

LIMIT EXTENT OF CHLOROPLAST AUTONOMY IN PLANT CELL

O. N. KULAEVA

The chloroplast structure is considered. Special attention is paid to chloroplast genome organisation and function as well as to relationship between nuclear and chloroplast genomes in regulation of chloroplast biogenesis. The hypothesis for endosymbiogenic origin of chloroplasts in the cells of higher plants is discussed.

Рассмотрена структура хлоропласта. Особое внимание уделено организации и функции хлоропластного генетического аппарата, взаимодействию ядерного и хлоропластного геномов в регуляции биогенеза хлоропластов. Обсуждается гипотеза об эндосимбиотическом происхождении хлоропластов в клетках высших растений.

ХЛОРОПЛАСТ И ЕГО ПОЛУАВТОНОМНОСТЬ В КЛЕТКЕ

О. Н. КУЛАЕВА

Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова

ВВЕДЕНИЕ

Главной особенностью растительной клетки является наличие в ней зеленых хлоропластов, в которых происходит фотосинтез – образование органического вещества из CO_2 воздуха и воды за счет энергии света. Именно благодаря этому процессу растению принадлежит центральная роль в сохранении жизни на нашей планете, так как в процессе фотосинтеза синтезируется органическое вещество из неорганического, пополняются запасы кислорода в атмосфере и снижается содержание CO_2 , непрерывно возрастающее за счет дыхания всех живых организмов и сжигания топлива в промышленности и транспорте. Особенностям фотосинтеза посвящены статьи А.Н. Тихонова [1] и В.В. Климова [2] в “Соросовском Образовательном Журнале”. Цель данной статьи – рассмотрение вопросов о том, как устроен хлоропласт, как эта клеточная органелла, обладающая собственным генетическим аппаратом и способная к делению, поставлена внутри клетки под ядерный контроль, как взаимодействуют ядерный и хлоропластный геномы в регуляции развития хлоропласта, почему хлоропласт полуавтономен в клетке растений и какие существуют гипотезы об его происхождении.

СТРУКТУРА И ФУНКЦИЯ ХЛОРОПЛАСТА

Хлоропласт представляет собой одну из разновидностей специфичных для клеток растений органелл – пластид. (Органеллами называют клеточные структуры, клеточные органы, выполняющие специфические функции в жизни клетки.) В клетках растений присутствуют несколько типов пластид с разными функциями: в зеленой пластиде – хлоропласте – происходит фотосинтез, в амилопластах синтезируется и отлагается в запас крахмал, в хромопластах накапливаются пигменты – каротиноиды. Для пластид характерна оболочка, состоящая из двух различных по свойствам мембран. Пластиды имеют свой генетический аппарат и белоксинтезирующую систему и способны делиться внутри клетки.

Хлоропластом называют зеленую пластиду, в которой происходит фотосинтез (рис. 1, а, б). Как и другие пластиды, хлоропласт окружен оболочкой, состоящей из наружной и внутренней мембран (рис. 1, б). Он содержит сложно организованную

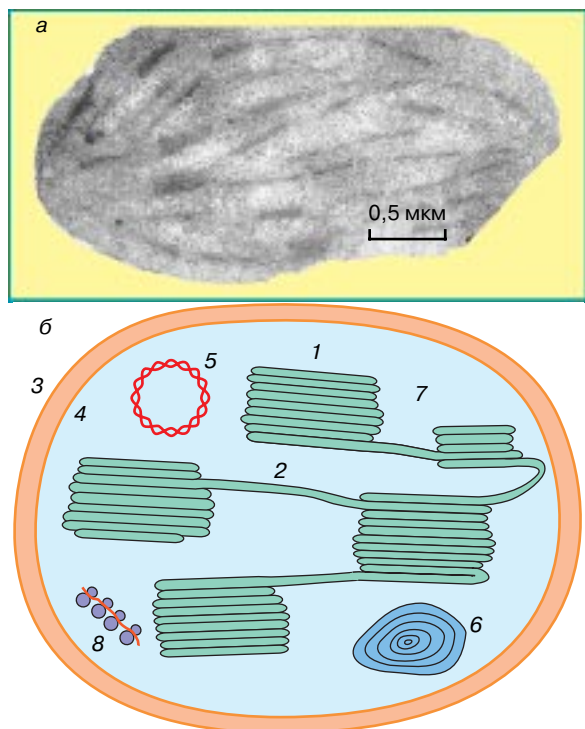
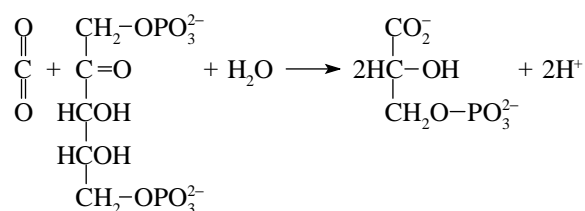


Рис. 1. Хлоропласт: а – электронная микрофотография хлоропласта, изолированного из семян тиквы. Видны граны и ламеллы стромы (снимок сделан сотрудницей моей лаборатории к.б.н. И.М. Кукиной, которой приношу большую благодарность); б – схема структуры хлоропласта; 1 – тилакоиды граны, 2 – ламеллы стромы, 3 – наружная мембрана оболочки хлоропласта, 4 – внутренняя мембрана оболочки хлоропласта, 5 – ДНК хлоропласта, 6 – крахмальное зерно, 7 – строма хлоропласта, 8 – полисомы – рибосомы, синтезирующие белок на мРНК

внутреннюю мембранную систему, в которую входят мембранные “мешки” – тилакоиды, уложенные в стопки, называемые гранами. Тилакоиды гран соединены межгранными мембранными каналами – ламеллами стромы. В тилакоидах происходят световые реакции фотосинтеза: улавливание квантов света зеленым пигментом хлорофиллом, фотоокисление воды, передача электронов по электрон-транспортной цепи с образованием восстановленной формы никотинамидадениндинуклеотидфосфата (НАДФ·Н) и макроэргического соединения аденозинтрифосфата (АТФ). Подробно эти процессы рассмотрены в обзоре А.Н. Тихонова [1]. Я на этом останавливаться не буду, а лишь укажу, что образованные в световых реакциях фотосинтеза АТФ и НАДФ·Н далее используются в ходе построения органических соединений из CO_2 и H_2O . Эти реакции называют темновыми реакциями фотосинтеза, потому что в них непосредственно кванты света не участвуют. Они протекают в строме хлоропласта.

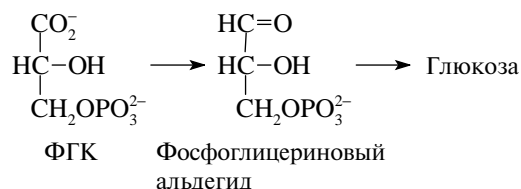
Стромой называют внемембранное пространство хлоропластов. В нем находятся ферменты, осуществляющие усвоение углекислоты, а также генетический и белоксинтезирующий аппарат хлоропластов.

Усвоение углекислоты в хлоропласте или, как принято говорить, фиксация углекислоты, то есть включение ее углерода в состав органических соединений, происходят в сложном цикле реакций, открытом Кальвином и Бенсоном и получившем их имя. За это открытие им была присуждена Нобелевская премия. Ключевым ферментом цикла является рибулезобисфосфаткарбоксилаза (РБФК) – оксигеназа, которая обеспечивает присоединение углекислоты к пятиуглеродному соединению – сахару рибулезобисфосфату. Образующийся при этом короткоживущий шестиуглеродный продукт распадается с образованием двух трехуглеродных молекул фосфоглицериновой кислоты:



Рибулезобисфосфат (РБФ) Фосфоглицериновая кислота (ФГК)

Восстановление молекулы ФГК до фосфоглицеринового альдегида является собственно восстановительной реакцией на пути превращения углекислоты в молекулу углевода



Сложные превращения соединений в цикле Кальвина–Бенсона обеспечивают регенерацию молекул рибулезобисфосфата для присоединения новой молекулы CO_2 , а также приводят к образованию стабильного продукта фотосинтеза – шестиуглеродного углевода – глюкозы.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ ХЛОРОПЛАСТА

Хлоропласт имеет собственную ДНК, то есть собственный геном. В отличие от линейных молекул ДНК в хромосомах ядра хлоропластная ДНК (хлДНК) представляет собой замкнутую кольцевую двуспиральную молекулу. Ее размеры варьируют у разных видов растений преимущественно в интервале от 130 тыс. до 160 тыс. пар оснований. В настоящее время полностью расшифрована нуклеотидная последовательность хлДНК ряда видов, в том числе табака и риса. При этом обнаружены общие

принципы организации хлоропластной ДНК и ее консервативность (неизменность первичной структуры) в ходе эволюции. хлДНК содержит около 130 генов. В ней представлены по два гена четырех типов рибосомальных РНК (рРНК), гены всех транспортных РНК (около 30 видов), гены рибосомальных белков (около 20), гены субъединиц РНК-полимеразы – фермента, осуществляющего синтез РНК на хлДНК. Хлоропластный геном кодирует около 40 белков тилакоидной мембраны, участвующих в формировании комплексов электрон-транспортной цепи [1]. Это составляет около половины входящих в них белков. Остальные белки тилакоидной мембраны кодируются в ядре. хлДНК содержит ген большой субъединицы ключевого фермента фотосинтеза РБФК.

По организации генетический аппарат хлоропластов имеет много общего с генетическим аппаратом бактерий. По прокариотическому типу организованы промоторы, регулирующие начало транскрипции и локализованные в области 35–10 пар нуклеотидов до точки начала транскрипции, и терминаторы, определяющие ее окончание. Вместе с тем в отличие от прокариот в ДНК хлоропластов обнаружены интроны, характерные для генов эукариот, – транскрибируемые области гена, не несущие информации о структуре белка. Как известно, интроны вырезаются из первичного транскрипта, а смысловые участки (экзоны) сшиваются между собой (сплайсинг) в ходе созревания (процессинга) РНК. Некоторые эукариотические черты обнаружены и в промоторах отдельных хлоропластных генов.

Имея собственный генетический аппарат, хлоропласт обладает и собственной белоксинтезирующей системой, отличающейся от белоксинтезирующей системы цитоплазмы, в которой синтез белка идет на матричных РНК (мРНК), синтезированных в ядре. Цитоплазматические рибосомы принадлежат к рибосомам эукариотического типа. Константа их седиментации, отражающая скорость их осаждения в растворе при ультрацентрифугировании, составляет 80 единиц Сведберга – 80S. В отличие от них хлоропластные рибосомы мельче. Они относятся к 70S типу, характерному для прокариот. Вместе с тем по набору рибосомальных белков хлоропластные рибосомы отличаются от прокариотических. Хлоропластный синтез белка, подобно бактериальному, подавляется антибиотиком – хлорамфениколом (левомицитином), который не действует на синтез белка на 80S эукариотических рибосомах. Синтез белка на 80S рибосомах подавляется другим ингибитором – циклогексимидом, который не влияет на белковый синтез на 70S рибосомах бактерий и хлоропластов. Используя поочередно два этих ингибитора, можно установить, где в растительной клетке происходит синтез того или иного белка – в хлоропласте или цитоплазме. Исследовать особенности хлоропластного синтеза РНК и белка можно в суспензии изолированных хлоропластов. При

этом легко убедиться, что в хлоропласте синтез РНК и белка на свету не нуждается в поступлении макроэргических соединений извне, так как эти процессы используют АТФ, образованную в фотосинтетических реакциях, протекающих в тилакоидных мембранах. Поэтому синтез РНК и белка в хлоропластах резко активируется светом.

Итак, в растительной клетке хлоропласт обладает собственным геномом (совокупность генов) и собственным аппаратом реализации генетической информации путем синтеза РНК и белка, причем организация этих систем в хлоропласте отличается от эукариотического типа. Следует заметить, что это справедливо и для других органелл клетки – митохондрий, но митохондрии существуют во всех эукариотических клетках, являясь их энергетическим депо, тогда как хлоропласты присутствуют только в клетках зеленых растений.

Хлоропласты размножаются в клетках растений путем деления. Делению хлоропласта предшествует удвоение (редупликация) ДНК, однако хлоропласты размножаются в клетке не неограниченно. Для каждого вида характерно определенное число хлоропластов в клетке, варьирующее у разных видов от нескольких единиц до величин, превышающих сотню. Число хлоропластов в клетке, а следовательно, их деление контролируются ядром. Например, ДНК-полимераза, осуществляющая редупликацию хлДНК, кодируется в ядре, синтезируется на 80S рибосомах цитоплазмы и затем проникает в хлоропласт, где и обеспечивает синтез ДНК. В ядре кодируется и синтезируется в цитоплазме большое число других хлоропластных белков, что и определяет зависимость хлоропласта от ядерного генома.

ДВОЙНОЕ ПОДЧИНЕНИЕ ХЛОРОПЛАСТА СОБСТВЕННОМУ И ЯДЕРНОМУ ГЕНОМУ

Хлоропласт, обладающий собственной ДНК, собственным аппаратом синтеза РНК и белка и способный к делению, тем не менее “полуавтономен” в растительной клетке, так как его рост, деление, развитие тилакоидной системы и формирование ферментативных комплексов темновых реакций фотосинтеза находятся под контролем двух геномов: ядра и хлоропласта. Это осуществляется таким образом, что каждый функционально важный комплекс в хлоропластах состоит из белков, часть которых кодируется и синтезируется в хлоропласте, а часть кодируется в ядре, синтезируется на 80S рибосомах цитоплазмы, а затем проникает в хлоропласт и здесь включается вместе с образованными в хлоропласте белками в построение функционально активных комплексов. Например, для формирования хлоропластных рибосом используются синтезированные в хлоропластах рибосомальные РНК и часть рибосомальных белков, а другая часть белков, необходимых для построения рибосом, кодируется в ядре и синтезируется в цитоплазме. Транспортные

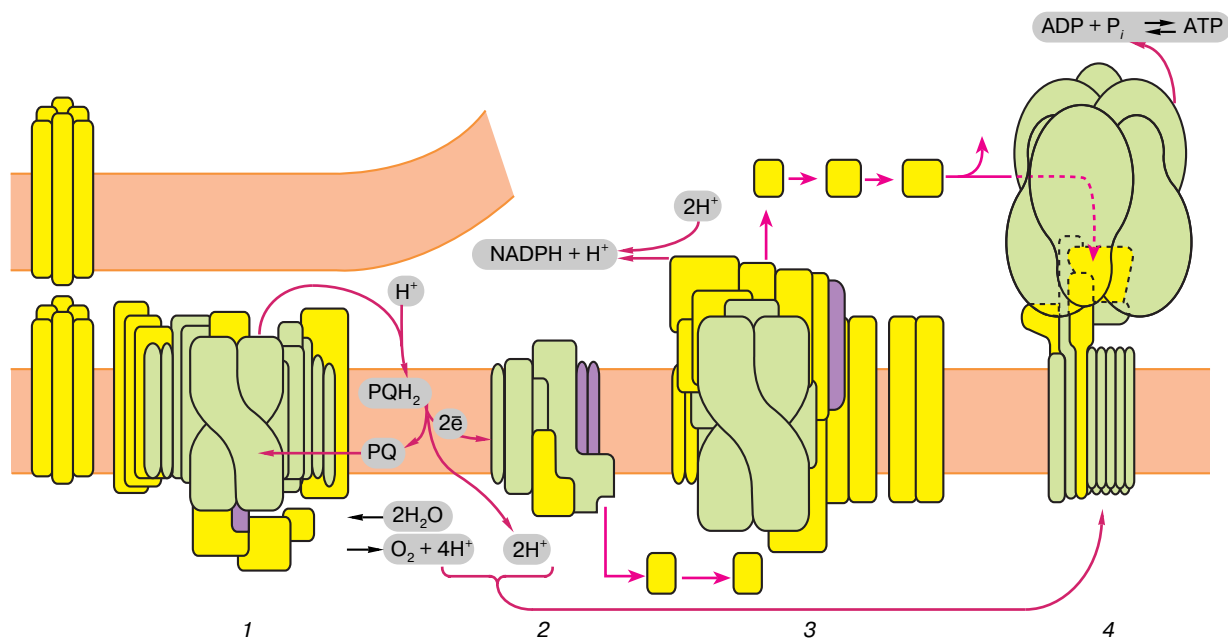


Рис. 2. Построение основных комплексов электрон-транспортной цепи тилакоидов из белков ядерного и хлоропластного кодирования (по схеме Р. Херрманна [7]). Зеленым цветом обозначены белки, кодируемые хлоропластной ДНК, желтым – ядерной ДНК. Фиолетовым цветом помечены белки неустановленного кодирования: 1 – фотосистема II, 2 – цитохром b/f комплекс, 3 – фотосистема I, 4 – АТФсинтазный комплекс. Детальное описание указанных комплексов дано в обзоре А.Н. Тихонова [1]

РНК, которые доставляют аминокислоты в рибосому и находят им место в растущей полипептидной цепи, синтезируются в хлоропласте, но ферменты, которые активируют аминокислоту и помогают ей найти свою транспортную РНК и присоединиться к ней (аминоацил-тРНК-синтетазы), кодируются в ядре и синтезируются в цитоплазме. Точно так же около половины белков, необходимых для построения четырех основных комплексов электрон-транспортной цепи тилакоидных мембран, кодируется в хлоропластном геноме и синтезируется в хлоропласте, а половина кодируется в ядре, синтезируется в цитоплазме, проникает в хлоропласт и, взаимодействуя с хлоропластными белками, участвует в образовании этих комплексов (рис. 2). Так на уровне формирования сложных пептидных комплексов происходит интеграция работы ядерного и хлоропластного геномов в построении тилакоидной мембраны хлоропластов, осуществляющей фотозависимые реакции фотосинтеза. Формирование ферментативного аппарата темновых реакций фотосинтеза, в ходе которых происходит ассимиляция (усвоение) CO_2 , также находится под контролем двух геномов, ядра и хлоропласта. Это осуществляется за счет того, что ключевой фермент цикла Кальвина–Бенсона РБФК состоит из двух субъединиц (из двух полипептидов). Большая субъединица (54 кДа) кодируется и синтезируется в хлоропласте, а малая (14 кДа) кодируется в ядре и синтезируется в цитоплазме в виде предшественника (рис. 3). Затем она проника-

ет в хлоропласт по механизму, рассмотренному в следующем разделе статьи, и встречается там с синтезированной в хлоропласте большой субъединицей. Для того чтобы эти два полипептида образовали правильную конечную структуру функционально активного фермента РБФК, состоящего из 8 больших и 8 малых субъединиц, необходим дополнительный 60 кДа белок. Его называют шапероном или шаперонином (от англ. chaperon – проводящая, наставник при молодой особе). Подробно о шаперонах написано в статье Н.К. Наградовой [3]. 60 кДа шаперон обеспечивает правильную укладку цепей двух субъединиц РБФК. Этот белок также кодируется в ядре и синтезируется в цитоплазме, проникая затем в хлоропласт (рис. 3). Так ядро контролирует формирование функционально активной РБФК – ключевого фермента фиксации углекислоты в фотосинтезе. Таким образом, формирование всех важнейших структур хлоропласта зависит от ядра и цитоплазмы. Это объясняет невыполнимость идеи создания культуры изолированных хлоропластов, где бы они самостоятельно размножились на питательной среде.

Двойной генетический контроль формирования функционально активных зеленых хлоропластов четко демонстрируют опыты по слиянию протопластов (покрытое клеточной мембраной содержимое растительной клетки, освобождающееся после разрушения клеточной стенки специальными ферментами). Для этого берут протопласты листьев, у

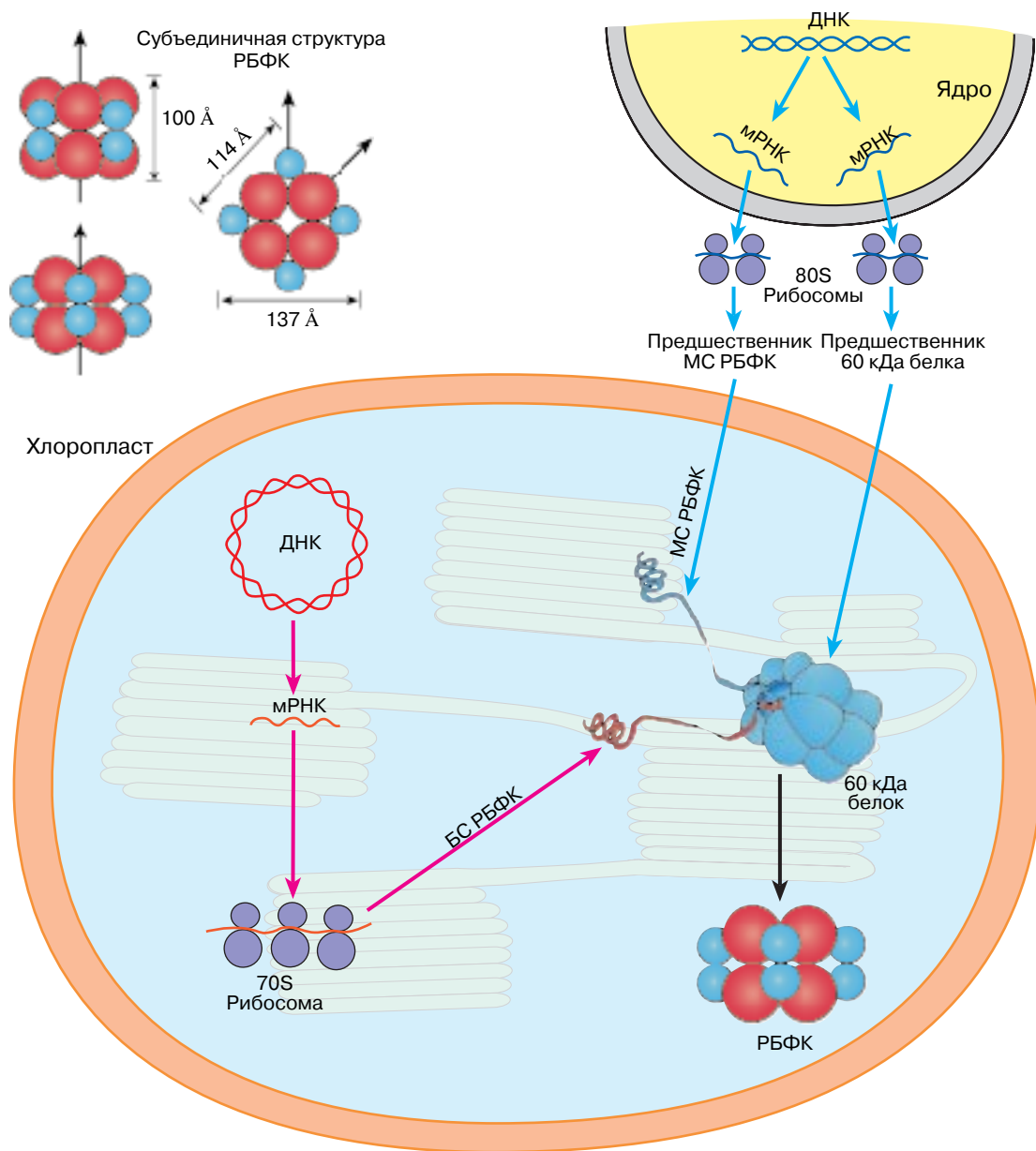


Рис. 3. Схема взаимодействия ядерного и хлоропластного геномов в синтезе рибулезобифосфаткарбоксилазы (РБФК). БС – большая субъединица РБФК, МС – малая субъединица РБФК, 60 кДа белок – шаперон. Отдельно представлена структура РБФК из 8 больших и 8 малых субъединиц

которых развитие зеленых хлоропластов повреждено за счет мутации в ядерной или хлоропластной ДНК. У одного типа листьев формирование зеленых хлоропластов нарушено в результате мутации ядерного гена, но генетический аппарат пластиды не поврежден. У другого типа листьев формирование хлоропластов подавлено в результате мутации в хлоропластном геноме при сохранении неизменным ядерного генома. Слияние таких протопластов дает объединение в клетке неповрежденного ядер-

ного и хлоропластного геномов и приводит к формированию полноценных зеленых хлоропластов.

ТРАНСПОРТ БЕЛКОВ В ХЛОРОПЛАСТЫ

Транспорт нуклеиновых кислот (ДНК или РНК) через мембраны оболочки хлоропластов неизвестен, тогда как транспорт белков из цитоплазмы в хлоропласт происходит очень активно. Без него было бы невозможно построение внутренней структуры хлоропласта. При этом одни белки, синтезированные в

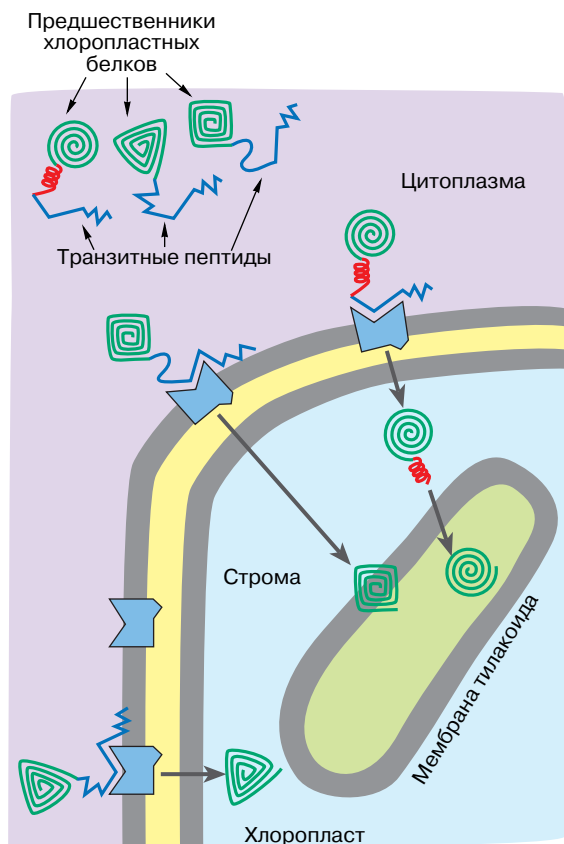


Рис. 4. Схема транспорта белков из цитоплазмы в хлоропласт с помощью транзитного пептида (по Keegstra and G. von Heijne [7])

цитоплазме для хлоропласта, встраиваются в мембрану хлоропластной оболочки, другие направляются в строму, третьи встраиваются в тилакоидные мембраны или, проходя через них, оказываются во внутреннем пространстве “тилакоидного мешка” (рис. 4).

Как же белки проникают через две мембраны оболочки хлоропласта? И как они находят свой адрес внутри хлоропласта? Как выяснилось, в ядерных генах, кодирующих хлоропластные белки, записана информация не только об их структуре, но и об их локализации в хлоропласте. Адрес белка содержится в специальной транзитной аминокислотной последовательности, локализованной в начале синтезируемой белковой цепи хлоропластного белка (на N-конце) и состоящей для белков стромы примерно из 40, а для белков тилакоидов более чем из 80 аминокислотных остатков. Транзитная последовательность находит рецептор на наружной мембране хлоропласта (в англоязычной литературе используется термин “причальный комплекс”) и обеспечивает прохождение через нее полипептида. Затем специальный фермент стромы, специфическая пептидаза (signal peptidase), узнает транзитную

последовательность и отрезает ее от белка, гидролизуя всего лишь одну пептидную связь. Освобожденный от транзитного пептида белок встраивается в соответствующие ферментные комплексы в строме, например при формировании РБФК. Если же белок предназначен для тилакоидной мембраны, дополнительная сигнальная последовательность помогает ему найти свое место в этой мембране или даже пройти через нее. После этого дополнительная сигнальная последовательность отрезается от белка пептидазой тилакоида, которая гидролизует одну пептидную связь, соединяющую сигнальную последовательность с основным белком. Так происходит доставка хлоропластных белков к месту их действия.

РАЗВИТИЕ ХЛОРОПЛАСТА ИЗ ПРОПЛАСТИДЫ

Хлоропласт развивается из пропластиды – маленькой бесцветной органеллы (несколько микрон в поперечнике), окруженной двойной мембраной и содержащей характерную для хлоропласта кольцевую молекулу ДНК. Пропластиды не имеют внутренней мембранной системы. Они плохо изучены ввиду их крайне малых размеров. Несколько пропластид содержится в цитоплазме яйцеклетки. Они делятся и передаются от клетки к клетке в ходе развития зародыша. Этим объясняется то обстоятельство, что генетические признаки, связанные с ДНК пласта, передаются только по материнской линии (так называемая цитоплазматическая наследственность).

В ходе развития хлоропласта из пропластиды внутренняя мембрана ее оболочки образует “впячивания” внутрь пластиды. Из них развиваются мембраны тилакоидов, которые создают стопки – граны и ламеллы стромы (см. рис. 1, а, б). В темноте пропластиды дают начало формированию предшественника хлоропласта (этиопласта), который содержит структуру, напоминающую кристаллическую решетку (рис. 5). При освещении эта структура разрушается и происходит формирование характерной для хлоропласта внутренней структуры, состоящей из тилакоидов гран и ламелл стромы (рис. 5).

В клетках меристемы содержится несколько пропластид. При формировании зеленого листа они делятся и превращаются в хлоропласты. Например, в клетке закончившего рост листа пшеницы содержится около 150 хлоропластов. В органах растений, запасующих крахмал, например в клубнях картофеля, крахмальные зерна формируются и накапливаются в пластидах, называемых амилопластами (рис. 5). Как выяснилось, амилопласты, как и хлоропласты, образуются из тех же пропластид и содержат такую же ДНК, как хлоропласты. Они формируются в результате дифференцировки пропластид по другому пути, чем у хлоропластов (рис. 5). Известны случаи превращения хлоропластов в амилопласты и наоборот. Например, часть амилопластов превращается в хлоропласты при позеленении клубней картофеля на свету.

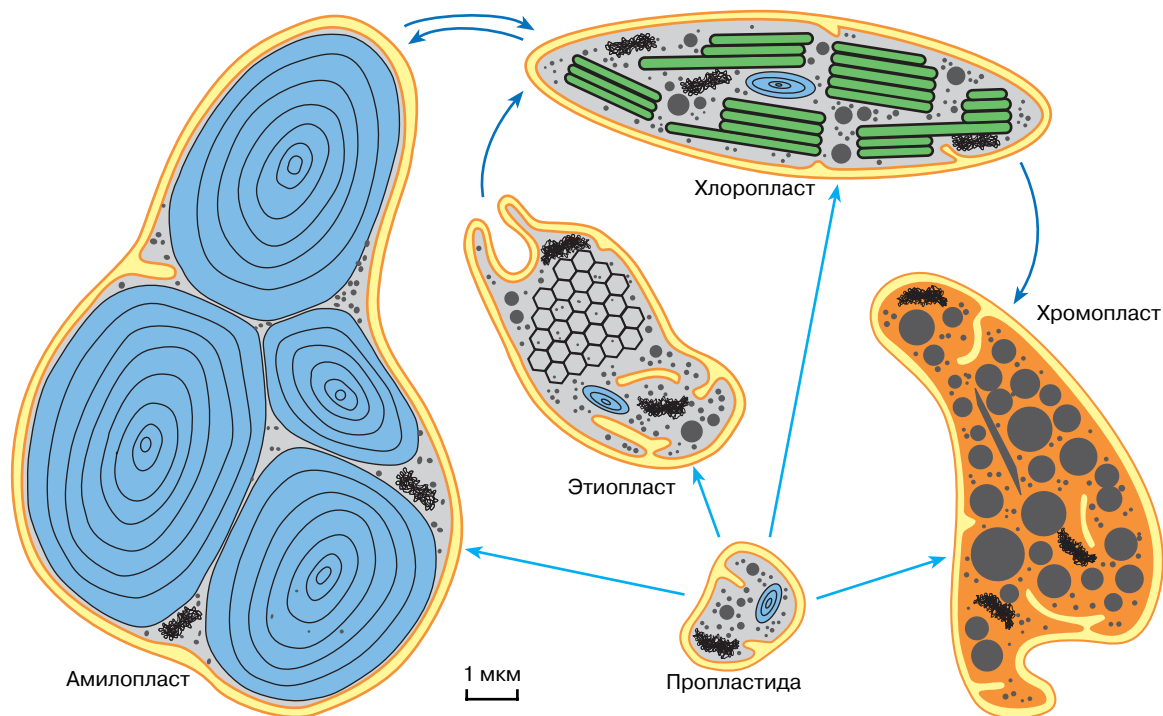


Рис. 5. Схема развития хлоропластов, хромопластов и амилопластов из пропластид и взаимного превращения пластид (по Р. Херрманну [7])

В ходе созревания плодов томатов и некоторых других растений, а также в лепестках цветков и осенних красных листьях хлоропласты превращаются в хромопласты — органеллы, содержащие оранжевые пигменты каротиноиды. Такое превращение связано с разрушением структуры тилакоидов гран и приобретением органеллой совершенно иной внутренней организации. Эту перестройку пластиде диктует ядро, и она осуществляется с помощью особых белков, кодируемых в ядре и синтезируемых в цитоплазме. Например, кодируемый в ядре 58 кДа полипептид, образующий комплекс с каротиноидами, составляет половину всего белка мембранных структур хромопласта. Так, на основе одной и той же собственной ДНК в результате ядерно-цитоплазматического влияния пропластида может развиваться в зеленый фотосинтезирующий хлоропласт, белый, содержащий крахмал амилопласт или оранжевый, заполненный каротиноидами хромопласт. Между ними возможны превращения, указанные на рис. 5. Это интересный пример различных путей дифференцировки органелл на основе одной и той же собственной ДНК, но под влиянием ядерно-цитоплазматического “диктата”.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ХЛОРОПЛАСТА

Общепринятым в настоящее время является представление об эндосимбиотическом происхождении

хлоропластов в клетках растений. Хорошо известно, что лишайники представляют собой форму сожительства (симбиоза) гриба и водоросли, при котором зеленые одноклеточные водоросли живут внутри клеток гриба. Предполагают, что таким же путем несколько миллиардов лет назад фотосинтезирующие цианобактерии (синезеленые водоросли) проникли в эукариотические клетки и затем в ходе эволюции потеряли свою автономность, передав большое число важнейших генов в ядерный геном. В результате независимая бактериальная клетка превратилась в полуавтономную органеллу, сохранившую главную исходную функцию — способность к фотосинтезу, однако формирование фотосинтетического аппарата оказалось под двойным ядерно-хлоропластным контролем. Под ядерный контроль перешли деление хлоропластов и сам процесс реализации его генетической информации, которая осуществляется в цепи событий ДНК → РНК → белок.

Неоспоримые доказательства прокариотического происхождения хлоропластов получены при анализе нуклеотидных последовательностей их ДНК. ДНК рибосомальных генов имеет высокую степень сродства (гомологию) у хлоропластов и бактерий. Сходная нуклеотидная последовательность обнаружена для цианобактерий и хлоропластов в генах АТФсинтазного комплекса, а также в генах аппарата транскрипции (гены субъединиц РНК-полимеразы)

и трансляции. Регуляторные элементы хлоропластных генов — промоторы, локализованные в области 35–10 пар нуклеотидов до начала транскрипции, определяющие считку генетической информации, и терминальные нуклеотидные последовательности, определяющие ее прекращение, организованы в хлоропласте, как упоминалось выше, по бактериальному типу. И хотя миллиарды лет эволюции внесли массу изменений в хлоропласт, они не изменили нуклеотидную последовательность хлоропластных генов, и это является неоспоримым доказательством происхождения хлоропласта в зеленом растении от прокариотического предка, древнего предшественника современных цианобактерий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мы рассмотрели принципы организации и развития хлоропласта в клетке растений. На этом примере видно, как скоординированная работа двух геномов — ядерного и хлоропластного — приводит к формированию сложнейшего молекулярного аппарата, осуществляющего процесс фотосинтеза. Высокое сходство ДНК хлоропластов и цианобактерий легло в основу гипотезы о происхождении хлоропласта от древних предшественников современных цианобактерий, проникших миллиарды лет назад в эукариотическую клетку. Однако в ходе последующей эволюции независимая бактериальная клетка превратилась в полуавтономную органеллу, находящуюся под контролем ядра, которое определяет, по какому пути развиваться этой органелле — превратиться в фотосинтезирующий хлоропласт, или стать местом накопления пигментов — каротиноидов (хромопласт), или пойти по пути биосинтеза и отложения в запас крахмала (амилопласт). Изучение молекулярных механизмов дифференцировки трех рассмотренных типов органелл и их взаимного превращения является одной из увлекательных задач современной молекулярной биологии растений. Исследования в этом направлении позволят лучше

понять системы сигнализации, обеспечивающие скоординированную работу ядерного и пластидного геномов в растительной клетке. Автор выражает глубокую признательность профессору Р. Херрманну за предоставление рис. 2 и 5.

ЛИТЕРАТУРА

1. Тихонов А.Н. Трансформация энергии в хлоропластах — энергообразующих органеллах растительной клетки // Соросовский Образовательный Журнал. 1996. № 4. С. 24–32.
2. Климов В.В. Фотосинтез и биосфера // Там же. № 8. С. 6–13.
3. Наградова Н.К. Внутриклеточная регуляция формирования нативной пространственной структуры белков // Там же. № 7. С. 10–18.
4. Албертс Б., Брей Д., Льюис Дж. и др. Молекулярная биология клетки. М.: Мир, 1994.
5. Одинцова М.С. // Итоги науки и техники. 1987. Т. 6. С. 5–97.
6. Юрина Н.П., Одинцова М.С. // Молекуляр. биология. 1992. Т. 26, вып. 4. С. 757–771.
7. Cell Organelles / Ed. R.G. Herrmann. Wien; N.Y.: Springer, 1992. 467 p.

* * *

Ольга Николаевна Кулаева, доктор биологических наук, профессор, вице-президент Общества физиологов растений России, зав. лабораторией экспрессии генома растений Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, специалист в области регуляторных систем растений, включая фитогормоны и ответ растений на стресс. Читает спецкурс “Регуляторные системы растений” на кафедре физиологии растений Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова и спецкурс “Фитогормоны” в Пушкинском государственном университете. Автор 251 печатной работы, в том числе двух монографий. Награждена премией им. К.А. Тимирязева РАН.