

INORGANIC POLYPHOSPHATE FUNCTIONS AT VARIOS STAGES OF CELL EVOLUTION

I. S. KULAEV

Inorganic polyphosphates functions could significantly change in the process of evolution. In pro-caryotes, metabolism of polyphosphates is closely related to bioenergetics. In lower eucaryotes, polyphosphates play a role of an osmotically inert reserve of inorganic phosphorus, while in the higher animals they apparently function as regulators of gene activity and are involved in some transport processes.

На примере полифосфатов показано, что в процессе эволюции функции компонентов клеток могли меняться. У бактерий полифосфаты играют важную роль в биоэнергетике. В обмене веществ низших эукариот главная функция полифосфатов – резервирование фосфата в осмотически инертной форме, а у высших животных полифосфаты участвуют в транспорте веществ через мембраны, а также в регуляции активности генома.

НЕОРГАНИЧЕСКИЕ ПОЛИФОСФАТЫ И ИХ РОЛЬ НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ КЛЕТОЧНОЙ ЭВОЛЮЦИИ

И. С. КУЛАЕВ

Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова

ВВЕДЕНИЕ

Одним из важнейших и основополагающих разделов современной биологии является биохимия. Эта наука рассматривает, с одной стороны, химические основы жизни, то есть химические соединения, из которых состоят живые клетки, и с другой — их превращения в обмене веществ. Большая часть соединений и их обмен достаточно хорошо изучены. Одна из актуальных задач современной биологии — изучение регуляции биохимических процессов у организмов, находящихся на разных этапах биологической эволюции. Существует несколько уровней такой регуляции. Сегодня можно говорить по крайней мере о пяти уровнях: метаболическом, структурном, генетическом, гормональном и нервном. Если гормональный уровень присущ только животным и растениям, а нервный исключительно животным, то первые три — метаболический, структурный и генетический — характерны для любого живого организма.

Особенно древним и основополагающим является метаболический уровень регуляции, то есть регуляции химических процессов, происходящих в организмах (обмена веществ, или, что то же самое, метаболизма), самими химическими веществами, участвующими в этих процессах (метаболитами). Метаболическая регуляция особенно характерна для клеток микроорганизмов, очень сильно зависящих от их условий существования. Она же существенна для микроорганизмов по причине их примитивной организации.

Одним из способов метаболической регуляции, характерным в первую очередь для клеток микроорганизмов, является резервирование в них большого количества запасных веществ разного состава. Действительно, клетки микроорганизмов, из-за своего небольшого размера необычайно зависящие от постоянно меняющихся условий существования, должны обладать резервами жизненно необходимых метаболитов. В любой момент, благоприятный для роста и развития микроорганизмов, эти резервы должны быстро использоваться, давая жизнь новым поколениям. Ученые давно обратили внимание на то, что в клетках микроорганизмов часто, особенно

в стационарную фазу развития, то есть после прекращения или ослабления роста и развития, накапливаются гранулы, состоящие из таких биополимеров, как гликоген (полимер глюкозы); поли- β -оксимасляная кислота (полимер недоокисленных продуктов окисления глюкозы); полифосфаты (полимер фосфорной кислоты, играющий важнейшую роль в биоэнергетике клетки). Гранулы, содержащие полифосфаты и называемые волютином, или метахроматином, были выявлены в клетках бактерий и дрожжей еще в прошлом веке. Примерно тогда же (1890 год) немецкий биохимик Л. Либерман обнаружил их у дрожжей. Однако изучение структуры, функций и биохимических превращений этих соединений началось только в конце 40-х и в начале 50-х годов нашего столетия [1].

Результаты этих и последующих исследований показали, что высокомолекулярные полифосфаты являются не только резервом фосфата, но обладают и другими функциями, причем они играют различную роль у организмов, находящихся на разных стадиях биологической эволюции.

СТРОЕНИЕ ВЫСОКОМОЛЕКУЛЯРНЫХ НЕОРГАНИЧЕСКИХ ПОЛИФОСФАТОВ

Высокомолекулярные неорганические полифосфаты (ПолиФ) представляют собой линейные полимеры ортофосфорной кислоты (рис. 1), в кото-

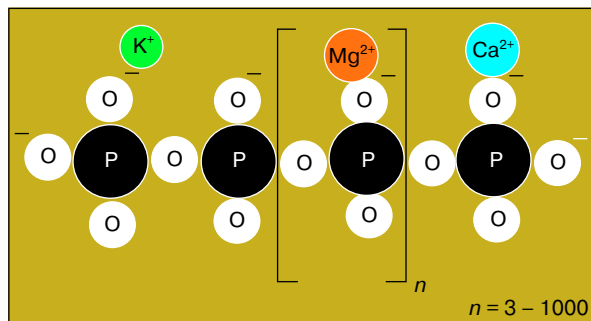


Рис. 1. Строение высокомолекулярных полифосфатов.

рых фосфорные остатки связаны между собой фосфоангидридными связями, подобными тем, которые связывают терминальные фосфатные остатки в молекуле аденозинтрифосфата (АТФ). Подобно АТФ (рис. 2), высокомолекулярные полифосфаты являются богатыми энергией (макроэргическими) соединениями. Эти соединения, благодаря присутствию в их молекуле атомов фосфора, связанных между собой ангидридными связями, способны к делокализации энергии и выделению большого ее количества при гидролизе этих связей [2]. Количество фосфатных остатков в молекулах полифосфатов, присутствующих в живых клетках, может изме-

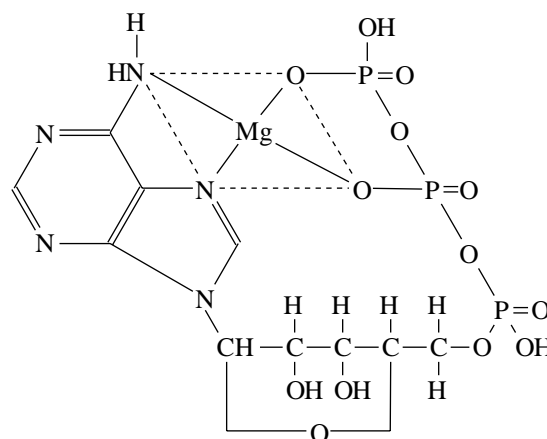


Рис. 2. Строение АТФ.

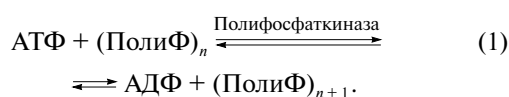
няться от 3 до 1000. Эти соединения являются для живых клеток не только резервом фосфора, но и энергии. Кроме того, так как в живых существах полифосфаты присутствуют в виде солей тех или иных ионов металлов (Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ и т.д.), их можно рассматривать и как резервы этих ионов и в этой связи можно предположить, что они могут в природе быть прекрасными ионообменниками, регулируя уровень тех или иных катионов в клетках.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВЫСОКОМОЛЕКУЛЯРНЫХ НЕОРГАНИЧЕСКИХ ПОЛИФОСФАТОВ В ЖИВЫХ ОРГАНИЗМАХ

Высокомолекулярные полифосфаты имеются практически у всех групп организмов [1]. В наибольшем количестве они накапливаются в клетках микроорганизмов, в частности в некоторых бактериях, например у ацинетобактера, составляя при определенных условиях выращивания около 36% от сухого вещества этих бактерий. У низших эукариот, в частности у грибов и дрожжей, также накапливается большое количество этих биополимеров. Так, например, у дрожжей-сахаромицетов после предварительного их голодания по фосфату, создаваемого переносом на среду без фосфатов (богатую азот- и углеродсодержащими соединениями) и последующего перемещения на среду, содержащую избыток фосфата, можно наблюдать аккумуляцию большого количества полифосфатов (иногда до 20% от их сухого вещества). У высших растений, и особенно у высших животных, высокомолекулярные полифосфаты хотя и присутствуют, но только в очень малом количестве, составляющем десятые, а часто даже сотые доли процента от сухого вещества их клеток.

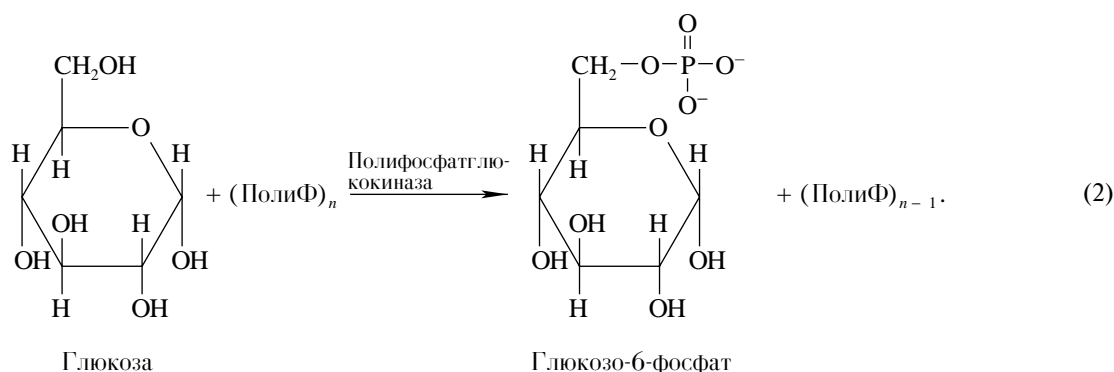
ВЫСОКОМОЛЕКУЛЯРНЫЕ ПОЛИФОСФАТЫ В ОБМЕНЕ ВЕЩЕСТВ И ЕГО РЕГУЛЯЦИИ У БАКТЕРИЙ

С момента открытия у бактерий гранул волутина, состоящих в основном из осмотически инертных высокомолекулярных полифосфатов кальция, магния и калия, эти биополимеры стали рассматривать в первую очередь как резервы фосфата, столь необходимого для построения нуклеиновых кислот и нормального течения биоэнергетических процессов. Это предположение было несколько конкретизировано после открытия в 1956 году американцем Артуром Корнбергом фермента, катализирующего следующую реакцию:



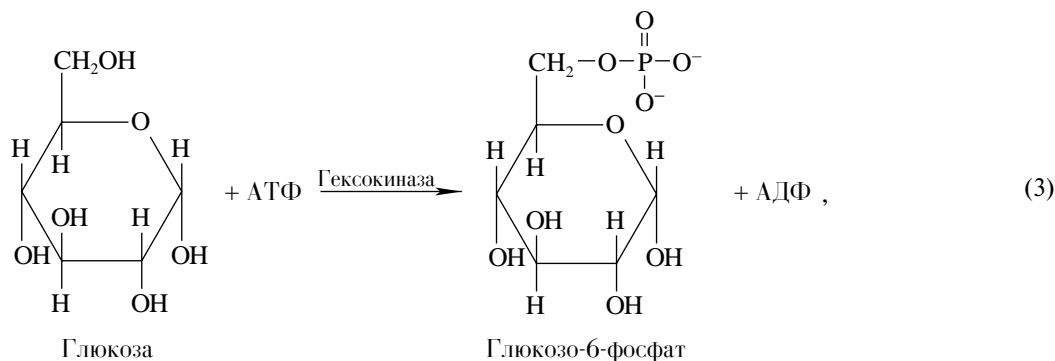
Этот фермент был назван полифосфаткиназой. Как видно из представленной схемы реакции, этот биокатализатор осуществляет реакцию удлинения полифосфатов за счет остатка фосфорной кислоты, отщепляемого от АТФ — универсального акцептора

и донатора энергии, — и обратную реакцию синтеза АТФ из АДФ и высокополимерных полифосфатов. После открытия этого фермента, да еще сделанного знаменитым биохимиком, лауреатом Нобелевской премии, большинство исследователей заключили, что высокомолекулярные полифосфаты аналогичны по функциям так называемым “фосфогенам” животных — креатинфосфату и аргининфосфату. Фосфогены — это соединения, в виде которых в клетках как бы “складируются” богатые энергией фосфатные остатки АТФ и которые в то же время в любой нужный момент могут использоваться для синтеза этого важнейшего макроэнергетического соединения. Таким образом, было постулировано, что высокомолекулярные полифосфаты у бактерий являются резервом фосфата и энергии, участвующих в первую очередь в регуляции уровня АТФ у этих микроорганизмов. Однако в том же 1956 году польский биохимик Марьян Шимона открыл у микобактерий другой фермент — полифосфатглюкокиназу, который катализирует реакцию фосфорилирования глюкозы за счет высокомолекулярных полифосфатов по следующей реакции:



Эта реакция была аналогична хорошо ранее известной реакции первичного фосфорилирования

(активирования) молекулы глюкозы с помощью АТФ:

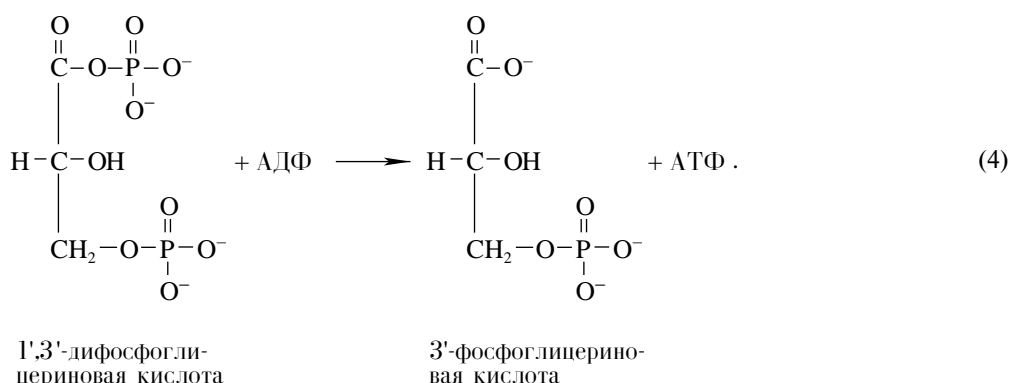


происходящей с помощью фермента, называемого обычно гексокиназой. В клетке любого современ-

ного организма процессы использования глюкозы в обмене веществ начинаются именно этой реакцией.

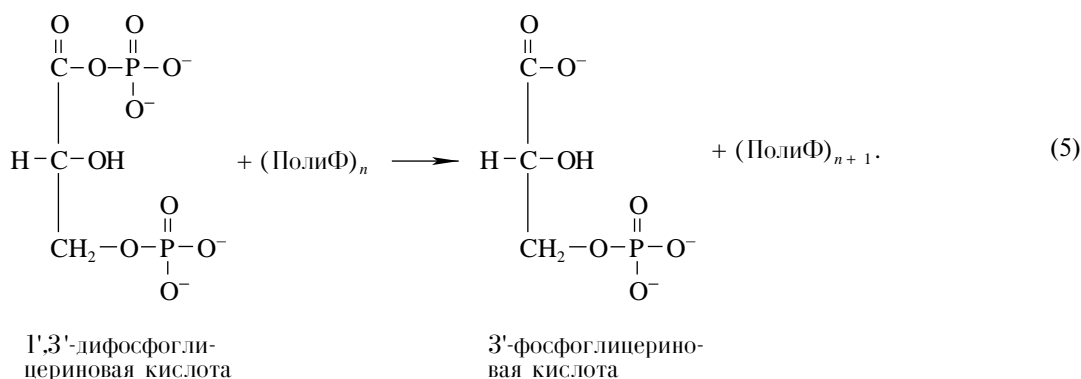
В работах нашей лаборатории совместно с лабораторией М. Шимона было установлено, что реакция использования высокомолекулярных полифосфатов вместо АТФ для фосфорилирования глюкозы присутствует и активно функционирует только у небольшого количества эволюционно древних бактерий (пропионовые бактерии, микрококки, тетракокки, микобактерии и некоторые другие), принадлежащих только к одной небольшой веточке эволюционного древа. А у более современных групп бактерий и других организмов вместо высокополимерных полифосфатов используется только АТФ.

Таким образом, М. Шимона выявил как бы “ископаемую” реакцию, которая, по-видимому, была присуща древним формам жизни. Затем в процессе эволюции она была заменена почти у всех организмов реакцией, использующей АТФ для фосфорилирования глюкозы. Другая “ископаемая” реакция была обнаружена в нашей лаборатории у эволюционно очень древних пропионовых бактерий. Она была полностью аналогична реакции образования АТФ на первых этапах окисления и распада глюкозы, которую можно представить таким образом:



Выявленный нами у пропионовых бактерий фермент катализировал образование не АТФ (реакция (4)) за счет 1,3-дифосфоглицериновой кислоты (богатого

энергией соединения, образующегося на первых этапах окисления глюкозы), а высокомолекулярных полифосфатов (ПолиФ) в следующей реакции:



Эта реакция у эволюционно более молодых прокариот нами не была обнаружена.

энергопотребляющих процессов у протобионтов показана на рис. 3.

На основании выявления двух указанных “ископаемых” реакций, позже, по-видимому, исчезнувших в процессе биологической эволюции, мы предположили [3], что у первичных живых существ (протобионтов) на заре возникновения жизни на Земле примерно 3,5 – 3 миллиарда лет назад биоэнергетическую функцию АТФ на первом этапе окисления глюкозы (в процессе так называемого гликолиза) выполняли высокомолекулярные полифосфаты. Предположительная схема участия полифосфатов (ПолиФ) в сопряжении энергодающих и

Однако у большинства современных бактерий такое сопряжение осуществляется с помощью более специфически построенной АТФ, имеющей не такую “громоздкую” структуру, как высокомолекулярные полифосфаты. Однако, как мы уже говорили, у бактерий полифосфаты все же широко используются в биоэнергетических процессах. В первую очередь они регулируют и поддерживают на нужном уровне концентрацию АТФ в клетках. Для этой цели не всегда используется только полифосфаткиназа (реакция (1)). Например, у

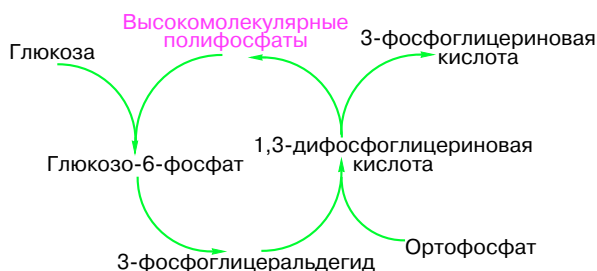


Рис. 3. Предположительная схема участия высокомолекулярных полифосфатов в сопряжении энергодающих и энергопотребляющих реакций при утилизации глюкозы у протобионтов.

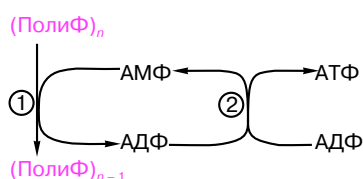
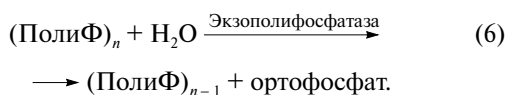


Рис. 4. Образование АТФ из высокомолекулярных полифосфатов у бактерий ацинетобактер. В этом процессе участвуют два фермента: 1 – по лифосфат: аденозинмонофосфат (АМФ) фосфотрансфераза и 2 – аденилаткиназа.

ацинетобактера выявлено две реакции, ведущие к образованию АТФ из высокомолекулярных полифосфатов (рис. 4). Кроме участия в регуляции биоэнергетических процессов, высокомолекулярные полифосфаты у бактерий играют важную роль в резервировании фосфата и в регуляции его уровня в клетке. Бактериальной клетке, зачастую растущей в среде обитания в условиях дефицита фосфата, очень важно иметь некий запас фосфата в форме осмотически инертных высокомолекулярных полифосфатов. Для образования фосфата из полифосфатов клетки бактерий используют специальный фермент – экзополифосфатазу, – катализирующий следующую реакцию:



Из образующегося при этом ортофосфата строятся в дальнейшем те или иные компоненты клетки, в первую очередь нуклеиновые кислоты. В последние годы установлено, что высокомолекулярные полифосфаты у бактерий связаны не только с образованием нуклеиновых кислот, но и с их транспортом через цитоплазматическую мембрану извне клетки внутрь ее. Американская исследовательница Розетта Реш недавно установила присутствие определенной фракции высокомолекулярных полифосфатов в составе двуспирального комплекса, состоящего из двух биополимеров – поли-β-оксимасляной

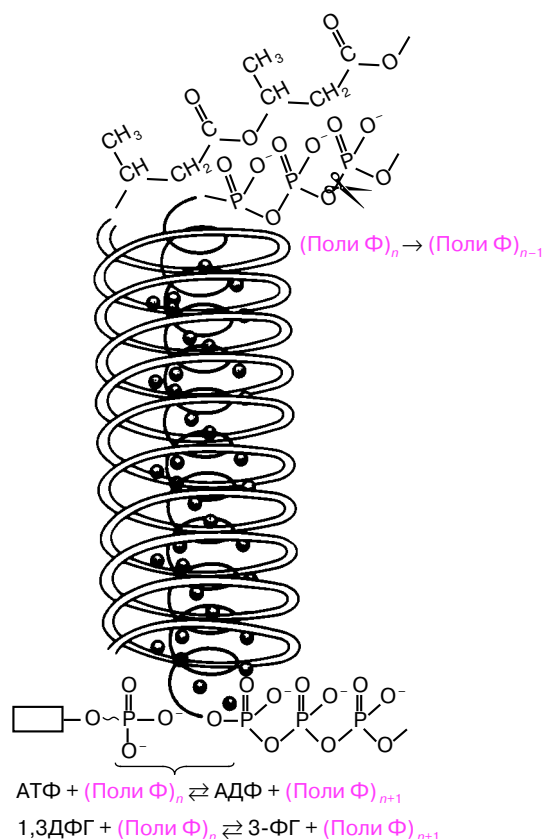


Рис. 5. Схема строения двуспиральных компонентов из поли-β-оксимасляной кислоты (снаружи) и высокомолекулярных полифосфатов (внутри), связанных между собой ионами Ca²⁺(O). Здесь же показаны возможные механизмы биосинтеза и деградации полифосфатов в этих комплексах.

кислоты и полифосфатов (рис. 5). Биологические мембраны, как известно, непроницаемы для воды и водорастворимых веществ. Для того чтобы все-таки такие вещества могли проходить через биомембрану, в ней образуются те или иные “каналы”. Спираль поли-β-оксимасляной кислоты имеет разные стороны: наружу ориентированы гидрофобные (отталкивающие воду и имеющие большое сродство с жироподобными элементами биомембраны) части молекулы, а внутрь – полярные оксигруппы. С помощью ионов Ca²⁺ эти оксигруппы связываются с полярными группами отрицательно заряженной цепи спирали полифосфатов, расположенной внутри спирали, состоящей из поли-β-оксимасляной кислоты. По новым данным Розетты Реш и Артура Корнберга (1995 год), через эти “каналы” после расщепления полифосфатов (рис. 5) могут проникать в клетку не только ионы Ca²⁺, но и фрагменты ДНК (например, плазмиды), передающие определенную наследственную информацию (например, устойчивость к антибиотикам) от одной клетки бактерий к

другой в процессе так называемой генетической трансформации. С помощью метода генетической трансформации можно “накачать” в бактерии кишечной палочки плазмиды, содержащие гены, кодирующие синтез фермента полифосфаткиназы, с помощью которого образуются полифосфаты. Японский ученый Отаке в 1993 году таким образом получил клетки кишечной палочки, которые могут накапливать до 50% высокомолекулярных полифосфатов от сухого вещества бактерий. Эти данные имеют не только теоретическое, но и большое практическое значение. С помощью бактерий, способных накапливать в своих клетках большое количество полифосфатов из ортофосфата среды, в ряде стран (Голландия, Япония) очищают водоемы от бытовых отходов, в частности моющих средств, загрязняющих их (многие стиральные порошки содержат фосфаты).

Подытоживая сказанное, следует подчеркнуть, что у бактерий высокомолекулярные полифосфаты участвуют не только в метаболической, но также и в структурной регуляции их обмена веществ, в частности в транспорте ионов и веществ через биологические мембраны.

ВЫСОКОМОЛЕКУЛЯРНЫЕ НЕОРГАНИЧЕСКИЕ ПОЛИФОСФАТЫ В ОБМЕНЕ ВЕЩЕСТВ И ЕГО РЕГУЛЯЦИИ У ДРОЖЖЕЙ И ДРУГИХ НИЗШИХ ЭУКАРИОТ

Клетки дрожжей и других эукариот существенно отличаются от клеток бактерий, относящихся к прокариотам. В клетках дрожжей имеется большое количество различных органелл (отдельных, структурно независимых частей клеток). Кроме массивной оболочки, состоящей из полисахаридов, — глюкана, маннана, хитина, и некоторого количества белков, внутри клеток имеется хорошо оформленное ядро, митохондрии, вакуоли и множество различных включений, так или иначе отделенных от цитозоля (основного содержимого) клетки. В наших работах показано, что в каждой органелле дрожжей и других грибов присутствует своя фракция полифосфатов, определенной длины цепи. При этом установлено, что для биосинтеза и использования высокомолекулярных полифосфатов практически в каждой органелле низших эукариот имеется свой набор ферментов, связывающий обмен полифосфатов в первую очередь с процессами, характерными только для данной органеллы.

Например, в ядре биосинтез высокомолекулярных полифосфатов каким-то образом тесно связан с биосинтезом нуклеиновых кислот, в частности РНК. В митохондриях биосинтез полифосфатов зависит от происходящего в этой органелле биосинтеза АТФ. Образование полифосфатов, локализованного в клеточной оболочке дрожжей, непосредственно связано с биосинтезом одного из компонентов клеточной стенки — маннана. Как показали наши рабо-

ты, у дрожжей при биосинтезе этой фракции полифосфатов и маннана используется один и тот же предшественник. Кроме того, при образовании той или иной фракции полифосфатов (сильно отличающихся длиной своих цепей) у дрожжей иногда используется путь деградации более полимерной фракции полифосфатов до менее полимерной. В этом процессе участвует открытый шведскими учеными Ингельманом и Мальмгренем у дрожжей и грибов специальный фермент — эндополифосфатаза, которая катализирует следующую реакцию:



Кроме того, во всех органеллах дрожжей выявлен другой фермент — экзополифосфатаза, — катализирующий реакцию (6), то есть образование мономерного ортофосфата с конца цепи высокомолекулярных полифосфатов. Оказалось, что активность этого фермента, позволяющего использовать полифосфаты как резерв фосфата у дрожжей, очень высока и практически на несколько порядков выше активности других ферментов, участвующих в этих организмах в полифосфатном обмене. Такая ситуация отсутствует у бактерий. Это говорит о том, что наиболее важной функцией полифосфатов у дрожжей является резервирование фосфата в осмотически инертной полимерной форме и, таким образом, участие их в регуляции уровня его в клетках.

Несмотря на то что реакция использования высокомолекулярных полифосфатов в регуляции уровня ортофосфата была показана практически во всех органеллах, участвующие в этом процессе ферменты (экзополифосфатазы) существенно отличаются друг от друга по специфичности и некоторым физико-химическим свойствам. С учетом данных о том, что и биосинтез полифосфатов в каждой органелле клеток дрожжей происходит специфическим путем, можно думать, что в целом полифосфатный обмен в них достаточно уникален. Эти данные могут свидетельствовать в пользу так называемой эндосимбиотической гипотезы происхождения эукариотических клеток, которая впервые была высказана русским ботаником А.С. Фаминцыным еще в начале века [4]. В настоящее время эту гипотезу поддерживает много биологов. Особенно интенсивно развивает сейчас эту идею американская исследовательница Лин Маргелис [5]. Суть гипотезы заключается в том, что современная эукариотическая клетка — продукт симбиоза нескольких прокариотических организмов. Как было показано во второй половине прошлого века А.С. Фаминцыным, лишайники являются организмами, возникшими в результате симбиоза (обобщение возможностей двух организмов в одном живом существе без их слияния) грибов и водорослей. В настоящее время существует много данных, полученных морфологами, биохимиками, молекулярными биологами, о том, что митохондрии возникли из бактерий, похожих на одну из ныне живущих бактерий

(паракокка), а хлоропласты фотосинтезирующих эукариот произошли из фотосинтезирующих цианобактерий. Есть свидетельства в пользу того, что вакуоли эукариотических организмов возникли из архебактерий, а жгутики, имеющиеся у некоторых простейших организмов, — из бактерий типа спирохет. Спорным пока остается вопрос о происхождении хозяйской клетки, которая в процессе фагоцитоза [6] поглотила предшественников митохондрий и других органелл и, не используя их для своего питания, сохранила для выполнения тех функций, которые давали ей преимущества перед другими организмами в процессе естественного отбора. Эта гипотеза исходит из идей дарвинизма, приложенных к проблеме происхождения эукариотических клеток. Как отмечалось выше, данные по изучению обмена полифосфатов у низших эукариот, типа дрожжей, хорошо согласуются с основными постулатами этой гипотезы. Каждая из органелл клеток дрожжей имеет характерные особенности обмена высокомолекулярных полифосфатов, связанные, возможно, со спецификой обмена предшественников этих органелл. Высокополимерные полифосфаты у этих микроорганизмов, очень сильно зависящих от среды обитания, выполняют в первую очередь роль резерва фосфатов и регуляции всего фосфорного обмена. Кроме того, в отдельных органеллах они участвуют в более “тонкой” регуляции — обмена нуклеиновых кислот в ядре, биосинтеза полисахаридов, необходимых для построения клеточной оболочки, функционирования вакуолей как депо необходимых клетке ионов и веществ.

Интересно, что в мембранах некоторых органелл клеток дрожжей (в митохондриях и других) Розетта Реш также обнаружила присутствие двойных спиралей, состоящих из поли- β -оксимасляной кислоты и полифосфатов, связанных между собой ионами Ca^{2+} . Таким образом, у низших эукариот высокополимерные полифосфаты также, видимо, участвуют в проникновении ионов и водорастворимых веществ через биологические мембраны и, следовательно, участвуют не только в метаболическом, но также и в структурном уровне регуляции обмена веществ.

ВЫСОКОМОЛЕКУЛЯРНЫЕ НЕОРГАНИЧЕСКИЕ ПОЛИФОСФАТЫ В ОБМЕНЕ ВЕЩЕСТВ И ЕГО РЕГУЛЯЦИИ У ЖИВОТНЫХ

Животные относятся к высшим эукариотам — наиболее сложно организованным живым существам. Их клетки меньше зависят от окружающей среды, имеют дополнительные уровни весьма тонкой и совершенной регуляции обмена веществ и физиологических процессов в виде гормональной и нервной систем, поэтому у этих организмов происходит существенное изменение функций высокомолекулярных полифосфатов. Они не накапливаются в клетках животных в сколько-нибудь значительном

количестве и не функционируют как запасники фосфата и энергии, то есть не участвуют в метаболической регуляции тех или иных биохимических процессов. Контроль за осуществлением в клетках животных этих процессов осуществляют в основном гормоны и нервная система. Однако, как говорилось выше, высокомолекулярные полифосфаты в очень небольшом количестве присутствуют в клетках животных, но участвуют, по-видимому, только в структурной и генетической регуляции. У этих организмов они достоверно выявлены в составе хроматина клеточных ядер и в виде двуспиральных комплексов с поли- β -оксимасляной кислотой в мембранах митохондрий, а также во внешней и внутренней клеточных мембранах.

В хроматине, являющемся сложным комплексом суперскрученной ДНК с белками, полифосфаты, видимо, участвуют в регуляции генетической активности и синтеза РНК на ДНК. Здесь важную роль может играть то обстоятельство, что высокомолекулярные полифосфаты несут мощный отрицательный заряд и могут в связи с этим успешно конкурировать с ДНК за взаимодействие с положительно заряженными белками хроматина, участвующими в регуляции его генетической активности. Кроме того, находясь в составе двуспиральных комплексов с поли- β -оксимасляной кислотой в составе внешней (цитоплазматической) и внутренних мембран животных клеток, высокомолекулярные полифосфаты могут играть важную роль в структурной регуляции транспорта ионов и веществ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На примере высокомолекулярных полифосфатов можно проследить, как сильно изменяются биологические функции клеточных компонентов в процессе биологической эволюции. Хотя на всех этапах эволюции полифосфаты играли важную роль в регуляции биохимических процессов в клетках, однако способы этой регуляции были различными. Общепринятым постулатом является утверждение, что в процессе эволюции формы жизни изменялись от сравнительно простых до более сложных. Это, по-видимому, можно сказать и о компонентах живых клеток и системах регуляции их обмена.

У примитивных организмов полифосфаты, являясь богатыми энергией соединениями, легко обнаруживаемыми на первичной Земле, играли важную роль в биоэнергетике клеток, в сопряжении энергодающих и энергопотребляющих реакций. Далее эта функция была передана более сложно синтезируемому, но более удобному и полифункциональному соединению — АТФ. Однако у большинства современных бактерий (прокариот) и у дрожжей (низших эукариот) они активно участвуют в самой примитивной, метаболической регуляции, в первую очередь выполняя роль осмотически инертного резерва

фосфата и энергии. Такой резерв дает возможность этим микроорганизмам при любых подходящих условиях быстро переходить к интенсивному росту и размножению.

У высокоорганизованных организмов, менее зависимых от внешних условий и обладающих гораздо более совершенными, хотя и более сложно функционирующими системами гормональной и нервной регуляции, потребность в резервировании “на всякий случай” больших резервов фосфата и энергии отпадает. У этих организмов они сохраняют за собой только функции генетической и структурной регуляции, которые в той или иной степени присутствовали и у прокариот и низших эукариот, но были у них как бы замаскированными, трудно выявляемыми на фоне присутствия большого количества резервных полифосфатов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Кулаев И.С. Биохимия высокомолекулярных полифосфатов. М.: Изд-во МГУ, 1975.
2. Уолд Г. В кн.: Горизонты биохимии. М.: Мир, 1964.
3. Кулаев И.С. В кн.: Происхождение жизни и эволюционная биохимия / Под ред. Г.А. Деборина, Т.Е. Павловской, К. Дозе, С. Фокса. М.: Наука, 1975.

4. Хахина Л.Н. В кн.: Андрей Сергеевич Фаминцын. Л.: Наука, 1981.

5. Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. М.: Мир, 1983.

6. Альбертс Б., Брей Д., Льюис Дж., Рэфф М., Робертс К., Уотсон Дж. Молекулярная биология клетки. М.: Мир, 1986.

* * *

Игорь Степанович Кулаев, член-корреспондент РАН, профессор Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, зав. отделом биохимии клеточной поверхности микроорганизмов Института биохимии и физиологии микроорганизмов РАН (г. Пущино Московской области). Более 40 лет работает в области биохимии высокомолекулярных полифосфатов и в других областях биохимии микроорганизмов. Автор более 400 научных публикаций, в том числе нескольких монографий на русском и английском языках. Читает курс “Общая биохимия” и спецкурс “Биохимия микроорганизмов” для студентов биологического факультета МГУ. Многократно выступал с лекциями в ведущих университетах и научных центрах США, Германии, Англии, Швейцарии.