

ЭНДОМЕМБРАННАЯ СИСТЕМА У ГРИБОВ: КЛАССИЧЕСКОЕ И СОВРЕМЕННОЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ

© *O. B. Камзолкина¹, * И. С. Мажейка^{1, 2}, O. B. Штаер¹, O. A. Кудрявцева¹, B. A. Мухин³*

¹ *Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,*

² *Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН, Москва,*

³ *Уральский федеральный университет им. первого президента России Б. Н. Ельцина, Екатеринбург;*

** электронный адрес: o-kamzolkina@yandex.ru*

Обзор посвящен эндомембранный системе грибов, которая большей частью представлена в клетке мембранными органеллами, участвующими в экзо- и эндоцитозе. Освещены основные положения современной модели экзо- и эндоцитоза на примере апикальной клетки мицелиальных грибов. Особое внимание удалено исследованиям эндомембранный системы (ЭС), которые проводили в прошлом веке с помощью электронной микроскопии, в эпоху, предшествующую широкому введению в науку методов флуоресцентной микроскопии, иммунного и молекулярно-генетического мечения. Рассмотрены эндомембранные органеллы, которые описаны в классических исследованиях, но не идентифицированы или не дифференцированы от других органелл современными специалистами. Среди таких органелл — ломасомы, плазмалеммосомы, мембраносомы и миelinоподобные тела. Обсуждаются возможные причины «потери» данных структур в сегодняшней науке и их предположительное место в современной модели ЭС. Кроме того, затронуты некоторые частные вопросы, а именно: наличие в грибном мицелии эндобионтов, схожих морфологически с эндомембранными органеллами; увеличение количества эндомембранных структур в трутовых грибах, ограниченных в азотном питании.

Ключевые слова: эндомембранный система грибов, ломасомы, плазмалеммосомы, мембраносомы, мультивезикулярные тела, миelinоподобные тела, экзо- и эндоцитозный путь, эндобионты.

Принятые сокращения: МВТ — мультивезикулярные тела, МТ — миelinоподобные тела, ПЭ — поздние эндосомы, РЭ — ранние эндосомы, ЭБ — эндобионтоподобные структуры, ЭР — эндоплазматический ретикулум, ЭС — эндомембранный система, ТЭМ — трансмиссионная электронная микроскопия, ЦМ — цитоплазматическая мембра.

Развитие компартментализации эукариотической клетки стало одним из ключевых этапов эволюции живых организмов. Формирование систем внутренних мембран как одного из эффективных способов компартментализации позволило эукариотам перевести внутрь клетки многие биохимические процессы, которые у прокариот протекают на поверхности клетки. Мембранный компартментализация не только значительно усложнила строение и физиологию клетки, но и смешила в большую сторону пределы клеточных размеров, присущие бактериям и археям (площадь поверхности плазмалеммы, увеличивающаяся в квадратной степени при увеличении линейных размеров клетки, неспособна удовлетворить метаболические нужды клетки, объем которой растет в кубе) (Bourett et al., 2007). Становление эндомембранных систем во многом предопределило возникновение сложных многоклеточных организмов.

Современные исследователи обычно отождествляют эндомембранный систему (ЭС) грибной или любой другой эукариотической клетки с экзо- и эндоцитарной системой. Другими словами, ЭС — сложная внутриклеточная сортировочно-транспортная сеть, состоящая из таких мембранных органелл, как эндоплазматический ретикулум (ЭР), аппарат Гольджи, эндосомы, различные вакуо-

ли и всевозможные транспортные везикулы (Bourett et al., 2007; Shoji et al., 2008).

Можно рассматривать ЭС и в более широком смысле, относя к данной системе структуры, окруженные мембранами, но не имеющие прямого отношения к экзо- или эндоцитозу, например автофагосомы (Scheckhuber et al., 2012). Кроме того, экспериментаторы (авторы данного обзора в том числе) нередко сталкиваются с мембранными структурами, точная идентификация которых затруднена. Развивая тему неидентифицированных мембранных органелл, можно сформулировать проблему, которой и посвящена настоящая статья. Попробуем раскрыть суть проблемы.

В истории изучения ЭС (не только грибной) можно выделить два основных этапа. Первый этап, назовем его классическим, соответствует периоду расцвета и царствования в цитологии электронной микроскопии. Второй — современный, знаменует собой смещение электронной микроскопии на вторые роли и активное использование методов флуоресцентного мечения мембранных органелл вместе с молекулярной инженерией. Флуоресцентное маркирование, генетический анализ, мутационный анализ, биохимические и иммунохимические исследования, ли-посомная реконструкция транспортных путей и прочие

методы позволили установить особенности морфогенеза, функций и связей отдельных мембранных компартментов в сложной экзо- и эндоцитарной системе клетки (Segev, 2009).

Во время классического этапа изучения ЭС были собраны обширные материалы в виде электронно-микроскопических фотографий структур ЭС. Не имея современных возможностей маркирования органелл, исследователи ориентировались на морфологию ультраструктур, предполагали происхождение и функции тех или иных эндомембран. Возникло большое количество терминологических систем. Ряд эндомембранных органелл, таких как ЭР, аппарат Гольджи, мультивезикулярные тела (МВТ), прошли оба исторических этапа исследования ЭС. Всесторонний ультраструктурный анализ в классических работах и современный функциональный анализ определили место перечисленных органелл в современной экзо- и эндоцитарной клеточной модели. Но не всем эндомембранным структурам так «повезло». Некоторым описанным в старых работах мембранным органеллам (например, ломасомам) сложно найти положение в современной классификации ЭС. И даже если часть из них все же соответствует определенным органеллам из современных представлений об ЭС (некоторые ломасомы, например, могут являться экзосомами), мы не можем быть уверены в том, что, будь у исследователей классического периода современные технологии маркирования эндомембран, все описанные тогда структуры были бы однозначно разложены по «полочкам» современных моделей.

Следует упомянуть и недостатки современных подходов и методов. Не всегда однозначное мечение эндомембранных формирований, неспецифическое мечение, обедненность современных работ ультраструктурным анализом приводят к «невидимости» тех внутриклеточных структур, которые не включили в себя флуоресцентную метку, а значит, к возможности наличия в клетках скрытого от исследователя эндомембранныго микромира.

Обозначив проблему, которой посвящен данный обзор, мы поставили перед собой две основные задачи. Первая задача включает в себя рассмотрение различных эндомембранных структур, описанных в классических микологических работах, но не идентифицируемых в наше время, обобщение терминологических вариаций и сведение их в единую классификационную систему. Вторая задача — предположить возможные связи между «классическими» эндомембранными органеллами и «современными» мембранными компартментами, являющимися составными компонентами экзо- и эндоцитарной клеточной системы грибов.

В обзоре значительное внимание удалено электронно-микроскопическим исследованиям эндомембранных структур грибных клеток. Предложено свести все разнообразие терминов, используемых в классических работах, к четырем — ломасомы, плазмалеммосомы, мембраносомы и МВТ (плюс в дополнение описаны миелиновые тела). Рассмотрена современная модель экзо- и эндоцитарной системы грибов. Однако ввиду большого количества свежих обзорных публикаций, посвященных данной теме, мы затронули вопрос лишь поверхностно, предоставив читателю при необходимости обратиться к более специализированным и обширным источникам информации (Vougert et al., 2007; Segev, 2009; Penalva, 2010). Также в обзоре приведены результаты авторских исследований эндомембранных грибных образований,

напоминающих бесстеночных эндобионтов малого размера, и накопления в грибных клетках с ограниченным азотным питанием большого количества эндомембранных структур.

Классические представления об эндомембранный системе грибов (ранний период исследований, электронно-микроскопический)

Структуры эндомембранный системы, локализованные около клеточной стенки и связанные с цитоплазматической мембраной. Исследования структуры грибных ломасом начались примерно в одно время с изучением мезосом бактерий. Между ними обнаруживают определенное сходство в строении и предполагаемых функциях (Marchant, Robards, 1968). Последнее дает нам основания кратко рассмотреть бактериальные мезосомы в качестве прелюдии к обзору грибной ЭС.

Изучение структуры бактериальной клетки с помощью электронного микроскопа позволило выявить внутренние мембранные органеллы, которым разные авторы присваивали разные названия — хондриоиды (Rutter, Kellenberger, 1958), мезосомы (Fitz-James, 1960) или плазмалеммосомы (Edwards, Stevens 1963). Термин «мезосомы» укоренился и получил широкое распространение в литературе, посвященной бактериям.

Бактериальные мезосомы представляют собой кистообразные впячивания плазмалеммы внутрь клетки (Buedett, Rogers, 1972). Так, у *Bacillus licheniformis* мезосомы состоят из разных по форме мембранных кист, заполненных везикулами или ветвящимися трубочками (рис. 1). Некоторые мезосомы могут содержать ламеллы (пластины), к которым прикрепляются трубочки или везикулы. Внутренние мембранные мезосомы (мембранные везикулы и трубочек) морфологически несколько отличаются от цитоплазматической мембранны (Buedett, Rogers, 1972).

Мезосомы присутствуют в клетках грамположительных и грамотрицательных бактерий как прижизненно, так и после фиксации (Wildermuth, 1971; Silva et al., 1976). Полагают, что мезосомы образуются путем инвагинации цитоплазматической мембранны с последующим ее «врастанием» в цитоплазму и формированием вложенных мембранны.

Морфология мезосом зависит от условий фиксации клеток. Так, например, для *B. licheniformis* показано, что изменение ионной силы раствора, особенно присутствие двухвалентных катионов в фиксаторе, способствует появлению пластинчатых мезосом (Burdett, Rodgers, 1970). В клетках *B. subtilis*, подготовленных с помощью метода замораживания—травления (чисто физический метод, использующий глубокую заморозку образца вместо химической фиксации, исключающий химические и структурные изменения материала), наблюдали только мезосомы везикулярного вида (Nanninga, 1968).

Предполагаемые функции мезосом — участие в делении клетки, формировании септы, сегрегации нуклеоида и в синтезе клеточной стенки (Glauerat, Hopwood, 1959). Отечественные исследователи предложили концепцию увеличения функциональной поверхности плазмалеммы и соответственно повышения эффективности метаболических процессов, происходящих на мемbrane, за счет образования мезосом разных типов (Сутокская, 1972). Показана прямая связь между числом мезосом и обработ-

кой клеток бактерий antimикробными веществами (Li et al., 2008).

Наряду с учеными, принимающими существование мезосом в клетках бактерий *in vivo*, сторонники другой точки зрения полагают, что мезосомы являются артефактами фиксации (Ebersold et al., 1981). В 1993 г. была опубликована статья Расмуссена (Rasmussen, 1993), который на протяжении 15 лет проводил анализ электронно-микроскопических фотографий образцов с мезосомами у грамположительных бактерий, подготовленных разными способами. Автор пришел к выводу о том, что мезосомы являются артефактом химической фиксации, так как при низкотемпературной фиксации и при использовании метода замораживания—травления мезосомы отсутствуют. Однако такие результаты и вывод явно противоречат данным, полученным другими исследователями (Wildermuth, 1971; Silva et al., 1976).

Таким образом, мезосомы, обнаруживаемые в клетках грамположительных и грамотрицательных бактерий, исследованных методом ТЭМ (с использованием как химической фиксации, так и замораживания—травления), по-видимому, все же присутствуют в клетках *in vivo* (не являются или не всегда являются артефактами).

Ломасомы и плазмалеммосомы грибов. Сходные по организации и возможным функциям с мезосомами бактерий у эукариот обнаружены ломасомы (терминологические вариации см. далее). Начиная с 60-х годов прошлого века ломасомы обнаруживаются в различных таксонах грибов и грибоподобных организмов с использованием разных способов фиксации клеток.

Ломасомы обнаружены в базидиоспорах *Hypoholoma fasciculare* (Bronchart, Demoulin, 1970) и конидиях *Botrytis fabae* (Richmond, Pring, 1971). Ломасомоподобные тела были описаны у *B. cinerea* (Pitt, 1968), *Peronospora manshurica* (Peyton, Bowen, 1963), *Albugo candida* (Berlin, Bowen, 1964), *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* (Shaw, Manocha, 1965), *Phytophthora infestans* и *P. parasitica* (Ehrlich, Ehrlich, 1966), у других патогенных (Shaw, Manocha, 1965; Shatla et al., 1966) и непатогенных грибов (Girbardt, 1961; Moore, McAlear, 1961; Hawker, Abbott, 1963; Foerster et al., 1965; Hawker, 1965; Moore, 1965; Wells, 1965; Wilsenach, Kessel, 1965; Zachariah, Fitz-James, 1967). Исключена артефактная природа ломасом методом замораживания—травления у ряда грибов: *Saccharomyces cerevisiae* (Moor, 1966), *Alternaria brassicicola* (Campbell, 1970), *Verticillium dahliae* (Griffiths, 1970), *B. fabae* (Richmond, Pring, 1971) и *Fusarium oxysporum* (Griffiths, 1971).

Грибные ломасомы вызывают много дискуссий и спекуляций начиная с первого наблюдения Гирбардтом (Girbardt, 1958) данных структур в мицелии трубовика *Polyporus versicolor* и введения собственно термина «ломасомы» (пристеночные органеллы) Муром и МакАлером. Они назвали ломасомами «куполовидную губчатую выпуклость», смежную с клеточной стенкой, содержащую гранулярный или везикулярный материал и ограниченную изнутри плазмалеммой (Moore, McAlear, 1961). Брэкер предложил ограничить употребление термина «ломасома» для обозначения периферических структур, содержащих только мембранные компоненты (исключая гранулярное содержимое) (Bracker, 1967).

Некоторые микологи, обнаруживая сходство в организации ломасом грибов с мезосомами бактерий, называют грибные ломасомы «грибными мезосомами» или мезосомоподобными инвагинациями плазмалеммы (Hashimoto, Yoshida, 1966; Zachariah, Fitz-James, 1967; Бирюзова,

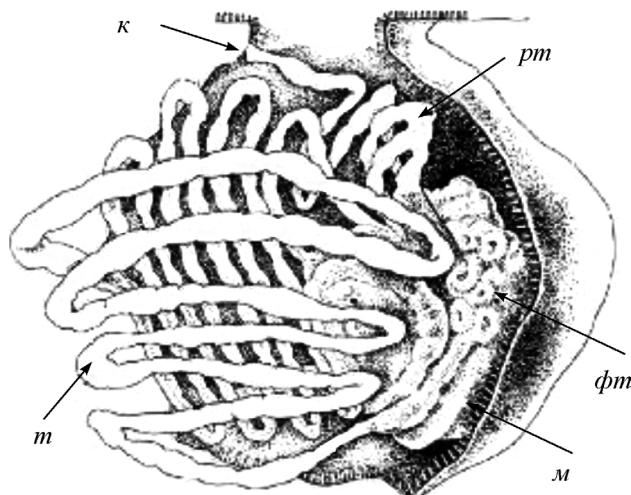


Рис. 1. Графическое изображение трубчатой мезосомы *Bacillus licheniformis*.

m — плазмалемма, *m* — внутренние трубочки мезосомы, *pm* — разветвленные трубочки, *k* — место контакта (перехода) трубочки в плазмалемму, *фт* — формирующиеся трубочки (Buedett, Rogers, 1972, с изменениями).

1993). Ряд авторов, даже современных, называют и относят обсуждаемые структуры к системе внутрицитоплазматических мембран или глобулярных мембран (globular membrane) грибов (Carbonell, Rodriguez, 1968; Андреев, Плотникова, 1989; Steinberg, 2012).

Брушабер и Дженкинс (Brushaber, Jenkins, 1971) выделяют два морфологических типа ломасом — ламеллярный (пластинчатый) и везикулярный (в виде пузырьков). Ломасомы ламеллярного типа состоят из концентрических мембран, стопок параллельных мембран или плоских трубочек (рис. 2, *a*). Везикулярные ломасомы представлены совокупностями пузырьков и канальцев (рис. 2, *b*). Таким образом, ломасомы представляют собой инвагинированную внутрь клетки общую мембрану, соединенную с плазмалеммой и содержащую внутри себя мембранные структуры различной морфологии (или гранулярное содержимое, если следовать определению Мура и МакАлера).

Была предложена еще одна морфологическая классификация пристеночных структур с подразделением таких структур на ломасомы и плазмалеммосомы (и те, и другие Марчант и Робардс (Marchant, Robards, 1968) обозначили как парамуральные тела). Ломасомами предложили называть пристеночные структуры, матрикс везикул и (или) ламелл которых содержит «материал клеточной стенки» (Heath, Greenwood, 1970; Brushaber, Jenkins, 1971), тогда как плазмалеммосомы отличаются от ломасом наличием в своих внутренних компартментах «материала среды между плазматической мембраной и стенкой». Конечно, авторы ориентировались лишь на ТЭМ-морфологию и электронную плотность содержимого пристеночных структур, поэтому определение их вещественного состава крайне умозрительно. Сие верно и к отнесению электронно-плотных ломасомных включений к стеночным компонентам (собственно, авторы не уточняют, что представляет собой «материал клеточной стенки»), и к «материалу среды между плазмалеммой и стенкой» — матрикс плазмалеммосом и ломасом может быть, как будет изложено ниже, и цитоплазматического происхождения.

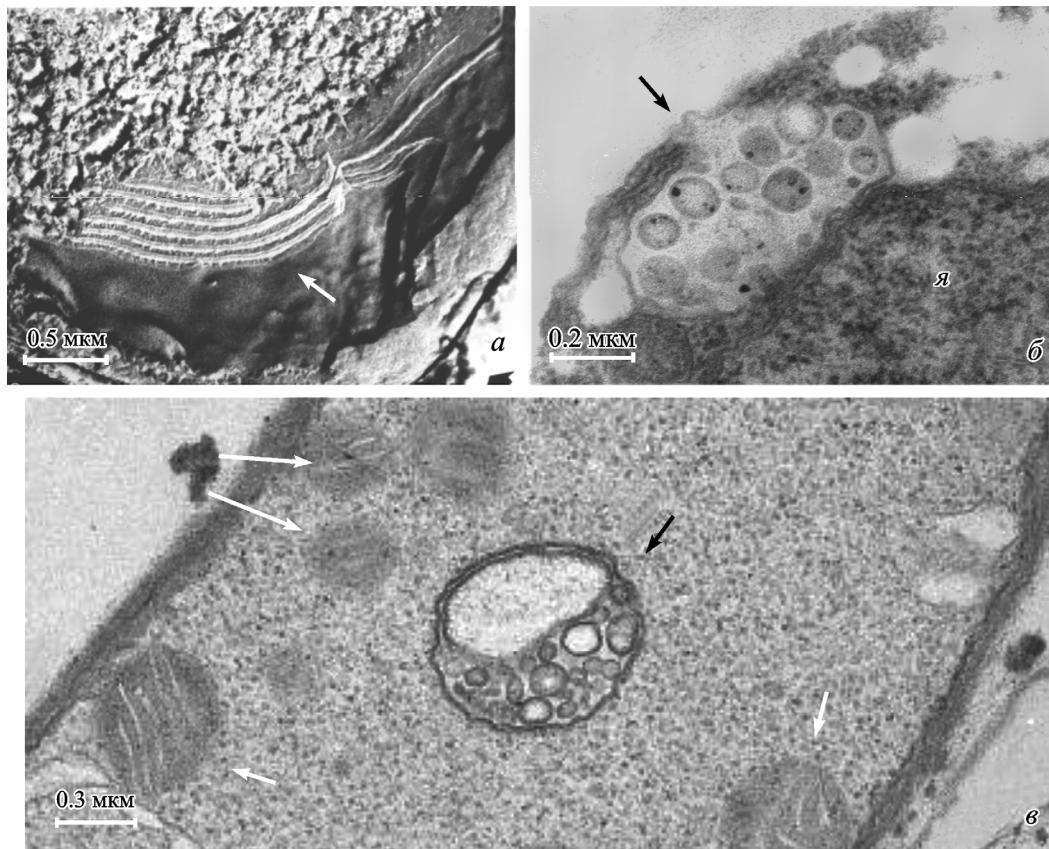


Рис. 2. Ломасомы и мультивезикулярные тела в клетках грибов.

a — реплика со скола гифы *Polyporus biennis* (метод замораживание—травление), стрелкой отмечена стопка параллельных мембран, примыкающих к клеточной стенке (возможно, плазмалеммосома) (Marchant, Moore, 1973, с изменениями). *б* — ломасома (отмечена стрелкой) в гифе *Stereum hirsutum* (ТЭМ, фиксация глутаральдегидом—осмием). *в* — мультивезикулярное тело в мицелии *Trametes ochraceae* (черная стрелка), белыми стрелками отмечены митохондрии (ТЭМ, фиксация глутаральдегидом—осмием) (*б, в* — фотографии авторов). *я* — ядро.

Неморфологическая классификация ломасом (и плазмалеммосом) связана с их возможным способом формирования в клетке. Предполагают два основных варианта биогенеза пристеночных структур. Первый вариант — мембранный органелла возникает путем инвагинации, формирование складчатости плазмалеммы (Becking et al., 1964; Marchant, Robards, 1968). Возможно, таким образом происходит временное удаление избытка цитоплазматической мембраны, обусловленного быстрым апикальным ростом мицелия (говоря современным языком — дополнительный механизм, компенсирующий запаздывание субапикального эндоцитоза, ответственного за удаление секретируемых в апекс излишних мембран). Причем авторы полагают, что описанным способом формируются именно плазмалеммосомы. Ломасомы могут образовываться из плазмалеммосом путем включения «материала клеточной стенки» (Heath, Greenwood, 1970).

Второй вариант происхождения пристеночных органелл — образование ломасом из цитоплазматических везикул или МВТ. Мур и МакАлер (Moore, McAlear, 1961) предположили, что ломасомы возникают в результате слияния одной или нескольких внутриклеточных везикул или МВТ с плазмалеммой с последующим включением материала, который эти везикулы транспортируют в клеточную стенку. Несложно заметить, что вторая модель, описывающая формирование ломасом, причисляет сами ломасомы к экзоцитарной системе в современном понимании. В пользу данной гипотезы свидетельствуют результаты нескольких классических исследований. Так,

Марчант и Мур (Marchant, Moore, 1973) методом замораживания—травления показали, что в ламеллярных плазмалеммосомах (рис. 2, *a*) мембранные ламеллы не имеют характерной для внутренней стороны плазмалеммы «шероховатости». Иными словами, либо плазмалеммосомы, по крайней мере их внутренние мембранны, не являются результатом втячивания плазмалеммы, либо состав и структура внутренних мембран изменяются во время биогенеза. Марчант с соавторами (Marchant, Robards, 1968) представили доказательства того, что ломасомы в спорангийфорах *Phycotyces blakesleeanus* образуются путем слияния МВТ с плазмалеммой (Marchant et al., 1967). Такая же форма онтогенеза ломасом была описана в другой работе. Мур (Moore, 1965) предположил, что ломасомы могут формироваться согласно обоим вышеупомянутым сценариям.

Разные авторы классических публикаций приписывают ломасомам участие в процессах секреции (Moore, McAlear, 1961), в формировании клеточной стенки (Wilsenach, Kessel, 1965; Marchant, Robards, 1968), поглощении гаусторией питательных веществ из клеток хозяина (Peyton, Bowen, 1963), микропиноцитозе (Carroll, 1966), синтезе гликогена (Hashimoto, Yoshida, 1966), синтезе мембран (Zachariah, Fitz-James, 1967), поддержании тurgора базидий и в цитоплазматической дегенерации (Wells, 1965), в реакции на стресс (Bracker, 1967), во внутриклеточных перестройках (например, с целью омоложения половых структур) (Резникова, 1984) и т. д.

Как и в случае мезосом бактерий, существует ряд примеров влияния способа подготовки материала для ТЭМ на морфологию ломасом у дрожжеподобных, мицелиальных грибов и у грибоподобных организмов. Так, у гриба *Poria monticola* обнаружены и ламеллярные, и везикулярные ломасомы (Highton, 1970). Причем морфология ломасом зависит от метода химической фиксации. Фиксация клеток гриба в смеси альдегид—тетроксид осмия всегда приводит к выявлению ломасом, состоящих из неупорядоченных трубочек или везикул (везикулярный тип). Альдегидная фиксация с последующей осмевой постфиксацией, напротив, выявляет пластинчатый тип ломасом. Авторы полагают, что нативные ломасомы имеют ламеллярное строение, а везикулярные возникают путем разрушения ламеллярных во время приготовления препаратов. Однако в других работах обнаружены везикулярные ломасомы в препаратах клеток грибов, полученных без химической фиксации, что указывает на возможность естественного происхождения ломасом везикулярного типа (Campbell, 1970; Griffits, 1970).

Цитоплазматические структуры эндомембранный системы грибов

Мембраносомы. В результате немногочисленных наблюдений в конидиях и гифах *Aspergillus nidulans* обнаружены «мембраносомы» (Weisberg, Turian, 1971, 1974). Данным термином обозначены внутренние мембранные структуры клетки, образующиеся путем растяжения плазмалеммы и связанные одним концом с плазмалеммой, а другим — с ЭР. Высказывается предположение об участии мембраносом в синтезе клеточной стенки.

Мультивезикулярные тела. Название «мультивезикулярные тела» было введено в конце 50-х годов прошлого века для обозначения мелких внутриклеточных пузырьков, заключенных в общую мемрану, обнаруженных в яйцеклетках крыс (Sotelo, Porter, 1959). Марчант с коллегами (Marchant et al., 1967) на основании анализа ультраструктурных препаратов определили МВТ грибов как органеллы протопласта, образующиеся из ЭР. Возникали и другие гипотезы происхождения и функциональности МВТ — например, МВТ могут представлять собой пул запасных фосфолипидов. Также в классических работах исследователи приписывают МВТ функциональное участие в экзоцитозе. Так, получены доказательства участия МВТ у *Sclerotinia fructigena* в секреции полигалактуроназы. Если гриб выращивали на синтетической среде в условиях, когда культура дает низкую внеклеточную секрецию полигалактуроназы, то в его вегетативных гифах МВТ отсутствуют или встречаются крайне редко. При культивировании *S. fructigena* в присутствии пектина происходит активная секреция внеклеточного фермента полигалактуроназы и в мицелии возрастает количество МВТ. То же показано при инкубировании мицелия в воде с фениларабинофуранозидом, который индуцирует секрецию арабинофуранозидазы (Calonge, 1969).

Морфология МВТ в отличие от ломасом более однобразна, и если сравнивать МВТ с морфологическими типами ломасом, то МВТ, скорее всего, соответствуют везикулярным ломасомам, но с замкнутой общей мембраной и с локализацией в цитозоле, а не вблизи клеточной стенки (рис. 2, в). Средний размер внутренних везикул МВТ варьирует от 50 до 200 нм (по наибольшей оси), они

имеют более или менее сферическую форму (могут быть и трубчатыми), связаны между собой и содержат гранулярный материал.

Прочие структуры эндомембранный системы грибов — миелиноподобные тела

Ломасомы и плазмалеммосомы со всем своим морфологическим разнообразием, а также мембрносомы и МВТ — лишь часть всего разнообразия структур грибной ЭС, описания которых можно встретить в литературе прошлого века. Упоминания о других трудно классифицируемых и неисследованных мембранных грибных органеллах можно найти в ряде ранних публикаций. Такими встречающимися у разных организмов органеллами являются, например, «миелиноподобные тела» (МТ), или «миelinовые фигуры» (Carbonell, Pollak, 1962; Cole, Aldrich, 1971; Khan, 1976), более редкий термин — «мультимембранный комплекс» (Zacchi et al., 2000). Данные образования чаще всего представляют собой концентрические внутриклеточные мембранные структуры, не связанные с плазмалеммой (рис. 4, б). Название МТ дали из-за определенной схожести с миелином, миelinовой оболочкой нервных волокон у животных, которая формируется, по сути, из множества слоев клеточной мембраны глиальных клеток, обернутых вокруг аксонов (Fitzner et al., 2006).

В принципе МТ не всегда представлены концентрически свернутыми мембранными — морфология может быть другой, но для всех МТ характерно наличие комплекса плотно расположенных и различным образом ориентированных внутриклеточных пластинчатых мембранных структур, не связанных с плазмалеммой. Последнее отличает МТ от пластинчатых ломасом, а ламеллярная структура и отсутствие общей внешней мембраны — от МВТ.

МТ наблюдали в некоторых старых клетках дрожжевой стадии *Paracoccidioides brasiliensis* после фиксации в оксиде осмия (Carbonell, Pollak, 1962). Концентрические МТ обнаружены в цитоплазме зрелых спорангииев и внутри вакуолей в клетках спорангииеносцев *A. candida* (Khan, 1976), а также после глутар-осмевой фиксации в аскоспорах *Nannizia gypsea* (Hill, 1975), в автолизирующихся гифах *Phanerochaete chrysosporium* (Zacchi et al., 2000). У *Scopulariopsis brevicaulis* МТ найдены и при использовании метода замораживания — травления (Cole, Aldrich, 1971). Также МТ описаны в клетках *S. cerevisiae*, подготовленных к микроскопическому анализу перманганатной фиксацией (Smith, Marchant, 1968).

Существует несколько предположений о механизмах формирования МТ, которые образуют две полярные группы мнений. С одной стороны, предполагают, что концентрические мембранные органеллы являются результатом реорганизации предсуществующих мембранных структур или клеточных включений. Другими словами, МТ присутствуют в клетке *in vivo* и не являются артефактом (Trump, Ericsson 1965; Curgy, 1968). Так, Фоусетт и Итос (Fawcett, Itos, 1958) на основе ТЭМ-анализа предположили, что МТ образуются из ЭР. По мнению других авторов, МТ состоят из фосфолипидов, тесно связанных с липидными осмифильными включениями, и не имеют отношения к ЭР (Carbonell, Pollak, 1962).

С другой стороны, МТ могут иметь артефактную природу — быть результатом действия альдегидов-фик-

саторов на липидные включения, которые при последующей реорганизации молекул под действием тетроксида осмия формируют искривленные мембранны (Curgu, 1968). В подтверждение такой точки зрения может быть приведена работа Ревел с коллегами (Revel et al., 1958). В работе продемонстрировано формирование концентрической мембранной системы *in vitro* из фосфолипида лецитина в материале, подготовленном для электронной микроскопии с использованием в качестве фиксаторов перманганата натрия и хром-осмиеевой смеси.

Современные представления об эндомембранный системе грибов (молекулярно-биохимический и флуоресцентно-микроскопический период исследований)

Экзо- и эндоцитарная система грибов. Эндомембранный клеточный транспорт включает в себя два типа событий — слияние между собой мембранных компартментов (как частный случай — транспорт между мембранными компартментами за счет везикул) и созревание компартмента с преобразованием в другой вид органеллы (Behnia, Munro, 2005). Примером созревания мембранный органеллы может служить преобразование ранней эндосомы (РЭ) в позднюю эндосому (ПЭ) и МВТ (Segev, 2009). Слияние и совмещение содержимого (далее — груза) может происходить как между однотипными органеллами (везикула—везикула, эндосома—эндосома, вакуоль—вакуоль и т. д.), так и разнотипными (везикула—любой мембранный компартмент, МВТ—вакуоль и т. д.). Важнейшим способом передачи груза служит мембранный транспорт (в некоторых случаях — тубулярный: с помощью отшнуровывающихся от структуры мембранных трубочек). Многие мембранные структуры отпочковывают маленькие везикулы, которые перемещаются к органелле-мишени и сливаются с ней. Перемещаться внутри клетки могут не только везикулы, на большие расстояния могут перемещаться, например, гибные РЭ, на малые — большинство мембранных органелл. Перемещение происходит за счет элементов цитоскелета и клеточных моторов. У многих грибов и других организмов в перемещении везикул и эндосом на существенные дистанции принимают участие микротрубочки, динеины и кинезины. За перемещения на близкие расстояния недрко отвечают актиновые филаменты и миозин. У почекующихся дрожжей транспортную функцию преимущественно взял на себя актин (Segev, 2009; Penalva, 2010; Schuster et al., 2011).

Эндомембранный транспортная система отличается консерватизмом — многие гены грибов, продукты которых участвуют в экзо- и эндоцитозах, являются ортологами соответствующих генов животных и растений. Механизмы эндомембранныго транспорта имеют много общего среди различных организмов. Ряд далее рассматриваемых черт эндотранспорта у грибов не представляют собой принципиальных отличий от других групп организмов.

Следует упомянуть еще два общих (не только для грибов) свойства экзо- и эндоцитарной системы. Во-первых, важным элементом эндотранспорта является так называемый ретроградный транспорт. Суть его заключается в том, что при передаче везикул от одной мембранный органеллы к другой вместе с грузом в органеллу-мишень

поступают и мембрана органеллы-донора, и рецепторы, сортирующие груз в органелле-доноре в везикулу, и другие резидентные белки и липиды донорной структуры. Соответственно при интенсивном транспорте донор будет терять свой структурный материал, а мишень, наоборот, увеличиваться в размере и в содержимом. Уравновешивает положение ретроградный транспорт — везикулярный транспорт с резидентными биомолекулами обратно от органеллы-мишени к органелле-донору. Таким образом возвращается материал от цис-цистерн Гольджи к ЭР, от эндосом к трансцистернам Гольджи. Частным случаем ретроградного транспорта является возвратный транспорт от РЭ к плазмалемме, который в апикальной клетке мицелиальных грибов приобретает особую форму и ярко выраженный характер — сопряжение апикального экзоцитоза и субапикального эндоцитоза (Segev, 2009; Penalva, 2010).

Во-вторых, экзо- и эндоцитарная система клетки сложна: такие структуры, как ЭР, аппарат Гольджи и эндосомы, являются еще и сортировочными узлами, распределющими белки и другие молекулы и направляющими их транспорт к определенным органеллам-мишням. Соответственно необходимы надежные маркеры — «маяки», однозначно определяющие тот или иной мембранный компартмент. Такими «маяками», в современном представлении, служат маленьского размера ГТФазы типа Rab и некоторые фосфолипиды, например фосфатидилинозитол (PtdInsP). Для того чтобы обозначить статус мембранный органеллы, достаточно активировать определенный тип Rab (связавшись с ГТФ, цитозольный Rab присоединяется к мембране) либо фосфорилировать определенную группу в PtdInsP. Так, например, РЭ ассоциированы с Rab5 и PtdIns(3)P, а ПЭ — с Rab7 и PtdIns(3, 5)P₂. «Маяки» и другие специфические для органеллы белки исследователи используют при иммунном и молекулярно-инженерном мечении структур ЭС (Bourett et al., 2007; Kuratsu et al., 2007; Perteira-Leal, 2008).

Экзо- и эндоцитарная система грибов относительно изучена у *S. cerevisiae* и нескольких мицелиальных грибов (*Aspergillus nidulans*, *A. fumigatus*, *Ustilago maydis* и некоторых других) (Prescianotto-Baschong, Riezman, 1998; Pelham, 2002; Penalva, 2005; Shoji et al., 2006; Bourett et al., 2007; Haguenauer-Tsapisa, 2012; Pashkova et al., 2013). Очевидно, небольшой набор грибов-объектов не позволяет делать широкие обобщения. Гифы мицелиальных грибов, за редким исключением, нарастают апикально. Поэтому апикальная клетка является собой сосредоточение метаболической и физиологической активностей. Соответственно эндоцитоз и экзоцитоз также высокоактивны в апикальной клетке (хотя, конечно, имеют место быть во всех живых клетках мицелия) (Momany, 2002; Taheri-Talesh et al., 2008; Read, 2011). Более того, полярность грибных клеток и апикальный рост невозможны без названных процессов, что не раз показывали путем получения тех или иных экзо- и эндоцитозных мутантов (Penalva, 2010).

Процесс эндоцитоза начинается с формирования везикулы из ЦМ (рис. 3). Трансмембранные рецепторы концентрируются в области формирования везикулы, связываются с молекулами-лигандами, подлежащими поглощению клеткой. У грибов редко происходит эндоцитоз крупных молекул ввиду наличия клеточной стенки — в клетку транспортируются гидролизированные питательные вещества, сигнальные молекулы, а также белки и липиды ЦМ. Такие родственные эндоцитозу процессы, как

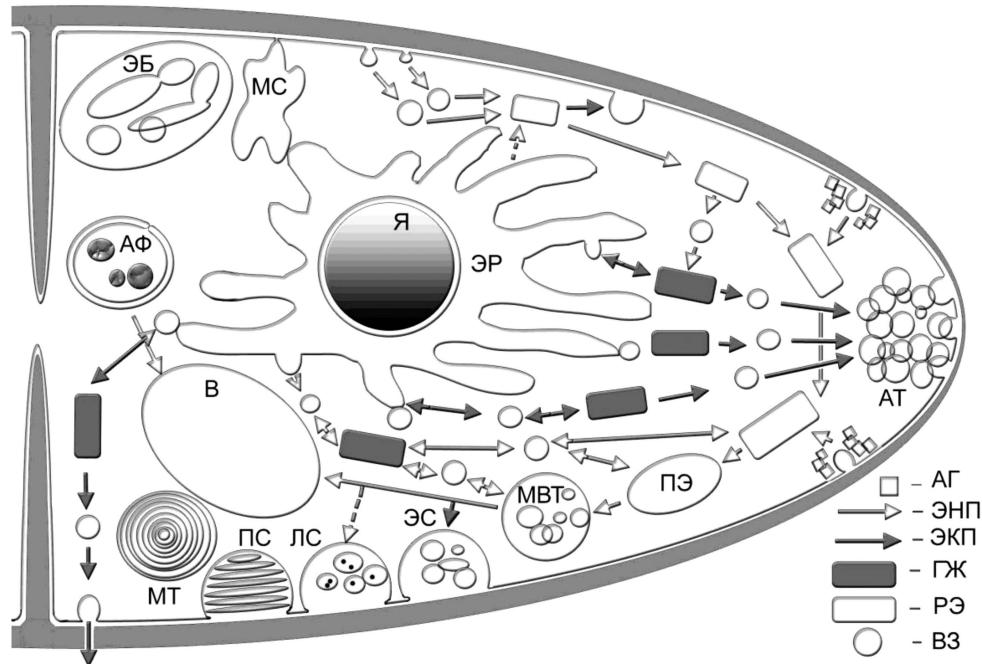


Рис. 3. Объединенная схема, отражающая предположительные связи между различными структурами ЭС грибов, описанные как в классических, так и в современных работах.

Изображена упрощенная схема апекса мицелиального гриба с простой септой (мембранный аппарат септы не отображен). В схеме не учтены или упрощены морфология органелл и их топология. Не отражены дифференцировка цистерн Гольджи на цис- и транскомпартменты и везикулярный транспорт между ними. Везикулы показаны однотипными (в реальности везикулы, участвующие в разных этапах эндотранспорта, различаются, в том числе морфологически). Стрелками обозначены возможные переходы органелл одна в другую (созревание), слияние органелл или везикулярный транспорт от одной эндомембранный структуры к другой; пунктирные стрелки — гипотетические переходы; светлые стрелки (ЭНП) соответствуют эндоцитозному пути и внутреннему транспорту; темные стрелки (ЭКП) — экзоцитозный путь. АГ — актиновые глобулы, входящие в субапикальное кольцо, АТ — апикальное тельце, АФ — автофагосома, В — вакуоль, ВЗ — различные везикулы (первичные эндоцитозные, экзоцитозные, отвечающие за внутренний транспорт), ГЖ — цистерны Гольджи, ЛС — ламасома, МВТО — мультивезикулярное тело, МС — мембранные сферы, МТ — миелиноподобное тело, ПС — плазмалеммосома, ПЭ — поздняя эндосома, РЭ — ранние эндосомы, ЭБ — эндобионтоподобные структуры, заключенные в фагосомоподобную органеллу, ЭР — эндоплазматический ретикулум, ЭС — экзосомы, Я — ядро.

микропиноцитоз и фагоцитоз, по-видимому, у грибов также редки (Prescianotto-Baschong, Riezman, 2002; Behnia, Munro, 2005; Bourett et al., 2007).

У животных в настоящее время известно четыре способа формирования везикул из ЦМ (Segev, 2009). В двух случаях задействованы покровные белки (клатрин и кавеолин), которые создают для везикулы наружную оболочку, в двух других вариантах покровных белков нет (raft-везикулы и динамин-независимые везикулы). У грибов нет кавеолина, гены клатрина найдены только у *S. cerevisiae*, не обнаружен динамин (белок, который у большинства везикул животных способствует освобождению везикулы от ЦМ). Предполагают, что у грибов актин может частично выполнять функцию покровного белка и динамина.

В апикальной клетке мицелиальных грибов есть особая зона высокой эндоцитозной активности — субапикальное кольцо. Здесь сконцентрированы так называемые актиновые заплатки (видимо, участвующие в формировании и транспорте везикул) и динеиновая зона (сюда подходят плюс-концы микротрубочек, идущих вдоль длинной оси клетки, на микротрубочки происходит загрузка динеина, участвующего в транспорте РЭ) (Wedlich-Soldner et al., 2000; Higuchi et al., 2006, 2009; Bourett et al., 2007; Penalva, 2010; Schuster et al., 2011).

После отшнуровывания везикул от ЦМ они могут сливаться между собой, но в конечном итоге доставляют

свое содержимое в РЭ (Lemmon, Traub, 2000; Katzenmann et al., 2002). РЭ грибов отличаются высокой подвижностью. В апикальной клетке РЭ курсируют вдоль длинной оси клетки по микротрубочкам от одного конца клетки к другому, придерживаясь периферической зоны. Возможно, каждая РЭ должна миновать субапикальную зону для запуска дальнейшего ее созревания (Penalva, 2010). У животных выделяют несколько типов РЭ. Так, например, кавеолярные и raft-везикулы сливаются с кавесомами, а клатриновые — с сортирующими эндосомами (Segev, 2009). Сортирующие эндосомы передают часть груза возвратным эндосомам (recycling endosomes), которые сливаются снова с ЦМ. У грибов РЭ не изучены так хорошо, чтобы выделять разные типы эндосом, но возвратный транспорт, конечно, есть, а значит, возможна дифференцировка на сортирующие и возвратные эндосомы. Вернувшись «долги» ЦМ, сортирующая эндосома продолжает распределение груза. Возможен везикулярный транспорт от РЭ к цистернам Гольджи, а чуть позже, когда РЭ начнет получать белки, необходимые для ее созревания, от цистерн Гольджи будет включен ретроградный транспорт. Но, безусловно, конечным пунктом назначения основной части груза в РЭ являются гидролитические вакуоли. На пути деградации груза в РЭ запускается процесс их превращения в ПЭ. РЭ теряют подвижность, увеличиваются в размерах (в том числе за счет слияния РЭ между собой), перестают принимать везикулы от ЦМ (но продолжают об-

мениваться материалом с аппаратом Гольджи). После того как происходит в ПЭ посадка белковых комплексов ESCRT, отвечающих в том числе за сортировку белкового груза в ПЭ, мембрана ПЭ формирует внутренние везикулы. Таким образом, образуется МВТ, уже описанное в первой части обзора (Reggiori, Pelham, 2001; Yeo et al., 2003; Penalva, 2010; Huotari, Helenius, 2011). Внутренние везикулы МВТ представляют собой компартменты с распортированными белками и другими молекулами (не все белки в МВТ подлежат деградации в вакуолях — в ПЭ и МВТ, например, также поступают от системы Гольджи функциональные вакуолярные белки). Достигнув зрелости, МВТ сливаются с гидролитическими вакуолями, доставив в вакуолярный просвет свои везикулы (Katzmann et al., 2002; Prescianotto-Baschong, Riezman, 2002; Penalva, 2010; Erpapazoglou et al., 2012). Гидролитические вакуоли — не единственная конечная точка для МВТ: некоторые МВТ могут сливаться с ЦМ, высвобождая внутренние везикулы наружу клетки. В таком случае бывшие внутренними везикулами МВТ компартменты называют экзосомами (Nickel, Seedorf, 2008; Rodrigues et al., 2008) (рис. 3).

Начало экзоцитозного пути лежит в ЭР (Scheekman, Novick, 2004; Shoji et al., 2008) (рис. 3). ЭР у почкоющихся дрожжей представляет собой сеть из пластин и разветвленных трубочек, часто его элементы локализованы рядом с ЦМ. Полагают, что у мицелиальных грибов ЭР в большей мере имеет ламеллярную структуру, нередко формирует стопки пластин и реже заходит на периферию клетки. Секреторные белки транслируются на связанных с ЭР рибосомах и сразу попадают в просвет ЭР. В ЭР белки тестируются, сортируются, первично модифицируются олигосахаридными сигналами, укладываются. В транспортных сайтах ЭР секреторные белки попадают в везикулы, которые формируются при участии покровного белка СОРП (Bourett et al., 2007; Segev, 2009).

Аппарат Гольджи у грибов не формирует диктиосом, а состоит из отдельных разбросанных в цитоплазме цистерн Гольджи (хотя некоторые грибы могут формировать и стопки цистерн). Обычно цистерны Гольджи локализованы вблизи транспортных сайтов ЭР. Есть предположение о том, что и в биогенезе цистерн у грибов участвует ЭР (Bourett et al., 2007). Как известно, диктиосома животных и растений — полярная структура. Транспорт от ЭР поступает сначала в циссеть, затем в цисцистерны, после — в медиа-цистерны. Сортировка белков, полисахаридов, липидов и других молекул груза заканчивается в трансцистерах и транссетах, после чего транспортные везикулы отправляются в разные клеточные компартменты — к ЦМ, эндосомам, вакуолярной системе. Предполагают, что в грибных клетках цистерны Гольджи также дифференцированы на разные типы, и сортировка, модификация белков и другого груза происходят последовательно, с передачей от одного типа цистерны к другому (Segev, 2009).

В апикальной клетке мицелиальных грибов секреторные везикулы, несущие материал и ферменты для ЦМ и синтеза клеточной стенки, экзоферменты, сигнальные молекулы и пр., транспортируются массовым потоком от транс-цистерн к апексу клетки. В апексе везикулы формируют специфическую для грибов структуру — апикальное тельце. У грибов показана возможность неапикального экзоцитоза не только в ЦМ, перiplазматическое пространство и для вторичного утолщения стенки,

но и сквозь клеточную стенку (Takeo et al., 1973a, 1973b; Feldmesser et al., 2001; Albuquerque et al., 2008; Casadevall et al., 2009; Hayakawa et al., 2011; Read, 2011).

Положение эндомембранных органелл, выявленных в классический период изучения ЭС, в современной модели системы внутриклеточного транспорта у грибов

Каково место ломасом и других эндомембранных структур, описанных в первой части обзора, в современных экзо- и эндоцитарных грибных моделях? Совмещение ультраструктурного анализа и методов иммунного и молекулярно-инженерного мечения в ряде случаев могло бы пролить свет на данный вопрос. Безусловно, уже сейчас можно поставить очень интересные задачи для будущих экспериментальных исследований. Пока же придется ограничиться рассуждениями и предположениями, но которые могут послужить отправной точкой для будущих экспериментов.

Исследователи классического периода обнаруживали в клетках грибов МВТ и ломасомы, но упоминания о грибных эндосомах появляются только в 2000-е годы (Lemmon, Traub, 2000). Возможная причина кроется в методах приготовления ТЭМ-препараторов. Вакуоли, МВТ и ломасомы имеют не только достаточно крупный размер, но и, вероятно, состав мембран, отличный от эндосомального. Основной фиксатор для липидных мембран — тетроксид осмия. Он подходит для фиксации ЦМ, ядерных, митохондриальных и вакуолярных мембран, но, возможно, не столь эффективен для сохранения более «нежных» мембран эндосом. Собственно, поэтому в грибных ТЭМ-препаратах с альдегидно-осмиевой фиксацией не часто можно обнаружить ЭР, цистерны Гольджи, везикулы. Более качественные препараты в данном плане получают методами глубокого замораживания. Классические исследователи из-за значительных потерь «нежных» мембранных структур не смогли выстроить непрерывный ряд преобразований и транспорта органелл в экзо- и эндосомном путях.

Что в действительности представляют собой ломасомы и плазмалеммосомы? Наиболее логично предположить их полигенную природу. Безусловно, некоторые ломасомы и плазмалеммосомы представляют собой экзосомы, т. е. родственные МВТ. Не исключено, что, подобно тому как в некоторых полярных клетках животных происходит транзитная передача веществ от одного полюса клетки к другому с помощью МВТ, так и у грибов МВТ могут использоваться как крупные транспортные компартменты (Segev, 2009). Возможны межклеточный транспорт МВТ через септальные поры (не исключено, что крупные МВТ осуществляют транспорт на большие дистанции внутри гиф — например, из одного участка грибной колонии в другой) и секреция (тут МВТ порождают экзосомы). Однако маловероятно, что все ломасомы и плазмалеммосомы родственные МВТ (особенно те из них, которые имеют морфологию, отличную от везикулярно-трубчатой). Некоторые из них могут быть аналогами мезосом бактерий и представлять собой сложные инвагинации ЦМ. Гипотеза, объясняющая природу таких инвагинаций, уже была предложена в первой части обзора, но, конечно, причины и значение могут быть и другими, вплоть до артефактных.

У животных описаны везикулы с твердым содержимым (DCG) (Segev, 2009). Их плотный внутренний мате-

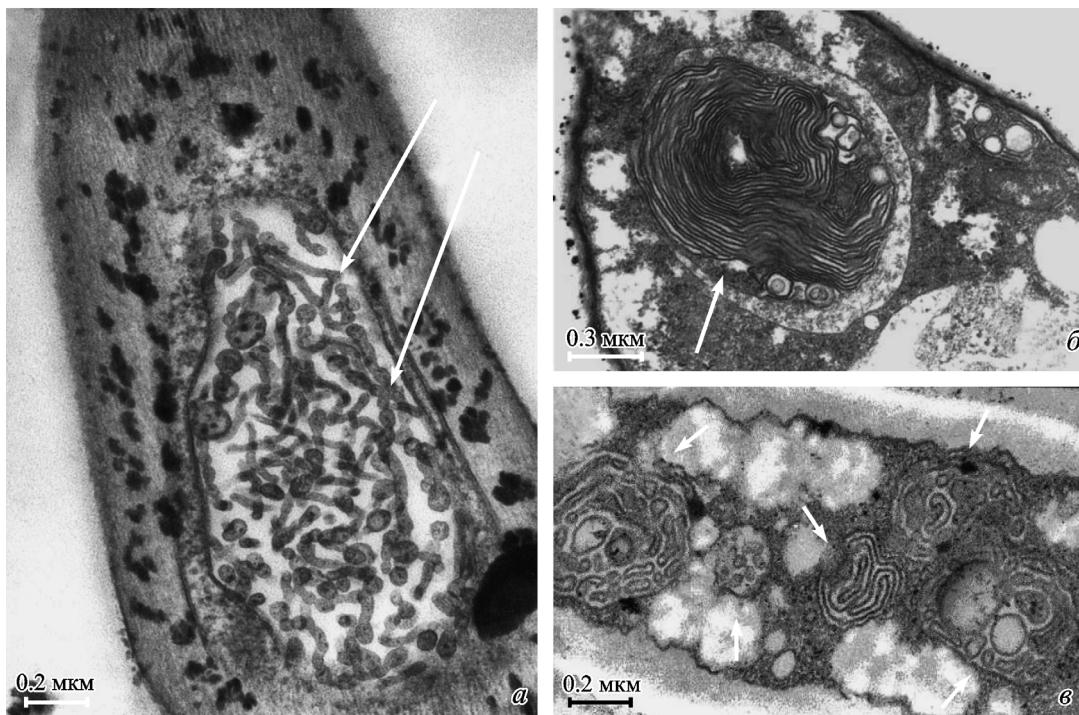


Рис. 4. Миelinоподобные тела и эндобионтоподобные структуры в мицелии грибов.

а — ультратонкий срез мицелия *Fomes fomentarius* с эндобионтоподобными структурами (отмечены стрелками). *б* — миelinоподобное тело (МТ) в электронно-микроскопическом препарате *Agaricus bisporus*, штамм U3 (МТ заключено в общую вакуоль). *в* — электронно-микроскопическая фотография фрагмента мицелия *Stereum hirsutum*, длительно культивированного на питательной среде без азота, множественные эндомембранные структуры отмечены стрелками.

риал представляет собой белковые агрегаты. Ломасомы с гранулярным составом могут иметь схожую природу и быть своеобразным секреторным компартментом твердофазного материала.

Мембраносомы мы включили в обзор, скорее, для заполнения топологического промежутка между пристеночными структурами и цитоплазматическими МВТ. Описания таких структур редки. Вполне возможно, что они представляют собой элементы ЭР, тем более что у грибов описано непосредственное взаимодействие ЭР с ЦМ (Bourett et al., 2007).

МТ, возможно, наиболее полигенная структура из рассматриваемых в обзоре. Упомянуты работы, в которых показана возможность искусственного формирования концентрических липидных слоев из жировых капель. Поэтому артефактная природа МТ наиболее вероятна среди обсуждаемых классических органелл. С другой стороны, концентрическая укладка мембран возможна и при запасании мембран, и при стремлении защитить кислородно-чувствительные ферменты от молекулярного кислорода.

Грибные эндобионтоподобные структуры

В природных условиях грибы живут в тесных сообществах с другими микроорганизмами. Известны случаи, когда бактерии или другие микроорганизмы становятся облигатными внутриклеточными грибными сожителями. Чаще всего такой симбиоз обнаруживают у везикулярно-арбускулярных микоризных грибов. В большинстве случаев эндобиоза внутренние бактерии грибов

не теряют клеточную стенку и оставляют размер своих клеток близким к размеру свободноживущих родственных бактерий (Kobayashi, Crouch, 2009; Frey-Klett et al., 2011).

Однако существуют эндопаразитические бактерии из групп молликут (*Mollicutes*) и хламидий, которые поражают широкий круг хозяев (известно, что до 70 % лабораторных культур животных клеток заражены молликутами) (Shahhosseiny et al., 2010). Молликуты и хламидии не имеют клеточных стенок, и размеры их клеток могут находиться на нижнем пределе возможного размера живой клетки (150–200 нм для молликут) (Борхсениус, Чернова, 1987).

Известно, по крайней мере, в случае клеток животных, что многие патогенные бактерии попадают внутрь клеток внутри фагосом или подобных им мембранных формирований. В случае авирулентных штаммов бактерий такие фагосомы неизбежно будут доставлены к лизосомам или вакуолям-лизосомам, и бактерии будут элиминированы. Но иначе обстоит дело с вирулентными бактериями. Некоторые виды бактерий «научились» управлять мембранными белками-маркерами или липидами, такими как например, Rab5/7 и PtdInsP. В результате патогены предотвращают слияние мембранных структур, внутри которых они размножаются, с лизосомами. Они управляют размером своей фагосомы, могут направлять транспорт фагосомы в нужную клеточную локацию и даже способны перенаправлять везикулярный транспорт с питательными веществами к своей фагосоме (Behnia, Mingo, 2005).

Эндобионты, подобные молликутам, заключенные в общую фагосомоподобную структуру, в случае их обна-

ружения в ТЭМ-препаратах грибных клеток, могут напоминать везикулярные структуры ЭС вроде крупных МВТ.

В 70-е годы прошлого века было опубликовано несколько работ, в которых авторы описывали микоплазмоподобные микроорганизмы в клетках нескольких видов грибов (Heath, Unestam, 1974; Ross et al., 1976). Более поздних упоминаний о бесстеночных эндобионтах малого размера у грибов нами не найдено среди литературных источников. Возможно, если исследователи и находили спорные мембранные образования в грибных клетках, они относили их к структурам ЭС.

Мы обнаружили в ультратонких срезах через вегетативные гифы ряда природных изолятов трутовых грибов структуры, некоторые из которых более похожи на эндобионтов, нежели на МВТ (рис. 4, а).

Мы провели ПЦР-скрининг *Stereum hirsutum* и *Fomes fomentarius* с использованием общебактериальных праймеров к 16S рДНК и ПЦР-анализ с применением специфических праймеров к разным группам молликут и хламидий. Среди полученных с помощью широких бактериальных праймеров (342-F — STACGGGAGGCAG-CAGTRRG и 907-R-mod — CCCCCGTCAATTCTMTT-RAGTTT, собственные модификации широко известных праймеров) 270 клонов целевого ПЦР-продукта *F. fomentarius*, мы обнаружили представителей различных групп бактерий, но ни одного кандидата, который мог бы соответствовать найденным нами эндобионтным структурам. Такая же ситуация была и в случае *S. hirsutum*.

Таким образом, нам не удалось показать, что среди эндомембранных структур трутовиков присутствуют эндобионты. Такой результат может означать как то, что обозначенные структуры действительно являются МВТ или другими образованиями ЭС, так и то, например, что «эндобионты» дальнородственны современным бактериям и их последовательности ДНК не отжигаются с использованными в работе праймерами. В любом случае, даже если исследованные нами грибы не содержат эндобионтов, такой результат не исключает возможности потенциального наличия молликутоподобных эндобактерий в других грибах.

Эндомембранные структуры в голодающем мицелии трутовых грибов

Известно, что многие ксилотрофные грибы являются олиготрофами по азотному питанию. Причины такой особенности ксилотрофов понятны — соотношение белок/биомасса в растительных тканях невысокое само по себе, древесина же, состоящая в основном из мертвых проводящих элементов, еще и бедна неорганическим азотом (Cowling, Merrill, 1966; Watkinson et al., 2006). Поэтому, например, трутовые грибы способны расти в искусственных условиях при низких концентрациях азота в среде культивирования (Watkinson et al., 2006).

Нами установлено, что по крайней мере ряд видов трутовых грибов (*S. hirsutum*, *F. fomentarius* и *Trametes ohraea*) не просто способны образовывать колонии на питательной среде без источника азота, но даже могут поддерживать длительный непрерывный рост в условиях жесткого дефицита азота в течение почти года культивирования.

Механизмы, способствующие такой сильной азотной олиготрофии у трутовиков, находятся лишь на начальной стадии изучения. Теоретически возможны и азотофиксация-

ция сопутствующей гриbam микрофлорой, и рециклизация, т. е. «перенос» клеточного материала от центра к краю колонии (автофагия и мощный межклеточный транспорт аминокислот и белков к периферии колонии — в зону роста), и другие механизмы.

ТЭМ ультратонких срезов через клетки голодающего по азоту мицелия показал, что такие клетки буквально забиты различными структурами ЭС, многие из которых описаны в настоящем обзоре (рис. 4, б).

Пока сложно предпочтеть какую-либо из гипотез, объясняющих такое обилие эндомембранных структур в голодающем грибном мицелии. Возможно, данные структуры принимают участие в названном выше периферическом транспорте. Может быть, в голодающем по азоту мицелии значительно усиливается эндоцитоз в связи с ускоренной деградацией белков, в том числе плазмалеммных, с целью передачи белкового материала в молодой мицелий. Некоторые из таких структур ЭС могут представлять собой защитный барьер от кислорода для азотофиксирующих эндобионтов.

В обзоре рассмотрены два научно-исторических этапа в изучении ЭС грибов. В совокупности оба последовательных этапа сформировали наши сегодняшние знания об ЭС. Но, к сожалению, не произошло полной сстыковки между данными этапами, некоторые начинания не получили продолжения, функции и биогенез отдельных мембранных органелл остались невыясненными.

В ранний период исследований с помощью электронного микроскопа были обнаружены различные эндомембранные структуры. В поздний период, с расцветом флуоресцентной микроскопии и различных типов визуального маркирования, установили механизмы и пути эндомембранных транспорта, связи между разными эндомембранными компартментами, участниками экзо- и эндоцитоза. Однако исследователи в классических работах не смогли выявить или идентифицировать некоторые мембранные органеллы (эндосомы, например) и построить целостные ЭС-модели, что вполне объяснимо техническим уровнем того времени. Современные работы имеют, как ни странно, некоторые схожие недостатки, но теперь «за бортом» остался ряд эндомембранных органелл, описанных в классических публикациях. Флуоресцентное мечение не позволяет либо выявить данные структуры, поскольку они не являются участниками обычных эндотранспортных путей, либо дифференцировать их от хорошо известных органелл-участников экзо- и эндоцитоза.

Очевидно, что прогресс в изучении ныне «невидимых» эндомембранных органелл будет максимальным при объединении методов ультраструктурного анализа и методов специфического мечения, генетического и эпигенетического анализов. Применение таких методов, как иммуноголдинг (использование антител, конъюгированных с глобулярным золотом), для обнаружения специфических белковых и других маркеров мембранных органелл, естественных или генетически модифицированных, может расширить наши представления об ЭС грибов, дополнить известные эндотранспортные пути новыми элементами, получить информацию о биогенезе и функциях образований, подобных ломасом.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 12-04-00684 и 14-04-00864) и программы научного развития МГУ (ПНР-10).

Список литературы

- Андреев Л. Н., Плотникова Л. М. 1989. Ржавчина пшеницы. Цитология и физиология. М.: Наука. 302 с. (Andreev L. N., Plotnikova L. M. 1989. Wheat rust. Cytology and physiology. M.: Nauka. 302 p.)
- Бирюзова В. И. 1993. Ультраструктурная организация дрожжевой клетки. Атлас. М.: Наука. 224 с. (Biruzova V. I. 1993. The ultrastructure of yeast cells. Atlas. M.: Nauka. 224 p.)
- Борхсенius С. Н., Чернова О. А. 1987. Микоплазмы. Цитология. 29 : 379—390. (Borkhenius S. N., Chernova O. A. 1987. Mycoplasma. Tsitobiologiya. 29 : 379—390.)
- Резникова С. А. 1984. Цитология и физиология развивающегося пыльника. М.: Наука. 270 с. (Resnikova S. A. 1984. Cytology and physiology of the developing anther. M.: Nauka. 270 p.)
- Сутокская И. 1972. Антибиотики и тайны клетки. Наука и жизнь. 7 : 90—94. (Sutokskaya I. 1972. Antibiotics and mystery of cells. Nauka i zhizn. 7 : 90—94.)
- Albuquerque P. C., Nakayasu E. S., Rodrigues M. L., Frases S., Casadevall A., Zancope-Oliveira R. M., Almeida I. C., Nosanchuk J. D. 2008. Vesicular transport in *Histoplasma capsulatum*: an effective mechanism for trans-cell wall transfer of proteins and lipids in ascomycetes. Cell. Microbiol. 10 : 1695—1710.
- Becking J. H., De Boer W. E., Houwink A. L. 1964. Electron microscopy of the endophyte of *Ahlustrum glutinosa*. Antonie van Leeuwenhoek. 30 : 343—376.
- Behnia R., Munro S. 2005. Organelle identity and the signposts for membrane traffic. Nature. 438 : 597—604.
- Berlin J. D., Bowen C. C. 1964. The host-parasite interface of *Albugo candida* on *Raphanus sativus*. Amer. J. Bot. 51 : 445—452.
- Bourett T. M., James S. W., Howard R. J. 2007. The endomembrane system of the fungal cell. In: Biology of the fungal cell. 2nd Edition. The Mycota VIII. Berlin: Springer-Verlag Heidelberg. 1—47.
- Bracker C. E. 1967. Ultrastructure of fungi. Ann. Rev. Phytopathol. 5 : 343—372.
- Bronchart R., Demoulin V. 1970. Mise en evidence par le cryodécapage de lomasomes dans la basidiospore de *Hypholoma asciatile* (Huds. ex Fr.) Kummer. Planta. 94 : 229—232.
- Brushaber J. A., Jenkins S. F. 1971. Lomasomes and vesicles in *Poria monticula*. Can. J. Bot. 49 : 2075—2079.
- Burdett I. D. J., Rodgers H. J. 1970. Modification of the appearance of mesosomes in sections of *Bacillus licheniformis* according to fixation procedures. J. Ultrastruct. Res. 30 : 354—367.
- Burdett I. D. J., Rogers H. J. 1972. The structure and development of mesosomes studied in *Bacillus licheniformis* strain 6346. J. Ultrastruct. Res. 38 : 113—133.
- Calonge F. D. 1969. Multivesicular bodies in *Sclerotinia fructigena* and their possible relation to extracellular enzyme secretion. J. Gen. Microbiol. 55 : 177—184.
- Campbell R. 1970. An electron microscope study of exogenously dormant spores, spore germination, hyphae, and conidiophores of *Alternaria brassicicola*. New Phytol. 69 : 287—293.
- Carbonell L. M., Pollak L. 1962. «Миелиновые фигуры» в ягистях культур *Paracoccidioides brasiliensis*. J. Bacteriol. 83 : 1356—1357.
- Carbonell L. M., Rodriguez J. 1968. Mycelial phase of *Paracoccidioides brasiliensis* and *Blastomyces dermatitidis*: an electron microscope study. J. Bacteriol. 96 : 533—543.
- Carroll G. C. 1966. A study of ascosporegenesis in *Saccobolus kerverni* and *Ascodesmis sphaerospora*. Doc. thesis. Univ. Texas. Austin, Texas.
- Casadevall A., Nosanchuk J. D., Williamson P., Rodrigues M. L. 2009. Vesicular transport across the fungal cell wall. Trends Microbiol. 17 : 158—162.
- Cole G. T., Aldrich H. C. 1971. Demonstration of myelin figures in unfixed, freeze-etched fungus spores. J. Cell Biol. 51 : 873—874.
- Cowling E. B., Merrill W. 1966. Nitrogen in wood and its role in wood deterioration. Can. J. Bot. 44 : 1539—1554.
- Curgy J. J. 1968. Influence du mode de fixation sur la possibilité d'observer des structures myeliniques dans les hepatocytes d'embryons de poulet. J. Microsc. (Paris). 7 : 63—80.
- Ebersold H. R., Cordier J.-L., Lüthy P. 1981. Bacterial mesosomes: method dependent artifacts. Arch. Microbiol. 130 : 19—22.
- Edwards M. R., Stevens R. W. 1963. Fine structure of *Listeria monocytogenes*. J. Bact. 86 : 414—428.
- Ehrlich M. A., Ehrlich H. G. 1966. Ultrastructure of the hyphae and haustoria of *Phytophthora infestans* and hyphae of *P. parasitica*. Can. J. Bot. 44 : 1495—1503.
- Erpapazoglou Z., Dhaoui M., Pantazopoulou M., Giordanob F., Maric M., Leona S., Raposo G., Reggioric F., Haguener-Tsapisa R. 2012. A dual role for K63-linked ubiquitin chains in multivesicular body biogenesis and cargo sorting. Mol. Biol. Cell. 23 : 2170—2183.
- Fawcett D. W., Ito S. 1958. Observations on the cytoplasmic membranes of testicular cells examined by phase contrast and electron microscopy. J. Biophys. Biochem. Cytol. 4 : 135—142.
- Feldmesser M., Kress Y., Casadevall A. 2001. Dynamic changes in the morphology of *Cryptococcus neoformans* during murine pulmonary infection. Microbiology. 147 : 2355—2365.
- Fitz-James P. C. 1960. Participation of the cytoplasmic membrane in the growth and spore formation of bacilli. J. Biophys. Biochem. Cytol. 6 : 507—528.
- Fitzner D., Schneider A., Kippert A., Möbius W., Willig K., Hell S. W., Bunt G., Gaus K., Simons M. 2006. Myelin basic protein-dependent plasma membrane reorganization in the formation of myelin. EMBO J. 25 : 5037—5048.
- Foerster G. E., Behrens P. Q., Airth R. L. 1965. Bioluminescence and other characteristics of *Collybia velutipes*. Amer. Bot. 52 : 487—495.
- Frey-Klett P., Burlinson P., Deveau A., Barret M., Tarkka M., Sarniguet A. 2011. Bacterial-fungal interactions: hyphens between agricultural, clinical, environmental, and food microbiologists. Microb. Mol. Biol. Rew. 75 (4) : 583—609.
- Girbardt M. 1958. Über die Substruktur von *Polystictus versicolor* L. Arch. Microbiol. 28 : 255—269.
- Girbardt M. 1961. Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an *Polystictus versicolor*. 2. Die Feinstruktur von Grundplasma und Mitochondrien. Arch. Microbiol. 39 : 351—359.
- Glauerat M., Hopwood A. 1959. A membranous component of the cytoplasm in *Streptomyces coelicolor*. J. Biophys. Biochem. Cytol. 6 : 515.
- Griffiths D. A. 1970. Paramural bodies in hyphae of *Verticillium dahliae* Kleb, revealed by freeze—etching. Arch. Microbiol. 73 : 331—336.
- Griffiths D. A. 1971. Hyphal structure in *Fusarium oxysporum* (Schlecht) revealed by freeze—etching. Arch. Microbiol. 79 : 93—101.
- Haguener-Tsapisa R. 2012. A dual role for K63-linked ubiquitin chains in multivesicular body biogenesis and cargo sorting. Mol. Biol. Cell. 23 (1) : 2170—2183.
- Hashimoto T., Yoshida N. 1966. Unique membranous system associated with glycogen synthesis in an imperfect fungus, *Geotrichum candidum*. In: Electron microscopy. Proc. Intern. Congr. Electron Microscopy 6th. Kyoto (Maruzen Co., Tokyo). 305—306.
- Hawker L. E. 1965. Fine structure of fungi as revealed by electron microscopy. Biol. Rev. 40 : 52—92.
- Hawker L. E., Abbott P. M. V. 1963. Fine structure of the young vegetative hyphae of *Pythium debaryanum*. J. Gen. Microbiol. 31 : 491—494.
- Hayakawa Y., Ishikawa E., Shoji J.-y., Nakano H., Kitamoto K. 2011. Septum-directed secretion in the filamentous fungus *Aspergillus oryzae*. Mol. Microbiol. 81 (1) : 40—55.
- Heath I. B., Greenwood A. D. 1970. The structure and formation of lomasomes. J. Gen. Microbiol. 62 : 129—137.
- Heath I. B., Unestam T. 1974. Mycoplasma-like structures in the aquatic fungus *Aphanomyces astaci*. Science. 183 : 434—435.
- Highton P. J. 1970. An electron microscopic study of cell growth and mesosome structure of *Bacillus licheniformis*. J. Ultrastruct. Res. 31 : 247—259.

- Higuchi Y., Arioka M., Kitamoto K. 2009. Endocytic recycling at the tip region in the filamentous fungus *Aspergillus oryzae*. *Communicative & Integrative Biol.* 2 (4) : 327—328.
- Higuchi Y., Nakahama T., Shoji J.-y., Arioka M., Kitamoto K. 2006. Visualization of the endocytic pathway in the filamentous fungus *Aspergillus oryzae* using an EGFP-fused plasma membrane protein. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 340 : 784—791.
- Hill T. W. 1975. Ultrastructure of ascosporegenesis in *Nannizia gypsea*. *J. Bacteriol.* 5 : 743—748.
- Huotari J., Helenius A. 2011. Focus review. Endosome maturation. *EMBO J.* 30 : 3481—3500.
- Katzmann D. J., Odorizzi G., Emr S. D. 2002. Receptor downregulation and multivesicular-body sorting. *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* 3 : 893—905.
- Khan S. R. 1976. Paramural bodies of *Albugo candida*. *Arch. Microbiol.* 109 : 271—275.
- Kobayashi D. Y., Crouch J. A. 2009. Bacterial/fungal interactions: from pathogens to mutualistic endosymbionts. *Annu. Rev. Phytopathol.* 47 : 63—82.
- Kuratsu M., Taura A., Shoji J. Y., Kikuchi S., Arioka M., Kitamoto K. 2007. Systematic analysis of SNARE localization in the filamentous fungus *Aspergillus oryzae*. *Fungal Genet. Biol.* 44 : 1310—1323.
- Lemmon S. K., Traub L. M. 2000. Sorting in the endosomal system in yeast and animal cells. *Curr. Opin. Cell Biol.* 12 : 457—466.
- Li X., Feng H. Q., Pang X. Y., Li H. Y. 2008. Mesosome formation is accompanied by hydrogen peroxide accumulation in bacteria during the rifampicin effect. *Mol. Cell. Biochem.* 311 : 241—247.
- Marchant R., Moore R. T. 1973. Lomasomes and plasmalemma-masomes in Fungi. *Protoplasma*. 76 : 235—247.
- Marchant R., Peat A., Banbury G. H. 1967. The ultrastructural basis of hyphal growth. *New Phytol.* 66 : 623.
- Marchant R., Robards A. W. 1968. Membrane systems associated with the plasmalemma of plant cells. *Ann. Bot.* 32 (3) : 457—471.
- Momany M. 2002. Polarity in filamentous fungi: establishment, maintenance and new axes. *Curr. Opin. Microbiol.* 5 : 580—585.
- Moor H. 1966. Ultrastrukturen im Zellkern der Backerhefe. *J. Cell Biol.* 29 : 153—155.
- Moore R. T. 1965. The ultrastructure of fungal cells. In: *The Fungi*, I. New York: Acad. Press. 95—118.
- Moore R. T., McAlear J. H. 1961. Fine structure of Mycota. 5. Lomasomes — previously uncharacterized hyphal structures. *Mycologia*. 53 (2) : 194—200.
- Nanninga N. 1968. Structural features of mesosomes (chondrioids) of *Bacillus subtilis* after freeze—etching. *J. Cell Biol.* 89 : 251—263.
- Nickel W., Seedorf M. 2008. Unconventional mechanisms of protein transport to the cell surface of eukaryotic cells. *Ann. Rev. Cell Develop. Biol.* 24 : 287—308.
- Pashkova N., Gakhar L., Winistorfer S. C., Sunshine A. B., Rich M., Dunham M. J., Yu L., Piper R. C. 2013. The yeast Alix homolog bro1 functions as a ubiquitin receptor for protein sorting into multivesicular endosomes. *Develop. Cell.* 25 : 520—533.
- Pelham H. R. B. 2002. Insights from yeast endosomes. *Curr. Opin. Cell Biol.* 14 : 454—462.
- Penalva M. A. 2005. Tracing the endocytic pathway of *Aspergillus nidulans* with FM4-64. *Fungal Genet. Biol.* 42 : 963—975.
- Penalva M. A. 2010. Endocytosis in filamentous fungi: Cinderella gets her reward. *Curr. Opin. Microbiol.* 13 : 684—692.
- Pereira-Leal J. B. 2008. The Ypt/Rab family and the evolution of trafficking in fungi. *Traffic*. 9 : 27—38.
- Peyton G. A., Bowen C. C. 1963. The host-parasite interface of *Peronospora manshurica* on *Glycine max*. *Amer. J. Bot.* 50 : 787—797.
- Pitt D. 1968. Histochemical demonstration of certain hydrolytic enzymes within cytoplasmic particles of *Botrytis cinerea*. *Fr. J. Gen. Microbiol.* 52 (1) : 67—75.
- Prescianotto-Baschong C., Riezman H. 1998. Morphology of the yeast endocytic pathway. *Mol. Biol. Cell.* 9 : 173—189.
- Prescianotto-Baschong C., Riezman H. 2002. Ordering of compartments in the yeast endocytic pathway. *Traffic*. 3 : 37—49.
- Rasmussen N. 1993. Facts, artifacts, and mesosomes: practicing epistemology with the electron microscope. *Stud. Hist. Phil. Sci.* 24 : 227—265.
- Read N. D. 2011. Exocytosis and growth do not occur only at hyphal tip. *Mol. Microbiol.* 81 : 4—7.
- Reggiori F., Pelham H. R. B. 2001. Sorting of proteins into multivesicular bodies: ubiquitin-dependent and -independent targeting. *EMBO J.* 20 (18) : 5176—5186.
- Revel J. P., Ito S., Fawcett D. W. 1958. Electron micrographs of myelin figures of phospholipide simulating intracellular membranes. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 4 : 495—498.
- Richmond D. V., Pring R. J. 1971. Fine structure of germinating *Botrytis fabae* Sardalia conidia. *Ann. Bot. N. S.* 35 : 493—500.
- Rodrigues M. L., Nimrichter L., Oliveira D. L., Nosanchuk J. D., Casadevall A. 2008. Vesicular trans-cell wall transport in Fungi: a mechanism for the delivery of virulence-associated macromolecules? *Lipid Insights*. 2 : 27—40.
- Ross I. K., Pommerville J. C., Damm D. L. 1976. A highly infectious «mycoplasma» that inhibits meiosis in the fungus *Coprinus*. *J. Cell Sci.* 21 : 175—191.
- Ryter A., Kellenberger E. 1958. Etude au microscope électronique du plasma con tenant de l' ADN. I. Les nucleoids de bactéries en croissance exponentielle. *Z. Naturforsch.* 13 : 597—605.
- Scheckhuber C. Q., Hamann A., Brust D., Osiewacz H. D. 2012. Cellular homeostasis in Fungi: impact on the aging process. In: *Aging research in yeast (Subcellular biochemistry)*. New York: Springer Sci. 233—250.
- Schekman R., Novick P. 2004. 23 genes, 23 years later. *Cell*. 116 : 13—15.
- Schuster M., Lipowsky R., Assmann M.-A., Lenz P., Steinberg G. 2011. Transient binding of dynein controls bidirectional long-range motility of early endosomes. *PNAS*. 108 (9) : 3618—3623.
- Segev N. 2009. Trafficing inside cells: pathways, mechanisms and regulation. New York: Springer Sci. 445 p.
- Shahhosseiny M. H., Hosseiny Z., Khoramkhoshid H. R., Azar S., Shokrgozar M. A. 2010. Rapid and sensitive detection of Mollicutes in cell culture by polymerase chain reaction. *J. Basic Microbiol.* 50 : 171—178.
- Shatla M. N., Yang C. Y., Mitchell J. E. 1966. Cytological and fine-structure studies of *Aphanomyces euteiches*. *Phytopathology*. 56 : 923—928.
- Shaw M., Manocha M. S. 1965. The physiology of host-parasite relations. 15. Fine structure in rust-infected wheat leaves. *Can. J. Bot.* 43 : 1285—1292.
- Shoji J.-y., Arioka M., Kitamoto K. 2006. Vacuolar membrane dynamics in the filamentous fungus *Aspergillus oryzae*. *Eukaryotic Cell*. 5 (2) : 411—421.
- Shoji J.-y., Arioka M., Kitamoto K. 2008. Dissecting cellular components of the secretory pathway in filamentous fungi: insights into their application for protein production. *Review. Biotechnol. Lett.* 30 : 7—14.
- Silva M. T., Sousa J. C. F., Folonia J. J., Macedo M. A. E., Parente A. M. 1976. Is bacterial mesosomes real structures or artifacts? *Biochim. biophys. acta*. 443 : 92—105.
- Smith D. G., Marchant R. 1968. Lipid inclusions in the vacuoles of *Saccharomyces cerevisiae*. *Arch. Microbiol.* 60 : 340—347.
- Sotelo J. R., Porter K. R. 1959. An electron-microscope study of the rat ovum. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 5 : 327—342.
- Steinberg G. 2012. Cytoplasmic fungal lipases release fungicides from ultra-deformable vesicular drug carriers. *PLoS ONE*. 7 (5) : 1—14.
- Taheri-Talesh N., Horio T., Araujo-Bazán L., Dou X., Espeso E. A., Penalva M. A., Osman S. A., Oakley B. R. 2008. The tip growth apparatus of *Aspergillus nidulans*. *Mol. Biol. Cell*. 19 : 1439—1449.

- Takeo K., Uesaka I., Uehira K., Nishiura M. 1973a. Fine structure of *Cryptococcus neoformans* grown *in vitro* as observed by freeze—etching. J. Bacteriol. 113 : 1442—1448.
- Takeo K., Uesaka I., Uehira K., Nishiura M. 1973b. Fine structure of *Cryptococcus neoformans* grown *in vivo* as observed by freeze—etching. J. Bacteriol. 113 : 1449—1454.
- Trump B. F., Ericsson J. L. E. 1965. The effect of the fixative solution on the ultrastructure of cells and tissues. A comparative analysis with particular attention to the proximal convoluted tubule of the rat kidney. Lab. Invest. 14 : 1245—1323.
- Watkinson S., Bebbert D., Darrah B., Fricker M., Tlalka M., Boddy L. 2006. The role of wood decay fungi in the carbon and nitrogen dynamics of the forest floor. In: *Fungi in biogeochemical cycles*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 151—181.
- Wedlich-Soldner R., Bolker M., Kahmann R., Steinberg G. 2000. A putative endosomal t-SNARE links exo- and endocytosis in the phytopathogenic fungus *Ustilago maydis*. EMBO J. 19 : 1974—1986.
- Weisberg S. H., Turian G. 1971. Ultrastructure of *Aspergillus nidulans* conidia and conidial lomasomes. Protoplasma. 72 : 55—67.
- Weisberg S. H., Turian G. 1974. The membranous type of lomasome (membranosome) in the hyphae of *Aspergillus nidulans*. Protoplasma. 79 : 377—389.
- Wells K. 1965. Ultrastructural features of developing and mature basidia and basidiospores of *Schizophyllum commune*. Mycologia. 57 : 236—261.
- Wildermuth H. 1971. The fine structure of mesosomes and plasma membrane in *Streptomyces coelicolor*. J. Gen. Microbiol. 68 : 53—63.
- Wilsenach R., Kessel M. 1965. The role of lomasomes in wall formation in *Pencillium vermiculatum*. J. Gen. Microbiol. 40 : 401—404.
- Yeo S. C. L., Xu L., Ren J., Boulton V. J., Wagle M. D., Liu C., Ren G., Wong P., Zahn R., Sasajala P., Yang H., Piper R. C., Munn A. L. 2003. Vps20p and Vta1p interact with Vps4p and function in multivesicular body sorting and endosomal transport in *Saccharomyces cerevisiae*. J. Cell Sci. 116 (19) : 3957—3970.
- Zacchi L., Morris I., Harvey P. J. 2000. Disordered ultrastructure in lignin-peroxidase secreting hyphae of the white-rot fungus *Phanerochaete chrysosporium*. Microbiology. 146 : 759—765.
- Zachariah K., Fitz-James P. C. 1967. The structure of phialides in *Penicillium claviforme*. Can. J. Microbiol. 13 : 249—256.

Поступила 10 XII 2013

ENDOMEMBRANE SYSTEM OF FUNGI: TRADITIONAL AND MODERN CONCEPTIONS

O. V. Kamzolkina,¹, * I. S. Mageika,^{1, 2} O. V. Shtaer,¹ O. A. Kudryavtseva,¹ V. A. Mukhin³

¹ M. V. Lomonosov Moscow State University, ² N. I. Vavilov State Institute of General Genetics, Moscow, and ³ Ural Federal University named after first President of Russia B. N. Yeltsin, Ekaterinburg;

* e-mail: o-kamzolkina@yandex.ru

The review is devoted to the endomembrane system in Fungi, which is mostly presented in cell by membrane organelles, taking part in exo- and endocytosis. Main tenets of the modern model of exo- and endocytosis are covered by the example of the apical cells of filamentous fungi. Particular attention is given to studies of endomembrane system, which were carried out by electron microscopy in the last century — the era in science preceding the prevalence of methods of fluorescence microscopy, immune and molecular genetic tagging. Endomembrane organelles, which are described in classical studies, but have not been identified or differentiated from other organelles modern specialists are under consideration. Among these organelles are lomasomes, plasmalemmasomes, membranosomes and myelin-like bodies. Possible reasons for the «loss» of given structures in today's science and its place in modern proposed model of endomembrane system are discussed. In addition, some specific questions are mentioned, namely: the presence of mushroom mycelium endobionts, morphologically similar to endomembrane organelles, and the increase of number of endomembrane structures in bracket fungi, limited in nitrogen nutrition.

Key words: fungi endomembrane system, lomasomes, plasmalemmasomes, membranosomes, multivesicular bodies, myelin-like bodies, endobionts, exo- and endocytosis.