



УДК 57.065:58

Полифилия носителей хлоропластов: где располагаются растения на древе жизни?

М. С. Раутиан¹, В. С. Шнеер², А. В. Родионов^{1,2}

¹ Биологический факультет Санкт-Петербургского университета, Университетская наб., д. 7–9,
г. Санкт-Петербург, 199034, Россия. E-mail: mrautian@mail.ru

² Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, ул. проф. Попова, д. 2, г. Санкт-Петербург, 197376, Россия.
E-mail: avrodionov@mail.ru

Ключевые слова: макрофилогения, первичные и вторичные хлоропласты, симбиогенез, Eucaryota, Procaryota.

Аннотация. Рассмотрены современные данные о макрофилогении бактерий, архей и эукариот, и обсуждается вопрос о положении на «древо жизни» эукариотических организмов, в клетках которых есть хлоропласты. Показано, что эукариоты, несущие окруженный двойной мембраной хлоропласт, происходящий непосредственно из цианобактерии (такой хлоропласт называется первичным), располагаются на двух удаленных друг от друга ветвях филогенетического древа. Одна из этих ветвей, называемая супергруппой Archaeplastida или царством Plantae, представлена наземными многоклеточными растениями, а также зелеными, красными и глаукофитовыми водорослями. Амебы из рода *Paulinella*, на филогенетическом древе эукариот располагающиеся среди видов супергруппы (инфрацарства) Rhizaria, приобрели первичный хлоропласт в результате независимого акта симбиогенеза, имевшего место относительно недавно – 90–140 млн лет назад. Хлоропласты простейших, окруженные тремя мембранами, появились в результате симбиоза между эукариотической клеткой и эукариотическими же зелеными или красными водорослями, уже обладавшими первичным хлоропластом. Вторичные симбионты, имеющие хлоропласт, происходящий от зеленой водоросли, возникали в эволюции по меньшей мере два раза: в линиях эвглен и амёб-хлорарахниофитов зеленые водоросли, превратившиеся в их хлоропласты, также разные. Эукариоты, обладающие вторичными хлоропластами, происходящими от красной водоросли, широко распространены в природе – они есть у половины Protozoa, представителей всех клад, кроме Amoebozoa и Opisthosonta. Предполагается, что вторичный симбиоз с красной водорослью мог возникнуть у общего предка всех этих групп, после чего имели место многочисленные акты потери и приобретения вторичных хлоропластов. Третичные хлоропласты, окруженные четырьмя мембранами, есть результат симбиоза между эукариотической клеткой и клеткой со вторичным хлоропластом.

Polyphyly of chloroplast carriers: where do plants are located on the “tree of life”?

M. S. Rautian¹, V. S. Shneyer², A. V. Rodionov^{1,2}

¹ Biological Faculty of St. Petersburg State University, Universitetskaya Nab., 7-9, St. Petersburg, 199034, Russian Federation

² Komarov Botanical Institute, Professor Popov Street, 2, St. Petersburg, 197376, Russian Federation

Keywords: Eucaryota, macrophylogenesis, primary and secondary chloroplasts, Procaryota, symbiogenesis.

Summary. Current data on the macrophylogeny of bacteria, archaea and eukaryotes are considered and the position on the tree of life of Plantae is discussed. It has been shown that eukaryotes carrying a chloroplast surrounded by a double membrane, originating directly from cyanobacteria, are located on two branches of a phylogenetic tree that

are distant from each other. One of these branches, called super-group Archaeplastida, is represented by land plants (Embryophyta), as well as green (Chlorophyta), red algae (Rhodophyta), and glaucophytes. Amoebas of the genus *Paulinella*, located on the phylogenetic tree of eukaryotes among the species of Rhizaria, acquired the primary chloroplast as a result of an independent act of symbiogenesis that took place relatively recently – 90–140 million years ago. The simplest chloroplasts, surrounded by three membranes, appeared as a result of the symbiosis between the eukaryotic cell and the eukaryotic green or red algae, which already had a primary chloroplast. Secondary symbionts with chloroplast, derived from the green alga, appeared in evolution at least two times: in the lines of Euglenoidea and amoeba Chlorarachniophyta, the green algae that turned into their chloroplasts are also different. Eukaryotes possessing secondary chloroplasts derived from red algae are widely distributed in nature – half of Protozoa, representatives of all clades, except Amoebozoa and Opisthoconta, have them. It is assumed that the secondary symbiosis with the red algae could occur in the common ancestor of all these groups, after which there were numerous acts of loss and acquisition of secondary chloroplasts. Tertiary chloroplasts surrounded by four membranes are the result of a symbiosis between a eukaryotic cell and a cell with a secondary chloroplast.

Изучение биоразнообразия растений (и разнообразия любых объектов материального и нематериального мира) с неизбежностью ставит исследователя перед необходимостью привести изучаемое множество объектов в систему. Проблема в том, что возможных систем классификации живого, равно как и принципов, лежащих в основе каждой из таких систем, может быть бесконечное множество. История систематики показывает, что можно успешно разделять объекты на группы по первым буквам алфавита в их наименованиях, по степени полезности для человека, и, наконец, по сходству тех или иных морфологических признаков объектов классификации (Pavlinov, Lyubarskii, 2011; Lyubarskii, 2015; Pavlinov, 2015). С формальной точки зрения, каждая из предлагаемых классификаций имеет право на существование, а с практической, в некоторых случаях может быть удобна одна система классификации, в других – другая.

Принято думать, что более «естественной», более правильной, чем иные будет та система, которая создана наиболее опытным систематиком, поскольку «именно он и только он один, может составить наилучший естественный признак, ибо при этом должны быть учтены весьма многочисленные виды; ведь всякий вид [требует] исключения какой-нибудь излишней особенности» (Linnaei, 1989, p. 120). Проблема в том, что «опытных» систематиков и построенных ими систем со временем становится все больше и задача определить, какая из предложенных систем более «естественная» в сравнении с другими системами, со временем становится едва ли разрешимой.

Но есть одно исключение: если исходить из парадигмы, что наблюдаемое биоразнообразие таксонов разного уровня есть результат дивергенции видов животных и растений, имевших некогда общего предка, тогда степень «есте-

ственности» всех систем, построенных по филогенетическому принципу, по признакам, говорящим о родстве объектов исследования, оказывается экспериментально проверяемой. Идеальная «естественная» система филогенетической классификации должна полностью соответствовать реальной генеалогии объектов исследования и «естественность» каждой из конкретных предлагаемых систем классификации и филогенетических гипотез может быть оценена сейчас или со временем по степени приближения к реальной, имевшей место быть генеалогии объектов исследования.

Таким образом, если цель наших исследований состоит в создании «естественной» филогенетической системы растений, то среди всех возможных признаков для нас особое место должны занимать признаки, свидетельствующие не столько о морфологическом сходстве, сколько о степени родства объектов исследования, на что первым обратил внимание, по-видимому, Дарвин (Pavlinov, 2015, p. 44). С момента, когда стала ясна определяющая роль хромосом, а затем ДНК в формировании комплекса признаков, отличающих один таксон от другого, именно с исследованиями хромосом и геномов стали связывать надежды на построение «естественных» систем животных и растений (Delone, 1915; Levitskii, Kuzmina, 1927; Antonov, 2006; Zelenin et al., 2016). На это есть все основания. В конце концов, жизнь на Земле во всех известных нам на сегодняшний день проявлениях есть процесс передачи двунитевых нуклеиновых кислот в ряду клеточных поколений. Уникальные особенности ДНК – реплицируемой двунитевой нуклеиновой кислоты, состоящей из двух комплементарных цепей, в которых прямо или косвенно закодирована информация об особенностях строения той клеточной формы жизни, геному которой она принадлежит, делают ее основой всей дарви-

новской схемы эволюции. Репликация ДНК как носителя информации не может идти без ошибок копирования, что неизбежно влечет за собой изменения в ДНК в ряду клеточных поколений вследствие дрейфа мутаций и естественного отбора при условии, что уровень ошибок репликации ниже катастрофического порога (Koonin, 2014, p. 40).

Цель нашей статьи – показать, какое место занимают растения в филогенетически обоснованной системе живого, иначе говоря, на древе жизни.

Определяя положение растений в системе мира, Карл Линней (1751, цит. по изданию Linnaei, 1989) поместил их среди божественных созданий («натуралий») как одно из царств природы, коих всего три: минералы, растения и животные. В 1866 г. Эрнст Геккель (Haeckel, 1866), не рассматривая минералы, полагал, что живое имеет смысл разделить на три царства – растений, животных и простейших (Protista), среди которых мы видим Monera (не имеющие видимых структур организмы, в частности, бактерии). Позднее он отнес к Monera и цианофиты (Haeckel, 1904). Затем Коуплэнд (Copeland, 1938) предложил разделять живое на 4 царства: не имеющие ядра Monera Геккеля, по его мнению, радикально отличались от других Protista и заслуживали выделения в отдельное царство (рис. 1). При этом Коуплэнд отделял не имеющих ядра Monera (бактерии и цианобактерии) от всех остальных живых объектов, объединенных им в не имеющую таксономического ранга группу “NUCLEATE ORGANISMS” – “In all organisms except the Monera, the life of every cell is conditioned by the presence within it of one or more nuclei” – пишет Коуплэнд (Copeland, 1938, p. 392).

На филогенетическом древе, представленном Коуплэндом (рис. 1), видно, что, по его мнению, важнейшим этапом эволюции было обретение ядра, после чего в филогенетической ветви обладающих ядром объектов дивергировали ветви царства Растений, давших несколько групп пигментированных жгутиконосцев и организмов с целлюлозной клеточной стенкой, и ветвь царства Животных, объединяющая организмы, в развитии которых есть стадии бластулы и гастрюлы.

Идея разделения живого на две формы – клетки без ядра и клетки с ядром – стала популярной после появления статьи Станиера и Ван Нила «Концепция бактерий» (Stanier, van Niel, 1962). По предложению Андрэ Львова, безъядерные

клетки бактерий и сине-зеленых водорослей стали называть прокариотическими, а имеющие ядро клетки простейших, растений и животных – эукариотическими (Stanier, van Niel, 1962; Sapp, 2005); термины эти встречались в одной из ранних статей французского протистолога Шаттона (Chatton, 1925). Подчеркнем, что разделение клеток на прокариотические и эукариотические в статье Станиера и Ван Нила было обосновано с морфологической и биохимической точек зрения; в статье были перечислены важные дифференцирующие отличия эукариотических и прокариотических клеток, такие как отсутствие у прокариот ядра и органелл, отсутствие у них митоза, однако в статье не было таксономического или филогенетического «отягощения» (Sapp, 2005). Идея о том, что различия между объектами с прокариотическими клетками и клетками эукариотическими настолько значительны, что заставляют пересмотреть систему живых организмов и объединить животных и растений в одно царство Eukaryotae (так!), а бактерии и сине-зеленые водоросли в царство Prokaryotae (так!), впервые, по-видимому, была высказана Н.Р. Трауб (Traub, 1963, 1964; см. также Traub, 1975).

Эти, казалось бы, хорошо обоснованные всей историей сравнительно-морфологических исследований взгляды на систему живых организмов были пересмотрены, когда систему живого стали строить, основываясь на результатах сравнительного исследования ДНК. Первоначально основным методом было сравнение валового нуклеотидного состава ДНК (Antonov, Belozerskii, 1961; Blokhina, Levanova, 1976) или сравнение последовательностей аминокислот в некоторых, не очень широко распространенных среди разных объектов белках, таких как цитохром С (Fitch, Margoliash, 1967). На этом этапе степень сходства объектов можно было оценивать лишь на уровне микротаксономии. Кардинальные изменения представлений о топологии «древа жизни» произошли после публикации небольшой статьи Карла Вёзе (Woese, Fox, 1977). Новизна подхода, предложенного Вёзе, состояла в том, что родство не имеющих общих морфологических признаков объектов оценивалось путем сравнения последовательностей генов, которые есть в геномах всех живых организмов, и, более того, генов, продукты которых в клетках сравниваемых объектов выполняют одну и ту же функцию. Такими последовательностями являются гены рибосомных РНК (Woese, Fox, 1977).

«Жизнь есть способ существования белковых тел» (Engels, 1955) – отсюда с неизбежностью следует, что все известные нам клеточные формы жизни имеют аппарат белкового синтеза – рибосомы, в состав малой субъединицы которых обязательно входит молекула 16S–18S рРНК, а в

состав большой субъединицы – молекулы 23S–28S рРНК и 5S рРНК. У эукариот в большой субъединице есть еще молекула 5.8S рРНК. У прокариот 5.8S рРНК нет, но гомологичные ей последовательности входят в состав 26S–28S рРНК (Jacq, 1981).

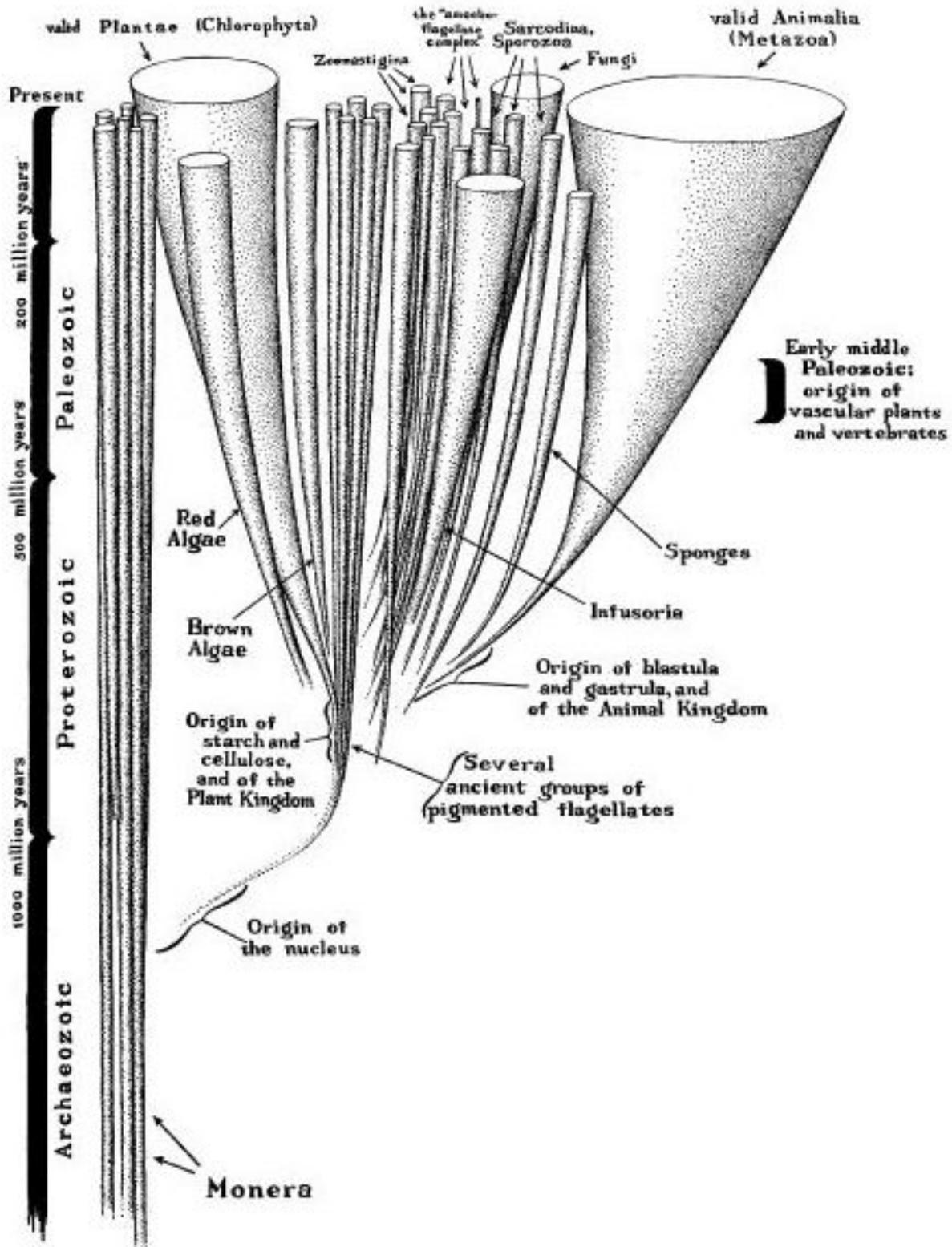


Рис. 1. Общая филогения организмов по Х. Ф. Коуплэнду (Copeland, 1938).

Результаты, полученные Вёзе с соавторами (Woese, Fox, 1977; Woese et al., 1990) и их последователями, впечатляли: казавшиеся неоспоримыми представления о дихотомии живого, о делении живого на прокариот и эукариот усложнились. Сравнение 18S рРНК, а затем и многих других генов, связанных с информационными процессами в клетках, показало, что существует не два, а три «первичных царства», получивших первоначально названия Eubacteria, Archaeobacteria и Eukaryotes, позднее переименованных в Bacteria, Archaea и Eucarya (Woese et al., 1990). Реальность существования этих трех мегатаксонов не вызывает сомнения, однако филогенетические отношения между ними до сих пор остаются предметом дискуссий. Дело в том, что если сравнение вести по генам, связанным с внутриклеточным метаболизмом, сигнальной трансдукцией, ионным гомеостазом, энергетическими процессами в клетке, то Eucarya и Bacteria могут попасть на одну ветвь древа, сестринскую ветви Archaea, и наоборот, если сравнивать гены, связанные с информационными процессами (репликацией, транскрипцией, трансляцией), то Bacteria оказываются сестринской группой для ветви, объединяющей Archaea и Eucarya (Lake et al., 1984; Horiike et al., 2002; MacLeod et al., 2019).

Кто из архей наиболее близок по геномной ДНК ядру эукариот выяснилось в последнее время. Наибольшее число гомологов характерных для эукариот генов найдено у недавно открытой суперклады глубоководных архей Lokiarchaeota, Thorarchaeota, Odinararchaeota и Heimdallarchaeota, получившей обобщенное название Asgard. Из них Heimdallarchaeota, по-видимому, наиболее близок к эукариотам (Spang et al., 2015; Zaremba-Niedzwiedzka et al., 2017; MacLeod et al., 2019). Предполагается, что *Lokiarchaeum* и родственные им археи могут иметь цитоскелет. У Loki-, Odin- и Heimdallarchaeota найдены входящие в состав цитоскелета и способные взаимодействовать с эукариотическим актином профилины (Akil, Robinson, 2018; MacLeod et al., 2019). Актин – белок, общий для эукариот и Asgard, – необходим для фагоцитоза у эукариот, то есть для активного поглощения пищевых частиц. Способность к фагоцитозу могла облегчить приобретение клеткой предка митохондрий, наличие которых служит одним из ключевых признаков эукариот, а также предков хлоропластов. У всех архей суперфилы Asgard найдены последовательности, гомологичные тем, которые у эукариот кодируют сигнальные пептиды (ESP), обеспе-

чивающие транспорт протеинов через мембраны из компартмента в компартмент. Кроме актина и профилинов у этих архей были выявлены и гомологи важных для эукариот белков, связанных с системой убиквитин-опосредованной системы деградации протеинов. Рибосомы *Lokiarchaeum* ближе к рибосомам эукариот, чем любые другие прокариотические рибосомы (Spang et al., 2015; Zaremba-Niedzwiedzka et al., 2017; MacLeod et al., 2019).

Таким образом, сейчас трех-доменная система живого, предложенная Вёзе (Woese, Fox, 1977; Woese et al., 1990), трансформировалась в двух-доменную, называемую «эоцитарной гипотезой» (эоциты – одно из названий группы архей, к которой близки Asgard-археи) (рис. 2).

Выше, когда речь шла о родственных отношениях бактерий, архей и эукариот, говоря об эукариотах, мы имели в виду ядро эукариотической клетки и его геном. Однако эукариотическая клетка полигеномна и установление этого факта является одним из важнейших открытий в биологии конца XX века. Именно тогда были получены молекулярно-генетические доказательства происхождения эукариотической клетки в результате симбиоза нескольких прокариотических организмов разного происхождения. Сама идея симбиогенного происхождения эукариотической клетки не нова – ей более 100 лет. Гипотезу о том, что хлоропласты растений произошли от цианобактерий, а ядро от какой-то микрококковой бактерии или микоплазмы, поглощенной амебоидной клеткой, впервые высказал профессор Казанского университета К. С. Мережковский (Mereschkowsky, 1905, 1910). Несколько позже профессор Воронежского университета Б. М. Козо-Полянский (Kozo-Polyanski, 1924) развивал идею, что не только хлоропласты и ядро, но и митохондрии, клеточный центр, комплекс Гольджи и цистерны эндоплазматической сети – все это единая многокомпонентная симбиотическая система, компоненты которой имеют бактериальное происхождение. Экспериментальное подтверждение этих идей прошло через несколько этапов. Прежде всего, цитофотометрически было установлено, что ДНК есть в пластидах (Ris, Plaut, 1962) и митохондриях (Nass M. M., Nass S., 1963). Затем было показано, что геном митохондрий родственен геному альфа-протеобактерий (Bonen et al., 1977; Battistuzzi et al., 2004; Roger et al., 2017), а геном хлоропластов – геному сине-зеленых водорослей (Woese, Fox, 1977; Battistuzzi et al., 2004).

Если принять изображенную на рис. 2 схему происхождения эукариот, мы вправе ожидать, что в основании филогенетического древа эукариот должны располагаться организмы с эукариотическим ядром, но без митохондрий и, возможно, без комплекса Гольджи (Cavalier-Smith, 1983; Sokolova et al., 2007). Такие эукариоты известны – это *Entamoeba*, *Microsporidia*, *Parabasalia*, *Diplomonadida*. Однако дальнейшие исследования показали, что в клетках парабазалид присутствуют особые тельца – гидрогеносомы, в которых протекают реакции бескислородного этапа окислительного фосфорилирования; в клетках микроспоридий, *Entamoeba* и *Giardia* есть тельца иного типа, названные митосомами, в которых присутствует большее или меньшее количество анаэробных митохондриальных фер-

ментов, в наиболее редуцированных случаях – только Fe-S кластеры. (Müller, 1993). Гидрогеносомы и митосомы не имеют ДНК, но представляют собой редуцированные митохондрии. Как и митохондрии, они окружены двойной мембраной, а большинство работающих в них белков кодируется ядром, синтезируется в цитоплазме и поступает в них при участии сигнальных пептидов, схожих с сигнальными пептидами, работающими при проникновении протеинов в митохондрии (Van der Giezen, 2012; Roger et al., 2017). Наконец, были обнаружены анаэробные инфузории из кишечника тараканов, которые сохранили в гидрогеносомах ДНК. Секвенирование показало ее сходство с митохондриальной ДНК (Akhmanova et al., 1998).

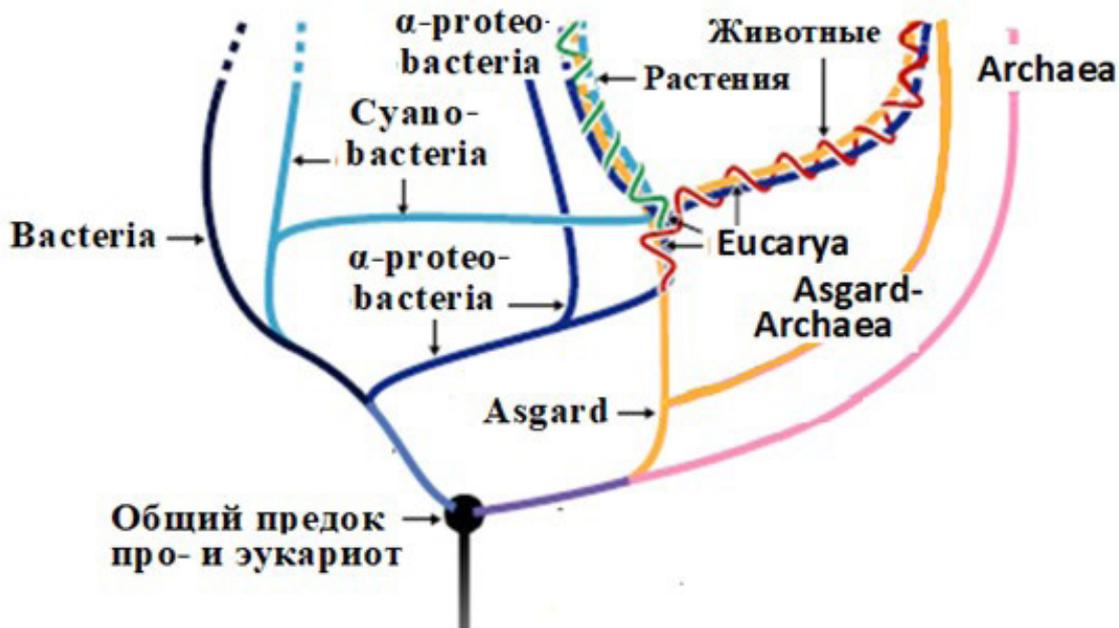


Рис. 2. Симбиогенез: происхождение эукариотической клетки, бактерий и архей (по: Vogograd, 2008, модифицировано).

По определению, нет эукариотических клеток без ядра, но удивительно, что нет эукариотических клеток, у которых нет митохондрий или, по крайней мере, у предков которых не было митохондрий. Все эукариоты имеют общего предка как по линии ядра, так и по линии митохондрий. Иными словами, эукариотическая клетка возникла однажды, и начало эволюционной истории эукариот неотделимо от появления симбиотической системы, состоящей из предка ядра (архейного или химерного по происхождению) и предка митохондрий (Martin, Müller, 1998; Koehn, 2010).

Перейдем теперь к определению места, которое растения занимают на древе жизни. После того, как стало очевидным, что данное Аристотелем, поддержанное и развитое Линнеем, определение растения как «тела, живущего, но не чувствующего, прикрепленного к определенному месту или основанию, откуда оно может получать питание, увеличиваться и, наконец, распространяться» несостоятельно, растениями стали считать эукариотические организмы (только многоклеточные или как многоклеточные, так и одноклеточные), которые имеют, или их предки имели, хлоропласты (Copeland, 1938). Оста-

вались неясными отношения высших растений и зеленых водорослей с другими простейшими (одноклеточными), имеющими пластиды, – гаптофитовыми, криптофитовыми, эвгленовыми водорослями, динофлагеллятами и др. Коуплэнд, например, пророчески допускал, что их хлоропласты могут отличаться от хлоропластов растений (Copeland, 1938, p. 412).

Филогенетическое древо эукариот, разработанное на основании сравнения множества генов генома ядер эукариот разных систематических групп (Nozaki et al., 2007; Dorrell, Smith, 2011; Burki, 2014), приведено на рис. 3. Прежде всего, отметим, что с молекулярно-филогенетической точки зрения совершенно несостоятельно предлагавшееся Виттакером и Маргулис (Whittaker, Margulies, 1978) объединение одноклеточных водорослей с грибами. По данным молекуляр-

ной филогении, все грибы – Fungi и микроспоридии – наряду с многоклеточными животными относятся к суперкладе Opisthocoonta, тогда как Лабиринтулы (Labyrinthulea) и Оомицеты (Oomycetes), ранее относимые к грибам, в частности, хорошо известный патоген пасленовых фитопфтора, в действительности таковыми не являются. Они относятся к ветви Страменопиллов (Stramenopiles, Heterocoonta), среди которых многие как одноклеточные, так и многоклеточные водоросли – бурые, диатомовые, золотистые водоросли. Эта ветвь является сестринской по отношению к Dinozoa и Apicomplexa и входит в суперкладу SAR.

Второе важное обстоятельство требует осмысления: носители хлоропластов располагаются на разных филогенетических ветвях древа жизни, но при этом многоклеточные зеленые

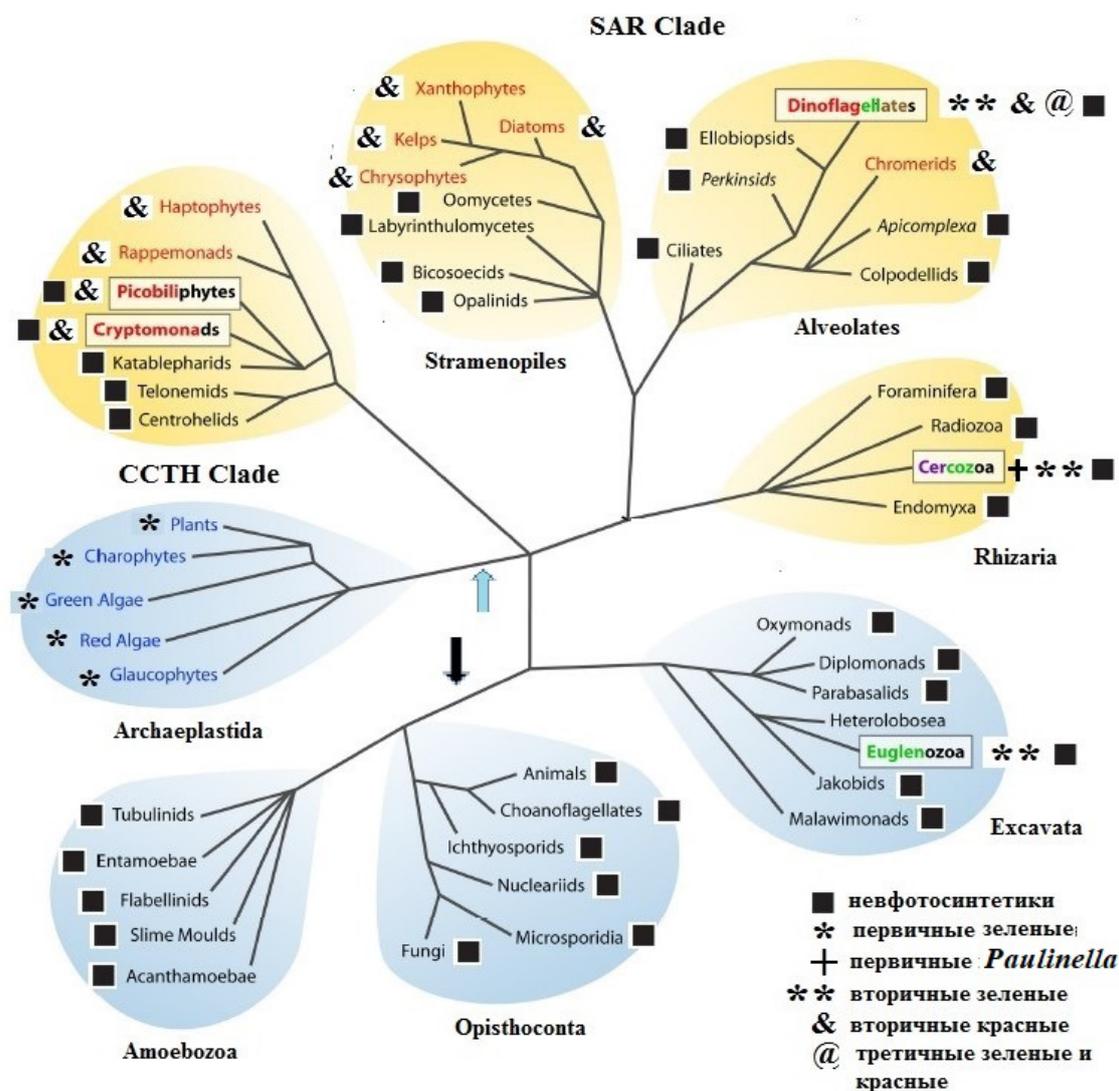


Рис. 3. Филогенетическое древо эукариот (по: Dorrell, Smith, 2011, модифицировано). Стрелки показывают наиболее вероятное положение корня древа (Koonin, 2010).

растения, зеленые, красные и глаукофитовые водоросли формируют одну кладу, один таксон Archaeplastida (Adl et al., 2005), называемый также царством Plantae (Ruggiero et al., 2015a, b). В пределах этой ветви видим зеленые многоклеточные растения, зеленые водоросли и мхи (Viridiplantae) (Rodriguez-Ezpeleta et al., 2005; Dorrell, Smith, 2011; Burki, 2014). Хлоропласты Archaeplastida возникли в результате симбиоза эукариотической клетки с цианобактерией, по разным оценкам, более 1,5 млрд лет назад (Yoon et al., 2004; Parfrey et al., 2013; Lhee et al., 2019) – это так называемые первичные хлоропласты. Из изученных на сегодня свободноживущих цианобактерий к предкам хлоропластов ближе всего *Gloeomargarita lithophora* (Ponce-Toledo et al., 2017). По молекулярно-филогенетическим данным, филогенетические ветви предков хлоропластов и *Gloeomargarita* разошлись около 2,1 млрд лет назад, общий предок Archaeplastida жил 1,9 млрд лет назад, Rhodophyta дивергировали 1–1,6 млрд лет назад, а радиация Chlorophyta и Streptophyta началась 542 млн–1 млрд лет назад (Sanchez-Baracaldo et al., 2017). Эти расчеты, в общем, согласуются с палеонтологическими данными, к сожалению, пока немногочисленными – палеообразцы достоверных многоклеточных красных водорослей имеют возраст 1,0–1,6 млрд лет (Bengtson et al., 2017; Gibson et al., 2018).

Подчеркнем, что, за одним исключением, первичные хлоропласты встречаются только у организмов клады Archaeplastida. Единственное исключение – это три вида амёб *Paulinella chromatophora*, *P. micropora* и *P. longichromatophora*, которые по результатам секвенирования рДНК определено относятся к Cercozoa (супергруппа Rhizaria – см. рис. 3) (Bhattacharya et al., 1995), однако имеют хлоропласты, произошедшие в результате первичного симбиоза с *Synechococcus*-подобной альфа-цианобактерией, имевшего место относительно недавно – около 90–140 млн лет назад (Delaye et al., 2016; Zhang et al., 2017; Lhee et al., 2019). Геном хлоропластов *Paulinella* сильно редуцирован, в нем осталось около 40 % генов от генома цианобактерии (Lhee et al., 2019); их деление синхронизировано с делением клетки-хозяина; так же как хлоропласты высших растений, зеленых и красных водорослей, они неспособны к жизни вне клетки-хозяина (de Vries, Gould, 2018). Таким образом, симбиогенез между эукариотической клеткой и цианобактерией, в результате которого возникли организмы

с первичными хлоропластами, в истории Земли имел место по крайней мере дважды.

Обратим внимание на еще одно важное следствие, вытекающее из рассмотрения современного дерева эукариот: многоклеточность возникала независимо и неоднократно в разных ветвях. Мы видим многоклеточные организмы в двух ветвях Archaeplastida – у красных водорослей и у современных наземных растений, которые происходят от одноклеточных зеленых водорослей, а именно от харовых (Charophyta) (Graham et al., 2000). Очевидно независимое происхождение многоклеточных бурых водорослей (Stramenopiles). Наконец, многоклеточные формы находим в суперкладе Opisthokonta, где она независимо возникла у грибов и у животных.

Исследование хлоропластов динофлагеллят, гаптофитовых, ксантофитовых, диатомовых водорослей, хлорарахниофитовых амёб показало, что их хлоропласты окружены дополнительными мембранами, в ряде случаев содержат небольшие, сильно редуцированные ядра по строению и функционированию эукариотического типа. Их ДНК родственна ядерной ДНК в одних случаях красных, в других – зеленых водорослей, что указывает на их происхождение от красных или зеленых одноклеточных водорослей – и доказывает, что перед нами случаи вторичного симбиоза (Keeling, 2010; Dorrell, Smith, 2011; Burki, 2014). Доказательство этого факта объяснило неоднократно описывавшиеся ранее парадоксы, выявлявшиеся при сравнительно-морфологических исследованиях. Например, хлоропласт эвглен, по своим характеристикам, близок к хлоропластам зеленых водорослей, но по характеристикам ядра и цитоплазмы эвглены ближе к трипаносомам (Keeling, 2010). Виды со вторичными хлоропластами широко распространены среди простейших – их нет только среди организмов клады Archaeplastida, имеющих первичные хлоропласты и у Opisthokonta и Amoebozoa, вообще не имеющих автотрофных представителей (см. рис. 3). В то же время, по оценке Кавалье-Смита (Cavalier-Smith, 2004), около половины простейших несут вторичные хлоропласты, происходящие из красных водорослей. При этом во всех кладах есть виды, у которых нет хлоропластов. Предполагается, что вторичный симбиоз с красной водорослью мог возникнуть у общего предка всех этих групп, после чего имели место многочисленные акты потери и приобретения вторичных хлоропластов (Cavalier-Smith, 1999; Keeling, 2010).

Вторичные симбионты, имеющие хлоропласт, происходящий от зеленой водоросли, возникли в эволюции по меньшей мере два раза: в линиях эвглен и амёб-хлорарахниофитов, при этом зеленые водоросли, превратившиеся в их хлоропласты, также разные (Keeling, 2010; Dorrell, Smith, 2011).

Еще одна итерация симбиоза привела к возникновению третичных хлоропластов, когда новый хлоропласт образовался в результате симбиоза с водорослью, уже имевшей вторичный хлоропласт. Такие хлоропласты окружены четырьмя мембранами (Keeling, 2010). Такая ситуация хорошо документирована в нескольких ветвях динофлагеллят, где наряду со вторичными хлоропластами, происходящими от красной водоросли, есть группы, у которых «новые» хлоропласты образовались в результате симбиоза с гаптофитовыми, в других ветвях – с диатомовыми и криптофитовыми водорослями (Dorrell, Smith, 2011).

Резюмируя, еще раз подчеркнем: живые организмы, несущие первичный хлоропласт, по

результатам анализа ядерных геномов, находим в двух суперкладах: большая часть из них составляет суперкладу Archaeplastida, включающую наземные растения, красные водоросли (Rhodophyta), глаукофитовые (Glaucophyta) и зеленые водоросли, и вторая небольшая группа фотосинтетиков – носителей первичных хлоропластов – это несколько видов *Paulinella*. Каждая из этих групп монофилетична.

История с вторичными и третичными хлоропластами – намного сложнее. Они появлялись неоднократно и независимо во всех суперкладах, кроме Opisthocoonta с Amoebozoa (см. рис. 3) и многократно терялись. Поэтому, если мы будем считать растениями в широком смысле все те организмы, которые имеют хлоропласты, то представителей растений мы находим во всех суперкладах кроме уже названных Opisthocoonta и Amoebozoa.

Благодарности

Исследование выполнено по госзаданию АААА-А18-118040290 161-3.

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Adl S. M., Simpson A. G. B., Farmer M. A., Andersen R. A., Anderson O. R., Barta J. R., Bowser S. S., Brugerolle G., Fensome R. A., Fredericq S., James T. Y., Karpov S., Kugrens P., Krug J., Lane C. E., Lewis L. A., Lodge J., Lynn D. H., Mann D. G., McCourt R. M., Mendoza L., Moestrup Ø., Mozley-Standridge S. E., Nerad T. A., Shearer C. A., Smirnov A. V., Spiegel F. W., Taylor M. F. J. R.* 2005. The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. *J. Eukaryot. Microbiol.* 52: 399–451. DOI: 10.1111/j.1550-7408.2005.00053.x
- Akhmanova A., Voncken F., van Alen T., van Hoek A., Boxma B., Vogels, G., Veenhuls M., Hackstein J. H.* 1998. A hydrogenosome with genome. *Nature* 396: 527–528.
- Akil C., Robinson R. C.* 2018. Genomes of Asgard archaea encode profilins that regulate actin. *Nature* 562: 439–444.
- Antonov A. S.* 2006. *Genosistematika rasteniy [Plant Genosystematics]*. Akademkniga, Moscow, 294 pp. [In Russian]. (Антонов А. С. Геносистематика растений. М.: ИКЦ Академкнига, 2006. 294 с.)
- Antonov A. S., Belozerskii A. N.* 1961. Comparative study of nucleotide composition of deoxyribonucleic acids of some vertebrates and invertebrates. *Doklady AN SSSR [Reports AS USSR]* 138: 1216–1220 [In Russian]. (Антонов А. С., Белозерский А. Н. Сравнительное изучение нуклеотидного состава дезоксирибонуклеиновых кислот некоторых позвоночных и беспозвоночных животных // Доклады АН СССР, 1961. Т. 138. С. 1216–1220).
- Battistuzzi F. U., Feijao A., Hedges S. B.* 2004. A genomic timescale of prokaryote evolution: insights into the origin of methanogenesis, phototrophy, and the colonization of land. *BMC evolutionary biology* 4(1): 44. DOI: 10.1186/1471-2148-4-44
- Bengtson S., Sallstedt T., Belivanova V., Whitehouse M.* 2017. Three-dimensional preservation of cellular and subcellular structures suggests 1.6 billion-year-old crown-group red algae. *PLoS Biol.* 15: e2000735.
- Bhattacharya D., Helmchen T., Melkonian M.* 1995. Molecular evolutionary analyses of nuclear-encoded small subunit ribosomal RNA identify an independent rhizopod lineage containing the Euglyphina and the Chlorarachniophyta. *J. Eukaryot. Microbiol.* 42: 65–69. DOI: 10.1111/j.1550-7408.1995.tb01541.x
- Blokhina I. N., Levanova G. F.* 1976. *Genosistematika bakteriy [Genosystematics of Bacteria]*. Nauka, Moscow, 151 pp. [In Russian]. (Блохина И. Н., Леванова Г. Ф. Геносистематика бактерий. М.: Наука, 1976. 151 с.)
- Bogorad L.* 2008. Evolution of early eukaryotic cells: genomes, proteomes, and compartments. *Photosynthesis Research* 95: 11–21.
- Bonen L., Cunningham R. S., Gray M. W., Doolittle W. F.* 1977. Wheat embryo mitochondrial 18S ribosomal RNA: evidence for its prokaryotic nature. *Nucl. Acids Res.* 4(3): 663–671.

- Burki F.** 2014. The eukaryotic tree of life from global phylogenetic perspective. *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.* 2014; 6:a016147.
- Cavalier-Smith T.** 1983. A 6 kingdom classification and a unified phylogeny. In: *Endocytobiology II*. Eds. W. Schwemmler, H. E. A. Schenk. De Gruyter, Berlin, 1027–1034 pp.
- Cavalier-Smith T.** 1999. Principles of protein and lipid targeting in secondary symbiogenesis: euglenoid, dinoflagellate, and sporozoan plastid origins and the eukaryote family tree. *J. Eukaryot. Microbiol.* 46: 347–366. DOI: 10.1111/j.1550-7408.1999.tb04614.x
- Cavalier-Smith T.** 2004. Chromalveolate diversity and cell megaevolution: interplay of membranes, genomes and cytoskeleton. In: *Organelles, genomes and eukaryotic evolution*. Eds. R. P. Hirt, D. Horner. UK: Taylor and Francis, London, 71–103 pp.
- Chatton E.** 1925. *Pansporella perplexa*. Réflexions sur la biologie et la phylogénie des protozoaires. *Ann. Sci. Nat. Zool. 10e serie* 7: 1–84.
- Copeland H. F.** 1938. The kingdoms of organisms. *The Quarterly Review of Biology* 13(4): 383–420.
- de Vries J., Gould S. B.** 2018. The monoplastidic bottleneck in algae and plant evolution. *J. Cell Sci.* 131(2): jcs203414.
- Delaye L., Valadez-Cano C., Perez-Zamorano B.** 2016. How really ancient is *Paulinella chromatophora*? *PLoS Curr. Tree. Life*. DOI: 10.1371/currents.tol.e68a099364bb1a1e129a17b4e06b0c6b
- Delone L. N.** 1915. Comparative karyological study of several species *Muscari* Mill. *Zapiski Kiyevskogo Obshchestva Yestestvoispytateley [Notes of the Kiev Society of Naturalists]* 25: 33–64 [In Russian]. (Делоне Л. Н. Сравнительно-кариологическое исследование нескольких видов *Muscari* Mill. // Записки Киевского Общества Естествоиспытателей, 1915. Т. 25. С. 33–64).
- Dorrell R. G., Smith A. G.** 2011. Do red and green make brown? Perspectives on plastid acquisitions within Chromalveolates. *Eukaryotic Cell.* 10: 856–868.
- Engels F.** 1955. *Anti-Dyuring*. Moscow, 77 p. [In Russian]. (Энгельс Ф. Анти-Дюринг. М., 1955. С. 77).
- Fitch W. M., Margoliash E.** 1967. Construction of phylogenetic trees. *Science* 155: 279–284.
- Gibson T. M., Shih P. M., Cumming V. M., Fischer W. W., Crockford P. W., Hodgskiss M. S. W., Wörndle S., Creaser R. A., Rainbird R. H., Skulski T., Halverson G. P.** 2018. Precise age of *Bangiomorpha pubescens* dates the origin of eukaryotic photosynthesis. *Geology* 46(2): 135–138.
- Graham L. E., Cook M. E., Busse J. S.** 2000. The origin of plants: Body plan changes contributing to a major evolutionary radiation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97(9): 4535–4540. DOI: 10.1073/pnas.97.9.4535
- Jacq B.** Sequence homologies between eukaryotic 5.8S rRNA and the 5' end of prokaryotic 23S rRNA: evidences for a common evolutionary origin. *Nucl. Acids Res.* 9: 2913–2932. DOI: 10.1093/nar/9.12.2913
- Haeckel E.** 1866. *Generelle Morphologie der Organismen*. 2 Bände. Berlin, 462 pp.
- Haeckel E.** 1904. *The Wonders of Life*. Translated by Joseph McCabe, New York and London, 501 pp.
- Horiike T., Hamada K., Shinozawa T.** 2002. Origin of eukaryotic cell nuclei by symbiosis of Archaea in Bacteria supported by the newly clarified origin of functional genes. *Genes & Genetic Systems* 77(5): 369–376.
- Keeling P. J.** 2010. The endosymbiotic origin, diversification and fate of plastids. *Phyl. Trans. R. Soc. B.* 365: 729–748.
- Koonin E. V.** 2010. The origin and early evolution of eukaryotes in the light of phylogenomics. *Genome Biol.* 11: 209. URL: <http://genomebiology.com/2010/11/5/209>
- Koonin E. V.** 2014. *Logika sluchaya. O prirode i proiskhozhdenii biologicheskoy evolyutsii [The Logic of Chance. The Nature and Origin of Biological Evolution]*. Tsentrpoligraf, Moscow, 527 pp. [In Russian]. (Кунин Е. В. Логика случая. О природе и происхождении биологической эволюции. М.: Цетрполиграф, 527 с.).
- Kozo-Polyanski B.** 1924. *New principles of biology. Theory of symbiogenesis*. Puchina, Leningrad, Moscow, 147 pp. [In Russian]. (Козо-Полянский Б. Новый принцип биологии. Очерк теории симбиогенеза. Л.-М.: Изд-во Пучина, 1924. 147 с.).
- Lake J. A., Henderson E., Oakes M., Clark M. W.** 1984. Eocytes: a new ribosome structure indicates a kingdom with a close relationship to eukaryotes. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 81: 3786–3790.
- Levitskii G. A., Kuzmina N. E.** 1927. Karyological investigations on the systematics and phylogenetics of the genus *Festuca*. *Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii* 17, 3: 3–36 [In Russian]. (Левицкий Г. А., Кузьмина Н. Е. Карриологический метод в систематике и филогенетике рода *Festuca* (подрод *Eu-Festuca*) // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, 1927. Т. 17, № 3. С. 3–36).
- Lhee D., Ha J.-S., Kim S., Park M. G., Bhattacharya D., Yoon H. S.** 2019. Evolutionary dynamics of the chromatophore genome in three photosynthetic *Paulinella* species. *Scientific Reports* 9: 2560. DOI: 10.1038/s41598-019-38621-8
- Linnaei C.** 1989. *Philosophia Botanica*. Nauka, Mosquae. 453 p.
- Lyubarskii G. Yu.** 2015. *The birth of science. Analytical morphology, classification system, scientific method*. Yazyki slavyanskoj kultury, Moscow, 192 pp. [In Russian]. (Любарский Г. Ю. Рождение науки. Аналитическая морфология, классификационная система, научный метод. М.: Языки славянской культуры, 2015. 192 с.).

- MacLeod F., Kindler G. S., Wong H. L., Chen, R., Burns, B. P.** 2019. Asgard archaea: diversity, function, and evolutionary implications in a range of microbiomes. *AIMS Microbiology* 5(1): 48–61. DOI: 10.3934/microbiol.2019.1.48.
- Martin W., Müller M.** 1998. The hydrogen hypothesis for the first eukaryote. *Nature* 392: 37–41. DOI: 10.1038/32096
- Mereschkowsky C.** 1905. Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche. *Biol. Centralbl.* 25: 593–604.
- Mereschkowsky C.** 1910. Theorie der zwei Plasmaarten als Grundlage der Symbiogenesis, einer neuen Lehre von der Entstehung der Organismen. *Biol. Centralbl.* 30: 353–442.
- Müller M.** 1993. The hydrogenosome. *J. General Microbiol.* 139: 2879–2889.
- Nass M. M., Nass S.** 1963. Intramitochondrial fibers with DNA characteristics: I. Fixation and electron staining reactions. *J. Cell Biol.* 19(3): 593–611.
- Nozaki H., Iseki M., Hasegawa M. et al.** 2007. Phylogeny of primary photosynthetic eukaryotes as deduced from slowly evolving nuclear genes. *Molecular Biology and Evolution* 24(8):1592–1595.
- Parfrey L. W., Lahr D. J. G., Knoll A. H., Katz L. A.** 2011. Estimating the timing of early eukaryotic diversification with multigene molecular clocks. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 108: 13624–13629.
- Pavlinov I. Ya.** 2011. *Nomenclature in systematics. History, theory, practice.* Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, Moscow, 439 pp. [In Russian] (**Павлинов И. Я.** Номенклатура в систематике. История, теория, практика. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. 439 с.).
- Pavlinov I. Ya., Lyubarskii G. Yu.** 2011. *Biological taxonomy: history of ideas.* Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, Moscow, 678 pp. [In Russian]. (**Павлинов И. Я., Любарский Г. Ю.** Биологическая систематика: история идей. М., Товарищество научных изданий КМК, 2011. 678 с.).
- Ponce-Toledo R. I., Deschamps P., López-García P., Zivanovic Y., Benzerara K., Moreira D.** 2017. An early-branching freshwater *Cyanobacterium* at the origin of plastids. *Current Biology* 2: 386–391. DOI: 10.1016/j.cub.2016.11.056.
- Ris H., Plaut W.** 1962. Ultrastructure of DNA-containing areas in the chloroplast of *Chlamydomonas*. *J. Cell Biol.* 13(3): 383–391.
- Rodríguez-Ezpeleta N., Brinkmann H., Burey S. C., Roure B., Burger G., Löffelhardt W., Bohnert H. J., Philippe H., Lang B. F.** 2005. Monophyly of primary photosynthetic eukaryotes: green plants, red algae, and glaucophytes. *Curr. Biol.* 15: 1325–1330.
- Roger A. J., Munoz-Gomez S. A., Kamikawa R.** 2017. The origin and diversification of mitochondria. *Current Biology* 27(21): R1177–R1192.
- Ruggiero M. A., Gordon D. P., Orrell T. M., Bailly N., Bourgoin T., Brusca R. C., Cavalier-Smith T., Guiry M. D., Kirk P. M.** 2015a. A higher level classification of all living organisms. *PloS one* 10(4): e0119248.
- Ruggiero M. A., Gordon D. P., Orrell T. M., Bailly N., Bourgoin T., Brusca R. C., Cavalier-Smith T., Guiry M. D., Kirk P. M.** 2015b. Correction: A higher level classification of all living organisms. *PloS one* 10(6): e0130114.
- Sanchez-Baracaldo P., Raven J., Pisani D., Knoll A. H.** 2017. Early photosynthetic eukaryotes inhabited low-salinity habitats. *Proc Natl Acad Sci USA* 114(37): E7737–E7745. DOI: 10.1073/pnas.1620089114
- Sapp J.** 2005. The Prokaryote-Eukaryote dichotomy: meaning and mythology. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 69(2): 292–305. DOI: 10.1128/MMBR.69.2.292-305.2005.
- Sokolova Yu. Ya., Snigirevskaya E. S., Komissarchik Ya. Yu.** 2007. *The Golgi Apparatus of parasitic Protozoa.* *Tsitologia [Cytology]* 49(3): 163–181 [In Russian]. (**Соколова Ю. Я., Снугиревская Е. С., Комиссарчик Я. Ю.** Аппарат Гольджи паразитических простейших // Цитология, 2007. Т. 49, № 3. С. 163–181).
- Spang A., Saw J. H., Jørgensen S. L., Zaremba-Niedzwiedzka K., Martijn J., Lind A. E., van Eijk R., Schleper C., Guy L., Ettema T. J.** 2015. Complex archaea that bridge the gap between prokaryotes and eukaryotes. *Nature* 521(7551): 173–179.
- Stanier R. Y., van Niel C.** 1962. The concept of a bacterium. *Archives of Microbiology* 42: 17–35.
- Traub H. P.** 1963. Revision of "The Phyla of Organisms". *Plant Life* 19: 160.
- Traub H. P.** 1975. Proposals for upper ranks of living things. *Taxon* 24: 293–295.
- Van der Giezen M.** 2012. Mitochondria and the rice of Eukaryotes. *BioScience* 61: 594–601.
- Whittaker R. H., Margulis, L.** 1978. Protist classification and the kingdoms of organisms. *Biosystems* 10: 3–18.
- Woese C. R., Fox G. E.** 1977. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: The primary kingdoms. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 74: 5088–5090.
- Woese C. R., Kandler O., Wheelis M. L.** 1990. Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. *Proc Natl Acad Sci USA* 87(12): 4576–4579. DOI: 10.1073/pnas.87.12.4576
- Yoon H. S., Hackett J. D., Ciniglia C. Pinto G., Bhattacharya D.** 2004. A molecular timeline for the origin of photosynthetic eukaryotes. *Mol. Biol. Evol.* 21: 809–818. DOI: 10.1093/molbev/msh075
- Zaremba-Niedzwiedzka K., Caceres E.F., Saw J. H., Bäckström D., Juzokaite L., Vancaester E., Seitz K. W., Anantharaman K., Starnawski P., Kjeldsen K. U., Stott M. B., Nunoura T., Banfield J. F., Schramm A., Baker B. J.,**

Spang A., Ettema T. J. G. 2017. Asgard archaea illuminate the origin of eukaryotic cellular complexity. *Nature* 541: 353–358.

Zelenin A. V., Rodionov A. V., Bolsheva N. L., Badaeva E. D., Muravenko O. V. 2016. Genome: origins and evolution of the term. *Molecular Biology* 50(4): 542–550.

Zhang R., Nowack E. C., Price D. C. et al. 2017. Impact of light intensity and quality on chromatophore and nuclear gene expression in *Paulinella chromatophora*, an amoeba with nascent photosynthetic organelles. *Plant J.* 90: 221–234. DOI: 10.1111/tpj.13488