

ANDRZEJ DŻUGAJ, JOLANTA BARAŃSKA, ADAM SZEWCZYK*

Jakub Karol Parnas. Odkrycie glikolizy – szlaku Embdena-Meyerhofa-Parnasa^{1,2}

Wstęp

W niniejszym artykule przybliżamy postać jednego z najwybitniejszych biochemików II Rzeczypospolitej: Jakuba Karola Parnasa. Jego badania naukowe odegrały kluczową rolę w zrozumieniu fundamentalnego procesu biochemicznego, jakim jest glikoliza. Jednakże Parnas to nie tylko wybitny naukowiec, lecz również osobowość, która przyciągała do siebie wielu młodych entuzjastów biochemii, którzy następnie tworzyli swoje własne grupy badawcze. Niepowtarzalna kariera naukowa Parnasa jest jednocześnie symbolem wyjątkowego środowiska intelektualnego Galicji oraz Uniwersytetu Jana Kazimierza we Lwowie w 20. i 30. latach ubiegłego wieku. To właśnie tam powstawały przełomowe odkrycia naukowe, które miały wpływ na rozwój nie tylko biochemii, ale także wielu innych dziedzin nauki.



(Jakub Karol Parnas 1884–1949)

* Prof. dr hab. Andrzej Dżugaj (andrzej.dzugaj@wp.pl) – Uniwersytet Wrocławski, Wrocław; prof. dr hab. Jolanta Barańska, prof. dr hab. Adam Szewczyk – Instytut Biologii Doświadczalnej PAN im. Marcelego Nenckiego, Warszawa

¹ W roku 2024 obchodzimy 140. rocznicę urodzin Jakuba Karola Parnasa. Z okazji tego jubileuszu w niniejszym artykule przypominamy osiągnięcia i dokonania naukowe prof. Parnasa. Życiorys Profesora, jego wkład w organizację życia naukowego w międzywojennej Polsce oraz działania Polskiego Towarzystwa Biochemicznego prowadzone dla uczczenia pamięci Jakuba Karola Parnasa zostaną przez nas przedstawione w „Postęпах Biochemii” w 2024 roku.

² Artykuł został napisany na podstawie rozdziału: Barańska J., Dżugaj A., Kwiatkowska-Korczak J., 2007. *Embden-Meyerhof-Parnas, the First Metabolic Pathway: The Fate of Prominent Polish Biochemist Jakub Karol Parnas*. [W:] *Stories of Success – Personal Recollections. Comprehensive Biochemistry*. Semenza G. (red.). Elsevier B.V., Amsterdam, 45, 157–207, oraz artykułu: Barańska J., Dżugaj A., Kwiatkowska-Korczak J., 2008. *Życie i tragiczna śmierć Jakuba Karola Parnasa, wybitnego polskiego biochemika i współodkrywcę glikolizy*. „Kosmos”, 57, 1–17.

Jakub Karol Parnas (1884–1949) przyszedł na świat w zasymilowanej rodzinie żydowskiej. Rodzice Oskar Parnas i Gabriela z domu Bernstein posiadali majątek ziemski w Mokrzeanach koło Tarnopola w Galicji, wchodzącej w skład monarchii austro-węgierskiej. Żydowscy właściciele ziemscy w Galicji przyjmowali obyczaje szlachty polskiej i często ulegali polonizacji.

Monarchia austro-węgierska była jednym z najbardziej liberalnych państw europejskich. Poddani Cesarza Franciszka-Józefa mogli swobodnie podróżować po Europie i studiować na dowolnie wybranym uniwersytecie.

Wykształcenie

Jakub Karol Parnas ukończył szkołę powszechną w Tarnopolu i gimnazjum we Lwowie w roku 1902. W latach 1902–1904 studiował chemię w Wyższej Szkole Technicznej w Berlinie, następnie do 1905 roku chemię organiczną i fizjologiczną na Uniwersytecie w Strasburgu. Po uzyskaniu dyplomu w 1906 roku podjął pracę na Politechnice w Zurychu, pod kierownictwem prof. Richarda Willstatera, laureata Nagrody Nobla w dziedzinie chemii za badania barwników roślinnych, zwłaszcza chlorofilu. W krótkim czasie uzyskał w formie krystalicznej nieznaną dotąd trzeci izomer naftochinonu: 2,3 naftochinon. Wyniki tej pracy – opublikowane w dwóch publikacjach – były podstawą rozprawy doktorskiej.

Obrona pracy odbyła się w 1907 roku na Uniwersytecie w Monachium, gdzie Jakub Karol Parnas uzyskał stopień doktora chemii. W tym samym roku podjął pracę w charakterze asystenta w pracowni Franza Hofmeistra w Instytucie Chemii Fizjologicznej na Uniwersytecie w Strasburgu. Miał tu okazję poznać wybitnych uczonych takich, jak Franz Knoop i Gustaw Embden. Uczestniczył w wielu dyskusjach, zetknął się z nowymi ideami naukowymi.

Był to okres intensywnych badań budowy cząsteczek wchodzących w skład żywych organizmów oraz ich prawdopodobnych przemian w żywych organizmach. Wiedzano, że glukoza ulega przemianie do mleczanu, ale przypuszczano, że następuje to w jedno-stopniowej reakcji. Doświadczenia przeprowadzono na perfundowanych organach i homogenatach tkankowych. Parnas wykazał, że homogenaty wątroby mają zdolność metabolizowania aldehydów, udowodnił, że organ ten zawiera rozpuszczalny katalizator umożliwiający reakcje Canizzaro i nadał mu nazwę mutaza aldehydowa.

Aby pogłębić swą wiedzę z fizjologii, spędził rok w Stacji Zoologicznej w Neapolu, gdzie studiował energetykę mięśni gładkich u bezkręgowców i poznał szereg nowych technik doświadczalnych. Po powrocie do Strasburga wrócił do badania metabolizmu ssaków. Powszechnie wiedzano, że w bakteriach, drożdżach i mięśniach kręgowców zachodzi produkcja mleczanu, ale stereochemia tego procesu była znana jedynie u mikroorganizmów. Badając losy form L i D mleczanu podawanego królikom, Parnas udowod-

nił, że jedynie forma L(+) ulega szybkiej przemianie, podczas gdy forma D(+) utylizowana jest bardzo wolno i jest toksyczna.

W 1913 roku Parnas habilitował się i otrzymał stanowisko docenta Uniwersytetu w Strasburgu. Parnas z Wagnerem w doświadczeniach na izolowanych mięśniach żaby udowodnili, że istnieje związek między rozpadem glikogenu a powstawaniem mleczanu. Wykazali też mniejszą zawartość mleczanu w warunkach tlenowych.

W 1913 roku Jakub Karol Parnas został zaproszony do Cambridge do laboratorium F.G. Hopkinsa, gdzie kontynuował badania przemian występujących w mięśniach. W roku 1914 wybuchła I wojna światowa. Wielka Brytania znalazła się w stanie wojny z Austro-Węgrami. Parnas musiał wracać do kraju, gdzie został wcielony do armii. W czasie wojny pracował w laboratorium wojskowej służby zdrowia. Po wojnie, w wyniku której Polska odzyskała niepodległość, Parnas przeniósł się do Lwowa, gdzie otrzymał stanowisko profesora zwyczajnego i kierownika Chemii Lekarskiej na Wydziale Lekarskim Uniwersytetu Jana Kazimierza.

Warsztat badawczy

Laboratorium Parnasa na Uniwersytecie Jana Kazimierza we Lwowie w latach 30. ubiegłego stulecia miało wyposażenie porównywalne z najlepszymi jednostkami tego typu na świecie. Współpracownikami Parnasa byli młodzi ludzie, głównie doktorzy medycyny o dobrej znajomości chemii. Umieeli oni zarówno syntetyzować estry fosforanowe cukrów, prawdopodobnych metabolitów glikolizy, jak również AMP i ATP, oraz identyfikować metabolity glikolizy w mięśniach. AMP wytwarzane w Laboratorium Parnasa było wysokiej jakości, prawdopodobnie najlepsze na świecie. Badania prowadzono na homogenatach mięśni szkieletowych kręgowców: żabach, królikach, psach i koniach. Dodatkowo badania prowadzono na drożdżach. Szerokie spektrum badawcze było korzystne. Identyfikacja tego samego metabolitu pochodzącego z różnych gatunków wskazywała na uniwersalny charakter metabolizmu glikolizy. Homogenat odwirowywano, oddzielając od nierozpuszczalnych w wodzie części tkanek.

Do oczyszczania białek stosowano siarczan amonu. Była to metoda żmudna, gdyż do roztworu dodawało się powoli niewielkie ilości siarczanu, i trwało to nieraz wiele godzin. Była to również metoda otrzymywania kryształów białkowych. W Laboratorium Parnasa pierwsze krystaliczne białko z mięśni królika nazwane miogenem otrzymał Tadeusz Baranowski.

Po wojnie Baranowski był kierownikiem Zakładu Chemii Fizjologicznej na Akademii Medycznej we Wrocławiu. Jego pracownicy otrzymali w formie krystalicznej wiele enzymów glikolizy z mięśnia ludzkiego.

Estry forforanowe glikozy i jej pochodnych rozdzielano przy użyciu chromatografii bibułowej. Do oznaczania fosforu stosowano metodę Fiske-Subbarowa. Aby śledzić losy

reszty fosforanowej w procesie glikolizy, niezbędne było zastosowanie fosforu radioaktywnego. Współpracując z Hevesy, otrzymywali radioaktywny fosfor z laboratorium Nielsa Bohra z Kopenhagi. Z uwagi na krótki okres półtrwania tego pierwiastka (14 dni), konieczne było wysyłanie radioaktywnego fosforanu sodu samolotem do Lwowa, gdzie w Laboratorium Parnasa sól tę używano do syntezy pochodnych cukrowych metabolitów glikolizy. Substrat i produkty reakcji enzymatycznych spalano. We wszystkich przypadkach produktem był kwas ortofosforowy służący do otrzymywania mieszanych fosforanów magnezowo-amonowych. Sole te wysyłano samolotem do Kopenhagi, gdzie mierzone ich radioaktywność. Dzięki zastosowaniu radioaktywnej pochodnej cukrowej można było prześledzić losy reszty fosforanowej w glikolizie. Za zastosowanie radioaktywnego fosforanu w badaniach biologicznych Hevesy w 1943 roku otrzymał Nagrodę Nobla.

Z kolei oznaczanie ATP prowadzono, wytrącając sól barową ATP z homogenatu mięśni otrzymanego po działaniu na homogenat kwasem trichlorooctowym: następnie po działaniu kwasem siarkowym poddawano ATP enzymatycznej deaminacji. Uwolniony amoniak był oznaczany ilościowo w aparacie Kjeldahla. W glikolizie biorą udział ATP i AMP, ale w tym procesie dalszy metabolizm tych nukleotydów nie występuje.

Wszystkie wspomniane techniki laboratoryjne są współcześnie *passé*. Nawet badania strukturalne kryształów białkowych do niedawna cieszące się dużym zainteresowaniem mają współcześnie konkurencję w postaci zastosowania algorytmów sztucznej inteligencji (AI).

Odkrycie glikolizy

Już w XIX stuleciu pojawiła się koncepcja, że głównym źródłem energii dla żywych organizmów jest glukoza. Wkrótce ukazały się doniesienia, że produktem utlenienia glukozy w komórkach zwierzęcych jest kwas mlekowy, a u drożdży alkohol. Wyliczono nawet, że z jednej cząsteczki glukozy powstają dwie cząsteczki kwasu mlekowego. Niemniej jednak odkrycie glikolizy nastąpiło dopiero w latach trzydziestych XX wieku (patrz: praca przeglądowa Barnetta 2005).

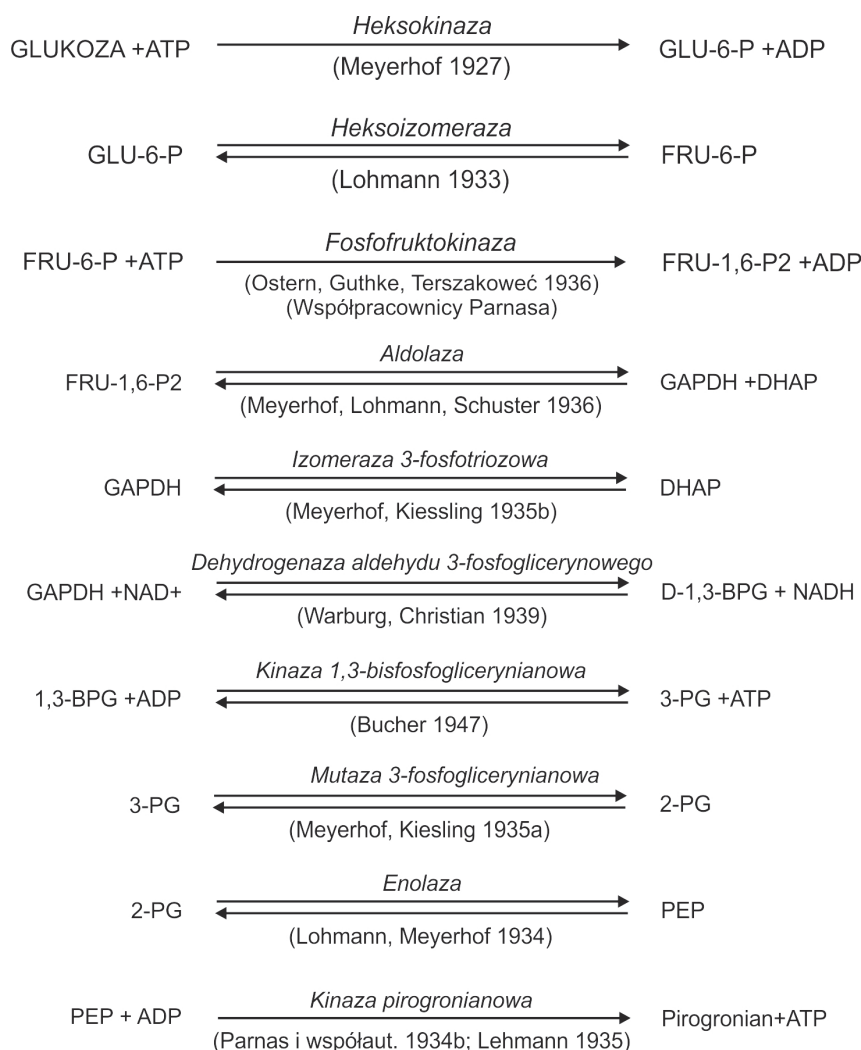
Do odkrycia metabolizmu glukozy, czyli glikolizy, przyczyniło się liczne grono badaczy, jednak powszechnie uważa się, że największy wkład w odkrycie tego szlaku metabolicznego mieli Embden, Meyerhof i Parnas.

W wyniku badań wykazano, że w glikolizie występuje sześć rodzajów reakcji:

- 1) Fosforylacja: przeniesienie reszty fosforanowej z ATP na cukier lub z metabolitu na ADP, katalizowane przez kinazy.
- 2) Odwracalna izomeryzacja aldozy do ketozy, katalizowana przez izomerazę heksozową lub triożową.
- 3) Przeniesienie reszty fosforanowej w obrębie jednej cząsteczki cukru z jednego atomu tlenu na inny, katalizowane przez mutazę.

- 4) Rozszczepienie wiązania węgiel-węgiel katalizowane przez aldolazę i reakcja odwrotna, kondensacja aldolowa aldehydu 3-fosfoglicerynowego i fosforanu dihydroksyacetonu prowadząca do powstania fruktozo-1,6-bisfosforanu.
- 5) Utlenienie aldehydu katalizowane przez dehydrogenazę w obecności NAD.
- 6) Dehydratacja kwasu 3-fosfoglicerynowego katalizowana przez enolazę.

Poniżej lista poszczególnych reakcji glikolizy i nazwiska ich odkrywców.



Podczas V Kongresu Chemii Biologicznej w roku 1935 Parnas przedstawił doniesienie, w którym prezentował odkrycie swego zespołu (Parnas i współaut. 1934b), wykazujące, że ATP może powstawać w wyniku przeniesienia reszty fosforanowej z inter-

mediatów glikolizy na ADP i że w reakcji tej oprócz ATP powstaje kwas pirogronowy. Wkrótce odkrycie Parnasa zostało potwierdzone przez Lehmana (1935), który wykazał, że substratem dla tej reakcji jest fosfoenolopirogronian (PEP).

Jedną z metod używanych w badaniach glikolizy było stosowanie inhibitorów takich jak kwas jodooctowy lub fluorki. Kwas jodooctowy jest inhibitorem dehydrogenazy aldehydu 3-fosfoglicerynowego, zaś fluorki enolazy. Stosując inhibitory, Parnas był w stanie wykazać, że ATP nie tworzy się w obecności kwasu jodooctowego, natomiast jest syntetyzowany w obecności fluorków. Umożliwiło to zdefiniowanie etapów, w których następuje synteza ATP. W oparciu o wyniki badań nad pojawianiem się amoniaku i fosforylacji w mięśniach, Parnas ze współpracownikami dokonali ważnej obserwacji, wykazując, że produkcji mleczanu towarzyszy synteza ATP (Parnas i współaut. 1934b). W pracy opublikowanej w 1934 roku w „Nature”, Parnas i Ostern (1934) stwierdzili, że proces glikolizy polega na rozpadzie glukozy do kwasu mlekowego, któremu towarzyszy synteza ATP.

Dalsze badania wykazały, że glikoliza jest precyzyjnie regulowana. W glikolizie trzy enzymy pełnią funkcję regulatorową: heksokinaza, 1,6-fosfofruktokinaza i kinaza pirogronianowa. Heksokinaza została odkryta przez Meyerhofa (1927), dwa pozostałe enzymy regulatorowe glikolizy zostały odkryte przez Parnasa i jego współpracowników. Ostern, Guthke i Terszakowec (1936) odkryli fosfofruktokinazę, podczas gdy w odkryciu kinazy pirogronianowej uczestniczyli Parnas, Ostern i Mann (1934b). Na podstawie wyników badań własnych i współpracowników, oraz biorąc pod uwagę wyniki badań innych zespołów, Parnas opublikował w czasopiśmie „Enzymologia” (Parnas 1938) pracę opisującą szlak metaboliczny glikolizy, powszechnie akceptowany przez biochemików do dziś. Warto dodać, że był to w ogóle pierwszy odkryty szlak metaboliczny. Powyższe dokonania Parnasa sprawiły, że jest on uważany obok Meyerhofa i Embdena za jednego z głównych odkrywców glikolizy. W *Biochemist's Songbook*, opublikowanej w Pergamon Press w 1982 roku, Harold Baum z Chelsea College opublikował pieśń zatytułowaną *Chwałę E.M.P.* Jedną ze zwrotek tej pieśni brzmiała:

Of all nature's pathways,
We sing the praise today
Of Parnas, Embden, Meyerhof –
The glycolytic way.

Lwowska szkoła biochemii profesora Parnasa

Naukowa wyobraźnia i intuicja oraz błyskotliwa osobowość Parnasa przyciągały licznych współpracowników i utalentowanych studentów, którzy dołączali do jego zespołu, tworząc słynną szkołę biochemii. Wielu z nich stało się później znanymi biochemikami. Byli wśród nich: Paweł Ostern, który zginął tragicznie w 1941 roku. Tadeusz Mann

i jego żona Cecylia Lutwak-Mann, Tadeusz Baranowski, Irena Mochnacka, Wanda Mejbbaum-Katzenellenbogen, Leszek Tomaszewski, Józef Heller, Włodzimierz Mozołowski, Janina Opieńska-Blauth, Tadeusz Korzybski, Bohdan Sobczuk i Jurij Terszakowec. Inni to lekarze, tacy jak Bogusław Halikowski, pediatra; Andrzej Klisiecki, fizjolog; Tadeusz Krwawicz i Julian L. Reis, okuliści; Włodzimierz Antyporowicz, laryngolog; czy chirurg, Stanisław Hubl. Po skończeniu II wojny światowej prawie wszyscy ci, którzy przeżyli koszmary reżimów Hitlera i Stalina, wrócili do Polski, z wyjątkiem Tadeusza i Cecylii Mann i Juliana L. Reisa, którzy osiedli w Anglii. Wśród Ukraińców Jurij Terszakowec wyjechał do Stanów, a Bohdan Sobczuk pozostał we Lwowie, przyłączonym po II wojnie światowej do Związku Radzieckiego.

Parnas i Korzybski byli pierwszymi badaczami na świecie używającymi w badaniach biologicznych radioaktywnego fosforu ^{32}P . Ich praca dotycząca wyznaczenia szybkości wymiany reszt fosforanowych w cząsteczce ATP została opublikowana w 1939 roku. (Korzybski i Parnas, 1939). Trzydzieści lat później praca ta w niezminionej postaci została przetłumaczona z francuskiego na angielski przez H.M. Kalckara i opublikowana w książce *Biological Phosphorylations – Development of Concepts* (Korzybski i Parnas, 1969). Jest to jedyny znany nam przypadek, kiedy dawna, 30 lat wcześniej publikowana praca, jest tak aktualna i nowoczesna, że warta jest ponownego przedstawienia światu naukowemu. Jest przykładem nowatorskiego myślenia Jakuba Karola Parnasa, wyprzedzającego znacznie epokę, w której żył.

Podsumowanie

Dlaczego postać Jakuba Karola Parnasa, mimo upływu 140 lat od jego urodzin, wciąż pozostaje istotna i fascynująca? Po pierwsze, badania naukowe Parnasa nadal stanowią znaczący wkład w zrozumienie fundamentalnych procesów biochemicznych. Jego badania oraz prace jego współpracowników są nadal uznawane za istotne w dziedzinie badań nad podstawowymi mechanizmami zachodzącymi w komórkach.

Po drugie, Parnas przyciągał ludzi swoją osobowością, zwłaszcza tych, dla których praca naukowa była najważniejszą misją. Jego laboratorium stanowiło miejsce, gdzie priorytetem była pasja do nauki, a nie narodowość czy pochodzenie. Liczni wybitni biochemicy, którzy byli uczniami Parnasa, są doskonałym dowodem na to, że w jego laboratorium ceniono przede wszystkim zamiłowanie do nauki.

Po trzecie, kariera naukowa Parnasa oraz prowadzone badania we Lwowie stanowią inspirującą historię sukcesu naukowego, osiągniętego w miejscu oddalonym od światowych centrów nauki. Ten sukces wynikał z talentu, determinacji i pasji naukowej, a także sprzyjającego środowiska Uniwersytetu Jana Kazimierza we Lwowie.

Podsumowując, pamięć o Jakubie Karolu Parnasie jest równoznaczna z upamiętnieniem niezwyklej postaci wybitnego biochemika oraz wyjątkowego środowiska inte-

ktualnego Galicji. Jego dziedzictwo przetrwało lata, pozostawiając trwałe ślady w historii nauki.

Piśmiennictwo

Uwaga: Parnas opublikował 130 oryginalnych prac doświadczalnych i 46 prac przeglądowych i książek. Dwadzieścia z nich jest wymienionych w opracowaniu D.M. Needham (1971) *Machina Carnis*, str. 706, Cambridge. Kompletna lista prac Parnasa i jego współpracowników z lat 1907–1949 została opublikowana w „Postęпах Biochemii” (1986) 32, 265–285. W niniejszym opracowaniu podajemy tylko niezbędne pozycje oraz prace niezawarte w spisie publikowanym w Post. Biochem. (1986).

Wybrane pozycje piśmiennictwa

- Baranowski T., 1949. *Crystalline glycerophosphate dehydrogenase from rabbit muscle*. J. Biol. Chem. 180, 535–541.
- Barańska J., Dżugaj A., Kwiatkowska-Korczak J., 2007. *Embden-Meyerhof-Parnas, the First Metabolic Pathway: The Fate of Prominent Polish Biochemist Jakub Karol Parnas*. [W:] *Stories of Success – Personal Recollections. Comprehensive Biochemistry*. Semenza G. (red.). Elsevier B.V., Amsterdam, 45, 157–207
- Bar Nett J.A., 2005. *Glucose catabolism in Yeast and Muscle*. [W:] *Selected Topics in the History of Biochemistry: Personal recollections IX. Comprehensive Biochemistry*. Semenza G., Turner A.J. (red.). Elsevier B.V., Amsterdam, 44, 1–128.
- Bucher T., 1947. *Über ein Phosphatübertragendes Gärungsferment*. Biochim. Biophys. Acta 1, 292–314.
- Hevesy G., Baranowski T., Guthke J.A., Ostern P., Parnas J.K., 1938. *Untersuchungen über die Phosphorübertragungen in der Glykolyse und Glycogenolyse*. Acta Biol. Exp. 12, 34–39.
- Korzybski T., Parnas J.K., 1939. *Observation sur les échanges des atomes du phosphore renfermés dans l'acide adénosinetriphosphorique, dans l'animal vivant, à l'aide du phosphore marqué par du radiophosphore ³²P*. Bull. Soc. Chim. Biol. 21, 713–716.
- Korzybski T., Parnas J.K., 1969. *Some observations on the turnover of the phosphorous atoms of adenosine triphosphoric acid, in the living animal, by the use of radioactive ³²P-labeled phosphorus*. [W:] *Biological Phosphorylations – Development of Concepts*. Kalckar H.M. (red.). Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, 377–380.
- Korzybski T., 1974. *Parnas Jakub Karol*. [W:] *Dictionary of Scientific Biography*. Gillespie C.S. (red.), Scribner, New York, 10, 326–327.
- Lehmann H., 1935. *Über die enzymatische Synthese der Kreatinphosphorsäure durch Umesterung der Phosphobrenztraubensäure*. Biochem. Z. 281, 271–293.
- Lohmann K., 1933. *Über Phosphorylierung und Dephosphorylierung. Bildung der natürlichen Hexosemonophosphorsäure aus ihren Komponenten*. Biochem. Z. 262, 137–151.
- Lohmann K., Meyerhof O., 1934. *Über die enzymatische Umwandlung von Phosphoglycerinsäure in Brenztraubensäure und Phosphorsäure*. Biochem. Z. 273, 60–72.
- Lutwak-Mann C., Mann T., 1981. *50 Years ago. The Parnas school*. Trends Biochem. Sci. 6, 309–310.
- Mann T., 1955. *Prof. J.K. Parnas*. Nature (London) 175, 532–534.
- Mejbaum W., 1939. *Über die Bestimmung kleiner Pentosemenge insbesondere in Derivaten der Adenylsäure*. Z. Physiol. Chem. 258, 117–120.

- Meyerhof O., 1927. *Über die enzymatische Milchsäurebildung im Muskelextrakt. III. Mitteilung die Milchsäurebildung aus den gärfähigen Hexosen.* Biochem. Z. 183, 176–215.
- Meyerhof O., Kiessling W., 1935a. *Über die Isolierung der Isomeren Phosphoglycerinsäure (Glycerinsäure-2-phosphorsäure und Glycerinsäure-3-phosphorsäure) aus Gäransätzen und ihr enzymatisches Gleichgewicht.* Biochem. Z. 276, 239–253.
- Meyerhof O., Kiessling W., 1935b. *Über die enzymatische Umwandlung von Glycerinaldehydphosphorsäure in Dioxyacetonphosphorsäure.* Biochem. Z. 279, 40–48.
- Meyerhof O., Lohmann K., Schuster P., 1936. *Über die Aldolase, ein kohlenstoff-verknüpfendes Ferment. I. Mitteilung: Aldolkondensation von Dioxyacetonphosphorsäure mit Acetaldehyde.* Biochem. Z. 286, 301–318.
- Ostern P., Guthke J.A., Terszakowec J., 1936. *Über die Bildung des Hexose-monophosphorsäure Esters und dessen umwandlung in Fructose-disphosphorsäure-ester in Muskel.* Z. Physiol. Chem. 243, 9–37.
- Parnas J.K., 1932. *The chemistry of muscle.* Ann. Rev. Biochem. 1, 431–456.
- Parnas J.K., 1933. *The chemistry of muscle.* Ann. Rev. Biochem. 2, 317–336.
- Parnas J.K., 1938. *Über die enzymatischen Phosphorylierungen in der alkoholischen Gärung und in der Muskelglykogenolyse.* Enzymologia 5, 166–184.
- Parnas J.K., 1944. *Dr. Paul Ostern.* Nature (London) 154, 695–696.
- Parnas J.K., Baranowski T., 1935. *Sur les phosphorylations initiales du glycogene.* C.R. Soc. Biol. 120, 307–310.
- Parnas J.K., Ostern P., 1934. *Chemistry of anaerobic recovery in muscle.* Nature (London) 134, 627.
- Parnas J.K., Ostern P., Mann T., 1934a. *Linkage of chemical changes in muscle.* Nature (London) 134, 1007.
- Parnas J.K., Ostern P., Mann T., 1934b. *Über die Verkettung der chemischen Vorgänge im Muskel.* Biochem. Z. 272, 64–70.
- Parnas J.K., Ostern P., Mann T., 1969. *Coupling of chemical processes in muscle.* [W:] *Biological Phosphorylations – Development of Concepts.* Kalckar H.M. (red.). Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, 73–79.
- Post. Biochem., 1958, 1986, 1992, 1997. *Specjalne zeszyty poświęcone życiu i twórczości Jakuba Karola Parnasa.* t. 4, 1–65; t. 32, 243–285; t. 38, 138–150; t. 43, 311–388.
- Warburg O., Christian W., 1939. *Isolierung und Kristallisation des Proteins des oxydierenden Gärungsferments.* Biochem. Z. 303, 40–68.
- Zielińska Z., 1987. *Jakub Karol Parnas.* Acta Physiol. Pol. 38, 91–99.

Jakub Karol Parnas. Odkrycie glikolizy – szlaku Embdena-Meyerhofa-Parnasa

Artykuł przybliży postać jednego z najwybitniejszych biochemików II Rzeczypospolitej: Jakuba Karola Parnasa. Jego badania naukowe odegrały kluczową rolę w zrozumieniu fundamentalnego procesu biochemicznego, jakim jest glikoliza. Kariera naukowa Jakuba Karola Parnasa jest jednocześnie symbolem wyjątkowej atmosfery intelektualnej Galicji w 20. i 30. latach ubiegłego wieku. Dokonania naukowe Parnasa oraz prowadzone

badania stanowią inspirującą historię sukcesu naukowego, osiągniętego w miejscu oddalonym od światowych centrów nauki. Ten sukces wynikał z talentu, determinacji i pasji naukowej, a także sprzyjającego środowiska Uniwersytetu Jana Kazimierza we Lwowie.

Słowa kluczowe: Jakub Karol Parnas, glikoliza, Uniwersytet Jana Kazimierza, Lwów

**Jakub Karol Parnas. Discovery of glycolysis
– Embden-Meyerhof-Parnas metabolic pathway**

The article introduces one of the most outstanding biochemists of the Second Republic of Poland: Jakub Karol Parnas. His scientific research played a key role in understanding the fundamental biochemical process of glycolysis. The scientific career of Jakub Karol Parnas is also a symbol of the unique intellectual atmosphere of Galicia in the 20s and 30s of the last century. Parnas's scientific achievements and research are an inspiring story of scientific success achieved in a place far from world science centers. This success was due to talent, determination and scientific passion, as well as the favorable environment of the Jan Kazimierz University in Lviv.

Key words: Jakub Karol Parnas, glycolysis, Jan Kazimierz University, Lviv