

# 原生动物细胞休眠现象的研究进展\*

吴月华 季玲妹 顾福康\*\*

(华东师范大学生命科学学院 上海 200062)

**摘要:** 原生动物细胞在一定条件下形成包囊是一较普遍的现象。本文总结了原生动物细胞休眠现象的研究,包括休眠细胞的结构分化,细胞生命活动特征,与细胞休眠过程相联系的大核 DNA 的变化及其在转录水平的表达调节和转录后蛋白质的修饰等的进展。并预期,关于休眠细胞的分化及其基因调控,蛋白质的修饰,细胞信号的传递及其细胞骨架的作用等,可能是未来研究的主要方面。

**关键词:** 原生动物; 形成包囊; 休眠细胞

**中图分类号:** Q952 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2004)05-91-05

## Advances in the Study on Resting Cells in Protozoa

WU Yue-Hua JI Ling-Mei GU Fu-Kang

(Department of Biology, East China Normal University, Shanghai 200062, China)

**Abstract:** It is common to encystment under certain condition in protozoa. This paper reviews the research progress about the resting cells of protozoa, including the characteristics of structure differentiation and living activities, the changes of the macronuclear DNA, transcription and the modification of proteins, which are related to the encystment process. The transmission of cell-signal molecules and the role of cytoskeleton in the differentiation and regulation of the resting cells may be the major research aspects in the near future.

**Key words:** Protozoa; Encystment; Resting cells

原生动物在一定条件下,如温度的突变、食物的缺乏、pH 的改变及种群密度过高等,细胞会团缩化并逐渐失去某些结构,同时分泌物形成保护性的包囊壁,成为休眠细胞。对原生动物休眠现象研究较多的是纤毛虫。研究原生动物细胞休眠现象,已成为揭示真核细胞的结构与功能、细胞模式形成与控制机理的一个重要方面<sup>[1]</sup>。多年来,对原生动物休眠细胞的形态学、细胞结构的分化等方面已做了较详细的研究。近 10 年来对休眠细胞的生命活动特征、结构分化的调控机理等方面也进行了多方面的探索,到目前为止,已积累了较多的资料。

### 1 休眠细胞的结构分化和生命活动的特征

**1.1 休眠细胞结构的分化** 原生动物形成包囊期间,细胞收缩,细胞质向细胞外分泌物形成包囊壁结构,最终细胞处于包囊内,成为圆球形或近圆球形的休眠

细胞。许多情况下,包囊壁的形成与内质网和高尔基体有关。在阔口尖毛虫(*Oxytricha platystoma*)中,细胞形成包囊时,细胞质内出现内质网和不同大小的囊泡组成的包囊壁前体,其前体的产生与内质网相联系<sup>[2]</sup>;冠突尾柱虫(*Pseudourostyla cristata*)形成包囊期间,胞质内产生由许多膜管聚集在一起的高尔基体,高尔基体分泌物组成颗粒层、内层壁及外层壁的壁结构<sup>[3]</sup>。

休眠细胞的包囊壁由数层构成,不同种类的休眠细胞其壁结构不同。腹毛类纤毛虫如似织毛虫(*Histiculus similis*)、魏氏拟尾柱虫(*Paraurostyla weissei*)及缘毛类纤毛虫等的休眠细胞都有外层、中层、内层和颗粒层四层壁结构。外层薄而致密,由纤维物质组成;

\* 国家自然科学基金资助项目(No. 30270160);

\*\* 通讯联系人, E-mail: fkgu@bio.ecnu.edu.cn;

第一作者介绍 吴月华,女,25岁;研究方向:原生动物细胞及分子生物学。

收稿日期:2004-02-09,修回日期:2004-07-15

中层疏松,由几丁质组成;内层厚而致密,由糖蛋白和酸性粘多糖组成;颗粒层厚薄不均,由颗粒物质组成。大尾柱虫(*Urostyla grandis*)、肾形虫(*Colpoda cucullus*)的休眠细胞由三层包裹壁结构组成;粘游仆虫(*Euplotes muscicola*)的休眠细胞由两层不同的包裹壁构成<sup>[4]</sup>。

不同种类的细胞形成包裹时的皮层结构显示不同程度的分化,其中,有些种类的皮层纤毛器和微管都被吸收,例如阔口尖毛虫<sup>[2]</sup>。有些种类的皮层细胞质则保留了部分基体和微管,例如冠突伪尾柱虫<sup>[5]</sup>。游仆虫皮层纤毛器的纤毛杆被部分或全部地吸收,毛基体被保留下来,残留的纤毛杆周围微管和中央微管仍具有“9+2”结构,毛基体中的三联体微管中央形成微管形结构聚合体,例如包裹游仆虫(*Euplotes encysticus*)<sup>[6,7]</sup>。

细胞在形成包裹的过程中,细胞的结构进行了一系列有序的变化。在某些原生动物形成包裹时,细胞分泌纤维状物质,首先沉积在细胞的口部周围,细胞变长,沉积物然后包围在细胞的后半部分,细胞内的细胞器出现连续的变化,最终细胞形成包裹<sup>[8]</sup>。

采用免疫荧光方法显示包裹游仆虫休眠细胞的微管结构组分的动态变化,其中微管蛋白主要有三个去向,例如处于自噬泡内被消化,以“微管蛋白库”的形式分布于细胞皮层和细胞质中或保留在残留基体中<sup>[9]</sup>。

虽然休眠细胞中绝大部分微管结构都退化瓦解,但类中间纤维-核纤层-核骨架体系依然存在,并且保持了与营养细胞中同种结构基本相似的形态。这一结果表明,类中间纤维-核纤层-核骨架体系可能是一类较微管类骨架结构更为稳定的细胞结构<sup>[5]</sup>。

**1.2 休眠细胞的生命活动特征** 休眠细胞处于相对静止不动的状态,其细胞取食、生长和分裂停止,但仍经历着类似于营养细胞中发生的细胞与环境间的物质交换、细胞内消化和能量利用的过程。

由透射电镜术观察到魏氏拟尾柱虫休眠细胞包裹壁的颗粒层中有大量的膜性小泡,在表膜附近也有类似于颗粒层中的小泡样结构,这揭示了颗粒层与表膜之间可能经历着与细胞生命活动相联系物质交换过程<sup>[10]</sup>。

线粒体是为细胞生命活动提供直接能量的细胞器。在休眠细胞中,它或以单个分散分布在细胞质内,或多个相互聚集在一起,也常见部分线粒体经历被消化、瓦解的过程<sup>[2,6,10,11]</sup>。虽然线粒体在不同种类的休眠细胞中显示不同的结构特征,但它们的存在表明休眠细胞仍然经历着与能量代谢相联系的过程。

在纤毛虫形成包裹期间和休眠包裹中均观察到自噬泡和自噬泡消化现象。自噬泡将微管结构、线粒体

和其它细胞质内含物包裹起来,并将其消化,这是细胞将原有结构进行能量贮存、转化和利用的一种重要形式<sup>[10]</sup>。自噬泡相当于营养期细胞的食物泡,自噬泡消化是休眠细胞中物质利用和能量获得的主要途径。

由电镜酶细胞化学方法观察到,休眠细胞中自噬泡具有酸性磷酸酶的活性,内质网具有葡萄糖-6-磷酸酶的活性,线粒体具有琥珀酸脱氢酶的活性,这些现象也表明休眠细胞中存在着类似于营养细胞中的物质和能量利用、吸收及糖原的分解代谢等功能活动<sup>[11-13]</sup>。

## 2 休眠现象的分子作用机理

**2.1 大核 DNA 结构及含量变化** 纤毛虫形成包裹过程中,大核融合收缩成圆球,脱包裹期间,大核 DNA 经历改组,分裂,核数目恢复正常<sup>[14-16]</sup>。采用细胞显微光度术对包裹游仆虫包裹形成和脱包裹过程中不同时期细胞大、小核面积以及大核 DNA 相对含量的测定发现,休眠细胞大核 DNA 含量约是营养期细胞的 50%,脱包裹过程中大核 DNA 含量逐渐恢复正常;而小核的形态和 DNA 含量均无明显变化<sup>[17]</sup>。大核的变化对细胞形成包裹和脱包裹具有某种联系。

**2.2 大核 DNA 分子的甲基化修饰作用参与休眠包裹的形成** DNA 的甲基化是哺乳动物基因的显著特征。它是以甲基转移酶作用,以 3-腺苷甲硫氨酸为甲基供体,将甲基转移到 5'胞嘧啶的位置上。启动子的甲基化对基因表达有明显的抑制作用。在原核生物中,DNA 的甲基化可保护其不被噬菌体侵染。在高等生物中,DNA 的甲基化具有抑制转录作用,启动子区 CpG 甲基化密度与转录的抑制程度有关,如果甲基化的密度越高,转录的抑制程度越高。有报道认为,某些基因的表达与控制及细胞分化的维持都是与 DNA 胞嘧啶的甲基化相关的。在纤毛虫中,其大核和小核都存在甲基化胞嘧啶或 6-甲基腺嘌呤<sup>[18]</sup>。利用几种对去甲基化残基敏感的限制性酶,对纤毛虫休眠包裹和营养细胞的 DNA 进行酶切,发现休眠细胞的 DNA 和营养细胞的 DNA 酶切的片段是不同的。休眠包裹 DNA 能被 *Hsp* I 酶切,表明 5'甲基胞嘧啶发生了去甲基化<sup>[19]</sup>。DNA 的去甲基化表明某些基因有新的表达,因此特定 DNA 的去甲基化的修饰作用可能与休眠现象的形成有关。

**2.3 mRNA 结构及其表达** 基因的表达调节大多发生在转录水平上。因此,纤毛虫包裹的形成及脱包裹现象的产生、细胞结构的分化及脱分化与细胞内特定基因的表达相关。Palacios 等(1990)根据以往的形态学研究提出了一个旨在解释纤毛虫形成包裹机理的通用模式:认为包裹特定基因的表达促使一些新的转录本

的出现,从而合成蛋白质来调控包裹的形成<sup>[20]</sup>。为了证明休眠包裹中是否存在与包裹形成相关的转录本, Tourancheau 等以尖毛虫类休眠包裹为材料建立了 cDNA 文库,分离出的转录本已经确定与包裹的形成相关。采用差异分析方法对这些 mRNA 库进行分析,发现其既含有包裹特定的 mRNA,又含有大量的营养期细胞中存在的 mRNA。因此细胞在休眠过程中, mRNA 并没有降解消除。这可能与脱包裹时恢复基础代谢及形态所必需的结构蛋白、调节蛋白及与基础代谢相关的酶的合成等有关。对包裹化相关的基因进行序列分析,发现其中存在两个开放阅读框,此阅读框与目前所知的一类调控蛋白非常相似:(1) nifR3, 细菌氮代谢中的调节元件;(2) CROC-1, 在人体中新发现的一种泛素结合酶的调节因子,能反式激活 *c-fos* 的启动子。纤毛虫中的 CROC-1 开始出现于包裹的形成初期,在休眠包裹细胞和脱包裹细胞中的量几乎不变,在营养细胞中消失。推测在纤毛虫中分离出的与 nifR3 和 CROC-1 类似的这两个大核基因可能具有相同的功能,在休眠细胞及其向营养细胞的分化过程中起着一定的作用<sup>[21]</sup>。

贾第虫 (*Giardia intestinalis*) 的包裹壁中含有 *N*-乙酰半乳糖胺多糖 (GalNAC), GalNAC 在包裹形成期间受 5 种关键酶控制调节。这些酶的编码基因都是在转录水平调节的<sup>[22]</sup>,很可能对包裹的形成有重要的作用。Palacios 等在对形成包裹期间新合成的转录本的检测中,发现转录活动在包裹形成的最后阶段急剧降低甚至停止。因此,这一休眠阶段既是形成包裹的“终点”,也是脱包裹的“起点”<sup>[20]</sup>。Villalobo 等利用 mRNA 差异显示技术对脱包裹调控基因进行研究,结果发现脱包裹过程中有新的基因表达产物。对脱包裹过程中差异表达的 mRNA 进行 RT-PCR,对三种差异表达的 cDNA 进行序列测定,初步确定差异表达的基因既不是管家基因也不是结构基因,而是编码其他已知的一些系统中涉及信号途径的蛋白<sup>[23]</sup>。其中:(1) sth32 编码含 ABC 转运蛋白中一段保守核苷酸序列的 15.5 ku 的疏水球形小蛋白,推测在脱包裹阶段信号传导途径中起作用;(2) 在纤毛虫中的转录本 sth45 是仅在真核细胞中表达含 DHHC (deaf hard and hearing commission) 结构域基因簇的第二位成员,这一基因在核酸及蛋白水平的表达只在人类细胞中研究过,但其功能依然未明。根据其在植物、动物、酵母中的高度保守性推测,这一结构在保守蛋白和 DNA 的靶点的相互作用中发挥重要功能。这类蛋白穿梭于细胞质与细胞核之间,行使大分子的靶定位和信号转导功能。sth45 编码的蛋白及 Tourancheau 等发现的一大核基因都与人类转录因子 CROC-1 同

源<sup>[21]</sup>。sth45 在脱包裹过程中特异表达,推测这可能是与脱包裹的过程相关的关键膜性元件;(3) 在脱包裹过程中 sthZ 并不是一个调控因子,它编码的蛋白与草履虫 (*Paramecium tetraurelia*) 中的 2C 型磷酸酯酶蛋白 (PP2C) 共享较长一段保守结构域,而这一蛋白定位于草履虫的细胞质、核及纤毛中,参与细胞质、核及纤毛动力蛋白的调节<sup>[24]</sup>。

**2.4 转录后蛋白质的修饰作用** 蛋白质的合成与降解,直接对细胞产生作用,使细胞表现出包裹形成和脱包裹的现象。所涉及的结构蛋白和调节蛋白的合成、表达受到多种因素的影响。例如: actin 具有维持细胞形态和运动的功能,在细胞中普遍存在。Mannina-Cela 等(1994)对内变形虫 (*Entamoeba invadens*) 包裹的形成过程中的 actin 进行研究,将 actin 的表达与特定阶段的运动和形态联系起来。采用 TCA 代谢物标记法测得, actin 的合成主要在营养期和形成包裹前期。包裹期 actin 的含量是营养期的 20%。而形成包裹前期和营养期的 actin mRNA 的含量类似,包裹期的 actin mRNA 降至营养期的 50%<sup>[25]</sup>。形成包裹前期 actin 的合成累积的量主要是受 mRNA 量的影响,但是形成包裹后期, actin 减少的速度比 mRNA 的减少速度要快;因此, actin 的合成除与 mRNA 的数量有关外,还有其它机制参与。

在细胞形成包裹的过程中,特定蛋白积累水平的减少,主要是因为合成速度的降低或停止,也可能是因为蛋白质的特定降解,或受其它共价修饰作用而被隐蔽。如纤毛虫的皮层蛋白及核纤层蛋白在特定时期磷酸化而被降解<sup>[26]</sup>。

细胞对外界环境的反应,常发生复杂的信号传递作用,许多大分子都参与这一过程。在对原生动物休眠现象的研究中,已经发现了一系列的信号蛋白酶,这些酶对细胞外环境很敏感。例如半胱氨酸蛋白酶对休眠细胞的脱包裹起直接作用,这种酶是一种信号转导蛋白,对细胞外环境的 pH 非常敏感<sup>[27-30]</sup>。这些信号蛋白在细胞的休眠过程中的具体调节方式尚不清楚。

蛋白质的糖基化起着重要作用。糖基化蛋白的结构发生改变,有利于抵御蛋白酶的降解反应;其次糖基化蛋白中的羟基可大大提高该肽的可溶性。纤毛虫形成包裹过程中有些蛋白被降解,这可能与自噬泡的活动有关,而新合成的蛋白由于糖基化而稳定保存,并参与包裹的形成。Palacios 等认为膨大肾形虫 (*Colpoda inflata*) 休眠包裹的形成依赖于蛋白质的糖基化。采用几种代谢抑制因子对膨大肾形虫糖基化的不同阶段进行研究,其中, Tunicamycin (TM) 是一种糖基化抑制因子,结构类似于 2-脱氧-2-酰氨-CDP,抑制蛋白质糖基化的

起始,当 TM 的浓度在 20 ~ 30  $\mu\text{g/ml}$  时,休眠过程受阻<sup>[31]</sup>。这表明蛋白质糖基化受阻时,休眠受阻,即蛋白质糖基化对休眠包囊的形成有非常重要的作用。

Izquierdo 等发现膨大肾形虫包囊中含有两种糖蛋白,对其氨基酸进行序列分析显示,这两种蛋白质有高度的一致性,都含有丰富的甘氨酸及较多的丙氨酸和亮氨酸,都有较强的疏水性。因此认为构成包囊的糖蛋白具有高度的同源性<sup>[32]</sup>。

### 3 展 望

Presscott 认为,纤毛虫形成包囊过程可能发生了许多重要的调节过程,它或许与几十个大核基因相联系<sup>[33]</sup>。目前仅对与纤毛虫包囊解脱相联系的 2、3 个基因进行了初步的探索,但尚未证实相关基因作用。对纤毛虫休眠现象的基因及分子水平的研究将是未来工作的一个重要方面,这将利于进一步揭示真核细胞在特殊生理条件下基因调控以及细胞分化的机制。

生命活动是一个复杂而有序的过程,而生命活动的主要执行者是蛋白质。各种生命活动的进程不但需要新的蛋白质的合成,还需对原有的蛋白质及异常蛋白进行选择性的降解。纤毛虫形成包囊过程中,有新的蛋白质合成,以及蛋白质的糖基化。此外,这一过程中,有较多蛋白降解消失,这些蛋白的降解对包囊的形成有重要作用,但其作用方式尚不清楚。在高等生物中蛋白质的降解主要有三种途径:泛素/蛋白酶体系降解,miRNA 调控蛋白质特异性降解以及与内质网相关的降解。泛素化与磷酸化调控类似,泛素化和磷酸化动态修饰在纤毛虫中已有研究,而其它修饰方式尚未涉及,这些可能是研究包囊形成机理的一个方面。

有人认为,纤毛虫休眠细胞中存在一个信息传递系统,该系统可以迅速改变基因的表达状态。与营养期细胞相比,休眠细胞信息传递系统在结构、调控方式上可能有所差异。休眠细胞因失水而团缩,细胞内的流体静力压变小。而流体静力压对细胞的形状,骨架系统的建造及基因的调节都有影响<sup>[34]</sup>。这与对包囊游仆虫研究所推测的:伸缩泡的活动激活了休眠状态的细胞质,引起细胞质的流动,使细胞代谢加强的认识是一致的<sup>[35]</sup>。探索休眠细胞中信息系统的特征和作用机理对深入了解真核细胞中的信息调控也是有意义的。

另外,细胞骨架可能对休眠细胞中基因的表达调控起重要作用。在高等生物细胞中,已经证明细胞骨架对受体信号通路具有不同的调节作用。细胞骨架可以加强信号分子的反应性,促进信号进入细胞,如 G 蛋白的分布不是随机而是有功能区域的,这一现象受到

骨架的控制。从细胞骨架结构和动态对细胞信号转导过程的调控作用及其机理为切入点,对休眠机制的研究有重要价值。

### 参 考 文 献

- [1] 顾福康,张作人. 纤毛虫形成包囊和脱包囊的研究及其意义. 动物学杂志, 1992, 27(5): 46 ~ 53.
- [2] 顾福康,季玲妹,倪兵等. 阔口尖毛虫形成包囊期间细胞超微结构的观察. 动物学报, 1997, 43(3): 227 ~ 231.
- [3] 顾福康,倪兵,杨振云等. 冠突伪尾柱虫营养期和形成包囊期间细胞的超微结构. 动物学报, 2002, 48(2): 251 ~ 257.
- [4] Calvo P, Fernandez-Aliseda M C, Garrodo J, et al. Ultrastructure, encystment and cyst wall composition of the peritrich ciliate *Opisthoxena henneguyi*. *J Eukaryot Microbiol*, 2003, 50(1): 49 ~ 56.
- [5] 杨振云,顾福康,倪兵等. 营养期和休眠期冠突伪尾柱虫的类中间纤维-核纤层-核骨架体系. 动物学研究, 2001, 22(1): 85 ~ 87.
- [6] 顾福康,倪兵. 包囊游仆虫休眠包囊的超微结构研究. 实验生物学报, 1995, 28(2): 163 ~ 171.
- [7] Gu F K, Xu J M. A TEM study on pre-excystment cellular structures of *Euplotes encysticus*. *Cell Research*, 1995, 5(1): 125 ~ 133.
- [8] Leadbeater B S, Karpov S A. Cyst formation in a freshwater strain of the choanoflagellate *Desmarella moniliformis* Kent. *J Eukaryot Microbiol*, 2001, 47(5): 17 ~ 21.
- [9] 田沁,张莉,隋淑光等. 休眠期和营养期包囊游仆虫的纤毛器骨架及其微管蛋白. 动物学研究, 2001, 23(5): 405 ~ 408.
- [10] 顾福康,倪兵,季玲妹等. 魏氏拟尾柱虫休眠包囊及其细胞器超微结构的观察. 动物学研究, 1999, 20(6): 406 ~ 410.
- [11] 李恭楚,顾福康,季玲妹等. 齿脊肾形虫休眠包囊的细胞器及其酶细胞化学的研究. 见:中国动物学会编. 中国动物科学研究. 北京:林业出版社, 1999, 718 ~ 721.
- [12] 陈灵,倪兵,顾福康. 魏氏拟尾柱虫休眠包囊细胞器的电镜酶细胞化学研究. 动物学研究, 2000, 21(3): 199 ~ 203.
- [13] 顾福康,杜宝剑,倪兵等. 贻贝棘尾虫休眠包囊胞质的电镜酶细胞化学. 华东师范大学学报, 2002, 2: 87 ~ 91.
- [14] 张作人,庞延斌,顾福康. 棘尾虫 (*Stylonychia mitilus*) 包囊形成和解脱过程的研究. 华东师范大学学报(自然科学版), 1981, 2: 113 ~ 119.
- [15] Corrado M U, Pelli P, Chessa M G, et al. A study on macronuclear chromatin structure in *Colpoda inflata* (Protozoa,

- Ciliophora) by means of image analysis. *Eur J Histochem*, 1996, **40**(3): 181 ~ 188.
- [16] Tiano L, Chessa M G, Carrara S, *et al.* Maronuclear chromatin structure dynamics in *Colpoda inflata* (Protozoa, Ciliophora) resting encystment. *Eur J Histochem*, 1999, **43**(2): 113 ~ 120.
- [17] 顾福康, 张作人. 包囊游仆虫包囊形成和解脱过程中大、小核的研究. *动物学报*, 1992, **38**(2): 208 ~ 214.
- [18] Grossky M A, Hattmann S, Pleger G C. (<sup>6</sup>N)methyladenine in the nuclear DNA of eukaryote *Tetrahymena pyriformis*. *J Cell Biol*, 1973, **56**: 497 ~ 701.
- [19] Amnermann D, Steunbruck G. Methylated bases in the DNA of the ciliate *Stylonychia mytilus*. *Eur J Cell Boil*, 1981, **24**: 154 ~ 156.
- [20] Palacios G, Martin-Gonzalez A, Gutierrez J C. Macronuclear DNA demethylation is involved in the encystment process of the ciliate; *Colpoda inflata*. *Cell Biol Int*, 1994, **18**(4): 223 ~ 228.
- [21] Tourancheau A B, Morin L, Yang L, *et al.* Messenger RNA in dormant cells of *Sterkiella histriomuscorum* (Oxytrichidae): Identification of putative regulatory gene transcripts. *Protist*, 1999, **150**: 137 ~ 147.
- [22] Lopez A B, Sener K, Jarroll E, *et al.* Transcription regulation is demonstrated for five key enzymes in *Giardia intestinalis* cyst wall polysaccharide biosynthesis. *Mol Biol Parasitol*, 2003, **128**: 51 ~ 57.
- [23] Villalobo E, Moch C, Prerasso R, *et al.* Searching for excystment-regulated genes in *Sterkiella histriomuscorum* (Ciliophora Oxytrichidae): a mRNA differential display analysis of gene expression in excyting cells. *J Eukaryot Microbiol*, 2001, **48**(3): 382 ~ 390.
- [24] Klumpp S, Hanke C, Donella-Deana A, *et al.* A membrane-bound protein phosphatase type 2C from *Paramecium tetramurelia*. *J Biol Chem*, 1994, **269**(52): 32 774 ~ 32 780.
- [25] Mannina-Cela R, Meraz M, Hernandez J M, *et al.* Actin mRNA levels and actin synthesis during the encystment of *Entamoeba invaden*. *J Eukaryot Microbiol*, 1994, **41**(4): 360 ~ 365.
- [26] Honts J E, Williams N E. Novel cytoskeletal protein in the cortex of *Tetrahymena*. *J Eukaryot Microbiol*, 2003, **50**(1): 9 ~ 14.
- [27] Eichinger D. A role for galactose lectin and its ligand during encystment of *Entamoeba*. *J Eukaryot Microbiol*, 2001, **48**(1): 17 ~ 21.
- [28] Latijnhouwers M, Munnik T, Govers F. Phospholipase D in *Phytophthora infestans* and its role in zoospore encystment. *Mol Plant Microbe Interact*, 2002, **15**(9): 939 ~ 946.
- [29] Villalobo E, Moch C, Ghislaine F V, *et al.* Cysteine proteases and cell differentiation: excystment of ciliated protist *Sterkiella histriomuscorum*. *Eukaryotic Cell*, 2003, **2**(6): 1 234 ~ 1 245.
- [30] John G, Ellis I V, Davila M, *et al.* Potential involvement of extracellular signal-regulated kinase 1 and 2 in encystations of a primitive eukaryote, *Giardia lamblia*. *J Biol Chem*, 2003, **278**(3): 1 936 ~ 1 945.
- [31] Bentez L, Martin-Gonzalez A, Gutierrez J C. Protein glycosylation has an important role in the encystment process of the ciliate *Colpoda infcata*. *Cell Biol Int Rep*, 1991, **15**(3): 221 ~ 227.
- [32] Izquierdo A, Martin-Gonzalez A, Gutierrez J C. Resting cyst wall glycoproteins isolated from two *Colpoda* ciliates are glycine proteins. *Cell Biol Int*, 2000, **24**(2): 115 ~ 119.
- [33] Prescott D M. The DNA of the ciliated protozoa. *Microbiol Reviews*, 1994, **58**(2): 233 ~ 267.
- [34] Ronald G, Wilson Izquierdo J R, Zimmerman S, *et al.* The effects of hydrostatic pressure-induced change on the cytoskeleton and on the regulation of gene expression in *Pheochromocyoma*. *Cell Biol Int*, 2001, **25**(7): 667 ~ 677.
- [35] 顾福康, 张作人. 包囊游仆虫包囊形成和解脱过程中纤毛器的分化. *动物学报*, 1991, **37**(3): 287 ~ 292.