

游仆虫科下阶元系统关系的探讨 (纤毛门,腹毛目)*

宋微波

(青岛海洋大学水产学院, 青岛 266003)

提要 借助聚类分析和近祖演化推测(支序分类方法)对纤毛门原生动物中一高级类群——游仆虫科内各属间系统关系及科内地位予以分析探讨。结果建议: 所涉各成员可细分为7个亚群,按演化顺序依次为 *Gastrocirrhus*; *Swedmarkia-Discocephalus*; *Uronychia*; *Dio-phrys*; *Euplotidium-Certesias*; *Cycharoides-Euplotes*; *Euplotaspis-Aspidisca*。结合其形态学和个体发生学资料,建议将前2亚群置入 *Gastrocirrhidae* 科,其余归入 *Euplotidae* 科中。

关键词 原生动物 纤毛门 游仆虫科 系统发生 γ -分类学

广义的游仆虫科在 Corliss (1979) 的系统中被分割成3个科,但由于许多类群的安排所存在的明显不适而未被普遍接受。因而直至1983年 Curds 等在对该类动物进行全面整理时仍将之视为单一的科。由于种种原因,国际间近一二十年来对腹毛目动物虽有多次大的系统整理(Borror, 1972; Hemberger, 1982; Tuffrau, 1987; Jankowski, 1979; Lynn et al., 1988), 但均未涉及该“科”成员。1980年 Hill 曾对科内6个属的个体发生模式做了比较研究,并将该科升格为亚目,但由于其工作是基于少数组员(不足半数)个体发生上的资料,许多问题依然没有解决。在前人工作的基础上,并结合本人的工作(Song et al., 1993, 1994¹⁾), 本文从单源进化的观点出发对该类动物科下阶元亲疏关系进行探讨,以期为解答其系统演化中的疑点找到一新的途径。

1 材料与方法

支序分析中极性确定主要依据类群趋势原则或外群比较(Petz et al., 1992), 所用参数(包括聚类分析中)分别取自 Curds 等(1983), Hill (1980), Dragesco 等(1986), Wicklow (1982, 1983) 及作者等(1993, 1995²⁾)。

2 结果与讨论

2.1 游仆虫科的一般特征及纤毛图式 在 Curds 等(1983)的重整理中共列出了13个属,其中 *Gruberella* 和 *Paraeuplotes* 二属自报道以来迄今未被重新证实,形态结构和纤毛图式均不详,故在本工作中暂不予考虑。其余11属的一般形态结构简述如下。

* 国家自然科学基金资助项目, 39370091号。宋微波,男,生于1958年12月,博士,教授。

收稿日期: 1993年9月28日,接受日期: 1995年4月10日。

1) Song, W. et al., 1994, *Acta Protozool.*, **33**. (in press).

2) 宋微波, 1995, 钩刺尾刺虫无性生殖期的皮膜及核器演化, 海洋学报(印刷中)。

2.1.1 *Gastrocirrhus* (图 1 a) 虫体钟罩状,横断面观近圆形;口区阔大,口围带绕钟沿一周后终止于腹面的胞口处;腹棘毛两列,额区无分化,无缘、横棘毛,尾棘毛发达;波动膜单一(?),高度退化;大核呈念珠状,数十数个。

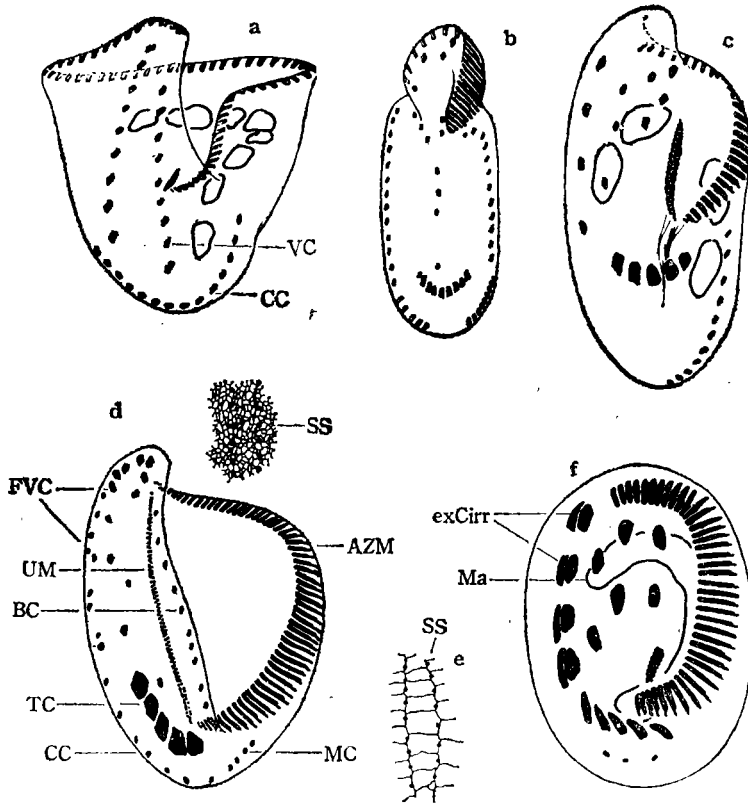


图 1 游仆虫科各属的形态结构模式 (1)

Fig. 1 Scheme of the general morphology and ciliary pattern of Euplotidae-genera (1)
a. *Gastrocirrhus*; b. *Discocephalus*; c. *Certesia*; d. *Swedmarkia*, 右上角为银线系; e, f. *Euplotaspis* 及银线系。a, c 自 Curds 等(1983); b 自 Wicklow (1981); d 自 Dragesco 等 (1986); e, f 自 Hill (1980)。

AZM, 口围带; BC, 口棘毛; CC, 尾棘毛; exCirr, 额外棘毛; FVC, 额腹棘毛; Ma, 大核; MC, 缘棘毛; SS, 银线系; TC, 横棘毛; UM, 波动膜; VC, 腹棘毛。

2.1.2 *Discocephalus* (图 1 b) 腹面观长椭圆形,背腹扁平,由于“颈”区的凹缩而将虫体分成头、体两部,口围带限于头部,波动膜两片(?);棘毛有额、腹分化,尾、横棘毛存在,左右缘棘毛通常发达;大核数目众多,散布于体内。

2.1.3 *Certesia* (图 1 c) 虫体长椭圆形,背腹扁平,额、腹棘毛分化明确,有横棘毛而无尾棘毛,(仅存)左缘棘毛呈一长列;波动膜单一,较发达;大核数枚,串成“C”字形。

2.1.4 *Swedmarkia* (图 1 d) 腹面观近心形,背腹略扁,口区阔大;口围带下延至体长 2/3 以上,波动膜单一(?),极发达;额腹棘毛数目众多,横、尾及左缘棘毛均存在;大核数目极大,散布于体内;银线系为细密网格状。

2.1.5 *Euplotaspis* (图 1 e, f) 虫体呈椭圆形扁盘状, 口围带仅分布于腹面, 较发达; 波动膜单一, 短小; 除通常的额腹棘毛外, 体右缘另有 4 个“额外棘毛”(ex Cirr), 横、尾棘毛存在, 无缘棘毛; 大核单一, “C” 状; 银线系为规则的稀疏扁格状。

2.1.6 *Uronychia* (图 2 a) 腹面观不规则椭圆形, 背腹扁平; 额棘毛退化, 尾、横及缘棘毛均极发达; 口围带分成两组, 波动膜单一, 极发达, 近乎构成一闭合的圈包围着阔大的口区; 大核通常两枚; 银线系细密网格状。

2.1.7 *Euplotidium* (图 2 b) 背腹几乎不扁平, 口围带发达, 口侧膜 (= 波动膜) 单一, 较短小; 额、腹、横棘毛均与游仆虫属相似, 左缘棘毛通常仅一根, 无尾棘毛; 大核数枚, 呈念珠状排列; 银线系细密不规则网格状。

2.1.8 *Cytharoides* (图 2 c) 几乎所有外形结构、纤毛图式、银线系(仅有 *pattela*-型)及核器均与游仆虫属相同, 但尾棘毛数目众多, 斜向排列于虫体(右)侧后方。

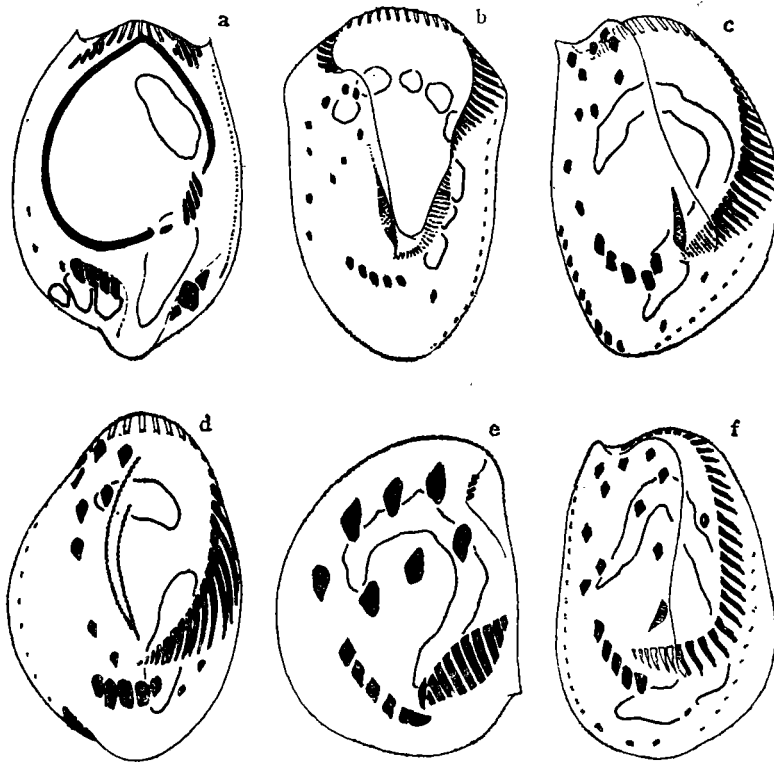


图 2 游仆虫科各属的形态结构模式(II)

Fig. 2 Scheme of the general morphology and ciliary pattern of Euplotidae-genera (II)

a. *Uronychia*; b. *Euplotidium*; c. *Cytharoides*; d. *Diophrys*; e. *Aspidisca*; f. *Euploetes*.

a, c-f 引自作者(1993, 1994, 1995); b 引自 Curds 等(1983)。

2.1.9 *Diophrys* (图 2 d) 虫体椭圆形, 背腹略扁平, 尾部右侧缘因尾棘毛着生而呈缺刻状; 口围带较发达, 波动膜两片; 额、腹棘毛数目较少, 横、缘棘毛与游仆虫情形相似; 大核两枚; 银线系为不规则的细密网格结构。

2.1.10 *Aspidisca* (图 2 e) 虫体近“D”形,背腹扁平;口围带分为两部,前部趋于退化,口侧膜单一,极弱小;额、腹棘毛恒为 7 根,无缘棘毛亦无尾棘毛,横棘毛 5—8 根;大核“C”状,单一,银线系“退化”,为稀疏的不规则栅栏状(纵线间缺少横向联线)。

2.1.11 *Euplotes* (图 2 f) 椭圆形,背腹扁平;口围带中度发达,口侧膜单一,较退化;额、腹棘毛通常 9—10 根,横棘毛恒为 5 根,尾棘毛(通常 2—3 根)与缘棘毛(1—2 根)存在;大核单一,几乎均为“C”状,银线系通常为规则的稀疏方格状(少数为不规则的细密网格式)。

表 1 推测中的游仆虫科内各属之演化关系

Tab. 1 Tentative phylogenetic relationship among the genera of Euplotidae

序 号	衍征态 Apomorph	祖征态 Plesiomorph
1	5 原基发生型 5 cirral anlagen type	非 5 原基发生型 not
2	额棘毛分化 FC differentiated	无分化 not
3	横棘毛存在 TC present	无 without
4	大核数枚,呈念珠状排列 Several Ma, moniliform	数量极多,散布 numerous, scattered within the cell
5	单一口棘毛 One Buccal cirrus	多个,排成一行 several in one row
6	虫体分成“头”与“体”部 Cell divided into “head” and “body”	无区分 not divided
7	“波动膜”高度特化 “UM” highly developed	无 not
8	口围带分成两部分 AZM in two parts	完整的单一体 one part
9	波动膜单一 UM in one unit	包含两片膜 two
10	无尾棘毛分化 CC not differentiated	有分化 present
11	大核单一 One Ma segment	大核数个(>1) more than one
12	银线系为规则的格状 SS regular lattice	细碎无规则 fine mesh-like
13	虫体背腹扁平 dorso-ventrally flattened	断面近圆形 transaxion more or less rounded
14	左缘棘毛消失 left MC absent	存在 present
15	具 1—4 根尾棘毛 1—4 CC	>4 根 more than 4
16	具“额外”棘毛 with “extra” cirri	无 without

2.2 属间关系探讨 根据迄今所积累的资料,本科内动物除前述的形态学上相似之处外,还表现了一系列共有的、有异于其它腹毛类的特征,如口原基最先发生自表膜下的小龛腔内;几乎所有体纤毛器原基的出现均不与老结构发生联系以及尾棘毛来自右侧一至数列背触毛原基。依照个体发生重演系统发育的生物发生律,有理由推定,本科动物为来自同一祖先型的衍繁群而非趋同进化的组合体。

表 1 中列出了推测的系统演化过程中性状分化情形及演化序列。该表的制订原则

为: 在个体发生中较早出现分化的性状则标志着系统进化中较为初始, 同时参照腹毛目动物所共同遵守的由繁而简(如银线系、纤毛器排列)及由多而少(如大核数目)的进化规律。由此可获得图 3 所示的结果。

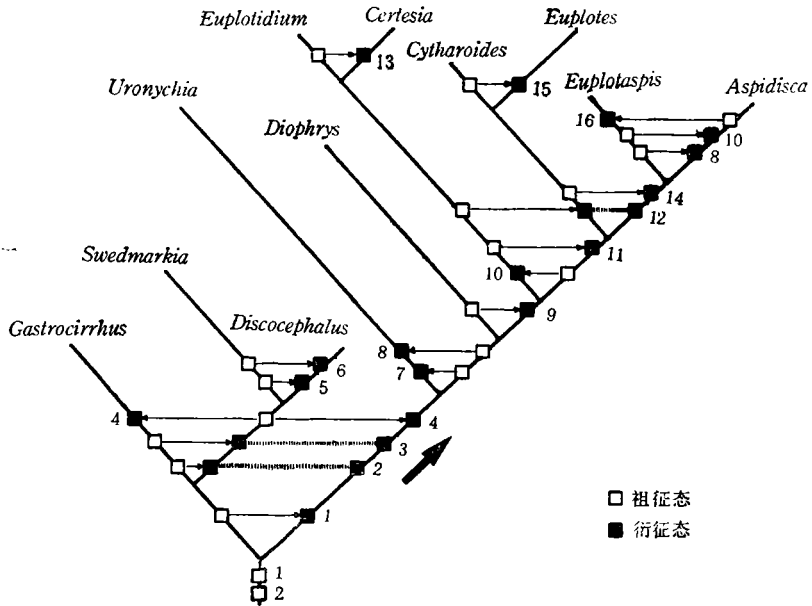


图 3 推测中的游仆虫科内各属的支序演化关系 (大箭头示进化方向)

Fig. 3 Tentative evolutionary tree showing the possible phylogenetic relationship of 11 Euplotidae-genera (left is the ancestor, the arrow marks the direction in which the time runs)

在这个体系中, *Gastrocirrhus* 属的个体发生目前仍不详, 但由其纤毛图式(图 1a)判断, 其腹面棘毛群的起源极可能不是 5-原基发生型, 又无额、腹、横棘毛分化(低等腹毛类的结构特点), 且与科内其它成员不同, 不存在缘棘毛 (Curds et al., 1983), 因此作为一由低等向高等过渡类型, 将其列入第一分化序列是合理的。

与上相近的是 *Swedmarkia* 和 *Discocephalus*, 二者同样保持着许多原始性状如额、腹棘毛数目多及变动幅度大, 大核数目极多且散布于体内, 口侧膜分化程度低, 前者甚至仍残存有右缘棘毛 (Wicklow, 1981, 1982) 等, 这些特点都说明此两属处于进化树中的较低级地位, 而与 *Gastrocirrhus* 属具较近的亲缘关系。

Uronychia 可能是在其余各属中分化最早的, 因其在许多性状上都体现了本科内其它类群所没有的特点: 口侧膜极端发达, 特化成近于闭合的环状结构(图 2 a); 口围带分离成前后两部; 额、腹棘毛高度退化; 三根尾棘毛分别来自右缘两列背触毛原基等。这些只能用分支时序较先而单独进化来解释。

Diophrys 也被认为属于分化较早而单独的一支。该属体纤毛器进化虽然较高等, 但

保留了较原始的两片波动膜; 3 根尾棘毛均来自同一背触毛原基 (Song et al., 1993; 此点与 *Uronychia* 十分不同); 银线系则为典型的低等腹毛目动物之类型 (细碎而无规则)。

Euplotidium 与 *Certesias* 之间的形态相似性是显而易见的, 唯一差异在于前者口围带较发达而后者则具有较多的左缘棘毛 (Wicklow, 1983)。

在所有科内成员中, *Euplotes* 与 *Cytharoides* 表现了最大的相似性, 二者间的划分仅在于尾棘毛的数目 (表 1), 因此有充分理由将两者作为同一分支列出。而本支列于上一分支之后的理由在于大核及银线系大为简约, 口侧膜特化程度较高。

Aspidisca 和 *Euplotaspis* 应该是处于进化的最高级, 根据是: 纤毛器高度简化 (缘棘毛消失, 尾棘毛退化乃至消失); 银线系十分“简洁”, 在前者甚至横向联络银线已完全消失 (图 1 f, 图 2 e)。但二者间也表现了明显的差异: *Aspidisca* 之口围带分成前、后两部分, 额腹棘毛数目少; 而在 *Euplotaspis* 属右侧额腹棘毛在发生后期有一“再分裂”现象, 从而产生数个“额外棘毛”, 口围带则为单一型 (Hill, 1980)。这些不同点可能意味着两者间的分离已有一较长的历史。

2.3 亚阶元的划分 由图 3 所示的支序图可大致划分出 7 个亚群, 即 *Gastrocirrhus*, *Swedmarkia-Discocephalus*, *Uronychia*, *Diophrys*, *Euplotidium-Certesias*, *Cytharoides-Euplotes* 和 *Aspidisca-Euplotaspis*。而根据核器、银线系及纤毛图式等 12 个形态学性状

所做的聚类分析表明, 本科内 11 个属至少可分成 5 个组: *Euplotes-Cytharoides*, *Diophrys-Certesias*, *Aspidisca-Euplotidium-Euplotaspis-Uronychia*, *Swedmarkia-Discocephalus* 以及 *Gastrocirrhus* (图 4), 对照应用支序分析所得结果, 两种划分大致吻合。所不同的是, 在聚类分析的结果中 *Certesias* 与 *Diophrys* 的关系比与 *Euplotidium* 更为接近; *Euplotaspis* 分别与 *Euplotidium*, *Uronychia* 乃至 *Aspidisca* 显示了最密切的关系。这可能说明了聚类分析用于系统学研究时所存在的不足: 它受限于所选性状及加权取值, 同时又无法区分因趋同或趋异而掩盖了的进化过程中的真实情形。如 *Aspidisca* 与 *Uro-*

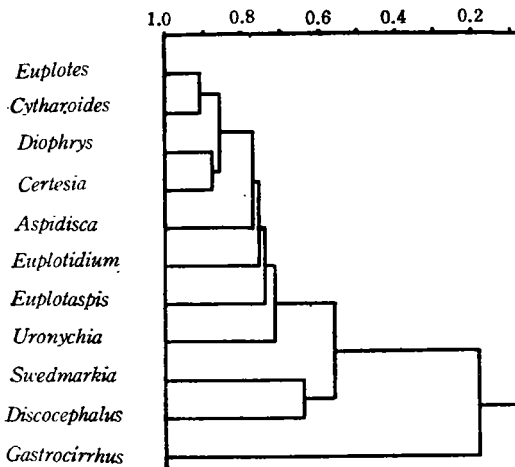


图 4 游仆虫科内属间相似性的聚类分析结果

Fig. 4 Cluster analysis of the morphological similarities of 11 Euplotidae-genera

nychia 的关系在聚类分析中被大大地“拉”近了, 但两者所共同具有的“口围带分为两部分”的特征之发生学意义并不相同: 在前者, AZM_1 (前部口围带) 来自于发生期前部口原基的分裂 (Hill, 1980; 庞延斌等, 1992); 而在 *Uronychia* 则是独立的两组发生式 (Hill, 1980)。因此, 这种形态上的相同实际应是一种异源同形现象。同样被认作平行进化性状的是尾棘毛的“退化”问题, 在图 3 中 *Euplotaspis* 至 *Aspidisca* 及之前的 *Euplo-*

sidium-Certesias 分支, 两次出现了尾棘毛缺失, 这种尾棘毛缺失现象可能同样包含了两层含义: 1) 背触毛原基在演化过程中未分化出尾棘毛(低等腹毛类中常见现象, 丘子健、史新柏, 1991); 2) 真正的进化中次生性地消失。虽然现今尚没有发生学上的证据证明在 *Aspidisca* 属中尾棘毛缺失是出于后一种原因, 但即便是从第一层含义上, “尾棘毛缺失”同样可以是出自于异源的平行进化的结果, 因为该性状具有较大的突发性和易变性 (Hemberger, 1982)。因此, 从这个意义上, 支序分析更能理性地描述进化分支的真实时序。

由图 3 所示的支序分析及图 4 所给出的形态比较结果均可将本大类动物归入两大亚群, 即 *Gastrocirrhus*, *Discocephalus* 和 *Swedmarkia* 组成一组, 其余划入另一单元。参照形态发生特征及前人的工作 (Corliss, 1979; Borrer, 1972; Hill, 1980), 作者建议将其分别作为科级阶元处理, 前者归入 *Gastrocirrhidae* Fauré-Fremiet, 1961; 后者归入 *Euplotidae*, Ehrenberg, 1838。

参 考 文 献

- 丘子健、史新柏, 1991, 三种腹毛类纤毛虫皮层结构的比较形态学和形态发生学的研究, 哈尔滨师范大学学报, 7: 11—18。
- 庞延斌、傅振幸, 1992, 有肋楯纤虫 *Aspidisca costata* 的形态学和形态发生, 华东师范大学学报(神经生物学和原生动物学专辑), 1: 91—100。
- Borrer, A. C., 1972, Revision of the order Hypotrichida (Ciliophora, Protozoa), *J. Protozool.*, 19: 1—23.
- Corliss, J. O., 1979, The ciliated Protozoa: Characterization, classification, and guide to the literature, 2nd ed, Pergamon Press (New York), 455pp.
- Curds, C. R. & Wu, C. H., 1983, A review of the Euplotidae (Hypotrichida, Ciliophora), *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, 44: 191—247.
- Dragesco, J. & Dragesco-Kernéis, A., 1986, Ciliés libres de l'Afrique intertropicale, *Faune Tropicale*, 36: 1—559.
- Hemberger, H., 1982, Revision der Ordnung Hypotrichida Stein (Ciliophora, Protozoa) and Hand von Protargolpräparaten und Morphogenesedarstellungen, Diss. Univ. (Bonn), 298pp.
- Hill, B. F., 1980, Classification and phylogeny in the suborder Euplotina (Ciliophora, Hypotrichida), Diss. Washington Univ. (Washington), 182pp.
- Jankowski, A. W., 1979, Revision of the order Hypotrichida Stein, 1859, Generic catalog, phylogeny, taxonomy, *Acad. Nauk. SSSR Trudy Zool. Inst. Leningrad*, 86: 46—85.
- Lynn, D. H. & Small, E. B., 1988, An update on the systematics of the phylum Ciliophora Doflein, 1901: the implications of kinetid diversity, *Biosystems*, 21: 317—322.
- Petz, W. & Foissner, W., 1992, Morphology and morphogenesis of *Strobilidium caudatum* (Fromentel), *Mesores corlissi* n. sp., *Halteria grandinella* (Müller), and *Strombidium rehwaldi* n. sp., and a proposed phylogenetic system for oligotrich ciliates (Protozoa, Ciliophora), *J. Protozool.*, 39: 159—176.
- Song, W. & Packroff, G., 1993, Beitrag zur Morphogenese des marinen Ciliaten *Diophrys scutum* (Dujargin, 1841) (Ciliophora, Hypotrichida), *Zool. Jb. Anat.*, 123: 85—95.
- Tuffrau, M., 1987, Proposition d'une classification nouvelle de l'ordre Hypotrichida (Protozoa, Ciliophora), fondée sur quelques données récentes, *Annls. Sci. nat. Zool.*, 8: 111—117.
- Wicklów, B. J., 1981, Evolution within the order Hypotrichida (Ciliophora, Protozoa): ultrastructure and morphogenesis of *Thigmokeronopsis jahodai* (n. gen., n. sp.); phylogeny in the Urostylina (Jankowski, 1979), *Protistologica*, 17: 331—351.
- Wicklów, B. J., 1982, The Discocephalina (n. subord.): ultrastructure, morphogenesis and evolutionary implications of a group of endemic marine interstitial hypotrichs (Ciliophora, Protozoa), *Protistologica*, 18: 299—330.
- Wicklów, B. J., 1983, Ultrastructure and cortical morphogenesis in the euplotine hypotrich *Certesias quadrinucleata* Fabre-Domergue, 1885 (Ciliophora, Protozoa), *J. Protozool.*, 30: 256—266.

PRELIMINARY STUDIES ON THE PHYLOGENETIC
RELATIONSHIP OF GENERA WITHIN THE
FAMILY EUPLOTIDAE (CILIOPHORA,
HYPOTRICHIDA)

Song Weibo

(College of Fisheries, Ocean University of Qingdao, Qingdao 266003)

ABSTRACT

Genera belonging to the family Euplotidae (Curds et al., 1983) are recognized by the following common characters: right marginal cirri absent, ciliatures highly developed or differentiated, all the cirral anlagen occur de novo, oral primordium formed within a subcortical pouch and most members with special silverline system. Though several revisions had been made during last decades and a lot of morphotypes are well studied, the phylogeny and evolution within these organisms remains unclear up to date and need further, reasonable comparisons and investigations.

Using data obtained from morphological examination (protargol or Chatton-Lwoff staining method) in interphase and from the binary fission, this paper presents a tentative scheme of the systematic arrangements among the 11 genera dealt with in this study. The possible phylogenetic relationships are discussed with the methods of fuzzy cluster and cladistic analysis (apomorph-plesiomorph). The results indicate that seven groups can be divided according to the deriving sequence during the phylogenetic development. The order is: *Gastrocirrhus*, *Swedmarkia-Discocephalus*, *Uronychia*, *Diophrys*, *Euplotidium-Certesias*, *Cytharoides-Euplotes*, *Aspidisca-Euplotaspis*.

Morphological and morphogenetical data suggest that they can be placed into two higher taxa: *Gastrocirrhus*, *Discocephalus* and *Swedmarkia* belonging to the family Gastrocirrhidae Fauré-Fremiet, 1961, and the rest to the family Euplotidae Ehrenberg, 1838.

Key words Protozoa Ciliophora Euplotidae Phylogeny γ -Taxonomy