

# 冠突伪尾柱虫(*Pseudourostyla cristata*) 有性周期中的四次皮膜改组

金立培

(中山大学生物学系, 广州 510275)

**摘要** 应用改良的蛋白银染色技术重新审视冠突伪尾柱虫接合生殖全过程, 不仅弄清了许多以前未曾观察到的演变细节, 而且新发现存在第四次皮膜形态发生现象.

**关键词** 纤毛虫, 有性生殖, 发育, 皮膜改组

**分类号** Q954.43

前文<sup>[1~3]</sup>报道了冠突伪尾柱虫接合生殖期间的核器发生和皮膜形态发生的过程, 其中包括 1 次预备分裂、3 次成熟分裂、合子核形成及 2 次合子后分裂、大小核原基的分化和大核原基的发育等核器演化, 以及 3 次纤毛系统的改组. 在研究小核的体细胞功能时, 使用改良的蛋白银染色技术, 以有小核体之间的接合作为对比, 又重新审视了全过程, 除进一步证实了上述结果外, 还获得了一系列有关发生过程的细节, 尤其是发现并证明存在一次新的皮膜形态发生, 即第四次纤毛系统改组. 关于第四次皮膜改组, 在其它腹毛类纤毛虫的有性生殖过程中, 尚未见有类似的报道<sup>[4]</sup>.

## 1 材料和方法

### 1.1 纤毛虫细胞株系

本实验所用冠突伪尾柱虫(*Pseudourostyla cristata*)为 2 号和 4 号两个细胞株, 于 1986 年夏在上海市郊采集分离; 28 号(2×C<sub>5</sub>)和 46 号(4×6)分别源于 1986 年秋 2 个交配组合的克隆后代, 是 2 个年青的细胞系. 它们分属 4 个不同的交配型, 其中任何 2 种细胞配合的后代, 其成活率均在 95%左右. 培养方法和接合诱导与以前的报道相同<sup>[1]</sup>.

### 1.2 细胞学观察

按史新柏等的蛋白银染色技术进行制片观察<sup>[5]</sup>, 但作了如下改良: ①以 2:1 的甘油蛋白混和液代替蛋白水. ②以 50%正丁醇直接滴片粘贴, 不另行用火棉胶封固.

收稿日期: 1992-12-30

## 2 结 果

### 2.1 接合体内核器和皮膜的变化

2.1.1 预备分裂 当接合对紧密形成后,接合双方各自近胞口的细胞质内,通常各有1枚小核逐步膨大,但一个接合体内2枚小核同时膨大的现象也时有发生,约占接合对的8%~10%。当接合对形成后8h左右,该小核达最大体积,进入预备分裂的中、后或末期(图版I-1)。这次分裂的一个主要特征是后末期,除伸向两极的纺锤体外,还在其纵轴的四周辐射出一些较短的纺锤丝,呈毛刷状。

2.1.2 成熟分裂和第一次皮膜改组的启动 预备分裂完成后,前子核退化,后子核稍前移并开始膨大,进入第一次成熟分裂前期。当接合10h左右,增至最大体积的核内形成1个大的中央染色质团(图版I-2),并向核的一极辐射染色质丝,而自身则向核的另一极移动。随着染色质丝向核的一极转移和积累,就形成了所谓“伞盖”,另一极的原中央染色质团则越来越小,其间有染色质丝和纺锤丝状物相联(图版I-3),宛如降落伞一样,故称降落伞期。随着一极的染色质团逐渐消失,“伞盖”向中期板移动,第一次成熟分裂进入中期。当分裂转入末期时,接合体左腹棘毛列数根棘毛的左侧出现少量毛基粒(图版I-4),是最早的口围带原基(AZMP),表明第一次皮膜改组是在第一次成熟分裂快结束时被启动的。在随后的3~4h内又相继进行第二次成熟分裂和一次有丝分裂(减数后分裂)。其间,左腹棘毛列左侧的AZMP毛基粒小区增加至10个左右,各小区逐步增大并由前而后合并成一条纵向的带区(图版I-5,6)。虽然左腹棘毛列各棘毛的毛基板与AZMP非常贴近甚至混为一体,但这些毛基板仍清晰可辨,并未解聚(见图版I-6小箭号)。

2.1.3 大核原基的产生和第一次皮膜改组的完成 减数后分裂结束后,前后子核开始膨大呈纺锤形,核内有类似纺锤体的结构形成。前子核为迁移核(雄核),后子核为静止核(雌核)。当雄核互向对方接合体迁移并靠拢雌核时,便融合成合子核(图版I-7)。在此期间,AZMP前段与左腹棘毛列脱离并由前而后组装小膜,而与AZMP脱离开的左腹棘毛列的3~4根棘毛解体,稍后的6~8根右列腹棘毛亦解体,它们解聚的毛基粒就构成了额腹斜棘毛列原基(FVTP)的前段和后段,但并未融为一体(见图版I-7)。与此同时,左右缘棘毛列原基(LMCP和RMCP)各自于左、右缘棘毛列最右一列的中前段形成,由数根棘毛解聚及其间新产生的毛基粒共同组成(图版I-8)。在随后的约3个小时内,合子核连续进行两次合子后有丝分裂,共产生4枚子核。通常1枚膨大成大核原基,另一枚为小核,其余2枚退化(图版I-9~17)。在第一次合子后分裂的中期,背触毛列原基(DBP)于老的背触毛列中段产生。在后期,AZMP已组装小膜近 $\frac{1}{3}$ ,FVTP仍分为前后两段,其前段开始形成“梯档”结构(图版I-10)。当分裂步入末期时,在FVTP前后段的间隙处和AZMP之间出现一小团毛基粒(图版I-11~12)。按其出现的位置,这团毛基粒大约是由左列1~2根腹棘毛的毛基板解聚而成的。随着这团毛基粒的增殖,迅速将FVTP前后段联成一体,所剩余的毛基粒及其后部左列腹棘毛解聚后的毛基粒一起则构成波动膜原基(UMP,图版I-12)。在第二次合子后核分裂的前期,AZMP小膜组装已近完成;左右MCP开始分化成3~4

列;FVTP 呈梯形,前端 3-4 条“梯档”开始一裂为二;UMP 为一条细线,其前端直伸到 FVTP 第一“梯档”的前侧(图版 I-13).当转入中期时,FVTP 分化成左右两列棘毛;UMP 前端开始断开并留下一团毛基粒组成 RFO 棘毛的毛基板,而 DBP 则向前后延伸(图版 I-14,15).在后末期,AZMP 小膜组装完成,其前段向右弯曲;UMP 停止分化成波动膜,并由前而后逐步退化消失(图版 I-16).当一枚子核开始膨大成大核原基时(图 I-17),UMP 完全消失;左列前端第一枚额棘毛后移成为口棘毛(BC).约有一半的接合体没有口棘毛,乃该额棘毛向后迁移失败所致.随后两接合体分开成为接合后体,老的纤毛器消失并由新的取而代之.第一次改组完成后的纤毛器组成及各事体发生的详细资料综合于表 1、表 2.

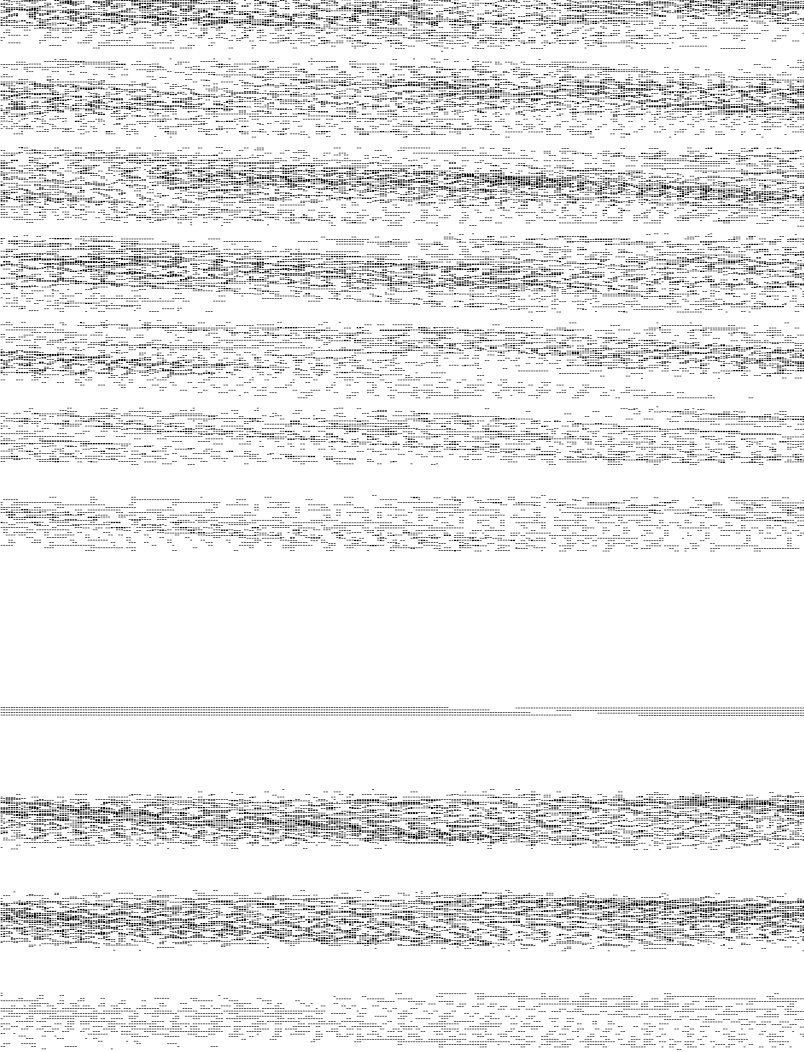
## 2.2 拟包囊的形成和第二次皮膜改组

2.2.1 拟包囊的形成 接合后体形成后,自由泳动约 24h,虫体逐渐缩短(图版 I-18),然后失去全部或几乎全部纤毛器,变成圆球形或纺锤形的拟包囊,停于皿底转入不运动状态.根据蛋白银染色较好的拟包囊计数,完全失去各种纤毛器的约占 30%,其中  $2 \times 4$  为 27.2% ( $\frac{22}{81}$ ),  $28 \times 46$  为 35.7% ( $\frac{20}{56}$ ),而大多数则残留 1 至数根 FC,VC,MC 或 BD,未发现 AZM 小膜残存的现象.在拟包囊形成后的约 3 天内,大核原基相继经历染色体多线化,多线染色体解体,DNA 贫乏期以及大核原基收缩并将一核内物质团排出到细胞质中等阶段,而皮膜则没有出现任何明显的变化<sup>[1,3]</sup>.

2.2.2 第二次皮膜形态发生 当一核物质团被排出之后,大核原基即行收缩变小,其皮膜上首先出现两列不连续的毛基粒小区(图版 I-19).右列较长,为 AZMP;左列较短,为 LMCP.随着各原基毛基粒小区的增大,开始由前而后逐步合并(图版 I-20,21),并自 AZMP 前端右侧分出部分毛基粒和新产生的毛基粒一起组成 FVTP,而大核原基则开始伸长,一枚小核膨大进入有丝分裂的前期.此后,合并成带状的 AZMP 由前而后组装小膜;FVTP 由前而后变为梯形,其后端仍与 AZMP 联成一体;RMCP 和 DBP 相继于右侧和背部出现;而 FVTP 分化成“梯档”后其左侧剩余的毛基粒则集成 UMP(图版 I-22~24).在此期间,一枚膨大的小核变为纺锤形,进入有丝分裂的早中期,而大核原基则伸展成长带结节状,或继续保持棒状或者分叉等形态.当 AZMP 小膜组装近完成时(图版 I-25),FVTP 自前而后一裂为二,后段 4~7 条“梯档”则一裂为三,左侧这 4~7 个毛基板将演化成 TC,FVTP 后部与 AZMP 已完全脱离;LMCP 和 RMCP 各分化成 3~4 列;UMP 有两种情况,一种其前端直伸至 FVTP 第一“梯档”左侧,当端部与 UMP 断裂后就留下一团毛基粒分化成 RFO;另一种其前端不伸至第一“梯档”,端部不断裂也不形成 RFO.随着各纤毛器原基的进一步分化、伸展和定位,虫体变长,一枚小核进入分裂的后、末期,而大核原基分裂成 3-8 枚大核或继续保持一些不规则的正在缢裂的状态(图版 I-26).在此过程中,FVTP 左列最前一根棘毛在多数细胞向后迁移成 BC,不后迁的细胞则没有 BC,二者的比为 45:18.第二次皮膜改组完成后的纤毛图式比较正常(表 1,图版 I-27),但各纤毛器的个员数大大低于营养体,也低于第一次改组后的接合后体.其它有关核器和皮膜演化的详情列于表 2.由于某些细胞内存在食泡,表明第二次改组后的虫体已能摄食.

## 2.3 第三和第四次皮膜改组

2.3.1 第三次皮膜改组 第二次皮膜改组结束后 3~4h,长带状的大核须进行一次 DNA



合成,先在两端同时形成改组带并向中间移动而会合(图版Ⅱ-27)。DNA合成完毕后即开始第三次改组。其方式与无性生理改组极为相似,一个最明显的区别是,大核象二裂那样要经历一个融合大核时期。在改组初期,有的虫体具大核3~9,有的仍处于缢裂之中。小核2~4枚,其中2枚是配后二改时期1枚小核有丝分裂的产物,而3枚中有1枚,4枚中有2枚是合子后核Ⅰ裂所遗留下的正在退化的小核,有的直到第四次改组时才完全消失。在这些小核中,通常只有1枚膨大进入分裂相,两枚同时进行有丝分裂的现象较少见。根据此期55个细胞的统计,具有2,3,4枚小核虫体的数量比依次为28:23:4,其中1枚或2枚进入分裂相的虫体数比为50:5。此时每一虫体AZM小膜数平均约35片(二改的结果),变化幅距在26~48片之间(见表1),而AZM-C最右一片小膜的位置接近虫体的右前方(图版Ⅱ-27,图版Ⅲ-28,30B)。这些数据和形态是区别三改与四改初期的重要标志。

首先,AZMP以不连续的毛基粒小区出现于左腹棘毛列的左侧及周缘(图版Ⅲ-28),共约6~8个小区。随着各小区的增大,AZMP自前而后联成一条纵带(图版Ⅲ-29),内外UM开始自前端解聚。与此同时,一枚小核开始膨大进入有丝分裂前期。其后,大核缢裂成数枚并开始缩成圆球形(图版Ⅲ-30,31)。值此,内外UM解聚完成,其毛基粒连同胞口前庭壁上出现的毛基粒一起组成一个所谓袋状结构(POCK),成为UMP的前段。而BC、近胞口的LVC的3~4根棘毛的毛基板和其后的6~8个RVC毛基板亦解聚,此三者的毛基粒由前而后合并成FVTP(无BC的虫体则由后二者组成FVTP)。同时,AZMP由前而后逐步与LVC分离,其前端与老的AZM衔接并自前而后组装小膜。自AZMP脱出的LVC毛基板开始解聚,其毛基粒在AZMP和FVTP之间合并成一条窄带,即UMP的后段。随着毛基粒的增加,前后段便连接成一完整的UMP。左右MCP亦于此时出现,由左右缘棘毛列各自最右一列的中前部的3~4个毛基板解聚而成。当缩成圆球形的大核相互靠拢合并为一枚融合大核时(图版Ⅲ-32,33),AZMP组装小膜已过大半;FVTP呈梯形,然后自前而后一裂为二;UMP前端位于FVTP第一“梯档”之左前方并留下一团毛基粒组成RFO,UMP自身则萎缩一小段毛基粒而与RFO脱离;左右MCP呈带状并开始分化成列;DBP亦于此期形成于各老的背触毛列中段并向前后伸延。与此同时,老的AZM-L前段约5片小膜的右半部逐渐消失,而左半约10~15片小膜与其右半裂开(见图版Ⅲ-32),随之亦消失,并在AZM-L和AZM-C之间留下一段间隙。随着AZM-L向前迁移,其前端小膜逐渐与AZM-C的左端衔接,直至间隙消失(图版Ⅲ-33,35,36),由老的AZM-C,改造过的老AZM-L和AZMP组装的小膜等三大部分整合成新的AZM。在此期间,融合大核连续分裂数次,小核进入分裂中期,FVTP左列最前一根棘毛后迁成为BC,FVTP最后5~9条“梯档”一分为三,左则这5~9根棘毛稍作位移就成为斜棘毛列(图版Ⅲ-33,34)。当各新的纤毛器分化、定位完成后,老的残留的纤毛器随之消失,虫体伸长,小核进入后末期(图版Ⅲ-37),从而结束了第三次改组。

第三次皮膜改组完成后的虫体含大核约20枚(13~30),小核3~5枚(含合子核后Ⅰ裂遗留下来尚未完全退化消失的1~2枚),其纤毛器结构更趋正常,但个员数仍少于营养体(表1),其它有关资料详于表2。

表 1 冠突伪尾柱虫有性周期中四次皮膜改组结果比较

Tab. 1 Comparison of the result of the four cortical reorganizations during sexual reproduction in *P. cristata*

皮膜改组	交配组合	UM	胞咽	口棘毛 (BC)	AZM 小膜数*	FVT 棘毛数*	缘棘毛 总列数	背触毛 列数
第 1 次	2×4	无	残余	部分有	44.5±4.69(30) [36~53]	53.1±7.13(30) [40~68]	6~8	6~8
	2S×46	无	残余	部分有	44.9±5.95(30) [35~61]	56.3±7.45(30) [43~73]	6~8	6~8
第 2 次	2×4	较短	较小	部分有	35.0±5.05(30) [26~47]	39.4±5.90(30) [30~54]	6~8	6~8
	28×46	较短	较小	部分有	35.6±3.82(30) [30~48]	37.8±5.93(30) [28~52]	6~8	6~8
第 3 次	2×4	正常	正常	有	67.7±4.78(30) [59~78]	57.1±4.20(30) [45~64]	9~14	8~9
	28×46	正常	正常	有	64.6±5.81(30) [56~78]	63.0±4.35(30) [54~71]	9~14	8~9
第 4 次	2×4	正常	正常	有	87.3±7.34(30) [76~109]	71.8±4.35(30) [65~79]	9~14	8~9
	28×46	正常	正常	有	83.4±8.60(30) [72~112]	70.6±4.16(30) [64~78]	9~14	8~9
对照 (交配 时各细胞 系的纤 毛器)	2	正常	正常	有	85.2±12.34(30) [53~110]	70.8±7.68(30) [52~85]	9~14	8~9
	4	正常	正常	有	87.0±9.98(30) [67~108]	74.8±8.75(30) [59~86]	9~14	8~9
	28	正常	正常	有	80.8±13.5(30) [54~102]	73.7±8.70(30) [59~88]	9~14	8~9
	46	正常	正常	有	86.2±12.36(30) [49~113]	73.4±7.74(30) [58~92]	9~14	8~9

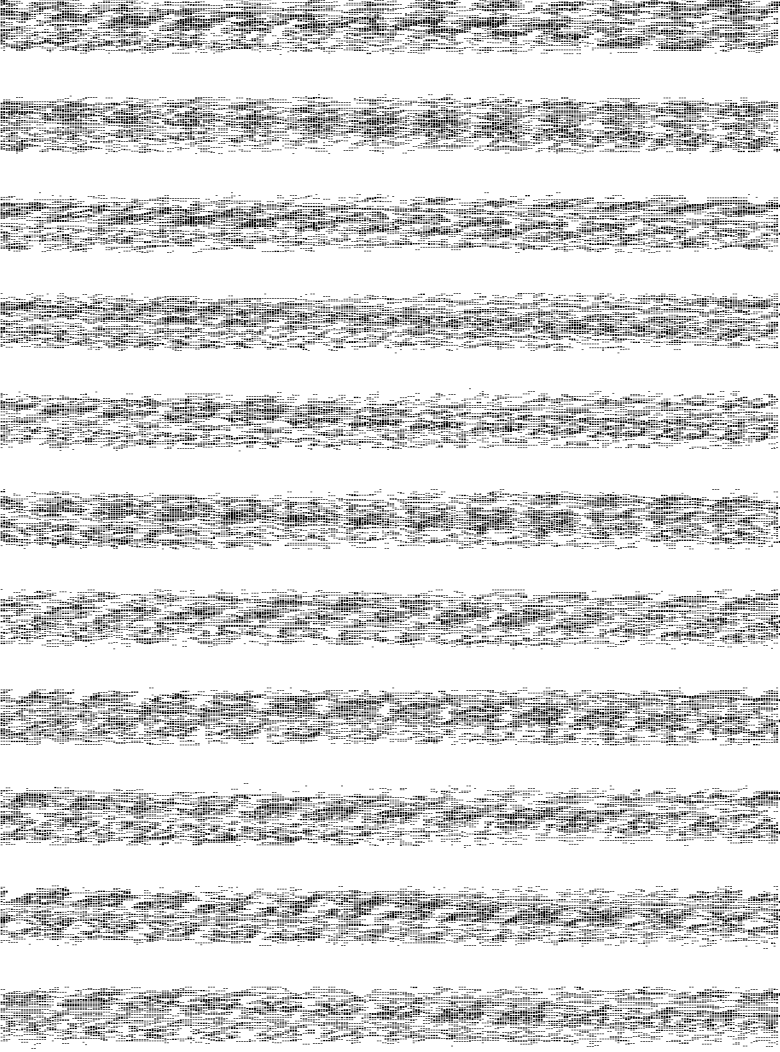
\*  $\bar{x} \pm SD$  (样品数) [变化幅距]

2.3.2 第四次皮膜改组 第三次改组完成之后,经过 6h 左右便开始第四次皮膜改组。改组之前,大核同样要进行一次 DNA 合成。与第三次改组之前所不同的是,每大核仅有一条改组带。这次改组亦是以生理改组的方式进行,但同样要经历一个融合大核时期。它与第三次改组的主要区别是,初期虫体含大核较多,约 20 枚左右(图版 V-38~40),没有带状的大核;小核数亦较多(3~5 枚),且步入有丝分裂相的也较多(1~3 枚)。根据 76 只融合大核前后期的细胞统计,含 3,4,5,枚小核的细胞数依次为 26:31:19,含 1,2,3 枚分裂相小核的细胞数依次为 12:58:6。此外,四改初期虫体 AZM 小膜数(三改的结果)较三改初期的(二改的结果)多(表 1),AZM-C 最右端的小膜位置较后,离虫体前端较远(图版 III-27,28,30B 和图版 V-38,39)。除上述差别外,第四次皮膜改组的整个发育程序,各纤毛器原基的起源和分化与第三次改组的全过程无异(图版 V-39~46,表 2)。第四次改组完成后,虫体具大核 60 枚左右,小核 4~8 枚(根据 62 只四改后的虫体统计,具 4,5,6,7,8 枚小核的细胞数依次为 5:18:22:15:2),与营养体相似。各种纤毛器的个数亦达到营养体的水平(见表 1)。第四次改组完成后 1 天左右,虫体开始配后第一次二裂,进入新的无性周期。

表 2 冠突伪尾柱虫有性周期中核器和皮膜的发育时序

Tab. 2 Time - course of nuclear and cortical development during sexual reproduction in *P. cristata*

时间	(细胞状态)/[老纤毛器]/ 老大核的变化	小核周期和大核 原基的发育	新纤毛器的发育
0	(紧密配对)/[UM 消失]	预备分裂前期	
1	[AZM-L 前段消失]		
3	空泡化		
8		预备分裂中期	
10		减数分裂 I 前期	
11		“降落伞”时期	
13	空泡消失, 染色质位于核周	减数分裂 I 中期	
14		减数分裂 I 后期	第 1 次改组 AZMP 出现
15		减数分裂 II 前期	
17		减数后有丝分裂	AZMP 呈带状, FVTP 出现
19		配子核交换、融合	AZMP 前端组装小膜, MCP 出现
20		合子后有丝分裂 I 中期	
21		合子后有丝分裂 II 前期	UMP 和 DBP 出现
22	[AZM-L 后端消失]/ 染色质呈分散小粒	合子后有丝分裂 II 后末期	分化完成, AZM 前端右弯, UMP 退化
23	[AZM-C, FC, VC, MC 开始 消失]	新小核和大核原基形成	
24	(接合体分离)/[少数 AZM-C, FC, VC, TC 及 MC 尚存]	大核原基膨大	新纤毛器迁移、定位
48	[接合后体收缩]		纤毛器逐步消失
50	[拟包裹]		所有纤毛器消失或残存少 量棘、触毛
98		染色体出现, 多倍化开始	
108		多线染色体	
115	染色质颗粒消失	DNA 贫乏期	
123		大核原基收缩, 排出一核团 块, DNA 合成	第 2 次改组 AZMP 和 LMCP 出现
130	大核消失	大核原基缢裂, 一小核分裂	第 2 次改组完成
135		大核呈圆球形	第 3 次改组 AZMP 出现 其它原基相继出现和分化
136		融合大核	
140		约 20 枚大核, 1~2 小核分裂	第 3 次改组完成
146		大核呈圆球形	第 4 次改组 AZMP 出现
148		融合大核分裂	各原基分化
150		约 60 枚大核, 2~3 小核分裂	第 4 次改组完成
180	(配后第一次细胞分裂)		



### 3 讨 论

在腹毛类纤毛虫有性周期中多发生两次或三次皮膜改组<sup>[4]</sup>,而发现冠突伪尾柱虫连续进行四次皮膜形态发生的现象尚属首例.为了对重复改组现象作出合理解释,依据冠突伪尾柱虫、棘尾虫第一次皮膜改组时各纤毛器原基出现的时序和位置与无性二分裂时后仔虫的情况基本相同等特点<sup>[2,6]</sup>,吴兆宽认为第一次改组具有无性的本质,是无性周期和有性周期异时重叠的结果<sup>[4]</sup>.史新柏曾把第一次改组看作幼体发育不全<sup>[7]</sup>,我们亦曾有过类似的想法<sup>[2]</sup>,现在看来是欠妥的,因为这次改组在配子核发生的早期就已启动,故称之为胚前发育(progenesis)似更恰当.

冠突伪尾柱虫的第二次改组发生于拟包囊晚期,大核原基经历了染色体多线化和 DNA 贫乏期.所有的观察表明,这次改组始于大核原基排出一核物质团之后并开始收缩之时.这种时间上的关联性,暗示大核原基的正常发育,通过核内基因组的重大改组、删除和修饰<sup>[8]</sup>,是发动第二次改组的真正动因.这也可以从另一个侧面得到支持,若干扰游仆虫大核原基的正常发育就导致第二次改组失败<sup>[9,10]</sup>.另一方面,冠突伪尾柱虫的第二次改组是在先前皮膜结构完全或几乎完全消失的情况下重新发生的,且各纤毛器原基的起源和出现的时序有别于其它三次改组,也不同于无性二裂和生理改组<sup>[12,14,15]</sup>,如 FVTP 从 AZMP 前端右侧分化而成,UMP 产生于 FVTP 左侧剩余的毛基粒,以及 LMCP 过早地出现等,均说明它是有性过程中一次全新的形态发生事件.这与第二次改组代表了真正的有性改组的观点<sup>[4]</sup>一致.

对于某些腹毛类的第三次改组现象,Tuffrau 等人认为它是配后第一次二裂夭折的结果<sup>[11]</sup>.吴兆宽则将其看成是生理改组<sup>[4]</sup>.冠突伪尾柱虫的第三以及第四次改组过程中,其大核须经过复制、融合等阶段,而小核行有丝分裂,与无性二裂的核行为一致<sup>[12,13]</sup>,但其皮膜形态发生的模式则与生理改组相若<sup>[14,15]</sup>.正因为第三以及第四次改组兼具二裂和生理改组双重特征,作者认为,它(们)既不属二裂夭折,亦非生理改组,而是有性生殖后期一次(冠突伪尾柱虫为两次)特有的形态发生,是第二次甚至第三次皮膜发育不整全(AZM 小膜数及其它体纤毛结构组成均低于正常营养细胞)的必然延续.从纤毛虫有性发育的胚胎观出发<sup>[4]</sup>,如果把第二次改组看成是类似于多细胞生物胚胎发育的话,那么将第三以及第四次改组理解为胚后发育(post embryonic development)或者渐变态(gradual metamorphosis)现象似乎是可取的.依据上述观点,比照多细胞动物有的变态,有的不变态等胚后发育现象,对于腹毛类纤毛虫有性周期中存在二次、三次甚至四次改组的差异同样可以得到理解.

关于发动第三次甚至第四次皮膜改组的机制,目前只能作某些揣测,这里借用 de Terra 提出的口/体比假设<sup>[16]</sup>,对于解释上述问题是有帮助的.de Terra 认为,是否发动一次新的口围带发育的指令信息来自于皮膜本身,取决于原有口围带的大小和细胞体大小的相对比例(口/体比).口/体比大,新口原基的发生受到抑制;口/体比变小,抑制解除,诱发新口原基的产生和发育.冠突伪尾柱虫第二次改组后,胞体很小,AZM 小膜数甚少,其它纤毛器的发育也很不整全.第三次改组后的胞体有所增大,AZM 小膜数及其它纤毛器

的个员数有所增加,但比起正常的营养细胞仍是不整全的.每次改组之后,因虫体进食而胞体逐渐长大,但 AZM 不变,使口/体比下降,就激发了新一轮新口器和其它纤毛器原基的发育.在每一次改组后的生长过程中,虽然胞体有所增大,但胞内物质的积累和结构的变化仍达不到进行二裂的程度,明显的是大核基因的拷贝数不足.这就促成三、四次改组之前,大核出现复制和融合的现象(类似二裂),而皮膜更新则类似于生理改组,形成特有的合二而一的发育模式.

有趣的是,棘尾虫有性周期中共发生 3 次改组,第三次改组后的 AZM 的前、中、后部分别由第一、二、三次改组的口围带拼合而成<sup>[11]</sup>.冠突伪尾柱虫则稍有不同,配后二裂前的 AZM 由第二、三、四次改组的口围带整合而成.每次整合的方式也很特别,前一次改组后的 AZM—L 前段在下次改组时都有一个裂除、修饰和衔接的过程.这一现象亦见于同属异种 *P. Levis* 生理改组之时<sup>[15]</sup>,其它腹毛类纤毛虫中尚未见有类似的报道,很可能是伪尾柱虫属进行口围带调整的特有方式.

### 参 考 文 献

- 1 张作人,庄豪,金立培,冠突伪尾柱虫接合生殖的研究, I 核器演化,动物学研究;1985,6(2):159~167
- 2 张作人,庄豪,金立培,冠突伪尾柱虫接合生殖的研究, II 皮膜形态发生.动物学研究,1985,6(4):79~92
- 3 金立培,“降落伞”核的演化和大核原基的发育.中山大学学报(自然科学版),1991,30(1):81~88
- 4 Ng S F. Developmental heterochrony in ciliated protozoa; overlap of asexual cycles during conjugation. Biol Rev, 1990,65:19~101
- 5 Shi X B, Frankel J. Morphology and development of mirror—image doublets of *Stylonychia mytilus*. J Protozool, 1990,37(1):1~13
- 6 Lu L, Shi X B, Ng S F. Nuclear control of cortical reorganization during sexual reproduction of *Stylonychia mytilus*: a study with amiconucleates. Europ J Protistol, 1991,26:330~339
- 7 史新柏.棘尾虫接合生殖的研究, II 嗜银系的形态发生.动物学报,1976,22(1):71~83
- 8 Ammermann D. Giant chromosomes in ciliates. In: Results and Problems in Cell Differentiation. ed. Hennig W, 1987, 14:59~67
- 9 Kloetzel J A. Nuclear roles in the postconjugant development of the ciliated protozoan *Euplotes aediculatus*. Dev Biol, 1981, 83:20~32
- 10 Kloetzel J A. Evidence for diffusible factor(s) controlling cortical morphogenesis in *Euplotes* exconjugants. J Protozool, 1983, 30:1A
- 11 Tuffrau M, Fryd—Versavel G, Tuffrau H. La reorganisation infraciliaire au cours de la conjugaison chez *Stylonychia mytilus*. Protistologica, 1981,17:387~396
- 12 Jerka—Dziadosz M. *Urostyla cristata* sp. n. (*Urostylidae*, *Hypotrichida*); the morphology and morphogenesis. Acta Protozool, 1964,2:123~128
- 13 Jin L P, Ng S F. The somatic function of the germ nucleus in *Pseudourostyla cristata*: asexual reproduction and stomatogenesis. J Protozool, 1989, 36(4):315~326
- 14 Jerka—Dziadosz M. Morphogenesis of ciliature in the physiological and traumatic regeneration of *Urostyla*

*cristata* Jerka—D ziadosz 1964. 1965, 3: 133~142

- 15 Takahashi T. Reorganization in amiconucleates with defective mouth of the ciliate *Pseudourostyla levis*. *J Protozool*, 1988, 35(1): 142~150
- 16 Terra N DE. Some regulatory interactions between cell structures at the supramolecular level. *Biol Rev*, 1978, 53: 427~463

## Four Rounds of Cortical Development During Sexual Reproduction in *Pseudourostyla cristata*

Jin Lipai \*

**Abstract** During sexual reproduction of *Pseudourostyla cristata*, there are four rounds of cortical reorganization in all. The first one is initiated in anaphase of the first meiotic division and completed after separation of the conjugating mates into two exconjugants. The exconjugants have not UM, and about half of them do not possess buccal cirrus. The cytopharynx remains vestigial. The number of new AZM membranelles and other cirri is reduced compared to the vegetative cell. Afterwards, all or almost all ciliatures generated during the first reorganization disappear with the formation of the spherical paracyst. The second round begins towards the end of the paracyst stage, when the macronuclear anlage from which a vacuolated mass of DNA—poor material has been extruded, contracts. The second cortical development completes shortly before the macronuclear anlage divides or after it has generated 3—9 macronuclei, and a micronucleus enters the first mitotic telophase. The cell gains a new UM, and a normal cytopharynx, and about two thirds of cells have buccal cirrus. The number of new AZM membranelles and other cirri is more reduced in contrast to the cell after the first reorganization. The third round follows closely the second. During the period, the development of ciliary primordia exhibits the same temporal sequence and spatial pattern as in physiological reorganization, but behavior of all 3—9 macronuclei which merge into a single whole first and then divide repeatedly is similar to that in binary fission. After the third reorganization, the cell possesses normal ciliature, but the number of membranelles and cirri remains reduced. Finally, the fourth round comes when the cell has about 20 (13~30) macronuclei. The process and the way in the fourth is the same as in the third. After the fourth reorganization, the cell recovers the normal ciliature of the vegetative cell and undergoes the first binary after conjugation in one day.

**Keywords** ciliate, sexual reproduction, development, cortical reorganization

---

\* Department of Biology, Zhongshan University, Guangzhou 510275