

ЖИДКОКРИСТАЛЛИЧЕСКИЕ ФАЗЫ, ОБРАЗОВАННЫЕ ДУПЛЕКСАМИ ДНК, СОДЕРЖАЩИМИ ПИРОФОСФАТНЫЕ ГРУППЫ

Ю. С. Волков^{a*}, В. Л. Голо^a, Е. И. Кац^b, С. А. Кузнецова^c

^a *Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119992, Москва, Россия*

^b *Институт теоретической физики им. Л. Д. Ландау Российской академии наук
142432, Черноголовка, Московская обл., Россия*

^c *Institut Laue-Langevin
38000, Grenoble, France*

Поступила в редакцию 15 июля 2008 г.

Исследуется взаимодействие синтетических пирофосфатных молекул ДНК, что позволяет контролируемым образом менять распределение заряда вдоль молекулы. Рассмотрены следующие случаи: пирофосфатные группы расположены симметрично на концах молекул ДНК, пирофосфатные группы расположены симметрично в центре, пирофосфатные группы распределены равномерно по молекулам. Показано, что синтетические пирофосфатные молекулы ДНК могут образовывать холестерические жидкие кристаллы, как в случае с немодифицированной ДНК. Найдены минимумы парного потенциала взаимодействия, выписаны условия симметрии потенциала, определена зависимость конформационных углов от эффективного заряда. Из результатов работы следует, что может иметь место полиморфизм, т. е. существование нескольких фаз холестерических жидких кристаллов в растворах ДНК.

PACS: 87.15.-v

1. Как хорошо известно и доказано Онзаггером [1, 2], а позднее многократно подтверждено численным моделированием и экспериментально (см., например, [2]), жесткие стержнеобразные молекулы в определенной области термодинамических параметров (плотность, давление) могут спонтанно упорядочиваться, формируя нематический ориентационный порядок. Также хорошо известно [2], что в случае, когда эти жесткие молекулы являются хиральными, возникает хиральный нематик, т. е. холестерический жидкий кристалл.

Двухспиральные молекулы ДНК могут служить исключительно полезным примером таких хиральных молекул. Имеются многочисленные наблюдения и экспериментальные исследования холестерических фаз, образуемых молекулами ДНК [3, 4–6], и не менее многочисленные попытки теоретического описания [7–11]. К сожалению, даже в тех случа-

ях, когда имеется формальное согласие между экспериментальными данными и теоретическими расчетами, следует учитывать, что для его достижения или используются неизвестные априори феноменологические коэффициенты, или делаются предположения, которые не могут быть оправданы микроскопически и область применимости которых неизвестна. Такого же рода сомнения относятся и к экспериментальным наблюдениям, в которых отнюдь не всегда возможно контролировать важные для образования жидкокристаллических фаз условия.

Жидкокристаллические суспензии ДНК особенно сложны, потому что молекулы сильно заряжены, и, следовательно, электростатические взаимодействия (и их экранировки в водных растворах) играют доминирующую роль, определяя важнейшие характеристики структуры и других физических свойств конденсированных фаз.

*E-mail: yu.volkov@gmail.com

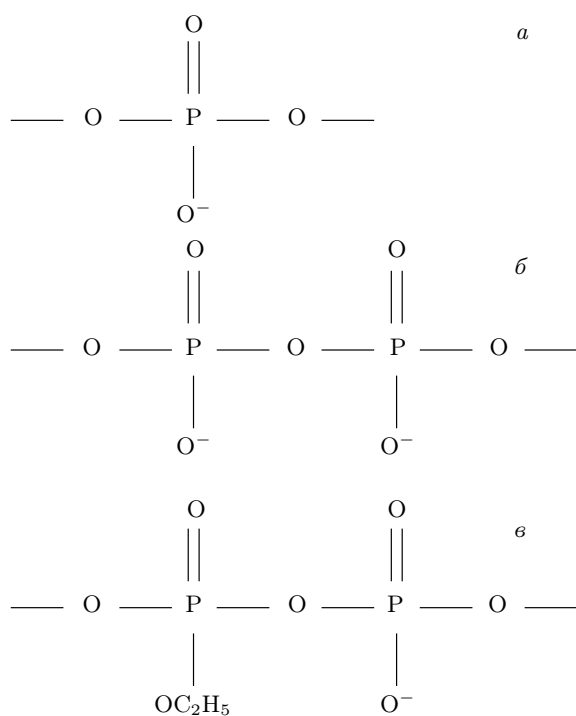


Рис. 1. Фосфатная (а), пиррофосфатная (б) и замещенная пиррофосфатная (в) группы

Такая ситуация вынуждает, прежде чем изучать сложные конденсированные системы, вернуться к исходной молекулярной задаче о взаимодействии хиральных жестких молекул, и в этом смысле синтетические пиррофосфатные ДНК, позволяющие контролируемым образом изменять заряд (и его распределение) молекул представляются нам идеальной модельной системой для экспериментальной проверки теоретических предсказаний, а также перспективной в смысле возможных биотехнологических приложений. В данной работе обобщаются наши недавние результаты [9, 11] об электростатическом взаимодействии классических молекул ДНК на их синтетические аналоги. Синтетические аналоги ДНК, содержащие модифицированные фрагменты, являются важнейшими инструментами исследования фундаментальных проблем молекулярной биологии, биоорганической химии и медицины. В последние годы в связи с развитием нанотехнологий, а точнее, особой отрасли нанотехнологий, которая базируется на использовании биологических наномолекул, — нанобиотехнологии, интерес к подобному рода соединениям возрос. В настоящее время научные исследования в этой области признаны приоритетными во всем мире. В ра-

ботах [12–15] был изучен новый тип двухспиральных ДНК, содержащих в заданном положении углеводородного остова пиррофосфатные и замещенные пиррофосфатные группировки [12–15], см. рис. 1. Было установлено, что введение пиррофосфатной межнуклеотидной группы в структуру синтетических ДНК-дуплексов приводит к введению дополнительного отрицательного заряда в молекуле ДНК [16, 17]. Соответственно, введение нескольких таких групп приводит к увеличению общего отрицательного заряда молекулы на определенную величину. Было изучено влияние пиррофосфатной и замещенной пиррофосфатной групп на структуру ДНК [17]. Согласно полученным при этом данным пиррофосфатные и замещенные пиррофосфатные группы встраиваются в структуру ДНК без удлинения межнуклеотидного расстояния и без нарушения стэкинг- и уотсон-криковских взаимодействий, см. рис. 2. Таким образом, результаты моделирования показали, что структура ДНК-дуплексов, содержащих пиррофосфатную или этилзамещенную пиррофосфатную группы, очень близка к структуре немодифицированной ДНК [17]. Однако между ними имеются существенные различия в том, что касается распределения заряда.

Пиррофосфатные формы ДНК [12–25] особенно интересны для изучения электростатических свойств растворов ДНК. На данный момент принято считать [8, 10], что образование жидкокристаллических холестерических фаз ДНК вызвано электростатическим взаимодействием между молекулами ДНК в растворе. Этот феномен интересен также тем, что он оказывает влияние на структурные свойства воды в силу эффектов, вызванных гидротацией ДНК. Так, ДНК можно рассматривать в качестве инструмента для исследования водных растворов, благодаря принципиальной возможности менять заряд молекул ДНК в растворе. Нужно отметить, что микроскопическая теория жидкокристаллических фаз, в частности, теория ЖК-фаз ДНК требует одновременного учета электростатических эффектов и гидратации и еще далека от завершения. В настоящее время следует, таким образом, ограничиться качественным объяснением экспериментальных результатов. В связи с этим необходимо выбрать величину, которая одновременно и теоретически разумна, и практически измерима. Такой величиной является шаг холестерической фазы, который позволяет как применять оптическую технику кругового дихроизма для исследований, так и придавать теоретическим исследованиям точную и наглядную форму. В настоящей работе рассматрива-

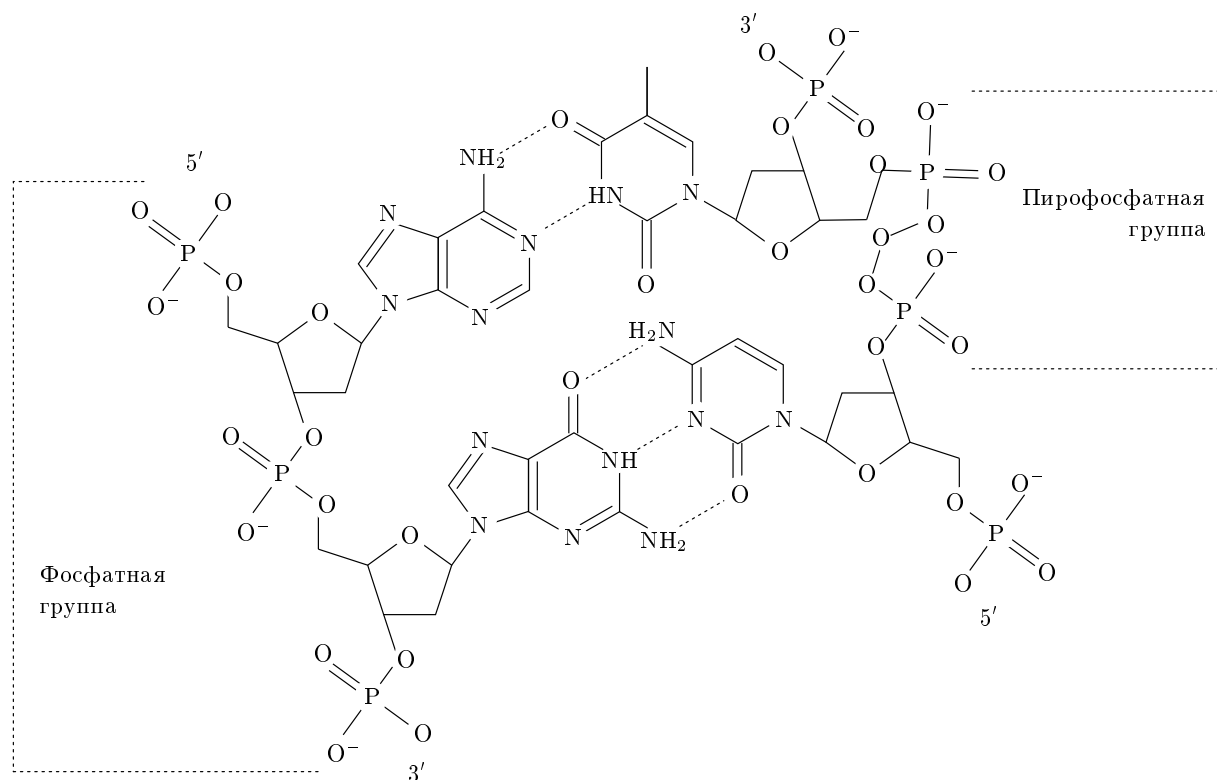


Рис. 2. Химическая структура ДНК с включенной пирофосфатной группой

ются только парные взаимодействия между молекулами ДНК. Наши выводы имеют качественный характер. Тем не менее они позволяют сделать некоторые предположения касательно термодинамических свойств системы, а именно, ее фазовой диаграммы.

Предполагается, что природа взаимодействия между молекулами ДНК в растворе определяется электростатическими силами. Необходимо отметить, что существует несколько разных вариантов этой модели. Мы хотим привлечь внимание к тому факту, что распределение заряда в молекуле ДНК существенно дискретно, по причине наличия (1) дипольных моментов, (2) зарядов фосфатных групп, (3) противоионов, которые неравномерно распределены по молекуле ДНК. Электростатическое взаимодействие между двумя молекулами ДНК существенно зависит от неравномерного распределения зарядов. Обычно этот факт не принимается в расчет, и молекула ДНК рассматривается как заряженный цилиндр с непрерывным винтообразным распределением зарядов [10]. Оценка возникающей при этой аппроксимации погрешности до сих пор не проводилась.

2. В настоящей работе последовательно учитывается дискретная природа распределения заряда в молекуле ДНК. Основываясь на предыдущих работах [9, 11], мы предлагаем модель, в которой используется дискретная аппроксимация для электростатического взаимодействия между парами оснований молекул ДНК [7, 8, 11]. Молекула ДНК моделируется одномерной решеткой зарядов и диполей с длиной элементарной ячейки, равной 3.4 \AA , которая копирует пространственную конформацию зарядов фосфатных групп и диполей пар оснований. Рассматриваются короткие отрезки ДНК, приблизительно 500 \AA , порядка длины персистентности, так что хорошей аппроксимацией будет задание их отрезками прямых. Будем считать, что в каждой молекуле имеется одинаковое число пар оснований, которые можно представлять как точки на отрезке прямой.

В рамках этой картины рассмотрим пару молекул. Первая молекула представляется отрезком, лежащим на оси x , с центром в начале координат, вторая молекула представляется отрезком, параллельным плоскости $x - y$, с центром отрезка, лежащим на оси z . Будем обозначать угол между отрезками,

описывающими молекулы, как ξ . Предположим также, что обе молекулы являются правыми спиралями, что будет определяться вращением дипольных моментов.

Расположения диполей имеют геликоидальную симметрию с шагом $\pi/5$ на пару оснований, что соответствует идеальной двойной спирали ДНК. Расстояние между центрами d фиксировано и является важным параметром модели. В последующих рассуждениях примем расстояние между соседними парами оснований равное 3.4 \AA в качестве единицы длины и выберем единицу заряда, при которой дипольный момент в 1 Дб равен единице. Согласно данным работы [26], электрические дипольные моменты пар оснований изменяются в пределах 3–9 Дб. Все вычисления будут проводиться в безразмерных величинах, определяемых этими условиями.

Энергия электростатического взаимодействия двух молекул может быть записана в виде суммы

$$\epsilon U = U_0 + u_{dd} + u_{dc} + u_{cd} + u_{cc}, \quad (1)$$

где ϵ — диэлектрическая проницаемость раствора, а U_0 — собственная энергия пары молекул, которая не влияет на их конформацию, первый член описывает дипольное взаимодействие между диполями первой и второй молекул; второй член — взаимодействие диполей первой молекулы с фосфатными зарядами второй, третий — заряды первой и диполи второй, четвертый — заряды первой и второй. Взаимодействия задаются следующими уравнениями:

$$u_{dd}(\rho) = e^{-\nu\rho} \left[g(\rho) \frac{1}{\rho^3} (\mathbf{p} \cdot \mathbf{p}') - 3h(\rho) \frac{[\mathbf{p} \cdot (\mathbf{r} - \mathbf{r}')] [\mathbf{p}' \cdot (\mathbf{r} - \mathbf{r}')] }{\rho^5} \right], \quad (2)$$

$$u_{dc}(\mathbf{r}, \mathbf{r}') = e^{-\nu\rho} k(\rho) Q \frac{\mathbf{p} \cdot \mathbf{r}'}{\rho}, \quad (3)$$

$$u_{cd}(\mathbf{r}', \mathbf{r}) = e^{-\nu\rho} k(\rho) Q \frac{\mathbf{p}' \cdot \mathbf{r}}{\rho}, \quad (4)$$

$$u_{cc}(\mathbf{r}, \mathbf{r}') = e^{-\nu\rho} \frac{Q'Q''}{\rho}, \quad (5)$$

где ν — обратная длина Дебая, $\nu = \lambda^{-1}$,

$$\rho = |\mathbf{r} - \mathbf{r}'|,$$

\mathbf{r}, \mathbf{r}' — векторы, соединяющие начало координат с соответствующими узлами решетки молекулы, а Q', Q'' — заряды, заданные соответствующим фосфатными группами.

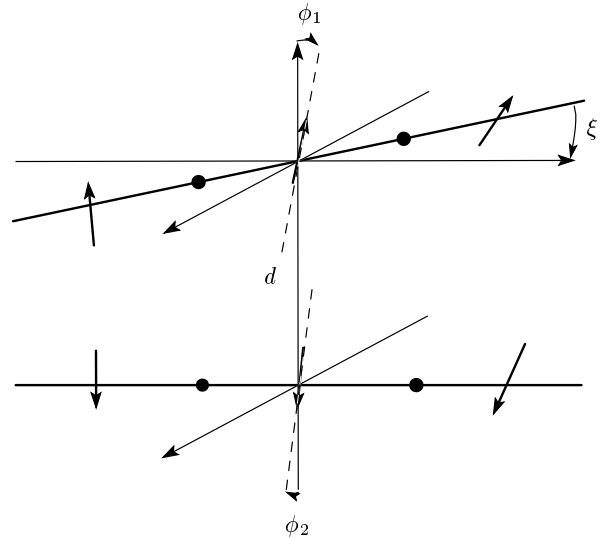


Рис. 3. Распределение диполей пар оснований и зарядов фосфатных групп. Конформация двух молекул задается тремя углами: ξ — угол между молекулами, ϕ_1 и ϕ_2 — углы поворота каждой из молекул вокруг своей оси

Будем брать экранировочные функции $k(\rho)$, $g(\rho)$, $h(\rho)$ в форме Швингера [28]:

$$k = g = 1 + \nu\rho, \quad h = 1 + \nu\rho + \frac{1}{3} \nu^2 \rho^2.$$

Таким образом, парное взаимодействие, описываемое потенциалом U , задается 1) расстоянием d между параллельными плоскостями, в которых лежат молекулы, 2) углом ξ между осями молекул, 3) углом ϕ_1 центрального диполя первой молекулы с осью z , 4) углом ϕ_2 центрального диполя второй молекулы с осью z (рис. 3). Расстояние d принимаем фиксированным и ищем минимум потенциала парного взаимодействия U , рассматриваемого как функция углов ξ, ϕ_1, ϕ_2 , определяющих взаимное расположение молекул.

Важным моментом при учете электростатических взаимодействий между молекулами является выбор фактора экранировки. Обычно применяется теория Дебая–Хюкеля или ее модификация, которая учитывает дипольные заряды, так называемая швингеровская экранировка. Полное исследование этой проблемы требует отдельного рассмотрения. В этой работе ограничимся теориями Дебая–Хюкеля и Швингера [28]. Следует иметь в виду, что в данной ситуации используемые экранировки верны только качественно [27].

Для рассматриваемых здесь численных значений зарядов и дипольных моментов молекулы ДНК [26]

и межмолекулярных расстояний порядка 10 Å [4] экранировка заряда в форме Швингера не дает заметных эффектов. В то же время обычная экранировка Дебая практически убивает эффект для длины Дебая порядка межатомного расстояния. Приводимые ниже результаты численного моделирования основаны на экранировке заряда в форме Швингера.

Нахождение минимумов потенциала электростатического взаимодействия с помощью стандартных численных методов затруднено, так как нахождение энергии по заданной конформации является численно затратной процедурой. Для преодоления этих трудностей используем условия симметрии, обнаруженные в работе [11]. Существенно, что симметричное расположение зарядов фосфатных групп, необходимое для применения указанных соотношений, выполняется как для фосфатных, так и для рассматриваемых в данной работе пиррофосфатных ДНК. Парный потенциал U инвариантен по отношению к смене ориентации спирали: если мы изменим знак угла ξ между осями молекул и одновременно сменим ориентацию спирали каждой молекулы на обратную, то потенциал U не изменится. Можно проверить [11], выписывая выражения для взаимодействий, заданных уравнениями (2)–(5), с помощью углов ϕ_1, ϕ_2 между дипольными моментами в центрах двух молекул и ранее введенного угла ξ , что преобразования

$$t_1 : (\phi_1, \phi_2, \xi) \rightarrow (\phi_1, \pi - \phi_2, \xi + \pi), \quad (6)$$

$$t_2 : (\phi_1, \phi_2, \xi) \rightarrow (\pi - \phi_1, \phi_2, \xi + \pi), \quad (7)$$

$$t_3 : (\phi_1, \phi_2, \xi) \rightarrow (\phi_2 + \pi, \phi_1 + \pi, \xi) \quad (8)$$

оставляют потенциал U инвариантным. Углы задаются в пределах

$$-\pi \leq \phi_1 \leq \pi, \quad -\pi \leq \phi_2 \leq \pi, \quad -\pi \leq \xi \leq \pi,$$

значения $\pm\pi$ соответствуют одинаковым конформациям молекул [11].

3. Особенности синтеза пиррофосфатной ДНК таковы, что пиррофосфатные группы не могут находиться слишком близко друг от друга. Минимальное расстояние между двумя пиррофосфатными группами после синтеза составляет порядка 10 пар оснований, что приводит к тому, что общее количество пиррофосфатных групп не может быть больше 10%. Также пиррофосфатные группы могут находиться не ближе, чем на расстоянии 5 пар оснований от концов молекулы [17, 21]. Мы брали следующие характерные конформации: ($C1$) пиррофосфатные группы расположены симметрично на концах молекул; ($C2$)

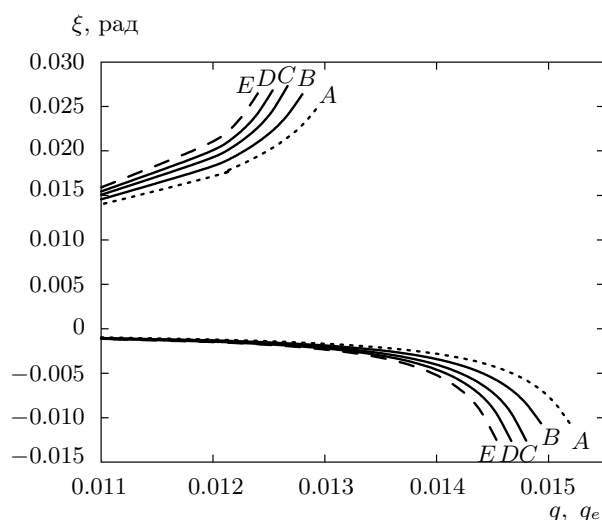


Рис. 4. Холестерический угол в зависимости от эффективного заряда (в долях заряда электрона), частично компенсированного адсорбированными противоионами. Рассмотренные образцы ДНК содержат 150 пар оснований. Пунктирная линия A соответствует случаю, когда пиррофосфатные группы отсутствуют; сплошные линии B – D соответствуют случаям, когда пиррофосфатные группы расположены симметрично по краям молекулы: по одной пиррофосфатной группе на концах (B), по две (C) и по три (D) (справа налево); штриховая линия E соответствует случаю равномерного распределения пиррофосфатных групп по молекуле

пиррофосфатные группы расположены симметрично в центре; ($C3$) пиррофосфатные группы распределены равномерно по молекулам. Результаты представлены в графической форме на рис. 4.

Результаты наших вычислений указывают на наличие полиморфизма, т. е. на существование различных холестерических фаз ДНК в растворе при идентичных условиях. Такой вывод можно сделать из-за наличия различных минимумов для парного потенциала, см. рис. 5. Следует отметить, что в случае наличия пиррофосфатных групп мы не искали все минимумы потенциала парного взаимодействия, ограничившись только минимумами для малых значений угла ξ . Можно предположить, и это согласуется с нашими результатами, приведенными выше, что наличие пиррофосфатных групп можно рассматривать как возмущение, которое приводит к минимумам значений углов ξ, ϕ_1, ϕ_2 , отличающихся от значений в отсутствие пиррофосфатных групп в разы, но не на порядки. Необходимо отметить, что здесь

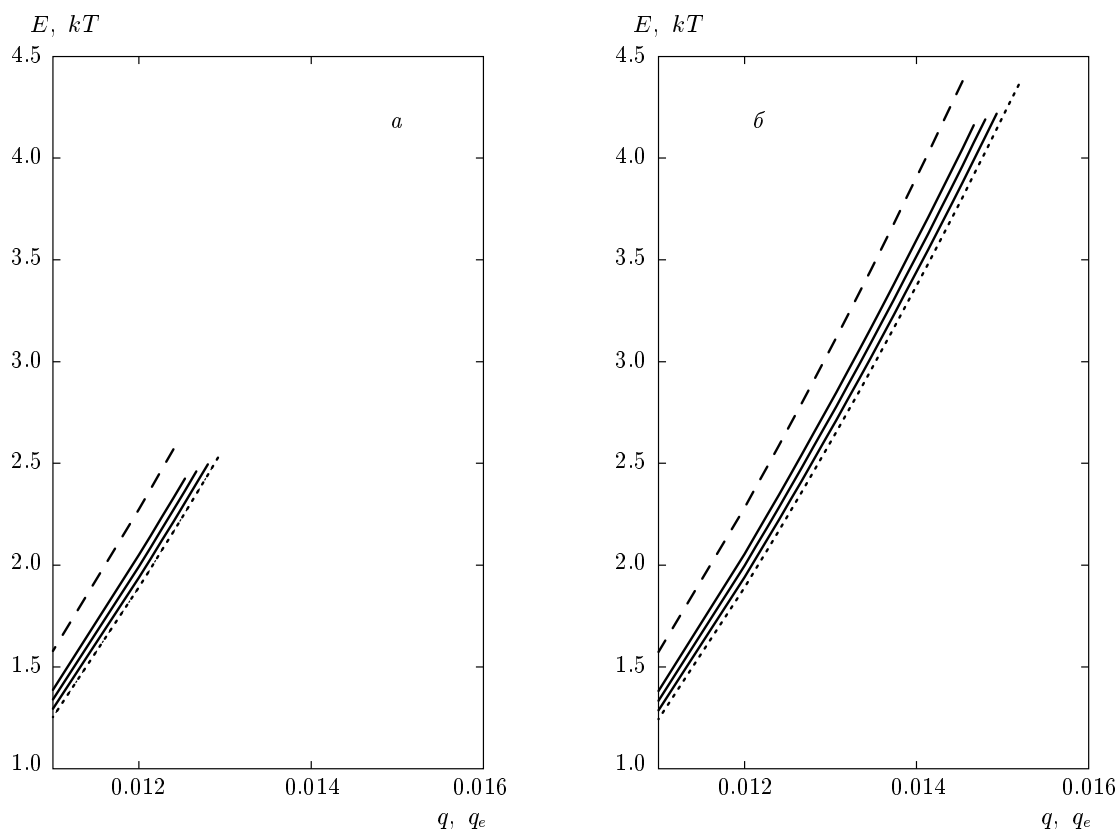


Рис. 5. Минимум взаимодействия (в единицах kT , $T = 300$ К) для фаз с $\xi > 0$ (а) и $\xi < 0$ (б) в зависимости от эффективного заряда (обозначения те же, что и на рис. 4). Энергии, соответствующие холестерическим фазам с положительным и отрицательным холестерическим углом, для каждого распределения пирофосфатных зарядов практически совпадают; можно видеть, как при $q \approx 0.013$ происходит исчезновение холестерической фазы с положительным холестерическим углом

мы ограничиваемся исследованиями только холестерических фаз, оставляя вне рассмотрения данной работы структуры с $\xi \approx \pi/2$ (фазы «снежинок») [11]. Изучение этих фаз выходит за рамки данной работы, так как требует применения других численных методов, например, Монте-Карло для ансамбля молекул. В таблице приводятся данные о минимумах энергии взаимодействия для фаз снежинок в сравнении с положительной и отрицательной холестерическими фазами.

Учет конформации пирофосфатной ДНК дает дополнительную информацию о взаимодействии молекул ДНК в холестерической фазе. При сравнении численных значений минимумов для парного потенциала обнаруживаем, что соответствующие минимальные значения энергии пирофосфатной ДНК менее глубокие, чем для фосфатных ДНК. Также из численных результатов следует, что пирофосфатная

ДНК может существовать в более узком диапазоне параметров, чем фосфатная ДНК. Все это позволяет сделать вывод, что жидкокристаллическая фаза ДНК, содержащая пирофосфатные вставки, менее устойчива, чем обычная фосфатная ДНК.

Из результатов наших вычислений следует, что молекула ДНК при наличии пирофосфатных вставок предоставляет новые возможности для изучения феномена нейтрализации зарядов по сравнению с обычной фосфатной формой. Возможна нейтрализация заряда, для которой обычные фосфатные заряды полностью экранированы противоионами, в то время как часть пирофосфатных групп экранирована не полностью. Это может служить инструментом для исследования экранировки заряда. Подход, использующийся во многих работах, заключается в том, чтобы применять теорию типа Дебая–Хюкеля, иногда модифицированную в

Таблица. Энергия $\epsilon U - U_0$ (в единицах kT , $T = 300$ К) в зависимости от эффективного заряда. Тип фазы соответствует положительному холестерическому углу («+»), отрицательному («-») и фазе снежинок («s»). Приведены данные для следующих распределений пирофосфатных групп: в отсутствие пирофосфатов, с одной, двумя, тремя модифицированными группами на концах молекул и с однородным распределением (порядка 10 %) пирофосфатных групп

q	тип	без п/ф	1 на концах	2 на концах	3 на концах	однородно
0.00666	+	-0.91036	-0.89285	-0.87506	-0.80515	
	-	-0.95027	-0.93491	-0.91728	-0.89943	-0.82936
	s	-0.052249	-0.052248	-0.052244	-0.052226	-0.038971
0.00933	+	0.28521	0.31475	0.34887	0.38358	0.52044
	-	0.26704	0.29714	0.33169	0.36667	0.50402
	s	0.078405	0.078405	0.078407	0.078416	0.099812
0.012	+	1.8906	1.9378	1.9927	2.0489	2.2738
	-	1.8901	1.9398	1.9969	2.0547	2.2818
	s	0.23808	0.23808	0.23808	0.2381	0.27197
0.01466	+					
	-	3.9182	3.992	4.0766	4.1621	
	s	0.43171	0.43171	0.43171	0.43173	0.48132

форме, предложенной Швингером. Но остаются сомнения, является ли такой подход адекватным, см. работу [27], в которой предлагается новый подход к проблеме экранировки. Существует необходимость в тщательном экспериментальном исследовании, для того чтобы разобраться в этом вопросе, и жидкокристаллические фазы ДНК могут послужить прекрасным инструментом для такого исследования. Можно предположить, что пирофосфатные жидкокристаллические фазы ДНК найдут важные технологические применения в качестве рабочих тел в биосенсорах. В настоящее время в качестве таковых используются только обычные фосфатные формы ДНК [29].

Авторы признательны В. А. Аветисову и Д. О. Сеницыну за интересную дискуссию и Ф. Ливолан (Françoise Livolant) за полезную переписку.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант №1988.2003) и в рамках Междисциплинарного проекта по изучению макромолекул МГУ.

ЛИТЕРАТУРА

1. L. Onsager, Ann. Acad. Sci. **51**, 621 (1999).
2. S. Chandrasekhar, *Liquid Crystals*, Cambridge Univ. Press, Cambridge (1977).
3. C. Robinson, Tetrahedron **13**, 219 (1961).
4. F. Livolant, J. de Phys. **47**, 1605 (1986).
5. E. Raspaud, D. Durand, and F. Livolant, Biophys. J. **88**, 392 (2004).
6. E. Raspaud, J. Pelta, M. De Fruttos, and F. Livolant, Phys. Rev. Lett. **97**, 068103-1 (2006).
7. Y. H. Kim, J. de Phys. **43**, 559 (1982).
8. B. Samorĭ, M. Osipov, I. Domini, and A. Bartolini, Int. J. Macromol. **15**, 353 (1993).
9. В. Л. Голо, Е. И. Кац, И. П. Кикоть, Письма в ЖЭТФ **84**, 334 (2006).
10. A. A. Kornyshev and S. Leikin, J. Chem. Phys. **107**, 3656 (1997).
11. В. Л. Голо, Е. И. Кац, Ю. С. Волков, Письма в ЖЭТФ **86**, 311 (2007).

12. С. А. Кузнецова, М. Г. Ивановская, З. А. Шабарова, *Биоорганическая химия* **16**, 219 (1990).
13. С. А. Кузнецова, И. Э. Каневский, В. А. Флорентьев, А. Д. Мирзабеков, З. А. Шабарова, *Мол. Биол.* **28**, 290 (1994).
14. S. A. Kuznetsova, M. Blumenfeld, M. Vasseur, Z. A. Shabarova, *Nucleosides and nucleotides* **18**, 1237 (1996).
15. С. А. Кузнецова, И. Э. Каневский, Т. С. Орецкая, З. А. Шабарова, *Биоорганическая химия* **22**, 532 (1996).
16. А. А. Пурмаль, В. Л. Друца, З. А. Шабарова, *Биоорганическая химия* **10**, 394 (1984).
17. M. V. Rogacheva, A. V. Vochenkova, S. A. Kuznetsova, M. K. Saparbaev, A. V. Nemukhin, *J. Phys. Chem. B* **111**, 432 (2007).
18. З. А. Шабарова, Г. Я. Шефлян, С. А. Кузнецова, Е. А. Кубарева, О. Н. Сысоев, М. Г. Ивановская, Е. С. Громова, *Биоорганическая химия* **20**, 413 (1994).
19. M. V. Rogacheva, M. K. Saparbaev, I. M. Afanasov, and S. A. Kuznetsova, *Biochimie* **87**, 1079 (2005).
20. M. Rogacheva, A. Ishchenko, M. Saparbaev, S. Kuznetsova, V. Ogruzko, *J. Biol. Chem.* **281**, 32353 (2006).
21. S. A. Kuznetsova, C. Clusel, E. Ugarte, I. Elias, M. Vasseur, M. Blumenfeld, and Z. A. Shabarova, *Nucleic Acids Res.* **24**, 4783 (1996).
22. A. A. Purmal, Z. A. Shabarova, and R. I. Gumpert, *Nucleic Acids Res.* **20**, 3713 (1992).
23. G. Ya. Sheflyan, E. A. Kubareva, S. A. Kuznetsova, A. S. Karyagina, I. I. Nikol'skaya, E. S. Gromova, and Z. A. Shabarova, *FEBS Lett.* **390**, 307 (1996).
24. E. A. Kubareva, O. A. Fedorova, M. B. Gottikh, H. Tanaka, C. Malvy, and Z. A. Shabarova, *FEBS Lett.* **381**, 35 (1996).
25. L. Berti, A. Alessandrini, C. Menozzi, and P. Facci, *J. Nanosci. Nanotechnol.* **6** (8), 2382 (2006).
26. J. Sponer, J. Leszczynski, and P. Hobza, *Biopolymers* **61**, 3 (2002).
27. O. Punkkinen, A. Naji, R. Podgornik, I. Vattulainen, and P.-L. Hansen, *EPL* **82**, 48001 (2008).
28. J. S. Schwinger, L. L. Deraad, K. A. Milton, and W. Y. Tsai, *Classical Electrodynamics*, Perseus, London (1998).
29. Ю. М. Евдокимов, *Жидкие кристаллы* **3**, 10 (2003).