

毛尾刺虫无性生殖周期中^{*} 的形态和形态发生

施心路¹⁾ 宋微波

(青岛海洋大学, 国家教委水产养殖开放实验室, 青岛 266003)

1) (哈尔滨师范大学生物系, 哈尔滨 150080)

摘要 利用蛋白银染色法研究了毛尾刺虫的形态及无性生殖周期中的形态发生。其过程为: (1)后仔虫口原基出现在左缘棘毛内侧深层, 其内的毛基体组装成整齐排列的小膜并分化成新 AZM_1 , AZM_2 和口侧膜。 (2)前仔虫口原基出现在老仔虫 AZM_2 之前方深处, 其随后发育成前仔虫的 AZM_2 、口侧膜及 AZM_1 的一部分, 并更新老结构 AZM_1 中的第 7—11 片小膜。 (3)额腹横棘毛原基为 5 列, 分别以 3:3:2:2:3 方式分化并最终产生前、后仔虫的恒为 3、2、5 根额、腹、横棘毛, 另外 3 个毛基体被吸收。 (4)第一根额棘毛于前、后仔虫的口侧膜原基产生。 (5)背触毛 6 列, 分别于前、后仔虫的中部范围产生前、后仔虫第 1—6 列新原基, 每列原基向两端伸展替代老背触毛列, 成为前、后仔虫相应的第 1—6 列新背触毛; 三根尾棘毛在发生上分别来自于 DK_5 和 DK_6 。

关键词 纤毛虫, 毛尾刺虫, 形态发生

腹毛目纤毛虫的结构模式在单细胞生物中是最为复杂的, 研究它的发育过程, 可进一步揭示生物体复杂的生理功能, 这对于探讨细胞结构的遗传问题具有重要的生物学意义。因此, 该领域长期以来一直是国内外纤毛虫研究的重要方向^[1—4]。毛尾刺虫为典型的海洋纤毛虫, 隶属于纤毛门(Ciliophora)下毛目(Hypotrichida), 游仆虫科(Euplotidae)。在对毛尾刺虫(*Uronychia setigera* Calkins, 1902)的研究中, 详细地观察了无性生殖周期中新结构建造时的一般形式以及新、老结构之间的关系, 现将这些结果报告如下。

1 材料与方法

毛尾刺虫, 采自青岛太平角海水养殖水体中, 虫体经镜检分离后进行纯培养, 挑选处于不同发育阶段的虫体制片。纤毛图式、核器等采用蛋白银染色方法加以显示^[5], 其余工作方法详见文献^[6—9]。文中术语及描述主要参照宋微波^[10]。

2 结果

2.1 非分裂期的纤毛图式(图 1)

* 国家自然科学基金(编号: 39770093), 黑龙江省教委科研基金联合资助项目

1997-10-17 修回

本种形态学前人已有报道,此处仅根据制片后结果对所涉及种群之纤毛图式做一扼要介绍。第一口围带(AZM_1)恒由11片小膜(AM)组成,于虫体顶端。 AZM_2 由4片标准小膜构成,于胞口前方。第5片小膜十分退化,由于与其余4片小膜分离(图1:a,b)而又称为口棘毛(BC)。口侧膜高度发达,构成阔大的口区。腹面棘毛系由额棘毛(FC)、腹棘毛(VC)和横棘毛(TC)组成,其分布方式为4:2:5。左缘棘毛(LMC)3根,由一小两大组成(图1:b)。背触毛(DK)6列, DK_{1-2} , DK_{4-6} 列均自虫体后1/3处至虫体的前端止, DK_3 则

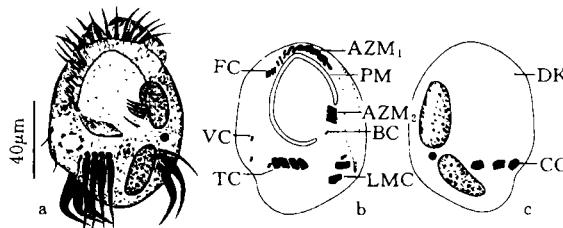


图1 毛尾刺虫的形态及表膜下纤毛系

Fig.1 The morphology and infraciliature of *Uronychia setigera*

a. 非染色个体,示体纤毛器(Non-stained individual, showing ciliary organelles). b. 腹面观(Ventral view). c. 背面观(Dorsal view). AZM_1 , 口围带(Adoral zone of membranelle); BC , 口棘毛(Buccal cirri); CC , 尾棘毛(Caudal cirri); DK , 背触毛(Dorsal kineties); FC , 额棘毛(Frontal cirri); LMC , 左缘棘毛(Left marginal cirri); Ma , 大核(Macronucleus); OP , 口原基(Oral primordium); VC , 腹棘毛(Ventral cirri).

从虫体后端开始沿左侧前行至虫体前端。尾棘毛恒为3根,十分粗壮,位于 DK_{4-6} 的后部。两根弱小的腹棘毛(VC)位于虫体腹面后部的右缘(图1:b)。横棘毛(TC)5根,位于口侧膜的下方,其中4根粗大,最右侧1根弱小。核器由两大核和一小核组成,大核按前后方向排列,小核位于两大核之间(图1:c)。

2.2 形态发生(图2—3)

2.2.1 口器发生 后仔虫口原基发生的最早迹象是在老口围带后方表膜深处出现一毛基粒群(图2: a; OP),该原基随后按照自前至后、自右至左的顺序,毛基粒组装成排列的小膜,最后形成一弧形的小膜带(图2:c,e)。

小膜带出现后迅速增殖并分化出两组小膜,其中第一组小膜先出现,由11片构成,后来演化成后仔虫的 AZM_1 (图3:d)并随虫体的分裂迁移至最前端。随

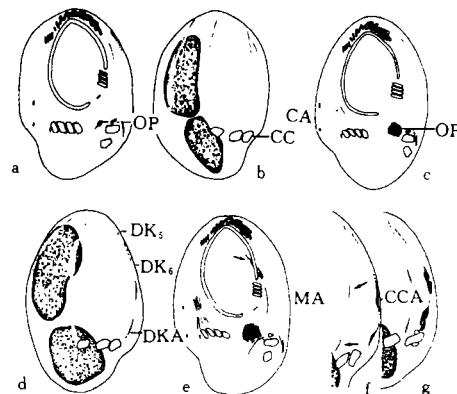


图2 毛尾刺虫早期的形态发生

Fig.2 Morphogenesis of *Uronychia setigera* in early stage 腹面观(Ventral view (a,c,e)). 背面观(Dorsal view (b,d,f,h)). 箭头示新产生的前仔虫口原基(The arrow showing the newly formed oral primordium of the proter (e)). 箭头示刚出现的尾棘毛原基(The arrow marking the anlagen of caudal cirri (f)). 棘毛原基(Cirri anlagen); DKA, 背触毛原基(Dorsal kinety anlagen CA); 缘棘毛原基(Marginal cirri anlagen MA);

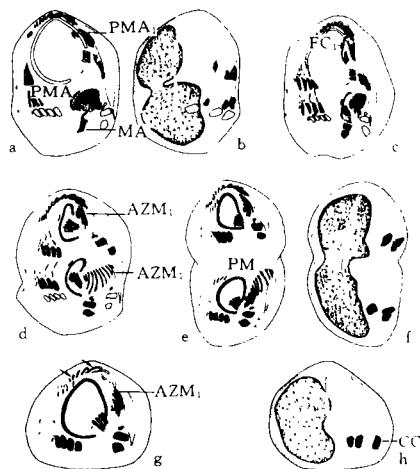


图 3 毛尾刺虫的形态发生

Fig. 3 Morphogenesis of *Uronychia setigera*

发生中期的腹、背面观 (ventral and dorsal views in middle stages, a, b, c). 发生末期的腹、背面观 (ventral and dorsal views just before cell division, d, e, f) 新仔虫的腹、背面观 (ventral and dorsal views of the new cell, g, h) PMA, 口侧膜原基. AZM₁, 第一口围带.

2.2.2 额、腹、横棘毛的发生 在口原基出现的同时, 额腹横棘毛原基出现(图 2: c, CA)。先为 4 列单排的毛基粒, 不久再出现第五列原基, 呈 5 条带状; 随后其内毛基粒迅速增殖, 并分化成前后两组(图 2: e), 分别形成前后仔虫的棘毛原基。在两组原基中, 每列原基自左至右各分成 3, 3, 2, 2, 3 段(图 3: c)。每段原基形成 1 根棘毛, 除 3 根被吸收而消失外, 其余以 3(\rightarrow FC), 2(\rightarrow VC), 5(\rightarrow TC) 的模式迁移并定位在未来前后仔虫的相应位置, 具体分化结果为:

第一列原基的第 1, 2 段和第二列原基的第 1 段在分化过程中分别形成第 2, 3, 4 根额棘毛(FC₂₋₄);

第二列原基中的第 2 段, 和第三, 四列原基中的第 1 段形成 3 根较小的棘毛, 它们在虫体演化过程中不形成棘毛而在其完成分裂后被重新吸收; 第一, 二列原基的第 3 段和第三, 四列原基的第 2 段共同形成 4 根粗大的横棘毛, 第五列原基的最后 1 段形成细小的第 5 根横棘毛(图 3: c, d, e); 第五列原基的第 1, 2 段形成仔虫的腹棘毛(VC)(图 3: d, e, g)。

2.2.3 缘棘毛的发生 本种仅有左缘棘毛(LMC), 其原基(MA)形成于后仔虫的口原基出现后不久(图 2: e), 前后各一, 开始为数个毛基粒, 后增殖成一列并分别出现在亲体左缘棘毛的内侧和 AZM₂的外侧。随后变粗并断裂形成(通常)3 根棘毛, 后逐渐迁移到相应的位置。值得提及的是缘棘毛原基分化时可另分化出第 4 根棘毛, 但通常在虫体分裂结束前即被重新吸收。

2.2.4 尾棘毛的发生 前、后仔虫的尾棘毛分别来自背部第 5, 6(右边第一、二列背触毛原基(图 2: d, DKA)。其中左起第 1 根尾棘毛来自 DK₅的后端和近中部, 第 2 和第 3 根尾棘毛则来自于 DK₆的后端和近中部。两列背触毛分化出尾棘毛的时间不同步, 其中 DK₅原基产

后 5 片(4 + 1)小膜和口侧膜原基(PMA₁)相继出现(图 3: a, c), 其中前 4 片小膜将形成后仔虫的 AZM₂, 第 5 片小膜则在虫体分化后期成为“口棘毛”(图 3: e, g)。口侧膜发生不久, 在其中部又出现后仔虫的第一额棘毛(图 3: c, FC₁)。

前仔虫的口器发生出现略晚, 口原基在老 AZM₂前方皮膜深处出现(图 2: e 箭头所指)。原基不久也分化成两部, 第一部分形成 5 片小膜(图 3: a), 随后 5 片小膜和口侧膜也相继出现, 第 1 根额棘毛在口侧膜出现不久后于紧靠口侧膜处产生。因老结构 AZM₁中的前 6 片小膜将保留并由前仔虫继承, 后面的 5 片小膜则在新小膜到位前解体并被吸收(图 3: g), 故口器发生在 AZM₁中只有第 7—11 片小膜更新。AZM₂的 5 片小膜与口侧膜原基(PMA)(图 3: a)出现后迅速增大, 其中的前 4 片小膜亦将形成前仔虫的 AZM₂, 第 5 片小膜也在虫体分化后期分离并成为口棘毛。

生的单一尾棘毛先出现(图2:d),而DK₁原基发生的尾棘毛在第2,3根尾棘毛发育到一定程度时才出现(图2:f,g)。尾棘毛完成发育后各自向其后方移行到相应位置。

2.2.5 背触毛的发生 当新棘毛原基已形成并开始分化时,新、老背触毛便开始出现更替。在第1—6列背触毛前半部和后半部的中间区域各发生一列由许多毛基粒两两挤在一起的背触毛原基(图2:d,f),每列原基的毛基粒由其两端向前、后有规则地分开、伸展并替代老的背触毛。

2.2.6 核的演化 在制片中,许多分裂相细胞核因着色过浅而不易辨别,因此,其详细过程尚待进一步观察,但其基本过程可简述成:在形态发生之前,大核的两端各出现一条复制带,二者同步向中心汇集而完成DNA的复制,随着分裂的不断进行,大核合二为一,并在虫体分裂过程中分裂成二个,每个虫体得到一部分。小核同时发生二分裂,每个子细胞亦得1个小核。大核在虫体分裂结束后再分裂一次,其结果每个仔虫具有三个大核及1个小核(图2:b;图3,b,f)。

3 讨论

迄今为止,尾刺虫属形态发生应用现代技术研究过的仅有两种(*Uronychia transfuga* 和 *U. uncinata*)^[7—10]。对 *U.setigera* 的研究结果表明,该种的形态发生过程与已有的报道十分相似,纤毛器的分化过程也相同,此处将其基本的发生特征总结如下:

(1) **口纤毛器** 老口器结构中除AZM₁中的第1—6片小膜被前仔虫继承外,其余的小膜均发生更替。后仔虫则在发生过程中全部再生。

(2) **体纤毛器** 前、后仔虫的发生来源和去向均相同:第2—4根额棘毛,腹棘毛(2根)和横棘毛(5根)均来自棘毛原基。

迄今所有的资料表明,在发生过程中老结构AZM₁(共11片小膜)中的前6片小膜保留并由前仔虫继承,后5片小膜则在口器发生的过程中重新产生并更新。从功能上来说前仔虫AZM₁中的前6片小膜不可能永不衰老,但此结构的更新机制目前尚不清楚,有待进一步研究证明。

依据对毛尾刺虫无性生殖期间形态发生的观察,对照有关其它尾刺虫细胞发生的描述^[7—10],作者没有发现明显的发生学差异,这说明尾刺虫属各种间具有非常稳定的个体发生模式,这种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赋予了较大的加权值^[11]。

参 考 文 献

- [1] 王哈利、史新柏. 伍氏游仆虫二分裂和结合生殖期的形态发生. 动物学报, 1989, 35: 353—359
- [2] 张作人、庞延斌、顾福康. 急纤虫(*Tachysoma pellionella*)无性生殖周期中核器和纤毛器的演化. 动物学研究, 1984, 5: 189—200
- [3] Song, W. A Comparative Analysis of the Morphology and Morphogenesis of *Gonostomum strenua* (Engelmann, 1862) (Ciliophora, Hypotrichida) and Related Species. *J. Protozool.*, 1990, 37: 249—257
- [4] Song W, Warren A, Hu X. Morphology and morphogenesis of *Pseudoamphisiella lacazei* (Maupas, 1883) Song, 1996 with Suggestion of Establishment of a New Family Pseudoamphisiellidae nov. fam. (Ciliophora, Hypotrichida). *Arch. Protistenkd.* 1997, 147: 265—275

- [5] 宋微波、徐奎栋. 纤毛虫原生动物形态学研究的常用方法. 海洋科学, 1994, 6: 6—9
- [6] Wilbert, N. Eine verbesserte Technik der Protargolimprägnation für Ciliaten. *Mikrokosmos*, 1975, 6: 171—179.
- [7] 宋微波. 钩刺尾刺虫无性生殖期的皮膜演化. 海洋学报, 1995, 17: 105—110
- [8] Song, W., Wilbert, N. Morphological Investigations on Some Free Living Ciliates (Protozool Ciliopora) from China Seas with Description of a New Hypotrichous Genus, *Hemigastrostyla* nov. gen. *Arch. Protistenkd.* 1997, 147: 413—444
- [9] Wilbert, N. Ciliates of Solar Lake on the Red Sea Shore. *Arch. Protistenk.* 1981, 124: 86—88
- [10] Hill B F. *Uronychic transfuga* (O. F. Müller, 1786) Stein, 1859 (Ciliophora, Hypotrichia, Uronychiidae): Cortical Structure and Morphogenesis during Division. *J. protozool.* 1990, 37: 99—107
- [11] 宋微波. 游仆虫科下阶元系统关系的探讨(纤毛门, 腹毛目). 海洋与湖沼, 1995, 26: 527—534

ON MORPHOLOGY AND MORPHOGENESIS OF *URONYCHIA SETIGERA* DURING ASEXUAL DIVISION

Shi Xinlu¹⁾ and Song Weibo

(Ocean University of Qingdao Research Laboratory on Aquaculture,
the State Education Committee of China, Qingdao 266003)

¹⁾(Harbin Normal University, Harbin 150080)

Abstract Using protargol technique the morphogenesis of a marine ciliate, *Uronychia setigera* during its asexual division has been studied. The main process is: 1) the opisthe's oral primordium appears de novo under the pellical posterior to the buccal field, from which the AZM₁, AZM₂, PM and one of the frontal cirri will be derived; The proter's oral primordium appears (under the pellical, too) anterior to the parent AZM₂, from which membranells 7—11 of AZM₁, the whole AZM₂, PM and one of the frontal cirri will be originated; 2) Two groups of FVT-cirrus anlagen each with 5 streaks occur de novo, it will be differentiated separately to the formula of 3·3·2·2·3, which will be developed to the frontal, ventral and transverse cirri in both dividing parts. Different from that of most other hypotichs, the process of development of the cirral anlagen according to an order from left to right; 3) The numbers of the FC, VC, TC, LMC are steady for 4, 2, 5, 3; 4) The 1st frontal cirrus comes from PM anlagen; 5) Anlagen of dorsal kinetics (DK) appear within the old structure; caudal cirri come from the right-most two anlagen: the 1st one comes from the DK₅, whereas the 2nd and the 3rd one derive from the DK6.

Key words Ciliate, *Uronychia setigera*, Morphogenesis