

Леонтьев Д.В.

Общая биология:
СИСТЕМА
ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Конспект лекций

Министерство аграрной политики и продовольствия Украины
Харьковская государственная зооветеринарная академия

Леонтьев Д.В.

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ: система органического мира

КОНСПЕКТ ЛЕКЦИЙ

Издание второе

Харьков
2014

УДК 57.065
Л47

УТВЕРЖДЕНО
*на заседании Ученого совета факультета биотехнологии и природопользования
Харьковской государственной зооветеринарной академии
(протокол №8 от 30.05.2013 г.)*

Рецензенты:

Жегунов Г.Ф. – доктор биол. наук, профессор, заведующий кафедрой химии и биохимии Харьковской государственной зооветеринарной академии.

Акулов А.Ю. – доцент кафедры микологии и фитоиммунологии Харьковского национального университета им. В.Н.Каразина, канд. биол. наук, заслуженный работник образования Украины.

Леонтьев Д.В. *Общая биология: система органического мира.* Конспект лекций. – 2-е изд. – Харьков: ХГЗВА, 2014. – 84 с.: ил.

В пособии рассматриваются основные этапы становления системы органического мира, развитие теоретических принципов и практических методов классифицирования живых организмов, современная структура системы до уровня отделов / типов, основные правила наименования организмов и их групп, основы биологической латыни.

© Леонтьев Д.В. 2014

© ХДЗВА

ВВЕДЕНИЕ

Одним из специфических свойств жизни является разнообразие, проявляющееся на всех ее уровнях, от молекул до экосистем. На организменном уровне элементарной единицей разнообразия служит биологический вид.

К концу 2011 г. биологами было описано **1 244 360** биологических видов, но это – лишь одна шестая часть их реального множества. Согласно данным математического моделирования, приблизительное число видов, обитающих на Земле в настоящее время, составляет **8 750 000** (Mora et al., 2011).

Отдельные группы живых организмов значительно отличаются как по своему действительному видовому разнообразию, так и по степени его изученности (табл. 1.1). Так, наиболее многочисленной группой являются животные, самой малочисленной и, как не парадоксально, наиболее изученной группой – прокариоты. Наименее же изученными организмами являются грибы: учеными описано лишь 7% их разнообразия (табл. 1.1).

Табл. 1.1. Видовое разнообразие в различных группах организмов

Группа организмов	Число описанных видов	Предполагаемое число видов	Степень изученности
Многочлеточные животные	953 434	7 770 000	12%
Зеленые растения	215 644	298 000	72%
Настоящие грибы	43 271	611 000	7%
Низшие эукариоты	21 151	63 900	32%
Прокариоты	10 860	10 100 ¹	99%

Разнообразие форм, с которыми сталкивается биолог, не ограничивается даже этими огромными величинами. Каждый вид может быть представлен несколькими подвидами, разновидностями, формами и расами. Не следует также забывать и о вымерших видах, число которых в десятки раз превосходит ныне существующее.

Биологическое разнообразие кажется хаотичным, однако в действительности оно детерминировано *родственными связями* между организмами и *ограниченностью направлений адаптации*. Реконструкция эволюционных событий, а также изучение путей приспособления к среде обитания позволяют не только описать, но и *объяснить* разнообразие живой природы, подчинить его объективным закономерностям. Наука, решающая эти задачи, называется биологической систематикой.

СИСТЕМАТИКА (от греч. *systema* – упорядочение) – наука о разнообразии живых организмов, закономерностях его возникновения и методах его описания.

Перед систематикой стоят три крупнейшие задачи: 1) распределение живых существ по группам, 2) наименование и описание этих групп, и 3) построение из этих групп обобщающей классификации живых организмов. В соответствии с этими задачами, систематика делится на три раздела:

¹ Экстраполяция для прокариотов показывает меньшее число видов, чем в настоящее время описано. Очевидно, что часть таксонов, описанных как отдельные виды, не заслуживают видового статуса.

Таксономия (от греч. *taxis* – расположение и *nomos* – закон) – наука об объединении живых существ в группы на основании анализа присущих им признаков; комплекс методов классификации.

Номенклатура (от лат. *nomen* – имя и *clarere* – называть) – система правил описания живых существ и присвоения им названий.

Система органического мира – единая иерархическая классификация, объединяющая все живые существа на основе специфического комплекса критериев.

Таксономия и номенклатура – служебные дисциплины. Их целью является упорядочение правил и принципов построения системы органического мира, которое, в свою очередь, является основной целью систематики как таковой.

Система органического мира – это не просто классификация. Ее структура не случайна, она не может зависеть от мировоззрения отдельных ученых и опираться на прагматическое удобство исследователя, легкость запоминания или узнавания организмов. Система должна оперировать научными фактами и сама иметь статус факта или закона. А поскольку фактом может считаться лишь та информация, которую каждый ученый может получить самостоятельно, независимо от остальных, научной будет лишь та система, которую несколько специалистов смогут построить независимо друг от друга.

Увы, систематика лишь в начале XXI века приблизилась к выполнению этого требования. Весь предшествующий период характеризовался противоборством **эпиморфологических систем** или **эпиморфем** (Змитрович, 2010), опирающихся на разнообразие форм внешнего и внутреннего строения, функциональные особенности и химический состав организмов. Признаки, описывающие это разнообразие, поистине неисчислимы. Поэтому каждый ученый вынужден, руководствуясь своим субъективным мнением, выбирать среди них «наиболее значимые» – и далее использовать эти отобранные признаки для построения классификации.

В связи с вышеизложенным, авторы эпиморфем в принципе не могли прийти к консенсусу. Например, разделение на царства они производили на основе таких критериев, как подвижность, способ питания, особенности размножения, тип ростовых процессов, одно- или многоклеточное строение, про- или эукариотический тип клетки и т. п. Однако эти признаки часто вступают в противоречие друг с другом. Например, если использовать для разделения царств критерий подвижности, то грибы следует считать растениями, а если критерий фотосинтеза – животными.

Кроме того, произвольной является *иерархия критериев*, т.е. выбор того, какой ранг определяется каким признаком. Например, в «школьной» классификации надцарства разделяются по уровню организации клетки (про- или эукариотический), царства – по типу питания (авто- или гетеротрофы), а подцарства – по уровню организации тела (одно- или многоклеточный). Но в некоторых авторских классификациях иерархия признаков была другой: уровень организации тела использовался при разграничении царств, а способ питания – при описании

типов и классов. В результате, количество классификаций фактически равнялось числу их авторов, и ни о какой однозначности научного факта, ни о какой воспроизводимости результата исследований не было и речи.

Принципиальной альтернативой эпиморфеме является **филогенетическая система (филема)** – классификация, основанная на реконструкции *филогенеза*, т.е. хода эволюционных событий. Филема описывает генеалогию организмов, систему родственных связей между ними; проще говоря, она рассказывает нам, «кто от кого произошел». В отличие от экоморфемы, оперирующей массой неоднозначных и противоречивых признаков, филема основывается на едином и однозначном критерии, и не допускает существенных противоречий.

Сама идея филогенетической системы имеет 150-летнюю историю. Однако ее реализация на практике была невозможна до тех пор, пока не были разработаны методы надежного установления родственных связей путем сравнения структуры биополимеров, в первую очередь – ДНК. До этого момента предположения о происхождении и родстве делались на основании ископаемых остатков (которые для многих групп просто не существуют), а также данных о сходстве внешнего и внутреннего строения. **Но сходство отнюдь не означает родства!** Достаточно вспомнить китов и дельфинов, которые похожи на рыб, но совсем не родственны им.

В связи с отсутствием однозначных данных о родстве, систематика XIX–XX века лишь объявляла себя филогенетической, однако в действительности таковой не была. Эволюционные деревья, которые можно встретить в ВУЗовских учебниках 15–20-летней давности (а также, увы – в самых свежих школьных учебниках) во многом не соответствуют действительности и в начале XXI в. признаны ошибочными. Их место заняли системы, построенные на основании сравнения геномов, – метода, надежность которого даже юристами (вспомним, что генетические методы используются для определения степени родства между людьми).

Все это, однако, не означает, что морфологические, анатомические, физиологические и иные признаки исключены из рассмотрения систематиков. Вовсе нет. Просто раньше биологи пытались установить родство, сравнивая между собой особенности строения организмов, а теперь – анализируют эволюцию строения на основе твердо установленного родства. Каждая группа, от вида до царства, созданная на основе филогенетической реконструкции, снабжается как морфологическим описанием, так и генотипической характеристикой, и в последние годы наличие обеих составляющих становится обязательным.

Реконструкция эволюционных событий позволила доказать, что многие группы организмов независимо друг от друга прошли по одному и тому же эволюционному пути, и сформировали на различной основе одни и те же структуры. Тем самым подтвердилось, что направленность эволюционных событий не столь хаотична, как полагали ранее. Моделирование и прогнозирование эволюционных событий, вскрытие механизмов возникновения форм и структур, является одной из главных задач систематики будущего.

Раздел 1. ИСТОРИЯ СИСТЕМАТИКИ

1.1. Первые попытки классификации организмов

В течение тысячелетий народы мира делили живые существа на две группы, впоследствии названные **царствами**: *растения* и *животные*. Эта классификация, основанная на бытовых наблюдениях, получила научное оформление в трудах **Аристотеля** (IV в. до н. э.) и с тех пор не претерпевала существенных изменений в течение двух тысяч лет.

Согласно Аристотелю, растения и животные представляют собой две основные ступени «лестницы существ», ведущей от примитивных форм к более совершенным. Третью, наивысшую, ступень занимает человек. Каждую из ступеней Аристотель охарактеризовал определенным набором признаков, причем по мере восхождения по «лестнице существ», число этих признаков возрастало (рис. 1.1).



Рис. 1.1. Система Аристотеля, IV в. до н.э.

Система, предложенная Аристотелем, отличалась цельностью и простотой. В то же время, уже ее автор столкнулся с проблемой, которая со временем разрушила «логическую» систематику. Эта проблема называется **парадоксом переходных форм** и состоит в том, что в любой классификации почти всегда находятся организмы, занимающие промежуточное положение между выделенными группами. Так, в систему Аристотеля не укладывалось существование кораллов, актиний и губок: эти существа неподвижны (согласно античным представлениям), но питаются наподобие животных. Не найдя иного выхода, ученый создал для них промежуточную группу «*зоофиты*» – растения-животные.

Поздняя античность и не добавили к аристотелевской системе ничего существенного: сказалась их опора на книжные авторитеты и пристрастие к легендам о фантастических существах, вытеснявшее вдумчивое исследование реально-

сти. Впрочем, следует помнить, что вопреки устоявшемуся мнению, средневековые ученые не были равнодушны к природе: они видели в ней олицетворение мудрости Творца и искренне стремились постичь эту мудрость. В этот период были сделаны выдающиеся открытия в области математики, логики, астрономии, химии. Однако в области биологии достижений и вправду почти не было.

Эпоха Возрождения (кон. XV – п.п. XVII вв.) – время зарождения науки в современном смысле этого слова. Разнообразие живой природы привлекло в этот период внимание целой плеяды исследователей, которые внесли значительный вклад в развитие систематики. В 1551 г. **Конрад Гесснер** опубликовал первую иерархическую, т.е. многоступенчатую классификацию животных. Вскоре за ним, в 1583 г. **Андреа Чезальпино** создал иерархическую классификацию растений. В 1683 г. **Антони ван Левенгук** открыл мир микроскопических существ и описал бактерий, простейших и дрожжевые грибы. Впрочем, и он сам, и его последователи вплоть до XIX в. считали все эти существа «очень маленькими животными».

В этот же период появились первые предложения по упорядочению наименования организмов. В 1620 г. **Каспар Баугин** разработал *полиномиальную номенклатуру* организмов, согласно которой название должно представлять собой точное описание организма (такие «названия» могли занимать страницу). Понимая недостаток этой системы, Баугин предложил ее сокращенный вариант, впоследствии названный *бинарной номенклатурой*. В соответствии с ней, название вида состоит из двух слов, первое из которых относит вид к роду (т.е. группе сходных видов), а второе – указывает на отличие данного вида от остальных представителей рода.

Само понятие «вид» из философско-логической категории постепенно переместилось в область науки. В 1686 г. **Джон Рей** создал биологическую концепцию вида, согласно которой к одному виду относятся все особи, сходные по большинству признаков, способные скрещиваться и давать плодовитое потомство.

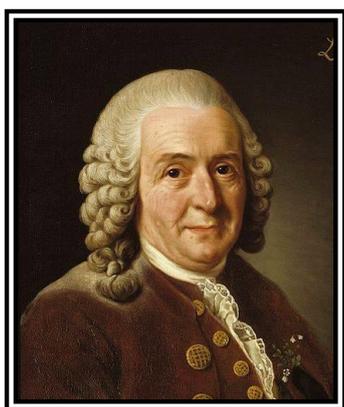
1.2. Морфологические системы (XVIII – нач. XIX вв.)

Наступление новой эпохи в систематике традиционно связывают с именем **Карла Линнея**. Этот ученый не совершил революционных открытий, однако внес неоценимый вклад в упорядочение знаний о разнообразии природы. Линней описал около 3500 видов живых существ, дал уточненное понятие биологического вида, внедрил в обязательное употребление бинарную номенклатуру и установил строгое соподчинение между уровнями классификации. Основываясь на линнеевской традиции, систематики до сих пор объединяют виды в рода, рода в семейства, семейства в отряды, а отряды – в классы (подробнее см. в приложении). Наконец, именно Линней впервые решился присоединить человека к системе животных.

Анализируя возможные пути описания разнообразия живых существ, К.Линней пришел к выводу, что все классификации могут быть разделены на *искусствен-*

ные и естественные. К первой группе он отнес системы, построенные на основании единственного, произвольно выбранного признака, ко второй – основанные на комплексе сущностных, значимых признаков. Однако какие именно признаки следует считать наиболее значимыми? Общего ответа на этот вопрос ни Линней, ни его ближайшие последователи не дали, в результате чего каждая новая система претендовала на звание естественной, а спустя незначительное время признавалась искусственной. В конце XX в. линнеевский подход к определению «естественности» систем утратил свое значение. Наиболее современные классификации строятся на *единственном* признаке – степени родства, и по определению Линнея являются искусственными.

В системе Линнея, опубликованной в 1735-1758 гг. растения и животные обрели официальный статус царств. Была перестроена и «лестница существ». В ее основании расположились *элементы* (огонь, вода, земля и воздух) – абстрактные категории, заимствованные из физики Аристотеля. Над элементами стояли *натуралии* – любые комбинации элементов, т.е. объекты живой и неживой природы. Среди натуралий, низшую ступень заняло царство Минералы, причем Линней уже знал о росте кристаллов и считал его зачатком жизни. За минералами разместились растения, а за ними – животные, включая человека (рис. 1.2).



Карл Линней
1707-1778



Рис. 1.2. Система Линнея, 1758 г.

Линней был хорошо знаком с проблемой «зоофитов», которая так озадачила Аристотеля. Поэтому он не стал рассматривать движение как признак, отделяющий растения от животных; вместо этого он ввел признак «чувствительности» (мы бы сказали – «активной реакции на раздражение»). К сожалению, решить таким образом парадокс переходных форм не удалось. Уже в XVIII в. были известны как минимум три группы организмов, которые не вписывались в стройный порядок системы Линнея (рис. 1.3):

1. **Подвижные растения:** мимоза (*Mimosa pudica*), росянка (*Drosera rotundifolia*), венерина мухоловка (*Dionaea muscipula*). Эти организмы обладают линнеевской «чувствительностью», т.е. движутся в ответ на раздражение; росянка и мухоловка еще и способны питаться как хищники, охотясь на насекомых.
2. **Неподвижные животные:** кораллы (Hexacorallia) и губки (Porifera). Хотя сегодня мы знаем, что коралловые полипы подвижны, для Линнея это было не так очевидно. Что касается губок, то они во взрослом состоянии не способны реагировать на раздражение изменением формы тела, т.е. согласно Линнею должны считаться растениями.
3. **Грибы (Fungi).** Известные Линнею грибы не обладали подвижностью, и, следовательно, должны были быть отнесены к растениям. Однако ученый понимал, что независимость от света, отсутствие ветвления² и семян выделяют грибы из мира растений. Линней долго колебался, и в одной из ранних систем отнес грибы к животным, однако, прочитав книгу П.А. Микели об открытии спор у грибов (1729 г.), отнес эти организмы к растениям.



Подвижные растения:
мимоза



Неподвижные животные:
губки



«Растения» с признаками
животных: грибы

Рис. 1.3. Проблемы систематики в XVIII веке.

Первые попытки решить проблему вышеназванных переходных форм осуществили современники Линнея. В 1763 г. **Отто фон Мюнхгаузен** предложил создать **Промежуточное царство** – *Regnum Intermedium*, которое объединило грибы и «полипы» (кораллы и губки) (рис. 1.4).

В 1816 г. **Христиан Неес фон Эзенбек** установил **Царство грибов** – *Regnum Mycotoideum*, а полипы, в отличие от Мюнхгаузена, поместил в состав животных (рис. 1.5). К сожалению, система Эзенбека, значительно опередившая свое

² Сейчас мы знаем, что тело большинства грибов представлено мицелием, который ветвится. Однако во времена Линнея «грибом» считалось плодовое тело, которое, за редким исключением, не разветвлено.

время, была забыта на многие десятилетия. Даже приоритет этого ученого в установлении царства грибов был установлен относительно недавно.



Отто фон Мюнгхаузен
1716—1774

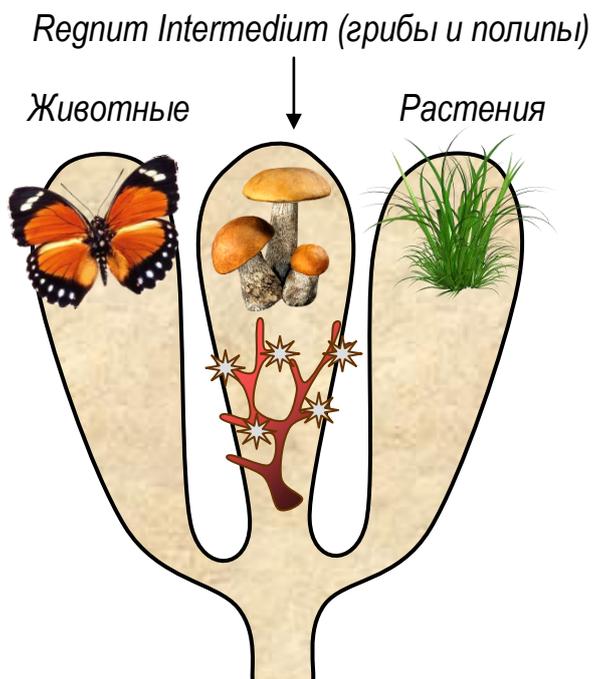
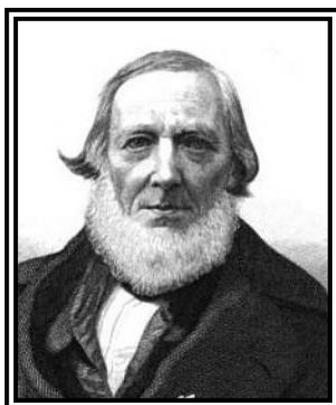


Рис. 1.4. Система Мюнгхаузена, 1763 г.



Христиан Неес фон Эзенбек
1776—1858

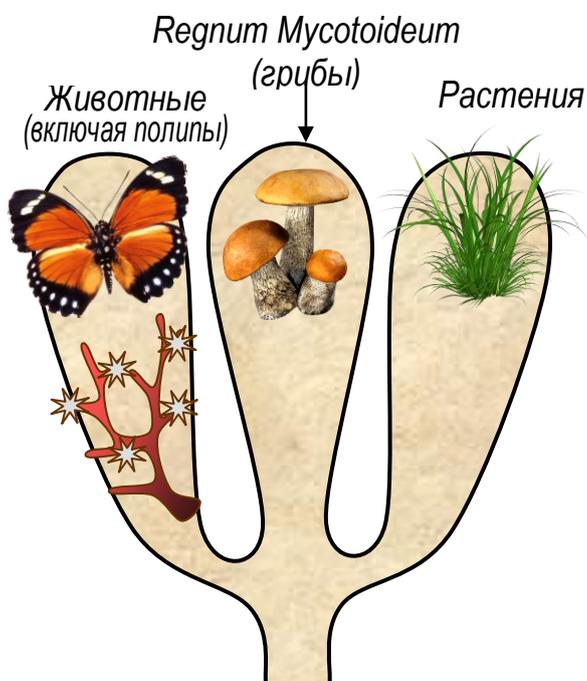


Рис. 1.5. Система Эзенбека, 1816 г.

1.3. Морфо-физиологические системы (XIX вв.)

Все системы, рассмотренные нами выше, была *морфологическими*, т.е. основывались на признаках внешнего строения организмов. Но в п.п. XIX в. биологов привлекла жизнедеятельность организмов, их физиология и биохимия. В 1772 г. Джозеф Пристли описал процессы газообмена у животных и растений, показав глубокие различия между растительным и животным типами обмена веществ.

Новые данные вскоре нашли отражение в систематике. В 1848 г. **Карл Зибольд** заявил, что в основе различий между животными и растениями лежит способ питания: у растений он *автотрофный*, а у животных – *гетеротрофный* (конечно, Зибольд пользовался другими терминами). Поскольку связь между наличием хлорофилла и способностью к фотосинтезу уже была установлена, стало ясно, что наличие хлорофилла (проще говоря, зеленая окраска тела) – это основной признак растения.



Карл Зибольд
1804–1885

Идеи Зибольда, безусловно, сыграли в развитии биологии прогрессивную роль. Однако попытки использовать их для построения системы столкнулись с массой трудностей. В первую очередь, вновь возникла проблема грибов: у них нет хлорофилла – значит они не растения, они неподвижны – значит они не животные; вынести же их в самостоятельное царство по примеру Эзенбека никто более не решался. Во-вторых, среди настоящих растений также обнаружались бесхлорофилльные виды (рис. 1.6), такие как повилика (*Cuscuta europaea*), петров крест (*Lathraea squamaria*), заразиха (*Orobanchae elatior*), раффлезия (*Rafflesia arnoldii*), гнездовка (*Nidularia nidus-avis*).



заразиха



раффлезия



петров крест

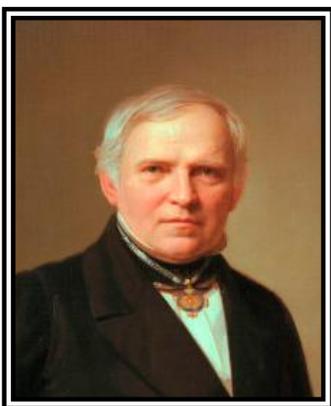
Рис. 1.6. Проблемы систематики в сер. XIX в.: бесхлорофилльные растения

Получалось, что растения – «это автотрофы, а также некоторые гетеротрофы». Для того, чтобы выйти из этого неловкого положения, ботаники XIX в. предложили ряд выделить ряд дополнительных признаков растений:

- ветвление и неограниченный рост;
- осмотрофия, т.е. всасывание веществ всей поверхностью тела;
- размножение спорами и семенами (неактивными зачатками).

Эти критерии позволили «со спокойной совестью» включить в состав растений бесхлорофилльные формы, а также грибы. Но тут систематиков ждала новая проблема – одноклеточные.

Еще в 1718 г. **Луи Жобле** написал первую книгу, посвященную микроорганизмам. Однако его успехи ограничились лишь формальным описанием нескольких крупных инфузорий (он считал их «рыбами-насекомыми»). Линней также отнес всех известных ему микроскопических существ к животным, правда уже не к рыбам, а к червям.



**Христиан Готфрид
Эренберг**
1795-1876

Лишь в середине XIX в. микроорганизмы стали объектом всестороннего исследования. В 1838–1854 гг. вышли в свет труды **Христиана Готфрида Эренберга**, в которых были описаны тысячи видов микроскопических водорослей, простейших и грибов. Ученый описал инфузорию-туфельку, эвглену, радиолярий, фораминифер, диатомей и многие другие организмы; ввел понятие «бактерии». Благодаря Эренбергу, микроорганизмы перестали, наконец, считаться «забавным казусом», получили научные названия и точные описания.

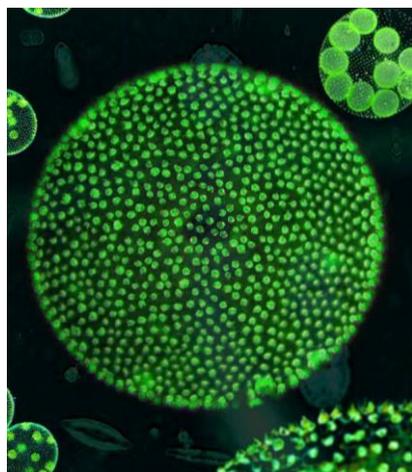
Уже знакомый нам К. Зибольд, весьма заинтересовался открытиями Эренберга. Основываясь на клеточной теории М. Шлейдена и Т. Шванна (1838 г.) доказал, что существа, описанные его коллегой, в большинстве своем представляют собой *одноклеточные* организмы. В их клетках иногда имеются типичные хлоропласты, иногда – нет, причем формы, лишенные хлоропластов, как правило питаются путем заглатывания частиц. Эти наблюдения привели к разделению мира одноклеточных на две большие группы: фотосинтезирующие формы были объединены с *водорослями* (Algae) и причислены к растениям, а нефотосинтезирующие получили название *простейших* (Protozoa) и были включены в состав царства животных.

К сожалению, элегантное научное решение в очередной раз оказалось не соответствующим сложности живой природы. Среди организмов, открытых Эренбергом и его последователями, обнаружилась масса видов, которые было невозможно однозначно отнести к животным или растениям (рис. 1.7–1.8):

1. **Зеленые жгутиконосцы:** хламидомонада (*Chlamydomonas reinhardtii*), вольвокс (*Volvox globator*), пандорина (*Pandorina morum*) и тысячи других видов. Эти организмы питаются автотрофно, однако подвижны и размножаются в активном состоянии, при помощи зооспор, что сближает их с животными.

Эта «неразрешимая» проблема привела к тому, что жгутиконосные водоросли стали рассматриваться одновременно в двух царствах: среди животных (как «растительные жгутиконосцы» – *фитомастигины*) и среди растений (как одноклеточные водоросли). В результате возникла многолетняя путаница, не изжитая до сих пор.

2. **Миксотрофы** – организмы со смешанным или переменным способом питания: эвглена (*Euglena gracilis*), хлорарахниум (*Chlorarachnium chlorum*), хризопиксис (*Chrysopyxis amphora*); всего – несколько сотен видов. Существа, способные одновременно или поочередно использовать авто- и гетеротрофный способ питания, надолго стали олицетворением бессилия систематики. «Эвглена зеленая» (под видом которой обычно изображают эвглену изящную, *Euglena gracilis*) в украинской школьной программе рассматривается среди животных, – и это при том, что концепция Зибольда («автотроф = растение»), в глазах многих педагогов имеет статус непогрешимой догмы.
3. **Организмы, способные давать авто- и гетеротрофных потомков.** Ярчайшие примеры условности границы между авто- и гетеротрофами – одноклеточные водоросли хризамёба (*Chrysmoeba radians*) и хатена (*Hatena arenicola*). Эти организмы имеют единственный хлоропласт, и в случае, если деление клетки не сопровождается делением хлоропласта, одна из дочерних клеток оказывается бесхлорофилльной. Однако она не погибает, а продолжает жить, питаясь как «простейшее животное». Таким образом, единственное деление приводит к появлению организмов из двух различных царств (рис. 1.7). На натуралистов XIX в. это производило неизгладимое впечатление.



Зеленые жгутиконосцы:
вольвокс



Миксотрофы:
эвглена



Организмы, способные да-
вать авто- и гетеротроф-
ных потомков: хатена

**Рис. 1.6. Проблемы систематики в середине XIX века:
организмы со смешанными признаками.**

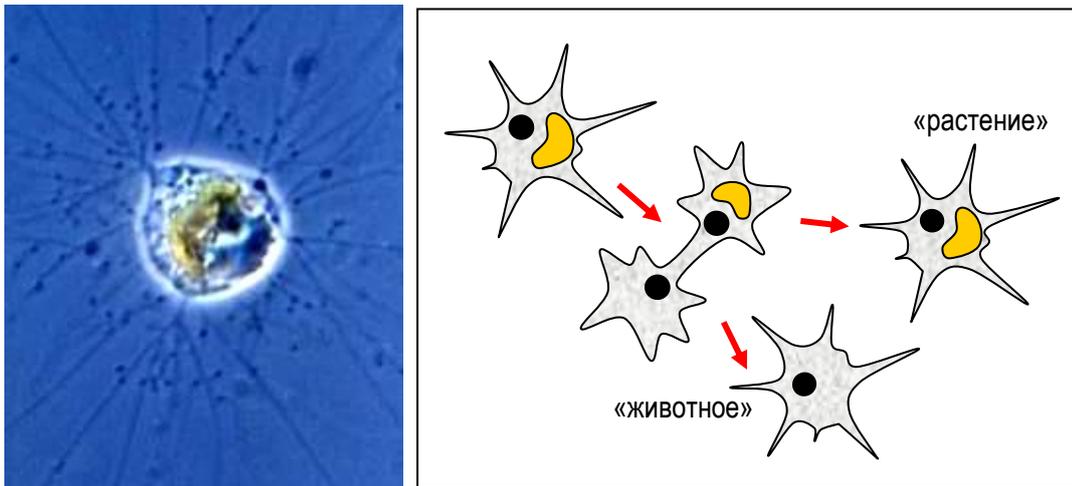


Рис. 1.7. *Chrysoamoeba radians* – организм, способный давать авто- и гетеротрофных потомков.

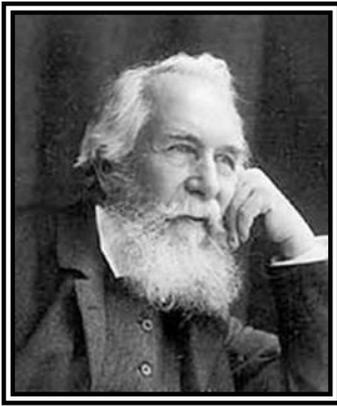
1.4. Эволюционные системы (1860-1970-е гг.)

В 1859 г. увидел свет труд Чарльза Дарвина «Происхождение видов», оказавшая беспрецедентное влияние на все без исключения отрасли биологии. Систематика не стала исключением: через несколько лет после публикации книги немецкий зоолог Эрнст Геккель создал концепцию *эволюционной таксономии*. В линнеевское понятие «естественной системы» он вложил новое понимание: естественной следует считать систему, описывающую ход эволюции. Эта точка зрения преобладает до сих пор. Однако путь от самой идеи до ее практического воплощения оказался неожиданно долгим, и самому Геккелю было суждено сделать на нем лишь первые шаги.

Концепция эволюционной таксономии незамедлительно позволила решить назревшую в середине XIX века проблему низших организмов с промежуточными признаками (см. выше). В 1860 г. Джон Хогг предложил создать для таких организмов отдельное царство. Развив эту идею, Э. Геккель в 1866 г. установил царство *Protista (Протисты)*, объединившее все известные к тому моменту одноклеточные и колониальные организмы, включая бактерии, водоросли и простейшие (рис. 1.8).

Обосновывая необходимость установления нового царства, Геккель рассуждал следующим образом: чем примитивнее организмы, тем ближе они к общему предку всех живых существ. Этот общий предок, в свою очередь, должен был обладать зачаточными признаками как растений, так и животных. Следовательно, древнейшие организмы невозможно однозначно отнести ни к растениям, ни к животным: они представляют собой треть, промежуточное царство.

Предложение Геккеля оказало благотворное влияние на систему органического мира: животные и растения «очистились» от массы примитивных форм, нарушавших четкость границ этих царств. Кроме того, существование «протистов» оказалось веским аргументом в пользу эволюционизма.



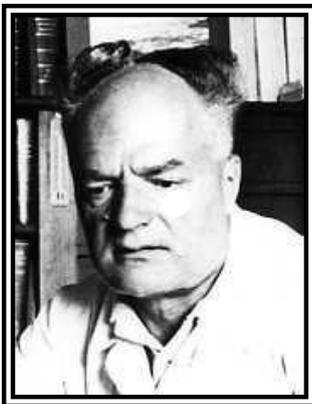
Эрнст Геккель
1834—1919



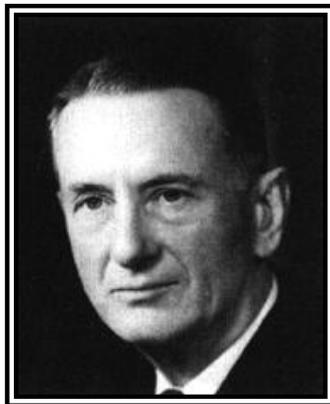
Рис. 1.8. Система Геккеля, 1866 г.

На рубеже XIX–XX вв., трудами Л. Пастера, Р. Коха, С.Н. Виноградского было установлено своеобразие бактерий. В 1925 г. **Эдуард Шаттон** предложил создать для этих существ отдельное царство, и отделить его от протистов. Новое царство получило название *Monera* (*дробянки*).

В 1938 г. **Герберт Копланд**, воспользовавшись предложением Шаттона, разработал систему органического мира, в которую вошли четыре царства: *Monera* (*дробянки*), *Protista* (*протисты*), *Plantae* (*растения*) и *Animalia* (*животные*).



Эдуард Шаттон
1883–1947



Герберт Копланд
1902–1968

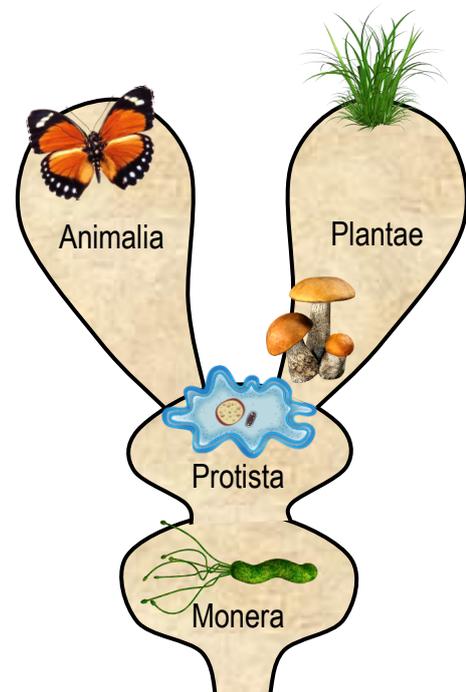


Рис. 1.9. Система Копланда, 1938 г.

В 1959–1965 гг. известный американский эколог **Роберт Уайттейкер** (Уиттекер, Уиттакер) привел систему Копланда к логическому завершению, выделив грибы в самостоятельное царство живой природы. В его системе к дробянкам были отнесены организмы с прокариотическим строением клетки, к протистам

– одноклеточные и колониальные эукариоты, к грибам – настоящие грибы, ложные грибы и слизевики, к растениям – высшие растения, а также зеленые, красные и бурые водоросли, к животным – только многоклеточные формы.

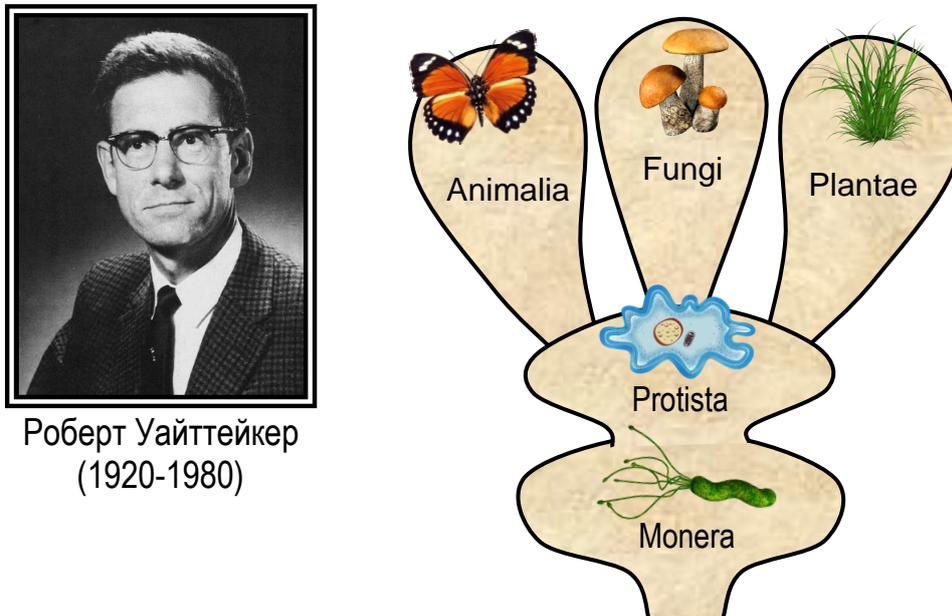


Рис. 1.10. Система Уайттейкера, 1959-1965 гг.

Уайттейкер попытался дать установленным царствам всестороннюю характеристику, причем не только морфо-физиологическую, но и экологическую (табл.1.2).

Таблица 1.2. Основные признаки царств в системе Р.Уайттейкера.

Царство	Monera (дробянки)	Protista (протисты)	Plantae (растения)	Fungi (грибы)	Animalia (животные)
Уровень организации клетки	прокариоты	эукариоты			
Тип поглощения веществ	смешанные и нестабильные типы питания и экологический ориентации		осмотрофное		фаготрофное
Тип питания (по источнику углерода)			автотрофное	гетеротрофное	
Экологическая роль			продуценты	редуценты	консументы
Уровень организации тела	одноклеточный и колониальный		многоклеточный		

Современники Уайттейкера дополнили его систему несколькими таксонами наивысшего уровня. В 1960 г. **Роджер Станиер** и **Корнелиус ван Нил** предложили объединить протистов, растения, грибы и животные в *надцарство Ядерные или Эукариоты (Eukarya)*, а для дробянок создать надцарство *Доядерные*

или *Прокариоты (Prokarya)*. В 1965 г. **Николай Воронцов** объединил все царства Уайттейкера в империю *Клеточные (Cellulata)*, а для вирусов создал империю *Неклеточные (Acellulata)*. К началу 1970-х гг. система Уайттейкера, обогащенная этими дополнениями, получила широчайшее распространение и на некоторое время стала практически общепринятой.

Однако вскоре обнаружили недостатки новой системы. Выяснилось, что границы между царствами во многом не соответствуют границами между группами родственных организмов, как они виделись в середине ХХ в. Возникла **проблема «похожих неродственников»** – ситуация, когда в пределах одного царства встречались явно неродственные формы (рис. 1.11):

1. **Слизевики и ложные грибы** – организмы, имеющие поверхностное сходство с настоящими грибами, однако не родственные им. Уже в ХІХ в. выяснилось, что слизевики не образуют грибницу, и способны к фаготрофному (животному) питанию, т.е. не соответствуют понятию «грибы» даже по формальным признакам Уайттейкера.

Ложные грибы содержат в клеточной стенке целлюлозу, а не хитин, не запасают гликоген, имеют лейкопласты. Их зооспоры близки по структуре к подвижным клеткам хромофитовых водорослей (бурых, желтозеленых, золотистых). Всё это указывало на то, что ложные грибы – это, по сути, вторично бесхлорофильные водоросли, а вовсе не грибы.

2. **Красные и бурые водоросли** – фотосинтезирующие эукариоты, в основном имеющие сложное многоклеточное строение. Они обладают значительным поверхностным сходством с зелеными растениями, но отличаются пигментным составом хлоропластов, строением клетки, составом клеточных покровов и запасных полисахаридов, особенностями цитоскелета. Уже в середине ХХ в. было очевидно, что эти организмы не родственны зеленым растениям, однако иного царства для них в системе Уайттейкера не предусматривалось.

3. **Лишайники** – организмы, которые в середине ХХ в. трактовались как «симбиоз гриба и водоросли». При таком подходе, найти для них подходящее место в системе было практически невозможно; учитывая их «способность» к фотосинтезу (обусловленную, разумеется, деятельностью водорослей) Уайттейкер отнес лишайники к растениям.

Вышеописанные проблемы вынудили Уайттейкера в 1969 г. заявить, что царство объединяет не родственников, а обладателей похожих адаптаций. Создалась парадоксальная ситуация: новая система, призванная отразить эволюционные связи между организмами, на самом деле их вовсе не отражала.

Эту тупиковую ситуацию попыталась разрешить **Линн Маргулис**, создательница современной теории эндосимбиогенеза. Она перенесла «похожих неродственников» в расширенное царство протистов, переименованное, во избежание путаницы, в *Protoctista – Протоктисмы*³ (рис. 1.12).

³ Это название предложил еще Дж.Хогг в 1860 г.



Слизевики:
похожи на грибы но
не родственны им



Бурые водоросли:
похожи на растения,
но не родственны им



Лишайники:
комплекс организмов, не со-
стоящих друг с другом в родстве

Рис. 1.11. Проблемы систематики в XX веке: «похожие неродственники»



**Линн Маргулис
(1938-2011)**

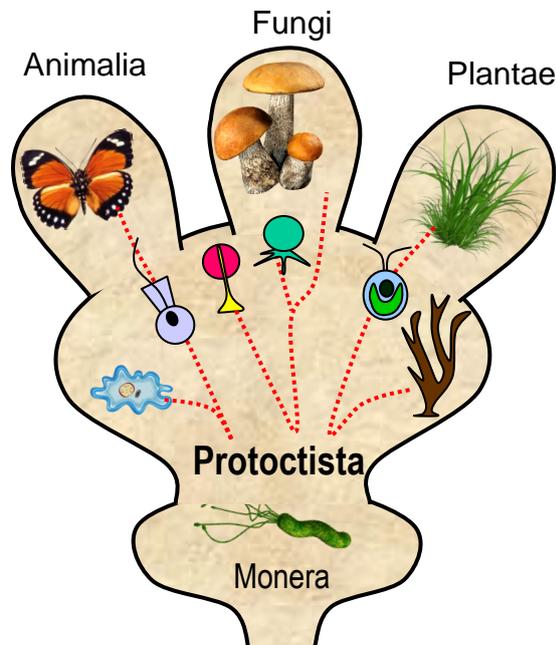


Рис. 1.12. Система Маргулис, 1971 г.

При таком понимании объема Protocista, из царств Fungi, Plantae и Animalia исключались неродственные группы, в результате чего эти царства приобретали цельность и естественность. Однако, избавившись от одной проблемы, Маргулис породила другую – **«проблему непохожих родственников»**, т.е. родственных организмов, оказавшихся в разных царствах (рис. 1.13):

- 1. Зеленые водоросли** – одноклеточные, колониальные и примитивные многоклеточные организмы, которые являются непосредственными предками высших растений. Согласно Уайттейкеру они являются растениями, согласно Маргулис – протоктистами, причем с формальной точки зрения это более верно: ведь растения, по определению Уайттейкера, многоклеточны (см.

табл. 1.2). Но правильно ли распределять по разным царствам столь близкородственные существа?

2. **Хитридомицеты** – группа низших грибов, непосредственные предки высших настоящих грибов. Согласно Уайттейкеру они являются грибами, согласно Маргулис – протоктистами, что опять-таки ставит вопрос о том, что важнее – родство или уровень организации?
3. **Воротничковые жгутиконосцы**, или **хоанофлагелляты** – одноклеточные и колониальные организмы, непосредственные предки животных. Тем не менее, Маргулис вывела их из состава животных, основываясь на присущем им одноклеточном уровне организации.



Рис. 1.13. Проблемы систематики в XX веке: «непохожие родственники»

Ценой вынесения из состава Fungi, Plantae и Animalia неродственных им групп, царство Protoctista наполнялось разнообразными и мало чем сходными организмами. Дать этой группе определение стало почти невозможно: протоктисты превратились в объединение существ, которые не вписывались в другие царства. Даже сама Маргулис в 1981 г. признала, что «царство Protoctista становится похожим на свалку». Таким образом, добившись в своей системе монофилетичности для грибов, растений и животных, Маргулис одновременно создала царство, в искусственности которого даже у нее не было сомнений.

1.5. Кризис классической систематики (1970-1980-е гг.)

Итак, очередная попытка решить проблему переходных форм эукариотов потерпела фиаско. 200 лет исканий, прошедшие со времен Линнея, не увенчались убедительными успехами. Бесконечные перестановки одних и тех же групп, бесплодные дискуссии о значимости признаков и сущности царств закончились провалом.

В 1970-е гг. в систематике разразился глубокий **кризис**. Среди биологов возобладавал скептический взгляд на эту науку как устаревшую, бесполезную и не имеющую перспектив. Многие авторы вообще решили отказаться поиска истины и вернулись, фактически, к системе Линнея. В отечественной литературе 1970-1980-х гг. бактерии, слизевики и грибы рассматривались в основном как растения, в ранге отделов «Bacteriophyta», «Muxophyta» и «Mycophyta» (рис. 1.14). Целое поколение ученых было воспитано в состоянии «ретроградной амнезии»; само слово систематика стало утрачивать смысл.

Низшие, или слоевцовые, растения	
способные к фотосинтезу ¹	неспособные к фотосинтезу ²
Суанопhyta ³ (сине-зеленые водоросли)	Bacteriophyta (бактерии)
Euglenophyta (эвгленовые водоросли) Pyrrhophyta (пиррофитовые водоросли) Chrysophyta (золотистые водоросли)	Muxophyta (Миксомицеты, слизевики) Mycophyta (Fungi, грибы) Lichenophyta (лишайники)

Рис.1.14. Фрагмент таблицы из учебника ботаники Н.А. Комарницкого (1976 г.). Бактерии и грибы рассматриваются в царстве растений.

В этих условиях, авторы, настроенные более прогрессивно, предложили компромисс: они отказались лишь от не оправдавшего надежд царства Protista / Protoctista, но сохранили в ранге царства бактерии и грибы. Образцом подобного решения является классификация, предложенная коллективом авторов под руководством А.А.Федорова (для бактерий, грибов и растений) и Л.А.Зенкевича (для животных) в 1968-1975 гг. и основанная на работах В.А. Догеля, А.В. Топачевского, А.Л. Тахтаджяна и ряда других авторов. В этой системе царство протистов было рассечено на три части, присоединенные затем к трем оставшимся царствам эукариотов. При этом, фотосинтезирующие протисты (водоросли) образовали подцарство Низшие растения в царстве растений, фаготрофные гетеротрофы образовали подцарство Простейшие в царстве Животных, а слизевики и ложные грибы заняли обособленное место в царстве Грибов, в ранге подцарств или рядовых отделов (рис. 1.15).

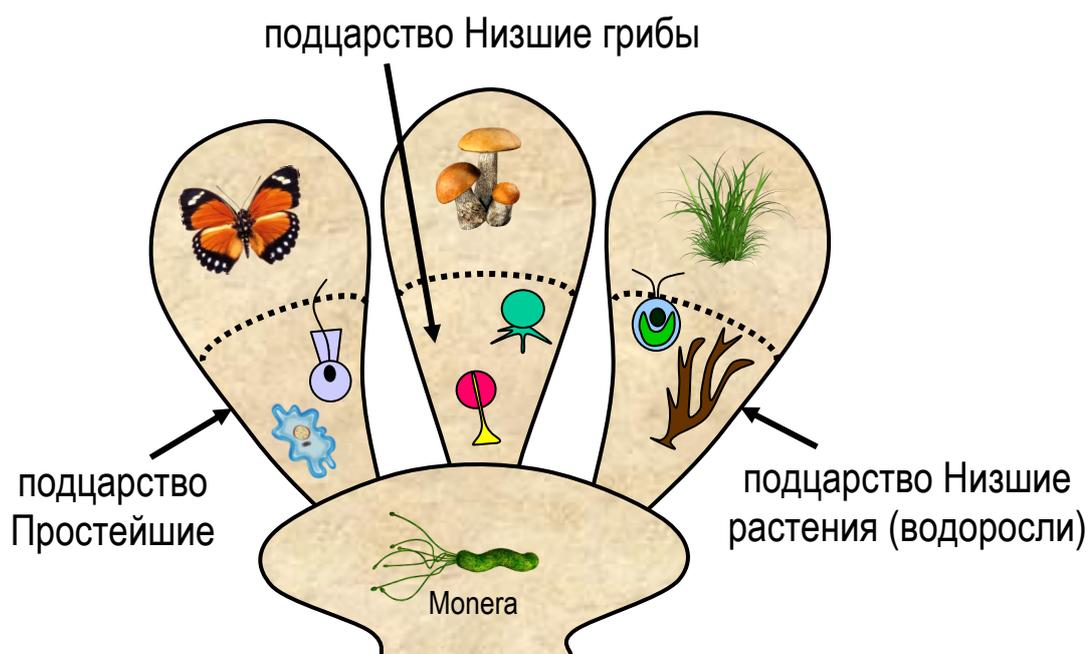


Рис.1.15. Система А.А.Федорова – Л.А.Зенкевича, 1968-1975 гг.

Увы, отказ от обособления протистов вернул систему Федорова-Зенкевича к началу XIX века, вновь поставив ученых перед «неразрешимой проблемой эвглены». Проявлялись в этой системе и другие ретроградные элементы: фотосинтезирующие прокариоты (цианобактерии) сближались с растениями вплоть до переноса в это царство; жгутиконосцы фигурировали в двух царствах одновременно и т. п. Все эти изменения представляли собой лишь деградацию системы Уайттейкера.

Тем не менее, в 1980-е гг. системы, подобные классификации Федорова-Зенкевича, получили широчайшее распространение в русскоязычной среде. До сих пор школьные учебники стран СНГ воспроизводят эту давно устаревшую классификацию, возвращающую нас чуть ли ни к пушкинским временам.

* * *

Крах традиционной систематики был вызван вполне определенной причиной: крайне неудачным выбором критериев разграничения групп. Сходство внешнего и внутреннего строения, способа питания и обмена веществ обусловлено приспособлением организма к конкретным условиям обитания, т.е. является его экологической стратегией. Каждая экологическая стратегия в ходе эволюции могла возникать неоднократно, в результате изменений среды обитания. Так, рыбы, ихтиозавры, дельфины и даже пингвины в условиях водной среды приобрели обтекаемую форму тела, а зеленые растения, красные и бурые водоросли, независимо друг от друга, – ветвление и листовидные органы (рис. 1.16).

В то же время, каждая гениалогическая ветвь в ходе эволюции могла многократно менять экологические стратегии, в том числе и способ питания, и уровень организации. Попытки втиснуть динамически изменяющиеся организмы в рамки царств, для которых этих признаки считаются неизменными, приводит к

нагромождению условностей и ошибок. Классификация, основанная на сходстве, не в состоянии адекватно отразить филогенез, а любые группы, основанные на сходстве экологических адаптаций, являются искусственными.



Рис. 1.16. Примеры конвергентного сходства, не обусловленного родством:

1) водные позвоночные: акула, ихтиозавр и дельфин – классический образец конвергенции, установленный в XIX в. **2) фотосинтезирующие эукариоты:** красные водоросли, бурые водоросли и зеленые растения – конвергентная природа их сходства была окончательно доказана лишь в конце XX в.

Но пока систематики-традиционалисты спорили о том, к какому царству относится эвглена, специалисты из других областей биологии, сами того не ведая, закладывали фундамент новой систематики, которой суждено было радикально изменить наши представления о разнообразии живой природы.

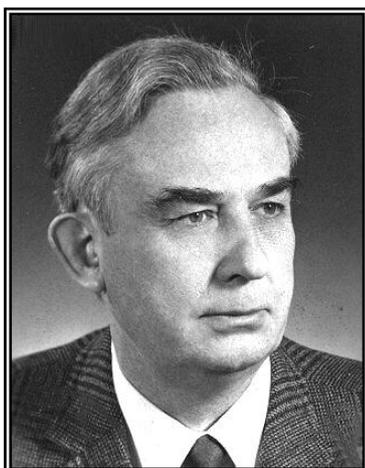
Будущая реформа была обусловлена тремя группами достижений:

- возникновением кладистики;
- успехами электронной микроскопии;
- успехами молекулярной биологии.

1.6. Возникновение кладистики (1950-1960-е гг.)

В 1950 г. вышла в свет книга немецкого энтомолога **Вилли Хеннига**, в которой провозглашалось создание науки о реконструкции филогенеза – **кладистики** (от лат. *clados* – ветвь; имеется в виду ветвление эволюционно дерева). Основным содержанием этой науки стало решение филогенетических проблем при помощи строгих логических алгоритмов. Впоследствии эти алгоритмы обросли сложным математическим аппаратом и в настоящее время требуют использования специального программного обеспечения.

Хенниг внес в систематику несколько новых требований, призванных избавить эту науку от произвольности в принятии решения. Главным из них стало требование взаимно-однозначного соответствия между реконструированной филогенией и иерархической классификацией. Отныне ученый не имел права созда-



Вили Хенниг
1913-1976

вать класс организмов, не будучи уверен в их происхождении от общего предка.

Новая парадигма, предложенная Хеннигом, была основана на следующих теоретических принципах:

- *принцип строгой монофилии*
- *принцип синапоморфии*
- *принцип парсимонии.*

1) Принцип строгой монофилии – наиболее важный из постулатов Хеннига. Он гласит: в биологической классификации могут использоваться только таксоны, объединяющие *всех* потомков *одного* предка.

Хенниг различал три типа групп (рис. 1.17):

- **монофилетические группы** включают всех потомков одного предка;
- **парафилетические группы** включают некоторых потомков одного предка;
- **полифилетические группы** включают отдельных потомков различных предков (причем ни для одного предка его потомки не включены в группу в полном составе).

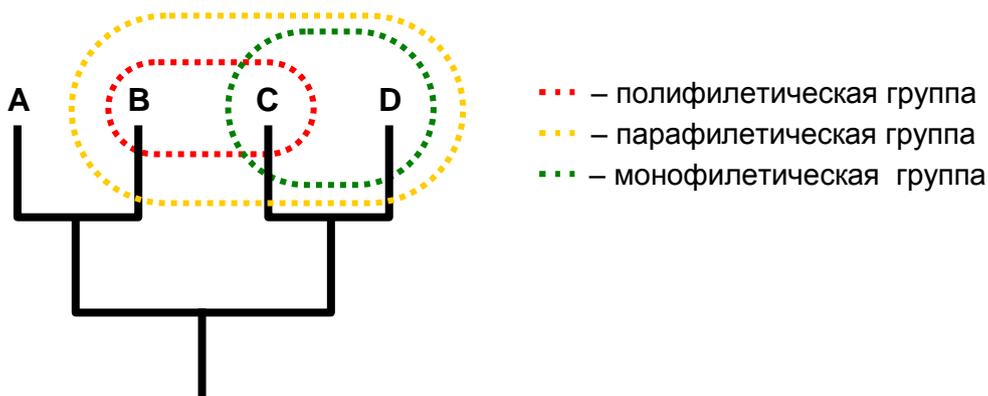


Рис.1.17. Три типа таксономических групп по В. Хеннигу

В соответствии с принципом строгой монофилии, в систематике допускается использование исключительно монофилетических групп.

Но откуда взялись группы остальных типов? Они были созданы теми систематиками, которые либо неверно представляли себе ход эволюции, либо считали, что сходство в некоторых случаях важнее родства. Пара- и полифилетических таксонов достаточно много; они достались нам в наследство от дохенниговской систематики. Примерами парафилетических таксонов являются: 1) класс Рептилии, который в традиционной трактовке не включает птиц (т.е. объединяет не всех потомков общего предка), 2) отдел Зеленые водоросли, который не включает высшие растения – непосредственных потомков этой группы, 3) класс голосеменные, который не включает их потомков – покрытосеменных. К полифилетическим группам можно отнести царство Грибы (в широком

смысле), подцарство Низшие растения, тип Саркодовые и т.п., поскольку все эти таксоны объединяют организмы, не связанные общим происхождением. Все перечисленные группы, с точки зрения кладистики, являются неприемлемыми.

2) Принцип синапоморфии гласит: *таксономические группы следует создавать на основании синапоморфных (общих прогрессивных) признаков.*

Все признаки организма кладисты разделяют на примитивные (**плезиоморфные**) и прогрессивные (**апоморфные**). Важно подчеркнуть, что речь идет не о «прогнесе» как таковом, а о том, что новые, «молодые» признаки выделяют группу из числа ее родственников. Апоморфность – это, по сути, уникальность признака, его наличие только в пределах изучаемой группы, а плезиоморфность – присутствие признака как в пределах, так и за пределами изучаемой группы. Еще одна форма общности признаков – это общность, не связанная с родством и обусловленная конвергенцией. Ее называют **аналогией** или **гомоплазией**.

Если несколько таксонов объединены наличием одного апоморфного признака, то говорят о **синапоморфии**. Проявление у двух и более таксонов общего плезиоморфного признака именуется **симплезиоморфией**. С точки зрения кладистики, синплезиоморфные группы неприемлемы. В то же время, традиционная систематика произвела такие группы в великом множестве: это все таксоны, которые отличаются отсутствием какой-либо черты. Примерами синплезиоморфных групп являются давно устаревшие объединения Беспозвоночных (нет позвоночника) и Тайнобрачных (нет семян), а также недавно ушедшие в небытие Низшие растения, Водоросли, Простейшие и Протисты (нет органов и тканей), Споровые (нет семян), Низшие грибы (нет септ) и т.п.

Следует иметь в виду, что статус признака изменяется в зависимости от рассматриваемого иерархического уровня: апоморфный признак на определенном уровне рассмотрения оказывается симплезиоморфным. Например, пятипалые конечности человека, ящерицы и лягушки при сравнении с плавниками рыб являются синапоморфным признаком и служат свидетельством того, что эти животные связаны общим происхождением. Однако у некоторых других наземных позвоночных задние конечности имеют не пять пальцев, а четыре (птицы), два (парнокопытные) или один (лошади). При выяснении филогенетических отношений между людьми, лягушками и лошадьми появляется возможность ошибочно противопоставить пятипалых людей и лягушек однопалым лошадям. Однако этого не произойдет, если следовать принципу синапоморфии. Дело в том, что однопалость является вторичной модификацией пятипалого состояния, т.е. апоморфна по отношению к нему. Следовательно, присутствие пяти пальцев у людей и лягушек на данном уровне рассмотрения является уже симплезиоморфией и не должно учитываться при построении классификации.

С точки зрения В.Хеннига, монофилетические, парафилетические и полифилетические группы должны определяться по отношению к общему происхождению. Однако позднее теоретики филогенетической систематики усмотрели изъян в этой логике, поскольку говорить об общности происхождения *до* проведе-

ния анализа невозможно. Согласно мнению указанных исследователей, формирование групп следует производить на основе признаков как таковых, без привлечения гениалогических интерпретаций. Происхождение, таким образом, исключается из анализа и становится частью обсуждения полученной картины (паттерна) преобразования признаков. Этот подход лёг в основу так называемой *паттерн-кладистики*.

3) Принцип парсимонии или *экономии* – наиболее спорный из постулатов Хеннига. Он гласит: *формирование сходных признаков в результате конвергенции не должно допускаться априорно; если отсутствуют свидетельства конвергенции или параллелизма, следует выдвигать гипотезу о едином происхождении сходных признаков у различных организмов.*

Утверждение, что эволюция стремится идти по кратчайшему пути, основано на классическом постулате, известном как *бритва Оккама*: «Не следует приумножать сущности сверх необходимости». Для систематики это означает недопустимость *гипотез ad hoc* – предположений, привлеченных специально для объяснения данного случая и служащих для того, чтобы пренебречь наблюдениями, свидетельствующими против определенной теории.

В соответствии с принципом парсимонии, эволюция является необратимой, однолинейной и дивергентной. Для фенотипических данных это попросту неверно, поскольку конвергенция в природе очень распространена. В связи с этим, принцип парсимонии подвергся справедливой критике, и лишь после появления методов анализа ДНК и теории Мотоо Кимуры (см. ниже) он получил второе рождение.

1.7. Успехи электронной микроскопии (1930-1980-е гг.)

В 1931 г. Эрнст Руска изобрел электронный микроскоп, который вскоре стал основным инструментом изучения тонкой структуры клетки. В 1940-1950-х гг. были обнаружены глубокие различия между клетками многоклеточных животных, высших растений и бактерий. Проведенные в тот же период биохимические исследования дополнили наблюдения микроскопистов новыми данными, результате чего в начале 1960-х гг. установилась система *цитолого-биохимических критериев царств* (табл. 1.3).

Рис. 1.18. Границы между классами позвоночных.



- 1) классическая систематика: в классы объединены формы, сходные по уровню организации.
- 2) кладистика: в классы объединены группы родственников, независимо от уровня организации.

1)



2)

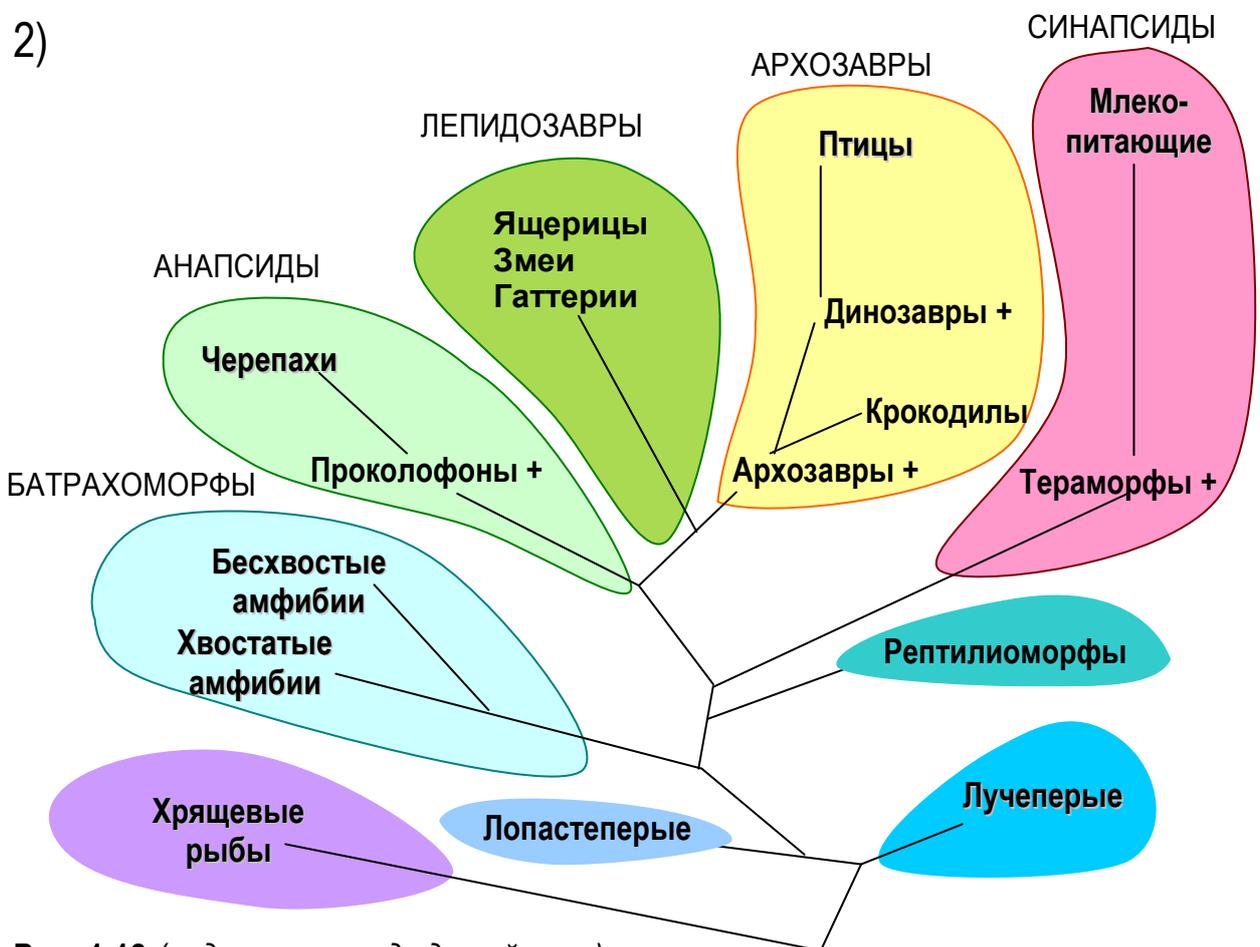


Рис. 1.18 (подпись на предыдущей стр.)

Табл. 1.3. Цитолого-биохимические признаки царств в представлениях 1960-х гг.

СТРУКТУРЫ	Бактерии	Животные	Грибы	Растения
Ядро	–	+	+	+
Хлоропласты	–	–	–	+
Гигантские вакуоли	–	–	+	+
Полисахарид клеточной стенки	муреин	–	хитин	целлюлоза
Центриоли	–	+	–	–
Запасное вещество	гликоген	гликоген	гликоген	крахмал
Синтез мочевины	–	+	+	–

К сожалению, при разработке этих критериев была допущена фатальная ошибка. Вера в традиционные царства была столь велика, что свойства их отдельных представителей были ошибочно экстраполированы на все остальные виды. Между тем, детальное изучение низших эукариотов, а затем и отдельных групп прокариотов показало, что разнообразие клеточного строения и химического состава на порядок выше, чем полагали ранее, а следовательно – и число царств, устанавливаемых на цитолого-биохимическом принципе, должно быть намного бóльшим.

В настоящее время известно, что хлоропласты имеют различное строение и происхождение, и не могут считаться признаком, объединяющим царства. К примеру, у зеленых водорослей хлоропласты представляют собой симбиотическую цианобактерию, а у эвглен они являются симбиотической зеленой водорослью! Ясно, что сходство в строении и химическом составе хлоропластов у хламидомонады и эвглены никак не свидетельствует о родстве этих организмов: хламидомонада родственна не эвглене, а ее хлоропластам. И это – не исключение, а, скорее, правило: прокариотические хлоропласты имеются, кроме зеленых растений, еще лишь у красных и глаукофитовых водорослей, а все остальные фотосинтезирующие эукариоты используют в качестве хлоропластов некогда захваченные ими клетки других (причем различных) эукариотов (см. рис. 1.21).

Клеточные покровы настолько разнообразны, что строить на их основе классификацию – совершенно неблагоприятное дело. У одних только прокариотов имеется 14 типов клеточного покрова, причем типичная муреиновая стенка – лишь один из них. У эукариотов – 7 типов клеточного покрова, и более 10 вариантов

химического состава стенки. Хитин у настоящих грибов может отсутствовать (зигомицеты), а у ложных грибов и слизевиков он отсутствует всегда.

Центриоли имеются у множества растений, включая зеленые водоросли, а также низших грибов, как ложных, так и настоящих. Запасных веществ у прокариотов 4-5, а у эукариотов – несколько десятков; при этом крахмал и гликоген – это, по сути, одно вещество, отличающееся лишь степенью ветвления полисахаридной цепи, так что представлять эту пару в качестве критерия царств по меньшей мере несерьезно. Наконец, мочевины не выделяют многие животные (амфибии, рептилии, птицы), ложные грибы и слизевики; в то же время она известна у многих растений, где используется как резервное вещество.

Перечисленные факты в начале 1980-х гг. привели к пересмотру значения отдельных цитологических критериев. Наиболее информативными среди них оказались вовсе не хлоропласты и клеточные покровы, а митохондрии и жгутики. Выяснилось, что число и размещение жгутиков, а также устройство связанного с ними цитоскелета, число и форма митохондрий и, главное, форма митохондриальных крист позволяют объединить организмы в группы, радикально отличающиеся от традиционных царств. Следует подчеркнуть, что строение митохондрий и жгутиковых корешков инадаптивно (т.е. не несет приспособительной нагрузки), и поэтому не подвергается изменениям в ходе адаптации к окружающей среде. Основываясь на этом, в 1988 г. В.Ф. Машанский и А.Л. Дроздов установили *принцип консерватизма клеточных структур*, согласно которому ультраструктура клетки, в первую очередь – строение цитоскелета и митохондрий, указывает на происхождение организма надежнее, чем анатомия и физиология.

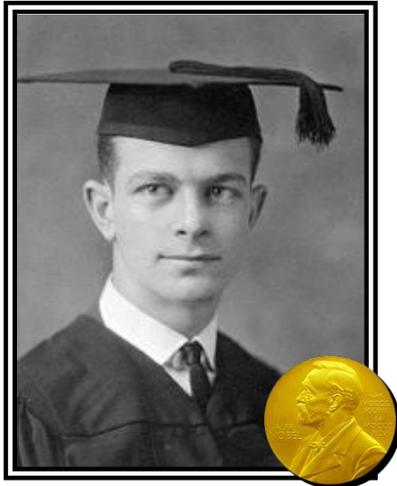
В результате использования новых цитологических критериев были созданы первые системы, целиком основанные на данных электронной микроскопии. В них радикально пересматривалась систематическая структура органического мира и, на основании этого, многократно увеличивалось число царств. Автор самой известной из таких систем, **Гордон Лидейл**, в 1984 г. опубликовал классификацию, в которой эукариоты были разделены на 17 царств. Поначалу это вызывало лишь несправедливые насмешки, однако спустя десятилетие идеи Лидейла нашли убедительное подтверждение со стороны нового научного направления – молекулярной таксономии.

1.8. Успехи молекулярной биологии (1950-1970-е гг.)

В 1951 г. **Лайнус Полинг** установил вторичную структуру белков, а в 1957 г. **Джон Кендрю** и **Макс Перуц** описали третичную структуру этих биополимеров. Стало ясно, что аминокислотный состав белков полностью предопределяет их строение и функции; оставалось узнать, чем определяется сама аминокислотная последовательность.

Ждать ответа на этот вопрос пришлось недолго. В 1953 г. **Джеймс Уотсон** и **Френкис Крик** описали структуру ДНК, а уже в 1958 г. будущий двукратный

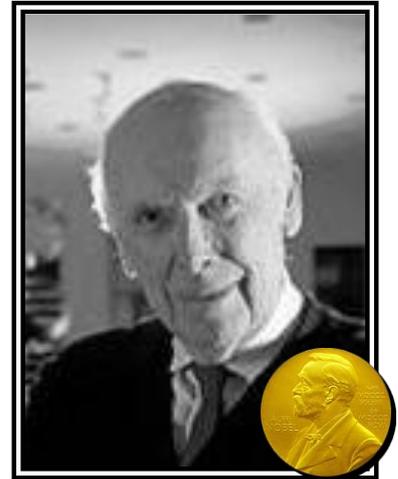
лауреат Нобелевской премии Френсис Крик сформулировал *центральную догму молекулярной биологии*, согласно которой последовательность аминокислот (и следовательно, структуру и функцию белков) задаётся последовательностью нуклеотидов ДНК. Это открытие, пожалуй – самое важное за всю историю биологии, вскоре нашло применение в самых различных ее областях, включая и систематику.



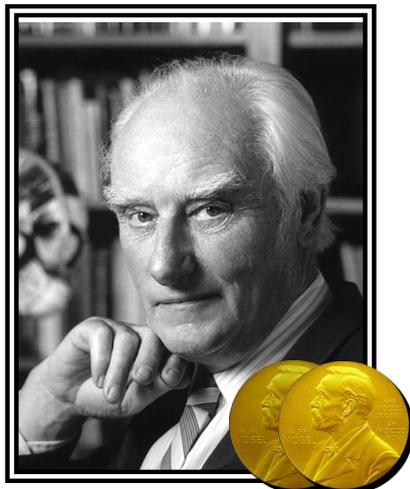
Лайнус Полинг
1901-1994



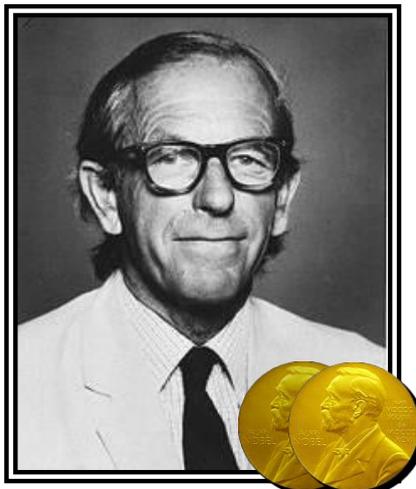
Джон Кендрю
1917-1997



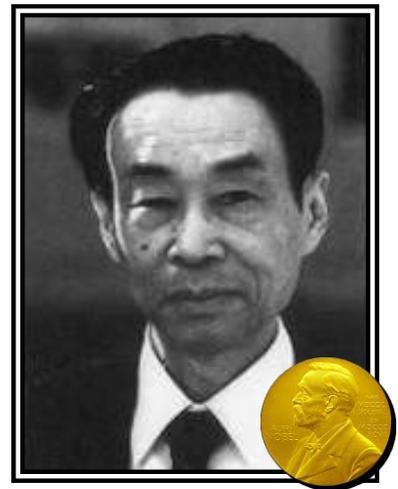
Джеймс Уотсон
р. 1928



Френсис Крик
1916-2004



Фредерик Сенгер
р. 1918



Мотоо Кимура
1924-1994

В эти же годы начал свою работу **Фредерик Сенгер**, еще один двукратный лауреат Нобелевской премии. Понимая, какое значение имеют конкретные последовательности мономеров в составе белков и нуклеиновых кислот, Сенгер задался целью разработать надежный метод их определения. В 1954 г. ему это удалось для белков, и только в 1977 г. – для ДНК.

Разработанный Сангером метод получил название *секвенирование* (от англ. *sequence* – последовательность). Он позволил запустить грандиозный процесс изучения структуры генома всех живущих на земле видов. Первые же полученные данные (их опубликовали **Эмиль Цуркандл** и Лайнус Полинг в 1960–1965 гг.) показали, что близкородственные организмы имеют сходные аминокислот-

ные и нуклеотидные последовательности – а значит, сравнение этих последовательностей можно использовать для определения родства. Но не будет ли структура гена так же зависеть от адаптаций, как и структура самого организма?

В 1968 г. японский биохимик **Мотоо Кимура** выдвинул *Нейтральную теорию молекулярной эволюции*. Согласно этой теории, подавляющее число мутаций на молекулярном уровне **н е й т р а л ь н о** по отношению к естественному отбору, т.е. не приводит к появлению изначально полезных или вредных признаков. Независимость генных мутаций от действия отбора делает их независимыми от адаптаций – а значит, сходство генотипов, в отличие от сходства фенотипов, надежно указывает на родство.

При этом, скорость накопления генных мутаций относительно постоянна, и в неэкстремальных условиях не зависит от внешних факторов. Следовательно, сравнивая гены различных организмов между собой можно объективно оценить не только степень их родства, но и хронологические рамки их эволюционной дивергенции.

Кимура не только обосновал использование нуклеотидных последовательностей ДНК для реконструкции филогенеза, но и разработал первые математические модели, позволившие с высокой надежностью определять родство в каждом конкретном случае. Вскоре обнаружилось, что для оценки вероятности молекулярно-филогенетических гипотез могут оказаться полезными методы, разработанные Вилли Хеннигом для анализа фенотипов, в частности, принцип парсимонии (см. Разд. 1.6). В новых условиях он получил следующее прочтение:

1) нуклеотидные последовательности ДНК определяются уникальной филогенетической историей вида и, в отличие от фенотипических признаков, не подвержены адаптивной конвергенции. Поэтому сходство между этими последовательностями не имеет конвергентной природы. В случае возникновения молекулярной конвергенции, ее обычно выявляют математическими методами.

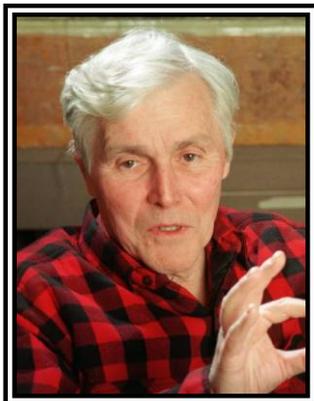
2) вероятность замены нуклеотидов в пределах одного химического ряда (пурина на пурин, пиримидина на пиримидин) более вероятна, чем замена с изменением принадлежности к ряду (пурина на пиримидин или наоборот). В связи с этим, появляется возможность рассчитывать вероятность тех или иных замен и определять наиболее правдоподобный эволюционный сценарий.

На основе интеграции идей Хеннига и Кимуры была создана *геносистематика (филогеномика, молекулярная филогения)*, внедрение которой привело к таксономической революции.

1.9. Таксономическая революция и становление современной системы (1990-2010-е гг.)

Работы М. Кимуры заложили теоретические основы геносистематики. Однако для перехода от теории к практике требовалось выбрать гены, сравнение кото-

рых могло бы служить маркером филогенеза. Конечно, оптимальным решением было бы сравнение целых геномов, однако это не только очень сложно, но и нерационально, ведь геном каждого индивида содержит массу информации об индивидуальной изменчивости особей. Эта информация совершенно не нужна для выяснения родственных связей между царствами. Для изучения макроэволюции актуальны гены, которые есть у всех клеточных организмов и при этом не слишком изменчивы (т.е. не менялись до неузнаваемости, потому что в этом случае сравнение невозможно).



Карл Вёзе
1928-2012

Участки ДНК, соответствующие этим требованиям, отыскал в 1974 г. **Карл Вёзе**. Ими оказались гены, кодирующие структуру рибосомальной РНК (16S у прокариотов, митохондрий и хлоропластов, 18S – у эукариотов) – наиболее консервативная часть генома, возникшая, возможно, еще до появления клеток. Гены рРНК не меняли свою функцию более 3 миллиардов лет, поэтому все различия в их структуре носят нецеленаправленный характер и вызваны лишь накоплением нейтральных мутаций – в полном соответствии с теорией М. Кимуры.

Воспользовавшись открытием, К. Вёзе решил построить первую в истории *молекулярно-филогенетическую систему* живой природы. Он отобрал ряд микроорганизмов, образцы растений, животных и грибов, и секвенировал их ген 16S рРНК. И хотя в распоряжении ученого было совсем мало образцов, он сделал одно из самых заметных открытий в истории систематики. Вёзе обнаружил, что часть изученных им прокариотов настолько глубоко обособлена от основной массы бактерий, что никак не может рассматриваться с ними в составе одного царства. Внимательно присмотревшись к этим странным «бактериям», микробиологи обнаружили, что они обладают исключительно редкими свойствами, выделяющими их из числа всех известных организмов: их клеточная мембрана может быть однослойной (!), состоит не из фосфолипидов (!) и т. п. Кроме того, эти существа обитают в условиях экстремально высокой температуры (до +123°C), давления, кислотности, щелочности, солености и т.п., что указывает на адаптацию к условиям, преобладавшим на Земле 1,5–2,5 миллиарда лет назад.

Новая группа организмов получила название *архебактерий* или *архей*. Уникальные свойства, наряду с доказательствами генетической обособленности, побудили Вёзе выделить архей из царства дробянок, и создать для отображения их статуса новый таксономический ранг – *домен (доминион)*. В системе Вёзе, опубликованной в 1985 г., было установлено три домена — *археи, бактерии и эукариоты*.

Следующим шагом стало выяснение родственных связей в пределах каждого из доменов. То, что полученные при этом данные принципиально отличались от классических систем, уже ни у кого не вызвало удивления. Значительно любопытнее было то, что по многим важным пунктам молекулярные системы совпали с ранее построенными цитологическими (например, системой Лидейла). Это

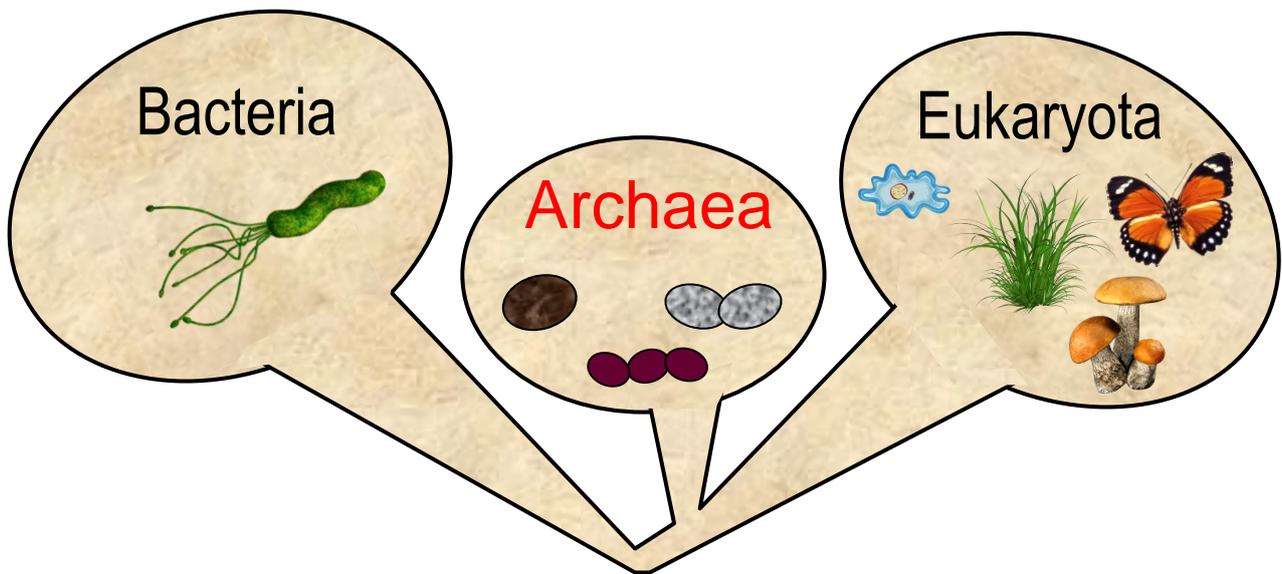


Рис. 1.18. Система трех доменов Карла Вёзе, 1985 г.

не только подтвердило таксономическую значимость структуры цитоскелета и митохондриальных крист, но и позволило составить для новых царств цитологические описания. Последовавший за этим радикальный пересмотр систематической структуры органического мира М. Соджин в 1995 г. назвал *таксономической революцией*.



Томас
Кавалье-Смит
р. 1942

Одну из первых попыток построить «революционную» молекулярно-генетическую систему эукариотов предприняли Уолтерс и Эрдман в 1988 г. Вслед за ними, крупнейший систематик современности **Томас Кавалье-Смит** в серии работ 1993, 1998 и 2003 гг. опубликовал новые системы эукариотов, где в дополнение к царствам растений, животных и грибов были установлены царства *Chromista* (*хромисты*) и *Protozoa* (*протозои*). В состав первого царства вошли бурые, диатомовые и многие другие водоросли, ложные грибы, инфузории и ряд животных жгутиконосцев; в состав второго – эвглены, трипаносомы, трихомонады, слизевики и др. Эти царства не обладали единым способом питания или уровня организации; их объединяло лишь единство происхождения, доказанное путем секвенирования ДНК, а также высококонсервативные детали клеточного строения (рис. 1.19).

Наконец, в период 2005–2008 гг. установилась *современная система органического мира*. У нее нет единого автора: родство между организмами – это факт, не допускающий авторских трактовок. Ученые, создавшие эту систему, – это не философы, а практики, изучающие структуру отдельных генов и анализирующие полученные данные математизированными методами молекулярной кладистики.

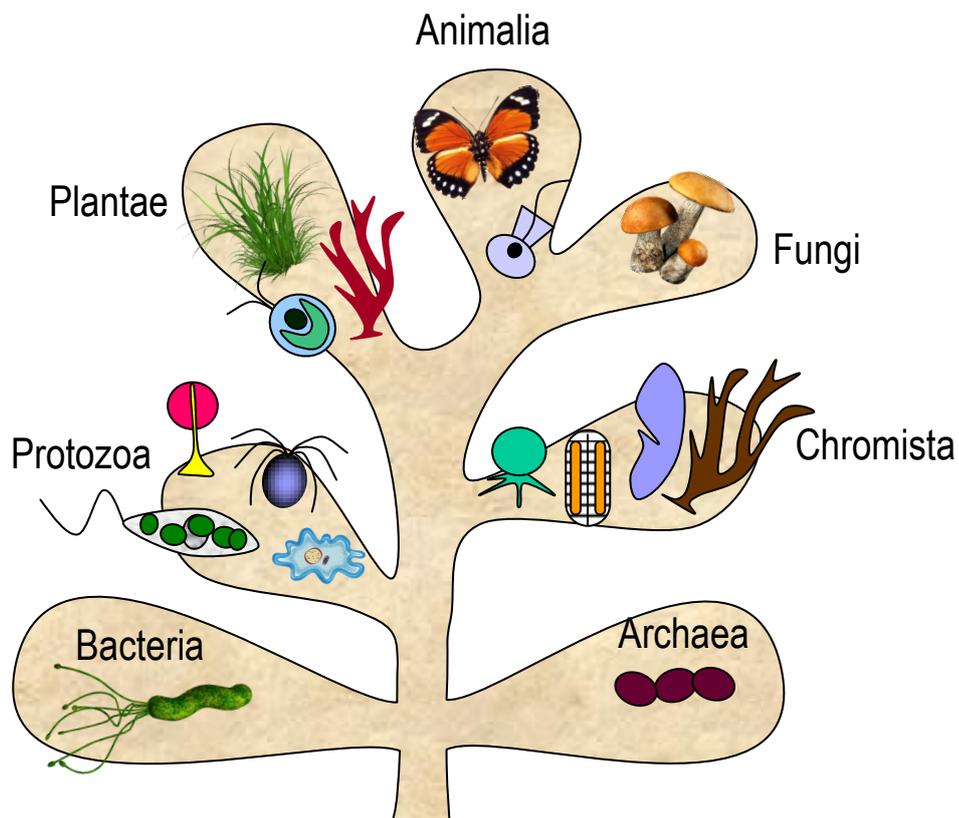


Рис. 1.19. Система Т. Кавалье-Смита, 2003 г.

Наибольший вклад в оформление современной системы сыграла международная группа под руководством председателя комитета по систематике и эволюции Международного протистологического общества **С. Эдла**. В настоящем пособии мы будем следовать системе, предложенной этой группой в 2012 г.

В общих чертах, современная система органического мира имеет следующий облик. Клеточные организмы (Cellulata) делятся на три домена: Archaea (археи), Bacteria (бактерии) и Eucaryota (эукариоты или ядерные).



Сина Эдл

В свою очередь, эукариоты разделены на три субдомена: Excavata, Diaphoretikes (=Bikonta) и Amorphea (=Unikonta). В состав каждого субдомена входят «супергруппы», обычно трактуемые как надцарства. В составе Excavata имеется лишь одна одноименная супергруппа. В составе Diaphoretikes насчитывается четыре супергруппы: Rhizaria, Chromalveolata, Hacrobia и Archaeplastida; к последнему надцарству относится, в частности, царство Зеленые растения. Наконец, субдомен Amorphea состоит из трех надцарств: Apusozoa, Amoebozoa и Opisthokonta. Последнее из них включает два царства – животные и настоящие грибы.

Большинство эукариотических надцарств и царств образовано бывшими протистами, т.е. различными группами низших эукариотов. При этом, почти в каждом из надцарств имеются «растиельные» (автотрофные), «грибные» (осмоге-

теротрофные) и «животные» (фагогетеротрофные)) представители: например, в состав надцарства Chromalveolata входят бывшие растения (бурые, диатомовые, золотистые и др. водоросли), бывшие грибы (оомицеты, гифохитриды, лабиринтулы) и бывшие животные (инфузории, опалины, бикосециды).

Особенно сложным является современное систематическое положение бывшего подцарства Водоросли. В силу того, что способность к фотосинтезу у эукариотов связана с актом эндосимбиоза (поглощения фотосинтезирующей клетки, которая становится хлоропластом), а сам этот акт происходил неоднократно, ни о каком противопоставлении «эукариотов с хлоропластами» и «эукариотов без хлоропластов» не может быть и речи. Более того, даже сходство пигментного состава не всегда говорит о родстве: например золотистые и гаптофитовые водоросли независимо друг от друга приобрели желтые хлоропласты, содержащие хлорофилл *c* и специфические ксантофиллы (рис. 1.21).

Что же касается «типичных» растений, животных и грибов, то эти царства, очистившись от засорявшего их груза неродственных форм, нашли в системе место, обусловленное не способом питания, а родством с другими группами.

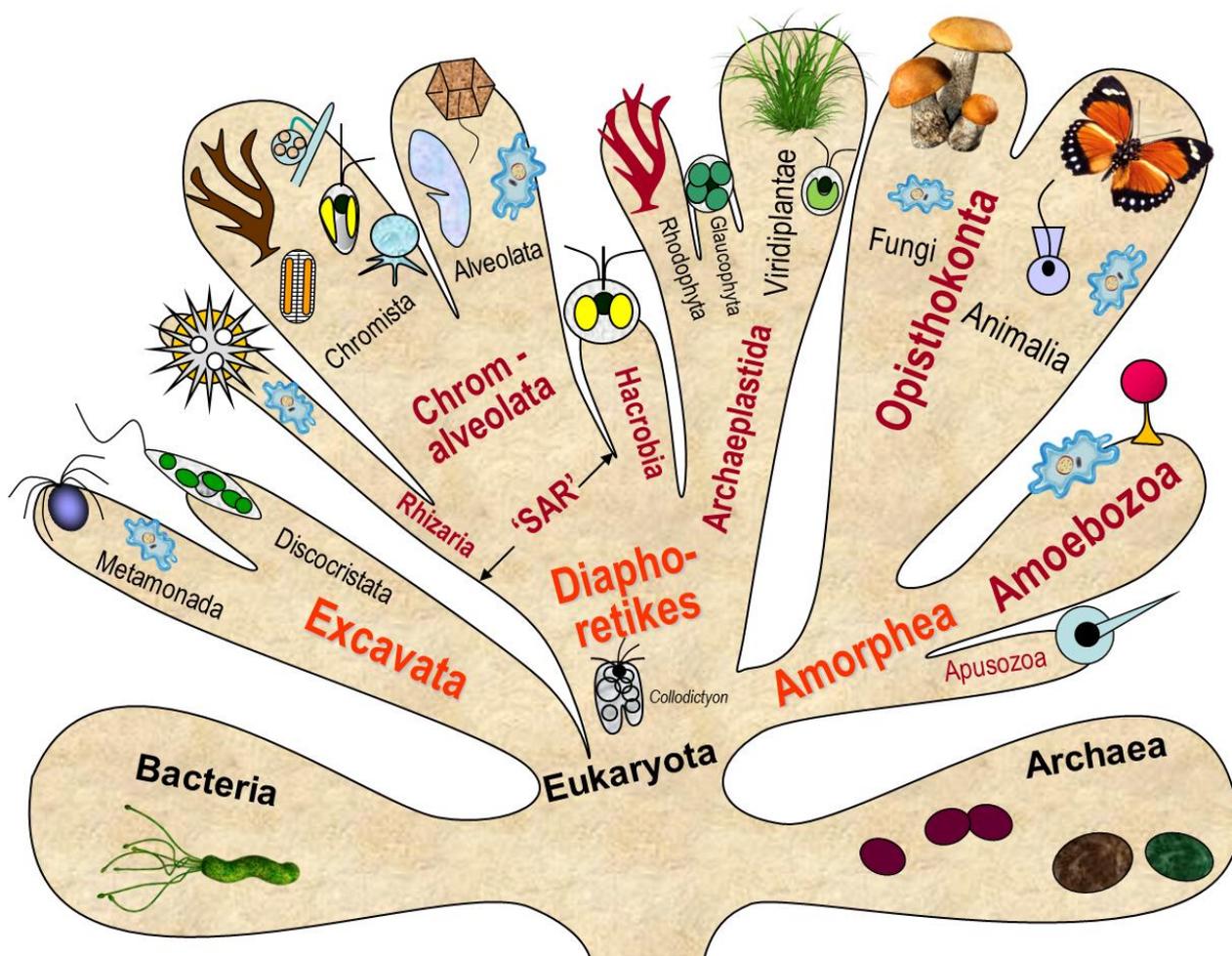


Рис. 1.20. Современная система органического мира по С. Эдлу с соавт., 2012 г. Для прокариотов показаны домены, для эукариотов – субдомены (оранжевым), надцарства (бордовым) и царства (черным).

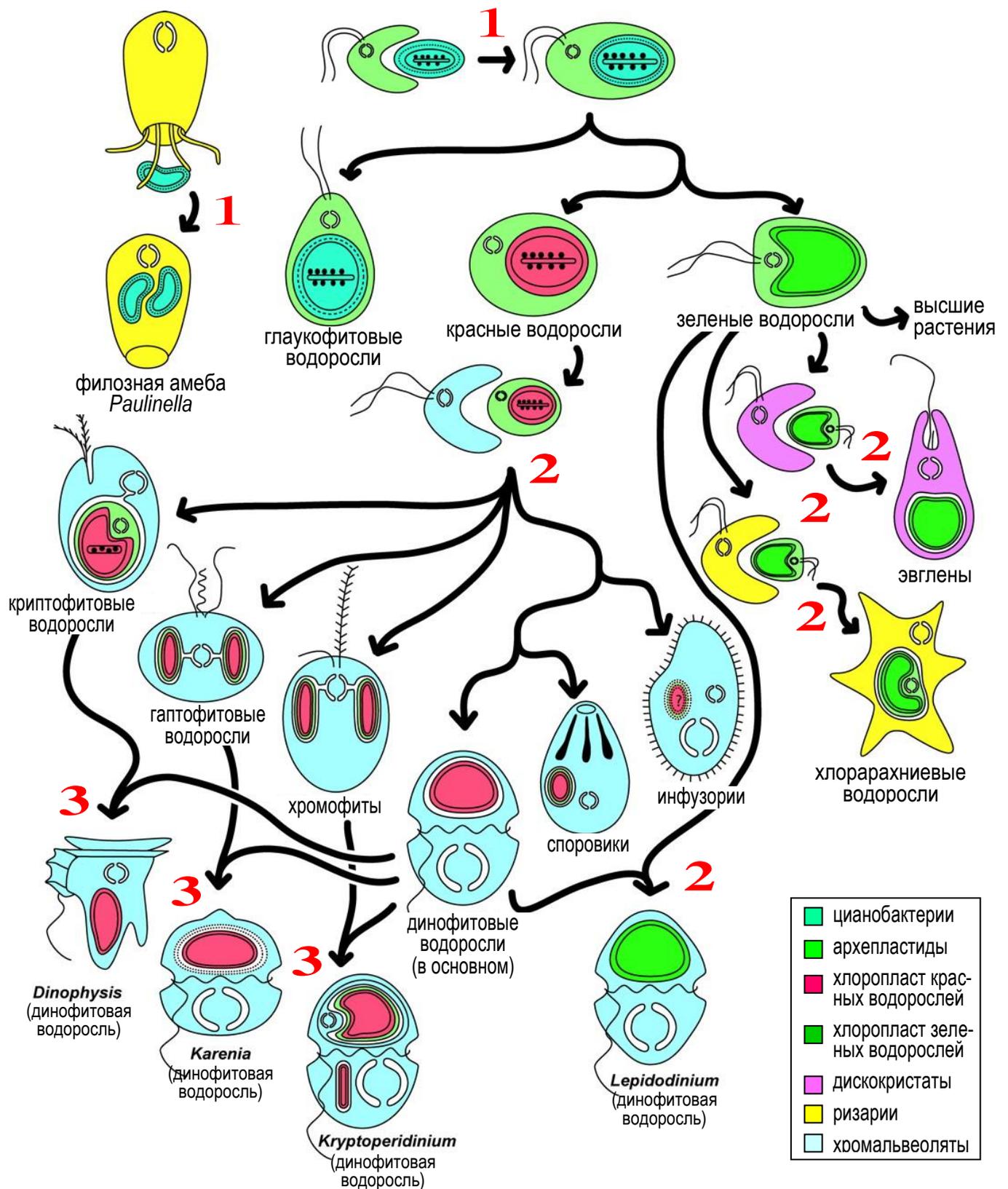


Рис. 1.21. Эволюционная история хлоропластов (по Keeling, 2004). В каждой группе эукариотов хлоропласты появились путем независимого акта эндосимбиоза, поэтому сходство в пигментном составе хлоропластов не указывает на родство их носителей.

- 1 – Первичные акты эндосимбиоза: древний эукариот захватывает цианобактерию.
- 2 – Вторичные акты эндосимбиоза: гетеротрофный эукариот захватывает красную или зеленую водоросль.
- 3 – Третичные акты эндосимбиоза: динофитовая водоросль захватывает криптофитовую, гаптофитовую или хромифитовую водоросль.

Раздел 2. СОВРЕМЕННАЯ СИСТЕМА

В этом разделе описана современная система органического мира по состоянию на 2012-2013 гг. Основной акцент сделан на разнообразии эукариотов. Таксоны рассмотрены до уровня основных отделов / типов. Ранги таксонам присвоены в соответствии с установившейся системой иерархии, однако не всегда напрямую заимствованы из первоисточников, т.к. в литературе по молекулярной филогенетике (в т.ч. в базовой работе Adl. et al. 2012) авторы часто воздерживаются от присвоения рангов.

I. ДОМЕН ARCHAEA – археи

О Б Щ А Я Х А Р А К Т Е Р И С Т И К А

Древнейшие организмы, сохранившиеся на Земле; появились 3,8 млрд. лет назад. По уровню организации являются примитивными прокариотами, но при этом генеалогически ближе к эукариотам и являются их отдаленными предками. Группа Crenarcheota имеет инсерцию 11aa в гене фактора элонгации EF1a, общую для архей и эукариотов, что ставит вопрос о правомочности отнесения Crenarcheota к собственно археям – возможно со временем они будут признаны «эукариотами с прокариотическим строением клетки».

О С Н О В Ы Е П Р И З Н А К И

- Исключительно одноклеточные организмы.
- Прокариотическое строение клетки (набор цитоплазматических органелл ограничен нуклеоидом и рибосомами).
- Геном содержит гистоноподобные белки.
- Липидный компонент мембраны состоит из фитанолглицеридов (простых эфиров глицерина и терпеноида фитанола).
- Мембраны могут быть однослойными.
- Клеточная стенка состоит из псевдомуреина (полимера из чередующихся остатков N-ацетилглюкозамина и N-ацетилталлозаминуруновой кислоты) и/или S-протеинов.
- Жгутик представляет собой сплошную белковую нить, образованную субъединицами флагеллинов В1, В2 и В3; он левовращающий, растущий от основания, движется с использованием энергии АТФ.
- Уникальные метаболические процессы: метаногенез, бактериородопсиновый фотосинтез.
- Экология: термофилы, галофилы, ацидофилы, алкалофилы, барофилы.

Ранги, расположенные между уровнями домена и отдела, в современной системе прокариотов не используется; вопрос о том, составляют ли археи одно или несколько царств, оставлен без внимания как умозрительный и не имеющий практической ценности. При этом, филогенетическая дистанция между отдела-

ми этой группы настолько велика, что составлять одно царство они не могут; царств будет как минимум три: одно объединяет группы AI⁴, AIV и AV, второе соответствует отделу AII Euryarchaeota, третье – отделу AIII Nanoarchaeota. Еще вероятнее, что каждый из отделов заслуживает статуса самостоятельного царства, однако пока микробиологи воздерживаются от их формального установления.

Ниже приводится перечень отделов архей и схема филогенетических взаимоотношений между ними (рис. 2.1–2).

К Л А С С И Ф И К А Ц И Я А Р Х Е Й :

- Отдел AI. Crenarchaeota – Кренархеоты
- Отдел AII. Euryarchaeota – Эвриархеоты
- Отдел AIII. Nanoarchaeota – Наноархеоты
- Отдел AIV. Korarchaeota – Корархеоты
- Отдел AV. Thaumarchaeota – Таумархеоты

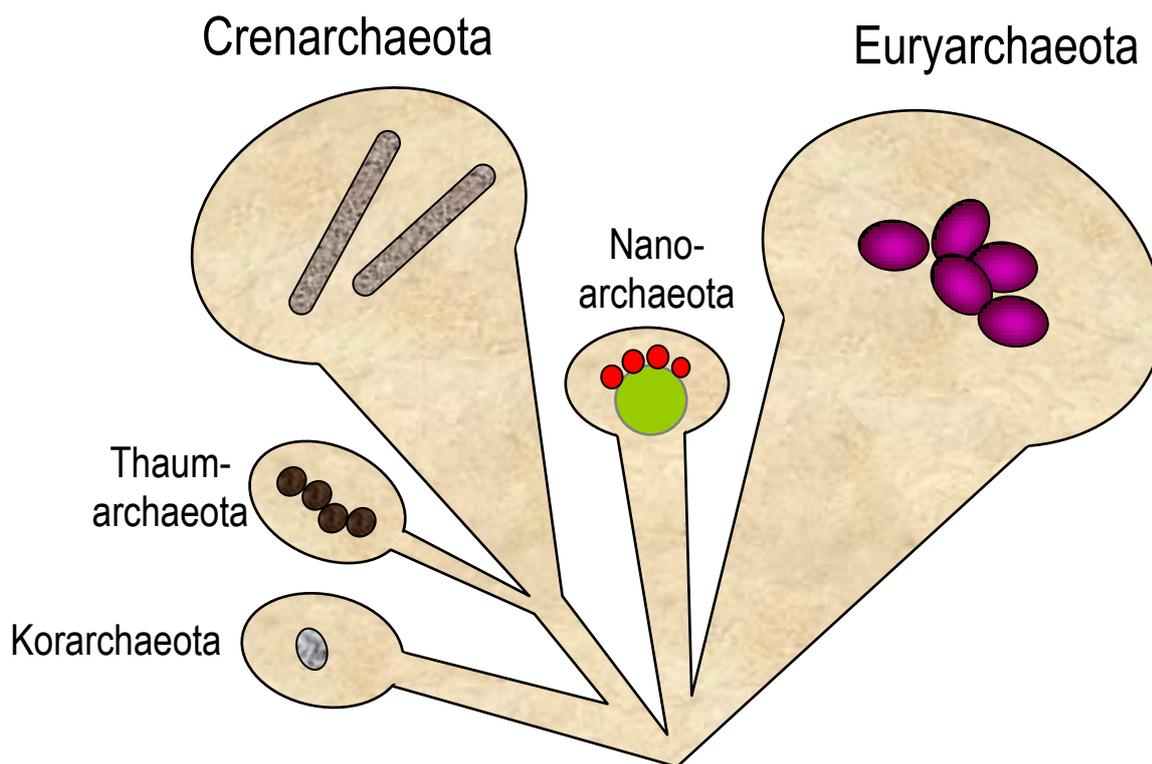


Рис. 2.1. Филогенетические связи между отделами архей

⁴ Нумерация рангов в виде римской цифры с указанием домена архей (А) и бактерий (В) была установлена в системе Bergey's Manual of Systematic Bacteriology (2001–2011) под ред. Дж. М. Гэррити с соавт.

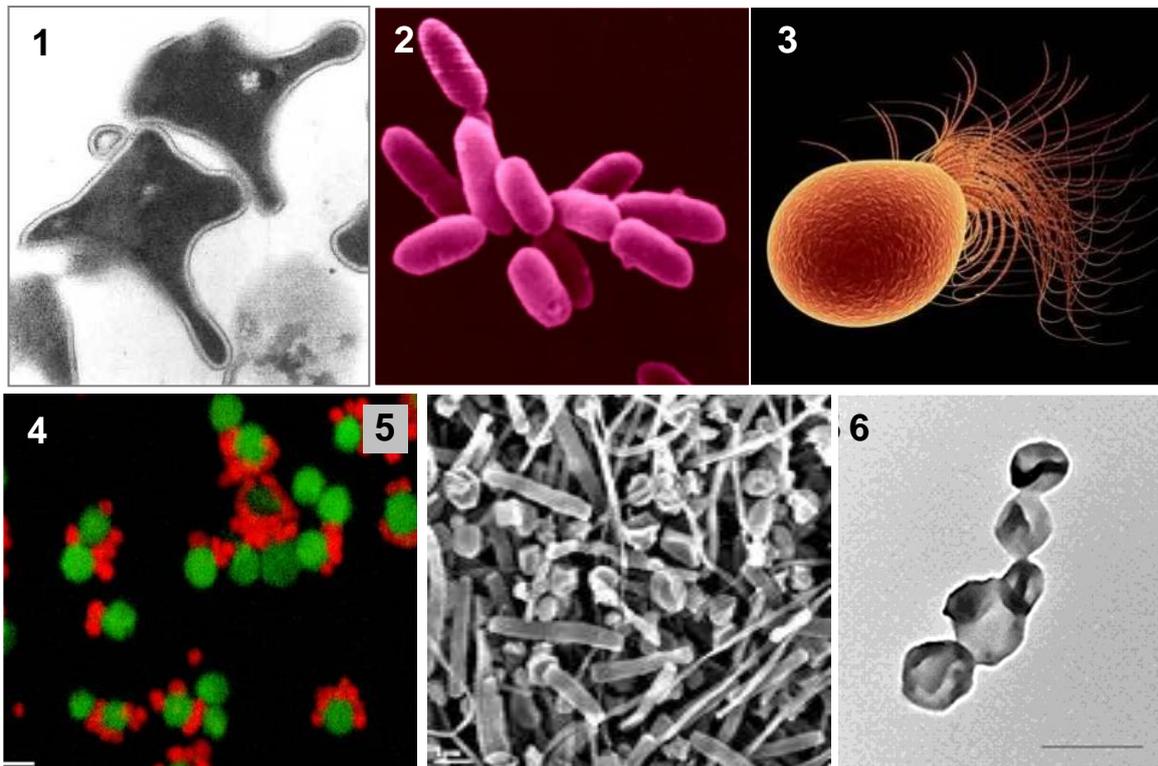


Рис. 2.2. Представители отделов архей

1 – Кренархеот *Sulfolobus acidocaldarius*; 2 – эвриархеот *Halobacterium halobium*; 3 – эвриархеот *Pyrococcus furiosus*; 7 – наноархеот *Nanoarchaeum equitans*; 8 – корархеот *Korarchaeum cryptofilum*; 9 – таумархеот *Nitrososphaera viennensis*.

II. ДОМЕН BACTERIA – бактерии

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Крупнейшая группа прокариотов, практически совпадающая с классическими дробянками и включающая как «типичных» бактерий (одноклеточных гетеротрофов, склонных к паразитизму), так и множество специфических групп, которые во второй половине XX в. неоднократно пытались отделить от собственно бактерий: цианобактерии («синезеленые водоросли»), актиномицеты («лучистые грибки»), риккетсии, хламидии, миксобактерии и т. п.

Классификация бактерий длительное время базировалась на признаке структуры клеточной стенки. В системе Берджи 1984—1987 гг. выделяли четыре отдела бактерий: Грамположительные, Грамотрицательные, Микоплазмы и Мендозикуты. Последняя группа оказалась синонимом архей; что же касается остальных трёх, то грамположительные бактерии сохранили статус отдела, микоплазмы стали одним из классов в составе этого же отдела, а грамотрицательные бактерии распались на минимум 22 отдела, никак не связанных друг с другом. Это – хороший пример искусственности таксона, основанного на плезиоморфном признаке, отсутствии окраски по Граму (см. стр. 24).

О С Н О В Ы Е П Р И З Н А К И

- Одноклеточные, колониальные и даже многоклеточные организмы, в том числе с начальной дифференцировкой клеток (до четырех функциональных типов клеток в одной многоклеточной нити).
- Прокариотическое строение клетки (набор цитоплазматических органелл, помимо нуклеоида и рибосом, включает, у разных видов: тилакоиды, фикобилисомы, хроматофоры, хлоросомы, каротиносомы, азотфиксирующие и хемосинтетические ламеллы, карбоксисомы, аэросомы, пиреллюлосомы и др.).
- Геном не содержит гистонов.
- Мембраны состоят из фосфолипидов.
- Мембраны всегда двухслойные; часто присутствует дополнительная, периплазматическая мембрана, расположенная снаружи от клеточной стенки.
- Клеточная стенка состоит из муреина и/или S-протеинов; часто присутствуют дополнительные слои из миколовых кислот, арабанов, маннанов, галактанов и др.
- Жгутик представляет собой полую белковую нить, образованную субъединицами флагеллина А; он правовращающий, растущий от конца, движется с использованием протонного градиента.
- Уникальные процессы: большинство типов брожения, азотфиксация, фотосинтез на основе бактериохлорофилла, анаэробное дыхание на основе восстановления соединений серы, железа, марганца, хлора, сурьмы, мышьяка.
- Обитают во всех биотопах Земли, преобладают в условиях нормальной температуры, давления и оксигенации.

Как и в случае архей, ранги, расположенные между уровнями домена и отдела, в современной системе бактерий не используется; соответственно, царства для этой группы сейчас не установлены.

Ниже приведен перечень основных отделов бактерий и схема филогенетических взаимоотношений между ними (рис. 2.3–4).

К Л А С С И Ф И К А Ц И Я Б А К Т Е Р И Й :

- Отдел VI. Aquificae – Аквифексы, водородные бактерии
- Отдел VII. Thermotogae – Термотоги
- Отдел VIII. Thermodesulfobacteria – Термодесульфобактерии
- Отдел IV. «Deinococcus-Thermus» – «Дейнококкус-Термус»
- Отдел V. Chrysiogenetes – Хризогенеты
- Отдел VI. Chloroflexi – Зеленые несерные бактерии
- Отдел VII. Thermomicrobia – Термомикробиумы
- Отдел VIII. Nitrospira – Нитроспирсы

- Отдел VIX. *Deferribacteres* – Деферрибáктеры
- Отдел VX. *Cyanobacteria* – Цианобактэрии
- Отдел VXI. *Chlorobi* – Зеленые серобактерии
- Отдел V XII. *Proteobacteria* – Протеобактерии
- Отдел V XIII. *Firmicutes* – Грамположительные бактерии
- Отдел V XIV. *Actinobacteria* – Актинобактэрии
- Отдел V XV. *Planctomycetes* – Планктомицэты
- Отдел V XVI. *Chlamydiae* – Хламидии
- Отдел V XVII. *Spirochaetes* – Спирохэты
- Отдел V XVIII. *Fibrobacteres* – Фибробáктеры
- Отдел V XIX. *Acidobacteria* – Ацидобактэрии
- Отдел V XX. *Bacteroidetes* – Бактероиды
- Отдел V XXI. *Fusobacteria* – Фузобактэрии
- Отдел V XXII. *Verrucomicrobia* – Веррукомикробиумы
- Отдел V XXIII. *Dictyoglomus* – Диктиоглóмусы

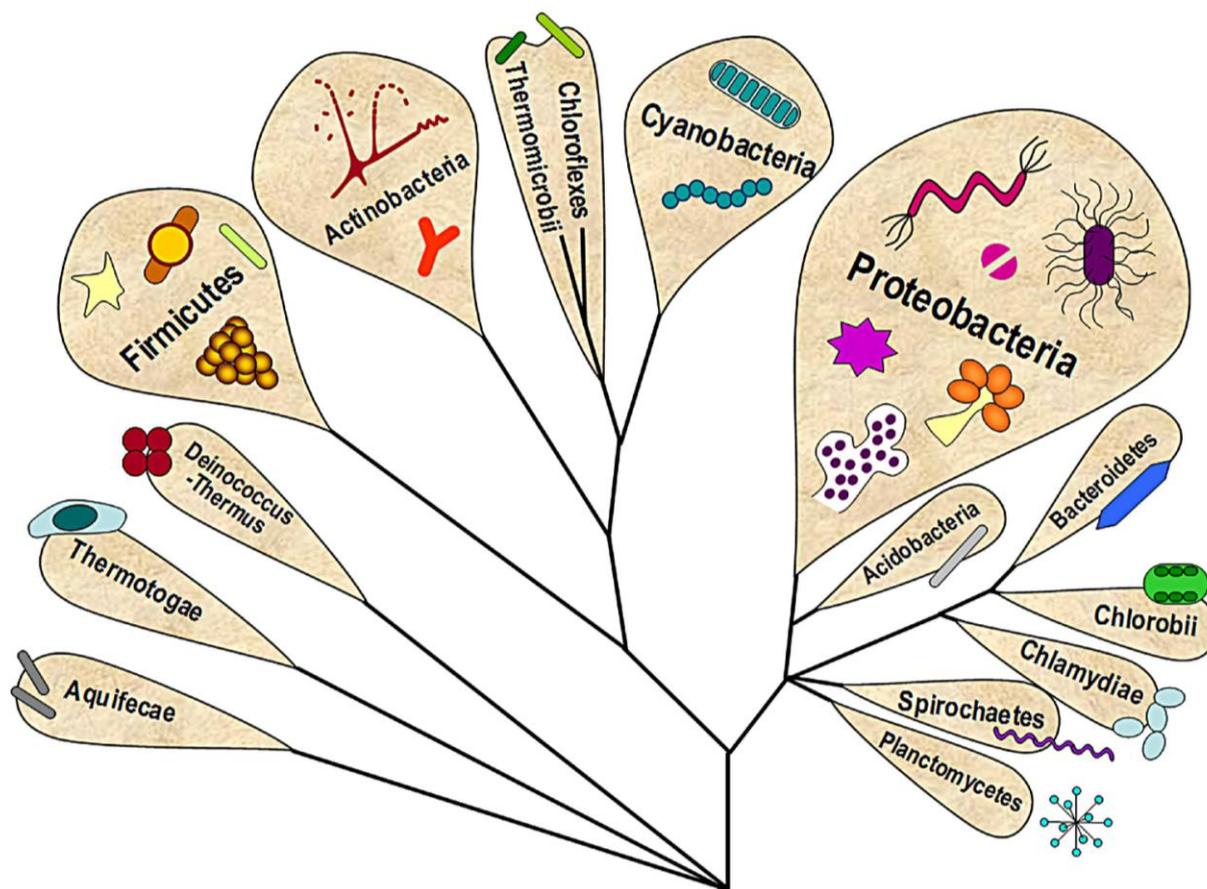


Рис. 2.3. Филогенетические связи между основными отделами бактерий

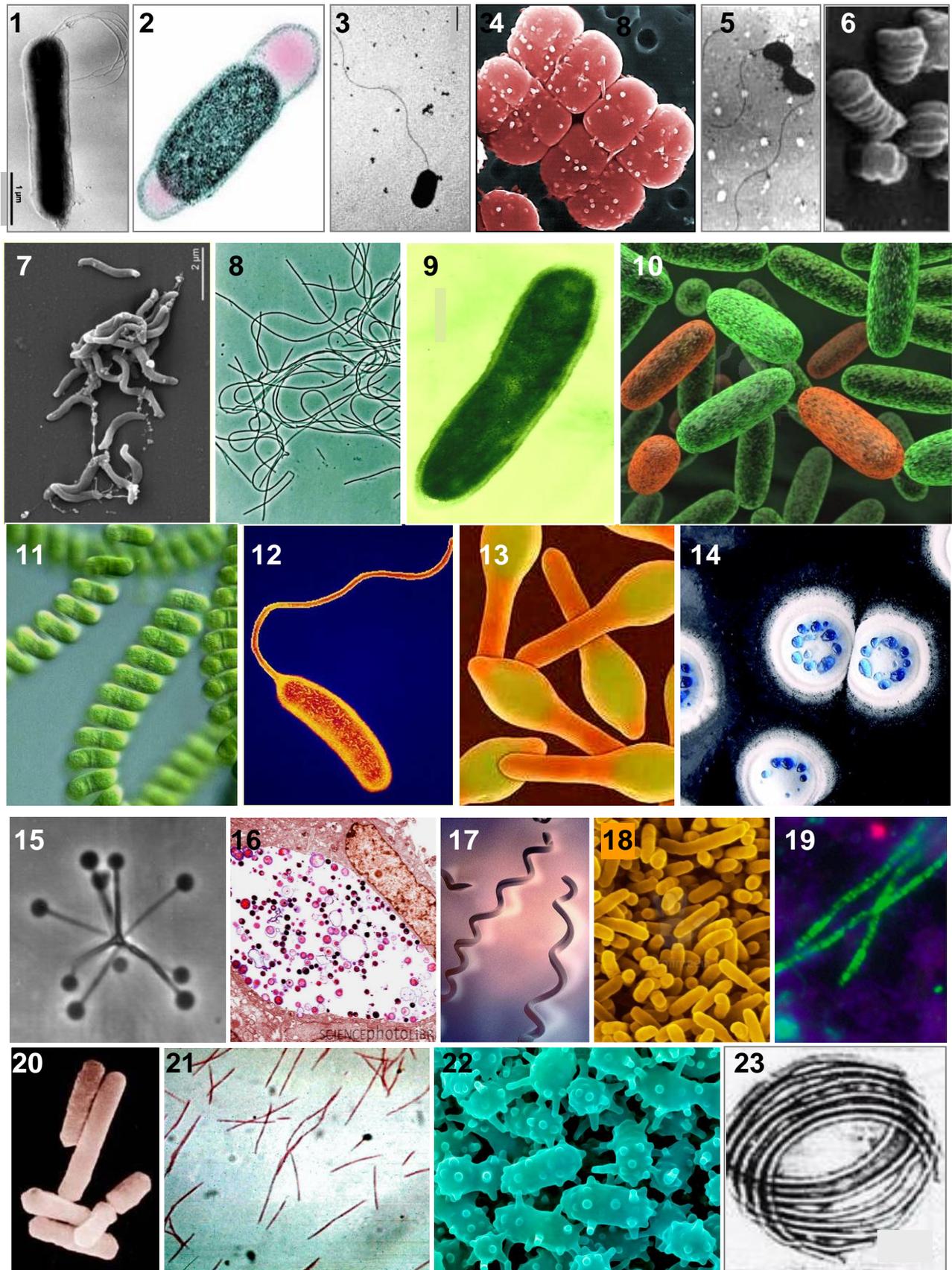


Рис. 2.4. Представители отделов бактерий
(подписи на следующей странице)

III. ДОМЕН EUKARYA (EUKARYOTA) – эукариоты, ядерные

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Наиболее разнообразная группа живых организмов, доминирующая в большинстве экосистем, за исключением анаэробных зон. Возникли 1,5–2 млрд. лет назад. Эукариоты имеют монофилетическое происхождение, т.е. возникновение этого домена было единичным эволюционным актом, и все представители этой обширной группы – протисты, растения, грибы, животные – имеют общего предка. Однако на вопрос, каково происхождение этого предка, однозначный ответ до сих пор не получен. Сравнение структуры ДНК и организации генома у различных представителей прокариотов показало, что эукариоты значительно ближе к археям, нежели к бактериям.

Наиболее существенны следующие признаки сходства архей с эукариотами:

- первичное отсутствие периплазматической мембраны (у грамположительных бактерий и микоплазм она, вероятно, вторично утрачена);
- гистоноподобные белки в геноме;
- мембранный светочувствительный белок родопсин;
- ген EF1 α у эукариотов имеет инсерцию, которая характерна только для одной из групп архей, отдела Crenarcheota (см. выше).

Последний признак наиболее важен. По мнению большинства специалистов он означает, что эукариоты либо произошли непосредственно от кренархеот, т.к. вероятность независимого приобретения идентичной мутации очень мала.

В то же время, утверждать, что эукариоты просто являются потомками архей, преждевременно. В структуре эукариотической клетки имеются некоторые черты, сближающие ее с бактериальной:

- преобладание фосфолипидов в мембранах;
- линейная структура генома (изредка встречается у бактерий, но не у архей);
- структура таких важных ферментов, как киназы и G-белки;
- способность к «скользящему» движению при помощи белков плазмалеммы, в котором можно усмотреть предвестие амебоидного движения.

← **Рис. 2.4.** 1 – водородная бактерия *Aquifex pyrophilus*; 2 – термотога *Thermotoga maritima*; 3 – термофильная десульфобактерия *Thermodesulfobacterium commune*; 4 – дейнококк *Deinococcus radiodurans*; 5 – хризогенета *Chrysiogenes arsenatis*; 6 – нитроспира *Nitrospira marina*; 7 – деферрибактер *Deferribacter desulfuricans*; 8 – зеленая несерная бактерия *Chloroflexus aurantiacus*; 9 – термомикробиум *Thermomicrobium roseum*; 10 – зеленая серобактерия *Chlorobium tepidum*; 11 – цианобактерия *Spirulina platensis*; 12 – протеобактерия *Vibrio cholerae* (холерный вибрион); 13 – грамположительная бактерия *Clostridium botulinum* (возбудитель ботулизма); 14 – грибоподобная актинобактерия (актиномицет) *Streptomyces coelicolor*; 15 – планктомицет *Planctomyces berkefii*; 16 – хламидия *Chlamydia trachomatis* (возбудитель хламидиоза); 17 – спирохета *Treponema pallidum* (возбудитель сифилиса); 18 – фибробактерия *Fibrobacter succinogenes*; 19 – ацидобактерия *Acidobacterium*; 20 – бактериоид *Bacteroides fragilis*; 21 – фузобактер *Fusobacterium nucleatum*; 22 – веррукобактерия *Verrucomicrobium spinosum*; 23 – диктиогломыс *Dictyoglomus turgidus*.

Итак, эукариоты сходны как с археями, так и с бактериями. Этот парадокс нашел свое разрешение в **синтропной гипотезе М. Хогана** (2010 г.), согласно которой общий предок эукариотов является гибридом бактерии и археи, причем последняя образует ядро. Мягкой альтернативой этой гипотезы является представление о том, что между бактериями и археями происходили акты конъюгации с обменом фрагментами генома. В результате предок эукариотов (вероятнее всего – архея) приобрел некоторые гены второго прокариотического домена.

В начале 2012 г. **С. Чжао** (S. Zhao) с соавт. сообщили об обнаружении общего предка эукариотов. Им оказался морской одноклеточный жгутиконосец *Collodictyon triciliatum* (рис. 2.5). Этот организм был известен более ста лет, однако его исключительная роль в эволюции органического мира выяснилась лишь сейчас. Согласно результатам анализа структуры генов 18S и 28S рРНК, *Collodictyon* не относится ни к одной из описанных в настоящее время супергрупп эукариотов и занимает на их эволюционном древе положение аутгруппы, т.е. наиболее обособленного представителя. При этом, он обладает признаками двух старейших супергрупп – Excavata и Amoebozoa: с первыми его сближает структура жгутикового аппарата и наличие брюшной ротовой бороздки, а со вторыми – образование крупных лобоподий, при помощи которых он осуществляет фагоцитоз.

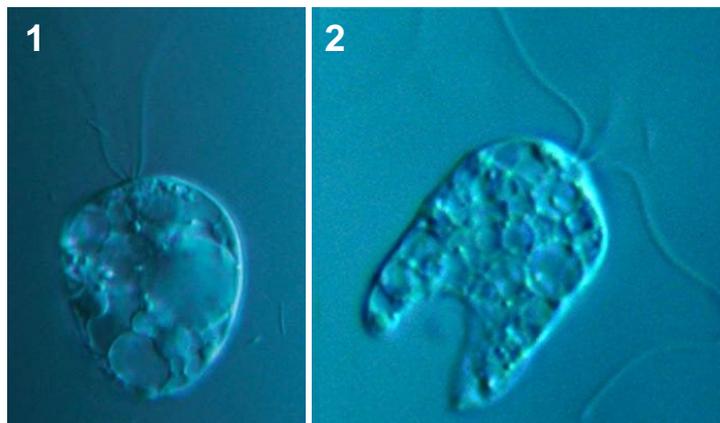


Рис. 2.5. *Collodictyon triciliatum* – предполагаемый общий предок эукариотов
1 – в момент активного передвижения; 2 – в момент поглощения пищи.

Интересной особенностью *Collodictyon* является стратегия питания: он захватывает крупные клетки, и даже колонии фотосинтезирующих эукариотов, и затем очень медленно их переваривает, причем в процессе переваривания не питается. Предполагают, что жгутиконосец «порабощает» фагоцитированные клетки, т.е. использует их в качестве временных хлоропластов. Именно такое поведение древних эукариотов и должно было привести к поглощению цианобактерий с их последующим превращением в хлоропласты. В то же время, у *Collodictyon* есть митохондрии, что еще раз подтверждает общность этих органелл для всех эукариотов и вторичность безмитохондриальных форм. Очевидно, также, что, не смотря на исключительную древность (предполагаемый воз-

раст семейства, к которому относится *Collodictyon*, – 1 млрд. лет), он является уже полностью сформировавшимся эукариотом, и не раскрывает детали происхождения этого домена.

О С Н О В Ы Е П Р И З Н А К И

- Одноклеточные, колониальные и многоклеточные организмы, в том числе с глубокой дифференцировкой клеток, наличием тканей и органов.
- Эукариотическое строение клетки (набор цитоплазматических органелл включает ядро, эндоплазматическую сеть, аппарат Гольджи, вакуоли, лизосомы, пероксисомы, глиоксисомы, сферосомы; у большинства видов имеются митохондрии, у автотрофных и некоторых гетеротрофных видов – хлоропласты).
- Геном содержит гистоны.
- Мембраны состоят из фосфолипидов.
- Мембраны всегда двухслойные; развита система внутренних мембран.
- Клеточная стенка, при ее наличии, состоит из β -1,4-глюкана (целлюлозы), β -1,4-глюкана (схизофиллана), в ее состав также могут входить хитин, хитозан, нигеран, пектины, маннаны, галактаны и др.
- Жгутик представляет собой окруженную мембраной аксонему – комплекс из двух свободных микротрубочек и девяти микротрубочечных дуплетов; он движется волнообразно, растет от основания, использует энергию АТФ.
- Уникальные процессы: биосинтез многих биологически активных веществ.
- Обитают во всех биотопах Земли, преобладают в условиях нормальной температуры, давления и оксигенации.

К Л А С С И Ф И К А Ц И Я Э У К А Р И О Т О В

Классификация, приведенная ниже, основана на результатах работы международной группы под руководством С. Эдла (2005, 2012), см. выше. Разнообразие эукариотов рассмотрено на уровне субдоменов, надцарств, царств и типов/отделов; таксономическая структура некоторых сложных групп дана в упрощении. Еще раз подчеркнем, что общепризнанные наименования для уровней иерархии выше отдела в современной системе отсутствуют, и приведенные в настоящем пособии ранги являются дидактической адаптацией.

I. Субдомен EXCAVATA – экскаваты

1. Надцарство Excavata – экскаваты

Происхождение названия: *ex* – внешний, *cava* – полость, борозда (имеется в виду ротовая бороздка).

Место в эволюции: древнейшая группа эукариотов, вероятные потомки *Collodictyon*.

Уровень организации: только одноклеточные микроскопические формы.

Местообитание: свободноживущие обитатели водоемов, паразиты и симбионты многоклеточных животных.

Жгутиковый аппарат: 3, 4, 6, 8, реже 1, 2, ∞ равных передних или боковых жгутиков, часто расположенных билатерально или образующих венчик, направленный вдоль питающей бороздки (рис. 2.6). У гипермастигин происходит полимеризация ядер, сопровождающаяся полимеризацией жгутиковых аппаратов.

Митохондрии: отсутствуют или вторично упрощены; если есть, то имеют дисковидные кристы.

Хлоропласты: присутствуют только у некоторых эвглен, имеют эукариотическое происхождение, содержат хлорофиллы **a** и **b**.

Другие особенности клетки: у большинства видов имеется *брюшная ротовая бороздка*, через которую клетка заглатывает пищу; часто присутствуют: *аксостиль* – осевой стержень, *кинетоласт* – производное митохондрии, связанное с кинетосомой (базальным телом жгутика); *ундулирующая мембрана* – мембрана, прижимающая жгутик к поверхности клетки. У многих видов ядро прочно ассоциировано с кинетосомой и образует единую структуру – *кариомастигонту*.

Половой процесс: первично отсутствует.

Филогенетические связи в пределах надцарства показаны на рис. 2.7.

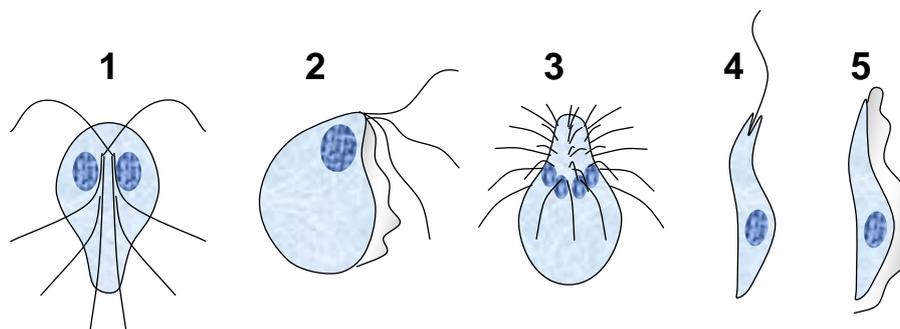


Рис. 2.6. Жгутиконосные клетки Excavata.

1 – дипломонада; 2 – трихомонада; 3 – гипермастигина; 4 – эвглена, 5 – кинетоластида

1.1. Царство Metamonada – метамонады

Митохондрии преобразованы в неспособные к дыханию гидрогеносомы или митосомы. Анаэробы, исключительно гетеротрофы. Жгутиков 3–4 и более.

1.1.1. Тип Fornicata – форника́ты: *дипломонады* (*Giardia*, возбудитель лямблиоза; *Hexamita* – свободноживущий жгутиконосец); *ретортамонады* (*Retortamonas* – свободноживущий жгутиконосец).

1.1.2. Тип Parabasalia – парабазáлии: *трихомонады* (*Trichomonas* – возбудитель трихомоноза); *гипермастигины* (*Trichonympha* – симбионт кишечника термитов).

1.1.3. Тип Preaxostyla – преаксостíли: *оксимонады* (*Oxymonas* – паразит кишечника членистоногих); *тримастигины* (*Trimastix* – свободноживущий жгутиконосец).

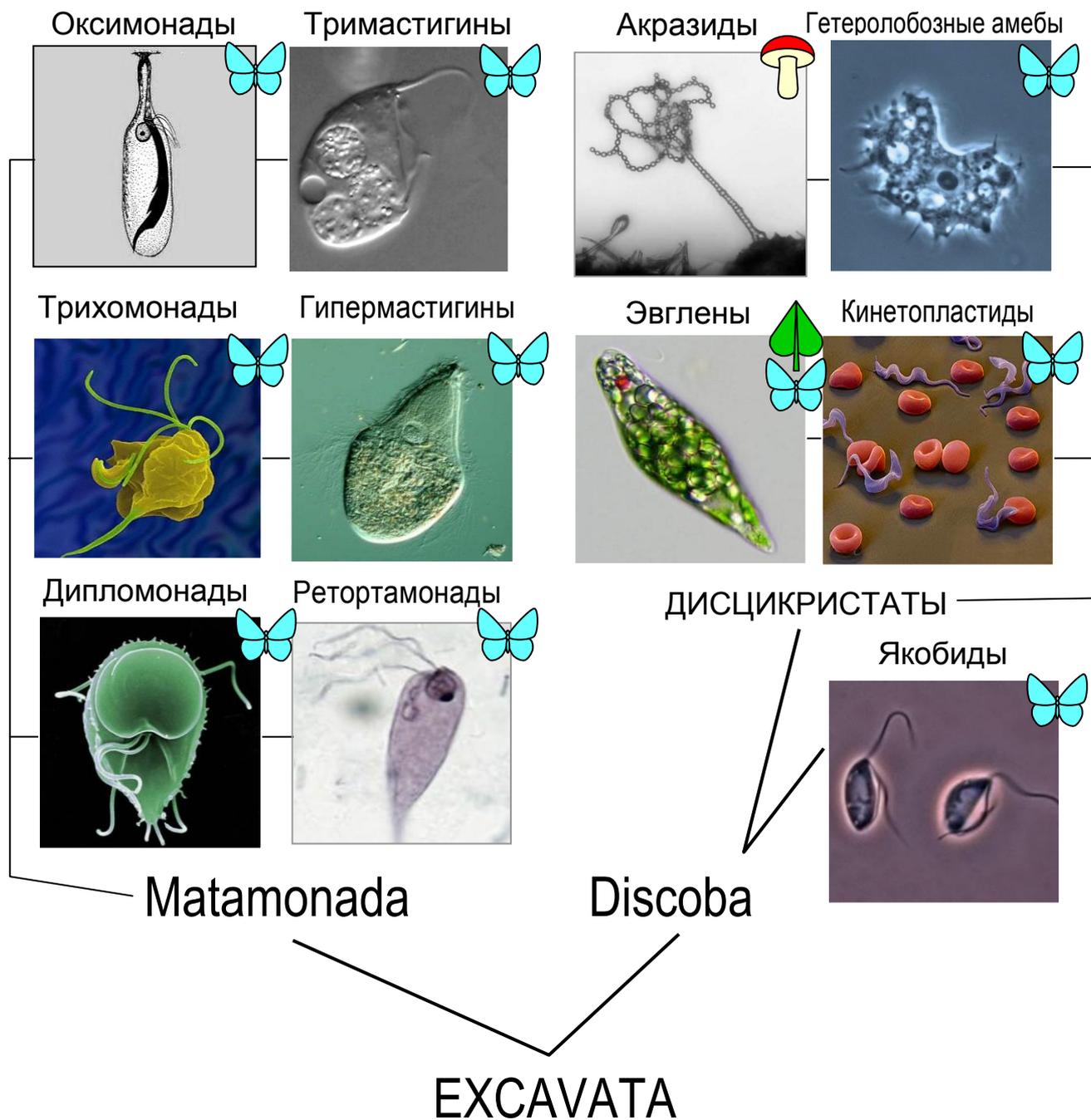


Рис. 2.7. Представители Excavata и филогенетические связи между ними

Здесь и далее, значки возле изображений означают принадлежность таксона к царствам Животные, Растения и Грибы в традиционных эпиморфологических системах.

1.2. Царство Discoba – дискóбы

Митохондрии функциональные, имеют дисковидные кристы. Аэробы, авто- или гетеротрофы. Жгутиков 1–2.

1.2.1. Тип Jakobida – яко́биды (*Jakoba* – свободноживущий жгутиконосец).

1.2.2. Тип Discicristata – дисцикрис́таты, дискокрис́таты: *гетеролобозные амёбы* (*Naegleria* – амеба, вызывающая отек мозга); *акразиды* – подгурра гетеролобозных амёб, способных к агрегации и образованию плодовых тел (*Acrasis* – ложный слизевик с древовидными или головчатыми плодовыми телами); *эвглены* (*Facus* – автотрофный дугитиконосец, *Euglena* – миксотрофный жгутиконосец, *Colacium* – автотрофное сидячее одноклеточное, *Urceolus* – гетеротрофный свободноживущий дугитиконосец); *кинетопластиды* – жгутиконосцы, имеющие кинетопласт и ундолирующую мембрану (*Tripanosoma* – возбудитель сонной болезни, *Leishmania* – возбудитель лейшманиоза).

II. Субдомен DIAPHORETIKES (=BIKONTA) – диафоре́тики, бикóнты

Название в переводе с греческого означает «разнообразные». Крупная супергруппа, объединяющая большинство автотрофных эукариотов. В отличие от Excavata, большинство Diaphoretikes имеют два жгутика, и именно такая структура считается для этой группы первичной (отсюда второе название субдомена, Bikonta – двужгутиковые).

2. Надцарство Rhizaria – риза́рии

Надцарство Rhizaria родственно надцарству Chromalveolata, поэтому многие авторы предлагают объединить эти группы в общее надцарство **Sar** (это – аббревиатура, которая расшифровывается как Stramenopiles – Alveolata – Rhizaria; первые два названия – это царства в супергруппе Chromalveolata).

Происхождение названия: от лат. *rhizoma* – корень (указание на корневидные псевдоподии – ризоподии)

Место в эволюции: особая группа амeboидных организмов, не родственная настоящим (лобозным) амёбам.

Уровень организации: одноклеточные, колониальные и плазмодиальные формы, только микроскопические.

Местообитание: пресные и соленые воды, ткани организмов-хозяев; на суше – только в качестве паразитов.

Жгутиковый аппарат: один или два неравных субапикальных жгутика (рис. 2.8).

Митохондрии: имеют трубчатые кристы.

Хлоропласты: присутствуют у хлорарахниевых водорослей, имеют эукариотическое происхождение, содержат хлорофиллы **a** и **b**. У раковинной филозной амебы *Paulinella cyanophora* функцию хлоропласта выполняет цианобактерия (см. рис. 1.21); это – единственный изветсный случай акта первичного эндосим-

биоза за пределами надцарства Archaeplastida. В хлоропласте *Paulinella* присутствует только хлорофилл **а**.

Дополнительные особенности клетки: на трофической стадии жгутики обычно отсутствуют; клетка передвигается при помощи *ризоподий* – тонких шиловидных псевдоподий; амёбы, имеющие ризоподии, называются *филозными*. Часто имеются минеральные образования – кремнеземовые чешуйки, известковый или кремнеземовый эндоскелет, известковая многокамерная раковина.

Половой процесс: регулярный.

Филогенетические связи в пределах надцарства показаны на рис. 2.9.

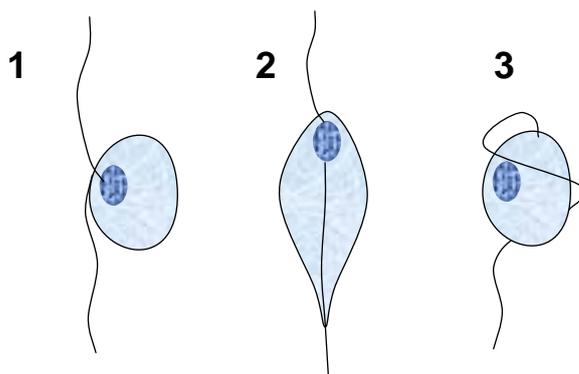


Рис. 2.8. Жгутиконосные клетки Rhizaria.

1 – плазмодиофориды; 2 – церкомонада; 3 – хлорарахниевая водоросль.

2.1. Царство Rhizaria – ризáрии

2.1.1. Тип Cercozoa – церкозби: *церкомонады* (*Cercomonas* – свободноживущий жгутиконосец, образующий микроскопические плазмодии); *голые филозные амёбы*, включая Vampiroellidae (*Vampyrella* – амёба, высасывающая протопласт нитчатых водорослей), Phaeodaria, Ebridae, Harposporidia и др.; *раковинные филозные амёбы* – клетка окружена раковиной, составленной из сросшихся кремнеземовых чешуек (*Euglypha* – свободноживущая амёба, покрытая чешуйками; *Paulinella* – единственный известный организм, независимо от других освоивший фотосинтетический эндосимбиоз с цианобактериями); *плазмодиофориды* или *паразитические слизевики* (*Plasmodiophora* – внутриклеточный паразит корней капусты); *хлорарахниевые водоросли* – одноклеточные и колониальные фотосинтетики (*Chlorarachnion* – колониальный амёбоид с зелеными хлоропластами).

2.1.2. Тип Retaria – ретáрии: *форамениферы* – крупные морские амёбы, имеющие многокамерную известковую раковину (*Nummulites* – вымершая фораменифера со спиральным скелетом до 5 см; *Reticulomyxa* – сидячая глубоководная фораменифера кораллоподобной формы, из группы так наз. ксенофиофорей, до 30 см(!); *Quinqueloculina* – мелкая фораменифера с листовидной ракови-

ной); **радиолярии** (кроме Phaeodaria, которые относятся к Cercozoa) – мелкие морские амёбы, имеющие сложный эндоскелет, состоящий из кремнезема, извести или сульфата стронция (*Acanthocolla* – радиолярия с многолучевым скелетом; *Euchitonia* – радиолярия с трехлопастным скелетом; *Eucyrtidium* – радиолярия с куполообразным скелетом).

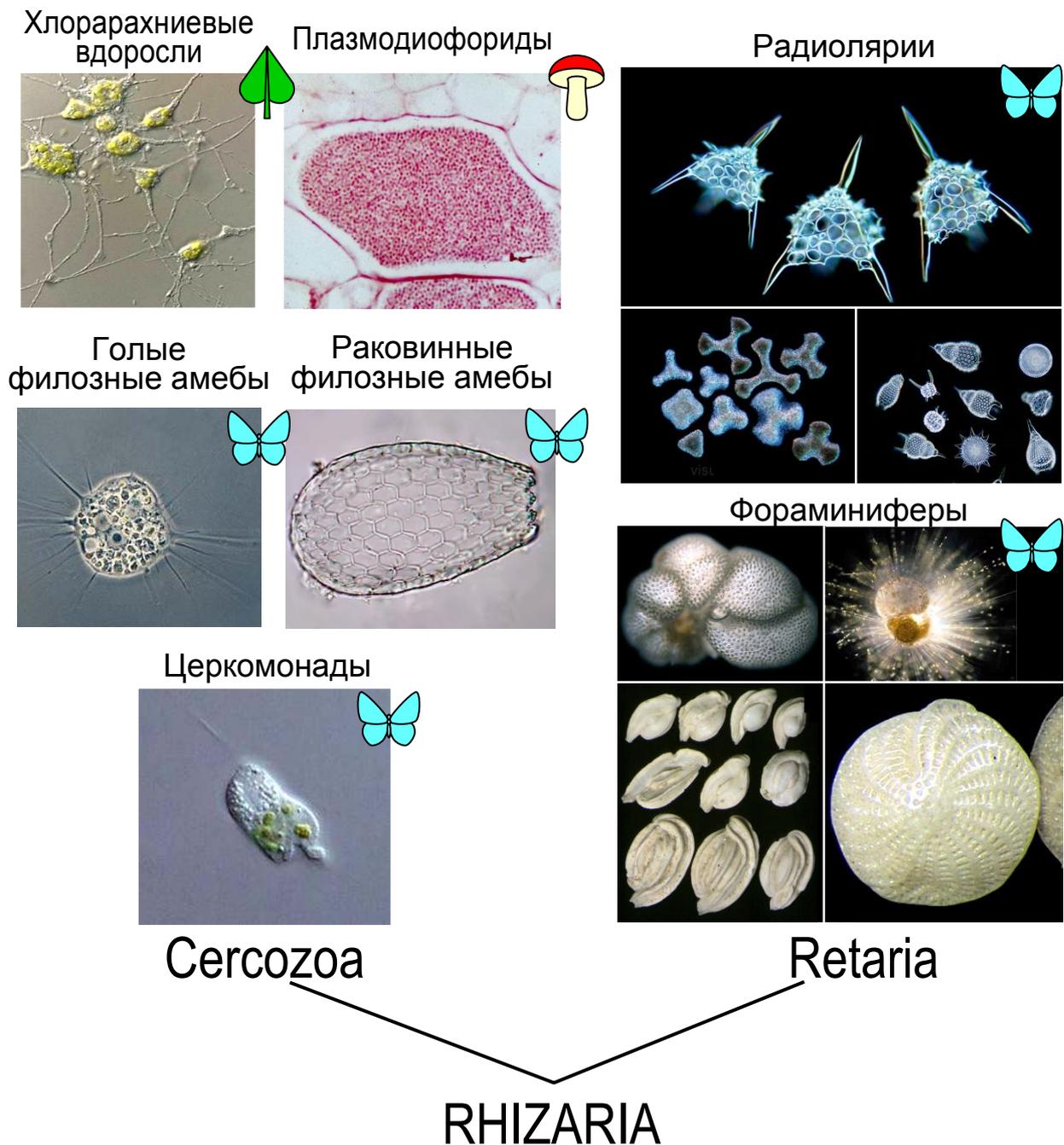


Рис. 2.9. Представители Rhizaria и филогенетические связи между ними.

3. Надцарство Chromalveolata – хромальвеолёты

Происхождение названия: соединение названий двух царств: 1) Chromista, от *chromos* – цвет (по наличию разноцветных пластид), и 2) Alveolata, от *alveola* – пузырек (по наличию кортикальных пузырьков).

Место в эволюции: молодая и перспективная группа эукариотов, еще не достигшая расцвета. Третья по разнообразию группа после Opisthokonta и Archaeplastida.

Уровень организации: одноклеточные, колониальные и многоклеточные формы, включая макроорганизмы с тканями и органами (бурые водоросли).

Местообитание: пресные и соленые воды, ткани организмов-хозяев; на суше – только в качестве паразитов.

Жгутиковый аппарат: два разных по длине, строению и типу движения субапикальных или плевральных жгутика, из которых передний несет трехчастные трубчатые мастигонемы, расположенные в два ряда; задний жгутик может охватывать клетку кольцом; иногда он редуцируется (рис. 2.10).

Митохондрии: имеют трубчатые кристы.

Хлоропласты: эукариотического происхождения, вторичные или третичные (!), содержат хлорофиллы **a** и **c** (у динофита *Lepidodinium* хлоропласты содержат хлорофиллы **a** и **b**).

Дополнительные особенности клетки: в пределах группы наблюдается разнообразие покровных структур: встречаются *лорики* (золотистые водоросли), *минерализованные чешуйки* (синурофиты), *двухчастные кремнеземовые панцири* (диатомеи), *эндоскелеты* (силикофлагелляты), *теки* (динофиты).

Половой процесс: регулярный.

Филогенетические связи в пределах надцарства показаны на рис. 2.11.

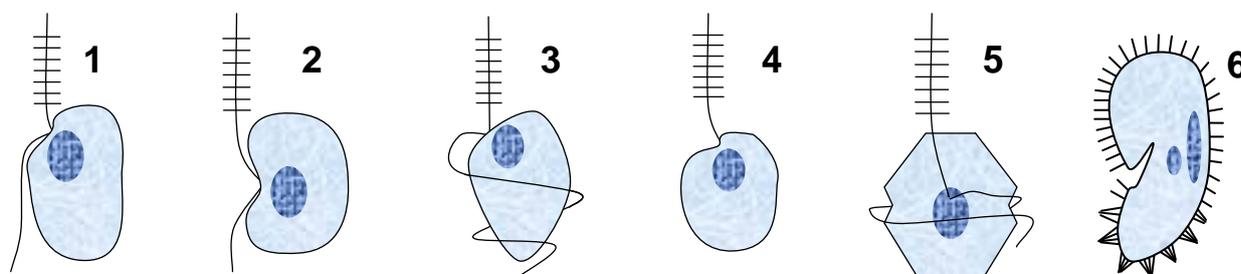


Рис. 2.10. Жгутиконосные клетки Chromalveolata

1 – хромофитовые водоросли; 2 – ложные грибы (вторичная зооспора оомицетов); 3 – лабиринтулы; 4 – ложные грибы (гифохитриды); 5 – динофиты; 6 – инфузории.

3.1. Царство Chromista (=Stramenopiles) – хромисты, страменопилы, разножгутиковые

Кортикальные пузырьки отсутствуют.

3.1.1. Тип Bicosoecida – бикосециды, бикосеки – одноклеточные или колониальные жгутиконосцы, часто имеющие бокаловидную лорику (*Bicosoeca* – пресноводный жгутиконосец).

3.1.2. Тип/отдел Labyrinthulida, Labyrinthulomycetes – лабиринтуломицеты: *лабиринтулы* – морские организмы, образующие подвижные колонии из клеток, связанных при помощи эктоплазматической сети (*Labyrinthula* – развивается на погруженной в воду древесине); *траустохитриды* – одноклеточные, покрытые чешуйками организмы, с питающими отростками – производными эктоплазматической сети (*Traustochytrium* – паразит моллюсков и плоских червей).

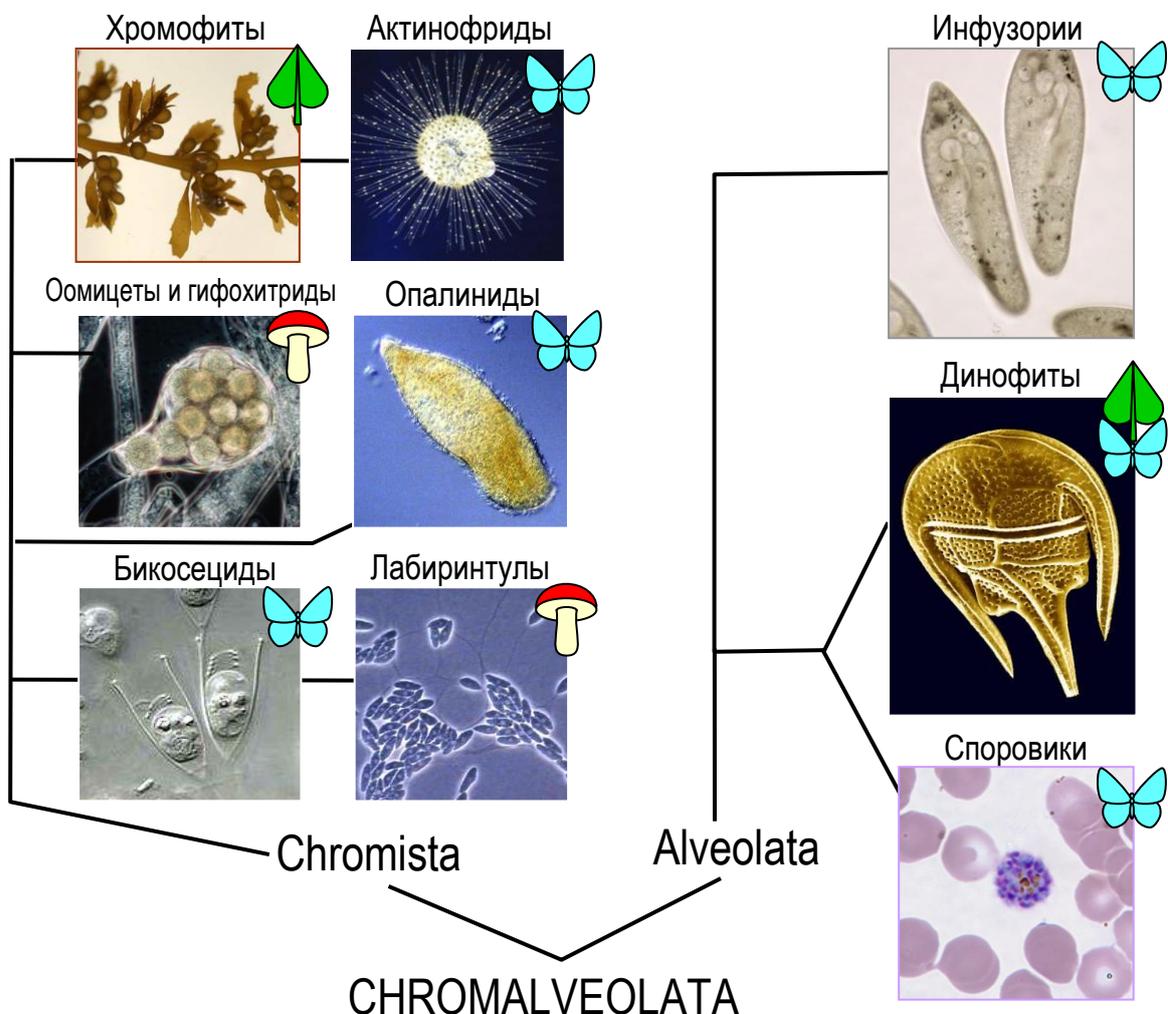


Рис. 2.11. Представители Chromalveolata и филогенетические связи между ними.

3.1.3. Тип Opalinata – опалины – многожгутиковые гетеротрофы, сходные с инфузориями, но не имеющие ротового аппарата (*Opalina* – эндобионты амфибий и рыб).

3.1.4. Тип Actinophryidae – актинофрйдовые солнечники , актинофрйды – хищные одноклеточные, питающиеся при помощи аксоподий, представители сборной группы солнечников (Heliozoa), к которой также относятся центрогелиды из надцарства Nasrobia; микротрубочки внутри аксоподий

собраны в две переплетающиеся спирали (*Actynophrys* – пресноводный солнечник).

3.1.5. Отдел Oomycota, =Peronosporomycota – оомицеты, пероноспоромицеты – организмы, сходные с грибами по способу питания (осмогетеротрофы) и организации тела (мицелий, моно- или полицентрический таллом), но не состоящие с ними в родстве; клеточная стенка целлюлозная, запасное вещество – ламинарин. Зооспоры имеют два жгутика (*Saprolegnia* – мицелиальный гриб, паразит рыб, *Peronospora*, *Phytophthora*, *Plasmopara* – мицелиальные грибы, паразиты наземных растений).

3.1.6. Отдел Hyphochytriomycota – гиfoxитриомицеты, гиfoxитриды – родственны оомицетам и также сходны с настоящими грибами. Зооспоры имеют один жгутик (*Hyphochytrium* – сапротрофный гриб с полицентрическим талломом).

3.1.7. Отдел Chromophyta, =Ochromphyta – хромофитовые водоросли, хромофиты, охрофиты – обширная группа фотосинтезирующих хромистов, отличающаяся разнообразием пигментного состава хлоропластов, типов структуры таллома и особенностей клеточных покровов (рис. 2.12):

- **Chrysophyceae** – золотистые водоросли (*Chromulina* – одноклеточный жгутиконосец, *Chrysamoeba* – одноклеточный амебоид);
- **Dictyochophyceae** – диктиоховые водоросли, =силикофлагелляты (*Dictyocha* – одноклеточный амебоид, *Pedinella* – сидячий колониальный жгутиконосец);
- **Eustigmatophyceae** – эвстигмовые водоросли (*Vischeria* – одноклеточная неподвижная водоросль);
- **Pelagophyceae** – пелаговые водоросли (*Pelagococcus* – одноклеточная неподвижная водоросль);
- **Phaeothamniophyceae** – феотамниевые водоросли (*Phaeothamnion* – нитчатая водоросль);
- **Raphidophyceae** – рафидовые водоросли (*Vacuolaria* – одноклеточный жгутиконосец);
- **Synurophyceae** – синуровые водоросли (*Mallomonas* – одноклеточный жгутиконосец, *Synura* – сферическая колония жгутиконосцев);
- **Xanthophyceae** – желтозеленые водоросли (*Tribonema* – нитчатая водоросль, *Vaucheria* – сифоновая водоросль, т.е. организм, тело которого представляет собой гигантскую, ветвящуюся, многоядерную клетку);
- **Phaeophyceae** – бурые водоросли (*Ectocarpus* – нитчатая водоросль; *Laminaria*, *Fucus* – многоклеточные водоросли с зачаточными тканями и органами);
- **Bacillariophyceae, =Diatomea** – диатомовые водоросли (*Navicula*, *Cyclotella* – одноклеточные безжгутиковые водоросли с двухчастным кремнезёмовым панцирем).



Рис. 2.12. Классы хромофитовых водорослей.

3.2. Царство Alveolata – альвеоляты

Кортикальные пузырьки имеются.

3.2.1. Тип/отдел Dinoflagellata, =Dinophyta – динофлагелляты, динофитовые водоросли – одноклеточные, в основном подвижные, фотосинтезирующие или гетеротрофные организмы; клетки покрыты текой; имеются стигмы сложного строения; хлоропласты могут быть вторичными или третичными (*Ceratium* – планктонная фотосинтезирующая динофлагеллята; *Noctiluca*, =ночесветка – гетеротрофная динофлагеллята, вызывающая биолюминесценцию морской воды).

3.2.2. Тип Ciliata – инфузории, ресничные – одноклеточные и колониальные хищники; клетка покрыта многочисленными жгутиками – «ресничками», ядро разделено на вегетативную и генеративную части – макронуклеус и микронуклеус; имеются рудиментарные пластиды (*Paramecium*, =инфузория-туфелька – планктонная равноресничная инфузория; *Vorticella* – сидячая кругоресничная инфузория; *Ephelota* – безресничная сосущая инфузория).

3.2.3. Тип Apicomplexa – споровики, апикомплексы – высокоспециализированные паразитические организмы; в жизненном цикле происходит чередование бесполого размножения (шизогония, спорогония) и полового процесса (гаметогония); имеются рудиментарные пластиды; присутствует так наз. *апикальный комплекс* – приспособление для проникновения в клетку хозяина или закрепления на ней: **гемоспоридии** (*Plasmodium*, =малярийный плазмодий – возбудитель малярии); **кокцидии** (*Toxoplasma* – возбудитель токсоплазмоза кошачьих и человека); **грегарины** (*Gregarina* – паразит беспозвоночных).

4. Надцарство *Насrobia* – хакрóбии

Происхождение названия: соединение двух названий: 1) *Haptophyta*, от *hapto* – прикреплять (по наличию прикрепляющей нити - *гаптонемы*), и 2) *Cryptophyta*, от *cryptos* – тайный («таинственные водоросли»).

Место в эволюции: «двойники» хромистов, имеющие сходный фотосинтезирующий аппарат, но иной цитоскелет.

Уровень организации: одноклеточные и колониальные формы.

Местообитание: пресные и соленые воды.

Жгутиковый аппарат: два одинаковых или несколько различных жгутика с фибриллярными мастигоненами; у гаптофитов имеется *гаптонема* – особая жгутикоподобная органелла, способная скручиваться в спираль (рис. 2.13).

Митохондрии: имеют пластинчатые или трубчато-пластинчатые кристы.

Хлоропласты: эукариотического происхождения, содержат хлорофиллы **а** и **с**. У криптофитов есть фикобилины

Половой процесс: регулярный.

Филогенетические связи в пределах надцарства показаны на рис. 2.14.

4.1. Царство *Насrobia* – хакрóбии

Сборная группа, объединяющая несколько далеких друг от друга групп, которые, возможно, в дальнейшем получат статус отдельных царств.

4.1.1. Отдел *Haptophyta* – гаптофíтовые водоросли, гапотфíты – одноклеточные, в основном подвижные, фотосинтезирующие организмы; хлоропласты золотистые, не содержат фикобилинов: *примнезиевые водоросли* – клетки голые или покрыты органическими чешуйками (*Primnesium* – пресноводная одноклеточная водоросль); *кокколитофориды* – клетки покрыты крупными известковыми чешуйками сложного строения (*Coccolithus* – морская одноклеточная водоросль).

4.1.2. Отдел *Cryptophyta* – криптофíтовые водоросли, криптофíты – одноклеточные, подвижные, фотосинтезирующие, реже гетеротрофные организмы; хлоропласты оливковые, оранжевые, розовые, лиловые, синие, содержат фикобилины (*Cryptomonas* – обитатель загрязненных пресных вод; *Natena* – организм, способный давать при деления авто- и гетеротрофного потомка).

4.1.3. Тип *Centrohelida* – центрогелíдовые сол нечники, центрогелíды – хищные одноклеточные, питающиеся при помощи аксоподий, представители сборной группы солнечников (*Heliozoa*), к которой также относятся актинофриды из надцарства *Chromalveolata*; микротрубочки внутри аксоподий образуют 3- или 6-гранные пучки; помимо аксоподий, клетку окружают кремне-

земовые шипы, имеются чешуйки и элементы экзоскелета; есть сидячие формы (*Acanthocystis* – пресноводный солнечник).

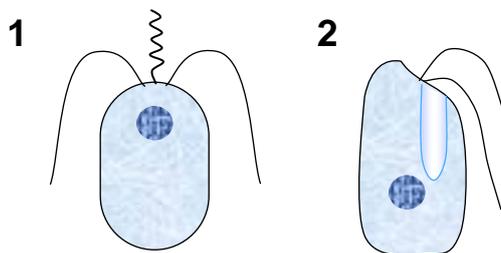


Рис. 2.12. Жгутиконосные клетки *Насробиа*.

1 – гаптофитовые водоросли; 2 – криптофитовые водоросли.

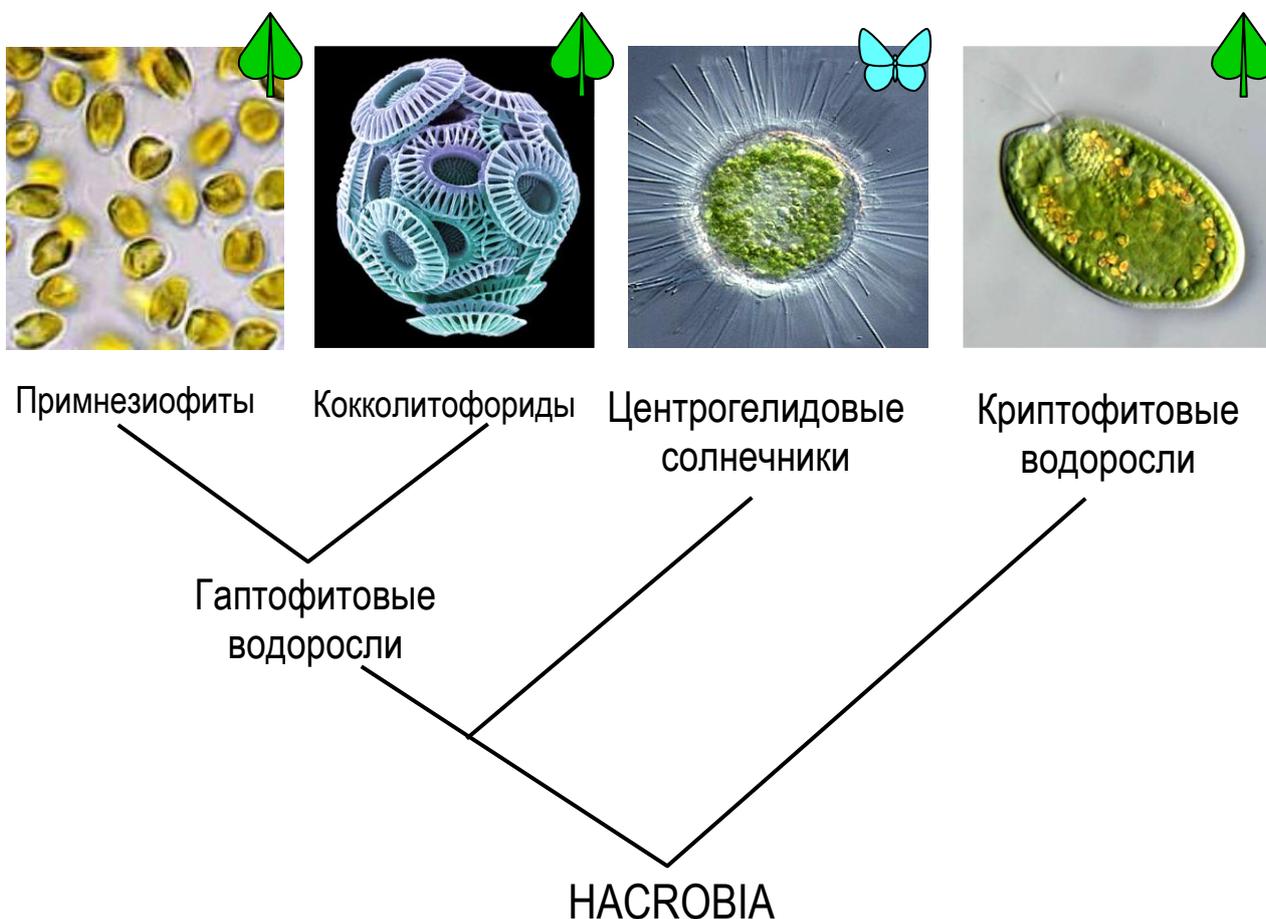


Рис. 2.14. Представители *Насробиа* и филогенетические связи между ними.

5. Надцарство *Archaeplastida* – архепластиды

Происхождение названия: от греч. *archaeo* – древний, *plastida* – пластида, хлоропласт; букв. «обладатели древних пластид».

Место в эволюции: «изобретатели» эукариотического фотосинтеза: впервые использовали цианобактерий в качестве хлоропластов.

Уровень организации: одноклеточные, колониальные и многоклеточные формы, включая макроорганизмы с тканями и органами (сосудистые растения).

Местообитание: пресные и соленые воды, суша.

Жгутиковый аппарат: 2 равных передних жгутика, реже 4 или ∞ (рис. 2.15)

Митохондрии: имеют пластинчатые кристы.

Хлоропласты: прокариотического происхождения, содержат следующие хлорофиллы: **a** (глаукофиты), **a** и **b** (зеленые растения), **a** и **d** (красные водоросли); у красных и глаукофитовых водорослей есть фикобилины.

Половой процесс: регулярный.

Филогенетические связи в пределах надцарства показаны на рис. 2.16.

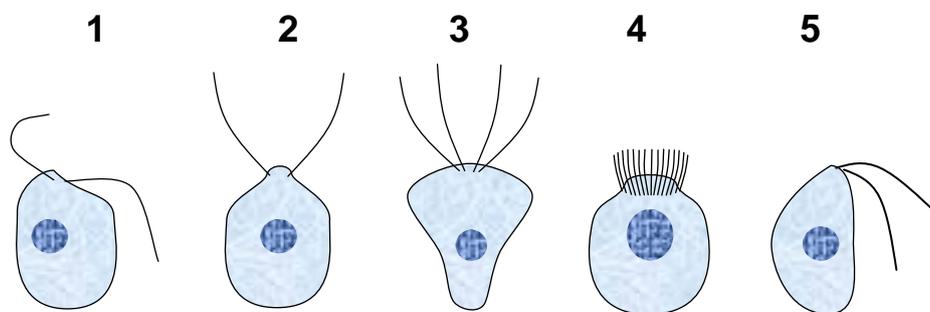


Рис. 2.15. Жгутиковые клетки Archaplastida.
1 – глаукофиты; 2–3 – хлорофиты; 4–5 стрептофиты.

5.1. Царство Glaucophyta – глаукофиты

Хлоропласты сине-зеленой окраски, содержат хлорофилл **a**, присутствуют фикобилины; единственные эукариоты, у которых хлоропласты сохранили муреиновую клеточную стенку – рудимент их бактериального прошлого. Древнейшие фотосинтезирующие эукариоты.

Следует помнить, что фотосинтез имеется в супергруппах, более древних, чем Archaplastida – в частности, у Excavata (*Euglena*). Однако для того, чтобы эвглена приобрела фотосинтез, должны были произойти следующие события: 1) глаукофитовая водоросль вступила в симбиоз с цианобактерией, 2) от глаукофитовой водоросли произошла зеленая водоросль, 3) зеленая водоросль была поглощена эвгленой и превратилась в ее хлоропласт. Таким образом, хотя Excavata и древнее, чем Archaplastida, фотосинтез они приобрели сравнительно недавно. Именно этим и объясняется умение эвглен жить без хлоропластов, столь озадачившее систематиков XIX–XX вв.

5.1.1. Отдел Glaucophyta – глаукофиты, глаукофитовые водоросли – одноклеточные водоросли (*Glaucocystis* – неподвижная пресноводная водоросль; *Cyanophora* – жгутиконосная пресноводная водоросль).

5.2. Царство Rhodophyta – красные водоросли, багрянки

Хлоропласты имеют пурпурно-красную, реже голубую, сине-зеленую, желтую окраску, содержат хлорофиллы **a** и **d**; присутствуют фикобилины; жгутики и кинетосомы полностью редуцированы.

5.2.1. Отдел Rhodophyta – красные водоросли, багрянки – одноклеточные, колониальные или многоклеточные, преимущественно морские организмы, в т.ч. с зачаточной дифференцировкой тканей. Жизненный цикл включает до трех поколений. Наиболее глубоководные из фотосинтезирующих организмов, достигают глубины ок. 350 м (*Cyanidium* – одноклеточная водоросль; *Porphyra* – пластинчатая водоросль; *Ceramium* – разноритчатая водоросль; *Phyllophora* – паренхиматозная водоросль).

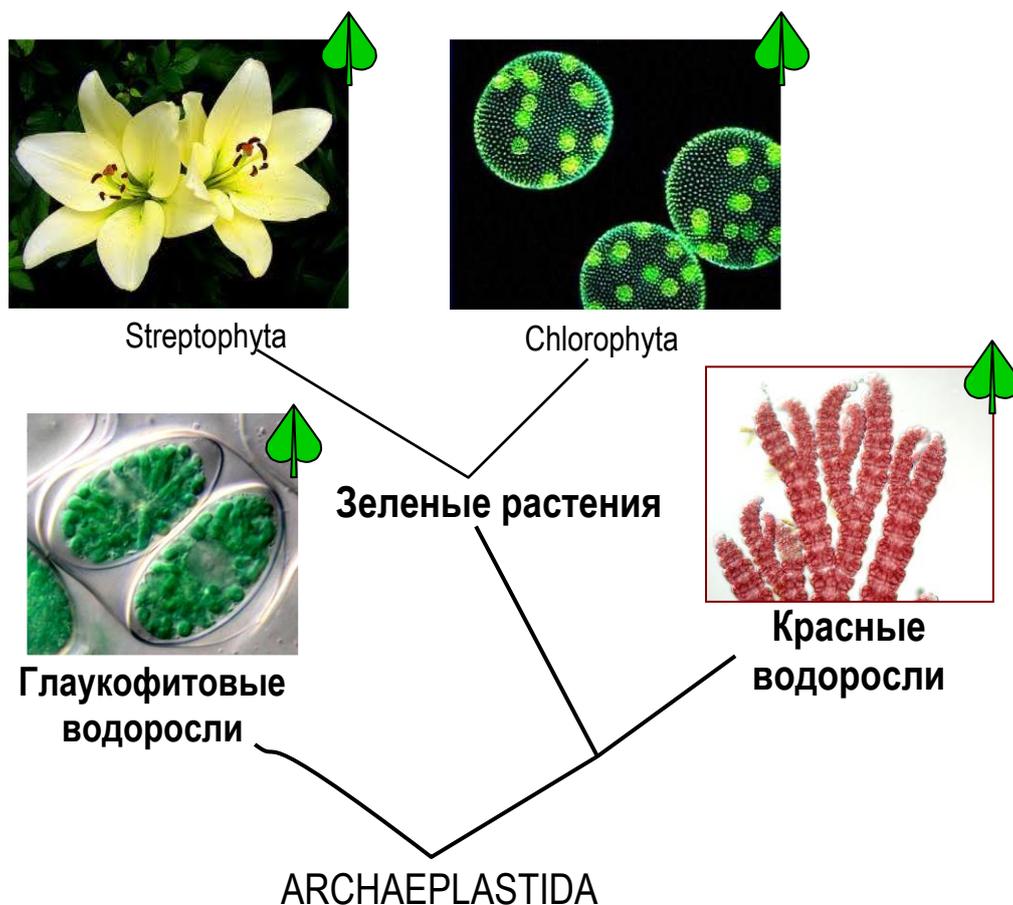


Рис. 2.16. Представители Archaeplastida и филогенетические связи между ними.

5.3. Царство Viridiplantae, =Chloroplastida, Plantae sensu stricto – зеленые растения, растения в узком СМЫСЛЕ

Хлоропласты имеют ярко-зеленую окраску, содержат хлорофиллы **a** и **b**; фикобилины отсутствуют.

5.3.1. Отдел Chlorophyta – хлорофиты: жгутиковый аппарат симметричный; фрагмопласт отсутствует (рис. 2.17):

- *Prasinophyceae* (*Pyramimonas* – одноклеточная четырехжгутиковая водоросль обратно-пирамидальной формы, покрытая органическими чешуйками; древнейшая из зеленых водорослей);
- *Pedinophyceae* (*Pedinomonas* – одноклеточная одножгутиковая водоросль эллиптической формы);
- *Chlorodendrophyceae* (*Tetraselmis* – одноклеточная четырехжгутиковая водоросль яйцевидной формы);

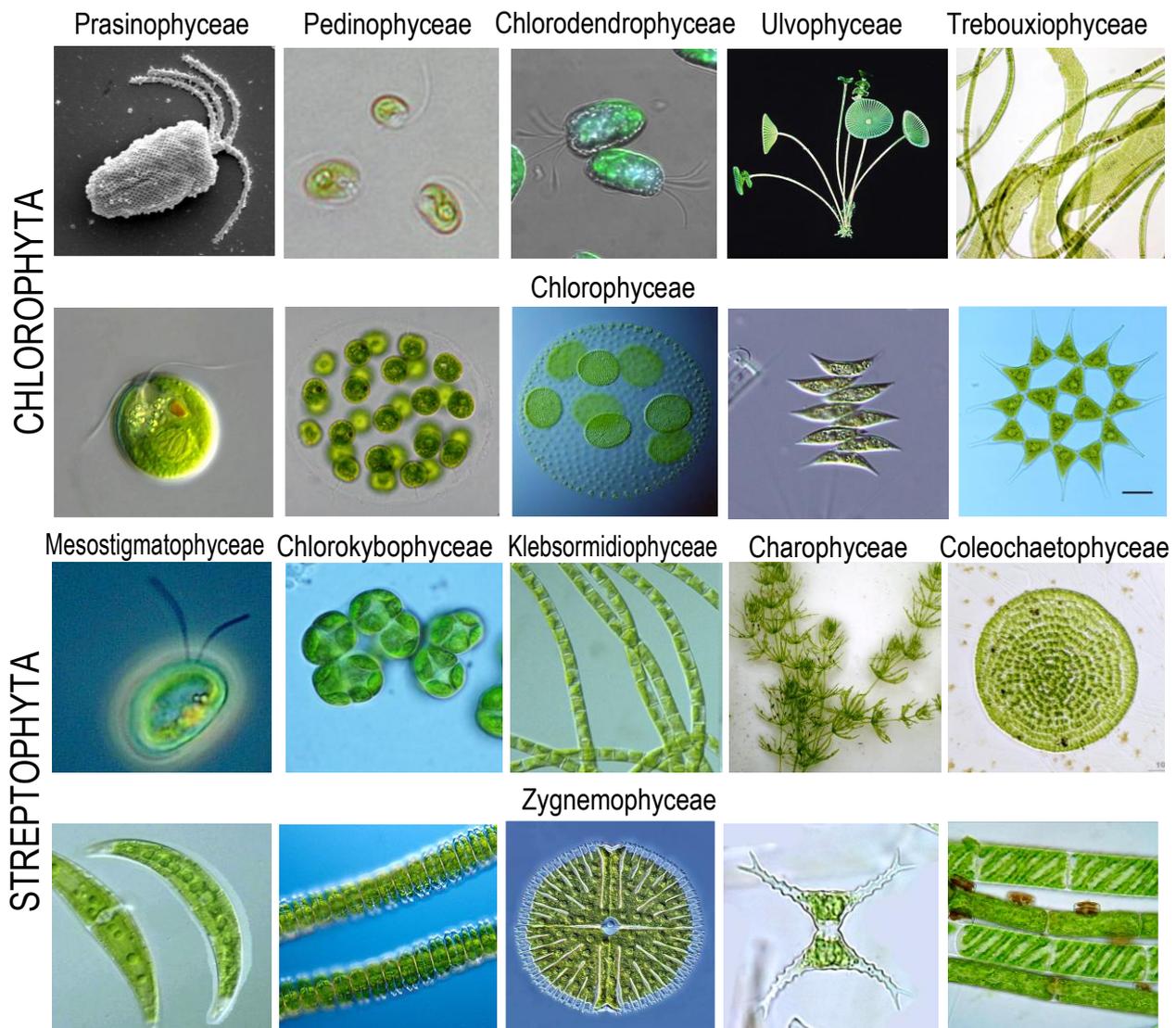


Рис. 2.17. Классы «зеленых водорослей».
Все зеленые растения, за исключением эмбриофтов, объединяются в парафилетическую группу «зеленые водоросли»

- *Ulvophyceae* (*Acetabularia*, *Codium* – сифоновые водоросли, т.е. организмы, тело которых представляет собой гигантскую одно- или многоядерную клетку; *Ulva* – многоклеточная пластинчатая водоросль);
- *Trebouxiophyceae* (*Chlorella* – одноклеточная неподвижная водоросль; *Trebouxia* – одноклеточная неподвижная водоросль, основной фикобионт лишайников; *Prasiola* – многоклеточная пластинчатая водоросль);
- *Chlorophyceae* (*Chlamydomonas*, хламидомонада – одноклеточная симметричная двужгутиковая водоросль; *Volvox*, вольвокс – ценобиальная жгутиконосная водоросль; *Pediastrum* – ценобиальная неподвижная водоросль; *Oedogonium* – нитчатая водоросль, осуществляющая оогамия).

5.3.2. Отдел Streptophyta – стрептофиты: жгутиковый аппарат ассиметричный; имеется *фрагмопласт* – образующаяся из пузырьков эндоплазматической сети перегородка, разделяющая клетки в ходе деления (рис. 2.17):

- *Mesostigmatophyceae* (*Mesostigma* – одноклеточная ассиметричная двужгутиковая водоросль);
- *Chlorokybophyceae* (*Chlorokybus* – сидячая колониальная водоросль);
- *Klebsormidiophyceae* (*Klebsormidium* – нитчатая неразветвленная водоросль)
- *Charophyceae* (*Chara* – многоклеточная водоросль с мутовчатым ветвлением; имеет своеобразные многоклеточные гаметангии);
- *Zygnemorphyceae* (*Cosmarium* – одноклеточная водоросль, клетка разделена глубокой бороздой на две половинки; представитель подгруппы десмидиевых, *Spirogyra* – нитчатая водоросль из подгруппы зигнемовых);
- *Coleochaetophyceae* (*Coleochaete* – пластинчатая водоросль с накипным талломом, ближайший предок высших растений);
- *Embryophyceae*, =*Plantae sensu strictissimo* – **высшие растения, эмбриофиты, растения в наиболее узком смысле** – многоклеточные организмы с тканями и органами; характеризуются гапло-диплофазным жизненным циклом с преобладанием гаметофита или спорофита.

Описание систематической структуры высших растений усложняется тем, что крупнейшие подгруппы этих организмов традиционно имеют ранг отдела; в то же время с точки зрения филогенеза все они относятся к отделу Streptophyta. Кроме того, в соответствии с парадигмой Хеннига, каждый уровень дихотомии должен уменьшать таксономический ранг группы, поэтому, например, цветковые растения могут оказаться не отделом, а подклассом или даже порядком. Такие перестройки усложняют практическую работу ботаников; в то же время таксономическая иерархия призвана эту работу упростить. В связи с этим в система рангов высших растений не связана с аналогичной системой вышестоящих таксономических групп. Ниже она приведена без указания рангов.

Система высших растений:

Marschantiophyta – печёночники;

Bryophyta – настоящие мхи;

Anthocerotophyta – антоцеросы, антоцеротовые мхи;

Tracheophyta – сосудистые растения:

Lycophytina – плауны;

Euphyllophytina – эуфиллофиты (лиственные растения):

Moniliformopses – монилиформные (папоротникообразные):

Psilotatae – псилотовые и уховниковые;

Equisetatae – хвощи;

Marattiatae – мараттиевые папоротники;

Leptosporangiateae – лептоспорангиатные (настоящие) папоротники;

Radiatopses – радиальные (семенные):

Cycadatae – саговники;

Coniferophytatae – хвойные;

Ginkgoatae – гинкговые;

Anthophytatae – цветковые.

III. Субдомен AMORPHEA (=UNIKONTA) – аморфеи, униконты

Название, в переводе с греческого, означает «бесформенные», что указывает как на склонность к образованию амебоидных клеток, так и на разнообразие форм. Наибольшая по числу видов супергруппа, объединяющая значительную часть высших гетеротрофных эукариотов. В отличие от Excavata и Diaphoretikes, большинство Amorphea имеют один жгутик, однако такая структура, как показали недавние исследования, не является первичной (Kim et al., 2006; Roggenbuck et al., 2009). Поэтому второе название субдомена, Unikonta (одножгутиковые) признано неудачным.

Надцарство Amoebozoa – амузоби

Происхождение названия: *amoeba* – безногий, *zoon* – животное, букв. «безногие животные».

Место в эволюции: сборная, вероятно парафилетическая группа наиболее ранних предков Amorphea, сохраняющая отдельные признаки других субдоменов. Амузобиев и бривии иногда относят к надцарству Amoebozoa.

Уровень организации: исключительно одноклеточные формы.

Местообитание: пресные и соленые воды, почвы.

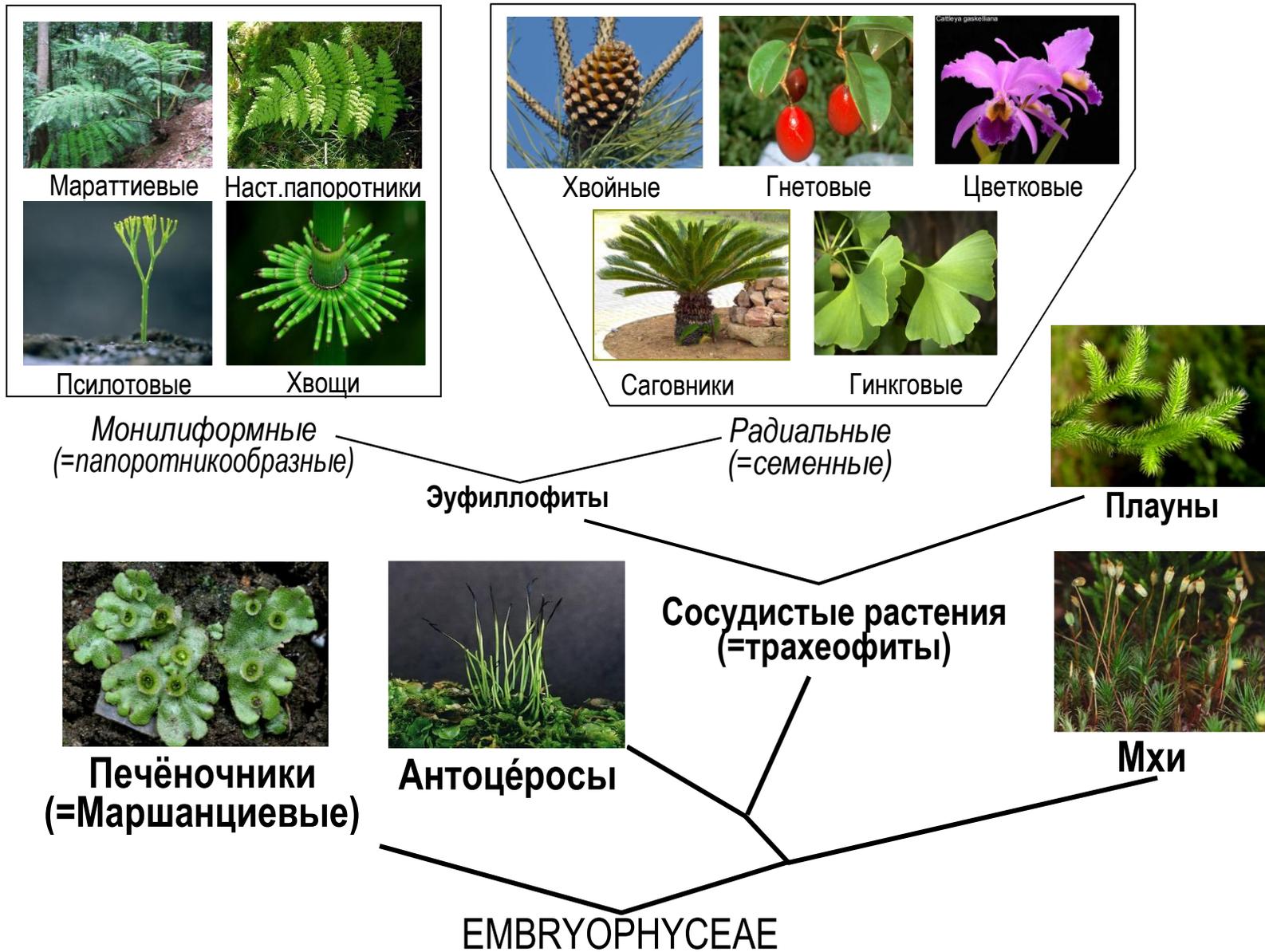


Рис. 2.18. Представители Высших растений и филогенетические связи между ними.

Жгутиковый аппарат: два или несколько гладких жгутиков, прикрепленных к борозде на брюшной поверхности клетки, что сближает Apusozoa с Excavata (рис. 2.19).

Митохондрии: кристы разных типов (!).

Хлоропласты: отсутствуют.

Половой процесс: отсутствует.

Филогенетические связи в пределах надцарства показаны на рис. 2.20.

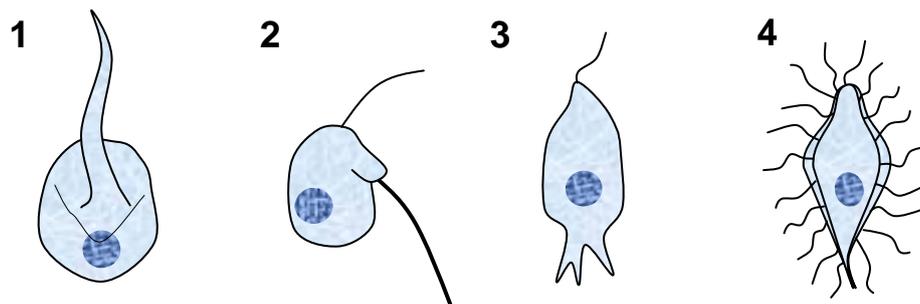


Рис. 2.19. Жгутиковые клетки Apusozoa.

1 – апузомонады; 2 – анкиромонады; 3 – бревиаты; 4 – гемимастигины.

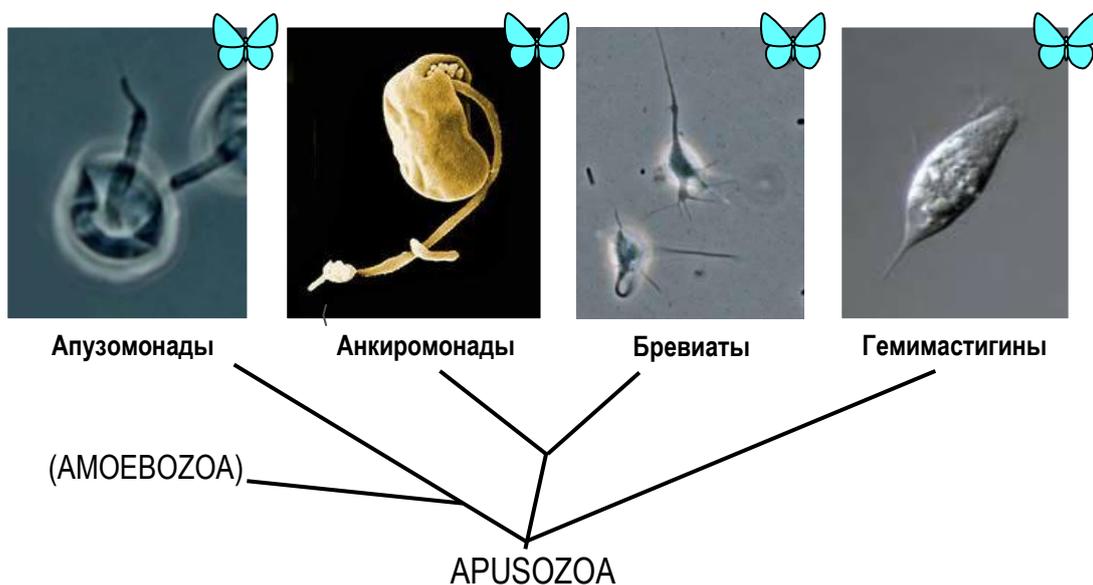


Рис. 2.20. Представители Apusozoa и филогенетические связи между ними.

6.1. Царство Apusozoa – апузозоби

6.1.1. Тип Apusomonadida – апузомонады: передний жгутик толстый, окружен муфтой, задний находится в пределах брюшной борозды; кристы трубчатые (*Apusomonas* – свободноживущий жгутиконосец).

6.1.2. Тип Ancyromonadida – анкиромонады: передний жгутик тонкий и короткий, задний – толстый, окруженный чехлом; кристы плоские или диско-видные (!) (*Ancyromonas* – свободноживущий жгутиконосец).

6.1.3. Тип Breviatea – бревиаты: единственный жгутик направлен вперед; имеются псевдоподии; кристы не развиты, митохондрии с измененными функциями (*Breviata* – свободноживущая амёба).

6.1.4. Тип Hemimastigophora, =Spirohemidae – гемимастигины, спиронемиды: жгутики образуют два ряда вдоль клетки; кристы трубчатые и мешковидные (*Hemimastix* – свободноживущий жгутиконосец).

Надцарство Amoebozoa – амебозои

Происхождение названия: *amoeba* – амёба, *zoon* – животное.

Место в эволюции группы: вершина эволюции амебоидных форм; «изобретатели» полового процесса в линии Amorphaea.

Уровень организации: одноклеточные, колониальные и плазмодиальные формы, микроскопические, изредка макроскопические.

Местообитание: пресные и соленые воды, наземные местообитания, паразитический образ жизни.

Жгутиковый аппарат: два неравных передних жгутика; обычно на трофической стадии отсутствуют, клетка передвигается при помощи лобоподий – широких лопастеобразных псевдоподий (рис. 2.21).

Митохондрии: имеют трубчатые или ветвистые кристы; иногда митохондрии вторично утрачены.

Хлоропласты: отсутствуют.

Половой процесс: отсутствует, нерегулярный (без мейоза) или регулярный.

Филогенетические связи в пределах надцарства показаны на рис. 2.22.



Рис. 2.21. Жгутиковая клетка Amoebozoa

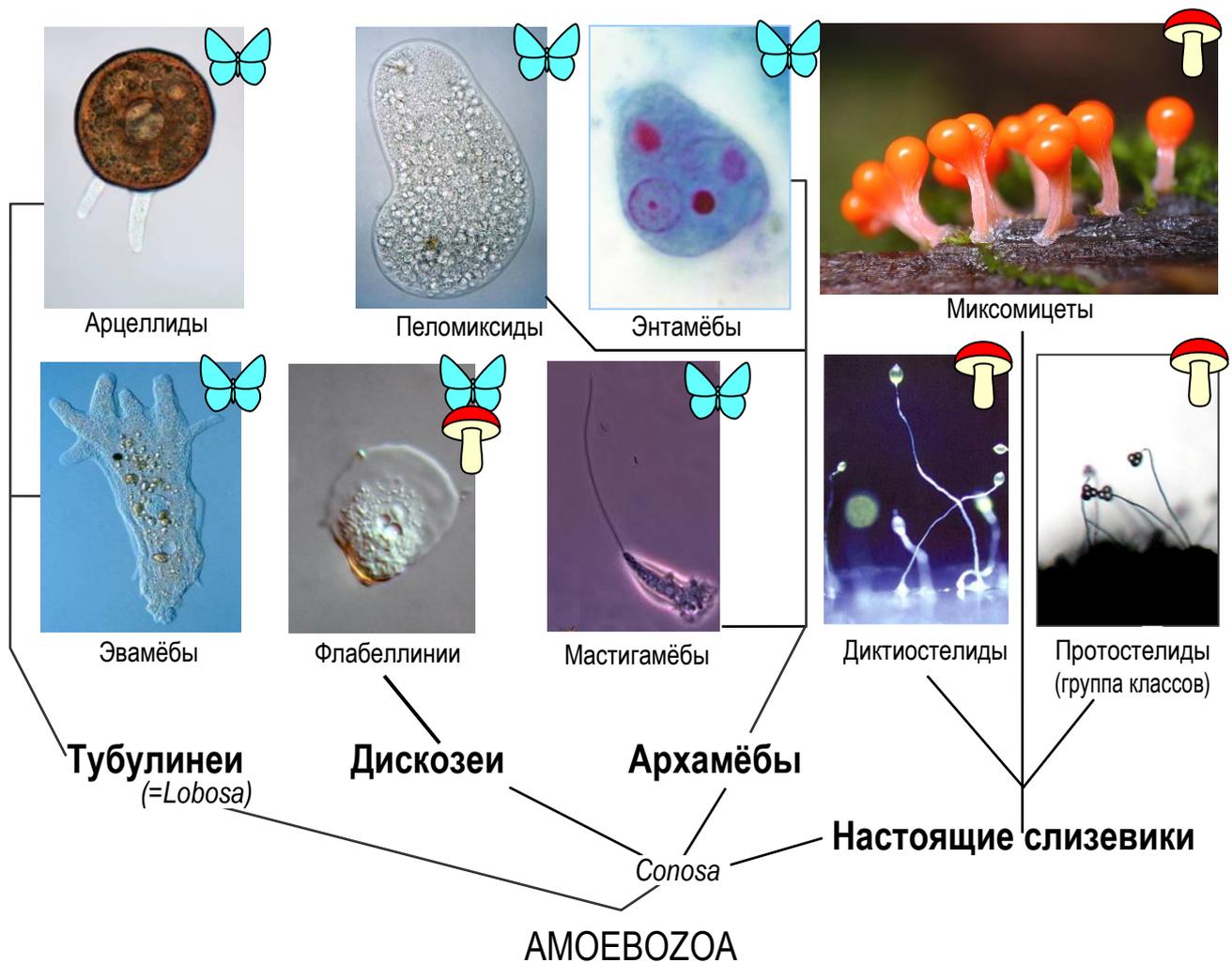


Рис. 2.22. Представители Амoebozoa и филогенетические связи между ними

7.1. Царство Амoebozoa – амэбозои

7.1.1. Тип Tubulinea, ~Lobosa – тубулинеи, лобозные амёбы: псевдоподии пальцевидной формы: *эвамёбы* – голые одноядерные амёбы (*Amoeba* – классическая амёба протей); *арцеллиды*, =раковинные лобозные амёбы – одноядерные амёбы с органической лорикой, иногда инкрустированный частичками детрита (*Arcella*, *Diffugia*).

7.1.2. Тип Discosea – дискозэи: псевдоподии имеют вид широкого, вееро-видного фронта на переднем конце клетки: *флабеллинии* – голые одноядерные и многоядерные амёбы; некоторые виды образуют микроскопические односпоровые плодовые тела и относятся к полифилетической группе «протостелиевых слизевиков» (*Vannella*, *Endostelium*, *Potosteliopsis*).

7.1.3. Тип Archamoebae – архамёбы: псевдоподии имеют вид группы коротких шиловидных отростков на заднем конце клетки: *мастигамёбы* – клетки с одним передним жгутиком (*Mastigamoeba*); *пеломиксиды* – клетки без жгутиков, митохондрии утрачены, их функции выполняют другие симбиотические

бактерии (*Pelomyxa*); **энтамёбы** – клетки без жгутиков, митохондрии преобразованы в митосомы (*Entamoeba*, *дизентерийная амеба*).

7.1.4. Тип Mycetozoa – настоящие слизевики: псевдоподии имеют вид нескольких широких лопастевидных отростков, при жгутиковом движении смещаются на задний конец клетки; образуют *плазмодии* – гигантские подвижные многоядерные клетки, либо *псевдоплазмодии* – скопления клеток, способные к согласованному движению: **протостелиевые слизевики, протостелиды** – сборная группа слизевиков, имеющих плазмодии и 1-4-споровые плодовые тела; часть классических протостелид относится к Discosea, остальные образуют парафилетический комплекс в составе Mycetozoa (*Ceratiomyxa*, *Ceratiomyxella*, *Protostelium*, *Planoprotostelium*, *Protosporangium*, *Cavostelium*); **диктиостелиевые слизевики** – образуют псевдоплазмодии и плодовые тела на клеточной или сплошной неклеточной (*Dictyostelium*); **миксомицеты, миксогастриды** – образуют плазмодии и макроскопические (0,5–500 мм) плодовые тела сложного строения (*Lycogala*, *Fuligo*, *Stemonotis*).

8. Надцарство Opisthokonta – опистоконты

Происхождение названия: *opisthos* – задний, *kontos* - жгутик; буквально: «заднежгутиковые».

Место в эволюции: потомки Амoebozoa, обладатели сложнейшего уровня организации и наибольшего видового разнообразия.

Уровень организации: одноклеточные, колониальные и многоклеточные формы, включая макроорганизмы с тканями и органами.

Местообитание: все среды – пресные и соленые воды, почва, суша, паразитический образ жизни.

Жгутиковый аппарат: один задний жгутик, в качестве исключения – много задних жгутиков (гриб *Neocallymastix*; термит *Mastotermes*) (рис. 2.23). Большинство многоклеточных форм, за исключением высших грибов, сохранили жгутиконосные клетки. У человека к таковым относятся сперматозоиды, ресничные клетки дыхательных путей, яйцеводов, семяпроводов, желудочков мозга и спинномозгового канала, а также рецепторные клетки обонятельного, слухового и вестибулярного анализаторов.

Митохондрии: имеют пластинчатые кристы.

Хлоропласты: отсутствуют у подавляющего большинства видов, однако у грибов (лишайники) и животных (ряд червей, моллюсков и асцидий) распространен устойчивый симбиоз с водорослями и цианобактериями, позволяющий полностью отказаться от поглощения органической пищи извне. У моллюска *Elysia chlorotica* внутри клеток функционируют хлоропласты, заимствованные у желто-зеленой водоросли *Vaucheria litorea* (рис. 2.27).

Половой процесс: регулярный.

Филогенетические связи в пределах надцарства показаны на рис. 2.24.

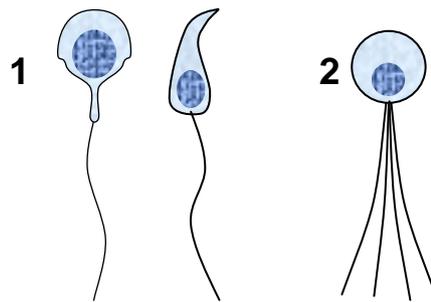


Рис. 2.23. Жгутиковые клетки Opisthokonta

1, 2 – одножгутиковые клетки (сперматозоиды животных, зооспоры и гаметы низших грибов); 3 – многожгутиковая клетка (гриб *Neocallymastix*; термит *Mastotermes*).

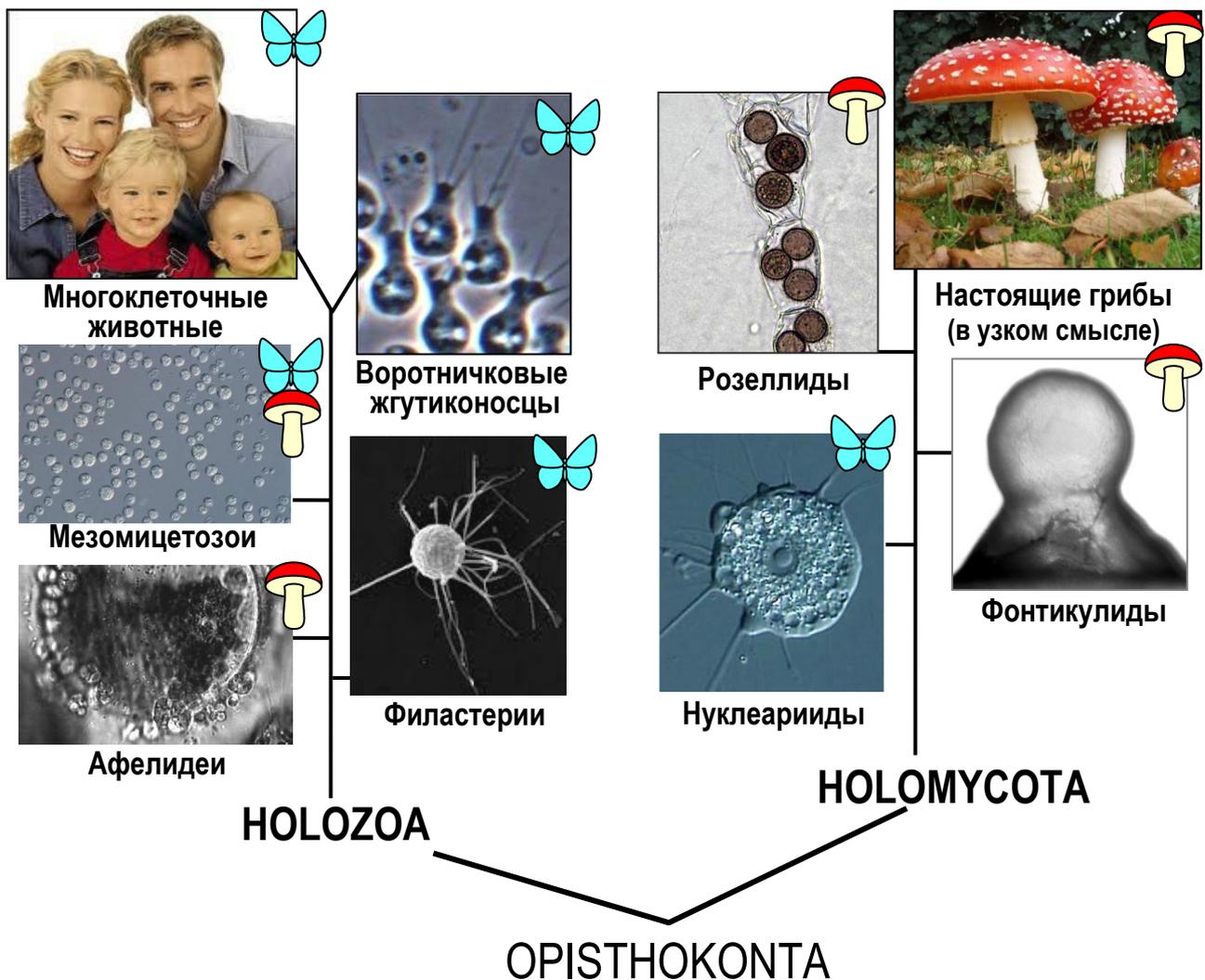


Рис. 2.24. Представители Opisthokonta и филогенетические связи между ними

8.1. Царство Holomycota, =Nucleomyces – настоящие грибы

а) Подцарство Nucleariida – нуклеарииды

Одноядерные амёбы с тонкими ризоподиями; предки настоящих грибов (*Nuclearia*).

б) Подцарство Fonticulida – фонтикулиды

Амёбы, образующие псевдоплазмодии и плодовые тела на полой неклеточной ножке (*Fonticula*).

в) Подцарство Rozellida – розеллиды

Внутриклеточные паразиты грибов, ранее относившиеся к хитридиомицетам (*Rozella*).

г) Подцарство Fungi – настоящие грибы в узком смысле
Вторая по размеру (после животных) группа живых организмов, включающая формы с амёбоидным, моноцентрическим, полицентрическим, дрожжевым или мицелиальным талломом. Большинство настоящих грибов образуют мицелий, но следует помнить, что такое строение тела не является уникальной чертой этих организмов: мицелий (сифональный таллом) встречается также у ложных грибов (надцарство Chomalveolata), желтозеленых водорослей (надцарство Chomalveolata), зеленых водорослей (надцарство Archaeplastida).

В систему грибов полностью интегрированы *лишайники*, которые более не образуют единой систематической группы какого-либо ранга. Лишайники рассматриваются как виды грибов, практикующие высокоорганизованный паразитизм на водорослях, по уровню сложности сравнимый с агрикультурой.

7.1.1. Отдел Microsporomycota – микроспоридии (*Nosema* – паразит пчел; *Glugea* – паразит рыб).

7.1.2. Отдел Neocallimastigomycota – неокаллимастиговые грибы (*Neocallimastix* – симбионт рубца жвачных).

7.1.3. Отдел Chytridiomycota – хитридиевые грибы (*Synchytrium* – возбудитель рака картофеля).

7.1.4. Отдел Blastocladiomycota – бластокладиевые грибы (*Allomyces* – водный мицелиальный гриб с чередованием поколений).

7.1.5. Отдел Zygomycota – зигомицеты, мукоровые грибы (*Mucor*, *Rhizopus* – головчатые плесени; *Zoopagus* – хищный водный гриб; *Entomophthora* – паразит насекомых). Вероятно, сборная группа, объединяющая несколько отделов. В системе Adl et al. 2012 таких групп пять: *Mucoromycotina* – мукоровые, *Mortierellomycotina* – мортиереловые, *Entomophthromycotina* – энтомофторовые, *Zoopagomycotina* – зоопаговые и *Kickxellomycotina*⁵ – кикксел-

⁵ Использованный тип стандартного окончания, указывающий на ранг подотдела, основан на цитате статьи Number, 2007. Предлагаемая же в работе Adl et al. 2012 система соподчиненных ступеней указывает на то, что они признают за этими группами ранг отделов.

ловые. К последней группе относится расформированный в конце 1990-х отдел Trichomycota.



Рис. 2.25. Представители Настоящих грибов и филогенетические связи между ними

7.1.6. Отдел Glomegomycota – гломеромицеты, гломусовые грибы (*Gigaspora* – гриб, образующий арбускулярную микоризу).

7.1.7. Отдел Ascomycota – сумчатые грибы (*Saccharomyces* – пекарские, пивные, винные дрожжи; *Candida* – возбудитель молочницы; *Aspergillus*, *Penicillium*, *Fusarium* – плесневые грибы; *Trichophyton* – возбудитель стригущего лишая; *Claviceps* – возбудитель спорыньи злаков; *Cladonia* – лишайник «оле-

ний мох», *Microsphaera* – возбудитель мучнистой росы; *Morchella* – сморчок; *Tuber* – трюфель).

7.1.8. Отдел Basidiomycota – базидиальные грибы (*Amanita* – мухомор, поганка; *Agaricus* – шампиньон; *Boletus* – боровик; *Russula* – сыроежка; *Fomes* – настоящий трутовик; *Lycoperdon* – дождевик; *Tremella* – дрожалка; *Puccinia* – возбудитель ржавчины растений; *Ustilago* – возбудитель пыльной головки растений; *Rhodotorula* – красные дрожжи; *Cryptococcus* – возбудитель опухолей мозга; *Malassezia* – возбудитель перхоти).

Отделы Ascomycota и Basidiomycota состоят в близком родстве, и часто объединяются в группу Dikaryomycota.

8.1. Царство Holozoa – настоящие животные

а) Подцарство Filasterea – филастерии

Одоядерные амебы с тонкими филоподиями – неразветвленными шиловидными псевдоподиями; предки настоящих животных (*Ministeria*).

б) Подцарство Mesomycetozoa, = Ichthyosporaea – мезомицеты, ихтиоспореи

Одноклеточные и мицелиальные паразиты рыб, земноводных, птиц и млекопитающих (*Dermocystidium* – возбудитель опухолей рыб; *Rhinosporidium* – возбудитель грануломатоза носоглотки человека).

в) Подцарство Aphelidea – афелидеи

Внутриклеточные паразиты водорослей (*Aphelidium*).

г) Подцарство Choanozoa – воротничковые жгутиконосцы, хоанофлагелляты

Свободноживущие, одноклеточные или колониальные жгутиконосцы, вокруг жгутика которых имеется воротничок из тесно расположенных аксоподий. Полюе сферические колонии хоанофлагеллят являются непосредственными предками многоклеточных животных. У некоторых многоклеточных, в частности у губок, до сих пор сохранились воротничковые клетки – *хоаноциты*, у других, в т.ч. и у человека, имеются клетки с *киноцилией*, или ресничкой (это – жгутик) и *стереоцилиями* (это – редуцированные аксоподии воротничка) (рис. 2.26).

д) Подцарство Metazoa – многоклеточные животные

Крупнейшая группа живых организмов, в которую входят все без исключения многоклеточные представители животного мира (это, пожалуй, единственная таксономическая группа, границы которой не изменились в ходе таксономической революции). Систематическая структура группы очень сложна; в ней, как и в мире высших зеленых растений, выделяется несколько «безымянных» рангов, призванных отразить этапы ветвления эволюционного дерева (рис. 2.27).

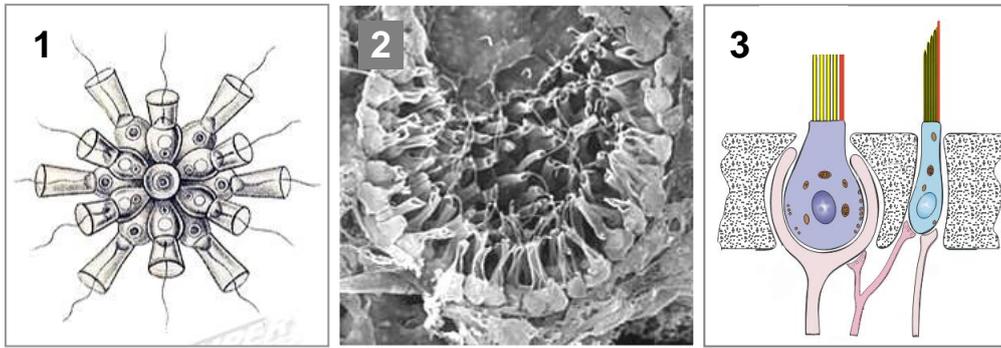


Рис. 2.27. Воротничковые жгутиконосцы и их потомки

1 – колониальный воротничковый жгутиконосец *Sphaeroeca*; 2 – воротничковые клетки в теле губки; 3 – видоизмененные воротничковые клетки в теле человека – волосковые клетки слухового анализатора (желтым выделен воротничок, красным – жгутик).

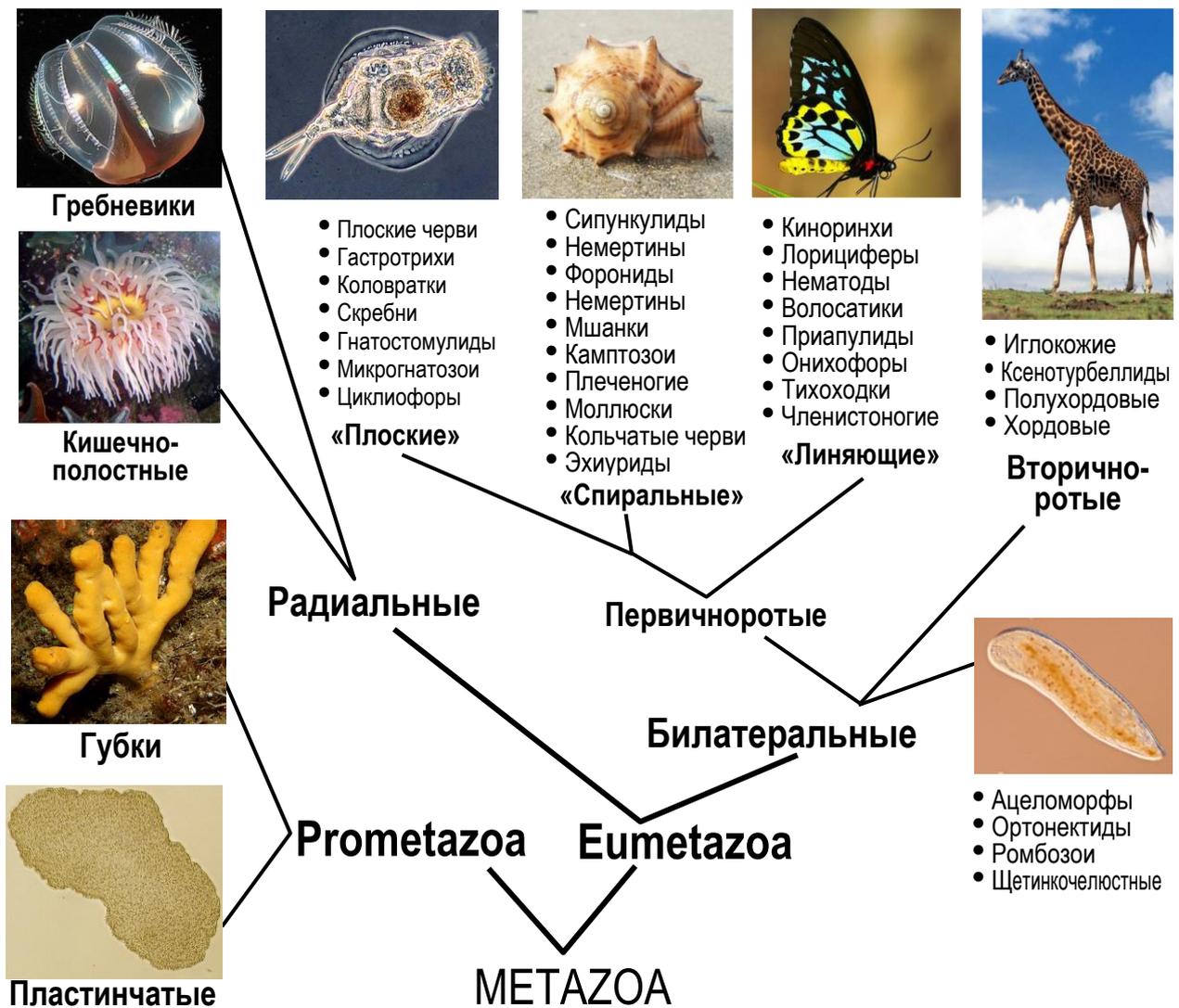


Рис. 2.27. Представители Многоклеточных животных и филогенетические связи между ними

Система многоклеточных животных:

Надраздел Prometazoa, ~Parazoa – прометази́и

Тип Placozoa – пластинчатые

Тип Porifera – губки

Надраздел Eumetazoa – эвметази́и

Раздел Radiata – Радиальные, лучевые

Тип Ctenophora – гребневики

Тип Cnidaria, =Coelenterata – кишечнополостные

Раздел Bilateria – Билатеральные, двустороннесимметричные

(подраздел не установлен)

Тип Orthonectida – ортонектиды

Тип Rhombozoa – ромбозои

Тип Acoelomorpha – ацеломорфы, бескишечные турбеллярии

Тип Chaetognatha – щетинкочелюстные, хетогнаты

Подраздел Protostomia – первичноротые

Надтип Platyzoa – платизои, «плоские»

Тип Platyhelminthes – плоские черви

Тип Gastrotricha – гастротрихи

Тип Rotifera – коловратки

Тип Acanthocephala – скребни

Тип Gnathostomulida – гнатостомулиды

Тип Micrognathozoa – микрогнатозои

Тип Cyclophora – циклиофоры

Надтип Lophotrochozoa – лофотрохозои, «спиральные»

Тип Sipuncula – сипункулиды

Тип Nemertea – немертины

Тип Phoronida – форониды

Тип Bryozoa – мшанки

Тип Entoprocta – внутривороничные, камптозои

Тип Brachiopoda – плеченогие

Тип Mollusca – моллюски

Тип Annelida – кольчатые черви

Тип Echiura – эхиуриды

Надтип Ecdysozoa – экдизозои, «линяющие»

Тип Kinorhyncha – киноринхи

Тип Loricifera – лорициферы

Тип Priapulida – приапулиды

Тип Nematoda – нематоды

Тип Nematomorpha – волосатики

Тип Onychophora – онихофоры

Тип Tardigrada – тихоходки

Тип Arthropoda – членистоногие

Подраздел Deuterostomia – вторичноротые

Тип Echinodermata – иглокожие

Тип Xenoturbellida – ксенотурбеллиды

Тип Hemichordata – полухордовые

Тип Chordata – хордовые.

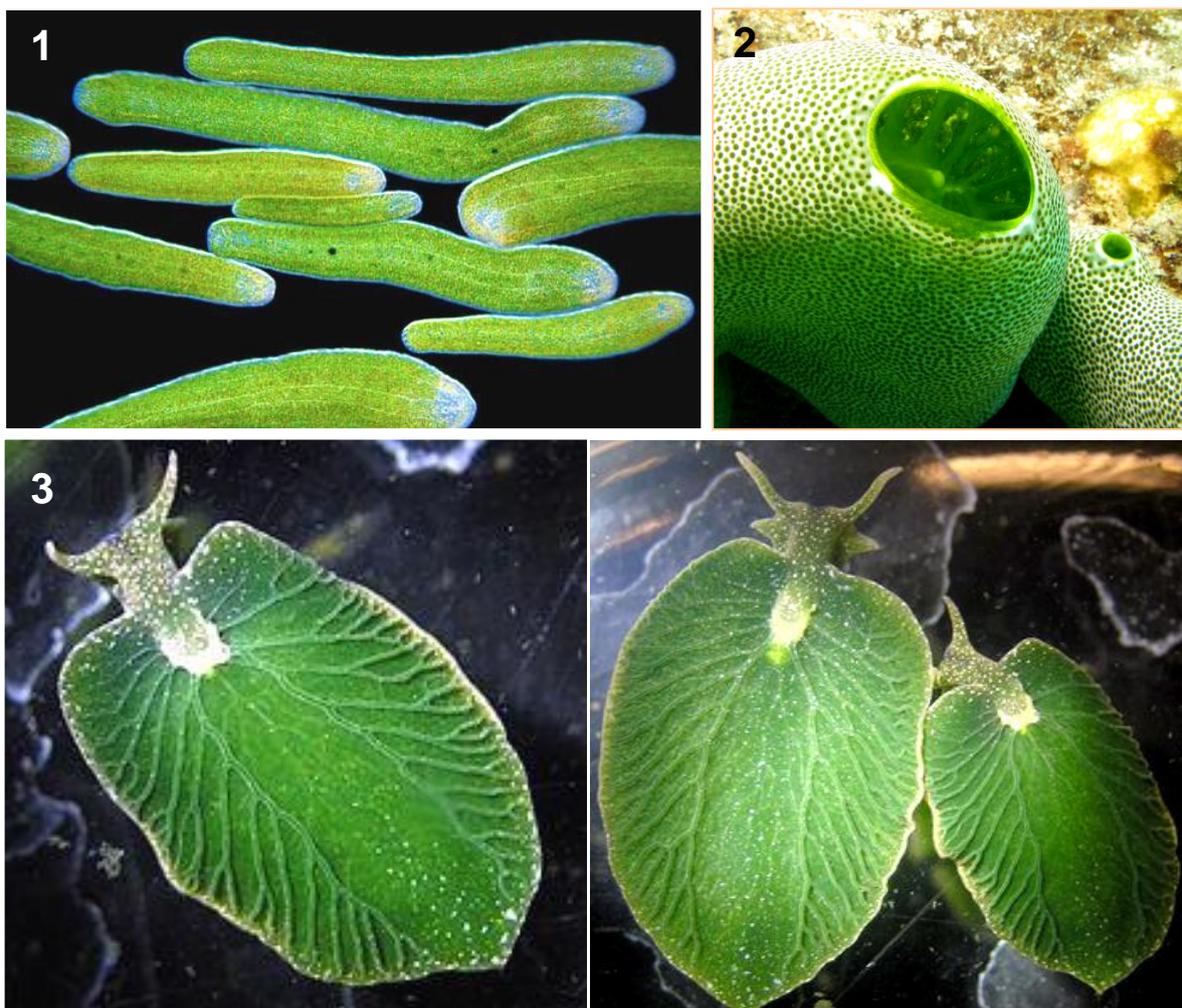


Рис. 2.27. «Фотосинтезирующие» животные

Животные считаются классическим примером гетеротрофных организмов, однако даже среди них имеются исключения, еще раз подтверждающие, что разграничение царств по способу питания является искусственным.

1 – Бескишечная турбеллярия (ацеломорф) *Convoluta convoluta* не имеет ротового отверстия, и питается исключительно за счет симбиотической зеленой водоросли *Platymonas convolutae*; поведение животного подчинено целям фотосинтеза: червь ищет освещенные участки, принимает «солнечные ванны» и т. п.

2 – Асцидия *Didemnum molle* «выращивает» в атриальной полости цианобактерию *Prochloron didemni*. Это единственная современная цианобактерия, которая не содержит фикобилинов и синтезирует хлорофилл b, что придает ей глубочайшее сходство с хлоропластом зеленых растений.

3 – Морской моллюск *Elysia chlorotica* в личиночном возрасте поглощает клетки желтозеленой водоросли *Vaucheria litorea*, изымает из них хлоропласты и передает в собственные клетки. Хлоропласты функционируют в клетках моллюска до 8 месяцев (возможно, дольше). Конечно, эти хлоропласты ему «чужие», но не следует забывать, что и для водоросли они «не свои», т.к. тоже являются генетически чужеродными эндосимбионтами.

Приложение. БИОЛОГИЧЕСКАЯ НОМЕНКЛАТУРА

1. Основные термины

Классифицирование – распределение объектов по группам в соответствии с присущими им признаками.

Классификация – система упорядоченно сгруппированных объектов.

Критерий – признак, в соответствии с которым осуществляется классифицирование.

Таксон, или **таксономическая единица** – группа индивидуумов, создаваемая в процессе классифицирования живых организмов.

Иерархия – расположение групп объектов в порядке соподчинения, т.е. включения одних групп в состав других.

Таксономическая категория – уровень иерархии таксонов (вид, род, класс...).

Ранг таксона – это присущий таксону уровень иерархии, т.е. ступень, на которой находится таксон в иерархической системе. Например, в словосочетании «семейство Rosaceae» слово «Rosaceae» является названием таксона, а слово «семейство» указывает на ранг этого таксона.

Понятия таксономической категории и ранга таксона почти синонимичны, однако о ранге обычно говорят в отношении конкретного таксона, а о категории – в отношении уровня иерархии в целом.

Систематическое положение – положение организма в системе органического мира, описываемое в форме нисходящего (реже восходящего) перечня таксонов различного ранга, в состав которых входит данный организм.

2. Принципы биологической номенклатуры

В основу наименования таксонов заложены принципы, нарушение которых влечет за собой отказ в опубликовании названия и ввода его в научный обиход. Эти принципы изложены в **номенклатурных кодексах** – международных сводах правил и норм биологической номенклатуры. Кодексы издаются по результатам обсуждения проблем номенклатуры на профильных международных **конгрессах**, которые проводятся раз в 5 лет.

1. Принцип независимости номенклатур: ботаническая, зоологическая и бактериологическая номенклатуры независимы друг от друга и следуют различным, хотя и близким правилам.

2. Принцип типификации: таксоны описываются на основании эталонных (типовых) образцов, которые позволяют непосредственно сопоставить название и описываемый им организм.

Типом рода служит один из входящих в него видов. Типификация категорий рангом выше рода осуществляется аналогичным образом, но с той немаловаж-

ной особенностью, что здесь номенклатурный тип определяет еще и название таксона. Для семейства, порядка, класса, и отдела корень названия как правило определяется типовым родом. Например, название класса *Liliopsida* основано на названии рода *Lilia* – лилия.

3. Принцип приоритета: если таксон имеет несколько равнозначных названий, предпочтительнее отдается тому из них, которое было обнародовано раньше других.

Для того, чтобы название считалось обнародованным, его следует опубликовать в достаточно распространенном научном печатном издании (в последнее время таковым чаще всего выступает англоязычный журнал с импакт-фактором). Обнародованием не признается устное выступление, рассылка коллекционного материала и публикация в электронных СМИ. Для так наз. действительного обнародования необходимо сопроводить название:

- полным научным описанием на одном из международных языков (до недавнего времени обязательным считалось описание на латыни, однако теперь это требование снято);
- указанием на типовой образец (или типовой нижестоящий таксон);
- указанием местонахождении типовых и других образцов.

Действие принципа приоритета имеет многочисленные ограничения. Так, например, некоторые неприоритетные, но широко вошедшие в употребление названия рассматриваются как *nomina conservanda* – «законсервированные» названия. Их применение признано целесообразным ради обеспечения стабильности номенклатуры.

Все эффективно обнародованные названия таксона, кроме приоритетного названия, признаются *синонимами*. Синонимы, основанные на одном типовом образце, называются *гомотипическими* и обозначаются знаком тождества (\equiv), а основанные на разных типах – *гетеротипическими* и обозначаются знаком равенства ($=$). В специальной литературе для одного таксона могут приводиться десятки синонимов.

4. Принцип уникальности названий: каждый таксон с определёнными границами, положением и рангом может иметь лишь одно правильное название.

Названия, использованные для наименования разных организмов, именуют *гомонимами*. Они появляются в связи с глубокой специализацией таксономических исследований: ученый может оказаться неосведомлен о том, что предлагаемое им название уже использовано в совершенно другом разделе биологии. Существование гомонимов допускается лишь в том случае, если организмы с одинаковыми названиями подчиняются двум различным номенклатурным традициям, например зоологической и ботанической.

5. Принцип универсальности названий: научные названия рассматриваются как слова латинского языка независимо от происхождения, и склоняются соответствующим образом. Латинское название является единственным научным названием таксона; национальные названия приводятся лишь наряду с ним.

6. Принцип обратной силы: правила номенклатуры, принятые в настоящий момент, распространяются на все постановления принятые ранее, т.е. имеют обратную силу. Этот принцип установлен для подчинения единым правилам всех существующих названий таксонов, вне зависимости от даты их описания. Внесение изменений в номенклатурный кодекс влечет за собой переоценку названий, основанных на принципах предыдущих кодексов.

3. Система таксономических категорий

Основные категории

Для отображения системы соподчинения между таксонами в XVII–XVIII вв. были разработаны названия основных рангов биологической номенклатуры – таксономические категории. Со временем стало очевидно, что число уровней иерархии должно отражать число узлов ветвления эволюционного древа, что на практике недостижимо. Поэтому принятая на сегодняшний день система категорий во многом условна, и сохраняется в сугубо практических целях. Биологической реальностью обладают (возможно!) лишь вид и внутривидовые категории.

В нижеследующем списке жирным шрифтом выделены категории, обязательные для определения систематического положения каждого живого организма; остальные используются лишь в случае необходимости:

1. **Dominion – домен**
2. **Regnum – царство**
3. Divisio – Раздел (только в зоологии)
4. **Phylum – отдел (в зоологии – тип)**
5. **Classis – класс**
6. Legio – легион (только в зоологии)
7. Cohors – когорта (только в зоологии)
8. **Ordo – порядок (в зоологии – отряд)**
9. **Familia – семейство**
10. Tribus – триба, колено
11. **Genus – род**
12. Sectio – секция
13. Series – серия, ряд
14. **Species – вид**
15. Varietas – разновидность, вариедет
16. Forma – форма.

Вставочные категории

Вводятся в случае, если система иерархии в пределах группы очень сложна, и для ее отображения основных категорий недостаточно. Вставочные категории создаются путём прибавления к имеющимся наименованиям категорий приставок, наиболее распространенные из которых – «*под-*» (*sub-*) и «*над-*» (*super-*),

например, подцарство, надкласс и т. п. В зоологии разработана следующая система приставок для вставочных категорий:

Гига-
Мега- (=Магно-)
Гранд- (=Капаксо-)
Мири- (=Гипер-)
Супер- (=Над-)
Эпи-
ОСНОВНАЯ КАТЕГОРИЯ
Парв-
Нано-
Гипо-
Мино-
Суб- (=Под-)
Инфра-
Микро-

4. Наименование таксонов

Вид

Научное название вида представляет собой **биномен**, т.е. состоит из двух слов:

1) **названия рода**, к которому относится данный вид; название рода представляет собой имя существительное в именительном падеже, записываемое курсивом с заглавной буквы;

2) **видового эпитета**, указывающего на отличительную особенность данного вида в пределах рода; эпитет представляет собой имя прилагательное, реже – существительное в притяжательном падеже, записываемое курсивом со строчной буквы.

Например, в научном названии липы сердцелистной, *Tilia cordata*, слово «*Tilia*» («липа») является названием рода, к которому относится данный вид, а слово «*cordata*» («сердцелистная») – видовым эпитетом.

Внутривидовые категории

Названия внутривидовых категорий представляют собой **триномен**, т.е. состоят из трех слов:

1) названия рода,

2) видового эпитета,

3) собственно названия внутривидового таксона, представляющего собой записываемое курсивом со строчной буквы слово в того же рода и падежа, который имеет видовой эпитет.

Для обозначения ранга внутривидовой категории используются следующие сокращения, записываемые прямым шрифтом: *ssp.* - подвид (subspecies), *var.* - разновидность (varietas), *f.* – форма (forma), *f.sp.* – специализированная форма (forma specialis).

Например, в названии *Physarum globiliferum f. flavim*, буква «f.» является указанием на ранг внутривидового таксона (форма), а слово «*flavim*» – названием этой формы.

Род и группа рода

Название рода всегда совпадает с первым из слов в названии вида.

Для обозначения категорий, располагающихся между родом и видом (подрод, секция, подсекция) используются **интеркалярные** (вставочные) названия, которые помещаются в круглых скобках вслед за названием рода и представляют собой имя существительное в именительном падеже, записываемое курсивом с заглавной буквы. Например, в названии *Ornithoptera (Pryamus) lydius* слово «*Ornithoptera*» указывает на род, «*Pryamus*» – на секцию, а «*lydius*» – это видовой эпитет.

Надродовые категории

Названия таксонов рангом выше рода представляют собой существительные, записываемые с заглавной буквы прямым шрифтом. Для установления их ранга приняты стандартные окончания, которые, в силу традиции, различны для объектов разных наук – ботаники (все фотосинтезирующие эукариоты), микологии (настоящие и ложные грибы, а также слизевики), зоологии (все гетеротрофные эукариоты) и микробиологии (прокариоты).

Таким образом, стандартные окончания 1) подчеркивают таксономический ранг группы, и 2) одновременно указывают на принадлежность таксона к той или иной традиционной группе. Благодаря этому, по одному лишь названию можно точно узнать, что, например, «*Zygomycetes*» – это класс грибов, а «*Bryophyta*» – отдел растений.

5. Авторство таксонов

В научной литературе, в отличие от учебной, указание на имя автора, который обнародовал название таксона, считается обязательным. Обычно ссылка на фамилию автора следует сразу же за названием. Фамилии известных ученых, описавших множество таксонов, указываются в сокращённом виде; фамилии других специалистов записываются полностью. В тех случаях, когда несколько авторов были однофамильцами, прибегают к их инициалам.

Например:

Acer platanoides L. – автор вида Карл Линней.

Стандартные окончания названий таксонов

КАТЕГОРИЯ	ПРОКАРИОТЫ	РАСТЕНИЯ	ГРИБЫ	ЖИВОТНЫЕ
Отдел (у животных – тип)	–bacteria ¹ –archaeota ²	–phyta	–mycota	–a
Подотдел (у животных – подтип)	–	–phytina	–mycotina	–
Надкласс	–	–	–	–
Класс	–bacteria*	–phyceae ³ –psida ⁴	–mycetes	–ea, –ata*
Подкласс	–bacteridae	–phycidae ³ –idae ⁴	–mycetidae	–ia, –ana*
Надпорядок (у животных – надотряд)		–anae		–oida*
Порядок (у животных – отряд)		–ales		–formes, –ida*
Подпорядок (у животных подотряд)		–ineae		–oidei, –ina*
Надсемейство		–		–oidea
Семейство		–aceae		–idea
Подсемейство		–oideae		–inae
Триба		–eae		–ini
Подтриба		–inae		–

¹ – применяется для бактерий; ² – применяется для архей; ³ – применяется для водорослей; ⁴ – применяется для высших растений; * – применение не обязательно, существуют иные варианты.

В случае, если название таксона имеет двух авторов, между их фамилиями ставится предлог **et** (и) или знак **&** (and); если более двух авторов – они перечисляются через запятую, и «et» ставится перед последним именем. Изредка в таких случаях пишется фамилия первого автора и сокращение **et al.** (лат. *et alii*, «и прочие»).

Например:

Licea denudescens H.W.Keller **et** T.E.Brooks – вид описали Х.В.Келлер и Т.Э.Брукс.

Если вид переносится в другой род, его родовое название меняется, а видовой эпитет может сменить грамматическую форму. В этом случае фамилия автора, давшего первоначальное название (**базионим**), берётся в **круглые скобки**, а за ними пишется фамилия автора, давшего новое название. В зоологической номенклатуре упоминание второго автора не является обязательным.

Например:

Stemonitis axifera (**Bull.**) T.Macbr. – вид описал Ж.Б. Буллиар, но название «*Stemonitis axifera*» ему присвоил Т. Макбрайд.

В случае, если автор обнаружил название таксона в труде другого автора, после названия ставится фамилия автора названия, затем предлог **in**, и затем – фамилия автора труда, в котором было опубликовано название.

Например:

Echinostelium minutum de Bary **in** Rostaf. – название виду дал А. де Бари в книге Й.Т. Ростафинского.

В том случае, если первый автор опубликовал название, но стандартным принято считать описание вида, предложенное другим автором, между их именами ставится предлог **ex**:

Например:

Thelephora mollissima Pers. **ex** Fr. – название предложил Х.Г.Персон, но стандартным принято считать описание, составленное Э.М.Фризом.

6. Особые пометки в названиях

В случае, если автор впервые употребляет название описанного им вида, это название сопровождается пометкой **sp. nov. (species nova)**.

Например:

Reticularia dudkae **sp. nov.**

Аналогичные обозначения делаются и при установлении таксонов более высокого ранга.

Например:

Planoprotostelidae **fam. nov.** (новое семейство).

В случае, если различные авторы придают одному и тому же названию различное значение, используются слова **sensu** (в смысле, в понимании) и **non sensu** – (не в понимании).

Например:

Mycena filopes (Bull. ex Fr.) Quel. **sensu** Lange (1936); **sensu** Wakefield et Dennis (1950); **non sensu** Kuchner (1938) – вид рассматривается нами в понимании Ланге, Векфилда и Денниса, но не в понимании Кюхнера.

В случае, если название имеет два значения (более широкое и более узкое), используются термины **sensu lato = s.l.** (в широком смысле) и **sensu stricto = s.s.** (в узком смысле). Изредка также применяют формулировку **sensu latissimo** (в наиболее широком смысле) и **sensu strictissimo** (в наиболее узком смысле):

Например:

Plantae **sensu stricto** – растения в узком смысле.

Реже при наименовании таксонов используются следующие обозначения:

pro parte = p.p. = partim – частично;

excluso = excl. – исключая;

incluso = incl. – включая;

ex majore parte – в основном;

sp. (species) – неизвестный вид данного рода;

cf. = conformis – вероятно;

cum dubit – под сомнением;

est! – точно;

emend. (emendavit) – диагноз таксона исправлен другим автором;

incertae sedis – систематическое положение данного таксона неясно.

7. Правила чтения латинских названий

Чтение букв и буквосочетаний

Однозначные буквы:

Большинство букв латинского языка читаются также, как буквы закрытого слога английского языка: A[A], B[B], D[Д], E[Э], F[Ф], I[И], K[К], M[M], N[Н], O[О], P[П], R[R], U[У], V[V], Z[З].

Нижеследующие буквы имеют особое прочтение:

G – [г], **H** – [х или украинское г], **J** – [й], **L** – [ль], **Qu** – [кв], **W** – [в], **X** – [кс], **Y** – [и]

Например: *maximus* [ма́ксимус], *Betula* [бэ́туля], *hamatus* [хамáтус], *aqua* [áква], *Juncus* [йункус, ю́нкус], *gutta* [гúтта], *Quercus* [квэ́ркус], *xylos* [ксíлос], *lambda* [ля́мбда], *Ajuga* [айюга, аю́га], *Volvox* [во́львокс].

Двузначные буквы:

C → [ц] – перед **e**, **i**, **y**, и дифтонгами, звучащими как [е]: *cerebrum* [церебрум], *fasciola* [фасцио́ля], *Acer* [а́цер], *Cerasus* [цэ́разус].
→ [к] – в остальных случаях: *caput* [ка́пут], *lactis* [ла́ктис], *Carex* [ка́рэкс], *tinctura* [тинкту́ра], *Canis* [ка́нис], *acris* [а́крис].

Оба случая: *conscipium* [конци́ннум], *Cicada* [цика́да].

S → [з] – между двумя гласными, между гласной и **m**, **n**: *Rosa* [ро́за], *acetosa* [ацето́за], *Mimosa* [мимóза], *tuberosum* [тубэро́зум].
→ [с] – в остальных случаях: *sulfur* [су́льфур], *stella* [сте́лля], *aster* [а́стэр], *sativus* [са́тивус], *robustus* [робу́стус].

Оба случая: *organismus* [органи́змус], *mensis* [ме́нзис], *basis* [ба́зис], *casus* [ка́зус], *curiosus* [курио́зус].

T → [ц] – в сочетании **ti**, кроме **ti[соглас.]**, **sti**, **xti**: *solutio* [солю́цио], *Lutius* [Лю́циус], *infectia* [инфе́кциа], но: *combustio* [комбу́стио], *mixtio* [ми́кстио]

[т] – в остальных случаях: *intestinum* [интестíнум], *tinctura* [тинкту́ра], *Tilia* [ти́лия],.

Оба случая: *Titian* [Ти́циан], *tristictia* [тристíциа], *extinctia* [эктíнкциа].

Гласные дифтонги

ae → [э] – *laevis* [лэ́вис], *diaeta* [диэ́та], *Viridae* [ви́ридэ], *Homínidae* [хомини́дэ].

В том числе: **еae** → [ээ] – *Rosaceae* [роза́цээ], *Liliaceae* [лилиа́цээ],

aea → [эа] – *Usnaea* [уснэ́а], *Archaea* [архе́а], *Aegaea* [эгэ́а].

Но с двоеточием над **e** читается отдельно: **aė** → [аэ] – *aēr* [аэ́р].

Не путать с: **ea** → [эа] – *Centaurea* [центаврэ́а], *Achillea* [ахилле́а].

oe → [э] – *Amoeba* [амэ́ба], *coeruleus* [цэру́леус], *Coelenterata* [цэлентерата́та]

Но с двоеточием над **e**: **oė** → [оэ] – *Alōe* [ало́э], *rhoē* [рно́э].

Не путать с: **eo** → [эо] – *eocytus* [эоци́тус].

au → [ав, ау^в] – *aurum* [áврум], *aureus* [áвреус], *auricula* [аврjúкуля]
eu → [эв, эу^в] – *Eucalyptus* [эвкалиптус], *pneumonia* [пнэвмонíа], *pleura* [плэвра],
 Но: перед v, f, а также в последнем слоге → [эу] – *Euforbia* [эуфóрбуа], *cine-
 reus* [цинэ́рэус].

Согласные дифтонги

ch → [x] – *chamomilla* [хамомíлля], *chininum* [хинíну́м].
ph → [ф] – *philosophia* [филосóфуа], *chlorophyta* [хлэрофíта].
rh → [р] – *glycyrrhiza* [глициррíза], *rhizoma* [ризóма].
sh → [сх] – *shroeteri* [схрэ́теру].
sch → [сх] – *schola* [схóля]; *schizma* [схíзма].
ngu → [нгв] – *lingua* [лíнгва], *sanguis* [сáнгвис].

su → [св] – перед гласным того же слога: *suavis* [свáвис], *suaveolans* [свавэóлянс].
 → [су] – в остальных случаях: *Suillus* [суíллиус], *suum* [су́ум].

Ударение

Основным ударением латинского языка является ударение на **предпоследний слог**. В ряде случаев, описанных ниже, ударение может сместиться **на третий от конца слог**. Других ударений в латыни быть не может.

Ударение всегда падает на предпоследний, если:

- последний слог начинается на **x** или **z**: *Adóxa*, *compléxus*, *Glycyrhíza*, *Orýza*
- **предпоследний** слог содержит **дифтонг**: *Althaéa*, *Actaéa*, *amphygaéus* (но не *-ceae* – тут дифтонг в последнем слоге!)
- предпоследний слог представлен суффиксами **al, ar, at, os, ur**: *orbitális*, *articuláris*, *hamátus*, *spinósus*, *flexuósum*, *immatúrus*,
- **предпоследний** слог содержит «muta cum liquida» (**b,d,t,p,g + l,r**): *Botrýtis*, *detrítus*,
- после предпоследней гласной идут **2-3 согласных**: (за искл. «muta cum liquida» – b,d,t,p,g + l,r): *campéster*, *canéscens*, *evanéscens*, *Pediástrum*, *Pyréthrum*,
- в двукорневых словах второй корень – **formis, carpus, metricus, phýllum** (но 'phylum!'), **taxis**

Исключения: *áventus*, *álcali*, *áliquot*, *anómalus*, *bálsamum*, *Cánnabis*, *Cérasus*, *éle-
 gans*, *génesis*, *pétalus* (но *basipetálus*).

Ударение перемещается на третий от конца слог, если:

- в предпоследнем и последнем слогах **гласные стоят рядом**:
 – **ea (eae), eus, eum**: *áureus*, *azúreus*, *brúnneus*, *calcáreus*, *castáneus*,
ciánaea, *cinérea*, *cinnatómeus*, *cítreus*, *coerúlea*, *lúteus*, *mélleus*,
Plúteus, *rósea*, *stramíneus*
 в том числе слова с суффиксом **áceae**: *Boletáceae*, *Rosáceae*

в том числе слова с суффиксом **ídea, ídeus**: *amyloídeus, arachnoídea*.

Исключения: в греч. сущ. *Achilléa, Centauréa, Dioscoréa, Elodéa, Jurinéa, gigantéus, hyperboréus*,

- **ia, ius, ium**: *Arcýria, arenárius, Cichórium, Cortinárius, Lactárius, órium*,
- **ies, iens**: *fácies, effíciens*,
- **ior**: *elatiór, supériór*,
- **uus, uens**: *exíguus, dífluens*.

Исключения: в греч. сущ. *Coníum, Thesíum*, а также словах на **ao, aos**: *Cacáo, protocháos*

- слово оканчивается на суффиксы **ul** и **ol**:
 - **ula, ulus, ulum**: *aurícula, Bétula, Campánula, Ínula, Rússula, Convólulus, Ranínculus, ébulus* (но *edúlis!* – здесь *ul-* часть корня),
 - **ola, olus, olum**: *auréolum, basídiola, Panéolus*,
в том числе с концовкой **cola**: *cotícola, fimícola*.
- предпоследний слог оканчивается на **i, y** (если он не содержит «muta cum liquida» – b,d,t,p,g + l,r):
 - **iba, ibus, ibum**: *íntybus*;
 - **ica, icus, icum**: *Agáricus, concéntricus, doméstica, emética, gástricus, rústica, symmétricus, thorácicus, tróphycus, týpicus*
Исключения: *loríca, Urtíca*
а также **iaca, iacus, iacum**: *aurancíacus, Armeníaca*
 - **ida, idus, idum**: *áridus, ácidum* (но *acétum!*), *bífidum, cándidus* (но *canínus!*), *lúcidus, líridus*
 - **ila, ilus, ilum**: *dáctylus, nóbilis* (но *Aspergíllus* – две согласные после предп. гласной)
 - **ina, inus, inum**: *annótina, bombýcina, cinnabárinus, cítrinus, cristállinus, Cóprinus, Fráxinus, leóninus, nómina*
Исключения: *alpínus, canínus, cervínus, equínus, pulvínus, tabacínus* и мн. др.
 - **ima, imus, imum**: *áanimal, longíssimus, máximus, tenérrimus*
 - **ita, itus, itum**: *compósitus, véritas, Stemónitis*.
- последний слог содержит «muta cum liquida» (**b,d,t,p,g + l,r**): *cáthedra, Éphedra*
- предпоследний гласный стоит перед буквой **h**: *cóntraho*
- в двукоренных словах второй корень – **bion, calyx, chtonus, cladus, color, cybe, edrus, fera, genes, graphus, gynus, ifer, iger, lepis, lobus, logus, lysis, nymum, stachys, gamus, phobus, phorus, phragmus, phylum (но *phýllum!*), **phyton, sporus** (но *spórium!*), **topus, trichus, tropus, typus, xylon**: *Clitócybe, unícolor, Tubulífera, búlbiger, Lophóphora, Trychóphyton, bísporus, porósporus, Comátricha, Hypóxylon, polyédrus, sporóphorus, typógraphus*.**

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Глуценко В.И., Акулов А.Ю., Леонтьев Д.В., Утевский С.Ю. Основы общей систематики. – Харьков: ХНУ, 2004. – 111 с.
- Кусакин О.Г., Дроздов А.Л. Филема органического мира. Часть 1. Пролегомены к построению филемы. – СПб: Наука, 1994. – 287 с.
- Кусакин О.Г., Дроздов А.Л. Филема органического мира. Часть 2. Прокариоты и низшие евкариоты. – СПб: Наука. 1998. – 381 с.
- Леонтьев Д.В., Акулов А.Ю. Революция в мегатаксономии: предпосылки и результаты // Журн. общ. биологии. – 2002. – Т.63. №2. – С.158-176.
- Павлинов И.Я. Кладистический анализ. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1990. – 158 с.
- Adl S.M., Simpson G.B., Farmer M.A. et al. (2005) The New Higher Level Classification of Eukaryotes with Emphasis on the Taxonomy of Protists. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 52(5): 399–451
- Adl S.M., Simpson A.G.B., Lane C.E. et al. (2012) The Revised Classification of Eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 59(5): 429–514.
- Burki F., Shalchian-Tabrizi K., Minge M. et al. (2007) Phylogenomics reshuffles the eukaryotic supergroups. *PLoS ONE* 2(8): 790.
- Cavalier-Smith T. (2010) Origin of the cell nucleus, mitosis and sex: roles of intracellular coevolution. *Biology Direct* 5 (1): 7.
- Cavalier-Smith T. (2010) Deep phylogeny, ancestral groups and the four ages of life. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 365: 111–132.
- Keeling P.J. (2004) Diversity and evolutionary history of plastids and their hosts. *American Journal of Botany* 91(10): 1481–1493.
- Kitching I.J. et al. (2000) *Cladistics: The Theory and Practice of Parsimony Analysis*. 2nd ed. Oxford: University Press. 228 p.
- Garrity G. M., ed. (2001–2011) *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*. 2 ed. – Vol.I–V. – New York: Springer.
- Mora C., Tittensor D.P., Adl S., Simpson A.G.B., Worm B. (2011) How Many Species Are There on Earth and in the Ocean? *PLoS Biol* 9(8): e1001127.
- Okamoto N., Chantangsi C., Horák A. et al. (2009) Molecular Phylogeny and Description of the Novel Katablepharid *Roombia truncata* gen. et sp. nov., and Establishment of the Hacrobia Taxon nov. *PLoS ONE* 4(9): 7080.
- Zhao S., Burki F., Bråte J. (2012) Collodictyon – an ancient lineage in the tree of eukaryotes. *Molecular Biology and Evolution* 29(6): 1557–1568.

Навчальне видання

Леонт'єв Дмитро Вікторович

ЗАГАЛЬНА БІОЛОГІЯ: СИСТЕМА ОРГАНІЧНОГО СВІТУ

конспект лекцій
(російською мовою)

Надруковано у авторській редакції

Підписано до друку 20.10.2014. Формат 60×84/16.
Папір офісний. Друк лазерний.
Умовн. друк арк. 4,75. Тир. 300 прим.
Надруковано в НМЦ ХДЗВА