

И.С. Сесорова^{*,1}, Г.В. Безнусенко², В.В. Банин² и В.В. Долгих³

ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПОДХОД К ПОНИМАНИЮ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ КОМПЛЕКСА ГОЛЬДЖИ

¹Кафедра биологии и экологии (зав. — проф. В.Г.Шевчук) Шуйского государственного педагогического университета;
²отдел морфологии (зав. — чл.-кор. РАМН проф. В.В.Банин) Российского государственного медицинского университета, Москва; ³лаборатория микробиологического метода защиты растений (руков. — академик РАСХН проф. В.А.Павлюшин) Всероссийского научно-исследовательского института защиты растений, Санкт-Петербург

В статье проанализированы данные литературы, относящиеся к обсуждению основных моделей внутриклеточного транспорта протеинов: везикулярной и созревания-прогрессии цистерн. Подчеркивается существование важного компонента комплекса Гольджи (КГ) — непрерывных тубулярных структур и обсуждается их возможная роль во внутриклеточном транспорте. Приведен краткий обзор особенностей секреторного пути эукариотических организмов разных ступеней эволюционной лестницы, позволяющий заключить, что на основе тубулярных коммуникаций у высших эукариот сформировалась динамичная мембранная система КГ, осуществляющая сортировку и селективный транспорт белка.

Ключевые слова: комплекс Гольджи, секреторный транспорт, эукариоты, морфология.

Само существование, строение и механизмы функционирования комплекса Гольджи (КГ) более 100 лет являются предметом научных дискуссий [7]. Эту органеллу или ее аналоги имеют все эукариотические клетки, однако у различных организмов КГ может отличаться организацией, составом белков и набором тех специфических функций, которые он выполняет. Известно, что КГ — очень динамичная мембранная система, способная быстро менять свою форму в зависимости от условий и воздействий, в том числе от секреторной активности клетки [1, 31]. Подобная лабильность органеллы существенно затрудняет понимание того, что обычно определяют как ее «структуру», и мешает выработке более или менее однозначных представлений о конкретных клеточных механизмах секреторного процесса.

Традиционно КГ (аппаратом Гольджи) принято считать сложно организованную мембранную структуру, состоящую из трех основных элементов: стопок уплощенных цистерн или мешочков, ассоциированных с ними мелких (до 90 нм) пузырьков и секреторных гранул. Изолированные стопки длительное время рассматривались в качестве основного структурного компонента КГ [25]. Однако развитие высоко разрешающих методов световой и электронной микроскопии позволило подтвердить существование еще одного, по-видимому, обязательного и важного компонента — тубулярных (трубчатых) структур. Их обнаружили A.Rambourg, Y.Clermont и A.Marraud в 1974 г. между цистернами одного уровня соседних стопок [28]. Позже были показаны и гетеротипические соединения, связывающие цистерны разного уровня между собой [2], а также тубулярные связи между эндоплазматической сетью (ЭС) и КГ, и между цистернами одной стопки [26]. Наличие непрерывных соединений между цистернами подтверждается экспериментами на живых клетках. Например, при использовании такого методического приема как фотообесцвечивание (photobleaching) [20], лазером высокой интенсивности обесцвечивался небольшой фрагмент КГ, содержащий секреторные молекулы, связанные с флуоресцентным белком. При этом очень быстро наблюдалось выцветание люминофора и в необлученной части КГ, что, по мнению авторов, свидетельствовало о существовании в пределах КГ единой мембранной системы, по которой мембранные белки способны перемещаться довольно свободно [4].

В настоящее время выделяют, по крайней мере, три топологически определенные зоны, содержащие тубулярные структуры в КГ нормальных клеток: 1) cis-сеть Гольджи, предшествующая первой перфорированной цистерне; 2) trans-сеть Гольджи, в которую переходит последняя цистерна комплекса и 3) так называемые некомпактные зоны, расположенные между соседними стопками [27]. Функциональная роль тубулярных связей в КГ пока не очень определена. Предполагается, что тубулы могут быть предшественниками или, напротив, результатом конечного созревания цистерн, а также использоваться в качестве путей перемещения молекул или резерва мембран при возможных превращениях и повреждениях КГ [28, 29, 35].

Строение КГ органически связано с модусом осуществления его транспортной функции, т. е. с механизмами секреторного транспорта. Единого мнения о таких механизмах до сих пор не выработано, и ключевым вопросом дискуссий является способ переноса молекул через стопку, т. е. через КГ. До последнего времени в литературе господствовали две конкурирующие транспортные модели — везикулярная и модель созревания-прогрессии цистерн.

В соответствии с моделью созревания-прогрессии цистерн [9], синтезируемые белки (карго) транспортируются через КГ, не покидая просвета цистерны, в которую они доставляются первоначально и продвигаются по стопке вместе с этой, постепенно «созревающей», цистерной. При этом на cis-полосе из мембран ЭС постоянно образуются новые цистерны, которые проходят через всю стопку и распадаются на trans-полосе на секреторные гранулы, транспортные пузырьки и т. д. Постепенное созревание и прогрессия цистерн, а также поддержание их биохимической асимметрии должны происходить за счет механизма возвращения ферментов КГ и других резидентных белков от дистальных (trans-) отделов к проксимальным (cis-). Роль ретроградных переносчиков отводили окаймленным пузырькам, покрытым специфическим белковым комплексом, получившим название COPI (coat protein) [10]. При этом допускали, что карго перемещаются односторонне в соответствии с антероградным вектором и, следовательно, исключаются из пузырьков, играющих роль обратных транспортеров. Существенным противоречием данной модели является разница в скорости транспорта белков, отличающихся своими размерами. В частности, крупные белковые агрегаты транспортируются значительно быстрее, чем

*E-mail-irina-s3@yandex.ru

небольшие молекулы [23]. Кроме того, концентрация ферментов КГ в окаймленных пузырьках оказалась более низкой, чем в соответствующих цистернах [17], что поставило под сомнение их роль как ретроградных переносчиков.

Концепция созревания-прогрессии цистерн была на некоторое время вытеснена моделью везикулярного транспорта, которая была инициирована работами J.D.Jamieson и G.E.Palade [13] и J.E.Rothman [30]. Согласно этой модели, цистерны, раз возникнув, существуют достаточно долго, а молекулы карго перемещаются от цистерны к цистерне в составе мелких транспортных пузырьков. Серьезным противоречием везикулярной модели явились наблюдения, доказывающие несоответствие размеров молекул, транспортируемых через КГ, размерам их транспортных переносчиков. Например, проколлаген-I в коллагенсинтезирующих клетках [18], липопротеиновые агрегаты в гепатоцитах [6] и некоторые другие белки, вследствие их больших размеров, невозможно транспортировать в пузырьках, диаметром 60–70 нм [8, 9]. Детальный анализ состава периферических пузырьков, многие из которых содержали СОР1-кайму, показал низкое содержание секреторных молекул [22], что также поставило под сомнение участие пузырьков в антероградном транспорте.

С появлением доказательств существования непрерывных связей между цистернами в литературе начали обсуждать участие тубулярных структур в механизмах секреторного транспорта [35]. Действительно, многие секретируемые молекулы, особенно интегральные протеины мембран, могли бы перемещаться вдоль непрерывных коммуникаций за счет латеральной диффузии в липидном бислое. Однако такое допущение подразумевает существование довольно сложного механизма (или механизмов), разграничивающего транспортные пути различных молекул — ферментов, рецепторов, секреторных белков и др. Один из таких механизмов мог бы использовать различия в толщине мембран КГ [3]. Кроме того, было высказано предположение о непостоянном характере тубулярных соединений, которые могли бы формироваться с участием определенных молекулярных механизмов, существовать некоторое время, а затем диссоциировать [23].

Таким образом, существующие популярные транспортные модели не объясняют в полной мере экспериментальные данные, демонстрирующие работу КГ. Не очень понятны также функциональная роль и доля участия во внутриклеточном транспорте тубулярных структур, связывающих основные компоненты КГ. Мы полагаем, что некоторые ответы можно найти при рассмотрении особенностей строения КГ в клетках организмов, стоящих на разных ступенях эволюционной лестницы.

Не приходится сомневаться в том, что первые эукариотические организмы были одноклеточными. Именно на уровне дотканевых эукариот шла эволюция собственно эукариотной организации, совершенствовались или модифицировались клеточные механизмы, которые закреплялись затем у высших эукариотических организмов. Так, различные филогенетические линии Protista привели к появлению высших растений, животных и грибов. Поэтому, принимая во внимание монофилетическое происхождение всех эукариот, вполне логично предположить, что многие элементы первичных секреторных путей, представленных у простейших, трансформировались в структуру, способную к модификации, сортировке и адресной доставке белковых молекул, т. е. в КГ. Идентифицировать внешне отличающиеся, но гомологичные структуры секреторных путей низших эукариот можно, используя известные цитохимические свойства «типичного» КГ высших организмов, например по локализации различных ферментов. Поскольку КГ осуществляет поэтапное гликолизирование белков, мембраны, содержащие первый фермент гликозирования — маннозидазу I, определяют как *cis*-компаратмент КГ [1, 20].

Царство Protista представлено самыми разнообразными эукариотическими организмами, обладающими набором свойств, позволяющих им существовать в самых разнообразных экологических условиях. Наиболее просто устроенным

является представитель одной из самых ранних ветвей эволюции эукариот — внутриклеточный кишечный паразит *Giardia intestinalis*, у которого, кроме ядерной и эндоплазматической мембраны, имеется специфическая везикулярно-тубулярная структура, осуществляющая сортировку и транспорт белков в клетке. В ней цитохимически выявляются некоторые белки КГ [33]. Авторы полагают, что данная структура является предшественником КГ. У другого представителя Protista, внутриклеточного паразита *Toxoplasma gondii*, малый ядерный геном (80 Мб) кодирует относительно большое количество белков, участвующих в секреторном транспорте. В этом случае КГ состоит из одной, отчетливо выраженной стопки, состоящей из 3–5 цистерн, тубулярной сети и ассоциированных с ней округлых пузырьков [16].

У представителей царства Fungi, дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*, секреторные пути представлены тубулярной сетью с многочисленными анастомозами, однако может встречаться одна цистерна [29]. В клетках более сложно устроенного дрожжевого гриба *Pichia pastoris* имеются несколько хорошо сформированных стопок, состоящих из 3–4 цистерн диско-видной формы с перфорациями вдоль края и отдельными,ходящими от краев тубулами [34].

В жизненном цикле микроспоридий (Microsporidia), облигатных внутриклеточных паразитов с ядерным геномом 2 Мб, существуют две различные морфологические формы КГ. Первая форма представлена сетью из гладких и варикозных тубул, которая была идентифицирована цитохимически как КГ. Она существует на протяжении большей части жизненного цикла микроспоридий. Вторая форма, подобная КГ высших эукариот, появляется на поздней стадии развития паразита, с началом образования полярной трубки (органеллы, необходимой для его распространения) в виде сильно перфорированной стопки цистерн [36]. Таксономическое положение микроспоридий долгое время дискутировалось. Первоначально их относили к Protista и считали рано дивергировавшей от других эукариот группой. Доказательством этому служило отсутствие митохондрий, лизосом, пероксисом, наличие рибосом бактериального типа, плотной клеточной оболочки и другие признаки. Позже в геноме микроспоридий были обнаружены последовательности, кодирующие некоторые митохондриальные белки [12]. Это однозначно свидетельствовало о том, что предок микроспоридий обладал митохондриями, а их вторичная утрата связана, очевидно, с переходом к внутриклеточному паразитизму. В настоящее время большинство исследователей относят микроспоридий к сильно специализированной ветви настоящих грибов, которая утратила ряд генов в процессе эволюции. Видимо поэтому в их жизненном цикле сохранилась и более ранняя, и эволюционно более продвинутая форма КГ. Последняя появляется при усложнении секреторной функции, связанной с синтезом и транспортом споровых белков и формированием споровой стенки.

В клетках растений КГ хорошо развит и представлен стопками многочисленных плоских, плотно расположенных цистерн, окруженных круглыми профилями [24]. Его особенностью является чрезвычайная подвижность. При использовании конфокальной лазерной микроскопии было показано постоянное перемещение КГ вдоль мембран ЭС, причем КГ остается связанным с ними тонкими мембранными трубочками, т. е. ЭС и КГ имеют общий просвет. Это движение опосредуется пучками актиновых филаментов и исчезает после деполимеризации актина [14].

Таким образом, основные элементы секреторного пути присутствуют во всех известных эукариотических организмах. Этот путь формируется как система, основанная на тубулярных конструкциях, или, по крайней мере, включающая эти конструкции. В процессе эволюции они не только сохранились у высших эукариот, но и трансформировались, образуя сложную, динамичную мембранную систему с многочисленными функциями.

Доказательством роли тубулярных структур в секреции, а также свидетельством в пользу той или иной господству-

ющей транспортной модели может стать анализ молекулярных механизмов внутриклеточного транспорта микроспоридий. Как уже говорилось, ключевая роль в принятых моделях секреторного транспорта отводится небольшим окаймленным пузырькам, хотя интерпретации этой роли могут быть различными. Кайму составляют белковые комплексы, которые после прикрепления к мембране образуют необычайно жесткие сферические конструкции и, в конечном итоге, пузырьки. В настоящее время описаны 3 различных типа каймы: клатриновое покрытие и так называемые COP-I- и COP-II-комплексы [1, 13, 19, 22, 30]. Роли окаймленных пузырьков в осуществлении секреторного транспорта посвящена обширная литература, и ее обсуждение выходит за рамки настоящего обзора. Отметим лишь, что COP-II — окаймленные пузырьки рассматриваются в качестве транспортеров карго от мембран ЭС до КГ, а COP-I — между цистернами стопки КГ или ретроградных переносчиков резидентных молекул. Клатрин-окаймленные пузырьки «работают», помимо участия в рецепторно-опосредованном эндоцитозе, на путях: КГ — система эндосом/лизосом и, возможно, КГ — плазматическая мембрана.

Электронно-микроскопические исследования не обнаружили окаймленных пузырьков в клетках микроспоридий. Однако при расшифровке их полного генома были найдены гены, кодирующие субъединицы COP-I- и COP-II-комплексов. Из семи белков COP-I, характерных для высших эукариот, у микроспоридий обнаружено шесть. Отсутствует ϵ -COP-I-субъединица, без которой невозможно формирование COP-I-каймы [11]. Однако были найдены белки, участвующие в связывании COP-I с липидной мембраной, т. е. микроспоридии имеют минимально необходимый набор для работы COP-I-механизма. Таким образом, компоненты COP-I-микроспоридий, как предполагается, не участвуют собственно в транспорте, а их функция может быть связана с сортировкой транспортируемых белков. Не было обнаружено также ряда белков, образующих COP-II-комплекс. Из пяти известных субъединиц были найдены только три: Sec13, Sec23 и Sec31. Отсутствие Sec24-субъединицы делает невозможным генерацию каймы. Однако белок, необходимый для связывания COP-II с мембраной — Sar1p, микроспоридии имеют [19]. Эти находки, а также сообщения о лимитирующей роли мутаций COP-I в осуществлении внутриклеточного транспорта и выживании дрожжевых клеток [32] позволяют предположить, что COP-I- и COP-II-комплексы в первичных эукариотических организмах не участвовали в образовании окаймленных пузырьков. Наконец, у микроспоридий не обнаружен клатрин, что можно объяснить отсутствием в клетке лизосом, лизосомальных ферментов и механизмов фосфорилирования. Тем не менее, была найдена вакуолярная водородная АТФаза [15] и экспериментально подтвержден эндоцитоз. Кроме того, показано, что через КГ микроспоридий транспортируются и гликолизируются довольно большие белки — 40–56 килодальтон [36]. Таким образом, если секреторный транспорт у микроспоридий может осуществляться и без формирования окаймленных пузырьков, тогда какую роль могут играть белки каймы в примитивных эукариотических организмах?

На ранних эволюционных этапах белки каймы могли бы участвовать только в сортировке, концентрации и связывании белковых молекул (карго) с мембранами транспортного пути. В частности, COP-I-зависимый механизм мог регулировать латеральную диффузию молекул, а транспорт белков, за неимением везикулярных переносчиков, осуществляться тубулярными структурами. Остается пока неясным, были ли эти структуры стабильными трубчатыми коммуникациями или они формировали динамические связи за счет слияния и разделения мембран?

Известно, что эффективное слияние мембран осуществляется с помощью белков, принадлежащих к обширному классу так называемых SNARE-протеинов. Участие этих белков, а следовательно, их появление в эволюции, пред-

ставляется необходимым в тех случаях, когда молекулы транспортируются с помощью везикулярных переносчиков (например, в синапсах) или при формировании динамических тубулярных коммуникаций. Гомологи SNARE-белков клеток млекопитающих широко представлены в клетках низших эукариот [5], что указывает на их раннее эволюционное происхождение. Однако в примитивных эукариотах количество белков этого класса ограничено. Например, у микроспоридий обнаружены только шесть SNARE-белков (SNC2, синаптобrevин, синтаксин 5, VAMP, Bos1 и Vti1) [15]. Важно отметить сходство структуры этих белков с их дрожжевыми аналогами. В свою очередь, последние обладают высокой степенью гомологии с SNARE-белками клеток млекопитающих, которые в эксперименте их успешно заменяют [21]. Кроме того, из двух основных белков, отвечающих за демонтаж SNARE-комплекса в клетках млекопитающих, у микроспоридий обнаружен один [белок Sec18, функциональный аналог N-этилмалеймид чувствительного фактора (NSF) белка с АТФазной активностью клеток млекопитающих] [15, 22]. Это позволяет предположить, что микроспоридии уже имеют механизм ускоренного слияния мембран, но он работает менее эффективно, чем в клетках млекопитающих.

Таким образом, мы полагаем, что прототипом КГ могла бы быть тубулярная сеть, покрытая первичными COP-I- и COP-II-комплексами. На ранних этапах эволюции тубулярные структуры секреторного пути могли быть относительно стабильными. В последующем начинается экстенсивное использование белков каймы для концентрации и сортировки секретируемых молекул (карго), ферментов КГ и, наконец, образования пузырьков, роль которых до сих пор непонятна. Есть основания полагать, что механизм сортировки молекул и адресного слияния внутриклеточных мембран появляется в эволюции довольно рано, и в последующем происходит его специализация. В результате возникает сложная, способная к трансформациям, динамичная мембранная система, одним из базовых компонентов которой являются тубулярные структуры. У примитивных эукариот, при отсутствии везикулярных переносчиков, тубулярные связи играют центральную роль в секреторном транспорте. Поэтому представляется маловероятным кардинальное изменение механизма транспорта молекул в клетках высших животных, а господствующие в настоящее время модели (везикулярная и модель созревания-прогрессии цистерн) не способны разрешить имеющиеся противоречия и не учитывают возможные эволюционные преобразования.

ЛИТЕРАТУРА

1. Банин В.В. Куда ведет «путь Гольджи»? (к 100-летию открытия комплекса Гольджи). Морфология, 1999, т. 115, вып. 3, с. 90–97.
2. Clermont Y., Rambourg A. and Hermo L. Connections between the various elements of the cis- and mid-compartments of the Golgi apparatus of early rat spermatids. Anat. Rec., 1994, v. 240, p. 469–480.
3. Cluett E.B., Kuismann E. and Machamer C.E. Heterogeneous distribution of the unusual phospholipids semilysobisphosphatidic acid through the Golgi complex. Mol. Biol. Cell, 1997, v. 8, p. 2233–2240.
4. Cole N.B., Smith C.L., Sciaky N. et al. Diffusional mobility of Golgi proteins in membranes of living cell. Science, 1996, v. 273, p. 797–801.
5. Dacks J.B. and Doolittle W.F. Novel syntaxin gene sequences from Giardia Trypanosoma and algae: implications for the ancient evolution of the eukaryotic endomembrane system. J. Cell Sci., 2002, v. 115, p. 1635–1642.

6. Dahan S., Ahluwalia J.P., Wong L. et al. Concentration of intracellular hepatic apolipo-protein E in Golgi apparatus saccular distentions and endosomes. *Cell Biol.*, 1994, v. 127, p. 1859–1869.
7. Farquhar M.G. and Palade G.E. The Golgi apparatus (complex) — (1954–1981) — from artifact to center stage. *J. Cell Biol.*, 1981, v. 91, p. 77–103.
8. Francis A. and Barr. B. The Golgi apparatus going round in circles. *Cell Biol.*, 2002, v. 12, № 3, p. 101–104.
9. Franke W.W., Morre D.J., Deumling B. et al. Synthesis and turnover of membrane protein in rat liver: an examination of the membrane flow hypothesis. *Z. Naturforsch. [B]*, 1971, v. 25, p. 1031–1039.
10. Glick B.S. and Malhotra V. The curious status of the Golgi apparatus. *Cell*, 1988, v. 95, p. 883–889.
11. Guo Q., Vasile E. and Kliger M. Disruptions in Golgi structure and membrane traffic in a conditional lethal mammalian cell mutant are corrected by epsilon-COP1. *J. Cell Biol.*, 1994, v. 125, p. 1213–1224.
12. Hasegawa M. and Hashimoto T. Phylogenetic position of amitochondriate protists in the evolution of eukaryotes. *Biol. Bull.*, 1999, v. 196, p. 389–391.
13. Jamieson J.D. and Palade G.E. Intracellular transport of secretory proteins in the pancreatic exocrine cell. Transport to condensing vacuoles and zymogen granules. *J. Cell Biol.*, 1967, v. 34, p. 597–615.
14. Jurgens G. Membrane trafficking in plants. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.*, 2004, v. 20, p. 481–504.
15. Katinka M.D. Genome sequence and gene compaction of the eukaryote parasite *Encephalitozoon cuniculi*. *Nature*, 2001, v. 414, p. 450–453.
16. Keith A., Joiner I. and David S. Secretory traffic in the eukaryotic parasite *Toxoplasma gondii*: less is more. *Cell Biol.*, 2002, v. 157, № 4, p. 557–563.
17. Kweon H.S., Beznoussenko G.V., Micaroni M. et al. Golgi enzymes are enriched in perforated zones of Golgi cisternae but are depleted in COPI vesicles. *Mol. Biol. Cell*, 2004, v. 15, p. 4710–4724.
18. Leblond C.P. Synthesis and secretion of collagen by cells of connective tissue, bone and dentin. *Anat. Rec.*, 1989, v. 224, p. 123–138.
19. Lederkremer G.Z., Cheng Y., Petre B.M. et al. Structure of the Sec 23\24p and Sec 13p\31p complexes of COPII. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2001, v. 98, p. 10704–10709.
20. Lippincott-Schwartz J. and Patterson G.H. Development and use of fluorescent protein markers in living cells. *Science*, 2003, v. 300, p. 87–91.
21. Mallard F.D., Tenza C., Antony J. et al. Direct pathway from early/recycling endosomes to the Golgi apparatus revealed through the study of Shiga toxin B-fragment transport. *J. Cell Biol.*, 1998, v. 143, p. 973–990.
22. Martinez-Menarguez J.A., Prekeris R., Oorschot V.M. et al. Peri-Golgi vesicles contain retrograde but not anterograde proteins consistent with the cisternal progression model of intra-Golgi transport. *J. Cell Biol.*, 2001, v. 155, p. 1213–1224.
23. Mironov A.A., Beznoussenko G.V., Nicoziani P. et al. Small cargo proteins and large aggregates can traverse the Golgi by a common mechanism without leaving the lumen of cisternae. *J. Cell Biol.*, 2001, v. 155, p. 1225–1238.
24. Nebenfuhr A. and Staehelin L.A. Mobile factories: Golgi dynamics in plant cells. *Trends Plant Sci.*, 2001, v. 6, p. 160–167.
25. Palade G. Intracellular aspects of the process of protein synthesis. *Science*, 1975, v. 189, p. 347–358.
26. Polishchuk R., Fusella A., Luini A. and Mironov A. Tubular connections between heterologous cisternae of the Golgi stacks. *Mol. Biol. Cell*, 1996, v. 7, p. 598.
27. Rambourg A. and Clermont Y. Three-dimensional electron microscopy: structure of the Golgi apparatus. *J. Cell Biol.*, 1990, v. 51, p. 189–200.
28. Rambourg A., Clermont Y. and Marraud A. Three-dimensional structure of the osmium-impregnated Golgi-apparatus as seen in the high voltage electron microscope. *Am. J. Anat.*, 1974, v. 140, p. 27.
29. Rambourg A., Clermont Y., Ovtracht L. and Kepes F. Three-dimensional structure of tubular networks, presumably Golgi in nature, in various yeast strains: a comparative study. *Anat. Rec.*, 1995, v. 243, p. 283–293.
30. Rothman J.E. Mechanisms of intracellular protein transport. *Nature*, 1994, v. 372, p. 55–63.
31. Rothman J.E. and Wieland F.T. Protein sorting by transport vesicles. *Science*, 1996, v. 272, p. 227–234.
32. Salama N.R. and Schekman R.W. The role of coat proteins in the biosynthesis of secretory proteins. *Curt. Opin. Cell Biol.*, 1995, v. 7, p. 536–543.
33. Sogin M.L., Gunderson J.H., Elwood H.J. et al. Phylogenetic meaning of the kingdom concept: an unusual ribosomal RNA from *Giardia lamblia*. *Science*, 1989, v. 75, p. 243.
34. Soren M., Gomez-Ospina N., Soderholm J. et al. Tomographic evidence for continuous turnover of Golgi cisternae in *Pichia pastoris*. *Mol. Biol. Cell*, 2003, v. 14, p. 2277–2291.
35. Trucco A., Polishchuk R.S., Martella O.D. et al. Secretory traffic triggers the formation of tubular continuities across Golgi subcompartments. *Nat. Cell Biol.*, 2004, v. 6, p. 1071–1081.
36. Varva J. and Larsson J.I.R. Structure of the microsporidia. In: *Microsporidia and microsporidiosis*. Washington, DC: American Society for Microbiology, 1999, p. 7–75.

Поступила в редакцию 13.10.2005 г.

EVOLUTIONARY APPROACH TO THE UNDERSTANDING OF STRUCTURAL AND FUNCTIONAL ORGANIZATION OF COMPLEX

I.S. Sesorova, G.V. Beznusenko, V.V. Banin and V.V. Dolgikh

This article analyzes the literature data related to the discussion of the main models of intracellular protein transport, including vesicular and cistern maturation-progression models. The existence of an important Golgi complex (GC) component — continuous tubular structures — is emphasized and their possible participation in the intracellular transport is discussed. A brief review is presented, describing the peculiarities of intracellular traffic in eukaryotic species belonging to different stages along the evolutionary process. The evidence suggests that in higher eukaryotes, the dynamic membranous GC system was formed on the basis of tubular networks that performs protein sorting and selective protein transport.

Key words: *Golgi complex, secretory transport, eukaryotes.*

Department of Biology and Ecology, State University of Shuya; Department of Morphology, Russian State Medical University, Moscow; Laboratory of Microbiological Control, Russian Institute for Plant Protection, Pushkin, St. Petersburg.