

Супергруппы эукариот глазами биотехнолога. Система эукариот и необходимость создания таксономического/ биотехнологического интерфейса

© 2022. Иван Викторович Змитрович¹, Владимир Вениаминович Перельгин²,
Михаил Владимирович Жариков²

¹Ботанический институт им. В. Л. Комарова Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

²Санкт-Петербургский государственный химико-фармацевтический университет Министерства здравоохранения Российской Федерации, Санкт-Петербург, Россия

Автор, ответственный за переписку:

Иван Викторович Змитрович, iv_zmitrovich@mail.ru

АННОТАЦИЯ. Эукариоты – группа организмов с богатейшим биотехнологическим потенциалом, а создание классификационной системы этих организмов, обладающей эвристической силой и большими прогностическими возможностями, востребовано биотехнологическим сообществом. Требования, предъявляемые к биологической классификации со стороны прикладных наук (и биотехнологии в частности), сводятся к:

1) Стабильности классификационной системы.

2) Верным отражением ею природных взаимосвязей, т.е. эвристической силе и прогностическим возможностям.

В статье проведен ретроспективный обзор построений в мегасистематике эукариот, дана оценка стабильности текущей системы этих организмов и намечены подходы к созданию интерфейса, обеспечивающего взаимодействие таксономического и биотехнологического сообществ.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: биотехнологии, грибы, животные, мегасистематика, молекулярная таксономия, протисты, растения, таксономический ранг, филогеномика, царства, Amoebozoa, Alveolata, Discoba, Cryptista, Haptista, Jakobea, Loukozoa, Opisthokonta, Plantae, Rhizaria, Stramenopila

Работа И. В. Змитровича выполнена в рамках государственного задания БИН РАН «Биоразнообразию и пространственной структуре сообществ грибов и миксомицетов в природных и антропогенных экосистемах» (AAA-A-19-119020890079-6).

СОКРАЩЕНИЯ:

ДНК – дезоксирибонуклеиновая кислота;

ТЭМ – трансмиссионная электронная микроскопия;

РНК – рибонуклеиновая кислота.

ВВЕДЕНИЕ

Эукариоты – наиболее разнообразная группа живых организмов, доминирующая в большинстве экосистем за исключением анаэробных зон. Для представителей этой группы характерны:

- наличие ядра, отграниченного от цитоплазмы ядерной мембраной;
- основанный на ДНК линейный (реже кольцевой) геном, организованный с участием гистонов в форме хромосом;
- цитоплазматические рибосомы с коэффициентом седиментации 80S;
- наличие цитоплазматических эндомембранных комплексов: эндоплазматической сети, аппарата Гольджи, вакуолей, лизосом, пероксисом, глиоксисом, сферосом.

У большинства эукариот имеются митохондрии, причем их отсутствие всегда вторично. Автотрофным эукариотам свойственны пластиды различного строения, приобретенные, как и митохондрии, в процессе симбиогенеза.

Общее количество видов эукариотных организмов оценивается в 8,7 миллиона, причем их реальное разнообразие может быть в 1,5–2 раза больше [1]. Эукариоты – доминанты и эдификаторы большинства биомов Земли, создатели рифовых построек в океане и многоярусной растительности на суше, толщ морских и пресноводных отложений, наконец, техносферы и урбанизированной среды (человек). Технологический потенциал этих организмов огромен. Различные представители эукариот до сих пор – центральные объекты агротехнологий, пищевой технологии и биотехнологии (включая все отрасли, связанные с биосинтезом и биоремедиацией). Все больше объектов мира эукариот становятся востребованными в таких областях как биофармакология и биоинжиниринг. Актуальным для биотехнологии является создание классификационных систем, обладающих наибольшими прогностическими возможностями – это позволяет оптимизировать организацию скрининговых исследований.

Создание системы, приближающейся к наиболее полно отражающей генеалогические связи между таксонами и традиционно именуемой естественной, декларируемое систематиками в качестве главной цели их работы, имеет не только фундаментальное значение – приращение знаний об окружающем мире. На практике эвристическая сила приближающейся к естественной системы востребована в связи возрастанием ее прогностической силы [2] – возможности предсказания определенных свойств у еще не исследованных групп, родственных в том или ином аспекте исследованным. Прогностические возможности филогенетической системы связаны с представлением о том, что степень дивергенции групп находится в обратной зависимости от сохранения их фенотипических особенностей, в том числе, востребованных в практическом отношении [3, 4]. На уровне крупных групп в процессе эволюции вырабатываются системы запретов для морфофизиологической конвергенции организмов. Маркировка таких групп открывает возможности для прогностических оценок различной степени определенности, касающихся как эволюционных тенденций организмов, так и их некоторых, существенных с точки зрения прикладных исследований, свойств.

Раздел биологической систематики, обобщающий знания о наиболее крупных подразделениях органического мира и, в частности, эукариот, получил название мегасистематики [5–8], хотя филогенетическими и классификационными построениями, оперирующими категориями фил и царств, увлекались многие биологи, начиная с К. С. Мережковского [9] и Э. Шаттона [10]. Причем в середине XX в. экспериментальные системы эукариот конкурировали между собой в фундаментальных справочных пособиях [11, 12], а в качестве специального объекта рассмотрения многоцарственная система эукариот была предложена Р. Уиттекером [13].

Проблемы мегасистематики разрабатывались отечественными биологами [5, 6, 14–16]. Расцвет этого направления приходится на период между «ультраструктурной революцией» 1980-х гг., когда систематикам стали известны особенности тонкой организации митохондрий, пластид, корешковой системы жгутиков у самых разных представителей эукариот, и «молекулярной революцией» 2000-х гг., когда появились методы, позволяющие практически безошибочно фиксировать дивергенцию групп и на смену ожесточенным спорам и экстравагантным филогенетическим построениям пришли вполне согласующиеся между собой системы. Именно в этот период термин «мегасистематика» постепенно замещается терминами, связанными с проблематикой выделения и ранжирования «супергрупп эукариот». Схематически проблемное поле мегасистематики представлено на рис. 1.



Рис. 1. Проблемное поле мегасистематики и смежных областей знания с отсылками к работам на стыковых участках
 Fig. 1. A field of megasystematics and related issues with references to work on overlapping areas

Требования, предъявляемые к биологической классификации со стороны прикладных наук (и биотехнологии в частности), сводятся к:

- 1) Стабильности классификационной системы.
- 2) Ее адекватности природным взаимосвязям, т.е. эвристической силе и прогностическим возможностям.

Цель настоящей статьи – провести ретроспективный обзор построений в мегасистематике эукариот, оценить стабильность существующей системы и наметить подходы к созданию интерфейса, обеспечивающего взаимодействие таксономического и биотехнологического сообществ.

У ИСТОКОВ МЕГАСИСТЕМАТИКИ

Обиходное разделение органического мира на две «прагматические категории» – растений и животных – уходит в глубину веков. «Отец систематики» К. Линней «узаконил» это, разделив природу на неорганическое

царство «камней» (lapides) и органические царства растений (vegetabilia) и животных (animalia), «граница которых сходится в зоофитах» [34]. Э. Фриз [35] предложил также выделять третье живое царство – грибов (Regnum Mucetoideum), а Ж. Б. Бори де Сен-Венсан в отдельное царство Regne Psychodiaire выделил кишечнорастворимых и губок [36].

В середине XIX в. широкую известность среди естествоиспытателей имели труды Э. Геккеля [37–39], в которых организмы со смешанными чертами растений и животных предлагалось выделить в отдельное царство протоктистов или протистов (Protoctista, Protista). Причем если сначала Геккель включал в него губки [37] и грибы [38], то в последней своей системе [39] он ограничил его лишь одноклеточными и колониальными организмами.

В конце XIX в. намечается обособление внутри растительного мира особой группы дробянок – бактерий и синезеленых водорослей в ранге отдела Schizophyta [40], а Б. Немец [41], исходя из характера строения клетки дробянок, противопоставил их как безъядерные (Akaryonta) или первичноядерные (Prokaryonta) всем прочим ядерным (Karyonta) растительным и животным организмам.

Такое деление принимает большинство авторов середины XX в., в частности М. Шадфо [12], принимавший эти две большие группы в ранге царств (Protocaryota с подцарствами цианей (Cyanoschizophyta) и бактерий (Bacterioschizophyta) и Eucaryota с подцарствами водорослей (Phycophyta), грибов (Mycophyta), побеговых растений (Cormophyta) и животных (Animalia)).

Р. Уиттекер [13] выделяет прокариот в царство Monera, наряду с четырьмя царствами ядерных организмов: протистов (Protista), животных (Animalia), растений (Plantae) и грибов (Fungi).

А. Л. Тахтаджян [17], наоборот, выделяет прокариоты (Procaryota) и эукариоты (Eucaryota) в качестве надцарств, ограничив первое царством дробянок (Mycota) с подцарствами бактерий (Bacteriobionta) и цианей (Cyanobionta), а второе разделив на три царства: животных (Animalia), грибов (Mycetalia, с подцарствами низших грибов (Mycobionta) и высших грибов (Mycobionta)) и растения (Vegetabilia, с подцарствами багрянки (Rhodobionta), настоящих водорослей (Phycobionta) и высших растений (Embryobionta)).

РЕДУКЦИОНИСТСКИЕ ЖЕСТЫ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ СИСТЕМЫ В МЕГАСИСТЕМАТИКЕ

С конца 1960-х гг. с использованием трансмиссионной и сканирующей электронной микроскопии было накоплено много новых данных о строении клетки эукариот, а также биохимических данных о составе клеточных покровов эукариот, о различных биосинтетических путях и вторичных метаболитов. Новый массив признаков активно привлекался в систематику и, в частности, мегасистематику, но придание тому или иному признаку определенного таксономического веса было субъективным. Систематика этого периода была сродни искусству: авторы прибегали к манифестации новых идей и подходов, внедрению неочевидных истин (связанных с переоценкой таксономического веса тех или иных признаков) путем определенного насилия над сознанием.

Особенного внимания заслуживают «редукционистские жесты» (сведение сложного массива про-

блем к простым дихотомиям), возможность для которых открывалась в результате получения принципиально новых данных. Один из первых «редукционистских жестов» в мегасистематике – разделение эукариот лишь на два царства по форме митохондриальных крист: тубуликристы или динобионты (Tubulicristata=Dinobionta, митохондриальные кристы трубчатые) и ламелликристы или бодонобионты (Lamellicristata=Bodonobionta, митохондриальные кристы пластинчатые) [42, 43]. В обе группы вошли самые разные по уровню организации эукариоты, поскольку трубчатые кристы характерны для разнообразных групп водорослей хромофитового цикла, инфузорий, нескольких групп гетеротрофных жгутиконосцев и грибоподобных организмов, а пластинчатые (в понимании цитируемых авторов) кристы характерны для высших растений, многоклеточных животных, эвгленовых водорослей и ряда гетеротрофных жгутиконосцев. Хотя в дальнейшем пластинчатые кристы эвгленовых и бодонид были переписаны как дисковидные и выделена особая клада Discicristata [44], была описана вариабельность пластинчатых и трубчатых крист [45] и показана гетерогенность по признаку формы крист некоторых монофилетических таксонов [33], на первых порах новая дихотомия привлекла к себе внимание, спровоцировала познавательный интерес и стимулировала поисковые исследования. В частности, эта концепция была взята на вооружение Л. Н. Серавиным и Я. И. Старобогатовым при создании ими своих классификационных схем [15, 25].

Другой, на этот раз выдержавшей проверку временем, редукционистской дихотомией явилось разделение эукариот на группы одножгутиковых (Unikonts) и двуужгутиковых (Bikonts) [46]. Для первых свойственно принципиальное отсутствие дикинетида и нередко одножгутиковая одноклеточная стадия. Молекулярные данные подтвердили эту дихотомию, хотя обе группы получили и менее определенные названия: бесформенные (Amorphea) вместо одножгутиковых и разнообразные (Diaphoretickes) вместо двуужгутиковых [28].

Примером не принятого таксономическим сообществом «редукционистского жеста» является описанный А. Г. Кусакиным и Я. И. Старобогатовым таксон высокого ранга Chrysoleucobionta, объединявший все группы водорослей, обладавших хлорофиллом с, а также многоклеточных животных и грибов [14]. Помимо сведения базового разделения эукариот к дихотомии «хлоробионты – хризобионты», этот забытый ныне мегатаксон отражал идею о легкости потери пластид в «хризифитной» эволюционной линии, а также об апохлоротической природе животных и грибов (последняя идея в дальнейшем не нашла экспериментального подтверждения). Однако прогрессивное значение схемы Кусакина – Старобогатова состояло в радикальном отказе от довлевшего над систематиками начала 1970-х гг. представления о царствах как жизненных формах, т.е. животных, растениях, протистах и грибах.

Особое место в мегасистематике занимают экспериментальные системы Т. Кавалье-Смита, постоянное изменение которых с последующим поиском сохранившихся инвариант ученых возвел в ранг своеобразного познавательного метода. Работая сначала в Университете Британской Колумбии, затем в Ок-

сфордском университете, он любил проводить в возглавляемых им лабораториях дискуссионные сессии. Эти заседания имели и дидактическое значение: они учили студентов критически относиться к таксономическим построениям. Темп, с которым Кавалье-Смит менял свои эволюционные сценарии, был таков, что иногда за несколько летних конференций участники могли наблюдать эволюцию его идей [47]. Работы Кавалье-Смита в области мегасистематики эукариот покрывают период с 1978 по 2020 гг., и их анализ показывает, что первые системы его являлись «артистическими манифестациями» (так, в 1978 г. он выводил всех эукариот из красных водорослей [48], а в 1981 г. – из безжгутиковых грибов [49]), а последние в целом вписывались в контуры консенсусной системы живого [50].

МОЛЕКУЛЯРНАЯ РЕВОЛЮЦИЯ

В конце XX в. в систематику стал проникать «более прагматичный подход» [51], связанный с изучением дивергенции таксонов, фиксируемой с помощью извлечения филогенетически значимой информации при сравнительном изучении определенных участков генома. На смену «авторским жестам» пришли воспроизводимые процедуры амплификации, секвенирования, выравнивания и сравнения нуклеотидных последовательностей, кладистического анализа. Исходя из очевидного факта непрерывности потока ДНК в поколениях организмов, стало возможным составление своеобразного «протокола дивергенции» таксонов путем сравнительного изучения мутационной насыщенности сравнимых между собой локусов различных организмов.

Начиная с работ Вёзе (Woese, Fox, 1977), внимание в этом отношении стали привлекать гены и межгенные спейсеры, задействованные в формировании рибосомальной РНК, поскольку они присутствуют у всех про- и эукариот, определяют одну из базовых жизнеобеспечивающих функций клетки и не связаны непосредственно с функциями поверхностных адаптивных перестроек организма.

Не все морфосистематики, весь предшествовавший период вынужденные для продвижения в понимании филогении обращаться ко «всему комплексу признаков», сначала оценили «редукционистскую мощь» нового подхода. С этим оказалось связанным, в частности, декларирование многими из них необходимости «полифазной таксономии» – дополнения филогении, полученной в результате сравнения ДНК, как можно большим числом других массивов данных: метаболомных профилей, морфологических особенностей разного уровня, – т.е. фенотипа в широком смысле. Хотя, конечно, «аддитивный эффект» в новой для морфосистематики семантической среде мыслим только когда «истории о дивергенции», извлеченные из одного локуса, дополняются или поверяются «историями», извлеченными из другого локуса (мультигенный анализ, филогеномика).

Молекулярная революция, открывшая возможности получения в ходе сравнительного изучения нуклеотидных последовательностей филогенетически информативных участков генома «протокола дивергенции», подводит под классификацию объективное и более устойчивое основание. В области ранжирования и соотношения филогенетических реконструкций с линнеевской иерархией субъективизм сохраняется до сих пор. Однако, имея данные о базальной и терминальной радиациях в каждой реконструкции, исследовательское сообщество существенно приближается к консенсусу по рангу и границам таксонов. Начиная с 2000-х гг., в связи с внедрением методов высокопроизводительного секвенирования, стала развиваться филогеномика эукариот. Причем, как оказалось, многие полногеномные филогенетические деревья оказались конгруэнтными деревьям, построенным на основании данных секвенирования генов рибосомального кластера.

В таблице 1 можно видеть разнообразие и соотношение мегатаксонов эукариот, описанных на основании моногенного, мультигенного и полногеномного анализа различных групп эукариот, иногда в комбинации с данными биохимии или ТЭМ-исследований последних десятилетий.

Иерархическое подразделение домена Eukaryota на основании данных молекулярной систематики
Hierarchical subdivision of the Eukaryota domain based on molecular taxonomy data

Табл. 1.
Table 1.

Группировки наивысшего ранга (~субдомены)	Крупные группировки (внеранговые)	Супергруппы (~царства)	Клады с подтвержденной монофилией (~суперфили, филы)		
			1-го уровня	2-го уровня	3-го уровня
Diaphoretickes [28]	TSAR (Telonemia+ Stramenopila+ Alveolata+Rhizaria) Halvaria (Heterokonta+ Alveolata) [28]	Stramenopila [53] (=Heterokonta)	Bicosoecia	» »	» »
			Developea	» »	» »
			Hyphochytrata	» »	» »
			Ochrophyta	» »	» »
			Peronosporomycota	» »	» »
			Opalinata	» »	» »
			Pirsoniomycota	» »	» »
			Placidozoa	» »	» »
			Platysulcea	» »	» »
			Sagenista	Eogyrea	» »
	Labyrinthulea	» »			

Продолжение таблицы на следующей странице

Начало таблицы на предыдущей странице

	Alveolata [28]	Ciliata	Postciliodesmatophora	» »	
			Intramacronucleata	» »	
			Acavomonada*	» »	» »
			Colponemida	» »	» »
		Myzozoa	Apicomplexa	» »	
			Chromerida	» »	
			Perkinsozoa	» »	
			Dinoflagellata	» »	
		Rhizaria [54]	Filosa	» »	» »
			Retaria	» »	» »
			Endomyxa	» »	» »
		Telonemia* [55]	» »	» »	» »
		Haptista [56]	Centroheliozoa	» »	» »
	Haptophyta		» »	» »	
	Archeplastida [57] (=Plantae)	Glaucophyta	» »	» »	
			Rhodophyta	Rhodophyta	» »
		Rhodophyta	Rhodelphidia	» »	
		Picozoa	» »	» »	
		Viridiplantae	Chlorophycophyta	Chlorophyta	
	Chlorokybophyta				
	Mesostigmatophyta				
	Streptophyta	Spirotaeniophyta			
		Klebsormidiophyta			
	Phragmoplastophyta (incl. Embryophyta)				
	Cryptista [56]	Endohelea	» »	» »	
		Palpitomonada	» »	» »	
		Katablepharidophyta	» »	» »	
		Cryptophyta	» »	» »	
Discoba [58]	Euglenozoa	Diplonemea	» »		
		Kinetoplastida	» »		
		Euglenophyta	» »		
		Symbiontida	» »		
	Percolozoa	Pharyngomonadea	» »		
		Tetramitia	Lyromonadea		
Heterolobosea					
Jakobea [59]	Jakobida*	» »	» »		
	Tsukubea*	» »	» »		
Amorphea [28]	Obazoa [60]	Opisthokonta [61]	Cristidiscoidea	» »	
			Holomycota	Zoosporea	Opisthosporidia
		Fungi			
		Holozoa	Mesomycetozoea	» »	
			Choanozoa	» »	
			Filasterea	» »	
			Metazoa	Porifera	
		Eumetazoa			
		Breviatea* [62]	» »	» »	» »
		Apusomonadida* [62]	» »	» »	» »
	Amoebozoa [28, 63]	Conosa	Archamoebae	» »	
			Variosea	» »	
Mycetozoa			Protostelia		
		Myxogastria			
		Dictyostelia			
Lobosa		Cutosea	» »		
	Discosea	» »			
	Tubulinea	» »			

Loukozoa [62] inc. sedis		Ancyromonadida*	» »	» »
		Malawimonadea*	» »	» »
	Metamonada	Anaeromonada	» »	
		Trichozoa	» »	

Примечание. Звездочкой отмечены орфанные [64] таксоны жгутиконосцев, положение которых в системе в дальнейшем может измениться (вероятнее всего в результате включения в таксоны, базальными кладами которых они являются).

В результате полногеномных сравнений представителей различных супергрупп эукариот [65, 66] получена довольно устойчивая филогенетическая схема (рис. 2), отражающая базовую дихотомию (Amorphea–Diaphoretickes) и включающая такие супергруппы как Loukozoa, Amoebozoa, Opisthokonta, Jakobea, Discoba, Cryptista, Plantae, Haptista, Rhizaria, Alveolata и Stramenopila (перечисляются от базальной к кроновой области филогенетического древа).

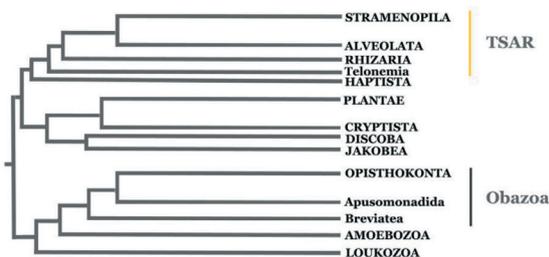


Рис. 2. Филогенетические отношения между супергруппами эукариот, выявленные в результате полногеномных сравнений выборок видов. Прописным шрифтом даны названия супергрупп, строчным – орфанные группы жгутиконосцев
 Fig. 2. Phylogenetic relationships between eukaryote supergroups revealed as a result of genome-wide comparisons of species samples. The names of supergroups are given in capital letters, orphan groups of flagellates are given in lower case

Мегасистема эукариот, построенная на основе данных филогеномики, существенно стабилизировалась. Молекулярные данные подтвердили и симбиотическое происхождение базовых компонентов эукариотной клетки – митохондрий, а также пластид ряда растительных фил.

Было показано, что, несмотря на известное разнообразие, все митохондрии происходят от общей предковой органеллы, которая возникла в результате интеграции эндосимбиотической альфа-протеобактерии в клетку-хозяина из домена Archaea. Переход от эндосимбиотической бактерии к постоянной органелле повлек за собой огромное количество эволюционных изменений, включая возникновение сотен новых генов и системы импорта белков, выработку мембранных транспортных комплексов, интеграцию метаболизма и репродукции, известную редукцию генома эндосимбионта и импорт генов эндосимбионта в ядро [67].

Среди пластид наблюдаются дериваты как прокариот (а именно цианей), с которыми связан первичный акт эндосимбиоза у предковых форм Archeplastida, так и эукариот. Причем пластиды, происходящие от эндосимбионта, близкого к Chlorophyta, наблюдаются у эвгленовых (Discoba), а также хлорарахниона (Rhizaria), а пластиды, происходящие от эндосимбионта, близкого к Rhodophyta, свойственны представителям Cryptista, Haptista, Alveolata и Stramenipila [68]. При этом существуют монофилетический [68] и полифилетические [69, 70] сценарии происхождения пластид «красноводорослевого» аффинитета.

Нерешенной проблемой остается скорость трансформации цианей в различных группах Archeplastida. Так у Glaucophyta пластиды близки к цианеллам, в то время как у

Chlorophyta они существенно трансформированы. Возможно, пластиды Archeplastida также полифилетичны [33], в связи с чем само название таксона теряет смысл (именно поэтому на рис. 1 мы применяем к этой группе название Plantae).

КУДА ИСЧЕЗАЮТ ЦАРСТВА?

В домоллекулярный период мегасистематику нередко называли также царствоведением, а категорию царства исследователи в своих построениях ни в коем случае не избегали. Однако в современный период «более прагматичной» классификации термин «царство» появляется все реже. Крупные группы эукариот именуется «супергруппами», а часто ранг таксонов маркируется в конспекте системы фиксированным числом отступов.

Описанная тенденция «исчезновения» царств из текущих систем эукариот имеет две главные причины:

1. Первые из выделенных царств объединяли многоклеточные организмы – животные, растения, грибы. Это широко диверсифицированные группы, разделение которых на филы (типы, отделы) происходило на основаниях, отличных от оснований, на которых филы выделялись протозоологами. Филогенетический подход заставляет пересмотреть ранг пулов многоклеточных животных, растений и грибов (табл. 1), но традиция до сих пор не позволяет микологам, зоологам и систематикам высших растений деноминировать ранг типов и отделов. В последних классификациях число отделов не только не сокращается, но и возрастает [71]. Однако при сохранении незыблемым ранга царства терминальных ветвей филемы эукариот, мы неизбежно приходим к инфляции рангов клад медиальных и базальных ее частей. Так продолжение рассмотрения Fungi в ранге царства заставляет повышать ранг группировок Opisthokonta, а главное – Discoba, Cryptista, Alveolata, Stramenipila, что вряд ли оправданно. Не лучше ситуация и с высшими растениями (Embryophyta), филогенетический статус которых соответствует в лучшем случае рангу класса, а повышение ранга неминуемо приводит к искажению всей филогенетической радиации Archeplastida.

2. Вторая причина – более общая. Авторы интуитивно избегают обозначения рангов, поскольку ранжирование даже таксонов молекулярной кладограммы до сих пор четко не формализовано. Само по себе понятие ранга отсылает к таксономической иерархии, разработанной в период Линнея [73, 74]. Иерархическая соподчиненность категорий удобна дидактически и для формального логического членения, что является причиной сохранения «линнеевской иерархии» до наших дней.

Эволюционное понимание биоразнообразия как «рецентного среза» филогенетического древа в целом не лишало смысла представления о подчиненности линнеевских категорий, поскольку высшие категории могут быть интерпретированы как отражение отношений базальных ветвей, тогда как категория вида может быть интерпретирована как терминальная ветвь филогенетического дерева. Однако в отличие от молекулярной таксономии с ее «объективистским» методологическим арсеналом, позволяющим однозначно интерпретировать выявленный порядок вет-

вления филогенетического дерева, ранжирование таксонов остается прибежищем субъективных оценок [75]. Между логическим членением «линнеевской иерархии» и порядком ветвления филогенетического дерева, выявляемым молекулярными методами, нет однозначного соответствия, поскольку реальное филогенетическое дерево (по аналогии с древесным растением) является результатом случайной элиминации ветвей, в результате чего структура кроновой области не является строго дихотомической.

Понимание некоторыми систематиками этого несоответствия заставило их призвать отказаться от «линнеевской иерархии» в целом [76]. Но такой отказ не имеет достаточного распространения как по прагматическим, так и по дидактическим соображениям. Поэтому таксономическое сообщество пытается работать в ситуации «линнеевской иерархии» даже после того, как эта иерархия обнаружила свою нищету [77].

Согласование различными авторами рангов таксонов осуществляется тем или иным образом, исходя из:

- характера выборки таксонов;
- гибкости авторов и готовности их к использованию, наряду с основными, вставочных таксономических категорий.

При этом наиболее распространенной ошибкой, допускаемой в ранжировании кладограмм, является постулирование соответствия между последовательностью базовых дихотомий филограммы и базовыми категориями «линнеевской иерархии». Эта ошибка является следствием формального по-

нимания таксономических категорий: как видообразование, так и образование высших таксонов являются следствием элиминации части спектра экотипического полиморфизма, который в целом носит случайный характер.

На наш взгляд, более оправданно соотношение базовых категорий «линнеевской иерархии» с большими филогенетическими радиациями, т.е. с участками филограммы с наибольшей концентрацией узлов в пределах одной «зоны». При этом терминальная радиация, очевидно, хорошо соответствует таксону более низкого ранга, базальная – более высокого ранга. Очевидно, более оправданным было бы «подтягивание» дистантных узлов к ближайшей радиации, а не присвоение им формально равного ранга (Cryptista – сестринская группа Plantae vs. часть Plantae). Исходя из этих общих соображений, можно сказать, что дальнейшая стабилизация системы эукариот невозможна без разработки формализованных подходов к оценке ранга таксонов.

К СОЗДАНИЮ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО/БИОТЕХНОЛОГИЧЕСКОГО ИНТЕРФЕЙСА

Клетка эукариот – симбиотический ансамбль, суперклетка, базовым свойством которой является наработка и секреция вовне «отчужденного продукта» (биополимеры, экзоферменты, сигнальные молекулы). Эукариоты представляют своеобразную фабрику по наработке биомассы и экстрацеллюлярных секретов с огромным биотехнологическим потенциалом (табл. 2).

Биотехнологический потенциал крупных групп эукариот
Biotechnological potential of higher taxa of eukaryotes

Табл. 2.
Table 2.

Супергруппы	Клады с подтвержденной монофилией			Использование в биотехнологиях				
	1-го уровня	2-го уровня	3-го уровня	1	2	3	4	5
•Stramenopila	••Bicosoecia					[78]		
	••Ochrophyta			[79]			[79]	
	••Opalinata					[78]		
•Alveolata	••Ciliata	•••Postciliodesmatophora				[78]		
		•••Intramacronucleata				[78]		
		•••Dinoflagellata					[78]	
•Rhizaria	••Filosa					[78]		
•Plantae	••Rhodophyta	•••Rhodophyta		[79]				
		•••Chlorophyta	••••Chlorophycophyta		[79]		[79]	
		•••Streptophyta	••••Embryophyta	[79]				
•Cryptista	••Cryptophyta					[78]		
•Discoba	••Euglenozoa	•••Diplonemea				[78]		
		•••Kinetoplastida				[78]		
		•••Euglenophyta					[78]	
		••Percolozoa	•••Tetramitida	••••Heterolobosea			[78]	
•Opisthokonta	••Holomycota	•••Zoosporea	••••Fungi	[80]	[80]	[80]	[80]	[80]
		•••Choanozoa				[78]		
		•••Metazoa	••••Porifera	[81]				
•Amoebozoa	••Conosa	•••Archamoebae				[78]		
		•••Mycetozoa				[83]		
		••Lobosa				[78]		
		••Metamonada	•••Anaeromonada				[78]	

Примечание. Направления биотехнологии: 1 – пищевые технологии, 2 – биосинтез и продукция биомассы, 3 – биоремедиация, 4 – биофармакология, 5 – агротехнологии.

Биотехнологическим сообществом востребована стабильная и обладающая максимальной на текущий момент эвристической силой макросистема организмов (прежде всего, для поисковых скрининговых исследований). Но ее создание затруднено как хронической незавершенностью текущих систем, так и их конкуренцией в научных медиа.

На взгляд авторов, пришло время создания таксономического/биотехнологического интерфейса, позволяющего пользователю-биотехнологу быстро отобрать наиболее адекватное современным данным классификационное решение с целью оптимизации поиска новых гнезд технологически-значимых организмов, обладающих теми или иными свойствами уже изученных. Создание такой системы предполагает глобальный охват ею пользовательской сети, т.е. задействование ресурсов интернета (онлайн-каталог) и, с одной стороны, стабильный хостинг, с другой – возможности как периодического обновления классификационной части каталога, так и включения в него все новых видов.

При создании классификационной части следует ориентироваться на консенсусные оценки текущих филогеномных построений, имея в виду, что периодическое (с учетом скорости публикации новых данных в области мегасистематики эукариот – ежегодное) обновление классификатора гарантирует постепенное «выравнивание» текущих несовершенств, которые, несомненно, не проходят мимо внимания таксономического сообщества. С этой же целью можно было бы предложить использование, вместо жесткого ранжирования, распространенного в старых системах, лишь исходящую от составителя рекомендацию ранга таксона и визуализацию текущего соотношения рангов в виде системы маркированных отступов. Важной составляющей каталога должен стать учет всех биотехнологически значимых эукариотных организмов с полностью отсекаемым геномом.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Sweetlove L. Number of species on Earth tagged at 8.7 million // *Nature*. 2011. <https://doi.org/10.1038/news.2011.498>
2. Старобогатов Я. И. Естественная система и искусственные системы (цель и принципы работы систематика) / Я. И. Старобогатов // *Вестник зоологии*. – 1989. – № 6. – С. 3–7.
3. Змитрович И. В. Эволюционно-таксономические аспекты поиска и изучения лигнинразрушающих грибов – активных продуцентов окислительных ферментов / И. В. Змитрович, Н. В. Псурцева, Н. В. Белова // *Микология и фитопатология*. – 2007. – Т. 41. – Вып. 1. – С. 57–78.
4. Zmitrovich I. V., Bondartseva M. A., Arefyev S. P., et al. Professor Solomon P. Wasser and Medicinal Mushroom Science with a special attention to the problems of mycotherapy in oncology // *International Journal of Medicinal Mushrooms*. 2022. Vol. 24, no. 1. P. 13–26. <https://doi.org/10.1615/IntJMedMushrooms.2021041831>
5. Кусакин О. Г. Филема органического мира. Ч. 1. Проломены к построению филемы / О. Г. Кусакин, А. Л. Дроздов. – СПб.: Наука, 1994. – 282 с.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Эукариоты – группа организмов с богатейшим биотехнологическим потенциалом, а создание системы этих организмов, обладающих эвристической силой и большими прогностическими возможностями, востребовано биотехнологическим сообществом.
2. Максимальными прогностическими возможностями обладает филогенетическая система, причем новые возможности в реконструкции филогенеза дают методы молекулярной систематики и филогеномики.
3. Успехи филогеномики позволили выделить среди эукариот несколько стабильных супергрупп (Loukoozoa, Amoebozoa, Opisthokonta, Jakobeia, Discoba, Cryptista, Plantae, Haptista, Rhizaria, Alveolata и Stramenopila), но для оценки их ранга мы не обладаем достаточным инструментарием. Определенное искажение в ранговую структуру современной системы эукариот вносит представление исследовательского сообщества о том, что такие терминальные ветви филемы эукариот, как многоклеточные животные и грибы, должны сохранять ранг царств. Это представление является инерционным трендом, который нельзя преодолеть в одночасье.
4. Поддержание наиболее адекватной современному знанию системы эукариот и отсечение информационного шума в указанной области – актуальная задача биотехнологического сообщества.
5. Создание таксономического/биотехнологического интерфейса, позволяющего пользователю-биотехнологу быстро отобрать наиболее адекватное современным данным классификационное решение с целью оптимизировать поиск новых гнезд технологически-значимых организмов, предполагает создание ежегодно обновляемого интернет-каталога с классификационной частью, отражающей текущий консенсус по таксономическому составу и рангу крупных группировок эукариот и прикладной частью, наполняемой данными по биотехнологически значимым свойствам все новых и новых видов, а также отсекаемым геномом уже известных биотехнологически значимых видов.

6. Кусакин О. Г. Филема органического мира. Ч. 2: Prokaryota, Eukaryota: Microsporobiontes, Archemonadobiontes, Euglenobiontes, Muxobiontes, Rhodobiontes, Alveolates, Heterokontes / О. Г. Кусакин, А. Л. Дроздов. – СПб.: Наука, 1997. 381 с.
7. Cavalier-Smith T. Amoeboflagellates and mitochondrial cristae in eukaryote evolution: megasystematics of the new protozoan subkingdoms eozoa and neozoa // *Archiv für Protistenkunde*. 1997. Vol. 147, no. 3–4. P. 237–258. [https://doi.org/10.1016/S0003-9365\(97\)80051-6](https://doi.org/10.1016/S0003-9365(97)80051-6)
8. Drozdov A. L. Principle of conservatism of cellular structures as the basis for construction of the multikingdom system of the organic world // In: *Phylogenetics* / ed. Abdurakhmonov I. Y. London: IntechOpen; 2017. 120 p. <https://doi.org/10.5772/intechopen.68562>
9. Мережковский К. С. Конспективный курс общей ботаники. Ч. 1 / К. С. Мережковский. – Казань, 1910. – 170 с.
10. Chatton E. Pansporella perplexa, amoebien a spores protégées parasite des Daphnies. *Réflexions sur la biologie et la*

phylogenie des Protozoaires // Annales des sciences naturelles, series Zoologie. 1925. Vol. 8, no. 1–2. P. 5–86.

11. Protozoology / ed. Hall R. P. New York: Prentice-Hall; 1953. 682 p.

12. Les végétaux non vasculaires (Cryptogamie). T. 1 / ed. Chadeaud M. Paris: Masson; 1960. 1018 p.

13. Whittaker R.H. New concept of kingdoms of organisms // Science. 1969. Vol. 163. P. 150–160.

14. Кусакин О. Г. К вопросу о наивысших таксономических категориях органического мира / О. Г. Кусакин, Я. И. Старобогатов // Проблемы эволюции. – Новосибирск, 1973. – Т. 3. – С. 95–103.

15. Старобогатов Я. И. К вопросу о числе царств эукариотных организмов / Я. И. Старобогатов // Систематика простейших и их филогенетические связи с низшими эукариотами. – Ленинград, 1986. – С. 4–25.

16. Starobogatov Ya. I. The position of flagellated protists in the system of lower eukaryotes // Cytology. 1995. Vol. 37. P. 1030–1035.

17. Тахтаджян А. Л. Четыре царства органического мира / А. Л. Тахтаджян // Природа. – 1973. – № 2. – С. 22–32.

18. Symbiosis in cell evolution. Life and its environment on early Earth / ed. Margulis L. San Francisco: W. H. Freeman; 1981. 415 p.

19. Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки / Л. Маргелис. – Москва: Мир, 1983. – 352 с.

20. Cavalier-Smith T. The neomuran origin of archaeobacteria, the negibacterial root of the universal tree and bacterial megaclassification // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2002. Vol. 52. Part 1. P. 7–76. <https://doi.org/10.1099/00207713-52-1-7>

21. Леонтьев Д. В. Экоморфема органического мира: опыт построения / Д. В. Леонтьев, А. Ю. Акулов // Журнал общей биологии. – 2004. – Т. 65. – № 6. – С. 500–526.

22. Змитрович И. В. Эпиморфология и тектоморфология высших грибов / И. В. Змитрович. – Санкт-Петербург, 2010. – 272 с. <https://doi.org/10.13140/2.1.1880.7364>

23. Prosyllabus tracheophytorum: tentamen systematis plantarum vascularium (Tracheophyta) / ed. Doweld A. Moscow: Geos, 2001. 200 p.

24. Zmitrovich I. V., Perelygin V. V., Sytin A. K., et al. Discussion concerning key terms in systematic and applied mycology // International Journal of Medicinal Mushrooms. 2021. Vol. 23, no. 1. P. 1–8. <https://doi.org/10.1615/IntJMedMushrooms.2020037265>

25. Серавин Л. Н. Макросистема жгутиконосцев / Л. Н. Серавин // Принципы построения макросистемы многоклеточных животных. – Ленинград: Зоологический институт АН СССР, 1980. – С. 4–22.

26. Levine N. D., Corliss J. O., Cox F. E., et al. A new revised classification of Protozoa // Journal of Protozoology. 1980. Vol. 27, no. 1. P. 37–58.

27. Карпов С. А. Система протистов / С. А. Карпов. – Омск, 1990. – 192 с.

28. Adl S. M., Simpson A. G., Lane C. E., et al. The revised classification of eukaryotes // Journal of Eukaryotic Microbiology. 2012. Vol. 59, no. 5. P. 429–493. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2012.00644.x>

29. Adl S. M., Bass D., Lane C. E., et al. Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of eukaryotes // Journal of Eukaryotic Microbiology. 2018. Vol. 66, no. 1. P. 4–119. <https://doi.org/10.1111/jeu.12691>

30. Вассер С. П. Водоросли. Справочник / С. П. Вассер, Н. В. Кондратьева, Н. П. Масюк [и др.] – Киев, 1989. – 608 с.

31. Протисты: Руководство по зоологии. Ч. 1 / под редакцией С. А. Карпова. – Санкт-Петербург: Наука, 2000. – 679 с.

32. Леонтьев Д. В. Общая биология: система органического мира. Курс лекций / Д. В. Леонтьев. – Харьков, 2013. – 84 с.

33. Ботаника: учебник для вузов / под редакцией Г. П. Яковлева, М. Ю. Гончарова. – СПб.: СпецЛит, 2018. – 879 с.

34. Systema Naturae, ed. 13 / ed. Linné C. Vindobonae: Typis Ioannis Thomae; 1767-1770.

35. Systema mycologicum, sistens fungorum ordines, genera et species, huc usque cognitae, quas ad normam methodi naturalis determinavit, disposuit atque descripsit / ed. Fries E. M. Gryphiswald, 1821. Vol. 1. 520 p.

36. Bory de Saint-Vincent J.B. Psychodiaire // In: Dictionnaire classique d'Histoire naturelle, 8. Paris; 1925.

37. Generelle Morphologie der Organismen. Bd 2 / ed. Haeckel E. Berlin; 1866. 462 p.

38. System der Protisten / ed. Haeckel E. Leipzig; 1878. 104 p.

39. Die Lebenswunder. Gemeinverständliche Studien über Biologische Philosophie / ed. Haeckel E. Stuttgart; 1904.

40. Cohn F. Untersuchungen über Bakterien II // Beiträge zur Biologie der Pflanzen. 1875. Vol. 3. P. 141–207.

41. Uvod do všeobecne biologie / ed. Němec B. Praha; 1929.

42. Taylor F.G.R. Problems in the development of an explicit hypothetical phylogeny of the lower eukaryotes // BioSystems. 1978. Vol. 10. P. 67–89.

43. Stewart K.D., Mattox K.R. Phylogeny of phytoflagellates // In: Development in marine biology. Vol. 2. New York, 1980. P. 433–462.

44. Cavalier-Smith T. The excavate protozoan phyla Metamonada Grassé emend. (Anaeromonadea, Parabasalia, Carpediemonas, Eopharyngia) and Loukozoa emend. (Jakobea, Malawimonas): their evolutionary affinities and new higher taxa // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2003. Vol. 53, no. 6. P. 1741–1758. <https://doi.org/10.1099/ijs.0.02548-0>

45. Серавин Л. Н. Основные типы и формы тонкого строения крист митохондрий, степень их эволюционной стабильности (способность к морфологическим трансформациям) / Л. Н. Серавин // Цитология. – 1993. – Т. 35. – С. 3–34.
46. Cavalier-Smith T. The phagotrophic origin of eukaryotes and phylogenetic classification of Protozoa // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2002. Vol. 52, no. 2. P. 297–354. <https://doi.org/10.1099/00207713-52-2-297>
47. Roger A. J. Thomas Cavalier-Smith (1942–2021) // *Current Biology*. 2021. Vol. 31, no. 16. P. R977–R981. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.07.00>
48. Cavalier-Smith T. The evolutionary origin and phylogeny of microtubules spindles and eukaryotic flagella // *BioSystems*. 1978. Vol. 1. P. 93–114.
49. Cavalier-Smith T. Eukaryote kingdoms: seven or nine? // *BioSystems*. 1981. Vol. 14. P. 461–484.
50. Cavalier-Smith T., Chao E. Multidomain ribosomal protein trees and the planctobacterial origin of neomura (eukaryotes, archaeobacteria) // *Protoplasma*. 2020. Vol. 257. P. 621–753. <https://doi.org/10.1007/s00709-019-01442-7>
51. Каратыгин И. В. Проблемы макросистематики грибов / И. В. Каратыгин // *Микология и фитопатология*. – 1999. – Т. 33. – № 3. – С. 150–165.
52. Woese C. R., Fox G. E. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: The primary kingdoms // *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 1977. Vol. 74, no. 1. P. 5088–5090.
53. Patterson D. J. Stramenopiles: chromophytes from a protistological perspective // In: *The chromophyte algae: problems and perspectives*. Oxford: Clarendon Press; 1989. P. 357–379.
54. Nikolaev S. I., Berney C., Fahrni J. F., et al. The twilight of Heliozoa and rise of Rhizaria, an emerging supergroup of amoeboid eukaryotes // *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 2004. Vol. 101, no. 21. P. 8066–8071.
55. Shalchian-Tabrizi K., Eikrem W., Klaveness D., et al. Telonemia, a new protist phylum with affinity to chromist lineages // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2006. Vol. 273 (1595). P. 1833–1842. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3515>
56. Cavalier-Smith T., Chao E., Lewis J. Multiple origins of Heliozoa from flagellate ancestors: New cryptist subphylum Corbihelia, superclass Corbistoma, and monophyly of Haptista, Cryptista, Hacrobia and Chromista // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2015. Vol. 93. P. 331–362. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.07.004>
57. Ball S., Colleoni C., Cenci U., et al. The evolution of glycogen and starch metabolism in eukaryotes gives molecular clues to understand the establishment of plastid endosymbiosis // *Journal of Experimental Botany*. 2011. Vol. 62, no. 6. P. 1775–1801. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq411>
58. Hampl V., Hug L., Leigh J. W., et al. Phylogenomic analyses support the monophyly of Excavata and resolve relationships among eukaryotic “supergroups” // *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 2009. Vol. 106, no. 10. P. 3859–3864. <https://doi.org/10.1073/pnas.0807880106>
59. Cavalier-Smith T. Principles of protein and lipid targeting in secondary symbiogenesis: Euglenoid, dinoflagellate, and sporezoan plastid origins and the eukaryote family tree // *The Journal of Eukaryotic Microbiology*. 1999. Vol. 46, no. 4. P. 347–366. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1999.tb04614.x>
60. Brown M. W., Sharpe S. C., Silberman J. D. et al. Phylogenomics demonstrates that breviate flagellates are related to opisthokonts and apusomonads // *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 2013. Vol. 280 (1769). P. 17–55. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1755>
61. Cavalier-Smith T. The origin of fungi and pseudofungi // In: *Evolutionary biology of Fungi*. Cambridge: Cambridge University Press; 1987. P. 339–353.
62. Cavalier-Smith T. Early evolution of eukaryote feeding modes, cell structural diversity, and classification of the protozoan phyla Loukozoa, Sulcozoa, and Choanozoa // *European Journal of Protistology*. 2013. Vol. 49, no. 2. P. 115–178. <https://doi.org/10.1016/j.ejop.2012.06.001>
63. Corliss J. O. The kingdom Protista and its 45 phyla // *BioSystems*. 1984. Vol. 17, no. 2. P. 87–126. [https://doi.org/10.1016/0303-2647\(84\)90003-0](https://doi.org/10.1016/0303-2647(84)90003-0)
64. Burki F., Roger A. J., Brown M. W., et al. The new tree of eukaryotes // *Trends in Ecology and Evolution*. 2020. Vol. 35, no. 1. P. 43–55. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.08.008>
65. Cerón-Romero M. A., Maurer-Alcalá X. X., Grattepanche J. D., et al. PhyloToL: A taxon/gene-Rich phylogenomic pipeline to explore genome evolution of diverse eukaryotes // *Molecular Biology and Evolution*. 2019. Vol. 36, no. 8. P. 1831–1842. <https://doi.org/10.1093/molbev/msz103>
66. Strassert J. F. H., Irisari I., Williams T. A., et al. A molecular timescale for eukaryote evolution with implications for the origin of red algal-derived plastids // *Nature Communications*. 2021. Vol. 12. P. 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-22044-z>
67. Roger A. J., Muñoz-Gómez S. A., Kamikawa R. The origin and diversification of mitochondria // *Current Biology*. 2017. Vol. 27, no. 21. P. R1177–R1192. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.09.015>
68. Cavalier-Smith T. Chloroplast evolution: secondary symbiogenesis and multiple losses // *Current Biology*. 2002. Vol. 12, no. 2. P. R62–R64. [https://doi.org/10.1016/s0960-9822\(01\)00675-3](https://doi.org/10.1016/s0960-9822(01)00675-3)
69. Zmitrovich I. V. A revised eukaryote tree: the case for a euglenozoan root // *International Journal on Algae*. 2003. Vol. 5, no. 2. P. 1–38.
70. Bodył A., Stiller J., Mackiewicz P. Chromalveolate plastids: direct descent or multiple endosymbioses? // *Trends in Ecology and Evolution*. 2009. Vol. 24. P. 119–121.
71. Laumer C. E., Fernández R., Lemer S., et al. Revisiting metazoan phylogeny with genomic sampling of all phyla // *Pro-*

ceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences. 2019. Vol. 286. P. 20190831.

72. Tedersoo L., Sánchez-Ramírez S., Kõljalg U., et al. High-level classification of the fungi and a tool for evolutionary ecological analyses // *Fungal Diversity*. 2018. Vol. 90. P. 135–159. [https://doi.org/10.1007/s13225-018-0401-0\(0123456789](https://doi.org/10.1007/s13225-018-0401-0(0123456789)

73. *Species Plantarum*. T. 2 / eds. Linnaeus C., Salm L. Holm; 1753.

74. *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis*/ ed. De-candolle A. P. Paris: Sumptibus Sociorum Treuttel et Wurtz; 1824.

75. Vasilyeva L. *Systematics in mycology* // *Bibliotheca Mycologica*. 1999. Vol. 178. P. 1–253.

76. *PhyloCode: A phylogenetic code of biological nomenclature* / eds. Cantino P.D., de Queiroz K. *PhyloCode*; 2003. 62 p.

77. *The Poverty of the Linnean Hierarchy. A Philosophical Study of Biological Taxonomy* / ed. Ereshefsky M. Cambridge: Cambridge University Press; 2007. 328 p.

78. Фауна аэротенков / под редакцией Кутиковой Л. А. – Ленинград: ЗИН АН СССР, 1984. – 264 с.

79. *Seaweed in health and disease prevention* / eds. Fleurence J., Levine I. Elsevier; 2016. <https://doi.org/10.1016/C2014-0-02206-X>

80. Hyde K. D., Xu J., Rapior S., et al. The amazing potential of fungi: 50 ways we can exploit fungi industrially // *Fungal Diversity*. 2019, Vol. 97. P. 1–136. <https://doi.org/10.1007/s13225-019-00430-9>

81. *Innovative food processing technologies* / ed. Knoer-zer K., et al. Amsterdam: Elsevier; 2016. 300 p.

82. *Biotechnology in Animal agriculture: status and current issues*. CRS report for congress. 2011. URL: https://www.everycrsreport.com/files/20110519_RL33334_11709812983b-d008a37ba36f9a304a89bb8642cb.pdf

83. Ragon M., Fontain M. C., Moreira D., et al. Different biogeographic patterns of prokaryotes and microbial eukaryotes in epilithic biofilms // *Molecular Ecology*. 2012. Vol. 21. P. 3852–3868. <https://doi.org/10.1111/j.1365-94X.2012.05659.x>

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

Иван Викторович Змитрович – д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник лаборатории систематики и географии грибов Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия, iv_zmitrovich@mail.ru

Владимир Вениаминович Перельгин – д-р мед. наук, профессор, заведующий кафедрой промышленной экологии Санкт-Петербургского государственного химико-фармацевтического университета Министерства здравоохранения Российской Федерации, Санкт-Петербург, Россия, vladimir.pereligin@pharminnotech.com

Михаил Владимирович Жариков – магистрант Санкт-Петербургского государственного химико-фармацевтического университета Министерства здравоохранения Российской Федерации, Санкт-Петербург, Россия, zharikov.mihail@pharminnotech.com

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Статья поступила в редакцию 21.02.2022 г., одобрена после рецензирования 15.03.2022 г., принята к публикации 18.03.2022 г.

Pharmacy Formulas. 2021. Vol. 3, no. 4. P. 52-65

BIOLOGICAL SCIENCES

Original article

Supergroups of eukaryotes through a biotechnologist's look. 1. The system of eukaryotes and the need for a taxonomic/biotechnological interface

© 2022. Ivan V. Zmitrovich¹, Vladimir V. Perelygin², Mikhail V. Zharikov²

¹Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia

²Saint Petersburg State Chemical and Pharmaceutical University of the Ministry of Health of the Russian Federation, Saint Petersburg, Russia

Corresponding author: Ivan V. Zmitrovich, iv_zmitrovich@mail.ru

ABSTRACT. Eukaryotes represent a group of rich biotechnological potential, and its classification having high heuristic power and great predictive capabilities is needed by the biotechnological community. The requirements for biological classification by applied sciences can be reduced to 1) the stability of the classification system and 2) its adequacy to the nature relationships. The present paper provides a retrospective review of eukaryotic

megataxonomy, assesses the stability of current system, and outlines approaches to building an interface that ensures a crosstalk of taxonomic and biotechnological communities.

KEYWORDS: animals, biotechnology, fungi, kingdoms, megasystematics, molecular taxonomy, phylogenomics, plants, protists, taxonomic rank, Amoebozoa, Alveolata, Discoba, Cryptista, Haptista, Jakobea, Loukozoa, Opisthokonta, Plantae, Rhizaria, Stramenopila

The research was carried out by I.V. Zmitrovich within the state assignment of the BIN RAS «Biodiversity and spatial structure of communities of fungi and myxomycetes in natural and anthropogenic ecosystems» (AAAAA-A19-119020890079-6).

REFERENCES

1. Sweetlove L. Number of species on Earth tagged at 8.7 million. *Nature*. 2011. <https://doi.org/10.1038/news.2011.498>
2. Starobogatov Ya. I. Natural system and artificial systems (goal and principles of taxonomy). *Vestnik zoologii=Zoodiversity*. 1989;(6):3–7. (In Russ.).
3. Zmitrovich I. V., Psurtseva N. V., Belova N. V. Evolutionary and taxonomic aspects of the search and study of lignin-decomposing fungi as active producers of oxidative enzymes. *Mikologiya i fitopatologiya=Mycology and Phytopathology*. 2007;41(1):57–78. (In Russ.).
4. Zmitrovich I. V., Bondartseva M. A., Arefyev S. P., et al. Professor Solomon P. Wasser and Medicinal Mushroom Science with a special attention to the problems of mycotherapy in oncology. *International Journal of Medicinal Mushrooms*. 2022;24(1):13–26. <https://doi.org/10.1615/IntJMedMushrooms.2021041831>
5. Kusakin O. G., Drozdov A. L., eds. Phylum of the organic beings. Part 1. Prolegomena to the construction of the phylum. Saint Petersburg: Nauka; 1994. 282 p. (In Russ.).
6. Kusakin O. G., Drozdov A. L., eds. Phylum of the organic beings. Part 2: Prokaryota, Eukaryota: Microsporobiontes, Archemonadobiontes, Euglenobiontes, Myxobiontes, Rhodobiontes, Alveolates, Heterokontes. Saint Petersburg, Nauka, 1997. 381 p. (In Russ.).
7. Cavalier-Smith T. Amoeboflagellates and mitochondrial cristae in eukaryote evolution: megasystematics of the new protozoan subkingdoms eozoa and neozoa. *Archiv für Protistenkunde*. 1997;147(3–4):237–258. [https://doi.org/10.1016/S0003-9365\(97\)80051-6](https://doi.org/10.1016/S0003-9365(97)80051-6)
8. Drozdov A. L. Principle of conservatism of cellular structures as the basis for construction of the multikingdom system of the organic world. In: Abdurakhmonov I. Y., ed. *Phylogenetics*. London: IntechOpen; 2017. 120 p. <https://doi.org/10.5772/intechopen.68562>
9. Merezkovsky K. S., ed. *Conspective course of general botany*. Part 1. Kazan; 1910. 170 p. (In Russ.).
10. Chatton E. Pansporella perplexa, amoebien a spores protégées parasite des Daphnies. *Réflexions sur la biologie et la phylogénie des Protozoaires. Annales des sciences naturelles, series Zoologie*. 1925;8(1–2):5–86.
11. Hall R. P., ed. *Protozoology*. New York: Prentice-Hall; 1953. 682 p.
12. Chadeaud M., ed. *Les végétaux non vasculaires (Cryptogamie)*. T. 1. Paris: Masson; 1960. 1018 p.
13. Whittaker R. H. New concept of kingdoms of organisms. *Science*. 1969;163:150–160.
14. Kusakin O.G., Starobogatov Ya.I. To the problem of the highest taxonomic categories of the organic world. *Problems of evolution*. T. 3. Novosibirsk; 1973. P. 95–103. (In Russ.).
15. Starobogatov Ya. I. On the question of the number of kingdoms of eukaryotic organisms. In: *Systematics of protozoans and their phylogenetic relations with lower eukaryotes*. Leningrad; 1986. P. 4–25. (In Russ.).
16. Starobogatov Ya. I. The position of flagellated protists in the system of lower eukaryotes. *Cytology*. 1995;37:1030–1035.
17. Takhtadjan A.L. Four kingdoms of the organic world. *Priroda = Nature*. 1973;(2):22–32. (In Russ.).
18. Margulis L., ed. *Symbiosis in cell evolution. Life and its environment on early Earth*. San Francisco: W. H. Freeman; 1981. 415 p.
19. Margulis L., ed. *The role of symbiosis in cell evolution*. Moscow: Mir; 1983. 352 p. (In Russ.).
20. Cavalier-Smith T. The neomuran origin of archaeobacteria, the negibacterial root of the universal tree and bacterial megaclassification. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2002;52(Pt.1):7–76. <https://doi.org/10.1099/00207713-52-1-7>
21. Leontiev D. V., Akulov A. Yu. Ecomorpheme of the organic world: the experience of construction. *Zhurnal obshchey biologii = Journal of General Biology*. 2004;65(6):500–526. (In Russ.).
22. Zmitrovich I. V., ed. *Epimorphology and tectomorphology of higher fungi*. Saint Petersburg; 2010. 272 p. <https://doi.org/10.13140/2.1.1880.7364> (In Russ.).
23. Doweld A., ed. *Prosyllabus tracheophytorum: tentamen systematis plantarum vascularium (Tracheophyta)*. Moscow: Geos; 2001. 200 p.
24. Zmitrovich I. V., Perelygin V. V., Sytin A. K., et al. Discussion concerning key terms in systematic and applied mycology. *International Journal of Medicinal Mushrooms*. 2021;23(1):1–8. <https://doi.org/10.1615/IntJMedMushrooms.2020037265>
25. Seravin L. N. Macrosystem of flagellates. In: *Principles of building a macrosystem of multicellular animals*. Leningrad; 1980: 4–22. (In Russ.).

26. Levine N. D., Corliss J. O., Cox F. E., et al. A new revised classification of Protozoa. *Journal of Protozoology*. 1980;27(1):37–58.
27. Karpov S. A., ed. The system of Protista. Omsk, 1990. 192 p. (In Russ.).
28. Adl S. M., Simpson A. G., Lane C. E., et al. The revised classification of eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology*. 2012;59(5):429–493. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2012.00644.x>
29. Adl S. M., Bass D., Lane C. E., et al. Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology*. 2018;66(1):4–119. <https://doi.org/10.1111/jeu.12691>
30. Wasser S. P., Kondratieva N. V., Masyuk N. P., et al., eds. The algae. A guide. Kiev, 1989. 608 p. (In Russ.).
31. Karpov S. A., ed. Protists: A guide to Zoology. Part 1. Saint Petersburg: Nauka; 2000. 679 p. (In Russ.).
32. Leontiev D. V. General biology: a system of the organic world. Lecture course. Kharkov, 2013. 84 p. (In Russ.).
33. Yakovlev G. P., Goncharov M. Yu., eds. Botany: a textbook for universities. Saint Petersburg: SpecLit; 2018. 879 p. (In Russ.).
34. Linné C., ed. *Systema Naturae*, ed. 13. Vindobonae: Typis Ioannis Thomae; 1767-1770.
35. Fries E. M., ed. *Systema mycologicum, sistens fungorum ordines, genera et species, huc usque cognitae, quas ad normam methodi naturalis determinavit, disposuisti atque descripsit*. Vol. 1. Gryphiswald; 1821. 520 p.
36. Bory de Saint-Vincent J.B., ed. Psychodiaire. In: *Dictionnaire classique d'Histoire naturelle*, 8. Paris; 1925.
37. Haeckel E., ed. *Generelle Morphologie der Organismen*. Bd 2. Berlin; 1866. 462 p.
38. Haeckel E., ed. *System der Protisten*. Leipzig; 1878. 104 p.
39. Haeckel E., ed. *Die Lebenswunder. Gemeinverständliche Studien über Biologische Philosophie*. Stuttgart; 1904.
40. Cohn F. *Untersuchungen über Bakterien II. Beiträge zur Biologie der Pflanzen*. 1875;3:141–207.
41. Němec B., ed. *Uvod do všeobecne biologie*. Praha, 1929.
42. Taylor F. G. R. Problems in the development of an explicit hypothetical phylogeny of the lower eukaryotes. *BioSystems*. 1978;10:67–89.
43. Stewart K. D., Mattox K. R. Phylogeny of phytoflagellates. In: *Development in marine biology*. V. 2. New York; 1980:433–462.
44. Cavalier-Smith T. The excavate protozoan phyla Metamonada Grassé emend. (Anaeromonadea, Parabasalia, Carpediemonas, Eopharyngia) and Loukozoa emend. (Jakobea, Malawimonas): their evolutionary affinities and new higher taxa. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2003;53(6):1741–1758. <https://doi.org/10.1099/ijs.o.02548-0>
45. Seravin L. N. The main types and forms of the fine structure of mitochondrial cristae, the degree of their evolutionary stability (ability to morphological transformations). *Cytology*. 1993;35:3–34.
46. Cavalier-Smith T. The phagotrophic origin of eukaryotes and phylogenetic classification of Protozoa. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2002;52(2):297–354. <https://doi.org/10.1099/00207713-52-2-297>
47. Roger A. J. Thomas Cavalier-Smith (1942–2021). *Current Biology*. 2021;31(16):R977–R981. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.07.00>
48. Cavalier-Smith T. The evolutionary origin and phylogeny of microtubules spindles and eukaryotic flagella. *BioSystems*. 1978;1:93–114.
49. Cavalier-Smith T. Eukaryote kingdoms: seven or nine? *BioSystems*. 1981;14:461–484.
50. Cavalier-Smith T., Chao E. Multidomain ribosomal protein trees and the planctobacterial origin of neomura (eukaryotes, archaeobacteria). *Protoplasma*. 2020;257:621–753. <https://doi.org/10.1007/s00709-019-01442-7>
51. Karatygin I. V. Problems of macrosystematics of fungi. *Mikologiya i fitopatologiya*. 1999;33(3):150–165. (In Russ.).
52. Woese C. R., Fox G. E. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: The primary kingdoms. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 1977;74(1):5088–5090.
53. Patterson D. J. Stramenopiles: chromophytes from a protistological perspective. In: *The chromophyte algae: problems and perspectives*. Oxford: Clarendon Press; 1989:357–379.
54. Nikolaev S. I., Berney C., Fahmi J. F., et al. The twilight of Heliozoa and rise of Rhizaria, an emerging supergroup of amoeboid eukaryotes. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 2004;101(21):8066–8071.
55. Shalchian-Tabrizi K., Eikrem W., Klaveness D., et al. Telonemia, a new protist phylum with affinity to chromist lineages. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2006;273(1595):1833–1842. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3515>
56. Cavalier-Smith T., Chao E., Lewis J. Multiple origins of Heliozoa from flagellate ancestors: New cryptist subphylum Corbihelia, superclass Corbistoma, and monophyly of Haptista, Cryptista, Hacrobia and Chromista. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2015;93:331–362. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.07.004>
57. Ball S., Colleoni C., Cenci U., et al. The evolution of glycogen and starch metabolism in eukaryotes gives molecular clues to understand the establishment of plastid endosymbiosis. *Journal of Experimental Botany*. 2011;62(6):1775–1801. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq411>
58. Hampl V., Hug L., Leigh J. W., et al. Phylogenomic analyses support the monophyly of Excavata and resolve relationships among eukaryotic “supergroups”. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 2009;106(10):3859–3864. <https://doi.org/10.1073/pnas.0807880106>

59. Cavalier-Smith T. Principles of protein and lipid targeting in secondary symbiogenesis: Euglenoid, dinoflagellate, and sporozoan plastid origins and the eukaryote family tree. *The Journal of Eukaryotic Microbiology*. 1999;46(4):347–366. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1999.tb04614.x>
60. Brown M. W., Sharpe S. C., Silberman J. D., et al. Phylogenomics demonstrates that breviate flagellates are related to opisthokonts and apusomonads. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 2013; 280(1769):17–55. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1755>
61. Cavalier-Smith T. The origin of fungi and pseudofungi. In: *Evolutionary biology of Fungi*. Cambridge: Cambridge University Press; 1987:339–353.
62. Cavalier-Smith T. Early evolution of eukaryote feeding modes, cell structural diversity, and classification of the protozoan phyla Loukozoa, Sulcozoa, and Choanozoa. *European Journal of Protistology*. 2013;49(2):115–178. <https://doi.org/10.1016/j.ejop.2012.06.001>
63. Corliss J.O. The kingdom Protista and its 45 phyla. *BioSystems*. 1984;17(2):87–126. [https://doi.org/10.1016/0303-2647\(84\)90003-0](https://doi.org/10.1016/0303-2647(84)90003-0)
64. Burki F., Roger A. J., Brown M. W., et al. The new tree of eukaryotes. *Trends in Ecology and Evolution*. 2020;35(1):43–55. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.08.008>
65. Cerón-Romero M. A., Maurer-Alcalá X. X., Grattepanche J. D., et al. PhyloToL: A taxon/gene-Rich phylogenomic pipeline to explore genome evolution of diverse eukaryotes. *Molecular Biology and Evolution*. 2019;36(8):1831–1842. <https://doi.org/10.1093/molbev/msz103>
66. Strasser J. F. H., Irisarri I., Williams T.A., et al. A molecular timescale for eukaryote evolution with implications for the origin of red algal-derived plastids. *Nature Communications*. 2021;12:1–13. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-22044-z>
67. Roger A. J., Muñoz-Gómez S. A., Kamikawa R. The origin and diversification of mitochondria. *Current Biology*. 2017;27(21):R1177–R1192. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.09.015>
68. Cavalier-Smith T. Chloroplast evolution: secondary symbiogenesis and multiple losses. *Current Biology*. 2002;12(2):R62–R64. [https://doi.org/10.1016/S0960-9822\(01\)00675-3](https://doi.org/10.1016/S0960-9822(01)00675-3)
69. Zmitrovich I. V. A revised eukaryote tree: the case for a euglenozoan root. *International Journal on Algae*. 2003;5(2):1–38.
70. Bodył A., Stiller J., Mackiewicz P. Chromalveolate plastids: direct descent or multiple endosymbioses? *Trends in Ecology and Evolution*. 2009;24:119–121.
71. Laumer C. E., Fernández R., Lemer S., et al. Revisiting metazoan phylogeny with genomic sampling of all phyla. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 2019;286: 20190831.
72. Tedersoo L., Sánchez-Ramírez S., Kõljalg U., et al. High-level classification of the fungi and a tool for evolutionary ecological analyses. *Fungal Diversity*. 2018;90:135–159. [https://doi.org/10.1007/s13225-018-0401-0\(0123456789](https://doi.org/10.1007/s13225-018-0401-0(0123456789)
73. Linnaeus C., Salm L., eds. *Species Plantarum*. T. 2. Holm; 1753.
74. Decandolle A.P., ed. *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis*. Paris: Sumptibus Sociorum Treuttel et Wurtz; 1824.
75. Vasilyeva L. Systematics in mycology. *Bibliotheca Mycologica*. 1999;178:1–253.
76. Cantino P.D., de Queiroz K., eds. *PhyloCode: A phylogenetic code of biological nomenclature*. PhyloCode; 2003. 62 p.
77. Ereshefsky M., ed. *The Poverty of the Linnean Hierarchy. A Philosophical Study of Biological Taxonomy*. Cambridge: Cambridge University Press; 2007. 328 p.
78. Kutikova L. A., ed. *Fauna of aeration tanks*. Leningrad; 1984. 264 p. (In Russ.).
79. Fleurence J., Levine I., eds. *Seaweed in health and disease prevention*. Elsevier; 2016. <https://doi.org/10.1016/C2014-0-02206-X>
80. Hyde K.D., Xu J., Rapior S., et al. The amazing potential of fungi: 50 ways we can exploit fungi industrially. *Fungal Diversity*. 2019;97:1–136. <https://doi.org/10.1007/s13225-019-00430-9>
81. Knoerzer K., et al, eds. *Innovative food processing technologies*. Amsterdam: Elsevier; 2016. 300 p.
82. *Biotechnology in Animal agriculture: status and current issues*. CRS report for congress. 2011. URL: https://www.everycrsreport.com/files/20110519_RL33334_11709812983bd008a37ba-36f9a304a89bb8642cb.pdf
83. Ragon M., Fontain M. C., Moreira D., et al. Different biogeographic patterns of prokaryotes and microbial eukaryotes in epilithic biofilms. *Molecular Ecology*. 2012;21:3852–3868. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05659.x>

INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Ivan V. Zmitrovich – D.Sc. in Biology, Leading Researcher, Laboratory of Systematics and Geography of the Fungi, Komarov Botanical Institute RAS, Saint Petersburg, Russia, iv_zmitrovich@mail.ru

Vladimir V. Perelygin – Doctor of Medicine (MD), Professor, Head of the Industrial Ecology Department, Saint Petersburg State Chemical and Pharmaceutical University, Saint Petersburg, Russia, vladimir.pereligin@pharminnotech.com

Mikhail V. Zharikov – Master Student, Saint Petersburg State Chemical and Pharmaceutical University, Saint Petersburg, Russia, zharikov.mihail@pharminnotech.com

The authors declare no conflicts of interests.

The article was submitted February 21, 2022; approved after reviewing March 15, 2022; accepted for publication March 18, 2022