

蛭态轮虫及研究动态

尹志伟 徐润林*

中山大学生命科学学院 广州 510275

摘要: 蛭态轮虫是国际无脊椎动物学研究领域关注的热点话题之一。通过对国内外文献的调研, 本文重点介绍了蛭态轮虫的形态结构和生物学特征; 归纳阐述了蛭态轮虫在形态学、生物多样性与动物地理学、孤雌生殖和低湿休眠发生机理、横向基因转移等领域的最新研究进展。已有的蛭态轮虫研究成果不仅对经典遗传学、生物化学和生理学等的传统理论提出了新的挑战, 同时在“转基因”生物安全、新药研究和基因治疗方面也具有一定的参考意义; 国际上对蛭态轮虫新种的报道和区系的研究成果对丰富全球无脊椎动物多样性以及完善动物地理分布模式都有重要的参考价值。基于该类轮虫研究的现状及其在生物学上意义, 建议国内应加强蛭态轮虫的研究。

关键词: 蛭态轮虫; 区系研究; 孤雌生殖; 低湿休眠

中图分类号: Q95 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2016) 06-1129-10

Research Progress on Bdelloid Rotifers

YIN Zhi-Wei XU Run-Lin*

School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China

Abstract: Based on the related literatures studying, this paper summarized the research progress on morphological and biological characteristics of the bdelloid rotifers with emphasis on their parthenogenesis and anhydrobiosis features as well as their mechanisms in bdelloid rotifers. The results of current researches on the bdelloid rotifers put forward new challenges to the traditional theories about classical genetics, biochemistry and physiology. These progresses also has certain reference on the safeties of “transgenic” organisms. The research reports on the new species bdelloid rotifer species and their fauna not only had rich global invertebrate biodiversity, but also provided important reference value on the improvement of the geographical distribution pattern for this group of animals. Based on the study status and its significance in academic of bdelloid rotifer, we suggest that it should strengthen the bdelloid rotifer research in domestic.

Key words: Bdelloidea; Rotifer fauna; Parthenogenesis; Anhydrobiosis

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31030015);

* 通讯作者, E-mail: xurunlin_1960@yahoo.com;

第一作者介绍 尹志伟, 男, 硕士研究生; 研究方向: 动物生态学; E-mail: sumbit@foxmail.com。

收稿日期: 2016-02-26, 修回日期: 2016-06-04 DOI: 10.13859/j.cjz.201606022

蛭态轮虫为轮虫动物门的一个类群，在 2 纲的分类中，蛭态轮虫属于双巢纲(Digononta)下的蛭轮目(Bdelloidea)(徐润林 2013)。长期以来，有关蛭态轮虫的研究主要集中在物种多样性方面。近些年来，由于其所具有的特殊生命活动特性，得到了国际上广泛的关注，而国内学者对此的研究和关注不多。本文将在对大量最新参考文献归纳总结的基础上，介绍国际上蛭态轮虫研究动态，阐明该类研究对基础动物学、动物生理学、遗传与演化和生物化学的意义，并以此引起国内学者的重视。

1 蛭态轮虫主要形态和生物学特征

蛭态轮虫在爬行时，身体会像望远镜般呈套筒式的伸缩，看起来就像水蛭一样，蛭态轮虫的名称也由此而来(“bdelloid”即有“leech-like”之意)(Pennak 1989)。

除少数种类(如长足轮虫 *Rotaria neptunia*, 长达 1.6 mm)外(何瑞雯 2005)，蛭态轮虫的体型都较小，体长约 0.1 ~ 1.0 mm；呈两侧对称，具有原体腔；身体不分节，但可分为 3 个典型区域，即头、躯干和足部(图 1)(Ricci

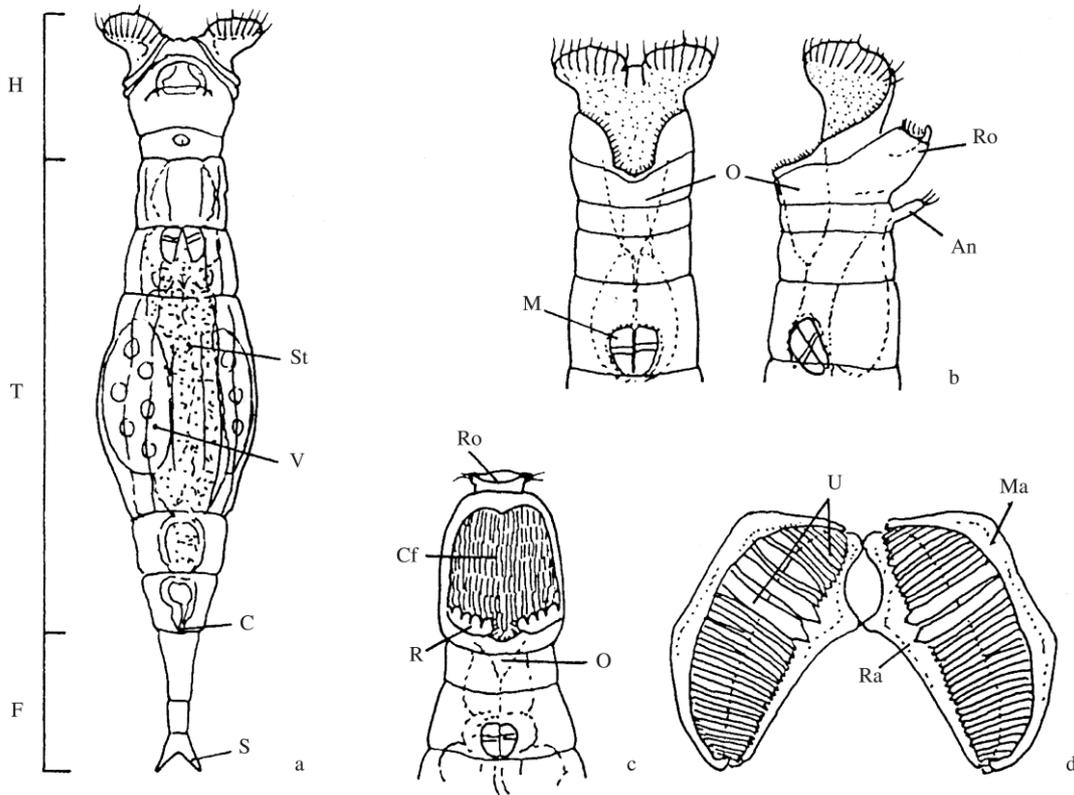


图 1 蛭态轮虫的形态 (引自 Donner 1965)

Fig. 1 Morphology of bdelloid rotifers (from Donner 1965)

a. 一般解剖形态(背视图): H. 头部; T. 躯干; F. 足部; b. *Philodina* 属头和躯干前部(左: 腹视图, 右: 侧视图); c. *Adineta* 属头和躯干前部的腹面观; d. 具分枝的咀嚼器。

a. General anatomy (dorsal view); H. Head; T. Trunk; F. Foot; b. Head and anterior part of the trunk of a bdelloid (genus *Philodina*): ventral view (left) and lateral view (right); c. Head and anterior part of the trunk of a bdelloid (genus *Adineta*): ventral view; d. Ramate trophi.

An. 背触须; C. 泄殖腔; Cf. 纤毛区; M. 咀嚼囊; Ma. 柄; O. 食管; R. 耙; Ra. 枝; Ro. 喙; S. 足刺; St. 胃; U. 钩; V. 卵黄腺。
An. Antenna; C. Cloaca; Cf. Ciliated field; M. Mastax; Ma. Manubrium; O. Oesophagus; R. Rake; Ra. Ramus; Ro. Rostrum; S. Spur; St. Stomach; U. Uncus; V. Vitellarium.

1983); 头部的前端具大量纤毛的轮盘; 躯体背部有 1 触须; 消化系统咀嚼囊内有硬质的咀嚼器 (trophi), 为轮虫种类分类鉴定的重要依据 (Donner 1965); 拥有成对的生殖腺; 排泄系统中有多纤毛的焰细胞 (Clement et al. 1991); 足部通常可以观察到刺突和脚趾, 足部有腺体, 并开口于脚趾。

生活方式上, 蛭态轮虫多营自由生活, 少有寄生及固着的种类; 分布十分广泛, 适应性极强; 在水生境中主要栖息于流水或静水水体的底部, 在陆地生境中生活在各种湿润土壤、针叶和阔叶凋落物、地衣和苔藓植物表面的水膜中。大多数蛭态轮虫能进行短距离游动, 因此在水体浮游动物群落中也偶尔可发现它们的踪影。已有的研究表明, 生存在陆地生境如苔藓植物和地衣群落以及土壤等生境中的轮虫绝大部分属于蛭态轮虫, 占土壤轮虫总数的 95%; 而生活在完全水环境的轮虫中, 仅有 20% ~ 30% 为蛭态轮虫 (Donner 1975)。

蛭态轮虫主要以细菌、酵母、单细胞藻类以及一些特殊的有机颗粒为食, 但不同种类的蛭态轮虫偏爱的食物各不相同, 有的种类偏爱细菌, 有的则偏爱酵母 (Ricci 1984)。

与其他类群轮虫一样, 水中的蛭态轮虫常可作为鱼虾类的饵料, 在食物链中起重要作用。同时, 不同的种类对水环境的适应性有差异, 故可将常见及指示性强种类作为水环境评价指标的重要参考 (Pejler et al. 1993)。

除了在形态上区别于其他轮虫外, 蛭态轮虫还有两个标志性生理学特征, 即低湿休眠 (anhydrobiosis) 和孤雌生殖 (parthenogenesis) (Ricci 1987, 1992, 1998b)。

动物的低湿休眠暗示了动物体必须能适应其进入休眠状态时发生的复杂形态和生理变化, 并保证大量失水时身体结构不受损伤 (Crowe 1971, Higa et al. 1993)。蛭态轮虫的低湿休眠, 即在干旱等外界环境恶化的状况下, 动物体能转入一个休眠时期。在此特殊时期, 蛭态轮虫处于假死的脱水休眠状态; 在形态上,

动物体呈高度收缩的团块状, 体表起皱; 由于身体大量失水, 原体腔部分几乎消失, 整个动物的体积减至原来正常大小的 25% ~ 30% (Pennak 1989)。电镜下显示出细胞内的致密颗粒呈环状包绕在线粒体周围; 上皮的孔逐渐封闭呈上皮联接状; 头冠上的纤毛成束状; 细胞内的微管虽仍可见, 但轴丝结构出现了断裂 (Marotta et al. 2010)。在饥饿的状况下, 蛭态轮虫也可进入休眠状态 (Ricci et al. 2005)。为克服由于脱水带来的影响, 蛭态轮虫在脱水休眠的开始和结束阶段, 机体内部存在着特殊的分子调节机制。该机制能有效地控制水分流失和吸收的速度, 最大限度地减小脱水吸水对身体的影响 (Caprioli et al. 2001)。通过研究发现, 蛭态轮虫在生长发育的任何时期都能进入低湿休眠态, 但不同生长阶段进入低湿休眠后会表现出不同的复苏率 (Ricci 1998a)。

孤雌生殖现象在多个无脊椎动物类群都有出现, 如一些昆虫、枝角类, 但严格地讲, 迄今为止所有发现的动物类群中, 蛭态轮虫是唯一一类只能进行孤雌生殖的类群, 轮虫动物门的其他类群也可进行孤雌生殖, 但它们同时又具有有性生殖 (Wallace et al. 1991)。

通过孤雌生殖, 动物在产生下一代的稳定性和速度上要明显地优于有性生殖, 由于没有个体间遗传物质的交换和重组, 因此后代的遗传变异要小于有性生殖。长期以来, 对轮虫出现孤雌生殖的解释, 多认为是因为它们生活在比较稳定的环境中, 因此不需要轮虫种群内的高度遗传变异 (Poinar et al. 1983, 1992), 只有在水环境恶化或干旱时, 轮虫会产生需精卵, 进而发育出雄体; 再经过雌雄交配产生受精卵 (休眠卵); 待环境状况转好后, 休眠卵发育出新一代的雌体 (王家楫 1961)。但这一理论无法解释栖息于陆地生境的蛭态轮虫, 因为与水环境不同的是, 陆地生境往往对应着频繁变化。借助孤雌生殖, 蛭态轮虫在外界条件适宜时以快速繁衍扩大种群的方式抢占生态位。

2 蛭态轮虫研究的新进展

2.1 蛭态轮虫的生物多样性与动物地理学研究

蛭态轮虫具有很强的适应性, 进入低湿休眠后, 干燥收缩的身体能随着气流散播于世界各地, 待环境条件适宜时, 即可复苏并正常生活繁衍。因此蛭态轮虫多为世界性广泛分布 (Jersabek et al. 2016, Fontaneto et al. 2007), 几乎在全世界各地均可发现它的踪迹。不过由于世界不同地区对于蛭态轮虫的研究程度不一, 导致对不同地区的蛭态轮虫分布情况和群落结构的了解程度也各不相同。截止到目前为止, 绝大部分蛭态轮虫的研究均由西方学者完成, 在此基础上构建的蛭态轮虫的生物地理分布地图主要包括欧洲、北美洲、非洲和澳大利亚等地, 据统计, 截止至 2007 年, 全球总共发现了 363 种蛭态轮虫, 其中约有 40% (143 种) 为欧洲的特有种, 有 42% 为广布种, 同时分布于欧洲以及其他大陆, 剩余的 18% 为其他大陆的特有种 (Bartoš 1951, 王家楫 1961, Yakovenko 2000a, b, Devetter 2007)。而其他大陆的情况是: 在南极发现有 19 种蛭态轮虫, 其中 21% 为特有种 (Sohlenius et al. 1996, 2005); 有 104 种蛭态轮虫分布于非洲大陆, 其中 23% (24 种) 为当地特有种 (Koste 1996); 有 146 种蛭态轮虫被报道于澳大利亚和新西兰地区 (Haigh 1965, Ricci et al. 2003), 其中有 15% (22 种) 为地区特有种。

在亚洲, 有关的信息来自于韩国、土耳其、新加坡、马来西亚、泰国、印度、台湾地区 (Karunakaran et al. 1978, Sharma et al. 1980, Fernando et al. 1981, Song et al. 2000, Segers 2001, 何瑞雯 2005, Savatnalinton et al. 2005, Kaya et al. 2009, Kaya 2013, Sa-Ardrit et al. 2013)。在远东地区, 已报道了 15 属的 100 多种蛭态类轮虫 (Sudzuki 1989, Song et al. 2000, Segers 2001)。韩国学者 Song 等 (2000) 从韩国东部地区 18 个采样点的 25 个样品中共发现

了 38 个新纪录种, 其中的 22 个为亚洲新纪录种。在东南亚地区, 人们仅发现了 10 属约 30 个种 (Karunakaran et al. 1978, Fernando et al. 1981, Sudzuki 1989, Segers 2001)。在印度也有一些零星的报道 (Sharma et al. 1980)。近年来, 土耳其等西亚国家学者对蛭态轮虫的分类研究有了一批报道 (Kaya et al. 2009, Kaya 2013, Sezen et al. 2014), 但仍属于局部调查性质。

到目前 (2016 年 3 月) 为止, 蛭态类轮虫有 520 个有效种、亚种和变种。它们分属在 4 科 19 属 (Jersabek et al. 2016)。各科属中包含的种类数见表 1。

我国已有 42 种蛭态轮虫的记载。但需要指出的是, 我国的这些记录均来自于各种水环境 (王家楫 1961, Zhuge et al. 1998), 而对于分布种类较多的陆地生境中蛭态轮虫研究, 我国大陆尚无系统报道。在为数不多的涉及到陆地生境轮虫的研究报道中, 作者大多也未对轮虫做更进一步的鉴定 (郭建英等 2010)。在一些有关土壤动物生态学专项研究或综述文献中, 甚至都没有考虑轮虫的作用 (刘长海等 2007, 殷秀琴等 2010, 张志丹等 2012, 牛晓倩等 2013)。

2.2 在蛭态轮虫形态学上的新发现

虽然对于多数轮虫来讲, 其形态结构上的特点早已基本清楚, 但随着电子显微镜技术的发展和广泛应用, 人们对蛭态轮虫超微结构的研究还是取得了长足进展, 例如, 不同种类咀嚼器超微结构的比较对于蛭态类轮虫的鉴定和分类提供了更为全面的信息 (Fontaneto et al. 2004, Melone et al. 2005); 对蛭态类轮虫肌肉组织的研究揭示了其肌肉主要由环形肌和几条纵贯全身的纵肌组构成, 环形肌包围纵行肌, 并在腹侧有缺失, 为不完全的环形肌 (Leasi et al. 2010)。运动时不完全的环形肌首先收缩, 压缩假体腔, 使其身体拉长, 接着, 在纵肌组的协同作用下, 使头部和足部交替收缩, 达到前行的目的; 此外, 蛭态类轮虫在低湿休眠状

表 1 全球已确认的蛭态轮虫的种类数

Table 1 The species number of bdelloid rotifers confirmed in the world

科属名 Family/Genus	全球种数 Number of species in the world	中国种数 Number of species in China
盘网轮科 Adinetidae Hudson & Gosse, 1886	21	1
盘网轮虫属 <i>Adineta</i> Hudson, 1886	19	1
<i>Bradyscela</i> Bryce, 1910	2	
宿轮虫科 Habrotrichidae Haring, 1913	162	15
宿轮虫属 <i>Habrotricha</i> Bryce, 1910	136	14
<i>Otostephanos</i> Milne, 1916	15	1
<i>Scepanotrocha</i> Bryce, 1910	11	
Philodinaeidae Haring, 1913	9	0
<i>Abrochtha</i> Bryce, 1910	5	
<i>Henoceros</i> Milne, 1916	2	
<i>Philodinavus</i> Haring, 1913	2	
旋轮科 Philodinidae Ehrenberg, 1838	328	26
<i>Anomopus</i> Piovanelli, 1903	2	
<i>Ceratotrocha</i> Bryce, 1910	4	
<i>Didymodactylos</i> Milne, 1916	1	
间盘轮属 <i>Dissotrocha</i> Bryce, 1910	36	2
<i>Embata</i> Bryce, 1910	5	
<i>Macrotrachela</i> Milne, 1886	110	7
<i>Mniobia</i> Bryce, 1910	58	1
旋轮虫属 <i>Philodina</i> Ehrenberg, 1830	66	6
<i>Pleuretra</i> Bryce, 1910	14	2
转轮虫属 <i>Rotaria</i> Scopoli, 1777	31	8
<i>Zelinkiella</i> Haring, 1913	1	
合计 Total number	520	42

态下形成的“桶(tun)”状结构,也是在纵肌组的协同作用下完成的(Hochberg et al. 2000)。在细胞水平上,人们发现蛭态类轮虫躯体缺乏胶原蛋白;胞质内具骨架层;背主神经节(脑)组成呈胶质状,为不集中的神经系统;具有后脑腺结构(Ricci 1998a, b)。

2.3 各种生境类型中的蛭态轮虫

早在 20 世纪 40 年代,栖息于苔藓植物中的蛭态轮虫就已引起了轮虫学家们的关注(Burger 1948)。Hansson 等(1996)对南极大陆轮虫分布的调查发现,它们基本上都栖息于苔藓植物中,很少存在于开放的水域中。大量的研究报道显示,苔藓植物生境是蛭态轮虫扩

散至新环境的首选栖息地(Hirschfelder et al. 1993)。苔藓植物不仅为蛭态轮虫提供了栖息环境,也为其他小型无脊椎动物提供了第一生境地。从植物群落生态演替层面上讲,苔藓植物还参与了植物群落生长发育的早期阶段。包括多种栖息在苔藓植物生境中的动物和苔藓植物共同构成了一个相对独立的小生态系统。苔藓植物成为蛭态轮虫等一些小型无脊椎动物栖息场所的主要原因是,其能为这些动物同时提供相对稳定的水环境和有机颗粒丰富的食物源,而这是制约无脊椎动物生存的两个最重要限制因子(Gerson 1982)。

蛭态轮虫具有的低湿休眠特性极大提高了

其对不利环境的耐受能力，所以它能在多种栖息环境中存在。蛭态轮虫从活体状态转入低湿休眠是一个需持续数小时的生理过程。对于它们来讲，持续的时间极为关键，一旦被强制缩短，将极大降低其复苏率 (Caprioli et al. 2001)。而苔藓植物因其具有良好的蓄水和吸水特性，当遇到外界环境开始干燥时，苔藓植物群落可为蛭态轮虫提供一个干燥过程相对缓慢的局部生境，借此环境条件，蛭态轮虫有充分的时间转入低湿休眠，进而使其在适宜环境下的复苏率保持在一个较高的水平。Ricci (1998a, b) 对不同生境、不同发育阶段蛭态轮虫休眠体复苏过程的研究发现，栖息于苔藓植物中的成年蛭态轮虫复苏率最高。

此外，温度与苔藓植物中蛭态轮虫的关系也十分有趣。栖息于苔藓生境中的蛭态轮虫对于外界 16 ~ 24°C 间的温度变化无明显的反应。Ricci (1991) 的研究发现，苔藓植物中的食物和潮湿环境对蛭态轮虫的影响要大于温度变化，只要食物和潮湿的环境符合要求，则蛭态轮虫对一定范围的环境温度变化是可忍受的。

苔藓植物不仅在陆地上为蛭态轮虫提供了一个较为稳定的栖息环境，溪流中的苔藓也为蛭态轮虫提供了安全的场所和丰富的食物来源。虽然水环境的温度不像空气那样变化剧烈，但水体时刻变化的水位和流速对于小型动物体是一个相当大的挑战。溪流中的苔藓植物能适度地降低水的流速，为蛭态轮虫提供庇护，同时也可为其提供丰富的有机颗粒等食物。通过对 9 种蛭态轮虫种群生态学的比较研究，人们发现苔藓生境中蛭态轮虫种群的繁殖率低于水环境中的同种种群；苔藓生境中的蛭态轮虫体型一般较水中的要小 (Ricci 1983)。

另外，除了对于干燥环境有很强的适应能力，Gladyshev 等 (2008) 还发现蛭态轮虫对电磁辐射也有很强的耐受能力。在探讨蛭态轮虫的食性方面，Mialet 等 (2013) 发现在多种藻类构成的食物面前，蛭态轮虫会有选择性地进食丝状蓝藻。这一结果启发我们有可能利用蛭态轮

虫来控制“水华”的发生。

2.4 蛭态轮虫低湿休眠和孤雌生殖发生的机理探讨

动物的低湿休眠概念最早是由列文虎克 (van Leeuwenhoek) (1702) 提出，至今已经有超过 300 年的历史。低湿休眠是动物隐生 (cryptobiosis) 假死状态的一种。通过隐生方式，蛭态轮虫可在 - 80°C 存活数年 (Newsham et al. 2006)。虽然许多动植物如线虫、真菌和植物种子等都能进入休眠状态，在这些动植物休眠体中可以发现非还原糖的积累，比如海藻糖或蔗糖。不过在蛭态轮虫的休眠体中并未发现非还原糖 (Lapinski et al. 2003)。Caprioli 等 (2004) 利用生化手段比较了不同轮虫种在低湿休眠状态下体内部分酶类的差异，初步的分析显示蛭态轮虫在此期间体内没有海藻糖 (trehalose)，而非蛭态轮虫体内含有海藻糖；进一步的分析表明是由于蛭态轮虫缺乏海藻糖合成酶 (trehalose synthase, *tps*) 基因而无法合成海藻糖。Tunnacliffe 等 (2005) 的研究表明，在干燥状态下，蛭态轮虫体内的晚期胚胎富集蛋白 (late embryogenesis abundant protein, LEA) 所起的作用主要是通过多种机制对失水条件下的细胞结构进行保护，具体表现为，自身作为水和缓冲介质 (hydration buffer)、螯合无机盐防止离子丢失、联合其他蛋白对膜进行直接保护以及对失活的未折叠蛋白进行复性。

对低湿休眠蛭态轮虫复苏的影响因子分析研究表明，湿度和温度是影响蛭态轮虫复苏的主要因子。因此，用于研究陆生轮虫的各种样品应在 0°C 以下的保存 (Örstan 1998)。

最近 20 年，由于分子生物学及基因工程技术手段的日渐成熟，国际上关于蛭态轮虫分子水平上的研究进入了一个高峰期，主要是对于蛭态轮虫已经观察到的特征进行内部分子机制的探索。围绕着蛭态轮虫低湿休眠和孤雌生殖这两大标志性特征，在基因组和蛋白质组层面上重点探讨了低温休眠和孤雌生殖发生过程中的调控机理，如，研究蛭态轮虫基因转座子的

多样性 (Arkhipova et al. 2005)、基因组退化四倍体 (degenerate tetraploidy) (Mark et al. 2008) 以及轮虫体内的热休克蛋白 (Hur 2006)。许多学者对其以孤雌生殖的方式, 能够在世界各地繁衍成庞大的种族, 却没有产生致命的基因突变而灭绝的原因进行了相关的遗传学研究。通过对控制蛭态轮虫生殖活动的基因分析, 人们发现自大约 4 000 万年前, 蛭态轮虫就已具有孤雌生殖的能力 (Poinar et al. 1992)。同时, 大多数蛭态轮虫的孤雌生殖方式是卵生, 也有少数种类是“胎生”, 如 *Rotaria* 和 *Dissotrocha* (Kutikova 2003)。虽然在生殖上仅有孤雌生殖, 且没有遗传物质的交换和重组, 但客观事实是, 蛭态轮虫不仅保证了各种群的延续, 且在长期的演化历史过程中分化出数百个蛭态轮虫的物种来。这一现象使人们对有性繁殖在生物演化上的优势地位产生了质疑。

2.5 蛭态轮虫与横向基因转移

通过对蛭态轮虫基因组的分析, 人们惊奇地发现, 很多起源于细菌、真菌和植物的基因片段存在于蛭态轮虫的基因组中。蛭态轮虫不仅能轻而易举获得外来物种的遗传物质, 而且还可将这些基因与自身的基因组合在一起, 并保持这些外来基因的功能。这种将外来物种的基因整合到自身基因组的现象被称之为“生物演化中的舞弊事件”(“evolutionary scandal”) (Maynard 1986, Mark et al. 2000)。

这一现象的发现, 使我们必须面对一个可能的事实, 即动物中存在着一定的将外源基因整合并适度表达的机制; 在此过程中, 发生了生物间遗传物质的横向转移 (lateral gene transfer, LGT)。如果这种现象在动物界中普遍存在的话, 是否对目前社会上争分不断的“转基因”问题产生新的影响? 从有利的角度讲, 阐述清楚蛭态轮虫是如何取得并利用外来基因的过程和机理, 将有可能为人们在新药研发以及癌症、心脏病和其他多种疾病的基因治疗等多个方面提供可借鉴的信息。

3 对我国蛭态轮虫研究的建议

国际上的学者们不仅仅在微观层面, 即分子水平上对蛭态轮虫进行了大量的研究, 同时, 在宏观层面上如生态群落, 同样有许多报道。通过调查研究不同的群落结构中蛭态轮虫所处的地位, 进而构建在生态群落结构中蛭态轮虫与其他动物之间的联系网络。

对照国外学者在蛭态轮虫研究领域的进展及成果, 我国大陆对蛭态轮虫的研究基本处于空白。由于起步较晚, 我国在陆生环境如土壤环境中的动物类群研究主要侧重在节肢动物、环节动物和线虫动物上, 而蛭态轮虫个体较小, 与栖息环境中的各种颗粒共存, 不易将其从中分离出来; 加上种类观察和鉴定困难等因素, 导致我国在陆生动物生态学中长期忽略了轮虫的作用。其次, 作为一个类群较小且并不能产生很多直接经济效益的动物类群, 尚未被国内学者重视。虽然大陆学者对轮虫的研究和报道并不少, 但主要集中在各种水域环境中的浮游种类, 而对于陆生环境的轮虫本身研究就不足, 因此也就没有可能提供更多蛭态轮虫的信息。

根据这些状况, 我们建议应结合我国的特有地理环境, 逐步加大蛭态轮虫在我国大陆的物种多样性和分布研究; 完善和改良蛭态轮虫分离技术和手段, 提高蛭态轮虫分离的效率, 为后续利用该类动物开展各项研究提供基本条件; 针对涉及蛭态轮虫的几个热门议题: 低湿休眠、孤雌生殖以及动物外源基因的整合与表达, 也应开展相应的研究工作。

参 考 文 献

- Arkhipova I R, Meselson M. 2005. Diverse DNA transposons in rotifers of the Class Bdelloidea. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(33): 11781-11786.
- Bartoš E. 1951. The Czechoslovak Rotatoria of the order Bdelloidea. *Vestník Československé Společnosti Zoologické*, 15: 241-500.
- Burger A. 1948. Studies on the moss dwelling bdelloids (Rotifera) of Eastern Massachusetts. *Transactions of the American*

- Microscopical Society, 67(2): 111–142.
- Caprioli M, Krabbe K A, Melone G, et al. 2004. Trehalose in desiccated rotifers: a comparison between a bdelloid and a monogonont species. *Comparative Biochemistry and Physiology A: Molecular & Integrative Physiology*, 139(4): 527–532.
- Caprioli M, Ricci C. 2001. Recipes for successful anhydrobiosis in bdelloid rotifers. *Hydrobiologia*, 446(1): 13–17.
- Clément P, Wurdak E. 1991. *Rotifera*//Harrison F W, Ruppert E E. *Microscopic Anatomy of Invertebrates*. Vol. 4: Aschelminthes. New York: Wiley-Liss, Inc.
- Crowe J H. 1971. Anhydrobiosis: an unsolved problem. *American Naturalist*, 105(946): 563–573.
- Devetter M. 2007. Soil rotifers (Rotifera) of the Kokořínsko protected landscape area. *Biologia (Bratislava)*, 62(2): 222–224.
- Donner J. 1965. *Ordnung Bdelloidea (Rotatoria, R ärtiere)*. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag.
- Donner J. 1975. *Randbiotope von Fliessgew ässern als Orte der Anpassung von Wasserorganismen an Bodenbedingungen*. Gezeigt an Rotatorien der Donau und Nebenflüsse. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie Wien*, Berlin: Springer.
- Fernando C H, Zankai N P. 1981. The rotifera of Malaysia and Singapore with remarks on some species. *Hydrobiologia*, 78(1): 205–219.
- Fontaneto D, Herniou E A, Barraclough T G, et al. 2007. On the global distribution of microscopic animals: new worldwide data on bdelloid rotifers. *Zoological Studies*, 46(3): 336–346.
- Fontaneto D, Melone G, Cardini A. 2004. Shape diversity in the trophi of different species of Rotaria (Rotifera, Bdelloidea): a geometric morphometric study. *Italian Journal of Zoology*, 71(1): 63–72.
- Gerson U. 1982. *Bryophytes and invertebrates*//Smith A J E. *Bryophyte Ecology*. New York: Chapman & Hall.
- Gladyshev E, Meselson M. 2008. Extreme resistance of bdelloid rotifers to ionizing radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(13): 5139–5144.
- Haigh S B. 1965. The bdelloid rotifers of New Zealand. *Journal of Quekett Microscopical Club*, 30(1): 36–41.
- Hansson L A, Dartnall H J G, Ellis-Evans J C, et al. 1996. Variation in physical, chemical and biological components in the sub-Antarctic lakes of South Georgia. *Ecography*, 19(4): 393–403.
- Higa L M, Womersley C Z. 1993. New insights into the anhydrobiotic phenomenon: the effect of trehalose content and differential rates of evaporative water loss on the survival of *Aphelenchus avenae*. *Journal of Experimental Zoology*, 267(2): 120–129.
- Hirschfelder A, Koste W, Zucchi H. 1993. Bdelloid rotifers in aerophytic mosses: Influence of habitat structure and habitat age on species composition. *Hydrobiologia*, 255(1): 343–344.
- Hochberg R, Litvaitis M K. 2000. Functional morphology of the muscles in *Philodina* sp. (Rotifera: Bdelloidea). *Hydrobiologia*, 432(1): 57–64.
- Hur J H. 2006. Duplication and Divergence of Regions Containing hsp82 before the Separation of Two Bdelloid Families: Adinetidae and Philodinae. Massachusetts: Harvard University Cambridge.
- Jersabek C D, Leitner M F. 2016. The Rotifer World Catalog. World Wide Web electronic publication. [EB/OL] [2016-03-16] <http://www.rotifera.hausdennatur.at/>.
- Karunakaran L, Johnson A. 1978. A contribution to the rotifer fauna of Singapore and Malaysia. *Malayan National Journal*, 32(2): 173–208.
- Kaya M. 2013. Terrestrial bdelloid rotifers from Erzurum (eastern part of Turkey). *Turkish Journal of Zoology*, 37(4): 413–418.
- Kaya M, Herniou E A, Barraclough T G, et al. 2009. A faunistic survey of bdelloid rotifers in Turkey. *Zoology in the Middle East*, 48(1): 114–116.
- Koste W. 1996. On soil rotatoria from a lithotelma near Halali Lodge in Etosha National Park in N-Namibia, South Africa. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie*, 81(3): 353–365.
- Kutikova L A. 2003. Bdelloid rotifers (Rotifera, Bdelloidea) as a component of soil and land biocenoses. *Izvestiya Akademii Nauk Seriya Biologicheskaya*, 3(3): 332–336.
- Lapinski J, Tunnacliffe A. 2003. Anhydrobiosis without trehalose in bdelloid rotifers. *FEBS Letters*, 553(3): 387–390.
- Leasi F, Ricci C. 2010. Musculature of two bdelloid rotifers, *Adineta*

- ricciae* and *Macrotrachela quadricornifera*: organization in a functional and evolutionary perspective. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 48(1): 33–39.
- Mark W D B, Mark W J L, Meselson M. 2008. Evidence for degenerate tetraploidy in bdelloid rotifers. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(13): 5145–5149.
- Mark W D B, Meselson M. 2000. Evidence for the evolution of bdelloid rotifers without sexual reproduction or genetic exchange. *Science*, 288(5469): 1211–1215.
- Marotta R, Leasi F, Uggetti A, et al. 2010. Dry and survive: morphological changes during anhydrobiosis in a bdelloid rotifer. *Journal of Structural Biology*, 171(1): 11–17.
- Maynard S.J. 1986. Contemplating life without sex. *Nature*, 324(6095): 300–301.
- Melone G, Fontaneto D. 2005. Trophic structure in bdelloid rotifers. *Hydrobiologia*, 546(1): 197–202.
- Mialet B, Majdi N, Tackx M, et al. 2013. Selective feeding of bdelloid rotifers in river biofilms. *PLoS One*, 8(9): e75352. doi:10.1371/journal.pone.0075352.
- Newsham K K, Maslen N R, McInnes S J. 2006. Survival of antarctic soil metazoans at -80 degree C for six years. *CryoLetters*, 27(5): 291–294.
- Örstan A. 1998. Factors affecting long-term survival of dry bdelloid rotifers: a preliminary study. *Hydrobiologia*, 387(1): 327–331.
- Pejler B, Berzins B. 1993. On choice of substrate and habitat in bdelloid rotifers. *Hydrobiologia*, 255/256(1): 333–338.
- Pennak R W. 1989. Chapter 8: Rotifera (Rotifers)//Pennak R W. *Freshwater Invertebrates of the United States*. 3rd ed. New York: John Wiley and Sons.
- Poinar G O Jr, Hansen E L. 1983. Sex and reproductive modifications in nematodes. *Helminthological Abstracts*: B, 52: 145–163.
- Poinar G O Jr, Ricci C. 1992. Bdelloid rotifers in Dominican amber: evidence for parthenogenetic continuity. *Experientia*, 48(4): 408–410.
- Ricci C. 1983. Life histories of some species of Rotifera Bdelloidea. *Hydrobiologia*, 104(1): 175–180.
- Ricci C. 1984. Culturing of some bdelloid rotifers. *Hydrobiologia*, 112(1): 45–51.
- Ricci C. 1987. Ecology of bdelloids: how to be successful. *Hydrobiologia*, 147(1): 117–127.
- Ricci C. 1991. Comparison of five strains of a parthenogenetic species, *Macrotrachela quadricornifera* (Rotifera, Bdelloidea). I. Life history traits. *Hydrobiologia*, 211(2): 147–155.
- Ricci C. 1992. Rotifers: parthenogenesis and heterogony//Dallai R. *Sex Origin and Evolution. Selected Symposia and Monographs UZI*.
- Ricci C. 1998a. Are lemnisci and proboscis present in the Bdelloidea? *Hydrobiologia*, 387/388: 93–96.
- Ricci C. 1998b. Anhydrobiotic capabilities of bdelloid rotifers. *Hydrobiologia*, 387/388: 321–326.
- Ricci C, Caprioli M. 2005. Anhydrobiosis in bdelloid species, populations and individuals. *Integrative and Comparative Biology*, 45(5): 759–763.
- Ricci C, Shiel R J, Fontaneto D, et al. 2003. Bdelloid rotifers recorded from Australia with description of *Philodinaeus aussiensis* n. sp. *Zoologischer Anzeiger*, 242(3): 241–248.
- Sa-Ardrit P, Pholpunthin P, Segers H. 2013. A checklist of the freshwater rotifer fauna of Thailand (Rotifera, Monogononta, Bdelloidea). *Journal of Limnology*, 72(suppl 2): 361–375.
- Savatenalinton S, Segers H. 2005. Rotifers from Kalasin Province, Northeast Thailand, with notes on new and rare species. *Zoological Studies*, 44(3): 361–367.
- Segers H. 2001. Zoogeography of the Southeast Asian Rotifera. *Hydrobiologia*, 446/447: 233–246.
- Sezen G, Topaç A, Çelik S. 2014. Soil bdelloid rotifers in Aksaray (Central Anatolia, Türkiye). *SDU Journal of Science (E-Journal)*, 9(1): 1–5.
- Sharma B K, Michael R G. 1980. Synopsis of taxonomic studies on Indian Rotatoria. *Hydrobiologia*, 73(1): 229–236.
- Sohlenius B, Boström S, Hirschfelder A. 1996. Distribution patterns of microfauna (nematodes, rotifers and tardigrades) on nunataks in Dronning Maud Land, East Antarctica. *Polar Biology*, 16(3): 191–200.
- Sohlenius B, S Boström. 2005. The geographic distribution of metazoan microfauna on East Antarctic nunataks. *Polar Biology*, 28(6): 439–448.
- Song M O, Kim W. 2000. Bdelloid rotifers from Korea.

- Hydrobiologia, 439(1): 91–101.
- Sudzuki M. 1989. Rotifera from the Oriental Region and Their Characteristics. Tokyo: Special Issue celebrating the Centennial Anniversary of the Foundation of Nihon Daigaku University, 3: 325–366.
- Tunnacliffe A, Lapinski J, McGee B. 2005. A putative LEA protein, but no trehalose, is present in anhydrobiotic bdelloid rotifers. *Hydrobiologia*, 546(1): 315–321.
- van Leeuwenhoek A. 1702. Letter to Hendrik van Bleyswijk, dated 9th February// van Rijnberk G, Palm L C. The Collected Letters of Antoni van Leeuwenhoek. Amsterdam: Swets and Zeitlinger, 1999, 14: 55–73.
- Wallace R L, Snell T W. 1991. Rotifera//Thorpe J H, Covich A P. Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates. San Diego: Academic Press, 187–248.
- Yakovenko N S. 2000a. New for the fauna of Ukraine rotifers (Rotifera, Bdelloidea) of Adinetidae and Habrotrichidae families. *Vestnik Zoologii*, 34(1): 11–19.
- Yakovenko N S. 2000b. New for the fauna of Ukraine rotifers (Rotifera, Bdelloidea) of Philodinidae family. *Vestnik Zoologii*, 14(suppl): 26–32.
- Zhuge Y, Huang X F, Koste W. 1998. Rotifera recorded from China, 1893–1997, with remarks on their composition and distribution. *International Review of Hydrobiology*, 83(3): 217–232.
- 郭建英, 万方浩, 吴岷. 2010. 不同棉花品种及种植区域对土壤无脊椎动物群落结构的影响. *应用与环境生物学报*, 16(2): 205–210.
- 何瑞雯. 2005. 台湾产蛭形目轮虫之分类学研究. 新竹: 台湾“国立”新竹教育大学硕士学位论文.
- 刘长海, 骆有庆, 陈宗礼, 等. 2007. 土壤动物群落生态学与土壤微生态环境的关系. *生态环境*, 16(5): 1564–1569.
- 牛晓倩, 任婷, 田小刚, 等. 2013. 重金属污染区农田土壤动物群落结构及富集研究——以山西省临汾钢铁厂周围农田为例. *四川动物*, 32(6): 889–897.
- 王家楫. 1961. 中国淡水轮虫志. 北京: 科学出版社.
- 徐润林. 2013. 动物学. 北京: 高等教育出版社.
- 殷秀琴, 宋博, 董炜华, 等. 2010. 我国土壤动物生态地理研究进展. *地理学报*, 65(1): 91–102.
- 张志丹, 董炜华, 魏健, 等. 2012. 土壤动物学研究进展. *中国农学通报*, 28(29): 242–246.