



评述

缓步动物特殊机体结构及其形成机制研究进展

史晓婧^{1,2}, 崔泽玲², 杨冬^{2*}

1. 河北大学生命科学学院, 保定 071000

2. 国家蛋白质科学中心(北京), 医学蛋白质组全国重点实验室, 北京 102206

* 联系人, E-mail: yangdongbprc@163.com

收稿日期: 2025-04-10; 接受日期: 2025-06-23; 网络版发表日期: 2025-09-05

国家自然科学基金(批准号: 32270711)、北京市科技新星计划(批准号: 20220484230)和医学蛋白质组全国重点实验室自主研究课题基金(批准号: SKLP-K202408)资助

摘要 缓步动物是一类具有独特生物学特征的微小无脊椎动物, 以其极端环境耐受性和特殊的机体结构而备受关注. 本文从整体、系统/器官和细胞层面总结了缓步动物机体结构的特殊性, 包括其简化的体节架构, 主要系统和附肢、体壁的鲜明特点及其储存细胞这一特殊的细胞类型; 在特殊机体结构的形成机制方面, 总结了缓步动物演化起源及其与节肢动物和有爪动物的体节同源关系模型、探讨了同源异形框基因(homeobox genes, Hox)、Wnt等关键基因的丢失与机体简化的关系, 以及末端加成机制缺失对其机体结构形成的影响. 本文对上述方向研究进展进行了综述, 为读者提供了全面系统的认识. 对缓步动物特殊机体结构和形成机制的研究, 不仅为理解缓步动物的适应性演化提供了新视角, 也为生物医学等领域带来了潜在应用前景.

关键词 缓步动物, 特殊机体结构, 演化, 发育, 分子机制

缓步动物(Tardigrada), 俗称水熊虫, 是一类微型无脊椎动物, 在分类学上构成一个独立的门, 与节肢动物(Arthropoda)和有爪动物(Onychophora)同属于泛节肢动物超门(Panarthropoda)^[1,2]. 缓步动物在全球范围内广泛分布, 通常生活在苔藓、土壤或水生环境中^[3]. 根据爪、表皮、头部附属物、口器附属物和生殖结构等形态特征分为异缓步纲(Heterotardigrada)和真缓步纲(Eutardigrada). 异缓步纲包括大多数海生种类和“有甲”的陆生种类, 真缓步纲主要包括“无甲”的淡水种类和其他的陆生种类^[4].

缓步动物以其可耐受多种极端环境的非凡能力而闻名. 在干燥、高温、高压等恶劣环境下, 缓步动物代

谢、生长、繁殖等活动减弱或暂停, 进入休眠状态. Bertolani等人^[5,6]将缓步动物的休眠分为隐生(cryptobiosis)和滞育两类. 隐生包括低温隐生、低湿隐生、低氧隐生和高压隐生四种类型, 滞育包括包囊和休眠卵两种类型. 当遇到不利环境条件时, 缓步动物进入隐生状态, 一旦环境适宜, 隐生的个体能够在几小时内复苏. 据报道^[7~10], 缓步动物可在高温(151℃)、极低温(最高纪录-272.8℃)、极端干燥、强辐射、真空或高压环境下生存数分钟至数日不等.

缓步动物可耐受多种极端环境的能力与其特殊的机体结构特征密切相关, 如简化的躯体架构、复杂而特殊的体壁结构、特殊的细胞类型等(图1)^[11], 为极端

引用格式: 史晓婧, 崔泽玲, 杨冬. 缓步动物特殊机体结构及其形成机制研究进展. 中国科学: 生命科学, 2025, 55: 1783–1792

Shi X J, Cui Z L, Yang D. Research progress on the special body architecture of tardigrades and their formation mechanisms (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2025, 55: 1783–1792, doi: 10.1360/SSV-2025-0100

环境耐受能力的形成提供了物质和调控的基础。揭示这些特殊机体结构在演化和发育中的形成机制, 不仅能丰富人们对其生物学特性的认识, 具有重要科学意义, 还可能在极端环境生物适应性研究、抗逆材料研发等领域具有潜在应用前景。本文将对缓步动物特殊机体结构及其形成机制的研究进展进行全面总结, 为相关研究提供重要参考信息。

1 缓步动物特殊的机体结构

1.1 整体层面

缓步动物体型微小, 大小约为250~500 μm ^[4], 通常最长不超过1 mm^[2,3], 细胞数量仅为1000个左右^[2], 通体透明, 体短粗胖(图1A)。缓步动物呈双侧对称, 身体由一个非复合的、单一节段的头部^[12,13]和四个躯干节段组成, 每个体节都有一对具爪或趾的附肢和一个神经节。缓步动物与节肢动物、有爪动物的关系密切^[2], 但与节肢动物和有爪动物相比, 缓步动物躯干体节显著减少, 躯体模式简化。与大多数其他泛节肢动物相比, 缓步动物缺少了中间的躯干节段。缓步动物的头部和前三节躯干与节肢动物或有爪动物的前四节躯干同源, 第四躯干节段的前部区域与节肢动物或有爪动物的第五节段对齐, 后部区域与节肢动物或有爪动物的最末端节段对齐^[14,15](图2)。

1.2 系统和器官层面

1.2.1 简单的神经系统

缓步动物的大脑较简单, 呈分叶状, 左右对称, 包含约200个细胞核, 其结构与节肢动物的原脑(proto-cerebrum)相似, 可能在演化上具有共同的起源^[12]。研究未发现缓步动物存在食管下神经节(suboesophageal ganglion), 排除了缓步动物头部多节段的可能性^[12]。缓步动物神经系统呈链式分布, 腹神经链具有4个神经节, 分别位于每对附肢的前方, 通过成对的、无细胞体的神经连接与大脑相连, 显示出复杂的神经纤维网络^[12]。Mayer等人^[12]发现了一个之前未知的口胃神经节(stomatogastric ganglion), 位于第二对附肢所在的节段, 包含血清素样免疫反应性神经元, 支配食管和中肠。这一神经节与节肢动物的口胃神经节高度相似, 表明其可能是两者的共有衍征。此外, 缓步动物的口腔周围存在一个显著的神经环结构, 这种神经环结构

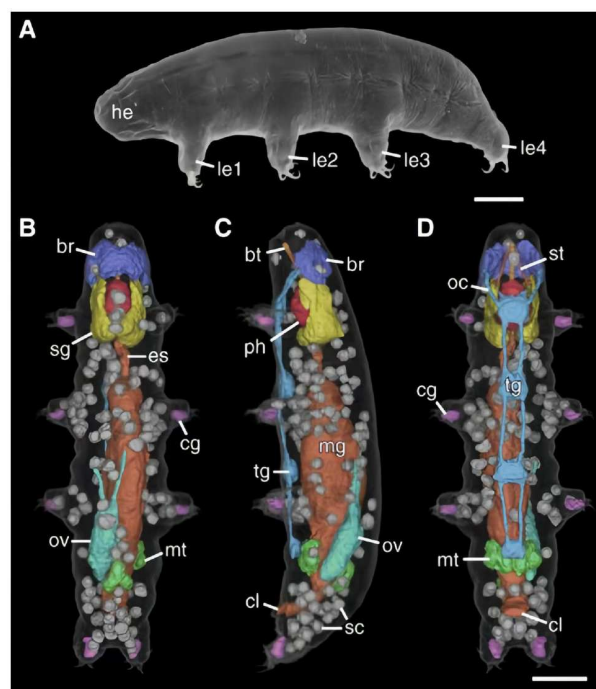


图1 缓步动物解剖结构。图片修改(引用)自文献^[11](开放获取)。A: 扫描电子显微镜下的典型高生熊虫(*Hypsibius exemplaris*)成年标本。侧视图, 前方在左, 背面在上; B~D: 纳米X射线显微镜的3D渲染图, 展示了整个躯体和所有分割部位的背面(B)、侧面(C)和腹面(D)视图。前方在上。注意大唾液腺(黄色)、卵巢及其两个前韧带(蓝绿色)以及储存细胞(灰色)在全身的分布。缩写: br: 大脑; bt: 颊管; cg: 爪腺; cl: 泄殖腔; es: 食道; he: 头部; le1~le4: 第一到第四腿; mg: 中肠; mt: 马氏管; oc: 外连体; ov: 卵巢; ph: 咽部; sg: 唾液腺; sc: 储存细胞; tg: 躯干神经节

Figure 1 Diagram of tardigrade animal anatomy. Adapted (reproduced) from ref. [11] (Open Access). A: A typical adult specimen of *Hypsibius exemplaris* under scanning electron microscopy. Lateral view, anterior to the left and dorsal to the top: B~D: 3D renderings using nano-X-ray microscopy, showing dorsal (B), lateral (C), and ventral (D) views of the entire body and all segmented parts. Anterior to the top. Note the distribution of the large salivary glands (yellow), ovaries and their two anterior ligaments (blue-green), and storage cells (gray) throughout the body. Abbreviations: br: brain; bt: buccal tube; cg: claw gland; cl: cloaca; es: esophagus; he: head; le1~le4: first to fourth legs; mg: midgut; mt: malpighian tubules; oc: outer connective; ov: ovary; ph: pharynx; sg: salivary gland; sc: storage cells; tg: trunk ganglion

在标本中表现出不同的形态^[12], 推测其在功能上可能与口腔的感觉和运动控制有关。

1.2.2 简化的循环和呼吸系统

缓步动物没有专门的呼吸系统或循环系统, 通过一个充满液体的体腔来完成循环和呼吸的功能^[17]。体

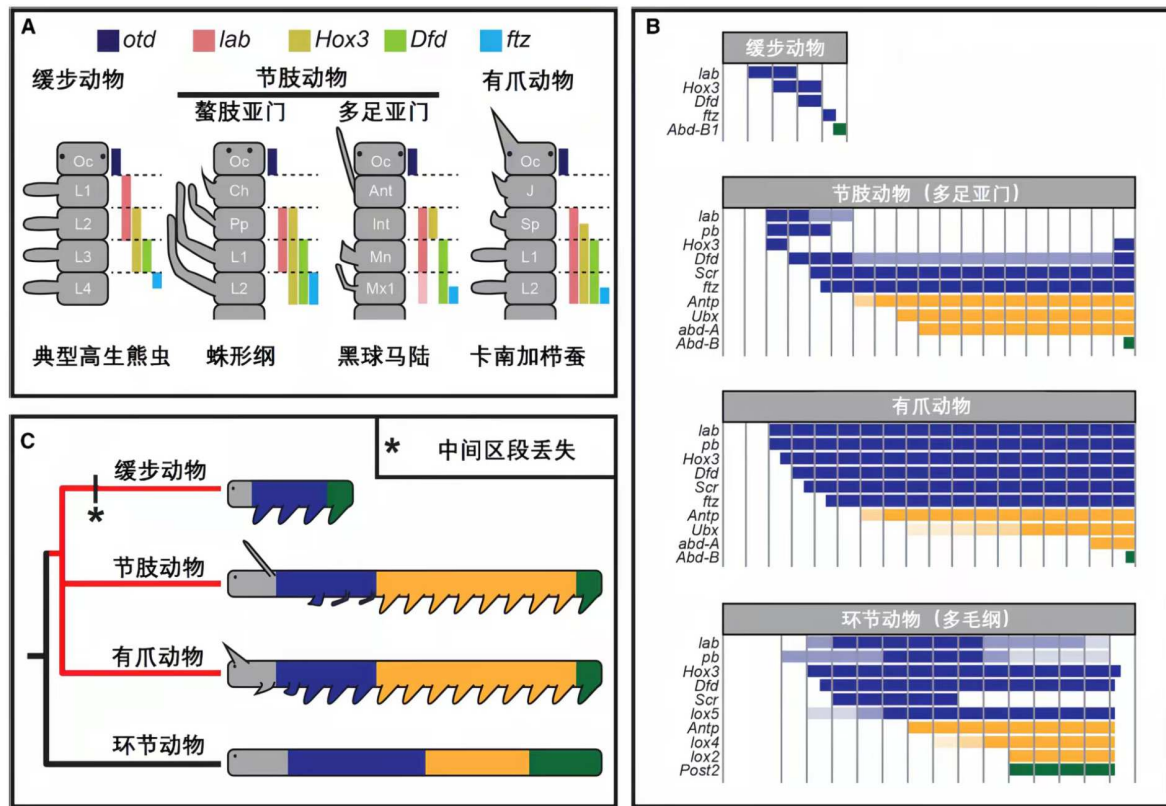


图 2 缓步动物躯体模式的演化。图片修改(引用)自文献[14](开放获取)。A: 缓步动物体节与其他泛节肢动物前部体节的假定对应关系。缩写: Ant: 触角; Ch: 螯肢; Int: 插入节; J: 颚; L1~L4: 附肢; Mn: 下颚; Mx1: 第一下颚; Oc: 眼; Pp: 步足附肢; Sp: 黏液乳头; B: Hox基因表达域的比较。Hox基因表达域根据其在许多泛节肢动物物种中所指定体节的位置进行着色: 蓝色, 前部; 橙色, 中间; 绿色, 后部。A和B所示物种中, 缓步动物为*H. exemplaris*, 原图中杜氏高生熊虫(*Hypsibius dujardini*)实际上是*H. exemplaris*[16]; 节肢动物为螯肢亚门(Chelicerata)的蛛形纲(Arachnid)及多足亚门(Myriapoda)的黑球马陆(*Glomeris marginata*); 有爪动物为卡南加栉蚕(*Euperipatoides kanangrensis*); 环节动物(Annelid)为多毛纲(Polychaete)的小头虫属(*Capitella* sp.)。深色阴影表示更高的表达水平或更广泛的表达范围。C: 关于缓步动物体节演化假说: 通过中间躯干区域(橙色)的丢失实现。泛节肢动物分支在系统发生树中以红色表示

Figure 2 The evolution of the tardigrade body plan. Adapted (reproduced) from ref. [14] (Open Access). A: The presumed correspondence of tardigrade segments to the anterior segments of other panarthropods. Abbreviations: Ant: antenna; Ch: chelicera; Int: intercalary segment; J: jaw; L1~L4: legs; Mn: mandible; Mx1: first maxilla; Oc: ocular; Pp: pedipalp; Sp: slime papilla; B: comparison of Hox gene expression domains. The Hox gene expression domains are colored according to the positions of the segments they specify in many panarthropods: blue, anterior; orange, middle; green, posterior. For the species shown in A and B, the tardigrade is *H. exemplaris*, and the *H. dujardini* depicted is actually *H. exemplaris*[16]; for Arthropod, the chelicerate is the Arachnid and the myriapod is *Glomeris marginata*; for Onychophoran, the represent species is *Euperipatoides kanangrensis*; for Annelid, the represent species is the polychaete *Capitella* sp. Darker shading indicates higher expression levels or broader expression ranges. C: Hypothesis on the evolution of tardigrade segments: achieved through the loss of the middle trunk region (orange). Panarthropod branches are indicated in red on the phylogenetic tree

腔充满液体,起到流体静力骨骼的作用,帮助它们运动和维持身体形态。体腔内的液体也有助于物质的运输。缓步动物的身体表面可以直接吸收氧气并排出二氧化碳,它们通过体表进行气体交换。此外,缓步动物的体腔液体在一定程度上可以协助物质的运输,但并不是一个专门的循环系统。体液中还存在着储存细胞,它们在体内漂浮,发挥类似循环系统的功能(在下文中会详细介绍储存细胞)。

1.2.3 肌肉系统

缓步动物的肌肉系统复杂多样,肌肉分为背侧、腹侧和侧向肌肉群,这些肌肉纵横交错地分布在体腔周围,每条腿也有几块肌肉从多个方向延伸进去,并与体壁相连,体壁在每个肌肉附着点处向内凹陷[17,18]。异缓步纲动物的体壁肌具有横纹结构,而真缓步纲动物的体壁肌则介于平滑肌和斜纹肌之间[18,19]。缓步动物的腹中线附着点数量和排列方式在不同物种间存在

差异, 数量通常为5~7对, 这些附着点融合现象在某些类群中较为常见^[18]。七对未融合的腹中线附着点可能是缓步动物的基础模式^[18]。四对短粗的步足各有独立肌肉束, 可单独控制运动, 使其在微环境中灵活调整姿态。

1.2.4 短缩的附肢

缓步动物有四对附肢, 第四对附肢朝向向后^[20], 与昆虫和蜘蛛的分节附肢不同, 缓步动物的附肢在形态与功能上相对简单。缓步动物每条附肢的末端通常具有复杂的爪子结构。比如, 小班熊虫属(*Milnesium*)的缓步动物具有复杂的双爪结构, 每条附肢末端有两个细长的主分支(primary branches)和两个基部的次分支(secondary branches), 次分支通常有2个或3个钩, 且在发育过程中会经历爪子形态的变化^[21]。缓步动物四对附肢中肌肉的数量从前向后逐渐减少, 第四对附肢的肌肉组织最少^[22]。但前三对附肢在运动学参数方面没有显著差异, 而第四对附肢的几个运动学参数显示出较大的变异性 and 较低的与行走速度的依赖性, 推测前三对附肢主要用于行走且功效等同, 而第四对附肢主要用于抓握^[20,23]。此外, 幼虫和成虫的行走参数基本相同, 且当速度以体长为单位进行标准化时, 幼虫的移动速度与成虫一样快^[24]。而不同物种在运动速度、转弯等方面存在差异, 但在行走期间的步间协调是保守的^[20,24]。

1.2.5 特殊的体表结构

缓步动物的体壁由几丁质和黏多糖复合组成, 可能带有突起、刺或板^[8], 会周期性蜕皮。缓步动物的体壁通常分为多个体节, 这种分段结构有助于缓步动物在运动时保持灵活性。缓步动物的体壁在极端环境中可能起到关键作用。在脱水时, 缓步动物收缩躯体进入“tun”状态, 减少表面积, 从而减少水分流失^[8]。此时, 体壁支持身体, 防止身体破裂, 从而有助于缓步动物在极端环境下的生存。

1.3 细胞层面

长期以来, 缓步动物被认为是常态动物, 即在动物的整个生长过程中细胞数量相对恒定。然而, 在几十年前, 就有研究观察到成年缓步动物中存在有丝分裂的现象^[25]。2016年, Czernekova和Jönsson^[26]在冠里

奇熊虫(*Richtersius coronifer*)中捕获了有限数量的处于有丝分裂期的储存细胞(storage cells)。Quiroga-Artigas和Moriel-Carretero^[27]发现*H. exemplaris*成体相较幼虫而言, 总体细胞数量增加, 其中主要是储存细胞的增加。

储存细胞是缓步动物具有的一种特殊的细胞类型, 在缓步动物体内广泛分布, 自由地漂浮在其体腔液中^[11](图1B~D)。储存细胞通常含有丰富的脂质和蛋白质, 这些物质在细胞内以颗粒或液滴的形式存在, 用于储存能量和营养物质^[28], 可以在极端环境下支持缓步动物的生存。储存细胞有两种类型, 分别是TypeI细胞和TypeII细胞, 前者存在于雄性和雌性中, 具有复杂的细胞器结构, 主要负责能量储存, 其超微结构随卵母细胞发育阶段而变化; 后者仅存在于雌性中, 可能是未分化的干细胞, 细胞器较少, 且不随卵母细胞发育阶段变化^[29]。TypeI细胞在卵母细胞发育过程中积累大量储备物质, 可能参与卵黄前体的合成^[29]。Tanaka等人^[30]研究发现SAHS(分泌丰富的热溶性蛋白质)基因特异性地在储存细胞中表达, 在干燥状态下, 储存细胞中的SAHS基因的表达量显著高于其他细胞类型, 暗示它们可能参与耐干燥性。同时, 有研究指出储存细胞可能具备免疫功能^[31]。

2 缓步动物特殊机体结构的形成机制

2.1 缓步动物特殊机体结构的演化起源

2.1.1 缓步动物演化来源

缓步动物起源于寒武纪的叶足动物(Lobopodians), 其祖先可能具有类似叶足动物的蠕虫状身体和叶状肢体。Kihm等人^[32]研究发现, 缓步动物与罗丽虾科(Luolishaniida)关系密切, 共享许多祖先特征, 如口部周围的角质结构、头部中线的成对结构和爪子等。然而, 两者在形态特征上也存在显著差异, 其中最明显的是前肢的相对长度和体节数量^[32]。这暗示在演化过程中, 缓步动物经历了显著的微型化, 丢失了身体中间区域, 导致其体型高度紧凑且肢体缩短。这种演化路径使其与节肢动物和有爪动物门的演化有所不同, 其原始形态更接近叶足动物, 而非之前认为的海洋异缓步动物^[32,33]。此外, 系统发生分析结果并不支持触肢假说(Tactopoda hypothesis), 该假说认为缓步动物和节肢动物在演化上具有更密切的关系^[32,34]。

2.1.2 与节肢动物和有爪动物体节同源比较

为了更好地理解缓步动物体节的演化和同源性, 研究者们提出了不同的模型来对齐缓步动物与其他泛节肢动物的体节。这些模型对于理解缓步动物在泛节肢动物中的演化地位至关重要。其中“一对一”模型认为, 缓步动物的头部与节肢动物的原脑节段和有爪动物的前附肢节段直接同源^[13](图3中假设1), 这种模型得到了*Distal-less (Dll)*基因表达模式的支持^[15]。Strausfeld模型^[35]则认为, 缓步动物的头部与节肢动物的原脑和次脑节段以及有爪动物的前附肢和颚节段同源, 该模型依赖于内中胚层界面的位置同源性, 但这一位置在缓步动物中表现出显著的变异, 且在节肢动物和有爪动物中也存在位置变化, 这限制了其在对齐体节时的适用性(图3中假设2)。Lev模型^[36]提出, 缓步动物的头部与节肢动物的无颚节段同源, 但该模型需要对

前后轴模式基因的表达域进行广泛的前移, 以适应其建议的体节对齐方式(图3中假设3)。此外, 该模型与*Dll*基因表达模式的证据相矛盾。相比之下, 研究者们倾向于支持“一对一”模型, 因为这一模型基于高度保守的基因表达模式, 能够更好地解释缓步动物与其他泛节肢动物之间的体节同源性^[15]。

2.2 演化中关键调控基因的丢失与简化的机体结构相关

2.2.1 Hox基因

Hox基因是一类在动物胚胎发育中起关键作用同源异形框基因, 它们主要负责调控身体前后轴(AP轴)的体节分化和身份特异性^[37]。Hox基因通过在胚胎发育过程中表达, 为不同体节提供独特的分子, 从而指导体节的形态发生和器官形成。基因组分析显示缓步

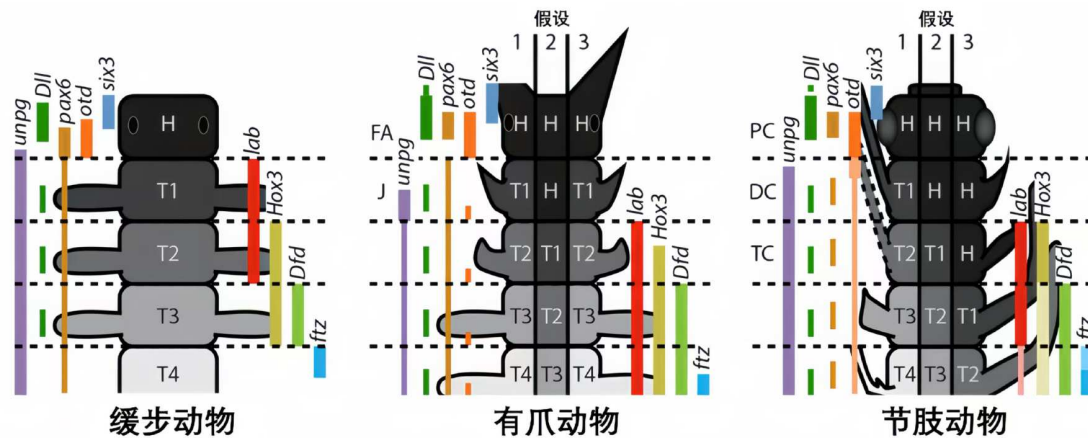


图3 体节对齐模型。图片修改(引用)自文献^[15](开放获取)。水平虚线表示体节边界。基因表达模式修改自Smith等人^[13]的模型。细线表示表达域, 这些表达域在泛节肢动物谱系之间对齐体节时不太有用, 因为它们标记的结构在许多或所有体节中都存在, 或者它们相对于主要表达域的表达减弱。缓步动物的表达模式基于*H. exemplaris*的研究, 而有爪动物的表达模式基于*E. kanangrensis*的研究。节肢动物的表达模式基于多种物种的研究。节肢动物解剖模型的左侧代表一个有颚亚门动物。虚线勾勒出第二触角, 因为这种结构仅存在于甲壳纲动物中。节肢动物解剖模型的右侧代表一个螯肢亚门动物。在节肢动物模型中, 基因表达颜色的透明度较低, 表示这些表达域在已研究的节肢动物亚群物种中发现。假设1: 一对一模型; 假设2: Strausfeld等人^[35]提出的假说; 假设3: Lev等人^[36]提出的假说。缩写: DC: 节肢动物的后脑节段; FA: 有爪动物的额附肢节段; H: 缓步动物的头部或同源节段; J: 有爪动物的颚节段; PC: 节肢动物的前脑节段; T1~T4: 缓步动物的躯干节段1~4或同源节段; TC: 节肢动物的中脑节段

Figure 3 Segment alignment models. Adapted (reproduced) from ref. ^[15] (Open Access). Horizontal dashed lines indicate segment boundaries. Gene expression patterns are modified from the model of Smith *et al.* ^[13]. Thin lines represent expression domains that are less useful for aligning segments between panarthropod lineages because they mark structures that are present in many or all segments, or because their expression is weaker relative to the main expression domains. The expression patterns for tardigrades are based on studies of *H. exemplaris*, while those for onychophorans are based on studies of *E. kanangrensis*. The expression patterns for arthropods are based on studies of multiple species. The left side of the arthropod anatomical model represents a mandibulate. The second antenna is outlined with a dashed line because this structure is only present in crustaceans. The right side of the arthropod anatomical model represents a chelicerate. In the arthropod model, the lower transparency of gene expression colors indicates that these expression domains are found in the studied species of arthropod subgroups. Hypothesis 1: One-to-one model; hypothesis 2: the hypothesis proposed by Strausfeld *et al.* ^[35]; hypothesis 3: the hypothesis proposed by Lev *et al.* ^[36]. Abbreviations: DC: deutocerebral segment of Arthropoda; FA: front appendage segment of Onychophora; H: head or homologous segment of tardigrade; J: jaw segment of Onychophora; PC: protocerebral segment of Arthropoda; T1~T4: trunk segments 1~4 or homologous segments of tardigrade; TC: tritocerebral segment of Arthropoda

动物Hox基因数量少于典型泛节肢动物^[14], 这可能与体节简化导致部分Hox基因功能冗余有关。缓步动物缺失了*proboscipedia(pb)*, *Sex combs reduced(Scr)*, *Antennapedia(Antp)*, *Ultrabithorax(Ubx)*和*abdominal-A(abd-A)*基因, 这些基因在其他泛节肢动物及其外群中是保守的, 调控中躯干区域的发育^[14]。而核心基因, 如*labial(lab)*, *Hox3*, *Deformed(Dfd)*, *fushitarazu(fiz)*, 和*Abdominal-B(Abd-B)*, 普遍保留^[14]。其中, *lab*, *pb*, *Dfd*和*Antp*为触足复合群主要控制身体前部发育; *Ubx*, *abd-A*和*abd-B*为双胸复合群, 主要控制身体后部发育。此外, Hox基因在缓步动物基因组中以分散或部分串联的形式存在, 而非紧密排列的基因簇^[14]。缓步动物体分头部和4个体节, Hox基因可能在特定体节中差异表达, 调控附肢和口锥形态。同时Hox基因可能通过下游靶基因(如*Distal-less*)影响附肢的发育模式, 但具体调控机制尚不明确。

2.2.2 Wnt基因

Wnt基因编码的配体在动物发育过程中激活信号通路, 尤其在双侧动物的前后轴的建立和后部生长中起关键作用^[38]。在缓步动物*H. exemplaris*和变形拉氏熊虫(*Ramazzottius varieornatus*)中, Wnt基因分散在一条或几条染色体上, 而不是像其他一些动物基因组中的Wnt基因那样聚集在一起^[38-40]。此外, 缓步动物还丢失了某些Wnt配体编码基因(如*Wnt1*, *Wnt6*, *Wnt7*, *Wnt8*和*Wnt10*)和核心受体*Arrow/LRP5/6*。这些基因在建立AP轴、体节形成、中胚层发育、前肠发育和附肢部发育中发挥重要作用, 其丢失可能与缓步动物独特的发育模式有关^[38]。缓步动物保留了Wnt信号通路的许多关键组分, 包括Wnt配体、Frizzled受体和下游信号分子(如 β -catenin, dishevelled等)^[38]。这表明Wnt信号通路在缓步动物中仍然发挥重要作用。尽管Wnt信号通路在缓步动物中保留了某些功能, 但与节肢动物和有爪动物相比, 缓步动物的Wnt信号通路表现出显著的差异^[38], 这暗示其在节段化阶段的作用可能与节肢动物不同, 在缓步动物中, Wnt信号通路可能在附肢发育等后期过程中发挥更重要的作用, 而不是在节段化阶段调控节段极性。

2.2.3 leg gap基因

附肢间隙基因(*leg gap genes*)是一类在动物附肢

(如昆虫、节肢动物等)发育过程中起关键调控作用的基因。它们因在附肢发育过程中其功能缺失会导致附肢特定区域的缺失而得名。在发育过程中, *Dll(Distal-less)*在附肢的远端(distal)表达, 参与附肢的外伸生长; *dachshund(dac)*在附肢的中间区域表达; *homothorax(hth)*和*extradenticle(exd)*在附肢的近端(proximal)共同表达^[15,41-43]。研究发现, 缓步动物的基因组中未能鉴定出*dac*的同源基因, 同时发现缓步动物虽然保留了*Dll*, *hth*和*exd*等附肢部间隙基因, 但表达模式发生了变化, 如在*H. exemplaris*中, *hth*和*exd*并不局限于附肢部的近端区域表达, 而是在前三对附肢中广泛共表达^[1,15,44]。

2.2.4 其他关键通路基因

Li等人^[45]通过比较缓步动物和果蝇的基因表达通路, 发现缓步动物在某些关键通路中存在缺失或简化现象。缓步动物中Notch信号通路的转录共激活因子Maml和转录共抑制因子Hairless缺失, 可能依赖CtBP, Gro等替代因子维持功能, 但调控灵活性受限^[45]。Toll和Imd信号通路表现出显著的简化或丢失, 覆盖率仅为24%^[45]。酪氨酸代谢通路的覆盖率为38%^[45]。此外, 缓步动物中缺乏蛋白酪氨酸激酶活性, 这可能是导致该通路覆盖率降低的原因之一^[45]。这些通路简化可能源于缓步动物在演化中舍弃复杂调控网络, 通过基因丢失实现发育效率最大化, 与其极端环境适应策略形成权衡。

2.3 末端加成机制的丢失可能是缓步动物形体形成的原因

缓步动物丢失的身体的中躯节区域与昆虫的整个胸部和大部分腹部同源^[14,32,46]。部分研究推测末端加成(*terminal addition*)机制的丢失可能是缓步动物体节简化的原因^[14,15]。在其他泛节肢动物中, 体轴后部分的发育是通过末端加成机制来实现的^[47], 即体节从后部依次形成。然而, 缓步动物的胚胎发育过程中缺乏这种后部生长机制, 所有体节几乎同时形成^[48,49]。这种发育模式的改变限制了体节数量的增加^[14], 仅保留短胚带的前部体节, 并重定后部身份, 演化出体节数目固定、结构简化的体型。化石记录显示^[32], 早寒武纪的叶足动物还没有出现体节简化趋势, 暗示这种发育机制的改变可能发生于缓步动物分化初期。

3 总结与展望

缓步动物以其简化的躯体结构、复杂的体壁结构和特殊的细胞类型适应生境。其发育机制在组织/细胞层面和分子层面均展现出独特性, 如Hox基因的缺失与保留、Wnt信号通路的差异表达以及附肢间隙基因, 共同构成了其适应性和生存策略的基础。缓步动物特殊机体结构在演化和发育中的形成机制研究为我们理解缓步动物演化和适应性机制提供了独特的视角。通过对其机体结构形成机制的研究, 我们可以更好地理解这些微小生物如何在演化过程中获得其独特的生存能力。

当前, 缓步动物相关研究多聚焦于其成体的抗逆机制, 例如, 我国相关研究团队近期鉴定了一种新的物种——河南高生熊虫(*Hypsibius henanensis*), 并测得其基因组、转录组和蛋白质组, 进一步探索了导致*H. henanensis*超强辐射耐受性的分子基础^[50]。国际上, 美

国、法国和日本等团队^[51~55]也对缓步动物的抗辐射和耐干燥机制基于组学方法进行了探索, 且有研究提示缓步动物特殊的机体结构与其极端环境耐受能力有关^[11]。全面认识其特殊机体结构在演化和发育中的形成机制, 有利于更深入地研究其抗逆机制及仿生应用。

虽然目前对缓步动物特殊机体结构的演化和发育形成机制已有初步认识, 但相关研究仅局限于与已知的经典理论框架相类比, 对其时空特异性基因表达动态缺乏系统性分析, 这限制了对其特殊结构与功能形成机制的深入理解。未来的研究应着重于利用多组学手段探索缓步动物发育过程中的分子机制, 特别是那些与其特殊性状形成相关的基因调控网络和信号通路。此外, 还需要进一步加强跨学科合作, 利用多种技术手段, 深入揭示缓步动物特殊机体结构的形成机制, 为人类应对极端环境挑战和促进生物医学发展提供新的启示。

参考文献

- Gross V, Treffkorn S, Reichelt J, et al. Miniaturization of tardigrades (water bears): morphological and genomic perspectives. *Arthropod Struct Dev*, 2019, 48: 12–19
- Giacomelli M, Vecchi M, Guidetti R, et al. CAT-posterior mean site frequencies improves phylogenetic modeling under maximum likelihood and resolves Tardigrada as the sister of arthropoda plus onychophora. *Genome Biol Evol*, 2025, 17: evae273
- Wang L Z. Progress of research on diversity of tardigrades (in Chinese). *J Mt Agric Biol*, 2010, 29: 168–173 [王立志. 缓步动物多样性的研究进展. *山地农业生物学报*, 2010, 29: 168–173]
- Liu Y, Wang L Z. Research progress on the taxonomy of Tardigrada in China (in Chinese). *J Anhui Agric Sci*, 2011, 39 [刘莹, 王立志. 国内缓步动物系统分类研究进展. *安徽农业科学*, 2011, 39: 21061–21062, 21095]
- Su L N, Li X C. Overview on dormancy of Tardigrada (in Chinese). *Sichuan J Zool*, 2006, 25: 191–195 [苏丽娜, 李晓晨. 缓步动物休眠现象研究进展. *四川动物*, 2006, 25: 191–195]
- Bertolani R, Guidetti R, Jönsson I K, et al. Experiences with dormancy in tardigrades. *J Limnol*, 2004, 63: 16
- Jönsson K I. Tardigrades as a potential model organism in space research. *Astrobiology*, 2007, 7: 757–766
- Weronika E, Łukasz K. Tardigrades in space research-past and future. *Orig Life Evol Biosph*, 2016, 47: 545–553
- Jönsson K I, Rabbow E, Schill R O, et al. Tardigrades survive exposure to space in low Earth orbit. *Curr Biol*, 2008, 18: R729–R731
- Zheng K, Shen P, Hou Y S, et al. Integrated multi-omics profiling uncovers potential molecularanhydrobiology of tardigrades (in Chinese). *Sci Sin Vitae*, 2024, 54: 936–950 [郑坤, 沈磐, 侯雨杉, 等. 水熊虫耐干燥机制的关键分子筛选. *中国科学: 生命科学*, 2024, 54: 936–950]
- Gross V, Müller M, Hehn L, et al. X-ray imaging of a water bear offers a new look at tardigrade internal anatomy. *Zool Lett*, 2019, 5: 14
- Mayer G, Kauschke S, Rüdiger J, et al. Neural markers reveal a one-segmented head in tardigrades (water bears). *PLoS One*, 2013, 8: e59090
- Smith F W, Cumming M, Goldstein B. Analyses of nervous system patterning genes in the tardigrade *Hypsibius exemplaris* illuminate the evolution of panarthropod brains. *Evodevo*, 2018, 9: 19
- Smith F W, Boothby T C, Giovannini I, et al. The compact body plan of tardigrades evolved by the loss of a large body region. *Curr Biol*, 2016, 26: 224–229
- Smith F W, Game M, Mapalo M A, et al. Developmental and genomic insight into the origin of the tardigrade body plan. *Evol Dev*, 2023, 26: e12457

- 16 Gąsiorek P, Stec D, Morek W, et al. An integrative redescription of *Hypsibius dujardini* (Doyère, 1840), the nominal taxon for Hypsibiodea (Tardigrada: Eutardigrada). [Zootaxa](#), 2018, 4415: 45–75
- 17 Goldstein B. Tardigrades and their emergence as model organisms. [Curr Top Dev Biol](#), 2022, 147: 173–198
- 18 Persson D K, Halberg K A, Neves R C, et al. Comparative myoanatomy of Tardigrada: new insights from the heterotardigrades *Actinarctus doryphorus* (Tanarctidae) and *Echiniscoides sigismundi* (Echiniscoididae). [BMC Evol Biol](#), 2019, 19: 206
- 19 Walz B. The fine structure of somatic muscles of Tardigrada. [Cell Tissue Res](#), 1974, 149: 81–89
- 20 Nirody J A, Duran L A, Johnston D, et al. Tardigrades exhibit robust interlimb coordination across walking speeds and terrains. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2021, 118: e2107289118
- 21 Suzuki A C. Beautiful claws of a tiny water bear: a review and proposal for claw configuration. [Zool Sci](#), 2022, 39: 167
- 22 Gross V, Mayer G. Cellular morphology of leg musculature in the water bear *Hypsibius exemplaris* (Tardigrada) unravels serial homologies. [R Soc open sci](#), 2019, 6: 191159
- 23 Schüttler L, Greven H. Beobachtungen zur lokomotion von tardigraden (observations on the locomotion of tardigrades). [Acta Biol Benrodis](#), 2001, 11: 33–52
- 24 Anderson E M, Houck S G, Conklin C L, et al. Comparative analysis of tardigrade locomotion across life stage, species, and disulfiram treatment. [PLoS One](#), 2024, 19: e0310738
- 25 Gross V, Bährle R, Mayer G. Detection of cell proliferation in adults of the water bear *Hypsibius dujardini* (Tardigrada) via incorporation of a thymidine analog. [Tissue Cell](#), 2018, 51: 77–83
- 26 Czernekova M, Jönsson K I. Mitosis in storage cells of the eutardigrade *Richtersius coronifer*. [Zool J Linn Soc](#), 2016, 178: 888–896
- 27 Quiroga-Artigas G, Moriel-Carretero M. Storage cell proliferation during somatic growth establishes that tardigrades are not eutelic organisms. [Biol Open](#), 2024, 13: bio060299
- 28 Reuner A, Hengherr S, Brümmer F, et al. Comparative studies on storage cells in tardigrades during starvation and anhydrobiosis. [Curr Zool](#), 2010, 56: 259–263
- 29 Czerneková M, Janelt K, Student S, et al. A comparative ultrastructure study of storage cells in the eutardigrade *Richtersius coronifer* in the hydrated state and after desiccation and heating stress. [PLoS One](#), 2018, 13: e0201430
- 30 Tanaka S, Aoki K, Arakawa K. *In vivo* expression vector derived from anhydrobiotic tardigrade genome enables live imaging in Eutardigrada. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2023, 120: e2216739120
- 31 Volkmann A, Greven H. Ultrastructural localization of tyrosinase in the tardigrade cuticle. [Tissue Cell](#), 1993, 25: 435–438
- 32 Kihm J H, Smith F W, Kim S, et al. Cambrian lobopodians shed light on the origin of the tardigrade body plan. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2023, 120: e2211251120
- 33 de Zio S G, Gallo M D, Morone de Lucia M R. Adaptive radiation and phylogenesis in marine Tardigrada and the establishment of Neostygartidae, a new family of Heterotardigrada. [Boll Zool](#), 1987, 54: 27–33
- 34 Smith M R, Caron J B. Hallucigenia's head and the pharyngeal armature of early ecdysozoans. [Nature](#), 2015, 523: 75–78
- 35 Strausfeld N J, Hou X, Sayre M E, et al. The lower Cambrian lobopodian *Cardiodictyon* resolves the origin of euarthropod brains. [Science](#), 2022, 378: 905–909
- 36 Lev O, Edgecombe G D, Chipman A D. Serial homology and segment identity in the arthropod head. [Integr Org Biol](#), 2022, 4: obac015
- 37 Hughes C L, Kaufman T C. Hox genes and the evolution of the arthropod body plan. [Evol Dev](#), 2002, 4: 459–499
- 38 Chavarria R A, Game M, Arbelaez B, et al. Extensive loss of Wnt genes in Tardigrada. [BMC Ecol Evo](#), 2021, 21: 223
- 39 Bolognesi R, Farzana L, Fischer T D, et al. Multiple Wnt genes are required for segmentation in the short-germ embryo of *Tribolium castaneum*. [Curr Biol](#), 2008, 18: 1624–1629
- 40 Cho S J, Valles Y, Giani V C, et al. Evolutionary dynamics of the Wnt gene family: a Lophotrochozoan perspective. [Mol Biol Evol](#), 2010, 27: 1645–1658
- 41 González-Crespo S, Morata G. Genetic evidence for the subdivision of the arthropod limb into coxopodite and telopodite. [Development](#), 1996, 122: 3921–3928
- 42 Cohen S M, Jürgens G. Proximal-distal pattern formation in *Drosophila*: graded requirement for *Distal-less* gene activity during limb development. [Roux's Arch Dev Biol](#), 1989, 198: 157–169
- 43 Jockusch E L, Nulsen C, Newfeld S J, et al. Leg development in flies versus grasshoppers: differences in *dpp* expression do not lead to differences

- in the expression of downstream components of the leg patterning pathway. [Development](#), 2000, 127: 1617–1626
- 44 Game M, Smith F W. Loss of intermediate regions of perpendicular body axes contributed to miniaturization of tardigrades. [Proc R Soc B](#), 2020, 287: 20201135
- 45 Li C, Yang Z, Xu X, et al. Conserved and specific gene expression patterns in the embryonic development of tardigrades. [Evol Dev](#), 2024, 26: e12476
- 46 Smith F W, Game M, Mapalo M A, et al. Developmental and genomic insight into the origin of the tardigrade body plan. [Evol Dev](#), 2024, 26: e12457
- 47 Gonzalez P, Uhlinger K R, Lowe C J. The adult body plan of indirect developing hemichordates develops by adding a Hox-patterned trunk to an anterior larval territory. [Curr Biol](#), 2017, 27: 87–95
- 48 Gabriel W N, McNuff R, Patel S K, et al. The tardigrade *Hypsibius dujardini*, a new model for studying the evolution of development. [Dev Biol](#), 2007, 312: 545–559
- 49 Hejnol A, Schnabel R. The eutardigrade *Thulinia stephaniae* has an indeterminate development and the potential to regulate early blastomere ablations. [Development](#), 2005, 132: 1349–1361
- 50 Li L, Ge Z, Liu S, et al. Multi-omics landscape and molecular basis of radiation tolerance in a tardigrade. [Science](#), 2024, 386: eadl0799
- 51 Clark-Hachtel C M, Hibshman J D, De Buysscher T, et al. The tardigrade *Hypsibius exemplaris* dramatically upregulates DNA repair pathway genes in response to ionizing radiation. [Curr Biol](#), 2024, 34: 1819–1830.e6
- 52 Anoud M, Delagoutte E, Helleu Q, et al. Comparative transcriptomics reveal a novel tardigrade-specific DNA-binding protein induced in response to ionizing radiation. [eLife](#), 2024, 13: RP92621
- 53 Hashimoto T, Horikawa D D, Saito Y, et al. Extremotolerant tardigrade genome and improved radiotolerance of human cultured cells by tardigrade-unique protein. [Nat Commun](#), 2016, 7: 12808
- 54 Boothby T C, Tapia H, Brozena A H, et al. Tardigrades use intrinsically disordered proteins to survive desiccation. [Mol Cell](#), 2017, 65: 975–984. e5
- 55 Yoshida Y, Koutsovoulos G, Laetsch D R, et al. Comparative genomics of the tardigrades *Hypsibius dujardini* and *Ramazzottius varieornatus*. [PLoS Biol](#), 2017, 15: e2002266

Research progress on the special body architecture of tardigrades and their formation mechanisms

SHI XiaoJing^{1,2}, CUI ZeLing² & YANG Dong^{2*}

¹ College of Life Sciences, Hebei University, Baoding 071000, China

² National Center for Protein Sciences (Beijing), State Key Laboratory of Medical Proteomics, Beijing 102206, China

* Corresponding author, E-mail: yangdongbprc@163.com

Tardigrades are a group of microscopic invertebrates with unique biological characteristics, attracting much attention for their extreme environmental tolerance and special body structure. This article summarizes the particularity of the body structure of tardigrades from the perspectives of the whole-body, system/organ, and cellular levels, including their simplified body segment architecture, distinct features of the main systems and legs, body walls, and the special cell type—storage cells; in terms of the formation mechanism of special body structures, the evolutionary origin of tardigrades and their homologous segmental relationships with arthropods and onychophorans were summarized. The relationship between the loss of key genes such as Hox and Wnt and the simplification of the body was explored, as well as the impact of the absence of the terminal addition mechanism on body structure formation. This article reviews the research progress in the above-mentioned directions, providing a comprehensive and systematic understanding. Research on the special body structure and its formation mechanism of tardigrades not only provides a new perspective for understanding the adaptive evolution of tardigrades but also offers potential applications in the field of biomedicine.

tardigrades, special body structure, evolution, development, molecular mechanism

doi: [10.1360/SSV-2025-0100](https://doi.org/10.1360/SSV-2025-0100)