

---

## Review

---

### ゾウリムシのトリコシストの防御機能

春本 晃江

奈良女子大学理学部生物科学科  
〒630-8506 奈良市北魚屋西町

#### Defensive function of trichocysts in *Paramecium*

Terue HARUMOTO

Department of Biological Science, Nara Women's University  
Kitauoyanishimachi, Nara City 630-8506, Japan

#### 1. はじめに

原生動物の多くの種はエクストルソーム（放出体, extrusomes）と呼ばれる細胞小器官をもっている（Grell, 1973; Hausmann, 1978）。エクストルソームは細胞膜直下に存在し、機械的、化学的、電気的刺激により細胞外へ放出されるという特徴をもつ。トリコシストは繊毛虫や鞭毛虫のいくつかの種に見られるエクストルソームである（図1）。ゾウリムシのトリコシストは長さ3-4マイクロンで、ニンジンの先に矢尻をつけたような形をしており、チップとボディ（マトリックス）とそれらを包むトリコシスト膜から成る（図2）。トリコシストは口部域を除く細胞全体に渡って存在し、各々のトリコシストは細胞膜直下の決まった場所に位置している。細胞が刺激を受けると、トリコシスト膜と細胞膜は融合し、マトリックスはすばやく伸長して槍のような形となり細胞外へ放出される。この過程は80ミリ秒以内に起こる素早い反応である。トリコシストは、細胞が刺激を受けた時に放出されることや細胞膜の決まった位置にドッキングされることから調節性エキソサイトーシスや、タンパク質の生合成、輸送のモデル系としてよく研究されてきた（総説 Adoutte, 1988; Plattner, et al., 1991; 春本, 1999）。わが国でもトリコシストの形態に関して先駆的研究がある（吉森1960, 畑1967）。一方、なぜゾウリムシはトリコシストをもつのかということは長い間謎であった。トリコシストの機能として、防御（Maupas, 1883）、付着（Saunders, 1925）、浸透圧調節（Wohlfarth-Bottermann, 1953）、接合（Vivier and André, 1961）、細胞表層の強化（Ehret and McArdle, 1974）、

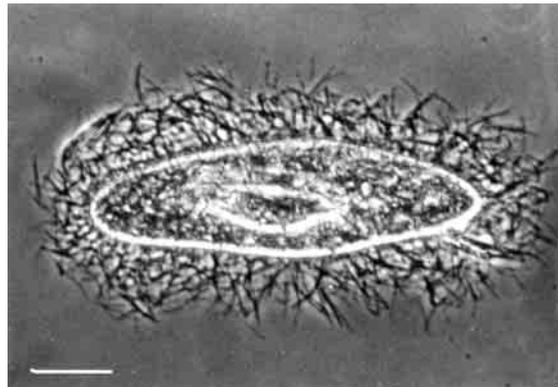


図1 ゾウリムシ (*Paramecium multimicronucleatum*) を飽和ピクリン酸液で処理したところ。細胞外に多くの放出されたトリコシストが見られる。飽和ピクリン酸の処理は細胞を殺すが、細胞がもつほとんど全てのトリコシストを放出させる。また、このように細胞全体を刺激すると細胞全体からトリコシストが放出されるが、局所的に刺激すると刺激された部域からのみトリコシストの放出が起こる。バーは50  $\mu\text{m}$ 。

コミュニケーション (A. Miyake, 私信, Adoutte, 1988に引用), タンパク質やアミノ酸の貯蔵 (Haacke-Bell et al. 1990) などが示唆されて来た。しかし, 1980年代末に我々がエクストルソームの防御機能の研究を始めるまで, 実験的に証明されたものではなく, トリコシストの機能は不明であった (Haacke-Bell et al. 1990)。

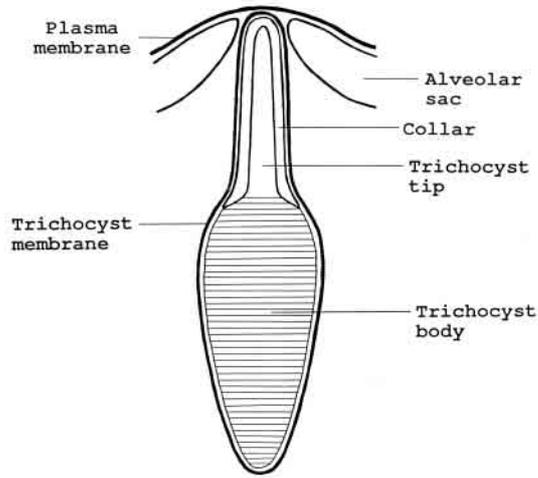


図2 ゾウリムシのトリコシスト（放出前）の模式図。

## 2. ディレプタスに対するゾウリムシのトリコシストの防御機能

繊毛虫門毒胞亜綱のディレプタス(*Dileptus margaritifer*)は細胞体の前方に長く伸びたプロボース(吻)をもち、この内側にトキシシストというエクストルソームをもつ。プロボースが餌となる小型の繊毛虫などに触れるとトキシシストが放出される。トキシシストには毒性物質が含まれるとされ、これによってディレプタスは獲物の細胞を麻痺させて捕える。ところが、ゾウリムシはディレプタスに攻撃されると、攻撃された部位からトリコシストを放出して逃げるのがわかった。野生型のゾウリムシはほとんどディレプタスに捕食されることはないが、トリコシストを放出できない突然変異体は瞬時に捕えられた(Miyake, et al. 1989; Harumoto and Miyake, 1991)。ゾウリムシの浮遊液に一匹のディレプタスを入れ、実体顕微鏡下で観察しながら、ディレプタスのプロボースが初めてゾウリムシに触れた時にゾウリムシが逃げたか捕食されたかを、野生型と突然変異体とで比較したのが図3である(Harumoto and Miyake, 1991)。野生型のゾウリムシは突然変異体に比べて有意に逃げる頻度が高いことがわかる。ここで用いた突然変異体株nd7とtnd2はトリコシストをもち、トリコシストは正常の位置にドッキングしているが、エキソサイトーシスの最後のステップに欠陥があるために放出できないことが知られている(Lefort-Tran et al. 1981; Takei, et al. 1986)。遊泳速度、細胞の大きさなどその他の形質に

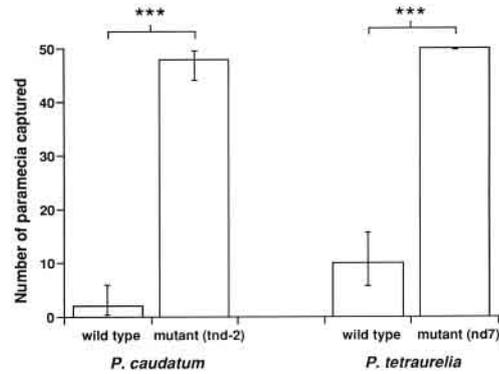


図3 ディレプタスのプロボースが野生型またはトリコシストの放出突然変異体に当たった時に捕えられた細胞の数 (n=50)。\*\*\*,  $H = 44.02$ ,  $P < 0.001$  (*P. tetraurelia*),  $H = 37.73$ ,  $P < 0.001$  (*P. caudatum*)。棒は95%信頼区間を表す。Harumoto and Miyake, 1991より改編。

ついてはこの突然変異体は正常である。従って、野生型とこの突然変異体に見られた捕食のされやすさの違いは、トリコシストを放出できるかどうか起因するものと考えられる。次に、図4では、ゾウリムシの浮遊液に5匹のディレプタスを入れた後、時間を追って、何匹のディレプタスが食胞を形成したかを調べた(Harumoto and Miyake, 1991)。この実験でも、突然変異体は野生型に比べてずっと速く捕食されていることがわかる。ここでは野生型と突然変異体の他に、人為的に作製したトリコシスト欠損細胞を用いた。トリコシストは様々な化学的試薬によって放出させることができる。その中でもリゾチームやAED (aminoethyl dextran)は、低濃度で細胞を殺すことなくトリコシスト放出を誘導することから有用なトリコシスト誘導試薬である(Harumoto and Miyake, 1991; Plattner, et al. 1985)。しかも、その濃度に応じて様々な程度にトリコシスト放出を誘導することができる。トリコシストは放出された後、再生されるのに数時間かかるので、再生前の細胞の集団を用いれば、様々なトリコシスト放出能をもった細胞の集団を得ることができる。図4に示すように、リゾチームで処理した細胞は野生型よりも速く捕食され、処理濃度が高ければ高いほどより多く捕食された。同様な結果は、ゾウリムシの3種 (*Paramecium caudatum*, *P. tetraurelia*, *P. jenningsi*)で確かめられた。また、ここには示していないが、*P. multimicronucleatum*でも同様な結果が得られ

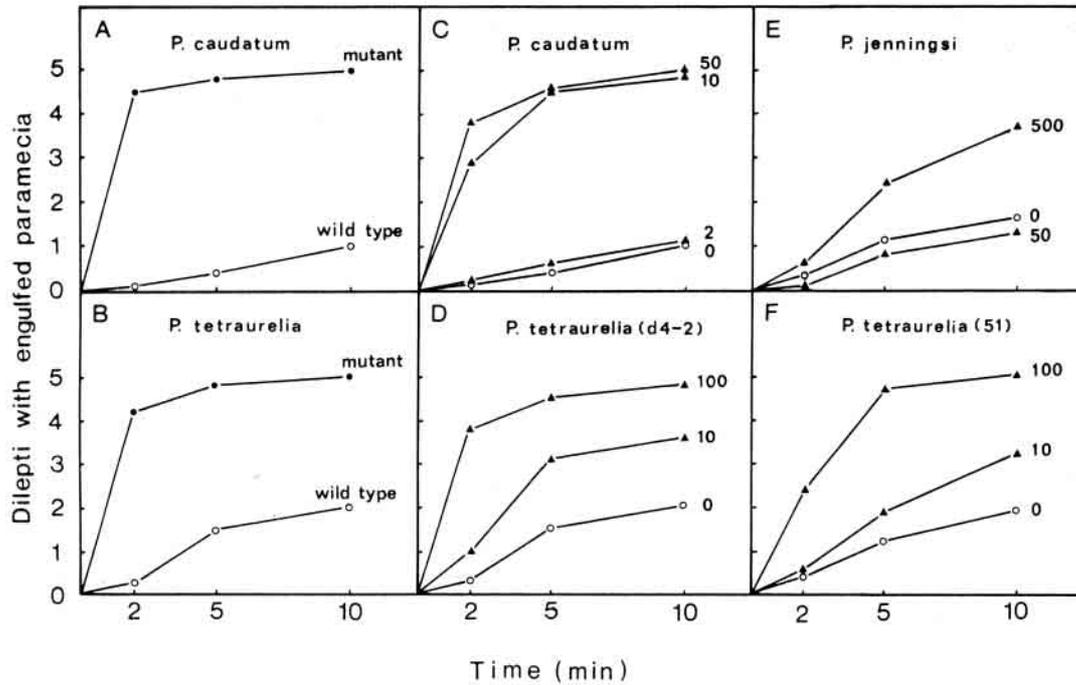


図4 3種のゾウリムシにおいて、野生型、トリコシストの放出突然変異体、野生型細胞をリゾチームで処理しトリコシストを一部放出させた細胞、それぞれをディレプタスに与え、時間を追って食細胞をもつディレプタスの数を数えた。約200細胞のゾウリムシの浮遊液に5細胞のディレプタスを入れた。各グラフの右の数字はリゾチームの濃度(µg/ml)を示す。リゾチーム処理時間はC, E, Fでは30秒, Dでは1分である。○—○:野生型, ●—●:トリコシスを放出できない突然変異体, ▲—▲:リゾチームでトリコシストを一部放出させた細胞。A, C: *P. caudatum*; 野生型はCHB株, 突然変異体は27aG3株 (*md2/md2*), B, D: *P. tetraurelia*; 野生型はd4-2株, 突然変異体はnd7株 (*nd7/nd7*), E: *P. jenningsi*; 1株。F: *P. tetraurelia*; 51株。各データは21回の実験の平均を示す。(Harumoto and Miyake, 1991)

た。これらの結果から捕食指数  $PI$  (predation index) を求めた (Harumoto and Miyake, 1991)。 $PI$  とは1分間に捕食されるゾウリムシの数である。図5の棒グラフは飽和ピクリン酸処理をして測ったそれぞれの細胞集団のトリコシスト放出指数 (trichocyst index) である。放出指数は4段階に分類した。また、そのようなトリコシスト放出指数をもつ集団を用いて得られた  $PI$  を上に数値で示している。野生型では通常  $PI$  は0.01から0.04であるが、突然変異体では0.42から0.49となった。つまり突然変異体は野生型に比べて40倍から50倍速く捕食された。リゾチーム処理した細胞は様々な  $PI$  を示したが、その値は野生型と突然変異体の間であり、トリコシスト放出指数と関係していた。つまり、より多くのトリコシストを放出した細胞の集団では  $PI$  の値は高くなった。これらの結果は、トリコシ

ストを多くもつ細胞はよりディレプタスから逃げられることを示している。ディレプタスに攻撃されるとゾウリムシがトリコシストを放出して逃げるという観察結果と合わせると、トリコシストの放出はゾウリムシがディレプタスから逃げることに寄与しており、トリコシストはディレプタスに対する防御手段となっていることを強く示唆している。

さらに、トリコシストは、ゾウリムシがディレプタスから逃げる際に主要な役割を担っているかどうかを検討した。ゾウリムシはディレプタスから逃げる際にトリコシストを放出するが、同時に多くの場合後退遊泳を示した。後退遊泳は、昔からゾウリムシが障害物から逃げる手段として知られている (Jennings, 1906)。ディレプタスから逃げる際にも、この後退遊泳が主要な要因となっているのだろうか。そこで、行動

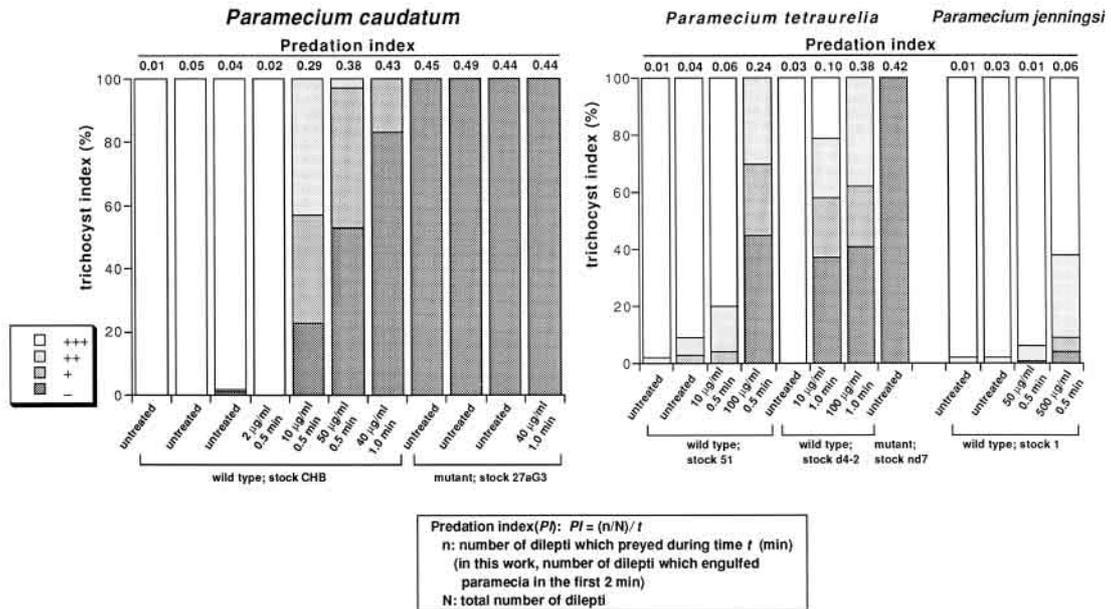


図5 図4で使用した細胞の集団のトリコシト放出指数 (trichocyst index) とそれらの細胞のディレプタスによる捕食指数(predation index)。トリコシト放出指数は、飽和ピクリン酸で処理後、100細胞を数え、以下のようにトリコシトを放出している細胞の割合を調べたもの。+++：細胞全体から多くのトリコシトを放出していた、++：+++と+の間、+：3本までのトリコシトを放出していた、-：放出していなかった。捕食指数 (PI) は、一般には次の式で表される。 $PI = (n/N) / t$ , n: t時間にゾウリムシを捕食したディレプタスの数。ここでは、図4の実験で最初の2分間にゾウリムシを捕食したディレプタスの数を示す。N: ディレプタスの総細胞数。本実験では5細胞。カラムの下には、野生型細胞を処理したリゾチーム濃度と処理時間を示す。Harumoto and Miyake, 1991より改編。

突然変異体であるpawnと cnr 株を用いて調べた (図6) (Harumoto, 1994)。これらの突然変異体は繊毛にある電位依存型  $Ca^{2+}$  チャンネルに欠陥をもち、後退遊泳を示さない。ゾウリムシの浮遊液に一匹のディレプタスを入れて実体顕微鏡下で調べたところ、野生型は100%逃げたが、そのうち68% (*P. tetraurelia*) と50% (*P. caudatum*) が後退遊泳を示した。pawnは96%, cnrは100%が逃げたが、いずれも後退遊泳は示さなかった。つまり、後退遊泳のできない突然変異体は野生型とほぼ同じ頻度で逃げることがわかった。トリコシトを放出できない突然変異体は94% (*P. tetraurelia*) と100% (*P. caudatum*) が捕食され、トリコシトを放出できないし後退遊泳もできない二重突然変異体はほとんどこれと同じ頻度で捕食された。これらの結果から、ディレプタスから逃げる際の後退遊泳の役割は、トリコシト放出の果たす役割に比べて、たとえあったとしてもわずかで

あろうと考えられる。つまりトリコシト放出はディレプタスから逃げる際に絶対的に重要であるといえる。

我々の研究を要約すると、(1)ゾウリムシはディレプタスから逃げる際にトリコシトを放出した。(2)トリコシトを放出できない突然変異体は野生型に比べ、ディレプタスにより多く捕食された。(3)人為的に作製したトリコシト欠損細胞は野生型より多く捕食され、捕食指数はトリコシト放出指数に依存していた。すなわち、より多くのトリコシトが細胞に残っていれば、ゾウリムシはよりよく逃げられた。(4)ディレプタスから逃げる際には、野生型も後退遊泳のできない突然変異体も同程度に高い割合で逃げられた。一方、トリコシトを放出できない突然変異体と、トリコシト放出と後退遊泳の二重突然変異体は高い割合で捕食された。これらのことから、我々は、ゾウリムシのトリコシトは、ディレプタス

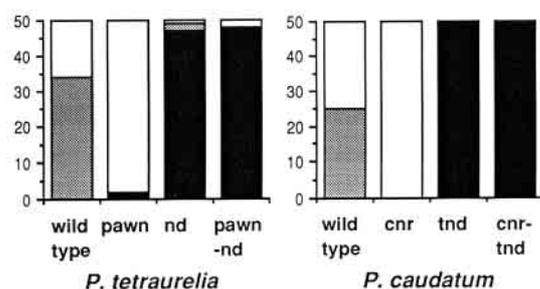


図6 ディレプタスのプロポーシスが、ゾウリムシの野生型、後退遊泳できない突然変異体 (pawnA/pawnA; strain 12AE11 in *P. tetraurelia*, cnrA/cnrA; strain 10A611 in *P. caudatum*), トリコシストの放出突然変異体 (nd7/nd7; strain nd7 in *P. tetraurelia*, tnd2/tnd2; strain 27aG3 in *P. caudatum*), トリコシストを放出できず、後退遊泳できない突然変異体 (pawnA/pawnA nd7/nd7; strain 9BD7 in *P. tetraurelia*, cnrA/cnrA tnd2/tnd2; strain 16A1107 in *P. caudatum*) に当たった時に、以下のような行動を示したゾウリムシの数。白; 後退遊泳せずに逃げた, 斜線; 後退遊泳をして逃げた, 黒; 捕らえられた。

から逃げる際に主な防御手段となっていると結論した。

### 3. 様々な原生動物に対するゾウリムシのトリコシストの防御機能

トリコシストがディレプタスに対して防御機能をもつのなら、他の捕食者に対してはどうであろうか。次に、様々な原生動物に対するトリコシストの防御機能を調べた。表1はこれまでに調べられた原生動物である。

繊毛虫門毒胞亜綱のディディニウム (*Didinium nasutum*) とモノディニウム (*Monodinium balbiani*) はいずれもトキシシストをもつ。ディディニウムはゾウリムシの捕食者として知られており、ディディニウムに襲われた時、ゾウリムシは大量のトリコシストを放出するにもかかわらず、捕食されるという観察が古くからなされている (Wichterman, 1953, 1986; Jurand and Selman, 1969; Vivier, 1974)。つまり、トリコシストの防御機能はディディニウムに対しては効果がない。モノディニウムは、形態的にディディニウムと類似しているが、やや細胞が小さく、ディディニウムには二列ある繊毛列も一列しかない。モノディニウムに対してトリコシストは効果があった。トリコシストを放出できない突然変異体は野生型に比べてよく捕食され、そ

の差は有意であった (Miyake and Harumoto, 1996)。

繊毛虫門異毛綱のクリマコストマムは攻撃のためのエクストルソームをもたないが、よく発達した口部装置をもち様々な大きさの餌を吸い込んで捕食する。野生型のゾウリムシはクリマコストマムの口部に吸い込まれても100%逃げたが、突然変異体は100%捕食された (Sugibayashi and Harumoto, 2000)。すなわち、トリコシストの防御効果はクリマコストマムに対しても顕著であった。

繊毛虫門吸管虫亜綱のヘリオフィルヤ (*Heliophrya erhardi*) は触手の先にハプトシストと呼ばれるエクストルソームをもつ。ヘリオフィルヤに対しては、野生型と突然変異体の中で捕食の頻度に差はみられなかった (Sugibayashi and Harumoto, 1998)。

肉質虫亜門太陽虫綱のエキノスフェリウム (*Echinospaerium nucleofilum*) は放射状に伸びた軸足の細胞膜直下にエクストルソーム (mottled dense granules) をもち餌を捕える (Suzaki, et al. 1980)。エキノスフェリウムにゾウリムシを与えると、野生型はトリコシストを放出して逃げたが、突然変異体は多く捕食された (Sugibayashi and Harumoto, 1998)。同様の結果は、別種のエキノスフェリウム (*Echinospaerium akamae*) (Shigenaka, et al. 1980) でも得られた (Sugibayashi and Harumoto, 1998)。

また、肉質虫亜門葉状根足虫綱のオオアメーバ (*Amoeba proteus*) については、ゾウリムシがオオアメーバの仮足に完全に取り囲まれると、ほとんどの場合トリコシストを放出しても逃げられなかった。オオアメーバの増殖について野生型と突然変異体を与えて比べてみても差はみられなかった (林原他, 2000)。

これらの結果は、トリコシストは様々な捕食手段をもつ原生動物に対して有効な防御手段となっているが、すべての捕食性原生動物に対して防御を行っているのではないことを示している。これまでに調べられたうちでは、ディレプタス、モノディニウム、クリマコストマム、エキノスフェリウムに対しては有効であったが、ディディニウムとヘリオフィルヤとオオアメーバに対しては効果がないように見える。しかし、ゾウリムシがヘリオフィルヤとオオアメーバに最初に遭遇した時に、ヘリオフィルヤでは52%、オオアメーバでは99%以上は逃れることができた。そのうち、ヘリオフィルヤでは80%、オオアメーバでは全部がトリコシストを放出していなかった。つまり、これらの捕食者に遭遇してもゾウリムシは捕食される率が低く、トリコシスト放出もほとんど見られないので、トリコシストが防御に役立っているかどうかという議論は難しい。しかし、ディディニウムに対しては、ゾウリムシは大量のトリコシストを放出しても捕食されるので、トリコシストは防御に役立っていないと

Table 1 Defensive function of trichocysts in *Paramecium* against predators.

Phylum	predator species	offensive extrusomes	effect of trichocysts	references
Ciliophora	<i>Dileptus margaritifer</i>	toxicysts	D	Miyake et al. 1989 Harumoto & Miyake 1991
	<i>Monodinium balbiani</i>	toxicysts	D	Miyake & Harumoto 1996
	<i>Didinium nasutum</i>	toxicysts	N	Jurand & Selman 1969 Pollack 1974 Wichterman 1986
	<i>Climacostomum virens</i>	-	D	Sugibayashi & Harumoto 2000
	<i>Heliophrya erhardi</i>	haptocysts	-*	Sugibayashi & Harumoto 1998
Sarco-Mastigophora	<i>Echinospaerium nucleofilum</i>	mottled dense granules	D	Sugibayashi & Harumoto 1998
	<i>Echinospaerium akamae</i>	-	D	Sugibayashi & Harumoto 1998
	<i>Amoeba proteus</i>	-	-*	Hayashibara et al. 2000

- not known

-\* *Paramecia* escaped frequently (42% in *Heliophrya*, >99% in *Amoeba*) without discharging trichocysts.

D: defensive, N: not defensive

いえる。トリコシストの突然変異体は野生型よりディディニウムに多く捕食されるということではなかった (Pollack, 1974, Miyake and Harumoto, 1996)。ディディニウムは、これまで調べられた中でトリコシストの防御効果が無いといえる唯一の例外である。ディディニウムは主にゾウリムシを捕食するが、ゾウリムシのトリコシストの防御機能に打ち勝ってゾウリムシを捕食するために特殊化した繊毛虫であると考えられる。

今後、さらに多くの捕食者に対する防御機能を調べていくことは意味のあることであろう。どのような捕食者に対して防御効果があるのか、どのような攻撃に対して有効な防御手段となるのか、それらを調べることによって、以下にも少し述べるが、トリコシストによる防御の機構や、ゾウリムシが捕食者を識別する機構などが明らかになる可能性もある。また、これまでに我々は、捕食者として原生動物のみを扱ってきたが、トリコシストが多細胞生物の捕食者に対して防御機能があるかどうかについても、今後実験的に調べてみる必要があるであろう。また、トリコシストが防御の他に何らかの機能があるという可能性も残されている。これらは今後の研究の成果を待たねばならない。

#### 4. ゾウリムシ以外のトリコシストの機能について

繊毛虫門ゾウリムシ目フロントニア (*Frontonia leucas*) もゾウリムシのトリコシストに似た形態のト

リコシストをもつ。フロントニアにはゾウリムシのように有用な突然変異体が存在しないので、リゾチーム処理によって人為的にトリコシストを放出させたフロントニアを得た。このフロントニアは、処理しないものに比べディレプタスに容易に殺された (Hayashibara, et al., 2000)。また、Robert K. Peck博士 (私信) によると、シュードマイクロソラックス (*Pseudomicrothorax dubius*) のトリコシストを欠いた細胞はディレプタスにより多く捕食されたという。これらの結果は、他の繊毛虫のトリコシストも捕食者に対して防御の役割を果たしていることを示唆している。

#### 5. ゾウリムシのトリコシストの防御機構

トリコシストはどのようにしてゾウリムシを捕食者から防御するのか。トリコシストに毒性物質が含まれているという報告はない。ディレプタスは放出されたトリコシストを捕食することすらある。

Plattnerらのグループは興味深い報告をしている (Knoll, et al., 1991)。トリコシストの放出の際に、ゾウリムシはトリコシストの放出方向とは逆の方向にわずかに跳び退くという。この側方向への動きがディレプタスとゾウリムシの間に空隙を作り、それがトキシシストによる攻撃を無にしないのではないかと考えられる。

我々は、防御機能に関係しているのではないかと考

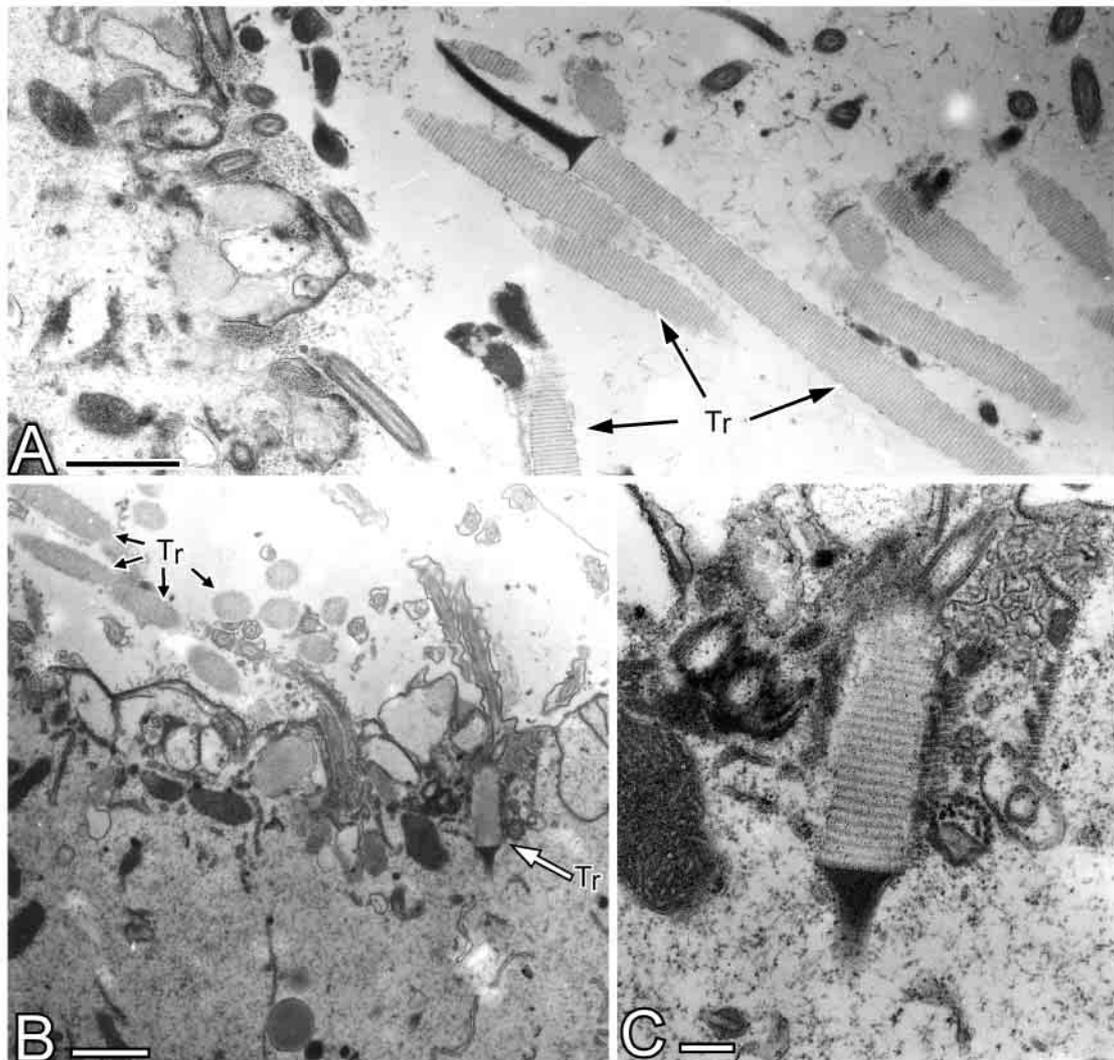


図7 A:クリマコストマムがゾウリムシの野生型を飲み込んだところを固定し、クリマコストマムの囀口部を透過型電子顕微鏡で観察したもの。放出されたトリコシストが多数見られる。Tr;放出されたトリコシスト。A:バーは1 $\mu$ m。B:白矢印;クリマコストマムの囀口部の表層に見られたトリコシスト。バーは1 $\mu$ m。C: Bの一部を拡大。バーは200 nm。写真は洲崎敏伸氏による。

える興味深い現象を観察している。上に述べたように、クリマコストマムとの相互作用で、野生型のゾウリムシはトリコシストを放出して逃げた (Sugibayashi and Harumoto, 2000)。これと同時に、60%のクリマコストマムは後退遊泳を示していることがわかった。これは、トリコシストの放出がクリマコストマムに繊毛逆転を引き起こしているという可能性を示唆している。そこでゾウリムシがクリマコストマムの口部に吸い込まれた瞬間に固定液を滴下し、電子顕微鏡用の

試料を作製した。図7は、クリマコストマムの口部の内部の透過型電子顕微鏡像である。放出された多くのトリコシストが見られる (図7A)。その中に、トリコシストがクリマコストマムの口部の表層に突き刺さっている像が得られた (図7, B, C)。放出されたトリコシストが勢いよく表層に突き刺さり、それが機械的刺激となってクリマコストマムに後退遊泳を起こさせ、ゾウリムシの逃避行動を助けているのではないかと我々は考えている。トリコシストが捕食者に

突き刺さるという現象は、これまでのところクリマコストマムでしか観察していないが、このような現象が他の捕食者に対しても防御の機構となっている可能性がある。

## 6. おわりに

これまでの研究から、ゾウリムシのトリコシストの主な機能は捕食者に対する防御であると結論する。ゾウリムシのトリコシストは捕食者に対する防御の器官といえる。トリコシストが防御のための器官とすると、トリコシストがなぜ瞬時に放出されるのか、なぜ細胞全体に渡って存在するのか、なぜ部分的に放出されるのかという理由が説明できる。以前にも、トリコシストが防御機能をもつのではないかという推測はあった。Visscherは、ディレプタス (*Dileptus gigas*) とゾウリムシの相互作用において、ゾウリムシがトリコシストを放出して逃げる様子を観察し、トリコシストに防御の機能があることを示唆している (Visscher, 1923)。Spoonらも、ヘリオフィルヤから逃げる際にゾウリムシがトリコシストを放出することを観察している (Spoon, et al., 1976)。しかし、一方で、ディディニウムに対しては防御効果がないことから、トリコシストの防御機能は長い間疑問視されていた。はじめに述べたように、トリコシストについて防御以外に数多くの機能が示唆されていたのはそのためであり、トリコシストの放出は障害に対する反応にすぎないとも考えられていた (Wichterman, 1953, 1986)。Pollack (1974)はゾウリムシのトリコシスト欠損突然変異体を用いて、トリコシストに捕食者に対する防御機能があるかどうか検討した。この方法は正しかったのだが、捕食者にディディニウムを用いたので、否定的な結果しか得られなかった。

1883年に原生動物学の草分けの一人Maupasが、トリコシストの機能が防御であることは、その形態を見れば自明であろうと述べている (Maupas, 1983)。この予言的仮説は、1世紀余の紆余曲折を経て、遂に正しかったことが実験的に証明されたと言えるだろう。

この総説を故稲葉文枝奈良女子大学名誉教授に捧げます。

## 謝辞

共同研究者のイタリアカメリーノ大学三宅章雄教授、電子顕微鏡の仕事で共同研究をしてくださり、太陽虫の株を供与してくださった神戸大学洲崎敏伸助教授、研究において有益な助言をいただいた奈良女子

大学高木由臣教授に感謝いたします。また、ゾウリムシの突然変異体を供与してくださったフランスCNR研究所のJean Cohen博士と筑波大学の高橋三保子教授、フロントニアとオオアメーバの株を供与してくださった法政大学月井雄二教授にお礼を申し上げます。また、大学院生としてこの研究に携わった杉林里香さん、林原美沙子さんに感謝します。

## 文献

- Adoutte, A. (1988) Exocytosis: Biogenesis, transport and secretion of trichocysts. In: *Paramecium*. H.-D. Görtz, ed. Springer, Berlin, pp. 325-362.
- Ehret, C.D., and McArdle, E.W. (1974) The structure of *Paramecium* as viewed from its constituent levels of organization. In: *Paramecium-A Current Survey*. W. J. van Wagtenonk, ed. Elsevier, Amsterdam, pp. 263-338.
- Grell, K.G. (1973) Protozoology. Springer, Berlin.
- Haacke-Bell, B., Hohenberger-Bregger, R., and Plattner, H. (1990) Trichocysts of *Paramecium*: Secretory organelles in search their function. *Europ. J. Protistol.* 25: 289-305.
- Harumoto, T. (1994) The Role of trichocyst discharge and backward swimming in escaping behavior of *Paramecium* from *Dileptus margaritifer*. *J. Euk. Microbiol.*, 41: 560-564.
- Harumoto, T., and Miyake, A. (1991) Defensive function of trichocysts in *Paramecium*. *J. Exp. Zool.* 260:84-92.
- Hausmann, K. (1978) Extrusive organelles in protists. In: *International Review of Cytology*, vol. 52. G.H. Bourne and J.F. Danielli. eds. Academic Press, New York, pp.197-276.
- Hayashibara, M., Sugibayashi, R. and Harumoto, T. (2000) Defensive function of trichocyst discharge. *Zool. Sci.* 17(Suppl.):27.
- Jennings, H.S. (1906) Behavior of the lower organisms. Macmillan, New York.
- Knoll, G., Haacke-Bell, B. and Plattner, H. (1991) Local trichocyst discharge provides an efficient escape mechanism for *Paramecium* cells. *Europ. J. Protistol.*, 27:381-385.
- Jurand, A., and Selman, G.G. (1969) The anatomy of *Paramecium aurelia*. Macmillan St. Martin's Press, New York.
- Lefort-Tran, M., Aufderheide, K., Pouphe, M., Rossignol, M., and Beisson, J. (1981) Control of exocytotic processes: Cytological and physiological studies of trichocyst mutants in *Paramecium tetraurelia*. *J. Cell Biol.*, 88:301-311.

- Maupas, E. (1883) Contribution à l'étude morphologique et anatomique des infusoires ciliés. Arch. Zool. Exp. Gen., 1: 427-664.
- Miyake, A., Harumoto, T., Salvi, B., and Rivola V. (1989) Defensive function of extrusomes, pigment granules in *Blepharisma* and trichocysts in *Paramecium*, against a carnivorous ciliate *Dileptus*. J. Protozool., 36:28A.
- Miyake, A., & Harumoto, T. (1996) Defensive function of trichocysts in *Paramecium* against the predatory ciliate *Monodinium balbiani*. Europ. J. Protistol., 32: 128-133.
- Plattner, H., Stürzl, R. and Matt, H. (1985) Synchronous exocytosis in *Paramecium* cells. IV. Polyamino compounds as potent trigger agents for repeatable trigger-redocking cycles. Eur. J. Cell Biol., 36:32-37.
- Plattner, H., Lumpert, C.J., Knoll, G., Kissmehl, R., Höhne, B., Momayezi, M., and Glas-Albrecht, R. (1991) Stimulus-secretion coupling in *Paramecium* cells. Europ. J. Cell Biol., 55:3-16.
- Pollack, S. (1974) Mutations affecting the trichocysts in *Paramecium aurelia*: I. Morphology and description of the mutants. J. Protozool., 21:352-362.
- Saunders, J.T. (1925) The trichocysts of *Paramecium*. Philos. Trans. R. Soc. Lond. [Ser. B], 1:249-269.
- Shigenaka, Y., Watanabe, K. and Suzuki, T. (1980) Taxonomic studies on two Heliozoans, *Echinospaerium akamae* sp. nov. and *Echinospaerium ikachiensis* sp. nov. Annot. Zool. Japon. 53(2): 103-119.
- Spoon, D.M., Chapman, G.B., Cheng, R.S., and Zane, S.F. (1976) Observation on the behavior and feeding mechanisms of the suctorian *Heliophrya erhardi* (Rieder) Matthes preying on *Paramecium*. Trans. Am. Micros. Soc., 95:443-462.
- Sugibayashi, R., and Harumoto, T. (1998) Zool. Sci., 15 (Suppl.):25.
- Sugibayashi, R. and Harumoto, T. (2000) Defensive function of trichocysts in *Paramecium tetraurelia* against Heterotrich ciliate *Climacostomum virens*, Europ. J. Protistol., 36:4125.
- Suzuki, T., Shigenaka, Y., Watanabe, S. and Toyohara, A. (1980) Food capture and ingestion in the large heliozoan, *Echinospaerium nucleifilum*. J. Cell Sci., 42: 61-79.
- Takei, K., Watanabe, T., and Hiwatashi, K. (1986) Trichocyst nondischarge mutants in *Paramecium caudatum*. Zool. Sci., 3:759-764.
- Visscher, J.P. (1923) Feeding reactions in the ciliate *Dileptus gigas* with special reference to the function of trichocysts. Biol. Bull., 45:113-143.
- Vivier, E. (1974) Morphology, taxonomy and general biology of the genus *Paramecium*. In: *Paramecium A Current Survey*. W.J. van Wagtenonk, ed. Elsevier, Amsterdam, pp. 1-89.
- Vivier, E. and André, J. (1961) Données structurales et ultrastructurales nouvelles sur la conjugaison de *Paramecium caudatum*. J. Protozool., 8: 416-426.
- Wohlfarth-Bottermann, K.E. (1953) Experimentelle und elektronenoptische Untersuchungen zur Funktion der Trichocysten von *P. caudatum*. Arch. Protistenk., 98:169-226.
- Wichterman, R. (1953) The Biology of *Paramecium*. Blakiston, New York.
- Wichterman, R. (1986) The Biology of *Paramecium*. 2nd edition. Plenum Press, New York.
- 畑光子 (1967) ゾウリムシの毛胞の電子顕微鏡的研究 奈良女子大学生物学会誌 17 卷44-46.
- 林原美沙子, 杉林里香, 春本晃江 (2000) オオアメーバの捕食に対するゾウリムシのトリコシスト放出の防御機能. 原生動物学雑誌 33 卷1号 pp. 86.
- 春本晃江 (1999) トリコシストの機能と遺伝。「ゾウリムシの遺伝学」樋渡宏一編, 第11章, 東北大学出版会 pp. 132-142.
- 吉森真由美 (1960) 電子顕微鏡による *Paramecium caudatum* の微細構造の研究 奈良女子大学生物学会誌 10 卷149-151.