



# HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	紅藻類の有性生殖に関わる制御機構 : アマノリ類における1-アミノシクロプロパンカルボン酸の役割を中心に
Author(s)	宇治, 利樹
Citation	藻類, 69(1), 14-19
Issue Date	2021-03-10
Doc URL	<a href="https://hdl.handle.net/2115/84365">https://hdl.handle.net/2115/84365</a>
Type	journal article
File Information	20210908ujisensei.pdf



紅藻類の有性生殖に関わる制御機構—アマノリ類における 1-アミノシクロプロパンカルボン酸の役割を中心に—

宇治 利樹

北海道大学大学院水産科学研究院 (〒041-8611 北海道函館市港町 3 丁目 1-1)

Toshiki Uji : The regulatory mechanisms of sexual reproduction in red algae—the focus on the role of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid in Bangiaceae—

The transition from the vegetative to sexual reproductive phase is the most dynamic change to occur during algal life cycle. Elucidating the regulatory mechanisms of the sexual reproduction in red algae appears to be important to the understanding of eukaryotic evolution, because red algal group represents an ancient lineage. Recent studies suggest that the ethylene precursor 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) acts as a signaling molecule independent from ethylene in the regulation of gametogenesis and tolerance to oxidative stress in *Neopyropia* and *Pyropia* (Bangiaceae). ACC signaling through alterations to the redox state induces the expression of the *RWP1* encoding a homolog to RWP-RK family involved in sexual reproduction in green lineage, as well as vesicular-trafficking and cell-division-related genes. The further research could provide exciting insights into not only the regulation of the red algae life cycle but also the evolutionary perspective of the mechanisms on various biological processes such as the relationship between redox signaling and cell differentiation.

Key Index Words: 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, ethylene, redox signaling, sexual reproduction

Faculty of Fisheries Sciences, Hokkaido University, 3-1-1, Minato-cho, Hakodate, Hokkaido 041-8611, Japan

\*Author for correspondence: t-uji@fish.hokudai.ac.jp

栄養生長から生殖生長の切り替えは、藻類の生活環において最もダイナミックなイベントの一つである。最適なタイミングで生殖を行うことは、藻類の繁殖が成功するために重要であり、フィールド調査や室内培養の結果から、藻類は日長、水温、栄養塩といった外界の環境を感知することで、栄養生長から生殖生長の転換を厳密に調節していると考えられる (Brawley & Johnson 1992, Agrawal 2012, Liu *et al.* 2017)。

藻類の有性生殖の制御機構に関しては、単細胞性緑藻のクラミドモナス *Chlamydomonas reinhardtii* において研究が進んでおり、接合型特異的な染色体領域に存在する MID 遺伝子の発現が窒素欠乏条件下で活性化されることで、配偶子形成や接合反応が誘導されることが明らかとされている (Lin & Goodenough 2007)。また接合藻に属するミカヅキモ属 *Closterium* においても窒素欠乏により有性生殖が誘導されることが分かっており、この制御に関わる性フェロモンが単離同定されている (Sekimoto 2017)。一方、緑藻類と比較して、紅藻類の生殖の制御機構に関しては不明な点が多いが、スペインの Robaina 博士の研究室により、真正紅藻綱 Florideophyceae における嚢果の形成とポリアミンの関係について研究が進められてきた (Garcia-Jimenez & Robaina 2019)。また最近、筆者の研究室においてウシケノリ綱アマノリ類に属するスサビノリ *Neopyropia yezoensis* やウップルイノリ *Pyropia pseudolinearis* の有性生殖に、エチレンの前駆物質である 1-アミノシクロプロパンカルボン酸 (ACC) が重要な役割をしていることが明らかになりつつある。

紅藻類は海苔の原料となるアマノリ類や寒天の原料であるテングサ類やオゴノリ類、そしてカラギナン原藻であるキリンサイ類など産業上重要な種を多く含んでいる。また紅藻類は起源が古いグループと考えられており、現存する紅藻類と形態や組織構造が類似した化石が、10 億年以上前の古い地層から発見されている (Butterfield 2000, Bengtson *et al.* 2017)。そのため、紅藻類の有性生殖の制御機構の知見は、真核生物の有性生殖の起源や進化を理解する上でも重要であると考えられる。そこで本稿では筆者らが最近明らかにした知見を中心に紅藻類の有性生殖の制御機構について紹介したい。

### 1-アミノシクロプロパンカルボン酸 (ACC) によるアマノリ類の有性生殖誘導

*Neopyropia* 属や *Pyropia* 属を含むアマノリ類は海苔の原料として東アジアを中心に海面養殖されており、我が国においても年間 1000 億円近い生産額に及ぶ非常に重要な水産資源である。アマノリ類の生活環は、一般的に巨視的な葉状の配偶体世代と微視的な糸状の孢子体世代が交互に交代する異型世代交代を有し、その形態の違いから配偶体を葉状体、孢子体を糸状体と呼ぶことが多い。葉状体は成熟の過程において造精器と造果器を形成し、造果器は受精後、体細胞分

裂により果胞子を作り、これが放出後、発芽し糸状体となる（図 1）。

我が国の養殖対象種であるスサビノリは、雌雄同株であり、水温が上昇し日長が長くなっていく春先に有性生殖が起こることが知られているが、実際に高温や長日条件下で培養すると有性生殖が誘導される。しかしながら、アマノリ類の有性生殖を制御する内在性因子については不明であった。そこで筆者らは藻類においては未だ機能がはっきりしない植物ホルモンに着目し、スサビノリの有性生殖を誘導する植物ホルモンを探索することとした。いくつかの植物ホルモンを様々な濃度で添加した培地で未成熟葉状体を培養したところ、エチレンの前駆物質である ACC を処理した場合において、栄養生長の抑制と共に造精子と果胞子の形成が促進されることが明らかとなった（Uji *et al.* 2016, 図 2A）。また本種の有性生殖が誘導される条件が、高温・長日といった酸化ストレスを伴う環境であるため、成熟に伴って抗酸化能が上昇する可能性が考えられた。そこでこの可能性を検証したところ、ACC 処理により成熟が進行した葉状体において、過酸化水素処理による細胞へのダメージが軽減されたことから、酸化ストレス耐性が増強されることも明らかとなった（図 2B）。

高等植物においては、エチレンは果実の成熟や老化の促進を制御する植物ホルモンとして有名であるが、この植物ホルモンは気体であるため、少し取り扱いが難しい。一方、その前駆物質で水に対する溶解性の高い ACC を外から投与すると、ACC 酸化酵素の働きにより、植物組織内でエチレンに転換されるため、これをエチレン処理として代用するケースが多い。スサビノリにおいても ACC 添加により、エチレンの生成が増加したため、スサビノリの有性生殖にエチレンが関与している可能性が予想された。そこで ACC 酸化酵素の阻害剤である $\alpha$ -アミノイソ酪酸（AIB）で処理した場合に、スサビノリの有性生殖が抑制されるかどうか調べた。その結果、予想に反して有性生殖が促進されることが分かった（Endo *et al.* in press）。AIB は ACC の類縁体であり（図 3）、そのため高等植物ではエチレン合成の競合阻害剤として働く。しかし紅藻のゲノムには、高等植物の ACC 酸化酵素と相同性のある遺伝子は見つかっておらず、スサビノリでは本来 ACC が結合するタンパク質に AIB が結合することで下流にシグナルを伝達した可能性が考えられた。そこでこの可能性を検証するため、別の ACC 類縁体であり、ACC が持つシクロプロパンがシクロブタンに置き換わった構造を持つ 1-アミノシクロブタンカルボン酸（ACBC）で同様の実験を行ったところ、造精子と果胞子の形成が促進されると共に酸化ストレス耐性が獲得されることが明らかとなった（Uji *et al.* 2020, 図 2, 3）。そのため、ACC 処理により誘導された効果は、ACC から生成されたエチレンではなく、ACC 自体の応答による可能性が考えられる。この可能性を裏付けるようにエチレン発生剤であるエテフォンで処理した場合は、ACC 処理により見られた成熟の促進は観察されなかった（図

2A)。また現在、ACC の内生量を測定しているところであり、若い葉状体と比較して成熟直前の葉状体において高い ACC 含有量を示す結果を得ている（遠藤・宇治，未発表）。

以上のように、エチレンが植物ホルモンとして機能するのではなく、その前駆物質である ACC 自体がスサビノリの有性生殖の制御因子として重要な役割を担っていることが示唆される。また雌雄異株のアマノリ類で岩海苔の原料として利用されているウップルイノリにおいても ACC の効果を調べたところ、ACC 処理により雌雄の両方において成熟の促進が誘導された（Yanagisawa *et al.* 2019）。そのため、少なくともアマノリ類においては ACC の有性生殖に対する機能は保存されていることが示唆される。興味深いことに、近年モデル植物であるシロイヌナズナ *Arabidopsis thaliana* においてもエチレンとは別のシグナル伝達系により、ACC が胚発生や根毛および孔辺細胞の形成を制御している可能性が考えられている（Polko & Kieber 2019）。

#### アマノリ類における ACC の受容体やシグナル伝達系は？

上述したように高等植物においても ACC 独自のシグナル分子としての働きが示唆されているが ACC の受容体は未同定である。一方、哺乳類細胞においては、外因性の ACC がグルタミン酸受容体のグリシン結合部位に結合することで、細胞質内の急激な  $Ca^{2+}$  濃度の上昇を引き起こし、シグナル伝達を誘発する（Inanobe *et al.* 2005）。グルタミン酸受容体は、シアノバクテリアから哺乳類まで保存されているタンパク質で、アイソフォームによってリガンドとして結合するアミノ酸が異なり、グルタミン酸以外にもグリシンやその他のアミノ酸がリガンドとして機能することが知られている（Wudick *et al.* 2018）。

大型藻類におけるグルタミン酸受容体の知見は不足しているが、既に全ゲノム解読が完了した緑藻、褐藻、紅藻のゲノム情報を調べたところ、これら全てのグループにおいてグルタミン酸受容体の相同遺伝子が存在した。スサビノリにおいては少なくとも 3 つのグルタミン酸受容体の相同遺伝子（PyGLRs）が存在し、これらは造精器や果胞子の形成の進行に伴い発現が上昇することが分かった。そこで ACC 以外にも特定のアミノ酸によってアマノリ類の有性生殖が促進される可能性を考え、タンパク質を構成する 20 種のアミノ酸について調べたところ、ACC よりも誘導効果は少し低いものの、グリシンといった特定のアミノ酸処理により、スサビノリの造精器や果胞子形成が促進されることが明らかになった（小野寺・宇治，未発表）。そのため筆者らの研究室では、有性生殖のシグナルを受容する受容体の候補としてグルタミン酸受容体を考え、これらの機能解析を進めているところである。

ACC の受容体に加えて、そのシグナル伝達系に関する知見も不足しているが、

植物ホルモンと活性酸素種 (ROS) の関連性は良く研究されている。ROS と抗酸化物質の協調作用による細胞内のレドックス状態の変化は、植物ホルモンのシグナル伝達系に作用し、ストレスや防御応答だけでなく、細胞分化や細胞周期などの様々な生理応答に関与する (Mittler 2017)。ACC 処理したスサビノリ葉状体においても、ROS の生成が促進され、少なくとも ROS の生成の一部には NADPH オキシダーゼの活性化が関与している (Uji *et al.* 2020)。また ROS はシグナル分子としての働きだけでなく、細胞壁を構成する多糖類の切断を引き起こし、細胞壁を柔軟にさせる役割も知られているため (Fry 1998)、生殖細胞放出時に起こる細胞壁分解にも ROS が関与している可能性がある。

藻類における主要な水溶性の抗酸化物質として、アスコルビン酸 (AsA : ビタミン C) やグルタチオン (GSH) などが存在するが、ACC 処理したスサビノリ葉状体において、AsA 生合成の最終段階を触媒する酵素である L-ガラクトノ-1,4-ラクトンデヒドロゲナーゼ (L-GaLDH) の発現量が増加し、AsA の合成が促進される (Uji *et al.* 2020)。高等植物では AsA は葉緑体内に豊富に存在し、光化学系 II (PSII) の電子供与体として機能することにより、高温や強光条件下における PSII の不活性化を保護する役割をすることが知られている (Tóth *et al.* 2011)。スサビノリは春先から有性生殖を開始し夏期は糸状体として過ごす。有性生殖過程における AsA 含有量の増加は、葉状体から糸状体へ移行する際の環境ストレスから PSII を保護する機能があるものと推察される。AsA の合成が盛んになる一方で、GSH 合成の律速酵素と考えられているグルタミン酸システインリガーゼ (GCL) をコードする遺伝子の発現量は低下し、GSH の含有量は徐々に減少する (Uji *et al.* 2020)。このようにアマノリ類の有性生殖過程において、ROS と抗酸化物質によるレドックス状態が変化することで有性生殖に関連する遺伝子の発現が制御されている可能性が考えられる (図 4)。

### アマノリ類の有性生殖に関与する ACC 応答性遺伝子

RNA-seq やリアルタイム PCR による発現解析の結果から、ACC 処理葉状体において発現が誘導される遺伝子として、RWP-RK ドメインを有する遺伝子 (RWP1 遺伝子) が明らかとなった。緑色植物門において RWP-RK ドメインを有する遺伝子は転写因子をコードし、単細胞性緑藻のクラミドモナスや群体性ボルボックス目のプレオドリナ *Pleodorina* においては、RWP-RK ドメインを持つ MID 遺伝子が性決定遺伝子であると考えられている (Nozaki *et al.* 2006)。また MID 遺伝子のオーソログではないが、RWP-RK ドメインを持つ遺伝子がアオサ属の接合型特異的な染色体領域に存在することが報告されている (Yamazaki *et al.* 2017)。ACC 処理したウップルイノリ葉状体においては、雌雄両方の株で RWP1 遺伝子の発現の上昇が見られるため、アマノリ類においては性決定遺伝子

として機能しないことが予想されるが、この遺伝子がどのようにアマノリ類の有性生殖を制御しているのか興味を持たれる。

RWP1 遺伝子以外の ACC 応答性遺伝子として、サイクリン U (CYCU) や CDC20 といった細胞分裂や細胞周期に関連する遺伝子に加えて、Flotillin (FLOT) や Charged multivesicular body protein (CHMP) といった小胞輸送に関連する遺伝子の発現が上昇する (Yanagisawa *et al.* 2019)。ウシケノリ科の生殖細胞形成時には小胞輸送が盛んになり、この働きにより生殖細胞の付着物質が産生されることが考えられている (Cole & Sheath 1980)。

また精細胞や果胞子が放出されるためには、細胞壁が分解される必要があるが、これに関与する遺伝子としてエクспанシン (EXP) の発現量の増加が見られた。エクспанシンは細胞壁を構成する多糖間の水素結合を切断することにより多糖を遊離させ、多糖分解酵素の作用を受けやすくさせる働きがあると考えられており (Cosgrove 2000)、ACC 処理により増加する ROS との協調的作用により細胞壁の分解や軟化が促進されることが示唆される (図 4)。

### 真正紅藻綱における嚢果形成の制御

アマノリ類では受精した造果器が直接分裂することで果胞子を生ずるが、真正紅藻綱においては、受精後、雌性配偶体上に果胞子体と呼ばれる構造を発達させることで果胞子が形成され、果胞子体が果皮に包まれた構造を嚢果と呼ぶ。真正紅藻綱の有性生殖の制御機構に関しても不明な点が多いが、ポリアミンが嚢果の発達に関与することが報告されている。ポリアミンは、正電荷した脂肪族炭化水素の総称で、ジアミンであるプトレシンやトリアミンであるスペルミン、テトラアミンのスペルミンなどがある (Handa *et al.* 2018)。ポリアミンの生理機能としては、細胞分裂や DNA や RNA といった核酸の合成、ストレス応答の関与が動植物や菌類などで報告されている (Takahashi & Kakehi 2010)。藻類におけるポリアミンの役割は不明な点が多いが、培地中にスペルミンを添加することで、嚢果形成数や果胞子放出数が増加することが *Gracilaria cornea* やサクラノリ *Grateloupia imbricata* において報告されている (Guzman-Urióstegui *et al.* 2002, Sacramento *et al.* 2004, 2007)。さらにサクラノリにおいて、嚢果未形成の受精直後の藻体では、ポリアミンの含有量は低く、嚢果が活発に形成される段階の藻体においては、その含有量が高くなる。例えばスペルミンは受精直後と比較して 25 倍まで上昇した後、嚢果形成後期では、受精直後のレベルまで戻る (Sacramento *et al.* 2007)。またエチレン処理によりスペルミン合成酵素をコードする遺伝子の発現が誘導され、それに伴って嚢果形成が促進されるため、エチレンがポリアミンの合成を促進し、嚢果の発達を制御する可能性が考えられている (Garcia-Jimenez *et al.* 2018)。

ポリアミン合成に関与する遺伝子以外では、cDNA サブトラクション法によって、グルタチオン S-転移酵素 (GST) の相同遺伝子が *Gracilariopsis andersonii* の果胞子体において特異的に発現する遺伝子として単離されている (Kamiya *et al.* 2011)。GST はグルタチオンを基質とする酵素の1つであり、酸化ストレス時に活性化され、脂質過酸化物の解毒を促進するだけでなく、二次代謝産物の合成にも関与することが示唆されている (Noctor *et al.* 2012)。またディファレンシャルスクリーニング法により Heat shock protein 90 (HSP90) の相同遺伝子 GjFP-1 がカザシグサ *Griffithsia japonica* の雌性配偶体において特異的に発現する遺伝子として単離されている (Lee *et al.* 1998)。HSP90 は熱ショック応答に関与するだけでなく、ステロイド受容体やタンパク質リン酸化酵素と結合することで、様々なシグナル伝達系を制御していることが動植物において明らかとなっている (di Donato & Geisler 2019)。カザシグサにおいては熱ショックを与えた雄性配偶体や未成熟配偶体においても GjFP-1 遺伝子の発現が見られることから、熱ショック応答と雌性生殖細胞の分化がどのように制御されているか興味深い。

## おわりに

栄養生長から生殖生長の切り替えは非常にダイナミックな変化である。そのため、生殖に関する研究は、細胞分裂や細胞周期の制御、小胞輸送のシステム、細胞壁の分解や再構築、レドックスシグナルと細胞分化の関連性など、学術的に興味深いテーマに派生していくことが考えられる。またスサビノリで観察されたように、ある生物種においては成熟に伴ってストレス耐性も増強されるため、ストレスや防御応答の仕組みに関する研究テーマにもなりうる。実際にアマノリ類のトランスクリプトーム解析から有性生殖時に発現が誘導される遺伝子の情報が蓄積され、上述したカテゴリーに関連が予測される遺伝子が存在していた。その一方で、有性生殖時に発現が上昇する遺伝子の中には紅藻以外には相同性が見つからないものが多く存在する。これら遺伝子の機能を理解するためには、遺伝子破壊やノックダウンなどの遺伝子機能解析手法の確立が必要不可欠である。筆者らはスサビノリにおいてコドン改変したハイグロマイシン耐性遺伝子を選抜マーカーとして利用することで安定的な形質転換体の作出を可能としている (Hirata *et al.* 2014, Uji *et al.* 2014)。今後は、これらの技術を応用することでゲノム編集技術などを開発し、有性生殖に関連した遺伝子の機能解析を行っていく必要がある。また有性生殖が誘導される日長や水温といった外的要因と ACC やポリアミンといった内在性因子がどう関連しているのかを解明していく必要がある。以上の解析を通して、未だ不明な点が多い紅藻類の有性生殖機構に関する知見が蓄積されることが期待される。

## 謝辞

本稿で紹介した筆者らの研究成果の一部は、秋山記念生命科学振興財団、日本学術振興会・科学研究費（15J05434, 16K18740, 19K15907）の支援を受けて実施したものである。

図 1. スサビノリの生活環

図 2. 1-アミノシクロプロパンカルボン酸（ACC）依存的なスサビノリの有性生殖における影響

(A) ACC 処理によるスサビノリ葉状体における有性生殖の誘導。スサビノリ未成熟葉状体を 50  $\mu\text{M}$  あるいは 500  $\mu\text{M}$  の ACC で処理した場合には、生長が抑制されると共に有性生殖の促進効果として造精器（色素が抜けている細胞）の形成が見られるが、エチレン発生剤であるエテフォンで処理した場合にはその効果は見られない。左図のスケールバー：10 mm，右図のスケールバー：50  $\mu\text{m}$ 。

(B) ACC およびその類縁体処理によるスサビノリ葉状体における酸化ストレス耐性の獲得。ACC やその類縁体である 1-アミノシクロブタンカルボン酸 (ACBC) を添加した培地で培養したスサビノリ葉状体は、1 mM の過酸化水素 ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) で処理しても生存可能となり、酸化ストレス耐性が増強される。スケールバー：50  $\mu\text{m}$ 。（図の一部は Uji et al. 2020 のものを改変）。

図 3. スサビノリにおいて有性生殖の促進効果が見られた 1-アミノシクロプロパンカルボン酸（ACC）とその類縁体の構造式。ACBC：1-アミノシクロブタンカルボン酸，AIB： $\alpha$ -アミノイソ酪酸

図 4. 予想されるアマノリ類の有性生殖機構

ACC:1-アミノシクロプロパンカルボン酸, AsA:アスコルビン酸, CHMP:Charged multivesicular body protein, CYCU:サイクリン U, EXP:エクспанシン, FLOT: Flotillin, GCL:グルタミン酸システインリガーゼ, GLR:グルタミン酸受容体, GSH:グルタチオン, L-GalLDH:L-ガラクトノ-1,4-ラクトンデヒドロゲナーゼ, ROS:活性酸素種

## 引用文献

Agrawal, S. C. 2012. Factors controlling induction of reproduction in algae — review. *Folia Microbiol.* 57: 387–407.

Bengtson, S., Sallstedt, T., Belivanova, V. & Whitehouse, M. 2017. Three-dimensional preservation of cellular and subcellular structures suggests 1.6 billion-year-old crown-group red algae. *PLoS Biol.* 15: e2000735.

- Brawley, S. H. & Johnson, L. E. 1992. Gametogenesis, gametes and zygotes: an ecological perspective on sexual reproduction in the algae. *Br. Phycol. J.* 27: 233–252.
- Butterfield, N. J. 2000. *Bangiomorpha pubescens* n. gen., n. sp.: implications for the evolution of sex, multicellularity, and the Mesoproterozoic/Neoproterozoic radiation of eukaryotes. *Paleobiology*. 26: 386–404.
- Cole, K. & Sheath, R. G. 1980. Ultrastructural changes in major organelles during spermatial differentiation in *Bangia* (Rhodophyta). *Protoplasma* 102: 253–279.
- Cosgrove, D. J. 2000. Loosening of plant cell walls by expansins. *Nature* 407: 321–326.
- di Donato, M. & Geisler, M. 2019. HSP90 and co-chaperones: a multitaskers' view on plant hormone biology. *FEBS Lett.* 593: 1415–1430.
- Endo, H., Mizuta, H. & Uji, T.  $\alpha$ -aminoisobutyric acid mimics the effect of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid to promote sexual reproduction in the marine red alga *Pyropia yezoensis* (Rhodophyta). *J. Appl. Phycol.* (in press).
- Fry, S. C. 1998. Oxidative scission of plant cell wall polysaccharides by ascorbate-induced hydroxyl radicals. *Biochem. J.* 332: 507–515.
- Garcia-Jimenez, P., Montero-Fernández, M. & Robaina, R. R. 2018. Analysis of ethylene-induced gene regulation during carposporogenesis in the red seaweed *Grateloupia imbricata* (Rhodophyta). *J. Phycol.* 54: 681–689.
- Garcia-Jimenez, P. & Robaina, R. R. 2019. Insight into the mechanism of red alga reproduction. What else is beyond cystocarps development? In: Vlachakis, D. (ed.) *Systems biology*. pp. 83–94. IntechOpen, London.
- Guzman-Urióstegui, A., García-Jiménez, P., Marián, F., Robledo, D. & Robaina, R. 2002. Polyamines influence maturation in reproductive structures of *Gracilaria cornea* (Gracilariales, Rhodophyta). *J. Phycol.* 38: 1169–1175.
- Handa, A. K., Fatima, T. & Mattoo, A. K. 2018. Polyamines: bio-molecules with diverse functions in plant and human health and disease. *Front. Chem.* 6: 10.
- Hirata, R., Uji, T., Fukuda, S., Mizuta, H., Fujiyama, A., Tabata, S. & Saga, N. 2014. Development of a nuclear transformation system with a codon-optimized selection

- marker and reporter genes in *Pyropia yezoensis* (Rhodophyta). *J. Appl. Phycol.* 26: 1863–1868.
- Inanobe, A., Furukawa, H. & Gouaux, E. 2005. Mechanism of partial agonist action at the NR1 subunit of NMDA receptors. *Neuron* 47: 71–84.
- Kamiya, M., Kawai, H., Moon, D. & Goff, L. J. 2011. Isolation and characterization of phase-specific cDNAs from carposporophytes of *Gracilariopsis andersonii* (Gracilariales, Rhodophyta). *Eur. J. Phycol.* 46: 27–35.
- Lee, Y. K., Kim, S. H., Hong, C. B., Chah, O.-K., Kim, G. H. & Lee, I. K. 1998. Heat-shock protein 90 may be involved in differentiation of the female gametophytes in *Griffithsia japonica* (Ceramiales, Rhodophyta). *J. Phycol.* 34: 1017–1023.
- Lin, H. & Goodenough, U. W. 2007. Gametogenesis in the *Chlamydomonas reinhardtii* minus mating type is controlled by two genes, *MID* and *MTD1*. *Genetics* 176: 913–925.
- Liu, X., Bogaert, K., Engelen, A. H., Leliaert, F., Roleda, M. Y. & De Clerck, O. 2017. Seaweed reproductive biology: environmental and genetic controls. *Bot. Mar.* 60: 89–108.
- Mittler, R. 2017. ROS are good. *Trends Plant Sci.* 22: 11–19.
- Noctor, G., Mhamdi, A., Chaouch, S. *et al.* 2012. Glutathione in plants: an integrated overview. *Plant Cell Environ.* 35: 454–484.
- Nozaki, H., Mori, T., Misumi, O., Matsunaga, S. & Kuroiwa, T. 2006. Males evolved from the dominant isogametic mating type. *Curr. Biol.* 16: R1018–R1020.
- Polko, J. K. & Kieber, J. J. 2019. 1-aminocyclopropane 1-carboxylic acid and its emerging role as an ethylene-independent growth regulator. *Front. Plant Sci.* 10: 1602.
- Sacramento, A. T., García-Jiménez, P., Alcázar, R., Tiburcio, A. F. & Robaina, R. R. 2004. Influence of polyamines on the sporulation of *Grateloupia* (Halymeniaceae, Rhodophyta). *J. Phycol.* 40: 887–894.
- Sacramento, A. T., García-Jiménez, P. & Robaina, R. R. 2007. Spermine induces cystocarp development in marine alga. *Plant Growth Regul.* 53: 147–154.
- Sekimoto, H. 2017. Sexual reproduction and sex determination in green algae. *J. Plant*

Res. 130: 423–431.

Takahashi, T. & Kakehi, J.-I. 2010. Polyamines: ubiquitous polycations with unique roles in growth and stress responses. *Ann. Bot.* 105: 1–6.

Tóth, S. Z., Nagy, V., Puthur, J. T., Kovács, L. & Garab, G. 2011. The physiological role of ascorbate as photosystem II electron donor: protection against photoinactivation in heat-stressed leaves. *Plant Physiol.* 156: 382–392.

Uji, T., Endo, H. & Mizuta, H. 2020. Sexual reproduction via a 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid-dependent pathway through redox modulation in the marine red alga *Pyropia yezoensis* (Rhodophyta). *Front. Plant Sci.* 11: 60.

Uji, T., Hirata, R., Fukuda, S., Mizuta, H. & Saga, N. 2014. A codon-optimized bacterial antibiotic gene used as selection marker for stable nuclear transformation in the marine red alga *Pyropia yezoensis*. *Mar. Biotechnol.* 16: 251–255.

Uji, T., Matsuda, R., Takechi, K., Takano, H., Mizuta, H. & Takio, S. 2016. Ethylene regulation of sexual reproduction in the marine red alga *Pyropia yezoensis* (Rhodophyta). *J. Appl. Phycol.* 28: 3501–3509.

Wudick, M. M., Michard, E., Nunes, C. O. & Feijo, J. A. 2018. Comparing plant and animal glutamate receptors: common traits but different fates? *J. Exp. Bot.* 69: 4151–4163.

Yamazaki, T., Ichihara, K., Suzuki, R. *et al.* 2017. Genomic structure and evolution of the mating type locus in the green seaweed *Ulva partita*. *Sci. Rep.* 7: 11679.

Yanagisawa, R., Sekine, N., Mizuta, H. & Uji, T. 2019. Transcriptomic analysis under ethylene precursor treatment uncovers the regulation of gene expression linked to sexual reproduction in the dioecious red alga *Pyropia pseudolinearis*. *J. Appl. Phycol.* 31: 3317–3329.

(北海道大学・水産科学研究院)

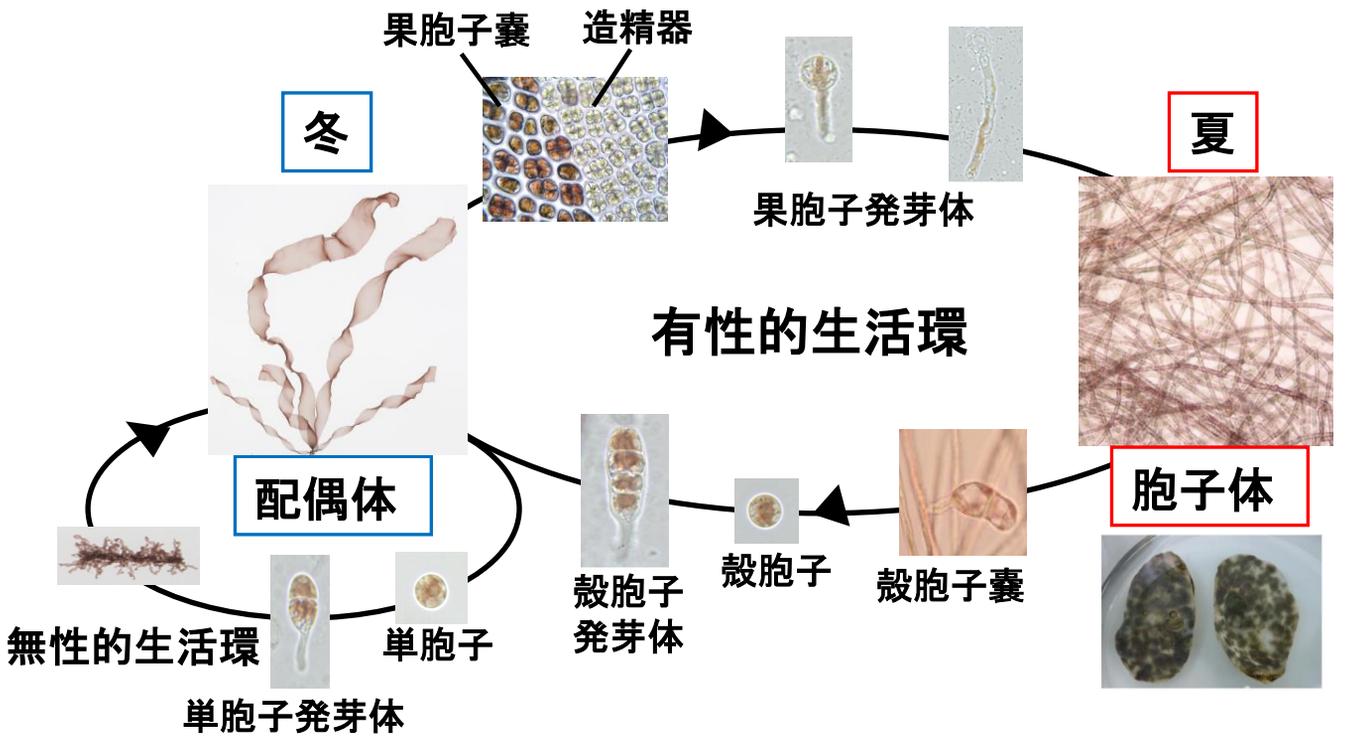


图1

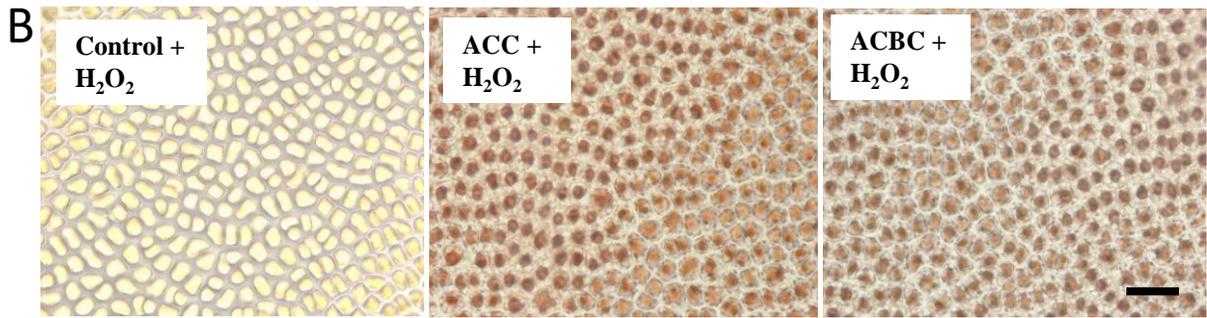
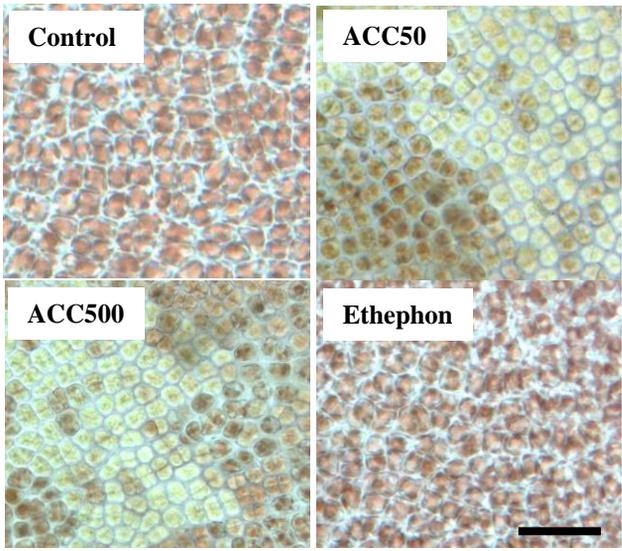
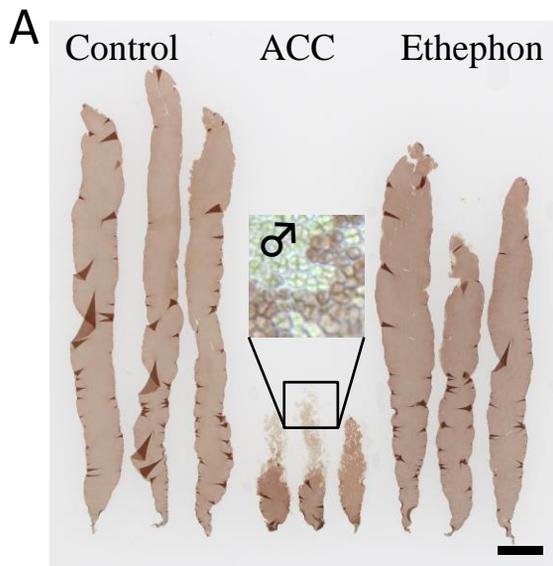
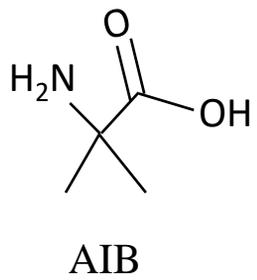
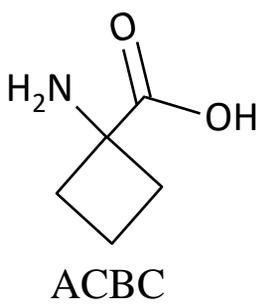
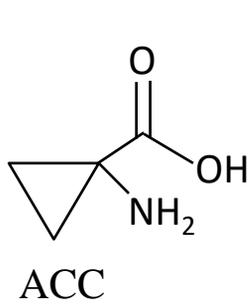


图2



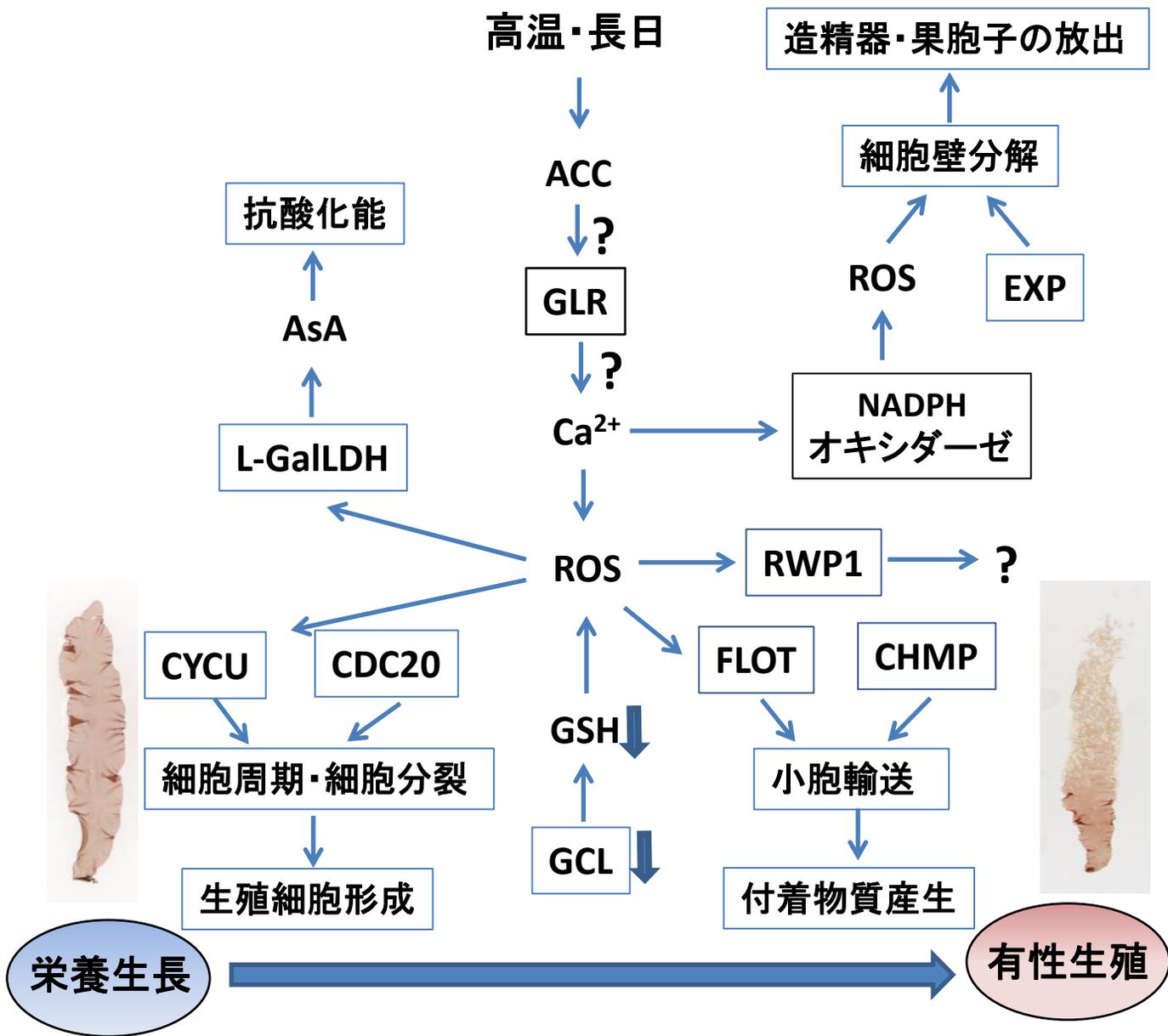


図4