

小袋科纤毛虫分类与遗传多态性的研究进展

闫文朝^{1*}, 李明², 胡苏辉¹, 王天奇¹

1 河南科技大学 动物科技学院, 河南 洛阳

2 中国科学院水生生物研究所, 湖北 武汉

闫文朝, 李明, 胡苏辉, 王天奇. 小袋科纤毛虫分类与遗传多态性的研究进展[J]. 微生物学报, 2026, 66(7): 3250-3259.

YAN Wenchao, LI Ming, HU Suhui, WANG Tianqi. Advancements in the classification and genetic diversity of *Balantidiidae* ciliates[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2026, 66(7): 3250-3259.

摘 要: 小袋科纤毛虫是一类广泛寄生于多种无脊椎动物和脊椎动物消化系统的纤毛虫。其中, 结肠小袋纤毛虫呈世界性分布, 是一种重要的人兽共患病原。长期以来, 由于不同宿主来源的小袋科纤毛虫滋养体形态相似, 且其形态学特征会受虫体不同生长阶段和宿主肠道微环境的影响而发生变化, 导致其分类地位、属级划分及命名在国内外文献中存在分歧与混乱。近年来, 小袋科纤毛虫的系统发育关系和遗传多态性研究取得了重要进展, 为其分类学重构提供了新的证据。本文在系统梳理国内外研究文献的基础上, 结合作者团队的相关研究成果, 从形态学特征、成囊能力、宿主特异性及分子系统发育等方面, 综述并比较不同宿主源小袋科纤毛虫的分类地位与遗传多态性。基于现有证据, 本文支持将小袋科纤毛虫划分为肠袋属(*Balantidium*)和小袋属(*Balantioides*), 并明确指出感染人和多种哺乳动物的小袋科纤毛虫应统一归为结肠小袋纤毛虫(*Balantioides coli*)。这些研究成果和认识有助于澄清小袋科纤毛虫的分类与命名体系, 为其生物学特性研究以及人和动物小袋虫病的诊断与防控提供重要参考。

关键词: 小袋科; 肠袋属; 小袋属; 结肠小袋纤毛虫; 分类与命名; 遗传多态性分析

资助项目: 国家自然科学基金(31772733, 32302898)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31772733, 32302898).

*Corresponding author. E-mail: ywchao11@126.com

Received: 2026-01-16; Accepted: 2026-03-04; Published online: 2026-03-18

Advancements in the classification and genetic diversity of *Balantidiidae* ciliates

YAN Wenchao^{1*}, LI Ming², HU Suhui¹, WANG Tianqi¹

¹ College of Animal Science and Technology, Henan University of Science and Technology, Luoyang, Henan, China

² Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan, Hubei, China

Abstract: Ciliates of the family *Balantidiidae* widely parasitize the digestive systems of various invertebrates and vertebrates. Among them, *Balantioides coli* with cosmopolitan distribution is a major zoonotic pathogen. For a long time, due to the similar morphology of trophozoites of *Balantidiidae* ciliates from various hosts and the influences of various growing stages and host intestinal microenvironments on morphological characteristics, there have been some inconsistencies and confusions in their classification and nomenclature in literature. Recently, significant progress has been achieved in the study of the phylogenetic relationship and genetic diversity of *Balantidiidae* ciliates, providing new evidences for their taxonomic reconstruction. On the basis of a systematic review of literature and our findings, this article summarizes the taxonomic status and genetic diversity of *Balantidiidae* ciliates from different hosts in terms of the morphological characteristics, encystation ability, host specificity, and phylogenetic relationships. The existing evidence supports the division of the family *Balantidiidae* into two genera *Balantidium* and *Balantioides* and indicates that the ciliate infecting humans and various mammals should be classified as *Balantioides coli*. The related findings and understanding help clarify the taxonomy and nomenclature system of *Balantidiidae* ciliates and provide an important reference for studying the biological characteristics of *Balantidiidae* ciliates as well as the diagnosis and control of balantiosis in humans and animals.

Keywords: *Balantidiidae*; *Balantidium*; *Balantioides*; *Balantioides coli*; taxonomy and nomenclature; genetic diversity analysis

小袋科(*Balantidiidae* Doflein & Reichenow, 1929)纤毛虫隶属于纤毛门(*Ciliophora* Doflein, 1901)线口纲(*Litostomatea* Small & Lynn, 1981)毛口亚纲(*Trichostomatia* Bütschli, 1889)前庭目(*Vestibuliferida* de Puytorac et al., 1974), 是一类广泛寄生于多种无脊椎动物和脊椎动物消化系统的纤毛虫, 其宿主范围广泛, 从低等的腔肠动物、扁形动物、环节动物、软体动物、节肢动物, 到较高等的鱼类、两栖类、爬行类、鸟类, 直至哺乳类和人类均有报道^[1-3]。寄生于无脊椎动物、鱼类、两栖类和爬行类动物体内的

小袋科纤毛虫(*Balantidium* spp.), 一般认为是共生物, 对宿主无致病性, 且能提高宿主肠道微生物的多样性和有益菌群的丰度^[2,4-6]。寄生于哺乳动物、鸟类和人盲肠和结肠内的结肠小袋纤毛虫(*Balantioides coli*, 简称小袋虫)是一种机会性病原, 当宿主处于应激或免疫抑制状态, 或长期采食富含淀粉的饲料或食物时, 滋养体数量激增, 入侵肠黏膜, 继而进入黏膜下组织和淋巴组织, 引发小袋虫性腹泻、盲肠和结肠溃疡, 甚至穿孔^[1,7-9]。小袋虫感染会降低肠道微生物的多样性和有益菌群的丰度^[10]。此外, 人的

病例中还存在泌尿生殖道、肝脏和肺脏等肠外感染的报道^[11-14]。

据记载,不同宿主源的小袋科纤毛虫种类多达 100 余种,其中一些种类形态结构极为相似,在显微镜下难以辨别^[2,15-17]。近年来,随着分子遗传数据的不断积累,出现了小袋科纤毛虫的分子鉴定结果与经典形态分类学结果不一致的问题^[3,15,18]。在教材和论文等文献资料中存在拉丁文名称和中文名称不统一的现象,给同行交流和临床诊断带来了困扰^[3,18-20]。本文查阅了国内外相关文献,结合作者长期的研究成果,从经典形态分类学和分子遗传学 2 个方面总结和阐述小袋科纤毛虫分类和遗传多态性的研究进展,澄清感染不同宿主的小袋科纤毛虫的分类地位,以期为同行和临床上人和动物小袋虫病的诊断和防控提供参考。

1 小袋科纤毛虫经典形态学分类

小袋科纤毛虫滋养体一般呈卵圆形或梨形,前端稍尖,后端钝圆(图 1)。其内部存在双核结构,即大核和小核。大核多呈肾形或香肠状,为营养核,高度多倍体,富含调控虫体生理生化代谢活动的基因;小核呈球形,多位于大核凹陷处,为生殖核,二倍体,负责传递遗传信息^[1,19]。虫体体表布满斜纵向排列的纤毛(图 2A-2C),这些纤毛具有正常的“9+2”型微管结构,纤毛基部与表膜下纤维系统(即由动基体及其附属纤维结构组成)相连,是滋养体的运动器官;每排纤毛之间有纵向排列的突起,即动基列(图 2B、2D)^[21-24]。滋养体前腹侧有一倾斜内陷的胞口,相对于体表纤毛,胞口内表面覆盖更长更密的纤毛,胞口具有摄取淀粉、细菌等食物的作用(图 2C、2D)^[25-26]。一些种类的滋养体胞口右侧体表存在 Villeneuve-Brachon's field (V-B 区),该区纤毛相对其他体表区较短,由 4-20 排动基列组成,该区域与滋养体接合生

殖时的黏附结合相关^[6]。胞口向下形成管状结构,即胞咽,其盲端终止于细胞质。滋养体后端有一胞肛,具有排泄虫体不能消化的残渣废物的作用(图 2B)^[19,26]。另外,滋养体细胞质内还存在数量不等的粗面内质网、食物泡、伸缩泡等细胞器,食物泡具有暂时储存食物的作用,伸缩泡具有调节细胞内渗透压的功能^[1-2,19]。早期透射电镜观察结果显示,小袋科纤毛虫滋养体细胞质内存在线粒体^[22],但后来的透射电镜和基因组分析结果显示,小袋科纤毛虫滋养体内无线粒体和线粒体相关基因,而是在动基体周围和动基列内部有产氢体(又称退化的线粒体结构),为滋养体运动提供能量,这与小袋科纤毛虫适应宿主肠道的厌氧环境相一致^[4,6,27]。以上结构特征是小袋科纤毛虫的共同特征。

虽然有学者提出可将滋养体的大小和形态、胞口形状和长度、伸缩泡数量和位置、大核形状、V-B 区纤毛长度和动基列数量等参数作为小袋科不同种属分类的依据,但由于滋养体所处宿主肠道微环境和生长阶段不同,上述参数会出现较大变化,因此多数学者认为以这些滋养体参数作为小袋科不同种属的分类依据可靠性较低^[1,15,26]。另外,在显微镜和扫描电镜下,小袋科不同种属纤毛虫滋养体的形态结构较为相似(图 1),常难以准确区分^[6,15]。

根据经典形态学分类标准,宿主种类也是小袋科纤毛虫分类的判定指标之一^[1,19]。目前,寄生于猪、牛、羊、非人灵长类、豚鼠等哺乳动物以及鸵鸟和人结肠和盲肠的小袋纤毛虫归到 *Balantioides* 属,为同一个种 *Balantioides coli*^[1,15,28]。来自鱼类、两栖类、爬行类和昆虫的小袋科纤毛虫则归到 *Balantidium* 属,其模式种为内生肠袋虫 (*Balantidium entozoon*); *Balantidium* 属种类繁多,仅在鱼类和两栖类肠道中发现的就有 50 余种,如鱼源的鲩肠袋虫 (*B. ctenopharyngodonis*)、多泡肠袋虫 (*B. polyvacuolum*)、*B. jocularum* 等^[24-26];蛙源的 *B. entozoon*、十二指肠肠袋虫 (*B. duodeni*)、格里



图1 三种小袋科纤毛虫滋养体显微结构图

Figure 1 Microscopical structure of trophozoites of three *Balantidiidae* ciliates. A: *Balantioides coli* from pigs; B: *Balantidium polyvacuolum* from fish; C: *Balantidium honghuensis* from frogs. Bar=10 μ m.

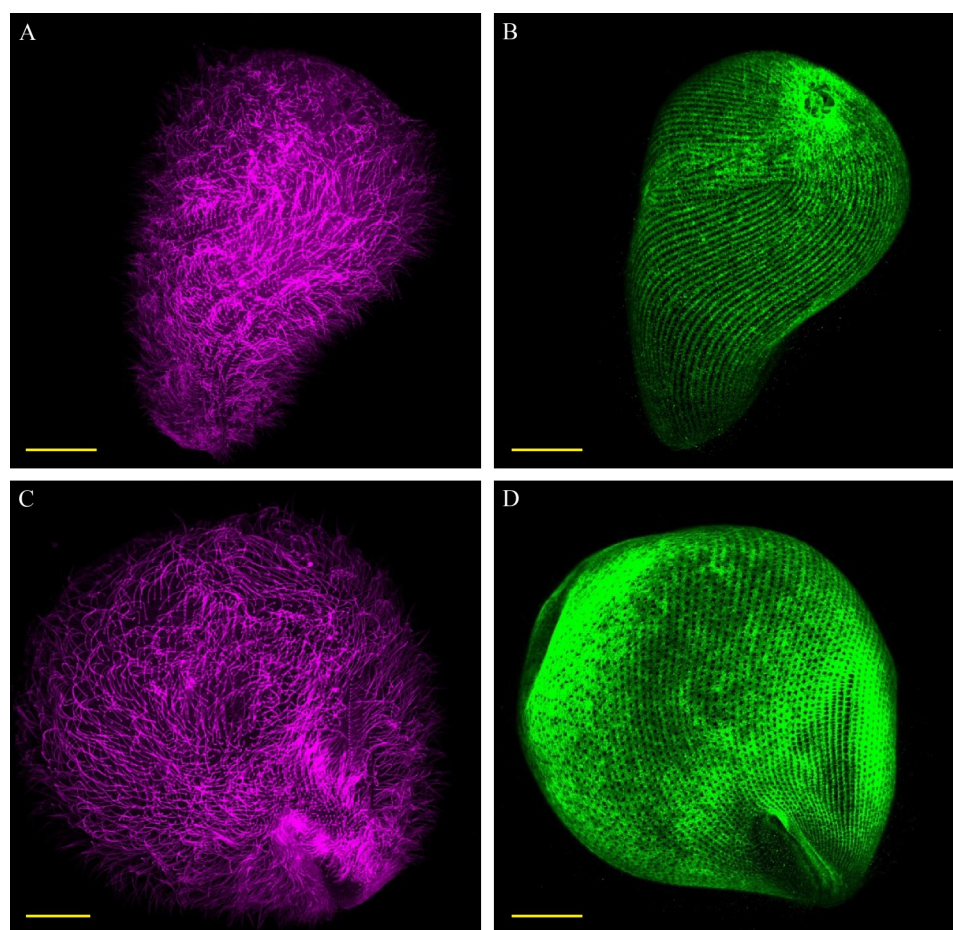


图2 结肠小袋纤毛虫滋养体免疫荧光染色结构图

Figure 2 Structural diagram of immunofluorescence staining of the trophozoites of *Balantioides coli*. A, C: Stained with specific antibody for tubulin, the surface and vestibulum of the trophozoites are covered with a large number of somatic cilia; B, D: Stained with specific antibody for centrin, and longitudinal rows of somatic kineties, obvious vestibulum and cytoproct can be seen on the surface of trophozoites. Bar=10 μ m.

姆肠袋虫(*B. grimi*)、洪湖肠袋虫(*B. honghuensis*)等^[6,29-30];大鲵源的中华肠袋虫(*B. sinensis*)、大鲵肠袋虫(*B. andianusis*)等^[31]。另外,小袋科纤毛虫回归感染模型试验鲜有成功报道,尚不足以支撑其作为分类的标准^[32]。

不同小袋科纤毛虫物种的成囊能力不同。例如,寄生于哺乳动物、鸵鸟和人的 *Balantioides coli* 滋养体具有成囊能力,虫体表膜下的黏液囊泡参与成囊过程^[1,18]。来自鱼类、两栖类、爬行类的 *Balantidium* 纤毛虫在体内或体外培养过程中以滋养体形式存在,通常认为其不具成囊能力^[18,26]。也有学者认为,它们应该具有成囊能力,只是由于它们的宿主经常生活在水中,缺乏干燥等逆环境来迫使滋养体形成包囊^[7,30]。此外,不同纤毛虫物种成囊所需的条件不同,如牛源和猴源的巴克斯顿纤毛虫(*Buxtonella* spp.)滋养体在蒸馏水和自来水中就容易形成包囊,而猪源 *Balantioides coli* 滋养体在蒸馏水和自来水中不能形成包囊反而崩解,说明 *Balantioides coli* 的成囊条件更为苛刻^[18,32-33]。

2 小袋科纤毛虫分子遗传学鉴定

2.1 基于 18S rRNA 基因序列的分子鉴定

18S rRNA 基因是小袋科纤毛虫种类鉴定中应用最广泛的遗传标记基因,基于 18S rRNA 基因序列的分析结果将小袋科纤毛虫分为 3 个群系(图 3),分别为蛙源群系、鱼源群系和哺乳动物源群系(该群系除鸵鸟外,其他宿主均为哺乳动物)^[18,34-37]。在 GenBank 中,蛙源群系目前有 3 个种具有 18S rRNA 基因序列数据,分别为 *B. entozoon*、*B. duodeni*、*B. grimi*,该群系内种间序列相似性为 98.6%–99.0%;鱼源群系目前有 2 个种具有 18S rRNA 基因序列数据,分别为 *B. polyvacuolum* 和 *B. ctenopharyngodoni*,该群系内种间序列相似性为 96.9%;哺乳动物源群系目前只有 1 个种,即 *Balantioides coli*,有猪、

大猩猩、鹿、鸵鸟、大象等不同宿主源的虫株,种内序列相似性为 99.0%–100.0%。3 种群系间比较显示,蛙源群系与鱼源群系间序列相似性为 93.9%–94.5%;蛙源群系与哺乳动物源群系间序列相似性为 95.8%–96.2%;鱼源群系与哺乳动物源群系间序列相似性为 94.8%–96.1%。鱼源群系与蛙源群系、哺乳动物源群系遗传距离均较远,而与毛口亚纲寄生于有袋类动物消化道内的 *Amylavorax* 属纤毛虫遗传距离更近^[30,34],并处于种系发育树同一分支上(图 3)。鱼源群系是否单列为一个新属,有待更多生物学特征和遗传数据的积累与验证。

2.2 基于 ITS1-5.8S rDNA-ITS2 序列的遗传多态性分析

小袋科纤毛虫 ITS1-5.8S rDNA-ITS2 序列公开发表的有多种宿主源的 *Balantioides coli*、鱼源的 *B. ctenopharyngodoni* 和蛙源的 *B. entozoon* 3 个虫种,其中 *B. ctenopharyngodoni* 和 *B. entozoon* 均仅有 1 个虫株的序列,而 *Balantioides coli* 具有来自不同宿主和不同国家地区的多个虫株的序列^[18,36-39]。

基于 ITS1-5.8S rDNA-ITS2 序列比对分析结果显示,*B. entozoon* 与 *B. ctenopharyngodoni* 的序列相似性为 83.3%,与 *Balantioides coli* 为 84.1%–88.0%;*B. ctenopharyngodoni* 与 *Balantioides coli* 为 83.5%–87.4%,*Balantioides coli* 种内不同虫株间序列相似性为 91.5%–99.5%。基于 5.8S rRNA 基因序列比对分析结果显示,*B. entozoon* 与 *B. ctenopharyngodoni* 的序列相似性为 96.6%,与 *Balantioides coli* 为 94.6%–96.0%;*B. ctenopharyngodoni* 与 *Balantioides coli* 为 97.4%,*Balantioides coli* 种内不同虫株间序列相似性为 100%。基于 5.8S rRNA 基因序列分析的结果与基于 18S rRNA 基因序列分析结果相似,说明 5.8S rRNA 基因序列可以有效区分小袋科不同种属纤毛虫,但无法区分种内不同虫株之间的遗传差异。在 ITS1-5.8S rDNA-ITS2 序列

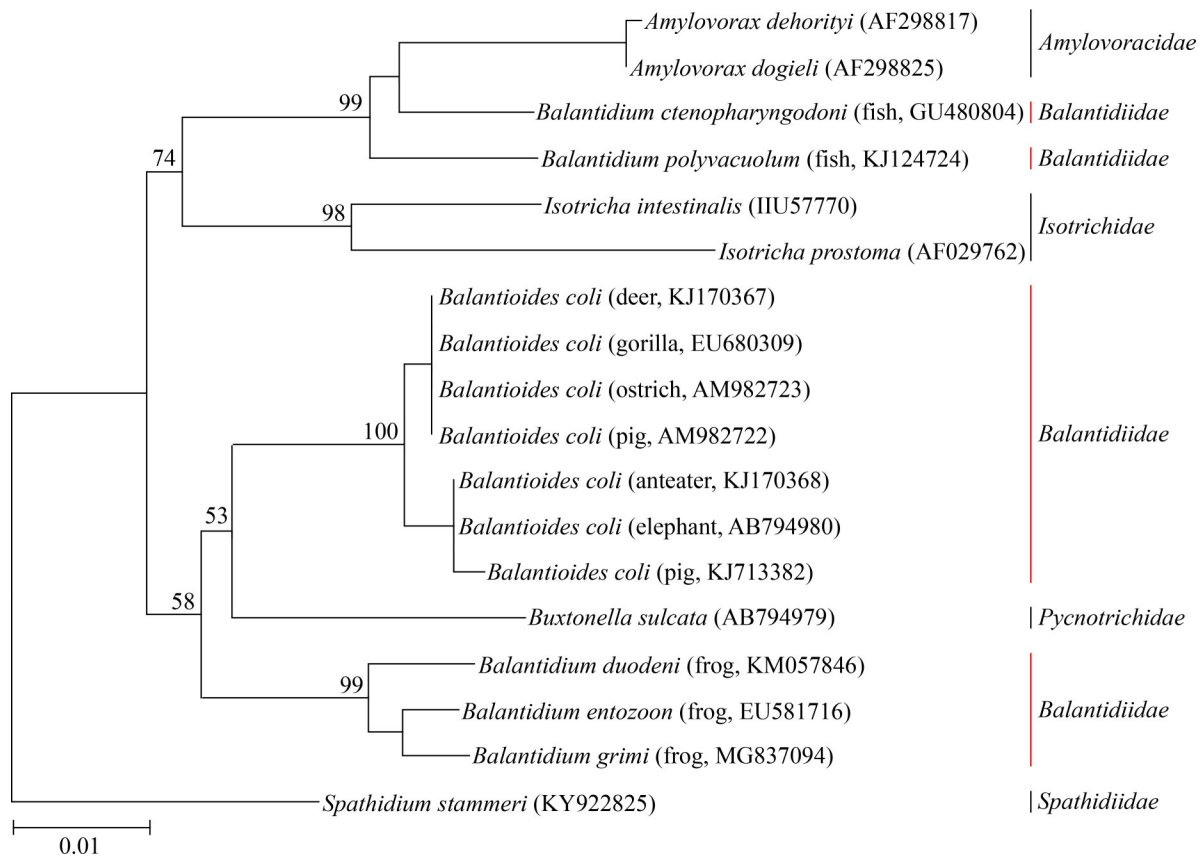


图3 基于18S rRNA基因序列构建的小袋科纤毛虫系统发育树

Figure 3 Phylogenetic tree of *Balantidiidae* ciliates constructed based on 18S rRNA gene sequences. The parts marked in red represent different species of ciliates in the *Balantidiidae* family.

中, 小袋科纤毛虫的 5.8S rRNA 基因序列相对保守, 序列变异性最高的是内转录间隔区 ITS1, 其次是 ITS2 区^[18,38-39]。

基于 ITS1/2 序列的高度变异特性, 将 *Balantiodides coli* 分为遗传变异型 A、B 和 C 3 种, 其中遗传变异型 A 为人兽共患型, 可感染人、猪、豚鼠、奶牛、绵羊、灵长类和鸵鸟等宿主; 遗传变异型 B 是猪群感染的优势种群, 同时存在于豚鼠、奶牛、鸵鸟、绵羊、灵长类等动物, 目前尚未见感染人的报道; 遗传变异型 C 目前仅见于感染豚鼠的报道^[38-40]。另外, 有学者基于 ITS1-5.8S rDNA-ITS2 序列建立了聚合酶链反应-限制性片段长度多态性(polymerase chain reaction-restriction fragment length polymorphism,

PCR-RFLP)分型方法, 该方法可以有效区分遗传变异型 A 和 B, 并且将遗传变异型 B 细分为 B-c 和 B-t 2 个亚型^[17,41]。

相关研究显示, 在同一份样品或同一个滋养体中存在 *Balantiodides coli* 2 个或 2 个以上 ITS 遗传变异型, 且同一遗传变异型内也存在多个亚型^[18,36,38]。这说明 *Balantiodides coli* 的 ITS1/2 区为非基因编码区, 碱基突变频率极高, 使其作为遗传标记分子时分析结果的代表性有一定局限性。

2.3 基于 β -微管蛋白基因的遗传多态性分析

目前 β -微管蛋白基因在小袋科纤毛虫中仅有 *Balantiodides coli* 有报道^[40]。 β -微管蛋白基因

是 *Balantioides coli* 的结构基因, 碱基突变可能改变基因的功能^[42-43]。 *Balantioides coli* 与嗜热四膜虫和草履虫 β -微管蛋白基因序列相似性分别为 81.8% 和 80.0%, *Balantioides coli* 种内不同分离株之间序列相似性为 88.1%–100.0%。基于 56 份样品的 β -微管蛋白基因分析结果显示, 来源于猪、豚鼠、奶牛和绵羊的 *Balantioides coli* 被分为基因型 I、II 和 III 3 种基因型, 其中基因型 II 为中国猪群感染的优势种群, 基因型 III 为豚鼠源虫株, 目前暂无其他宿主感染该基因型的报道。3 种基因型之间序列相似性为 88.1%–92.9%, 基因型内不同分离株之间序列相似性为 94.4%–100.0%。这说明 β -微管蛋白基因是 *Balantioides coli* 一个变异性较强、分辨率高的遗传标记基因, 可用于 *Balantioides coli* 的基因型分析, 相较于 ITS1/2 序列, 其分析结果更具代表性和可信度。

3 结肠小袋纤毛虫的分类与命名

1857 年, Malmsten 从 2 位痢疾患者体内检测到纤毛虫, 并将其认定为草履虫, 命名为 *Paramecium coli*; 1858 年, Claparède 和 Lachmann 2 位学者提议在前庭目(Vestibuliferida)下设立 *Balantidiidae* 科 *Balantidium* 属, 并将蛙源 *Balantidium entozoon* 作为 *Balantidium* 属的模式种; 1861 年, Leuckart 从猪的大肠中分离到与 *Paramecium coli* 形态相似的纤毛虫; 1863 年, Stein 通过滋养体形态学观察和比较, 将来自人和猪的 *Paramecium coli* 划归到 *Balantidium* 属, 并命名为 *Balantidium coli*^[1,28,46]。由于猪、人和蛙遗传进化关系较远, 结合虫体形态结构特征, 1931 年, Alexeieff^[44]建议将来自人和猪的 *Balantidium coli* 归为一个新属——*Balantioides*, 种名为 *Balantioides coli*。遗憾的是, 该建议未引起寄生虫学界的关注, 大家仍然沿用 *Balantidium coli*, 中文学名为结肠小袋纤毛

虫^[19,28]。后来在豚鼠、鸵鸟、非人灵长类等多种动物体内均发现与 *Balantidium* 属形态相似的纤毛虫, 学者建议以宿主种类来命名来自不同宿主的 *Balantidium* 属纤毛虫, 如猪源小袋纤毛虫命名为 *Balantidium suis*, 豚鼠源的为 *Balantidium caviae*, 鸵鸟源的为 *Balantidium struthionis*。后来基于分子鉴定、滋养体形态结构特征和寄生部位等数据证实, *Balantidium suis*、*Balantidium caviae*、*Balantidium struthionis* 等多种宿主源 *Balantidium* 属纤毛虫均为 *Balantidium coli* 的同物异名^[1,15]。

2013 年, Pomajbíková 等^[18]通过 18S rRNA 基因和 ITS1-5.8S rDNA-ITS2 序列的系统分析发现, 来自人、猪、鸵鸟和非人灵长类的 *Balantidium coli* 与蛙源 *Balantidium entozoon* 遗传差异明显, 因此认为 *Balantidium coli* 和 *Balantidium entozoon* 应该分别属于不同的属, 建议新属名为 *Neobalantidium*, 将 *Balantidium coli* 改为 *Neobalantidium coli*。2014 年, Chistyakova 等^[30]学者认为 *Balantioides* 作为属名比 *Neobalantidium* 更早, 具有优先权。2018 年, Jirků-Pomajbíková 和 Stensvold^[45]对前期研究结果和文献进行重新评估后, 承认 *Balantioides* 作为属名比 *Neobalantidium* 具有优先权, 建议将 *Neobalantidium coli* 更名为 *Balantioides coli*。这一建议后来被更多学者接受和认可, 并将 *Balantioides coli* 引起宿主的疾病命名为 balantiosis^[46-48]。

虽然来源于人、猪、豚鼠和鸵鸟等宿主的 *Balantioides coli* 的拉丁文学名已确定下来, 但是其中文学名尚未定论。从构词上讲, “Balantio-”是 *Balantioides* 的词根, 希腊语 “balantídion”意思是“小的袋子”, “-ides”是后缀, 意思是“类/拟”^[7,19], 按照字面意思应该将 *Balantioides coli* 翻译为结肠类小袋纤毛虫或结肠拟小袋纤毛虫。然而, 长期以来, 寄生虫学界同行已习惯将 *Balantidium coli* 翻译为结肠小袋纤毛虫, 简称小袋虫^[19,22]。按照约定俗成和便于交流的原则,

Balantioides coli 应该沿用原来的中文学名即结肠小袋纤毛虫, 简称小袋虫, 不宜改为“结肠类小袋纤毛虫”或“结肠拟小袋纤毛虫”。另外, “*Balantidium*”在鱼源和蛙源小袋科纤毛虫中通常被翻译为“肠袋属”, 如 *Balantidium ctenopharyngodoni* 和 *Balantidium polyvacuolum* 中文学名分别为鲩肠袋虫和多泡肠袋虫^[2-3,19,24]。因此, 建议将“*Balantidium*”和“*Balantioides*”分别译为“肠袋属”和“小袋属”, 也恰好将小袋科的这 2 个属在拉丁文名称和中文学名上区分开来。该建议已与相关领域专家(中国海洋大学宋微波院士、中国农业大学索勋教授和河南农业大学张龙现教授)讨论, 并达成共识。

4 总结与展望

基于滋养体形态结构特征、成囊能力、感染宿主种类、寄生部位和分子遗传关系等数据, 将前庭目小袋科纤毛虫分为肠袋属(*Balantidium*)和小袋属(*Balantioides*)。肠袋属包括感染两栖动物类、鱼类、昆虫类、爬行动物类的小袋科纤毛虫; 小袋属包括感染猪、牛、羊、豚鼠、非人灵长类、鸵鸟等动物和人的小袋科纤毛虫, 目前只有一个种即 *Balantioides coli*, 它是一种机会性病原, 存在较高的遗传多态性, 具有重要的公共卫生意义。18S rRNA 和 β -微管蛋白基因是小袋科纤毛虫 2 个重要的遗传标记基因, 是其分类和基因型分析的重要工具。

鱼源肠袋纤毛虫是否独立为一个新属, 有待更多基因组、形态特征对比等数据来验证。对小袋科不同种属纤毛虫进行分类澄清和遗传多态性研究有助于深入了解和研究其生物学特性, 对结肠小袋纤毛虫分子流行病学研究具有重要的理论指导意义。未来应对结肠小袋纤毛虫更多遗传标记基因的开发、跨宿主传播机制、致病机理等方面进行深入研究。

致谢

在本文撰写过程中, 中国海洋大学海洋生物多样

性与进化研究所宋微波院士、中国农业大学动物医学院索勋教授和河南农业大学动物医学院张龙现教授对相关内容和观点提出了非常宝贵的修改建议; 中国科学院水生生物研究所缪炜研究员、熊杰研究员提供了结肠小袋纤毛虫滋养体免疫荧光染色图片, 在此一并致以诚挚谢意。

作者贡献声明

闫文朝: 论文构思、撰写和基金项目支持; 李明: 论文撰写与修改; 胡苏辉: 系统发育树构建和参考文献整理; 王天奇: 论文构思和修改。

作者利益冲突公开声明

作者声明不存在任何可能会影响本文所报告工作的已知经济利益或个人关系。

参考文献

- [1] Schuster FL, Ramirez-Avila L. Current world status of *Balantidium coli*[J]. Clinical Microbiology Reviews, 2008, 21(4): 626-638.
- [2] 沈韞芬. 原生动植物学[M]. 北京: 科学出版社, 1999: 203-206.
Shen YF. Protozoology[M]. Beijing: Science Press, 1999: 203-206 (in Chinese).
- [3] 李明, 王崇, 汪建国, 喻达辉, 王文博, 戈贤平, 徐跑, 谢骏, 龚小宁. 鲩肠袋虫 18S rDNA 的扩增、测序与分析[J]. 水生生物学报, 2011, 35(2): 203-209.
Li M, Wang C, Wang JG, Yu DH, Wang WB, Ge XP, Xu P, Xie J, Gong XN. PCR amplification, sequencing and analysis of 18S rDNA of *Balantidium ctenopharyngodoni* inhabiting grass carp[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2011, 35(2): 203-209 (in Chinese).
- [4] Zhao WS, Xiong J, Li M, Bu XL, Jiang CQ, Wang GY, Zhang J, Li WX, Zou H, Miao W, Chen K, Wang GT. Genome assembly of a symbiotic balantidia (*Balantidium ctenopharyngodoni*) in fish hindgut[J]. Scientific Data, 2024, 11: 323.
- [5] Zhao WS, Bu XL, Zhou WT, Zeng QW, Qin T, Wu SG, Li WX, Zou H, Li M, Wang GT. Interactions between *Balantidium ctenopharyngodoni* and microbiota reveal its low pathogenicity in the hindgut of grass carp[J]. BMC Microbiology, 2024, 24: 7.
- [6] Grim JN, Buonanno F. A re-description of the ciliate genus and type species, *Balantidium entozoon*[J]. European Journal of Protistology, 2009, 45(3): 174-182.
- [7] Lucius R, Loos-Frank B, Lane RP, Poulin R, Roberts CW, Grenis RK. The Biology of Parasites[M]. Weinheim, Germany: Wiley-VCH Verlag GmbH & Co., 2017: 219.
- [8] Roberts LS, Janovy J, Nadler S, Gerald D. Schmidt & Larry S Roberts' Foundations of Parasitology, ninth edition[M]. New York, USA: McGraw-Hill, 2013.

- [9] Yan WC, Wang TQ, Zhao LZ, Sun CY. Modified DMEM xenic culture medium for propagation, isolation and maintenance of *Balantiodides coli*[J]. *Acta Tropica*, 2021, 214: 105762.
- [10] He K, Yan WC, Sun CY, Liu J, Bai RZ, Wang TQ, Qian WF. Alterations in the diversity and composition of gut microbiota in weaned piglets infected with *Balantiodides coli*[J]. *Veterinary Parasitology*, 2020, 288: 109298.
- [11] Anargyrou K, Petrikos GL, Suller MTE, Skiada A, Siakantaris MP, Osuntuyinbo RT, Pangalis G, Vaiopoulos G. Pulmonary *Balantidium coli* infection in a leukemic patient[J]. *American Journal of Hematology*, 2003, 73(3): 180-183.
- [12] Soleimanpour S, Babaei A, Roudi AM, Raeisalsadati SS. Urinary infection due to *Balantiodides coli*: a rare accidental zoonotic disease in an addicted and diabetic young female in Iran[J]. *JMM Case Reports*, 2016, 3(1): e000102.
- [13] Kapur P, Das AK, Kapur PR, Dudeja M. *Balantidium coli* liver abscess: first case report from India[J]. *Journal of Parasitic Diseases*, 2016, 40(1): 138-140.
- [14] Da Silva RKM, Dib LV, Amendoeira MR, Class CC, Pinheiro JL, Fonseca ABM, da Silva Barbosa A. Balantidiasis in humans: a systematic review and meta-analysis[J]. *Acta Tropica*, 2021, 223: 106069.
- [15] Ponce-Gordo F, Jimenez-Ruiz E, Martinez-Díaz RA. Tentative identification of the species of *Balantidium* from ostriches (*Struthio camelus*) as *Balantidium coli*-like by analysis of polymorphic DNA[J]. *Veterinary Parasitology*, 2008, 157(1/2): 41-49.
- [16] Da Silva Barbosa A, Santos Barbosa H, de Oliveira Souza SM, Dib LV, Uchôa CMA, Bastos OMP, Amendoeira MRR. *Balantiodides coli*: morphological and ultrastructural characteristics of pig and non-human primate isolates[J]. *Acta Parasitologica*, 2018, 63(2): 287-298.
- [17] Byun JW, Park JH, Moon BY, Lee K, Lee WK, Kwak D, Lee SH. Identification of zoonotic *Balantiodides coli* in pigs by polymerase chain reaction-restriction fragment length polymorphism (PCR-RFLP) and its distribution in Korea[J]. *Animals*, 2021, 11(9): 2659.
- [18] Pomajbíková K, Oborník M, Horák A, Petrželková KJ, Grim JN, Levecke B, Todd A, Mulama M, Kiyang J, Modrý D. Novel insights into the genetic diversity of *Balantidium* and *Balantidium*-like cyst-forming ciliates[J]. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 2013, 7(3): e2140.
- [19] 索勋. 兽医寄生虫学[M]. 4版. 北京: 中国农业出版社, 2022: 193-195.
Suo X. *Veterinary Parasitology*[M]. 4th edition. Beijing: China Agricultural Press, 2022: 193-195 (in Chinese).
- [20] Ahmed A, Ijaz M, Ayyub RM, Ghaffar A, Ghauri HN, Aziz MU, Ali S, Altaf M, Awais M, Naveed M, Nawab Y, Javed MU. *Balantidium coli* in domestic animals: an emerging protozoan pathogen of zoonotic significance[J]. *Acta Tropica*, 2020, 203: 105298.
- [21] Nilles-Bije ML, Rivera WL. Ultrastructural and molecular characterization of *Balantidium coli* isolated in the Philippines[J]. *Parasitology Research*, 2010, 106(2): 387-394.
- [22] 周文琴, 侯凤玲, 李玉兰, 孟宪钦, 李淑荣, 刘贵生. 人结肠小袋纤毛虫滋养体的透射电镜观察[J]. *中国寄生虫病防治杂志*, 1993(2): 104-106, 164.
Zhou WQ, Hou FL, Li YL, Meng XQ, Li SR, Liu GS. Ultrastructural observation on the *Balantidium coli* trophozoite from man[J]. *Chinese Journal of Parasitic Disease Control*, 1993(2): 104-106, 164 (in Chinese).
- [23] Li M, Wang C, Li WD, Zeng LB, Wang JG, Lü YH, Gong XN. Ultrastructural study of *Balantidium ctenopharyngodoni* Chen, 1955 (Class: Litostomatea) with an emphasis on its somatic cortex[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2012, 36(4): 765-769.
- [24] 李伟东, 王崇, 李明, 黄峰, 刘辉宇. 多泡肠袋虫超微结构的研究[J]. *水生生物学报*, 2012, 36(6): 1135-1141.
Li WD, Wang C, Li M, Huang F, Liu HY. Ultrastructural study of *Balantidium polyvacuolum* Li, 1963 (Class: Litostomatea) that inhabits in *Xenocyprinae* fish[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2012, 36(6): 1135-1141 (in Chinese).
- [25] Li M, Wang C, Grim J, Wang JG, Gong XN. Ultrastructural study of *Balantidium ctenopharyngodoni* Chen, 1955 (Class: Litostomatea) from China with an emphasis on its vestibulum[J]. *Acta Parasitologica*, 2014, 59(3): 413-419.
- [26] Li M, Li DZ, Wang JG, Zhang JY, Gu ZM, Gong XN. Light and scanning electron microscopic study of *Balantidium ctenopharyngodoni* Chen, 1955 (Class: Litostomatea) from China[J]. *Parasitology Research*, 2007, 101(1): 185-192.
- [27] Bu XL, Zhao WS, Li ZY, Ma HW, Chen YS, Li WX, Zou H, Li M, Wang GT. The energy metabolism of *Balantidium polyvacuolum* inhabiting the hindgut of *Xenocypris davidi*[J]. *BMC Genomics*, 2023, 24: 624.
- [28] Mathison BA, Pritt BS. Correction for mathison and pritt, "medical parasitology taxonomy update, 2016-2017"[J]. *Journal of Clinical Microbiology*, 2020, 58(7): e00822-20.
- [29] Zhao WS, Li C, Zhang D, Wang RQ, Zheng YZ, Zou H, Li WX, Wu SG, Wang GT, Li M. *Balantidium grimi* n. sp. (*Ciliophora*, Litostomatea), a new species inhabiting the rectum of the frog *Quasipaa spinosa* from Lishui, China[J]. *Parasite*, 2018, 25: 29.
- [30] Chistyakova LV, Kostygov AY, Kornilova OA, Yurchenko V. Reisolation and redescription of *Balantidium duodeni* Stein, 1867 (Litostomatea, Trichostomatia)[J]. *Parasitology Research*, 2014, 113(11): 4207-4215.
- [31] Li M, Wang JG, Zhang JY, Gu ZM, Ling F, Ke XL, Gong XN. First report of two *Balantidium* species from the Chinese giant salamander, *Andrias davidianus*: *Balantidium sinensis* Nie 1935 and *Balantidium andianusis* n. sp.[J]. *Parasitology Research*, 2008, 102(4): 605-611.
- [32] 何凯, 闫文朝, 孙晨阳, 赵立卓, 王天奇. 结肠小袋纤毛虫滋养体体外成囊条件的筛选和优化[J]. *中国人兽共患病学报*, 2020, 36(6): 434-438, 447.
He K, Yan WC, Sun CY, Zhao LZ, Wang TQ. Screening and optimization of encystation conditions of *Balantiodides coli* trophozoite *in vitro*[J]. *Chinese Journal of Zoonoses*, 2020, 36(6): 434-438, 447 (in Chinese).

- [33] Yan WC, He K, Qian WF, Wang TQ, Zong YA, Zhang M, Wei ZG, Han LF. First molecular identification of *Buxtonella* ciliates from captive-bred mangabeys (*Cercocebus torquatus*) from China[J]. Parasitology Research, 2018, 117(12): 3753-3759.
- [34] Li M, Ponce-Gordo F, Grim JN, Wang C, Nilsen F. New insights into the molecular phylogeny of *Balantidium* (*Ciliophora*, Vetuliferida) based on the analysis of new sequences of species from fish hosts[J]. Parasitology Research, 2014, 113(12): 4327-4333.
- [35] Da Silva Barbosa A, Pereira Bastos OM, Uchôa CMA, Pissinatti A, Filho PRF, Dib LV, Azevedo EP, de Siqueira MP, Cardozo ML, Amendoeira MRR. Isolation and maintenance of *Balantidium coli* (Malmsteim, 1857) cultured from fecal samples of pigs and non-human Primates[J]. Veterinary Parasitology, 2015, 210(3/4): 240-245.
- [36] Yan WC, Sun CY, He K, Han LF, Lv CC, Qian WF, Wang TQ, Zhang M, Wei ZG. Prevalence and molecular identification of *Balantioideis coli* isolates from pet guinea pigs in Central China[J]. Parasitology Research, 2020, 119(11): 3763-3770.
- [37] 丰山旺, 冯彩彩, 徐啊慧, 赵立卓, 胡苏辉, 王天奇, 闫文朝. 河南部分地区奶牛肠道纤毛虫感染情况及分子鉴定[J]. 动物医学进展, 2025, 46(1): 135-140.
Feng SW, Feng CC, Xu AH, Zhao LZ, Hu SH, Wang TQ, Yan WC. Intestinal ciliate infection and molecular identification of dairy cows in some areas of Henan Province[J]. Progress in Veterinary Medicine, 2025, 46(1): 135-140 (in Chinese).
- [38] Ponce-Gordo F, Fonseca-Salamanca F, Martínez-Díaz RA. Genetic heterogeneity in internal transcribed spacer genes of *Balantidium coli* (Litostomatea, *Ciliophora*)[J]. Protist, 2011, 162(5): 774-794.
- [39] 王天奇, 窦刚, 闫文朝, 张龙现, 韩利方, 丁轲, 贾川川, 张梦, 于杜鹃. 基于 ITS1-5.8S rRNA-ITS2 序列的猪源结肠小袋纤毛虫种群特征分析[J]. 微生物学报, 2011, 51(6): 828-834.
Wang TQ, Dou G, Yan WC, Zhang LX, Han LF, Ding K, Jia CC, Zhang M, Yu DJ. Population characterization of *Balantidium coli* from pigs using ITS1-5.8S rRNA-ITS2 sequence[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2011, 51(6): 828-834 (in Chinese).
- [40] Hu SH, Zhang W, Liu ZZ, Cheng JZ, Zhang QH, Qian WF, Zhang M, Wang TQ, Yan WC. Development and application of a novel beta-tubulin genotyping tool reveals host-specific transmission cluster in *Balantioideis coli*[J]. PLoS Neglected Tropical Diseases, 2025, 19(8): e0013426.
- [41] 徐啊慧, 冯彩彩, 丰山旺, 赵立卓, 齐闻新, 张雯, 胡苏辉, 王天奇, 闫文朝. 结肠小袋纤毛虫 PCR-RFLP 分型方法的建立[J]. 中国人兽共患病学报, 2024, 40(9): 829-833, 840.
Xu AH, Feng CC, Feng SW, Zhao LZ, Qi WX, Zhang W, Hu SH, Wang TQ, Yan WC. Establishment of a PCR-RFLP typing method for *Balantioideis coli*[J]. Chinese Journal of Zoonoses, 2024, 40(9): 829-833, 840 (in Chinese).
- [42] Balajee SA, Tay ST, Lasker BA, Hurst SF, Rooney AP. Characterization of a novel gene for strain typing reveals substructuring of *Aspergillus fumigatus* across North America[J]. Eukaryotic Cell, 2007, 6(8): 1392-1399.
- [43] Motamedi M, Mirhendi H, Zomorodian K, Khodadadi H, Kharazi M, Ghasemi Z, Shidfar MR, Makimura K. Clinical evaluation of β -tubulin real-time PCR for rapid diagnosis of dermatophytosis, a comparison with mycological methods[J]. Mycoses, 2017, 60(10): 692-696.
- [44] Alexeieff A. Sur quelques particularités de structure de *Balantioideis* (nom. nov.) *coli* (Malmsten)[J]. Comptes rendus des séances de la Société de biologie et de ses filiales, 1931, 107: 210-211.
- [45] Jirků -Pomajbíková K, Stensvold CR. *Balantioideis coli* (formerly *Balantidium coli*)[M]//Principles and Practice of Pediatric Infectious Diseases. Amsterdam: Elsevier, 2018: 1303-1305.e1.
- [46] Mathison BA, Bradbury RS, Pritt BS. Medical parasitology taxonomy update, January 2018 to May 2020[J]. Journal of Clinical Microbiology, 2021, 59(2): e01308-20.
- [47] Zhao LZ, He K, Jiang CQ, Wang GY, Hu SH, Wang TQ, Qian WF, Wei ZG, Xiong J, Miao W, Yan WC. Comparative genomic and transcriptomic profiling revealed the molecular basis of starch promoting the growth and proliferation of *Balantioideis coli*[J]. Animals, 2023, 13(10): 1608.
- [48] He K, Xiong J, Yang WT, Zhao LZ, Wang TQ, Qian WF, Hu SH, Wang QQ, Aleem MT, Miao W, Yan WC. Metagenome of gut microbiota provides a novel insight into the pathogenicity of *Balantioideis coli* in weaned piglets[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2023, 24(13): 10791.