

緒 論

1箇所から他の場所へと動く能力は動物を定義づけている特徴である。遊泳、歩行、跳躍、匍匐、飛翔と見た眼には様々な動物の動きにも、その基礎には一貫した力学の法則が行なわれていることはすでに実験に基いた一連の段階的実例の中で説明されている。

遊泳と匍匐運動の範囲に含まれている波動による移動方法はヘビ類によって代表されるように、推進時には体の各部分は同時に前方へ動き、常に後続の部分は直前の部分と同一の軌道に従って進む。この場合の体の各部分の曲率はそれらの直前部の曲率に変わり、体軸に沿って順次後方に伝播されて屈曲波動 (bending wave) が作られる。このような運動は動物移動論の研究分野において波動推進と呼ばれ、その力学的一般原理は線虫類のほか、ウナギ、ヘビ類、*Ceratopogon* (スカカノ一種) の幼虫、精子の鞭毛などの運動に適用される。これらの一般原理は次のように要約できる。すなわち、水中を遊泳する場合と地上を波状に匍匐する際には、体の両側を収縮の波が体の後方へ伝わる。押しによって生ずる力は、前向き成分と側方へ向かう成分に分けられる。側方へ向かう成分は左右で釣合って互いに打ち消し合う。前向き成分が摩擦に打ち勝てるだけ大きければ、動物は前方へ進む (GRAY, 1951, 1953, 1955, 1958, 1968; WALLACE, 1959; GRAY & LISSMANN, 1950, 1964; LISSMANN, 1950)。

無脊椎動物の波動推進においても、力学的原理は魚類やヘビ類の原理と同様であるが、次のような2つの独特な性格を持っている。1) 波の伝播に関連した内部構造が多様性に富んでいること、2) 比較的大きなものから伝導光による分析の限界を越える鞭毛に至るまで、その範囲が動物の大きさまたは速度において非常に広いことである。

一部の線虫の移動方法には、体環を有する植物寄生線虫 *Hoplolaimus (Criconemoides)* にみられるような土中のミミズ様運動、体環と剛毛を有する *Desmoscolex* の土中でのケムシ様運動、粘液と

剛毛を有する海産線虫 *Caetosoma* に見られる海草上のシャクトリムシ様運動なども知られている (STAUFFER, 1924)。しかしながら多くの線虫では、形成された bending wave が虫体に従って伝播され、体後方に通過することによって移動する。

一般に線虫の波動推進は体の背、腹への屈曲伸展によってなされ、体壁に縦走筋のみを有することによる筋肉機構、また体の縦軸の圧縮を防ぐために収縮後の筋肉の再伸展を保證するかたい骨格的機能を果たすための擬体腔液の流体静力学的内圧およびククラ線維層の弾性が、線虫の波動推進による移動によく適応していることが知られている (HARRIS & CROFTON, 1957)。

BROADBENT & KENDALL (1953) は牧草上における線虫の運動を、FELLER (1968) の言う確率論における酔歩 (random walk) の問題として研究した。すなわち *Trichostrongylus retortaeformis* の感染仔虫の示す運動を、質点の運動と見なして取扱い、詳細な研究報告を行なった。

線虫は水中では、自由遊泳による部分的3次元の波動推進を起こすことも知られている (LEE, 1965)。しかし寒天平板上では匍匐による2次元の波動推進運動がみられ、運動トラック (track) を波形の連鎖としてとらえることができる。寒天面において RODE & STAAR (1961) は植物寄生線虫 *Heterodera rostokiensis*, SANDSTEDT ら (1961) は植物寄生線虫 *Meloidogyne incognita incognita* についてトラックの写真を明示している。また GRAY & LISSMANN (1964) は澱粉粒子懸濁液を用いて植物寄生種 *Panagrellus silusiae* と *Haemonchus contortus* の感染仔虫の軌跡をとらえている。WALLACE & DONCASTER (1964) は描画装置および映画カメラを用いて自由生活線虫と動植物寄生線虫の自由生活期仔虫とは水中で類似した波形を示すことを観察し、これら線虫の移動方法は本質的には同じであろうと推測した。同氏らはこれについて“サインカーブ状トラック (sinusoidal track)”の表現を用いているが、トラックの種々の形、波形の解析などについては全く触れていない。

屈曲波動の詳細な研究は GRAY & HANCOCK

(1955)の精子の鞭毛運動に見られ、ウニ (*Psammechinus miliaris*)の精子鞭毛の写真記録 (GRAY, 1955)に基づき、精子の鞭毛運動の数学的解析を行ない、一平面内のサインカーブで表現されることを明らかにし、MACHIN (1958)も同様の結論を得ている。しかしながら、BROKAW (1965, 1966)は露出 1/10,000 秒のストロボフラッシュとマルチフラッシュ装置を使用して得た多くの鮮明な写真から、ウニ (*Lytechinus pictus*)、ホヤ (*Ciona intestinalis*) およびツバサゴカイ (*Chaetopterus variopedatus*)の精子鞭毛の屈曲波動の形はサインカーブとは一致しないことを主張し、ツバサゴカイの精子鞭毛のそれは円弧と直線との連鎖に近似するとした。そして BROKAW (1965)は屈曲波動に対し3個のパラメーターを用い、鞭毛の速度と力率について前記 GRAY & HANCOCK (1955)とは異なる数学式を示した。なおこのような運動は鞭毛が静止した直線の状態から外力に反応して“on-or-off”の方法で一定の曲率による屈曲状態に“相転移”するものであると述べたが、翌年同氏はウニ、ホヤ、ツバサゴカイの精子について粘性の影響を調べた結果、一定の曲率はウニ、ホヤの精子鞭毛では示されたが、ツバサゴカイの精子、チオ尿素で処理されたウニ精子およびウニ精子のグリセリンモデルでは認められなかったと報じている。前記 MACHIN (1958) および GRAY & HANCOCK (1955)は2個のパラメーター(波長と振幅)を用いたサインカーブによる解析を行なったが、その後 BROKAW (1965)は3個のパラメーター(円弧の長さ、曲率半径および直線部分の長さ)を用い、屈曲波動の解析のための条件はより複雑化してきたのである。いずれにしても屈曲波動の解析には、屈曲する波形を定量的に把握することが先ず必要である。

最近荒川、更科 (1968, 1969)はクジャク系 *Strongyloides* (= *S. parvonis* SAKAMOTO et YAMASHITA, 1970)の感染仔虫の波動推進について追究するため、先ず感染仔虫の寒天平板上における運動トラックの記録法について述べた。今回筆者はこの方法をもとにして、トラックの正確な写真把握および基準化につとめ、特別な曲線 sine-gene-

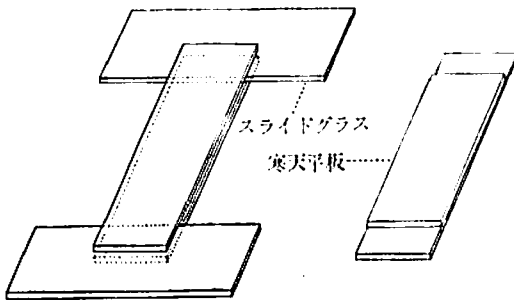
rated curve (以下 SGC) によるトラックの近似化に到達し、SGC は、線虫の屈曲波動の表示のために従来適用されてきたサインカーブや円弧と直線との連鎖にくらべ、優るものであることを明らかにし、また屈曲波動の SGC 化に伴う2個のパラメーターによる線虫の波動運動の検討を行なった。ここにこれらの成績について述べる。

なお本文記載の繁雑さを避けるためトラック波形の SGC 化の詳細な数学的手続きについては巻末の「附」の項に記載した。推計学的分析の有意性検定に当たって、“著しく有意”、“有意”とはそれぞれ危険率 1% 以下、5% 以下で判定した結果を示した。

I. 材料および方法

使用した線虫は次の15種である。すなわち *Strongyloides parvonis* の感染仔虫と、自由世代雌雄成虫、*S. papillosus*, *Ancylostoma caninum*, *Bunostomum phlebotomum*, *Cooperia oncophora*, *Haemonchus contortus*, *Oesophagostomum radiatum*, *Ostertagia circumcincta*, *O. ostertagi*, *Strongylus equinus*, *S. edentatus*, *S. vulgaris*, *Trichostrongylus axei* および *Trichonema* sp. の感染仔虫ならびに *Rhabditis* sp. の雌雄成虫である。これらはニワトリ、インドクジャク、イス、ヒツジ、ウマ、ウシの糞便を 28°C で 3~8 日間瓦培養して得たものであり、とくに *Strongyloides parvonis* の感染仔虫については 28°C で 3 日間瓦培養の末水中に遊出したもののみを用いた。なお上記線虫のうち *S. parvonis* が最も多く実験に供された。

線虫の運動を観察するための寒天平板はスライドガラスを使用して作製した。第1図のように1枚のスライドガラスの両端に、直角になるようにスライドガラス各1枚を重ね、その上に最初のスライドガラスと重なる位置に1枚のスライドガラスを置き、そこにできた2枚のスライドガラスの間の約 1.5 mm の間隙に、寒天液をピペットで注入し、数分後に上層のスライドガラスを除去する。このようにしてスライドガラス上に寒天平板



第1図 寒天平板

を得た。寒天液は室温で数時間の乾燥に耐えるよう1%濃度のものを使用した。

観察のための顕微鏡は載物台恒温装置を付属させ、アクリル樹脂製の保温箱の中に置かれた。

線虫が寒天平板上につくるトラックの記録は筆者の考案した次の方法によった。第1の方法は、暗視野装置下で線虫が視野を横ぎる間に露光させる顕微鏡撮影であり、第2の方法は、製図インクを直接線虫に附着または寒天平板に塗布して線虫の運動トラックをつくらせるものであり、第3の方法は16mmカメラを用いて顕微鏡撮影した陰画フィルムを1齣毎に重ね焼きする方法である。これらの詳細については実験成績の項において述べることにする。なお線虫の運動時の顕微鏡撮影はカバーガラスを施して行なわれた。またトラック幅の計測は第4図に示す9箇所について行ない、線虫の体長測定は毎実験終了直後に線虫をホルガラスに移して加温固定し、伸展した上でなされた。

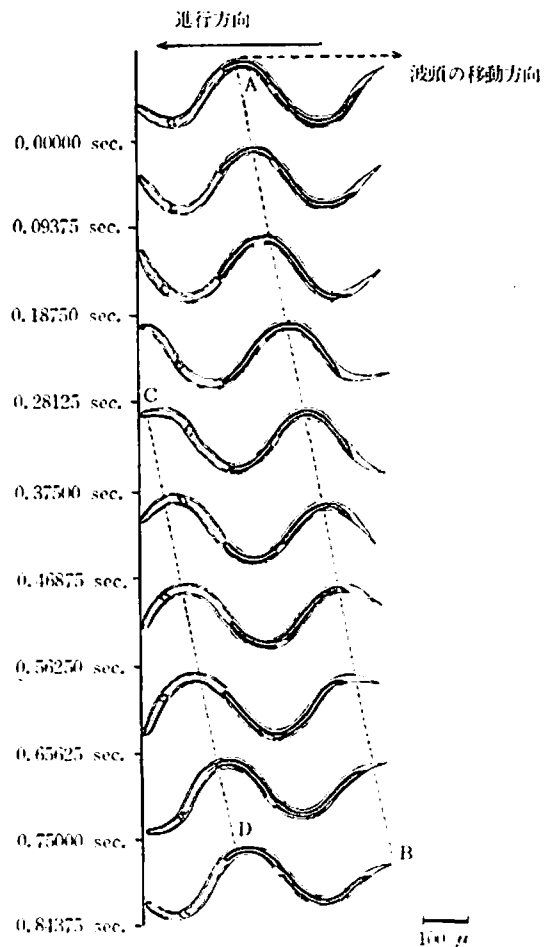
またトラックの波形の計測は次のようにしてなされた。第6図のように波長は隣合った波の山と山、谷と谷の間の長さとし、振幅は山(または谷)から谷と谷(または山と山)とを結ぶ直線に至る長さの1/2とした。隣り合った変曲点を結ぶ直線を中軸とした。軌跡の長さすなわち弧Iは、変曲点から変曲点まで、また弧IIは山から山、あるいは谷から谷までの軌跡とし、キルビーメーターを用いて計測した。

運動周期の計測にはおもにフランスのポユ一製16mmカメラによる顕微鏡撮影フィルム齣数によった。

II. 実験成績

1. 波動運動の観察

Strongyloides pavanis の感染性虫についての観察では波動運動推進時における波頭は進行方向と逆方向に伝播する。このことは室温で1%寒天平板上を移動中の虫体を、16mmカメラにより64齣/sec.の速度で撮影し、一定時間毎に得られた線虫の形態写真(図版II)を1つおきに利用し、第2図のごとく虫体の頭部を一直線上にそろえて縦に配列することによって明示された(図中斜めの破線ABおよびCDは虫体がつくる波形の山を示す)。すなわち、0秒時における虫体の波頭は時間



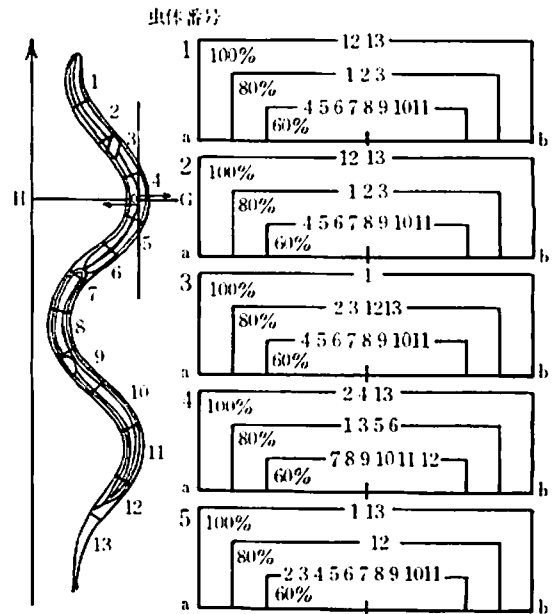
第2図 線虫の運動形態

の経過と共に進行方向とは逆に虫体の中軸に従って体後方に伝播し、0.84375秒後には尾部に消える。また最初の波頭が消えないうちに、0.28125秒時に新たに作られた波頭が同様の過程を経て体後方に向かって伝播する。このように波頭は次々に頭部に作られては尾部に消えていく。

線虫の波動推進は側線を軸に背、腹へ屈曲伸展する波動 (dorso-ventral undulation) と呼ばれる (LEE, 1965)、図版 I の図 1~4 に示すように、線虫の移動時の状態は線虫の側面から観察される。このことは線虫の腹側にある生殖原基の位置および肛門部を目安として確認される。従って寒天平板上における運動時の線虫の腹部は進行方向に対し左右いずれかに位置する横転の状態にあることが常に観察される。すなわち、図版 I に示す寒天平板上の 4 例の虫体の腹部は、図 1 では左側、図 2 では右側、図 3 では左側、図 4 では右側に向いている。進行方向に対し虫体の腹部の向きが左右を示す頻度を知るために、*S. pavonis* の感染仔虫 50 例を寒天平板上において運動させ、瞬間的に熱固定し、進行方向に対する腹部の向きを観察した結果、50 例の虫体のうち、腹部を右側にするもの 28 例に対し、左側にするもの 22 例で、5% 以下の危険率をもってしても、腹部を右側にするものが多いとはいえない。すなわち、腹部が右側になるか、左側になるかは無作為といえる。

次に線虫が寒天平板上を推進する際にどの程度に横滑り (lateral slip) を起こすかを観察した。図版 III の図 25 および 29 を見れば、虫体頭部の輪郭は不明瞭であるが、これは虫体が運動時に頭部をもたげて左右に細かく振りながら波動前進するためであって、推進時の虫体の頭部は横滑りの検討の対象とはならず、残る体部と尾部についての観察が必要になる。*S. pavonis* 感染仔虫を室温で 1% 寒天平板上で運動させ、その状態を 16 mm カメラ (速度、56 駒/sec.) で撮影したフィルムの中から、途中横にそれずにほぼ直線的に進んだ虫体 5 個体についての写真を採用した。ついで第 3 図のように虫体の進行方向をきめる直線を描き、さらに虫体の波形の山の 0 点 (体幅の中央) より直線に垂線を下ろし、この垂線上における横滑り

(lateral slip) の最大幅を a~b とした。虫体が垂線上を通過する際、横滑りの幅は最大幅の 60% 以内を示す場合が最も多く観察されることから、60% の境界線以内を横滑りの少ない領域とみなし、さらに 80%、100% 以内の領域を区分し、それらに分布する虫体各部の番号 (1~13) を配列した結果は第 3 図右図のようである。なおこれらを 1~3 を頭部、4~11 を体部、12~13 を尾部として表示すれば、第 1 表のごとく一般に頭部、尾部以外の体部の各部分は、横滑りが少ないとみなされる 60% 以内にはほとんどあることが明らかである。



第 3 図 運動中の横滑り

注) 1~13 は虫体の各部域を示し、また a~b は HG 上における横滑りの最大幅を示す

第 1 表 運動中の横滑り

| 虫体番号 | 横滑りの範囲 | | |
|------|---------|---------|---------|
| | 60% 内 | 80% 内 | 100% 内 |
| 1 | 体部全域 | 頭部 | 尾部 |
| 2 | 体部全域 | 頭部 | 尾部 |
| 3 | 体部全域 | 頭部・尾部 | 頭部前半 |
| 4 | 体部後半 | 頭部と体部前半 | 体部前半と尾部 |
| 5 | 頭部・体部全域 | ほぼ尾部 | 頭部と尾部 |

注) 第 3 図参照

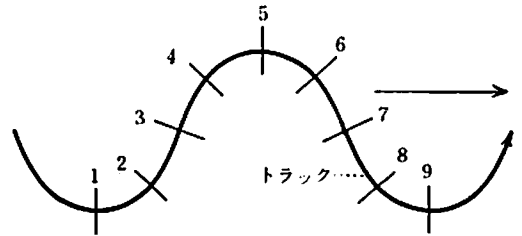
2. トラック記録法の検討

線虫が湿潤な寒天平板上につくる運動トラックに側方より光を当てれば、不明瞭な波状の溝として見られる。虫体はこのような溝をつけることによって移動するのであるが、溝は図版IIIの図25に示すようにこのままでは不明瞭であり、運動解析のためには正確なトラックの記録法の開発が先決事である。

筆者は先ず弱拡大暗視野顕微鏡を用いて運動中の線虫を観察した。線虫は1本の細長い卵体として見られる。前進の際の虫体は各部分が同時に前方へ動き、各後続の部分は常に直前の部分と同一進路を通るため、1本の線を描いて前進する。この場合感光度の低いポジフィルムを用い、虫体が暗視野顕微鏡の視野を横ぎる間に感光させることによって、フィルム上に黒線としてトラックを把握することができた(図版IIIの図26、ただし反転図)。

S. pavanis 感染仔虫5個体のそれぞれ9箇所(第4図)から得たトラック幅の平均値は第2表に

示すように、全例とも虫体幅の1.09~1.29倍である。トラック幅の数値に対しては、虫体別に体幅との比を求め検討した結果、測定部位1~9間の差は有意とは認められなかったが、虫体1~5の個体差は著しく有意と認められた。また図版IIIの図25に示すように感染仔虫は寒天平板上において寒天表面より浸出する水の帯を虫体周囲に付随させて前進するから、解剖針に付着させた製図インクの小滴を虫体に滴下すれば、図版IIIの図27に示すように運動トラックが把握できる。このようにして虫体5個体から得られたトラック幅



第4図 トラック幅の測定部位

注) 1~9の番号はトラック上の測定部位を示す

第2表 暗視野法によるトラック

| 虫体 番号 | 虫 体 長 (μ) | 虫 体 幅 (μ) | ト ラ ッ ク 幅 (μ) | | | | | | | | | 平均値 | 平均値/体幅 |
|----------|--------------------------|--------------------------|---------------------|----|----|----|-----|----|----|----|----|-----|--------|
| | | | 測 定 | | | | 部 位 | | | | | | |
| | | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | | |
| 1 | 599 | 23 | 29 | 29 | 25 | 27 | 26 | 26 | 27 | 27 | 26 | 27 | 1.17 |
| 2 | 584 | 23 | 25 | 25 | 25 | 29 | 27 | 28 | 26 | 27 | 25 | 26 | 1.13 |
| 3 | 618 | 24 | 28 | 31 | 31 | 33 | 32 | 35 | 32 | 31 | 29 | 31 | 1.29 |
| 4 | 577 | 21 | 24 | 23 | 25 | 25 | 25 | 25 | 24 | 26 | 24 | 25 | 1.19 |
| 5 | 568 | 22 | 25 | 23 | 23 | 25 | 23 | 23 | 25 | 26 | 25 | 24 | 1.09 |

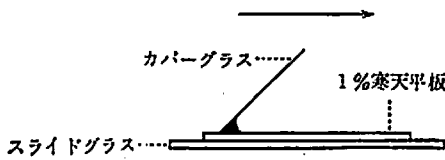
注) 1~9の番号は第4図のトラック測定部位を示す

第3表 製図インク滴下によるトラック

| 虫体 番号 | 虫 体 長 (μ) | 虫 体 幅 (μ) | ト ラ ッ ク 幅 (μ) | | | | | | | | | 平均値 | 平均値/体幅 |
|----------|--------------------------|--------------------------|---------------------|----|----|----|-----|----|----|----|----|-----|--------|
| | | | 測 定 | | | | 部 位 | | | | | | |
| | | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | | |
| 1 | 584 | 22 | 17 | 18 | 17 | 20 | 18 | 17 | 17 | 20 | 17 | 18 | 0.82 |
| 2 | 568 | 20 | 17 | 17 | 18 | 19 | 16 | 16 | 17 | 19 | 16 | 17 | 0.85 |
| 3 | 576 | 21 | 18 | 17 | 17 | 21 | 18 | 17 | 16 | 21 | 16 | 18 | 0.86 |
| 4 | 592 | 22 | 17 | 18 | 17 | 21 | 17 | 17 | 17 | 21 | 18 | 18 | 0.82 |
| 5 | 616 | 22 | 17 | 18 | 17 | 21 | 17 | 17 | 17 | 21 | 18 | 18 | 0.82 |

注) 1~9の番号は第4図のトラック測定部位を示す

を、各部位別に計測した結果は第3表の通りで、トラック幅はいずれも虫体幅より小さく、虫体幅の0.82~0.86倍を示した。トラック幅の数値に対しては、虫体別に体幅との比を求め検討した結果、虫体1~5の個体差および測定部位1~9、とくに4, 8の部位と他の部位との間の差は著しく有意と認められた。しかしながら、図版IIIの図27で見られるように、本法で得られるトラックは始まりの部分が異常に太く、次第にインクが薄まるとともに細くなり、やがて消える。このような欠点が知られたため、次にインクの使用方法を換え、血液薄層塗抹標本作製要領により、カバーガラスを用いて製図インクを寒天平板に塗布する方法を行なった(第5図)。



第5図 製図インクの塗布

あらかじめ寒天平板を35°C 孵卵器内に約30分間、または夏季室温に1時間放置し、寒天表面の水分状態の均一性を確かめ、製図インク約0.1 mlをできるだけ均一に塗布した。なお使用に際しては透視可能なインク濃度のもののみを選定した(図版IIIの図28および図29)。線虫の周囲に見られる黒色の水の帯は寒天表面の水と製図インクの混合したものであり、虫体の通過後にはトラックの溝に流れ込み濃い黒線となり、これに沿って周囲に白色帯を伴うトラックを画きだす。図版IVの図30~38はトラックのできる過程を16mmカメラ(8 齣/sec.)で撮影したものである。このようにして得た*S. pavonis* 感染仔虫5個体のトラック各部と体幅を比較すると、第4表のように、トラック幅は、各例ともそれぞれほぼ均等につくられ、しかも虫体幅より小さい。トラック幅の数値に対しては、虫体別に体幅との比を求め検討した結果、虫体1~5の個体差および測定部位1~9、とくに4, 8の部位と他の部位との間は著しく有意と認められた。

第4表 製図インク塗布によるトラック

| 虫体 番号 | 虫 体 | | ト ラ ッ ク 幅 (μ) | | | | | | | | | 平均値 | 平均値/体幅 |
|----------|-----------|-----------|---------------|----|----|----|----|----|----|----|----|-----|--------|
| | 体長 (μ) | 体幅 (μ) | 測 定 部 位 | | | | | | | | | | |
| | | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | | |
| 1 | 581 | 22 | 20 | 19 | 18 | 21 | 21 | 18 | 18 | 20 | 20 | 19 | 0.86 |
| 2 | 590 | 20 | 17 | 17 | 18 | 22 | 17 | 16 | 17 | 22 | 18 | 18 | 0.90 |
| 3 | 578 | 23 | 17 | 16 | 17 | 22 | 18 | 15 | 16 | 22 | 19 | 18 | 0.78 |
| 4 | 520 | 19 | 18 | 18 | 19 | 22 | 19 | 16 | 18 | 21 | 19 | 18 | 0.95 |
| 5 | 603 | 22 | 20 | 18 | 21 | 22 | 21 | 17 | 19 | 21 | 20 | 19 | 0.86 |

注) 1~9の番号は第4図のトラック測定部位を示す

なおこのほかに16mmカメラによる顕微鏡撮影によってトラックを得る方法も採用した。齣送りの回転数を8, 16, 24, 32, 48, 56, 64として種々検討し、回転数の多い程、鮮明な写真が得られることから、目的に応じて回転数を選定した。1%寒天平板上の線虫の運動を追跡しつつ1視野毎に撮影し、得られた陰画フィルムを、引伸機により1 齣毎に重ね焼きすることによって線虫のトラックを得た。この方法はフィルムの焼付けに長時間

を要するので簡便な方法とはいえない。また得られたトラックも前述の暗視野法による成績に類似し、他の方法に比べて精度が低い。しかしながらこの方法は、フィルムーション機の併用により線虫の運動位置をとらえることによって、トラック波形と運動状態を正確に把握するのに役立つ。

以上の製図インク使用によって得られたトラックは、いずれも4および8の部分(第4図)が常に他の部分よりも幅広くなる傾向を示すが、この

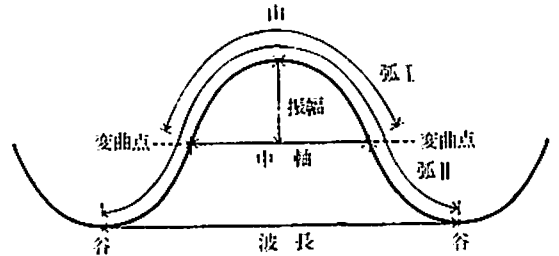
ことは線虫の前進によって、これらの部分が他の部分よりも強く後方と側方へ押されるためと考えられる。

3. トラックの性質

寒天平板上のトラックは波形の構成が整然としており、全体的に湾曲が少なく同種波形の連鎖の場合と、屈曲が多く異種波形の連鎖の場合とがある。

図版Vの図39~44はトラックの数例を示したものであり、図39のようにトラックはほぼ規則正しい波形の連鎖としてみられる。この図ではトラックは右矢印の方向に向かい、右旋回し、はじめのトラックと交差してからゆるいカーブを描いて右方に進み写真の右縁に達している。さらにこのものはその下方に見られるトラックに連なって左へ進み、大きく右旋回してから左矢印の方向へ消えている。図40は線虫の方向転換が頻繁な場合であって、トラックは全く不均一な波形を示している。また図41においては屈曲の強い波形が比較的均一に連なるが、急に方向が変わる部分では波形が著しく乱れる。図42では、方向転換はゆるやかに行なわれるが、波形は著しく大きくかつ図の左側への歪みを認める。さらに図43は図42の写真の矢印を拡大した写真である。波形は後述する第7表に示すように左右非対称になる。これら図42, 43のような波形は、実験的には、虫体の頭部を解剖針で圧迫することによって頭部先端を左右いずれかに屈曲させた虫体にお

て普通にみる事ができる。図44は線虫が直線的に波動運動する際に普通にみられる均一な波形の連鎖を示すトラックである。トラック波形の計測方法はすでに方法の項で述べたごとく、ここに掲げた第6図によった。



第6図 トラック波形の計測方法

トラックは、線虫が前進する際に、虫体背部が収縮して腹部が伸展する場合と、腹部が収縮して背部が伸展する場合とが交互に起こることによってつくられる。このことは図版Iの図3の *Strongylus equinus* および図4の *Haemonchus contortus* の感染仔虫のように被鞘を有する種類では、波形の弧の内側の被鞘の収縮による凹凸と、波形の弧の外側の被鞘の伸展によって間接的に知ることができる。そこで線虫の背部が伸展し腹部が収縮してつくられるトラックの弧Iと、背部が収縮し、腹部が伸展してつくられるトラック弧Iの長さ有意差を生じるか否かをまず検討した。

進行方向に対して、虫体の背部、腹部の向きが明らかなトラックについて、腹部収縮および背部

第5表 トラック波形の山と谷における弧の長さの比較

| 虫体 番号 | トラック弧(変曲点~変曲点の長さ)(μ) | | | | | | | | | | 平均値 |
|----------|----------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | |
| 1 | 207 (204) | 204 (204) | 204 (204) | 204 (204) | 204 (204) | 200 (204) | 197 (197) | 200 (204) | 204 (204) | 204 (207) | 203 (204) |
| 2 | 197 (197) | 193 (193) | 197 (197) | 204 (211) | 211 (211) | 211 (211) | 200 (204) | 197 (200) | 207 (207) | 200 (204) | 202 (204) |
| 3 | 222 (218) | 215 (215) | 218 (218) | 215 (211) | 211 (215) | 218 (222) | 215 (211) | 211 (215) | 215 (215) | 215 (215) | 216 (216) |
| 4 | 211 (211) | 211 (204) | 197 (193) | 190 (190) | 193 (197) | 197 (197) | 197 (204) | 207 (204) | 204 (204) | 207 (211) | 201 (202) |
| 5 | 211 (211) | 211 (211) | 211 (215) | 218 (218) | 218 (218) | 215 (215) | 215 (211) | 211 (211) | 211 (215) | 218 (218) | 214 (214) |

注) 1) () 内は波形の谷の弧の長さ
2) 1~10の番号はトラック波形の番号を示す

収縮によるトラック波形の弧の長さ、すなわち波形の山と谷の弧 I の長さを比較した。第 5 表は *S. pavonis* 感染仔虫の 5 個体について得られた成績である。これによると、全例ともトラック波形の山と谷における弧 I の長さの差は有意とは認められない。換言すれば腹部収縮と背部収縮によるトラック波形の弧 I の長さの間には有意差は認められない。

トラックを構成する波形の解析のための指標としては、従来波長、振幅、中軸および弧 II が使用されているが、これらの指標の性質を知るため、それぞれの変動係数について検討した。室温で寒天平板上の *S. pavonis* 感染仔虫 5 個体の比較的直直ぐなトラックの中のそれぞれ連鎖した 10 波形について行なった。

トラック波形の計測値の変動を調べるための変動係数 (C) は、次に示すように不偏分散 (U_x^2) の平方根を平均値 (\bar{x}) で除した値を百分率で示した。

$$U_x^2 = \frac{\sum_{i=1}^N (x_i - \bar{x})^2}{N-1}$$

(但し $N-1$ は自由度である)。

$$C = \sqrt{U_x^2} / \bar{x} \times 100$$

その結果は第 6 表に示すように、全例とも変動係数は弧 II において最も小さいことが明らかとなり、次いで中軸、波長、振幅の順に大きくなることを知った。

第 6 表 トラック波形の測定値 (μ) とその変動係数 (括弧内: %)

| 虫体番号 | 弧 II (谷~谷) | 中軸 | 波長 | 振幅 |
|------|------------|------------|------------|-----------|
| 1 | 429 (4.2) | 147 (11.7) | 303 (13.6) | 64 (49.0) |
| 2 | 407 (9.8) | 136 (10.6) | 275 (24.7) | 56 (34.3) |
| 3 | 419 (5.1) | 146 (12.7) | 296 (16.6) | 60 (34.3) |
| 4 | 419 (3.0) | 155 (11.8) | 309 (16.2) | 51 (21.2) |
| 5 | 405 (4.3) | 146 (9.6) | 287 (15.3) | 50 (28.9) |

注) 1) 第 6 図参照

2) 測定値はいずれも 10 波形の平均値である

長いトラックを構成する個々の波形は常に同形を呈するとは限らず、様々な形を呈していることから波形の分類を行なった。寒天平板上につくられた種々のトラックの中から波形の著しく異なった 4 型を選び (図版 VI の図 45~48)、これらを A, A', B および C 型とした。第 7 表はこれらの 4 型について各 10 例の波形の各部を計測した平均値である。まず左右対称の波形について検討すれば、図版 VI のように、A 型 (図 45) はサインカーブに類似し、A' 型 (図 46) は A 型にくらべて振幅と弧 I, 弧 II が短い。B 型 (図 47) は U 字型を呈し、波形の弧の直線部は中軸に対しほぼ直角に位置し、A 型に比べて弧 I, 弧 II および振幅は大きく、中軸、波長および曲率半径 (1/最大曲

第 7 表 トラックを構成する波形

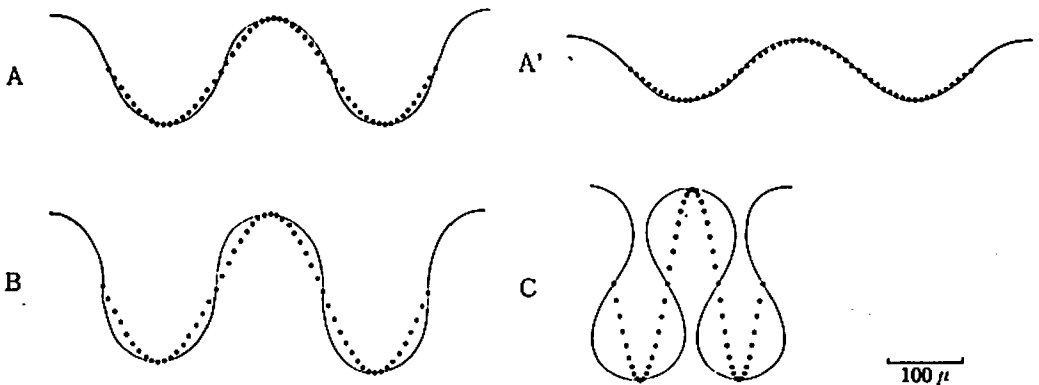
| 波 形 | 弧 I (変曲点間) (μ) | 弧 II (頂点間) (μ) | 弧 II | | 中軸 (μ) | 振幅 (μ) | 波長 (μ) | 波長/振幅 | 弧 II/波長 | 体長/弧 II | 体長/波長 | 曲率半径 (μ) | |
|-----------|----------------------|----------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|-------|---------|---------|-------|----------------|----|
| | | | 長部 (μ) | 短部 (μ) | | | | | | | | | |
| 対 称 波 形 | A | 225 | 450 | — | — | 153 | 65 | 309 | 4.80 | 1.42 | 1.30 | 1.89 | 64 |
| | A' | 188 | 376 | — | — | 150 | 49 | 309 | 6.39 | 1.22 | 1.50 | 1.83 | 73 |
| | B | 253 | 505 | — | — | 136 | 93 | 259 | 2.80 | 1.96 | 1.13 | 2.22 | 54 |
| | C | 308 | 616 | — | — | 83 | 124 | 108 | 0.87 | 6.47 | 0.94 | 6.14 | 45 |
| 非 対 称 波 形 | A | 252 | 502 | 274 | 229 | 158 | 81 | 321 | 4.02 | 1.59 | 1.14 | 1.80 | — |
| | A' | 204 | 403 | 221 | 182 | 165 | 39 | 340 | 9.17 | 1.19 | 1.41 | 1.67 | — |
| | B | 313 | 623 | 330 | 292 | 132 | 115 | 297 | 2.69 | 2.14 | 0.91 | 1.94 | — |
| | C | 336 | 671 | 362 | 308 | 88 | 121 | 121 | 0.98 | 6.49 | 0.86 | 5.56 | — |

注) 1) 第 6 図参照

2) 測定値はいずれも 10 波形の平均値である

率)では小さい値を示す。C型(図48)は馬蹄型を呈し、A型に比べて弧I、弧IIと振幅が大きい値を示すことではB型に類似するが、弧の直線部分では中軸に対し直角ではなく、また中軸、波長および曲率半径はB型よりも小さい値を示した。これらの結果を総括すれば、弧I、弧IIの長さ、振幅および弧IIと体長に対する波長の比はA'、A、B、C型の順に従って大きくなるが、中軸、波長、波長に対する振幅の比、体長に対する弧IIの比および曲率半径は、逆にA'、A、B、Cの順に小さくなる。左右非対称の波形(傾度は低い)についての各測定値間の関係は、前記対称波形の場合とよく類似するが、非対称性のため1つの弧の前半と後半とでは僅小ではあるが長さに差がある。なお対称および非対称波形の各測定値いずれにおいても、

4型の波形による差は著しく有意と認められた。従来、トラックの波形はサインカーブに合致するものとされてきた(WALLACE & DONCASTER, 1964; RODE & STAAR, 1961; GRAY & LISSMANN, 1964)。前記の代表的4型の波形についてサインカーブとの比較検討を試みた結果、第7図に示すように、各型の振幅と波長に合わせて得たサインカーブ(点線で表示)に対してU字形のB型と馬蹄形のC型はいずれも明らかにサインカーブとは異なるものであり、A型にあってもB型ほどではないが差異が認められる(図版VIの図49)。またA'型においてもサインカーブ(点線)は常に波形の内側に位置し、完全な一致は認められない。従って、トラック波形をサインカーブによって表現することは適当ではない。



第7図 トラックとサインカーブの比較

注) 実線——はトラックを、点線……はサインカーブを示す

小 括

- 1) 今回供試した線虫15種の成虫または感染仔虫についての観察によれば、寒天平板上を運動する線虫は横転の状態では平面的波動推進を行ない、横転には腹部が進行方向に対し左に位置する場合と右に位置する場合とがあり、両者の傾度はほぼ同じであり、波頭は進行方向と逆方向に伝播する。
- 2) 寒天平板上を波動推進する線虫(主として、*S. pavonis* 感染仔虫で観察)の横滑り現象は非常に少なく、特に虫体の体部は頭部、尾部に比べて少ない。

- 3) 寒天平板上における線虫の運動トラック記録法として、筆者の考案した製図インク塗布法は、トラックが終始ほぼ同幅の明瞭な黒線として得られ、しかもトラック幅は虫体幅を越えることなく、両者ほぼ近似する点において、従来のトラック記録法に勝ることはもとより、今回試みた他の方法にも勝るものである。
- 4) 寒天平板上で得られたトラック波形はほとんどのものが左右対称ではほぼ同種波形の連鎖の場合と、屈曲が多く異種波形の連鎖の場合とがあり、左右非対称の波形は全般的には少ないが、人為的に線虫頭部を圧迫して頭部の向きを変形させることによって容易に得られる。

5) 虫体の腹部収縮および背部収縮によって生ずるトラック波形の山と谷の弧 I の長さには有意の差が見られず、トラック波形の各部の測定値の変動係数は弧 II で最も低く、次いで中軸、波長、振幅の順である。

6) 数千例のトラックから得られた各種波形を A 型 (サインカーブ類似)、A' 型 (A 型より平坦)、B 型 (U 字型) および C 型 (馬蹄型) に分類した。これらは従来提唱されたサインカーブとは合致せず、そのずれは A', A, B, C 型の順に大きく、弧 I、弧 II の長さや振幅および弧 II と体長に対する波長の比は、A', A, B, C の順に大きくなり、中軸、波長、波長に対する振幅の比、体長に対する弧 II および曲率半径は A', A, B, C の順に小さくなる。

$$\left[\text{但し } \frac{d^2y}{dx^2} > 0 \text{ のとき } \rho > 0, \right. \\ \left. \frac{d^2y}{dx^2} < 0 \text{ のとき } \rho < 0 \right]$$

の式を使用した。

第 1 回目の計算では、 $s - \frac{1}{\rho}$ の一連の座標は得られたが、曲率の数値にバラツキが目立ち、 $s - \frac{1}{\rho}$ 曲線は第 8 図のような様相を呈した。曲率における数値のバラツキの原因としては、カーブリーダーの読取り操作の誤差、および「附」に示す差分による近似計算の誤差が考えられたので、カーブリーダーの横軸間隔を小刻みの場合 (730 倍のトラックに対して 0.5 cm, 第 8 図の左) と大刻みの場合 (同 1.0 cm, 第 8 図右) について検討した

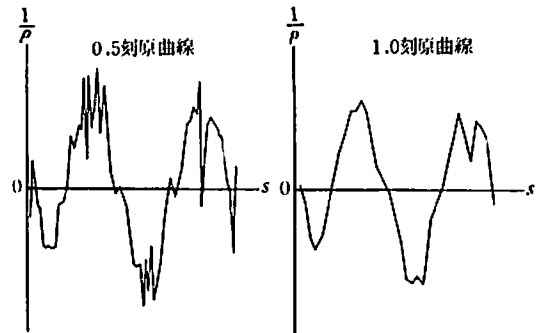
III. SGC によるトラックの解析

1. トラックの基準化

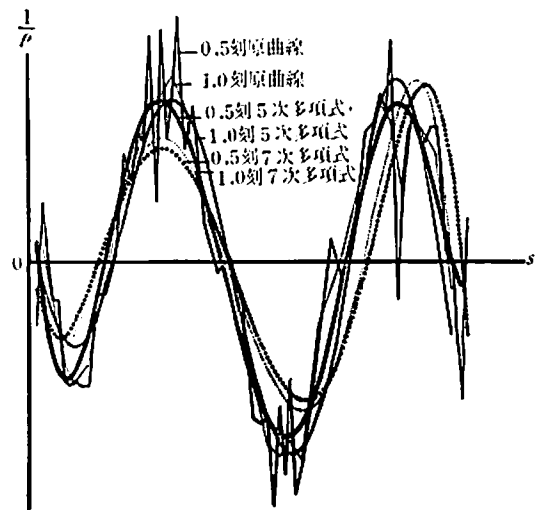
寒天平板上につくられるトラックは、数学的に見れば 2 次元平面上の曲線であって、これに対して 2 次元の直交座標 (x 軸, y 軸) を設けることは全く任意である。しかしながら 4 型のトラックをこの x 軸, y 軸の座標系において取扱うことは非常に複雑であり、またそれらのトラックの関数表示が容易に得られるとも考えられないことから、すでに BROKAW (1965) が精子鞭毛の屈曲解析に用いた $(s, \frac{1}{\rho})$ の表示 (s はトラック上の点を原点として測定したトラックの長さ, ρ はトラック上の一部の曲率半径) を採用することとした。

トラック波形は 730 倍拡大写真図が用いられた。先ず横軸および縦軸上の座標を得るために、カーブリーダー (Curve-Reader, CRA-5066) を使用した。トラックの多数の (x, y) 座標より、隣り合う 2 点の座標からは弧の長さ (s) を、3 点の座標からは曲率 ($\frac{1}{\rho}$) を計算し、曲率の算出には

$$\frac{1}{\rho} = \frac{\frac{d^2y}{dx^2}}{\left\{ 1 + \left(\frac{dy}{dx} \right)^2 \right\}^{\frac{3}{2}}}$$



第 8 図 トラックの基準化



第 9 図 横軸間隔と多項式の検討

- 注) 1) 0.5, 1.0 の単位は cm
2) 多項式は第 8 表に示す

が、カーブリーダーの読取り誤差によるものとは認められなかった。従って次にこれらの $s, \frac{1}{\rho}$ 値について多項式による置換えを試みた。第9図はカーブリーダーの横軸刻み間隔を 0.5 cm と 1.0 cm にして得られた $s - \frac{1}{\rho}$ 原曲線とそれぞれの 5 次、7 次の多項式 (第8表) による曲線を示した。7 次の多項式で置換えた曲線は 5 次多項式の曲線に比べて原曲線に近い。またカーブリーダーによる横軸刻みを 1.0 cm とした場合は 0.5 cm の場合に比べて各曲線の振幅、すなわち最大曲率が不均一となる。以上のことから原曲線の平滑化には 0.5 cm 刻みの原曲線を 7 次多項式で置換えた曲線をもってするのが最も適当と考えられる。以下この操作を“基準化”と称し、この手続きによって得た曲線を“基準化曲線”という。

第8表 原曲線を置換えた多項式

| 多項式 | 1.0 cm 刻原曲線 | 0.5 cm 刻原曲線 |
|------|--|--|
| 5 次式 | $y = -1.15101 \cdot 10^{-6} \cdot x^5$ | $y = -9.29997 \cdot 10^{-7} \cdot x^5$ |
| | $+1.08287 \cdot 10^{-4} \cdot x^4$ | $+8.84117 \cdot 10^{-5} \cdot x^4$ |
| | $-3.48079 \cdot 10^{-3} \cdot x^3$ | $-2.85401 \cdot 10^{-3} \cdot x^3$ |
| | $+4.36219 \cdot 10^{-2} \cdot x^2$ | $+3.54327 \cdot 10^{-2} \cdot x^2$ |
| | $-1.70351 \cdot 10^{-1} \cdot x$ | $-1.30735 \cdot 10^{-1} \cdot x$ |
| | $+4.84035 \cdot 10^{-2}$ | $+7.02344 \cdot 10^{-3}$ |
| 7 次式 | $y = +5.08602 \cdot 10^{-9} \cdot x^7$ | $y = +2.43787 \cdot 10^{-9} \cdot x^7$ |
| | $-6.76459 \cdot 10^{-7} \cdot x^6$ | $-2.84239 \cdot 10^{-7} \cdot x^6$ |
| | $+3.38523 \cdot 10^{-5} \cdot x^5$ | $+1.09200 \cdot 10^{-5} \cdot x^5$ |
| | $-7.77983 \cdot 10^{-4} \cdot x^4$ | $-1.07921 \cdot 10^{-4} \cdot x^4$ |
| | $+7.81101 \cdot 10^{-3} \cdot x^3$ | $-2.36635 \cdot 10^{-3} \cdot x^3$ |
| | $-2.25153 \cdot 10^{-2} \cdot x^2$ | $+5.27417 \cdot 10^{-2} \cdot x^2$ |
| | $-3.64641 \cdot 10^{-2} \cdot x$ | $-2.55917 \cdot 10^{-1} \cdot x$ |
| | $+1.70424 \cdot 10^{-2}$ | $+1.46715 \cdot 10^{-1}$ |

注) ただし x は s, y は $\frac{1}{\rho}$ である

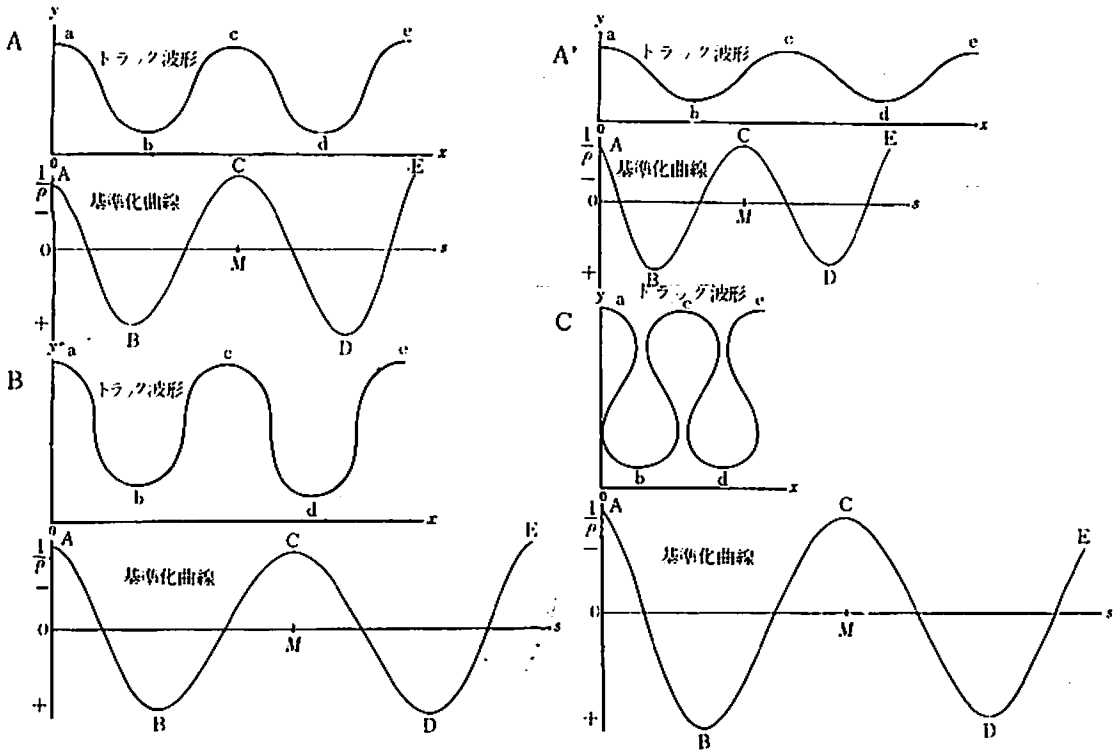
なお、附表 I に基準化曲線を得るための電子計算機プログラムを示した。これはカーブリーダーで得たトラックの多数の座標から弧の長さ (s) と曲率 ($\frac{1}{\rho}$) を導き、さらに弧の長さに従って変化する曲率の原基準化曲線を 7 次多項式に置換えるために使用されるものである。

2. 基準化曲線の性質

これまでの操作を基にしてトラックの波形 4 型の基準化を試みた。第 10 図は、A, A', B および C 型波形 (各上段図) と、第 9 表に示す 7 次多項式によって得られたそれぞれの基準化曲線 (各下段図) を示すものである。

基準化曲線は、横軸に弧の長さ (s)、縦軸に曲率 ($\frac{1}{\rho}$) をとったものであるが、曲率の正負の値を逆にすることによって、トラックと基準化曲線の山と谷が比較される。各トラックの a~e は、それぞれ基準化曲線の A~E に相当する。トラック波形の山における最大曲率は、基準化曲線においては負の最大曲率値で示される。トラック波形の山と谷の中間において、基準化曲線の曲率は 0 の値を示し、ここがトラックの変曲点となる。さらにトラック波形の谷では、基準化曲線の曲率は正の最大値を示す。これらの波形 4 型の基準化曲線の振幅 (最大曲率) 値は A', A, B および C の順序で高くなる傾向がある。このようにしてトラックは曲率と弧の長さ ($s, \frac{1}{\rho}$) の表示によって、一般曲線と同様に基準線上に量的に表現することができる。

基準化曲線ではトラック波形の場合と異なり、振幅すなわち最大曲率の大小の差以外には全く形態的違いが認められず、むしろ類似した曲線と考えられる。この類似性の理由を検討するために、トラックとサインカーブを比較したと同様の手続きにより、基準化曲線についてもサインカーブとの比較を試みた。第 11 図は 3~7 波形連続トラックについて基準化曲線とサインカーブを合わせ記したものである。1 は A 型、2 は A' 型、3 は B 型、4 は C 型波形の連続であり、5 は各種波形の混在するものである。これらの 5 例について見れば、基準化曲線とサインカーブとがよく合致している部分は 1 では b と e の曲線の山と谷の部分、2 では a, b, e, f, 3 では b, e, h, 4 では b, c, e, h, i, k, 5 では d~g および l~n の部分であり、他の部分ではいずれも僅かながら両曲線の間にずれが見られる。これらの不一致部分についてさらに吟味すれば、基準化曲線の左側に起こったサインカーブのずれは、波頭を過ぎれば右側に移り、右側のずれ



第10図 トラックの標準化

注) 標準化曲線の多項式は第9表に示す

第9表 トラック標準化に使用した多項式

| 多項式 | A | A' | B | C |
|-----|--|--|--|--|
| 7次式 | $y = -3.82063 \cdot 10^{-11} \cdot x^7$ $+ 2.13899 \cdot 10^{-9} \cdot x^6$ $+ 4.43691 \cdot 10^{-7} \cdot x^5$ $- 4.98630 \cdot 10^{-5} \cdot x^4$ $+ 1.84314 \cdot 10^{-3} \cdot x^3$ $- 2.67481 \cdot 10^{-2} \cdot x^2$ $+ 1.11701 \cdot 10^{-1} \cdot x$ $+ 5.66771 \cdot 10^{-2}$ | $y = +1.25018 \cdot 10^{-10} \cdot x^7$ $- 3.98567 \cdot 10^{-8} \cdot x^6$ $+ 4.21001 \cdot 10^{-6} \cdot x^5$ $- 2.05138 \cdot 10^{-4} \cdot x^4$ $+ 4.86445 \cdot 10^{-3} \cdot x^3$ $- 5.20370 \cdot 10^{-2} \cdot x^2$ $+ 1.85550 \cdot 10^{-1} \cdot x$ $- 3.01861 \cdot 10^{-2}$ | $y = +1.15232 \cdot 10^{-12} \cdot x^7$ $- 1.09055 \cdot 10^{-9} \cdot x^6$ $+ 2.18810 \cdot 10^{-7} \cdot x^5$ $- 1.77105 \cdot 10^{-5} \cdot x^4$ $+ 6.29728 \cdot 10^{-4} \cdot x^3$ $- 8.09453 \cdot 10^{-3} \cdot x^2$ $- 6.42628 \cdot 10^{-3} \cdot x$ $+ 3.18617 \cdot 10^{-1}$ | $y = +5.29832 \cdot 10^{-12} \cdot x^7$ $- 2.03451 \cdot 10^{-9} \cdot x^6$ $+ 3.12867 \cdot 10^{-7} \cdot x^5$ $- 2.41415 \cdot 10^{-5} \cdot x^4$ $+ 9.57385 \cdot 10^{-4} \cdot x^3$ $- 1.76881 \cdot 10^{-2} \cdot x^2$ $+ 1.10230 \cdot 10^{-1} \cdot x$ $- 1.75144 \cdot 10^{-2}$ |

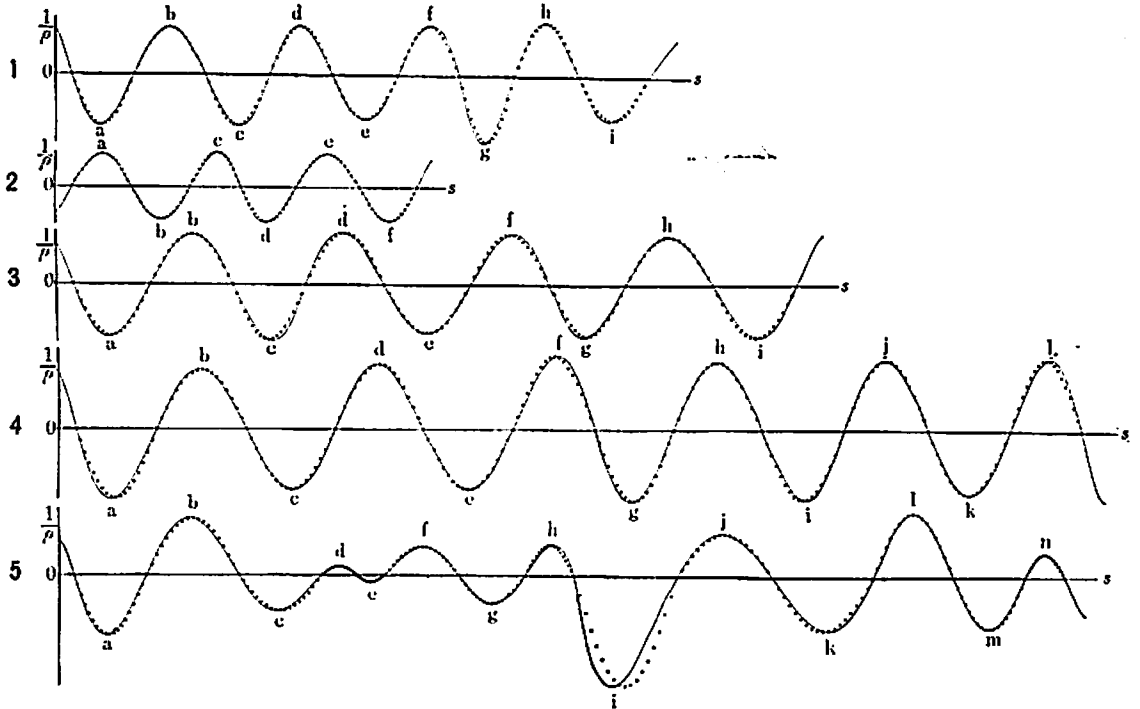
注) ただし x は s , y は $\frac{1}{\rho}$ である

は左側に移り、これの繰返しが規則正しくかつ同程度に見られる。このようなことから、これら5例についてのサインカーブと標準化曲線とはほぼ一致するとみることが出来る。従って標準化曲線における s と $\frac{1}{\rho}$ の関係式は次のように組み立てられる (\bar{A} は振幅, すなわち弧の最大曲率, s は横

軸すなわち弧の長さ, M は1波長間の弧の長さ)。

$$\frac{1}{\rho} = \bar{A} \sin \frac{2\pi}{M} s \dots\dots\dots (1)$$

以上の成績から、トラックそのものはすでに前節で確認されたように、サインカーブには該当しないが、トラック波形の弧に沿って弧の長さ (s)



第 11 図 標準化曲線とサインカーブの比較

- 注) 1) 実線——は標準化曲線を、点線……はサインカーブを示す
- 2) a~n は標準化曲線における波形の位置を示す

を横軸に、さらにトラックの座標の微分を行なって得た曲率 $(\frac{1}{\rho})$ を縦軸にとった場合には、サインカーブと適合することが立証された。

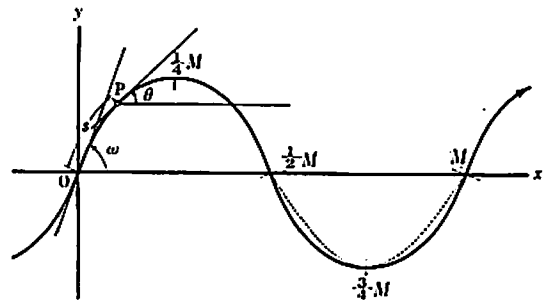
3. SGC 曲線の性質

前述のとおりトラックの標準化曲線の関数形は前記の (1) の式で表わされることを知った。このことから、筆者はトラックそのものの曲線がどのような関数形で表示できるかを追求した。

巻末の「附」に記載した過程に従って (1) 式の関係を積分することによって積分常数を定めると、トラックの曲線は x 軸に対する弧の角度 θ と弧の長さ s によって、

$$\theta = \omega \cos \frac{2\pi}{M} s \dots\dots\dots (2)$$

の式 (ω は x 軸に対する曲線の最大の角度) で表わされる。第 12 図はこの関数形を示し、さらにサインカーブ (破線) との比較を示したものである。この場合も両者の間には、第 7 図の場合と同様に、湾曲状態に明らかな差異を示している。

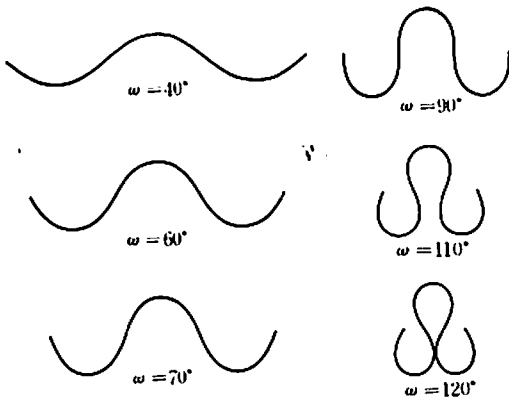


第 12 図 sine-generated curve (SGC)

- 注) 1) 実線は SGC を、破線はサインカーブを示す
- 2) SGC において、 s は弧の長さ、 θ は x 軸に対する弧の角度、 M は 1 波長間の弧の長さ、 ω は x 軸に対する弧の最大角度を示す

今回の数学的操作によって、 (x, y) 表示のもとで、標準化曲線では $(s, \frac{1}{\rho})$ として表示されたトラックの P 点は、トラックそのものでは (s, θ) として表示される。この (2) の式で表わされた曲線が、LANGBEIN & LEOPOLD (1966) によって名付けられた sine-generated curve (SGC) である。

次に、SGCの種々の形を知るために M を一定にし、 ω を 10° 毎に変化させて得たSGCとトラック波形4型を比較した。第13図のように $\omega=40^\circ$ の場合のSGCは比較的平坦で波形のA'型に類似し、 ω が $60\sim 70^\circ$ の場合はA型に、 $\omega=90^\circ$ ではB型に、 ω が $110\sim 120^\circ$ ではC型に類似する。このように ω の値が増加するに従って曲率が高くなり、 ω が 120° を越えれば曲線は接触ないし交差する。



第13図 種々の sine-generated curve

注) 曲線の長さはすべて同じである
(M が一定の場合)

4. トラックのSGC化

トラックにSGCを適用するためには、前記(2)の式に対して2個のパラメーター、すなわちトラックに適合した最適の M と ω を求めることであるが、直接これを求めることはまず困難である。すなわち関数形から知られるように、この場合には通常行なわれる最小自乗法の手続きによることができないからである。従って実際上は適当と考えられる M と ω を用いて、SGCを求め、トラックによく合致するかどうかを確かめる手続きを行なうことになる。なおSGCの求め方の詳細については巻末の「附」の項に譲る。また M, ω の値からSGC座標を導くための電子計算機プログラムは附表IIに示すとおりである。

次いで、得られたSGCが実際の運動トラックに合致するかどうかの検討は、トレーシングペーパーに作図したSGCをトラック写真に重ねることによって行なわれた。なおSGCを大きく変化

させるのは M の値よりも、主として ω の値であることから、トラックに適合したSGCを得るためには ω を小刻みにとることが必要であった。従って M と ω の適値を得るためには“trial and error”方式に従い、 M については原測定値の99%、100%、101%値、 ω については原測定値の98%、100%、102%値の3段階組合せによる計9個のSGCについて検討した。第10表の*印はトラック波形を測定して得られた M と ω の値である。(+)、(-)の記号はトラックとSGCの一致、不一致を示す。図版VIIの図50~53は図版VIの図45~48の矢印の部分拡大した陰画に対してSGCを適用したものであり、SGCはトラックに

第10表 波形4型における M, ω の適値

| A' 型 | | | |
|-------------|-----|----------------------|------|
| $M=389 \mu$ | 98% | $\omega=47.7^\circ$ | |
| | | 100% | 102% |
| 98% | (-) | (-) | (-) |
| 100% | (-) | *(-) | (-) |
| 101% | (-) | (-) | (-) |
| A 型 | | | |
| $M=378 \mu$ | 98% | $\omega=66.5^\circ$ | |
| | | 100% | 102% |
| 99% | (-) | (-) | (-) |
| 100% | (-) | *(-) | (-) |
| 101% | (-) | (-) | (-) |
| B 型 | | | |
| $M=396 \mu$ | 98% | $\omega=92.5^\circ$ | |
| | | 100% | 102% |
| 99% | (-) | (-) | (-) |
| 100% | (-) | *(-) | (-) |
| 101% | (-) | (-) | (-) |
| C 型 | | | |
| $M=563 \mu$ | 98% | $\omega=118.4^\circ$ | |
| | | 100% | 102% |
| 99% | (-) | (-) | (-) |
| 100% | (-) | *(-) | (-) |
| 101% | (-) | (-) | (-) |

注) (+), (-)の記号は一致、不一致を示す

対し、ほぼ体長の範囲内で一致する。また図50~53に示す各波形における M および ω の値はそれぞれ次の通りである。

- A'型では $M = 389 \mu$, $\omega = 47.7^\circ$,
 A型では $M = 378 \mu$, $\omega = 66.5^\circ$,
 B型では $M = 396 \mu$, $\omega = 92.5^\circ$,
 C型では $M = 563 \mu$, $\omega = 118.4^\circ$.

次に各種線虫のトラックの波形のSGC化を試みた。図版VIIIの図54~58は5種線虫のトラックとSGCの合致した例を示すものであり、*S. papillosus* (図54)では $M=309 \mu$ および $\omega=43.35^\circ$ の場合、*S. edentatus* (図55)では $M=328 \mu$ および $\omega=36.72^\circ$ の場合、*O. radiatum* (図56)では $M=460 \mu$ および $\omega=55.0^\circ$ の場合、*A. caninum* (図57)では $M=520 \mu$ および $\omega=53.52^\circ$ の場合、*H. contortus* (図58)では $M=731 \mu$ および $\omega=96.50^\circ$ の場合のSGCがトラックと合致する。

さらに各種線虫の感染仔虫の運動時における横転虫体の写真についてSGCの適用を試み、*Trichonema* sp. (図版IXの図59)では $M=220 \mu$, $\omega=41.65^\circ$, *S. edentatus* (図60)では $M=226 \mu$, $\omega=38.91^\circ$, *B. phlebotomum* (図61)では $M=271 \mu$, $\omega=45.6^\circ$, *Trichonema* sp. (上記とは別種, 図62)では $M=272 \mu$, $\omega=48.30^\circ$, *O. radiatum* (図63)では $M=313 \mu$, $\omega=44.10^\circ$, *S. papillosus* (図64)では $M=300 \mu$, $\omega=38.0^\circ$, *Ostertagia ostertagi* (図65)では $M=342 \mu$, $\omega=64.50^\circ$, *S. vulgaris* (図66)では $M=391 \mu$, $\omega=65.80^\circ$, *A. caninum* (図67)では $M=432 \mu$, $\omega=69.0^\circ$, *C. oncophora* (図68)では $M=428 \mu$, $\omega=57.63^\circ$ の場合のSGCが虫体の曲線と合致することを知った。さらに図版XIに示すように虫体の太めの種類を選び、それらの成虫について同様の検討を行なった結果、土壌線虫として知られる *Rhabditis* sp. の雌虫 (図69)では $M=766 \mu$, $\omega=41.82^\circ$, 同種雌虫による異なった体の屈曲 (図70)に対しては $M=1,070 \mu$, $\omega=68.03^\circ$, *S. pavanis* の自由世代の雌虫 (図71)では $M=937 \mu$, $\omega=75.48^\circ$ の場合のSGCが虫体の波形と合致した。図72はBROKAW氏が、1965年にマルチフラッシュ、4,800倍で得た鮮明な精子鞭毛写真 (BROKAW氏提供) についてSGC化を試みたも

のであり、SGCは $M=33 \mu$, $\omega=65.28^\circ$ で鞭毛の波形と一致した。

次に寒天濃度を高めることによって線虫の運動波形はいちじるしく縮小することから、このような縮小波形についてのSGC化をも行なった。

図版XIIは *S. pavanis* 感染仔虫各1例について、寒天平板の寒天濃度をそれぞれ0.5%, 1.0%, 3.0%, 5.0%, 7.0%として観察したものであり、寒天平板上の感染仔虫の運動波形は、 M および ω の値が下記の場合にSGCと一致する。寒天濃度0.5% (図73)では、 $M=444 \mu$, $\omega=60.94^\circ$, 1.0% (図74)では $M=365 \mu$, $\omega=67.0^\circ$, 3.0% (図75)では $M=331 \mu$, $\omega=61.20^\circ$, 5.0% (図76)では $M=268 \mu$, $\omega=60.69^\circ$, 7.0% (図77)では $M=205 \mu$, $\omega=63.24^\circ$ 。このように M の値が減少しても、虫体による波形はSGCとよく一致する。

小 括

- 1) トラックを量的に把握するために、トラックの基準化 ($s - \frac{1}{\rho}$ 曲線化) を試み、トラックの任意の (x, y) 座標をカーブリーダーで読みとり、隣り合う2点の座標から弧の距離 (s) を、3点の座標から曲率 $(\frac{1}{\rho})$ を計算し、 $s - \frac{1}{\rho}$ 曲線を得たが、このままではこの曲線は凹凸が著しいため、さらに多項式による平滑化を試みた。この場合、5次多項式よりも7次多項式による置換えが適当である。
- 2) 4型の波形の基準化曲線の振幅 (最大曲率) はA'型、A型、B型、C型の順に高くなる傾向を示すが、基準化曲線はいずれも類似し、サインカーブとよく合致する。従って s と $\frac{1}{\rho}$ の関係式は $\frac{1}{\rho} = A \sin \frac{2\pi}{M} s$ (A は振幅, s は横軸の長さ, M は弧 l の長さ) となり、さらにこれを積分することによって積分常数を定めれば、トラックの曲線は x 軸に対する弧の角度 θ と弧の長さ s によって $\theta = \omega \cos \frac{2\pi}{M} s$ (ω は x 軸に対する曲線の最大の角度) となる。こうして得られた曲線がすなわちSGCと称するものであり、サインカーブとは湾曲状態に明らかな差異がある。

- 3) M を一定にした場合、 $\omega=40^\circ$ のSGCは比較的平坦で、A'型に近似し、 ω が $60\sim 70^\circ$ の場合はA型に、 $\omega=90^\circ$ ではB型に、 ω が $110\sim 120^\circ$ ではC型波形に近似する。 ω が 120° を越えると曲線は接触ないし交差する。
- 4) 各種線虫のトラック波形および運動形態はもとより、0.5%から7.0%に上昇する寒天濃度勾配下で次第に縮小した線虫の運動形態もそれぞれSGCによって表現することができる。

IV. 線虫の波形と運動

1. 波形パラメーター間の関係

SGC化によって得られる2個のパラメーター M と ω はトラックの波形を正確に表現する上で、従来用いられたパラメーターに比べて優れていることが証明されたので、次いで筆者はトラックの全容を知るためにこれら2個のパラメーターの相関関係について*S. parvovis*の同一発育段階(4群)の感染仔虫のトラックを対象に検討を進めた。このためにはまず $X=M$ 、 $\hat{Y}=\omega$ とし、両者の変動および共変動により標本相関係数を求め、その有意性を検定した。すなわち $F_s > F_0$ の場合は母集団の相関係数すなわち母相関係数 $\rho=0$ の仮説を否定し、 X 、 \hat{Y} には強い1次相関があると判定した。次に回帰方程式を求め、各回帰方程式間の差の検定は次の過程を経た。まず回帰、残差を求め、両者の共通の変動を求めた。切片(b_0)と方向係数(b_1)の差の有意性については、危険率1%と5%の場合で検定した。

なおSGC化で得たトラック波形の M および ω から相関係数の有意性を検定、次いで回帰方程式の算出ならびに回帰方程式間の切片および方向係数における差の有意性検定については電子計算機で計算した。

S. parvovis 感染仔虫の体長544 μ 、560 μ 、592 μ および608 μ の4群、各群5個体ずつ計20個体を室温下で別々の1%寒天平板上で運動させて得た各20例の運動トラックから、SGC化により ω が 30° から 120° に亘る波形各々20例ずつを得た。これらのトラック波形の M 、 ω の値から第11

第11表 パラメーター M 、 ω の関係

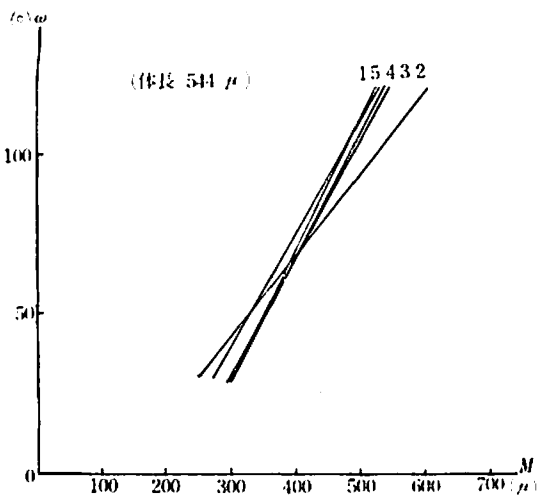
| 群 | 虫体番号 | 相関係数 | 回帰方程式 |
|-----------------------|------|---------|----------------------------|
| (1) (体長544 μ) | 1 | 0.76658 | $\hat{Y}=0.4132X-95.5881$ |
| | 2 | 0.63885 | $\hat{Y}=0.2536X-33.1361$ |
| | 3 | 0.80754 | $\hat{Y}=0.3671X-79.5411$ |
| | 4 | 0.83551 | $\hat{Y}=0.3886X-87.8000$ |
| | 5 | 0.58314 | $\hat{Y}=0.3535X-66.2990$ |
| (2) (体長560 μ) | 1 | 0.82993 | $\hat{Y}=0.3353X-63.1024$ |
| | 2 | 0.80331 | $\hat{Y}=0.4523X-101.8259$ |
| | 3 | 0.78941 | $\hat{Y}=0.4060X-103.3106$ |
| | 4 | 0.67025 | $\hat{Y}=0.2961X-57.9724$ |
| | 5 | 0.94406 | $\hat{Y}=0.3715X-67.9996$ |
| (3) (体長592 μ) | 1 | 0.84257 | $\hat{Y}=0.3433X-83.1350$ |
| | 2 | 0.78187 | $\hat{Y}=0.2877X-53.8358$ |
| | 3 | 0.88381 | $\hat{Y}=0.3062X-48.6523$ |
| | 4 | 0.73719 | $\hat{Y}=0.3408X-82.6752$ |
| | 5 | 0.85482 | $\hat{Y}=0.3850X-94.4398$ |
| (4) (体長608 μ) | 1 | 0.67716 | $\hat{Y}=0.2706X-34.6869$ |
| | 2 | 0.78908 | $\hat{Y}=0.3603X-80.2719$ |
| | 3 | 0.81606 | $\hat{Y}=0.3330X-67.7525$ |
| | 4 | 0.82226 | $\hat{Y}=0.3302X-79.6875$ |
| | 5 | 0.85695 | $\hat{Y}=0.3620X-85.4287$ |

注) ただし X は M 、 \hat{Y} は ω である

表に示すように相関係数と回帰方程式を得た。トラック波形の M 、 ω の値から相関係数を求めた結果は、いずれも強い1次相関を示した。これら4群の回帰方程式による直線はそれぞれ第14~17図に示すとおりである。

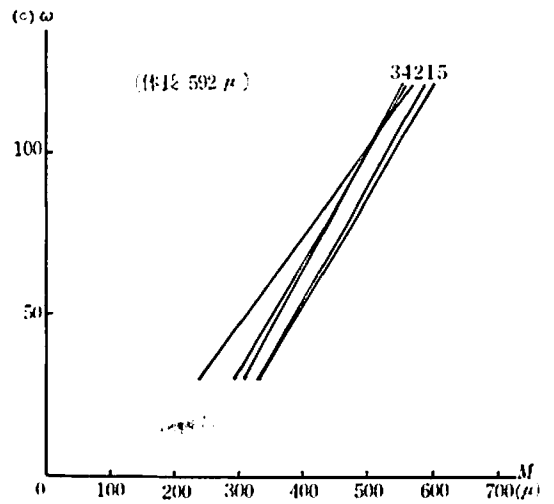
第14図のように体長544 μ の線虫5個体のトラックから得られた M - ω 直線は2のみが他の直線から離れているが全体的にはいずれも接近している。第15図の体長560 μ の群は体長544 μ の群に比べて2と4の間隔は少し離れた状態を示す。第16図の体長592 μ の群は2のみが他の直線から離れている。第17図の体長608 μ の群では1のみが他の直線から離れている。

次に第12、13表に示すように各群における直線の切片と方向係数の差の検定を行なった。体長544 μ 群および体長560 μ 群における各回帰方程



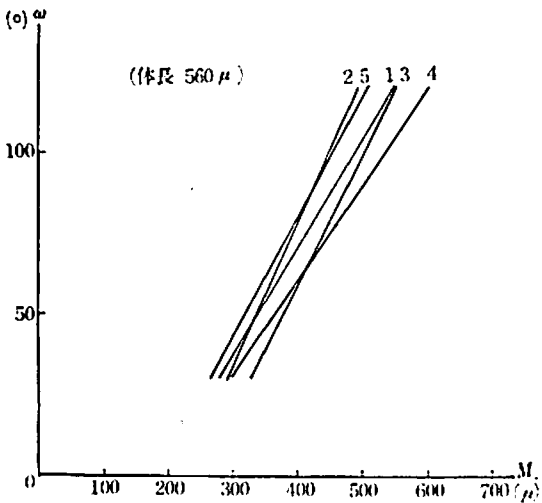
第14図 パラメーター M, ω の関係 (1)

注) 各直線の番号は第11表の虫体番号を示す



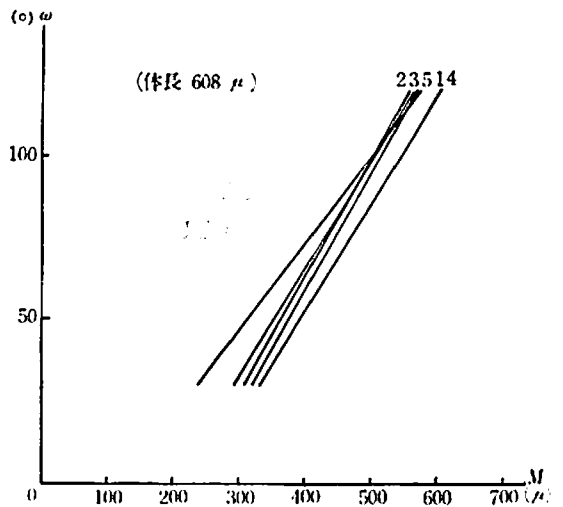
第16図 パラメーター M, ω の関係 (3)

注) 各直線の番号は第11表の虫体番号を示す



第15図 パラメーター M, ω の関係 (2)

注) 各直線の番号は第11表の虫体番号を示す



第17図 パラメーター M, ω の関係 (4)

注) 各直線の番号は第11表の虫体番号を示す

第12表 回帰式間の差の検定
 b_0 (切片) の検定 (体長 592 μ)

| | | | | |
|----|---|---|---|---|
| ** | | | | 1 |
| ** | | | 2 | |
| ** | | 3 | | |
| ** | 4 | | | |
| 5 | | | | |

注) 1) ** 1% で有意差
2) 1~5 の番号は第11表の虫体番号を示す

第13表 回帰式間の差の検定
 b_0 (切片) の検定 (体長 608 μ)

| | | | | |
|---|---|----|---|---|
| | | | * | 1 |
| | | ** | 2 | |
| | * | 3 | | |
| | 4 | | | |
| 5 | | | | |

注) 1) * 5% で有意差 ** 1% で有意差
2) 1~5 の番号は第11表の虫体番号を示す

第14表 各種線虫の運動量

| 種番号 | 種 | 体幅 | 体長 | 体長/ | 弧II | 振幅 | 中軸 | 波長 | 波長/ | 波頭数 | 周期 | 振頭数 | 虫体 | 移動 |
|-----|---------------------------------|-----------|-----------|------|-----|-----|-----|-----|------|------|------|------|-------|-----|
| | | (μ) | (μ) | 体幅 | | | | | | | | | | |
| 1 | <i>Strongyloides puvonis</i> | 21 | 616 | 27.1 | 463 | 73 | 156 | 312 | 4.30 | 1.34 | 0.37 | 2.77 | 1,282 | 863 |
| 2 | <i>Strongyloides papillosus</i> | 20 | 543 | 27.8 | 332 | 43 | 132 | 245 | 6.22 | 1.65 | 0.37 | 2.60 | 912 | 706 |
| 3 | <i>Ancylostoma caninum</i> | 28 | 626 | 22.3 | 516 | 74 | 194 | 389 | 5.36 | 1.22 | 0.59 | 1.72 | 886 | 666 |
| 4 | <i>Bunostomum phlebotomum</i> | 23 | 504 | 22.3 | 405 | 57 | 143 | 302 | 5.52 | 1.26 | 0.58 | 1.77 | 717 | 532 |
| 5 | <i>Oesophagostomum radiatum</i> | 29 | 650 | 22.4 | 392 | 55 | 147 | 300 | 5.63 | 1.67 | 0.79 | 1.29 | 481 | 387 |
| 6 | <i>Ostertagia circumcincta</i> | 26 | 682 | 26.2 | 398 | 48 | 164 | 322 | 6.80 | 1.72 | 0.91 | 1.17 | 444 | 361 |
| 7 | <i>Strongylus vulgaris</i> | 35 | 731 | 20.7 | 646 | 106 | 213 | 413 | 4.11 | 1.14 | 1.54 | 0.66 | 429 | 272 |
| 8 | <i>Ostertagia ostertagi</i> | 24 | 674 | 28.7 | 350 | 49 | 139 | 272 | 5.72 | 1.99 | 0.91 | 1.18 | 390 | 302 |
| 9 | <i>Strongylus equinus</i> | 23 | 681 | 29.6 | 451 | 66 | 167 | 332 | 5.25 | 1.52 | 1.22 | 0.86 | 385 | 279 |
| 10 | <i>Haemonchus contortus</i> | 25 | 701 | 27.9 | 382 | 46 | 157 | 317 | 7.19 | 1.86 | 1.07 | 0.98 | 371 | 313 |
| 11 | <i>Cooperia oncophora</i> | 27 | 756 | 28.2 | 453 | 55 | 187 | 366 | 6.91 | 1.68 | 1.43 | 0.72 | 323 | 262 |
| 12 | <i>Trichostrongylus axei</i> | 23 | 620 | 27.7 | 283 | 31 | 114 | 239 | 8.15 | 2.21 | 1.18 | 0.67 | 246 | 207 |

注) 測定値はいずれも20個体の平均値である

第15表 使用した線虫類および波形測定値範囲

| 種番号 | 種 | 類 | 例 | 数 | 体 | 長 | トラック波形測定値 | | | |
|-----|------------------------|---------|-----|---|--------|-------|---------------|-------------------------|-----|-----|
| | | | | | | | M (μ) | ω ($^{\circ}$) | | |
| 1 | <i>S. puvonis</i> | (L) | 131 | | 533~ | 646 | 265~ | 518 | 34~ | 125 |
| 2 | <i>S. puvonis</i> | (?) | 141 | | 1,130~ | 1,440 | 512~ | 1,057 | 29~ | 137 |
| 3 | <i>Rhabditis</i> | sp. (♀) | 146 | | 1,130~ | 1,849 | 683~ | 1,233 | 42~ | 122 |
| 4 | <i>Rhabditis</i> | sp. (♂) | 21 | | 1,310~ | 1,362 | 617~ | 789 | 44~ | 68 |
| 5 | <i>H. contortus</i> | (L) | 93 | | 566~ | 785 | 299~ | 406 | 34~ | 84 |
| 6 | <i>B. phlebotomum</i> | (L) | 52 | | 440~ | 499 | 302~ | 368 | 29~ | 86 |
| 7 | <i>O. circumcincta</i> | (L) | 44 | | 588~ | 715 | 308~ | 371 | 38~ | 81 |
| 8 | <i>T. axei</i> | (L) | 21 | | 555~ | 621 | 247~ | 302 | 29~ | 62 |
| 9 | <i>O. ostertagi</i> | (L) | 21 | | 687~ | 742 | 320~ | 333 | 38~ | 51 |
| 10 | <i>S. equinus</i> | (L) | 104 | | 618~ | 783 | 338~ | 596 | 36~ | 114 |
| 11 | <i>S. vulgaris</i> | (L) | 85 | | 621~ | 764 | 370~ | 478 | 45~ | 115 |
| 12 | <i>S. edentatus</i> | (L) | 91 | | 549~ | 701 | 272~ | 305 | 35~ | 96 |
| 13 | <i>Trichonema</i> | sp. (L) | 11 | | 453~ | 569 | 244~ | 347 | 35~ | 107 |

注) 1) 但しトラック波形の数は線虫1個体1波形とした
 2) 表中の(L)は感染仔虫を示す

式間の差は有意と認められなかった。第12および13表に示すように体長592 μ の群および体長608 μ の群では切片において1部に有意差が認められた。しかしながら方向係数においては全群ともに有意差は認められなかった。

以上のように、同一種類の同一発育段階の感染仔虫が示すトラック波形におけるMと ω は明らかな直線相関を有し、その傾きには有意差を認めない。

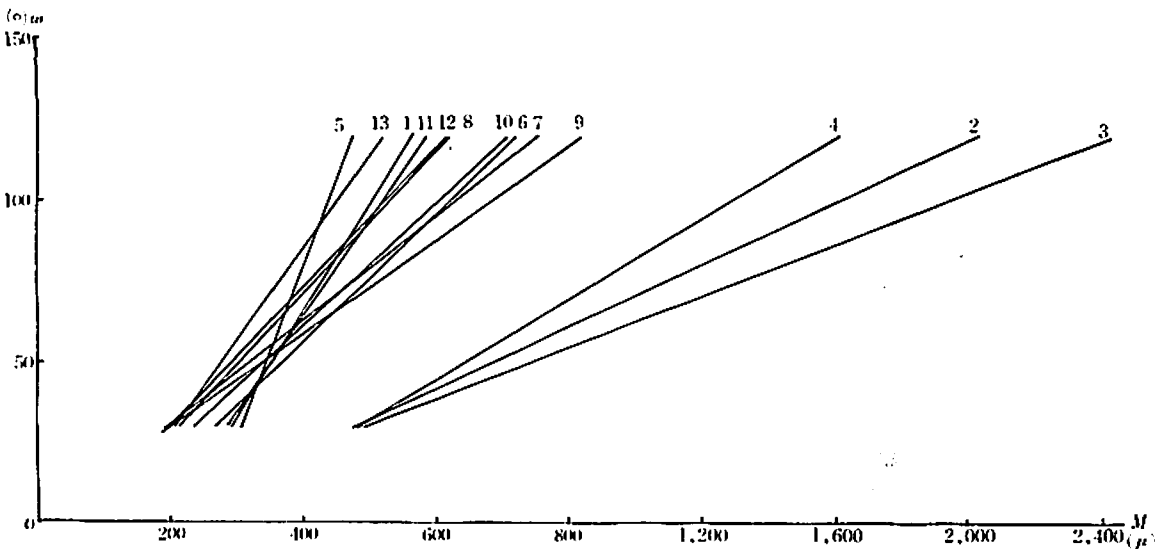
同一発育期にある同一種ではほぼ類似したM、 ω の関係を示すことから、次に各種線虫についてM、 ω の関係を追求した。まず12種線虫のトラックについて、波形に関する諸測定とともに、線虫の体幅・体長の測定、さらに運動速度と周期の測定を行ない、運動状態を観察した(第14表)。波頭数は弧IIで体長を除した。運動周期は撮影フィルムの齧数から得た。線虫の移動速度(μ /sec.)は波長を周期で割ったものであり、虫体速度は弧IIを周期で割って得られたものである。振頭数は1秒間に線虫の頭部が左右に振られる回数であり、1秒間に描かれるトラック波形の数に一致する。これらの測定値に基づいて、虫体速度の早い順に示せば第14表の通りであり、表中の数値は各種線虫につき各20個体の測定値の平均である。

各種線虫の運動形態、すなわち波形のパターンは虫体の体幅、体長の割合によって異なる。今回供試した線虫類の中で、体長と体幅の比が大きい種類は*S. pavonis*, *S. papillosus*, *O. circumcincta*, *T. axei*, *O. ostertagi*, *S. equinus*, *H. contortus*, *C. onchophora* であり、*A. caninum*, *B. phlebotomum*

第16表 各種線虫の波形(M, ω)関係式

| 種番号 | 種 | 相関係数 | 回帰方程式 |
|-----|----------------------------|---------|--------------------------------|
| 1 | <i>S. pavonis</i> (L) | 0.83346 | $\hat{Y} = 0.3325X - 67.3343$ |
| 2 | <i>S. pavonis</i> (♀) | 0.65710 | $\hat{Y} = 0.0963X - 16.0852$ |
| 3 | <i>R. sp.</i> (♀) | 0.61088 | $\hat{Y} = 0.0610X + 4.0124$ |
| 4 | <i>R. sp.</i> (♂) | 0.89081 | $\hat{Y} = 0.0152X - 30.7675$ |
| 5 | <i>H. contortus</i> (L) | 0.94452 | $\hat{Y} = 0.5376X - 136.8652$ |
| 6 | <i>B. Phlebotomum</i> (L) | 0.59300 | $\hat{Y} = 0.1992X - 23.4889$ |
| 7 | <i>O. circumcincta</i> (L) | 0.50021 | $\hat{Y} = 0.1632X - 2.3607$ |
| 8 | <i>T. axei</i> (L) | 0.62891 | $\hat{Y} = 0.2219X - 17.3523$ |
| 9 | <i>O. ostertagi</i> (L) | 0.40788 | $\hat{Y} = 0.1471X - 0.0064$ |
| 10 | <i>S. equinus</i> (L) | 0.58497 | $\hat{Y} = 0.1910X - 15.0524$ |
| 11 | <i>S. vulgaris</i> (L) | 0.70566 | $\hat{Y} = 0.3020X - 56.5720$ |
| 12 | <i>S. edentatus</i> (L) | 0.50972 | $\hat{Y} = 0.2171X - 13.4026$ |
| 13 | <i>T. sp.</i> (L) | 0.59927 | $\hat{Y} = 0.2845X - 28.7830$ |

注) ただしXはM, \hat{Y} は ω である



第18図 各種線虫の波形(M, ω)の違い

注) 各直線の番号は第16表の種番号を示す

第17表 回帰式間の差の検定

b_0 (切片の検定) (各種線虫の波形の違い)

| | | | | | | | | | | | | |
|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| ** | ** | | | ** | * | ** | | ** | ** | ** | * | 1 |
| ** | ** | | * | ** | | ** | ** | ** | ** | ** | ** | 2 |
| ** | ** | ** | ** | ** | ** | | ** | ** | ** | ** | ** | 3 |
| ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | 4 |
| ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | 5 |
| ** | ** | | | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | 6 |
| ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | 7 |
| ** | ** | | * | | | ** | ** | ** | ** | ** | ** | 8 |
| ** | ** | * | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | 9 |
| ** | | | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | 10 |
| ** | | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | 11 |
| ** | ** | 12 | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | 12 |
| ** | 13 | | | | | | | | | | | 13 |

b_1 (方向係数の検定)

| | | | | | | | | | | | | |
|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| | | | | | | * | | | | | | 1 |
| | | | | | | | | | | | | 2 |
| | | | | | | | | | | | | 3 |
| | | | | | | | | | | | | 4 |
| | | | ** | | | ** | | ** | ** | ** | ** | 5 |
| | | | | | | * | ** | ** | ** | ** | ** | 6 |
| | | | | | | | ** | ** | ** | ** | ** | 7 |
| | | | | | | | ** | ** | ** | ** | ** | 8 |
| | | | | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | 9 |
| | | | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | 10 |
| | | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | 11 |
| | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | ** | 12 |
| ** | 13 | | | | | | | | | | | 13 |

注) 1) * 5%で有意差
 2) ** 1%で有意差
 3) 1~13の番号は第16表の種番号を示す

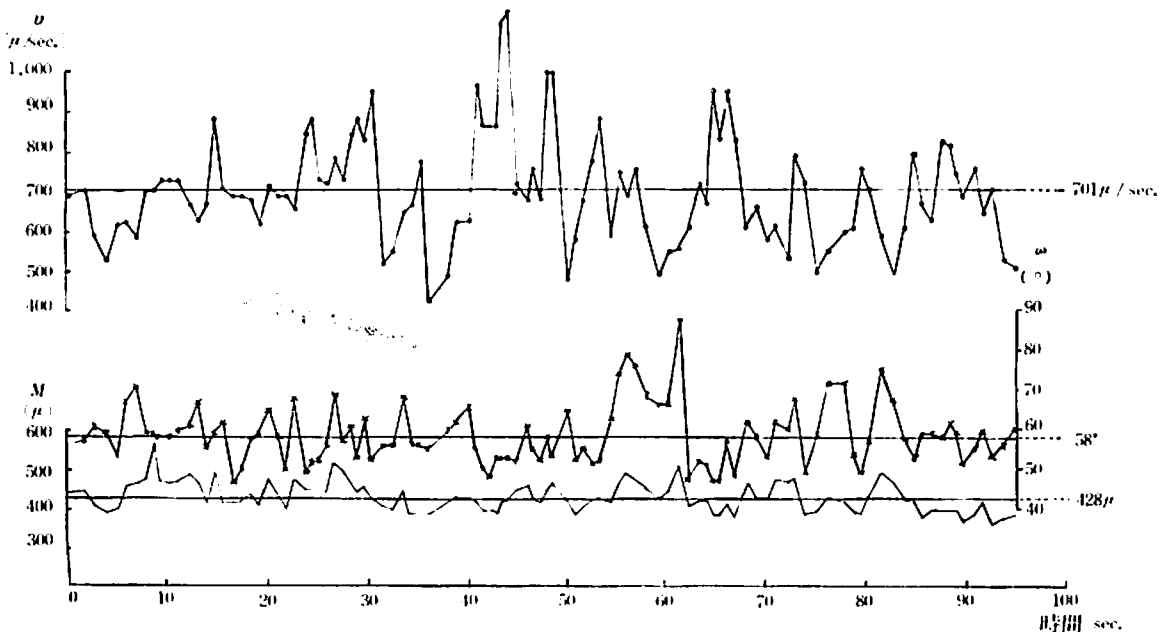
mum, *O. radiatum*, *S. vulgaris* ではその比が小さい。前群の波形のパターンは一般に小さく、後群ではそれが大きい傾向を示している。波形と虫体速度は容易には関係づけられないが、虫体速度の値の高い順、すなわち周期が少なく、振頭数が高く、虫体速度、移動速度の早い順に示したこの表からは、ほぼ波頭数の低い値のものほど、虫体速度の値が高い傾向を示している。すなわち体長に比して波形のパターンが大きいほど虫体速度が高い値を示す。なお種による各測定値の変動は大きく、その差は著しく有意と認められた。

次に各種線虫のトラック波形の全容を把握するために、トラック波形のパターンを表わすパラメーター M と ω の関係を、種類別に観察した。使用した線虫の種類、体長、例数およびSGC化で計測した M , ω の値は第15表に示すとおりである。 M の値についても体長の場合と同様に種番号2, 3, 4の種類が他の線虫よりも高い値を示す。 M の値についてはかならずしも $30 \sim 120^\circ$ の範囲内にあるわけではなく、この範囲を越えるものも、これに満たないものもある。

次に、上記線虫のトラック波形の M , ω の値から相関係数を求めた結果は第16表に示す通りであって、いずれも強い1次相関を示した。回帰方程式の方向係数の値については0.0152から0.5376までの大きな幅をもっている(第16表および第18図)。第18図における直線は、体長および体幅の値が小さいものほど左方に位置し、しかもその傾斜は強くなる。しかしながらこれら各直線間の切片と方向係数の差の有意性を検討した第17表によれば、切片については各々有意の差を示したが、方向係数の有意差は比較的少なかった。

2. 波形と虫体速度との関係

寒天平板上における線虫の運動はこれまで観察したように全く類似した波形を示して行なわれるものではない。特に波形のパラメーターの1つである ω の値は $30 \sim 120^\circ$ の間を変化する。このように波形が変化を示しても虫体速度は肉眼的には一見等速運動を示すように見える。しかしながら、従来このような波形の形態変化がどのように運動に関与しているかはあまり知られていない。筆者は、線虫がほぼ類似した条件の下で波形のパターンを保ちながら ω が変化する事によって虫



第19図 波形 (M , ω) と虫体速度との関係

注) $701 \mu/\text{sec}$, 50° , 428μ はそれぞれ虫体速度, ω , M の平均値である

体速度がどのように変化するかを追求した。

S. parvonis の培養3日の感染仔虫1個体(体長602 μ , 食道長248 μ , 体幅20 μ)を室温(25~26.2°C)で1%寒天平板上を運動させ、16mmカメラ(速度、64齣/sec.)により2時間の顕微鏡撮影(5×4倍)を行なった。得られた陰画フィルム(約90m)をベル・ハウエル型のフィルムーション機により得た線虫の運動形態を、セロファン紙の上に1齣毎に虫体食道起始部の位置をプロットして、48視野の材料を得た。次に、再び映画フィルムをフィルムーション機により投影した場合と同様の倍率として引伸機を用い運動軌跡の全体にわたって印画紙に重ね焼きし、運動時の線虫形態によるトラック48例、波形300例を得た。このようにして得られた写真の上に、最初にプロットしたセロファン紙を重ねて貼ったものを測定の対象とした。写真のトラックは602 μ 体長毎に境界線をひき、104例のトラックに区画した。これら区画したトラックの波形からはSGC化の方法によりパラメーター M , ω を測定し、区画毎の平均値を求めた。またセロファン紙上のフィルム齣数からは、体長に相当する長さに要する時間(周期)を得た。虫体速度は体長602 μ をこの周期で割ったものである。第19図はトラック104例における虫体速度 v と M と ω の平均値の変化を運動時間の経過に従って表示したものであり、総体的に見ると虫体速度は各所で高い値を示すが、これらの箇所 M および ω は常に低い値を示す傾向が認められる。これに反し虫体速度が低い箇所では、逆に M , ω は高い値を示す傾向が認められる。しかしながら M と ω が非常に低い値を示す箇所では虫体速度も低下する傾向を認めた。

3. 諸条件下における線虫の運動

(1) 時間経過

これまでの観察のようにトラック波形のパターンは常に一樣のものではなく、それらの変化は種々の条件によって起こされるものと考えられ、筆者はまず経時的变化について追求した。

まずトラック波形のほぼ同時刻における定常性を調べた。35°C, 1%寒天平板上に得た *S. parvonis* 感染仔虫10個体の比較的直ぐなトラックを選

び、その前部および後部の各10波形を対象にトラック波形と虫体の運動状態を観察し、定常性の有無を検討した(第18表)。トラックの前部と後部を比較すると弧IIが0.95~1.02倍、振幅が0.94~1.09倍、中軸が0.93~1.04倍、波長が0.91~1.05倍、周期が0.94~1.06倍、振頭数が0.97~1.51倍、虫体速度が0.94~1.07倍、移動速度が0.92~1.08倍となる。このように平均値による比較ではトラック前部と後部の測定値は類似する。しかしながら個体による測定値の変動は大きく、同一個体におけるトラック前部と後部における測定値の差も半数は有意と認められ、運動の定常性が必ずしも高いとはいえなかった。

次に、トラック波形と運動状態が経時的にどのように変化するかを知るために、40°Cにおいて最も活発な運動を示す *S. parvonis* 感染仔虫5個体を1%寒天平板上で観察した。第19表は線虫の運動開始時、5時間後における値を表示したものであるが、運動開始時と5時間後の値を比較すると弧IIが0.80~0.94倍、振幅が0.67~0.95倍、中軸が0.79~0.96倍および波長の値が0.82~0.97倍と、時間が経過するにつれて減少する。また1波長間の周期は1.72~2.64倍に増加し、振頭数が0.36~0.59倍、虫体速度および移動速度はそれぞれ0.33~0.47倍、0.37~0.53倍と減少した。なお同一個体について運動開始時と5時間後の各測定値の差は有意と認められた。

次にこれらトラック波形の変化を経時的に観察した。すなわち、*S. parvonis* の感染仔虫5個体を用いて培養3日後に観察を開始し、6日間にわたり、室温で1%寒天平板上におけるトラック波形の変化を追跡した。なお各虫体のトラック波形の計測は各々5例についてなされた。トラック波形と運動状態を示した第20表によれば弧IIは0.83倍、振幅は0.74倍、中軸は0.82倍および波長は0.81倍と、観察1日目より6日にかけて著しく減少する。一方虫体速度、移動速度がそれぞれ、0.35倍、0.34倍と約1/3に減少することにより、振頭数が0.42倍と減少し、周期は2.43倍に増加する。なお各経日変化を検討したところ、波長/振幅を除くすべての測定値の差は、著しく有意と認めら

第18表 運動における定常性の検討

| 虫体 番号 | 弧 II (μ) | 振 幅 (μ) | 中 軸 (μ) | 波 長 (μ) | 波長/振幅 | 波 頭 数 (体長/弧II) | 周 期 (sec.) | 振頭数 (回/sec.) | 虫体速度 (μ /sec.) | 移動速度 (μ /sec.) |
|----------|-------------------|------------------|------------------|------------------|----------------|-------------------|----------------|-----------------|------------------------|------------------------|
| 1 | 433 (434) | 61 (62) | 157 (163) | 319 (335) | 5.23 (5.46) | 1.39 (1.39) | 0.36 (0.35) | 2.79 (2.87) | 1,211 (1,247) | 893 (960) |
| 2 | 439 (445) | 66 (66) | 161 (167) | 327 (338) | 5.01 (5.14) | 1.35 (1.33) | 0.31 (0.31) | 3.27 (3.27) | 1,435 (1,457) | 1,070 (1,102) |
| 3 | 458 (443) | 68 (68) | 164 (153) | 329 (311) | 4.89 (4.60) | 1.23 (1.27) | 0.32 (0.30) | 3.23 (3.31) | 1,475 (1,469) | 1,060 (1,029) |
| 4 | 480 (476) | 70 (68) | 181 (180) | 366 (370) | 5.30 (5.51) | 1.35 (1.36) | 0.32 (0.34) | 3.12 (4.71) | 1,494 (1,408) | 1,141 (1,095) |
| 5 | 438 (447) | 66 (66) | 159 (162) | 317 (327) | 4.81 (4.98) | 1.44 (1.41) | 0.34 (0.35) | 2.93 (2.89) | 1,287 (1,293) | 932 (946) |
| 6 | 474 (464) | 71 (73) | 164 (160) | 343 (326) | 4.87 (4.50) | 1.26 (1.26) | 0.33 (0.34) | 3.07 (2.98) | 1,451 (1,379) | 1,050 (968) |
| 7 | 448 (443) | 69 (68) | 154 (155) | 316 (316) | 4.62 (4.68) | 1.33 (1.36) | 0.34 (0.34) | 3.00 (2.94) | 1,348 (1,299) | 947 (927) |
| 8 | 444 (421) | 58 (61) | 166 (156) | 344 (313) | 5.94 (5.20) | 1.40 (1.48) | 0.32 (0.30) | 3.16 (3.40) | 1,404 (1,431) | 1,088 (1,066) |
| 9 | 442 (439) | 72 (68) | 150 (148) | 297 (304) | 4.16 (4.49) | 1.41 (1.43) | 0.32 (0.31) | 3.21 (3.21) | 1,419 (1,407) | 955 (977) |
| 10 | 410 (420) | 55 (60) | 156 (156) | 319 (316) | 5.88 (5.26) | 1.48 (1.44) | 0.31 (0.29) | 3.26 (3.44) | 1,355 (1,446) | 1,040 (1,097) |

注) 1) 測定値はいずれも10波形の平均値である

2) () 外はトラック前部, () 内はトラック後部の数値を示す

第19表 運動の経時変化

| 虫体 番号 | 弧 II (μ) | 振 幅 (μ) | 中 軸 (μ) | 波 長 (μ) | 波長/振幅 | 波 頭 数 (体長/弧II) | 周 期 (sec.) | 振頭数 (回/sec.) | 虫体速度 (μ /sec.) | 移動速度 (μ /sec.) |
|----------|-------------------|------------------|------------------|------------------|----------------|-------------------|----------------|-----------------|------------------------|------------------------|
| 1 | 424 (339) | 55 (38) | 162 (142) | 324 (286) | 5.98 (7.63) | 1.44 (1.80) | 0.33 (0.78) | 3.57 (1.28) | 1,299 (435) | 993 (367) |
| 2 | 439 (352) | 69 (48) | 161 (127) | 318 (260) | 4.69 (5.53) | 1.40 (1.75) | 0.32 (0.57) | 3.34 (1.75) | 1,379 (616) | 999 (455) |
| 3 | 422 (342) | 67 (45) | 148 (138) | 295 (285) | 4.40 (7.19) | 1.46 (1.81) | 0.31 (0.59) | 3.27 (1.70) | 1,380 (584) | 964 (436) |
| 4 | 414 (331) | 60 (41) | 149 (135) | 306 (274) | 5.17 (6.84) | 1.53 (1.91) | 0.39 (0.67) | 2.56 (1.50) | 1,062 (495) | 785 (413) |
| 5 | 402 (376) | 56 (53) | 155 (149) | 316 (293) | 5.64 (5.54) | 1.50 (1.61) | 0.27 (0.58) | 3.70 (1.73) | 1,491 (653) | 1,169 (509) |

注) 1) 測定値はいずれも5波形の平均値である

2) () 外は開始時, () 内は5時間後の数値を示す

第20表 運動の経日変化

| 日数 | 弧 II (μ) | 振 幅 (μ) | 中 軸 (μ) | 波 長 (μ) | 波長/振幅 | 波 頭 数 (体長/弧II) | 周 期 (sec.) | 振頭数 (回/sec.) | 虫体速度 (μ /sec.) | 移動速度 (μ /sec.) |
|----|-------------------|------------------|------------------|------------------|-------|-------------------|---------------|-----------------|------------------------|------------------------|
| 1 | 495 | 86 | 171 | 329 | 3.88 | 1.23 | 0.30 | 3.32 | 1,645 | 1,090 |
| 2 | 449 | 76 | 166 | 301 | 3.94 | 1.36 | 0.36 | 2.80 | 1,259 | 843 |
| 3 | 449 | 70 | 164 | 305 | 4.41 | 1.36 | 0.42 | 2.41 | 1,088 | 737 |
| 4 | 473 | 71 | 170 | 345 | 4.85 | 1.29 | 0.48 | 2.09 | 993 | 724 |
| 5 | 422 | 64 | 161 | 302 | 4.76 | 1.44 | 0.61 | 1.66 | 701 | 504 |
| 6 | 409 | 64 | 140 | 267 | 4.22 | 1.50 | 0.73 | 1.40 | 570 | 370 |

注) 測定値はいずれも5個体の平均値である

れた。

SGC化により計測した M および ω から導いた回帰方程式および回帰直線はそれぞれ第 21 表および第 20 図に示すとおりであり、第 21 表の 1~6 日にわたるトラック波形の M および ω の値から相関係数を求めた結果、いずれも強い 1 次相関を示した。また第 20 図の回帰直線における M および ω は下記のとおりである。

第 1 日目

$$M = 471 \sim 688 \mu, \quad \omega = 46.6 \sim 118.6^\circ,$$

第 2 日目

$$M = 408 \sim 564 \mu, \quad \omega = 40.8 \sim 118.1^\circ,$$

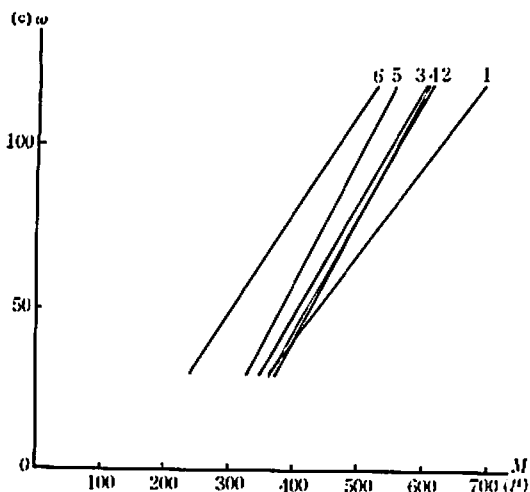
第 3 日目

$$M = 396 \sim 559 \mu, \quad \omega = 42.0 \sim 116.2^\circ,$$

第 21 表 トラック M, ω の経日変化における関係式

| 日数 | 相関係数 | 回帰方程式 |
|----|---------|--------------------------------|
| 1 | 0.92176 | $\hat{Y} = 0.2740X - 68.7683$ |
| 2 | 0.86871 | $\hat{Y} = 0.3772X - 107.1367$ |
| 3 | 0.88631 | $\hat{Y} = 0.3586X - 95.3272$ |
| 4 | 0.84702 | $\hat{Y} = 0.3854X - 110.7566$ |
| 5 | 0.88445 | $\hat{Y} = 0.3990X - 101.0977$ |
| 6 | 0.63898 | $\hat{Y} = 0.1892X - 7.6040$ |

注) ただし X は M , \hat{Y} は ω である



第 20 図 波形 (M, ω) の経日変化

注) 各直線の番号は第 21 表の日数を示す

第 4 日目

$$M = 404 \sim 559 \mu, \quad \omega = 41.5 \sim 121.8^\circ,$$

第 5 日目

$$M = 369 \sim 539 \mu, \quad \omega = 41.0 \sim 120.3^\circ,$$

第 6 日目

$$M = 350 \sim 582 \mu, \quad \omega = 46.0 \sim 120.0^\circ.$$

第 20 図に示すようにトラック波形の $M-\omega$ 直線は、経過日数の 1 日から 6 日にかけて右側から左側へと傾斜を余り変えずに移動している。またこれら回帰方程式の切片と方向係数の差の有意性を第 22 表のごとく検定したが、切片ではほとんどの直線が有意差を示した。しかし方向係数では、全般的に有意差が少なかった。このように $M-\omega$ 直線では、1~6 日にわたり僅かながら M の値のみに経日の減少傾向を示す。しかしながら ω の値はいずれの経過日数においても 1 日目と同様に低値から高値を示す。

第 22 表 回帰式間の差の検定

b_0 (切片の検定) (波形の経日変化)

| | | | | | |
|----|----|----|----|----|---|
| ** | ** | ** | ** | ** | 1 |
| ** | ** | | | 2 | |
| ** | ** | | 3 | | |
| ** | ** | 4 | | | |
| | 5 | | | | |
| 6 | | | | | |

b_1 (方向係数) の検定

| | | | | | |
|---|----|----|---|----|---|
| | ** | ** | * | ** | 1 |
| | | | | 2 | |
| | | | 3 | | |
| | | 4 | | | |
| | 5 | | | | |
| 6 | | | | | |

注) 1) * 5% で有意差
2) ** 1% で有意差
3) 1~6 の番号は前表の日数を示す

(2) 温度勾配

水中の *S. parvovis* 感染仔虫が温度の上昇に従って振頭数を増加することはすでに報告した (更科, 1965)。また虫体速度は温度の上昇または下降

によって増減することが考えられる。このような温度変化による虫体速度の増減にもなつて、トラック波形のパターンはどのように変化するかを追求した。

20°C から 50°C の温度範囲を、10°C 間隔、4 段階にわたつた温度条件下で *S. pavonis* 感染仔虫各 10 個体について、トラック波形各 10 例と運動状態を検討した結果第 23 表を得た。すなわち弧 II、

振幅、中軸、波長はそれぞれ 1.03, 0.94, 1.13, 1.14 倍と、変化は少なかった。しかしながら、周期は温度上昇に伴つて 0.41 倍に短縮され、振頭数は 2.37 倍に増加し、虫体速度は 2.44 倍に、移動速度は 2.68 倍に増加する。なお、各温度条件下における運動の変化を検討したところ、弧 II、振幅、波長/振幅、波頭数を除く測定値の温度による差は著しく有意と認められた。

第 23 表 温度勾配における運動の変化

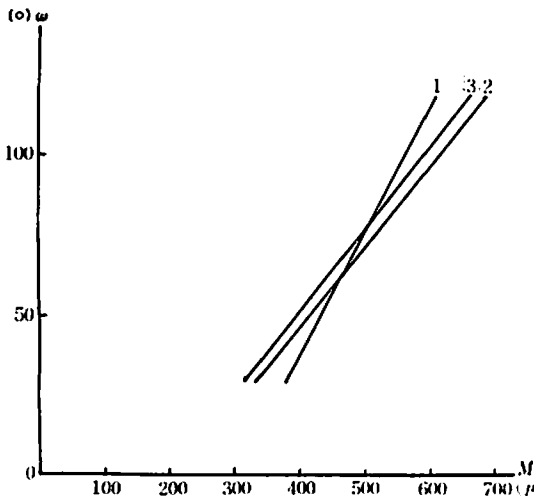
| 温度 (°C) | 弧 II (μ) | 振幅 (μ) | 中 軸 (μ) | 波 長 (μ) | 波長/振幅 | 波 頭 数 (体長/弧 II) | 周 期 (sec.) | 振 頭 数 (回/sec.) | 虫体速度 (μ /sec.) | 移動速度 (μ /sec.) |
|---------|----------------|--------------|---------------|---------------|-------|-----------------|------------|----------------|---------------------|---------------------|
| 20 | 411 | 64 | 135 | 272 | 4.33 | 1.51 | 0.66 | 1.55 | 639 | 423 |
| 30 | 412 | 59 | 142 | 295 | 5.15 | 1.50 | 0.39 | 2.57 | 1,061 | 762 |
| 40 | 433 | 62 | 147 | 304 | 5.01 | 1.43 | 0.31 | 3.33 | 1,440 | 1,011 |
| 50 | 425 | 60 | 152 | 310 | 5.27 | 1.46 | 0.27 | 3.67 | 1,559 | 1,134 |

注) 測定値はいずれも 10 個体の平均値である

第 24 表 温度勾配における波形関係式

| 温度番号 | 温度 (°C) | 相関係数 | 回 帰 方 程 式 |
|------|---------|---------|--------------------------------|
| 1 | 15.5 | 0.86976 | $\hat{Y} = 0.3888X - 117.8475$ |
| 2 | 35.0 | 0.85771 | $\hat{Y} = 0.2520X - 53.9599$ |
| 3 | 50.0 | 0.79802 | $\hat{Y} = 0.2812X - 68.5608$ |

注) ただし X は M, \hat{Y} は ω である



第 21 図 温度勾配における波形 (M, ω)

注) 1~3 の番号は第 24 表の温度番号を示す

次に温度の増加がトラック波形に対してどのように影響するかを、SGC 化によって得られたパラメーター M および ω の関係から検討した。第 24 表は *S. pavonis* 感染仔虫 1 個体のトラック波形に対し、15.5°C、35°C および 50°C における各 20 例の波形の M と ω の値から相関係数を求めた結果であり、いずれも強い 1 次相関を示した。これらの回帰方程式は第 21 図に示すように、 M および ω はそれぞれ 15.5°C では 433~536 μ 、43.8~92°, 35°C では 386~443 μ 、41.5~59.8°, 50°C では 381~434 μ 、36.6~55.4° で、いずれの例においても顕著な差は認められない。すなわち、切片については第 25 表に示すように 15.5°C、35°C および 50°C の差は有意と認められるが、方向係数について有意差は認められない。このように温度は M

第 25 表 回帰式間の差の検定

b_0 (切片) の検定 (温度勾配における波形)

| | | |
|----|----|---|
| ** | ** | 1 |
| | 2 | |
| 3 | | |

注) 1) ** 1% で有意
2) 1~3 の番号は前表の温度番号を示す

第26表 温度勾配における運動の変化 (*S. papillosus*)

| 温度 (°C) | 弧 II (μ) | 振幅 (μ) | 中軸 (μ) | 波長 (μ) | 波長/振幅 | 波頭数 (体長/弧 II) | 周期 (sec.) | 振頭数 (回/sec.) | 虫体速度 (μ /sec.) | 移動速度 (μ /sec.) |
|------------|-------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-------|------------------|--------------|-----------------|------------------------|------------------------|
| 20 | 319 | 39 | 127 | 256 | 6.58 | 2.18 | 0.53 | 1.91 | 608 | 487 |
| 30 | 318 | 36 | 128 | 261 | 7.26 | 2.14 | 0.38 | 2.64 | 839 | 690 |
| 40 | 314 | 34 | 126 | 258 | 7.90 | 2.16 | 0.29 | 3.53 | 1,110 | 912 |
| 50 | 324 | 37 | 117 | 254 | 7.04 | 2.10 | 0.37 | 2.79 | 905 | 705 |

注) 測定値はいずれも10個体の平均値である

と ω に対して著しい影響を与えるものではないことが判明した。また同属別種の *S. papillosus* 感染仔虫についても、*S. pavonis* の場合と同様の温度条件下で10個体についてトラック波形各10例と運動状態を検討した結果、第26表を得た。20°Cから50°Cへの温度上昇により波形はあまり変化せず、周期では0.70倍と減少し、振頭数では1.46倍、虫体速度1.49倍、移動速度1.45倍に上昇することを示している。なお、各温度条件下における運動の変化を検討したところ、周期、振頭数、虫体速度、移動速度の変動は大きく、温度による差は著しく有意と認められた。

(3) 寒天濃度勾配

S. pavonis 感染仔虫10個体につき、温度40°Cにおいて、寒天濃度(1.0~6.0%)を3段階とした

寒天平板上におけるトラック波形各10例と運動状態を調べた。第27表に示すように1.0%から6.0%への寒天濃度の上昇により弧IIの長さは0.69倍に、振幅は0.63倍に、中軸は0.74倍に、波長は0.83倍に減少する。また周期が2.35倍に増加するのに伴い、振頭数は0.43倍、虫体速度は0.30倍、移動速度は0.36倍と著しく減少する。また、寒天濃度を下降するとトラック波形はそれぞれの寒天濃度に個有なパターンを有することが観察された。このように寒天濃度の増減によってトラック波形のハターンおよび運動状態は変化するものである。なお、各寒天濃度条件下における運動の変化を検討したところ、いずれの測定値においても寒天濃度による差が著しく有意と認められた。

第27表 寒天濃度勾配における運動の変化

| 濃度 (%) | 弧 II (μ) | 振幅 (μ) | 中軸 (μ) | 波長 (μ) | 波長/振幅 | 波頭数 (体長/弧 II) | 周期 (sec.) | 振頭数 (回/sec.) | 虫体速度 (μ /sec.) | 移動速度 (μ /sec.) |
|-----------|-------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-------|------------------|--------------|-----------------|------------------------|------------------------|
| 1.0 | 418 | 60 | 141 | 285 | 4.78 | 1.45 | 0.31 | 3.21 | 1,342 | 914 |
| 3.0 | 339 | 46 | 139 | 284 | 6.29 | 1.79 | 0.51 | 1.97 | 667 | 556 |
| 6.0 | 287 | 38 | 105 | 236 | 6.58 | 2.11 | 0.73 | 1.39 | 400 | 328 |

注) 測定値はいずれも10個体の平均値である

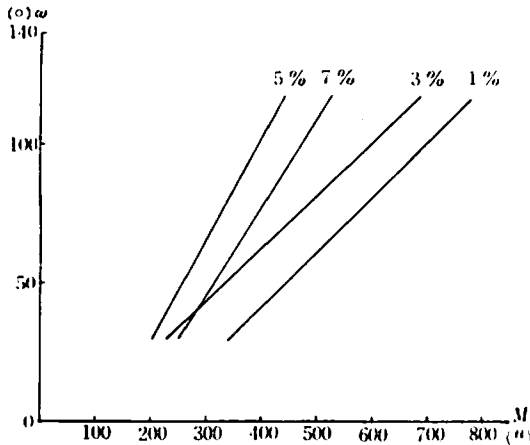
さらに筆者は、寒天濃度勾配下におけるトラック波形の変化を、SGC化によって得られた M 、 ω の関係から吟味するため、40°Cにおいて、*S. pavonis* 感染仔虫1個体(体長642 μ)のトラック波形について、寒天濃度1%、3%、5%、7%の場合の各20例のトラック波形から得られた M と ω の関係を比較した(第28表および第22図)。第22図の回帰直線における M 、 ω の値はそれぞれ寒天濃度1%では388~561 μ 、39.6~83.6°、3%では327~

362 μ 、41.2~62.2°、5%では311~347 μ 、38.8~82.3°、7%では296~414 μ 、37.5~95.0°と第28表に示すようにいずれも強い1次相関を示した。また第22図のように寒天濃度の上昇に伴い、 M の値が目立って減少したが、その反面 ω の値はあまり変化しない傾向を示した。以上のように寒天濃度上昇は M の値を減少させ、従って M - ω 直線は図中左側に移動する傾向を示した。またこれらの回帰方程式の切片と方向係数の差の有意性を検

第28表 寒天濃度勾配における波形 (M, ω) 関係式

| 濃度 (%) | 相関係数 | 回帰方程式 |
|--------|---------|-------------------------------|
| 1 | 0.89447 | $\hat{Y} = 0.2249X - 46.0035$ |
| 3 | 0.56217 | $\hat{Y} = 0.1923X - 14.4479$ |
| 5 | 0.53321 | $\hat{Y} = 0.3656X - 43.4436$ |
| 7 | 0.71548 | $\hat{Y} = 0.3214X - 50.5879$ |

注) ただし X は M, \hat{Y} は ω である



第22図 寒天濃度勾配における波形 (M, ω)

注) 1, 3, 5, 7% は第28表の濃度を示す

第29表 回帰式間の差の検定

b_0 (切片) の検定 (寒天濃度勾配における波形)

| | | | |
|----|----|----|---|
| ** | ** | ** | 1 |
| | | 3 | |
| | 5 | | |
| 7 | | | |

b_1 (方向係数) の検定

| | | | |
|----|----|---|---|
| ** | ** | * | 1 |
| | | 3 | |
| | 5 | | |
| 7 | | | |

注) 1) * 5% で有意差 ** 1% で有意差
2) 1, 3, 5, 7 の番号は第28表の濃度 % を示す

定して第29表を得た。両者において、寒天濃度 1.0% の場合の直線が他の直線と有意差を示すことが明らかになった。

以上のように、トラック波形は寒天濃度の上昇によって縮小形を示すが、ω の値は高低を示し、波の形状そのものには変化を及ぼさない。

小 括

- 1) 同一発育段階の感染仔虫によるトラック波形の SGC 化によって得られたパラメーター M と ω の間には直線相関が認められた。
- 2) 体長と体幅の比が大きい *S. pavonis*, *S. papillosus*, *O. circumcincta*, *O. ostertagi*, *S. equinus*, *H. contortus*, *O. onchophora* および *T. axei* では波形のパターンが小さく、この比が小さい *A. caninum*, *B. phlebotomum*, *O. radiatum*, *S. vulgaris* では波形のパターンは大きい傾向を示す。また各種線虫のうち波頭数の少ないものほど虫体速度は早い。
- 3) 各種線虫のトラックから得られた M-ω 直線は線虫の体長、体幅の値が小さいものほど ω 軸に近く位置し、しかも傾斜が強い。
- 4) M および ω と虫体速度の経時的変化については、M, ω が高い値を示す場合には虫体速度は減少し、それらが低い値を示す場合には虫体速度は増加する傾向がある。
- 5) *S. pavonis* 感染仔虫のトラックの前部と後部 10 波形を対象とした場合、運動の定常性は必ずしも高いとはいえない。
- 6) 線虫の運動状態は経時的に変化し、弧 II、振幅、中軸、波長の値は減少し、振頭数および虫体速度も減少する。
- 7) 20°C から 50°C の温度勾配でのトラック波形は弧 II、振幅、中軸、波長においてはほとんど変化なく、振頭数および虫体速度が 2 倍以上に増加する。またこの場合の M-ω 直線もほとんど変化しない。
- 8) 1.0% から 6.0% に上昇する寒天濃度勾配下では、弧 II、振幅、中軸および波長は減少し、虫体速度も著しく減少する。また M-ω 直線も変化し、寒天濃度上昇にとまって ω 軸方向に

移動する。

V. 考 察

寒天平板上の線虫は屈曲波動が進行方向とは逆に、頭部から尾部に伝播することによって前進するものであり、虫体の進路の追究は虫体後方に残される運動トラックを正確に把握することによってなされる。このような移動の方法は、STAUFFER (1924) が各種海産線虫を水中で観察して報告したのに始まり、その後 WALLACE (1959, 1969) は植物寄生線虫 3 種、WALLACE & DONCASTER (1964) は土壌線虫 5 種、植物寄生線虫 3 種および動物寄生線虫 3 種について、いずれも水中での運動を観察した。また植物寄生線虫各 1 種について SANDSTEDT ら (1961) および RODE & STAAR (1961) は寒天平板上での運動を観察し、GRAY & LISSMANN (1964) は植物寄生線虫 2 種および動物寄生線虫 1 種の感染仔虫について、澱粉粒子懸濁液面、寒天およびゼラチン平板上ならびに水中での運動を観察した。また MCCUE & THORSON (1964) は前記研究者らの用いた線虫よりやや大形の動物寄生線虫 8 種について水中での運動を観察し、GRAY & LISSMANN (1964) の言う波動推進により移動することを報告した。更科 (1965, 1966, 1968) および荒川・更科 (1968, 1969) は、寒天平板上での *Strongyloides puvonis* について同様の観察結果を報告した。

しかしながら小林 (1951)、小林・板東 (1951) ならびに板東・石崎 (1952) らによって観察された前進運動も知られている。すなわち回虫の成虫は、ロック・リングル液を充たした口径 2.5 cm、長さ 75 cm のガラス管内では、伸展した後半部にまず波形を形成すると共に尾端を前方に引寄せ、次いで屈曲波動は前半部に伝播して後半部は再び伸展する。前半部に生じた屈曲波動は円滑に前方に伝えられ、しかも波頭数は不変である。このような運動の反覆によって回虫は前進し、いわゆる“尺とり虫運動”を複雑にした前進運動であると称した。このようにガラス管内での回虫成虫の移動は波頭が進行方向と同方向、すなわち尾部か

ら頭部に伝播することによってなされるものであり、この状態はすでに LISSMANN (1950) がガラス管内で観察したヘビ類の運動と全く一致するものであり、同氏の言う手風琴式運動とよく一致するものである。

線虫類の移動は、虫体背腹部の上下正常位によってなされる場合と虫体横転による背腹左右位の状態で行なわれる場合があるが、いずれも背腹部の屈伸によるものであることに変わりはなく、しかも異なった環境条件に応じて背腹正常位または横転による前進運動が発揮されるものである。しかも虫体横転位における前進の際の波動運動の波頭は、虫体頭部から尾部に伝播され、虫体正常位での前進の際の波頭はこれとは全く逆に尾部から頭部に向かって伝播されるのである。

波動推進の研究材料としては、平滑、細長、円筒形の虫体を有する線虫類および精子の鞭毛が最も適していることを GRAY (1968) が述べているが、LEE (1965) の言うように、水中における線虫は自由遊泳を行ない、部分的に 3 次元の波動推進を起こすために、屈曲波動の定量的解析には水中観察は不適當である。これに対して寒天平板上で行なわれる 2 次元の波動推進は、水中におけるよりも単純化された運動として扱うことができる。このことは GRAY (1955) や BROKAW (1965, 1966) が精子鞭毛運動の研究に際し、3 次元の運動を示す多くの種類を避け、2 次元運動を行なうウエの精子を特に選んで用いたことともよく一致する。

線虫の筋構造は縦走筋のみから成り、横断像によれば 4 区分 (背側に 2、腹側に 2) され、背側および腹側への神経支配も明瞭に区分されている。このことは LEE (1965) の報告によっても明らかであり、従って線虫の運動は、dorso-ventral undulation と呼ばれ、背部および腹部を交互に屈伸して行なわれる波動運動である。このようなことから水中での線虫の運動には横滑り現象 (lateral slip) が多く現われ、撮影による連続波形の把握は困難で、極めて部分的な波形把握にとどまり易い、これに反して寒天平板上における運動は連続して完全に把握でき、波動運動の全般についての詳細な検討を可能にする。また、寒天平板には虫体の横

滑りを防止する利点が見られる。筆者はこれらに関する経験に立脚して今回寒天平板上における線虫の運動トラックの解析を試みた次第であるが、寒天平板を用いての先人の研究の中には、描写手段に適性を欠き、不明瞭な運動トラックを把握し得たに過ぎないものもあった。すなわち、植物寄生線虫についての RODE & STAAR (1961) および SANDSTEDT ら (1961) のごとく、寒天平板側方からの光線照射による 30 倍拡大実態顕微鏡観察、WALLACE & DONCASTER (1964) および WALLACE (1969) の顕微鏡描画装置による方法などこの例である。そのほか GRAY & LISSMANN (1964) による濃粉懸濁液中での観察もあるが、これまた運動トラックは不鮮明、かつトラック幅は一様性を欠く。

運動トラックの研究上最も重要なことは、正確なトラックの把握であり、そのための精密なトラック記録法の確立が先決である。従来用いられた方法の中では寒天平板使用の利点が示されているが、トラックの細部にわたる解析を行なうためには、従来の寒天平板上に得られたトラックは明瞭さ、精密さ、あるいは連続性を欠いている。このような欠陥を除くために、筆者は新たに寒天平板と製図インクを併用した2法を考案した。すなわち寒天平板上の虫体に直接製図インクを滴下する方法と、寒天平板面に製図インクを均一に塗布する方法である。この2法について検討の結果、前者によって生じたトラックの黒線は最初は多量のインクのために異常に太く、爾後インクの薄れとともに次第に細くなり、間もなく消える。また後者によるトラックは、白く縁取られた明瞭な黒線として現われ、黒線の太さは均一で、しかも連続性に富み、常に虫体長の 150 倍余の明瞭な連続トラックとして容易に得ることが出来、虫体移動中の波形の変化についても充分把握することが可能である。ここに、筆者は今回考案した製図インク塗布寒天平板法は、従来のものに比べ、線虫の運動トラック記録法として現在最も優れたものであることを明記したい。

寒天平板上につくられる線虫の運動トラックの溝の形成は、線虫頭部および尾部には関係なく、

体部によってなされるものである。寒天平板上における線虫の移動は、横転した虫体によつて行なわれ、しかも左転の場合と右転の場合とがあるが、腹部収縮と背部伸展またはこれとは逆の伸縮によってなされることに変わりはない。虫体左転または右転による移動時のトラックの変化については、今回の計測結果からは全く差異は認められず、また同一線虫によるトラック波形の山と谷の長さの間にも差は認められない。従って運動トラックの計測のためには、虫体の左転、右転を考慮する必要はなく、またトラック波形の山と谷を区別して扱ふ必要もない。さらに言いかえれば寒天平板上から得られたトラック図は、実際の上、下、左右を気にすることなく、任意の方向で取り扱ふことができる。

トラック波形の解析上、従来使用されたパラメーターには、波長、振幅、中軸および1波長間の弧の長さがあるが、筆者の多数例についての反復計測の結果からすれば、変動が極めて少なく、ほぼ同一の値を示すものは、1波長間の弧の長さであり、中軸、波長、振幅の順に変動が大きくなる。

数千例に及ぶトラックの観察の結果、虫体進行方向がほとんど変わらないトラックでは、各波形はほぼ類似した形を呈するのが普通で、方向転換が頻繁に行なわれる場合のトラックでは、波形は乱れて多種多様の形を呈する。従ってトラックの解析上、線虫の種・個体にかかわらず、トラック中に見られる波形の分類が必要となる。筆者は数千例のトラックに現われた波形を A 型 (サインカーブ類似)、A' 型 (A 型より平坦)、B 型 (U 字型) および C 型 (馬蹄型) に分類し、併せてこれらの組み合わせによって表現される各トラックの全容をも追求した。

RODE & STAAR (1961), SANDSTEDT ら (1961), GRAY & LISSMANN (1964), WALLACE & DONCASTER (1964), WALLACE (1969) らによる線虫のトラック波形についての研究は、今回筆者が A 型としたもののみについてなされたものであり、また BROKAW (1965) によるツバサゴカイの精子鞭毛運動の研究も、ほぼ A 型波形に類するもののみを対象としている。すでに筆者が述べたように、線虫

による運動トラックの波形には A 型が最もよく見られ、これについて A' 型が多い。従って線虫は常に均等な波を形成し、一定の速度で活発に移動するという WALLACE (1969) の説は、線虫運動時の波形のごく一部をとらえての観察結果にほかならない。

これら 4 型の波形の各計測値には差異が見られ弧の長さ、振幅および弧と体長に対する波長の比は A', A, B, C の波形の順に高い値を示し、中軸、波長、波長に対する振幅の比、体長に対する弧の長さおよび曲率半径は A', A, B, C の順に低い値を示し、波形の形態的差異を明示した。

前記 RODE & STAAR (1961) ほかに数氏による報告は、いずれも線虫の運動トラック波形はサインカーブを踏襲した、いわゆる sinusoidal track であると述べているが、筆者がサインカーブに類似すると考えられる A 型波形とサインカーブとの合致性について詳細な比較検討を行なった結果は、両者間に明らかな差異を示した。すなわちトラック波形はサインカーブより円い脹らみが認められ、このようなずれは A', A, B, C の波形の順に大きくなる傾向を示す。従って線虫の運動トラックを単なる sinusoidal track と表現することは不適当である。

次に SGC によるトラックの解析について考察する。数学的には 2 次元平面上の曲線であるトラック波形の数学的表示についてはすでにそれぞれの項において述べたように、種々検討の結果、最も安定した適切なパラメーターとしてトラック上の点を原点として測定したトラックの長さ s と曲率 $\frac{1}{\rho}$ (線虫の屈曲量でもある) を先ず選定した。これらのパラメーターは BROKAW (1965) によって、ウニの精子鞭毛運動の解析に使用されているが、その数学的手続きについての細部にわたる具体的記載はなく、筆者は独自の方法によって研究を進めた。これらのパラメーターの算出に当たっては、人為的因子をできるだけ排除するために、Curve-Reader (CRA-5066) を用い、また、とくに機械の読み取り誤差および差分による近似計算の誤差を少なくするために、機械の横軸間隔を小刻みとした。ついで電子計算機による微分計

算により s と $\frac{1}{\rho}$ を算出した。さらに s と $\frac{1}{\rho}$ の値について、最小自乗法による平滑化を行ない、7 次多項式で置きかえることが最も妥当であることを明らかにした。このトラック基準化曲線はサインカーブと非常によく一致することから s と $\frac{1}{\rho}$ の関係式として $\frac{1}{\rho} = \bar{A} \sin \frac{2\pi}{M} s$ が成立する。 \bar{A} は振幅、 M は 1 波長間の弧の長さ (弧 II) である。トラックはサインカーブそのものではないが、トラックの方向角度を微分することによって、サインカーブで置きかえ得るものである。さらにトラックそのものの波形の関数形による表現について検討を進め、曲率半径の定義より $\frac{1}{\rho} = \frac{d\theta}{ds}$ (但し θ はトラックを x, y 座標で表わした場合の x 軸に対する弧の角度、換言すればトラックの方向とトラックの 1 部分がなす角度) をあてはめ、 $\frac{d\theta}{ds} = \bar{A} \sin \frac{2\pi}{M} s$ の関係を積分することによって積分常数を定めれば、トラック波形は $\theta = \omega \cos \frac{2\pi}{M} s$ で表わされる。 ω は x 軸に対する曲線の最大の角度、すなわち最大進行方向角である。これによって表わされた曲線が、いわゆる sine-generated curve (SGC) と称されるものである。

この式において ω が 40° の場合はトラック波形は A' 型、 $60 \sim 70^\circ$ の場合は A 型、 90° では B 型 (U 字型)、 $110 \sim 120^\circ$ では C 型 (馬蹄型) となる。このように SGC は ω の値が大きくなるにつれて曲率は高くなり、 ω が 120° を僅かに越える値で接触し、それ以上の角度で交差する。従って弧の長さ M と方向角の最大値 ω が、トラックにとって適切でなければならないことが分るが、實際上これらを決定するために単に最小自乗法を適用することは困難で、 M, ω の値を小刻みに求めてできた SGC の中から、トラックに最もよく適合したものの M, ω を得るほかない。これらの 4 種波形間の差異は主として ω の値の差異によるものであって、 ω の値は約 $30 \sim 120^\circ$ の範囲内での連続として波形を構成するものであることを明らかにすることができた。

今回筆者は主として *Strongyloides parvoni* の感染仔虫の運動トラックについて研究し、併せて他種線虫 14 種のトラックについても比較検討を

進めた結果、いずれも上記関数式が適用出来ることを証明した。この関数式は、なお将来の精細な検討に待たねばならないが、他種生物の波動運動に対しても適用の可能性が強く予想される。

線虫の波形と運動については、 M と ω は運動トラックを正確に把握する上に、従来用いられたパラメーターに比べて優れていることが、今回の研究によって明示された。そして同一発育段階の感染仔虫のトラック波形における M と ω の関係は強い1次相関を示し、直線化が可能となった。すなわち64 μ の体長差の範囲では M - ω 直線の傾斜はほぼ類似し、体長・体幅の大きい線虫ではその傾斜は軽度となり、小さい線虫では強度となることを知った。また M - ω 直線は前者では ω 軸に遠く位置し、後者では ω 軸に近く位置する傾向にある。このことについては虫体の構造の差異による影響が考えられる。すなわち、線虫の体壁構造(筋肉系、クチクラおよび擬体腔液の内圧)は、HARRIS & CROFTON (1957)により、運動によく関与することが知られており、また桶臣ら(1963)の線虫横断面の電顕的比較観察の結果は、角皮輪状線の間隔および角皮と皮鞘の厚さは、いずれも糞線虫類(*Strongyloides* 属線虫)は東洋毛様線虫に比べて低い値を示すことを明らかにしている。このような形態的差異は虫体の柔軟性と密接な関係を有し、虫体の曲り易さの程度に差を来たすことが考えられる。

虫体速度はトラック波形の M 、 ω の値が高い場合には低く、 M 、 ω の値が低い場合には高い値を示す。このことから、虫体速度は、虫体が進行方向を変える際に、 ω の値の低い波形をもってすれば速く、 ω の値の高い波形をもってすれば遅くなるとも言える。

トラック波形の経時的変化については、 ω の値はほとんど変わることなく M の値のみが減少し、虫体速度も減少する。温度の高低はトラック波形の M 、 ω にはほとんど影響を与えず、虫体速度にのみ影響する。また寒天濃度の変化に対しては、トラック波形の M の値のみが増減し、 ω は変わらずに虫体速度の増減がみられる。このことは寒天平板の水分量の減少に伴って、虫体周囲の水分

量が低下するために、円滑な虫体推進を抑制するためと思われる。

以上のように外的条件に対しては、線虫の波動運動時の波の形は容易には変化しないが、大きさは変化する。そして M の値、振幅、中軸および波長の増加によって虫体速度も増加する傾向を示す。また異常に大きい波形、または左右非対称の波形が人為的圧迫による虫体頭部の向きの変形によっても得られることから、波形を変化させる要因には、外因のほか内因の存在をも知ることが出来る。

VI. 総 括

Strongyloides pavonis SAKAMOTO et YAMASHITA, 1970の感染仔虫を主とし、動物寄生性線虫15種の主として感染仔虫および1部の小形線虫の成虫について、筆者の考案による製図インク塗布寒天平板法による運動時の波動推進について観察し、寒天平板上に画かれた運動トラックの波形について、従来諸研究者が普通に見られる波形1種のみを対象としたのに反し、数千のトラックから得た4種の波形を対象として、広く適応される関数式について研究を進めた。

これらの結果は下記の通りである。

- 1) 線虫の前進運動は、背部および腹部を交互に伸縮して行なう波状運動であり、寒天平板上においては背部または腹部を左または右にした左転または右転の虫体横転状態での波動推進によるものであり、しかも左転、右転による運動間に差異は認められない。これらの場合の屈曲波動は常に虫体頭部にはじまり、尾部に向って円滑に伝播する。
- 2) 線虫の前進運動を寒天平板上に明瞭に把握するために、製図インクを均一に塗布した1%寒天平板法を考案し、線虫の前進によってつくられる運動トラックを、虫体幅より細くしかも連続(虫体の約150倍長)した黒線として明瞭にとらえることができた。しかもこの方法によって、水中運動時にしばしば見られる横滑り現象は、寒天平板上においてはほとんど起こらない

ことも明示された。

- 3) 線虫の運動トラック波形の弧の長さは、虫体背部収縮・腹部伸展による波形の場合と虫体腹部収縮・背部伸展による場合とで有意の差は認められず、しかも波長、振幅、中軸に比べ最も変動が少ない。
- 4) 数千例の運動トラックから得た波形を A 型 (サインカーブ類似)、A' 型 (A 型より平坦)、B 型 (U 字型) および C 型 (馬蹄型) に分類した。これらはいずれも従来提唱されたサインカーブとは合致せず、その差異は A' 型、A 型、B 型、C 型の順に大きい。
- 5) トラック波形は、トラック上の 1 点を原点として測定したトラック上の弧の長さ (s) とトラック上の曲率 ($\frac{1}{\rho}$) による基準化が可能であり、 $\frac{1}{\rho} = \bar{A} \sin \frac{2\pi}{M} s$ によって得られた基準化曲線はサインカーブとよく一致する。 \bar{A} は振幅、 M は 1 波長間の弧の長さである。
- 6) 上記の式は、曲率半径の定義による $\frac{d\theta}{ds} = \frac{1}{\rho}$ (ただし θ は x 軸となす弧の角度) から、積分することによって角度 θ と弧の長さ s の関係式として $\theta = \omega \cos \frac{2\pi}{M} s$ (ただし ω は曲線が x 軸となす最大の角度) が得られる。すなわち、トラックの曲線はこの式で得られる曲線 sine-generated curve (SGC) によって表わし得ることを明らかにした。なお SGC は、 ω が $60 \sim 70^\circ$ の時に A 型波形、 40° では A' 型、 90° では B 型、 $110 \sim 120^\circ$ では C 型波形となり、SGC は代表的 4 種波形のすべてに、線虫体長 (約 600μ) の範囲で適用可能なことが証明された。また 4 種波形間の差異は、 M の値よりも主として ω の値の差異によるものであり、 ω の値の範囲は約 $30 \sim 120^\circ$ であることを知った。
- 7) トラック波形の M 、 ω の関係は強い 1 次相関を示し、直線化が可能となった。*S. pavonis* 感染仔虫の 64μ の体長差は波形のパターンに影響を及ぼさない。しかしながら各種線虫の M — ω 直線は体長、体幅の値が低いものほど ω 軸に近く位置し、傾斜は強くなる。線虫種類間のトラック波形の差異は線虫の主として体壁構造の

差異に関係するものと考えられる。また同じ条件下では虫体速度はトラック波形の M 、 ω の値が高いほど低い値を示すが、温度勾配下では波形のパターンは変わらず、虫体速度が変化する。時間の経過、寒天濃度の上昇により M の値が減少し、虫体速度は減少する。寒天濃度上昇は、虫体周囲の水分量を低下させるために、虫体の円滑な推進を制約するものと考えられる。このように一般には M の値の増加によって波頭数が減少する程虫体速度は増加する。

- 8) 以上のごとく、製図インク染布寒天平板法は線虫の運動トラックを把握するために、従来の方法に優るものであり、2 個のパラメーター M と ω による SGC 表現式は線虫の屈曲波動をとらえる上に現在最も勝れたものであり、しかもこのものは他種生物の波動運動に対しても広い適用の可能性を強く思わせる。

謝 辞

この研究に際し、終始変わらぬご指導とご鞭撻を頂いた北海道大学獣医学部家畜寄生虫病学教室山下次郎教授および大林正士助教授、同学部家畜臨床繁殖学教室石川恒教授ならびに同大学理学部物理学教室荒川淳助教授に対し衷心より謝意を表し、貴重な助言と多くの文献を頂いたカリフォルニア工科大学生物学教室 C. J. BROKAW 博士ならびにオーストラリア国立連邦科学産業調査機関 (C.S.I.R.O.) 園芸研究部 H. R. WALLACE 博士、プロセス用機械についてご指導頂いた北海道大学農学部農業物理学教室堂腰純助教授ならびに高橋英紀助手、電子計算機使用に際しご指導ご援助を頂いた同大学附属計算センター長田博泰助手に深謝する。なお、推計学的分析は同大学大型計算機センターにおいて行なった。また実験材料採集についてお世話になった札幌市衛生部公衆衛生課工藤幸也氏、札幌市円山動物園金田寿夫氏ならびに農林省家畜衛生試験場北海道支場難波巧一氏、実験に際しご援助頂いた北海道大学獣医学部家畜寄生虫病学教室員各位ならびに北海道立滝川畜産試験場研究部衛生科研究員各位に感謝する。

文 献

- 1) 荒川 淳・更科孝夫 (1968): 日本獣医学雑誌, 30, 211; 寄生虫学雑誌, 17, 632.
- 2) 荒川 淳・更科孝夫 (1969): 寄生虫学雑誌, 18, 595.
- 3) 板東丈夫・石崎 遠 (1952): 東京医学会雑誌, 60, 130.
- 4) 板東丈夫・石崎 遠 (1952): 同上, 60, 187.
- 5) BROADBENT, S. R. & KENDALL, D. G. (1953): *Biometrics*, 9, 460.
- 6) BROKAW, C. J. (1965): *J. Exp. Biol.*, 43, 155.
- 7) BROKAW, C. J. (1966): *Ibid.*, 45, 113.
- 8) FELLER, W. (1968): An introduction to probability theory and its applications, 3rd ed., John Wiley & Sons, Inc.
- 9) GRAY, J. & LISSMANN, H. W. (1950): *J. Exp. Biol.*, 26, 354.
- 10) GRAY, J. (1951): *Nature*, 168, 929.
- 11) GRAY, J. (1953): *Quart. J. Micr.*, 94, 551.
- 12) GRAY, J. (1955): *J. Exp. Biol.*, 32, 775.
- 13) GRAY, J. & HANCOCK, G. J. (1955): *Ibid.*, 32, 802.
- 14) GRAY, J. (1958): *Ibid.*, 35, 96.
- 15) GRAY, J. & LISSMANN, H. W. (1964): *Ibid.*, 41, 135.
- 16) GRAY, J. (1968): *Animal Locomotion*, Weidenfeld & Nicolson, London, 479 pp.
- 17) HARRIS, J. & CROFTON, H. D. (1957): *J. Exp. Biol.*, 34, 116.
- 18) 稲垣成一・作本台五郎・板野一男・田中 寛 (1963): 寄生虫学雑誌, 12, 1.
- 19) 岩田倫典 (1968): 電子計算機のための数学 II 数値解
析, 共立金著, 東京, 534 pp.
- 20) 小林芳人 (1951): 科学, 211, 424.
- 21) 小林芳人・板東丈夫 (1951): 東京医学会雑誌, 59, 55.
- 22) LANGBEIN, W. B. & LEOPOLD, L. B. (1966): Physiographic and hydraulic studies of rivers: River meanders-theory of minimum variance. U. S. Government Printing Office. 15 pp.
- 23) LEE, D. L. (1965): *The physiology of nematodes*, Oliver & Boyd, Edinburgh & London, 140 pp.
- 24) LISSMANN, H. W. (1950): *J. Exp. Biol.*, 26, 368.
- 25) MACHIN, K. E. (1958): *Ibid.*, 35, 796.
- 26) MCCUE, J. F. & THORSON, R. E. (1964): *J. Parasit.*, 50, 67.
- 27) RODE, H. & STAAR, G. (1961): *Nematologica*, 6, 266.
- 28) 坂本 司・高橋久道 (1963): 寄生虫学雑誌, 12, 296.
- 29) SAKAMOTO, T. & YAMASHITA, J. (1970): *Jap. J. vet. Res.*, 18, 163.
- 30) SANDSTEDT, R., SULLIVAN, T. & SCHUSTER M. L. (1961): *Nematologica*, 6, 261.
- 31) 更科孝夫 (1965): 寄生虫学雑誌, 14, 673.
- 32) SARASHINA, T. (1966): *Jap. J. vet. Res.*, 14, 131.
- 33) 更科孝夫 (1968): 日本獣医学雑誌, 30, 211; 寄生虫学雑誌, 17, 633.
- 34) STAUFFER, H. (1924): *Zool. Jb.*, 49, 1.
- 35) TAYLOR, G. I. (1951): *Proc. Roy. Soc. Acad.*, 214, 158.
- 36) WALLACE, H. R. (1959): *Ann. Appl. Biol.*, 47, 366.
- 37) WALLACE, H. R. & DONCASTER, C. C. (1964): *Parasitology*, 54, 313.
- 38) WALLACE, H. R. (1969): *Nematologica*, 15, 65.

NUMERICAL ANALYSIS ON WAVY TRACK OF NEMATODES

Takao SARASHINA

Takikawa Animal Husbandry Experiment Station of Hokkaido,
Takikawa, Hokkaido, Japan

Analyses of the bending waves in the locomotive tracks left by the nematodes on the surface of 1% agar plate coated with drafting ink were attempted by the help of many photomicrographs. Four types of the bending waves, including not only a popular type used by the most workers in the past but other 3 principal types, were chosen from among several thousand tracks provided mainly by the infective larvae of 15 species of nematodes including *Strongyloides parvovis*. A functional formula suitable to these 4 types were investigated. The results obtained are summarized as follows:

1) A forward movement of nematodes depends on undulatory propulsion always, expanding and contracting their ventral or dorsal part of body alternately. On the surface of agar plate, such motion is done horizontally in the condition laid themselves down on their ventral or dorsal part of body, right or left side. No difference is recognized in movement between right and left lateral turning. Bending wave formed in the head part of nematodes is transmitted smoothly along the long and cylindrical body toward the tail.

2) In order to make the forward movement of nematodes distinctly visible on the surface of agar plate, a method of using 1% agar plate coated evenly with drafting ink was originated. According to this method, distinct nematode track (about 150 times as long as the body-length) is obtained as a black curve, narrower than the body-width of nematodes, and the lateral slips often seen in nematodes swimming in water occur very seldom.

3) With regard to the arc-length of nematode track, there is no difference between the arc-length produced from dorsal contraction caused by ventral expansion and ventral contraction caused by dorsal expansion in the nematode body, and the arc-length shows more little fluctuation than the wave-length, amplitude and middle axis.

4) Various individual waves of track are classified into 4 principal types, A-type (resemble sine curve), A'-type (flatter than A-type), B-type (U-shape) and C-type (horseshoeshape). These types do not follow the sine curve which has been considered in the past, and the gap between sine curve and track wave increases from A' to A, B and C-types respectively.

5) The track waves are transformed into the normalized curve using the arc-length of track (s) and the curvature on track $\left(\frac{1}{\rho}\right)$, which is measured by letting a point as a origin on the track, and the normalized curve obtained from the equation $\frac{1}{\rho} = \bar{A} \sin \frac{2\pi}{M} s$ follows the sine curve quite well (\bar{A} is amplitude and M is the track length in a wave-length).

6) Owing to the formula for curvature $\frac{d\theta}{ds} = \frac{1}{\rho}$ (θ is the angle by which the row deviates from the mean track direction), using the angle (θ) and arc-length (s), the above mentioned equation is integrated and equation $\theta = \omega \cos \frac{2\pi}{M} s$ (ω is the maximum angle the curve makes from x -axis) is obtained. Namely, it was evidenced that the curve of a track was expressed as the sine-generated curve (SGC) which is obtained by the equation mentioned above. Furthermore it was proved that the SGC becomes A-type when ω is $60 \sim 70^\circ$, A'-type when ω is 40° ,

B-type when ω is 90° and C-type when ω is $110\sim 120^\circ$ respectively. Thus, it is recognized that the SGC for all 4 principal tracks fits quite well within the range of the body-length of nematodes (approximately 600μ), and that the differences in the characteristics of the 4 principal types of track waves depend more on the value of ω rather than of M , and the range of ω in tracks usually indicated an angle of $30\sim 120^\circ$ approximately.

7) Parameter M and ω have a mutual relation and acquire regression lines. M and ω of track from infective larvae of *S. parvovis* are not influenced by the variance of 64μ in body-length. It is considered that differences of track waves among each species are mainly related to differences of structure in their body wall. Velocity of nematode decreases when the value of ω is increased. Under the thermal gradient, however, pattern of track wave is not changed but velocity of nematode is changed. With a lapse of time and an increase of agar concentration, the value of M decreases and also the velocity of nematode decreases. Increase of agar concentration confines the smooth forward movement of nematode because of the decrease of the water film surrounding them. When the value of M increases and the number of waves along the nematode body-length decreases, velocity of nematode increases.

8) The recording method of the locomotive track of nematode used agar plate coated with drafting ink is better than various methods used in the past, and the SGC equation derived by use of two parameters, M and ω , is superior for expressing the bending wave of nematodes. Moreover, it is suggested that these methods may be applied widely not only to nematodes but also to other undulatory organisms.

附

—運動トラックの基準化
および SGC 化手続き—

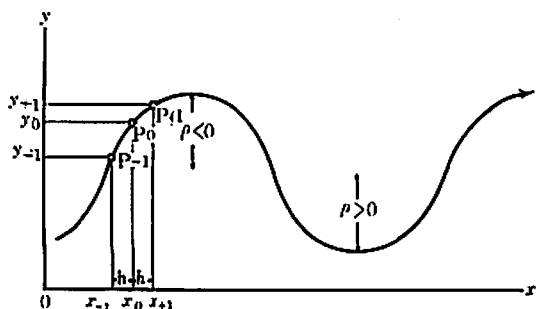
トラック波形の基準化は次のような数学的手続きを踏んで行なわれた。トラックの多数の (x, y) 座標より、隣り合う2点の座標からは弧の距離 (s) を、3点の座標からは曲率 $(\frac{1}{\rho})$ を計算した。すなわち、

$$\frac{1}{\rho} = \frac{\frac{d^2y}{dx^2}}{\left[1 + \left(\frac{dy}{dx}\right)^2\right]^{\frac{3}{2}}}$$

[ただし $\frac{d^2y}{dx^2} > 0$ のとき $\rho > 0$,

$\frac{d^2y}{dx^2} < 0$ のとき $\rho < 0$]

の式から第1図のようにトラック上における3点をそれぞれ P_{-1} , P_0 , P_{+1} とすると、 P_{-1} は (x_{-1}, y_{-1}) , P_0 は (x_0, y_0) , P_{+1} は (x_{+1}, y_{+1}) である。



第1図 トラックの座標測定

注) ρ は曲率半径を、 h は Curve-Reader が x 軸上を刻む一定間隔を示す

トラックの2点間の距離すなわち P_{-1} と P_0 の距離 s_1 の計算には差分の形にした式

$$s_1 = \int_0^{y_{+1}} \sqrt{1 + \left(\frac{dy}{dx}\right)^2} dx \doteq \sqrt{(y_1 - y_0)^2 + h^2}$$

を使用した。

$$\frac{d^2y}{dx^2} \doteq \frac{y_{+1} - y_{-1}}{x_{+1} - x_{-1}} = \frac{y_{+1} - y_{-1}}{2h}$$

となる(ただし、 h は x 軸上を Curve-Reader が

刻んでゆく間隔で、一定したものである)。さらに

$$\frac{d^2y}{dx^2} \doteq \frac{y_{+1} - 2y_0 + y_{-1}}{h^2}$$

により曲率 $(\frac{1}{\rho})$ を求めた。

トラック波形上の弧の長さ (s) と曲率 $(\frac{1}{\rho})$ を、それぞれ横軸と縦軸にとった曲線は、形の大小にかかわらず振幅と波長に合わせて得たサインカーブに一致することを確認した。

従って基準化曲線における s と $\frac{1}{\rho}$ の関係式は次のように組み立てられる。

$$\frac{1}{\rho} = \bar{A} \sin \frac{2\pi}{M} s \dots\dots\dots (1)$$

(\bar{A} は振幅、 s は横軸の長さ、 M は1波長間の弧の長さ)。

以上の成績から、トラックそのものはすでに前節で確認されたように、サインカーブには該当しないが、トラック波形の弧に沿って弧の長さを横軸に、さらにトラックの座標の微分を行なって得た曲率を縦軸にとった場合には、サインカーブと適合することが立証された。

次にトラック波形そのものの曲線がどのような関数形で表示できるかを追求した。

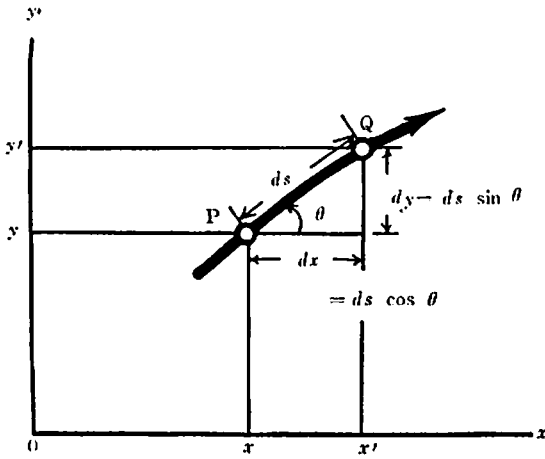
(1) の式の左辺 $\frac{1}{\rho}$ については、曲率半径の定義からして $\frac{d\theta}{ds} = \frac{1}{\rho}$ の関係にある。 θ はトラックを x および y 座標で考えた場合の x 軸に対する弧の角度である。従って $\frac{d\theta}{ds} = \bar{A} \sin \frac{2\pi}{M} s$ の関係を積分することによって、積分定数を定めれば、トラックの曲線は角度 θ と弧の長さ s によって、

$$\theta = \omega \cos \frac{2\pi}{M} s \dots\dots\dots (2)$$

の式 (ω は x 軸に対する曲線の最大の角度) で表わされる。

今回の数学的操作によって、 (x, y) 表示のもとで、基準化曲線では $(s, \frac{1}{\rho})$ として表示されたトラックの P 点は、トラックそのものでは (s, θ) として表示される。この(2)の式で表わされた曲線が、LANGBEIN & LEOPOLD (1966) によって名付けられた sine-generated curve (SGC) である。

直交座標 (x, y) で示されるトラックの微小部(第2図、太線) \vec{PQ} の x, y 成分はそれぞれ $x' - x$



第2図 トラックの微小部

$=dx, y'-y=dy$ であり、 $\vec{PQ}=ds$ とすると $dx=ds \cos \theta, dy=ds \sin \theta$ が求められる。これらの θ に前式(2)式、

$\theta = \omega \cos \frac{2\pi}{M} s$ を代入すると

$$dx = \cos \theta ds = \cos \left\{ \omega \cos \left(\frac{2\pi}{M} s \right) \right\} ds \dots\dots\dots (3)$$

$$dy = \sin \theta ds = \sin \left\{ \omega \cos \left(\frac{2\pi}{M} s \right) \right\} ds \dots\dots\dots (4)$$

となる。

上式を積分すれば、

$$\begin{aligned} x(s') &= \int_0^{s'} \cos \theta ds \\ &= \int_0^{s'} \cos \left\{ \omega \cos \left(\frac{2\pi}{M} s \right) \right\} ds \dots\dots (5) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} y(s') &= \int_0^{s'} \sin \theta ds \\ &= \int_0^{s'} \sin \left\{ \omega \cos \left(\frac{2\pi}{M} s \right) \right\} ds \dots\dots (6) \end{aligned}$$

となる。そしてこれらの関数形から分かるように、 s を得るためには0より $\frac{1}{4} M$ までの積分を行なえばよいわけである。

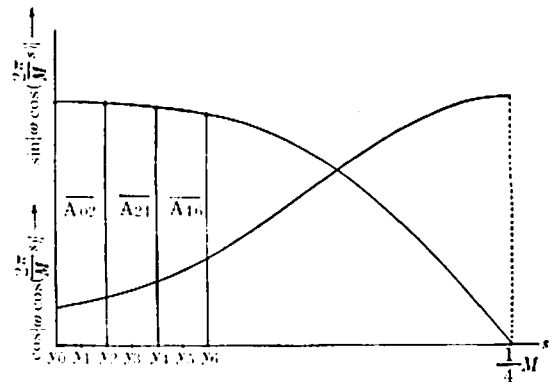
いま、 $\frac{1}{4} M$ を便宜的に18等分すると 5° おきの $\cos \left(\frac{2\pi}{M} s \right)$ は三角関数の真数表より 90° を 5° で割ることより18+1個調べられる。次に $\omega \cos \left(\frac{2\pi}{M} s \right)$ の値が19個計算され、 $\sin \left\{ \omega \cos \left(\frac{2\pi}{M} s \right) \right\}$

および $\cos \left\{ \omega \cos \left(\frac{2\pi}{M} s \right) \right\}$ は三角関数の真数表より得られる。縦軸に $\sin \left\{ \omega \cos \left(\frac{2\pi}{M} s \right) \right\}$ と $\cos \left\{ \omega \cos \left(\frac{2\pi}{M} s \right) \right\}$ をとり横軸に s の値をとるグラフは第3図のようになる。このグラフ上で $y_N \sim y_{N+1}$ の間の $\sin \left\{ \omega \cos \left(\frac{2\pi}{M} s \right) \right\}$ の積分値を $\overline{A_{N,N+2}}$ とするならば、シンプソンの法則(岩田, 1968)に従えば、積分は s の距離において $0 \sim \frac{1}{4} M$ まで行なわれるので、

$$\begin{aligned} \overline{A_{02}} &= \frac{1}{3} \cdot \frac{M}{72} (y_0 + 4y_1 + y_2) \\ &= \frac{M}{216} (y_0 + 4y_1 + y_2) \end{aligned}$$

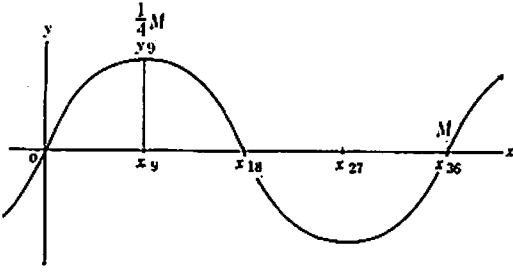
$$\begin{aligned} \overline{A_{24}} &= \frac{1}{3} \cdot \frac{M}{72} (y_2 + 4y_3 + y_4) \\ &= \frac{M}{216} (y_2 + 4y_3 + y_4) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \overline{A_{46}} &= \frac{1}{3} \cdot \frac{M}{72} (y_4 + 4y_5 + y_6) \\ &= \frac{M}{216} (y_4 + 4y_5 + y_6) \end{aligned}$$



第3図 関数の積分

となる。同様に $\cos \left\{ \omega \cos \left(\frac{2\pi}{M} s \right) \right\}$ の積分値も得られる。これらの積分値からは積算値が9個ずつ得られる。このようにして、 10° 毎のSGCの (x, y) の値を9組求めることができる。ただしこのものは $\frac{1}{4} M$ のSGCである。すなわち第4図の原点0から (x_9, y_9) までの $\frac{1}{4} M$ のSGCである。そこでこれを $M(x_{36}, y_0)$ まで延長するための $(x,$



第4図 sin-generated curve の延長

注) $x_{19}, x_{18}, x_{27}, x_{36}$ および y_9 は, SGC の延長部位を示す

y を得るために次の方法を行なった。すなわち, $\frac{1}{4}M$ までの9点, $(x_0, y_0), (x_1, y_1), (x_2, y_2), (x_3, y_3), (x_4, y_4), (x_5, y_5), (x_6, y_6), (x_7, y_7), (x_8, y_8), (x_9, y_9)$ はすでに上記計算法によって得られるので, 続いて $x_{10} \sim x_{18}$ を次の式から得た。すなわち,

$$\begin{aligned} x_{10} &= 2x_9 - x_8 \\ x_{11} &= 2x_9 - x_7 \\ x_{12} &= 2x_9 - x_6 \\ x_{13} &= 2x_9 - x_5 \\ x_{14} &= 2x_9 - x_4 \\ x_{15} &= 2x_9 - x_3 \\ x_{16} &= 2x_9 - x_2 \\ x_{17} &= 2x_9 - x_1 \\ x_{18} &= 2x_9 - x_0 = 2x_9 \end{aligned}$$

x_{19} 以上については, $x_{18}=2x_9$ の値に $x_1 \sim x_{18}$ の値をそれぞれ加算することによって得た。 y については $y_1 \sim y_9$ の繰返しでよく, このような方法によって M またはそれ以上の SGC が求められる。なお M, ω の値から SGC 座標を導くための電子計算機プログラムは附表 11 に示すとおりである。

```

附表 I (1) # KYOKURITSU NO KEISAN
# SUCHI BIBUN
# DIMENSION Y(100),RO(100),BIBUN(100),BIBUN1(100),X(100),U2(10),D(10)
# READ O,KOSU,M
# READ 1,H
# DO 10 IP=1,KOSU
# READ O,III,N
# READ 1,(Y(I),I=1,N)
# N2=N-2
# H1=H+H
# H2=H*H
# DO 5 I=1,N2
# BIBUN(I+1)=(Y(I+2)-Y(I))/H1
5 BIBUN1(I+1)=(Y(I+2)-2 *Y(I+1)+Y(I))/H2
# N1=N-1

# DO 8 I=2,N
# B=(Y(I)-Y(I-1))*2+H2
8 D(I)=SQRT(B)
# DO 12 I=2,N
# X(I)=O
# DO 13 J=2,I
13 X(I)=X(I)+D(J)
12 CONTINUE

# DO 6 I=1,N2
6 RO(I+1)=BIBUN1(I+1)/(1 +BIBUN(I+1)+2)+1 5
# TYPE 7,(BIBUN(I),BIBUN1(I),RO(I),X(I),I=2,N1)
7 FORMAT(3X,9HBIKEISU-1,5X,9HBIKEISU-2,5X,10HKYOKURITSU,5X,@
12HKO NO NAGASA///((2F14 3,2F14 5))

# DATA FITTING BY LEAST-SQUARE METHOD
# M DEGREE OF POLYNOMIAL
# N A NUMBER OF DATA
# M1=M+1
# CALL LEAST(M,N,X,RO,U2)
# TYPE 9,M,N
9 FORMAT(2 HDEGREE OF POLYNOMIAL,13,5X,16HA NUMBER OF DATA,13/)
# TYPE 11,(U2(I),I=1,M1)
11 FORMAT(26HCOEFFICIENTS OF POLYNOMIAL///((5E15 5))
# DO 21 J=2,M1
# P=U2(M1)
# DO 20 I=1,M
# MP=M1-I
20 P=P*X(J)+U2(MP)
21 BIBUN (J)=P
# TYPE 23,(X(I),BIBUN(I),I=2,M1)
23 FORMAT(///((2F14 5))
# CONTINUE
# STOP
# END

# SUBPROGRAM-DATA FITTING BY LEAST-SQUARE METHOD
# SUBROUTINE LEAST(M,K,X,Y,U2)
# DIMENSION X(1),Y(1),U2(1),S(21),A20(10,11)
# M1=M+1
# M2=M1+M1-1
# S(1)=N
# DO 22 J=2,M2
# S(J)=O
# DO 22 I=1,N
22 S(J)=S(J)+K(I)**(J-1)
# DO 23 I=1,M1

```

附表 I (1),(2) プログラム (Niac 型電子計算機)、トラックの r, θ 座標多数から曲率と弧の長さの座標を導き、7次多項式で置換えたトラックの基準化に使用。

附表 I (2)

```

DO 23 J=1,M1
  I1=I+J-1
23  A20(I,J)=S(I1)
     S(1)=0
     DO 24 J=1,N
24  S(1)=S(1)+Y(J)
     A20(1,M1+1)=S(1)
     DO 25 I=2,M1
       S(I)=0
     DO 25 J=1,N
25  S(I)=S(I)+Y(J)*X(J)**(I-1)
26  A20(I,M1+1)=S(I)

CALL LINEQ(A20,M1,U2)
RETURN
END

# SOLUTION OF LINEAR EQUATIONS
SUBROUTINE LINEQ(A20,M1,U2)
DIMENSION A20(1,1),U2(1),A21(11)
M2=M1+1
M=M1-1
DO 20 I1=1,M
  A1=0
  DO 13 I2=I1,M1
    A2=ABS(A20(I2,I1))
11  IF(A2-A1) 13,13,12
12  A1=A2
    I3=I2
13  CONTINUE

    IF(-A1) 16,14,16
14  TYPE 15,I1
15  FORMAT(4HDAME,5X,I4)
    GO TO 25
16  A2=1 *1 /A20(I3,I1)
    I11=I1+1
    DO 17 I4=I11,M2
17  A21(I4)=A2*A20(I3,I4)
    DO 18 I4=I1,M2
18  A20(I3,I4)=A20(I1,I4)
    DO 19 I4=I11,M2
19  A20(I1,I4)=A21(I4)

    DO 20 I4=I11,M1
    DO 20 I5=I11,M2
20  A20(I4,I5)=A20(I4,I5)-A20(I4,I1)*A21(I5)
    U2(M1)=A20(M1,M2)/A20(M1,M1)
    DO 22 I4=2,M1
      I5=M2-I4
      A2=A20(I5,M2)
      I6=I5+1
      DO 21 I3=I6,M1
21  A2=A2-A20(I5,I3)*U2(I3)
22  U2(I5)=A2
      IF OVERFLOW 23,25
23  TYPE 24
24  FORMAT(27HOVER-FLOW KEISAN DEKINAI YO//)
25  RETURN
    END

```


附表 II (1)

NMOD4*063 FORTRAN L: 034 DATE: 06/01/46(06:14'33") PROGRAM: PROG2 PAGE: 001

| SEQ# | LABEL | FORTRAN STATEMENT |
|------|-------|---|
| | C | ZAHYO NO KETTEI |
| 0001 | | DIMENSION SSIN(20)*CCOS(20)*SIGMS(20)*SIGMC(20)*O(4)*X(4) |
| 0002 | | CALL RENAME(5,:SIU:) |
| 0003 | | CALL RENAME(6,:SPR:) |
| 0004 | | PAI=3.14159265 |
| 0005 | 1000 | READ(5,1)(O(I),X(I),I=1,4) |
| 0006 | 1 | FORMAT(8F8.0) |
| 0007 | | DO 101 KK=1,4 |
| 0008 | | OMEGA=O(KK) |
| 0009 | | XM=X(KK) |
| 0010 | | DO 100 I=1*19 |
| 0011 | | XI=5*(I-1) |
| 0012 | | ALPHA=XI*PAI/180. |
| 0013 | | C=OMEGA*COS(ALPHA)*PAI/180. |
| 0014 | | SSIN(I)=SIN(C) |
| 0015 | 100 | CCOS(I)=COS(C) |
| 0016 | | PCNST=1./(3.0*72.0) |
| 0017 | | DO 111 I=1,19,2 |
| 0018 | | S=(SSIN(I)+4.*SSIN(I+1)+SSIN(I+2))*PCNST |
| 0019 | | SS=(CCOS(I)+4.*CCOS(I+1)+CCOS(I+2))*PCNST |
| 0020 | | SIGMS(I)=S*XM |
| 0021 | 111 | SIGMC(I)=SS*XM |
| 0022 | | DO 90 I=1,9 |
| 0023 | | I1=2*I-1 |
| 0024 | | S=0. |
| 0025 | | SS=0. |
| 0026 | | DO 91 J=1,I1,2 |
| 0027 | | S=S+SIGMS(J) |
| 0028 | 91 | SS=SS+SIGMC(J) |
| 0029 | | SSIN(I)=S |
| 0030 | 90 | CCOS(I)=SS |
| 0031 | | DO 10 I=1,8 |
| 0032 | | I9=9-I |
| 0033 | | CCOS(I+9)=2.0*CCOS(9)-CCOS(I9) |
| 0034 | 10 | SSIN(I+9)=SSIN(I9) |
| 0035 | | CCOS(18)=2.0*CCOS(9) |
| 0036 | | CCOS(19)=4.0*CCOS(9) |
| 0037 | | CCOS(20)=6.0*CCOS(9) |
| 0038 | | SSIN(18)=0.0 |
| 0039 | | SSIN(19)=0.0 |
| 0040 | | SSIN(20)=0.0 |
| 0041 | | WRITE(6,603)O(KK),X(KK) |
| 0042 | | DO 20 J=1,2 |
| 0043 | | J1=10*(J-1)+1 |
| 0044 | | J2=10*J |
| 0045 | | WRITE(6,600)(K,K=J1,J2) |
| 0046 | | WRITE(6,601)(CCOS(K),K=J1,J2) |
| 0047 | | WRITE(6,602)(SSIN(K),K=J1,J2) |
| 0048 | 20 | CONTINUE |

附表 II (2)

NMOD4*063 FORTRAN L: 034 DATE: 06/01/46(06:14'33") PROGRAM: PROG2 PAGE: 002

| SEQ# | LABEL | FORTRAN STATEMENT | SUBPROG-REV: | LINE# |
|------|-------|--|--------------|-------|
| 0049 | 101 | CONTINUE | | |
| 0050 | 600 | FORMAT(1H,1X,10I13) | | |
| 0051 | 601 | FORMAT(1H,:X:,10F13.5) | | |
| 0052 | 602 | FORMAT(1H,:Y:,10F13.5) | | |
| 0053 | 603 | FORMAT(1HO,:OMEGA=: ,F8.2,5X,:M=: ,F8.2) | | |
| 0054 | | GO TO 1000 | | |
| 0055 | | END | | |

附表 II (1),(2) プログラム (Niac 型電子計算機), トラック波形の M, ω 値より SGC の座標を導く計算に使用.