

稀毛游仆虫(纤毛门, 游仆目)的形态学与细胞发生学研究

马洪钢 姜佳枚 胡晓钟 邵晨 宋微波

(中国海洋大学, 原生动物学研究室, 青岛 266003)

摘要: 本工作对迄今缺乏了解的海洋游仆虫-稀毛游仆虫 (*Euplotes rariseta*) 的形态学和二分裂期间的发生学开展了观察和研究。其主要发生学与其他本属种类相似, 如: 口原基及口侧膜原基均发生于老口围带后方皮膜下一窠腔内; 5列体棘毛原基以次级原基的模式形成, 自左至右分别按 3:3:3:2:2 独立演化为前、后仔虫的额-腹-横棘毛; 缘棘毛在前、后仔虫均需再造, 缘棘毛原基独立发生于老结构之前, 分别形成 2根新棘毛; 新的背触毛为初级发生式, 在赤道区以“动基列内发生”的形式形成于老结构中部, 后横断为两组并发展、取代老的背触毛。在最右缘的两列背触毛-原基后端于前、后仔虫分别各产生 1根尾棘毛。

关键词: 形态学; 细胞发生学; 海洋纤毛虫; 稀毛游仆虫

中图分类号: Q959.117 文献标识码: A 文章编号: 1000-3207(2008)增-0057-06

游仆虫为细胞结构高度分化的纤毛虫原生动物, 长期以来一直是细胞生物学、遗传学、进化与发育等研究的优秀实验用模型动物, 在细胞分化与反分化、细胞间的识别与信息传导、细胞器的结构与功能、共生关系与协同进化、核-质间的遗传信息表达等研究领域发挥了重要作用^[1]。此外, 作为类群间系统学地位与关系探讨的重要手段, 纤毛虫的细胞发生学研究已经越来越受到原生动物学者的关注^[2]。

本文以迄今缺乏了解的稀毛游仆虫为材料, 对其形态学和二分裂期间的发生学开展了观察, 结果报道如下。

1 材料与方法

实验材料于 2006 年采自青岛太平角沿岸。水样镜检后分离, 在培养皿中建立纯培养, 虫体进入大量繁殖阶段挑取分裂期个体进行染色制片。观察、形态学及发生学研究方法详见文献[3,4]。

2 结果

2.1 形态学特征

本种为较罕见种。迄今报道不多^[5-7]。青岛种

群的活体大小为(30—50) μm × (20—40) μm , 虫体卵圆形(图 1); 腹部扁平, 背部隆起; 背部有 5 列明显的嵴; 口区开阔, 呈弧状, 约占体长的 2/3。单一伸缩泡位于右侧横棘毛下方。虫体无色透明, 表膜散落分布少量白色和浅黄色结晶颗粒。

额腹棘毛长约 15 μm , 横棘毛长约 15 μm , 缘棘毛长约 12 μm , 尾棘毛长约 10 μm , 大核呈“C”型, 小核位于大核的左侧前方的弯曲处。口围带由 17—22 片小膜组成, 中间宽阔而前后端较窄。额腹棘毛为 10 根; 缘棘毛 1 根; 尾棘毛 2 根; 背触毛 7 列, 毛基粒分布稀疏, 最长背触毛列仅含 5—7 对, 腹面左侧可见 1—2 列较短背触毛; 背部银线系为典型“双膝盖骨型”(图 2 A-F)。

2.2 细胞发生过程

形态发生的最早标志是口原基(图 2 G, H, I)的出现。最早在老口围带后方表膜深的一窠腔内出现口原基, 此时尚为一无规律排列的毛基粒群。口原基随着发育而变大, 毛基粒数目不断增加, 其前部的毛基体逐渐由无序到有序, 由前至后组装成围口小膜。随组装不断进行, 小膜不断拉长(图 3 D), 最后冲破皮膜演化成后仔虫的口围带(AZM)。在小膜组装的同时, 其右上方出现一口侧膜原基(图

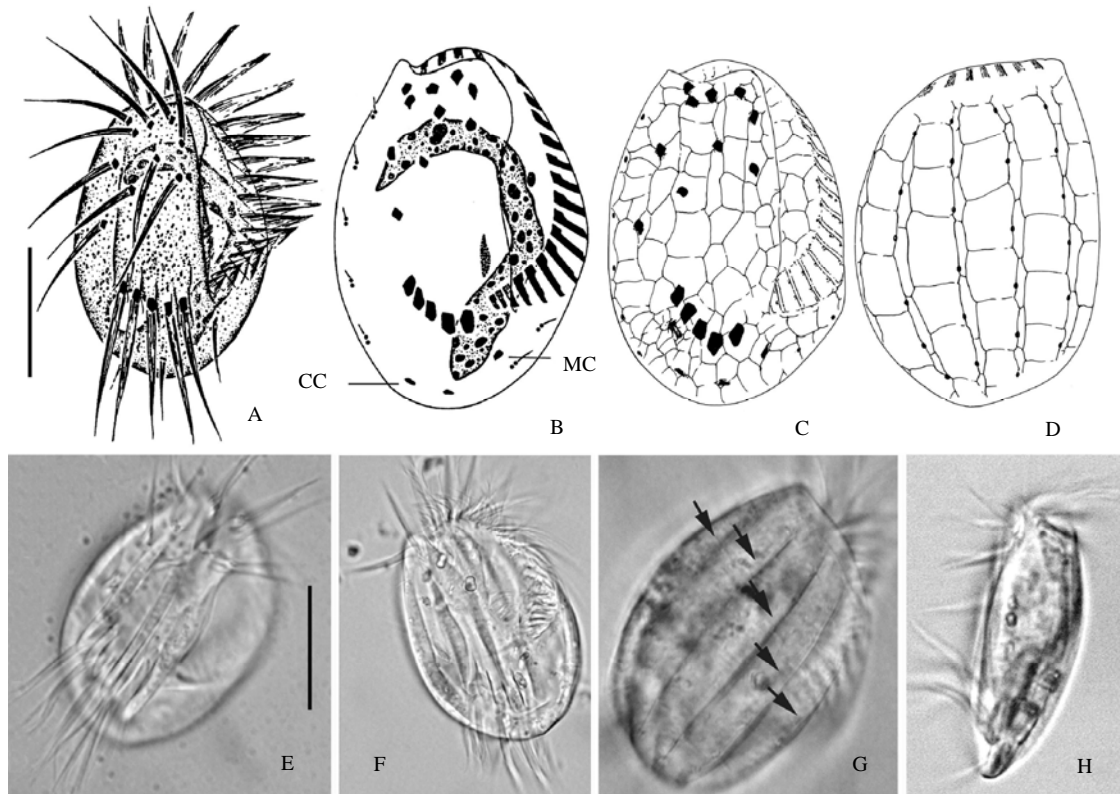


图1 稀毛游仆虫的形态特征

Fig. 1 Morphology of *Euplotes rariseta*

A, E, F. 腹面观; B. 腹面纤毛图式; C, D. 背腹面的银线系; G. 背面观; 箭头示纵嵴; H. 侧面观 (A-D 自 Song and Packroff 1997)

A, E, F. Ventral view; b. Ventral infraciliature; C, D. Silverline system of ventral and dorsal sides; G. Dorsal view, arrow marks the ridge; H. Lateral view

(A-D from Song & Packroff 1997)

CC: 尾棘毛; MC: 缘棘毛; CC: Caudal cirrus; MC: Marginal cirrus

2 K; 图 3 A) 并不断分化延伸成条状 (图 3 B, D), 最终发育为后仔虫的口侧膜 (PM)。在前仔虫, 老口围带及口侧膜均保留并被继承, 形成前仔虫的口围带和口侧膜。

核器的演化过程较为简单: 在纤毛器及皮膜进入发生期前, 大核两端各出现一条改组带, 二者同步向中心汇集而完成 DNA 复制。随分裂的不断进行, 大核逐渐变短、拉直, 由原来的“C”形变为“7”形 (图 2 J; 图 3 C) 进而变为粗棒状 (图 3 D)。随着虫体进一步发生, 棒状的大核从赤道横缢处一分为二, 分别进入两个子细胞成为各自的大核 (图 3 E)。

额-腹-横棘毛的发生: 口原基出现不久在口区右侧棘毛场出现额-腹-横棘毛原基 (FVT-anlagen), 起初为前后 2 组散布的毛基粒 (图 3 F), 后逐渐增多, 呈前后两组各 5 条细线状结构。每条原基起初为单列, 随着其内毛基粒的增生而延长增宽, 后渐

渐分化出棘毛 (图 3 H, L)。它们随着细胞分裂的进行而逐步移行, 从而各自独立演化成前/后仔虫的额腹横棘毛 (图 4 C, E, G), 自左至右原基演化模式恒定为:

额-腹-横棘毛原基:	I	II	III	IV	V
棘毛分化:	3	3	3	3	2

其中每列后一根棘毛逐步后移形成前/后仔虫的横棘毛, 其余则形成额腹棘毛。

本种迁移棘毛 (最左侧的额棘毛) 的起源符合典型的游仆虫模式: 在前仔虫, 在额腹横棘毛原基排列成线状时, 老迁移棘毛后方出现迁移棘毛原基 (图 3 H), 后不断分化增大, 演化为棘毛并随细胞分裂而迁移 (图 3 K; 图 4 A, C, E)。在后仔虫, 该迁移棘毛发生于口原基窝腔内, 由口原基前方新生成一棘毛原基 (图 3 J) 并逐渐棘毛化, 最终发育为后仔虫的迁移棘毛 (图 3 K, L; 图 4 A, C, E)。后仔虫

的迁移棘毛发育要略晚于前仔虫。

缘棘毛在前后仔虫均需再造, 两条缘棘毛原基也为独立发生, 最初为两段简单的毛基粒位于新老口围带左侧(图 3 K, L), 后增大变粗, 分别演化为前后仔虫的一根缘棘毛(图 4 A, C, G)。

背触毛的发生: 背触毛发生在形态发生的中

期, 当额腹横棘毛原基分化成段时, 在老的背触毛中部每列各出现背触毛原基, 起初为几个毛基体(图 3 I), 后逐渐增多, 在相应的背触毛列中部紧密排列(图 3 N)。随着细胞分裂的进行, 各毛基体不断向两端拉开距离, 逐渐延伸, 最终替代老的结构(图 4 F)。

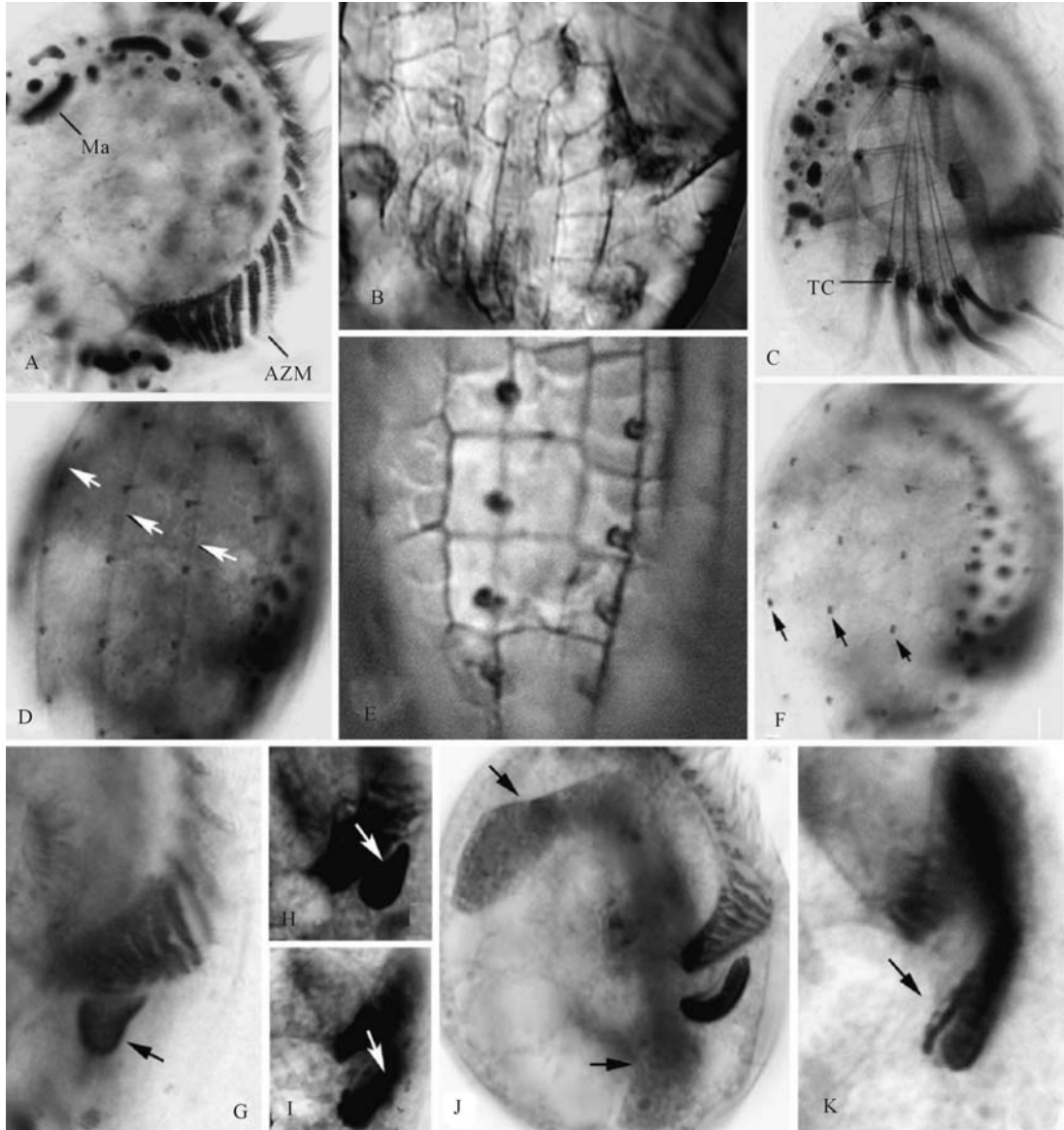


图2 稀毛游仆的形态特征及细胞发生

Fig. 2 Morphology and morphogenesis of *Euplotes rarisetia*

A. 示口围带; B. 腹面银线系; C. 示腹面棘毛; D. 箭头示背面的嵴; E. 背面银线系; F. 箭头示背触毛; G-I. 箭头示口原基; J. 箭头示大核复制带; K. 箭头示口侧膜原基

A. To show the AZM and Ma; B. Ventral silverline system; C. To show the ventral cirri; D. Showing the dorsal ridges (arrows); E. Silverline system on dorsal sides; F. To show the dorsal kineties (arrows). G-I. Arrows mark the oral primordium; J. Arrow indicates the replication bands; K. Arrow shows the paroral membrane anlagen

AZM = 口围带小膜; Ma = 大核; TC = 横棘毛; PM = 口侧膜

AZM = Adoral zone of membranelles; Ma = Macronucleus; TC = Transverse cirri; PM = Paroral membrane

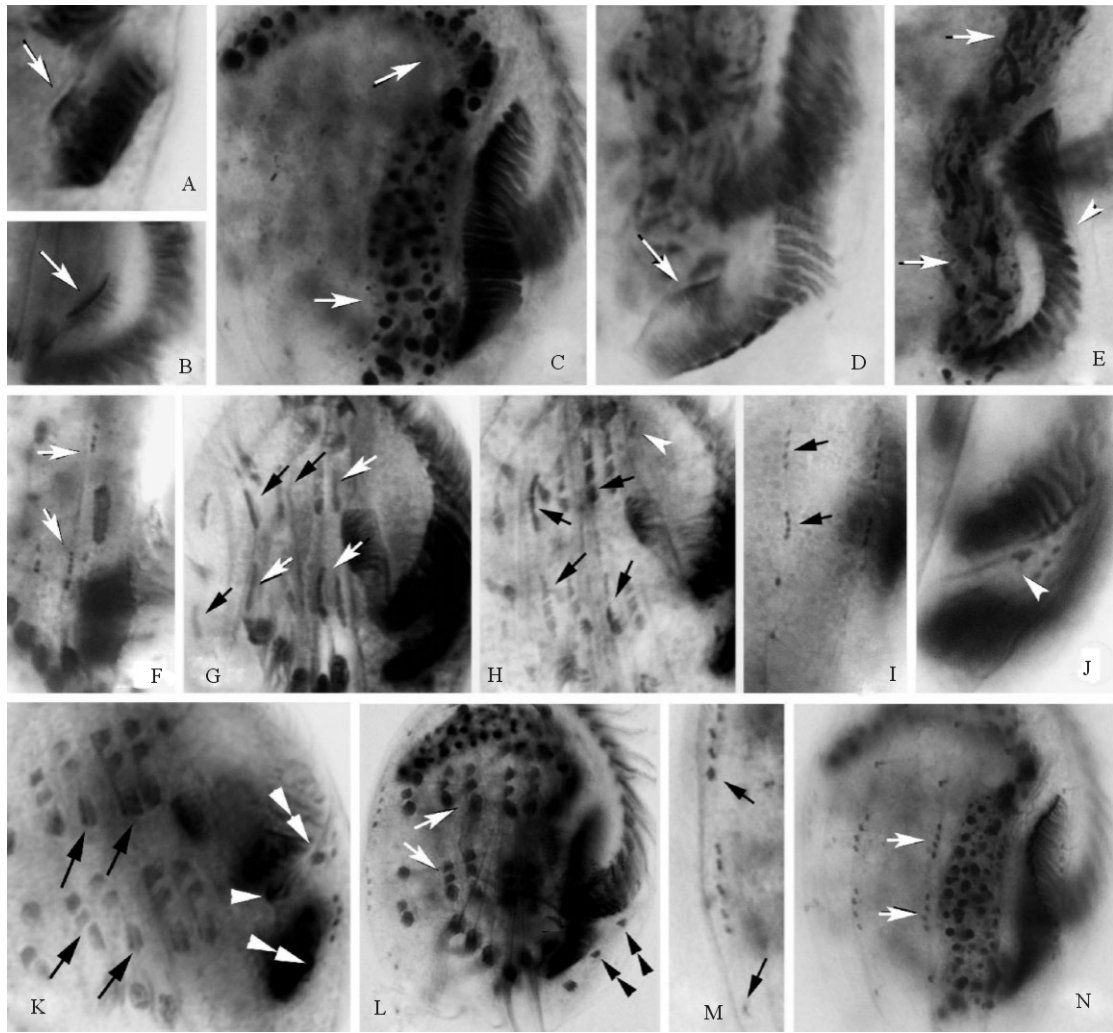


图3 稀毛游仆虫的的细胞发生

Fig. 3 Morphogenesis of *Euplotes rariseta*

A, B, D. 箭头示侧膜原基; C. 箭头示大核复制带; E. 箭头和短箭头分别示大核和后仔虫的口围带; F, G. 箭头示额腹横棘毛原基; H, K, L. 示额腹横棘毛 (长箭头), 迁移棘毛原基 (H. 中短箭头), 迁移棘毛 (J-L. 中短箭头), 双箭头示缘棘毛; I, N. 示背触毛原基; M. 箭头示尾棘毛

A, B, D. Arrow shows the paroral membrane anlagen; C. Arrow indicates the replication bands; E. Arrow and arrowhead show the macronucleus and adoral zone of membranelles in the opisthe; F, G. Arrow shows the FVT cirral anlagen; H, K, L. To show frontoventral, transverse cirri (arrows), the anlage for migratory cirrus (arrowhead in H) and migratory cirri (arrowhead in J-L), double-arrowheads show the marginal anlagen; I, N. To show the dorsal kineties anlagen; M. Arrows to show the caudal cirral anlagen

尾棘毛的发生: 尾棘毛产生于最右缘的两列背触毛原基的后端, 起初毛基粒粗大化 (图 3 R), 后逐渐成长为短线状, 并不断增殖 (图 4 B, D), 最后棘毛化, 发育虫前后仔虫的 2 根尾棘毛。

3 讨论

与众多个体较小的海水种游仆虫相比, 此种背触毛同样属于“双膝盖骨型”, 且列数较少 (7—8 列), 而明显的区别在于其毛基粒分布稀疏, 最长背触毛列仅含 5—7 对, 这一明显特征亦是此种命名为稀毛游仆虫

的原因。Valbonesi^[8]对该种的扫描电镜的观察显示其腹面与背部均有十分明显的嵴, 且背触毛数目很少。

本种自 Curds 在 1974 年确立以来尚无对其细胞发生过程的描述。顾福康^[9]在对一种游仆虫 (*Euplotes* sp.) 发生学的研究中发现了游仆虫额腹横棘毛原基的初级发生模式, 并推测此为所报道次级发生的更为早期的阶段。本工作观察到额腹横棘毛原基发生更早的阶段: 即 2 组散布的毛基粒, 且在发生的时间上并无明显的先后顺序。此与大多数报道的游仆虫额腹横棘毛次级发生模式一致。

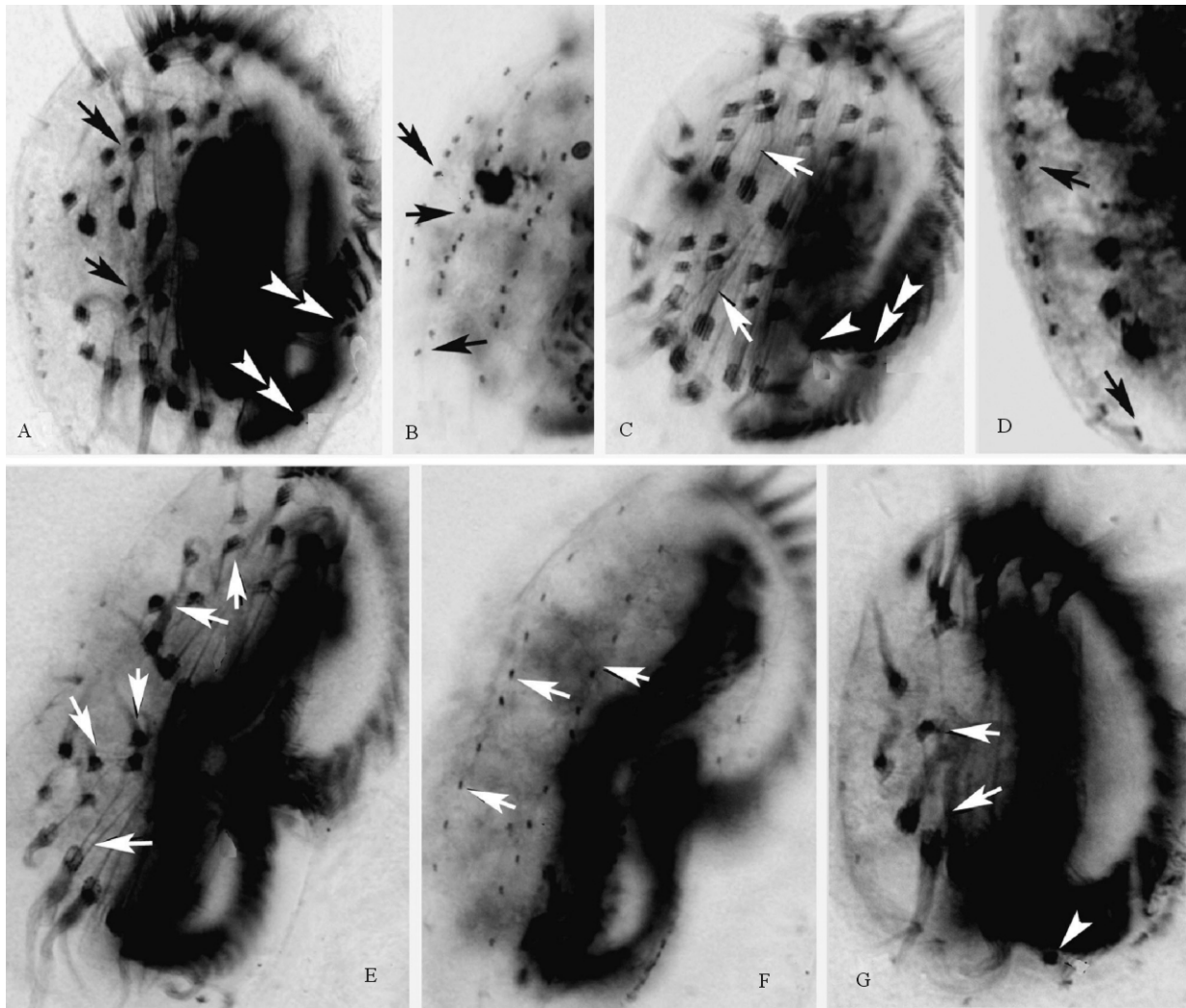


图4 稀毛游仆虫的细胞发生

Fig. 4 Morphogenesis of *Euplotes rarisseta*

A, C, E. 长箭头示额腹横棘毛, 短箭头示迁移棘毛, 双箭头示缘棘毛; B, D. 箭头示尾棘毛; F. 箭头示背触毛; G. 长箭头示后仔虫额腹横棘毛, 短箭头示后仔虫缘棘毛

A, C, E. Arrows show the frontoventral, transverse cirri, arrowhead indicates the migratory cirrus, double-arrowheads mark the marginal cirrus; B, D. Arrows show the caudal cirri; F. Arrows mark the dorsal kineties; G. Arrows indicate the frontoventral, transverse cirri of the opisthe, arrowhead shows the marginal cirrus

缘棘毛的发生与口原基、额腹横棘毛原基无任何联系, 其原基以单列形式单独发生。其最终演化为一根缘棘毛, 而不同于该属内其他大部分种类(两根缘棘毛)。鉴于缘棘毛原基所演化产生的棘毛数具有种内稳定性和种间差异性, 推测缘棘毛的数目应当被视为一重要的形态鉴别特征。

在背触毛发生过程上, Wise^[10]在1965年对阔口游仆虫的背触毛发生做了详细的描述, 顾福康^[8]对某游仆虫未定种的发生研究中给出类似报道: 最早新背触毛毛基体紧贴老背触毛毛基体产生, 之后不断增生成列。这点与此种中的背触毛发生过程相同。

根据对稀毛游仆虫无性生殖期间形态发生的

跟踪观察, 对照其他游仆虫细胞发生的描述^[11-13], 本工作并未发现任何明显的发生学差异, 这说明游仆虫属确实具有十分稳定的发生学特征。同时, 这种个体发生学的保守性在应用于系统学研究时也因而体现了更大的可信度并应该被给予较大的加权值。

参考文献:

- [1] Song W B. On cell development of ciliated protozoa: diversity and progress [J]. *J. Ocean Univ. China*, 2004, **34**: 747—757 [宋微波. 纤毛虫原生动物的细胞发生模式研究—多样性与新进展. 中国海洋大学学报, 2004, **34**: 747—757]
- [2] Shi X L, Song W B. Morphogenetic studies on *Urorychia setigera*

- (Ciliophora, Hypotrichida) [J]. *Acta Hydrobiol. Sin.*, 1999, **23**: 146-150 [施心路, 宋微波. 毛尾刺虫无性生殖周期中的形态和形态发生. 水生生物学报, 1999, **23**: 146—150]
- [3] Song W B, Xu K D, Shi X L, *et al.* Progress in protozoology [M]. Qingdao: Qingdao Ocean University Press. 1999, 9—25 [宋微波, 徐奎栋, 施心路, 等. 原生动物学专论. 青岛: 青岛海洋大学出版社. 1999, 9—25]
- [4] Gu F K, Pang Y B and Zhang Z R. Studies on the asexual reproduction of *Euplotes* sp. I. morphology and nuclear evolution [J]. *Acta Zool. Sin.*, 1987, **33**: 244—247 [顾福康, 庞延斌, 张作人. 一种游仆虫无性分裂生殖的研究 I. 形态学和核器的演化. 动物学报, 1987, **33**: 244—247]
- [5] Curds C R. A guide to the species of the genus *Euplotes* (Hypotrichida, Ciliatea) [J]. *Bull. Bri. Mus. Nat. Hist. Zool.*, 1975, 1—61
- [6] Martín-González A, Diaz S and Gutiérrez J C. Encystment cortical morphogenesis, nuclear changes and resting cyst features of the marine ciliate *Euplotes rariseta* [J]. *Microbios*, 1998, **94**: 153—165
- [7] Song W B and Packroff G. Taxonomy and morphology of marine ciliates from China with description of two new species, *Strombidium globosaneum* nov. spec. and *S. platum* nov. spec. (Protozoa, Ciliophora) [J]. *Arch Protistendk.*, 1997, **147**: 331—360
- [8] Valbonesi A & Luporini P. Description of two new species *Euplotes* and *Euplotes rariseta* from Antarctica [J]. *Polar Biol.*, 1990, **11**: 47—53
- [9] Gu F K, Pang Y B and Zhang Z R. On the asexual reproduction of the genus *Euplotes* II. Morphogenesis of cortical structures during the asexual division [J]. *Acta Zool. Sin.*, 1987, **33**: 362—366 [顾福康, 庞延斌, 张作人. 一种游仆虫无性分裂生殖的研究 II. 无性生殖周期中皮层结构的形态发生. 动物学报, 1987, **33**: 362—366]
- [10] Wise B N. The morphogenetic cycle in *Euplotes eurystomus* and its bearing on problems of ciliate morphogenesis [J]. *J. Protozool.*, 1965, **12**: 626—648
- [11] Voss H J. Morphogenetic comparison of 13 species of the genus *Euplotes* (Ciliophora, Hypotrichida) [J]. *Arch. Protistenkd.*, 1989, **137**: 331—344
- [12] Wang H L and Shi X B. Studies on morphogenesis accompanying binary fission and conjugation in *Euplotes woodruffi* [J]. *Acta Zool. Sin.*, 1989, **35**: 353—359 [王哈利, 史新柏. 伍氏游仆虫二分裂和结合生殖期间的形态发生. 动物学报, 1989, **35**: 353—359]
- [13] Wang M and Song W B. Morphogenetical studies on the marine ciliate *Euplotes charon* [J]. *Zoological Research*, 1995, **16**: 233—238 [王梅, 宋微波. 卡龙游仆虫无性生殖期间的形态发生学研究 (原生动物, 纤毛虫). 动物学研究, 1995, **16**: 233—238]

MORPHOLOGY AND MORPHOGENESIS OF THE MARINE CILIATE, *EUPLOTES RARISETA* (CILIOPHORA, EUPLOTIDA)

MA Hong-Gang, JIANG Jia-Mei, HU Xiao-Zhong, SHAO Chen and SONG Wei-Bo
(Laboratory of Protozoology, Ocean University of China, Qingdao 266003)

Abstract: In order to re-evaluate the stability of the pattern formation and development in highly differentiated ciliated protozoa, the morphology and morphogenesis of the marine form *Euplotes rariseta* were studied. The results indicate that the morphogenetic characteristics exhibit generally a similar pattern and process as in other known congeners, which can be summarized as follows: 1. Reorganization belt of the macronucleus appears at the early phase, then the nucleus forms a single mass and finally divides into two parts during the cytogenesis; 2. the opisthe's oral primordium appears de novo under the pellicle or subcortically posterior to the buccal field, from which the AZM, according to an order from right to left and from anterior to posterior, will be derived. The old AZM and PM will be kept in situ by the proter; 3. two groups of FVT cirral anlagen, each with five streaks occur de novo, will be differentiated separately to frontoventral and transverse cirri in both dividing parts, in an order from left to right; 4. marginal cirri of both dividers occur de novo, whose primordia appear in front of the old cirri; 5. anlagen of dorsal kineties are formed interkinetically within the old structures, where the caudal cirri come from the posterior ends of right-most two primordia in both proter and opisthe, respectively.

Key words: Morphology; Cell development; Marine ciliate; *Euplotes rariseta*