

УДК 581.174

Д.А. БОВА, И.Ю. КОСТИКОВ

Киевский нац. ун-т им. Тараса Шевченко,
ул. Владимирская, 60, 01601 Киев, Украина

МЕХАНИЗМЫ ДЕЛЕНИЯ ПЛАСТИД И ИХ РАЗНООБРАЗИЕ

Приведен анализ литературных данных об аппарате и молекулярных механизмах деления пластид у фотоавтотрофных организмов различных фил. Обсуждаются аппараты деления клетки у эвбактерий (включая цианопрокариот), у первично- и вторично-симбиотических пластид водорослей и высших растений различных отделов, а также простейших из типа *Apicomplexa*. Рассматриваются три типа деления пластид, условно определенные как прокариотический (*Glaucocestophyta*), смешанный прокариотно-эвкариотический (прочие отделы водорослей и высших растений) и эвкариотический (*Apicomplexa*). Обсуждаются принципы позиционирования, сборки, структуры и работы дивисомы и PDF-системы (Plastid-dividing, Dynamine, and FtsZ rings), локализация, функции и взаимодействия белков, вовлеченных в деление пластид различных типов, происхождение различных компонентов аппарата деления данного компартмента.

Ключевые слова: водоросли, первичные и вторичные пластиды, деление пластиды, дивисома, FtsZ, PDF-система, динамины, Min-система.

Введение

В настоящее время возобновился интерес к исследованиям, связанным со сравнительным изучением ультраструктуры водорослей. Предполагается, что знание особенностей ультраструктурной организации поможет понять принцип филогенетических отношений между различными группами водорослей, реконструированных методами геносистематики. В частности, сравнительные исследования ультраструктуры жгутикового аппарата, митоза, цитокинеза, ультраструктуры организации пластид и митохондрий во многих случаях позволили найти соответствие между молекулярно-филогенетическими реконструкциями эволюционных отношений различных групп водорослей и системами фенотипических признаков, согласующимися с такими отношениями (см., например, Bell, Hemsley, 2002; Unravelling ..., 2007; Lee, 2008; и др.). Следствием, например, интеграции молекулярно-филогенетических и ультраструктурных подходов стали разработки нового поколения таксономических систем мега- и макротаксонов, например новой системы эвкариот (Adl et al., 2005) и новых теорий, объясняющих возникновение многообразия пластид через вторичные симбиозы (Bhattacharya, Medlin, 1995; McFadden, 2001; Palmer, 2003).

© Д.А. Бова, И.Ю. Костиков, 2011

В то же время ряд важных и интересных проблем, при решении которых применение молекулярно-биологических и ультраструктурных подходов позволяет существенно дополнить информационное содержание систем классификации водорослей, в современной литературе отражены недостаточно, а в учебной литературе приводятся чрезвычайно упрощенно либо вообще не упоминаются. Одна из таких проблем – многообразие механизмов деления пластид у водорослей разных отделов. В учебниках по альгологии и, ботанике и цитологии рассмотрение деления пластид у водорослей и высших растений ограничены преимущественно констатацией того, что пластиды размножаются делением. Лишь в исключительных случаях упоминается о том, что в делении пластид принимает участие FtsZ-белок, хотя современная литература позволяет значительно глубже рассмотреть этот вопрос и даже наполнить его филогенетическим содержанием. В данной работе обобщены литературные данные о механизмах деления пластид.

Деление прокариотической клетки

В XX ст. учеными был получен один из наиболее важных результатов в области изучения пластид. Установлено, что первичная пластида эвкариот является органеллой, возникшей в результате однократного эндосимбиогенетического акта. Предполагается, что организмом-эндосимбионтом была синезеленая водоросль (Wilmotte, Golubi, 1991; Nelissen et al., 1995; Hoffmann et al., 2005; и др). Данный результат позволяет рассматривать механизм деления клетки синезеленой водоросли как исходный вариант модели деления пластид.

Накоплено достаточно данных, позволяющих утверждать, что у эвбактерий даже весьма отдаленных в филогенетическом отношении групп фундаментальные процессы (в т.ч. связанные с делением клетки) весьма сходны. Поэтому данные об этих процессах, полученные на классических модельных объектах, могут быть в значительной степени экстраполированы на домен Eubacteria в целом. Среди истинных бактерий деление клетки наиболее полно изучено у *Escherichia coli*, которая рассматривается как модельный объект при исследовании механизмов этого процесса у прокариотической клетки.

Цитокинез у прокариотической клетки начинается с образования в области деления септы, рост которой направляется кольцом сжатия, называемым Z-кольцом. Оно представляет собой пучок латерально связанных микрофиламентов из ГТФ-связывающего белка FtsZ (filament-forming temperature sensitive), который способен к полимеризации—деполимеризации. Z-кольцо из полимеризовавшегося белка FtsZ заякоривается на плазмалемме с помощью «вспомогательных» белков, после чего начинает сжиматься. Z-кольцо вместе с белками т.н. min-системы, определяющими сайт его формирования, и рядом стабилизирующих и регуляторных белков, составляет аппарат деления прокариотической клетки – дивисому (Nanninga, 2001).

Главный компонент дивисомы – белок **FtsZ** – относится к семейству ГТФаз. Он кодируется геном *ftsZ* и по ряду признаков демонстрирует высокую степень сходства с универсальным цитоскелетным белком эвкариот – тубулином. В частности, третичная структура FtsZ сходна со структурой / тубулиновых гетеродимеров, активный сайт гидролиза ГТФ формируется двумя мономерами. FtsZ может образовывать протофиламенты, причем их сборка осуществляется по принципу «голова – хвост». Аминокислотные последовательности FtsZ подобны тубулину в сайте связывания ГТФ (Erickson, 1997, 2000; Lu et al., 2000). Поэтому ряд исследователей рассматривают FtsZ не только как гомолог тубулина, но даже как его предшественника. В то же время, в отличие от эвкариотических тубулинов FtsZ не способен образовывать микротрубочки, а сходство аминокислотных последовательностей FtsZ и тубулинов за пределами сайта связывания ГТФ низкая (Erickson et al., 1996; Scheffers, Driessen, 2001; Демчук, Блюм, 2005).

Гомологи гена *ftsZ*, кодирующего главный компонент дивисомы, обнаружены почти у всех прокариот¹ (включая *Cyanoprokaryota*), в ядерном геноме археplastидных растений (*Rhodophyta*, *Chlorophyta*, высшие растения), водорослей-страменопиллов (*Bacillariophyta*, *Chrysophyta*) и слизевиков. У *Cryptophyta* гомолог *ftsZ* входит в состав ДНК нуклеоморфа. У фотоавтотрофных эвкариот FtsZ принимает участие в делении пластид, а у красных, золотистых водорослей и слизевиков – и в делении митохондрий. Однако гомологи *ftsZ* отсутствуют в геномах грибов и животных, относящихся к опистхонкам (Erickson, 2000).

Согласно гипотезе Г. Эриксона, FtsZ происходит от предковой ГТФазы, у которой ГТФ-связывающий домен имел третичную структуру, похожую на Rossmann fold (укладка по Россманн) (Erickson, 1998). В результате дупликации и дальнейшей дивергенции дочерних генов предковая ГТФаза дала начало, с одной стороны, типичным ГТФазам с укладкой ГТФ-связывающего домена по Rossmann (в частности, p21^{Ras}, GAPDH), с другой – атипичным ГТФазам, не имеющим Rossmann fold, а именно – белкам семейства FtsZ (рис. 1). Реконструкция филогении атипичных ГТФаз показала дальнейшее их разделение на клады эвбактериальных и архебактериальных FtsZ. Эвбактериальная клада дивергировала, с одной стороны, в FtsZ циано-прокариот, от которой происходят пластидные FtsZ, с другой – в FtsZ -протеобактерий, от которых происходят FtsZ, принимающие участие в делении митохондрий красных водорослей, водорослей-страменопиллов, а также слизевиков. Архебактериальная клада эволюционировала в FtsZ архебактерий и фирамакутов (Beech et al., 2000; Beech, Gilson, 2000; McFadden, Ralph, 2003). Филогенетическое дерево на основе последовательностей FtsZ-белков архебактерий, эвбактерий, эвкариот и

¹FtsZ отсутствует у архебактерий из группы Crenarchaeota, у некоторых эвбактерий из групп Chlamydiae и Verrucomicrobia, а также у двух видов микоплазм (Вишняков, Борхсениус, 2007).

тубулинов, построенное методом объединения ближайших соседей, показало большее сходство эукариотических тубулинов именно с кладой археобактериальных FtsZ (Демчук, Блум, 2005).

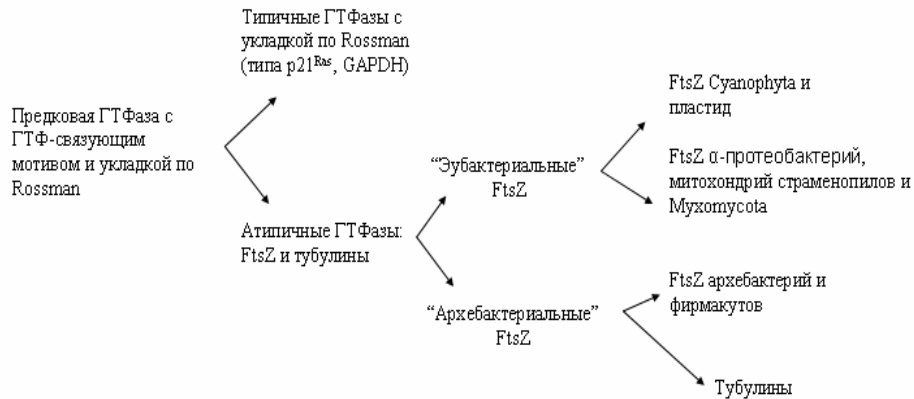


Рис. 1. Предполагаемая эволюция ГТФаз (включая FtsZ-белки и тубулины) на основе анализа аминокислотных последовательностей (схематизировано в соответствии с Erickson, 1998; Veech et al., 2000; Демчук, Блум, 2005)

Min-система. Вторая система прокариотической дивисомы – min-система, которая определяет место формирования Z-кольца. Эта система включает от двух (MinC, MinD) до трех (MinC, MinD, MinE) белков, гены которых организованы в т.н. min-оперон. Принцип работы min-системы заключается в том, что она предотвращает формирование септы во всех областях клетки, за исключением центральной. Белок MinC, который с помощью белка MinD "заякоривается" на плазмалемме, неспецифично ингибирует полимеризацию FtsZ во всех зонах клетки, где он присутствует, тем самым предотвращая спонтанное образование клеточной перегородки. Триггером, инициирующим начало формирования Z-кольца, в соответствии с моделью т.н. нуклеоидной окклюзии, является снижение концентрации ДНК в области, где устранен или ослаблен блокирующий эффект MinC. Согласно этой модели, наличие ДНК в центральной части клетки препятствует синтезу пептидогликана. При завершении репликации и сегрегации дочерних нуклеоидов между последними возникает зона пониженной концентрации ДНК, в которой при этом не проявляется ингибирующее действие MinCD-комплекса. В результате в этой зоне начинается сборка Z-кольца (Vlaauwen et al., 1999).

Снятие в центральной области клетки ингибирующего действия MinCD-комплекса может осуществляться как минимум двумя путями: без участия либо с участием белка MinE. Первый путь детально описан у *Bacillus subtilis*, второй – у *E. coli*.

У *Bacillus subtilis* ген, кодирующий MinE, отсутствует, и MinCD-комплекс статично закреплен на полюсах клетки с помощью белка

DivIVA. Таким образом, образованию в центральной части клетки септы препятствует только наличие высокой концентрации ДНК.

У *E. coli* в составе *min*-оперона присутствует третий ген, кодирующий белок MinE. Он является антагонистом MinC и устраняет его блокирующий эффект. MinE, который из трех белков *min*-оперона экспрессируется последним, ассоциируется в центральной части клетки в виде т.н. E-кольца. Так как MinCD-комплекс статично не фиксирован и осциллирует по клетке, то при формировании E-кольца последнее препятствует попаданию MinCD-комплекса в центральную часть клетки. В результате концентрация MinC оказывается наиболее высокой на полюсах и наименьшей – в центре клетки (Fu et al., 2001; Errington et al., 2003).

Гомолог гена, кодирующего MinE у *E. coli*, при BLAST-поиске обнаружен в геноме синезеленой водоросли *Synechocystis* (Miyagishima et al., 2005, Maple, Møller, 2007b). Кроме того, при BLAST-поиске последовательности, имеющие подобие с геном *minE* от 65 % и более, обнаруживаются в полных геномах еще 9 штаммов цианопрокариот, относящихся к родам *Cyanothece*, *Cyanobacterium*, *Synechococcus*, *Microcystis* и *Nostoc*. Поэтому можно предположить, что MinCD-комплекс у цианопрокариот относится к осциллирующему типу, а снятие ингибирования формирования Z-кольца происходит благодаря двум факторам – нуклеоидной окклюзии и E-кольцу.

Белки, стабилизирующие дивисому. Помимо FtsZ и белков *min*-системы в формировании дивисомы принимают участие более десятка других белков, выполняющих регуляторные и стабилизирующие функции. Например, у *E. coli* их не менее 14: FtsA, FtsI, FtsN, FtsW, FtsQ, FtsK, YgbQ, FtsE, FtsX, FtsB, FtsL, AmiC, ZapA и ZipA (Corbin, Geissler, 2004; Schmidt et al., 2004; Jensen et al., 2005).

К белкам, стабилизирующим дивисому у *E. coli*, относятся цитоплазматический белок FtsA и интегральный белок ZipA (Scheffers et al., 2007). Первым в процесс сборки дивисомы вступает FtsZ, причем инициация сборки Z-кольца происходит без привлечения дополнительных белковых молекул (Rueda et al., 2003). На следующем этапе независимо друг от друга во взаимодействие с C-концевым участком FtsZ вступают стабилизирующие белки FtsA и ZipA, без которых формирование нормального Z-кольца невозможно (Pichoff, Lutkenhaus, 2002).

FtsA – актиноподобный АТФ-связывающий белок, способный к димеризации. Он стабилизирует цитоплазматическую часть Z-кольца. ZipA – интегральный белок, который непосредственно связывается с Z-кольцом и заякоривает его на плазмалемме.

У цианопрокариот FtsA и ZipA не обнаружены. Полагают, что функции, аналогичные FtsA и ZipA, у *Cyanophyta* выполняет белок Ftn2 (Vitha et al., 2003). Примечательно, что гомолог Ftn2 – белок ARC6 обнаружен у эвкариот. Он стабилизирует Z-кольцо в хлоропластах зеленых водорослей и высших растений.

Регуляторные белки дивисомы. После стабилизации Z-кольца и закрепления его на плазмалемме к сборке дивисомы в линейной последовательности подключаются многочисленные регуляторные белки. У *E. coli* это белки Fts-группы (**FtsI**, FtsN, FtsW, FtsQ, FtsK, FtsE, FtsX, FtsB, FtsL), а также белки ZapA, EzrA, YgbQ, AmiC (Schmidt et al., 2004, Jensen et al., 2005, Scheffers, 2007). Гены, кодирующие около половины регуляторных белков *E. coli*, обнаружены и у цианопрокариот при анализе штаммов, у которых секвенирован полный геном. К ним относятся **ftsE**, **ftsI**, **ftsK**, **ftsQ**, **ftsW**. Кроме того, у синезеленых водорослей обнаружен ряд специфичных регуляторных генов (*sulA*, *ftn6*, *cdv1*, *cdv2*, *cdv3*) (Miyagishima et al., 2005; Maple, Møller, 2007b). Некоторые из белков, кодируемых специфичными генами, являются функциональными аналогами тех белков *E. coli*, которые отсутствуют у синезеленых водорослей.

Реконструкция последовательности вовлечения конкретных регуляторных белков в процесс деления клетки, выполненная на примере *E. coli*, позволила также выделить пять дальнейших этапов сборки дивисомы.

Так, на **первом этапе** завершается стабилизация Z-кольца и просходит стимуляция образования протофиламентов. В этот процесс у *E. coli* вовлечены белки ZapA и EzrA. Полагают, что ZapA, с одной стороны, выполняет функцию, аналогичную ZipA, стабилизируя Z-кольцо, с другой – стимулирует образование протофиламентов (Jensen et al., 2005). EzrA является антагонистом ZapA. Таким образом, ZapA и EzrA выполняют функции стабилизатора и дестабилизатора Z-кольца соответственно (Rueda et al., 2003).

У цианопрокариот ZapA и EzrA отсутствуют, а их функции выполняет специфический белок SulA. Он способен связываться с FtsZ и предотвращать его полимеризацию, блокируя тем самым рост Z-кольца. Это необходимо в случаях, когда деление должно быть приостановлено, например при повреждениях ДНК. Блокада является обратимой, и при завершении репарации деление возобновляется (Dajkovic et al., 2008). Таким образом, SulA функционально более подобен EzrA, а функции ZapA, по-видимому, выполняет только стабилизирующий белок цианопрокариот Ftn2. Можно полагать, что роль SulA может быть весьма важной для понимания процесса возникновения многоклеточных цианопрокариот и ускоренных неполных клеточных делений, подобных тем, которые наблюдаются у видов рода *Oscillatoria* s.s.

На **втором этапе** в состав дивисомы рекрутируются белки, осуществляющие, в первую очередь, гидролиз АТФ для обеспечения энергией сокращения Z-кольца (белок FtsE), и, возможно, регулирующие импорт в цитоплазму ионов (FtsX). Интересно, что последовательности генов *ftsE* и *ftsX* гомологичны т.н. АВС-транспортерам (АТФ-binding cassette). У цианопрокариот ген *ftsX*, кодирующий соответствующий белок, не обнаружен (Schmidt et al., 2004).

На **третьем этапе** в работу дивисомы как у *E. coli*, так и у цианопрокариот вовлекается большой многодоменный белок FtsK, у которого N-концевой участок непосредственно взаимодействует с Z-кольцом, а C-концевой домен принимает участие в сегрегации дочерних нуклеоидов (Sariaux et al., 2002).

На **четвертом этапе** в дивисоме обнаруживается белок FtsQ, который характеризуется способностью взаимодействовать с наибольшим количеством белков, задействованных в делении клетки (с FtsA, FtsK, FtsX, FtsL, FtsB, FtsW, FtsI и FtsN). Он представляет собой интегральный белок, состоящий из короткого цитоплазматического, трансмембранного и периплазматического доменов (Scheffers et al., 2007). Функциональные особенности FtsQ позволяют предполагать, что на этом этапе координируются, как минимум, процесс завершения сегрегации реплицированного генома и процесс подготовки к синтезу клеточной перегородки. FtsQ является универсальным как для бактерий, так и для цианопрокариот. У *E. coli* помимо него на данном этапе в сборку дивисомы вовлекаются и другие белки (FtsL, FtsB, YgbQ), не обнаруженные у *Cyanophyta*.

На **пятом этапе** начинается синтез поперечной клеточной стенки. В частности, в состав дивисомы как *E. coli*, так и цианопрокариот рекрутируются белки FtsW и FtsI. Молекула FtsW содержит 10 трансмембранных участков и ее гипотетической функцией считается транслокация предшественников пептидогликанового синтеза, связанных с липидами. FtsI представляет пенициллинсвязывающий белок, который необходим для синтеза материала клеточной стенки на новообразованных полюсах дочерних клеток. Последними в дивисому у *E. coli* включаются молекулы белков FtsN и AmiC, которые у цианопрокариот отсутствуют. Предполагается, что оба этих белка также связаны с построением клеточной стенки, например FtsN обуславливает гидролиз старой клеточной стенки в зоне формирования поперечной перегородки (Margolin, 2000).

Деление археplastид

Две гипотезы о природе механизма деления пластид: цианопрокариотная и цианопрокариотно-эвкариотная.

Пластиды представляют собой эндосимбиогенетические органеллы, предками которых являются цианопрокариоты. Однако в отличие от последних, пластиды лишены клеточной стенки и отграничены от цитоплазмы несколькими мембранами — двумя у археplastидных растений (*Glaucocystophyta*, *Rhodophyta*, *Chlorophyta* и высшие растения), тремя (*Euglenophyta*) или четырьмя у водорослей со вторично-симбиотическими пластидами (*Cryptophyta*, *Haptophyta*, водоросли-страменопилы и *Chlorarachniophyta*).

Деление пластид, подобно цианопрокариотам, происходит путем формирования перетяжки. Учитывая цианопрокариотное происхождение пластиды, предполагалось, что аппарат и механизм деления будут

сходны с таковыми у прокариот. В конце XX ст. ряд фактов, казалось, подтверждал эту гипотезу. Так, с одной стороны, методами электронной микроскопии в области деления пластид как у высших растений, так и у красных водорослей на цитозольной и строматической сторонах оболочки пластид, и даже в межмембранном пространстве, обнаружены электронно-плотные кольцевидные структуры PD-кольца — Plastid Dividing Rings (Hashimoto, 1986; Mita et al., 1986; Miyagishima et al., 1998a, b). С другой стороны, при скрининге фотоавтотрофных архепластидных эвкариот с использованием в качестве входной последовательности генов *ftsZ* цианопрокариот и *E. coli*, их гомологи были обнаружены в составе ядерных геномов исследованных растений (Osteryoung, Vierling, 1995; Osteryoung et al., 1998). Ряд молекулярно-генетических исследований показал, что продукты этих генов принимают участие в делении пластид, и, подобно бактериальным FtsZ, формируют в сайтах деления кольцевидные структуры (Osteryoung, Vierling, 1995; Osteryoung et al., 1998; Strepp et al., 1998; Mori et al., 2001; Vitha et al., 2001).

Гипотезу прокариотного механизма также подтверждало обнаружение в составе ядерного генома гомологов еще девяти цианопрокариотных генов, принимающих участие в делении пластид — *minD*, *minE*, *ftn2* (ARC6), *sulA* (GC1) (Colletti et al., 2000; Itoh et al., 2001; Koksharova, Wolk, 2002; Stokes, Osteryoung, 2003; Vitha et al., 2003), FtsE, FtsI, FtsK, FtsQ, FtsW (Lutkenhaus, Addinall, 1997).

Филогенетический анализ участвующих в делении пластид FtsZ белков зеленых водорослей и высших растений показал, что они представляют два разных семейства — FtsZ1 и FtsZ2 (Osteryoung, Pyke, 1998; Osteryoung et al., 1998; Osteryoung, McAndrew, 2001). Предполагалось, что FtsZ1 транспортируется в пластиду и образует внутреннее PD-кольцо, тогда как FtsZ2 представляет цитозольный белок, формирующий внешнее PD-кольцо (Kuroiwa et al., 1998; Osteryoung et al., 1998; Takahara et al., 1999; Erickson, 2000; Margolin, 2000; Osteryoung, 2000). У красных водорослей (*Cyanidium caldarium*, *Cyanidioschyzon merolae*) гомологи цианопрокариотного FtsZ, подобно *Cyanophyta*, оказались представлены только одной версией, близкой к семейству FtsZ2 (Takahara et al., 1999; Beech, Gilson, 2000). У *Galdieria sulphurata* ([http://genomics.msu.edu/galdieria/Galdieria sulphuraria](http://genomics.msu.edu/galdieria/Galdieria_sulphuraria)) пластидные FtsZ представлены двумя версиями, однако обе они подобны FtsZ2 (Beech, Gilson, 2000).

Отличия в разнообразии FtsZ у высших растений и красных водорослей объясняла гипотеза о дупликации пластидного FtsZ и разделении его на два семейства у предкового цианобактериального эндосимбионта во время дивергенции красных и зеленых водорослей (Stokes, Osteryoung, 2003). Как ни странно, тот факт, что у красных водорослей отсутствует FtsZ1, который, как предполагалось, образует внутреннее PD-кольцо, не привел в то время к пересмотру взглядов на природу внешнего и внутреннего PD-колец и прокариотный механизм деления пластид.

Сомнения в отношении прокариотической модели деления пластид появились в результате исследования ультраструктуры и биохимических особенностей внешнего PD-кольца. На примере *Cyanidioschyzon merolae* было установлено отсутствие FtsZ в составе внешнего кольца и показано, что его сокращение обусловлено скользящим вращением микрофибрилл, имеющих диаметр 5 нм и состоящих из белка с молекулярной массой 56 кДа (Miyagishima et al., 2001). Однако ключевым событием, сыгравшим роль в формировании современной модели деления пластид, стало открытие на цитозольной стороне внешней мембраны еще одного кольца — из механохимического эвкариотического белка динамина. Этот тип белка был описан одновременно и независимо у красных водорослей (*Cyanidioschyzon merolae*) как CmDnm2 (Miyagishima et al., 2003) и у высших растений (*Arabidopsis thaliana*) как ARC5 (Gao et al., 2003).

Динамины представляют собой ГТФазы с молекулярной массой 60 - 110 кДа. Они участвуют во многих процессах, связанных со слиянием или расщеплением различных мембранных структур у эвкариот. Динамины входят в состав плазмалеммы, фрагмопласта, различных везикул, комплекса Гольджи, определяют слияние и расщепление митохондрий, вовлечены в эндо- и экзоцитоз, цитокинез, сборку актиновых филаментов, сортировку белков вакуолей и плазмалеммы, проявляют антивирусную активность (Danino, Hinshaw, 2001; Gao et al., 2003; Hong et al., 2003). Классический признак динамина (dynamin signature) — наличие двух доменов, из которых один гомологичен плекстрину (РН-домен), второй представляет ГТФазный эффектор (Gao et al., 2003). У прокариот динамины или их гомологи не обнаружены².

Филогенетический анализ динаминов CmDnm2/ARC5, отнесенных к группе хлоропласт-ассоциированных динамин-подобных протеинов DRP5B, показал, что они гомологичны динаминам группы DRP5A, принимающим участие в цитокинезе как у гетеротрофных тубулокристат (*Dictyostelium discoideum*, *Naegleria gruberi*), так и у архепластидных растений (*Chlamydomonas reinhardtii*, *Oryza sativa*, *Arabidopsis thaliana*). В результате был сделан вывод, что хлоропластные динамины, ассоциированные с внешним PD-кольцом, вероятно, происходят от динаминов, вовлеченных в цитокинез у эвкариот (Miyagishima et al., 2008).

Помимо динаминов типа CmDnm2/ARC5 в составе аппарата деления пластиды был обнаружен еще один эвкариотический динамин-подобный белок FZL, гомологичный белку Fzo, который принимает участие в делении митохондрий. FZL кодируется ядерным геном, транспортируется в хлоропласт, обладает способностью связываться с мембранами оболочки хлоропласта и тилакоидами, а также принимает участие в поддержании структуры последних (Gao et al., 2006).

² В настоящее время признаки динаминов и вопрос их наличия у прокариот пересматриваются

Как результат, гипотеза о цианопрокариотном механизме деления пластид была трансформирована в "гибридную" гипотезу, согласно которой в делении пластида принимают участие компоненты как цианопрокариотного, так и эвкариотного происхождения (McFadden, Ralph, 2003; Yoshida et al., 2006; Maple, Møller, 2007b, c). Ключевая роль отводится двум типам ГТФаз: унаследованным от цианопрокариот FtsZ-белкам, определяющим позиционирование, сборку и работу внутреннего PD-кольца, и DRP5B-подобным динаминам – эвкариотическим белкам, обеспечивающим сокращение внешнего PD-кольца и разделение оболочек дочерних хлоропластов. К прокариотическому модулю относятся белки Min-системы (MinD, MinE), регуляторные и стабилизирующие белки fts-группы (FtsE, FtsI, FtsK, FtsQ, FtsW), гомологи цианобактериальных белков Ftn2 (ARC6) и YfcH (GC1). Эвкариотический модуль кроме динаминов группы DRP5B включает также динамин-подобный белок FZL и ряд других специфических эвкариотических белков – MCD1, MSL2, MSL3, PDV2, PDV1. Некоторые белки, вовлеченные в деление пластид, имеют химерную природу и возникли в результате слияния фрагментов прокариотических и эвкариотических генов. К таковым относится, например, ARC3 – химерный протеин, образовавшийся в результате слияния генов прокариотического FtsZ и части эвкариотического белка PIP5K (фосфатидилинозитол-4-фосфат-5-киназа) (Shimada et al., 2004). Природа и происхождение ряда белков остаются не выясненными. К ним относятся, в первую очередь, белки, формирующие собственно PD-кольца.

Однако деление одного типа пластид – цианеллы глаукоцистофитов (цианопласта) по имеющимся данным, более соответствует цианопрокариотной, а не гибридной гипотезе.

Деление цианопластов

У глаукоцистофитовых водорослей (*Cyanophora paradoxa*), сохраняющих в межмембранном пространстве слой пептидогликана, в составе аппарата деления обнаружено только одно внутреннее кольцо, напоминающее Z-кольцо цианопрокариот. На электронограммах оно стягивает внутреннюю мембрану цианопласта и направляет рост пептидогликанового слоя. В зоне перетяжки внешняя мембрана не прилегает к внутренней и каких-либо структур, определяющих ее сжатие, не наблюдается (Hashimoto, 2003; Iino, Hashimoto, 2003).

В геноме *Glaucocystophyta* в настоящее время обнаружены только два гена, кодирующие белки, принимающие участие в делении пластида FtsZ (Yang et al., 2008) и трансмембранный белок FtsW, координирующий синтез и локализацию пептидогликана у прокариот (Turmel et al., 1999; Beech, Gilson, 2000). Ген, кодирующий FtsW, у глаукоцистофитов входит в состав пластидного генома. Прочие гены, как прокариотического, так и эвкариотического происхождения, участвующие в делении пластид красных и зеленых водорослей и высших растений, не обнаружены (включая белки Min-системы и динамины группы DRP5B).

Деление зеленых и красных археplastид

Современная модель деления пластид была разработана преимущественно на примере деления археplastид двух объектов – красной водоросли *Cyanidioschyzon merolae* и магнолиофита *Arabidopsis thaliana* с привлечением ряда других видов – *Cyanidium caldarium*, *Galdiera sulphuraria* (Rhodophyta), *Ostreococcus tauri*, *Chlamydomonas reinhardtii* и *Chlorella vulgaris* (Chlorophyta), *Physcomitrella patens* (Bryophyta), *Oryza sativa*, *Glycine max* и *Nicotiana tabacum* (Magnoliophyta). Согласно этой модели, формирование и сокращение перетяжки связано с работой PD-колец и цитозольного динаминового кольца, которые позиционируются строматическим FtsZ-кольцом (рис. 2). Эти элементы рассматриваются как аппарат механического сокращения перетяжки, называемый PDF-системой (Plastid-dividing, Dynammin, and FtsZ rings) или PDF-кольцами (Yoshida et al., 2006).

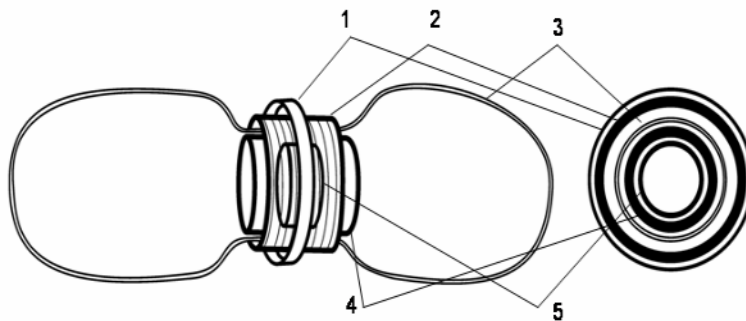


Рис. 2. Схема строения PDF-системы: 1 – динаминовое кольцо; 2 – внешнее PD-кольцо; 3 – внешняя и внутренняя мембраны оболочки пластида; 4 – внутреннее PD-кольцо; 5 – Z-кольцо (по Yoshida et al., 2006; Kuroiwa et al., 2008)

Внешнее PD-кольцо состоит из пучка параллельно расположенных микрофибрилл. Природа фибрилл остается не установленной, хотя показано, что молекулярная масса образующего их белка составляет 56 кДа и он не является ни FtsZ-белком, ни динамом группы DRP5B. Именно внешнее PD-кольцо обеспечивает формирование и углубление перетяжки пластида во время ее деления (Miyagishima et al., 2001; Miyagishima et al., 2003).

Динаминовое кольцо расположено на поверхности внешнего PD-кольца и состоит из динаминов типа CmDnm2/DRP5B (ARC5). На микрофотографиях, полученных с применением метода иммунофлуоресценции, зона концентрации динаминов выглядит как сплошное кольцо в области формирования перетяжки (Miyagishima et al., 2003; Yoshida et al., 2006). Это кольцо в некоторых работах ошибочно отождествляется с внешним PD-кольцом. Однако методом иммуноэлектронной микроскопии с применением меченных золотом антител к

CmDnm2 было установлено, что молекулы динамина непрерывного кольца не образуют (Miyagishima et al., 2003; Yoshida et al., 2006).

Динамины PDF-системы детально изучены на примере DRP5B (синоним – ARC5), который был выделен из *Arabidopsis thaliana* (Gao et al., 2003), и CmDnm2 – из *Cyanidioschyzon merolae* (Miyagishima et al., 2003). Динамин DRP5B имеет массу 87,2 кДа, состоит из 777 аминокислотных остатков. Динамин CmDnm2 имеет несколько большую молекулярную массу (106,6 кДа), состоит из 962 аминокислотных остатков. Оба динамина кодируются ядерной ДНК, не транспортируются внутрь пластид и содержат три мотива, присущих динамин-подобным протеинам: домен DYN1 (N-терминальный ГТФазный домен), РН-домен, посредством которого он ассоциируется с мембраной, и GED домен (С-концевой эффекторный домен ГТФазы), благодаря которому осуществляется взаимодействие с ГТФазным доменом другой молекулы динамина, приводящее к димеризации (Gao et al., 2003; Hong et al., 2003; Miyagishima et al., 2003). В состоянии димера динамин через РН-домены может связываться с мембраной и при дальнейшей активации выщеплять ее фрагменты, действуя как молекулярные ножницы (Eckardt, 2003; Maple, Møller, 2007c).

Мутантные линии *A. thaliana*, дефектные по гену *arc5*, кодирующему DRP5B, не способны к завершению деления пластид, в результате чего хлоропласты увеличиваются, приобретают гантелевидную форму, но их количество не меняется. Это указывает на особо важную роль динаминов группы DRP5B на завершающих стадиях деления пластиды и согласуется с гипотезой молекулярных ножниц (Gao et al., 2003; Aldridge et al., 2005).

Внутреннее PD-кольцо остается практически не изученным. Известно, что оно появляется в виде электронно-плотной структуры почти одновременно или вскоре после формирования Z-кольца и исчезает после завершения деления (Miyagishima et al., 2001a; Miyagishima et al., 2001b, 2003; Kuroiwa et al., 2002). Между PD-кольцом и внутренней мембраной хлоропласта у *C. merolae* расположен слой белка FtsH (Kuroiwa et al., 2008), однако природа самого внутреннего PD-кольца, как и его функции в составе PDF-системы, не установлена. Более того, на иммуноэлектронных микрофотографиях изолированного PDF-комплекса внутреннее PD-кольцо, в отличие от других колец (динаминового, внешнего PD-кольца и Z-кольца), отчетливо не наблюдается (Yoshida et al., 2006).

Z-кольцо. Предположение о том, что FtsZ может принимать участие в делении пластид впервые было высказано после обнаружения в хлоропласте *A. thaliana* кодируемых ядром двух гомологов прокариотического FtsZ – AtFtsZ1 и AtFtsZ2 (Osteryoung, Vierling, 1995). В дальнейшем гомологи FtsZ были выявлены в пластидах красных (Beech et al., 2000; Miyagishima et al., 2004), зеленых (Wang et al., 2003; Yang et al., 2008) и глаукоцистофитовых водорослей (Yang et al., 2008), как и у различных групп высших растений (Osteryoung et al., 1998; Beech,

Gilson, 2000). Нокаут генов, кодирующих FtsZ, полностью блокировал деление хлоропластов (Strepp et al., 1998). Исследования, проведенные с применением методов иммунофлуоресценции и трансгенных конструкций на основе GFP (green fluorescent protein), показали, что белки FtsZ накапливаются в строме пластиды (Kiessling et al., 2000) и перед началом ее деления образуют на строматической стороне внутренней мембраны отчетливое Z-кольцо (Vitha et al., 2001).

У растений с зелеными пластидами FtsZ дублирован и представлен двумя семействами – FtsZ1 и FtsZ2. У FtsZ2, в отличие от FtsZ1, сохраняется короткий С-терминальный мотив, который у прокариот обеспечивает взаимодействие со стабилизаторами Z-кольца – FtsA и ZipA, а у цианопрокариот – с их аналогом Ftn2. У зеленых водорослей и высших растений гомологом Ftn2 и функциональным аналогом FtsA и ZipA является ARC6, который через N-терминальный домен взаимодействует с С-терминальным мотивом FtsZ2 (Vitha et al., 2003). У другого белка – FtsZ1 – С-терминальный домен способен взаимодействовать с N-терминальным FtsZ-подобным доменом стабилизирующего белка ARC3 (Maple et al., 2007). У мохообразных и плаунов также обнаружен белок FtsZ3, отдаленно напоминающий FtsZ1. В строме хлоропласта FtsZ3, в отличие от FtsZ1 и FtsZ2, образует сеть (Martin et al., 2008). У красных водорослей FtsZ сходны как с цианопрокариотными, так и с FtsZ2 зеленых пластид (Beech et al., 2000; Glynn et al., 2007).

Сборка Z-кольца у красных и зеленых водорослей, а также у высших растений начинается перед делением пластиды. У зеленых водорослей и высших растений Z-кольцо появляется до начала формирования внутреннего PD-кольца (Gao et al., 2003; Aldridge et al., 2005). У красных водорослей Z-кольцо, по одним данным, формируется за 3-4 ч до образования PD-колец (Kuroiwa et al., 2002), по другим – одновременно с внутренним PD-кольцом, но намного раньше внешнего PD-кольца (Miyagishima et al., 2003). Z-кольцо при этом участвует не столько в перешнуровке пластиды, сколько позиционирует прочие кольца (Kuroiwa et al., 2002; Aldridge et al., 2005).

Таким образом, аппарат деления красных и зеленых архепластид в целом подобный. Он представлен PDF-системой, в которую входят Z-кольцо, внутреннее и внешнее PD-кольца и динаминовое кольцо. Процесс деления включает три фазы (Kuroiwa et al., 2008): а) позиционирование PDF-системы Z-кольцом; б) перетяжки пластиды внешним PD-кольцом; в) разъединения дочерних пластид динаминовым кольцом.

Позиционирование и сборка PDF-системы

Состав белков, принимающих участие в позиционировании и сборке PDF-системы у красных, зеленых водорослей, мохообразных и семенных растений заметно различается (табл. 1). Некоторые из этих белков, подобно FtsZ, унаследованы от цианопрокариот и кодируются гомологами генов прокариотического аппарата деления – MinD, MinE,

MinC, ARC6 (Ftn2), GC1 (YfcH), FtsW, FtsI, FtsH. Часть белков, аналогично DRP5B (ARC5), имеет эвкариотическую природу, например PDV1, PDV2, MCD1, MSL. Отдельные важные белки, например ARC3, образовались в результате слияния прокариотических и эвкариотических генов.

Позиционирование PDF-системы определяется Z-кольцом. Само же Z-кольцо позиционируется Min-системой.

Min-система, позиционирующая Z-кольцо, обнаружена у зеленых водорослей, высших растений и представлена гомологами прокариотических белков MinD и MinE, а у зеленой водоросли *Ostreococcus tauri* — еще и MinC-подобным белком. Условно к белкам эвкариотической Min-системы могут быть отнесены также химерный белок ARC3 и эвкариотический белок MCD1. У глаукоцистофитовых и красных водорослей ни один из белков Min-системы, равно как и кодирующие их гены, не обнаружены (Misumi et al., 2005; Nakanishi et al., 2009b) и механизмы позиционирования аппарата деления пластиды не ясны.

MinD и MinE функционально активны в виде гомодимеров, которые, действуя как антагонисты, регулируют сборку Z-кольца в правильном положении (Fujiwara et al 2004). MinD представляет семейство АТФаз, способных связываться с внутренней мембраной оболочки пластиды и взаимодействовать с MinE, ARC3 и MCD1 (Maple, Møller, 2007a, b; Nakanishi et al., 2009a, b). Гиперэкспрессия MinD приводит к ингибированию образования FtsZ-кольца, а его инактивация — к образованию множества сайтов деления хлоропласта (Nakanishi et al., 2009a, b). У цветковых растений MinD локализован в виде точечных структур на внутренней мембране хлоропласта и в виде сплошного кольца — в зоне деления пластиды, где он ассоциирован с белком MCD1 (Nakanishi et al., 2009a).

MinE у прокариот устраняет эффект ингибирования полимеризации FtsZ-кольца MinCD-комплексом. В пластидах высших растений гиперэкспрессия MinE приводит к образованию множества сайтов деления хлоропласта, а его недостаточная экспрессия или инактивация — к ингибированию деления пластиды (Maple, Møller, 2007a, b). Вопрос о том, как именно MinE определяет место образования FtsZ-кольца, остается открытым. Одна из версий (Maple, Møller, 2007b) предполагает, что димер MinE связывается с расположенным на полюсе пластиды димером MinD. Ионы кальция стимулируют АТФазную активность MinD, приводя к освобождению MinE из MinDE-комплекса. Таким образом, фактором, влияющим на образование FtsZ-кольца, выступают динамические соотношения количества свободного и связанного на полюсах пластиды MinE.

MinC, который неспецифически ингибирует образование Z-кольца у прокариот, у эвкариотических растений отсутствует. Исключение м является только *Ostreococcus tauri*, у которого обнаружен ген, напоми-

нающий MinC прокариот и сходный с ARC3-подобным геном мохообразных (Nakanishi et al., 2009b).

Таблица 1

Компоненты PDF-аппарата, Min-системы и важнейшие белки, принимающие участие в позиционировании Z-кольца и регуляции деления архепластид у представителей разных отделов

Компонент аппарата деления пластиды	<i>Glauco-cystophyta</i>	<i>Rhodophyta</i>	<i>Chlorophyta</i>	<i>Bryophyta</i>	<i>Magnoliophyta</i>
Z-кольцо	+	+	+	+	+
PD-кольца	-	+	+	+	+
DRP5B-кольцо	-	+	+	+	+
Min-система	-	-	+	+	+
MinD	-	-	ch/nu	nu	nu
MinE	-	-	ch/nu	nu	nu
MinC	-	-	+/-	-	-
ARC3	-	-	-	+	+
MCD1	-	-	-	-	+
ARC6	-	-	+	+	+
GC1	-	-	+	+	+
MSL2, MSL3	-	-	-/+	+	+
PDV2	-	-	-	+	+
PDV1	-	-	-	-	+
FtsW	Ch	?	ch, -	-	-
FtsI	?	-	ch, -	-	-
FtsH	?	+	ch	ch	ch

Примечания. ch и nu – Локализация гена в пластидном или ядерном геноме представлена по: Wakasugi et al., 1997; Turmel et al., 1999, 2002, 2009; Misumi et al., 2005; Pombert et al., 2005, 2006; de Cambiaire et al., 2006, 2007; Merchant et al., 2007; Robbens et al., 2007; Yang et al., 2008; Turmel et al., 2009; Nakanishi et al., 2009b).

ARC3 является функциональным аналогом MinC. Он обнаруживается на ранних и средних стадиях деления пластиды и исчезает на завершающих этапах (Shimada et al., 2004). Недостаток ARC3 приводит к нарушению позиционирования сайта деления пластиды, а избыток – к ингибированию ее деления (Marple et al., 2007). По своей природе ARC3 представляет химерный белок, включающий аминокислотные последовательности, гомологичные прокариотическому FtsZ и эвкариотическому PIP5K (Shimada et al., 2004; Aldridge et al., 2005). Белок ARC3 имеет N-терминальный FtsZ-подобный домен (но без ГТФазной активности), промежуточный домен компонента деления хлоропласта (ранее ошибочно названный цитозольным) и C-терминальный домен

MORN (membrane-occupating and recognizing). Начальная последовательность из 41-го аминокислотного остатка представляет транзитную хлоропластную последовательность. N-терминальный и промежуточный домены проникают в сторону пластиды, MORN остается на цитозольной стороне. В строме N-терминальный домен способен взаимодействовать с FtsZ1, а промежуточный домен – с MinD (Maple et al., 2007). Кроме того, ARC3 может прямо взаимодействовать с MinE (Nakanishi et al., 2009a, b). Таким образом, ARC3 может выполнять две функции – позиционировать себя по отношению к Min-системе, а также позиционировать и стабилизировать Z-кольцо. ARC3 обнаружен у семенных растений и отсутствует у водорослей. У мохообразных найден ARC3-подобный белок, имеющий некоторую схожесть с бактериальным MinC (Nakanishi et al., 2009b).

MCD1 представляет эукариотический внутрипластидный белок, который в структурном и функциональном отношении отдаленно напоминает DivIVA цианобактерии, но не гомологичен ему по последовательности аминокислот (Nakanishi et al., 2009a). В настоящее время этот белок обнаружен только в пластидах цветковых растений. MCD1 включает хлоропластный транзитный пептид, суперспиральный строматический мотив и мембрано-связывающий регион. Белок локализован в виде точечных структур на внутренней мембране хлоропласта, а также в зоне деления пластиды в виде сплошного кольца. Показано, что MCD1 рекрутирует в зону деления MinD, где образует с ним ассоциированный комплекс (Nakanishi et al., 2009a, b).

Предполагается, что в позиционировании Z-кольца, по крайней мере у цветковых растений, также принимает участие белок CDP1, способный к взаимодействию с ARC3. Этот белок экспрессируется только в зеленых клетках молодых тканей. У мутантов, не имеющих полноценного CDP1, образуются удлинённые хлоропласты со множественными сайтами деления (Zhang et al., 2009).

В стабилизации и регуляции сборки Z-кольца принимают участие, в первую очередь, ARC3 (см. выше), ARC6 и GC1.

ARC6 является гомологом бактериального белка Ftn2, который у цианобактерии стабилизирует дивисому (Vitha et al., 2003). ARC6 обнаружен в хлоропластах зеленых водорослей и высших растений, но отсутствует у глаукоцистофитов и красных водорослей. Белок включает C-терминальную консервативную последовательность, которая располагается в межмембранном пространстве оболочки пластиды, трансмембранный домен, который закрепляет ARC6 на внутренней мембране оболочки хлоропласта, и расположенную в строме N-терминальную последовательность (Vitha et al., 2003; Maple, Møller, 2007b). В области деления ARC6 образует сплошное кольцо и непосредственно взаимодействует, с одной стороны, с C-терминальным регионом трансмембранного белка PDV2, который рекрутирует динамин DRP5B, а с другой – с CORE-доменом FtsZ2 (Vitha et al., 2003; Maple et al., 2005; Glynn et al., 2008). Таким образом, ARC6 через взаимодействие

с FtsZ2 и внутренней мембраной стабилизирует Z-кольцо, а через взаимодействие с PDV2 опосредованно вовлекается в сборку динаминового кольца. ARC6 способен также взаимодействовать с циклинзависимой киназой AtCDT1, которая образует часть пререпликационного комплекса и способна проникать как в пластиду, так и в ядро, участвуя таким образом в координации деления клетки и пластиды (Raynaud et al., 2005).

Сборку Z-кольца на ранних стадиях регулирует GC1 (AtSulA) – отдаленный гомолог прокариотического протеина YfcH, функции которого не известны (Maple, Møller, 2007b). Существенное снижение уровня транскрипции GC1 приводит к полному прекращению деления пластиды, хотя непосредственно с FtsZ данный белок не взаимодействует (Maple et al., 2004). GC1 локализован на строматической стороне внутренней мембраны пластиды, способен образовывать гомодимеры и, как предполагается, обладает эпимеразной активностью. Подобно ARC6, GC1 имеется только у зеленых водорослей и высших растений (Yang et al., 2008).

В регуляции сборки Z-кольца и процесса сжатия перетяжки принимают участие ионные каналы, образованные механочувствительными строматическими пластидными белками MSL2 и MSL3. Эти каналы представляют собой осморегуляторную систему, которая на уровне индивидуальной пластиды, с одной стороны, реагирует на достижение хлоропластом определенного объема, а с другой – снижает избыточное гидростатическое давление, возникающее в пластиде во время сжатия перетяжки (Haswell, Meyerowitz, 2006; Lypez-Juez, 2007). MSLs-белки дискретно расположены вблизи внутренней мембраны хлоропласта, причем их положение скоординировано с положением MinE, хотя непосредственно с ним белки MSL-каналов не взаимодействуют (Haswell, Meyerowitz, 2006). Белки MSLs и кодирующие их гены не обнаружены у глаукоцистофитовых и красных водорослей, а также у некоторых прازیнофициевых из порядка *Mamiellales* (*Ostreococcus tauri*). У прочих изученных зеленых водорослей и всех высших растений MSLs-белки имеются (Yang et al., 2008).

В позиционировании и сборке динаминового кольца, расположенного на цитозольной стороне оболочки пластиды, участвуют белки PDV1 и PDV2. Они интегрированы во внешнюю мембрану пластиды. Их C-терминальные регионы расположены в межмембранном пространстве, а N-терминальные – в цитозоле (Miyagishima et al., 2006). N-терминальные последовательности PDV1 и PDV2 рекрутируют из цитоплазмы DRP5B, инициируя тем самым сборку динаминового кольца PDF-системы. C-терминальная последовательность PDV2 способна взаимодействовать с таковой ARC6. Таким образом, благодаря взаимодействию ARC6 с PDV2 осуществляется координация сборки строматического и цитозольного компонентов PDF-системы. При этом динаминовое кольцо через трансмембранный комплекс ARC6-PDV2 опосредованно позиционируется Z-кольцом (Miyagishima et al., 2006; Glynn et al., 2008).

Оба PDV белка обнаружены у цветковых растений. У мохообразных имеется только PDV2. У архепластидных водорослей PDV-белки отсутствуют, но предполагается наличие их пока неизвестных аналогов (Miyagishima et al., 2006; Okazaki et al., 2009).

Таким образом, в позиционировании и сборке PDF-системы у красных водорослей Min-белки, как и ARC3, ARC6, MCD1, MSLs, PDV1, PDV2, отсутствуют (Yang et al., 2008). У зеленых водорослей в эту систему входят MinD, MinE, ARC6, GC1, MSLs и отсутствуют ARC3, MCD1, PDV2 и PDV1 (Бова, Костиков, 2009; Wakasugi et al., 1997; Adams et al., 2008; Yang et al., 2008). У мохообразных имеются MinD, MinE, ARC3, ARC6, PDV2, GC1, MSLs, но отсутствуют MCD1 и PDV1 (Zhu et al., 2007; Yang et al., 2008). У цветковых растений присутствует максимум известных компонентов – MinD, MinE, ARC3, ARC6, MCD1, PDV1, PDV2, GC1 и MSLs (Yang et al., 2008) (рис. 3).

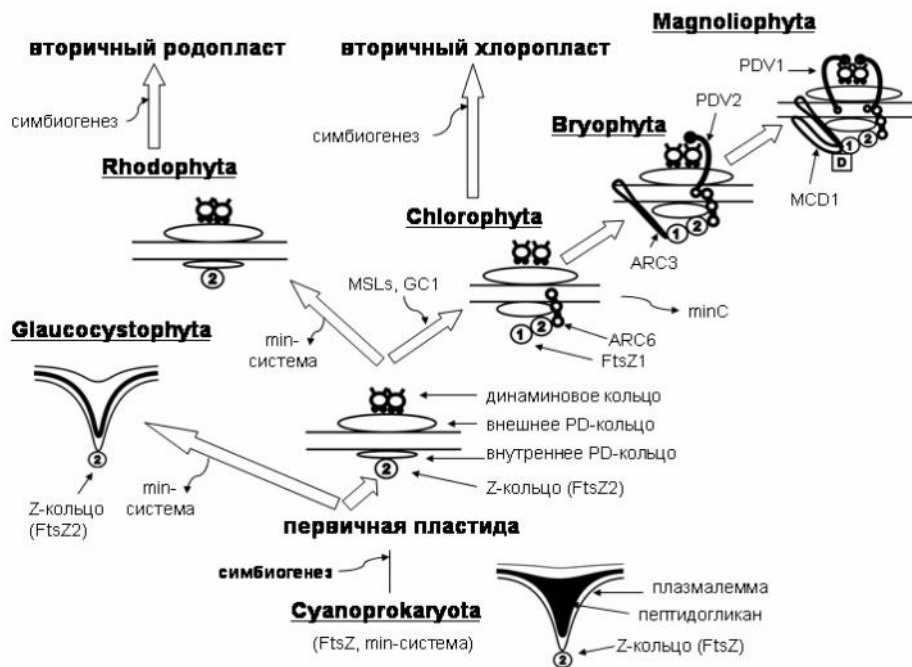


Рис. 3. Схема эволюции аппарата деления пластиды у архепластидных эвкариот

Динамика позиционирования и сборки PDF-системы. Инициация деления пластиды находится под контролем ядра, которое определяет каскад реакций, в результате которых FtsZ белки рекрутируются для сборки Z-кольца. Так, на примере *Arabidopsis thaliana* установлено, что циклин-зависимая протеин-киназа AtCDT1 (Ottesen et al., 2010) (пререпликационный фактор) в поздней интерфазе из цитоплазмы транспортируется в ядро и в хлоропласт, согласовывая начало деления ядра и пластиды (Raynaud et al., 2005; Yang et al., 2008). Возрастание уровня цитокинин-чувствительного предполагаемого фактора транс-

крипции CRF2 (Okazaki et al., 2009) увеличивает уровень PDV, который далее через ARC6 будет вовлечен во взаимодействие с FtsZ2 и в рекрутирование DRP5B (Maple et al., 2005). У красных водорослей обнаружена связь начала деления пластид с началом деления ядра и митохондрий, а также установлено влияние на этот процесс специфических ингибиторов ДНК топоизомеразы I (Nishida et al., 2005). После инициации в процесс позиционирования вовлекаются различные белки, которые определяют сборку Z-кольца.

Наиболее сложный вариант наблюдается у цветковых и голосеменных. Тут в позиционировании Z-кольца участвуют около 20 белков (Ottesen et al., 2010), среди которых наиболее изучены функции AtMinD, AtMinE, ARC3, ARC6, PDV1, PDV2, MCD1. Все перечисленные белки кодируются ядерными генами.

До начала деления комплексы из белков Min-системы ингибируют образование Z-кольца (Maple et al., 2007; Nakanishi et al., 2009a, b). По одним данным (Maple et al., 2007), комплексы min-системы сосредоточены только на полюсах пластиды, где закреплены на внутренней мембране посредством димера MinD, со второй молекулой которого связан димер MinE, и, предположительно, ARC3. Разрушение min-комплексов приводит к началу сборки Z-кольца. Предполагается, что разрушение min-комплекса происходит в результате фосфорилирования второй молекулы MinD, после чего от нее отщепляется MinE (Maple, Møller, 2007a) и ARC3 (Maple et al., 2007).

По другим данным, комплексы min-системы диффузно рассредоточены по внутренней мембране оболочки и пластид и включают связанный с мембраной белок MCD1, с которым ассоциирован MinD. Перед началом образования Z-кольца MCD1 в большом количестве концентрируется в зоне будущего деления и рекрутирует MinD. Предполагается, что MinD связывает ARC3, который является неспецифическим ингибитором полимеризации FtsZ, делая тем самым возможной сборку Z-кольца (Nakanishi et al., 2009a, b).

Порядок сборки Z-кольца, согласно модели Дж. Мапл и С. Меллер (Maple, Møller, 2007b, c) с дополнениями Х. Наканиши с соавт. (Nakanishi et al., 2009a, b), начинается с полимеризации FtsZ2, который рекрутирует ARC6, закрепляющий Z-кольцо на внутренней мембране. С-терминальный участок ARC6 при этом располагается в межмембранном пространстве (Maple et al., 2005; Maple, Møller, 2007b, c). FtsZ2 далее взаимодействует с FtsZ1, который, в свою очередь, связывается с ARC3. Последний, благодаря цитозольному С-терминальному домену MORN, закрепляется на внешней мембране, при этом его промежуточный и N-терминальный FtsZ-подобный домены остаются в строме (Maple et al., 2005; Maple et al., 2007b, c). Возможно, с ARC3 также связывается комплекс MinD-MCD1, причем последний белок также фиксируется на мембране. Таким образом, образуется система связанных между собой колец ARC6-FtsZ2-FtsZ1-ARC3-(MinD-MCD1), которая посредством трансмембранных белков ARC6, ARC3 и MCD1

жестко позиционируется на внутренней мембране оболочки хлоропласта. На внешней мембране в это время аккумулируются белки PDV1 и PDV2. Их С-терминальные последовательности находятся в межмембранном пространстве, где PDV2 связывается с С-терминальным доменом ARC6. Цитозольные N-терминальные домены PDV2 рекрутируют молекулы цитозольного DRP5B, начиная сборку динаминового кольца (Miyagishima et al., 2006; Glynn et al., 2008; Yang et al., 2008; Okazaki et al., 2009). Рекрутирование динаминов усиливает локализованный во внешней мембране PDV1, который, предположительно, способен взаимодействовать с PDV2 (Glynn et al., 2007).

У мохообразных основные белки, принимающие участие в позиционировании Z-кольца, также кодируются ядерными генами (Turmel et al., 1999, 2002; Robbens et al., 2007; Yang et al., 2008). Однако в отличие от цветковых и голосеменных, в оболочке пластиды отсутствует ARC3 и PDV1 и комплекс, который рекрутирует динамин, представлен только ARC6 и PDV2 (Zhu et al., 2007; Yang et al., 2008). Возможно, функции ARC3 частично выполняет обнаруженный у *Physcomitrella patens* ARC3-подобный белок, имеющий некоторую гомологию с бактериальным MinC (Nakanishi et al., 2009b).

У зеленых водорослей обнаружено всего от трех до четырех компонентов позиционирования PDF-комплекса, причем все они являются гомологами генов прокариотического аппарата деления: MinD, MinE, MinC и ARC6. Ген, кодирующий ARC6 (гомолог прокариотического Ftn2), обнаружен только в ядерном геноме (Yang et al., 2008). Гены, кодирующие MinD и MinE у зеленых водорослей разных классов (а у празиофициевых – разных порядков), обнаруживаются в составе разных геномов.

У представителей *Pedinomonadales* (*Pedinomonas*) и *Trebouxiophyceae* (*Chlorella*, *Parachlorella* и *Oocystis*) гены, кодирующие как MinD, так и MinE, сохраняются в составе пластидного генома (Wakasugi et al., 1997; Turmel et al., 1999, 2009; Pombert et al., 2005, 2006; Robbens et al., 2007). Сходство состава генов пластидных геномов у пединомонадальных и требуксиефициевых, по мнению М. Турмель с соавт. (Turmel et al., 2009), настолько велико, что даже выдвинута гипотеза о происхождении класса *Trebouxiophyceae* от пединомонадальных.

У *Prasinophyceae* из *Nephroselmis*-клады (*Nephroselmis*) и представителей *Ulvophyceae* (*Oltmansiellopsis*, *Pseudendoclonium*) ген, кодирующий MinD, остается в составе пластидного генома. Однако ген, кодирующий MinE, в пластидном геноме отсутствует, и, как предполагается, перенесен в ядро (Turmel et al., 1999; Pombert et al., 2005, 2006; Robbens et al., 2007; Turmel et al., 2009).

У *Mamiellales* (*Ostreococcus*), *Pyramimonadales* (*Pyramimonas*) и *Chlorophyceae* (*Chlamydomonas*, *Scenedesmus*) гены, кодирующие как MinD, так и MinE, в составе пластидного генома не обнаружены (de Cambiaire et al., 2006; Pombert et al., 2006; Robbens et al., 2007). Однако они выявлены при анализе полного генома *Ostreococcus tauri* и

Chlamydomonas reinhardtii (Merchant et al., 2007; Yang et al., 2008). Поскольку факт отсутствия генов MinD и MinE в пластидном геноме не вызывает сомнений, то с высокой вероятностью предполагается их ядерная локализация. Кроме того, у *Ostreococcus* обнаружен ген, напоминающий MinC прокариот, который также похож на ген, кодирующий ARC3 у мохообразных (Nakanishi et al., 2009b).

В базальной части стрептофитной линии, которую представляют *Mesostigma* (Pombert et al., 2005; Robbens et al., 2007; Yang et al., 2008) и *Chlorokybus* (Lemieux et al., 2007), ген, кодирующий MinD, находится в составе пластидного генома. У более продвинутого рода *Chaetosphaeridium*, относящегося к истинным стрептофитам порядка *Coleochaetales* (Lemieux et al., 2007), MinD в пластидном геноме отсутствует (Turmel et al., 2002) и, по-видимому, перенесен в ядро. У стрептофитов в пластидном геноме также отсутствует ген, кодирующий MinE (Turmel et al., 2002; Robbens et al., 2007). Предполагается, что он тоже перенесен в ядро.

Фаза сжатия перетяжки

После завершения позиционирования Z-кольца и сборки на его основе прочих колец PDF-системы (внутреннего и внешнего PD-колец и динаминового кольца) в сайте деления пластиды начинается образование и дальнейшее сокращение перетяжки, которое обеспечивает микрофибриллы внешнего PD-кольца (рис. 4).

На ранних этапах деления внешнее PD-кольцо включает 6 микрофибрилл, расположенных в два яруса. Диаметр отдельной микрофибриллы составляет в среднем 5 нм, расстояние между соседними фибриллами — около 6,5 нм. Во время перешнуровки пластиды фибриллы каждой пары скользят во встречном по отношению друг к другу направлении, образуя все новые витки спирали, и тем самым сжимают пластиду в области деления. К моменту завершения перешнуровки пластиды на поперечных срезах внешнего PD-кольца вместо 12 исходных наблюдается до 144 поперечных профилей микрофибрилл, которые располагаются в шесть слоев, по 24 фибриллы в каждом. Количество фибрилл при этом не возрастает, увеличивается только количество оборотов спирали каждой фибриллы вокруг точки деления (Miyagishima et al., 2001b, 2003).

На ранней стадии сжатия перетяжки на внешней стороне наружного PD-кольца также в виде кольца концентрируются молекулы динамина DRP5B. Предполагается, что они образуют поперечные мостики между соседними филаментами и при гидролизе ГТФ обеспечивают скольжение пары филаментов внешнего PD-кольца навстречу друг другу. Таким способом динамина генерируют движущую силу, которая приводит к встречному скольжению филаментов PD-кольца. В результате борозда деления углубляется. Этому предшествовал вывод о том, что в составе изолированного PDF-аппарата только связанные с

динамином фибриллы внешнего PD-кольца могут восстанавливать суперспиральную форму после их растяжения (Yoshida et al., 2006).

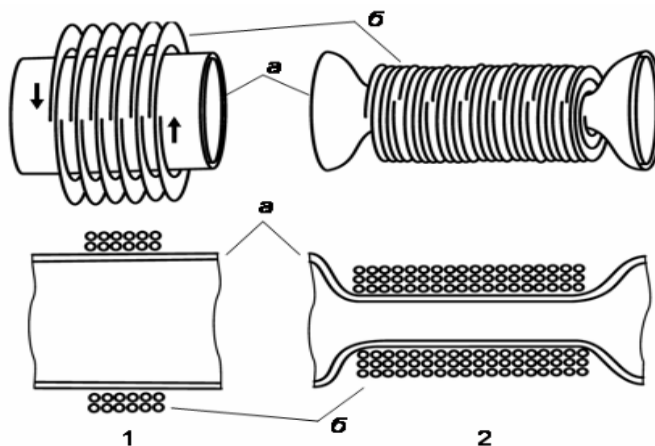


Рис. 4. Схема перешнуровки пластиды фибриллами внешнего PD-кольца на ранней (1) и поздней (2) стадиях фазы сжатия перетяжки (а – мембраны оболочки хлоропласта; б – фибриллы внешнего PD-кольца) (по Miyagishima et al., 2001)

По мере углубления перетяжки динаминовое кольцо постепенно раздвигает центральную часть PD-кольца и таким образом динамины мигрируют от периферической части PDF-системы к поверхности внешней мембраны оболочки пластиды (Yoshida et al., 2006; Kuroiwa et al., 2008).

На поздней стадии сжатия Z-кольцо и внутреннее PD-кольцо как оформленные структуры исчезают, а молекулы FtsZ равномерно распределяются между двумя будущими дочерними органеллами (Miyagishima et al., 2001a-c).

Предполагается, что в фазе сжатия помимо колец PDF-системы участвует ряд других белков. Некоторые из них кодируются ядерными генами, в частности динамин-подобный FZL-протеин (Gao et al., 2006) и до девяти белков пептидогликанового синтеза (Machida et al., 2006). Другая часть кодируется пластидным геномом. К таковым относятся гомологи прокариотических белков FtsW, FtsI (Lutkenhaus, Addinall, 1997; Turmel et al., 1999; Erickson, 2000; Machida et al., 2006) и FtsH (Kuroiwa et al., 2008).

FZL представляет собой интегральный белок мембран тилакоидов и внутренней мембраны оболочки хлоропласта. С одной стороны, он обеспечивает поддержание структуры тилакоидов, с другой – динамическое взаимодействие между тилакоидами и строматической мембраной оболочки пластиды. FZL гомологичен белку Fzo, который принимает участие в делении митохондрий (Gao et al., 2006).

Пластидные белки FtsW и FtsI являются гомологами соответствующих прокариотических белков. Первый вовлечен в транслокацию

предшественников синтеза пептидогликановой стенки, второй – представляет пенициллин-связывающий протеин 3 (Pbp3), который требуется для формирования пептидогликанового слоя в ново-образуемой бактериальной септе. Гены, кодирующие эти белки, обнаружены в хлоропластном геноме мезостигматофициевых (*Mesostigma*) и некоторых прازیнофициевых (*Nephroselmis*) водорослей, но отсутствуют в пластидных геномах представителей прочих классов зеленых водорослей и высших растений (Turmel et al., 1999, 2002, 2009; Turmel et al., 2009). Функции хлоропласт-кодируемых белков аппарата пептидогликанового синтеза у зеленых водорослей остаются не выясненными.

Еще более загадочной в процессе деления зеленых архепластид представляется роль белков, кодируемых ядерными генами, которые у прокариот прямо участвуют в синтезе пептидогликана – MurA-G, MraY, Dd1, Dac и Pbp. Гены, кодирующие эти девять белков, обнаружены при скрининге полных геномов высших споровых растений (*Physcomitrella patens*, *Marchantia polymorpha* и *Selaginella nipponica*), а четыре из них – MurE, MurG, MraY и Dd1 – у *Arabidopsis thaliana*. В неявной форме предполагается наличие этих генов и у зеленых водорослей. На деление хлоропластов у споровых растений влияют β -лактамы антибиотики, воздействие которых приводит к образованию макрохлоропластов. На основании этих результатов выдвинуто два предположения – либо у зеленых архепластид в межмембранном пространстве оболочки хлоропласта присутствует муреин, не обнаруживаемый обычными методами электронной микроскопии, либо белки, кодируемые этими генами, имеют отношение к позиционированию сайта деления пластиды (Machida et al., 2006).

Ген, кодирующий прокариотический белок FtsH, обнаружен в пластидах красных и зеленых водорослей и высших растений (Wakasugi et al., 1997; Turmel et al., 1999; de Cambiaire et al., 2006; Pombert et al., 2006; Turmel et al., 2009). FtsH представляет заякоренную на мембране АТФ-зависимую металлопротеазу, у которой АТФазный и протеазный домены могут образовывать гексамер-подобные кольцевидные структуры (Kato et al., 2009). Согласно модели Т. Куроивы с соавт. (Kuroiwa et al., 2008), слой FtsH в фазе сжатия располагается между строматической мембраной оболочки пластиды и внутренним PD-кольцом, принимая таким образом участие в работе PD-системы.

Фаза разъединения дочерних пластид динаминовым кольцом

На заключительной фазе деления пластиды динамины, вступившие в конце фазы сжатия в контакт с внешней мембраной, отщепляют от нее фрагменты и, как предполагается, начинают подобным же образом взаимодействовать с внутренней мембраной. В результате оболочка пластиды в области перетяжки полностью разрезается и дочерние пластиды разделяются (Yoshida et al., 2006; Kuroiwa et al., 2008). При этом внутреннее PD-кольцо исчезает (Miyagishima et al., 2001a-c, 2003;

Kuroiwa et al., 2002), а внешнее PD-кольцо некоторое время сохраняется в цитозоле как самостоятельная оформленная структура (Miyagishima et al., 2003).

Деление вторично-симбиотических пластид

Пластиды у водорослей-страменопилев, криптофитовых, гаптофитовых, эвгленофитовых, хлорарахниофитовых и динофитовых водорослей, а также у представителей типа апикомплекс возникли в результате вторичного эндосимбиогенеза, при котором архепластидная красная или зеленая водоросль была захвачена гетеротрофным хозяином и далее трансформирована в пластиду (Масюк, Костиков, 2001; Bhattacharya, Medlin, 1995, 1998; McFadden, 2001; Palmer, 2003). Успех вторичного эндосимбиогенеза после захвата гетеротрофным хозяином архепластидной водоросли в значительной степени зависел от инноваций, связанных с делением пластид и механизмами ее передачи последующим поколениям (Hashimoto, 2005).

Особенности деления вторично симбиотических пластид связаны, в первую очередь, с наличием одной (эвгленофитовые и частично динофитовые водоросли) или двух (хлорарахниофиты, водоросли-страменопилы, криптофитовые, гаптофитовые, апикомплексы и частично динофитовые водоросли) дополнительных мембран над оболочкой хлоропласта. Эти две мембраны образуют т.н. хлоропластный эндоплазматический ретикулум (CER) и имеют разное происхождение. Наружная мембрана происходит от мембраны пищеварительной вакуоли гетеротрофной клетки-хозяина и в зависимости от наличия или отсутствия на ней рибосом называется либо эпипластидным шероховатым эндоплазматическим ретикулумом (*epiplastid rough endoplasmic reticulum* – ERrER), либо эпипластидной мембраной (*epiplastid membrane* – EPM) соответственно (Hashimoto, 2005). Внутреннюю мембрану CER, представляющую собой остатки плазмалеммы вторичного фототрофного эндосимбионта, предложено называть перипластидной мембраной (*periplastid membrane* – PPM) (Cavalier-Smith, 2003); а пространство между PPM и внешней (цитозольной) мембраной оболочки хлоропласта – перипластидным пространством или перипластидным компартментом (*periplastid compartment* – PPC) (Hashimoto, 2005). В PPC у криптофитовых, хлорарахниофитовых и некоторых динофитовых водорослей располагается редуцированное ядро вторичного эндосимбионта – нуклеоморф.

Современные представления о делении вторично-симбиотических пластид разработаны преимущественно на основании исследований этого процесса и анализа хлоропластных и полных геномов у *Euglena gracilis* и *Astasia longa* (*Euglenophyta*), *Bigelowiella natans* (*Chlorarachniophyta*), *Heterosigma akashiwo* (*Raphidophyta*), *Mallomonas splendens* (*Chrysophyta*), *Nannochloropsis oculata* (*Eustigmatophyta*), *Thalassiosira pseudonana*, *Phaeodactylum tricornerutum* и *Odontella sinensis* (*Bacillariophyta*),

Plasmodium falciparum и *Toxoplasma gondii* (Apicomplexa), *Guillardia theta* (Cryptophyta).

Деление вторичных пластид происходит в результате трех последовательных процессов: а) деления оболочки хлоропласта; б) деления перипластидной мембраны; в) деления EPpER или EPM.

Деление оболочки хлоропласта

PD-кольца. На примере *Mallomonas splendens* (Beech, Gilson, 2000), *Heterosigma akashiwo* (Hashimoto, 1997), *Nannochloropsis oculata* и *Phaeodactylum tricorutum* (Hashimoto, 2005) было показано, что в зоне деления хлоропласта в периплазматическом пространстве на поверхности оболочки пластиды присутствует электронно-плотное кольцо, подобное внешнему PD-кольцу архепластидных растений. Однако внутреннее PD-кольцо на электронограммах не обнаружено. Предполагается, что у водорослей со вторичными пластидами оно либо отсутствует, либо является настолько тонким, что при фиксации материала полностью маскируется массивным внешним PD-кольцом (Hashimoto, 2005).

FtsZ кольцо у водорослей со вторичными пластидами также не найдено. Однако в ядерных геномах *Mallomonas splendens* (Beech, Gilson, 2000), *Thalassiosira pseudonana*, *Seminavis robusta*, *Phaeodactylum tricorutum* (Kiefel et al., 2004; Miyagishima et al., 2004; Bowler et al., 2008; Gillard et al., 2008) обнаружены гомологи генов *ftsZ*. У криптофитовой водоросли *Guillardia theta* ген, кодирующий FtsZ, выявлен в составе генома нуклеоморфа (Fraunholz et al., 1998; Osteryoung, 2000). Методами иммунохимии установлено, что этот белок из перипластидного компартмента импортируется в хлоропласт, где локализуется диффузно, без образования Z-кольца (Fraunholz et al., 1998; Beech, Gilson, 2000). Анализ последовательностей FtsZ у *Cryptophyta* и водорослей-страменопиллов показал, что этот белок в обеих группах имеет родофитное происхождение, подтвердив тем самым гипотезу происхождения вторичных пластид в данных филах в результате эндосимбиогенеза, при котором фотоавтотрофным эндосимбионтом выступали представители отдела *Rhodophyta* (Beech, Gilson, 2000; Takahara et al., 2000; Miyagishima et al., 2004; Vaughan et al., 2004).

Динаминовое кольцо. Подобно внутреннему PD-кольцу и Z-кольцу, динаминовое кольцо у водорослей со вторично-симбиотическими пластидами до сих пор достоверно не обнаружено. Однако вероятность его наличия считается высокой, поскольку гены, кодирующие динамин-подобные протеины, обнаружены при скрининге полных геномов диатомовых водорослей *Thalassiosira pseudonana* и *Phaeodactylum tricorutum* (Armbrust et al., 2004, Bowler et al., 2008). Филогенетический анализ показал, что один из динаминоподобных белков *T. pseudonana* и *P. tricorutum* относится к динаминам типа DPR5B и наиболее гомологичен CmDnm2 *C. merolae* (Miyagishima et al., 2008; Moustafa et al., 2009). Это позволяет предполагать, что динамины данного типа у

диатомовых водорослей, как и у красных, принимают участие в делении пластиды. Однако ни локализация, ни функции их в процессе деления до сих пор не изучены.

Таким образом, деление пластид у водорослей со вторичными хлоропластами, подобно архепластидным растениям (за исключением *Glaucocystophyta*), происходит при помощи PDF-системы, которая включает внешнее PD-кольцо, динамины типа DPR5B и FtsZ. Однако вопрос о наличии двух колец — динаминового и Z-кольца — остается открытым.

Особый вариант представляет деление редуцированных пластид — апикопластов — у представителей типа *Apicomplexa*. У них гомологи FtsZ генов не обнаружены и в деление апикопластов вовлечены centrosомы и микротрубочки, причем ингибирование сборки тубулинов приводит к ненормальному делению апикопластов. Предполагается, что цитоплазматические элементы — микротрубочки и centrosомы — заместили систему деления, основанную на FtsZ (Striepen et al., 2000; Webster, McFadden, 2009).

Деление перипластидной и эпипластидной мембран

Данные о механизме деления как перипластидной, так и эпиплазматической мембран остаются весьма фрагментарными. На примере эвстигматофитовых, золотистых и диатомовых водорослей показано, что эти мембраны разделяются после завершения деления оболочки хлоропласта (Beech, Gilson 2000; Hashimoto, 2005). В фазе разъединения дочерних пластид в перипластидном компартменте в зоне перетяжки наблюдаются небольшие перипластидные везикулы, которые образуются в результате отщепления от РРМ ее фрагментов. Эти везикулы могут транспортировать к сайту деления кодируемые ядром белки, которые были перенесены через эпиплазматическую мембрану. Слияние данных везикул с инвагинациями РРМ приводит к формированию в периплазматическом пространстве диафрагмы, разделяющей перипластидное пространство (Hashimoto, 2003).

Механизм деления эпипластидной мембраны (как гладкой, так и содержащей рибосомы) остается не совсем ясным. Допускается, что в этот процесс, как и в процесс образования перипластидных везикул, могут быть вовлечены динаминподобные или другие белки, определяющие процессы расщепления-слияния мембран (Hashimoto, 2005).

Система позиционирования PDF-аппарата у водорослей со вторичными пластидами не ясна. Известно лишь, что при анализе как пластидных, так и полных геномов у эвгленофитовых (Hallick et al., 1993), криптофитовых, рафидофитовых, эвстигматофитовых, золотистых и диатомовых водорослей (Beech, Gilson, 2000; Armbrust et al., 2004; Hashimoto, 2005; Bowler et al., 2008) ни белки min-системы, ни какие-либо другие белки, которые участвуют в данном процессе у архепластидных водорослей и высших растений, обнаружены не были.

Заключение

1. У эвкариот имеются три типа деления пластид, которые могут быть условно определены как прокариотический (*Glaucocystophyta*), смешанный прокариотно-эвкариотический (прочие отделы водорослей и высших растений) и эвкариотический (*Apicomplexa*).

2. Прокариотический тип деления пластиды (*Glaucocystophyta*) наиболее близок к делению цианопрокариот и осуществляется при помощи Z-кольца и пептидогликанового слоя без участия PD-колец и динаминов. Min-система, позиционирующая сайт деления, отсутствует.

3. Прокариотно-эвкариотический тип деления связан с работой PDF-системы, в состав которой входят как белки прокариотической природы (FtsZ), так и эвкариотические белки (типа динаминов DRP5B). Обязательным структурным компонентом PDF-системы является внешнее PD-кольцо, фибриллы которого обуславливают сжатие перетяжки в сайте деления. У эвкариот с первично-симбиотическими пластидами хлорофитного (*Chlorophyta* и высшие растения) и родофитного (*Rhodophyta*) типов, кроме того, обязательными структурными компонентами PDF-системы являются строматическое PD-кольцо, строматическое Z-кольцо и цитозольное динаминовое кольцо. Три последних кольца в настоящее время у водорослей со вторично-симбиотическими пластидами достоверно не выявлены, хотя FtsZ-белки и динамины, принимающие участие в делении пластиды, имеются.

4. Пластиды родофитного типа (как первично-, так и вторично-симбиотические) не имеют белков прокариотической min-системы, в отличие от хлорофитных пластид зеленых водорослей и высших растений.

5. В ходе эволюции контроль деления зеленых пластид ядерным геномом усиливался. Об этом свидетельствует постепенный перенос прокариотических генов (в первую очередь, min-системы) из пластиды в ядро и постепенное вовлечение в процесс деления хлоропласта все большего числа эвкариотических белков и прокариотно-эвкариотических химер (типа белка ARC3).

6. Эвкариотический тип деления пластиды, осуществляемый при помощи цитоплазматических структур (центросом и микротрубочек) без участия FtsZ, как и без других прокариотических белков, наблюдаемый у *Apicomplexa*, свидетельствует о возможности полного замещения прокариотического аппарата деления пластиды эвкариотическим аналогом, происхождение которого связано с эволюцией аппарата деления ядра.

Бова Д.О., Костіков І.Ю. Пластидна локалізація гену minD у зелених водоростей // В Ботанічні читання пам'яті Й.К. Пачоського (Херсон, 28.09.-01.10.2009 р.). – Херсон: Айлант, 2009. – с. 43

Вишняков И.Е., Борхсениус С.Н. Белок FtsZ и цитокинез у бактерий // Цитология. – 2007. – 49, № 5. – С. 421–429.

- Демчук О.Я., Блюм Я.Б. Филогенетическое древо бактериальных и эвкариотических FtsZ-белков на основании гомологии их первичных последовательностей // Цитол. и генет. – 2005. – № 4. – С. 3–12.
- Масюк Н.П., Костиков И.Ю. Водорості в системі органічного світу. – К.: Академперіодика, 2002. – 180 с.
- Adl S.M., Simpson G.B., Farmer M.A. et al. The New Higher Level Classification of Eukaryotes with Emphasis on the Taxonomy of Protists // J. Eukaryot. Microbiol. – 2005. – 52, N 5. – P. 399–451.
- Adams S., Maple J., Møller S. Functional conservation of the MIN plastid division homologues of *Chlamydomonas reinhardtii* // Planta. – 2008. – 227. – P. 1199–1211.
- Aldridge C., Maple J., Møller S.G. The molecular biology of plastid division in higher plants // J. Experiment. Bot. – 2005. – 56, N 414. – P. 1061–1077.
- Armbrust E.V., Berges J.A., Bowler C. et al. The genome of the diatom *Thalassiosira pseudonana*: ecology, evolution, and metabolism // Science. – 2004. – 306. – P. 79–86.
- Beech P.L., Gilson P.R. FtsZ and Organelle Division in Protists // Protist. – 2000. – 151. – P. 11–16.
- Beech P.L., Nheu T., Schultz T., Herbert Sh., Lithgow T., Gilson P.R., McFadden G.I. Mitochondrial FtsZ in a Chromophyte Alga // Science. – 2000. – 287. – P. 1276–1279.
- Bell P.R., Hemsley A.R. Green Plants: Their Origin and Diversity (2-nd ed., third print.). – Cambridge: Univ. Press, 2002. – 349 p.
- Bhattacharya D., Medlin L. The phylogeny of plastids: a review based on comparisons of small-subunit ribosomal RNA coding regions // J. Phycol. – 1995. – 31. – P. 489–498.
- Bhattacharya D., Medlin L. Algal phylogeny and the origin of land plants // Plant Physiol. – 1998. – 116. – P. 9–15.
- Blaauwen T.D., Buddelmeijer N., Aarsman M.E.G., Hameete C.M., Nanninga N. Timing of FtsZ Assembly in *Escherichia coli* // J. Bacteriol. – 1999. – 181, N 17. – P. 5167–5175.
- Bowler C., Allen A.E., Badger J.H. et al. The *Phaeodactylum* genome reveals the evolutionary history of diatom genomes // Nature. – 2008. – 456. – P. 239–244.
- Capiaux H., Lesterlin K., Pérals K. et al. A dual role for the FtsK protein in *Escherichia coli* chromosome segregation // EMBO Rep. – 2002. – 3, N 6. – P. 532–536.
- Colletti K.S., Tattersall E.A., Pyke K.A. et al. A homologue of the bacterial cell division site-determining factor MinD mediates placement of the chloroplast division apparatus // Curr. Biol. – 2000. – 10. – P. 507–516.
- Corbin B., Geissler B., Sadasiwam M., Margolin W. Z-ring-independent interaction between a subdomain of FtsA and late septation proteins as revealed by a polar recruitment assay // J. Bacteriol. – 2004. – 186, N 22. – P. 7736–7744.
- Dajkovic A., Mukherjee A., Lutkenhaus J. Investigation of regulation of FtsZ assembly by SulA and development of a model for FtsZ polymerization // J. Bacteriol. – 2008. – 190, N 7. – P. 2513–2526.
- Danino D., Hinshaw J.E. Dynamins family of mechanoenzymes // Curr. Opin. Cell Biol. – 2001. – 13. – P. 454–460.
- de Cambiaire J.-C., Otis C., Lemieux C., Turmel M. The complete chloroplast genome sequence of the chlorophycean green alga *Scenedesmus obliquus* reveals a compact gene

- organization and a biased distribution of genes on the two DNA strands // *BMC Evol. Biol.* – 2006. – **6**, N 37.
- de Cambiaire J.-C., Otis C., Lemieux C., Turmel M. The chloroplast genome sequence of the green alga *Leptosira terrestris*: multiple losses of the inverted repeat and extensive genome rearrangements within the *Trebouxiophyceae* // *BMC Genomics.* – 2007. – **8**, N 213.
- Eckardt N.A. Dynamic Trio: FtsZ, plastid-dividing, and dynamin rings control chloroplast division // *Plant Cell.* – 2003. – **15**. – P. 577–579.
- Erickson H.P. FtsZ, a tubulin homolog, in prokaryote cell division // *Trends Cell Biol.* – 1997. – **7**. – P. 362–367.
- Erickson H.P. Atomic structures of tubulin and FtsZ // *Ibid.* – 1998. – **8**. – P. 133–137.
- Erickson H.P. Dynamin and FtsZ: Missing Links in Mitochondrial and Bacterial Division // *J. Cell Biol.* – 2000. – **148**, N 6. – P. 1103–1105.
- Erickson, H.P., Taylor D.W., Taylor K.A., Bramhill D. Bacterial cell division protein FtsZ assembles into protofilament sheets and minirings, structural homologs of tubulin polymers // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* – 1996. – **93**. – P. 519–523.
- Errington J., Daniel R., Scheffers D.-J. Cytokinesis in Bacteria // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* – 2003. – **67**, N 1. – P. 52–65.
- Fraunholz M.J., Moerschel E., Maier U.G. The chloroplast division protein FtsZ is encoded by a nucleomorph gene in cryptomonads // *Mol. Gen. Genet.* – 1998. – **260**. – P. 207–211.
- Fu X., Shih Yu-L., Zhang J., Rothfield L.I. The MinE ring required for proper placement of the division site is a mobile structure that changes its cellular location during the *Escherichia coli* division cycle // *PNAS.* – 2001. – **98**, N 3. – P. 980–985.
- Gao H., Kadirjan-Kalbach D., Froehlich J.E., Osteryoung K.W. ARC5, a cytosolic dynamin-like protein from plants, is part of the chloroplast division machinery // *Ibid.* – 2003. – **100**, N 7. – P. 4328–4333.
- Gao H., Sage T.L., Osteryoung K. FZL, an FZO-like protein in plants, is a determinant of thylakoid and chloroplast morphology // *Ibid.* – 2006. – **103**, N 17. – P. 6759–6764.
- Gillard J., Devos V., Huysman M.J.J. et al. Physiological and transcriptomic evidence for a close coupling between chloroplast ontogeny and cell cycle progression in the pennate diatom *Seminavis robusta* // *Plant Physiol.* – 2008. – **148**. – P. 1394–1411.
- Glynn J.M., Miyagishima S., Yoder D.W., Osteryoung K.W., Vitha S. Chloroplast Division // *Traffic.* – 2007. – **8**. – P. 451–461.
- Glynn J.M., Froehlich J.E., Osteryoung K.W. *Arabidopsis* ARC6 coordinates the division machineries of the inner and outer chloroplast membranes through interaction with PDV2 in the intermembrane space // *Plant Cell.* – 2008. – **20**. – P. 2460–2470.
- Hallick R.B., Hong L., Drager R.G., Faureau M.R., Monfort A., Orsat B., Spielman A., Stutz E. Complete sequence of *Euglena gracilis* chloroplast DNA // *Nucl. Acids Res.* – 1993. – **21**. – P. 3537–3544.
- Hashimoto H. Double-ring structure around the constricting neck of dividing plastids of *Avena sativa* // *Protoplasma.* – 1986. – **135**. – P. 166–172.
- Hashimoto H. Electron-opaque annular structure girdling the constricting isthmus of the dividing chloroplasts of *Heterosigma akashiwo* (*Raphidophyceae*, *Chromophyta*) // *Ibid.* – 1997. – **197**. – P. 210–216.

- Hashimoto H. Plastid division: its origins and evolution // *Int. Rev. Cytol.* – 2003. – **222**. – P. 63–98.
- Hashimoto H. The ultrastructural features and division of secondary plastids // *J. Plant Res.* – 2005. – **118**. – P. 163–172.
- Haswell E.S., Meyerowitz E.M. MscS-like proteins control plastid size and shape in *Arabidopsis thaliana* // *Curr. Biol.* – 2006. – **16**. – P. 1–11.
- Hoffmann L., Komárek J., Kaštovský J. System of cyanoprokaryotes (cyanobacteria) – state in 2004 // *Algol. Stud.* – 2005. – **117**. – P. 95–115.
- Hong Z., Bednarek S.Y., Blumwald E. et al. A unified nomenclature for *Arabidopsis* dynamin-related large GTPases based on homology and possible functions // *Plant Mol. Biol.* – 2003. – **53**. – P. 261–265.
- Ino M., Hashimoto H. Intermediate features of cyanelle division of *Cyanophora paradoxa* (*Glaucocystophyta*) between cyanobacterial and plastid division // *J. Phycol.* – 2003. – **39**. – P. 561–569.
- Itoh R., Fujiwara M., Nagata N., Yoshida S. A chloroplast protein homologous to the eubacterial topological specificity factor MinE plays a role in chloroplast division // *Plant Physiol.* – 2001. – **27**. – P. 1644–1655.
- Jensen S.O., Thompson L.S., Harry E.J. Cell division in *Bacillus subtilis*: FtsZ and FtsA association is Z-ring independent, and FtsA is required for efficient midcell Z-ring assembly // *J. Bacteriol.* – 2005. – **187**, N 18. – P. 6536–6544.
- Kato Yu., Miura E., Ido K., Ifuku K., Sakamoto W. The variegated mutants lacking chloroplastic FtsHs are defective in D1 degradation and accumulate reactive oxygen species // *Plant Physiol.* – 2009. – **151**. – P. 1790–1801.
- Kiefel B.R., Gilson P.R., Beech P.L. Diverse eukaryotes have retained mitochondrial homologues of the bacterial division protein FtsZ // *Protist.* – 2004. – **155**. – P. 105–115.
- Kiessling J., Kruse S., Rensing S.A. et al. Visualization of a Cytoskeleton-like FtsZ Network in Chloroplasts // *J. Cell Biol.* – 2000. – **151**, N 4. – P. 945–950.
- Koksharova O.A., Wolk C.P. A novel gene that bears a DnaJ motif influences cyanobacterial cell division // *J. Bacteriol.* – 2002. – **184**. – P. 5524–5528.
- Kuroiwa T., Kuroiwa H., Sakai A. et al. The division apparatus of plastids and mitochondria // *Int. Rev. Cytol.* – 1998. – **181**. – P. 1–41.
- Kuroiwa H., Mori T., Takahara M., Miyagishima S., Kuroiwa T. Chloroplast division machinery as revealed by immunofluorescence and electron microscopy // *Planta.* – 2002. – **215**. – P. 185–190.
- Kuroiwa T., Misumi O., Nishida K. Vesicle, Mitochondrial and Plastid Division Machineries with Emphasis on Dynamin and Electron-dense Rings // *Int. Rev. Cell Mol. Biol.* – 2008. – **271**. – P. 97–152.
- Lee R.E. *Phycology*. – Cambridge: Univ. Press, 2008. – 548 p.
- Lemieux C., Otis C., Turmel M. A clade uniting the green algae *Mesostigma viride* and *Chlorokybus atmophyticus* represents the deepest branch of the Streptophyta in chloroplast genome-based phylogenies // *BMC Biol.* – 2007. – **5**, N 2.
- López-Juez E. Plastid biogenesis, between light and shadows // *J. Experim. Bot.* – 2007. – **58**, N 1. – P. 11–26.
- Lu C.L., Reedy M., Erickson H.P. Straight and curved conformations of FtsZ are regulated by GTP hydrolysis // *J. Bacteriol.* – 2000. – **182**. – P. 164–170.

- Lutkenhaus J., Addinall S.G. 1997. Bacterial cell division and the Z ring // *Ann. Rev. Biochem.* – 1997. – **66**. – P. 93–116.
- Machida M., Takechi K., Sato H. et al. Genes for the peptidoglycan synthesis pathway are essential for chloroplast division in moss // *PNAS.* – 2006. – **103**, N 17. – P. 6753–6758.
- Maple J., Møller S.G. Interdependency of formation and localisation of the Min complex controls symmetric plastid division // *J. Cell Sci.* – 2007a. – **120**. – P. 3446–3456.
- Maple J., Møller S.G. Plastid Division: Evolution, Mechanism and Complexity // *Ann. Bot.* – 2007b. – **99**. – P. 565–579.
- Maple J., Møller S.G. Plastid division coordination across a double-membraned structure // *FEBS Lett.* – 2007c. – **581**. – P. 2162–2167.
- Maple J., Aldridge C., Møller S.G. Plastid division is mediated by combinatorial assembly of plastid division proteins // *Plant J.* – 2005. – **43**. – P. 811–823.
- Maple J., Fujiwara M.T., Kitahata N. et al. Giant chloroplast 1 is essential for correct plastid division in *Arabidopsis* // *Curr. Biol.* – 2004. – **14**. – P. 776–781.
- Maple J., Vojta L., Soll J., Møller S.G. ARC3 is a stromal Z-ring accessory protein essential for plastid division // *Eur. Mol. Biol. Org. Rep.* – 2007. – **8**, N 3. – P. 293–299.
- Margolin W. Organelle division: self-assembling GTPases caught in the middle // *Curr. Biol.* – 2000. – **10**, N 9. – P. 328–330.
- Martin A., Lang D., Heckmann J. et al. A uniquely high number of *ftsZ* genes in the moss *Physcomitrella patens* // *Plant Biol.* – 2009. – **11**. – P. 744–750.
- McFadden J.I. Primary and secondary endosymbiosis and the origin of plastids // *J. Phycol.* – 2001. – **37**. – P. 951–959.
- McFadden G.I., Ralph S.A. Dynamin: The endosymbiosis ring of power? // *PNAS.* – 2003. – **100**, N 7. – P. 3557–3559.
- Merchant S.S., Prochnik S.E., Vallon O. et al. The *Chlamydomonas* genome reveals the evolution of key animal and plant functions // *Science.* – 2007. – **318**. – P. 245–251.
- Misumi O., Matsuzaki M., Nozaki H. et al. *Cyanidioschyzon merolae* genome. A tool for facilitating comparable studies on organelle biogenesis in photosynthetic eukaryotes // *Plant Physiol.* – 2005. – **137**. – P. 567–585.
- Mita T., Kanbe T., Tanaka K., Kuroiwa T. A ring structure around the dividing plane of the *Cyanidium caldarium* chloroplast // *Protoplasma.* – 1986. – **130**. – P. 211–213.
- Miyagishima S., Itoh R., Toda K. et al. Identification of a triple ring structure involved in plastid division in the primitive red alga *Cyanidioschyzon merolae* // *J. Electron Microsc.* – 1998a. – **47**. – P. 269–272.
- Miyagishima S., Itoh R., Toda K. et al. Orderly formation of the double ring structures for plastid and mitochondrial division in the unicellular red alga *Cyanidioschyzon merolae* // *Planta.* – 1998b. – **206**. – P. 551–560.
- Miyagishima S., Kuroiwa H., Kuroiwa T. The timing and manner of disassembly of the apparatuses for chloroplast and mitochondrial division in the red alga *Cyanidioschyzon merolae* // *Planta.* – 2001a. – **212**. – P. 517–528.
- Miyagishima S., Takahara M., Kuroiwa T. Novel filaments 5 nm in diameter constitute the cytosolic ring of the plastid division apparatus // *Plant Cell.* – 2001b. – **13**. – P. 707–721.

- Miyagishima S., Takahara M., Mori T. *et al.* Plastid division is driven by a complex mechanism that involves differential transition of the bacterial and eukaryotic division rings // *Ibid.* – 2001c. – P. 2257–2268.
- Miyagishima S., Nishida K., Mori T., Matsuzaki M., Higashiyama T., Kuroiwa H., Kuroiwa T. A plant-specific dynamin-related protein forms a ring at the chloroplast division site // *Ibid.* – 2003. – **15**. – P. 655–665.
- Miyagishima S.Y., Nozaki H., Nishida K. *et al.* Two types of FtsZ proteins in mitochondria and red-lineage chloroplasts: the duplication of FtsZ is implicated in endosymbiosis // *J. Mol. Evol.* – 2004. – **58**. – P. 291–303.
- Miyagishima S., Wolk C.P., Osteryoung K.W. Identification of cyanobacterial cell division genes by comparative and mutational analyses // *Mol. Microbiol.* – 2005. – **56**. – P. 126–143.
- Miyagishima S., Froehlich J.E., Osteryoung K.W. PDV1 and PDV2 mediate recruitment of the dynamin-related protein ARC5 to the plastid division site // *Plant Cell.* – 2006. – **18**. – P. 2517–2530.
- Miyagishima S., Kuwayama H., Urushihara H., Nakanishi H. Evolutionary linkage between eukaryotic cytokinesis and chloroplast division by dynamin proteins // *PNAS.* – 2008. – **105**, N 39. – P. 15202–15207.
- Mori T., Kuroiwa H., Takahara M. *et al.* Visualization of an FtsZ ring in chloroplasts of *Lilium longiflorum* leaves // *Plant Cell Physiol.* – 2001. – **42**. – P. 555–559.
- Moustafa A., Beszteri B., Maier U.G. *et al.* Genomic footprints of a cryptic plastid endosymbiosis in diatoms // *Science.* – 2009. – **324**. – P. 1724–1726.
- Nakanishi H., Suzuki K., Kabeya Y., Miyagishima S.Y. Plant-specific protein MCD1 determines the site of chloroplast division in concert with bacteria-derived MinD // *Curr. Biol.* – 2009a. – **19**. – P. 151–156.
- Nakanishi H., Suzuki K., Kabeya Yu. *et al.* Conservation and differences of the Min system in the chloroplast and bacterial division site placement // *Commun. Integr. Biol.* – 2009b. – **2**, N 5. – P. 400–402.
- Nanninga N. Cytokinesis in prokaryotes and eukaryotes: common principles and different solutions // *Microbiol. and Mol. Biol. Rev.* – 2001. – **65**, N 2. – P. 319–333.
- Nelissen B., Van de Peer Y., Wilmotte A., De Wachter R. An early origin of plastids within the cyanobacterial divergence is suggested by evolutionary trees based on complete 16S rRNA sequences // *Mol. Biol. Evol.* – 1995. – **12**, N 5. – P. 1166–1173.
- Nishida K., Yagisawa K., Kuroiwa H., Nagata T., Kuroiwa T. Cell Cycle-regulated, Microtubule-independent Organelle Division in *Cyanidioschyzon merolae* // *Mol. Biol. Cell.* – 2005. – **16**. – P. 2493–2502.
- Okazaki K., Kabeya Yu., Suzuki K. *et al.* The plastid division 1 and 2 components of the chloroplast division machinery determine the rate of chloroplast division in land plant cell differentiation // *Plant Cell.* – 2009. – **21**. – P. 1769–1780.
- Osteryoung K.W. Organelle fission: Crossing the evolutionary divide // *Plant Physiol.* – 2000. – **123**. – P. 1213–1216.
- Osteryoung K.W., McAndrew R.S. The plastid division machine // *Ann. Rev. Plant Physiol. and Plant Mol. Biol.* – 2001. – **52**. – P. 315–333.
- Osteryoung K.W., Pyke K.A. Plastid division: evidence for a prokaryotically derived mechanism // *Curr. Opin. Plant Biol.* – 1998. – **1**. – P. 475–479.

- Osteryoung K.W., Vierling E. Conserved cell and organelle division // *Nature*. – 1995. – **376**. – P. 473–474.
- Osteryoung K.W., Stokes K.D., Rutherford S.M. et al. Chloroplast division in higher plants requires members of two functionally divergent gene families with homology to bacterial *ftsZ* // *Plant Cell*. – 1998. – **10**. – P. 1991–2004.
- Ottesen E., Rong Zhong R., Lamppa G.K. Identification of a chloroplast division mutant coding for ARC6H, an ARC6 homolog that plays a nonredundant role // *Plant Sci*. – 2010. – **178**. – P. 114–122.
- Palmer J.D. The symbiotic birth and spread of plastids: how many times and whodunit? // *J. Phycol.* – 2003. – **39**. – P. 4–11.
- Pichoff S., Lutkenhaus J. Unique and overlapping roles for ZipA and FtsA in septal ring assembly in *Escherichia coli* // *The EMBO J.* – 2002. – **21**, N 4. – P. 685–693.
- Pombert J.-F., Lemieux C., Turmel M. The complete chloroplast DNA sequence of the green alga *Oltmannsiellopsis viridis* reveals a distinctive quadripartite architecture in the chloroplast genome of early diverging ulvophytes // *BMC Biol.* – 2006. – **4**, N 3.
- Pombert J.-F., Otis C., Lemieux C., Turmel M. The chloroplast genome sequence of the green alga *Pseudendoclonium akinetum* (*Ulvophyceae*) reveals unusual structural features and new insights into the branching order of chlorophyte lineages // *Mol. Biol. Evol.* – 2005. – **22**. – P. 1903–1918.
- Raynaud C., Perennes C., Reuzeau C. et al. Cell and plastid division are coordinated through the prereplication factor AtCDT1 // *PNAS*. – 2005. – **102**, N 23. – P. 8216–8221.
- Robbens S., Derelle E., Ferraz C. et al. The complete chloroplast and mitochondrial DNA sequence of *Ostreococcus tauri*: organelle genomes of the smallest eukaryote are examples of compaction // *Mol. Biol. Evol.* – 2007. – **24**, N 4. – P. 956–968.
- Rueda S., Vicente M., Mingorance J. Concentration and assembly of the division ring proteins FtsZ, FtsA, and ZipA during the *Escherichia coli* cell cycle // *J. Bacteriol.* – 2003. – **185**, N 11. – P. 3344–3351.
- Scheffers D.-J., Driessen A.J.M. The polymerization mechanism of the bacterial cell division protein FtsZ // *FEBS Lett.* – 2001. – **506**. – P. 6–10.
- Scheffers D.-J., Robichon C., Haan G.J. et al. Contribution of the FtsQ transmembrane segment to localization to the cell division site // *J. Bacteriol.* – 2007. – **189**, N 20. – P. 7273–72870.
- Schmidt K.L., Peterson N.D., Kustus R.J. et al. A predicted ABC transporter, FtsEX, is needed for cell division in *Escherichia coli* // *J. Bacteriol.* – 2004. – **186**, N 3. – P. 785–793.
- Shimada H., Koizumi M., Kuroki K. et al. ARC3, a chloroplast division factor, is a chimera of prokaryotic FtsZ and part of eukaryotic phosphatidylinositol-4-phosphate 5-kinase // *Plant Cell Physiol.* – 2004. – **45**, N 8. – P. 960–967.
- Stokes K.D., Osteryoung K.W. Early divergence of the FtsZ1 and FtsZ2 plastid division gene families in photosynthetic eukaryotes // *Gene*. – 2003. – **320**. – P. 97–108.
- Strepp R., Scholz S., Kruse S. et al. Plant molecular gene knockout reveals a role in plastid division for the homolog of the bacterial cell division protein FtsZ, an ancestral tubulin // *PNAS*. – 1998. – **95**. – P. 4368–4373.

- Striepen B., Crawford M.J., Shaw M.K. et al. The plastid of *Toxoplasma gondii* is divided by association with the centrosomes // J. Cell Biol. – 2000. – **151**. – P. 1423–1434.
- Takahara M., Takahashi H., Matsunaga S. et al. Two types of *ftsZ* genes isolated from the unicellular primitive red alga *Galdieria sulphuraria* // Plant Cell Physiol. – 1999. – **40**. – P. 784–791.
- Turmel M., Otis C., Lemieux C. The complete chloroplast DNA sequence of the green alga *Nephroselmis olivacea*: Insights into the architecture of ancestral chloroplast genomes // PNAS. – 1999. – **96**. – P. 10248–10253.
- Turmel M., Otis C., Lemieux C. The chloroplast and mitochondrial genome sequences of the charophyte *Chaetosphaeridium globosum*: Insights into the timing of the events that restructured organelle DNAs within the green algal lineage that led to land plants // Ibid. – 2002. – **99**, N 17. – P. 11275–11280.
- Turmel M., Otis C., Lemieux C. The chloroplast genomes of the green algae *Pedinomonas minor*, *Parachlorella kessleri* and *Oocystis solitaria* reveal a shared ancestry between the Pedinomonadales and Chlorellales // Mol. Biol. Evol. – 2009. – P. 1–40.
- Turmel M., Gagnon M.-C., O'Kelly C.J. et al. The chloroplast genomes of the green algae *Pyramimonas*, *Monomastix* and *Pycnococcus* shed new light on the evolutionary history of prasinophytes and the origin of the secondary chloroplasts of euglenids // Ibid. – **26**. – P. 631–648.
- Unravelling the algae: the past, present, and future of algal systematics / J. Brodie, J. Lewis, eds. – Boca Raton etc.: Taylor & Franc. Group, 2007. – 382 p.
- Vaughan S., Wickstead B., Gull K., Addinall S.G. Molecular evolution of FtsZ protein sequences encoded within the genomes of Archea, Bacteria, and Eukaryota // J. Mol. Evol. – 2004. – **58**. – P. 19–39.
- Vitha S., Froehlich J.E., Koksharova O. et al. ARC6 is a J-domain plastid division protein and an evolutionary descendant of the cyanobacterial cell division protein Ftn2 // Plant Cell. – 2003. – **15**. – P. 1918–1933.
- Vitha S., McAndrew R.S., Osteryoung K.W. FtsZ ring formation at the chloroplast division site in plants // J. Cell Biol. – 2001. – **153**, N 1. – P. 111–119.
- Wakasugi T., Nagai T., Kapoor M. et al. Complete nucleotide sequence of the chloroplast genome from the green algae *Chlorella vulgaris*: The existence of genes possibly involved in chloroplast division // PNAS. – 1997. – **94**. – P. 5967–5972.
- Wang K., Kong D., Wang Y. et al. Isolation of two plastid division *ftsZ* genes from *Chlamydomonas reinhardtii* and its evolutionary implication for the role of FtsZ in plastid division // J. Experim. Bot. – 2003. – **54**, N 384. – P. 1115–1116.
- Webster W.A.J., McFadden G.I. Organelle Division: Dynamin-Related Proteins in Apicomplexans // Curr. Biol. – 2009. – **19**, N 8. – P. 334–336.
- Wilmotte A., Golubi S. Morphological and genetic criteria in the taxonomy of Cyanophyta/Cyanobacteria // Algol. Stud. – 1991. – **64**. – P. 1–24.
- Yang Yu., Glynn J.M., Olson B.J.S.C. et al. Plastid division: across time and space. – Curr. Opinion Plant Biol. – 2008. – **11**. – P. 577–584.
- Yoshida Ya., Kuroiwa H., Misumi O. et al. Isolated chloroplast division machinery can actively constrict after stretching // Science. – 2006. – **313**. – P. 1435–1438.

- Zhang M., Hu Y., Jia J. et al. CDP1, a novel component of chloroplast division site positioning system in Arabidopsis CDP1, component of chloroplast division site positioning system // Cell Res. – 2009. – 19. – P. 877–886.
- Zhu J., Liu W., Zhou W. et al. A nucleus-encoded topological specificity factor PpMinE in *Physcomitrella patens* has conserved function similar to its chloroplast-encoded ancestor // J. Gen. Genom. – 2007. – 34. – P. 229–238.

Получена 10.06.10

Рекомендовал к печати А.А. Гончаров

D.O. Bova, I.Yu. Kostikov

Taras Shevchenko National University of Kiev
60, Volodymyrs'ka St., 01601 Kiev, Ukraine

PLASTID DIVISION MECHANISMS AND THEIR DIVERSITY

Review deals with the analysis of literature data about molecular mechanisms and apparatuses of plastid division in photoautotrophic organisms of different phyla. Division apparatuses of eubacteria (including cyanobacteria), primary and secondary plastids of algae and land plants as well as of apicomplexans are discussed. Three types of plastid division defined as prokaryotic (*Glaucocystophyta*), mixed prokaryotic-eukaryotic (all other algae and land plants) and eukaryotic (*Apicomplexa*) are reviewed. The principles of positioning, assembly, structure and functioning of the divisome and PDF (Plastid-dividing, Dynamamin, and FtsZ rings) system are discussed. We reviewed localizations, functions and interactions of proteins involved in the division of bacteria and the different types of plastids. Furthermore, we discussed the evolutionary origin of the different components of plastid division apparatuses.

Key words: algae, primary and secondary plastids, plastid division, divisome, FtsZ, PDF-system, dynamins, Min-system.