

УДК 591

К ВОПРОСУ ОБ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ ВОЛЬВОКСА

© 2008 г. А. Г. Десницкий

Биологический научно-исследовательский институт Санкт-Петербургского государственного университета

198504 Старый Петергоф, Санкт-Петербург, Ораниенбаумское шоссе, д. 2

E-mail: adesnitskiy@mail.ru

Поступила в редакцию 13.06.07 г.

Окончательный вариант получен 31.08.07 г.

Представлена концепция эволюции онтогенеза, основанная на исследованиях автора по сравнительной биологии развития вольвокса и некоторых литературных данных по палеоклиматологии. Ранее мы показали, что эволюционные перестройки бесполого развития у *Volvox* связаны с изменениями скорости, суточных ритмов и свето-темнового контроля клеточных делений. Теперь предполагается, что такие перестройки могли происходить на протяжении значительной части кайнозоя (например, в эоцене и миоцене) как адаптации к короткому и теплему зимнему дню в высоких широтах. Это предположение подтверждается результатами опытов по культивированию видов вольвокса с разными типами развития в условиях короткого светового периода.

Ключевые слова: клеточные деления, кайнозой, палеоклиматология, свето-темновой контроль, эволюция развития, *Volvox*.

Скорость, суточные ритмы и особенности свето-темнового контроля клеточных делений по ходу цикла бесполого размножения могут служить в качестве важных эколого-физиологических и онтогенетических признаков, характеризующих виды зеленых колониальных водорослей семейства Volvocaceae (Десницкий, 1984, 1985а, б, 1995, 2006; Desnitskiy, 1995). Более примитивным (анцестральным) является палинтомический цикл бесполого развития, при котором длительный светозависимый гипертрофический рост гонидий (бесполовых репродуктивных клеток) сопровождается серией быстрых делений без клеточного роста. Такое развитие характерно для нескольких видов вольвокса (например *Volvox carteri*, *V. gigas*, *V. obversus*, *V. pockockiae*, *V. powersii*, *V. spermato-sphaera*), а также для других родов семейства Volvocaceae (например *Pandorina*, *Eudorina*, *Pleodorina*). Показано, что у *V. carteri*, *V. spermato-sphaera*, *Pleodorina californica* и *Eudorina elegans* серия быстрых делений может происходить в темноте. Наиболее подробно изучен *V. carteri* f. *nagariensis*, у которого в условиях культивирования при суточном свето-темновом режиме 16 ч–8 ч (22–24°C) деления начинаются в течение ограниченной части второй половины светового периода – между 9 и 12 ч после включения света; длительность клеточного цикла составляет около 1 ч.

Важной закономерностью эволюции бесполого развития вольвокса является редукция палинто-

мии, причем палинтомия редуцирована независимо (и в различной степени) у разных видов *Volvox*. Начальный этап редукции палинтомии, наблюдаемый у *V. tertius*, выражается не только в замедлении темпа делений гонидий (длительность клеточного цикла около 3 ч), но также и в изменениях суточного ритма и свето-темнового контроля делений: они начинаются в первой половине светового периода и сразу же останавливаются после помещения материала в темноту. Для более продвинутого этапа редукции палинтомии, наблюдаемого, например, у *V. aureus* и *V. globator*, также характерно уменьшение размеров зрелых гонидий (вследствие сокращения периода их светозависимого роста). Таким образом, у *V. aureus*, *V. globator* и *V. tertius* (а также, по-видимому, еще у нескольких малоизученных видов вольвокса с малым размером гонидий) все этапы бесполого цикла развития могут происходить только на свету.

Однако остается без ответа вопрос о том, что могло быть стимулом для таких преобразований в ходе эволюции. Почему быстрая серия клеточных делений, формировавших новую особь, замедлялась и становилась зависимой от света? В настоящем сообщении мы постараемся дать ответ на этот вопрос.

Надежные литературные палеонтологические данные по вольвоксовым водорослям отсутствуют, тогда как молекулярно-филогенетические (Kirk, 1998, 2005; Coleman, 1999) однозначно гово-

рят об эволюционной молодости монофилетического семейства Volvocaceae, произошедшего от одноклеточных предков около 50 млн лет назад (в раннем кайнозое). С другой стороны, хорошо известно, что на протяжении большей части кайнозоя климат был гораздо теплее, чем в настоящее время (Монин, Шишков, 1979; Сеницын, 1980). Особенно четко это проявлялось в высоких широтах Северного полушария, где поздней осенью и даже зимой вполне могли быть благоприятные температурные условия для развития пресноводных водорослей. В связи с этим уместно отметить, что рост культур *V. aureus* и *V. globator*, взятых из природы в умеренных широтах США, возможен в интервале от +10 до +30°C (Senft et al., 1981).

Однако были ли в теплом климате кайнозоя благоприятные световые условия для развития вольвоксовых водорослей в течение короткого зимнего дня? Для ответа на этот вопрос можно привлечь данные, полученные на лабораторных культурах. В случае палинтомической одноклеточной водоросли *Chlamydomonas reinhardtii* достаточен 8-часовой световой период (когда происходит рост материнской клетки), чтобы обеспечить дальнейшее протекание в темноте серии из трех-четырёх быстрых делений (Spudich, Sager, 1980). У колониальной палинтомической *Eudorina elegans* достаточно 6 ч освещения для последующего быстрого прохождения четырех-пяти делений (Лунц, 1968). Следовательно, культуры этих водорослей способны расти при коротком световом периоде.

Иначе обстоит дело с развитием более сложно организованного *V. carteri* f. *nagariensis*, для бесполого цикла которого характерна серия из 11–12 быстрых делений, занимающая около 10–12 ч (15–20% от всей длительности цикла бесполого развития). В данном случае минимальная длительность светового периода, после которого возможно нормальное протекание в темноте быстрой серии делений, составляет около 10 ч (Десницкий, 1984). Если световой период сократить до 8 ч, то у подавляющего большинства гонидий деления не начинаются, а у тех немногих, которые начали делиться, проходит лишь от одного до пяти делений (т.е. дробление останавливается на стадиях 2–32 клеток, и зачатки гонидий следующей генерации не формируются). Два 8-часовых световых периода, разделенные 16-часовым темновым периодом, также не дают возможности начать и нормально завершить серию последовательных делений. Таким образом, рост и развитие культур *V. carteri* f. *nagariensis* и, по-видимому, других палинтомических видов вольвокса не возможны при коротком световом периоде. При таком свето-темновом режиме культуры *V. carteri* f.

nagariensis гибнут в течение нескольких суток точно так же, как если бы они все это время находились в полной темноте.

Наши эксперименты на культурах *V. aureus* и *V. tertius* при суточном свето-темновом режиме 16 ч–8 ч (Десницкий, 1985а), а также на природной популяции *V. tertius* при длительности светового периода около 16.5 ч (Десницкий, 1985б) показали, что у этих двух видов с редуцированной палинтомией одна серия из 9–10 медленных светозависимых делений (занимающая до 40–60% от всей длительности цикла бесполого развития) растягивается по меньшей мере на 2 или 3 сут: деления начинаются утром первого дня, временно блокируются с наступлением ночи, возобновляются утром второго дня, снова временно блокируются с наступлением следующей ночи и т.д. Логично предполагать, что у этих видов *Volvox* рост лабораторных культур и природных популяций был бы возможен в условиях короткого светового периода. Проведенные нами недавно опыты показали, что после перехода от суточного свето-темнового режима 16 ч–8 ч к режиму 8 ч–16 ч рост культур *V. aureus* действительно продолжается, но замедленными темпами: длительность цикла бесполого развития возрастает от 4–5 до 8–9 сут.

Таким образом, есть основания выдвинуть гипотезу о том, что перестройки бесполого цикла развития, характерные для нескольких современных видов *Volvox* (замедление клеточных делений, становящихся при этом зависимыми от света), происходили как адаптации к короткому зимнему дню в высоких широтах, который был достаточно теплым для вегетации пресноводных водорослей на протяжении большей части кайнозоя. Вольвоксы с редуцированной палинтомией получали возможность (подобно современному *V. aureus*) развиваться замедленным темпом при коротком световом дне (вследствие временных остановок делений в течение длинных ночей). Напротив, палинтомические виды *Volvox* таким свойством не обладали: у них дробление либо быстро завершалось в случае достаточно продолжительного светового периода, либо не начиналось вовсе при коротком световом периоде (подобно современному *V. carteri*).

Возникнув первоначально в высоких широтах, вольвоксы с редуцированной палинтомией оказались впоследствии способными успешно сосуществовать в более низких широтах с палинтомическими видами (благодаря своим эколого-физиологическим отличиям от последних). Напомним, что для расселения вольвокса важную роль играет стадия резистентных покоящихся зигот, переносимых на большие расстояния ветром и перелетными водоплавающими птицами (Coleman, 1996; Kirk, 1998).

Однако проведенный нами анализ современного географического распространения рода *Volvox*, состоящего из 18 видов, распределенных по четырем таксономическим секциям (Десницкий, 1997, 2003), показал, что в высокие широты (севернее 50–57° с. ш.) проникают только *V. aureus*, *V. globator* и *V. tertius*. По-видимому, эколого-физиологические особенности видов вольвокса с редуцированной палинтомией оказались благоприятными также и для формирования современной (голоценовой) флоры пресноводных зеленых водорослей высоких широт Северного полушария.

Следует подчеркнуть, что род *Volvox* (в отличие от семейства *Volvocaceae*) не является монофилетическим. Согласно новейшим молекулярным данным (Kirk, 1998, 2005; Coleman, 1999; Nozaki, 2003), *V. aureus*, *V. globator* и *V. tertius* находятся в разных эволюционных линиях и развивались независимо друг от друга. Учитывая результаты этих исследователей, есть основания думать, что перестройки онтогенеза, приводившие к редукции палинтомии в разных линиях, могли бы происходить в интервале примерно от 40 до 6–10 млн лет назад (т.е. примерно от позднего эоцена до позднего миоцена), однако точно указать конкретное время каких-либо эволюционных преобразований не представляется возможным. Можно лишь предполагать, что относительно наиболее древней была перестройка бесполого развития в ходе эволюции четко обособленной таксономической секции *Euvolvox*, которая включает *V. globator* и еще несколько тесно связанных с ним видов с малыми размерами гонидий. Перестройка онтогенеза в ходе эволюции секции *Janetosphaera*, к которой принадлежит *V. aureus*, произошла, по-видимому, позднее, чем у секции *Euvolvox*, но раньше, чем у двух остальных секций. Самыми недавними, по-видимому, были перестройки, в результате которых возникли *V. tertius* и *V. dissipatrix*. Напомним, что *V. tertius* – это единственный из нескольких видов секции *Merrillosphaera*, который характеризуется редукцией ряда палинтомических особенностей. *V. dissipatrix* – единственный и малоизученный вид секции *Copelandosphaera*, имеющий малый размер гонидий, но находящийся, согласно молекулярным данным, на сравнительно небольшой филогенетической дистанции от палинтомического *V. carteri* из секции *Merrillosphaera*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Десницкий А.Г. Некоторые особенности регуляции клеточных делений у вольвокса // Цитология. 1984. Т. 26. № 3. С. 269–274.
- Десницкий А.Г. Определение времени начала дробления гонидиев у *Volvox aureus* и *Volvox tertius* // Там же. 1985а. Т. 27. № 2. С. 227–229.
- Десницкий А.Г. Суточный ритм инициации дробления гонидиев в природной популяции вольвокса // Там же. 1985б. Т. 27. № 9. С. 1075–1077.
- Десницкий А.Г. О скорости клеточных делений в ходе бесполого развития у *Volvox globator* и *V. spermatozoa* (Chlorophyta, Volvocales) // Ботан. журн. 1995. Т. 80. № 8. С. 40–42.
- Десницкий А.Г. Обзор видов рода *Volvox* // Вестн. СПб. ун-та. Сер. 3. 1997. Вып. 4. № 24. С. 19–29.
- Десницкий А.Г. Особенности географического распространения ценобиальных вольвоксовых (*Volvocaceae*, Chlorophyta) // Ботан. журн. 2003. Т. 88. № 11. С. 52–61.
- Десницкий А.Г. Эволюционные перестройки онтогенеза у родственных видов ценобиальных вольвоксовых водорослей // Онтогенез. 2006. Т. 37. № 4. С. 261–272.
- Луцк А.М. О периодичности делений у *Eudorina elegans* Ehrbg. // Журн. общ. биологии. 1968. Т. 29. № 2. С. 250–251.
- Монин А.С., Шишков Ю.А. История климата. Л.: Гидрометеиздат, 1979. 408 с.
- Синицын В.М. Введение в палеоклиматологию. Л.: Недра, 1980. 248 с.
- Coleman A.W. Are the impacts of events in the earth's history discernable in the current distributions of freshwater algae? // Hydrobiologia. 1996. V. 336. P. 137–142.
- Coleman A.W. Phylogenetic analysis of "Volvocaceae" for comparative genetic studies // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1999. V. 96. P. 13892–13897.
- Desnitskiy A.G. A review on the evolution of development in *Volvox* – morphological and physiological aspects // Eur. J. Protistol. 1995. V. 31. P. 241–247.
- Kirk D.L. *Volvox*: molecular-genetic origins of multicellularity and cellular differentiation. N. Y.: Cambridge Univer. Press, 1998. 381 p.
- Kirk D.L. A twelve-step program for evolving multicellularity and a division of labor // BioEssays. 2005. V. 27. P. 299–310.
- Nozaki H. Origin and evolution of the genera *Pleodorina* and *Volvox* (Volvocales) // Biologia (Bratislava). 2003. V. 58. P. 425–431.
- Senft W.H., Hunchberger R.A., Roberts K.E. Temperature dependence of growth and phosphorus uptake in two species of *Volvox* (Volvocales, Chlorophyta) // J. Phycol. 1981. V. 17. P. 323–329.
- Spudich J.L., Sager R. Regulation of the *Chlamydomonas* cell cycle by light and dark // J. Cell Biol. 1980. V. 85. P. 136–145.

On the Problem of Ecological Evolution in *Volvox*

A. G. Desnitskiy

*Biological Research Institute, St. Petersburg State University,
Oranienbaumskoe sh. 2, Stary Peterhof, St. Petersburg, 198504 Russia
e-mail: adesnitskiy@mail.ru*

Abstract—A concept of evolution of ontogeny based on the original data on the comparative biology of *Volvox* development and published paleoclimatic data is presented. Previously, we have demonstrated that evolutionary reorganizations of asexual development in *Volvox* are related to the changes in the rate, diel rhythms, and light/dark control of cell divisions. Here, we propose that such rearrangements could take place during much of Cenozoic time (e.g., in Eocene and Miocene) as adaptations to short and warm winter day in high latitudes. This proposal is confirmed by experimental data on culturing *Volvox* species with different types of development under short photoperiod.

Key words: cell division, Cenozoic, paleoclimatology, light/dark control, evolution of ontogeny, *Volvox*.