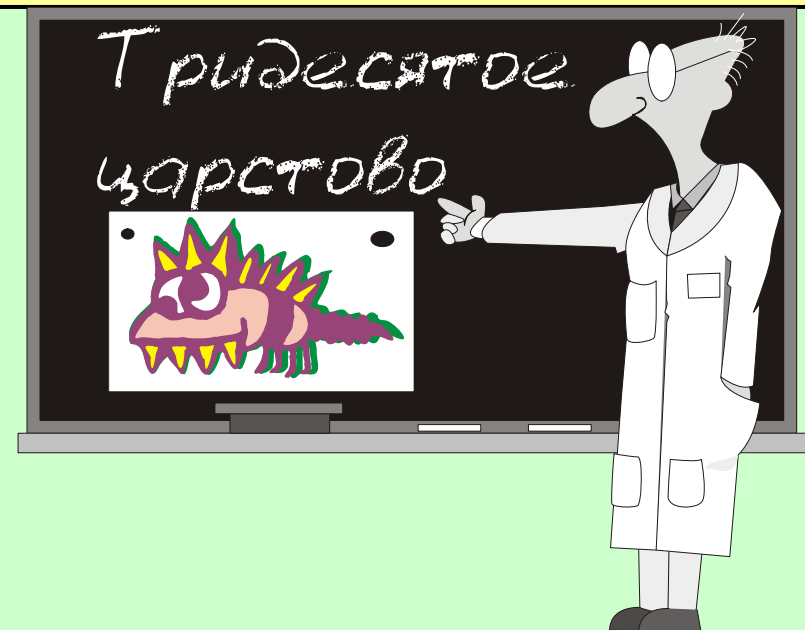




...студент
способен выучить
2 класса, но никак
не 10 царств!

Возможно, скоро придётся
излагать студентам не
менее 10 царств эукариот.

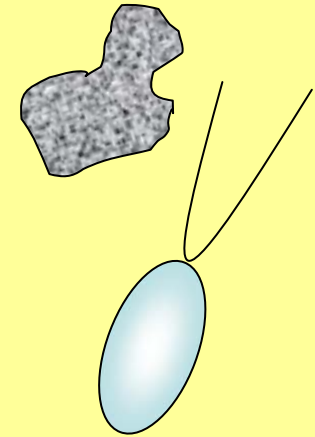


Как простейшие преподавались раньше

Архаичная, но вполне понятная система зоологов была основана на сравнении планов строения клетки.

**Класс
Саркодовые**

**Класс
Жгутиконосцы**



Ботаническая систематика оперировала биохимическими критериями, что делало её непонятной, ненаглядной и необъяснённой.

Отдел Зелёные водоросли
Хлорофиллы *a* и *b*, бета-каротин, крахмал

Отдел Золотистые водоросли
Хлорофиллы *a* и *c*, фукоксантин, лейкозин

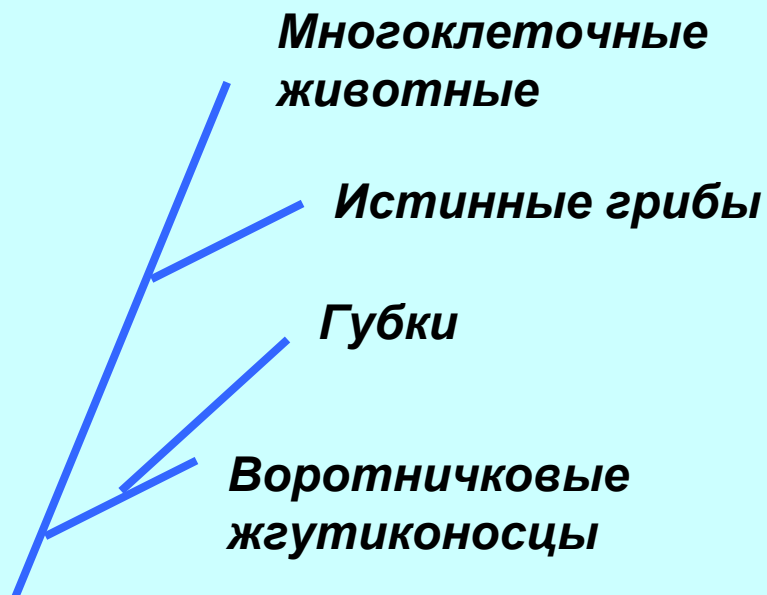
Почему царств так много?

Симбиогенетическая теория:

- митохондрии – это потомки пурпурных бактерий, вселившихся эукариотную клетку;
 - хроматофоры – это потомки прокариотных фотосинтетиков, вселившихся в эукариотную клетку
-
- Возникновение митохондрий было однократным актом.
 - Симбиогенез с образованием хроматофоров происходил многократно в очень различных эволюционных линиях эукариот. Не менее 5 групп растений возникли независимо друг от друга, и эта минимизация получена путём больших натяжек.

Почему царств так много?

- Каждая группа растений имеет свои особенности клеточного строения. Те же особенности можно обнаружить у некоторых первичнобесцветных простейших. Их объединяют в царства.
- Некоторые бесцветные простейшие показывают свой план строения, несводимый к предыдущим. Их тоже объединяют в царства.



- Группы, ранее относимые к грибам, оказываются распределёнными не менее чем по 4 различным царствам.
- Возможно, истинные грибы – ближайšie родственники основной части многоклеточных животных.

Сиквенс-деревья – революция в филогении



Сиквенс-дерево середины 80-х

Секвенирование, сиквенс – определение последовательности расположения нуклеотидных «букв» в генах.

Молекулярная филогения – отрасль биологии, исследующая эволюцию крупных молекул.

Парсимония – «метод максимальной экономии». Минимизация изменений.

Дано – набор молекулярных структур современных нам организмов.

Найти – предковую молекулу, из которой современные получаются минимальным количеством изменений. Эта последовательность изменений даст филогенетическое дерево.

Какая структура есть в **любой** живой клетке?

- Рибосома!

Первые филогенетические деревья, отражающие связи между самыми крупными, морфологически несравнимыми группами прокариот и эукариот делались на базе анализа рибосомных РНК.

Вперёд, к системе 90-х!

Первое царство - *Архезоа*



появление 80S
рибосом

появление
митохондрий

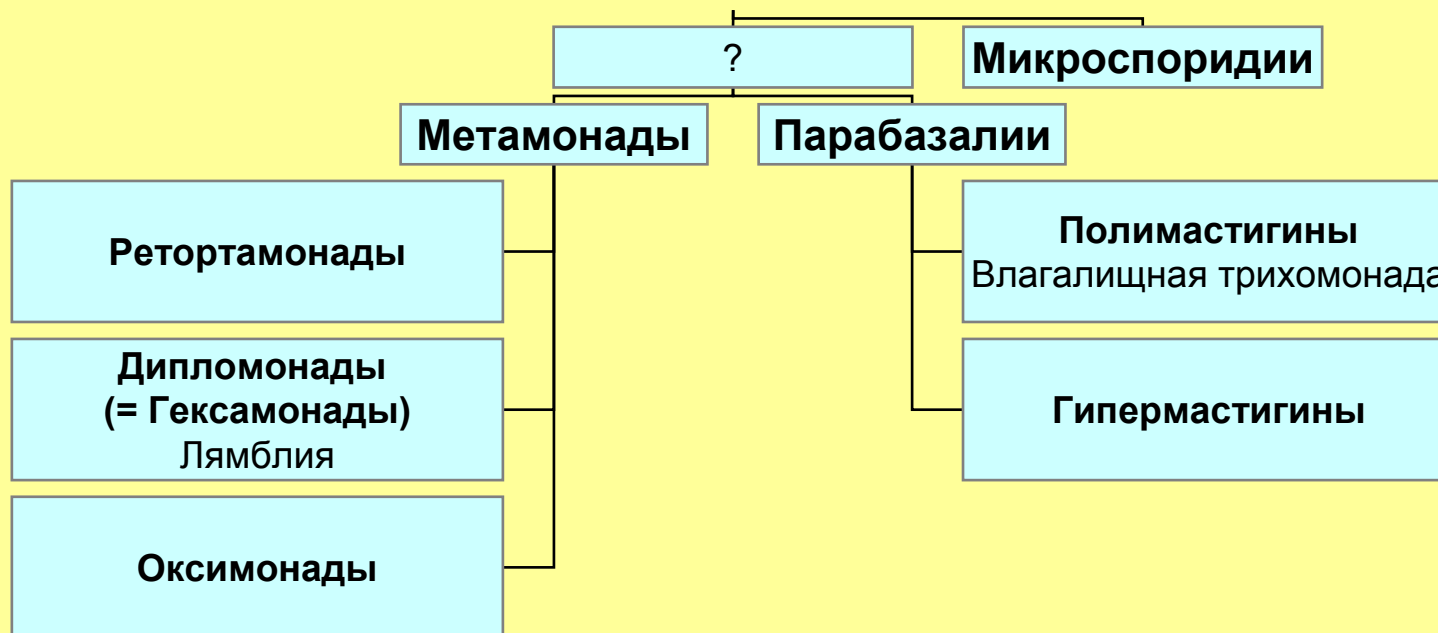
Архезоа

- первично безмитохондриальные
- не имеют пластид
- не имеют аппарата Гольджи?
- рибосомы прокариотного типа - 70S
- клетки без каких-либо надмембранных структур
- голые жгутики
- примитивные формы митоза

- По результатам секвенирования рРНК это наиболее древняя группа эукариот

Мы это уже проходили

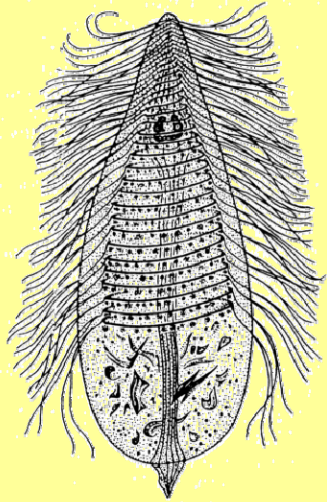
Архезоа



А где амебоидные формы?

Архезои примитивны не так

в ходе длительной прогрессивной эволюции
признаки предковой формы эукариот стёрты



Метамонады и парабазалии

- Сложный скелет из микротрубочек
- Полимеризация органелл
- Дифференцированные жгутики
- Метасомы



Микроспоридии

- Сложный аппарат внедрения в клетку
- Сложный-сложный жизненный цикл с чередованием многих гаплоидных, диплоидных одноядерных, двуклеточных, четырёхклеточных фаз, сменой хозяев

Второе царство – *Дискокристаты*

объединяет простейших с дисковидными кристами митохондрий

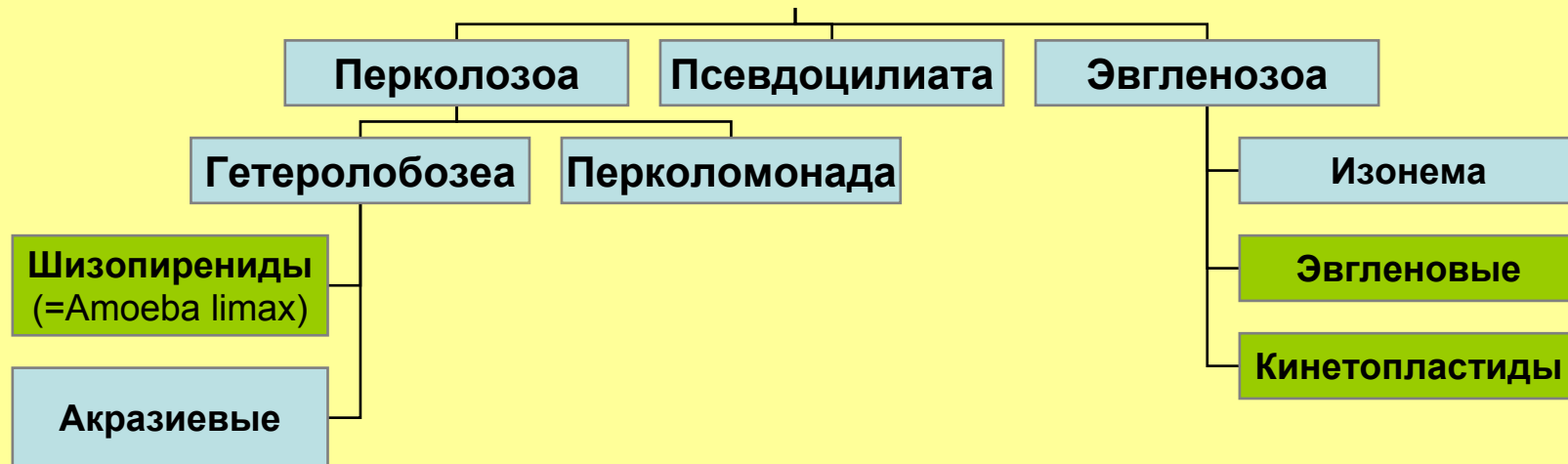


Самым сильным аргументом в пользу объединения разнородных простейших в группу Дискокристата является родство структуры рРНК.

Другие общие признаки:

- дисковидные кристы митохондрий
- примитивный тип митоза (эвгленомитоз)
- отсутствие полового размножения

Небольшое царство Дискристата

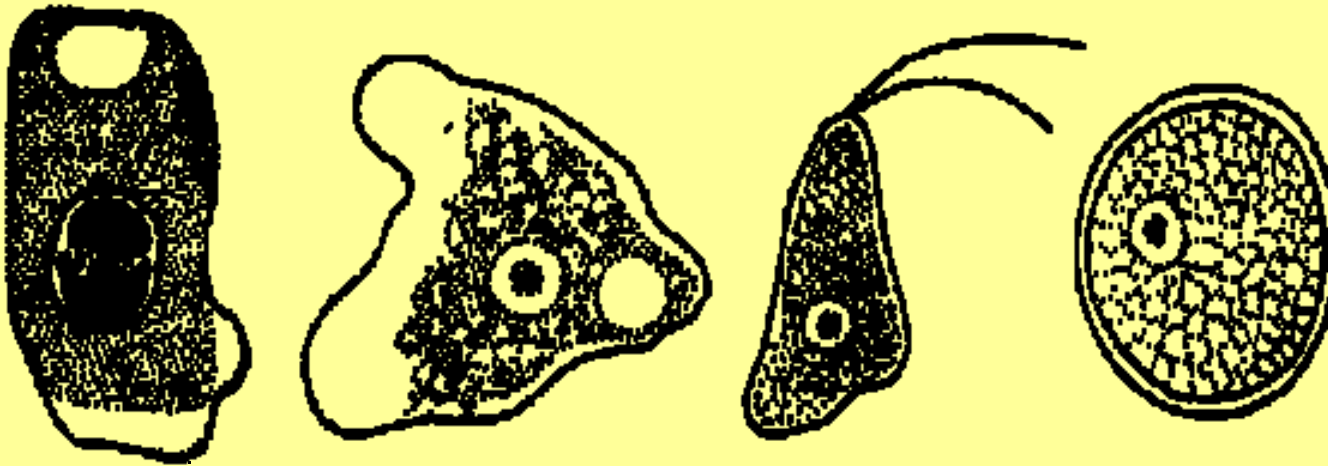


*Группы, выделенные зелёным,
тоже проходили*

Внутри этого царства встречаются представители трёх «старых» царств - животных, растений, грибов.

Гетеролобозные амёбы

самые примитивные простейшие?



*«Последний нищий
Сверх нужного
имеет что-нибудь!»*

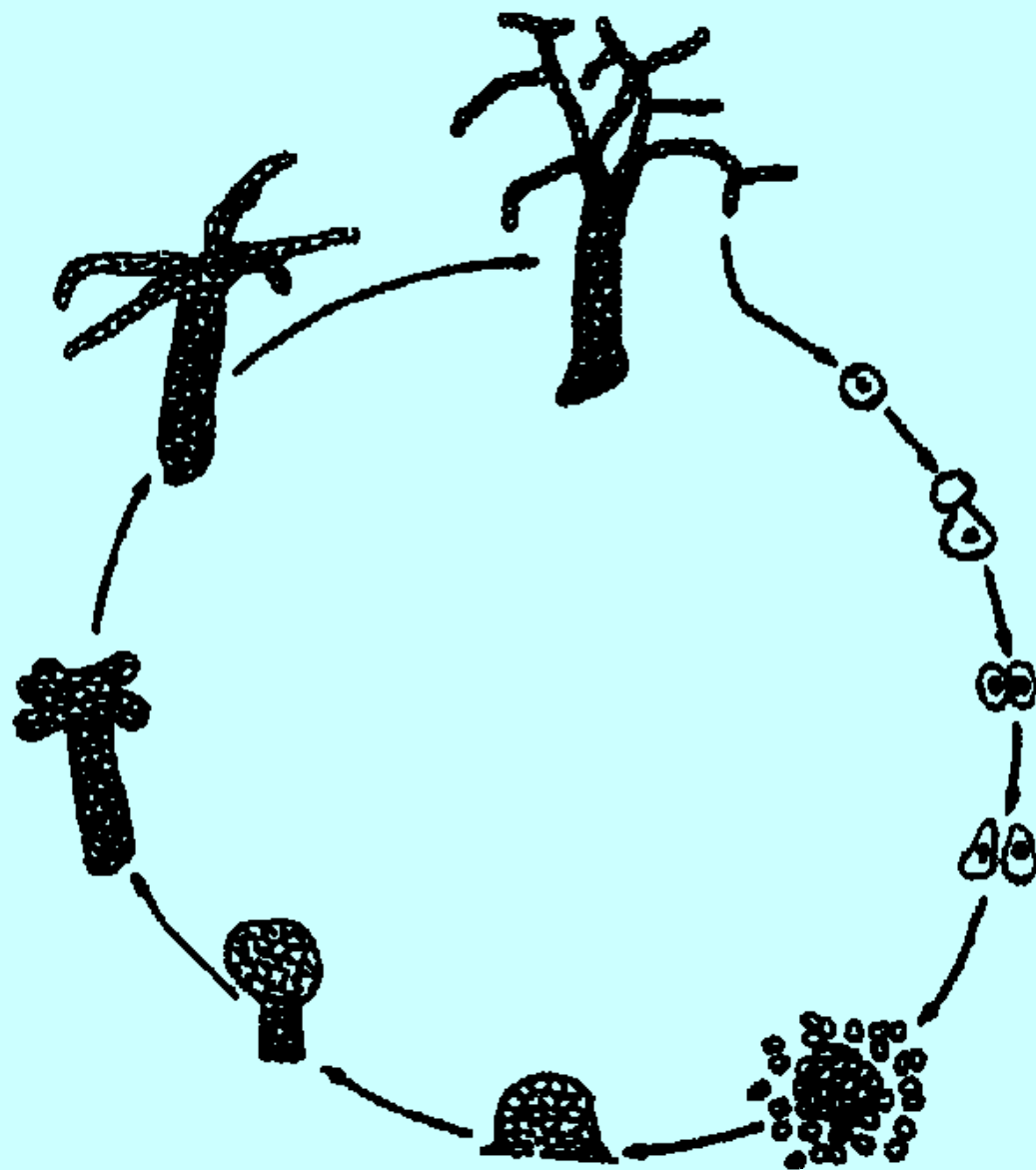
... но не эти.

- Обычно пресноводные амёбы со жгутковой расселительной стадией.
- Тип их движения ложноножки (единственной) – *эруптивный* – не встречается у других амёб.
- Настоящий аппарат Гольджи отсутствует.
- Мембрана голая, гликокаликса нет или он очень рыхлый.

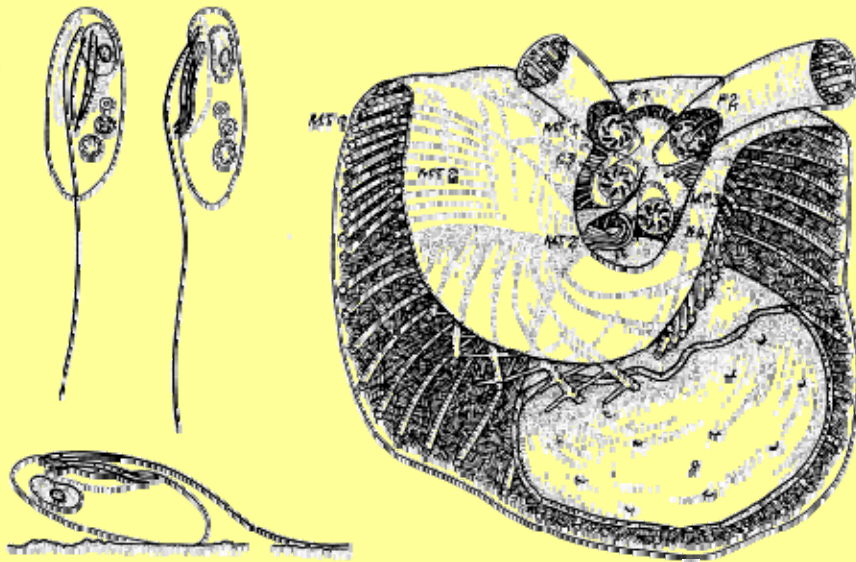
Акразиевые

Почвенные гетеролобозные амёбы периодически собираются в колонии (без слияния клеток в плазмодий) и образуют плодовые тела.

Раньше их считали грибами – «акразиевые грибы», но это даже иная экологическая группа – не сапротрофы, а хищники.



Перколомонас



Светлые прутья на срезе клетки –
микротрубочковый наружный скелет

По структуре жгутикового аппарата
Перколомонас близок к Тетрамитусу –
единственной шизопирениде, которая
питается в жгутиковой фазе.

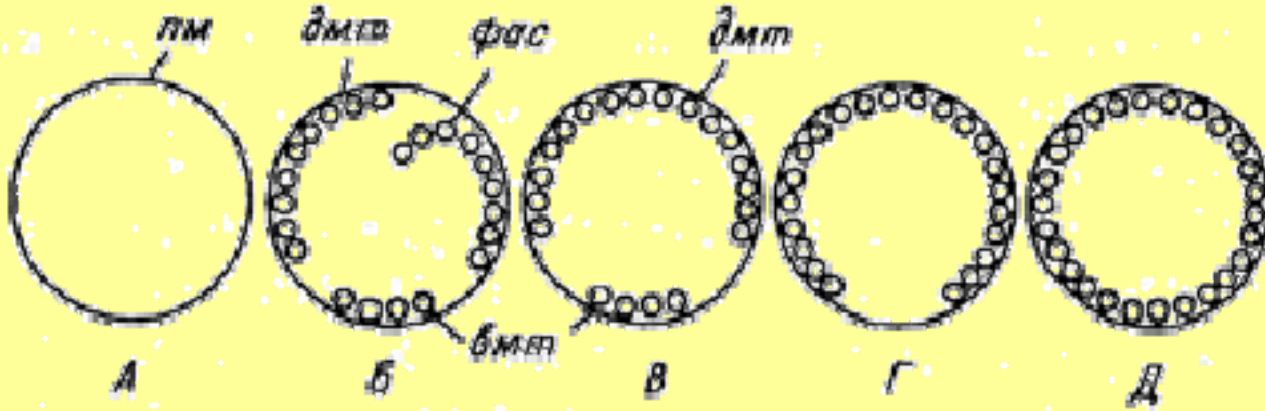
Аппарата Гольджи тоже нет

Перкломонас не бывает амёбой.

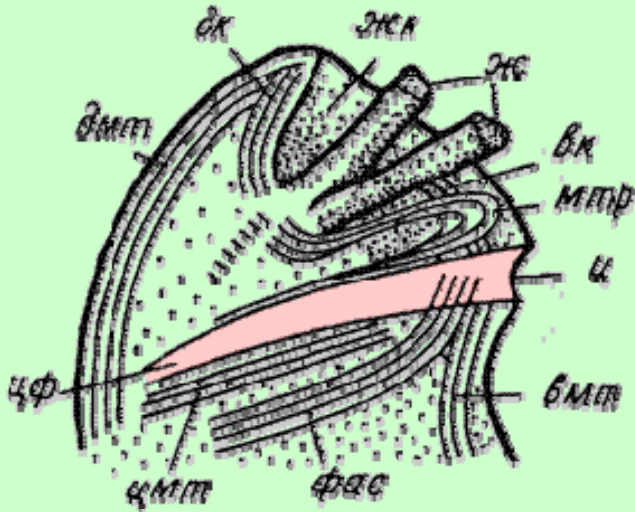
Его микротрубочковый скелет как у
эвгленозоев.

Лиромонады – промежуточная группа между шизопиренидами
и перколомонасом, содержит вид, способный превращаться в амёбу.

Перилемма, подостланная микротрубочками - тубулемма

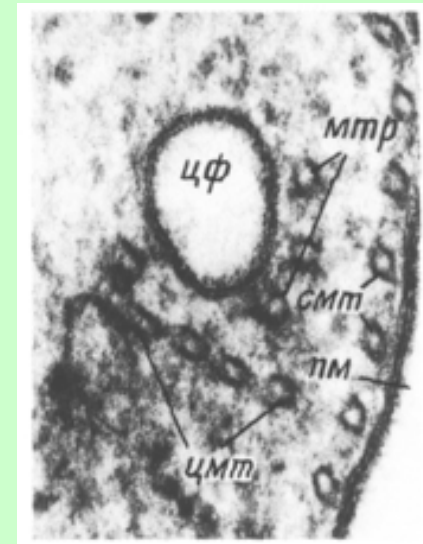


**Разные
кинетопластиды
имеют по-разному
развитый наружный
микротрубочковый
скелет – но план-то
один!**

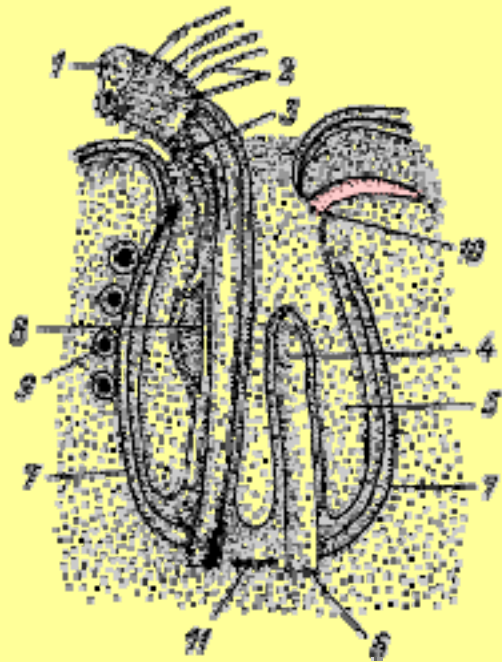


Микротрубочковый скелет поддерживает жгутиковый карман и клеточный рот с клеточной глоткой (выделены розовым).

цф – цитофаринкс, **цмт** – цитофарингеальные микротрубочки



Эвгленовые – родственники кинетопластид



Клеточный рот эвгленовых (10, подкрашен розовым) открывается в жгутиковый карман.

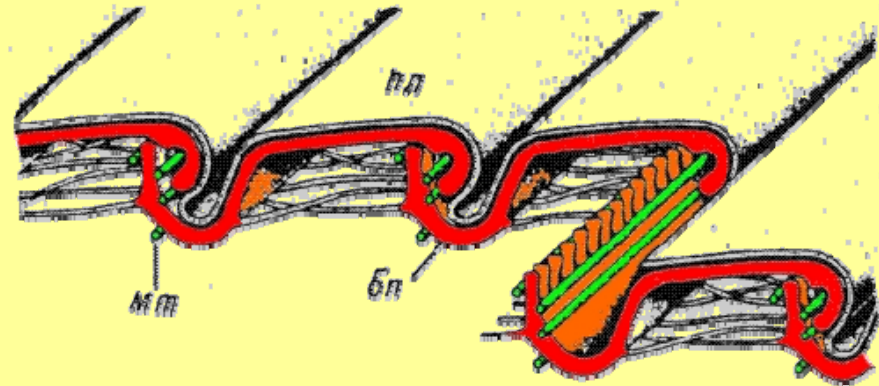
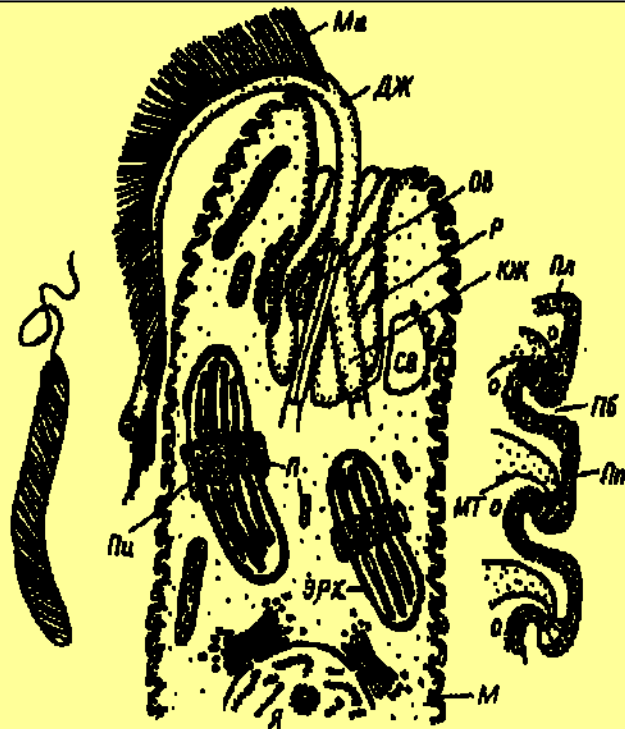
Карман держит шире микротрубочковая выстилка (7, 11).

Глазок имеет сложное строение (9, 8), не связан с хроматофором.

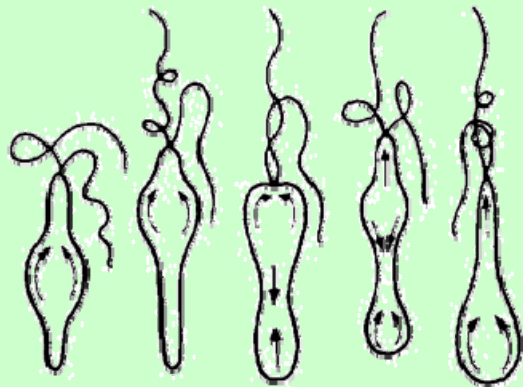


Жгутик эвгленовых и кинетопластид имеет параксиальный тяж и покрыт пучками «простых» волосков.

Покровы эвгленовых – это сложно



Зелёные – микротрубочки,
красные – белковые пластинки,
сверху - плазмалемма
верёвочки между пластинками –
сократимые микрофиламенты



Сокращаем микрофиламенты –
и получаем метаболическое
движение, характерное для
эвгленовых.
Так они ползают.

Переход в растения



Две трети видов эвгленовых – фотосинтетики.

Они превратили хлорофитную (зелёную) водоросль в хроматофор.

Произошло это так давно, что эвгленовые имеют отличия от хлоромонад по каротиноидам.

Давно-то давно, но эвгленовые всё равно хищники с развитым клеточным ртом. Пальмеллоидные формы очень редки, нитчатых нет вовсе.

[Хроматофор - подробности](#)

Класс *Диплономы*

- **Нет:** параксиального тяжа, жгутиковых волосков, пластид, глазка, кинетопласта, белковых пластинок. Парамилон не образуют.
- **Есть:** жгутиковый карман, клеточные рот и глотка с микротрубочковой арматурой, продольные микротрубочки под пелликулой, трихоцисты.
- Жгутики равные. Способны метаболизировать. Митоз с веретеном.

Класс *Кинетопласты*

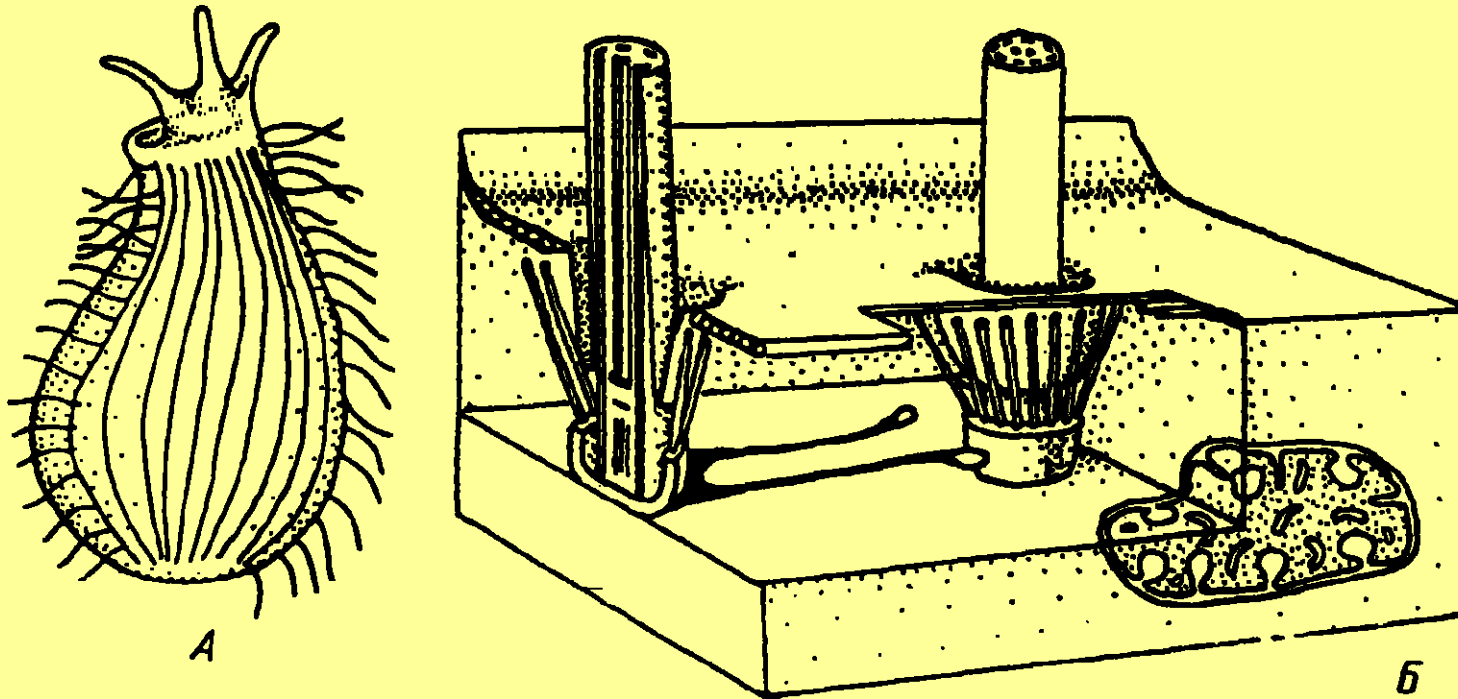
- **Нет:** пластид, белковых пластинок, глазка, парамилона.
- **Есть:** параксиальный тяж и волоски на переднем жгутике, жгутиковый карман, клеточные рот и глотка с микротрубочковой арматурой, продольные микротрубочки под пелликулой, единственная сложная митохондрия – кинетопласт, трихоцисты.
- Жгутики разные. Способны метаболизировать. Эвгленомитоз.

Класс *Эвгленовые*

- **Нет:** кинетопласта.
- **Есть:** параксиальный тяж и волоски на переднем жгутике, жгутиковый карман, клеточные рот и глотка с микротрубочковой арматурой, продольные микротрубочки под пелликулой, многочисленные пластиды (не у всех), трихоцисты, парамилон.
- Жгутики разные. Способны метаболизировать. Эвгленомитоз.

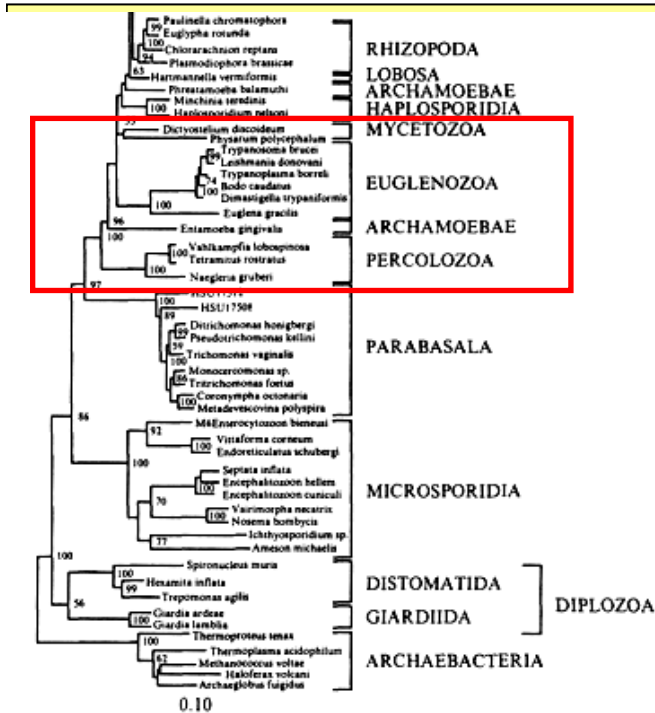
Стефанопогон

- последний из Псевдоцилиат

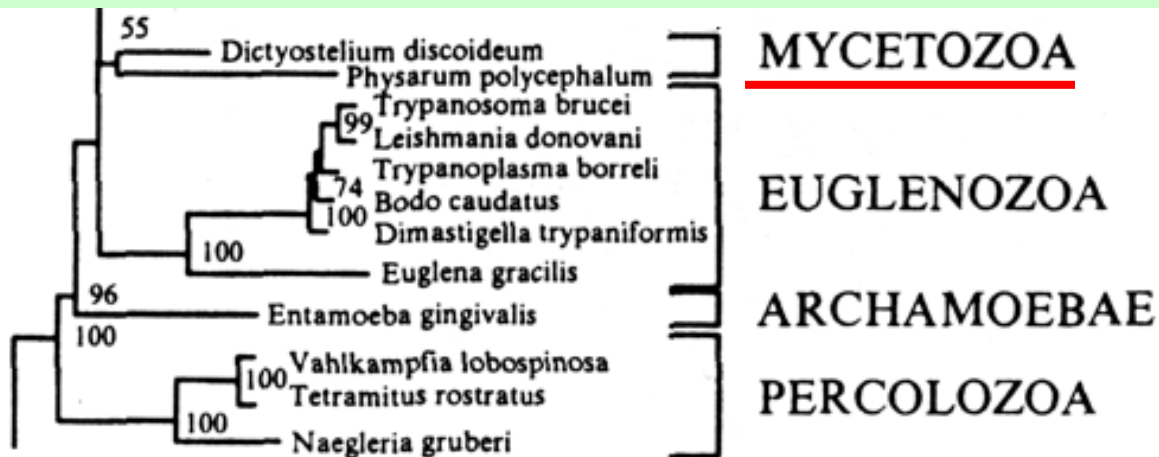


Многожгутиковые. многоядерные. Жгутики простые голые
выходят из жгутикового кармана, подостланного микротрубочками.
Под перилеммой слой микротрубочек.
Сложный микрофибриллярный и микротрубочковый скелет «губ».
Аппарата Гольджи нет (?).
Эвгленомитоз.

Мицетозоа – царство, по древности сравнимое с Дискостистата



Филогенетические деревья, построенные путём анализа рРНК, показывают приблизительно одновременное отхождение Дискостистат и Миксозоев.

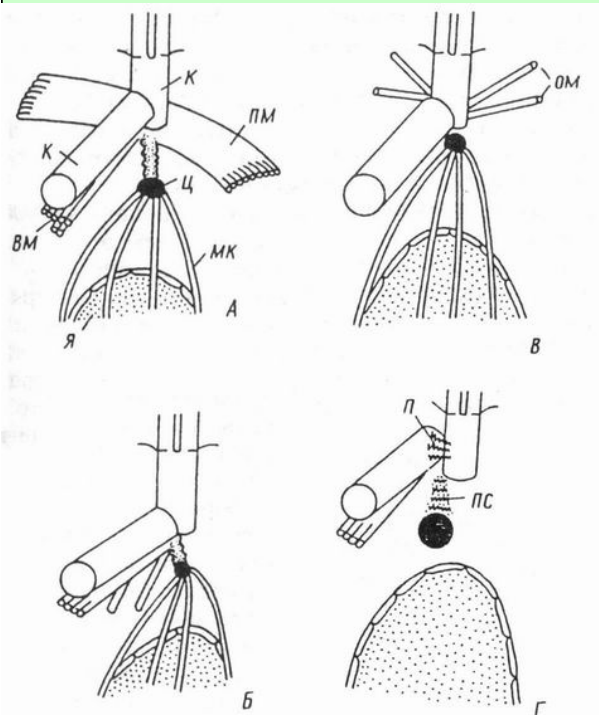
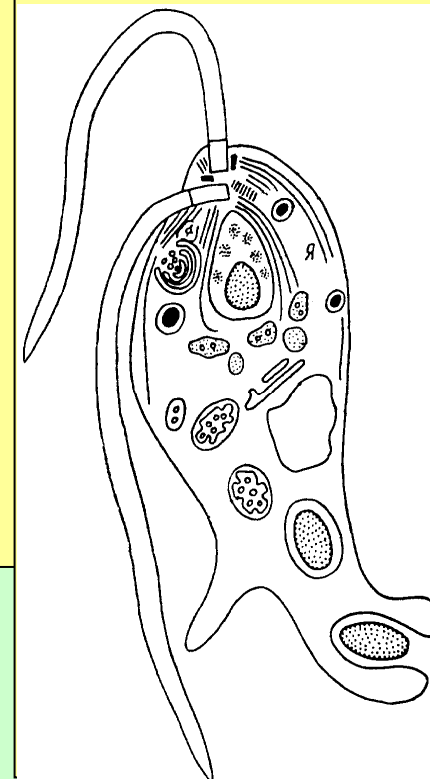


Диктиостелиды и миксомицеты очень давно имели общего предка.

Вперёд, к системе 90-х!

Новый тип мицетозоев - церкомонады

Жгутики простые, разнонаправленные. Ложноножки и фагоцитирование на заднем конце. Митохондрии с трубчатыми кристам. Быстро переходят в амебоидную стадию и обратно. Полового процесса нет. Морские и пресноводные.

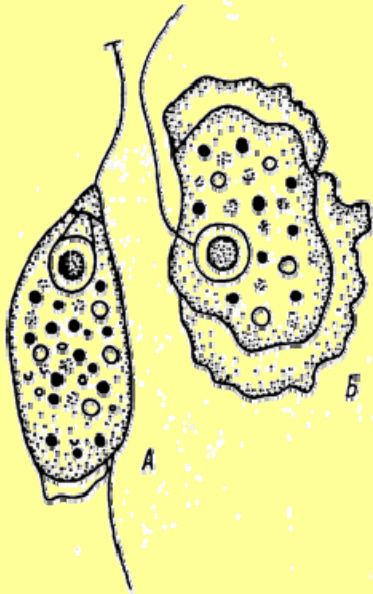


**Совсем не эвгленоидный
микротрубочковый скелет**

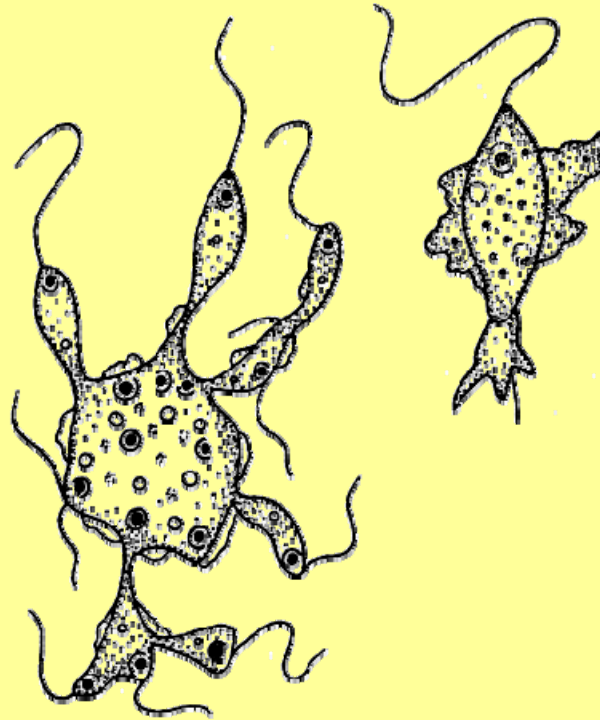
2 – 3 коротких микртрубочковых корешка, один из которых проходит под мембраной параллельно заднему жгутику.

Почти у всех – от основания жгутиков отходит микротрубочковый конус, поддерживающий ядро.

Церкомонады могут сливаться в плазмодий



При переходе в амёбу жгутики не исчезают.

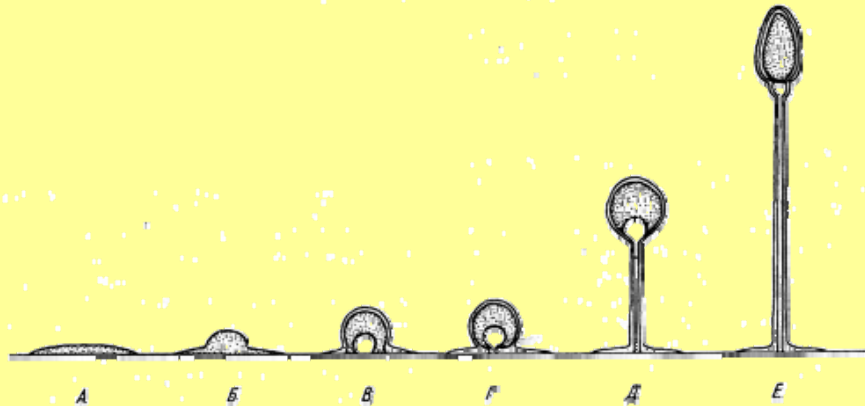


Некоторые церкомонады образуют плазмодий со многими жгутиками и ядрами. Это результат незавершённого митоза. Потом клетки расползаются.



Несколько видов образуют *бляшки*. Клетки не сливаются, окружены общей слизью. В псевдоподиях – микротрубочки.

Протостелиды – первый класс типа Миксомицетов



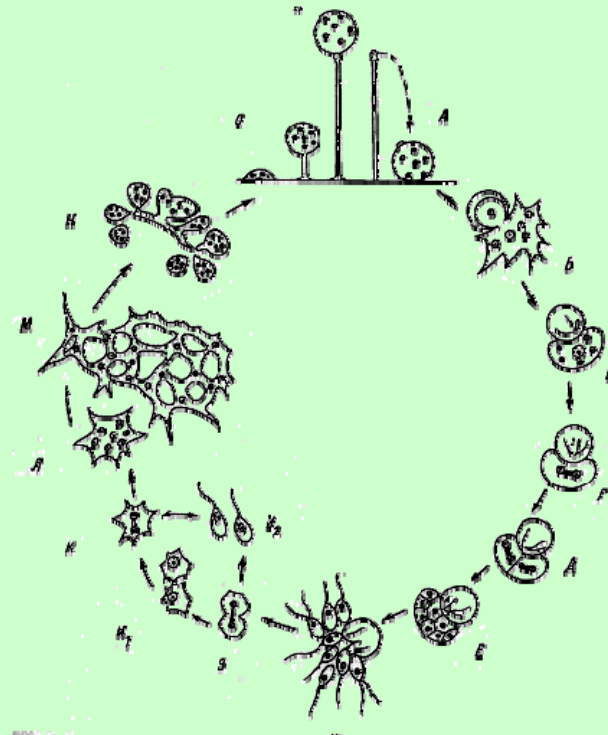
В простейшем случае одна амёба образует плодовое тело

...на полой ножке
и с единственной спорой.

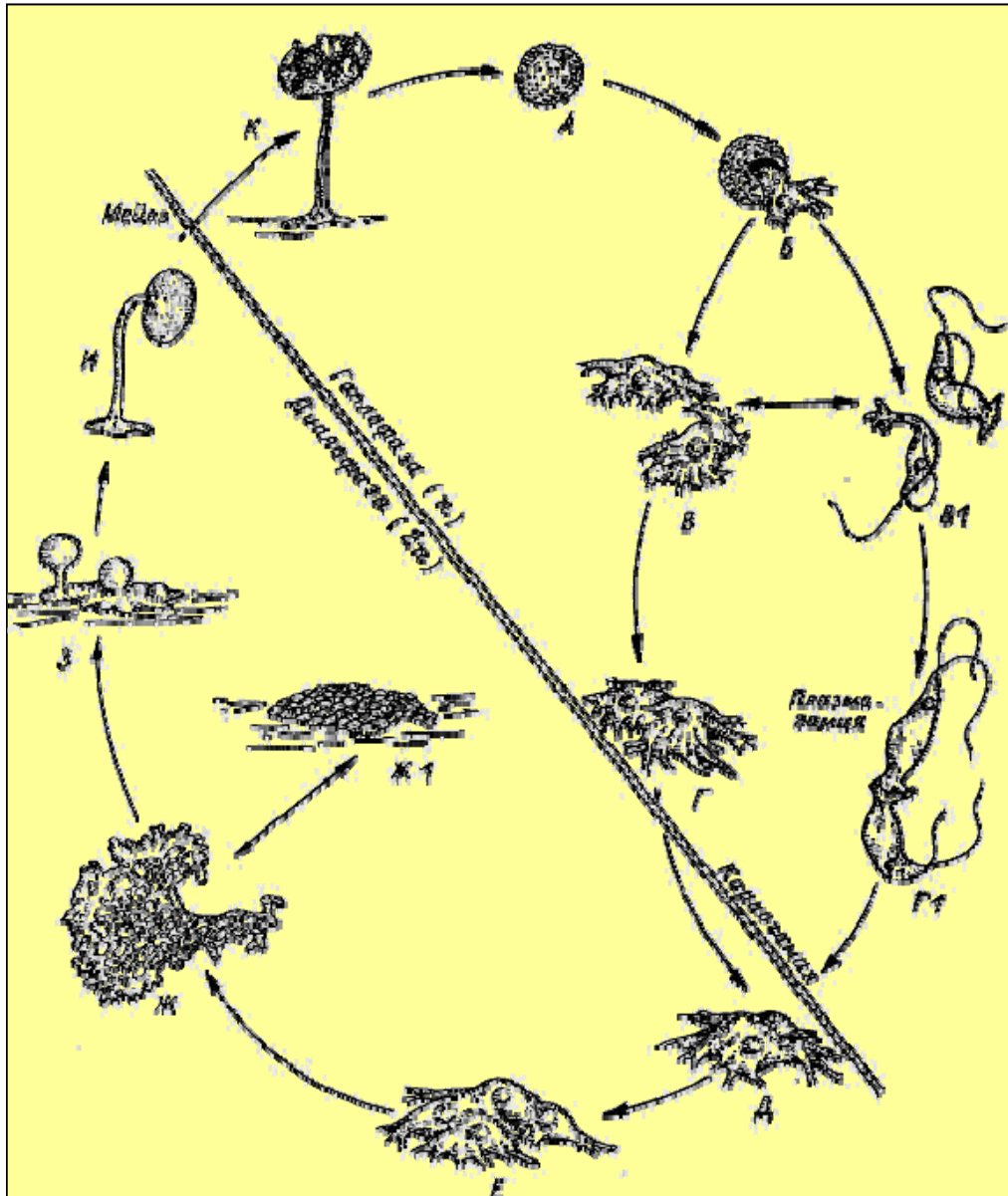
В более сложных – амёбы способны сливаться в многоклеточный сетчатый плазмодий, после фрагментации которого многоядерные амебы образуют плодовое тело

...на полой ножке...

А жгутиконосная стадия с тем самым конусом, объемлющем ядро.



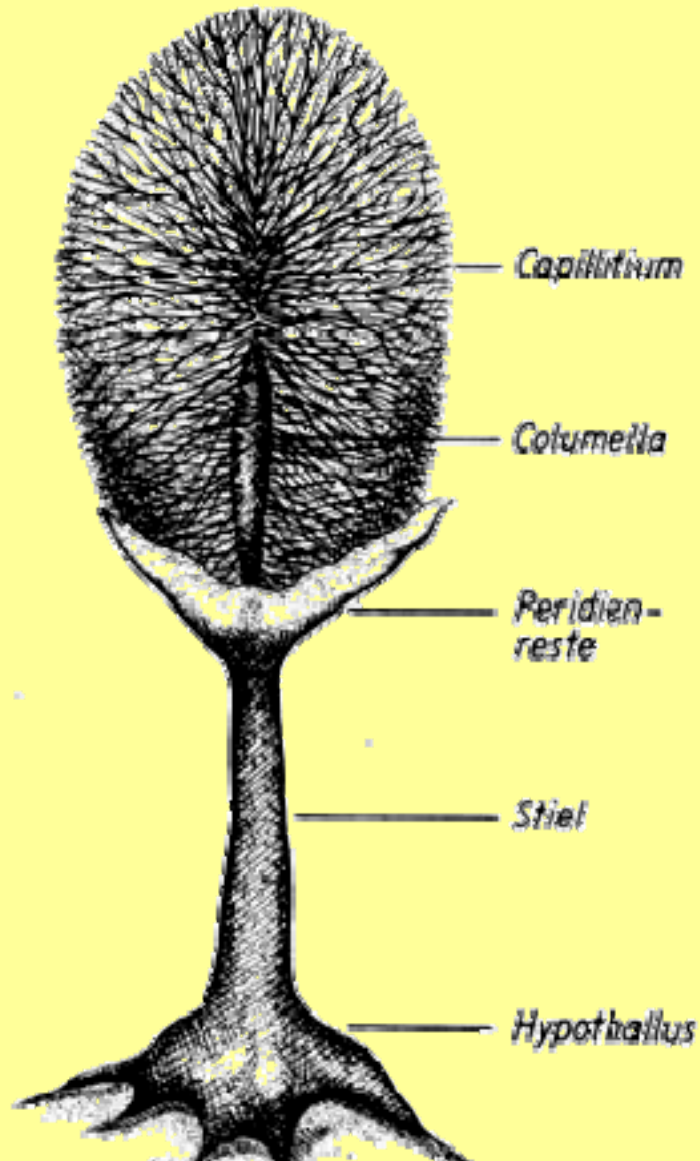
Миксогастреи – второй класс миксомицетов



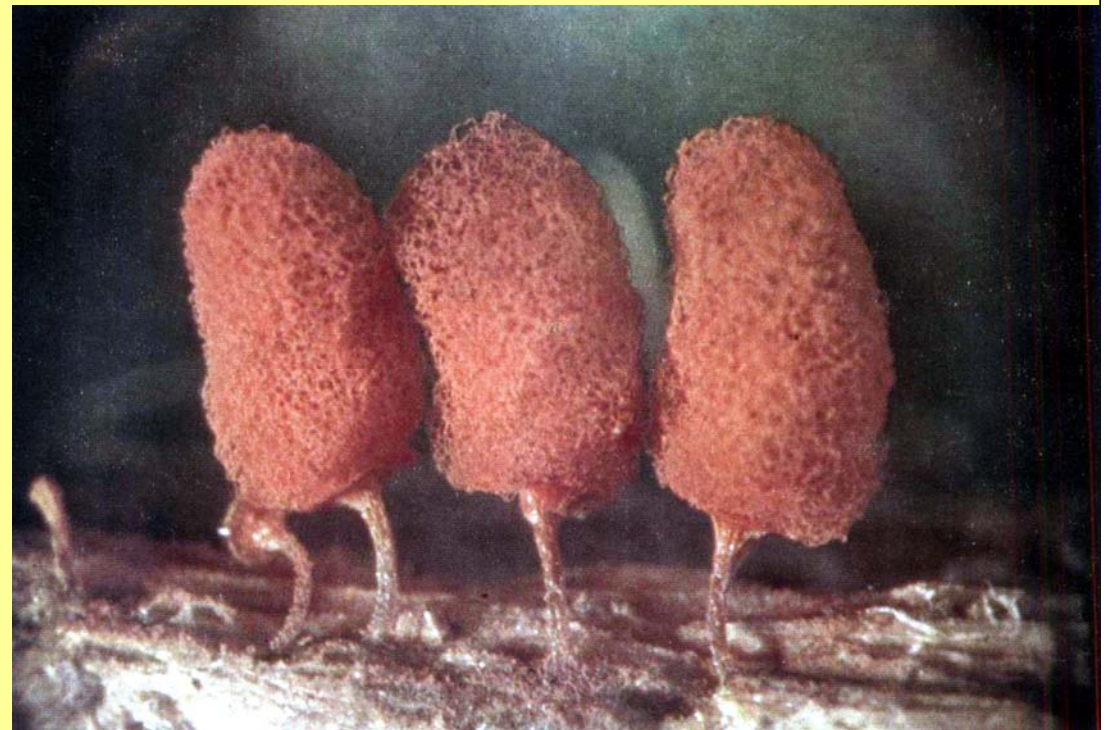
**Наконец-то – половой процесс!
Неправильное чередование
гаплоидной и диплоидной
стадий в жизненном цикле.
Крупный подвижный
вееровидный диплоидный
плазмодий.
Он формирует крупное
плодовое тело со
специальными органами.**

**А жгутиконосная стадия
с тем самым конусом,
объемлющем ядро.**

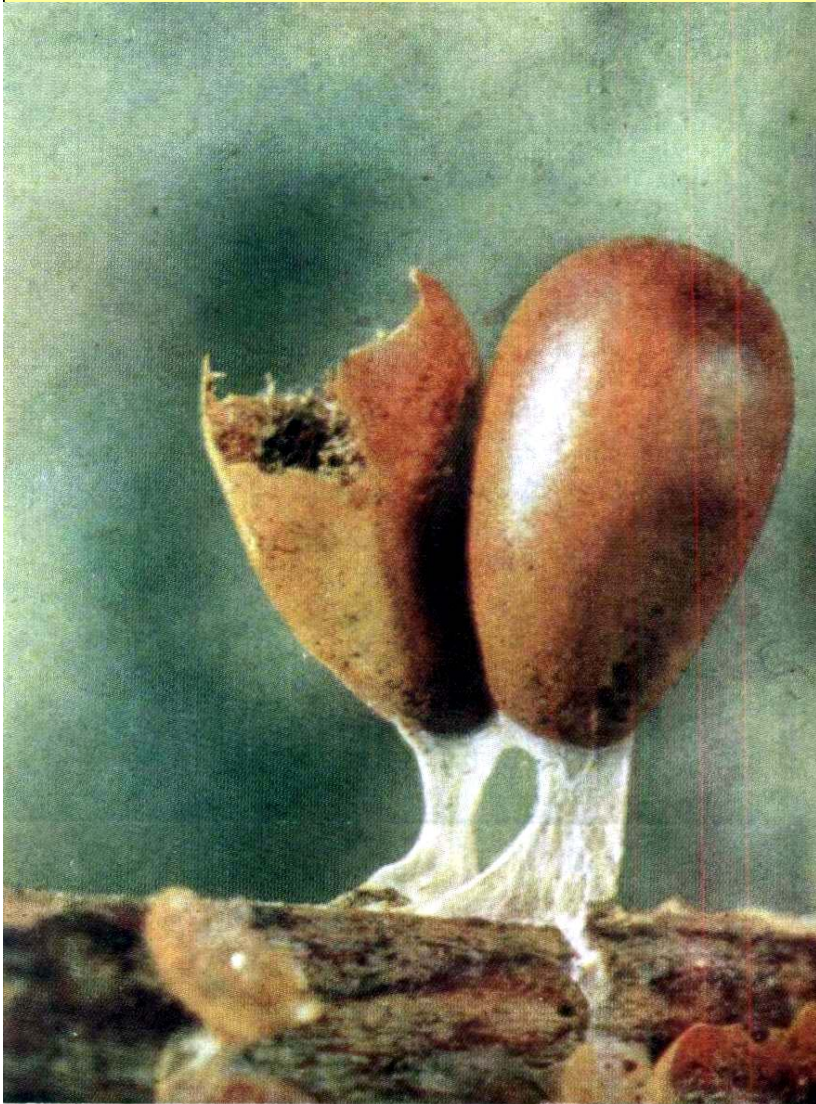
Миксогастреи по сложности не уступают многоклеточным растениям и грибам



Капиллий – система пружинок, разбрасывающих споры после разрыва наружной оболочки.



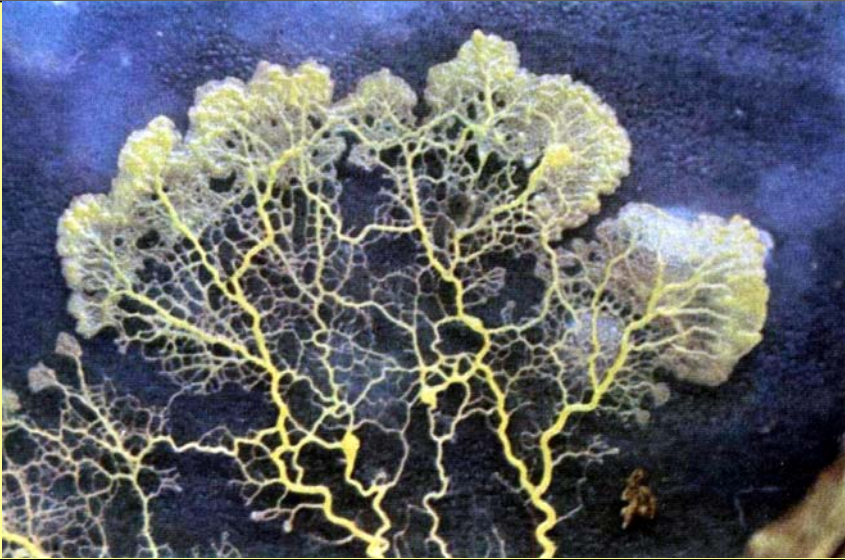
Миксогастреи по сложности не уступают многоклеточным растениям и грибам



Плодовые тела миксогастрей
леокаппус и ликогалла



Миксогастреи по сложности не уступают многоклеточным растениям и грибам



Типичная форма многоядерного трофонта миксогастрей – *вееровидный сетчатый* плазмодий физариума.

Для всех представителей класса характерны челночные токи цитоплазмы в плазмодиуме.

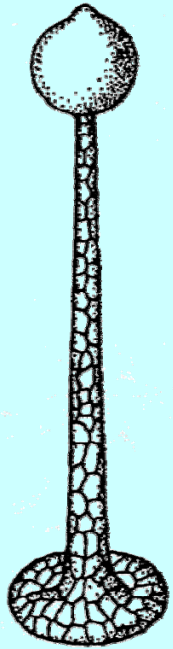


Ещё один сетевидный плазмодий – гемитрихии.

Высыхая, он превращается в *склероций*.

В таком виде плазмодий сохраняет жизнеспособность много лет.

Третий тип мицетозоев - *Диктиостелиды*

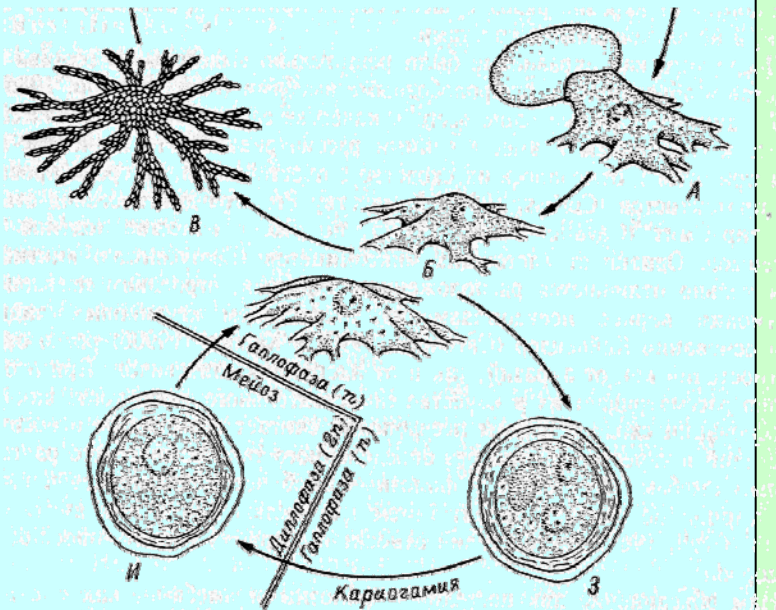


Диктиостелиды – подвижные одиночные амёбы, не имеющие жгутиковой стадии.

В лихую годину они образуют *псевдоплазмодий*, в котором клетки никогда не сливаются.

Этот псевдоплазмодий способен быстро передвигаться к свету, но в конце концов он тоже превращается в плодовое тело *спорокарп* – шаровидная головка со спорами на длинном стебельке – до 5 мм.

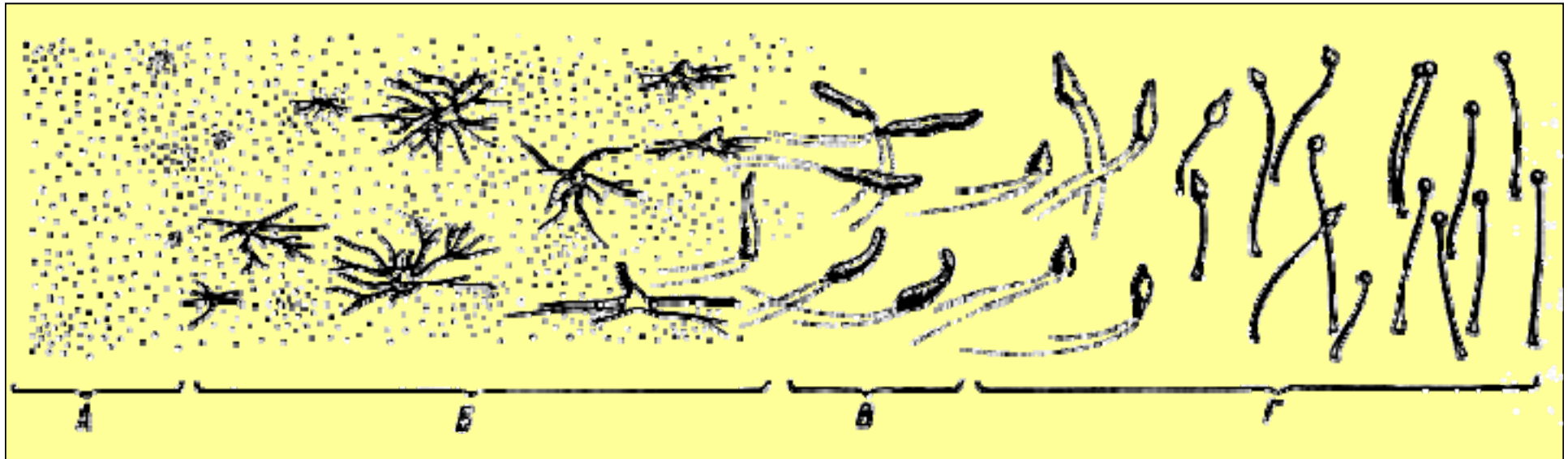
Стенки клеток спорокарпа и спор целлюлозные.



В обычных условиях диктиостелиды существуют в виде очень мелких *миксамёб*.

У некоторых видов существует половой процесс с образованием зиготических макроцист.

Третий тип мицетозоев - *Диктиостелиды*



Жизненный цикл Диктиостелиума

- А – отдельные трофические особи
- Б – последовательные этапы агрегации
- В – стадии мигрирующего псевдоплазмодия
- Д – формирование плодовых тел

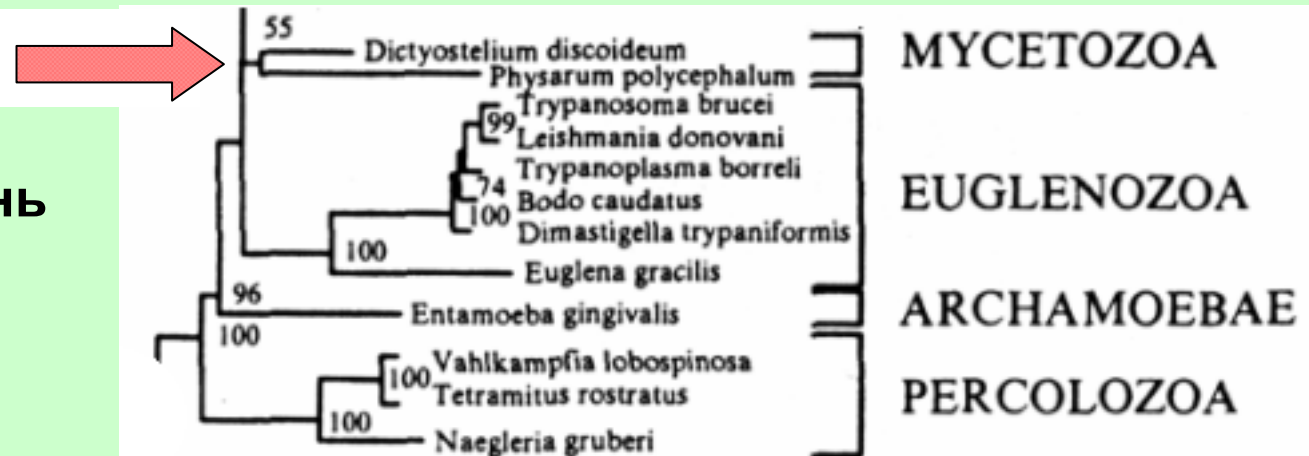
Почему диктиостелиды – мицетозои?

Все прочие мицетозои имеют общую структуру жгутиковой клетки – с микротрубочковым конусом, спереди закрывающим ядро.

Но в жизненном цикле диктиостелид нет жгутиковой фазы.
Чем доказывается их родство с прочими мицетозоями?

Пока – только анализом последовательности оснований рРНК

Получается очень
отдалённое, но
родство





Филогенез эукариот к началу 00-х

Филогенетическое дерево (розетка) эукариотов. 12 основных групп, монофилия которых весьма вероятна, но взаимоотношения между ними в не определены. Некоторые немногочисленные и малоизвестные группы не представлены. Амебоидные формы выделены цветом.

В красной рамке – будущие Ризарии их возможные родственники. Это очень большая группа.

Данная схема не являлась ни общепринятой, ни удовлетворительно обоснованной.

Филогения нашего времени

Новый метод – мультигенные сиквенс-деревья.

Система, построенная на вариациях *единственного* признака – всегда недостаточна. В «чисто РНК-овых» деревьях есть свои ошибки, связанные с трудностями определения скорости эволюции разных участков.

В 00-е годы в анализ включаются нуклеотидные последовательности многих (иногда более сотни) генов наиболее важных универсальных белков, например, жгутиковых тубулинов.

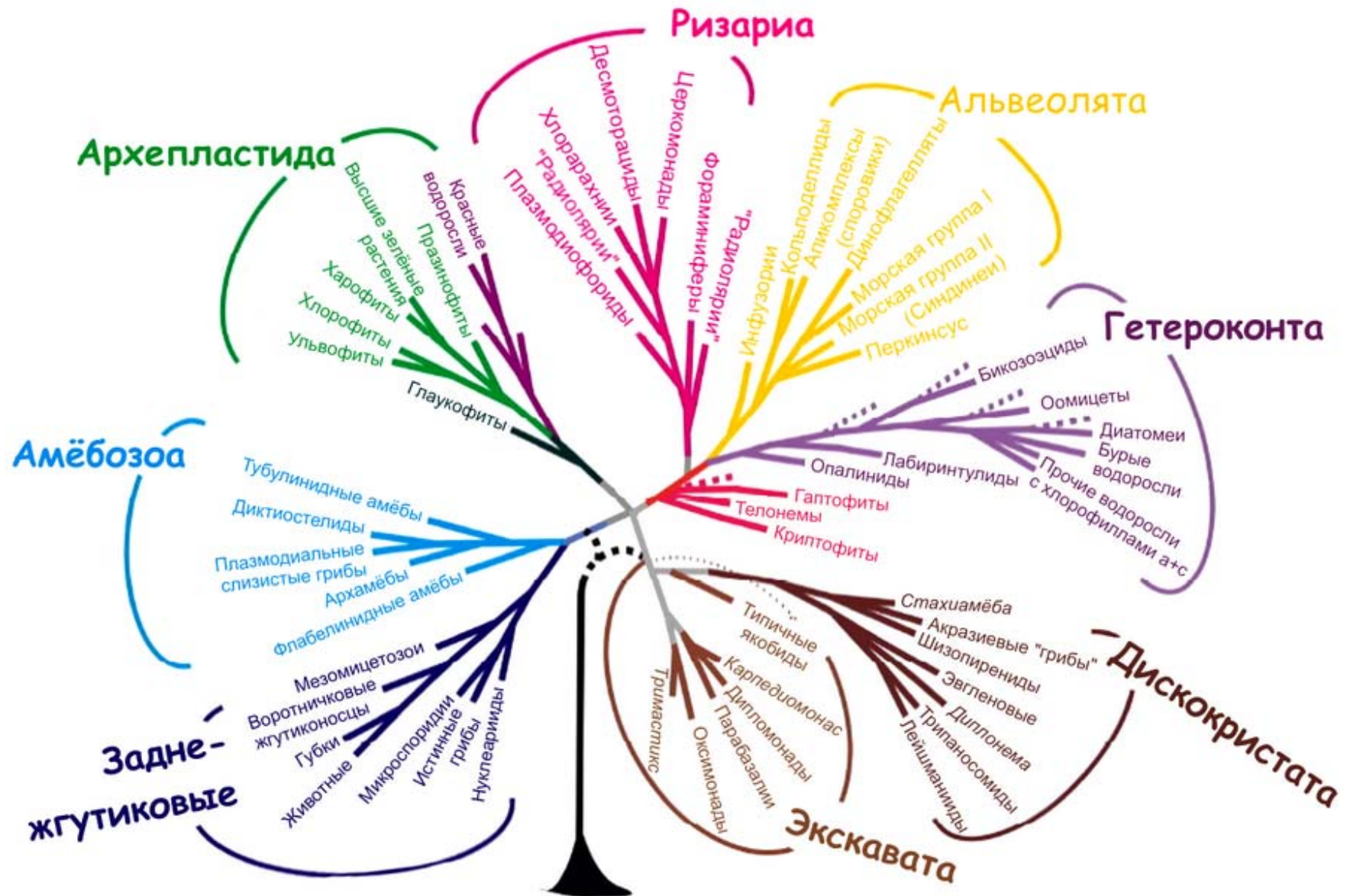
Новый результат – связи между царствами 90-х

Было – почти одновременное появление многих царств.

Стало – более дихотомичная система, в которой прежние царства образуют новые группировки, надёжные более или менее. Они получают осторожное название «*супергруппы*».

Последние новости: определены 5 – 6 супергрупп, которые, возможно, удастся собрать в 2 мегагруппы

Схема филогенетических связей из Baldauf, 2008

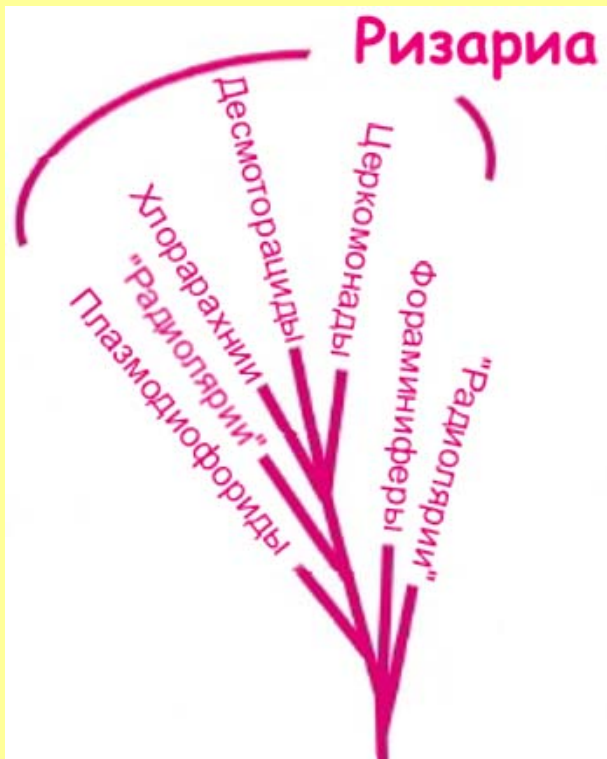




Супергруппа
Экскавата =
(Архезоа - Микроспоридии) +
Дискокристаты + «мелочь»

Царство Архезоа расформировано, но выявлено новое царство – супергруппа Экскавата.

- ✓ Микроспоридии оказались древней ветвью Истинных грибов.
- ✓ У метамонд вроде найдены следы митохондрий. Белки теплового шока, перешедшие в геном эукариот из митохондрий, обнаружены у метамонад.
- ✓ Методами мультигенного анализа найдены свидетельства родства Метамонад с Дискокристатами и теперь они вместе образуют супергруппу Экскавата.
- ✓ Исключительная древность Экскават не подвергается сомнению.



Супергруппа
Ризария =
Радиолярии +
Фораминиферы +
Церкомонады +
другие Радиолярии +
«мелочь»

Царство Миксомицетозоа
расформировано, но выявлено новое
царство – супергруппа Ризария.

- ✓ Церкомонады вошли в состав Ризарий
- ✓ Собственно Миксомицеты и Диктиостелиды оказались родственниками лобозных амёб и вошли в состав Амёбозоа. *Лобозные ложноножки* широкие, неветвящиеся, без микротрубочек – как у амёбы Протея.
- ✓ Ризарии – амебоидные организмы с нитевидными ветвящимися ложноножками, которые укреплены микротрубочками. Такие псевдоподии называют *филозными*. Все прежние филозные амёбы отошли к Ризариям.
- ✓ Радиолярии полифилетичны: Акантарии + Полицистинеи сформировались отдельно от Феодарий.



Супергруппа

Архепластида (Планта) =

**Красные водоросли +
Зелёные водоросли +
Глаукофиты**

Супергруппа сформирована на гипотезе о единственном акте *первичного симбиогенеза*. Первичный симбиогенез: цианобактерия + эукариот. Предок архепластид овладел прокариотным фотосинтетиком, превратил в хлоропласт и породил три группы растений.

Поддержка гипотезы:

- молекулярная филогенетика поддерживает родство хлоропластов всех трёх групп.
- механизм переноса веществ через две внутриклеточные мембраны так сложен, что не смог бы формироваться параллельно.

Трудности гипотезы: строение эукариотного компонента у трёх прежних царств совершенно различно. Мультигенный анализ также не находит между ними большого родства.



Супергруппа
Хромальвеолята =
 Хромисты
 (Гетероконты, Страменопилы) +
 Альвеоляты +
 «мелочь»

**Единство группы хорошо под-
 держивается мультигенными
 деревьями.**

**Появилась гипотеза о единственности акта вторичного симбиогенеза у
 обладателей хлорофилла *c*. *Вторичный симбиогенез* – захват эукариотом
 эукариотной же водоросли и превращение её в хлоропласт.**

**Поддержка гипотезы: механизм переноса веществ через *четыре*
 внутриклеточные мембраны так сложен, что не смог бы формироваться
 параллельно.**

**Трудности гипотезы: все примитивные члены супергруппы бесцветны.
 Гаптофиты и КRYPTOфиты имеют хлорофилл *c*, но мультигенный анализ
 отвергает их родство с Хромальвеолятами.**



Супергруппа
Одножгутиковые =
Амёбозои +
Заднежгутиковые

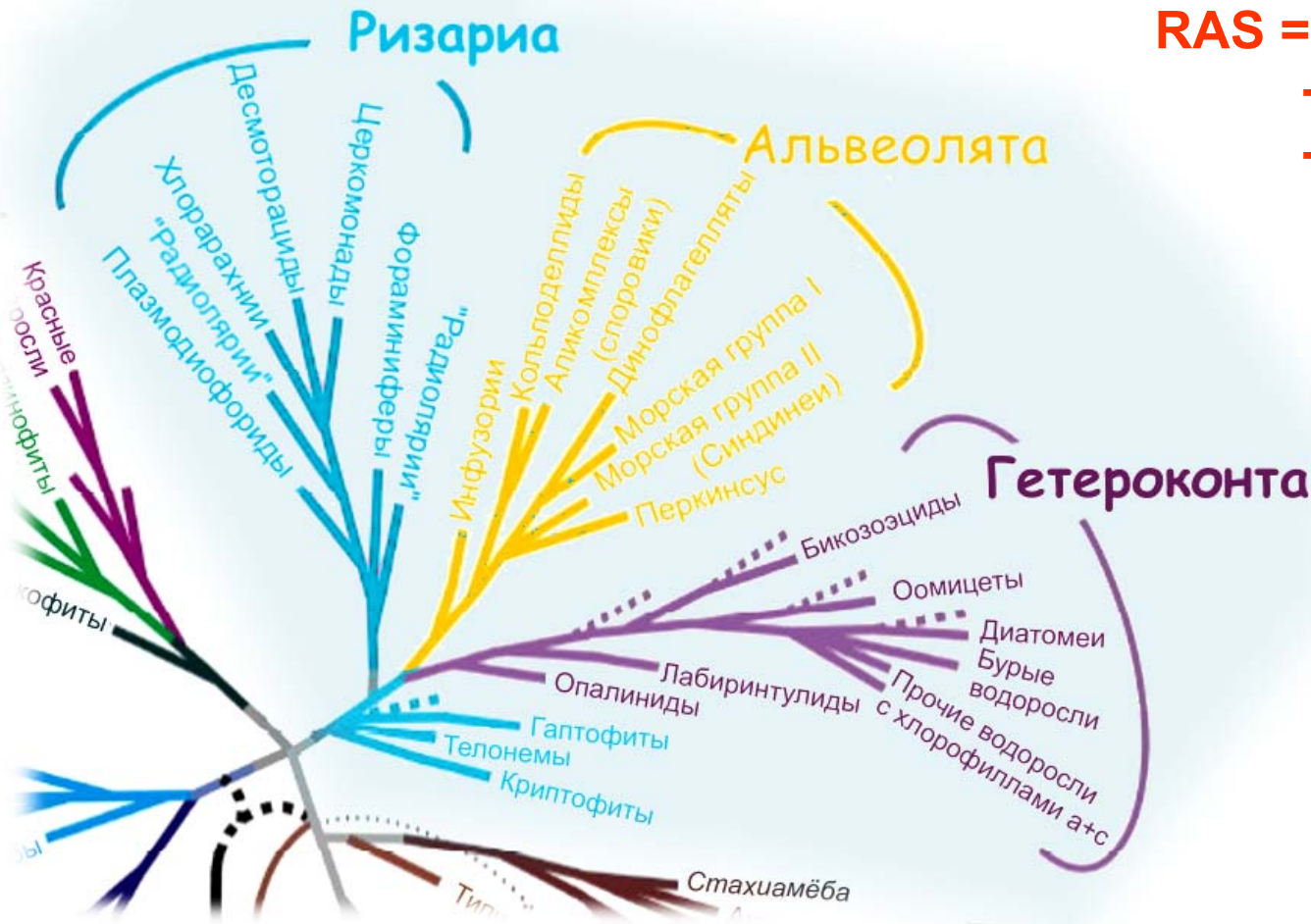
Единство группы хорошо поддерживается мультигенными деревьями.

Амёбозоа – новая группа ранга прежних царств. Объединяет всех лобозных амёб. Филогенные амёбы питаются с помощью ложноножек, лобозные – питаются и движутся посредством ложноножек. Однако древнейший тип ложноножек – короткие заострённые.

Заднежгутиковые – группировка, выделенная ещё в 80-е. Монофилия заднежгутиковых получила надёжные молекулярные доказательства. Но пока не удалось установить, либо грибы противостоят ветви (воротничковые + губки) + многоклеточные животные (см. схему сверху), либо (воротничковые + губки) противостоят ветви (грибы + животные).

Нерешенный вопрос: существует ли клада RAS (SAR)?

RAS = Rhizaria
+ Alveolata
+ Stramenopila

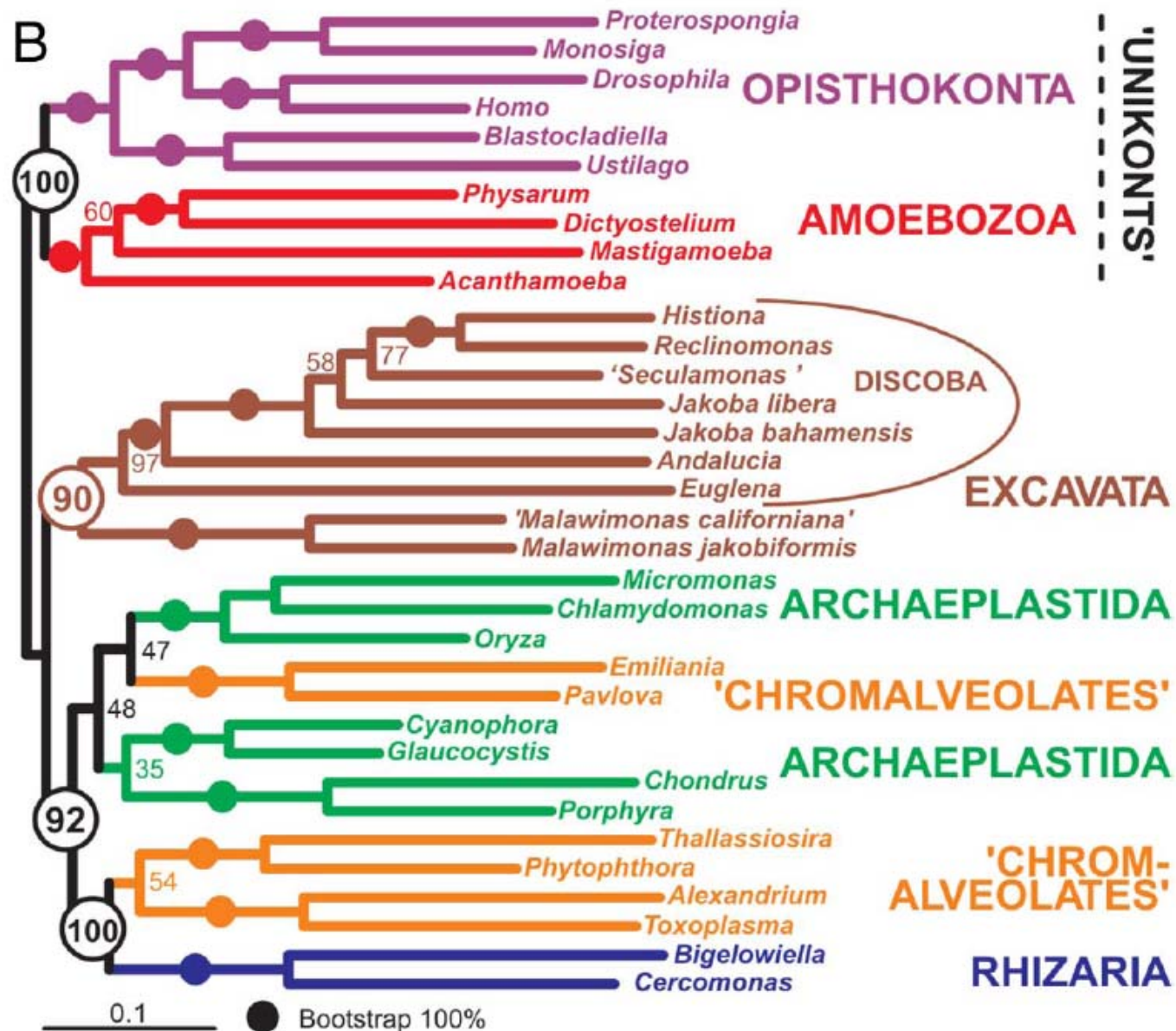


Некоторые мульти-
генные деревья
выявляют существо-
вание родства между
Альвеолятами –
Гетероконтами
(Страменопилами)
и Ризариями.

Вероятность такой
конфигурации
филогенетического
дерева очень велика,
хотя и не вполне
достоверна. (Хотя на
следующем слайде –
100%)

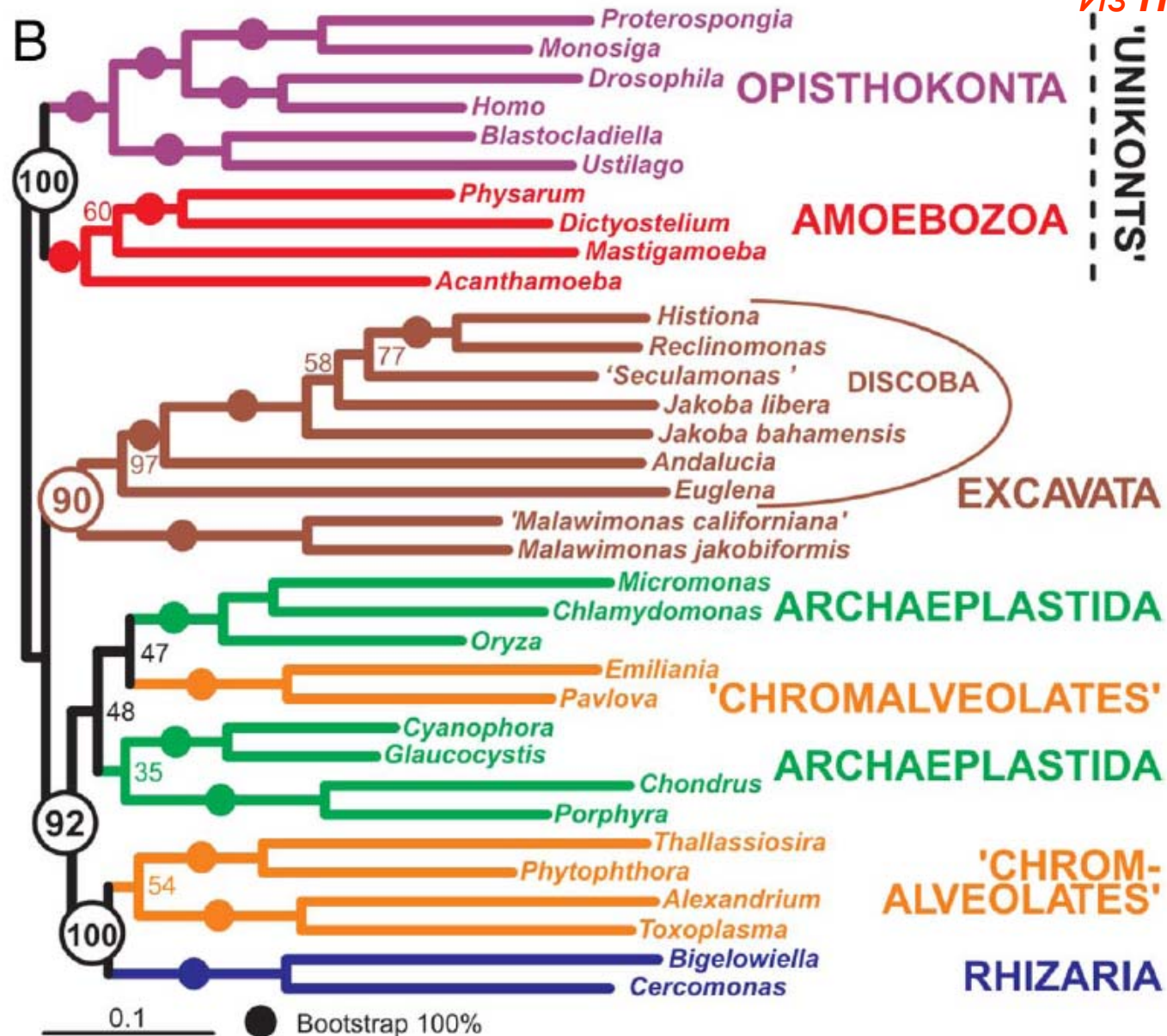
Нерешённый вопрос: положение клады Гаптофита - КRYPTOФИТА

Из Hampl и др., 2009

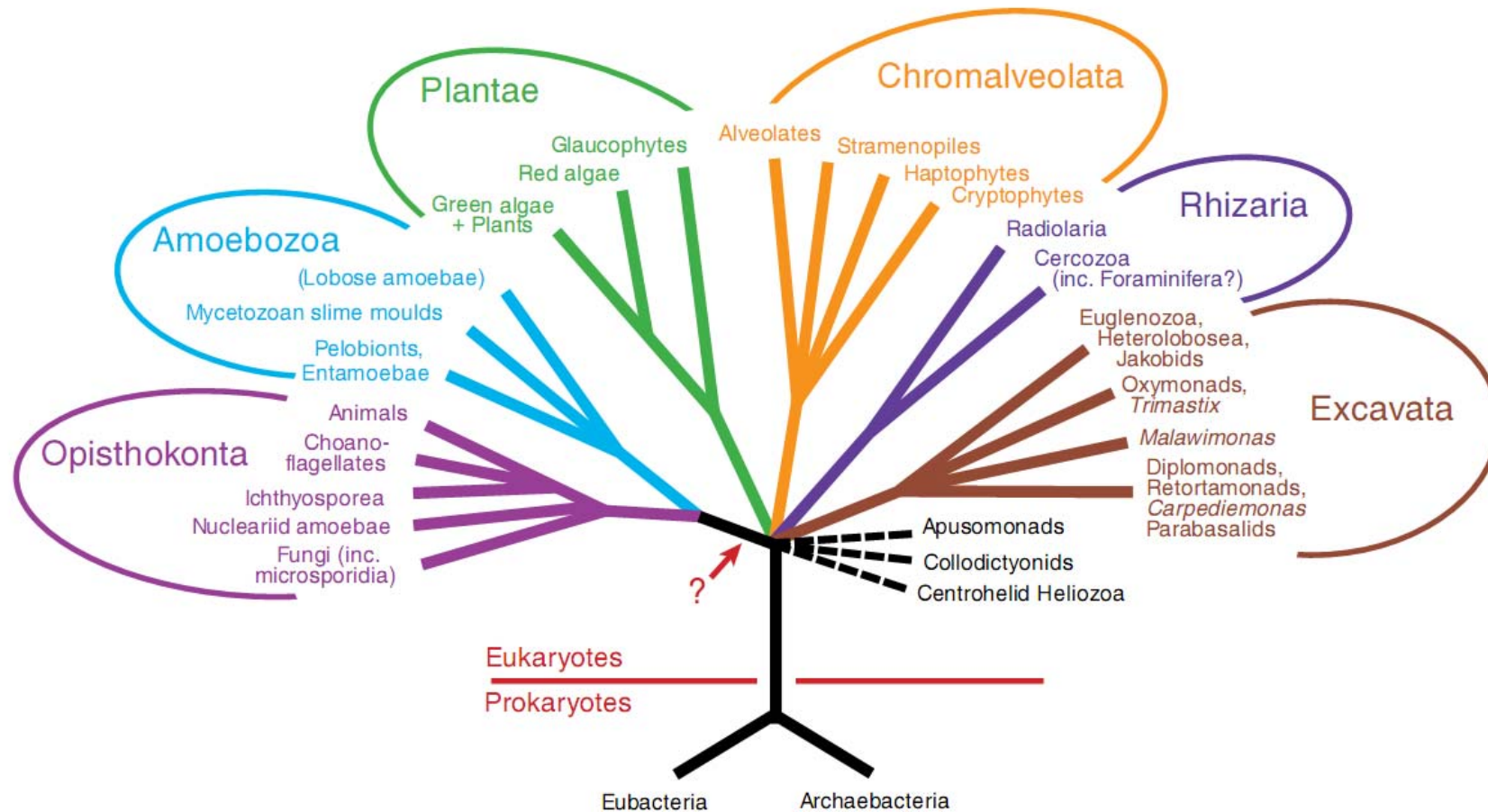


Нерешённый вопрос: дихотомия Биконта - Униконта

Из Hampl и др., 2009



Общий итог



Из Simpson, Rodger, 2004