

УДК 591

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ КОЛОНИЙ И МЕЖКЛЕТОЧНЫЕ ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКИЕ МОСТИКИ У ВОДОРΟΣЛЕЙ РОДА *VOLVOX*

© 2014 г. А. Г. Десницкий

Кафедра эмбриологии, Санкт-Петербургский государственный университет
199034 Санкт-Петербург, Университетская набережная, д. 7/9

E-mail: adesnitskiy@mail.ru

Поступила в редакцию 21.09.13 г.

Окончательный вариант получен 23.11.13 г.

У всех представителей рода *Volvox* клетки дробящихся зародышей соединены цитоплазматическими мостиками, которые играют важную роль в процессе инверсии (выворачивания) молодой колонии. Однако в ходе дальнейшего развития межклеточные мостики сохраняются не у всех видов вольвокса, причем присутствие мостиков во взрослой колонии коррелирует с малым размером зрелых гонидий (бесполох репродуктивных клеток) и наличием клеточного роста в интервалах между их делениями. Этот комплекс онтогенетических признаков является эволюционно продвинутым и возникает независимо в трех эволюционных линиях колониальных вольвоксовых водорослей. Обсуждается возможная роль синцитиального состояния взрослых колоний для эволюции циклов развития вольвокса.

Ключевые слова: Evo-devo, межклеточные взаимоотношения, онтогенетическое разнообразие, синцитий, *Volvox*.

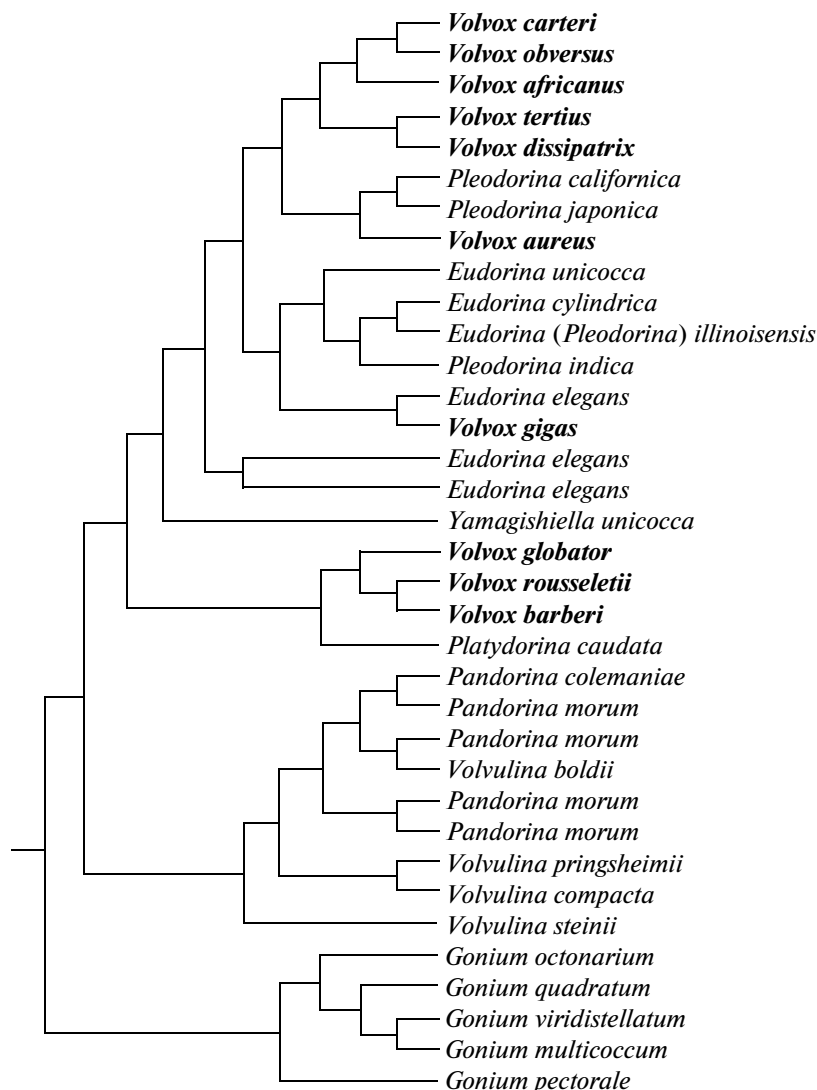
DOI: 10.7868/S0475145014040028

Род *Volvox* (L.) Ehr. включает 21 вид зеленых пресноводных водорослей, распределенных по четырем таксономическим секциям, и предоставляет возможность исследовать процессы развития и дифференциации в относительно простой системе, состоящей лишь из двух типов клеток — соматических и репродуктивных. Подробные сведения о морфологии и онтогенезе этих организмов можно найти в ряде обзорных работ (Kirk, 1998, 2005; Десницкий, 2008а, 2009; Nishii, Miller, 2010; Hallmann, 2011; Coleman, 2012). На периферии сферической колонии вольвокса находятся несколько сотен или тысяч двужгутиковых соматических клеток 5–9 мкм в диаметре, которые заключены в прозрачный внеклеточный гликопротеиновый матрикс. Соматические клетки не способны делиться, они претерпевают терминальную дифференциацию, стареют и отмирают. Бесполое репродуктивные клетки (гонидии), число которых у большинства видов вольвокса обычно не превышает 8–16, отличаются более крупными размерами (диаметр 13–90 мкм, в зависимости от вида) и в результате серии последовательных синхронных делений формируют дочерние колонии. Цитокинез при этом неполный: у всех видов *Volvox* клетки остаются соединены цитоплазматическими мостиками. В конце периода дробления в зародыше насчитывается до 100 тысяч мостиков, причем каждая клетка соединена со своими сосе-

дями в среднем 25 мостиками. В этих межклеточных мостиках находится сократимый белок InvA, и он играет ведущую роль в процессе инверсии (выворачивания) молодой колонии, происходящем после завершения серии делений гонидий (Nishii et al., 2003; Hoops et al., 2006; Höhn, Hallmann, 2011).

Следует отметить, что наличие цитоплазматических мостиков во взрослой колонии, а также их толщина, традиционно являлись (наряду с особенностями формы соматических клеток, числом и размером гонидий и структурой внеклеточного матрикса) важными таксономическими признаками водорослей рода *Volvox* (Smith, 1944; Starr, 1970а; Десницкий, 2008а). Наконец, подчеркнем, что все эти таксономические признаки одновременно являются и онтогенетическими признаками.

Эволюция колониальных вольвоксовых водорослей в последние десятилетия изучалась очень интенсивно (Larson et al., 1992; Kirk, 1998, 2005; Nozaki, 2003; Herron et al., 2009, 2010), и было показано, что уровень организации вольвокса достигался по крайней мере четыре раза (рисунок). Однако полного совпадения с четырьмя таксономическими секциями рода *Volvox*, которые были установлены 70 лет назад (Smith, 1944), нет. Четко обособлены только виды секции *Euvolvox* (на рисунке представлены *Volvox barberi*, *V. globator* и *V. roussetii*). В литературе имеются указания на



Филогения вольвокса и других родственных колониальных вольвоксовых на основании данных по секвенированию пяти хлоропластных генов (по: Nozaki, 2003; Kirk, 2005, с упрощениями). Согласно используемой в настоящее время классификации рода *Volvox* (Smith, 1944; Kirk, 1998; Десницкий, 2008a), *V. africanus*, *V. carteri*, *V. gigas*, *V. obversus* и *V. tertius* относятся к таксономической секции *Merrillosphaera*, *V. aureus* – к секции *Janetosphaera*, *V. dissipatrix* – к секции *Copelandosphaera*, а *V. barberi*, *V. globator* и *V. rousseletii* – к секции *Euvolvox*. Не исключено, что в ближайшие годы эта классификация будет пересмотрена.

желательность таксономической ревизии этого полифилетического рода (Herron et al., 2010; Solari et al., 2011). Тем не менее, несмотря на недавние описания нескольких новых видов вольвокса (Nozaki, Coleman, 2011; Isaka et al., 2012), такая ревизия пока не проведена.

подавляющее большинство исследований вольвокса выполнено на *V. carteri*, который стал, таким образом, ценным модельным объектом биологии развития (Kirk, 1998, 2005; Pappas, Miller, 2009; Ferris et al., 2010; Prochnik et al., 2010). В онтогенезе *V. carteri* вскоре после инверсии происходит разрушение цитоплазматических межклеточных мостиков (возможно, именно поэтому

литература по мостикам немногочисленна). У некоторых других видов вольвокса, например, широко распространенных в Европе *V. aureus* и *V. globator*, эти мостики сохраняются и во взрослых колониях, которые, таким образом, являются синцитиальными организмами. Предполагается (Hoops et al., 2006), что по цитоплазматическим мостикам осуществляется передача от соматических клеток питательных веществ (синтезированных соматическими клетками либо даже “подхваченных” ими из окружающей среды) к гонидиям и дробящимся зародышам, хотя до сих пор это окончательно не доказано. Более того, в случае видов вольвокса, не имеющих цитоплаз-

матических мостиков, высказывалась идея существования трофических взаимоотношений соматических и репродуктивных клеток как системы “источник–сток” (Koufopoulos, Bell, 1993). В связи со сказанным определенным интерес могли бы представлять литературные данные на модельном виде *V. carteri* (Kirk, Kirk, 1983). В этой работе было обнаружено, что вскоре после завершения эмбриогенеза (пока все клетки колонии еще связаны многочисленными цитоплазматическими мостиками) презумптивные соматические клетки и гонидии показывают почти идентичный характер мечения полипептидов. Однако несколькими часами позднее, уже после разрушения этих мостиков, характер белкового синтеза различен в двух клеточных типах у *V. carteri* и эти различия усиливаются по мере дальнейшего развития. К сожалению, в литературе отсутствуют аналогичные биохимические исследования на каком-либо из “немодельных” видов вольвокса, у которого цитоплазматические мостики сохраняются во взрослых особях.

Целью настоящего очерка является попытка выявить и обсудить связь синцитиального состояния взрослой колонии с эволюцией вольвокса, поскольку ранее этот вопрос не привлекал внимание исследователей. Возможно, определенную роль в игнорировании данной проблемы сыграли широко известные работы по фототаксису (Hand, Haupt, 1971; Hiatt, Hand, 1972; Sakaguchi, Iwasa, 1979). Было показано, что при одностороннем освещении колоний разных видов вольвокса их движение и ориентация – сумма ответов индивидуальных клеток; не происходит передачи возбуждения от одной соматической клетки к другой (даже если в колонии имеются цитоплазматические мостики). Это говорило в пользу того, что присутствие мостиков в колонии вольвокса не способствует повышению уровня интеграции организма. Отметим, что новейшие исследования (Ueki et al., 2010; Solari et al., 2011) поддерживают данное утверждение в том смысле, что факт сохранения синцитиальности во взрослых колониях не играет роли для их ориентации и движения. Однако разные виды вольвокса (в зависимости от их филогенетического положения, но не от наличия или отсутствия цитоплазматических мостиков) могут иметь определенные различия в фототактической реакции.

Согласно данным литературы (Smith, 1944; Десницкий, 2008а; Nozaki, Coleman, 2011; Isaka et al., 2012), в пределах рода *Volvox* цитоплазматические мостики отсутствуют во взрослых колониях у всех восьми видов, принадлежащих к таксономической секции *Merrillosphaera* (например, *V. africanus*, *V. carteri*, *V. gigas*, *V. obversus*, *V. tertius*). Напротив, у видов вольвокса из остальных секций (например, *V. aureus* из секции *Janetosphaera*, *V. dissipatrix* из секции *Copelandosphaera* и всех десяти видов секции *Euvolvox*) эти мостики сохра-

няются и во взрослых колониях. Отметим, что у *V. aureus* и *V. dissipatrix* цитоплазматические мостики очень тонкие, а у видов секции *Euvolvox* – относительно толстые. Следует особо упомянуть о необычном виде *V. pocockiae*, у которого тонкие мостики сохраняются лишь частично – в задней и экваториальной областях колонии (Starr, 1970а). Таким образом, полной синцитиальности в данном случае нет. Поскольку *V. pocockiae* остается очень слабо изученным, и окончательно не ясно, к какой секции он принадлежит (Coleman, 2012), информация по этому виду не будет использоваться в дальнейшем обсуждении. Наконец, отметим, что у всех других родов колониальных вольвоксовых, таких, как *Gonium*, *Pandorina*, *Volvulina*, *Yamagishiella*, *Eudorina*, *Platydorina* и *Pleodorina*, более примитивных по своей организации, мостики во взрослых колониях отсутствуют (Hoops et al., 2006; Iida et al., 2013).

К важному вопросу о межвидовых различиях размера зрелых гонидий впервые привлек внимание Смит (Smith, 1944) в своей классической сводке по морфологии и таксономии рода *Volvox*. Максимальный диаметр гонидий у *V. aureus*, *V. dissipatrix* и видов секции *Euvolvox* составляет соответственно 25, 20 и 15 мкм, тогда как у представителей секции *Merrillosphaera* зрелые гонидии всегда имеют диаметр более 30 мкм. Физиологические исследования Стара (Starr, 1970b) показали, что у всех видов секции *Merrillosphaera*, имеющих крупные гонидии, процесс дробления протекает без клеточного роста, тогда как у всех упомянутых видов, имеющих маленькие гонидии, клетки зародышей растут в интервалах между последовательными делениями. В дальнейшем (Десницкий, 1981; Herron et al., 2010) это явление стали рассматривать как редукцию палинтомии.

В литературе неоднократно (Десницкий, 1981; Hoops et al., 2006) высказывалась мысль о том, что присутствие цитоплазматических мостиков во взрослых колониях вольвокса коррелирует с малым размером зрелых гонидий. Выражаясь иными словами, одним из эффектов синцитиальности бесполой колоний является существенное уменьшение разницы в размере соматических и репродуктивных клеток. Целый комплекс эволюционно продвинутых морфологических особенностей, по-видимому, возникает независимо в трех эволюционных линиях колониальных вольвоксовых водорослей: у *V. aureus* в секции *Janetosphaera*, *V. dissipatrix* в секции *Copelandosphaera* и у всех видов секции *Euvolvox*. В недавней работе Херрона и соавторов (Herron et al., 2010) это было наиболее строго показано путем кладистического анализа.

Синцитиальность взрослых колоний вольвокса сопряжена также с особенностями скорости и свето-темнового контроля гонидиальных делений. В отличие от *V. carteri* с быстро протекающим и не требующим света дроблением, у *V. aureus*,

V. globator, *V. rousseletii* и ряда других видов с колониями-синцитиями процесс дробления медленный и протекает только на свету (Десницкий, 2008а, 2009; Herron et al., 2010). Показано, что благодаря такой онтогенетической диверсификации, популяции *V. aureus* способны (в отличие от *V. carteri*) медленно расти в условиях короткого светового дня (Десницкий, 2008б). Кроме того, синцитиальность взрослых организмов приводит к резкому увеличению числа соматических клеток в бесполом колониях у всех видов секции *Euvolvox*, а также у *V. dissipatrix*, но не у *V. aureus*. У последнего вида число соматических клеток примерно такое же, как и у видов секции *Merrillosphaera* (Десницкий, 2008а; Shelton et al., 2012).

Наконец, есть возможность кратко рассмотреть некоторые особенности циклов полового развития (Smith, 1944; Десницкий, 2008а). В пределах рода *Volvox* половые колонии, как правило, имеют такую же характеристику цитоплазматических мостиков (отсутствие либо наличие этих мостиков, а в последнем случае также их толщина), как и взрослые бесполое колонии. В женских колониях всех видов вольвокса число соматических клеток примерно такое же, как и число соответствующих клеток в бесполом колониях данного вида. Отметим также, что зрелые яйцеклетки и зиготы у всех представителей рода *Volvox* имеют достаточно крупные размеры (диаметр 30–66 мкм), а в процессе прорастания зиготы дробление протекает без клеточного роста между последовательными делениями. Однако зиготы вольвокса, являясь, по сути, самостоятельными организмами, переживающими неблагоприятные природные условия, прорастают у всех видов в отсутствие соматических клеток; синцитиальной структуры в данном случае нет. Мужские колонии вольвокса характеризуются большим разнообразием. У представителей секции *Merrillosphaera* (*V. africanus*, *V. carteri*, *V. tertius* и др.), где цитоплазматические мостики у взрослых особей отсутствуют, мужские колонии обычно карликовые и содержат гораздо меньше клеток, чем бесполое или женские колонии. С другой стороны, у видов вольвокса из трех остальных секций, сохраняющих мостики по всей колонии (*V. aureus*, *V. dissipatrix*, *V. rousseletii* и др.), мужские особи нормального размера. Таким образом, карликовые мужские колонии у вольвокса несовместимы с синцитиальностью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Десницкий А.Г. Клеточные циклы у вольвокса и некоторых других зеленых жгутиконосцев (Volvocales) // Цитология. 1981. Т. 23. № 3. С. 243–253.
- Десницкий А.Г. *Volvox*: Эволюционные преобразования онтогенеза у родственных видов. СПб: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2008а. 164 с.
- Десницкий А.Г. К вопросу об экологической эволюции вольвокса // Онтогенез. 2008б. Т. 39. № 2. С. 151–154.
- Десницкий А.Г. *Volvox* (Chlorophyta, Volvocales) как модельный объект биологии развития // Онтогенез. 2009. Т. 40. № 4. С. 301–304.
- Coleman A.W. A comparative analysis of the Volvocaceae (Chlorophyta) // J. Phycol. 2012. V. 48. P. 491–513.
- Ferris P., Olson B.J., De Hoff P.L. et al. Evolution of an expanded sex-determining locus in *Volvox* // Science. 2010. V. 328. P. 351–354.
- Hallmann A. Evolution of reproductive development in the volvocine algae // Sex. Plant Reprod. 2011. V. 24. P. 97–112.
- Hand W.B., Haupt W. Flagellar activity of the colony members of *Volvox aureus* during light stimulation // J. Protozool. 1971. V. 18. P. 361–364.
- Herron M.D., Hackett J.D., Aylward F.O., Michod R.E. Triassic origin and early radiation of multicellular volvocine algae // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2009. V. 106. P. 3254–3258.
- Herron M.D., Desnitskiy A.G., Michod R.E. Evolution of developmental programs in *Volvox* (Chlorophyta) // J. Phycol. 2010. V. 46. P. 316–324.
- Hiatt J.D.F., Hand W.G. Do protoplasmic connections function in the phototactic coordination of the *Volvox* colony during light stimulation? // J. Protozool. 1972. V. 19. P. 488–489.
- Höhn S., Hallmann A. There is more than one way to turn a spherical cellular monolayer inside out: type B embryo inversion in *Volvox globator* // BMC Biol. 2011. V. 9:89. doi: 10.1186/1741-7007-9-89.
- Hoops H.J., Nishii I., Kirk D.L. Cytoplasmic bridges in *Volvox* and its relatives // Cell-cell channels / Ed. by Baluska F., Volkmann D., Barlow P. Georgetown (Texas), 2006. P. 65–84.
- Iida H., Ota S., Inouye I. Cleavage, incomplete inversion, and cytoplasmic bridges in *Gonium pectorale* (Volvocales, Chlorophyta) // J. Plant Res. 2013. V. 126. P. 699–707.
- Isaka N., Kawai-Toyooka H., Matsuzaki R. et al. Description of two new monoecious species of *Volvox* sect. *Volvox* (Volvocaceae, Chlorophyceae) based on comparative morphology and molecular phylogeny of cultured material // J. Phycol. 2012. V. 48. P. 759–767.
- Kirk D.L. *Volvox*: molecular-genetic origins of multicellularity and cellular differentiation. New York: Cambridge Univ. 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.
- Kirk D.L., Kirk M.M. Protein synthetic patterns during the asexual life cycle of *Volvox carteri* // Devel. Biol. 1983. V. 96. P. 493–506.
- Koufopanou V., Bell G. Soma and germ: an experimental approach using *Volvox* // Proc. Roy. Soc. London. Ser. B. 1993. V. 254. P. 107–113.
- Larson A., Kirk M.M., Kirk D.L. Molecular phylogeny of the volvocine flagellates // Molec. Biol. Evol. 1992. V. 9. P. 85–105.
- Nishii I., Ogihara S., Kirk D.L. A kinesin, invA, plays an essential role in *Volvox* morphogenesis // Cell. 2003. V. 113. P. 743–753.

- Nishii I., Miller S.M.* *Volvox*: simple steps to developmental complexity? // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2010. V. 13. P. 646–653.
- Nozaki H.* Origin and evolution of the genera *Pleodorina* and *Volvox* (Volvocales) // *Biologia (Bratislava)*. 2003. V. 58. P. 425–431.
- Nozaki H., Coleman A.W.* A new species of *Volvox* sect. *Merrillosphaera* (Volvocaceae, Chlorophyceae) from Texas // *J. Phycol.* 2011. V. 47. P. 673–679.
- Pappas V., Miller S.M.* Functional analysis of the *Volvox carteri* asymmetric division protein GlsA // *Mech. Devel.* 2009. V. 126. P. 842–851.
- Prochnik S.E., Umen J., Nedelcu A.M. et al.* Genomic analysis of organismal complexity in the multicellular green alga *Volvox carteri* // *Science*. 2010. V. 329. P. 223–226.
- Sakaguchi H., Iwasa K.* Two photophobic responses in *Volvox carteri* // *Plant Cell Physiol.* 1979. V. 20. P. 909–916.
- Shelton D.E., Desnitskiy A.G., Michod R.E.* Distribution of reproductive and somatic cell numbers in diverse *Volvox* (Chlorophyta) species // *Evol. Ecol. Res.* 2012. V. 14. P. 707–721.
- Smith G.M.* A comparative study of the species of *Volvox* // *Trans. Amer. Microsc. Soc.* 1944. V. 63. P. 265–310.
- Solari C.A., Drescher K., Goldstein R.E.* The flagellar photore-sponse in *Volvox* species (Volvocaceae, Chlorophyceae) // *J. Phycol.* 2011. V. 47. P. 580–583.
- Starr R.C.* *Volvox pocockiae*, a new species with dwarf males // *J. Phycol.* 1970a. V. 6. P. 234–239.
- Starr R.C.* Control of differentiation in *Volvox* // *Devel. Biol.* 1970b. Suppl. 4. P. 59–100.
- Ueki N., Matsunaga S., Inouye I., Hallmann A.* How 5000 independent rowers coordinate their strokes in order to row into the sunlight: phototaxis in the multicellular green alga *Volvox* // *BMC Biol.* 2010. V. 8:103. doi: 10.1186/1741-7007-8-103.

Ontogenetic Diversity of Colonies and Intercellular Cytoplasmic Bridges in the Algae of the Genus *Volvox*

A. G. Desnitskiy

Department of Embryology, St. Petersburg State University, Universitetskaya nab. 7/9, St. Petersburg, 199034, Russia
e-mail: adesnitskiy@mail.ru

Abstract—In all representatives of the genus *Volvox*, cells of cleaving embryos are connected by cytoplasmic bridges, which play an important role in the process of young colony inversion. However, during subsequent development, the intercellular bridges are retained not in all species of *Volvox*; the occurrence of the bridges in an adult colony correlates with the small size of mature gonidia (asexual reproductive cells) and with the presence of cell growth in the intervals between divisions. This complex of ontogenetic features is derived and arises independently in three evolutionary lineages of colonial volvocine algae. A putative role of the syncytial state of adult colonies for the evolution of developmental cycles in *Volvox* is discussed.

Keywords: Evo-devo, intercellular relationships, ontogenetic diversity, syncytium, *Volvox*.