

藻類学最前線



緑藻と海洋細菌の相互作用： ヒトエグサの陸上養殖技術と養殖産業

木下 優太郎^{1*}¹ 理研食品株式会社 (〒 985-0844 宮城県多賀城市宮内 2-5-60)

Yutaro Kinoshita^{1*}: Interactions between multicellular green macroalgae and marine bacteria: a technique for land-based culture and the aquaculture industry of *Monostroma*. Jpn. J. Phycol. (Sôru) 72: 169–174, November 10, 2024

Thalloid multicellular marine algae of genera *Ulva*, *Gayralia*, and *Monostroma* lose their natural parenchymatous sheet-like morphology during culture under aseptic conditions and become loose aggregates of single cells. However, the morphogenesis-inducing factor, thallusin, secreted by marine bacteria, can restore their thalloid multicellular morphology. The *G. oxysperma* thallus, composed of a few cell types such as blade cells and rhizoid cells, was used as an experimental model to investigate the effects of artificially synthesized thallusin on the growth and differentiation potential of each cell type. Based on the understanding of the interaction between multicellular green macroalgae and marine bacteria, *M. latissimum* seedling production technology has been established. The seedlings produced using this technique were cultivated on a commercial scale in a 30 t tank. This review introduces novel biomass production technologies for algae based on co-cultivation systems with bacteria, and discusses future prospects for the aquaculture industry of *M. latissimum*.

Key Index Words: *Gayralia*, *marine bacteria*, *Monostroma*, *morphogenesis*, *thallusin*

¹Bio-resources Business Development Division, Riken Food Co., Ltd., 2-5-60 Miyauchi, Tagajo, Miyagi 985-0844, Japan

* Author for correspondence: yuu_kinoshita@rikenfood.co.jp

はじめに

葉状性多細胞緑藻のヒトエグサ属 *Monostroma* とアオサ属 *Ulva* は海洋細菌と共培養すると自然条件下でみられる発生および成長を示す。一方で、無菌条件ではいずれも葉状多細胞の形態を形成せずに、ヒトエグサ属では単細胞化した細胞の集合体に (Tatewaki *et al.* 1983), アオサ属ではカルス状または匍匐糸状に (Provasoli & Pintner 1980) なることが知られている。これらの形態形成誘導因子に関する探究が長年なされた結果、1 fg mL⁻¹ から 1 ag mL⁻¹ という極めて低い濃度 (fg mL⁻¹ および ag mL⁻¹ は、それぞれ 1 µg mL⁻¹ の 100 万分 1 および 10 億分の 1) でマキヒトエ *Gayralia oxysperma* (Kützinger) K.L.Vinogradova ex Scagel *et al.* やアオサ属の葉状体の発達を誘導する物質が、緑藻に着生する細菌 *Cytophaga* sp. から単離された (Matsuo *et al.* 2003, Alsufyani *et al.* 2020)。この物質は、「葉状体」を意味する「thallus」と「導く」を意味する「induce」を組み合わせて thallusin (サルーシン) と名付けられた (Matsuo *et al.* 2005)。thallusin の発見により、緑藻と共生する細菌叢や緑藻と細菌との相互作用に焦点を当てた研究が 2000 年代前半から進展し、その歴史を Wichard (2023) がレビューしている。しかしながら、研究の歴史はわずか 20 年と浅いため、細菌の具体的な機能や緑藻に対する影響

に関しては、いまだ不明点が多い。現在では、人工的に合成された thallusin や様々な thallusin 類似体を用いた緑藻の形態形成活性に関連した検証がなされており、バイオマス生産技術への活用が期待されている (Yamamoto *et al.* 2018, 山本 2021)。

筆者は、理研食品株式会社が岩手県陸前高田市において 2021 年から稼働を開始したスジアオノリ *Ulva prolifera* O.F. Müller の陸上養殖生産施設にて、次の養殖候補種としてヒロハノヒトエグサ *Monostroma latissimum* Wittrock (以下ヒトエグサと呼ぶ) の陸上養殖技術開発研究を進めている。本稿では、最新の研究動向と研究開発の進捗、そして今後の展望を紹介する。

微細藻類のように微小な単細胞の状態で増殖する大型藻類の発見

近年、CO₂ の回収・循環利用、環境への負荷削減の観点から微細藻類バイオマスの生産研究が活発化している。一般に微細藻類は極めて高い速度で増殖するが、液相との分離や回収にコストを要する (Greenwell *et al.* 2010)。一方で、大型藻類は、網を使えば回収が容易である。高知大学の平岡雅規教授らは、無菌化されたマキヒトエとヒトエグサの体細胞

を thallusin などの形態形成誘導因子を含まない培地中で攪拌しながら培養すると、微細藻類のように単細胞の状態を維持したままで指数増殖することを発見した (図 1a-c, 特許第 7353653 号)。このようなヒトエグサの仲間の特性を生かすことができれば、効率的なバイオマス生産が可能になる。この特許では、1) 体細胞を短期間で単細胞増殖させて種苗となる単細胞を大量生産し、2) thallusin 添加によって単細胞を多細胞化 (大型化) させて回収を容易にする生産方法が開発された。

アオサ属の海藻と海洋細菌との相互作用

多細胞緑藻のモデル植物である *U. mutabilis* Føyn では、成長、発達、ならびに形態形成に関連する一連の研究が存在しているだけでなく (Føyn 1958, Wichard 2015, Wichard *et al.* 2015)、全ゲノムシーケンス解析も完了している (De Clerck *et al.* 2018)。この *U. mutabilis* は、ヒラアオノリ *U. compressa* Linnaeus のシノニムであるとされたが、遺伝的な変異に基づき *U. compressa* “*mutabilis*” と区別することが提案されている (Steinhagen *et al.* 2019)。本稿では、この *U. mutabilis* をヒラアオノリと呼ぶ。ヒラアオノリの形態形成については、Spoerner *et al.* (2012) が、2つの特定の細菌である *Roseovarius* sp. と *Maribacter* sp. との共培養によってヒラアオノリの完全な形態形成を誘導できることを発見した。続報の研究も含めて、ヒラアオノリと細菌との相互作用は以下のように説明されている。まず、ヒラアオノリはジメチルスルホニオプロピオナート (DMSP) を放出し、*Roseovarius* sp. の走化性により引き付ける (Kessler *et al.* 2018)。次に、ヒラアオノリは、栄養源としてグリセロールを提供し、バイオフィーム形成を補助する。そして、細菌から放出される形態形成誘導因子がヒラアオノリに対して、1) 細胞分裂の促進 (*Roseovarius* 因子) と、2) 細胞壁形成および仮根形成の促進 (*Maribacter* 因子) をもたらす (Spoerner *et al.* 2012)。上記の 1) と 2) と同様の機能的特徴を有する複数種類の細菌が報告されており、*Roseovarius* sp. と *Maribacter* sp. との共培養以外でも、細菌の組み合わせによっては、ヒラアオノリの正常な形態形成を誘導することができる (Grueneberg *et al.* 2016)。ところで、ヒラアオノリは、単純な葉状で、葉身細胞、幹細胞、仮根細胞の3種類の異なる細胞型から構成されている。葉身細胞は葉状部を構成し円形で、幹細胞は付着器の葉状部側にみられ、突起のある円形で細胞内に多くの葉緑体を含み、仮根細胞は付着器の基部に位置し細長い (Spoerner *et al.* 2012)。幹細胞は、隣接する葉身細胞および仮根細胞の分裂を抑制する機能を持ち、葉身細胞または仮根細胞が消失した場合、幹細胞が非対称に分裂することでそれらが再生する (Spoerner *et al.* 2012)。ヒラアオノリでは、無菌条件下であっても細胞同士が結着してカルスのような多細胞形態になるため、単一の細胞型それぞれの潜在的な成長や分化能力を観察するのは困難である。

マキヒトエの単細胞と海洋細菌の共培養による研究

前述したようにヒラアオノリでは、成育段階における細菌との相互作用に関する研究が進められているが、商業的価値の極めて高いヒトエグサでは、発生学的な研究はほとんど実施されてこなかった。筆者は、第一段階として、非食用の種類であるが、小型で取り扱いやすく無性生殖を行うマキヒトエを用いて、細胞の潜在的な増殖能力を解析した。そして、その結果を活用した手法をヒトエグサに応用し、細菌との共培養を基本とした新しい緑藻バイオマス生産技術基盤の確立を目指した。無菌条件下のマキヒトエは葉身細胞と仮根細胞が緩く凝集したコロニー状の塊となり、その構造は脆く揺れると壊れやすく (Tatewaki *et al.* 1983)、各細胞型の細胞を分離した培養を可能とする。マキヒトエは、前述したヒラアオノリが含まれるアオサ属よりも発生学的な観察に適した材料である。ここでは、孢子形成したマキヒトエの体細胞 (孢子嚢) から放出された直後の細胞 (孢子) を「生殖細胞」、生殖細胞から細胞分裂を繰り返して生成された典型的な円形の細胞を「葉身細胞」、細長い細胞を「仮根細胞」と定義し (図 2a)、これら3種類の細胞型の単細胞について、thallusin 有り・無し の条件で培養し、発生を観察した筆者らの研究 (Kinoshita *et al.* 2022) を紹介する。3種類の細胞の発生過程を5つのタイプ (I. 細胞分裂による葉身細胞と仮根細胞の生成、II. 細胞分裂による葉身細胞の生成、III. 細胞分裂による仮根細胞の生成、IV. 細胞分裂を伴わない細胞の伸長、V. 細胞分裂も伸長もしない) に分類し、その結果を表1に示した。生殖細胞では、観察したすべての個体において thallusin 添加の有無にかかわらず非対称に分裂し、葉身細胞と仮根細胞を形成した。培養6日目以降は、培地中に thallusin が存在すると、全ての個体が仮根-葉状体の成長軸を維持したまま多細胞葉状化した。これに対して thallusin が存在しない場合、細胞は分裂の方向性を失って葉身細胞と仮根細胞からなる単細胞の集合体となった。葉身細胞は、多様な細胞分化を示し、細胞分裂を経て葉身細胞と仮根細胞のいずれか、またはその両方を生成するなどした。また、葉身細胞は、thallusin を添加しても生殖細胞で観察された多細胞葉状化は起こらなかった。これらの結果は、葉身細胞が生殖細胞とは異なる発生段階にありながらも、分化全能性を保持している可能性を示唆した。一方、仮根細胞は、thallusin の有無に関わらず、核分裂や細胞分裂を伴わず大きく伸長した。最終的に単核のまま 1 mm 以上に伸長した仮根細胞もみられた (図 2b)。おそらく、仮根細胞に分化すると、細胞分裂の能力は失われるのだろう。

ヒラアオノリでは、細胞の分化全能性が仮根細胞および幹細胞で報告されている (Fjeld & Lovlie 1976)。一方で、筆者らが研究したマキヒトエでは、葉身細胞のみでそれが観察できた (Kinoshita *et al.* 2022)。したがって、ヒラアオノリとマキヒトエでは、分化全能性を有する細胞型が全く異なると考えられる。thallusin はヒラアオノリに対して 1) 細胞分裂を促進し、2) 細胞壁の形成を誘導すると報告されている (Alsufyani *et al.* 2020)。しかし、筆者らの研究では、マキ

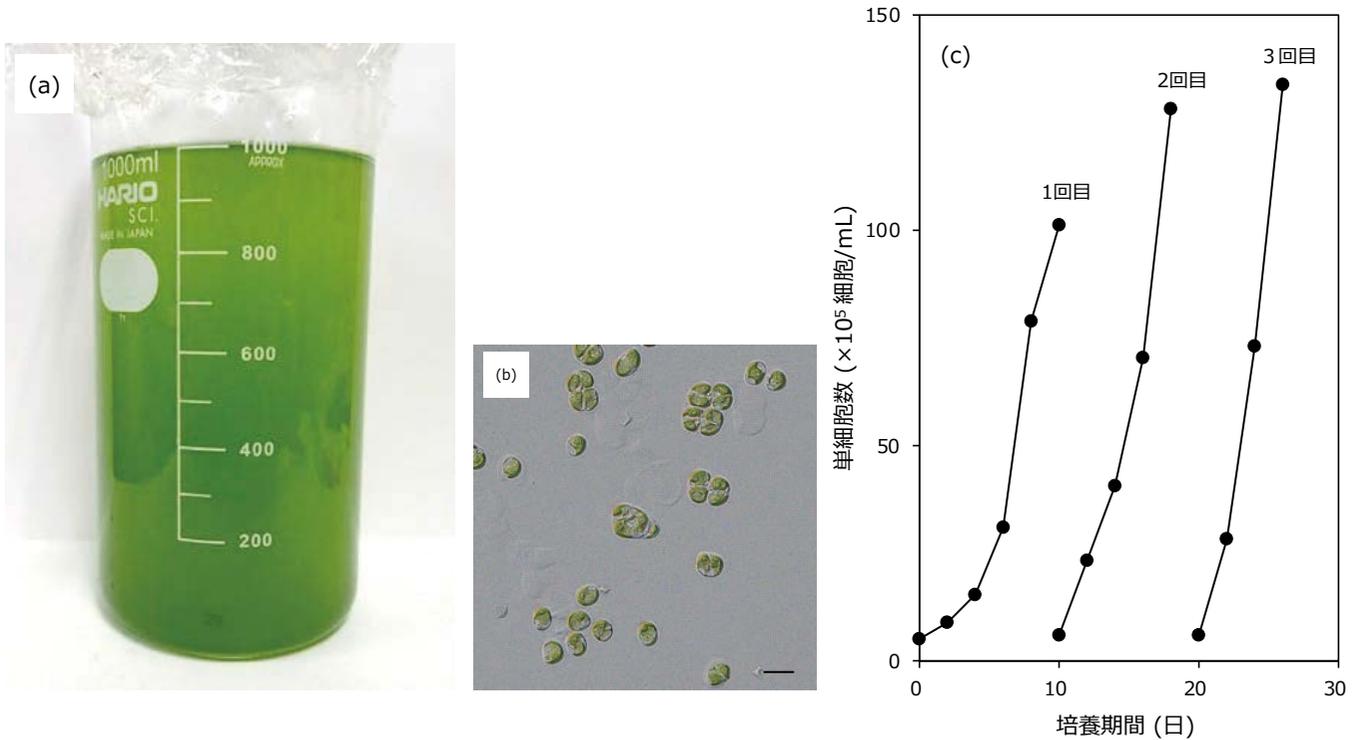


図1. (a)単細胞状態で微細藻類のように増殖するヒトエグサ, (b)ヒトエグサの葉身細胞(20 μm), (c)単細胞の継代培養中における細胞数の変化. 培養開始を1回目とし, 10日目(2回目), 20日目(3回目)の時点で細胞を採取し, 継代培養を行った(木下ら2020を改変).

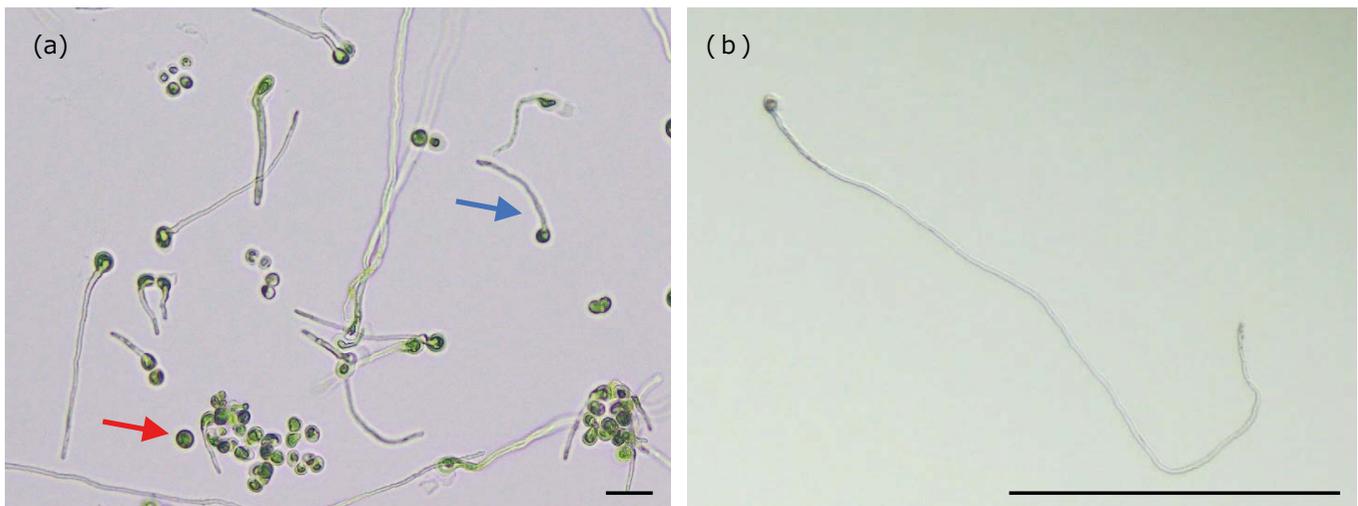


図2. (a)無菌状態のマキヒトエの葉身細胞(赤矢印)と仮根細胞(青矢印)(50 μm , Kinoshita *et al.* 2022を改変). (b)マキヒトエの仮根細胞は, 培地中に thallusin が存在しない場合でも1 mm以上に伸長した(500 μm).

ヒトエの体細胞に対して, thallusin の1) および2) の機能は観察されなかった。マキヒトエの多細胞葉状化は, 孢子由来の未分化な生殖細胞に対して, thallusin 添加により誘導できる。一方で, 生殖細胞から複数回の細胞分裂を経験した葉身細胞や仮根細胞では, thallusin の影響は認められなかった(Kinoshita *et al.* 2022)。

ヒトエグサと海洋細菌との共培養による陸上養殖生産技術開発

前述したように, thallusin はマキヒトエの葉身細胞の多細胞葉状化を誘導できなかった。同様の結果は, 別途実施したヒトエグサにおいても認められた。養殖用の種苗を生産するためには確実な多細胞葉状化が必要不可欠であるため, thallusin 以外で多細胞葉状化に関与する物質を産生する細菌

表1. マキヒトエにおける3つの細胞型の発生パターン. 24穴ウェルプレート内の各ウェルには、生殖細胞、葉身細胞、または仮根細胞をそれぞれ1個ずつ、合計600個入れ、Thallusin有り・無しで10日間培養し、形態型を判別し5種類に分類した. 予備試験において仮根細胞は、25°Cで成熟せず、発生を観察できたため、20°Cに加えて25°Cでも実施した (Kinoshita *et al.* 2022 を改変).

細胞型	温度 (°C)	Thallusin 添加の有無	多細胞 葉状化の割合 (%)	細胞分裂する場合の様式			細胞分裂しない場合の様式		
				I 葉身細胞+ 仮根細胞	II 葉身細胞 2 個	III 仮根細胞 2 個	IV 伸長	V 停止	
生殖細胞	20	+	100	100	0	0	0	0	<i>n</i> = 100
	20	-	0	100	0	0	0	0	<i>n</i> = 100
葉身細胞	20	+	0	51	8	24	10	7	<i>n</i> = 100
	20	-	0	46	11	20	13	10	<i>n</i> = 100
仮根細胞	20	+	0	0	0	0	50	0	<i>n</i> = 50
		-	0	0	0	0	50	0	<i>n</i> = 50
	25	+	0	0	0	0	50	0	<i>n</i> = 50
		-	0	0	0	0	50	0	<i>n</i> = 50

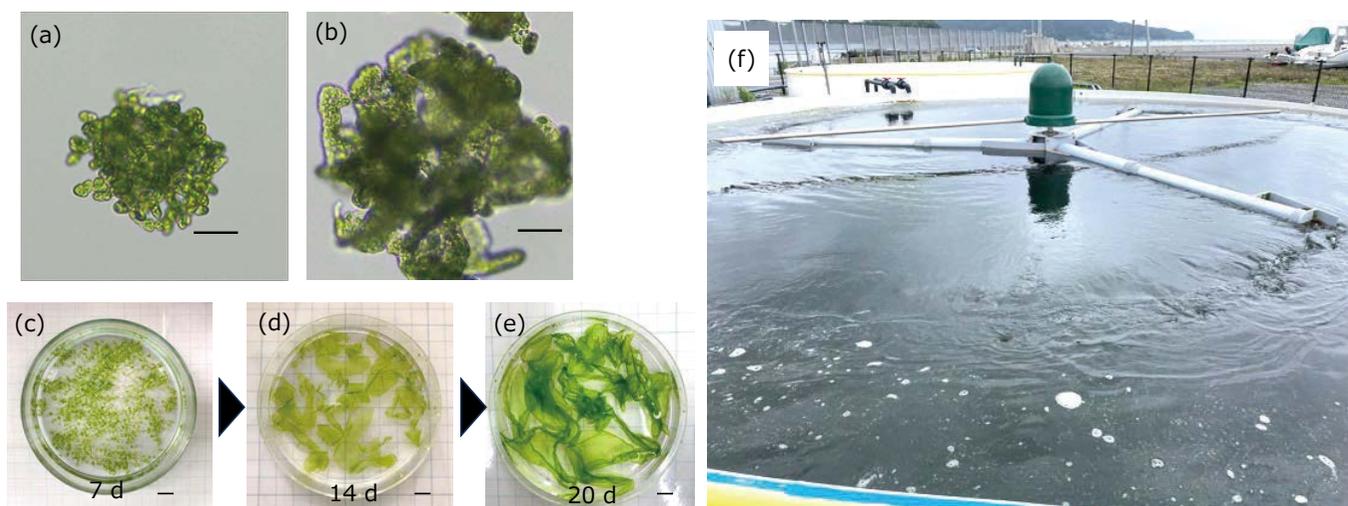


図3. ヒトエグサの種苗生産方法と屋外養殖. (a) 形態形成誘導因子を含まない培養条件では単細胞同士が緩く結合した塊になる, (b, c) 細菌を添加して7日目の多細胞葉状形態, (d) 14日目, (e) 20日目. スケールは (a, b) 50 μm , (c-e) 1 cm を示す. (f) 理研食品 (株) 陸前高田ベースに設置された30 t水槽で養殖した.

を探索する必要が生じた。そこで、海藻の表面から単離した細菌株または、独立行政法人製品評価技術基盤機構 (NITE) の RD 株 (属レベルで同定された細菌株) から合計約 100 種類を選定し、単細胞状態のヒトエグサ葉身細胞との共培養を実施した。その結果、1) 多細胞葉状化させずに単細胞の増殖を促進する細菌 (細菌 A)、2) 多細胞葉状化を誘導する細菌 (細菌 B) を見出すことができた。これらの葉身細胞に対する作用が異なる細菌 2 種を用いた種苗生産工程を以下の通り開発した。はじめに、ヒトエグサの葉身細胞に細菌 A を添加して単細胞のまま増殖させる (図 3a)。この増殖は指数関数的に進むので、いわば「タネ」の元となる細胞を短期間で大量に確保することが可能となる。こうして増やした単細胞に細菌 B を添加して通気培養すると単細胞が多細胞化が進んで葉状体となり、わずか 1 週間で養殖に利用可能な種苗を安定的かつ大量に作製することが可能となった (図 3b, c)、その後、

14日目 (図 3d)、20日目 (図 3e) にそれぞれ藻体のサイズに合わせて培養容器を拡大して成長を促した。こうして得られた種苗は屋外の水槽に移して更に成長させ、最終的に 30 t (直径 8 m) の水槽で養殖し、収穫に至った (図 3f)。この研究は、多細胞藻類の増殖様式を、細菌との共培養によって切り替えることで種苗生産を行う革新的な手法であり、その実用性を産業レベルで実証した初の例となった (木下 2022)。

ヒトエグサの養殖産業

ヒトエグサの乾燥品は、強い香気が特徴でスープや佃煮の原料としてのニーズが高く、タンパク質、食物繊維、ミネラル、ビタミン C を多く含む食品として高い市場価値がある。その市場規模は乾燥原料で約 40 億円 (900 t-dry year⁻¹, 平均入札価格 4,500 円 kg⁻¹) と試算されており、これはスサビノリ *Pyropia yezoensis* (Ueda) M.S. Hwang & H.G. Choi, マコンブ

Saccharina japonica (Areschoug) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl & G.W. Saunders, ワカメ *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar, ならびにヒジキ *Sargassum fusiforme* (Harvey) Setchell の主要な食用海藻 4 種に続くものである。ヒトエグサの養殖は、採苗した養殖網を比較的浅い海で支柱に張って行われる。養殖網への採苗技術として天然採苗と人工採苗の 2 つの方法がある。天然採苗は、初秋に採苗適地（種場）に養殖網を設置し、自生しているヒトエグサ胞子体から自然に放出される遊走子を付着させる方法である。1970 年代半ばには、人工採苗技術が開発されたが、それ以前は天然採苗に依存していた（Kida 1990）。現在、国内の各養殖場における人工採苗の普及率は、統計データが不足しているため明らかになっていない。全国第 1 位の生産量を誇っている三重県志摩市においては、1970 年頃には生産量が 300 t year⁻¹ を超えていたが、内湾域の泥質化による生育環境の悪化が原因とされる生産量の急激な低下が 1980 年頃から認められ、2000 年代半ばには 30 t year⁻¹ を下回っている（田崎ら 2017）。また、全国第 2 位の生産量である福島県相馬市のヒトエグサ養殖においても、2011 年の東日本大震災で養殖場の底質が大きく変化したことで、未だに種場でのヒトエグサ遊走子の供給が不安定な状態にある（成田 2016）。減少している現状の国内養殖生産量では、ヒトエグサのマーケットの要求量を補うことができていない。このままのペースで生産量が減少し、価格が高騰すればヒトエグサ養殖産業が縮小する可能性がある。ヒトエグサ養殖産業を発展させるためには、気候変動に左右されにくい優良系統株の選抜、維持管理および生産量の維持につながる技術開発が必要である。

緑藻における陸上養殖技術の展望

一般的に海藻の養殖は環境変動の大きな海面で行われるため、安定的な収穫量を確保する事や、品質を一定に保つことが困難であるが、陸上養殖では、水温、栄養塩、塩分など環境条件の制御できるため、上記のような海面養殖の問題を解決し、効率的なバイオマス生産を実現できる（Hafting *et al.* 2012, 2015）。世界の海藻の養殖生産量において、緑藻が占める割合は 1% 以下であり、養殖量の拡大には生産需要を満たすために十分な量と品質の種苗を安定的に供給できないことに障壁がある（Moreira *et al.* 2021）。緑藻の陸上養殖を普及させるには、安定した種苗生産技術の開発が強く望まれている。例外的にスジアオノリでは、「孢子（発芽体）集塊化法」が種苗生産技術として開発され、通年養殖生産が行われており、高い生産性が報告されている（Hiraoka & Oka 2008）。高知県で開発されたこの手法は全国各地に波及中で、愛媛県、広島県、岩手県など、次々と生産施設が建設され稼働しており、2021 年現在、全国で陸上生産されるスジアオノリの年間合計数量は約 20 t-dry mass と推定されている（平岡 2022）。近年では、1 日あたり 4 倍で成長する高成長なミナミアオノリ *U. meridionalis* Horimoto & S. Shimada とスジアオノリの成長比較（Hiraoka *et al.* 2020）、スジアオノリの地域系統間の成長

および成熟特性の比較が報告され（Sato *et al.* 2021）、養殖のための基礎的な知見が蓄積し、陸上養殖の普及を加速させている。緑藻は、高い成長ポテンシャルを持つため、種苗生産技術の進展により、陸上養殖の事業化は急速に進むことが予測される。

著者の研究は（木下 2022）、形態形成誘導の作用をもつ細菌との共培養を通じて、ヒトエグサの種苗を安定的かつ持続可能な形で生産を可能にした。これまでの陸上養殖や海面養殖の技術開発では、藻類のみが研究対象とされ、共生する細菌には注意が払われてこなかった。アオサ属海藻の養殖には、有用な細菌を共存させることが望ましいため、緑藻と細菌叢の両方をモニタリングする必要性が指摘されている（Califano *et al.* 2020）。そのため、ヒトエグサにおいても有用な細菌のスクリーニングを行い、緑藻と細菌の共培養技術の確立を目指している。

今後さらに陸上養殖事業を発展させるためには、良質な種苗の確保と種苗生産技術の最適化が重要になる。有用な系統株を保管して、緑藻と細菌との共培養技術を活用することで、良質な種苗を安定的に大量に生産することが可能である。良質な種苗の安定供給により、陸上養殖の生産性の向上が期待される。また、ヒトエグサの海面養殖では、各地域の経験則に基づいた種苗確保が一般的であり、品種の選抜や安定的な種苗生産が課題となっている。陸上養殖技術で生産された良質な種苗を海面養殖に導入することで、より安定した生産と収量の向上が見込まれる。当社の種苗生産や養殖技術の開発は、自治体や大学等と共同で産業振興を目的とした取り組みでもある。まずは東北から、地域と連携を進め、復興支援とともに被災地の課題やニーズに対応していきたいと考えている。

謝辞

本稿に関連する研究は、JST-OPERA「低 CO₂ と低環境負荷を実現する微細藻バイオリファイナーの創出」(JPMJOP1832)のご支援をいただきました。高知大学平岡雅規教授には本稿における研究全般をご指導いただくとともに本稿の校閲を賜りました。徳島文理大学山本博文教授には、形態形成物質 thallusin を提供して頂きました。理研食品（株）原料事業部の佐藤陽一部長、同沼田雄一郎リーダー、最上谷美穂研究員には、ご指導、校閲を賜りました。社会人博士課程の研究にあたっては、東京大学河野重行名誉教授、理研食品（株）宮澤亨社長、渡辺博信前社長、ならびに小野克徳顧問には JST-OPERA 課題研究の一環としてのテーマを与えていただき、ご指導、ご鞭撻、ならびに格別のご配慮を賜りました。陸前高田ベースの事業推進にあたっては、陸前高田市役所および広田湾漁業協同組合の皆様にご多大なるご支援をいただきました。ここに記して心より御礼申し上げます。

引用文献

- Alsufyani, T., Califano, G., Deicke, M. *et al.* 2020. Macroalgal-bacterial interactions: Identification and role of thallusin in morphogenesis of the seaweed *Ulva* (Chlorophyta). *J. Exp. Bot.* 71: 3340–3349.
- Califano, G., Kwantes, M., Abreu, M. H., Costa, R. & Wichard, T. 2020. Cultivating the macroalgal holobiont: effects of integrated multitrophic aquaculture on the microbiome of *Ulva rigida* (Chlorophyta). *Front. Mar. Sci.* 7: 52.
- De Clerck, O., Kao, S. M., Bogaert, K. A. *et al.* 2018. Insights into the evolution of multicellularity from the sea lettuce genome. *Curr. Biol.* 28: 2921–2933.
- Fjeld, A. & Lovlie, A. 1976. Genetics of multicellular marine algae. In: Lewin, R. A. (ed.) *The genetics of algae*. pp. 219–235. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Føyn, B. 1958. Über die sexualität und den generationswechsel von *Ulva mutabilis*. *Arch. Protistenkd.* 102: 473–480.
- Greenwell, H. C., Laurens, L. M. L., Shields, R. J., Lovitt, R. W. & Flynn, K. J. 2010. Placing microalgae on the biofuels priority list: a review of the technological challenges. *J. R. Soc. Interface* 7: 703–726.
- Grueneberg, J., Engelen, A. H., Costa, R. & Wichard, T. 2016. Macroalgal morphogenesis induced by waterborne compounds and bacteria in coastal seawater. *PLoS One* 11: e0146307.
- Hafting, J. T., Craigie, J. S., Stengel, D. B. *et al.* 2015. Prospects and challenges for industrial production of seaweed bioactives. *J. Phycol.* 51: 821–837.
- Hafting, J. T., Critchley, A. T., Cornish, M. L., Hubley, S. A. & Archibald, A. F. 2012. On land cultivation of functional seaweed products for human usage. *J. Appl. Phycol.* 24: 385–392.
- 平岡雅規 2022. 高知発・海藻陸上養殖生産技術の進展. *FFI Journal*. 227: 152–156.
- Hiraoka, M., Kinoshita, Y., Higa, M. *et al.* 2020. Fourfold daily growth rate in multicellular marine alga *Ulva meridionalis*. *Sci. Rep.* 10: 12606.
- Hiraoka, M. & Oka, N. 2008. Tank cultivation of *Ulva prolifera* in deep seawater using a new “germling cluster” method. *J. Appl. Phycol.* 20: 97–102.
- Kessler, R. W., Weiss, A., Kuegler, S., Hermes, C. & Wichard, T. 2018. Macroalgal-bacterial interactions: role of dimethylsulfoniopropionate in microbial gardening by *Ulva* (Chlorophyta). *Mol. Ecol.* 27: 1808–1819.
- Kida, W. 1990. Culture of seaweeds *Monostroma*. *Mar. Behav. Physiol.* 16: 109–131.
- 木下優太郎 2022. 細菌-多細胞藻類の共培養系によるバイオマス生産技術の開発. 高知大学大学院総合人間自然科学研究科博士論文.
- Kinoshita, Y., Sato, Y., Sakurai, T., Yamasaki, T., Yamamoto, H. & Hiraoka, M. 2022. Development of blade cells and rhizoid cells aseptically isolated from the multicellular leafy seaweed *Gayralia oxysperma*. *Cytologia* 87: 17–22.
- 木下優太郎・田中幸記・山本博文・佐藤陽一・櫻井哲也・平岡雅規 2020. 葉状多細胞緑藻で発見された単細胞状態での指数増殖. *藻類* 68: 39.
- Matsuo, Y., Imagawa, H., Nishizawa, M. & Shizuri, Y. 2005. Isolation of an algal morphogenesis inducer from a marine bacterium. *Science* 307: 1598.
- Matsuo, Y., Suzuki, M., Kasai, H., Shizuri, Y. & Harayama, S. 2003. Isolation and phylogenetic characterization of bacteria capable of inducing differentiation in the green alga *Monostroma oxyspermum*. *Environ. Microbiol.* 5: 25–35.
- Moreira, A., Cruz, S., Marques, R. & Cartaxana, P. 2021. The underexplored potential of green macroalgae in aquaculture. *Rev. Aquacult.* 14: 5–26.
- 成田薫 2016. 平成 28 年度福島県水産試験場事業概要報告書: 79–80.
- Provasoli, L. & Pintner, I. J. 1980. Bacteria induced polymorphism in an axenic laboratory strain of *Ulva lactuca* (Chlorophyceae). *J. Phycol.* 16: 196–201.
- Sato, Y., Kinoshita, Y., Mogamiya, M., Inomata, E., Hoshino, M. & Hirota, M. 2021. Different growth and sporulation responses to temperature gradient among obligate apomictic strains of *Ulva prolifera*. *Plants* 10: 2256.
- Spoerner, M., Wichard, T., Bachhuber, T., Stratmann, J. & Oertel, W. 2012. Growth and thallus morphogenesis of *Ulva mutabilis* (Chlorophyta) depends on a combination of two bacterial species excreting regulatory factors. *J. Phycol.* 48: 1433–1447.
- Steinhagen, S., Barco, A., Wichard, T. & Weinberger, F. 2019. Conspecificity of the model organism *Ulva mutabilis* and *Ulva compressa* (Ulvoophyceae, Chlorophyta). *J. Phycol.* 55: 25–36.
- 田崎智晶・赤司有三・加藤敏朗ら 2017. 海藻養殖の障害となる濁りの発生機構に関する研究一的矢湾奥伊雑ノ浦ヒトエグサ (*Monostroma nitidum*) 漁場における事例研究一. *水産海洋研究* 81: 245–258.
- Tatewaki, M., Provasoli, L. & Pintner, I. J. 1983. Morphogenesis of *Monostroma oxyspermum* (Kütz.) Doty (Chlorophyceae) in axenic culture, especially in bialgal culture. *J. Phycol.* 19: 409–416.
- Wichard, T. 2015. Exploring bacteria-induced growth and morphogenesis in the green macroalga order Ulvales (Chlorophyta). *Front. Plant Sci.* 6: 86.
- Wichard, T. 2023. From model organism to application: Bacteria-induced growth and development of the green seaweed *Ulva* and the potential of microbe leveraging in algal aquaculture. *Semin. Cell Dev. Biol.* 134: 69–78.
- Wichard, T., Charrier, B., Mineur, F., Bothwell, J. H., Clerck, O. D. & Coates, J. C. 2015. The green seaweed *Ulva*: a model system to study morphogenesis. *Front. Plant Sci.* 6: 72.
- 山本博文 2021. ヒトエグサ養殖におけるサルーシンの活用. *日本海水学会誌* 75: 19–25.
- Yamamoto, H., Takagi, Y., Yamasaki, N. *et al.* 2018. Syntheses of thallusin analogues and their algal morphogenesis-inducing activities. *Tetrahedron* 74: 7173–7178.

(2024 年 1 月 26 日受付, 2024 年 9 月 17 日受理)

通信担当編集委員: 秋田 晋吾