第 35 卷 第 2 期 海 洋 学 报 Vol. 35, No. 2
2013 年 3 月 ACTA OCEANOLOGICA SINICA March 2013

Doi:10.3969/j.issn.0253-4193.2013.02.001

黄凌风,林施泉,熊源,等.微型异养鞭毛虫摄食选择性的研究进展[J].海洋学报,2013,35(2):1-8.

Huang Lingfeng, Lin Shiquan, Xiong Yuan, et al. Progress in the study of the selective feeding of heterotrophic nanoflagellate[J]. Acta Oceanologica Sinica(in Chinese),2013, 35(2):1-8.

微型异养鞭毛虫摄食选择性的研究进展

黄凌风[1,2],林施泉[1],熊源[1],陆家昌[1],吴林南[1]

(1. 厦门大学 海洋与环境学院,福建 厦门,361005;2. 福建省海陆界面生态环境重点实验室,福建 厦门,361005)

摘要: 微型异养鞭毛虫(HNF)是海洋微微型浮游生物的重要摄食者,通过摄食作用对后者的种类(或类群)组成、粒径分布、数量结构和营养价值等属性具有重要的影响,而这与 HNF 的摄食选择性有直接关系。对 HNF 摄食选择性的研究有助于深入了解 HNF 在海洋微食物环乃至整个海洋生态系统中的作用。就国际上已开展的 HNF 摄食选择性相关研究进行了回顾,分析和总结了影响 HNF 选择性摄食的关键因素,如食物大小、游动性、营养价值及食物细胞表面的生化结构特征等,并重点介绍了 HNF 摄食选择性形成的主要机制以及 HNF 的选择性摄食在调节海洋微微型浮游生物群落结构中的作用。

关键词: 微型异养鞭毛虫;微微型浮游生物;异养细菌;摄食选择性

中图分类号: Q945.11 **文献标识码:** A **文章编号:** 0253-4193(2013)02-0001-08

1 引言

30 多年来,随着全球海洋通量联合研究(JGOFS)、全球海洋真光层研究(GOEZS)、全球海洋生态系统动力学研究(GLOBEC)、海岸带陆海相互作用研究(LOICZ)和海洋生物地球化学与生态系统整合研究(IMBER)等重大国际海洋研究计划的陆续开展,人们对海洋生态系统的认识有了很大的提高,微型、微微型浮游生物及其所组成微食物环在海洋生态系统的物流、能流和生源要素的生物地球化学循环中的巨大作用得到了前所未有的重视[1]。

海洋微型异养鞭毛虫(Heterotrophic Nanoflagellate, HNF)的摄食生态学研究是国际微食物环与海洋生态系统研究的热点之一[2]。HNF 是海洋微微型浮游生物(picoplankton,包括异养细菌、蓝细菌和微微型真核藻类)的重要消费者,对后者的种类(或类群)组成、粒径分布、数量结构和营养价值等属性具有重要的影响,这与 HNF 的摄食选择性有直接关系。因此,多年来 HNF 的摄食选择性问题备受海洋生态学家的关注,在 HNF 对异养细菌的摄食选择性研究方面已取得了重要的成果[3]。但至今为止,关于 HNF 对蓝细菌和微微型真核微藻的选择性摄食研究报道还很少[4-5]。本文主要介绍了国际上关于 HNF 的食性及摄食方式、影响 HNF 摄食选择性的主要因素、HNF 摄食选择性的形成机制以及 HNF 摄食选择性对海洋微微型浮游生物群落结构的影响的研究进展。

2 微型异养鞭毛虫的食性及摄食方式

2.1 微型异养鞭毛虫的食性

微型异养鞭毛虫(HNF)的食性常见的主要有两类,一类是吞噬营养,另一类是胞饮作用。大部分的 HNF 营吞噬营养,它们能捕获并消化颗粒食物,摄食

收稿日期: 2012-05-31;**修订日期:** 2012-12-20。

基金项目: 国家 973 计划项目课题(No. 2011CB409804);国家自然科学基金项目(No. 40876078)。

作者简介: 黄凌风(1968—),男,福建省晋江市人,教授,主要从事海洋生态学研究。E-mail:huanglf@xmu.edu.cn

对象包括微微型浮游生物(如蓝细菌、异养细菌、微微型真核藻类)[6]、较小的鞭毛虫[7]以及有机碎屑[8]等。这类 HNF 的食性还可相应地细分为异养细菌食性、蓝细菌食性、草食性(食真核浮游植物)、肉食性(食微小 HNF)以及碎屑食性等。而少数 HNF 可以通过胞饮作用从环境中吸收溶解有机物,它们能直接摄取低分子量的有机物,例如单糖和氨基酸,但对于分子量相对较高的蛋白质和多糖,则需要依靠体内的食物泡将其酶解后再吸收[9]。另外,HNF 的食性往往不是单一的,更多的表现为杂食性[10]。

2.2 异养鞭毛虫的主要摄食方式

根据鞭毛虫细胞结构的特点,Fenchel 将噬菌性的异养鞭毛虫的摄食方式归为三类[11],如图 1 所示。第一种是滤食(filter feeding),在领鞭类(Chaonoflagellate)和异鞭类(Heterokont)中比较普遍。其特点在于利用由微绒毛等细胞结构形成的过滤器截留水体中的食物颗粒。两根微绒毛的间距通常只有 0.1～0.2 μm,因此这种由微绒毛围成的类似于"衣领"的结构能有效地截留微微型浮游生物(0.2～2 μm)。当环境中的食物较小时,这种摄食方式无疑是比较高效的。第二种是拦截捕食(interception feeding),多数鞭毛虫采取这种方式捕获食物。它的特点鞭毛虫游动产生水流将食物带到虫体表面,而后被鞭毛虫直接捕获。第三种是伪足捕食(diffusion feeding),一些太阳鞭毛虫(helioflagellate)的种类以这种方式捕食,这类鞭毛虫本身一般不具备移动性,但可以利用自身具有粘性的伪足来捕获食物。

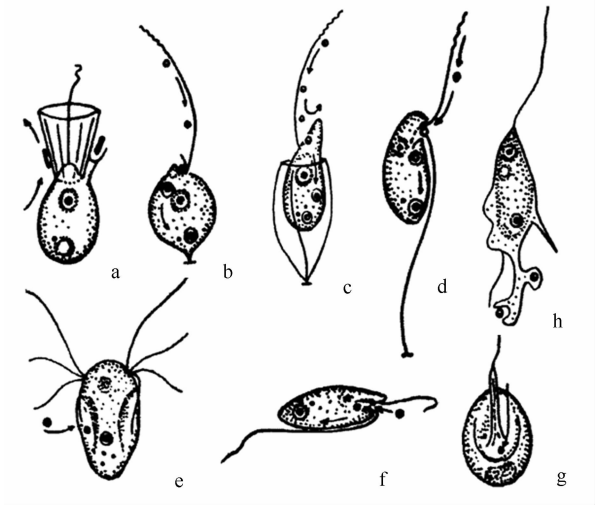

图 1 异养鞭毛虫常见的 3 种摄食方式

a. 滤食,领鞭毛虫(*Monosiga* sp.); b～e. 拦截捕食,b. 金滴虫(*Spumella* sp.), c. 杯鞭虫(*Bicosoeca* sp.), d. 舞行波豆虫(*Bodo saltans*), e. 双滴虫类; f～h. 伪足捕食,f. 波豆虫类, g. 有孔虫类, h. 尾滴虫(*Cercomonas* sp.)[10]

3 异养鞭毛虫摄食选择性的主要影响因素

3.1 食物的大小

从众多后生浮游动物的摄食研究可以看出,食物大小是影响捕食者摄食的主要因素之一[12],对于微型异养鞭毛虫也不例外。到目前为止,几乎所有已研究的 HNF 种类对不同大小的食物都具有摄食选择性[13-17]。Hahn 和 Höfle 指出每种 HNF 都偏好特定大小的细菌,对个体小的细菌,由于 HNF 对它的摄食效率比较低,所以得以生存,而个体大或形成菌落的细菌对 HNF 的摄食具有抗性[18]。因此,Pernthaler 等人还根据细胞大小将 HNF 的食物细菌分成四类:小细胞(<0.4 μm),受到 HNF 的捕食压力较小;中等大小细胞(0.4～1.6 μm),这类食物易被 HNF 捕食;受到过度捕食的细菌(1.6～2.4 μm);以及对 HNF 的捕食具有一定抗性的大细胞(>2.4 μm)[19],这种分类更加直观的反映了食物大小对 HNF 摄食的影响。Sherr 等人也认为食物的粒径对鞭毛虫的摄食有重要影响,<5 μm 的鞭毛虫是异养细菌的首要消费者,而 5～20 μm 的鞭毛虫则可能主要摄食蓝细菌等浮游植物[6]。

3.2 食物的游动性

海洋中 20%～80%浮游细菌具有游动性[20],一些种类的游动速率甚至可以达到 144 μm/s[21]。早期的研究观点认为,增大食物的游动速率能够增加异养鞭毛虫与细菌的接触几率,从而提高鞭毛虫的摄食率[22-23]。近年来,利用高分辨率显微录像活体观测技术得到的研究结果却与之截然相反[24-25]。这些结果显示,虽然增大食物的游动速率能够增加 HNF 与细菌的接触几率,但较大的游动速率(>40 μm/s)却能大大提高食物逃脱被 HNF 捕获的几率(大约有 85%的细菌可以逃脱)[24],甚至有的细菌能够迅速改变游动方向以避开捕食者[26]。因此,食物游动速率的增大反而会导致捕食者摄食率的降低。

3.3 食物的营养价值

近年来研究表明,食物的营养价值对原生动物尤其是异养鞭毛虫的摄食有着重要的影响,捕食者通常会优先选择营养价值高的食物[27-30],这与众多后生浮游动物的摄食习性相似[31]。Jürgens 和 DeMott 研究结果显示,根据食物的不同营养价值和 HNF 生长需求,HNF 的摄食表现出特定的选择偏好。在食物

充足的条件下，分别供给高营养价值（例如细菌）和低营养价值（例如微球颗粒）的食物，HNF 对细菌的摄食率远大于对微球颗粒的摄食率[32]。John 和 Davison 在研究近囊胞藻（*Paraphysomonas vestita*）对两种相近大小浮游植物的摄食时，发现该鞭毛虫对 C/N 比值较低（即较高营养价值）的球等鞭金藻（*Isochrysis galbana*）具有更高的摄食率[33]。HNF 在生长过程中，不仅偏好高氮的食物，对于磷营养的需求也是如此。Shannon 等的研究指出，丹麦赭球虫（*Ochromonas danica*）对生长于低磷培养液中的细菌的摄食率低于生长在高磷培养液的细菌[30]。

3.4　食物细胞表面的生化结构特征

异养鞭毛虫具有一定的化学感受能力[34]，已有研究还显示食物细胞表面的生化结构能影响 HNF 的趋化性[24,27]，进而介导 HNF 的选择性摄食。Matz 等在乳胶颗粒表面包被不同化学物质（包括蛋白质 A、淀粉、牛血清蛋白、聚半乳糖醛酸和聚二乙醇）用以喂食一种金滴虫（*Spumella* sp.），同时利用高分辨率显微录像技术发现该鞭毛虫可以通过细胞表面受体识别已捕获的不同食物，并对其进行不同的处理，其中一部分食物被转移到细胞内消化吸收，另一部分则直接被丢弃[24]。另外，食物细胞表面的脂肪酸[35]和氨基酸组成[36]也能影响原生动物的摄食选择性。

另外，已有的研究表明，异养鞭毛虫或食物的密度[10]、生理状态（死或活，不同生长期等）[23,37]以及食物细胞形态[38]、表面的物理化学性状（如疏水性、电荷）[5,24,39]和化学防卫机制（如分泌某些胞外多聚物、毒素）[40-41]等也是影响异养鞭毛虫摄食选择性的重要因素（如图 2）。

综上所述，由于 HNF 及其食物——微微型浮游生物种类的多样性，摄食过程的复杂性以及生活环境的变化等多种因素的影响，必然导致 HNF 的摄食呈现出选择性，而且，选择性摄食往往不是由于单纯的一个因素，而是各个因素共同作用的结果。

4　异养鞭毛虫选择性摄食的机制

4.1　食物的抵抗机制

已有的研究表明，细菌的一些表型特征有助于自身逃脱鞭毛虫的捕食。有的细菌在生长过程中会自主分泌胞外聚合物并形成菌丝，这种表型特征虽然并非由来自鞭毛虫的捕食压力诱导形成，但却有助于细菌逃避鞭毛虫的捕食[38]。虽然这类细菌所占比例不大，但是当其他适口的细菌被 HNF 捕食殆尽时，这类

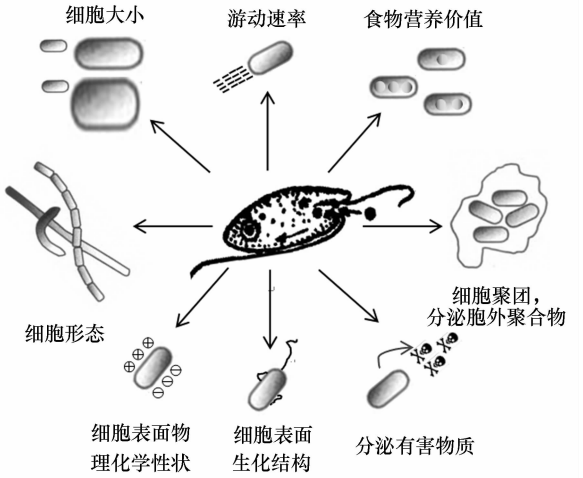

图 2 异养鞭毛虫选择性摄食的主要影响因素

细菌就会大量繁殖起来，从而影响细菌群落的组成结构。还有一部分细菌的表型特征如细胞的小型化等[42]，以及细菌保持较高的游动性[25]和分泌有毒化学物质[40]则是细菌在应对 HNF 摄食的过程中进化而来的，受 HNF 选择性摄食所诱导。另外，有的异养鞭毛虫会释放一种类似利他素（kairomones）的化学信号，能引起食物的表型特征发生改变[26,43]，从而降低异养鞭毛虫对这类食物的摄食率。

4.2　异养鞭毛虫选择性摄食的机制

目前对异养鞭毛虫选择性摄食的机制研究仍处于起步阶段，对内在机制的认识尚存在许多空白。一些学者试图从 HNF 的摄食过程来探讨其选择性摄食的机制。Montagnes 等[3]总结了 Boenigk 和 Arndt[44]与 Pfandl 等[45]的研究成果，将异养鞭毛虫的摄食过程细划为寻找、接触、捕获、处理、摄入和消化等 6 个阶段，发现各个阶段存在不同的选择机制。在寻找食物的过程中，HNF 的游动速率和食物密度分别决定了鞭毛虫的滤水体积和能接触到食物的数量，从而影响鞭毛虫对食物的选择。第二个阶段是鞭毛虫与食物的接触过程，即食物顺着由 HNF 的鞭毛运动所形成的水流方向移动到 HNF 可感知的范围。对于营直接吞噬（phagotrophy）和伪足捕食（diffusion feeding）的鞭毛虫，较大的食物能提高其接触食物的几率，因此在可食用的食物大小范围内，鞭毛虫的摄食率随食物大小的增大而增大[17]。第三个阶段是捕获食物，由于食物本身能够形成一定的抵抗策略，例如提高游动速率、形成胞外聚合物或者聚集成团，从而降低了鞭毛虫捕获食物的几率，此外细菌的疏水性、带电性也能在一定程度上影响 HNF 捕获食物的成功率。第

四个阶段是对食物的前处理，这是一个主动过程，HNF 细胞表面受体能够识别特定的食物，并且根据食物细胞表面不同的物理化学特征加以分类处理[46]。在第五个阶段，HNF 形成液泡，通过内吞作用将细胞摄入到细胞内，其中，食物的形态特征决定了是否能被摄入细胞内，对于无法摄入到细胞内的食物，有的 HNF 还可以通过细胞外消化的方式来摄食。最后一个阶段，HNF 分泌一些水解酶对食物进行消化，对于一些难以消化的种类，例如革兰氏阳性菌[47]，HNF 会主动将其排出体外或者减小对这些食物的摄食。

此外，还有一些学者试图从生化的角度来阐述 HNF 的选择性机制。他们的研究发现，异养鞭毛虫细胞膜上存在一些受体，这些受体在食物信号传导途径中发挥重要作用，并最终影响 HNF 对食物的识别和摄食。目前已研究的受体可分为两大类，分别是 G 蛋白偶联受体（GPCRs）和凝集素（Lectin）[46,48]。Hartz 等在研究尖尾虫（*Oxyrrhis marina*）体内的一种 G 蛋白激酶时发现，当该激酶活性受到抑制时，尖尾虫的趋化作用和捕食率明显降低[49]。Wootton 等在尖尾虫中发现了一种蛋白受体（钙离子依赖的甘露糖结合凝集素），当该受体与牛血清蛋白反应后，该鞭毛虫对食物的识别受到阻碍，因此降低对食物的摄食[46]，但是目前此类的研究还不多见。

5 异养鞭毛虫摄食选择性对微微型浮游生物的影响

5.1 种群水平的影响

研究表明，异养鞭毛虫的选择性摄食对食物种群结构有着重要的影响。一些室内培养实验结果显示，HNF 的选择性摄食能改变食物种群的粒径组成[50-52]，使细菌（包括种间和种内的个体水平）的粒径分布向大小两端偏移[53]。同时 HNF 对处于分裂期的较大食物的摄食偏好，不仅能调节食物的生长率还会影响种群的现存量[17,54]。HNF 的选择性摄食也能诱导食物形态的改变，例如一些细菌在较强的 HNF 捕食压力下会形成更多的菌丝[38,51]。HNF 的摄食还能引起食物生理状态的变化。Verhagen 和 Laanbroek 发现随着异养鞭毛虫摄食压力的增大，硝化细菌的活力随之提高[55]。Šimek 等也指出 HNF 的摄食率与代谢活跃细菌的比例关系密切[56]。另外，来自 HNF 的较高的摄食压力还可能导致细菌的失活，只有摄食压力下降后，食物才能恢复正常状态[57]。

5.2 群落水平的影响

早在 1979 年，Güde 在室内连续培养实验中就观察到异养鞭毛虫捕食压力的增大会导致细菌群落结构的改变，优势种从原先的圆形细菌演变成螺旋形或者丝状的细菌类型，因此他推测 HNF 的选择性摄食对细菌群落结构的形成具有重要意义[50]。而后的 30 年间，针对这方面的研究层出不穷[57-61]，不管是室内还是现场的研究都证实了 Güde 的推测。许多学者在实验室内利用恒化培养装置研究了单种鞭毛虫对细菌群落结构的影响，这些结果表明鞭毛虫的选择性摄食能改变细菌群落的粒级结构和种类组成（表 1）。近年来，分子手段的引入为研究食物种类变化提供诸多便利。Van Hannen 等在利用变性梯度凝胶电泳（DGGE）技术结合连续培养系统的研究中得出，加入 HNF 后，蓝细菌的核酸 PCR 产物的凝胶条带发生明显变化，表明 HNF 的选择性摄食会改变蓝细菌的种类组成[62]。Jürgens 等利用原位荧光杂交技术（FISH），用不同的特异性引物与细菌核酸杂交，发现以球状和椭球状为主的 β 噬细胞菌以及拟杆菌易被 HNF 摄食，导致这些细菌的数量急剧下降；而以丝状为主的 α 和 γ 变形菌种类却得以大量繁殖并成为优势种类[60]。Šimek 等还利用寡核苷酸探针技术（rRNA-targeted oligonucleotide probes）研究了 HNF 选择性摄食对真细菌群落结构的影响，结果发现具有菌丝的变形菌纲种类大量繁殖，导致整个群落结构发生变化[61]。

表 1 恒化培养实验异养鞭毛虫摄食选择性对细菌群落的影响

鞭毛虫种类	对细菌群落影响	参考文献
舞行波豆虫（*Bodo saltans*）	α 变形菌快速生长，β 变形菌种类所占比例下降	[63-64]
棕鞭藻（*Ochromonas* sp.）	中等大小种类被大量摄食，改变群落的粒级结构	[52-53]
棕鞭藻（*Ochromonas* sp.）	放线菌纲种类大量繁殖，成为优势类群	[65]
金滴虫（*Spumella* sp.）	游动速率慢的种类被大量摄食，部分种类细菌变小以增大游动速率	[25]

异养鞭毛虫对自养藻类的选择性摄食也能够影响真核藻类的群落结构。HNF 的选择性摄食会导致不同种类的自养藻类密度发生改变。Christaki 等研究了 HNF 对三类超微型浮游生物（青绿藻、聚球藻和原绿球藻）的摄食选择性，结果显示，由于对原绿球藻

的偏好摄食,海水中原绿球藻数量降低,而青绿藻数量变化不大[4]。Guillou 等人的研究也得到类似的结果[66]。HNF 的选择性摄食还能改变自养藻类的种类组成。Patterson 和 Larsen 的研究结果显示近囊胞藻(*Paraphysomonas* sp.)捕食较小的硅藻后,由于无法消化硅藻的硅质壳,会将硅藻外壳排出体外。如果该鞭毛虫对硅藻的捕食压力很高,那么水体中的 Si/P 比就会发生显著变化,因此,由该鞭毛虫对硅藻捕食所引起的营养元素再生过程的变化,将会直接影响该海区微藻的种类组成[67]。

6　结语

鞭毛虫的摄食选择性表现在多个方面,也受到多种食物因素的影响[68]。虽然近 10 年来的相关研究,尤其是近 5 年来对细菌的摄食选择性研究发展较快,已经取得了一些重要的阶段性成果,对蓝细菌和真核微藻的摄食研究也已有报道,但毕竟还是一个较新的研究领域[6]。综合已有的文献资料来看,该领域的研究仍然存在许多不足,主要表现在:(1)单因素选择性研究较多,而对几种选择性的综合研究还很少[24];(2)对异养细菌的摄食选择性研究占绝大多数,而对蓝细菌和其他微微型浮游植物摄食选择性的相关报道仍不多见[69];(3)大多研究局限于单种鞭毛虫的摄食选择性,多种鞭毛虫的协同摄食的研究还有待于开展;(4)目前报道的多数是实验室研究的成果,在现场研究方面,已有一些淡水系统的研究报道,海洋的研究还非常缺乏;(5)在海洋方面,无论是在实验室还是在自然海区,从群体的角度研究微型鞭毛虫的摄食选择性及其对被食者群落结构影响和调控作用几近空白。可见,在微微型异养鞭毛虫的摄食选择性领域仍然存在广阔的研究空间,需要更多的科学家来共同促进这项研究。

参考文献:

[1] 黄凌风,郭丰. 微食物环及其在能流,物流过程中的作用[M]//唐启升,苏纪兰. 中国海洋生态系统动力学研究:关键科学问题与研究发展战略. 北京:科学出版社,2000:212—217.

[2] 黄凌风,潘科,郭丰,等. 异养性海洋鞭毛虫摄食生态学研究进展[J]. 海洋科学,2006,30(4):78—82.

[3] Montagnes D J S, Barbosa A B, Boenigk J, et al. Selective feeding behaviour of key free-living protists: avenues for continued study[J]. Aquat Microb Ecol, 2008, 53(1): 83—98.

[4] Christaki U, Vázquez-Domínguez E, Courties C, et al. Grazing impact of different heterotrophic nanoflagellates on eukaryotic (*Ostreococcus tauri*) and prokaryotic picoautotrophs (*Prochlorococcus* and *Synechococcus*)[J]. Environ Microbiol, 2005, 7(8): 1200—1210.

[5] Zwirglmaier K, Spence E, Zubkov M V, et al. Differential grazing of two heterotrophic nanoflagellates on marine *Synechococcus* strains[J]. Environ Microbiol, 2009, 11(7): 1767—1776.

[6] Sherr E B, Sherr B F. Significance of predation by protists in aquatic microbial food webs[J]. Antonie van Leeuwenhoek, 2002, 81: 293—308.

[7] Martín-Cereceda M, Williams R A J, Novarino G. Easy visualization of the protist *Oxyrrhis marina* grazing on a live fluorescently labelled heterotrophic nanoflagellate[J]. Curr Microbiol, 2008, 57(1): 45—50.

[8] Sleigh M A. Trophic strategies[M]//Leadbeater B S C, Green J C. The Flagellates: Unity, Diversity and Evolution. London: Taylor & Francis, 2000: 147—165.

[9] Marchant H J, Scott F J. Uptake of sub-micrometre particles and dissolved organic material by Antarctic choanoflagellates[J]. Mar Ecol Prog Ser, 1993, 92: 59—59.

[10] Boenigk J, Arndt H. Bacterivory by heterotrophic flagellates: community structure and feeding strategies[J]. Antonie van Leeuwenhoek, 2002, 81: 465—480.

[11] Fenchel T. Flagellate design and function[M]// Patterson D J, Larsen J. Ecology of Protozoa: The Biology of Free-living Phagotrophic Protists. Madison: Science Tech Publishers, 1987: 7—19.

[12] Hansen B W, Bjørnsen P K, Hansen P J. The size ratio between planktonic predators and their prey[J]. Limnol Oceanogr, 1994, 39(2): 395—403.

[13] Andersson A, Larsson U, Hagstr M Å. Size-selective grazing by a microflagellate on pelagic bacteria[J]. Mar Ecol Prog Ser, 1986, 33: 51—57.

[14] Holen D A, Boraas M E. The feeding behavior of *Spumella* sp. as a function of particle size: implications for bacterial size in pelagic systems[J]. Hydrobiologia, 1991, 220(1): 73—88.

[15] Monger B C, Landry M R. Prey-size dependency of grazing by free—living marine flagellates[J]. Mar Ecol Prog Ser, 1991, 74: 239—248.

[16] Epstein S S, Shiaris M P. Size-selective grazing of coastal bacterioplankton by natural assemblages of pigmented flagellates, colorless flagellates, and ciliates[J]. Microb Ecol, 1992, 23(3): 211—225.

[17] González J M. Efficient size-selective bacterivory by phagotrophic nanoflagellates in aquatic ecosystems[J]. Mar Biol, 1996, 126(4): 785—789.

[18] Hahn M W, Höfle M G. Grazing of protozoa and its effect on populations of aquatic bacteria[J]. FEMS Microbiol Ecol, 2001, 35(2): 113—121.

[19] Pernthaler J, Sattler B, Šimek K, et al. Top-down effects on the size-biomass distribution of a freshwater bacterioplankton community[J]. Aquat Microb Ecol, 1996, 10(3): 255—263.

[20] Fenchel T. Eppur si muove: many water column bacteria are motile[J]. Aquat Microb Ecol, 2001, 24(2): 197—201.

[21] Mitchell J G, Pearson L, Dillon S, et al. Natural assemblages of marine bacteria exhibiting high-speed motility and large accelerations[J]. Appl Environ Microbiol, 1995, 61(12): 4436—4440.

[22] Monger B C, Landry M R. Size-selective grazing by heterotrophic nanoflagellates: an analysis using live-stained bacteria and dual-beam flow cytometry[J]. Arch Hydrobiol Beih Ergebn Limnol, 1992, 37: 173—185.

[23] González J M, Sherr E B, Sherr B F. Differential feeding by marine flagellates on growing versus starving, and on motile versus nonmotile, bacterial prey[J]. Mar Ecol Prog Ser, 1993, 102: 257—267.

[24] Matz C, Boenigk J, Arndt H, et al. Role of bacterial phenotypic traits in selective feeding of the heterotrophic nanoflagellate *Spumella* sp. [J]. Aquat Microb Ecol, 2002, 27(2): 137—148.

[25] Matz C, Jürgens K. High motility reduces grazing mortality of planktonic bacteria[J]. Appl Environ Microbiol, 2005, 71(2): 921—929.

[26] Jürgens K, Matz C. Predation as a shaping force for the phenotypic and genotypic composition of planktonic bacteria[J]. Antonie van Leeuwenhoek, 2002, 81: 413—434.

[27] Boenigk J, Matz C, Jürgens K, et al. The influence of preculture conditions and food quality on the ingestion and digestion process of three species of heterotrophic nanoflagellates[J]. Microb Ecol, 2001, 42(2): 168—176.

[28] Davidson K, Roberts E C, Wilson A M, et al. The role of prey nutritional status in governing protozoan nitrogen regeneration efficiency[J]. Protist, 2005, 156(1): 45—62.

[29] Vázquez-Domínguez E, Casamayor E O, Català P, et al. Different marine heterotrophic nanoflagellates affect differentially the composition of enriched bacterial communities[J]. Microb Ecol, 2005, 49(3): 474—485.

[30] Shannon S P, Chrzanowski T H, Grover J P. Prey food quality affects flagellate ingestion rates[J]. Microb Ecol, 2007, 53(1): 66—73.

[31] Sterner R W. *Daphnia* growth on varying quality of *Scenedesmus*: mineral limitation of zooplankton[J]. Ecology, 1993, 74(8): 2351—2360.

[32] Jürgens K, Demott W R. Behavioral flexibility in prey selection by bacterivorous nanoflagellates[J]. Limnol Oceanogr, 1995, 40(8): 1503—1507.

[33] John E H, Davidson K. Prey selectivity and the influence of prey carbon:nitrogen ratio on microflagellate grazing[J]. J Exp Mar Biol Ecol, 2001, 260(1): 93—111.

[34] Sibbald M J, Albright L J, Sibbald P R. Chemosensory responses of a heterotrophic microflagellate to bacteria and several nitrogen compounds [J]. Mar Ecol Prog Ser, 1987, 36: 201—204.

[35] Ederington M C, Mcmanus G B, Harvey H R. Trophic transfer of fatty acids, sterols, and a triterpenoid alcohol between bacteria, a ciliate, and the copepod *Acartia tonsa*[J]. Limnol Oceanogr, 1995, 40(5): 860—867.

[36] Wolfe G V. The chemical defense ecology of marine unicellular plankton: constraints, mechanisms, and impacts[J]. Biol Bull, 2000, 198(2): 225—244.

[37] Flynn K J, Davidson K, Cunninghamb A. Prey selection and rejection by a microflagellate; implications for the study and operation of microbial food webs[J]. J Exp Mar Biol Ecol, 1996, 196(1): 357—372.

[38] Hahn M W, Moore E R, Höfle M G. Bacterial filament formation, a defense mechanism against flagellate grazing, is growth rate controlled in bacteria of different phyla[J]. Appl Environ Microbiol, 1999, 65(1): 25—35.

[39] Matz C, Jürgens K. Effects of hydrophobic and electrostatic cell surface properties of bacteria on feeding rates of heterotrophic nanoflagellates[J]. Appl Environ Microbiol, 2001, 67(2): 814—820.

[40] Matz C, Deines P, Boenigk J, et al. Impact of violacein-producing bacteria on survival and feeding of bacterivorous nanoflagellates[J]. Appl Environ Microbiol, 2004, 70(3): 1593—1599.

[41] Deines P, Matz C, Jürgens K. Toxicity of violacein-producing bacteria fed to bacterivorous freshwater plankton[J]. Limnol Oceanogr, 2009, 54(4): 1343—1352.

[42] Boenigk J, Stadler P, Wiedlroither A, et al. Strain-specific differences in the grazing sensitivities of closely related ultramicrobacteria affiliated with the *Polynucleobacter* cluster[J]. Appl Environ Microbiol, 2004, 70(10): 5787—5793.

[43] Roberts E C, Legrand C, Steinke M, et al. Mechanisms underlying chemical interactions between predatory planktonic protists and their prey[J]. J Plankton Res, 2011, 33(6): 833—841.

[44] Boenigk J, Arndt H. Particle handling during interception feeding by four species of heterotrophic nanoflagellates[J]. J Eukaryot Microbiol, 2000, 47(4): 350—358.

[45] Pfandl K, Posch T, Boenigk J. Unexpected effects of prey dimensions and morphologies on the size selective feeding by two bacterivorous flagel-

lates (*Ochromonas* sp. and *Spumella* sp.)[J]. J Eukaryot Microbiol, 2004, 51(6): 626—633.

[46] Wootton E C, Zubkov M V, Jones D H, et al. Biochemical prey recognition by planktonic protozoa[J]. Environ Microbiol, 2007, 9(1): 216—222.

[47] González J M, Iriberri J, Egea L, et al. Differential rates of digestion of bacteria by freshwater and marine phagotrophic protozoa[J]. Appl Environ Microbiol, 1990, 56(6): 1851—1857.

[48] Roberts E C, Wootton E C, Davidson K, et al. Feeding in the dinoflagellate *Oxyrrhis marina*: linking behaviour with mechanisms[J]. J Plankton Res, 2011, 33(4): 603—614.

[49] Hartz A J, Sherr B F, Sherr E B. Using inhibitors to investigate the involvement of cell signaling in predation by marine phagotrophic protists[J]. J Eukaryot Microbiol, 2008, 55(1): 18—21.

[50] Güde H. Grazing by protozoa as selection factor for activated sludge bacteria[J]. Microb Ecol, 1979, 5(3): 225—237.

[51] Hahn M W, Höfle M G. Grazing pressure by a bacterivorous flagellate reverses the relative abundance of *Comamonas acidovorans* PX54 and *Vibrio* strain CB5 in chemostat cocultures[J]. Appl Environ Microbiol, 1998, 64(5): 1910—1918.

[52] Hahn M W, Höfle M G. Flagellate predation on a bacterial model community: interplay of size-selective grazing, specific bacterial cell size, and bacterial community composition[J]. Appl Environ Microbiol, 1999, 65(11): 4863—4872.

[53] Posch T, Šimek K, Vrba J, et al. Predator-induced chancres of bacterial size-structure and productivity studied on an experimental microbial community[J]. Aquat Microb Ecol, 1999, 18(3): 235—246.

[54] Sherr B F, Sherr E B, Mcdaniel J. Effect of protistan grazing on the frequency of dividing cells in bacterioplankton assemblages[J]. Appl Environ Microbiol, 1992, 58(8): 2381—2385.

[55] Verhagen F J M, Laanbroek H J. Effects of grazing by flagellates on competition for ammonium between nitrifying and heterotrophic bacteria in chemostats[J]. Appl Environ Microbiol, 1992, 58(6): 1962—1969.

[56] Šimek K, Macek M, Seda J, et al. Possible food chain relationships between bacterioplankton, protozoans, and cladocerans in a reservoir[J]. Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie, 1990, 75(5): 583—596.

[57] Del Giorgio P A, Gasol J M, Vaqué D, et al. Bacterioplankton community structure: protists control net production and the proportion of active bacteria in a coastal marine community[J]. Limnol Oceanogr, 1996, 41(6): 1169—1179.

[58] González J M, Sherr E B, Sherr B F. Size-selective grazing on bacteria by natural assemblages of estuarine flagellates and ciliates[J]. Appl Environ Microbiol, 1990, 56(3): 583—589.

[59] Jürgens K, Güde H. The potential importance of grazing-resistant bacteria in planktonic systems[J]. Mar Ecol Prog Ser, 1994, 112: 169—188.

[60] Jürgens K, Pernthaler J, Schalla S, et al. Morphological and compositional changes in a planktonic bacterial community in response to enhanced protozoan grazing[J]. Appl Environ Microbiol, 1999, 65(3): 1241—1250.

[61] Šimek K, Kojecká P, Nedoma J, et al. Shifts in bacterial community composition associated with different microzooplankton size fractions in a eutrophic reservoir[J]. Limnol Oceanogr, 1999, 44(7): 1634—1644.

[62] Van Hannen E J, Veninga M, Jaap B, et al. Genetic changes in the bacterial community structure associated with protistan grazers[J]. Arch Hydrobiol, 1999, 145(1): 25—38.

[63] Šimek K, Vrba J, Pernthaler J, et al. Morphological and compositional shifts in an experimental bacterial community influenced by protists with contrasting feeding modes[J]. Appl Environ Microbiol, 1997, 63(2): 587—595.

[64] Pernthaler J, Posch T, Šimek K, et al. Contrasting bacterial strategies to coexist with a flagellate predator in an experimental microbial assemblage[J]. Appl Environ Microbiol, 1997, 63(2): 596—601.

[65] Pernthaler J, Posch T, Šimek K, et al. Predator-specific enrichment of actinobacteria from a cosmopolitan freshwater clade in mixed continuous culture[J]. Appl Environ Microbiol, 2001, 67(5): 2145—2155.

[66] Guillou L, Jacquet S, Chr Tiennot-Dinet M-J, et al. Grazing impact of two small heterotrophic flagellates on *Prochlorococcus* and *Synechococcus* [J]. Aquat Microb Ecol, 2001, 26(2): 201—207.

[67] Patterson D J, Larsen J. The biology of free-living heterotrophic flagellates[M]. Oxford: Clarendon Press, 1991.

[68] Pernthaler J. Predation on prokaryotes in the water column and its ecological implications[J]. Nat Rev Microbiol, 2005, 3(7): 537—546.

[69] Christaki U, Courties C, Karayanni H, et al. Dynamic characteristics of *Prochlorococcus* and *Synechococcus* consumption by bacterivorous nanoflagellates[J]. Microb Ecol, 2002, 43(3): 341—352.

Progress in the study of the selective feeding of heterotrophic nanoflagellate

HUANG Lingfeng[1,2], LIN Shiquan[1], XIONG Yuan[1], LU Jiachang[1], WU Linnan[1]

(1. *College of Oceanography and Environmental Science, Xiamen University, Xiamen*, 361005, *China*; 2. *Fujian Provincial Key Laboratory for Coastal Ecology and Environmental Studies, Xiamen University, Xiamen* 361005, *China*)

Abstract: Heterotrophic nanoflagellate (abbr., HNF) is the principal consumer of picoplankton in marine ecosystem. Recognizing its selective feeding impact is essential to evaluate the role of HNF in the marine microbial food web. Over the last few decades, there has been a concerted effort by many researchers to the understanding of selective grazing behaviors among HNF. This paper, (1) summarize current knowledge on factors affecting HNF selective feeding; (2) discuss mechanisms involved in HNF selective feeding; (3) review the influence of HNF selective feeding on the shape, size structure, taxonomic composition and physiological status of picoplankton communities.

Key words: heterotrophic nanoflagellate; picoplankton; heterotrophic bacteria; selective feeding