

异养鞭毛虫原位生长研究进展

赵玉凤, 余育和*, 沈韞芬

(中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

摘要:近年来,异养鞭毛虫随水体生态内浮游动物小型化进程的加剧,所占比重越来越大,已成为当前生态学研究的重要对象。其研究方法学方面也伴随着发生了革命性变化。通过简单介绍异养鞭毛虫的原位研究方法,并就近年来研究成果进行了系统综述。

关键词:异养鞭毛虫;原位生长率;限制因子

Advances in *in situ* Growth of Heterotrophic Flagellates

ZHAO Yu-Feng, YU Yu-He, SHEN Yun-Fen (Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(3): 420~424.

Abstract: Zooplankton in freshwater has been effected by the miniaturization. With the acceleration of this process, the proportion of heterotrophic flagellates in zooplankton has become greater. So, the *in situ* growth of freshwater heterotrophic flagellates became the important study aspect in ecology in recent years. Moreover, the methodology of *in situ* study has been renovated. In this paper, the *in situ* study method was introduced, and results of *in situ* study were summarized.

Key words: heterotrophic flagellates; *in situ* growth rates; limited factors

文章编号:1000-0933(2002)03-0420-05 中图分类号:Q959.112 文献标识码:A

异养鞭毛虫是一种以微型(2~20 μ)和超微型(0~2 μ)种类为主体的原生动动物类群。具有丰富的物种多样性,据 Kudo^[1]的分类系统,原生动物有 42 个目阶元之多,自由生活鞭毛虫仅居于其中的 5 个目中,然而,异养鞭毛虫却有 5100 多个物种,占整个原生动物物种数量的 1/6 强^[2]。如上所述该类群非常微小,其鉴定受制于显微镜,因此,真正意义上从事该类群研究的工作者非常有限,尤其在发展中国家。实际上异养鞭毛虫所占的比率无疑比这个数值要大得多;异养鞭毛虫在水生生态系食物链中处于基础位置,它们在生态系能量流动和物质循环等过程中发挥着极其重要的作用;随着工农业的发展和人们生活水平的提高,全球各地水污染问题也日益突出,结果水体富营养化逐渐加剧,浮游动物呈现明显的小型化趋势^[3],其主要组成是异养鞭毛虫^[4],故异养鞭毛虫被作为重要的污染指示类群。因此,异养鞭毛虫成为分类学和生态学研究的重要对象。本文系统总结了近 10 年来许多学者利用原位研究方法研究异养鞭毛虫所取得的成果,并展望了后续研究趋势。

1 异养鞭毛虫原位生长研究的提出

1.1 原位研究出现的背景

关于异养鞭毛虫的室内生长已进行过一些研究,且了解到许多小型物种在室温(22~24℃)和充足食物的条件下,其最大生长速度每天可达 4 番以上^[5~7]。然而,对自然界异养鞭毛虫生长的了解却少得多。Banse^[8]根据海洋纤毛虫的原位生长率认为,食物匮乏限制了海洋纤毛虫的生长,其原位生长率一般远低于

基金项目:国家自然科学基金重点资助项目(397300),国家自然科学基金资助项目(39670156);中国科学院中国生态系统研究网络东湖湖泊生态系统开放研究基金资助项目,中国科学院分类区系基金资助项目

* 通讯作者 Author for correspondence.

收稿日期:2000-05-21;修订日期:2000-11-20

作者简介:赵玉凤(1975-),女,山东人,硕士。主要从事水生生物学研究。

于实验室条件下的。此后的野外考察研究^[9]证实了其推理。如 Constance 湖中光合浮游生物是纤毛虫生长的主要限制因子,因此只有在春季光合浮游生物达最大量时,纤毛虫的生长接近其内禀生长率^[10~12]。但是,异养鞭毛虫的季节变化以及哪些环境因子对异养鞭毛虫的原位生长影响最大,依然知之甚少。而随水污染的加剧,浮游动物逐渐小型化,异养鞭毛虫这一以食细菌或腐生性为主的原生动物类群,在浮游动物中占的比重也越来越大。因此,自然界异养鞭毛虫的生长率及其生长的限制因子成为近年来研究的热点。

1.2 研究装置简介

Owens 等^[13]最早设计了用于浮游植物原位生长研究的装置。稍后,Stoecker 等^[9]将其改进,研究纤毛虫和其食物——甲藻的原位生长率。Landry 等^[10]设计了用于研究小型海洋浮游动物的扩散笼(diffusion cage)。后来的研究工作者进行浮游生物原位研究所用的装置,多数是借鉴 Stoecker^[9]和 Landry^[10]的实验装置,如 Müller 与 Weisse^[14]研究纤毛虫、Zimmermann 等^[15]研究太阳虫、Weisse^[16]研究异养鞭毛虫的原位生长所用的扩散室(diffusion chamber)。扩散室为有机玻璃制成,用时在两端插入孔径 1.0 μm 的滤膜,使得水和溶解有机质可以进出,而细菌和鞭毛虫不能出入,这样就可以测定扩散室内鞭毛虫、细菌和超微藻的数量变动。

2 异养鞭毛虫的原位生长

2.1 异养鞭毛虫的生长率及其限制因子

关于异养鞭毛虫的室内生长已进行过一些研究,测得不同种类 *Spumella* sp. (*syn. Monas* sp.)^[17] 实验种群的最大生长率为 3.4~5.5/d^[6,18~20]。其它种类实验种群生长率也很高^[5,21]。而对不同湖泊的研究发现,异养鞭毛虫的原位生长率为 -0.34~2.57/d(表 1),远低于实验种群的生长率。Scotland 一寡营养湖泊中,异养鞭毛虫生长率为 0.043~0.093/h(水温 5~15 $^{\circ}\text{C}$),世代时间是 7.4~16.1h^[22]。与寡营养湖泊类似,在寡营养的海滨水域也曾测得了较低的生长率 0.93~1.28/d^[10]。Michigan 湖中 *Kathablepharis ovalis* 的生长率变化在 0~1.05/d,平均值是 0.53/d, *Chromulina* sp. 的生长率为 0~0.60/d^[12]。Constance 湖中, *Kathablepharis* sp. 的生长率为 0.04~1.01/d,平均值是 0.47/d; *Spumella* sp. 的生长率为 -0.13~1.55/d;异养鞭毛虫优势种的原位生长率变化于 -0.13~1.76/d,平均值是 0.66/d^[16]。与寡中营养湖泊相比,对富营养湖泊异养鞭毛虫的研究则少得多。Hansen 等测得一富营养湖泊中异养鞭毛虫群落的生长率为 0.35/d^[23];而 Arndt 和 Nixdorf 曾测得一个超富营养湖泊中异养鞭毛虫自然种群高达 7/d 的极高生长率^[24]。

表 1 微型异养鞭毛虫的生长率

Table 1 Growth rates of heterotrophic nanoflagellates

| 湖泊 Lake (营养水平) | 方法 Method (大小) | 温度 Temperature ($^{\circ}\text{C}$) | 生长率 Growth rates (/d) | 阶元 Community | 实验次数 Times | 参考文献 Reference |
|-------------------|-------------------|---|-----------------------------|-----------------|---------------|-------------------|
| Arlington(中) | 过滤法(<5 μ) | 10~33 | 0.07~2.57 | 异养鞭毛虫群落 | 15 | [25] |
| Biwa(中) | 过滤法(<25 μ) | 18~27 | -0.34~1.11 | 异养鞭毛虫群落 | 8 | [26] |
| Constance(中) | 稀释法 | 4~22 | 0.07~1.10 | 异养鞭毛虫群落 | 34 | [11] |
| Constance(中) | 过滤法(<10 μ) | 5~23 | -0.13~1.76 | 单个种 | 51 | [16] |
| Michigan(中) | 过滤法(<3~8 μ) | 2~20 | 0.12~0.67 | 异养鞭毛虫群落 | 10 | [12] |
| | | | 0~1.05 | 单个种 | 10 | |
| F. S.(富) | 生物体积法(<20 μ) | 4~6 | 0.35 | 异养鞭毛虫群落 | 50 | [23] |

综上所述,异养鞭毛虫自然种群的生长率一般总低于实验种群的内禀生长率,那么是什么因子限制了异养鞭毛虫的原位生长?对海洋生境中异养鞭毛虫群落的研究表明食物是异养鞭毛虫生长限制因子;Landry 等^[10]将其实验结果解释为食物限制了鞭毛虫的生长;Weisse 和 Scheffel-Moser 在大西洋测得鞭毛虫的生长率同细菌的生长率呈正相关,也支持此结论^[27]。而淡水研究发现温度和食物一样,也可能是异养鞭毛虫生长限制因子。Garrick 等报道 Michigan 湖中异养鞭毛虫的生长率伴随水温呈线性增长^[12];而 Nagata^[26]认为 Biwa 湖中食物供应是比温度更重要的因子,异养鞭毛虫的生长率伴随其食物超微型浮游生物

的生物量(幅度为 $40\sim 70\mu\text{gC/L}$)呈线性增长,而且 Nagata 发现了一个关键的食物浓度值—— $40\mu\text{gC/L}$,低于此值异养鞭毛虫会停止生长。

上述研究停留在群落阶段,而异养鞭毛虫是一个模糊的,甚至是不相关种类的分类集合^[17,2],因此所有异养鞭毛虫不可能对变化着的环境条件有类似的反应。所以近年来的研究已精确到种群水平。对异养鞭毛虫种群的研究表明,一般来说,水温是异养鞭毛虫种群生长的主要限制因子。Weisse^[16]对 Constance 湖异养鞭毛虫种群的原位生长进行了研究,得到异养鞭毛虫优势种的平均生长率是 $0.66/\text{d}$ 。一般在夏中或夏末水温接近或高于 20C 时达最高值。而且温度和生长率之间有高度的线性相关关系 ($R^2=0.541, P<0.0001$)。但不同种鞭毛虫对相同的环境条件有不同的反应。统计分析表明, *Spumella* 生长率方差的 84% 是由温度和细菌的影响引起的,两变量的标准系数类似且都极显著。而温度对 *Kathablepharis sp.* 生长率的影响占总方差的 66% ,食物对其生长率无显著影响,因为与只食细菌的 *Spumella* 相比, *Kathablepharis* 摄取多种食物资源。因此, Weisse^[16]的结论是:温度,作为一个影响许多生理过程的关键变量,是异养鞭毛虫生长率的主要决定因子,且是导致湖中异养鞭毛虫季节变动的主要原因。Hansen 和 Christoffersen^[23]对一个富营养湖泊的研究得出了相同的结论。在饱和食物浓度下生长和温度的线性关系也是 Constance 湖中多数纤毛虫的特点^[28]。已知温度同原生动物的摄食率呈正相关,但这种关系的形式依然有争议^[29,30]。

综上所述,水温和食物是异养鞭毛虫的生长限制因子,但不同生境、不同种类的异养鞭毛虫其主要生长限制因子是有些差异的。

关于异养鞭毛虫负生长的原因还未研究透彻。不适的环境条件、低温和最小食物供应量能导致一些种类的生长和生产率出现负值^[26,16]。连续几周的负生长最终会致使此种类从种群中消亡。关于负生长率是否只是周期性地出现,鞭毛虫是否能通过生活周期策略(如形成包裹)、转移到更适宜的环境中或从残留种保护区招募新成员而避免种类的灭绝,有待研究。

2.2 异养鞭毛虫的生产量

异养鞭毛虫虽然个体小,但其数量多、周转快,因此在整个浮游动物生产量中占有重要地位。现有研究得到异养鞭毛虫生产量为 $-0.01\sim 19\text{ mg C}/(\text{m}^3 \cdot \text{d})$; Constance 湖中异养鞭毛虫的总生产量为 $-0.01\sim 10\text{ mg C}/(\text{m}^3 \cdot \text{d})$ ^[16]; Michigan 湖, $0.8\sim 8.4\text{ mg C}/(\text{m}^3 \cdot \text{d})$ ^[12]; Biwa 湖,为 $1.2\sim 8.4\text{ mg C}/(\text{m}^3 \cdot \text{d})$ ^[26]; Gorgia 海滨,为 $2.4\sim 19\text{ mg C}/(\text{m}^3 \cdot \text{d})$ ^[31]。结果显示异养鞭毛虫在整个浮游动物的生产量中占有相当重要的部分。以 Constance 湖为例,此湖是目前水生态系浮游原生动物及其与后生动物的关系研究得最透彻的湖泊,其异养鞭毛虫的生产量是轮虫生产量的 2 倍,等于甲壳类生产量^[32]的 $1/3$,在原生动物生产量^[33]中平均占 28% ,在总浮游动物生产量^[32]中占 15% ,可见异养鞭毛虫对浮游动物生产量有巨大贡献。

3 问题与展望

3.1 现有实验装置所固有的缺陷及其对研究结果的影响

原生动物生长率的测定装置依然有待完善。粗生长率是没有因任何外部因子,如自溶、由寄生生物引起的细胞死亡等影响而所得的生长率。用扩散室进行原位研究得到的异养鞭毛虫的生长率为潜在生长率,即它是没有任何因被捕食而产生的损失,但包括其它潜在丢失的生长率。这不等于实验站处的种群净生长率,此处有捕食者,纤毛虫和甲壳类的捕食是引起异养鞭毛虫种群水平降低的最重要因子^[11]。因此现有原位研究获得的结果介于粗生长率和净生长率之间,但可能更接近前者。实验容器内培养的虫体,其生长率可能受到影响。然而有机玻璃瓶子的围困并没有根本改变自然温度和光照情况。柱孔滤膜使得其可以同周围水体进行水、营养物质和溶解有机物质的交换。然而,同自然条件下相比,间接的反馈过程,如由于较大浮游动物的排泄和摄食活动而刺激的细菌的生长,同自然条件下相比可能会降低。由于虫体被阻止作水平或垂直方向的运动,可能产生了一种未知的人为作用。不过现在还没有证据表明,异养鞭毛虫每天日间多做几厘米垂直或水平运动会显著影响其生长率。

Carrick 等^[12]把在一个类似的无捕食者的包围装置中测得的增长率同分裂指数技术(mitotic index technique)测得的数据生长率相比较,发现 Michigan 湖中的两种异养鞭毛虫间无显著差异。因此此类包围实验对异养鞭毛虫的原位生长率给出了合理的精确估计。Weisse^[16]对 Constance 湖中异养鞭毛虫群落生

长率的估计也进一步支持此假设。应用不区分种类的湖水稀释技术,测得异养鞭毛虫在一年中的生长率变动范围是 $0.07 \sim 1.10/d$ ^[11]。实验的平均值是 $0.50/d$ ($n=34$),同 Weisse^[16] 实验中测得的单个种的全年平均生长率 ($0.66/d$) 相比,并没有显著不同 (t -test, $P < 0.05$)。在春季,当异养鞭毛虫种群在几天内接近指数增长时,采样站异养鞭毛虫细胞数目的净增长^[16]与稀释技术测得的增长率^[11]是十分一致的。

3.2 构建种群与群落级生长模型

异养鞭毛虫是一个模糊的,甚至是不相关种类的分类集合^[17,2],因此所有异养鞭毛虫不可能对变化着的环境条件有类似的反应。近来在分析和构建海洋食物网之间相互作用的模型时,所有异养鞭毛虫被认为是具相同食物需求和生长反应的依赖植物的功能集团^[34~36]。如果异养鞭毛虫群落同多数自然环境中的情况一样,是由生态上显著不同的种类构成的,那么实验结果可能会导致产生片面的结论。Gasol and Vaqué^[37] 的统计分析,揭示所有异养鞭毛虫种类都是典型的食细菌者,它们在一个营养梯度中与其细菌捕食物成比例增长^[38],这种假设可能是一个过于简单的陈述^[39]。Weisse^[16] 的研究也支持这一结论,Conatance 湖中两个同时存在的种类——*Spumella* sp. 与 *Kathablepharis* sp. 的最大生长率、相对的季节变化、主要生长限制因子,三方面均存在明显差异。类似于 *Kathablepharis* 不属于“初级食细菌者”类群的异养鞭毛虫在海洋生境中也是存在的^[40]。因此,异养鞭毛虫的生长具有种类专一性。预计有更多关于不同水生生态系统中异养鞭毛虫自然种群生长率的资料后,会明显发现各种种类专一性的生长限制因子。因此,今后的研究必需转到研究特定种群的净生长率上来;而且,随着研究的深入,就会逐步建立种群级生长模型及不同水体异养鞭毛虫群落级生长模型,这对构建水生生态系食物网之间相互作用的模型有着异常重要的作用。

3.3 拓宽限制因子研究范畴

目前对异养鞭毛虫限制因子的研究集中在水温和食物两个主要方面。但是,随着水污染的加剧,某些理化因子可能影响异养鞭毛虫生长也值得深入研究。

参考文献

- [1] Kudo R R. Protozoology. Charlis C. Thomas. 1977, 297~1036.
- [2] Colless J O. An interim utilitarian (“User-friendly”) hierarchical classification of characterization of the protozoa. *Acta Protozoologica*, 1994, **33**, 1~51.
- [3] SHEN Yun-Fen (沈韞芬). The diversity status of freshwater protozoans and the pollution stress on protozoa in China. *Chinese Biodiversity* (in Chinese) (生物多样性), 1998, **6**(2): 81~86.
- [4] LIU Jian-Kang (刘健康). *Senior Hydrobiology*. Beijing, Science Press. 1999, 308.
- [5] Fenchel T. Ecology of heterotrophic microflagellates. II. Bioenergetics and growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1982, **8**: 225~231.
- [6] Sherr B F, Sherr E B and Berman, T. Grazing, growth, and ammonium excretion rates of a heterotrophic microflagellate fed with four species of bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.*, 1983, **45**: 1196~1201.
- [7] Goldmann J C, Caron D A, Andersen O K, et al. Nutrient cycling in a microflagellate food chain: I. Nitrogen dynamics. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1985, **24**: 231~242.
- [8] Banse K. Cell volumes, maximal growth rates of unicellular algae and ciliates, and the role of ciliates in the marine pelagial. *Limnol. Oceanogr.*, 1982, **27**: 1059~1071.
- [9] Stoecker D, Davis L H and Provan A. Growth of *Favella* sp. (Ciliata: Tintinnina) and other zooplankters in cages incubated *in situ* and comparison to growth *in vitro*. *Mar. Biol.*, 1983, **75**: 293~302.
- [10] Landry M R, Haas W and Fagerness V I. Dynamics of microbial plankton communities: experiments in Kaneohe Bay, Hawaii. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1984, **16**: 127~133.
- [11] Weisse T. The annual cycle of heterotrophic freshwater nanoflagellates: role of bottom-up versus top-down control. *J. Plankton Res.*, 1991, **13**: 167~185.
- [12] Carrick H J, Fahnenstiel G L and Taylor W D. Growth and production of planktonic protozoa in Lake Michigan: In situ versus in vitro comparisons and importance to food web dynamics. *Limnol. Oceanogr.*, 1992, **37**: 1221~1235.
- [13] Owens O V H, P Dresler, C C Crawford, et al. Seliger. Phytoplankton cages for the measurement *in-situ* of the growth rates of mixed natural populations. *Chesapeake Sci.*, 1977, **18**: 325~333.
- [14] Müller H and Weisse T. Laboratory and field observations on the scuticociliate *Histiobalantium* from the pelagic zone of Lake Constance, FRG. *J. Plankton Res.*, 1994, **16**: 391~401.

- [15] Zimmermann U, Müller H and Weiss T. Seasonal and spatial variability of planktonic heliozoa in Lake Constance. *Aquat. Microb. Ecol.*, 1996, **11**: 21~29.
- [16] Weisse T. Growth and production of heterotrophic nanoflagellates in a meso-eutrophic lake. *J. Plankton Res.*, 1997, **19**: 703~722.
- [17] Patterson D J and Larsen J. *The Biology Of Free-living Heterotrophic Flagellates*. Clarendon Press, Oxford, 1991.
- [18] Caron D A. Growth of two species of bacterivorous nanoflagellates in batch and continuous culture, and implication for their planktonic existence. *Mar. Microb. Food Webs*, 1990, **4**: 143~159.
- [19] Caron D A, Goldman J C & Dennett M R. Effects of temperature on growth, respiration, and nutrient regeneration by an omnivorous microflagellate. *Appl. Environ. Microbiol.*, 1986, **52**: 1340~1347.
- [20] Holen D A and Boraas M E. The feeding behavior of *Spumella* sp. as a function of particle size: Implications for bacterial size in pelagic systems. *Hydrobiologia*, 1991, **220**: 73~88.
- [21] Hochstätter S. Biovolumen, Trockengewicht, Kohlenstoff-Gehalt pelagischer Protozoen. Diploma Thesis, University of Konstanz, 1993.
- [22] Parry J L and Walton M. Seasonal heterotrophic flagellate and bacterial plankton dynamics in a large oligotrophic lake—Loch Ness, Scotland. *Freshwater Biology*, 1998, **39**: 1~8.
- [23] Hansen B and Christoffersen C. Specific growth rates of heterotrophic plankton organisms in a eutrophic lake during a spring bloom. *J. Plankton Res.*, 1995, **17**: 413~430.
- [24] Arndt H and Nixdorf B. Spring clear-water phase in a eutrophic lake: Control by herbivorous zooplankton enhanced by grazing on components of the microbial web. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 1991, **24**: 879~883.
- [25] Chrzanowski T H and Semek K. Bacterial growth and losses due to bacterivory in a mesotrophic lake. *J. Plankton Res.*, 1993, **15**: 771~785.
- [26] Nagata T. The microflagellate-picoplankton food linkage in the water column of Lake Biwa. *Limnol. Oceanogr.*, 1988, **33**: 504~517.
- [27] Weisse T and Scheffel-Möser U. Uncoupling the microbial loop: growth and grazing loss rates of bacteria and heterotrophic nanoflagellates in the North Atlantic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1991, **71**: 195~205.
- [28] Müller H and Geller W. Maximum growth rates of aquatic ciliated protozoa: the dependence on body size and temperature reconsidered. *Arch. Hydrobiol.*, 1993, **126**: 315~327.
- [29] Peters F. Prediction of planktonic protistan grazing rates. *Limnol. Oceanogr.*, 1994, **39**: 195~206.
- [30] Vaqué D, Gasol JM and Marrasé C. Grazing rates on bacteria: the significance of methodology and ecological factors. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1994, **109**: 263~274.
- [31] Sherr E B, Sherr B F and Newell S Y. Abundance and productivity of heterotrophic nanoplankton in Georgia coastal waters. *J. Plankton Res.*, 1984, **6**: 195~202.
- [32] Strail D. *Die saisonale Entwicklung des Kohlenstoffkreislaufs im pelagischen Nahrungsnetz des Bodensees—Eine Analyse von massenbilanzierten Flußdiagrammen mit Hilfe der Netzwerktheorie*. Hartung-Gorre, Konstanz, 1995.
- [33] Weisse T and Müller H. Planktonic protozoa and the microbial food web. *Arch. Hydrobiol.*, 1997.
- [34] Moloney C L and Field J G. The size-based dynamics of plankton food webs. I. A simulation model of carbon and nitrogen flows. *J. Plankton Res.*, 1991, **13**: 1003~1038.
- [35] Taylor A H, Harbour D S, Harris R P, *et al.* Seasonal succession in the pelagic ecosystem of the North Atlantic and utilization of nitrogen. *J. Plankton Res.*, 1993, **15**: 875~891.
- [36] Gaedke U and Straile D. Seasonal changes of the quantitative importance of protozoans in a large lake. An ecosystem approach using mass-balanced carbon flow diagrams. *Mar. Microb. Food Webs*, 1994, **8**: 163~188.
- [37] Gasol J M and Vaqué D. Lack of coupling between heterotrophic nanoflagellates and bacteria: A general phenomenon across aquatic systems? *Limnol. Oceanogr.*, 1993, **38**: 657~665.
- [38] Berninger U G, Finlay B J and Kuuppo-Leinikki P. Protozoan control of bacterial abundance in freshwater. *Limnol. Oceanogr.*, 1991, **36**: 139~147.
- [39] Sherr E B and Sherr B F. Bacterivory and herbivory: key roles of phagotrophic protists in pelagic food webs. *Microb. Ecol.*, 1994, **28**: 223~235.
- [40] Vørs N. Ultrastructure and autecology of the marine, heterotrophic flagellates *Leucocryptos marina* (Braarud) Butcher 1967 (katablepharidaceae/Katablepharidae), with a discussion of the genera *Leucocryptos* and *katablepharis/Katablepharis*. *Eur. J. Protistol.*, 1992, **28**: 369~389.