

自由生活的异养鞭毛虫多样性及生态功能

李凤超*, 曹卫荣, 康现江

(河北大学生命科学学院, 保定 071002)

摘要: 随着对水生生态系统结构与功能的深入研究, 自由生活的异养鞭毛虫在水生生态系统中的作用成为当前生态学领域的热点之一。已有的研究表明, 异养鞭毛虫物种丰富, 摄食方式多样, 周转迅速, 是微食物环的重要成分, 在水生生态系统中起着十分重要的作用。异养鞭毛虫物种多样性及生态学方面的系统研究将有助于对水生生态系统结构、功能和过程深入了解。综述了异养鞭毛虫多样性、群落结构、摄食生态学以及在氮、磷循环中的作用, 分析了其在生态系统中的功能。

关键词: 原生动物; 异养鞭毛虫; 多样性; 生态功能; 摄食策略

文章编号: 1000-0933(2009)09-5023-07 中图分类号: Q16, Q968, X176 文献标识码: A

Diversity and ecological function of free-living heterotrophic flagellates

LI Feng-Chao*, CAO Wei-Rong, KANG Xian-Jiang

College of Life Science, Hebei University, Baoding 071002, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(9): 5023 ~ 5029.

Abstract: As increasing attention has recently been paid to the structure and function of the water ecosystems, the ecological function of free-living heterotrophic flagellates in water ecosystems has emerged as a central issue in water ecological research. Researches have shown that heterotrophic flagellates are being important members of microbial food webs. Strengthen and expand the researches on heterotrophic flagellate diversity, community structure and their function in nutrient recycling will contribute to understanding on the structure, function and the process of water ecosystems. In this paper, species diversity, community structure and feeding ecology of heterotrophic flagellate were summarized. The mechanism in nutrient recycling and the function in water ecosystem of heterotrophic flagellate were also discussed.

Key Words: protozoa; heterotrophic flagellate; diversity; ecological function; feeding strategy

异养鞭毛虫(Heterotrophic flagellates)在系统学上隶属原生生物界、原生动物亚界、肉鞭门、鞭毛亚门^[1], 是专性以有机物为能源、无色体以鞭毛为运动胞器的原生动物生态类群。异养鞭毛虫广泛分布于海水、淡水以及土壤等生态系统中, 物种丰富、形态多样, 成为物种进化、形态分类和生态学研究的重要对象^[2~5]。异养鞭毛虫以微型(2~20 μm)和超微型(0~2 μm)种类为主, 是构成微食物环(Microbial loop)的重要环节。在捕食食物链中, 异养鞭毛虫扮演细菌和超微型浮游植物主要捕食者的角色, 同时它本身也是被食者, 是其它原生动物和后生动物的饵料; 在碎屑食物链中, 异养鞭毛虫是 DOM 和 POM 的重要摄食者。关于异养鞭毛虫物种多样性、摄食生态学、原位生长、在物质循环和能量流动中的作用等方面的研究近年来取得了显著进展。

1 异养鞭毛虫概述

最早观察到鞭毛虫的是原生动物之父列文虎克, 对于鞭毛虫的首次系统报道则是 Otto Friderich Müller 1773 完成的, 19 世纪鞭毛虫的研究和其他原生动物类群一起得到迅速发展^[6]。按照营养来源的不同, Doflein

基金项目: 河北省科技攻关计划资助项目(06276902D); 河北大学博士基金资助项目(2007096); 河北省动物学重点学科和河北省自然科学基金资助项目(C2009000172)

收稿日期: 2009-01-04; **修订日期:** 2009-02-07

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lifengchao2000@126.com

将鞭毛虫划分为植鞭亚纲(Phytomastigina)和动鞭亚纲(Zoomastigina)两个亚纲^[7]。目前认为异养鞭毛虫包括 Livine 的分类系统中动鞭亚纲的全部种类和植鞭亚纲中无色素体的种类^[8,9]。

于异养鞭毛虫个体微小,身体柔软,使用固定液固定后,鞭毛经常脱落或虫体收缩变形,因此主要依靠显微镜进行活体观察定种。主要的鉴别特征有:伪足、鞭毛、身体形状、壳、领、细胞核和伸缩泡的位置、群体类型以及运动方式等特征^[3]。在传统形态分类的基础上,近年来超微结构和分子生物学方法也开始应用于异养鞭毛虫的分类学研究中^[10~13]。自由生活的异养鞭毛虫种类繁多,按照形态种的概念,估计世界上自由生活的异养鞭毛虫总数不少于 3000 种(不包括腰鞭毛虫和定鞭藻类)^[14]。据统计,欧洲已报道的异养鞭毛虫种类数约为 500 多种,大洋洲约为 200 多种,其他地区约为 100 种左右^[14]。我国沈韞芬等在《微型生物监测新技术》一书中描述了 157 种异养鞭毛虫^[3];赵玉凤描述了武昌东湖异养鞭毛虫种类 46 种;谷习文研究了波豆类鞭毛虫的形态学及分子系统发育,并对 6 种波豆虫进行了描述;一些原生动物生态学研究论文中也记录了一些淡水和土壤中生活的异养鞭毛虫^[15~21]。

异养鞭毛虫个体微小,其分类特征主要依据活体观察,分类比较困难,尤其是那些没有壳和鞘的种类。异养鞭毛虫生态学研究关于种类组成方面的数据很少或只是限定在几个常见种类,一般将异养鞭毛虫群落作为黑匣子(black box)对待,缺乏对其种类组成、群落结构的阐述^[22]。异养鞭毛虫在自然生境中具有很高的丰度,海水中数量变化范围一般为 20~20000 个/mL,多数情况为 100~10000 个/mL,主要类群为异鞭毛类(heterokont taxa),约占总生物量的 20%~50%,其次是领鞭毛虫 Choanoflagellates(5%~40%)和尖眼虫 Kathablepharids(10%~25%)。淡水中异养鞭毛虫种群结构与海洋相似^[4]。异养鞭毛虫同样是底栖生态系统的重要成分,每毫升沉积物中的个体数量在 100 到几百万之间^[23]。对海洋表层水体以及沉积物的研究表明,眼虫类占异养鞭毛虫生物量的 20%~85%,底栖腰鞭毛虫约占 20%,其他种类如无色金滴虫、领鞭毛虫和尾滴虫等有时也占较大的比例^[4]。底栖生态系统的季节性变化较小,沉积物中有机物质稳定供应使得作为异养鞭毛虫主要食物来源的细菌有一个相对持续的产量,因而沉积物中异养鞭毛虫数量的波动幅度比浮游群落小。异养鞭毛虫的最大丰度和生物量通常出现在沉积物的最上层。

2 异养鞭毛虫食物选择及摄食方式

2.1 异养鞭毛虫的食性

水体自由生活的异养鞭毛虫个体大小主要以微型(2~20 μ m)和超微型(0~2 μ m)的种类为主^[3,24],数量丰富。淡水中常见的自由生活的异养鞭毛虫类群有波豆虫属(*Bodo*)、金滴虫属(*Chrysomonads*)、屋滴虫属(*Oikomonas*)、鼻吻滴虫属(*Rhynchomonas*)、领鞭毛虫类(Choanoflagellates)、无色的眼虫类(Colorless Euglenoids)和鞭变形虫属(*Mastigamoeba*)等。生态研究者曾长期将异养鞭毛虫视为单一的菌食者类群。最近的研究表明,异养鞭毛虫从食物种类到摄食方式都有种的特异性。其食性包括菌食性(Bacterivores)、植食性(Herbivores)、食碎屑(Detritivores)和渗透营养(Osmotrophs)等,有些种类为混合营养(Mixotrophy)。所摄食的食物颗粒范围非常广泛,除细菌和超微型浮游植物外^[25],还能够摄食大分子物质,如分子量为 55~2000kD 的可溶性有机物质(DOM)^[26]、可溶性生物大分子如蛋白和多糖等^[27];一些群体性异养鞭毛虫,尤其是领鞭虫,甚至能够摄食水体中的病毒和其它直径为 50nm 大小的颗粒^[28]。异养鞭毛虫对食物颗粒大小的选择与其自身的大小相关。异养鞭毛虫食性、摄食方式以及食物粒径的多样化使其在生态系统中占据多种生态位。表 1 列出了几种重要的浮游和底栖鞭毛虫所摄食物的粒径范围^[27,29]。

3.2 异养鞭毛虫对食物的选择

异养鞭毛虫以菌食性为最主,但对所食细菌具有选择性,即并不是所有的细菌都以同等效率被异养鞭毛虫摄食。代谢活跃、生长迅速的细菌是异养鞭毛虫优先摄食的对象。在可摄食粒径范围内,异养鞭毛虫优先摄食个体较大且代谢活跃的细菌,回避个体较小且代谢不活跃的细菌,个体较大的细菌(0.4~0.8 μ m)占被食菌总量的(61.6 $\pm$ 6.9)%,对活细菌的摄食率高出死细菌 1.83 倍^[30]。异养鞭毛虫能选择性摄食生长迅速的细菌^[31],其原因可能是由于异养鞭毛虫对细菌释放的化学物质具有趋化性,而代谢旺盛生长迅速的细菌

可以分泌更多的化学物质,如葡萄糖代谢菌比其它细菌面临更大的摄食压力^[32]。

表 1 重要异养鞭毛虫类群个体大小及适宜的食物粒径范围^[27,29]

Table 1 Body and food size spectrum of important Pelagic and Benthic heterotrophic flagellate taxa^[27,29]

异养鞭毛虫类群 Heterotrophic flagellate taxa	个体大小 Body size(μm)	食物粒径 Food size spectrum(μm)
领鞭毛虫 Choanoflagellates	5.0 ~ 20.0	0.2 ~ 2.0
动基目鞭毛虫 Kinetoplastids	2.0 ~ 25.0	0.3 ~ 3.5
小型异鞭虫 Small heterokonts	5.0 ~ 40.0	0.3 ~ 8.5
无色眼虫类 colorless euglenids	8.0 ~ 90.0	0.6 ~ 23.0
大型异鞭虫 Large heterokonts	40.0 ~ 250.0	0.6 ~ 30.0
腰鞭毛虫类 Dinoflagellates	20.0 ~ 1000.0	0.6 ~ > 30.0

细菌和异养鞭毛虫本身细胞表面的疏水性同样会影响异养鞭毛虫对食物的选择。哺乳动物免疫细胞吞噬细菌的研究表明:免疫细胞对细菌的吞噬效率随细菌表面疏水性的增加而提高^[33,34]。由此推测,异养鞭毛虫摄食悬浮细菌的过程也可能存在相似的机制。由于不同细菌和超微型浮游植物表面疏水性的差异,会影响水环境中它们与异养鞭毛虫的接触机率,从而影响异养鞭毛虫的摄食率和选择性。Monger^[35]研究证实鞭毛虫对疏水性高的超微型浮游生物具有更高的清除率。异养鞭毛虫本身的疏水性也能影响其摄食率,如果异养鞭毛虫本身表面张力(和疏水作用相反的力)低于水体的表面张力时,就会优先摄食疏水性高的细菌;而如果表面张力高于水体的表面张力,就会表现出相反的摄食选择;如果表面张力与水体的表面张力相同,则不存在对食物疏水性的选择^[33]。但也有学者对此有不同的结论,Matz 和 Jurgens 则认为:细菌表面疏水性的差异不会显著影响鞭毛虫的摄食率和选择性^[36]。关于这方面的研究还有待进一步证实。异养鞭毛虫对食物的选择还受其它因素的影响,如细菌的形状、菌体大小以及水体的涡流等^[37]都可能影响其摄食率。

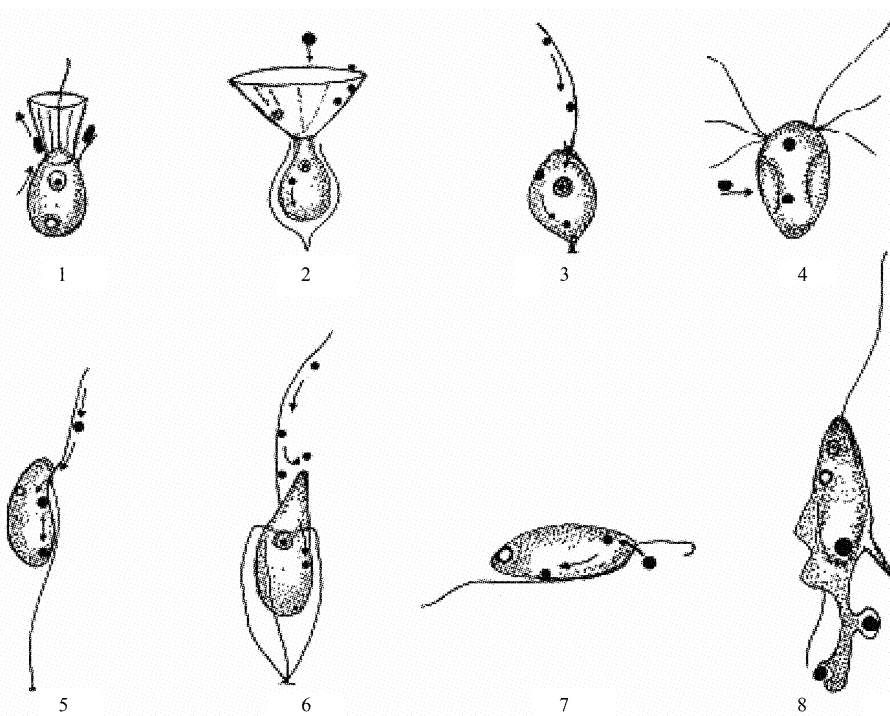
2.3 异养鞭毛虫的摄食方式和策略

根据与基质接触的紧密程度,浮游生活的异养鞭毛虫可分成 3 类:(1)自由游泳生活的种类(如尖眼虫,腰鞭毛虫,大型金滴虫类);(2)靠原生质丝或鞭毛疏松地或暂时性附着生活的种类(如小型金滴虫类,波豆虫、杯鞭虫);(3)附着生活的种类(一些有壳杯鞭虫和领鞭虫),其中后两类至少占总生物量的一半^[4]。在水体中悬浮颗粒表面的细菌量比周围水体要多,鞭毛虫在悬浮颗粒表面附着生活有利于其克服水流的影响而增加摄食率^[38]。在底栖环境中细菌数量可达上层水体的 3 倍,因此细菌是底栖异养鞭毛虫最有效的食物来源。底栖鞭毛虫的摄食常由特化的摄食胞器辅助完成,尤其是摄取紧密粘附的细菌。

由于水体微环境变化多样,极其复杂,为了更有效地摄食,异养鞭毛虫形成了多样化的摄食方式,主要包括滤食(filter-feeding,如领鞭毛虫)、截食(interception-feeding,如金滴虫)和主动捕食(raptorial-feeding,如波豆虫)等^[4]。滤食依靠鞭毛、伪足触须或微绒毛的摆动引起水流达到过滤食物的作用;截食是鞭毛虫以静止状态捕食运动速度较快的食物;主动捕食是以通过捕食者运动引起的水流来捕获食物。大型鞭毛虫一般通过偶然性接触捕食个体较大的食物颗粒(如藻类和其它原生动物)或通过鞭毛摆动所引起的水流将小颗粒物聚集到身体周围来摄食^[29]。对于个体微小的异养鞭毛虫来说,自身的运动和食物颗粒的扩散都是影响摄食的重要因素,一些细菌的运动速度每秒可达几百微米,充分利用细菌的运动就会增加异养鞭毛虫的摄食机率。一些鞭毛虫可以通过伪足、类似伪足的结构(金滴虫和多种腰鞭毛虫)、咽(大部分波豆虫和眼虫)或者其它的机制辅助摄食,这是在低食物浓度条件下生存的一个重要适应机制。常见菌食性异养鞭毛虫的摄食方式如图 1 所示。即使是个体大小相同或相近的种类,摄食方式和摄食策略也不相同。异养鞭毛虫摄食策略的多样化和适应性也促进了细菌反捕食机制的进化。经过长期的协同进化,细菌和异养鞭毛虫双方都相互形成了一系列形态、生理和生态的适应性特征。细菌形成了防御策略来阻止自身被原生动物摄取(摄取前策略)或消化(摄取后策略)。如带菌丝细菌的出现就是一个很重要的反捕食策略。

3 异养鞭毛虫在物质循环和能量流动中的作用

异养鞭毛虫种类多、数量大,食性和摄食方式多样,使之在生态系统物质循环和能量流动中占据重要地

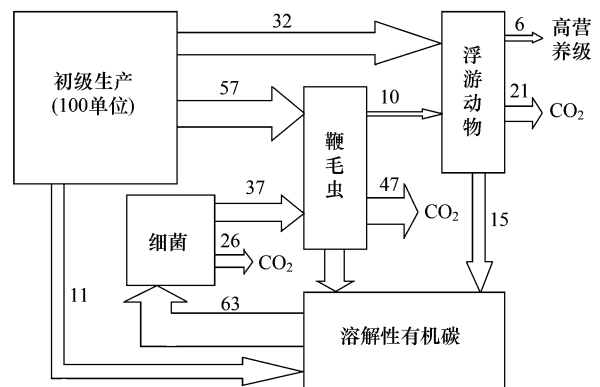
图1 异养鞭毛虫摄食食菌的方式^[4]Fig. 1 Feeding of different bacterivorous heterotrophic flagellates^[4]

滤食者 Filter-feeding (1. 单领鞭毛虫 *Monosiga*; 2. *Choanoecca perplexa*); 拦截摄食者 Interception feeding (3. 金滴虫 *Spumella*, 4. 双滴虫 *Diplomonad*, 5. 舞行波豆虫 *Bodo saltans*, 6. 杯鞭虫 *Bicosoeca*); 通过咽主动摄食 Raptorial feeding by a pharynx (7. 波豆虫 *Biodonid*); 靠类似伪足的结构摄食 Feeding by pseudopod like structures (8. 尾滴虫 *Cercomonas*)

位。尽管异养鞭毛虫个体小,但由于生长周期短、周转快,对浮游动物生产量有着巨大贡献^[39]。1972年, Sorokin 和 Paveljeva 首次对 Kamchatka 湖的异养鞭毛虫进行了定量研究,发现异养鞭毛虫的数量可达 10^3 个/毫升,异养鞭毛虫的数量随细菌数量的增加而增加^[40]。淡水湖泊中异养鞭毛虫的丰度和海水相当,一般几千个每毫升,而典型富营养水体可高达 10 倍以上^[41]。湖底沉积物表层同样生活着种类繁多、数量丰富的异养鞭毛虫。Fenchel 首次发现极地冻原湖底沉积物中异养鞭毛虫可达 2×10^5 个/毫升,每天消费 10% 的细菌存量^[42]。

异养鞭毛虫对细菌的有效摄食加速了生态系统的物质循环。异养细菌是水域生态系统中有机物质的主要的也是有效的利用者^[43]。可溶性有机物质 (DOM) 是自然水体中总的有机物质的主要组成部分,细菌能将可溶性有机物质 (DOM) 转化为自身的生物量。异养鞭毛虫对细菌的摄食率很高,约为十至十几个细菌每小时,对细菌摄食是造成水环境中大部分 DOM 发生转移的原因之一。异养鞭毛虫的摄食使细菌保持在对数生长期,防止细菌种群的衰退,增加了细菌对营养物质的利用率^[3]。异养鞭毛虫还能通过摄食微型浮游植物增加其对营养物质的竞争,促进微型浮游植物的生长,从而有利于水体中营养物质的周转和再生。

异养鞭毛虫在营养物质 (尤其是氮磷) 的再生过程中起着重要作用。异养鞭毛虫以有机质为食,能够将超

图2 异养鞭毛虫在微食物环及碳循环中的作用^[44]Fig. 2 The role of Heterotrophic flagellate in the carbon transfer^[44]

过自生需求的那部分营养物质以可溶性无机盐的形式释放出来,如分泌铵盐和磷酸盐,这些营养盐能直接被浮游植物和细菌利用^[45]。一些海洋纤毛虫磷分泌的时间很短,大约为 14 ~ 20min^[46],而异养鞭毛虫种群增长速度更快,磷分泌的时间应该更短。异养鞭毛虫在营养物质的再生过程中所起的作用和食物的营养状态相关。

在污染物降解方面,原生动物的摄食压力能够刺激分解菌的代谢活性。Mattison 和 Harayama^[47]通过建立食物链模型研究鞭毛虫摄食对甲苯降解菌的降解活性影响,结果表明当食菌性鞭毛虫 *Heteromita globosa* 存在时,假单胞菌分解甲苯的速率显著提高,证明了异养鞭毛虫在生物降解的过程中的潜在作用。

4 研究展望

综上所述,异养鞭毛虫是水生态系统中的重要组成部分,物种丰富,生态功能多样。异养鞭毛虫系多系类群(polyphyletic group),该类群的系统进化及其下分类单元间的进化关系是一个远远没有弄清楚的问题,因而异养鞭毛虫的分类十分混乱,不少类群在分类上处于地位未定的状态。利用现代技术、手段和方法探讨异养鞭毛虫的系统进化及其下分类单元间的进化关系是异养鞭毛虫研究领域的重点问题之一。

随着研究方法和研究手段的丰富,如数码摄像系统、微分干涉技术、以及活体荧光染色技术的应用,为异养鞭毛虫的种类鉴定提供了技术保障。异养鞭毛虫对食物选择机制的研究、超微型异养鞭毛虫(小于 2 μm)在微食物环中能流、物流和营养盐类再生中的作用以及在污染物降解中的作用成为重要的研究领域,研究结果将使我们更深入地了解水域生态系统中的结构和功能。随着工农业的发展和人们生活水平的提高,全球湖泊水库以及近海的污染问题日益突出,富营养化程度加剧,浮游动物的优势种发生演替,呈现明显的小型化趋势,异养鞭毛虫的丰度和生物量增加^[3,29]。系统开展富营养化湖泊异养鞭毛虫群落的生态系学研究,不仅能够深入了解水域富营养化过程中生物群落结构和功能的演变规律,也能为水生态系统的健康评价以及生态修复提供科学依据。

References:

- [1] Shen Y F, Yu Y H. Introduction of protozoan taxonomy. In: Shen Y F ed. Protozoology. Beijing: Science Press, 1999. 129 — 139.
- [2] Fenchel T. Ecology of heterotrophic microflagellates. IV. Quantitative occurrence and importance of bacterial consumers. Marine Ecology Progress Series, 1982, 9: 35 — 42.
- [3] Shen Y F, Zhang Z S, Gong X J, et al. Modern Biomonitoring Techniques Using Freshwater Microbiota. Beijing: China Architecture & Building Press, 1990. 1 — 524.
- [4] Boenigk J, Arndt H. Bacterivory by heterotrophic flagellates: community structure and feeding Strategies. Antonie van Leeuwenhoek, 2002, 81: 465 — 480.
- [5] Zhao Y F. Biological research on free-living heterotrophic flagellates. Master Dissertation of Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, 2000: 1 — 79.
- [6] Leadbeater B S C, McCready S M M. The flagellates: historical perspectives. In: Leadbeater B S C, et al. eds. The Flagellates: Unity, Diversity and Evolution. London: Taylor & Francis Ltd, 2000.
- [7] Doflein F. Polytomella agilis. Zoologischer Anzeiger, 1916, 47: 273 — 282.
- [8] Tong S, Nygaard K, Bernard C, et al. Heterotrophic Flagellates from the water column in Port Jackson, Sydney, Australia. Europ. J. Protistol., 1998, 34: 164 — 194.
- [9] Tikhonenkov D V, Mazei Y A. Heterotrophic flagellates from freshwater biotopes of Matveev and Dolgii Islands (the Pechora Sea). Protistology, 2007, 4 (4): 327 — 337.
- [10] Simpson A G B, Bernard C, Patterson D J. The ultrastructure of Trimastix marina Kent, 1880 (Eukaryota), an excavate flagellate. Europ. J. Protistol., 2000, 36: 229 — 252.
- [11] Edgcomb V P, Roger A J, Simpson G B A. et al. Evolutionary relationships among "jakobid" flagellates as indicated by alpha- and beta-tubulin phylogenies. Mol. Biol. Evol., 2001, 18: 514 — 522.
- [12] Lim E L, Dennett M R, Carond A. Identification of heterotrophic nanoflagellates by restriction fragment length polymorphism analysis of small subunit ribosomal DNA. J. Eukaryot. Microbiol., 2001, 48 (3): 247 — 257.
- [13] Silberman J D, Simpson A G B, Kulda J, et al. Retortamonad flagellates are closely related to diplomonads- implications for the history of

- mitochondrial function in eukaryote evolution. *Mol. Biol. Evol.*, 2002,19: 777—786.
- [14] Lee W J, Patterson D J. Diversity and geographic distribution of free-living heterotrophic flagellates - analysis by PRIMER. *Protist.*, 1998,149: 229—243.
- [15] Song B Y, Cao M, Xie P. The effects of restoration and disappearance of submerged macrophytes upon the structure and biodiversity of protozoan community. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20: 270—272.
- [16] Xu M Q, Zhu J, Cao H. The relationship between the protozoan community diversity and the water quality in the Baiyangdian Lake. *Acta Ecologica Sinica*, 2001,21: 1114—1120.
- [17] Xu R L, Bai Q S, Xie R W. PF Unit Protozoan Community Characteristics and the Relation with the Water Quality in the Guangzhou Reach of the Pearl River. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22: 479—489.
- [18] Gu X W. Morphological and molecular phylogeny of Bodo flagellates. Master Dissertation of Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, 2003:1—85.
- [19] Tan X L, Shi X L, Liu G J, Bai X. The regular changes of protozoan community diversity in an artificial lake in Harbin, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2005,25: 2650—2657.
- [20] Li F C, Kang X J, Yang W B, *et al.* Protozoan community character in relation to trophic level in the Beijing section of the Juma River. *Biodiversity Science*, 2006,14: 327—332.
- [21] Ning Y Z, Li Q L, Li X H, *et al.* Specific Diversity of Soil Amoebae and Flagellates in the National Nature Reserve of Baishuijiang, Gansu. *Chinese Journal of Zoology*, 2007,42: 81—88.
- [22] Berninger U G, Caron D A, Sanders R W, *et al.* Heterotrophic flagellates of planktonic communities, their characteristics and methods of study. In: Patterson D J, *et al.* Eds. *The Biology of Free-living Heterotrophic Flagellates*. Oxford: Clarendon Press, 1991. 39—56.
- [23] Gasol J M. Benthic flagellates and ciliates in fine freshwater sediments: calibration of a live counting procedure and estimation of their abundances. *Microbial Ecology*, 1993,25: 247—262.
- [24] Brandt S M, Sleigh M A. The quantitative occurrence of different taxa of heterotrophic flagellates in Southampton water, U. K. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.*, 2000,51: 91—102.
- [25] Sherr E B, Sherr B F, McDaniel J. Clearance rate of $<6\mu\text{m}$ fluorescently labeled algae (FLA) by estuarine protozoa: potential grazing impact of flagellate and ciliates. *Marine Ecol. Progr. Ser.*, 1991,69:81—92.
- [26] Franvik L J, Sherr E B, Sherr B F. Uptake and utilization of 'colloidal DOM' by heterotrophic flagellates in seawater. *Marine Ecology Progress Series*, 1993,92: 301—309.
- [27] Christoffersen K, Bernard C, Ekebohm J. A comparison of the ability of different heterotrophic nanoflagellates to incorporate dissolved macromolecules. *Arch. Hydrobiol. Spec. Iss. Adv. Limnol.*, 1996,48: 73—84.
- [28] Gonzalez J M, Suttle E B. Grazing by marine nanoflagellate on viruses and viral-sized particles: ingestion and digestion. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1993,94: 1—10.
- [29] Arndt H, Dietrich D, Auer B, *et al.* Functional diversity of heterotrophic flagellates in aquatic ecosystems. In: Leadbeater B S C, *et al.* eds. *The Flagellates: Unity, Diversity and Evolution*. London: Taylor & Francis Ltd, 2000.
- [30] Koton-Czarnecka M, Chrost R J. Protozoans prefer large and metabolically active bacteria. *Polish Journal of Environmental Studies*, 2003,12:325—334.
- [31] Gonzales J M, Iriberr J, Egea L, *et al.* Differential rate of digestion of bacteria by freshwater and marine phagotrophic protozoa. *Appl. Environ. Microbiol.*, 1990, 56: 1851—1857.
- [32] Geider R J. Use of radio labeled tracers in dilution grazing experiments to estimate bacterial growth and loss rates. *Microb. Ecol.*, 1989,17: 77—87.
- [33] Absolom D R. The role of bacterial hydrophobicity in infection: bacterial adhesion and phagocytic ingestion. *Can. J. Microbiol.*, 1988,34:287—298.
- [34] Van Oss C J. Phagocytosis as a surface phenomenon. *Annual Review of Microbiology*, 1978,32:19—39.
- [35] Monger B C. Feeding selection of heterotrophic marine nanoflagellates based on the surface hydrophobicity of picoplankton prey. *Limnol. Oceanogr.*, 1999,44(8):1917—1927.
- [36] Matz C, Jürgens K. Effects of Hydrophobic and Electrostatic Cell Surface Properties of Bacteria on Feeding Rates of Heterotrophic Nanoflagellates. *Applied and Environmental Microbiology*, 2001, 67(2): 814—820.
- [37] Shimeta J, Jumars P A, Lessard E. Influence of turbulence on suspension-feeding by protozoa-experiments in laminar shear fields. *Limnol. Oceanogr.*, 1995,40:845—859.
- [38] Fenchel T. Protozoan filter feeding. *Prog. Protistology*, 1986,1:65:114.

- [39] Weisse T. Growth and production of heterotrophic nanoflagellates in a meso-eutrophic lake. J. Plankton. Res. , 1997,19: 703 — 722.
- [40] Sorokin Y I, Paveljeva E B. On the quantitative characteristics of the pelagic eco- system of Dalnee Lake (Kamchatka). Hydrobiologia, 1972, 40: 519 — 552.
- [41] Fenchel T. Bacterivory by microheterotrophic flagellates in seawater samples. Limnol. Oceanogr. , 1985,30: 198 — 202.
- [42] Fenchel T. The quantitative importance of the benthic microfauna of an arctic tundra pond. Hydrobiologia, 1975, 46: 445 — 464.
- [43] Koton-Czarnecka M, Chrost R J. Protozoans prefer large and metabolically active bacteria. Polish Journal of Environmental Studies, 2003, 12: 325 — 334.
- [44] Patterson D J. The diversity and biogeography of free-living heterotrophic flagellates. 2001. http://starcentral.mbl.edu/eutree_workshop/protistary/talks/biogeography/biogeotalk/sld001.htm.
- [45] Eccleston-parry J D, Leadbeater B S C. Regeneration of phosphorus and nitrogen by four species of heterotrophic nanoflagellates feeding on three nutritional states of a single bacterial strain. Applied and Environmental Microbiology, 1995,86: 1033 — 1038.
- [46] Johannes R E. Influence of marine protozoa on nutrient regeneration. Limnology and Oceanography, 1965,10: 434 — 442.
- [47] Mattison R G, Harayama S. The predatory soil flagellate *Heteromita globosa* stimulates toluene biodegradation by *Pseudomonas* sp. FEMS Microbiology Letter, 2001,194:39 — 45.

参考文献:

- [1] 沈韞芬,余育和. 原生动物分类系统概论. 见:沈韞芬主编,原生动物学. 北京:科学出版社,1999. 129 ~ 139.
- [3] 沈韞芬,章宗涉,龚循矩,等. 微型生物监测新技术. 北京:中国建筑工业出版社,1990. 1 ~ 524.
- [5] 赵玉凤. 自由生活异养鞭毛虫的生物学研究. 中国科学院水生生物研究所硕士论文,2000. 1 ~ 79.
- [14] 宋碧玉,曹明,谢平. 沉水植被的重建与消失对原生动物群落结构和生物多样性的影响. 生态学报,2000,20(2):270 ~ 272.
- [15] 许木启,朱江,曹宏. 白洋淀原生动物群落多样性变化与水质关系研究. 生态学报,2001,21(7):1114 ~ 1120.
- [16] 徐润林,白庆笙,谢瑞文. 珠江广州市段 PFU 原生动物群落特征及其与水质的关系. 生态学报,2002,22(4): 479 ~ 489.
- [17] 谭晓丽,施心路,刘桂杰,等. 哈尔滨人工湖泊中原生动物群落变化规律. 生态学报,2005, 25(10):2650 ~ 2657.
- [18] 谷习文. 波豆类鞭毛虫的形态学及分子系统发育. 中国科学院水生生物研究所硕士论文,2003. 1 ~ 85.
- [19] 李凤超,康现江,杨文波,等. 拒马河北京段原生动物多样性及其对河流营养状况的指示. 生物多样性,2006,14(4): 327 ~ 332.
- [20] 宁应之,李琦路,李晓鸿,等. 甘肃白水江国家级自然保护区土壤肉鞭虫物种多样性. 动物学杂志,2007,42(4): 81 ~ 88.