

红色中缢虫的生物学特征及其爆发赤潮成因分析

Biological characteristics of *Mesodinium rubrum* and analysis of causes of its blooms

王璐^{1,2}, 韩笑天², 张洪亮³, 刘亚林^{1,2}, 白洁¹, 邹景忠²

(1. 中国海洋大学 海洋生态与环境教育部重点实验室, 山东 青岛 266100; 2. 中国科学院 海洋研究所 海洋生态与环境科学重点实验室, 山东 青岛 266071; 3. 国家海洋局 北海监测中心, 山东 青岛 266033)

中图分类号: Q179.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096(2008)02-0080-05

海洋纤毛虫红色中缢虫 (*Mesodinium rubrum*) 是一种全世界广泛分布的赤潮生物, 从热带、温带至极地水域都有分布, 以河口沿岸、上升流区比较常见^[1]。作为一种具有部分自养性的浮游动物, 虽然自身没有毒性, 但引发赤潮时会大量消耗水体中的营养盐和溶解氧, 使有机物积累, 造成近岸甲壳类和软体类动物死亡^[1,2], 影响其他浮游植物的光合作用^[3], 引起了国际上的广泛重视。许多科学家对其形态分类、地理分布和生态特点等进行了系列研究, 取得了一定进展。但由于其易破碎、难培养, 使得长期培养和保种问题一直未得到解决, 以致对其生活和生理特性等了解甚少。在中国, 对该赤潮生物研究的文献报道还很少, 近年随着其引发赤潮呈频率上升、规模扩大、危害加重的趋势, 从而激起了人们的研究兴趣。作者就近年来国内外对其地理分布和生态特征的研究进展作一综述, 并尝试探讨其形成赤潮的生态学机制, 为赤潮的防治提供科学依据。

1 生物学特征

红色中缢虫是已知中缢虫属 6 个种中的一个种。它区别于其他种的明显特征是体内含有红色内共生色素体^[4], 因此形成赤潮时水色多为红色。本种长度一般为 30 ~ 50 μm , 环赤道区形成一不明显的缢缩, 从而将虫体分成前后两部。纤毛位于虫体缢缩区, 分成前后两部分, 前部向前、中、后三个方向发出, 其长度可超出锥部的一倍^[4]。侧面观顶端通常可见胞口, 具有可伸出的毒丝泡, 顶面观可见其纤毛呈多行规则排布 (图 1)。Crawford 和 Lindholm 等^[5]也描述了爆发赤潮时采集到的红色中缢虫的亚显微结构。

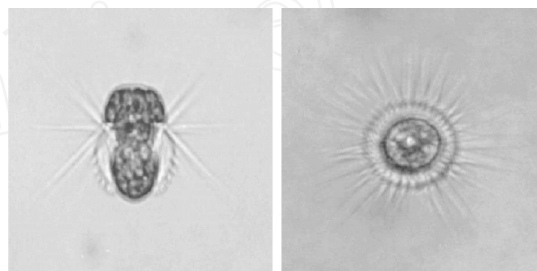


图 1 红色中缢虫形态^[6]

a. 侧面观; b. 顶面观

红色中缢虫具有特殊的内共生结构, 使得在其营养方式上产生很大的争论。早期浮游生物学家将其归为浮游动物或浮游植物, 存在严重混淆^[7]。但是现在普遍认为它是浮游植物, 因为它的光合作用能力已经得到证实, 具有自养特性^[8~11]。有报道红色中缢虫在上升流水域发生赤潮时的叶绿素质量浓度高达 1 000 $\mu\text{g/L}$ ^[12], 是该水域主要的初级生产者。近几年, Yih、Smith 和 Johnson 等^[11~13]通过对红色中缢虫的室内培养试验, 证实了它的异养能力, 因此红色中缢虫也被定义为兼养性纤毛虫或专性混合营养的生物^[9,14]。但是, Yih^[11]在培养研究中认为红色中缢虫对隐藻进行捕食, 其主要作用不是满

收稿日期: 2007-01-20; 修回日期: 2007-06-10

基金项目: 青岛市海洋与渔业局项目 (HB2007002); 中国科学院知识创新工程重要方向项目 (KZCX2-YW-208-01); 山东省 2006 年度博士后科研项目 (200602012); 国家重点基础研究发展计划项目 (2006CB400602); 国家自然科学基金项目 (40376040)

作者简介: 王璐 (1980-), 女, 山东青岛人, 硕士研究生, 主要从事海洋生态与环境科学研究, E-mail: wanglu0604@hotmail.com; 韩笑天, 通讯作者, 主要从事海洋微藻研究, 电话: 0532-82898597, E-mail: xthn@ms.qdio.ac.cn

足营养需求,而是提供自身叶绿素的一种偶发事件。Johnson 和 Gustafson^[13,15]也提出红色中缢虫对隐藻的捕食是阶段性的。近期关于对浮游细菌喂养兼养性隐藻的报道使红色中缢虫的营养关系变得更加复杂^[15~17]。因此有关其营养方式还有待进一步研究。

赤潮发生时,红色中缢虫体积会发生显著变化,个体大小从 15 ~ 70 μm 不等^[5,18]。同样,Mouritsen^[19]在卡特加特海峡西南部奥尔胡斯湾也发现了两种大小不同的红色中缢虫个体(小个体 15 μm $\times$ 12 μm ;大个体 25 μm $\times$ 22 μm),小个体的红色中缢虫主要分布在中间水层,很少分布在表层和底部,大个体分布比较一致,并且在底部也较多。Pérez 等^[20]也发现小个体红色中缢虫多分布在叶绿素值较高的次表层,而避免出现在表层和底部。Rychert^[21]报道在 Gdańsk basin 发现的红色中缢虫也同时存在大小两种个体(12.5 ~ 16 μm 和 25 ~ 32 μm),而且大个体在较深水体中占主要优势。由此作者认为大小不同个体的红色中缢虫不仅形态大小不同而且生态分布特征也可能不同。

红色中缢虫能在短时间内爆发赤潮,与其相对较快的生长速率密切相关。据报道,Leakey^[22]调查普利茅斯海峡中的红色中缢虫时,其生长速率比其他纤毛虫要快,为 0.41 ~ 0.68 d^{-1} 。Yih 等^[11]从韩国中西部海域 Gomsu 湾采集的红色中缢虫的生长速率在兼养环境中达到了 0.52 d^{-1} ,在自养环境中达到了 0.36 d^{-1} ,由此推断红色中缢虫的繁殖方式以无性繁殖为主。在室内培养过程中,同时观察到了少数形状不规范的大个体,被推测与有性繁殖有关^[12]。这种以无性繁殖为主的繁殖方式以及较快的分裂速度,能使红色中缢虫在较短的时间内达到一个较高的密度,从而爆发赤潮。

红色中缢虫呈“之”字形游泳方式,先前 Bary 和 Powers^[23,24]报道的游泳速度为 0.6 ~ 2 mm/s ,后来 Johnson^[13]和 Lindholm^[25]分别报道其速度可达 8 mm/s 和 5 mm/s 。这种较快的移动速度对它的垂直迁移起到了重要作用,使其可以下潜到 200 m 的水深。

2 分布

2.1 地理分布

红色中缢虫是 Leeuwenhoek 在 1676 年第一次发现的,并且由 Darwin 在 1839 年 Beagle 海域再次发现。

红色中缢虫分布较广,从极地到赤道地区的水

域都有分布。如 Gibson 等^[26]报道在南极洲东部有越冬的红色中缢虫种群,Witek,Lagus 等^[27,28]分别报道了波罗的海南部和北部的红色中缢虫。红色中缢虫赤潮的发生也是全球普遍的,在下加利福尼亚水域^[29],南安普敦水域^[30,31],西班牙 Ría de Vigo 水域^[32],日本 tanabe 湾^[33]等温带水域,以及秘鲁沿岸^[34,35]的热带水域都有爆发赤潮的报道(图 2)。近年来随着环境的变化,红色中缢虫赤潮发生频繁,据统计,中国的胶州湾、大连湾、红海湾、大亚湾东部、珠江口的外伶仃洋、清水湾均有发生过发生赤潮的记录^[36]。其中胶州湾,仅 1999 年至 2004 年间就连续爆发了 5 次不同规模的红色中缢虫赤潮,发生面积 1 ~ 450 km^2 ,细胞密度从 1.4×10^6 个/L 至 4.1×10^7 个/L,而且春、夏、秋季都有出现,严重影响该地区渔业和旅游业的发展。2008 年奥运会在即,为保障奥帆赛场海域环境质量,开展研究,探明红色中缢虫赤潮发生原因和机制,对保障奥帆赛水上项目顺利举行具有重要意义。

2.2 垂直分布

红色中缢虫具有极强的运动性和垂直迁移能力^[7,30,32,37~39],并且有学者认为红色中缢虫向下可迁移到水域底层,并能作为生物泵将底层的营养盐携带到表层^[38],而它的向上迁移能力则和趋光性有关^[39]。也有报道认为高光照条件对红色中缢虫不利,为了躲避强光会下沉到 1.5 ~ 2 m 的深度形成不连续层^[38]。根据大量报道,红色中缢虫大多在白天的时候聚集在表层,其丰度随着深度的增加而减少,而晚上多在较深水层吸收利用营养盐,然后在白天又返回到真光层。有报道认为红色中缢虫向上的迁移速度大于向下的迁移速度,根据 Stocks' 定律计算得到其迁移速度是 0.44 mm/s ^[39~42]。另据 Vahtera 等^[17]报道,芬兰湾由于受涌升水上升的影响,表层水中的红色中缢虫密度也会迅速增大。因此,除了光照之外,营养盐和水流等因素也是影响红色中缢虫垂直分布的原因。人们认为,这种垂直移动特性是一种可以促使红色中缢虫在营养盐耗尽的表层爆发赤潮的机制。

国家海洋局北海环境监测中心. 赤潮多发原因针对性监测研究报告, 2006.

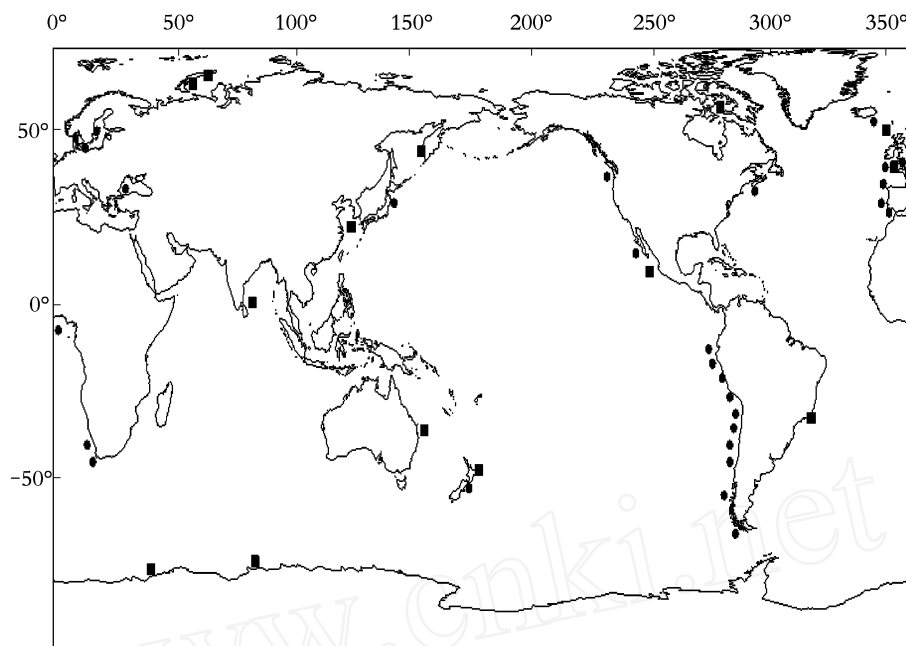


图2 红色中缢虫赤潮的世界分布^[6]

●1985 年以前; ■1985 年以后

2.3 水平分布

红色中缢虫在表层聚集就会形成一定的水平分布,分布形式与地域有关,不同的地理条件对其水平分布的影响也各不相同。墨西哥湾水平分布规模分为大($>1\,000\text{ m}$)、中($100\sim1\,000\text{ m}$)、小($1\sim100\text{ m}$)三个规模。大规模斑块和非生命过程有关,主要是受地域形状和大小、风况、潮流的影响;中规模除了受物理因素包括大规模的消散、风流模式和顺风累计外,还受迁移和生长等生命因素的影响;海陆风的循环会加强小规模斑块的形成,红色中缢虫的迁移也是形成斑块的原因^[29,43]。Villarino 等^[32]认为红色中缢虫的游泳能力能促进细胞的聚集,形成斑块。由此可见,红色中缢虫斑块的形成可能是由于物理化学作用和生物体自身的生理行为特征共同导致的。

2.4 季节分布

红色中缢虫也具有一定的季节分布特点。在南安普敦水域红色中缢虫的季节分布比较明显^[31],冬季个体的密度($2\times10^3\sim3\times10^3\text{ 个/L}$)很低,从4月份开始个体数量($90\times10^3\text{ 个/L}$)增多,6月份观察到了明显的赤潮爆发,达到了每年的最大数量(6月17日和27日分别是 $380\times10^3\text{ 个/L}$ 和 $430\times10^3\text{ 个/L}$),9月份细胞数量开始降低。Bulit 等^[43]对墨西哥沿岸的泻湖调查分析得到红色中缢虫在雨季细胞密度明显增多,可达 $350\times10^3\text{ 个/L}$ 。中国胶州湾红色中缢虫赤潮也多发生在6~9月份,水温在 $11.09\sim26.92^\circ\text{C}$,盐度 $30.07\sim31.22$,其分布密度最高达 $26.4\times10^3\text{ 个/L}$ ^[44]。由此可见,红色中缢虫多发生在温度较高的夏季和雨季,爆发赤潮时的密度一般大于 200×10^3

个/L。2000年11月中国香港牛尾海发生的红色中缢虫赤潮,细胞密度为 $500\times10^3\text{ 个/L}$ ^[44]。

3 红色中缢虫赤潮发生的环境条件及其成因分析

红色中缢虫是一种广适性生物。有报道它可以生活在 $0\sim24^\circ\text{C}$ 的温度范围内^[45]。冬季在南极洲东部 Vestfold Hills 湖,2 m 厚的冰层覆盖的水中,红色中缢虫的密度高达 $80\times10^3\text{ 个/L}$,没有发现孢囊^[26]。在 -1.6°C 的环境以及年平均水温在 26°C 以上的墨西哥热带海域都有红色中缢虫的分布^[42]。红色中缢虫不仅适应温度广,适应盐度也较广,在盐度为0的淡水中以及盐度为35的海水乃至70的高盐海水^[32]中都有红色中缢虫生存。由于红色中缢虫具有较强的迁移能力,它从营养盐较低的水层迁移到较高的水层,可见红色中缢虫也能适应较广的营养盐范围,是一种具有较强的环境耐受力赤潮原生动物。

这种对环境的广泛适应性,使得对其引发赤潮的环境条件的研究变的更加复杂。Cloern^[46]研究了旧金山湾春季爆发的红色中缢虫赤潮,认为其原因包括:由于严重的降雨和径流,使得表层水形成盐度跃层和密度跃层,春季硅藻赤潮的爆发,表层水的可溶性无机氮(DIN)被大量消耗,再加上多天来温度的急剧上升和表层水的稳定,使得具迁移能力的红色中缢虫穿过跃层到达表层引发赤潮。在波罗的海芬兰海湾,5月份爆发春季红色中缢虫赤潮时,表面水温在24 h内由 3.4°C 上升到 4.8°C ,形成了一个薄的温跃层和一个较弱的稳定水体,并且水流速度很低($0\sim2.5\text{ cm/s}$)^[38]。在巴西 São Paulo State

北岸,3月份发生红色中缢虫赤潮,当时海面平静,潮水上涨小于1 m,没有风没有云,但是3天前有3~5 cm的降雨,并且是在中午形成明显的红色水体^[39]。而在巴西南部 Santa Catarina 沿岸,8月份发生了持续不到一个星期的红色中缢虫赤潮,在开始和后期的两次取样中,天气条件发生了很大的变化,从温暖转为阴冷,盛行南风使该水域的日平均气温从21.5 下降到14.9,水体形成温度跃层,盐度受河流的影响变低,稳定性也受到影响^[47]。通过对上述发生红色中缢虫赤潮时的环境特征的分析比较,认为红色中缢虫赤潮多发生在内海、内湾、河口、上涌水域,这些地方由于降雨和径流会形成盐度跃层和温度跃层。在连续几天的高温条件下和低潮的稳定水体中,红色中缢虫能穿越跃层比其他赤潮硅藻更容易爆发赤潮。但是天气的剧烈变化(如台风和冷空气的到来)也会使红色中缢虫赤潮消亡。

除此之外,也有大量的研究报道中型浮游动物、微型浮游动物和鱼的幼苗在红色中缢虫爆发时捕食红色中缢虫^[25,47,45,49],使其赤潮消亡。Williams^[30]则研究认为赤潮斑块内部浮游动物没有持续地增长和下降模式,这种捕食压力可能是一种推测,但是这些浮游动物的捕食方式可能不能适应红色中缢虫快速的游泳方式,所以他们这种捕食行为上的缺陷使得红色中缢虫斑块不受影响而形成赤潮。

鉴于影响红色中缢虫赤潮发生因素的复杂性和形成机理的不确定性,有必要开展红色中缢虫共培养试验和实验生态研究,进一步了解红色中缢虫的生理生态特征,阐明其赤潮成因和机制,为预防和治理提供科学依据。据此建议:优先研究解决红色中缢虫分离、培养和长期保种难题,通过室内有控条件试验和现场围隔实验研究,了解红色中缢虫生长、繁殖、营养及其与生态因素的关系,有针对性地开展红色中缢虫赤潮生消全过程跟踪监测,结合室内外调查研究成果,阐明红色中缢虫赤潮生态学和海洋学机制,研究建立预警预报模式。

参考文献:

- [1] Hayes G C, Purdie D A, Williams J A. The distribution of ichthyoplankton in Southampton Water in response to low oxygen levels produced by a *Mesodinium rubrum* bloom[J]. **Fish Biol**, 1989, 34:811-813.
- [2] Kifle D, Purdie D A. The seasonal abundance of the phototrophic ciliate *Mesodinium rubrum* in Southampton Water, England[J]. **Journal of Plankton Research**, 1993, 15(7):823-833.
- [3] Kyewalyanga M, Sathyendranath S, Platt T. Effect of *Mesodinium rubrum* (*Myrionecta rubra*) on the action and absorption spectra of phytoplankton in a coastal marine inlet[J]. **Journal of Plankton Research**, 2002, 24(7):687-702.
- [4] 宋微波,胡晓钟,魏军. 海洋赤潮纤毛虫——中缢虫(*Mesodinium* spp.)的形态学及种间比较[J]. 应用与环境生态学报,1997,3(2):163-167.
- [5] Crawford D W, Lindholm T. Some observations on vertical distribution and migration of the phototrophic ciliate *Mesodinium rubrum* (*Myrionecta rubra*) in a stratified brackish inlet[J]. **Aquatic Microbial Ecology**, 1997, 13(3):267-274.
- [6] Kim H S, Yih W, Myung G. The North Pacific Marine Science Organization (PICES) XII Annual Meeting. http://www.pices.int/publications/presentations/PICES_12/pices_12_S4/Kim_1022.pdf, 2003-10-10.
- [7] Crawford D W. *Mesodinium rubrum*: the phytoplankton that wasn't[J]. **Marine Ecology Progress Series**, 1989, 58:161-174.
- [8] Ryther J H. Occurrence of red water off Peru[J]. **Nature**, 1967, 214:1318-1319.
- [9] Stoecker D K, Putt M, Davis L H, et al. Photosynthesis in *Mesodinium rubrum*: species-specific measurements and comparison to community rates[J]. **Marine Ecology progress Series**, 1991, 73(2-3):245-252.
- [10] Lindholm T. *Mesodinium rubrum*-a photosynthetic ciliate[A]. Reisser W. Algal and symbioses: planks, animals, fungi, virus, interactions explored[C]. Bristol: Biopress, 1992. 501-514.
- [11] Yih W, Kim H S, Jeong H J, et al. Ingestion of cryptophyte cells by the marine photosynthetic ciliate *Mesodinium rubrum*[J]. **Aquat Microb Ecol**, 2004, 36:165-170.
- [12] Smith W O J, Barber R T. A carbon budget for the auto-trophic ciliate *Mesodinium rubrum*[J]. **Phycol**, 1979, 15:27-33.
- [13] Johnson M D, Stoecker D K. Role of feeding in growth and photophysiology of *Myrionecta rubra*[J]. **Aquatic Microbial Ecology**, 2005, 39(3):303-312.
- [14] Stoecker D K, Michaels A E, Davis L H. Large proportion of marine planktonic ciliates found to contain functional chloroplasts[J]. **Nature**, 1987, 326:790-792.
- [15] Gustafson D E Jr, Stoecker D K, Johnson M D, et al. Cryptophyte algae are robbed of their organelles by the marine ciliate *Mesodinium rubrum*[J]. **Nature**, 2000, 405(6790):1049-1052.
- [16] Roberts E C, Laybourn-Parry J. Mixotrophic cryptophytes and their predators in the Dry Valley lakes of Antarctica[J]. **Freshwater Biol**, 1999, 41:737-746.
- [17] Vahtera E, Laanemets E, Pavelson J. Effect of upwelling on the pelagic environment and bloom-forming cyanobacteria in the western Gulf of Finland, Baltic Sea[J]. **Journal of Marine Systems**, 2005, 58:67-82.
- [18] Taylor F J R, Blackburn D J, Blackburn J. The red-water ciliate *Mesodinium rubrum* and its' incomplete symbionts: a review including new ultrastructural observations[J]. **Journal of the Fisheries Research Board of Canada**, 1971, 28:391-407.
- [19] Mouritsen L T, Richardson K. Vertical microscale patchiness in nano- and microplankton distributions in a stratified estuary[J]. **Journal of Plankton Research**, 2003, 25(7):783-797.
- [20] Pérez M T, Dolan J R, Vidussi F, et al. Diel vertical

研究综述 REVIEWS

- distribution of planktonic ciliates with the surface layer of the NW Mediterranean[J]. **Deep-Sea Research**, 2000, 47:479-503.
- [21] Rychert K. The size structure of the *Mesodinium rubrum* population in the Gdańsk Basin[J]. **Oceanologia**, 2004, 46 (3):439-444.
- [22] Leakey R J G, Burkill P H, Sleigh M A. Ciliate growth rates from Plymouth sound-comparison of direct and indirect estimates[J]. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, 1994, 74(4):849-861.
- [23] Bary B M, Stuckey R G. An occurrence in Wellington Harbour of *Cyclotrichium meunieri* Powers, a ciliate causing red water, with some additions to its morphology [J]. **Transactions of the Royal Society of New Zealand**, 1950, 78:86-92.
- [24] Powers P B A. *Cyclotrichium meunieri* sp. nov. (Protozoa, ciliate); cause of red-water in the Gulf of Marine[J]. **Biological Bulletin**, 1932, 63:74-80.
- [25] Lindholm T. *Mesodinium rubrum*-a unique photosynthetic ciliate[J]. **Adv Aquat Microbiol**, 1985, 3:1-48.
- [26] Gibson J A E, Swadling K M, Pitman T M, *et al.* Overwintering populations of *Mesodinium rubrum* (Ciliophora: Haptorida) in lakes of the Vestfold Hills, East Antarctica [J]. **Polar Bio**, 1997, 17:175-179.
- [27] Witek M. Annual changes of abundance and biomass of planktonic ciliates in the Gdansk Basin, southern Baltic [J]. **International Review of Hydrobiology**, 1998, 83 (2): 163-182.
- [28] Lagus A, Suomela J, Weithoff G, *et al.* Species-specific differences in phytoplankton responses to N and P enrichments and the N : P ratio in the Archipelago Sea, northern Baltic Sea [J]. **Journal of Plankton Research**, 2004, 26 (7): 779-798.
- [29] Packard T T, Blasco D, Barber R T. *Mesodinium rubrum* in the Baja California upwelling system [A]. Boje R, Tomczak M. Upwelling Ecosystems[C]. Berlin: Springer-Verlag, 1978. 73-89.
- [30] Williams J A. Blooms of *Mesodinium rubrum* in Southampton Water-Do they shape mesozooplankton distribution? [J]. **Journal of Plankton Research**, 1996, 18 (9): 1 685-1 697.
- [31] Kifle D, Purdie D A. The seasonal abundance of the phototrophic ciliate *Mesodinium rubrum* in Southampton Water, England[J]. **Journal of Plankton Research**, 1993, 15 (7):823-833.
- [32] Villarino M L, Figueiras F G, Jone K J, *et al.* Evidence of in situ diel vertical migration of red-tide microplankton species in Ría de Vigo [J]. **Marine Biology**, 1995, 123: 607-617.
- [33] Yoshinaga I, Kawai T, Takeuchi T, *et al.* Distribution and fluctuation of bacteria inhibiting the growth of marine red tide phytoplankton *Gymnodinium mikimotoi* in Tanabe Bay (Wakayama pref, Japan) [J]. **Fisheries Science**, 1995, 61(5): 780-786.
- [34] Barber R T, White A W, Siegelman H W. Evidence for a cryptomonad symbiont in the ciliate, *Cyclotrichium meunieri*[J]. **J Phycol**, 1969, 5:86-88.
- [35] Ryther J H. Occurrence of red-water off Peru[J]. **Nature**, 1967, 214:1 318-1 319.
- [36] 国家海洋局. 中国近海赤潮生物图谱[M]. 北京: 海洋出版社, 2004. 101.
- [37] Passow U. Vertical migration of *Gonyaulax catenata* and *Mesodinium rubrum* [J]. **Marine Biology**, 1991, 110:455-446.
- [38] Olli K, Heiskanen A S, Lohikari K. Vertical migration of autotrophic micro-organisms during a vernal bloom at the coastal Baltic Sea-coexistence through niche separation [J]. **Hydrobiology**, 1998, 363: 179-189.
- [39] Figueroa F L, Niell F X, Figueiras F G, *et al.* Diel migration of phytoplankton an spectral light field in the Ría de Vigo (NW Spain) [J]. **Marine Biology**, 1998, 130:491-499.
- [40] Owen R W, Ganesella-Galvão S F, Kutner M B B. Discrete, subsurface layers of the autotrophic ciliate *Mesodinium rubrum* off Brazil[J]. **Journal of Plankton Research**, 1992, 14(1):97-105.
- [41] Putt M. Abundance, chlorophyll content and photosynthetic rates of ciliates in the Nordic seas during summer [J]. **Deep-sea Research Part a-oceanographic Research Papers**, 1990, 37(11):1 713-1 731.
- [42] Dolan J R, Marrase C. Planktonic ciliate distribution relative to a deep chlorophyll maximum: Catalan sea, NW Mediterranean, June 1993[J]. **Deep-sea Research Part a-oceanographic Research Papers**, 1995, 42(11-12):1 965-1 987.
- [43] Bulit C, Dáz-Ávalos C, Montagnes D J S. Assessing spatial and temporal patchiness of the autotrophic ciliate *Myrionecta rubra*: a case study in a coastal lagoon [J]. **Marine Ecology Progress Series**, 2004, 268:55-67.
- [44] 李崇德, 李钦亮. 胶州湾赤潮生物——红色中缢虫的初步调查[A]. 朱明远. 中国赤潮研究[C]. 北京: 海洋出版社, 1996. 42- 47.
- [45] Pinel-Alloul B, Guay C, Angeli N, *et al.* Large-scale spatial heterogeneity of macrozooplankton in Lake of Geneva[J]. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, 56: 1 437-1 451.
- [46] Cloern J E, Cole B E, Hager S W. Notes on a *Mesodinium rubrum* red tide in San Francisco Bay (California, USA) [J]. **Journal of Plankton Research**, 1994, 16:1 269-1 276.
- [47] Proença L A O. A red water caused by *Mesodinium Rubrum* on the coast of Santa Catarina, Southern Brazil [J]. **Brazilian Journal of Oceanography**, 2004, 52(2):153-161.
- [48] Owen R W. Microscale and finescale variations of small plankton in coastal and pelagic environments[J]. **Journal of Marine Research**, 1989, 47:197-204.
- [49] Jimenez R, Intriago P. Observations on blooms of *Mesodinium rubrum* in the upwelling area off Ecuador [J]. **Oceanol Acta Special Issue**, 1987, 6:145-154.

(本文编辑:张培新)