



УДК 577.322.5:577.353.23

СОБСТВЕННАЯ ФЛУОРЕСЦЕНЦИЯ ГЛОБУЛЯРНОГО АКТИНА. ОСОБЕННОСТИ ЛОКАЛИЗАЦИИ ТРИПТОФАНОВЫХ ОСТАТКОВ

© 1998 г. К. К. Туроверов[#], И. М. Кузнецова

Институт цитологии РАН, 194064, Санкт-Петербург, Тихорецкий пр., 4

Поступила в редакцию 03.03.98 г. Принята к печати 27.04.98 г.

Анализ микроокружения триптофановых остатков α -актина, выполненный с использованием данных о пространственной структуре белка, позволил сделать выводы о вкладе отдельных триптофановых остатков в излучение. Показано, что ввиду эффективного безызлучательного переноса энергии по индуктивно-резонансному механизму между остатками Trp⁷⁹ и Trp⁸⁶ и близости к остатку Trp⁸⁶ атома S⁷ остатка Cys¹⁰, являющегося эффективным тушителем флуоресценции, эти триптофановые остатки не вносят значительного вклада во флуоресценцию. Собственная флуоресценция актина обусловлена в основном остатками Trp³⁴⁰ и Trp³⁵⁶. Эти триптофановые остатки являются внутренними, малодоступными растворителю, их микроокружение сформировано в основном неполярными группами белка и имеет высокую плотность унаковки. Не исключено, что для формирования коротковолнового спектра флуоресценции актина существенна также конформация боковой цепи остатка Trp³⁴⁰ (*t*-изомер; χ_1 190°, χ_2 89°) и наличие в микроокружении остатков Trp³⁴⁰ и Trp³⁵⁶ ароматических колец тирозиновых и фенилаланиновых остатков и остатков пролина.

Ключевые слова: актин; пространственная структура; триптофан; флуоресценция.

Собственная УФ-флуоресценция белков широко используется при изучении их структуры и внутримолекулярной подвижности. Поскольку, однако, большинство белков содержит более одного триптофанового остатка, измеряемые флуоресцентные характеристики часто носят усредненный характер. Экспериментальные данные приобретают большую значимость в тех случаях, когда удается установить вклад в излучение отдельных триптофановых остатков. Наиболее мощным современным методом установления флуоресцентных свойств отдельных триптофановых остатков мультитриптофаносодержащих белков является изучение мутантных белков с аминокислотными заменами по триптофановым остаткам. Этот подход значительно расширяет экспериментальную базу для установления связи регистрируемых экспериментально флуоресцентных характеристик триптофановых остатков и свойств их микроокружения. С другой стороны, уже существующие в настоящее время на этот счет представления позволяют предсказать флуоресцентные характеристики отдельных триптофановых остатков в том случае, если пространственная структура белка известна вплоть до координат отдельных атомов, входящих в его состав. Основные принципы анализа микроокружения и особенностей локализации триптофановых остатков для

белков с известной пространственной структурой были предложены и разработаны на примере азурина, единственный триптофановый остаток которого имеет уникальные флуоресцентные характеристики [1]. В последующем такой подход был использован при анализе флуоресценции трипсина, трипсиногена, лизоцима, РНКазы С2 и ряда других белков [2–5].

Собственная флуоресценция актина использовалась для изучения его структуры [6], конформационных изменений при различных воздействиях [7, 8], процесса полимеризации [9], взаимодействия с другими белками [10] и т.д. В макромолекулу актина входят четыре триптофановых остатка. Наличие данных о пространственной структуре актина (в комплексе с ДНКазой I [11, 12]) позволяет провести детальный анализ микроокружения триптофановых остатков с целью определения их вклада в суммарную флуоресценцию белка, что и явилось задачей настоящей работы.

Актин в нативном состоянии (G-актин) имеет относительно коротковолновый спектр флуоресценции (λ_{max} 325 нм [13]). Среди изученных триптофаносодержащих белков лишь немногие, например азурин *Pseudomonas aeruginosa* [14], РНКазы Т1 [15], РНКазы С2 [4], парвальбумин мерланга [16], имеют более коротковолновый спектр флуоресценции. Положение и форма спектра флуоресценции белка определяются наложением спектров флуоресценции отдельных триптофановых

[#]Автор для переписки (тел.: (812) 247-19-57; факс: (812) 247-03-41; e-mail: KKT@mail.cytspb.rssi.ru).

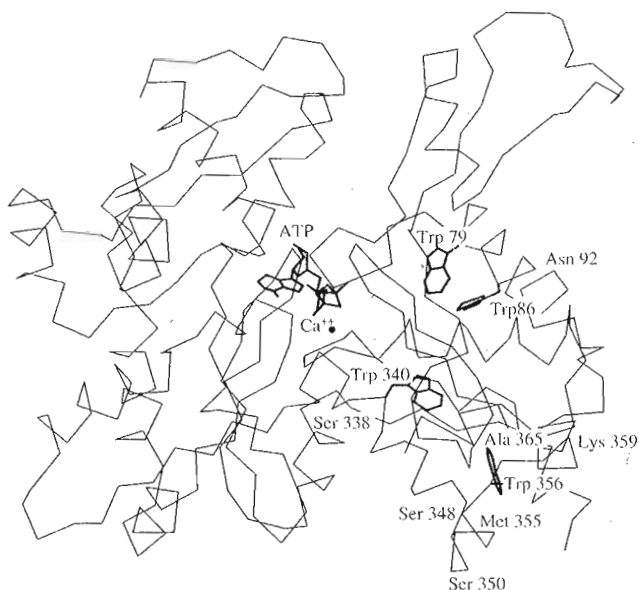


Рис. 1. Пространственная структура актина. Показан ход полипептидной цепи и локализация триптофановых остатков. Рисунок выполнен с использованием данных Международного банка белковых структур (файл Pdb1atn.ent) [11, 12].

остатков. Можно попытаться понять причины коротковолновости спектра флуоресценции актина, проанализировав микроокружение отдельных триптофановых остатков. Все триптофановые остатки актина расположены в субдомене I ([11]; рис. 1). Остатки Trp⁷⁹, Trp⁸⁶ и Trp³⁴⁰ входят в состав α -спиралей, образованных фрагментами Trp⁷⁹–Asn⁹² и Ser³³⁸–Ser³⁴⁸. Остаток Trp³⁵⁶ находится в неструктурированной области между α -спиральными участками Ser³⁵⁰–Met³⁵⁵ и Lys³⁵⁹–Ala³⁶⁵.

Спектр флуоресценции каждого триптофанового остатка зависит от полярности его микроокружения и возможности релаксации микроокружения за время жизни возбужденного состояния (т.е. от субнаносекундной и наносекундной подвижности микроокружения). Коротковолновое положение спектра флуоресценции в принципе может быть обусловлено либо гидрофобностью микроокружения триптофанового остатка вне зависимости от релаксационных свойств микроокружения, либо жесткостью микроокружения, даже если оно полярное. В последнем случае излучение происходит из неравновесного состояния, не отвечающего минимуму энергии взаимодействия со средой. Полярность микроокружения определяется доступностью триптофанового остатка молекулам растворителя и присутствием в составе микроокружения полярных групп боковых цепей белка. Очевидно, что доступность триптофанового остатка молекулам растворителя определяется в первую очередь плотностью его микроокружения. Характеристикой плотнос-

ти микроокружения может служить, например, такой показатель, как число атомов белка, входящих в сферу заданного радиуса с центром в геометрическом центре индольного кольца анализируемого триптофанового остатка (N), или относительный объем, занимаемый этими атомами (V) (см. “Эксперимент. часть”).

Анализ пространственной структуры актина показал, что плотности микроокружения отдельных триптофановых остатков существенно различаются. Для остатков Trp⁷⁹, Trp⁸⁶, Trp³⁴⁰ и Trp³⁵⁶ в сфере с радиусом 7 Å находится 50, 61, 78 и 69 атомов белка соответственно (табл. 1). Для сравнения: в составе микроокружения остатка Trp⁴⁸ азурина *P. aeruginosa* – 71 атом [1]. Таким образом, два остатка, Trp³⁴⁰ и Trp³⁵⁶, можно считать внутренними, с исключительно высокой плотностью микроокружения (V 0.84 и 0.76) и, следовательно, мало доступными растворителю, два других, остатки Trp⁷⁹ и Trp⁸⁶, имеющие плотность микроокружения 0.60 и 0.70 соответственно, – в большей степени доступными растворителю.

Усредненная экспериментальная характеристика доступности триптофановых остатков белка молекулам растворителя может быть получена методом тушения флуоресценции внешними тушителями [18]. Эксперименты по тушению триптофановой флуоресценции G-актина свидетельствуют о низкой доступности триптофановых остатков, ответственных за флуоресценцию, молекулам нейтрального тушителя акриламида [18]. Константа тушения флуоресценции, определенная из начального наклона штерн-вольмеровской зависимости, по величине (K 1.7 M⁻¹) [19] близка константе тушения для РНКазы Т1 (K 1.0 M⁻¹) [20] – белка с коротковолновым разрешенным спектром флуоресценции. Низкая величина константы тушения свидетельствует о малой доступности триптофановых остатков, ответственных за флуоресценцию, молекулам растворителя, что хорошо согласуется с коротковолновым положением спектра флуоресценции. Коротковолновое положение спектра флуоресценции, а также низкую эффективность тушения флуоресценции актина нейтральным тушителем акриламидом можно понять, если предположить, что более доступные растворителю и имеющие в составе микроокружения полярные группы (см. ниже) остатки Trp⁷⁹ и Trp⁸⁶ не вносят значительного вклада в излучение.

Вклад в суммарную флуоресценцию белка отдельного триптофанового остатка определяется величиной квантового выхода его флуоресценции, которая зависит прежде всего от присутствия в составе микроокружения остатка боковых цепей аминокислот, способных оказывать тушащее действие на триптофановую флуоресценцию, а также от эффективности межтриптофанового безызлучательного переноса энергии. На величине

Таблица 1. Микроокружение триптофановых остатков актина

Остаток	N	V	χ_1	χ_2	Атом*	R^1	R^2
			град			Å	
Trp ⁷⁹	50	0.60	295	95	N ^{δ2} Asn ¹¹⁵	5.4	3.8 (C ^{ζ2})
					O ^{δ1} Asn ¹¹⁵	5.6	4.1 (C ^{ζ2})
					N ^ζ Lys ¹¹⁸	5.2	4.5 (C ^γ)
					S ^δ Met ¹¹⁹	7.0	4.9 (C ^{η2})
					S ^γ Cys ¹⁰	5.9	4.0 (N ^{ε1})
Trp ⁸⁶	61	0.70	282	325	N ^{δ2} Asn ¹²	5.2	4.0 (N ^{ε1})
					O ^{δ1} Asn ¹²	4.5	2.9 (N ^{ε1})
					S ^δ Met ⁸²	5.1	4.9 (C ^{ζ2})
					S ^δ Met ¹¹⁹	7.0	5.2 (C ^{η2})
					S ^δ Met ¹²³	5.1	5.1 (C ^{δ2})
Trp ³⁴⁰	78	0.84	190	89	O ^{δ2} Asp ²⁴	6.6	4.6 (C ^{η2})
					O ^γ Ser ³⁴⁴	5.3	3.9 (C ^{ζ3})
Trp ³⁵⁶	69	0.76	282	115	O ^{δ1} Asp ³	6.9	5.6 (N ^{ε1})
					O ^{δ2} Asp ³	6.4	5.4 (N ^{ε1})

* Атомы боковых цепей аминокислотных остатков актина, которые потенциально могут оказывать существенное влияние на характеристики триптофановой флуоресценции; R^1 и R^2 – удаленность этих атомов от центра индольного кольца и от ближайшего атома индольного кольца (указан в скобках); χ_1 и χ_2 – углы, характеризующие конформацию боковой цепи триптофановых остатков [17]; N и V – параметры, характеризующие плотность микроокружения триптофановых остатков (см. "Эксперимент. часть").

ну квантового выхода флуоресценции может также влиять полярность микроокружения триптофанового остатка и его доступность молекулам растворителя.

В состав микроокружения остатка Trp⁷⁹ входит атом S^δ остатка Met¹¹⁹ (6.99 Å от центра индольного кольца и 4.9 Å от атома C^{η2} – ближайшего атома индольного кольца). В состав микроокружения остатка Trp⁸⁶ входят атомы S^δ остатков Met⁸² (5.12 и 4.8 Å от C^{ζ2}), Met¹¹⁹ (6.96 и 5.1 Å от C^{η2}) и Met¹²³ (5.14 и 5.1 Å от C^{ε3}) и S^γ остатка Cys¹⁰ (5.87 и 4.0 Å от N^{ε1}) которые, как известно [21], являются эффективными внутренними тушителями триптофановой флуоресценции. Анализ зависимости величины квантового выхода флуоресценции ряда белков от особенностей микроокружения их триптофановых остатков показал, что эффективность тушения флуоресценции определяется не только близостью тушащих групп к индольному кольцу, но и в значительной степени ориентацией этих групп относительно индольных колец триптофановых остатков [5]. Большое число атомов серы вблизи индольного кольца остатка Trp⁸⁶, и в особенности непосредственная близость атома серы S^γ остатка Cys¹⁰ к атому N^{ε1} индольного кольца остатка Trp⁸⁶ (рис. 2б), позволяет считать этот триптофановый остаток практически полностью затухенным.

Анализ расстояний между геометрическими центрами индольных колец отдельных триптофа-

новых остатков и их взаимной ориентации свидетельствует о том, что между остатками Trp⁷⁹ и Trp⁸⁶ имеет место эффективный безызлучательный перенос энергии по индуктивно-резонансному механизму (рис. 2а; табл. 2). Следовательно, если даже остаток Trp⁷⁹ не затухен входящим в состав его микроокружения атомом S^δ остатка Met¹¹⁹, он тем не менее должен иметь низкий квантовый выход флуоресценции вследствие эффективного переноса энергии на остаток Trp⁸⁶. Перенос энергии между другими парами триптофановых остатков малоэффективен.

Таким образом, собственная УФ-флуоресценция актина в нативном состоянии определяется в основном внутренними мало доступными растворителю остатками Trp³⁴⁰ и Trp³⁵⁶, микроокруже-

Таблица 2. Безызлучательный перенос энергии между триптофановыми остатками в актине*

Остатки	Trp ⁷⁹	Trp ⁸⁶	Trp ³⁴⁰	Trp ³⁵⁶
Trp ⁷⁹		0.77	0.02	0.02
Trp ⁸⁶	8.4; 1.6		0.19	0.01
Trp ³⁴⁰	21.7; 2.7	14.8; 3.4		0.09
Trp ³⁵⁶	21.0; 2.8	15.8; 0.1	13.9; 1.0	

* В верхней правой части таблицы представлены вероятности безызлучательного переноса энергии, в нижней левой части – расстояния между центрами триптофановых остатков R (Å) и факторы взаимной ориентации k^2 .

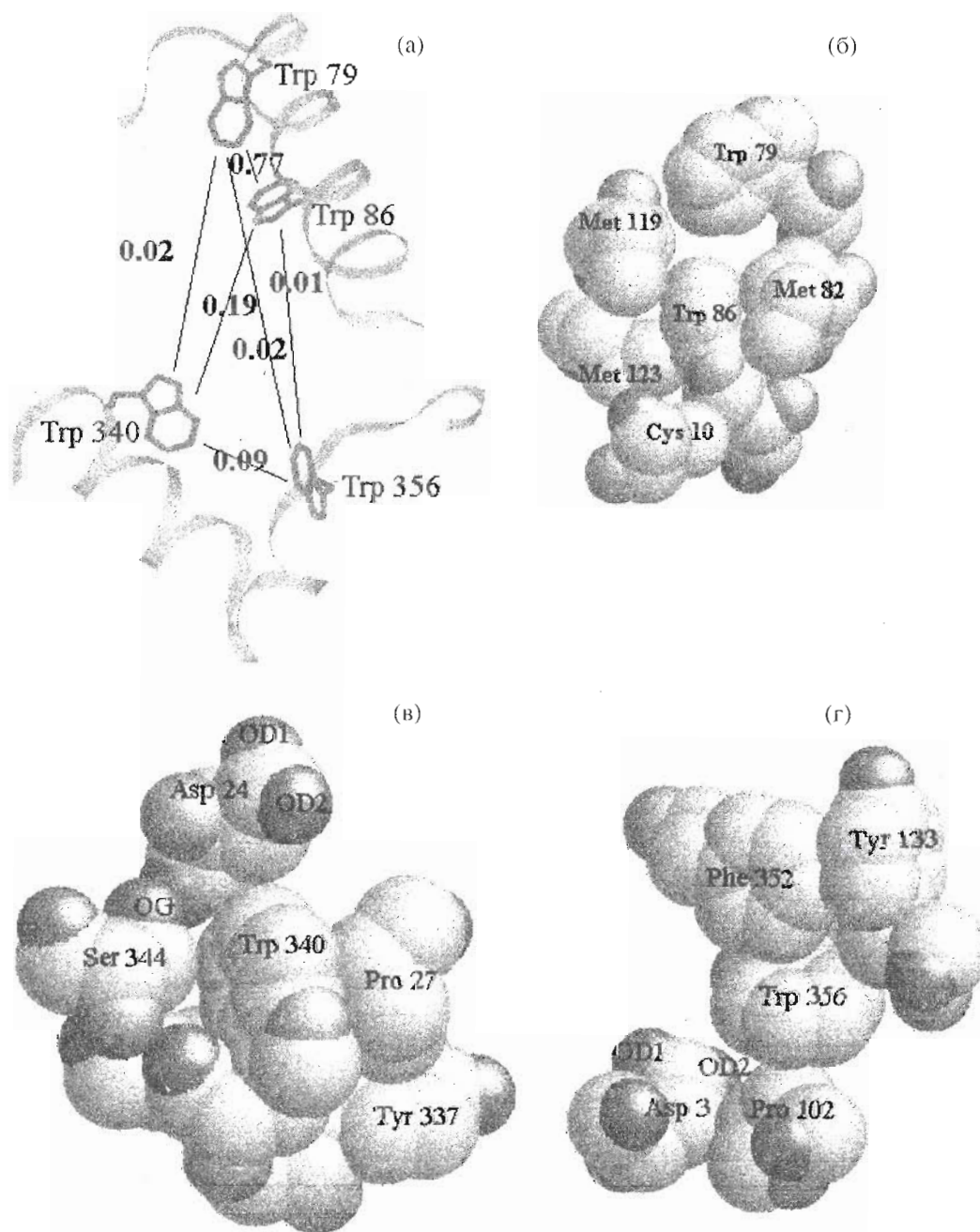


Рис. 2. Особенности локализации триптофановых остатков в макромолекуле актина, существенные для формирования их флуоресцентных характеристик.

(а) – схема, иллюстрирующая безызлучательный перенос энергии между триптофановыми остатками; (б) – локализация атомов серы остатков метионина и цистеина вблизи триптофановых остатков Trp⁷⁹ и Trp⁸⁶; (в) и (г) – локализация ароматических колец тирозина и фенилаланина и остатков пролина, а также атомов кислорода аспарагиновой кислоты и серина вблизи остатков Trp³⁴⁰ и Trp³⁵⁶.

Рисунок выполнен с использованием данных Международного банка белковых структур (файл Pdb|atn.ent) [11, 12].

ние которых имеет высокую плотность упаковки и сформировано главным образом неполярными группами белка. Хотя атомы O^{δ2} остатка Asp²⁴ и атомы O^{δ1} и O^{δ2} остатка Asp³ попали в число анализируемых атомов микроокружения, поскольку

они находятся на расстоянии менее 7 Å от центра индольного кольца (см. табл. 1 и рис. 2в, 2г), они расположены достаточно далеко от кольца и вряд ли могут существенно влиять на флуоресцентные свойства этих триптофановых остатков.

Характерная особенность микроокружения остатков Trp³⁴⁰ и Trp³⁵⁶ – наличие в нем ароматических колец тирозиновых и фенилаланиновых остатков и колец пролина (рис. 2в, 2г). Так, вблизи остатка Trp³⁴⁰ находится фенольное кольцо Tyr³³⁷ и остаток Pro²⁷, а в непосредственной близости от остатка Trp³⁵⁶ локализованы ароматические кольца остатков Phe³⁵² и Tyr¹³³ и остаток Pro¹⁰². Аналогичные кластеры колец ароматических остатков были обнаружены в белках с одним триптофановым остатком, имеющих коротковолновый спектр флуоресценции, – в азурине, рибонуклеазе T1, L-аспарагиназе [5].

Обращает на себя внимание также то, что в отличие от других триптофановых остатков актина, а также большинства триптофановых остатков других белков [5] остаток Trp³⁴⁰ является *t*-конформером (χ_1 190°, χ_2 89°). Такую же конформацию боковой цепи имеют триптофановые остатки других белков с коротковолновым положением спектра флуоресценции (Trp⁴⁸ азурина и Trp⁵⁹ рибонуклеазы T1), а также триптофановые остатки с очень низкой плотностью окружения, полностью доступные растворителю (например, остаток Trp²⁵ глюкагона и Trp¹⁹ мелиттина) [5]. Последнее позволяет предполагать, что это наименее напряженная конформация боковой цепи. В то же время остаток Trp³⁴⁰ имеет очень высокую плотность микроокружения (V 0.84), даже большую, чем плотность микроокружения остатка Trp⁴⁸ азурина (V 0.75 [14]) и Trp⁵⁹ рибонуклеазы T1 (V 0.80 [15]), кроме того, его подвижность явно ограничена остатком Pro²⁷, расположенным практически параллельно индольному кольцу (рис. 2в). Не исключено, что ненапряженная конформация боковой цепи остатка Trp³⁴⁰, а также наличие в составе микроокружения остатков Trp³⁴⁰ и Trp³⁵⁶ ряда ароматических колец тирозиновых и фенилаланиновых остатков и остатков пролина существенны для формирования коротковолнового спектра флуоресценции актина.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Анализ особенностей локализации триптофановых остатков в структуре макромолекулы α -актина проводился на основании данных о координатах атомов комплекса актина и ДНКазы I, определенных в работе [11] и содержащихся в Международном банке белковых структур (файл PDB1ATN [12]). Для анализа использовалась программа собственной разработки PDB_FL [5]. Программа, в частности, предусматривает выявление всех атомов, входящих в состав микроокружения анализируемого триптофанового остатка; определение их полярных координат в системе, связанной с индольным кольцом; определение удаленности этих атомов от ближайшего атома

кольца; выделение участков молекулы для построения изображения с использованием программы RASMOL [22]. За микроокружение принималась совокупность атомов, удаленных от центра индольного кольца анализируемого триптофанового остатка на расстояние r , меньшее некоторого заданного значения r_0 (по соображениям, изложенным в работе [1], значение r_0 было принято равным 7 Å). Плотность упаковки микроокружения характеризовалась числом атомов, входящих в состав микроокружения, за вычетом девяти атомов самого индольного кольца (N), и долей объема сферы с радиусом r_0 , занимаемой атомами микроокружения и атомами кольца анализируемого триптофанового остатка с учетом их ван-дер-ваальсовых радиусов (V).

Программа также предусматривает расчет вероятности безызлучательного триптофан-триптофанового переноса энергии по индуктивно-резонансному механизму [23]:

$$W = \frac{1}{1 + \frac{2}{3k^2} \left(\frac{R}{R_0} \right)^6} \quad (1)$$

Здесь R – расстояние между донором и акцептором, R_0 – расстояние между донором и акцептором, при котором для системы молекул донора и акцептора, участвующих в быстром хаотическом броуновском вращательном движении, вероятность переноса W равна 0.5 (в этом случае $k^2 = \bar{k}^2 = 2/3$); k^2 – фактор, учитывающий взаимную ориентацию донора и акцептора [24]:

$$k^2 = (\cos\theta - 3\cos\theta_A \cos\theta_B)^2, \quad (2)$$

где θ – угол между направлениями осцилляторов излучения и поглощения соответственно молекул донора и акцептора; θ_A и θ_B – углы между направлением указанных осцилляторов и вектором, соединяющим эти молекулы. Расчет проводился в рамках модели неподвижных, строго ориентированных осцилляторов; величина R_0 была принята равной соответствующему значению для пары триптофан-триптофан в водном растворе 8.7 Å [25] (подробности см. также в работе [1]).

Авторы выражают благодарность Т.А. Якушевой за разработку новой версии специализированной программы анализа пространственной структуры белков PDB_FL, обеспечивающей работу на современных персональных компьютерах типа IBM.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 96-04-49666) с использованием технических средств Санкт-Петербургского объединенного исследовательского центра (ЦКП).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Turoverov K.K., Kuznetsova I.M., Zaitzev V.N.* // *Biophys. Chem.* 1985. V. 23. P. 79–89.
2. *Turoverov K.K., Kuznetsova I.M.* // *Biophys. Chem.* 1986. V. 25. P. 315–323.
3. *Туроверов К.К., Кузнецова И.М., Зайцев В.Н.* // *Биоорганическая химия.* 1984. Т. 10. С. 792–806.
4. *Азекян Т.В., Безбородова С.И., Кузнецова И.М., Поляков К.М., Туроверов К.К.* // *Молекулярная биология.* 1988. V. 22. P. 612–623.
5. *Кузнецова И.М., Туроверов К.К.* // *Цитология.* 1998. Т. 40 (в печати).
6. *Kuznetsova I., Antropova O., Turoverov K., Khaitlina S.* // *FEBS Lett.* 1996. V. 383. P. 105–108.
7. *Lehrer S.S., Kerwar G.* // *Biochemistry.* 1972. V. 11. P. 1211–1217.
8. *Kuznetsova I.M., Khaitlina S.Yu., Konditerov S.N., Surin A.M., Turoverov K.K.* // *Biophys. Chem.* 1988. V. 32. P. 73–78.
9. *Hild G., Nyitrai M., Gharavi R., Somogyi B., Belagyi J.* // *J. Photochem. Photobiol. B.* 1996. V. 35. P. 175–179.
10. *Perelroizen I., Marchand J.B., Blanchoin L., Didry D., Carlier M.F.* // *Biochemistry.* 1994. V. 33. P. 8472–8478.
11. *Kabsch W., Mannherz H.G., Suck D., Pai E.F., Holmes H.C.* // *Nature.* 1990. V. 347. P. 37–44.
12. *Bernstein F.C., Koetzle T.F., Williams G.J.B., Meyer Jr., E.F., Brice M.D., Rodgers J.R., Kennard O., Shimanouchi T., Tasumi M.* // *J. Mol. Biol.* 1977. V. 112. P. 535–542.
13. *Turoverov K.K., Khaitlina S.Yu., Pinaev G.P.* // *FEBS Lett.* 1976. V. 62. P. 4–7.
14. *Finazzi-Agro A., Rotilio G., Avigliano L., Guerrieri P., Boffi V., Mondovi B.* // *Biochemistry.* 1970. V. 9. P. 2009–2014.
15. *Yamamoto Yu., Tanaka J.* // *Biochim. Biophys. Acta.* 1970. V. 207. P. 522–531.
16. *Permyakov E.A., Yarmolenko V.V., Emelyanenko V.I., Burstein E.A., Closset J., Gerday C.* // *Eur. J. Biochem.* 1980. V. 109. P. 307–315.
17. *Финкельштейн А.В.* // *Молекулярная биология.* 1976. Т. 10. С. 507–513.
18. *Eftink M., Ghiron C.A.* // *Anal. Biochem.* 1981. V. 114. P. 199–227.
19. *Кузнецова И.М., Хайтлина С.Ю., Туроверов К.К.* // *Биоорганическая химия.* 1998. Т. 24. С. 883–892.
20. *Eftink M., Ghiron C.A.* // *Biochemistry.* 1977. V. 16. P. 5546–5551.
21. *Бурштейн Э.А.* // *Итоги науки и техники. Сер. Биофизика.* Т. 6. М.: ВИНТИ, 1976.
22. *Sayle R.A., Milner-White E.J.* // *Trends. Biochem. Sci.* 1995. V. 20. P. 374–379.
23. *Forster Th.* // *Rad. Res.* 1960. Suppl. 2. P. 326–339.
24. *Dale R.E., Eisinger J.* // *Biopolymers.* 1974. V. 13. P. 1573–1605.
25. *Eisinger J., Feuer B., Lamola A.A.* // *Biochemistry.* 1969. V. 8. P. 3908–3915.

The Intrinsic Fluorescence of Globular Actin: Peculiarities in the Location of Tryptophan Residues

K. K. Turoverov[#] and I. M. Kuznetsova

Institute of Cytology, Russian Academy of Sciences, Tikhoretskii pr. 4, St. Petersburg, 194064 Russia

The contribution of individual Trp residues to α -actin fluorescence was evaluated by means of an analysis of their microenvironment, which was done on the basis of PIR-International protein sequence database information. The contribution of Trp⁷⁹ and Trp⁸⁶ was shown to be low due to an effective nonradiating energy transfer according to the inductive resonance mechanism between the Trp residues and the fluorescence quenching of Trp⁸⁶ by S⁷ of Cys¹⁰, an efficient fluorescence quencher. The intrinsic fluorescence of actin was found to be determined mainly by Trp³⁴⁰ and Trp³⁵⁶, which are internal, inaccessible to solvent, and have a high density microenvironment formed mainly by nonpolar groups of protein. It is possible that the side chain conformation of Trp³⁴⁰ (*t*-isomer; χ_1 190°, χ_2 89°), aromatic rings of Tyr and Phe residues, and Pro residues in the microenvironment of Trp³⁴⁰ and Trp³⁵⁶ substantially contribute to the short-wavelength fluorescence spectrum of actin.

Key words: actin, spatial structure; tryptophan; fluorescence

[#] To whom correspondence should be addressed; phone: (812) 247-1957; fax: (812) 247-0341; e-mail: KKT@mail.cytspb.rssi.ru.