

藻類学最前線



大型藻類における生活環の多様性とその進化

別所和博

1. はじめに

有性生殖をする生物では、その過程で減数分裂により細胞内の DNA 量 (染色体数) を半分にするプロセスと、父母由来の配偶子接合で細胞内の DNA 量 (染色体数) が倍になるプロセスが起きる。減数分裂後の染色体数を持つ状態は一倍体・単相 (1n, haploid), 接合後の染色体数を持つ状態は二倍体・複相 (2n, diploid) などと呼ばれる。人間を始めとする多くの動物では、生殖を行う多細胞の個体が diploid の細胞から構成され、haploid の細胞は配偶子 (精子や卵子) としてのみ現れるのに対し、しばしば大型藻類ではその生涯に haploid の細胞から構成される個体と diploid の細胞から構成される個体が独立に現れ、それらが世代交代する (図 1)。特に、有性生殖に伴う染色体数 (核相) の変化が、世代交代と連動する場合、haploid 世代は配偶子をつくるため配偶体、diploid 世代は孢子をつくるため孢子体と同一視できる。(注 1)

この haploid の配偶体と diploid の孢子体の世代交代 (生活環) について、大型藻類では多様性があり、その進化について興味を持たれてきた (e.g., 中原 1986, De Wreed & Klinger 1988, Klinger 1993, Bell 1997, Coelho *et al.* 2007)。本稿では大型藻類で観察される生活環の進化にまつわる議論や未解決の問題について、筆者が専門とする進化生態学及び数理生物学の側面から概説する。

2. 大型藻類の生活環多様性

大型藻類では多様な生活環が観察される (広瀬 1975, 中原 1986)。これらの生活環をいくつかの代表的なタイプに分類することについては、広瀬 (1975) や中原 (1986) による世代交代の 5 つの基本型や、緑藻・紅藻・褐藻における生活環タイプ (千原 編 1997, 川井 1999, 中山・井上 1999, 吉崎・神谷 1999, 神谷ら 2012, 川井・本村 2012, 峯ら 2012), 進化生物学者や集団遺伝学者らが想定する主要な 3 種類の生活環タイプ (e.g., Valero *et al.* 1992, Mable & Otto 1998, Coelho *et al.* 2007) などが知られている。本節では、まずこれらの分類や生活環多様性を理解するにあたり

重要となる、幾つかの形質について説明する。(注 2)

2.1. 世代交代の有無

本稿のはじめに、有性生殖に伴う染色体数の変化に基づく、haploid の配偶体と diploid の孢子体の世代交代を説明したが、核相交代に伴っていつでも世代交代するわけではない (綿野 2003)。例えば、褐藻のヒバマタ目に属する藻類の個体 (以降、適宜藻体と呼ぶ) は diploid 世代であり (注 3), 成熟すると減数分裂による雌性・雄性配偶子の生産と接合が起こり、diploid の接合子が再び多細胞体に発達することで生活環が一周する (若菜・安倍 1993, 川井 1999, 井上 2007)。一方でシャジクモ藻類のシャジクモ目やコレオケーテ目に属する藻類などの、アオミドロ型生活環をもつとされる種では、その藻体は haploid 世代の配偶体であり、接合子が藻体に発達せずに減数分裂することで、再び haploid 世代に戻るとされている (広瀬 1975, p. 492, 中野 1994, 渡邊・中山 1999, 井上 2007, 坂山 2012)。(注 4)

これらの藻類では、有性生殖に伴い核相の変化は生じているが、多細胞の藻体として認識される世代が一つしか存在しないため、世代交代が存在しない生活環と言える。特に、haploid 世代のみが現れる場合は haploid 生活環、diploid 世代のみが現れる場合は diploid 生活環と呼ばれる。それに対して、生活環において haploid と diploid の両世代が現れる生活環は haploid-diploid 生活環と呼ばれる (Mable & Otto 1998, Coelho *et al.* 2007)。(注 5)

2.2. 異形生活環と同形生活環

haploid-diploid 生活環を持つ藻類の生活環に着目をしたとき、世代交代する配偶体と孢子体の外見はしばしば異なる。例えば、褐藻のマコンブは、孢子体が直立した藻体に発達するのに対し、配偶体は微視的である (中原 1993)。褐藻のカヤモノリは、配偶体が直立した藻体に発達するのに対し、孢子体は盤状である (館脇 1993)。また、緑藻ホソツユノイトのように元々別種として扱われていた藻体がのちに同種

注 1: 本稿では原則として有性生殖する藻類を想定し、また減数分裂と接合以外による DNA 量の変化は考慮しない。さらに生活環において多くの場合は配偶子を作る際に減数分裂が起こるが、diploid の孢子体 (コンコセリス期) 由来の殻孢子が最初の分裂時に減数分裂を行う場合 (吉田 1993) や、孢子体の先端部分で減数分裂が起こり、先端細胞が直接配偶体の始原細胞となる場合 (吉崎・神谷 1999) も知られている。しかし本稿では減数分裂が起こるステージの違いについては考慮しない。

注 2: 「生活環」という用語の代わりに「世代交代」という用語が使われることも多いが、近年の論文では life cycle という単語が使われることが多いため、本稿では用語を前者に統一した (例えば、中原 (1986) の配偶体優勢異形世代型の世代交代は配偶体優勢異形生活環と、Searles (1980) による triphasic life history という用語は triphasic life cycle と表記する。図 2 のキャプションも参照)。また、有性生殖における用語は雌性/雄性配偶子、接合に統一する (卵と雌性配偶子、接合と受精の用語は使いわけない)。

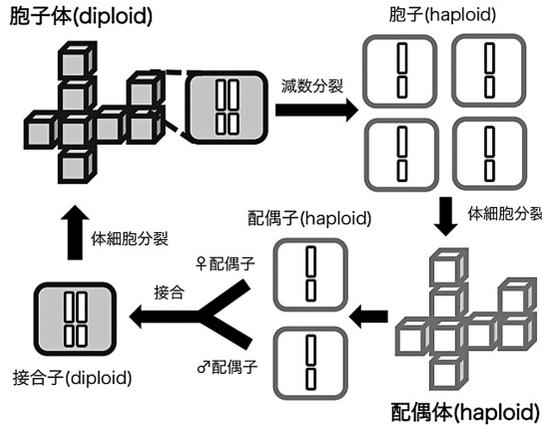


図1. 大型藻類などで観察される生活環の模式図

減数分裂で作られた haploid の細胞が多細胞化することで、haploid 細胞からできた個体（配偶体）が現れる。配偶体は haploid の配偶子をつくり、接合後に多細胞化することで、diploid 細胞からできた個体（孢子体）が現れる。

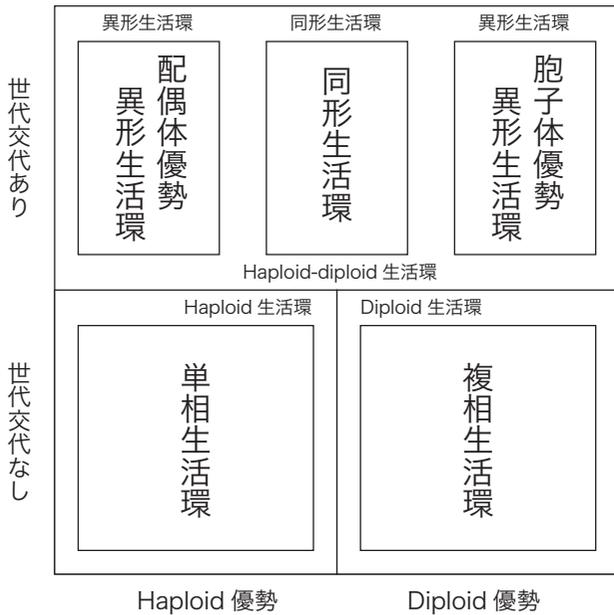


図2. 大型藻類生活環の主要な分類

これまで提唱されてきた生活環についての分類を、世代交代の有無、haploid と diploid の相対的な優劣性などに着目して図示した。なお、単相（複相）生活環は中原（1986）の単相（複相）世代型の生活環に、配偶体（孢子体）優勢異形生活環は配偶体（孢子体）優勢異形世代型の世代交代に、同形生活環は同形世代交代にそれぞれ対応する。

注3：配偶子をつくる個体を配偶体、孢子をつくる個体を孢子体と呼ぶ定義から考えると、この世代は孢子体ではない（山岸 1995, 峯ら 2012）。しかし藻類を含む植物では、有性生殖のみを行う haploid-diploid 生活環の種では配偶体が haploid、孢子体が diploid という対応関係が成立することを念頭におき、個体の核相を配偶体と孢子体の二次的な定義とすると便利であり、その枠組の下ではこの世代は孢子体として扱われることもある（e.g., 広瀬 1975, 井上 2007, 川井 1999）。

注4：ただし Haig（2010）はシャジクモ藻類で、従来想定されていたよりも複雑な DNA 複製が行われていることを指摘している。

注5：haploid (diploid) 生活環の代わりに haplontic (diplontic) 生活環という言葉を使うこともあるが（Mable & Otto 1998）、本稿では前者に統一した。また、haploid-diploid 生活環は haplodiploid 生活環と呼ばれることもあるが（Valero *et al.* 1992, Klinger 1993）、この用語がハチ目の昆虫などで観察される半倍数性決定を意味することから、Mable & Otto（1998）らは、区別のため haploid-diploid という用語を使うように提言しており、筆者もこれに倣った表記を採用する。

の別世代だと判明したケースも知られている（高原 1994）。このように、配偶体と孢子体の外見が大きく異なる生活環を異形生活環（heteromorphic life cycle）と呼ぶ。それに対して、褐藻アミジグサ目（川口 1993, 川井・本村 2012）や緑藻アオサ科（館脇 1994, 吉田 1998）に属する藻類の生活環は、そこに現れる配偶体と孢子体がよく似た外見を持つことから、同形生活環（isomorphic life cycle）と呼ばれる（広瀬 1975, Dring 1992, Thornber 2006）。（注6）

2.3. 配偶体と孢子体の相対的な優劣性

異形生活環の藻類では、配偶体と孢子体の外見に著しい違いが観察される。これらの種では、とりわけ片方の世代が巨視的な藻体に発達し、もう片方の世代が相対的に微小な糸状体や盤状体に発達する生活環が一般的と言える。そこで、相対的な体サイズ、形態的な目立ちやすさ、観察可能な期間の長さなどに基づき「目立ちやすい」世代を、もう片方の世代と比べて相対的に優勢な世代として定義することがある（Willson 1981, 中原 1986）。例えば、カヤモノリ目などは配偶体優勢の異形生活環、コンブ目などは孢子体優勢の異形生活環を示すと言える（川井・本村 2012）。

2.4. 三世代交代型の生活環

ここまで、大型藻類の生活環を haploid 細胞から構成される配偶体と diploid 細胞から構成される孢子体の世代交代、という枠組みで議論してきたが、真正紅藻綱に属する藻類は、それから逸脱した生活環を持つことが知られている。例えば、イトグサ型の生活環をもつ藻類では、haploid の雌性配偶体上で diploid の接合子が多細胞化する。この雌性配偶体上の構造は独立した世代としてとらえることができ、果孢子体（世代）と呼ばれる。さらに、果孢子体は果孢子と呼ばれる diploid の生殖細胞を放出し、それが発達することで配偶体と形態的に類似した四分孢子体が現れる。減数分裂を通して四分孢子体から再生産された四分孢子が配偶体に発達することで生活環が完結する（増田 1993）。生活環中に haploid の配偶体、配偶体上に生育する diploid の果孢子体、配偶体とは独立した diploid の四分孢子体の3世代が現れ、交代する生活環は triphasic life cycle と呼ばれる（Searles 1980, Thornber 2006）。

このように果孢子体は独立した世代として認識されるが、配偶体に生育場所だけでなく栄養的な意味でも依存してい

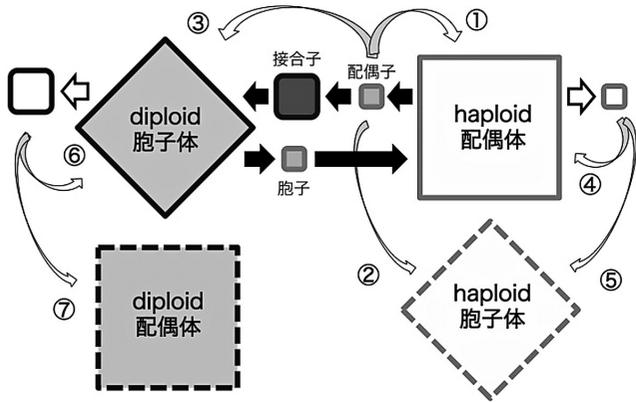


図3. 大型藻類で観察される副次的な生殖

大型藻類で観察される副次的な生殖（白矢印）を模式的に表した。通常は haploid の配偶体と diploid の胞子体が交代する（黒矢印）。未接合の配偶子が、①配偶体に戻る（館脇 1994）、②胞子体に発生する（Bothwell *et al.* 2010）、③核内倍加を介して胞子体に発生する（Bothwell *et al.* 2010）。haploid 配偶体由来の細胞で、④配偶体に戻る（能登谷・松尾 1993）、⑤胞子体に発生する（Nakahara & Nakamura 1973）。diploid 胞子体由来の細胞で、⑥胞子体に戻る（Couceiro *et al.* 2015）、⑦配偶体に発生する（Nakahara & Nakamura 1973）。副次的な生殖由来の世代は形態が正常な発生と比較して異なっているという報告も多く（e.g., Nakahara & Nakamura 1973）、特別な名前と呼ばれる場合もあるが（例えばシオミドロの単為発生由来の胞子体は Parthenosporophyte と呼ばれている；Bothwell *et al.* 2010）、図を作るにあたりそれらについては考慮していない。

ると考えられている（West & McBride 1999, Kamiya & Kawai 2002）。そのため巨視的な視点から見たときの形態的な特徴に果胞子体が与える影響は少ないと見なし、配偶体と四分胞子体の形態のみに着目をすれば、緑藻や褐藻と同様に同形生活環と異形生活環に近い捉え方をすることができる。例えば、イトグサ型の生活環は形態的によく似た配偶体と四分胞子体が世代交代をすることから同形生活環に、カギノリ型の生活環は、配偶体と四分胞子体の形態が大きく異なることから異形生活環に相当すると捉えることができる（神谷ら 2012）。

2.5. その他

ここまでで紹介した概念を用いれば、既存の生活環の分類を容易に捉えることができる（図2）。しかし、生活環の詳細な観察から、これらだけでは捉えきれない多くの現象があることが分かっている。これまでの議論では大型藻類の生活環

において、有性生殖に伴い必ず配偶体と胞子体が交互に世代交代すると仮定してきたが、多くの藻類では無性生殖（注7）などの副次的な生殖を含む生活環が観察される（図3）。例えば、緑藻のアナオサを始めとする多くの大型藻類では接合に失敗した haploid の配偶子が配偶体や胞子体に発達する単為発生が（館脇 1994）、紅藻のマルバアマノリは haploid の配偶体が原胞子と呼ばれる細胞で無性生殖をすることが（能登谷・松尾 1993, 能登谷 2002）、褐藻シオミドロは diploid の胞子体が mitospore と呼ばれる細胞で無性繁殖をすることが（Couceiro *et al.* 2015）知られている。褐藻ツルアラメなどでみられる、匍匐枝による栄養繁殖（広瀬 1975）もまた、一種の無性生殖と言える（山岸 1995）。紅藻ベニマダラのように、有性生殖がまだ知られていない種（瀬戸 1993）も存在する。

このような有性生殖と世代交代の関係に基づき想定される生活環から逸脱した生殖を含むサイクルを中原（1986）はサブサイクルと呼んだ。サブサイクルによっても核相交代と世代交代の関係が崩れることは重要である。例えば、褐藻のシオミドロや緑藻のヒロハノヒトエグサは接合子による胞子体の再生産以外に、配偶子が胞子体に単為発生することが知られている（川井 1993, 喜田 1989, 1994）。褐藻のチガイソでは配偶子の単為発生に加え、haploid 雄性配偶体由来の haploid 胞子体や diploid 胞子体由来の diploid 配偶体の発生が報告されている（Nakahara & Nakamura 1973）。このようなサブサイクルをもつ種では、もはや配偶体の核相が haploid で胞子体の核相が diploid だという前提が成り立たなくなる。サブサイクルの多様性や適応的意義についてはまだ分かっていないことが多く、これらの問題は、生態学分野で知られている変動環境や頻度依存性選択下における進化や有性生殖の進化など（巖佐 1998, 山内 2012）と絡めて理解されるべき重要な問題である。

本稿では大型藻類を焦点に据えるため、詳しく触れないが、単細胞藻類にみられる生活環も今後考えるべき問題である。多くの単細胞藻類では、有性生殖以外に無性的な細胞分裂もすることが知られているが、どちらの世代が無性生殖するかについては多様性がある。例えば多くの渦鞭毛藻は haploid の細胞が無性生殖をするのに対して、渦鞭毛藻のヤコウチュウ、そして珪藻やラフィド藻 *Chattonella antiqua* (Hada) Ono などは diploid の細胞が無性生殖をする（堀口 1993, 今井・山口 1993, 高山 1993, 千原 編 1997）。また、ハプト藻 *Pleurochrysis pseudoroscoffensis* Gayral & Fresnel のように、両方の細胞が無性的に分裂する生活環をもつ種も報

注6：これらの用語において「形」と「型」の両方が使われることがあるが（e.g., 広瀬 1975, 中原 1986）、本稿では「形」に統一する。

注7：胞子体の減数分裂を通じた配偶体の再生産を無性生殖と呼ぶこともあるが（山岸 1995）、本稿ではこのような核相交代を正常に駆動するプロセスは、あくまで有性生殖の一部とみなし、同じ世代を繰り返す生殖や、正常な核相交代を伴わない生殖を無性生殖として扱う。また、配偶子による生殖であるという理由で単為生殖を有性生殖に含めることもあるが（山岸 1995）、その過程で核ゲノムの混交を伴わないため、本稿では無性生殖として扱う（e.g., Otto & Marks 1996）。

告されており (井上 1993, 井上 2007), これらの多様性がどのような進化的な理由で維持されているかもまた興味深い問題である。

3. 生活環の進化をめぐる議論

大型藻類を含む真核生物に観察される多様な生活環は, それらがなぜ進化してきたのか, という疑問と共に多くの議論を引き起こしてきた。ここでは, これまで行われてきた議論の中で, 特に進化生態学的な興味に焦点を当てたものについて, 主要な議論を紹介する。(注8)

3.1. haploid と diploid それぞれの有利さについての議論

真核生物の生活環に出現する haploid と diploid の細胞は, 染色体数の違いという遺伝学的な差異で明確に区別できる。そのため, haploid と diploid の有利さについては, 突然変異や遺伝子組み替えなどの遺伝学的な効果に着目した, 集団遺伝学者らにより精力的に研究されてきた (e.g., Crow & Kimura 1965, Kondrashov & Crow 1991, Otto & Goldstein 1992)。ここではそれらの研究者が議論してきた仮説の中から, 代表的なものを3つ紹介する。

(1) 有害突然変異への耐性

haploid は1セットの染色体, diploid は2セットの染色体により特徴づけられる。そのため haploid 世代では有害突然変異が起きた場合, 表現型にすぐその影響が出るのに対し, diploid 世代ではその効果がヘテロ接合体の存在で軽減されるため, diploid 世代の方が有害突然変異に対する耐性を持つことが予想される。しかし, このことは逆説的に diploid 世代を通して個体群内に有害突然変異が蓄積されやすいことを意味する。この仮説は Masking hypothesis と呼ばれ, 数理モデルを用いた解析が行われてきた (Kondrashov & Crow 1991, Perrot *et al.* 1991, Otto & Goldstein 1992, Goldstein 1992, Otto 1994, Jenkins & Kirkpatrick 1995, Otto & Marks 1996)。それらによると, 有害突然変異をマスクできる効果による有利さは確かに diploid 生活環を進化させる (Otto & Goldstein 1992, Otto & Gerstein 2008)。しかし, 無性生殖や組み換え率の低下などは, haploid 生活環をもたらす対立遺伝子と突然変異を持たない対立遺伝子の相関を強めるため, 結果として haploid 生活環を進化させる (Otto & Marks 1996)。ただし, この効果は両世代の適応度の差に強く依存する (Scott & Rescan 2017)。また, 似た効果として, 次世代に遺伝しない有害突然変異を diploid がマスクできる効果 (Orr 1995), DNA が受けたダメージをもう一方の DNA を鋳型として修復できる効果 (Michod

& Gayley 1994) についても研究されている。

この仮説は, 単細胞生物の出芽酵母 (*Saccharomyces cerevisiae* Meyen ex E. C. Hansen) において, haploid と diploid 両方の個体を, 実験室内で無性的に増殖させられることを利用して検証が試みられている (Mortimer 1958, Perrot 1994, Mable & Otto 2001, Gerstein & Otto 2009)。大型藻類を用いた実証研究は少ないが, 例えば Destombe *et al.* (1993) は, 紅藻オゴノリの未成熟個体に紫外線を照射したところ, 両世代ともに3週間後の成長速度が悪化した。diploid の孢子体の方が haploid の配偶体よりわずかに耐性があることを, Roleda *et al.* (2008) は紅藻 *Gigartina skottsbergii* Setchell & N. L. Gardner の生殖細胞を用い, diploid の果孢子が, haploid の四分孢子と比較して紫外線照射後の生存率が高いことを報告している。これらの結果を大雑把に見ると, 有害突然変異に関する diploid の haploid に対する有利さは存在するようである。しかし, tetraploid が diploid に比べて有利ではない結果が得られたり, 実験中に倍数性自体が変化する現象が観察されたりしており, 実態はモデルで想定されるより複雑なようである (Mable & Otto 2001, Gerstein *et al.* 2006, 2008, Gerstein & Otto 2009)。

(2) 有利な突然変異による適応の早さ

Paquin & Adams (1982) は, 出芽酵母を用いた実験系において, 有利な突然変異が diploid の集団でより固定しやすいことを報告した。diploid は haploid の二倍の DNA 量を持つため, そのため有利な突然変異が起きる確率が二倍高く, またヘテロ接合体の存在で遺伝的な多様性が保持されやすい。これらのことから, diploid は haploid に比べ偶然生じた有利な突然変異の広がりやすさや新たな環境への適応のしやすさについて有利であるという仮説が検討されるようになった。しかし, 数理モデルは無性的に増殖する haploid 集団と diploid 集団を比較した場合, 仮説が成り立つには集団サイズが十分に小さい必要があり, むしろ一般には haploid 集団の方が早く適応しやすいことを予想している (Orr & Otto 1994, Otto 1994)。この仮説もまた, 出芽酵母を用いた実験系で調べられており (Mable & Otto 2001, Zeyl *et al.* 2003, Anderson *et al.* 2004, Gerstein & Otto 2009), 例えば Zeyl *et al.* (2003) は集団サイズが大きいときに haploid のほうが diploid よりも適応が早いことを報告している。

似たような着目点として, 有性生殖をする生物の生活環において有利な突然変異がもたらす影響 (Orr & Otto 1994, Scott & Rescan 2017), 突然変異で新しい機能を獲得する際に, 変異前の機能を保持するための遺伝子重複が必要など

注8: 進化生態学や数理生物学, 集団遺伝学について日本語で書かれた解説は, 例えば木村 (1960), 粕谷 (1990), 巖佐 (1998), 山内 (2012), Davies *et al.* (2015) などを参考にしたい。また, これらの議論は以下の総説や論文 (Willson 1981, Valero *et al.* 1992, Klinger 1993, Bell 1994, Perrot 1994, Mable & Otto 1998, Thornber 2006, Coelho *et al.* 2007, Otto & Gerstein 2008, Gerstein & Otto 2009) などを参考に, 主要な研究をまとめたものである。これらの議論に興味を持った方は, それらも合わせて読んで頂ければ幸いである。

きに新しい機能を獲得する早さ (Lewis & Wolpert 1979), ホストとパラサイトの進化的軍拡競争と生活環進化の関係 (Nuismer & Otto 2004) についても研究されている。

(3) DNA 量と細胞サイズの相関

Cavalier-Smith (1978) は、多くの分類群で DNA 量と細胞サイズに相関が観察されること (e.g., Price *et al.* 1973, Galitski *et al.* 1999, Gregory 2001) を念頭に置き、核相の進化が細胞サイズに対する自然選択から副次的に生じた、という仮説を提唱した。さらに、この仮説は Lewis (1985) が提唱した栄養塩利用と核相進化の関係と統合され、Nutrient-limitation 仮説と呼ばれるようになった。それによると DNA 量が少なく小さい haploid 細胞は、体積に対して表面積が占める割合が diploid 細胞と比較して大きいため、細胞表面からの栄養塩取り込み効率が良く、結果として貧栄養条件下で有利になる (Perrot 1994, Coelho *et al.* 2007, Otto & Gerstein 2008)。筆者らは、それに加えて、細胞サイズが大きい方が丸呑み捕食などによる死亡率が低いという大きな細胞の利点を考え、diploid 個体の haploid 個体に対する成長効率の良さと、死亡率のサイズ依存性のバランスが、異なる栄養条件下でどちらの内的自然増加率が高くなるかに影響を与えることを示した (Bessho *et al.* 2015)。

この仮説もまた出芽酵母を用いた実験系で検証が試みられているが、仮説に沿った結果とうまく説明ができない結果が両方報告されており (Adams & Hansche 1974, Mable 2001), はっきりとした結論は出せない段階だと思われる。また、この仮説は核相と細胞サイズの相関関係を根拠とするため、単細胞生物についてしか適用できないはずだが、Destombe *et al.* (1993) はオゴノリの未成熟個体を用い、通常の海水中では配偶体が、栄養塩を添加した海水中で四分孢子体が、高い増殖率を示したことを報告している。Lewis (1985) は体がごく少数の細胞から構成されていた場合は貧栄養条件下で haploid 世代が有利になる可能性について触れているが、どのような条件で多細胞生物に Nutrient-limitation 仮説が適用できるかについては、まだ検討されていない。

以上、haploid と diploid の相対的な有利さについて議論した代表的な 3 つの仮説を紹介した。これらの議論は集団遺伝学者らにより行われてきたため、どちらかという数理論モデルによる研究が多く、またほとんどの実験が出芽酵母を用いた系で行われていることから、藻類を用いた実証研究の蓄積が期待される。最後に、本稿では減数分裂と接合以外で DNA 量が増えることはないかと仮定してきたが、藻類はしばしばそれ以外のプロセスで DNA 量を変化させることが知られている (e.g., Garbary & Clarke 2005, Bothwell *et al.* 2010, Müller *et al.* 2016)。例えば、シオミドロは配偶子が孢子体に単為発生するサブサイクルを持つが、そのおよそ 1/3 は最初の細胞分裂時に核内倍加で DNA 量が倍になり、残りはそのままの DNA 量で孢子体になることが報告されて

いる (Bothwell *et al.* 2010)。このような擬似的に diploid と同じ効果が生じる DNA 量の変化が、これまで考えられてきた遺伝学的、生理生態学的な効果とどのような関係を持ち、それが生活環進化にどのような影響を与えるのかも、これから考えるべき課題であろう。

3.2. haploid-diploid 生活環の維持に関する議論

これまでの議論によると、haploid と diploid にはそれぞれ有利な点と不利な点があり、生活環の多様性は結局のところそれらのバランスで説明できそうに思われる。しかし、問題はそう簡単ではない。遺伝学的な側面に着目して調べた多くの研究の帰結として、有利な核相のみが世代になり、生活環に二つの世代が現れる haploid-diploid 生活環が進化的に安定にならないという問題が指摘されるようになった (e.g., Richerd *et al.* 1993, Jenkins & Kirkpatrick 1994, Mable & Otto 1998, Hall 2000)。

一つの可能性として、配偶体と孢子体の生育期間が等しい場合、両世代を交互に繰り返す haploid-diploid 生活環は、世代交代をしない生活環と比較して、同期間内で有性生殖をする回数が少なくなるため、有利になるという仮説が検討された (Richerd *et al.* 1993, Iyer & Roughgarden 2009)。しかし、この効果については、無性生殖が進化して性のコストが軽減されることで働かなくなるはずだという指摘がある (Mable & Otto 1998)。

結果、haploid-diploid 生活環の進化における、生態学的な効果の重要性に目が向けられるようになった。異形生活環で観察されるように、haploid-diploid 生活環を示す藻類の多くは配偶体と孢子体が異なる表現型を示し、季節的消長や、世代間の生育環境の相違が観察される (中原 1986)。これらは、配偶体と孢子体がそれぞれ時間・空間的に異なる環境に適応していることを示唆しており、haploid-diploid 生活環が世代交代により環境を効率的に広く使い分けられる有利さをもっていると考えられる (Mable & Otto 1998)。実際、異形生活環の種における世代間の生理学的特性の違い (Watanabe *et al.* 2014), 捕食者に対する抵抗性の違い (Lubchenco & Cubit 1980, Slocum 1980, Vergés *et al.* 2008) などが報告されている。Hughes & Otto (1999) と Rescan *et al.* (2016) らはこれらを踏まえ、配偶体と孢子体の間に密度効果が働く数理論モデルを解析することで、世代間の生態学的違いや環境条件の時間的変動が、確かに haploid-diploid 生活環を進化させうることを示した。さらに Scott & Rescan (2017) は、密度効果無しでも世代間に適応度の差が存在すれば遺伝学的な効果との相互作用により haploid-diploid 生活環が進化しうることを示した。

一見、この仮説で haploid-diploid 生活環の維持についての問題は解決されたように見えるが、まだ疑問が残されている。まず、多くの藻類は同形生活環を示す。もしこれらの生物において配偶体と孢子体の表現型が完全に同一ならば、利用できる環境という観点から見て、単一の環境しか利用でき

ないため、世代交代をしない生活環と有利さが変わらないのではないかという疑問が湧く。同形生活環を異形生活環と比較する際には、同形生活環を持つ藻類の生態学的な特徴は同一だと仮定されることが多く、実証的にそのように結論づけた研究も存在する (Littler *et al.* 1987)。しかし、同形生活環をもつ藻類でも、配偶体と孢子体に差異があることが報告されている (Thornber 2006)。実際、同形生活環を示す (あるいはほぼ同形生活環とされる) 種において世代間の形態 (松山 1993)、繁殖力 (Thornber & Gaines 2004, Carmona & Santos 2006)、未成熟個体の生存率 (Destombe *et al.* 1989)、出現時期 (De Wreede & Green 1990)、ハビタット (Couceiro *et al.* 2015)、捕食者に対する抵抗性 (Thornber *et al.* 2006)、成長速度 (Hannach & Santelices 1985, Zuccarello *et al.* 2001)、生殖細胞の分散能力 (Destombe *et al.* 1992) などについての違いが報告されている。同形生活環の種でも、世代間の微小な生態学的特性の違いが、生活環の維持において重要な意味を持つかもしれない。

もう一つの疑問として、混合戦略や表現型可塑性によっても、複数の環境を使い分けられる、という問題がある (Mable & Otto 1998, Coelho *et al.* 2007, Couceiro *et al.* 2015)。実際、多くの藻類では、サブサイクルで核相交代を伴わずに配偶体と孢子体が交代するため (Bell 1997, Couceiro *et al.* 2015, 堀 編 1993a, 堀 編 1994)、世代交代をせずに環境を使い分けられる素養を持っていることが分かる。なぜ世代交代と核相交代のリンクが安定に維持されているのかは藻類の生活環の進化における重要な未解決問題である。

3.3. haploid-diploid 生活環における多様な生活環の進化に関する議論

配偶体と孢子体が独立した藻体に発達する haploid-diploid 生活環には、どちらの世代が優勢か (大型化するか)、という形質を始めとした多様性が見られる。これらはどのように進化してきたのだろうか？

中原 (1986) は、沿岸の岩礁地帯における大型藻類の生活環形質がもつ適応的意義とその進化について議論しており、例えば一年中出現し、両世代が次々と放出する生殖細胞で新たな基質を素早く占有したり、基部から再生したりして個体群を維持する同形生活環の種や、片方の世代で不適切な環境をやり過ごせる異形生活環の種の戦略などについて議論している。また、異なる環境を広く使い分けられることも異形生活環の同形生活環に対する利点となるだろう。筆者らは、季節的に変化する環境で、不適切な環境を微小な世代でやり過ごせる異形生活環の種と、何度も世代交代することで高い繁殖力をもつ同形生活環の種の相対的な有利さを数理モデルで検討し、大きな世代の死亡率が高く、その季節性が強い環境で、異形生活環の種が有利になりうることを示した (Bessho & Iwasa 2010)。この研究では、それぞれの種がもつ個体群増加率と、個体群動態の平衡状態における個体数を比較することで生活環の有利さを議論したが、後者の議論に

ついては種間競争の扱い方に、より適切な方法があると考えており、モデルの改良を検討している。

これまでの議論は、異形生活環と同形生活環の有利さについてのものだが、異形生活環の種には、配偶体が大型化する種と孢子体が大型化する種が存在する。これらの多様性にはどのような適応的意義があるのだろうか？陸上植物や多くの動物など大型化する生物で、diploid 優勢の生活環を持つ種が多いことから、diploid であることが複雑で大型化する世代となるために必要なかもしれない (Bell 1994)。しかし、この仮説はあくまで現象論であり、どのような理屈でそうなるかについて、はっきりとした説明は与えられていない。実際 Bell (1994) は、haploid 優勢な生活環をもつ生物の存在や、半倍数性決定を行う昆虫における雄雌の形態に大きな違いが認められないことなどから、この仮説には疑問を投げかけている。

Bell (1997) は、褐藻類の生活環を念頭におき、配偶体と孢子体における生殖細胞の分散戦略の違いを指摘した。それによると、配偶子は接合を経なければ繁殖成功に結びつかないが、孢子は接合なしに配偶体に発生できる。そのため、褐藻で見られるような、底質に着底した雌性配偶子由来の性フェロモンを介した受精システムをもつ種では、配偶子を底質付近に分散できる小型の配偶体が進化しやすくなり、逆に孢子体は孢子を遠くに分散させるため大型化しやすくなると考えられる。筆者らは、大型世代と小型世代の間に繁殖力と生存率、受精成功率と分散距離の二種類のトレードオフが存在するという仮説のもと、実際に大型の孢子体と小型の配偶体が交代する生活環が進化するのを数理モデルで示した (Bessho & Otto unpublished)。

ここまでの議論では、どのような条件で配偶体 (孢子体) 優勢型異形生活環、同形生活環が有利になり、進化しやすくなるかについて考えてきた。しかし、生活環形質が野外で観察される大型藻類の個体群動態や分布パターンにどのような傾向をもたらすのかについては、まだ分からないことが多い。中原・増田 (1971) は、日本沿岸域に生育する緑藻、褐藻について異形生活環を示す種数が同形生活環を示す種数と比べて高緯度ほど増える傾向があることを示した。この結果は緯度が高く季節性が強い環境ほど異形生活環が同形生活環より適応的になりやすいという予想を支持しているように見える。しかし、野外の藻類が示す生活環形質は、系統の影響を強く引きずっているため、単純に個々の種が持つ形質を独立だとみなして行う解析は不適切である (粕谷 1990)。近年に入り、系統樹上で生活環形質がどのように進化したのか、という情報が蓄積しつつあり (e.g., Silberfeld *et al.* 2010, Kawai *et al.* 2015)、そういった情報を取り入れた解析が重要になってくると考えられる。

4. おわりに

本稿では、藻類の生活環多様性についての議論を進化生態学的な視点からまとめることを目的としたため、そもそも生

生活環形質がどのようなメカニズムで制御されているのか、という点には触れなかった。しかし、近年になり生活環形質を実際に決めている遺伝子の実態が、徐々に明らかになってきている。Coelho *et al.* (2011a, b) は褐藻シオミドロの変異体解析から、生活環形質を決定する常染色体上のマスター遺伝子を発見し、*OUROBOROS (ORO)* と名付けた。通常シオミドロは核相交代を通して haploid の配偶体と diploid の胞子体の世代交代を行うが、それとは別に配偶子の単為発生由来の胞子体を持つ。変異型 *ORO* は劣性遺伝子として働き、haploid の胞子体と diploid でホモの胞子体の発達様式を配偶体的に変えてしまう。このことから *ORO* は配偶体と胞子体の発生の切り替えを担っていると考えられる。これから生活環を制御する遺伝的な基盤が分かってくるにつれ、それらの遺伝子が集団でどのように振る舞うのかという集団遺伝学的な解析の重要性がより増してくると考えられる。例えば、多くの遺伝子が配偶体と胞子体の両世代で発現していると考えられているが (Coelho *et al.* 2007), 核相や表現型が異なる個体が混在する個体群で、両世代にシェアされた遺伝子が、どのように集団に広がるのかはほとんど分かっていなかった。筆者らは haploid-diploid 集団で起こる進化が、古典的なモデルの予想と大きく異なりうることを示した (Bessho & Otto 2017)。

もともと進化生物学や生態学では、人間を始めとする哺乳類や多くのモデル動植物が、diploid 優勢の生活環をもつため、個体群が diploid の個体のみで占められていると想定しており (木村 1960, 粕谷 1990), そのような通常想定される生活環から逸脱したシステムを持つ生物でどのような進化が起こるのか、という問題について分かっていないことはまだ多いと思う。大型藻類は、その分類群内に生物界全体を見渡したときに観察できる生活環のうち、ほぼ全てと言っても過言ではないほど多様なタイプを見ることができる。さらに、その多くの形質が緑藻、紅藻、褐藻という系統的に全く異なる分類群で独立に進化しているため、大型藻類は生活環の進化のみならず、複雑なシステムをもつ生物の進化を考えるための、大変すぐれた分類群である。これまで、生活環の進化については、集団遺伝学者らが取り組んできており、多くの知見が得られている。しかし、藻類学や生態学の側面から考えるべき問題はまだまだ多く、私の行っている研究がこれらの分野が発展する一助となれば幸いである。

謝辞

筆者は日本学術振興会特別研究員 PD (16J05204) の身分として本稿を執筆した。また執筆にあたり市原健介博士、内海邑氏、大槻久博士、佐伯晃一博士、畠田智博士、城川祐香博士、鈴木雅大博士らから有用なコメントを頂き、寺内真博士からはコメントのみならず有用な文献を教えてくださいました。また日本学術振興会海外特別研究員として滞在了した British Columbia 大学 Sarah Otto 研究室での経験が執筆において大いに助けとなりました。この場をお借りして感謝申し上げます。

引用文献

- Adams, J. & Hansche, P. E. 1974. Population studies in microorganisms. I. Evolution of diploidy in *Saccharomyces cerevisiae*. *Genetics* 76: 327-338.
- Anderson, J. B., Sirjusingh, C. & Ricker, N. 2004. Haploidy, diploidy, and evolution of antifungal drug resistance in *Saccharomyces cerevisiae*. *Genetics* 168: 1915-1923.
- Bell, G. 1994. The comparative biology of the alternation of generations. In: Kirkpatrick, M. (ed.) *The evolution of haploid-diploid life cycles*. pp. 1-26. *Lectures on Mathematics in the Life Sciences* 25, American Mathematical Society.
- Bell, G. 1997. The evolution of the life cycle of brown seaweeds. *Biol. J. Linn. Soc.* 60: 21-38.
- Bessho, K. & Iwasa, Y. 2010. Optimal seasonal schedules and the relative dominance of heteromorphic and isomorphic life cycles in macroalgae. *J. Theor. Biol.* 267: 201-212.
- Bessho, K., Iwasa, Y. & Day, T. 2015. The evolutionary advantage of haploid versus diploid microbes in nutrient-poor environments. *J. Theor. Biol.* 383: 116-129.
- Bessho, K. & Otto, S. P. 2017. Fixation probability in a haploid-diploid population. *Genetics* 205: 421-440.
- 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.
- Carmona, R. & Santos, R. 2006. Is there an ecophysiological explanation for the gametophyte-tetrasporophyte ratio in *Gelidium sesquipedale* (Rhodophyta)? *J. Phycol.* 42: 259-269.
- Cavalier-Smith, T. 1978. Nuclear volume control by nucleoskeletal DNA, selection for cell volume and cell growth rate, and the solution of the DNA C-value paradox. *J. Cell Sci.* 34: 247-278.
- 千原光雄 (編) 1997. 藻類多様性の生物学. 内田老鶴圃. 東京.
- Coelho, S. M., Godfroy, O., Arun, A., Le Corguillé, G., Peters, A. F. & Cock, J. M. 2011a. *OUROBOROS* in a master regulator of the gametophyte to sporophyte life cycle transition in the brown alga *Ectocarpus*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 108: 11518-11523.
- Coelho, S. M., Godfroy, O., Arun, A., Le Corguillé, G., Peters, A. F. & Cock, J. M. 2011b. Genetic regulation of life cycle transitions in the brown alga *Ectocarpus*. *Plant Signal. Behav.* 6: 1858-1860.
- Coelho, S. M., Peters, A. F., Charrier, B., Roze, D., Destombe, C., Valero, M. & Cock, J. M. 2007. Complex life cycles of multicellular eukaryotes: New approaches based on the use of model organisms. *Gene* 406: 152-170.
- Couceiro, L., Le Gac, M., Hunsperger, H. M., Mauger, S., Destombe, C., Cock, J. M., Ahmed, S., Coelho, S. M., Valero, M., & Peters, A. F. 2015. Evolution and maintenance of haploid-diploid life cycles in natural populations: the case of the marine brown alga *Ectocarpus*. *Evolution* 69: 1808-1822.
- Crow, J. F. & Kimura, M. 1965. Evolution in sexual and asexual populations. *Am. Nat.* 909: 439-450.
- Davies, N. B., Krebs, J. R. & West, S. A. 2015. 行動生態学 原著第4版 (野間口 眞太郎・山岸哲・巖佐庸 訳). 共立出版. 東京.
- Destombe, C., Godin, J., Lefebvre, C.I., Dehorter, O. & Vernet, Ph. 1992. Differences in dispersal abilities of haploid and diploid spores of *Gracilaria verrucosa* (Gracilariales, Rhodophyta). *Bot. Mar.* 35: 93-98.
- Destombe, C., Godin, J., Nocher, M., Richerd, S. & Valero, M. 1993. Differences in response between haploid and diploid isomorphic phases of *Gracilaria verrucosa* (Rhodophyta: Gigartinales) exposed to artificial environmental conditions. *Hydrobiologia* 260/261: 131-137.
- Destombe, C., Valero, M., Vernet, P. & Couvet, D. 1989. What controls haploid—diploid ratio in the red alga, *Gracilaria verrucosa*? *J. Evolution. Biol.* 2: 317-338.
- De Wreede, R. E. & Green, L. G. 1990. Patterns of gametophyte dominance of *Iridaea splendens* (Rhodophyta) in Vancouver Harbour, Vancouver, British Columbia, Canada. *J. Appl. Phycol.* 2: 27-34.

- De Wreede, R. E. & Klinger, T. 1988. Reproductive strategies in algae. In: Lovett-Doust, J & Lovett-Doust, L. (eds.) Plant reproductive ecology: patterns and strategies. pp. 267-284. Oxford University Press, Yew York.
- Dring, M. J. 1992. The Biology of Marine Plants. Cambridge University Press, Cambridge.
- Galitski, T., Saldanha, A. J., Styles, C. A., Lander, E. S. & Fink, G. R. 1999. Ploidy regulation of gene expression. *Science* 285: 251-254.
- Garbary, D. J. & Clarke, B. 2005. Intraplant variation in nuclear DNA content in *Laminaria saccharina* and *Alaria esculenta* (Phaeophyceae). *Bot. Mar.* 45: 211-216.
- Gerstein, A. C., Chun, H. E., Grant, A. & Otto, S. P. 2006. Genomic convergence toward diploidy in *Saccharomyces cerevisiae*. *PLoS Genet.* 2: e145.
- Gerstein, A. C., McBride, R. M. & Otto, S. P. 2008. Ploidy reduction in *Saccharomyces cerevisiae*. *Biol. Lett.* 4: 91-94.
- Gerstein, A. C. & Otto, S. P. 2009. Ploidy and the causes of genomic evolution. *J. Hered.* 100: 571-581.
- Goldstein, D. B. 1992. Heterozygote advantage and the evolution of a dominant diploid phase. *Genetics* 132: 1195-1198.
- Gregory, T. R. 2001. Coincidence, coevolution, or causation? DNA content, cell size, and the C-value enigma. *Biol. Rev.* 76: 65-101.
- Haig, D. 2010. What do we know about charophyte (streptophyta) life cycle? *J. Phycol.* 46: 860-867.
- Hall, D. W. 2000. The evolution of haploid, diploid and polymorphic haploid-diploid life cycles: the role of meiotic mutation. *Genetics* 156: 893-898.
- Hannach, G. & Santelices, B. 1985. Ecological differences between the isomorphic reproductive phases of two species of *Iridaea* (Rhodophyta: Gigartinales). *Mar. Ecol.* 22: 291-303.
- 広瀬弘幸 1975. 藻類学総説 改訂第二版. 内田老鶴圃新社. 東京.
- 堀口健雄 1993. *Gymnodinium pseudopalustre* Schiller. 堀輝三 (編) 藻類の生活史集成 第3巻 単細胞性・鞭毛藻類. pp. 14-15. 内田老鶴圃, 東京
- Hughes, J. H. & Otto, S. P. 1999. Ecology and the evolution of biphasic life cycles. *Am. Nat.* 154: 306-320.
- 今井一郎・山口峰生 1993. *Chattonella antiqua* (Hada) Ono. 堀輝三 (編) 藻類の生活史集成 第3巻 単細胞性・鞭毛藻類. pp. 174-175. 内田老鶴圃, 東京
- 井上勲 1993. *Pleurochrysis pseudoroscoffensis* Gayral et Fresnel. 堀輝三 (編) 藻類の生活史集成 第3巻 単細胞性・鞭毛藻類. pp. 128-129. 内田老鶴圃, 東京
- 井上勲 2007. 藻類30億年の自然史 藻類からみる生物進化 第2版. 東海大学出版会. 神奈川.
- 巖佐庸 1998. 数理生物学入門—生物社会のダイナミクスを探る. 共立出版株式会社. 東京.
- Iyer, P. & Roughgarden, J. 2009. Alternation of haploid and diploid generations: evolution by gamete amplification. *Evol. Ecol. Res.* 11: 57-77.
- Jenkins, C. D. & Kirkpatrick, M. 1994. Deleterious mutation and ecological selection in the evolution of life cycle. In: Kirkpatrick, M. (ed.) The evolution of haploid-diploid life cycles. pp. 53-68. Lectures on Mathematics in the Life Sciences 25, American Mathematical Society.
- Jenkins, C. D. & Kirkpatrick, M. 1995. Deleterious mutation and the evolution of genetic life cycles. *Evolution* 49: 512-520.
- Kamiya, M. & Kawai, H. 2002. Dependence of the carposporophyte on the maternal gametophyte in three ceramiacean algae (Rhodophyta), with respect to carposporophyte development, spore production and germination success. *Phycologia* 41: 107-115.
- 神谷充伸・長里千香子・川井浩史 2012. 2 紅藻類. 藻類ハンドブック (渡邊信 監修). pp. 113-122. エヌ・ティー・エス, 東京.
- 粕谷英一 1990. 行動生態学入門. 東海大学出版会. 神奈川.
- 川口栄男 1993. *Dictyota dichotoma* (Hudson) Lamouroux (アミジグサ). 堀輝三 (編) 藻類の生活史集成 第2巻 褐藻・紅藻類. pp. 96-97. 内田老鶴圃, 東京
- 川井浩史 1993. *Ectocarpus siliculosus* (Dillwyn) Lyngbye (シオモドロ). 堀輝三 (編) 藻類の生活史集成 第2巻 褐藻・紅藻類. pp. 2-3. 内田老鶴圃, 東京
- 川井浩史 1999. 6-4 褐藻綱. 千原光雄 (編) 藻類の多様性と系統. pp. 215-222. 裳華房. 東京.
- Kawai, H., Hanyuda, T., Draisma, S. G. A., Wilce, S. G., Wilce, R. T. & Andersen, R. A. 2015. Molecular phylogeny of two unusual brown algae, *Phaeostrophion irregulare* and *Platysiphon glacialis*, proposal of the Stschapoviales ord. nov. and Platysiphonaceae fam. nov., and a re-examination of divergence times for brown algal orders. *J. Phycol.* 51: 918-928.
- 川井浩史・本村泰三 2012. 3 褐藻類. 藻類ハンドブック (渡邊信 監修). pp. 113-122. エヌ・ティー・エス, 東京.
- 喜田和四郎 1989. ヒロハノヒトエグサ配偶子の単為発生と生活環. 水産増殖 37: 83-86.
- 喜田和四郎 1994. *Monostroma latissimum* (Kützting) Wittrock (ヒロハノヒトエグサ). 堀輝三 (編) 藻類の生活史集成 第1巻 緑色藻類. pp. 172-173. 内田老鶴圃, 東京
- 木村資生 1960. 集団遺伝学概論. 培風館. 東京.
- Klinger, T. 1993. The Persistence of haplodiploidy in algae. *Trends Ecol. Evol.* 8: 256-258.
- Kondrashov, A. S. & Crow, J. F. 1991. Haploidy or diploidy: which is better? *Nature* 351: 314-315.
- Lewis, J. & Wolpert, L. 1979. Diploidy, evolution and sex. *J. Theor. Biol.* 78: 425-438.
- Lewis, Jr. W. M. 1985. Nutrient scarcity as an evolutionary cause of haploidy. *Am. Nat.* 125: 692-701.
- Littler, P. R., Littler, D. S. & Taylor, P. R. 1987. Functional similarity among isomorphic life-history phases of *Polycavernosa debilis* (Rhodophyta, Gracilariaceae). *J. Phycol.* 23: 501-505.
- 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. 2001. Ploidy evolution in the yeast *Saccharomyces cerevisiae*: a test of the nutrient limitation hypothesis. *J. Evolution. Biol.* 14: 157-170.
- Mable, B. K. & Otto, S. P. 1998. The evolution of life cycles with haploid and diploid phases. *BioEssays* 20: 453-462.
- Mable, B. K. & Otto, S. P. 2001. Masking and purging mutations following EMS treatment in haploid, diploid and tetraploid yeast (*Saccharomyces cerevisiae*). *Genet. Res.* 77: 9-26.
- 増田道夫 1993. *Chondorus nipponicus* Yendo (マルバツノマタ). 堀輝三 (編) 藻類の生活史集成 第2巻 褐藻・紅藻類. pp. 274-275. 内田老鶴圃, 東京
- 松山恵二 1993. *Symphyocladia latiuscula* (Harvey) Yamada (イソムラサキ). 堀輝三 (編) 藻類の生活史集成 第2巻 褐藻・紅藻類. pp. 344-345. 内田老鶴圃, 東京
- Michod, R. E. & Gayler, T. 1994. Genetic error, heterozygosity and the evolution of the sexual life cycle. In: Kirkpatrick, M. (ed.) The evolution of haploid-diploid life cycles. pp. 97-119. Lectures on Mathematics in the Life Sciences 25, American Mathematical Society.
- 峯一郎・畠田智・川井浩史 2012. 1 緑藻類 (アオサ藻類). 藻類ハンドブック (渡邊信 監修). pp. 104-112. エヌ・ティー・エス, 東京.
- Mortimer, R. K. 1958. Radiobiological and genetic studies on a polyploid series (haploid to hexaploid) of *Saccharomyces cerevisiae*. *Radiat. Res.* 9: 312-326.
- Müller, D. G., Maier, I., Marie, D. & Westermeier, R. 2016. Nuclear DNA level and life cycle of kelps: evidence for sex-specific polyteny in *Macrocystis* (Laminariales, Phaeophyceae). *J. Phycol.* 52: 157-160.
- 中原紘之 1986. 藻類の生活史と生態. 藻類の生態 (秋山優ら編) : 533-592. 内田老鶴圃. 東京.
- 中原紘之 1993. *Laminaria japonica* Areschow (マコンブ). 堀輝三 (編) 藻類の生活史集成 第2巻 褐藻・紅藻類. pp. 126-127. 内田老鶴圃, 東京.
- 中原紘之・増田道夫 1971. 緑藻と褐藻の生活史と水平分布. 海洋科学 3: 24-26.
- Nakahara, H. & Nakamura, Y. 1973. Parthenogenesis, apogamy and apospory in

- Alaria crassifolia* (Laminariales). Mar. Biol. 18: 327-332.
- 中野武登 1994. *Coleochaete pulvinata* A. Braun. 堀輝三 (編) 藻類の生活史集成 第1巻 緑色藻類. pp. 298-299. 内田老鶴圃, 東京.
- 中山剛・井上勲 1999. 11-4. アオサ藻綱. 千原光雄 (編) 藻類の多様性と系統. pp. 279-284. 裳華房. 東京.
- 能登谷正浩 2002. 海苔という生き物. 成山堂書店. 東京.
- 能登谷正浩・松尾雅志 1993. *Porphyra suborbiculata* Kjellman (マルバアマノリ). 堀輝三 (編) 藻類の生活史集成 第2巻 褐藻・紅藻類. pp. 208-209. 内田老鶴圃, 東京.
- Nuismer, S. L. & Otto, S. P. 2004. Host-parasite interactions and the evolution of ploidy. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 101: 11036-11039.
- Orr, H. A. 1995. Somatic mutation favors the evolution of diploidy. Genetics 139: 1441-1447.
- Orr, H. A. & Otto, S. P. 1994. Does diploidy increase the rate of adaptation? Genetics 136: 1475-1480.
- Otto, S. P. 1994. The role of deleterious and beneficial mutations in the evolution of ploidy levels. In: Kirkpatrick, M. (ed.) The evolution of haploid-diploid life cycles. pp. 69-96. Lectures on Mathematics in the Life Sciences 25, American Mathematical Society.
- Otto, S. P. & Gerstein, A. C. 2008. The evolution of haploidy and diploidy. Curr. Biol. 18: R1121-R1124.
- Otto, S. P. & Goldstein, D. B. 1992. Recombination and the evolution of diploidy. Genetics 131: 745-751.
- Otto, S. P. & Marks, J. C. 1996. Mating systems and the evolutionary transition between haploidy and diploidy. Biol. J. Linn. Soc. 57: 197-218.
- Perrot, V. 1994. Experimental approaches to the evolution of life cycles. In: Kirkpatrick, M. (ed.) The evolution of haploid-diploid life cycles. pp. 121-134. Lectures on Mathematics in the Life Sciences 25, American Mathematical Society.
- Perrot, V., Richerd, S. & Valero, M. 1991. Transition from haploidy to diploidy. Nature 351: 315-317.
- Price, H. J., Sparrow, A. H. & Nauman, A. F. 1973. Correlations between nuclear volume, cell volume and DNA content in meristematic cells of herbaceous angiosperms. Experientia 29: 1028-1029.
- Rescan, M., Lenormand, T. & Rose, D. 2016. Interactions between genetic and ecological effects on the evolution of life cycles. Am. Nat. 187: 19-34.
- Richerd, S., Couvet, D. & Valero, M. 1993. Evolution of the alternation of haploid and diploid phases in life cycles. II. Maintenance of the haploid-diploid cycle. J. Evolution. Biol. 6: 263-280.
- Roleda, M. Y., Zacher, K., Wulff, A., Hanelt, D. & Wiencke, C. 2008. Susceptibility of spores of different ploidy levels from Antarctic *Gigartina skottsbergii* (Gigartinales, Rhodophyta) to ultraviolet radiation. Phycologia 47: 361-370.
- 坂山英俊 2012. 4 緑色植物 5 シャジクモ藻類 (シャジクモ目). 藻類ハンドブック (渡邊信 監修). pp. 41-45. エヌ・ティー・エス. 東京.
- Scott, M. F. & Rescan, M. 2017. Evolution of haploid-diploid life cycles when haploid and diploid fitnesses are not equal. Evolution 71: 215-226.
- Searles, R. B. 1980. The strategy of the red algal life history. Am. Nat. 115: 113-120.
- 瀬戸良三 1993. *Hildenbrandia rivularis* (Liebman) J. Agardh (ベニマダラ). 堀輝三 (編) 藻類の生活史集成 第2巻 褐藻・紅藻類. pp. 270-271. 内田老鶴圃, 東京.
- Silberfeld, T., Leigh, J. W., Verbruggen, H., Cruaud, C., de Reviers, B. & Rousseau, F. 2010. A multi-locus time-calibrated phylogeny of the brown algae (Heterokonta, Ochrophyta, Phaeophyceae): Investigating the evolutionary nature of the "brown algal crown radiation". Mol. Phylogenet. Evol. 56: 659-674.
- Slocum, C. 1980. Differential susceptibility to grazers in two phases of an intertidal alga: Advantages of heteromorphic generations. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 46: 99-110.
- 高原隆明 1994. *Derbesia marina* (Lyngbye) Solier (ホソツユノイト). 堀輝三 (編) 藻類の生活史集成 第1巻 緑色藻類. pp. 264-265. 内田老鶴圃, 東京.
- 高山晴義 1993. *Noctiluca scintillans* (Macartney) Ehrenberg (ヤコウチュウ). 堀輝三 (編) 藻類の生活史集成 第3巻 単細胞性・鞭毛藻類. pp. 26-27. 内田老鶴圃, 東京.
- 館脇正和 1993. *Scytosiphon lomentaria* (Lyngbye) Link (カヤモノリ). 堀輝三 (編) 藻類の生活史集成 第2巻 褐藻・紅藻類. pp. 54-55. 内田老鶴圃, 東京.
- 館脇正和 1994. *Ulva pertusa* Kjellman (アナアオサ). 堀輝三 (編) 藻類の生活史集成 第1巻 緑色藻類. pp. 194-195. 内田老鶴圃, 東京.
- Thornber, C., Stachowicz, J. J. & Gaines, S. 2006. Tissue type matters: selective herbivory on different life history stages of an isomorphic alga. Ecology 87: 2255-2263.
- Thornber, C. S. 2006. Functional properties of the isomorphic biphasic algal life cycle. Integr. Comp. Biol. 46: 605-614.
- Thornber, C. S. & Gaines, S. D. 2004. Population demographics in species with biphasic life cycles. Ecology 85: 1661-1674.
- 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.
- Vergés, A., Paul, N. A. & Steinberg, P. D. 2008. Sex and life-history stage alter herbivore responses to a chemically defended red alga. Ecology 89: 1334-1343.
- 若菜勇・安部守 1993. *Fucus evanescens* C. Agardh (ヒバマタ). 堀輝三 (編) 藻類の生活史集成 第2巻 褐藻・紅藻類. pp. 148-149. 内田老鶴圃, 東京.
- 渡邊信・中山剛 1999. 11-5. 車軸藻綱. 千原光雄 (編) 藻類の多様性と系統. pp. 285-296. 裳華房. 東京.
- Watanabe, Y., Nishihara, G. N., Tokunaga, S. & Terada, R. 2014. Effect of irradiance and temperature on the photosynthesis of a cultivated red alga, *Pyropia tenera* (= *Porphyra tenera*), at the southern limit of distribution in Japan. Phycol. Res. 62: 187-196.
- 綿野泰行 2003. 世代交代 (植物の) alternation of generations (in plants). 巖佐庸・松本忠夫・菊沢喜八郎・日本生態学会 (編) 生態学辞典. pp. 358-359. 共立出版. 東京.
- West, J. A. & McBride, M. L. 1999. Long-term and diurnal carpospore discharge patterns in the Ceramiaceae, Rhodomeleaceae and Delesseriaceae (Rhodophyta). Hydrobiologia 398: 101-113.
- Willson, M. F. 1981. On the evolution of complex life cycles in plants: A review and an ecological perspective. Ann. Mo. Bot. Gard. 68: 275-300.
- 山岸宏 1995. 比較生殖学. 東海大学出版会. 東京.
- 山内淳 2012. 進化生態学入門—数式で見る生物進化—. 共立出版. 東京.
- 吉田忠生 1993. *Porphyra yezoensis* Ueda (スサビノリ). 堀輝三 (編) 藻類の生活史集成 第2巻 褐藻・紅藻類. pp. 216-217. 内田老鶴圃, 東京.
- 吉田忠生 1998. 新日本海藻誌. 内田老鶴圃. 東京.
- 吉崎誠・神谷充伸 1999. 4. 紅色植物門. 千原光雄 (編) 藻類の多様性と系統. pp. 177-193. 裳華房. 東京.
- Zeyl, C., Vanderford, T. & Carter, M. 2003. An evolutionary advantage of haploidy in large yeast populations. Science 299: 555-558.
- Zuccarello, G. C., Yeates, P. H. & Wright, J. T. 2001. Population structure and physiological differentiation of haplotypes of *Caloglossa leprieurii* (Rhodophyta) in a mangrove intertidal zone. J. Phycol. 37: 235-244.