

鲤斜管虫的形态及形态发生的研究*

肖武汉 李连祥

(中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

提 要

本文报道了鲤斜管虫的形态、纤毛下器、核器、银线系及形态发生过程。其腹面口区具二环围口纤毛列及一口前纤毛列; 背面具一列背刚毛; 腹面纤毛列的数目可发生较大变动。在其形态发生过程中, 左纤毛列在右纤毛列发生断裂前同时断裂; 短基粒列形成后仔虫的背刚毛; 前仔虫保留原口管前端部分, 后仔虫的口管重新形成。本文还对鲤斜管虫的形态学特征、口管形成机理及分类问题等进行了讨论。

关键词 鲤斜管虫, 形态学, 形态发生, 背刚毛, 围口纤毛列, 口前纤毛列

鲤斜管虫 (*Chilodonella cyprini* Moroff) 是许多淡水鱼类鳃及体表常见的纤毛虫, 在北美、欧洲和亚洲等地均有分布^[1], 常引起夏花鱼种及越冬鱼种的死亡。Moroff 首先对其形态进行了描述并命名(*Chilodon cyprini*)^[2]。这以后, 一些学者又对其形态、生活史、分布、流行病学及防治方法等进行了研究^[3,4], Krascheninnikow 利用干银浸法研究了它的银线系^[5]。但这些学者的意见颇不一致, 结果也不尽全面。对于鲤斜管虫形态发生过程中银线系、核器及口管的变化, 未见有较为系统的报道。

作者采用蛋白银染色法^[6]和 Klein's 干银法 (dry silver impregnation), 对鲤斜管虫的形态、银线系、纤毛下器和形态发生过程进行了仔细观察。

1 材料和方法

严重感染鲤斜管虫的尼罗罗非鱼 (*Tilapia niloticus* L.)、草鱼 (*Ctenopharyngodon idellus* Curier et Valeneennes) 和麦穗鱼 (*Pseudorasbora parva* Temminck et Schlegel) 都来自水生所实验养殖场。

加一滴蒸馏水于干净载玻片上, 将一小块新鲜鳃组织放入水滴中, 5min 后, 虫子游出, 取出鳃片。将水滴用 2.5% 银酸熏 1min, 自然晾干。2.5% 硝酸银染色 10min, 强光照射, 待显色适当后, 晾干封片。涂抹于盖玻片上的标本, 经 Schaudinn's fluid 固定后, 蛋白银染色。

全部绘图均在 1600 倍油镜下进行; 照片均在 400 倍油镜下拍摄。

* 本研究中, 蛋白银染色方法得到了哈尔滨师范大学史新柏教授的指导, 特致谢忱。

1) 史新柏, 蛋白银染色法在纤毛虫研究中的改进。中国原生动物学会第四次学术讨论会论文摘要汇编, 1987。p. 96。

1992年2月17日收到; 1993年11月9日修回。

2 结果

2.1 鲤斜管虫的形态

虫体呈卵形。腹面左纤毛列 (left ciliary rows) 一般 9 条, 多的达 11 条, 少的只有 7 条; 右纤毛列 (right ciliary rows) 一般 7 条, 多的达 9 条, 少的只有 6 条 (图版 I: 1)。干银浸法染色标本, 在腹面纤毛列外侧和虫体边缘之间, 还有 7 至 9 环很细的嗜银线 (concentric silver lines); 整个虫体的腹面和背面显示出不规则的小网格状结构 (图 1: a, b)。背刚毛 (dorsal bristles) 一列线状, 略带弯曲, 由 11 至 14 个毛基粒组成, 其毛基粒的着色较其它纤毛毛基粒的深, 位于虫体背面左上方, 与腹面左纤毛列所成角度可发生 30 至 90 度的改变 (图 1: b, 图版 I: 2)。虫体腹面口管前方有内外二环围口纤毛列 (circumoral ciliary rows), 相互靠近, 交错排列; 外环起始于口管左方, 反时针绕至口管的右方; 内环起始于口管上方中部偏右, 顺时针绕至口管左下方; 一口前纤毛列 (preoral ciliary rows) 位于围口纤毛列外环前方; 由右向左延伸 (图 1: a, 图版 I: 1)。两个伸缩泡, 一个位于虫体右上方, 多数开口于第 2 与第 3 条右纤毛列之间 (纤毛列次序由内及外), 少数开口于第 1 与第 2 右纤毛列之间; 另一个伸缩泡位于虫体的左下方, 一般开口于第 4 与第 5 左纤毛列之间 (纤毛列次序由内及外) (图 1: a)。大核中间有一浅染的球形核内体, 周围分布着许多大小不一着色深的染色质团块 (图 1: c)。鲤斜管虫的生物统计学特征见表 1。

表 1 鲤斜管虫的生物统计学特征、数据均自蛋白银染色标本

(Tab. 1 Biometric characterization of *Chilodonella cyprini*. All date based on the protargol-impregnated specimens. CV: Coefficient of variation in %; Min: Minimum; Max: Maximum; n: number of investigated individuals; S: Standard deviation; Sx: Standard error of the mean; x: Arithmetic mean) (all measurements in μm)

特征 (Character)	最小值 (Min)	最大值 (Max)	平均值 (\bar{x})	标准差 (S)	平均值标准误 ($S\bar{x}$)	变异系数 (CV)	标本数目 (n)
体长 (Body length)	27	38	32.8	4.07	1.05	12.4	15
体宽 (Body width)	23	31	27	2.30	0.59	8.5	15
大核长 (Ma length)	9	13	11.13	1.68	0.43	15.1	15
小核长 (Mi length)	1.4	2.5	2.07	0.33	0.08	15.9	15
右纤毛列数目 (No. of right ciliary rows)	6	9	6.8	0.77	0.20	11.4	15
左纤毛列数目 (No. of left ciliary rows)	7	11	8.33	1.05	0.27	12.6	15
背刚毛长 (Dorsal brush length)	3.5	5.2	4.33	0.48	0.12	11.2	15

2.2 鲤斜管虫的形态发生

根据虫体在无性生殖过程中的变化, 可将其形态发生人为地分为 7 期。

第 1 期 虫体增大, 前后拉长, 达营养期之最大体积; 大小核在蛋白银染色标本中看

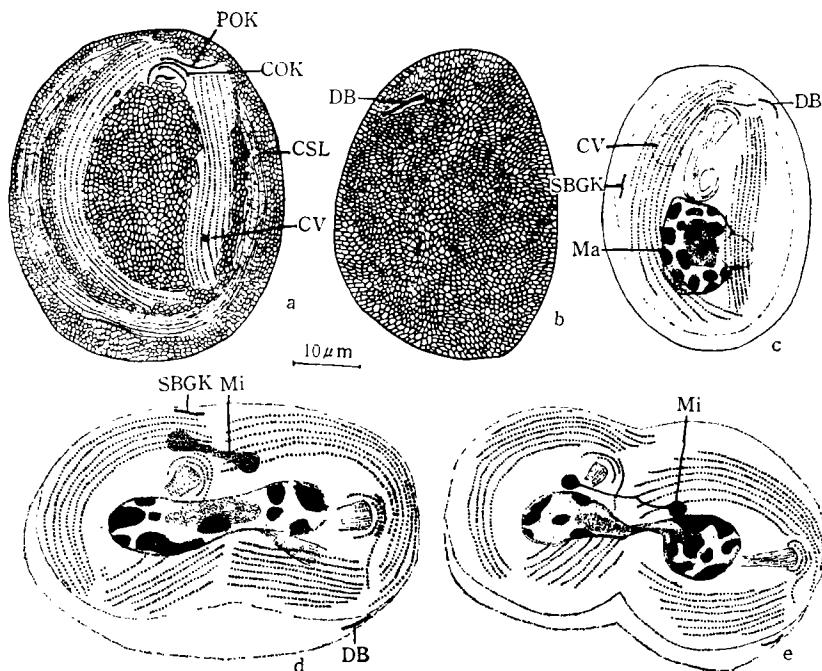


图 Fig. 1(a—e)

a. 腹面银线系结构(干银浸法)。b. 背面银线系结构(干银浸法)。c. 形态发生第1期虫体(蛋白银法)。

d. 形态发生第4期虫体(蛋白银法)。e. 形态发生第5期虫体(蛋白银法)。

a. Silverline system of ventral side (Dry silver impregnation). b. Silverline system of dorsal side (Dry silver impregnation). c. The first stage of morphogenesis (Protargol impregnation). d. The fourth stage of morphogenesis (Protargol impregnation). e. The fifth stage of morphogenesis (Protargol impregnation).

DB——背刚毛 COK——围口纤毛列毛基粒 POK——口前纤毛列毛基粒 Ma——大核 Mi——小核
SBGK——短基粒列毛基粒 CV——收缩泡 CSL——嗜银线

不出任何变化(图版 I:3)。稍后,虫体右纤毛列在中间发生弯曲,在其外侧出现一列短基粒列(short basal granular row),它的毛基粒着色较其它纤毛毛基粒深且排列紧密(图 1: c)。

第2期 虫体左纤毛列在中间偏后处同时断裂(最外侧两短纤毛列不断裂,被前仔虫保留);大核拉长,核质变得疏松;小核在右纤毛列下形成一长棒状结构(图版 I:4)。

第3期 虫体右纤毛列在中间位置由内向外逐渐断裂;大核进一步拉长;小核呈哑铃状;前仔虫的原口管,从前端断开(图版 I: 5)。

第4期 后仔虫左纤毛列向右发生旋转;左边最内二根纤毛列形成(图 1: d);大核在中间凹陷;小核进一步拉开。前仔虫断裂开的原口管后部逐渐解聚,在原口管前端的后面逐渐形成新口管后部;后仔虫在右纤毛列断裂处的后方,靠近右纤毛列处,形成二环围口纤毛列及一口前纤毛列。在围口纤毛列下方形成后仔虫口管前端部分(图版 I: 6)。

第5期 左右纤毛列完全分开;短基粒列移到后仔虫右外侧,几乎与右纤毛列平行;大核进一步凹陷;两小核间仅以一细线相连。前后仔虫口管逐渐形成(图 1: e, 图版 I: 7)。

第 6 期 前后仔虫分开, 相互间发生 180 度角扭转; 两虫体间仅以短基粒列相连(图版 1: 8)。

第 7 期 前后仔虫完全分开, 短基粒列成为后仔虫的背刚毛; 两个新个体形成。

3 讨论

鲤斜管虫的形态学特征, 自 Moroff^[2] 开始, Kiernik,^[6] Krascheninnikow^[5] 和陈启鎏^[3]等都进行了描述。Krascheninnikow 还利用干银浸法研究了鲤斜管虫的银线系。本研究的一部分结果与他所描述的相似。他首次报道了鲤斜管虫的围口纤毛列和口前纤毛列, 而许多学者忽视了这些结构^[3, 4]。不过, 从大量的蛋白银染色标本上(这些标本来自尼罗罗非鱼、草鱼和麦穗鱼的鳃), 没有发现 Klein 在钩刺斜管虫 (*Chilodonella uncinata* Ehrenberg) 上所观察的内、中、外三环围口纤毛列^[7], 也没有发现 Krascheninnikow 在鲤斜管虫上所观察到的一环围口纤毛列。作者观察到的都是二环围口纤毛列及一口前纤毛列, 它们的组成及排列方式是非常稳定的, 这与 Foissner 等人在自由生活的斜管虫上看到的结果一致^[8, 9]。在干银法染色标本上, 有的虫体口管前结构显示不出来, 有的虫体仅显示出微弱的一环, 有的虫体显示出二环围口纤毛列及口前纤毛列的一部分。据此, 作者认为 Krascheninnikow 所观察到的一环围口纤毛列及 Klein 所描述的三环围口纤毛列可能是由于他们应用的干银法对口管前结构显示不完全或模糊造成的假象。二环围口纤毛列和一口前纤毛列等口区结构在斜管虫属可能是比较稳定的结构, 甚至在斜管科, 口区结构特征可能仍具有分类学上的意义。Foissner 根据口前纤毛列不连续这一特征建立拟斜管虫属 (*Pseudochilodonopsis*) 也就具有一定的合理性。

本研究显示鲤斜管虫左右纤毛列的数目, 是不稳定的。这与 Krascheninnikow 等人的观点一致^[5], 并不是象一些学者观察到的一固定数目^[1-3, 6]。

鲤斜管虫伸缩泡的位置, 文献上的描述很不一致, 一些学者认为一个在虫体前部偏左, 另一个在虫体后部偏右^[2, 3]。作者发现鲤斜管虫两个伸缩泡的位置与其它自由生活的种类相似, 即一个在虫体右上方, 另一个在虫体左下方^[8, 9]。在干银法染色标本上可清楚地观察到伸缩泡的开口位置。

Krascheninnikow 认为鲤斜管虫左纤毛列的断裂是不同步的; 中间有一根纤毛列延迟断裂; 左边最外侧二根纤毛列发生延长后断裂。本研究发现左纤毛列的断裂是同步的, 都早于右纤毛列, 并且左边最外侧的二根纤毛列, 不发生延长, 也不断裂而被前仔虫保留。可以认为后仔虫左边最内侧两根纤毛列重新形成, 经分裂而来的纤毛列的次序依次发生改变。

分裂过程中, 左纤毛列最外侧出现的短基粒列, Klein 在钩刺斜管虫上也观察到, 他推测它可能形成后仔虫的背刚毛^[6]; Krascheninnikow 也推测它可能形成鲤斜管虫后仔虫的背刚毛^[5]。根据其着色程度、排列方式及本研究的跟踪观察, 可以认为他们的推测是成立的。但它的最初来源, 还不清楚。在即将分裂的虫体, 左右纤毛列还未发生断裂前, 该短基粒列就已出现, 它似乎成为虫体已成熟和准备分裂的前奏标志。背刚毛与左纤毛列的相互位置, 既不是 Klein 认为的垂直方向^[6], 也不是 Krascheninnikow 认为的平行方向^[5], 它们的相互位置可发生 30° 至 90° 角的改变。

鲤斜管虫的口管形成, 文献上都未见详细报道。陈启鎏认为它的口管形成同与 MacDougall 在钩刺斜管虫上所观察到的情形: 即原来的口管全部消失, 前后仔虫的口管都重新形成^[3,10]。作者发现前仔虫保留原口管的前端部分, 后部重新形成; 后仔虫的口管重新形成。口管的形成方式可能类似于一般真核细胞中微管的解聚和聚合过程。口管前端部分起到了微管组织中心 (microtubule organizing center, MTOC) 的作用。原口管后部解聚出的微管蛋白, 进入细胞质中的微管蛋白库。解聚出的微管蛋白的一部分与细胞质中的其它微管蛋白一起参与了后仔虫口管的聚合装配; 解聚出的微管蛋白的另一部分与细胞质中的其它微管蛋白一起又重新参与了前仔虫口管的聚合装配。当然, 口管前端的作用及原口管后部解聚出的微管蛋白的去向, 还有待于进一步通过分子生物学的技术来验证。

后仔虫的围口纤毛列、口前纤毛列及口管前端部分, 在分裂过程中, 瞬间形成。难以判断出二环围口纤毛列和口前纤毛列与左右纤毛列的因果联系。它们可能是在虫体内一定的遗传信息控制下, 重新形成的; 这三环纤毛列的形成, 又决定了口管前端部分的形成位置。

寄生在淡水鱼体上的斜管虫, 文献中除鲤斜管虫外, 还有 *Chilodonella hexastichus*, 它们的差异主要在于腹面纤毛列数目的不同^[4]。如前所述, 鲤斜管虫腹面纤毛列数目有一变异范围, 以此为依据, 建立一个新种, 值得怀疑。它们应属于同一个种^[4]。寄主及地理区域的不同, 鲤斜管虫的形态确实存在一定的变异, 因此, Krascheninnikow 提出: “鲤斜管虫可能存在不同的族 (races) 或生物型 (biotypes)” 的假设^[5]应可以成立。

参 考 文 献

- [1] Hoffman G L. Ciliates of Freshwater Fishes. In: Kreier J P. (ed). Parasitic Protozoa. Academic Press, New York, 1978. II: 593—632.
- [2] Moroff T. *Chilodon cyprini* nov. sp. *Zool. Anz.* 1902. **24B**: 5—8.
- [3] 陈启鎏. 青、鲩、鳙、鲢等家鱼寄生原生动物的研究I. 寄生鲩鱼的原生动物. 水生生物学集刊, 1955. **2**: 123—164.
- [4] André K. Les Chilodontes parasites des Cyprinides. *Rev. Suisse Zool.*, 1912. **20**: 207—212.
- [5] Krascheninnikow S. The silver-line system of *Chilodonella cyprini*. *J. Morphol.*, 1953. **4**: 135—148.
- [6] Kiernik E. *Chilodon hexastichus* nov. sp. ein auf süßwasserfischen parasitierendes Infusorium nebst Bemerkungen über Vakuolenhautbildungen und Zellteilung. *Bull. Acad. Sc. Cracovie. Cl. Sc. Math. nat. Sem.*, 1909. **1**: 75—119.
- [7] Klein B M. Über eine neue Eigentümlichkeit der Pellicula von *Chilodon uncinatus*. *Ehr. Zool. Anz.*, 1926. **67B**: 160—162.
- [8] Foissner W. Taxonomie und Ökologie einiger Ciliaten (Protozoa, Ciliophora) des Saprobienystems. II. Familie Chilodonellidae. *Hydrobiologia*, 1988. **162**: 21—25.
- [9] Foissner W. Taxonomische Studien über die Ciliaten des Großglocknergebietes (Hohe Tauern, Österreich). Familien Microthoracidae, Chilodonellidae und Furgasoniidae. *Sher. Akad. Wiss. Wien.*, 1979. **188**: 27—43.
- [10] MacDougall M S. Cytological studies of the genus *Chilodonella*, etc. I., *Arch. Protist.*, 1935. **84**: 198.

STUDIES ON THE MORPHOLOGY AND MORPHOGENESIS OF *CHILODONELLA CYPRINI* MOROFF

Xiao Wuhan and Li Lianxiang

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

Abstract

The present paper describes the morphology, infraciliature, siliverline system and the morphogenesis of *Chilodonella cyprini*. There are two circumoral ciliary rows and a preoral ciliary row on the buccal region and a dorsal row of bristles. The number of the ciliary rows on the ventral surface varies rather widely. In the light of the development of its infraciliature and nuclei, 7 morphogenetic stages are described. The left lateral system of ciliary rows has divided at the same time while the right ciliary rows are not change. A short basal granular row forms the dorsal row of bristles of the opisthe. The proter reserves the frontal part of the old oral basket and the oral basket of the opisthe forms renewly.

Based on the results, some morphological characteristics, the mechanism of the oral basket's formation and its taxonomy are discussed.

Key words *Chilodonella cyprini*, Morphology, Morphogenesis, Dorsal bristles, Circumoral ciliary rows, Preoral ciliary row