

自由生活アメーバの培養と同定*

石 井 圭 一**

Some problems in the identification of free-living amoebae

Keiichi ISHII**

Abstract: One of the knottiest problems in recent protozoology is the specific identification of naked free-living amoebae. Yet SCHAEFFER (1926) insisted most free-living amoebae can be recognized as easily as ciliates. This is true, but only after one has learned how to recognize amoebae. Now, a useful background on the taxonomy and systematics on the principal genera and species of amoebae may be obtained from the recent publications, nevertheless a great many unknown species remain to be found, described, identified, and classified. There are presently less than ten amoebologists in the world today possible to recognize the large and middle free-living ones. I shall discuss briefly how the current matter remains to be able to readily distinguish them for most investigators, that there exists much disagreement and controversy about the morphological contours of sufficient permanency, the confusion of pseudopodial terminology, and comments on the laboratory cultivation.

はじめに

裸アメーバの記載は MÜLLER (1786) が嚙矢で、約 50 年後に初めて EHRENBERG (1832) が amoeba の名を付けたという。研究の出発点で繊毛虫にすでに 100 年以上の遅れがあった。やがて LEIDY (1879), PÉNARD (1902), CASH and HOPKINSON (1905) のモノグラフが公刊されたが記載種数は各々 11, 55, 18 種であった。その後 SCHAEFFER (1926) は自由生活の大・中型アメーバ 39 種を、擬足の相違に注目して、見事に 5 科 19 属に整理し、はじめて近代的分類系を与えた。彼の分類理論は明解で、アメーバ分類学の出発点となった。しかし後続の類書は 1 冊も出版されず、他の原生動物群では全く考えられないような状況が約 50 年間続いたのである。

近年 PAGE (1976) は淡水および土壌アメーバ 120 種を 12 科 42 属に、BOVEE and SAWYER (1979) は海産 76 種を 15 科 34 属に分類し、より適切な標徴も明記されるようになった。また LEE *et al.* (未刊) もアメリカ原

生動物学会から近日発刊されるはずである。一方、自由生活アメーバの感染症が契機となり、小型土壌アメーバでは SINGH (1975), GRIFFIN (1978), BYERS (1979), SCHUSTER (1979), MARTINEZ (1981) が刊行され、自由生活裸アメーバも他の原生動物と同様に種の同定ができる気運となった。

しかし、これら最近の文献でも、科以上の体系、属の基準 (criterion)、用語や種の記述内容、種名などに不統一が多く、依然として同定者を悩ませている。その主な理由として: (1) SCHAEFFER 以前の原記載は再同定できないものが多く、その結果 synonym や homonym が増加し、それらは大略属名 130, 種名 800 以上に及ぶと思われる。(2) 固定標本作製が困難で、ごく最近までタイプ標本が皆無であった。(3) 元来アメーバは安定した標徴 (characteristic) に乏しく、かつ標徴としての適性やその重要度などに対する見解が著者によってめまぐるしく変化している。(4) アメーバの記載用語が著しく不統一で、鞭毛虫類 (COX, 1980) や繊毛虫類 (CORLISS, 1979) の完備さとは雲泥の差がある。(5) 粘菌やいわゆる動菌類 (Proteomyxa) などの類似グループの細胞

* 1985年1月22日受理 Received January 22, 1985

** 法政大学教養部生物学研究室

Laboratory of Biology, Hosei University

(amoeboid) と誤認の危険が多い。(6) 1個体のとり得る形態が極めて多様で、同種の個体が全く別種と、また別種のもが同種と誤りやすい。(7) 1960年以前の記載はほとんど培養を省略している。(8) いわゆるアメーバの正常型の規定が欠如している、などがある。以上のうち、特に最重要と思われる培養、外形、擬足に関して、現時点でアメーバの同定をするためにはどのような問題があるかを指摘してみよう。

裸アメーバ (naked amoebae)

最も新しい原生動物の分類体系 (LEVINE, *et al.*, 1980, INOKI, 1981) によると、裸アメーバは根足虫上綱の Lobosea 綱の 1 亜綱 Gymnamoebia に相当する。しかし *Leptomyxa*, *Rhizamoeba*, *Stereomyxa* などの所属する Acarpomyxea 綱をも含めるかどうか (BOVEE and SAWYER, 1979), 粘菌類との境界も明確でない。特に問題があるのは有殻アメーバ (tested amoebae) で、古来 *Cochliopodium* (LEVINE *et al.*, 1980) や *Hyalodiscus* を有殻アメーバとする立場があった。しかし、電顕の適用で *Vannella* の体表に精密な骨格構造 (scale) が発見され、(HAUSMANN and STOCKEM, 1972), 続いて *Cochliopodium* や *Hyalodiscus* のみならず *Thecamoeba* や *Goccevia*, *Mayorell*, *Paramoeba*, *Vexillifera*, *Pseudoparamoeba* など多数の属で tectum, scale, glycostyle coating などの硬構造が確認されつつあり、この境界はますます複雑化している。LEVINE *et al.* (1980) は裸アメーバは葉状擬足により運動することと記しているが、*Filamoeba*, *Echinamoeba*, *Stachyamoeba* などは “truly filose pseudopodia” を持つという (PAGE, 1976)。BOVEE and SAWYER (1979) の filose の定義は糸状擬足と同じで、アメーバの分類ではこの Lobosea と Filosea の例の如く、綱の区別すらあやふやである。

採集と培養

採集材料中にしばしば同種らしいアメーバの大集団を見出すこともあるが、類似の 2~3 種の混合であるかどうか、またそのアメーバが正常状態といえるかどうか、形態スペクトルの問題が常在するため、培養せずにアメーバの同定はできない。KIRBY (1950) と MACKINNON and HAWES (1966) 以後に原生動物の採集、培養、観察法に関する成書はないようである。現在は PAGE (1981) のリーフレットのほか、淡水や土壌アメーバでは PAGE (1976)、海産では BOVEE and SAWYER (1979) が採集と培養の指針となる。固定には NISSENBAUM

(1953) が、染色は一般的な CLARK *ed.* (1973) の外に PAPPAS (1954), PAGE (1967) が役立つ。これらの文献に記述されないこつのようなものは: まず採集瓶のほぼ 1/3 量以下の材料を採水する。採集場所に共存する水草、海藻の断片、沈屑などを混在させたものと、そうでないものと、同一個所から 2 瓶採集する。淡水では下記浸出液作製用に採集個所の土壌も採取する。土壌アメーバでは土壌の乾燥をさける。アメーバは低温には耐えるが高温 (一般に約 26°C) に弱いのでその配慮が必要であるなどである。

培養は最高の増殖率よりも、成功率を重視する。失敗の多くは豊栄養が原因。淡水アメーバ用塩類溶液は上記文献から総塩類濃度 0.2~0.3mM, pH 6.6~7.2 のものをまず試用する。それで成功しなかった場合のみ土壌浸出液 (PAGE, 1976) に替える。食細菌性の中・小型種と土壌アメーバには *E. aerogenes* または *E. coli* を前日に接種した 0.6~1.0% 単純寒天平板を選ぶ。中型以上の食肉性や食藻性アメーバは、小型種より難しいが、1.0~1.5% 液浸単純寒天平板 (NN-agar plate, overlay) に別に培養した *Tetrahymena*, *Colpidium*, *Paramecium*, *Chilomonas*, *Chlamydomonas*, volvocid algae や珪藻類のうちから 1 種をよく洗浄して少な目に加える。最初から液体培養や富栄養寒天を使用しないことが大切である。

外形 (contour, body outline)

アメーバは一生の間に 2 度と同一の体形をとらないといわれる (BOVEE, 1953)。1 匹のアメーバのどの状態を正常形態とみなすか、定義のつけようがない (Fig. 1)。結局、その種のとり得る多様な形態の全スペクトルを把握する以外に方法がない。BOVEE (1953) は (1) 基質に付着しているが静止している時、(2) 水中に浮遊している時、(3) わずかに外形の変形はあるが行動はない状態、(4) ゆっくりとした前進時、(5) 中程度の速度で前進しているとき、(6) 速度の最も高いとき、の 6 時期を設定した。この提案はあまりにも煩雑で、かつ (2) と (3)、(3) と (4) と (5) の区別は多分に主観的すぎる。最近はこれらを整理し、(1) 基質に付着しているが、前進運動はなく、体の変形運動もほとんど見られない静止時、(2) 中庸速度で前進しているとき、(3) 放射型、これは BOVEE の (2) に大略相当 (下記参照) する、(4) 分裂期、の 4 時期に重点をおき、特に低速や高速時に特徴のある種や、シスト形成 (encyst) や鞭毛形成 (flagellation) のある場合はそれらを追加する方法がとられて

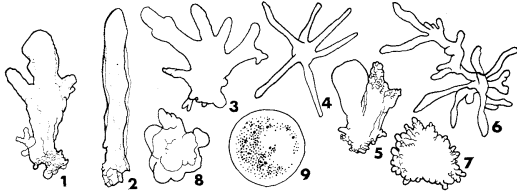


Fig. 1. Polymorphism in *Amoeba proteus*.

1. Moderate locomotion. 2. Monopodial state.
3. Slow locomotion. 4. Radiate state.
5. Slowly active stage. 6. Floating stage.
7. Division stage. 8. Inactive form. 9. Degenerating state. Redrawn from photographs.

いる。

裸アメーバを、巨大、大型、小型アメーバと呼ぶことがよくある(BOVEE and JAHN, 1973)。これらに中型を加え、巨大(500 μ m~数mm)、大型(80 μ m~500 μ m)、中型(40~80 μ m)、小型(40 μ m以下)の4つの俗称を与えることは、特に裸アメーバでは便利である。巨大アメーバはほとんど多核。大型アメーバは雑食(omnivorous)または肉食性(carnivorous)で典型的な食碗(food cup)を形成する食細胞(phagocytosis)で摂餌するが、シストを形成する種はまれである。寒天平板では積水(overlay)を必要とし、もっぱら液体培養が適用される。中型アメーバは肉食性、雑食性、植食性(herbivorous)、細菌食性(bactivorius)など個性的な食性で、食細胞活動は大型と同様。ふつう0.6~0.8%寒天平板で積水せずに培養でき、シストを形成する種も多くなる。いわゆる土壌アメーバを代表とする小型アメーバは1%寒天平板で培養可能、ほとんどが細菌食で典型的な食碗を欠き、シストを形成する。中型以上の等張塩類溶液は約0.5m OSM、小型アメーバはその10倍程度である。

運動型 (locomotive form)

これはアメーバのいわゆる標準状態(Fig. 1-1)であるが、どのような運動時を指すか具体的な基準がなく、そこに記載者と同定者との食い違う危険が常につきまとう。そこで、著者は可能な限り運動状態のそろったアメーバを得るために次の方法で集めた材料を仮に正常運動型とみなしている。

(1) 培養した容器を鏡検し、分裂期の個体の混在を確認する。(2) アメーバを塩類溶液(amoeba saline)で数回洗い(下記5または6の方法)、大型アメーバは1晩、

小型アメーバは約4~6時間暗黒中で絶食させる。(3) 塩類溶液で2~3回洗い、器底に接着したアメーバのみを液浸対物レンズで観察する。スライドグラスに移す場合は、水流をあてて水中に浮遊させ、マイクロピペットで拾い出す。接着力が強く水流で体が分断されるアメーバは(6)の方法で浮遊させマイクロピペットで集める。(4) 一般にアメーバの体形や前進速度に強い影響を与える環境要因は、外液のイオン組成; pH(ふつうpH 6.8~7.2); 水温(ふつう18~24 $^{\circ}$ C); 光(検鏡には標本面の照度60lx以下が安定、形態は約600lx以下が安全。紫外線と赤外線は多層膜コーティングした干渉フィルターあるいは緑色フィルターで濾過する); 中型以上のアメーバはマイクロモル程度のアミノ酸、ペプチドやタンパク質、重金属イオン、ある種の表面活性剤でごく短時間に影響される(未発表)ので、容器の洗滌のほか、傷つけたアメーバが混在しないことに注意する。(5) 上記の洗滌は、培養液や餌の混在を除去する以外に、生理的条件のそろったアメーバを集団として選別することが目的である。基質に対する接着性の極端に強くないアメーバは、やや太目の駒込ピペットで器底全面に水流を吹きつけ、全アメーバを強制的に浮遊させる。すぐに新容器に全液を移し、数分間静止後、少くとも半数以上の個体が接着したことをSTEMIで確かめ、容器を傾けて全液を静かに注出し、直ちに新液を注加する。この操作を2~3回くり返すと、体形も運動速度も非常に均一なアメーバのみが残留する。(6) 接着性が強固で上記方法では傷つけやすい*Hyalodiscus*, *Unda*, *Vannella*, *Platyamoeba*などは、淡水および海産アメーバともに1/10稀釈溶液中で水流を使って攪拌すると容易に浮遊できる。これをほぼ原液濃度に復帰させる。

休止型 (inactive form)

前進運動がみられず、特に目立った体形変化もない運動休止の状態を指すが、*Rhizamoeba*, *Hartmannella*, *Janickina*, *Vahlkampfia*, *Pelomyxa*, *Vexillifera*, *Subulamoeba*など(Fig. 2)の種では、ほぼ半球状になるものが多いので、単にrounded formと記載されることが多い(BOVEE and SAWYER, 1979)。しかし、*Amoeba*, *Trichamoeba*, *Chaos*, *Polychaos*, *Thecamoeba*, *Flabellula*, *Vannella*, *Mayorella*などでは一時的に停止しても擬足が完全に消失せず、外形が球形化しない(Fig. 1-8)ばかりか、尾部構造も、従って体の前後軸も残存することが多く、休止型の定義は困難である。さらに退行性変性をおこしはじめたアメーバも一

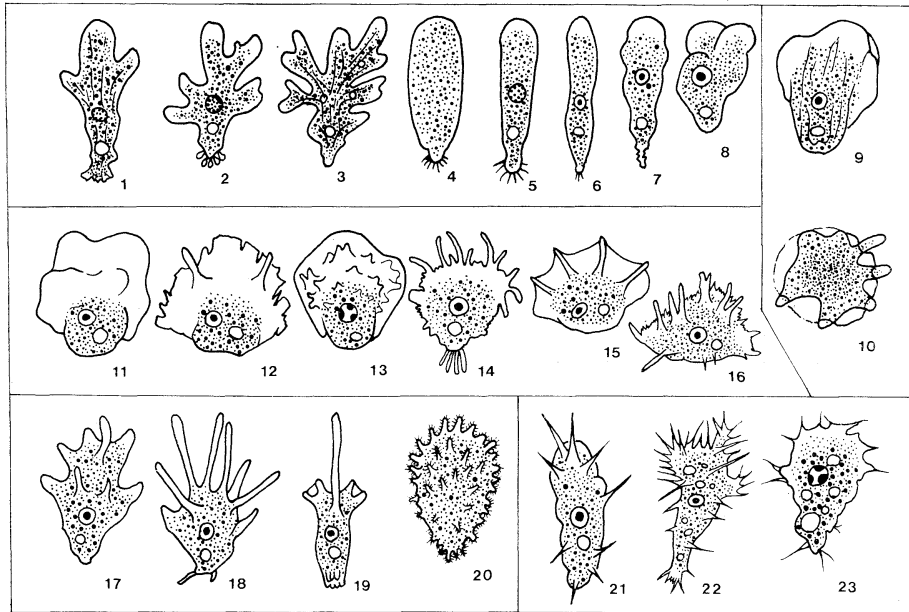


Fig. 2. Principal genera of free-living naked amoebae.

1. *Amoeba*. 2. *Polychaos*, *Metachaos*. 3. *Chaos*. 4. *Pelomyxa*. 5. *Trichamoeba*.
6. *Hartmannella*, *Saccamoeba*, *Rhizamoeba*, *Cashia*, *Hartmannina*, *Glaeseria*, *Janickina*.
7. *Vahlkampfia*. 8. *Naegleria*, *Adelphamoeba*, *Tetramitus*, *Heteramoeba*.
9. *Thecamoeba*, *Striamoeba*, *Sappinia*. 10. *Cochliopodium*, *Gocevia*.
11. *Vannella*, *Clydonella*, *Platylamoeba*, *Lingulamoeba*, *Discamoeba*, *Rosculus*.
12. *Flabellula*, *Unda*. 13. *Pessonella*. 14. *Gibbodiscus*. 15. *Hyalodiscus*.
16. *Flamella*. 17. *Mayorella*, *Paramoeba*, *Flagellipodium*. 18. *Vexillifera*, *Striolatus*, *Pontifex*, *Triaenamoeba*, *Pseudoparamoeba*. 19. *Oscillosignum*, *Subulamoeba*, *Mastigamoeba*. 20. *Dinamoeba*. 21. *Acanthamoeba*. 22. *Echinamoeba*, *Filamoeba*.
23. *Stachyamoeba*.

般に球形化し (Fig. 1-9), また分裂期に入ると半球状となり静止することや (Fig. 1-7), 観察のための光が刺激となり休止型も前進を開始しやすいことなども, この時期の同定を難しくしている独特の問題点といえよう。放射型のように, 可逆的にこの休止型を作る標準的方法が開発されることが望まれる。

放射型 (radiate form, radiate state)

古くは特定の種や属の体形と考えられていたが, 大多数のアメーバは外液を攪拌されるとこの体形をとることが知られるようになり, *Astramoeba* や *Dactylospheerium* などの属が廃止された。さらに, この形態は種の特徴を現わすこと (Fig. 3) から, アメーバの新しい標徴に追加されるようになった (BOVEE, 1953, '64)。しかし, 現在では下記のような諸原因で各種の類似形が生じることがわかっている。(1) アメーバを外液中

で攪拌し浮遊させる。この場合, 沈下し基質に接すると直ちに接着し放射形は消失する。(2) やや古くなった液体培養中で自然に浮遊したとき。この場合放射形となる個体はむしろ少数で, 浮遊個体の大部分は不規則ないわゆる heterotactic 形 (GREBECKI and GREBECKA, 1978) となる。(3) 新しい塩類溶液または培養液中でも一部の個体がしばしば長時間安定した典型的な放射形となる。これはかつて *Astramoeba* と名付けられた *Flabellula*, *Vannella* などの特定の種でおこり (BOVEE, 1964), 誘因は不明。(4) *Amoeba* や *Mayorella* でも, やや古い培養を新鮮な塩類溶液と静かに置換すると, (3) と同様の現象がおこることがある。(5) 外液の陽イオン濃度を低下あるいは上昇させると, 放射形が作れる。特に Ca^{2+} イオン濃度の低下が有効である (KIHARA and ISHII, 1985)。

これらの各放射形が細部にいたるまで同じかどうか疑

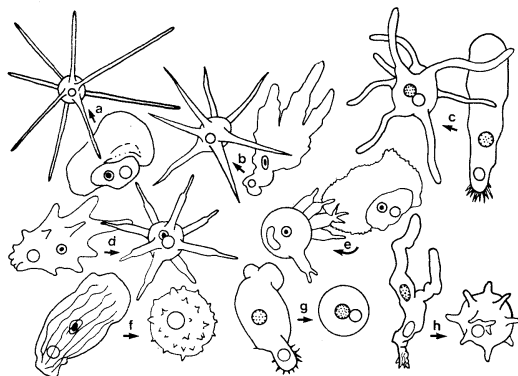


Fig. 3. Radiate forms.

- a. *Flabellula symmetrica*.
 - b. *Polychaos timidum*.
 - c. *Trichamoeba osseosaccus*.
 - d. *Mayorella spumosa*.
 - e. *Cochliopodium erinaceum*.
 - f. *Thecamoeba corrugata*.
 - g. *Amoeba limicola*.
 - h. *Metachaos diminutivum*.
- Redrawn from BOVEE, 1953.

問であり、その機構もどの程度共通しているか不明である。また浮遊あるいは接着性の消失と放射形になることとの因果関係もよくわからない。現在、攪拌形 (disturbed state)、浮遊形 (pelagic state, floating stage, afloat) や放射形 (radiate form, radiate state) の語が同義語として混用されているが、今後の混乱を防止する上で用語の規定が必要である。いずれにしても安定した分類標徴の乏しいアメーバで、これが基本体形の1つとして利用されることは有効で、上記(5)の方法は高率に長時間再現性のある放射形を人工的に作れる点から、同定の標準的手法として推奨したい。

擬足 (pseudopodium, pseudopod)

最も重要なアメーバの器官で、仮・假・偽・虚などの文字があてられるが、*pseudēs* (false, deceptive) の語意からは“擬”が適当と思われる。裸アメーバの擬足は電顕的に分化した永久あるいは半永久構造ではなく、原形質流動により生じる細胞の部分的な伸長または突出構造 (cytoplasmic extensions) で、原則として細胞の変形や移動時に全く新たに形成され、運動が終了すると消失する点がユニークである。擬足の役割は単に運動と摂食 (endocytosis) のみでなく、機械的、電気、光、音波、イオン濃度や浸透圧、温度変化など、外界の刺激に対して最も鋭敏に反応 (MAST, 1964, NOLAND and

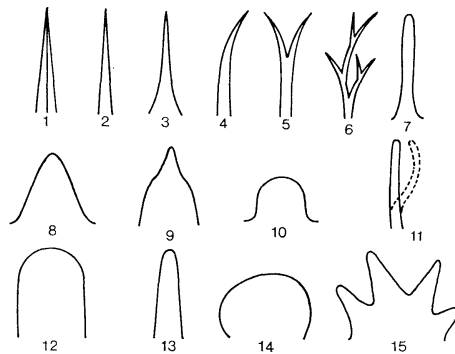


Fig. 4. Lobopodial types.

1. (axopod). 2. filose (filopod). 3. microspine.
4. acanthopod. 5. furcate. 6. ramose. 7. digitipod.
8. pyramidopod. 9. mamillipod. 10. boss.
11. flagellipod. 12. clavate. 13. conopod.
14. pharopod. 15. dactylopod.

GOJDICS, 1967, BOVEE and JAHN, 1973, HOUTEN, *et al.*, 1981) し、また餌の種類や他個体の識別などアメーバの生活を直接左右する大多数の刺激の受容域と考えられる。従って擬足の種類は肉質虫類 (Sarcodina) の高次分類群 (taxon) を決定する最重要な標徴で、古くから (1) 葉状 (lobo-), (2) 糸状 (filo-), (3) 根状・網状 (rhizo-, reticulo-), (4) 有軸 (axo-) の4型に分類された (HALL, 1953; KUDO, 1971; GRELL, 1973; SLEIGH, 1973; WESTPHAL, 1976; FARMER, 1980)。最近になって擬足内部の原形質流動の様式および軸糸 (axial core) の微細構造の相違も導入し、axo- filo-, reticulo-, lobo-, myxo- の5型に分ける傾向が強いが (JAHN, *et al.*, 1979; LEVINE, *et al.*, 1980; INOKI *et al.*, 1981)、未だ定説がない。擬足に関する主な問題点は: (1) myxopodia を根状あるいは網状擬足と同義に使用する著者がかなり多い (HALL, 1953; FARMER, 1980)。 (2) 糸状擬足の吻合 (anastomosing) の有無については、肯定 (HALL, 1953; FARMER, 1980; LEVINE, *et al.*, 1980) と否定 (KUDO, 1963, '71; JAHN, *et al.*, 1979) と、中間の立場 (SLEIGH, 1973) とがある。 (3) もし吻合するものも糸状擬足に包含すると、網状擬足との相違は内部を流れる顆粒の多少だけになる。糸状擬足が透明外質だけでなくわずかに微細顆粒を含む点では現在多くの著者が一致している (WESTPHAL, 1976; JAHN, *et al.*, 1979)。最も権威ある文献 (LEVINE, *et al.*, 1980) でも網状擬足は透明または微細顆粒を含むとして、両者の定義は混沌としている。 (4) 糸状擬足はミ

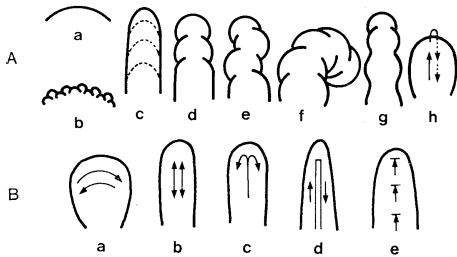


Fig. 5. A. various types of lobopodial formations: a. smooth. b. waves. c. bulge. d.~g. eruptive. h. tractor-like. B. Endoplasmic flow: a. shuttle. b. two-way pulling. c. fountain. d. counter e. jerking.

クロフィラメント性の軸系をもって定義される (JAHN, *et al.*, 1979) が、この擬足がすべて軸系を持つかどうか未確認なうえ、有軸擬足のように光顕で軸系の有無が識別できないため、同定に際しては実際的でない。特に *Filamoeba* や *Echinamoeba* (Fig. 2) だけでなく、*Vexillifera* の葉状擬足とも光顕では区別できない。(5) 糸状擬足の内部流動は対向流 (Fig. 5B-d), 葉状擬足は一方向流との区別もあるが (JAHN, *et al.*, 1979), 放射型の葉状擬足や *Filamoeba* の擬足では対向流がみられることもある。

葉状擬足 (lobopodium)

裸アメーバの擬足はほとんどこのタイプである。形状の相違により多数の低次の名称がある。記載に多出するものを図示した (Fig. 4)。最近の同定用の文献中に前進時に擬足はない (*e. g.* *Vannella* and *Platyamoeba*, in PAGE, 1976, p. 42, 43, 97; *Striamoeba*, in BOVEE and SAWYER, 1979, p. 36-38; *Clydonella vivax*, in JAHN, *et al.*, 1979, p. 162) という記述に出くわして面くらうことがしばしばある。分類学の記載や記相 (*e. g.* PAGE, 1969, p. 437) ですら全く同様で、同定しようとする者を甚だしく惑わしている。これは SCHAEFFER (1926) 以来 determinate と indeterminate の区別が導入されたが、indeterminate の擬足で前縁に小突出が急速に小波状に形成されることによって擬足が伸長する現象 (WILBER, 1946) が遠因となった。その後 *Mayorella*, *Hyalodiscus*, *Thecamoeba* や多くの土壌アメーバも同様であることから、BOVEE (1953) がこれらの擬足形成を eruptive waves と clear anterior waves (Fig. 5A-b) に2大別し、同時に全く別の flagellipodium に waving 擬足なる語も使用した。これと前後して

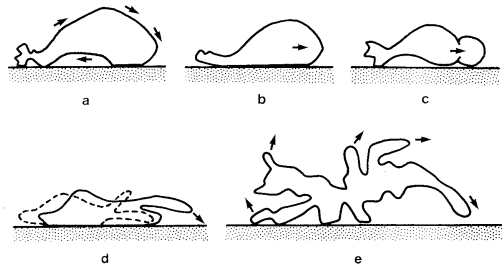


Fig. 6. Modes of locomotion in naked amoeba. a. rolling. b. creeping. c. rupture. d. inchworm fashion. e. walking.

JAHN and JAHN (1949) が擬足によらない運動法として protoplasmic waves を設定したが、これが上記のどの waves を意味するのか明確でなく。このような過程から現在でも同一著者の同文献の中ですら pharopodium や単擬足型の conopodium や clavate 形の単擬足 (Fig. 4) には特に注意が必要である。“全裸アメーバ中 determinate と indeterminate の両擬足を持つのは *Oscillosignum* のみである” という記述も (JAHN, *et al.*, 1979) この混同の例である。

リマックス型 (limax amoeba) の語も古くからよく使われているが、本来アメーバの外形と擬足形成とを同時にあらわす便利な語で、*Hartmannella* を代表として *Glaeseria*, *Saccamoeba*, *Cashia* など円筒形 (扁平な断面ではない) の体形で、擬足形成が eruptive (Fig. 5A-d~g) でなく細胞質の steady flow (Fig. 5A-a~c) によるものを指す (PAGE, 1974)。にもかかわらず *Vahlkampfia*, *Naegleria*, *Adelphamoeba*, *Tetramitus*, *Heteramoeba* のように扁平な擬足で eruptive な形成を特徴とするものにもしばしばこの語が使用されている。用語の設定にあたって擬足の形態と擬足形成の過程とアメーバ自体の移動法との3者の混同が多すぎる。これらはいずれもアメーバの同定に最も役立つ標徴なので、整理した試案を図示しておく (Fig. 4~6)。葉状擬足に関する疑問点も未だ非常に多く残されている。

アメーバに特有のウロイド (uroid) も擬足の一つと考えられる重要な標徴であるが、体後端部 (尾部) そのものを指す場合 (ALLEN, 1973; PAGE, 1976; JAHN, *et al.*, 1979) と、尾部の糸状、こぶ状などの突出構造をいうこと (GRELL, 1973) とあり、現在必ず記載される構造だけにこまった問題である。

おわりに

上記のほかにアメーバ独特の分類標徴は：透明外質の

分布形態; ridge, fold, ripple などの表層構造; 収縮胞, 結晶胞, 高比重顆粒, 各種液胞などの細胞質内含有物; 共生体や寄生体; 核構造と核分裂の様式 (RAIKOV, 1982); シスト期や鞭毛虫期の特徴; 食性と捕食様式; 抗原性などようやく多岐にわたり, 電顕構造も採用されつつある。しかし, ここで紹介した擬足以上の問題点が内在していて, 新種の前記はもとより, 前出の成書による同定も困難な現状である。

文 献

- ALLEN, R. D. (1973): Biophysical aspects of pseudopodium formation and retraction. *In* K. W. JEON (ed.), *The Biology of Amoeba*, Academic Press, New York, 201-247.
- BOVEE, E. C. (1953): Morphological identification of free-living Amoebida. *Iowa Acad. Sci.*, **60**, 599-615.
- BOVEE, E. C. (1964): Morphological differences among pseudopodia of various small amoebae and their functional significance. *In* R. D. ALLEN and N. KAMIYA (ed.), *Primitive Motile Systems in Cell Biology*. Academic Press, New York, 189-220.
- BOVEE, E. C. and T. L. JAHN (1973): Locomotion and behavior. *In* K. W. JEON (ed.), *The Biology of Amoeba*. Academic Press, New York, 249-290.
- BOVEE, E. C. and T. K. SAWYER (1979): Marine Flora and Fauna of the Northeastern United States. Protozoa: Sarcodina: Amoebae. National Marine Fisheries Service, USA.
- BYERS, T. J. (1979): Growth, reproduction, and differentiation in *Acanthamoeba*. *Internat. Rev. Cytol.*, **61**, 283-338.
- CASH, J. and J. HOPKINSON (1905): *The British Freshwater Rhizopoda and Heliozoa*, Vol. 1. The Ray Society, London.
- CLARK, G. (ed.) (1973): Staining Procedure used by the Biological Stain Commission. ed. 3. Williams & Wilkins, Baltimore.
- CORLISS, J. O. (1979): *The Ciliated Protozoa*, ed. 2. Pergamon Press, Oxford.
- COX, E. R. (ed.) (1980): *Phytoflagellates*. Elsevier North Holland, New York.
- EHRENBERG, C. G. (1832): Beiträge zur Kenntniss der Organisation der Infusorien und ihrer geographisch Verbreitung besonders in Sibirien. *Abh. Königl. Akad. Wiss. Berlin*, 1831, 1-88.
- FARMER, J. N. (1980): *The Protozoa*. C. V. Mosby, St. Louis.
- FULTON, C. (1977): Cell differentiation in *Naegleria gruberi*. *Ann. Rev. Microbiol.*, **31**, 597-629.
- GREBECKI, A. and L. GREBECKA (1978): Morphodynamic types of *Amoeba proteus*: A terminological proposal. *Protistologica*, **14**, 349-358.
- GRELL, K. G. (1973): *Protozoology*. Springer-Verlag, Berlin.
- GRIFFIN, J. L. (1978): Pathogenic free-living amoebae. *In* J. P. KREIER (ed.), *Parasitic Protozoa*, Vol. 2, Academic Press, New York, 507-549.
- HALL, R. P. (1953): *Protozoology*. Prentice-Hall, New York.
- HAUSMANN, E. and W. STOCKEM (1972): Pinocytose und Bewegung von Amöben VIII. Mitteilung: Endocytose und intrazelluläre Verdauung bei *Hyalodiscus simplex*. *Cytobiologie*, **5**, 281-300.
- HOUTEN, J. Van, D. C. R. HAUSER and M. LEVANDOWSKY (1981): Chemosensory behavior in Protozoa. *In* M. LEVANDOWSKY and S. H. HUTNER (ed.), *Biochemistry and Physiology of Protozoa*, ed. 2, Vol. 4. Academic Press, New York, 67-125.
- 猪木正三 (編) (1981): 原生動物図鑑. 講談社サイエンスティフィク. p. 786 (用語解説)
- JAHN, T. L. and F. F. JAHN (1949): How to know the Protozoa, ed. 1. Brown, Dubuque.
- JAHN, T. L. and E. C. BOVEE (1964): Protoplasmic movement and locomotion of Protozoa. *In* S. H. HUTNER (ed.), *Biochemistry and Physiology of Protozoa*, Vol. 3, Academic Press, New York, 61-129.
- JAHN, T. L. and E. C. BOVEE (1967): Motile Behavior of Protozoa. *In* T. CHEN (ed.), *Research in Protozoology*, Vol. 1, Pergamon Press, Oxford, 41-200.
- JAHN, T. L., E. C. BOVEE and F. F. JAHN (1979): How to know the Protozoa, ed. 2. Brown, Dubuque.
- JONES, A. R. (1972): *The Ciliates*. St. Martin's, New York.
- KIHARA, A. and K. ISHII (1984): Radiate state in amoebae. *Bull. Fac. Lib. Arts, Hosei Univ.*, **52**, 71-81.
- KIRBY, H. (1950): *Materials and methods in the study of Protozoa*. Univ. California Press, Berkeley.
- KUDO, R. R. (1963, 1971): *Protozoology*. ed. 4 and 5. Charles C. Thomas, Springfield.
- LEE, J. J., H. SEYMOUR, H. HUTNER and E. C. BOVEE: Illustrated Guide to the Protozoa. Society of Protozoologist, Lawrence. (in press).
- LEIDY, J. (1879): Freshwater rhizopods of North America. *Rept. U. S. Geol. Surv. Terr.*, **12**, 1-324.
- LEVINE, N. D., *et al.* (1980): A newly revised

- classification of the Protozoa. *J. Protozool.*, **27**, 37-58.
- MACKINNON, D. L. and R. S. J. HAWES (1966): An introduction to the study of Protozoa. Oxford Univ. Press, London.
- MARTINEZ, A. J. (1981): Free living amoebas in human infections. *Am. Soc. Microbiol.*, Bryn-Mawr.
- MAST, S. O. (1964): Motor response in unicellular animals. In G. N. CALKINS and F. M. SUMMERS (ed.), *Protozoa in Biological Research*. Hafner Publ., New York, 271-351.
- MÜLLER, O. F. (1786): *Animalcula Infusoria Fluviatilia et Marina. Havniae et Lipsiae*.
- NISSENBAUM, G. (1953): A combined method for the rapid fixation and adhesion of ciliates and flagellates. *Science*, **118**, 31-32.
- NOLAND, L. E. and M. GOJDICS (1967): Ecology of free-living Protozoa. In T. CHEN (ed.), *Research in Protozoology*, Vol. 2, Pergamon Press, Oxford, 215-266.
- PAGE, F. C. (1967): Taxonomic criteria for limax amoebae, with descriptions of 3 new species of *Hartmannella* and 3 of *Vahlkampfia*. *J. Protozool.*, **14**, 499-521.
- PAGE, F. C. (1969): *Platyamoeba stenopodia n. g., n. sp.*, a freshwater amoebae. *J. Protozool.*, **16**, 437-441.
- PAGE, F. C. (1976): An illustrated key to freshwater and soil amoebae. *Freshwater Biological Assoc. Sci. Publ.* **34**, Titus Wilson & Son, Kendal.
- PAGE, F. C. (1981): The culture and use of free-living Protozoa in teaching. *Inst. Terrestrial Ecology*, Cambridge.
- PAPPAS, G. D. (1954): Structural and cytochemical studies of the cytoplasm in the family Amoebidae. *Ohio J. Sci.*, **54**, 195-222.
- PÉNARD, E. (1902): *Faune rhizopodique du Bassin de Léman*. Henry Kundig, Genève.
- RAIKOV, I. B. (1982): *The Protozoan nucleus*. Springer-Verlag, Wien.
- SCHAEFFER, A. A. (1926): Taxonomy of the amebas. *Papers Dept. Marine Biol. Carnegie Inst. Wash.*, **24**, 1-116.
- SCHUSTER, F. L. (1979): Small amebas and amoeboid flagellates. In M. LEVANDOWSKY and S. H. HUTNER (ed.), *Biochemistry and Physiology of Protozoa*, ed. 2, Vol. 1. Academic Press, New York, 215-285.
- SINGH, B. N. (1975): *Pathogenic and non-pathogenic amoebae*. The Macmillan Press, London.
- SLEIGH, M. (1973): *The biology of Protozoa*. E. Arnold, London.
- WESTPHAL, A. (1976): *Protozoa*. Blackie, Glasgow.
- WILBER, C. G. (1946): Notes on locomotion in *Pelomyxa carolinensis*. *Trans. Am. Micr. Soc.*, **65**, 318-322.