

褐藻遊走細胞の走化性・走光性研究の新展開

木ノ下菜々

筆者は2017年に北海道大学本村泰三教授の下で学位を取得 し、現在は日本学術振興会特別研究員PDとして筑波大学稲葉 一男教授の下で研究を行っている。本稿では、これまで筆者が 取り組んできた褐藻遊泳細胞の走光性・走化性の研究の現状及 び今後の展開について紹介したい。まず、褐藻の遊泳細胞の走 化性・走光性について一般的なことについて述べた後、近年筆 者の研究から新たに分かってきたことについて紹介する。また、 筆者の研究と関連性が高く、より多くの知見が存在する淡水産 緑藻類クラミドモナス(Chlamydomonas reinhardtii)の走光 性のメカニズム、海産動物の精子走化性のメカニズムについて も簡単に紹介する。最後に、現在進めている研究及び展望につ いて紹介する。

1. 褐藻遊泳細胞の走光性・走化性とは?

褐藻は生活環の中でも短い期間のみ遊泳細胞を放出する。遊泳 細胞には無性生殖の過程で生じる遊走子と有性生殖の過程で生

じる配偶子がある。コンブ科を例に褐藻遊泳細胞が走化性を示 すことの意義について紹介する(図1)。私たちが目にする大き な藻体は、胞子体で、成熟期になると遊走子を放出する。遊走 子は基質に着底した後、発生し雌雄いずれかの配偶体になる。 雌雄配偶体は成熟すると、それぞれ卵または精子を形成する。 卵は基本的に暗期に放出され、直後に性フェロモンを放出する (Lüning 1981)。雄性配偶体は性フェロモンを感知することで、 あるいは水温上昇によって精子を放出することが知られている (Maier et al. 1988)。さらに、性フェロモンには精子誘引作用も ある。精子は性フェロモンの濃度勾配を感知すると、運動性を変 化させ、卵に効率的に接近する (Maier & Müller 1990)。受精 が完了すると、受精卵は発生して胞子体にもどる。コンブ科は卵 生殖をする代表例であるが、褐藻ではその他に同形配偶, 異形 配偶が見られる (Wynne & Loiseaux 1976)。これらの種の系 統関係に基づけば、いわゆる"同形から異形そして卵生殖"と いう接合様式の進化の流れは褐藻では考えにくい (Silberfeld et



図 1. (A)マコンブの生活環。 卵から放出された性フェロモンによって誘引された精子は卵を取り囲む。 受精が完了すると発生し胞子体になる。



28



図 2. 褐藻遊泳細胞の走化性(chemotaxis), 走光性(phototaxis), 接触走性(thigmotaxis)。UV, V, B, G, Y, O, R, IR はそれぞれ紫外, 紫色,青色,緑色,黄色,橙色,赤色,赤外光を示す。矢印の長さは, 海中への透過率を表す。

al. 2010)。コンブ科の精子は性フェロモンに対して走性を示す が(走化性:chemotaxis),その他の褐藻(シオミドロ,ムチモ etc.)の遊泳細胞は、これに加えて光にも走性を示す(走光性: phototaxis)。褐藻遊泳細胞では光の方向へと向かう反応(正の 走光性:positive phototaxis)と光とは反対方向に向かう反応(負 の走光性:negative phototaxis)がある(図2)。これらの走性 のタイミングや強度をバランスよく制御することは、好適条件に ある基質への着底を助けると考えられている(Reed *et al.* 1988, Amsler *et al.* 1992, Fletcher & Callow 1992)。

2. 褐藻遊泳細胞の走光性

褐藻遊泳細胞は2本の不等長鞭毛を有し,このうちの一方 (前鞭毛) は三部管状構造からなるマスチゴネマを有するという 点で海産動物の精子やクラミドモナスとは大きく異なる(図3; Brown et al. 2012)。前鞭毛によって生み出された後ろ方向の推 進力は、マスチゴネマによって逆転されることで、前方向の推進 力が生じると考えられている(Jahn et al. 1964, Bouck 1969)。 もう一方の鞭毛(後鞭毛)は滑らかで主に舵取りの役割があるこ とが知られている(Geller & Müller 1981)。前鞭毛と後鞭毛の



図3. 褐藻の系統的位置と褐藻遊泳細胞の形態構造。

基底小体は細胞の腹側,中央部に位置し,細胞内で繊維状の構 造により強く連結されている(O' Kelly & Floyd 1984, Maier 1997, Kinoshita *et al.* 2016a)。前鞭毛と後鞭毛は,遊泳する 際全く異なった運動パターンを示す。

クラミドモナスでは強光を与えると負の走光性を示し、弱光を 与えると正の走光性を示すことが知られているが、褐藻遊泳細 胞では光の強さに依存した正・負の走光性の転換は見られない (Kawai et al. 1990)。褐藻遊泳細胞が正または負どちらの走光 性を示すかについては種によって異なっている (Kinoshita et al. 2017b)。カヤモノリの遊泳細胞 (Matsunaga et al. 2010) やム チモの雄性配偶子(Kinoshita et al. 2017c)を用いた実験から、 光の方向または光とは反対に方向転換する際には前鞭毛の振動 数が減少し、後鞭毛は大きく屈曲することがわかっている。また、 ムチモの雄性配偶子では正または負の走光性を示す際、どちらも 腹側から背側にかけて後鞭毛を大きく屈曲することもわかってき た(図4)。細胞体は常に進行方向を軸として自転しながら遊泳 するため、いつ後鞭毛を屈曲するかで進行方向を決定することが できるようである。また、細胞外液の Ca²⁺ 濃度を減少させるこ とで、正であった走光性が負の走光性になることも明らかになっ てきた (Kinoshita et al. 2017c)。このことから, 光受容から正・ 負走光性の決定までのシグナル伝達経路のどこかで細胞外 Ca²⁺ が重要な役割を果たしていることが推測される。その他、褐藻遊 泳細胞は特に青色光に反応することが知られている(Kawai et al. 1990, 1991, Flores-Moya et al. 2002)。青色光受容体の 実体は同定されていないが、いくつかの候補タンパク質は報告さ れている (41-kDa flavoprotein, Fujita et al. 2005; 167-kDa LOV/RGS containing protein, Fu et al. 2014).

3. 褐藻雄性配偶子(精子)の走化性

これまで、褐藻の雌性配偶子または卵から放出される精子誘 引作用のある性フェロモンとして、シクロヘプタジエン誘導体 のエクトカルペン (ectocarpene) をはじめ、その他に 11 種類 の低分子有機化合物が同定されている (Kochert 1978, Maier 1993)。しかし、これらの受容体や受容後のシグナル伝達経路 はほとんど明らかになっておらず、主に性フェロモンを受容後



図 4. 光に対するムチモ雄性配偶子の反応(走光性)。方向転換す る際は,正の走光性(positive phototaxis),負の走光性(negative phototaxis)に関わらず,雄性配偶子は腹側から背側にかけて後鞭毛 を大きく屈曲する。

の運動パターンのみが明らかになっている。同形(シオミド ロ)・異形(ムチモ)配偶の雄性配偶子では共通して性フェロ モンを感知すると、基質面に沿って遊泳する反応である接触走 性 (thigmotaxis) が顕著にみられる。さらに、前鞭毛の非対 称性が定常的に大きくなることで、大きな円から小さな円を描 く運動へと変化する(Kinoshita et al. 2016b, 2016c)。しかし、 卵生殖(マコンブ・ヒバマタ)の精子では顕著な接触走性は見 られず、前鞭毛の波形変化もほとんど見られないため、大きな 円を描く運動を続ける (Kinoshita et al. 2017a)。この違いは、 雌性配偶子または卵が存在する位置の違いによるものかもしれ ない (図 2)。同形・異形配偶の場合, 雌性配偶子は, はじめ 遊泳能力を有しているが、比較的すぐに基質に着底し動かくな り、雄性配偶子と接合する。一方で、卵は配偶体に付着したま ま受精し、ある程度発生してから基質に落ちることが多い。そ のため、接触走性を示すことは、同形・異形配偶をする雄性配 偶子にとって雌性配偶子への接近効率の向上につながるが、卵 生殖をする精子にとっては接近効率の向上につながらないのか もしれない。ただし、興味深いことに、後鞭毛は同形配偶・異 形配偶・卵生殖で共通して、性フェロモンの濃度減少を感知し た際に大きく屈曲する(図5)。後鞭毛の屈曲は、雄性配偶子・ 精子の急激な方向転換(chemotactic turn)を引き起こし、よ り効率的に性フェロモン源(雌性配偶子・卵)へと近づくこと ができるように働いているようである。また、鞭毛波形変化に は Ca²⁺ が関与することも示されている(Maier & Calenberg 1994)。

4. クラミドモナスの走光性

クラミドモナスの有性生殖には性フェロモンが関与せず,配偶 子は基本的にランダムに接触し接合することが知られているた め走化性の研究は少ないが(Harris 2009),走光性について 多くの研究が進められている。光は眼点上の膜にある膜タンパ ク質であるチャネルロドプシンによって受容される(Foster *et*



図 5. 性フェロモンに対する雄性配偶子(精子)の反応(走化性)。 大きく方向転換する際に,雄性配偶子(精子)は後鞭毛を大きく屈 曲する。* 性フェロモン源。

al. 1984)。チャネルロドプシンが光を受容すると、チャネルロ ドプシンから陽イオンが流入し局所的に細胞膜電位が脱分極す る (Sineshchekov et al. 2002, Berthold et al. 2008)。これ により鞭毛膜上の膜電位依存性 Ca²⁺ チャネルが開き Ca²⁺ が流 入し、鞭毛や軸糸の構成要素である Ca²⁺ 結合タンパク質群を 活性化させる (Harz & Hegemann 1991, Harz et al. 1992)。 眼点側 (cis 側) にある鞭毛と眼点と反対側 (trans 側) にある 鞭毛はCa²⁺に対する感受性が異なるため、Ca²⁺の流入により これらの振動するバランスが崩れ、光または光と反対方向に進 むと考えられている (Kamiya & Witman 1984, Okita et al. 2005)。褐藻遊泳細胞では光受容体及び光受容後のシグナル経 路は明らかになっていないが,最終的に細胞外から細胞内への Ca²⁺の流入が鞭毛波形の変化に影響し光または光と反対方向 に進むかを決定するという点ではクラミドモナスと類似してい る。褐藻では光受容体や、光受容後に変化する膜電位について など、今後さらなる研究が必要である。

クラミドモナスの正・負の走光性の変換に関与する因子としてこれまでに、褐藻遊泳細胞と同様に細胞外 Ca²⁺ 濃度 (Morel-Laurens 1987)、褐藻遊泳細胞とは異なり光強度 (Feinleib & Curry 1971) が知られている。また、褐藻ではまだ確かめられていない光合成 (Takahashi & Watanabe 1993)、細胞内の酸 化還元状態 (Wakabayashi *et al.* 2011) なども正・負の走光 性の変換に関与する因子として報告されている。

5. 海産動物の精子走化性

海産動物においても褐藻と同様に卵が精子誘引物質を放出する 生物が知られている。精子誘引物質を感知した精子の反応につ いては、特に魚、ホヤ、ウニ、ヒトデなどを用いた多くの研究が 進められている。本稿ではウニの精子を例に、精子誘引物質受 容後のシグナル伝達経路について簡単に紹介したい。ウニの卵 はオリゴペプチドである sperm-activating peptide (SAP)を 放出する (Ward *et al.* 1985)。SAP の濃度勾配が生じるような 条件下に精子を置くと、SAP 濃度が濃い方向に遊泳する際には 直進的な運動, SAP 濃度が濃い方向から遠ざかる際には急激 な方向転換が見られる。この方向転換は、一時的に鞭毛波形の 非対称性が大きくなることによって生じる。鞭毛波形が非対称 になるためのシグナルリング経路は、グアニル酸シクラーゼに よる SAP の受容から始まる (Singh et al. 1988)。これにより、 cvclic GMP (cGMP) の合成が誘導され、精子特異的に存在す る cGMP 依存性 K⁺ チャネルが開口し、細胞膜電位の過分極が 起こる。最終的には、細胞内 pH の上昇、細胞膜電位の脱分極 を引き起こし,精子特異的に発現する膜電位依存性 Ca²⁺ チャネ ルが開き、細胞外から細胞内へ Ca²⁺ が急激に流入し鞭毛波形が 変化する (Darszon et al. 2008)。 性フェロモンに対する褐藻雄 性配偶子及び精子の後鞭毛で見られる反応は、ウニの精子で見 られる反応と類似している。このことから、ウニで見られる精子 走化性のメカニズムと褐藻雄性配偶子(精子)の走化性のメカ ニズムには共通する部分が存在するのかもしれない。

6. 今後の展開

褐藻の配偶子を材料として2種類の外的環境シグナル(性フェ ロモン・光)への応答を包括的に解析することで、走化性と走 光性を統御する反応経路を明らかにできるのではないかと考え ている。これまで、性フェロモン・光への応答の最終ステップと して、どちらも大きく後鞭毛が屈曲することが明らかになってい る。従って、走化性と走光性は部分的に共通したシグナル伝達 経路を利用しているものと推測される。褐藻は動物やクラミドモ ナスを含む緑藻とは大系統単位で離れている。これらの生物と の比較解析を進めることで、 真核生物で普遍的な鞭毛運動制御 機構とその進化的起源に迫ることができるかもしれない。鞭毛 軸糸の運動を駆動するダイニン関連タンパク質の比較ゲノム解 析 (Inaba 2015) では, "Ca²⁺ センサータンパク質" と呼ばれ る、Ca²⁺ 濃度依存的にダイニン重鎖に結合してダイニン複合体 の活性を調節する Ca²⁺ 結合タンパク質は、動物などのユニコン タでは calaxin, クラミドモナスやシオミドロなどのバイコンタで は dynein light chain 4 (LC4) が保存的であることが報告され ている。興味深いことに、calaxin は高 Ca2+ 濃度でダイニン重 鎖への結合が促進されるのに対し、LC4 は高 Ca²⁺ 濃度ではダ イニン重鎖への結合が抑制される。このことは、ユニコンタでは 高 Ca²⁺ 濃度で鞭毛波形の"非対称性"が増すのに対し、バイ コンタでは高 Ca²⁺ 濃度で鞭毛波形の"対称性"が増すというユ ニコンタとバイコンタの逆転現象を分子レベルで説明するものと 考えられている。また、シオミドロ配偶子の transcriptome 解析 (Lipinska et al. 2013), ワタモ配偶子の鞭毛プロテオーム解析 (Fu et al. 2014) により、動物で主要なシグナリング因子として 知られている可溶性アデニル酸シクラーゼや G タンパク質など のホモログが、褐藻にも存在する可能性が高いことが示唆され ている。

今後は、褐藻雄性配偶子の鞭毛運動に影響を与える外的・内的 因子の関係を明らかにすることが重要と考えられる。最近の著 者らの解析では、前述した褐藻雄性配偶子の走光性と走化性に おける Ca²⁺ の関与だけでなく, K⁺, pH の影響なども明らかに なりつつある。また,これまで全く知られていなかった,性フェ ロモンが正と負の走光性に及ぼす影響や, cAMP・cGMP の役 割および関連タンパク質のリン酸化動態についても明らかになっ てきた。また,褐藻配偶子の性フェロモンへの走化性は細胞外 Ca²⁺ 濃度に影響を受けるが,細胞内 Ca²⁺ 濃度の動態はまだ明 らかになっていないため, Ca²⁺ 蛍光指示薬を用いた細胞内 Ca²⁺ の可視化に取り組んでいる。課題は山積しているが,一つ一つ 解決していきたい。

引用文献

- Amsler, C. D., Reed, D. C. & Neushul, M. 1992. The microclimate inhabited by macroalgal propagules. Br. Phycol. J. 27: 253–270.
- Berthold, P., Tsunoda, S. P., Ernst, O. P., Mages, W., Gradmann, D. & Hegemann, P. 2008. Channelrhodopsin-1 initiates phototaxis and photophobic responses in *Chlamydomonas* by immediate light-induced depolarization. Plant Cell 20: 1665–1677.
- Bouck, G. B. 1969. Extracellular microtubules: the origin, structure, and attachment of flagellar hairs in *Fucus* and *Ascophyllum* antherozoids. J. Cell Biol. 40: 446–460.
- Brown, M. W., Kolisko, M., Silberman, J. D. & Roger, A. J. 2012. Aggregative multicellularity evolved independently in the eukaryotic supergroup Rhizaria. Curr. Biol. 22: 1123–1127.
- Darszon, A., Guerrero, A., Galindo, B. E., Nishigaki, T. & Wood, C. D. 2008. Sperm-activating peptides in the regulation of ion fluxes, signal transduction and motility. Int. J. Dev. Biol. 52: 595–606.
- Feinleib, M. E. H. & Curry, G. M. 1971. The relationship between stimulus intensity and oriented phototactic response (topotaxis) in *Chlamydomonas*. Physiol. Plant. 25: 346–352.
- Fletcher, R. L. & Callow, M. E. 1992. The settlement, attachment and establishment of marine algal spores. Br. Phycol. J. 27: 303–329.
- Flores-Moya, A., Posudin, Y. I., Fernández, J. A., Figueroa, F. L. & Kawai, H. 2002. Photomovement of the swarmers of the brown algae *Scytosiphon lomentaria* and *Petalonia fascia*: effect of photon irradiance, spectral composition and UV dose. J. Photochem. Photobiol. B 66: 134–140.
- Foster, K. W., Saranak, J., Patel, N., Zarilli, G. & Okabe, M. 1984. A rhodopsin is the functional photoreceptor for phototaxis in the unicellular eukaryote *Chlamydomonas*. Nature 311: 756–759.
- Fu, G., Nagasato, C., Oka, S., Cock, J. M. & Motomura, T. 2014. Proteomics analysis of heterogeneous flagella in brown algae (Stramenopiles). Protist 165: 662–675.
- Fujita, S., Iseki, M., Yoshikawa, S. *et al.* 2005. Identification and characterization of a fluorescent flagellar protein from the brown alga *Scytosiphon lomentaria* (Scytosiphonales, Phaeophyceae): A flavoprotein homologous to Old Yellow Enzyme. Eur. J. Phycol. 40: 159–167.
- Geller, A. & Müller, D. G. 1981. Analysis of the flagellar beat pattern of male *Ectocarpus siliculosus* gametes (Phaeophyta) in relation to chemotactic stimulation by female cells. J. Exp. Biol. 92: 53–66.
- Harris, E. H. 2009. The *Chlamydomonas* sourcebook, 2nd ed. Vol. 1: Introduction to *Chlamydomonas* and its laboratory use. Academic Press, Oxford.
- Harz, H. & Hegemann, P. 1991. Rhodopsin-regulated calcium currents in *Chlamydomonas*. Nature 351: 489–491.
- Harz, H., Nonnengässer, C. & Hegemann, P. 1992. The photoreceptor current of the green alga *Chlamydomonas*. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 338: 39–52.
- Inaba, K. 2015. Calcium sensors of ciliary outer arm dynein: Functions and phylogenetic considerations for eukaryotic evolution. Cilia 4: 6.
- Jahn, T. L., Landman, M. D. & Fonseca, J. R. 1964. The mechanism

of locomotion of flagellates. II. Function of the mastigonemes of *Ochromonas*. J. Protozool. 11: 291–296.

- Kamiya, R. & Witman, G. B. 1984. Submicromolar levels of calcium control the balance of beating between the two flagella in demembranated models of *Chlamydomonas*. J. Cell Biol. 98: 97–107.
- Kawai, H., Kubota, M., Kondo, T. & Watanabe, M. 1991. Action spectra for phototaxis in zoospores of the brown alga *Pseudochorda gracilis*. Protoplasma 161: 17–22.
- Kawai, H., Müller, D. G., Fölster, E. & Häder, D.-P. 1990. Phototactic responses in the gametes of the brown alga, *Ectocarpus siliculosus*. Planta 182: 292–297.
- Kinoshita, N., Fu, G., Ito, T. & Motomura, T. 2016a. Three-dimensional organization of flagellar basal apparatus in *Ectocarpus* gametes. Phycol. Res. 64: 19–25.
- Kinoshita, N., Nagasato, C. & Motomura, T. 2017a. Chemotactic movement in sperm of the oogamous brown algae, *Saccharina japonica* and *Fucus distichus*. Protoplasma 254: 547–555.
- Kinoshita, N., Nagasato, C. & Motomura, T. 2017b. Phototaxis and chemotaxis of brown algal swarmers. J. Plant Res. 130: 443–453.
- Kinoshita, N., Nagasato, C. & Motomura, T. 2017c. Calcium control of the sign of phototaxis in brown algal gametes of *Mutimo cylindricus*. Photochem. Photobiol. 93: 1216–1223.
- Kinoshita, N., Shiba, K., Inaba, K., Fu, G., Nagasato, C. & Motomura, T. 2016b. Flagellar waveforms of gametes in the brown alga, *Ectocarpus siliculosus*. Eur. J. Phycol. 51: 139–148.
- Kinoshita, N., Tanaka, A., Nagasato, C. & Motomura, T. 2016c. Chemotaxis in the anisogamous brown alga *Mutimo cylindricus*. Phycologia 55: 359– 364.
- Kochert, G. 1978. Sexual pheromones in algae and fungi. Annu. Rev. Plant Physiol. 29: 461–486.
- Lipinska, A. P., D'hondt, S., Damme, E. J. V. & Clerck, O. D. 2013. Uncovering the genetic basis for early isogamete differentiation: A case study of *Ectocarpus siliculosus*. BMC Genom. 14: 909.
- Lüning, K. 1981. Egg release in gametophytes of *Laminaria saccharina*: induction by darkness and inhibition by blue light and UV. Br. Phycol. J. 16: 379–393.
- Maier, I. 1993. Gamete orientation and induction of gametogenesis by pheromone in algae and plants. Plant Cell Environ. 16: 891–907.
- Maier, I. 1997. The fine structure of the male gamete of *Ectocarpus siliculosus* (Ectocarpales, Phaeophyceae). II. The flagellar apparatus. Eur. J. Phycol. 32: 255–266.
- Maier, I. & Calenberg, M. 1994. Effect of extracellular Ca²⁺ and Ca²⁺ antagonists on the movement and chemoorientation of male gametes of *Ectocarpus siliculosus* (Phaeophyceae). Botanica Acta, 107: 451–460.
- Maier, I. & Müller, D. G. 1990. Chemotaxis in *Laminaria digitata* (Phaeophyceae) I. Analysis of spermatozoid movement. J. Exp. Bot. 41: 869–876.

- Maier, I., Müller, D. G., Schmid, C., Boland, W. & Jaenicke, L. 1988. Pheromone receptor specificity and threshold concentrations for spermatozoid release in *Laminaria digitata*. Naturwissenschaften 75: 260–263.
- Matsunaga, S., Uchida, H., Iseki, M., Watanabe, M. & Murakami, A. 2010. Flagellar motions in phototactic steering in a brown algal swarmer. Photochem. Photobiol. 86: 374–381.
- Morel-Laurens, N. 1987. Calcium control of phototactic orientation in *Chlamydomonas reinhardtii*: Sign and strength of response. Photochem. Photobiol. 45: 119–128.
- O'Kelly, C. J. & Floyd, G. L. 1984. The absolute configuration of the flagellar apparatus in zoospores from two species of Laminariales (Phaeophyceae). Protoplasma 123: 18–25.
- Okita, N., Isogai, N., Hirono, M., Kamiya, R. & Yoshimura, K. 2005. Phototactic activity in *Chlamydomonas* 'non-phototactic' mutants deficient in Ca²⁺-dependent control of flagellar dominance or in innerarm dynein. J. Cell Sci. 118: 529–537.
- Reed, D. C., Laur, D. R. & Ebeling, A. W. 1988. Variation in algal dispersal and recruitment: The importance of episodic events. Ecol. Monogr. 58: 321–335.
- 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.
- Sineshchekov, O. A., Jung, K.-H. & Spudich, J. L. 2002. Two rhodopsins mediate phototaxis to low- and high-intensity light in *Chlamydomonas reinhardtii*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 97: 8689–8694.
- Singh, S., Lowe, D. G., Thorpe, D. S. *et al.* 1988. Membrane guanylate cyclase is a cell-surface receptor with homology to protein kinases. Nature 334: 708–712.
- Takahashi, T. & Watanabe, M. 1993. Photosynthesis modulates the sign of phototaxis of wild-type *Chlamydomonas reinhardtii*: Effects of red background illumination and 3-(3', 4' dichlorophenyl)-1, 1-dimethylurea. FEBS Lett. 336: 516–520.
- Wakabayashi, K., Misawa, Y., Mochiji, S. & Kamiya, R. 2011. Reduction– oxidation poise regulates the sign of phototaxis in *Chlamydomonas reinhardtii*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 108: 11280–11284.
- Ward, G. E., Brokaw, C. J., Garbers, D. L. & Vacquier, V. D. 1985. Chemotaxis of *Arbacia punctulata* spermatozoa to resact, a peptide from the egg jelly layer. J. Cell Biol. 101: 2324–2329.
- Wynne, M. J. & Loiseaux, S. 1976. Recent advances in life history studies of the Phaeophyta. Phycologia 15: 435–452.

(筑波大学, 日本学術振興会特別研究員 PD)