



コディオルム体（複相世代）の核の挙動からみた ヒビミドロ目緑藻の生活環

堀之内 祐介

千葉大学海洋バイオシステム研究センター（〒299-5502 千葉県鴨川市内浦1）

Yusuke Horinouchi: Life cycle of Ulotrichales viewed from the nuclear behavior in the Codiolum phase (diploid generation). Jpn. J. Phycol. (Sôruï) 69: 155–159, November 10, 2021

The understanding of life cycle diversity in ulvophycean marine green algae is hindered by the controversy regarding the life-cycle system of ulotrichalean algae. It is because whether the Codiolum phase, a characteristic unicellular diploid generation of ulotrichalean algae, is a zygote or a sporophyte remains elusive. To distinguish between zygotes and sporophytes, we need to know whether the diploid generation undergoes mitosis before meiosis. However, few suitable methods to investigate the nuclear behavior in the Codiolum phase are available. Here, I briefly review the details and issues regarding the Codiolum phase, recent methods to examine nuclear behavior of the Codiolum phase, and approaches that enable us to interpret the life-cycle system of Ulotrichales.

Key Index Words: Codiolum phase, endoreduplication, meiosis, sporophyte, Ulvophyceae, zygote

Marine Biosystems Research Center, Chiba University, 1, Uchiura, Kamogawa, Chiba, 299-5502, Japan

Contact information: yhorinouchi@chiba-u.jp

海藻を含む有性生殖する真核生物は、受精（接合）に伴う配偶子核融合と減数分裂により複相世代と単相世代を交代する生活環を持つ（Bell 1982, Mable & Otto 1998）。このような生活環は基本的な3つの様式に分けられる。多細胞の複相世代を持ち単相世代は単細胞の配偶子のみである複相型生活環、多細胞の単相世代を持ち複相世代は単細胞の接合子のみである単相型生活環、単相の世代（配偶体）と複相の世代（孢子体）の両方が多細胞体である単複相世代交代型生活環（以下、世代交代）である。このように、単相世代が配偶子か配偶体かは“受精の前に有糸分裂（mitosis）が生じるかどうか”、複相世代が接合子か孢子体かは“減数分裂の前に有糸分裂が生じるかどうか”により区別され、この定義により生活環の様式が分けられている（Valero *et al.* 1992）。

アオサ藻綱に属する緑藻類は、主に海洋生態系の一次生産者として世界中の海岸に生育している。アオサ藻綱には有性生殖する多細胞または多核単細胞の藻類の目が6つあり（Cocquyt *et al.* 2010, Leliaert *et al.* 2012, Del Cortona *et al.* 2020）、それらの間では形態が多様化しているだけでなく、生活環の様式も異なっている（Bold & Wynne 1985, van den Hoek *et al.* 1995）。例えば、アオサ目、シオグサ目、陸上に生息するグループであるスミレモ目は多細胞の配偶体と孢子体を持ち、それらの形態が同じである同型世代交代を示す。カサノリ目は、単相型生活環を持つと考えられている（Koop 1979, van den Hoek *et al.* 1995）。ハネモ目では配偶体や孢子体は多細胞体ではなく細胞分裂を伴わない有糸分裂を行う多

核単細胞体であり、目内でも生活環の様式が異なっている。イワヅタ科、ミル科は複相型生活環を、ツクノイト科は配偶体と孢子体の形態が異なる異型世代交代を示す。アオサ藻綱の生活環様式がなぜ多様化したのかは進化的生物学的に興味深い問題だが、その多様性についての理解は完全ではない。主な理由のひとつは、残る一つの目であるヒビミドロ目の生活環の様式が接合子を持つ単相型生活環なのか孢子体を持つ異型世代交代なのか議論中だからである（Kornmann & Sahling 1962, Tatewaki 1969, van den Hoek *et al.* 1995, Niklas & Kutschera 2010）。本稿では、この議論を引き起こす原因であるヒビミドロ目の持つ特徴的な複相世代であるコディオルム体（Codiolum phase）の核の挙動の解明が、ヒビミドロ目の生活環様式の理解につながることを著者らの研究を例に挙げながら紹介する。

ヒビミドロ目のもつ単細胞の複相世代“コディオルム体”

ヒビミドロ目の緑藻は世界中の海岸で、主に潮間帯の上部で観察される。ヒビミドロ目は一般に、多細胞で単相の配偶体とコディオルム体という特徴的な単細胞の複相世代を持つ（Hayden & Waaland 2002）（図1）。コディオルム体は、報告された当初は *Codiolum* 属という独立した単細胞緑藻のグループとして記載されていたが（Lagerheim 1885）、その後の培養実験による生活環の研究から、ヒビミドロ目の複相世代であることが明らかになった（Kornmann 1962a, b, Kornmann & Sahling 1962, Tokuda & Arasaki 1967, Tatewaki

1969)。微視的で厚い細胞壁を持ち、しばしばリゾイドを持つ球状細胞であるコーディオルム体は、岩などの基質や貝殻に付着または潜りながら成長するため、配偶体が致命的な影響を受ける高温・乾燥や捕食圧に耐えるための世代だと考えられている (Lubchenco & Cubitt 1980, Sussmann & DeWreede 2001)。コーディオルム体は成熟すると遊走子形成を開始し、細胞内の細胞質を一度に全て遊走子に変換する (Tatewaki 1969)。一部の種ではコーディオルム体は成熟すると同時に遊走子を放出するための管である放出管を形成する (O'Kelly *et al.*

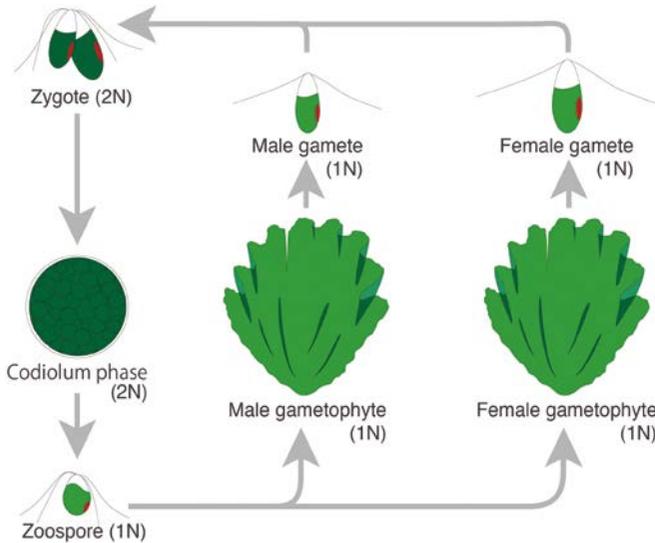


図1. ヒビミドロ目の生活環。単相で多細胞の配偶体から放出された配偶子は接合して複相の接合子を形成する。接合子は単細胞の複相世代であるコーディオルム体に発生する。コーディオルム体は単相の遊走子を放出し、それらは雌雄どちらかの配偶体に発生する。
Fig. 1. Life cycle of ulotrichalean algae. Multicellular haploid gametophytes release gametes. These gametes fuse to produce diploid zygotes, which develop into the unicellular diploid generation, the Codiolum phase. The Codiolum phases produce haploid zoospores, which develop into either male or female gametophytes.

al. 2004)。コーディオルム体は細胞分裂を行わない単細胞体であることから、接合子に相当すると考えられてきた一方 (van den Hoek *et al.* 1995, Niklas & Kutschera 2010)、接合直後の接合子よりも大きく成長し (図 2A, B)、成熟後に多数の遊走子を作る場合もあるため、胞子体として扱われることも多い (Kornmann & Sahling 1962, Tatewaki 1969, Sussmann & DeWreede 2001, O'Kelly *et al.* 2004)。

両者の中間的な特徴を持つように見えるコーディオルム体が接合子か胞子体かを区別し、ヒビミドロ目緑藻の生活環の様式を明らかにするためには、配偶子核の融合によりコーディオルム体が複相になった後、有糸分裂が減数分裂の前に生じているのかを知る必要がある (Valero *et al.* 1992)。しかし、未成熟時と成熟時の両方において、コーディオルム体の核とその挙動 (有糸分裂や減数分裂) についての情報は非常に少ない。著者の知る限り、約 50 年前の Jónsson (1968, 1970) による先駆的な研究のみが、核の挙動について報告している。この研究ではフォイルゲンの染色法 (希塩酸処理した DNA にシッフ試薬と呼ばれる塩基性フクシンを結合させて赤紫色に染色する、DNA の酸加水分解を利用した非蛍光核染色法) を用いて、ヒビミドロ目のウスヒトエグサ *Monostroma grevillei* (Thuret) Wittrock とモツレグサの一種 *Acrosiphonia spinescens* (Kützting) Kjellman のコーディオルム体は単核であること、核分裂時の染色体の形状から、おそらく最初の核分裂が減数分裂であることを報告した。しかしこれ以降、核の挙動についての報告はほぼない。その原因はおそらく、Hoechst 染色などのよく知られた核染色法ではしばしばヒビミドロ目の核が染色できない (Wetherbee & Verbruggen 2016) ために、光学または蛍光顕微鏡による核観察が困難だからである。Jónsson (1968, 1970) では詳細な核染色の方法や条件は記述されていないが、フォイルゲンの染色法によるコーディオルム体の核染色には、大きく成長した細胞や未成熟状態の細胞が染色しにくいなどの技術的な制約があるかもしれない。実際、著者らは現在主要な核の蛍光染色試薬である DAPI だけでなくフォイルゲンの染色法を用いてコーディオルム体の核染色を

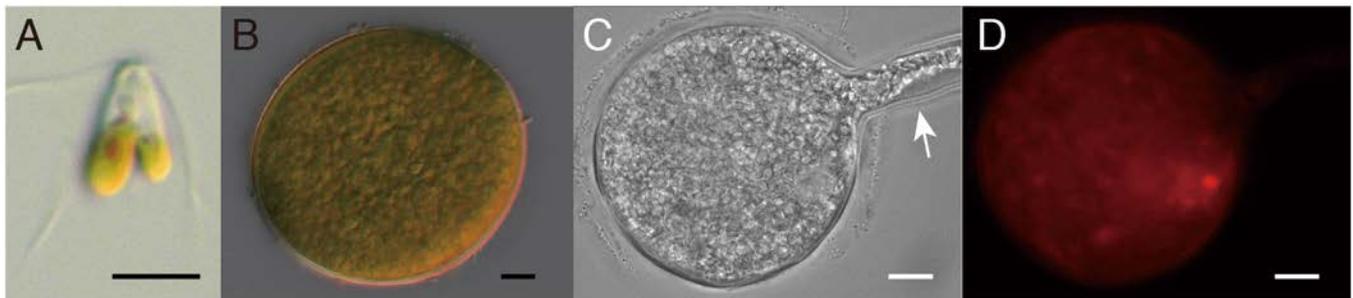


図2. エゾヒトエグサの複相世代。(A) 接合直後の接合子。(B) 接合子から成長した未成熟のコーディオルム体。(C, D) 成熟したコーディオルム体は放出管 (矢印) を形成し (C)、減数分裂を行うまでは核内倍加した大核を 1 つ持つ (D)。脱色後にエチジウムブロマイドで染色。スケールバー: (A) 5 μ m, (B-D) 10 μ m。
Fig. 2. The diploid generation of *Monostroma angicava*. (A) A zygote soon after fertilization. (B) An immature Codiolum phase developed from a zygote. (C, D) A mature Codiolum phase germinates a liberation tube (arrow) (C) and has an endoreduplicated large nucleus until it undergoes meiosis (D). Stained by ethidium bromide after decoloration. Scale bars: (A) 5 μ m, and (B-D) 10 μ m.

試みたが、どちらの方法でも未成熟状態のコディオオルム体の核は染色されなかった (Horinouchi *et al.* 2019)。また、単核のままの細胞においても、核分裂を伴わずに染色体数や核 DNA 量を増幅する核内倍加という、後期や終期を伴わない有糸分裂に相当する現象が生じている可能性がある (Edgar *et al.* 2014)。それを検証するためには、核 DNA 量を簡便に比較できる染色方法が求められる。

また、細胞内の核は透過型電子顕微鏡 (TEM) により観察することも可能である。減数分裂のタイミングを確かめるための方法のひとつとして、アオサ藻綱を含む真核生物で広く保存されている減数分裂特異的な核内構造であるシナプトネマ複合体の TEM による直接観察が挙げられる (van den Hoek *et al.* 1995, Cahoon & Hawley 2016)。シナプトネマ複合体は、電子密度の高い 3 本の線状構造とそれらに挟まれた電子密度の低い領域からなる幅 90–150 nm の三本線構造である (Cahoon & Hawley 2016)。しかし、光学・蛍光顕微鏡の場合と同様に、コディオオルム体の TEM 観察の報告もほとんどない。細胞壁やピレノイドなどの微細構造について部分的に報告されているだけである (Hori 1973, Berger-Perrot *et al.* 1993)。これはコディオオルム体の厚い細胞壁と直径 100 μm を超えることもある比較的大きな細胞サイズが固定液と樹脂の浸透を妨げ、良好な TEM 試料の作製が困難であることが原因の一つだと考えられる。このように、コディオオルム体の核の挙動を調べる方法は近年までほとんど知られておらず、ヒビミドロ目緑藻の生活環の様式は長年、曖昧なままとなっている。

コディオオルム体の核の挙動

著者らは日本において東北から北海道にかけて分布し、ヒビミドロ目における典型的な生活環を示すエゾヒトエグサ *Monostroma angicava* Kjellman を用いてコディオオルム体の核観察手法の改良と核の挙動の解明を行った。エゾヒトエグサは冬から春にかけては最大 15–20 cm まで成長する雌雄異株で多細胞の配偶体、夏から秋には最大で長径 100 μm になる微視的で単細胞のコディオオルム体になる季節的なフェノロジーを示す (Tatewaki 1969, Horinouchi & Togashi 2021)。単相の配偶体は体細胞分裂でわずかに異型な雌雄配偶子を生産する (Togashi *et al.* 1997, Horinouchi & Togashi 2018)。雌雄配偶子は互いに接合して複相の接合子となり、基質に着床した後、細胞壁をもつコディオオルム体へと成長する (図 2A, B)。コディオオルム体は成熟すると放出管を形成し、配偶体へと発生する単相の遊走子を生産・放出する (Tatewaki 1969)。

単相から複相への移行のタイミングを調べると、接合子内での配偶子核の融合は、接合後 16 時間以内に完了していた (Horinouchi *et al.* 2019)。これにより、接合後すぐに接合子は複相となっていることが明らかになった。接合子を培養することで得たコディオオルム体をアルコール：酢酸 = 3 : 1 溶液にて固定・脱色したのち、エチジウムブロマイドにより染

色することで、未成熟状態や、成熟後の様々な遊走子形成段階のコディオオルム体内の核が明瞭に染色された (Horinouchi *et al.* 2019)。コディオオルム体は未成熟時だけでなく、成熟し放出管を形成した後もしばらくの間は単核のままであることが確認された (図 2C, D)。この染色方法は、核が観察できるだけでなく、核蛍光量の測定により、核 DNA 量の変化の観測を可能にする。複相である接合子の核蛍光量を 2C として相対核蛍光量を調べると、エゾヒトエグサのコディオオルム体は成長するに従い、2C から 4C, 8C へと、核分裂をしないまま段階的に核量を上昇させていることが明らかになった (Horinouchi *et al.* 2019)。この核 DNA 量の増大に伴い、核の大きさ (長径) も接合子と比べて約 2 倍に上昇していた。これは、有糸分裂の一形態である核内倍加が生じている可能性を示唆する (Edgar *et al.* 2014)。

核内倍加した核はその後核相が減少しない場合が多いが、大型海藻類を含むいくつかの生物ではその核が分裂して元の核相まで戻る (Archetti 2004, Edgar *et al.* 2014)。例えば、紅藻イトグサの一種 *Polysiphonia mollis* J.D. Hooker & Harvey では、配偶体や四分胞子体の頂端細胞の核 DNA 量が核内倍加により最大 64C 以上まで上昇した後、通常の核相まで下がる (Goff & Coleman 1986)。褐藻のシオミドロ *Ectocarpus siliculosus* (Dillwyn) Lyngbye では配偶子が単為発生した胞子体で核内倍加が生じ、その後減数分裂により、配偶体に発生する遊走子を形成する (Bothwell *et al.* 2010)。アオサ藻綱のハネモ *Bryopsis plumosa* (Hudson) C. Agardh の複相世代においても、遊走子形成中に最大 48C 以上に核内倍加した核がその後分裂し単相の遊走子核になることが報告されている (Brück & Schnetter 1997)。エゾヒトエグサにおいても、成熟が進むにつれてコディオオルム体の倍加した核 (大核) は遊走子を生産するために分裂を繰り返し、段階的に核 DNA 量を減少させ、最終的には単相に相当する 1C にまで減少した (Horinouchi *et al.* 2019)。これはコディオオルム体における核内倍加とその後の核相の減少が、エゾヒトエグサ生活環の通常の核相サイクルに組み込まれていることを示唆する。

加えて、成熟したコディオオルム体を一度固定し、放出管を切除した後に再固定と樹脂包埋を行うことで、TEM による成熟後のコディオオルム体の細胞内の微細構造の観察が可能になった (Horinouchi *et al.* 2019)。TEM 観察の結果、放出管は細胞質に最も近い 1 次細胞壁で構成されていることが明らかになった。放出管という細胞質をほとんど含まない細胞壁の部分の切除が、細胞内構造を傷つけずに細胞内へ固定液と樹脂を浸透させ、良好な試料作成を可能にしたと考えられる。成熟後の様々な遊走子形成段階を詳細に TEM 観察すると、成熟直後で初期の遊走子形成段階にあるコディオオルム体の大核では特徴的な構造は観察されなかった。成熟して約 7 日後の、大核が最初の核分裂を行うタイミングでのみ、シナプトネマ複合体と考えられる電子密度の高い三本線構造が観察され、この時期に減数分裂が生じていることが示唆された。こ

の減数分裂のタイミングは Jónsson (1968, 1970) の報告と一致する。その後、分裂を繰り返して大核は通常の大きさの遊走子核になった。核蛍光量が 8C から 1C まで減少していたことを考慮すると、最初の核分裂以外のタイミングでも減数分裂が生じている可能性があるが、少なくとも先行研究や著者らの研究からはそれを支持するデータは得られておらず、さらなる研究が必要である。

ヒビミドロ目緑藻の生活環の様式

複相の核が有糸分裂に相当する核内倍加を経験した後に減数分裂を行うことは、エゾヒトエグサのコディオオルム体が、定義的には孢子体に相当することを示唆する。ほとんどの他のアオサ藻綱の藻類において、複相世代における核の挙動の解明は接合子と孢子体を区別することと関連づけて議論されていない。これは、これらの種では複相世代は有糸分裂により多細胞体か多核体に成長した後に遊走子囊の中で減数分裂が生じるため、孢子体であることが明らかだからである。一方、コディオオルム体だけでなくハネモの複相世代 (Brück & Schnetter 1997) など、単核単細胞体であり有糸分裂と減数分裂のタイミングが不明瞭な種で複相世代が接合子か孢子体かを区別するためには、核 DNA 量の変化を測定し、シナプトネマ複合体が形成される時期を調べるという本稿で紹介したアプローチが有用である。

生態学的な役割を考慮しても、コディオオルム体は休眠接合子というよりむしろ孢子体であると考えられる。顕微鏡写真から体積測定プログラムにより推定したコディオオルム体の体積は、培養 42 日後には接合直後の接合子と比べて 3,000 倍以上に成長した (Togashi *et al.* 2015, Horinouchi *et al.* 2019)。TEM 観察により、接合直後は数個しかないミトコンドリアや葉緑体等のオルガネラをコディオオルム体は多数持つことが分かった (Horinouchi *et al.* 2019)。これはコディオオルム体が休眠しているというよりは代謝し、成長していることを示唆する。この体積上昇により、エゾヒトエグサの個々のコディオオルム体は数百から数千の遊走子を生産することが可能であった (Horinouchi *et al.* 2019)。これらのデータは、コディオオルム体は成長せず少数の減数孢子を作る休眠接合子というよりは、成長し多くの遊走子を生産する孢子体として機能していることを示す。さらに、一般に単相型生活環における複相世代である接合子は不規則に生じる環境ストレスにตอบสนองして生じるが、異型世代交代における微視的な孢子体世代は季節的な環境ストレスを回避するために季節的に生じると考えられている (Lubchenco & Cubit 1980)。エゾヒトエグサの微視的なコディオオルム体は季節性を持って野外で発生する。この点も、コディオオルム体は孢子体であるという結果を支持する。従って、エゾヒトエグサは接合子のみを持つ単相型生活環というよりは、孢子体を持つ異型世代交代を行っていると考えられる。

本稿で紹介したように、コディオオルム体の核が核内倍加を行うかどうかは、ヒビミドロ目の生活環の様式を理解する鍵

となる。しかし、上記の先駆的な研究 (Jónsson 1968, 1970) を含め、コディオオルム体で核内倍加が生じているのかを検証した研究はほぼない。今後ヒビミドロ目の他の種においてもコディオオルム体の核の挙動を、特に核内倍加と減数分裂のタイミングに着目して明らかにすることで、ヒビミドロ目において異型世代交代が一般的であるのかを検証することができる。注意すべきなのは、コディオオルム体が放出管を形成する種はヒビミドロ目の内でもエゾヒトエグサに近縁ないくつかの種に限られる (O'Kelly *et al.* 2004)。放出管を形成しない種で減数分裂のタイミングを調べるためには、ほかの TEM 試料作成方法か、エチジウムブロマイドと核分裂を停止させる試薬を用いた染色体の蛍光観察 (Horinouchi & Togashi 2019) を行う必要があるかもしれない。ヒビミドロ目は系統的に、アオサ目の基部または近縁な姉妹群に位置するが、ヒビミドロ目がアオサ目と同一のクレードに含まれるのかは議論中である (Leliaert *et al.* 2012)。仮にヒビミドロ目がアオサ目の基部に位置する場合、ヒビミドロ目の比較的単純で単細胞のコディオオルム体を持つ単相型に似た生活環は、より複雑に見える多細胞の孢子体を持つアオサ目の生活環の祖先形質かもしれない。ヒビミドロ目内での他種におけるコディオオルム体の核の挙動の解明と並行して、解像度の高い系統解析を行いアオサ藻綱内でのヒビミドロ目の位置づけを明らかにすることで、アオサ藻綱の生活環の多様化の理解が進むと期待される。

謝辞

本稿の執筆にあたり、日本学術振興会の科学研究費補助金 (No. 20H00999) と、日本科学協会の笹川科学研究助成の支援を受けました。

引用文献

- Archetti, M. 2004. Loss of complementation and the logic of two-step meiosis. *J. Evol. Biol.* 17: 1098–1105.
- Bell, G. 1982. The masterpiece of nature. University of California Press, Berkeley.
- Berger-Perrot, Y., Thomas, J. C. & L'Hardy-Halos, M. T. 1993. Gametangia, gametes, fertilization and zygote development in *Ulothrix flacca* var. *roscoffensis* (Chlorophyta). *Phycologia* 32: 356–366.
- Bold, H. C. & Wynne, M. J. 1985. Introduction to the algae, 2nd ed. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.
- Bothwell, J. H., Marie, D., Peters, A. F., Cock, J. M. & Coelho, S. M. 2010. Role of endoreduplication and apomeiosis during parthenogenetic reproduction in the model brown alga *Ectocarpus*. *New Phytol.* 188: 111–121.
- Brück, B. & Schnetter, R. 1997. Life history and karyology of *Bryopsis plumosa* (Chlorophyta, Bryopsidales) from the Canary Islands. *Phycologia* 36: 128–137.
- Cahoon, C. K. & Hawley, R. S. 2016. Regulating the construction and demolition of the synaptonemal complex. *Nat. Struct. Mol. Biol.* 23: 369–374.

- Cocquyt, E., Verbruggen, H., Leliaert, F. & De Clerck, O. 2010. Evolution and cytological diversification of the green seaweeds (Ulvophyceae). *Mol. Biol. Evol.* 27: 2052–2061.
- Del Cortona, A., Jackson, C. J., Bucchini, F. *et al.* 2020. Neoproterozoic origin and multiple transitions to macroscopic growth in green seaweeds. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 117: 2551–2559.
- Edgar, B. A., Zielke, N. & Gutierrez, C. 2014. Endocycles: a recurrent evolutionary innovation for post-mitotic cell growth. *Nat. Rev. Mol. Cell. Biol.* 15: 197–210.
- Goff, L. J. & Coleman, A. W. 1986. A novel pattern of apical cell polyploidy, sequential polyploidy reduction and intercellular nuclear transfer in the red alga *Polysiphonia*. *Am. J. Bot.* 73: 1109–1130.
- Hayden, H. S. & Waaland, J. R. 2002. Phylogenetic systematics of the Ulvaceae (Ulvales, Ulvophyceae) using chloroplast and nuclear DNA sequences. *J. Phycol.* 38: 1200–1212.
- Hori, T. 1973. Comparative studies of pyrenoid ultrastructure in algae of the *Monostroma* complex. *J. Phycol.* 9: 190–199.
- Horinouchi, Y. & Togashi, T. 2018. Within-clutch variability in gamete size arises from the size variation in gametangia in the marine green alga *Monostroma angicava*. *Plant Reprod.* 31: 193–200.
- Horinouchi, Y. & Togashi, T. 2019. Characteristics of mitosis in the gametophyte cells of the marine green alga *Monostroma angicava*. *Bot. Stud.* 60: 1–6.
- Horinouchi, Y. & Togashi, T. 2021. Identification of genomic differences between the sexes and sex-specific molecular markers in *Monostroma angicava* (Ulvophyceae). *J. Phycol.* 57: 447–453.
- Horinouchi, Y., Yamaguchi, M., Chibana, H. & Togashi, T. 2019. Nuclear behavior and roles indicate that Codiolum phase is a sporophyte in *Monostroma angicava* (Ulotrichales, Ulvophyceae). *J. Phycol.* 55: 532–542.
- Jónsson, S. 1968. Sur le cycle ontogénique et chromosomique du *Monostroma grevillei* (Thur.) Wittr. de Roscoff. *C. R. Acad. Sc. Paris* 267D: 402–405.
- Jónsson, S. 1970. Localisation de la méiose dans le cycle de l'*Acrosiphonia spinescens* (Kütz.) Kjellm. (Acrosiphoniacées). *C. R. Acad. Sc. Paris* 271D: 1859–1861.
- Koop, H. U. 1979. The life cycle of *Acetabularia* (Dasycladales, Chlorophyceae): a compilation of evidence for meiosis in the primary nucleus. *Protoplasma* 100: 353–366.
- Kornmann, P. 1962a. Zur Entwicklung von *Monostroma grevillei* und zur systematischen Stellung von *Gomontia polyrhiza*. In: Deutsche Botanische Gesellschaft (eds.) Beiträge zur Physiologie und Morphologie der Algen. Vorträge aus dem Gesamtgebiet der Botanik, N.F.1. pp. 37–39. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Kornmann, P. 1962b. Die Entwicklung von *Monostroma grevillei*. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* 8: 195–202.
- Kornmann, P. & Sahling, P.-H. 1962. Zur Taxonomie und Entwicklung der *Monostroma*-Arten von Helgoland. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* 8: 302–320.
- Lagerheim, G. 1885. *Codiolum polyrizum* n. sp. Öfversigt af Kongl. Vetenskaps-akademiens förhandlingar 42: 21–31.
- Leliaert, F., Smith, D. R., Moreau, H. *et al.* 2012. Phylogeny and molecular evolution of the green algae. *Crit. Rev. Plant Sci.* 31: 1–46.
- Lubchenco, J. & Cubitt, J. 1980. Heteromorphic life histories of certain marine algae as adaptations to variations in herbivory. *Ecology* 61: 676–687.
- Mable, B. K. & Otto, S. P. 1998. The evolution of life cycles with haploid and diploid phases. *BioEssays* 20: 453–462.
- Niklas, K. J. & Kutschera, U. 2010. The evolution of the land plant life cycle. *New Phytol.* 185: 27–41.
- O'Kelly, C. J., Wisor, B. & Bellows, W. K. 2004. *Collinsiella* (Ulvophyceae, Chlorophyta) and other ulotrichalean taxa with shell-boring sporophytes form a monophyletic clade. *Phycologia* 43: 41–49.
- Sussmann, A. V. & DeWreede, R. E. 2001. Life history of *Acrosiphonia* (Codiolales, Chlorophyta) in southwestern British Columbia, Canada. *Am. J. Bot.* 88: 1535–1544.
- Tatewaki, M. 1969. Culture studies on the life history of some species of the genus *Monostroma*. *Sci. Pap. Inst. Algol. Res. Fac. Sci. Hokkaido Univ.* 6: 1–56.
- Togashi, T., Horinouchi, Y., Sasaki, H. & Yoshimura, J. 2015. Evidence for equal size cell divisions during gametogenesis in a marine green alga *Monostroma angicava*. *Sci. Rep.* 5: 13672.
- Togashi, T., Motomura, T. & Ichimura, T. 1997. Production of anisogametes and gamete motility dimorphism in *Monostroma angicava*. *Sex. Plant Reprod.* 10: 261–268.
- Tokuda, H. & Arasaki, S. 1967. Studies on the life history of *Monostroma* from the coast of Hommoku, Yokohama, Japan, with special reference to the Codiolum phase. *Records of Oceanographic Works in Japan* 9: 139–160.
- Valero, M., Richerd, S., Perrot, V. & Destombe, C. 1992. Evolution of alternation of haploid and diploid phases in life cycles. *Trends Ecol. Evol.* 7: 25–29.
- van den Hoek, C., Mann, D. & Jahns, H. M. 1995. *Algae: an introduction to phycology*. Cambridge University press. Cambridge, UK.
- Wetherbee, R. & Verbruggen, H. 2016. *Kraftionema allantoideum*, a new genus and family of Ulotrichales (Chlorophyta) adapted for survival in high intertidal pools. *J. Phycol.* 52: 704–715.

(2021年8月28日受付, 2021年10月5日受理)

通信担当編集委員: 市原 健介