

УДК 539.199

ИОН-ФОСФАТНЫЕ КОЛЕБАНИЯ ДНК В В- И А-ФОРМАХ**С. Н. Перепелица¹, С.Н. Волков²**¹Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко, физический факультет,
ул. Владимирская 64, Киев 01033²Институт теоретической физики имени Н. Н. Боголюбова НАН Украины, ул. Метрологическая 14-Б, Киев 03143
Поступила в редакцию 14 декабря 2004.

Построена модель колебательной динамики макромолекулы ДНК с противоионами, нейтрализующими фосфатные группы остова двойной спирали. Для В- и А-форм ДНК определены параметры модели описывающей ион-фосфатные колебания. Рассчитан спектр конформационных колебаний ДНК для ионов Li^+ , Na^+ , K^+ , Rb^+ и Cs^+ . Показано, что частота ион-фосфатных колебаний лежит в диапазоне от 90 до 250 см^{-1} и зависит от сорта противоиона. При переходе двойной спирали из В-формы в А, частота ион-фосфатных колебаний изменяется. Результаты расчетов качественно согласуются с экспериментальными данными.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: ДНК, ионы, низкочастотный спектр, колебания, частота, амплитуда.

Важную роль в механизмах структурообразования и подвижности макромолекулы ДНК играют противоионы, нейтрализующие заряды на её структурных элементах. Положение противоионов в желобах двойной спирали сильно зависит от последовательности азотистых оснований и не является регулярным [1]. Ионы, нейтрализующие фосфатные группы, располагаются вдоль сахарофосфатного остова и образуют регулярную структуру, напоминающую ионный кристалл. В силу однородности ионов и фосфатных групп, колебания такой решетки должны иметь интенсивные полосы в колебательных спектрах двойной спирали ДНК. Авторы работы [2] считают, что колебания противоионов относительно фосфатных групп должны проявляться в диапазоне до 400 см^{-1} . Модельный расчет [3] показал, что ион-фосфатные колебания непосредственно примыкают к диапазону конформационных колебаний молекулы ДНК. В силу своего характера, колебания ионов относительно фосфатных групп должны быть чувствительны к ион-гидратному окружению макромолекулы и форме сахарофосфатного остова. Поэтому представляет интерес определить место ион-фосфатных колебаний в низкочастотном спектре ДНК для разных форм двойной спирали. В настоящей работе рассмотрены конформационные колебания ДНК с противоионами, нейтрализующими заряды на фосфатных группах В- и А-форм двойной спирали и найдены частоты ион-фосфатных колебаний в случае ионов Li^+ , Na^+ , K^+ , Rb^+ и Cs^+ . Для более полного описания низкочастотных спектров, в общую схему расчета включена внутринуклеозидная подвижность и движения нуклеозидов в сторону желобков, что соответствует общему подходу описания конформационных колебаний ДНК [4-6].

МОДЕЛЬ КОНФОРМАЦИОННЫХ КОЛЕБАНИЙ ДНК С ПРОТОВОИОНАМИ

Для изучения конформационных колебаний ДНК в работах [4-6] развит подход модели 4-х масс. В рамках этого подхода описываются колебания, связанные с растяжением водородных связей в парах азотистых оснований, внутринуклеозидной подвижностью и деформацией остова. Для включения в общую схему описания ион-фосфатных колебаний модель 4-х масс была обобщена на случай колебаний ДНК с противоионами [3]. Для изучения зависимости ион-фосфатных колебаний от формы двойной спирали, необходимо учесть особенности расположения ионов вдоль остова макромолекулы и саму структуру остова в разных формах ДНК. Как известно в В-форме двойной спирали расстояние между фосфатными группами остова одного тяжа – 7Å, а в А-форме – 5,9Å [7]. Противоионы экранируют фосфатные группы остова макромолекулы, располагаясь в непосредственной близости к поверхности двойной спирали [7]. В экранировке зарядов принимают участие специфически и неспецифически связанные ионы металлов [1]. Неспецифически связанные ионы находятся на сравнительно большом расстоянии от поверхности двойной спирали, а специфически связанные непосредственно присоединяются к разным атомным группам ДНК. Указанные особенности структуры комплекса двойной спирали с ионами металлов необходимо учитывать при построении модели колебательной динамики ДНК.

В рамках модели 4-х масс с противоионами, молекула ДНК представляется в виде двойной цепочки масс фосфатных групп m_0 ($\text{PO}_2 + 2\text{O} + \text{C}_5$), возле которых расположены ионы с массами m_a . С другой стороны, фосфатные группы соединены с нуклеозидами (азотистое основание + дезоксирибоза, массы m). Нуклеозиды разных цепочек образуют водородно-связанные пары. Модель показана на Рис.1. Для упрощения анализа гетерогенность нуклеозидов в настоящей работе не учитывается.

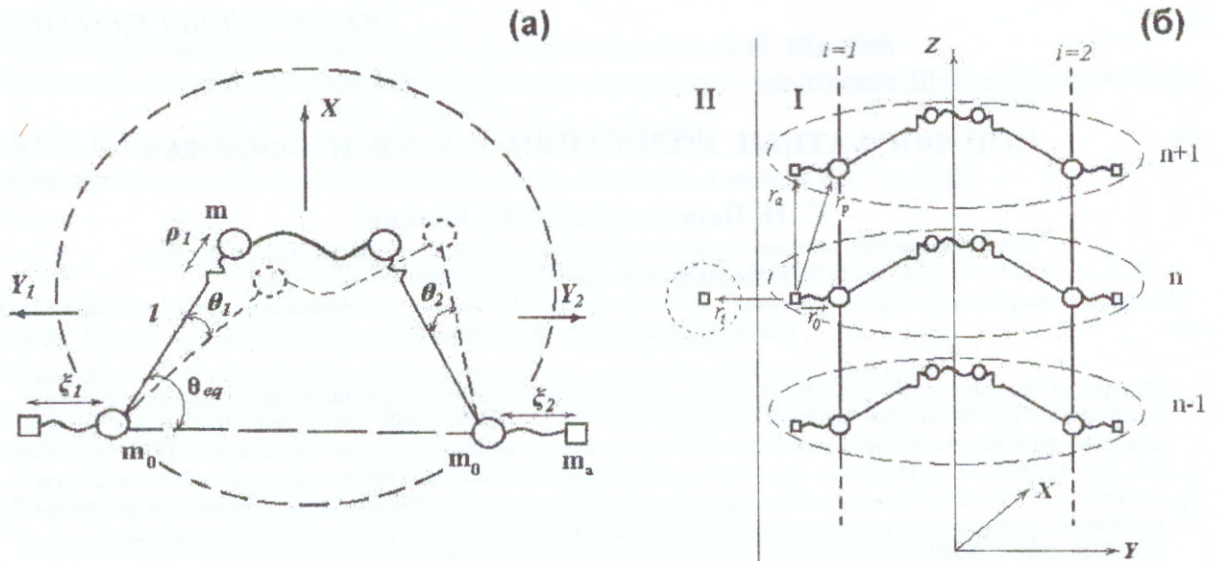


Рис. 1. Модель 4-х масс с противоионами. (а) расположение масс в плоскости перпендикулярной к оси спирали; m_0 - масса фосфатной группы, m_a - масса противоиона, m - масса нуклеозида; ξ - координата ионных колебаний; ρ - координата внутринуклеозидных колебаний; θ - координата колебаний маятников-нуклеозидов относительно фосфатных групп; X, Y - координаты колебаний фосфатов. (б) расположение ионов вдоль цепи макромолекулы, I - специфически связанные ионы; r_a, r_p - расстояние между противоионом и фосфатными группами, II - не специфически связанные ионы; r_i - расстояние между катионом и анионом диффузной атмосферы.

Запишем энергию

$$E = \sum_{i=1}^2 \sum_n (K_{i,n} + U_{i,n}) + \sum_n U_{n,n-1}, \quad (1)$$

где $K_{i,n}$ и $U_{i,n}$ кинетическая и потенциальная энергии мономерного звена системы, $U_{n,n-1}$ - взаимодействие вдоль цепи спирали.

Выражение для кинетической энергии n -го мономерного звена может быть записано в следующем виде:

$$K_{i,n} = \frac{1}{2} \left[M(\dot{X}_{i,n}^2 + \dot{Y}_{i,n}^2) + I\dot{\theta}_{i,n}^2 + m(\dot{\rho}_{i,n}^2 + 2l_s\dot{\theta}_{i,n}\dot{Y}_{i,n} + 2b\dot{\rho}_{i,n}\dot{Y}_{i,n} - 2a\dot{X}_{i,n}\dot{\rho}_{i,n} + 2lb\dot{X}_{i,n}\dot{\theta}_{i,n}) + m_a(\dot{\xi}_{i,n}^2 + 2\dot{Y}_{i,n}\dot{\xi}_{i,n} + 2r_0\dot{\theta}_{i,n}\dot{X}_{i,n}) \right], \quad (2)$$

где $M = m_0 + m + m_a$; $X_{i,n}, Y_{i,n}$ - смещения n -го нуклеозида i -той цепочки ($i = 1, 2$) и фосфатной группы как целого; $I = ml^2 + m_a r_0^2$; l - приведенная длина маятника-нуклеозида; r_0 - равновесное расстояние между ионом и фосфатной группой остова двойной спирали; $\theta_{i,n}$ - угол отклонения n -го нуклеозида i -той цепочки от равновесного положения θ_{eq} ; $\rho_{i,n}$ - растяжение n -го нуклеозида i -той цепочки; $l_s = l \sin \theta_{eq}$; $a = \sin \theta_{eq}$, $b = \cos \theta_{eq}$; $\xi_{i,n}$ - смещение n -го иона i -той цепочки от положения равновесия.

Потенциальная энергия мономерного звена для малых отклонений от положения равновесия имеет вид:

$$U_n = \frac{1}{2} \alpha (\delta_n)^2 + \frac{1}{2} \sum_i \mu \rho_{ni}^2 + \frac{1}{2} \sum_i \beta \theta_{ni}^2 + \frac{1}{2} \sum_i \gamma \xi_{ni}^2, \quad (3)$$

где α - силовая константа растяжения водородных связей в парах азотистых оснований, $\delta_n \approx l_s(\theta_{n1} + \theta_{n2}) + X_{n1} + X_{n2} + b(\rho_{n1} + \rho_{n2})$ - растяжение водородных связей в парах азотистых оснований, μ - константа внутринуклеозидных колебаний, β - силовая константа колебаний нуклеозидов, как физических маятников, относительно фосфатных групп, γ - константа ион-фосфатных колебаний.

В данной работе исследуются колебания, которые могут быть зафиксированы в колебательных спектрах молекулы ДНК. Известно, что экспериментально наблюдаются только те колебания, которые взаимодействуют со световой волной. Волновой вектор световой волны, из-за большой величины

Ион-фосфатные колебания ДНК в В- и А-формах

скорости света в диапазоне низких частот колебаний макромолекулы, близкий к нулю ($\bar{k} \rightarrow 0$). Поэтому со светом взаимодействуют только колебания с $\bar{k} \approx 0$ (предельно-длинноволновые колебания оптического типа). При теоретическом рассмотрении таких колебаний это эквивалентно пренебрежению взаимодействия вдоль цепи. Учитывая этот факт, уравнения движения для предельно-длинноволновых колебаний могут быть записаны в следующем виде:

$$\begin{cases} \ddot{Y}_n + \frac{ml_s}{M} \ddot{\theta}_n + \frac{mb}{M} \ddot{\rho}_n + \frac{m_a}{M} \ddot{\xi}_n = -\alpha_0 (l_s \theta_n + Y_n + b \rho_n); \\ \ddot{X}_n + \frac{P}{M} \ddot{\theta}_n - \frac{ma}{M} \ddot{\rho}_n = 0; \\ \ddot{\rho}_n + b \ddot{Y}_n - a \ddot{X}_n = -\alpha_0 b \frac{M}{m} (l_s \theta_n + Y_n + b \rho_n) - \mu_0 \rho_n; \\ \ddot{\theta}_n + \frac{ml_s}{I} \ddot{Y}_n + \frac{P}{I} \ddot{X}_n = -\alpha_0 l_s \frac{M}{I} (l_s \theta_n + Y_n + b \rho_n) - \beta_0 \theta_n; \\ \ddot{\xi}_n + \ddot{Y}_n = -\gamma_0 \xi_n; \end{cases} \quad (4)$$

$$\begin{cases} \ddot{y}_n + \frac{ml_s}{M} \ddot{\phi}_n + \frac{mb}{M} \ddot{\sigma}_n + \frac{m_a}{M} \ddot{\eta}_n = 0; \\ \ddot{x}_n + \frac{P}{M} \ddot{\phi}_n - \frac{ma}{M} \ddot{\sigma}_n = 0; \\ \ddot{\sigma}_n + b \ddot{y}_n - a \ddot{x}_n = -\mu_0 \sigma_n; \\ \ddot{\phi}_n + \frac{ml_s}{I} \ddot{y}_n + \frac{P}{I} \ddot{x}_n = -\beta_0 \phi_n; \\ \ddot{\eta}_n + \ddot{y}_n = -\gamma_0 \eta_n; \end{cases} \quad (5)$$

Здесь $\alpha_0 = 2\alpha/M$; $\beta_0 = \beta/I$; $\gamma_0 = \gamma/m_a$; $\mu_0 = \mu/m$; $P = mlb + m_a r_0$. Для более удобной записи уравнений движения были использованы новые координаты:

$$\begin{aligned} X_n &= X_{n1} + X_{n2}; \quad Y_n = Y_{n1} + Y_{n2}; \quad \theta_n = \theta_{n1} + \theta_{n2}; \quad \xi_n = \xi_{n1} + \xi_{n2}; \quad \rho_n = \rho_{n1} + \rho_{n2}; \\ x_n &= X_{n1} - X_{n2}; \quad y_n = Y_{n1} - Y_{n2}; \quad \phi_n = \theta_{n1} - \theta_{n2}; \quad \eta_n = \xi_{n1} - \xi_{n2}; \quad \sigma_n = \rho_{n1} - \rho_{n2}. \end{aligned} \quad (6)$$

Частоты и амплитуды колебаний определяли из численного решения уравнений (4) и (5) с помощью подстановки $q_n = q_0 e^{i\alpha t}$.

Для выяснения зависимости конформационных колебаний, а также ион-фосфатной моды от формы двойной спирали, необходимо определить параметры модели для В- и А- форм ДНК.

ПАРАМЕТРЫ МОДЕЛИ КОЛЕБАНИЙ В- И А- ФОРМ ДНК С ПРОТОВОИОНАМИ

Константы конформационных колебаний ДНК α , μ и β , а также приведенная длина l и равновесный угол θ_{eq} взяты из работ [4-6]. Для оценки константы ион-фосфатных колебаний γ использовано выражение, полученное в работе [3]:

$$\gamma = \frac{M_\alpha \cdot e^2}{4\pi\epsilon\epsilon_0 r_0^3} \left(\frac{r_0}{b} - 2 \right). \quad (7)$$

Здесь M_α – константа Маделунга ДНК с противоионами, e – заряд иона, ϵ – диэлектрическая проницаемость, r_0 – равновесное расстояние между зарядами, b – константа отталкивания ионов на малых расстояниях.

Ионы щелочных металлов присоединяются преимущественно к кислородам фосфатных групп [1,7], поэтому, равновесное расстояние r_0 определяли как сумму радиусов Полинга иона и атома кислорода. Параметр отталкивания b брали таким как у ионных кристаллов LiF, NaF, KF, RbF и CsF [8].

Диэлектрическая проницаемость рассчитывали с помощью диэлектрической функции [9]

$$\epsilon(r) = \epsilon_\infty - \frac{\epsilon_\infty - 1}{2} \left[(0.16r)^2 + 0.32r + 2 \right] e^{-0.16r}, \quad (8)$$

которую обычно используют в расчетах электростатических взаимодействий в ДНК. В формуле (8) ϵ_∞ – диэлектрическая проницаемость среды на бесконечном расстоянии от двойной спирали. При выборе

константы ε_∞ для *B*-формы двойной спирали принимали во внимание, что *B*-ДНК образуется в условиях повышенной влажности [7]. Поэтому считали, что ε_∞ соответствует объемной фазе воды – 78. В то же время учитывали, что *A*-форма образуется в насыщенном растворе этилового спирта [10]. Поэтому для *A*-ДНК брали $\varepsilon_\infty \approx 29$, что соответствует 80% концентрации этанола [11].

Табл. 1. Параметры модели 4-х масс с противоионами

Ион	Li ⁺		Na ⁺		K ⁺		Rb ⁺		Cs ⁺	
	<i>B</i>	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>A</i>
α (kcal/molÅ ²)	80	18	80	18	80	18	80	18	80	18
β (kcal/mol)	40	46	40	46	40	46	40	46	40	46
μ (kcal/molÅ ²)	43	22	43	22	43	22	43	22	43	22
<i>l</i> (Å)	4.9	4.0	4.9	4.0	4.9	4.0	4.9	4.0	4.9	4.0
θ_{eq} (°)	28	25	28	25	28	25	28	25	28	25
r_0 (Å)	2,00		2,35		2,73		2,88		3,01	
<i>b</i> (Å) [8]	0,372		0,330		0,316		0,328		0,313	
ε (8)	1,3	1,1	1,5	1,2	1,8	1,3	1,9	1,3	2,1	1,4
M_α (9)	1,050	1,098	1,066	1,120	1,089	1,146	1,099	1,158	1,116	1,175
γ (kcal/molÅ ²)	134	166	98	131	64	93	55	83	48	75

Константу Маделунга определяли с учетом зарядов на соседних фосфатных группах и ближайших противоионов атмосферы:

$$M_\alpha = 1 + \frac{\varepsilon(r_0)r_0}{\varepsilon(r_t)r_t} + 2 \frac{\varepsilon(r_0)r_0}{\varepsilon(r_p)r_p} - 2 \frac{\varepsilon(r_0)r_0}{\varepsilon(r_a)r_a}. \quad (9)$$

В формуле (9) первое слагаемое характеризует взаимодействие противоиона с анионом диффузной атмосферы (Рис. 1), который находится в растворе на расстоянии $r_t \approx 7 \text{ \AA}$ [7]. Второе слагаемое характеризует взаимодействие противоиона с двумя ближайшими фосфатными группами остова ДНК (расстояние r_p), и третье слагаемое характеризует взаимодействие между противоионами фосфатных групп (расстояние r_a). С помощью выражений (7), (8) и (9), рассчитаны константы ионных колебаний для *B*- и *A*-ДНК. Эти константы вместе с остальными параметрами, использованными в расчетах, приведены в табл. 1.

ТЕОРИЯ И ЭКСПЕРИМЕНТ

Решения уравнений (4) и (5) с параметрами табл. 1 дают семь частот колебаний ДНК с противоионами, которые могут быть видны в эксперименте (Табл. 2). Из анализа характера колебаний (Табл. 3) следует, что в низкочастотном спектре молекулы ДНК существуют моды колебаний противоионов относительно фосфатных групп (ω_1, ω_2), растяжения водородных связей в парах оснований (ω_3, ω_4), внутринуклеозидной подвижности (ω_5) и колебаний остова (ω_6, ω_7).

Результаты расчетов показывают, что при увеличении массы иона все частоты колебаний смягчаются. Особенно ярко это видно для ион-фосфатных колебаний (ω_1, ω_2), которые изменяются от 250 до 90 см⁻¹. Эти моды оказываются чувствительны к форме двойной спирали и при переходе ДНК из *B*-формы в *A*, частота ион-фосфатных колебаний изменяется в среднем на 20 см⁻¹. Такое изменение частот объясняется чувствительностью ион-фосфатной моды к полярности растворителя.

Сравнение наших результатов с экспериментом показывает, что значение частоты ион-фосфатных колебаний качественно согласуются с данными работы [2], где получен спектр высушенных пленок poly(Г)poly(ГС), которые, как известно, находятся в *A*-форме. Следует отметить, что в ионных кристаллах относительные колебания зарядов разных знаков имеют частоты близкие к частотам, полученным в работе [2]. Например, в кристаллах KCl, RbCl и CsCl – 141, 118 и 98 см⁻¹ соответственно [12]. Этот факт указывает на то, что двойная спираль ДНК имеет кристаллические свойства и может рассматриваться как ионная решетка. Количественное различие между теорией и экспериментом обусловлено трудностями определения константы ион-фосфатных колебаний. Эта константа зависит от значения диэлектрической проницаемости, которое определялось с помощью подхода диэлектрических функций. Этот подход дает хорошие результаты при моделировании ДНК с помощью метода молекулярной динамики, но он не учитывает особенностей гидратации ионов, что может быть причиной столь значительного различия теории и эксперимента.

Ион-фосфатные колебания ДНК в В- и А-формах

Частоты колебаний растяжения водородных связей ω_3 , ω_4 и внутринуклеозидных колебаний ω_5 в А конформации – ниже чем в В, а частоты колебаний остова наоборот – выше, что согласуется с результатами работ [4-6].

Для определения характера конформационных колебаний, на каждой моде рассчитаны амплитуды колебаний для разных форм ДНК и разных противоионов (Табл. 3).

Результаты табл. 3 показывают, что характер колебаний в В- и А-формах отличается только на моде ω_3 , которая характеризуется преимущественно растяжением водородных связей и внутринуклеозидной подвижностью. Моды ω_1 и ω_2 характеризуются только колебаниями ионов относительно фосфатных групп, как было качественно показано в работе [3]. Моды ω_6 и ω_7 характеризуют поперечные колебания фосфатных групп, а также колебания нуклеозидов как маятников относительно остова. На этих двух модах происходят колебания присущие, в основном, остову двойной спирали.

Табл. 2. Низкочастотный спектр молекулы ДНК с ионами щелочных металлов

Ион	Эксперимент		Теория			
	В-форма	А-форма	мода	В-форма	А-форма	Тип моды
Li ⁺		238 [2]	ω_1, ω_2	497	543	Ионная
	116 [19]		ω_3	114	67	Н-связи
	73 [19]		ω_4	62	36	
	85 [19]		ω_5	84	60	Сахара
	23 [16], 24.8 [18], 20 [19], 15 [13]	31,4 [16], 25 [14]	ω_6	16	20	Остова
			ω_7	17	22	
	Na ⁺		235 [2]	ω_1, ω_2	251	289
120 [17], 62 [15], 80 [15]		68 [17] 40 [15] 56 [15]	ω_3 ω_4 ω_5	112 60 81	66 35 57	Н-связи Сахара
12 [14], 15 [19], 18 [17]		22 [17], 28,5 [16]	ω_6	15	19	Остова
			ω_7	16	21	
K ⁺			150 [2]	ω_1, ω_2	166	197
			ω_3	110	64	Н-связи
			ω_4	57	33	
			ω_5	78	53	Сахара
		22 [18], 27,5 [16]	ω_6 ω_7	14 15	17 19	Остова
Rb ⁺		110 [2]	ω_1	124	143	Ионная
			ω_2	123	143	
			ω_3	105	61	Н-связи
			ω_4	51	31	
			ω_5	70	51	Сахара
		26,4 [16]	ω_6 ω_7	13 16	16 17	Остова
	Cs ⁺		95 [2]	ω_1	113	123
			ω_2	108	123	
			ω_3	99	60	Н-связи
			ω_4	46	28	
			ω_5	63	48	Сахара
		23,1 [16]	ω_6 ω_7	11 13	14 15	Остова

Моды ω_4 и ω_5 характеризуются растяжением водородных связей в парах азотистых оснований и внутринуклеозидной подвижностью. С увеличением массы противоиона изменения характера колебаний наблюдаются только в ион-фосфатных модах (ω_1 и ω_2), где появляются вклады внутринуклеозидных колебаний и растяжение водородных связей.

Табл. 3. Амплитуды колебаний натриевой соли В-формы молекулы ДНК (результаты для А-формы приведены в скобках)

Коорд.	ω_1	ω_3	ω_4	ω_6	ω_2	ω_5	ω_7
X_0 (Å)	-0,03 (-0,02)	-0,03 (0,09)	0,18 (0,26)	-0,58 (-0,48)	0	0	0
Y_0 (Å)	0,00 (0,00)	0,02 (-0,13)	-0,13 (-0,21)	-0,72 (-0,54)	0	0	0
θ_0 (рад.)	0,00 (0,00)	0,01 (0,02)	0,02 (0,06)	0,24 (0,22)	0	0	0
ρ_0 (Å)	0,03 (0,02)	0,14 (-0,29)	-0,19 (-0,18)	0,02 (0,05)	0	0	0
ξ_0 (Å)	0,16 (0,14)	-0,01 (0,01)	0,01 (0,01)	0,00 (0,00)	0	0	0
x_0 (Å)	0	0	0	0	-0,03 (-0,02)	-0,12 (-0,17)	-0,37 (-0,24)
y_0 (Å)	0	0	0	0	0,00 (0,01)	0,08 (0,10)	-0,73 (-0,57)
φ_0 (рад.)	0	0	0	0	0,00 (0,00)	-0,01 (0,01)	0,24 (0,23)
σ_0 (Å)	0	0	0	0	0,02 (0,02)	0,23 (0,33)	0,00 (0,02)
η_0 (Å)	0	0	0	0	0,16 (0,14)	-0,02 (-0,01)	0,00 (0,00)
δ (Å)	0,00 (0,00)	0,10 (-0,13)	0,07 (0,20)	-0,01 (-0,06)	0	0	0

Таким образом, колебания ионов относительно фосфатных групп остова ДНК чувствительны к форме двойной спирали. Частоты ион-фосфатных колебаний в А-форме отличаются приблизительно на 20 см^{-1} от частот В-формы, в то время как амплитуды колебаний существенного различия не имеют.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Благый Ю. П., Галкин В. Л., Гладченко Г. О., Корнилова С. В., Сорокин В. А., Шкорбатов А. Г. Металлокомплексы нуклеиновых кислот в растворах. – Киев: Наукова думка, 1991.
2. Weidlich T. et al. // Biopolymers. 1990. V. 30. P. 477 - 480.
3. Perelytsya S. M., Volkov S. N. // Ukr. J. Phys. 2004. T. 49. C. 1072 - 1077.
4. Волков С. Н., Косевич А. М. // Молекулярная биология 1987. Т. 21. С. 797 - 806.
5. Волков С. Н., Косевич А. М., Вайнреб Г. Е. // Биополимеры и клетка 1989. Т. 5. С. 32 - 39.
6. Volkov S. N., Kosevich A. M. // J. Biomolec. Struct. Dyn. 1991. V. 8. P. 1069 - 1083.
7. Зенгер В. Принципы структурной организации нуклеиновых кислот. - Москва: Мир, 1987.
8. Moelwyn-Hughes E. A. Physical Chemistry. London-New York-Paris: Pergamon Press, 1961.
9. Ramstein J., Lavery R. // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1988. V. 85. P. 7231 - 7235.
10. Ivanov V. I., Vinchenkova L. E. et al. // Biopolymers 1973. V. 12. P. 89 - 110.
11. Ахадов А. Ю. Диэлектрические свойства бинарных растворов. – Москва: Наука, 1977.
12. Киттель Ч. Введение в физику твердого тела. – Москва: Государственное издательство физико-математической литературы, 1963.
13. Lindsay S. M., Powell J. W., Rupprecht A. // Phys. Rev. Lett. 1984. V. 53. P. 1853 - 1855.
14. Demarco C. et al. // Biopolymers 1985. V. 24. P. 2035 - 2040.
15. Powell J. W. et al. // Phys. Rev. A. 1987. V. 35. P. 3929 - 3939.
16. Weidlich T., Lindsay S. M., Rupprecht A. // Phys.Rev.Lett. 1988. V. 61. P. 1674 - 677.
17. Lamba Om. P., Wang A. H.-J., Thomas G. J. Jr. // Biopolimers 1989. V. 28. P. 667 - 678.
18. Urabe H. et al. // J. Chem. Phys. 1990. V. 92. P. 768 - 774.
19. Weidich T. et al. // J. Biomolec.Struct. Dyn. 1990. V. 8. P. 139 - 171.