

圆形碘泡虫孢子发生的超微结构研究

吴英松 汪建国

(中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

摘要: 寄生于鲫的圆形碘泡虫的孢子发生过程中, 最早可认识阶段的营养体是一个单核原初细胞, 原初细胞通过分裂直接在细胞内产生生殖细胞, 形成一个细胞包围另一个细胞的状态, 在以后的过程中, 包围细胞不再分裂, 生殖细胞进行一系列的分裂, 形成双孢子型泛孢子母细胞。生殖细胞分化成 10 个细胞, 形成二个产孢子单元, 每个产孢子单元由 5 个细胞组成, 两个壳瓣原细胞位于两边包围着两个极囊原细胞和一个双核孢子质细胞, 最后形成两个孢子。

关键词: 鲫; 圆形碘泡虫; 孢子发生

中图分类号: Q959.11 文章标识码: A 文献编号: 1000-3207(2001)01-009

圆形碘泡虫 (*Myxobolus rotundus* Nemeček, 1911) 是引起鲫碘泡虫病的主要病原之一, 主要寄生在鲫的体表、吻部、鳍条及肌肉上, 形成许多大大小小乳白色胞囊, 严重地威胁鲫鱼的养殖。

国外对粘孢子虫的孢子发生研究的较多, 如对碘泡虫^[1]、粘体虫^[2]、角形虫^[3]、球孢虫^[4]、霍氏虫^[5]等都有报道。国内曾美棣等^[6]对饼形碘泡虫在草鱼体内的一些发育阶段作了超微结构研究; 吴宝华等^[7]介绍鲢碘泡虫营养体的超微结构; 肖武汉等^[8]对广西碘泡虫的前期发育阶段作了超微研究。然而孢子发生的整个过程, 国内目前还未报道。本文通过对圆形碘泡虫的孢子发生进行超微分析, 弄清其内部结构, 为寻找的有效的防治方法奠定基础。

1 材料和方法

病鱼采自湖北省鄂州市莲花庄。从病鱼中剥离的胞囊用 0.1 mol/L 二甲胍酸盐缓冲液 (pH7.0) 洗三次; 2. 5% 戊二醛溶液于 4℃ 下预固定 2h; 二甲胍酸盐缓冲液洗三次, 每次 15min; 1% 锇酸于 4℃、黑暗条件下后固定 1h; 二甲胍酸盐缓冲液洗三次, 每次 15min; 系列丙酮进行脱水, 每次 15min; 环氧丙烷与环氧树脂 (1:1) 及纯环氧树脂 (换液三次) 浸透 2d, Epon812 包埋剂于 55℃—60℃ 下包埋 72h, LKB-V 型超薄切片机切片, 厚度为 400—500 埃, 醋酸双氧铀和柠檬酸铅双染色 (醋酸双氧铀 30min, 柠檬酸铅 30min), 日立 H-

收稿日期: 1999-05-13; 修订日期: 2000-08-03

基金项目: 中国科学院重大项目 (KZ9511-131-111); 中国科学院生命科学与生物技术青年科学家小组创新项目 (No. 1999051); 农业部重点科研项目 (渔 95-0-96-06-03); 湖北省自然科学基金

作者简介: 吴英松 (1974-), 男, 浙江义乌人; 现在中国人民解放军第一军医大学攻读博士学位

通讯作者: 汪建国

300 型透射电镜观察。

2 结果

2.1 早期营养体

最早可认识阶段的营养体是一个单核原初细胞, 形状不规则, 有的呈变形虫状, 有的近似圆形, 包围营养体表面的为具有双层结构的原生质膜, 由内、外两层电子致密的膜组成, 中间有一透明的间隔区。细胞核近圆形, 直径约为 $2.1\mu\text{m}$, 几乎充满整个原初细胞, 核的四周较稠密, 可能是异染色质集中的部位。核内有一个偏离中心的核仁, 近圆形, 直径约为 $0.8\mu\text{m}$, 由极其稠密的颗粒组成。细胞质较均匀, 核糖体分散在其中, 内含 2 个大的长形线粒体, 线粒体内存在管状内嵴, 其基质较稀薄。在核的附近存在丰富的粗内质网(图版 I : 1)。随后可见的早期发育阶段是两个原初细胞相互连接(图版 I : 2), 显示了这两个细胞可能是由一个原初细胞分裂而来的。接下去的阶段是由两个细胞组成, 一个细胞包围着另一个细胞, 形成包围细胞和生殖细胞, 两个细胞的形态有着明显的不同, 生殖细胞的核较大, 几乎充满整个生殖细胞, 内缺乏核仁; 包围细胞的营养核较小, 被挤到细胞的一边, 呈楔形(图版 I : 3)。

接下去生殖细胞进行一系列的分裂、分化, 形成泛孢子母细胞(pansporoblast)。泛孢子母细胞的超微切片显示了圆形碘泡虫是属于双孢型母体发育模式, 生殖细胞分化成 10 个细胞, 形成二个产孢子单元(spore producing units), 每个产孢子单元由 5 个细胞组成, 两个壳瓣原细胞(Valvogenic Cells)位于两边包围着两个极囊原细胞和一个双核孢子质细胞, 原来包围细胞的核变小, 挤在两个孢母细胞之间的上方(图版 I : 4, 5)。圆形碘泡虫孢子生殖的各个阶段都是细胞外发生的。

2.2 极囊发生

在泛孢子母细胞中, 极囊原细胞是最早可认识的分化细胞, 其细胞质中存在外管或出现一个极囊原基。早期的极囊原基呈泡状, 被一圈电子致密的膜包围, 厚度为 $0.01\mu\text{m}$, 中间有 $1.0-1.5\mu\text{m}$ 的电子透明区把外面的膜与内部的基质隔开, 内部的基质较稀疏(图版 I : 6, 7)。外管盘曲在极囊原细胞中(图版 I : 6, 图版 II : 1), 结构与极囊原基大致相同, 外管具有双层膜, 其四周被 32 束微管包围, 双层膜的里面有一电子透明区, 其宽度不等, 外管的中心部分是由电子致密的物质组成, 这些致密物质可能是形成极丝的前体物质。随着孢子的发育, 这些外管的外膜与极囊原基的限制膜相连接, 与极囊原基相连接处的外管区域较膨大, 外管内的稠密物质进入极囊原基, 在虫体的纵切面上, 极囊原基形状由泡状至长形、壶状, 再变为梨形, 极囊原基内部基质逐渐致密, 形成颗粒状物质的核心(图版 II : 1, 2, 3), 这些颗粒状物质在极囊原基内重新组织, 最后分化成丝状物质, 形成极丝(图版 II : 4, 7)。

发育阶段的极囊原细胞的细胞质内含有线粒体, 膨大的平滑内质网、粗内质网, 许多微管束以及有限制膜包围的空泡状结构(图版 I : 6, 图版 II : 2, 图版 III : 6)。极囊核的核质分布不均匀, 四周较致密, 中间含一些颗粒状物质(图版 I : 5), 随极囊原细胞的进一步分化, 细胞质变得较稀薄, 线粒体、内质网等细胞器的数目减少至完全消失(图版 II : 4, 7), 最明显的特征是外管的消失, 极囊内极丝的形成同外管的消失是相一致的, 如果极囊原基内

开始出现丝状的极丝, 则其细胞质中便不存在外管。成熟极囊内有 7 圈螺旋状排列的极丝, 横切面呈“C”形, 呈扁管, 内含稠密物质。两个极囊发育并不同步, 有时一个极囊的极丝已形成, 而另一个极囊原基内刚分化出丝状物质, 或一个极囊已形成一些丝状物质, 另一个极囊原基内还处于未分化的状态(图版 I: 4, 图版 III: 6)。极囊的顶端有一电子致密的“帽”状的结构, 称为极帽, 每个极囊顶部的开口处由一个塞封闭着极囊, 正对着极丝的释放管。成熟极囊原细胞中略呈三角形的极囊核被挤在孢子的右下方。

2.3 壳片发生

壳片原细胞不同于其它细胞在于其位置总是位于两侧, 随虫体的发育, 两个壳片原细胞拉长, 从两侧延伸包围着极囊原细胞和孢子质细胞, 每个壳片原细胞形成成熟孢子的一半壳片(图版 I: 5, 图版 II: 5), 细胞质内含有线粒体, 基质内有丰富的管状嵴, 糖原颗粒分散在整个细胞质中(图版 III: 3), 并且还存在着一些致密的物质, 可能是形成壳片的前体物质, 即成壳片物质, 在孢子发育早期, 细胞核略呈菱形, 四周被粗面内质网包围, 以后两个细胞核逐渐拉长, 呈长形(图版 II: 5)。随孢子的进一步发育, 细胞质内电子致密的成壳片物质增多, 壳片原细胞逐渐变窄(图版 II: 6)。到成熟的孢子, 细胞核, 线粒体以及成壳片物质都消失。内、外两片壳瓣除在缝脊处增厚, 其它部分都是紧密连接(图版 II: 8)。两个壳片原细胞在缝脊处以桥粒的方式连接在一起, 连接处的壳片原细胞向内延伸, 形成两个极丝释放管, 释放管的宽度为 $0.45\mu\text{m}$, 极帽处在释放管上面, 在连接处的两个壳片原细胞的细胞质内各有许多束与缝面垂直排列的微管(图版 III: 3)。

2.4 孢质发生

孢子质细胞位于极囊原细胞的下端, 约占整个孢子大小的 $1/2$ 。当极囊原细胞处在外管阶段时, 相连的孢子质细胞也有一些特征, 细胞质致密, 内含有丰富的粗内质网、内含管状嵴的线粒体以及各种大小的圆形脂滴(图版 II: 5, 9), 一些糖原颗粒散布在整个细胞质(图版 III: 1)。孢子质细胞内有两个近似圆形的胚核, 直径为 $1.5\mu\text{m}$, 彼此相互靠近, 成团的异染色质分散在核质中, 使得整个核呈斑点状, 中间存在着一些颗粒状物质和絮状物质, 絮状物质可能是核仁的残余体, 每个核周围有一圈粗面内质网包围, 在核的下方含有丰富的粗内质网(图版 III: 2)。胞质中分布着许多束微管(图版 III: 5), 在泛孢子母细胞阶段的孢子质细胞中出现孢质小体, 大多数呈圆球形, 直径在 $0.15-0.3\mu\text{m}$, 孢质小体外面包围着一层电子致密的限制膜, 里面包含一个偏离中心的异质颗粒材料及电子透明区。孢子质细胞膜向外凸起形成一些指状突起结构。在接近成熟的孢子中, 壳片原细胞与极囊原细胞及孢子质细胞之间存在一块狭窄的区域, 孢子质细胞的胞质突起伸入此区, 以前报道的虫体都未有此区域, 其究竟有何功能, 还需进一步研究。随着孢子的成熟, 细胞质变得稀疏, 线粒体、内质网等消失, 各种大小的圆球形脂滴增加, 孢质小体数量减少, 成熟的孢子内有两个大型的有限制膜包围的圆形脂滴, 相互靠近, 直径为 $1.9\mu\text{m}$, 约占孢子质细胞总体积的 $1/2$ (图版 II: 8)。在胞质的下方明显可见一个膜包围的结构, 其内充满非常稠密的颗粒, 可能是糖原集中的区域, 也就是嗜碘泡的位置。在细胞质中含一些大的有膜包围的空泡结构及一些膜包颗粒结构(图版 III: 5)。

从整个孢子发生过程看, 极囊原细胞的发育最先完成, 一些切片中, 极囊内的极丝已经形成, 而壳片原细胞内还存在大量的成壳片物质(图版 III: 4)。一个胞囊包括从早期生

殖细胞到成熟孢子的各个发育阶段。

3 讨论

根据 Current 等^[2]和 Pulsford 等^[9]报道, 粘孢子虫孢子生殖最先是由两个生殖细胞的联合开始的, 其中一个细胞包围另一个细胞, 包围细胞以后不再分裂, 被包围的生殖细胞进行一系列分裂, 形成两个极囊原细胞、两个壳瓣原细胞和一个孢子质细胞, 最后形成一个孢子。圆形碘泡虫最早可认识的阶段是由一个原初细胞组成, 可能一些原初细胞进行分裂形成两个原初细胞, 发育到一定程度的原初细胞则在其内形成次级细胞, 原初细胞直接参与次级细胞的形成, 原初细胞成为包围细胞, 以后不再分裂, 可能对孢子生殖提供营养或对孢子生殖进行分子调控, 遗传信息从包围细胞传给生殖细胞^[8]。次级细胞成为生殖细胞, 进行一系列分裂形成 2 个产孢子单位的泛孢子母细胞, 发育成两个成熟的孢子, 因此, 圆形碘泡虫的包围细胞尽管与 Current 等^[2]报道的在结构类似, 但它们的来源则完全不同。同样的模式也存在于 *Myxobolus kwangsiensis* 等粘孢子虫种类^[8]。

Lom 等^[10]认为粘孢子虫孢子母细胞的形成有两种基本模式, 一种包括四极虫、尾孢虫、碘泡虫、粘体虫和楚克拉虫属等, 它们的孢子通过两个生殖细胞的联合, 形成泛孢子母细胞形式产生孢子; 另一种包括球孢虫、角形虫、*Kudo*、*Leptotheca* 等属, 不是通过两个生殖细胞的联合, 生殖细胞直接在营养体内产生, 不形成泛孢子母细胞的方式产生孢子。圆形碘泡虫孢子母细胞的形成类似于后者, 但之后的发育却类似于第一种模式, 因此作者认为 Lom 等^[10]的模式划分是不完全的。

在圆形碘泡虫的孢子发生过程中, 两个极囊的发育不同步现象经常可以观察到, 这种形式在其它许多种粘孢子虫的发育过程中也得到证实^[14], 致使许多学者认为两个极囊的发育不同步现象是粘孢子虫孢子发生过程的一个典型特征。同样的不同步发育也表现在两个壳片原细胞中, 一个壳片原细胞已经发育成典型的壳片, 而另一个壳片原细胞内还存在着成壳片物质。对于极囊的来源, Lom^[15]认为极囊原基可能是由平滑内质网或高尔基体发育而来, Schubert^[16]则认为可能是粗内质网发育而来。本文通过对圆形碘泡虫的孢子发生进行了详细的观察, 但并不能确定极囊原基是从何发育而来, 在孢子发生的各个阶段都未观察到高尔基体的存在, 而一些膨大的平滑内质网和粗面内质网仅在发育阶段的圆形碘泡虫中存在, 孢子成熟之后消失, 因而, 作者赞同 Lom^[15]和 Schubert^[16]等人的观点: 极囊原基有可能是由平滑内质网和粗面内质网发育而成的。

微管不仅涉及极囊的形成, 而且也参与壳片的形成。外管的四周包围着微管, 显示了在极囊形成过程中, 涉及细胞内的活动和收缩。两个壳片原细胞以桥粒的方式连接, 包围着 2 个极囊原细胞和一个双核孢子质细胞, 随壳片原细胞的进一步发育, 在壳片原细胞的细胞质内出现许多微管, 特别在两个壳片原细胞的连接处的缝脊区域, 各有许多与缝面垂直排列的微管, 缝脊的形成确保孢子内部和外界环境之间进行合适、有选择的交流^[17]。

圆形碘泡虫的极囊开口处有一个塞状结构封闭着极囊, 这一结构也在其它许多种类被观察到, Lom^[18]研究 *Myxobolus muelleri* 的极囊的超微结构, 发现尿素可诱使极丝的释放, 他推测可能尿素溶解了极囊开口处的塞状结构, 激活了内部的极丝。而另外一些物质, 如碱、一些盐也可诱使极丝释放, 这些物质促使极丝释放的机理可能与尿素的机理不

同,更多的可能是这些物质的刺激作用,导致虫体的内部发生反应,促使极丝释放。

圆形碘泡虫的胞质中存在嗜碘泡。对于嗜碘泡是否就是区分粘体科和碘泡科种类的唯一依据,存在许多争议。有些学者认为代表粘体科的粘体虫与碘泡科的碘泡虫,两者的区别,除了碘泡虫的胞质中含有嗜碘泡外,孢子的其他结构是相同的,主张不再采用嗜碘泡这一结构,将粘体虫属和碘泡虫属合并为单一的碘泡虫属和科^[19]。这种观点也被许多学者接受^[1, 15]。从本文的结果看,在圆形碘泡虫的孢子质细胞中,虽有一糖原颗粒密集区,但缺乏稳定的结构。由于糖原是粘孢子虫孢子贮存能量的主要物质形式,随着孢子发育阶段的不同,其含量肯定也会发生变化,这样就会使糖原密集区的大小发生变化。因而,作者认为:在一些种类不能观察到明显的嗜碘泡的存在,可能是由能量的贮存量决定的。嗜碘泡不是碘泡科粘孢子虫的固定结构,不能作为一稳定的分类依据。

从一个原初细胞发育为 5 个细胞到成熟的孢子,中间经历了复杂的核变化和细胞分化,因此,象其它粘孢子虫一样,圆形碘泡虫也是一种多核、多细胞参与发育而成的生物体。很多原生动物学家考虑到粘孢子虫孢子的多细胞来源,建议把粘孢子虫列入后生动物^[11]。而且孢子发生过程中的细胞分化、细胞之间的连接形式等都是后生动物所具有的特性^[12]。但是粘孢子虫的孢子只是在发育过程中要经历多细胞阶段,一旦成熟后,孢子中只有孢子质才具有一个细胞的生物学特性,极囊和壳片都失去了作为一个细胞应具有的基本特征和细胞器,因而,作者同意柴建原等^[13]的观点,不能把极囊和壳片看作是独立的细胞。

参考文献:

- [1] Desser S S, Paterson W B. Ultrastructural and cytochemical observations on sporogenesis of *Myxobolus* sp. (Myxosporidia: myxobolidae) from the common shiner *Notropis cornutus* [J]. *J. Protozool.*, 1978, **25**, 314—326
- [2] Current W L, et al., *Myxosomefunduli* Kudo (Myxosporidia) in *Fundulus kansae*; ultrastructure of the plasmodium wall and sporogenesis [J]. *J. Protozool.*, 1979b, **26**, 574—583
- [3] Yamamoto T, Sanders J E. Light and electron microscopic observations of sporogenesis in the Myxosporidia, *Ceratomyxa shasta* (Noble, 1950) [J]. *J. Fish. Dis.*, 1979, **2**, 411—428
- [4] Lom J, et al. Fine structure of *Sphaerospora renicola* Dykova and Lom, 1982 a Myxosporean from carp kidney and comments of the origin of pansporoblasts [J]. *Protistologia*, 1982, **18**, 489—502
- [5] Stehr C. Sporogenesis of the myxosporean *Kudoa paniformis* Kalata & Whitaker, 1981 infecting the muscle of the Pacific whiting, *Merluccius productus* (Ayres) [J]. *J. Fish. Dis.*, 1986, **9**, 493—504
- [6] 曾美棣、邹为民等. 饼形碘泡虫在草鱼苗体内发育各阶段的显微及超微结构[J]. 水生生物学报, 1988, **12**(2): 133—136
- [7] 吴宝华. 鲢疯狂病病原体鲢碘泡虫孢子形成各阶段的观察研究[J]. 动物学报, 1993, **39**, 1—3
- [8] Xiao W H, et al. Ultrastructural observations on sporogenesis of *Myxobolus kwangsiensis* Hsieh, Gong & Xiao from the kidney of Dace *Labeo rohita* [J]. *Chin. J. Oceanol. Limnol.*, 1996, **14**(3): 215—221
- [9] Pulsford A, Matthews R A. Ultrastructural study of *Myxobolus exiguus* Thelohan, 1895 (Myxosporidia) from grey mullet, *Crenimugil labrosus* (Risso) [J]. *J. Fish. Dis.*, 1982, **5**: 509—526
- [10] Lom J, Dykova I. Comments on myxosporean life cycles [J]. *Symposia Biological Hungarica*, 1986a, **33**, 309—318
- [11] Kent M L, et al. The demise of a class of protists: Taxonomic and nomenclatural revisions proposed for the protists phylum Myxozoa Grasse, 1970 [J]. *Canadian Journal of Zoology*, 1994, **72**, 932—937

- [12] Siddal M E, et al. The demise of a phylum of protists: phylogeny of Myxozoa and other parasitic cnidaria [J]. *J. Parasitol*, 1995, **81**(6): 961—967
- [13] 柴建原等. 吸鱼粘体虫在异育银鲫心脏中的孢子发生[J]. *动物学报*, 1991, **37**(4): 397—401
- [14] Lom J, Dykova I. Sporogenesis and spore structure in *Kudoa lunata* (Myxosporidia, Multivalvulida) [J]. *Parasitol Res*, 1988, **74**, 521—530
- [15] Lom J. Notes on the ultrastructure and sporoblast development in fish parasitizing myxosporidian of the genus *sp haeromyxa* [J]. *Zeitschrift fur Zellforschung*, 1969b, **97**, 416—437
- [16] Schubert G. Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Sporenentwicklung von *Henneguya pinnæ* Schuber (Sporozoa, Myxosporidia, Myxobolidae) [J]. *Z. Parasitenk*, 1968, **30**, 57—77
- [17] Current W L, Janovy J J. Comparative study of ultrastructure of interlamellar and intralamellar types of *Henneguya exilis* Kudo from Channel Catfish [J]. *J. Protozool*, 1978, **25**(1): 56—65
- [18] Lom J. Notes on the extrusion and some other feature of myxosporidian spores [J]. *Acta Protazool*, 1964, **2**, 321—327
- [19] Walliker D. The nature of the iodophilous vacuole of Myxosporidian spores, and a proposal to synonymize the genus *Myxosoma* Thelohan, 1892 with the genus *Myxobolus* Butschli, 1882 [J]. *J. Protozool*, 1968, **15**(3): 571—575

STUDIES ON THE ULTRASTRUCTURE OF THE SPOROGENESIS OF *MYXOBOLUS ROTUNDUS* NEMECZCK

WU Ying-song and WANG Jiarr-guo

(Institute of Hydrobiology, The Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072)

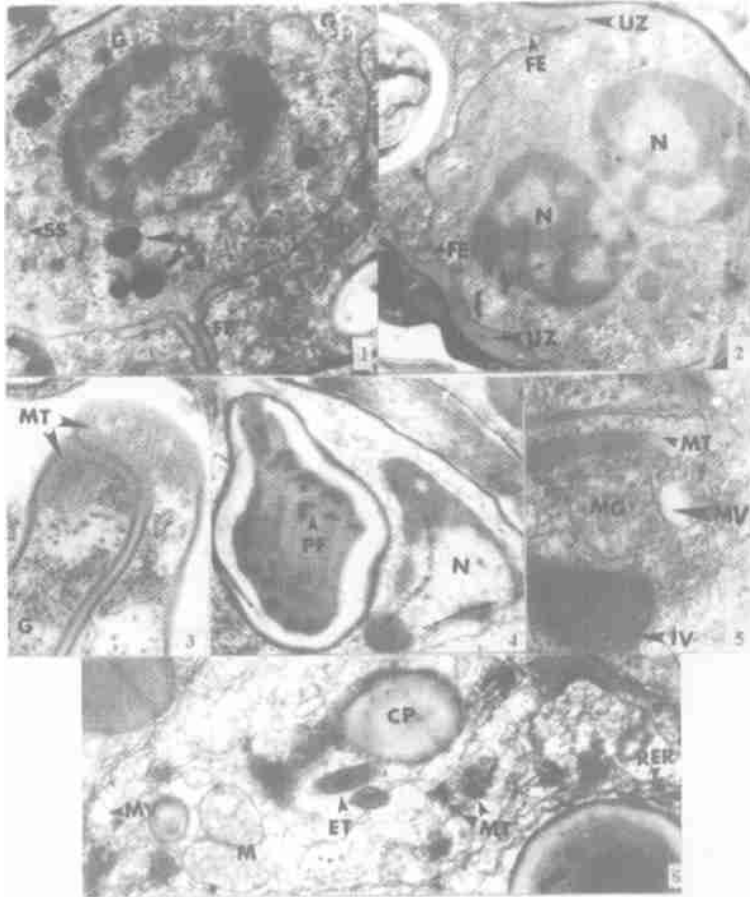
Abstract: This paper dealt with the sporogenesis of *Myxobolus rotundus* Nemeczek, 1911 from *Carassius auratus*. Sporogenesis of *M. rotundus* was observed by transmission electron microscopy. The earliest stage of the parasite was a primary cell which could give rise to generative cells by fission. Sporogenesis was initiated by the envelopment of one generative cell with a enveloping cell. The enveloping cell did not divide anymore, whereas the large, generative cell divided to form a disporous pansporoblast containing 10 cells. Subsequently, the 10 cells began to differentiate and finally formed two 5-cell spore-producing units. Each unit consisted of 2 capsulogenic cells and 1 binucleate sporoplasm, surrounded by 2 valvogenic cells.

Each capsular primordium and its connecting external tubule formed a polar capsule which contained 7 helically coiled polar filament. The opening of the polar capsule was plugged by a stopper facing the discharge canal. Two valvogenic cells formed the spore valves. A desmosome-like junction appeared in close contact the suture between two valvogenic cells. There were numerous microtubules at both sides of sutural ridge. The binucleated sporoplasm cell contained numerous sporoplasmosomes and spherical lipid inclusions in different size. Iodinophilous vacuoles, membrane-bounded granules and membrane-bounded vacuoles existed in the sporoplasm cell.

In nearly mature spores, there was an unclear zones among sporoplasm cells. Several finger like extensions of sporoplasm extended to the zones.

Other ultrastructural features were the same as those found in other myxosporeans, including absence of centrioles, the structure of mitochondria, distribution patterns of ribosomes and existence of glycogen particles, etc.

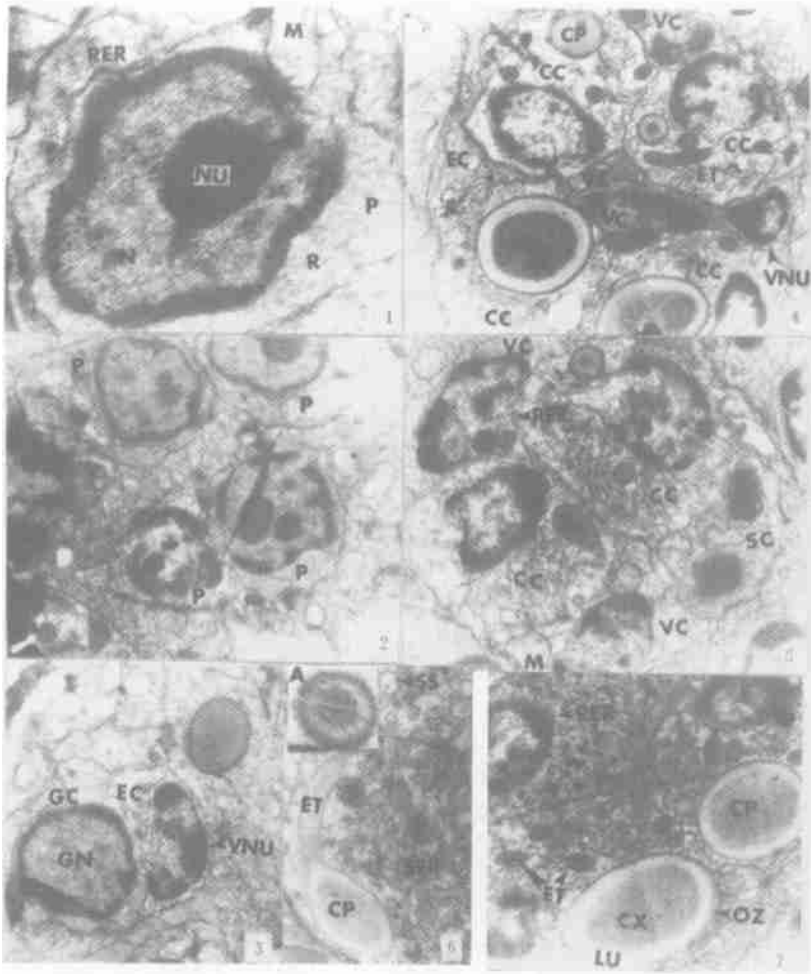
Key words: *Carassius auratus*; *Myxobolus rotundus*; Sporogenesis



图版 III

1. 孢子质细胞的结构, 示象指状的突出物(FE), 脂滴(I), 糖原颗粒(G)及孢质小体(SS) × 15500; 2. 虫体的斜切, 示未明区域(UZ), 细胞核(N), 指状的突出物(FE) × 15000; 3. 缝脊的结构, 示微管(MT), 糖原颗粒(G) × 42000; 4. 虫体的斜切, 示呈极囊核(N), 极丝(PF) × 14670; 5. 孢子质细胞的精细结构, 示微管(MT), 嗜碘泡(IV), 膜包空泡结构(MV), 膜包颗粒结构(MG) × 38000; 6. 虫体的横切, 示极囊原基(CP)、外管(ET)、微管(MT)、线粒体(M)、粗面内质网(RER), 膜包空泡结构(MV) × 19350

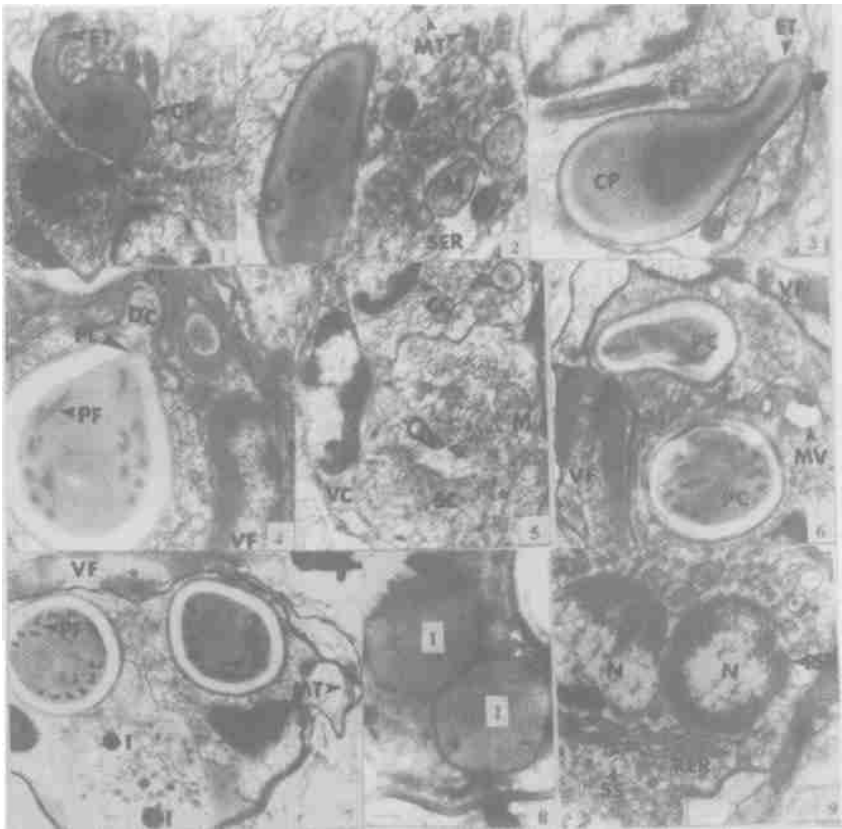
1. Structure of sporoplasm cell, showing finger like extensions(FE), lipid inclusions(I), glycogen particles(G) and sporoplasmosomes(SS). × 15500; 2. Oblique section of the parasite, showing unclear zone(UZ), nucleus(N), finger like extension(FE). × 15000; 3. Structure of sutural ridge, showing microtubules(MT), glycogen particles(G) × 42000; 4. Oblique section of the parasite, showing nucleus(N) of polar capsule, polar filaments(PF) × 14670; 5. Ultrastructure of the sporoplasm cell, showing microtubules(MT), iodophilous vacuole(IV), membrane bounded vacuoles(MV), membrane bounded granules(MG). × 38000; 6. Transverse section of the parasite, showing capsular primordia(CP), external tubules(ET), microtubules(MT), mitochondria(M), rough endoplasmic reticulum(RER) and membrane bound vacuole structure(MV) × 19350



图版 I

1. 原初细胞(P), 示细胞核(N), 核仁(NU), 线粒体(M), 核糖体(R) 及粗面内质网(RER) × 23800; 2. 两个原初细胞(P) × 8000; 3. 两细胞阶段, 示包围细胞(EC), 生殖细胞(GC), 生殖核(GN), 营养核(VNU) × 8000; 4. 双孢子型泛孢子母细胞, 示极囊原细胞(CC), 极囊原基(CP), 外管(ET), 壳片细胞(VC), 包围细胞(EC), 营养核(VNU) × 8235; 5. 五个细胞阶段的泛孢子母细胞, 示极囊原细胞(CC), 壳片原细胞(VC), 孢子质细胞(SC), 线粒体(M), 粗面内质网(RER) × 9200; 6. 极囊原基和外管的早期阶段, 示外管(ET), 极囊原基(CP), 平滑内质网(SER), 孢质小体(SS) × 11000 插图 A: 外管的横切结构; 7. 扩大极囊原基(CP), 示颗粒区(CX), 电子透明区(LU) 和电子致密膜(OZ), 外管(ET), 粗内质网(RER) × 9100

1. Primary cell (P), showing nucleus (N), nucleolus (NU), mitochondria (M), ribosome (R) and rough endoplasmic reticulum (RER). × 23800; 2. two primary cells (P) × 8000; 3. Two cells stage, showing enveloping cell (EC), generative cell (GC), generative nucleus (GN) and vegetative nucleus (VNU). × 8000; 4. Disporous pansporoblast, showing capsulogenic cells (CC), capsular primordia (CP), external tubule (ET), valvogenic cells (VC), enveloping cell (EC), vegetative nucleus (VNU) × 8235; 5. Five cell stage pansporoblast, showing capsulogenic cells (CC), valvogenic cells (VC), sporoplasm cell (SC), mitochondria (M), valvogenic cells (VC), rough endoplasmic reticulum (RER) × 9200; 6. Early stage of oapsular primordia (CP) and external tubule (ET), showing the capsular primordia (CP), external tubule (ET), swollen smooth endoplasmic reticulum (SER), sporoplasmosomes (SS). × 11000 Inset A: Transverse section of external tubule; 7. Enlarged capsular primordia (CP), showing the granular zone (CX), electron lucent zone (LU) and electron dense membrane (OZ), external tubules (ET), rough endoplasmic reticulum (RER) × 9100



图版 II

1. 高级阶段的泛孢子母细胞, 示极囊原基(CP), 外管(ET) × 7823; 2. 虫体的纵切, 示极囊原基(CP), 平滑内质网(SER), 线粒体(M), 微管(MT) × 12400; 3. 更高级阶段极囊原基的纵切, 示极囊原基(CP), 外管(ET) × 10000; 4. 接近成熟极囊的纵切, 示塞状结构(PL), 极丝释放管(DC), 帽状结构(CL), 极丝(PF), 成壳片物质(VF) × 12000; 5. 早期泛孢子母细胞, 示极囊原细胞(CC), 壳片原细胞(VC), 孢子质细胞(SC), 线粒体(M) × 9200; 6. 虫体的斜切, 示成壳片物质(VF), 膜包空泡结构(MV), 极囊(PC) × 10000; 7. 接近成熟孢子的横切, 示极丝(PF), 成壳片物质(VF), 微管(MT), 脂滴内含物(I) × 9188; 8. 成熟孢子, 示两个大型脂滴(I) × 14400; 9. 孢子质细胞的精细结构, 示两个核(N), 粗面内质网(RER), 孢质小体(SS) × 15000

1. Advanced pansporoblast stage, showing capsular primordia(CP), external tubule(ET), × 7823; 2. Longitudinal section of the parasite, showing capsular primordia(CP), smooth endoplasmic reticulum(SER), mitochondria(M) and microtubules(MT). × 12400; 3. Longitudinal section of more advanced stage of capsular primordia, showing capsular primordia(CP), external tubules(ET). × 10000; 4. Longitudinal section of nearly mature polar capsule, showing stopper-like structure(PL), discharge canal(DC), cap-like structure(CL), polar filament(PF), valve forming substance(VF). × 12000; 5. Early pansporoblast, showing capsulogenic cells(CC), valvogenic cells(VC), mitochondria(M), sporoplasm cell(SC) × 9200; 6. Oblique section of the parasite, showing valve forming substance(VF), membrane bounded vacuole(MV) and polar capsules(PC). × 10000; 7. Transverse section of nearly mature spore, showing polar filament(PF), valve forming substance(VF), microtubules(MT), spherical lipid inclusion(I). × 9188; 8. Mature spore, showing two large lipid inclusions(I). × 14400; 9. Fine structure of the sporoplasm cell, showing double nuclei(N), rough endoplasmic reticulum(RER) and sporoplasmosomes(SS) × 15000