

УДК 591

УСПЕХИ В ИЗУЧЕНИИ ПОЛОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ У КОЛОНИАЛЬНЫХ ВОЛЬВОКСОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

© 2019 г. А. Г. Десницкий*, **

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

*e-mail: adesnitskiy@mail.ru

**e-mail: a.desnitskiy@spbu.ru

Поступила в редакцию 17.01.2019 г.

После доработки 01.04.2019 г.

Принята к публикации 10.04.2019 г.

В статье представлен краткий обзор новейших экспериментальных данных по половому размножению колониальных вольвоксовых водорослей, которые являются перспективной моделью для исследований по биологии развития. Основное внимание уделено гену *MID*, определяющему пол и контролирующему “минус”/мужскую дифференцировку у изогамных, анизогамных и оогамных вольвоксовых. Критически анализируются эксперименты по трансформации пола у модельного вида *Volvox carteri* f. *nagariensis*. Также рассмотрены исследования гена *FUS1*, контролирующего распознавание гамет и оплодотворение у изогамных и анизогамных вольвоксовых водорослей.

Ключевые слова: водоросли, гаметогенез, ген *MID*, клеточная дифференцировка, половое размножение, *Volvox*

DOI: 10.1134/S0475145019050045

Колониальные вольвоксовые водоросли, включающие более 60 видов, интенсивно изучаются в отношении эволюции, дифференцировки клеток, морфогенеза и геномики (Herron, Nedelcu, 2015; Desnitskiy, 2016; Grochau-Wright et al., 2017; Klein et al., 2017; Matt, Umen, 2018 и др.). Очень интересна серия *Tetrabaena* – *Gonium* – *Pandorina* – *Yamagishiella* – *Eudorina* – *Pleodorina* – *Volvox*, которая показывает усложнение организации и развития колоний, а также процесса полового размножения (табл. 1). Наиболее сложно организованы представители полифилетического рода *Volvox*, состоящего минимум из 22 видов (Nozaki et al., 2015, 2016). Вольвокс характеризуется дифференциацией на несколько сотен или тысяч маленьких соматических клеток и небольшое число крупных репродуктивных клеток, которые дают начало особям следующей генерации.

Сопоставление данных по секвенированию ядерных геномов двух наиболее изученных, модельных видов вольвоксовых, одноклеточной *Chlamydomonas reinhardtii* (Merchant et al., 2007) и *Volvox carteri*, состоящего примерно из 2–4 тысяч клеток (Prochnik et al., 2010), показало, что эти организмы имеют почти одинаковое число генов (в обоих случаях около 14500). Таким образом, эволюционный переход до уровня организации вольвокса осуществлялся путем относительно не-

больших генетических изменений (Umen, Olson, 2012; Nanjundiah et al., 2018). Однако размер ядерного генома у *V. carteri* на 17% больше, чем у *C. reinhardtii* (в основном за счет повторяющихся последовательностей ДНК). Недавно были опубликованы результаты секвенирования ядерных геномов у двух видов примитивных изогамных колониальных вольвоксовых водорослей: *Gonium pectorale* (Hanschen et al., 2016) и *Tetrabaena socialis* (Featherston et al., 2018). Их геномы оказались весьма сходными (по размеру и числу генов) с ранее изученными геномами хламидомонады и вольвокса.

В последние годы появилось несколько обзоров по биологии развития колониальных вольвоксовых (Herron, 2016, 2017; Matt, Umen, 2016; Olson, Nedelcu, 2016; Desnitskiy, 2017, 2018). Однако они в основном посвящены закономерностям клеточной дифференцировки и морфогенеза в ходе бесполой жизненной циклов и лишь частично затрагивают исследования полового размножения у этих организмов. Последняя обзорная статья, посвященная исключительно половому размножению вольвоксовых водорослей, рассматривает работы, опубликованные по 2013 год (Nozaki, 2014). В настоящем обзоре кратко рассмотрены основные достижения в данной области за последние пять лет.

Таблица 1. Характеристика избранных видов колониальных вольвоксовых водорослей

Виды	Число клеток в колонии	Типы клеток в бесполой колонии	Половое размножение	Ссылки
<i>Tetrabaena socialis</i>	4	Все клетки репродуктивные	Изогамное	Featherston et al., 2018
<i>Gonium pectorale</i>	8 или 16	Все клетки репродуктивные	Изогамное	Hanschen et al., 2018a
<i>Pandorina morum</i>	8 или 16	Все клетки репродуктивные	Изогамное	Ettl, 1983
<i>Yamagishiella unicocca</i>	16 или 32	Все клетки репродуктивные	Изогамное	Nozaki et al., 2014
<i>Eudorina elegans</i>	16 или 32	Все клетки репродуктивные	Анизогамное, с антеридиальными пакетами	Ettl, 1983
<i>Pleodorina starrii</i>	32 или 64	Репродуктивные клетки: 62.5–75%; соматические клетки: 25–37.5%	Анизогамное, с антеридиальными пакетами	Nozaki, 2008
<i>Volvox carteri</i> f. <i>nagariensis</i>	2000–4000	Репродуктивные клетки: <1%; соматические клетки: >99%	Оогамное, с антеридиальными пакетами	Starr, 1970; Kirk, 1998

Примечание. Колонии *Tetrabaena socialis* (семейство Tetrabaenaceae) и *Gonium pectorale* (семейство Goniaceae) имеют вид плоских или слегка искривленных пластинок, тогда как остальные пять видов водорослей относятся к семейству Volvocaceae и у них колонии сферической формы.

Прежде всего, уместно напомнить, что вольвоксовые водоросли могут быть гетероталличными, которые более удобны для генетических исследований (половое размножение не может происходить внутри клоновой популяции), или гомоталличными (половое размножение возможно внутри клона). Единственной диплоидной стадией в жизненных циклах вольвоксовых является зигота, при прорастании которой происходит мейоз. Половая дифференцировка у этих организмов контролируется мультигенным гаплоидным локусом типа спаривания (mating-type locus или mating locus) (Umen, Olson, 2012; Mori et al., 2015 и др.).

У гетероталличных линий *C. reinhardtii* (Goodenough et al., 2007; Sekimoto, 2017), *G. pectorale* (Hamaji et al., 2013, 2016) и *Pleodorina starrii* (Nozaki, 2008), гаметогенез индуцируется в условиях дефицита азота. Этот процесс связан у упомянутых видов одноклеточных или колониальных водорослей с экспрессией гена *MID*, который присутствует (наряду с несколькими другими генами) в локусе типа спаривания “минус” или “мужской”. В частности, было показано (Nozaki, 2008), что у гетероталличной *P. starrii* белок, кодируемый геном *PsMID*, аккумулируется в ядрах мужских гамет.

С другой стороны, у нескольких представителей рода *Volvox*, находящегося уже на многоклеточном уровне организации, половое размножение индуцируют видоспецифичные гликопротеиновые феромоны (Kirk, 1998; Coleman, 2012). Например, у гетероталличного *V. carteri* f. *nagariensis* половой феромон производят не только мужские колонии с антеридиальными пакетами,

но также и соматические клетки бесполой колонии после воздействия таких стрессовых факторов как тепловой шок или механическое ранение. Индуктор изменяет характер дробления гонидий (репродуктивных клеток в бесполой колониях): в результате в следующем поколении в женском клоне формируются женские колонии с яйцеклетками, а в мужском клоне мужские колонии с андрогонидиями, которые затем формируют пакеты сперматозоидов (особенности организации и развития различных типов колоний приведены в табл. 2).

Сравнительно недавно (Ferris et al., 2010) у *V. carteri* f. *nagariensis* тоже выявили регуляторный ген *MID*, определяющий пол, а затем показали (Geng et al., 2014), что он приобрел новые функции (связанные с возникновением процессов сперматогенеза и оогенеза в ходе эволюции) по сравнению с родственным геном у *C. reinhardtii*. Ген *VcMID* присутствует только в ядерном геноме мужского клона вольвокса (в составе локуса типа спаривания, включающего в несколько раз большее число генов, чем соответствующий локус хламидомонады) и контролирует формирование антеридиальных пакетов. Кодируемый этим геном белок локализуется в ядрах мужских гамет (сходно с рассмотренными выше данными на плеодорине). Нокаут гена *VcMID* в бесполой колонии мужского клона приводит к формированию в следующем поколении колоний с яйцеклетками, которые могут быть оплодотворены. Интересно, что в случае частичного нокаута гена *VcMID* формируются гермафродитные особи вольвокса (одно-

Таблица 2. Особенности бесполовых, мужских и женских колоний модельного вида *Volvox carteri* f. *nagariensis* из Японии (по: Starr, 1970; Kirk, 1998)

Типы колоний	Морфология взрослых колоний	Особенности развития колоний данного типа
Бесполовые колонии (по морфологии одинаковы в женской и мужской линиях)	2000–4000 соматических клеток и 16 гонидий (бесполовых репродуктивных клеток), расположенных в задней и экваториальной частях колонии	Серия из 11–12 синхронных митотических делений; асимметричные (дифференцирующие) деления происходят в 16 передних клетках зародыша на 32-клеточной стадии (шестое деление дробления)
Мужские колонии	256 соматических клеток и 256 андрогонидий (соотношение двух типов клеток 1 : 1); андрогонидии равномерно распределены по всей колонии	Серия из девяти синхронных митотических делений; последнее деление асимметричное во всех клетках зародыша
Женские колонии	2000–4000 соматических клеток и 35–45 яйцеклеток, расположенных в задней и экваториальной частях колонии	Серия из 11–12 синхронных митотических делений; асимметричные деления происходят в 35–45 клетках зародыша на 64-клеточной стадии (седьмое деление дробления)

Примечание. Недавно было показано (Nozaki et al., 2018), что у клонов *V. carteri* f. *nagariensis* с острова Тайвань доля андрогонидий варьирует в пределах 2–50% (чаще 8–20%) от общего числа клеток в мужских колониях.

временно с мужскими и женскими репродуктивными структурами), способные к самооплодотворению. Напротив, экспрессия этого гена после его введения в женский клон *V. carteri* приводит к формированию в следующем поколении колоний с пакетами сперматозоидов вместо яйцеклеток (Geng et al., 2014).

Однако при таких трансформациях типа половых клеток (яйцеклеток или андрогонидий) их число и характер расположения в колониях остаются неизменными (рис. 1). “Псевдо женская” колония характеризуется соотношением равномерно распределенных по колонии яйцевых и соматических клеток 1 : 1. “Псевдо мужская” колония содержит примерно 35 андрогонидий, которые находятся в заднем и экваториальном районах колонии. Следовательно, паттернирование половых репро-

дуктивных клеток (т.е. число и распределение половых репродуктивных клеток в колонии и их количественное соотношение с соматическими клетками) непосредственно не связано с выбором между дифференцировкой в мужские или женские половые клетки и это паттернирование (в отличие от самого процесса дифференцировки половых клеток) не контролируется геном *VcMID*. Результаты рассматриваемой работы (Geng et al., 2014) показывают, что широко известная концепция “позиционной информации” как одного из факторов дифференцировки (Wolpert, 2011) могла бы быть использована для обсуждения морфогенеза репродуктивных структур у данного вида *Volvox*.

Отметим также, что экспрессия гена *CrMID* изогамной одноклеточной хламидомонады *C. reinhardtii*, введенного в женский клон вольвокса

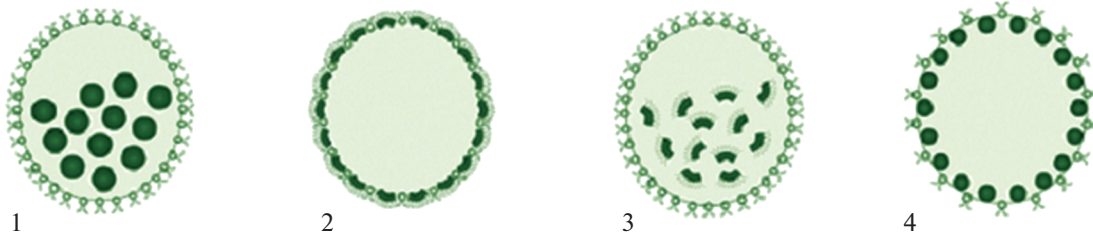


Рис. 1. Схематическое изображение разных типов половых колоний *Volvox carteri* f. *nagariensis* (по: Geng et al., 2014, с упрощениями). 1 – женская колония с яйцеклетками; 2 – мужская колония с антеридиальными пакетами, образовавшимися в результате дробления андрогонидий; 3 – “псевдо мужская” колония с антеридиальными пакетами (после трансформации женского клона путем введения гена *VcMID*); 4 – “псевдо женская” колония (после нокаута гена *VcMID* в мужском клоне).

V. carteri f. *nagariensis*, не приводит к смене пола (Geng et al., 2014). В более поздней работе той же лаборатории (Geng et al., 2018) было показано, что гены *MID* колониальных анизогамной *P. starrii* и даже изогамного *G. pectorale* способны индуцировать сперматогенез у этого вида *Volvox*. Таким образом, эволюционная дивергенция гена *MID*, определяющего пол, по-видимому, не связана у колониальных вольвоксовых водорослей с переходами к анизогамии или оогамии. С другой стороны, гены *GpMID* гониума или *VcMID* вольвокса не могут в экспериментах по трансформации на хламидомонаде (Geng et al., 2018) заменить ее ген *CrMID*.

В свете данных по изменению пола у гетероталличного *V. carteri* f. *nagariensis* было высказано предположение, что у гомоталлических видов вольвокса экспрессия ортологов гена *VcMID* недостаточна для развития мужских репродуктивных структур у 100% колоний (Geng et al., 2014). Эту гипотезу подтвердила другая группа авторов (Yamamoto et al., 2017). Они исследовали гомоталлический вид *Volvox africanus*, у которого в клональной культуре были одновременно как мужские колонии (1000–3200 соматических клеток и 100–260 андрогонидий), так и гермафродитные колонии (около 1500 соматических клеток, 15–47 яйцеклеток и всего лишь 1–4 андрогонидий). Было показано, что в гермафродитных (обоеполых) колониях экспрессия гена *VaMID* существенно подавлена, однако в мужских колониях *V. africanus* она примерно на таком же высоком уровне, как и экспрессия гена *VcMID* в мужских колониях гетероталлического *V. carteri* f. *nagariensis*. Следовательно, генный контроль формирования антеридиальных пакетов сходен у этих двух представителей рода *Volvox*. В той же работе (Yamamoto et al., 2017) показано существенное подавление экспрессии ортолога гена *MID* в гермафродитных половых колониях гомоталлического вида *Volvox ferrisii*, что хорошо согласуется с соответствующими данными для *V. africanus*. Опыты по трансформации пола у *V. africanus* и *V. ferrisii* пока не проведены. Однако в половых колониях *V. africanus* и *V. ferrisii* нет такого четкого пространственного распределения репродуктивных клеток, как в колониях *V. carteri* f. *nagariensis*. Поэтому опыты по трансформации пола у этих двух гомоталлических видов *Volvox* не смогли бы дать дополнительные данные о применимости концепции позиционной информации для морфогенеза их репродуктивных структур.

Уместно заметить, что ортологи гена *MID* присутствуют также и в ядерных геномах ряда наземных растений (например, печеночных мхов и многих покрытосеменных) (Rövekamp et al., 2016; Higo et al., 2018; Hackenberg, Twell, 2019). Однако у резуховидки *Arabidopsis thaliana*, модельного вида для экспериментальных исследований цветковых

растений, этот ген отсутствует (по-видимому, утрачен). Его функции в развитии наземных растений остаются до настоящего времени неясными. Ген *MID* не играет важной роли в мужском гаметогенезе мхов и покрытосеменных (в контрасте с его ролью у колониальных вольвоксовых) (Higo et al., 2018).

У изогамных водорослей *C. reinhardtii*, *G. pectorale*, *Yamagishiella unicocca* и анизогамной *Eudorina* sp. в составе локуса типа спаривания “плюс” или “женский” вместо гена *MID* присутствует ген *FUS1* (Merchant et al., 2007; Hamaji et al., 2016, 2018; Sekimoto, 2017 и др.). Продукт этого гена, трансмембранный белок FUS1, локализован в гаметах типа “плюс” и необходим для их слияния с гаметами противоположного пола. Однако в женском геноме гетероталлического *V. carteri* f. *nagariensis* ген *FUS1* не обнаружен (Ferris et al., 2010; Mori et al., 2015). Предполагают, что он был утрачен в ходе эволюции (Hamaji et al., 2018). С другой стороны, гомоталлические виды и линии колониальных вольвоксовых водорослей в целом слабее изучены в отношении генов, контролирующих половое размножение. Лишь совсем недавно (Hansch et al., 2018b) был установлен довольно очевидный факт, что у гомоталлического клона гониума (вид *G. pectorale* одновременно представлен в природе гетероталлическими и гомоталлическими линиями) в геноме одновременно присутствуют гены *MID* и *FUS1*.

Наконец, был проведен кладистический анализ (Hansch et al., 2018c), который предполагает, что наличие гермафродитных колоний является у вольвоксовых продвинутым признаком, однако в эволюции рода *Volvox* возможен обратный переход от гермафродитных колоний к раздельнополю. Таким образом, собранные в настоящем обзоре данные последних лет по половому размножению у колониальных вольвоксовых показывают, что эти водоросли остаются перспективной модельной группой для эволюционной биологии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Coleman A.W. A comparative analysis of the Volvocaceae (Chlorophyta) // J. Phycol. 2012. V. 48. № 3. P. 491–513.
- Desnitskiy A.G. Major ontogenetic transitions during *Volvox* (Chlorophyta) evolution: when and where might they have occurred? // Devel. Genes Evol. 2016. V. 226. № 5. P. 349–354.
- Desnitskiy A.G. Differentiation of reproductive structures and experimental sex change in *Volvox* (Chlorophyta, Volvocaceae) // Int. J. Plant Repr. Biol. 2017. V. 9. № 1. P. 63–68.
- Desnitskiy A.G. Comparative analysis of embryonic inversion in algae of the genus *Volvox* (Volvocales, Chlorophyta) // Russ. J. Devel. Biol. 2018. V. 49. № 3. P. 129–133.
- Ettl H. Chlorophyta. 1. Phytomonadina. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1983. 807 p.

- Featherston J., Arakaki Y., Hanschen E.R. et al. The 4-celled *Tetrabaena socialis* nuclear genome reveals the essential components for genetic control of cell number at the origin of multicellularity in the volvocine lineage // *Mol. Biol. Evol.* 2018. V. 35. № 4. P. 855–870.
- Ferris P.J., Olson B.J., De Hoff P.L. et al. Evolution of an expanded sex-determining locus in *Volvox* // *Science*. 2010. V. 328. № 5976. P. 351–354.
- Geng S., De Hoff P.L., Umen J.G. Evolution of sexes from an ancestral mating-type specification pathway // *PLoS Biol.* 2014. V. 12(7): e1001904. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001904>
- Geng S., Miyagi A., Umen J.G. Evolutionary divergence of the sex-determining gene *MID* uncoupled from the transition to anisogamy in volvocine algae // *Development*. 2018. V. 145. № 7. pii: dev162537. <https://doi.org/10.1242/dev.162537>
- Goodenough U., Lin H., Lee J.H. Sex determination in *Chlamydomonas* // *Semin. Cell Dev. Biol.* 2007. V. 18. № 3. P. 350–361.
- Grochau-Wright Z.I., Hanschen E.R., Ferris P.J. et al. Genetic basis for soma is present in undifferentiated volvocine green algae // *J. Evol. Biol.* 2017. V. 30. № 6. P. 1205–1218.
- Hackenberg D., Twell D. The evolution and patterning of male gametophyte development // *Curr. Top. Devel. Biol.* 2019. V. 131. P. 257–298.
- Hamaji T., Ferris P.J., Nishii I. et al. Distribution of the sex-determining gene *MID* and molecular correspondence of mating types within the isogamous genus *Gonium* (Volvocales, Chlorophyta) // *PLoS One*. 2013. V. 8(5): e64385. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0064385>
- Hamaji T., Mogi Y., Ferris P.J. et al. Sequence of the *Gonium pectorale* mating locus reveals a complex and dynamic history of changes in volvocine algal mating haplotypes // *G3 (Bethesda)*. 2016. V. 6. № 5. P. 1179–1189.
- Hamaji T., Kawai-Toyooka H., Uchimura H. et al. Anisogamy evolved with a reduced sex-determining region in volvocine green algae // *Commun. Biol.* 2018. V. 1: 17. <https://doi.org/10.1038/s42003-018-0019-5>
- Hanschen E.R., Marriage T.N., Ferris P.J. et al. The *Gonium pectorale* genome demonstrates co-option of cell cycle regulation during the evolution of multicellularity // *Nat. Commun.* 2016. V. 7: 11370. <https://doi.org/10.1038/ncomms11370>
- Hanschen E.R., Herron M.D., Wiens J.J. et al. Multicellularity drives the evolution of sexual traits // *Amer. Nat.* 2018a. V. 192. № 3. P. E93–E105.
- Hanschen E.R., Davison D.R., Ferris P.J. et al. On the rediscovery of *Volvox perglobator* (Volvocales, Chlorophyceae) and the evolution of outcrossing from self-fertilization // *Evol. Ecol. Res.* 2018b. V. 19. № 3. P. 299–318.
- Hanschen E.R., Herron M.D., Wiens J.J. et al. Repeated evolution and reversibility of self-fertilization in the volvocine green algae // *Evolution*. 2018c. V. 72. № 2. P. 386–398.
- Herron M.D. Origins of multicellular complexity: *Volvox* and the volvocine algae // *Mol. Ecol.* 2016. V. 25. № 6. P. 1213–1223.
- Herron M.D. Cells, colonies, and clones: individuality in the volvocine algae // *Biological Individuality: Integrating Scientific, Philosophical, and Historical Perspectives* / Eds. Lidgard S., Nyhart L. Chicago: University of Chicago Press, 2017. P. 63–83.
- Herron M.D., Nedelcu A.M. Volvocine algae: from simple to complex multicellularity // *Evolutionary transitions to multicellular life* / Eds. Ruiz-Trillo I., Nedelcu A.M. Dordrecht (the Netherlands): Springer, 2015. P. 129–152.
- Higo A., Kawashima T., Borg M. et al. Transcription factor DUO1 generated by neo-functionalization is associated with evolution of sperm differentiation in plants // *Nat. Commun.* 2018. V. 9(1): 5283. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07728-3>
- Kirk D.L. *Volvox: Molecular-Genetic Origins of Multicellularity and Cellular Differentiation*. New York: Cambridge Univ. Press, 1998. 381 p.
- Klein B., Wibberg D., Hallmann A. Whole transcriptome RNA-Seq analysis reveals extensive cell type-specific compartmentalization in *Volvox carteri* // *BMC Biol.* 2017. V. 15(1): 111. <https://doi.org/10.1186/s12915-017-0450-y>
- Matt G., Umen J. *Volvox*: A simple algal model for embryogenesis, morphogenesis and cellular differentiation // *Devel. Biol.* 2016. V. 419. № 1. P. 99–113.
- Matt G.Y., Umen J.G. Cell-type transcriptomes of the multicellular green alga *Volvox carteri* yield insights into the evolutionary origins of germ and somatic differentiation programs // *G3 (Bethesda)* // 2018. V. 8. № 2. P. 531–550.
- Merchant S.S., Prochnik S.E., Vallon O. et al. The *Chlamydomonas* genome reveals the evolution of key animal and plant functions // *Science*. 2007. V. 318. № 5848. P. 245–250.
- Mori T., Kawai-Toyooka H., Igawa T. et al. Gamete dialogs in green lineages // *Mol. Plant*. 2015. V. 8. № 10. P. 1442–1454.
- Nanjundiah V., Ruiz-Trillo I., Kirk D. Protists and multiple routes to the evolution of multicellularity // *Cells in Evolutionary Biology* / Eds. Hall B., Moody S. Boca Raton (Florida, U.S.A.): CRC Press, 2018. P. 71–118.
- Nozaki H. A new male-specific gene “*OTOKOGI*” in *Pleodorina starrii* (Volvocaceae, Chlorophyta) unveils the origin of male and female // *Biologia*. 2008. V. 63. № 6. P. 772–777.
- Nozaki H. Origin of female/male gender as deduced by the mating-type loci of the colonial volvocalean greens // *Sexual reproduction in animals and plants* / Eds. Sawada H., Inoue N., Iwano M. Tokyo, Heidelberg, New York, Dordrecht and London: Springer, 2014. P. 215–227.
- Nozaki H., Yamada T.K., Takahashi F. et al. 2014. New “missing link” genus of the colonial volvocine green algae gives insights into the evolution of oogamy // *BMC Evol. Biol.* 2014. V. 14(1): 37. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-14-37>
- 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. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142632>
- Nozaki H., Ueki N., Isaka N. et al. A new morphological type of *Volvox* from Japanese large lakes and recent di-

- vergence of this type and *V. ferrisii* in two different freshwater habitats // PLoS One. 2016. V. 11(11): e0167148. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0167148>
- Nozaki H., Ueki N., Takusagawa M. et al. Morphology, taxonomy and mating-type loci in natural populations of *Volvox carteri* in Taiwan // Bot. Stud. 2018. V. 59(1): 10. <https://doi.org/10.1186/s40529-018-0227-9>
- Olson B.J., Nedelcu A.M. Co-option during the evolution of multicellular and developmental complexity in the volvocine green algae // Curr. Opin. Genet. Devel. 2016. V. 39. P. 107–115.
- Prochnik S.E., Umen J.G., Nedelcu A.M. et al. Genomic analysis of organismal complexity in the multicellular green alga *Volvox carteri* // Science. 2010. V. 329. № 5988. P. 223–226.
- Rövekamp M., Bowman J.L., Grossniklaus U. Marchantia MpRKD regulates the gametophyte-sporophyte transition by keeping egg cells quiescent in the absence of fertilization // Curr. Biol. 2016. V. 26. № 13. P. 1782–1789.
- Sekimoto H. Sexual reproduction and sex determination in green algae // J. Plant Res. 2017. V. 130. № 3. P. 423–431.
- Starr R.C. Control of differentiation in *Volvox* // Devel. Biol. 1970. Suppl. 4. P. 59–100.
- Umen J.G., Olson B.J. Genomics of volvocine algae // Adv. Bot. Res. 2012. V. 64. P. 185–243.
- Wolpert L. Positional information and patterning revisited // J. Theor. Biol. 2011. V. 269. № 1. P. 359–365.
- Yamamoto K., Kawai-Toyooka H., Hamaji T. et al. Molecular evolutionary analysis of a gender-limited *MID* ortholog from the homothallic species *Volvox africanus* with male and monoecious spheroids // PLoS One. 2017. V. 12(6): e0180313. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0180313>

Advances in the Research of Sexual Reproduction in Colonial Volvocine Algae

A. G. Desnitskiy*, **

Department of Embryology, Saint-Petersburg State University,
Universitetskaya nab. 7/9, Saint-Petersburg, 199034 Russia

*e-mail: adesnitskiy@mail.ru

**e-mail: a.desnitsky@spbu.ru

Received January 17, 2019; revised April 1, 2019; accepted April 10, 2019

The article presents a brief review of the latest experimental data on sexual reproduction in the colonial volvocine algae, which represent a promising model for research on developmental biology. The main focus is on the *MID* gene, which determines sex and controls the “minus”/male differentiation in isogamous, anisogamous, and oogamous volvocine species. The experiments on sex transformation in a model species *Volvox carteri* f. *nagariensis* are critically analyzed. Studies of the gene *FUS1*, which controls gamete recognition and fertilization in the isogamous and anisogamous volvocine algae, are also considered.

Keywords: algae, cell differentiation, gametogenesis, gene *MID*, sexual reproduction, *Volvox*