

Формулы Фармации. 2024. Т. 6, № 2. С. 68–77

АКТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ: ДИСКУССИОННАЯ ТРИБУНА

Персоналия

УДК 574/578 : 576.1 + 58.001

DOI: <https://doi.org/10.17816/phf633981>

Последняя система Кавалье-Смита

И. В. Змитрович¹, В. В. Перелыгин², М. В. 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. В конце 2022 г., уже после смерти Т. Кавалье-Смита, в журнале «Protoplasma» был опубликован фундаментальный синтез этого ученого под заглавием «Ciliary transition zone evolution and the root of the eukaryote tree: implications for opisthokont origin and classification of kingdoms Protozoa, Plantae, and Fungi». В этой работе затрагиваются вопросы организации переходной зоны жгутика эукариот и дается новая система этого домена. Поскольку анализ этой важной в эвристическом отношении статьи не вошел в посвященные Кавалье-Смиту мемориальные очерки, опубликованные в 2021–2022 гг., ему посвящен настоящий очерк. Кроме того, приводится глоссарий, содержащий специфические термины, введенные в обиход Кавалье-Смитом, который поможет лучше ориентироваться в теоретическом наследии этого ученого.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: базальные эукариоты; дискарии; кортикаты; малавимонады; переходная зона жгутика; поперечная пластинка; система протистов

СОКРАЩЕНИЯ:

DRIP – таксономическая группировка: *Dermocystidium*, rosette agent, *Ichtyophonus*, *Psorospermium*; SAR – таксономическая группировка: *Stramenopiles*, *Alveolata*, *Rhizaria*; Spd-2 (spindle-defective 2) – название гена, кодирующего белковый фактор, участвующий в дупликации центриолей; ТОС-ТИС (translocation at the outer chloroplast envelope – translocation at the inner chloroplast envelope) – система импорта хлоропластных белков; ТР (transverse plate) – поперечная пластинка в переходной зоне жгутика.

ВВЕДЕНИЕ

Томас Кавалье-Смит (Cavalier-Smith) – всемирно известный «биолог-энциклопедист», эволюционист, цитолог и протистолог, один из основоположников мегасистематики эукариот – умер 19 марта 2021 г. Его жизни и научной деятельности мы посвятили очерк, увидевший свет в 2022 г. [1]. В самом конце 2022 г., уже после публикации этого очерка, вышла последняя статья Кавалье-Смита, изданная посмертно и не вошедшая в некрологи, опубликованные в 2021–2022 гг. Статья под названием «Ciliary transition zone evolution and the root of the eukaryote tree: implications for opisthokont origin and classification of kingdoms Protozoa, Plantae, and Fungi» (Эволюция переходной зоны жгутика и корень древа эукариот: помощь для понимания происхождения опистоконтов и классификации царств Protozoa, Plantae и Fungi) [2] представляет обширный обзор, опубликованный в журнале «Protoplasma», печатавший ранее обзоры Кавалье-Смита по классификации Chromista [3], Rhizaria [4], а также происхождению неомура [5]. После того, как в 2016 г. Кавалье-Смит и его жена Эма Чао переехали в Корнуолл, Кавалье-Смит стал подводить итоги своей деятельности и каждый его обзор характеризовался основательностью, превышая объем в 50, а иногда и 100 страниц. Последняя статья Кавалье-Смита имеет объем 106 страниц. Придающая определенной завершенности творческому наследию этого ученого, эта статья подвигла нас написать эпилог к нашему предыдущему очерку. Кроме того, мы ставили задачу зафиксировать некоторые названия таксонов и произведенные от них термины, введенные в обиход Кавалье-Смитом, но обычно не используемые его современниками. В условиях интенсифицирующегося информационного потока эти термины, за которыми стоит глубокое содержание, с каждым годом подвергаются риску забвения, хотя имеют не только эвристическую, но и дидактическую ценность. С этой целью в конце данного очерка мы приводим составленный нами «Глоссарий Кавалье-Смита».

ЭВОЛЮЦИЯ ПЕРЕХОДНОЙ ЗОНЫ ЖГУТИКА ПО КАВАЛЬЕ-СМИТУ

В своей последней статье Кавалье-Смит подробно обсуждает эволюцию переходной зоны жгутика эукариот, останавливаясь на ранее упущенных из виду эволюционно значимых ультраструктурных деталях.

Переходная зона аксонемы жгутика находится в районе выхода жгутика из клетки (внешняя часть жгутика именуется ундулоподией). Внутри клетки аксонема крепится к кинетосоме (базальному телу), располагающемуся под клеточной мембраной. Кинетосома представляет собой полый цилиндр, стенка которого состоит из 9 триплетов микротрубочек, соединенных, как правило, фибриллярными мостиками. В состав триплета, помимо аксонемных А- и В-микротрубочек, входит дополнительная С-микротрубочка, прилегающая к В-микротрубочке. В центре проксимальной части кинетосомы находится ось со спицами.

Детали организации переходной зоны аксонемы жгутика в различных группах эукариот имеют свою специфику.

Обычно в переходной зоне располагаются структуры, способствующие укреплению жгутика в месте его выхода из клетки: поперечная пластинка, присутствующая в числе от одной до четырех почти во всех группах эукариот, звездчатое образование, свойственное большинству зеленых растений, одинарная и двойная спираль, свойственные страменопилам, центральный филамент, свойственный хоанофлагеллятам.

Эукариот с плотной округлой поперечной пластинкой и укрепленной дублетами микротрубочек в крайнем основании переходной зоной жгутика Кавалье-Смит именуется дискариями. Представителями этой группы свойственно наличие ниже поперечной пластинки 1) т. н. «желудевидной структуры» (acorn structure) и 2) V-образной системы филаментов. «Желудевидная структура» представляет собой замкнутый филамент около 10 нм толщиной, прикрепляющийся к А-микротрубочкам первого, второго, седьмого, восьмого и девятого дублетов и пересекающий V-систему филаментов, соединяющую А-микротрубочки четвертого и пятого дублетов в центральным филаментом. Дискариями, согласно Кавалье-Смиту, можно считать всех эукариот за исключением малавимионад. Переходная зона жгутика малавимионад резко отличается от таковой дискариев тем, что она очень короткая, без V-филаментов и сегментобразным предшественником «желудевидной структуры».

Таким образом, Кавалье-Смит создает дихотомию «малавимионады/дискарии», между которыми, по мнению ученого, и находится «корень эукариот». Malawimonas – гетеротрофный одноядерный несущий митохондрии жгутиконосец с развитым гликокаликсом и двумя длинными (примерно в 1–1,5 раза длиннее тела клетки) изоконтными жгутиками. Передний жгутик имеет изогнутую форму, при этом задний жгутик прижат, но не прикреплен к вентральной поверхности клетки. Морфологически этот жгутиконосец несет как признаки Jakobida (Discoba), так и представителей царства Crumalia, базального амезозоя и опистоконтам. Молекулярные данные о положении Malawimonas на древе эукариот противоречивы, при этом привлечение сравнительных данных по аминокислотным последовательностям белков эубактериального происхождения показывает базальную позицию малавимионад по отношению к Crumalia и Obazoa [6].

Затрагивается в обзоре Кавалье-Смита и кроновая область древа эукариот. Он обращает внимание на недавнее открытие «базальной красной водоросли» Rhodelphis (гетеротрофного жгутиконосца с редуцированными пластидами) [7] и рассматривает особенности переходной зоны жгутика этого протиста – последняя демонстрирует сходство с таковой глаукофитовых водорослей и гетеротрофного жгутиконосца Picomonas неопределенного родства. Выявленное сходство побудило Кавалье-Смита пересмотреть классификацию царства Plantae, а именно объединить Picomonadea и Rhodelpha в группу Pararhoda (рассматриваемую в ранге отдела). Pararhoda и Rhodophyta он объединил в инфрацарство Rhodaria подцарства Biliphyta царства Plantae, включая в это подцарство также отдел Glaucophyta, характеризующийся сходной структурой переходной зоны жгутика.

СИСТЕМА И ФИЛОГЕНИЯ ЭУКАРИОТ

Как и в предыдущих крупных обзорах [8, 9] в своей последней статье Кавалье-Смит придерживается пятицарственной системы эукариот (царства *Protozoa*, *Animalia*, *Fungi*, *Chromista* и *Plantae*; шестое – прокариотное – царство он именует *Bacteria*). При этом кардинальным изменениям от системы к системе подвергается структура царств *Protozoa* и *Chromista*, а *Protozoa* признается самим автором полифилетической группировкой. В последней системе Кавалье-Смита таксономическая структура царства *Protozoa* имеет следующий вид:

Подцарство 1. *Malawimonada*

- Тип *Malawimonada* (единственный класс и отряд)

Подцарство 2. *Natozoa*

- Инфрацарство 1. *Archezoa*
- Тип *Metamonada*
- Подтип 1. *Anaeromonada*
- Класс *Anaeromonadea* (отряды *Trimastigida*, *Paratrimastigida*, *Oxymonadida*)
- Подтип 2. *Trichozoa*
- Инфратип 1. *Parabasalia*
- Класс *Trichomonadea* (единственный отряд)
- Инфратип 2. *Fornicata*
- Класс *Carpomonadea* (единственный отряд)
- Класс *Eopharyngea* (отряды *Diplomonadida*, *Retortomonadida*)
- Инфрацарство 2. *Eozoa*
- Тип 1. *Eolouka*
- Класс *Jakobea* (единственный отряд)
- Класс *Tsukubamonadea* (единственный отряд)
- Надтип 2. *Discicristata*
- Тип 1. *Euglenozoa*
- Подтип 1. *Euglenoida* (разделение на классы и отряды по [10]).
- Подтип 2. *Postgardia* (разделение на классы и отряды по [10])
- Подтип 3. *Glycomonada*
- Класс *Kinetoplastea* (разделение на отряды по [10])
- Класс *Diplonemea* (разделение на отряды по [10])
- Тип 2. *Percolozoa*
- Подтип 1. *Orthozoa*
- Класс 1. *Pharyngomonadea* (единственный отряд)
- Класс 2. *Lunosea* (единственный отряд *Sele-naionida*)
- Подтип 2. *Tetramitida*
- Класс *Neovahlkampfea*
- Инфратип *Eutetramitida*
- Класс 1. *Heterolobosea* (отряды *Acrasida*, *Schizophyenida*)
- Класс 2. *Lycomonadea* (единственный отряд)
- Класс 3. *Percolatea* (единственный отряд)
- Инфрацарство 3. *Hemimastigophora* (единственный тип, класс, отряд)

Подцарство 3. *Sarcocystigota*

- Инфрацарство 1. *Sulcozoa*
- Тип 1. *Sulcozoa*
- Подтип 1. *Planomonada*
- Класс *Planomonadea* (единственный отряд)

- Подтип 2. *Varisulca*
- Класс 1. *Diphyllatea* (единственный отряд *Diphyllleida*)
- Класс 2. *Glissodiscea* (единственный отряд *Mantamonadida*)
- Класс 3. *Hilomonadea* (единственный отряд *Rigifilida*)
- Инфрацарство 2. *Diacentrida*
- Тип 1. *Apusozoa*
- Класс *Thecomonadea* (единственный порядок *Arusomonadida*)
- Тип 2. *Amoebozoa*
- Подтип 1. *Tevosa*
- Инфратип 1. *Lobosa*
- Класс *Tubulinea* (единственный отряд)
- Инфратип 2. *Conosa*
- Класс *Archamoeba* (единственный отряд)
- Надкласс *Mycetozoa* (перечисляется в ранге «большого класса», объединяющего хорошо известные микологам подчиненные таксоны)
- Класс *Variosea* (единственный отряд)
- Класс *Cutosea* (единственный отряд)
- Подтип 2. *Discosa*
- Класс *Discosea* (единственный отряд)
- Инфрацарство 3. *Opizoa*
- Тип 1. *Choanozoa*
- Подтип 1. *Choanofila*
- Класс 1. *Choanoflagellatea* (единственный отряд)
- Класс 2. *Filasterea* (единственный отряд)
- Класс 3. *Ichthyosporea* (отсылка к традиционно принимаемым группам клады DRIP)
- Подтип 2. *Paramyrcia*
- Класс *Cristidiscoidea* (отряды *Nucleariida*, *Fonticulida*)
- Тип 2. *Opisthosporeidia*
- Подтип 1. *Rozellidia*
- Класс *Rozellidea* (единственный отряд)
- Подтип 2. *Aphelidia*
- Класс *Aphelidea* (единственный отряд)
- Подтип 3. *Microsporidia*
- Класс *Microsporeia* (единственный отряд)
- Класс *Metchnikovellea* (единственный отряд)

Основные события в эволюции эукариот, ассоциированные со становлением их крупнейших подразделений, Кавалье-Смит перечисляет на новой филогенетической схеме (рис. 1).

Группу *Malawimonada* Кавалье-Смит противопоставляет остальным эукариотам, у которых в переходной зоне жгутика сформировались типичная поперечная пластинка, V-филаменты и «желудевидная структура» – т. н. дискариям; при этом малавимонад, наряду с некоторыми группами дискарий (саркомастиготы, опизои, диацентриды, сулькозои, натозои) он относит к царству *Protozoa*.

Следующая после «малавимонады/дискарии» базальная дихотомия эукариот по Кавалье-Смиту – «дорсаты/нататы»: первые (*Crumalia*, *Obazoa*) изначально ползали по субстрату, имеют более выраженную дорзивентральную симметрию и часто скользящий жгутик; вторые (*Discoba*, *SAR*, *Plantae*) были изначально свободноплавающими жгутиконосцами.

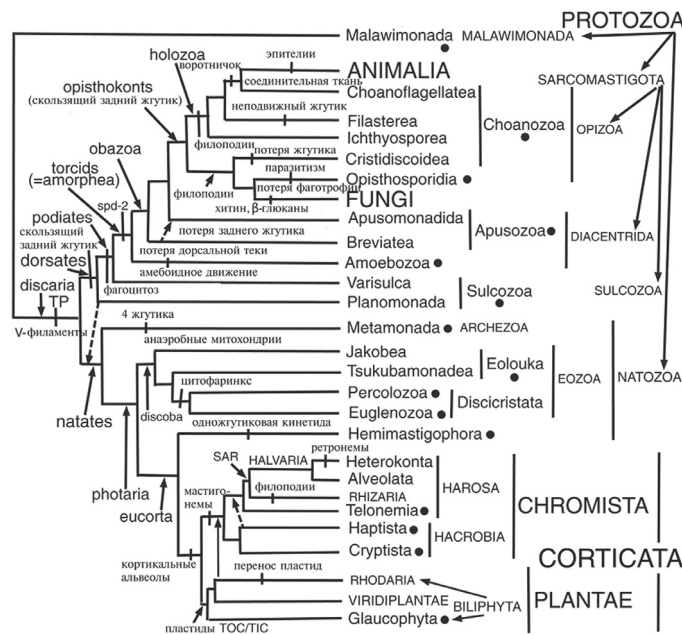


Рис. 1. Пять царств эукариот (*Protozoa, Animalia, Fungi, Chromista, Plantae*) и основные события в их эволюции (поперечные черточки) в последней системе Кавалье-Смита [2]
 Fig. 1. Five kingdoms of eukaryotes (*Protozoa, Animalia, Fungi, Chromista, Plantae*) and the main events in their evolution (cross bars) in the last Cavalier-Smith system [2]

Среди натат Кавалье-Смит противопоставляет метамонад, живущих в анаэробных условиях, остальным группам – т. н. фотариям. Среди последних дискон он противопоставляет эукортам (*Hemimastogophora, SAR, Plantae*), для которых характерно укрепление кортикального слоя клетки.

Планомонад Кавалье-Смит противопоставляет остальным дорсатам, для которых свойственен фагоцитоз или вторичная его потеря (*Fungi*).

Таким образом, в последней своей системе Кавалье-Смит отказался от сближения малавимонад с метамонадами в группе скотокариот, как он это делал ранее [11] и оставил в прошлом концепцию «эвгленозойного корня эукариот».

КАВАЛЬЕ-СМИТ И РАНГИ

И в последней системе Кавалье-Смит подтвердил свое кредо – «царств не должно быть много». Полифилия царства *Protozoa*, а также разнесение явно родственных грибов и животных по различным царствам, равно как и разные принципы выделения отделов у многоклеточных и одноклеточных организмов, получали в его работах очень сложное объяснение: таксон по Кавалье-Смиту имеет одновременно градистскую и кладистическую составляющие, причем у разных таксонов это соотношение различно. Однако требование монофилии таксона, неявно, но определенно предъявляемое филогенетической систематикой, заставляет выводить из обращения полифилетические «таксоны-юнионы», «прагматические» и «исторические» классификационные единицы. Кроме того, согласование рангов – требование, предъявляемое к любой системе, вне зависимости от ее «масштабирования». Кавалье-Смит издавна прибегает к широкому

использованию вставочных таксономических категорий (подцарство, инфрацарство, надтип, подтип, инфратип) в случае классификации *Protozoa*. Очевидно, такая практика может быть распространена на близкородственные группы, расположенные Кавалье-Смитом в других царствах.

Так, тип *Opisthosporidia* (с подтипами *Rozellidia, Aphelidia, Microsporidia*), рассматриваемый Кавалье-Смитом в инфрацарстве *Opizoza* царства *Protozoa*, является сестринской группой грибов (*Fungi*) [12], с точки зрения филогенетической систематики, равной им по рангу. Ранг царства грибы получили даже не в домолекулярную, а в «досветооптическую» эпоху и с тех пор консенсусные представления о ранге царства поддерживаются по самым разным причинам (большое число видов грибов, описание множества новых отделов, организационная обособленность микологов), не имеющих, однако, никакого отношения к объективной оценке филогенетической позиции грибов на древе опистхоконтов (даже в случае упразднения полифилетического царства *Protozoa* грибы будут иметь ранг, равный опистоспоридиям и более или менее соответствующий уровню типа/отдела) [13].

Таким образом, последняя система Кавалье-Смита в очередной раз остро ставит проблему ранжирования филогенетического древа эукариот.

ГЛОССАРИЙ КАВАЛЬЕ-СМИТА

Будучи не только блестящим исследователем, но и дидактом, Кавалье-Смит избегал типифицированных названий таксонов высокого ранга, отдавая предпочтение названиям, отражающим «филогенетическую суть» группы. Эти названия составляют существенную часть теоретического наследия Кавалье-Смита.

Alveolata, альвеолаты [14] – клада эукариот, более или менее соответствующая рангу надтипа, объединяющая инфузории, динофлагеллаты, апикомплексы и ряд других групп протистов, имеющих кортикальные альвеолы.

Apusozoa [15] – тип гетеротрофных жгутиконосцев (буквально «безногие животные»); клада, базальная по отношению к амебозоям и опистхоконтам.

Archezoa sensu Cavalier-Smith [16] – базальные таксоны древа эукариот, объединяющие протистов, лишенных митохондрий; объем понятия менялся за счет исключения из этой группы пелобиионтов, энтамеб, микроспоридий; в последней системе инфрацарство *Protozoa*, включающее единственный тип *Metamonada*.

Bigyra [17] – описан в ранге отдела для гетеротрофных *Heterokonta* из групп *Opalozoa* и *Sagenista*; название отсылает к двойной спирали в переходной зоне жгутика.

Bikonta, bikonts, двужгутиковые [18] – суперклада эукариот, включающая *Apusozoa*, *Excavata*, *Rhizaria*, *Corticata*, *Plantae* и противоположенная *Unikonta*.

Biliphyta [19] – парафилетическая группировка (исначально подцарство) *Plantae*, объединяющая красные и глаукофитовые водоросли, содержащие дополнительные фотосинтетические пигменты фикобилины; следует отметить, что глаукофитовые водоросли содержат цианеллы, в то время как пластиды красных водорослей уже утратили клеточную стенку и морфологию свободноживущих цианей.

Breviatea [20] – группа, описанная изначально в ранге отряда безмитохондриальных амев, в настоящее время рассматривается как базальная по отношению к амебозоям клада; название отсылает к видовому названию *Breviata anathema*.

Choanozoa [2] – тип инфрацарства *Opizoa* царства *Protozoa* с подтипами *Choanofila* (*Choanoflagellata*, *Filasterea*, *Ichtyosporaea*) и *Paramyrcia* (*Cristidiscoidea*).

Chromista, chromists, хромисты [19] – царство эукариот, объединяющее SAR, *Haptista* и *Cryptista*; сохранено Кавалье-Смита в максимально широком объеме [2, 3], хотя в последнее время показано родство *Cryptista* и *Plantae*.

Corticata, кортикаты [21] – группировка эукариот, объединяющая *Plantae* и *Chromista*; название отсылает к более укрепленному (по сравнению с дискобами и аморфеями) наружному слою клетки кортикат.

Cristidiscoidea [8] – класс *Protozoa*, объединяющий амев *Nucleariida* и *Fonticulida*, характеризующихся дисконидными кристами митохондрий.

Cryptista, криптисты [22] – клада эукариот, более или менее соответствующая рангу типа (отдела), объединяющая солнечники *Endohelea* и криптофитовые водоросли.

Diacentrida [2] – инфрацарство царства *Protozoa*, объединяющее типы *Apusozoa* и *Amoebozoa* (см. также *Sarcomastigota*).

Discicristata [23] – суперклада протистов, объединяющая клады *Euglenozoa* и *Percolozoa*; название указывает на дисконидные митохондриальные кристы у представителей обеих групп.

Dorsates, дорсаты [2] – протисты, изначально ползавшие по субстрату, для которых характерны выраженная дорзивентральная уплощенность клетки, а также во многих случаях скользящий жгутик.

Eolouka [24] – парафилетический тип протистов, объединяющий монофилетические линии *Jakobea* и *Tsukubea*; название отсылает к наличию у жгутиконосцев брюшной жгутиковой бороздки (*louka*) и указывает на древний возраст группы.

Eozoa [17] – подцарство *Protozoa*, позиционируемое в качестве наиболее древнего; в различных системах Кавалье-Смита объем подцарства варьировал.

Eucorta, эукорты [2] – эукариоты, характеризующиеся укрепленным цитоскелетом, а также иногда субмембранными осложнениями покровов; группировка включает *Hemimastigophora*, SAR и *Plantae*.

Euglenozoa, euglenozoans, эвгленозои [19] – царство (1981 г.) или тип (2022 г.) протистов; группировка, объединяющая эвгленовые водоросли и кинетопластид.

Gyrista [8] – надтип (надотдел) в группе *Heterokonta*, объединяющий *Bicosoecia*, *Developea*, *Ochrophyta*; название отсылает к двойной спирали в переходной зоне жгутика.

Halvaria [18] – одна из клад SAR, распадающаяся на клады *Heterokonta* и *Alveolata*.

Haptista, гаптисты [25] – клада эукариот, более или менее соответствующая рангу надтипа, объединяющая центрохелидные солнечники и гаптофитовые водоросли.

Harosa [26] – одна из клад SAR, распадающаяся на клады *Halvaria* и *Rhizaria*; название образовано от первых букв слов *Heterokonta*, *Alveolata* и *Rhizaria* с добавлением суффикса *-osa*, фигурирующего в названиях ряда групп амебозоев.

Metamonada sensu Cavalier-Smith [16] – анаэробные жгутиконосцы со сложным жгутиковым аппаратом; тип инфрацарства *Archezoa*, объединяющий анаэромонады и трихозои.

Natates, нататы [2] – изначально свободноплавающие жгутиконосцы.

Natozoa [2] – часть царства *Protozoa*, объединяющая *Archezoa*, *Eozoa* и *Hemimastigophora*, т. е. не дорсат и не кортикат.

Neokaryotes, неокариоты [27] – клада, противопоставленная «базальным эукариотам» в системе Кавалье-Смита 1993 г. (*Percolozoa*, *Euglenozoa*, *Jakobea*).

Ochrophyta, ochrophytes, охрофиты [28] – отдел водорослей группы *Heterokonta*, объединяющий золотистые, желто-зеленые, диатомовые, бурые, рафидофитовые водоросли.

Opizoa [2] – часть опистхоконтов (*Choanozoa* и *Opisthospordia*), остающаяся в консервативной пятицарственной системе эукариот в царстве *Protozoa*.

Photaria, фотарии [2] – все аэробные нататы, противопоставляемые анаэробным скотокариотам (метамонадам).

Planomonada [2] – подтип типа *Sulkozooa* царства *Protozoa*; название отсылает к дорзивентрально уплощенному телу жгутиконосцев.

Podiata, podiates, подиаты [24] – суперклада, объединяющая клады *Amorphea* и *Crumalia*, представители которых способны к образованию псевдоподий.

Sarcomastigota [18] – подцарство *Protozoa*, объединяющее *Apusozoa* и *Amoebozoa* и совмещающее признаки саркодовых и жгутиконосцев.

Scotokaryotes, скотокариоты [24] – базальная клада *Neokaryotes*; помимо метамонад, включала также *Malawimonas* (в последней системе Кавалье-Смит противопоставил малавимонады всем остальным эукариотам); в плане логического членения противостоит группировке фотарий (*photaria*).

Torcids, торциды [2] – синоним *Amorphea*; название отсылает к лат. *torcides* – искривленные.

Unikonta, unikonts, одножгутиковые [18] – суперклада эукариот, включающая *Amoebozoa*, *Opisthokonta* и некоторые другие группы.

Varisulca [29] – клада, базальная подиатам, синоним *Crumalia* [13], название отсылает к наличию у жгутиконосцев брюшной бороздки различной морфологии.

Viridiplantae [19] – изначально противопоставленное *Biliphyta* подцарство *Plantae*, объединяющее зеленые водоросли и высшие растения (содержат хлорофиллы а, b и не содержат фикобилины).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В истории систематики эукариот известно несколько попыток выявить «базовую дихотомию». Все они имели важное познавательное значение, но с накоплением новых знаний картина усложнялась. Дихотомия «тубуликристы/ламелликристы» стала неочевидной, когда была показана варибельность формы митохондриальных крист, например, у красных водорослей, у криптофитовых водорослей выявлен особый тип пластинчатых крист (ребровидные кисты), а кристы представителей *Euglenozoa* и *Percolozoa* стали именовать дисковидными и даже создали на этом основании таксон высокого ранга *Discoba*, не укладывающийся в прежнюю «дихотомию». Позднее дисковидные кристы были выявлены у голых филозных амёб нуклеарий и клеточных слизевиков фонтикулид, а сама «дихотомия» стала предметом истории. Дихотомия «биконты/униконты» изначально усложнялась наличием группы метамонад. Отнести эту группу к уникантам не позволяли данные морфологии, поэтому, чтобы дихотомия не выглядела «трихотомией», метамонад сблизали с базальной группировкой биконтов – дискобами. Однако привлечение в мегасистематику данных секвенирования археобактериальных/эукариотных белковых последовательностей подтвердило данные, ранее полученные на последовательностях гена SSU: метамонады занимают на древе эукариот базальную позицию [30].

Таким образом, исторический бэкграунд заставляет с осторожностью относиться к новым «базовым дихотомиям», включая представленную в анализируемой

статье дихотомию «*Malawimonas*/дискарию». Упрощение структур переходной зоны жгутика вполне может быть результатом морфофункциональной редукции. По аминокислотным последовательностям эубактериальных белков *Malawimonas* попадает в кладу *Crumalia*, т.е. «базальных *Obazoa*» [6].

С другой стороны, в ходе тестирования тезиса Кавалье-Смита, несомненно, будет пролит свет на более тонкую структуру «базальных уникантов» (имеющих, к слову, два жгутика).

На несколько месяцев ранее последней статьи Кавалье-Смита вышла работа японских исследователей [31], посвященная решению одной из проблем в кроновой области древа эукариот. На древе, построенном на основе мультигенных сравнений (GlobE-анализ), в качестве корневой выступает клада, содержащая с одной стороны *Nutomonas longa* (*Planomonadida*, базальные *Obazoa*), а с другой – *Paratrimastix pyriforme* (*Preaxostyla*, метамонады) – таким образом, природа вновь как бы насмехается над пытливым умом исследователя. Важным выводом из цитируемой работы является подтверждение принадлежности *Cryptista* к группировке, которую мы называем *Plantae*, принадлежности *Glaucophyta* к «*Viridiplantae*», а *Picozoa* – к *Rhodophyta* (в последней работе Кавалье-Смита группа *Cryptista* по-прежнему рассматривалась среди *Chromista*, а *Glaucophyta* рассматривались в качестве «базальных растений», каковыми, по версии японских авторов, являются как раз криптофиты). Эти данные – шаг по пути нивелирования еще одной дихотомии Кавалье-Смита – «*Plantae/Chromista*» – и неожиданный выход на авансцену мегасистематики более крупной группировки, созданной этим исследователем в 2002 г., – *Corticata*.

В заключение следует отметить, что как мыслитель Кавалье-Смит сформировался до «молекулярной революции» в систематике и имел богатый опыт и культуру «морфологических построений». Его интересовала родословная таксонов даже не сама по себе, но в связи с трансформацией плана строения клетки в различных эволюционных линиях. В своей последней статье Кавалье-Смит приводит 28 тезисов, касающихся эволюции цитоскелета и организации базальной зоны жгутика в различных группах эукариот. Однако, помимо тщательной проработанной морфологической части, последняя статья Кавалье-Смита ценна тем, что ставит важные вопросы о ранговой структуре системы эукариот и универсальном прародителе группы, и являет пример глубокого обобщения и синтеза знаний.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Змитрович И. В., Перелыгин В. В., Жариков М. В. К 80-летию со дня рождения профессора Томаса Кавалье-Смита // *Формулы Фармации*. 2022. Т. 4, № 4. С. 86–96. doi: 10.17816/phf321799
2. Cavalier-Smith T. Ciliary transition zone evolution and the root of the eukaryote tree: implications for opisthokont origin and classification of kingdoms Protozoa, Plantae, and Fungi // *Protoplasma*. 2022. V. 259. P. 487–593. doi: 10.1007/s00709-021-01665-7
3. Cavalier-Smith T. Kingdom Chromista and its eight phyla: a new synthesis emphasising periplastid protein targeting, cytoskeletal and periplastid evolution, and ancient divergences // *Protoplasma*. 2018. V. 255. P. 297–357. doi: 10.1007/s00709-017-1147-3
4. Cavalier-Smith T., Chao E. E., Lewis R. Multigene phylogeny and cell evolution of chromist infrakingdom Rhizaria: contrasting cell organization of sister phyla Cercozoa and Retaria // *Protoplasma*. 2018. V. 255. P. 1517–1574. doi: 10.1007/s00709-018-1241-1

5. Cavalier-Smith T., Chao E. Multidomain ribosomal protein trees and the planctobacterial origin of neomura (eukaryotes, archaeobacteria) // *Protoplasma*. 2020. V. 257(3). P. 621–753. doi: 10.1007/s00709-019-01442-7
6. Derelle R., Torruella G., Klimeš V., Eliáš M. Bacterial proteins pinpoint a single eukaryotic root // *PNAS*. 2015. V. 112(7). P. E693–E699. doi: 10.1073/pnas.1420657112
7. Gawryluk R. M. R., Tikhonenkov D. V., Hehenberger E., Husnik F., Mylnikov A. P., Keeling P. J. Non-photosynthetic predators are sister to red algae // *Nature*. 2019. V. 572. P. 240–243. doi: 10.1038/s41586-019-1398-6
8. Cavalier-Smith T. A revised six-kingdom system of life // *Biol. Rev.* 1998. V. 73. P. 203–266.
9. Cavalier-Smith T. Only six kingdoms of life // *Proc. Biol. Sci.* 2004. V. 271 (1545). P. 1251–1262. doi: 10.1098/rspb.2004.2705
10. Cavalier-Smith T. Higher classification and phylogeny of Euglenozoa // *Eur. J. Protistol.* 2016. V. 56. P. 250–276. doi: 10.1016/j.ejop.2016.09.003
11. Cavalier-Smith T., Chao E. E., Lewis R. Multiple origins of Heliozoa from flagellate ancestors: New cryptist subphylum Corbihelia, superclass Corbistoma, and monophyly of Haptista, Cryptista, Hacrobia and Chromista // *Molec. Phylog. Evol.* 2015. 93: 331–362. doi: 10.1016/j.ympev.2015.07.004
12. Karpov S. A., Cvetkova V. S., Annenkova N. V., Vishnyakov A. E. Kinetid structure of Aphelidium and Paraphelidium (Aphelida) suggests the features of the common ancestor of Fungi and Opisthosporidia // *J. Eukaryot. Microbiol.* 2019. V. 66. P. 911–924. doi: 10.1111/jeu.12742
13. Zmitrovich I. V., Perelygin V. V., Zharikov M. V. Nomenclature and rank correlation of higher taxa of eukaryotes: monograph. Moscow: INFRA-M, 2022. 183 p. (*Folia Cryptogamica Petropolitana*, No. 8)
14. Cavalier-Smith T. Cell diversification in heterotrophic flagellates. In: D. J. Patterson, J. Larsen (eds). *The Biology of free-living heterotrophic flagellates*. Oxford University Press, 1991, pp. 113–131.
15. Cavalier-Smith T., Chao E. E., Stechmann A., Oates B., Nikolaev S. Planomonadida ord. nov. (Apusozoa): ultrastructural affinity with Micronuclearia podoventralis and deep divergences within Planomonas gen. nov. // *Protist*. 2008. V. 159 (4): 535–562. doi: 10.1016/j.protis.2008.06.002
16. Cavalier-Smith T. Eukaryotes with no mitochondria // *Nature*. 1987. V. 326 (6111). P. 332–333. doi: 10.1038/326332a0
17. Cavalier-Smith T. Amoeboflagellates and mitochondrial cristae in eukaryote evolution: megasystematics of the new protozoan subkingdoms Eozoa and Neozoa // *Archiv für Protistenkunde* 1997. V. 147(3–4). P. 237–258. doi: 10.1016/S0003-9365(97)80051-6
18. Cavalier-Smith T. Megaphylogeny, cell body plans, adaptive zones: causes and timing of eukaryote basal radiations // *J. Eukaryot. Microbiol.* 2009. V. 56 (1). P. 26–33. doi: 10.1111/j.1550-7408.2008.00373.x
19. Cavalier-Smith T. Eukaryote kingdoms: seven or nine? // *Biosystems*. 1981. V. 14(3–4). P. 461–481. doi: 10.1016/0303-2647(81)90050-2
20. Cavalier-Smith T., Chao E.-Y., Oates B. Molecular phylogeny of Amoebozoa and the evolutionary significance of the unikont Phalansterium // *European Journal of Protistology*. 2004. V. 40. P. 21–48. doi: 10.1016/j.ejop.2003.10.001
21. Cavalier-Smith T. The phagotrophic origin of eukaryotes and phylogenetic classification of *Protozoa* // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2002. V. 52(Pt 2). P. 297–354. doi: 10.1099/00207713-52-2-297
22. Cavalier-Smith T. The kingdom Chromista. In: *The chromophyte algae: problems and perspectives*. Clarendon Press, Oxford, 1989, pp. 379–405.
23. 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 // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2003. V. 53 (Pt 6). P. 1741–1758. doi: 10.1099/ijs.0.02548-0
24. 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. V. 49 (2). P. 115–178. doi: 10.1016/j.ejop.2012.06.001
25. Cavalier-Smith T., Chao E. E., Lewis R. 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. V. 93. P. 331–362. doi: 10.1016/j.ympev.2015.07.004
26. Cavalier-Smith T. Kingdoms Protozoa and Chromista and the eozoan root of the eukaryotic tree // *Biol Lett.* 2010. V. 6(3). P. 342–345 doi: 10.1098/rsbl.2009.0948
27. Cavalier-Smith T. Kingdom Protozoa and its 18 phyla // *Microbiol. Rev.* 1993. V. 57. P. 953–994. doi: 10.1128/mr.57.4.953-994.199
28. Cavalier-Smith T. The kingdom Chromista: origin and systematic. In: F. E. Round, D. J. Chapman (eds). *Progress in Phycological Research*. V. 4. Bristol, 1986, pp. 309–347.
29. Cavalier-Smith T., Chao E., Snell E. A., Berney Cédric, Fiore-Donno A. M., Lewis R. Multigene eukaryote phylogeny reveals the likely protozoan ancestors of opisthokonts (animals, fungi, choanozoans) and Amoebozoa // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2014. V. 81. P. 71–85. doi: 10.1016/j.ympev.2014.08.012
30. Jewari C. A.I., Baldauf S. L. An excavate root for the eukaryote tree of life // *Sci. Adv.* 2023. V. 9, eade4973. doi: 10.1126/sciadv.ade4973
31. Yazaki E., Yabuki A., Imaizumi A. et al. The closest lineage of the Archaeplastida is revealed by phylogenomics analyses that include *Microheliella maris* // *Open Biology*. 2022. V. 12. P. 210376. doi: 10.1098/rsob.210376

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 Перелыгин – 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 – магистр кафедры промышленной экологии 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 22.06.2024 г., одобрена после рецензирования 25.06.2024 г.,
принята к публикации 01.07.2024 г.

Статья доступна по лицензии CC BY-NC-ND 4.0 International © Эко-Вектор, 2024

The last system by Cavalier-Smith

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

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

²Saint Petersburg State Chemical and Pharmaceutical University, St. Petersburg, Russia

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

ABSTRACT. At the end of 2022, after the death of T. Cavalier-Smith, his fundamental synthesis under the title “Ciliary transition zone evolution and the root of the eukaryote tree: implications for opisthokont origin and classification of kingdoms *Protozoa*, *Plantae*, and *Fungi*” was published on the “Protoplasma” pages. This work highlights the organization of the transition zone of the eukaryotic flagellum and provides a new author’s system for this domain. Since the analysis of this heuristically important paper was not included in any memorial essay dedicated to Cavalier-Smith published in 2021–2022, this writing is dedicated to attempt of such an analysis. In addition, a glossary is provided containing specific terms introduced by Cavalier-Smith, which will help to better navigate the theoretical heritage of this scientist.

KEYWORDS: basal eukaryotes; corticates; discaria; flagellar transition zone; malawimonads; protist system; transverse plate

REFERENCES

- Zmitrovich I. V., Perelygin V. V., Zharikov M. V. To the 80th anniversary of Professor Thomas Cavalier-Smith. *Pharmacy Formulas*. 2022. M. 4(4). P. 86–96. doi: 10.17816/phf321799. (In. Russ).
- Cavalier-Smith T. Ciliary transition zone evolution and the root of the eukaryote tree: implications for opisthokont origin and classification of kingdoms *Protozoa*, *Plantae*, and *Fungi*. *Protoplasma*. 2022. V. 259. P. 487–593. doi: 10.1007/s00709-021-01665-7
- Cavalier-Smith T. Kingdom Chromista and its eight phyla: a new synthesis emphasising periplastid protein targeting, cytoskeletal and periplastid evolution, and ancient divergences. *Protoplasma*. 2018. V. 255. P. 297–357. doi: 10.1007/s00709-017-1147-3
- Cavalier-Smith T., Chao E. E., Lewis R. Multigene phylogeny and cell evolution of chromist infrakingdom Rhizaria: contrasting cell organization of sister phyla Cercozoa and Retaria. *Protoplasma*. 2018. V. 255. P. 1517–1574. doi: 10.1007/s00709-018-1241-1
- Cavalier-Smith T., Chao E. Multidomain ribosomal protein trees and the planctobacterial origin of neomura (eukaryotes, archaeobacteria). *Protoplasma*. 2020. V. 257 (3). P. 621–753. doi: 10.1007/s00709-019-01442-7
- Derelle R., Torruella G., Klimeš V., Eliáš M. Bacterial proteins pinpoint a single eukaryotic root. *PNAS*. 2015. V. 112 (7). P. E693–E699. doi: 10.1073/pnas.1420657112
- Gawryluk R. M.R., Tikhonenkov D. V., Hehenberger E., Husnik F., Mylnikov A. P., Keeling P. J. Non-photosynthetic predators are sister to red algae. *Nature*. 2019. V. 572. P. 240–243. doi: 10.1038/s41586-019-1398-6
- Cavalier-Smith T. A revised six-kingdom system of life. *Biol. Rev.* 1998. V. 73. P. 203–266.
- Cavalier-Smith T. Only six kingdoms of life. *Proc. Biol. Sci.* 2004. V. 271 (1545). P. 1251–1262. doi: 10.1098/rspb.2004.2705
- Cavalier-Smith T. Higher classification and phylogeny of Euglenozoa. *Eur. J. Protistol.* 2016. V. 56. P. 250–276. doi: 10.1016/j.ejop.2016.09.003
- Cavalier-Smith T., Chao E. E., Lewis R. Multiple origins of Heliozoa from flagellate ancestors: New cryptist subphylum Corbihelia, superclass Corbistoma, and monophyly of Haptista, Cryptista, Hacrobia and Chromista. *Molec. Phylog. Evol.* 2015. 93: 331–362. doi: 10.1016/j.ympev.2015.07.004
- Karpov S. A., Cvetkova V. S., Annenkova N. V., Vishnyakov A. E. Kinetid structure of Aphelidium and Paraphelidium (Aphelida) suggests the features of the common ancestor of Fungi and Opisthosporidia. *J. Eukaryot. Microbiol.* 2019. V. 66. P. 911–924. doi: 10.1111/jeu.12742
- Zmitrovich I. V., Perelygin V. V., Zharikov M. V. Nomenclature and rank correlation of higher taxa of eukaryotes: monograph. Moscow: INFRA-M, 2022. 183 p. (*Folia Cryptogamica Petropolitana*, No. 8)
- Cavalier-Smith T. Cell diversification in heterotrophic flagellates. In: D. J. Patterson, J. Larsen (eds). *The Biology of free-living heterotrophic flagellates*. Oxford University Press, 1991, pp. 113–131.

15. Cavalier-Smith T., Chao E. E., Stechmann A., Oates B., Nikolaev S. Planomonadida ord. nov. (Apusozoa): ultrastructural affinity with Micronuclearia podoventralis and deep divergences within *Planomonas* gen. nov. *Protist*. 2008. V. 159 (4):535–562. doi: 10.1016/j.protis.2008.06.002
16. Cavalier-Smith T. Eukaryotes with no mitochondria. *Nature*. 1987. V. 326 (6111). P. 332–333. doi: 10.1038/326332a0
17. Cavalier-Smith T. Amoeboflagellates and mitochondrial cristae in eukaryote evolution: megasystematics of the new protozoan subkingdoms Eozoa and Neozoa. *Archiv für Protistenkunde* 1997. V. 147(3–4). P. 237–258. doi: 10.1016/S0003-9365(97)80051-6
18. Cavalier-Smith T. Megaphylogeny, cell body plans, adaptive zones: causes and timing of eukaryote basal radiations. *J. Eukaryot. Microbiol.* 2009. V. 56 (1). P. 26–33. doi: 10.1111/j.1550-7408.2008.00373.x
19. Cavalier-Smith T. Eukaryote kingdoms: seven or nine? *Biosystems*. 1981. V. 14(3–4). P. 461–481. doi: 10.1016/0303-2647(81)90050-2
20. Cavalier-Smith T., Chao, Ema E.-Y., Oates B. Molecular phylogeny of Amoebozoa and the evolutionary significance of the unikont *Phalansterium*. *European Journal of Protistology*. 2004. V. 40. P. 21–48. doi: 10.1016/j.ejop.2003.10.001
21. Cavalier-Smith T. The phagotrophic origin of eukaryotes and phylogenetic classification of Protozoa. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2002. V. 52(Pt 2). P. 297–354. doi: 10.1099/00207713-52-2-297
22. Cavalier-Smith T. The kingdom Chromista. In: *The chromophyte algae: problems and perspectives*. Clarendon Press, Oxford, 1989, pp. 379–405.
23. Cavalier-Smith T. The excavate protozoan phyla Metamonada Grassé emend. (Anaeromonadea, Parabasalida, Carpediemonas, Eopharyngia) and Loukozoa emend. (Jakobea, *Malawimonas*): their evolutionary affinities and new higher taxa. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2003. V. 53(Pt 6). P. 1741–1758. doi: 10.1099/ijs.0.02548-0
24. 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. V. 49 (2). P. 115–178. doi: 10.1016/j.ejop.2012.06.001
25. Cavalier-Smith T., Chao E. E., Lewis R. 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. V. 93. P. 331–362. doi: 10.1016/j.ympev.2015.07.004
26. Cavalier-Smith T. Kingdoms Protozoa and Chromista and the eozoan root of the eukaryotic tree. *Biol Lett*. 2010. V. 6(3). P. 342–345 doi: 10.1098/rsbl.2009.0948
27. Cavalier-Smith T. Kingdom Protozoa and its 18 phyla. *Microbiol. Rev.* 1993. V. 57. P. 953–994. doi: 10.1128/mr.57.4.953-994.199
28. Cavalier-Smith T. The kingdom Chromista: origin and systematic. In: F. E. Round, D. J. Chapman (eds). *Progress in Phycological Research*. V. 4. Bristol, 1986, pp. 309–347.
29. Cavalier-Smith T., Chao E., Snell E. A., Berney Cédric, Fiore-Donno A. M., Lewis R. Multigene eukaryote phylogeny reveals the likely protozoan ancestors of opisthokonts (animals, fungi, choanozoans) and Amoebozoa. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2014. V. 81. P. 71–85. doi: 10.1016/j.ympev.2014.08.012
30. Jewari C. A. I., Baldauf S. L. An excavate root for the eukaryote tree of life. *Sci. Adv.* 2023. V. 9, eade4973. doi: 10.1126/sciadv.ade4973
31. Yazaki E., Yabuki A., Imaizumi A. et al. The closest lineage of the Archaeplastida is revealed by phylogenomics analyses that include *Microheliella maris*. *Open Biology*. 2022. V. 12. P. 210376. doi: 10.1098/rsob.210376

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, St. Petersburg, Russia, iv_zmitrovich@mail.ru

Vladimir V. Perelygin – Dr. Med. Sci., Professor, Head of the Industrial Ecology Department, St. Petersburg State Chemical and Pharmaceutical University of the Ministry of Health of the Russian Federation, St. Petersburg, Russia, vladimir.perelygin@pharminnotech.com

Mikhail V. Zharikov – Master of the Department of Industrial Ecology, St. Petersburg State Chemical and Pharmaceutical University of the Ministry of Health of the Russian Federation, St. Petersburg, Russia, zharikov.mihail@pharminnotech.com

The authors declare no conflicts of interests.

The article was submitted June 22, 2024; approved after reviewing June 25, 2024; accepted for publication July 01, 2024.

The article can be used under the CC BY-NC-ND 4.0 license © Eco-Vector, 2024

