

纤毛虫大核和小核的形态及其发育过程

师福康

(华东师范大学生物学系, 上海 200062)

纤毛虫细胞内同时含有大核(macronucleus)和小核(micronucleus)两种类型的细胞核。大核和小核在结构和功能等诸方面有明显差异。但一些进化程度较低的纤毛虫大核和小核没有进一步的分化,甚至极少数纤毛虫仅含一种类型的细胞核。本文就纤毛虫大、小核的形态及其发育过程的基本特征,以及某些低等纤毛虫核器的特殊情况概述如下。

(一)小核

纤毛虫的小核为球形或近似球形,同一细胞内可有1个或几个小核,含多个小核的情况较少见。少数纤毛虫只有大核,没有小核。由于观察到纤毛虫经无性分裂后有时子细胞会无小核,以

及在实验条件下通过手术的方法也能取得无小核纤毛虫,一般认为纤毛虫无小核是一种次生现象。

间期纤毛虫小核内染色体物质呈致密均质状态,没有核仁和其他含RNA的小体。在纤毛虫无性生殖或有性生殖中,小核进行有丝分裂(一般是封闭型的核内有丝分裂)或减数分裂时,它内部的染色体构型才显示出来。少数纤毛虫小核在有丝分裂中染色体物质浓集成不规则形状的染色质团,仅在减数分裂对小核才有染色体的形态^[16]。小核是二倍体,不同类群纤毛虫小核染色体数目不一样,同一属不同种纤毛虫小核染色体数也不一样(表1)。

表1 纤毛虫小核染色体数(引自 Raikov, 1982)

所属类群(目)	种	染色体数	
		单倍数	二倍数
篮口耳 (Nassuliida)	修饰篮口虫 (<i>Nassulia orata</i>)	~20	~40
膜口耳 (Hymenostomatida)	嗜热四膜虫 (<i>Tetrahymena thermophila</i>)	5	10
	弯豆形虫 (<i>Colpodium campylum</i>)	21	42
	袋形革履虫 (<i>Paramecium bursaria</i>)	52	104
	尾草履虫 (<i>Paramecium caudatum</i>)	~165	~330
缘毛耳 (Peritrichida)	钟形钟虫 (<i>Vorticella campanula</i>)	~75	~150
异毛耳 (Heterotrichida)	大旋口虫 (<i>Spirostomum ambiguum</i>)	18-24	36-48
	茂爽口虫 (<i>Clinacostomum virens</i>)	~60	~120
腹毛耳 (Hypotrichida)	伍氏游仆虫 (<i>Euplates woodruffi</i>)	~16	~32
	盘状游仆虫 (<i>Euplates patella</i>)	~24	~48
	小腔游仆虫 (<i>Euplates aediculatus</i>)	50-60	100-120
	貽贝棘尾虫 (<i>Stylonychia mytilus</i>)	125-150	250-300

生化分析表明,小核DNA有很高的分子量,每个小核染色体(G₁期)中可能仅含一个DNA分子,因此有人将这样的DNA称为“染色体大小的DNA”。同其他真核生物细胞核一样,纤毛虫的小核含有重复DNA(repetitive DNA),

其中的DNA序列以多拷贝的形式存在于基因组中。真核类细胞核部分重复DNA对减数分裂时染色体配对是有作用的,但很多纤毛虫小核重复DNA序列的功能尚不清楚^[1]。

小核是纤毛虫有性生殖的功能核。两个纤毛

虫接合生殖 (conjugation) 时, 大核逐渐瓦解, 小核发生一系列变化: 两个接合体中小核减数分裂形成单倍体动核和静核, 动核迁移到对方接合体与静核结合成合子核, 合子核通过有丝分裂形成的子核经历不同的分化, 又产生新大核和新小核。例如各含 1 枚大、小核的四膜虫接合生殖过程如图 1。接合生殖过程中小核的演化在不同种

类纤毛虫中可能有差异, 如小核配前分裂和配后分裂的次数, 此后产生的子核数目, 接合后体发育中其中新大、小核的数目等往往不一样, 但小核演化的结果总是使纤毛虫拥有正常数目的大、小核^[1,2]。显然, 小核在纤毛虫接合生殖中行使了配子核功能, 它不但能产生新小核, 并且具有分化建成新大核的能力。

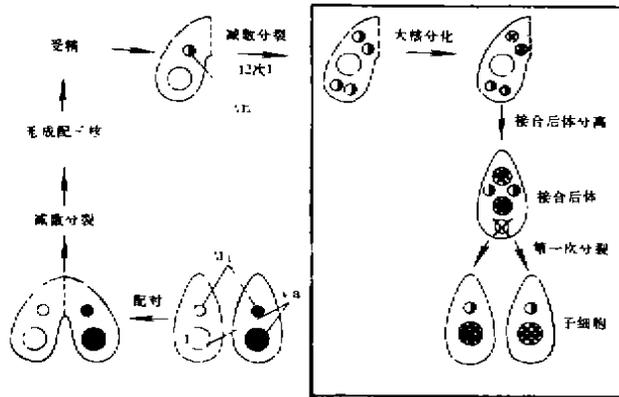


图 1 四膜虫接合生殖中的核现象(引自 Ornas et al., 1990; Ma, 大核; Mi, 小核; 方框内示新大、小核的分化发育过程。

尽管纤毛虫个体数目的增加与无性生殖过程相联系, 但实验条件下观察到, 纤毛虫连续进行无性生殖的能力是有限的, 例如双小核草履虫 (*Paramecium aurelia*) 连续进行无性生殖至多 10 年, 浮萍棘尾虫 (*Stylonychia lemnae*) 能持续 400—800 个无性分裂世代。许多纤毛虫经过一定的无性生殖世代后, 生命力会降低, 生长受阻, 出现种种衰老现象。此时纤毛虫如经历有性生殖即小核重组的过程, 则细胞又会恢复正常生长状态, 从而可避免衰老导致的细胞死亡。因此, 除纤毛虫的大核与细胞营养生长期间的代谢活动有直接联系(下述)外, 纤毛虫遗传的继续也与小核有关, 小核对维持一个纤毛虫种群或建立一个新纯系是十分重要的。

关于小核在纤毛虫无性生殖中的功能, 是值

得进一步探索的。在纤毛虫同一纯系内个体含有的小核数目往往不一致, 但这些纤毛虫生长中并无可见的差异; 在自然界或实验室内偶见无小核的纤毛虫, 它们的生命活动也并没有异常情况。据此, 一般认为小核对纤毛虫营养生长无作用。分子生物学的研究, 据小核无 RNA 合成的结果, 提出了纤毛虫营养生长期间小核无转录功能的假设。但另一方面也有证据表明, 有些纤毛虫中小核对无性生殖和有性生殖中的口器发生是有作用的。草履虫无性生殖中去小核后, 口器发育异常, 约分裂 30 个世代后才逐渐恢复正常; 有性生殖中去小核后, 口器发生则停留在早期阶段, 不能继续下去, 结果形成无口纤毛虫, 细胞死亡^[3,11]。伪尾柱虫 (*Pseudourostyla*) 无小核细胞形态发生形成的口围带小膜不完全, 额腹横棘毛减

少,体形也变小^[7]。因此,对某些纤毛虫小核无营养功能的看法似乎并不全面。

(二)大核

纤毛虫大核是一种巨大型核器,它要比小核大几倍至几百倍。不同的种,大核可有椭圆形、圆柱形、带子形、念珠形、树叉形、球形等各种形状。不同种类细胞内大核可有1个、几个或许多个(甚至超过100个)不等,但一定的种大核数是比较稳定的。

大核含有高度浓集的染色质,还有许多核仁和核糖核蛋白颗粒。大多数情况下,大核是多倍体。由于小核是二倍体,有人应用显微光度术(cytophotometry)测出大、小核DNA相对含量,将两者比较,来计算大核的倍数性^[4]。按这种方法求得的贻贝棘尾虫大核为64倍体,修饰篮口虫为230倍体,双小核草履虫860倍体,平头袋形虫(*Bursaria truncatella*)5000倍体,多子小瓜虫(*Ichthyophyothirius multifiliis*)则是12600倍体^[10]。大核分裂时,采取特殊的无丝分裂方式,期间看不到染色体的凝缩和典型有丝分裂纺锤体的形成,其中仅出现分散的微管纺锤体。分裂前大核物质混合,而后随机且近似均等地分配到两个子核中^[2]。

目前所知,大核DNA主要以小分子存在,其中没有重复DNA,或仅有少量重复DNA。腹毛目纤毛虫大核DNA分子有400—20000个碱基对大小,平均大小约2500个碱基对。每个DNA分子含有对DNA复制和RNA转录所必需的信息,它相当于一个基因。因此有人称大核DNA为“基因大小的DNA”。棘尾虫、游仆虫和尖毛虫(*Oxytricha*)的大核中一个完整的DNA分子内,两端是端粒(telomere),其间是DNA序列中心,它包括一个无内含子(intronless)的编码区和处于编码区两侧的非编码区^[1]。有些纤毛虫中,大核有部分小核的DNA序列,例如贻贝棘尾虫和伪尖毛虫(*Oxytricha fallax*)大核含有不少于10%的小核序列,四膜虫大核中至少有80%小核序列^[17]。

大核是纤毛虫营养生长时期的功能核。无大核的纤毛虫是不能存活的。手术获得无大核的纤

毛虫断片,至多一、二天必定会死亡。分子生物学的研究证明,大核在纤毛虫无性生殖周期中表现出高度的转录活性,其中DNA合成在整个大核范围(腹毛目中大核复制带除外)发生,并在整个细胞周期(包括核分裂在内)持续进行下去^[8]。有人认为,大核具有一个新陈代谢活动细胞核的全部特性,它与调节代谢有关,并且可能专管细胞全部的遗传活动^[18-20]。腹毛目纤毛虫皮层结构形态发生中率先开始的是口器发生,此时纤毛虫的大核已经出现复制带(replication band),开始进行DNA合成。由于大核DNA合成活动开始在前,并与皮层结构形态发生活动的一致性,很可能,大核复制带的发生和移动,在细胞核和细胞质中造成一系列生化反应,对起始皮层结构的形态发生提供刺激性影响和必要条件。并且大核物质合成时,向细胞质释放RNA,对细胞质中与皮层结构有关的蛋白质的合成起作用^[19]。也有许多证据表明,纤毛虫接合生殖中,老大核不但具有形成新的营养大核的潜能,并对接合后体新大核原基的发育和皮层结构的重组有重要作用。例如小腔游仆虫接合后体发育期间,用紫外光束破坏新大核原基,老大核碎片能形成新的营养核^[9]。如果用不同剂量的紫外光束来照射老大核碎片,1/3—1/2的细胞中新大核呈异常形态而不能发育成熟,皮层结构也不能进一步经历重组过程^[5]。

如前所述,纤毛虫的大核是其接合生殖中合子核分裂产物之一分化发育而来的。目前对这一源于小核的大核形成过程已有较详细的了解:接合生殖中合子核分裂产物之一分化成大核原基,初期大核原基无论就其形态大小、遗传物质组成等均与原二倍体小核相似。原基发育时,染色体DNA经过几次复制,期间部分染色体DNA被破坏和完全消除,其余染色体DNA经过一系列改组。最终,原基演化成新大核。大核原基发育时发生DNA消除的现象带有普遍性。嗜热四膜虫大核原基有15—20%的DNA被破坏。浮萍棘尾虫大核原基发育中80%染色体被消除,其余染色体形成巨大的多线染色体,原基再经过改组、分裂,才成为新大核(图2)。

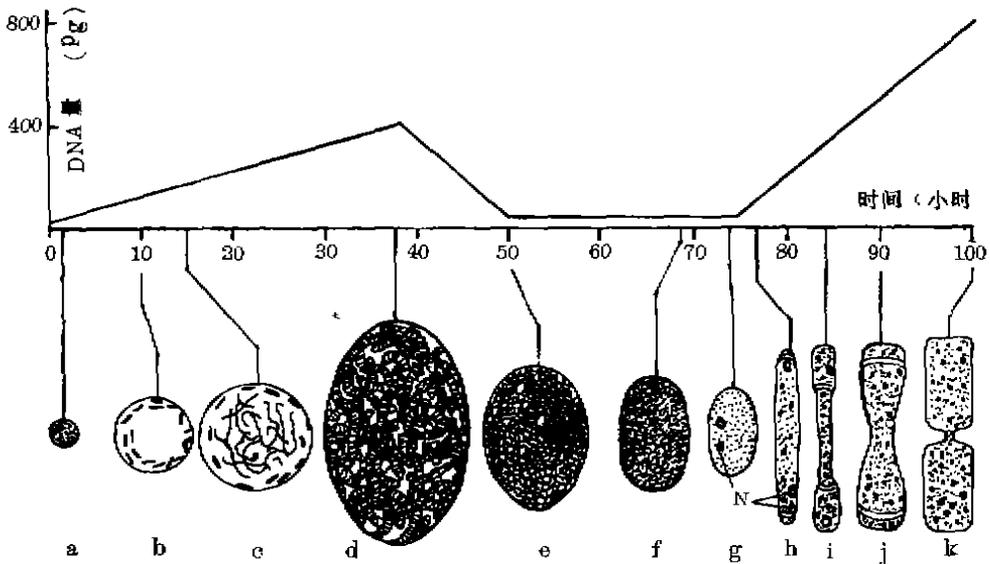


图2 棘尾虫接合生殖中新大核的分化发育及其DNA量的变化过程(引自 Ammermann, 1990)

a. 接合后体分离后的早期大核原基(大小和DNA量相当于二倍体小核); b. 大核原基增大, 周缘染色体已可见; c. 大核原基中20%染色体解旋, 开始发育成巨大染色体。另80%染色体凝缩, 被吸收; d. 大核原基DNA量达到高峰, 巨大染色体成最大状态; e. f. 巨大染色体碎成断片后被包在各个小囊泡中, 90%以上的DNA又被消除; g. 原基内出现核仁(N); h—j. 原基拉长, 产生复制带, DNA量增加, 核仁增多; k. 原基出现分裂相, 即将形成新大核。

据分子生物学的研究进一步认为, 初期大核原基中“大核基因”处于小核染色体大小的DNA分子内部, 大核的形成涉及到来自小核的基因组的重排, 包括: 对来自小核染色体的基因的切割, 消除非基因DNA, 增加端粒DNA序列等不同阶段。至大核原基DNA组成基因大小的分子后, 经过DNA复制等过程, 才成为新的成熟大核。这一过程如图3所示。

(三) 某些低等纤毛虫的细胞核

在分类上属于原纤毛目(Promociliatida)和核残迹目(Karyorelictida)^[10]的某些营底栖或在沙间缝隙生活的海洋纤毛虫, 和少数淡水纤毛虫, 细胞核的特征与其他大多数纤毛虫不一样, 目前已引起越来越多的注意。

原纤毛目纤毛虫(至今仅发现1属, 已知3个种)的细胞核是一种囊泡状的同型核, 核内含

少量染色质和1个富含RNA的中央核仁。细胞核以核内有丝分裂方式分裂。这样的细胞核既不是大核, 也不是小核。

核残迹目纤毛虫有大核和小核两种核。小核具有其他纤毛虫小核的一般特征, 其核内充满致密的染色体物质, 没有核仁或含RNA的小体, 以核内有丝分裂进行分裂。但大核仅是一种含少量染色质, 另有1个至多个核仁的囊泡状核。细胞化学显示, 大核内有高浓度RNA, 但DNA含量很低。由于DNA含量低, 一般认为大核不是多倍体, 而是二倍体。也有人称它为“拟二倍体大核”(paradiplod macronucleus)。在纤毛虫无性生殖周期中, 大核有少量DNA合成, 但表现出高转录活性。并且, 大核永不进行任何一种类型的分裂, 它在纤毛虫分裂时保持原样传递到子细胞中。大核在子细胞中达到正常数目完全是小核的

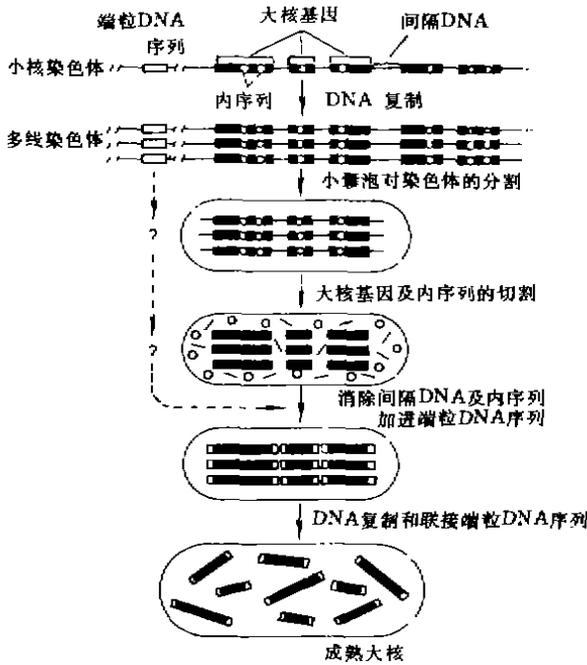


图3 纤毛虫大核原基发育中DNA重组图式
(引自 Klobutcher et al., 1986)

作用,即小核除分裂产生子小核外,其某些分裂产物则分化发育成新大核,以弥补细胞分裂后子细胞中大核的不足^[16]。接合生殖中,小核充当“配子核”,经历相似于其他纤毛虫小核的演化过程,产生新大核和新小核。并且,老大核并不瓦解,从细胞有性世代传递到无性世代。因此,接合生殖的结果仅是由合子核分裂产物分化的新大核将老大核逐步“稀释”,并不能对原细胞核的基因型完全进行更新。例如这些情况在斜片虫科(Loxodidae)和颈毛虫科(Trachelocercidae)纤毛虫中普遍发生^[14]。

(四)小结

纤毛虫形成两种类型的细胞核,发生核的两型性(nuclear dualism)是这一类群的重要特征之一。大多数纤毛虫的小核是配子核,大核是营养核。小核是二倍体,大核则高度多倍性化。在无性生殖和有性生殖中小核分别进行有丝分裂和减数分裂,大核则在无性生殖中进行无丝分裂,在有性生殖中瓦解,由合子核分裂产物重新形成;某些低等纤毛虫中除原纤毛目纤毛虫仅有一

类同型核外,核残迹目纤毛虫的细胞核也有大、小核之分,但大、小核在功能上的分化并不完善,核的组成和生殖方式等也不同于大多数纤毛虫。其中小核是二倍体,大核也是二倍体(或拟二倍体)。无性生殖中小核除本身的生殖外,有产生新大核,使子细胞中大核维持正常数目的作用,但有性生殖中小核“配子核”的功能是有限的,小核演化的结果并不能完全改变母细胞的基因型。大核在无性生殖中完全不分裂,子细胞中的新大核必须由小核分化而来,其“营养核”的功能也是有限的。

以前的研究认为,除原纤毛目纤毛虫含有同型核外,核残迹目纤毛虫的细胞核是一种初级型分化的核器,而在其他大多数纤毛虫中的营养核和配子核可能由前者演化而来^[6]。纤毛虫核器的不同分化特征,尤其是其中发生的核的两型性的起源及其发展过程,尽管目前的资料十分不足,尤其是分子生物学的研究仍局限在少数种类,但深入这方面的研究,不但对纤毛虫系统学,并且对揭示低等真核细胞的进化等一系列问题,看来是有重要价值的。

参 考 文 献

- 1 Ammermann, D. 1990 The contribution of hypotrichous ciliates to our understanding of molecular biology and evolution of ciliates. *Zool. Sci.*, 7(Sup.), 13—22.
- 2 Berger, J. D. 1979 Regulation of macronuclear DNA content in *Paramecium tetraurelia*. *J. Protozool.*, 26(1): 18—28.
- 3 Chau, M. F. and S. F. Ng, 1988 Stomatogenic function of the micronucleus in *Paramecium jenningsi*. *Eur. J. Protistol.*, 24: 40—51.
- 4 Cheissin, E. M., L. P. Ovchinnikova, and B. N. Kudriavtsev, 1964 A photometric study of DNA content in macronuclei and micronuclei of different strains of *Paramecium caudatum*. *Acta Protozool.*, 2: 237—245.
- 5 Fidler, S. J., S. Jayaraman, and J. Kloetzel, 1985 Nuclear roles in the post-conjugant development of the ciliate *Euplates aediculatus*. III. Roles of old macronuclear fragments in nuclear and cortical development. *J. Protozool.*, 32(3): 429—436.
- 6 Grell, K. G. 1973 *Protozoology*. 100—116. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- 7 Jin, L. P. and S. F. Ng, 1989 The somatic function of the

- germ nucleus in *Pseudonostyloa cristata*: asexual reproduction and stomatogenesis. *J. Protozool.*, **36**(4):315—326.
- 8 Klobutcher, L. A. and D. M. Prescott, 1986 The special case of the hypotrichs. In "The molecular biology of ciliated protozoa" (ed. by Gall, J. G.), 111—154. Academic Press.
- 9 Kloetzel, J. A. 1981 Nuclear roles in the post-conjugant development of the ciliated protozoan *Euplotes aediculatus*. I. Evidence for sequential roles of the differentiating macronucleus in exconjugant development. *Dev. Biol.*, **83**:20—32.
- 10 Levine, N. D., J. O. Corliss, and F. E. G. Cox, et al. 1980 A new revised classification of the protozoa. *J. Protozool.*, **27**(1): 37—58.
- 11 Ng, S. F. and A. Newman, 1984 The role of the micronucleus in stomatogenesis in sexual reproduction of *Paramecium tetraurelia*: conjugation of amiconucleates. *Protistologica*, **20**:517—523.
- 12 Orias, E. 1986 Ciliate conjugation. In "Molecular biology of ciliated protozoa" (ed. by Gall, J. G.), 45—84. Academic Press.
- 13 Prescott, D. M. and R. F. Kimball, 1961 Relation between RNA, DNA and protein synthesis in the replicating nucleus of *Euplotes*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **47**:686—693.
- 14 Raikov, I. B. 1972 Nuclear phenomena during conjugation and autogamy in ciliates. In "Research in protozoology" (ed. by Chen, T.-T.), **4**:147—289. Pergamon Press.
- 15 Raikov, I. B. 1982 The protozoan nucleus: morphology and evolution. Springer-verlag. Wien New York.
- 16 Raikov, I. B. 1990 The karyorelictid nuclear apparatus: a model of nuclear differentiation. *Zool. Sci.*, **7**(Sup): 5—12.
- 17 Seyfert, H.-M. 1979 Evidence for chromosomal macronuclear substructures in *Tetrahymena*. *J. Protozool.*, **26**(1):66—74.
- 18 Small, E. B. and D. H. Lynn, 1985 Phylum Ciliophora Doflein, 1901. In "An illustrated guide to the protozoa" (ed. by Lee, J. J., Hutner, S. H. and Bove, F. C.), 393—569. Society of Protozoologists. Allen Press. Lawrence.
- 19 Westphal, A. 1976 Protozoa. 190—191. Blaele.
- 20 Yao, M. C. and J. G. Gall, 1979 Alteration of the *Tetrahymena* genome during nuclear differentiation. *J. Protozool.*, **26**(1):10—13.