
Review

ユーグレナ運動

洲崎 敏 伸

神戸大学理学部生物学科

〒657-8501 神戸市灘区六甲台町 1-1

Euglenoid movement

Toshinobu SUZAKI

Department of Biology, Faculty of Science

Kobe University, Kobe 657-8501, Japan

1. ユーグレナ及びユーグレナ運動の発見

原生動物は、『原生動物学の父』として知られている Antony van Leeuwenhoek (1632-1723) によって 1674 年に発見された。彼は、ロンドンの王立協会 (Royal Society of London) に宛てた多くの手紙の中で様々な原生動物に関する観察結果を報告しているが、その中に既にユーグレナ (ミドリムシ) に関する最初の記録がある (1674 年 9 月 7 日付けの、いわゆる Leeuwenhoek の第 6 の手紙)。彼はデルフトから約 2 時間の距離にある池 (Berkelse 湖) の水を調査し、次のように報告している。

これらの小動物 (*animalcules*) は、様々な色をしていた。白みがかった透明なものや、緑色をしていてびびりか光る小さなウロコを持っているものもいた。また、あるものは、中央部が緑色で前端と後端は白色であった。他には、灰色のものもいた。水の中のこれらの小動物のほとんどは、とても速く、またとても様々な動きをしていた。上向き
(170 ページに続く)

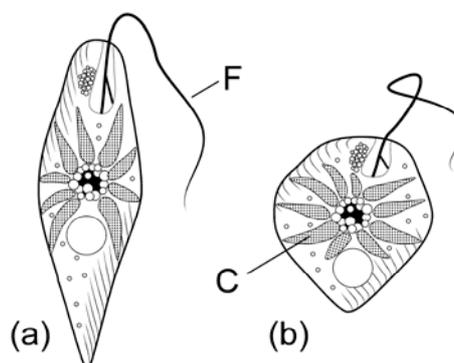


図 1 Leeuwenhoek が発見したとされる *Euglena viridis* の伸長状態 (a) と短縮状態 (b) の模式図。この種のユーグレナでは、葉緑体 (C) が細胞の中央部に局在し、そこから放射状に広がっているため、中央部のみが緑色に見える。F は鞭毛を示す。

Tel/Fax: +81-78-803-5722

E-mail: suzaki@kobe-u.ac.jp

(Received 31 October 2004)

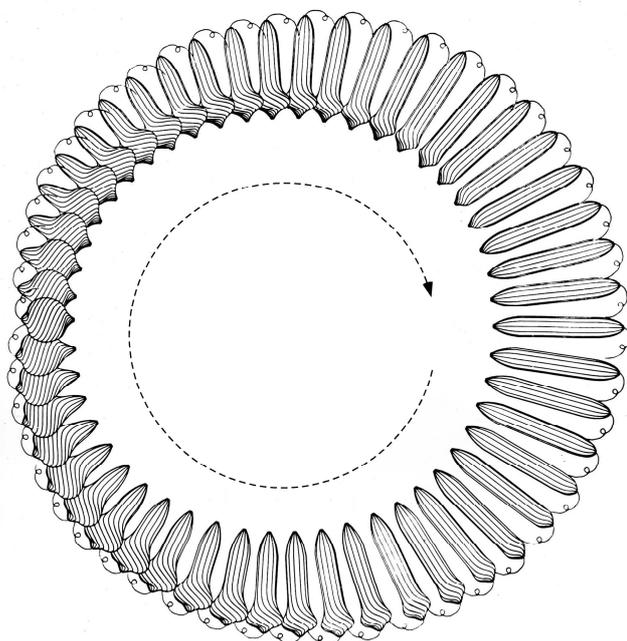


図2. コンピュータにより再現したユーグレナ運動の一例(前端から後端に向かう細胞体の球形化運動)(Suzaki and Williamson, 1986b)。

に、あるいは下方に、さらにぐるっと回転したりとか、見ていて飽きることがない。そして、これらの小動物は、私がこれまでにチーズの皮の上や小麦粉や土の中などで見たことのある最も小さな動物と比べても、千分の一以下の小ささなのである。

彼が記載した多くの小動物は、その正体が不明なものが多い。しかし、Dobell(1932)が指摘したように、下線で示された『中央部が緑色の小動物』は、葉緑体と考えられる構造の特徴的な配置から *Euglena viridis* に違いないと考えられる(図1)。同じ手紙の中で、Leeuwenhoek はいくつかの繊毛虫やワムシや、緑藻類の一種である *Spirogyra* とされる生物についての記述を残しているが、種名まで同定可能な生物として記載されたのはユーグレナのみであった。

ユーグレナは、活発な細胞体の変形運動を示す。この運動は『ユーグレナ運動』として知られているが、その語句の正確な定義としては、『ユーグレナ類に見られる独特かつ様々な細胞体の運動』という比較的漠然としたものである(Pringsheim, 1956; Milolałajczyk and Kuźnicki, 1981)。Dobell(1932)によると、ユーグレナ運動を最初に発見したのは Christiaan Huygens(1629-1695)であるらしい。彼はオランダの物理学者・天文学者であり、土星の輪や衛星の発見や、光学で有名な「ホイヘンスの原理」の発見などの業績があるが、初期の

顕微鏡学や生物学への貢献についてはほとんど知られていない。彼は、Leeuwenhoek が原生動物を発見したわずか4年後(1678年7月26日)に、ある手紙の中で、*Astasia* 属と判断できるユーグレナ類の示す独特なユーグレナ運動に関する記述を残しているとされる(Dobell, 1932)。しかし、不幸にも彼の手紙は1899年まで出版されることがなかった。そのために、ユーグレナ運動の発見者はイギリス人の Harris(1667?-1719)であると書かれた文献が多い。Harris は、表面が緑色の膜で覆われた水たまりから1滴水を取り、それを顕微鏡で調べて次のように記述した(Harris, 1696)。

・・・そこには様々な種類と大きさの小動物がいた。だが、その中で私にとって最も興味深かったのは、その水が緑色をしていることの原因となっている楕円形の小動物であった。その小動物は中心が草色で、両端は透明であった。それらは自分自身で収縮したり伸長したりひっくりかえったりという動作を繰り返し、やがて魚のように突然速く泳ぎだして視野から消えてしまった。それらの頭部は膨らんでいて、頭部の方向に泳いでいた。この小動物は大きくて、また数も多かったため、それほど拡大しなくても容易に見つけることができた。

表 1. 種々のユーグレナの示すユーグレナ運動

SUBGENERA (a)	SPECIES	CELL SIZE (μm)	SURFACE STRIATIONS (f)	TYPE OF EUGLENOID MOVEMENT		
				A**	B***	C****
Rigidae	<i>E. acus</i> * EHRENBERG 1830	80-150 \times 7-12 (a)	clearly visible	1, 2	3 (b), 4 (c)	5 (d), 6 (d), 7 (d)
	<i>E. convoluta</i> (e) KORSHIKOV 1941	120-145 \times 10-12 (f)	clear		8	8
	<i>E. gaumei</i> ALLOGRE & LEFÉBRE 1925	60-70 \times 10-12 (f)	marked			9 (h)
	<i>E. ignobilis</i> (g) JOHNSON 1944	85-135 \times 8-12 (f)	prominent		10 (h)	
	<i>E. oxyuris</i> * SCHMARDA 1846	211-339 \times 19-40 (f)	clear	11	3, 8	
	<i>E. pascheri</i> SWIRENKO 1915	53 \times 5 (f)	very fine			12 (h)
	<i>E. platydesma</i> * SKUJA 1948	100-143 \times 5-13 (f)	clear and weak		13 (h)	
	<i>E. pseudospiroides</i> SWIRENKO 1915	204-220 \times 16-27 (f)	very conspicuous		8	
	<i>E. spathirhyncha</i> * SKUJA 1948	66-85 \times 12-16 (f)	firm			13 (h)
	<i>E. spirogyra</i> * SKUJA 1948	95-130 \times 12-15 (f)	simple (m)		4, 8, 14, 15	4, 16
	<i>E. spirogyra</i> * var. <i>fusca</i> KLEBS 1883	153-198 \times 17-25 (f)	markedly patterned (m)		8, 15, 17	8, 17
	<i>E. spiroides</i> LEMMERMANN 1898	60-170 \times 16 (f)	weak		8	
	<i>E. tripteris</i> * KLEBS 1883	62-74 \times 12-15 (f)	clear	1	3, 8	
	Lentiferae	<i>E. ehrenbergii</i> * KLEBS 1883	107-400 \times 11-48 (a)	clear but fine		18, 19, 20
<i>E. proxima</i> * DANGEARD 1901		60-93 \times 18-25 (f)	very fine		4	4
<i>E. variabilis</i> * KLEBS 1883		30-45 \times 10-20 (a)	very distinct			4
Catilliferae	<i>E. agilis</i> (i) CARTER 1856	18-33 \times 6-12 (f)	very faint		8	
	<i>E. anabaena</i> * var. <i>minor</i> MAINX 1926	36-43 \times 9-12 (a)	fine		4	4
	<i>E. caudata</i> * HÜBNER 1886	73-102 \times 13-24 (a)	fine but distinct		4	
	<i>E. clara</i> * SKUJA 1948	55-60 \times 15-17 (a)	delicate			4
	<i>E. exilis</i> (j) GOJDICS 1953	37-53 \times 8-10 (f)	very marked			8
	<i>E. gracilis</i> * KLEBS 1883	40-70 \times 6-18 (a)	very faint		21	2, 16, 18, 21
	<i>E. granulata</i> * SCHMITZ 1884	60-105 \times 16-25 (a)	distinct		22	4, 22
	<i>E. obtusa</i> * SCHMITZ 1884	120-125 \times 19-20 (a)	very faint		23	24
	<i>E. pedunculata</i> GOJDICS 1953	90-120 \times 18-22 (f)	very faint		8	8
	<i>E. polymorpha</i> * DANGEARD 1901	66-81 \times 15-22 (a)	very prominent			4
	<i>E. sanguinea</i> * EHRENBERG 1830	90-150 \times 22-42 (f)	conspicuous		4	4
	<i>E. sociabilis</i> * DANGEARD 1901	66-75 \times 15-20 (a)	marked		8	4, 8
	<i>E. splendens</i> * DANGEARD 1901	60-75 \times 28-32 (a)	very prominent			4, 8
	<i>E. velata</i> * KLEBS 1883	90-96 \times 16-19 (a)	delicate		4	

SUBGENERA (a)	SPECIES	CELL SIZE (μm)	SURFACE STRIATIONS (f)	TYPE OF EUGLENOID MOVEMENT		
				A**	B***	C****
Radiatae	<i>E. cuneata</i> * PRINGSHEIM 1956				4	
	<i>E. geniculata</i> * DUJARDIN 1841	125-150 (f)			4	
	<i>E. stellata</i> * MAINX 1926	30-45 × 10-18 (f)	clear			4, 8
	<i>E. tristella</i> * CHU 1947	50-80 × 12-23 (a)				4
	<i>E. viridis</i> * EHRENBERG 1830	40-65 × 12-20 (a)	very faint		3, 8	3, 25, 26, 27
	<i>E. viridis</i> * var. <i>maritima</i> EHRENBERG 1830	45-55 × 15-17 (a)			4	
Serpentes	<i>E. deses</i> * EHRENBERG 1883	160-190 × 7-22 (a)	delicate		2, 28, 32	29, 32
	<i>E. mutabilis</i> * SCHMITZ 1884	80-90 × 6-8 (a)	faint		3, 8, 33	3, 33
	<i>E. tatica</i> (k) CZOSNOWSKI 1948	150-160 × 10-12 (f)	dense		8	8
Limpidae	<i>Astasia longa</i> * (l) PRINGSHEIM 1936					30, 31
	<i>A. pertyi</i> * PRINGSHEIM & HOVASSE 1950	40-50 × 15-17 (a)				4
	<i>A. quantata</i> * var. <i>major</i> PRINGSHEIM 1936	55-60 × 15-18 (a)			4	4
	<i>A. quantata</i> * var. <i>minor</i> PRINGSHEIM 1936	55-60 × 15-17 (a)	delicate			4
	<i>A. quantata</i> * var. <i>gambarone</i> PRINGSHEIM 1936					4
	<i>A. solea</i> * PRINGSHEIM 1956					4

*Species conserved by Pringsheim (1956). **Slight curvature. ***Bending and/or twisting movement without changing body length. ****Rounding-up and/or peristaltic movement with change in body length.

(a) Pringsheim (1956). (b) Only around the anterior end. (c) By chemical irritation. (d) Cited in Milolajczyk and Kuźnicki (1981). (e) Form of *E. acus* with excessive paramylon (Pringsheim, 1956). (f) Gojdics (1953). (g) Probably *E. spirogyra* without protuberances (Pringsheim, 1956). (h) cited in Gojdics (1953). (i) Inadequate description of a form of *E. pisciformis* group (Pringsheim, 1956). (j) Form of *E. anabaena* group (Pringsheim, 1956). (k) Probably a member of *E. deses* group (Pringsheim, 1956). (l) Colorless form of *E. gracilis* (Pringsheim, 1948a). (m) With ornamentation particles.

1. Jahn and Bovee, 1968. 2. MacKinnon and Hawes, 1961. 3. Chu, 1947. 4. Pringsheim, 1956. 5. Deflandre, 1924. 6. Lefèvre, 1931. 7. Szabados, 1936. 8. Gojdics, 1953. 9. Allorge and Lefèvre, 1925. 10. Johnson, 1944. 11. Bourrelly et al., 1976. 12. Swireko, 1915. 13. Skuja, 1948. 14. Leedale et al., 1965. 15. Leedale, 1964. 16. Murray, 1981. 17. Suzaki and Williamsno, 1984. 18. Milolajczyk and Kuźnicki, 1981. 19. Milolajczyk, 1975. 20. Heimpel, 1972. 21. Milolajczyk, 1972. 22. Arnott and Walne, 1966. 23. Bracher, 1937. 24. Palmer, 1967. 25. Wager, 1899. 26. Khawkin, 1887. 27. Harris, 1696. 28. Mast, 1964. 29. Roth, 1959. 30. Pringsheim, 1948a. 31. Suzaki and Williamson, 1983. 32. Bracher, 1919. 33. Häder and Melkonian, 1983.

Harris が見いだしたユーグレナは、その特有の色と活発な動きによって、Leeuwenhoek が記載したのと同様に *E. viridis* であったと推定できる。また、細胞体の運動は、図2に示すようなタイプの、細胞の前端から後端に向かう細胞の球形化運動 (Chu, 1947) であったと思われる。

2. ユーグレナ運動の種類

種による程度の差はあるが、ユーグレナのほとんどすべての種が細胞の形を変化させる能力を有している (Pringsheim, 1956; Jahn and Bovee, 1968)。この運動は、古くはメタボリー *metaboly* と呼ばれていた (Jahn and McKibben, 1937; Pringsheim, 1948b, 1956; Gojdics, 1953; Johnson, 1968; Arnott and Walne, 1966)。しかし、

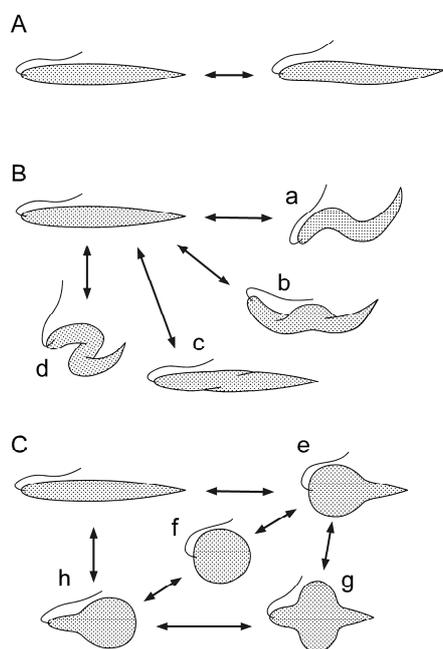


図3. 様々なタイプのユーグレナ運動

A: 細胞体がほんの少し屈曲するもの。B: 『非対称的な』ユーグレナ運動。S字型の変形運動(a)、“胎児型”変形(b)、軽度のねじれ(c)、強い屈曲(d)などがこれに含まれる。C: 『対称的な』ユーグレナ運動。この運動は、細胞幅の増加と細胞長の短縮を伴う。球形化(f)や、細胞中央部でのディスク状の膨れの形成(g)などがこれに含まれる。細胞が球形化する場合には、細胞前部から運動が開始する場合(e → f → h)と、後部から開始する場合(h → f → e)がある。

最近ではユーグレナ運動 euglenoid movement という言い方が一般的である(MacKinnon and Hawes, 1961; Leedale, 1964; Leedale et al., 1965; Kudo, 1966; Leedale, 1971; Mikołajczyk and Kuźnicki, 1981; Murray, 1981; Gallo and Schrével, 1982; Gallo et al., 1982)。他には、あまり一般的ではないが、アメーバ様運動 amoeboid movement (Hasse, 1910, cited in Bovee, 1982; Bracher, 1919, 1937) とか、シャクトリムシ様運動 inchworm movement (Hein, 1953, cited in Bovee, 1982) とか、痙攣様運動 Spasmodie (Dangerd, 1902, cited in Pringsheim, 1956) などの用語も使われたことがあるが、これらは現在では使用されていない。

種々のユーグレナの示すユーグレナ運動は、多く

表2. ユーグレナ運動を引き起こす要因

FACTORS	REFERENCES
Light change	Jahn and Bovee, 1968 Bovee and Acuna, 1970 Mikołajczyk and Diehn, 1976a
Mechanical factors	Lowndes, 1936 Jahn and Bovee, 1968 Mikołajczyk 1972 Nicols and Rikmenspoel, 1977 Mikołajczyk and Diehn, 1979
X-ray	Wichterman, 1955
Electric current	Bancroft, 1913 Votta and Jahn, 1972
Temperature change	Yongue et al., 1979 Bracher, 1919
pH change	Alexander, 1931 Hall, 1933 Jahn and McKibben, 1937 Kamiya, 1939 Bates and Hurlbert, 1970 Votta and Jahn, 1971
Cationic changes (K ⁺ , Na ⁺ , Ca ²⁺ , Mg ²⁺)	Wolken, 1967 Mikołajczyk 1973
Human serum	Ruppel and Benninghoff, 1983
Transfer to fresh culture medium	Günther, 1927 Hall, 1933

の研究者によって調べられてきた。これらをまとめたのが表1である。運動の様子は種によって異なっているが、これらはおおまかに3つのタイプ(図3)に分類することができる(Arnott and Walne, 1966)ので、表1にはそれぞれの種の示す運動のタイプも示してある。第一の運動のタイプ(タイプA)は、ごくわずかな細胞体の屈曲運動であり、*E. oxyuris* (Bourrelly et al., 1976) や *E. acus* (Jahn and Bovee, 1968; Mackinnon and Hawes, 1961) などがこのタイプの運動を示す代表的な種である。タイプBでは、細胞がその長軸に対して非対称的な屈曲運動を示す。例えばS字型の屈曲運動(図3 a)、細胞表面に局所的な盛り上がりを形成することで「胎児」のような細胞形(Pringsheim, 1956)に変形する運動(図3 b)、細胞のひねり運動(図3 c)、あるいはらせん状に細胞がねじれるような運動(図3 d)などがこのタイプには含まれる。タイプBの運動の特徴は、細胞体の長さとも幅の両方もが、運動によって変化しないことである。*E. spirogyra* (Leedale, 1964; Leedale et al., 1965) や *E. fusca* (Leedale, 1964) がこのタイプの動きを示す典型的な種である。タイプCの運動では、細胞体の特定の部分が膨らみ、それに伴って細胞の長さが短縮する。運動は細胞体の長軸に沿ってほぼ対称的であり、細胞の長さの短縮に伴い細胞の幅が増加する。代表的な運動としては、*E. gracilis* や *E.*

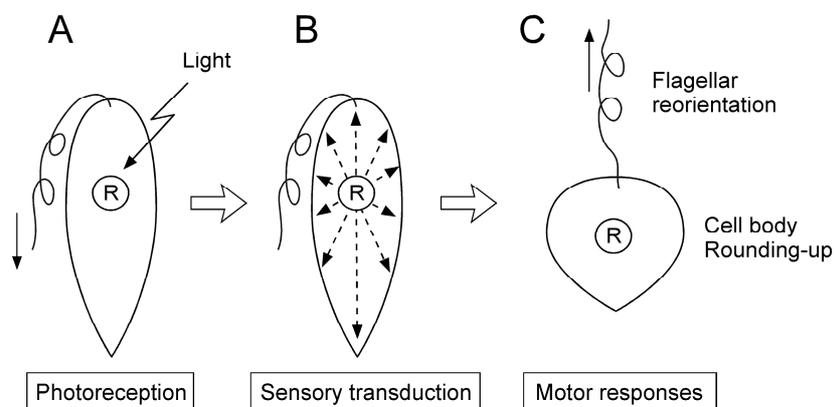


図4. *Euglena gracilis* におけるステップ・アップ光反応。光刺激は、細胞前端部にあると考えられる光受容体(R)で感知される(A)。その後、何らかの情報伝達機構が活性化され(B)、最終的に二種類の運動反応、すなわち鞭毛の運動方向転換反応と細胞体の球形化反応が生じる(C)。

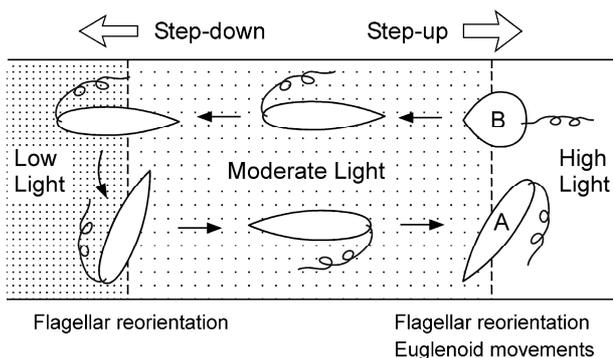


図5. 光強度の変化とユーグレナの運動反応。光刺激の強度増加(step-up)と減少(step-down)に応じて生じる鞭毛の波動方向の変化と細胞体の変形運動により、細胞は適度な明るさの部分に集まる。

ehgenbergii (Heimpel, 1972; Milolajczyk and Kuźnicki, 1981)の示す細胞の球形化や、*E. deses* (Kamiya, 1939)と*Distigma proteus* (Gallo and Schrével, 1982)などが示す『蠕動運動』(細胞の一端から他端まで細胞体の膨らみが移動する運動)などがあげられる。このような細胞変形の波は、細胞の前端から後端に向かう場合(図3Cの e → g → h, Mackinnon and Hawes, 1961)や、後端から前端に向かう場合(図3Cの h → g → e, Kamiya, 1939; Milolajczyk, 1972; Milolajczyk and Kuźnicki, 1981; Gallo and Schrével, 1982)が知られている。Gojdics(1953)は、ユーグレナ運動の強弱には、細胞の全長を短縮させる能力を持つか持たないかという違いが関係していると述べている。すなわち、「運動性の高い種」においては細胞の全長が短縮するが、

「運動性の低い種」では細胞長に変化は無く、ただ細胞体の湾曲やねじれが認められるのみである。

多くの種は、場合によって異なるタイプの運動性を示す。特にタイプBとタイプCの運動は表1に示すようにしばしば同一の種において認められる(*E. spirogyra*, *E. ehrenbergii*, *E. deses*など)。これらのタイプの中間的なものもある。たとえば、細胞体の屈曲やねじれ運動が生じる際に細胞幅が若干増加する場合や、ねじれを伴った細胞の球形化運動などである。また、普通はほとんど運動性が無いとされている*E. acus*, *E. oxyuris*, そして*E. tripteris*など(Jahn and Bovee, 1968; Mackinnon and Hawes, 1961; Bourrelly et al., 1976)が、場合によっては細胞の屈曲やねじれ運動を示すことも知られている(Chu, 1947; Gojdics, 1953; Pring-

sheim, 1956)。*E. acus* などにおいても、pH の変化などの外液条件の大きな変化によって細胞体の球形化運動がひきおこされる (Milolaiczky and Kuźnicki, 1981)。

3. ユーグレナ運動をひきおこす要因

ユーグレナ運動は、さまざまな要因によってひきおこされる。それらには、表 2 に示すように、物理的なものと化学的なものがある。物理的要因としては、光強度の変化、機械的刺激、X 線、電流、そして温度変化などがある。化学的要因としては、pH 変化、陽イオン濃度の変化、そして血清の成分などが報告されている。

3-1. 物理的刺激

ユーグレナ運動をひきおこす要因として最もよく知られているのは光による刺激である。特に、青色の光が効果的である (Jahn and Bovee, 1968; Bovee and Acuna, 1970; Milolaiczky and Diehn, 1976a)。光刺激は、ユーグレナに対して二種類の異なった運動反応をひきおこす。ひとつはユーグレナ運動であり、他方は鞭毛運動の逆転反応である (図 4)。光の受容機構とそれに引き続く運動反応の発現は、ユーグレナの示す走光性に直接関係している現象であるので、これまでに多くの研究がなされてきている (Doughty and Diehn, 1980; Colombetti, et al., 1982 など)。光強度が急激に上昇すると (これをステップ・アップ光刺激という)、通常は細胞後端に向かって波打っている鞭毛が波動の方向を変え、細胞の長軸に対してほぼ垂直に波動するようになり (図 5 A)、これによって細胞の遊泳方向が変化し、ぐるぐるとその場で回転するような運動が始まる。

もしも光刺激の強度が十分に強ければ、鞭毛運動の方向転換に引き続いてユーグレナ運動が生じる (図 5 B)。その結果、鞭毛はさらにその方向性を変化させ、細胞の前端方向へと波動するようになり、細胞は後退遊泳を示すようになる。ユーグレナの示すこのような光感受性の運動変化は、その反応のすべての過程が単一の細胞の中で行われるにもかかわらず、多細胞動物の示すさまざまな光運動に類似性があることが指摘されている (Milolaiczky and Kuźnicki, 1981)。

鞭毛の基部付近にある側鞭毛体 (paraflagellar body) は、これら二種類の光感受性運動反応の光受容体であるといわれてきた。しかし、*E. gracilis* の白色変異系統である *Astasia longa* は、側鞭毛体が存在しないにもかかわらず青色光に反応してユーグレナ運動を示すことから、ユーグレナ運動に関する光受容体は他の部位に存在していると考えられる (Suzaki and Williamson,

1983)。

ユーグレナ運動をひきおこす物理的要因は、他にも多く知られており、それらのいずれにおいてもユーグレナ運動が生じる場合には鞭毛の運動逆転反応が伴う。たとえば、何かとぶつかったり、細胞の一部が圧迫されるような機械的な刺激が与えられた場合 (Lowndes, 1936; Chen, 1950; Jahn and Bovee, 1968; Milolaiczky, 1972; Nickols and Rikmenspoels, 1977; Milolaiczky and Diehn, 1979) や、細胞が粘性の高い溶液中に移された場合 (Milolaiczky, 1972) や、あるいは外液の浸透圧が変化した場合 (Kuźnicki and Milolaiczky, 1973) などに、ユーグレナ運動がひきおこされる。Milolaiczky and Diehn (1979) によれば、機械的な刺激の受容体は細胞光刺激の受容体とは異なったものである可能性が高く、それはおそらく貯胞 (鞭毛の基部が存在している細胞前端部の陥入部位) 付近の細胞膜に存在しているらしい。

温度変化 (Bracher, 1919; Kamiya, 1939; Yongue et al., 1979)、電気刺激 (Bancroft, 1913; Votta and Jahn, 1972)、静水圧の変化 (Gross, 1965; Byrne and Marsland, 1965)、そして X 線の照射 (Wichterman, 1955) などによってもユーグレナ運動がひきおこされることが知られている。

3-2. 化学的刺激

ユーグレナ運動は、様々な化学物質によってもひきおこされる。たとえば酸性物質 (Alexander, 1931; Lefèvre, 1931; Yongue et al., 1979)、有機酸 (Szabados, 1936; Jahn and McKibben, 1937; Bates and Hurlbert, 1970; Votta and Jahn, 1971)、そして陽イオン (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+}) などによっても運動が生じる。運動性の高い種のユーグレナでは、新しい培養液に移されただけで長期間にわたるユーグレナ運動を示すものもいる (Günther, 1927; Hall, 1933)。ヒトの血清が *E. gracilis* のユーグレナ運動をひきおこしたという報告もある。その報告によると、ガン患者から採取された血清は、より強い効果を示したという (Ruppel and Benninghoff, 1983)。

3-3. 生物時計の関与

Bracher (1919) は、*E. deses* が朝には伸長し、泥の表面で活発なユーグレナ運動を行って動き回る傾向があると報告している。そして、午後や夜にはこのユーグレナは丸くなっているそうである。近年、ユーグレナ運動に及ぼすサーカディアンリズムの関与も示されている (Loneragan, 1983)。

4. ユーグレナ運動の生理的意義について

4-1. 進行方向の変換

様々な外的要因によってひきおこされるユーグレナ運動は、その要因から細胞を遠ざける方向に運動方向を転換する役割を果たしている (Diehn, 1979a; Bovee, 1982)。例えば、もしも細胞が強すぎる光強度の領域に進入した場合、ステップ・アップ反応としてのユーグレナ運動や鞭毛運動の方向転換反応が生じる (図5の右の境界)。その結果、細胞はそれまで行っていた細胞前端方向への遊泳をストップし、その場でぐるぐる回るような行動を示すようになる (Lowndes, 1936; Chen, 1950; Milołajczyk, 1972)。反対に、もしも細胞が暗い領域に進入した場合には (図5の左の境界)、ステップ・ダウン反応が生じ、この場合には鞭毛運動の方向転換運動のみが観察される (ユーグレナ運動はひきおこされない)。これらの運動反応により、ユーグレナは光合成に適した照度条件の場所に集まることができると考えられている。ユーグレナが物理的的刺激や有害な化学物質にさらされた場合にも、同様な仕組みでこれらの刺激を回避することができると考えられる (Bovee, 1982)。これらの刺激が非常に強い場合には、ユーグレナ運動がひきおこされるばかりでなく、鞭毛が自切されることもある。このような場合には、泳げなくなった細胞は水の底に沈むことによって有害な環境から脱出するのであろう。ユーグレナに近縁の白色種である *Peranema trichophorum* は、底面を滑走運動によって移動するが、運動の方向性の転換はユーグレナ運動によって行われている (Chen, 1950; Saito et al., 2001)。

4-2. 細胞の移動運動

ユーグレナ運動によって細胞が移動運動を行う例も多く報告されている。Bracher (1919) は、*E. deses* は通常は水底の泥の上を、細胞の球形化と伸長を繰り返したり屈曲運動を行うことによって、ミミズのように前進すると報告している。鞭毛が存在しない条件では、*E. viridis* は細胞をゆっくり屈曲運動させることによって前進する (Wager, 1899)。また、*E. gracilis* においても、例えば毛細管の中などに閉じ込められたような場合には、ユーグレナ運動を利用して移動し、狭い場所からの脱出を試みるということが知られている (Milołajczyk and Kuźnicki, 1981)。Häder and Melkonian (1983) によると、*E. mutabilis* は貯胞の開口部から外には鞭毛を伸ばしておらず、細胞の移動運動はもっぱらユーグレナ運動に依存している。彼らはまた、この種においては、ユーグレナ運動が制御される結果として

走光性が生じることを報告している。他にも、多くの寄生性のユーグレナ類において、ユーグレナ運動が移動運動や運動の方向性の変化に利用されている (Hall, 1931; Bracher, 1929, 1938; Milołajczyk and Kuźnicki, 1981)。*E. viridis* では、シストから脱出する際に、シスト壁の狭い隙間をユーグレナ運動を利用して通過するし、*Peranema trichophorum* がワムシの外殻を通過して体内に侵入する際にも狭い隙間をユーグレナ運動によりくぐりぬけるという (Bovee, 1982)。Hilmbauer (1954) によると、ユーグレナ類の一種 *Trachelomonas volvocina* が殻 (test) から脱出する際にも、ユーグレナ運動を利用するらしい。

5. ユーグレナ運動の仕組み

5-1. ユーグレナ運動と細胞表面の線条構造

電子顕微鏡による研究が行われる以前には、細胞表面に観察される線条構造がユーグレナ運動に何らかの関係があるのではないかと考えられていた。このことを最初に示唆したのは Stein (1878, Bovee, 1982 による) で、細胞表面の線条は、細胞変形の力を発生させる筋肉様の構造なのではないかと述べた。その後、Khawking (1887) と Chadeffaud (1937, Jahn and Bovee, 1968 による) は、細胞の表面には体軸に平行に縦方向に走る線条と、細胞をリング状に取り囲む、横方向に走る線条とが存在すると述べている。彼らは、これらの縦横方向に存在する収縮構造の収縮力と、細胞表面自体の持つ弾性的な回復力とが調和して働いて、様々なタイプの細胞体の変形運動、すなわち細胞の球形化やぜん動運動のような形態変化が可能となっていることを示唆している。しかし、リング状の線条の存在については、その後再確認されていない。

その一方で、細胞表面の線条の強さとユーグレナ運動の強さの間には、一般的には反対の関係があることが指摘されている。すなわち、はっきりした線条が認められる種である *E. spirogyra*, *E. oxyuris*, *E. tripteris* では、ごく限られた程度のユーグレナ運動しか示さない (Chu, 1947; Milołajczyk and Kuźnicki, 1981)。Chu (1947) は、細胞表面の線条は表層の「かたさ」を反映しているので、表層が柔らかく線条のはっきりしない *E. gracilis*, *E. variabilis*, *E. deses*, そして *E. viridis* などでは、その結果として強度のユーグレナ運動が認められるのではないかと示唆した。細胞の変形をひきおこす収縮性の構造は細胞表面の線条とは無関係に細胞内部に存在していて、線条は収縮運動に拮抗する働きを持っているという考えであった。しかし、様々な種類のユーグレナにおける線条の様子と運動性の強弱と

を比較すると(表1)、線条とユーグレナ運動とは、明瞭な関連性はないことがわかる。たとえば、はっきりとした線条が観察される種である *E. ehrenbergii* は、激しいユーグレナ運動を示す(Heimpel, 1972)。Gojdics (1953)も、線条の強さとユーグレナ運動の程度との間には関係はないと述べている。

5-2. ユーグレナ運動と表皮帯の厚さ

電子顕微鏡観察によって、ユーグレナの表皮はお互いに重なり合うように配置しながら細胞全体を覆っている表皮複合体(pellicular complexes)から構成されていることがわかった。表皮複合体についての Milolajczyk と Kuźnicki(1981)の定義によれば、この構造は一枚の表皮帯(pellicular strip)、何本かの微小管、そして表皮帯に結合している繊維状構造によって作られる構造体をさす。微細構造の研究から、細胞の表面は突出部(ridge)と陥没部(groove)の繰り返しで形成されており、光学顕微鏡で観察された線条は、細胞の表面にある直線状の陥没部に相当することがわかった(Leedale, 1964; Mignot, 1965, 1966)。表皮帯の厚さは種によってまちまちであり、Mignot (1966)は表皮帯の厚さと細胞体の運動性との間にはほぼ逆比例の関係があると述べている。多くの研究者は、この説に同意している(Jahn and Bovee, 1968; Milolajczyk and Kuźnicki, 1981; Bovee, 1982; Leedale, 1982; Bouck, 1982)。しかし、よく調べてみると必ずしもそうとも言えないということがわかってくる。表1に示したように、たとえば *E. ehrenbergii* は極めて厚い表皮帯を持っている($>0.5 \mu\text{m}$)、ユーグレナ運動は活発である。

5-3. ユーグレナ運動の仕組みに関する仮説

これまで多くの研究がなされてきたにもかかわらず、ユーグレナ運動の運動機構に関してはほとんど何もわかっていない。また、運動をひきおこしている構造が何なのかについても、いくつかの可能性が提唱されてはいるものの、不明である(Bovee, 1982)。

I) 表皮帯が収縮構造であるという説

表皮帯はタンパク質から成る平板状の構造で(Klebs, 1885; Kirk, 1964; Barras and Stone, 1965)、細胞膜直下に位置している。超薄切片法と凍結切断法により、Schwelitz et al. (1970)は *E. gracilis* の表皮構造の中に2種類の周期的な縞状構造を認め、これらが何らかの収縮構造である可能性を示した。さらに Arnott and Smith (1969) と Milolajczyk (1973)らは、表皮帯の収縮が細胞体の変形運動を生じるための駆動力を発生さ

せており、近接して存在する微小管により作られるバネのような弾性力によって細胞は再び伸張状態に復帰するのではないかと述べている。

しかし、Lefort-Tran et al. (1980)は Schwelitz et al. (1970)が凍結切断法によって示した周期的な縞状構造は、表皮帯の内部構造ではなく、細胞膜の内部に存在する顆粒構造であることを示した。この細胞膜内顆粒は、表皮帯を覆う細胞膜の内部に規則的に存在しており、2つの方向に周期性が存在する(6.3 nm と 8.0 nm の間隔)。さらに Hofmann and Bouck (1976)は、Schwelitz et al. (1970)が超薄切片法によって示したとされた周期的な縞状構造は、表皮帯内部の縞状構造ではなく、実際は微小管に付随した周期性 21 nm の突起構造であることを示した。これらの報告を総合すると、表皮帯自体には収縮性を暗示させるような縞状の構造は存在しないことになる。

II) 横断繊維が収縮構造である可能性

表皮帯の直下に繊維状の構造が存在することを最初に示したのは Kirk and Juniper (1964)であった。彼らは、*E. gracilis* から単離した表層構造にシャドウイングを施して電顕観察し、30 nm の周期性をもった繊維構造を発見した。これらの繊維構造は直径 10-15 nm で、表皮帯の方向とほぼ垂直に走っている。彼らは、この繊維構造が細胞の運動になんらかの関与をしていると考え、たとえばこれらの繊維が表皮帯を細胞の内側からひっぱることなどが考えられると述べている。同様の推測は Hofmann and Bouck (1976) や Milolajczyk and Kuźnicki (1981)も行っている。これらの繊維構造は後に詳細に研究され、ユーグレナ運動の力の発生には直接関与していないことが示された(Suzaki and Williamson, 1986d)。

III) 細胞の深部に収縮機構が存在する可能性

この仮説は、細胞内で生じる原形質流動が運動の原動力ではないかというものであり、古くは Pringsheim (1948b, 1956)によって提唱され、その後多くの研究者がこの説を支持している(Leedale, 1964, 1966; Leedale et al., 1965; Gojdics, 1953; Gallo et al., 1982; Bassi and Donini, 1984)。*E. obtusa* の運動がアメーバの運動にきわめて類似していることを Gojdics (1953)が指摘している。しかし、現在までに細胞内部に収縮性を示唆するような繊維構造は観察されておらず、Huxtable and Hyams (1982)によれば、ユーグレナ運動は cytochalasin B によって阻害されない。

IV) 微小管と微小管、あるいは微小管と細胞膜との相

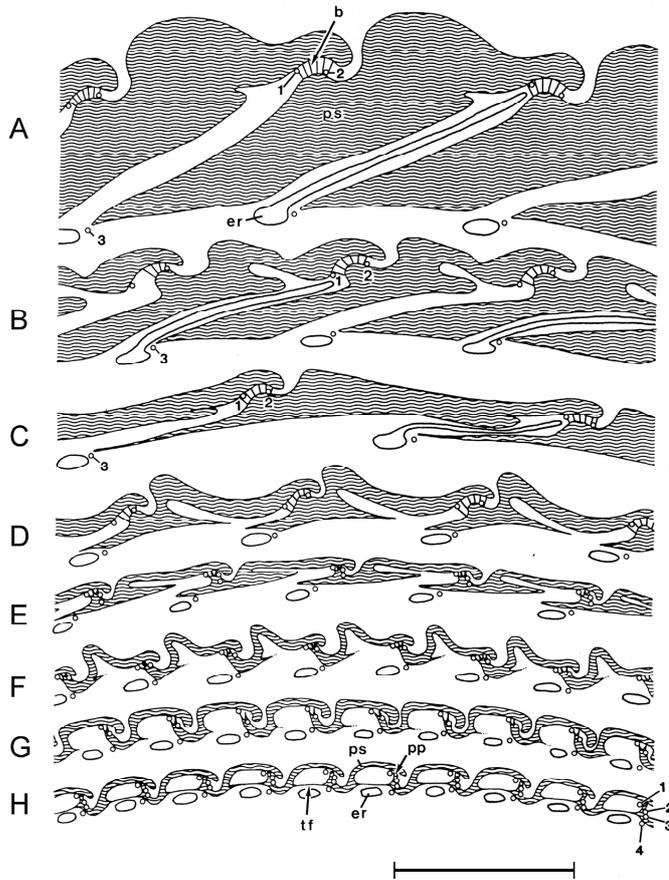


図6. 様々な *Euglena* の表皮構造の比較。

- A: *E. oxyuris* (Suzaki and Williamson, 1986c). 細胞長 = ca. 300 μm .
 B: *E. ehrenbergii* (Suzaki and Williamson, 1986c). 細胞長 = ca. 300 μm .
 C: *E. fusca* (Suzaki and Williamson, 1985). 細胞長 = ca. 150 μm .
 D: *E. spirogyra* (Leedale, 1964). 細胞長 = ca. 90 μm .
 E: *E. acus* (Leedale, 1964). 細胞長 = ca. 150 μm .
 F: *E. granulata* (Arnott and Smith, 1969). 細胞長 = ca. 100 μm .
 G: *E. stellata* (*E. viridis*) (Mignot, 1965). 細胞長 = ca. 60 μm .
 H: *Astasia longa* (Suzaki and Williamson, 1986d). 細胞長 = ca. 50 μm .

A-Cの1-3とHの1-4は、微小管を示す。
 ps : 表皮帯 (pellicular strips). b : 表皮帯間のブリッジ構造 (bridges). pp : 周期的な突起構造 (periodic projection). tf : 横断性繊維構造 (traversing fibers). er : 小胞体 (endoplasmic reticulum). 全てのスケッチは同一の倍率で示してある (Bar = 1 μm).

相互作用による説

微小管が積極的であるかどうかはともかく運動の発現に関与しているのではないかという可能性は多くの研究者によって提唱されてきた。微小管はすべてのユーグレナにおいて、表皮帯と平行して細胞表面の線条に沿って存在する (Leedale, 1982)。古くは、微小管自体がユーグレナ運動をひきおこす収縮性の構造なのではないかという可能性も提示されていた (Dasgupta, 1964; Jahn and Bovee, 1964)。しかし、微小管が収縮することによって運動が生じることは考えにくく (Roberts and Hyams, 1979)、多くの研究者はこれらの微小管の機能として、細胞が変形した後に元の伸長状態に復帰する際に、微小管の弾性力が利用されているのではないかと考えている (Mignot, 1965; Leedale et al., 1965; Leedale, 1966, 1975; Guttman and Ziegler, 1974)。

表皮帯に付属している複数の微小管がお互いに滑りあうことによって運動が生じるのではないかという可能性が、Hofmann and Bouck (1976)によって提唱

されている。Gallo and Schrével (1982)は類似の機構を白色ユーグレナ類の一種である *Distigma proteus* の示すユーグレナ運動の仕組みとして提唱している。このようなメカニズムは、他の多くの運動系で知られている微小管運動モーターの存在を暗示するものであり、類似の運動機構は他の多くの原生動物でも提唱されてきている (Bloodgood and Miller, 1974; Bloodgood, 1975; Tucker, 1974; Hausmann and Peck, 1978; Huang and Mazia, 1975; Yogosawa-Ohara et al., 1984)。しかし、この可能性に関しては表皮の微細構造の詳細な解析によって微小管同士の滑りあいも微小管と細胞膜との滑りあいもユーグレナではありえないことが示されている (Suzaki and Williamson, 1986a)。

V) 隣り合う表皮帯の滑りあいの関与

表皮帯同士が滑りあっているのではないかという可能性は Suzaki and Williamson (1985)によって詳細に調べられた。表皮帯が滑りあうことを最初に示したのは 1964年の Leedale による観察であった。彼は、*E.*

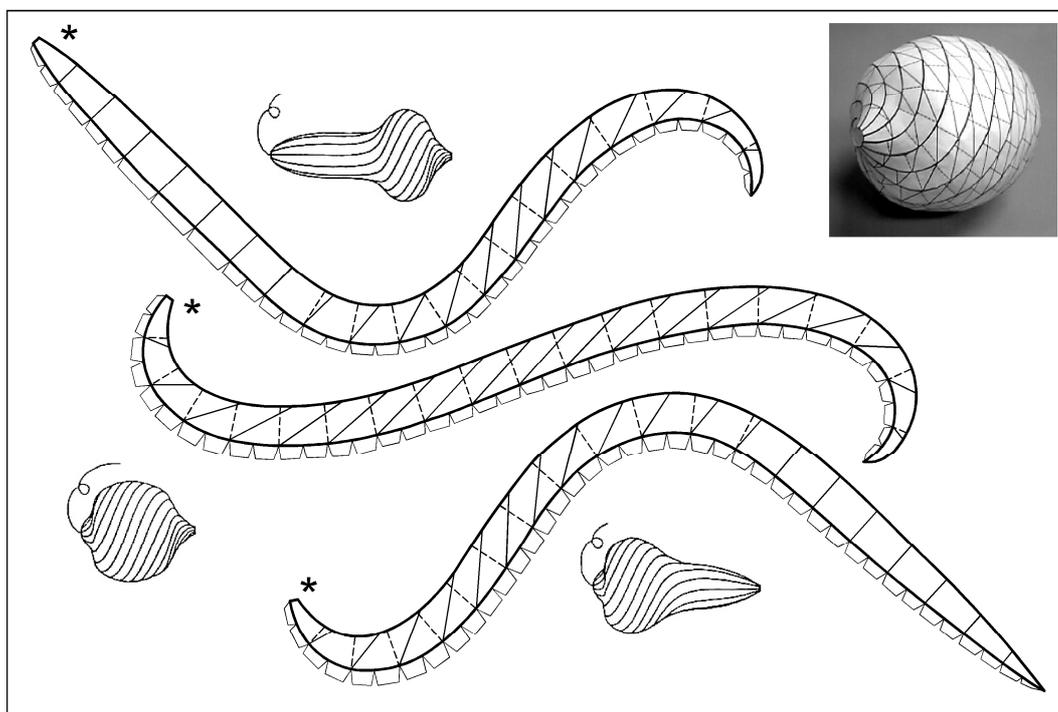


図7. ユーグレナ運動の紙模型。この図をコピーして以下の方法で貼り合わせると、3種類の形のユーグレナの立体模型ができる。実際のユーグレナの細胞表層は約40枚の表皮体で構成されているが、簡略化したこの模型では12枚の表皮体で作られている(Suzaki and Williamson, 1986bによる)。

<模型の作成方法>

- 1) 図を12枚コピーして、同じ形の表皮体を12組準備する。
- 2) のりしろに沿って、図の通りに表皮体を切り抜く。
- 3) アスタリスク(*)は細胞前端を示す。のりしろにのりを付けて、前端部から貼り合わせていく。実線は細胞前端から同距離の点を結んだ線であり、点線は表皮体の長軸に垂直な線である。これらの線を参考にしながら貼り合わせる。
- 4) 最後に、細胞前端部にひもか針金で鞭毛を作って貼り付けるとよいであろう。図中に、それぞれの表皮

spirogyra を観察して以下のように記述している。

生きた細胞がくねくねと動くとき、細胞表面の顆粒の列が隣り合うもの同士ずれあっている様子が観察された。このことは、表皮帯がおそらく溝の部分である程度のすべり合いを示していることを意味している。

彼はこれ以上の観察結果を記録していないし、この現象がユーグレナ運動の運動機構と関係している可能性についてはまったく言及していない。彼はまた、ユーグレナ運動に伴って、表皮帯は柔軟に伸び縮みする構造であるとも考えており、上に示した表皮帯のずれあいも、このような表皮帯の柔軟さを反映している

ものだと考えた(Leedale, 1964)。

ユーグレナの表皮帯が実際に滑りあっていることは、*E. spirogyra* の近縁種であるより大型の *E. fusca* を用いたビデオ観察によって調べられた(Suzaki and Williamson, 1985)。*E. spirogyra* や *E. fusca* の細胞表面には、分泌性の顆粒が存在し、各々の表皮帯の上に等間隔で並んでいる。これらの顆粒の機能は不明であるが、細胞表面の位置の変化を知る上では、よいマーカーである。顆粒の列の相対的な変移をビデオ画像から解析した結果、1) 隣り合う顆粒列は最大約3μmのすべりを起こしている、2) すべりが最大になる際に細胞体の変形も最大となる、3) 顆粒列は、伸長も短縮もしていない、4) 隣り合う顆粒列の間隔も変化しない、5) 細胞の前端部と後端部では、顆粒列にすべりは生じていな

い、ということがわかった。このことは、ユーグレナ運動の際に表皮帯は一定の長さを保ったままで相互に滑りあっていることを示している。

表皮帯は滑りあうことによって湾曲し、S字型に変形している。図7に示したのは、一定のすべりを仮定した際の表皮帯の変形をコンピュータを用いて作図したものである。この図をコピーして貼り合わせると、ユーグレナの立体模型ができる。図7に示すように、表皮帯のすべりの度合いを様々に仮定することによって、様々な細胞の変形状態を再現することができる。例えば表皮帯のすべりを細胞前端部に限定すると、細胞前端部のみが球形化した模型ができる(図7の最下図)が、これはユーグレナが球形化する際の初期過程に類似している。また、表皮帯の中央部に最大のすべりを仮定すると、細胞の球形化状態を再現することができる(図7の右上写真)。このことは、細胞の変形が表皮帯の局所的なすべりの調節によって実現されていることを示している(Suzaki and Williamson, 1986b)。

表皮帯のすべりがユーグレナ運動に伴って生じていることは明らかであるが、これが運動の原動力になっているのか、あるいは運動の結果であるのかに関してはわかっていない。隣り合う表皮帯同士が能動的にすべり運動を行っている可能性もある(Murata and Suzaki, 1998)が、図7に示したような表皮帯のS字型の変形、あるいは表皮帯の湾曲化が運動の原動力となっている可能性も示唆されている(Murata et al., 2000)。

6. 種々のユーグレナの表皮構造の比較

様々な種のユーグレナにおいて、表皮構造の電子顕微鏡的研究がなされている。たとえば、*E. spirogyra* (Leedale, 1964; Leedale et al., 1965)、*E. acus* (Mignot, 1965)、*E. granulata* (Arnott and Walne, 1967; Arnott and Smith, 1969)、*E. oxyuris* (Bourrelly et al., 1976)、*E. polymorpha* (Gerola and Bassi, 1981)、*E. caudata* (Gerola and Bassi, 1981)、*E. geniculata* (Gerola and Bassi, 1981)、*E. splendens* (Hausmann and Mignot, 1977)、*E. viridis* (Mignot, 1965; Foissner, 1977)、*E. ehrenbergii* (Milołajczyk, 1975; Milołajczyk and Kuźnicki, 1981)、そして*E. gracilis* (Schwelitz et al., 1970; Hofmann and Bouck, 1976; Lefort-Tran et al., 1980; Kirk and Juniper, 1964; Dasgupta, 1964; Milołajczyk, 1973; Milołajczyk and Kuźnicki, 1981) などである。

これらの研究により、ユーグレナの表皮構造に共通した特徴として、表皮帯という細長い帯状の構造の存在と、それが必ず隣の表皮帯と一部を組み合わせ、屋根瓦のような畝と溝の繰り返し構造を取っていることが明らかになった。表皮帯の細かい構造は種によって様々であるし、その大きさも異なるが、多くの

種の表皮帯を比較してみると、構造の類似性を見とれる(図6)。これらの表皮構造の中で、ユーグレナ運動に関連している可能性があるのは、表皮帯(pellicular strips)、特に大型のユーグレナにおいて隣り合う表皮帯を結びつけているブリッジ構造(bridges)、表皮帯や微小管の表面から突出している周期的な突起構造(periodic projection)、特に小型のユーグレナにおいて表皮帯を結び付けている細長い繊維状の横断性繊維構造(traversing fibers)、そして全てのユーグレナにおいて表皮帯の直下に必ず認められる小胞体(endoplasmic reticulum)である。以下には、これらの構造の特徴と運動への関与として考えられる点などを述べることにする。

6-1. 表皮帯

図6に示すように、表皮帯の大きさや厚さは種によってまちまちであるが、全てお互いに組み合った形状をしているという特徴がある。古くはChu (1947)が指摘しているように、表皮帯の厚さとユーグレナ運動の程度との間にはまったく関連性が認められない。例えば、*E. ehrenbergii*は厚い表皮帯を有するが(図6 B)、その運動性は極めて高い(Suzaki and Williamson, 1986c)。一方、*E. ehrenbergii*よりも厚い表皮帯を有する*E. oxyuris*(図6 A)は、ほとんど運動性を示さない(Suzaki and Williamson, 1986c)。また、*E. acus*(図6 E)の表皮帯は*E. ehrenbergii*などよりも薄い、この種の細胞体もほとんど運動性を示さない(Gojdics, 1953; Pringsheim, 1956)。一方で、表皮帯の厚さと細胞の大きさとの間には明らかな正の相関がある。すなわち、大型のユーグレナ(*E. oxyuris*や*E. ehrenbergii*など)の表皮帯は厚くまた幅が広く、小型のユーグレナ(*Astasia longa*(=*E. gracilis*)や*E. stellata*など)は薄くて幅の狭い表皮帯を有している。

表皮帯の大きさは、ユーグレナ運動に要する時間とも関連性があるようだ。たとえば、*Astasia longa*では細胞の球形化運動が完結するのに約2-3秒である(Suzaki and Williamson, 1983)が、大型のユーグレナである*E. ehrenbergii*が示す球形化運動には15-20秒が必要である(Suzaki and Williamson, 1986c)。この違いはおそらく表皮帯の滑りあいの速度が一定であることを示唆していると思われる。細胞あたりの表皮帯の数は、種にかかわらずだいたい40枚と一定である(Leedale et al., 1965; Hofmann and Bouck, 1976; Foissner, 1977; Leedale, 1982)ので、細胞の中央部付近における表皮帯の相対的なすべり速度は以下の式によって推定できる(Suzaki and Williamson, 1986b)。

$$v = d \cdot \tan(\cos^{-1} r) / t$$

ここで、 d は表皮帯の幅（つまり線条の間隔）、 r は伸長状態の細胞幅に対する球形化細胞の細胞幅の比、そして t は球形化に要する時間である。*Astasia longa* においては、表皮帯の幅は約 $0.3 \mu\text{m}$ (Suzaki and Williamson, 1986d) であり、球形化細胞は約 2.5 倍に細胞幅を増加させる (Suzaki and Williamson, 1983)。したがって、すべり速度は上の式より $0.23 - 0.35 \mu\text{m/s}$ となる。一方、*E. ehrenbergii* においては、細胞表面の溝から溝までの距離は約 $1.1 \mu\text{m}$ であり、細胞の幅の増加比は約 3 倍である (Suzaki and Williamson, 1986c)。これより、すべり計算された速度は $1.5 - 2.0 \mu\text{m/s}$ となる。*E. ehrenbergii* などの大型の種では、球形化運動は通常は細胞の前端部より生じ、だんだんと細胞全体へと波及していく。したがって、細胞の中央部付近で表皮帯がすべりあいを生じている時間は、運動が生じている全時間 (15-20 秒) よりは実際は短いであろう。このことは、細胞の中央部付近での最大すべり速度は計算された上記の値よりも大きいことが予想される。

表皮帯のすべり速度は、*E. fusca* を用いることによって実測された。それによると、すべり速度は約 $0.4 \mu\text{m/s}$ であり (Suzaki and Williamson, 1985)、上に示した *Astasia longa* や *E. ehrenbergii* での推測値とよく一致する。

ユーグレナにおけるこれらのすべり速度は、単離されたトリプシン処理鞭毛の周辺ダブルレット微小管におけるすべり速度 ($10-15 \mu\text{m/s}$; Yano and Miki-Noumura, 1980) よりもかなり小さい。微小管のこのようなすべり速度に匹敵するスピードの運動系は、原生動物の中でも例えば吸管虫の触手 ($20 \mu\text{m/s}$; Tucker, 1974) や、*Pseudomicrothorax* の口部装置 ($15 \mu\text{m/s}$; Hausmann and Peck, 1979) など報告されており、これらの場合には微小管の運動への積極的な関与が示唆されている。

6-2. 微小管と突起・ブリッジ様構造

全てのユーグレナにおいて、少なくとも 3 本の微小管が同じような位置に存在する (図 6)。表皮帯の形態の類似性を考えると、*Astasia longa* の微小管 1 と 4 (図 6 H) は、*E. oxyuris* タイプのユーグレナ (*E. oxyuris*, *E. ehrenbergii*, *E. fusca*) で見られる微小管 1 と 3 (図 6 A-C) に相当すると考えられる。*Astasia longa* の微小管 2 と 3 は、*E. oxyuris* の微小管 2 に相当するであろう。*Astasia longa* の微小管 4 の位置に存在する微小管の数は 1-3 本であり (Hofmann and Bouck, 1976)、*E. oxyuris* タイプのユーグレナの微小管の位置に存在する微小管の数は 1 本~数本である。微小管に付随して、隣り合う表皮帯の間には周期性を持った突起構造が存在しており、*Astasia longa* では突起構造 (projections)、*E.*

ehrenbergii では架橋構造 (bridges) と呼ばれている。これらの構造は、表皮帯にすべりが生じる部分にちょうど相当しており、運動の発現に関与する構造である可能性が示唆されている (Suzaki and Williamson, 1986d)。*Astasia longa* における突起構造は、微小管 1 に付随しているが、一方 *E. ehrenbergii* では多くの架橋構造が微小管とは遠い場所に存在している。

6-3. 横断性繊維構造

Astasia longa において、表皮帯と表皮帯を横に結びつけている繊維構造 (traversing fibers) が存在している。この繊維構造は、細胞が伸長している状態では表皮帯の長軸方向にほぼ垂直に伸びているが、細胞が球形化した際には長さが伸長し、斜めに配向する (Suzaki and Williamson, 1986d)。このことは、この繊維構造が表皮帯間を弾性的に結びつけ、ちょうど繊毛・鞭毛におけるネクシンリンクのようにすべりの度合いを制限したり、滑りあった表皮帯を元の位置に戻すための力を生み出している可能性を示唆している。細胞の球形化を人為的にひきおこすことができるセルモデルでは、この繊維は消失してしまう。このことは、このセルモデルが球形化した後に再び伸長することができないことと関係しているのかも知れない (Suzaki and Williamson, 1986a)。

6-4. 小胞体

管状の小胞体が、図 6 に示したように、全てのユーグレナにおいて表皮帯の直下に必ず存在している。小胞体は表皮帯の長軸に平行に走り、*Astasia longa* などは横断繊維の内側に沿って存在し (図 6 H)、より大型の種 (たとえば *E. ehrenbergii*) では微小管 3 の近傍に位置している (図 6 B)。*E. oxyuris*, *E. ehrenbergii*, *E. fusca* などの大型種では、縦方向に走る小胞体の小管は、隣り合う表皮帯の間に沿って、架橋構造が存在する細胞表面の溝部の近くにまで至る側枝を伸ばしている。

E. spirogyra の小胞体は、粘性物質を分泌していると考えられている (Leedale, 1964)。このような機能に加えて、小胞体はユーグレナ運動を調節する情報伝達機構に関与している可能性がある。細胞の一部で受容された刺激が、細胞全体に波及して細胞の運動をひきおこすためには、何らかの細胞内情報伝達系が必要であるが、その詳細は知られていない。表皮帯の直下に存在して、光受容体が存在するとされる細胞の前端部から細胞の末端に至るまで、細胞の全体にわたって分布し、場合によっては縦横のネットワークを形成している小胞体系は、このような役割を担う構造なのかもしれ

れない。実際、電顕的組織化学により、Murray (1981) は、この管状小胞体がカルシウムを貯蔵する場であることを示し、ユーグレナ運動が生じる際には小胞体から細胞質へのカルシウムの放出が生じていることを示した。ユーグレナ運動のコンピュータシミュレーション (Suzaki and Williamson, 1986b) や、生きた細胞とセルモデルの運動性の比較 (Suzaki and Williamson, 1986a) から、表皮帯の間の滑りあいは局所的にコントロールされた現象であり、それによって細胞は様々な形態を取ることができるということが示された。小胞体ネットワークにおける局所的な Ca^{2+} の放出・再吸収によって、このような局所的な運動性の制御がなされているのかもしれない。

7. ユーグレナ運動と他の運動系

7-1 ユーグレナ運動と繊毛虫の収縮の類似性

原生動物の示す様々な運動現象の中で、ユーグレナ運動に最も類似点が多いのは、*Stentor* や *Spirostomum* などの繊毛虫に認められる細胞の収縮運動である。すなわち、1) 伸長した繊毛虫が、物理的・化学的な様々な外的要因によって球形化する (Stebbins and Hyams, 1979)。2) 細胞が伸長状態にある時には、細胞表面の線条 (繊毛列) は体軸にほぼ平行しているが、球形化した状態では傾斜が付き、体表をらせん状に取り巻くようになる (Ettienne, 1970; Yogosawa-Ohara and Shigenaka, 1984)。3) カルシウムイオンの運動系への関与が示唆されている (Ettienne, 1970)。また、青色光に対する *Stentor* の光逃避反応も報告されている (Song, 1981)。

電子顕微鏡による観察は、ミオネーム (myonemes) と微小管シート (longitudinal microtubular sheets) という二種類の異なる細胞骨格系が *Stentor* や *Spirostomum* の細胞表面の直下に存在していることを示した (Randall and Jackson, 1953; Yagi and Shigenaka, 1960; Huang and Pitelka, 1973; Huang and Mazia, 1975)。また、Huang and Pitelka (1973) は、ミオネームの収縮が細胞体の球形化運動をひきおこし、その際に微小管シートは隣り合うもの同士が受動的に滑りあうことを示した。ミオネームの収縮は、ツリガネムシ (*Zoothamnium* や *Vorticella*) の柄の収縮に用いられるスパズモネーム (spasmonemes) の収縮に類似しており、収縮には ATP を必要とせず、カルシウムイオンの濃度上昇に依存して収縮が生じる (Routledge et al., 1976; Routledge, 1978; Asai et al., 1978)。ユーグレナの細胞内においても、これに類似した繊維系が存在し、細胞の運動をひきおこしているのではないかかという主張が長い間行われ

てきた (Chu, 1947; Pringsheim, 1948b, 1956; Gojdics, 1953; Leedale, 1964, 1966; Leedale et al., 1965; Arnott and Smith, 1969; Schwelitz et al., 1970; Milolańczyk, 1973)。

7-2. 繊毛虫の運動とユーグレナ運動の相違点

仮にミオネームやスパズモネームに類似した収縮性の繊維系がユーグレナにも存在したならば、運動の前後で微細構造の変化が生じるに違いない。*Stentor* では、直径約 4 nm のミオネーム繊維が収縮によって管状の構造に変化することや、収縮後には微小管シートの重なる数が増加することなどが知られている (Huang and Pitelka, 1973; Yogosawa-Ohara et al., 1984)。しかし、*Astasia longa* を材料とした電顕的観察の結果、ユーグレナ運動に伴う形態的な変化は、横断繊維系が伸長し、表皮帯軸に対する角度が変化すること以外はまったく認められなかった (Suzaki and Williamson, 1986d)。また、界面活性剤処理を行ったユーグレナのセルモデルにおいても、細胞内部に収縮性がありそうな繊維構造はまったく認められていない (Suzaki and Williamson, 1986a)。それに加えて、*E. fusca* においてはユーグレナ運動に伴う表皮帯の長さの変化は検出されていない (Suzaki and Williamson, 1985)。一方、繊毛虫 *Spirostomum* では、繊毛列の長さが細胞の収縮に伴って 37% 短縮すると報告されている (Yogosawa-Ohara and Shigenaka, 1984)。これらの結果は、ユーグレナの表皮帯構造が収縮性の働きをしているのではなく、相互のすべりあいが運動の発現に関与していることを強く示唆している。ユーグレナ運動は、繊毛虫の収縮現象と比較してはるかにゆっくりとした運動である点も、これらの運動系の相違点のひとつである。ユーグレナ運動によって細胞が球形化するのには 2-15 秒かかるが、繊毛虫 *Spirostomum* の収縮はわずかに 5 ミリ秒で完結する (Jones et al., 1966)。このように、一見類似性があるように見られるユーグレナ運動と繊毛虫の収縮現象とは、実際はかなり異なった運動現象であると言える。

7-3. ユニークな細胞運動としてのユーグレナ運動

1964年に Jahn と Bovee は原生動物の細胞運動の中で、その仕組みがよく理解されていないものについてのリストを作った。以下のリストに含まれる運動系は、その当時でも比較的研究が進んでいたアメーバ運動や繊毛・鞭毛運動に比較してほとんど研究がなされていなかった運動系を羅列したものであるが、この中のほとんどは現在でも仕組みがよく理解されていない。ユーグレナ運動も、このリストの中に含まれている。

- (1) Internal cyclosis of protoplasm in ciliates.
- (2) Extrusion of ciliate trichocysts.
- (3) Movement of myonemes and spasmonemes in ciliates.
- (4) Saltatory movement of certain ciliates with heavy body cirri (e. g., *Halteria*, *Cyclidium*).
- (5) Movements of contractile-vacuolar canals in ciliates (e. g., *Paramecium*, *Haptophrya*).
- (6) So-called “metabolic” movement of euglenoid flagellates.
- (7) Swimming of colonial flagellates of various sorts.
- (8) Extension and retraction of heliozoan and helioflagellate axopodia.
- (9) Swimming, rolling, and jumping movements of heliozoan axopodia.
- (10) Swimming and crawling movements of radiolarians.
- (11) Gliding movement, “peristaltic” movements, and syzygial rotation of gregarines.
- (12) Oscillatory “churning” movements in the cytoplasm of certain gregarines.
- (13) Locomotion of the sporozoites of gregarines.
- (14) Locomotion of the sporozoites, merozoites, or other trophozoitic forms of any other of the sporozoa.
- (15) Sucking action of the tentacles of suctorian protozoa.

これらの運動系は、そのメカニズムがまったく不明なものに加えて、その運動をひきおこしている細胞構造さえもまったく同定されていないものも多い(たとえば 1, 8, 9, 11, 13, 14, 15)。このリストにあがっていないものでも、その後多くのユニークな運動系が報告されている。たとえば、*Trichomonas* のコストの屈曲運動 (Amos et al., 1979)、太陽虫の軸足の急速な収縮運動 (Suzaki et al., 1980)、渦鞭毛虫における収縮運動 (Cachon and Cachon, 1984)、*Ceratium* の鞭毛の収縮運動 (Maruyama, 1981, 1982, 1985a, b)、シロアリ鞭毛虫における軸桿(axostyle)の屈曲や回転運動 (Bloodgood and Miller, 1974; Yamin and Tamm, 1982) などである。このように、原生動物の世界にはまだ多くの不思議な運動系が存在しているが、これらを細胞骨格系の形態変化 (Sleigh, 1972) に注目して分類しなおすと、以下のようになる。

A. 細胞骨格系の長さが増減するもの

- a. 微小管の重合・脱重合を伴うもの

1. Shortening and re-elongation of heliozoan axopodia (Suzaki et al., 1980).
2. Elongation and shortening of the micronucleus in ciliates during conjugation (Ehret and Mcardle, 1974).

b. 繊維系の収縮を伴うもの

1. Acto-myosin contraction in amoeboid movement (e. g., Taylor, 1976).
2. Myonemes (Huang and Mazia, 1975; Yogosawa-Ohara and Shigenaka, 1984).
3. Spasmonemes (Amos, 1975; Asai et al., 1978).
4. Contractile fibres in dinoflagellates (Maruyama 1981, 1982; Cachon and Cachon, 1984).
5. Contractile filaments in heliozoa (Suzaki et al., 1980; Shigenaka et al., 1982; Kinoshita et al., 2001; Arikawa et al., 2002).
6. Contractile ring in *Tetrahymena* (Numata et al., 1980; Yasuda et al., 1980).
7. Local contraction of *Trichomonas* costa (Amos et al., 1979).

B. 細胞骨格系のすべりを伴うもの

a. 微小管と微小管のすべりあい

1. Movement of cilia and flagella (e.g., Warner, 1979).
2. Sliding of longitudinal microtubular sheets in ciliates (Huang and Pitelka, 1973; Yogosawa-Ohara et al., 1984).
3. Movement of bending axostyle (Bloodgood and Miller, 1974; Bloodgood, 1975)

b. ユーグレナ運動

C. 細胞骨格系は動かさず、それに沿って物体が運動するもの

1. Cytoplasmic streaming (cyclosis) of *Paramecium* (Sikora et al., 1979).
2. Food ingestion in suctorian tentacles (Tucker, 1974).
3. Food ingestion in cytopharyngeal-basket bearing ciliates (Hausmann and Peck, 1978).
4. Movement of rotary axostyle (Yamin and Tamm, 1982).
5. Saltatory particle movement (Edds, 1975; Suzaki and Shigenaka, 1982; Suzaki et al., 2003).

D. 細胞骨格系の関与が不明なもの

a. 滑走運動と細胞表面の運動系

1. *Euglena* and *Peranema* (Bovee, 1982; Saito et al., 2003)
2. *Chlamydomonas* (Bloodgood et al., 1979);

Bloodgood, 1981; Bloodgood and May, 1982).

3. Heliozoa (Watters, 1968; Suzaki and Shigenaka, 1982).

b. トリコシストなどのエクストルソームの放出 (Tiggemann and Plattner, 1981).

c. 収縮胞の運動 (Patterson, 1980).

上記のリストより、少なくとも形態的な観点から、ユーグレナ運動に比較的類似しているいくつかの運動系をあげることができる。たとえば、繊毛・鞭毛運動、シロアリ鞭毛虫の屈曲運動、繊毛虫の収縮運動などである。これらの全ての運動系では、ダイニンやキネシンなどの微小管モーターによる微小管同士のすべりあいに関与していると考えられている (Bloodgood and Miller, 1974; Bloodgood, 1975)。シロアリ鞭毛虫 *Saccinobaculus* の軸桿は、多数のシングレット微小管が、約 10 nm の間隔で存在する周期的な架橋構造により束化された構造体である (Bloodgood and Miller, 1974)。軸桿は、微小管同士の滑りあいによってひきおこされていると考えられており、単離された軸桿に Mg^{2+} と ATP を加えることによって、屈曲運動が再活性化される。また、繊毛ダイニンに類似した特徴を持つポリペプチドが単離された軸桿から抽出されている (Bloodgood, 1975)。ダイニンは、*Stentor* や *Spirostomum* などの繊毛虫の細胞収縮の際にも関与していることが示唆されている。既に述べたように、これらの繊毛虫は様々な外的要因に反応して急速な収縮を行う。収縮した細胞は、その後ゆっくりと再伸長するが、その際に微小管シートのすべりあい力が力を供給していると考えられている (Huang and Pitelka, 1973; Huang and Mazia, 1975; Yogosawa-Ohara et al., 1984)。抗ダイニン抗体による免疫蛍光法により、ダイニン様タンパク質が微小管シートの部分に局在していることも示されている (Mohri and Ogawa, 1983)。

ユーグレナ運動に必要な条件を界面活性剤処理セルモデルで調べたところ、鞭毛運動を再活性化させるために必要な条件とはかなり異なることがわかった (Suzaki and Williamson, 1986a)。鞭毛運動の再活性化には Mg^{2+} と ATP が必要であるが、ユーグレナ運動の再活性化には Ca^{2+} と ATP とが必須であり、 Mg^{2+} は必要ではなかった。また、ダイニンの特異的阻害剤であるバナジン酸によってセルモデルの鞭毛運動は阻害されたが、ユーグレナ運動は阻害されなかった。これらの結果は、ユーグレナ運動の分子機構が鞭毛・繊毛運動のそれとは異なっていることを示唆している。さらに、*E. fusca* では表皮帯のすべりあいが生じている場所に微小管が存在していないことなどから、ユーグレナ運動には微小管は直接関与していない可能性が高い。分裂装置には Ca^{2+} 依存性 ATPase が存在しており

(Petzelt, 1972)、それが染色体の移動運動に関係している可能性が示唆されている (Mazia et al., 1972)。ユーグレナにおいても、 Ca^{2+} によって調節されるタイプのモータータンパク質が運動の原動力発生の機構に関与しているのかも知れない。

Astasia longa では、すべりあいの生じている場所は微小管同士ではなく、微小管から伸長している突起構造と、隣り合う表皮帯の内面との間であると考えられる (Suzaki and Williamson, 1986d)。この意味で、ユーグレナ運動に関与する構造は、捕食性繊毛虫の口部構造における餌の取り込み運動に類似している。繊毛虫の一種である吸管虫 *Tokophrya* では、多数の微小管が食胞を形成しつつある口部装置の細胞膜あるいは細胞膜の裏打ち構造に接しており、微小管モーターの介在により食胞が細胞内部へと押し入れられていると考えられている (Rudzinska, 1965; Tucker, 1974)。類似した機構が、*Nassula* や *Pseudomicrothorax* などの、ヤナ器 (cytopharyngeal basket) を用いて餌を取り込む様式の捕食を行う繊毛虫においても提唱されている (Hausmann and Peck, 1978)。

さらに、微小管とオルガネラ膜との相互作用が運動現象として観察されるという点で類似した現象としては、太陽虫の軸足に見られる細胞内顆粒の移動運動 (跳躍運動 saltatory movement) があげられる (Suzaki and Shigenaka, 1982; Suzaki et al., 2003)。細胞内輸送として類似の現象は、原生動物に限らず、哺乳類の細胞系 (Hayden et al., 1983) や、色素細胞における色素顆粒の運動 (Clark and Rosenbaum, 1982)、さらには神経軸索輸送 (Schmitt, 1968) などにおいてもよく知られている。

このように、ユーグレナ運動はユニークではあるが他の細胞運動との関連性が多く指摘されている運動系であるといえる。表皮帯のすべりあいをひきおこしている仕組みを解明することが、今後に残された最大の問題である。最近になって表皮複合体の最外部に位置する細胞膜の内部に存在する膜タンパク質 IP39 の関与も検討され始めた (Murata et al., 2000)。哺乳類の内耳有毛細胞などにおいても、細胞の伸長運動に膜内在性タンパク質が運動モーターとして働いていることが示されているが (Zheng et al., 2000)、ユーグレナ運動の機構もこれと類似したものである可能性がある。

参考文献

- Alexander, G. (1931) The significance of hydrogen ion concentration in the biology of *Euglena gracilis*. Biol. Bull., 61: 165-184.

- Amos, W. B. (1975) Contraction and calcium binding in the vorticellid ciliates. In: "Molecules and Cell Movement." (eds: Inoué, S. and Stephens, R. E.), Raven Press, New York, pp. 411-436.
- Amos, W. B., Grimstone, A. V., Rothschild, L. J. and Allen, R. D. (1979) Structure, protein composition and birefringence of the costa: A motile flagellar root fibre in the flagellate *Trichomonas*. *J. Cell Sci.*, 35: 139-164.
- Arikawa, M. and Suzaki, T. (2002) Reactivation of Ca²⁺-dependent cytoplasmic contraction in the permeabilized cell models of the heliozoon *Echinosphaerium akamae*. *Cell Motil. Cytoskel.*, 53: 267-272.
- Arnott, H. J. and Smith, H. E. (1994) Analysis of microtubule structure in *Euglena granulata*. *J. Phycol.*, 5: 68-75.
- Arnott, H. J. and Walne, P. L. (1966) Metaboly in *Euglena granulata*. *J. Phycol.*, 2 (Suppl.): 4-5 (Abstr.).
- Arnott, H. J. and Walne, P. L. (1967) Observations on the fine structure of the pellicle pores of *Euglena granulata*. *Protoplasma*, 64: 330-344.
- Asai, H., Ochiai, T., Fukui, K., Watanabe, M. and Kanno, F. (1978) Improved preparation and cooperative calcium contraction of glycerinated *Vorticella*. *J. Biochem.*, 83: 795-798.
- Bancroft, F. W. (1913) Heliotropism, differential sensitivity and galvanotaxis in *Euglena*. *J. Exp. Zool.*, 15: 383-428.
- Barras, D. R. and Stone, B. A. (1965) The chemical composition of the pellicle of *Euglena gracilis* var. *bacillaris*. *Biochem. J.*, 97: 14-15.
- Bassi, M. and Donini, A. (1984). Phallotoxin-visualization of F-actin in normal and chromium-poisoned *Euglena* cells. *Cell Biol. Int. Rep.*, 8: 867-871.
- Bates, R. C. and Hurlbert, R. E. (1970) The effect of acetate on *Euglena gracilis* var. *bacillaris* as a function of environmental condition. *J. Protozool.*, 17: 134-138.
- Bloodgood, R. A. (1975) Biochemical analysis of axostyle motility. *Cytobios*, 14: 101-120.
- Bloodgood, R. A. (1981) Flagella-dependent gliding motility in *Chlamydomonas*. *Protoplasma*, 106: 183-192.
- Bloodgood, R. A. and May, G. S. (1982) Functional modification of the *Chlamydomonas* flagellar surface. *J. Cell Biol.*, 93: 88-96.
- Bloodgood, R. A. and Miller, K. R. (1974) Freeze-fracture of microtubules and bridges in motile axostyles. *J. Cell Biol.*, 62: 660-671.
- Bloodgood, R. A., Leffler, E. M. and Bojczuk, A. T. (1979) Reversible inhibition of *Chlamydomonas* flagellar surface motility. *J. Cell Biol.*, 82: 664-674.
- Bouck, G. B. (1982) Movement and locomotion of *Euglena*. In: *The Biology of Euglena* Vol. 3. (D. E. Buetow, ed.). Acad. Press, New York. pp. 29-51.
- Bourrelly, P., Coute, A. and Rino, J. A. (1976) Ultrastructure of pellicle of some euglenoid flagellates: I. *Euglena oxyris* var. *minor* and *Euglena spirogyra* var. *fusca*. *Protistologica*, 12: 623-628.
- Bovee, E. C. (1982) *The Biology of Euglena* Vol. 3. (D. E. Buetow, ed.), Acad. Press, New York, pp. 143-168.
- Bovee, E. C. and Acuna, M. (1970) Effects of adenosine triphosphate (ATP) on flagellarmovements of *Euglena gracilis* in phototaxis. *J. Protozool.*, 17 (suppl.): 14 (abstr.)
- Bracher, R. (1919) Observations on *Euglena deses*. *Ann. Bot.*, 33:93-108.
- Bracher, R. (1929) The ecology of the Avon Banks at Bristol. *J. Ecol.*, 17: 36-81.
- Bracher, R. (1937) The light relations of *Euglena limosa* Gard.- Part I. The influence of intensity and quality of light on phototaxy. *Proc. Linn. Soc. (London)*, 149: 65-67.
- Byrne, J. and Marsland, D. (1965) Pressure-temperature effects on the form-stability and movements of *Euglena gracilis* var. *Z*. *J. Cell. Comp. Physiol.*, 5: 277-284.
- Cachon, J. and Cachon, M. (1984) An unusual mechanism of cell contraction: Leptodiscinae dinoflagellates. *Cell Motility*, 4: 41-55.
- Colombetti, G., Haeder, D. -P., Lenci, F. and Quaglia, M. (1982) Phototaxis in *Euglena gracilis*: Effect of sodium azide and triphenyl phosphonium ion on the phototransduction chain. *Curr. Microbiol.*, 7: 281-284.
- Chen, T. Y. (1950) Investigations of the biology of *Pernanema trichopharum*. *Quart. J. Microscop. Soc.*, 91: 279-308.
- Chu, S. P. (1947) Contribution to our knowledge of the genus *Euglena*. *Sinensia*, 17: 75-136.
- Clark, T. G. and Rosenbaum, J. L. (1982) Pigment particle translocation in detergent-permeabilized melanophores of *Fundulus heteroclitus*. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, 79: 4665-4659.
- Dasgupta, J. (1964) Submicroscopic morphology of *Euglenagracilis* Klebs. *Ann. Sci. Natur. Zool. Paris*, 6: 215-228.
- Deflandre, G. (1924). A propos de l'*Euglena acus* Ehrbg. *Revue Algologique*, 3.
- Diehn, B. (1979) The interactions of photic and chemical

- stimulus/response systems in *Euglena gracilis*. *Acta Protozool.*, 18: 7-16.
- Dobell, C. (1932/1960) *Antony van Leeuwenhoek and his "little animals"*. Dover Publications Inc., New York.
- Doughty, M. J. and Diehn, B. (1980) Flavins as photoreceptor pigments for behavioral responses in motile microorganisms, especially in the flagellated alga, *Euglena* sp. *Structure and Bonding*, 41: 45-70.
- Edds, K. T. (1975) Motility in *Echinospaerium nucleofilum* I. An analysis of particle motions in the axopodia and a direct test of the involvement of the axoneme. *J. Cell Biol.*, 66: 145-155.
- Ehret, C. F. and Mcardle, E. W. (1974) The structure of *Paramecium* as viewed from its constituent levels of organization. In "*Paramecium*. A current survey" (ed.: Wagtendonk, W. J. V.), Elsevier Scientific Pub. Co., Amsterdam-London-New York, pp. 236-338.
- Ettiene, E.M. (1970) Control of contractility in *Spirostomum* by dissociated calcium ions. *J. Gen. Phys.*, 56: 168-179.
- Foissner, W. (1977) Comparative light and electron microscopical studies on the argyrophilic structures of *Euglena viridis*. *Acta Biol. Acad. Sci. Hung.*, 28: 157-174.
- Gallo, J. -M. and Schrével, J. (1982) Euglenoid movement in *Distigma proteus*. I. - Cortical rotational motion. *Biol. Cell.*, 44: 139-148.
- Gallo, J. -M., Karsenti, E., Bornens, M., Delacourte, A. and Schrével, J. (1982) Euglenoid movement in *Distigma proteus*. II. - Presence and localization of an actin-like protein. *Biol. Cell.*, 44: 149-156.
- Gerola, F. M. and Bassi, M. (1981) Pellicle ultrastructure of some *Euglena* species. *Caryologia*, 34: 385-394.
- Gojdics, M. (1953) *The genus Euglena*. The University of Wisconsin Press, Madison, Wisconsin.
- Gross, J. A. (1965) Pressure-induced color mutation of *Euglena gracilis*. *Science*, 147: 741-742.
- Günther, F. (1927) Über des Aktionsspektrum der Phototaxis chlorophyllfreier Euglenen und über die Absorption des Augenflecks. *Arch. Mikrobiol.*, 27: 288-305.
- Guttman, H. N. and Ziegler, H. (1974) Clarification of structures related to function in *Euglena gracilis*. *Cytobiologie*, 9: 10-22.
- Häder, D. -P. and Melkonian, M. (1983) Phototaxis in the gliding flagellate, *Euglena mutabilis*. *Arch. Microbiol.*, 135: 25-29.
- Hall, R. P. (1933) The method of ingestion in *Peranema trichophorum* and its bearing on the pharyngeal-rod ("Staborgan") problem in the Euglenida. *Arch. Protistenkd.*, 81:308-317.
- Harris, J. (1696) Microscopic observations of vast numbers of animalcules seen in water. *Phil. Trans.*, 19:254-259.
- Hausmann, K. and Mignot, J. -P. (1977) Untersuchungen an den mucocysten von *Euglena splendens* Dangeard 1901. *Protistologica*, 13: 213-217.
- Hausmann, K. and Peck, R. K. (1979) The mode of function of the cytopharyngeal basket of the ciliate *Pseudomicrothorax dubius*. *Differentiation*, 14: 147-158.
- Hayden, J. H., Allen, R. D. and Goldman, R. D. (1983) Cytoplasmic transport in keratocytes: Direct visualization of particle translocation along microtubules. *Cell Motil.*, 3: 1-19.
- Heimpel, H. (1972) Ein Verwandlungskuenstler unter den Euglenen *Euglena ehrenbergii*. *Mikrokosmos*, 61: 100-101.
- Hilmbauer, K. (1954) Zellphysiologie Studien an Euglenaceen, besonders an *Trachelomonas*. *Protoplasma*, 43: 192-227.
- Hofmann, C. and Bouck, B. (1976) Immunological and structural evidence for patterned intussusceptive surface growth in a unicellular organism. A postulated role for submembranous proteins and microtubules. *J. Cell Biol.*, 69: 693-715.
- Huang, B. and Mazia, D. (1975) Microtubules and filaments in ciliate contractility. In: *Molecules and Cell-Movement*. (S. Inoué and R. E. Stephens, eds.). New York, Raven Press, pp. 389-409.
- Huang, B. and Pitelka, D. R. (1973). The contractile process in the ciliate, *Stentor coeruleus*. I. The role of microtubules and filaments. *J. Cell Biol.*, 57: 704-728.
- Huxtable, D. M. and Hyams, J. S. (1982) Euglenoid movement characterized by video light microscopy in *Euglena gracilis*. *Br. J. Phyciol.*, 17: 234.
- Jahn, T. L. and Bovee, E. C. (1964) Protoplasmic movements and locomotion of protozoa. In: *Biochemistry and Physiology of Protozoa*. Vol. III. (S.H. Hutner, ed.), Academic Press, New York, pp. 61-129.
- Jahn, T. L. and Bovee, E. C. (1968) Locomotive and motile response in *Euglena*. In: *The Biology of Euglena* Vol. 1. (D. E. Buetow, ed.), Acad. Press, pp. 45-108.
- Jahn, T. L. and McKibben, W. R. (1937) A colorless euglenoid flagellate, *Khawkinia halli* n.gen., n.sp. *Trans. Am. Microsc. Soc.*, 56: 48-54.
- Jahn, T. L. and Bovee, E. C. (1968) Locomotive and motile response in *Euglena*. In: *The Biology of Euglena* Vol. 1. (D.E. Buetow, ed.), Academic Press, pp. 45-108.

- Johnson, L. P. (1968) The taxonomy, phylogeny, and evolution of the genus *Euglena*. In "The Biology of *Euglena* Vol. 1" (D. E. Buetow, ed., Acad. Press, New York), pp. 1-25.
- Jones, A. R., Jahn, T. L. and Fonseca, J. R. (1966) Contraction of protoplasm. I. Cinematographic analysis of the anodally stimulated contraction of *Spirostomum ambiguum*. *J. Cell. Physiol.*, 68: 127-134.
- Kamiya, N. (1939) Die Rhythmik des metabolischen Formwechsels der Euglenen. *Ber. Deut. Botan. Ges.*, 57: 231-240.
- Khawkin, M. W. (1887) Biology of *Astasia ocellata* and *Euglena viridis*. *J. Roy. Microsc. Soc. Ser. II*, 7: 601-602.
- Kinoshita, E., Suzaki, T. and Shigenaka, Y. (2001) The ultrastructure of contractile tubules in the heliozoan *Actinophrys sol* and their possible involvement in rapid axopodial contraction. *J. Euk. Microbiol.*, 48: 519-526.
- Kirk, J. T. O. (1964) The effect of trypsin on the pellicle of *Euglena gracilis*. *J. Protozool.*, 11: 435-437.
- Kirk, J. T. O. and Juniper, B. E. (1964) The fine structure of the pellicle of *Euglena gracilis*. *J. Roy. Microsc. Soc.*, 82: 205-210.
- Klebs, G. (1885) Preparing *Euglena*. *J. Roy. Microsc. Soc. Ser. II*, 5: 538.
- Kudo, R. R. (1966) Protozoology (5th edition). Charles C Thomas Publisher, Illinois.
- Kuźnicki, L. and Mikolajczyk, E. 1973. Contraction and elasticity involved body movements of *Euglena gracilis*. *Prog. Protozool.*, 4: 273 (Abstr.).
- Leedale, G. F. (1964) Pellicular structure in *Euglena*. *Br. Phycol. Bull.*, 2: 291-306.
- Leedale, G. F. (1966) *Euglena*: a new look with the electron microscope. *Adv. Sci.*, 23: 22-37.
- Leedale, G. F. (1971) The Euglenoids. Oxford Biology Readers.
- Leedale, G. F. (1975) Envelope formation and structure in the euglenoid genus *Trachelomonas*. *Br. Phycol. J.*, 10: 17-41.
- Leedale, G. F. (1982) Ultrastructure. In "The Biology of *Euglena*, Vol. 3" (ed.: Buetow, D. E.), pp. 1-27, Academic Press, New York-London.
- Leedale, G. F., Meeuse, B. J. D. and Pringsheim, E. G. (1965) Structure and physiology of *Euglena spirogyra*. I and II. *Arch. Mikrobiol.*, 50: 68-102.
- Leewenhoek, A. (1674) More observations from Mr. Leewenhoek, in a letter Sept. 7. 1674. Sent to the publisher. *Phil. Trans.*, 9: 178-182.
- Lefèvre, M. (1931) De la valeur des caractères spécifiques chez quelques Eugléniens. In: Travaux Cryptogamiques Dédiés à L. Mangin, Paris. Pp. 343-354.
- Lefort-Tran, M., Bre, M. H., Ranck, J. L. and Pouphe, M. (1980) *Euglena* plasma membrane during normal and vitamin B12 starvation growth. *J. Cell Sci.*, 41: 245-261.
- Lonergan, T.A. (1983) Regulation of cell shape in *Euglena gracilis*. *Plant Physiol.*, 71: 719-730.
- Lowndes, A. G. (1936) Flagellar movement. *Nature*, 138: 210-211.
- Mackenzie, C. and Walker, M. H. (1983) Substrate contact, mucus, and eugregarine gliding. *J. Protozool.*, 30: 3-8.
- Mackinnon, D. L. and Hawes, R. S. J. (1961) An introduction to the study of protozoa. Oxford University Press, London.
- Maruyama, T. (1981) Motion of the longitudinal flagellum in *Ceratium tripos* (Dinoflagellida). A retractile flagellar motion. *J. Protozool.*, 28, 328-336.
- Maruyama, T. (1982) Fine structure of the longitudinal flagellum in *Ceratium tripos*, a marine dinoflagellate. *J. Cell Sci.*, 58: 109-123.
- Maruyama, T. (1985a) Ionic control of the longitudinal flagellum in *Ceratium tripos* (Dinoflagellida). *J. Protozool.*, 32: 106-110.
- Maruyama, T. (1985b) Extraction model of the longitudinal flagellum of *Ceratium tripos* (Dinoflagellida): Reactivation of flagellar retraction. *J. Cell Sci.*, 75: 313-328.
- Mast, S. O. (1964) Motor responses in unicellular animals. In "Protozoa in Biological Research" (G. N. Calkins and F. M. Summers, eds.), Hafner Publishing Co. Inc., New York, pp. 271-351.
- Mazia, D., Petzelt, C., Williams, R. O. and Mazia, I. (1972) A Ca-activated ATPase in the mitotic apparatus of the sea urchin egg (isolated by new method). *Exp. Cell Res.*, 70: 325-332.
- Mignot, J. -P. (1965) Ultrastructure des Eugléniens. I. Étude de la cuticule chez différentes espèces. *Protistologica*, 1: 5-16.
- Mignot, J. -P. (1966) Structure et ultrastructure de quelques Euglénomonadines. *Protistologica*, 2: 51-117.
- Mikolajczyk, E. (1972) Patterns of body movements of *Euglena gracilis*. *Acta Protozool.*, 11: 317-324.
- Mikolajczyk, E. (1973) Effect of some chemical factors on the euglenoid movement in *Euglena gracilis*. *Acta Protozool.*, 13: 133-142.

- Mikołajczyk, E. (1975) The biology of *Euglena ehrenbergii* Klebs. I. Fine structure of pellicular complex and its relation to Euglenoid movements. *Acta Protozool.*, 14: 233-240.
- Mikołajczyk, E. and Diehn, B. (1976a) Light-induced body movement of *Euglena gracilis* coupled to flagellar photophobic responses by mechanical stimulation. *J. Protozool.*, 23: 144-147.
- Mikołajczyk, E. and Diehn, B. (1979) Mechanosensory responses and mechanoreception in *Euglena gracilis*. *Acta Protozool.*, 18: 591-602.
- Mikołajczyk, E. and Kuźnicki, L. (1981) Body contraction and ultrastructure of *Euglena*. *Acta Protozool.*, 20: 1-24.
- Mohri, H. and Ogawa, K. (1983) Dynein in cell motility. *Tanpakushitu Kakusan Koso*, 28: 599-612 (in Japanese).
- Murata, K., Okamoto, M. and Suzaki, T. (2000) Morphological change of cell membrane integrated paracrystalline structure induced by cell shape change in *Euglena gracilis*. *Protoplasma*, 214: 73-79.
- Murata, K. and Suzaki, T. (1998) Effect of high salt solutions on the reactivation of euglenoid movement in detergent-treated cell models of *Euglena gracilis*. *Protoplasma*, 203: 125-129.
- Murray, J. M. (1981) Control of cell shape by calcium in the Euglenophyceae. *J. Cell Sci.*, 49: 99-117.
- Murray, J. M. (1984a) Three-dimensional structure of a membrane-microtubule complex. *J. Cell Biol.*, 98: 283-294.
- Murray, J. M. (1984b) Disassembly and reconstitution of a membrane-microtubule complex. *J. Cell Biol.*, 98: 1481-1487.
- Murray, J.M. (1984c) Three-dimensional structure, function, and assembly of a membrane-microtubule complex. In: *International Cell Biology 1984*. (S. Seno and Y. Okada, eds.), p. 486, Japan Society for Cell Biology, Tokyo.
- Nichols, K. M. and Rikmenspoel, R. (1977) Mg^{2+} -dependent electrical control of flagellar activity in *Euglena*. *J. Cell Sci.*, 23: 211-225.
- Numata, O., Yasuda, T., Hirabayashi, T. and Watanabe, Y. (1980) New fiber forming protein from *Tetrahymena pyriformis*. *Exp. Cell Res.*, 129: 223-230.
- Palmer, J. D. (1967) *Euglena* and tides. *Natur. Hist.*, 76: 60-64.
- Patterson, J. D. (1980) Contractile vacuoles and associated structures: their organization and function. *Biol. Rev.*, 55: 1-46.
- Petzelt, C. (1972) Ca^{2+} -activated ATPase during the cell cycle of sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. *Exp. Cell Res.*, 70: 333-339.
- Pringsheim, E. G. (1948a) The loss of chromatophores in *Euglena gracilis*. *New Phytol.*, 47: 52-87.
- Pringsheim, E. G. (1948b) Taxonomic problems in the Euglenineae. *Biol. Rev.*, 23: 46-61.
- Pringsheim, E. G. (1956) Contribution towards a monograph of the genus *Euglena*. *Nova Acta Leopoldina*, 18: 1-168.
- Randall, J. T. and Jackson, S. F. (1958). Fine structure and function in *Stentor polymorphus*. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 4: 807-829.
- Roberts, K. and Hyams, J. S. (eds.) (1979) *Microtubules*. Academic Press, London-New York.
- Roth, L. E. (1959) An electron-microscope study of the cytology of the protozoan *Peranema trichophorum*. *J. Protozool.*, 6: 107-116.
- Routledge, L. M. (1978). Calcium-binding proteins in the vorticellid spasmoneme. Extraction and characterization by electrophoresis. *J. Cell Biol.*, 77: 358-370.
- Routledge, L. M., Amos, W. B., Yew, F. F. and Weisfogel, T. (1976) New calcium-binding contractile proteins. In: "Cell Motility" (R. Goldman, T. Pollard and J. Rosenbaum, eds.), Cold Spring Harbor Laboratory, USA, 93-113.
- Rudzinska, M. A., 1965. The fine structure and function of the tentacle in *Tokophrya infusionum*. *J. Cell Biol.*, 25: 459-477.
- Ruppel, H. G. and Benninghoff, B. (1983) The effects of tumor sera on cell shape and photosynthesis of *Euglena gracilis*. *Z. Naturforsch.*, 38c: 763-769.
- Saito, A., Suetomo, Y., Arikawa, M., Omura, G., Khan, S. M. M. K., Kakuta, S., Suzaki, E., Kataoka, K. and Suzaki, T. (2003) Gliding movement in *Peranema trichophorum* is powered by flagellar surface motility. *Cell Motil. Cytoskel.*, 55: 244-253.
- Schmitt, F. O. (1968) Fibrous proteins—Neuronal organelles. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, 60: 1092-1101.
- Schwelitz, F. D., Evans, W. R., Mollenhauer, H. H. and Dilley, R. A. (1970) The fine structure of the pellicle of *Euglena gracilis* as revealed by freeze-etching. *Protoplasma*, 69: 341-349.
- Shigenaka, Y., Yano, K., Yogosawa, R., and Suzaki, T. (1982) Rapid contraction of the microtubule-containing axopodia in a large heliozoan *Echinospaerium*. In: "Biological functions of microtubules and related structures" (ed.: Sakai, H., Mohri, H., and Borisy, G. G.), Academic press, Tokyo, pp.

- 105-114.
- Sikora, J., Wasik, A. and Baranowski, Z. (1979) The estimation of velocity distribution profile of *Paramecium* cytoplasmic streaming. *Eur. J. Cell Biol.*, 19: 184-188.
- Skuja, H. (1948) Taxonomie des Phytoplanktons einiger Seen in Uppland, Schweden: *Symbolae Bot. Upsalien-sis*, 9: (1949): 1-399.
- Sleigh, M. A. (1972) A classification of mechanisms of motility found in Protozoa. *J. Protozool.*, 19 (suppl.): 29 (abstr.).
- Song, P.-S. (1981) Photosensory transduction in *Stentor coeruleus* and related organisms. *Biochim. Biophys. Acta.*, 639: 1-29.
- Stebbing, H. and Hyams, J. S. (1979) *Cell Motility*. Longman Group Ltd., London.
- Suzaki, T. and Shigenaka, Y. (1982) Intra-axopodial particle movement and axopodial surface motility in *Echinospaerium akamae*. In "Biological functions of microtubules and related structures" (ed.: Sakai, H., Mohri, H. and Borisy, G.G.), Academic Press, Tokyo, pp. 91-103.
- Suzaki, T. and Williamson, R. E. (1983) Photoresponse of a colorless euglenoid flagellate, *Astasia longa*. *Plant Sci. Lett.*, 39: 101-107.
- Suzaki, T. and Williamson, R. E. (1985) Euglenoid movement in *Euglena fusca*. Evidence for sliding between pellicular strips. *Protoplasma*, 124: 137-146.
- Suzaki, T. and Williamson, R. E. (1986a) Reactivation of euglenoid movement and flagellar beating in detergent-extracted cells of *Astasia longa*: Different mechanisms of force generation are involved. *J. Cell Sci.*, 80: 75-89.
- Suzaki, T. and Williamson, R. E. (1986b) Cell surface displacement during euglenoid movement and its computer simulation. *Cell Motil. Cytoskeleton*, 6: 186-192.
- Suzaki, T. and Williamson, R. E. (1986c) Pellicular ultrastructure and euglenoid movement in *Euglena ehrenbergii* Klebs and *Euglena oxyuris* Schmarida. *J. Protozool.*, 33: 165-171.
- Suzaki, T. and Williamson, R. E. (1986d) Ultrastructure and sliding of pellicular structures during euglenoid movement in *Astasia longa* Pringsheim (Sarcostigophora, Euglenida). *J. Protozool.*, 33: 179-184.
- Suzaki, T., Shigenaka, Y., Watanabe, S. and Toyohara, A. (1980) Food capture and ingestion in the large heliozoan, *Echinospaerium nucleofilum*. *J. Cell Sci.*, 42: 61-79.
- Suzaki, T., Arikawa, M., Saito, A., Omura, G., Khan, S.M.M.K., Sakaguchi, M. and Hausmann, K. (2003) Organelle movement in *Actinophrys sol* and its inhibition by cytochalasin B. *Acta Protozool.*, 42: 7-10.
- Swirensko, D. O. (1915) Zur Kenntnis der russischen Algenflora, II: Euglenaceae (excl. *Trachelomonas*). *Arch. Hydrobiol.*, 10: 321-340.
- Szabados, M. (1936) *Euglena* Untersuchungen. *Acta Biol. Szeged*, 4: 49-95.
- Taylor, D. L. (1976) Motile model systems of amoeboid movement. In "Cell Motility" (eds.: Goldman, R., Pollard, T. and Rosenbaum, J.), Cold Spring Harbor Laboratory, USA, pp. 797-821.
- Tiggemann, R. and Plattner, H. (1981) Localization of actin in the cortex of *Paramecium tetraurelia* cells by immuno- and affinity-fluorescence microscopy. *Eur. J. Cell Biol.*, 24: 184-190.
- Tucker, J. B. (1974) Microtubule arms and cytoplasmic streaming and microtubule bending and stretching of intertubule links in the feeding tentacle of the suctorian ciliate *Tokophrya*. *J. Cell Biol.*, 62: 424-437.
- Votta, J. J. and Jahn, T. L. (1971) Morphological changes, during the growth cycle, in *Euglena gracilis* grown with 10 mM succinate. *J. Protozool.*, 18 (suppl.): 20 (abstr.).
- Votta, J. J. and Jahn, T. L. (1972) Galvanotaxis of *Euglena gracilis*. *J. Protozool.*, 19 (suppl.): 43 (abstr.).
- Wager, H. (1899) On the eye-spot and flagellum in *Euglena viridis*. *J. Linn. Soc. Zool.*, 27: 463-481.
- Warner, F. D. (1979) Cilia and flagella: Microtubule sliding and regulated motion. In: "Microtubules" (eds.: Roberts, K. and Hyams, J. S.), Academic Press, London-New York, pp. 359-380.
- Watters, C. (1968) Studies on the motility of the heliozoa. I. The locomotion of *Actinosphaerium eichhorni* and *Actinophrys* sp. *J. Cell Sci.*, 3: 231-244.
- Wichterman, R. (1955) Survival and other effects following X-irradiation of the flagellate, *Euglena gracilis*. *Biol. Bull.*, 109: 371 (abstr.).
- Wolken, J. J. (1967) *Euglena* (2nd ed.). Appleton-Century-Crofts, New York.
- Yagiu, R. and Shigenaka, Y. (1960) Electron-microscopical studies on the fibrillar systems in the protozoan ciliates. *Jap. J. Exp. Morph.*, 14: 1-52.
- Yamin, M. A. and Tamm, S. L. (1982) ATP reactivation of the rotary axostyle in termite flagellates: Effects of dynein ATPase inhibitors. *J. Cell Biol.*, 95: 589-597.
- Yano, Y. and Miki-Noumura, T. (1980) Sliding velocity between outer doublet microtubules of sea urchin sperm axonemes. *J. Cell Sci.*, 44: 169-186.
- Yasuda, T., Numata, O., Ohnishi, K. and Watanabe, Y.

- (1980) A contractile ring and cortical changes found in the dividing *Tetrahymena pyriformis*. *Exp. Cell Res.*, 128: 407-417.
- Yogosawa-Ohara, R. and Shigenaka, Y. (1985) Twisting contraction mechanism of a heterotrichous ciliate, *Spirostomum ambiguum*. 1. Role of the myoneme. *Cytobios*, 44: 7-17.
- Yogosawa-Ohara, R., Suzuki, T. and Shigenaka, Y. (1985) Twisting contraction mechanism of a heterotrichous ciliate, *Spirostomum ambiguum*. 2. Role of longitudinal microtubular sheet. *Cytobios*, 44: 215-230
- Yongue, W. H., Berrent, B. L. and Cairns, J. (1979) Survival of *Euglena gracilis* exposed to sublethal temperature and hexavalent chromium. *J. Protozool.*, 26: 122-125.
- Zheng, J., Shen, W., He, D. Z. Z., Long, K. B., Madison, L. D. and Dallos, P. (2000) Prestin is the motor protein of cochlear outer hair cells. *Nature*, 405: 149-155.