

Херсонський державний університет  
кафедра ботаніки

# Opisthocoonta: Holozoa

доктор біологічних наук,  
професор  
О.Є. Ходосовцев

Херсон - 2020

# План

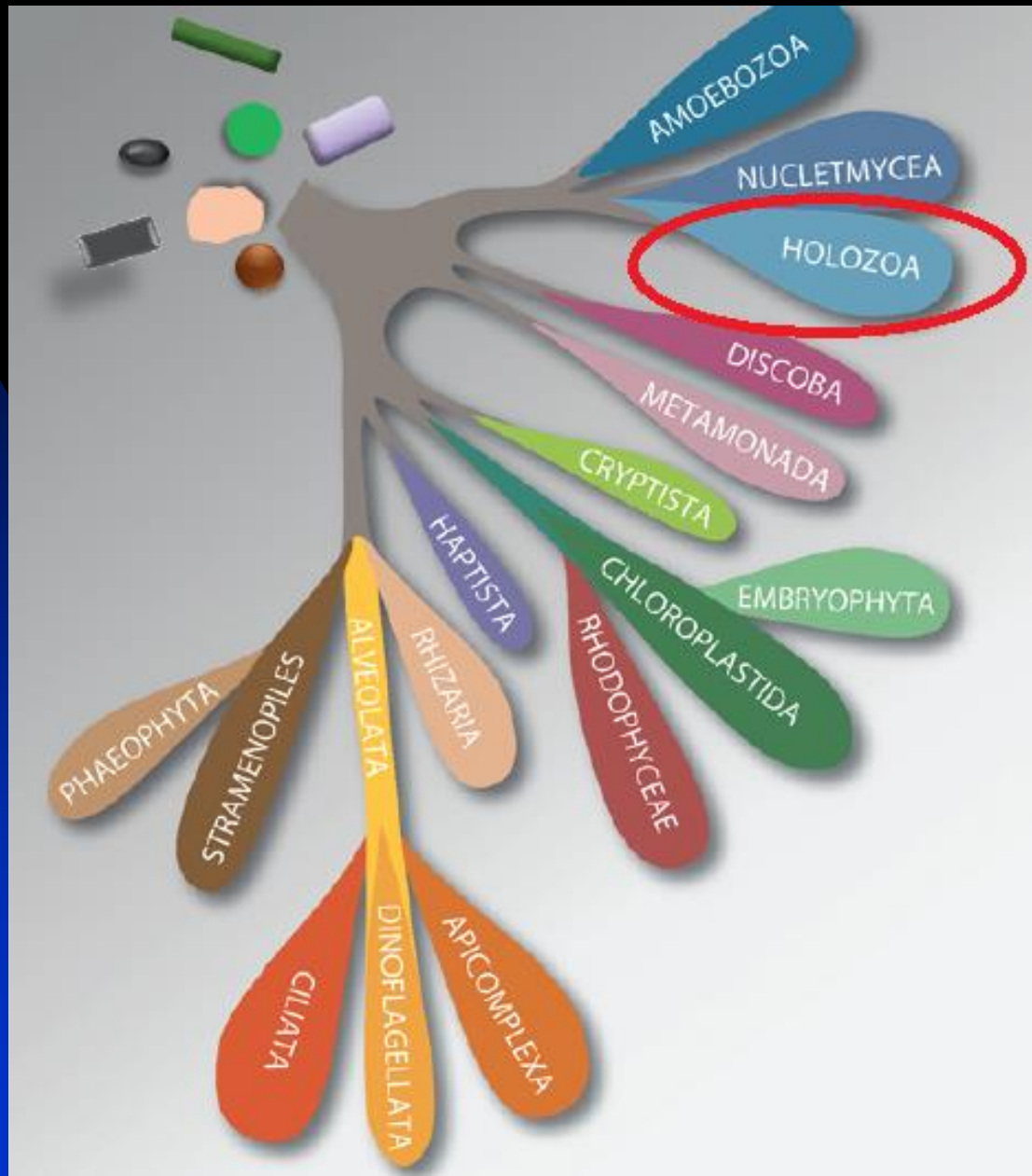
1. Загальна характеристика
2. Filastera
3. Ichthyosporea
4. Corallochitrium
5. Choanoflagellata
6. Metazoa

# 1. Загальна характеристика

Opisthokonta – супер група, з джгутиком без мастигонем, присутній у життєвому циклі багатьох груп, або вторинно відсутній Single posterior cilium without mastigonemes; з центріолями або кінетосомами; мітохондріальні кристи платівчасті в одноклітинних стадіях.

**Opisthokonta Cavalier-Smith 1987, emend. Adl et al. 2005**

Single posterior cilium without mastigonemes, present in at least one life cycle stage or secondarily lost; with a pair of kinetosomes or centrioles, sometimes modified; flat (rarely tubular) mitochondrial cristae in the unicellular stage.



Holozoa – клада, яка містить *Homo sapiens* Linnaeus 1758 (Metazoa), але не містить *Neurospora crassa* Shear & Dodge 1927 (Fungi).

- **Holozoa** Lang et al. 2002 (R)

The most inclusive clade containing *Homo sapiens* Linnaeus 1758 (Metazoa), but not *Neurospora crassa* Shear and Dodge 1927 (Fungi). This is a branch-based definition in which all the specifiers are extant.

The apparent composition of Holozoa is Filasterea (*Ministeria*, *Capsaspora*, *Pigoraptor*), Ichthyosporea, *Corallochytrium*, *Syssomonas*, Choanoflagellata, and Metazoa. The primary reference phylogenies are Carr et al. (2017, Fig. 2), Hehenberger et al. (2017, Fig. 2), Torruella et al. (2015, Fig. 1), Simion et al. (2017, Fig. 3), Whelan et al. (2017, Fig. 2).

# Phylogenomics Reveals Convergent Evolution of Lifestyles in Close Relatives of Animals and Fungi

Guifré Torruella,<sup>1,2,12</sup> Alex de Mendoza,<sup>1,2,12</sup> Xavier Grau-Bové,<sup>1,2</sup> Meritxell Antó,<sup>1</sup> Mark A. Chaplin,<sup>3</sup> Javier del Campo,<sup>1,4</sup> Laura Eme,<sup>5</sup> Gregorio Pérez-Cordón,<sup>6</sup> Christopher M. Whipps,<sup>7</sup> Krista M. Nichols,<sup>8,9</sup> Richard Paley,<sup>10</sup> Andrew J. Roger,<sup>5</sup> Ariadna Sitjà-Bobadilla,<sup>6</sup> Stuart Donachie,<sup>3</sup> and Iñaki Ruiz-Trillo<sup>1,2,11,\*</sup>

<sup>1</sup>Institut de Biologia Evolutiva (CSIC-Universitat Pompeu Fabra), Passeig Marítim de la Barceloneta 37-49, Barcelona 08003, Catalonia, Spain

<sup>2</sup>Departament de Genètica, Universitat de Barcelona, Avinguda Diagonal 645, Barcelona 08028, Catalonia, Spain

<sup>3</sup>Department of Microbiology, University of Hawaii at Manoa, Snyder Hall, 2538 McCarthy Mall, Honolulu, HI 96822, USA

<sup>4</sup>Department of Botany, University of British Columbia, Vancouver, BC V6T 1Z4, Canada

<sup>5</sup>Department of Biochemistry and Molecular Biology, Centre for Comparative Genomics and Evolutionary Bioinformatics, Dalhousie University, Halifax, NS B3H 4R2, Canada

<sup>6</sup>Institute of Aquaculture Torre de la Sal, IATS-CSIC, Ribera de Cabanes s/n, Castelló 12595, Spain

<sup>7</sup>Environmental and Forest Biology, State University of New York College of Environmental Science and Forestry (SUNY-ESF), Syracuse, NY 13210, USA

<sup>8</sup>Department of Biological Sciences, Purdue University, West Lafayette, IN 47907, USA

<sup>9</sup>Conservation Biology Division, Northwest Fisheries Science Center, National Marine Fisheries Service, National Oceanic and Atmospheric Administration, 2725 Montlake Boulevard East, Seattle, WA 98112, USA

<sup>10</sup>Centre for Environment Fisheries and Aquaculture Science, Weymouth Laboratory, Barrack Road, The Nothe, Weymouth, Dorset DT4 8UB, UK

<sup>11</sup>Institució Catalana de Recerca i Estudis Avançats (ICREA), Passeig Lluís Companys 23, Barcelona 08010, Catalonia, Spain

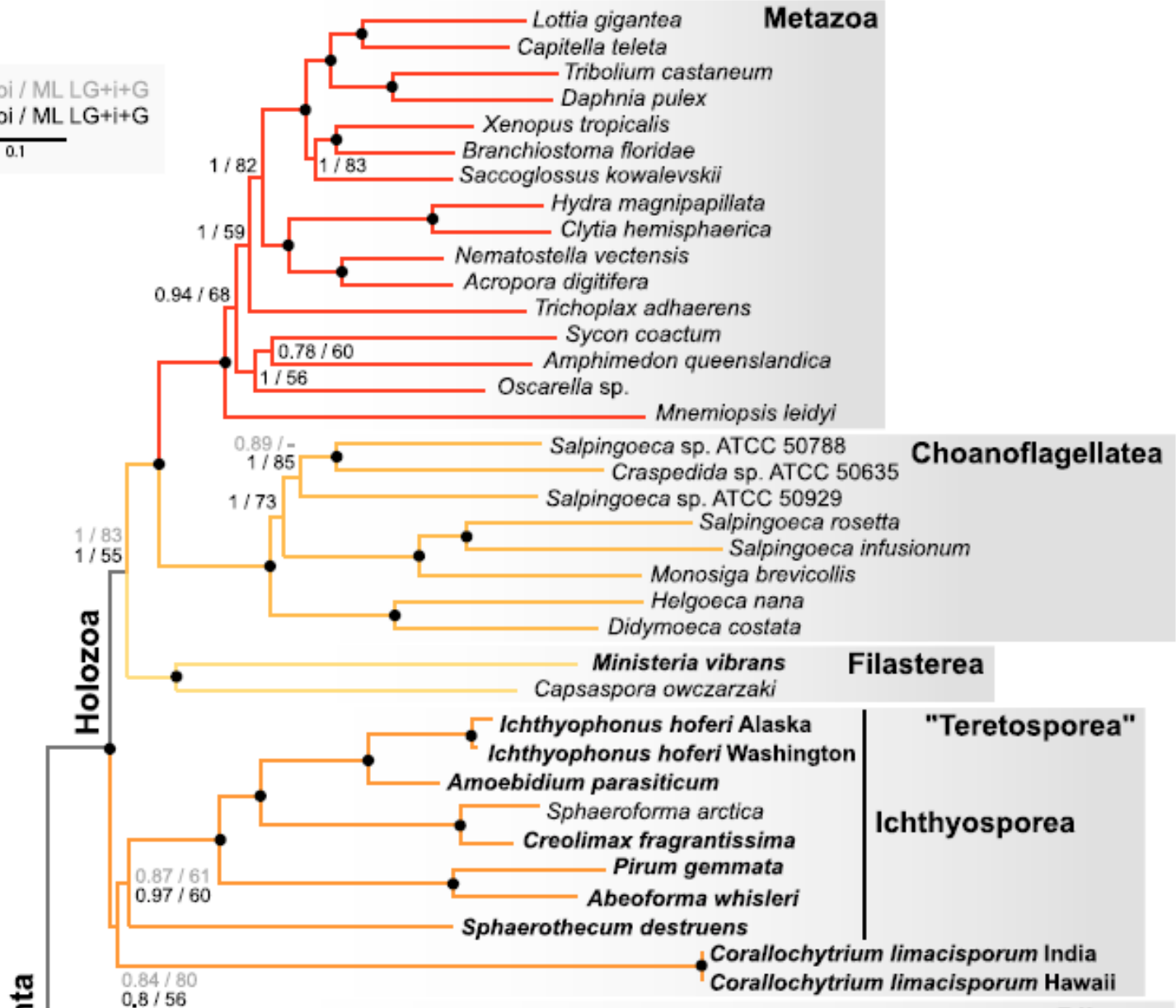
<sup>12</sup>Co-first author

\*Correspondence: [inaki.ruiz@ibe.upf-csic.es](mailto:inaki.ruiz@ibe.upf-csic.es)

<http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2015.07.053>

A

S70 CAT-Poi / ML LG+i+G  
 S83 CAT-Poi / ML LG+i+G  
 0.1



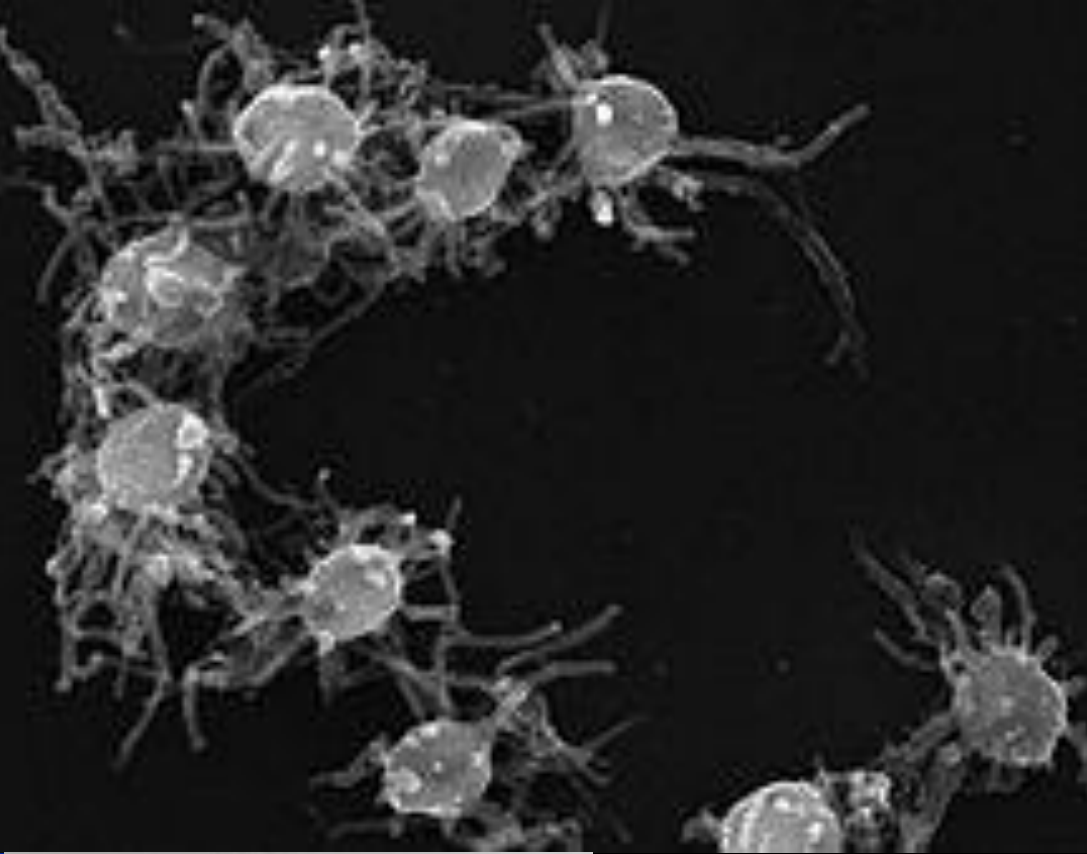
# 2. Filasterea

●● Filasterea Shalchian-Tabrizi et al. 2008

Trophic cells naked, unicellular; uninucleate; aerobic with flat mitochondrial cristae; long nontapering tentacles supported by microfilaments, unlike collar in choanoflagellates; phagotrophic. *Capsaspora*, filose amoeba with cystic and aggregative stages; *Ministeria* and *Pigoraptor* with cilium, *Ministeria* is not motile but uses a stalk attached to the substrate; *Pigoraptor*, ciliated amoeba and predator, as *Capsaspora* it can present pluricellular clusters. *Capsaspora*, *Ministeria*, *Pigoraptor*.

Голі, одноклітинні, аеробні з платівчастими кристами в мітохондріях, довгі щупальця, що підтримуються мікрофіламентами, фаготрофи.





Filasterea Shalchian-  
Tabrizi et al. 2008 –  
група другого рангу.

*Capsaspora owczarzaki*.

Описаний як  
амебоїдний симбіонт у  
прісноводних молюсків  
*Biomphalaria glabrata*.

Цей організм був  
виявлений у гемолимфі  
цього молюска.

Останній відомий з  
Пуерто-Ріко.

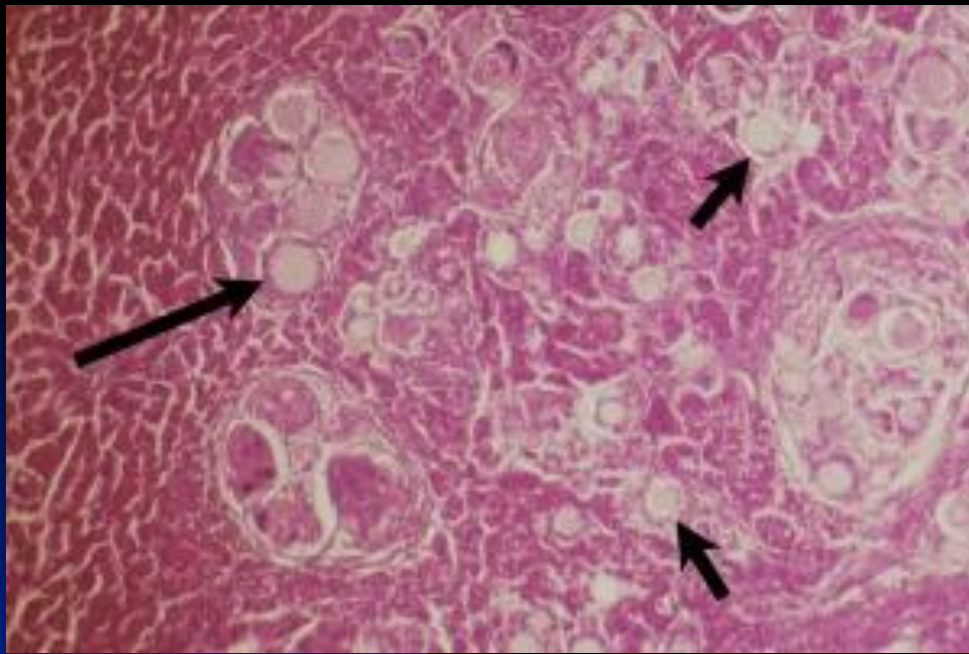


# 3. Ichthyosporea

Одноклітинні, з гіфальними, багатоядерними філаментами, платівчасті або, рідше, трубчасті, мітохондріальні кристи; без альвеол, деякі клітини представлені лише амебоїдною стадією, більшість клітинних паразитів, вільно-існуючі або сапротрофи.

●● Ichthyosporea<sup>25</sup> Cavalier-Smith 1998 [Mesomycetozoea Mendoza et al. 2002]

Single-celled trophic organisms, *Ichthyophonus* with hyphal multinucleated filaments; flat mitochondrial cristae but some may have tubular mitochondrial cristae; if present, single cilium; without collar or cortical alveoli; some species form only elongate amoeboid cells; most animal parasites, some free-living and saprotrophic (*Sphaeroforma*, LKM51 isolate); chitin reported in cell wall (proven by staining with wheat germ agglutinin and molecular phylogeny of chitin synthases); both marine and freshwater.



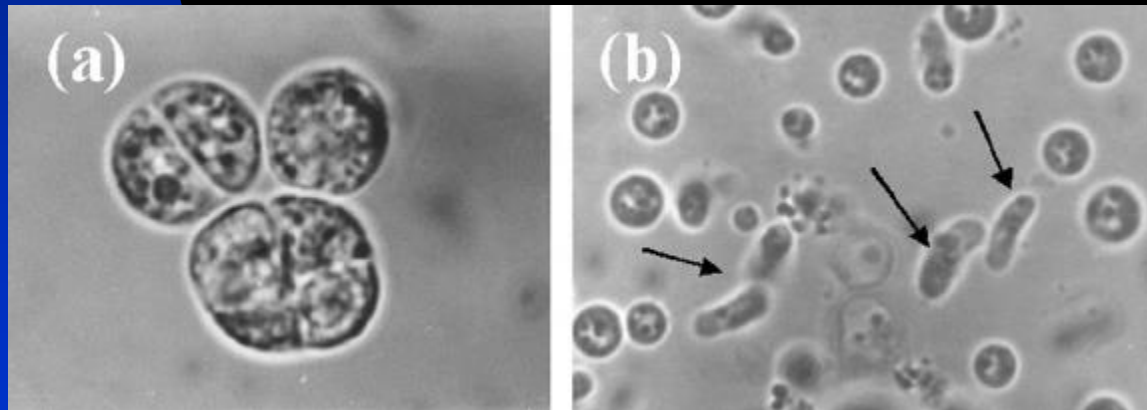
**Ichthyophonus hoferi**



*Ichthyophonus* – рід одноклітинних еукаріотів, що паразитують в рибах. Колись їх відносили до грибів, але зараз, завдяки молекулярним методам, показаний їх зв'язок як з грибами, так і тваринами (найпростішими), але все ж вони еволюційно ближчі до тварин.

# 4. Corallochitrium

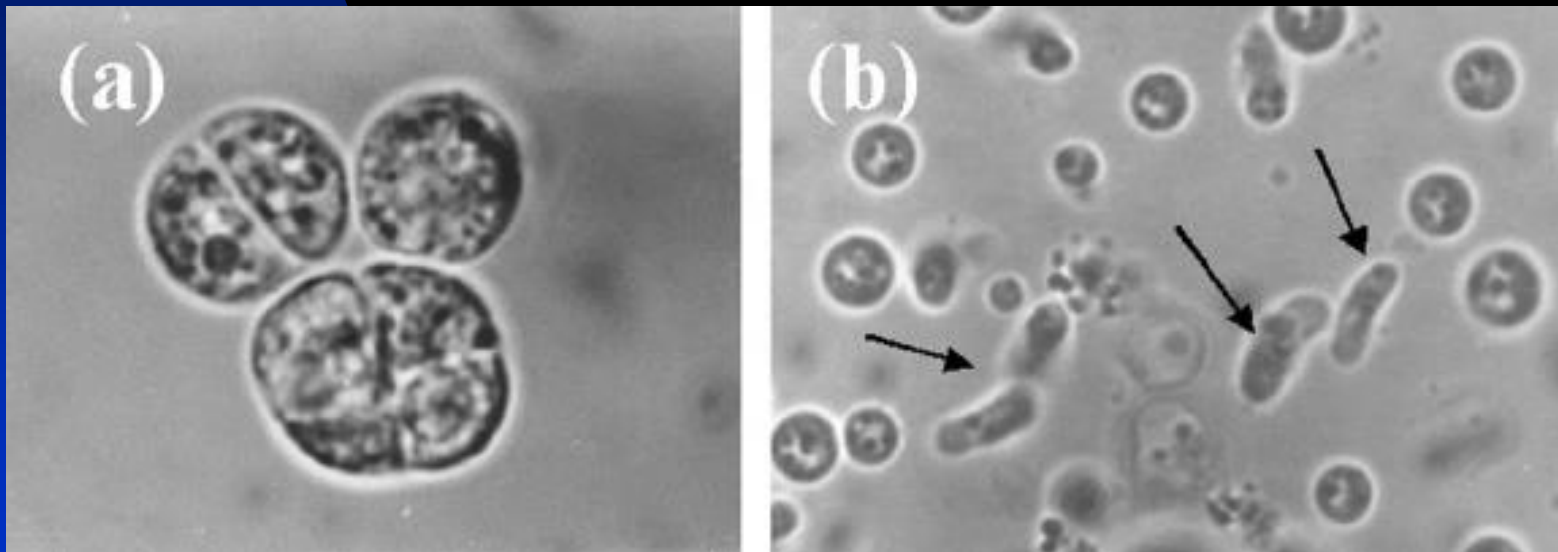
Сферичні клітини, 4.5–20.0 мкм у діаметрі, бінарно пов'язані, утворюють витягнуті амебоїдні клітини, морський сапротроф



## Phylogenomics Reveals Convergent Evolution of Lifestyles in Close Relatives of Animals and Fungi.

Torruella G<sup>1</sup>, de Mendoza A<sup>1</sup>, Grau-Bové X<sup>1</sup>, Antó M<sup>2</sup>, Chaplin MA<sup>3</sup>, del Campo J<sup>4</sup>, Eme L<sup>5</sup>, Pérez-Cordón G<sup>6</sup>, Whipps CM<sup>7</sup>, Nichols KM<sup>8</sup>, Paley R<sup>9</sup>, Roger AJ<sup>5</sup>, Sità-Bobadilla A<sup>6</sup>, Donachie S<sup>3</sup>, Ruiz-Trillo I<sup>10</sup>.

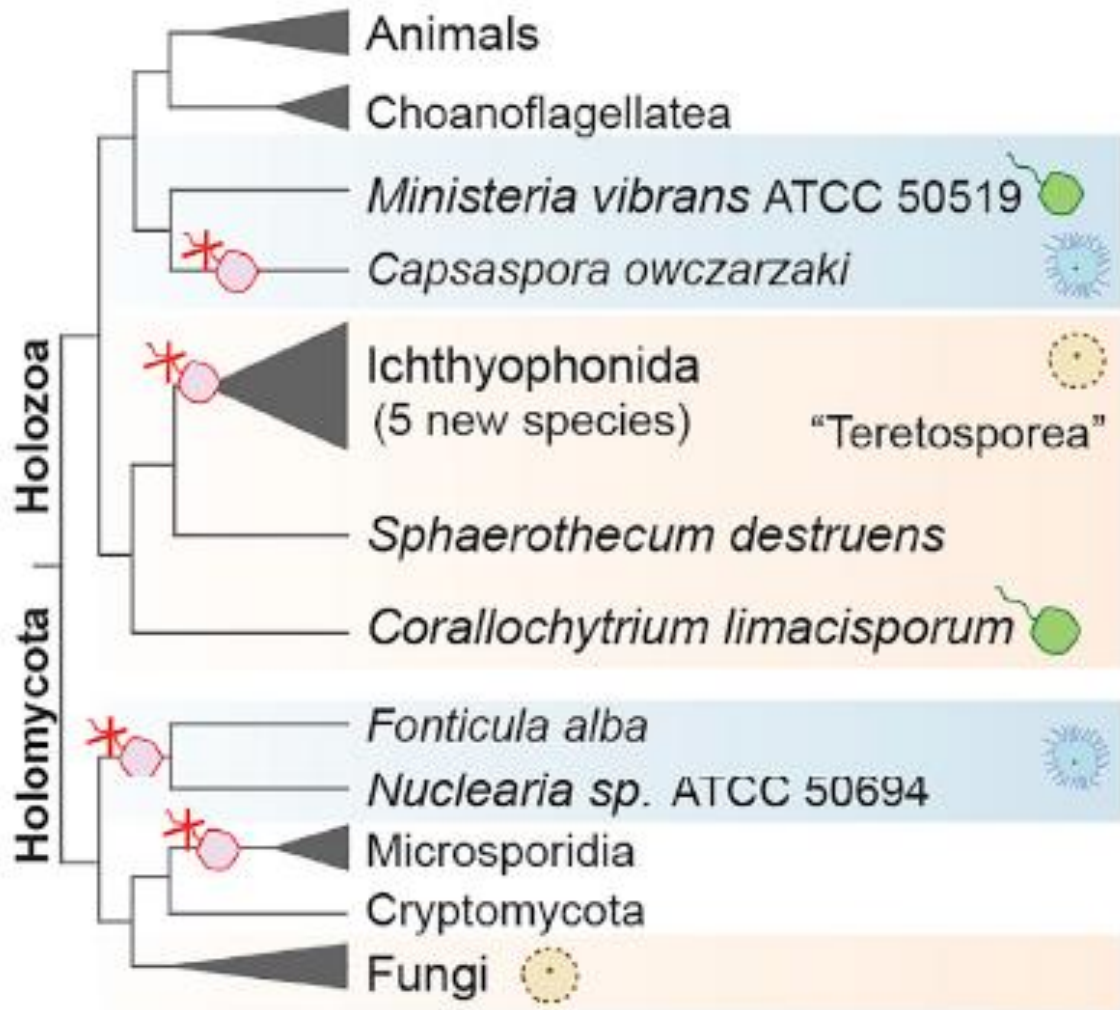
⊕ Author information



*Corallochytrium limacisporum*

Живе в коралових ріфах (Індійський океан) <sub>13</sub>

# New Opisthokont phylogenomic dataset



 Loss of flagellum
  New flagellum evidences
  Filopodiated amoebas
  Specialized osmotrophy cell wall

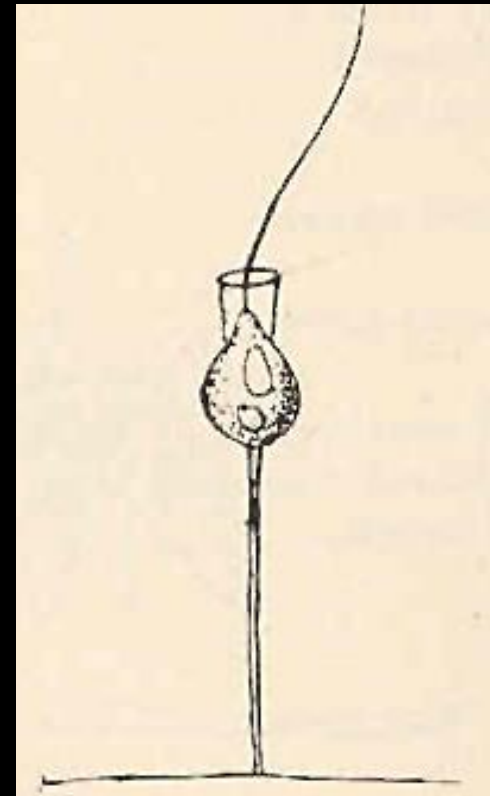
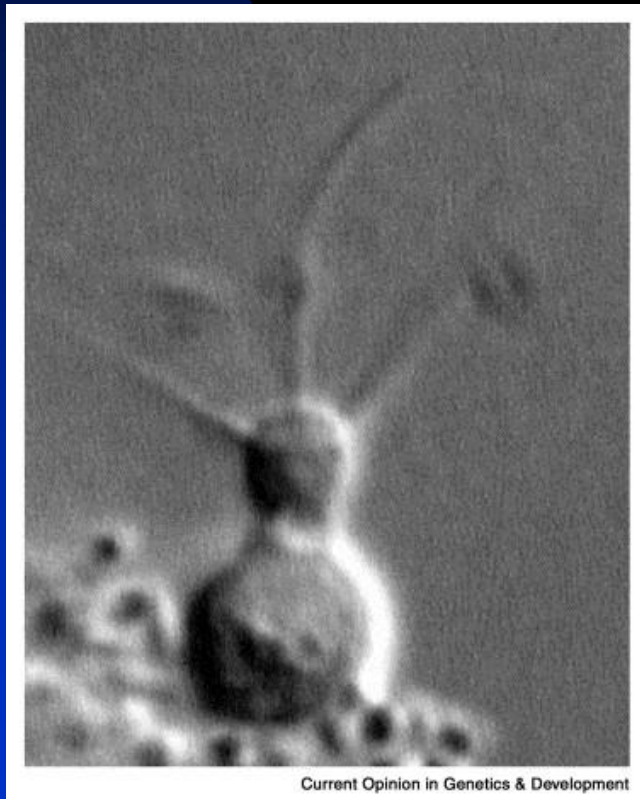
# 5. Choanoflagellata

●● Choanoflagellata Kent 1880–1882 [Craspedomonadina Stein 1878; Craspedomonadaceae Senn 1900; Craspedophyceae Chade-faud 1960; Craspédomonadophycidées Bourrelly 1968; Craspedomonadophyceae Hibberd 1976; Choanomonadea Krylov et al. 1980; Choanoflagelliida Lee, Hutner, and Bovee 1985; Choanoflagellata Cavalier-Smith 1997 emend. Cavalier-Smith 1998; Choanomonada<sup>26</sup> Adl et al. 2005;]<sup>27</sup>

Phagotrophic with collar of actin-supported microvilli around a single cilium; radial symmetry; solitary or colonial; flat mitochondrial cristae; ciliated basal body associated with ring or multiple arcs of cytoskeletal (cortical) microtubules, with second aciliated basal body located at an angle; fibrillar root if present minor and without obvious banding; central filament in kinetosome transition zone.

This is a branch-based definition including the most recent common ancestor of animals and choanoflagellates (the Urchoanozoan), along with all of its descendants, including *Homo sapiens* Linnaeus 1758 and *Monosiga brevicollis* Ruinen 1938. The Greek root “choanē” (or funnel) refers to the collar, which in the current state of knowledge is a synapomorphy of the clade. Although “Choanozoa” was used previously to refer to an assemblage of protists that later proved paraphyletic, that usage was not adopted, and the name is more appropriately applied as defined here. The informal term “choanimal” and the formal term Apoikozoa have both been previously proposed for the clade containing choanoflagellates and animals, but neither has been formally described nor adopted. In particular, the term “Apoikozoa” is incorrect as the root “apoiko-” refers to colony formation, which is neither universally present in choanozoans, nor exclusive to them.

Фаготрофні клітини з воротничком навколо джгутика, радіальна симетрія, платівчасті кристи в мітохондріях, центральний філамент в кінетосомі.





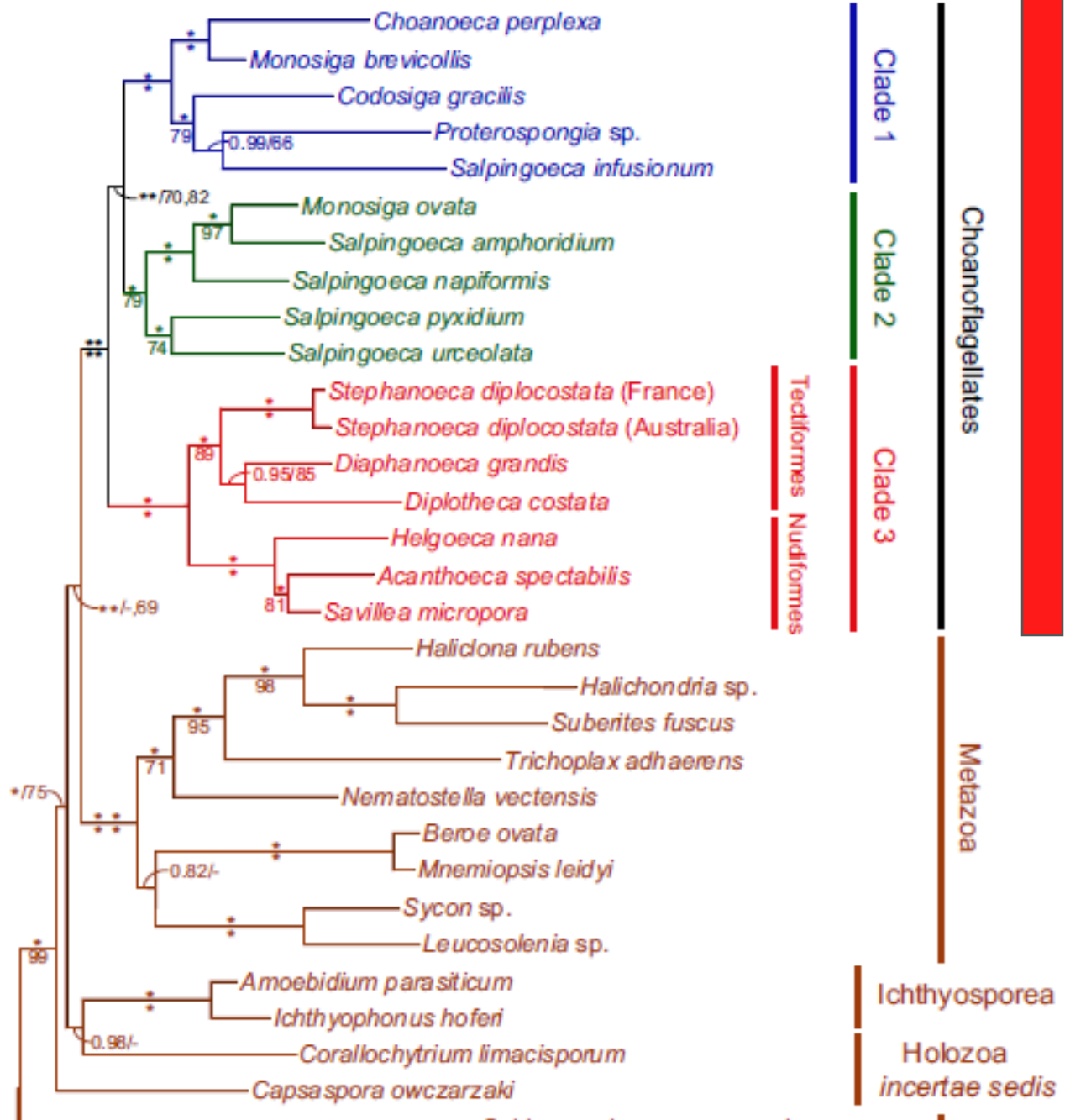
# Molecular phylogeny of choanoflagellates, the sister group to Metazoa

M. Carr<sup>\*†</sup>, B. S. C. Leadbeater<sup>\*‡</sup>, R. Hassan<sup>\*§</sup>, M. Nelson<sup>†</sup>, and S. L. Baldauf<sup>†||</sup>

<sup>†</sup>Department of Biology, University of York, Heslington, York, YO10 5YW, United Kingdom; and <sup>‡</sup>School of Biosciences, University of Birmingham, Edgbaston, Birmingham, B15 2TT, United Kingdom

Edited by Andrew H. Knoll, Harvard University, Cambridge, MA, and approved August 28, 2008 (received for review February 28, 2008)

PNAS | October 28, 2008 | vol. 105 | no. 43 | 16641–16646

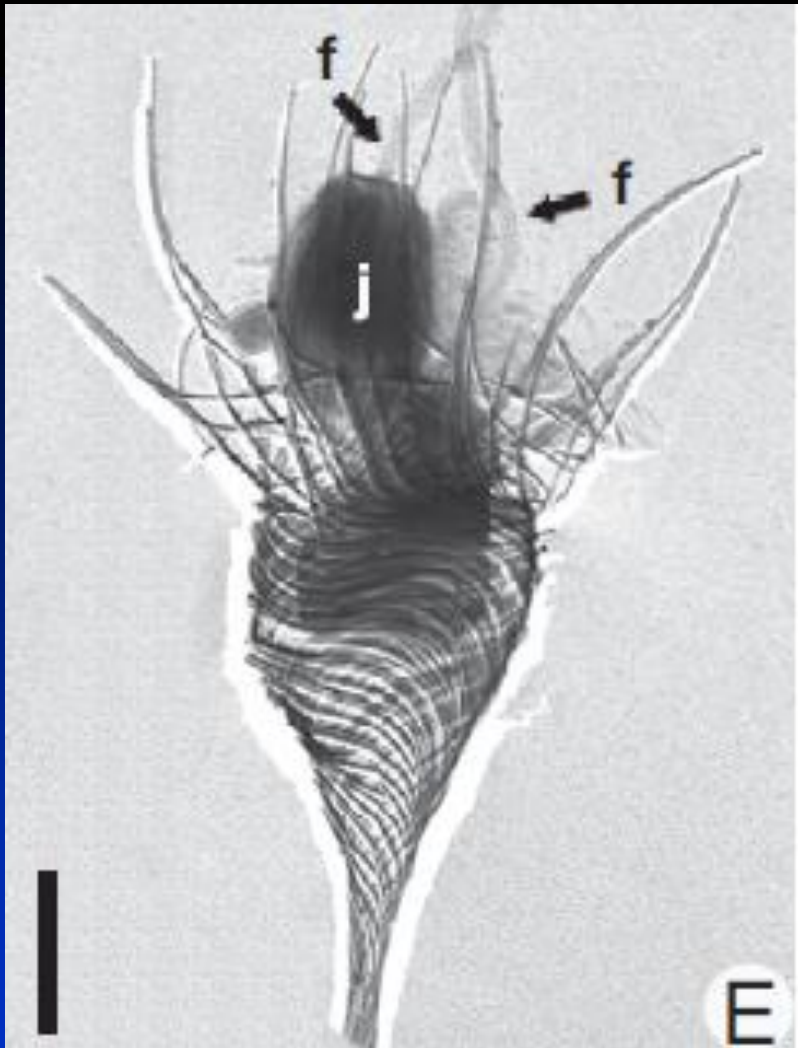


## Acanthoecida – група третього рангу

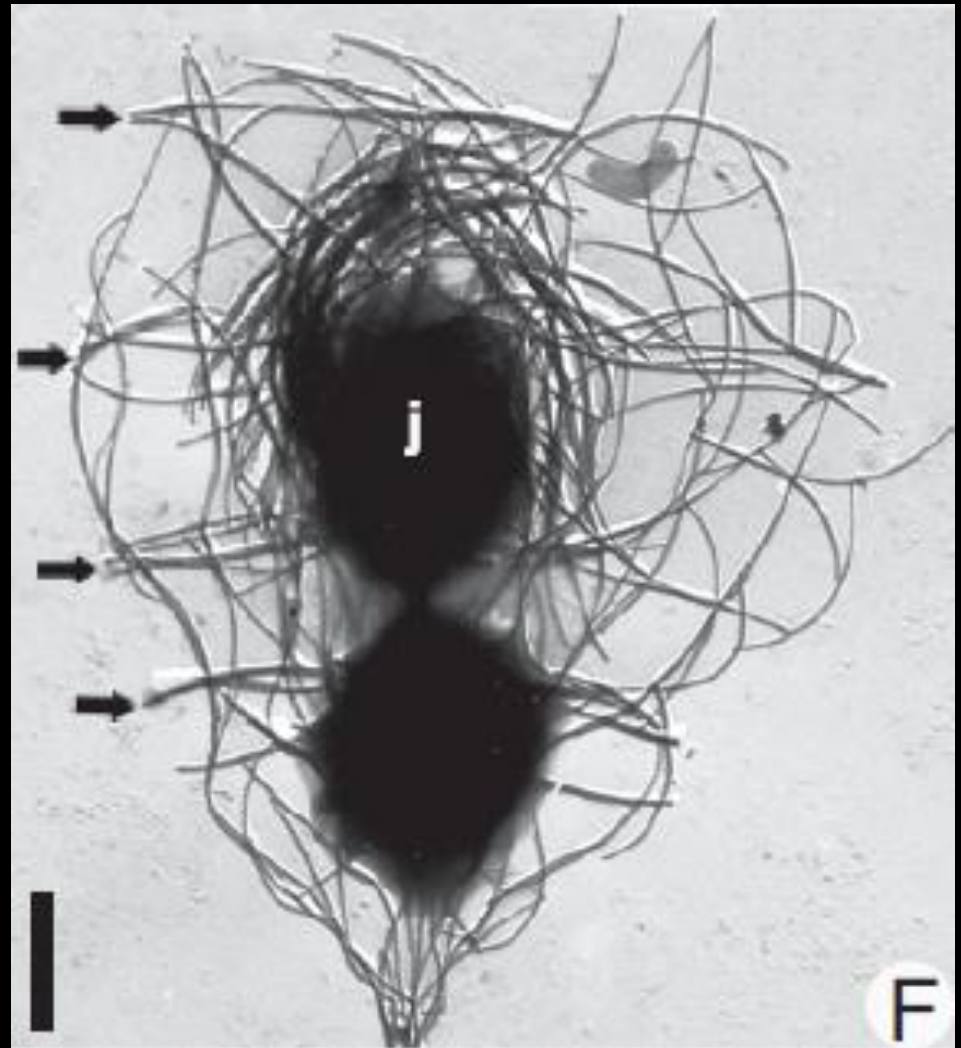
Клітини, оточені кошикоподібною лорікою із кремнеземних лусочок, що містять реберні смуги та частково або повністю органічний матрикс на внутрішній поверхні.

●●● Acanthoecida Cavalier-Smith 1997, emend. Nitsche et al. 2011

Cells surrounded by a basket-like lorica of siliceous costae comprising rod-shaped costal strips and a partial or entire organic matrix on inner surface.



*Acanthoeca spectabilis*



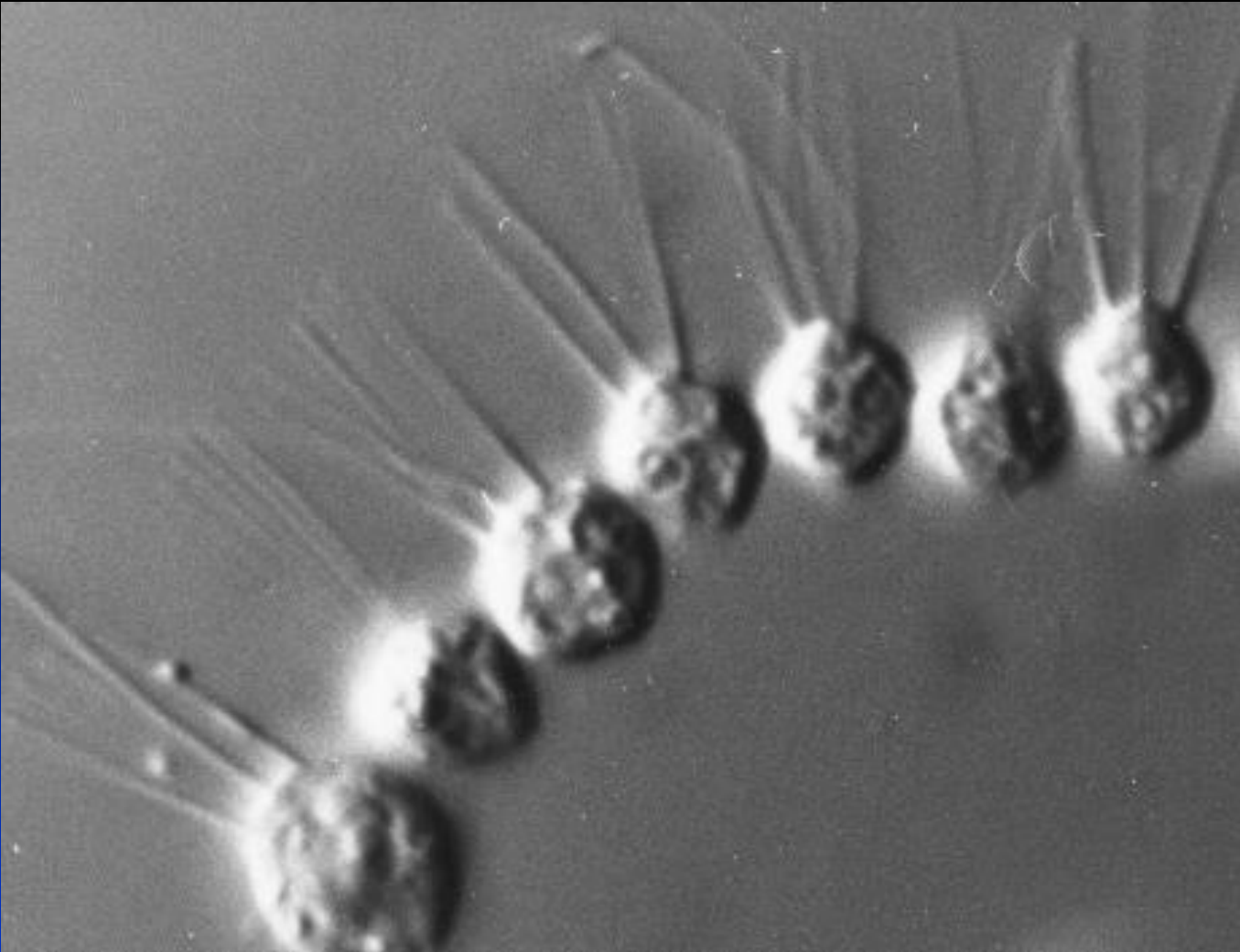
*Stephanoeca diplocostata*

## Craspedida – група третього рангу

Позаклітинний глікокалікс або тека, повністю складається з органічних речовин, не виступає над переднім кінцем розширеної клітини, що захоплює їжу; вегетативна стадія, як правило, малорухлива, на стебельках; короткий рухлива стадія для розселення.

●●● Craspedida Cavalier-Smith 1997, emend. Nitsche et al. 2011

Extracellular glycocalyx or theca that is entirely organic and does not project above the anterior end of the extended feeding cell; vegetative stage usually sedentary and stalked; brief motile stage for dispersal.



*Desmarella moniliformis*

# 6. Metazoa

\*\*Metazoa Haeckel 1874 – група другого рангу

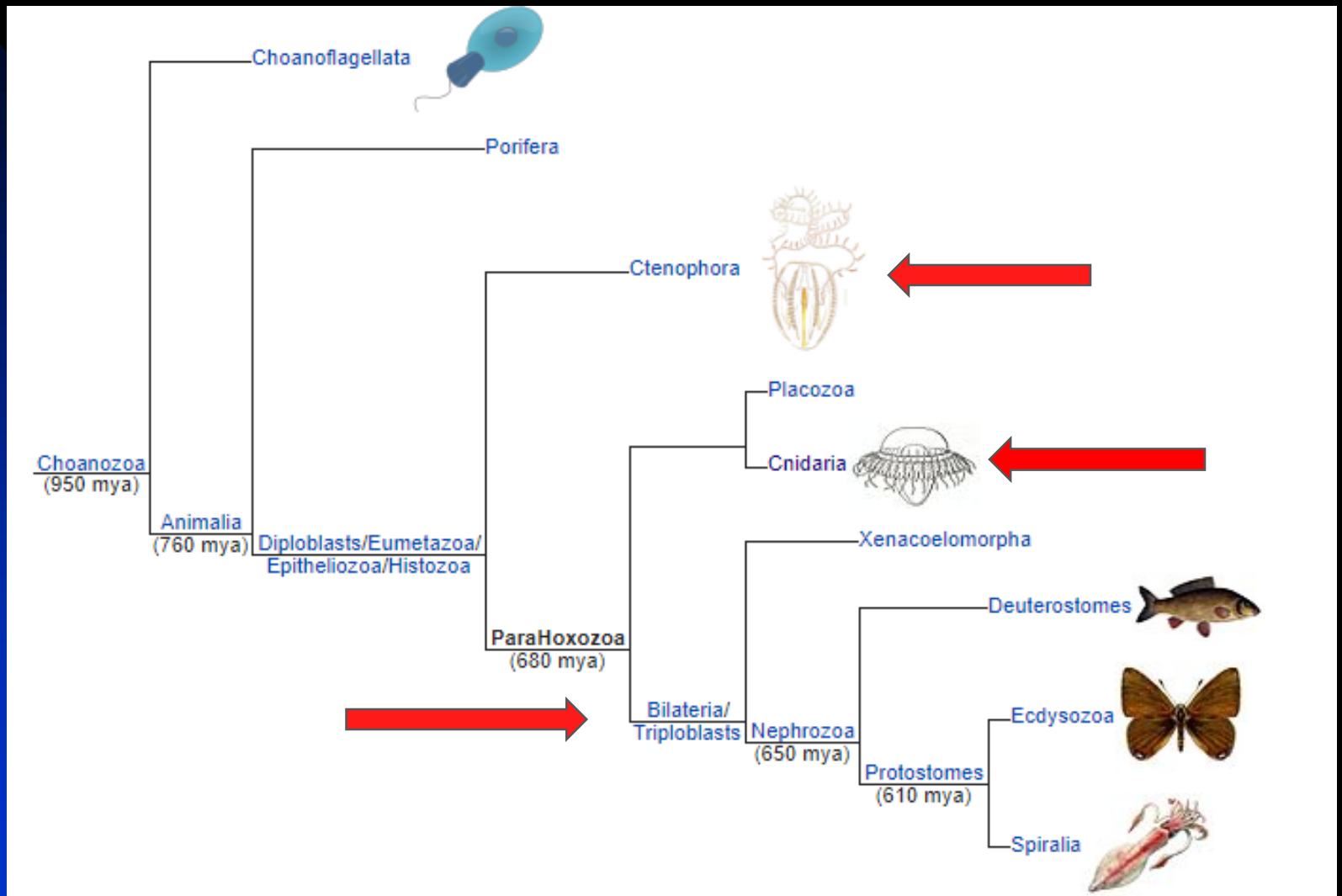
●● Metazoa Haeckel 1874, emend. Adl et al. 2005 [Animalia Linnaeus 1758; Eumetazoa Bütschli 1910]

Reproduction sexual through an egg cell, fertilized usually by a monociliated sperm cell with acrosome; embryonic development with blastula followed by gastrulation that begins the differentiation into endoderm, ectoderm, mesoderm, and neuroderm; tissues organized into organs that share tasks for the individual, unless secondarily lost; some secondarily reduced to small number of cells (e.g. Myxozoa Grassé 1970); coordination of cells and tissues by membrane receptors that respond to ligands through elaborate signal transduction; characteristic cell–cell junctions with belt desmosomes or zonulae adherentes; basal lamina and extracellular matrix with collagen and other fibrous proteins (laminin, nidogen, perlecan); heterotrophic nutrition with secretion of digestive enzymes and osmotrophy through a digestive tract; without cell wall; ectoderm completely surrounding body, and endoderm surrounding a digestive tract; sensory cells in epithelium; nervous tissue in organized network; epithelial actin–myosin-based contractile cells between endoderm and ectoderm; some tissues with phagotrophic cells. Subdivisions beyond Porifera and *Trichoplax* not shown.

Розмноження статевим шляхом, яйцеклітина + сперматозоїд; ембріональний розвиток: бластула, гастрולה, яка починає диференціюватися на ентодерму, ектодерму, мезодерму та нейродерму; тканини організовані в органи, деякі вторинно зменшуються до невеликої кількості клітин; координація клітин і тканин мембранними рецепторами; базальна пластинка і позаклітинний матрикс з колагеном та іншими волокнистими білками (ламелінін, нідоген, перлекан); гетеротрофне живлення із секрецією травних ферментів і осмотрофія через травний тракт; без клітинної стінки; ектодерма повністю оточуючого тіла, і ентодерма, що оточує травний тракт; сенсорні клітини в епітелії; нервова тканина в організованій мережі; скорочувальні клітини на основі актину та міозину; деякі тканини з фаготрофними клітинами.



# Філогенія Metazoa (= Animalia)



# Porifera – группа третьего рангу

●●● Porifera<sup>28</sup> Grant 1836 [Parazoa Sollas 1884]

Flat mitochondrial cristae; sexual species, zygotes forming larva (nine known larval types) or juveniles; asexual reproduction by gemmules, budding or fragmentation; sessile adult; differentiation of larva to a variety of cell types, including choanocytes, amoeboid cells and cells with granular inclusions; cell types transformable into other types as necessary; cells more or less independent; without mesoderm, nervous tissue, desmosomes, localized gonad or glandular digestive cells.

Тип нараховує близько 8000 видів. Губки не мають справжніх органів та тканин, різні функції виконують різні клітини та клітинні рласти. Живлення багатьох видів відбувається шляхом фільтрації води. Всередині частину водоносної системи вистілають спеціалізовані клітини – хоаноцити, які утворюють хоанодерму. Зовнішні покрови та хоанодерма утворює пінакодерму. Між пінакодермою та хоанодермою розташований мезохіл – шар позаклітинного матриксу. Розмножуються статевим та безстатевим шляхом.



21.04.2020

Морські губки



*Spongilla lacustris*

# Ctenophora – група третього ранга



*Mnemiopsis leidyi*



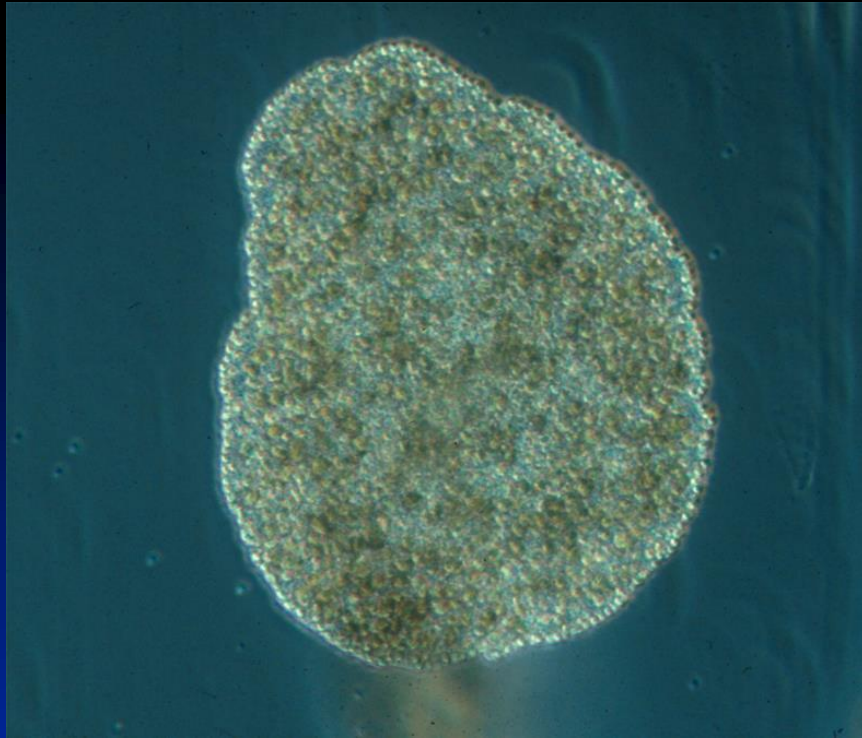
*Beroe ovata*

## Trichoplax – група третього рангу

Два шари епітеліальних клітин із середнім шаром синтетичних фіброзних клітин та недиференційованими клітинами; без ентодерми, ектодерми, мезодерми або нервових клітин; яйцеклітина і неклітинна сперма в середньому шарі; можливий безстатевий бінарний поділ тіла.

●●● *Trichoplax*<sup>29</sup> von Schulze 1883 [Placozoa Grell 1971] (M)

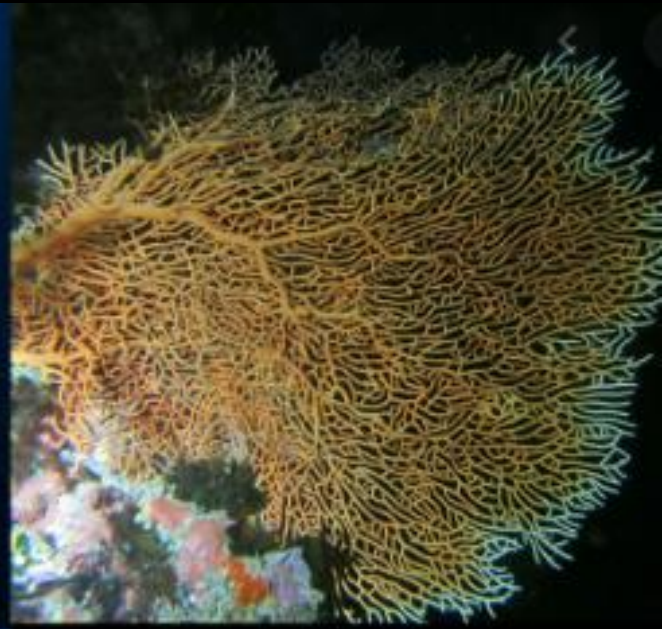
Two layers of epithelial cells, with a middle layer of syncytial contractile fibrous cells, and undifferentiated cells; with digestive glandular cells; belt desmosomes or zonulae adherentes connecting adjacent cells; without extracellular matrix; collagen fibres absent; without endoderm, ectoderm, mesoderm or nerve cells; ventral cells having ated kinetosomes with two horizontal fibrillar rootlets and one vertical rootlet; egg cell and aciliate sperm in mid-layer; asexual binary division of body possible. *Trichoplax adhaerens*.



*Trichoplax adhaerens*



# Cnidaria – група третього рангу



# Bilateria - група третього рангу





# Рекомендована література:

## Основна:

Adl S.M. et al. Revision to the Classification, Nomenclature, and Diversity of Eukariotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 2019, 66, 4–119.

Леонтьєв Д. В. Система органічного світу. Історія та сучасність. — Харків : Вид. група «Основа», 2018. — 112 с.

*Додаткова:*

Hehenberger, E., Tikhonenkov, D.V., Kolisko, M., del Campo, J., Esaulov, A.S., Mylnikov, A.P., & Keeling, P.J., 2017. Novel predators reshape holozoan phylogeny and reveal the presence of a two- component signaling system in the ancestor of animals. *Curr. Biol.*, 27: 2043-2050.

Toruella, G., Mendoza, A., Grau Bauve, X., Anto, M., Chaplin, M., del Campo, J., Eme, L., Perez Cordon, G., Whipps, C.M., Nichols, K.M., Paley, R., Roger, A.J., Sitja-Bobadillas, A., Donachie, S., & Ruiz- Trillo, I. 2015. Phylogenomics Reveals Convergent Evolution of Lifestyles in Close Relatives of Animals and Fungi. *Curr. Biol.*, 25: 2404-2410.

Brunet, T. & King, N. 2017 The origin of animal multicellularity and cell differentiation. *Developmental Cell*, 43: 124-140.

Budd, G.E. & Jensen, S. 2017. The origin of the animals and a “Savannah” hypothesis for early bilaterian evolution *Biol. Rev. Camb Philos. Soc.*, 92: 446-473.

Nitsche, F., Carr, M., Arndt, H. & Leadbeater, B. S. C. 2011. Higher level taxonomy and molecular phylogenetics of the Choanoflagellata. *J.Eukaryot. Microbiol.*, 58: 452-462.

Cardenas, P., Perez, T. & Boury-Esnault, N. 2012. Sponge Systematics facing new challenges. *Adv.Marine Biol.*, 61: 79-209.

Cannon, J.T., Vellutini, B.C., Smith, J., Ronquist, F., Jondelius, U. & Hejnol, A. 2016. Xenacoelomorpha is the sister group to Nephrozoa. *Nature*, 530: 89-93.

Simion, P., Philippe, H., Baurain, D., Jager, M., Richter, D.J., Di Franco, A., Roure, B., Satoh, N., Queinsec, E., Ereskovsky, A., Lapebie, P., Corre, E., Delsuc, F., King, N., Wörheide, G. & Manuel, M. 2017. A large and consistent phylogenomic dataset supports sponges as the sister group to all other animals. *Curr. Biol.*, 27: 958-967.

Whelan, N.V., Kocot, K.M., Moroz, T.P., Mukherjee, K., Williams, P., Paulay, G., Moroz, L.L. & Halanych, K.M. 2017. Ctenophore relationships and their placement as the sister group to all other animals. *Nat. Ecol. Evol.*, 1: 1737-1746.

# Питання для самостійної роботи:

1. Підстави для виділення Opisthokonta і місце цієї групи першого рангу серед Eukaria.
2. Характеристика Holozoa, як групи рангу та положення представників групи в класичних таксономічних системах.
3. Знайти оригінальні відомості в інтернет просторі про одного представника *Filastera* на основі публікацій з урахуванням молекулярних даних. Надати коротку характеристику, яка б включала: морфологічний тип, специфічні морфологічні або біохімічні особливості, екологічні особливості, місце в системі та реальне або ймовірне використання.
4. Знайти оригінальні відомості в інтернет просторі про одного представника *Ichthyosporea* на основі публікацій з урахуванням молекулярних даних. Надати коротку характеристику, яка б включала: морфологічний тип, специфічні морфологічні або біохімічні особливості, екологічні особливості, місце в системі та реальне або ймовірне використання.

## Питання для самостійної роботи:

5. Знайти оригінальні відомості в інтернет просторі про одного представника *Corallochitrium* на основі публікацій з урахуванням молекулярних даних. Надати коротку характеристику, яка б включала: морфологічний тип, специфічні морфологічні або біохімічні особливості, екологічні особливості, місце в системі та реальне або ймовірне використання.

6. Знайти оригінальні відомості в інтернет просторі про одного представника *Choanophlagellata* на основі публікацій з урахуванням молекулярних даних. Надати коротку характеристику, яка б включала: морфологічний тип, специфічні морфологічні або біохімічні особливості, екологічні особливості, місце в системі та реальне або ймовірне використання.

7. Характеристика та обсяг Metazoa.

8. Знайти оригінальні відомості в інтернет просторі про одного представника *Porifera* на основі публікацій з урахуванням молекулярних даних. Надати коротку характеристику, яка б включала: морфологічний тип, специфічні морфологічні або біохімічні особливості, екологічні особливості, місце в системі та реальне або ймовірне використання.

9. Знайти оригінальні відомості в інтернет просторі про одного представника Cnetophora на основі публікацій з урахуванням молекулярних даних. Надати коротку характеристику, яка б включала: морфологічний тип, специфічні морфологічні або біохімічні особливості, екологічні особливості, місце в системі та реальне або ймовірне використання.

10. Знайти оригінальні відомості в інтернет просторі про одного представника Cnidaria на основі публікацій з урахуванням молекулярних даних. Надати коротку характеристику, яка б включала: морфологічний тип, специфічні морфологічні або біохімічні особливості, екологічні особливості, місце в системі та реальне або ймовірне використання.

12. Знайти оригінальні відомості в інтернет просторі про одного представника Bilatera на основі публікацій з урахуванням молекулярних даних. Надати коротку характеристику, яка б включала: морфологічний тип, специфічні морфологічні або біохімічні особливості, екологічні особливості, місце в системі та реальне або ймовірне використання.