寡毛双眉虫无性生殖期间的皮膜 演化和细胞发生学^{*}

宋微波

(青岛海洋大学水产学院,青岛 266003)

提要 于 1991 年 6 月在青岛海区采集到一腹毛目纤毛虫,寡毛双眉虫。应用蛋白银技术研究了其无性生殖期间的细胞发生学,其特征为: 1) AZM 原基独立地出现于远离横棘毛的前方而非紧靠老的横棘毛附近; 2) 口棘毛并非来自第一 FVT 原基(在后仔虫),而是由UM 原基分化而来; 3) 老的 AZM 将发生后半部的局部重建而非整个地由前仔虫简单继承。

关键词 形态发生 纤毛虫 寡毛双眉虫

双眉虫属是一类典型的海洋自由生纤毛虫,在分类安排上隶属于多膜纲,腹毛目,游 仆虫科 (Corliss, 1979)。人们对该属的形态发生迄今了解还较少,近年来经过现代手段 研究报道的仅有两种 (Hill, 1978, 1981; Song et al., 1993)。 本文对寡毛双眉虫的研 究纠正了前人报道中的某些错误,进一步澄清了该种二分裂过程中新老结构间承接与再 造的关系,这对于全面了解该属发生模式,以及探讨其系统地位都是富有意义的。



图 1 寡毛双眉虫分裂间期的腹面(示纤毛器,a)和背面观(示核器结构,b) Fig. 1 General structure of Diophrys oligothrix in non-dividing period [ventral (a) and dorsal (b) view]

^{*} 国家自然科学基金项目,39370091 号。 宋微波,男,出生于1958年12月,教授,博士。 收稿日期:1993年4月3日,接受日期:1993年6月17日。

1 材料与方法

于 1991 年 6 月在青岛麦岛沿岸采集到寡毛双眉虫 (*Diophrys oligothrix*) 虫体,具体工作方法详见 Song (1990), Wilbert (1975)。

2 结果描述

2.1 分裂间期的形态学(图 1a,b) 本种形态学新近由 Song 等 (1995)⁹ 做了详细报 道,其主要特征为:口内膜 (EM) 与口侧膜 (PM) 并拢排列;两根左缘棘毛 (MC) 相 互远离;围口小膜带 (AZM) 前端在体右侧仅略向方弯曲,因而不包围额区的5 根额棘毛 (FC);腹棘毛 (VC) 与横棘毛 (TC) 均远离胞口区;3 根尾棘毛 (CC) 均集于最后一 列背触毛 (DK) 之后端;本种恒具 4 列背触毛,触毛排列较疏;大核 (Ma) 两枚,长腊肠 状,彼此以丝状物相联,染色质颗粒大而数目较少。



图 2 寡毛双眉虫分裂早期的形态发生(a,b 为同期个体之腹、背面观) Fig. 2 Early morphogenetical stages of Diophrys oligothrix (a and b demonstrate dorsal and ventral view of the same individual)

¹⁾ Song W., Packroff, 1995, Faunistische Untersuchungen an Ciliaten aus Ostchina Sea, Acto Protozool., 34. (in press).

2.2 形态发生 形态发生最初,在胞口右侧后方出现 5 条细长的棘毛原基 (CA),原基的出现不与任何老的结构发生联系,稍后,每列原基又一分为二(图 2a);与此同时,在胞口与横棘毛间出现口原基 (OP),此时尚为一无规律排列的毛基体群并深埋于皮 膜下;



图 3 寡毛双眉虫分裂中期的形态发生(a,b 与 c,d 分别为同期个体之腹、背面观) Fig. 3 Middle morphogenetical stages of *Diophrys oligothrix* (a, b and c, d showing respectively the dorsal and ventral views of the same individual)

大核在远端分别出现改组带(图 2b,箭头所示处)。随后 5 条棘毛原基分化成两组,其间 距离逐渐加大;伴随着原基内毛基体的复制每条原基渐渐变宽,随后将各自独立地演化成 前、后仔虫的额-腹-横棘毛。口原基随着发育而变大,毛基体数目增加,其前部的毛基体 渐由无序到有序、由前至后而组装成围口小膜,并冲破皮膜而显露于体表;此期在口原基 的右侧一个新的原基(波动膜原基,UMA)也在形成中(图 2c,小箭头);在右侧背触毛列 的中和后部各出现两列短而细的原基(图 2c,空心箭头),随后将发育成前、后仔虫的尾棘 毛原基 (CCA,图 2d)。

虫体进一步发育,尾棘毛原基与波动膜原基均已形成,其 UMA 后端似乎与口原基 后部相联,而 CCÅ 各自分化成 3 个尾棘毛(图2 d);体区棘毛分化已完成;老的口侧膜和 口内膜之后部开始瓦解,毛基体成为一杂乱排列的长索(图 2d,箭头)。

虫体下一步开始拉长,中部出现缢缩,新形成的纤毛器也因之而向两极迁移(图 3a)。 UMA 充分伸长,前端另分化出一新棘毛(图 3a,箭头);口原基进一步发育,大部分小膜 已组装完毕并延至体表; 3 个新形成的尾棘毛前后排成一短列。在两个老缘棘毛前方各 出现一新的缘棘毛原基(MCA);老的口围带之后部出现重建现象:小膜解体并与前 仔 虫之 UMA 沟通。新的背触毛原基是分别起源的: 在每列老的背触毛列之前后部各产 生一新原基(DKA),其逐渐向前、后延伸并替代老的结构(图 3b)。大核改组已完成并 融合为一椭球体,此时可见数个小核处于分裂期(图 3b)。

细胞分裂进一步进行,虫体充分拉长,与上期相比,老口围带的重建范围扩大到约后



图 4 寡毛双眉虫分裂后期的形态发生(a,腹面观; b,背面观) Fig. 4 Late morphogenetical stages of Diophrys oligothrix [dorsal (a) and ventral (b) view]

1/3 处(图 3c,箭头)。缘棘毛分化已完成,但比老结构略小;除老的口内膜及口侧膜外, 其余纤毛器仍存在且具有功能(制片显示其纤毛尚未脱落)。背触毛的新老更替仍在进行 中;大、小核的分裂也尚未完成(图 3d)。

图 4 所示为细胞分裂后期,随着细胞缢缩的加深,虫体行将横断为二。经过重建的前 仔虫之口侧和口内膜以及后仔虫之该结构的发育已结束,原基"纵裂"为两条不等宽的一 长一短两列毛基体(图 4a,箭头)。后仔虫的口围带已新建完毕,前端开始向右侧弯曲并 绕向虫体背方;前仔虫之口围带的重建也已结束,重建部分(后 1/3 的 AZM)与老的结构 联为一体;各棘毛已迁至最终位置,其大小与老结构相仿,老的棘毛开始瓦解,新的背触毛 已完全取代老的触毛列;大核已分裂成 4 部分,小核分裂仍未完成(图 4b)。

虫体完成分裂的情形见图 5。随着胞咽的开通,虫体进入营养期,仅在外形上仍较粗短,横棘毛和腹棘毛尚未与胞口拉开距离(图 5a)。作为后仔虫,新产生的棘毛之起源如图 5a 所示: 左侧第一根额棘毛来自 UMA 原基;5条棘毛原基(原基 II—VI)分别产生3,2,2,3,1根棘毛;两根缘棘毛来自独立的 MCA 原基;而尾棘毛则由两列短的尾棘毛原基前后叠加建成。



图 5 寡毛双眉虫分裂完毕后的纤毛图式(a,腹面观; b,背面观) Fig. 5 Infraciliature after division of Diophrys oligothrix [dorsal (a) and ventral (b) view]

3 讨论与结论

有关寡毛双眉虫的形态发生迄今只有 Czapic (1981) 做过观察,但由于大部分中间 环节的缺失(她的文章中仅简略地报道了几个发育阶段),许多纤毛器的起源不清楚。本属 内较为了解的是 Diophrys appendiculata (Hill, 1981; Hill et al., 1992) 和 D. scutum (Hill, 1978; Song et al., 1993), 二者最明显的差异在于:前者之老口围带原封不动 被前仔虫所继承且左侧第一额棘毛来自第一列棘毛原 基(错误 诠释?);而据 Song 等 (1993)对 D. scutum 的观察,后者之左侧第一额棘毛来自 UMA 原基,老围口带(后部) 的大部分都将发生重建。本研究证实了下列现象: 寡毛双眉虫的老口围带在二分裂中也 发生部分重建, 但涉及范围明显较小(仅限于后 1/3 处); 左侧第一额棘毛之起源 与 D. scuium 相同。

由于种种原因,寡毛双眉虫的分类地位一直不明,许多报道中将该种与 D. appendiculata 混为一种 (Agamaliev, 1971; Borror, 1979; Curds, 1983; Hill et al., 1992)。 在 Song 等(1995)¹⁰的新报道中从形态学研究水平上对二者的区分做了明确的界定。本 工作进一步从发生学角度为二者间的区别提供了新的佐证,如前者口围带无重建现象而 后者则具有。

基于目前对双眉虫属 3 个种的发生学研究可知,本属内在种间水平上仍存在发生学上的稳定(虽然十分细微)差异,如口原基的始发位置和前仔虫所继承的老 AZM 的重建 情形等。 这里可能提示了两个有意义的结论: 1)双眉虫属在游仆虫科及腹毛目中代表 了一较古老的类群(此点亦可由独具的两片"波动膜"结构而得以印证); 2) 个体发生学 方面的资料能良好地用于亲缘种的区分 (Borror, 1979; Song, 1990)。

参考文献

- Agamaliev, F. G., 1971, Complements to the fauna of psammophilic ciliates of the western coast of the Caspian Sea, Acta Protozool., 8: 379-404.
- Borror, A. C., 1979, Redefinition of the Urostylidae (Ciliophora, Hypotrichida) on the basis of morphogenetic characters, J. Protozool., 26: 544-550.
- Corliss, J. O., 1979, The ciliated Protozoa, characterization, classification and guide to the literature, Pergamon Press (Oxford), 455pp.
- Curds, R. C. and Wu, I. C. H., 1983, A review of the Euplotidae (Hypotrichida, Ciliophora), Bull. Br. Mus. Not. Hist. (Zool.), 44: 191-247.
- Czapic, A., 1981, La morphogenèse chez le cilié Diophrys oligothriz Borror. Acta Protozool., 20: 367-372.

Hill, B. F., 1978, Diophrys scutum Dujardin 1941; cortical morphogenesis associated with cell division (Ciliophora, Hypotrichida), J. Protozool., 25, Abstr., 10A.

Hill, B. F., 1981, The cortical morphogenetic cycle associated with cell division in *Diophrys* DUJAR-DIN, 1841 (Ciliophora, Hypotrichida), J. Protozool., 28: 215-221.

- Hill, B. F. and Borror, A. C., 1992, Redefination of the genera 'Diophrys and Paradiophrys and establishment of the genus Diophryopsis n. g. (Ciliophora, Hypotrichida): implication for the species problem, J. Protozool., 39: 144-153.
- Song, W., 1990, A comparative analysis of the morphology and morphogenesis of Gonoscomum screnua (Engelmann, 1862) (Ciliophora, Hypotrichida) and related species, J. Protozool., 37: 249-257.

Song, W. und Packroff, G., 1993, Beitrag zur Morphogenese des marinen Ciliaten Diophrys scutum (DUJARDIN, 1841) (Ciliophora, Hypotrichida), Zool. Jb. Anat., 123: 85-95.

Wilbert, N., 1975, Eine verbesserte Technik der Protargolimprägnation für Ciliaten, Mikrokosmos, 6: 171-179.

1) 同本文 536 页 1)。

540

CORTICAL EVOLUTION AND MORPHOGENESIS OF DIO-PHRYS OLIGOTHRIX BORROR, 1965 DURING ASEXUAL REPRODUCING CYCLE

Song Weibo

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

Abstract

Morphogenetic events during division of the marine hypotrichous ciliate Diophrys oligothrix (Borror, 1965) from coast of Qingdoo in 1991 were investigated by light microscopy on protargol-impregnated specimens. The morphogenesis of both the ventral and dorsal infraciliature proceeds in a very similar way to that in D. The opisthe oral primordium (OP), which develops in a subsurface pouch, scutum. forms de novo anterior to the parental transverse cirri. Basal bodies formed in the OP field are not contributed to any other cirral anlagen. Only the rear part of the parental adoral zone of membranelles (AZM) appeared to be reorgnized during the later morphogenetic process and then was inherited by the proter. Both the endoral and paroral membrane (UM) develop from an "extra" anlage which derives from the posterior end of the reorgnized AZM in the proter and from the oral primordium in the opisthe. All cirral anlagen also form de novo and do not develop in association with any parental structures. Each of the 4 dorsal kineties evolves from a separate dorsal kinety anlage in both proter and opisthe. The replication band at the distal end of each macronucleus proceeds anteriorly and disappears as the two nuclear segments fuse.

This investigation documents several ontogenetic differences among the species of the geneus *Diophrys*. The morphogenetic process in our population differs from that in *D. scutum* in the position of the oral primordium which is distinctly anterior to the transverse cirri and between the marginal cirri, the reorgnization of the parental AZM is limited merely to the last 1/3 of its length and is relatively inconspious. In contrast to the previous report, the origin of the UM and paroral cirrus in both proter and opisthe is apparently connected with the "existing" oral primordium (in opisthe) or reorganizing part of parental AZM and UM (in proter).

Key words Morphogenesis Ciliophora Diophrys oligothrix