

РЕВОЛЮЦИЯ В МЕГАТАКСОНОМИИ: ПРЕДПОСЫЛКИ И РЕЗУЛЬТАТЫ

© 2002 г. Д. В. Леонтьев, А. Ю. Акулов

*Харьковский национальный университет им. В.Н. Каразина,
кафедра микологии и фитоиммунологии*

Украина, 61077 Харьков, пл. Свободы, 4

e-mail: Alexander.Yu.Akulov@univer.kharkov.ua

Поступила в редакцию 19.03.2001 г.

Рассмотрены основные этапы развития мегатаксономии – науки о фундаментальном делении живого мира на высшие таксоны. Анализируются предпосылки и первые результаты “революции в мегатаксономии” – реформы системы органического мира, произведенной в последние годы. Рассматривается основное содержание реформы: отказ от использования в мегатаксономии морфофизиологических критериев (тип питания, строение вегетативного тела и др.) и переход к применению цитолого-генетических признаков (ультраструктура клетки и строение генома). Обсуждаются преимущества многоцарственных цитолого-генетических систем и основные аргументы их противников. На основании литературных данных проведены некоторые таксономические перестройки: выделено надцарство Lamellitubulicristata, объединяющее ламелликристатных и тубуликристатных эукариотов, возведены в ранг царства Cryptophyta, Prymnesiophyta, Percolozoa и Actinozoa. Построена оригинальная мегасистема эукариотов, в которой доминион Eukariota включает 2 субдоминиона (Hypochondria и Epichondria), 3 надцарства (Hypocrystata, Discocrystata и Lamellitubulicristata) и 14 царств (Archaeomonadobiontes, Microsporobiontes; Prymnesiobiontes, Cryptobiontes, Rhodobiontes, Chlorobiontes, Mycobiontes и Zoo-biontes). Приводятся характеристики названных таксонов мегасистемы, а также схема филогенетических связей между этими таксонами, построенная на основании литературных данных.

Одной из важнейших задач современной биологии является реконструкция хода эволюции и раскрытие родственных связей между группами организмов. Конечная цель этой реконструкции – построение филогенетической (эволюционной) системы органического мира, которая максимально точно отражала бы реальные эволюционные события прошлых геологических эпох, указывала на происхождение таксонов и их генеалогические связи. Решение этой задачи было возложено на мегатаксономию – науку о фундаментальном делении живого мира на высшие таксоны.

1. КРАТКИЙ ОБЗОР ИСТОРИИ МЕГАТАКСОНОМИИ

В течение тысячелетий, вероятно, все народы мира делили живые существа на две группы – растения и животные. Эта традиционная классификация, основанная на результатах тривиальных наблюдений, получила научное оформление в трудах Аристотеля (IV в. до н.э.), и с тех пор не претерпевала существенных изменений в течение более чем 2 тыс. лет. Предпосылки для сомнения в том, что такое двоичное деление исчерпывает все разнообразие живых существ, появились уже в 1676 г. в работах ван Левенгука (van Levenhuk; цит. по: Хаусманн, 1988). Но вопрос о дополнении системы Аристотеля еще два столетия всерьез не поднимался, тем более что в 1735–1751 гг. в трудах Линнея эта система получила дальнейшее развитие и более глубокое обоснование (Linnaeus, 1751).

Однако разница между растениями и животными казалась абсолютной лишь при сравнении высокоорганизованных представителей этих групп.

Уже во второй половине XIX в. становится известно все больше низших (одноклеточных, колониальных, плазмодиальных) организмов, “не вписывавшихся” в систему Аристотеля – Линнея.

В классических системах в основу разделения органического мира на царства были положены морфофизиологические критерии. В частности, неоднократно предлагалось (см., например: Жуковский, 1964) охарактеризовать царство растений с помощью таких признаков, как открытая система роста, связанная с осмотрофией, и распространение в неактивном состоянии (спорами, семенами). Между тем выяснилось, что открытая система роста отсутствует у тысяч видов одноклеточных и ценобиальных водорослей; распространение же в неактивном состоянии среди водорослей вообще является редкостью, но характерно для множества организмов, традиционно рассматриваемых как животные, – споровиков, микроспоридий, некоторых коловраток и ракообразных (Догель, 1975). Недопустимость использования

этих критериев в мегатаксономии неоднократно убедительно обосновывалась как в классических (Haeckel, 1866), так и в недавних работах (Уранов, 1979; Шафранова, 1990).

В 1845 г. Зибольд предложил использовать при разграничении растений и животных физиологический критерий – тип питания. Однако вскоре стала очевидна формальность и этого признака: миксотрофные формы¹, такие, как *Euglena*, надолго стали символом беспомощности традиционных систем в описании реального многообразия живого мира (Siebold, 1845; цит. по: Хаусман, 1988).

Большие сложности возникли и при попытке одновременно использовать критерии подвижности и типа питания. Рассмотрение растений как неподвижных автотрофов, а животных – как подвижных гетеротрофов привело к появлению “неразрешимой” проблемы систематического положения жгутиковых водорослей – подвижных, но автотрофных организмов. В результате в течение более чем 100 лет (!) они рассматривались одновременно в системах животного и растительного царств, иногда даже в пределах одного учебного пособия (Parker, 1982). Эта парадоксальная ситуация в значительной степени способствовала снижению авторитета систематики как науки и приобретения ею репутации бесперспективной дисциплины.

Аналогично неясным оказалось систематическое положение грибов – неподвижных гетеротрофов, которые к тому же обладают открытой системой роста и распространяются в неактивном состоянии. Получалось, что с позиций морфологии они – растения, причем даже более типичные, чем зеленые водоросли, а с точки зрения трофики – животные. Естественным выходом из этого положения было образование самостоятельного царства грибов, что и сделал в 1821 г. Фриз (Fries, 1821). Но это не изменило общей ситуации, так как неподвижные гетеротрофы уже тогда были известны и среди животных.

Итак, во второй половине XIX в. в связи с описанием множества одноклеточных, плазмодиальных и колониальных организмов, которые “не вписывались” в рамки двух классических царств, назрела необходимость пересмотра традиционных взглядов на разнообразие живого мира.

В 1860 г. Дж. Хогг предложил создать новое царство – Protoctista. В его состав были включены одноклеточные организмы, а также те многоклеточные, тело которых недифференцировано на ткани (Hogg, 1860). Этим характеристикам соответствовали простейшие животные, водоросли и грибы, а также бактерии, своеобразие которых еще не было выяснено.

В 1866 г. Э. Геккель (автор концепции филогенетической таксономии) предложил альтернативную систему, создав царство Protista, объединившее лишь одноклеточные и колониальные организмы (Haeckel, 1866).

Аргументы в пользу создания царств Protoctista и Protista были сходными: чем примитивнее организмы, тем меньше у них признаков, указывающих на растительную либо животную их природу, и тем больше среди них переходных форм, объединяющих в себе черты животной и растительной организации и потому заслуживающих отдельного рассмотрения и помещения в самостоятельное царство.

Несмотря на веские аргументы ученых и на авторитет, которым они обладали, идея создания царств, объединяющих низшие организмы, не получила должного распространения и уже в начале XX в. была почти забыта. Возможно, это связано с тем, что в тот период внимание научной общест-венности было приковано к открытиям в области цитологии, генетики, биохимии, проблемы же мегатаксономии отошли на второй план. Лишь по прошествии почти 100 лет была предпринята первая попытка “воскресить” идею царства Protista. В 1947 г. Копланд (Copeland, 1947) создает систему, в которой царство Protista (более похожее на Protoctista Hogg, 1860) включало низшие организмы за исключением прокариотов (Monera), вынесенных Шаттоном в самостоятельное царство (Chatton, 1925). С этого момента мегатаксономия начала развиваться все более нарастающими темпами.

В 1959 г. Р.Х. Уайттейкер развил концепцию Копланда, разделив живой мир уже на пять царств: Monera, Protista, Fungi (грибы, в том числе оомицеты и слизевики), Plantae (растения, в том числе зеленые, красные и бурые водоросли) и Animalia (многоклеточные животные). Царство Protista включило простейших животных и некоторые группы водорослей и, таким образом, приобрело (за исключением прокариотов) тот же объем, который предлагал для него Геккель. Предложенную систему Уайттейкер изначально считал естественной (Whittaker, 1959).

Однако имеющиеся на тот момент доказательства глубоких различий между оомицетами, слизевиками и другими грибами, а также между зелеными, красными и бурыми водорослями (Pascher, 1931, и др.) вынудили Уайттейкера в 1969 г. признать полифилетичность выделенных им царств (Whittaker, 1969). Создалась парадоксальная ситуация: новая система, призванная отразить эволюционные связи между организмами и называемая естественной, на самом деле таковой не являлась, поскольку оперировала искусственными таксонами, в чем ее автор открыто признавался.

¹ Под миксотрофами мы понимаем организмы, способные к автотрофному и фаготрофному питанию.

Решение этой проблемы предложила Маргелис в серии работ 1971–1983 гг. Она вернулась к идее, которую еще в 1860 г. высказал Хогг: создать царство Protoctista, более широкое, чем Protista, и объединяющее низших представителей грибов, растений и животных, а именно жгутиковые грибы, водоросли (включая зеленые, бурые и красные) и простейших. При таком понимании объема Protoctista из царств Fungi, Plantae и Animalia исключались филогенетически далекие группы, в результате чего эти царства приобретали монофилетичность и соответственно естественность (Margulis, 1971, 1974; Margulis et al., 1990). Система Маргелис приобрела огромную популярность и была опубликована во многих учебных пособиях. Однако вскоре выявились и недостатки новой системы. В первую очередь неясными были причины помещения в царство Protoctista хитридиомисцев, родственных высшим грибам (Walker, 1985), воротничковых жгутиконосцев, близких многоклеточным животным (Chadefaut, 1960), и тем более зеленых водорослей, на родство которых с высшими растениями указывали еще Рабенхорст (Rabenhorst, 1863; цит. по: Горбунова, 1991) и Копланд (Copeland, 1938). Неоднократно предлагалось присоединить названные группы к грибам, животным и растениям соответственно (Зеров, 1972). Но тогда возникал вопрос: почему для этих организмов делается исключение, ведь по уровню организации они являются типичными Protoctista.

Кроме того, ценой вынесения из состава Fungi, Plantae и Animalia неродственных им групп царство Protoctista наполнялось огромным количеством разнообразных и мало чем сходных организмов, так что оказалось “трудно определить протистов иначе, как эукариот, не вошедших в три другие царства” (Карпов, 1990). Даже сама Маргелис в 1981 г. признала, что царство Protoctista “становится похожим на свалку” (Margulis, 1981; цит. по: Кусакин, 1995). Таким образом, добившись в своей системе монофилетичности для грибов, растений и животных, Маргелис одновременно создала царство, в сборности и искусственности которого даже у нее не было сомнений.

Также следует отметить, что в середине 70-х годов были изучены особенности группы прокариотов, получивших название Archaeobacteria (Woese, Fox, 1977). В соответствии с результатами комплексных исследований Archaeobacteria заслуживали самостоятельного статуса; в результате было пересмотрено ставшее уже привычным разделение живых организмов на прокариотов и эукариотов (Fox et al., 1980). Как заметил после публикации русскоязычного издания книги Маргелис Б.М. Медников, “система Маргелис в прокариотической части успела устареть за время перевода книги” (Медников, 1983).

Таким образом, реформа, которую предприняли Уайттейкер и Маргелис, не изменила сложившегося положения: традиционные системы и в модернизированном виде оставались полными условностей и внутренних противоречий. Поэтому во второй половине XX в. в мегатаксономии развился глубокий кризис. В реформировании нуждались уже не сами системы органического мира, а принципы их построения.

В первую очередь назрела необходимость пересмотреть значение таких традиционных морфофизиологических критериев, как тип питания, подвижность, характер роста и распространения, структура морфологической дифференциации. Дело в том, что подобные признаки имеют эколо-гическую природу, поскольку отражают выбор стратегии развития и воспроизведения. Сходство представителей таксонов, сформированных на экологических принципах, определяется не общностью их происхождения, а формированием на генетически различной основе сходных систем адаптации (Кусакин, 1995). Результатом использования этих принципов в мегатаксономии чаще всего бывает объединение в одну группу конвергентных форм, выработавших аналогичные признаки при выборе сходной экологической стратегии. В результате создаются искусственные таксоны, объединяющие несколько неродственных линий, и полученная система не отражает эволюционных связей между организмами, что противоречит принципу эволюционности.

Характерным примером экологического подхода в таксономии является система Теофраста (IV в. до н.э.), разделившего растения на деревья, кустарники, полукустарники и травы. Не подлежит сомнению, что подобная классификация отражает реально существующее разнообразие растительного мира, однако она полностью игнорирует генеалогические взаимоотношения между организмами, как и любая система, построенная на экологических принципах.

Один из основателей экологии растений, фон Гумбольдт, в 1828 г. указывал, что классификация жизненных форм растений (в современных терминах — экоморф) должна сосуществовать с естественной системой (von Humboldt, 1828; цит. по: Уранов, 1979). Крайне нежелательны попытки подменить филогенетические системы экологическими классификациями или смешивать их, как это до сих пор делается в работах некоторых авторов (см., например: Догадина, 1997). Именно поэтому в настоящее время многие специалисты (Алеев, 1986; Christiansen, 1990; Bagg, 1992; Мирабдуллаев, 1994) работают над созданием полной экологической классификации живых существ (экоморфемы), строго отграниченной от эволюционной системы (филемы).

Отказ от традиционных экологических критериев поставил перед таксономистами вопрос о поиске новых принципов построения макросистем. Результаты электронно-микроскопических исследований, проведенных в 70-е годы, послужили основанием для рассмотрения в качестве объективного мегатаксономического критерия ультраструктуры клеточных органелл. Позднее Машанский и Дроздов сформулировали принцип консерватизма клеточных структур, согласно которому каждому крупному монофилетическому таксону свойственен определенный план строения клеток и сходство основных субклеточных систем (Машанский, Дроздов, 1988; цит. по: Кусакин, Дроздов, 1994). Руководствуясь подобными идеями, некоторые авторы уже в 60–70-е годы предприняли первые попытки радикальных мегатаксономических реформ, в результате которых были созданы первые системы, базировавшиеся на цитологических данных. В них полностью пересматривались традиционные взгляды на систематическую структуру органического мира. Различными авторами предлагалось классифицировать эукариотов на основании: структуры пластид и состава фотосинтетических пигментов (Dillon, 1963), организации хроматина (Dodge, 1965; Kubaï, 1975; Воронцов, 1987), наличия или отсутствия жгутиковых стадий (Кусакин, Старобогатов, 1973; Старобогатов, 1986), типов деления клеточного ядра (Sleigh, 1979; цит. по: Кусакин, Дроздов, 1997), строения митохондриальных крист (Taylor, 1978) и других цитологических признаков. При этом авторы цитологических систем часто многократно увеличивали количество царств живой природы (например, Лидейл в 1984 г. разделил эукариотов на 17 царств), чем вызывали лишь несправедливые насмешки (Leedale, 1984; цит. по: Кусакин, Дроздов, 1997). Концепция многоцарствия органического мира получила широкую поддержку несколько позже.

Цитологические системы были во многом экспериментальными. Им не было суждено приобрести широкую известность и пройти проверку временем. Однако именно они заложили основу революционных преобразований в мегатаксономии, последовавших в конце 80-х – начале 90-х годов XX столетия. Эти преобразования в первую очередь связаны с развитием нового научного направления – молекулярной таксономии.

Еще в 50-е годы XX в. была высказана мысль об изучении эволюционного родства между организмами путем сравнения состава биополимеров – белков и нуклеиновых кислот (Anfinsen, 1959). Если весь комплекс анатомо-морфологических и физиолого-биохимических признаков организма представляет собой реализацию наследственной информации, а эволюционный процесс в конечном счете сводится к ее изменению, то именно изучение структуры белков и нуклеиновых кис-

лот может стать источником данных, позволяющих объективно оценить эволюционные связи между организмами.

Поскольку полная расшифровка генома организма – процесс весьма длительный и трудоемкий (да и не всегда осуществимый), то для эволюционного анализа рационально использовать фрагменты нуклеотидных или аминокислотных последовательностей, т.е. отдельные гены (или их группы) и белки. Первые работы в этом направлении сводились к анализу аминокислотных последовательностей произвольно выбранных белков (Ingram, 1961). Однако от того, какие именно белковые молекулы или участки генома будут выбраны для анализа, в значительной мере зависит результат работы. Для использования в таксономических исследованиях выбранные фрагменты должны отвечать следующим требованиям: 1) присутствовать у всех исследуемых организмов, а в идеале – вообще у всех клеточных; 2) быть видо- или группоспецифичными, чтобы исключить фактор индивидуальной изменчивости; 3) быть очень консервативными, медленно трансформироваться в ходе эволюции, чтобы оставаться сравнимыми даже у эволюционно далеких организмов. Подобным требованиям отвечают лишь немногие участки генома, из которых наиболее удобными в изучении оказались гены рибосомальной РНК (рРНК). С начала 80-х годов ведется интенсивное изучение последовательностей рРНК различных групп организмов (Walker, 1985).

Ко второй половине 80-х годов накапливается достаточно сведений для создания развернутых систем органического мира, построенных исключительно на молекулярных данных (Walters, Erdmann, 1988). То, что эти системы принципиально отличались от классических, уже ни у кого не вызвало удивления. Значительно любопытнее было то, что по многим важным пунктам молекулярные системы совпали с ранее построенными цитологическими, что не только подтвердило таксономическую значимость многих цитологических критериев, но и позволило разработать первые генетико-цитологические системы, объединяющие данные цитологии и молекулярной биологии (Cavalier-Smith, 1993, 1998). Появление генетико-цитологических систем привело к радикальному пересмотру систематической структуры органического мира и стало началом процесса, который по степени значимости можно смело назвать революцией в мегатаксономии.

Вслед за цитологическими системами 70-х годов генетико-цитологические системы также являются многоцарственными. В настоящее время они детализируются и структурируются, а также постоянно дополняются за счет расширения знаний о малоизученных группах.

II. ОСНОВНЫЕ ВОЗРАЖЕНИЯ ПРОТИВ СОЗДАНИЯ ГЕНЕТИКО-ЦИТОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

Со второй половины 90-х годов многоцарственные генетико-цитологические системы получили широкое признание и вошли в программы курсов ведущих университетов мира. Но, несмотря на это, они редко находят поддержку отечественных ученых. Как отметил О.Г. Кусакин, “появление многоцарственных систем часто встречает совершенно неадекватную и лишнюю серьезной аргументации критику, скорее напоминающую брюзжание” (Кусакин, 1995). Возражения против создания многоцарственных систем и использования в систематике генетико-цитологических критериев часто носят скорее психологический, нежели объективный характер. Чтобы убедиться в этом, мы рассмотрим наиболее распространенные из таких возражений.

1. “Спор о том, сколько в живой природе царств, бесплоден в своей основе”. Эта идея восходит к трудам средневековых номиналистов (Оккам, Буридан, XIII–XIV в.) и до сих пор признается некоторыми авторами (Чайковский, 1989). В соответствии с их представлениями любое объединение индивидуумов в группы является абсолютно условным. Между тем еще около 150 лет назад в систематике утвердился эволюционный подход, в соответствии с которым таксоны живой природы рассматриваются как эволюционные ветви (филумы). В свете этого вопрос о том, сколько в природе царств, касается не формальных категорий, а реальных групп генетически-родственных организмов. Излишне говорить, что разрешение этого вопроса имеет большое теоретическое значение.

2. “Многоцарственные системы девальвируют само понятие царства как одной из высших таксономических категорий”. Это высказывание принадлежит Л.Н. Серавину (19089, 1990) и как нельзя лучше отражает субъективные, чисто психологические причины неприятия многоцарственных систем. Представление о том, что царств должно быть мало связано с привычкой к традиционным системам и не имеет никаких убедительных оснований. Кроме того, царство давно уже не является высшей таксономической категорией, и неясно, почему именно к созданию новых царств предъявляются какие-то особые требования. Как справедливо заметил О.Г. Кусакин (1995 г.), количество типов в царстве животных увеличилось от четырех у Ж. Кювье до 20–30 в современных системах, однако идеи о том, что увеличение количества типов “девальвирует” само понятие типа, никогда, по-видимому, не возникало. Увеличение числа таксонов всех рангов (в том числе и царств) является закономерным результатом рас-

ширения знаний о живой природе и должно рассматриваться как естественный процесс.

3. “Эволюция эукариотов, в отличие от прокариотов, из биохимической становится преимущественно морфологической, и потому филогенетические связи таксонов эукариотов не всегда находят отражение в изменении структуры генома”. Этот аргумент высказан Маргелис (1983 г.) и поддерживается многими авторами, с недоверием относящимися к молекулярно-генетической систематике и полагающими, что “на молекулярном уровне между королем и капустой нет никакой разницы” (Элиас, 1990). Для нас остается загадкой, почему эта точка зрения до сих пор находит сторонников – ведь не подлежит сомнению, что все морфолого-физиологические особенности организмов прямо или косвенно определяются геномом, а эволюция, будь она биохимической или морфологической, связана с изменением его структуры под действием различных факторов. Разнообразие эволюционных стратегий ни в коей мере не служит доказательством неодинаковой роли генома в эволюции различных групп. Недооценка отечественными авторами генетических факторов в определении структуры организма, возможно, является продолжением традиций Т.Д. Лысенко и О.Г. Лепешинской и заслуживает отдельного рассмотрения.

4. “Ранги таксонам присваиваются условно, для удобства таксономистов, и сами по себе они не имеют познавательного значения. Следовательно, нет никакой необходимости менять ранг отделов царства Protista и придавать им статус самостоятельных царств”. Сторонники этой точки зрения (Мирабдуллаев, 1989; Карпов, 1990) предлагают на основании современных данных уточнять систематическую структуру царства Protista, но не разделять его при этом на несколько самостоятельных царств. Заметим, однако, что ранг таксона призван обозначать степень его эволюционной самостоятельности либо, наоборот, родства с другими таксонами. Помещая низших эукариотов в царство Protista, мы тем самым утверждаем, что все они эволюционно ближе друг к другу, чем к представителям других царств. А это не так: получены убедительные доказательства того, что отдельные филумы царства Protista гораздо дальше отстоят друг от друга, чем от остальных царств, да и сами высшие эукариотические царства ближе друг к другу, чем к некоторым протистам (см. ниже). Таким образом, царство Protista искажает эволюционно-иерархическую структуру органического мира, и его разделение на самостоятельные царства имеет серьезнейшие основания.

5. “Многоцарственные системы строятся на исследовании очень небольшого числа организмов. Часто выводы о систематическом положе-

нии группы делаются на основании изучения лишь одного ее представителя. Таким образом, на данном уровне изученности органического мира **делать глобальные перестановки в его системе преждевременно**". К настоящему моменту исследованы фрагменты генома (в первую очередь рРНК) десятков тысяч видов живых организмов (Lipscomb et al., 1998). Разумеется, они составляют лишь сотую часть известных видов, однако следует заметить, что генетическая однородность многих обширнейших групп (например, насекомых или цветковых растений) не вызывает сомнений, и для построения макросистем достаточно получить данные о нескольких представителях этих групп. Намного большее значение имеет исследование относительно небольшого числа низших организмов, для которых морфологические признаки не могут служить надежными критериями систематического положения. Впрочем, несомненно, что о полной, законченной системе органического мира можно будет говорить только тогда, когда будут полностью изучены геномы значительного числа видов, а это, хоть и в отдаленном будущем, вполне осуществимо.

6. "Таксоны, сформированные на основании цитологических и молекулярно-генетических данных, не обладают морфологическим единством. Принадлежность организма к таким таксонам невозможно определить без электронного микроскопа и секвенатора. На базе новых многоцарственных систем практически невозможно построить удобные в работе определители. Поэтому эти системы создадут массу неудобств в практической работе флористов и фаунистов". Естественные системы создаются не для того, чтобы по ним было легко строить ключи определителей. Их задача – отражение существующих в природе связей. Стоит ли сознательно отказываться от естественных систем в пользу удобных? Вспомним, линнеевская классификация цветковых растений была намного удобнее, чем современная: для определения принадлежности растения к тому или иному классу было достаточно подсчитать количество тычинок. Но ведь это не послужило аргументом для сохранения этой классификации. Кроме того, и в традиционных системах используются отнюдь не только морфологические признаки, например определить принадлежность водоросли к тому или иному отделу без специальных исследований не всегда возможно. Но это уже вошло в привычку, а вот нововведения всегда вызывают недоверие.

Тем не менее проблема существует: построение определителей на базе новых систем действительно зачастую проблематично. Выход из этого положения может быть простым: определитель необязательно должен строиться на таксономическом принципе. Как прикладное пособие определитель в первую очередь должен быть удобен в

использовании, и соответственно в его основе должны лежать морфологические критерии. Главное, чтобы принципы создания определителей не распространялась на построение систем органического мира.

7. "Создано очень много генетико-цитологических систем, все они разные, и среди них нет ни одной общепринятой. Многие вопросы по-прежнему остаются дискуссионными. Поэтому в настоящий момент целесообразно придерживаться классических систем, проверенных временем". Современная мегатаксономия находится на этапе становления. Систематическое положение многих групп остается спорным по причине их недостаточной изученности, поэтому о создании общепринятой системы говорить пока рано. Но это не значит, что, пока такая система не создана, в науке должны использоваться традиционные классификации. Ведь они-то как раз не выдержали проверку временем, и применять их в настоящее время можно, только сознательно закрывая глаза на результаты современных работ.

Между тем, несмотря на разнообразие современных систем, существующие данные позволяют получить весьма подробное представление о ходе эволюции эукариотов. На основании этих данных в пределах эукариотов можно выделить несколько основных эволюционных ветвей (обычно рассматриваемых как царства), самостоятельность которых признается подавляющим большинством специалистов. Краткому рассмотрению этих групп посвящена следующая часть данной работы.

III. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОСНОВНЫХ ГРУПП ЭУКАРИОТОВ

В настоящее время в составе эукариотов известно более 80 обособленных групп организмов, заслуживающих высокого таксономического ранга – от царства и выше (Patterson, 1994). Многие из этих групп включают всего один или несколько видов и недостаточно изучены. В большей степени это касается организмов, имеющих микроскопические размеры. Потому в настоящей работе мы дадим краткую характеристику лишь четырнадцати крупнейшим и наиболее изученным группам эукариотов, которые в большинстве современных систем рассматриваются в ранге царства. Это **археомонадобии, микроспорибии, перколонибии, эвгленобиии, миксообиии, актинообиии, альвеолообиии, хромобиии, примнезиобиии, криптообиии, родобиии, хлорообиии, микобиии и зообиии**. Предполагаемые филогенетические взаимоотношения между этими группами показаны на рисунке. Рассматриваемые четырнадцать царств в соответствии с литературными данными мы группируем в несколько су-



Предполагаемые эволюционные связи между основными группами эукариотов.

пертаксонов: группы царств, надцарства и субдоминионы.

В работе нами использованы системы следующих авторов: Jeffrey, 1971; Кусакин, Старобогатов, 1973; Cavalier-Smith, 1981, 1993, 1998; Walters, Erdmann, 1988; Margulis, Guerrero, 1991; Schliegel, 1991; Van de Peer, 1992; Patterson, 1994; Кусакин, Дроздов, 1994, 1997; Lipscomb et al., 1998.

При рассмотрении названных групп мы не останавливаемся подробно на и внутренней систематике, ограничиваясь лишь перечислением таксонов, входящих их в состав.

1. Субдоминион² Безмитохондриальные эукариоты = *Nypochondria* Liepe et al., 1993.

Отсутствие митохондрий у целого ряда эукариотов в настоящее время остается малоизвестным фактом. Между тем для понимания эволюции эукариотов очень важно осознание того, что компоненты эукариотической клетки включались в ее структуру постепенно и наиболее древ-

ние эукариоты могут быть лишены черт, присущих классическим представителям этой группы. Установлено, что безмитохондриальные являются древнейшими эукариотами (см., например, Cavalier-Smith, 1993). Однако вопрос о монофилетичности *Nypochondria* остается открытым: возможно, два царства, входящие в этот субдоминион, независимо произошли от общего предка эукариотов (Patterson, 1994).

1.1. Надцарство Безмитохондриальные эукариоты = *Nypocrystata* nom. nov.³.

Характеристика совпадает с характеристикой субдоминиона.

1.1.1. Группа царств Безмитохондриальные эукариоты.

Характеристика совпадает с характеристикой надцарства.

² Таксономическая категория "субдоминион" произведена нами от категории "доминион", созданной Мёном (Möhn, 1984), разделившим клеточные организмы на три доминиона – археобактерии, прокариоты и эукариоты. Мы располагаем категорией "субдоминион" в таксономической иерархии между доминионом и надцарством.)

³ Название таксона (от греч. нуро – до, под) образовано по аналогии с названиями надцарств митохондриальных эукариотов (*Discocrystata* и *Lamellitubulicrystata*) и подчеркивает, что в отличие от двух последних групп надцарству *Nypocrystata* свойственно первичное отсутствие митохондрий и соответственно крист.

1.1.1.1. Царство Археомонадобиионты (археозои)
= Archeozoa Cavalier-Smith, 1987;
Archeomonadobiontes Kusakin, Drozdov, 1997.

Представители этой группы стали известны науке в конце XIX в. (Schultz, 1877; цит. по: Куцакин, Дроздов, 1997), однако длительное время рассматривались как несколько несвязанных таксонов в пределах ризоподидальных и жгутиковых простейших – Protozoa. Единство археозоев впервые показала Кавалье-Смит (Cavalier-Smith; 1989b), объединив в эту группу одноклеточные организмы, лишенные митохондрий и имеющие “прокариотические” рибосомы. Самостоятельность археомонадобиионтов и их глубокие отличия от других эукариотов были подтверждены многочисленными цитологическими и молекулярно-генетическими исследованиями (Карпов, 1990; Burgerolle, 1991; Knoll, 1992; Lipscomb et al., 1998). На основании этих данных группа археозоев была возведена в ранг царства (Куцакин, Дроздов, 1997) или даже надцарства (Cavalier-Smith; 1993).

Систематика. В понимании О.Г. Куцакина и А.А. Дроздова (1997) в царство Archeomonadobiontes входят следующие группы: пеломиксиды (широко распространенные пресноводные амёбы), мастигамёбы (некогда рассматривавшиеся как переходное звено между жгутиковыми и амёбоидными организмами), оксимонады, ретортамонады, дипломонады (в том числе *Giardia* (= *Lamblia*), возбудитель лямблиоза человека), трихомонады (в том числе *Trichomonas*, паразит пищеварительной и мочеполовой системы человека), гипермастигины (многожгутиковые организмы, симбионты кишечника термитов). Пеломиксиды и мастигамёбы (Гудков, Серавин, 1991; Patterson, 1994), а также трихомонады и гипермастигины (Cavalier-Smith; 1993), возможно, занимают обособленное положение относительно других археозоев.

Морфология: таллом одноклеточный; морфологическая структура монадная, реже амёбоидная.

Экология: гетеротрофы; обычно анаэробы; свободноживущие водные, планктонные и бентосные формы, симбионты, паразиты.

Цитология: ядро эукариотическое, одно, часто два, иногда много; деление ядра⁴ – закрытый внутриядерный или внеядерный плевромитоз; жгутиковый аппарат состоит из 1, 2, 4, 6, 8, реже – нескольких тысяч жгутиков, мастигонемы отсутствуют; клеточные покровы – плазмалемма; митохондрии первично отсутствуют, иногда их заменяют гидрогеносомы или симбиотические бактерии; пластиды отсутствуют; запасной полисахарид – α -1,4-[1,6]-глюкан; рибосомы прокариотического типа; аппарат Гольджи состоит из

большого числа крупных цистерн, которые вместе с базальными телами жгутиков образуют парабазальный аппарат; пероксисомы отсутствуют; экструсомы отсутствуют.

1.1.1.2. Царство Микроспоридии
(микроспоробиионты) = Microsporidia Balbiani,
1882; Microsporea Corliss, Levine, 1963;
Microsporobionta Mirabdullaev, 1989;
Microsporobiontes Kusakin, Drozdov, 1997.

Представители этой группы впервые описаны Балбиани в 1882 г. (Balbiani, 1882; цит. по: Куцакин, Дроздов, 1997). Длительное время они рассматривались в пределах группы споровиков в царстве животных. Самостоятельность микроспоробиионтов на основании цитологических данных впервые показал Спрэг, возведя их в ранг типа (Sprague, 1969). В последующие годы были открыты такие особенности Microsporobiontes, как “прокариотические” 70S-рибосомы, отсутствие митохондрий и центриолей, а также необычная структура аппарата Гольджи. Подобное сочетание признаков, не свойственное другим группам, потребовало пересмотра систематического положения микроспоридий, в результате чего они были возведены в ранг подцарства (Мирабдуллаев, 1989), а затем и царства (Куцакин, Дроздов, 1997).

Систематика. Хотя глубокие отличия микроспоридий от других эукариот несомненны, их положение в системе органического мира остается дискуссионным. Большинство специалистов склонны считать их наиболее древними эукариотами (Куцакин, Дроздов, 1997), хотя отсутствие митохондрий у столь специализированных паразитов вполне может быть связано с их вторичной утратой. В этом случае микроспоридий следует рассматривать как вторично упрощенных представителей одной из более молодых эволюционных ветвей. Так, целый ряд генетико-цитологических признаков (наличие дикарионов и плевромитоза, структура веретена деления, аминокислотные последовательности ряда белков и др.) сближает микроспоридий с настоящими грибами (Карпов, 1990; Cavalier-Smith, 1998).

Морфология: таллом – одноклеточный; морфологическая структура – амёбоидная.

Экология: гетеротрофы; анаэробы; облигатные внутриклеточные паразиты.

Цитология: ядро эукариотическое, одно, два, несколько; деление ядра – закрытый внутриядерный плевромитоз; жгутиковый аппарат и центриоли первично (?) отсутствуют; клеточные покровы – плазмалемма, оболочка спор содержит хитин; митохондрии первично (?) отсутствуют; пластиды отсутствуют; запасной полисахарид – α -1,4-[1,6]-глюкан; рибосомы прокариотического типа; аппарат Гольджи состоит из скоплений мелких пу-

⁴ В настоящей работе мы придерживаемся классификации деления ядра по И.Б. Райкову (1986).

зырьков; пероксисомы отсутствуют; экструсомы отсутствуют.

2. Субдоминион Митохондриальные эукариоты = *Erichondria* nom. nov.⁵

Исследования структуры рРНК и других биополимеров показали, что митохондрии эукариотов происходят из так называемой α -группы пурпурных бактерий (Yang et al., 1985). Хотя митохондрии различных организмов могут различаться по морфологии (в первую очередь формой крист) и даже по выполняемым функциям, существующие данные позволяют утверждать, что включение предков митохондрий в эукариотическую клетку произошло лишь однажды и соответственно группа митохондриальных эукариотов представляется монофилетической (Patterson, 1994). Следует отметить, что в пределах митохондриальных эукариотов некоторые организмы, например энтамебы, вторично утратили митохондрии.

2.1. Надцарство Дискостатные = *Discocristata* Mirabdulaev, 1989; *Discicristata* Cavalier-Smith, 1997.

Discocristata – группа древнейших митохондриальных эукариотов, различающихся в первую очередь структурой митохондриальных крист, которые имеют дисковидную, реже тарелковидную, везикулярную или мешковидную форму, связанную с наличием перетяжек у основания кристы. Подобная форма крист не является исключительной принадлежностью данной группы, и в основе обособления *Discocristata* от других эукариотов лежат молекулярно-генетические данные (Walters, Erdmann, 1988; Schliegel, 1991; Van de Peer et al., 1992; Cavalier-Smith, 1993, 1998). Однако именно форма крист остается наиболее наглядной отличительной чертой этой группы.

2.1.1. Группа царств Дискостатные.

Характеристика совпадает с характеристикой надцарства.

2.1.1.1. Царство Эвгленобионты = *Euglenoids* Leedale, 1974; *Euglenontes* Starobogatov, 1984; *Euglenozoa* Corliss, 1991; *Euglenobionta* (excl. *Percolobionti*) Kusakin, Drozdov, 1994.

Отдельные представители эвгленобионтов стали известны науке уже в первой половине XIX в. (Ehrenberg, 1830; цит. по: Pascher, 1931), однако

вплоть до недавнего времени они рассматривались в пределах ряда неродственных групп и относились к царствам растений и животных. Единство эвгленобионтов впервые показал Лидейл (Leedale, 1974) на основании ультраструктурных данных, таких, как преимущественно дисковидная (см. выше) форма митохондриальных крист, одностороннее (гребенчатое) расположение мастигоном, наличие параксиальных тяжей и ряд особенностей в строении цитоскелета.

Систематика. К эвгленобионтам относятся следующие группы низших эукариотов: э в г л е н о в ы е в о д о р о с л и (традиционно рассматривавшиеся в пределах низших растений), д и п л о н е м ы (ранее относимые к эвгленовым водорослям), с т е п а н о п о г о н о ф и л е и (ранее относимые к инфузориям) и к и н е т о п л а с т и д ы (включая *Trypanosoma*, возбудителя сонной болезни, *Leishmania*, возбудителя лейшманиоза человека, а также *Bodo*, обычных представителей планктона пресных водоемов).

Морфология: таллом одноклеточный, колонияльный; морфологическая структура монадная, редко коккоидная.

Экология: автотрофы, миксотрофы, гетеротрофы; аэробы; свободноживущие водные, плавающие и прикрепленные формы, а также паразиты.

Цитология: ядро мезокариотическое или эукариотическое, одно или несколько; деление ядра – закрытый внутриядерный ортомитоз; жгутиковый аппарат состоит из 1, 2, реже 3, 4 или сотен жгутиков, мастигономы фиброзные или отсутствуют, часто присутствует мощный параксиальный тяж; клеточные покровы – плазмалемма, тубулемма (пелликула), кутикула (лорика); митохондрии присутствуют, кристы преимущественно дисковидные, тарелковидные, везикулярные, мешковидные; пластиды присутствуют у многих видов, возможно, представляют собой клетки симбиотических хлоробионтов, покрыты трехслойной мембраной, содержат хлорофиллы *a* и *b*, каротины β и γ , тилакоиды в стопках по три; запасной полисахарид – β -1,3-[1,6]-глюкан; рибосомы эукариотического типа; аппарат Гольджи представлен типичными диктиосомами; пероксисомы присутствуют; экструсомы в виде мукоцист присутствуют не у всех видов.

2.1.1.2. Царство Перколобионты = *Percolozoa* Cavalier-Smith, 1991; *Percolobionti* Kusakin, Drozdov, 1997.

Единство группы впервые показала Кавальер-Смит (Cavalier-Smith, 1991). Некоторые ультраструктурные особенности, в частности дискоидальная форма крист, сближают перколобионтов с эвгленобионтами (Кусакин, Дроздов, 1997; Cavalier-

⁵ Латинское название таксона (от греч. *epi* – после, над) образовано по аналогии с названием субдоминиона *Erichondria* (от греч. *euro* – до, под) на основании того, что первой группе свойственно присутствие митохондрий, а второй – их первичное отсутствие.

Smith, 1998). Однако изучение последовательностей рРНК перколобионтов показало их самостоятельность в пределах Discocristata (Schliegel, 1991; Van de Peer, 1992). Петтерсон (Patterson, 1994) рассматривает некоторых перколобионтов (а именно – перколомонад, см. ниже) как древнейших митохондриальных эукариотов.

Систематика. В состав группы входят а к р а з и е в ы е с л и з е в и к и (ранее рассматривались в пределах царства грибов среди клеточных слизевиков), а также г е т е р о л о б о з н ы е а м е б ы, п е р к о л о м о н а д ы и л и р о м о н а д ы (жгутиковые и амeboидные свободноживущие организмы, ранее рассматривавшиеся как простейшие животные).

Морфология: таллом одноклеточный или псевдоплазмодиальный; морфологическая структура – монадная и амeboидная.

Экология: гетеротрофы; аэробы; свободноживущие водные, реже наземные формы;

Цитология: ядро эукариотическое; одно, два, много; деление ядра – закрытый внутриядерный ортомитоз; жгутиковый аппарат состоит из 2 или 4 жгутиков, мастигонемы отсутствуют; клеточные покровы – плазмалемма; митохондрии присутствуют, у некоторых видов вторично утрачены, кристы преимущественно дисковидные; пластиды отсутствуют; запасной полисахарид – β -1,3-[1,6]-глюкан; рибосомы эукариотического типа; аппарат Гольджи представлен группами уплощенных пузырьков; пероксисомы присутствуют; экструсомы отсутствуют.

2.2. Надцарство Ламеллитубулокристатные = *Lamelliristata et Tubulicristata* Taylor, 1978; *Lamellitubulicristata superregnum novum*.

Эта группа включает организмы, митохондрии которых имеют трубчатые или пластинчатые кристы. Несмотря на четкие различия между этими двумя морфологическими типами, носители обоих типов крист имеют единое эволюционное происхождение (Lipscomb et al., 1998). Поэтому для обеих групп мы предлагаем объединяющее название *Lamellitubulicristata* (от лат. *lamella* – пластинка и *tubula* – трубочка).

2.2.1. Группа царств Миксобионты.

Включает единственное сборное царство Миксобионты; характеристика совпадает с характеристикой этого царства

2.2.1.1. Царство Миксобионты = *Muxobiontes* (partim) Kusakin, Drozdov, 1997; *Sarcomastigota* (excl. *Reticulofilosa*, *Monadofilosa*, *Choanoflagellata*) Cavalier-Smith, 1998.

Представители этой группы стали известны науке еще в XVIII в. (Rosenhoff, 1755; цит. по: Куцакин, Дроздов, 1997), однако длительное время рассматривались отдельно друг от друга: слизевики среди грибов, а фораминиферы, амeboы и др. – среди простейших животных. Хотя родство слизевиков и амebo показало еще де Бари (de Bary, 1878; цит. по: Куцакин, Дроздов, 1997), проблема объема рассматриваемой группы не решена однозначно до сих пор. Видимо, миксобионты являются сборной группой, объединяющей низших представителей *Lamellitubulicristata*, не вошедших в “вечную группу” (см. ниже) высших эукариотов.

Систематика. В понимании Кавалье-Смит (Cavalier-Smith, 1998) к рассматриваемой группе относятся: диктиостелиевые слизевики, физаровые слизевики (протостелиевые и миксогастровые), плазмодиофоровые слизевики, энтамебы (паразитические вторично-безмитохондриальные амeboы, в том числе *Entamoeba*, вызывающая дизентерию человека), фораминиферы, лобозные амeboы (включая *Amoeba*), эбрииды (ранее рассматривались как бесцветные силикофлагелляты в классе золотистых водорослей), а также якобиды (жгутиконосцы, имеющие единственную митохондрию, ассоциированную с ядром). Включение в состав миксобионтов филозных амebo и родственных им жгутиконосцев (Cavalier-Smith, 1998), а также миксоспоридий, гаплоспоридий и парамиксий (Куцакин, Дроздов, 1997) является дискуссионным.

Морфология: таллом одноклеточный, плазмодиальный и псевдоплазмодиальный; морфологическая структура – амeboидная, реже монадная.

Экология: гетеротрофы; аэробы; свободноживущие водные и наземные формы, иногда паразиты.

Цитология: ядро эукариотическое, от одного до нескольких тысяч; деление ядра – закрытый или открытый внутриядерный ортомитоз; жгутиковый аппарат состоит из двух гетероконтных изоморфных жгутиков, один из которых может быть редуцирован, мастигонемы отсутствуют; клеточные покровы – плазмалемма, у некоторых видов – клеточная оболочка, содержащая хитин; митохондрии присутствуют, у некоторых видов – вторично утрачены, кристы трубчатые, реже – пластинчатые, дисковидные, везикулярные; пластиды отсутствуют; запасной полисахарид – α -1,4-[1,6]-глюкан; рибосомы эукариотического типа; аппарат Гольджи состоит из типичных диктиосом; пероксисомы присутствуют; экструсомы отсутствуют.

2.2.2. Группа царств “Венечная группа эукариотов” = *Crown eukaryotes* (Knoll, 1992) *sensu* Patterson 1994.

Наиболее обширная по видовому составу группа эукариотов. Включает 4 “высших” царства, представители которых приобрели органотканевое строение и освоили наземно-воздушное пространство (животные, растения, грибы и хромисты), а также несколько родственных им групп.

2.2.2.1. Царство Актинобионты = *Actinozoa* Cavalier-Smith, 1998; *Actinobiontes regnum novum*⁶.

Объем и систематическое положение группы остается дискуссионным, хотя ее единство было показано еще в XIX в. (Haeckel, 1866). Сходство представителей группы весьма значительно, однако до сих пор неясно, носит ли оно конвергентный характер. Из современных специалистов сторонником единства актинозоев является Кавалье-Смит (Cavalier-Smith, 1993, 1998).

Систематика. В группу актинобионтов входят: актинофриидовые и клатрулиниидовые солнечники, а также акантарии и феодарии, ранее объединяемые в группу радиолярий. Филогенетическую близость перечисленных групп подтвердил на основании молекулярно-генетических данных Петтерсон (Patterson, 1994). Что касается спумеларий и населарий (также ранее относимых к радиоляриям), а также центрогелидовых солнечников, то их систематическое положение остается спорным.

Морфология: таллом одноклеточный; морфологическая структура амебоидная.

Экология: гетеротрофы; аэробы; свободноживущие водные формы.

Цитология: ядро эукариотическое, от одного до нескольких; деление ядра – ортомитоз; жгутиковый аппарат состоит из двух изоконтных изоморфных жгутиков у большинства представителей присутствуют аксоподии; клеточные покровы – плазмалемма, панцирь (скелет), состоящий из оксида кремния или сульфата стронция, центральная капсула радиолярий содержит хитин; митохондрии присутствуют, у некоторых видов – вторично утрачены, кристы трубчатые, реже – пластинчатые, дисковидные, везикулярные; пластиды отсутствуют, часто присутствуют эндосимбионты хромофитного происхождения; запасной полисахарид – α -1,4-[1,6]-глюкан; рибосомы эукариотического типа; аппарат Гольджи представляет собой систему уплощенных цистерн, окружающих

ядро; пероксисомы присутствуют; экструсомы присутствуют, неясной типологии.

2.2.2.2. Царство Альвеолобионты (альвеолаты) = *Alveolata* Cavalier-Smith, 1991; *Alveolobiontes* Kusakin, Drozdov, 1997.

Некоторые представители *Alveolata* были открыты еще ван Левенгуком в 1676 г. (van Levenhuk, 1676; цит. по: Хаусманн, 1988), однако единство группы было показано в молекулярных исследованиях Гейдера с соавторами лишь в 1991 г. (Gajadhar et al., 1991). Специализация отдельных линий в пределах группы очень глубока, однако всех альвеолат объединяет наличие специфических структур – расположенных под клеточными покровами цистерн – кортикальных альвеол.

Систематика. В состав *Alveolata* входят следующие группы: динофитовые водоросли, инфузории, споровики (включая грегарин, кокцидий и гемоспоридий; к последним относится малярийный плазмодий), а также некоторые гетеротрофные жгутиконосцы – перкинзоморфы, кольподеллиоды и гемимастигофоры. Возможно, к альвеолатам следует также отнести гапоспоридий (ранее относились к микроспоридиям) и парамиксий (ранее относились к книдоспоридиям) (Cavalier-Smith, 1998).

Морфология: таллом одноклеточный, колониальный, многоклеточный; морфологическая структура монадная, амебоидная, реже плазмодияльная, коккоидная, пальмеллоидная, нитчатая.

Экология: автотрофы, миксотрофы, гетеротрофы; аэробы; свободноживущие водные, плавающие или прикрепленные формы, а также паразиты, в том числе внутриклеточные.

Цитология: ядро мезокариотическое⁷ или эукариотическое, одно, два или много, у двуклеточных форм наблюдается ядерный дуализм; деление ядра – закрытый внеядерный плевромитоз (споровики), полузакрытый (споровики) или закрытый (динофиты) внутриядерный плевромитоз, открытый (грегарины) или закрытый (инфузории) ортомитоз; жгутиковый аппарат состоит из двух гетероконтных гетероморфных жгутиков или нескольких тысяч ресничек, мастигонемы фиброзные, на главном жгутике двухжгутиковых форм, в других случаях – отсутствуют, в побочном жгутике присутствует тонкий параксиальный тяж; клеточные покровы – пелликула с кортикальными альвеолами, у некоторых видов в альвеолах образуются целлюлозные, кремнеземовые или известковые пластины, составляющие панцирь (теку); митохондрии присутствуют, но иногда вторично отсутствуют, и тогда их функцию выполняют

⁶ Предлагаемое нами название “*Actinobiontes*” произведено из названия “*Actinozoa*” путем замены окончания “-zoa” на “-obiontes” в соответствии с системой стандартных окончаний Я.И. Старобогатова (1986).

⁷ Термин “мезокариотическое ядро” мы используем в понимании Н.Н. Воронцова (1987).

гидрогеносомы; кристы трубчатые, реже везикулярные или пластинчатые; пластиды присутствуют у многих видов, возможно, представляют собой клетки симбиотических хромобионтов, покрыты трехслойной мембраной, содержат хлорофиллы a и c_1 , каротины β и γ , тилакоиды в стопках по три; запасной полисахарид – α -1,4-[1,6]-глюкан; рибосомы эукариотического типа; аппарат Гольджи состоит из типичных диктиосом; пероксисомы присутствуют; экструсомы в виде трихоцист или нематоцист.

2.2.2.3. Царство Хромобионты (хромисты, гетероконты) = Chromobionta (partim) Jeffrey, 1971; Ochrobionta (partim) Edwards, 1976; Chromophyta (partim) Cavalier-Smith, 1981; Stramenopiles Patterson, 1989; Chromista Cavalier-Smith, 1986; Heteroconta Cavalier-Smith, 1995, и др.

Группа образована на основании результатов биохимических (Jeffrey, 1971), цитологических и молекулярно-генетических (Liere et al., 1993) исследований. Представляет собой очень крупный таксон, включающий организмы, ранее составлявшие существенную часть классических царств растений и грибов, а также несколько групп “животных” жгутиконосцев. Характеризуется в первую очередь наличием гетероконтного жгутикового аппарата с трубчатыми мастигонемами, присутствием хлорофилла c_2 , а также накоплением β -1,3-[1,6]-глюканов.

Гетероконты – первое из “нетрадиционных” царств, созданных таксономистами. Уже в начале XX в. Шода показал эволюционное родство нескольких групп водорослей, названных впоследствии хромофитами (Chodat, 1909). В том же году Мережковский предположил родство с этими водорослями грибов класса Oomycetes. В 50–90-е годы образовавшаяся группа была дополнена рядом гетеротрофных организмов (Hall, 1953; Bourrelly, 1968; Walker, 1985). В ранг царства хромобионты впервые возведены Джеффри (Jeffrey, 1971).

Систематика. В состав хромобионтов входят: хромофитные водоросли (бурые, диатомовые, золотистые, синуровые, диктиоховые, пединелловые, желтозеленые, эвстигмовые и др.), разножгутиковые грибы (оомицеты, гифохитриомицеты, лабиринтулы и траустохитриды), а также ряд групп, ранее рассматривавшихся в пределах простейших животных, – бикосоециды, опалины и др. Крпифитовые и гаптофитовые водоросли (см. ниже), а также филозные амобы близки к хромобионтам, но, видимо, заслуживают самостоятельного статуса в ранге царства.

Морфология: таллом одноклеточный, колоннальный, многоклеточный, неклеточный; морфологическая структура – монадная, амебидная,

плазмодиальная, коккоидная, нитчатая, пластинчатая, паренхиматозная, а также в виде моноцентрического или типичного мицелия (у фотосинтезирующих форм такая структура называется сифональной).

Экология: автотрофы, миксотрофы, гетеротрофы; аэробы; свободноживущие водные, плавающие или прикрепленные, реже – наземные формы, а также паразиты.

Цитология: ядро эукариотическое, одно, несколько, много; деление ядра – закрытый внутриядерный, полуоткрытый или открытый ортомитоз; жгутиковый аппарат состоит из двух гетероконтных гетероморфных жгутиков, один из которых может быть вторично редуцирован, мастигонемы трубчатые, иногда имеется параксимальный тяж, у некоторых видов развиты аскоподии; клеточные покровы – плазмалемма, чешуйки (органические или кремнеземовые), лорика (домик), целлюлозная клеточная стенка (оболочка); митохондрии присутствуют, кристы трубчатые, реже везикулярные; пластиды присутствуют у многих видов, возможно, представляют собой клетки симбиотических гелиобактерий, покрыты четырехслойной мембраной, содержат хлорофиллы a , c_1 и c_2 , каротины β и ϵ , тилакоиды в стопках по три; запасной полисахарид – β -1,3-[1,6]-глюкан (ламинарин, хризоламинин); рибосомы эукариотического типа; аппарат Гольджи состоит из типичных диктиосом; пероксисомы присутствуют; экструсомы в виде трихоцист, мукоцист, дискоболоцист.

2.2.2.4. Царство Примнезиобионты (гаптофиты) = Haptophyceae Christensen, 1961; Isochrysidophyceae Bourrelly, 1968; Prymnesiophyceae Hibberd, 1976, Haptophyta Peciar et al., 1984; Premnesiobiontes regnum novum⁸.

Представители группы, открытые в начале XX в. (Massart, 1920: цит. по: Starmach, 1980), длительное время относились к золотистым водорослям (Pascher, 1931; Матвиенко, 1965; Starmach, 1980). Обособленность группы на основании цитологических данных впервые показал Гибберд, поместив гаптофитов в группу хромобионтных водорослей в ранге класса (Hibberd, 1976). Примнезиобионты действительно близки к хромобионтам по составу запасных полисахаридов и фотосинтетических пигментов. Это находит отражение в системах некоторых современных авторов (Cavalier-Smith, 1993, 1998). Однако отличия гаптофитов от хромобинтов подтверждаются многочисленными цитологическими (Hibberd, 1976) и молекулярно-

⁸ Предлагаемое нами название “Prymnesiobiontes” произведено от названия “Prymnesiophyceae” путем замены окончания “-ophyceae” на “-obiontes” в соответствии с системой стандартных окончаний Я.И. Старобогатова (1986).

генетическими (Knoll, 1992; Patterson, Sogin, 1993; Lipscomb et al., 1998) данными. Важно отметить, что у гаптофитов отсутствует важнейшая черта хромобионтов (называемых также гетероконтами) – гетероконтный жгутиковый аппарат с трубчатыми мастигонемами, что само по себе может служить достаточным основанием для вынесения примнезиобионтов за пределы хромобионтов.

Систематика. В состав Prymnesiobiontes входят две группы: примнезиальные водоросли и кокколитофорида. Ранее сближаемые с гаптофитами (Starmach, 1985) бесцветные жгутиконосцы, образующие сидячие колонии (спонгомонады, псевдодендромонады и рипидодендроны), видимо, заслуживают самостоятельного статуса (Patterson, 1994).

Морфология: таллом одноклеточный, колонгиальный, многоклеточный; морфологическая структура монадная, редко нитчатая.

Экология: автотрофы; аэробы; свободноживущие водные, плавающие или прикрепленные формы.

Цитология: ядро эукариотическое, одно; деление ядра – открытый ортомитоз; жгутиковый аппарат состоит из двух изоконтных изо-, реже гетероморфных жгутиков и жгутикоподобной гаптономы, аксонема которой состоит из 5–8 отдельных микротрубочек; мастигонемы фиброзные, иногда имеется параксиальный тяж, у некоторых видов развиты аксоподии; клеточные покровы – плазмалемма, чешуйки (органические или известковые), лорика (домик), целлюлозная клеточная стенка (оболочка); митохондрии присутствуют, кристы трубчатые; пластиды присутствуют у большинства видов, возможно представляют собой клетки симбиотических гелиобактерий, покрыты четырехслойной мембраной, содержат хлорофиллы *a*, *c*₁ и *c*₂, каротин β (возможно, также ϵ), тилакоиды в стопках по три; запасной полисахарид – β -1,3-[1,6]-глюкан; рибосомы эукариотического типа; аппарат Гольджи состоит из типичных диктиосом; пероксисомы присутствуют; экструсомы отсутствуют.

2.2.2.5. Царство Криптобионты

(криптофитовые водоросли, криптофиты) = Cryptophyceae Skuja, 1948; Cryptophyta, Zerkov, 1972; Cryptista Cavalier-Smith, 1993; Cryptobionta Kusakin, Drozdov, 1994.

Представители этой группы описаны в первой половине XIX в. (Ehrenberg, 1835; цит. по: Starmach, 1980). Длительное время они рассматривались в качестве класса (Pascher, 1913) или отдела (Christensen, 1962; Зеров, 1972) водорослей, причем преимущественно среди хромофитов-хромобионтов. Наличие трубчатых, двуряднорасположенных мастигоном, акроном, а также присутствие хло-

рофиллы *c*₁ действительно сближают криптобионтов с хромобионтами, что находит отражение в системах ряда авторов (Cavalier-Smith, 1989a, 1998). Однако криптобионты существенно отличаются от хромобионтов по многим цитологическим и биохимическим признакам. Это в первую очередь касается особенностей хлоропластов, которые, вероятно, являются симбиотическими родобионтами (Ludvig, Gibbs, 1987; McFadden et al., 1997). Самостоятельность криптобионтов была подтверждена и молекулярно-генетическими данными (Lipscomb et al., 1998). Впервые они были вынесены за пределы хромобионтов и возведены в ранг самостоятельного царства в работе Лидейла (Leedale, 1984).

Систематика. В современном понимании видовой состав криптобионтов несколько уступает таковому в классическом отделе криптофитовых водорослей, поскольку за пределы группы вынесено несколько родов: *Cyanophora* (см. ниже), *Katablepharis*, *Taumatomonas* и др.

Морфология: таллом одноклеточный; морфологическая структура монадная, редко коккоидная.

Экология: автотрофы, редко гетеротрофы; аэробы; свободноживущие водные организмы.

Цитология: ядро эукариотическое, одно; деление ядра – открытый ортомитоз; жгутиковый аппарат состоит из двух гетероконтных, но почти равных по длине жгутиков, мастигономы трубчатые, иногда имеется параксиальный тяж; клеточные покровы – плазмалемма, перипласт, целлюлозная клеточная стенка (оболочка); митохондрии присутствуют, кристы пластинчатые; пластиды присутствуют у большинства видов, видимо, представляют собой клетки симбиотических родобионтов, покрыты четырехслойной мембраной, содержат хлорофиллы *a* и *c*₁, каротины α и ϵ , а также фикобилины, тилакоиды в стопках по два; запасной полисахарид – α -1,4-[1,6]-глюкан; рибосомы эукариотического типа; аппарат Гольджи состоит из типичных диктиосом, пероксисомы присутствуют; экструсомы в виде эджектосом.

2.2.2.6. Царство Родобионты (красные водоросли) = Rhodophyceae Rabenhorst, 1863; Rhodophyta Wettstein, 1901; Rhodobionta Jeffrey, 1971; Erythrobia Edwards, 1976; Biliphyta Cavalier-Smith, 1981.

Красные водоросли были описаны К. Линнеем в 1753 г. и отнесены им к царству растений. Единство группы впервые показал Гарви в 1836 г. (Harvey, 1836; цит. по: Горбунова, 1991). Глубокие отличия родобионтов от остальных эукариотов (структура и пигментный состав хлоропластов, а также отсутствие центриол и жгутикового аппарата) нашли отражение в определении их систематичес-

кого положения. Так, уже Папенфусс в 1951 г. и Уайттейкер в 1959 г. подчеркивали самостоятельность родобионтов в пределах царства растений (Papenfuss, 1951; Whittaker, 1959). В 1971 г. Джеффри возвел родобионтов в ранг царства (Jeffrey, 1971), что было поддержано многими систематиками (Кусакин, Старобогатов, 1973; Cavalier-Smith, 1981; Möhn, 1984). Эта точка зрения была подтверждена молекулярно-генетическими данными (Walters, Edrman, 1988; Van de Peer et al., 1992; Patterson, Sogin, 1993). Некоторые специалисты на основании ультраструктурных данных (уплощенность митохондриальных крист) сближают родобионтов с зелеными растениями (Cavalier-Smith, 1993, 1998). Классическая теория близкого родства красных водорослей с грибами (см., например, Corliss, 1991) в исследованиях последних лет не нашла своего подтверждения.

Систематика. В царство Rhodobionta входят красные водоросли, а также цианидиофиты – одноклеточные организмы, недавно обособленные от красных водорослей на основании однослойности мембраны хлоропласта и отсутствия хлорофилла *d*, что сближает их с цианобактериями (Möhn, 1984). Что касается глаукофитов (в том числе рода *Synechococcus*, ранее относимого к криптофитовым водорослям), то они хоть и близки к родобионтам, но, видимо, заслуживают самостоятельного статуса (Cavalier-Smith, 1998).

Морфология: таллом многоклеточный, реже – одноклеточный и колониальный; морфологическая структура коккоидная, нитчатая, пластинчатая, паренхиматозная.

Экология: автотрофы; аэробы; свободноживущие водные, в основном прикрепленные к субстрату формы.

Цитология: ядро эукариотическое, обычно одно; деление ядра – закрытый, полуоткрытый или открытый ортомитоз; жгутиковый аппарат, а также центриоли отсутствуют; клеточные покровы – целлюлозная клеточная стенка (оболочка); митохондрии присутствуют, кристы пластинчатые, реже – трубчатые, везикулярные, дисковидные; пластиды присутствуют, возможно, представляют собой клетки симбиотических цианобактерий, покрыты двухслойной (у цианидиофитов – однослойной) мембраной, содержат хлорофиллы *a* и *d*, каротины α и β (у цианидиофитов отсутствуют хлорофилл *d* и β -каротин) и фикобилины, тилакоиды одиночные, не образуют стопок; запасной полисахарид – α -1,4-[1,6]-глюкан (флоридан); рибосомы эукариотического типа; аппарат Гольджи состоит из типичных диктиосом; пероксисомы присутствуют; экструсомы отсутствуют;

2.2.2.7. Царство Хлоробионты (зеленые растения) = Chlorophytaria Dillin, 1963; Chlorobionta Jeffrey, 1971; Plantae sensu Leedale, 1984; Viridiplantae Cavalier-Smith, 1981.

Эволюционная близость зеленых водорослей и высших растений, отмеченная еще Рабенхорстом (Rabenhorst, 1863; цит. по: Горбунова, 1991), была подтверждена цитологическими и биохимическими данными в 50–60-е годы XX в. и тогда же использована при построении систем органического мира (Chadefaut, 1960; Fott, 1967). В настоящее время эта точка зрения является общепринятой (Bremer, 1985), как и таксономический ранг данной группы – царство.

Систематика. Современная внутренняя систематика зеленых растений в первую очередь отличается от классической иерархией основных таксонов. Перестройка системы хлоробионтов была проведена с учетом цитологических (Mattox, Stewart, 1984) и молекулярно-генетических (Melkonian, Surek, 1995; Friedl, 1995; цит. по: McCount, 1995) данных. По системе Мак-Каунта (McCount, 1995), зеленые растения разделяются на три группы: 1) *Prasinophyta* Christensen, 1961 (группа одноклеточных монадных форм, отличающихся структурой жгутикового аппарата и наличием покрыва из чешуек), 2) *Chlorophyta* Mattox, Stewart, 1984 (включает Chlorophyceae – эдогониевые, большая часть вольвоксовых и протококковых, Trebouxiophyceae – некоторые виды протококковых, Ulvophyceae – улотриковые и сифоновые) и 3) *Streptophyta* Bremer, 1985 = Charophyta Mattox, Stewart, 1984 (включает высшие растения, конъюгатов, харовых и часть улотриковых водорослей: Coleochaetales и др.).

Представители Charales и Coleochaetales на основании цитологических (Pickett-Heaps, 1975; Mischler, Churchill, 1985; Graham et al., 1991) и молекулярно-генетических (Bhattacharya et al., 1994) данных считаются наиболее близкими к предкам высших растений.

Морфология: тип вегетативного тела – одноклеточный, колониальный, ценобиальный, многоклеточный, неклеточный; морфологическая структура монадная, коккоидная, нитчатая, пластинчатая, паренхиматозная (в том числе листостебельная) и сифональная.

Экология: автотрофы, изредка миксотрофы и гетеротрофы; аэробы; свободноживущие водные и наземные формы, реже паразиты.

Цитология: ядро эукариотическое; одно, несколько, много; деление ядра – открытый, реже полуоткрытый или закрытый ортомитоз; жгутиковый аппарат состоит из двух изоморфных жгутиков, реже жгутиков 3, 4, 8 или много, в последнем случае они располагаются в виде субапикального кольца; типичные мастигонемы отсутствуют, но жгутики могут быть покрыты мелкими волосо-

видными отростками и чешуйками; клеточные покровы – плазмалемма, органические чешуйки, целлюлозная клеточная стенка (оболочка); митохондрии присутствуют, кристы пластинчатые; пластыды присутствуют у подавляющего большинства видов, возможно, представляют собой клетки симбиотических прохлороновых бактерий, покрыты двухслойной мембраной, содержат хлорофиллы *a* и *b*, каротины α , β , γ , ϵ , тилакоиды в стоках по 2–10 и более; запасной полисахарид – α -1,4-[1,6]-глюкан (крахмал); рибосомы эукариотического типа; аппарат Гольджи состоит из типичных диктиосом; пероксисомы присутствуют; экструсомы отсутствуют.

2.2.2.8. Царство Микобионты (настоящие грибы) = Fungi (partim) Fries, 1821; Eumycota (partim) Engler, 1898; Mycobionta Jeffrey, 1971.

Самостоятельность грибов впервые показана в начале XIX в. (Fries, 1821), хотя некоторые авторы вплоть до конца XX в. рассматривали их в пределах царства растений. Между тем, как выяснилось, на цитологическом и молекулярно-генетическом уровне настоящие грибы демонстрируют значительное родство с многоклеточными животными (Lipscomb et al., 1998). Особенно велико сходство между обеими группами по ультраструктуре жгутиковых клеток. В связи с этим в последнее время распространилась точка зрения об объединении грибов и животных в группу Opisthokonta – заднежгутиковые (Cavalier-Smith, 1998). Возможно, грибы и животные заслуживают сведения в одно царство.

Систематика. Понятие “микобионты” в современном понимании значительно уже классического понятия “грибы”. За пределы микобионтов вынесены все слизевики, оомицеты, гифохитриевые (см. выше), что для первых было предложено де Бари (de Bary, 1887), а для остальных – Мережковским (Мережковский, 1909), а также траухитриды, особенности которых впервые показал Олайв (Olive, 1975). В пределах Mycobionta, таким образом, остаются хитридиомицеты, зигомицеты, энтеромицеты, аскомицеты, базидиомицеты и искусственный отдел дейтеромицеты.

Морфология: таллом одноклеточный или неклеточный, редко многоклеточный; морфологическая структура амeboидная, плазмодиальная, а также в виде моноцентрического, полицентрического или типичного мицелия; монадная стадия может присутствовать в жизненном цикле, но является не трофической, а расселительной или репродуктивной.

Экология: гетеротрофы; аэробы; свободноживущие водные и наземные формы, а также симбионты и паразиты.

Цитология: ядро эукариотическое; одно, несколько, много; деление ядра – закрытый, реже полузакрытый внутриядерный плевромитоз; жгутиковый аппарат состоит из одного базального жгутика, мастигонемы отсутствуют; клеточные покровы – плазмалемма или клеточная стенка (оболочка), содержащая хитин, реже – α -1,4-(1,6)-глюканы и β -1,4-маннаны; митохондрии присутствуют, кристы пластинчатые; пластыды отсутствуют; запасной полисахарид – α -1,4-[1,6]-глюкан (гликоген); рибосомы эукариотического типа; аппарат Гольджи состоит из типичных диктиосом; пероксисомы присутствуют; экструсомы отсутствуют.

2.2.2.9. Царство Зообионты (животные) = Zoobionta Jeffrey, 1971; Animalia sensu Cavalier-Smith, 1981.

Значительное сходство воротничковых жгутиконосцев (Choanoflagellata) с клетками некоторых многоклеточных животных (Metazoa) было отмечено Геккелем еще в середине XIX в. Однако вплоть до 70-х годов XX в. хоанофлагелляты рассматривались среди простейших (Protozoa), и их родство с Metazoa не находило в классических системах адекватного отражения. В то же время в царство животных помещались многочисленные неродственные группы гетеротрофных (а иногда и автотрофных, см. Догель, 1975) протистов, что придавало этой группе полифилетичность. Впервые царство Animalia приобрело современный объем (хоанофлагелляты + многоклеточные животные) в работах Кавалье-Смит (Cavalier-Smith, 1981).

Систематика. Большинство современных таксономистов придерживаются сходных взглядов на макросистему царства животных. В соответствии с наиболее распространенными системами (Brusca R.C., Brusca G.H., 1990), подтвержденными результатами изучения структуры рРНК (Lipscomb, 1998), основными группами (подцарствами) животных являются хоанофлагелляты, губки, пластинчатые (Placozoa), гребневники, кишечнополостные и билатеральные (включая первично- и вторичноротых). Что касается мезозоев (Mesozoa), то их систематическое положение остается спорным. Многие специалисты давно сближали их с микоспоридиями (Gottschalk, 1957; цит. по: Lipscomb, 1998). Обе группы в настоящее время рассматриваются либо как родственные животным (Smothers et al., 1994), либо как близкие к миксобионтам (Margulis, 1974; Кусакин, Дроздов, 1994).

Морфология: тип вегетативного тела – одноклеточный, колониальный, многоклеточный; морфологическая структура – для одноклеточных и колониальных представителей характерна монадная структура, а для многоклеточных – специфиче-

ский “анимальный” тип паренхиматозной структуры.

Экология: гетеротрофы; в основном – аэробы; свободноживущие водные и наземные формы, а также симбионты и паразиты.

Цитология: ядро эукариотическое; одно, несколько, много; деление ядра – открытый ортомитоз; жгутиковый аппарат состоит из одного базального жгутика, мастигонемы фиброзные, иногда отсутствуют, в трофических монадных клетках вокруг жгутика имеется воротничок, состоящий из тентакул с микрофилламенами внутри; клеточные покровы – плазмалемма, кроме того, у многоклеточных организмов иногда образуется общий (неклеточный) хитиновый или протеиновый покров; митохондрии присутствуют, кристы пластинчатые; пластиды отсутствуют; запасной полисахарид – α -1,4-[1,6]-глюкан (гликоген); рибосомы эукариотического типа; аппарат Гольджи состоит из типичных диктиосом; пероксисомы присутствуют; экструсомы отсутствуют.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В соответствии с вышеизложенными фактами общая схема филогенеза эукариотов выглядит следующим образом. От гипотетического общего предка (возможно, археобактерии) произошли древнейшие эукариоты, представлявшие собой анаэробные гетеротрофные формы, лишенные митохондрий и хлоропластов и имевшие рибосомы прокариотического типа. Эти организмы получили название безмитохондриальных эукариотов и представлены в настоящее время двумя независимыми линиями: археомонадобиионами и микроспоробиионами. Следующим шагом в эволюции эукариотов было вступление в симбиотические отношения с α -пурпурными бактериями, которые трансформировались в митохондрии и обеспечили эукариотам способность к аэробному дыханию. Параллельно с этим рибосомы приобрели специфическую “эукариотическую” структуру. Так возникла третья эволюционная линия эукариотов – митохондриальные.

Древнейшие митохондриальные эукариоты дали начало двум филогенетическим ветвям, в каждой из которых митохондрии претерпели длительную самостоятельную эволюцию и приобрели специфические черты внутреннего строения – дисковидные либо трубчато-пластинчатые кристы. В связи с этим ветви митохондриальных эукариотов называют соответственно дискокристатными и ламеллитубулокристатными. Первая группа в настоящее время представлена двумя царствами: перколобиионами и эвгленобиионами; последние, вступив в симбиотические отношения с хлоробиионами, приобрели способность к фотосинтезу. Вторую группу митохондриальных эука-

риотов составляют сборное царство миксобиионтов в “вечная группа”, объединяющая как минимум девять крупных эукариотических царств. Часть представителей “вечной группы” остались первично гетеротрофными (актинобиионты, миксобиионты, зообиионты). Остальные независимо друг от друга приобрели способность к фотосинтезу путем вступления в симбиотические отношения с различными группами про- и эукариотов. В частности, хлоропласты хлоробиионтов произошли от прохлороновых бактерий, хлоропласты родобиионтов – от цианобактерий, а хлоропласты хромо- и примнезиобиионтов – от гелиобактерий. В свою очередь представители родобиионтов трансформировались в хлоропласты криптобиионтов, хромобиионты – в хлоропласты альвеолобиионтов, а хлоробиионты – в хлоропласты эвгленобиионтов.

Описанные выше эволюционные взаимоотношения между основными группами эукариотов отражены на рисунке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алеев Ю.Г. Экоморфология. Киев: Наук. думка, 1986. 424 с.
- Воронцов Н.Н. Системы органического мира и положение животных в них // Зоол. журн. 1987. Т. 66. № 11. С. 1668–1684; № 12. С. 1765–1774.
- Горбунова Н.П. Альгология. М.: Высш. шк., 1991. 256 с.
- Гудков А.В., Серавин Л.Н. Новое представление о природе гигантской амебы *Pelomyxa palustris*, положение этого организма в системе низших эукариот // Зоол. журн. 1991. № 70. С. 58–759.
- Догадина Т.В. Из опыта преподавания курса “Систематика низших растений” в Харьковском университете // Биол. вестник. 1997. № 7. С. 15–18.
- Догель В.А. Зоология беспозвоночных. М.: Высш. шк., 1975. 560 с.
- Жуковский П.М. Ботаника. М.: Колос, 1964. 623 с.
- Зеров Д.К. Очерк филогении бессосудистых растений. Киев: Наук. думка, 1972. 316 с.
- Карпов С.А. Система протистов. Омск: ОГУ, 1990. 192 с.
- Куцакин О.Г. Кризис в мегатаксономии и пути его преодоления // Биология моря. 1995. Т. 51. № 1–2. С. 236–263.
- Куцакин О.Г., Дроздов А.Л. Филема органического мира. Ч. 1. Прогленомены к построению филемы. СПб.: Наука, 1994. 282 с.
- Куцакин О.Г., Дроздов А.Л. Филема органического мира. Ч. 2. Prokaryota, Eukaryota: Microsporobiontes, Archeomonadobiontes, Euglenobiontes, Myxobiontes, Rhodobiontes, Alveolates, Heterokontes. СПб.: Наука, 1997. 381 с.
- Куцакин О.Г., Старобогатов Я.И. К вопросу о высших таксономических категориях органического мира // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1973. С. 95–103.

- Маргелис Л.* Роль симбиоза в эволюции клетки. М.: Мир, 1983. 352 с.
- Матвієнко О.М.* Золотисті водорості = Chrysophyta. Київ: Наук. думка, 1965. 367 с. (Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Т. III. Ч. 1.)
- Медников Б.М.* Предисловие редактора перевода // *Маргелис Л.* Роль симбиоза в эволюции клетки. М.: Мир, 1983. С. 5–8.
- Мережковский К.С.* Конспективный курс споровых растений. Казань: Типо-Лит. Имп. Ун-та, 1909. 161 с.
- Мирабдуллаев И.М.* Проблемы классификации живого на уровне царств // Журн. общ. биологии. 1989. Т. 50. № 6. С. 725–736.
- Мирабдуллаев И.М.* О происхождении и положении грибов в системе органического мира // Успехи соврем. биологии. 1994. Т. 114. № 1. № 30–41.
- Райков И.Б.* Пути эволюции митотического аппарата у низших эвкариот // Систематика простейших и их филогенетические связи с низшими эукариотами. Л.: Наука, 1986. С. 26–56.
- Серавин Л.Н.* Существует ли в действительности такой таксон: подцарство Protozoa? // Науч. докл. высш. школы. 1989. № 7(307). С. 4–13.
- Серавин Л.Н.* Предисловие к кн. С.А. Карпова “Система протистов”. Омск: ОГУ, 1990. С. 9–14.
- Старобогатов Я.И.* К вопросу о числе царств эукариотных организмов // Систематика простейших и их филогенетические связи с низшими эукариотами. Л.: Наука, 1986. С. 4–25.
- Уранов И.М.* Методологические основы систематики растений (в их историческом развитии). М.: Изд-во МГПИ, 1979. 139 с.
- Хаусман К.* Протозология. М.: Мир, 1988. 334 с.
- Чайковский Ю.В.* Наука о разнообразии // Химия и жизнь. 1989. № 1. С. 40–48.
- Шафранова Л.М.* Растение как жизненная форма // Журн. общ. биологии. 1990. Т. 51. № 1. С. 72–88.
- Элиас Г.-Г.* Мегамолекулы: Пер. с англ. / Под ред. Френкеля С.Я. Л.: Химия, 1990. 272 с.
- Anfinsen C.B.* The Molecular Basis of Evolution. N.Y.: Acad. Press, 1959. 165 p.
- Barr D.J.S.* Evolution and kingdoms of organisms from the perspective of mycologist // Mycologia. 1992. V. 84. № 1. P. 1–11.
- Bhattacharya D., Surek B., Randumsing M. et al.* Group I introns are inherited through common ancestry in the nuclear-encoded rRNA of Zygnematales (Charophyceae) // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1994. V. 91. P. 9916–9920.
- Bourrelly P.* Les algues d'eau douce. Initiation a la Systematique. T. II: Les Algues jaunes et brunes. Paris: Boubee and Cie, 1968. 438 p.
- Bremer K.* Summary of green plant phylogeny and classification // Cladistics. 1985. № 1. P. 369–385.
- Brusca R.C., Brusca G.J.* Invertebrates. Sinauer Associates. Massachusetts: Sunderland, 1990. 218 p.
- Burgerolle G.* Flagellar and cytoskeleton systems in amitochondrial flagellates: Archamoeba, Metamonada and Parabasalia // The Cytoskeleton of Flagellate and Ciliate Protists. Wien; New York, 1991. P. 70–90.
- Cavalier-Smith T.* Eucaryotic kindoms: seven or nine? // Bio-Systems. 1981. V. 14. № 3. P. 461–484.
- Cavalier-Smith T.* The kingdom Chromista // The Chromophyte Algae: Problems and Perspectives / Eds Green I.C., Lead-benter B.S., Diver W.S. Oxford: Univ. Press, 1989a. P. 379–405.
- Cavalier-Smith T.* Archaeobacteria and Achezoa // Nature. 1989b. V. 339. № 6220. P. 100–101.
- Cavalier-Smith T.* Kingdom Protozoa and its 18 phyla // Microbiol. Rev. 1993. № 57. P. 953–994.
- Cavalier-Smith T.* A revised six-kingdom system of life // Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. 1998. V. 73. № 3. P. 203–266.
- Chadefaut M.* Les vegetaux non vasculaires (Cryptogamie) // Chadefaut M., Embrier L. Traite de Botanique Systematique. Paris: Masson, 1960. V. 1. 1018 p.
- Chatton E.* Pansporella pemplesa, amoebien aspores proteges parasite des Daphnies. Reflexions sur la biologie et la phylogenie des Protozoaires // Ann. Sci. Nat. Zool. Paris. 1925. V. 8. № 1–2. P. 5–86.
- Christensen T.* Plants, Animals, Algae and Fungi, four non-taxonomic group designations // Taxon. 1990. № 39. P. 93–94.
- Copeland H.P.* The kingdoms of organisms // Quart. Rev. Biol. 1938. № 13. P. 383–420.
- Copeland H.P.* Progress report on basic classification // Amer. Naturalist. 1947. № 800. P. 340–361.
- Corliss J.O.* Introduction to the Protozoa // Microscopic Anatomy of Invertebrates. V. 1. Protozoa. Willey-Liss Inc., 1991. P. 1–12.
- Dillon L.S.* A reclassification of major groups of organisms, based upon comparative cytology // Syst. Zool. 1963. № 12. P. 70–82.
- Dodge J.D.* Chromosome structure and problems of mesokaryotic cell // Progr. in Parasitol. 1965. № 1. P. 264–265.
- Fries E.M.* Systema mycologicum, sistens fungorum ordines, genera et species, huc usque cognitae, quas ad normam methodi naturalis determinavit, disposuit atque descripsit. Grphiswaldae: Ed. Mauritiu., 1821. V. 1. 520 p.
- Fott B.* Sinice a rasy. Praha: Academia, 1967. 520 s.
- Fox G.E., Stackebrandt E., Hespel R.B. et al.* The phylogeny of prokaryotes // Science. 1980. V. 209. № 4455. P. 457–463.
- Gajadhar A.A., Marquardt W.C., Hall R. et al.* Ribosomal RNA sequences of *Sarcocystis muris*, *Theileria annulata*, and *Cryptocodium cohnii*, reveal evolutionary relationships among apicomplexans, dinoflagellates, and ciliates // Mol. and Biochem. Parasit. 1991. № 45. P. 147–154.
- Graham L.E., Delwiche C.F., Mishler B.D.* Phylogenetic connections between the 'Green Algae' and the 'Bryophytes' // Adv. Bryol. 1991. № 4. P. 213–244.
- Haeckel E.* Generelle Morphologie der Organismen. B. 2. Berlin: Reimer, 1866. 462 S.
- Hall A.P.* Protozoology. N.Y.: Acad. Press, 1953. 682 p.
- Hibberd D.J.* The ultrastructure of Chrysophyceae and Prymnesiophyceae (Haptophyceae): a survey with some new

- observations on the ultrastructure of Chrysophyceae // Bot. J. Linn. Soc. 1976. № 72. P. 55–80.
- Hogg J. On the distinctions of a plant and an animal, and of a fourth kingdom of nature // Edinb. New Phil. J. 1860. № 12. P. 216–225.
- Ingram V.M. Gene Evolution and the Haemoglobins // Nature. 1961. № 189. P. 704.
- Jeffrey C. Thallophytes and kingdoms: a critique // Kew Bull. 1971. V. 25, № 2. P. 1–72.
- Knoll A.H. The early evolution of eukaryotes: a geological perspective // Science. 1992. № 256. P. 622–627.
- Kubai D.F. The evolution of mitotic spindle // Intern. Rev. Cytol. 1975. № 43. P. 167–227.
- Leedale G.P. How many are the kingdoms of organisms? // Taxon. 1974. № 2–3. P. 261–270.
- Leipe D., Gunderson J.H., Nerad T.A. et al. Small subunit ribosomal RNA of Hexamita inflata and the quest for the first branch in the eukaryotic tree // Mol. Biolchem. Parasitol. 1993. № 59. P. 41–48.
- Linnaeus K. Philosophia botanica. Dtockholmia, 1751. 362 p.
- Lipscomb D.L., Farris J.S., Kallersjo M. et al. Support, ribosomal sequences and the phylogeny of the Eukaryotes // Cladistics. 1998. № 14. P. 303–338.
- Ludwig M., Gibbs S.P. Are the nucleomorphs of cryptomonads and Chlorarachnion the vestigial nuclei of eukaryotic endosymbionts? // Ann. N.Y. Akad. Sci. 1987. № 503. P. 198–211.
- Margulis L. Whittaker's five kingdoms of organisms: minor revisions, suggested by consideration of the origin of mitosis // Evolution. 1971. № 25. P. 242–245.
- Margulis L. The clasification and evolution of Prokaryotes and Eukaryotes // Handbook of Genetics / Ed. King R.G. N.Y.: Plenum Press, 1974. P. 1–41.
- Margulis L., Corliss J.O., Melkonian M. et al. Handbook of Protoctista: the Structure, Cultivation, Habitats, and Life Histories of the Eukaryotic Microorganismes and their Descendants Exclusive of Animals, Plants and Fungi. Boston: Jones and Bartleff Publishers, 1990. 565 p.
- Margulis L., Guerrero R. Kingdoms in turmoil // New Scientist. 1991. № 23. P. 46–50.
- Mattox K.R., Stewart K.D. Classification of the green algae: A concept based on comparative cytology // Systematics of the Green Algae / Eds Irvine D.E.G., John D.M. London: Acad. Press, 1984. P. 29–72.
- McCount R.M. Green algal phylogeny // Trends in Ecology and Evolution. 1995. № 10. P. 159–163.
- McFadden G.I., Gilson P.R., Hill D.R.A. Goniomonas: RNA sequences analysis indicate that this phagotrophic flagellate is the close relative of the host component of cryptomonads // Eur. J. Phycol. 1997. № 29. P. 29–32.
- Mishler B.D., Churchill S.P. Transition to a land flora: phylogenetic relationships of the green algae and bryophytes // Cladistics. 1985. № 1. P. 305–28.
- Möhn E. System und Phylogenie der Lebewesen. B. 1. Stuttgart: Schweizerbart'sche, 1984. 884 S.
- Olive L.S. The Mycetozoans. N.Y., 1975. 360 p.
- Papenfuss G.F. Problems in the classification of marine algae // Svensk. Bot. Tidskr. 1951. № 45. P. 4–11.
- Parker S.P. (ed.) Synopsis and Classification of Organisms. N.Y.: McGraw-Hill, 1982. V. 1. 112 p.
- Pascher A. Flagellatae 2. Jena: Fischer, 1913. 192 S. // Die Susswasserflora von Deuchlands, Osterreichs und Shweiz. 1913.
- Pascher A. Systematische Übersicht über mit Flagellaten in Zusammenhang stehenden Algenreichen in Verauch eier Enreihung in die Stamme der Pflanzenreiches // Beih. Botan. Centralbi. 1931. V. 48. № 2. P. 317–332.
- Patterson D.J. Protozoa: Evolution and Systematics // Progress in Protozoology: Proceedings of the IX International Congress of Protozoology / Eds Hausmann K., Hulsmann N. Berlin, 1993. Stuttgart; Jena; New York: Fischer, 1994. P. 1–14.
- Patterson D.J., Sogin M.L. Eukaryote origins and protistan diversity // The Origin and Evolution of Prokaryotic and Eukaryotic Cells / Eds Hartman H., Matsuno N.Y.: World Scientific Pub. Co., 1993. P. 13–46.
- Pickett-Heaps J.D. Green Algae: Structure, Reproduction and Evolution in Selected Genera. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates Inc., 1975. 606 p.
- Schlegel M. Protist evolution and phylogeny is descerned from small subunit ribosomal RNA sequence comparisons // Eur. J. Protistol. 1991. № 27. P. 207–219.
- Smothers J.F., von Dohlen L.H., Smith, Jr., et al. Molecular evidence that the myxozoan protists are metazoans // Science. 1994. № 5. P. 1719–1721.
- Sprague V. Need for drastic revision of the classification of subphylum Amoebozoa Progress in Protozoology. Leiningrad, 1969. P. 372.
- Starmach K. Chrysophyceae. Waszawa; Krakow: Panstwowe Wydawnictwo naukowe, 1980. 774 s. (In: Flora slodkowodna Polski).
- Taylor F.J.R. Problems in the development of on explicit hypothetical phylogeny of the lower eukaryotes // BioSystems. 1978. V. 10, № 11. P. 67–89.
- Van de Peer Y., Naefs J.-M., DeRiyk P. et al. Ribosomal RNA as tool for studying evolution // Belg. J. Bot. 1992. V. 125. № 2. P. 174–190.
- Walker W.F. 5S and 5.8S ribosomal RNA sequences and protist phylogenies // BioSystems. 1985. № 18. P. 269–278.
- Walters J., Erdmann, V. Cladistic analysis of ribosomal RNAs the phylogeny of eukaryotes whith the respect to the endosymbiotic theory // BioSystems. 1988. № 21. P. 209–214.
- Whittaker R.H. On the broad classification of organisms // Quart. Rev. Biol. 1959. № 34. P. 210–226.
- Whittaker R.H. New concept of kingdoms of organisms // Science. 1969. № 163. P. 150–160.
- Woese C.R., Fox G.E. Phylogenetic structure of prokaryotic domain: the primary kingdoms // Proc. Acad. Sci. USA. 1977. V. 74. P. 5088–5090.
- Yang D., Oyaizu Y., Oyaizu H. et al. Mitochondrial origins // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1985. V. 82. P. 443–444.

Revolution in Megataxonomy: Prerequisites and Results

D. V. Leontjev, A. Yu. Akulov

Kharkov National University, Svobody pl., Kharkov 61077, Ukraine

e-mail: Alexander.Yu.Akulov@univer.kharkov.ua

Main stages of development of megataxonomy (the science of organic world dividing into large taxa) are considered. Prerequisites and first results of “revolution in megataxonomy” (cardinal reorganization during last years) are analyzed. Matter of “revolution” is considered: changing of main megataxonomic criteria from morpho-physiological to cytological and genetical ones. Advantages of classifications of organic world based on cytological and genetical criteria, and main arguments of their opponents are discussed. Some taxonomic changes based on published data are suggested: the kingdom Lamellitubulicristata (lamellicristate and tubulicristate eukaryots) is created, Cryptophyta, Prymnesiophyta, Percolozoa and Actinozoa are risen up to the kingdom rank. Original megasystem of dominion Eukaryota is build up, including 2 subdominions (Hypochondria and Epichondria), 3 superkingdoms (Hypocrystata, Discocrystata and Lamellitubulicristata) and 14 kingdoms (Archaeomonadobiontes, Microsporobiontes, Euglenobiontes, Percolobiontes, Myxobiontes, Actinobiontes, Alveolobiontes, Chromobiontes, Prymnesiobiontes, Cryptobiontes, Rhodobiontes, Chlorobiontes, Mycobiontes and Zoobiontes). Characters of these taxa and an outline of their evolutionary connections based on published data are provided.