

# 纤毛虫形成包囊和脱包囊的研究及其意义

顾福康      张作人

(华东师范大学生物系, 上海 200062)

原动物纤毛虫的生活史中, 经常涉及到无性生殖或有性生殖过程, 这是众所周知的。而除此之外, 许多纤毛虫生命活动受到阻碍时, 又往往发生形成包囊 (encystment) 的过程。此时, 纤毛虫由活动状态变为静止不动, 在细胞团缩并逐渐失去某些结构的同时, 分泌物形成包囊壁 (cyst wall), 成为圆球形或近圆球形的包囊 (cyst)。一旦环境适宜, 形成包囊的细胞则会脱包囊 (excystment), 恢复正常的活动。对纤毛虫中的包囊现象目前已引起足够的重视, 其中许多研究已开始注意于其休眠包囊结构的形成, 细胞皮层纤毛小器官的脱分化 (dedifferentiation) 和再分化 (redifferentiation), 以及各种包囊现象与纤毛虫系统进化的联系上。这些研究也正成为探讨纤毛虫系统学和揭

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。

## (一) 纤毛虫形成包囊的原因

一般来说, 纤毛虫形成包囊都与栖息环境的变化有关, 或与纤毛虫本身生理状态的转变有关。环境中温度的突然变化, 食物不足是纤毛虫形成包囊的主要原因。也有多种因子共同起作用的情况, 如纤毛虫摄食、生长和繁殖的结果, 使一定空间内纤毛虫越来越“拥挤”, 食物严重不足, 细胞代谢分泌物急剧增加, 并且氧含量、pH 等也发生明显变化, 此时纤毛虫往往形成包囊。据报道, 将包囊游仆虫 (*Euploes encysticus*) 接入到食物耗尽的无细胞培养液中, 不提供食物, 1—2 小时后, 大部分纤毛虫便形成包囊<sup>[30]</sup>。或是将这种游仆虫置于 25°C 下培养,

至纤毛虫达到较高密度,即使提供食物,5天左右也能形成包裹。此后用新鲜培养液处理游仆虫休眠包裹,1.5—2小时,便能诱导其脱包裹(顾福康等,待发表)。在贻贝棘尾虫(*Stylonychia mytilus*)的培养中,于18—22℃下,提供适当食物,至纤毛虫达到较高密度后,连续数天不换培养液,造成培养液“老化”,此时中断食物,也能使纤毛虫形成包裹。而将休眠包裹转到新鲜培养液中,在2℃左右培养8小时,再到18—22℃下培养,棘尾虫则脱包裹<sup>[1]</sup>。

土壤纤毛虫常周期性地发生形成包裹和脱包裹过程,这与环境中干湿度的变化有关。由于土壤栖地干湿度的交替变化十分频繁,生活在土壤团粒间隙中的纤毛虫如僧帽肾形虫(*Colpoda cucullus*),夜间在土壤结构湿润的时候正常活动,白天在地表露水干涸前便形成包裹。并且,这种纤毛虫在包裹内进行无性生殖,至脱包裹时能产生多到8个细胞。生命周期中总是经历形成包裹,脱包裹,取食生长,再形成包裹的过程<sup>[68]</sup>。土壤纤毛虫的这种特征也可能与它们对特殊环境的长期适应有关,而淡水纤毛虫在干燥条件下则不可能形成包裹。

某些寄生纤毛虫往往也有一个形成包裹的阶段。例如唯一的人体内寄生纤毛虫结肠袋虫(*Balantidium coli*),在非感染期以包裹形式存在,一旦进入宿主肠内便脱包裹,取食宿主肠内细胞碎片、淀粉粒、粪便物等,离开宿主后又成包裹<sup>[9]</sup>;淡水鱼寄生纤毛虫多子小瓜虫(*Ichthyophthirius multifiliis*)在鱼皮肤、鳃等位置取食生长,一旦离开宿主到水环境中便形成包裹。且这种纤毛虫如肾形虫那样,采取在包裹内分裂的方式,一个包裹内可产生数百个多至2000个子细胞<sup>[9]</sup>。除对长期寄生生活的适应外,环境中的营养状况,温度差异等也可能是这些纤毛虫形成包裹的因子。

## (二) 纤毛虫包裹形成和解脱过程中的核现象

对纤毛虫形成包裹和脱包裹中大、小核的变化现象目前仅对少数种有报道。伪尖毛虫(*Oxytricha fallax*)形成包裹时,原营养细胞

的两个大核融合成一个,有些小核被细胞质吸收。脱包裹时,大、小核分裂,恢复到正常数目和形态<sup>[11]</sup>。贻贝棘尾虫休眠包裹内,原有的两个大核已融合成一个圆球,大核染色质聚集成圆形或卵形小体,且核内产生中央核仁和周围核仁结构。小核数目也减少,小核染色质趋于凝缩<sup>[28]</sup>。脱包裹时,融合大核染色质变为中部着色深周边着色浅,以后周边染色质着色也变深,或是染色质变为一部分着色深,另一部分着色浅,以后另一部分的着色也变深,发生染色质改组现象<sup>[1]</sup>;包裹游仆虫含大、小核各一枚,大核近“C”形,小核圆球形。形成包裹时大核团缩成圆环形,大核染色质松散分布在核内。脱包裹时大核染色质也经历了与棘尾虫大核相似的改组现象,其孚尔根(Feulgen)反应染色质着色逐渐变深,至核恢复正常。最近的研究并发现,游仆虫休眠包裹的大核DNA含量低于正常核,脱包裹时伴随着大核染色质的改组,DNA量恢复到原状态。但小核在全部过程中均无明显变化(顾福康等,待发表)。

## (三) 纤毛虫休眠包裹的包裹壁结构和起源

一定种类的纤毛虫包裹中围着细胞的包裹壁结构是恒定的。由透射电镜显示,包裹壁由形态上可分的二层到四层结构组成。包裹壁的分层按种类而异。尖毛虫科(*Oxytrichidae*)的包裹壁包括外层壁、中层壁、内层壁和颗粒层共四层<sup>[11,12,14,25,28,29]</sup>;尾柱虫科(*Urostylidae*)的包裹壁分成外层壁、内层壁和颗粒层三层<sup>[23]</sup>;游仆虫科(*Euplotidae*)中包裹壁分内、外两层<sup>[6,9]</sup>,但也有三层的<sup>[27]</sup>。在其他类纤毛虫包裹中,三层结构的包裹壁是较多见的<sup>[26]</sup>。

包裹壁是细胞形成包裹前期,由细胞质内一定位置产生的前体或由某些细胞器充当“前体”输送到细胞外围形成的。据对多种纤毛虫的研究,各层包裹壁前体的形态不一样(表1),壁结构形成顺序也有先后。尖尾劳伦泰拉虫(*Laurentiella acuminata*)形成包裹时,先在细胞质中产生外层壁前体,接着是中层壁前体,而后同时产生内层壁和颗粒层前体,按序输送

表1 几种纤毛虫的包囊壁前体 (引自 Gutierrez et al., 1983)<sup>[15]</sup>

种	前体(或细胞器)	形成的包囊壁
吻状四膜虫 ( <i>Tetrahymena rostrata</i> )	粘液泡 (mucocyst)	非特化的包囊壁
双环栉毛虫 ( <i>Didinium nasutum</i> )	粘液泡 突出小泡 (clathrocyst)	外层壁 中层壁
粘状睫纤虫 ( <i>Ophryoglena mucifera</i> )	粘液泡	非特化的包囊壁
楯形双睫虫 ( <i>Diophrys scutum</i> )	颗粒形小泡	非特化的包囊壁
施氏腹柱虫 ( <i>Gastrostyla steinii</i> )	叠在一起的片层结构 纤维状结构 不规则形小体	外层壁 中层壁 颗粒层
侧毛虫 ( <i>Pleurotricha</i> sp.)	叠在一起的片层结构 长绳索样小体 含不定形物质的圆形小体	外层壁 中层壁 颗粒层
伪尖毛虫	叠在一起的硬币样结构 长纤维状小体 浓密小体	外层壁 中层壁 颗粒层
尖尾劳伦泰拉虫	叠在一起的片层或硬币样结构 纤维聚合体 椭圆形小泡 双层膜圆形小体	外层壁 中层壁 内层壁 颗粒层

到细胞外组成相应的壁<sup>[13]</sup>。包囊壁的主要成分是碳水化合物和蛋白质,但同一包囊各层壁结构的组成不一样。魏氏拟尾柱虫 (*Paraurostyla weissii*) 包囊中外层和内层壁含中性粘多糖、酸性粘多糖和蛋白质,中层壁含酸性粘液物,颗粒层含中性粘多糖。

#### (四) 纤毛虫休眠包囊的类型及其皮层结构的脱分化和再分化

纤毛虫形成包囊时显著的形态学特征之一是皮层纤毛器和有关微管结构的脱分化,但不同类群纤毛虫皮层结构脱分化的特征不一样(表2)。尖毛虫科伪尖毛虫形成休眠包囊后,有四层包囊壁,细胞皮层内已全部吸收了毛基体、纤毛杆和微管结构;但游仆虫科楯形双睫虫休眠包囊有三层壁结构,细胞皮层内保留有毛基体和大部分微管,仅部分纤毛杆被吸收<sup>[27]</sup>。Walker 等(1980)比较了不同类纤毛虫休眠包囊的特征,首先提出了腹毛目纤毛虫形成“毛基体吸收型包囊”(kinetosome-resorbing cyst)和“毛基体非吸收型包囊”(non-kinetosome-resorbing cyst)两类包囊的假设<sup>[27]</sup>。后来,

Rios 等(1985)在尾柱虫科大尾柱虫 (*Urostyla grandis*) 中发现,形成包囊后,细胞皮层内已吸收了全部纤毛杆、微管及大部分毛基体,仅残留少数毛基体,包囊壁也有三层<sup>[23]</sup>。并且对艾氏全列虫 (*Holosticha adami*)、冠突伪尾柱虫 (*Pseudourostyla cristata*, = *P. levis*) 和近亲殖口虫 (*Gonostomum affine*) 也观察到这样特征的包囊<sup>[16]</sup>。因此将这些包囊看作为“尖毛虫类包囊”和“游仆虫类包囊”之外的第三类包囊——“尾柱虫类包囊”。最近对魏氏拟尾柱虫等纤毛虫的包囊又揭示,皮层超微结构除具有毛基体吸收型包囊的典型特征外,皮层内含表膜下微管,细胞质又有尾柱虫类包囊的特征,并且包囊壁为三层,据此又认为这是一类介于毛基体吸收型包囊和尾柱虫类包囊之间的第四类包囊。

关于形成包囊时皮层纤毛结构的分化过程首先在伪尖毛虫上取得较详细的结果<sup>[11]</sup>。后来, Matsusaka 等(1984)以苔藓纤毛虫 (*Histriculus muscorum*) 为材料,在亚显微水平上观察了一根棘毛 (cirrus) 中纤毛单元的脱分化和

表2 纤毛虫休眠包囊中细胞皮层结构的特征 (引自 Rawlinson et al., 1986)<sup>[21]</sup>

科	属	毛基体吸收(+)或非吸收(-)
笠口科 (Nassulidae)	笠口属 ( <i>Nassula</i> )	-
薄咽虫科 (Leptopharyngidae)	拟小胸虫属 ( <i>Pseudomicrothorax</i> )	-
前口虫科 (Frontoniidae)	前口虫属 ( <i>Frontonia</i> )	-
尾柱虫科	拟全列虫属 ( <i>Paraholosticha</i> )	+
全列虫科 (Holostichidae)	劳伦泰拉虫属* ( <i>Laurentiella</i> )	+
尖毛虫科	腹柱虫属 ( <i>Gastrostyla</i> )	+
	织毛虫属 ( <i>Histiculus</i> )	+
	尖毛虫属 ( <i>Oxytricha</i> )	+
	侧毛虫属 ( <i>Pleurotricha</i> )	+
	棘尾虫属 ( <i>Stylonychia</i> )	+
扁纤虫科 (Aspidiscidae)	扁纤虫属 ( <i>Aspidisca</i> )	+
游仆虫科	双睫虫属 ( <i>Diophrys</i> )	-
	游仆虫属 ( <i>Euploes</i> )	-

\* 按 Small et al., (1985)<sup>[24]</sup> 的分类, 归在尖毛虫科。

再分化: 纤毛脱分化时, 其基体腔中的车轮形结构和浓密颗粒先消失。接着, 轴粒(axosome) 和一对中央微管落入到基体腔中, 轴丝(axoneme) 也收缩。这些微管在细胞质内逐渐瓦解, 至完全消失; 诱导脱包囊后 10—20 分钟, 细胞皮层内便出现毛基体。初期毛基体比成熟基体小, 且埋落在高电子密度细胞质中, 内含排列不规则的 9 个三联体微管锥型, 其中无车轮结构。三联体 A、B、C 微管按序装配, 接着形成车轮结构, 毛基体成熟。之后, 基体向细胞膜运动, 其远端附着表膜后, 长出纤毛<sup>[17]</sup>。对其他类纤毛虫的研究目前仅限于少数种, 例如, Rawlinson 等 (1985) 应用蛋白银方法显示了粘游仆虫 (*Euploes muscicola*) 休眠包囊中陷入在细胞质内深处的口围带结构<sup>[20]</sup>; Matsusaka 等 (1989) 用银浸法观察到, 包囊游仆虫形成包囊时, 细胞腹面皮层连同纤毛器一起陷入到细胞质内深处, 背纤毛器则并不明显下陷而留在细胞背面<sup>[16]</sup>。此外, 对毛基体非吸收型包囊和其他类包囊皮层结构的分化, 尚未见进一步的报道。

### (五) 纤毛虫包囊现象研究的意义

#### 1. 纤毛虫形成包囊的生物学意义

纤毛虫形成包囊后, 除“生殖型”包囊细胞在内部进行生殖外, 大部分包囊的细胞处于休眠的生理状态, 没有生长和生殖, 其生活物质仅在消耗少部分呼吸能的情况下继续维持下去。

据研究, 包囊壁和细胞的休眠特征是纤毛虫抵御外界各种有害因子, 在极端环境下生存的重要条件。大部分包囊能抗高温、低温、干燥等多种有害因子, 甚至能在这些因子的长时间影响下存活下来。例如, 贪食腹柱虫 (*Gastrostyla vorax*) 的包囊在干燥保存 3 年后, 细胞仍能脱包囊; 僧帽肾形虫包囊干燥保存 5 年仍然存活; 同种肾形虫包囊在液氮下放置 2 天, 100℃ 下处理 3 小时也不死<sup>[8]</sup>。

包囊的上述特征一方面为纤毛虫种群的延续提供了条件, 另一方面又为纤毛虫从一处向另一处扩散或传播提供了途径。有人检查, 每立方米空气中含 2 个原生动物包囊, 并且在鸟的羽毛和腿粘着的泥土上, 或在水生甲壳动物的体表也有原虫包囊, 因此推测, 包囊可随空气流动携带一定距离, 或经由某些动物的迁移向另一处传播。另外, 某些寄生纤毛虫形成包囊也是其避开严酷环境的影响, 保证有效地感染宿主的一种最“安全”的方法。

纤毛虫的年龄和衰老程度是无性分裂次数决定的, 包囊形成可使纤毛虫较长时间停止分裂, 这也是纤毛虫延续其无性系衰老的一种方法。

#### 2. 纤毛虫包囊现象研究对纤毛虫系统学的意义

尽管没有理由认为纤毛虫形成包囊具有种

群特异性,但从一定类群的纤毛虫产生特定结构的休眠包裹,而表现出一定的遗传和发育特征来看,纤毛虫的包裹现象可能与其系统进化有联系。这些已经引起各个学者的重视。近年来对纤毛虫包裹问题的研究已成为探讨纤毛虫系统学的组成部分。

Walker 等(1980)首先提出了根据休眠包裹的特征对腹毛目纤毛虫的再分类问题<sup>[27]</sup>。Reid 等(1983)检查了多膜纲(Polymenophorea)中某些代表属的包裹发现,尽管不同属的营养细胞结构变异十分明显,但相应包裹结构则相当稳定,他们推测“包裹结构可能是确定不同类群纤毛虫之间系统学关系的重要标准之一”,便提出了这一纲中几类有不同包裹结构的纤毛虫具有不同起源的假设<sup>[22]</sup>。Busser 等(1974)也曾认为,包裹壁中有无几丁质与腹毛目中属的特征有关<sup>[9]</sup>。而目前已经肯定,毛基体非吸收型包裹的包裹壁含几丁质,但在劳伦泰拉虫属、尖毛虫属和尾柱虫属等形成的包裹中,包裹壁无几丁质<sup>[24]</sup>。看来包裹壁的组成对纤毛虫分类有参考价值。

魏氏拟尾柱虫的包裹结构已经揭示出其在系统学上的有关问题。Borror (1972)曾将它归在尾柱虫科,后来根据其形态和形态发生的特点,又将它放在尖毛虫科。目前来看,这一纤毛虫形成的包裹是介于毛基体吸收型包裹和尾柱虫类包裹之间的第四类包裹,因此它的包裹有两个科的特征,有人认为它是一种处于Small 等(1985)分类中的排毛亚目(Stichotrichina)和散毛亚目(Sporadotrichina)之间的“过渡型纤毛虫”。

### 3. 纤毛虫包裹现象研究对探讨细胞模式形成机理的意义

单细胞纤毛虫具有复杂的细胞结构,在生命史一定阶段经历了结构的显著分化,尤其是细胞皮层产生多种复杂的纤毛和非纤毛结构,其结构分化的复杂性也是真核细胞中少见的,因此应用纤毛虫研究细胞模式形成成为一个活跃的领域。

根据纤毛虫正常生命周期(无性生殖和有

性生殖)以及人工干涉条件下形态发生的结果,对纤毛虫模式形成机理的一种假设是,纤毛虫皮层先存结构的空间构型对新结构的形成和定位起着控制作用<sup>[3,10]</sup>,例如草履虫(*Paramecium*)和四膜虫(*Tetrahymena*)中新毛基体总是在邻近老毛基体前方、与之成 $90^\circ$ 的角度组装而成<sup>[2,7]</sup>,以及这两种纤毛虫经手术获得的一小段颠倒的纤毛列能在无性生殖中保持下去<sup>[4,17]</sup>等许多现象便是证据。然而,形成毛基体吸收型包裹的纤毛虫中,没有任何毛基体和毛基体瓦解后残留物的休眠包裹,细胞脱包裹后也能形成与原模式完全一样的纤毛结构,例如伪尖毛虫成囊单体脱包裹后必然是含一套纤毛小器官的纤毛虫,成囊双体脱包裹后仍为含两套纤毛小器官的双体,似乎它们都能记住原有的纤毛模式,为此有人提出模式形成机理的另一假设是,纤毛虫还存在着一个离开可见结构而起作用的信息系统,它启动整套皮层结构的发育,并决定着发育区纤毛结构的极性和不对称性<sup>[11]</sup>。目前对毛基体非吸收型包裹的研究不多,在超微结构水平对这类纤毛虫包裹形成和解脱过程中的毛基体及各类纤毛器的形态演化尚未开展研究。如搞清楚这类纤毛虫纤毛结构脱分化和再分化的详细特征,想必能为探索真核细胞模式形成机理提供新的资料。另外,对纤毛虫包裹中包裹壁结构的形成和起源,如能在亚显微水平观察分析的基础上,深入到分子水平的工作,那对阐明上述理论问题也将是有意义的。

### 参 考 文 献

- [1] 张作人等 1981 棘尾虫 *Stylonychia mytilus* 包裹形成和解脱过程的研究. 华东师范大学学报(自然科学版), 2: 113—119.
- [2] Allen, R. D. 1969 The morphogenesis of basal bodies and accessory structures of the cortex of the ciliated protozoan *Tetrahymena pyriformis*. *J. Cell Biol.*, 40: 716—733.
- [3] Auferheide, K. J., Frankel, J. and Williams, N. E. 1980 Formation and positioning of surface-related structures in protozoa. *Microbiol. Rev.*, 44: 252—302.
- [4] Beisson, J. and Sonneborn, T. M. 1965 Cytoplasmic inheritance of the organization of the cell cortex in *Paramecium aurelia*. *Proc. Nat. Acad. Sci. (U.S.A.)*, 53: 275—282.

- [5] Bussers, J. C. and Jeuniaux, C. 1974 Recherche de la chitine dans les productions metaplasmatiques de quelques cilies. *Protistologica*, 10: 43—46
- [6] Bussers, J. C., Hoedorff, M., Bolome, M., Greco, N. and Goffinet, G. 1986 L'encystement du cilié hypotriche *Euploes muscicola*. *Protistologica*, 22: 457—460.
- [7] Dippel, R. V. 1968 The development of basal bodies in *Parmecium*. *Proc. Nat. Acad. Sci. (U. S. A.)*, 61: 461—468.
- [8] Farmer, J. O. 1980 The protozoa: introduction to protozoology. The C. V. Mosby Company.
- [9] Foissner, I. and Foissner, W. 1987 The fine structure of the resting cysts of *Kahliella simplex* (Ciliata, Hypotrichida). *Zool. Anz.*, 218: 65—74.
- [10] Frankel, J. 1984 Pattern formation in ciliated protozoa. In "Pattern formation: A primer in developmental biology" (ed. by Malacinski, G. M. & Bryant, S. V.), pp. 163—196.
- [11] Grimes, G. W. 1973a Differentiation during encystment and excystment in *Oxytricha fallax*. *J. Protozool.*, 20: 92—104.
- [12] Gutierrez, J. C., Torrez, A. and Perez-Silva, J. 1983a fine structure of the cyst wall of *Laurensiella acuminata* (Hypotrichida: Oxytrichidae). *Trans. Amer. Micros. soc.*, 102: 55—59.
- [13] Gutierrez, J. C., Torrez, A. and Perez-Silva, J. 1983b Structure of the cyst wall precursors and kinetics of their appearance during the encystment of *Laurensiella acuminata* (Hypotrichida, Oxytrichidae). *J. Protozool.*, 30: 226—233.
- [14] Jareno, M. A. 1985 Etude ultrastructurale de l'encystement et du dékystment chez *Onychodromus acuminatus* (Cilié Hypotrichida). *Protistologica*, 21: 313—321.
- [15] Matsusaka, T., Nakamura, T. and Nagata, K. 1984 Ultrastructure, disintegration and formation of a cirrus in the vegetative, encysting and excysting ciliate, *Histiculus muscarum*. *J. Electron Microsc.*, 33: 217—229.
- [16] Matsusaka, T., Noguchi, O. and Yonezawa, F. 1989 Cortical morphogenesis during encystment in a ciliate, *Euploes encysticus* Yonezawa, 1985 *Europ. J. Protistol.*, 24: 133—137.
- [17] Ng, S. and Frankel, J. 1977 180°-Rotation of ciliary rows and its morphogenetical implication in *Tetra-*  
*hymena pyriformis*. *Proc. Nat. Acad. Sci. (U. S. A.)* 74: 1115—1119.
- [18] Nisbet, B. 1984 Nutrition and feeding strategies in protozoa. Croom Helm. London & Canberra.
- [19] Noble, E. B. and Noble, G. A. 1982 Parasitology: the biology of animal parasites. Fifth edition. Lea & Febiger, Philadelphia.
- [20] Rawlinson, N. G. and Gates, M. A. 1985 The encystment process in the ciliate *Euploes muscicola*: an integrated light and scanning electron microscopic study. *J. Protozool.*, 32: 729—735.
- [21] Rawlinson, N. G. and Gatee, M. A. 1986 A morphological classification of encysting species of *Euploes* (Ciliophora: Nassophorea: Euplotida). *Trans. Amer. Micros. Soc.*, 105: 301—310.
- [22] Reid, P. C. and John, A. W. G. 1983 Resting cysts in the ciliates class Polymenophorea: phylogenetic implications. *J. Protozool.*, 30: 710—713.
- [23] Rios, R. M., Torres, A., Calvo, P. and Fedriani, C. 1985 The cyst of *Urostyla grandis* (Hypotrichida: Urostylidae): ultrastructure and evolutionary implications. *Protistologica*, 21: 481—485.
- [24] Small, E. B. and Lynn, D. H. 1985 Phylum ciliophora Doflein, 1901. In "An illustrated guide to the protozoa" (ed. gy Lee, J. J., Hutner, S. H. and Bovee, E. C.), pp. 393—569.
- [25] Verni, F., Rosati, G. and Ricci, N. 1984 The cyst of *Oxytricha bifaria* (Ciliata, Hypotrichida). II. The ultrastructure. *Protistologica*, 20: 87—95.
- [26] Walker, G. K. and Hoffman, J. T. 1985 An ultrastructural examination of cyst structure in the hypotrich ciliate *Gonostomum* species, *Cytobios*, 44: 153—161.
- [27] Walker, G. K., and Mangel, T. K. 1980a Encystment and excystment in hypotrich ciliate. II. *Diophrys* scutum remarks on comparative features. *Protistologica*, 16: 525—531.
- [28] Walker, G. K., Mangel, T. K. and Goode, D. 1975 Some ultrastructural observations on encystment in *Stylonychia mytilus* (Ciliophora, Hypotrichida). *Trans. Amer. Micros. Soc.*, 94: 147—154.
- [29] Walker, G. K., Mangel, T. K. and Goode, D. 1980b Encystment and excystment in hypotrich ciliates. I. *Gastrostyla steinii*. *Protistologica*, 4: 511—524.
- [30] Yonezawa, F. 1985 New hypotrichous ciliate *Euploes encysticus* sp. nov. *J. Sci. Hiroshima Univ., Ser. B, Div. 1*, 32: 35—45.