

原生动物包囊的研究进展^{*}

徐润林, 李 靖, 白庆笙
(中山大学生命科学学院, 广东 广州 510275)

摘 要: 对几乎所有的原生动物细胞而言, 在一定条件下形成包囊是一种普遍的现象, 它可在一定程度上降低了生存代价, 是一种从某种意义上讲比某些高等生物更具优越性的生存策略。以国内外文献报道为依据, 综述了原生动物包囊, 特别是休眠包囊的研究进展情况, 主要集中在包囊的形态、结构、组成、生命活动特征、包囊形成的分子作用机理和意义, 以及包囊形成与解脱过程中细胞行为上的研究等方面。

关键词: 原生动物; 包囊; 包囊形成; 包囊解脱

中图分类号: Q951 **文献标识码:** A **文章编号:** 0529-6579 (2007) 05-0064-06

生物在自然界的存在依赖于对周围不断变化着的环境的感知度及调节自身功能后对新环境的适应度。在对环境压力的克服上, 每种生物在长期的进化—适应过程中, 都形成了适宜于自身的生存策略。

原生动物是动物界中最原始、最简单、最低等的一类真核单细胞动物。在生态对策的选择中, 原生动物特别是土壤原生动物绝大多数采取的都是 r -选择 (r -selective) 型^[1], 在自然竞争中绝对的以“量”取胜, 是典型的机会主义者。如何在生存中克服环境压力, 来抵御外界不利因素的冲击以维持种群数量的相对稳定, 这对 r -对策者来说至关重要。在逆境 (如食物短缺) 条件下, 许多种类的原生动物细胞都会经历一个由营养细胞向休眠包囊转化的细胞分化过程^[2], 当外界条件适合于它们生存时, 这些包囊又会经历一个由休眠细胞向营养细胞的逆转过程, 由此来抵御环境中各种有害的因子而保持种群的稳定。

对原生动物包囊的观察研究已有悠久的历史, 然而真正对它开展广泛的研究源于 20 世纪 50 年代^[3]。从早期对包囊形成诱导因素的研究, 到目前休眠细胞的形态结构分化、生命活动特征、生理生化变化、调控机理等方面报道^[2 4-6], 对原生动物包囊形成与解脱相关的研究已经积累了较多的资料。但是, 从这些文献报道的研究材料上来看, 主要是针对纤毛虫休眠现象的研究, 对鞭毛虫和肉足虫包囊方面的研究、报道相对来说则很少。

本文以国内外研究文献、报道为依据, 对原生

动物包囊的形态结构、组成、类型, 形成的分子机理、意义及包囊细胞的生命活动特征、形成与解脱过程中细胞的行为等方面的研究进展情况做一综述。

1 原生动物包囊的形成与解脱

1.1 包囊的形成及类型

对几乎所有的原生动物而言, 在一定条件下形成包囊 (cyst) 是一种普遍的现象, 并且大多数情况下, 原生动物形成包囊都与抵御不良环境因素有关^[7]。但有些原生动物形成包囊仅是生命周期或生殖过程的一个必经阶段, 几乎与环境胁迫无任何的联系。根据包囊形成的原因不同, 可分为休眠包囊 (resting cyst)、生理包囊 (physiological cyst) 和繁殖包囊 (productive cyst) 3 种类型。

当生存环境发生变化, 如食物或水分的严重缺乏、温度的骤变、种群密度过高、代谢物的过量积累等不利条件出现时, 大多数种类原生动物细胞便会经历诸如纤毛器的去分化、胞质的缩水、细胞的团缩化、核物质的浓缩、特定蛋白积累水平的减少等结构和生理上的改变^[2 6 8-9]。伴随着某些结构的逐渐失去, 细胞也会分泌一些特殊的前体 (precursor) 物质, 形成由数层结构所组成的保护性的包囊结构而处于相对静止、低能耗的休眠状态。这类因不良环境因子出现而形成的包囊称为休眠包囊, 一般其抵抗力与存活力都比较都强。

有些原生动物, 如 Colpoda caudatus 即使未受到任何的环境胁迫, 在它的生命活动过程中, 也会

^{*} 收稿日期: 2006-11-22
基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (U0633002)
作者简介: 徐润林 (1960 年生) 男, 教授, 博士生导师, E-mail: xurunlin_1960@yahoo.com
(C)1994-2019 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

周期性的、自发的进行包裹的形成与解脱。这类无环境因子胁迫、在生命活动暂时性相对静止再复苏的过程中所形成的包裹称做生理包裹。实际上，它也是休眠包裹的一种形式。生理性包裹的形成在土壤原生动物中比较常见，它可以预防并可在一定程度上减缓土壤含水量的急剧变化对种群结构与数量产生的影响，是土壤原生动物经过长期的进化为了适应土壤环境而产生的一种自我保护机制。

繁殖包裹与原生动物的有性生殖有关。它是许多原生动物，尤其是鞭毛虫中繁殖过程中的一种有效的结构形式。一般情况下，几乎所有的原生动物都是进行无性生殖的，当环境因子比较恶劣时，有些种类就会以包裹的形式进行有性生殖。但在大多数情况下，繁殖包裹的形成与环境胁迫无关，是部分原生动物正常生活史中的一个必经阶段。

在原生动物形成包裹的过程中，伴随着细胞失水，自噬现象（autophagy）也非常明显。纤毛虫包裹形成过程中，自噬的发生使得许多胞器（如核糖体、线粒体等）和质膜被降解或自身吸收^[10]，其结果是在前包裹中出现很多的自噬小体，成熟包裹的皮层中会出现已被吸收了的毛基体、纤毛杆、微管结构等。Walker等^[11]对不同类纤毛虫休眠包裹的特征做了比较，首次提出毛基体吸收型包裹（kinetosome-resorbing cyst）和毛基体非吸收型包裹（non-kinetosome-resorbing cyst）的概念。目前，根据皮层内吸收水平的不同，纤毛虫的休眠包裹又可划分为毛基体吸收型包裹、毛基体非吸收型包裹以及毛基体部分吸收型包裹三大类^[10]。

1.2 包裹的形态结构及化学组分

外形上看，原生动物的包裹是由多层结构组成的，大小基本相等的圆球体或椭圆体^[7]。不同的原生动物，其包裹的组成层数目也不相同。Histiculus similis Pleurotricha sp、Oxytricha bifaria等所形成的休眠包裹细胞外围有外层壁（ectocyst）、中层壁（mesocyst）、内层壁（endocyst）和颗粒层（granular layer）四个层次结构组成^[12-13]；Kahlia simplex Cyrtolophosia epnata Acanthamoeba castellani等种类的包裹只有内、外 2 个囊层壁^[14-16]。除了在 Blephanisma solite所形成的休眠包裹中，有外层壁（ectocyst）、壁中层（interwall space）和内层壁（endocyst）3 个层次结构不明显的部分组成以外，其他大多数原生动物所形成的包裹都具有与 Oxytricha包裹很相似的形态上有明显区分的 3 层囊壁结构性质^[2]。

有关化学成分的研究表明，包裹壁的主要组成成分为碳水化合物、糖蛋白、磷蛋白和角蛋白^[17]。

Mulisch等^[18]的研究发现：碳水化合物通常以几丁质（chitin）形式存在，而这种几丁质在包裹层壁中往往是与有机或无机物质，如蛋白质、多聚糖、无水硅酸等联合存在的。

借助生化分析、细胞化学、电泳分析等研究方法，已经明确了包裹的主要化学组分是蛋白质，但对包裹不同层壁的化学组成和包裹蛋白氨基酸序列的目前知之极少。Tibbs^[9]和 Rios等^[20]曾分别对 Copoda stenini和 Paraurastria spp 包裹壁蛋白组成进行了分析，但他们得到的也仅是包裹水解产物中蛋白质的氨基酸序列。因此，首次真正对包裹蛋白进行氨基酸序列分析的，应是 Izquierdo等^[21]所做的工作。结果发现，肾形目种类的包裹糖蛋白富含甘氨酸残基（glycine residues），它们在多聚糖聚合体网链中形成连接桥（bridge）从而保证了包裹结构的稳定性。

1.3 包裹形成的生物学意义

多细胞生命体系因有了组织、器官等的分化，其新陈代谢比较旺盛等原因，对于环境的变化有着较强的缓冲能力。但面对剧烈而严酷的外界环境的变化，它们有时也不得不以各种方式，如冬眠、夏眠等方式来渡过不良的环境。原生动物形成包裹以后，除繁殖性包裹主要行细胞内生殖功能以外，其他的几乎都与它对外界不良环境的抵抗有关。

Fame^[22]曾报道，Colpoda cucullus的包裹在液氮下放置 2 d 100℃下热处理 3 h 也不会死，可见其优越的抗寒与耐热性，也说明包裹是原生动物抵御外界各种有害因子，在极端环境下生存的重要条件。另一方面，Bamforth^[23]研究发现，包裹可以穿越其他动物的消化道而不被破坏，并通过这种方式进入水体、土壤或空气中，遇到合适的环境条件，又可破囊而出；Fame^[22]也曾报道，每 m³ 空气中约有 2 个肾形虫的包裹，因此，这些包裹可以通过风力、水流等被带到更宽广的生存空间，而这些都为特定种群的扩散与传播提供了很重要的途径，使得它们可以占据更加宽广的生态位。

大多数寄生性原生动物生活史中都有形成包裹的一个阶段，这是对宿主长期寄生而产生的一种适应结果，也为其有效的避开不良环境提供了保障。

1.4 包裹的解脱

包裹的解脱可以看作是包裹形成的逆转过程，在原生动物休眠现象中这共称为 encystment excystment（E—E）途径或 E—E 循环。Calvo等^[12]利用扫描电镜技术观察了原生动物休眠包裹壁的结构，结果显示，包裹并非是一个密闭的结构，其表面常是凹凸不平的，而整个包裹也是一个多孔的相对通

透性的结构。这种结构对水分和某些化学物质如 O_2 、 CO_2 、 NH_3 等气体及周围环境中细菌等生物体的分泌物或代谢物非常敏感^[24]，正因如此，当合适的诸如食物等脱包囊促成因素介入时，体内特定酶的活性便可被激发而被诱导脱包囊而出。

2 包囊细胞及其形成与解脱过程中的生命活动特征

2.1 细胞失水与自噬现象的产生

原生动物形成包囊的过程中，最明显的一个变化就是细胞体积的缩小。有些纤毛虫的细胞体积可减小 60%~80%，而这最主要是细胞内失水的结果。伴随着细胞失水和体积的减缩，细胞质的粘性增高、流动性降低，同时也会出现细胞电负性消失、胞器、大核等聚集的现象。

任何生命形式或活性的存在都离不开水，那么细胞严重失水后怎样才能保证体内组分不被破坏呢？1986年，Clegg^[25]提出“水替代假说”(water replacement hypothesis)，认为当生物分子失去维持其结构和功能的结构水膜时，像海藻糖(trehalose)这样的聚羟基复合物能在生物分子的失水部位以氢键形式联接，形成一层保护膜以代替失去的结构水膜，使得分子在缺水状态下不受损害。

无论细胞是否具有隐生(cryptobiosis)的能力，自噬现象都是其对抗饥饿等环境压力的一种普遍策略^[19]，与对逆境条件耐受性的发挥有着必然的联系。在细胞质失水进入去分化状态之前，可看到内部就开始发生着很明显的自噬现象，之后自噬活动逐渐降低至包囊形成后停止。其间，核糖体、线粒体、皮层颗粒、细胞膜系统及部分核储备等都会被不同程度的降解和吸收，并形成吞噬小体。特别是在不具隐生能力或无 E-E 循环种类中，到遭遇某些不良环境影响时，细胞的自噬现象十分明显。它是维持低代谢率以避开环境压力伤害的一种方式，常伴随着细胞体积的聚缩^[10]。

2.2 包囊形成与解脱过程中核行为的研究

国内外有数位学者曾对休眠包囊形成与解脱过程中大、小核的行为做了研究，结果发现：纤毛虫在包囊的形成与解脱过程中，大核的形态、数目、DNA含量都发生了很大的变化^[26-28]。首先在形态上，大核经历一个由不同程度的扭曲团缩化的蜂窝状到恢复正常的过程。在此期间，大核 DNA 实现分裂、改组，直到脱包囊后的大核数目恢复正常。同时大核的 DNA 含量也有一个先降低后恢复的动态变化。在整个过程中，小核除了相对于大核的位置有稍许改变之外，并未检测到形态或 DNA 含量

上的明显变化。由此表明，大核的某些改变与休眠包囊的形成与解脱有着某种必然的联系。

2.3 包囊壁形成的细胞行为学研究

包囊壁的形成过程至少包括壁物质的合成、转运与包囊壁物质的装配两个阶段。很多种类纤毛虫形成的包囊不同层次的壁物质来源不同^[12]。在形成包囊的早期，细胞中就会存在着各种不同的前体小泡，它是由胞外分泌所形成的，并能够合成一种叫做“de novo”的前体。在前包囊大致呈圆球状时，开始转变为包囊壁物质并以胞器分泌的形式被转运到细胞膜外，经过特定的装配机制作用后，堆积形成层片状的包囊壁。这些包囊壁物质的分泌与装配过程可一直延续到休眠包囊完全形成并成熟。在不同的纤毛虫中，这些前体性物质来源不同，在 *Copodastoeini* 中，它来源于内质网，而在 *Histioglyphus similis* 中，它则来源于高尔基囊泡^[12]。

2.4 包囊细胞的物质代谢和能量利用特征

通过对纤毛虫休眠包囊与营养细胞同工酶组成和活性的比较发现，包囊和营养细胞中相同酶组分中的某些特定酶类，虽然活性有所不同，但在分子结构上能保持稳定，它们是与代谢过程相关的重要酶类^[29]。休眠细胞虽然在结构形态上发生了一系列的变化，但仍像正常细胞一样，进行着物质代谢和能量利用等活动，只是代谢水平很低。自噬泡或自噬小体内细胞自身原有的一些结构性物质则为休眠细胞的物质代谢和能量利用提供基础。自噬泡消化是休眠细胞中物质代谢和能量利用的主要途径^[30]。

3 包囊形成与解脱的作用机理

包囊形成与解脱是由环境中的特定信号(如干燥，代谢废物的积累，饥饿等)引发的。这些外界环境信号激活包囊细胞上特定的“受体”，经胞内一种未知信号链的传导，诱发特定基因的表达^[31-32]。到目前为止，只有一种被称作“包囊形成激活蛋白”(encystment stimulating protein, ESP)的受体类似物被分离出来^[33]。但尚未确定环境信号对特定“受体”的激活方式。Nef^[34]曾提出，*Acanthamoeba castellanii* 包囊的形成源于 DNA 合成的阻抑和体内葡萄糖的缺乏，同样有关源信号是怎样的一个传导过程尚未明确。

Palacios^[4]在研究中发现，包囊形成的过程中会发生大核 DNA 的去甲基化修饰作用，这就表明包囊的形成与新的基因表达有关。并由此认为，包囊特定基因的表达促进了一些新的与包囊形成有关的转录产生，进而合成相关蛋白质并由此对包囊

的形成进行调控。休眠阶段的细胞检测不到有转录活动。在对包裹形成期间所出现的新的转录作用的检测表明，在包裹形成的最后阶段转录活动明显减慢，直到最后完全停止^[4]；因此，这一休眠阶段既是包裹形成的终点（end-point），又是包裹解脱的起点（start point）。Baroin-Tourancheau^[35]证明在休眠包裹中确实存在与包裹形成相关的转录活动，并检测到在休眠包裹细胞与脱包裹细胞的大核中存在着一些营养细胞中不具有的基因序列，并推测这些序列可能在休眠细胞的解脱过程中有一定的作用。在 *Sterkiella histriomuscorum* 中也得到相似的结果。

半胱氨酸蛋白酶是一种与包内蛋白质降解与包外基质修饰有关的蛋白酶，它在原生动物中休眠现象中也起着关键性的作用，可能参与了包裹的解脱过程^[36-37]。Villalobos等^[38]研究发现，在培养基中加入半胱氨酸蛋白酶抑制剂后，包裹的解脱过程被阻断，而包裹形成与分裂过程并未受到影响。这也进一步证明了 Chung 和 Ward 的观点。对脱包裹阶段的样品中分离出的半胱氨酸蛋白酶基因的分析结果表明，组蛋白酶基因的产物参与包裹壁的降解，而钙激活蛋白酶基因的产物可能在脱包裹相关的信号传导途径中与细胞内 Ca^{2+} 的释放有关。

包裹的形成是一个依赖于新的基因表达即依赖于 RNA 和蛋白质合成的过程^[26]。但生命活动的主要执行者是蛋白质，而转录后蛋白质的加工修饰作用，同样对包裹的形成与解脱有着重要的意义。一些肾形类纤毛虫包裹的形成就依赖于蛋白质的糖基化修饰作用。蛋白质的合成与降解或受共价修饰等作用而产生的“隐蔽”现象会直接对细胞产生作用进而在个体水平上表现出相应的状况，因此细胞—酶水平的调控在包裹的形成与解脱中占有很重要的位置。

4 包裹现象的研究意义

4.1 有重要的系统学、分类学价值

顾福康等^[39]认为，虽然没理由认为纤毛虫形成包裹具有种群特异性，但从一定类群的纤毛虫产生特定结构的包裹而表现出的遗传与发育特征来看，纤毛虫的包裹现象可能与其系统进化有联系。

Acanthamoeba sp. 的包裹细胞外是由多处有连接的、内、外两个囊层壁组成，在连接点处有非常明显的孔状结构，利于感受外界环境条件的变化。不同种类之间包裹的大小和特征存在着差异性。包裹的形态学特征也因此成了 *Acanthamoeba* sp. 的主要分类依据。

4.2 为环境重建提供了一定的参考价值

Ellegård等^[40-41]研究发现，环境因子不但可以诱导原生动物包裹的形成和解脱，同样也可以影响到包裹的产量和形态。

腰鞭毛虫（dinoflagellates）的生活环境可以强烈影响到其包裹的产量，反过来其生活环境沉积物（sediments）中的包裹产量又可详尽的反映出它们生存的环境状况，如温度、盐度、营养物或工业污染物的输入情况等（Zonneveld等，印刷中）。这样，就可以根据环境中包裹的数量的变化来判断各环境指标的相应性改变。

有关研究结果表明，即使是特定的某一个种类，它所形成的包裹也存在着不同形态上的变化，而这些都与环境的变化有关，因此，可利用这些不同形态的包裹作为一种辅助性手段来反映过去的环境。

4.3 对探讨细胞分化有一定的指导意义

在原生动物中，纤毛虫在形态发生过程中表现出了复杂而有序的模式，包括细胞分裂时口器的形成和体纤毛的集聚等。Lescasse等人^[42]的研究发现，在形成包裹的过程中，*Sterkiella histriomuscorum* 的纤毛和毛基体重新装配，而胞体失水而聚缩成圆球状，“躲避”于保护性包裹内。整个包裹就成了一个高度去分化的细胞（dedifferentiated cell），在脱包裹中，细胞经历重润进入细胞分裂循环，通过对新的毛基体的重新装配并“转运”到适合的位置实现皮层结构的重建，使其复杂而精密的再分化过程得以展现。所以，*Sterkiella histriomuscorum* 包裹形成与解脱过程中的 E-E 循环途径是研究细胞分化的一个很好的模式。

5 结 语

任何一个物种为保证其自身在生物界的延续，都要“付出”一定的适应代价（adaptation cost）。物种在进化过程中产生衰老基因，以死亡来保证自身的延续。对原生动物而言，以生命活动相对静止的低能耗休眠状态，不但可以抵御各种有害因子，很好的保证种群的稳定延续，也为种群的扩散或迁移提供了有效途径，这种生存策略可以在一定程度上有效降低其适应代价，是对环境长期适应而产生的一种相对优越的生存策略。

纤毛虫的年龄和衰老程度是由无性分裂生殖的次数决定的，包裹的形成可以在很大程度上延长其世代时间，从而延缓了无性系的衰老。所以，从某种意义上来说，原生动物包裹的形成使它在某些方面比高等生物更具“进化”上的优越性。

参考文献:

- [1] BAMFORTH S S. Terrestrial protozoa [J]. *Protozool* 1980 27 (1): 33—36
- [2] CALVO P, FERNANDEZ—ALISEDA M, GARRIDO J et al. Ultrastructure, encystment and cyst wall composition of the resting cyst of the peritrich ciliate *Opisthomonecta henneyi* [J]. *Eukaryot Microbiol* 2003 50 (1): 49—56
- [3] CORLISS J O, ESSER S C. Comments on the role of the cyst in the life cycle and survival of free-living protozoa [J]. *Trans Amer Micro Soc* 1974 93: 578—593
- [4] PALACIOS G, MARTIN-GONZALEZ A, GUTIERREZ J C. Macronuclear DNA demethylation is involved in the encystment process of the ciliate *Colpoda inflata* [J]. *Cell Biol Int* 1994 18: 223—228
- [5] MARTIN-GONZALEZ A, GEMMA P, GUTIERREZ J C. Macronuclear chromatin changes during encystment in the ciliate *Colpoda inflata*. Formation of crystal-like structures in the resting cyst chromatin and nucleolar condensation [J]. *Protistol* 2001 37(2): 121—136
- [6] 陈季武, 倪兵, 顾福康. 两种纤毛虫营养细胞和休眠细胞蛋白组成的比较分析 [J]. *动物学杂志*, 2005a 40(5): 72—76
- [7] EKEUND F, RØNN R. Notes on protozoa in agricultural soil with emphasis on heterotrophic flagellates and naked amoebae and their ecology [J]. *Microbiol Reviews* 1994 15: 321—353
- [8] YONEZAWA F. Encystment process and relation of encystment in *Euplotes encysticus* (Ciliophora) [J]. *Sci Hirosima Univ Ser B Div 1 (Zool)*, 1986a 32: 57—71
- [9] YONEZAWA F. Effects of various cell-free fluid on encystment in *Euplotes encysticus* (Ciliophora) [J]. *Sci Hirosima Univ Ser B Div 1 (Zool)*, 1986b 32: 245—254
- [10] GUTIERREZ J C, CALLEJAS S, BORNIQUE L et al. Ciliate cytophagy: a microbial strategy against environmental starvation [J]. *Int Microbiol* 2001 4: 151—157
- [11] WALKER G K, MAUGEL R K. Encystment and excystment in hypotrich ciliates II. *Diphrys scutum* and remarks on comparative features [J]. *Protistologica* 1980 16: 525—531
- [12] CALVO P, TORRES A, PEREZ-SILVA J. Ultrastructural and cytochemical study of the encystment in the hypotrichous ciliate *Histiculus similis* [J]. *Arch Protistenol* 1986 132: 201—221
- [13] VERNI F, ROSATI G, RICCI N. The cyst of *Oxytricha bifaria* (Ciliata: Hypotrichida) II. The ultrastructure [J]. *Protistologica* 1984 20: 87—95
- [14] FOISSNER J, FOISSNER W. The fine structure of the resting cyst of *Kahlella simplex* (Ciliata: Hypotrichida) [J]. *Zool Anz* 1987 218: 65—74
- [15] DIAZ S, MARTIN—GONZALEZ A, BORNIQUE L et al. Cytophagy elongata (Colpoda: Ciliophora): some aspects of ciliary pattern, division, cortical and nuclear changes during encystment and resting cyst ultrastructure [J]. *Europ Protistol* 2000 36: 367—378
- [16] CHAVEZMUNGUIA B, OMANAMOLINA M, GONZALEZ LAZARO M et al. Ultrastructural study of encystment and excystment in *Acanthamoeba castellanii* [J]. *Eukaryot Microbiol* 2005 52(2): 153—158
- [17] MATSUSAKA T, NAKAMURA T, NAGATA K. Ultrastructure, disintegration and formation of a cirrus in the vegetative encysting ciliate *Histiculus muscorum* [J]. *Electron Microsc* 1984 33: 217—229
- [18] MULISCH M. Chitin in protistan organism distribution, synthesis and deposition [J]. *Europ Protistol* 1993 29: 1—18
- [19] TBBS J. Covalent binding of protein in polyamine in the cyst coat of the protozoan *Colpoda steinii* [J]. *Eur Biochem* 1982 122: 535—539
- [20] ROSA R M, SARMIENTO R, TORRES A et al. Solubilization and electrophoretic studies of cyst wall proteins of a hypotrichous ciliate [J]. *Biol Cell* 1989 67: 271—279
- [21] ZQUIERDO A, MARTIN-GONZALEZ A, GUTIERREZ J C. Resting cyst wall glycoproteins isolated from two colpodid ciliates are glycine-rich proteins [J]. *Cell Biol Int* 2000 24(2): 115—119
- [22] FARMER J O. The protozoa: introduction to protozoology [M]. The C V Mosby Company 1980
- [23] BAMFORTH S S. Interactions between protozoa and other organisms [J]. *Agric Ecosyst Environ* 1988 24: 229—234
- [24] 张丽萍. 原生动物包囊的研究及其意义 [J]. *孝感师专学报: 自然科学版*, 1998 18(4): 54—57
- [25] CIEGG J S. The physical properties and metabolic status of *Acanthamoeba* cysts at low water contents: the “water replacement hypothesis” [C] // LEOPOLD A C, ed. *Membranes, Metabolism and Dry Organisms*. Ithaca, NY: Cornell University Press 1986: 169—187
- [26] GUTIERREZ J C, MARTIN-GONZALEZ A, CALLEJAS S. Nuclear changes, macronuclear chromatin reorganization and DNA modifications during ciliate encystment [J]. *Europ Protistol* 1998 34: 97—103
- [27] KARAJAN B P, POPENKO V I, OLGA G. Fine structure of nucleoli in the ciliate *Dilinium nasutum* [J]. *Protistol* 2003 3(2): 99—106
- [28] TIANO L, CHESSA M G, CARRARA S et al. Mam-

nuclear chromatin structure dynamics in Colpoda infante (Protozoa: Ciliophora) resting encystment [J]. Europ Biochem 1999 43(2): 113—120

[29] 陈季武, 李艺松, 曾红, 等. 膜状急纤虫(原生动物, 纤毛门)休眠包裹与营养期细胞同工酶组成和活性的比较 [J]. 细胞生物学杂志, 2005b 27: 590—592

[30] 吴月华, 季玲妹, 顾福康. 原生动物细胞休眠现象的研究进展 [J]. 动物学杂志, 2003 39(5): 91—95

[31] HIRUKAWA Y, NAKATO H, IZUMI S et al. Structure and expression of a cyst specific protein of Acanthamoeba castellanii [J]. Biochim Biophys Acta 1998 1398: 47—56

[32] MASAHIRO Y, TOMOKO W, TATSUOMI M. Effects of salt concentration and bacteria on encystment induction in ciliated protozoan Colpoda sp. [J]. Protozool Acta 2004 43: 93—98

[33] YANG S, VILLEMEZ C L. Cell surface control of differentiation in Acanthamoeba [J]. Cell Biochem 1994 56: 592—596

[34] NEFF R F, NEFF R H. The biochemistry of amoebic encystment [J]. Symp Soc Exp Biol 1969 23: 51—81

[35] BARON-TOURANCHEAU A, MORIN L, YANG T et al. Messenger RNA in dormant cells of Sterkiella histriomuscorum (Oxytrichidae): identification of putative regulatory gene transcripts [J]. Protist 1999 150: 137—147.

[36] CHUNG Y B, KONG Y, DO I J et al. Excystment of Paragonimus wetacercariae by endogenous cysteine protease [J]. Parasitol 1995 81: 137—142

[37] WARD W, ALVARADO L, RAWLINGS N D et al. A primitive enzyme for a primitive cell: the protease required for encystations of Giardia [J]. Cell 1997 89(3): 437—444

[38] VILLALOBLO E, MOCH C, FRYD-VERSAVEL G et al. Cysteine proteases and cell differentiation: excystment of the ciliated protist Sterkiella histriomuscorum [J]. Eukaryotic Cell 2003 2(6): 1234—1245

[39] 顾福康, 张作人. 纤毛虫形成包裹和脱包裹的研究及其意义 [J]. 动物学杂志, 1992 27(5): 48—53

[40] ELIEGAARD M, LEWIS J, HARDING J. Cyst theca relationship: life cycle and effects of temperature and salinity on the cyst morphology of GonYaulax balitica sp. nov. (Dinophyceae) from the Baltic Sea area [J]. Phycol 2002 38: 775—789

[41] ELIEGAARD M. Variations in dinoflagellate cyst morphology under conditions of changing salinity during the last 2000 years in the Limfjrd, Denmark [J]. Rev Paleobot Palynol 2000 109: 65—81

[42] LESCASSE R, GRISVARD J, FRYD G et al. Proposed function of the accumulation of plasma membrane type Ca^{2+} -ATPase mRNA in resting cysts of the ciliate Sterkiella histriomuscorum [J]. Eukaryotic Cell 2005 4(1): 103—110

Advances in the Studies on Cysts of Protozoans

XU Run-lin, LI Jing, BAI Qing-sheng
(School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China)

Abstract: It is common for almost all protozoans to encystment under certain conditions. Compared with some higher life forms, the phenomena of encystment in protozoa is a more ascendant survival strategy in certain meaning since it can reduce the cost of adaptation. This paper reviewed the research progresses about the cysts, especially the resting cysts of protozoans, mainly focused on the characteristics of morphologies, structures, constituents and living activities, as well as molecular mechanism and significance of encystment for the protozoans, also cell behavior during encystment and excystment was involved based on the references reported.

Key words: protozoan, cyst, encystment, excystment