



宋微波 邵晨 著

腹毛类纤毛虫的细胞发生模式

Ontogenetic Patterns of Hypotrich Ciliates

Weibo Song & Chen Shao



科学出版社

国家科学技术学术著作出版基金资助出版
国家自然科学基金资助出版

腹毛类纤毛虫的细胞发生模式

宋微波 邵 晨 著

科 学 出 版 社

内 容 简 介

纤毛门原生动物由于其独特的有性生殖方式(接合生殖)、高度特化的细胞器结构,以及分司不同功能的两种细胞核(多倍体的营养性大核与二倍体的生殖性小核)而在研究遗传学、进化生物学、环境生物学、细胞学尤其在细胞结构分化与去分化等生物学基础领域中占有重要的地位。鉴于此,长期以来,该类动物一直是国际原生动物学界最受关注的重要类群。本书汇集了作者及其团队成员近 30 年来在纤毛虫细胞学领域中有关腹毛类(广义)在细胞分裂过程中皮层结构分化与形成模式的研究成果。作为国内外第一部全面反映该类群纤毛虫细胞发生学研究工作的专著,本书详细介绍了各亚型的结构演化特征并扼要给出了发生学名词术语、相关系统学地位和发生学文献等信息。

本书可为从事纤毛虫学、细胞学、分类学和系统学研究的同行提供专业级的参考。

图书在版编目(CIP)数据

腹毛类纤毛虫的细胞发生模式/宋微波,邵晨著. —北京:科学出版社, 2017.12

ISBN 978-7-03-055936-4

I. ①腹… II. ①宋… ②邵… III. ①腹毛动物-纤毛虫-细胞生物学
IV. ①S852.72 ②Q2

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2017)第 315329 号

责任编辑:张会格 / 责任校对:郑金红

责任印制:肖 兴 / 封面设计:刘新新

科 学 出 版 社 出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

北京京华虎彩印刷有限公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2017 年 12 月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2017 年 12 月第一次印刷 印张:31 7/8

字数:753 000

定价:220.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

Ontogenetic Patterns of Hypotrich Ciliates

Weibo Song & Chen Shao

Science Press

Beijing

题 献

本书献给国际纤毛虫学大家、奥地利萨尔茨堡大学

Wilhelm Foissner 教授

感谢他为纤毛虫学所做出的划时代的贡献及
长期以来对本书作者所给予的友情与帮助

Dedication

We dedicate this book to our outstanding colleague,
Prof. Wilhelm Foissner, Salzburg
the world-leading ciliatologist, who has contributed
tremendously to the ciliatology and
given great help and kindness to the present authors

前 言

纤毛门原生动物（纤毛虫）是一大类最高等、结构分化最复杂的单细胞真核生物，目前已知一万余种。作为重要的生物模型，在细胞学、遗传学、发育生物学、环境生物学、进化生物学等领域，纤毛虫均具有重要的研究价值。

纤毛虫细胞表面的纤毛因各种特化而形成了结构、功能各异的纤毛器，尤其是以腹毛类（广义）为代表的高等类群，其纤毛器在形态、结构、位置分布、数目、功能分化等方面构成了高度的多样性。这些纤毛器在纤毛虫的无性和有性生殖过程中，将通过不同的形式和过程经由原基而逐步发育、演化为新生细胞表面的纤毛器。这是一个十分复杂的细胞器结构“分化—去分化”的发育过程，同时代表了极其复杂的基因调控、核-质遗传、先存结构诱导等过程，因此，纤毛虫的细胞发生学作为一个独立分支，一直是纤毛虫学、细胞生物学的重要研究内容。

该领域研究的主要意义在于：①为研究真核生物（细胞）分裂过程中核-质关系及遗传信息表达提供发生学模型；②为阐述细胞器在分化、细胞分裂周期中新老结构的相承关系、亚细胞水平的信息传导机制等细胞生物学基本现象提供发生学资料；③为探讨“原生动物”这一多源发生体系的系统关系与演化提供理论支持；④为亲缘种、隐含种的廓清提供发生学的鉴别特征。

近 30 年来，中国海洋大学原生动物学研究室及其合作者先后在多项国家自然科学基金及国际合作项目等课题的资助下，完成了对腹毛类逾百个代表性属种个体发生学的研究，覆盖了目前所知的广义腹毛类的几乎所有发生类型。成果包括首次建立了凯毛虫属等 50 余属级阶元的细胞发生模式，发现和描述了大量包括原腹毛类祖先型“原基滞后分化”、盘头类的居间发生模式、尾柱类“次级背触毛原基片段化”、游仆类前仔虫口器形成过程中独特的拼接方式等在内的新现象，同时对信息残缺或不详类群完成了发生模式的修正和补足。

遗憾和不足的是，围绕腹毛类的不同类群，虽然我们有着长期和系统的投入，但在若干类群中依然没有获得预期的资讯。同样，在开展了研究的材料中，也不同程度地出现了信息残缺、过程不全、细节缺失等问题。这些缺失，在一定程度上影响了研究的全面性和完整性，也影响了对一些重要结构在起源、演化上的研读。真正的问题是，这些缺失环节所涉及的材料，基本都属于可遇不可求的类群。也是出于这个原因，我们只能把目前的这些缺失遗憾地带入书中。

同样需要指出的是，鉴于上述原因及囿于我们工作积累的有限性，书中内容包括一些主观判读难免存在失误，因此，本书不能一劳永逸地解答所有问题。在书中报道的结果中，依然有很多现象和模式有待完善、核实和补充。作为作者，我们对书中的任何缺陷、不当和失察，都诚望得到同行的指教和批评。

本书的立意在于为国内外同行和相关学者提供一份全面、专业的资料性信息。书中所有内容与素材均来自作者团队过去近 30 年来发表在国际主流刊物上的 200 余篇研

究论文，这些系统、全面和高质量的工作，以及各章作者的辛勤付出和创造性的再贡献，均为本书的出版提供了质量上的保证。

特别感谢各章节作者（陈旭淼，中国科学院海洋研究所；樊阳波，深圳市标准化技术研究院；胡晓钟，中国海洋大学；姜佳枚，上海海洋大学；李俐琼，中国农业大学烟台研究院；芦晓腾，中国海洋大学；罗晓甜，中国海洋大学），他们的积极参与和辛勤付出，构成了本书的核心内容。同时还要感谢书中内容所涉及素材的各位合作者及国际同行，他们在相关原始工作中的创造和发现奠定了书中基本资讯的重要框架。也对我们的家人送上深深的谢意，他（她）们的体谅和支持成为各章节作者时间与精力上的重要后援。

十分感谢国家自然科学基金委员会为我们研究的开展提供了前提和保障。

本书的出版得到了国家科学技术学术著作出版基金的资助，在此特别鸣谢。

著 者

2017年4月于青岛

目 录

绪论	1
1. 腹毛类纤毛虫的一般特征	1
2. 腹毛类细胞发生的基本模式	2
3. 发生学术语	9
第1篇 凯毛目模式	13
第1章 细胞发生学：凯毛虫型	15
第1节 海洋凯毛虫亚型的发生模式	17
第2篇 盘头目模式	25
第2章 细胞发生学：原盘头虫型	27
第1节 博罗原盘头虫亚型的发生模式	29
第3章 细胞发生学：伪小双虫型	35
第1节 长伪小双虫亚型的发生模式	39
第2节 拉氏伪小双虫亚型的发生模式	45
第3节 泡状伪小双虫亚型的发生模式	51
第3篇 排毛目模式	59
第4章 细胞发生学：小双虫型	61
第1节 条纹小双虫亚型的发生模式	63
第2节 盐拉姆虫亚型的发生模式	71
第3节 魏氏拟尾柱虫亚型的发生模式	77
第4节 东方圆纤虫亚型的发生模式	81
第5节 尾伪瘦尾虫亚型的发生模式	87
第5章 细胞发生学：表裂毛虫型	93
第1节 弱毛表裂毛虫亚型的发生模式	95
第2节 巴西戴维虫亚型的发生模式	101
第3节 成囊双列虫亚型的发生模式	107
第4节 海洋伪卡尔虫亚型的发生模式	113
第5节 长施密丁虫亚型的发生模式	119
第6节 拟锥形下毛虫亚型的发生模式	125
第4篇 尾柱目模式	131
第6章 细胞发生学：额斜虫型	135
第1节 耳状额斜虫亚型的发生模式	137

第2节 卵圆博格虫亚型的发生模式	143
第7章 细胞发生学：伪角毛虫型	149
第1节 赤色伪角毛虫亚型的发生模式	153
第2节 中华偏全列虫亚型的发生模式	161
第3节 柠檬类瘦尾虫亚型的发生模式	167
第4节 厚偏角毛虫亚型的发生模式	173
第5节 斯泰克趋角虫亚型的发生模式	189
第6节 柔弱异列虫亚型的发生模式	195
第7节 派茨异列虫亚型的发生模式	201
第8节 海珠异列虫亚型的发生模式	207
第9节 异弗氏全列虫亚型的发生模式	213
第10节 玻博瑞具钩虫亚型的发生模式	219
第11节 亚热带巴库虫亚型的发生模式	225
第12节 土生巴库虫亚型的发生模式	231
第13节 典型类全列虫亚型的发生模式	237
第14节 矛形拟腹柱虫亚型的发生模式	241
第8章 细胞发生学：异角毛虫型	245
第1节 美丽异角毛虫亚型的发生模式	247
第2节 棕色偏巴库虫亚型的发生模式	255
第9章 细胞发生学：伪尾柱虫型	261
第1节 冠突伪尾柱虫亚型的发生模式	263
第2节 伪红色双轴虫亚型的发生模式	271
第10章 细胞发生学：后尾柱虫型	279
第1节 斯特后尾柱虫亚型的发生模式	281
第2节 中华偏尾柱虫亚型的发生模式	289
第3节 宋氏列毛虫亚型的发生模式	297
第4节 海洋列毛虫亚型的发生模式	305
第11章 细胞发生学：拟双棘虫型	313
第1节 相似拟双棘虫亚型的发生模式	315
第2节 西安澳洲毛虫亚型的发生模式	321
第12章 细胞发生学：瘦尾虫型	327
第1节 线形瘦尾虫亚型的发生模式	329
第5篇 散毛目模式	337
第13章 细胞发生学：尖毛虫型	339
第1节 尖毛虫-棘尾虫亚型的发生模式	341
第2节 缩颈桥柱虫亚型的发生模式	351

第 3 节 斯坦腹柱虫亚型的发生模式	357
第 14 章 细胞发生学：瘦体虫型	363
第 1 节 血红赭尖虫亚型的发生模式	365
第 2 节 盐异腹柱虫亚型的发生模式	371
第 15 章 细胞发生学：半腹柱虫型	377
第 1 节 拟缩颈半腹柱虫亚型的发生模式	379
第 2 节 缩颈半腹柱虫亚型的发生模式	385
第 16 章 细胞发生学：偏腹柱虫型	391
第 1 节 僵硬偏腹柱虫亚型的发生模式	393
第 2 节 美丽原腹柱虫亚型的发生模式	397
第 17 章 细胞发生学：异急纤虫型	403
第 1 节 卵圆异急纤虫亚型的发生模式	405
第 18 章 细胞发生学：殖口虫型	409
第 1 节 中华殖口虫亚型的发生模式	411
第 19 章 细胞发生学：尖颈虫型	417
第 1 节 条形尖颈虫亚型的发生模式	419
第 20 章 细胞发生学：急纤虫型	427
第 1 节 膜状急纤虫亚型的发生模式	429
第 6 篇 游仆目模式	435
第 21 章 细胞发生学：楯纤虫型	437
第 1 节 优美楯纤虫亚型的发生模式	439
第 22 章 细胞发生学：舍太虫型	443
第 1 节 四核舍太虫亚型的发生模式	445
第 23 章 细胞发生学：游仆虫型	449
第 1 节 扇形游仆虫亚型的发生模式	453
第 24 章 细胞发生学：尾刺虫型	459
第 1 节 多毛尾刺虫亚型的发生模式	461
第 25 章 细胞发生学：双眉虫型	469
第 1 节 偏寡毛双眉虫亚型的发生模式	471
第 2 节 针毛类双眉虫亚型的发生模式	479
参考文献	485
索引	497

绪 论

Introduction

邵晨 (Chen Shao) 宋微波 (Weibo Song)

1. 腹毛类纤毛虫的一般特征

纤毛虫原生动物是最复杂和最高等的单细胞真核生物，以其独具的两型核（大、小核）、复杂的纤毛器和皮层结构，以及独特的有性生殖方式（接合生殖）而区别于其他原生动物（Corliss 1979）。

作为结构最复杂、多样性最高的一大类真核原生动物，纤毛虫为适应不同的生活环境和执行复杂的生理活动而特化出结构和功能各不相同的细胞器，尤其是通过纤毛的特化、重组而形成了千变万化的纤毛器。这些着生于细胞表面的纤毛器由于类群不同而在结构、功能、数量、位置上各自不同并因此构成了特征性的分布和排列模式，即纤毛图式。当细胞分裂时，老的纤毛器通常将发生不同程度的解体、吸收或去分化，而新生纤毛器将借助于各类原基而起源、演化成新结构，由此形成的两套结构，分配给两个子细胞。因此，这个过程并非来自老结构一分为二的简单复制，而是按照特定的时序、以特定的方式（包括老结构的去分化、重组、演替和拼接等）、在特定的位置发展、迁移，最后形成营养细胞的标准模式。该过程同样出现在细胞的生理改组中。

迄今，人们对纤毛虫的发生学研究揭示了大量的细胞学未明现象，完善和促进了对细胞分化与去分化这一重要生物学过程的了解和认知。深入探讨这一过程，无疑将有助于进一步地了解细胞、生物体复杂的分化机制及生理现象，例如，先存结构如何诱导和限制新结构的产生及定位，不同起源的结构如何按照预定设置完成特定模式的构建等。深入地探讨细胞水平上亚结构的承接、演化、衍生关系等个体发育上的表现现象，在细胞生物学、遗传学和发育生物学等领域都具有特殊的价值，同时也对纤毛虫的系统关系定位、比较分类学等领域的研究有着重要的意义。

广义的腹毛类纤毛虫包括了原腹毛类、盘头类、游仆类及“典型的”（狭义的）腹毛类（包括排毛类、尾柱类、散毛类）等多个亚纲/目级类群，是纤毛虫原生动物中结构最为复杂、形态特征和形态发生过程最具多样性的高等类群。该类在体制上普遍为背腹扁平并以腹面特化的棘毛（由纤毛聚合而成）作为支撑而爬行于基质上。其最显著的特征为存在发达的口围带（由一系列结构类同的小膜串联而成，见术语），起于虫体前端并绕胞口左侧后行从而绕至腹面，为主要的摄食胞器。在胞口的另外一侧存在 1 片或 2 片参与辅助摄食的波动膜；体区以棘毛为主要的运动胞器，通常进一步分化并因类群不同而分组化，从而构成类群特异性的不同模式（图 1）；背面纤毛（背触毛，见术语）则普遍退化，较短并呈纵列分布（宋微波等 1999）。

长期以来，围绕腹毛类纤毛虫为核心的细胞发生学一直是国际上原生动物细胞学研究领域中一独立而活跃的重要分支。尤其是近 40 年来银染技术的广泛应用及大量未知新阶元的发现，使得该领域重新成为纤毛虫学研究备受关注的方向之一。

2. 腹毛类细胞发生的基本模式

2.1 口器的发生与演化

2.1.1 亲体口纤毛器的命运

老的口围带在形态发生过程中通常有 4 种命运：①老口器完全保留，被前仔虫继承，多数类群采取这种模式；②近体的部分小膜解体后原位重建（老结构先去分化后重新分化为小膜，但无新原基的形成）；③近体部分小膜解体后由新原基形成，然后二者拼接形成新的口器；④完全解体、消失而被新产生的结构取代。

老的波动膜通常有 3 种归宿：①老结构经去分化发育为波动膜原基，由此原基再分化而形成前仔虫的波动膜（大多数腹毛类如此）；②波动膜完全维持不变，直接由前仔虫所继承（罕见）；③老波动膜解体、消失，在前仔虫该结构由独立形成的原基发育产物所替代（见于少数类群）。

2.1.2 后仔虫的口纤毛器发生

在所有迄今所知的腹毛类中，后仔虫的口器来自独立形成的口原基（见术语），即采用与老结构无直接关联的“远生型”这一形成模式。但在口原基形成过程中，先存结构（如腹面的棘毛）会对其起到特定的定位作用。

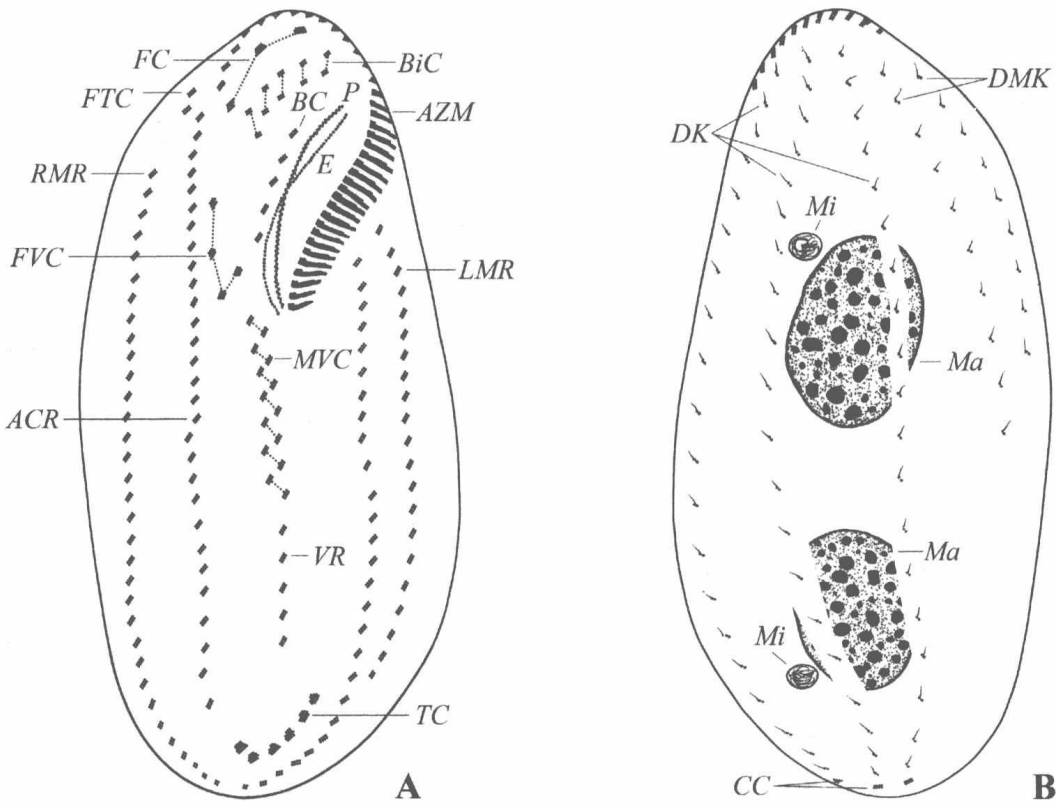


图 1 腹毛类纤毛虫纤毛图式的模式图：腹面观（A）与背面观（B）
ACR. 小双虫（类）腹棘毛列；AZM. 口围带；BC. 口棘毛；BiC. 冠状额棘毛列；CC. 尾棘毛；DK. 背触毛列；DMK. 背缘触毛列；E. 口内膜；FC. 额棘毛；FTC. 额前棘毛；FVC. 额腹棘毛；LMR. 左缘棘毛列；Ma. 大核；Mi. 小核；MVC. 中腹棘毛列（中腹棘毛复合体）；P. 口侧膜；RMR. 右缘棘毛列；TC. 横棘毛；VR. 腹棘毛列

在整个广义的腹毛类中，口原基的发育可以分为两种基本类型：①表层远生型 (epiapokinetal)，口原基场形成于皮膜表层，见于大部分类群；②深层远生型 (hypoapokinetal)，口原基场在皮膜的深层发生，此种模式见于原腹毛类及游仆类。

2.2 腹面体纤毛器的发生与演化 (图 2-图 6)

2.2.1 额-腹-横棘毛原基 (FVT-原基)

腹面的棘毛原基在发育过程中老结构通常有不同程度地参与 (在凯毛目和排毛目中的参与度很高)，但在多数情况下，原基为独立形成并表现为混合发育类型，即部分解体的老结构一定程度地参与了原基的发育。

根据其起源的基本模式可分为初级发生式和次级发生式。在前者，原基在早期为一组，随后横向断为两组；在后者，则前、后仔虫各形成一组原基。

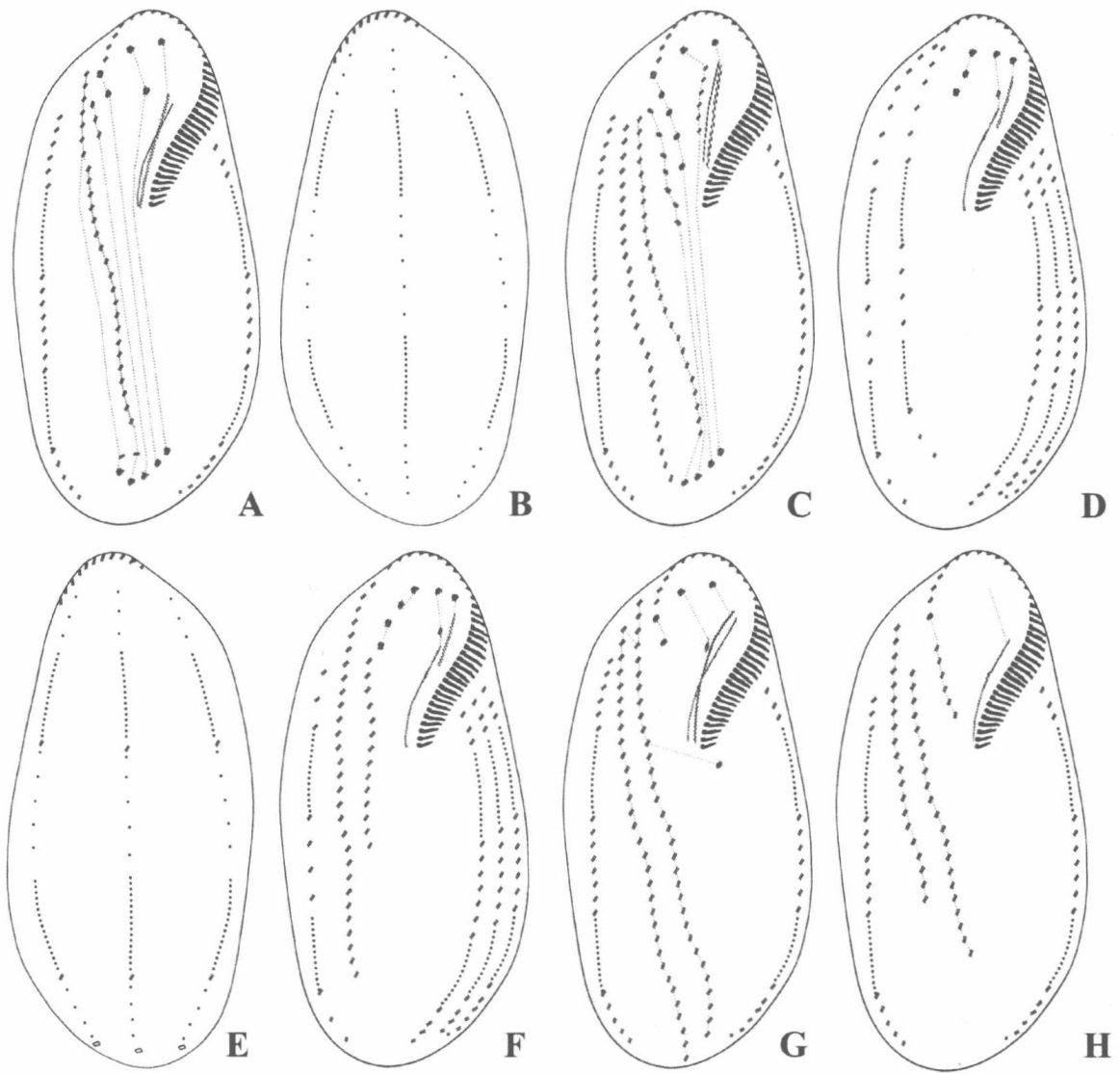


图 2 排毛目模式中 4 个代表亚型的腹面 (A, C, D, F-H) 和背面 (B, E) 的纤毛图式，示额-腹-横棘毛、缘棘毛和背触毛列的发育模式 (虚线连接来自于同一条 FVT-原基的棘毛)

A. 条纹小双虫亚型；B. 条纹小双虫亚型和巴西戴维虫亚型；C. 成囊双列虫亚型；D, E. 弱毛表裂毛虫亚型；F. 巴西戴维虫亚型；G. 尾伪瘦尾虫亚型和东方圆纤虫亚型；H. 长施密丁虫亚型

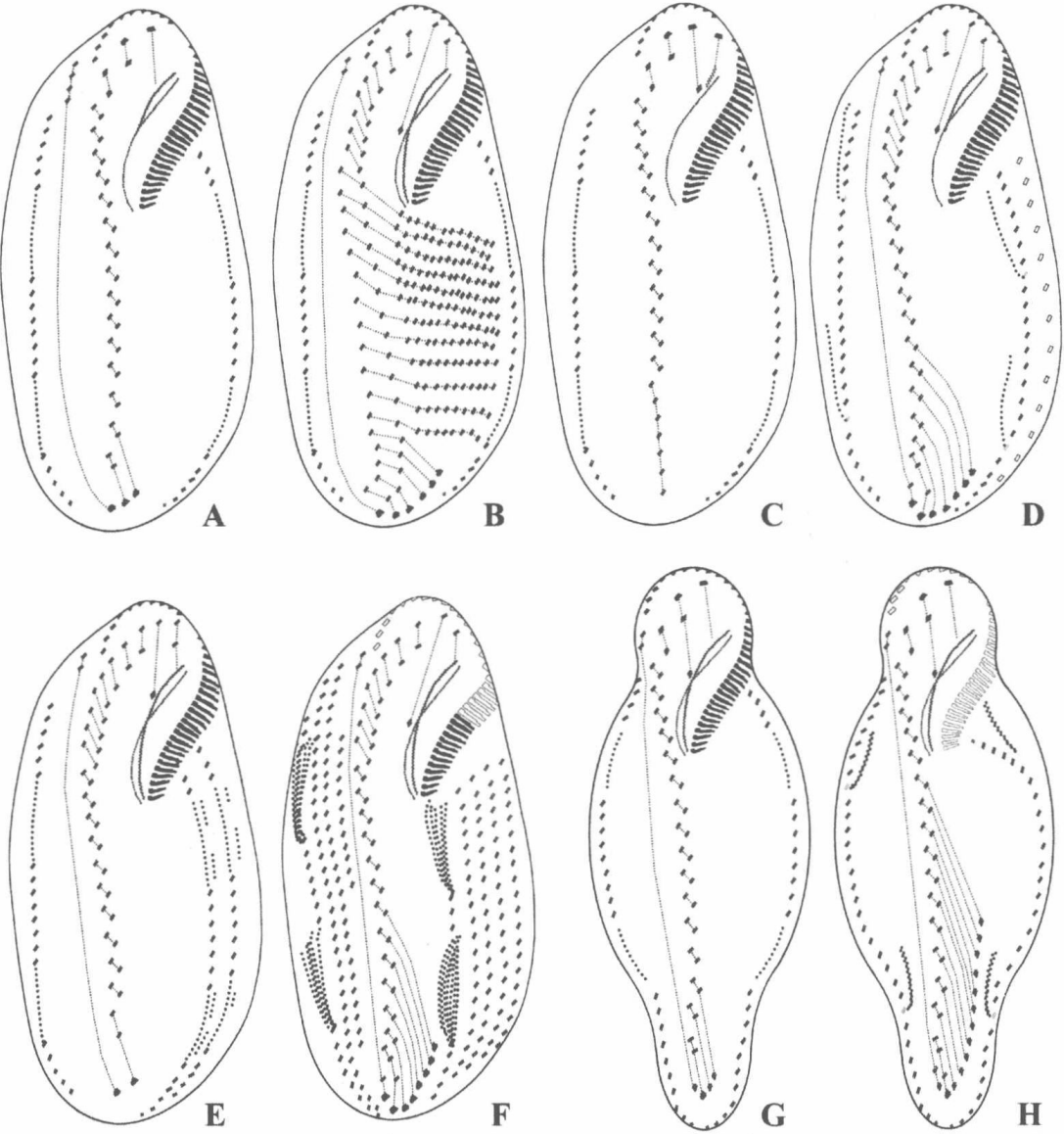


图 3 尾柱目模式中部分代表亚型的额-腹-横棘毛和缘棘毛的发育模式（虚线连接来自于同一条 FVT-原基的棘毛）
A. 中华偏全列虫亚型；B. 斯泰克趋角虫亚型；C. 美丽异角毛虫亚型；D. 海洋列毛虫亚型；E. 宋氏列毛虫亚型；F. 冠突伪尾柱虫亚型；G. 线形瘦尾虫亚型；H. 异弗氏全列虫亚型

有关横棘毛的产生：原腹毛类（凯毛目模式）中部分 FVT-原基形成横棘毛；尾柱目模式和排毛目模式中，通常仅后端少数几列原基形成横棘毛，少数类群无横棘毛的形成；在散毛目和游仆类中，每条 FVT-原基均产生 1 根横棘毛；而在盘头目模式中，FVT-原基数目变化较大，从 5 列到多列（尤其是伪小双亚目中），普遍的现象是每列 FVT-原基均形成 1 根横棘毛。

2.2.2 迁移棘毛

数根或 1 列棘毛，起源于最右侧（或最后）1 列 FVT-原基，在细胞分裂结束前与其他同源结构相分离并向前迁移至虫体前端右侧。

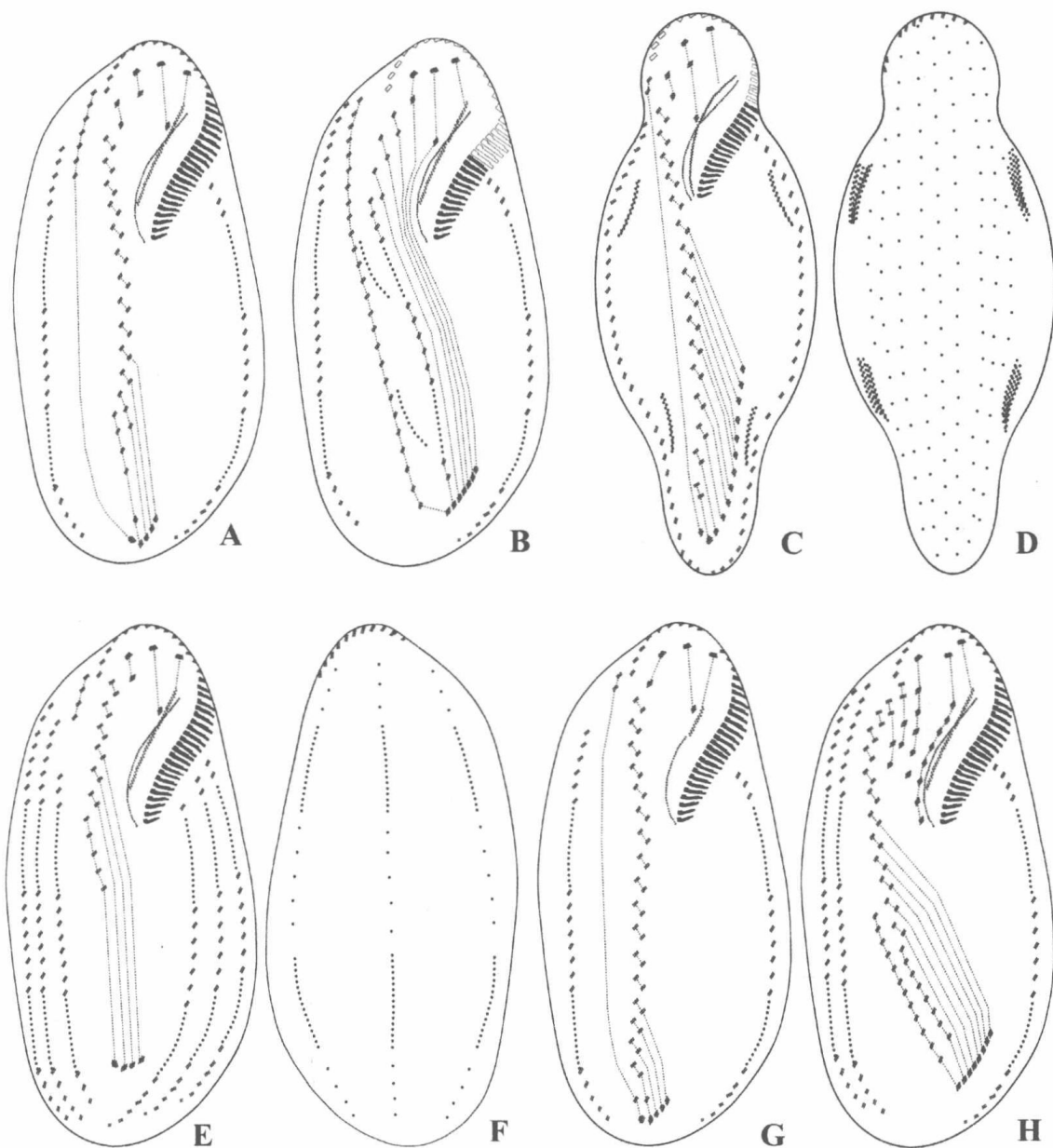


图4 尾柱目模式中部分代表亚型的额-腹-横棘毛、缘棘毛和背触毛列的发育模式（虚线连接来自于同一条FVT-原基的棘毛）

A. 亚热带巴库虫亚型；B. 拟双列虫属发生特征；C, D. 玻博瑞具钩虫亚型；E. 斯特后尾柱虫亚型；F. 斯特后尾柱虫亚型、中华偏尾柱虫亚型、柔弱异列虫亚型、派茨异列虫亚型和海珠异列虫亚型；G. 柔弱异列虫亚型、派茨异列虫亚型和海珠异列虫亚型；H. 棕色偏巴库虫亚型

2.2.3 缘棘毛

缘棘毛原基的形成和发育明确受已存结构的诱导和定位。

缘棘毛列的发生存在多种模式，在双侧存在单列缘棘毛的情况下，4列缘棘毛原基分别形成于虫体前、后、左、右的老结构内或其一侧，其分别代表了原位形成和独立形成这两种不同的类型。

在具有多列缘棘毛的类群中，缘棘毛的形成表现出了如下多样性。

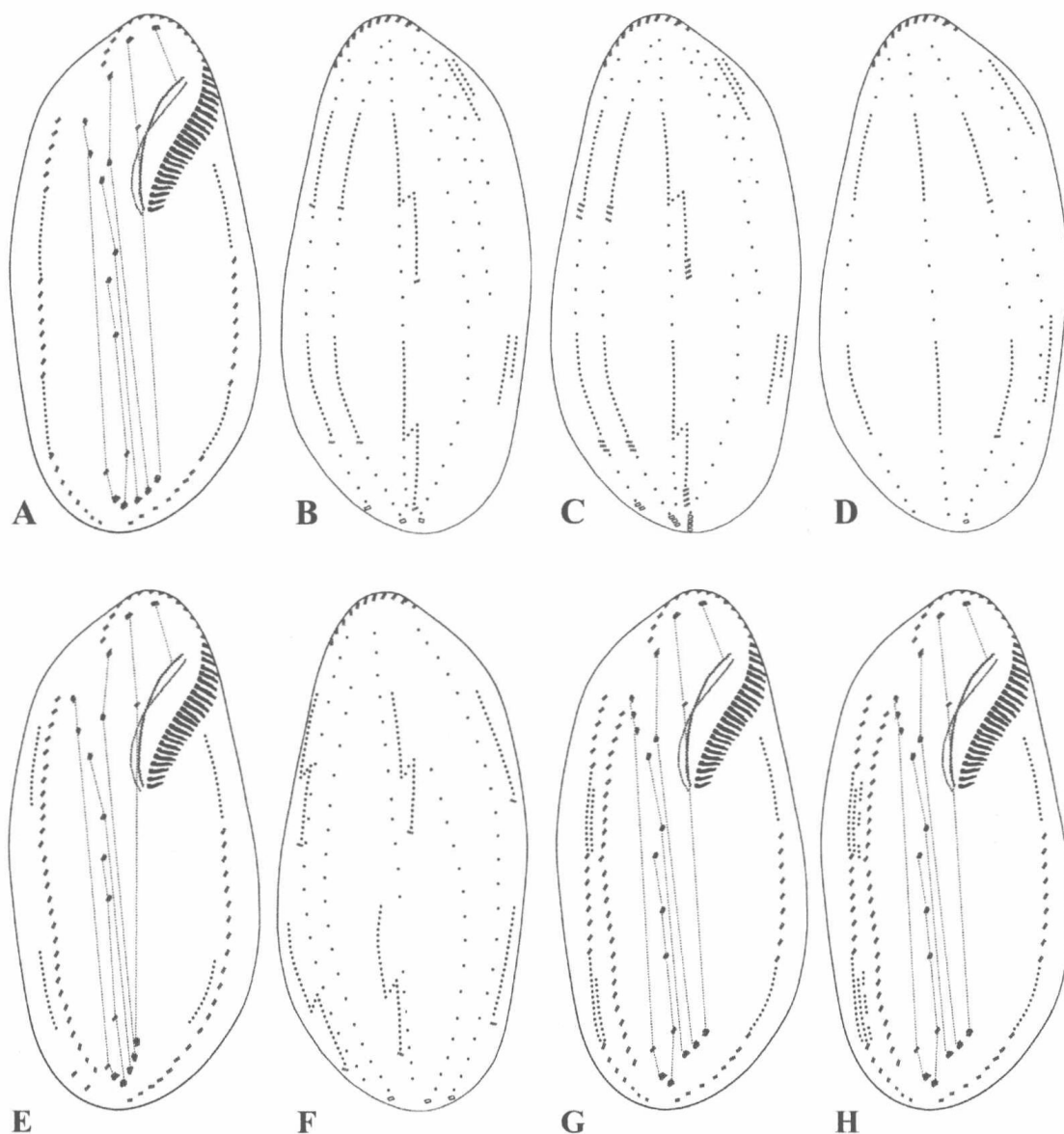


图 5 散毛目模式中部分代表亚型的额-腹-横棘毛和缘棘毛的发育模式（虚线连接来自于同一条 FVT-原基的棘毛）

A. 尖毛虫-棘尾虫亚型和血红赭尖虫亚型；B, C. 尖毛虫-棘尾虫亚型；D. 血红赭尖虫亚型；E, F. 缩颈半腹柱虫亚型；G, H. 尖毛虫-棘尾虫亚型

(1) 一部分缘棘毛列来自于独立产生的原基分化, 另一部分则来自于保留的老结构, 如 *Trichototaxis marina* (Lu et al. 2014; Kamra & Sapro 1990)。

(2) 多数新缘棘毛列 (来自老结构中形成的) 是新原基的产物, 但同时部分老缘棘毛列有保留, 如 *Engelmanniella mobilis* (Wirnsberger-Aeschl et al. 1989)。

(3) 每列老结构中各产生 2 处原基, 共同形成新缘棘毛列, 如在 *Metaurostylopsis*、*Architricha* 等属内所见 (Gupta et al. 2006; Shao et al. 2013b; Song et al. 2001)。

(4) 原基来源于老结构一侧独立发生的单一原基团, 老结构完全不参与新结构的构建, 如 *Ponturostyla enigmatica* (Song 2001)。

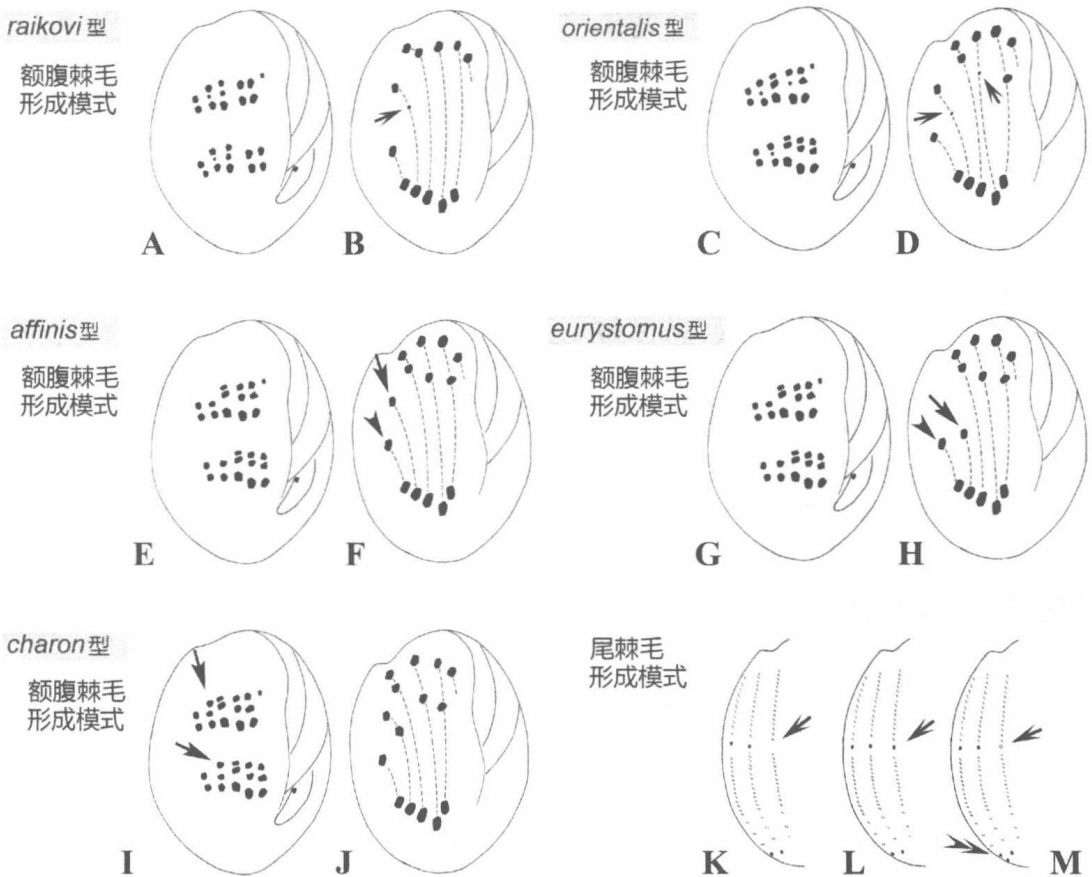


图6 游仆虫属中不同腹面棘毛发生类型的模式图

原基片段化状态 (A, C, E, G, I) 与发育后的棘毛模式 (B, D, F, H, J), 以示 FVT-原基片段化、额腹棘毛迁移和尾棘毛形成的不同模式, 图中虚线连接来源于同一 FVT-原基条带的棘毛

A, B. *raikovi* 型, 箭头示额外额棘毛; C, D. *orientalis* 型, 箭头示额外额棘毛; E, F. *affinis* 型, 箭头示额棘毛, 注意与 G 和 H 的区分; G, H. *eurystomus* 型, 箭头示额棘毛, 注意与 E 和 F 的区分; I, J. *charon* 型, 箭头示额棘毛; K, L, M. 图示 *E. focardii*、*E. vannus* 和 *E. charon* 型的尾棘毛发生方式, 箭头示前仔虫右侧第 3 列背触毛的末端是否产生尾棘毛, 双箭头示后仔虫中最右侧一列背触毛的后方形形成 2 根尾棘毛

(5) 原基来源于老结构中产生的原基团, 于左、右老结构的内侧, 如 *Pseudourostyla cristata* 和 *Diaxonella pseudorubra* (Chen et al. 2010c; Shao et al. 2007b), 或右缘棘毛列外侧和左缘棘毛列内侧, 如在 *Parakahliella macrostoma*、*Allotricha mollis* 和 *Pleurotricha lanceolata* 所见 (Berger 1999; Borror & Wicklow 1982)。

2.3 背面纤毛器的发生与演化 (图 2, 图 4-图 7)

2.3.1 背触毛

背触毛原基在所有的腹毛类各类群中均在老结构内或老结构的附近形成并发育, 该原基的形成和发育受已存结构的诱导和定位。

根据背触毛的分布位置和起源, 除原腹毛类 (凯毛目) 无明确的该结构外, 最原始的类型应为一组式发生, 仅包括 3 列原基和 3 列营养期的背触毛 (图 7)。其衍化类型, 即经过原基的片段化而形成多于 3 列的背触毛。