

УДК 591

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ИНВЕРСИИ ЗАРОДЫШЕЙ У ВОДОРΟΣЛЕЙ РОДА *VOLVOX* (VOLVOCALES, CHLOROPHYTA)

© 2018 г. А. Г. Десницкий

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

E-mail: adesnitskiy@mail.ru; a.desnitsky@spbu.ru

Поступила в редакцию 08.05.2017 г.

Критически анализируются данные литературы последних лет по инверсии (выворачиванию наизнанку) у зародышей жгутиковых водорослей рода *Volvox*. В этом процессе важную роль играют активные изменения формы эмбриональных клеток и смещение межклеточных цитоплазматических мостиков. После инверсии жгутики оказываются на внешней стороне молодой колонии и обеспечивают ее подвижность. В пределах рода *Volvox* недавно были установлены два основных способа выворачивания зародыша по ходу цикла бесполого развития: инверсия типа А и инверсия типа В, представленные двумя наиболее подробно изученными видами — соответственно *Volvox carteri* f. *nagariensis* и *V. globator*. Однако имеющееся в литературе мнение о том, что инверсия зародышей *V. aureus* относится к типу В, представляется сомнительным. Сравнительные и эволюционные аспекты инверсии зародышей у *Volvox* обсуждаются с использованием данных по другим родам колониальных вольвоксовых водорослей.

Ключевые слова: водоросли, инверсия зародышей, морфогенез, эволюция, *Volvox*

DOI: 10.7868/S0475145018030011

Зеленая жгутиковая водоросль вольвокс, состоящая из двух типов клеток, соматических и репродуктивных, является ценным модельным объектом современной биологии развития (Kirk, Nishii, 2001; Matt, Umen, 2016; Desnitskiy, 2017). Циклы бесполого размножения *Volvox* и ряда других родственных представителей семейства Volvocaceae (например, *Pleodorina*, *Eudorina*, *Pandorina*) включают рост и серию последовательных делений гонидий (бесполовых репродуктивных клеток), инверсию формирующихся зародышей, рост молодых организмов внутри родительского, их освобождение из него и т.д. Критическим этапом морфогенеза вольвокса является процесс инверсии зародышей (молодых формирующихся колоний), происходящий вскоре после завершения серии клеточных делений, когда образуется полая сферическая масса клеток. Внутренняя и наружная стороны молодой колонии сформированы на этой стадии развития соответственно ядерными (будущими жгутиковыми) и хлоропластными концами клеток. В процессе инверсии полый сфероид выворачивается наизнанку через фиалопор — небольшое отверстие на переднем полюсе. Таким образом, жгутики оказываются на наружной стороне сферической колонии и могут впоследствии обеспечить ее передвижение.

Инверсия была описана у нескольких видов *Volvox* в первой половине XX века (Powers, 1908;

Janet, 1923; Zimmermann, 1925; Kuschakewitsch, 1931; Росоцк, 1933а, б). Однако детали этого процесса на клеточном уровне были подробно выяснены гораздо позднее в результате исследований развития *Volvox carteri* f. *nagariensis* (Viamontes, Kirk, 1977; Kirk, 1998; Kirk, Nishii, 2001, и др.). Инверсия начинается через 30–60 мин после завершения серии делений гонидий и протекает примерно за 45 мин. Первым событием является изменение формы всех презумптивных соматических клеток зародыша, которые соединены тонкими цитоплазматическими мостиками (результат незавершенного цитокинеза при дроблении), из грушевидной в веретеновидную. В результате этого объем зародыша несколько уменьшается. Затем клетки вокруг фиалопора приобретают бутылковидную форму с длинными тонкими отростками, смотрящими наружу. Одновременно эти клетки смещаются таким образом, что цитоплазматические мостики теперь соединяют не срединные части клеток, но кончики их отростков. По-видимому, вследствие этого возникает механическое напряжение, которое разрешается посредством выворачивания губ фиалопора наружу (рис. 1). Далее выворачивание продолжается, поскольку изменение формы клеток в бутылковидную и одновременное смещение этих клеток относительно мостиков происходят в районе, занимающем более дистальное положение по

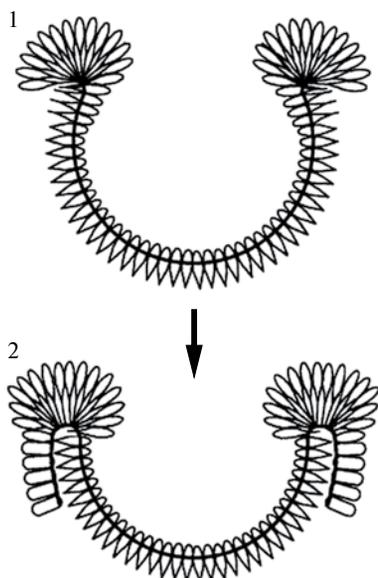


Рис. 1. Два последовательных этапа инверсии зародыша у *Volvox carteri* f. *nagariensis* (по: Kirk, Nishii, 2001, с упрощениями). 1 – “ранняя” инверсия, 2 – “средняя” инверсия.

отношению к фиалопору. В то же время более проксимальные клетки превращаются после прохождения района наибольшего искривления из бутылковидных в цилиндрические. К тому моменту, когда волна изменений формы клеток достигает противоположного полюса, вся молодая колония выворачивается наизнанку, а жгутики оказываются на ее внешней стороне.

Известны мутанты вольвокса, у которых не происходит выворачивания колонии после завершения серии клеточных делений (Kirk, 1998; Ueki, Nishii, 2009). Поэтому особенно интересным представляется исследование гена *InvA*, кодирующего необходимый для инверсии белок кинезин (Nishii et al., 2003). Данный белок синтезируется по ходу эмбриогенеза (дробление и инверсия), локализуется в межклеточных цитоплазматических мостиках и обеспечивает движущую силу для выворачивания колонии *V. carteri* f. *nagariensis*. У мутанта *InvA*⁻ наблюдаются лишь самые ранние этапы инверсии – удлинение клеток (приобретение ими веретеновидной формы) и первоначальное раскрытие губ фиалопора наружу, однако не происходит перемещение клеток относительно цитоплазматических мостиков и дальнейшее течение инверсии полностью заблокировано. Упомянутая работа хорошо дополняет предыдущее исследование той же группы (Nishii, Ogihara, 1999), в котором было показано, что на более поздних этапах инверсии важную роль в распространении района изгибания пласта клеток от передней к задней полусфере зародыша вольвокса играет актомиозин. С другой стороны,

процессы перемещения и изменения формы индивидуальных клеток от актомиозина не зависят. Отметим, что Ниши и соавторы (Nishii et al., 2003) обнаружили наличие в геноме родственной вольвоксу одноклеточной водоросли *Chlamydomonas reinhardtii* гена *iar* (ортолога гена *InvA*), который тоже кодирует кинезин, сходный по аминокислотной последовательности с кинезином *V. carteri* f. *nagariensis*. Функция этого белка у не имеющей инверсии хламидомонады пока остается неясной (Umen, Olson, 2012; Matt, Umen, 2016).

Экспериментально-морфологические работы, выполненные на *V. aureus* (Kelland, 1977) и *V. tertius* (Ireland, Hawkins, 1981), хорошо согласовывались с данными по модельному виду *V. carteri* f. *nagariensis* (Viamontes, Kirk, 1977), но показывали, что в деталях инверсии у разных видов вольвокса возможны некоторые отличия. Тем не менее, Хупс и соавторы (Hoops et al., 2006) предполагали, что основные механизмы инверсии (изменения формы клеток зародыша и активная роль межклеточных цитоплазматических мостиков) сходны не только у разных видов *Volvox*, но даже у видов из разных родов семейства Volvocaceae.

Однако сравнительно недавно (Hallmann, 2006; Höhn, Hallmann, 2011) были получены очень важные данные по анализу бесполого развития *V. globator*, которые показали, что процессы инверсии у разных видов рода *Volvox* более разнообразны, чем предполагалось ранее. В частности, у *V. globator* вскоре после завершения периода дробления зародыша происходит некоторое уменьшение объема его задней полусферы и она выворачивается. Только после этого на переднем полюсе открывается фиалопор и происходит выворачивание передней полусферы, сопровождаемое закрытием фиалопора (рис. 2). Таким образом, были установлены два основных типа выворачивания зародышей вольвокса: инверсия “типа А” и инверсия “типа В”, представленные двумя наиболее подробно изученными видами – соответственно *V. carteri* f. *nagariensis* и *V. globator* (Hallmann, 2006; Höhn, Hallmann, 2011). Основное различие между двумя типами инверсии заключается в том, что в первом случае этот процесс начинается на переднем полюсе зародыша, а во втором – в его задней полусфере. Координированные перемещения клеток относительно системы межклеточных цитоплазматических мостиков играют, наряду с изменениями формы клеток, важную роль в процессе инверсии у зародышей обоих видов вольвокса. Однако у *V. globator* веретеновидные клетки удавалось наблюдать не во всем зародыше, а только в задней полусфере на стадии ее сжатия. Рассмотрение математических моделей процесса выворачивания зародышей *Volvox* (с упором на данные по морфогенезу у *V. globator*), которые были недавно

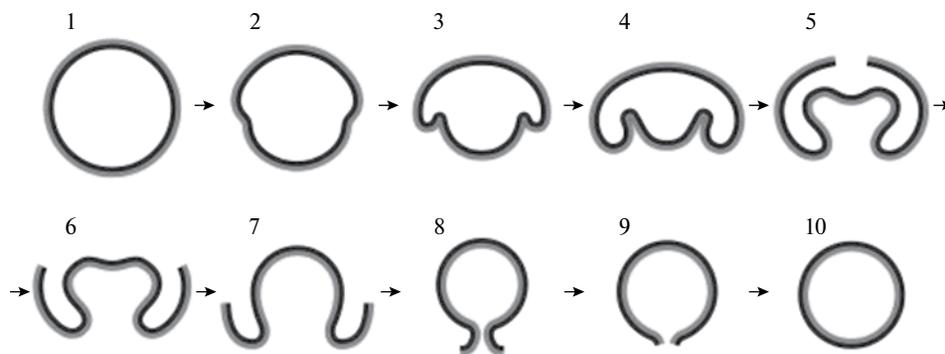


Рис. 2. Десять последовательных этапов всего процесса инверсии у *V. globator* (по: Höhn, Hallmann, 2011, с упрощениями). Фиалопор открывается только на стадии 5 на переднем (верхнем) полюсе зародыша и закрывается после стадии 9 на заднем (нижнем) полюсе.

опубликованы (Haas, Goldstein, 2015; Höhn et al., 2015), не входит в задачи настоящей статьи.

Следует кратко обсудить данные по другим представителям рода *Volvox*, у которых, однако, особенности инверсии зародышей изучены не так обстоятельно, как у *V. carteri* f. *nagariensis* и *V. globator*. В литературе имеется соответствующая информация по морфогенезу у *V. africanus* (Роскок, 1933а), *V. aureus* (Darden, 1966; Kelland, 1977), *V. capensis* (Роскок, 1933b), *V. gigas* (Роскок, 1933а), *V. rousseletii* (Роскок, 1933b; McCracken, Starr, 1970) и *V. tertius* (Pickett-Heaps, 1970; Ireland, Hawkins, 1981; Hallmann, 2006). В рассмотренных выше статьях о *V. globator* (Hallmann, 2006; Höhn, Hallmann, 2011) было указано, что для *V. africanus*, *V. gigas* и *V. tertius* характерна инверсия типа А (сходно с *V. carteri* f. *nagariensis*). Эта точка зрения представляется мне совершенно обоснованной. Кроме того, хотелось бы добавить, что все четыре упомянутых вида вольвокса с инверсией типа А имеют крупные гонидии, дробящиеся без клеточного роста, тогда как остальные упомянутые виды вольвокса имеют маленькие гонидии, а в интервалах между последовательными делениями происходит рост клеточных зародышей (Herron et al., 2010; Desnitskiy, 2016).

С другой стороны, было высказано мнение (Hallmann, 2006; Höhn, Hallmann, 2011), что для *V. aureus*, *V. capensis*, *V. dissipatrix* и *V. rousseletii* (видов с маленькими гонидиями) характерна инверсия типа В (сходно с *V. globator*). Однако такая точка зрения представляется мне справедливой только для *V. capensis* и *V. rousseletii*. В литературе отсутствуют какие-либо данные об особенностях процесса инверсии зародышей у *V. dissipatrix*, а исследования инверсии у *V. aureus* (Darden, 1966, р. 242, figs 10–15; Kelland, 1977, р. 377, fig. 11) показывают, что она существенно отличается от инверсии типа В. Отметим, что согласно мнению Роскока (Роскок, 1933а, р. 485), “у *V. africanus* инверсия

сходного типа с таковой у *V. aureus*”. Как указано выше, *V. africanus* имеет инверсию типа А. Разумеется, в будущем было бы важно провести более обстоятельный анализ морфогенеза у космополитной водоросли *V. aureus*. В настоящее время не представляется возможным делать выводы о существовании корреляции типа инверсии у вольвокса с размером зрелых гонидий и наличием либо отсутствием клеточного роста в интервалах между последовательными делениями дробления.

Таким образом, в пределах рода *Volvox*, который включает 22 вида, распределенных по четырем таксономическим секциям (Nozaki et al., 2015), более или менее подробные описания процесса выворачивания зародышей имеются для восьми видов. Бесполое колонию с инверсией типа В (*V. capensis*, *V. globator*, *V. rousseletii*) характерны только для членов таксономической секции *Euvolvox*. Эта секция четко обособлена в филогенетическом отношении (Herron, Nedelcu, 2015; Nozaki et al., 2015) от трех остальных секций, к которым относятся другие упомянутые нами виды вольвокса.

Колонии видов с инверсией типа В, как правило, состоят из большего числа клеток, чем колонии видов с инверсией типа А (*V. africanus*, *V. carteri*, *V. gigas*, *V. tertius*). Однако эта закономерность не является абсолютной и числа клеток у некоторых видов могут перекрываться: так, например, бесполое колонию *V. carteri* и *V. rousseletii* состоят, согласно нашим данным (Shelton et al., 2012), соответственно, из 587–5024 и 3106–12971 клеток. Тем не менее, данные по половому размножению и развитию у *V. rousseletii* (Роскок, 1933b) показывают, что относительно небольшое число клеток в зародыше может накладывать определенные ограничения (“developmental constraints”) на процесс морфогенеза. Образующийся в результате прорастания зиготы миниатюрный зародыш этого вида вольвокса выворачивается наизнанку, когда состоит всего лишь из 128, 256 или 512 клеток. С другой стороны,

образующийся в результате серии делений андрогонидия (мужской инициальной клетки) пакет сперматозоидов также претерпевает инверсию, когда достигает 256 или 512-клеточной стадии. В обоих случаях процесс выворачивания протекает отлично от такового в ходе бесполого развития *V. rousseletii* и в свете представлений о двух основных способах инверсии у вольвокса (Hallmann, 2006) может быть классифицирован как инверсия типа А.

Перейдем к краткому рассмотрению данных по морфогенезу некоторых более примитивно организованных колониальных вольвоксовых. У 8–16-клеточной *Pandorina morum* (Fulton, 1978; Hallmann, 2006) и 16–32-клеточных *Eudorina elegans* (Marchant, 1977), *Eudorina unicocca* (Hallmann, 2006) и *Platydorina caudata* (Iida et al., 2011) в процессе инверсии все клетки завершившего дробление зародыша одновременно претерпевают изменение формы. Напомним, что у *Pandorina* и *Eudorina* зрелые колонии сферические, тогда как у *Platydorina* молодые колонии вскоре после завершения инверсии претерпевают так называемый процесс “интеркаляции” и становятся плоскими.

У *Pleodorina californica*, ближайшего родственника вольвокса, сферические колонии состоят из 64 или 128 клеток. В ходе инверсии *Pleodorina* (Höhn, Hallmann, 2016) клетки зародыша подвергаются изменениям формы не одновременно (как у *Pandorina*, *Platydorina* и *Eudorina*), но это протекает волнообразно по направлению к заднему полюсу, напоминая инверсию типа А у *Volvox*. С другой стороны, веретеновидную форму приобретают только клетки в задней полусфере зародыша плеодорины, что сходно с инверсией типа В. Таким образом, различные изменения процесса инверсии зародыша *Pleodorina* могли бы в ходе эволюции приводить соответственно к инверсии типа А или типа В у водорослей рода *Volvox*. Однако пока трудно сказать, какой из двух типов инверсии эволюционно более продвинул.

Наконец, следует отметить, что среди зеленых водорослей порядка Volvocales имеется род *Astrephomene*, у которого сферические колонии состоят из 32 или 64 клеток, но нет инверсии (Yamashita et al. 2016). В данном случае деления эмбриональных клеток ориентированы таким образом, что их жгутиковые концы непосредственно после завершения дробления смотрят наружу, и у молодой бесполой колонии *Astrephomene gubernaculifera* нет необходимости выворачиваться наизнанку. В дробящемся зародыше этой водоросли имеются (как и у других колониальных вольвоксовых) межклеточные цитоплазматические мостики. Поэтому можно предполагать, что в мостиках локализован гомолог упомянутого выше *invA* (либо сходный двигательный белок), который важен для должной ориентации клеток по ходу дробления.

Разумеется, высказанная гипотеза (Yamashita et al. 2016) об особенностях “альтернативной эволюции” у рода *Astrephomene* требует экспериментальной проверки.

Традиционно считалось (Ettl, 1983), что инверсии также нет и при формировании 8–16-клеточных колоний *Gonium pectorale*. Однако согласно данным последних лет (Hallmann, 2006; Iida et al., 2013), в онтогенезе этой водоросли после завершения короткой серии из трех или четырех делений имеет место частичная инверсия; жгутиковые концы клеток временно оказываются на вогнутой стороне зародыша. Но полного выворачивания не происходит, степень искривления постепенно уменьшается, и молодая колония приобретает окончательный вид плоской или лишь слегка выпуклой пластинки (в последнем случае жгутиковые концы клеток обращены наружу).

В литературе последних лет иногда пытаются (например, Keller, Shook, 2011) сопоставить инверсию вольвокса с гастрюляцией, важнейшим морфогенетическим процессом в раннем развитии многоклеточных животных, в результате которого происходит обособление зародышевых листков. Инверсию зародышей *Volvox* даже называют “гастрюляцией зеленых водорослей” (green algal “gastrulation”) (Matt, Umen, 2016). Разумеется, наличие цитоплазматических мостиков, благодаря которым соседние клетки зародыша занимают фиксированное положение по отношению друг к другу, является важной особенностью процесса инверсии вольвокса по сравнению с гастрюляцией животных. Напомним, что у некоторых видов *Volvox* межклеточные мостики разрушаются вскоре после завершения инверсии, а у других видов они сохраняются во взрослых колониях (Desnitskiy, 2014). Кроме того, у Metazoa гастрюляция обычно протекает на фоне достаточно активной пролиферации клеток зародышей, тогда как у вольвокса инверсия происходит уже после завершения периода клеточных делений.

Инверсия зародышей происходит не только в онтогенезе колониальных вольвоксовых водорослей, но также и в раннем эмбриональном развитии известковых губок (Calcarea), которые составляют один из классов типа Porifera (Ivanov, 1971; Ereskovsky, 2010; Fortunato et al., 2012; Lanna, Klautau, 2012). Однако детали инверсии изучены у известковых губок не так обстоятельно, как у вольвокса. Интересно отметить, что хорошо обосновано положение, согласно которому у представителей типа Porifera нет ни зародышевых листков, ни гастрюляции (Ereskovsky, 2010; Dondua, Kostyuchenko, 2013). Тот факт, что у известковых губок инверсия зародышей никоим образом не является гастрюляцией, дает, на наш взгляд, дополнительную поддержку точке зрения, согласно

которой инверсия зародышей у вольвокса (разумеется, не имеющего зародышевых листков) также является процессом, принципиально отличным от гастрюляции.

В заключение заметим, что выворачивание организма наизнанку и смена расположения зародышевых листков происходят на поздних этапах онтогенеза *Polypodium hydriforme*, который согласно современным представлениям (Окамура, Gruhl, 2016) является паразитической книдарией. Однако этот процесс у *Polypodium* очень мало изучен (Raikova, 1994) и его трудно сравнивать с инверсией у *Volvox*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Darden W.H. Sexual differentiation in *Volvox aureus* // J. Protozool. 1966. V. 13. P. 239–255.
- Desnitskiy A.G. Ontogenetic diversity of colonies and intercellular cytoplasmic bridges in the algae of the genus *Volvox* // Russ. J. Devel. Biol. 2014. V. 45. P. 231–234.
- Desnitskiy A.G. Major ontogenetic transitions during *Volvox* (Chlorophyta) evolution: when and where might they have occurred? // Devel. Genes Evol. 2016. V. 226. P. 349–354.
- Desnitskiy A.G. Differentiation of reproductive structures and experimental sex change in *Volvox* (Chlorophyta, Volvocaceae) // Int. J. Plant Reprod. Biol. 2017. V. 9. P. 63–68.
- Dondua A.K., Kostyuchenko R.P. Concerning one obsolete tradition: does gastrulation in sponges exist? // Russ. J. Devel. Biol. 2013. V. 44. P. 267–272.
- Ereskovsky A.V. The comparative embryology of sponges. Dordrecht (the Netherlands): Springer, 2010. 325 p.
- Ettl H. Chlorophyta. 1. Phytomonadina. Stuttgart: Gustav Fischer, 1983. 807 p.
- Fortunato S., Adamski M., Bergum B. et al. Genome-wide analysis of the sox family in the calcareous sponge *Sycon ciliatum*: multiple genes with unique expression patterns // EvoDevo. 2012. V. 3(1):14. doi: 10.1186/2041–9139–3–14.
- Fulton A.B. Colonial development in *Pandorina morum*. II. Colony morphogenesis and formation of the extracellular matrix // Devel. Biol. 1978. V. 64. P. 236–251.
- Haas P.A., Goldstein R.E. Elasticity and glocality: initiation of embryonic inversion in *Volvox* // J. Roy. Soc. Interface. 2015. V. 12(112). doi: 10.1098/rsif.2015.0671.
- Hallmann A. Morphogenesis in the family Volvocaceae: different tactics for turning an embryo right-side out // Protist. 2006. V. 157. P. 445–461.
- Herron M.D., Desnitskiy A.G., Michod R.E. Evolution of developmental programs in *Volvox* (Chlorophyta) // J. Phycol. 2010. V. 46. P. 316–324.
- Herron M.D., Nedelcu A.M. Volvocine algae: from simple to complex multicellularity // Evolutionary transitions to multicellular life / Ed. by I. Ruiz-Trillo and A.M. Nedelcu. Dordrecht (the Netherlands): Springer, 2015. P. 129–152.
- 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.
- Höhn S., Hallmann A. Distinct shape-shifting regimes of bowl-shaped cell sheets – embryonic inversion in the multicellular green alga *Pleodorina* // BMC Devel. Biol. 2016. V. 16(1):35. doi: 10.1186/s12861-016-0134-9.
- Höhn S., Honerkamp-Smith A.R., Haas P.A. et al. Dynamics of a *Volvox* embryo turning itself inside out // Phys. Rev. Lett. 2015. V. 114(17):178101. doi: 10.1103/PhysRevLett.114.178101.
- Hoops H.J., Nishii I., Kirk D.L. Cytoplasmic bridges in *Volvox* and its relatives // Cell-cell channels / Ed. by F. Baluska, D. Volkmann and P. Barlow. Georgetown (Texas): Landes Bioscience, 2006. P. 65–84.
- Iida H., Nishii I., Inouye I. Embryogenesis and cell positioning in *Platydorina caudata* (Volvocaceae, Chlorophyta) // Phycologia. 2011. V. 50. P. 530–540.
- 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.
- Ireland G.W., Hawkins S.E. Inversion in *Volvox tertius*: the effects of conA // J. Cell Sci. 1981. V. 48. P. 355–366.
- Ivanov A.V. On the reasons of excurvation of the embryo in the colonial Phytomonadina and calcareous sponges // Monitore Zool. Ital. 1971. V. 5. P. 1–10.
- Janet C. Le *Volvox*. Troisième mémoire. Ontogénèse de la blastéa volvocéenne. Mâcon (France): Protat Frères, 1923. 179 p.
- Kelland J.L. Inversion in *Volvox* (Chlorophyceae) // J. Phycol. 1977. V. 13. P. 373–378.
- Keller R., Shook D. The bending of cell sheets – from folding to rolling // BMC Biol. 2011. V. 9:90. doi: 10.1186/1741–7007–9–90.
- Kirk D.L. *Volvox*: molecular-genetic origins of multicellularity and cellular differentiation. New York: Cambridge UniV. Press, 1998. 381 p.
- Kirk D.L., Nishii I. *Volvox carteri* as a model for studying the genetic and cytological control of morphogenesis // Devel. Growth Differ. 2001. V. 43. P. 621–631.
- Kuschakewitsch S. Zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von *Volvox* // Arch. Protistenkd. 1931. Bd 73. S. 323–330.
- Lanna E., Klautau M. Embryogenesis and larval ultrastructure in *Paraleucilla magna* (Calcarea, Calcaronea), with remarks on the epilarval trophocyte epithelium (“placental membrane”) // Zoomorphology. 2012. V. 131. P. 277–292.
- Marchant H.J. Colony formation and inversion in the green alga *Eudorina elegans* // Protoplasma. 1977. V. 93. P. 325–339.
- Matt G., Umen J. *Volvox*: a simple algal model for embryogenesis, morphogenesis and cellular differentiation // Devel. Biol. 2016. V. 419. P. 99–113.
- McCracken M.D., Starr R.C. Induction and development of reproductive cells in the K-32 strains of *Volvox rousseletii* // Arch. Protistenkd. 1970. V. 112. P. 262–282.

- Nishii I., Ogiwara S.* Actomyosin contraction of the posterior hemisphere is required for inversion of the *Volvox* embryo // *Development*. 1999. V. 126. P. 2117–2127.
- Nishii I., Ogiwara S., Kirk D.L.* A kinesin, *invA*, plays an essential role in *Volvox* morphogenesis // *Cell*. 2003. V. 113. P. 743–753.
- Nozaki H., Matsuzaki R., Yamamoto K. et al.* Delineating a new heterothallic species of *Volvox* (Volvocaceae, Chlorophyceae) using new strains of “*Volvox africanus*” // *PLoS One*. 2015. V. 10(11): e0142632. doi: 10.1371/journal.pone.0142632.
- Okamura B., Gruhl A.* Myxozoa + *Polypodium*: a common route to endoparasitism // *Trends Parasitol.* 2016. V. 32. P. 268–271.
- Pickett-Heaps J.D.* Some ultrastructural features of *Volvox*, with particular reference to the phenomenon of inversion // *Planta*. 1970. V. 90. P. 174–190.
- Pocock M.A.* *Volvox* and associated algae from Kimberley // *Ann. South Afr. Mus.* 1933a. V. 16. Pt 3. P. 473–521.
- Pocock M.A.* *Volvox* in South Africa // *Ann. South Afr. Mus.* 1933b. V. 16. Pt 3. P. 523–646.
- Powers J.H.* Further studies in *Volvox*, with descriptions of three new species // *Trans. Amer. Microsc. Soc.* 1908. V. 28. P. 141–175.
- Raikova E.V.* Life cycle, cytology, and morphology of *Polypodium hydriforme*, a coelenterate parasite of the eggs of acipenseriform fishes // *J. Parasitol.* 1994. V. 80. P. 1–22.
- 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.
- Ueki N., Nishii I.* Controlled enlargement of the glycoprotein vesicle surrounding a *Volvox* embryo requires the *InvB* nucleotide-sugar transporter and is required for normal morphogenesis // *Plant Cell*. 2009. V. 21. P. 1166–1181.
- Umen J.G., Olson B.J.* Genomics of volvocine algae // *Adv. Bot. Res.* 2012. V. 64. P. 185–243.
- Viamontes G.I., Kirk D.L.* Cell shape changes and the mechanism of inversion in *Volvox* // *J. Cell Biol.* 1977. V. 75. P. 719–730.
- Yamashita S., Arakaki Y., Kawai-Toyooka H. et al.* Alternative evolution of a spheroidal colony in volvocine algae: developmental analysis of embryogenesis in *Astrephomene* (Volvocales, Chlorophyta) // *BMC Evol. Biol.* 2016. V. 16(1):243. DOI: 10.1186/s12862-016-0794-x.
- Zimmermann W.* Die ungeschlechtliche Entwicklung von *Volvox* // *Naturwissenschaften*. 1925. Bd 19. S. 397–402.

Comparative analysis of embryonic inversion in the algae of the genus *Volvox* (Volvocales, Chlorophyta)

A. G. Desnitskiy

Department of Embryology, Saint-Petersburg State University, Saint-Petersburg, 199034, Universitetskaya nab. 7/9, Russia
e-mail: adesnitskiy@mail.ru; a.desnitskiy@spbu.ru

Received May 8, 2017

Recent literary data on inversion (turning inside out) in the embryos of flagellated algae of the genus *Volvox* are critically analyzed. In this process, active changes in the shape of embryonic cells and the displacement of intercellular cytoplasmic bridges play an important role. After inversion, the flagella appear on the outer side of the young colony and provide its motility. Within the genus *Volvox*, two main modes of embryo inversion have been recently established during the asexual developmental cycle: the inversion of “type A” and the inversion of “type B”, represented by the two species most thoroughly studied, respectively *Volvox carteri* f. *nagariensis* and *V. globator*. However, the published opinion that the inversion of *V. aureus* embryos is of the type B seems to be doubtful. Comparative and evolutionary aspects of embryonic inversion in *Volvox* are discussed with the use of data on other genera of colonial volvocine algae.

Keywords: algae, embryonic inversion, evolution, morphogenesis, *Volvox*