

接合藻類と羽状珪藻類にみられる配偶子のう接合の由来

中原紘之*・市村輝宜**

*京都大学農学部 (606 京都市左京区北白川追分町)

**東京大学応用微生物研究所 (113 東京都文京区弥生1-1-1)

Nakahara, H. and Ichimura, T. Convergent evolution of gametangiogamy both in the Zygnematalean green algae and in the pennate diatoms. Jpn. J. Phycol. 40: 161-166.

The Zygnematalean green algae and most of the pennate diatoms share the same type of sexual reproduction, so called gametangiogamy. The gametes are non-flagellated and are brought together by a prior pairing of their mother cells. This gives us an important viewpoint to infer the evolution of this type of sexual reproduction. We suggest that it has evolved from oogamy not only in the pennate diatoms but also in the Zygnematalean green algae when ancestral forms of both the algae invaded new shallow water habitats by changing their life style during the Cretaceous. The shallow water habitats, because of the large stress caused by occasional drought, are presumed to be favourable more for algae with large-sized zygotes by oogamy than for those with small-sized zygotes by isogamy. Oogamy, however, might not be convenient for such algae to make a sufficient number of zygotes, because the movement of flagellated male gametes might be restricted by the paucity of water. On the other hand, such habitats also might endanger the ancestral forms by embedding their vegetative cells into the muddy bottom or by depleting nutrients around them, if they could not move out or around on the surface of muddy bottom by means of the gliding mechanism which is well-known for the Zygnematalean green algae and the pennate diatoms. Such gliding movement could have evolved gametangiogamy which has an advantage to improve the inconvenience of sexual union by oogamy. We suggest that such evolution could be possible by heterochrony in which genes for sexual approach and some parts of conjugation process are expressed in gametangial, instead of gametic, cells and that by the accomplishment of the prior gametangial pairing, gametes produced by a male gametangium could be equalized in number and consequently in size to those produced by a female gametangium.

Key Index Words: evolution of sexual reproduction—gametangiogamy—isogamy—non-flagellated gamete—pennate diatom—Zygnematales

Hiroyuki Nakahara, Faculty of Agriculture, Kyoto University, Sakyo-ku, Kyoto, 606 Japan

Terunobu Ichimura, Institute of Applied Microbiology, University of Tokyo, Bunkyo-ku, 113 Japan

水中で生活する藻類にとって、鞭毛を持った細胞を形成することは、配偶子の接近及び動胞子による個体の分散などに非常に有利である。このため有性生殖が知られている多くの藻類では、雌雄の両方または雌性の配偶子に鞭毛が存在する。しかし紅藻類、接合藻類ならびに羽状珪藻類の有性生殖においては、鞭毛を持った配偶子は全く形成されない。紅藻類はもとの起源より、鞭毛を持たなかったと考えられているが (Searles, 1980)、接合藻類と羽状珪藻類については、系統的には鞭毛を持っていたグループより生じたと考えられている (Stewart and Mattox, 1978; 堀, 1983; Round and Crawford, 1981, 1984; Mann and Marchant, 1989)。しかし、接合藻類と羽状珪藻類は系統的にかなり異なっているだけでなく、生活環の型も前者は単

相環、後者は複相環とまったく異なっている (市村, 1981)。しかしこの両者では、栄養細胞と同形の配偶子のうが接合し、その後各配偶子のう内に1個または2個の無鞭毛の配偶子が形成され、ほぼ同形の配偶子がアメーバ様の運動を行って接合子を形成するという、配偶子のう接合がみられるという点で共通している (Wiese, 1969)。

多くの羽状珪藻類でみられる配偶子のう接合は、現生の中心珪藻類ならびに一部の羽状珪藻類 (Subba Rao et al., 1991) で知られている卵子生殖に由来するが、その間のギャップは大きいと考えられる (Drebes, 1977)。羽状珪藻類が示す種々の生活特性のうち、どのような特性を獲得したことが、卵子生殖から配偶子のう接合が進化するのに有効であったか、またその過

程などについては考えられていない。一方、接合藻類で見られる配偶子のう接合についても、それらがかつて、陸上の湿った環境で生活していた痕跡であるとの説 (Stebbins and Hill, 1980) があるが、その有性生殖法がどのようにして進化したかについては説明されていない。微細構造の研究によると、接合藻類は主として水中で生活している多くの緑藻類とは別系統に属し、陸上に進出した緑色植物が卵子生殖を獲得する前にそれらの系列から分かれたと考えられている (Melkonian, 1982)。しかし、著者らは接合藻類の配偶子のう接合も、羽状珪藻類と同様に、卵子生殖に由来すると考えている。その根拠ならびに、それらがどのような環境のもとで、配偶子のう接合による有性生殖へと進化していったかについて、珪藻類とあわせて考えてみたい。

有性生殖法の進化と生育環境

下等真核生物にみられる様々な有性生殖法は、同形配偶から、異形配偶へと進化し、そして、大きくなった雌配偶子が運動能力を失い、卵子生殖が生じたと考えられている (Bell, 1978; Hoekstra et al., 1984; Cox and Sethian, 1985)。すなわち、一方の性が小さな配偶子に分裂することで数と運動力を増し、接合の確率を高め、次世代への資源確保については、接合相手の配偶子が所有するものに頼りきるという戦略 (小配偶子戦略) が生じると、それに対応して、他方が資源を接合相手に頼れないために、自ら大きな配偶子を作り接近する相手を選ぶという戦略が発達する可能性がある (Parker et al., 1972; Parker, 1978; Maynard Smith, 1978)。同形配偶に留まるか異形配偶が進化するかは、形成される接合子の数と生存率が関係する。その理論的考察において、一定の大きさの配偶子のう (M) が分裂することによって、ある大きさの配偶子 (m) を n 個形成すること、すなわち $M = m \times n$ が前提条件とされており、小さな配偶子は多数形成されるが大きな配偶子は少数しか形成されない。大きな配偶子同志の合体が最も大きな接合子を形成するがその数は最も少なく、小さな配偶子同志の合体が最も小さな接合子となるが最も数が多く形成される。言うまでもなく、大小の配偶子の合体による接合子は、数と大きさにおいてその中間の値となる。

より大きな接合子はより高い生存率を示すと考えられるが、そのような接合子が無条件に形成されるわけではない。接合子の大きさの変異が接合子の生存率に

ほとんど影響を与えないような条件では、より小形の配偶子を多数形成する変異個体の遺伝子は、より大形で少数の配偶子を形成する変異個体の遺伝子よりも子孫に伝えられる確率が高いため、世代を重ねるにつれ、配偶子として機能できる最小の配偶子を最も多く形成する個体が集団を占めるようになることが予想される。従って、このような条件下では同形配偶が安定であると考えられる。しかし、接合子の大きさの変異が接合子の生存率に大きく影響する条件下では、もし仮に同数の配偶子が形成されるとすると、生存率の高い大形の接合子の要素となる大形の配偶子を形成する変異個体の方が、生存率の低い小形の接合子の要素となる小形の配偶子を形成する変異個体よりも、数多くの遺伝子の子孫に伝えることになる。ところが上記の前提条件のとおり、小形の配偶子はより多数形成されるため、大形の配偶子と比較して受精の確率がより高い。このため、大形の配偶子を形成する変異個体のみが集団を占めることはなく、小形の配偶子を形成する変異個体の存続または侵入の可能性が常に存在する。従って、接合子の大きさが選択される条件下では、異形配偶が進化的に安定な戦略と考えられる (Maynard Smith, 1978, 1982)。

上記は鞭毛で水中を自由に運動する配偶子について考察されたものであるが、異形配偶により雌雄性がより進化するにつれて、多数形成される雄配偶子はより小形化し、運動性を増すのに対して、少数しか形成されない雌配偶子はより大形化し、ついには運動能力を失い卵となり、卵子生殖にまで進化するものと考えられている。卵子生殖を行うようになったものでは、雌性配偶子の無駄はそれほど資源の損失にはならないが、受精の失敗による雌性配偶子の無駄は、資源の損失の度合いが大きい。そこで、多くの資源を含んだ雌配偶子はその無駄を少なくするためにフェロモンを放出し、雄配偶子を誘引する機構を発達させ、運動能力の高い雄配偶子による受精を確実なものとしている。

それでは実際に藻類の場合、どのような環境のもとで同形配偶にとって好ましく、どのような環境が異形配偶にとって好ましいかを考えてみる。接合子の主な死亡要因が環境ストレスではなく、病原菌の寄生や中、大形動物プランクトンなどによる捕食などの様に偶然の機会に大きく左右される場合は、接合子の生存率はその大きさとあまり関係しない場合が多いと考えられる。このような場合には、小さくてもより多数の接合子を作る方が有利である。逆に接合子の主な死亡要因が環境ストレスである場合には、数が少なくても、ひ

とつひとつが多くの資源を持った接合子を形成して、そのストレスに耐えたほうが有利である。Madsen and Waller (1983) は淡水産緑藻類と黄金藻類の生育場所と有性生殖法との関係を文献から調査し、異形配偶の究極の様式である卵子生殖を行うものは、池などの浅い水域で生活するものが多く、同形配偶を行うものは、大きな安定した水域で生活するものが多いことを明らかにした。これは浅い不安定な水域、すなわちストレスの多い環境に適応したものには、異形配偶を経て卵子生殖にまで進化したものが多いことを意味しており、上記の理論の結果と良く合っている。

Parker et al. (1972) は上述の理論とは別に、実際どのようなようにして異形配偶が進化したかを考察した際に、有性生殖法は体の構造の複雑さと関係が深いのではないかと考えた。これは栄養体が単細胞であるような単純な体制しかとらないものは、同形配偶を行い、複雑な組織を形成するようなものが異形配偶を進化させる傾向があるというものである。つまり単細胞性の生物では、生き残るのに接合子の数が重要であり、多細胞性の生物では、発芽後の造形に多くのエネルギーが必要なため、接合子に多くのエネルギーを注入しておく必要があるためだという考えが基礎にある (Bell, 1978)。しかしこれには例外が非常に多いことが彼らを悩ませた。そのため Bell (1982) は、単細胞性の生物でも配偶子を形成する際に母細胞が大きくなってから配偶子を形成するものでは同形配偶を行い、母細胞が大きくならない、あるいはむしろ小さくなってから配偶子を形成するものでは、異形配偶となると考えた。これにより中心珪藻類の卵子生殖は説明されるが、なぜこのような現象が珪藻類以外でも一般的に生じるかの根拠は十分には示されていない。藻類の有性生殖法は Madsen and Waller (1983) が指摘しているように、生育環境と関係が深いと考えるほうが妥当である。

珪藻類と接合藻類の有性生殖法の進化の要因

羽状珪藻類ならびに接合藻類でみられる有性生殖法、すなわち配偶子のう接合は、遊泳配偶子を持たないため、もし各個体が広い水中に分散して生活している場合には、あまり効率的に受精が行われるとは考えにくい。しかし、現在ある分類群中に含まれている種数が多いほど、それらの分類群がよく繁栄しているとすると、羽状珪藻類ならびに接合藻類は、現在非常によく繁栄していることになる。

常に大量の水に囲まれた環境のもとに生育している

藻類でも、雌配偶子が次世代のための資源のほとんどを担っているものが多いが、1つの細胞からいくつかの雌配偶子が形成されるものでは、雌配偶子も鞭毛を持ち、運動能力を保つことにより受精の確率を高め、接合子数の確保を行っている。また、より大きな雌配偶子 (卵細胞) を形成して鞭毛を失ったものでは、雄配偶子は小さく、多量に作られ、鞭毛によって卵細胞のほうへ活発に泳いでいく。鞭毛による運動は、卵子生殖においても非常に重要である。中心珪藻類では、雄配偶子が形成されるとき、母細胞の細胞質の一部を捨て去るものが知られている (Drebes, 1977)。これは、雄配偶子がより大きな運動力を得るためであろう。

ところが、浅く時には干上がってしまうような場所では、自由に遊泳できる空間が少なく、鞭毛による運動は大きな制約をうけ、鞭毛による運動がそれほど受精率を高めるのに有効ではないことも生じる。しかし、そこで全生活史をおくるようになった多くのものでは、有性生殖を行わなければ個体群が維持できなかったと考えられる。接合藻類では耐久細胞の機能を持った接合胞子を形成するのに、有性生殖は必須である。珪藻類では、増殖にともなって細胞の大きさが減少していくため、ある限界以下になるとサイズを回復する機構が必要であり、有性生殖により増大胞子を形成する。そして現在、それらは自由に遊泳できる空間の少ない環境下にも多く生息している。そのような環境下で生活するようになった両群の祖先にとって、受精が有効に行われるためには、ほとんど動かなくても接合できるほど、両配偶子は近接して形成されること、あるいは、すくなくともどちらかの配偶子が、鞭毛以外のなんらかの方法で動いて行くということが必要であったろうと考えられる。この場合には、一方の性の配偶子が分泌する誘引物質の介在も重要であろう。

珪藻類では卵子生殖から配偶子のう接合への進化過程の中間段階を示す例が知られている。羽状類でも、真の縦溝をもたない Araphidineae 亜目のものには、中心類の卵子生殖の時とよく似た方法で、1個の卵を持った雌細胞の近くに、1細胞中に2個の裸の雄配偶子が形成される (Drebes, 1977)。この雄配偶子には鞭毛が生じず、アメーバ運動により移動して雌配偶子と合体する。しかし、このような鞭毛のない裸の配偶子では、それほど長時間生存できないし、長距離移動もできないと考えられる。そのため雌配偶子を形成する細胞と、雄配偶子を形成する細胞とがごく近接して形成され、配偶子自体の動く距離が短くてもすむような性の発現機構の存在が考えられる。

有性生殖の問題とは別に、このような水域を生活空間として選んだものは、水の攪乱が少ないときには、すぐに底に沈み泥に埋もれて光が当たらなくなってしまふ。また、何らかの方法で自らが運動していなければ、細胞の周囲の栄養塩はすぐに不足してしまう。そのため栄養細胞がそれらの生存のためにも、そのような環境に適した運動方法を獲得している必要性がある。このような理由によって、栄養細胞が滑走運動の能力を獲得したものが生じたと考えられる。この運動性は、珪藻類では羽状類のものが、原始的な中心類のものより分化し(Round and Crawford, 1981), その後、真の縦溝を持つようになったさいに獲得されたものであろう。その運動のメカニズムも詳細に研究されている(Harper, 1977; Edgar and Pickett-Heaps, 1984)。接合藻類の運動性についても、栄養細胞(Neuscheler, 1967a, b; Häder and Wenderoth, 1977; Wenderoth and Häder, 1979)及び有性生殖の誘起が行われた細胞(Brandham, 1967; Ichimura and Kasai, 1984, 1987; Coesel and de Jong, 1986)の滑走運動が研究されている。さらに、その実態はまだ明らかにされていないが、これらの分類群の性誘引物質に関して、その存在が示唆されている(市村, 1977)。従って、有性生殖の時期に雌雄の配偶子のう同志がその運動能力で近づき、雌雄の配偶子を近接して形成するものが生じたと考えられる。

現生の羽状珪藻類及び接合藻類の有性生殖では、2個の配偶子のうが共通の粘質物の中に包まれた状態や、接合管で連結された状態で配偶子が形成され、受精が行われる。両配偶子は裸の原形質のかたまり(プロトプラスト)で鞭毛を持っていないが、効率よく受精が行われる。雌雄の細胞が近接したり、接合管を形成するなどの形質は、本来は配偶子において発現するはずのものである。しかし、遺伝子制御機構の何らかの変異によって、配偶子形成と上記の形質に関する遺伝子の発現が時間的に前後する可能性を考えれば、配偶子のうが配偶子の形質の一部を発現することもそれほど不思議なことではない。生物進化において、このような形質発現の異時性が大きな役割を果たしている例が数多く知られている(Gould, 1977)。上記のように、一対の配偶子のうが作り出す限られた空間内に雌雄の配偶子が形成され、その受精の精度が高まると、当然両配偶子の数が同数であるのが最も無駄がないと考えられる。卵子生殖への進化を支えてきた、より大きな接合子への選択が継続していると考えられるから、雄配偶子の数は雌配偶子の数と同数になり、その

大きさも等しくなると考えられる。現に、羽状珪藻類の配偶子のうに形成される配偶子の数は1個か2個であり、中心珪藻類で知られている卵の数と同数である。中心珪藻類の精子は1個の配偶子のうに4個は形成されるが、羽状珪藻類ではそのような多数の配偶子を形成する例は知られていない(Drebes, 1977)。このように配偶子のうが1対1で対合する有性生殖においては、有性生殖法の進化の理論で述べたような小配偶子戦略が入り込む余地はない(Bell, 1982)。

これまでに発見された化石の資料からすると、接合藻類の出現は白亜紀の始めの頃と考えられている(Schopf, 1970)。Stebbins and Hill (1980)は接合藻類を、一度、陸上上がった緑色植物のグループの中から再び水中生活に戻ったものだと考えている。その根拠として、動胞子を形成しないことと、運動性のある配偶子を形成しないことが挙げられている。これらの性質は、陸上生活の名残であるという訳である。そうすると、シルル紀に上陸したもののいくつかは、単細胞のまま陸上で過ごし、その間にそこで配偶子のう接合を進化させ、白亜紀の始めのころに再び水中生活に戻り、そこで分化したことになる。確かに配偶子のう接合は、受精という点では水中でなくても可能な有性生殖法である。しかし水中でなければ、両性の配偶子のうはお互いに近づくことはかなり難しい。接合藻類の祖先と考えられる緑藻類の卵子生殖を考えると、有性生殖の一時期に降水などを利用できるのであれば、現生の一部の陸上植物でもみられているように、鞭毛による運動能力を持った精子が、水中を泳いでいくという効率的な方法も可能である。しかしそのような陸上では、接合子の発芽個体の分散に関しても、鞭毛による運動はやはり降水の機会を待たなければならない。いっぽう、発芽個体がしっかりした細胞壁を形成し滑走運動する分散方法は、発芽個体が鞭毛運動により分散してから細胞壁を形成するのと比べても、必ずしも水中生活に適応していないとはいえない。

シルル紀の頃陸上に進出したと考えられている緑色植物の祖先のすべてが、一気に水中から陸上上がったのではなく、より原始的なものはより多く水中生活に依存し、浅い水域に留まっていたのではないだろうか。接合藻類の直系となる分類群は知られていないが、そのような浅い水域で生活し、フラグモプラスト型の細胞分裂を行い、卵子生殖を行うものの中から接合藻類が分化したものと著者らは推察する。

羽状珪藻類も白亜紀の始めに、古中心珪藻類より、浅い水域の底棲生活に適したものと分化したものと

と考えられている (Round and Crawford, 1981)。その有性生殖法からみても、この考えは妥当であろう。つまり、接合藻類と珪藻類でみられる非常によく似た配偶子のう接合は、両者が、白亜紀の始めのころ多く形成された環境、つまり時には干上がるような、そして底質が滑走運動に適するようになった浅い水域のもとで、底棲生活を行うようになったことによる類似であろう。そして前述したように、より生存率の高い接合子を浅い水域でも効率よく形成できたことが、この両グループがよく繁栄している理由である。現在、浮遊生活をおくっている羽状珪藻類も多く知られている。これらはその後、群体を形成したりすることにより浮遊性を増し、広い水域へ進出したものであり、配偶子のう接合を続けている種は、有性生殖時における雌雄の個体の位置関係が、浅い水域の場合と似ているからである。

最近、羽状珪藻類でありながら卵子生殖を行うものが、海産の浮遊生活種である *Nitzschia pungens* で発見された (Subba Rao et al., 1991)。このことについて、同属の他の種と同じように配偶子のう接合を行っていたものが、再度浮遊生活に適応することにより卵子生殖に祖先帰りのしたのか、あるいは、この種はもともと *Nitzschia* 属の他の種とは起源が異なり、その起源から底棲生活に適応することなく、ずっと浮遊生活を続け卵子生殖を行っていたのかの2つが考えられる。羽状珪藻類の有性生殖法に関するこれまでの研究は、主に附着生活をおくっている種で行われており、浮遊生活をする種については、ほとんど調べられていない (Mann, 1984)。浮遊生活をおくる種について、広くその有性生殖法を検討する必要がある。その結果、浮遊生活をおくる羽状珪藻類のいくつかの属の種で、卵子生殖が見つかるようなことがあれば、生育環境に適応した生活史戦略の変更の重要な事例になると考えられる。また、羽状珪藻類の配偶子のう接合は、その生育場所と密接に結びついて進化してきたことの間接的な証拠にもなる。

謝 辞

校閲者の方々の適切な助言に心より感謝いたします。本研究の一部は文部省科学研究費一般 (C) 02640536 の援助の下に行われたものであり、謝意を表します。

文 献

- Bell, G. 1978. The evolution of anisogamy. *J. theor. Biol.* 73: 247-270.
- Bell, G. 1982. *The Masterpiece of Nature: the Evolution and Genetics of Sexuality*. Croom Helm, London.
- Brandham, P. E. 1967. Time-lapse studies of conjugation in *Cosmarium botrytis*. II. Pseudoconjugation and an anisogamous mating behavior involving chemotaxis. *Can. J. Bot.* 45: 483-493.
- Coesel, P. F. M. and de Jong, W. 1986. Vigorous chemotactic attraction as a sexual response in *Closterium ehrenbergii* Meneghini (Desmidiaceae, Chlorophyta). *Phycologia* 25: 405-408.
- Cox, P. A. and Sethian, J. A. 1985. Gamete motion, search, and the evolution of anisogamy, oogamy, and chemotaxis. *Am. Nat.* 125: 74-101.
- Drebes, G. 1977. Sexuality. p. 250-283. In D. Werner [ed.] *The Biology of Diatoms*. Blackwell Sci. Puble., London.
- Edgar, J. D. and Pickett-Heaps, J. D. 1984. Diatom locomotion. p. 47-88. In F. E. Round and D. J. Chapman [eds.] *Progress in Phycological Research*, Vol. 3. Biopress Ltd., Bristol.
- Gould, S. J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
- Harper, M. A. 1977. Movements. p. 224-249. In D. Werner [ed.] *The Biology of Diatoms*. Blackwell Sci. Puble., London.
- Häder, D.-P and Wenderoth, K. 1977. Role of three basic light reactions in photomovement of desmids. *Planta* 137: 207-214.
- Hoekstra, R. F., Janz, R. F. and Schilstra, A. J. 1984. Evolution of gamete motility differences I. Relation between swimming speed and pheromonal attraction. *J. theor. Biol.* 107: 57-70.
- 堀 輝三 1983. 細胞構造にみる緑藻類の系統と進化. *遺伝* 37: 16-23.
- 市村輝宜 1977. ミカヅキモの有性生殖. P. 35~56. 日本発生生物学会編 受精の生物学. 岩波書店, 東京.
- 市村輝宜 1981. 生活環. P. 7~21. 古谷雅樹編 植物生理学 (7) 个体発生. 朝倉書店, 東京.
- Ichimura, T. and Kasai, H. 1984. Time lapse analyses of sexual reproduction in *Closterium ehrenbergii* (Conjugatophyceae). *J. Phycol.* 20: 258-265.
- Ichimura, T. and Kasai, H. 1987. Time-lapse analyses of sexual isolation between two closely related mating groups of the *Closterium ehrenbergii* species complex (Chlorophyta). *J. Phycol.* 23: 523-534.
- Madsen, J. D. and Waller, D. M. 1983. A note on the evolution of gamete dimorphism in algae. *Am. Nat.* 121: 443-447.
- Mann, D. G. 1984. Auxospore formation and development in *Neidium* (Bacillariophyta). *Br. phycol. J.* 19: 319-331.

- Mann, D. G. and Marchant, H. J. 1989. The origins of the diatom and its life cycle. p. 307-323. In J. C. Green, B. S. C. Leadberter and W. I. Diver [eds.] *The Chromophyte Algae: Problems and Perspectives*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Maynard Smith, J. 1978. *The Evolution of Sex*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Maynard Smith, J. 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Melkonian, M. 1982. Structural and evolutionary aspects of the flagellar apparatus in green algae and land plants. *Taxon*, **31**: 255-265.
- Neuscheler, W. 1967a. Bewegung und Orientierung bei *Micrasterias denticulata* Bréb. im Licht. I. Zur Bewegungs- und Orientierungsweise. *Z. Pflanzenphysiol.* **57**: 46-59.
- Neuscheler, W. 1967b. Bewegung und Orientierung bei *Micrasterias denticulata* Bréb. im Licht. II. Photokinesis und Phototaxis. *Z. Pflanzenphysiol.* **57**: 151-172.
- Parker, G. A. 1978. Selection on non-random fusion of gametes during the evolution of anisogamy. *J. theor. Biol.* **73**: 1-28.
- Parker, G. A., Baker, R. R. and Smith, V. G. F. 1972. The origin of gamete dimorphism and the male-female phenomenon. *J. theor. Biol.* **36**: 529-553.
- Round, F. E. and Crawford, R. M. 1981. The lines of evolution of the Bacillariophyta. I. Origin. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* **211**: 237-260.
- Round, F. E. and Crawford, R. M. 1984. The lines of evolution of the Bacillariophyta. II. The centric series. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* **221**: 169-188.
- Schopf, J. W. 1970. Pre-Cambrian micro-organisms and evolutionary events prior to the origin of vascular plants. *Biol. Rev.* **45**: 319-352.
- Searles, R. B. 1980. The strategy of the red algal life history. *Am. Nat.* **115**: 113-120.
- Stebbins, G. L. and Hill, G. J. C. 1980. Did multicellular plants invade the land? *Am. Nat.* **115**: 342-353.
- Stewart, K. D. and Mattox, R. K. 1978. Structural evolution in the flagellated cells of green algae and land plants. *BioSystems* **10**: 145-152.
- Subba Rao, D. W., Partensky, F., Wohlgeschaffen, G. and Li, W. K. W. 1991. Flow cytometry and microscopy of gametogenesis in *Nitzschia pungens*, a toxic, bloom-forming, marine diatom. *J. Phycol.* **27**: 21-26.
- Wenderoth, K and Häder, D.-P. 1979. Wavelength dependence of photomovement in desmids. *Planta* **145**. 1-5.
- Wiese, L. 1969. Algae. p. 135-188. In C. B. Metz and A. Monroy [eds.] *Fertilization*, Vol. II. Academic Press, London.