

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ ПОЯВЛЕНИЯ ГЕЛЯ И ЕГО ФУНКЦИЙ В ЦИТОПЛАЗМЕ КЛЕТОК

¹Зарицкий А.Р., ²Грачев В.И., ¹Зайцева Г.В., ¹Кириченко М.Н.

¹Физический институт им. П.Н. Лебедева, Российская академия наук, <http://www.lebedev.ru>
119991 Москва, Российская Федерация

²Институт радиотехники и электроники им. В.А. Котельникова, Российская академия наук, <http://www.cplire.ru>
125009 Москва, Российская Федерация

Поступила 16.11.2016

В работе рассмотрен известный феномен в жизнедеятельности и эволюционном развитии животных клеток – наличие в их цитоплазме геля. Описана эволюция появления геля с динамикой фазовых переходов золь-гель. Обоснована основная функция геля в цитоплазме – обеспечение интенсификации энергетического метаболизма клеток. Показана роль геля в инфраструктуре клетки и ее компартментов, взаимосвязь геля и цитоскелета, способствующая трансмембранному обмену клетки с окружающей средой. Показана также роль гелевых каналов в логистике водных потоков и активных веществ в цитоплазме, в регуляции механизмов метаболизма клеток, в частности, режимов обезвоживания цитоплазмы - спорообразования в одноклеточных организмах и высыхания кожных покровов человека как в норме, так и при различных патологиях.

Ключевые слова: цитоплазма, золь, гель, структурированная вода, энергетический метаболизм, цитоскелет, гелевые каналы, водные потоки, механизмы обезвоживания

PACS: 87.23.KG

СОДЕРЖАНИЕ

1. ВВЕДЕНИЕ (215)
 2. ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ ПОЯВЛЕНИЯ ГЕЛЯ В ЦИТОПЛАЗМЕ КЛЕТОК (217)
 3. ЭВОЛЮЦИЯ ИНТЕНСИФИКАЦИИ ГЕЛЕМ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО МЕТАБОЛИЗМА КЛЕТОК (218)
 4. РОЛЬ ГЕЛЯ В ЭВОЛЮЦИИ ЦИТОСКЕЛЕТА (219)
 5. ГЕЛЕВЫЕ ТРАНСПОРТНЫЕ СТРУКТУРЫ В ЦИТОПЛАЗМЕ (219)
 6. ГЕЛЬ КАК СРЕДСТВО ОБЕЗВОЖИВАНИЯ ЦИТОПЛАЗМЫ (220)
 7. ЗАКЛЮЧЕНИЕ (221)
- ЛИТЕРАТУРА (221)

1. ВВЕДЕНИЕ

Внутренняя среда живой клетки – протоплазма является предметом интенсивных исследований современной цитофизиологии. Еще соратник Чарльза Дарвина Томас Г. Гексли полтора века назад назвал протоплазму физической основой жизни [1]. Американский цитолог Левис В. Гейльбрун [2] утверждал, что “если мы сумеем расшифровать тайны жизни и механизмы жизнедеятельности, то только путем изучения протоплазмы”. Внеядерная часть протоплазмы – цитоплазма клеток и ее жидкая фракция

(без органоидов-органелл и метаболитов) – цитозоль изучены до сих пор недостаточно [3-5]. Использование нелинейных методов анализа, новых спектроскопических, ЯМР и других технологий и современного компьютерного анализа позволяют реализовать как количественные, так и новые качественные подходы к их проблемам. К настоящему времени известно, что цитозоль – разбитый на несколько отсеков-компартментов разнообразными мембранами коллоидный раствор белков, ферментов, углеводов, липидов, низкомолекулярных (меньше 300 Да и 1 нм [6]) соединений и неорганических солей в воде с рН от 7.0 до 7.4 [7], с асимметрией распределения ионов в цитозоле и вне клетки ($K^+_{in}/K^+_{ex} = 139/4$ mM, $Na^+_{in}/Na^+_{ex} = 12/145$ mM, и т.д. [3]), метаболитов, с концентрацией небелковых молекул такой, что скорость их диффузии из-за столкновений в 4 раза меньше, чем в чистой воде [8]. Механизм образования градиентов их концентраций также мало изучен [9]. В состав цитозоля входят также рибосомы – нуклеопротеиды, синтезирующие белки.

Белки цитозоля занимают до 30% его объема [10], до 10 миллиардов белковых молекул около 10 тысяч разных типов на клетку [11]. Они находятся в состоянии непрерывных процессов синтеза и распада. Свободные глобулярные и ленточные фибриллярные белки образуют коллоидные растворы в воде, которая занимает до 70% объема цитозоля [12]. При высокой концентрации макромолекул цитозольная вода находится в связанном с макромолекулами состоянии [13, 14]. При этом коллоидный раствор может быть либо невязким золем, либо вязким, желеобразным гелем.

Золь (от лат. solutio – раствор) – высокодисперсный коллоидный раствор с жидкой дисперсионной средой, в объеме которой распределена дисперсная фаза органических веществ и ионов – броуновских частиц размером 10^{-7} - 10^{-9} м [3], не связанных в пространственную структуру. При этом клетка находится в активном состоянии. При коагуляции, агрегировании дисперсных частиц золь происходит фазовый переход золь в гель.

Гель (от лат. gelo – застываю) – структурированная система из трехмерной макромолекулярной сетки (каркаса), заполненной низкомолекулярным растворителем – дисперсионной средой, в клетке – водой. В работах Гильберта Н. Линга [13] и Джеральда Х. Поллака [14] показано, что в компартментах цитоплазмы при адсорбции активным белком (например, миозином в мышечном волокне) АТФ, ионов и мономера актина солевые связи белка рвутся, его вторичная свернутая структура разворачивается в параллельно ориентированную цепь, чьи карбоксильные группы сорбируют K^+ и на полярных аминокислотах NH^+ и карбонильных CO -группах пептидного остова уже полноразвернутого белка слой за слоем сорбируется ориентированная и поляризованная (с увеличенным дипольным моментом) вода – гель, т.е. связанная и структурированная нерастворяющаяся вода на неглобулярном линейном белке (рис. 1). Многослойная водная структура геля динамична, ее молекулы постоянно перемещаются, меняются

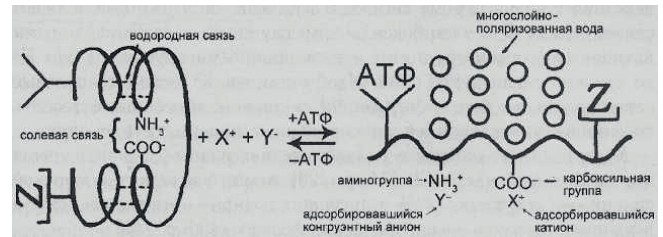


Рис. 1. Схема переходов золь-гель [13].

местами, но все движения в ней ограничены, взаимодействия между ними сильнее, чем в обычной воде, структура как целое устойчива и не смешивается со свободной водой клетки, которая практически отсутствует, т.к. почти вся вода клетки включена в упорядоченные слои белково-ионо-водного комплекса. При этом клетка находится в состоянии покоя.

Высокоэнергетический, низкоэнтропийный гель термодинамически неустойчив: гидролиз АТФ приводит к перераспределению электронной плотности в молекуле белка, его конформация меняется, его аминокислотные группы становятся недоступны воде, структурная сетка самопроизвольно разрушается с выделением жидкой фазы, восстановленные солевые связи сворачивают базовую ленту белка в глобулу, – гель переходит в золь, жидкий коллоидный раствор.

Коллоидный раствор белков клетки находится в состоянии постоянных фазовых переходов первого рода золь-гель – гель-золь [15] за счет энергии АТФ, синтезируемой как в цитозоле, так и в рибосомах клетки. Эти переходы – нелинейные колебания с постоянно изменяющимся, варьирующим периодом. Диапазон периодичности или ритмов этих фазовых переходов (ритмов агрегации) – от 10^{-10} сек до секундных, минутных, околочасовых и т.д. вплоть до сезонных и годовых. Эти переходы вызываются различными факторами – космогелиогеофизическими, согласованием ритмов между соседними компартментами, изменением рН, водно-солевого режима и т.д., и обеспечивают динамику процессов метаболизма и адаптации всех жизненно важных циклов в клетке.

Несмотря на интенсивные исследования последнего времени воды и водных коллоидов живой клетки (см., напр., [16-20] и мн. др.),

эволюционный аспект в этих исследованиях остается без особого внимания. В настоящей работе именно этот аспект является основным предметом исследования.

2. ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ ПОЯВЛЕНИЯ ГЕЛЯ В ЦИТОПЛАЗМЕ КЛЕТОК

На завершающем этапе абиогенеза (вероятный его вариант), при переходе первых на Земле устойчивых обособленных источников свободной энергии – углеводородных нанок капель аэрозоля с открытым метаболизмом и формирующейся абиогенной органики из планетарного автоклава бескислородной приповерхностной атмосферы в водную среду первичной гидросферы остывающей планеты, – липиды и архаичные ферменты с поверхности капель формировали на турбулентной границе раздела атмосферы и водной поверхности липидные везикулы (лат. vesicula – пузырёк), содержащие водный раствор углеродсодержащих соединений, архаичных ферментов, вирусов и рибонуклеотидов с унаследованными от углеводородных капель механизмами анаэробного метаболизма [21, 22]. Анаэробное усвоение глюкозы и ее полимера гликогена из окружающей водной среды оказалось достаточной энергетической основой метаболической активности везикул вплоть до митоза. В работах [23-25] выявлен ведущий физический фактор молекулярных механизмов режимов активности и митоза – изменение кислотности внутренней среды везикулы, определяющее порядок смены процессов и явлений при делении везикул и смены режимов их метаболизма. Максимально возможная мощность групп метаболических процессов, конкурирующих за макроэнергию в везикулах, достигалась разведением этих групп во времени путем естественного закисления внутренней среды при синтезе макроэргов и принудительном ее подщелачивании при их утилизации. Цикличность режимов метаболизма везикул сформировалась отбором ферментов по активности катализа синтеза в области больших значений pH, чем катализа утилизации макроэргов. При достаточно высокой концентрации пептидов,

полипептидных структур и АТФ вместе с ионами низкомолекулярной фракции в объеме везикулы в результате пино- и фагоцитоза из внешней среды и синтеза в среде внутренней водный раствор содержимого везикулы структурировался в коллоид с динамикой золь-гель переходов. Цикличность режимов метаболизма везикул определяла и ритм этих переходов. Жидкокристаллическая фаза геля – универсальный акцептор осмотических и механических, электромагнитных и гравитационных колебаний, который сохранил свою фундаментальную роль в эволюции и после появления специализированных рецепторных белков и иных рецепторных структур.

Естественным завершением такого развития стало появление первых простейших клеток-анаэробов, безхромосомных и безядерных прокариот, способных к воспроизводству [25, 26]. Постепенное накопление в атмосфере кислорода обеспечило формирование и развитие у некоторой части везикул и анаэробов-прокариот метаболизма на основе фотосинтеза, т.е. метаболизма аэробного, что дало начало развитию простейших прокариот-аэробов. К моменту достижения в атмосфере парциального давления кислорода в 2 мм.рт.ст. (судя по гомеостазу уровня кислорода в цитоплазме современной животной клетки) и накопления кислорода в гидросфере везикулы и архаичные прокариоты со сложным метаболизмом, включающим фотосинтез и утилизацию энергоемких субстратов анаэробным и аэробным способом, вытеснили практически все другие везикулы и дали старт формированию и развитию эукариотических (гр. karyon – ядро) клеток [25].

Коллоидные структуры компартиментов эукариот, как и прокариот, оптимизировали всю кинетику метаболизма клеток посредством фазовых переходов золь-гель, генерирующих энергию в широком диапазоне спектра электромагнитных и акустических колебаний [27-29], чрезвычайно слабая интенсивность которых воспринималась на фоне тепловых шумов [30, 31], – эволюционно наиболее древнем, по-видимому, способе информационного взаимодействия

биосистем. Адресные способы передачи информации возникли в ходе эволюции лишь у многоклеточных организмов. Гель одних компартментов клетки может поглощать энергию сигналов, генерируемых при переходе золя в гель соседних компартментов клетки, переходя при этом в золь. Сверхслабые взаимодействия, определяющие эти процессы, являются в настоящее время предметом интенсивных исследований [32]. Фазовые переходы первого и второго рода определяются степенью синхронизации ритмов золь-гель переходов между соседними компартментами клетки и согласованием ритмов разных периодов. Исследование этих ритмов вносит свою лепту в формирование современных фундаментальных понятий проблемы биологического времени и времени вообще.

Таким образом появление в ходе эволюции геля в цитозоле явилось решающим фактором оптимизации всех процессов метаболизма в нарождающихся клеточных структурах.

3. ЭВОЛЮЦИЯ ИНТЕНСИФИКАЦИИ ГЕЛЕМ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО МЕТАБОЛИЗМА КЛЕТОК

Наличие и рост электрического поля в цитомембранах в процессе эволюционных преобразований обеспечили в клетках неуклонный рост концентрации биологически активных веществ [33] и, как следствие, рост интенсивности их энергетического метаболизма. Другим, не менее важным фактором, который использовала природа для той же цели, стал гель.

В п.2 был рассмотрен возможный вариант естественного появления геля во внутренней среде протоклеточных структур, а также биологическая целесообразность его функционирования в процессах их жизнедеятельности, проявляющая себя в оптимизации всех процессов метаболизма клеток. Считая энергетический метаболизм ведущим видом метаболизма клетки и неуклонную его интенсификацию - генеральной линией эволюционного развития клеточного мира с самого начала его зарождения, рассмотрим эволюционные аспекты участия

в этом процессе белково-ионно-водного комплекса клетки, ее цитозоля, существующего в режиме непрерывного фазового перехода золь-гель – гель-золь.

Если на начальных стадиях зарождения протоклеточных структур, в первых липидных везикулах «первобытного бульона» не существовало достаточного набора соединений и элементов для организации водных коллоидных растворов необходимой концентрации, метаболизм которых позволял бы делать запасы энергоемких компонент, то с возникновением аэробных везикул и архаичных протокариотов достаточного размера с развитыми метаболическими механизмами процессы накопления энергетических запасов можно представить себе достаточно вероятными. В клетке появился постоянный фактор усиления метаболизма – гель. Т.к. цитозоль в состоянии геля практически обезвожен, доля свободной воды в золе минимальна. Соответственно максимальна в нем концентрация глобулярных белков, не участвующих в образовании геля. Их форма не позволяет структурировать воду на уровне размеров отдельных аминокислот в той же степени, что неглобулярные белки. Из-за наличия на поверхности глобул гидрофобных участков эти белки обладают низким сродством к уже сформированному гелю. Эти глобулярные белки золя непосредственно участвуют в клеточном метаболизме. При этом их концентрация, молекулярный вес и интенсивность метаболизма существенно возрастает, являясь неизбежным следствием разделения цитозоля на две фазы – золь и гель. Усиление метаболизма приводит в свою очередь к возникновению цепочки причинно-следственных связей: росту концентрации АТФ в золе, ускорению работы K^+/Na^+ -АТФ-аз, усилению электрического поля в цитомембране, вызывающего асимметрию проницаемости липидных мембран для дипольных соединений и, как следствие, увеличение потоков воды из клетки (эффект Чарахьяна [33]). Эти потоки компенсируются увеличением осмотических потоков в цитоплазму, обусловленных ростом

концентрации осмотических частиц в золе при формировании геля.

Таким образом, рост углеводородной массы и развитие механизмов метаболизма энергоемких соединений привело к разделению в процессе эволюции цитозоля клеток на золь и гель, что, в свою очередь, "взаимообразно" обеспечило постоянный рост интенсификации энергетического метаболизма клеток, т.е. следование генеральной линии эволюционного развития клеточного мира.

4. РОЛЬ ГЕЛЯ В ЭВОЛЮЦИИ ЦИТОСКЕЛЕТА

Одним из прямых следствий интенсификации гелем внутриклеточного метаболизма является активизация им формирования элементов цитоскелета в примембранных областях протоклеточных образований. Эволюционную цепочку в этом случае можно построить следующим образом. В везикулах и первых прокариотах вполне вероятен синтез супрамолекулярных, протяжных полимерных структур, состоящих из полипептидных мономеров одного типа, которые уже связывают воду и формируют, тем самым, гель. Вполне вероятен также синтез в цитоплазме первичных структур актино- и тубулиноподобных по аминокислотам протофиламентов. В фазе гелеобразования оставшийся золь собирает эти структуры под мембраной по всей ее площади в сеть архаичного цитоскелета из микрофиламентов и микротрубочек, со слабыми нековалентными связями своих структурных единиц. Такой белково-ионно-водный матрикс динамически нестабилен при различных воздействиях на клетку, непрерывно перестраивается при полимеризации-деполимеризации своих нитей, которые собираются из соответствующих молекул и вновь разбираются на отдельные молекулы. Эту полимеризацию и стабилизацию цитоскелета в золе под мембраной обеспечивает гель. Структуры цитоскелета дистанцируются от липидов мембраны посредством белковых мостиков, которые связаны как с белками-анкеринами, встроенными в липиды, так и с

неглобулярными белками, составляющими основу геля. Поэтому гель, сформированный на цитоскелете, не мешает трансмембранному обмену клеток с окружающей водной средой ни субстратами клеточного метаболизма, ни молекулами воды.

У эукариотов, при наличии органелл и компартиментации объема клетки, в сети цитоскелета появляется его третий элемент – промежуточные филаменты, состоящие из специфических полипептидов. Актин и тубулин эукариотов взаимодействуют с огромным количеством регуляторных, вспомогательных, моторных и других белков. Именно актин является «чемпионом» среди эукариотических белков по количеству белков-партнеров [3]. Интенсивность метаболизма актин-миозиновых, тубулиновых и актинсвязывающих белков обеспечивается ритмом фазовых переходов золь-гель – гель-золь. Силы, действующие между белками цитоскелета и жидкой фазой геля цитоплазмы клетки – ван-дер-ваальсовы силы, гидрофобные взаимодействия, водородные связи, кулоновские взаимодействия между участками заряженных белковых сетей и окружающих их ионов, обеспечивают упорядоченность расположения компонентов клетки, формируя цитоскелет клетки, поддерживающий ее форму и все формы подвижности, транспортирующий моторными белками ее органеллы, участвующий в ее рецепторной функции и существенно повышающий устойчивость клеток к разрушающим воздействиям на них сдвиговыми течениями в окружающей водной среде.

5. ГЕЛЕВЫЕ ТРАНСПОРТНЫЕ СТРУКТУРЫ В ЦИТОПЛАЗМЕ

Известна характерная особенность цитоплазмы эукариотической клетки – постоянное внутриклеточное движение (циклоз) процессов новообразования и распада различных веществ, пульсации микроструктур, постоянно идущие ритмы золь-гель переходов даже в стационарных состояниях отсутствия функциональной активности, т.е. в состоянии

покоя клетки. Транспорт веществ в цитоплазме реализуется, как известно, посредством эндоплазматической сети – системой длинных ветвящихся канальцев, пронизывающих цитоплазму; непрерывных полостей, по которым перемещаются вещества, способствуя протеканию разнообразных процессов в различных компартментах клетки. Участвует в транспорте и цитоскелет посредством своих тубулиновых микротрубочек, обеспечивающих перенос гидрофобных молекул между отдельными внутриклеточными компартментами с помощью моторных белков и белков-переносчиков [34].

Однако объяснить направленный перенос внутри клетки веществ, согласование циклов метаболизма, встречи фермент-субстрат и т.д. этими путями вместе с простой диффузией и броуновским движением водорастворимых молекул невозможно. Такой транспорт эффективно, с минимальными потерями, осуществляют специальные каналы, образованные гелевыми структурами [13, 14, 16], заполненные зольем, в котором движутся метаболиты. На **рис. 2** из книги Дж.Поллака [16] схематически изображен канал в гелиевой массе, полученный в эксперименте Т.Хираи [17]. Канал окружен слоем структурированной воды в жидкокристаллическом состоянии (4-я фаза Поллака), внутри канала движется золь с микросферами, содержащими метаболиты. Такие каналы в конечном итоге обеспечивают в клетках эффективный перенос водными потоками биологически активных веществ из мест их синтеза в удаленные области цитоплазмы, где они наиболее продуктивно осуществляют свои функции.

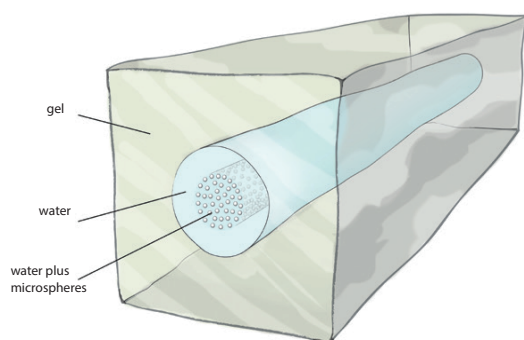


Рис. 2. Гелиевый канал в цитоплазме клетки (схема) [16].

6. ГЕЛЬ КАК СРЕДСТВО ОБЕЗВОЖИВАНИЯ ЦИТОПЛАЗМЫ

Специальные каналы, образованные гелевыми структурами, работают на основе несбалансированности потоков воды из клетки наружу и, наоборот, извне в клетку на отдельных участках цитомембраны, иногда весьма удаленных друг от друга. Интенсификация метаболических процессов клетки, связанных с синтезом веществ в примембранных областях, может локально повышать осмолярность водной среды в этих областях и нарушать баланс потоков воды через мембрану с доминированием входящих в клетку потоков. С другой стороны, смещение баланса водных потоков может быть вызвано изменением напряженности электрического поля в липидах мембраны на отдельных ее участках, вызывающим асимметрию проницаемости мембран для дипольных соединений, и прежде всего – воды (эффект Чарахчяна [33]). При ослаблении поля (например, при ассоциировании с мембраной крупных органических молекул) будет преобладать входящий в клетку поток. В других местах мембраны, свободных от ассоциатов, может сложиться обратная ситуация. Здесь напряженность электрического поля в липидах намного выше, чем на участках мембраны с ассоциированными крупными частицами. В этом случае будет преобладать поток воды из клетки наружу. Как следствие, появилась возможность реализовывать условия, когда на одних участках мембраны вода «закачивается» в цитоплазму, а на других участках, порой весьма удаленных от первых, вода, наоборот, «выкачивается» из цитоплазмы. Именно данный феномен позволяет использовать структуры из геля для формирования транспортных каналов для потоков воды [16, 34].

На базе упомянутых выше эффектов возникли механизмы обезвоживания цитоплазмы. Формирование режима спорообразования, в основе которого лежит этот эффект, обеспечило одноклеточным организмам выживаемость в периоды засухи. Многоклеточные растения используют этот эффект в формировании семян и зародышей. Эффект обезвоживания и заполнения клеток кожи гелем с последующим их высыханием и шелушением имеет место как при образовании серебристого слоя кожи человека в норме, так и при развитии патологий, таких как псориаз и экзема.

7. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе рассматривается возможный вариант появления на бескислородном этапе абиогенеза разделения "цитозоля" первых протоклеточных образований – липидных везикул в первичной гидросфере планеты на две фазы – золь и гель. Это разделение явилось решающим фактором оптимизации всех процессов метаболизма в нарождающихся клеточных структурах. Показано формирование механизмов с участием золь-гель структур эволюционных преобразований, которые обеспечили клеткам следование генеральной линии эволюционного развития живых систем, а именно неуклонную интенсификацию их энергетического метаболизма. Выявлены принципы и полезные следствия действия таких механизмов. Показана роль геля в формировании и функционировании цитоскелета, а также в формировании оптимальных структур транспорта метаболитов. Обозначены возможности использования структур из геля для временной остановки метаболизма клеток (в режимах обезвоживания цитоплазмы) в условиях, неблагоприятных для их жизнедеятельности.

Проведенный анализ охватывает огромный период времени – от появления в протоклеточных образованиях первых структур из геля и вплоть до эволюционного развития и формирования мира эукариотов. Данный анализ является в известной степени схематичным и носит скорее постановочный характер, но это не умаляет его значимости. Основным результатом представляется выявление основной функции эволюционно ранней структуры из геля – оптимизацию и интенсификацию энергетического метаболизма клетки

ЛИТЕРАТУРА

1. Huxley TH. On the Physical Basis of Life. *Fortnightly Review*, 1869, 5:129.
2. Гейльбрун Л. *Динамика живой протоплазмы*. Москва, ИЛ, 1957, 348 с.
3. Attwood TK, Campbell PN, Parish JH, Smith AD, Stirling JL, Vella F, Cammack R (eds). *Oxford dictionary of biochemistry and molecular biology*. Oxford, UK, Oxford University Press, 2006, 736 p.
4. Албертс Б, Брей Д, Льюис Дж, Рэфф М, Робертс К, Уотсон Дж. *Молекулярная биология клетки*. Т. 2. Москва, Мир, 1994, 541 с.
5. Льюин Б, Кассимерис А, Лингаппа ВР, Плошпер Дж (eds). *Клетки*. Москва, БИНОМ Лаборатория знаний, 2011, 951 с.

6. Goodacre R, Vaidyanathan S, Dunn WB, Harrigan GG, Kell DB. Metabolomics by numbers: acquiring and understanding global metabolite data. *Trends in biotechnology*, 2004, 22(5):245-252.
7. Bright GR, Fisher GW, Rogowska J, Taylor DL. Fluorescence ratio imaging microscopy: temporal and spatial measurements of cytoplasmic pH. *The Journal of cell biology*, 1987, 104(4):1019-1033.
8. Verkman AS. Solute and macromolecule diffusion in cellular aqueous compartments. *Trends in biochemical sciences*, 2002, 27(1):27-33.
9. Weiss JN, Korge P. The cytoplasm: no longer a well-mixed bag. *Circulation research*, 2001, 89(2):108-110.
10. Ellis RJ. Macromolecular crowding: obvious but underappreciated. *Trends in biochemical sciences*, 2001, 26(10):597-604.
11. Luby-Phelps K. Cytoarchitecture and physical properties of cytoplasm: volume, viscosity, diffusion, intracellular surface area. *International review of cytology*, 2000, 192:189-221.
12. Persson E, Halle B. Cell water dynamics on multiple time scales. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(17):6266-6271.
13. Линг Г. *Физическая теория живой клетки: незамеченная революция*. СПб, Наука, 2008, 376 с.
14. Поллак ДжХ. *Клетки, гели и двигатели жизни. Новый объединительный подход к функции клеток*. Екатеринбург, Токмас-Пресс, 2009, 386 с.
15. Загускин СА, Никитенко АА, Овчинников ЮА, Прохоров АМ, Савранский ВВ, Дегтярева ВП, Платонов ВИ. О диапазоне периодов колебаний микроструктур живой клетки. *Докл. АН СССР*, 1984, 277(6):1468-1471.
16. Pollack GH. *The Fourth Phase of Water: Beyond Solid, Liquid, and Vapor*. Seattle, Ebner&Sons Publ., 2013.
17. Suzuki D, Kobayashi T, Yoshida R, Hirai T. Soft actuators of organized self-oscillating microgels. *Soft Matter*, 2012, 8(45):11447-11449, DOI: 10.1039/C2SM26477C.
18. Giudice E, Del, Tedeschi A, Vitiello G, Voeikov V. Coherent structures in liquid water close to hydrophilic surfaces. *Journal of Physics: Conference Series*, 2013, 442(012028):1-5.
19. Воейков В.А. Активный кислород, организованная вода и процессы жизнедеятельности. *Труды II между. конгресса «Слабые и сверхслабые поля и излучения в биологии и медицине»*. СПб.: Тускарора, 2000, с. 1-4.
20. Pershin SM, Bunkin AF. Observation of temperature evolution of relative concentration ortho/para spin-isomers H₂O by four-photon spectroscopy. *Laser Physics*, 2009, 19(7):1-5.
21. Зарицкий АР, Грачев ВИ, Воронцов ЮП, Пронин ВС. Энергетические аспекты абиогенеза в атмосфере на наноканалах углеродородного аэрозоля. *Радиоэлектроника. Наносистемы. Информационные технологии (РЭНСИТ)*, 2013, 5(2):105-125.
22. Зарицкий АР, Грачев ВИ, Воронцов ЮП, Пронин ВС. Абиогенез на этапе перехода из атмосферы в водную среду: от везикул к протоклеткам. *Радиоэлектроника. Наносистемы. Информационные технологии (РЭНСИТ)*, 2014, 6(2):221-231; DOI: 10.17725/RENSITe.0006.201412f.0221.
23. Зарицкий АР, Пронин ВС. Биофизика основных режимов клеточного метаболизма. Функциональные

- режимы клетки: состояние покоя и активность. *Краткие сообщения по физике ФИАН*, 2006, 12:8-18.
24. Зарицкий АР, Пронин ВС. Биофизика основных режимов клеточного метаболизма. Режим деления клетки (митоз). *Краткие сообщения по физике ФИАН*, 2006, 12:19-27.
25. Зарицкий АР, Грачев ВИ, Воронцов ЮП, Кириченко МН, Пронин ВС. Анаэробный этап эволюционного развития животной клетки. *Радиоэлектроника. Наносистемы. Информационные технологии (РЭНСИТ)*, 2015, 7(1):87-99; DOI: 10.17725/RENSITe.2015.07.087.
26. Doolittle WF, Zhaxybayeva O. On the Origin of Prokaryotic Species. *Genome Res.*, 2009, 19:744-756.
27. Lepeschkin WW. My opinion about protoplasm. *Protoplasma*, 1930, 9:269.
28. Гурвич АГ. *Проблема митогенетического излучения как аспект молекулярной биологии*. Ленинград, Медицина, 1968, 240 с.
29. Казначеев ВП, Михайлова ЛП. *Сверхслабые излучения в межклеточных взаимодействиях*. Новосибирск, Наука, 1981, 144 с.
30. Бурлаков АБ, Бурлакова ОВ, Голыченков ВА. Дистантные взаимодействия разновозрастных эмбрионов выюна. *ДАН*, 1999, 368(4):562-564.
31. Бурлаков АБ, Бурлакова ОВ, Голыченков ВА. Возможность изменения индивидуального биологического времени слабыми электромагнитными излучениями. *Труды V междунар. конф. "Слабые и сверхслабые поля и излучения в биологии и медицине"* (29.6-3.7.09), Санкт-Петербург, РГМУ, 2009, с. 41-47.
32. Сайт конгресса "Слабые и сверхслабые поля и излучения в биологии и медицине", Санкт-Петербург, Россия: <http://www.biophys.ru/congress-2015>.
33. Зарицкий АР, Зайцева ГВ, Грачев ВИ, Кириченко МН. Электрическое поле в цитомембране как фактор интенсификации метаболизма клеток. *Радиоэлектроника. Наносистемы. Информационные технологии (РЭНСИТ)*, 2016, 8(1):91-103, DOI: 10.17725/rensit.2016.08.91.
34. Gitai Z. The new bacterial cell biology: moving parts and subcellular architecture. *Cell*, 2005, 120(5):577-586.

Зарицкий Александр Романович

с.н.с.

Физический институт им. П.Н.Лебедева РАН
53, Ленинский пр., 119991 Москва, Россия
zaritsky@sci.lebedev.ru

Грачев Владимир Иванович

чл.-корр. РАЕН

ИРЭ им. В.А.Котельникова РАН
11/7, ул. Моховая, 125009 Москва, Россия
grachev@cplire.ru

Зайцева Галина Владимировна

м.н.с.

Физический институт им. П.Н.Лебедева РАН
53, Ленинский пр., 119991 Москва, Россия
zaytseva-gv@yandex.ru

Кириченко Марина Николаевна

к.ф.-м.н., н.с.

Физический институт им. П.Н.Лебедева РАН
53, Ленинский пр., 119991 Москва, Россия
maslova_marina@mail.ru

EVOLUTIONARY ASPECTS OF THE GEL APPEARANCE AND ITS FUNCTIONS IN THE CELL CYTOPLASM

Alexander R. Zaritsky, Galina V. Zaytseva, Marina N. Kirichenko

Lebedev Fizichesky Institute, Russian Academy of Sciences, <http://www.lebedev.ru>
119991 Moscow, Russian Federation

Vladimir I. Grachev

Kotelnikov Institute of Radio Engineering and Electronics, Russian Academy of Sciences, <http://www.cplire.ru>
125009 Moscow, Russian Federation

Abstract. In this paper we consider a well-known phenomenon in the life and the evolutionary development of animal cells - the presence in their cytoplasm gel. Described the evolution of the gel appearance with the dynamics of sol-gel phase transitions. Substantiated the main function of the gel in the cytoplasm - providing intensification of the energy metabolism of cells. Shown the role of the gel in the infrastructure of the cell and its compartments, the relationship of the gel and the cytoskeleton, promoting transmembrane exchange of cell with the environment. Shown the role of gel channels in the logistics of water flows and active substances in the cytoplasm, in the regulation of metabolic mechanisms, in particular, in the regulation of the cytoplasm dehydration modes - of sporulation in unicellular organisms and of the drying of human dermal cover in the norm and in various pathologies.

Keywords: cytoplasm, sol, gel, structured water, energy metabolism, cytoskeleton, gel channels, waterways, dehydration mechanisms

PACS: 87.32.Kg

Bibliography – 34 references

RENSIT, 2016, 8(2):215-222

Received 16.11.2016

DOI: 10.17725/rensit.2016.08.215