

Aula de **Bioquímica II**

Tema:

Nucleotídeos e Ácidos Nucléicos

Prof. Dr. Júlio César Borges

Depto. de Química e Física Molecular – DQFM

Instituto de Química de São Carlos – IQSC

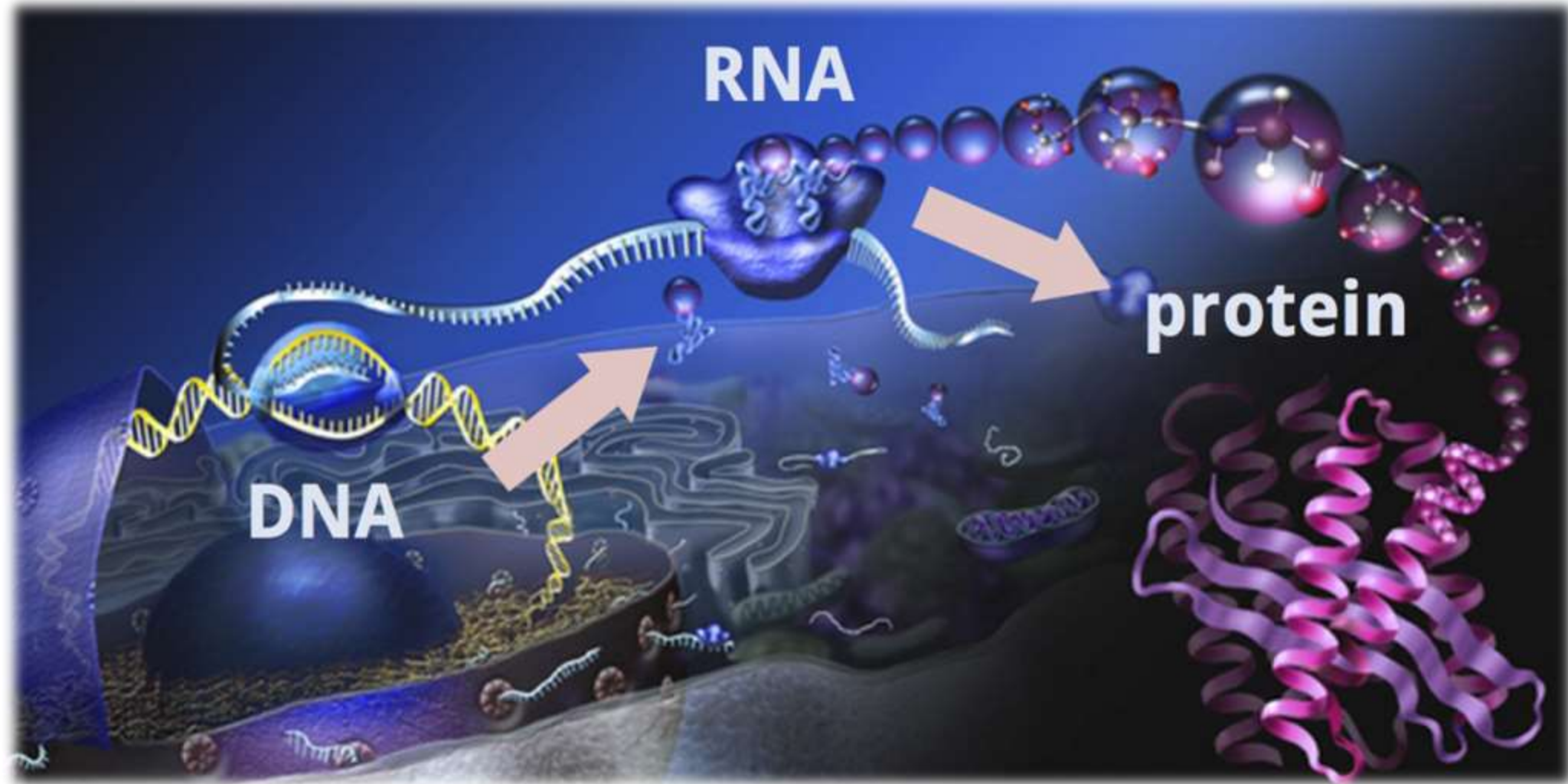
Universidade de São Paulo – USP

E-mail: borgesjc@iqsc.usp.br

Dogma central da Biologia

A Informação é:

Armazenada → **Decodificada** → **Executada**



Dogma central da Biologia

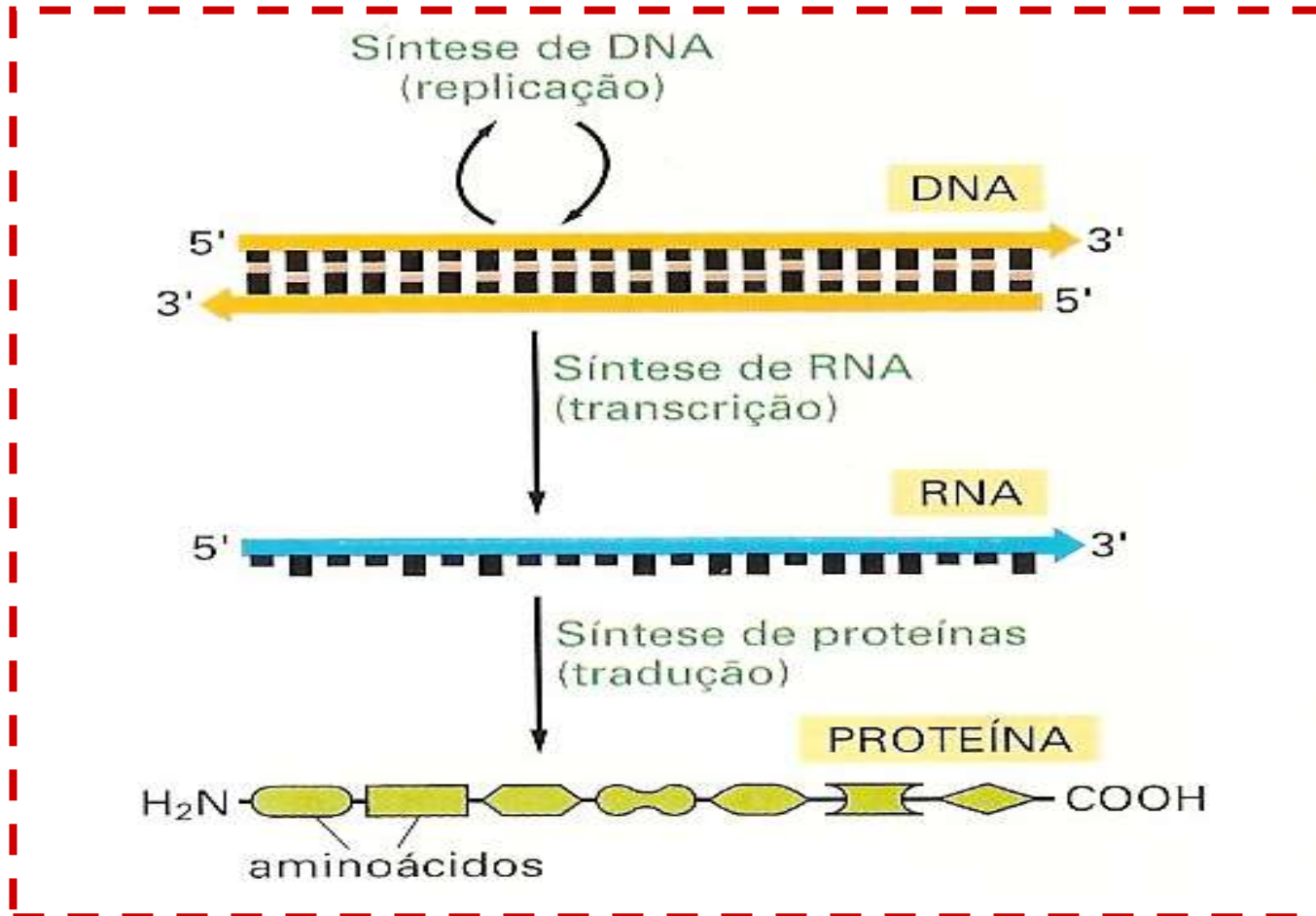
A Informação é:

Armazenada → Decodificada → Executada
DNA → **RNA** → **Proteínas**

Transcrição

Tradução

Código Genético



Nucleotídeos e Ácidos Nucléicos

Moléculas centrais no metabolismo celular

- Participação na “transferência de energia”;
- Reações enzimáticas;
- Regulação da função celular;

→ Ácidos nucleicos e Dogma central da Biologia

→ DNA: repositório da informação genética

- Dirige sua própria replicação e a transcrição do RNA

→ RNA: alta diversidade funcional

-mRNA

-tRNA

-rRNA

-snRNA

-RNAi

- Codificar, decodificar, regular e sintetizar a “informação” na forma de proteínas

- “Executam” a informação genética: ribosimas

- É repositório da informação genética em vírus

COMPOSIÇÃO

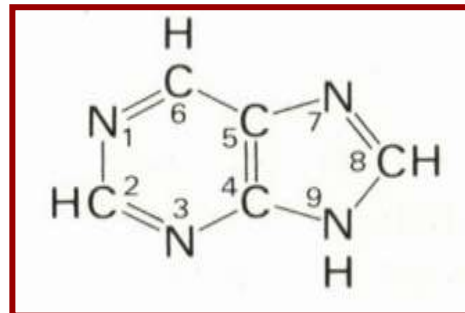
Nucleotídeos
8 tipos principais

{ Base nitrogenada
Açúcar (ribose)
Grupo fosfato

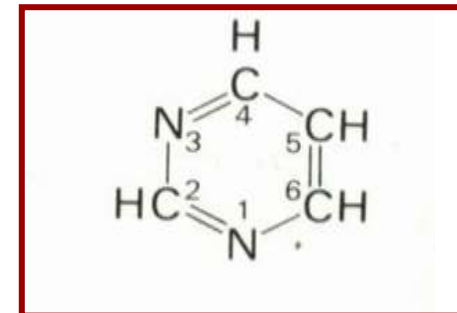
Ácidos nucleicos → Polímeros de nucleotídeos

Bases Nitrogenadas

- moléculas planares, aromáticas e heterocíclicas;
- derivadas de purinas ou pirimidinas;



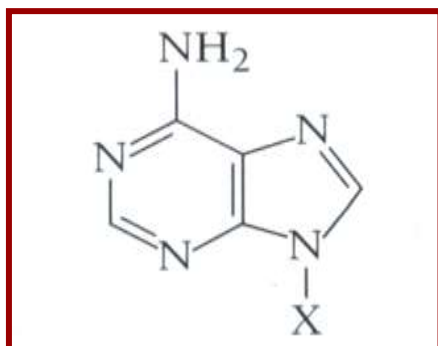
Purina



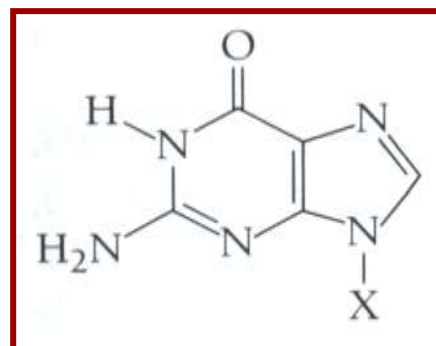
Pirimidina

Purinas

- Mais comuns: adenina e guanina;
- Ligadas á um açúcar de 5 carbonos, ribose, pelo átomo N9;



Adenina (Ade - A)



Guanina (Gua - G)

- X = H** → base nitrogenada;
- X = ribose** → nucleosídeo;
- X = ribose-fosfato** → nucleotídeo

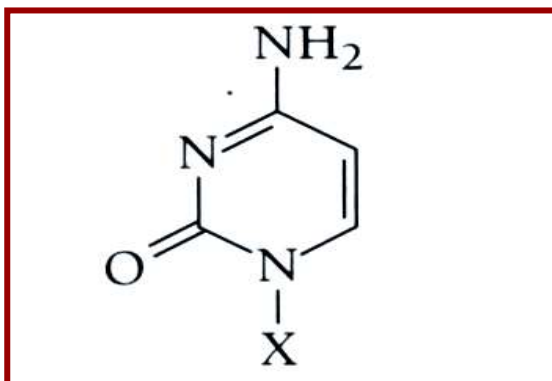
Bases Nitrogenadas

Pirimidinas

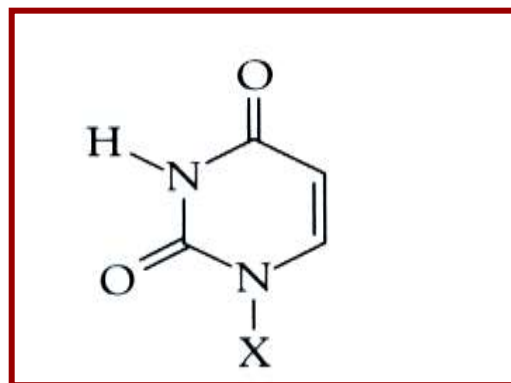


→ Mais comuns: citosina, uracil e timina;

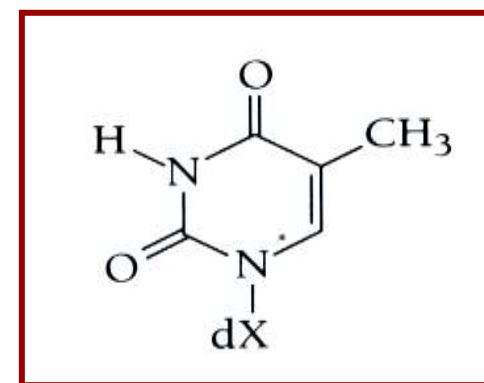
→ Ligadas á um açúcar de 5 carbonos, ribose, pelo átomo N1;



Citosina (Cyt - C)



Uracil (Ura- U)



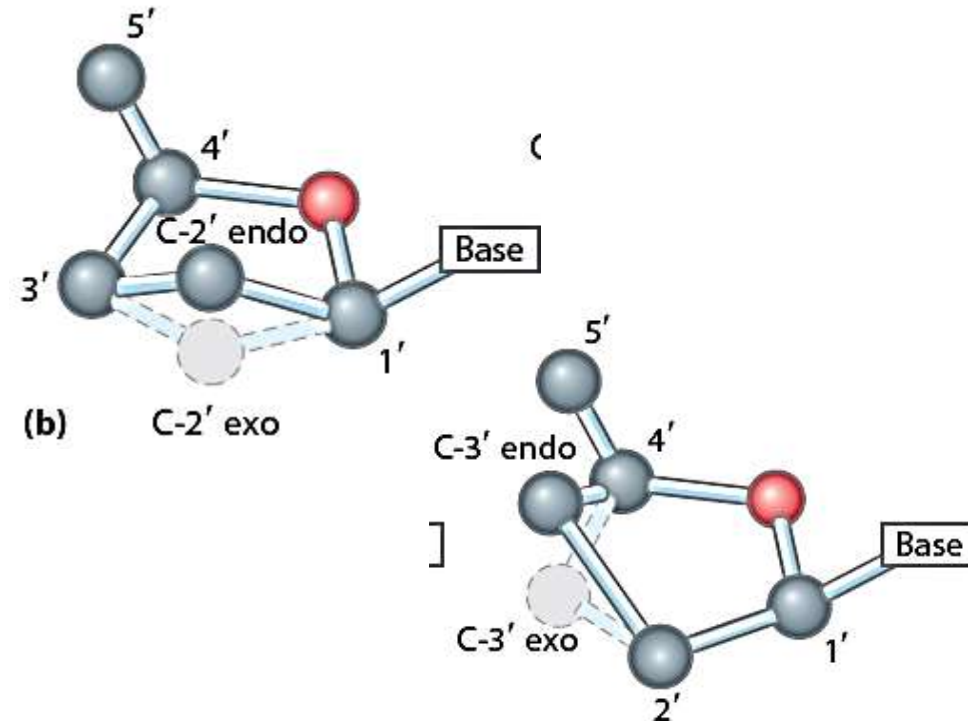
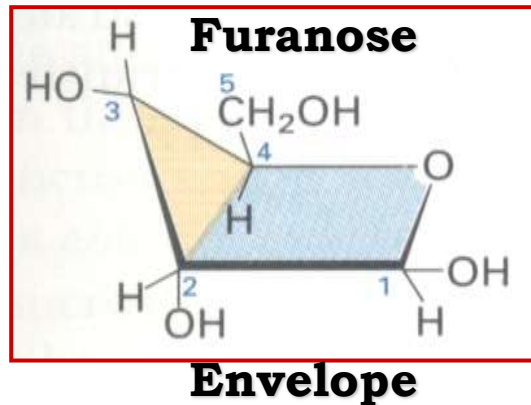
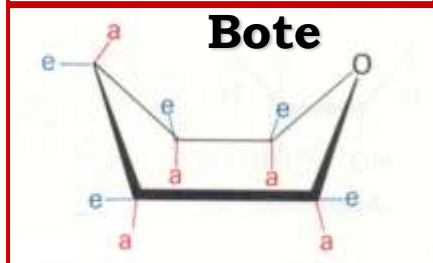
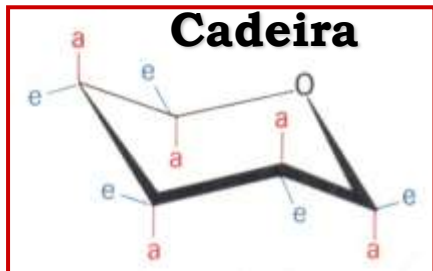
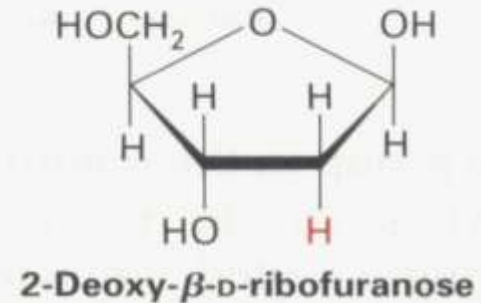
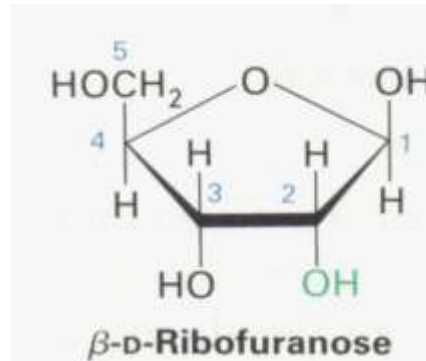
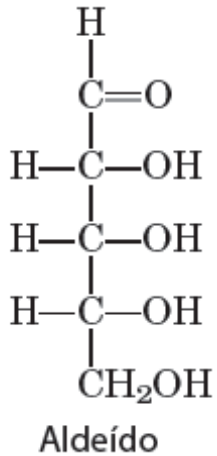
Timina (Thy - T)

X = H → base nitrogenada;
X = ribose → nucleosídeo;
X = ribose-fosfato → nucleotídeo

Ribonucleosídeos e desoxirribonucleosídeos

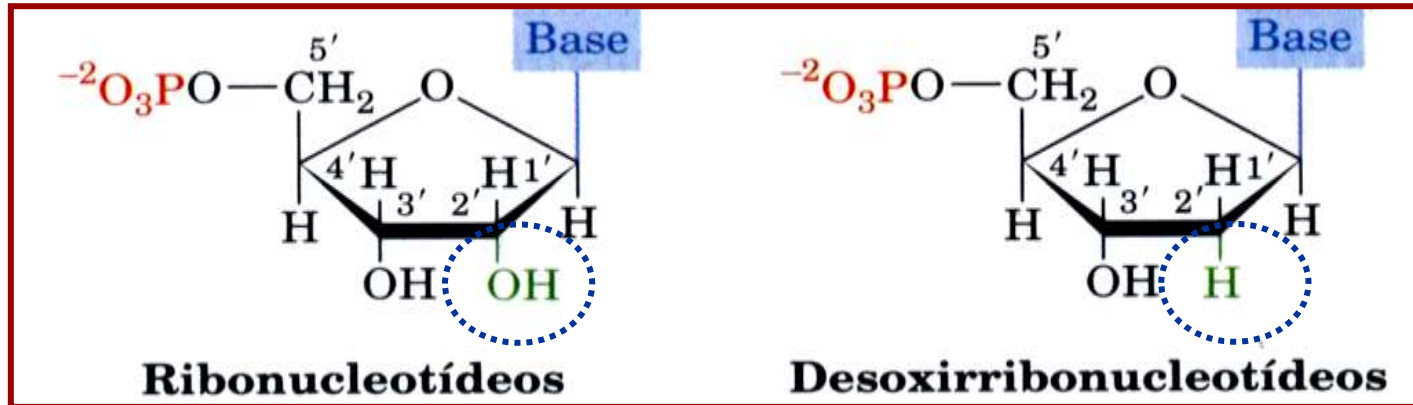
- Ribonucleosídeos → pentose = ribose;

Desoxirribonucleosídeos → pentose = 2'-desoxirribose.



Nucleotídeos

- >> Base + ribose + grupo fosfato (1 ou mais);
- Grupo fosfato → ligação fosfoéster no C3' ou C5' da pentose;
- Base → ligação N-glicosídica no C1' da pentose na configuração β



5'-Monofosfato de:

RNA

- Adenosina – 5'AMP
- Guanosina – 5'GMP
- Citidina – 5'CMP
- Uridina – 5'UMP

DNA

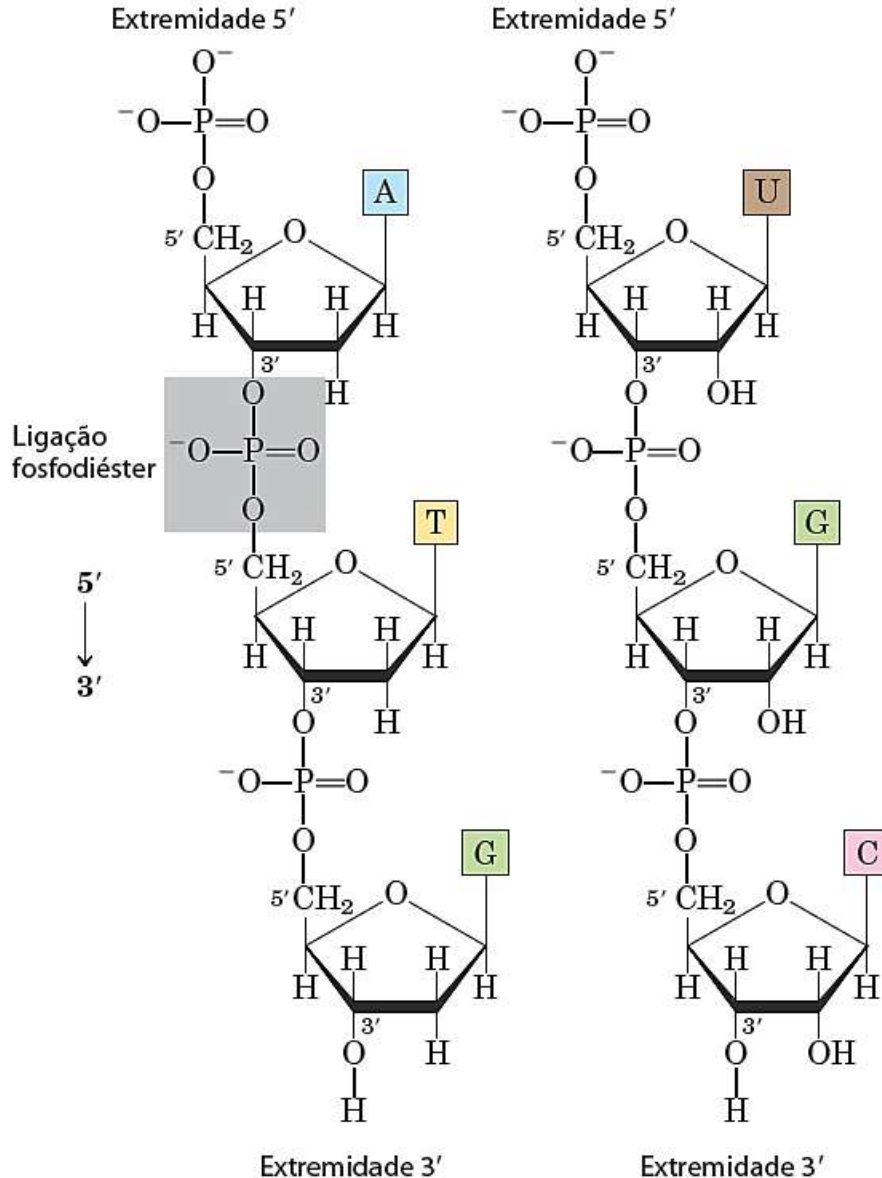
- Deoxiadenosina – 5'dAMP
- Deoxiguanosina – 5'dGMP
- Deoxicitidina – 5'dCMP
- Deoxitimidina – 5'dTMP

- Uridina e Timidina podem ser encontradas no DNA e RNA, respectivamente;
 - Nucleotídeos livres (aniônicos): associados a Mg²⁺ nas células;
 - As bases nitrogenadas sofrem modificações;
 - As bases nitrogenadas do DNA pode ser metilado;
 - Existem bases “não-usuais” no tRNA.

Ácidos Nucléicos

DNA

RNA



→ Polímeros de nucleotídeos: DNA e RNA

- Oligonucleotídeos < 50 bases

- Polinucleotídeos > 50 bases

→ Ligação entre nucleotídeos: fosfodiéster

Posições 3' → 5'

→ Unidade variável → base nitrogenada

→ Fosfatos são ácidos → Ácidos nucleicos formam poliânions em pH fisiológico;

São pouco susceptíveis a ataques nucleofílicos;

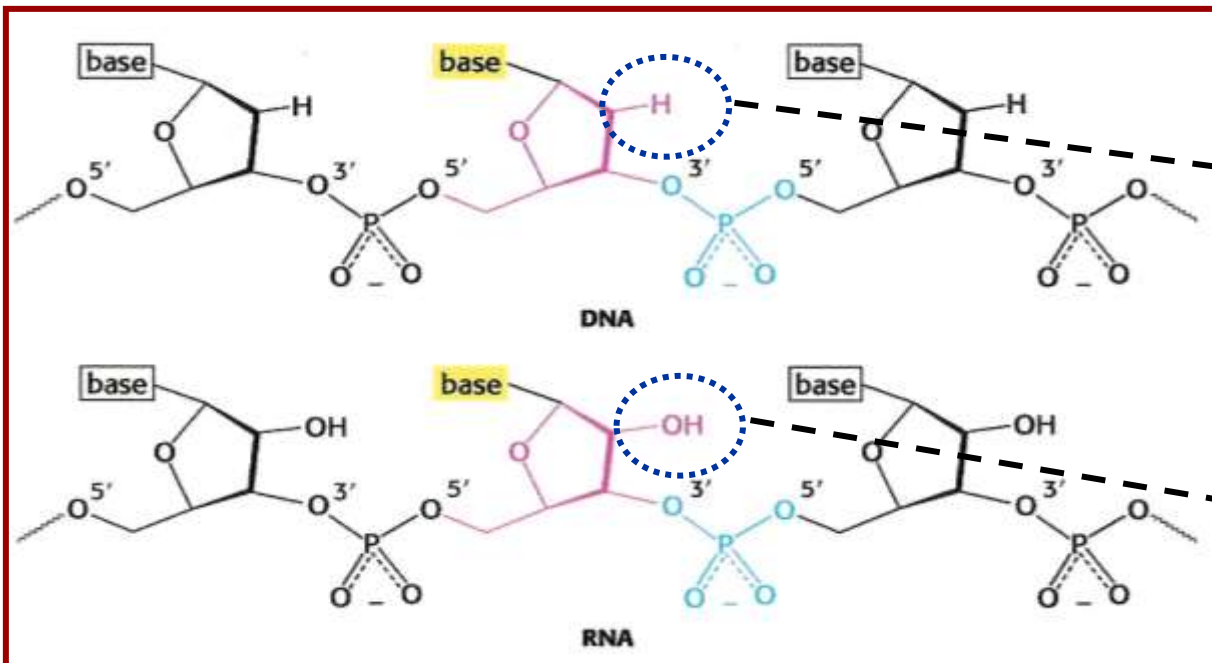
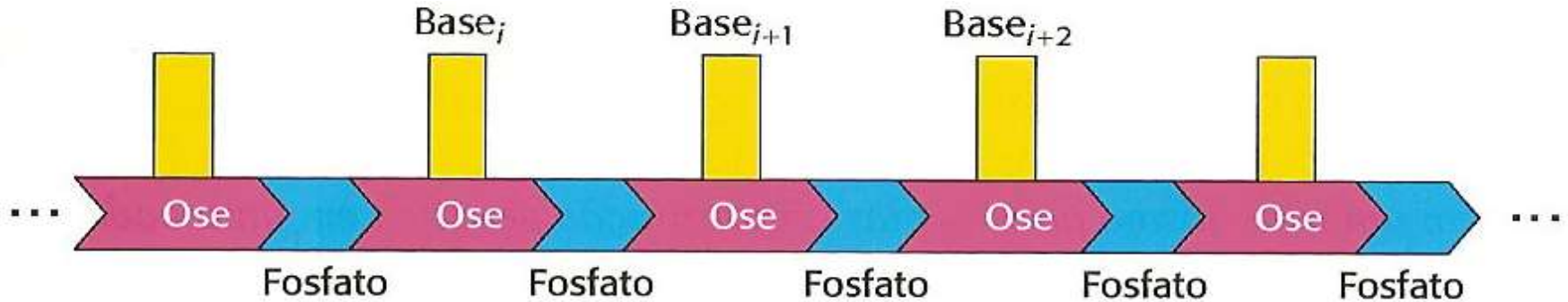
→ Contêm íons positivos ligados;

→ O tamanho altera propriedades: carga e solubilidade.

Ácidos Nucléicos

Polímeros de DNA e RNA

→ O Açúcar-Fosfato forma a *espinha dorsal* ou esqueleto da cadeia



Ausência da hidroxila 2' reduz suscetibilidade do DNA à hidrólise alcalina e permite formação da dupla hélice

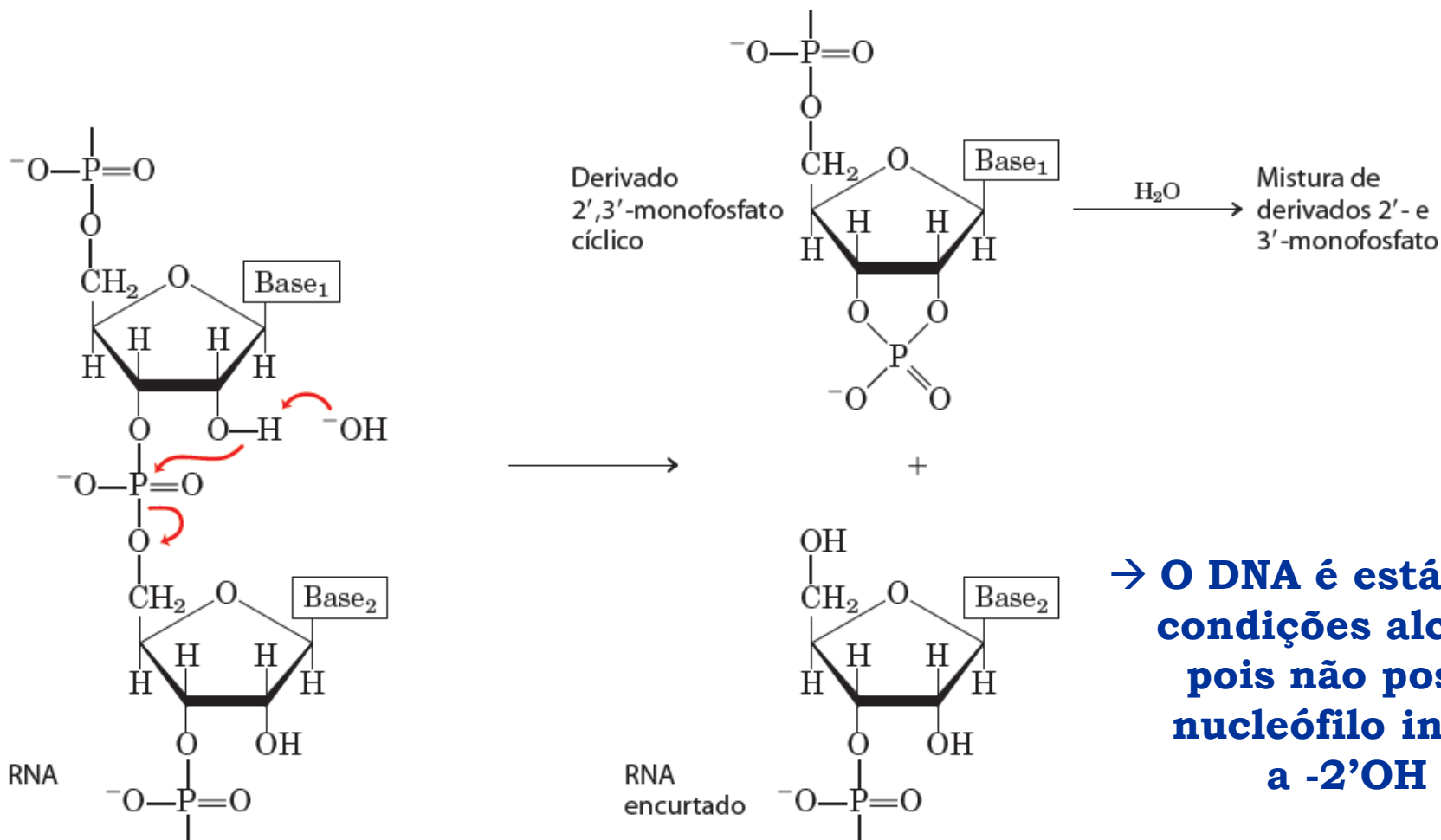
Presença da hidroxila 2' permite eventos de EDIÇÃO do RNA e Ribosimas

Polímeros de DNA e RNA

→ A maior suscetibilidade do RNA em sofrer hidrólise em condições alcalinas

- A -2'OH do RNA atua como grupamento nucleofílico intramolecular

- O 2',3'-monofosfato cíclico é o intermediário da reação isolado experimentalmente



→ O DNA é estável em condições alcalinas, pois não possui o nucleófilo interno: a -2'OH

Ácidos Nucléicos

→ Polaridade dos Polímeros de DNA e RNA

→ OH 5' geralmente ligada ao Pi

→ OH 3' → extremidade livre

→ Por convenção a sequência é escrita no sentido 5' para a 3'

Estrutura primária e suas representações

ATCG # ACTG → Ácidos nucleicos diferentes

pApTpCpG # pApCpTpG

pATCG # pACTG

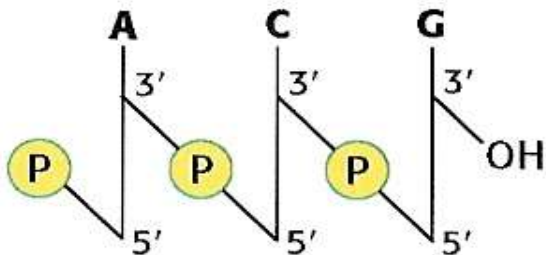
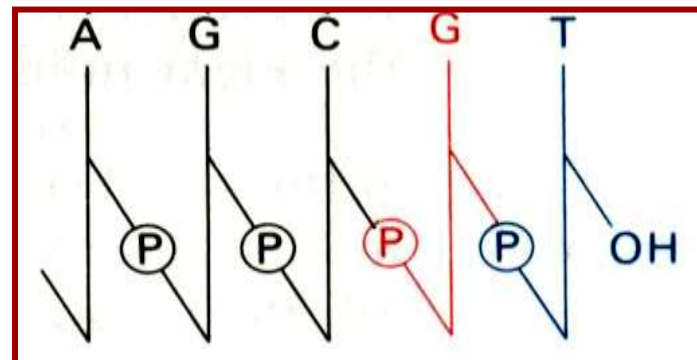


Fig. 5.7 Estrutura de uma cadeia de DNA. A cadeia tem uma ponta 5', geralmente ligada a um fosfato, e uma ponta 3', geralmente uma hidroxila livre.



Ácidos Nucléicos

Dados estruturais e químicos → Estrutura do DNA!!!!

*** Regras de Chargaff (1950) → composição das bases do DNA**

→ Variável de espécie para espécie

→ Invariável na espécie, nos órgãos de um organismo, com a idade ou estado nutricional

→ Conteúdo de C = G e de A = T em uma mesma molécula de DNA

→ Estequiometria C:G e A:T = 1

→ Conteúdo de G + C e A + T é variável em diferentes espécies

QUADRO 5.1 Composições de Bases Determinadas Experimentalmente para Vários Organismos

Espécie	A:T	G:C	A:G
Ser humano	1,00	1,00	1,56
Salmão	1,02	1,02	1,43
Trigo	1,00	0,97	1,22
Levedura	1,03	1,02	1,67
<i>Escherichia coli</i>	1,09	0,99	1,05
<i>Serratia marcescens</i>	0,95	0,86	0,70

Ácidos Nucléicos

Dados estruturais e químicos → Estrutura do DNA!!!!

Estrutura do DNA

Watson e Crick (1953)

→ Padrão de difração

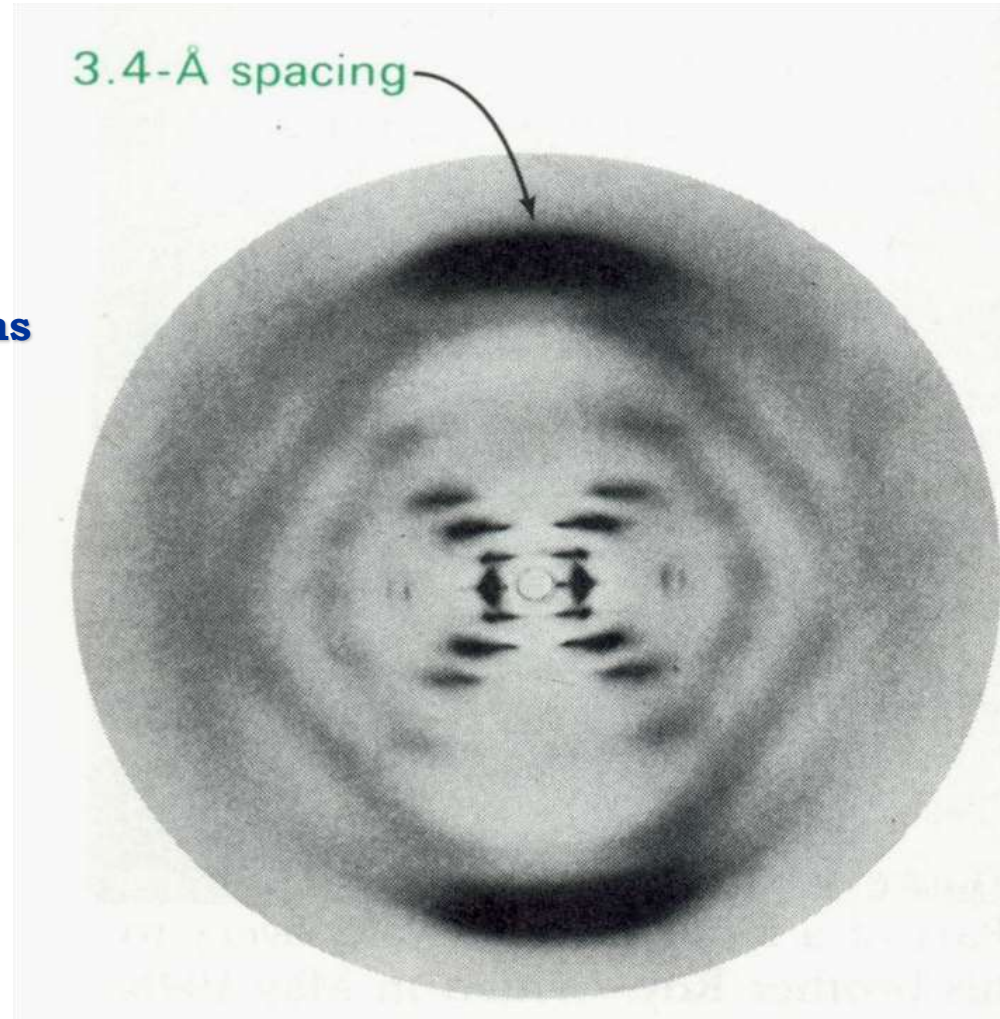
- dados da Rosalind Frankling e Maurice Wilkens

- Repetição primária de 3,4 Å**
- Repetição Secundária de 34 Å**

- Estrutura helicoidal

→ Modelo da dupla hélice

- Estrutura Secundária



REPLICAÇÃO do DNA

Watson and Crick (1953)



“It has not escaped our notice that the specific pairing we have postulated immediately suggests a possible copying mechanism for the genetic material.”

Não escapou à nossa atenção que o pareamento específico que postulamos sugere imediatamente um possível mecanismo de cópia para o material genético.

Início da Biologia Moderna

No. 4356 April 25, 1953

NATURE

equipment, and to Dr. G. E. R. Deacon and the captain and officers of R.H.S. *Discovery II* for their part in making the observations.

- *Klug, F. D., Curran, H., and Stevens, W.: *Phil. Mag.*, **40**, 144 (1920).
- *Langset-Higgins, H. S.: *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, *Geophys. Suppl.*, **5**, 258 (1946).
- *Von Arz, W. S.: *Wood's Hole Papers in Phys. Oceanog. Meteor.*, **11** (3) (1951).
- *Kilias, V. W.: *Archiv. Mik. Anst. Physik. (Stockholm)*, **2**(12) (1925).

MOLECULAR STRUCTURE OF NUCLEIC ACIDS

A Structure for Deoxyribose Nucleic Acid

WE wish to suggest a structure for the salt of deoxyribose nucleic acid (D.N.A.). This structure has novel features which are of considerable biological interest.

A structure for nucleic acid has already been proposed by Pauling and Corey¹. They kindly made their manuscript available to us in advance of publication. Their model consists of three intertwined chains, with the phosphates near the fibre axis, and the bases on the outside. In our opinion, this structure is unsatisfactory for two reasons: (1) We believe that the material which gives the X-ray diagrams is the salt, not the free acid. Without the acidic hydrogen atoms it is not clear what forces would hold the structure together, especially as the negatively charged phosphates near the axis will repel each other. (2) Some of the van der Waals distances appear to be too small.

Another three-chain structure has also been suggested by Fraser (in the press). In his model the phosphates are on the outside and the bases on the inside, linked together by hydrogen bonds. This

is a residue on each chain every 3-4 Å. in the z-direction. We have assumed an angle of 36° between adjacent residues in the same chain, so that the structure repeats after 10 residues on each chain, that is, after 34 Å. The distance of a phosphorus atom from the fibre axis is 10 Å. As the phosphates are on the outside, cations have easy access to them.

The structure is an open one, and its water content is rather high. At lower water contents we would expect the bases to tilt so that the structure could become more compact.

The novel feature of the structure is the manner in which the two chains are held together by the purine and pyrimidine bases. The planes of the bases are perpendicular to the fibre axis. They are joined together in pairs, a single base from one chain being hydrogen-bonded to a single base from the other chain, so that the two lie side by side with identical z-co-ordinates. One of the pair must be a purine and the other a pyrimidine for bonding to occur. The hydrogen bonds are made as follows: purine position 1 to pyrimidine position 1; purine position 6 to pyrimidine position 6.

If it is assumed that the bases only occur in the structure in the most possible tautomeric forms (that is, with the keto rather than the enol configurations) it is found that only specific pairs of bases can bond together. These pairs are: adenine (purine) with thymine (pyrimidine), and guanine (purine) with cytosine (pyrimidine).

In other words, if an adenine forms one member of a pair, on either chain, then on these assumptions the other member must be thymine; similarly for guanine and cytosine. The sequence of bases on a single chain does not appear to be restricted in any way. However, if only specific pairs of bases can be formed, it follows that if the sequence of bases on one chain is given, then the sequence on the other chain is automatically determined.

788

NATURE

April 25, 1953 VOL. 171

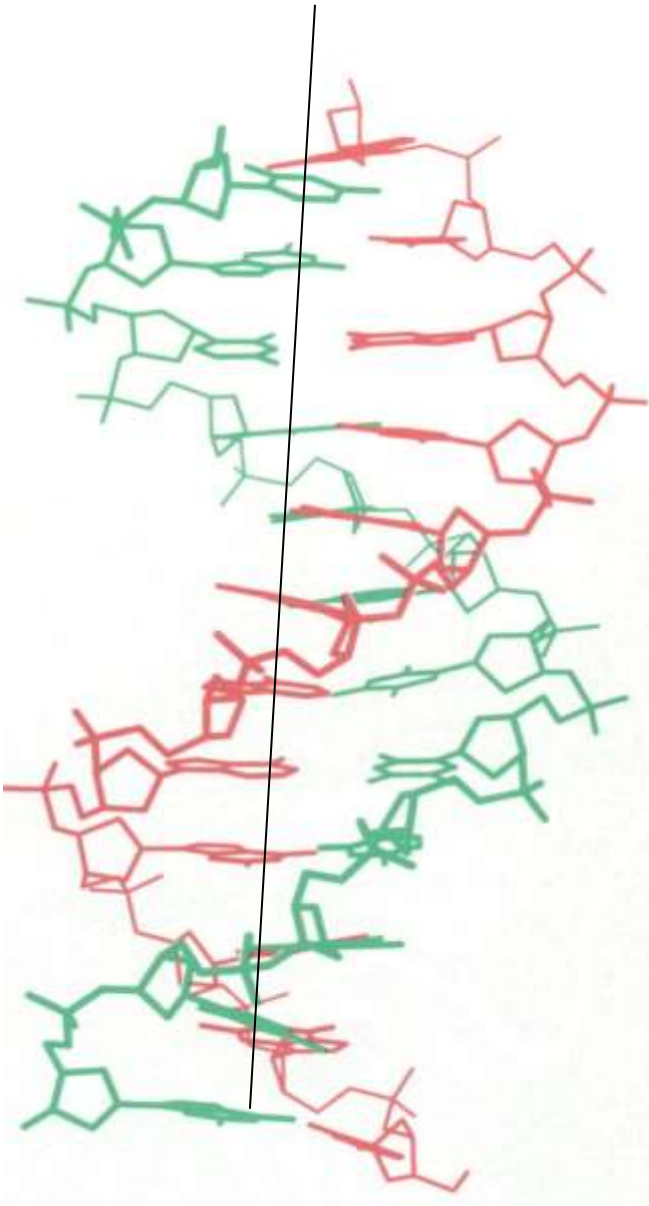
King's College, London. One of us (J. D. W.) has been aided by a fellowship from the National Foundation for Infantile Paralysis.

J. D. WATSON
F. H. C. CRICK

Medical Research Council Unit for the Study of the Molecular Structure of Biological Systems, Cavendish Laboratory, Cambridge. April 2.



Modelo de Dupla hélice



→ Duas Cadeias entorno de um eixo comum

→ Fitas antiparalelas

→ As bases estão no interior: o fosfato e a ribose estão no exterior

→ Pares de bases estabilizados por ligações de Hidrogênio intermoleculares

T----A ou A----T

C----G ou G----C

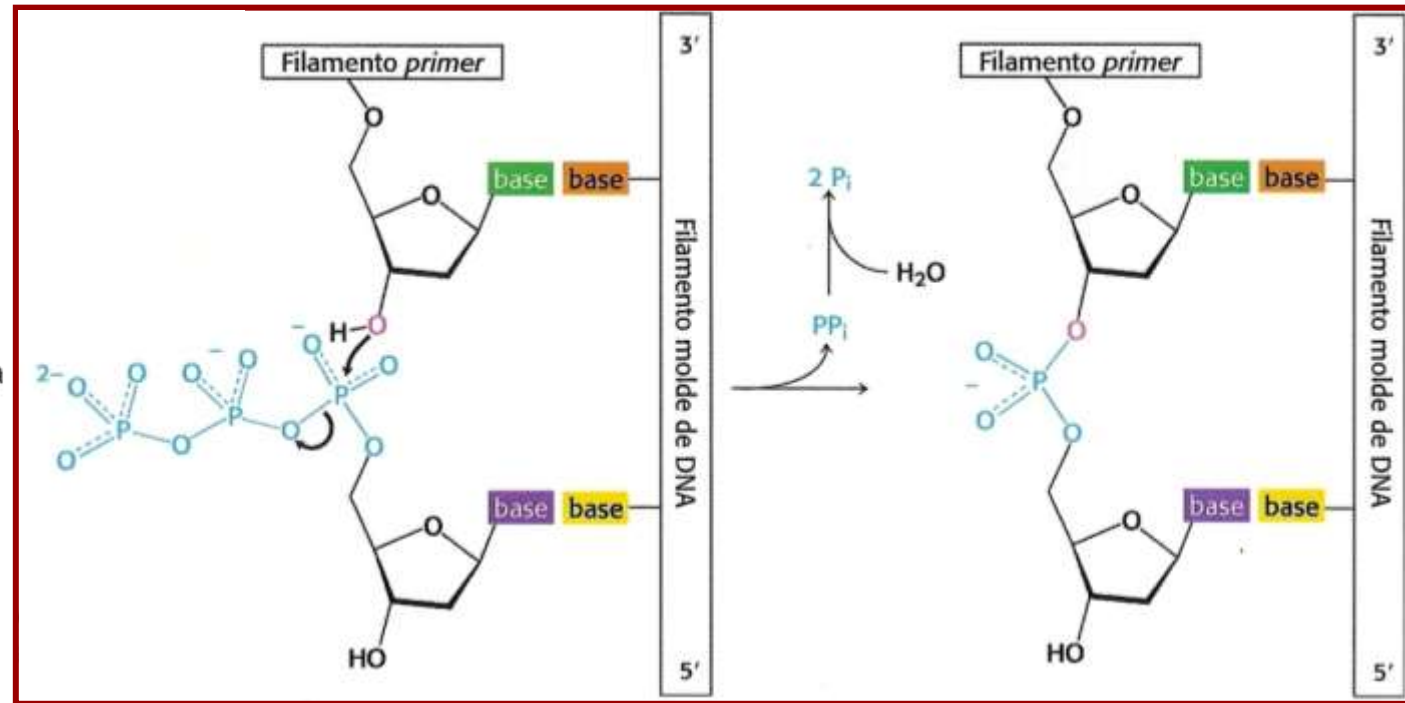
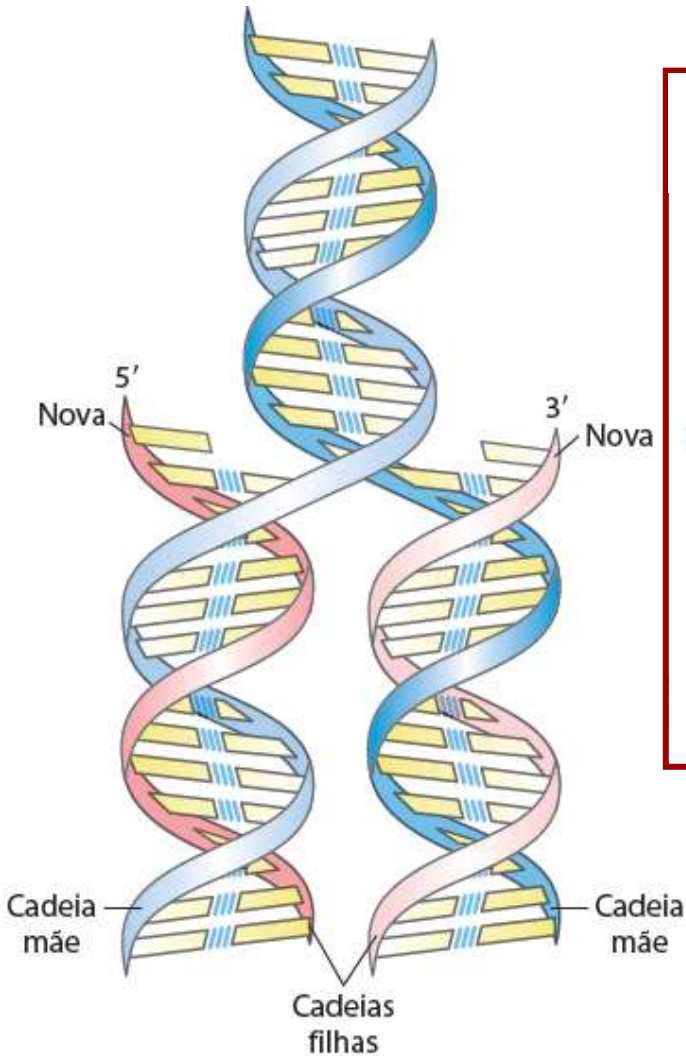
“Pareamento das bases complementares” → Regra de Chargaff

“**Molde para replicação** → **Sequência de DNA codifica a informação genética**”

- 1) O duplex de DNA deve ser aberto para expor a informação genética
- 2) Síntese da cadeia complementar a partir de cada uma delas

Replicação do DNA

Síntese dirigida por complementaridade → DNA-polimerase DNA-dependente



Coordenada da Reação

Modelo de Dupla hélice

Estrutura básica do DNA

Enrolada para a Direita

Diâmetro externo: 20 Å;

Diâmetro interno: 11 Å

Volta Completa da hélice: 36 Å;

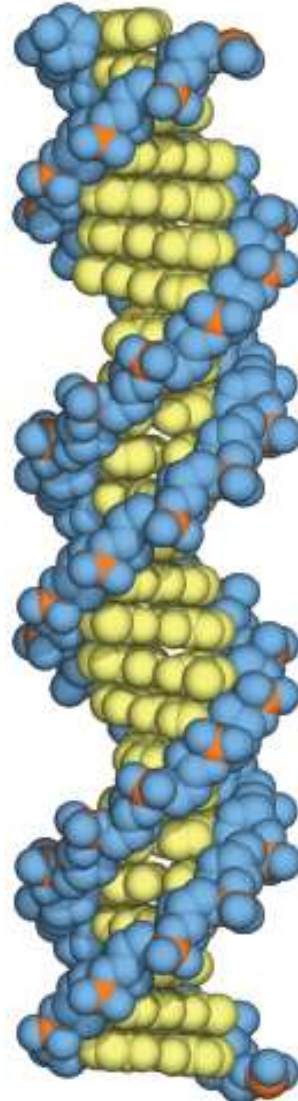
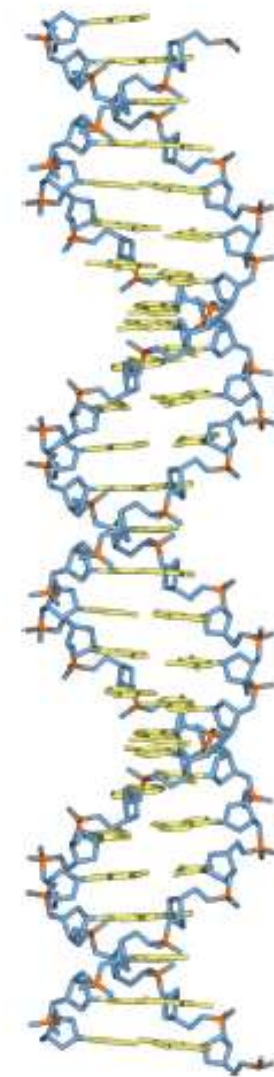
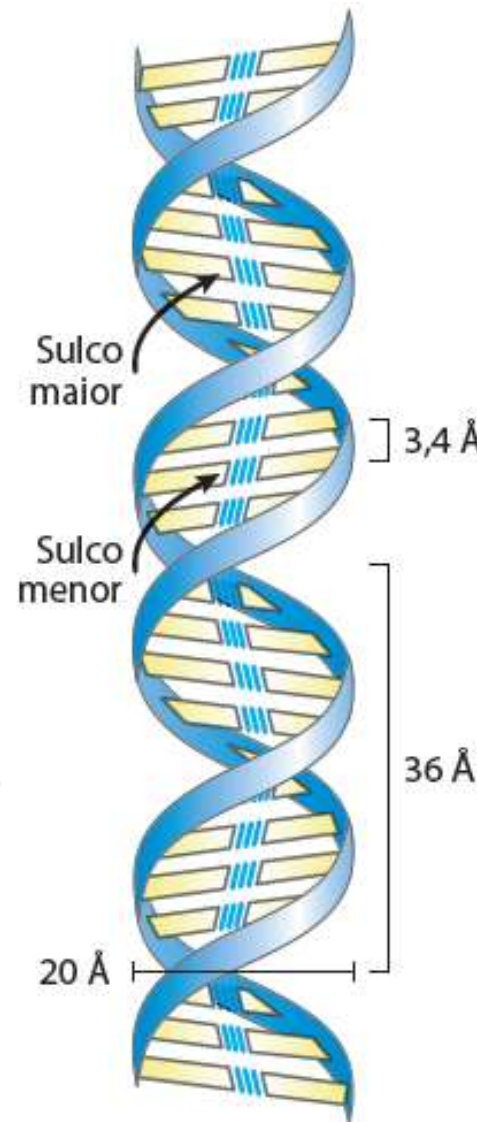
10,5 bases/volta

Cadeias antiparalelas

5'PO₄ 3'OH
3'OH 5'PO₄

→ Existem variações estruturais porém sem alterar a função do DNA:

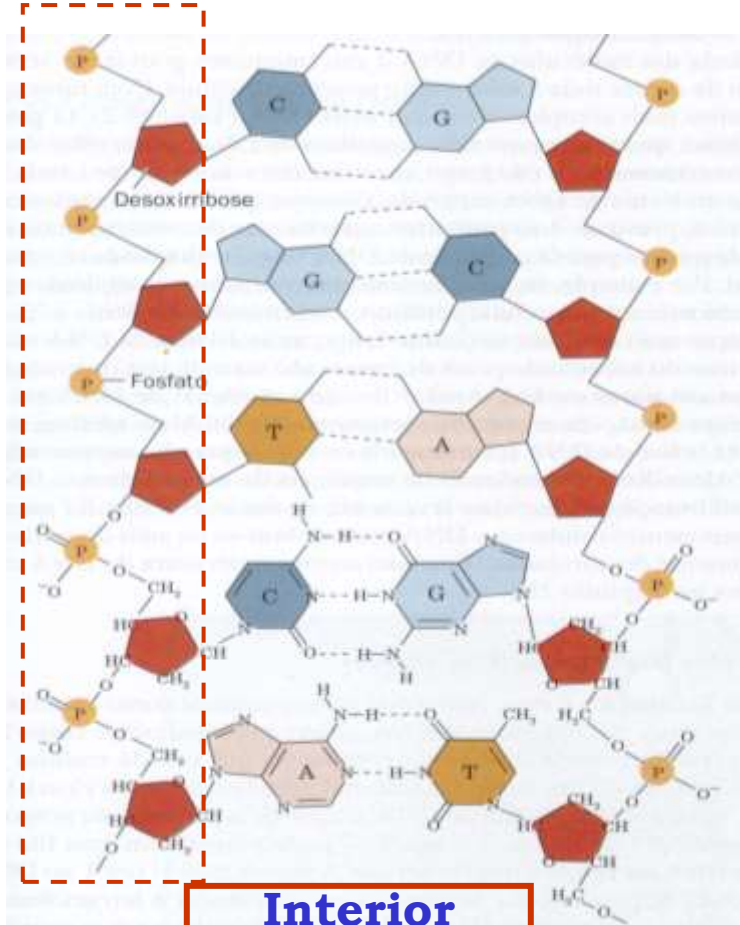
- Armazenamento e transferência da informação genética



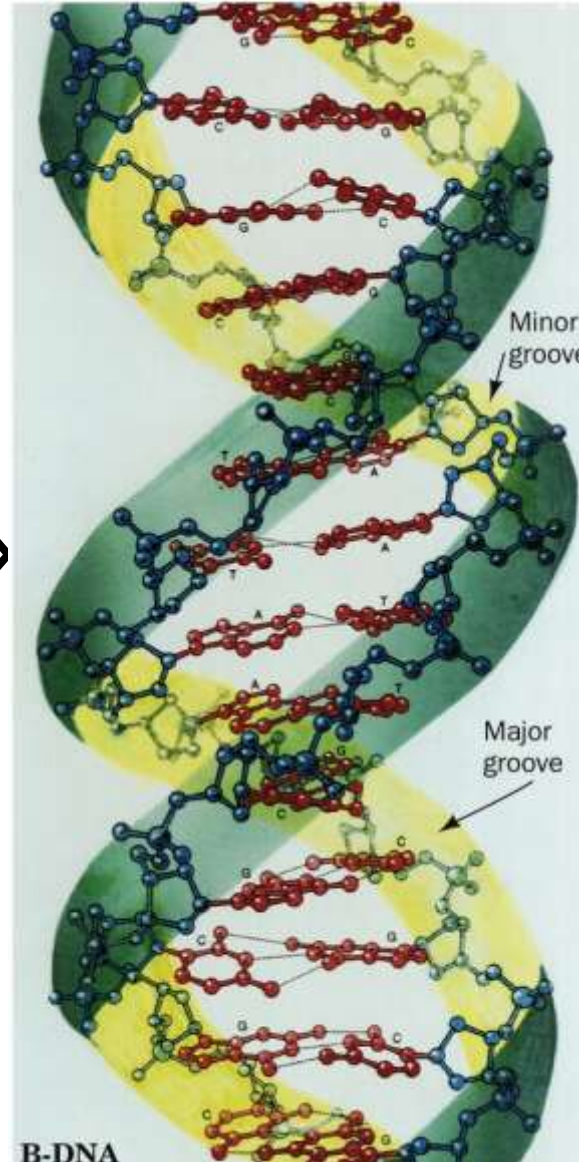
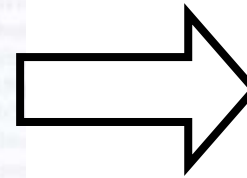
Modelo de Dupla hélice

O enovelamento do DNA protege os grupos apolares da água

Exterior
Esqueleto de fosfodeoxirribose



Interior
Bases pareadas



Cavidade menor

Cavidade Maior

B-DNA

O pareamento complementar

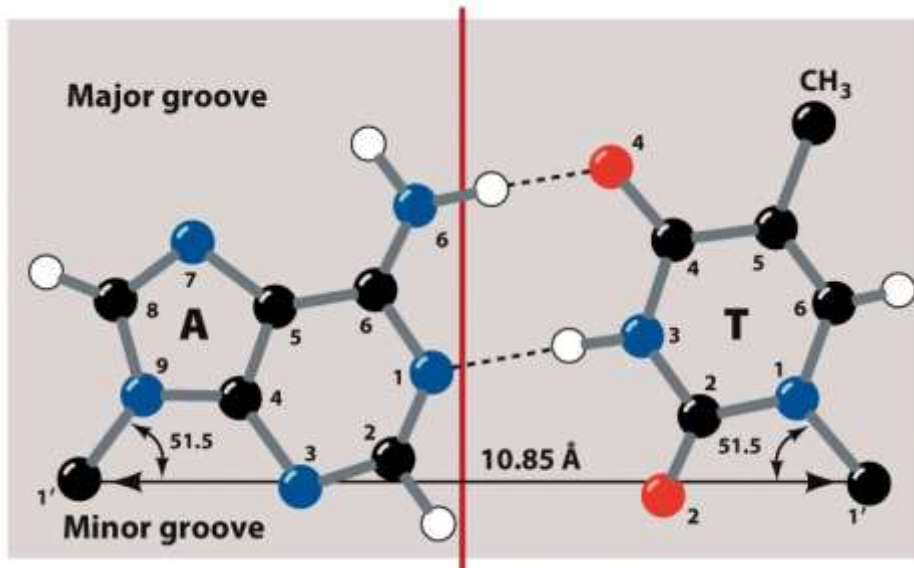
“As Ligações de hidrogênio”

→ Responsáveis pela especificidade da replicação

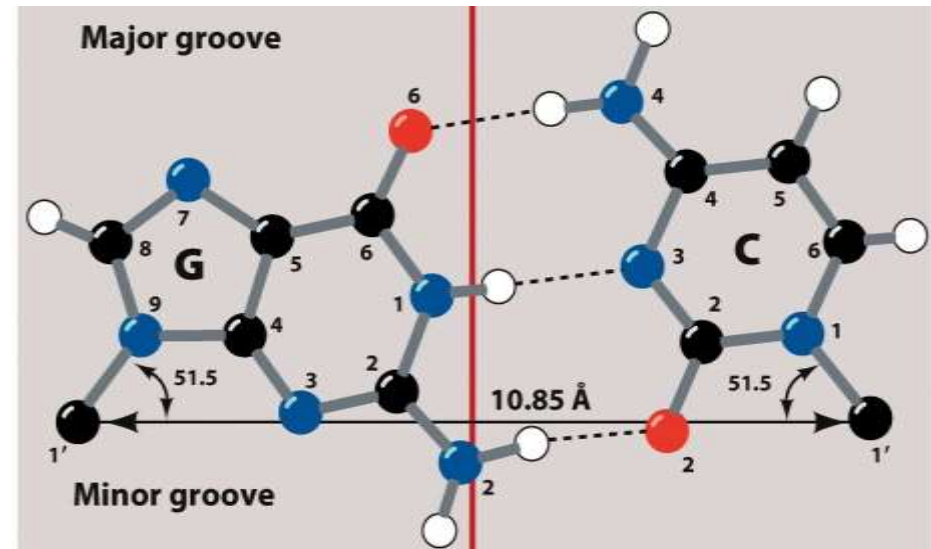
→ Maior número em C + G → Especificidade da dupla hélice

→ Contribuem pouco para a estabilidade da dupla hélice pois competem com a água

2 ligações para o par A---T



3 ligações para o par C---G



Pareamento tipo Watson-Crick

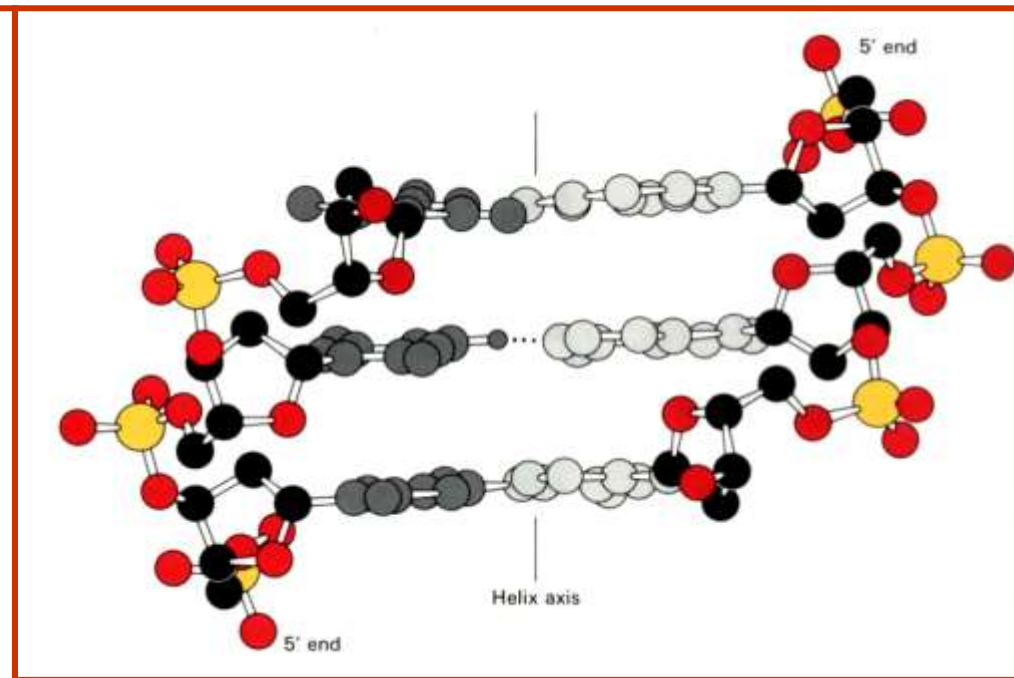
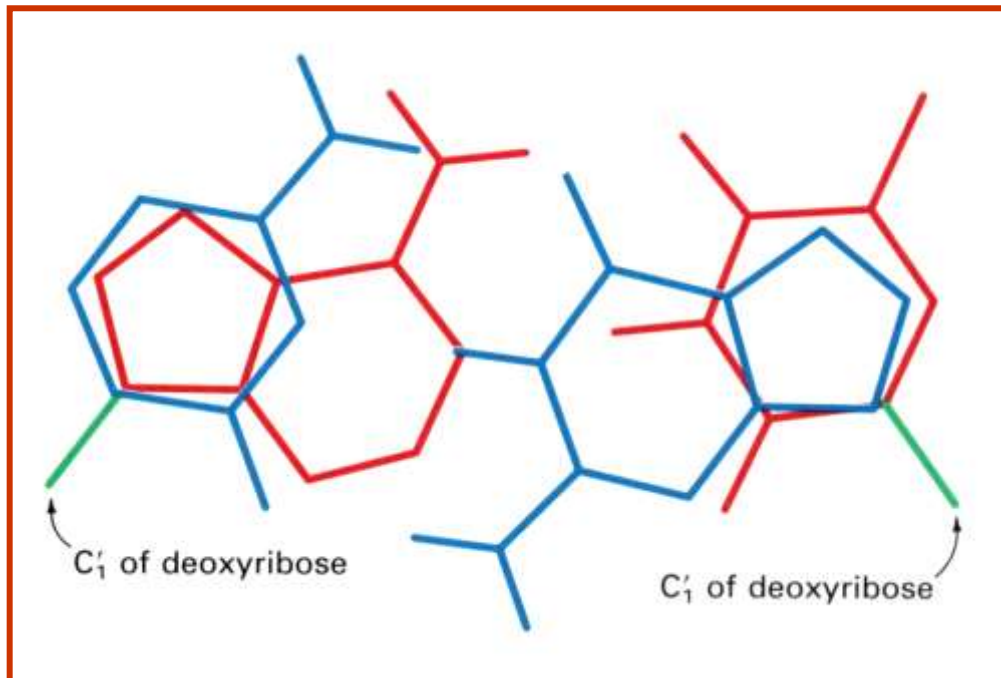
O pareamento complementar

O pareamento A---T e C---G mantém a estrutura do DNA regular pela manutenção da:

→ Distância regular do esqueleto de fosfodeoxiribose;

- Tal pareamento evita Fatores estéricos;

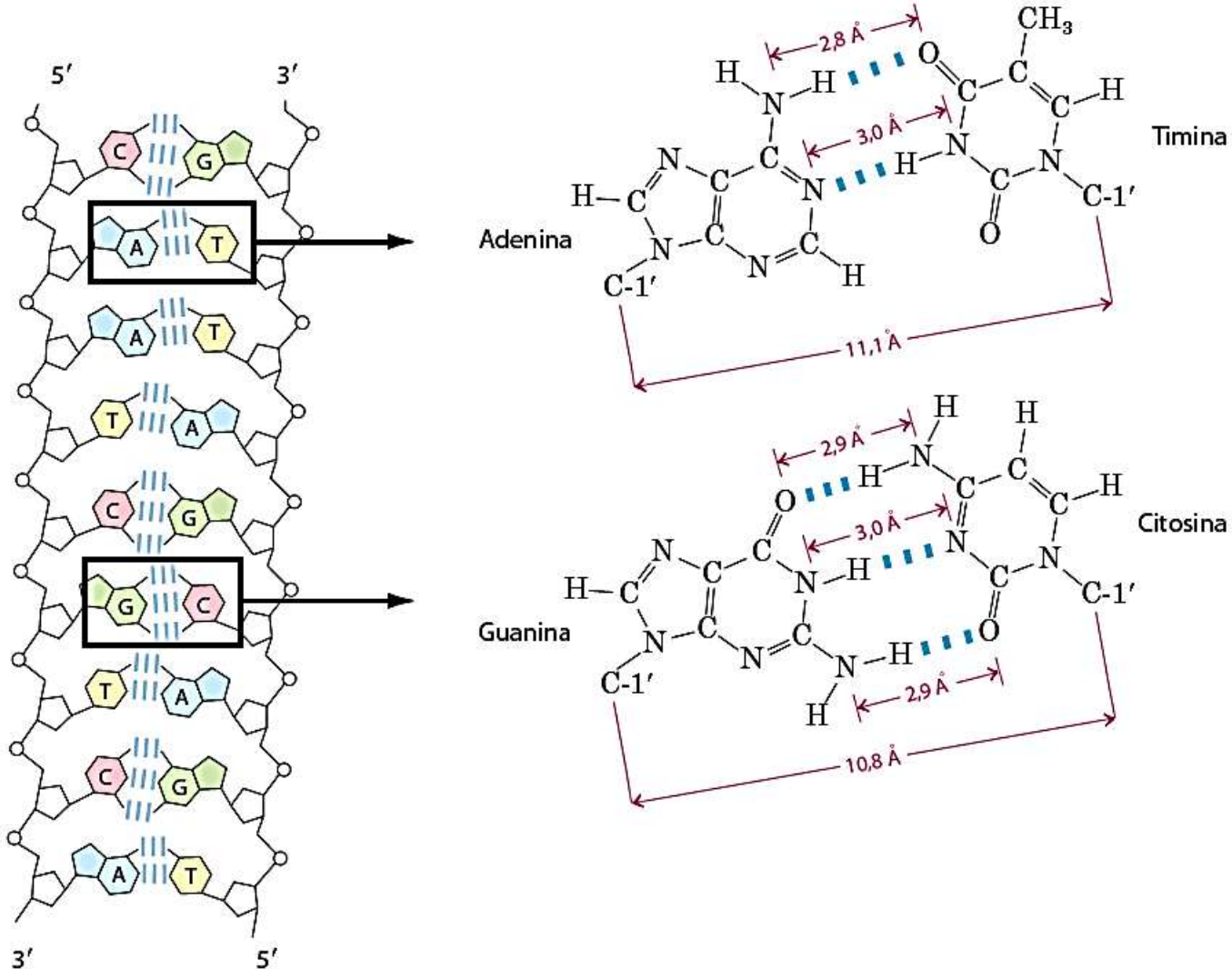
→ Influi na especificidade da replicação.



O pareamento complementar

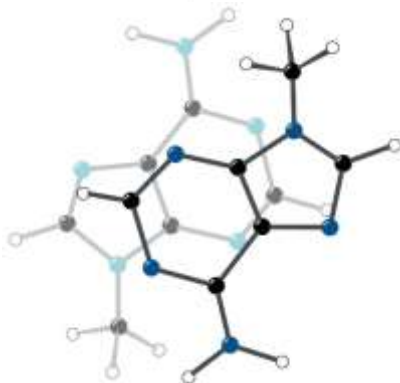
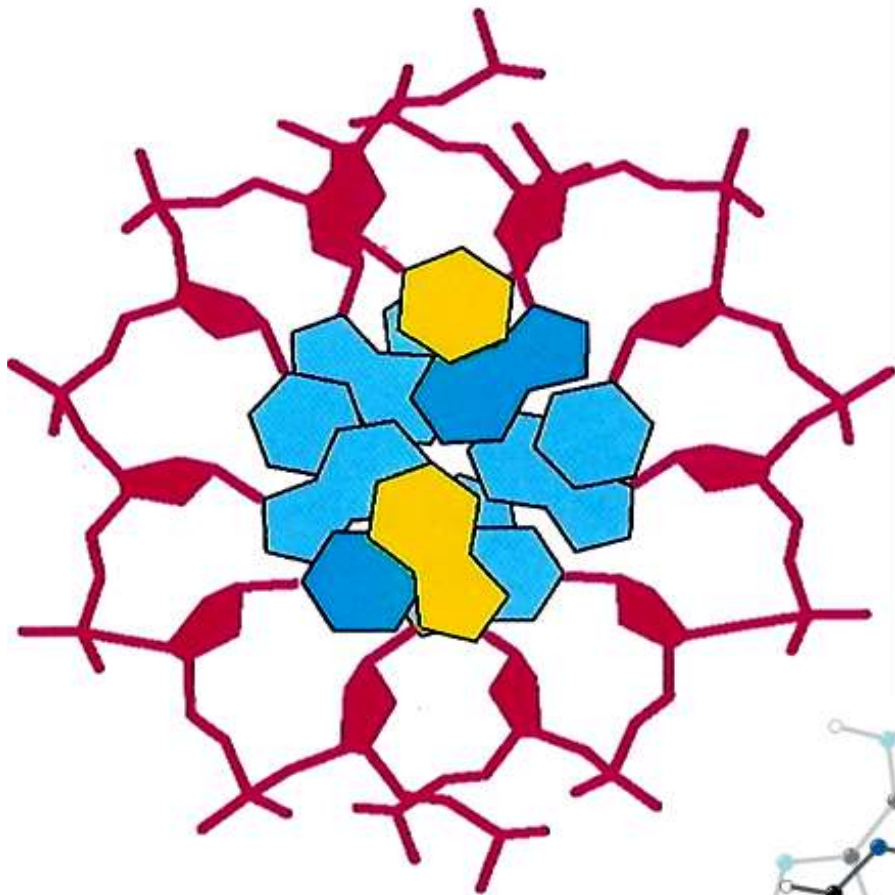
“As Ligações de hidrogênio”

Distância e orientação são ótimas para as ligações de H entre as bases.



O pareamento complementar

O pareamento A---T e C---G mantém a estrutura do DNA regular pela manutenção do:



Empilhamento das bases de DNA favorece:

- Interações de Van der Waals
- Interações hidrofóbicas entre as bases de uma mesma fita estabiliza a hélice.
- Efeito **HIDRÓFOBO**
 - Superfície externa polar
 - Interior apolar do anel da Base
 - Dessolvatação → ↑ Entropia do sistema

Estrutura do DNA

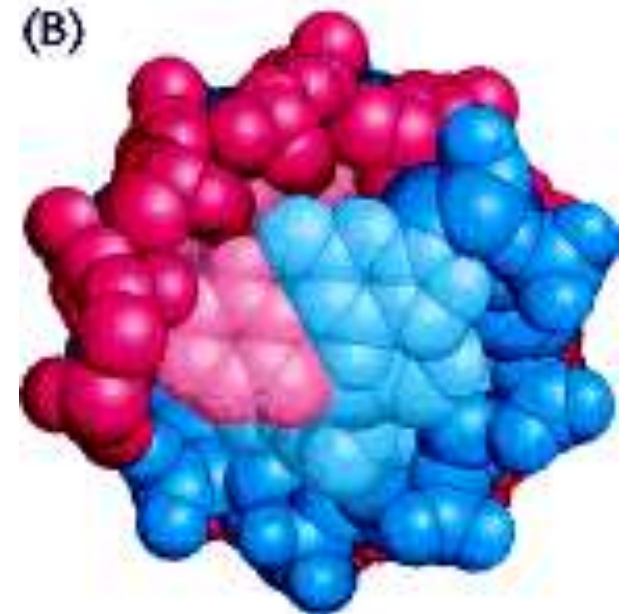
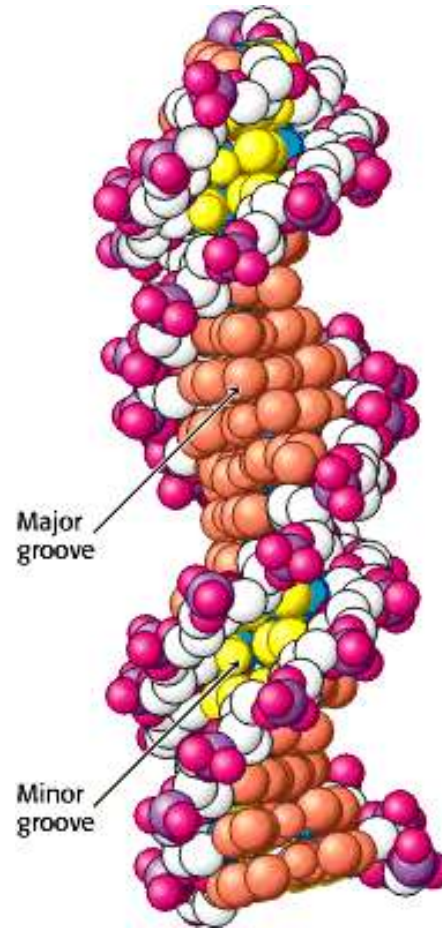
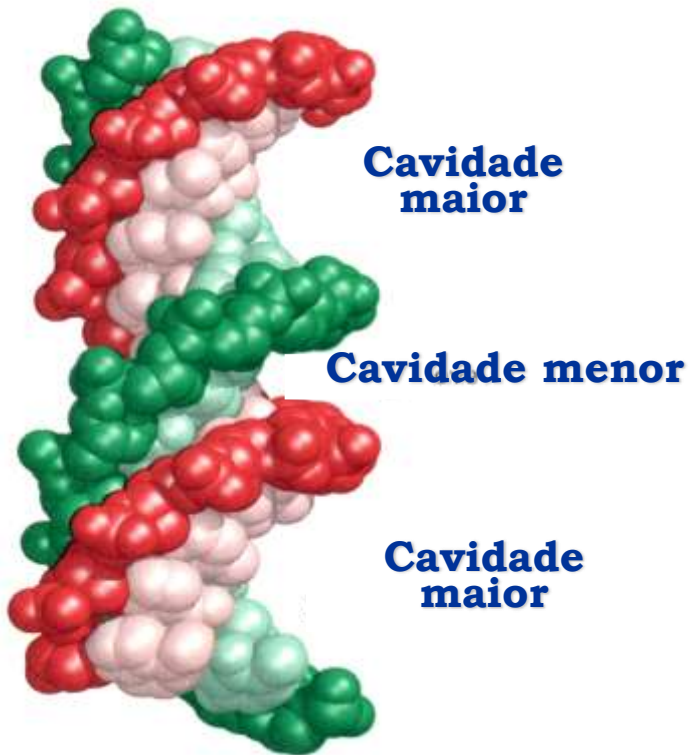
A hélice de DNA tem cavidades (Sulcos) de diferentes tamanhos,

Cavidade maior: 12 Å de comprimento;

Cavidade menor: 6 Å de comprimento;

→ Ambos tem aproximadamente 8 Å de profundidade;

Estão em lados opostos das bases pareadas;



Estrutura do DNA

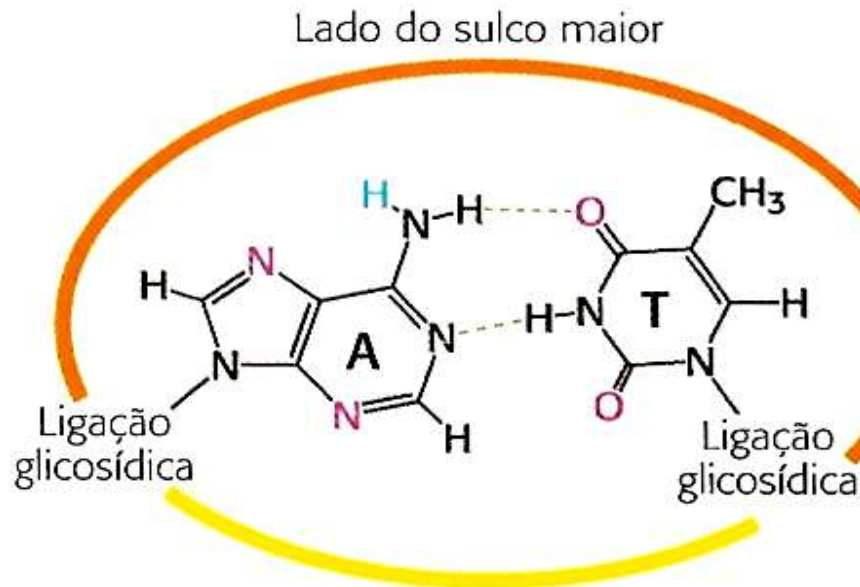
As Cavidades maior e menor expõem as bases pareadas ao meio:

→ Potencialidade de formar ligações de hidrogênio extra-DNA.

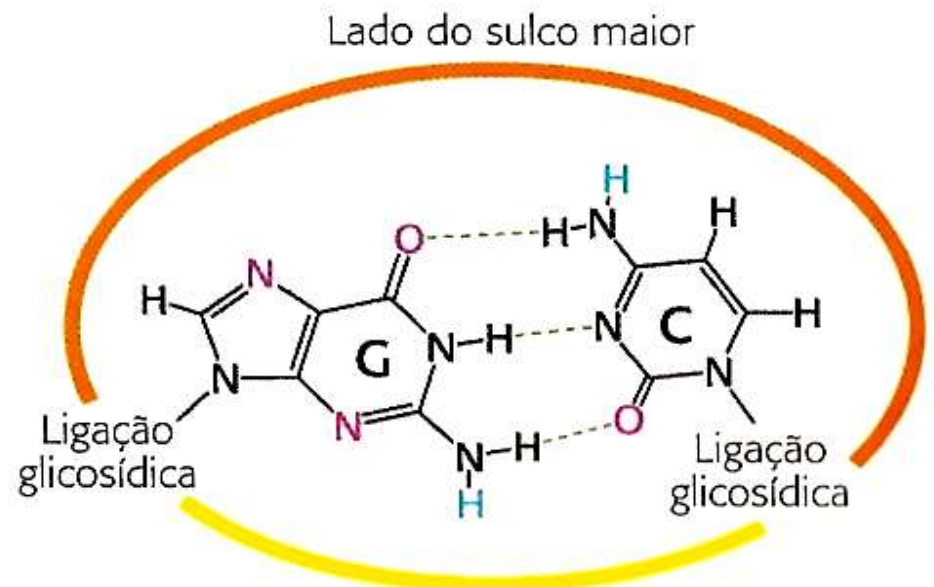
→ sequências de DNA específicas → Padrões de Doadores/aceptores de Prótons específicas

→ Sítios específicos de reconhecimento de moléculas

→ São sítios para interação de proteínas, ligantes tóxicos e fármacos.



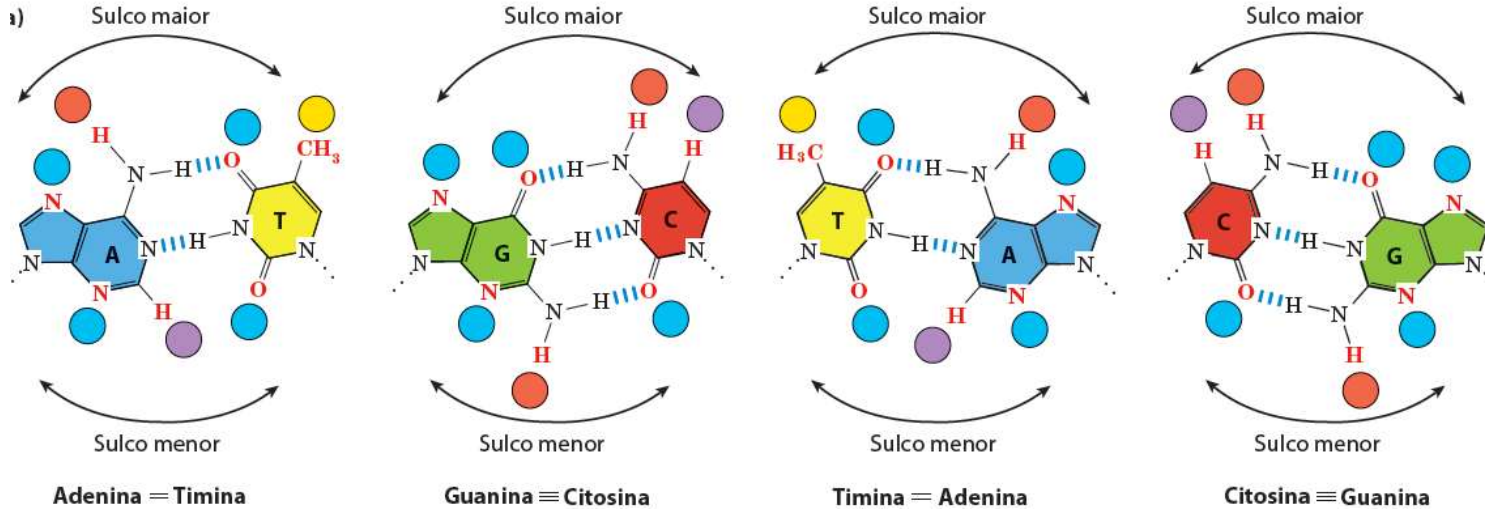
Lado do sulco menor
Adenina-Timina



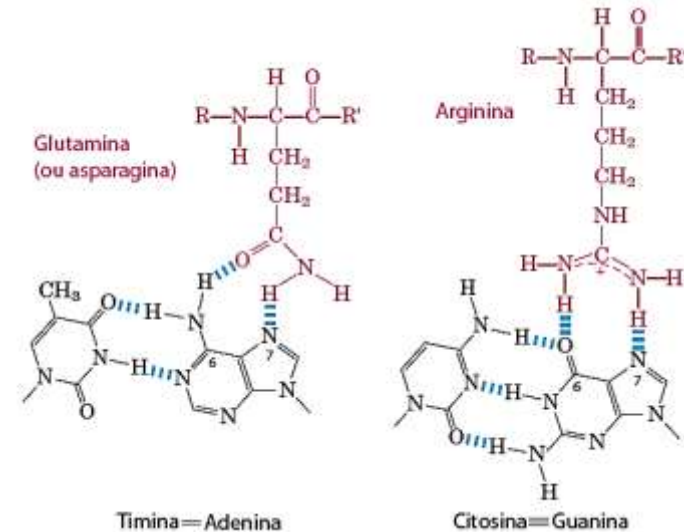
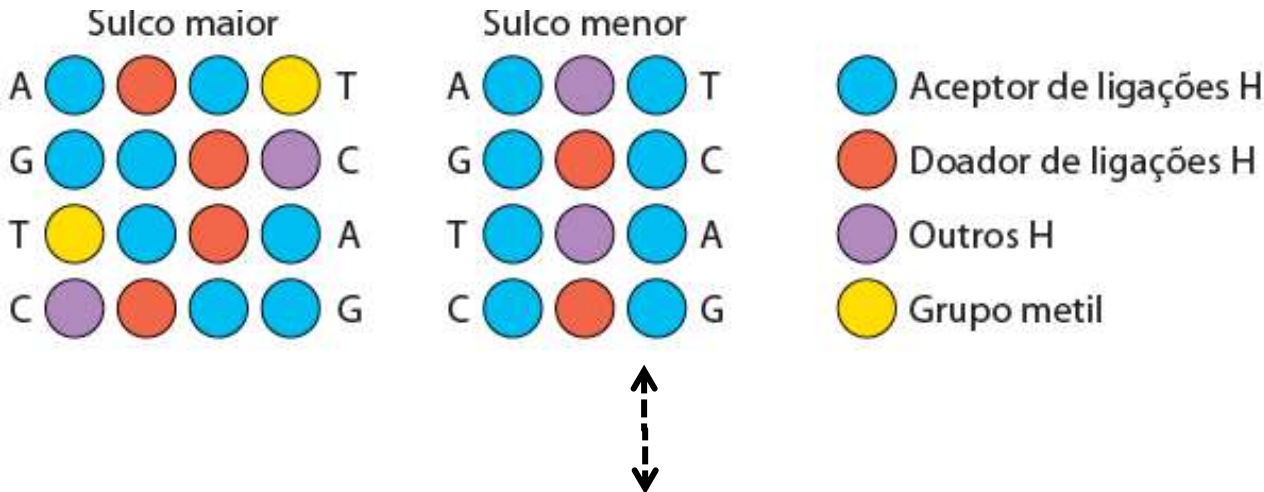
Lado do sulco menor
Guanina-Citosina

Sulcos do DNA

o papel dos Sulcos maior (mais específico) e menor (menos específico) no DNA



Alta especificidade K_A das proteínas regulatórias pelas seqüências-alvo é 4-6 ordens de grandeza maior do que para outras seqüências

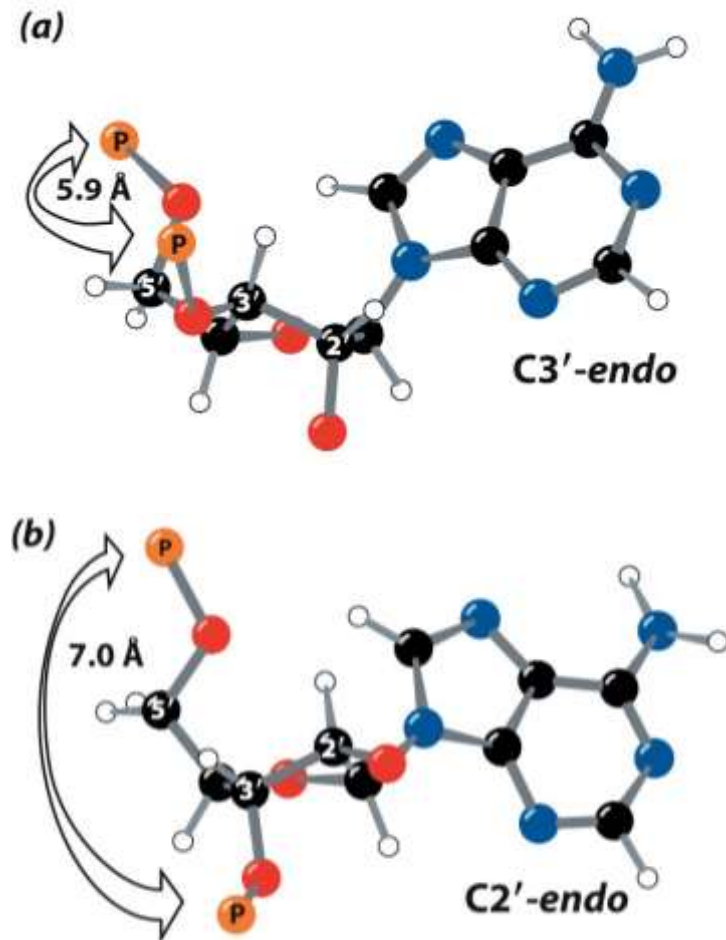
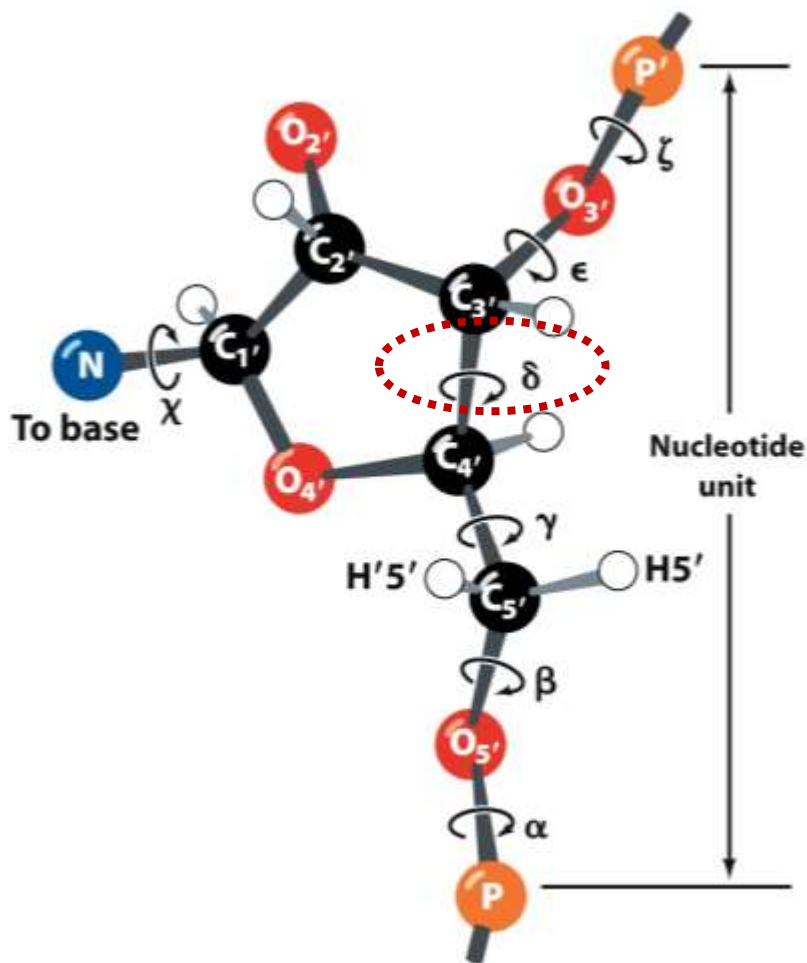


→ Sequências específicas de DNA
- superfície específica para formação de ligações de H

Estrutura do DNA

Restrições Conformacionais da unidade nucleotídica

- As principais conformações da 2'-deoxiribose → C3'-endo e C2'-endo
- existem outras variações → indicam flexibilidade conformacional
- Ditam a conformação do grupo fosfato



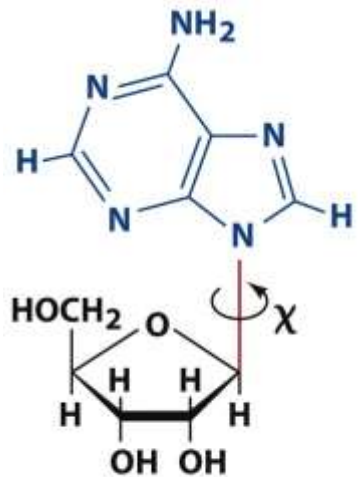
Estrutura do DNA

Restrições Conformacionais da unidade nucleotídica

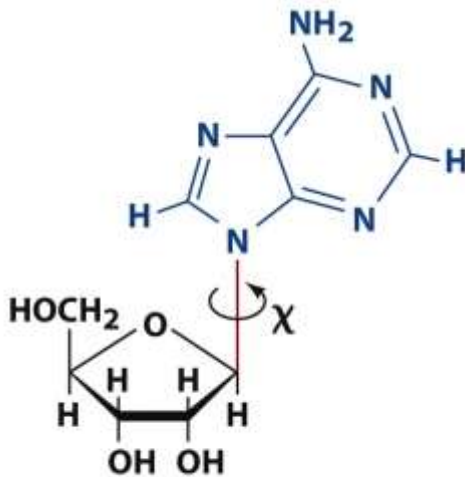
→ As conformações da base nitrogenada

- O ângulo diedro χ (ligação N-glicosídica) tem duas orientações possíveis: *anti* e *syn*

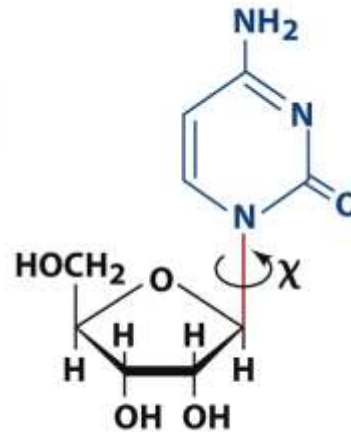
Pirimidinas possui somente *Anti* (exceto no Z-DNA) → impedimento estérico com a carbonila e ribose



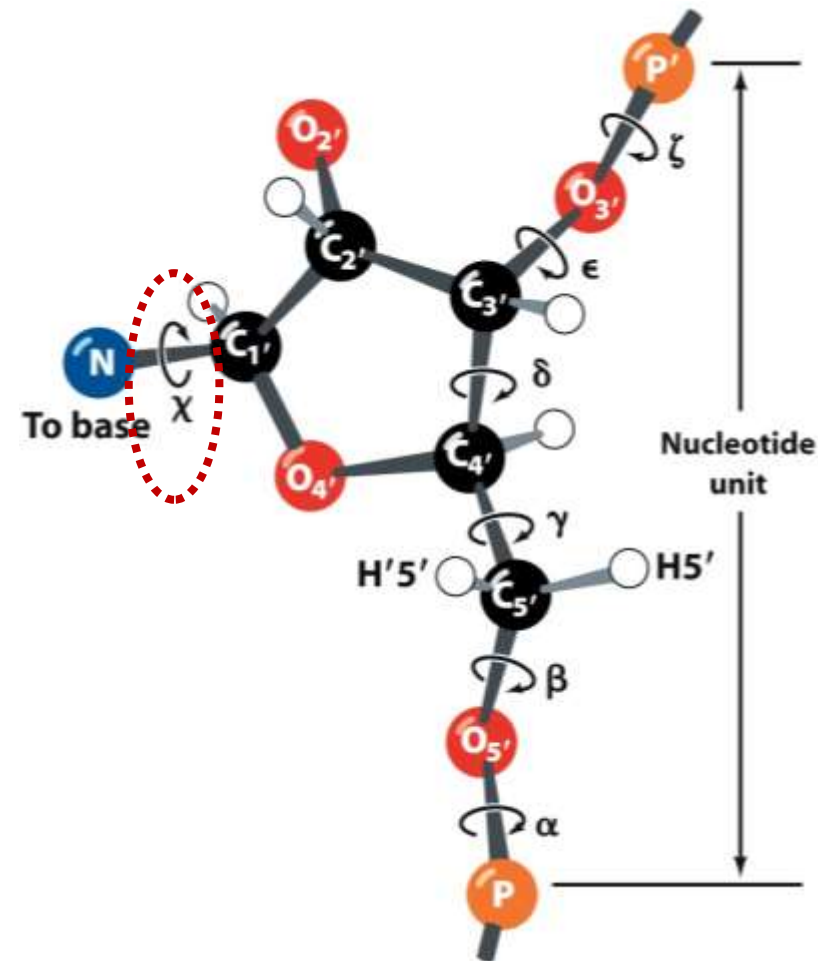
syn-Adenosine



anti-Adenosine



anti-Cytidine



Nucleotide unit

Estrutura do DNA

As variações estruturais

A-DNA

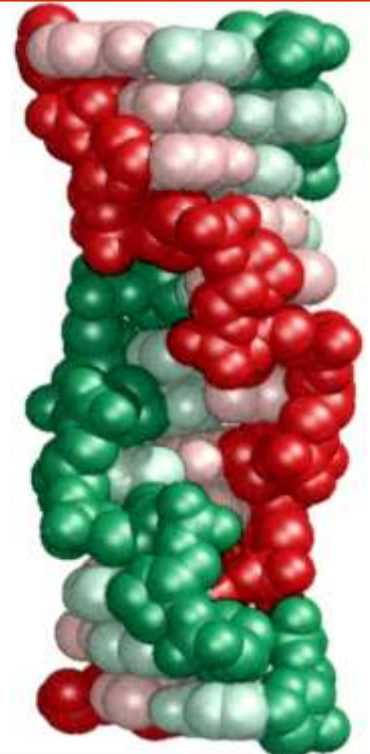
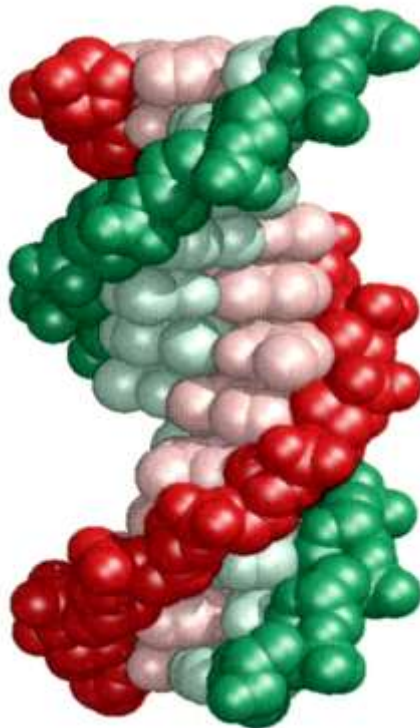
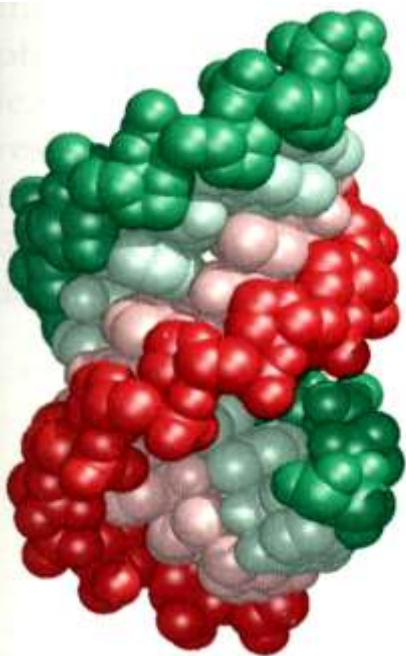
- Baixa atividade da água
 - Passo = ~34 Å
- Torção da hélice/bp: 31°
 - Sulcos:
 - maior: estreito e + profundo
 - menor: largo e raso

B-DNA

- Principal forma encontrada
- Estrutura de Watson & Crick
 - Passo = ~34 Å
- Torção da hélice/bp: 36°
 - Sulcos:
 - maior: largo e profundo
 - menor: estreito e profundo

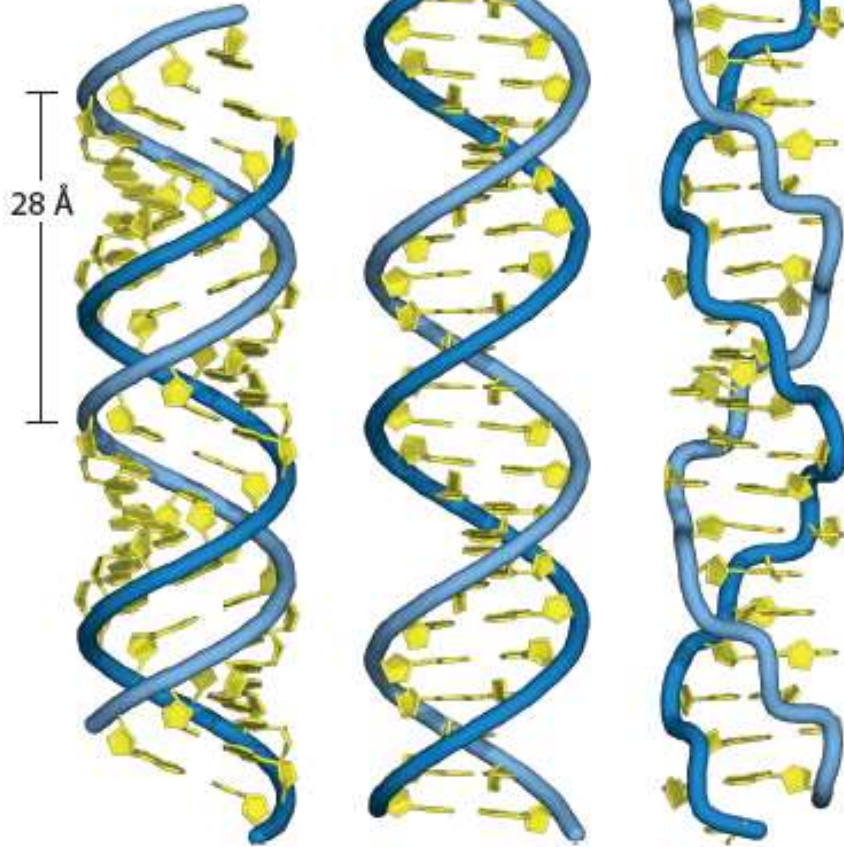
Z-DNA

- Fosfatos em Ziguezague
- sequências G-C e ↑ [Sal]
 - Passo = ~44 Å
- Torção da hélice/pb: variável
 - Sulcos:
 - maior: achatado
 - menor: estreito e profundo

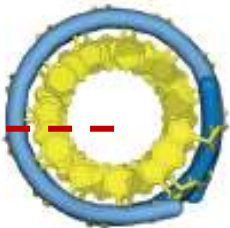


Estrutura do DNA

As variações estruturais



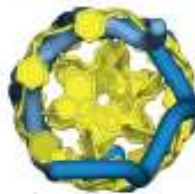
28 Å



Forma A



Forma B



Forma Z

	Forma A	Forma B	Forma C
Orientação da hélice	À direita	À direita	À esquerda
Diâmetro	~26 Å	~20 Å	~18 Å
Pares de bases por volta helicoidal	11	10,5	12
Incremento na hélice por par de bases	2,6 Å	3,4 Å	3,7 Å
Torção da hélice por volta helicoidal	20°	6°	7°
Conformação do anel de ribose	C-3' endo	C-2' endo	C-2' endo em pirimidinas; C-3' endo em purinas
Conformação da ligação glicosídica	<i>Anti</i>	<i>Anti</i>	<i>Anti</i> em pirimidinas; <i>syn</i> em purinas

Empilhamento de bases

A-DNA → orifício de 6 Å

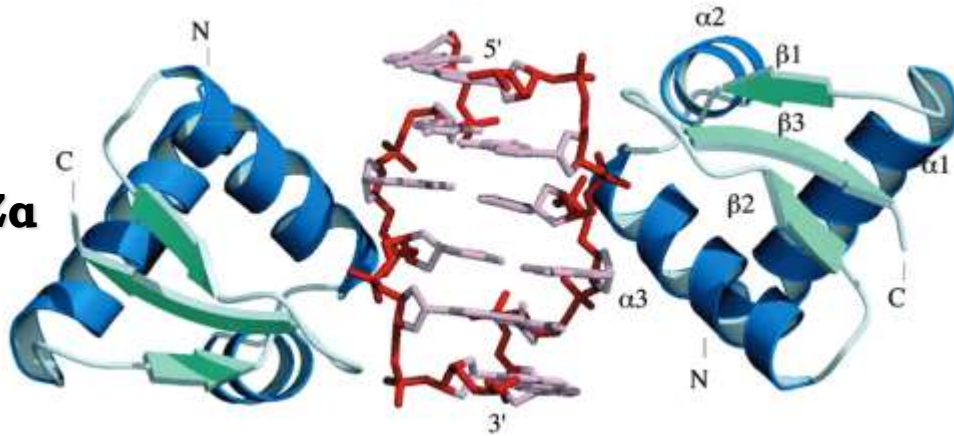


Estrutura do DNA

A plasticidade do DNA: o Z-DNA é fisiológico

- Existem proteínas que interagem especificamente com Z-DNA

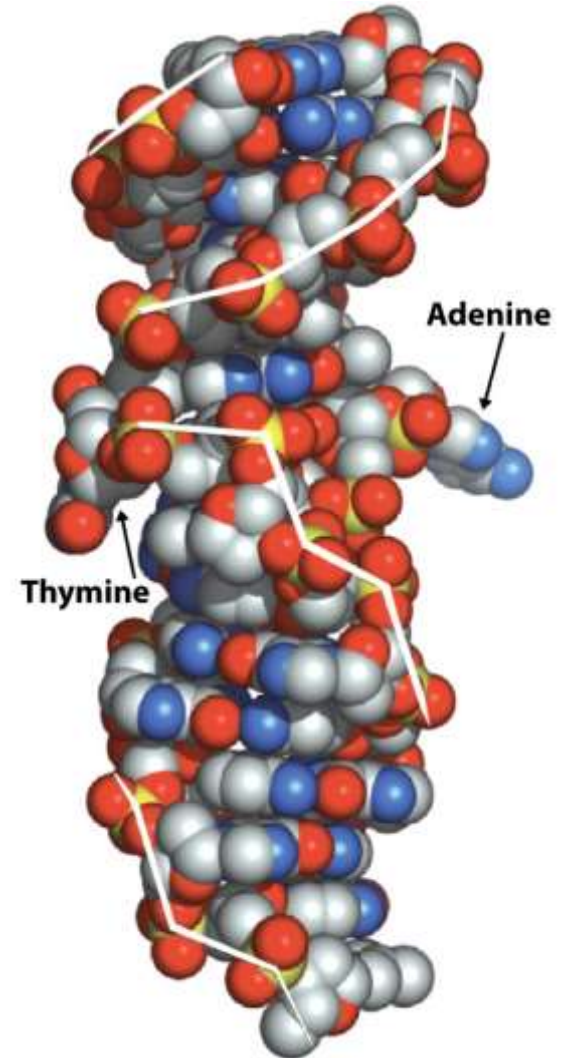
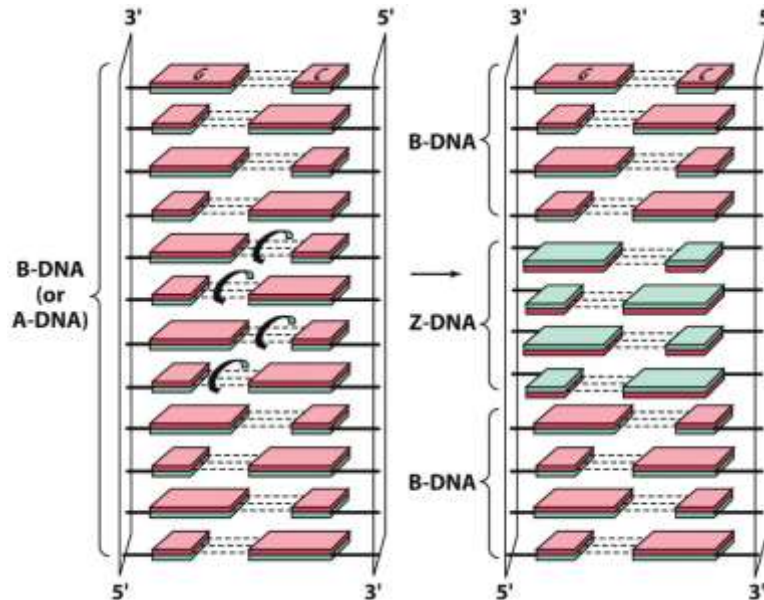
Domínio Za



**Transição reversível
B-DNA \leftrightarrow Z-DNA**

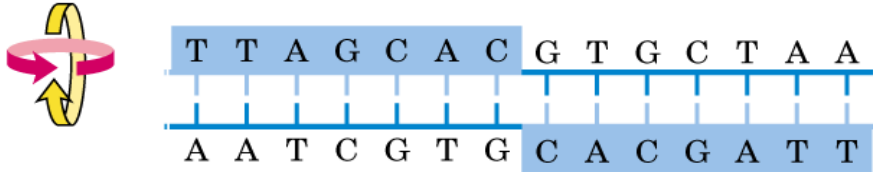
**- Ocorrência em
regiões promotoras**

**- Possível papel na
regulação da
transcrição**

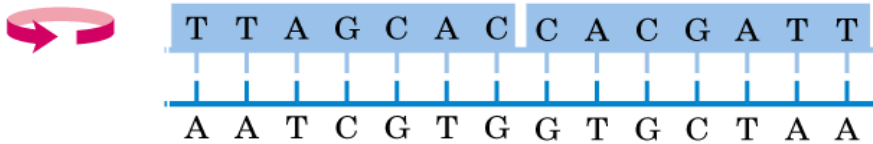


O pareamento complementar do DNA

Palindrome

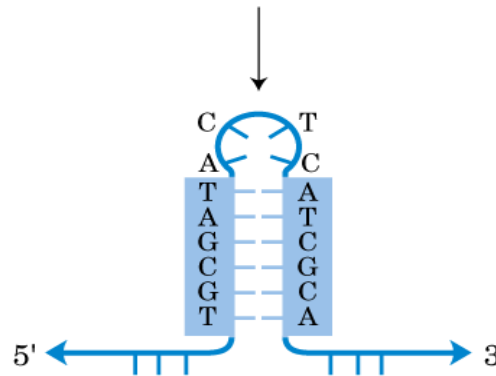


Mirror repeat

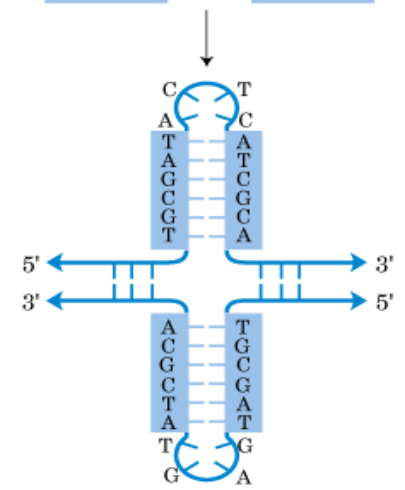


Sequências repetitivas de DNA são importantes sítios de reconhecimento do DNA

O pareamento complementar intra-molecular ocasiona a formação de estruturas de DNA características



Hairpin
(a)

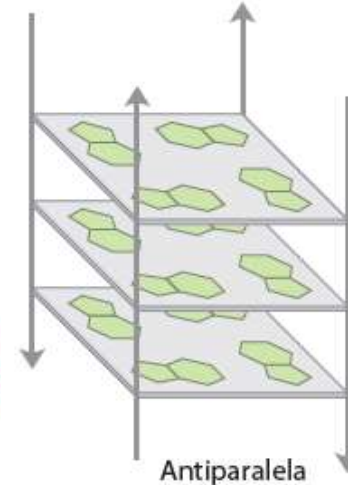
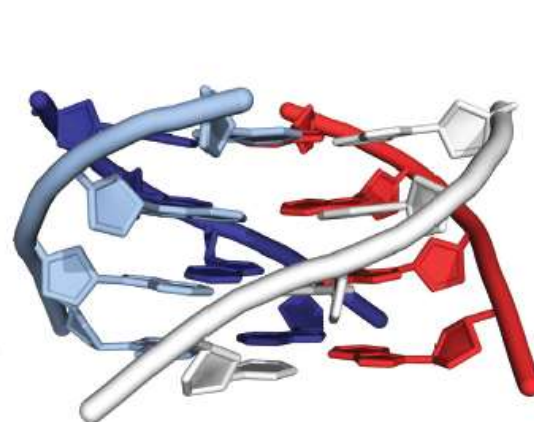
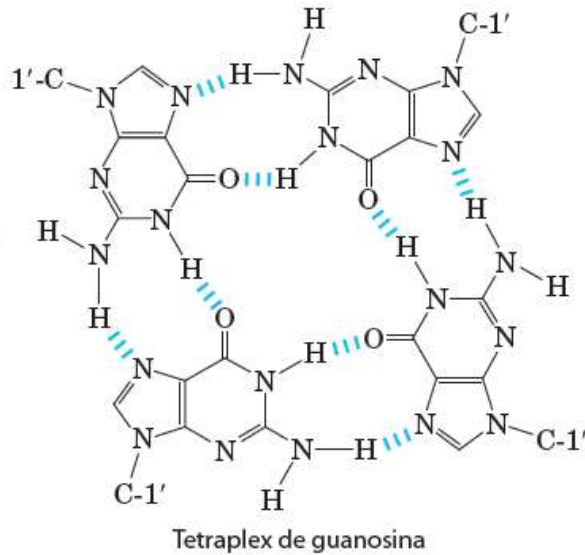
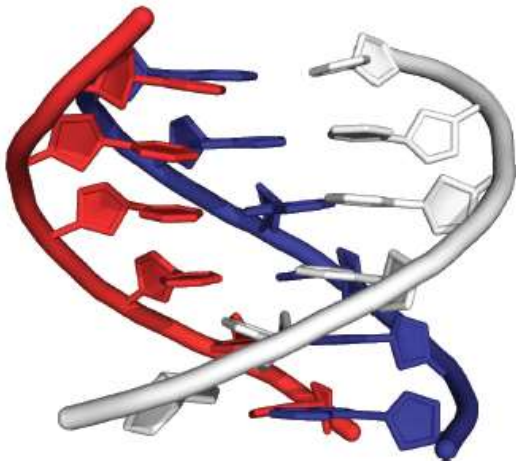
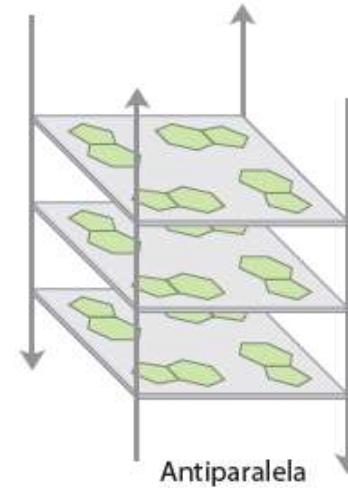
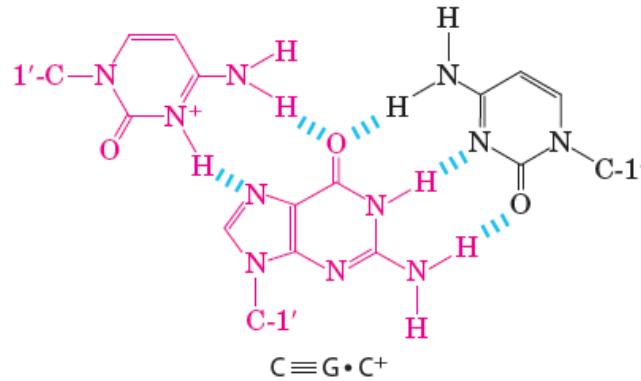
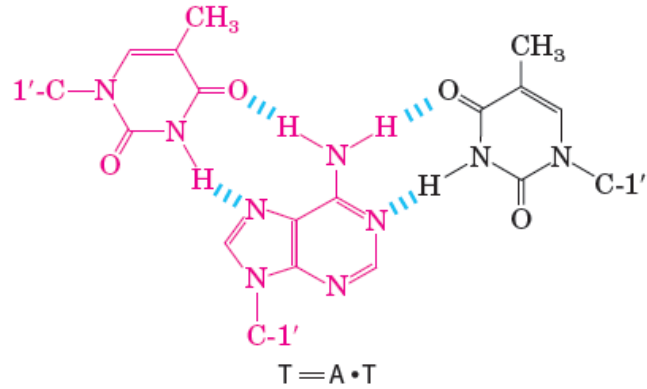


Cruciform
(b)

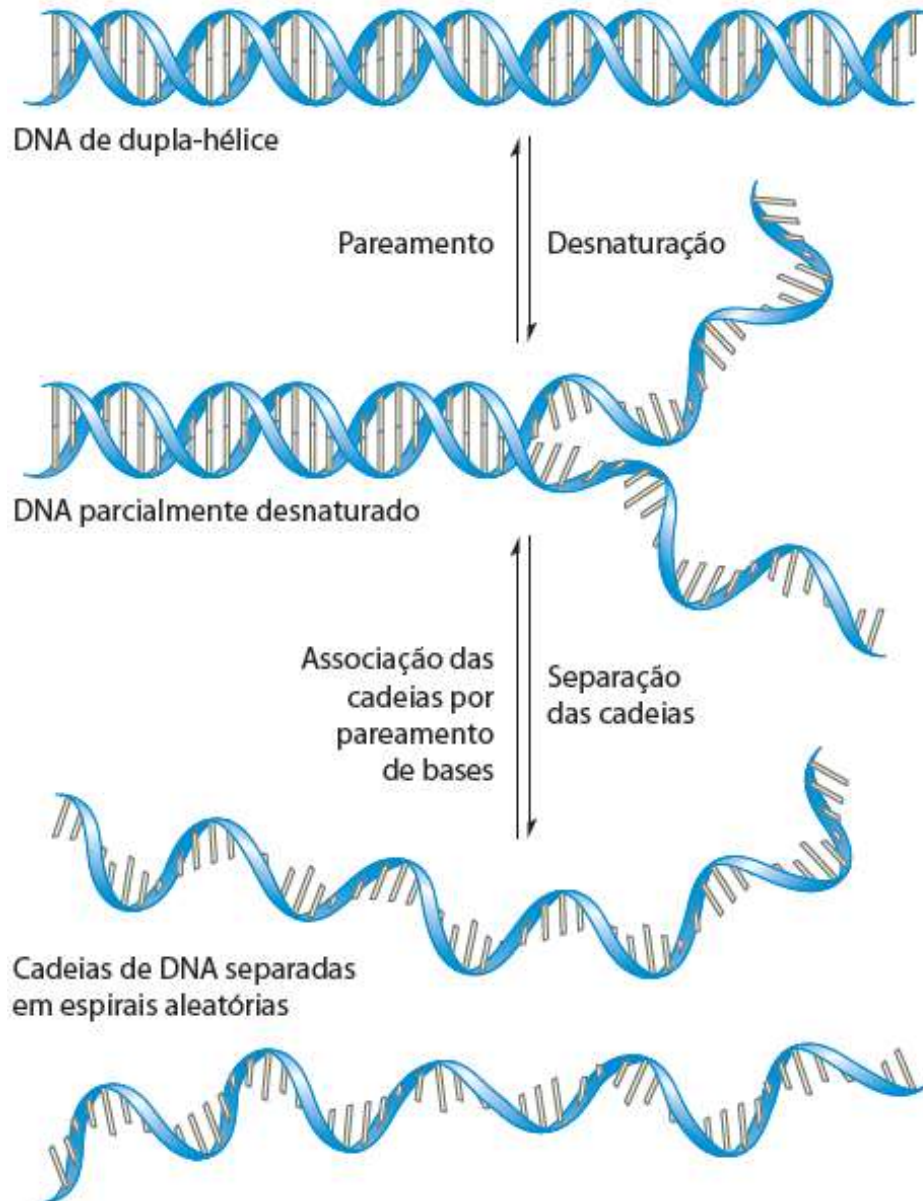
Variações estruturais do DNA

Pareamentos alternativos

→ Pareamento tipo não-Watson-Crick → Pareamento Hoogsteen



Desenovelamento de DNA



Envolve mudanças das propriedades físico-químicas da molécula do DNA e da solução

→ Viscosidade

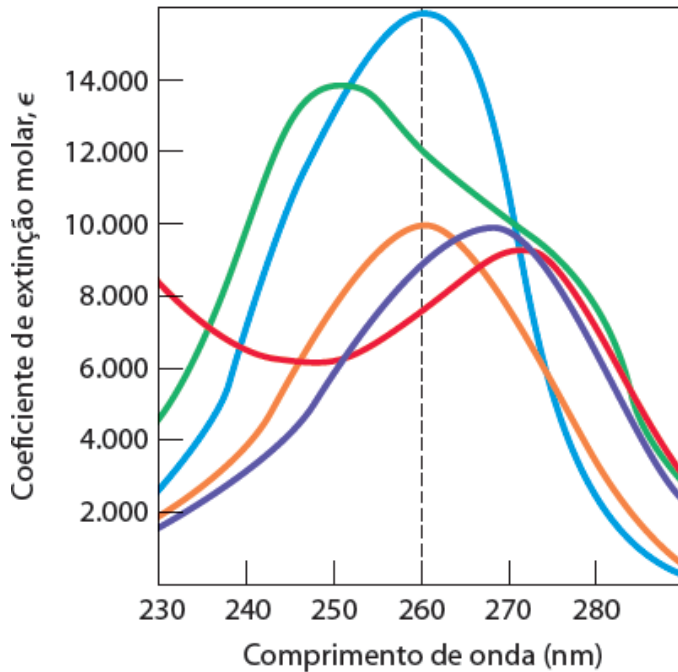
→ Absorção de Luz

→ Etc.

Desenovelamento de DNA

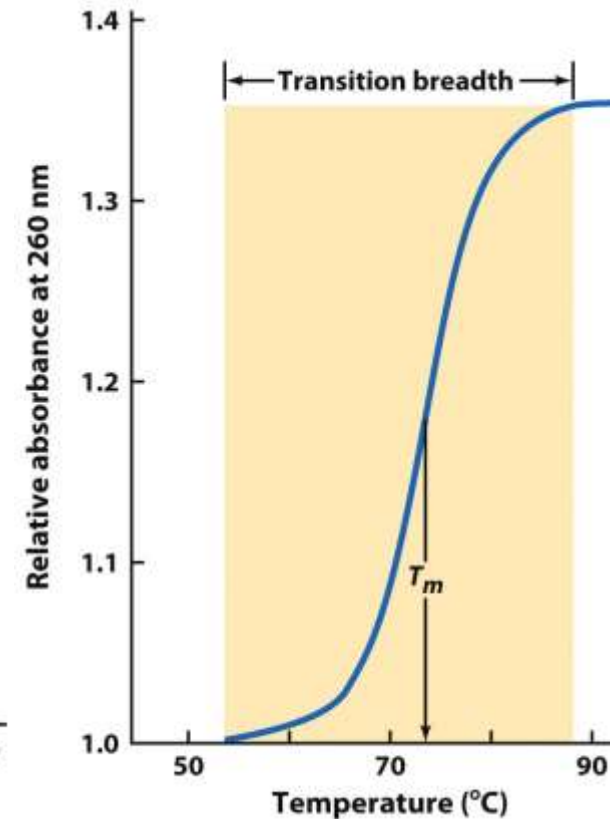
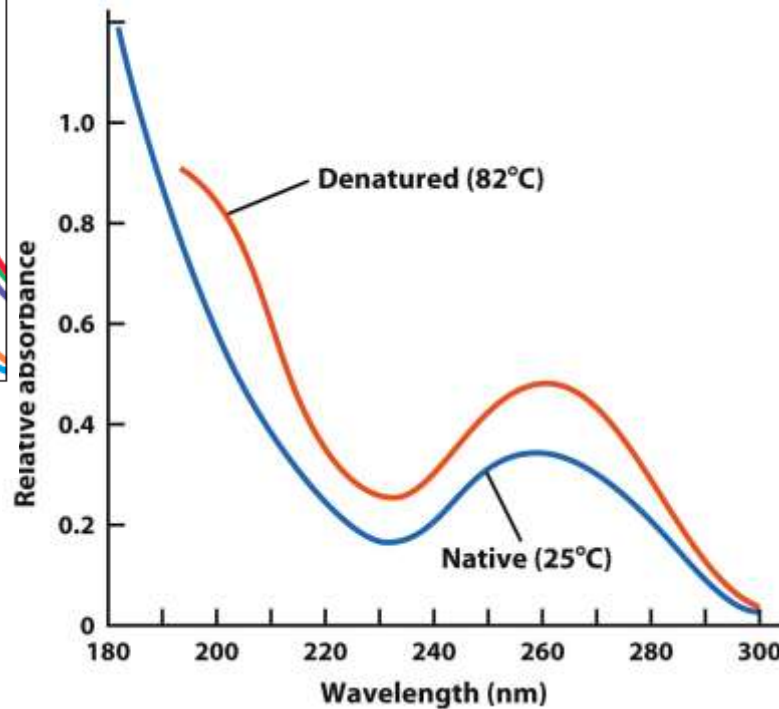
Efeito Hipercrômico

→ Elétrons livres no DNA desenovelado absorvem mais luz



Coeficiente de extinção molar em 260 nm, ϵ_{260} ($M^{-1}cm^{-1}$)

- AMP 15.400
- GMP 11.700
- UMP 9.900
- dTMP 9.200
- CMP 7.500

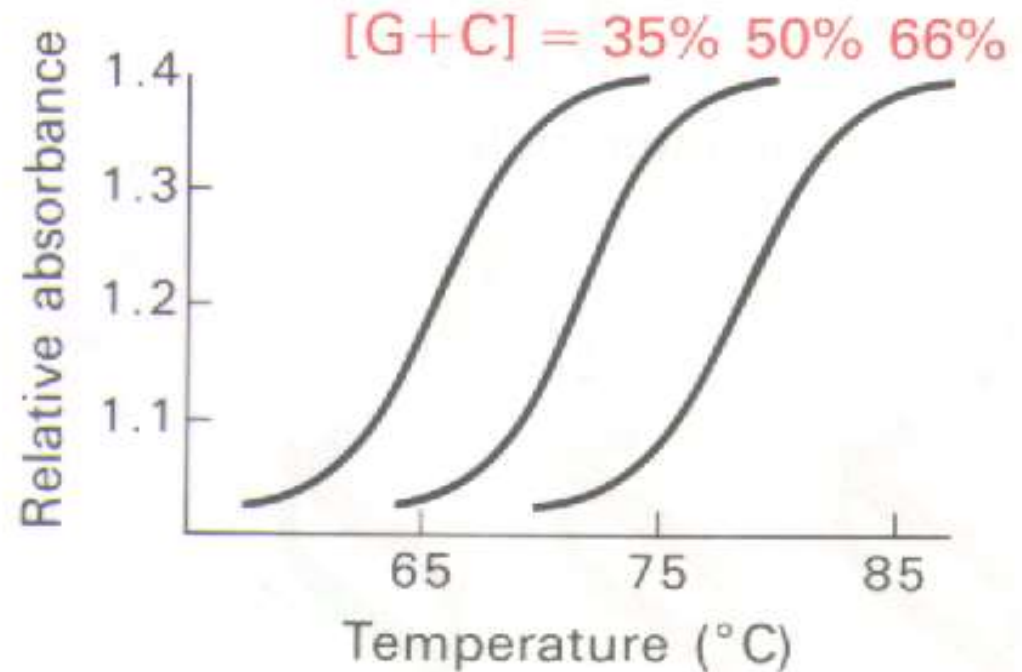
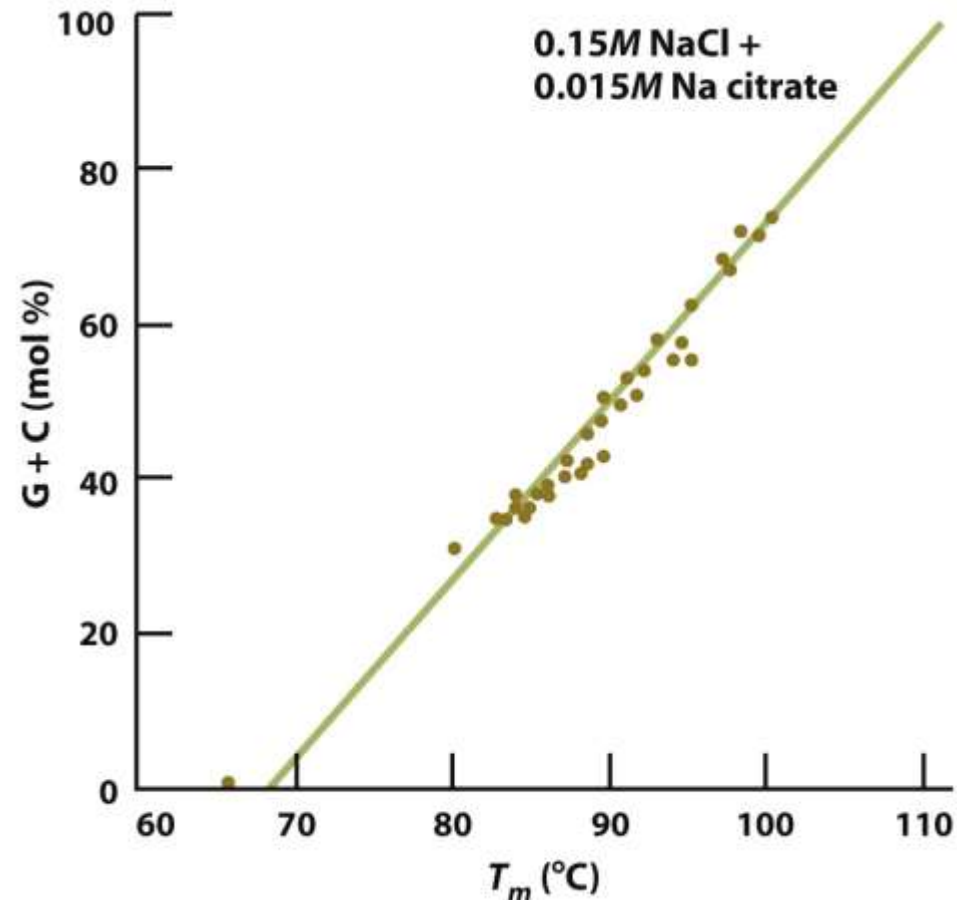


Desenvolvimento de DNA

Quanto maior o conteúdo de C + G → maior a T_m de desenvolvimento

→ Maior número em C + G

→ Empilhamento das bases + efetivo numa mesma fita de DNA



Ácidos Nucléicos: RNA

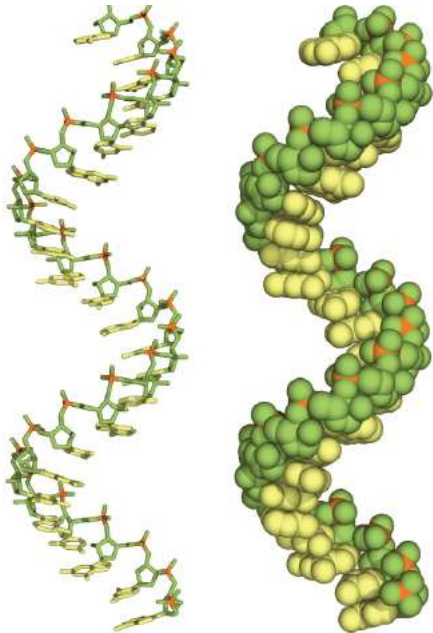
→ **Maior diversidade funcional no Fluxo da Informação Genética**

- | | |
|------------------------------------|---|
| - mRNA (RNA mensageiro): | Transmissão da informação do DNA para proteínas |
| - tRNA (RNA transportador): | Transporte de aminoácidos para síntese de proteínas |
| - rRNA (RNA ribossomal): | Síntese de proteínas |
| - snRNA (Pequenos RNAs nucleares): | Metabolismo de mRNA em eucariotos |
| - RNAi (RNA de interferência): | controle da expressão gênica em eucariotos |

→ **Estrutura de Polímeros de RNA**

- **Empilhamento de bases no RNA permite formar uma estrutura helicoidal a direita**

mRNA fita simples



Duplas hélices contendo RNA

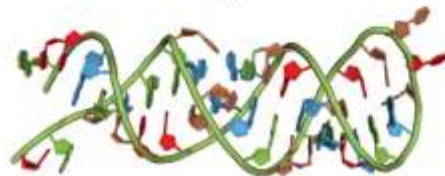
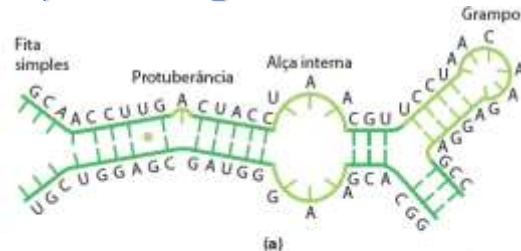
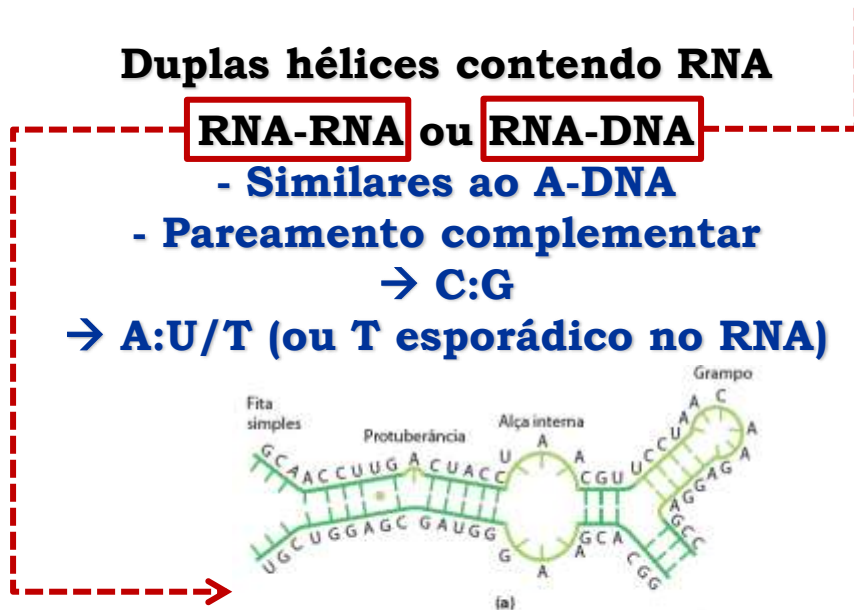
RNA-RNA ou **RNA-DNA**

- **Similares ao A-DNA**

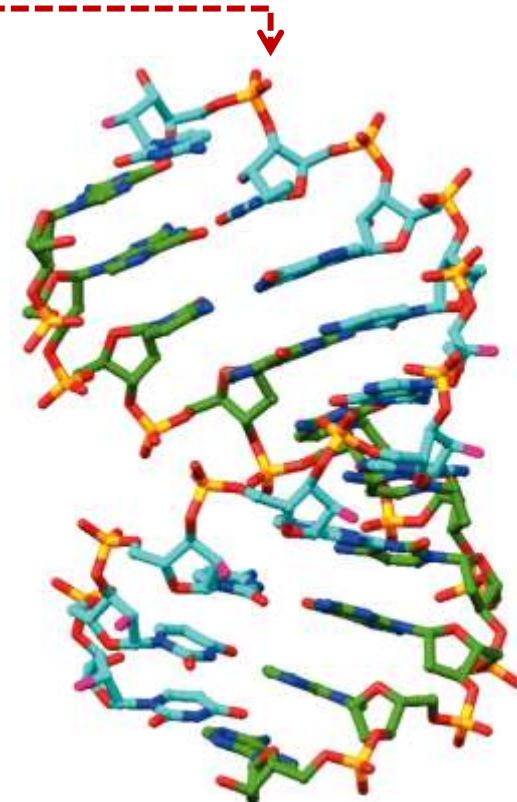
- **Pareamento complementar**

→ **C:G**

→ **A:U/T (ou T esporádico no RNA)**

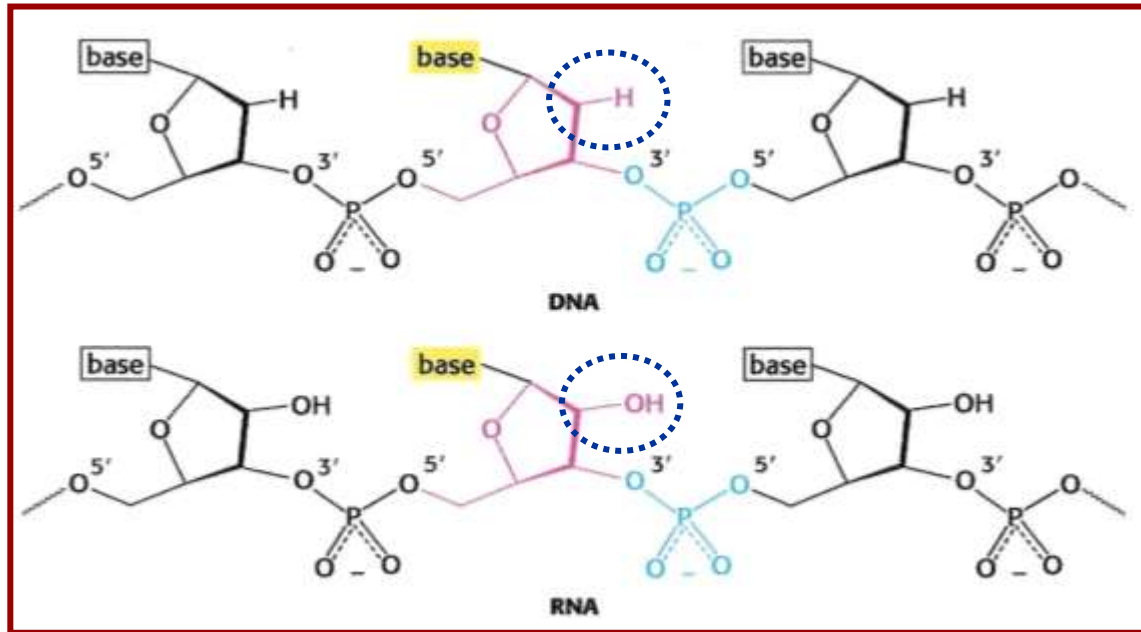


Dupla-hélice em forma de grampo



Ácidos Nucléicos: RNA

Estrutura dos Polímeros do RNA → o papel do 2' OH



Impedimento estérico da OH 2'

RNA não assume conformação em dupla hélice como o DNA faz no B-DNA

RNA em Z-DNA é observado em laboratório

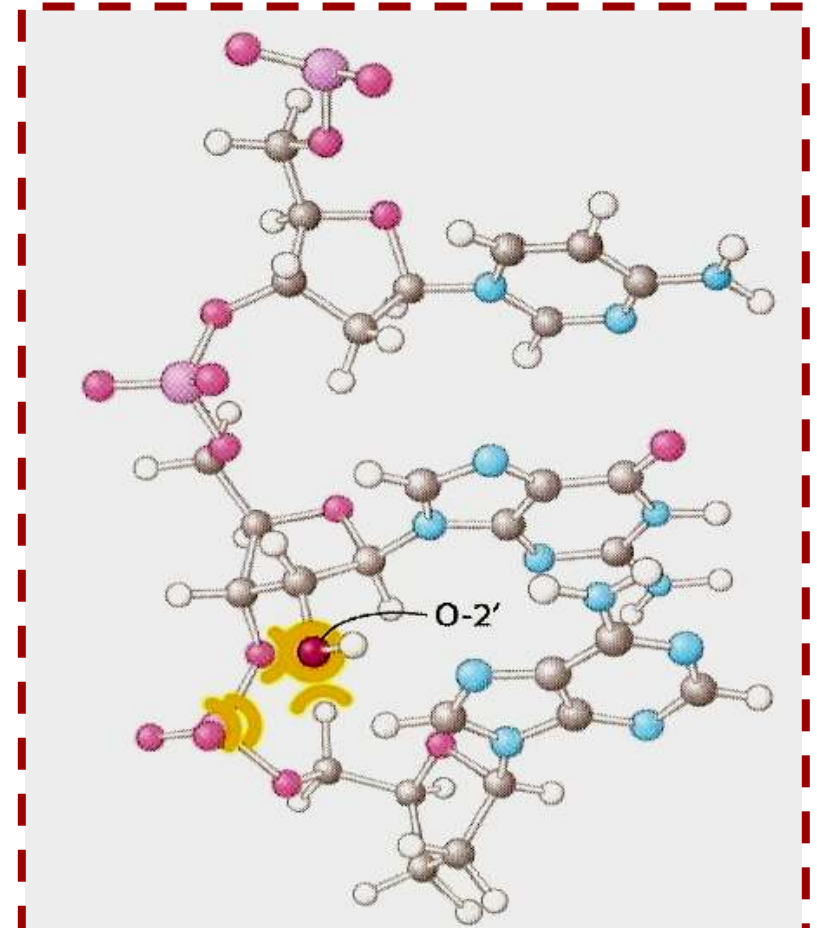


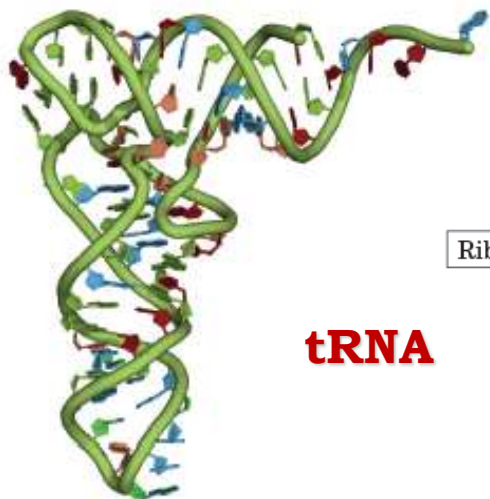
Fig. 27.6 Choque estérico. A introdução de uma hidroxila 2' na estrutura em forma B leva a vários choques estéricos com átomos vizinhos.

Ácidos Nucléicos: RNA

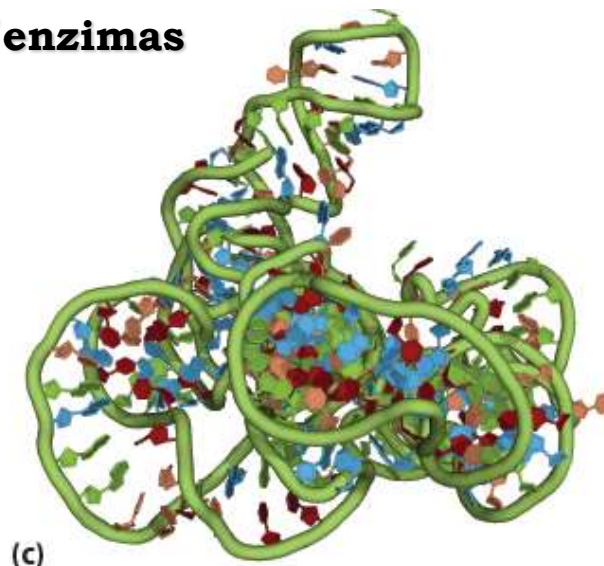
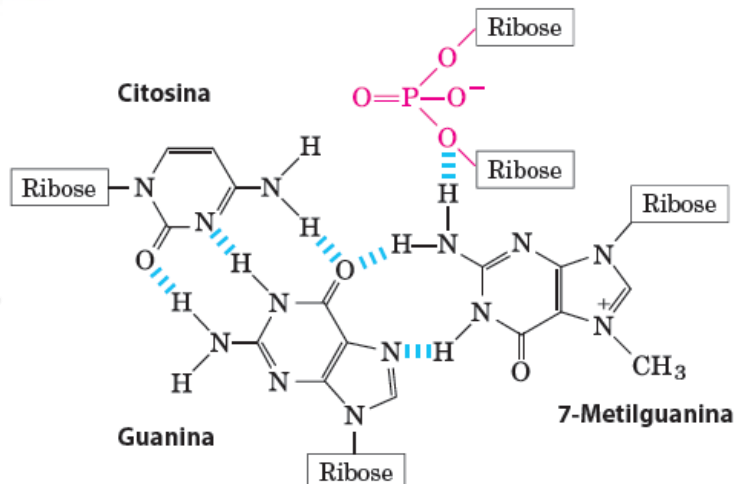
Estruturas complexas do RNA → Estruturas terciárias → estruturas 3D

Mesma base funcional que as proteínas/enzimas

- Interações adicionais diversas



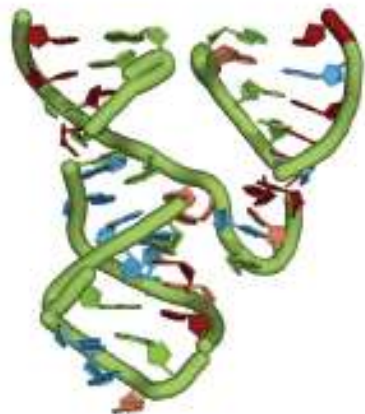
tRNA



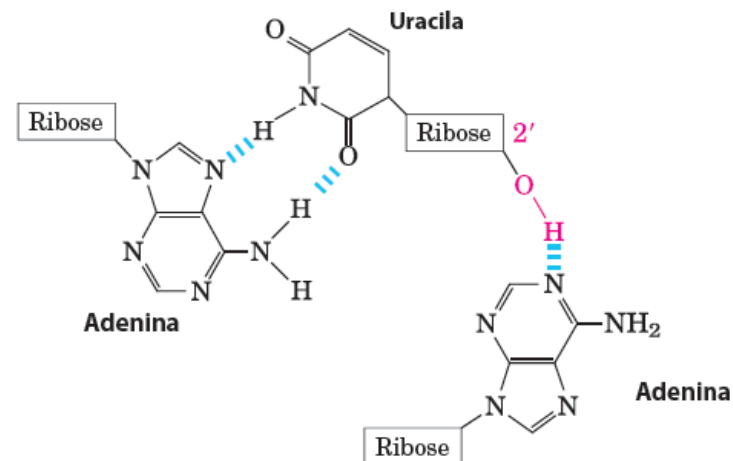
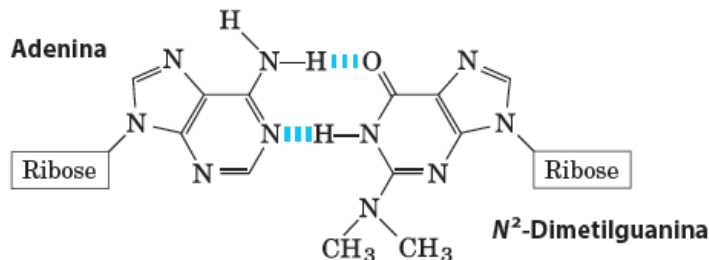
(c)

Ribozima

(**íntron autocatalítico**)



Ribozima cabeça de martelo

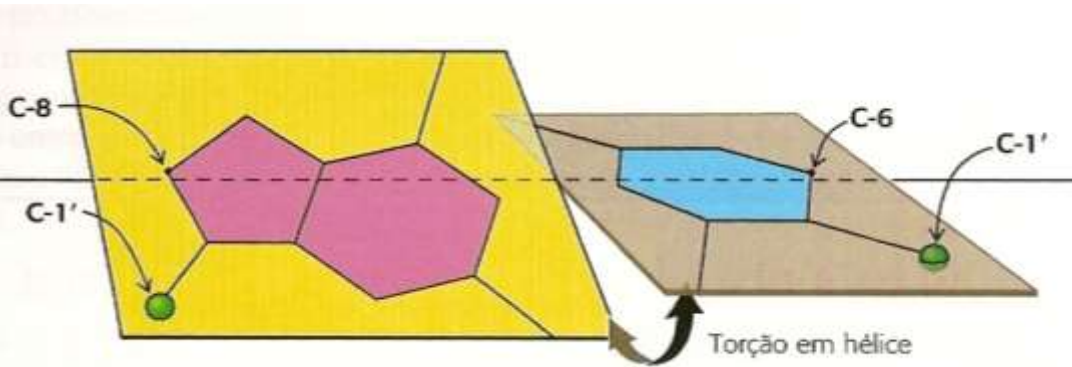


Estrutura do DNA

As variações estruturais

→ Variações de helicoidação de 28° a 42°

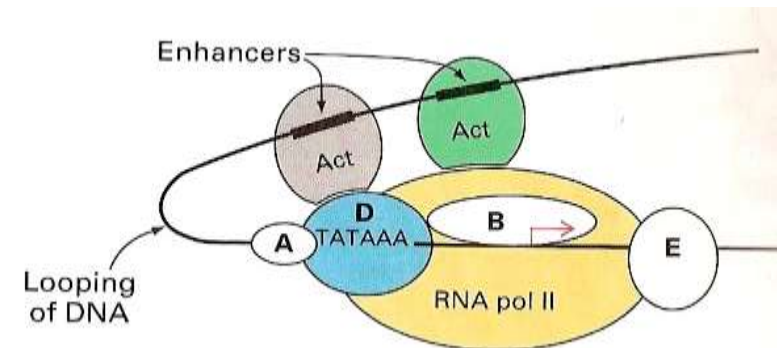
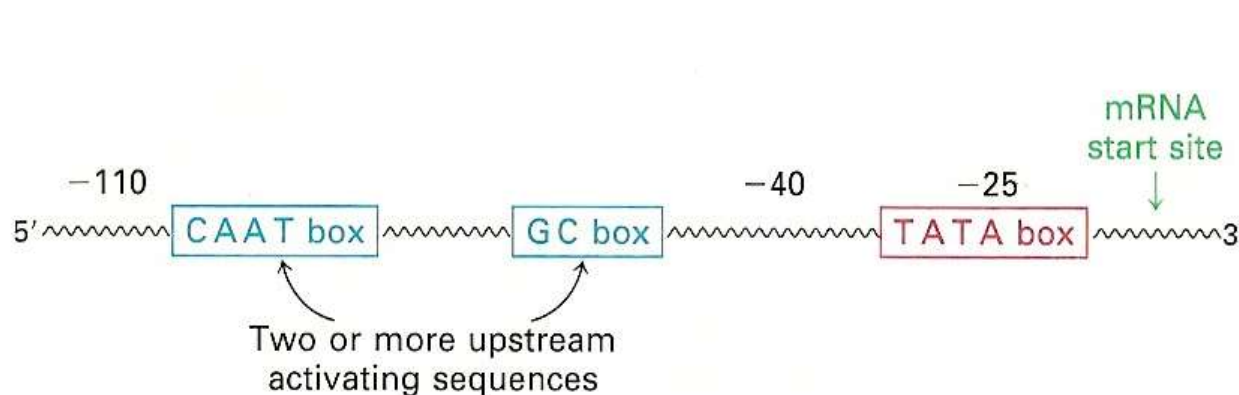
→ As bases pareadas não são co-planares → estão como pás de uma hélice.



- Chamado de *Torção em hélice*
- Favorece o empilhamento de bases

→ O DNA é flexível e dinâmico → permite interações com proteínas!

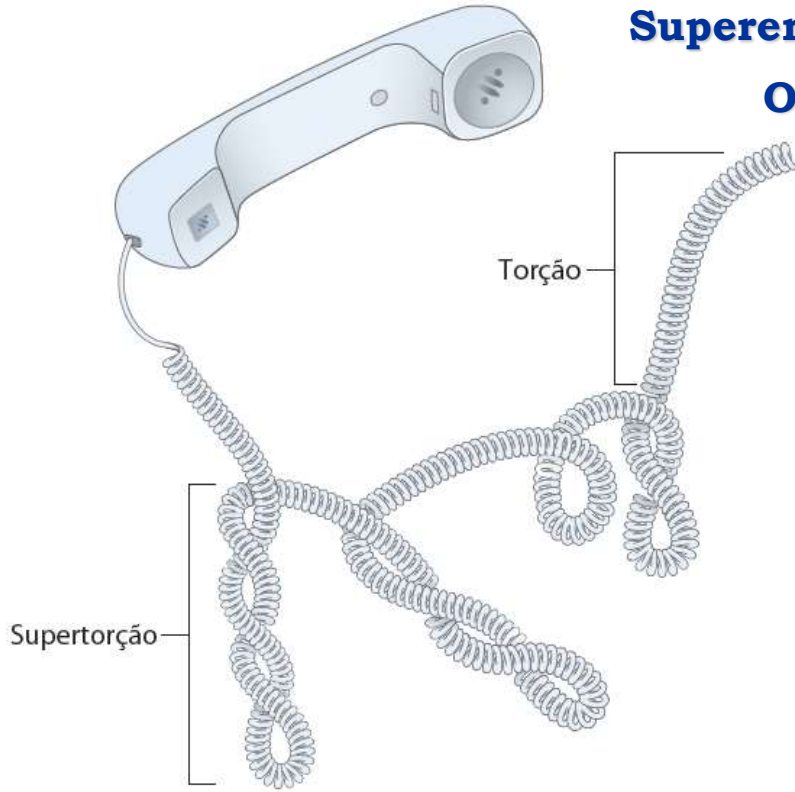
→ REGULAÇÃO!!!



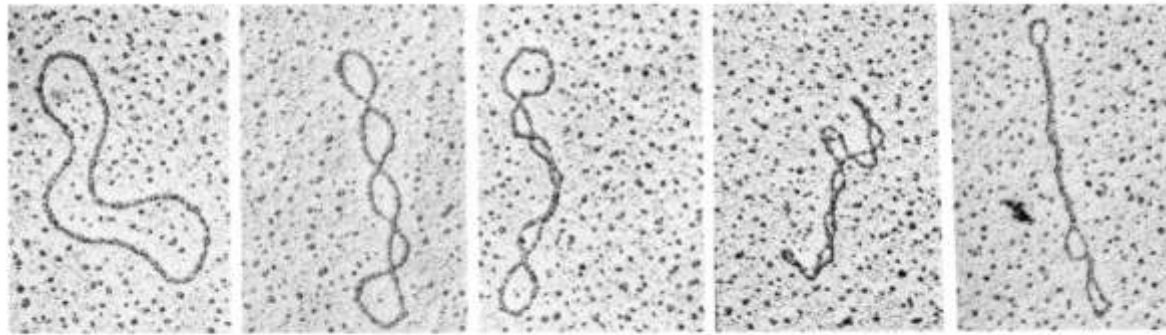
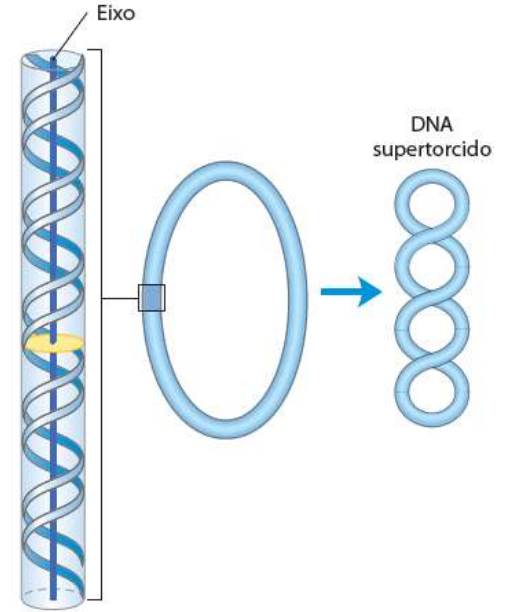
Estrutura Terciária

Superenrolamento da molécula

O DNA é flexível!!!!



Dupla-hélice de DNA (espiralada)

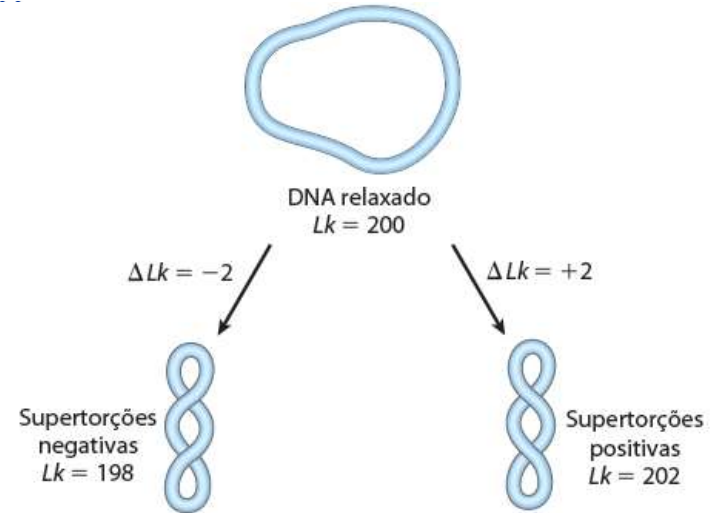
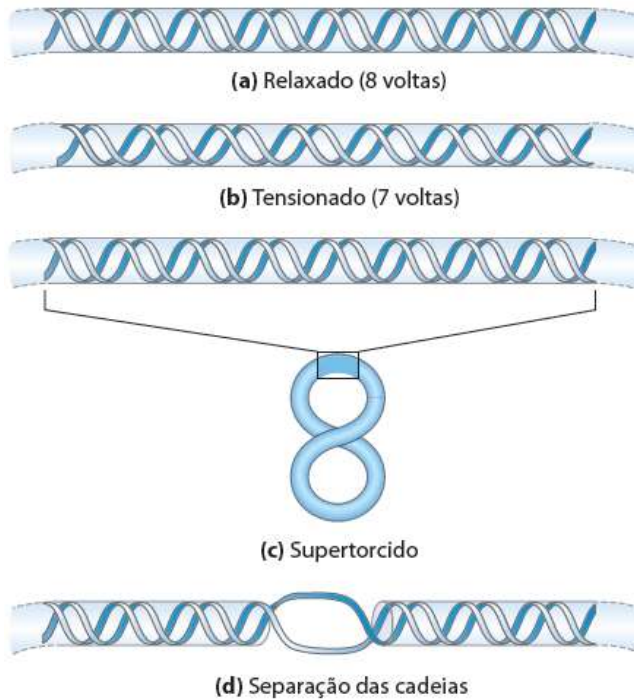


0.2 μm

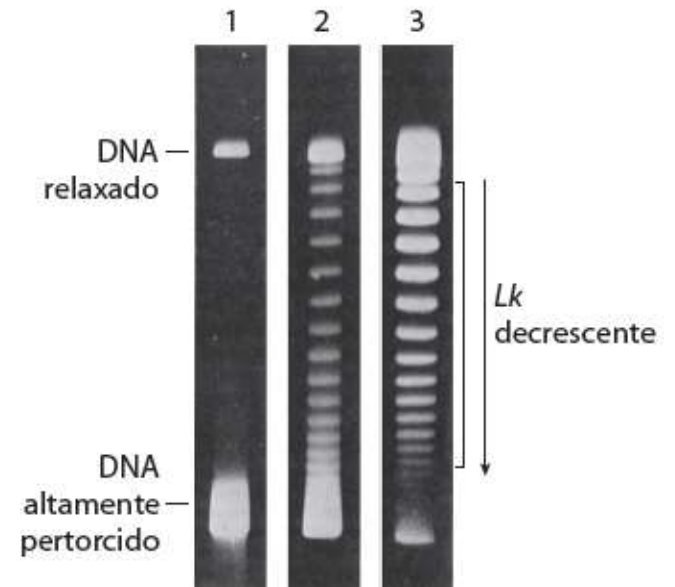
Estrutura Terciária

Superenrolamento do DNA circular muda seu padrão de migração eletroforético.

O DNA é flexível!!



Perfil de migração eletroforética é alterado devido a torções do DNA circular

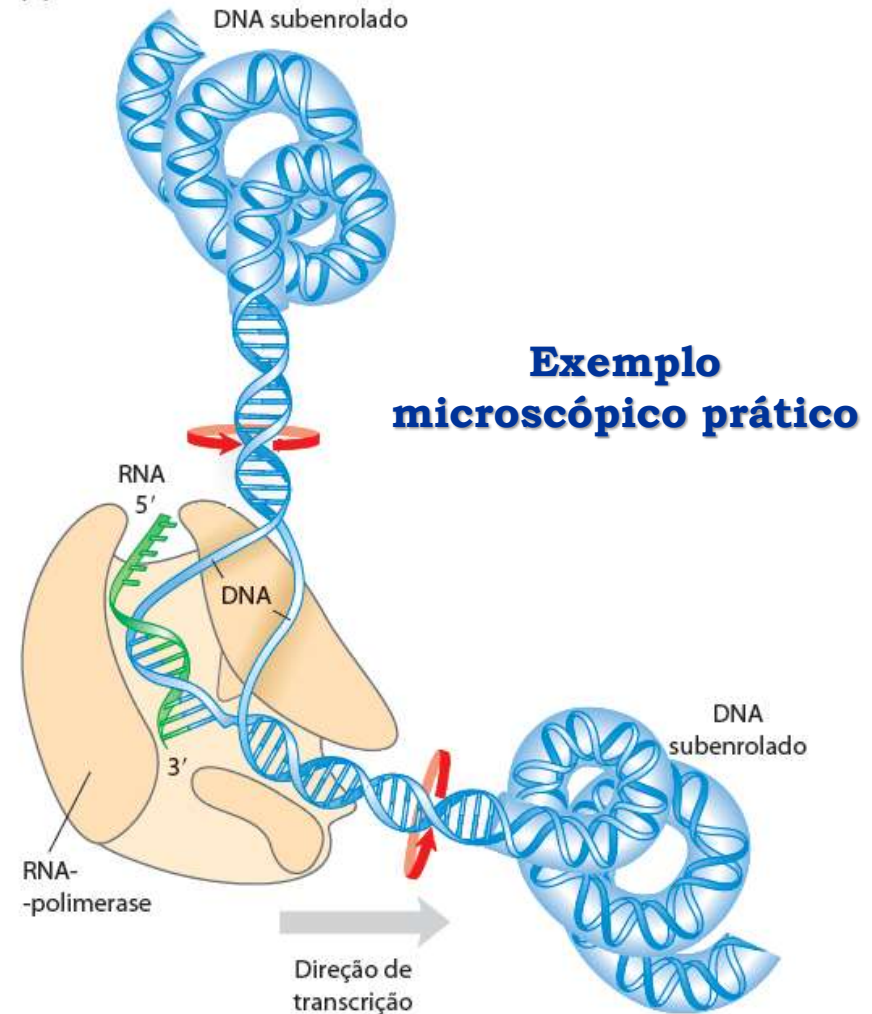
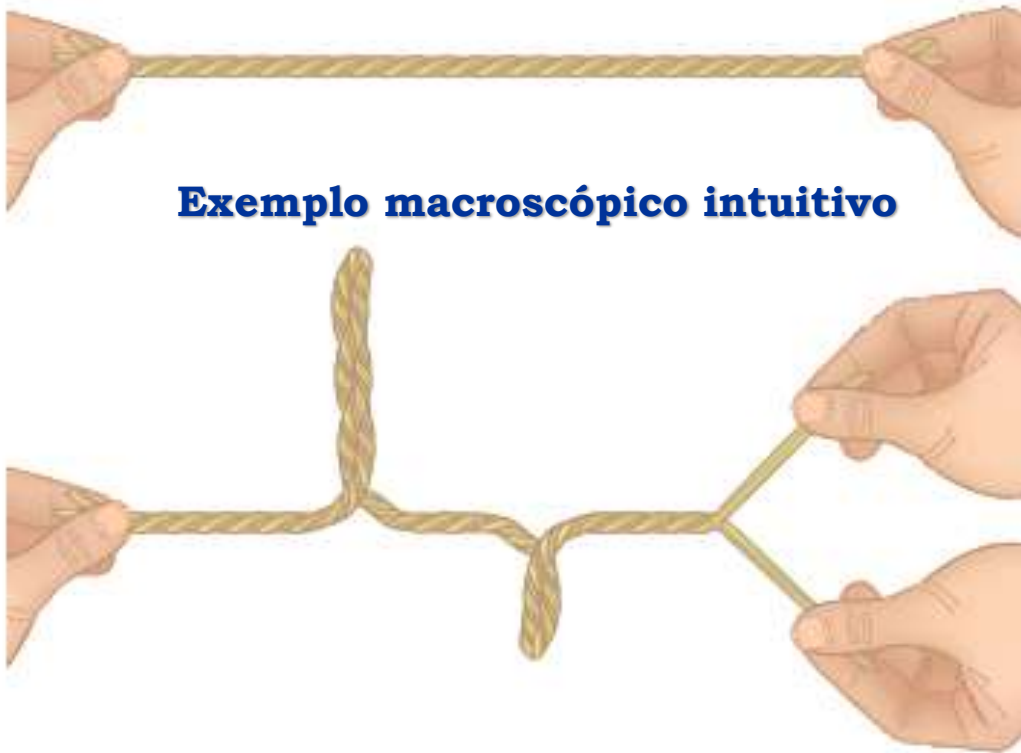


Estrutura Terciária

Superenrolamento da molécula → O DNA é flexível!!!!

Síntese é assistida por proteínas que quebram o superenrolamento do DNA

→ Topoisomases



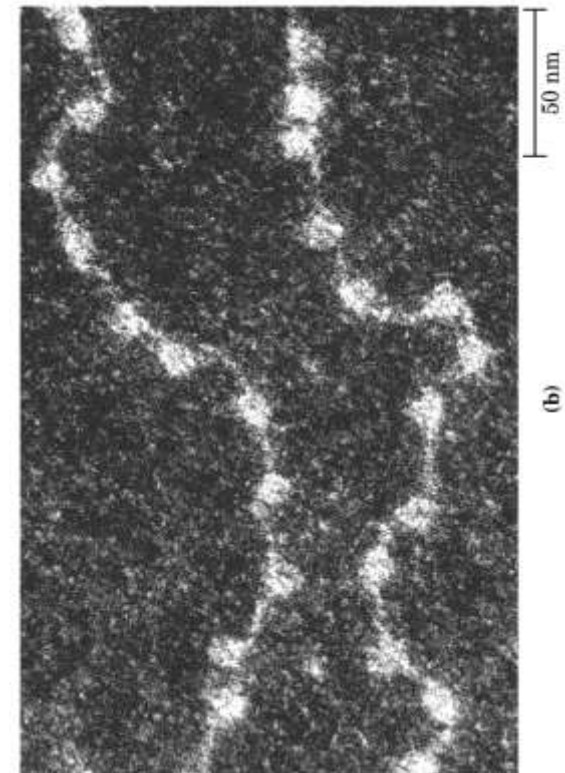
Estrutura Terciária

Superenrolamento da molécula → Conta com a participação de proteínas

→ Permite o empacotamento do DNA no núcleo celular de eucariotos

→ Importante para a interação com proteínas regulatórias

	DNA total (pb)	Número de cromossomos*	Número aproximado de genes
<i>Escherichia coli</i> K12 (bactéria)	4.639.675	1	4.435
<i>Saccharomyces cerevisiae</i> (levedura)	12.080.000	16 [†]	5.860
<i>Caenorhabditis elegans</i> (nematódeo)	90.269.800	12 [‡]	23.000
<i>Arabidopsis thaliana</i> (planta)	119.186.200	10	33.000
<i>Drosophila melanogaster</i> (mosca-da-fruta)	120.367.260	18	20.000
<i>Oryza sativa</i> (arroz)	480.000.000	24	57.000
<i>Mus musculus</i> (camundongo)	2.634.266.500	40	27.000
<i>Homo sapiens</i> (humano)	3.070.128.600	46	29.000



Estrutura Terciária

Histonas: proteínas +++ → Cromatina

Interação e neutralização da cadeia de ribose-Fosfato

TABELA 24-4 Tipos e propriedades das histonas comuns

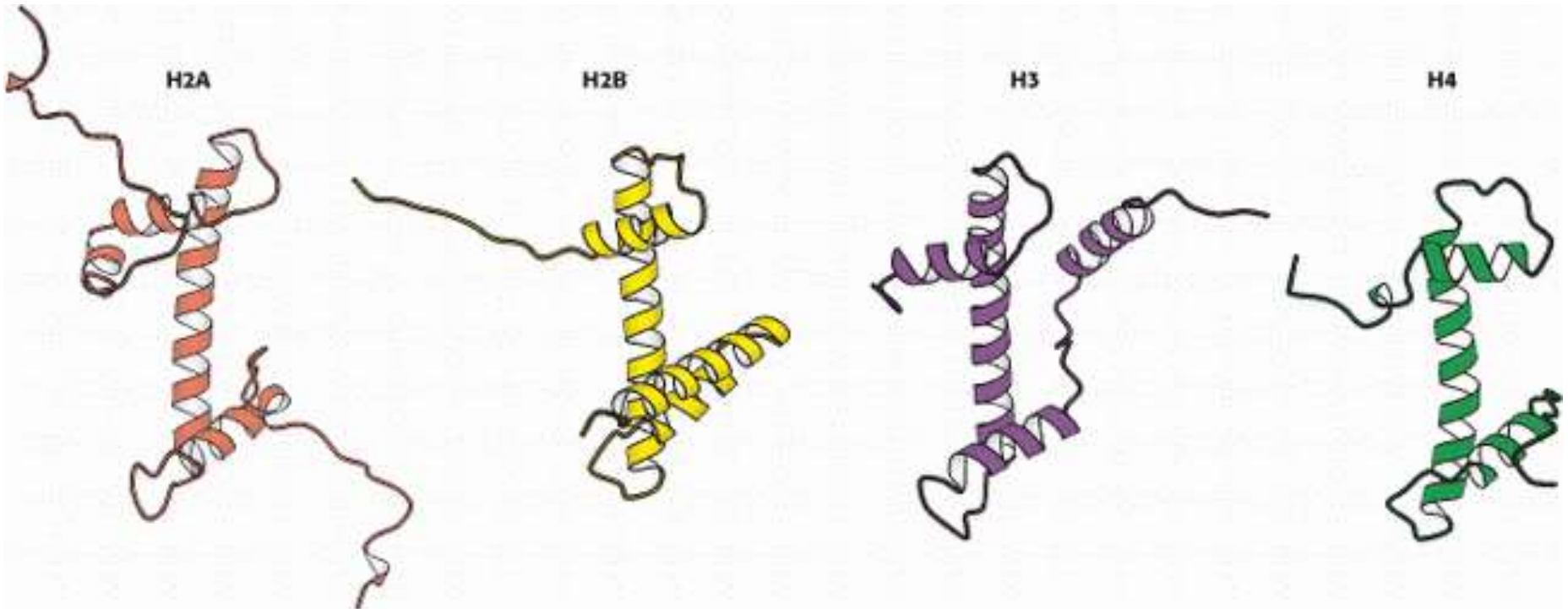
Histona	Peso molecular	Número de resíduos de aminoácidos	Conteúdo de aminoácidos básicos (% do total)	
			Lys	Arg
H1*	21.130	223	29,5	11,3
H2A*	13.960	129	10,9	19,3
H2B*	13.774	125	16,0	16,4
H3	15.273	135	19,6	13,3
H4	11.236	102	10,8	13,7

* O tamanho dessas histonas varia um pouco de espécie para espécie. Os valores se referem a histonas de bovino.

Estrutura Terciária

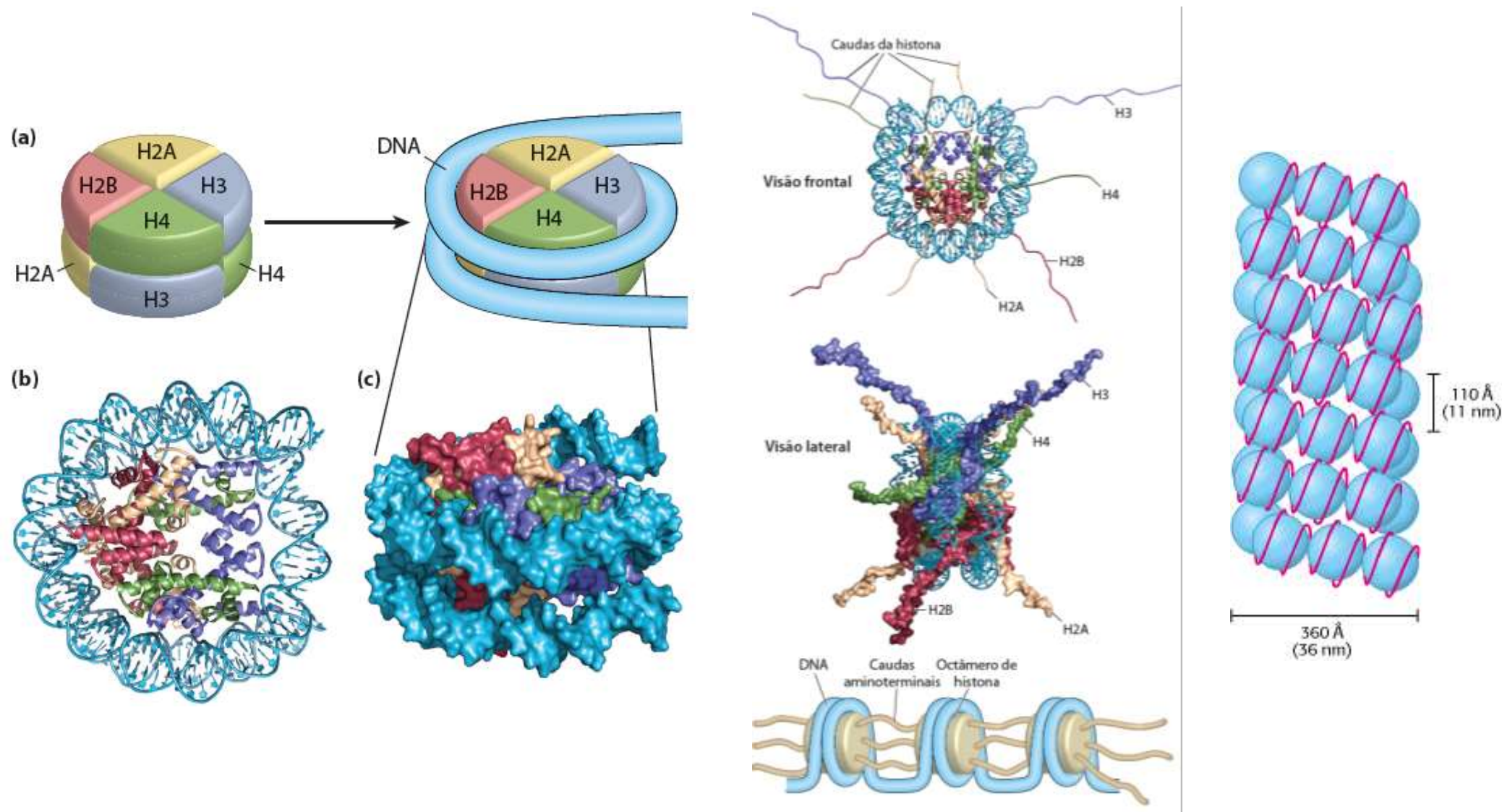
Histonas: proteínas +++ → Cromatina

Interação e neutralização da cadeia de ribose-Fosfato



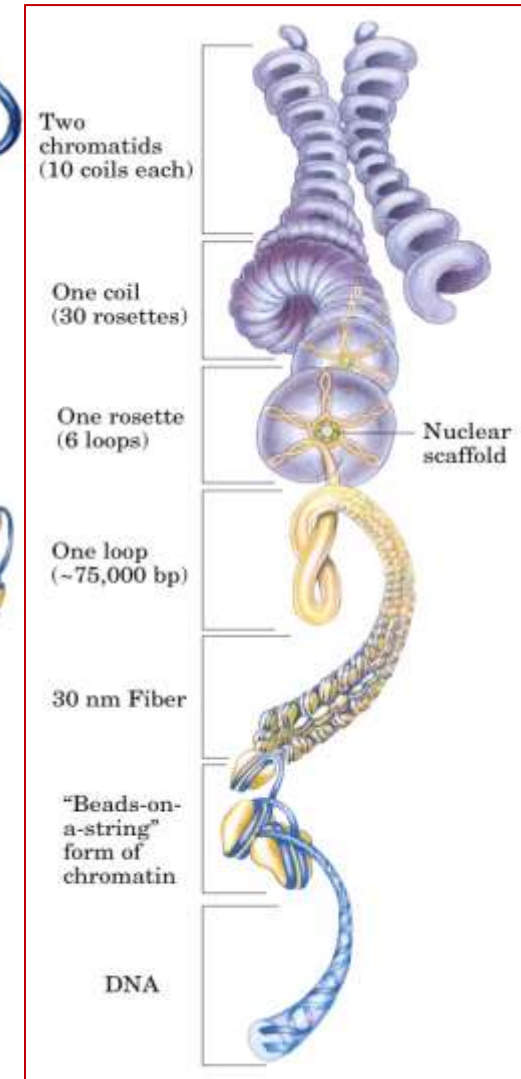
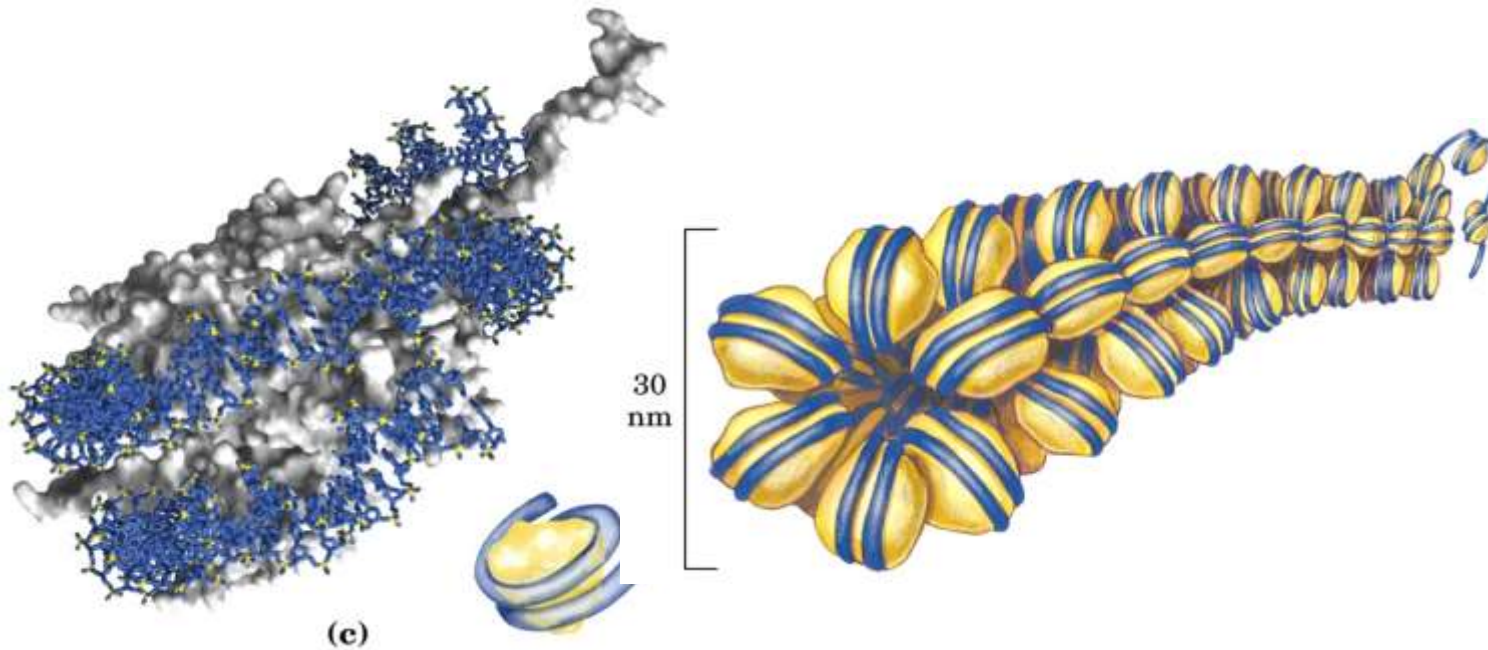
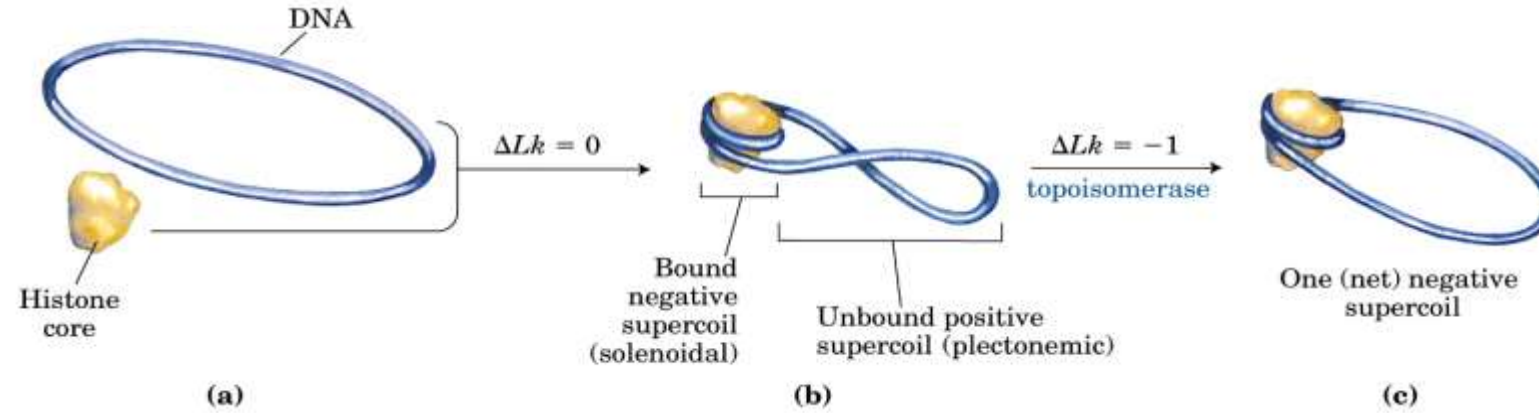
Estrutura Terciária

Superenrolamento da molécula → Conta com a participação de proteínas



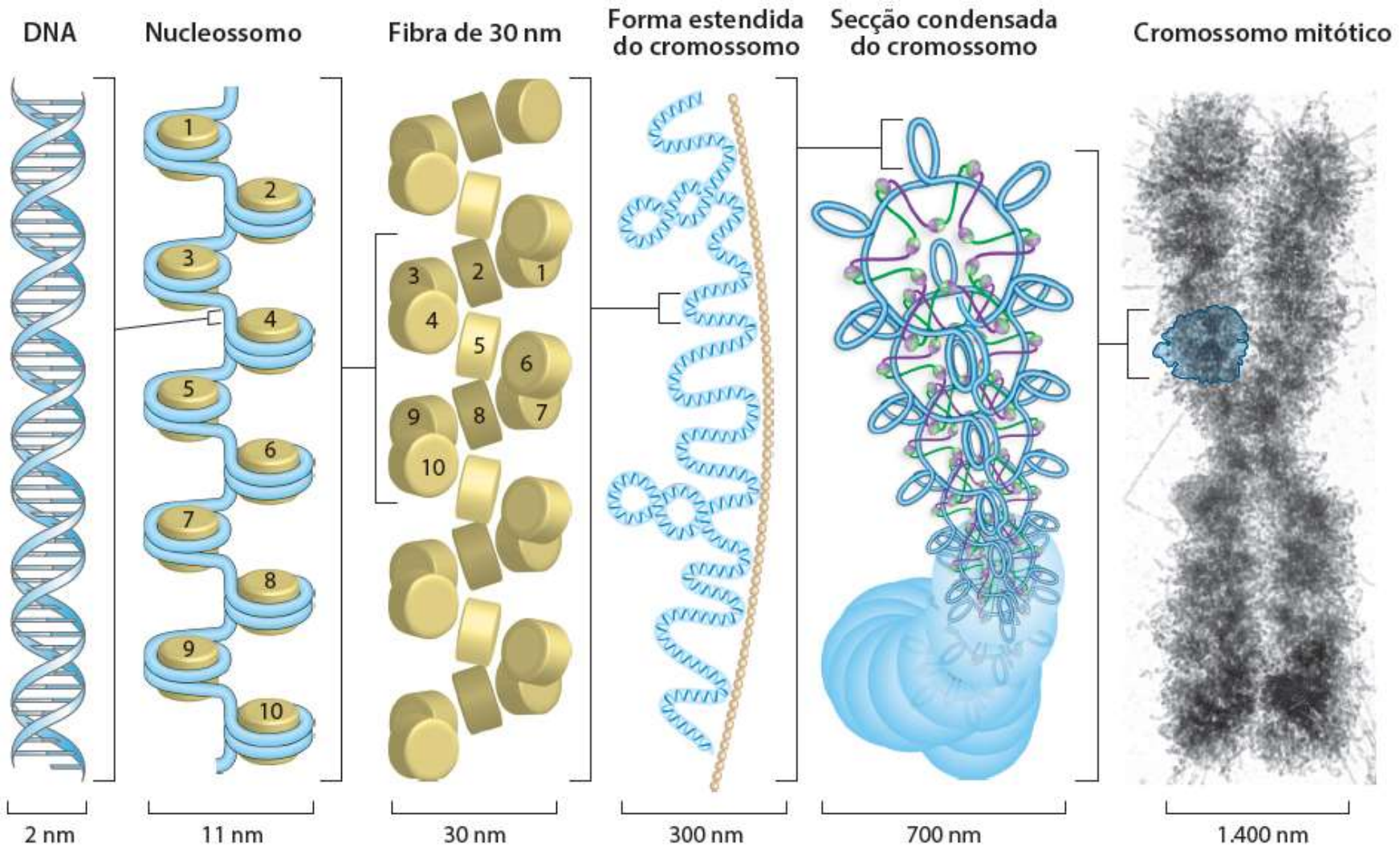
Estrutura Terciária

Superenrolamento da molécula → Conta com a participação de proteínas



Estrutura Terciária

Superenrolamento da molécula → Conta com a participação de proteínas



Estrutura Terciária

Superenrolamento da molécula → Conta com a participação de outras proteínas

