

БИОФИЗИКА И МЕДИЦИНСКАЯ ФИЗИКА

Взаимодействие спиральных структур как молекулярная основа внутри- и межклеточных коммутацийС. В. Стовбун^{1,a}, А. А. Скоблин¹, Я. А. Литвин¹, М. Г. Михалева¹, В. А. Твердислов²¹ *Институт химической физики имени Н. Н. Семенова РАН.**Россия, 119991, Москва, ул. Косыгина, д. 4*² *Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, физический факультет, кафедра биофизики. Россия, 119991, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 2.**E-mail: ^as.stovbun@chph.ras.ru*

Статья поступила 06.10.2014, подписана в печать 10.11.2014.

С помощью хиральных биомиметиков выявлено два типа формирования суперспиралей за счет совместного или встречного спирального переплетения спиральных молекулярных струн. Экспериментально подтверждено выдвинутое ранее утверждение о формировании в молекулярных гомохиральных системах иерархий суперспиральных структур с чередующимся знаком хиральности. В развитие модели Эйлера теоретически получены оценки сил и скоростей в системах взаимодействующих спиральных структур, количественно соответствующие характерным временам и размерам внутриклеточных и межклеточных взаимодействий. Показано, что фаза структурообразования в клетке не является лимитирующей, и время формирования внутриклеточных структур определяется временем выбора клеткой функциональной программы.

Ключевые слова: хиральность, спирали, биомиметики, струны, молекулярные машины, коммутация биологических клеток.

УДК: 535.71. PACS: 87.16.ad, 87.64.km, 87.64.mc.

Введение

Значительное число клеточных ультраструктур разного функционального уровня образовано взаимодействующими нитями-струнами, имеющими в основе спиральную организацию. В цитоплазме и в межклеточных коммуникациях существует многоярусная иерархия спиральных структур, выполняющих структурные, сократительные, транспортные, коммутационные функции: цитоскелет, микротрубочки, миофиламенты и актиновые микрофиламенты, коллагеновые и кератиновые суперспирали, реснички и жгутики [1, 2]. У многих бактерий имеются ворсинки — фимбрии, пили — нитеобразные полимерные органеллы белковой природы, локализованные на поверхности клеток [1, 3, 4]. Размер пилей варьирует от долей микрометров до более 20 мкм в длину и от 2 до 11 нм в диаметре. По-видимому, справедливо общее утверждение, что за исключением сформированных липидными мембранами трубчатых структур цитоплазмы, подобных эндоплазматическому ретикулуму, все квазиодномерные молекулярные и надмолекулярные структуры клеток включают спиральные структуры, как правило, составляющие иерархии.

Авторами выполнен цикл работ, посвященный выяснению механизмов структурообразования в растворах хиральных биомиметиков и являющийся развитием направления исследований, посвященных супрамолекулярной самоорганизации [5], в том числе самоорганизации частично фторированных соединений, таких как фторированные спирты [6], фторированные аминокислоты [7], частично фторированные аминоспирты [8, 9].

Установлено, что в гомохиральных растворах низкомолекулярных биомиметиков (трифторацетилован-

ных аминоспиртов, ТФААС) и в некоторых биологических жидкостях (водный раствор фенилаланина) спонтанно формируются струны — анизометрические (квазиодномерные) структуры с коэффициентом анизометрии (отношением длины к диаметру) $A \sim 10^2 - 10^4$ и более, с диаметром, как правило, 1–3 мкм, имеющие прямолинейные участки длиной в десятки и сотни диаметров, что указывает на их механическую упругость [10–12]. Было показано, что микрометровые струны суперспирализованы, т.е. спирально сплетены из более тонких струн, также имеющих спиральную структуру, и описанная иерархия может иметь несколько уровней, вплоть до молекулярно тонких струн [11, 13, 14]. Отметим, что ранее в растворах ТФААС нами наблюдались либо пространственно разнесенные и потому не взаимодействующие друг с другом струны, либо взаимодействующие струны, имеющие общий генезис (ветвящиеся, параллельные или спирально закрученные) [10–16].

Авторами было также высказано и обосновано следующее утверждение самого общего характера: эволюционирующая система, обладающая запасом свободной энергии и элементами хиральной асимметрии, находясь в пределах одного иерархического уровня, способна в процессе самоорганизации изменять тип структурной симметрии, повышая свою «сложность», но сохраняя знак преобладающей хиральности («правой» D или «левой» L закрученности). Та же система в точках бифуркации имеет тенденцию к спонтанному формированию последовательности иерархических уровней с чередующимся знаком хиральности заново образующихся структур и с увеличением их относительного масшта-

ба. В живых системах иерархичность сопряженных уровней макромолекулярных структур, начинающаяся с «нижнего» асимметричного углерода, служит анти-энтропийным фактором, а также структурной основой «выделенных механических степеней свободы» в молекулярных машинах. Прослеживается закономерное чередование знака хиральности D–L–D–L при переходе на более высокий уровень структурно-функциональной организации ДНК, так же как и смена знака хиральности L–D–L–D при переходе на более высокий уровень структурно-функциональной организации белковых структур [17]. Знакопеременные хиральные иерархии ДНК и белков в свою очередь образуют комплементарно сопряженную хиральную пару, которая представляет собой ахиральный инвариант, «объединяющий» молекулярно-биологический блок живых систем.

Установленная регулярность чередования L/D-хиральности в биомолекулярных структурах нуждается в выяснении базовых физических механизмов структурообразования в спиральных молекулярных системах с помощью модельных и теоретических исследований. Принципиальная значимость этого направления заключается в том, что внутримолекулярно взаимодействующие спиральные структуры формируют выделенные степени свободы в молекулярных машинах типа ферментов или рецепторов, а межмолекулярные взаимодействия спиральных структур обуславливают функционирование внутриклеточных и межклеточных сократительных структур [18].

В экспериментальной части работы мы продемонстрируем биомиметические структуры двух типов: суперспирали, имитирующие третичные и четвертичные структуры белков, и взаимодействующие струны различного генезиса, что является простейшей моделью взаимодействия спиральных филаментов в сократительных системах или коммутации клеток за счет взаимодействия сформированных ими спиральных структур — цитонем. В теоретическом разделе работы мы используем подход Эйлера к рассмотрению задачи о взаимодействии спиральных структур, рассматриваем возможный механизм коммутации клеток через взаимодействие спиральных струн, проводим оценку скорости роста струны. Задача о скорости роста биомиметических струн имеет прямое отношение к механизмам функционирования цитоплазматических микротрубочек, например при транспортировке хромосом, когда тяговое усилие определяется сборкой-разборкой тубулиновых спиралей [19].

1. Материалы и методы исследования

В настоящей работе исследовались ксерогели, полученные при испарении растворителя из раствора «левого» (L) энантиомера хирального соединения ТФААС-5 в гептане и циклогексане с исходной концентрацией соответственно 1 и 2 мг/мл (по методике [20]; структурную формулу см. в [11]; чистота растворителей 99.9 %, поставщик — фирма Химмед).

Микроскопирование ксерогелей ТФААС-5 в гептане, сформированных на подложке из свежесколотой слюды, производилось с помощью атомно-силового микроскопа (АСМ) Solver P47 (изготовитель NT-MDT, Зеленоград,

Россия), имеющего зонды NSG10 с номинальной резонансной частотой 240 кГц, номинальной жесткостью 11.8 Н/м и номинальным радиусом закругления зонда 10 нм. Частота сканирования составляла 1 Гц. Использовался полуконтактный режим сканирования.

Микроскопирование ксерогелей ТФААС-5 в циклогексане, сформированных на стеклянной пластине, производилось с помощью инвертированного оптического микроскопа (ИОМ) Leica DMI 600.

При анализе полученных результатов использовались характеристики растворов ТФААС и элементарных (молекулярно тонких) струн, найденные в ходе полноатомного численного моделирования растворов и струн методом молекулярной динамики (МД) по методике [20, 21].

2. Экспериментальные результаты и их анализ

На рис. 1 отчетливо прослеживается формирование «правой» суперспиральной структуры из «левых» спиралей, образованных (по-видимому, через несколько иерархических уровней) «левыми» молекулами ТФААС-5, что наглядно демонстрирует спонтанное «стремление» исходно гомохиральной системы мономеров сформировать знакопеременную иерархию спиральных структур. Это независимое подтверждение естественного развития хиральных систем, проявляющегося в формировании вторичных, третичных и четвертичных структур белков и нуклеиновых кислот [17, 18] и в растворах биомиметиков (ТФААС) в немонотонной зависимости скорости вращения плоскости поляризации проходящего света от концентрации раствора [22, 23].

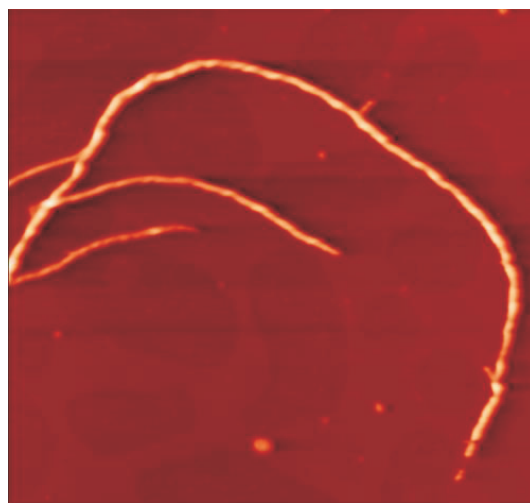


Рис. 1. «Левые» спиральные струны, формирующие «правую» суперспираль в ксерогеле раствора ТФААС-5 в гептане. Изображение получено с помощью АСМ Solver P47, размер представленного поля 4 × 4 мкм

При анализе микрофотографий ксерогеля ТФААС-5 в циклогексане были обнаружены случаи коммутации струн, имеющих различный генезис. Типичный пример приведен на рис. 2. Видно, что струна, росшая снизу слева, вначале расщепилась на две струны, и затем одна из этих струн переплелась с почти горизонтальной струной, пересекающей все оптическое поле. Этот результат представляет простейшую модель коммутации

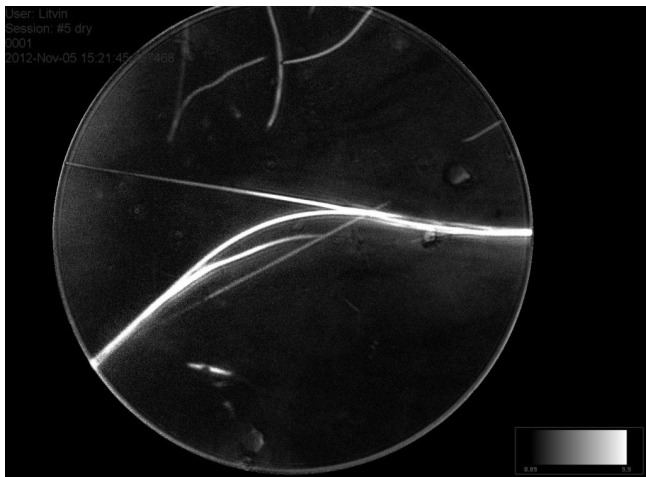


Рис. 2. Коммутирующие струны в ксерогеле раствора ТФААС-5 в циклогексане. Изображение получено с помощью инвертированного оптического микроскопа Leica DMI 600, диаметр оптического поля 10 мкм

различных клеток за счет взаимодействия сформированных ими цитонем.

Как видно на микрофотографии, коммутирующие струны спирально переплелись. Это обеспечивает экспоненциальный рост прочности соединения с ростом его длины (т.е. с ростом полного угла закрутки струн друг относительно друга). Действительно, в соответствии с известной формулой Эйлера [24] полная сила трения F между нитью, намотанной на стержень, к концу которой приложена сила натяжения Φ , и стержнем выражается через полный угол закрутки нити вокруг стержня ϕ и коэффициент трения нити о стержень α следующим образом:

$$F = \Phi(e^{\alpha\phi} - 1). \quad (1)$$

Соотношение (1) полуколичественно описывает также прочность соединения спирально переплетенных струн.

Формулу Эйлера (1) можно обобщить на случай, когда струна и стержень притягиваются друг к другу с силой f на единицу длины струны. Для этого следует рассмотреть равновесие бесконечно малого элемента струны, намотанной на стержень, как это делается при стандартном выводе формулы Эйлера (1) [24], и при этом наряду с силами натяжения струны, трения струны о стержень и реакции стержня учесть также силу притяжения струны к стержню, направленную по нормали. Элементарное рассмотрение показывает, что в этом случае сила трения F равна

$$F = (\Phi + Rf)(e^{\alpha\phi} - 1). \quad (2)$$

Если удерживающая сила на начальном конце струны отсутствует ($\Phi = 0$), то соотношение (2) приобретает вид

$$F = Rf(e^{\alpha\phi} - 1). \quad (3)$$

Соотношения (2), (3) также полуколичественно описывают прочность соединения спирально переплетенных струн, притягивающихся друг к другу и имеющих соответственно закрепленные (2) и свободные (3) концы.

Поскольку, как было показано ранее, струны притягиваются друг к другу с помощью сил Ван-дер-Ва-

альса [25], их спиральное переплетение обеспечивает прочность контакта, экспоненциально растущую с увеличением длины контакта (т.е. полного угла закрутки струн друг относительно друга). В этих условиях прочность соединения лимитируется лишь прочностью самих струн, которая, как показывает приведенная ниже оценка, достаточна, например, для транспортировки типичной крупной клетки в межклеточной жидкости со скоростью вплоть до сантиметров в секунду.

Действительно, сила F_v вязкого (стоксового) сопротивления движению приблизительно сферической клетки диаметром d при ламинарном режиме обтекания ее со скоростью v жидкостью с коэффициентом вязкости η составляет (при малых числах Рейнольдса) [26]

$$F_v = 3\pi\eta dv. \quad (4)$$

Если клетка транспортируется струной с площадью поперечного сечения S , то в струне при этом возникает растягивающее напряжение σ , равное

$$\sigma = 3\pi\eta dv/S. \quad (5)$$

Рассмотрим молекулярно тонкую струну, из которых, как установлено ранее, сформированы струны большего диаметра [11, 13, 14, 27]. Такая струна, сформированная в растворе, не содержит в своем составе растворителя и состоит исключительно из молекул ТФААС, в которых реализуется не зависящий от растворителя дальний порядок, а возможно, кристаллическая упорядоченность составляющих их молекул [27]. Методом МД была построена полноатомная численная модель такой струны на примере ТФААС-4 [21]. Было показано, что поперечное сечение струны представляет собой в этом случае круговое кольцо с внутренним радиусом $R_1 = 7 \text{ \AA}$ и внешним радиусом $R_2 = 18.5 \text{ \AA}$. При транспортировке клетки такой уединенной струной растягивающее напряжение в струне составляет

$$\sigma = 3\eta dv / (R_2^2 - R_1^2). \quad (6)$$

Рассмотрим типичную эукариотическую клетку диаметром $d = 10 \text{ мкм}$, транспортируемую описанной выше уединенной молекулярно тонкой струной со скоростью v в диапазоне от 10 до 10^4 мкм/с (1 см/с). Поскольку биологические среды могут быть различными, рассмотрим вязкость, меняющуюся в пределах от $\eta = 10^{-2} \text{ г/(см}\cdot\text{с)}$ (вода) до $\eta = 10 \text{ г/(см}\cdot\text{с)}$ (глицерин). Растягивающее напряжение, возникающее при этом в струне, рассчитанное по формуле (6) для различных значений вязкости раствора и скорости транспортировки, приведено в таблице.

Сопоставим полученные величины с характерным значением прочности на разрыв σ^* полимерных материалов (нейлон, лавсан): $\sigma^* \approx 5 \cdot 10^9 \text{ дин/см}^2$ [28]. Из этого сопоставления видно, что в жидкости с вязкостью воды даже уединенная молекулярно тонкая струна способна транспортировать крупную клетку со скоростью $v \sim 1 \text{ см/с}$, а в жидкости с вязкостью глицерина — со скоростью $v \sim 10 \text{ мкм/с}$. Более толстые струны, состоящие из большого количества молекулярно тонких струн, тем более являются эффективными силовыми инструментами, способными транспортировать не только отдельные клетки, но и их комплексы.

Напряжение σ , дин/см², возникающее в элементарной (молекулярно тонкой) струне при транспортировке ею типичной клетки эукариота в вязкой жидкости (расчет по формуле (6))

v , мкм/с	η , г/(см·с)			
	10^{-2}	10^{-1}	1	10
10	10^6	10^7	10^8	10^9
10^2	10^7	10^8	10^9	10^{10}
10^3	10^8	10^9	10^{10}	10^{11}
10^4	10^9	10^{10}	10^{11}	10^{12}

Скорость транспортировки во многих случаях определяется скоростью формирования струны из раствора. Проведем простое вычисление скорости формирования описанной выше уединенной молекулярно тонкой струны в предположении, что эта скорость лимитируется диффузией (доказательство последнего утверждения, основанное на подробном анализе возможных механизмов транспортировки молекул ТФААС к торцу растущей струны, приведено в [25]).

Пусть характерный масштаб торца струны (внешний радиус) составляет R_2 , а коэффициент диффузии молекул ТФААС в растворе равен D . Тогда характерное диффузионное время τ , соответствующее масштабу R_2 , составляет

$$\tau \sim R_2^2/D. \quad (7)$$

Пусть, далее, скорость формирования струны равна V . Тогда за диффузионное время τ , отвечающее масштабу порядка радиуса струны, струна вырастет на величину

$$l = V\tau \sim VR_2^2/D. \quad (8)$$

Если величина смещения торца струны l за счет роста струны в течение времени τ существенно меньше радиуса торца струны

$$l \ll R_2, \quad (9)$$

т. е. если выполняется неравенство

$$VR_2/D \ll 1, \quad (10)$$

то можно пренебречь влиянием медленного перемещения торца струны на процесс диффузии. В этом случае распределение растворенного вещества вокруг практически неподвижного торца струны на расстоянии, существенно превышающем радиус торца, описывается сферически симметричным решением стационарного уравнения диффузии, т. е. зависит только от расстояния r данной точки раствора до торца:

$$c(r) = c_0 + (c^* - c_0)R_2/r, \quad (11)$$

где c_0 — концентрация раствора вдали от торца; c^* — концентрация раствора непосредственно возле торца, которая отвечает концентрационному порогу образования струн в данном растворе [10]. Плотность потока растворенного вещества j в соответствии с законом Фика направлена против градиента, т. е. радиально, и равна

$$j = D(c_0 - c^*)R_2/r^2. \quad (12)$$

Полный поток растворенного вещества в торец растущей струны J получается интегрированием соотношения (12) по любой сфере, окружающей торец:

$$J = 4\pi r^2 j = 4\pi D(c_0 - c^*)R_2. \quad (13)$$

Таким образом, за время δt в торец поступит за счет диффузии количество вещества Δ , равное

$$\Delta = J\delta t = 4\pi D(c_0 - c^*)R_2 \delta t. \quad (14)$$

С другой стороны, если струна растет со скоростью V , то за время δt ее объем V^* увеличится на δV^* :

$$\delta V^* = \pi(R_2^2 - R_1^2)V \delta t. \quad (15)$$

Пусть концентрация ТФААС в фазе струны равна C . Тогда для изменения объема струны на величину (15) в нее за время δt должно поступить количество вещества Δ , равное

$$\Delta = C\delta V^* = \pi(R_2^2 - R_1^2)CV \delta t. \quad (16)$$

Приравнявая выражения (14) и (16) для Δ , получим выражение для скорости формирования описанной выше уединенной молекулярно тонкой струны

$$V = 4\pi D(c_0 - c^*)R_2/C(R_2^2 - R_1^2). \quad (17)$$

При $R_1 = 0$ формула (17) переходит в выражение для скорости роста цилиндрической струны, полученное ранее путем решения уравнения диффузии при точном учете равномерного движения торца растущей струны [10].

Для того чтобы полученное решение было самосогласованным, необходимо, чтобы полученная в ходе решения скорость V удовлетворяла неравенству (10), постулировавшемуся перед началом решения. С учетом (17) для этого достаточно, чтобы выполнялось неравенство

$$4\pi(c_0 - c^*)/C \ll 1. \quad (18)$$

Соотношение (18) выполнялось во всех наших экспериментах, так как концентрация ТФААС в фазе раствора составляла $c_0 \sim 0.1-5$ мг/см³, экспериментально определенная пороговая концентрация составляла $c^* \sim 0.1-0.2$ мг/см³, а концентрация ТФААС в фазе струны $C \gtrsim 400$ мг/см³. Этим завершается доказательство самосогласованности приведенного решения.

Вычислим расчетную скорость роста описанной выше уединенной струны, сформированной ТФААС-4 в растворе с концентрацией $c_0 = 1$ мг/см³. Для этого укажем, что для растворов ТФААС-4 в гептане и в циклогексане экспериментально определенный порог струнообразования составляет $c^* = 0.2$ мг/см³; расчетная концентрация молекул ТФААС-4 в описанной выше молекулярно тонкой струне $C = 424$ мг/см³; коэффициент диффузии молекул ТФААС-4, рассчитанный методом МД, составляет в циклогексане $1.8 \cdot 10^{-5}$ см²/с, а в гептане $1.1 \cdot 10^{-5}$ см²/с. Подставляя эти цифры в (17), находим, что расчетная скорость формирования молекулярно тонкой струны составляет в циклогексане 2.7 см/с, а в гептане 1.6 см/с. Этот результат согласуется с наблюдавшейся нами максимальной скоростью роста струн, составлявшей 2 см/с [11].

Проведенный выше расчет и эксперименты, описанные в [11], показывают, что перемещение клеток за

счет роста струн может происходить со скоростями вплоть до нескольких см/с.

Аналогичное рассмотрение скорости формирования тубулиновой трубки радиусом $\sim 10^2$ Å приводит к скорости ее роста $\sim 10^{-1}$ см/с. При размере клетки ~ 10 мкм характерное время структурообразования в клетке составляет, следовательно, $\sim 10^{-2}$ с. Это означает, что фаза структурообразования не является лимитирующей, и время формирования внутриклеточных структур определяется временем выбора клеткой функциональной программы, так как обычно биологического материала для структурообразования в клетке в условиях постоянно протекающего биологического синтеза имеется в избытке. Это соображение вполне соответствует представлениям, которые развивал Л. А. Блюменфельд, о том, что молекулярные машины клетки функционируют в «ждущем режиме», а не отслеживают детально все фазы цикла [29].

Спиральное соединение, прочность которого в соответствии с механизмом Эйлера чрезвычайно велика, широко распространено в живой природе на макроскопическом уровне от 10^3 см и более до 1 см (лианы, другие вьющиеся растения, проросшие семена) и на молекулярном уровне от 10^{-7} до 10^{-5} см (ДНК, белки типа α -кератина, коллагена, фиброина). Исследованная нами модель показывает, что спиральные соединения спонтанно формируются также на промежуточном супрамолекулярном уровне, на масштабе 10^{-4} – 10^{-3} см, отвечающем, в частности, коммутации клеток.

3. Выводы

В настоящей работе подтверждено прямым микроскопированием с помощью АСМ, что знак спиральности суперспиральной струны противоположен знаку спиральности формирующих ее струн; это независимое подтверждение естественного развития хиральных систем, проявляющегося в формировании вторичных, третичных и четвертичных структур белков и нуклеиновых кислот и проявляющегося в растворах биомиметиков (ТФААС) в немонотонной зависимости скорости вращения плоскости поляризации проходящего света от концентрации раствора.

На биомиметической модели (ксерогель раствора ТФААС-5 в циклогексане) обнаружены случаи коммутации струн, имеющих различный генезис, что можно рассматривать как простейшую модель коммутации различных биологических клеток за счет взаимодействия сформированных ими цитонем.

Установлено, что коммутирующие струны спонтанно переплетаются, образуя суперспираль, что способно резко повысить прочность формирующегося соединения в соответствии с известной формулой Эйлера, обобщенной в настоящей работе на случай наличия притяжения между коммутирующими структурными элементами.

Отмечено, что при спиральном соединении струн его прочность фактически определяется прочностью струн; для уединенной молекулярно тонкой струны, модель которой была построена ранее, показано, что в жидкости с вязкостью воды даже уединенная молекулярно тонкая струна способна транспортировать крупную клетку со скоростью $v \sim 1$ см/с, а в жидкости с вязкостью глицерина — со скоростью $v \sim 10$ мкм/с.

Показано, что характерное время структурообразования в клетке составляет $\sim 10^{-2}$ с; сделан вывод, что фаза структурообразования не является лимитирующей, и время формирования внутриклеточных структур определяется временем выбора клеткой функциональной программы.

Отмечено, что скорость транспортировки во многих случаях определяется скоростью формирования струны из раствора; установлено, что расчетная скорость формирования молекулярно тонкой струны составляет в циклогексане 2.7 см/с, а в гептане 1.6 см/с, и потому перемещение клеток за счет роста струн может происходить со скоростями вплоть до нескольких сантиметров в секунду.

Отмечено, что спиральное соединение, прочность которого в соответствии с механизмом Эйлера чрезвычайно велика, широко распространено в живой природе на макроскопическом и на молекулярном уровне; исследованная нами модель показывает, что спиральные соединения спонтанно формируются также на промежуточном супрамолекулярном уровне, отвечающем, в частности, коммутации живых клеток.

Показано, что два типа представленных на рисунках суперструн демонстрируют два типа конструкций — заплетающихся совместно или наплетающихся навстречу струн различного происхождения. В обоих случаях взаимодействующими спиральными структурами формируется выделенное направление — «механическая» степень свободы, необходимый элемент конструкции молекулярных машин; первый случай более соответствует работе ферментов с характерными типами движения в активных центрах, подобным щипцам или ножницам, второй — вдвигающимся нитям в сократительной актиново-миозиновой системе мышц [9, 20].

Исследованный в работе процесс наращивания струны отражает элементарные стадии сократительного механизма цитоплазматических микротрубочек, основанного на торцевой сборке-разборке тубулиновой спирали.

С позиций «сквозного эволюционизма» моделирование базовых молекулярных процессов самоорганизации на примере биомиметиков выявляет траекторию перехода неживых структур в живые системы, существенным элементом которого служит формирование внутримолекулярных и межмолекулярных хиральных (спиральных) иерархий.

Список литературы

1. *Alberts B., Johnson A., Lewis J.M. et al. Molecular Biology of the Cell. 5th ed. N. Y., 2008.*
2. *Dickinson R. B., Purich D. L. // Biophys. J. 2007. 92, N 2. P. 622.*
3. *Connell I., Agace W., Klemm P. et al. // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 1996. 93, N 18. P. 9827.*
4. *Mattick J.S. // Annu. Rev. Microbiol. 2002. 56, N 1. P. 289.*
5. *Израелашвили Дж. Межмолекулярные и поверхностные силы. М., 2011.*
6. *Borges A.R., Hyacinth M., Lum M. et al. // Langmuir. 2008. 24, P. 7421.*
7. *Qiu X, Meng W, Qing F. // Tetrahedron. 2004. 60, N 32. P. 6711.*
8. *Prakash G.K.S., Mandal M., Schweizer S. et al. // Organic Lett. 2000. 2, N 20. P. 3173.*

9. *Xu Y, Kang C, Chen Y. et al. // Chem. Eur. J. 2012. 18, N 52. P. 16955.*
10. *Стовбун С.В. // Хим. физика. 2011. 30, № 8. С. 3.*
11. *Стовбун С.В., Скоблин А.А. // Вестн. Моск. ун-та. Физ. Астрон. 2012. № 3. С. 35 (Stovbun S.V., Skoblin A.A. // Moscow University Phys. Bull. 2012. 67, N 3. P. 274).*
12. *Стовбун С.В., Занин А.М., Скоблин А.А. и др. // Докл. РАН. 2012. 442, № 5. С. 645.*
13. *Стовбун С.В., Занин А.М., Скоблин А.А. и др. // Хим. физика. 2011. 30, № 12. С. 55.*
14. *Стовбун С.В., Скоблин А.А., Занин А.М. и др. // Бюлл. эксперим. биол. и мед. 2012. 154, № 7. С. 41.*
15. *Стовбун С.В., Скоблин А.А. // Бюлл. эксперим. биол. и мед. 2011. № 11. С. 502.*
16. *Стовбун С.В., Михайлов А.И., Скоблин А.А. и др. // Хим. физика. 2012. 31, № 1. С. 55.*
17. *Твердислов В.А. // Биофизика. 2013. Т. 58, № 1. С. 159.*
18. *Tverdislov V.A. // <http://arxiv.org/abs/1212.1677>.*
19. *McIntosh J.R., Volkov V., Ataullakhanov F.I., Grishchuk E.L. // J. Cell. Sci. 2010. Oct. 15, 123 (Pt 20). P. 3425.*
20. *Стовбун С.В. Структурообразование в растворах хиральных биомиметиков: Дисс. ... докт. физ.-мат. наук. М., 2013.*
21. *Зленко Д.М., Стовбун С.В. // Хим. физика. 2014. 33, № 9. С. 3.*
22. *Стовбун С.В., Скоблин А.А. // Хим. физика. 2012. 31, № 7. С. 7.*
23. *Стовбун С.В., Скоблин А.А. // Вестн. Моск. ун-та. Физ. Астрон. 2012. № 3. С. 39 (Stovbun S.V., Skoblin A.A. // Moscow University Phys. Bull. 2012/ 67, N 3. P. 278).*
24. *Артоболовский И.И. Теория механизмов и машин: Учеб. для втузов. 4-е изд., перераб. и доп. М., 1988.*
25. *Стовбун С.В., Скоблин А.А., Занин А.М. // Хим. физика. 2014. 33, № 5. С. 21.*
26. *Лдандау Л.Д., Лифшиц Е.М. Гидродинамика. М., 1988.*
27. *Стовбун С.В., Скоблин А.А., Занин А.М. и др. // Докл. РАН. 2013. 450, № 5. С. 553.*
28. *Физические величины: Справочник / Под ред. И. С. Григорьева, Е. З. Мейлихова. М., 1991.*
29. *Blumenfeld L.A., Tikhonov A.N. Biophysical Thermodynamics of Intracellular Processes. Molecular Machines of the Living Cell. N. Y.; B.; Heidelberg; L.; P. Tokyo; Hong Kong; Barselona; Budapest, 1994.*

Interactions of helical structures as a molecular basis of intra- and intercellular interactions

S. V. Stovbun¹, A. A. Skoblin¹, J. A. Litvin¹, M. G. Mikhaleva¹, V. A. Tverdislov²

¹*N. N. Semenov Institute of Chemical Physics, Russian Academy of Sciences, Moscow 119991, Russia.*

²*Department of Biophysics, Faculty of Physics, M. V. Lomonosov Moscow State University, Moscow 119991, Russia.*

E-mail: ^as.stovbun@chph.ras.ru.

Two types of formation of super spirals by spiral counter- and co-intertwining of spiral molecular strings were identified using chiral biomimetics. An earlier statement on the formation of hierarchies of super-spiral structures with an alternating chirality sign in molecular homochiral systems was experimentally proven. By developing the Euler model, estimates of forces and velocities in systems of interacting spiral structures that quantitatively correspond to the characteristic times and dimensions of intracellular and intercellular interactions were theoretically obtained. It was shown that the phase of structure formation in the cell is not limiting and the time of formation of intracellular structures is determined by the time that is necessary for the cell to choose a functional program.

Keywords: chirality, spirals, biomimetics, strings, molecular machines, biological cell interactions.

PACS: 87.16.ad, 87.64.km, 87.64.mc.

Received 6 October 2014.

English version: *Moscow University Physics Bulletin* 1(2015).

Сведения об авторах

1. Стовбун Сергей Витальевич — доктор физ.-мат. наук, зав. лабораторией; тел.: (495) 939-72-25, e-mail: s.stovbun@chph.ras.ru.
2. Скоблин Алексей Алексеевич — канд. физ.-мат. наук, ст. науч. сотрудник; тел.: (495) 939-72-25.
3. Литвин Яков Александрович — аспирант, мл. науч. сотрудник; тел.: (495) 939-72-25.
4. Михалева Мария Геннадьевна — аспирант, инженер-исследователь; тел.: (495) 939-72-25.
5. Твердислов Всеволод Александрович — доктор физ.-мат. наук, профессор, зав. кафедрой; тел.: (495) 939-11-95, e-mail: tverdislov@mail.ru.