

原生動物における光感受性器官について

寺嶋 昌代 (自然科学)

1. はじめに

原生動物とは単細胞動物ともいわれ、たった一個の細胞からなる動物である。原生動物の行動を実体顕微鏡で観察していると、いつまでも見飽きることはない。直径1cmにも満たない小さなプールのなかでそれらは自由自在に動き回る。ゾウリムシはせわしなく体を回転させながら猛スピードで泳ぎ回り、なにかにぶつかると方向を変え、また突進していく。そんなにあわててどこへ行くとはいいたくなる。美しい青緑色のソライロラップムシはいつ見ても楽しげだ。ラップの根元を固着させ、大きな口部で餌をかき寄せせる。また、ゆったりと体を回転させながら泳ぐ姿はまるで歌を歌いながらのようである。針でつつくと、ラップは瞬時に縮んで丸く小さくなる。ソライロラップムシは光感受性もある。強い光があたったときはさっと光を避けようとするのだ。ソライロラップムシと同目に属するブレファリズマという赤い原生動物は悠然と泳ぐ。これも光があたるとさっと向きを変える。原生動物の行動は単独でも興味深いのが、違った種類の原生動物を混ぜ合わせると、さらにおもしろい生存をかけた戦いが始まるのだ。すぐに攻撃をしかけ、自分と同じくらいの大さの相手にくらいつき離さない。あるいは、逃げようと必死に応戦する。じっと待っていて、相手が近くにくるとさっと触手を伸ばして捕食するものもある。いったいどんなしくみで他者を認識しているのだろうか。いったいどのような器官で刺激を感受しているのだろうか。本稿では、原生動物の興味深い行動のうち、光に対する行動に注目し、光を感受する

色々な細胞小器官と光感受の機構を概観する。

2. 原生動物の基本的な細胞構造

生物界は五界に分類されることが多いが(細菌・古細菌、藻類、植物、菌類、動物)、原生動物は一つの細胞からできていて、動物に属する。原生動物は胚を作らず、組織の分化または形成も行わず、波動毛を持つ場合には微小管が9+2構造に配列する真核生物と定義されている¹⁾。

今日見られるすべての多細胞動物は原生動物から進化してきたと考えられる。多細胞動物においては生物としての様々な機能が分化した細胞群に分担されているが、原生動物においてはすべての機能が一個の細胞だけで担われ、詳しくみれば、細胞のなかの小器官(organelle)で分担されている。原生動物細胞はリン脂質よりなる細胞膜で包まれており、細胞内外での物質のやりとりは、この膜を介する拡散、能動輸送、膜動輸送などで行われている。細胞内にはエネルギー供給器官であるミトコンドリア、核にはデオキシリボ核酸(DNA)があり、蛋白合成をするリボソーム、ゴルジ体や小胞体など多細胞と共通の細胞小器官を持っている。また、光合成を行うものでは葉緑体を持つものもある。原生動物の細胞小器官の中には、細胞の表層直下の肉質中に配列し各種の刺激によって瞬時に内在物や構造物を細胞外に放出する性質をもつ放出体(extrusome)を持つものがあり、餌の捕食や防御に役立っていると考えられているが、機能が不明のものも多い。

原生動物は鞭毛虫類、アメーバ類、繊毛虫類、孢子虫類に分けられる²⁾。鞭毛虫類は1本から数本の鞭毛を持ち、葉緑体を持つ独立栄養的な藻類も含まれる。このような植物鞭毛虫類としては渦鞭毛藻類のペリディニウム、ヤコウチュウ、ミドリムシ藻類のミドリムシ、緑藻類のクラミドモナス、ボルボックス、動物鞭毛虫としてはトリパノゾーマ類やメタモナス類などがある。アメーバ類は仮足(pseudopods)を持つことが特徴である。この仲間にはアメーバの他、太陽虫類や放散虫類も入る。繊毛虫類はもっとも進化した原生動物で、構造や機能が分化しており、細胞口、細胞肛門、収縮胞なども種によって決まった位置にあり(図1)、繊毛もパターン化しており、核は大核と小核をもっており、性の分化もしており、接合もする。ゾウリムシやラッパムシがこれに属する。孢子虫類はすべて寄生性で、人や家畜の病気の原因にもなる。マラリアなどがこれに属する。

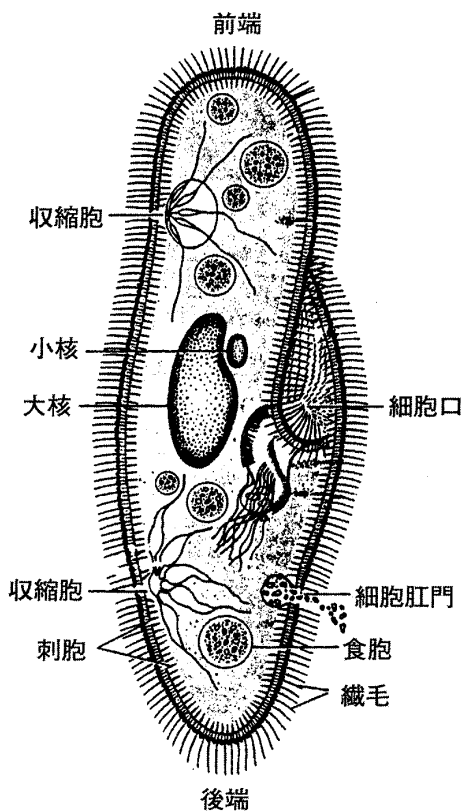


図1. ゾウリムシの模式図

3. 原生動物の基本行動

動物の基本行動には、定位、走性、反射本能、学習、知能などがある。原生動物には学習や知能などの高度な行動はないが、定位や走性などはみられる。定位とは、生物体がある刺激により、その体軸の方向をある特定の方向に向けることをいう。また、走性とは外部からの刺激の方向に対し、一定の方向に進むことを言い、刺激に向かう走性を正の走性、反対の方向に向かう走性を負の走性という。走性のなかには、その刺激の種類により、走化性、走光性、走熱性、走触性、走振性、走電性、走水性、走地性、走流性、走風性などがある。このような行動性は外界からの刺激を膜その他で感受し、それが細胞内カルシウムイオンの濃度変化を引き起こしたためにおこるものである。

単細胞動物の中でもっとも進化した、機能の分化が進んだ繊毛虫類の基本行動に注目してみよう。繊毛虫の代表ゾウリムシは、長さが約 $250\mu\text{m}$ 、幅約 $50\mu\text{m}$ 、前端は円く、後端はややとがった円筒形で細胞表面に繊毛がほぼ一様にはえている。繊毛とは繊毛虫類の体表や繊毛上皮の自由表面にある直径約 $0.2\mu\text{m}$ 長さ数~数十 μm の運動性の繊維状小器官である。繊毛は基部に屈曲を生ずる振り子型の有効打とこの屈曲の先端方向への伝播を伴う回復打とからなる繊毛打を毎秒数回から数十回の頻度で繰り返す。また、刺激に反応して繊毛打の向きを変える繊毛の逆転をしたり、急停止したりすることがある。前向きに泳いでいるゾウリムシが障害物にぶつくと一度後退し、向きを変えてまた前進する。繊毛虫の基本行動にはこの繊毛打の向きや頻度が中心的役割を果たしている。ゾウリムシの逃避行動、電気走性、化学走性も細胞表面の全体的あるいは部分的繊毛逆転の結果である。繊毛の逆転は膜のイオン透過性の変化に由来する細胞内カルシウムイオンの濃度の変化によって制御されていると考えられている。

本稿では光に対する行動反応とその光を感

受する小器官についてまとめた。単細胞でありながら、多細胞動物における目にあたるような器官を持つものもあって、大変興味深い。

4. 原生動物の光行動

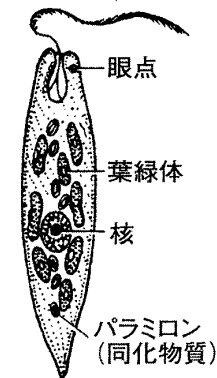
自由生活をする微生物は光の強度、伝播方向、偏光、波長、明暗リズムなどの光信号に対して、様々の機械的応答を示す。光に誘起された機械的応答は三つに分類される。一つは光走速性 (photokinesis) であり、光の強度によって運動の速度や方向変化の頻度が変化するものである。第二は光驚動性 (photophobic) であり、光強度の変化に対する驚動反応で、それまで行っていた運動を停止したり、逆方向に進路を変化させたり、回転したりする一種のショック反応で、明から暗の変化の時に起こる反応をstepdown、暗から明の変化の時に起こる反応をstepupという。生物がこの反応を起こすことによって、光走性を示すかのようにみえることがある。第三の光走性 (phototaxis) は光の伝播方向を生物が知覚し、刺激に向かう運動をすることをいう。光源へ向かうことをpositive phototaxis、光源から離れることをnegative phototaxis、という。光の方向に垂直に動くことをdiaphototaxisという³⁾。

光に誘起される応答は三つの連続する段階に分けられる。刺激の知覚、信号の伝達、運動の応答である。後生動物では異なった細胞がこれらを受け持つのに対し、原生動物ではこれらの機能をひとつの細胞が併せ持っているわけである。この点で原生動物は光応答を含む信号伝達のモデル系と考えられてきた⁴⁾。

4-1 葉緑体をもつ原生動物の光行動

光に反応する単細胞生物として古くから知られているのは、緑色鞭毛虫のミドリムシやクラミドモナスの仲間である。これらの生物は葉緑体を持ち、光合成を効率よく行うために明るい場所に集まる。これらの単細胞生物では、鞭毛の基部に光受容部位が局在するこ

とがわかっているが、光感受性分子が何かについてははっきりしていない。フラビンやロドプシン、プテリンなどが候補にあがっているが、確証はいまだない。ミドリムシは細胞質の一部に色素が集まったものである眼点をもつ。(図2) これは赤い色をもち、カロチノイドを含んでいる。ミドリムシの真の光感受性部位はこの眼点ではなく、鞭毛の基部近くで2本の鞭毛が接する部分の鞭毛肥厚部が光受容機能を持ち、眼点はその方向からくる光線が感光点に達するのを妨げるもので色素楯板といわれる。これと感光点により方向視眼としての機能が生じると言われている。繊毛虫の中でもクロレラを共生体としてもつ *Climacostomum virens*, *Euplotes daidaleo*, *Paramecium bursaria* ようなものは明るいところに集まる傾向があるが、クロレラ共生体を除去すると光機械的応答がなくなることから厳密な意味で光走性を持つとはいえない。



ミドリムシ(ミドリムシ植物)

図2. ミドリムシの模式図

4-2 葉緑体をもたない原生動物の光行動

繊毛虫は単細胞動物で、クロレラを共生しないものは光合成をしないが、色々な光に誘起される行動をとることが知られている。光刺激の方向を認識する一種の光定位反応である光走性がいろいろな繊毛虫において観測されている。動物の光行動は眼による光受容により発現するが、光受容器が分化していない繊毛虫においても光行動が観測されるというのはいったいどこで光を感受しているのだろうか。光走性を示す繊毛虫は形態的特徴か

ら幾つかに分類することができる³⁾。まず、一つは明るい色を持つものである。これらは細胞膜直下に色素顆粒を持つ。この色素顆粒が動物の光行動を仲介する光受容体であることが示唆されている。第二のグループは穏やかな飢餓の状態では眼点を生成するものである。たくさん餌を食べた状態や強い飢餓の状態では眼点がはっきりしない。第三のグループは口腔内に光を分散する曲体状組織である水晶体小器官生じるものである。また他に、細胞質と平たい結晶が交互に層になった群体状の小器官をもつグループや光走性は認められるもののまだその形態的特徴が十分研究されていないものもある。光感受性の分子としては今のところステントリン⁵⁾とブレファリズミン⁶⁾の二種の色素がの光行動を媒介することが明らかにされているだけである。(図3)

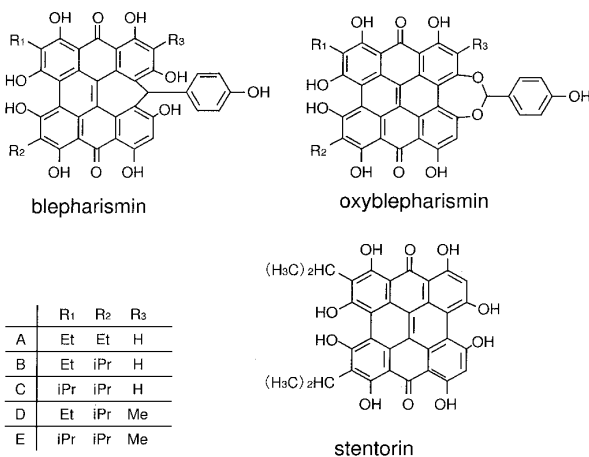


図3. 光感受性色素ステントリン、ブレファリズミン、オキシブレファリズミンの化学構造

4-2-1 細胞膜下に色素顆粒をもつもの

繊毛虫の光感受性は今から100年以上昔から知られている^{7, 8)}。青い色のソライロラップムシ (*Stentor coeruleus*) は繊毛虫の中で光走性が最初に研究されたものである⁹⁻¹³⁾。ソライロラップムシの青い色は細胞膜直下に分布する色素タンパク質による。(図4) これは直径0.3-0.6 μmで繊毛列の間に細胞体内に沿って縦に数列になって分布している色素顆粒内に局在する。図5にソライロラップムシのステップ状 (滑らかでない不連続な) 光驚動

性応答を示した⁹⁾。媒質の暗部から照射域に泳いでいくと、明暗の境界で遊泳を停止し、繊毛運動が反転している。ソライロラップムシは光驚動性や光走速性に加え負の光走性を示すが、*S.niger*は黄色の種で、光に向かう走性を持っている¹⁴⁾。ブレファリズマ (*Blepharisma japonicum*) は赤い色素を持っているが¹⁵⁻¹⁹⁾、これは光驚動性により、光を避ける行動をとるが、これもたぶん負の光走性の結果と考えられている。この三種の他に共生生物を持つ *Strombidium oculatum* が光走性を持つこと²⁰⁾ が1990年代初期に報告されている。ここでは光走速性や光驚動性のために結果的に光に集まっていると考えられる。ソライロラップムシはある特定方向から光をうけたとき、光源から遠ざかるようにおよいでいく。つまり、光の方向に平行に泳ぐ。これはほんものの負の光走性である⁹⁾。

赤い繊毛虫であるブレファリズマも細胞膜下に0.5 μmの赤い色素顆粒が繊毛列に沿って数列ならび (図6)、細胞全体を着色していると同時に、この色素が光感受性であるといわれている。ブレファリズマは光に敏感で光回避行動をする。さらに、ブレファリズマでは弱い光の照射下では徐々に色素量が減少したり、色素自体も光照射下ではブレファリズミン (赤) からオキシブレファリズミン (青紫) に変わったりして (図3)、環境に適応する。また、あまり強い光を照射すると死ぬ。ブレファリズマは強い光を避けるため、光感受性が発達したと考えられている。そもそも、この赤い色素は毒性で他の繊毛虫に食べられるのを免れるための防御のための毒と著者は考えている²¹⁻²⁵⁾。しかし、この赤い色素ブレファリズミンは光増感性をもち、酸素にエネルギーを移動して、活性酸素を生ずる。そのため、ブレファリズマは強い光を避けるため、光感受性を発達させる必要があった。色素を抜いたブレファリズマは、光感受性がなくなり、強い光にあたっても死ななくなるが、他の捕食性繊毛虫には食べられやすくなってしまう。ブレファリズマにとっては毒性のあ

る色素でしっかり防御し、しかも、強い光にあたって死なないように、光を避けなければならない。ブレファリズミンが光センサーとして機能していることは、色素の吸収スペクトルが光行動の作用スペクトルと一致していることなどから明らかになっている¹⁵⁾。

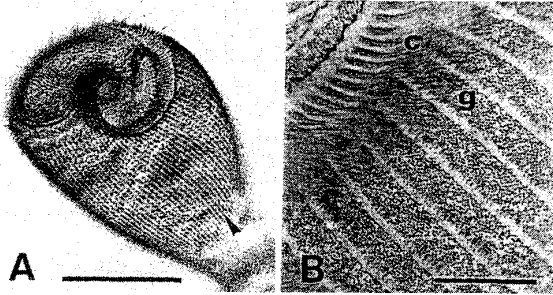


図4. ラッパムシの光学顕微鏡写真A) 色素が縦に並んでいる。B) 色素顆粒gは繊毛に平行に数列並んでいる。cは口部の繊毛

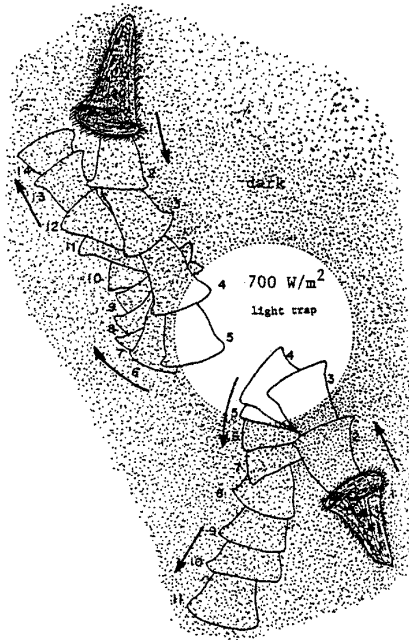


図5. ラッパムシのステップ状の光回避運動 光照射部域に入ると繊毛の動きが逆転する。



図6. ブレファリズマの光学顕微鏡写真

4-2-2 飢餓時に眼点を生ずるもの

ある種の繊毛虫は餌を他べる前と後で、また、ライフサイクルの異なった段階で、異なった光走性を示す²⁶⁾。少し飢えた*Nassula citrea* に眼点がはっきり見えることを図7に示す。飢えた細胞が正か負の光走性を示すとすると、たくさん餌を食べた細胞は光の方向から逃げようとする負の光走性を示す。光走性の逆転は眼点を形成する繊毛虫 *Chlamyodon mnemosyne* や、*Ophryoglena catenula*においてみられる。*Chlamyodon mnemosyne*は少し飢餓の条件で正の光走性を示す。このとき、細胞はオレンジ色の数百の粒子からなる眼点以外は透明である。光走性の逆転はシアノバクテリアを餌として食べたとき起こる。たくさん青い食胞が形成された後、細胞は同じ光に対して負の光走性を示す。このとき、眼点は消えている。分裂中の細胞は新しい眼点が形成されるまでは光の方向から逃げる。極度に飢えて眼点を形成する粒子がわずかかほとんどないときは光走性を示せない。



図7. *Nassula citrea* の眼点

4-2-3 口腔内に光を分散する曲体状水晶体をもつもの

Ophryoglena catenula は口腔内に強く光を分散する曲体状のFeulgenによって染まる水晶体をもつ³⁾。(図8) これは細胞の前方に対して 25° — 50° の角度をなしている。水晶体の大きさは $6-9 \mu\text{m}$ の長さで $2.5-3.5 \mu\text{m}$ の幅 $1-1.5 \mu\text{m}$ の深さをもっている。

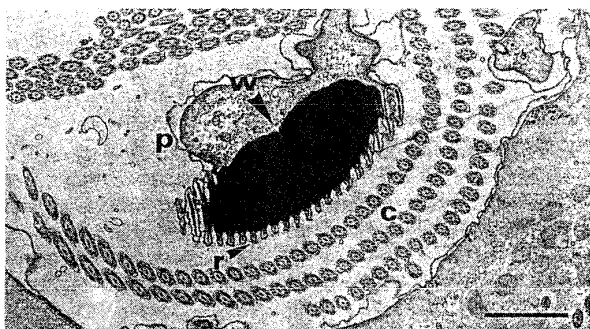


図8. *Ophryoglena catenula* 透過電子顕微鏡写真。
w; 水晶体、p; 細胞膜、c; 繊毛、r; 水晶体の凸面のうね状構造

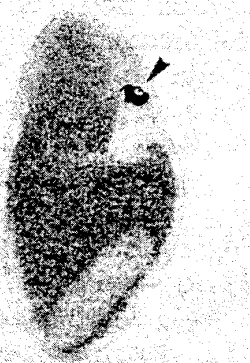


図9. *Ophryoglena macrostoma* の水晶体の光学顕微鏡写真

透過電子顕微鏡写真では電子密度の濃い分散体が口腔内の細胞膜の近くにあるのがわかる。この水晶体は膜に包まれてはいない。*Ophryoglena macrostoma*にも同様な水晶体がある。(図9) *Ophryoglena catenula*は大きな無色の繊毛虫であるが、細胞の大きさや形、運動性や外部からの刺激に対する感受性が、細胞のステージによって甚だしく異なる。*thronts*という自由に泳ぎ、食欲も旺盛な状態では、正の光走性をもつ。*protomonts*といういっぱい餌を食べた状態では動きが鈍くなり、光走性が正から負に変わる。さらに、*tomonts*というまったく動かない状態では機械的刺激ののちは負の光走性をもつ。水晶体はすべての生活環で存在するが、餌を食べた後では見えにくくなる。魚に寄生している *Ichthyophthirius multifiliis* という繊毛虫は餌を食べる前だけ光の方向を向く。餌を取ったあとではこの能力は失われる。このとき光には感受性がないが、正の重力走性が認められる³⁾。

4-2-4 群体状の結晶をもつもの

Porpostoma notatum は群体状の水晶体の小器官をもつ^{28, 29)}。(図10) この中に平らな結晶のようなものが見える。この小器官は口腔内の細胞膜の直下にある。平らな結晶と細胞質が交互につみかさなったように見える。このような多層の反射体は *Chlamydomonas reinhardtii* や他の鞭毛虫でもみられることがある。*Porpostoma notatum* は、飢えているときは光源から遠ざかったり近づいたりするが、餌を食べた後では明らかな負の光走性が見られる。

以上述べてきた繊毛虫の光感受性器官について、表1にまとめた。

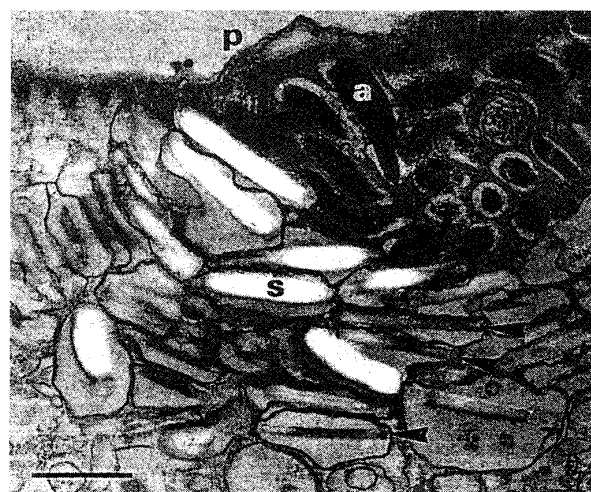


図10. *Porpostoma notatum* 透過電子顕微鏡写真。矢頭; 平らな結晶が見られる。s; 固定処理の過程で失われた結晶部分、a; 不定形物質、p; 細胞膜

5. 光感受とシグナル伝達

原生動物の光機械的応答の機構は、光信号を知覚し、それが光化学的過程で細胞内の信号となり、生化学的過程で信号が増幅され、電気生理学的な機械的反応を引き起こし、それが繊毛運動の反転となって、原生動物の行動変化となって現れる。この機構はソライロラップムシについて比較的よく研究されている。ソライロラップムシの光レセプター分子はステントリンという色素であることがわかっている^{4, 9)}。ステントリンはタンパク質と

原生動物における光感受性器官について

表1. 光走性をもつ繊毛虫

1) 細胞膜下に色素顆粒をもち、色がついている種(ラッパムシ目)

種	光走性(餌を摂取した前/後)	光走速性・光驚動性	光走性に関する形態的特徴	光受容体分子
<i>Stentor niger</i>	正	不明	黄色素顆粒	
<i>Stentor coeruleus</i>	負	光走速・光驚動性	青色素顆粒	ステントリン
<i>Stentor multiformis</i>	負	光驚動性	緑紫色素顆粒	
<i>Blepharisma japonicum</i>	負	光走速・光驚動性	赤色素顆粒	ブレファリズミン
<i>Fabrea salina</i> ^{30, 31)}	正	光驚動性	無色?	ヒペリシン類似?

2) 飢餓時に眼点を生じる種(キルトス目、ナスラ目)

種	光走性(餌を摂取した前/後)	光走速性・光驚動性	光走性に関する形態的特徴	光受容体分子
<i>Chlamydonon mnemosyne</i>	正/負	光走速	橙色眼点	
<i>Nassula citrea</i>	負/負	光走速	黄色眼点	
<i>Nassula ornata</i>	負/負	不明	着色眼点	
<i>Obertrumia georgiana</i>	負/負	不明	着色眼点	

3) 口腔内に光を分散する曲体状水晶体小器官をもつ種(ミズケムシ目)

種	光走性(餌を摂取した前/後)	光走速性・光驚動性	光走性に関する形態的特徴	光受容体分子
<i>Ophryoglena catenula</i>	正/負	光走速	水晶体	
<i>Ophryoglena macrostoma</i>	正/負	光走速	水晶体	
<i>Ophryoglena</i>	正・負/負	不明	水晶体	
<i>Ichthyophthirius multifiliis</i>	正	不明	水晶体	

4) 群体結晶器官をもつ種(アンキスツルム目)

種	光走性(餌を摂取した前/後)	光走速性・光驚動性	光走性に関する形態的特徴	光受容体分子
<i>Porpostoma notatum</i>	dia/負	不明	群体結晶器官	

5) 詳細な研究がされていない種(ハルテリア目、ホロフリア目)

種	光走性(餌を摂取した前/後)	光走速性・光驚動性	光走性に関する形態的特徴	光受容体分子
<i>Strombidium oculatum</i>	正	不明	不明	
<i>Urotricha spec.</i>	負	不明	不明	

共有結合しており、このタンパク質が光アセンプリーとして働いていると考えられている。色素タンパク質は直径0.3から0.6 μm の大きさで繊毛列間に沿って縦に分布している色素顆粒内に局在している。光信号は光センサー分子の励起状態を経て、細胞内のpHを低下させる。ステントリンのプロトン脱離あるいは高速の電子移動反応が初期光知覚変換過程として機能しているらしい。ステントリンの光励起がトランスデュースン類似のGタンパク質の活性化と関連していることが示唆されている。細胞質のpH変化は分極に敏感

なカルシウムチャンネルを開き、カルシウムの流入を促し、繊毛逆転という応答に結びつく。

6. 光感受性行動の生態学的利点

原生動物のこれら光感受性行動は生存のためになにか有利な点があるのであろうか。考えられる点としては、光に集まる餌に近づきやすくなる(飢えているときに眼点を生じるのもこのためであろう)、捕食者から逃げる、

有害な光からのがれられる (ブレファリズマやステンターの光回避行動はこのためであると考えられている)、接合する相手に出会いやすくなることである³⁾。

7. まとめ

繊毛虫は光に応答する様々な戦略を発達させてきた。重力や物理学的力、熱、化学物質を感受する機構は、まず、細胞膜によって刺激が媒介されるが、光を感受する機構は光を感知するアンテナのような器官を必要とすることがわかってきた。そのような光感受の器官は、細胞の中に生ずる色素であったり、水晶体のようなものであったりするが、まわりの環境に応じて、これらの色素を増減させるなどして、柔軟な対応をしていることに驚かされる。単細胞生物の光感受性の細胞小器官は、後生生物の光感受性器官である眼の最も原始的な萌芽であり、その光シグナルの伝達の経路は、高等動物のロドプシン以外はほとんどわかっておらず、今後の研究が期待される。

References

1. 岩波生物学辞典第4版 岩波書店
2. 単細胞動物の行動 内藤豊著 東京大学出版会
3. H.-W. Kuhlmann, Photomovements in Ciliated Protozoa. (1996) *Naturwissenschaften*, 85(4), 143-154.
4. 単細胞繊毛虫の光機械的応答 ピルスン・ソン著 化学と工業 第48巻第10号p1222(1995)
5. Tao N., Orland M., Hylon J.S., Gross M. and Song P.S. (1993) *J. Am. Chem. Soc.*, 115, 2526-2528.
6. Checucci G., Shoemaker R.S., Bini E., Cerny R., Tao N.B., Hylon J.-S., Gioffre D., Ghetti F., Lenci F. and Song P.S. (1997) *J. Am. Chem. Soc.*, 119, 5762-5763.
7. Jennings H.S. (1906) *Behavior of the lower organisms*. Columbia University Press-MacMillan, New York.
8. Mast S.O. (1906) *J. Exp. Zool.* 3, 359-399.
9. Song P.-S. Hader D.-P. and Poff K.K. (1980a) *Photochem. Photobiol.* 32, 781-786. (1980b) *Arch Microbiol.* 126, 181-186.
10. Song P.-S. (1981) *Biochim. Biophys. Acta* 639, 1-29.
11. Walker E.B., Lee T.Y. and Song P.S. (1979) *Biochim. Biophys. Acta* 587, 129-144.
12. Wood D.C. (1976) *Photochem. Photobiol.* 24, 261-266.
13. Song P.S. and Walker E.B. (1981) *Biochemistry and physiology of protozoa*, vol.2, Academic Press, New York, 199-211.
14. Tuffrau M. (1957) *Bull. Soc. Zool. de France, Ann. Biol.*, 4, 354-356.
15. Matuoka T. (1983) *J. Protozool.* 30, 409-414.
16. Matuoka T. and Taneda K. (1992) *Zool. Sci.*, 9, 529-532.
17. Tsuda T. and Matsuoka T. (1994) *Microbios.*, 77, 153-160.
18. Giese A.C. (1973) *Blepharisma, The biology of the light-sensitive protozoan*. Stanford University Press, Stanford.
19. 光行動にかかわる新しい光センサー 松岡達臣著 遺伝 51巻7号(1997)
20. Faure-Fremiet (1948) *Bull. Biol. France-Berlg.* 88, 3-23.
21. Spitner D., Höfle G., Klein I., Pohlan S., Ammermann D. and Jaenicke L. (1998) *Tetrahedron Lett.* 39, 4003-4006.
22. ブレファリズミン、オキシブレファリズミンの毒性と光毒性 寺嶋昌代、飯尾英夫、春本晃江 *The Japanese Journal of Protozoology* vol.32 No.1 p37(1999)
23. Terazima M., Iio H. and Harumoto T., Toxic and Phototoxic Properties of the Protozoan Pigments Blepharismine and Oxyblepharismine. (1999) *Photochemistry and Photobiology*, 69(1) 47-54.
24. Miyake A., Harumoto T., Salvi B. and Rivola V., *Eur. J. Protistol.* 25, 310-315.
25. Harumoto T., Miyake A., Ishikawa N., Sugibayashi R., Zenfuku K. and Iio H. (1998) *Eur. J. Protistol.* 34, 458-470.
26. Kuhlmann H.W. and Hemmersbach-Krause R. (1993) *Naturwissenschaften* 80, 139-141.

27. Kuhlmann H.W. and Hemmersbach-Krause R. (1993) *J. Photochem. Photobiol. B*, 21, 191-195.
28. Kuhlmann H.W., Braucker R. and Schepers A.G. (1996) Leipzig Universitätsverlag, Leipzig, 98-100.
29. Kuhlmann H.W., Braucker R. and Schepers A.G. (1997) *Eur. J. Protistol.* 33, 295-304.
30. Colombetti G., Marangoni R. and Macheimer H. (1992) *Med. Biol. Environm.*, 20, 93-100.
31. Marangoni R., Gobbi L., Verni F., Albertini G., and Colombetti G. (1996) *Acta Protozool.* 35, 177-182.

—一般教養—