

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

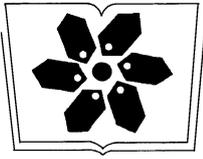
Acta Ecologica Sinica



第31卷 第20期 Vol.31 No.20 **2011**

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 31 卷 第 20 期 2011 年 10 月 (半月刊)

目 次

- 洋山港潮间带大型底栖动物群落结构及多样性..... 王宝强,薛俊增,庄 骅,等 (5865)
- 天津近岸海域夏季大型底栖生物群落结构变化特征..... 冯剑丰,王秀明,孟伟庆,等 (5875)
- 基于景观遗传学的滇金丝猴栖息地连接度分析..... 薛亚东,李 丽,李迪强,等 (5886)
- 三江平原湿地鸟类丰富度的空间格局及热点地区保护..... 刘吉平,吕宪国 (5894)
- 江苏沿海地区耕地景观生态安全格局变化与驱动机制 王 千,金晓斌,周寅康 (5903)
- 广州市主城区树冠覆盖景观格局梯度..... 朱耀军,王 成,贾宝全,等 (5910)
- 景观结构动态变化及其土地利用生态安全——以建三江垦区为例 林 佳,宋 戈,宋思铭 (5918)
- 基于景观安全格局的香格里拉县生态用地规划..... 李 晖,易 娜,姚文璟,等 (5928)
- 苏南典型城镇耕地景观动态变化及其影响因素..... 周 锐,胡远满,苏海龙,等 (5937)
- 放牧干扰下若尔盖高原沼泽湿地植被种类组成及演替模式..... 韩大勇,杨永兴,杨 杨,等 (5946)
- 放牧胁迫下若尔盖高原沼泽退化特征及其影响因子..... 李 珂,杨永兴,杨 杨,等 (5956)
- 近 20 年广西钦州湾有机污染状况变化特征及生态影响..... 蓝文陆 (5970)
- 万仙山油松径向生长与气候因子的关系 彭剑峰,杨爱荣,田沁花 (5977)
- 50 年来山东塔山植被与物种多样性的变化 高 远,陈玉峰,董 恒,等 (5984)
- 热岛效应对植物生长的影响以及叶片形态构成的适应性..... 王亚婷,范连连 (5992)
- 遮荫对濒危植物崖柏光合作用和叶绿素荧光参数的影响..... 刘建锋,杨文娟,江泽平,等 (5999)
- 遮荫对 3 年生东北铁线莲生长特性及品质的影响..... 韩忠明,赵淑杰,刘翠晶,等 (6005)
- 云雾山铁杆蒿茎叶浸提液对封育草地四种优势植物的化感效应..... 王 辉,谢永生,杨亚利,等 (6013)
- 杭州湾滨海滩涂盐基阳离子对植物分布及多样性的影响 吴统贵,吴 明,虞木奎,等 (6022)
- 藏北高寒草原针茅属植物 AM 真菌的物种多样性..... 蔡晓布,彭岳林,杨敏娜,等 (6029)
- 成熟马占相思林的蒸腾耗水及年际变化..... 赵 平,邹绿柳,饶兴权,等 (6038)
- 荆条叶性状对野外不同光环境的表型可塑性..... 杜 宁,张秀茹,王 炜,等 (6049)
- 短期极端干旱事件干扰后退化沙质草地群落恢复力稳定性的测度与比较..... 张继义,赵哈林 (6060)
- 滨海盐碱地土壤质量指标对生态改良的响应..... 单奇华,张建锋,阮伟建,等 (6072)
- 退化草地阿尔泰针茅与狼毒种群的小尺度种间空间关联..... 赵成章,任 珩 (6080)
- 延河流域植物群落功能性状对环境梯度的响应 龚时慧,温仲明,施 宇 (6088)
- 臭氧胁迫使两优培九倒伏风险增加——FACE 研究 王云霞,王晓莹,杨连新,等 (6098)
- 甘蔗//大豆间作和减量施氮对甘蔗产量、植株及土壤氮素的影响 杨文亭,李志贤,舒 磊,等 (6108)
- 湿润持续时间对生物土壤结皮固氮活性的影响..... 张 鹏,李新荣,胡宜刚,等 (6116)
- 锌对两个品种茄子果实品质的效应..... 王小晶,王慧敏,王 菲,等 (6125)
- Cd²⁺ 胁迫对银芽柳 PS II 叶绿素荧光光响应曲线的影响 钱永强,周晓星,韩 蕾,等 (6134)
- 紫茉莉对铅胁迫生理响应的 FTIR 研究 薛生国,朱 锋,叶 晟,等 (6143)

结缕草对重金属镉的生理响应	刘俊祥,孙振元,巨关升,等 (6149)
两种大型真菌子实体对 Cd ²⁺ 的生物吸附特性	李维焕,孟凯,李俊飞,等 (6157)
富营养化山仔水库沉积物微囊藻复苏的受控因子	苏玉萍,林慧,钟厚璋,等 (6167)
一种新型的昆虫诱捕器及其对长足大竹象的诱捕作用	杨瑶君,刘超,汪淑芳,等 (6174)
光周期对梨小食心虫滞育诱导的影响	何超,孟泉科,花蕾,等 (6180)
农林复合生态系统防护林斑块边缘效应对节肢动物的影响	汪洋,王刚,杜瑛琪,等 (6186)
中国超大城市土地利用状况及其生态系统服务动态演变	程琳,李锋,邓华锋 (6194)
城市综合生态风险评价——以淮北市城区为例	张小飞,王如松,李正国,等 (6204)
唐山市域 1993—2009 年热场变化	贾宝全,邱尔发,蔡春菊 (6215)
基于投影寻踪法的武汉市“两型社会”评价模型与实证研究	王茜茜,周敬宣,李湘梅,等 (6224)
长株潭城市群生态屏障研究	夏本安,王福生,侯方舟 (6231)
基于生态绿当量的城市土地利用结构优化——以宁国市为例	赵丹,李锋,王如松 (6242)
基于 ARIMA 模型的生态足迹动态模拟和预测——以甘肃省为例	张勃,刘秀丽 (6251)
专论与综述	
孤立湿地研究进展	田学智,刘吉平 (6261)
甲藻的异养营养型	孙军,郭术津 (6270)
生态工程领域微生物菌剂研究进展	文娅,赵国柱,周传斌,等 (6287)
我国生态文明建设及其评估体系研究进展	白杨,黄宇驰,王敏,等 (6295)
期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 440 * zh * P * ¥70.00 * 1510 * 49 * 2011-10	



封面图说: 壶口瀑布是黄河中游流经秦晋大峡谷时形成的一个天然瀑布。此地两岸夹山,河底石岩上冲刷成一巨沟,宽达 30 米,深约 50 米,最大瀑面 3 万平方米。滚滚黄水奔流至此,倒悬倾注,若奔马直入河沟,波浪翻滚,惊涛怒吼,震声数里可闻。其形其声如巨壶沸腾,故名壶口。300 余米宽的滚滚黄河水至此突然收入壶口,有“千里黄河一壶收”之说。

彩图提供: 陈建伟教授 国家林业局 E-mail: cites.chenjw@163.com

孙军, 郭术津. 甲藻的异养营养型. 生态学报, 2011, 31(20): 6270-6286.

Sun J, Guo S J. Dinoflagellate heterotrophy. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(20): 6270-6286.

甲藻的异养营养型

孙 军^{1,*}, 郭术津²

(1. 天津科技大学海洋科学与工程学院, 天津 300457; 2. 中国海洋大学海洋生命学院, 山东 青岛 266003)

摘要: 综述了甲藻的异养类型。目前已知异养营养型在甲藻中广泛存在, 只有很少几种甲藻营严格自养营养方式。有近一半的甲藻物种是没有色素体的, 还有很多甲藻即使具有色素体也会有异养营养需求, 称为兼养营养类型。这些兼养类群不一定主要以有机物作为其获取碳的来源, 而仅仅是补充一些生长必需的有机物如维生素、生物素等。兼养类群以渗透营养和腐食营养方式进行, 同时也可以寄生方式和共生方式进行兼养生活。无色素体的甲藻以有机物作为碳的唯一来源, 仅仅依靠异养方式生存, 属于严格异养营养方式, 又称有机营养型。它们是甲藻异养营养型的主体, 其主要类型有寄生、渗透营养和吞噬营养。由于吞噬营养是甲藻异养的主要类型, 因此论述了 3 种吞噬营养型: 吞噬营养方式、捕食茎营养方式和捕食笼营养方式。吞噬营养方式在无甲类和具甲类甲藻中都有存在, 主要通过甲藻细胞的纵沟或底部对猎物进行吞噬, 也有研究发现吞噬部位为顶孔或片间带。捕食茎营养方式是通过捕食茎刺穿猎物细胞膜并吸食其细胞质来获取营养, 在异养甲藻中也较常见。捕食笼营养方式只在原甲藻属 (*Protoperdinium*) 和翼藻属 (*Diplopsalis*) 里发现, 是甲藻通过鞭毛孔分泌细胞质到胞外形成捕食笼将猎物包裹并进行消化来摄食的。甲藻摄食对象尺寸范围变化较大, 小至几微米, 大至几百微米。有些甲藻具有摄食选择性, 通过感应猎物释放的化学物质来判断猎物的位置并进行摄食, 摄食完成后由于体积的增加经常会发生细胞分裂和蜕鞘。对于甲藻异养的其他形式如拦截摄食营养方式、伪足摄食营养方式、口足摄食营养方式、触手摄食营养方式等只作简单介绍。还就甲藻异养的研究方法、其生态学意义和进化学意义进行简要论述, 并对相关研究进行展望。

关键词: 甲藻; 异养营养型; 吞噬营养方式; 捕食茎营养方式; 捕食笼营养方式; 有害藻华

Dinoflagellate heterotrophy

SUN Jun^{1,*}, GUO Shujin²

1 College of Marine Science and Engineering, Tianjin University of Science and Technology, Tianjin 300457, China

2 Marine life Science College, Ocean University of China, Qingdao 266003, China

Abstract: The state art of dinoflagellate heterotrophy are reviewed in this paper. Heterotrophic dinoflagellates are widespreadly in dinoflagellates, only few species are living on autotrophic mechanism *sensu stricto* (autotrophic amphitrophy) alone. Nearly half of the dinoflagellate species are apochlorotic, and the rest dinoflagellate species have organic nutritional needs even if they have chloroplasts, called mixotrophy. These mixotrophy dinoflagellates do not necessarily uptake organic compounds as the major carbon sources, but vitamins, biotin and so on for growth and reproduction. The mixotrophy dinoflagellates can live not only on actively uptaking dissolved organic matters (osmotrophy) and extracellular digestion of food with subsequent uptake of the dissolved products (saprotrophy), but also parasitic (parasitism) and symbiotic (symbiosis) way to support their growth. Most apochlorotic dinoflagellates live on organic matters as their only carbon source, called heterotrophic amphitrophy *sensu stricto*, or organotrophy, which are the majority of heterotrophic dinoflagellates. There are three types of organotrophy, parasitic organotrophy, symbiosis organotrophy and phagotrophy. This article discusses the three kinds of phagotrophy in detail: phagotrophic feeding, peduncle feeding and pallium feeding. Phagotrophic feeding is commonly found in either thecate or athecate apochlorotic dinoflagellates,

基金项目: 海洋公益项目 (201005015-1)

收稿日期: 2011-05-07; 修订日期: 2011-07-13

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: phytoplankton@163.com

phagotrophic dinoflagellates mainly feed through the junction of the flagellar grooves in sulcus or the bottom of the hypotheca for the prey, but through the apical hole and suture are also found. Peduncle feeding dinoflagellates feed by means of an extensible, tube-like “peduncle/phagopod”, by which attached to unicellular algae, ciliates and even small metazoans, pierce through their prey cytoplasmic membrane and suck their cytoplasm to get the nutrition. Peduncle feeding is the majority of phagotrophy in dinoflagellates. Pallium feeding only is found in *Protoperidinium* and *Diplopsalis*, feeding on other plankton with a pallium (sac) extruded from a microtubular basket outside the cell, wrapping and digesting the prey in pallium. The sizes of dinoflagellates prey have a wide range, from a few microns to hundreds of microns. Some dinoflagellates feed selectively. They locate and feed on special prey by chemical sensing, and consequently increase the biovolume and ecdysis. Other types of heterotrophic feeding by dinoflagellates, such as filter/interception feeding, pseudopodial feeding, stomopod feeding, tentacle/piston feeding etc., is briefly introduced in this article. The methodology of dinoflagellate heterotroph study, an attempt to understand the evolutionary meaning of these heterotrophic manifestations, their implications on the marine ecosystem, and future research topics are also briefly discussed.

Key Words: dinoflagellate; heterotrophy; phagotrophic feeding; peduncle feeding; pallium feeding; harmful algal bloom

甲藻是浮游植物的重要组成部分,和硅藻等其它浮游植物一道启动了海洋生态系统的食物链,是海洋中重要的初级生产者,在海洋生态系统的物质循环和能量流动中扮演重要角色。目前全球已发现的 2000 多种甲藻中有一半是可以营异养营养生活类型^[1],自然海区中异养甲藻的丰度有时还会超过纤毛虫等浮游动物^[2-3],其摄食行为会对浮游植物的群集结构产生不可忽视的影响^[4],尤其是 20 世纪 90 年代以来,这种现象在很多有害甲藻赤潮中都有发现^[5]。甲藻异养行为使得甲藻身兼生产者和消费者的双重角色,不仅能够进行光合作用,还能通过对其他生物摄食来满足自身营养需要,使得甲藻更好地衔接了微食物环和后生动物间的物质循环和能量流动,在食物网中发挥了重要作用。本文就异养甲藻的摄食类型和机制及其生态意义作一综述,以期国内该方面的研究提供参考。

1 甲藻异养型的研究概况

异养是指生物体利用有机物进行代谢、生长和繁殖。相对应的是自养,指仅仅利用无机物合成自身代谢、生长和繁殖所需有机物。甲藻尽管在分类地位上属于植物,但是仅有很少数的物种,如卵甲藻(*Exuviaella* sp.)、腰带多甲藻卵平变型(*Peridinium cinctum* f. *ovoplanum*)、非显多甲藻(*Peridinium inconspicuum*)、沃尔多甲藻(*Peridinium volzii*)和威尔多甲藻(*Peridinium willei*),被报道是纯自养类型^[1]。甲藻的大多数物种是属于营养缺陷型的,其生长过程中或多或少需要有机物,也即存在异养营养方式。

甲藻异养型早在 19 世纪就引起了人们的关注,当时主要通过观察甲藻细胞内是否含有食物泡来判断其是否具有异养行为,由于甲藻细胞较脆弱以及在光学显微镜下观察难度较大等原因,研究进展较缓慢。随后,人们将研究重点转移到甲藻对溶解态有机物(Dissolved organic matter, DOM)的利用上。由于在当时条件下甲藻培养基较难配制,在室内条件下甲藻很难存活,因此甲藻对颗粒态有机物(Particulate organic matter, POM)摄食的研究较少。随后,甲藻培养基配置技术的成熟及荧光标记和电镜等技术的发展,使得甲藻对 POM 的摄食研究具有了可操作性,如可以通过对 POM 进行荧光标记^[6]或通过电镜观察^[7]来进行研究。研究发现,异养型在很多甲藻属如原甲藻目(Procentrales)、鳍藻目(Dinophysiales)、裸甲藻目(Gymnodiniales)、夜光藻目(Noctilucales)、膝沟藻目(Gonyaulacales)和多甲藻目(Peridinales)等几乎目前所有的甲藻目中都存在。

甲藻利用有机物进行生长繁殖的异养类型有几种。有近一半的甲藻物种没有色素体,还有很多甲藻即使具有色素体也会存在异养营养需求,称为兼养营养类型。这些兼养类群不一定主要以有机物作为其获取碳的来源,而仅仅是补充一些生长必需的有机物如维生素、生物素等。这些兼养的类群以渗透营养(通过渗透方式吸收 DOM)和腐食营养(通过一些丝网状结构进行胞外消化,再吸收入细胞内)方式进行兼养营养,同时也

可以寄生方式和共生方式进行兼养营养生活。很多无色素体的甲藻主要以有机物作为碳的来源,仅仅依靠异养方式生存,这类甲藻为有机营养型,它们是甲藻异养营养型的主体,其主要类型有寄生、渗透营养和吞噬营养。下面就主要的有机营养型甲藻异养营养方式进行详细介绍。

2 甲藻异养型介绍

2.1 吞噬营养方式

吞噬营养型是甲藻细胞体直接吞噬猎物的一种摄食方式,早期对吞噬营养型的研究主要是看甲藻细胞内是否有食物泡,由于技术的限制发现吞噬营养在无甲类甲藻中居多,如裂缝旋沟藻(*Gyrodinium fissum*)^[8]、飞燕角藻(*Ceratium hirundinella*)^[9]和巨多甲藻(*Peridinium gargantua*)^[10]等;1972年,Uhlig利用显微摄影技术记录了夜光藻(*Noctiluca scintillans* = *Noctiluca miliaris*)的吞噬摄食行为^[11];随着荧光标记及电子显微镜等技术的发展,人们在具甲类甲藻里也发现了吞噬营养型的广泛存在,如叉角藻(*Ceratium furca*)^[12]、半球易碎藻(*Fragilidium subglobosum*)^[13]、墨西哥易碎藻(*Fragilidium mexicanum*)^[14]、无纹旋沟藻(*Gyrodinium instriatum*)^[15]和双排钟易碎藻(*Fragilidium duplocampanaeforme*)等^[16]。目前已发现的吞噬营养型甲藻见表1。

甲藻吞噬摄食部位一般是在细胞体的纵沟或底部(图1),如Bursa观察到的赤裸甲藻(*Gymnodinium rubrum*)对急游虫(*Strombidium* sp.)的摄食^[17],Norris观察到的新月角藻(*Ceratium lunula*)对多甲藻(*Peridinium* sp.)的摄食(图2)^[18],Uchida观察到的无纹旋沟藻对纤毛虫的摄食^[15]等;少数甲藻物种可以通过顶孔和片间带摄食一些小尺寸猎物,如多纹膝沟藻(*Gonyaulax polygramma*)和施克里普藻(*Scrippsiella* spp.)可以通过顶孔摄食隐藻^[19],原甲藻(*Prorocentrum* spp.)可以通过片间带摄食隐藻^[20]。关于甲藻的吞噬摄食行为很早就有描述,1930年Hofeneder发现飞燕角藻从纵沟伸出触手将猎物(蓝绿藻、硅藻或纤毛虫)拉到细胞内^[21],随后在锥角藻(*Ceratium cornutum*)、叉角藻和三角角藻(*Ceratium tripos*)中也发现了类似现象。角藻属(*Ceratium*)是具甲类甲藻,细胞外包裹有厚的甲板,Hofeneder认为这些甲板是可活动的,只有这样具甲类甲藻才能吞噬大尺寸猎物^[21],但他只是推测,没有证实。1996年,Skovgaard借助电镜和荧光标记观察了半球易碎藻对角藻的吞噬。他发现在吞噬初始阶段,半球易碎藻纵沟附近的片间带变大使得纵沟间隙也变大,以此来容纳猎物^[13];2010年,Myung通过对易碎藻的电镜观察发现,易碎藻摄食完成后甲板因细胞体积增大分开,但仍然和细胞体连在一起,甲板之间也没有完全断开,依靠一种胶状不明物质相连接^[7]。Skovgaard和Myung的研究证明Hofeneder的推测是正确的,具甲类甲藻的甲板的确具有活动能力来适应其吞噬摄食需要。另外,Skovgaard发现甲藻在吞噬猎物时能够通过改变猎物的外部形态来利于其吞噬的进行,如半球易碎藻在吞噬角藻的过程中,会慢慢将角藻的甲板消解以利于其在细胞内形成食物泡^[13]。目前这种猎物甲板消解机制还不清楚,甲板主要成分为纤维素,那么半球易碎藻如何溶解这些纤维素,通过自己的酶还是存在共生体帮助其消解,这方面还没有相关研究。旋沟藻在吞噬摄食链状硅藻如中肋骨条藻时会先将其转化成团状群体后再吞噬。以上这些现象都是吞噬型甲藻对摄食方式适应的结果,这些适应行为使其可以吞噬一些尺寸较大的猎物,使得摄食范围更广,对其生存的延续意义重大。

吞噬型甲藻的猎物尺寸与甲藻自身尺寸呈正相关,即大个体甲藻的吞噬口大,能吞噬的猎物尺寸往往也大。Hansen研究了旋沟藻(*Gyrodinium spirale*)的猎物等效球径(estimated spherical diameter, ESD)范围,发现旋沟藻的ESD为30 μm ,其猎物尺寸下限为4.4—6.6 μm ,上限为48.8—94.5 μm ,最佳尺寸为32 μm ^[22];Jakobsen研究了裸甲藻(*Gymnodinium* sp.)的猎物ESD范围,发现旋沟藻的ESD为7 μm ,猎物尺寸范围为4—10 μm ,最佳尺寸为8 μm ^[23]。有些甲藻具有选择性吞噬摄食,如*Gymnodinium granii* Schiller专门摄食蓝藻^[24],巨多甲藻专门摄食膝沟藻(*Gonyaulax* sp.)^[10],半球易碎藻专门摄食角藻^[13],双排钟易碎藻专门摄食鳍藻(*Dinophysis* sp.)^[16]。目前,关于甲藻的吞噬选择性机制还不明确,Spero^[25]提出可能与猎物细胞体释放的化学物质有关,即甲藻有“嗅觉”,可以感应到特定的化学物质。甲藻在摄食完成后,由于体积剧增,往往伴随着细胞分裂或脱鞘的发生^[13]。

表 1 甲藻的异养营养类型*

Table 1 Heterotrophic type of dinoflagellates

物种 Taxon	营养型 Trophic type	物种 Taxon	营养型 Trophic type
血红阿卡藻 <i>Akashicco sanguinea</i> (Hirasaka 1924) Hansen et Moestrup 2000 (= 红色裸甲藻 <i>Gymnodinium sanguineum</i> Hirasaka 1922)	a ^[57, 68]	黄旋沟藻 <i>Gyrodinium flavescens</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]
联营亚历山大藻 <i>Alexandrium catenella</i> (Whedon et Kofoid 1936) Balech 1985	a ^[57]	格菜旋沟藻 <i>Gyrodinium glabrum</i> Hulbert 1957	a ^[83]
微小亚历山大藻 <i>Alexandrium minutum</i> Halim 1960	a ^[57]	水滴旋沟藻 <i>Gyrodinium guttata</i> Larsen 1996	a ^[60]
塔玛亚历山大藻 <i>Alexandrium tamarense</i> (Lebour 1925) Balech 1985	a ^[57, 68]	瑞士旋沟藻 <i>Gyrodinium helveticum</i> (Penard 1891) Takano et Horiguchi 2004	a ^[100]
埃斯前沟藻 <i>Amphidinium aescrum</i> Harris 1940	a ^[59]	草旋沟藻 <i>Gyrodinium herbaceum</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]
拟双前沟藻 <i>Amphidinium amphidinioides</i> (Geitler 1924) Schiller 1932 (= 维 良前沟藻 <i>Amphidinium weigense</i> Woloszynska 1925)	a ^[67]	透明旋沟藻 <i>Gyrodinium hyalinum</i> (Schilling 1891) Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]
胖前沟藻 <i>Amphidinium corpulentum</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]	无纹旋沟藻 <i>Gyrodinium instriatum</i> Freudenthal et Lee 1963	a, b ^[6]
厚前沟藻 <i>Amphidinium crassum</i> Lohmann 1908 (= 褐囊前沟藻 <i>Amphidinium phaeocysticola</i> Lebour 1925)	a, b ^[61]	扭旋沟藻 <i>Gyrodinium intortum</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]
葫芦前沟藻 <i>Amphidinium cucurbitella</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]	雷氏旋沟藻 <i>Gyrodinium lebourae</i> Herdman 1924	b ^[87, 113]
偏前沟藻 <i>Amphidinium extensum</i> Wulff 1916 (= 尖顶前沟藻 <i>Amphidinium fastigium</i> Kofoid et Swezy 1921)	a ^[60]	斑点旋沟藻 <i>Gyrodinium maculatum</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]
宽前沟藻 <i>Amphidinium latum</i> Lebour 1925	a ^[61]	梅洛旋沟藻 <i>Gyrodinium melo</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]
透明前沟藻 <i>Amphidinium pellucidum</i> Herdman 1922	a ^[63]	卵旋沟藻 <i>Gyrodinium ovoideum</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]
嵌晶前沟藻 <i>Amphidinium poecilochroum</i> Larsen 1985 ^[33]	b ^[67]	帕氏旋沟藻 <i>Gyrodinium pavillardii</i> Biecheler 1934	a ^[10]
玫瑰前沟藻 <i>Amphidinium roseolum</i> (Schmarda 1854) Schiller 1933 (= 玫瑰裸 甲藻 <i>Gymnodinium roseolum</i> (Schmarda 1854) Stein 1878)	a ^[85]	粉红旋沟藻 <i>Gyrodinium pingue</i> (Schütt 1895) Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]
裂前沟藻 <i>Amphidinium scissum</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]	后斑旋沟藻 <i>Gyrodinium postmaculatum</i> Kofoid et Swezy, 1921	a ^[60]
半月前沟藻 <i>Amphidinium semilunatum</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[64]	旋沟藻 <i>Gyrodinium spirale</i> (Bergh, 1881) Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]
楔前沟藻 <i>Amphidinium sphenoides</i> Wulff 1916 (= 丝裸甲藻 <i>Gymnodinium fi- lum</i> Lebour 1917)	a ^[61, 65]	条纹旋沟藻 <i>Gyrodinium striatissimum</i> (Hulbert 1957) Hansen et Moestrup 2000 (= 条纹裸甲藻 <i>Gymnodinium striatissimum</i> Hulbert 1957)	a ^[60]
斯氏前沟藻 <i>Amphidinium steinii</i> Lemmemann 1910	a ^[66]	海底旋沟藻 <i>Gyrodinium submarinum</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]
管前沟藻 <i>Amphidinium vasculum</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]	截旋沟藻 <i>Gyrodinium truncatum</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]
沃拉前沟藻 <i>Amphidinium vorax</i> Schiller 1955	a ^[24]	躯旋沟藻 <i>Gyrodinium truncus</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]
囊甲藻 <i>Blepharocysta</i> sp.	c ^[100]	非链旋沟藻 <i>Gyrodinium uncatenum</i> Hulbert 1957	a ^[68]
锥角藻 <i>Ceratium cornutum</i> (Ehrenberg 1831) Claparède et Lachmann 1859	c ^[68]	波状旋沟藻 <i>Gyrodinium undulans</i> Hulbert 1957	b ^[62]
叉状角藻 <i>Ceratium furca</i> (Ehrenberg 1834) Claparède et Lachmann 1859	c ^[68]	沃拉旋沟藻 <i>Gyrodinium vorax</i> Biecheler 1952	b ^[10]
飞燕角藻 <i>Ceratium hirundinella</i> (Müller 1773) Dujardin 1841	a, c ^[69]	三角异孢藻 <i>Heterocapsa triquetra</i> (Ehrenberg 1840) Stein 1883	a ^[58]
新月角藻 <i>Ceratium lanula</i> (Schimper ex Karsten 1905) Jørgensen 1911	c ^[18]	短凯伦藻 <i>Karenia brevis</i> (Davis 1948) Hansen et Moestrup, 2000	a ^[58]
布氏环沟藻 <i>Cochlodinium brandtii</i> Wulff 1916	a ^[60]	结丰罗藻 <i>Karlodinium armiger</i> Bergholtz, Daugbjerg et Moestrup 2005	a ^[5]

续表

物种 Taxon	营养型 Trophic type	物种 Taxon	营养型 Trophic type
克拉环沟藻 <i>Cochlodinium clarissimum</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]	微小卡罗藻 <i>Katodinium micrum</i> (Leadbeater et Dodge 1966) Larsen 2000 (=加拉旋沟藻 <i>Gyrodinium galatheanum</i> (Braarud 1957) Taylor 1992)	a ^[6]
旋环沟藻 <i>Cochlodinium conspiratum</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]	微小卡罗藻 <i>Katodinium micrum</i> (Leadbeater et Dodge 1966) Larsen 2000	a ^[5]
佛氏环沟藻 <i>Cochlodinium faurei</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]	无斑下沟藻 <i>Katodinium astigmatum</i> Christen 1959	a ^[83]
螺旋环沟藻 <i>Cochlodinium helix</i> (Pouchet 1887) Lemmermann 1899	a ^[60]	不对称下沟藻 <i>Katodinium asymetricum</i> (Massart 1900) Loeblich III 1965	a ^[83]
雷氏环沟藻 <i>Cochlodinium lebourae</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]	弯曲下沟藻 <i>Katodinium campylos</i> (Harris) Loeblich III 1965	a ^[59]
多环环沟藻 <i>Cochlodinium polybrickoides</i> Margalef 1961	a ^[58]	安第斯下沟藻 <i>Katodinium edax</i> (Schiller 1954) Loeblich III 1965	a ^[88]
辐射状环沟藻 <i>Cochlodinium radiatum</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]	锥下沟藻 <i>Katodinium fastigiatum</i> Kirschhoff et Meyer 1995	a ^[10]
辐射环沟藻 <i>Cochlodinium radiatum</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]	真菌下沟藻 <i>Katodinium fungiforme</i> (Annimova 1925) Loeblich III 1965 (=真菌裸甲藻 Gymnodinium fungiforme Schiller 1933; =布莱克裸甲藻 Gymnodinium blax Harris 1939; =奥地利下沟藻 <i>Katodinium austriacum</i> (Schiller 1955) Loeblich III 1965)	a, b ^[10, 24, 39, 59, 62]
苏氏环沟藻 <i>Cochlodinium schuettii</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]	寒下沟藻 <i>Katodinium hiemale</i> (Schiller 1954) Loeblich III 1965	a ^[24]
闪光环沟藻 <i>Cochlodinium scintillans</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]	超黄下沟藻 <i>Katodinium hyperxanthum</i> (Harris) Loeblich III 1965	a ^[59]
涡轮环沟藻 <i>Cochlodinium turbineum</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]	中下沟藻 <i>Katodinium intermedium</i> Christen 1959	a ^[80]
文斯环沟藻 <i>Cochlodinium vinctum</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]	莫洛下沟藻 <i>Katodinium molopicum</i> (Harris) Loeblich III 1965	a ^[59]
寇氏隐甲藻 <i>Cryptocodinium cohnii</i> (Seligo 1886) Chatten et Grassé 1952	b ^[70, 103]	山地下沟藻 <i>Katodinium montanum</i> (Schiller) Loeblich III 1965	a ^[88]
隐拟多甲藻类 Cryptoperidiniopsis	b ^[104]	特异下沟藻 <i>Katodinium notatum</i> (Skuja) Christen III 1961	a ^[91]
瓦里安变形藻 <i>Dinamoebidium varians</i> Pascher 1916	a ^[71]	草地下沟藻 <i>Katodinium pratense</i> (Baumeister 1942) Christen 1961	a ^[92]
渐尖鳍藻 <i>Dinophysis acuminata</i> Claparède et Lachmann 1859	b ^[72, 74]	皮提下沟藻 <i>Katodinium ptyriticum</i> (Harris) Loeblich III 1965	a ^[59]
矛鳍藻 <i>Dinophysis hastata</i> Stein 1883	b ^[34, 62]	四角下沟藻 <i>Katodinium tetragonops</i> (Harris) Loeblich III 1965	a ^[59]
挪威鳍藻 <i>Dinophysis norvegica</i> Claparède et Lachmann 1859	b ^[72, 74]	春下沟藻 <i>Katodinium vernale</i> Christen 1961	a ^[90]
胖双盾甲藻 <i>Diptopelta bomba</i> (Stein 1883) Dodge et Toriumi 1993	c ^[4]	钟形下沟藻 <i>Katodinium voriticellum</i> (Stein) Loeblich III 1965	a ^[66]
透镜翼藻 <i>Diplopsalis lenticula</i> Bergh 1881	c ^[4]	拉氏下沟藻 <i>Katodinium woloszynskae</i> (Schiller) Loeblich III 1965	a ^[93]
拟多甲虫弯藻 <i>Entomosigma peridinioides</i> Schiller 1925	a ^[73]	帕氏帆甲藻 <i>Kofoidinium pavillardii</i> Cachon et Cachon 1967	a ^[94]
芽绕甲藻 <i>Esoptrodinium gemma</i> Javornicky 1962	b ^[105]	水母状细盘藻 <i>Leptodiscus medusoides</i> Hertwig 1877 (=水母状帕杰藻 <i>Pratjetella medusoides</i> (Hertwig) Loeblich Jr. et Loeblich III 1966)	a ^[98]
墨西哥易碎藻 <i>Fragilidium mexicanum</i> Balech 1988	a ^[62]	多边舌甲藻 <i>Lingulodinium polyedra</i> (Stein 1883) Dodge 1989	a ^[58]
双排仲易碎藻 <i>Fragilidium duplocam panaeforme</i> Nézan et Chomérat 2009	a ^[16]	马山路西尔藻 <i>Luciella masanensis</i> Mason, Jeong, Litaker, Reece et Steidinger 2007	b ^[107]
异粗易碎藻 <i>Fragilidium heterolobum</i> Balech 1959 ex Loeblich III 1965	a ^[74]	裂线甲藻 <i>Nematodinium partitum</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]
半球易碎藻 <i>Fragilidium subglobosum</i> (Stosch 1969) Loeblich III 1980	a ^[62]	鱼雷线甲藻 <i>Nematodinium torpedo</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]
具毒冈比甲藻 <i>Gambierdiscus toxicus</i> Adachi et Fukuyo 1979	a ^[5]	夜光藻 <i>Noctiluca scintillans</i> (Macartney 1810) Kofoid 1920 (= <i>Noctiluca militaris</i> Suriray ex Lamarek 1816)	a ^[60]

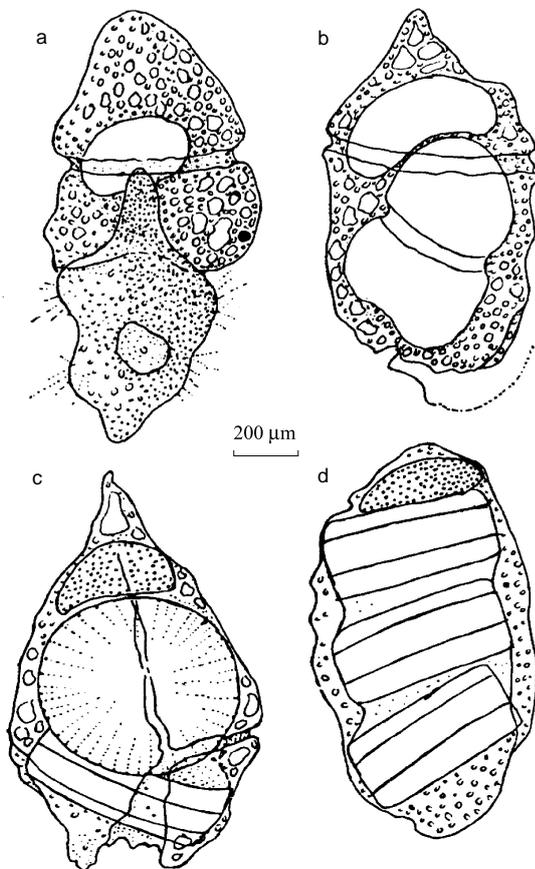
续表

物种 Taxon	营养型 Trophic type	物种 Taxon	营养型 Trophic type
毕氏薄甲藻 <i>Glenodinium bieblii</i> Schiller 1937	a ^[24]	圆奥布藻 <i>Obelia rotunda</i> (Lebour 1922) Balech <i>ex</i> Soumia 1973	c ^[108]
瘦薄甲藻 <i>Glenodinium leptodermum</i> Harris 1940	a ^[59]	拉本蚶甲藻 <i>Ostreopsis labens</i> Faust <i>et</i> Morton 1995	b ^[5]
小孔薄甲藻 <i>Glenodinium pulvisculum</i> (Ehrenberg 1840) Stein 1883	a ^[66]	菱状蚶甲藻 <i>Ostreopsis lenticularis</i> Fukuyo 1981	a ^[5]
多纹膝沟藻 <i>Gonyaulax polygramma</i> Stein 1883	a ^[58]	卵状蚶甲藻 <i>Ostreopsis ovata</i> Fukuyo 1981	a ^[5]
刺膝沟藻 <i>Gonyaulax spinifera</i> (Claparède <i>et</i> Lachmann 1859) Diesing 1866	a ^[58]	暹罗蚶甲藻 <i>Ostreopsis siamensis</i> Schmidt 1901	a ^[5]
青绿裸甲藻 <i>Gymnodinium aeruginosum</i> Stein 1883 (=尖裸甲藻 <i>Gymnodinium acidotum</i> Nygaard 1949)	a ^[24, 76]	牛尖甲藻 <i>Oxyphyxis oxytozoides</i> Kofoid 1926	b ^[109]
敏裸甲藻 <i>Gymnodinium agile</i> Kofoid <i>et</i> Swezy 1921	a ^[60]	海洋尖尾藻 <i>Oxyrrhis marina</i> Dujardin 1841	b, d ^[95]
双眉裸甲藻 <i>Gymnodinium amphora</i> Kofoid <i>et</i> Swezy 1921	a ^[60]	施威类裸甲藻 <i>Paragymnodinium shichaense</i> Kang, Jeong, Moestrup, <i>et</i> Shin 2010	b ^[110]
弓裸甲藻 <i>Gymnodinium arcuatum</i> Kofoid 1931	a ^[78]	范氏鲍氏藻 <i>Pautsenella vonstoschii</i> Drebes & Schnepf, 1988	b ^[62]
金色裸甲藻 <i>Gymnodinium aureolum</i> (Hulburt 1957)	b ^[60]	柏林拟多甲藻 <i>Peridiniopsis berolinensis</i> (Lemmermann) Bourrelly 1968	b ^[62]
奥地利裸甲藻 <i>Gymnodinium austriacum</i> Schiller 1933	a ^[79]	安第斯拟多甲藻 <i>Peridiniopsis edax</i> (Schilling 1913) Bourrelly 1968 (=安第斯薄甲藻 <i>Glenodinium edax</i> Schilling 1913)	a ^[75]
链状裸甲藻 <i>Gymnodinium catenatum</i> Graham 1943	a ^[58]	针状多甲藻 <i>Peridinium aciculiferum</i> Lemmermann, 1900	a ^[96]
科尼裸甲藻 <i>Gymnodinium cnecoides</i> Harris 1940	a ^[59]	巨多甲藻 <i>Peridinium gargantua</i> Biecheler 1952	a ^[10]
蓝色裸甲藻 <i>Gymnodinium coeruleum</i> Dogiel 1906	a ^[81]	噬鱼费氏藻 <i>Pfisteria piscicida</i> Steidinger <i>et</i> Burkholder, 1996	b ^[5]
坳裸甲藻 <i>Gymnodinium colymbeticum</i> Harris 1940	a ^[59]	圆法拉藻 <i>Phalacroma rotundatum</i> (Claparède <i>et</i> Lachmann 1859) Kofoid <i>et</i> Michener 1911 (=圆鳍藻 <i>Dinophysis rotundata</i> Claparède <i>et</i> Lachmann 1859)	b ^[34, 62]
狭裸甲藻 <i>Gymnodinium contractum</i> Kofoid <i>et</i> Swezy 1921	a ^[60]	核德孔绕甲藻 <i>Plectodinium nucleovolutum</i> Biecheler 1934 (=小环沟藻 <i>Chlodinium minutum</i> Kofoid <i>et</i> Swezy 1921)	a ^[60]
肋裸甲藻 <i>Gymnodinium costatum</i> Kofoid <i>et</i> Swezy 1921	a ^[60]	足甲藻 <i>Podolampas</i> sp.	c ^[100]
寒裸甲藻 <i>Gymnodinium cryophilum</i> (Wedemayer, Wilcox <i>et</i> Graham) Hansen <i>et</i> Moestrup <i>ex</i> Daugbjerg, Hansen, Larsen <i>et</i> Moestrup 2000 (=寒前沟藻 <i>Amphidinium cryophilum</i> Wedemayer, Wilcox <i>et</i> Graham 1982)	b, c ^[18]	科氏多沟藻 <i>Polykrikos kofoidii</i> Chatton 1914	a ^[60]
盘状裸甲藻 <i>Gymnodinium discoidale</i> Harris 1940 (=阔嘴薄甲藻 <i>Glenodinium eurystomum</i> Harris 1939)	a ^[59]	海洋原夜光藻 <i>Pronoctiluca pelagica</i> Fabre—Domergue 1889	a ^[97]
多玛裸甲藻 <i>Gymnodinium doma</i> Kofoid <i>et</i> Swezy 1921	a ^[60]	刺原夜光藻 <i>Pronoctiluca spinifera</i> (Lohmann 1920) Schiller 1933(=刺原夜光藻 <i>Protodinium tentaculata</i> Kofoid <i>et</i> Swezy 1921)	a ^[60]
黄裸甲藻 <i>Gymnodinium flavum</i> Kofoid <i>et</i> Swezy 1921	a ^[60]	伯利兹原甲藻 <i>Proocentrum beitzeanum</i> Faust 1993	a ^[58]
冷裸甲藻 <i>Gymnodinium frigidum</i> Balech <i>ex</i> Balech <i>et</i> E1—Sayed 1965	c ^[24]	霍夫曼原甲藻 <i>Proocentrum hoffmannianum</i> Faust 1990	a ^[56]
具沟裸甲藻 <i>Gymnodinium fuscum</i> (Ehrenberg 1834) Stein 1883	a ^[82]	闪光原甲藻 <i>Proocentrum micans</i> Ehrenberg 1834	a ^[58]
纤细裸甲藻 <i>Gymnodinium gracile</i> Bergh 1881	a ^[60]	微小原甲藻 <i>Proocentrum minimum</i> (Pavillard 1916) Schiller 1931	a ^[58]

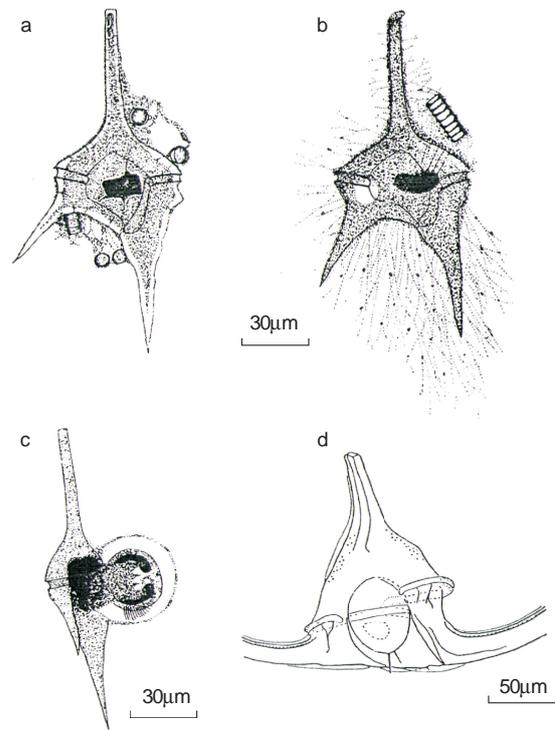
续表

物种 Taxon	营养型 Trophic type	物种 Taxon	营养型 Trophic type
美丽裸甲藻 <i>Gymnodinium gracilentum</i> Campbell 1973	a ^[60]	四国原甲藻 <i>Prorocentrum shikokuense</i> Hada 1975 (= 东海原甲藻 <i>Prorocentrum donghaiense</i> Lu 2001, non <i>Prorocentrum dentatum</i> Stein 1883)	a ^[38]
格氏裸甲藻 <i>Gymnodinium granii</i> Schiller	a ^[24]	尖叶原甲藻 <i>Prorocentrum triestinum</i> Schiller 1918	a ^[38]
异纹裸甲藻 <i>Gymnodinium heterostriatum</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]	湖生普氏藻 <i>Prosoalax lacustris</i> (Stein 1883) Calado et Moestrup 2005 (= 无定前沟藻 <i>Amphidinium inconstans</i> Schiller 1955; = 旋前沟藻 <i>Amphidinium gyrinum</i> Harris 1940; = 湖生前沟藻 <i>Amphidinium lacustre</i> Stein 1883)	a, b ^[24, 59, 62]
厚裸甲藻 <i>Gymnodinium impudicum</i> (Fraga et Bravo 1995)	a ^[58]	粗尾原红甲藻 <i>Proterothropsis crassicaudata</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]
裂裸甲藻 <i>Gymnodinium incisum</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]	双刺原多甲藻 <i>Protoperidinium bipes</i> (Paulsen 1904) Balech 1974	c ^[5]
科氏裸甲藻 <i>Gymnodinium knollii</i> Schiller	a ^[24]	短原多甲藻 <i>Protoperidinium brevipes</i> (Paulsen 1908) Balech 1974	c ^[4]
兰氏裸甲藻 <i>Gymnodinium lantzschii</i> Utermöhl 1925 (= 微白裸甲藻 <i>Gymnodinium album</i> Lindemann 1928)	a ^[77]	厚原多甲藻 <i>Protoperidinium crassipes</i> (Kofoid 1907) Balech 1974	b, c ^[5]
青金石裸甲藻 <i>Gymnodinium laszulum</i> Hulburt 1957	a ^[63]	扁平原多甲藻 <i>Protoperidinium depressum</i> (Bailey 1854) Balech 1974	c ^[100]
兵裸甲藻 <i>Gymnodinium legiconveniens</i> Schiller	a ^[24]	叉分原多甲藻 <i>Protoperidinium divergens</i> (Ehrenberg 1841) Balech 1974 (= 叉分多甲藻 <i>Peridinium divergens</i> 1841)	c ^[4, 100]
线斑裸甲藻 <i>Gymnodinium lineopanicum</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]	球原多甲藻 <i>Protoperidinium globulatus</i> (Stein 1883) Balech 1974	c ^[17]
海洋裸甲藻 <i>Gymnodinium marinum</i> Saville—Kent 1880	a ^[84]	点刺原多甲藻 <i>Protoperidinium punctatum</i> (Paulsen 1908) Balech 1974	c ^[62]
小裸甲藻 <i>Gymnodinium minor</i> Lebour 1917	a ^[61]	小刺原多甲藻 <i>Protoperidinium spinulosum</i> Jacobson et Anderson 1986 Ultra-structure of the feeding apparatus and myonemal system of the heterotrophic dinoflagellate	c ^[62]
多纹裸甲藻 <i>Gymnodinium multistriatum</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]	斯氏原多甲藻 <i>Protoperidinium steinii</i> (Jørgensen 1899) Balech 1974	c ^[100]
那不勒斯裸甲藻 <i>Gymnodinium neapolitanum</i> Schiller 1928	a ^[79]	贪食原多甲藻 <i>Protoperidinium vorax</i> Siano et Montresor 2005	c ^[111]
卵裸甲藻 <i>Gymnodinium ovulum</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]	那不勒斯原裸甲藻 <i>Protospis neapolitana</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]
厚皮裸甲藻 <i>Gymnodinium pachydermatum</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]	钵状施克里普藻 <i>Scriptastella trochoidea</i> (Stein 1883) Balech et Loeblich III 1965	a ^[58]
普尼裸甲藻 <i>Gymnodinium puniceum</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]	赤藻斯迪克藻 <i>Stoeckeria algicida</i> Jeong 2005 Feeding and grazing impact of the newly described heterotrophic dinoflagellate <i>Stoeckeria algicida</i> on	b ^[5]
乌裸甲藻 <i>Gymnodinium ravenescens</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]	白单眼藻 <i>Warnowia alba</i> (Kofoid et Swezy 1921) Lindemann 1928	a ^[60]
红尾裸甲藻 <i>Gymnodinium rubricauda</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]	哈氏单眼藻 <i>Warnowia hataii</i> (Kofoid et Swezy 1921) Schiller 1933	a ^[78]
赤裸甲藻 <i>Gymnodinium rubrum</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[17]	斑点单眼藻 <i>Warnowia maculata</i> (Kofoid et Swezy 1921) Lindemann 1928	a ^[60]
桶裸甲藻 <i>Gymnodinium situla</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]	大单眼藻 <i>Warnowia mazima</i> (Kofoid et Swezy 1921) Lindemann 1928	a ^[60]
球裸甲藻 <i>Gymnodinium sphaericum</i> (Calkins 1902) Kofoid et Swezy 1921	a ^[86]	陆奥单眼藻 <i>Warnowia mutsu</i> (Kofoid 1931) Schiller 1933 (= <i>P. mutsu</i> Kofoid)	a ^[78]
具槽裸甲藻 <i>Gymnodinium sulcatum</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]	普氏单眼藻 <i>Warnowia pouchetii</i> Schiller 1933	a ^[60]
透明裸甲藻 <i>Gymnodinium translucens</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]	红紫单眼藻 <i>Warnowia purpurata</i> (Kofoid et Swezy 1921) Lindemann 1928	a ^[60]
紫罗兰裸甲藻 <i>Gymnodinium violescens</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]	紫单眼藻 <i>Warnowia purpurens</i> (Kofoid et Swezy 1921) Lindemann 1928	a ^[78]
双锥旋沟藻 <i>Gyrodinium biconicum</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]	网状单眼藻 <i>Warnowia reticulata</i> (Kofoid 1931) Schiller 1933	a ^[60]
帽旋沟藻 <i>Gyrodinium calyptoglyphe</i> Lebour 1925	a ^[61]	红单眼藻 <i>Warnowia rubescens</i> (Kofoid et Swezy 1921) Lindemann 1928	a ^[60]
具尾旋沟藻 <i>Gyrodinium caudatum</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]	紫罗兰单眼藻 <i>Warnowia violescens</i> (Kofoid et Swezy 1921) Lindemann 1928	a ^[60]
背旋沟藻 <i>Gyrodinium dorsum</i> Kofoid et Swezy 1921	a ^[60]	沃拉单眼藻 <i>Warnowia voracis</i> (Kofoid et Swezy 1921) Schiller 1933	a ^[78]
裂缝旋沟藻 <i>Gyrodinium fissum</i> (Levander 1894) Kofoid et Swezy 1921	a ^[8]	腰带网甲藻 <i>Woloszynskia cincta</i> Siano, Montresor et Zingone 2009	b ^[112]

* a. 吞噬营养型 phagotrophy; b. 捕食茎摄食营养方式 Peduncle feeding; c. 捕食笼摄食营养方式 Peduncle feeding; d. 拦截摄食营养方式 Filter/Interception feeding

图1 赤裸甲藻的吞噬营养方式^[17]Fig.1 Phagotrophy in *Gymnodinium rubrum* Kofoid & Swezy^[17]

(a) 赤裸甲藻在吞噬纤毛虫急游虫; (b) —(d) 赤裸甲藻细胞吞噬了 (a) 裸甲藻 (b) 海链藻 (c) 3 个筛链藻; (c) 和 (d) 图中细胞核被位移到细胞上鞘

图2 角藻属的异养营养方式^[1,18,21]Fig.2 Heterotrophy in the genus *Ceratium*^[1,18,21]

(a), (b) 飞燕角藻的腐食营养^[21], (a) 捕获小细胞甲藻的固定后细胞^[21], (b) 捕获硅藻的活细胞, 显示原生质网捕获猎物^[21]; (c) 飞燕角藻的伪足摄食营养方式^[21]; (d) 新月角藻用腹区吞噬原多甲藻^[18]

2.2 捕食茎营养方式

捕食茎摄食营养方式是甲藻通过捕食茎 (peduncle) 刺穿猎物细胞膜并吸取其细胞质成分来获得营养的一种摄食方式, 其研究可以通过观察捕食茎的存在来进行。1952 年, Biecheler 首次发现沃拉旋沟藻 (*Gyrodinium vorax*) 可以用捕食茎方式摄食帕氏旋沟藻 (*Gyrodinium pavillardii*)^[10], 随后人们相继发现美丽囊甲藻 (*Blepharocysta splendor-maris*)、扁压原多甲藻 (*Protoperidinium depressum*)、厚甲原多甲藻 (*Protoperidinium crassipes*)^[26]、真菌下沟藻 (*Katodinium fungiforme*)^[27]、鲍氏藻 (*Paulsenella* sp.)^[28] 和马山露西尔藻 (*Luciella masanensis*) 等可以进行捕食茎摄食。一些甲藻捕食茎摄食是有选择性的, 如柏林拟多甲藻 (*Peridiniopsis berlinensis*) 专性摄食锥角藻^[29], 鳍藻专性摄食纺锤披巾虫 (*Tiarina fusus*)^[4], 无纹旋沟藻专性摄食塔拉卡网纹虫 (*Favella taraikaensis*)^[15], 金色裸甲藻 (*Gymnodinium aureolum*) 专性摄食聚球藻 (*Synechococcus* sp.)^[30]。目前, 捕食茎摄食营养方式在无甲类甲藻 [如前沟藻属 (*Amphidinium*)、裸甲藻属 (*Gymnodinium*)、旋沟藻属 (*Gyrodinium*)] 和具甲类甲藻 (如隐甲藻属 (*Crypthecodinium*)、鳍藻属 (*Dinophysis*)、尖甲藻属 (*Oxyphysis*)、拟多甲藻属 (*Peridiniopsis*)、费氏藻属 (*Pfiesteria*)) 中都有发现。目前已发现的捕食茎摄食营养方式甲藻见表 1。

捕食茎是从甲藻细胞体鞭毛孔附近或纵沟中部伸出的 (图 3), 尺寸大小因物种而异, 如在圆鳍藻 (*Dinophysis rotundata*) 和柏林拟多甲藻中长度为 8—12 μm , 宽度为 3—5 μm , 末端宽度可超过 10 μm ^[31]; 而在角毛鲍氏藻 (*Paulsenella chaetoceras*) 中长 25—100 μm ^[32]。多数甲藻捕食茎在摄食过程中可见, 有的物种如

嵌晶前沟藻 (*Amphidinium poecilochroum*) 和湖生前沟藻 (*Amphidinium lacustre*) 只在摄食初始阶段可见^[33]。1991 年, Hansen 详细描述了圆鳍藻对纤毛虫的捕食茎摄食过程^[34]。纤毛虫的运动速度比鳍藻快, 圆鳍藻捕食时先借捕食茎吸附到纤毛虫细胞体上并随其游动, 同时吸食其细胞质, 摄食完成后, 鳍藻收回捕食茎并离开纤毛虫。有的甲藻如真菌裸甲藻 (*Gymnodinium fungiforme*) 和柏林拟多甲藻等可以通过猎物 (如线虫) 细胞体的裂口进行摄食^[31]。在线虫细胞裂口释放物的吸引下, 柏林拟多甲藻会先绕线虫裂口旋转, 旋转的同时保持纵沟的开口对着猎物的方向, 然后从纵沟发出捕捉丝 (capture filament) 将自身细胞体与线虫连接, 慢慢将自己拉近线虫的伤口, 最后捕食茎伸出并进行吸食。捕食完成后, 收回捕食茎离开猎物 (图 3)。

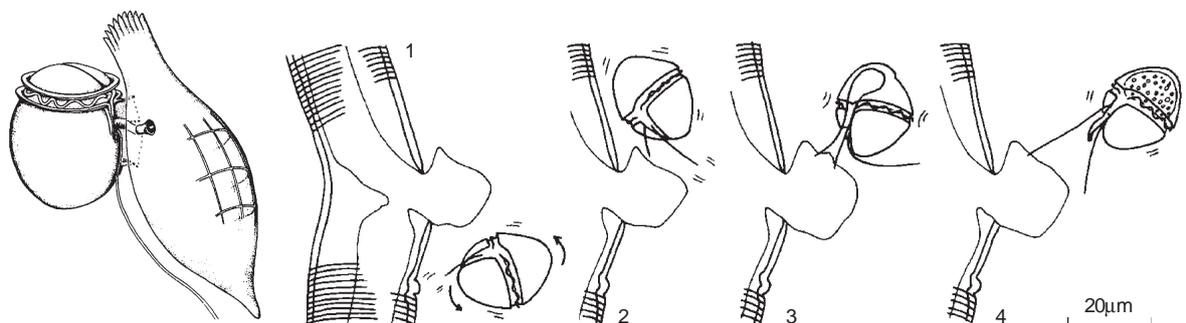


图 3 甲藻的捕食茎摄食营养方式^[31,34]

Fig. 3 Tube feeding of dinoflagellates^[31,34]

左图: 圆法拉藻摄食纺锤披巾虫^[34]; 右图: 柏林拟多甲藻摄食一个受伤的线虫, 1) 柏林拟多甲藻腹部朝向一个受伤线虫挤压出来的部分围绕, 2) 释放捕捉丝, 3) 摄食管吸食 (由于压力作用细胞上部变形), 4) 离开被摄食的线虫 (捕捉丝仍有残留)^[31]

1985 年 Schnepf 对鲍氏藻的捕食茎结构进行了超显微研究^[35], 发现其捕食茎是由 20 根微管聚集成束构成的, 每根微管又由 20 根微丝构成, 捕食茎是由捕食茎根部的微管篮延伸而形成的; 捕食茎与细胞体连接处有电子致密环; 捕食茎外侧的细胞质膜在猎物细胞膜和甲藻食物泡膜间是连续的 (图 4)。Calado 在柏林拟多甲藻中也有类似的发现^[31]。有的甲藻如拟多甲藻和鲍氏藻在捕食茎末端存在吸盘结构 (hook), 用以将捕食茎固定在摄食对象上^[31-32]。目前多数关于捕食茎的报道还是跟以上的描述类似的, 但 Wilcox 在冷前沟藻 (*Amphidinium cryophilum*) 里发现了另一种不同结构的捕食茎——捕食足^[36]。与捕食茎不同的是, 捕食足是空的圆柱状体, 不包含任何细胞骨架或者细胞质, 其着生部位是细胞体的底部而不是细胞体的腹部, 在摄食完成后, 捕食足不被甲藻收回而是留在猎物细胞体上^[36]。随后, 人们在波旋沟藻 (*Gyrodinium undulans*) 和球甲藻 (*Dissodinium* spp.) 中也有类似的发现^[37]。捕食足摄食由于捕食完成后将捕食足留在猎物细胞体上而不是收回, 下次摄食又得形成新的捕食足, 因此消耗较多的能量。

甲藻摄入的营养物质可以储存在一个大食物泡内, 如真菌裸甲藻、厚前沟藻 (*Amphidinium crassum*) 和柏林拟多甲藻; 也可以储存在多个小食物泡内, 如鳍藻; 有的物种如嵌晶前沟藻和湖生前沟藻每摄食一个猎物便形成一个单独的食物泡^[38]。甲藻摄食完成后, 经常会伴随着蜕鞘或细胞分裂^[15]。

关于捕食茎摄食的动力机制问题一直以来存在着争议。Bardale 认为, 甲藻捕食茎的超微结构与纤毛虫的吸管触手非常相似, 因此其摄食机理应该也相似, 即捕食茎是通过微管和微丝的运动带动膜的运动来摄食的^[39]。然而 Schnepf 通过对鲍氏藻和拟多甲藻捕食茎的研究发现, 在摄食过程中捕食茎的膜并没有运动, 基本保持不动^[35], 因此他提出另一种观点“压力泵说”, 即捕食茎捕食的动力来源与渗透压有关。他认为, 甲藻捕食茎与其内部的食物泡是相连的, 食物泡通过从细胞质中泵入离子来提高泡内渗透压, 以此保证其对猎物细胞质的吸力, 不过这种机制需要一个食物泡和鞭毛管的连接, 及一个可以关闭鞭毛括约的离子泵。Calado 对这种假设提出怀疑, 因为他在对柏林拟多甲藻的研究中并没有发现这些食物泡周围有摄食管和鞭毛管^[31]。他认为这些食物是通过一般的机械虹吸原理获得的, 支持这种假说的证据就是摄食前的细胞会有上部部的变

形和一个已经存在的开放的食物空泡连接着摄食管^[31]。

2.3 捕食笼营养方式

这是甲藻通过从鞭毛孔或纵沟后端分泌细胞质到胞外形成捕食笼包裹猎物并进行消化的一种摄食方式(图5)。早在1930年,Hofeneder就发现飞燕角藻以捕食笼方式摄食,随后人们相继发现原多甲藻^[40]、荚状前多甲藻(*Preperidinium lenticulatum*)、卵甲藻(*Oblea rotunda*)、锥形原多甲藻(*Protoperidinium conicum*)^[41]、灰甲原多甲藻(*Protoperidinium pellucidum*)^[22]、叉分原多甲藻(*Protoperidinium divergens*)^[42]和透镜翼藻(*Diplopsalis lenticula*)^[43]具有捕食笼摄食行为。目前,捕食笼摄食现象只在具甲类甲藻如原多甲藻属和翼藻类[包括翼藻属(*Diplopsalis*)、拟翼藻属(*Diplopsalopsis*)、盾藻属(*Diplopelta*)、卵甲藻属(*Oblea*)

和前多甲藻属(*Preperidinium*)]中发现。目前已发现的捕食笼摄食营养方式甲藻见表1。

1930年Hofeneder首次描述了飞燕角藻的捕食笼摄食行为,据描述,飞燕角藻可以从鞭毛孔分泌细胞质到胞外形成笼状结构将硅藻包裹并进行消化^[21]。Strom经过研究发现,捕食笼型甲藻捕食行为分为捕食前、捕食中和捕食后3个阶段^[44]。甲藻发现猎物后会先绕猎物细胞体旋转,通过感应猎物释放的化学物质来确定其位置,然后从鞭毛孔发出捕食丝将猎物与自身相连;随后收缩捕食丝将猎物朝鞭毛孔拉近并释放捕食笼将猎物包裹,在捕食笼分泌的消化酶的作用下,猎物细胞质液化被吸收;摄食完成后,甲藻将捕食笼收回直至完全消失^[44]。至于所消化的营养物质如何被运入甲藻细胞内的研究较少,但可以确定的是,捕食笼的收回可以带回很大一部分营养物质。

关于捕食笼的结构成分,1992年Jacobson和Anderson对其作了相关研究^[45]。他们通过对尖原多甲藻(*Protoperidinium spinulosum*)和点刺原多甲藻(*Protoperidinium punctulatum*)的捕食笼的超显微研究发现,它是一个高度液泡化的膜囊,包含多个拱形,有时分叉的微管带(microtubular ribbon),它源自内部的拉长了的电子不透明的微管篮,在从细胞伸出的地方有围绕着皮层的嗜钷括约肌样环状结构(sphincter-like osmiophilic ring)(图6)。

由于捕食笼的可延伸特点,捕食笼型甲藻可以摄食大至5—8倍其自身体积的猎物^[44-47],小至4—8 μm 的猎物^[43-45, 48-49],其摄食范围大小与甲藻能够产生的捕食笼大小有关,能产生的捕食笼越大,则猎物尺寸上限越大。虽然捕食笼型甲藻的猎物谱很广,但有些物种具捕食选择性,如卵甲藻可以摄食多种猎物,但对布氏双尾

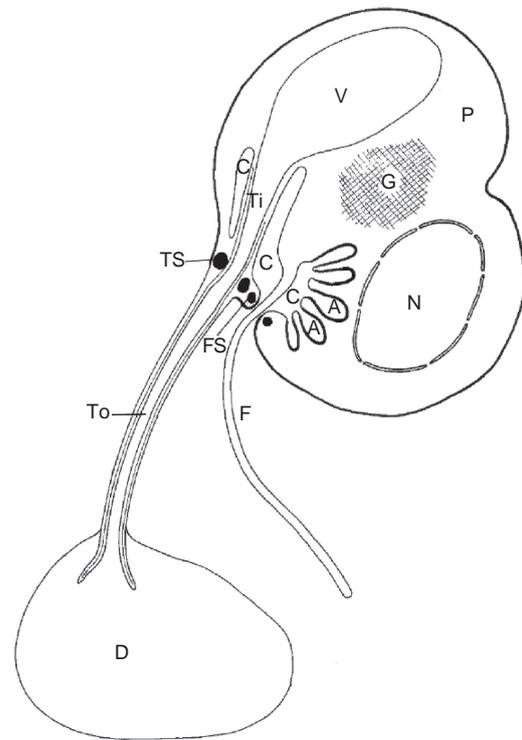


图4 鲍氏藻的捕食茎^[35]

Fig.4 Feeding tube of *Paulsenella* cell, schematically^[35]

捕食茎是一个在鞭毛孔的基部被甲藻液泡空腔(C)包裹的囊状体,甲藻液泡基部周围是鞭毛括约体(FS)围绕,摄食茎内部在鞭毛孔附近被摄食茎括约体(TS)围绕,外边直接插入硅藻原生质(D)中。F:纵鞭;G:高尔基体;N:细胞核;P:细胞质;V:食物泡;A:甲藻液泡

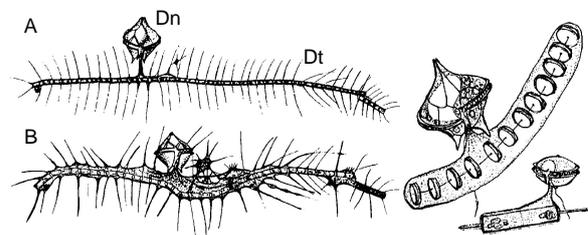


图5 甲藻的捕食笼摄食营养方式^[54,100]

Fig.5 Pallium feeding of dinoflagellates

原多甲藻在捕捉链状硅藻(Dt)并释放出捕食笼,左图B);原多甲藻展开捕食笼消化硅藻;原多甲藻捕食笼方式摄食海链藻,右图下:原多甲藻捕食笼方式摄食双尾藻

藻 (*Ditylum brightwellii*) 摄食时表现出最大生长率^[44]; 胡氏原多甲藻 (*Protoperdinium huberi*) 对硅藻有偏嗜性, 也在摄食布氏双尾藻时表现出最大生长率^[49]; 灰甲原多甲藻在单独面对硅藻或甲藻时都具有摄食行为, 但同时面对硅藻和甲藻时, 对硅藻表现出偏嗜性^[48]。原多甲藻对硅藻的捕食偏嗜性可能有两个原因, 一个是与化学感应有关, 即原多甲藻对硅藻释放的化学物质更感兴趣; 另一个与捕食的容易度有关, 即甲藻具有活动能力使其能够逃脱捕食丝的固定, 因此不易被摄食, 而硅藻无运动能力, 捕食相对容易些。

2.4 其他异养营养类型

除了以上描述的 3 种常见甲藻异养类型, Jeong 在海洋尖甲藻 (*Oxyrrhis marine*) 和旋沟藻 (*Gyrodinium* spp.) 中发现了一种全新的摄食行为, 即拦截摄食营养方式 (Filter/Interception feeding)^[30]。他发现, 以上两种甲藻在摄食细菌等小尺寸猎物时, 会先通过鞭毛的搅动使周围的水体进入纵沟形成捕食流, 捕食流在纵沟流动的过程中, 水流中的细菌等小尺寸猎物会被甲藻截食。纵沟越长越窄, 则摄食的几率越大 (图 7)。

除此之外还有腐食营养型 (图 2a、b)、伪足摄食营养方式 (pseudopodial feeding) (图 2c、8B)、口足摄食营养方式 (stompopd feeding) (图 8A)、触手摄食营养方式 (tentacle and piston feeding)、共生营养方式 (symbiotically feeding) 和寄生营养方式 (parasitically feeding) (图 8C) 等异养营养型。

3 甲藻异养营养型的研究方法

甲藻异养营养型的研究经历了几个阶段。早期是直接光学显微镜观察, 根据甲藻细胞体内是否含食物泡来确定是否进行了摄食, 这种方式缺陷较多, 一是甲藻的细胞结构较脆弱, 极易在操作过程中破损给观察造成不便, 二是有时很难确定甲藻细胞内的“食物泡”是不是甲藻细胞体自身的内含物。1993 年 Bockstahler 和 Coats 用蛋白银染技术来研究血红阿卡藻 (*Akashiwo sanguinea*)、非链旋沟藻 (*Gyrodinium uncatenum*) 和叉角藻对微型纤毛虫 (nanociliates) 的摄食, 但这种方法只能判断甲藻是否进行了摄食, 不能区分甲藻食物泡内的猎物为何物种^[12]。随后, 人们通过对甲藻的猎物进行荧光标记来研究其摄食行为, 常用染色剂为二氢乙锭 (hydroethidine)^[50], 然而这种染色剂毒性较强并且其荧光颜色与甲藻本身的叶绿素荧光颜色类似, 极易造成混淆。Li 提出用 5-氯甲基二乙酸荧光素 (5-chloromethylfluorescein diacetate, CMFDA) 代替二氢乙锭^[6], 因为 CMFDA 荧光颜色为亮绿色, 与甲藻本身叶绿素的红色荧光很容易区分, 毒性也较弱, 因此是一种理想的染色剂。

4 甲藻异养营养型的生态意义

赤潮研究中有些问题现在还无法解释, 如在一些贫营养水域如远洋海区, 有时也会发生赤潮, 如短凯伦藻 (*Karenia brevis*) 和微小原甲藻 (*Prorocentrum minimum*) 赤潮, 这些赤潮的发生机制是什么? 再就是有些赤潮存在物种更迭现象, 即在一次赤潮中有多种赤潮优势物种, 往往其中一种优势物种的衰退伴随着另一种优势物

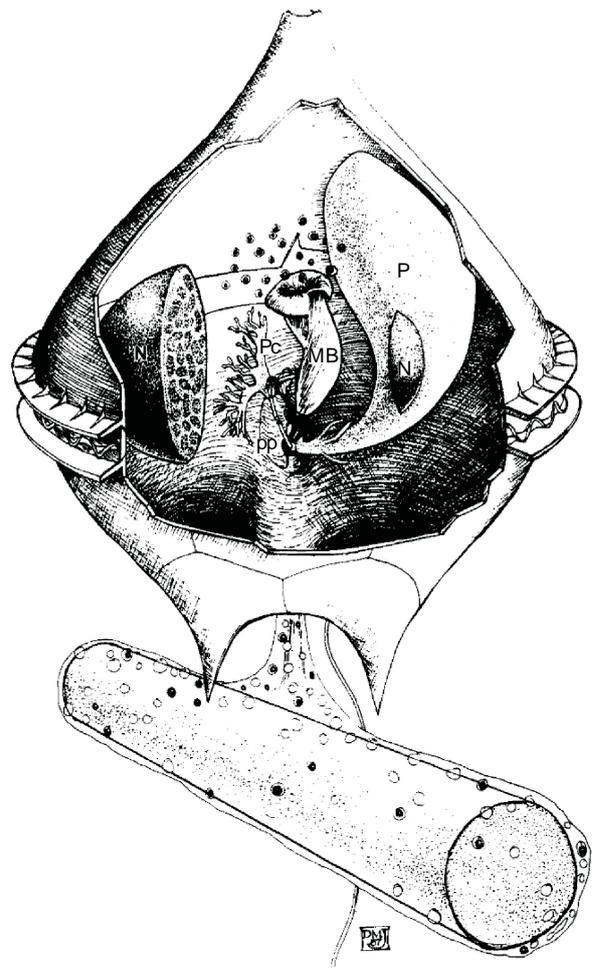


图 6 甲藻捕食笼摄食方式^[45]

Fig. 6 Dinoflagellate pallium feeding, schematically show the pallium auxiliary structures

示捕食笼结构. MB: 微管篮; N: 细胞核; P: 囊泡; pp: 孔甲板; Pc: 液泡链接

种的兴起。如果我们不把甲藻的异养营养行为考虑其中,这些问题很难回答。Jeong 认为在贫营养海区如远洋海域的某些甲藻物种为适应环境,进化出可以摄食聚球藻和异养细菌的能力,前者具有固氮能力,后者细胞成分中 P/N 值较高,因此即使在贫营养海区这些甲藻也能获得足量的 N 和 P,一旦环境条件适宜便形成赤潮^[51]。对于赤潮物种更迭问题,Jeong 通过对马山港的一次赤潮研究发现,赤潮物种更替顺序依次为前沟藻和赤潮异弯藻 (*Heterosigma akashiwo*) → 微小原甲藻和尖叶原甲藻 (*Prorocentrum triestinum*) → 多环环沟藻 (*Cochlodinium polykrikoides*) → 闪光原甲藻 (*Prorocentrum micans*),而这些物种存在一定的级联摄食关系,说明物种的更迭与甲藻间的摄食有关^[20]。

甲藻的异养营养使得海洋生态系统能量流动更加复杂,如有些作为初级生产者的光合型甲藻如帕氏旋沟藻和线甲藻 (*Nematodinium* sp.) 可以对一些初级消费者如急游虫和纤毛虫 (*Spiroprorodon garrisoni*) 进行摄食,使得生态系统中的能量流动方向改变^[52]; Jeong 研究发现墨西哥易碎藻与叉分原多甲藻存在相互摄食现象,墨西哥易碎藻可以吞噬摄食一到多个叉分原多甲藻,而多个叉分原多甲藻可以捕食茎方式摄食一个墨西哥易碎藻^[14]。以上甲藻异养摄食现象使得经典食物网中物质循环和能量流动方向更加复杂,在海洋生态系统生物链的研究中值得引起注意。

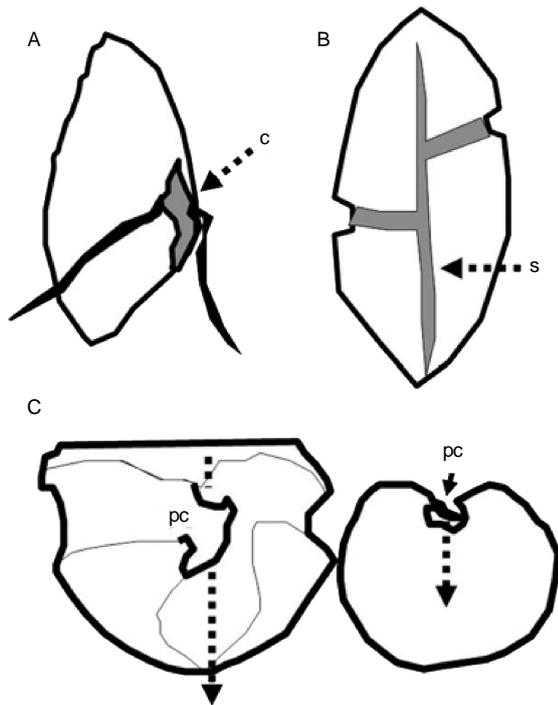


图7 甲藻的拦截摄食营养方式^[51]

Fig.7 Filter/Interception feeding of dinoflagellate

(A): 海洋尖尾藻; (B): 旋沟藻; (C): 噬鱼费氏藻; c: 横沟凹陷; s: 纵沟; pc: 捕食茎盖

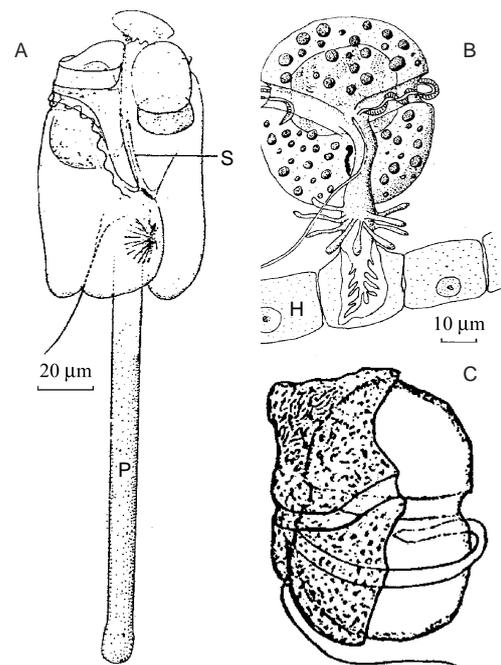


图8 甲藻的其他异养营养方式^[10,101-102]

Fig.8 Other heterotrophic type of dinoflagellate feeding

(A): 敏红甲藻的口足摄食营养方式, P. 活塞, S. 口足; (B): 巨大甲藻的伪足摄食营养方式, 伪足围绕着猎物 (C): 恰特原欧丁藻的寄生营养方式

5 甲藻异养营养型的进化意义

研究发现,同种甲藻面对不同的猎物时会根据具体条件采用不同的摄食机制。Uchida 发现无纹旋沟藻在对小尺寸的砂壳纤毛虫真丁丁虫 (*Eutintinnus tubulosus*) 进行摄食时,采用的是直接吞噬方式,而对大尺寸的亚速网纹虫 (*Favella azorica*) 进行摄食时,采用的是捕食茎摄食方式^[15]; Jeong 发现海洋尖甲藻和旋沟藻在对小粒径的超微型浮游植物进行摄食时,采用的是拦截摄食营养方式,而对微型和小型浮游植物进行摄食时,采用的是直接吞噬方式^[30]; Berge 发现铠卡罗藻 (*Karlodinium armiger*) 在摄食小尺寸猎物时采用直接吞噬方式,摄食大尺寸猎物时采用捕食茎摄食方式^[53]。这表明,经过对环境的适应,有些甲藻物种已经进化出具有不同

捕食方式的能力,它们在面对不同类型、尺寸的猎物时采用最合适的摄食方式来满足营养需要,以此来维持生存,同时,这类甲藻由于捕食方式的多样性使其在与只有一种捕食方式的甲藻的生存竞争中占据优势地位。

异养甲藻不仅捕食方式多样化,捕食位置也不一样。Jeong 发现多纹膝沟藻在摄食隐藻等小尺寸猎物时,摄食发生在顶孔,在摄食强壮前沟藻(*Amphidinium carterae*)、赤潮异弯藻、三角异孢藻(*Heterocapsa triquetra*)和微小原甲藻等大尺寸猎物时,摄食发生在纵沟。Jeong 在对施克里普藻研究的过程中也发现类似的现象^[20];另外,Jeong 还发现闪光原甲藻可以同时从 3 个不同位置的细胞体片间带摄食隐藻。甲藻的这种摄食位置多样化也是其对环境的适应现象,使其可以根据不同的猎物尺寸选择合适的摄食位置,而摄食口(纵沟、顶孔和片间带)尺寸的大小就在甲藻物种间竞争食物关系中扮演了重要的角色,从长远的演化角度来看,吞噬型甲藻具有向大吞噬口型演化的趋势。捕食茎摄食营养方式甲藻和捕食笼摄食营养方式甲藻由于不需要对猎物进行吞噬,因此它们可以对一些大尺寸有时甚至是 10 倍自身体积的猎物进行摄食^[54],有时多个捕食茎或捕食笼型甲藻可以同时对一个大大尺寸猎物进行摄食,因此相对于吞噬营养型甲藻,捕食茎型甲藻和捕食笼型甲藻在对大尺寸猎物的摄食中占据优势地位。

捕食笼的嗜钹括约肌样环与捕食茎电子致密环相似,而且两者都有微管篮结构,一定程度表明两者间可能存在进化关系,即捕食笼是捕食茎的特化形式。因为有研究发现,捕食茎在对一些超微型浮游生物如细菌等摄食时是将其通过捕食茎通道整个摄入的,因此这类甲藻在历史进化过程中由于小个体猎物的缺失可能进化成捕食笼来适应大个体猎物摄食。

6 甲藻异养营养型研究的几点思考

(1) 纯自养型甲藻很少,近年来国内兴起很多以微藻为生物柴油原料的研究,在筛选藻种时需要考虑甲藻的营养型。

(2) 异养甲藻基因序列的不同决定了其细胞形态和酶系统结构的不同,因此最终决定了其营养型即摄食方式的不同。因此,有必要在基因水平上参照系统进化树对甲藻物种间形态、消化酶及摄食方式不同的根本原因进行研究。

(3) 异养甲藻可以摄食一些行光合作用的食物如蓝藻、隐藻、定鞭藻、硅藻和甲藻等,同时将食物的色素体也摄食,这样甲藻细胞内可能就含有来自不同纲的多种色素体,这支持了三级内共生假说,即甲藻起源于一个吞噬了具有二级色素体真核细胞的细胞^[55]。为探讨藻类的进化,值得去研究藻类的摄食行为、色素体类型、DNA 序列、亚甲基四氢叶酸还原酶基因表达和它们的食物之间的关系。

(4) 1995 年 Bhattacharya 和 Medlin 提出甲藻内共生理论,即甲藻的色素体是由一些被吞噬的内共生生物衍化来的^[56],而且越来越多的研究发现先前认为是营光合自养方式的甲藻都具有异养营养行为,那么甲藻的严格自养型是否存在,是否所有的甲藻都具有异养行为? 所以,探索那些仍被认为是光合自养型的甲藻是否具有异养摄食行为是很有意义的。

(5) 20 世纪 90 年代以来,世界各地有害甲藻赤潮的发生越来越频繁,其中很多赤潮甲藻的异养摄食行为在赤潮的种群动力学中发挥着重要的作用,但当前甲藻赤潮的相关研究和预防都是基于其是营光合自养营养的基础之上的,很少将甲藻的异养营养型考虑其中。因此,新的赤潮研究策略需要建立,即在研究赤潮的形成、爆发、维持和衰退时将甲藻的异养营养型对赤潮生物种群结构的影响考虑其中。

甲藻作为较古老的浮游植物类群,其营养方式的多元化是必然的。自养生物的异养化过程是进化的主流还是进化的逆支现在还无法定论。多种营养方式集于一身的个别甲藻物种其不同摄食方式的应用也是本着最优索食理论原则,以最节省能量最大获取食物量为前提的。

目前看来几乎所有的甲藻都可以异养或兼养营养方式生存,因此在书写一个甲藻完整的物种名时除了按照林奈的植物双名法写全属名和种名之外,还需加上命名年。

References:

- [1] Gaines G, Elbrächter M. Heterotrophic nutrition//Taylor F J R, ed. The Biology of Dinoflagellates. Palo Alto: Blackwell Scientific Publications,

- 1987; 224-268.
- [2] Burkill P H, Edwards E S, John A W G. Microzooplankton and their herbivorous activity in the northeastern Atlantic Ocean. Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 1993, 40(1/2): 479-493.
- [3] Verity P G, Stoecker D K, Sieracki M E, Burkill P H, Edwards E S, Tronzo C R. Abundance, biomass and distribution of heterotrophic dinoflagellates during the North Atlantic spring bloom. Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 40(1/2): 227-244.
- [4] Hansen P J. Quantitative importance and trophic role of heterotrophic dinoflagellates in a coastal pelagial food web. Marine Ecology Progress Series, 1991, 73: 253-261.
- [5] Burkholder J M, Glibert P M, Skelton H M. Mixotrophy, a major mode of nutrition for harmful algal species in eutrophic waters. Harmful Algae, 2008, 8(1): 77-93.
- [6] Li A, Stoecker D K, Coats D W, Adam E J. Ingestion of fluorescently labeled and phycoerythrin-containing prey by mixotrophic dinoflagellates. Aquatic Microbial Ecology, 1996, 10(2): 139-147.
- [7] Park M G, Kim M. Prey specificity and feeding of the thecate mixotrophic dinoflagellate *Fragilidium duplocampanaeforme*. Journal of Phycology, 2010, 46(3): 424-432.
- [8] Levander K M. Materialien zur Kenntniss der Wasserfauna in der Umgebung von Helsingfors mit besonderer Berücksichtigung der Meeresfauna. I. Protozoa. Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica, 1894, 12(2): 43-50.
- [9] Entz G. Beiträge zur Kenntnis der Peridineen. II. Resp. VII. Studien an Süsswasser-Ceratiem. (Morphologie, Variation, Biologie). Archiv fuer Protistenkunde, 1927, 58: 344-440.
- [10] Biecheler B. Recherches sur les péridiniens. Bulletin Biologique de la France et de la Belgique, 1952, 36: 1-149.
- [11] Uhlig G. Entwicklung von *Noctiluca miliaris*. Scientific movie, accompanying publication Inst Wiss Film Göttingen. 1972, C879: 1-15.
- [12] Bockstahler K R, Coats D W. Spatial and temporal aspects of mixotrophy in Chesapeake Bay dinoflagellates. Journal of Eukaryotic Microbiology, 1993, 40(1): 49-60.
- [13] Skovgaard A. Engulfment of *Ceratium* spp. (Dinophyceae) by the thecate photosynthetic dinoflagellate *Fragilidium subglobosum*. Phycologia, 1996, 35(6): 490-499.
- [14] Jeong H J, Lee C W, Yih W H, Kim J S. *Fragilidium* cf. *mexicanum*, a thecate mixotrophic dinoflagellate which is prey and a predator on co-occurring thecate heterotrophic dinoflagellate *Protoperdinium* cf. *divergens*. Marine Ecology Progress Series, 1997, 151: 299-305.
- [15] Uchida T, Kamiyama T, Matsuyama Y. Predation by a photosynthetic dinoflagellate *Gyrodinium instriatum* on loricated ciliates. Journal of Plankton Research, 1997, 19(5): 603-608.
- [16] Park M G, Kim M. Prey specificity and feeding of the thecate mixotrophic dinoflagellate *Fragilidium duplocampanaeforme*. Phycological Society of America, 2010, 46(3): 424-432.
- [17] Bursa A S. The annual oceanographic cycle at Igloodik in the Canadian Arctic. II. The phytoplankton. Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 1961, 18(4): 563-615.
- [18] Norris D R. Possible phagotrophic feeding in *Ceratium lunula* Schimper. Limnology and Oceanography, 1969, 14(3): 448-449.
- [19] Jeong H J, Yoo Y D, Seong K A, Kim J H, Park J Y, Kim S, Lee S H, Ha J H, Yih W H. Feeding by the mixotrophic dinoflagellate *Gonyaulax polygramma*: mechanisms, prey species, the effects of prey concentration, and grazing impact. Aquatic Microbial Ecology, 2005, 38(3): 249-257.
- [20] Jeong H J, Yoo Y D, Park J Y, Song J Y, Kim S T, Lee S H, Kim K Y, Yih W H. Feeding by the phototrophic red-tide dinoflagellates: five species newly revealed and six species previously known to be mixotrophic. Aquatic Microbial Ecology, 2005, 40(2): 133-155.
- [21] Hofeneder H. Über die animalische Ernährung von *Ceratium hirundinella* O. F. Müller und über die Rolle des Kernes bei dieser Zellfunktion. Archiv fur Protistenkunde, 1930, 71: 57-78.
- [22] Hansen P J. Prey size selection, feeding rates and growth dynamics of heterotrophic dinoflagellates with special emphasis on *Gyrodinium spirale*. Marine Biology, 1992, 114(2): 327-334.
- [23] Jakobsen H H, Hansen P J. Prey size selection, grazing and growth response of the small heterotrophic dinoflagellate *Gymnodinium* sp. and the ciliate *Balanion comatum* — a comparative study. Marine Ecology Progress Series, 1997, 158: 75-86.
- [24] Schiller J. Untersuchungen an Planktischen Protophyten des Neusidlersees 1950—1954, Teil I. Wiss. Arb. Burgenland, 1955, 9: 1-66.
- [25] Spero H J. Chemosensory capabilities in the phagotrophic dinoflagellate *Gymnodinium fungiforme*. Journal of Phycology, 1985, 21(2): 181-184.
- [26] Steidinger K A, Tangen K. Dinoflagellates//Tomas C R, ed. Identifying Marine Phytoplankton. San Diego: Academic Press, 1997, 387-584.
- [27] Spero H J. A study of the life-cycle, feeding and chemosensory behavior in the holozoic dinoflagellate *Gymnodinium fungiforme* Anissimova. College Station: Texas A and M University, 1979.
- [28] Schnepf E, Deichgräber G. Über den Feinbau von Theka, Pusule und Golgi-Apparat bei dem Dinoflagellaten *Gymnodinium* spec. Protoplasma, 1972, 74(4): 411-425.
- [29] Wenemayer G J. The peduncle of the dinoflagellate *Glenodinium berlinense*. First International Phycological Congress, Scientific Program and Abstracts, 1982, 53.
- [30] Jeong H J, Seong K A, Yoo Y D, Kim T H, Kang N S, Kim S, Park J Y, Kim J S, Kim G H, Song J Y. Feeding and grazing impact by small marine heterotrophic dinoflagellates on heterotrophic bacteria. Journal of Eukaryotic Microbiology, 2008, 55(4): 271-288.

- [31] Calado A J, Moestrup Ø. Feeding in *Peridiniopsis berolinensis* (Dinophyceae): new observations on tube feeding by an omnivorous, heterotrophic dinoflagellate. *Phycologia*, 1997, 36(1): 47-59.
- [32] Schnepf E, Meier R, Drebes G. Stability and deformation of diatom chloroplasts during food uptake of the parasitic dinoflagellate, *Paulsenella* (Dinophyta). *Phycologia*, 1988, 27(2): 283-290.
- [33] Larsen J. An ultrastructural study of *Amphidinium poecilochroum* (Dinophyceae), a phagotrophic dinoflagellate feeding on small species of cryptophytes. *Phycologia*, 1988, 27(3): 366-377.
- [34] Hansen P J. *Dinophysis* — a planktonic dinoflagellate genus which can act both as a prey and a predator of a ciliate. *Marine Ecology Progress Series*, 1991, 69: 201-204.
- [35] Schnepf E, Deichgräber, Drebes G. Food uptake and the fine structure of the dinophyte *Paulsenella* sp. an ectoparasite of marine diatoms. *Protoplasma*, 1985, 124(3): 188-204.
- [36] Wilcox L W, Wedemayer G J. Phagotrophy in the freshwater, photosynthetic dinoflagellate *Amphidinium cryophilum*. *Journal of Phycology*, 1991, 27(5): 600-609.
- [37] Drebes G, Schnepf E. *Gyrodinium undulans* Hulburt, a marine dinoflagellate feeding on the bloom-forming diatom *Odontella aurita*, and on copepod and rotifer eggs. *Helgoländer Meeresunters*, 1998, 52(1): 1-14.
- [38] Calado A J, Craveiro S C, Moestrup Ø. Taxonomy and ultrastructure of a freshwater, heterotrophic *Amphidinium* (Dinophyceae) that feeds on unicellular protists. *Journal of Phycology*, 1998, 34(3): 536-554.
- [39] Spero H J. Phagotrophy in *Gymnodinium fungiforme* (Pyrrhophyta): the peduncle as an organelle of ingestion. *Journal of Phycology*, 1982, 18(3): 356-360.
- [40] Gaines G, Taylor F J R. Extracellular digestion in marine dinoflagellates. *Journal of Plankton Research*, 1984, 6(6): 1057-1061.
- [41] Jacobson D M, Anderson D M. Thecate heterotrophic dinoflagellates: feeding behavior and mechanisms. *Journal of Phycology*, 1986, 22(3): 249-258.
- [42] Jeong H J, Latz M I. Growth and grazing rates of the heterotrophic dinoflagellates *Protoberidinium* spp. on red tide dinoflagellates. *Marine Ecology-Progress Series*, 1994, 106: 173-185.
- [43] Naustvoll L J. Growth and grazing by the thecate heterotrophic dinoflagellate *Diplopsalis lenticula* (Diplopsalidaceae, Dinophyceae). *Phycologia*, 1998, 37(1): 1-9.
- [44] Strom S L, Buskey E J. Feeding, growth, and behavior of the thecate heterotrophic dinoflagellate *Oblea rotunda*. *Limnology and Oceanography*, 1993, 38(5): 965-977.
- [45] Jacobson D M, Anderson D M. Ultrastructure of the feeding apparatus and myonemal system of the heterotrophic dinoflagellate *Protoberidinium spinulosum*. *Journal of Phycology*, 1992, 28(1): 69-82.
- [46] Jeong H J. Predation by the heterotrophic dinoflagellate *Protoberidinium* cf. *divergens* on copepod eggs and early naupliar stages. *Marine Ecology Progress Series*, 1994, 114: 203-208.
- [47] Jeong H J, Latz M I. Growth and grazing rates of the heterotrophic dinoflagellates *Protoberidinium* spp. on red tide dinoflagellates. *Marine Ecology-Progress Series*, 1994, 106: 173-185.
- [48] Burkey E J. Behavioral components of feeding selectivity of the heterotrophic dinoflagellate *Protoberidinium pellucidum*. *Marine Ecology Progress Series*, 1997, 153: 77-89.
- [49] Buskey E J, Coulter C J, Brown S L. Feeding, growth and bioluminescence of the heterotrophic dinoflagellate *Protoberidinium huberi*. *Marine Biology*, 1994, 121(2): 373-380.
- [50] Putt M. Development and evaluation of tracer particles for use in microzooplankton herbivory studies. *Marine Ecology Progress Series*, 1991, 77: 27-37.
- [51] Jeong H J, Yoo Y D, Kim J S, Seong K A, Kang N S, Kim T H. Growth, feeding and ecological roles of the mixotrophic and heterotrophic dinoflagellates in marine planktonic food webs. *Ocean Science Journal*, 2010, 45(2): 65-91.
- [52] Elbrächter M. Food uptake mechanisms in phagotrophic dinoflagellates and classification//Patterson D J, Larsen J, eds. *The Biology of Free-Living Heterotrophic Flagellates*. Systematics Association Special Volume, No 45. Oxford: Clarendon Press, 1991, 45: 303-312.
- [53] Berge T, Hansen P J, Moestrup Ø. Feeding mechanism, prey specificity and growth in light and dark of the plastidic dinoflagellate *Karlodinium armiger*. *Aquatic Microbial Ecology*, 2008, 50(3): 279-288.
- [54] Jacobson D M. *The Ecology and Feeding Biology of Thecate Heterotrophic Dinoflagellates*. Woods Hole Oceanographic Institution/Massachusetts Institute of Technology Joint Program, 1987: 210-210.
- [55] Bhattacharya D, Yoon H S, Hackett J D. Photosynthetic eukaryotic unite: endosymbiosis connects the dots. *BioEssays*, 2003, 26(1): 50-60.
- [56] Bhattacharya D, Medlin L. The phylogeny of plastids: a review based on comparisons of small-subunit ribosomal RNA coding regions. *Journal of Phycology*, 1995, 31(4): 489-498.
- [57] Jeong H J, Yoo Y D, Kang N S, Rho J R, Seong K A, Park J W, Nam G S, Yih W. Ecology of *Gymnodinium aureolum*. I. Feeding in western Korean waters. *Aquatic Microbial Ecology*, 2010, 59(3): 239-255.
- [58] Jeong H J, Park J Y, Nho J H, Park M O, Ha J H, Seong K A, Jeng C, Seong C N, Lee K Y, Yih W H. Feeding by red-tide dinoflagellates on the cyanobacterium *Synechococcus*. *Aquatic Microbial Ecology*, 2005, 41(2): 131-143.

- [59] Harris T M. A contribution to the knowledge of the British freshwater Dinoflagellata. Proceedings of the Linnean Society of London, 1940, 152 (1): 4-33.
- [60] Kofoid C A, Swezy O. The free-living unarmored Dinoflagellata. Memoirs of University of California. 1921, 5: 1-562.
- [61] Lebour M V. The dinoflagellates of Northern Seas. Plymouth; Marine Biology Association of UK, 1925: 250-250.
- [62] Hansen P J, Calado A J. Phagotrophic mechanisms and prey selection in free-living dinoflagellates. Journal of Eukaryotic Microbiology, 1999, 46 (4): 382-389.
- [63] Herdman E C. Notes on dinoflagellates and other organisms causing discolouration of the sand at Port Erin. II. Proceedings and Transactions of the Liverpool Biological Society, 1922, 36: 15-30.
- [64] Herdman E C. Notes on dinoflagellates and other organisms causing discolouration of the sand at Port Erin. III. Proceedings and Transactions of the Liverpool Biological Society, 1924, 37: 58-63.
- [65] Gains G, Taylor F J R. Form and fuction of the dinoflagellate transverse flagellum. Journal of Protozoology, 1985, 32(2): 290-296.
- [66] Stein F. Der Organismus der Flagellaten nach eigenen Forschungen in systematischer Reihenfolge bearbeitet. Der Organismus der Infusionsthiere. III Abt. Die Naturgeschichte der Flagellaten oder Geisselinfusorien. Leipzig; Wilhelm Engelman, 1883.
- [67] Woloszynska J. Algologische Notizen 3(8). Comptes Rendus St. Hydrobiol. Wigry, 1925, 1(4): 1-9.
- [68] Bockstahler K R, Coats D W. Spatial and temporal aspects of mixotrophy in Chesapeake Bay dinoflagellates. Journal of Eukaryotic Microbiology, 1993, 40(1): 49-60.
- [69] Hofeneder H. Über die animalische Ernährung on *Ceratium hirundinella* O. F. Müller und über die Rolle des Kernes bei dieser Zellfunktion. Archiv für Protistenkunde, 1930, 71: 1-32.
- [70] Griessmann K. Über marine Flagellaten. Archiv für Protistenkunde, 1913, 32: 1-78.
- [71] Pascher A. Über eine neue Amöbe-*Dinamoeba (varians)*-mit dinoflagellatenartigen Schwärmern. Archiv für Protistenkunde, 1916, 36(2): 118-136.
- [72] Jacobson D M, Andersen R A. The discovery of mixotrophy in photosynthetic species of *Dinophysis* (Dinophyceae): light and electron microscopical observations of food vacuoles in *Dinophysis acuminata*, *D. norvegica* and two heterotrophic dinophysoid dinoflagellates. Phycologia, 1994, 33(2): 97-110.
- [73] Schiller J. Über die Besiedlung europäischer Meere mit Cryptomonaden und übereinen Flagellaten peridineenähnlicher Organisation (*Entomosigma peridinioides*). Oesterreichische Botanische Zeitschrift, 1925, 74(7/9): 194-198.
- [74] Balech E, Ferrando H J. Fitoplancton Marino. Buenos Aires; University of Buenos Aires Press, 1964: 157-157.
- [75] Schilling A J. Untersuchungen über die thierische Lebensweise einiger Perideen. Botanische Gesellschaft zu Berlin, 1891, 9: 199-208.
- [76] Fields S D, Rhodes R G. Ingestion and retention of *Chroomonas* spp. (Cryptophyceae) by *Gymnodinium acidotum* (Dinophyceae). Journal of Phycology, 1991, 27(4): 525-529.
- [77] Lindemann E. Neue peridineen. Hedwigia, 1928, 68: 291-296.
- [78] Kofoid C A. Report on the biological survey of Mutsu Bay. 18. Protozoan fauna of Mutsu Bay. Subclass Dinoflagellate; Tribe *Gymnodinoidae*. Sci Rept Tōhoku Imp Univ, 4th Ser, Biol. 1931, 6(1): 1-43.
- [79] Schiller J. Dinoflagellatae (*Peridineae*) // Kryptogamen-Flora von Deutschland. Österreich und der Schweiz, Vol 10, Sec 3. Leipzig: Akademisches Verlagsgesellschaft, 1931-1937.
- [80] Skovgaard A. Role of chloroplast retention in a marine dinoflagellate. Aquatic Microbial Ecology, 1998, 15(3): 293-301.
- [81] Dogiel V A. Beiträge zur Kenntnis der *Peridineen*. Mitt Zool Staatsinst Neapel, 1906, 18(1): 1-45.
- [82] Dangeard P A. La nutrition animale des *Péridiniens*. Le Botaniste, 1892, 3: 7-27.
- [83] Hulburt E M. The taxonomy of unarmored dinophyceae of shallow embayments on Cape Cod, Massachusetts. Biological Bulletin, 1957, 112(2): 196-219.
- [84] Saville K W. A Manual of the Infusoria, Vol 1. London; David Bogue, 1881.
- [85] Schmarda L K. Zur Naturgeschichte Ägyptens. Denkschriften der Kaiserlichen Akademic der Wissenschaften, 1854, 7(2): 1-28.
- [86] Calkins G. Marine protozoa from Woods Hole. Bulletin of the United States Bureau of Fisheries. 1902, 21: 412-468.
- [87] Lee R E. Saprophytic and phagocytic isolates of the colorless heterotrophic dinoflagellate *Gyrodinium lebouriae* Herdman. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 1977, 57(2): 303-315.
- [88] Schiller J. Über winterliche pflanzliche Bewohner des Wassers, Eises und des daraufregenden Schneebreies. I. Oesterreichische Botanische Zeitschrift, 1954, 101(3): 236-284.
- [89] Christen H R. Flagellaten aus dem Schützenweiher bei Veltheim. Mitteilungen der Naturwissenschaftlichen Gesellschaft in Winterthur, 1959, 29: 167-189.
- [90] Christen H R. Über die Gattung *Katodinium* Fott (= *Massartia* Conrad). Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie-Swiss Journal of Hydrology, 1961, 23(2): 309-341.
- [91] Skuja H. Taxonomische und biologische Studien über das Phytoplankton Schwedischer Binnengewässer. Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis, 1956, 16(3): 1-404.
- [92] Baumeister W. Die dinoflagellaten der kreise pfarrkirchen und eggenfelden (Gaubayreuth). 2. Das Sumpfgelbiet in Walde Stüdlich Altersham.

- Archiv für Protistenkunde, 1943, 96(3): 344-364.
- [93] Wołoszyńska J. Neue Peridineen-Arten nebst Bemerkungen über den Bau der Hülle bei *Gymno*- und *Glenodinium*. Bulletin de l'Académie des Sciences de Cracovie, Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles, Série B: Sciences Naturelles; No 1-3B. 1918; 114-122.
- [94] Cachon J, Cachon M. Contribution à l'étude des Noctilucidae Saville-Kent. I. Les Kofoidininae Cachon. Evolution, morphologique et systématique. Protistologica, 1968, 3(3): 427-444.
- [95] Barker H A. The culture and physiology of the marine dinoflagellates. Archives of Microbiology, 1935, 6(1/5): 157-181.
- [96] Entz G, Sebestyén O. Morphologische, biologische und physico-chemische Untersuchungen an *Peridinium aciculifera* Lemm. Mit besonderer Berücksichtigung der *Gymnodinium*-Form. Abteilung des Ungarischen Biologischen Forschungsinstitutes, 1936, 8: 1-73.
- [97] Elbrächter M. On the taxonomy of unarmored dinophytes (Dinophyta) from the Northwest African upwelling region. 'Meteor' Forschungsergebnisse Series D, 1979, 30: 1-22.
- [98] Cachon J, Cachon M. Contribution à l'étude des *Noctilucidae* Saville-Kent. Evolution morphologique, cytologie, systématique. II. Les Leptodiscinae Cachon J. et M. Protistologica, 1969, 5(1): 11-33.
- [99] Gaines G, Elbrächter M. Heterotrophic nutrition//Taylor F J R, ed. The Biology of Dinoflagellates. Oxford: Blackwell, 1987: 224-267.
- [100] Jacobson D M. A brief history of dinoflagellate feeding research. Journal of Eukaryotic Microbiology, 1999, 46(4): 376-381.
- [101] Greuet C. Étude morphologique et ultrastructurale du trophonte d'*Erythroopsis pavillardii* Kofoid et Swezy. Protistologica, 1969, 5(4): 481-503.
- [102] Cachon J, Cachon M. *Protoodinium chattoni* Hovasse; manifestations ultrastructurales des rapports entre le Péridinien et la méduse-hôte: fixation, phagocytose. Archiv für Protistenkunde, 1971, 113: 293-305.
- [103] Ucko M, Elbrächter M, Schnepf E. A *crypteodinium cohnii*-like dinoflagellate feeding myzocytotically on the unicellular red algae *Porphyridium* sp. European Journal of Phycology, 1997, 32(2): 133-140.
- [104] Parrow M W, Burkholder J M. Estuarine heterotrophic cryptoperidiniopsoids (Dinophyceae): life cycle and culture studies. Journal of Phycology, 2003, 39(4): 678-696.
- [105] Calado A J, Craveiro S C, Daugbjerg N, Moestrup Ø. Ultrastructure and LSU rDNA-based phylogeny of *Esoptrodinium gemma* (Dinophyceae), with notes on feeding behavior and the description of the flagellar base area of a planozygote. Journal of Phycology, 2006, 42(2): 434-452.
- [106] Takano Y, Horiguchi T. Surface ultrastructure and molecular phylogenetics of four unarmored heterotrophic dinoflagellates, including the type species of the genus *Gyrodinium* (Dinophyceae). Phycological Research, 2004, 52(2): 107-116.
- [107] Jeong H J, Ha J H, Yoo Y D, Park J Y, Kim J H, Kang N S, Kim T H, Kim H S, Yih W H. Feeding by the *Pfiesteria*-like heterotrophic dinoflagellate *Luciella masanensis*. Journal of Eukaryotic Microbiology, 2007, 54(3): 231-241.
- [108] Tillmann U, Reckermann M. Dinoflagellate grazing on the raphidophyte *Fibrocapsa japonica*. Aquatic Microbial Ecology, 2002, 26(3): 247-257.
- [109] Park M G, Lee H, Kim K Y, Kim S. Feeding behavior, spatial distribution and phylogenetic affinities of the heterotrophic dinoflagellate *Oxyphysis oxytoxoides*. Aquatic Microbial Ecology, 2011, 62(3): 279-287.
- [110] Kang N S, Jeong H J, Moestrup Ø, Shin W, Nam S W, Park J Y, De Salas M F, Kim K W, Noh J H. Description of a new planktonic mixotrophic dinoflagellate *Paragymnodinium shiwhaense* n. gen., n. sp. from the coastal waters off western Korea; morphology, pigments, and ribosomal DNA gene sequence. Journal of Eukaryotic Microbiology, 2010, 57(2): 121-144.
- [111] Siano R, Montresor M. Morphology, ultrastructure and feeding behaviour of *Protoperidinium vorax* sp. nov. (Dinophyceae, Peridinales). European Journal of Phycology, 2005, 40(2): 221-232.
- [112] Kang N S, Jeong H J, Yoo Y D, Yoon E Y, Lee K H, Lee K, Kim G. Mixotrophy in the newly described phototrophic dinoflagellate *Wołoszynskia cincta* from western Korean waters; feeding mechanism, prey species and effect of prey concentration. Journal of Eukaryotic Microbiology, 2011, 58(2): 152-170.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 31, No. 20 October, 2011 (Semimonthly)

CONTENTS

- Community structure and diversity of macrobenthos in the intertidal zones of Yangshan Port WANG Baoqiang, XUE Junzeng, ZHUANG Hua, et al (5865)
- Variation characteristics of macrobenthic communities structure in tianjin coastal region in summer FENG Jianfeng, WANG Xiuming, MENG Weiqing, et al (5875)
- Analysis of habitat connectivity of the Yunnan snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*) using landscape genetics XUE Yadong, LI Li, LI Diqiang, WU Gongsheng, et al (5886)
- Study on the spatial pattern of wetland bird richness and hotspots in Sanjiang Plain LIU Jiping, LÜ Xianguo (5894)
- Dynamic analysis of coastal region cultivated land landscape ecological security and its driving factors in Jiangsu WANG Qian, JIN Xiaobin, ZHOU Yinkang (5903)
- Landscape pattern gradient on tree canopy in the central city of Guangzhou, China ZHU Yaojun, WANG Cheng, JIA Baoquan, et al (5910)
- Research on dynamic changes of landscape structure and land use eco-security; a case study of Jiansanjiang land reclamation area LIN Jia, SONG Ge, SONG Siming (5918)
- Shangri-La county ecological land use planning based on landscape security pattern LI Hui, YI Na, YAO Wenjing, WANG Siqi, et al (5928)
- Changes of paddy field landscape and its influence factors in a typical town of south Jiangsu Province ZHOU Rui, HU Yuanman, SU Hailong, et al (5937)
- Species composition and succession of swamp vegetation along grazing gradients in the Zoige Plateau, China HAN Dayong, YANG Yongxing, YANG Yang, et al (5946)
- Characteristics and influence factors of the swamp degradation under the stress of grazing in the Zoige Plateau LI Ke, YANG Yongxing, YANG Yang, et al (5956)
- Variation of organic pollution in the last twenty years in the Qinzhou bay and its potential ecological impacts LAN Wenlu (5970)
- Response of radial growth Chinese pine (*Pinus tabulaeformis*) to climate factors in Wanxian Mountain of He'nan Province PENG Jianfeng, YANG Airong, TIAN Qinhua (5977)
- Vegetation and species diversity change analysis in 50 years in Tashan Mountain, Shandong Province, China GAO Yuan, CHEN Yufeng, DONG Heng, et al (5984)
- Effect of urban heat island on plant growth and adaptability of leaf morphology constitute WANG Yating, FAN Lianlian (5992)
- Effects of shading on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters in leaves of the endangered plant *Thuja sutchuenensis* LIU Jianfeng, YANG Wenjuan, JIANG Zeping, et al (5999)
- Effects of shading on growth and quality of triennial *Clematis manshurica* Rupr. HAN Zhongming, ZHAO Shujie, LIU Cuijing, et al (6005)
- Allelopathic effect of extracts from *Artemisia sacrorum* leaf and stem on four dominant plants of enclosed grassland on Yunwu Mountain WANG Hui, XIE Yongsheng, YANG Yali, et al (6013)
- Effects of soil base cation composition on plant distribution and diversity in coastal wetlands of Hangzhou Bay, East China WU Tonggui, WU Ming, YU Mukui, et al (6022)
- Species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi of *Stipa* L. in alpine grassland in northern Tibet in China CAI Xiaobu, PENG Yuelin, YANG Minna, et al (6029)
- Water consumption and annual variation of transpiration in mature *Acacia mangium* Plantation ZHAO Ping, ZOU Lvliu, RAO Xingquan, et al (6038)
- Foliar phenotypic plasticity of a warm-temperate shrub, *Vitex negundo* var. *heterophylla*, to different light environments in the field DU Ning, ZHANG Xiuru, WANG Wei, et al (6049)

An case study on vegetation stability in sandy desertification land; determination and comparison of the resilience among communities after a short period of extremely aridity disturbanc	ZHANG Jiyi, ZHAO Halin (6060)
Response of soil quality indicators to comprehensive amelioration measures in coastal salt-affected land	SHAN Qihua, ZHANG Jianfeng, RUAN Weijian, et al (6072)
Fine-scale spatial associations of <i>Stipa krylovii</i> and <i>Stellera chamaejasme</i> population in alpine degraded grassland	ZHAO Chengzhang, REN Heng (6080)
The response of community-weighted mean plant functional traits to environmental gradients in Yanhe river catchment	GONG Shihui, WEN Zhongming, SHI Yu (6088)
Ozone stress increases lodging risk of rice cultivar Liangyoupeijiu; a FACE study	WANG Yunxia, WANG Xiaoying, YANG Lianxin, et al (6098)
Effect of sugarcane//soybean intercropping and reduced nitrogen rates on sugarcane yield, plant and soil nitrogen	YANG Wenting, LI Zhixian, SHU Lei, et al (6108)
Effect of wetting duration on nitrogen fixation of biological soil crusts in Shapotou, Northern China	ZHANG Peng, LI Xinrong, HU Yigang, et al (6116)
Effects of zinc on the fruits' quality of two eggplant varieties	WANG Xiaojing, WANG Huimin, WANG Fei, et al (6125)
Rapid light-response curves of PS II chlorophyll fluorescence parameters in leaves of <i>Salix leucopithecia</i> subjected to cadmium-ion stress	QIAN Yongqiang, ZHOU Xiaoxing, HAN Lei, et al (6134)
Physiological Response of <i>Mirabilis jalapa</i> Linn. to Lead Stress by FTIR Spectroscopy	XUE Shengguo, ZHU Feng, YE Sheng, et al (6143)
Physiological response of <i>Zoysia japonica</i> to Cd ²⁺	LIU Junxiang, SUN Zhenyuan, JU Guansheng, et al (6149)
Biosorption of Cd ²⁺ using the fruiting bodies of two macrofungi	LI Weihuan, MENG Kai, LI Junfei, et al (6157)
Factors regulating recruitment of <i>Microcystis</i> from the sediments of the eutrophic Shanzai Reservoir	SU Yuping, LIN Hui, ZHONG Houzhang, et al (6167)
A new type of insect trap and its trapping effect on <i>Cyrtotrachelus buqueti</i>	YANG Yaojun, LIU Chao, WANG Shufang, et al (6174)
Photoperiod influences diapause induction of Oriental Fruit Moth(Lepidoptera: Tortricidae)	HE Chao, MENG Quanke, HUA Lei, et al (6180)
Influence of edge effects on arthropods communities in agroforestry ecological systems	WANG Yang, WANG Gang, DU Yingqi, et al (6186)
Dynamics of land use and its ecosystem services in China's megacities	CHENG Lin, LI Feng, DENG Huafeng (6194)
Comprehensive assessment of urban ecological risks; the case of Huaibei City	CHANG Hsiaoifei, WANG Rusong, LI Zhengguo, et al (6204)
The dynamics of surface heat status of Tangshan City in 1993—2009	JIA Baoquan, QIU Erfa, CAI Chunju (6215)
A projection-pursuit based model for evaluating the resource-saving and environment-friendly society and its application to a case in Wuhan	WANG Qianqian, ZHOU Jingxuan, LI Xiangmei, et al (6224)
Research on ecological barrier to Chang-Zhu-Tan metropolitan area	XIA Benan, WANG Fusheng, HOU Fangzhou (6231)
Optimization of urban land structure based on ecological green equivalent; a case study in Ningguo City, China	ZHAO Dan, LI Feng, WANG Rusong (6242)
Dynamic ecological footprint simulation and prediction based on ARIMA Model; a case study of Gansu Province, China	ZHANG Bo, LIU Xiuli (6251)
Review and Monograph	
A prospect for study on isolated wetland	TIAN Xuezhi, LIU Jiping (6261)
Dinoflagellate heterotrophy	SUN Jun, GUO Shujin (6270)
Research progress of microbial agents in ecological engineering	WEN Ya, ZHAO Guozhu, ZHOU Chuanbin, et al (6287)
The progress of ecological civilization construction and its indicator system in China	BAI Yang, HUANG Yuchi, WANG Min, et al (6295)

2009 年度生物学科总被引频次和影响因子前 10 名期刊*

(源于 2010 年版 CSTPCD 数据库)

排序 Order	期刊 Journal	总被引频次 Total citation	排序 Order	期刊 Journal	影响因子 Impact factor
1	生态学报	11764	1	生态学报	1.812
2	应用生态学报	9430	2	植物生态学报	1.771
3	植物生态学报	4384	3	应用生态学报	1.733
4	西北植物学报	4177	4	生物多样性	1.553
5	生态学杂志	4048	5	生态学杂志	1.396
6	植物生理学通讯	3362	6	西北植物学报	0.986
7	JOURNAL OF INTEGRATIVE PLANT BIOLOGY	3327	7	兽类学报	0.894
8	MOLECULAR PLANT	1788	8	CELL RESEARCH	0.873
9	水生生物学报	1773	9	植物学报	0.841
10	遗传学报	1667	10	植物研究	0.809

★《生态学报》2009 年在核心版的 1964 种科技期刊排序中总被引频次 11764 次,全国排名第 1;影响因子 1.812,全国排名第 14;第 1—9 届连续 9 年入围中国百种杰出学术期刊;中国精品科技期刊

编辑部主任 孔红梅

执行编辑 刘天星 段 靖

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

(半月刊 1981 年 3 月创刊)

第 31 卷 第 20 期 (2011 年 10 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 31 No. 20 2011

编 辑 《生态学报》编辑部
地址:北京海淀区双清路 18 号
邮政编码:100085
电话:(010)62941099
www.ecologica.cn
shengtaixuebao@rcees.ac.cn

主 编 冯宗炜
主 管 中国科学技术协会
主 办 中国生态学会
中国科学院生态环境研究中心
地址:北京海淀区双清路 18 号
邮政编码:100085

出 版 科 学 出 版 社
地址:北京东黄城根北街 16 号
邮政编码:100717

印 刷 北京北林印刷厂
发 行 科 学 出 版 社
地址:东黄城根北街 16 号
邮政编码:100717
电话:(010)64034563
E-mail:journal@espg.net

订 购 全国各地邮局
国外发行 中国国际图书贸易总公司
地址:北京 399 信箱
邮政编码:100044

广告经营 京海工商广字第 8013 号
许 可 证

Edited by Editorial board of
ACTA ECOLOGICA SINICA
Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
Tel:(010)62941099
www.ecologica.cn
Shengtaixuebao@rcees.ac.cn

Editor-in-chief FENG Zong-Wei
Supervised by China Association for Science and Technology
Sponsored by Ecological Society of China
Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS
Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China

Published by Science Press
Add:16 Donghuangchenggen North Street,
Beijing 100717, China

Printed by Beijing Bei Lin Printing House,
Beijing 100083, China

Distributed by Science Press
Add:16 Donghuangchenggen North
Street, Beijing 100717, China
Tel:(010)64034563
E-mail:journal@espg.net

Domestic All Local Post Offices in China
Foreign China International Book Trading
Corporation
Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元