

総説

群体性オオヒゲマワリ目 (緑藻植物) の有性生殖

野崎久義

慶応義塾高等学校 (223 横浜市港北区日吉 4-1-2)

NOZAKI, H. 1986. Sexual reproduction in the colonial Volvocales (Chlorophyta). Jap. J. Phycol. 34: 232-247.

Morphological details of sexual reproduction at light microscope level in the three families of the colonial Volvocales are reviewed. Five types of sexual reproduction are recognized in the Volvocaceae. In *Gonium pectorale*, each of the two conjugating isogametes bears a tubular mating structure (bilateral mating papilla) and a germinating zygote gives rise to four biflagellate gone cells joined in a colony (germ colony). Only one of the two conjugating gametes of *G. sociale* bears a tubular mating structure (unilateral mating papilla) and four biflagellate gone cells are released separately from a germinating zygote of this alga. *Pandorina* and *Volvulina* have isogametes with bilateral mating papillae and germinating zygotes which produce a single biflagellate gone cell. *Eudorina*, *Pleodorina* and *Platydorina* have anisogamous sexual reproduction with bundles of male gametes (sperm packets) and their germinating zygotes produce one or two biflagellate gone cells. *Volvox* is oogamous with sperm packets and its germinating zygote produces a single gone cell. *Astrephomene* (Astrephomenaceae) has essentially the same mode of sexual reproduction as *Pandorina* and *Volvulina*. *Pyrobotrys* (Spondylomoraceae) shows unique sexual reproduction in these colonial Volvocales, having small isogametes which are produced by the successive divisions of the colonial cells. These gametes have no tubular mating structures (mating papillae) observed in the isogamous volvocacean and astrephomenacean algae. Phylogenetic relationships among these colonial green flagellates are discussed mainly on the basis of the difference of sexual reproduction.

*Key Index Words:* Anisogamy; *Astrephomenaceae*; *Chlorophyta*; *colonial Volvocales*; *isogamy*; *mating papilla*; *oogamy*; *phylogeny*; *sexual reproduction*; *Spondylomoraceae*; *Volvocaceae*; *Volvocales*.

*Hisayoshi Nozaki, Keio Senior High School, Hiyoshi, Kohoku-ku, Yokohama-shi, Kanagawa, 223 Japan.*

群体性オオヒゲマワリ目 (colonial Volvocales) の代表的なものには3つの科, Volvocaceae, *Astrephomenaceae*, *Spondylomoraceae* がある。これら3科はいずれも *Chlamydomonas* 型の等長2鞭毛型 (*Spondylomorum* 属だけは等長4鞭毛型) の細胞からなる定数定型群体をもち (Fig. 1), 無性生殖は娘群体形成をする淡水藻である。これら3科は群体形成の様式と群体を包む寒天状基質の有無で区別される (BOLD and WYNNE 1978, STARR 1980)。また, 有性生殖には色々な段階・種類のものがあるが, いずれも接合子が発芽する時に減数分裂を行なう単相生活環

の生物と考えられている (STEIN 1958b, COLEMAN 1959, STARR 1975, BOLD and WYNNE 1978)。

ここでは, 近年発達した単藻培養法によるクローンを用いて明らかになった, これら3科の有性生殖の光顕レベルの形態的過程について概説する。最後に, これらの藻の系統関係にも言及したい。なお, 群体性オオヒゲマワリ目の一般的概説並びに性と遺伝・発生分化 (特にオオヒゲマワリ *Volvox* の性ホルモン) に関しては他の著書 (STARR 1968 1970a 1980 1984, WIESE 1969, KOCKERT 1975 1981 1982, BOLD and WYNNE 1978, COLEMAN 1979) を参照されたい。

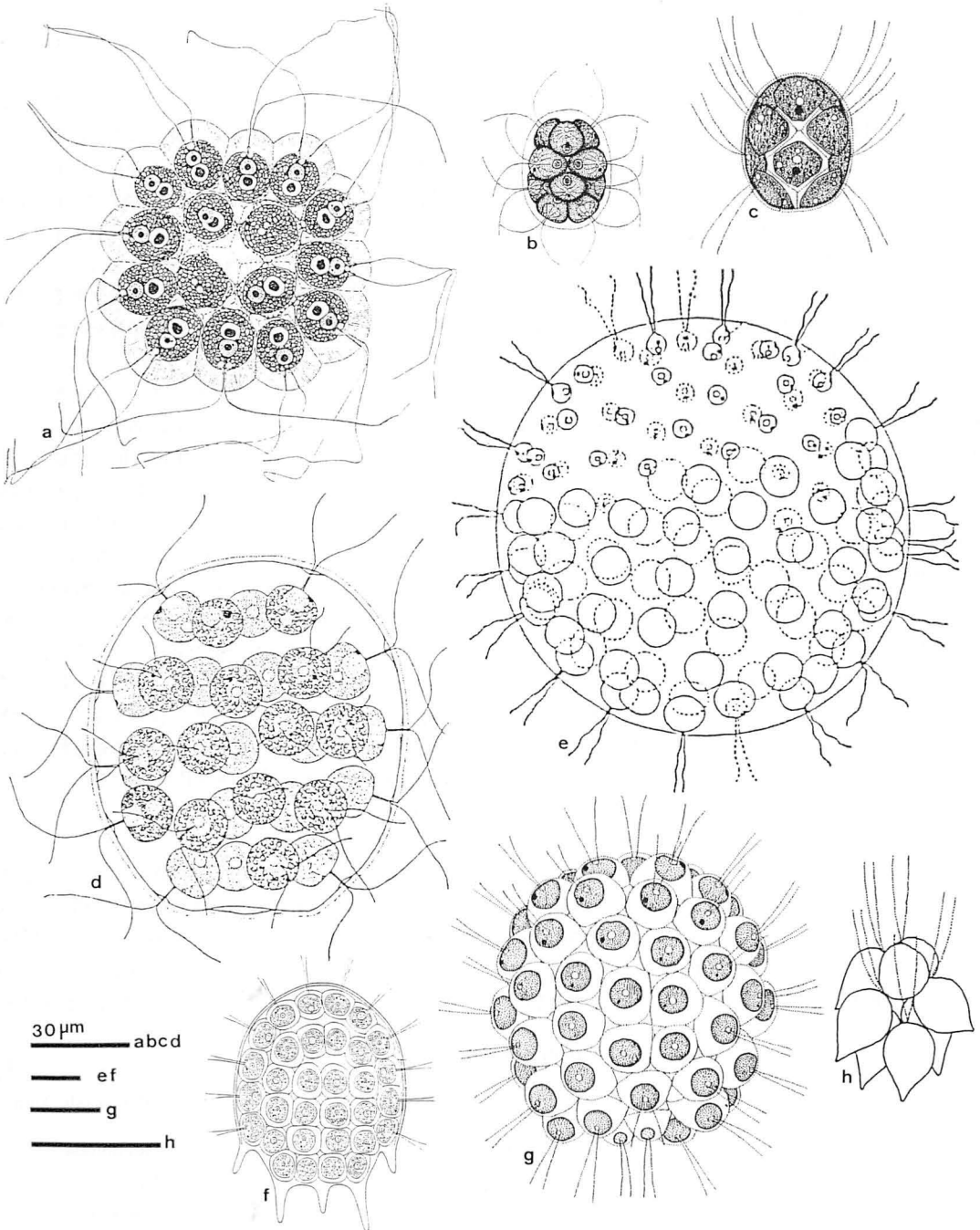


Fig. 1. Vegetative colonies of the colonial Volvocales. a-f. Volvocaceae; g. Astrephomenaceae; h. Spondylomoraceae; a. *Gonium pectorale* MÜLLER (HARTMANN 1924); b. *Pandorina morum* BORY (NOZAKI and KASAKI 1979); c. *Volvulina steinii* PLAYFAIR (NOZAKI 1982a); d. *Eudorina unicocca* SMITH (1930); e. *Pleodorina californica* SHAW (1894); f. *Platydorina caudata* KOFOID (1899); g. *Astrephomene perforata* NOZAKI (1983b); h. *Pyrobotrys stellata* (KORSHIKOV) KORSHIKOV (NOZAKI 1986c).

## 1. Volvocaceae (オオヒゲマワリ科)

3科の中で最も多くの属を含む科で、*Gonium* と *Platydorina* の2属は平板状の群体であるが、それ以外のものは放射球状で、いずれも構成細胞が寒天状基質に包まれる (Fig. 1a-f)。球状の群体をもつものは群体形成時に反転 (inversion) することを特徴としている (SMITH 1950, BOLD and WYNNE 1978)。本科の中の各属は群体と細胞の形態並びに有性生殖の様式で識別されている。

有性生殖には同型配偶子接合 (isogamy), 異型配偶子接合 (anisogamy), 卵受精 (oogamy) があるが、一般に、どの様式をとるかは、群体の細胞数および非生殖細胞の分化と密接な関係にある (Table 1)。本科における有性生殖は多様であり、以下の5つの型が認められる。

- (1) *Gonium pectorale* 型
- (2) *Gonium sociale* 型
- (3) *Pandorina* 型
- (4) *Eudorina* 型
- (5) *Volvox* 型

### (1) *Gonium pectorale* 型

*Gonium pectorale* MÜLLER は 板状の16または8細胞性の群体をもつ (Figs. 1a, 2a)。本藻の有性生殖は SCHREIBER (1925), STEIN (1958b), 楠元ら (1978) が、同型配偶子接合と接合子の発芽を報告している。近年、NOZAKI (1984a) は本藻の接合過程を顕微鏡観察し、若干の知見を得ている。

*G. pectorale* のヘテロタリック (heterothallic) の相補的交配型のクローンを混合すると、群体の構成細胞はばらばらになり、各細胞は寒天状の細胞被鞘をぬぎすてて (Fig. 2b), そのまま球形の等長2鞭毛型の

配偶子となる。配偶子は鞭毛基部に細長い細胞質状の突起 (arrow, Fig. 2c) をもち、直径 5-12  $\mu\text{m}$  である。配偶子は数個以上、鞭毛先端部を1点で付着させ集合する gamete clumping という状態をとり (Fig. 2d), その中で2個が接合する。接合は鞭毛基部にある突起の先端同士の結合から開始する (Fig. 2e-f)。突起の結合の結果、両配偶子間に細胞質の橋ができ (Fig. 2f), 橋はしだいに短くなり、両配偶子の前端同士が付着し、そこから細胞質融合が開始し、後方に進行し、4鞭毛の動接合子となる (Fig. 2g)。接合子は次に鞭毛を失い、細胞壁を分泌し、休眠状態となる。接合を開始させる配偶子の突起は長さ 5  $\mu\text{m}$  に達する。

接合子が発芽する時には、接合子の壁が膨潤し、その中で原形質が均等に2回分裂し、同大の4個のゴーン細胞 (gone cell) ができる (Fig. 2h)。各細胞からは2本ずつ鞭毛が生じ、4個の細胞は1つの群体 (germ colony) (Fig. 2i) となって、接合子の壁より遊出する。この4個のゴーン細胞は2個ずつ異なる相補的交配型の性になるという結果が得られている (SCHREIBER 1925, STEIN 1958b, 楠元ら 1978)。また STEIN (1958b) は発芽時の減数分裂を観察している。従って、本藻の性は1つの遺伝子によって決定され、接合子発芽時の減数分裂で各ゴーン細胞に性決定遺伝子が分配されるものと推測される。同様の発芽過程と性の遺伝様式が *Gonium multicocum* POCOCK (SAITO 1984) で報告されている。

### (2) *Gonium sociale* 型

*Gonium sociale* (DUJARDIN) WARMING は4細胞性の群体を持つ (Fig. 3a)。本種の有性生殖が同型配偶子接合であることは STARR (1955), STEIN (1959) によって明らかになっていたが、その接合子の発芽は観察されていなかった。しかし、最近 NOZAKI (1986a)

Table 1. Characteristics of genera of Volvocaceae

Genus	Colony cell number	Cells in colony	Sexual reproduction
<i>Gonium</i>	16, 8 or 4	all reproductive	isogamous
<i>Pandorina</i>	16 or 8	all reproductive	isogamous
<i>Volvulina</i>	16 or 8	all reproductive	isogamous
<i>Eudorina</i>	32 or 16	all reproductive or *rarely facultatively somatic in only anterior four	anisogamous
<i>Platydorina</i>	32 or 16	all reproductive	anisogamous
<i>Pleodorina</i>	128, 64 or 32	anteriorly somatic and posteriorly reproductive	anisogamous
<i>Volvox</i>	500-50,000	almost somatic	oogamous

\* *E. illinoisensis*

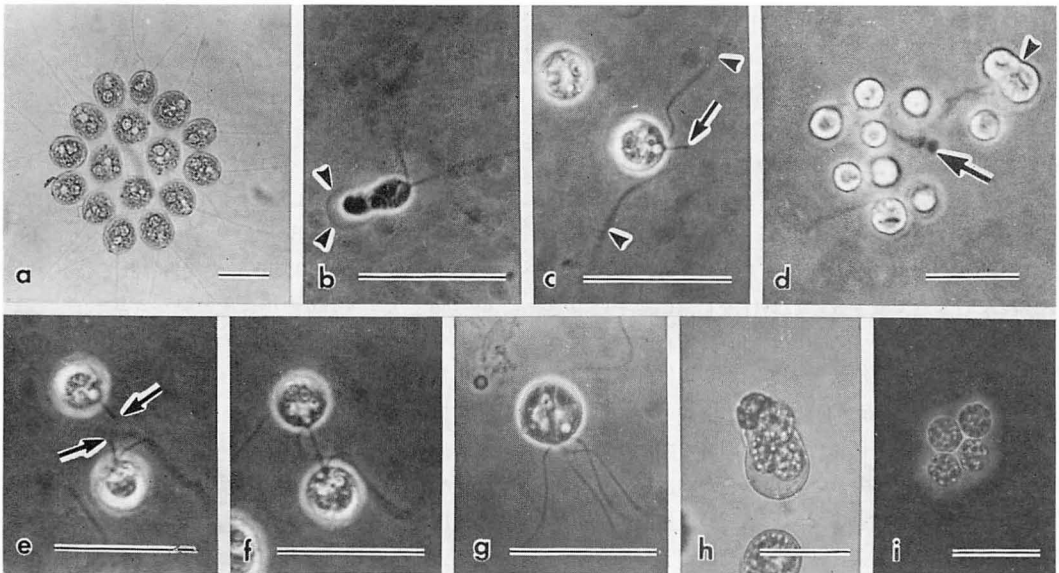


Fig. 2. *Gonium pectorale* MÜLLER. Each scale bar: 20  $\mu$ m. b-g. Phase contrast. a. 16-celled vegetative colony; b. Gamete escaping from the cellular sheath (arrow heads); c. Gamete bearing a slender mating papilla (arrow) at the base of the flagella (arrow heads); d. Gamete clumping and fusing gametes (arrow head). Arrow indicates the flagellar tips of the gametes; e. Pair of gametes just before plasmogamy. Both gametes bear a mating papilla (arrow); f. Two gametes forming cytoplasmic bridge between them; g. Quadriflagellate zygote; h. Germinating zygote producing four gonia cells; i. Four gonia cells joined in a colony (germ colony). Ink preparation.

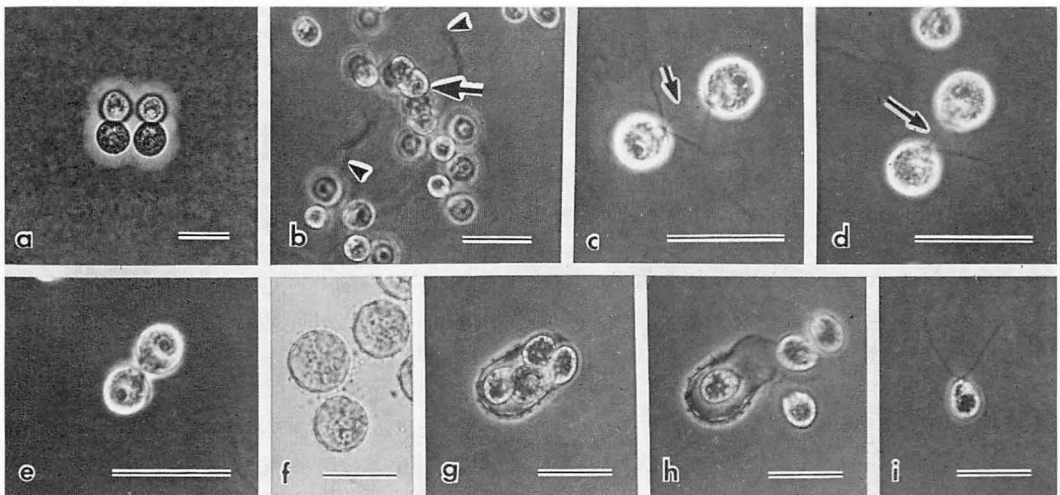


Fig. 3. *Gonium sociale* (DUJARDIN) WARMING. Each scale bar: 20  $\mu$ m. b-e, g-i. Phase contrast. a. Vegetative colony. Ink preparation; b. Gametes aggregating in a clump with their flagellar tips sticking together at the two opposite ends (arrow heads). Arrow indicates fusing gametes; c. Pair of conjugating gametes. Note one of the two bearing a mating papilla (arrow); d. Two gametes forming a cytoplasmic bridge (arrow) between them; e. Two gametes with their anterior regions touched together; f. Mature aplanozygotes; g. Germinating zygote just prior to the liberation of gonia cells; h. Four gonia cells escaping separately from the zygote wall; i. Biflagellate gonia cell.

は本藻の接合子の発芽に成功し、加えて配偶子の接合過程を観察し、その詳細を報告した。

*G. sociale* var. *sociale* はホモタリック (homothallic) であり、接合培地に変換すると、群体はばらばらになり、各細胞は寒天状の被鞘をぬぎすて、そのまま等長2鞭毛型で球形の配偶子となる。配偶子には鞭毛基部に細胞質状の突起をもつものもたないものがある。配偶子は数個以上で集合するが、その様式は *G. pectorale* (Fig. 2d) とは異なり、配偶子の本体の左右2点で鞭毛先端部が付着しあい、その中で2個の配偶子が接合する (Fig. 3b)。接合する2個の配偶子は基本的には同大であるが、片方だけが細胞質状の突起をもつ (Fig. 3c)。片方の突起の先端が他方の突起のない鞭毛基部に付着し、両者の間に細胞質の橋ができる (Fig. 3d)。この橋はしだいに短くなり両配偶子の前端部を付着させ (Fig. 3e)、細胞質融合が前方から後方に進行し、4鞭毛の動接合子ができる。動接合子は次に鞭毛を失い細胞壁を分泌し、休眠状態となる (Fig. 3f)。

接合子は低温処理と暗処理を併用し、通常の培養条件にもどすと発芽を開始する。まず、細胞壁の外側がやぶれ、内側が突出し、中味の原形質が均等に2回分裂し4個の同大の細胞ができる (Fig. 3g)。次に突出した細胞壁はやぶれ、等長2鞭毛型のゴーン細胞がばらばらに遊出する (Fig. 3h-i)。各ゴーン細胞は活発に遊泳した後、鞭毛を失い、無性生殖の様に2回分裂して、4細胞性の新しいゴーン群体 (gone colony) となる。

### (3) *Pandorina* 型

この有性生殖の様式をとるものは *Pandorina* 属の他に *Volvulina* 属がある。両属とも16または8細胞性の球状の群体をもつが、*Pandorina* は球状からくさび型の (Fig. 1b)、*Volvulina* はレンズ状から半球形の (Fig. 1c) 細胞をもつことを特徴としている。*Pandorina* の有性生殖は19世紀から知られており (PRINGSHEIM 1870), SMITH (1950, 1955) の教科書でその有性生殖が異型配偶子接合と書かれている。しかし培養を用いた COLEMAN (1959) の研究により、接合する配偶子の大きさが異なる場合と同一の場合があり、配偶子の大きさは、それを放出した群体の細胞齢によるものであり、本質的には異型配偶子接合でないとしている。これは先の *Gonium* の2型、*Volvulina*, *Astrephomene* にもあてはまることである。*Pandorina* が同型配偶子接合をするということは本属の分類学的基準にもなっている (RAYBURN and

STARR 1974)。*Volvulina* の有性生殖は STEIN (1958a) が同型配偶子接合であることを明らかにした。STARR (1962) は *V. pringsheimii* STARR の配偶子に接合を開始させる細胞質状の管状の構造 (mating papilla: 接合突起) があることを Volvocaceae において初めて観察した。その後、同様な構造は *Volvulina steinii* PLAYFAIR (CAREFOOT 1966, NOZAKI 1982a), *Pandorina morum* BORY, *P. unicocca* RAYBURN & STARR (NOZAKI 1982b), で報告されている。*Pandorina* と *Volvulina* の接合子の発芽も基本的には同一であり、その詳細な観察が近年なされている (NOZAKI and KASAKI 1979, NOZAKI 1981, NOZAKI 1982a)。

両属は通常ヘテロタリックであり、相補的交配型の株を混合すると、群体が鞭毛で集合する colony clumping という状態となる。これが有性生殖の最初の反応である。次にその状態の中で、群体の構成細胞が寒天状基質よりそのままぬけ出て、配偶子として機能する (Fig. 4a)。配偶子は等長2鞭毛型の球形であり、大きさは配偶子を放出した群体の細胞齢により色々である。配偶子の細胞構造は基本的には栄養細胞と同一であるが、鞭毛基部付近に乳頭状の接合突起 (pa, Fig. 4b) がある。配偶子が接合して接合子になる過程は前述の *Gonium pectorale* と同一である。多数の配偶子が集合し鞭毛の先端部を1点で付着させる gamete clumping を形成し、その中の2個の配偶子の両接合突起同士の間から細胞質融合が開始し (Fig. 4b)、4鞭毛の動接合子となる (Fig. 4c)。次に接合子は鞭毛を失い (Fig. 4d) 細胞壁を分泌し休眠状態となる (Fig. 4e-f)。

接合子は発芽になると、その一部の細胞壁が突出し (Fig. 4g)、突出した先端がやぶれ、1個の等長2鞭毛型のゴーン細胞が遊出する (Fig. 4h-j)。この時に減数分裂の副産物と思われる小さな透明な細胞質 (hyaline body) (hb, Fig. 4h-i) が観察される。これは高等動物の卵形成時の減数分裂の極体と同じ意味 (減数分裂の1つの娘細胞だけに栄養分を残す) をもつものと思われる。泳ぎ出したゴーン細胞はその周囲に透明な膜を分泌し (またはすでに膜をもっている) (Fig. 4k)、その膜の中で新しいゴーン群体の形成が行なわれる (Fig. 4l-p)。その間、ゴーン細胞の2鞭毛は膜から突出し、発達中の群体が入っている膜全体を泳がせる (Fig. 4l-o)。この2本の鞭毛は中味の群体が反転する時期あたりで、膜からはずれる。膜の中にできた新しいゴーン群体の各細胞からは鞭毛が生じ、群体は膜より遊出する。

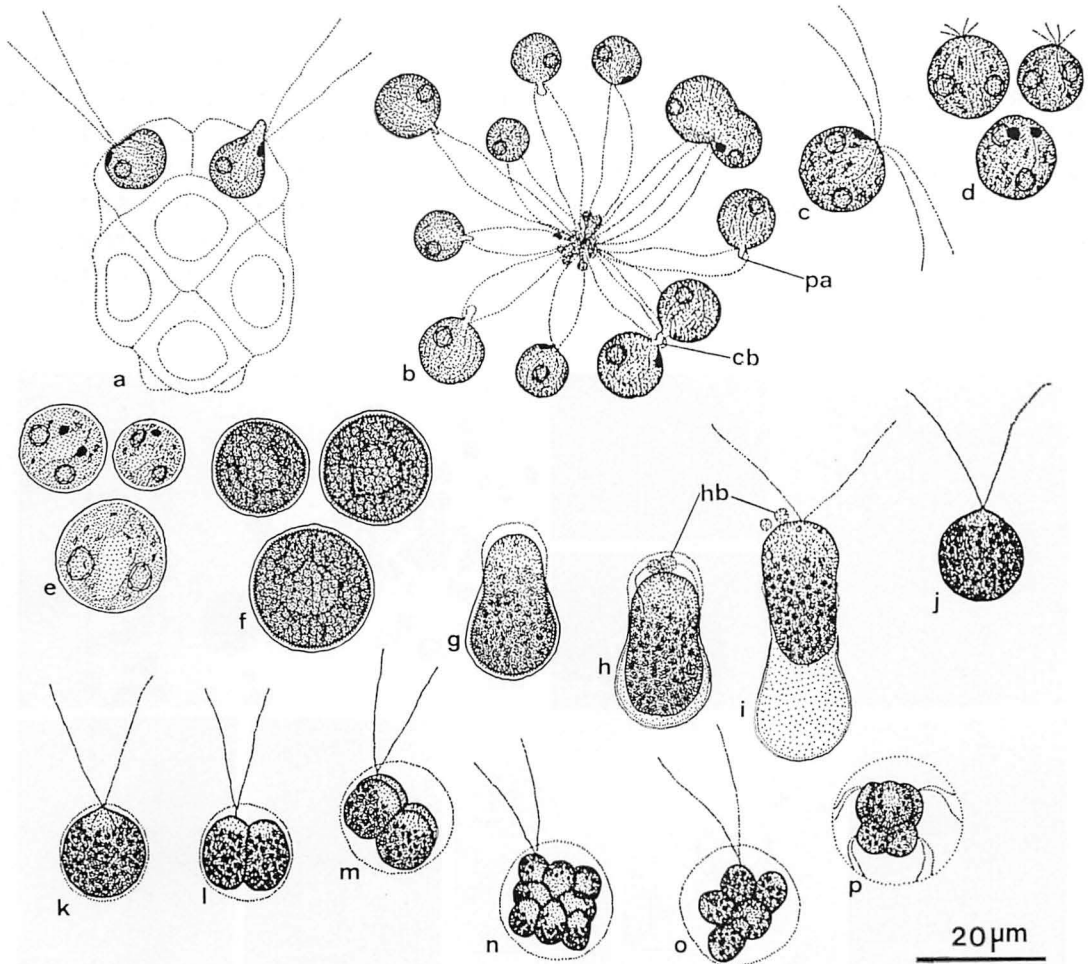


Fig. 4. Sexual reproduction of *Volvulina steinii* PLAYFAIR (NOZAKI 1982a). a. Gamete release; b. Gamete clumping and conjugation of gametes. Note mating papilla (pa) and cytoplasmic bridge (cb); c. Quadriflagellate zygote; d. Zygotes just after settling down; e. Young aplanozygotes; f. Mature aplanozygotes; g-i. Germinating zygotes. Note hyaline body (hb); j. Biflagellate gone cell; k. Gone cell with gelatinous envelope; l-p. Gone colony formation; l. 2-celled stage; m. 4-celled stage; n. 8-celled stage; o. Inversion stage; p. 8-celled gone colony in gelatinous envelope.

#### (4) *Eudorina* 型

この型には *Eudorina* 属の他, *Pleodorina* と *Platydorina* の 2 属がある。 *Eudorina* と *Pleodorina* は共に球状の群体をもつが (Fig. 1d-e), *Platydorina* は馬蹄型の平板状の群体をもつ (Fig. 1f)。 *Pleodorina* は群体の前方に小さな非生殖細胞を分化させている (Fig. 1e)。 GOLDSTEIN (1964) は 4 個の非生殖細胞をもつ *Pleodorina illinoisensis* KOFOID と *Eudorina* の 3 種を交配した結果, 接合子を作ること, 実験的に *Pleodorina californica* SHAW の非生殖細胞が生殖細胞化することを理由として *Pleodorina*

属を *Eudorina* 属に移行させた。しかし, 広義の *Pleodorina* の種の中で *P. illinoisensis* だけはその非生殖細胞が完全に分化しておらず, 無性生殖にも有性生殖にも関与する場合がある (WATERS 1960, 野崎 1986)。この点が完全に非生殖細胞に分化したのもをもつ他の *Pleodorina* の種と異なっている。従って筆者は *E. illinoisensis* (KOFOID) PASCHER の組換えは支持するが, 他の *Pleodorina* の種は *Eudorina* に移行させない方が妥当と思われる。 *Platydorina* では 1 種 *P. caudata* KOFOID (1899) が記載されているのみである。群体は *Gonium* の様に平板状ではある

が、群体形成時に反転を行ない、いったん、球状になった後、つぶれて (intercalation) 平板状になる (HARRIS and STARR 1969, TAYLOR *et al.* 1985) 点で *Gonium* とは基本的に異なっている。これら3属は基本的には同一の異形配偶子接合の有性生殖をする。NOZAKI (1983a) は *Eudorina elegans* EHR. var. *elegans* を用いて、異形配偶子の接合の過程を本科の中で初めて確実なものとし、その接合子発芽過程を詳細に観察した。

*E. elegans* var. *elegans* のヘテロタリックの雌雄

の株を接合培地に変換すると有性生殖の反応が起こる。雄性群体のすべての細胞はこまかく、無性生殖の様に分裂し、反転して精子束 (sperm packet) となる (Fig. 5a)。精子束は16または32個の鈎錘形の雌性配偶子が菊の花の花弁の様に集合した半球形の群体である (Fig. 5b)。一方、雌性群体は動きが鈍くなり、寒天状基質は膨潤し、各構成細胞は寒天状基質の中で透明な膜を後方にぬぎすて、そのまま雌性配偶子となる (Fig. 5c)。雌性配偶子の2鞭毛は寒天状基質につきささったままで存続する。この様に性的に成熟した

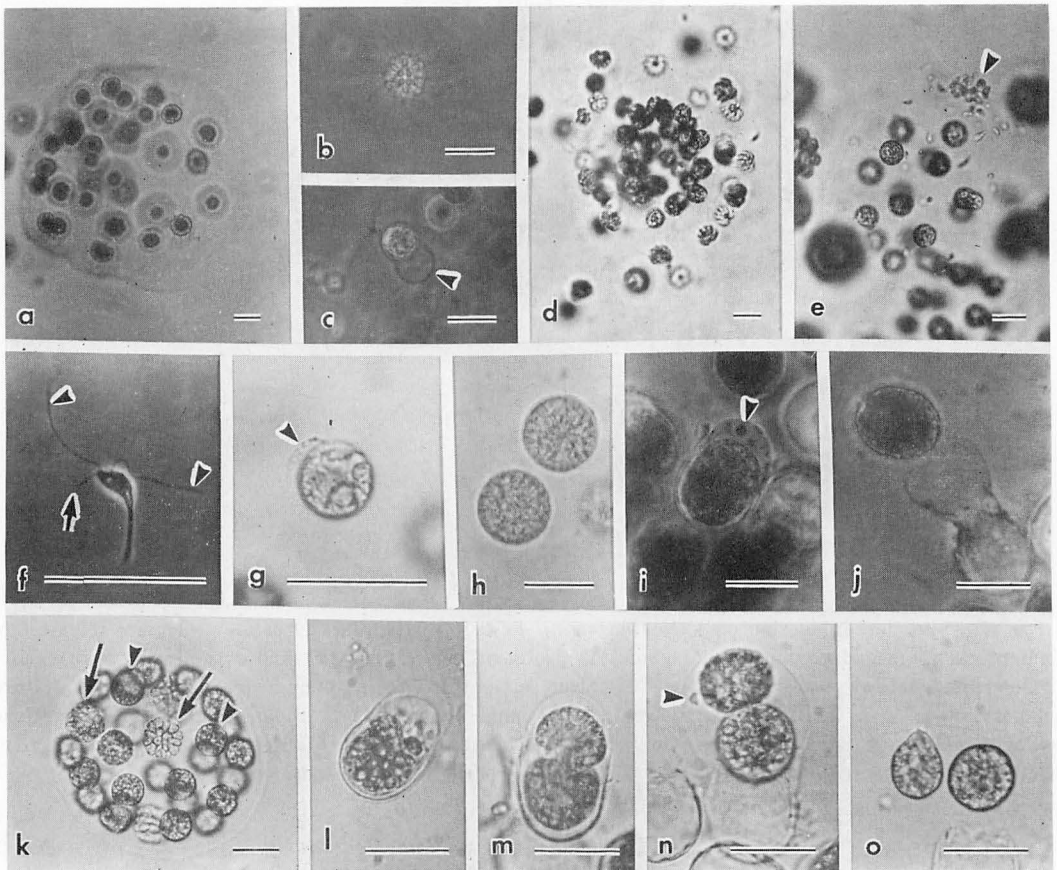


Fig. 5. Sexual reproduction of two varieties of *Eudorina elegans* EHR. Each scale bar: 20  $\mu$ m. a-c, f, i-j. Phase contrast. a-j. *E. elegans* var. *elegans*; a. Male colony producing sperm packets; b. Sperm packet; c. Mature female gamete. Note vesicle (arrow head) cast by the gamete; d. Sperm packets surrounding female colony; e. Sperm packet (arrow head) dissociating nearby the female colony; f. Male gamete bearing a slender cytoplasmic protrusion (arrow) at the base of the flagella (arrow heads); g. Male gamete (arrow head) landing on the lateral anterior portion of the female gamete; h. Mature aplanozygote; i. Initial stage of germinating zygote. Arrow head indicates hyaline body; j. Gone cell escaping from the zygote wall; k-o. *E. elegans* var. *synoica* GOLDSTEIN; k. Sexual colony with sperm packets (arrows) and female gametes (arrow heads); l-o. Zygote germination; l. Initial stage; m. Just after the transverse division; n. Two gone cells in the expanding zygote wall. Arrow head indicates hyaline body; o. Two gone cells escaping from the zygote wall.

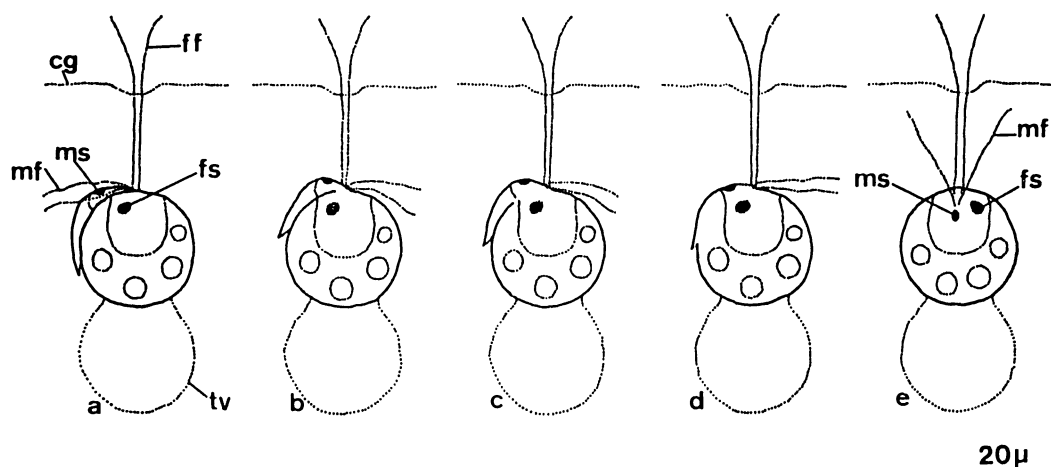


Fig. 6. Diagrams of stages in conjugation of *Eudorina elegans* EHR. var. *elegans* (NOZAKI 1983a). a. Just before plasmogamy; b. Initial stage of plasmogamy; c. Middle stage of plasmogamy; d. Late stage of plasmogamy; e. Just after plasmogamy; (cg) confluent gelatinous envelope of female colony; (ff) flagellum of female gamete; (fs) stigma of female gamete; (mf) flagellum of male gamete; (ms) stigma of male gamete; (tv) transparent vesicle cast by female gamete.

雌性群体に、精子束は泳ぎ群らがり (Fig. 5d), ばらばらとなり、個々の雄性配偶子が雌性群体に侵入する (Fig. 5e)。雄性配偶子は等長2鞭毛型、長さ10-15  $\mu\text{m}$  で、鞭毛基部に細長い、最長7  $\mu\text{m}$  にも達する細胞質状の突起をもつ (Fig. 5f)。雌性群体内に侵入した雄性配偶子は前端 (鞭毛基部側) を雌性配偶子の鞭毛基部に向けて附着する (Figs. 5g, 6a)。雌雄配偶子の細胞質融合は雌性配偶子の前端が雌性配偶子の鞭毛基部付近に侵入することによって開始し (Fig. 6b), 両配偶子の側面を前方から後方に進行し (Fig. 6c-d), 接合子となる (Fig. 6e)。この接合子は雄由来の短い鞭毛2本と雌由来の長い鞭毛を2本もつ。接合子は次に鞭毛を失い、細胞壁を分泌し、休眠状態となる (Fig. 5h)。

接合子の発芽とゴーン群体の形成は基本的には *Pandorina* 型と同一である。接合子の壁より1個の等長2鞭毛型のゴーン細胞が遊出する (Fig. 5i-j)。ゴーン細胞はその周囲に透明な膜を分泌し、膜から突出したゴーン細胞の2鞭毛で遊泳しながら、膜の中の細胞は無性生殖と同様に分裂をくり返して新しいゴーン群体となる。

*Eudorina elegans* var. *elegans* と *Platydorina caudata* では接合子発芽時に1個のゴーン細胞が遊出するが (SCHREIBER 1925, GOLDSTEIN 1964, HARRIS and STARR 1969), *E. illinoisensis* と *E. elegans* var. *synoica* GOLDSTEIN では1個または同等な2個

のゴーン細胞が1つの接合子より発芽することが報告されている (WATERS 1960, NOZAKI 1986b) (Fig. 5k-o)。なお、細胞数の多い狭義の *Pleodorina* の種の接合子の発芽に関する報告はいまだない。

#### (5) *Volvox* 型

この型に所属するのはオオヒゲマワリ *Volvox* 1属だけである。本属は古くから知られている淡水藻であり、多くの種が記載されている。SMITH (1944) のモノグラフによれば、その群体の構成細胞の原形質連絡の太さ・有無と寒天状基質の形態で18種が4つの節に分類されている。その形態の多様性にもかかわらず、有性生殖は鞭毛のない卵と平板状または球状の精子束の卵受精であり、受精卵からは1個のゴーン細胞が作られる点で共通している (DARDEN 1966, KOCKERT 1968, STARR 1969 1970b, VANDE BERG and STARR 1971)。しかし有性生殖の群体の形態と性決定の様式で以下の3つにまとめられる。

a. ホモタリック雌雄同体: 1つの有性群体に精子束と卵がつくられる。*Copelandsphaera* 節の *V. dissipatrix* (SHAW) PRINTZ と *Euvolvox* 節の多くのものにみられる (SMITH 1944, STARR 1968) (Table 2)。筆者が神奈川県より採取した *Euvolvox* 節の1種 (未発表) は培養をしていると自然に無性群体 (Fig. 7a-b) とは別に雌雄同体の有性群体をつくり (Fig. 7c-e), 自家受精をし、棘のある細胞壁をもつ赤褐色の成熟した受精卵をもつものに発達する (Fig. 7f-g)。



Table 2. Sexual characteristics of species of *Volvox*

Species	Sexuality	Sexual colonies	References
<i>V. africanus</i>	homothallic	monoecious or dioecious with special females	STARR (1971)
	heterothallic	dioecious with special females	
<i>V. aureus</i>	homothallic	dioecious with facultative females	DARDEN (1966)
<i>V. barberi</i>	homothallic	monoecious	STARR (1968)
<i>V. carteri</i>	heterothallic	dioecious with special females and dwarf males	KOCHERT (1968) STARR (1969)
<i>V. dissipatrix</i>	homothallic	monoecious	STARR (1968)
<i>V. gigas</i>	heterothallic	dioecious with special females	VANDE BERG and STARR (1971)
<i>V. globator</i>	homothallic	monoecious	STARR (1968)
<i>V. obversus</i>	heterothallic	dioecious with special females	KARN <i>et al.</i> (1974)
<i>V. pocockiae</i>	homothallic	dioecious with facultative females and dwarf males	STARR (1970b)
<i>V. powersii</i>	homothallic	dioecious with special females	VANDE BERG and STARR (1971)
<i>V. rousseletii</i>	heterothallic	dioecious with special females	MCCRACKEN and STARR (1970)
<i>V. spermatozophora</i>	homothallic	dioecious with facultative females and dwarf males	STARR (1968) STARR (1970b)

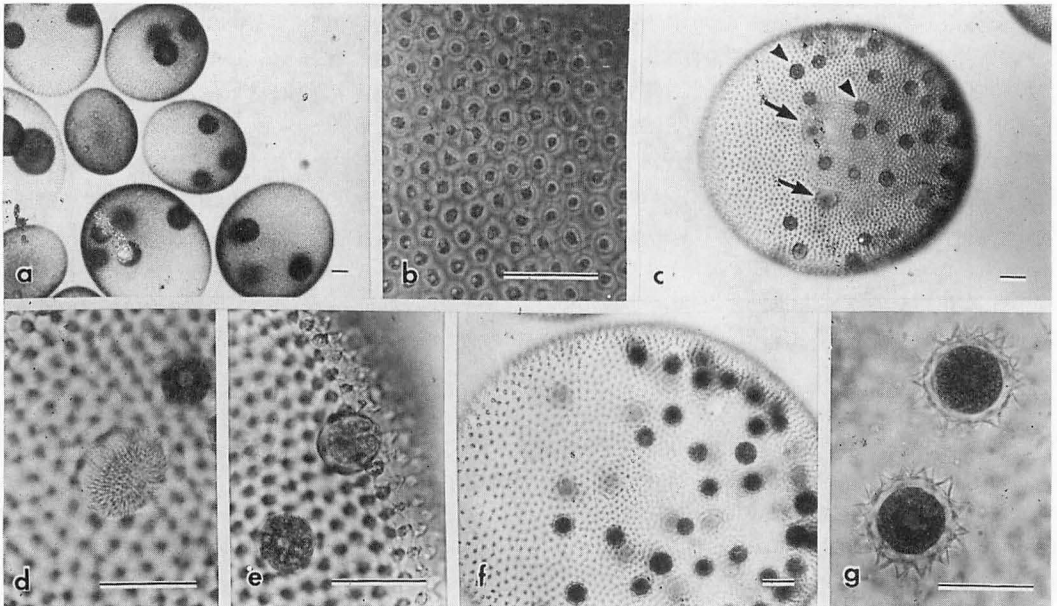


Fig. 7. *Volvox* (sect. *Euvolvox*) sp. Each scale bar: 40  $\mu$ m. a. Asexual colonies; b. Surface view of asexual colony showing somatic cells connected to one another by cytoplasmic strands. Phase contrast; c. Monoecious sexual colony with sperm packets (arrows) and eggs (arrow heads); d. Sperm packet; e. Eggs; f. Mature sexual colony with mature zygotes; g. Mature zygotes.

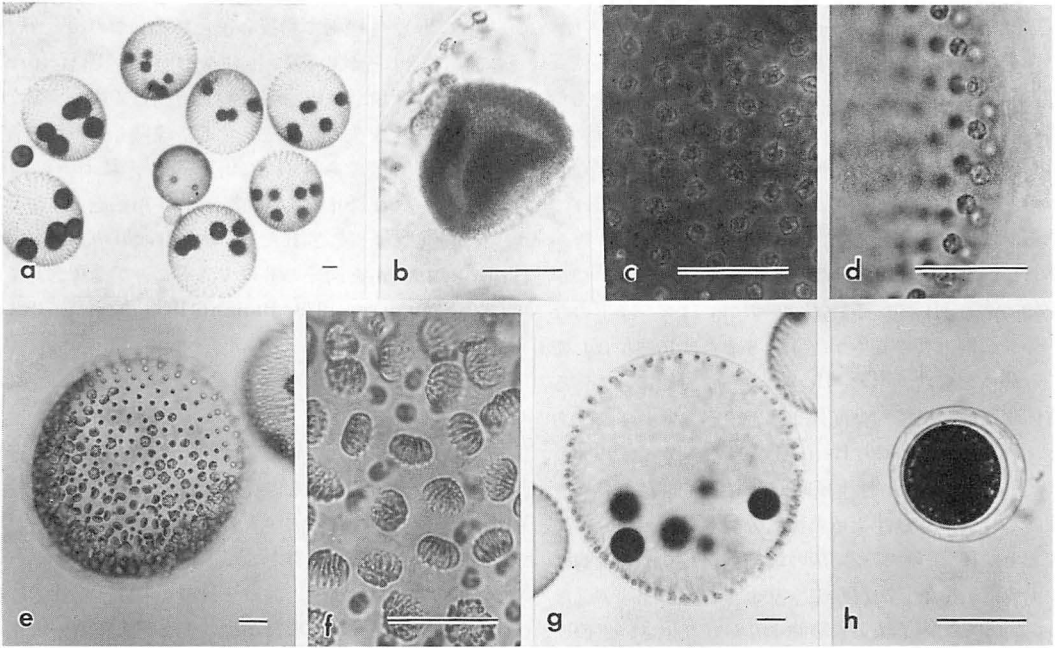


Fig. 8. *Volvox aureus* EHR. Each scale bar: 40  $\mu\text{m}$ . a. asexual colonies; b. Inversion stage in asexual colony; c. Surface view of asexual colony showing somatic cells connected to one another by cytoplasmic strands. Phase contrast; d. Optical section of asexual colony showing somatic cells; e. Male colony; f. Sperm packets in male colony; g. Female colony with young zygotes; h. Mature zygote.

b. ホモタリック雌雄異体: 1つのクローンの中に雌雄別々の有性群体が作られる。雄性群体は多くの精子束をもち、群体の細胞数が無性群体と同じ位の場合と、極端に少ない場合 (dwarf males) とがある。雌性群体は無性群体の生殖細胞 (ゴニジア) 以上の数の卵をもつ特別な雌性群体をつくる場合 (special females) と形態的には無性群体とは区別がつかず、ゴニジアが卵として機能する場合 (facultative females) とがある。これらは種によって異なり Table 2 を参照されたい。最も一般的に採取される *Volvox* である *V. aureus* EHR. は, dwarf でない males と facultative females をもつホモタリックな種である (DARDEN 1966, NOZAKI 1984b) (Fig. 8a-h)。

c. ヘテロタリック雌雄異体: 雌または雄の有性群体をつくるのが遺伝的に決定されており、1つのクローンからは雌雄どちらかの性の有性群体しかつくられない。雌雄の群体は前述の“ホモタリック雌雄異体”と同じで種によって異なり Table 2 を参照されたい。

## 2. *Astrephomenaceae* (アストレフォメネ科)

本科は Pocock (1953) が1属1種 *Astrephomene gubernaculifera* を記載するときに設立したものである。本藻は寒天状基質で包まれた球状の群体をもつところが (Fig. 1g) *Volvox* 科と似ているが、群体形成時に反転をしないところが異なる。*A. gubernaculifera* Pocock の有性生殖は Stein (1958a), Brooks (1966) が単藻培養を用いて詳細に観察している。最近2番目の種 *A. perforata* Nozaki (1983b) が日本より採取され記載されている。両種は同様の有性生殖を行ない、基本的には *Pandorina* 型と同一である。

ヘテロタリックな相補的交配型の株を混合すると colony clumping がおこり、群体の構成細胞がそのまま寒天状基質よりぬけ出て、球状の裸の等長2鞭毛型の配偶子となる。配偶子は gamete clumping をしながら、その中の2個が接合突起同士を結合させて接合を開始する。接合子発芽時には、1個の等長2鞭毛型のゴーン細胞が接合子の壁より遊出する。ゴーン細胞は透明な膜を分泌し、その中でゴーン群体がつけられる。

### 3. Spondylomoraceae (スポンディロモルム科)

本科は前述の2科とは異なり、鞭毛型の細胞が寒天状基質に包まれることなく定数個集合した群体をもつことを特徴としている。3つの属 *Pascherina*, *Pyrobotrys*, *Spondylomorom* があるが、単藻培養がなされ、その有性生殖が明らかなのは *Pyrobotrys* だけである。本属は異名として *Uva*, *Chlamydotrys* 等があるが、SILVA (1972) は命名規約上 *Pyrobotrys* が有効であるとしている。*Pyrobotrys* はピレイドのない等長2鞭毛型の細胞が、4、8または16個集合している群体をもつ (Figs. 1h, 9a)。今まで知られている有性生殖はすべて同型配偶子接合、ホモタリックである (STREHLOW 1929, BEHLAU 1935, NOZAKI 1986c)。

*Pyrobotrys* は有性生殖時になると、群体の各構成細胞がこまかく無性生殖の様に分裂し (Fig. 9b), 4、8または16 (まれに32) 個の娘細胞となり、各細胞は2本の鞭毛を生じ、親の細胞壁より遊出し配偶子となる。従って配偶子は栄養細胞よりかなり小さい。前述の2科の同型配偶子にみられた様な管状の接合構造 (mating structure) は観察されない (NOZAKI 1986c) (Fig. 9c-d)。泳ぎ出した2個の配偶子は互いに鞭毛先

端部を接着させながら、前端より細胞質融合が開始し (Fig. 9e), 4鞭毛の動接合子となる。この接合子はすぐに、それぞれの種に特有の形態を示し (NOZAKI 1986c) (Fig. 9f-i), しばらく遊泳して成長するか、または鞭毛を失った後成長する。成熟した不動接合子は球形、厚膜である (Fig. 9j)。なお、*P. casinoensis* (PLAYFAIR) SILVA の動接合子が単細胞の4鞭毛型緑藻として記載された *Chlorobrachiis gracillima* KORSHIKOV と同一のものであることが確認されている (STREHLOW 1929, BEHLAU 1935, NOZAKI 1986c)。

### 結 論

異形配偶子接合と卵受精は同型配偶子接合より進化したものと考えられる。従って、これら3科の原始的な同型配偶子接合にまず着目してみる。

3科の中で最も異質なのが Spondylomoraceae の *Pyrobotrys* である。他の2科のものは、形態的には栄養細胞と同一の原形質がそのまま寒天状基質よりぬけ出て配偶子となる (Fig. 2b, 4a)。一方、*Pyrobotrys* の配偶子は栄養細胞がこまかく分裂してできる小さいものである (Fig. 9b-d)。配偶子が小さいか

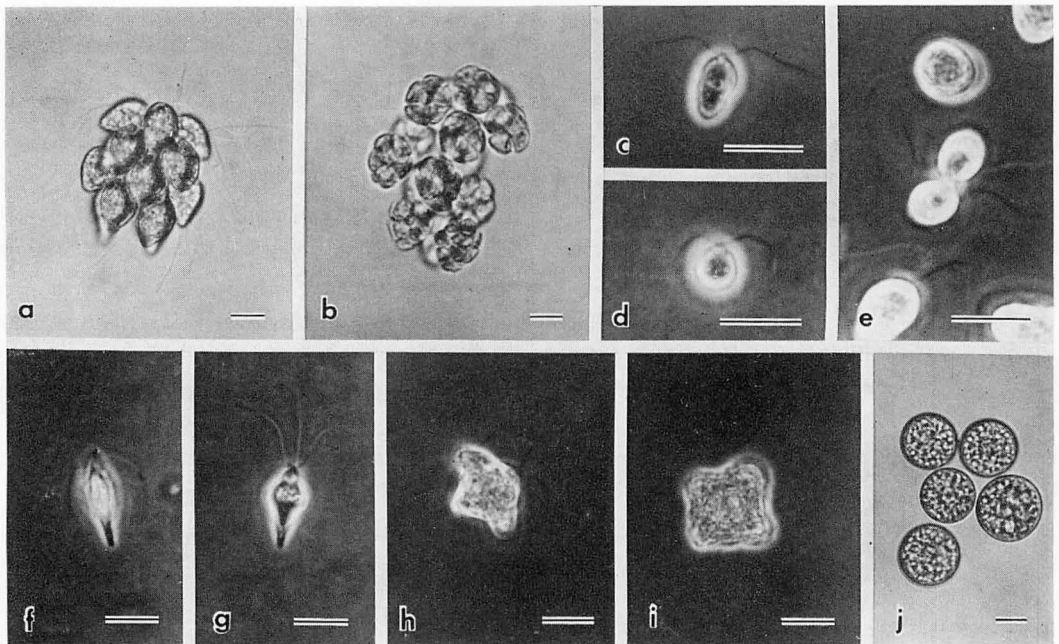


Fig. 9. *Pyrobotrys casinoensis* (PLAYFAIR) SILVA. Each scale bar: 10  $\mu$ m. c-i. Phase contrast. a. 16-celled vegetative colony; b. Gametogenesis; c-d. Biflagellate gametes; e. Initial stage of gametic union; f. Young planozygote; g. [Relatively mature] planozygote; h. Lateral view of mature planozygote; i. Bottom view of mature planozygote; j. Mature aplanozygotes.

ら、次の世代の栄養をたくわえるべく、接合子の成長が著しいのも本藻の特徴である。また、*Pyrobotrys* の配偶子が他の2科の様な管状の接合構造である接合突起をもたない点も異質である。従って、寒天状基質をもたない群体をもつということで識別されている *Spondylomoraceae* は他の2科とは系統的にかなり独立している群と思われる。しかし、*Pyrobotrys* の栄養細胞の鞭毛基部の微細構造は *Chlamydomonas* 型のものが多少変形して非回転対称になっていること (HOOPS and FLOYD 1982b) を考えると、祖先型は他の2科と同様 *Chlamydomonas* 様のものであろう。

*Astrephomenaceae* の有性生殖は配偶子形成, gamete clumping と接合突起に関しては *Gonium pectorale*, *Pandorina*, *Volvulina* と同一である。また、*Astrephomene* の発芽過程を含めると *Pandorina*, *Volvulina* と同一の有性生殖となる。しかし *Astrephomene* は *Volvocaceae* の *Pandorina*, *Volvulina* と群体形成様式が基本的に異なる (POCOCK 1953, NOZAKI 1983b)。また、群体を構成する寒天状基質の構造において *Astrephomene* (POCOCK 1953, HOOPS and FLOYD 1982a, NOZAKI 1983b) は *Pandorina* (FULTON 1978, NOZAKI 1980 1981) と *Volvulina* (NOZAKI 1982a, 野崎・原・加崎 未発表) とで光顕・電顕的にも異なる。*Astrephomene* の群体形成時の8細胞期に2細胞が4列に並ぶ点 (POCOCK 1953, NOZAKI 1983b) と寒天状基質が個々の細胞を包む点

(POCOCK 1953, HOOPS and FLOYD 1982a, NOZAKI 1983b) は *Gonium pectorale* (楠元ら 1978, GREUEL and FLOYD 1985) と同一である。従って発芽様式は異なるものの、*Astrephomene* は *Gonium pectorale* と近縁なものと思われる。

*Volvocaceae* の同型配偶子接合をする中で、*Gonium sociale* は異質である。接合子発芽時に、4個のゴーン細胞がばらばらで泳ぎ出る点 (Fig. 3h) も本科の他の藻にはみられない。また、接合様式が他の同型配偶子接合をするものと基本的に異なる。*G. sociale* は接合する配偶子の片方だけに管状の接合構造をもつ (Figs. 3c, 10a)。一方、*G. pectorale*, *Pandorina*, *Volvulina*, 並びに *Astrephomenaceae* の *Astrephomene* は両方に接合突起をもち (Figs. 2e, 4b, 10b), 両突起の結合から接合は開始する。このことから、NOZAKI (1986a) は *G. sociale* の突起を "unilateral mating papilla", 他の藻のものを "bilateral mating papilla" と名付けた。単細胞性の2鞭毛型緑藻である *Chlamydomonas* の中には種によってこの両者の接合構造に相当する様なものが電顕的に観察されている。*C. reinhardtii* DANG. の場合、接合する2個の配偶子の片方だけが管状の構造をもち (FRIEDMANN *et al.* 1968, TRIEMER and BROWN 1975b, CAVALIER-SMITH 1975, GOODENOUGH and WEISS 1975), unilateral mating papilla 的である。一方、*C. moewusii* GERLOFF には両者に管状の接合構造があり (BROWN

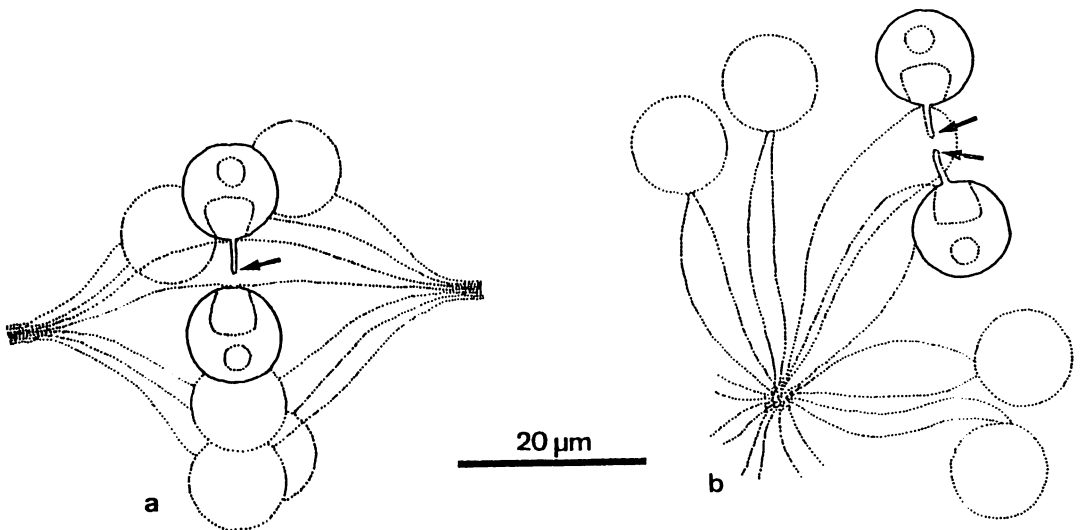
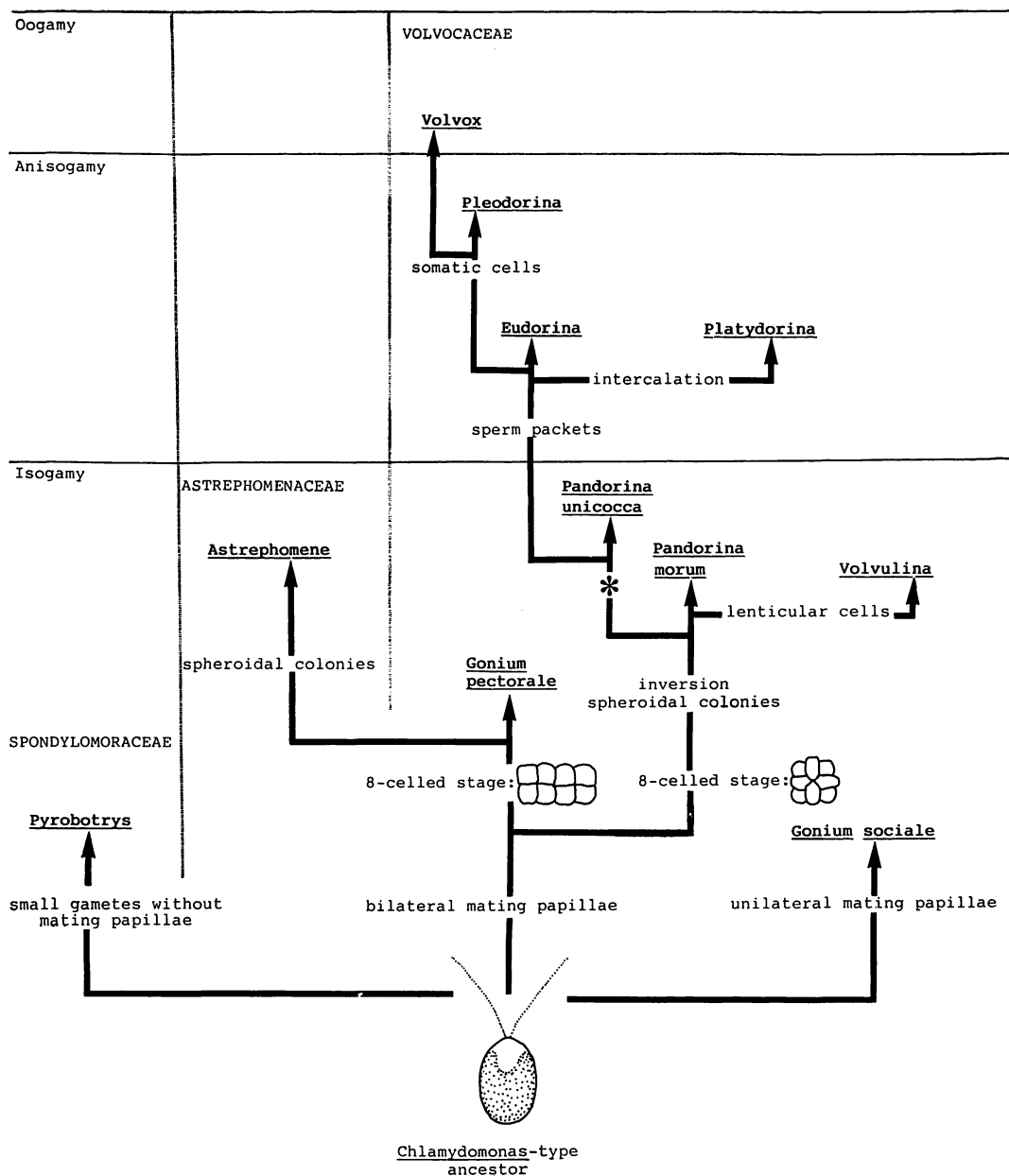


Fig. 10. Diagrams of conjugating gametes in two species of *Gonium* (NOZAKI 1986a). a. *G. sociale* (DUJARDIN) WARMING. Arrow indicates unilateral mating papilla; b. *G. pectorale* MÜLLER. Arrow indicates bilateral mating papilla.

et al. 1968, TRIEMER and BROWN 1975a), bilateral mating papilla 的である。従って, *Gonium sociale* は *Chlamydomonas reinhardtii* 様のものが群体化し, 一方, 他の bilateral mating papilla をもつ多くの Volvocaceae の藻と *Astrephomene* は *Chlamydom-*

*onas moewusii* 様のものが群体化したことが推測される。この辺の系統関係を裏付ける他の形質・材料による研究が望まれる。なお, *Pandorina morum* と *Volvulina* は有性・無性生殖の全過程, 並びに群体の寒天状基質の光顕・電顕的構造が同一であり (FULTON



\*confluent gelatinous envelope (see Nozaki 1981).

Fig. 11. Schematic representation of putative phylogenetic relationships among the three families of the colonial Volvocales.

1978, NOZAKI 1980 1982a, 野崎・原・加崎 未発表), かなり近縁なものと思われる。

*Eudorina* は bilateral mating papilla をもつ *Pandorina unicocca* と無性生殖と群体の寒天状基質の基本構造が同じであり (NOZAKI 1981), 系統的には *Pandorina* 様のものから進化したことが推測される。従って, *Eudorina elegans* の雄性配偶子の鞭毛基部 (前端) の細胞質状の突起 (Fig. 5f) は *Pandorina* の bilateral mating papilla と相同な関係にあり, 異型配偶子の細胞質融合が突起のある雄性配偶子の前端から開始すること (Fig. 6) からそれが裏付けられる。なお, 同様の雄性配偶子の接合構造が *Eudorina illinoisensis* で近年報告されている (野崎 1986)。

*Volvox* 属の中の *Euvolvox* 節の *V. rousseletii* WEST と *Merrillosphaera* 節の *V. carteri* STEIN の2種の電顕による研究が近年なされ, 両種の成熟した体細胞の鞭毛基部構造はかなり異なり, 両者は系統的にかけ離れた位置にあり, 異なる単細胞の祖先型から別々に進化した可能性が示されている (HOOPS 1984)。しかし *Volvox* は群体形成時の8細胞期の細胞が十字型に配列し, 細胞分裂の後反転するということと, 有性生殖時に精子束という精子が集合した群体がつくられるという共通した性質をもつ (SMITH 1950, BOLD and WYNNE 1978)。従って, HOOPS (1984) の見解は支持されにくいものと思われる。*Volvox* のこの群体形成様式と有性生殖の形質は異型配偶子接合をする *Eudorina*, *Pleodorina*, *Platydorina* と共通しており, 筆者は *Volvox* は *Pleodorina* 様のものが巨大化し, 同時に卵受精へと進化し, 多様化したものと考え。近年, 群体遊泳型緑藻の *Pyrobotrys* (HOOPS and FLOYD 1982b), *Astrephomene* (HOOPS and FLOYD 1983), *Volvox* (HOOPS 1984), *Gonium pectorale* (GREUEL and FLOYD 1985), *Platydorina* (TAYLOR et al. 1985) の鞭毛基部の微細構造の研究が盛んに行なわれている。これらの研究では, 群体の中で細胞がその構成要員としての制約された鞭毛運動となる様に, 鞭毛基部の微細構造が *Chlamydomonas* 型のものから色々と変化しているということを明らかにしている。さらに, 鞭毛基部の微細構造から系統関係を議論している。しかし, 群体化にともなって変化して多様になった構造だけから系統を推測するのは前述の *Volvox* の2種の研究 (HOOPS 1984) の様に無理があるのではないと思われる。これらの研究から推測されうることは, 群体遊泳型緑藻は *Chlamydomonas*

型の祖先をもち, 鞭毛基部の微細構造は群体化という進化の過程では変化しやすい形質である, というのであろうと思われる。

有性生殖とその他の知見を踏まえて, 群体遊泳型緑藻3科について筆者が現時点で推測している系統関係を Fig. 11 にまとめてみた。

## 謝 辞

私の大学時代から御指導を戴いている東邦大学の加崎英男教授と国学院大学の加藤季夫博士に御礼を申し上げる。また, 色々な議論をして下さった日本大学の山岸高旺教授と東京大学の市村輝宜博士にも感謝したい。色々と援助をして下さった慶応義塾高等学校生物教室の方々にも感謝の意を表したい。

## 引用文献

- BEHLAU, J. 1935. Die Spondylomoraceen-Gattung *Chlamydotrys*. Beitr. Biol. Pfl. 23: 125-166.
- BOLD, H. C. and WYNNE, M. J. 1978. Introduction to the Algae. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.
- BROOKS, A. E. 1966. The sexual cycle and intercrossing in the genus *Astrephomene*. J. Protozool. 13: 367-375.
- BROWN, R. M., JR., SISTER C. JOHNSON, O. P. and BOLD, H. C. 1968. Electron and phase-contrast microscopy of sexual reproduction in *Chlamydomonas moewusii*. J. Phycol. 4: 100-120.
- CAREFOOT, J. R. 1966. Sexual reproduction and intercrossing in *Volvulina steinii*. J. Phycol. 2: 150-156.
- CAVALIER-SMITH, T. 1975. Electron and light microscopy of gametogenesis and gamete fusion in *Chlamydomonas reinhardtii*. Protoplasma 86: 1-18.
- COLEMAN, A. W. 1959. Sexual isolation in *Pandorina morum*. J. Protozool. 6: 249-264.
- COLEMAN, A. W. 1979. Sexuality in colonial green flagellates. pp. 307-340. In S. H. HUNTER and M. LEVANDOWSKY [eds.] Physiology and Biochemistry of the Protozoa. vol. 1, 2nd ed. Academic Press, New York.
- DARDEN, W. H., JR. 1966. Sexual differentiation in *Volvox aureus*. J. Protozool. 13: 239-255.
- FRIEDMANN, I., COLWIN, A. L. and COLWIN, L. H. 1968. Fine-structural aspects of fertilization in *Chlamydomonas reinhardtii*. J. Cell Biol. 67: 623-637.
- FULTON, A. B. 1978. Colonial development in

- Pandorina morum*. Develop. Biol. 64: 224-251.
- GOLDSTEIN, M. 1964. Speciation and mating behavior in *Eudorina*. J. Protozool. 11: 317-344.
- GOODENOUGH, U.W. and WEISS, R.L. 1975. Gametic differentiation in *Chlamydomonas reinhardtii*. III. Cell wall lysis and microfilament-associated mating structure activation in wild-type and mutant strains. J. Cell Biol. 67: 623-637.
- GREUEL, B.T. and FLOYD, G.L. 1985. Development of the flagellar apparatus and flagellar orientation in the colonial green alga *Gonium pectorale* (Volvocales). J. Phycol. 21: 358-371.
- HARRIS, D.O. and STARR, R.C. 1969. Life history and physiology of reproduction of *Platydorina caudata* Kofoid. Arch. Protistenk. 111: 138-155.
- HARTMANN, M. 1924. Über die Veränderung der Koloniebildung von *Eudorina elegans* und *Gonium pectorale* unter dem Einfluß äußerer Bedingungen. IV. Arch. Protistenk. 49: 375-395.
- HOOPS, H.J. 1984. Somatic cell flagellar apparatuses in two species of *Volvox* (Chlorophyceae). J. Phycol. 20: 20-27.
- HOOPS, H.J. and FLOYD, G.L. 1982a. Mitosis, cytokinesis and colony formation in the colonial green alga *Astrephomene gubernaculifera*. Br. phycol. J. 17: 297-310.
- HOOPS, H.J. and FLOYD, G.L. 1982b. Ultrastructure of the flagellar apparatus of *Pyrobotryx* (Chlorophyceae). J. Phycol. 18: 455-462.
- HOOPS, H.J. and FLOYD, G.L. 1983. Ultrastructure and development of the flagellar apparatus and flagellar motion in the colonial green alga *Astrephomene gubernaculifera*. J. Cell Sci. 63: 21-41.
- KARN, R.C., STARR, R.C. and HUDOCK, G.A. 1974. Sexual and asexual differentiation in *Volvox obversus* (SHAW) PRINTZ, Strains WD3 and WD7. Arch. Protistenk. 116: 142-148.
- KOCHERT, G. 1968. Differentiation of reproductive cells in *Volvox carteri*. J. Protozool. 15: 438-452.
- KOCHERT, G. 1975. Developmental mechanisms in *Volvox* reproduction. pp. 55-90. In C.L. MARKERT and J. PAPAConstantinou [eds.] The Developmental Biology of Reproduction. Symp. Soc. Dev. Biol. vol. 33. Academic Press, New York.
- KOCHERT, G. 1981. Sexual pheromones in *Volvox* development. pp. 73-93. In D.H. O'KAY and P. A. HORGAN [eds.] Sexual Interactions in Eucaryotic Microbes. Academic Press, New York.
- KOCHERT, G. 1982. Sexual process in the Volvocales. pp. 235-256. In F.E. ROUND and D. J. CHAPMAN [eds.] Progress in Phycological Research. vol. 1. Elsevier Biomedical Press, Amsterdam.
- KOFOID, C.A. 1899. Plankton studies. III. On *Platydorina*, a new genus of the family Volvocidae, from the plankton of the Illinois River. Bull. Ill. State Lab. Nat. Hist. 5: 419-440.
- 楠元 守, 園田幸朗, 梶野 稔, 浜松伸典 1978. 日本各地の水田土壌より分離培養した *Gonium pectorale* MÜLLER について。藻類 26: 19-26.
- MCCRACKEN, M.D. and STARR, R.C. 1970. Induction and development of reproductive cells in the K-32 strains of *Volvox rousselletii*. Arch. Protistenk. 112: 262-282.
- NOZAKI, H. 1980. The asexual reproduction of Japanese *Pandorina morum* BORY (Chlorophyta, Volvocales). Jap. J. Phycol. 28: 157-158.
- NOZAKI, H. 1981. The life history of Japanese *Pandorina unicocca* (Chlorophyta, Volvocales). J. Jap. Bot. 56: 65-72.
- NOZAKI, H. 1982a. Morphology and reproduction of Japanese *Volvolina steinii* (Chlorophyta, Volvocales). J. Jap. Bot. 57: 105-113.
- NOZAKI, H. 1982b. Gamete conjugation in *Pandorina* (Chlorophyta, Volvocales) with particular reference to the mating papilla. Jap. J. Phycol. 30: 303-304.
- NOZAKI, H. 1983a. Sexual reproduction in *Eudorina elegans* (Chlorophyta, Volvocales). Bot. Mag. Tokyo 96: 103-110.
- NOZAKI, H. 1983b. Morphology and taxonomy of two species of *Astrephomene* (Chlorophyta, Volvocales) in Japan. J. Jap. Bot. 58: 345-352.
- NOZAKI, H. 1984a. Newly found facets in the asexual and sexual reproduction of *Gonium pectorale* (Chlorophyta, Volvocales). Jap. J. Phycol. 32: 130-133.
- NOZAKI, H. 1984b. *Volvox aureus* EHRENBERG var. *aureus*. p. 97. In T. YAMAGISHI and M. AKIYAMA [eds.] Photomicrographs of the Fresh-water Algae. vol. 1. Uchida Rokakuho, Tokyo.
- NOZAKI, H. 1986a. Sexual reproduction in *Gonium sociale* (Chlorophyta, Volvocales). Phycologia 25: 29-35.
- NOZAKI, H. 1986b. Zygote germination in *Eudorina elegans* var. *synoica* (Chlorophyta, Volvocales).

- J. Jap. Bot. 61(10) : in press.
- NOZAKI, H. 1986c. ♀A taxonomic study of *Pyrobotrys* (Chlorophyta, Volvocales) in anaerobic pure culture. *Phycologia* 25(4) in press.
- 野崎久義 1986. 微細藻類ノート (10) *Eudorina illinoisensis* (緑藻・オオヒゲマワリ目)。藻類 34 : 144.
- NOZAKI, H. and KASAKI, H. 1979. The sexual process of Japanese *Pandorina morum* BORY (Chlorophyta). *J. Jap. Bot.* 54 : 363-370.
- POCOCK, M.A. 1953. Two multicellular motile green algae, *Volvolina* PLAYFAIR and *Astrephomene*, a new genus. *Trans. Roy. Soc. S. Afr.* 34 : 103-127.
- PRINGSHEIM, N. 1870. Über Paarung von Schwärmsporen. *Monatsbar. Akad. Wiss. Berlin* 1869 : 721-738.
- RAYBURN, W.R. and STARR, R.C. 1974. Morphology and nutrition of *Pandorina unicocca* sp. nov. *J. Phycol.* 10 : 42-49.
- SAITO, S. 1984. Growth and differentiation of *Gonium*. *Sci. Pap. Inst. Algal. Res. Fac. Sci. Hokkaido Univ.* 7 : 195-261.
- SCHREIBER, E. 1925. Zur Kenntnis der Physiologie und Sexualität höherer Volvocales. *Z. Bot.* 17 : 337-376.
- SHAW, W.R. 1894. *Pleodorina*, a new genus of the Volvocineae. *Bot. Gaz.* 19 : 297-283.
- SILA, P.C. 1972. Remarks on algal nomenclature V. *Taxon* 21 : 199-212.
- SMITH, G.M. 1930. Notes on the Volvocales-I-IV. *Bull. Torrey Bot. Club* 57 : 359-370.
- SMITH, G.M. 1944. A comparative study of the species of *Volvox*. *Trans. Amer. Microsc. Soc.* 63 : 265-310.
- SMITH, G.M. 1950. *The Fresh-water Algae of the United States*. 2nd ed. McGraw-Hill Book Company, New York.
- SMITH, G.M. 1955. *Cryptogamic Botany*. 2nd ed. McGraw-Hill Book Company, New York.
- STARR, R.C. 1955. Sexuality in *Gonium sociale* (DUJARDIN) WARMING. *J. Tennessee Acad. Sci.* 30 : 90-93.
- STARR, R.C. 1962. A new species of *Volvolina* PLAYFAIR. *Arch. Mikrobiol.* 42 : 130-137.
- STARR, R.C. 1968. Cellular differentiation in *Volvox*. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 59 : 1082-1088.
- STARR, R.C. 1969. Structure, reproduction and differentiation in *Volvox carteri* f. *nagariensis* IYENGAR, Strains HK 9 & 10. *Arch. Protistenk.* 111 : 204-222.
- STARR, R.C. 1970a. Control of differentiation in *Volvox*. *Deveop. Biol.* 4 : 59-100 (suppl.).
- STARR, R.C. 1970b. *Volvox pocockiae*, a new species with dwarf males. *J. Phycol.* 6 : 234-239.
- STARR, R.C. 1971. Sexual reproduction in *Volvox africanus*. pp. 59-66. In B.C. PARKER and R.M. BROWN [eds.] *Contribution to Phycology*. Allen Press, Lawrence, Kansas.
- STARR, R.C. 1975. Meiosis in *Volvox carteri* f. *nagariensis*. *Arch. Protistenk.* 117 : 187-191.
- STARR, R.C. 1980. Colonial chlorophytes. pp. 147-163. In R.E. COX. [ed.] *Phytoflagellates. Developments in Marine Biology*. vol. 2. Elsevier North Holland, Inc., New York.
- STARR, R.C. 1984. Colony formation in algae. pp. 261-290. In H.-F. LINSKENS and J. HESLOP-HARRISON [eds.] *Cellular Interactions. Encyclopedia of Plant Physiology. New Series*, vol. 17. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- STREHLOW, K. 1929. Über die Sexualität einiger Volvocales. *Z. Bot.* 21 : 625-692.
- STEIN, J.R. 1958a. A morphological study of *Astrephomene gubernaculifera* and *Volvolina steinii*. *Am. J. Bot.* 45 : 388-397.
- STEIN, J.R. 1958b. A morphologic and genetic study of *Gonium pectorale*. *Am. J. Bot.* 45 : 664-672.
- STEIN, J.R. 1959. The four-celled species of *Gonium*. *Am. J. Bot.* 46 : 366-371.
- TAYLOR, M.G., FLOYD, G.L. and HOOPS, H.J. 1985. Development of the flagellar apparatus and flagellar position in the colonial green alga *Platydorina caudata* (Chlorophyceae). *J. Phycol.* 21 : 533-546.
- TRIEMER, R.E. and BROWN, R.M., JR. 1975a. The ultrastructure of fertilization in *Chlamydomonas Moewusii*. *Protoplasma* 84 : 315-325.
- TRIEMER, R.E. and BROWN, R.M., JR. 1975b. Fertilization in *Chlamydomonas reinhardi*, with special reference to the structure, development, and fate of the choanoid body. *Protoplasma* 85 : 99-107.
- VANDE BERG, W.J. and STARR, R.C. 1971. Structure, reproduction and differentiation in *Volvox gigas* and *Volvox powersii*. *Arch. Protistenk.* 113 : 195-219.
- WATERS, A.J. 1960. *Studies on Eudorina*. 25 pp. Thesis, University of California, Berkeley.
- WIESE, L. 1969. Algae. pp. 135-188. In C.B. METZ and A. MONRY [eds.] *Fertilization. Comparative Morphology, Biochemistry and Immunology*. vol 2. Academic Press, New York.