

淡水三肠目涡虫的染色体研究进展*

李光鹏

(黑龙江省科学院自然资源研究所, 哈尔滨 150040)

三肠目 (Tricladida) 淡水亚目 (Paludicola) 属于扁形动物门涡虫纲, 共分四个科: 三角头涡虫科 (Dugesidae)、扁平涡虫科 (Planariidae)、树枝肠涡虫科 (Dendrocoelidae) 和洞穴涡虫科 (Kenkiidae)。全世界已经发现 35 个属 387 种^[1]。除洞穴科涡虫尚未见有染色体报道外, 其它各科均有所报道。而且证实, 涡虫的多倍体现象, 染色体数目的多态性, 复杂的核型关系在动物界里是不多见的^[2]。

表 1 列出了目前已报道的淡水涡虫的正常二倍体数目及核型, 复杂的多倍体现象下面将分科加以介绍, 并就多倍体的形成作些讨论。有关涡虫染色体方面的研究, 我国尚无人报道。

(一) 三角头涡虫科 三角头涡虫广泛分布于世界各地, 是一类适应性较强的涡虫。意大利 Benazzi 等 (1950, 1966) 研究 *Dugesia benazzii* 和 *D. lugubris* 的染色体发现, 除有正常二倍体 $2n = 8$ 外, 还有三倍体 ($3n = 12$), 四倍体 ($4n = 16$), 五倍体 ($5n = 20$) 和六倍体 ($6n = 24$)。而且二倍体涡虫与三倍体涡虫杂交, 或者二倍体与多倍体杂交, 其后代的染色体数目极不稳定, 有些个体能同时产生具有不同染色体组的卵母细胞^[3]。

日本三角头涡虫 (*Dugesia japonica*) 过去一直被认为和欧洲种一样, 也是 *Dugesia gonocephala*。通过形态和染色体等方面的详

细研究, 才定为一个新种, 并确立了两个亚种: 日本亚种 *Dugesia japonica japonica* 和琉球亚种 *D. japonica ryukyuensis* (详见刘德增^[1])。 *D. japonica japonica* 的 $2n = 16$, 由 8 对中间着丝粒染色体组成, 这与欧洲的 *D. gonocephala* 是不同的, 后者的第三、四、五对为端着丝粒染色体^[4]。杉野久雄等^[4]首次发现 *D. japonica japonica* 还有 24 条和 25 条染色体之多, 这显然是三倍体形式。随后, Oki 等^[23]和 Tamura 等^{[24][25]}的研究也表明, 日本各地的 *D. japonica japonica* 核型很复杂, 同一个体中出现二倍体 ($2n$), 或三倍体 ($3n$), 或二倍体与三倍体 ($2n$ 和 $3n$), 或二倍体与三倍体与四倍体 ($2n$ 和 $3n$ 和 $4n$) 等共存的形式。在只有 1860 平方公里的大阪县 (采集 30 个产地), 竟出现 26 种核型^[25]。Oki 等^[22]对远东 45 个产地 (日本 37 个, 台湾 6 个, 朝鲜 2 个) 的该种涡虫的核型研究发现, 产地不同核型有所差异。三倍体, 或二倍体与三倍体共存形式相当普遍。而且还有 0—3 条大 B 染色体 (LB) 和相当数量的小 B 染色体 (SB), 核型极易受栖息环境的影响。

D. japonica ryukyuensis 的 $2n = 14$, 分布于日本的琉球半岛和奄美诸岛, 以及中国的

* 本文承蒙刘德增先生审阅, 谨致谢意。
国家自然科学基金资助项目

表 1 目前已报道的淡水涡虫的二倍体核型

| 种 名 | 核 型 | 报 告 者 |
|--------------------------------|-------------------|---------------------------|
| 三角头涡虫科 DugesIIDae | | |
| <i>Cura joremanii</i> | 12,1M + 1SM + 4ST | Gourbault N. et al., 1975 |
| <i>Cura pinguis</i> | 6,3M | Gourbault N. et al., 1975 |
| <i>Dugesia benazzii</i> | 8, | Deri P., 1971 |
| <i>D. lugubris</i> | 8, | Benazzi M. et al., 1970 |
| <i>D. jenkinsae</i> | 8, | Oki I. et al., 1988 |
| <i>D. ariconensis</i> | 8, 3M + 1SM | Gourbault N., 1977 |
| <i>D. schubarti</i> | 8,3M + 1SM | Pereira, 1970 |
| <i>D. miltogeni</i> | 8,4M | Gourbault N., 1980 |
| <i>D. polychroa</i> | 8,1M + 3ST | Gourbault N., 1981 |
| <i>D. basuensis</i> | 14,7M | Oki I. et al., 1988 |
| <i>D. hepta</i> | 14 | Oki I. et al., 1988 |
| <i>D. japonica japonica</i> | 16,8M | Dahm A. G., 1958 |
| <i>D. japonica ryukyuensis</i> | 14,6M + 1A | Kawakatsu M. et al., 1976 |
| <i>D. gonoccephala</i> | 16,5M + 3T | Dahm A. G., 1963 |
| <i>D. siamana</i> | 16,7M + 1SM | Kawakatsu M. et al., 1983 |
| <i>D. tigrina</i> | 16,8M | Gourbault N., 1977 |
| <i>D. dorosoccephala</i> | 16,8M | Benazzi M. et al., 1971 |
| <i>D. anceps</i> | 16,8M | Duran-Troise et al., 1971 |
| <i>D. sanchezi</i> | 16 | |
| <i>D. indonesiana</i> | 16,8M | Benazzi M. et al., 1975 |
| <i>D. iberica</i> | 16,6M + 2SM | Gourbault N. et al., 1979 |
| <i>D. tahitiensis</i> | 16,7M + 1ST | Gourbault N., 1977 |
| <i>D. austroasiatica</i> | 16,7M + 1ST | Takai M. et al., 1986 |
| <i>D. bengalensis</i> | 16,7M + 1ST | Kawakatsu M. et al., 1984 |
| <i>D. ramsdensis</i> | 16 | Kawakatsu M. et al., 1983 |
| <i>D. aff. iberica</i> | 18,9M | Gourbault N., 1981 |
| <i>D. sicula</i> | 18,9M | Gourbault N., 1981 |
| <i>D. cubana</i> | 18,7M + 1SM + 1ST | Gourbault N., 1979 |
| <i>D. anderlani</i> | 18,9M | Kawakatsu M. et al., 1983 |
| 扁平涡虫科 Planariidae | | |
| <i>Hymanella retenuova</i> | 38,11M + 8SM | Ball R. et al., 1981 |
| <i>Plagnolia vandeli</i> | 44 | Benazzi M. et al., 1973 |
| <i>Crenobia alpina</i> | 14 | Pattee E. et al., 1981 |
| <i>Phagocata teshirogii</i> | 24,5M + 6SM + 1T | Teshirogi W. et al., 1977 |
| <i>Ph. kawakatsui</i> | 24,5M + 7SM | Teshirogi W. et al., 1979 |
| <i>Ph. papillifera</i> | 24 | Sugino H. E. et al., 1978 |
| <i>Ph. suginoi</i> | 24 | Sugino H. E. et al., 1978 |
| <i>Ph. velata</i> | 24 | Ball I.R. et al., 1981 |
| <i>Ph. dalmatica</i> | 32 | Dahm A. G., 1963 |
| <i>Ph. ochridana</i> | 32 | Stankovic S., 1927 |
| <i>Ph. paravisita</i> | 34 | Dahm A. G., 1963 |
| <i>Ph. vitta</i> | 14 | Dahm A. G., 1963 |
| | 34,17M | Benazzi M. et al., 1974 |
| <i>Ph. virida</i> | 36,8M + 10SM | Teshirogi W. et al., 1980 |
| <i>Ph. albissima</i> | 36 | Dahm A. G., 1964 |
| <i>Ph. fawcetti</i> | 38,12M + 7SM | Ball I.R., 1975 |
| <i>Ph. gracilis</i> | 38 | Ball I.R., 1975 |
| <i>Atrioplanaria delamarei</i> | 95-120 | Gourbault N. et al., 1977 |

| 种 名 | 核 型 | 报 告 者 |
|------------------------------------|-------------------|----------------------------|
| <i>A. morisii</i> | 96—124 | Gourbault N. et al., 1977 |
| <i>A. racovitzai</i> | 46—52 | Gourbault N. et al., 1977 |
| <i>Planaria torax</i> | 18,5M + 4SM | Ball I.R. et al., 1978 |
| <i>Pl. dactyligera dactyligera</i> | 38,19M | Ball I.R. et al., 1978 |
| <i>Pl. dactyligera musculosa</i> | 38,19M | Ball I.R. et al., 1978 |
| <i>Polycoelis auriculata</i> | 66,3M | Teshirogi W. et al., 1981 |
| <i>Pol. tenuis</i> | 14 | Pattee E. et al., 1981 |
| <i>Pol. nigra</i> | 16 | Pattee E. et al., 1981 |
| <i>Pol. felina</i> | 18 | Dutrillaux B. et al., 1971 |
| <i>Pol. schmidtsi</i> | 32 | Teshirogi W. et al., 1978 |
| <i>Pol. sapporo</i> | 42 | Teshirogi W. et al., 1979 |
| <i>Pol. akkeshi</i> | 42 | Teshirogi W. et al., 1979 |
| 树枝肠涡虫科 Dendrocoelidae | | |
| <i>Dendrocoelum lacteum</i> | 14 | Benazzi M. et al., 1959 |
| <i>De. album</i> | 28 | Dahm A. G., 1961 |
| <i>De. coiffaiti</i> | 32,12M + 4SM | Gourbault N., 1975 |
| <i>De. infernale</i> | 32 | Dahm A. G., 1961 |
| <i>De. lescheræ</i> | 32,16M | Gourbault N., 1985 |
| <i>De. subuliferum</i> | 32 | Benazzi M. et al., 1974 |
| <i>De. ruzetæ</i> | 32,16M | Benazzi M. et al., 1974 |
| <i>De. remyi</i> | 56 | Pattee E., 1981 |
| <i>Dendrocoelopsis piriformis</i> | 10 | Gourbault N. et al., 1974 |
| <i>Den. spinospenis</i> | 10,5M | Benazzi M. et al., 1974 |
| <i>Den. lactea</i> | 16,2M + 5SM + 1T | Gourbault N. et al., 1974 |
| <i>Den. americana</i> | 20,10M | Gourbault N., 1975 |
| <i>Den. bezzoni</i> | 20,7M + 3SM | Gourbault N. et al., 1976 |
| <i>Den. ezensis</i> | 20,10M | Gourbault N. et al., 1974 |
| <i>Den. beauchampi</i> | 30,15M | Benazzi M. et al., 1974 |
| <i>Den. charsoni</i> | 30,15M | Gourbault N. et al., 1974 |
| <i>Procotyla fluctatilis</i> | 12,6M | Gourbault N. et al., 1974 |
| <i>Bdellocephala punctata</i> | 16,8M | Dahm A. G., 1963 |
| <i>B. annandalei</i> | 28,6M + 7SM + 1ST | 八木桥元一等, 1981 |
| <i>B. brunnea</i> | 28,14M | 八木桥元一等, 1981 |

台湾和杭州。也有三倍体 ($3n = 21$), 或 $2n$ 和 $3n$ 共存形式, LB 为 0—6 条, SB 达 0—16 条^[22]。

Okii 等^[22]把 *Dugesia japonica* 的核型分为六类: 1) 二倍体 (diploid, $2n$) 和二倍性 (diploidy, $2n + 1LB$); 2) 二倍性非整倍体 (diploidic aneuploid, $(2n - 1) + 1LB$); 3) 三倍体 (triploid, $3n$) 和三倍性 (triploidy, $3n + 1LB$); 4) 三倍性非整倍体 (triploidic aneuploid, $(3n - 1) + \alpha LB, \alpha = 1, 2$); 5) 整倍性混合体 (orthoploidic mixoploid, $2n \& 3n, 2n \& 4n, 2n \& 3n \& 4n$); 6) 混合性异数体 (triploi-

dic mixoploid and triploidic & tetraploidic mixoploid, $(3n + \alpha) + \beta LB$ & $(3n + \alpha') + \beta' LB, \alpha, \alpha', \beta, \beta' = 0, 1, 2 \dots$ 。其中二倍体和二倍性形式占 32%, $2n$ 和 $3n$ 形式占 25%, 三倍体和三倍性形式占 14%, 是远东地区广泛分布的核型形式。

同一个体中, $2n$ 和 $3n$ 共存形式在 *Dugesia siamiana*^[27], *D. iberica*^[22], *D. indonesiana*^[27] 和 *D. anderlani*^[18] 中也存在。布鲁塞尔南部的 *Dugesia schubarti* 除 $2n = 8$ 外, 还有 $2n$ 和 $3n$, 或 $4n$ 或 $2n$ 和 $4n$, 或 $2n$ 和 $3n$ 和 $4n$ 等核型^[22]。三角头涡虫科的 *Cura pinguis* ($2n = 12$) 也

出现六倍体 $6n = 36$ 形式^[44]。

(二) 扁平涡虫科 扁平涡虫科的研究最早见于 Benazzi 和 Gourbault^[7] 对 *Plagnolia vandeli* 的研究, $2n = 44$, 由 22 对中间或亚中间着丝粒染色体组成。 *Phagocata vivida* 的第 11 对染色体的长臂末端有一随体, 体细胞和初级卵母细胞中有一条 B 染色体, 而精母细胞中则无^[41]。 Melander^[43] 在 *Polycelis tenuis*, *Polycelis nigra*, *Dugesia lugubris* 和 *Dendrocoelum lacteum* 的分裂球和胚胎细胞中发现有随体。 产于法国和地中海地区的 *Phagocata vitta* 几乎均为 $2n = 34$ 的二倍体形式^[40], 而产于北欧的 *Phagocata vitta* 却有八种染色体数目: 21、28、35、42、49、56、63 和 70, 均为 7 的倍数, Dahm^[41] 认为是三倍体至十倍体形式。 另外, *Phagocata velata* ($2n = 24$) 出现 60、72、84 和 96 条染色体, 显然是五倍体至八倍体形式^[4]。

多眼涡虫 (*Polycelis*) 的核型较为复杂, 已报道 *Polycelis nigra*, *Pol. tenuis* 和 *Pol. felina* 具有多种核型且异数体很多^[26]。 Melander^[43] 在 *Polycelis tenuis* 中观察到 1—4 条 B 染色体。 Teshirogi 等^[26] 对日本本州和北海道 14 个产地的 *Polycelis auriculata* 的核型作了详细研究, $2n = 6$, $3n = 9$ 。 通过着丝粒断裂和臂间倒位 (Pericentric inversion) 等修饰得到多种三倍性核型及四倍体、六倍体和其它混合性核型共 13 种。 认为核型与形态有密切关系。 核型不同, 涡虫头部形状、体形、体长、体色和眼点的数量及分布均有所差异。

扁平涡虫科 *Atrioplanaria* 属涡虫的核型特点是, 染色体数目相当多, 已报道的三种涡虫的染色体数分别为 95—120, 96—124, 46—52 (表 1)。 大多为中间着丝粒染色体^[42]。

(三) 树枝肠涡虫科 本科是淡水亚目中最大的一个科, 在已发现的淡水亚目 35 个属中, 有 20 个属是树枝肠科。 我国已报道的有树枝肠涡虫属 (*Dendrocoelopsis*) 和蛭形头涡虫属 (*Bdellocephala*)^[12]。 已有 20 种该科涡虫的染色体有报道 (表 1)。*Dendrocoelopsis chattoni*

的核型较复杂, 体细胞的染色体数为 26、30, 有时出现 32 条; 精细胞有 15 或 16 条二价体; 而卵细胞有恒定的 15 条二价体, 这可能是由于异倍体现象 (aneuploidy) 造成的。 Gourbault 等^[43] 认为正常二倍体为 $2n = 30$ 。

(四) 洞穴涡虫科 洞穴科涡虫是一类水底穴居性动物, 一般为乳白色、无眼。 前端有发达的由腺体和肌纤维构成的附着器官。 虫体边缘有发达的附着区。 本科有两个属: *Kenkia* 和 *Sphalloplana*, 共发现 24 种涡虫^[46]。 刘德增 (1990) 在我国首次发现洞穴科涡虫。

(五) 多倍体的产生 淡水涡虫极其复杂的核型是怎样产生的呢? Oki 等^[27] 认为, 古老的 *Dugesia japonica* 整倍性混合核型, 可能是二倍体的原始形式, 在卵裂早期卵裂球间的有丝分裂没有断开造成的。 而 $2n$ 和 $4n$, $2n$ 和 $3n$ 和 $4n$, $3n + \alpha LB$ 或 $4n + \beta LB$ 很可能是从二倍体祖先分化而来。 关于 *Dugesia japonica* 的整倍性三倍性来源有三种解释: 1) 二倍体和四倍体动物的杂交。 但到目前为止, 尚未发现四倍体动物; 2) 自二倍体和三倍体共存形式的动物中丢失二倍体细胞。 这种假说虽有一定的可能性, 但局限性极大; 3) 由异常二倍体配子 ($2n$) 和正常单倍体配子 (n) 受精发育而来。 这一假说是可能的。 Teshirogi 等^[26] 认为 *Polycelis auriculata* 的基本核型是 $2n = 6$, 三倍体是通过二倍体的倍性变化派生而来。 几种三倍性形式均从三倍体通过第一对染色体 (3 条亚中间着丝粒染色单体) 着丝粒的相继断裂得到的。 而通过染色体加倍、缺失和臂间倒位等形式得到多倍体和多倍性异数体等形式。 淡水涡虫是裂生性动物, 具有多倍性混合核型的个体可以通过无性繁殖方式存在下去, 无须受染色体畸变不育的影响。

参 考 文 献

- 1 刘德增 1989 中国的淡水 (三肠目) 涡虫 动物学杂志 26(4): 38—43。
- 2 ———— 1990 树枝肠科涡虫和细形山地涡虫在中国首次发现 动物分类学报 15(1): 124—127。
- 3 川勝正治 1977 プラナリアーその生態分布。 遺伝 31: 13—24。

- 4 杉野久雄等 1973 日本淡水産渦虫 *Dugesia japonica* Ichikawa et Kawakatsu の染色体。 *Nature Study* 19:41—43.
- 5 Ball I. R. and N. Gourbault 1975 The morphology, karyology and taxonomy of a new freshwater planarian of the genus *phagocora* from California (Platyhelminthes Turbellaria). *Life Sci. Contri. Royal Ontar. Mus.* 105. 1—19.
- 6 Benazzi M. 1966 Considerations on the neoblasts of planarians on the basis of certain karyologic evidence. *Chromosoma* (Berl.) 19: 14—27.
- 7 ——— and N. Gourbault 1973 Donnees preliminaires sur la caryologie de lapplanaire hypogee *Plagnolia vandeli* de Beauchamp et Gourbault, 1964 *C. R. Acad. Sc. Paris* 277, Ser D. 1337—1340.
- 8 ——— and N. Gourbault 1974 Etude caryologique de quelques populations hypogees de planarie *Phagocata* (*Fonsicola*) *vitta* (Duges 1830). *Caryologia* 27(4): 467—484.
- 9 ——— et al. 1975 Cytotaxonomical study of *Dugesia indonesiana* Kawakatsu (Tricladida, Paludicola). *Accad. Notion Lin. Ser 8*, 111: 237—243.
- 10 Dahm A. G. 1963 The karyotypes of some freshwater triclads from Europe and Japan *Arkiv. For Zool.* 18: 41—47.
- 11 Dahm A. G. 1964 The taxonomic relationships of the European species of *Phagocata* based on karyological evidence. *Arkiv. For Zool.* Ser 2, 16: 481—509.
- 12 Gourbault N. 1981 The karyotypes of *Dugesia* species from Spain (Turbellaria, Tricladida). *Hydrobiologia* 84 (1): 45—52.
- 13 ——— and M. Benazzi 1974 Etude caryologique du Triclade, hypogee *Dendrocoelopsis chattoni* (de Beauchamp). *Ann. Speleol.* 28(1): 621—626.
- 14 ——— and M. Benazzi 1975 Karyological data on some species of the genus *Cura* (Tricladida, Paludicola). *Can. J. Genet. Cytol.* 17: 345—354.
- 15 ——— and M. Benazzi 1977 Etude caryologique du genre *At Arioplanaria* (Triclade Paludicole). *Arch. Zool. exp. gen.* 118(1): 53—61.
- 16 Kawakatsu M. and R. W. Mitchell 1981 Redescription of *Kenkia ryhncida* a troglolithic planarian from Oregon and a reconsideration of the Family Kenkiidae and its genera (Turbellaria, Tricladida, Paludicola) *Ann. Zool. Jap* 56(3): 196—208.
- 17 ——— et al. 1980 The freshwater planarians from Thailand and South India. *Annos. Zool. Jap.* 53: 254—268.
- 18 ——— et al. 1983 Morphological, karyological and taxonomic studies of freshwater planarians from South Brazil Iv. *Dugesia anderlami* sp. nov. (Turbellaria, Tricladida, Paludicola), a new species from Sao Leopoldo in Estado de Rio Grande do Sul. *Annos Zool. Jap.* 56: 196—208.
- 19 Melander Y. 1950 Accessory chromosomes in animals, especially in *Polycelis tenuis*. *Hereditas* 36: 19—38.
- 20 Oki I. and S. Tamura 1975 A freshwater planarian with heterogeneous cell populations of two different chromosome numbers. *Ibid* 84: 61—63.
- 21 ——— et al. 1980 Karyological and taxonomic studies of freshwater planarians in Brazil 2. Chromosomes of *Dugesia* species from South Brazil. *Ibid* 89: 628.
- 22 ——— et al. 1981 Karyological and taxonomic studies of *Dugesia japonica* Ichikawa et Kawakatsu in the Far East. *Hydrobiologia* 84(1): 53—63.
- 23 Pattee E. and N. Gourbault 1981 Introduction pratique a la systematique des organismes des eaux continentales Francaises I. Turbellaries Triclades Paludicoles (Planaires D'eau Douce). *Bull. Soc. Linn. Lyon.* 50(9): 279—304.
- 24 Tamura S. et al. 1978 Karyological and Taxonomic studies of *Dugesia japonica* Ichikawa et Kawakatsu 1. *Proc. Jap. Soc. Syst. Zool.* (15): 8—20.
- 25 ——— et al. 1979 Karyological and taxonomic studies of *Dugesia japonica* Ichikawa et Kawakatsu 2. *Proc. Jap. Soc. Syst. Zool.* (17): 1—16.
- 26 Teshitogi W. et al. 1981 Chromosomal polymorphisms of freshwater planarian, *Polycelis auriculata*. *Jap. J. Genetics* 56: 469—481.