



УДК 593.1

ПРОСТЕЙШИЕ, ПРОТИСТЫ И ПРОТОКТИСТЫ В СИСТЕМЕ ЭУКАРИОТ

А.О. Фролов и А.Ю. Костыгов*

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия;
e-mail: kostygov@gmail.com

РЕЗЮМЕ

Проанализирована история появления и употребления названий царств Protozoa, Protoctista и Protista. Продемонстрировано, что вопреки распространенному мнению они изначально являются синонимами. В настоящее время результаты сравнительно-морфологических и молекулярно-филогенетических исследований убедительно доказывают, что микроорганизмы, которые прежде объединяли согласно той или иной таксономической концепции (Protozoa, Protoctista или Protista) не являются монофилетической группой. Поэтому в современной системе эукариот таксоны с такими названиями отсутствуют. Тем не менее, нет необходимости в упразднении терминов «простейшие», «протисты» и «протоктисты». Следует лишь понимать, что они, подобно широко употребительному названию «беспозвоночные», обозначают нетаксономическую группу организмов.

Ключевые слова: простейшие, протисты, протоктисты, низшие эукариоты, нетаксономическая группа

PROTOZOA, PROTISTS AND PROTOCTISTS IN THE SYSTEM OF EUKARYOTA

A.O. Frolov and A. Yu Kostygov*

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia;
e-mail: kostygov@gmail.com

ABSTRACT

History of emergence and usage of kingdom names Protozoa, Protoctista and Protista have been analyzed. It has been demonstrated that despite popular belief they are initially synonyms. At present the results of comparative morphological and molecular phylogenetic studies prove convincingly that microorganisms formerly united according to one or another taxonomic concept (Protozoa, Protoctista или Protista) do not represent a monophyletic group. Therefore taxa with such names are absent in the contemporary system of eukaryotes. Nevertheless there is no need to abolish terms “protozoa”, “protists” and “protoctists”. It is just to be borne in mind that like a widely used term “invertebrates” they denote a non-taxonomic group of organisms.

Keywords: protozoa, protists, protoctists, lower eukaryotes, non-taxonomic group

На протяжении последних 1.5–2 млрд. лет эволюция биосферы Земли неразрывно связана с эволюцией эукариотной биоты (Заварзин 2001, Розанов 2003). Появление эукариот в неопротерозойское время привело к качественным изме-

нениям «прокариотной биосферы», существенно ускорив и перенаправив потоки биотического круговорота, что и привело в конечном итоге к формированию биосферы в ее нынешнем виде (Заварзин 2001, Розанов 2003).

Очевидно, что первые эукариоты не смогли сохраниться до наших дней ни в виде палеонто-

*Автор-корреспондент / Corresponding author

логических останков, ни, тем более, пережить многочисленные революционные изменения биосферы Земли, происходившие под влиянием как биотических, так и абиотических факторов, на протяжении означенного периода. Поэтому их место в реконструируемой филеме органического мира занимают гипотетические модели, в той или иной степени отражающие современные знания об основных процессах эукариотизации клетки. В частности предполагается, что ранние эукариоты могли быть гетеротрофными, анаэробными одноклеточными организмами, лишенными, клеточной стенки, обладающие актиново-миозиновой системой и ядром, окруженным ядерной оболочкой (Мирабдуллаев 1989, 1992; Малахов 2003). Эта модель лежит в основе различных эволюционных сценариев, которые вкуче с доказанными ныне фактами приобретения эукариотами ряда клеточных органелл путем симбиогенеза (Margulis 1981; Martin and Muller 1998; Cavalier-Smith 2002; Keeling 2004, 2009) и гипотезами происхождения многоклеточности (Малахов, 2003) пытаются объяснить современное разнообразие эукариот. Заметим, что ни оценка последнего, ни прогнозирование свойств формирующих его организмов или их групп невозможны вне системы, объективно отражающей как истинное многообразие этих организмов, так и их филогенетические связи. Именно поэтому разработка естественной системы эукариот была и всегда будет одной из важнейших задач биологии.

За последние 150 лет было предложено множество вариантов систем живых организмов. Если проследить вектор их развития со времен Карла Линнея до начала нынешнего века, то одной из очевидных тенденций их эволюции окажется возрастание роли организмов, которые в литературе часто фигурируют под разными названиями: «низшие эукариоты», простейшие, протисты или протоктисты (Copeland 1956; Whittaker 1969; Margulis 1970; Corliss 1984). И в учебной, и в научной литературе эти организмы рассматривались в системе эукариот в качестве самостоятельного таксона высокого ранга (типа или царства). Своего апогея идеи филогенетического и таксономического единства «низших эукариот» достигли в работах ведущих протозоологов 80–90-х годов XX столетия. В предлагавшихся ими системах простейшие, протисты или протоктисты рассматривались в рангах подцарств или царств, объ-

единявших огромное количество типов различных, преимущественно одноклеточных эукариот (Levine et al. 1980; Крылов и др. 1980; Corliss 1984; Карпов 1990; Cavalier-Smith 1993, 1998; Hausmann et al., 2003 и пр.).

Теперь, чтобы понять причины, по которым мы обратились к проблеме, вынесенной в заглавие нашей статьи, обратимся к современной литературе, посвященной вопросам филогении и классификации эукариот. Учитывая все, о чем мы писали выше, результат окажется совершенно неожиданным. Protista и Protoctista в системе эукариот более не фигурируют в качестве таксонов. Лишь в системах, предлагаемых Т. Кавалье-Смитом, сохраняется царство Protozoa (Cavalier-Smith 1998, 2003, 2004, 2010), однако уже в новом качестве парафилиетической группировки и в совершенно ином составе. На консенсусных филогенетических схемах эукариот таксоны с названиями Protozoa, Protista или Protoctista также отсутствуют (Baldauf 2003; Roger and Simpson 2009). Вместе с тем, в литературе по-прежнему широко используются формальные термины «протисты» (protists) и «простейшие» (protozoa), причем зачастую в контексте, подразумевающим очевидную таксономическую привязку: «система простейших», «система протистов», «Taxonomy of protists», «Classification of the higher ranks of the protists...» (Карпов 2005; Adl et al. 2005). Это подчас запутывает ситуацию и порождает целый ряд вопросов, аналогичных тем, что прозвучали при обсуждении нашего устного сообщения, положенного в основу данной статьи: «куда делись простейшие и протисты?» и «кого называть протистами, а кого простейшими?». Здесь мы хотим предложить свое виденье этой проблемы.

Прежде всего, попробуем определить: для обозначения какой группы (или групп) организмов вводились и в какой связи друг с другом находятся уже упоминавшиеся выше термины «простейшие», «протисты» и «протоктисты». Очевидно, что они являются производными одноименных таксонов Protozoa, Protista и Protoctista. Все три таксономических названия появились в XIX в. и просуществовали до наших дней. Реанимация каждого из этих названий в новейших системах эукариот происходила в связи с радикальными перестройками этих систем и зачастую использовалась их авторами как дополнительный аргумент в пользу своих гипотез. И хотя состав царства Про-

tozoa в представлениях Оуэна (Owen 1858) столь же далек от состава царства Protozoa в понимании Т. Кавалье-Смита (Cavalier-Smith 1998), как и в случае с Protista Геккеля и Protista Корлисса или Protoctista Хогга и Protoctista Маргулис (Hogg 1860; Haeckel 1866; Margulis 1968; Corliss 1984) все эти названия просуществовали 150 лет!

Обратимся, однако, к первоописаниям всех трех таксонов, чтобы попытаться понять, имеются ли исходные принципиальные различия в их составе, и действительно ли эти названия способны нести различную смысловую нагрузку. Рассмотрим их в порядке приоритетности. В 1820 г. немецкий натуралист Георг Гольдфусс выделил в царстве животных (Animalia) класс Protozoa, в который он поместил следующие группы организмов: Infusoria, Lithozoa, Phytozoa и Medusinae (Goldfuss 1820). Четверть века спустя, в 1845 г., на почве, подготовленной клеточной теорией, Карл Теодор фон Зибольд сформулировал концепцию типа Protozoa как одноклеточных организмов в царстве животных (Siebold 1854). А в 1858 году Ричард Оуэн, известный британский палеонтолог, выделил Protozoa в ранг самостоятельного царства. В основе выделения царств у него лежала концепция преобладающих признаков, позволявшая разделить настоящие растения и животных. Если таких признаков не было, или их оказывалось недостаточно, то такие организмы нужно было относить к простейшим. По этому принципу в царство Protozoa у Оуэна вошли Amorphozoa (губки), Foraminifera, Polycystineae, Diatomaceae, Desmidiaceae, Gregarinae, и еще целый ряд организмов. Что касается царства Protoctista, то этот термин был предложен англичанином Джоном Хоггом (Hogg 1860, 1868). В его системе природы (включавшей, кроме трех царств живых организмов, также и минералы) протоктисты (первоначально названные «Regnum Primigenum») определялись как низшие или первичные организмы – протофиты и протозоа. При этом состав у царства Protoctista Хогга, 1860 в точности тот же, что и у Protozoa Оуэна (включая губок). Главное отличие заключалось в названиях. Окончание «zoa», использованное Оуэном в названии своего таксона, по мнению Хогга могло вводить в заблуждение, поскольку эта группа включает не только низших животных (protozoa), но и protophyta – низшие растения (Hogg 1860, 1868). Появлению наиболее широко распространенного в современной научной лите-

ратуре термина «протисты» (protists) мы обязаны Эрнсту Геккелю и его фундаментальному труду «Generelle Morphologie der Organismen» (Haeckel 1866). Геккель, так же как и его предшественники Оуэн и Хогг, выделил третье царство живой природы, дав ему название Protista (Haeckel 1866). К протистам Геккель отнес основную часть известных ему одноклеточных организмов (кроме инфузорий, которых он поместил в царство Animalia), губок и бактерий (Moneres). Этот новый таксон он называл царством примитивных форм, пограничным между царствами высших животных и растений.

Анализируя наш краткий экскурс в историю, можно сделать следующие выводы. Все три названия царств – Protozoa, Protoctista и Protista – были предложены их авторами в короткий временной промежуток (1858–1866 гг.), практически для одних и тех же групп организмов, выделяемых по одному принципу: в третье царство живой природы помещались все организмы, которые по формальным критериям не могли быть отнесены ни к настоящим растениям, ни к настоящим животным. Таким образом, если следовать правилу хронологического приоритета в выборе названий таксонов, то необходимо отдать предпочтение царству Protozoa Owen, 1858, а Protoctista Hogg, 1860 и Protista Haeckel, 1866, считать его младшими синонимами. Что же касается формальных терминов: простейшие (protozoa), протоктисты (protoctists) и протисты (protists), которые не подчиняются вышеуказанному правилу, поскольку не являются таксономическими категориями, то их следовало бы рассматривать в качестве равноправных синонимов, как термины, обозначающие любые организмы, которых нельзя отнести ни к настоящим растениям, ни к настоящим животным.

Как же отразились идеи Оуэна, Хогга и Геккеля на развитии системы эукариот? В последующие 100 лет практически никак! Научное сообщество оказалось неготовым к глобальной перестройке двухцарственной системы живой природы. Введение третьего царства делало еще более размытой границу между царствами растений и животных (см., например: Kent 1880). Сейчас, оглядываясь в прошлое, нетрудно понять, что одной из основных причин этого было отсутствие методов, дающих возможность «на равных» исследовать простейших, настоящих животных и растения. Световой микроскоп позволял оперировать очень

ограниченным кругом признаков у организмов, обладающих микроскопическими размерами, совершенно недостаточным для сравнительных исследований на уровне всех эукариот. Востребованным на этом этапе оказалось предложение Зибольда: рассматривать простейших как одноклеточных животных, а протофитов (водоросли) как одноклеточные растения (Siebold 1854). Система простейших была разработана в 80-х годах зоологом Отто Бючли. Тип Protozoa включал 4 класса: саркодовых, споровиков, жгутиконосцев и инфузорий (Bütschli 1880–1889). Очень скоро эта система получила всеобщее признание, просуществовав лишь с незначительными изменениями (Honigberg et al. 1964) вплоть до 1980 г., да и сейчас иногда используется в преподавании. Именно ей мы обязаны нашими школьными представлениями о простейших. Учитывая разнообразие группы, принципиальное отличие (одноклеточность) от всех других животных и практическую важность многих простейших, неудивительно, что в скором времени о себе заявила новая дисциплина – протозология. В первой половине XX в. по всему миру стали создаваться лаборатории протозологии, в университетах стали читать специальные курсы, сформировались региональные и Международное общества протозологов, стали издаваться многочисленные монографии, появилось множество одноименных периодических изданий. Все это дало мощный импульс для развития новой дисциплины и предопределило революционный характер будущих преобразований всей системы эукариот. Однако с самим понятием Protozoa судьба сыграла злую шутку. Оно навсегда закрепилось в умах большинства исследователей как название таксона гетеротрофных одноклеточных животных. Поэтому в грядущих многоцарственных системах мы не найдем уже царства с таким названием. Исключением, как мы уже писали, являются системы, предлагаемые Кавалье-Смитом, в которых он последовательно отстаивает приоритет данного названия (Cavalier-Smith 1993, 1998).

На фоне бурного развития протозологии, успехов классической зоологии и ботаники проблемы мегасистематики эукариот долгое время оставались в тени. Ботаники и зоологи строили свои независимые внутрицарственные системы, не находя точек соприкосновения, или даже избегая их. Однако так не могло продолжаться до бесконечности. Демаркационная линия, разделя-

ющая сферы влияния ботаники и зоологии проходила все это время, образно говоря, по «территории тьмы». Разнообразные грибы, одноклеточные водоросли, простейшие, бактерии – кого здесь только не было. От одних групп открепивались и ботаники, и зоологи. А вот эвгленовых жгутиконосцев, например, и те и другие никак не могли поделить, поэтому они присутствовали в системах сразу двух царств. Эти и подобные им внутри- и межцарственные конфликты спровоцировали в конце концов возрождение интереса биологов к многоцарственным моделям живой природы, способным охватить все действительное разнообразие организмов, или, как стали говорить, биоразнообразия. С конца 30-х по начало 80-х годов XX века мегасистематика обогатилась целым букетом новых систем. Их анализ не входит в нашу задачу, и более того, все они сейчас представляют лишь исторический интерес, исключительно как этапы развития взглядов на систему эукариот. Исчерпывающую информацию по данному вопросу желающие могут найти, например, в работах Карпова (Карпов 1990, 2005). Нас же эти системы будут интересовать исключительно с точки зрения обнаружения в них крупных таксономических группировок, включающих простейших.

Герберт Коупленд и его четырехцарственная система будут первыми в рассматриваемом ряду (Copeland 1938, 1947). Коупленд вывел на новый уровень забытую и непонятую современниками трехцарственную систему Геккеля. Об этой преемственности красноречиво говорят используемые им специфические и долгое время не востребуемые названия низших организмов: Protista и Moneres. Коупленд перевел простейших из царства животных и водоросли из царства растений во вновь созданное им царство Protoctista, а монеры (бактерий) выделил в отдельное царство. С названиями царства, куда вошли простейшие, правда, произошла путаница. Позаимствовав у Геккеля название Protista и использовав его в своей работе 1938 г., в своей следующей работе 1947 г. он поменял его на Хогговское Protoctista, поясняя, что этот термин был предложен раньше для обозначения примитивных организмов (Copeland, 1938; 1947). Вопрос о приоритете названия, которое предложил Оуэн, Коупленд не обсуждал. Какие же организмы Коупленд поместил в Царство Protoctista? Это грибы, водоросли и простейшие, распределенные им по девяти типам. Отметим, что в

царстве Protoctista Copeland, 1947 тип Protozoa Bütschli, 1881 отсутствовал (Copeland 1947).

В 1959 г. Роберт Виттакер выделил в отдельное царство макроскопические грибы, но при этом основательно все запутал, вернув прокариот в царство протистов, а все водоросли – в царство растений (Whittaker 1959). Десятью годами позже он привел свою систему в соответствие с духом времени и сделал ее пятицарственной (Whittaker 1969). Интересующее нас царство у Виттакера называется Protista Haeckel, 1860 и включает 10 типов. Типа Protozoa Bütschli, 1881, среди них мы не увидим, а его представители, как и в системе Коупленда, оказываются размещенными по 10 типам протистов.

Однако, поскольку разработка новых систем живых организмов происходила без участия протозологов и непосредственно на систему простейших никакого влияния не оказывала, последние до поры их попросту не замечали. Официальной версией системы простейших все это время оставалась лишь незначительно модифицированная система Отто Бючли (Bütschli 1880–1889; Honigberg et al. 1964). Однако ее дни уже были сочтены. Первоочередную роль тут сыграли два фактора. Выше мы уже отмечали, что для качественного перехода к новому филогенетическому осмыслению системы эукариот, науке долгое время не доставало методов, позволяющих адекватно сравнивать любые группы живых организмов. В середине XX века такие методы появились. Электронно-микроскопические исследования второй половины столетия принесли поистине революционные результаты, заставив пересмотреть значительную часть прежних представлений о родственных отношениях между различными группами эукариот. Мы ни в коем случае не хотим здесь принизить роль других методов, в частности, биохимических и уже заявлявших о себе молекулярно-биологических. Однако на данном этапе ключевую роль сыграли именно методы ультраструктурных исследований. Они позволили проводить морфологические сравнения на уровне клеточных органелл и суборганелл, преодолев тем самым барьер, длительное время препятствовавший сравнительному изучению макро- и микроорганизмов, животных и растений.

Между тем интерпретация результатов многих новаторских исследований была бы крайне затруднительна без принципиально новой теоре-

тической основы, способной объяснить раннюю эволюцию эукариот и становление основных групп их современных представителей. Такой платформой стала набирающая силу теория серийного симбиогенеза (Margulis 1970, 1981). Она не только позволяла объяснить результаты новейших исследований, которые, подчас, были крайне неожиданными (например, близкородственные отношения гетеротрофных кинетопластид и автотрофных эвгленовых), но и сама черпала в них все новые подтверждения своей объективности. Благодаря синтезу новых данных стало возможным аргументировать концепцию гипотетической предковой формы эукариот, о которой мы уже писали в начале нашей работы, и перейти к филогенетическому переосмыслению всей системы эукариот. Этот процесс, начавшийся в конце 70-х годов прошлого века, продолжается в настоящее время и, по-видимому, еще далек от завершения.

Вернемся, однако, к простейшим. В 1980 г. рухнула, казавшаяся непоколебимой система типа Protozoa, построенная на принципах Зибольда и Бючли (Siebold 1854; Bütschli 1880–1889). По мере накопления фактов, указывающих на исключительное разнообразие строения клеток простейших, гетерогенность таксона, ограниченного рамками типа, катастрофически возрастала, что, в конечном счете, и привело к необходимости радикальных перемен.

Две новые системы простейших были опубликованы практически одновременно. В США система вышла от имени Международного общества протозологов (Levine et al. 1980), а в СССР была предложена группой независимых протозологов (Крылов и др. 1980). В частности обе системы различались, но не в главном. Обе они рассматривались в границах прежней двухцарственной модели системы эукариот, и простейшие позиционировались по-прежнему в царстве животных, но уже не в ранге типа, а в ранге подцарства. А это было принципиально. Концепция морфологического описания типов животных, принятая в зоологии, согласно взглядам Кювье и его последователей, состояла в выявлении общности планов строения крупных групп организмов (Крылов и др. 1980). Для простейших таким единым планом строения весь период их существования в ранге типа считалась их одноклеточность. Новые системы продемонстрировали наличие разнообразных планов строения у одноклеточных организмов,

открыв новые подходы и возможности, как для их изучения, так и для дальнейшего совершенствования всей системы эукариот.

И эти события не заставили долго себя ждать. В 1984 году вышла статья известного американского протозолога Дж. Корлисса «The Kingdom Protista and its 45 Phyla» (Corliss 1984). Корлисс сохранил авторство таксона за Геккелем, хотя и не скрывал того, что его понимание сути этой группировки было совершенно иным (Corliss, 1984). Он особо подчеркивал, что ошибочно считать протистов примитивными животными или примитивными растениями, или группой, в которой собраны и те и другие. По его мнению, нельзя было также рассматривать протистов как переходную стадию или переходный уровень от прокариот к высшим эукариотам. Протисты по Корлиссу – это самостоятельная, таксономически и филогенетически целостная группа эукариот, которая характеризуется своим особым уровнем организации, заключающимся в наличии не более чем одного типа ткани (Corliss 1984). В таксономической части своей работы Корлисс продемонстрировал исключительное разнообразие протистов, которое было отражено во многочисленности выделенных в пределах царства макротаксонов (типов). Всего таких типов было 45, они, в свою очередь, формировали 18 суперфилетических группировок (ассамблей). Обосновывая название царства, Корлисс предпринял неожиданный шаг: он обратился к научному сообществу с просьбой (!) принять название Protista. Его аргументация была следующей: с одной стороны, приоритетное название Protoctista было скомпрометировано в многочисленных работах последователей Хогга (Hogg 1860, 1868; Margulis 1970; Margulis and Schwartz 1982), а с другой – название данного таксона должно быть максимально простым, этимологически ясным и удобным для написания (Corliss 1984). Удивительно, но ни в этой, ни в других работах Корлисса вопрос о приоритетности названия Protozoa, которое было предложено в 1820 г. ГольдфуССом для обозначения класса, и в 1858 г. Оуэном – для царства (Scamardella 1999), даже не обсуждался (Corliss 1984; 1994).

Идея Корлисса была воспринята многими его коллегами. Казалось, система эукариот обретала необходимую устойчивость, и для систематиков открывались вполне очевидные перспективы ее дальнейшего совершенствования. И в начале

90-х годов эти ожидания начали подтверждаться. Многие протозологии (отныне протистологи!) активно включились в этот процесс. Из едва ли не десятка различных вариантов системы Protista этого периода упомянем здесь работу Карпова (1990). Это была последняя «чисто морфологическая» система, которую, к тому же, предварял исчерпывающий сравнительно-морфологический анализ протистов. Сама система являлась развитием взглядов Виттакера и Корлисса. Царство Protista размещалось в четырехцарственной системе эукариот и включало 16 надтипов, в которые группировались 35 типов. В своем разъяснении к новейшей системе протистов, автор пояснял, что введение им дополнительных иерархических групп (надтипов) было обусловлено стремлением избежать «катастрофической многоцарственности» (Карпов 2005). Последняя проблема была обозначена и в работе Корлисса (Corliss, 1984). Он, очевидно, предвидел грядущие события, и его статья была в значительной степени попыткой, если не предотвратить, то хоть отчасти замедлить процессы нарастающего номенклатурного хаоса (Corliss 1984). Однако избежать этого не удалось.

Начиная с 90-х годов XX столетия, доминирующими в разработке системы эукариот стали методы молекулярной филогенетики. Наглядность получаемых результатов, возможность одновременного сравнения любых организмов, доступность и воспроизводимость данных, полученных другими исследователями, быстро завоевали всеобщее признание. Молекулярно-филогенетические деревья разрастались и к концу 90-х уже включали в свой состав представителей большинства макротаксонов эукариот. На этом этапе многими исследователями система начала восприниматься как своеобразная легенда к молекулярно-филогенетическому дереву. Такие системы менялись с калейдоскопической быстротой, девальвируя мега- и макротаксоны. Подцарство или тип, состоявшие из одного вида или небольшого рода, уже не вызывали удивления, а количество промежуточных иерархических уровней в системах дошло до абсурда. Например, в системе Кавалье-Смита от 1998 г. между типом и царством было введено 4(!) таких градации (Cavalier-Smith 1998). Новые таксоны зачастую были лишены диагнозов, а на смену латинским названиям пришли упрощенные английские. Иными словами, сбылись худшие предчувствия

Корлисса, и система эукариот начала погружаться в номенклатурный хаос.

Мы не будем здесь анализировать системы эукариот, которые появлялись в последующие 10 лет. Их было много, и даже простое перечисление их вывело бы нас за рамки объема данной статьи. В нашу задачу также не входит анализ достоинств и недостатков методов молекулярно-филогенетических исследований (Philippe and Adoutte 1998; Stiller and Hall 1999; Keeling et al. 2005; Roger and Hug 2006). Собственно, с конца 90-х годов XX в. началось формирование новейшей системы эукариот. Это стало возможным благодаря успехам молекулярной филогенетики (в значительной степени связанных с совершенствованием ее аналитических методов), растущему разнообразию исследованных организмов и дальнейшему развитию знаний о ключевых этапах эволюции клеток эукариот (Simpson and Roger 2004).

В новой системе (Adl et al. 2005) предпочтение отдается голофилетическим группировкам, которые имеют и молекулярно-филогенетическую, и сравнительно-морфологическую поддержку (Baldauf 2003; Simpson and Roger 2004; Keeling et al. 2005; Roger and Simpson 2009). Филогенетическую основу новой концепции отражают т.н. «консенсусные» деревья, обобщающие результаты анализа последовательностей нескольких генов. При этом голофилетические группировки на таких деревьях поддерживаются или, по крайней мере, не противоречат морфологическим характеристикам выявляемых супергрупп эукариот.

На рисунке представлена максимально формализованная схема такого консенсусного дерева (Рис. 1). Чтобы наши дальнейшие рассуждения не показались голословными, коротко перечислим основные группы, формирующие голофилетические таксоны высшего уровня у эукариот:

1. Opisthokonta: хоанофлагелляты, животные (включая миксоспоридий), грибы (включая микроспоридий)
2. Amoebozoa: истинные амёбы, архамёбы и слизевики
3. Archaeplastida: зеленые, харовые и красные водоросли, глаукофитовые и все наземные растения.
4. Chromalveolata: гаптофитовые, криптофитовые и страменопилы (в т.ч. бурые, золотистые, желто-зеленые и рафидофитовые водоросли,

диатомеи, опалины, инфузории, споровики и динофлагелляты и часть солнечныхников)

5. Rhizaria (церкомонады, радиолярии и фораминиферы, раковинные филозные амёбы, некоторые солнечники,)
6. Excavata – (эвгленовые, кинетопластиды, дипло-, окси- и ретортамонады, гетеролобозные амёбы, парабазалии и целый ряд близких им организмов).

Новая система, отражает именно такие представления о филогенетических отношениях основных групп эукариот (Adl et al. 2005). Ее авторы признают разделение всех ныне существующих эукариот на 6 крупных кластеров. Однако, поскольку предложенный вариант основан на безымянном ранжировании, и иерархические уровни обозначаются в системе тем или иным количеством точек, а не таксономическими терминами, то, естественно, в ней отсутствуют такие понятия как «царство», «тип» и т.д. Тем не менее, мы сошлемся здесь на заявление самих авторов системы: «We recognize six clusters of eukaryotes that may represent the basic groupings similar to traditional “kingdoms”» (см.: Adl et al. 2005 p. 399) и далее будем рассматривать эти супергруппы в ранге царств. Сравнивая предложенную систему с двух- и четырехцарственными системами эукариот XVIII–XX вв., первое, что бросается в глаза – это отсутствие на верхнем иерархическом уровне таксонов с прежними названиями (Табл. 1). Более того, в новой системе мы не найдем следов преемственности не только в названиях супергрупп, но и в их инфраструктуре. Все 6 новых царств включают организмы, которых с легкой руки Дж. Корлисса (Corliss 1984) на протяжении последних трех десятилетий называли «протистами», но таксона с названием Protista (Haeckel 1866) Corliss 1984 мы в этой системе не найдем. Соответственно нет в ней ни Protozoa Owen 1858, ни Protoctista Hogg 1860. Названия Fungi Linnaeus, 1753, emend. Cavalier-Smith 1981, 1987 Animalia Linnaeus, 1758, emend. Adl et al. 2005 и Plantae Haeckel, 1866 сохранены для таксонов более низкого уровня. Fungi и Animalia входят в состав царства Opisthokonta, занимая в нем различные иерархические позиции, а Plantae оказываются на нижнем иерархическом уровне в классификации Archaeplastida.

Так что же случилось с Protista и протистами? По образному выражению одного из авторов новой системы, в прежних ее вариантах Protista

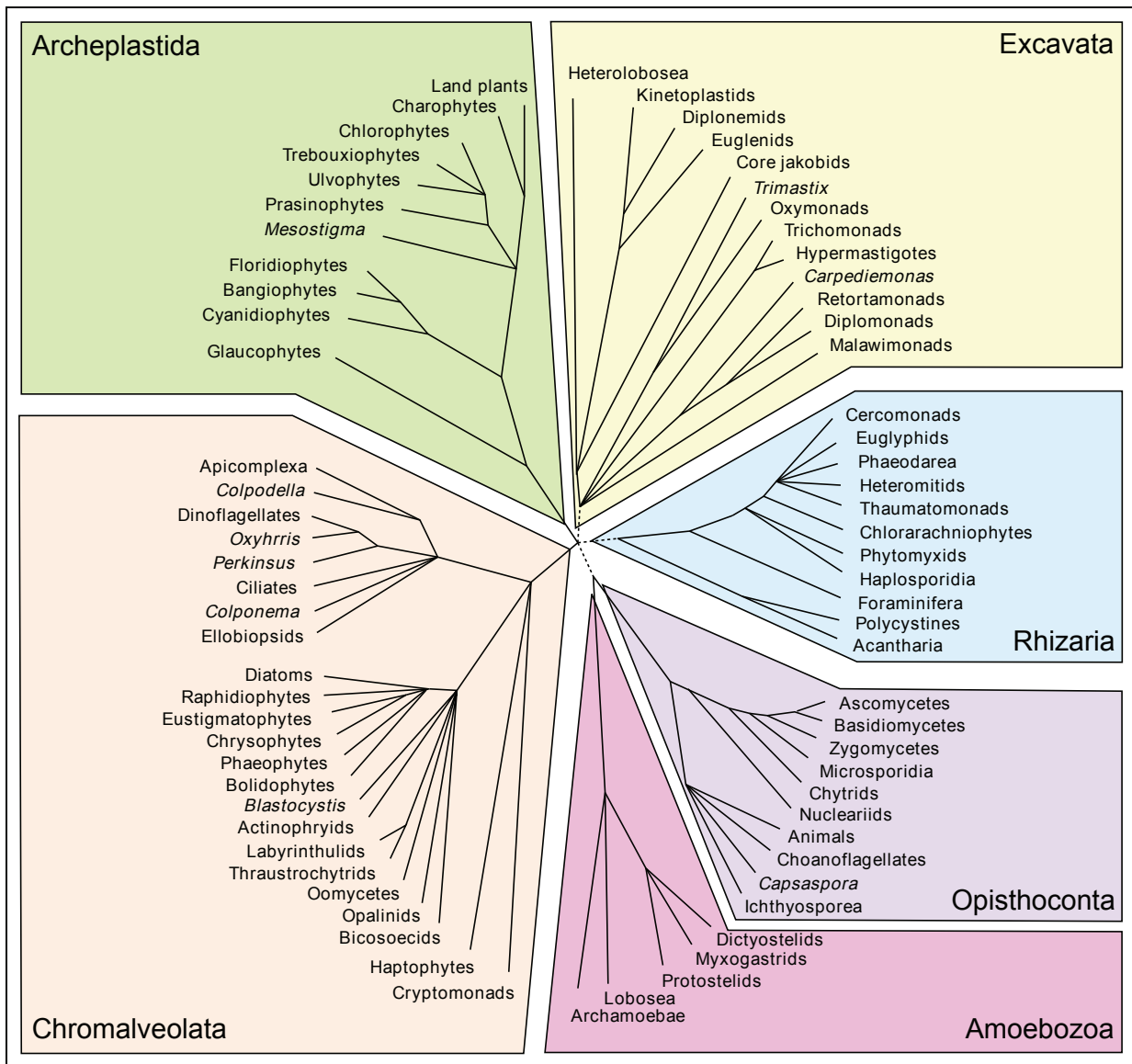


Рис. 1. Гипотетическое консенсусное древо эукариот. (по Keeling et al. 2005, с изменениями). Пояснение в тексте.

Fig. 1. Hypothetical consensus tree of eukaryots. (after Keeling et al. 2005, with changes). See text for details.

являлись «сборной солянкой», в которую отправлялись все те организмы, которые по тем или иным причинам не могли быть отнесены ни к Animalia, ни к Plantae, ни к Fungi (Simpson and Roger 2004). В ряде случаев этот таксон использовали сознательно, как временно удобную (т.е. искусственную) группировку, иногда рассматривали как «граду» в эволюции эукариот (Simpson and Roger 2004). В системах, основанных на принци-

пах голофилии (каждый таксон должен включать общего предка и всех его потомков), естественно, нет места ни «удобным» группам, ни «графам» (Simpson and Roger 2004). Нет в них места и парафилетическим таксонам (включающим общего предка и только часть его потомков). Собственно, последнее обстоятельство объясняет, почему мы не рассматриваем в нашей статье Protozoa *sensu* Cavalier-Smith 1993, 1998, 2002, 2003, 2004, 2010,

Таблица 1. Царства эукариот в различных вариантах системы живых организмов.**Table 1.** Eukaryote kingdoms in different variants of the system of living organisms.

Двухцарственные системы (Two-kingdom systems)	Haeckel 1866	Corliss 1984	Adl et al. 2005
Animalia Vegetabilia (=Plantae)	Animalia Plantae Protista	Animalia Plantae Protista Fungi	Amoebozoa Opisthokonta Rhizaria Archaeplastida Chromalveolata Excavata

в основе выделения которого лежит допущение равноправного существования в системе голо- и парафилетических таксонов.

Таким образом, учитывая, что организмы «обладающие не более чем одним типом тканей» (Corliss 1984) оказываются распределенными между всеми новыми царствами, мы неизбежно приходим к выводу, что термины Protista (Haeckel, 1866) Corliss 1984, Protoctista Hogg, 1860 и Protozoa Owen, 1858 должны быть изъяты из системы эукариот. Это, собственно, и было осуществлено в недавнем прошлом комитетом по систематике Международного общества протистологов (Adl et al. 2005). Учитывая катастрофическое падение доверия к системе эукариот, вызванного описанными выше событиями, новейшая система, безусловно, прогрессивна. Ее авторы предлагают использовать ее как основу для дальнейшей работы и не исключают, что она может подвергнуться тем или иным изменениям уже в недалеком будущем (Adl et al. 2005, 2007). Однако какие бы изменения не ожидали нас, очевидно одно: собрать протистов в один голофилетический таксон уже никогда не удастся. Действительно, уменьшится ли в дальнейшем число супергрупп эукариот (например, будет доказана гипотеза ранней дихотомии Unikonta и Bikonta (см.: Roger and Simpson 2009)), или их число возрастет за счет дробления части существующих или включения в систему новых (предпосылки к тому кроются в существовании еще неизученных организмов и организмов с неясными филогенетическими связями) – любой из этих сценариев никак не сможет повлиять на наши предыдущие выводы.

Значит ли все вышеизложенное, что нам следует отказаться заодно и от формальных терминов: «простейшие», «протисты» и «протоктисты»? Во все нет! В современном научном лексиконе до

сих пор широко используются такие термины как «беспозвоночные», «жгутиконосцы», «копытные» и т.п. И то, что в старых системах существовали одноименные таксоны, никого не вводит в заблуждение. Единственное, что необходимо сделать – это четко отделить данные термины от таксономических категорий. Говорить о «системе протистов» сегодня столь же неправильно, как и о «системе беспозвоночных».

Использование формальных терминов, очерчивающих границы условных групп организмов (не таксономических и не филогенетических) удобно для многих целей как научных, так и организационных. В этой связи также встает вопрос о приоритете интересующих нас терминов. Ранее мы уже определили свою позицию и предлагаем относиться к ним как к равноправным синонимам, при этом один из авторов данной статьи отдает предпочтение термину «простейшие», а второй – термину «протисты». В этом нет ничего противоречивого, данная ситуация отражает периоды формирования их научных знаний, а не принципиальную позицию каждого. Вообще, если обратиться к историческим корням вопроса, то следует заметить, что в отечественной литературе, начиная с работ Догеля, его коллег и учеников начала XX в. и вплоть до 90-х годов в специальной литературе предпочтение отдавалось термину «простейшие». При этом их изучение отнюдь не ограничивалось исследованием гетеротрофных организмов. В любой системе этого периода присутствовали также крупные таксоны, включающие в свой состав микроскопические водоросли (Догель 1981; Крылов и др. 1980). И даже выход фундаментального труда В.А. Догеля «Общая протистология» не повлиял на эту тенденцию (Догель 1951).

Термин «протисты» в отечественной научной литературе вновь появился уже в конце 80-х

годов. Его проводником, несомненно, следует признать С.А. Карпова, опубликовавшего в этот и последующие периоды значительное число работ посвященных как частным, так и общим вопросам развития системы Корлиссовских Protista (Карпов 1990). В настоящее время термин «протисты» получил очень широкое распространение в отечественной литературе, как научной, так и учебной. Что касается термина «протоктисты», то он никогда не пользовался популярностью у отечественных исследователей и встречается, главным образом, при обсуждении работ Л. Маргулис (Margulis 1970; Margulis and Schwartz 1982) и ее последователей.

ЛИТЕРАТУРА

- Догель В.А. 1951.** Общая протистология. Советская наука, Москва, 604 с.
- Догель В.А. 1981.** Зоология беспозвоночных. Высшая школа, Москва, 606 с.
- Заварзин Г.А. 2001.** Становление биосферы. *Вестник РАН*, 71(11): 988–1001.
- Карпов С.А. 1990.** Система протистов. Издательство Омского государственного педагогического института, Омск, 261 с.
- Карпов С.А. 2005.** Система простейших: история и современность. Тесса, Санкт-Петербург, 72 с.
- Крылов М.В., Добровольский А.А., Исси В.В., Михалевич В.И., Подлипаев С.А., Решетняк В.В., Серавин Л.Н., Старобогатов Я.И., Шульман и С.С. Янковский А.В. 1980.** Новые представления о системе одноклеточных организмов. Принципы построения макросистемы одноклеточных животных. *Труды ЗИН*, 94: 122–132.
- Малахов В.В. 2003.** Основные этапы эволюции эукариотных организмов. *Палеонтологический журнал*, 6: 25–32.
- Мирабдуллаев И.М. 1989.** Проблема происхождения эукариот. *Успехи современной биологии*, 107: 341–356.
- Мирабдуллаев И.М. 1992.** К вопросу о содержании понятия «животное». *Журнал общей биологии*. 53: 662–671.
- Розанов А. Ю. 2003.** Ископаемые бактерии, седиментогенез и ранние стадии эволюции биосферы. *Палеонтологический журнал*, 6: 41–49.
- Adl S.M., Simpson A.G.B., Farmer M.A., Andersen R.A., Anderson O.R., Barta J.R., Bowser S.S., Brugerolle G., Fensome R.A., Fredericq S., James T.Y., Karpov S., Kugrens P., Krug J., Lane C.E., Lewis L.A., Lodge J., Lynn D.H., Mann D.G., McCourt R.M., Mendoza L., Moestrup J., Mozley-Standridge S.E., Nerad T.A., Shearer C.A., Smirnov A.V., Spiegel F.W. and Taylor M.F.J.R. 2005.** The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 52: 399–451.
- Adl S.M., Liander B.S., Simpson A.G.B., Archibald J.M., Anderson O.R., D. Bass, Bowser S.S., Brugerolle G., Farmer M.A., Karpov S., Kolisko M., Lane C.E., Lodge J., Mann D.G., Meisterfeld R., Mendoza L., Moestrup J., Mozley-Standridge S.E., Smirnov A.V. and Spiegel F.W. 2007.** Diversity, nomenclature, and taxonomy of protists. *Systematic Biology*, 56: 684–689.
- Baldauf S.L. 2003.** The deep root of eukaryotes. *Science*, 300: 1703–1706.
- Bütschli O. 1880–1889.** Protozoa. (In 3 volumes). In: Bronn, H. G. (Ed.), Klassen und Ordnung des Thier-Reichs. Winter, Leipzig, 616 p. (volume 1), 481 p. (volume 2), 938 p. (volume 3).
- Cavalier-Smith T. 1993.** Kingdom Protozoa and its 18 phyla. *Microbiological Reviews*, 57: 953–994.
- Cavalier-Smith T. 1998.** A revised six-kingdom system of life. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 73: 203–266.
- Cavalier-Smith T. 2002.** The phagotrophic origin of eukaryotes and phylogenetic classification of Protozoa. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 52: 297–354.
- Cavalier-Smith T. 2003.** Protist phylogeny and the high-level classification of Protozoa. *European Journal of Protistology*, 39: 338–348.
- Cavalier-Smith T. 2004.** Only six kingdoms of life. *Proceedings of the Royal Society B*, 271: 1251–1262.
- Cavalier-Smith T. 2010.** Kingdoms Protozoa and Chromista and the eozoan root of the eukaryotic tree. *Biology Letters*, 6: 342–345.
- Copeland H.F. 1938.** The kingdoms of organisms. *Quarterly Review of Biology*, 13: 383–420.
- Copeland H.F. 1947.** Progress report on basic classification. *American Naturalist*, 81: 340–361.
- Copeland H.F. 1956.** The classification of lower organisms. Pacific Books, Palo Alto, CA, 302 p.
- Corliss J.O. 1984.** The kingdom Protista and its 45 phyla. *BioSystems*, 17: 87–126.
- Corliss J.O. 1994.** An iterim utilitiation [“userfriendly”] hierarchical classification and characterization of protists. *Acta Protozoologica*, 33: 1–51.
- Goldfuss G.A. 1820.** Handbuch der Zoologie. J. L. Schrag, Nürnberg., 697 p.
- Haeckel E. 1866.** Generelle Morphologie der Organismen. (In 2 volumes). G. Reimer, Berlin, 574 p. (volume 1), 462 p. (volume 2).
- Hausmann K, Hulsmann N. and Radek R. 2003.** Protistology, 3rd edition. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.

- Hogg J. 1860.** On the distinctions of a plant and an animal, and on a fourth kingdom of nature. *Edinburgh New Philosophical Journal (New Series)*, **12**: 216–225.
- Hogg J. 1868.** Is the fresh-water sponge (*Spongilla*) an Animal? *Popular Science Reviews*, **7**: 134–141.
- Honigberg B.M., Balamuth W., Bovee E.C., Corliss J.O., Gojdics M., Hall R.P., Kudo R.R., Levine N.D., Lobblich Jr. A. R., Weiser J. and Wenrich D. H. 1964.** A revised classification of the phylum Protozoa. *Journal of Protozoology*, **11**: 7–20.
- Keeling P. J. 2004.** The diversity and evolutionary history of plastids and their hosts. *American Journal of Botany*, **91**: 1481–1493.
- Keeling P. J. 2009.** Chromalveolates and the evolution of plastids by secondary endosymbiosis. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, **56**: 1–8.
- Keeling P. J., Burger G., Durnford D. G., Lang B. F., Lee R. W., Pearlman R. E, Roger A. J. and Gray M. W. 2005.** The tree of eukaryotes. *Trends in Ecology and Evolution*, **20**: 670–676.
- Kent W.S. 1880.** A Manual of the Infusoria. David Bogue, London, 472 p.
- Levine N.D., Corliss J.O., Cox F.E.G., Deroux G., Grain J., Honigberg B.M., Leedale G.F., Lobblich A.R., Lome J., Lynn D.H., Merinfeld E.G., Page F.C., Poljansky G., Sprague V., Vavra J. and Wallace F.G. 1980.** A newly revised classification of the Protozoa. *Journal of Protozoology*, **27**: 37–58.
- Margulis L. 1968.** Evolutionary criteria in thallophytes: a radical alternative. *Science*, **161**: 1020–1022.
- Margulis L. 1970.** Origin of eukaryotic cells. Yale University Press, New Haven, 350 p.
- Margulis L. 1981.** Symbiosis in cell evolution. Life and its environment on the early Earth. Freeman and Co, San Francisco, 415 p.
- Margulis L. and Schwartz K.V. 1982.** Five Kingdoms: an illustrated guide to the phyla of life on earth. W.H. Freeman, San Francisco, 339 p.
- Martin W. and Muller M. 1998.** The hydrogen hypothesis for the first eukaryote. *Nature*, **392**, 37–41.
- Owen R. 1858.** Palaeontology. In: Encyclopedia Britannica. 8th edition. **17**: 91–176.
- Philippe H. and Adoutte A. 1998.** The molecular phylogeny of Eukaryota: solid facts and uncertainties. In: Coombs, G.H.; Vickerman, K.; Sleigh, M.A.; Warren, A. (Eds). Evolutionary Relationships Among Protozoa. Kluwer Academic Publishers, Norwell, Massachusetts: 25–56.
- Roger A. and Hug L. 2006.** The origin and diversification of eukaryotes: problems with molecular phylogenetics and molecular clock estimation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **361**: 1039–1054.
- Roger A.J. and Simpson A.G.B. 2009.** Evolution: revisiting the root of the eukaryote tree. *Current Biology*, **19**: 165–167.
- Scamardella J.M. 1999.** Not plants or animals: a brief history of the origin of Kingdoms Protozoa, Protista and Proctotista. *International Microbiology*, **2**: 207–16.
- Simpson A.G.B. and Roger A.J. 2004.** The real 'kingdoms' of eukaryotes. *Current Biology*, **14**: 693–696.
- Stiller J.W. and Hall B.D. 1999.** Long-Branch Attraction and the rDNA Model of Early Eukaryotic Evolution. *Molecular Biology and Evolution*, **16**: 1270–1279.
- Siebold C.T. 1854.** Anatomy of the Invertebrata. Gould and Lincoln, Boston, 471 p.
- Whittaker R.H. 1959.** On the broad classification of organisms. *Quarterly Review of Biology*, **34**: 210–226.
- Whittaker R.H. 1969.** New concepts of kingdoms of organisms. *Science*, **163**: 150–160.