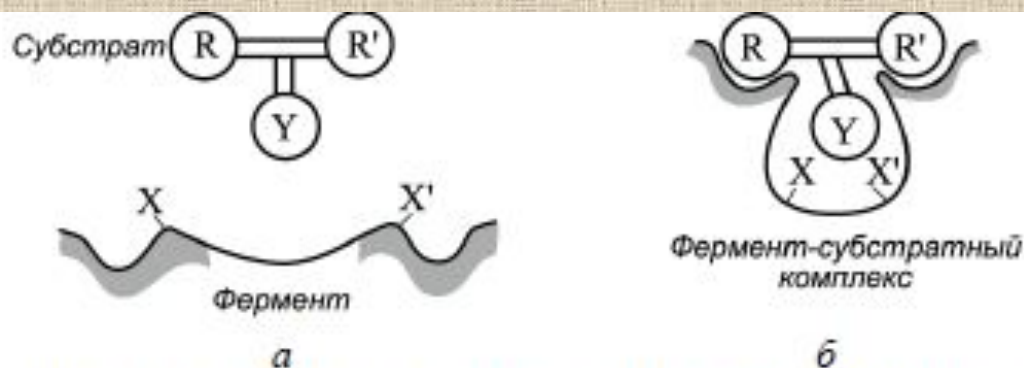
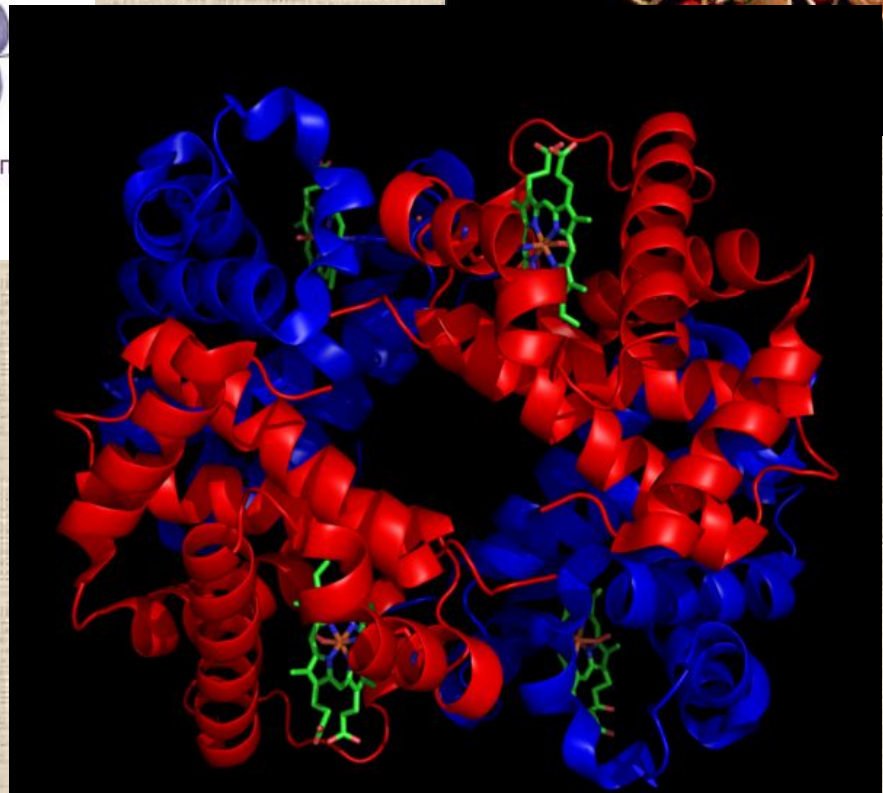
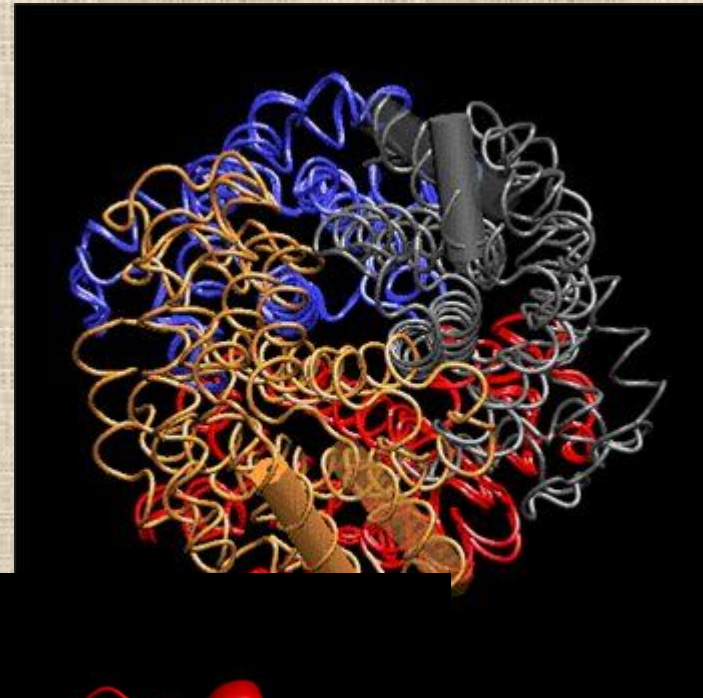
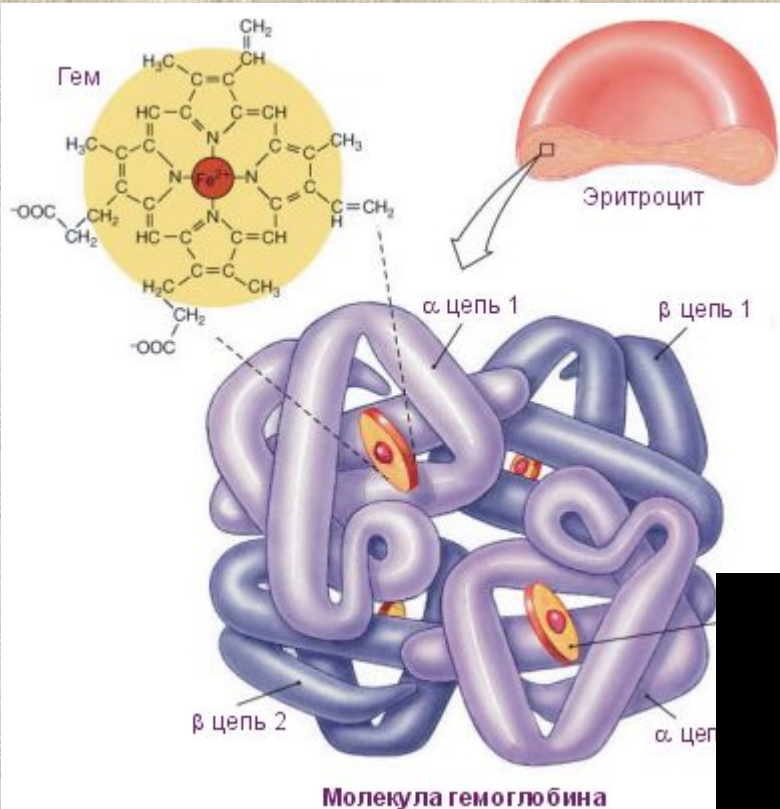


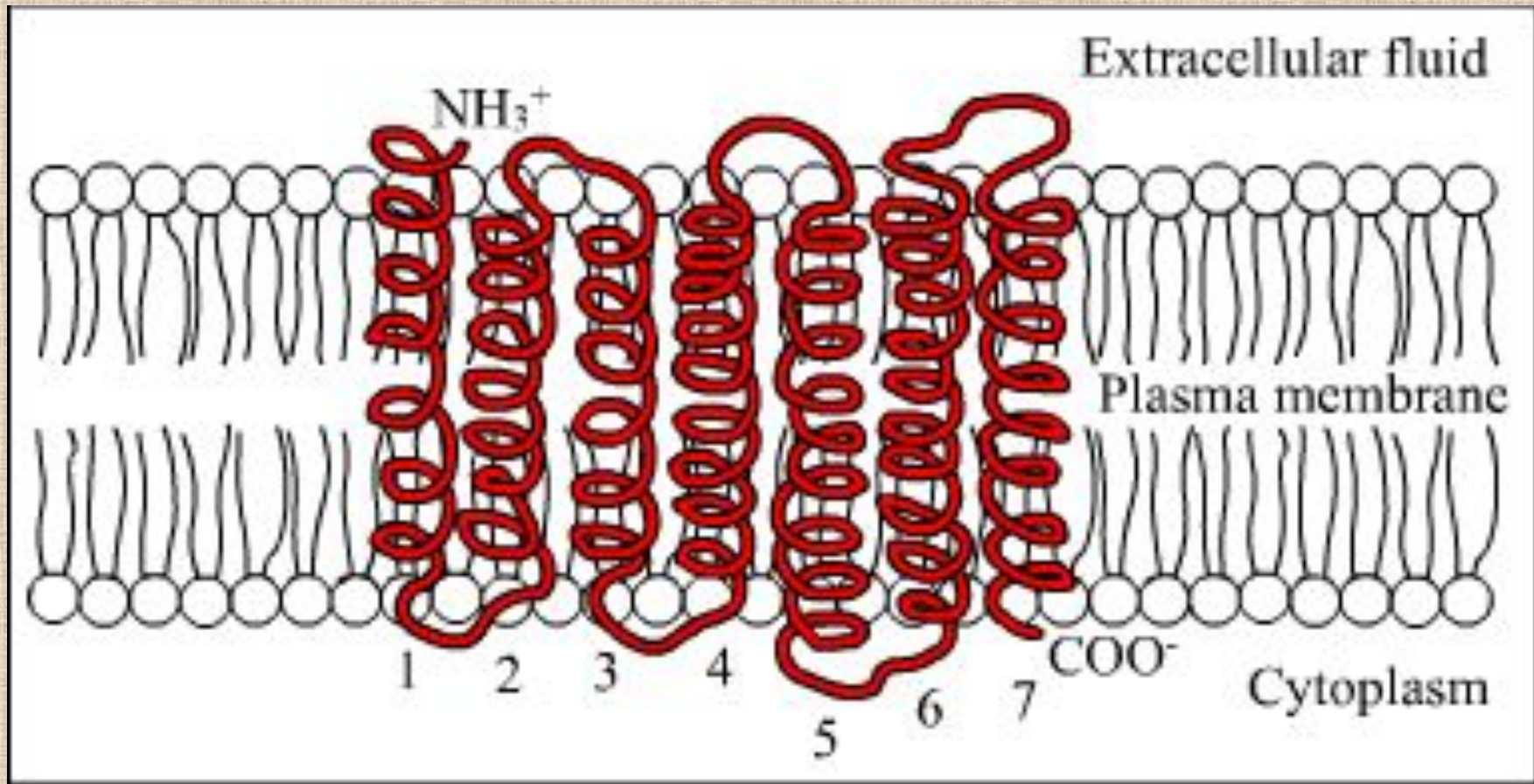
Рисунок 148 – Схема изменений в ферменте, индуцированных субстратом – механизм индуцированного соответствия



Рисунок 149 – Схема механизма "напряжения"

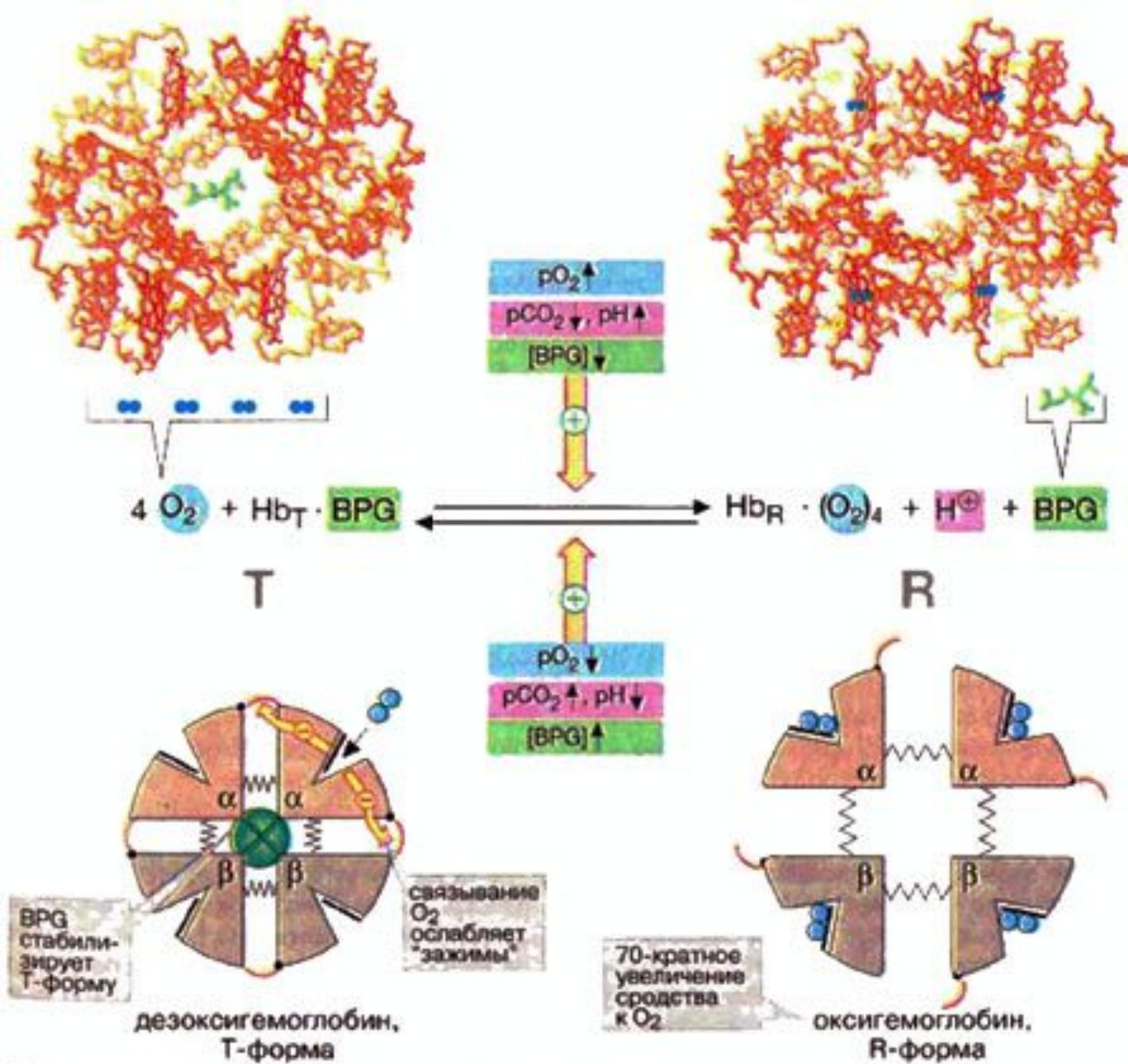






**Picture of G-Protein Receptor Family 7 TM  
Transmembrane Domains**





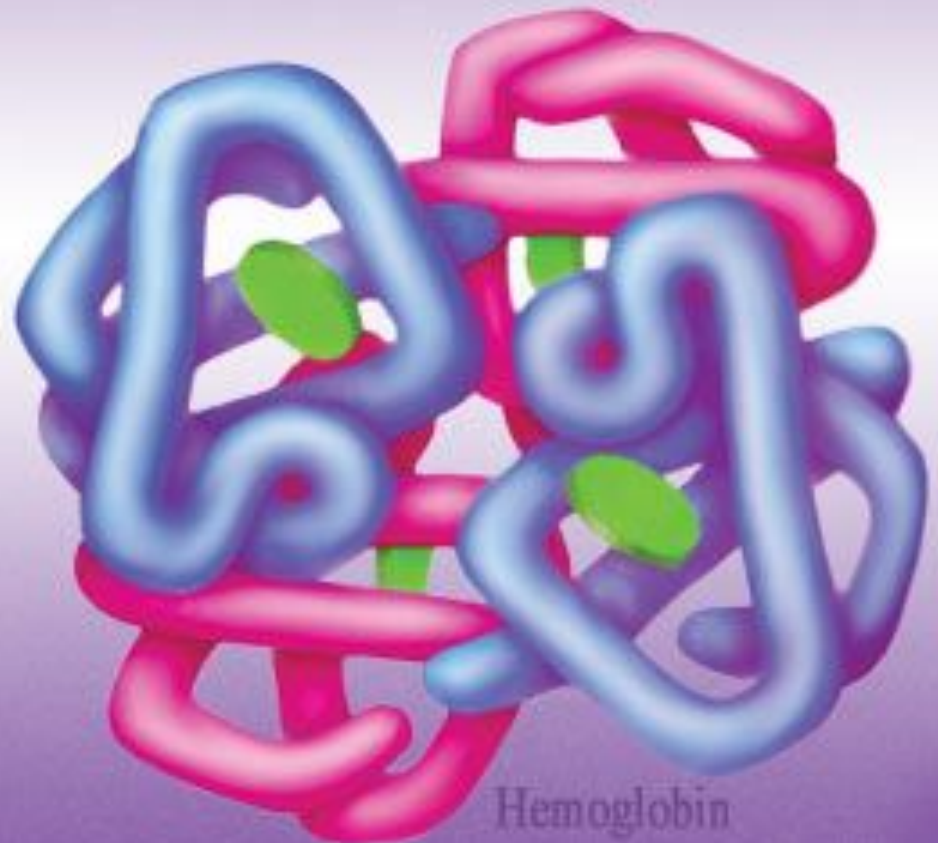
**Б. Аллостерические эффекты в гемоглобине**



# TWO MARVELS OF CREATION: MYOGLOBIN AND HEMOGLOBIN

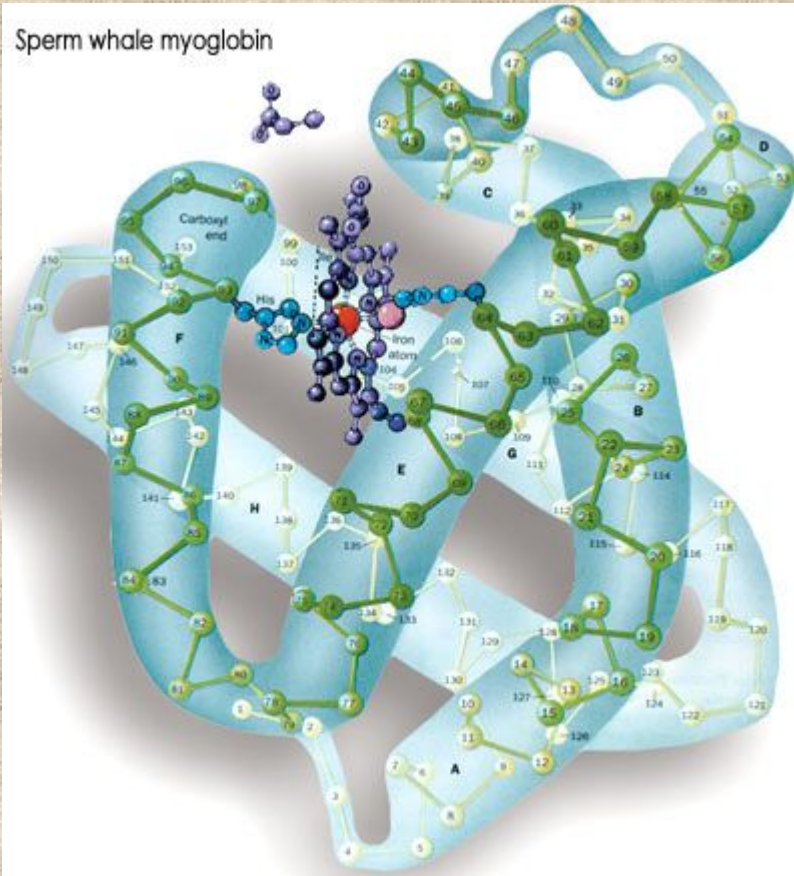


Myoglobin

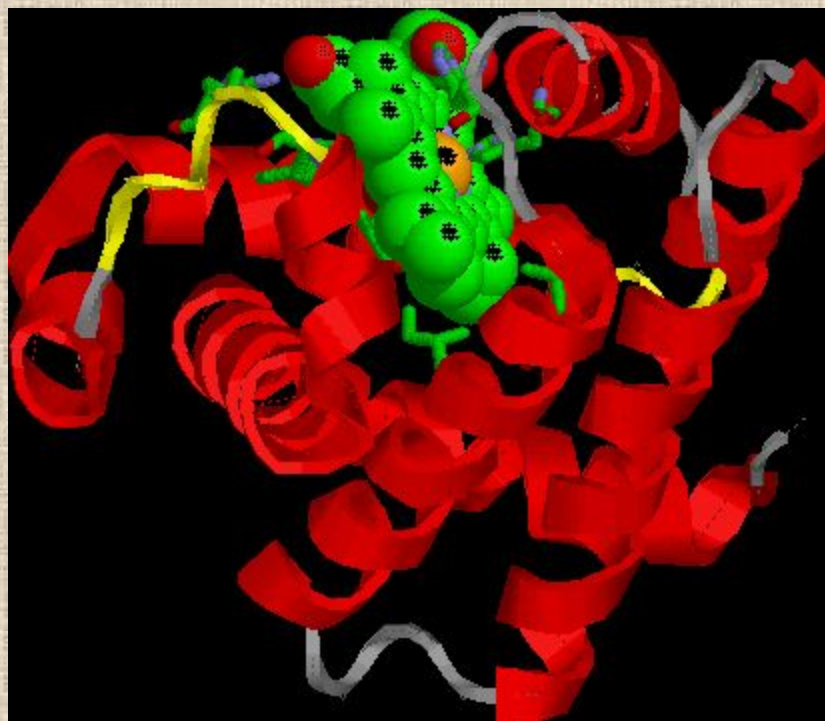


Hemoglobin

Sperm whale myoglobin









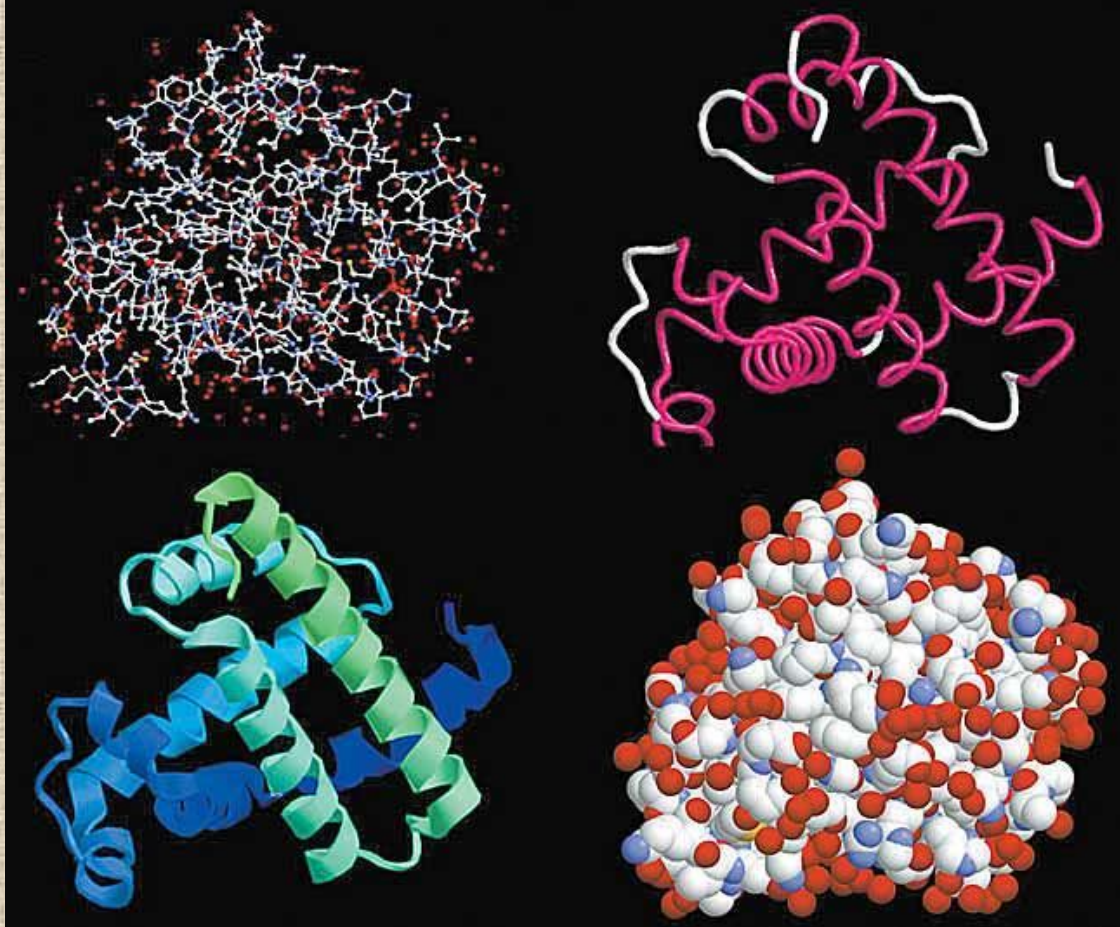


Рис.2. Компьютерные изображения структуры белка миоглобина.

1 - атомы в виде небольших сфер разного цвета: красные - кислород, белые - углерод, синие - азот, желтые - сера.

Атомы водорода очень слабо рассеивают рентгеновские лучи и на изображении их нет. Красные сферы по краям белковой молекулы - это кислородные атомы структурированной воды, прочно связанной с белковой глобулой.

2 - общий ход полипептидной цепи. Участки  $\alpha$ -спирали выделены красным цветом, неструктурированные петли цепи - белым цветом.

3 - спиральные структуры в виде лент.

4 - атомы даны как сферы с радиусами Ван-дер-Ваальса.

Рассматривая рисунки 1-3, можно подумать, что полипептидная цепь уложена рыхло и потому обладает большой подвижностью. Но это не так: белковая глобула выглядит как плотная гроздь атомов, лишенных возможности свободного перемещения (4).