Mini-Review

水田の繊毛虫相について

高橋 忠夫・洲 濱 幹 雄

広島大学理学部動物学教室

〒724 東広島市鏡山1丁目3番1号

Ciliated Protozoan Fauna in Paddy Fields

TADAO TAKAHASHI and MIKIO SUHAMA

*Zoological Institute, Faculty of Science, Hiroshima University
Kagamiyama, Higashi-Hiroshima 724, Japan*

(Received September 14, 1990—Accepted February 15, 1991)

Abstract: Soil or terrestrial ciliates live in the water which may either cover the surfaces of litter as a thin film or fill the pores of soils. These ciliates, which may adapt to various environments from dry to wet depending on the weather, share some important roles in the natural ecosystems. Nevertheless, only a little knowledge has been available on their taxonomy and ecology. This is mainly due to the difficulty in identifying ciliate species, and to the lack of appropriate methods for detecting soil ciliates and for estimating their biomass. This review presents a list of ciliate species in straws of rice-stubbles and in soils from drained paddy fields which are considered one of the terrestrial habitats. A total of 79 species belonging 12 orders were found in the straws and soils. The number of hypotrich species (37 species; 46.8%) was remarkably greater than that of other taxa. These ciliates successively emerged as free-swimming forms when straws or soils were placed in the petri dishes containing tap water. A common adaptive trait of these ciliates may be their ability to produce resting cysts. The tests of drought resistance indicated that more than half of them remained viable in a desiccated state for 18 days. Finally, a brief discussion was made on some problems to be resolved in soil ciliate ecology.

Key words: Ciliate fauna, paddy fields, soil ciliates, succession, drought resistance

はじめに

原生動物、とりわけ繊毛虫類は、捕食、運動（移動）、増殖（有性生殖および無性生殖）等を行なう生活の場として水の存在を必須としている¹⁰⁾。しかし、繊毛虫の自由遊泳種は海、湖沼、河川のように永続的に水が存在する生息場所だけでなく、陸上にも生息している。すなわち、雨水等で一時的に生じる水溜まりのような少量水域や土壌（ここでは広義に砂、土、粘土、岩石だけでなく、地上に落ちて積もった落葉、その他の有機的および無機的堆積物や構造物も含める）の表面を覆う水の層や、土壌の隙間に入り込んだ間隙水中などが、

彼らの生活の場である。これらの生息場所は天候によって、乾燥状態から湿潤状態まで変動し、さらに夏期と冬期の温度差も他の水域に比べて大きい。従って、このような環境に適応した繊毛虫は一般に土壌繊毛虫 (soil ciliates) または、陸生繊毛虫 (terrestrial ciliates) と呼ばれる。しかし、これらの繊毛虫の生活の場は水中であるので、真の意味での陸生ではない。最近、ヨーロッパの研究者を中心に、土壌繊毛虫の研究が進みつつあり、新種だけでなく新属も次々に記載されている。主要なものとしては、Blatterer & Foissner³⁾, Bradbury & Olive⁵⁾, Buitkamp^{6,7)}, Buitkamp & Wilbert⁸⁾, Foissner¹⁷⁻²¹⁾, Hemberger²⁵⁾, Hemberger & Wilbert²⁶⁾,

Olive & Blanton²⁴⁾等の報告がある。しかし、このような研究においても土壌織毛虫の検出法や定量法はまだ確立していないことを、Foissner²⁰⁾は指摘している。また、微小生息場所の特徴と出現種との相関関係や、それらの織毛虫の分布に関する知見は、まだ少なく、特に我が国では皆無に等しい状況である。さらに、土壌(陸生)織毛虫の定義も曖昧なもので、ここでは「土壌という生息場所で発見される織毛虫」と解釈する。

本稿では、土壌織毛虫の生態学的研究の手がかりを得る第一段階として、稲刈り後の水田から採取した稲株^{*1}と水田土壌(ここでは狭義に水田の表層土壌を指す)から出現する織毛虫について、我々の研究室で、10年以上前から断片的に調べられて来た結果を中心に、調査法、出現する種のリスト、およびこれらの種の耐乾燥性について述べる。また、これらの研究の問題点と今後の展望についても言及する。

水田は、春から初夏に水を満たされてから秋に水を落とされるまでは、少水量水域という生息場所を形成している。この時期には、周辺の用水路から土壌織毛虫とは見なせないもの、例えばゾウリムシなどが侵入してくる。しかし、秋に水田から水が落とされ、一度、乾燥すると、それに抵抗する手段を持たない織毛虫は死滅し、後にはいわゆる土壌織毛虫が残ると考えられる。従って、稲刈り後の水田は土壌織毛虫を研究するためのよいフィールドの一つということが出来る。その意味で、水田という生態系における織毛虫相を知ることが生態学的にも分類学的にも興味深く、それらを通して逆に水田の性質や、それを取り囲む環境要因を知ることも可能であるかも知れない。しかし、このような調査研究が殆ど行なわれていない原因は先にも述べたように、方法の不備と、織毛虫の分類同定が一般に極めて難しいためとも言える。また、現地調査が容易でないことや、織毛虫を分類同定出来る専門家が我が国には極端に少ないことも、研究が進まない原因の一つかも知れない。

1. 採集と調査法

土壌織毛虫の調査研究法として、いろいろな方法が提案されているが、それらは大きく2群に分けられる。第1は土壌サンプルを顕微鏡等で直接観察して織毛虫を検出する直接法、第2は土壌サンプルをなんらかの培養液にいて培養し、出現してくる織毛虫を調べる培養法である。どちらの方法も一長一短があり、直

接法では、織毛虫の検出が比較的難しく種数も個体数も僅かしか見つからないが、採取された土壌サンプル中で実際に活動している織毛虫の種数や個体数を正確に知ることが出来るという利点がある。一方、培養法では、種数も個体数もたくさん見つかるが、サンプル採取時に活動している織毛虫の現存量を推定するのは困難であるし、用いられた培養液の種類によって出現してこない種が存在する可能性を否定できない。しかしながら、我々の研究室では従来から、以下のような土壌サンプルの採取法と培養法を採用している。10月の中旬から翌年の3月ごろまでに、稲刈りの済んだ水田から、比較的乾燥した稲株を数株採取する。このとき、比較のために周辺の表層土壌(深さ5~10 mm程度)も数gずつ採取する。稲株は根の部分を持ち捨て、茎を1~2 cmの長さに切り刻み、ランダムに選んだ10断片前後を125 mlの煮沸水道水(水道水を約10分煮沸後、冷却したもの)^{*2}を入れた直径12 cmのシャーレに入れる。これを約23°Cに保ち、脱シストして自由遊泳個体として出現する織毛虫を経時的に観察し、記録する^{*3}。一方、水田土壌は1 g(湿重量)をサンプルとし、稲株と同様の処置をして調べる。殆どの場合、織毛虫は生きたまま観察して、種の同定を行なう。このとき1%メチルセルローズ液(ごく少量の塩基性フクシンを加えておくと、下毛類織毛虫の表層構造を生体染色することができる)^{*4}で、織毛虫の運動を抑制するか、または10 µg/ml NiCl₂液で麻酔する^{*5}。脱脂綿の繊維の隙間に織毛虫を閉じ込める方法もよく使われる。また、必要に応じて、酢酸カーミン等で核を染色したり、プロタルゴール(蛋白銀)を用いた鍍銀法²⁷⁾によって表層構造のより詳細な調査を行なって種を同定する。走査電子顕微鏡(SEM)による観察も種の同定には有効な手段である。SEM用試料は、材料をPárduczの固定液³⁵⁾で固定したのち、定法にしたがって作成する。なお、織毛虫の分類同定は主としてKahlのモノグラフ²⁸⁻³¹⁾によって行なったが、これだけで種を同定するのは困難で、Bick²⁾、Blatter & Foissner³⁾、Borror⁴⁾、Buitkamp^{6,7)}、Buitkamp & Wilbert⁸⁾、Corliss⁹⁾、Curds¹¹⁾、Curds *et al.*¹²⁾、Dragesco^{13,14)}、Dragesco & Dragesco-Kernéis¹⁵⁾、Foissner¹⁷⁻²¹⁾、Grell²³⁾、Hall²⁴⁾、Hemberger²⁵⁾、Kudo³²⁾、Small & Lynn³⁶⁾の文献も参考にした。また、分類体系は今日いろいろなものが提唱されているが、ここでは少し古いが現在広く使用されているLeviene *et al.*³³⁾のものに従うことにした(参照:洲濱ら³⁷⁾)。

Table 1. 各調査地点の稲株における種構成

種名	調査地点																	出現 地点数	出現率 (%)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17		
叢毛口綱																			
前口目																			
<i>Holophrya indica</i>							+	+	+			+			+	+		6	35.3
<i>Prorodon teres</i>																	+	1	5.9
<i>Pseudoprorodon lieberkuhni</i> *																	+	1	5.9
<i>Dileptus anser</i>					+	+											+	3	17.6
<i>Lacrymaria pupula</i> *						+												1	5.9
<i>Spathidium amphoriforme</i> *							+											1	5.9
<i>Spathidium cultriforme</i> *			+					+										2	11.8
<i>Spathidium muscicola</i>				+			+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	11	64.7
<i>Trachelophyllum apiculatum</i>					+													1	5.9
<i>Trachelophyllum clavatum</i>								+						+	+			3	17.6
側口目																			
<i>Litonotus fasciola</i> *	+															+		2	11.8
<i>Litonotus</i> sp*								+										1	5.9
コルボダ目																			
<i>Bursaria truncatella</i>				+													+	1	11.8
<i>Colpoda cucullus</i>	+			+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	14	82.4
<i>Colpoda steini</i> *						+	+		+			+		+	+	+		7	41.2
<i>Colpoda</i> sp.						+			+		+		+		+	+		6	35.3
<i>Tillina magna</i>		+				+	+		+		+	+		+	+	+	+	10	58.8
ナスラ目																			
<i>Leptopharynx sphagnetorum</i>				+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	14	82.4
<i>Leptopharynx</i> sp*																	+	1	5.9
<i>Pseudomicrothorax</i> sp. 1								+										1	5.9
<i>Pseudomicrothorax</i> sp. 2*										+								1	5.9
有シルトス目																			
<i>Trithigmostoma cucullulus</i> *		+	+														+	3	17.6
吸管虫目																			
<i>Acineta</i> sp.*																	+	1	5.9
<i>Podophrya</i> sp.*		+						+									+	3	17.6
貧膜口綱																			
膜口目																			
<i>Monochilum frontatum</i>	+				+			+										3	17.6
<i>Monochilum</i> sp.							+											1	5.9
<i>Tetrahymena vorax</i> *	+					+			+	+	+		+		+	+		8	47.1
有スクチカ目																			
<i>Cyclidium</i> sp.*								+										1	5.9
周毛目																			
<i>Epistylis rotans</i>						+		+										2	11.8
<i>Opisthostyla</i> sp.*												+						1	5.9
<i>Propygidium</i> sp.*									+							+		2	11.8
<i>Vorticella microstoma</i>	+	+	+		+		+		+	+	+		+	+	+	+	+	13	76.5

Table 1. つづき

種 名	調 査 地 点																	出現 地点数	出現率 (%)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17		
多膜口綱																			
異毛目																			
<i>Blepharisma japonicum</i> *													+					1	5.9
<i>Blepharisma lateritium</i>										+								1	5.9
<i>Blepharisma undulans</i> *		+					+		+						+		+	5	29.4
少毛目																			
<i>Halteria grandinella</i>	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+		+		+		+	13	76.5
下毛目																			
<i>Amphisiella</i> sp.*		+																1	5.9
<i>Gonostomum affine</i>							+	+	+	+	+		+	+	+		+	10	58.8
<i>Holosticha</i> sp. 1	+			+														2	11.8
<i>Holosticha</i> sp. 2*				+														1	5.9
<i>Holosticha</i> sp. 3		+					+	+		+			+		+	+	+	9	52.9
<i>Keronopsis monilata</i>																	+	2	11.8
<i>Keronopsis muscorum</i>							+	+				+			+		+	5	29.4
<i>Laurentiella acuminata</i> *							+											1	5.9
<i>Paruroleptus caudatus</i>		+	+					+				+			+			5	29.4
<i>Paraurostyla weissei</i> *													+					1	5.9
<i>Stichotricha aculeata</i> *																	+	1	5.9
<i>Stichotricha secunda</i>																	+	1	5.9
<i>Trachelochaeta bryophia</i> *					+		+			+			+	+	+			6	35.3
<i>Engelmanniella mobilis</i> *	+	+					+		+	+			+					6	35.3
<i>Gastrostyla steini</i> *			+															1	5.9
<i>Histiculus muscorum</i>	+				+					+					+			4	23.5
<i>Opisthotricha parallela</i>	+			+	+	+				+				+	+			7	41.2
<i>Oxytricha fallax</i>	+		+	+					+	+	+	+	+	+			+	10	58.8
<i>Oxytricha hymenostoma</i>									+			+				+	+	4	23.5
<i>Oxytricha minor</i>					+										+			2	11.8
<i>Oxytricha</i> sp. 1*									+									1	5.9
<i>Oxytricha</i> sp. 2	+	+																2	11.8
<i>Steinia balladynula</i> *							+									+		2	11.8
<i>Steinia granulata</i>	+							+		+					+		+	5	29.4
<i>Steinia muscorum</i> *		+									+							2	11.8
<i>Stylonychia curvata</i>								+				+						2	11.8
<i>Stylonychia lemnae</i>									+									1	5.9
<i>Stylonychia muscorum</i>							+	+	+	+	+		+		+	+	+	9	52.9
<i>Urosoma acuminata</i> *	+																	1	5.9
<i>Aspidisca</i> sp.*	+																	1	5.9
<i>Euplotes encysticus</i>			+	+												+		3	17.6
<i>Euplotes patella</i> *						+												1	5.9
種 数	15	11	10	7	13	15	20	16	20	13	13	14	14	12	21	18	24		

* 稻株にのみ出現した種。他は土壌と共通種。(Takahashi *et al.*³⁸⁾)

Table 2. 各調査地点の土壤における種構成

種 名	調 査 地 点																	出現 地点数	出現率 (%)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17		
叢毛口綱																			
前口目																			
<i>Holophrya indica</i>							+											1	5.9
<i>Prorodon teres</i>																	+	1	5.9
<i>Dileptus anser</i>		+			+													2	11.8
<i>Lacrymaria vermicularis</i> *		+						+						+				3	17.6
<i>Spathidium lionotiforme</i> *																	+	1	5.9
<i>Spathidium muscicola</i>							+											1	5.9
<i>Trachelophyllum apiculatum</i>								+	+									2	11.8
<i>Trachelophyllum clavatum</i>									+									1	5.9
<i>Trachelophyllum</i> sp.*		+													+			2	11.8
コルボダ目																			
<i>Bursaria truncatella</i>											+							1	5.9
<i>Colpoda cucullus</i>																	+	1	5.9
<i>Colpoda</i> sp.								+				+	+					3	17.6
<i>Tillina magna</i>								+	+								+	4	23.5
ナスラ目																			
<i>Leptopharynx sphagnetorum</i>	+	+			+		+			+			+	+	+		+	9	52.9
<i>Microthorax simulans</i> *												+						1	5.9
<i>Pseudomicrothorax</i> sp. 1									+									1	5.9
有シルトス目																			
<i>Chilodonella uncinata</i> *																+		1	5.9
貧膜口綱																			
膜口目																			
<i>Monochilum frontatum</i>	+				+						+			+				4	23.5
<i>Monochilum</i> sp.																	+	1	5.9
<i>Ophryoglena</i> sp.*														+				1	5.9
周毛目																			
<i>Epistylis rotans</i>																+		1	5.9
<i>Vorticella microstoma</i>		+	+		+						+		+	+	+	+	+	9	52.9
多膜口綱																			
異毛目																			
<i>Blepharisma lateritium</i>														+				1	5.9
少毛目																			
<i>Halteria grandinella</i>	+	+			+		+			+			+	+		+	+	9	52.9
下毛目																			
<i>Gonostomum affine</i>						+			+				+		+			4	23.5
<i>Holosticha</i> sp. 1	+																	1	5.9
<i>Holosticha</i> rp. 3																+	+	2	11.8
<i>Keronopsis monilata</i>											+			+				2	11.8

Table 2. つづき

種 名	調 査 地 点																	出現 地点数	出現率 (%)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17		
<i>Keronopsis muscorum</i>															+			1	5.9
<i>Keronopsis</i> sp.*									+									1	5.9
<i>Paruroleptus caudatus</i>		+			+	+	+	+	+		+		+	+	+	+	+	12	70.6
<i>Pseudourostyla levis</i> *		+																1	5.9
<i>Stichotricha secunda</i>										+								1	5.9
<i>Histiculus muscorum</i>						+												1	5.9
<i>Opisthotricha parallela</i>			+		+	+	+	+		+				+	+		+	9	52.9
<i>Opisthotricha</i> sp.*									+									1	5.9
<i>Oxytricha fallax</i>													+	+				2	11.8
<i>Oxytricha hymenostoma</i>														+		+		2	11.8
<i>Oxytricha minor</i>							+											1	5.9
<i>Oxytricha</i> sp. 2	+																	1	5.9
<i>Steinia granulata</i>										+	+		+				+	4	23.5
<i>Stylonychia curvata</i>								+										1	5.9
<i>Stylonychia lemnae</i>									+									1	5.9
<i>Stylonychia muscorum</i>								+					+					2	11.8
<i>Aspidisca lynceus</i> *								+										1	5.9
<i>Aspidisca turrita</i> *																	+	1	5.9
<i>Euplotes encysticus</i>		+																1	5.9
種 数	5	9	2	0	7	5	9	9	8	5	6	1	9	12	9	6	12		

* 土壌にのみ出現した種。他は稲株と共通種。(Takahashi *et al.*³⁸⁾)

2. 出現する繊毛虫の種構成

1980年に広島県および山口県の17調査地点から採取された稲株と水田土壌から出現した繊毛虫の種のリストをそれぞれTable 1と2に示した(Takahashi *et al.*³⁸⁾)。この調査では、稲株からは68種、土壌からは47種が出現し、全部で79種、そのうち共通種は36種、稲株からだけ出現したものは32種、逆に土壌からだけ出現したものは11種であった。しかし、後の調査から、これらの種は土壌と稲株のどちらからでも出現することが分かった(高橋、未発表)。しかし、稲株の間隙空間は土壌より広く、湿潤状態では充分に溶存酸素が保たれるが、乾燥しやすいという特徴があり、逆に、土壌は間隙空間が狭いので、保水性は稲株より優れているが、嫌氣的になりやすい傾向があると考えられる(参照: Bamforth¹⁾)。従って、今後の調査でこのような微小生息場所の違いに応じた、特異的な種が土壌または稲株中に見つかるかも知れない。Levine *et al.*³³⁾は

繊毛虫を3綱21目に分類しているが、稲株と土壌からはそれらのうち3綱12目が出現した。その内訳は、前口目(13種)、側口目(2種)、コルボダ目(4種)、ナスラ目(6種)、有シルトス目(2種)、吸管虫目(2種)、膜口目(4種)、有スクチカ目(1種)、周毛目(4種)、異毛口(3種)、少毛目(1種)、下毛目(37種)であった。すなわち、いわゆる下毛類に属する繊毛虫は、全出現種数の46.8%を占め、他の分類群のものに比べて極めて種数が多いという特徴がある。下毛類の繊毛虫は共通して背腹に扁平で、前後に長く、体は柔軟という特徴を持っており、これが間隙という生息場所です生活するのに適しているのかも知れない。Foissner²⁰⁾は、土壌繊毛虫の形態的特徴はサイズが小さい、すなわち、生息場所が小さくてもよいことであると述べている。この場合、体全体として小さいか、または細長くなる傾向があるという。Table 1と2に示した種のうち9調査地点以上から出現、すなわち出現率50%以上を示した種は稲株では10種(14.7%)、土

Table 3. 稻株から出現する織毛虫の遷移

[illegible]

Table 3. つづき

種 名	日 数											
	1	3	5	7	9	11	13	15	17	19	21	23
<i>Lacrymaria pupula</i>												+
<i>Trachelophyllum apiculatum</i>												+
<i>Aspidisca</i> sp.												+
<i>Spathidium muscicola</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
<i>Oxytricha hymenostoma</i>	+	+	+	+	+	+	+	+				
<i>Gonostomum affine</i>	+	+	+	+	+	+						
<i>Colpoda steini</i>	+	+	+	+								
<i>Oxytricha</i> sp. 1	+	+	+									
<i>Monochilum frontatum</i>		+	+	+	+	+	+	+				+
<i>Liionotus</i> sp.		+	+					+				
<i>Holophrya indica</i>		+	+	+	+	+						
<i>Stylonychia curvata</i>		+	+	+	+	+						
<i>Monochilum</i> sp.		+										
<i>Opisthostyla</i> sp.		+										
<i>Holosticha</i> sp. 1		+										
<i>Laurentiella acuminata</i>			+	+	+	+	+	+				
<i>Pseudomicrothorax</i> sp. 2			+	+	+	+						
<i>Spathidium amphoriforme</i>			+	+								
<i>Keronopsis monilata</i>				+	+	+						+
<i>Cyclidium</i> sp.				+	+	+	+	+	+			
<i>Stichotricha secunda</i>				+	+	+	+	+	+			
<i>Holosticha</i> sp.					+	+	+	+	+	+	+	
<i>Gastrostyla steini</i>					+	+	+	+				
<i>Pseudomicrothorax</i> sp. 1						+				+		
<i>Propyxidium</i> sp.						+	+	+	+			
<i>Stichotricha aculeata</i>									+	+		
合 計 種 類	18	29	33	38	41	45	41	45	43	42	41	46

(Takahashi et al.³⁸⁾)

壤では5種(10.6%)で、全体では10種(12.7%)であったが、これらのうち、*Leptopharynx sphagnetorum* (ナスラ目)、*Vorticella microstoma* (周毛目)、および *Halteria grandinella* (少毛目) は土壌と稲株に共通して高い出現率を示す種であり、これらは、どれも体長が50 μm 以下で、いわゆるサイズが小さいグループに属する繊毛虫であった。しかし、*Bursaria truncatella* (コルポダ目、体長800-1000 μm) や、*Blepharisma japonicum* (異毛目、体長約500 μm) のように極めて大型の繊毛虫も同時に出現するので、個々の繊毛虫のバイオマスと土壌環境とにどのような相関があるのかは今後さらに検討を要する課題である。

3. 遷 移

乾燥した稲株を水中に入れると、上に述べた繊毛虫が一度に出現するのではない。シャーレという閉鎖系で、約23°Cという条件を与えた場合 Table 3 に示したような繊毛虫相の遷移がみられた。出現順位や出現様式に、どの程度再現性があるのか、また野外において稲株が冠水したときの状況をそのまま反映しているのかどうかはまだ分かっていない。しかし、この表から分かるように、一度、遊泳個体として出現すると観察を打ち切った23日目までずっとその存在が確認できるものは68種中45種(66.2%)と、途中で確認できな

くなるもの 23 種 (33.8%) がある。これには、各纖毛虫の外的あるいは内的要因が複雑に関係していると考えられる。外的要因としては、脱シスト要因 (栄養分, 餌, 浸透圧, pH, 温度, 脱シスト誘因物質等), 捕食—被捕食の関係 (=食物連鎖), シスト形成要因 (飢餓, 老廃物の蓄積, 乾燥, 温度, 浸透圧, pH, 纖毛虫自身または他の生物が放出するシスト形成誘因物質等) 等があるが, その総合的解析は容易ではない (Corliss & Esser¹⁰⁾)。土壌サンプルを水に浸した直後に観察できる纖毛虫は間隙水中で、既に活動していたもので、他の大部分はシストの状態で存在し、水に浸されてから、種によって、または同一種でもシストになる前または後の生理的条件下に従って、ある時間を経過した後にのみ脱シストする。また、観察期間中ずっと遊泳個体が存在している種でも、それらを単離培養してみると、水や栄養分、餌が不足しているとは考えにくい状態の時でも、シストを形成する。また Table 3 で、途中で遊泳個体が観察できなくなる種も、捕食されたり、環境との不適合等で死亡したりするだけでなく、シストを形成したために遊泳個体が確認できなくなったものと判断され、これがいわゆる遷移の実態と考えられる。このような生活様式は、土壌纖毛虫にとって、非常に適応的なものである。すなわち、水の存在に直ちに反応して脱シストしたのでは、水が短期間しか存在しないようなときには、生き残ることができないであろう。従って、水がある期間存在していることを認識してから脱シストすることは生き残るための有利な性質と言える。さらに、水がまだ充分に存在しているうちにシストを形成しておくことも、水の急速な消失が起きたときに、対処する戦略として有効である (参照: Fenchel¹⁶⁾)。

脱シストやシスト形成のメカニズムの実験的解析は野外環境における纖毛虫の適応戦略を、より詳しく知るうえで興味深い。土壌纖毛虫の 1 種である *Blepharisma* のシストは、バクテリアを多量に含む栄養豊富な液で脱シストし、*Colpoda steini* も、植物の浸出液で脱シストが誘導されることが報告されている (参照: Giese²²⁾)。しかし、シストが外液中のバクテリアや栄養分の存在をどのような機構で認識するのかはまだ全く解明されておらず、興味ある問題である。また、Table 3 に示された纖毛虫の出現の仕方は捕食—被捕食の関係とは相関が低いようである。何故なら、同じバクテリア食の纖毛虫でも *Colpoda* 属のものは比較的早期に出現するのに対して、*Euplotes encysticus* は

20 日以上経てから出現しているし、纖毛虫食のものでも *Spathidium* 属は早く出現するが、*Trachelophyllum* 属のものは 2 週間以上経てから脱シストしているからである。このことは、餌の有無よりは、纖毛虫自身の内的要因のほうが脱シストの時期と深く関係しているように思われるが、これについては今後さらに調べる必要がある。一方、シスト形成誘因物質については、我々の研究室で、下毛類の *Euplotes encysticus* を用いて、現在、分析を進めている。この物質は、この纖毛虫自身だけでなく、他の纖毛虫や動物性鞭毛虫によっても外液に放出されている比較的安定な低分子の蛋白質である (Yonezawa³⁹⁾; 米沢, 高橋⁴⁰⁾)。纖毛虫 *E. encysticus* は、この物質がある濃度を越えて存在すると短時間 (約 3 時間以内) でシストを形成する。全ての纖毛虫がこのような機構でシスト形成を行なっているとは言えないが、野外において、乾燥の進行に伴う外液中のこのような物質の濃度上昇が纖毛虫のシスト形成を促進しているとすれば、適応機構として興味深い。

4. 水田に生息する纖毛虫の耐乾燥性

水田から採取して来た直後の稻株は、乾燥しているようでも、かなりの間隙水を含んでいる。そのような稻株の茎の組織断片を顕微鏡で直接観察すると、先にも述べたように、纖毛虫や鞭毛虫が間隙水中を遊泳しているのが観察され、さらにシストの存在も確認できる。これらのシストや間隙水中の纖毛虫は実際にどの程度の乾燥に耐えることができるのであろうか。Fig. 1 は採取して来た直後の稻株の茎 0.9 g (湿重量) を約 33°C の乾燥器内に保持したときの経時的な重さの変化を示したものである (山元, 未発表)。茎の湿重量は 2 日間の乾燥で、ほぼもとの 1/3 にまで減少し、その後は殆ど変化しない。このことは、最初の 2 日間で、間隙水や組織内部の水分の大部分が失われたことを意味している。このような茎を各乾燥期間毎に煮沸水道水をいれたシャーレ内に入れ、14 日間の観察中に 1 回でも出現が確認された種を全て記録した。結果は Fig. 2 に示したように、0 日、すなわち、乾燥させずに茎を水に浸したとき (対照区)、この実験では 26 種が出現した。その後、乾燥日数に従って、出現種数は徐々に減少するが、18 日間乾燥させてもなお 50% 以上の種が乾燥に耐えて、水に浸されれば再び遊泳個体として出現できることが分かる。しかし、一方で、奇妙なことに、

Fig. 1. 乾燥に伴う稲の茎の重さの変化。縦棒は標準偏差を示す。

稲株を乾燥させずに水中に入れたときには存在が確認できなかったのに、乾燥後、初めて出現が確認される種があることも分かる。これには3つの可能性が考えられる。一つは、実際には、乾燥期なしでも出現したのだが、脱シスト後まもなく捕食されてしまい、観察できなかったのが、乾燥によって捕食者の増殖が抑制されたために、捕食を免れ、増殖できたのかも知れない。第2の可能性は、脱シスト要因として、ある期間以上の乾燥期が必要な種なのかも知れない。これは土壌繊維毛虫にはおおいに有り得る性質である。何故なら、このような性質があれば、長時間の乾燥に耐えられるだけでなく、風などの作用で分布域を広げるのに有利と考えられるからである。この可能性も今後の検討課題として残されている。もう一つの可能性は、同一の茎で乾燥度を変えて実験することは不可能なので、単純に茎毎に付着しているシストの種構成が異なっていただけなのかもしれない。ちなみに、一個の稲株の外側の茎と内側の茎で種構成を4調査地点について比較した結果では、特に株の内側または外側を好む繊維毛虫はいないようであるが、株の内側と外側で、同一の出現の仕方をした種は平均64.7%で、残りの約35%の種は異なる出現の仕方をした(和田, 未発表)。これは、

当然、茎間だけでなく稲株毎にも種構成はかなり異なっていることを意味し、上述のような実験には、試料のサンプリングに工夫をする必要があることを示唆している。従って、上述の結果も、再検討する必要がある。

5. おわりに

土壌は、一見したところ、水の存在なしには生活できない繊維毛虫にとって、適した生息場所とは思えない。しかし、ここで紹介したように、水を落とした後の水田の稲株や表層土壌に代表される、いわゆる土壌という生息場所にも多数の繊維毛虫が生息している。これらの繊維毛虫の約45%は下毛類に属するものであり、さらに稲株と水田土壌に共通して高い出現率を示した種はFoissner²⁰⁾の指摘どおりサイズの小さい繊維毛虫であった。これらは土壌の間隙という狭い空間での生活に適応した種と見ることができよう。しかし、一方で、*Bursaria*のように繊維毛虫としては最大級のものも出現するので、必ずしも空間の広さだけが、そこに住める繊維毛虫の限定要因となっているわけではないようである。ただ、土壌繊維毛虫に共通した顕著な特徴は、シ

Fig. 2. 稲株の乾燥に伴う繊毛虫の出現種数。白ぬきの棒は茎を乾燥した後にも出現した種数を示す。

ストを作るといことである。土壌繊毛虫の群集では、水が存在するとき、脱シスト要因、シスト形成要因、捕食—被捕食の関係等が複雑に関連し合って、いわゆる遷移という現象が生じる。このような土壌繊毛虫群集の解析は生態学的に非常に興味ある課題であり、この分野の今後の研究の発展が望まれる。ここで紹介した水田における土壌繊毛虫の研究はまだ予備的なもので、方法も確立してはいないので、より良い方法を開発して行く必要がある。たとえば、Foissner²⁰⁾は直接法と培養法の折衷案とでもいうべき方法として、10～50 g の新鮮な土壌サンプルを直径10～15 cm のシャーレに厚さ1 cm 程度に敷きつめ、これに十分な水を含ませ（冠水させない）、出現してくる繊毛虫を定期的に調査することを推奨しているの、試してみる価値はあるだろう。しかし、いずれにしても、土壌のサンプリングと調査地点の選定は慎重に考慮すべきである。ここでも述べたように、1本の稲株でも、それを構成している茎毎に付着している繊毛虫の種構成は異なっている場合が多い。従って、ある調査地点に関し

て、1～数本の稲株から得られたデータが、そのままその調査地点の水田全体、あるいはその地域全体の生態学的特徴を示したものとみなしてよいかどうかは、今後の研究によって評価されるべきであろう。また、もう一つの問題は、データの定量化をどの様にして行なうかであり、これも今後の検討課題の一つである。さらに、水田のみならず一般的な土壌の繊毛虫相に関する研究を進展させることで、我が国の土壌繊毛虫の分類学的、生態学的特徴がより明確になり、環境の指標生物としての利用も可能となるかも知れない。

文 献

- 1) Bamforth, S.S. 1985. The role of protozoa in litters and soils., *J. Protozool.* **32**: 404-409.
- 2) Bick, H. 1972. Ciliated protozoa: An illustrated guide to the species used as biological indicators in freshwater biology., World Health Organization, Geneva.
- 3) Blatterer, H. and W. Foissner. 1988. Beitrag zur

- terrícolas Ciliatenfauna (Protozoa: Ciliophora) Australiens., *Stapfia* **17**: 1-84.
- 4) Borror, A.C. 1972. Revision of the order Hypotrichida (Ciliophora, Protozoa), *J. Protozool.* **19**: 1-23.
 - 5) Bradbury, P.C. and L.S. Olive. 1980. Fine structure of the feeding stage of a sorogenic ciliate, *Sorogena stoianovitchae* gen. n., sp. n., *J. Protozool.* **27**: 267-277.
 - 6) Buitkamp, U. 1977. Über die Ciliatenfauna zweier mitteleuropäischer Bodenstandorte (Protozoa; Ciliata), *Decheniana (Bonn)* **130**: 114-126.
 - 7) Buitkamp, U. 1977. Die Ciliatenfauna der Savanne von Lamto (Elfenbeinküste), *Acta Protozool.* **16**: 249-276.
 - 8) Buitkamp, U. and N. Wilbert. 1974. Morphologie und Taxonomie einiger Ciliaten eines kanadischen Prariebodens., *Acta Protozool.* **13**: 201-210.
 - 9) Corliss, J.O. 1979. The ciliated protozoa: Characterization, classification and guide to the literature., 2nd ed., Pergamon Press, Oxford.
 - 10) Corliss, J.O. and S.C. Esser. 1974. Comments on the role of the cyst in the life and survival of free-living protozoa., *Trans. Am. Microsc. Soc.* **93**: 578-593.
 - 11) Curds, C.R. 1982. British and other freshwater ciliated protozoa. Part 1. Ciliophora: Kinetofragminophora: Keys and notes for the identification of the free-living genera., The Linnean Society of London and the Estuarine and Brackish-water Sciences Association, Cambridge Univ. Press, Cambridge.
 - 12) Curds, C.R., M.A. Gates, and D. McL. Roberts. 1983. British and other freshwater ciliated protozoa. Part 2. Ciliophora: Oligohymenophora and Polyhymenophora: Keys and notes for the identification of the free-living genera., The Linnean Society of London and the Estuarine and Brackish-water Sciences Association, Cambridge Univ. Press, Cambridge.
 - 13) Dragesco, J. 1966. Ciliés libres de Thonon et ses environs., *Protistologica* **2**: 59-95.
 - 14) Dragesco, J. 1970. Ciliés libres du Cameroun., *Annls Fac. Sci. Univ. fed. Cameroun.* 1-141.
 - 15) Dragesco, J. and A. Dragesco-Kernéis. 1986. Ciliés libres de l'Afrique intertropicale: Introduction à la connaissance et à l'étude des ciliés., *Fauna Tropicale* **26**: Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération, Paris.
 - 16) Fenchel, T. 1987. Ecology of protozoa: The biology of free-living phagotrophic protists., Science Tech Publishers, Madison, Wisconsin.
 - 17) Foissner, W. 1980. Taxonomische Studien über die Ciliaten des Großglocknergebietes (Hohe Tauern, Österreich). VI. Familien Woodruffiidae, Colpodidae und Maryniidae., *Acta Protozool.* **19**: 29-50.
 - 18) Foissner, W. 1982. Ökologie und Taxonomie der Hypotrichida (Protozoa: Ciliophora) einiger österreichischer Boden., *Arch. Protistenkd.* **126**: 19-143.
 - 19) Foissner, W. 1984. Infraciliature, Silberliniensystem und Biometrie einiger neuer und wenig bekannter terrestrischer, liminischer und mariner Ciliaten (Protozoa: Ciliophora) aus den Klassen Kinetofragminophora, Colpodea und Polyhymenophora., *Stapfia* **12**: 1-165.
 - 20) Foissner, W. 1987. Soil protozoa: Fundamental problems, ecological significance, adaptations in ciliates and testaceans, bioindicators, and guide to the literature., *Prog. Protistol.* **2**: 69-212.
 - 21) Foissner, W. 1987. Neue und wenig bekannte hypotriche und colpodide Ciliaten (Protozoa: Ciliophora) aus Boden und Moosen., *Zool. Beitr. N.F.* **31**: 187-282.
 - 22) Giese, A.C. 1973. *Blepharisma*: The biology of a light-sensitive protozoan., Stanford University Press, Stanford, California.
 - 23) Grell, K.G. 1973. *Protozoology*, Springer-Verlag, Berlin.
 - 24) Hall, R.P. 1961. *Protozoology*, Modern Asia Edition, Charles E. Tuttle Co., Tokyo.
 - 25) Hemberger, H. 1985. Neue Gattungen und Arten hypotricher Ciliaten., *Arch. Protistenkd.* **130**: 397-417.
 - 26) Hemberger, H. and N. Wilbert. 1982. Revision der Familie Keronidae Dujardin, 1844 (Ciliophora, Hypotrichida) mit einer Beschreibung der Morphogenese von *Kerona polyporum* Ehrenberg, 1835., *Arch. Protistenkd.* **125**: 261-270.
 - 27) Jerka-Dziadosz, M. and J. Frankel. 1969. An analysis of the formation of ciliary primordia in the hypotrich ciliate *Urostyla weissei*, *J. Protozool.* **16**: 612-637.
 - 28) Kahl, A. 1930. Urtiere oder Protozoa. I: Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria). 1. Allgemeiner Teil und Prostomata., In: *Tierwelt Deutschlands, Teil 18*. (edited by Dahl, F.) pp. 1-180.
 - 29) Kahl, A. 1981. Urtiere oder Protozoa. I: Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria). 2. Holotricha., In: *Tierwelt Deutschlands, Teil 21*. (edited by Dahl, F.) pp. 181-398.
 - 30) Kahl, A. 1932. Urtiere oder Protozoa. I: Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria). 3. Spirotricha., In: *Tierwelt Deutschlands, Teil 25*. (edited by Dahl, F.) pp. 399-650.
 - 31) Kahl, A. 1935. Urtiere oder Protozoa. I: Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria). 4. Peritri-

- cha und Chonotricha., In: Tierwelt Deutschlands, Teil 30. (edited by Dahl, F.) pp. 651-886.
- 32) Kudo, R.R. 1966. Protozoology., 5th ed., Charles C. Thomas Publ., Springfield.
- 33) Levine, N.D., J.O. Corliss, F.E.G. Cox, G. Deroux, J. Grain, B.M. Honigberg, G.F. Leedale, A. R. Loeblich, III, J. Lom, D. Lynn, E.G. Merinfeld, F.C. Page, G. Poljansky, V. Sprague, J. Vávra, and F.G. Wallace. 1980. A newly revised classification of the Protozoa., J. Protozool. 27: 37-58.
- 34) Olive, L.S. and R.L. Blanton. 1980. Aerial sorocarp development by the aggregative ciliate, *Sorogena stoianovitchae*., J. Protozool. 27: 293-299.
- 35) Párducz, B. 1967. Ciliary movement and coordination in ciliates., Int. Rev. Cytol. 21: 91-128.
- 36) Small, E.B. and D.H. Lynn. 1985. Phylum Ciliophora Doflein, 1901., In: An illustrated guide to the protozoa., (edited by Lee, J.J., S.H. Hutner and E.C. Bovee), pp. 393-575., Society of Protozoologists, Lawrence.
- 37) 洲濱幹雄, 小阪敏和, 高橋忠夫. 1980. 原生動物の新しい分類大系: 繊毛虫を中心として, 広島大学生物学会誌 46: 1-2.
- 38) Takahashi, T., K. Ueda, and M. Suhama. Ciliated protozoa in paddy fields, with reference to their succession. (投稿中).
- 39) Yonezawa, F. 1986. Effects of various cell-free fluids on encystment in *Euplotes encysticus* (Ciliophora), J. Sci. Hiroshima Univ., Ser. B, Div. 1 32: 245-254.
- 40) 米沢文章, 高橋忠夫. 1990. 無機塩類培地によるユープロテスの培養から得られる細胞除去液に含まれるシスト形成誘因物質について, 日本動物学会中国四国支部会報 42: 23.

注

- *1 広義には稻株も土壌の一部である。
- *2 この操作で、繊毛虫に有害な塩素ガス等が除去され、水道水に混入しているかも知れない繊毛虫のシストも殺すことが出来る。
- *3 この調査法では、必ずしも個体数を充分得ることが出来ないで、固定染色して観察するのは困難なことが少なくない。従って、出来るだけ生きた材料で分類同定するのが望ましい。必要に応じてスケッチしたり、顕微鏡写真やビデオに撮っておくのもよい方法である。
- *4 表層構造は繊毛虫の分類基準として極めて重要である。但し、塩基性フクシンの濃度は観察したい種によって調節しないと、染色されなかったり、過染されて、虫体が崩壊したりする。
- *5 完全に麻酔すると、繊毛や繊毛器官の運動が停止してしまい、表層構造の観察が困難になることがある。