БОТАНИЧЕСКАЯ НОМЕНКЛАТУРА

Владимир Петрович Прохоров
Елена Юрьевна Воронина
Мария Александровна Гололобова

В.П. Прохоров (ком. 414)
Е.Ю. Воронина (ком. 414)
М.А. Гололобова (ком. 412)

<u>Курс включает</u>:

10 лекций

<u>Форма отчетности</u>:

зачет

ЛЕКЦИЯ 1.

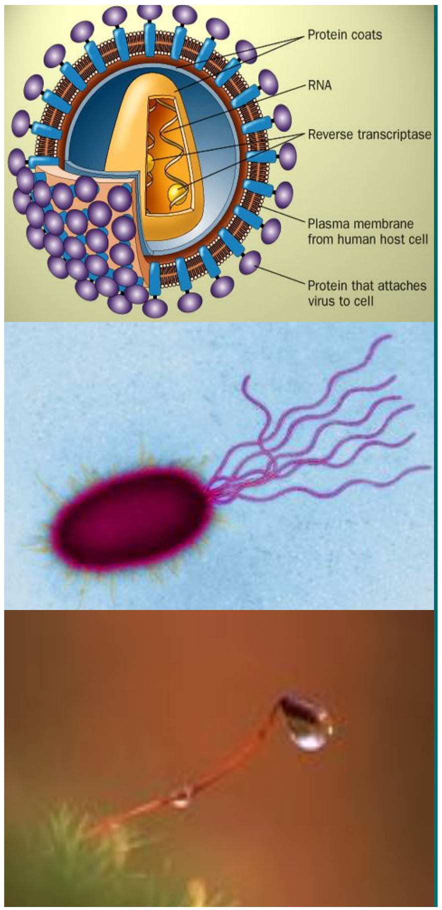
- Краткая характеристика “низших растений” и их место в системе органического мира

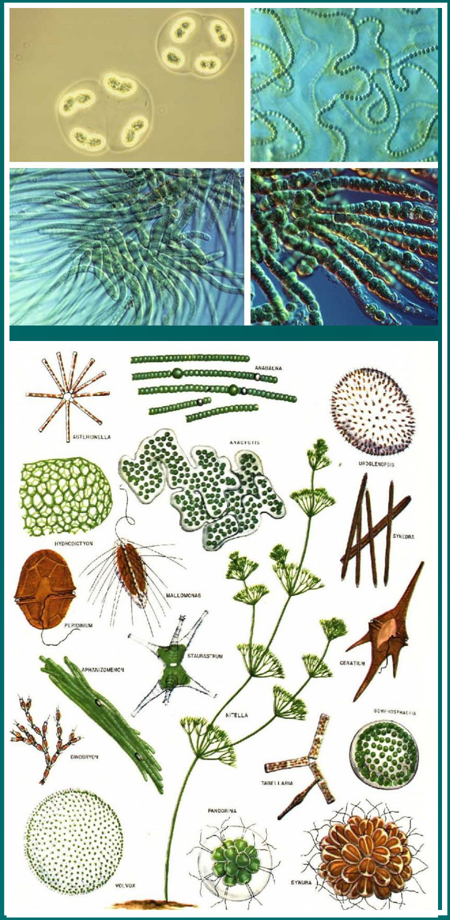
Антуан Лоран де Жюссьё
(1748-1836)

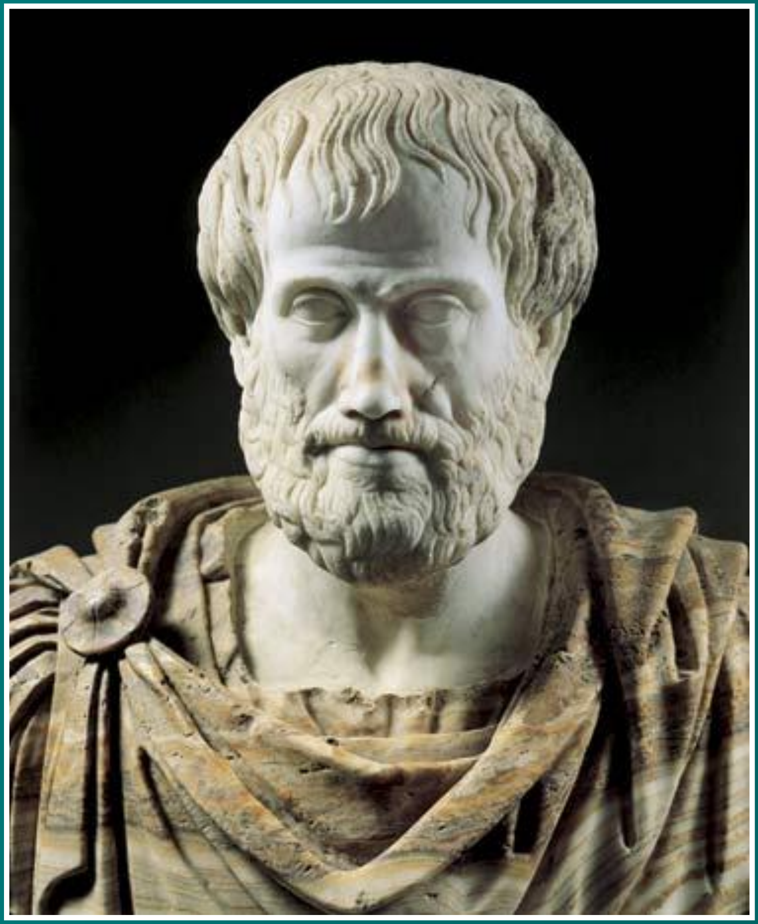
- Разделил все растения на ***Thallobionta*** (низшие растения) и ***Embryobionta*** (высшие растения)
- Выдвинул идею подчинения групп
- Ввел в ботанику понятие «семейство»

КТО ТАКИЕ НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ?

- **НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ** - растительноподобные организмы, тело которых не дифференцировано на отдельные органы (листья, стебли, корни). Такое вегетативное тело называется **таллом** (= **слоевище**)







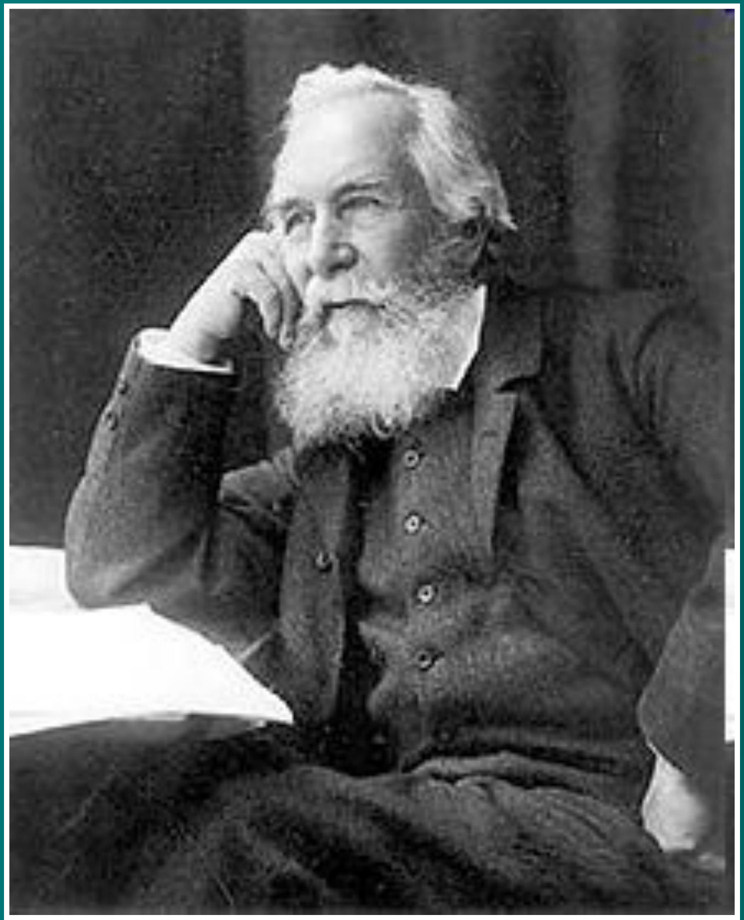
Аристотель
(384 до н.э. – 322 до н.э.)

- Предложил **первую классификацию** органического мира
- Разделил все живые организмы на **два царства**: ***Animalia*** (Животные) и ***Plantae***, или ***Vegetabilia*** (Растения)

Некоторые системы классификации органического мира

(по: *Маргелис, 1983*) (цифра в верхней строке указывает число царств)

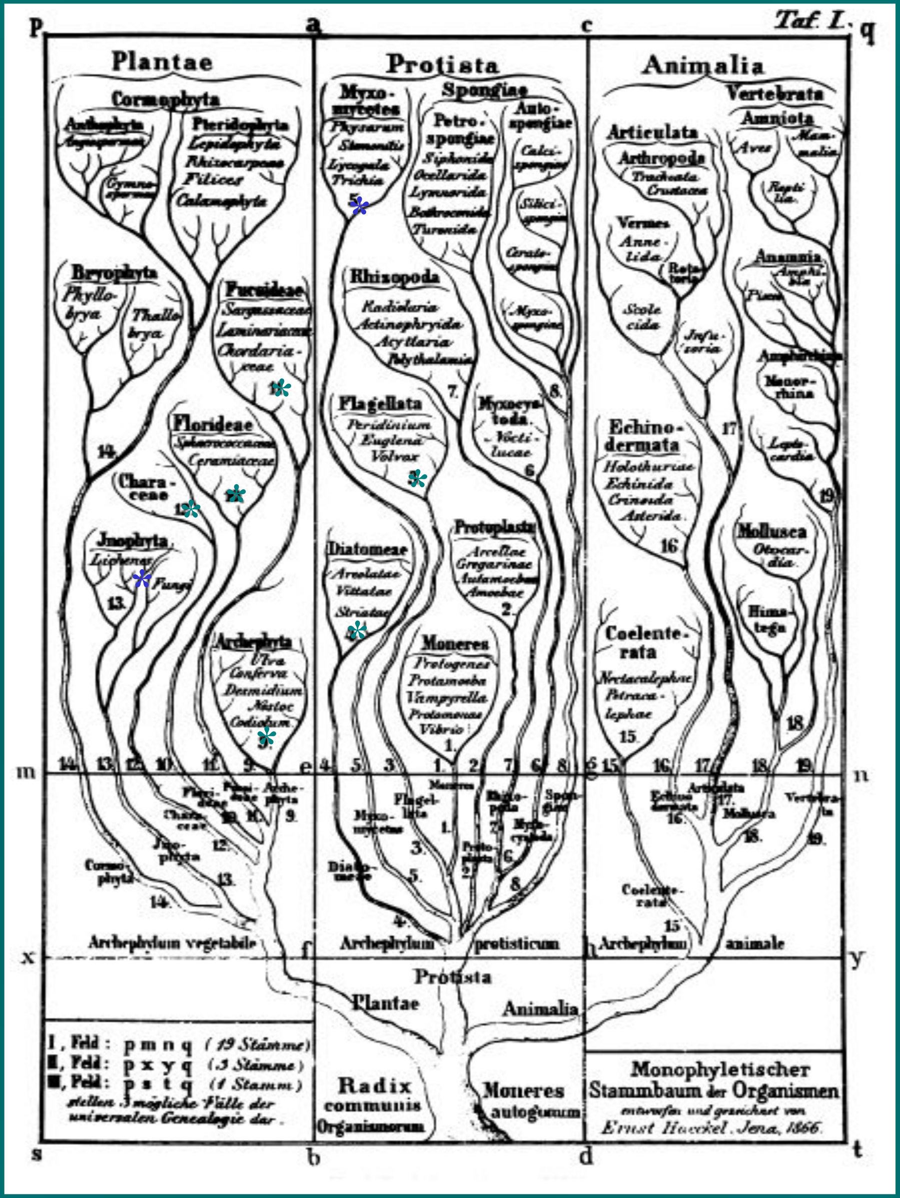
Традиционная	По Кертису (1968)	По Стейнеру с соавт. (1977)	По Коупленду (1956)	По Уиттэйкеру (1969)
2	**3**	**3**	**4**	**5**
Растения	**Протисты**	**Протисты**	**Монеры**	**Монеры**
бактерии	бактерии	бактерии	бактерии	бактерии
синезеленые водоросли	синезеленые водоросли	синезеленые водоросли	синезеленые водоросли	синезеленые водоросли
зеленые водоросли	простейшие	простейшие	**Протоктисты**	**Протисты**
хризофиты	слизевики	зеленые водоросли	простейшие	простейшие
бурые водоросли	**Растения**	хризофиты	зеленые водоросли	хризофиты
красные водоросли	зеленые водоросли	бурые водоросли	хризофиты	эвгленовые
слизевики	хризофиты	красные водоросли	бурые водоросли	гипохитриды
настоящие грибы	бурые водоросли	слизевики	красные водоросли	плазмодиофоры
мхи	красные водоросли	настоящие грибы	слизевики	**Растения**
сосудистые растения	настоящие грибы	**Растения**	настоящие грибы	зеленые водоросли
Животные	мхи	мхи	**Растения**	бурые водоросли
простейшие	сосудистые растения	сосудистые растения	мхи	красные водоросли
многоклеточные	**Животные**	**Животные**	сосудистые растения	мхи
	многоклеточные	многоклеточные	**Животные**	сосудистые растения
			многоклеточные	**Грибы**
				слизевики
				оомицеты
				хитриды
				настоящие грибы
				Животные
				многоклеточные



Эрнст Генрих Филипп Август Геккель
(1834–1919)

- Разделил все живые организмы на **три царства**: ***Animalia*** (Животные), ***Plantae*** (Растения) и ***Protista*** (Протисты)*

*от греческого «*proto*» - первичный



Древо жизни по Геккелю

из: Haeckel, 1866

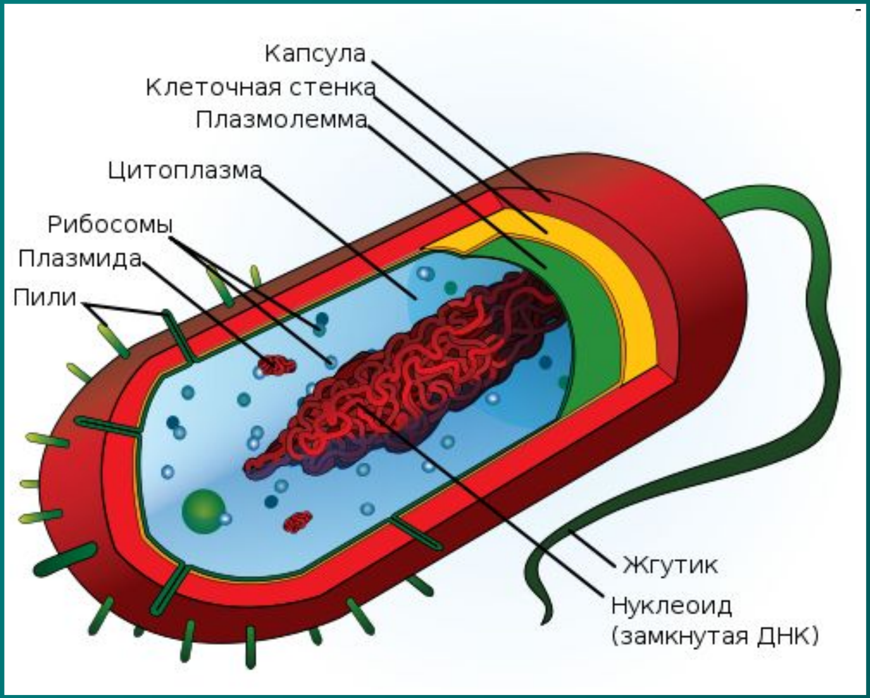
Некоторые системы классификации органического мира (по: *Маргелис, 1983*)
(цифра в верхней строке указывает число царств)

Традиционная	По Кертису (1968)	По Стейнеру с соавт. (1977)	По Коупленду (1956)	По Уиттэйкеру (1969)
2	**3**	**3**	**4**	**5**
Растения	**Протисты**	**Протисты**	**Монеры**	**Монеры**
бактерии	бактерии	бактерии	бактерии	бактерии
синезеленые водоросли	синезеленые водоросли	синезеленые водоросли	синезеленые водоросли	синезеленые водоросли
зеленые водоросли	простейшие	простейшие	**Протоктисты**	**Протисты**
хризофиты	слизевики	зеленые водоросли	простейшие	простейшие
бурые водоросли	**Растения**	хризофиты	зеленые водоросли	хризофиты
красные водоросли	зеленые водоросли	бурые водоросли	хризофиты	эвгленовые
слизевики	хризофиты	красные водоросли	бурые водоросли	гипохитриды
настоящие грибы	бурые водоросли	слизевики	красные водоросли	плазмодиофоры
мхи	красные водоросли	настоящие грибы	слизевики	**Растения**
сосудистые растения	настоящие грибы	**Растения**	настоящие грибы	зеленые водоросли
Животные	мхи	мхи	**Растения**	бурые водоросли
простейшие	сосудистые растения	сосудистые растения	мхи	красные водоросли
многоклеточные	**Животные**	**Животные**	сосудистые растения	мхи
	многоклеточные	многоклеточные	**Животные**	сосудистые растения
			многоклеточные	**Грибы**
				слизевики
				оомицеты
				хитриды
				настоящие грибы
				Животные
				многоклеточные

Эдвард Шаттон
(1883–1947)

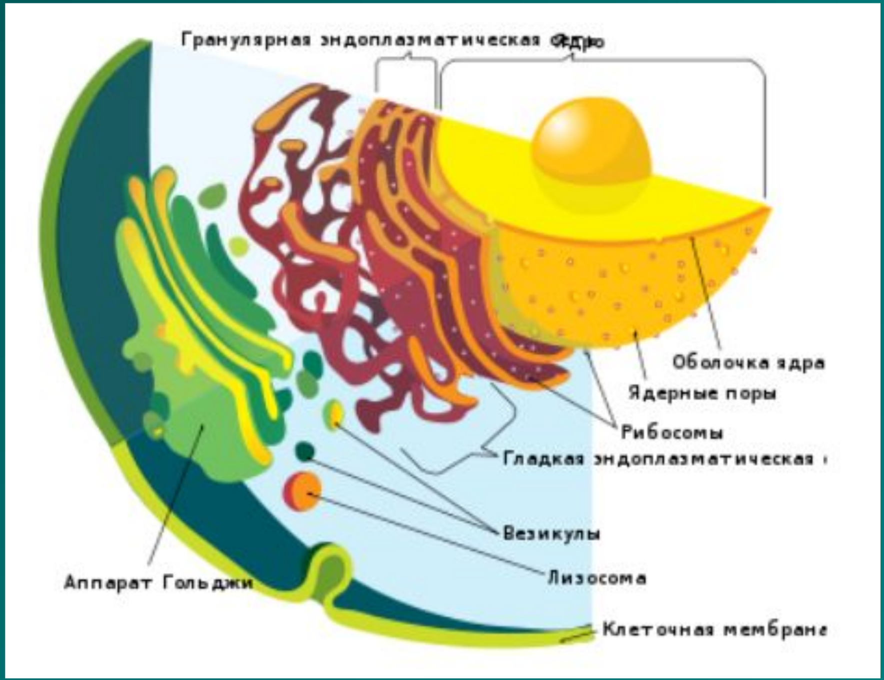
- Ввел в биологию термины «прокариоты» и «эукариоты» (Chatton, 1925)
- Первым высказал идею о разделении организмов на **два царства**: ***Prokaryota*** (Прокариоты) и ***Eukaryota*** (Эукариоты)

Прокариотная (*слева*) и эукариотная (*справа*) клетки



Прокариотная клетка*

*от греческого «*pro*» - до и «*karyon*» - ядро



Эв(у)кариотная клетка*

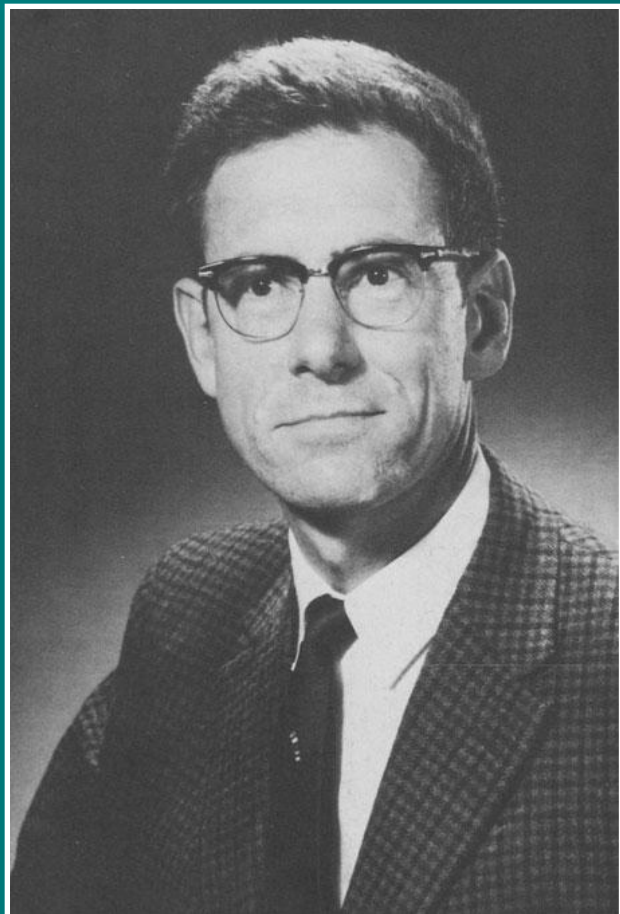
*от греческого «*eu*» - хорошо и «*karyon*» - ядро

Сравнение основных характеристик прокариотной и эукариотной клеток

Признак	Прокариотная клетка	Эукариотная клетка
Организация генетического материала	ядро отсутствует, ДНК кольцевая	ядро имеется; ДНК организована в хромосомы
Локализация ДНК	в нуклеоиде и плазмидах, не ограниченных элементарной мембраной	в ядре и некоторых органеллах
Клеточное деление	митоз отсутствует	деление путем митоза
Мембранные органеллы	отсутствуют	имеются
Рибосомы в цитоплазме	70S-типа	80S-типа
Движение цитоплазмы	отсутствует	часто обнаруживается
Клеточная стенка (там, где она имеется)	в большинстве случаев содержит пептидоглюкан	пептидоглюкан отсутствует
Жгутики	нить жгутика построена из белковых субъединиц, образующих спираль	каждый жгутик содержит набор микротрубочек, собранных в группы: 2·9-2

Некоторые системы классификации органического мира (по: *Маргелис, 1983*) (цифра в верхней строке указывает число царств)

Традиционная	По Кертису (1968)	По Стейниеру с соавт. (1977)	По Коупленду (1956)	По Уиттэйкеру (1969)
2	**3**	**3**	**4**	**5**
Растения	**Протисты**	**Протисты**	**Монеры**	**Монеры**
бактерии	бактерии	бактерии	бактерии	бактерии
синезеленые водоросли	синезеленые водоросли	синезеленые водоросли	синезеленые водоросли	синезеленые водоросли
зеленые водоросли	простейшие	простейшие	**Протоктисты**	**Протисты**
хризофиты	слизевики	зеленые водоросли	простейшие	простейшие
бурые водоросли	**Растения**	хризофиты	зеленые водоросли	хризофиты
красные водоросли	зеленые водоросли	бурые водоросли	хризофиты	эвгленовые
слизевики	хризофиты	красные водоросли	бурые водоросли	гипохитриды
настоящие грибы	бурые водоросли	слизевики	красные водоросли	плазмодиофоры
мхи	красные водоросли	настоящие грибы	слизевики	**Растения**
сосудистые растения	настоящие грибы	**Растения**	настоящие грибы	зеленые водоросли
Животные	мхи	мхи	**Растения**	бурые водоросли
простейшие	сосудистые растения	сосудистые растения	мхи	красные водоросли
многоклеточные	**Животные**	**Животные**	сосудистые растения	мхи
	многоклеточные	многоклеточные	**Животные**	сосудистые растения
			многоклеточные	**Грибы**
				слизевики
				оомицеты
				хитриды
				настоящие грибы
				Животные
				многоклеточные



Роберт Хардинг Уиттакер
(1920–1980)

✔ Первым обосновал разделение организмов на **пять царств** (Whittaker, 1969) :
Monera*, или ***Prokaryota*** (Прокариоты, Монеры),
Protista (Протисты),
Plantae (Растения),
Animalia (Животные) и
Fungi (Грибы)

New Concepts of Kingdoms of Organisms

Evolutionary relations are better represented by new classifications than by the traditional two kingdoms.

R. H. Whittaker

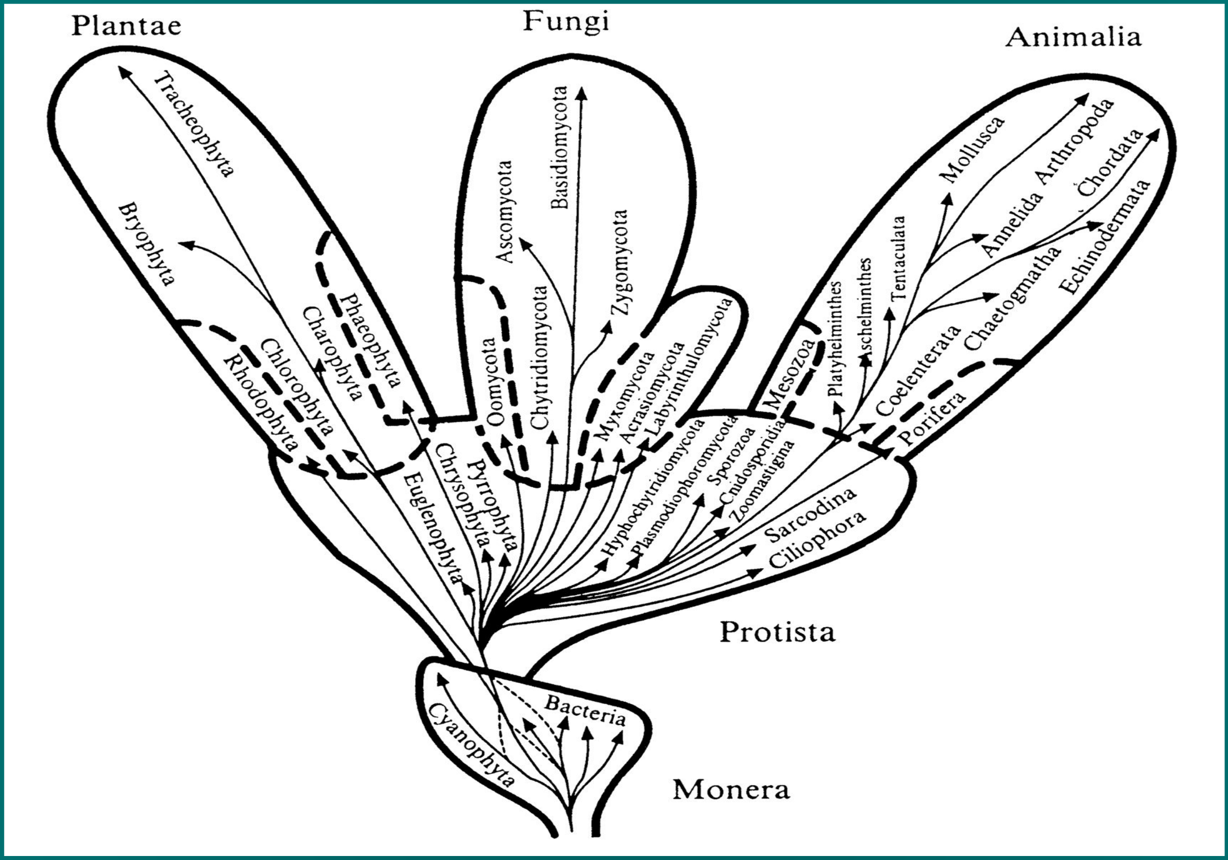
There are those who consider questions in science which have no unequivocal, experimentally determined answer scarcely worth discussing. Such feeling, along with conservatism, may have been responsible for the long and almost unchallenged dominance of the system of two kingdoms—plants and animals—in the broad classification of organisms. The unchallenged position of these kingdoms has ended, however; alternative systems are being widely considered (1–18) and are appearing in many introductory biology texts (19–24). My purpose in this article is to discuss the merits of two classifications which depart from the traditional two kingdoms, the systems of Copeland (1–3) and Whittaker (4, 5).

Two-Kingdom System

Limitations of the Two-Kingdom System

*от греческого «*mono*» - один

Филогенетические взаимоотношения между основными группами организмов (по: *Whittaker, 1969*)



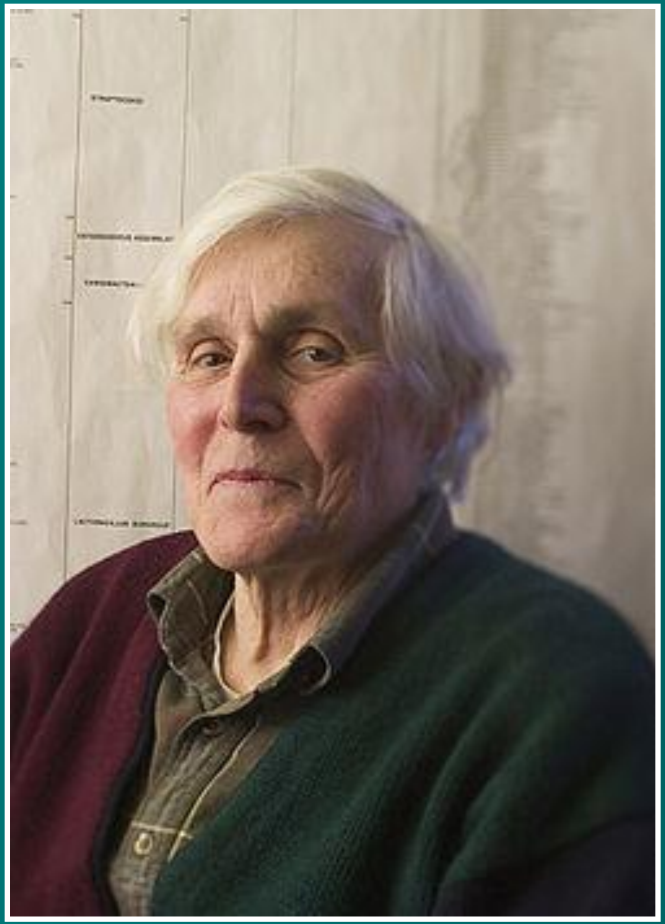
Monera - включает прокариотные организмы
Protista – преимущественно одноклеточные эукариоты

Многоклеточные эукариоты представлены 3 царствами, различающимися по способу питания:
Plantae – автотрофы, **Fungi** – осмотрофы, **Animalia** - фаготрофы

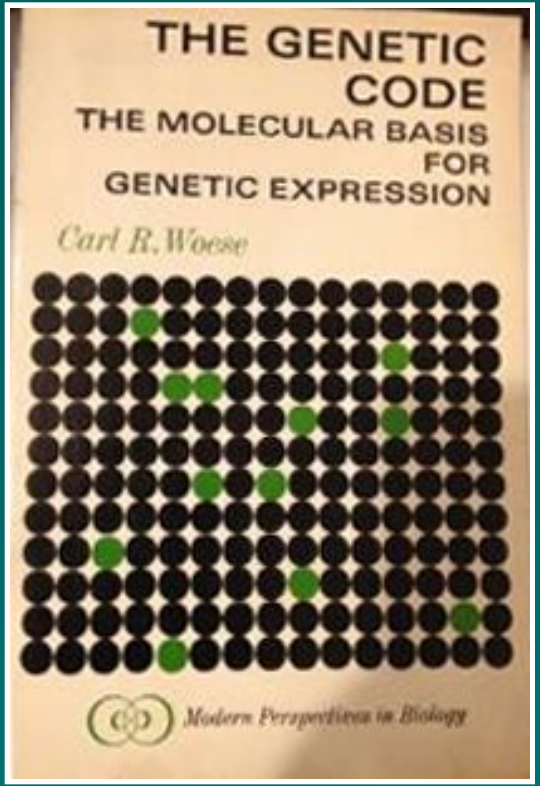
Некоторые системы классификации органического мира (по: *Маргелис, 1983*) (цифра в верхней строке указывает число царств)

Традиционная	По Кертису (1968)	По Стейниеру с соавт. (1977)	По Коупленду (1956)	По Уиттэйкеру (1969)
2	**3**	**3**	**4**	**5**
Растения	**Протисты**	**Протисты**	**Монеры**	**Монеры**
бактерии	бактерии	бактерии	бактерии	бактерии
синезеленые водоросли	синезеленые водоросли	синезеленые водоросли	синезеленые водоросли	синезеленые водоросли
зеленые водоросли	простейшие	простейшие	**Протоктисты**	**Протисты**
хризофиты	слизевики	зеленые водоросли	простейшие	простейшие
бурые водоросли	**Растения**	хризофиты	зеленые водоросли	хризофиты
красные водоросли	зеленые водоросли	бурые водоросли	хризофиты	эвгленовые
слизевики	хризофиты	красные водоросли	бурые водоросли	гипохитриды
настоящие грибы	бурые водоросли	слизевики	красные водоросли	плазмодиофоры
мхи	красные водоросли	настоящие грибы	слизевики	**Растения**
сосудистые растения	настоящие грибы	**Растения**	настоящие грибы	зеленые водоросли
Животные	мхи	мхи	**Растения**	бурые водоросли
простейшие	сосудистые растения	сосудистые растения	мхи	красные водоросли
многоклеточные	**Животные**	**Животные**	сосудистые растения	мхи
	многоклеточные	многоклеточные	**Животные**	сосудистые растения
			многоклеточные	**Грибы**
				слизевики
				оомицеты
				хитриды
				настоящие грибы
				Животные
				многоклеточные

- ✔ Обосновал применение в филогении последовательности рРНК
- ✔ Выделил домен Archaebacteria (Архебактерии, Археи) (Woese, Fox, 1977)



Карл Ричард Вёзе
(1928-2012)



Proc. Natl. Acad. Sci. USA
Vol. 74, No. 11, pp. 5088–5090, November 1977
Evolution

Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: The primary kingdoms

(archaebacteria/eubacteria/urkaryote/16S ribosomal RNA/molecular phylogeny)

CARL R. WOESE AND GEORGE E. FOX*

Department of Genetics and Development, University of Illinois, Urbana, Illinois 61801

Communicated by T. M. Sonneborn, August 18, 1977

ABSTRACT **A phylogenetic analysis based upon ribosomal RNA sequence characterization reveals that living systems represent one of three aboriginal lines of descent: (*i*) the eubacteria, comprising all typical bacteria; (*ii*) the archaebacteria, containing methanogenic bacteria; and (*iii*) the urkaryotes, now represented in the cytoplasmic component of eukaryotic cells.**

The biologist has customarily structured his world in terms of certain basic dichotomies. Classically, what was not plant was animal. The discovery that bacteria, which initially had been considered plants, resembled both plants and animals less than plants and animals resembled one another led to a reformulation of the issue in terms of a yet more basic dichotomy, that of eukaryote versus prokaryote. The striking differences between eukaryotic and prokaryotic cells have now been documented in endless molecular detail. As a result, it is generally taken for granted that all extant life must be of these two basic types.

Thus, it appears that the biologist has solved the problem of the primary phylogenetic groupings. However, this is not the case. Dividing the living world into *Prokaryotae* and *Eukaryotae* has served, if anything, to obscure the problem of what extant groupings represent the various primeval branches from the common line of descent. The reason is that eukaryote/prokaryote is not primarily a phylogenetic distinction, although it is generally treated so. The eukaryotic cell is organized in a different and more complex way than is the prokaryote; this probably reflects the former's composite origin as a symbiotic collection of various simpler organisms (1–5). However striking, these organizational dissimilarities do not guarantee that eukaryote and prokaryote represent phylogenetic extremes.

The eukaryotic cell *per se* cannot be directly compared to the prokaryote. The composite nature of the eukaryotic cell makes it necessary that it first be conceptually reduced to its phylogenetically separate components, which arose from ancestors that were noncomposite and so individually are comparable to prokaryotes. In other words, the question of the primary phylogenetic groupings must be formulated solely in terms of relationships among "prokaryotes"—i.e., noncomposite entities. (Note that in this context there is no suggestion *a priori* that the living world is structured in a dichotomous way.)

The organizational differences between prokaryote and eukaryote and the composite nature of the latter indicate an important property of the evolutionary process: Evolution seems to progress in a "quantized" fashion. One level or domain of organization gives rise ultimately to a higher (more complex) one. What "prokaryote" and "eukaryote" actually represent are two such domains. Thus, although it is useful to define phylogenetic patterns within each domain, it is not meaningful to construct phylogenetic classifications between domains: Prokaryotic kingdoms are not comparable to eukaryotic ones. This should be recognized by an appropriate terminology. The highest phylogenetic unit in the prokaryotic domain we think should be called an "urkingdom"—or perhaps "primary kingdom." This would recognize the qualitative distinction between prokaryotic and eukaryotic kingdoms and emphasize that the former have primary evolutionary status.

The passage from one domain to a higher one then becomes a central problem. Initially one would like to know whether this is a frequent or a rare (unique) evolutionary event. It is traditionally assumed—without evidence—that the eukaryotic domain has arisen but once; all extant eukaryotes stem from a common ancestor, itself eukaryotic (2). A similar prejudice holds for the prokaryotic domain (2). [We elsewhere argue (6) that a hypothetical domain of lower complexity, that of "progenotes," may have preceded and given rise to the prokaryotes.] The present communication is a discussion of recent findings that relate to the urkingdom structure of the prokaryotic domain and the question of its unique as opposed to multiple origin.

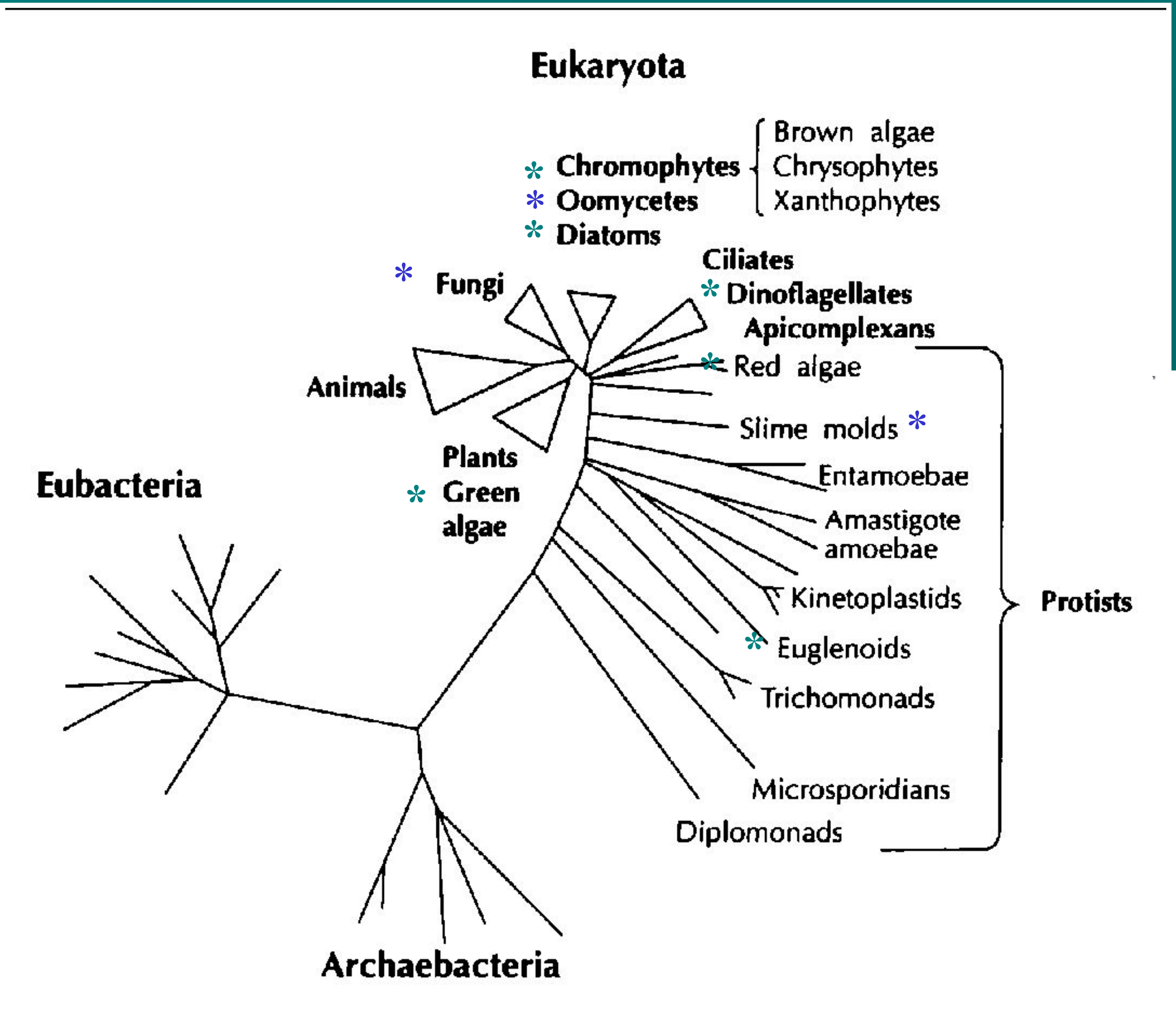
Phylogenetic relationships cannot be reliably established in terms of noncomparable properties (7). A comparative approach that can measure degree of difference in comparable structures is required. An organism's genome seems to be the ultimate record of its evolutionary history (8). Thus, comparative analysis of molecular sequences has become a powerful approach to determining evolutionary relationships (9, 10).

To determine relationships covering the entire spectrum of extant living systems, one optimally needs a molecule of appropriately broad distribution. None of the readily characterized proteins fits this requirement. However, ribosomal RNA does. It is a component of all self-replicating systems; it is readily isolated; and its sequence changes but slowly with time—permitting the detection of relatedness among very distant species (11–13). To date, the primary structure of the 16S (18S) ribosomal RNA has been characterized in a moderately large and varied collection of organisms and organelles, and the general phylogenetic structure of the prokaryotic domain is beginning to emerge.

A comparative analysis of these data, summarized in Table 1, shows that the organisms clearly cluster into several primary kingdoms. The first of these contains all of the typical bacteria so far characterized, including the genera *Acetobacterium, Acinetobacter, Acholeplasma, Aeromonas, Alcaligenes, Anacystis, Aphanocapsa, Bacillus, Bdellovibrio, Chlorobium, Chromatium, Clostridium, Corynebacterium, Escherichia, Eubacterium, Lactobacillus, Leptospira, Micrococcus, Mycoplasma, Paracoccus, Photobacterium, Propionibacterium,*

The costs of publication of this article were defrayed in part by the payment of page charges. This article must therefore be hereby marked "*advertisement*" in accordance with 18 U. S. C. §1734 solely to indicate this fact.

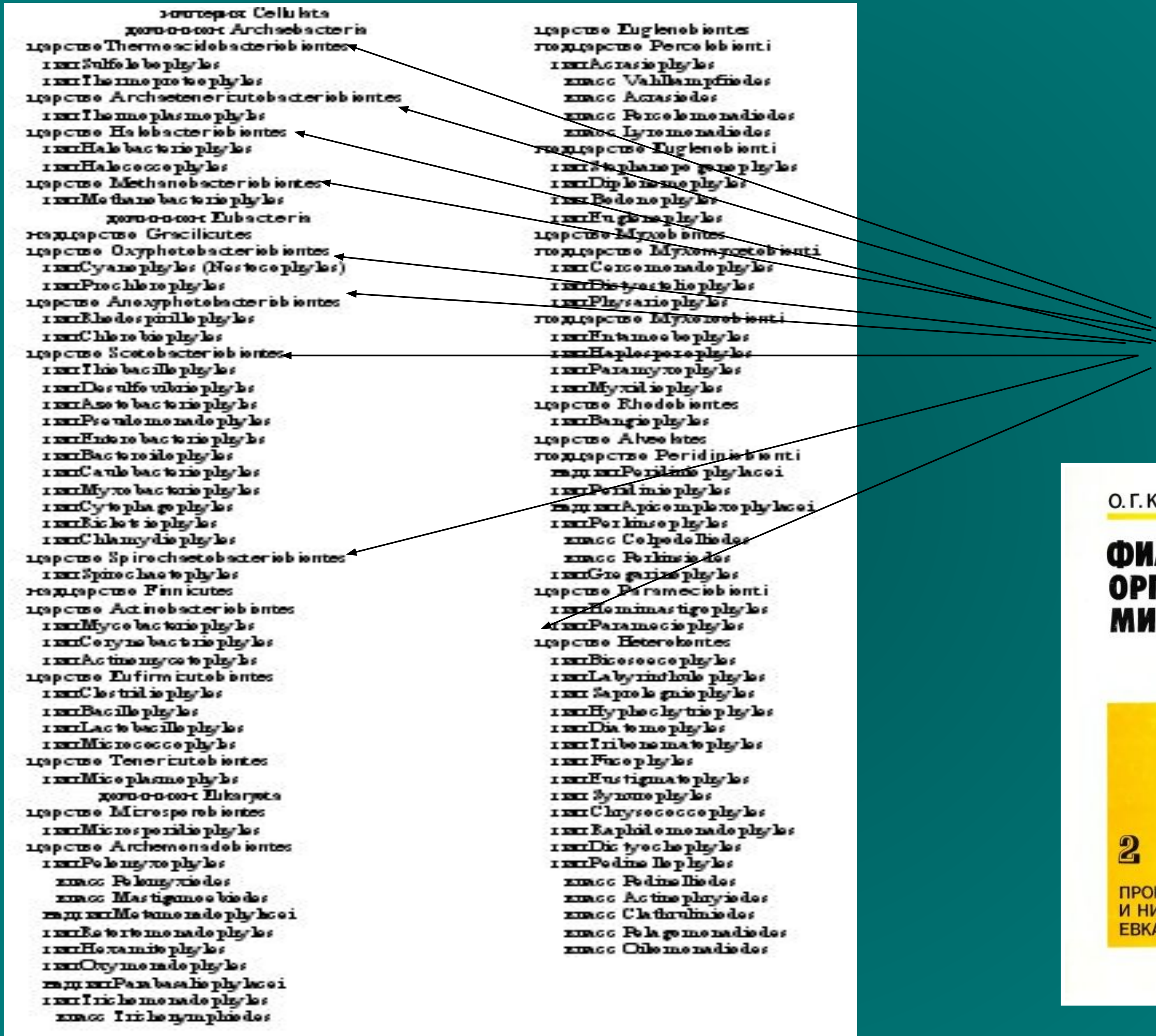
* Present address: Department of Biophysical Sciences, University of Houston, Houston, TX 77004.



«Неукорененное» дерево, отражающее три царства, построенное на анализе сходства последовательностей генов рРНК

из: Sogin, 1991

Система прокариот и простейших (по: *Кусакин, Дроздов, 1998*)


[illegible] Cellulata
[illegible] Archaebacteria
царство Thermoacidobacteriobiontes
тип Sulfolobophyles
тип Thermoproteophyles
царство Archaetenericutobacteriobiontes
тип Thermoplasmophyles
царство Halobacteriobiontes
тип Halobacteriophyles
тип Halococcophyles
царство Methanobacteriobiontes
тип Methanobacteriophyles
[illegible] Eubacteria
надцарство Gracilicutes
царство Oxyphotobacteriobiontes
тип Cyanophyles (Nostocophyles)
тип Prochlorophyles
царство Anoxyphotobacteriobiontes
тип Rhodospirillophyles
тип Chlorobiophyles
царство Scotobacteriobiontes
тип Thiobacillophyles
тип Desulfovibriophyles
тип Azotobacteriophyles
тип Pseudomonadophyles
тип Enterobacteriophyles
тип Bacteroidophyles
тип Caulobacteriophyles
тип Myxobacteriophyles
тип Cytophagophyles
тип Rickettsiophyles
тип Chlamydiophyles
царство Spirochaetobacteriobiontes
тип Spirochaetophyles
надцарство Firmicutes
царство Actinobacteriobiontes
тип Mycobacteriophyles
тип Corynebacteriophyles
тип Actinomycetophyles
царство Eufirmicutobiontes
тип Clostridiophyles
тип Bacillophyles
тип Lactobacillophyles
тип Micrococcophyles
царство Tenericutobiontes
тип Micoplasmophyles
[illegible] Eukaryota
царство Microsporobiontes
тип Microsporidiophyles
царство Archemonadobiontes
тип Polymyxophyles
класс Polymyxiodes
класс Mastigamoebiodes
надтип Metamonadophylacoi
тип Retortomonadophyles
тип Hexamitophyles
тип Oxymonadophyles
надтип Parabasaliophylacoi
тип Trichomonadophyles
класс Trichonymphiodes
царство Euglenobiontes
подцарство Percolobionti
тип Acrasiophyles
класс Vahlkampfiiodes
класс Acrasiodes
класс Percolomonadiodes
класс Lyromonadiodes
подцарство Euglenobionti
тип Stephanopogonophyles
тип Diplonemophyles
тип Bodonophyles
тип Euglenophyles
царство Myxobiontes
подцарство Myxomycetobionti
тип Cercomonadophyles
тип Dictyosteliophyles
тип Physariophyles
подцарство Myxozoobionti
тип Entamoebophyles
тип Haplosporophyles
тип Paramyxophyles
тип Myxidiophyles
царство Rhodobiontes
тип Bangiophyles
царство Alveolates
подцарство Peridiniobionti
надтип Peridiniophylacoi
тип Peridiniophyles
надтип Apicomplexophylacoi
тип Perkinsophyles
класс Colpodelliodes
класс Perkinsiodes
тип Gregarinophyles
царство Parameciobionti
тип Heliomastigophyles
тип Parameciophyles
царство Heterokontes
тип Bicosoecophyles
тип Labyrinthulophyles
тип Saprolegniophyles
тип Hyphochytriophyles
тип Diatomophyles
тип Tribonematophyles
тип Fucophyles
тип Eustigmatophyles
тип Synurophyles
тип Chrysococcophyles
тип Raphidomonadophyles
тип Dictyochophyles
тип Pedinellophyles
класс Pedinelliodes
класс Actinophryiodes
класс Clathruliniodes
класс Pelagomonadiodes
класс Oikomonadiodes

Система включает 19 царств!

✔ Обосновал разделение **эукариотных** организмов на **две монофилетические группы (надцарства):** ***Unikonta*** (Одножгутиковые) и ***Bikonta*** (Двужгутиковые)

*от латинского «*unus*» - один
**от латинского «*bi*» - два

Томас Кавалир-Смит (1942)

Системы органического мира (по: *Cavalier-Smith, 1998, 2002, 2003 и т.д.*)

empire PROKARYOTA (Cavalier-Smith 2002*b*)

kingdom Bacteria

subkingdom Negibacteria (phyla Eobacteria, Sphingobacteria, Spirochaetae, Proteobacteria, Planctobacteria, Cyanobacteria)

subkingdom Unibacteria (phyla Posibacteria, Archaebacteria)

empire EUKARYOTA (Cavalier-Smith 1998)

kingdom Protozoa (Cavalier-Smith 2002*a*, 2003*a*)

subkingdom Sarcomastigota (phyla Amoebozoa, Choanozoa)

subkingdom Biciliata

infrakingdom Rhizaria (phyla Cercozoa, Foraminifera, Radiozoa)

infrakingdom Excavata (phyla Loukozoa, Percolozoa, Euglenozoa, Metamonada; the latter now includes Parabasalia and Anaeromonadea; Cavalier-Smith 2003*a*,*b*)

infrakingdom Alveolata (phyla Myzozoa (Cavalier-Smith & Chao 2004), Ciliophora)

Biciliata incertae sedis: phylum Apusozoa (may be sister to Excavata); phylum Heliozoa

kingdom Animalia (Myxozoa and 21 othera phyla) (Cavalier-Smith 1998; Cavalier-Smith & Chao 2003*c*)

kingdom Fungi (phyla Archemycota, Microsporidia, Ascomycota, Basidiomycota) (Cavalier-Smith 2000*b*)

kingdom Plantae

subkingdom Biliphyta (phyla Glaucophyta, Rhodophyta)

subkingdom Viridaeplantae (Chlorophyta, Bryophytaa, Tracheophytaa)

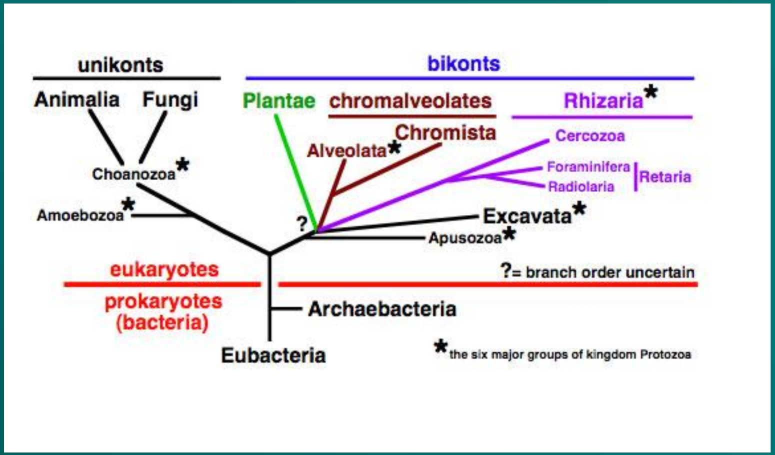
kingdom Chromista

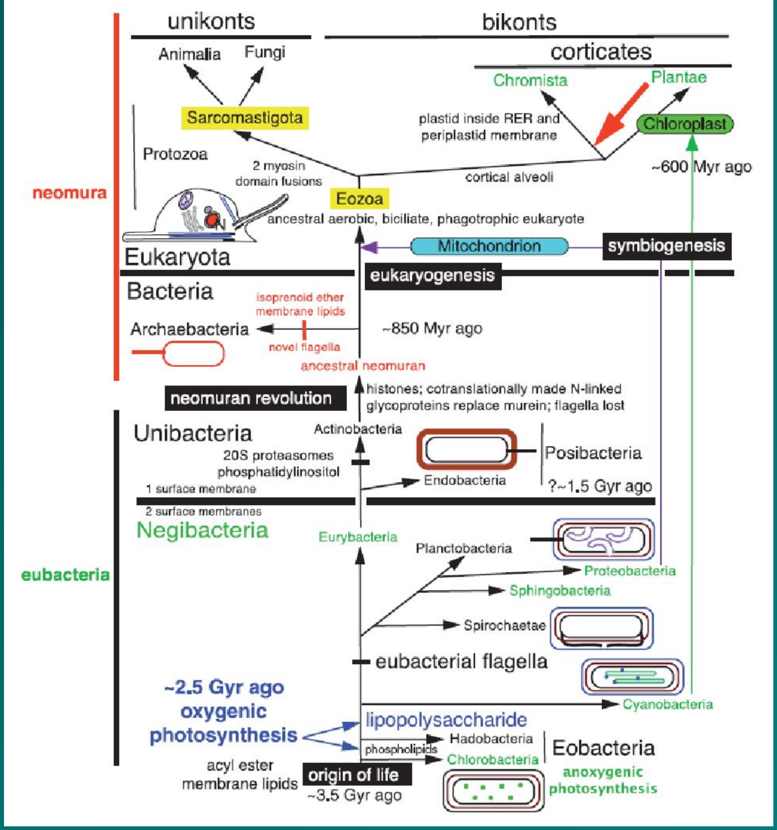
subkingdom Cryptista (phylum Cryptista: cryptophytes, goniomonads, katablepharids)

subkingdom Chromobiota

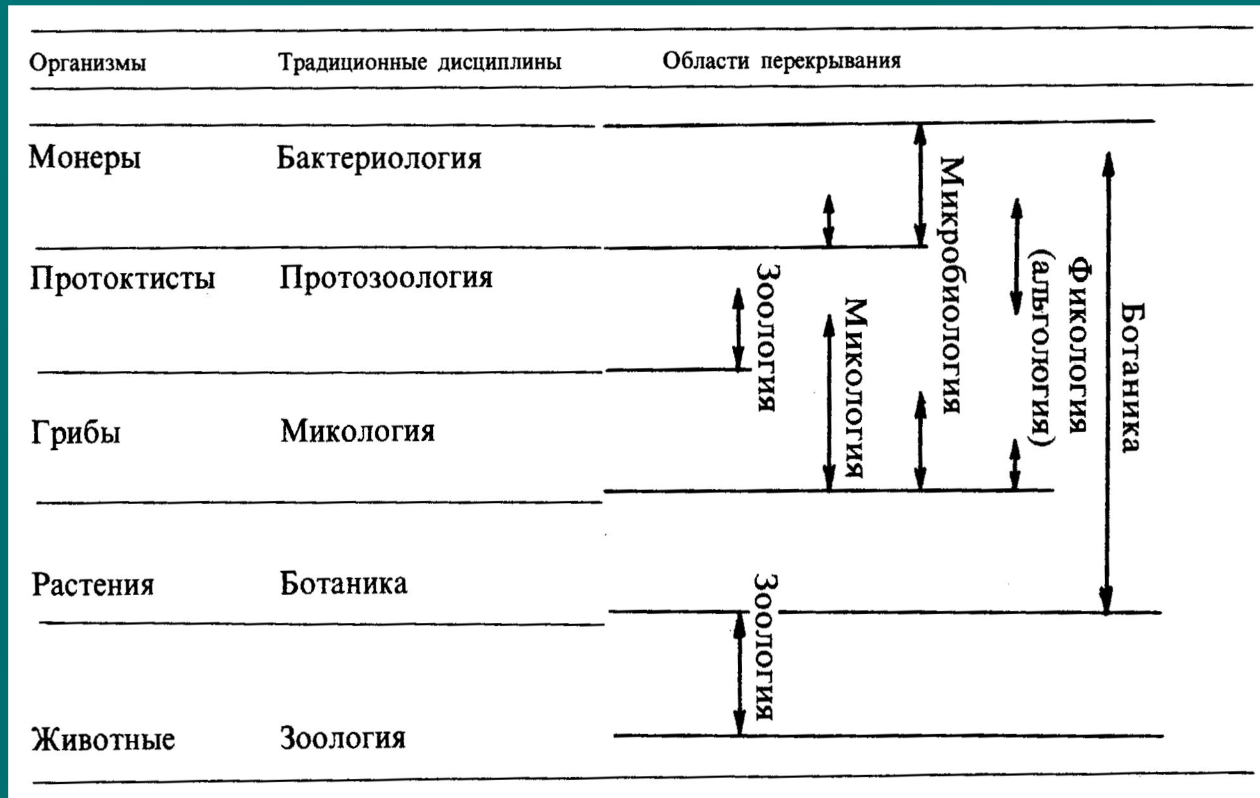
infrakingdom Heterokonta (phyla Ochrophyta, Pseudofungi, Opalozoa (comprising subphyla Opalinata, Sagenista)

infrakingdom Haptista (phylum Haptophyta)





Организмы и традиционные дисциплины, их изучающие
(по: *Маргелис, 1983*)



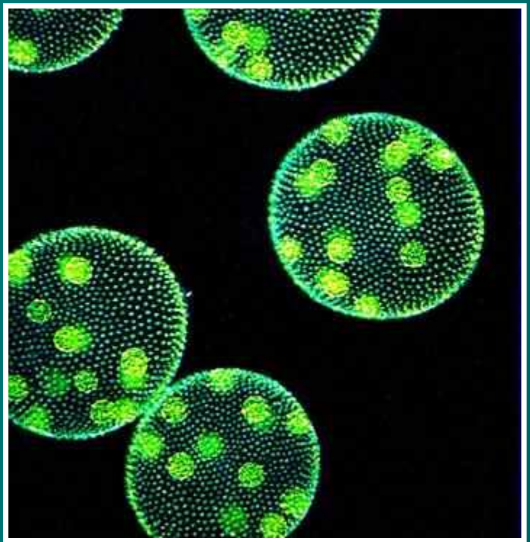
«[…] систематика так называемых «низших» организмов (бактерий, протистов и грибов) находится в брожении. Противоречия возникают отчасти из-за профессиональной организации микробиологов и ботаников. Их традиции плохо отражают взаимосвязи между организмами, которые они изучают» (*Маргелис, 1983: 29*).

Расхождения в классификации ботаников и зоологов

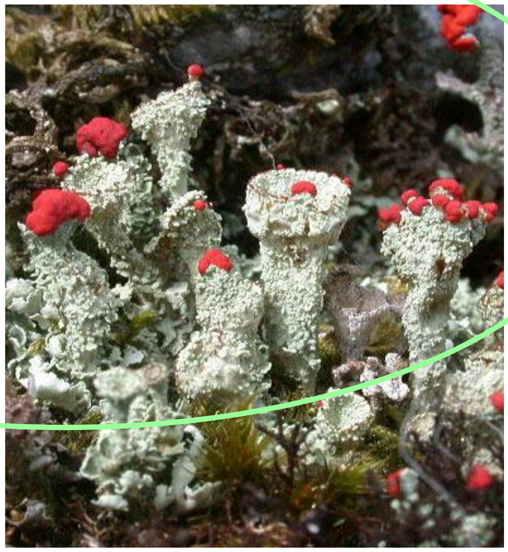
	Ботаники		Зоологи	
Таксономический уровень	Таксон	Критерий	Таксон	Критерий
Царство	Plantae	Фотосинтез	Animalia	Подвижность
Тип	Chrysophyta	Золотисто-желтая пигментация	Protozoa	Одноклеточное животное
Класс	Chrysophyceae		Phytomastigophorea	Пластиды
Порядок	Chrysamoebida	Амебофлагеллятные подвижные стадии	Chrysomonadina	Золотисто-желтый цвет пластид
Род и вид	*Ochromonas danica*		*Ochromonas danica*	

Какие организмы традиционно рассматривает курс?

ВОДОРОСЛИ



ЛИШАЙНИКИ

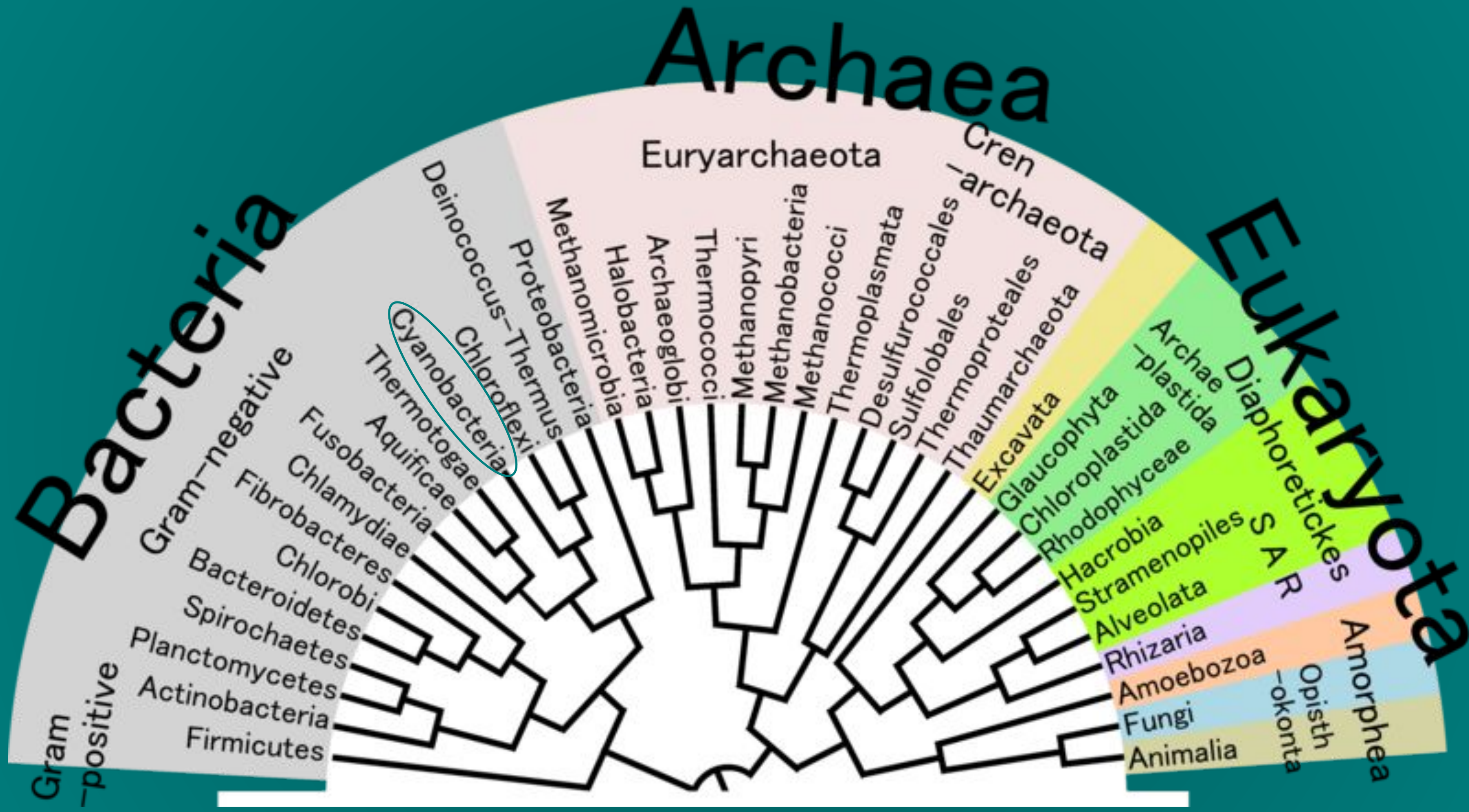


ГРИБЫ

ПСЕВДОГРИБЫ

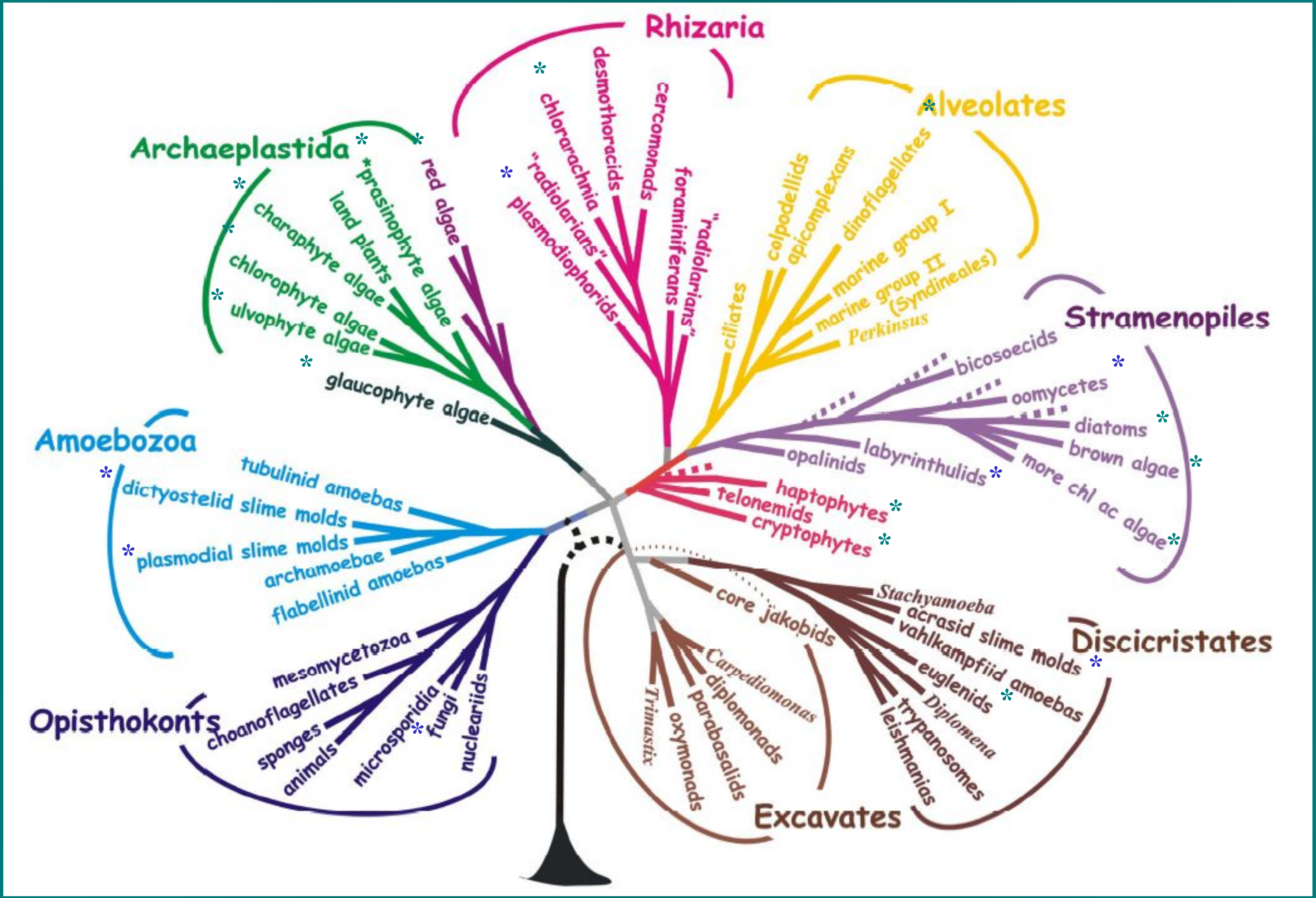
СЛИЗЕВИКИ

Связи между макротаксонами органического мира



из: Adl et al. 2006

Связи между макротаксонами эукариот



из: Baldauf, 2008

Tree of Life Web Project (ToL) http://tolweb.org/tree/phylogeny.html

UNIKONTA

Империя Unikonta (Одножгутиковые) – большинство представителей имеют один жгутик

Царство Opisthokonta (Заднежгутиковые) – жгутиковые клетки (сперматозоиды, зооспоры) имеют один задний жгутик; клетки имеют митохондрии с плоскими кристами

Группа монофилетичная

Fig. 11. Some examples of opisthokonts. From left to right: the choanoflagellate *Salpingoeca* (© William Bourland), the animals *Saimiri sciureus* (squirrel monkey, © Luc Viatour) and *Cyanea capillata* (lion's mane sea jelly, © Patrick Keeling), the fungus *Morchella* (© Patrick Keeling), and the microsporidian *Fibrillanosema crangonycis* (© Leon White).

Mycota (Грибы) *

Отделы: Chytridiomycota, Zygomycota, Glomeromycota, Ascomycota, Basidiomycota, формальный отдел Deuteromycota

Лихенизированные грибы (лишайники) рассматривают в соответствующих группах грибов

UNIKONTA

Империя Unikonta (Одножгутиковые) – большинство представителей имеют один жгутик

Царство Amoebozoa (Амебозоа) – в жизненном цикле присутствуют амебоидные стадии; псевдоподии лобозные; клетки имеют митохондрии с трубчатыми кристами

Группа монофилетичная (?)

Fig. 12. Some examples of amoebozoans. From left to right: the slime mold *Leocarpus fragilis* (© 2008 Mavi Rodriguez Garcia), the slime mold *Diachea leucopodia* (© 2006 Randy Darrah, The Eumycetozoan Project, University of Arkansas), and a lobosean testate amoeba, likely *Nebela tubulosa* (© 2009 Antonio Guillén, identified by Ralf Meisterfeld).

Слизевики

Отделы: Myxomycota, Dictyosteliomycota

- **ЛОБОЗНЫЕ ПСЕВДОПОДИИ (ЛОБОПОДИИ)**- широкие лопастевидные выросты, содержащие экто- и эндоплазму

ARCHAEPLASTIDA (PLANTAE)

Империя Plantae (Растения) – включает представителей, у которых хлоропласт возник в результате первичного эндосимбиоза; клетки имеют митохондрии с плоскими кристами

Группа монофилетичная

Царство Glaucophyta (Глаукофиты) – одноклеточные и колониальные формы; клетки содержат уникальный хлоропласт (цианелла); хл. *a*

Царство Rhodophyta (Багрянки) – одноклеточные, колониальные и многоклеточные формы; хл. *a*

Царство Chloroplastida, Viridiplantae (Зеленые растения) - одноклеточные, колониальные и многоклеточные формы; хл. *a*, *b*

Fig. 7. Some examples of Archaeplastida. From left to right, the red alga *Chondracanthus* (© Patrick Keeling), the green alga *Cosmarium* (© Patrick Keeling) and the land plants *Typha latifolia* (© Patrick Keeling) and *Calocedrus decurrens* (© 2008 Fort Photo).

Водоросли

Отделы: Glaucophyta, Rhodophyta, Chlorophyta, Charophyta

RHIZARIA

Империя Rhizaria (Ризария) – одноклеточные организмы; клетки имеют филозные псевдоподии или аксоподии

Группа монофилетичная

Царство Cercozoa (Церкозоа) - клетки имеют митохондрии с трубчатыми кристами; филоподии образуют сеть (анастомозы)

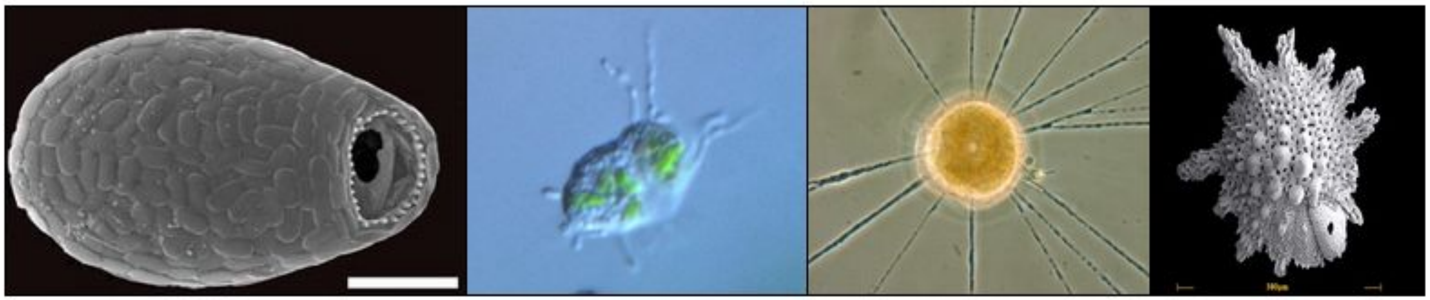


Fig. 10. Some examples of Rhizaria. From left to right: the euglyphid amoeba *Corythion dubium* (© Edward Mitchell), the chlorarachniophyte *Gymnochlora* (© Patrick Keeling), the foraminiferans *Allogromia* (© Jan Pawlowski and José Fahrni) and *Calcarina spengleri* (© 2008 Michael).

Слизевики

Отделы: Plasmodiophoromycota

Водоросли

Отделы: Chlorarachniophyta

- **ФИЛОЗНЫЕ ПСЕВДОПОДИИ (ФИЛОПОДИИ)**- длинные нитевидные выросты, содержащие эктоплазму и актиновые микрофиламенты
- **АКСОПОДИИ**- конусовидные выросты, содержащие микротрубочки, окруженные цитоплазмой

CHROMALVEOLATA

Империя Chromalveolata (Хромальвеолята) – включает представителей, у которых хлоропласт возник в результате вторичного (третичного) эндосимбиоза (у некоторых – вторично утрачен)

Группа монофилетичная

Царство Stramenopiles (Страминопилы) – зоиды имеют трехчастные мастигонемы на жгутиках; клетки имеют митохондрии с трубчатыми кристами

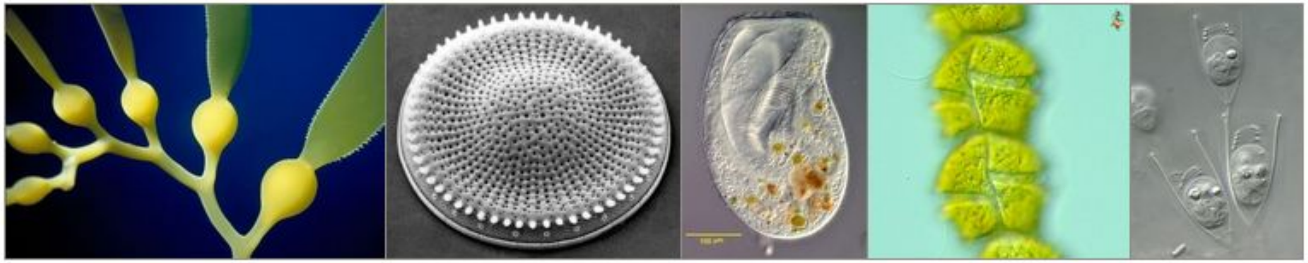


Fig. 9. Some examples of chromalveolates. From left to right: the multicelluar brown alga *Macrocystis* (© Tom Gruber), the diatom *Stephanodiscus* (© David G. Mann; this image is derived from the Professor Frank Round Image Archive at the Royal Botanic Garden Edinburgh), the ciliate *Bursaria truncatella* (© William Bourland, Freshwater and terrestrial microbes of Idaho), the filamentous dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* (© Bob Andersen and D. J. Patterson; this image is of material from Provasoli-Guillard National Center for Culture of Marine Phytoplankton), and the bicosoecid *Bicosoeca petiolata* (© William Bourland, Freshwater and terrestrial microbes of Idaho).

Псевдогрибы

Отделы: Oomycota, Hyphochytridiomycota, Labyrinthulomycota

Водоросли

Отделы: Ochrophyta

CHROMALVEOLATA

Империя Chromalveolata (Хромальвеолята) – включает представителей, у которых хлоропласт возник в результате вторичного (третичного) эндосимбиоза (у некоторых – вторично утрачен)

Группа монофилетичная

Царство Alveolates (Альвеоляты) – у большинства представителей клеточные покровы имеют альвеолы (кортикальные везикулы); митохондрии с трубчатыми кристами

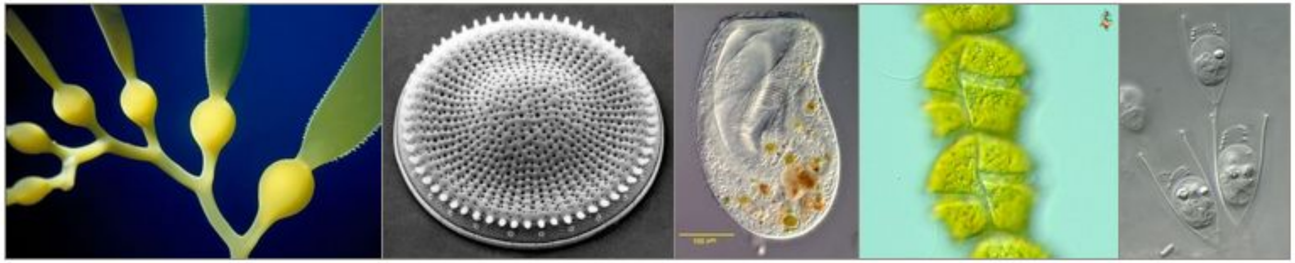


Fig. 9. Some examples of chromalveolates. From left to right: the multicelluar brown alga *Macrocystis* (© Tom Gruber), the diatom *Stephanodiscus* (© David G. Mann; this image is derived from the Professor Frank Round Image Archive at the Royal Botanic Garden Edinburgh), the ciliate *Bursaria truncatella* (© William Bourland, Freshwater and terrestrial microbes of Idaho), the filamentous dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* (© Bob Andersen and D. J. Patterson; this image is of material from Provasoli-Guillard National Center for Culture of Marine Phytoplankton), and the bicosoecid *Bicosoeca petiolata* (© William Bourland, Freshwater and terrestrial microbes of Idaho).

Водоросли

Отделы: Dinophyta

CHROMALVEOLATA

Империя Chromalveolata (Хромальвеолята) – включает представителей, у которых хлоропласт возник в результате вторичного (третичного) эндосимбиоза (у некоторых – вторично утрачен)

Царство Cryptophyta (Криптофиты) – большинство представителей – одноклеточные монадные формы с дорсовентральным строением клетки; клетки содержат ядро эндосимбионта (нуклеоморфу)

Царство Haptophyta (Гаптофиты) - большинство представителей – одноклеточные монадные формы; клетки имеют между жгутиками вырост - гаптонему

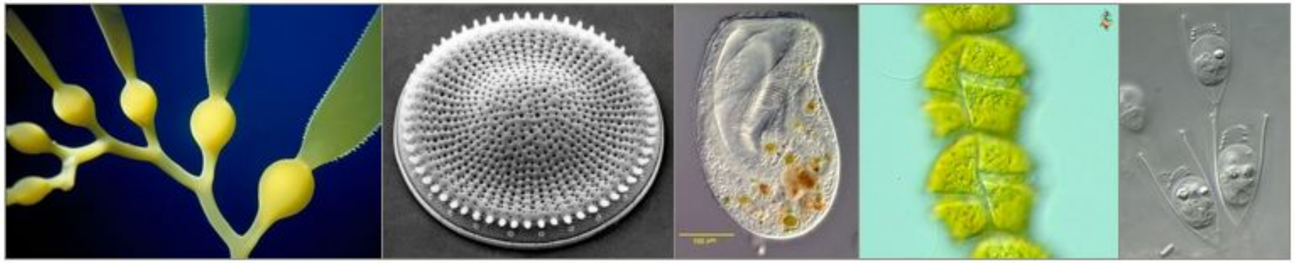


Fig. 9. Some examples of chromalveolates. From left to right: the multicelluar brown alga *Macrocystis* (© Tom Gruber), the diatom *Stephanodiscus* (© David G. Mann; this image is derived from the Professor Frank Round Image Archive at the Royal Botanic Garden Edinburgh), the ciliate *Bursaria truncatella* (© William Bourland, Freshwater and terrestrial microbes of Idaho), the filamentous dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* (© Bob Andersen and D. J. Patterson; this image is of material from Provasoli-Guillard National Center for Culture of Marine Phytoplankton), and the bicosoecid *Bicosoeca petiolata* (© William Bourland, Freshwater and terrestrial microbes of Idaho).

Водоросли

Отделы: Cryptophyta, Haptophyta (Prymnesiophyta)

EXCAVATA

<u>Империя</u> Excavata (Экскавата) – одноклеточные организмы; многие представители имеют цитостом и пищевую борозду

Группа не монофилетичная

<u>Царство</u> Discicristates (Дисцикристата) - клетки имеют митохондрии с дисковидными кристами

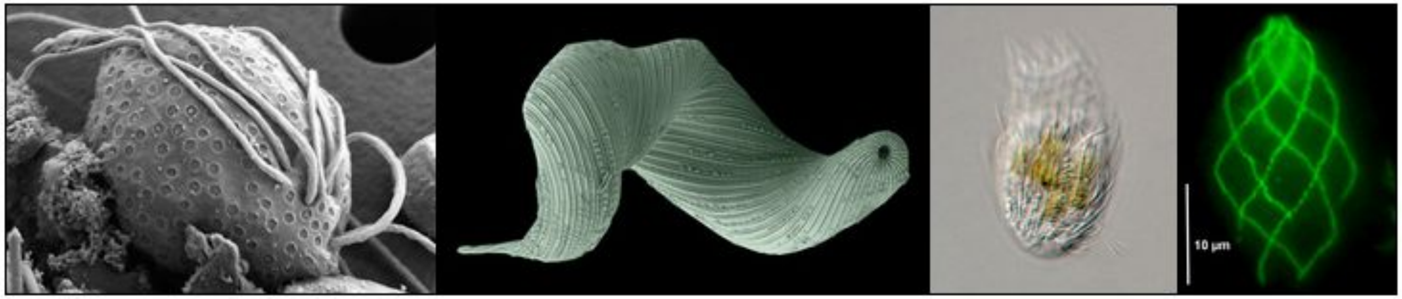


Fig. 8. Some examples of Excavata. From left to right: an SEM of the oxymonad *Saccinobaculus minor* (© Kevin Carpenter and Patrick Keeling), an SEM of the photosynthetic euglenid *Lepocinclis spirogyra* (© 2003 Brian S. Leander), a DIC light micrograph of the heterolobosean *Stephanopogon minuta* (© Naoji Yubuki and Brian S. Leander) and a fluorescence micrograph of the parabasalid *Holomastigotes elongatum* (© Guy Brugerolle).

Слизевики

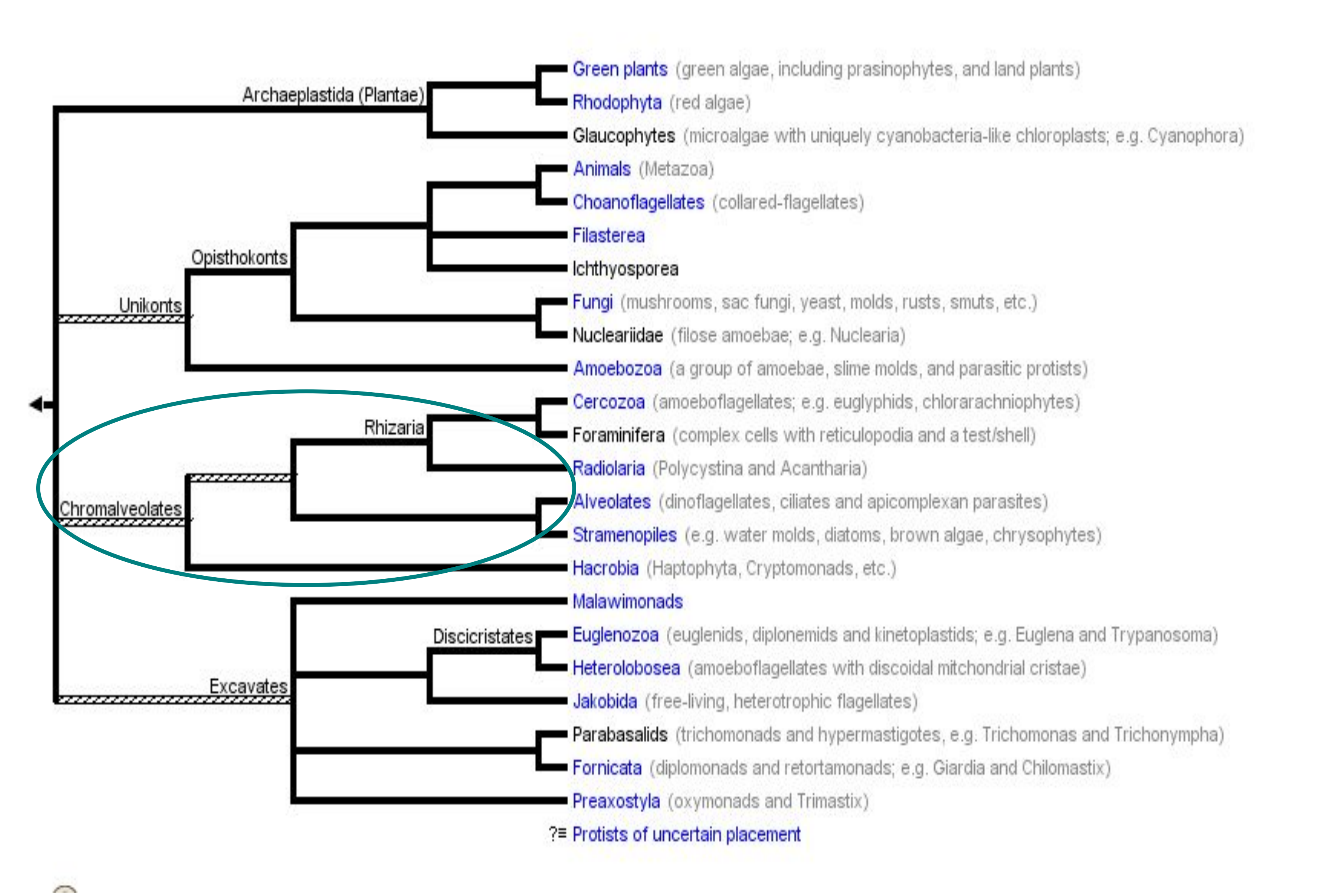
<u>Отделы:</u> Acrasiomycota

Водоросли

<u>Отделы:</u> Euglenophyta

- **ЦИТОСТОМ-** участок тела, предназначенный для эндоцитоза

Связи между макротаксонами эукариот



из: Keeling, Leander, Simpson, 2009

Связи между макротаксонами эукариот

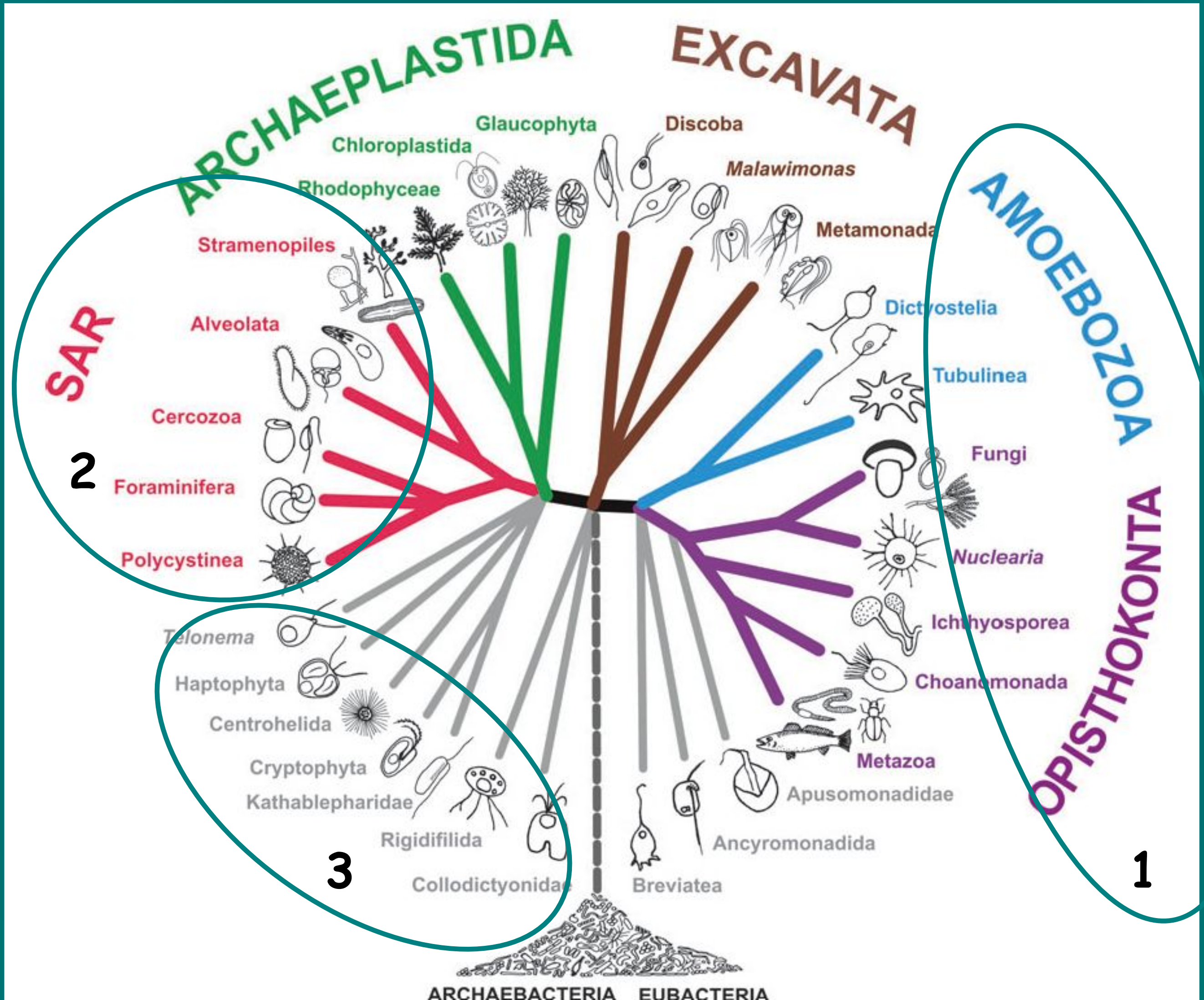


Fig. 1. A view of eukaryote phylogeny reflecting the classification presented herein.

Примечание. 1- Unikonta; 2- SAR (Stramenopiles, Alveolates, Rhizaria); 3- Группы *incertae sedis*

из: Adl et al., 2012

Связи между макротаксонами эукариот

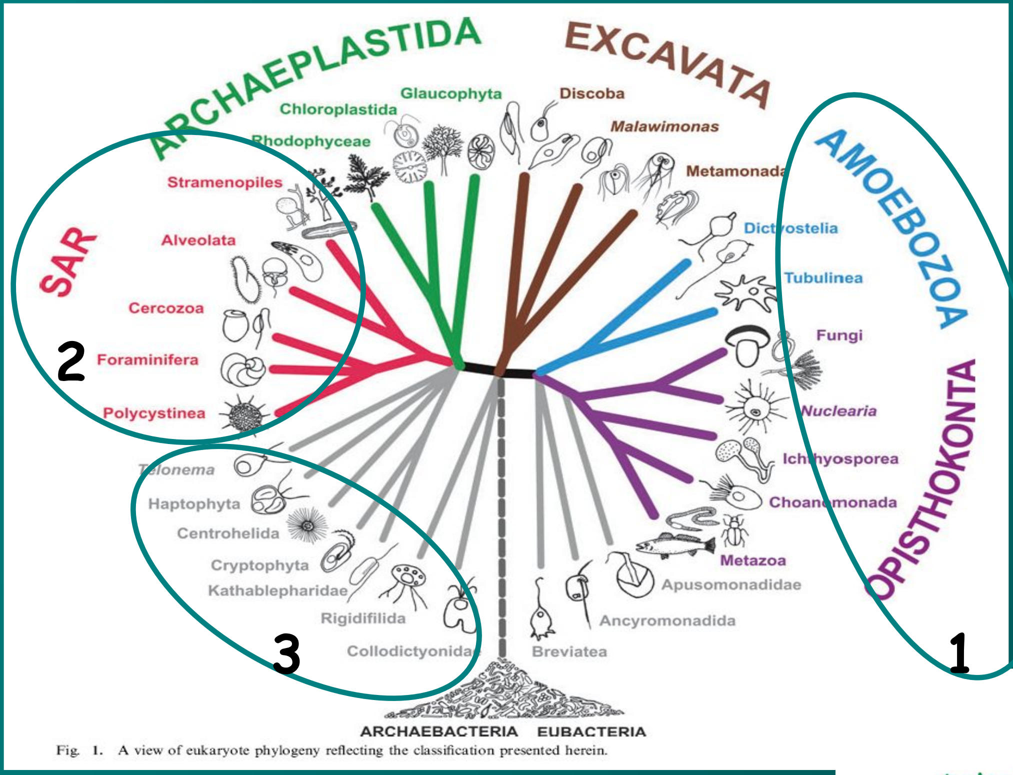
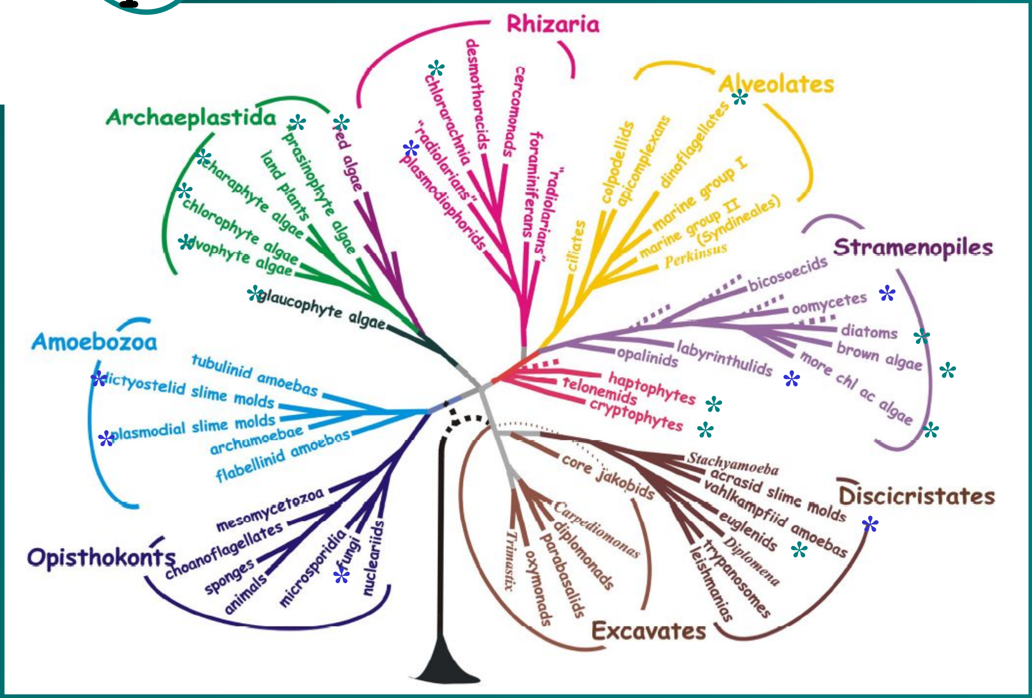
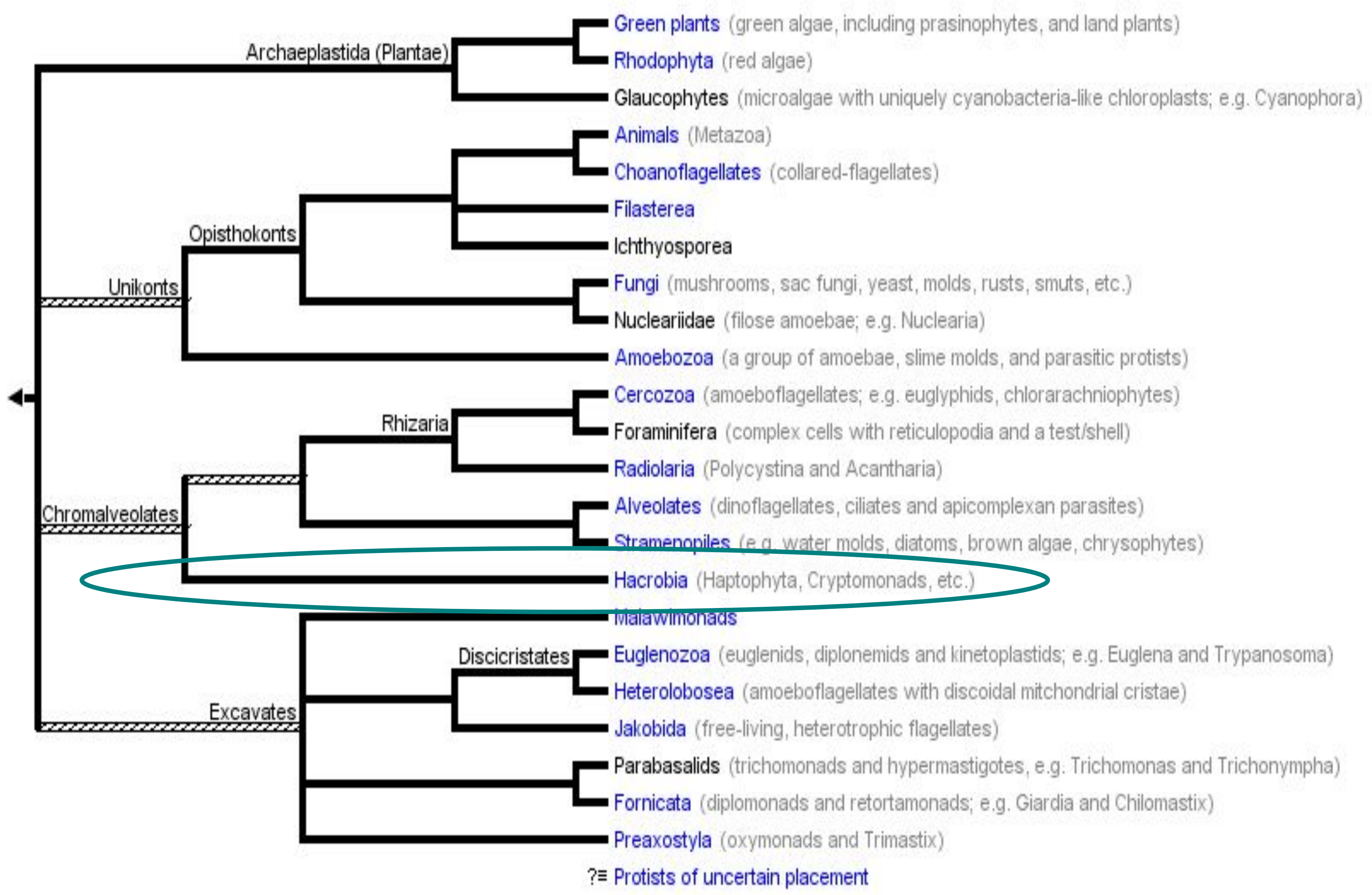


Fig. 1. A view of eukaryote phylogeny reflecting the classification presented herein.



Связи между макротаксонами эукариот



из: Keeling, Leander, Simpson, 2009

OPEN ACCESS Freely available online PLoS one

Molecular Phylogeny and Description of the Novel Katablepharid *Roombia truncata* gen. et sp. nov., and Establishment of the Hacrobia Taxon nov

Noriko Okamoto[1], Chitchai Chantangsi[2], Aleš Horák[1], Brian S. Leander[2], Patrick J. Keeling[1]*

1 Department of Botany, University of British Columbia, Vancouver, British Columbia, Canada, 2 Departments of Botany and Zoology, University of British Columbia, Vancouver, British Columbia, Canada

Abstract

Background: Photosynthetic eukaryotes with a secondary plastid of red algal origin (cryptophytes, haptophytes, stramenopiles, dinoflagellates, and apicomplexans) are hypothesized to share a single origin of plastid acquisition according to Chromalveolate hypothesis. Recent phylogenomic analyses suggest that photosynthetic "chromalveolates" form a large clade with inclusion of several non-photosynthetic protist lineages. Katablepharids are one such non-photosynthetic lineage closely related to cryptophytes. Despite their evolutionary and ecological importance, katablepharids are poorly investigated.

Methodology/Principal Findings: Here, we report a newly discovered flagellate, *Roombia truncata* gen. et sp. nov., that is related to katablepharids, but is morphologically distinct from othermembers of the group in the following ways: (1) two flagella emerge from a papilla-like subapical protrusion, (2) conspicuous ejectisomes are aligned in multiple (5–11) rows, (3) each ejectisome increases in size towards the posterior end of the rows, and (4) upon feeding, a part of cytoplasm elastically stretch to engulf whole prey cell. Molecular phylogenies inferred from Hsp90, SSU rDNA, and LSU rDNA sequences consistently and strongly show *R. truncata* as the sister lineage to all other katablepharids, including lineages known only from environmental sequence surveys. A close association between katablepharids and cryptophytes was also recovered in most analyses. Katablepharids and cryptophytes are together part of a larger, more inclusive, group that also contains haptophytes, telonemids, centrohelids and perhaps biliphytes. The monophyly of this group is supported by several different molecular phylogenetic datasets and one shared lateral gene transfer; therefore, we formally establish this diverse clade as the "Hacrobia."

Conclusions/Significance: Our discovery of *R. truncata* not only expands our knowledge in the less studied flagellate group, but provide a better understanding of phylogenetic relationship and evolutionary view of plastid acquisition/losses of Hacrobia. Being an ancestral to all katablepharids, and readily cultivable, *R. truncata* is a good candidate for multiple gene analyses that will contribute to future phylogenetic studies of Hacrobia.

Citation: Okamoto N, Chantangsi C, Horák A, Leander BS, Keeling PJ (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): e7080. doi:10.1371/journal.pone.0007080

Editor: Jason E. Stajich, University of California, Riverside, United States of America

Received April 21, 2009; **Accepted** August 10, 2009; **Published** September 17, 2009

Funding: This work was supported by a grant from the Tula Foundation to the Centre for Microbial Diversity and Evolution, and grants from the Natural Science and Engineering Research Council to PJK and BSL. CC was supported by a national scholarship awarded by the Cooperative Research Network (CRN), Government of Thailand. AH is partly supported by Biology Centre of Academy of Sciences of the Czech Republic, Institute of Parasitology (Grant Number Z60220518). PJK and BSL are supported by the Canadian Institute for Advanced Research. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Competing Interests: The authors have declared that no competing interests exist.

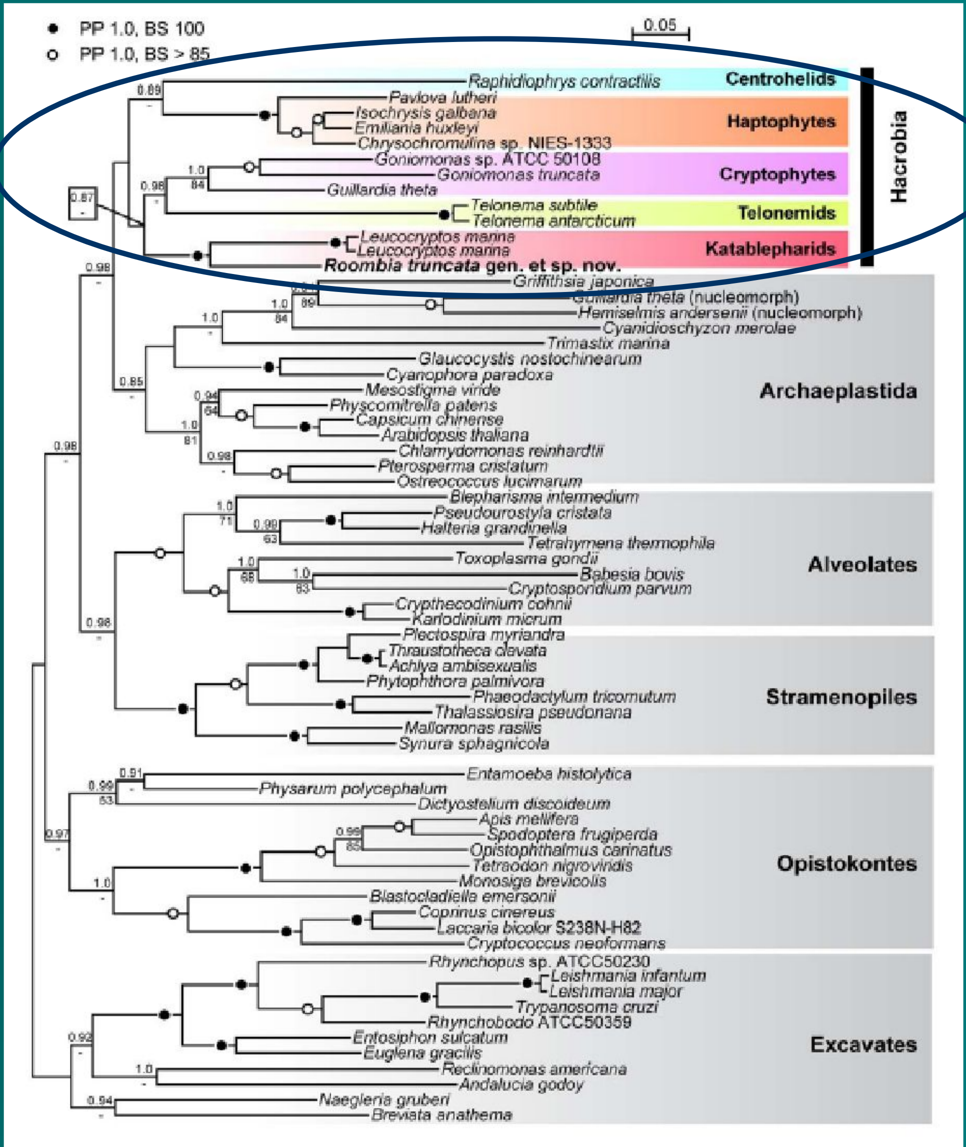
* E-mail: pkeeling@interchange.ubc.ca

Introduction

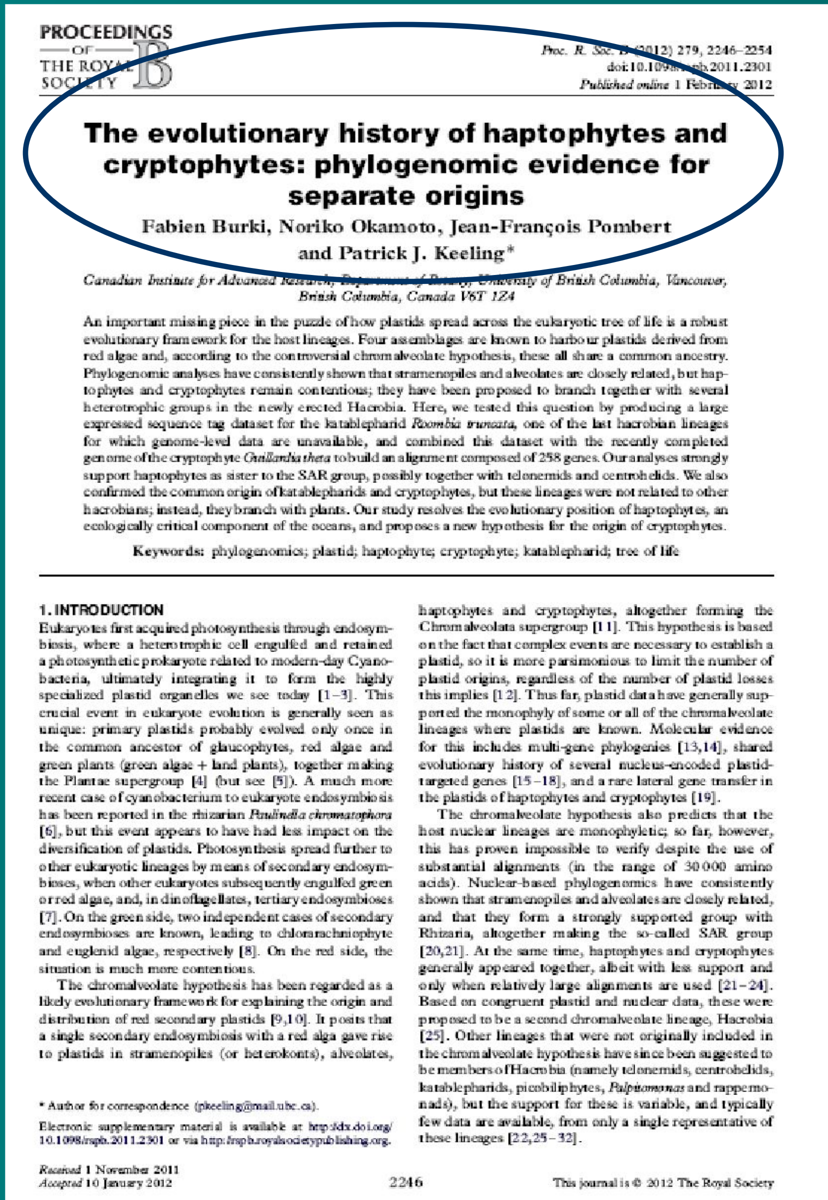
Katablepharids are cosmopolitan colorless flagellates that play an important role as predators in both marine and freshwater microbial ecosystems [1–6]. Katablepharids were originally described by Skuja [7] based on the oblong to ovate cell shape with one anterior and one posterior flagellum emerging from a subapical region. These flagellates had been classified as a subgroup of cryptophytes based on similarities observed in light microscopy, then later re-classified as *incertae sedis* based on ultrastructural studies [1]. Recent molecular phylogenetic analyses inferred from small and large subunit (SSU and LSU, respectively) rDNA sequences suggest that katablepharids are indeed a sister group of cryptophytes [8–11].

Although a close relationship between katablepharids and cryptophytes is clear, whether or not they are one another's closest relatives remains open to debate; several other lineages previously classified as *incertae sedis* have been shown to branch in this part of the eukaryotic tree in molecular phylogenetic analyses, such as telonemids [12,13] and (pico)biliphytes, known only from environmental sequences and fluorescence in situ hybridization (FISH) images [14–17].

Their close association to cryptophytes makes katablepharids an interesting group from the perspective of the chromalveolate



Okamoto et al., 2009



PROCEEDINGS OF THE ROYAL SOCIETY B

Proc. R. Soc. B (2012) 279, 2246–2254
doi:10.1098/rspb.2011.2301
Published online 1 February 2012

The evolutionary history of haptophytes and cryptophytes: phylogenomic evidence for separate origins

Fabien Burki, Noriko Okamoto, Jean-François Pombert and Patrick J. Keeling*

Canadian Institute for Advanced Research, Department of Botany, University of British Columbia, Vancouver, British Columbia, Canada V6T 1Z4

An important missing piece in the puzzle of how plastids spread across the eukaryotic tree of life is a robust evolutionary framework for the host lineages. Four assemblages are known to harbour plastids derived from red algae and, according to the controversial chromalveolate hypothesis, these all share a common ancestry. Phylogenomic analyses have consistently shown that stramenopiles and alveolates are closely related, but haptophytes and cryptophytes remain contentious; they have been proposed to branch together with several heterotrophic groups in the newly erected Hacrobia. Here, we tested this question by producing a large expressed sequence tag dataset for the katablepharid *Roombia truncata*, one of the last hacrobian lineages for which genome-level data are unavailable, and combined this dataset with the recently completed genome of the cryptophyte *Guillardia theta* to build an alignment composed of 258 genes. Our analyses strongly support haptophytes as sister to the SAR group, possibly together with telonemids and centrohelids. We also confirmed the common origin of katablepharids and cryptophytes, but these lineages were not related to other hacrobians; instead, they branch with plants. Our study resolves the evolutionary position of haptophytes, an ecologically critical component of the oceans, and proposes a new hypothesis for the origin of cryptophytes.

Keywords: phylogenomics; plastid; haptophyte; cryptophyte; katablepharid; tree of life

1. INTRODUCTION

Eukaryotes first acquired photosynthesis through endosymbiosis, where a heterotrophic cell engulfed and retained a photosynthetic prokaryote related to modern-day Cyanobacteria, ultimately integrating it to form the highly specialized plastid organelles we see today [1–3]. This crucial event in eukaryote evolution is generally seen as unique: primary plastids probably evolved only once in the common ancestor of glaucophytes, red algae and green plants (green algae + land plants), together making the Plantae supergroup [4] (but see [5]). A much more recent case of cyanobacterium to eukaryote endosymbiosis has been reported in the rhizarian *Paulinella chromatophora* [6], but this event appears to have had less impact on the diversification of plastids. Photosynthesis spread further to other eukaryotic lineages by means of secondary endosymbioses, when other eukaryotes subsequently engulfed green or red algae, and, in dinoflagellates, tertiary endosymbioses [7]. On the green side, two independent cases of secondary endosymbioses are known, leading to chlorarachniophyte and euglenid algae, respectively [8]. On the red side, the situation is much more contentious.

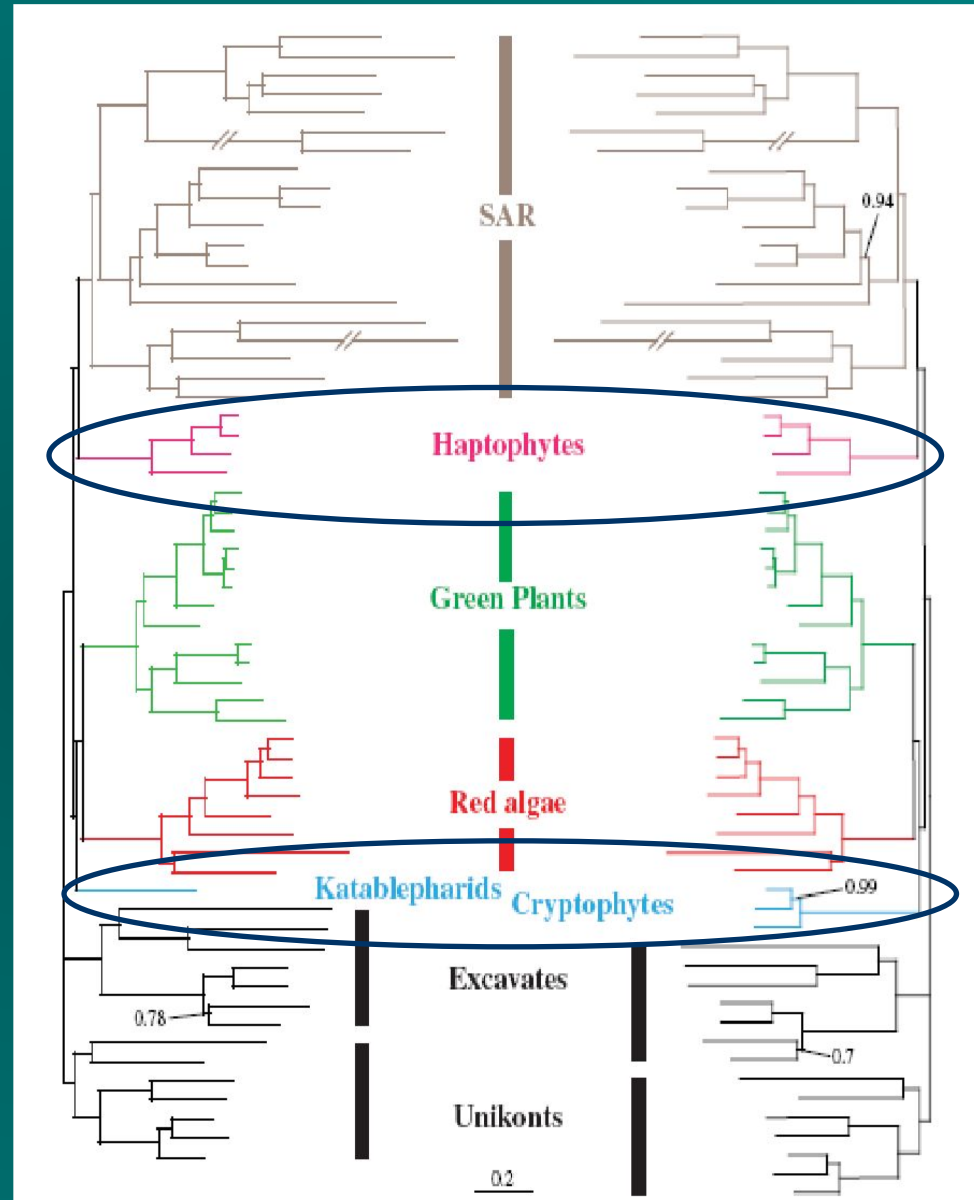
The chromalveolate hypothesis has been regarded as a likely evolutionary framework for explaining the origin and distribution of red secondary plastids [9,10]. It posits that a single secondary endosymbiosis with a red alga gave rise to plastids in stramenopiles (or heterokonts), alveolates, haptophytes and cryptophytes, altogether forming the Chromalveolata supergroup [11]. This hypothesis is based on the fact that complex events are necessary to establish a plastid, so it is more parsimonious to limit the number of plastid origins, regardless of the number of plastid losses this implies [12]. Thus far, plastid data have generally supported the monophyly of some or all of the chromalveolate lineages where plastids are known. Molecular evidence for this includes multi-gene phylogenies [13,14], shared evolutionary history of several nucleus-encoded plastid-targeted genes [15–18], and a rare lateral gene transfer in the plastids of haptophytes and cryptophytes [19].

The chromalveolate hypothesis also predicts that the host nuclear lineages are monophyletic; so far, however, this has proven impossible to verify despite the use of substantial alignments (in the range of 30 000 amino acids). Nuclear-based phylogenomics have consistently shown that stramenopiles and alveolates are closely related, and that they form a strongly supported group with Rhizaria, altogether making the so-called SAR group [20,21]. At the same time, haptophytes and cryptophytes generally appeared together, albeit with less support and only when relatively large alignments are used [21–24]. Based on congruent plastid and nuclear data, these were proposed to be a second chromalveolate lineage, Hacrobia [25]. Other lineages that were not originally included in the chromalveolate hypothesis have since been suggested to be members of Hacrobia (namely telonemids, centrohelids, katablepharids, picobiliphytes, *Palpitomonas* and rappemonads), but the support for these is variable, and typically few data are available, from only a single representative of these lineages [22,25–32].

* Author for correspondence (pkeeling@mail.ubc.ca).

Electronic supplementary material is available at http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2011.2301 or via http://rspb.royalsocietypublishing.org.

Received 1 November 2011
Accepted 10 January 2012



Burki et al., 2012

Группы, которые традиционно изучают альгологи

Империя	Отделы водорослей
Eubacteria	Cyanophyta
Archaeplastida	Glaucophyta
	Rhodophyta
	Chlorophyta
	Charophyta
SAR (Stramenopiles + Alveolates + Rhizaria)	Ochrophyta
	Dinophyta
	Chlorarachniophyta
Excavata	Euglenophyta
Incertae sedis	Cryptophyta
	Haptophyta

Группы, которые традиционно изучают микологи

Империя	Отделы грибов	Отделы слизевиков	Отделы псевдогрибов
Unikonta	Chytridiomycota	Myxomycota	
	Zygomycota	Dictyosteliomycota	
	Glomeromycota		
	Ascomycota		
	Basidiomycota		
	"Deuteromycota"		
Excavata		Acrasiomycota	
SAR (Stramenopiles + Alveolates + Rhizaria)		Plasmodiophoromycota	
			Oomycota
			Hyphochytridiomycota
			Labyrinthulomycota

Международный Кодекс Номенклатуры водорослей, грибов и растений

International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code) adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011

CHAPTER III. Nomenclature of taxa according to their rank

SECTION 1. Names of taxa above the rank of family

Article 16

16.1. The name of a taxon above the rank of family is treated as a noun in the plural and is written with an initial capital letter. Such names may be either *(a)* automatically typified names (Art. 10.7), formed from the name of an included genus in the same way as family names (Art. 18.1; but see Art. 16.4) by adding the appropriate rank-denoting termination (Art. 16.3 and 17.1), preceded by the connecting vowel *-o-* if the termination begins with a consonant; or *(b)* descriptive names, not so formed, which may be used unchanged at different ranks.

Ex. 1. Automatically typified names above the rank of family: *Lycopodiophyta*, based on *Lycopodium; Magnoliophyta*, based on *Magnolia; Gnetophytina*, based on *Gnetum; Pinopsida*, based on *Pinus; Marattiidae*, based on *Marattia; Caryophyllidae* and *Caryophyllales*, based on *Caryophyllus; Fucales*, based on *Fucus; Bromeliineae*, based on *Bromelia*.

Ex. 2. Descriptive names above the rank of family: *Anthophyta, Chlorophyta, Lycophyta, Parietales; Ascomycota, Ascomycotina, Ascomycetes; Angiospermae, Centrospermae, Coniferae, Enantioblastae, Gymnospermae*.

16.2. For automatically typified names, the name of the subdivision or subphylum that includes the type of the adopted name of a division or phylum, the name of the subclass that includes the type of the adopted name of a class, and the name of the suborder that includes the type of the adopted name of an order are to be based on the same generic name (see also Art. 16.4) as the corresponding higher-ranked name.

Ex. 3. *Pteridophyta* Bergen & B. M. Davis (1906) and *Pteridophytina* B. Boivin (1956); *Gnetopsida* Engl. (1898) and *Gnetidae* Cronquist & al. (1966); *Liliales* Perleb (1826) and *Liliineae* Rchb. (1841).

16.3. Automatically typified names end as follows: the name of a division or phylum ends in *-phyta*, unless it is referable to the algae or fungi in which case it ends in *-phycota* or *-mycota*, respectively; the name of a subdivision or subphylum ends in *-phytina*, unless it is referable to the algae or fungi in which case it ends in *-phycotina* or *-mycotina*, respectively; the name of a class in the algae ends in *-phyceae*, and of a subclass in *-phycidae*; the name of a class in the fungi ends in *-mycetes*, and of a subclass in *-mycetidae*; the name of a class in the plants ends in *-opsida*, and of a subclass in *-idae* (but not *-viridae*). Automatically typified names not in accordance with these terminations or those in Art. 17.1 are to be

16.3. Automatically typified names end as follows: the name of a division or phylum ends in *-phyta*, unless it is referable to the algae or fungi in which case it ends in *-phycota* or *-mycota*, respectively; the name of a subdivision or subphylum ends in *-phytina*, unless it is referable to the algae or fungi in which case it ends in *-phycotina* or *-mycotina*, respectively; the name of a class in the algae ends in *-phyceae*, and of a subclass in *-phycidae*; the name of a class in the fungi ends in *-mycetes*, and of a subclass in *-mycetidae*; the name of a class in the plants ends in *-opsida*, and of a subclass in *-idae* (but not *-viridae*). Automatically typified names not in accordance with these terminations or those in Art. 17.1 are to be corrected, without change of the author citation or date of publication (see Art. 32.2). However, if such names are published with a non-Latin termination they are not validly published.

отдел/phylum	- phyta	- phycota
подотдел/subphylum	- phytina	- phycotina
класс/class	- phyceae	- phyceae
подкласс/subclass	- phycidae	- phycidae

Положение эукариотных "низших растений" в макросистеме органического мира (по: Adl et al., 2012)

супер-группы	группы	группы и отделы "низших растений"
Opistokonta		**грибы** (Chytridiomycota, Zygomycota, Glomeromycota, Ascomycota, Basidiomycota)
Amoebozoa		**слизевики** (Myxomycota, Dictyosteliomycota)
Archaeplastida		**водоросли** (Glaucophyta, Rhodophyta, Chlorophyta, Charophyta)
SAR	Stramenopiles	**водоросли** (Ochrophyta); **псевдомицеты** (Oomycota, Hyphochytridiomycota и Labyrinthulomycota)
	Alveolates	**водоросли** (Dinophyta)
	Rhizaria	**водоросли** (Chlorarachniophyta); **слизевики** (Plasmodiophoromycota)
Excavata	Discicristates	**водоросли** (Euglenophyta); **слизевики** (Acrasiomycota)
Insertae sedis		**водоросли** (Cryptophyta, Haptophyta)

СПАСИБО ЗА ВНИМАНИЕ!