

大亚湾海域锥状斯氏藻孢囊形成与萌发的季节变化

王朝晖*, 齐雨藻, 辜小莲

(暨南大学生命科学技术学院, 广州 510632)

摘要: 锥状斯氏藻 (*Scrippsiella trochoidea*) 是南海大亚湾海域优势甲藻。为了解该藻孢囊形成和萌发动态及其对营养细胞种群动态的影响, 2001 年 1 月–2002 年 1 月在大亚湾澳头海域用沉积物捕捉器及 TFO 重力采泥器对其孢囊进行每月一次的周年监测, 同时对浮游植物、水温、盐度、溶解氧等也进行了监测。孢囊形成和萌发分别以沉积物捕捉器中的孢囊形成率以及上表层沉积物中空孢囊的百分比来表示。钙质孢囊和非钙质孢囊年平均形成率分别为 1.11×10^4 cysts $m^{-2}d^{-1}$ 和 2.13×10^5 cysts $m^{-2}d^{-1}$ 。前者在冬季大量形成, 而后者在夏季形成较多。孢囊多在春秋季节萌发, 夏季萌发较少, 而冬季几乎不萌发。在 5 月份和 10 月份营养细胞数量峰形成前, 孢囊的萌发出现了高峰, 而表层沉积物中的孢囊数量及孢囊形成率则在营养细胞数量峰后大幅度上升。由此可见, 大亚湾沉积物中该藻孢囊的萌发给水体提供了丰富的营养细胞, 反之水体中高密度营养细胞又促使孢囊的大量形成, 从而造成了锥状斯氏藻赤潮在大亚湾海域接连发生。

关键词: 锥状斯氏藻; 孢囊; 种群动态; 水华; 大亚湾; 南海

中图分类号: Q949.240.8

文献识别码: A

文章编号: 1005-3395(2007)01-0009-07

Seasonal Fluctuation of *Scrippsiella trochoidea* Cyst Population in Daya Bay, South China Sea

WANG Zhao-hui*, QI Yu-zao, GU Xiao-lian

(College of Life Science and Technology, Jinan University, Guangzhou 510632, China)

Abstract: The formation and germination of cysts of the bloom causative dinoflagellate *Scrippsiella trochoidea* were studied from January 2001 to January 2002 in Daya Bay, South China Sea, as well as the dynamic of *S. trochoidea* vegetative population. Cysts were monthly collected by sediment traps and TFO gravity corer. *S. trochoidea* vegetative cells, water temperature, salinity, dissolved oxygen were measured throughout the annual cycle. *In situ* formation and germination of the cysts were assessed by cyst flux settled in sediment traps and the fraction of empty cysts in surface sediments, respectively. The annual average fluxes of calcified cyst and non-calcified cyst were 1.11×10^4 cysts $m^{-2}d^{-1}$ and 2.13×10^5 cysts $m^{-2}d^{-1}$, respectively. Calcified cysts largely formed in winter, while non-calcified cysts did in summer. Excystment occurred often in spring and autumn, less in summer, and seldom in winter. The highest proportions of empty cysts in May and October were followed by the peak abundance of vegetative cells, after which cyst concentrations in surface sediments and cyst fluxes increased rapidly. It is suggested that cyst germination inoculates sufficient vegetative cells into the water column and high cell densities contribute to the formation of cyst, which led to the next onset of algal bloom.

Key words: *Scrippsiella trochoidea*; Cysts; Population dynamic; Algae bloom; Daya Bay; South China Sea

收稿日期: 2006-07-06 接受日期: 2006-10-30

基金项目: 国家自然科学基金项目 (40306020); 国家重点基础研究发展规划项目 (2001CB409700) 资助

* 通讯作者 Corresponding author

某些甲藻在其生活史某一时期会失去鞭毛和游动性形成孢囊，在2 000 种海洋甲藻中大约有10% – 15% 能形成孢囊(Cyst)^[1]，锥状斯氏藻(*Scrippsiella trochoidea*)是一种重要的能形成孢囊的甲藻。甲藻孢囊被称为赤潮的种源(Seed bed)，而且赤潮后期孢囊的形成也被认为是赤潮消亡的重要原因^[2-3]。

有关自然条件下孢囊形成和萌发动力学的研究报道为数不多，研究范围多限于波罗的海^[4-6]、日本^[7]、韩国^[8]等温带海域，而有关热带、亚热带海域研究较少^[3,9]。大亚湾位于南海北部海域，是广东省水产资源保护区和重要养殖区。近年来，水域富营养化日趋严重，赤潮频繁发生。特别是锥状斯氏藻赤潮，自2000年秋首次发生以来，几乎每年夏秋季节都会爆发。本课题组曾在大亚湾海域设置了沉积物捕捉器，研究了孢囊形成与锥状斯氏藻赤潮发生的

关系，并成功观察到了2000年赤潮发生全过程^[3]。本文则进一步对大亚湾海域锥状斯氏藻孢囊萌发的季节变化进行研究分析，结合孢囊形成率和营养细胞种群动态的变化，以期探讨热带海域锥状斯氏藻孢囊对营养细胞种群动态的影响及其与赤潮发生、消亡的关系。

1 材料和方法

1.1 采样点的设置

在大亚湾澳头海域设置3个采样点：St.1位于东升鱼类养殖区，水体交换良好，且与居民区有一定的距离，水体富营养化程度较低；St.2位于衙前鱼类养殖区，较为封闭，而且邻近居民生活区，污染较为严重；St.3设置在没有养殖区的对照海域，水体交换良好，水质较为干净。采样点的设置见图1。

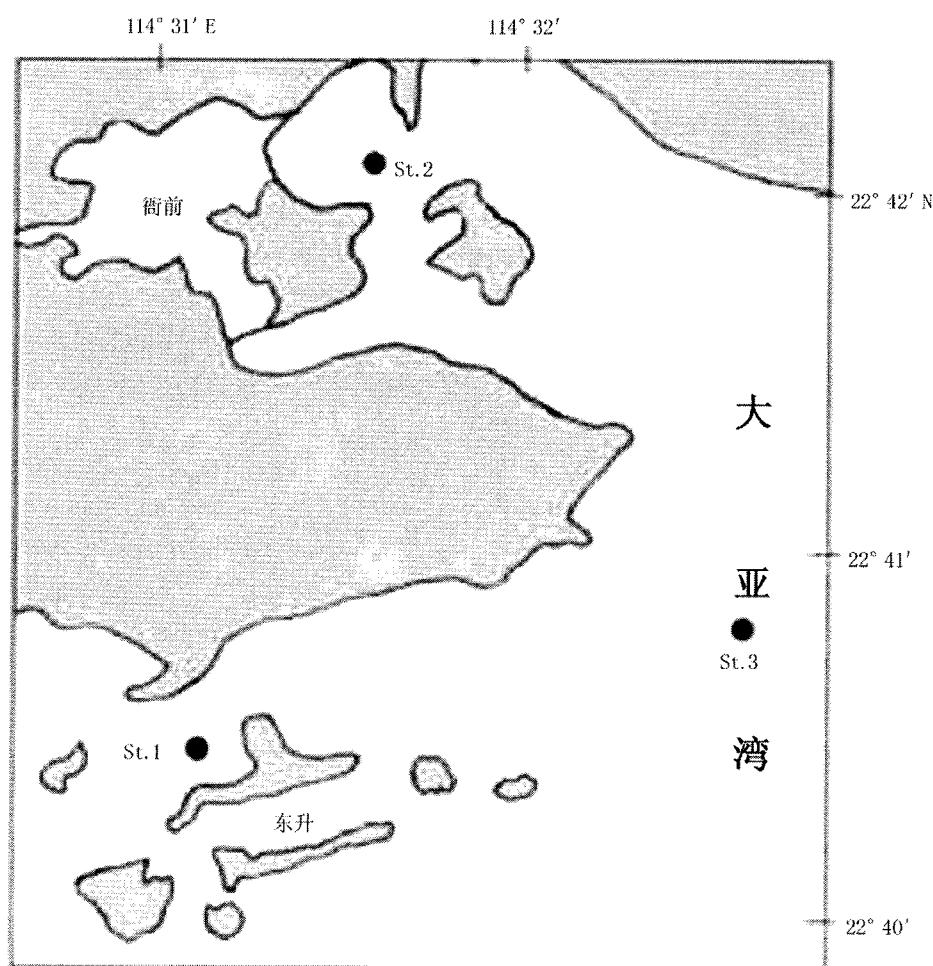


图 1 南海大亚湾澳头海域 St.1、St.2 和 St.3 采样点的位置

Fig.1 Three sampling stations (St.1, St.2, St.3) in Aotou Area of Daya, South China Sea

1.2 样品的采集、处理及分析

考虑到沉积物捕捉器设置以及样品采集和监测的方便,以St.1为主要研究站位,采集水样和沉积物样品进行浮游植物和孢囊分析鉴定,并监测水体的一些物理和水化参数。各站位的采样时间、采样频率及分析指标见表1。

使用采水器在距离水表0.5 m处采集水样1 L,用4%福尔马林固定,经过静置和逐步浓缩至20 ml,在Olympus BH2显微镜下对浮游植物(主要是锥状斯氏藻)营养细胞进行分析。

柱状沉积物使用日本产TFO柱状采泥器(TFO corer)采集,收集表层0~2 cm沉积物样品至50 ml烧杯中,加入30 ml过滤海水,混匀后超声波震荡30 s。分别用孔径为125 μm和20 μm的网筛过滤,收集20 μm网筛中的沉积物于表面皿中,充分涡旋,以去除比重较大的沙石等杂质,并重复过筛、涡旋2~3次,将处理好的样品置于小塑料瓶中,定容至10 ml。根据样品的混浊程度,吸取一定量(0.2~0.5 ml)处理的样品于计数框中,并加入少量蒸馏水稀释,在Olympus BH2显微镜下对甲藻孢囊进行观察计数多次,直至分析鉴定的孢囊数超过

200个。

本研究中,观察到两种类型的锥状斯氏藻孢囊,一种为典型的钙质孢囊,具有较厚的钙质壁和突起(图2a,2b),称之为钙质孢囊;另一种则细胞壁光滑,不具有钙质壁和突起(图2c,2d),称之为非钙质孢囊。在孢囊观察分析时区分活体钙质孢囊、空钙质孢囊和非钙质孢囊。孢囊数量以每立方厘米的孢囊数表示(cysts cm⁻³),孢囊萌发率以空钙质孢囊数量和百分比表示。

沉积物捕捉器悬挂在St.1的渔排上,离海底约1 m,每月收集一次,样品的处理方法与表层沉积物样品相同,孢囊形成率以每天在每平方米上形成的孢囊数量(cysts m⁻²d⁻¹)表示。

2 结果

2.1 大亚湾海域水文、水化特征

2001年大亚湾澳头海域表层水温介于14.3~32.1℃之间,其中多数月份水温在25℃以上(5~10月),8月水温超过了30℃。11月中旬水温急剧下降至20℃左右,且12月至2月水温一直维持在



图2 锥状斯氏藻钙质孢囊和非钙质孢囊的显微照片(由王朝晖摄影)

Fig. 2 Calcified and non-calcified cysts of *Scrippsiella trochoidea* under light microscope (Photoed by Wang Zhao-hui)

2a: 活体钙质孢囊 Living calcified cyst; 2b: 空钙质孢囊 Empty calcified cyst; 2c: 活体非钙质孢囊 Living non-calcified cyst;

2d: 空非钙质孢囊 Empty non-calcified cyst; 箭头显示萌发孔 Arrows show the archeopyle; bar=20 μm.

表1 各站位的采样时间、采样频率及分析指标

Table 1 Sampling stations, sampling frequencies and parameters

站位 Sampling station	采样时间 Sampling time	分析指标 Parameter	采样频率 Sampling frequency
St.1	2001.01.05— 2002.01.06	水温, 盐度, pH, 溶解氧, 透明度 Water temperature, salinity, pH, dissolved oxygen, transparency 浮游植物, 沉积物捕捉器, 表层沉积物 Phytoplankton, sediment trap, surface sediment	每天1次 Once a day 每月1次 Once a month
St.2, St.3	2001.04.09— 2002.01.06	浮游植物, 表层沉积物 Phytoplankton, surface sediment	每月1次 Once a month

20℃以下,1月水温全年最低,而3月份水温则迅速上升至20℃以上。盐度介于15.2–32.9,7–9月台风季节的连续降雨使盐度大幅度下降,其他月份盐度基本维持在25以上。溶解氧介于3.9–8.4 mg L⁻¹,冬季溶解氧水平较高,而夏季较低;从2月开始,溶解氧含量持续下降,8月份达到全年最低,9月又开始回升。透明度介于0.5–4.4 m,初夏及夏末透明度较低。pH值变化范围较小,介于7.6–8.5。

2.2 营养细胞的季节变化

锥状斯氏藻是该海域中甲藻的主要物种,其营养细胞全年均出现,图3显示了3个站位营养细胞的季节变化,最高细胞数量出现在2001年10月的St.3,为560 cells ml⁻¹。St.1的细胞数量明显低于其他两个站位,仅在5月份出现了一个细胞数量为

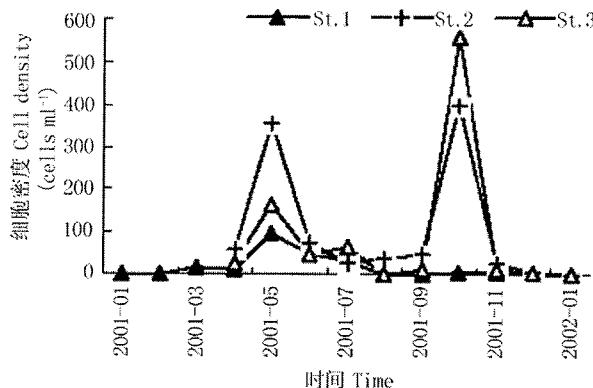


图3 表层水体锥状斯氏藻营养细胞数量的季节变化

Fig. 3 Seasonal changes in the cell density of *Scrippsiella trochoidea* vegetative population in surface water

2.4 表层沉积物中孢囊数量的季节变化

3个站位表层沉积物中的活体钙质孢囊年平均密度分别为317.2 cysts cm⁻³、595.8 cysts cm⁻³和554.6 cysts cm⁻³。其季节分布呈现明显的双峰型(图5),第一个峰值出现于春季营养细胞高峰期的5月至6月份,而秋季营养细胞数量高峰期过后,随着水温的降低,表层沉积物中孢囊数量逐渐上升,至12月达到全年的最高值,3个站位分别为356 cysts cm⁻³、1 050 cysts cm⁻³和1 248 cysts cm⁻³。由于秋季St.2和St.3营养细胞出现较高数量,这两个站位冬季的孢囊数量也较高,而在St.1孢囊数量则相对较低。

表层沉积物中空孢囊数量的增加反映了孢囊

96.6 cells ml⁻¹左右的峰值,而St.2和St.3细胞数量较高,且在春、秋两季均出现细胞数量高峰。夏季数量较低,而冬季仅在水体中零星出现。

2.3 孢囊形成率的季节变化

图4显示了St.1的钙质孢囊和非钙质孢囊形成率的季节性变化。钙质孢囊和非钙质孢囊的形成率均较高,最高值分别为 2.38×10^4 cysts m⁻²d⁻¹和 8.14×10^5 cysts m⁻²d⁻¹,年平均分别为 1.11×10^4 cysts m⁻²d⁻¹和 2.13×10^5 cysts m⁻²d⁻¹。冬季,钙质孢囊的形成率明显较高,最高值出现在2001年1月;而在2001年5月份营养细胞数量高峰之后,6月份孢囊的形成率也较高。非钙质孢囊形成率的季节性变化也较为明显,春夏两季,其形成率较高,8月份达全年最高值。

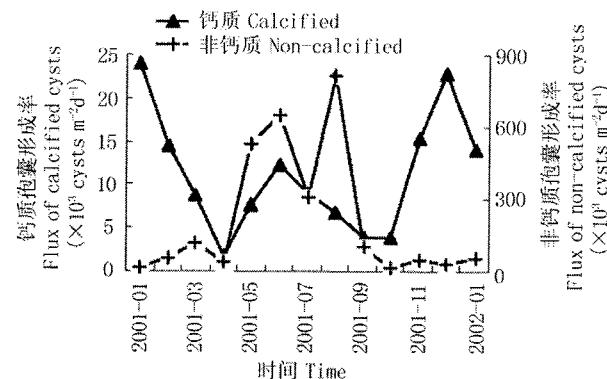


图4 St.1 锥状斯氏藻孢囊形成率的季节变化

Fig. 4 Seasonal changes in cyst fluxes of calcified cyst and non-calcified cyst of *Scrippsiella trochoidea* at St.1

萌发的增加,而空孢囊的百分比反映了孢囊萌发率的大小^[6]。表层沉积物中空钙质孢囊数量在13–215 cysts cm⁻³之间,冬季明显较低,而春、秋两季较高,特别是在初春的4月份,达到全年最高(图6)。空孢囊的百分比为2.0%–36.3%之间,其变化趋势与空孢囊数量相近,也是在初春较高,夏季降低,秋季又出现第二个峰值,而冬季则降至全年最低值(图7)。结果说明,春季孢囊萌发率高,秋季次之,而冬季几乎不萌发。

非钙质孢囊数量在春、秋两季较高,而此时营养细胞数量也较高;在夏季的高温季节也出现较高的峰值(图8)。此外,St.2表层沉积物中非钙质孢囊数量明显高于其他两个站位,最高值达到其他两

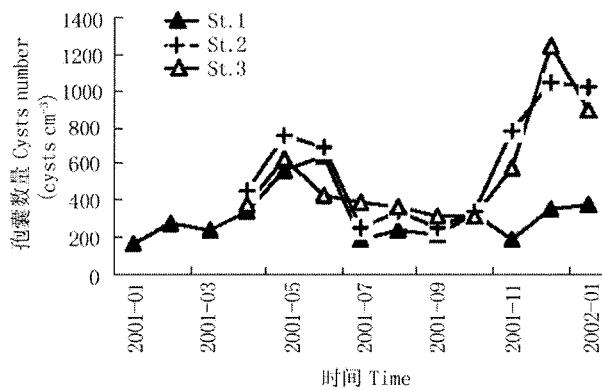


图5 表层沉积物中锥状斯氏藻活体钙质孢囊数量的季节变化

Fig. 5 Seasonal changes in living calcified cysts of
Scrippsiella trochoidea in surface sediments

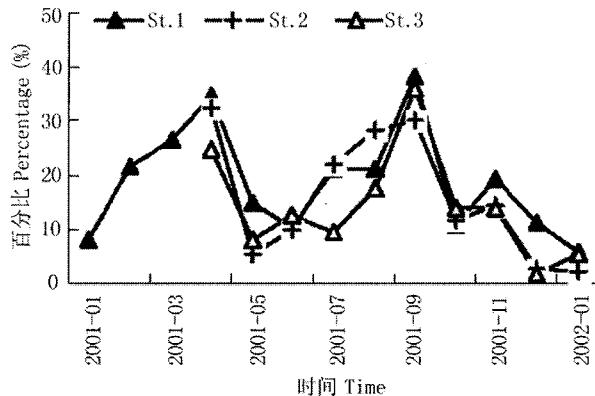


图7 表层沉积物中锥状斯氏藻空钙质孢囊百分比的季节变化

Fig. 7 Seasonal changes in percentage of empty calcified cysts of
Scrippsiella trochoidea in surface sediments

个站位的17倍左右,达 5.39×10^4 cysts cm^{-3} 。

3 讨论

3.1 孢囊形成的季节变化

锥状斯氏藻是一种较易形成孢囊的甲藻,不论是在实验室条件下还是在自然环境中,都具有较高的形成率^[3,8,10-11],特别是在高营养盐条件下,细胞进入稳定生长期后,孢囊大量形成,形成率几乎可以高达100%^[10]。本研究中也发现营养细胞数量高峰过后的5月和6月,孢囊的形成率较高,与前人研究一致^[4,8]。而2000年大亚湾锥状斯氏藻赤潮后孢囊形成率急剧上升亦证明这一点^[3]。

已有研究表明,日照时间的缩短是刺激甲藻孢囊形成的重要环境因子^[12]。大亚湾位于热带海域,冬季最低水温仍高于15℃,尚适合锥状斯氏藻生长,

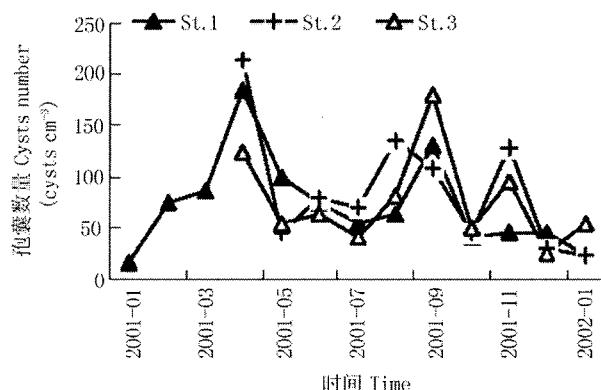


图6 表层沉积物中锥状斯氏藻空钙质孢囊数量的季节变化

Fig. 6 Seasonal changes in empty calcified cysts of
Scrippsiella trochoidea in surface sediments

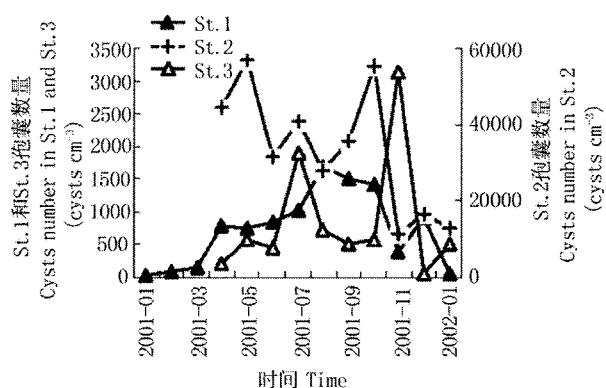


图8 表层沉积物中锥状斯氏藻非钙质孢囊数量的季节变化

Fig. 8 Seasonal changes in non-calcified cysts of
Scrippsiella trochoidea in surface sediments

日照时间的缩短促进了冬季孢囊形成率的上升,本研究中钙质孢囊最高形成率也出现在冬季。而意大利那不勒斯湾晚夏至秋季之间大量钙质孢囊的形成^[9]以及日本Onagawa湾斯氏藻孢囊形成率的秋季高峰^[7]也是由于日照长度的缩短引起。

非钙质孢囊除了缺少厚的钙质外壁,其大小、形态以及细胞内含物都与钙质孢囊相近,而近期的研究结果表明,即使是具有钙质壁的斯氏藻孢囊也可能是非有性生殖产物^[13]。因此,仅根据形态结构,尚不能确定非钙质孢囊是属于有性生殖产物,还是非有性生殖所产生的暂时性孢囊。非钙质孢囊的形成是营养细胞对不良环境的适应性反应,对环境的变化较为敏感,高密度的营养细胞以及不良的环境因素都可以促进非钙质孢囊的形成。本研究中在5月份营养细胞密度较高以及8月份水温较高、而溶

解氧较低时,非钙质孢囊形成率均较高。而 2000 年大亚湾锥状斯氏藻赤潮期间,非钙质孢囊的形成率可高达 8.6×10^6 cysts $m^{-2}d^{-1}$, 非钙质孢囊的大量形成大大减少了水体中营养细胞数量,最终促进了赤潮的消亡^[3]。

St.3 虽然位于非养殖区,但营养盐含量也较高,而且水体透明度较高^[14],在一定程度上比养殖区更有利于藻类生长,导致该站位藻细胞密度较高。此外,大亚湾的风向一般以东南季风为主,可促使藻细胞向位于西北部内湾的 St.2 方向聚集,致使 St.2 和 St.3 两站位锥状斯氏藻营养细胞密度变化规律相近,而 St.1 则有所区别,在 10 月份未出现数量峰。10 月份 St.2 和 St.3 的细胞数量峰促使冬季孢囊的大量形成,从而导致在这两个站位表层沉积物中钙质孢囊数量在 12 月份达到全年最高值;而 St.1 钙质孢囊数量的稳步增加主要是由于冬季孢囊形成率的增加所致。表层沉积物中非钙质孢囊数量在 St.2 明显较高。St.2 位于衙前养殖区,较为封闭,同时又是 2000 年锥状斯氏藻赤潮的重灾区,锥状斯氏藻孢囊数量和形成率都远远高于湾内其他海域^[3,15];而且大亚湾风向一般以东南风为主,风、浪、海流等可将湾内其他海域所形成的孢囊运送至近岸海域,并在其肥厚的沉积物中积累,从而导致该海域累积了大量的非钙质孢囊。

3.2 孢囊的萌发与营养细胞种群动态

孢囊的萌发需要经过一段种间特异性的强制性休眠期,大约为 2 周至 6 个月^[7,16]。目前有关孢囊萌发的生态学研究报道较少^[8,16-17],表层沉积物中空孢囊数量的百分比是估算孢囊萌发率的主要手段之一^[6]。在本研究中,我们也利用空孢囊的百分比来评估萌发率的季节性变化。

大亚湾孢囊的萌发周年均可发生,其中,4 月和 9 月孢囊萌发率较高,而冬季孢囊萌发率较低。温度是调控孢囊萌发的主要因素之一,此外休眠期的长短、温度、光照长度及强度和溶解氧等对孢囊的萌发均具有重要的意义^[8,9,17]。锥状斯氏藻钙质孢囊具有较短的强制休眠期,约 2 周至 60 d^[8,18]。在春秋季节,合适的温度、光照条件是锥状斯氏藻孢囊萌发的有利条件。而冬季的低温及较短的日照长度则不利于孢囊的萌发,所以萌发率处于较低的水平。

锥状斯氏藻营养细胞全年均出现在水体中,这主要是由于锥状斯氏藻孢囊的不断萌发以及营养

细胞对环境的高度适应的结果。锥状斯氏藻为一种广温、广盐的世界性沿岸分布种^[8],而且即使在较低的营养水平,锥状斯氏藻仍能维持一定的细胞数量^[11]。由于冬季孢囊的大量形成,沉积物中积累了大量的已经成熟了的孢囊,故春季到来时,这些孢囊大多已度过了强制休眠期,具有萌发的潜力。春季水温上升,导致孢囊的萌发,给水体中提供了一定数量的营养细胞,春季合适的水温以及水体中丰富的营养元素,营养细胞生长繁殖速度加快,最终导致 5 月份的细胞数量高峰。夏季孢囊萌发率较低,而且高温也不利于锥状斯氏藻的生长,营养细胞数量也较低。秋季水温下降,孢囊萌发率回升,营养细胞数量出现了全年最高峰。秋季也是大亚湾、大鹏湾及深圳湾等附近海域锥状斯氏藻赤潮发生的高发季节,夏末初秋孢囊的大量萌发无疑给水体提供了丰富的“种源”,从而使 2000 年以来该藻赤潮几乎每年都在大亚湾海域发生^[15]。

在处于温带的日本和韩国海域,锥状斯氏藻营养细胞的生长繁殖、孢囊的形成和萌发周年均可发生,水温是调控锥状斯氏藻孢囊萌发的重要因素,而营养细胞的快速生长导致营养盐的耗竭,也促进了孢囊的形成^[7-8]。本研究海域虽处于热带地区,但锥状斯氏藻孢囊形成、萌发以及营养细胞种群动态规律基本上与温带海域一致,即首先通过孢囊萌发向水体提供一定数量的营养细胞,在温度适宜的春、秋两季,营养细胞可迅速繁殖,细胞数量大量增加,但随着水体营养盐的消耗和水温的升高或降低,孢囊(钙质孢囊和非钙质孢囊)的形成也上升,并在沉积物中积累,为下一季度或下年度营养细胞的生长、赤潮的发生提供了丰富的“种源”,从而保证了锥状斯氏藻种群在水体中的优势。

4 结论

锥状斯氏藻是大亚湾海域常见优势甲藻,同时也是表层沉积物中的优势孢囊类型。高密度的营养细胞以及冬季低日照的刺激均能诱导锥状斯氏藻形成孢囊,而孢囊的萌发多发生在水温适宜的春季和秋季,致使这两个季节营养细胞数量也较高。大亚湾海域表层沉积物中丰富的孢囊的萌发为其赤潮的发生提供了“种源”,而赤潮后期孢囊的大量形成又为下一次赤潮的发生埋下了“定时炸弹”。如此恶性循环,致使近年来大亚湾海域锥状斯氏藻

赤潮接二连三发生。

参考文献

- [1] Head M J. Modern dinoflagellate cysts and their biological affinities [A]. In: Jansonius J, McGregor D C. Palynology: Principles and Applications Vol. 3 [M]. College Station, TX: American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, 1996. 1197–1248.
- [2] Dale B. Dinoflagellate calcified cysts: benthic plankton [A]. In: Fryxell G A. Survival Strategies of the Algae [M]. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1983. 69–144.
- [3] Xiao Y Z(肖咏之), Wang Z H(王朝晖), Chen J F(陈菊芳), et al. Seasonal dynamics of dinoflagellate cysts in sediments from Daya Bay, the South China Sea, its relationship to the bloom of *Scrippsiella trochoidea* [J]. Acta Hydrobiol Sin(水生生物学报), 2003, 27(4):372–376. (in Chinese)
- [4] Heiskanen A S. Mass encystment and sinking of dinoflagellates during a spring bloom [J]. Mar Biol, 1993, 116:161–167.
- [5] Kremp A. Distribution, dynamics and *in situ* seeding potential of *Scrippsiella hangoei* (Dinophyceae) cyst populations from the Baltic Sea [J]. J Plankton Res, 2000, 22(11):2155–2169.
- [6] Kremp A, Heiskanen S. Sexuality and cyst formation of the spring-bloom dinoflagellate *Scrippsiella hangoei* in the coastal northern Baltic Sea [J]. Mar Biol, 1999, 134:771–777.
- [7] Ishikawa A, Taniguchi A. The role of cysts on population dynamics of *Scrippsiella* spp. (Dinophyceae) in Onagawa Bay, northeast Japan [J]. Mar Biol, 1994, 119:39–44.
- [8] Kim Y O, Han M S. Seasonal relationships between cyst germination and vegetative population of *Scrippsiella trochoidea* (Dinophyceae) [J]. Mar Ecol Prog Ser, 2000, 204:111–118.
- [9] Monstresor M, Zigone A, Sarno D. Dinoflagellate cyst production at a coastal Mediterranean site [J]. J Plankton Res, 1998, 20:2291–2312.
- [10] Olli K, Anderson D M. High encystment success of the dinoflagellate *Scrippsiella* cf. *lachrymose* in culture experiment [J]. J Phycol, 2002, 38:145–156.
- [11] Cao Y(曹宇), Zhang Y J(张玉娟), Wang Z H(王朝晖). Effects of nitrogen and phosphorus limitation on cyst formation of *Scrippsiella trochoidea* [J]. Ecol Sci(生态科学), 2006, 25(1):17–20. (in Chinese)
- [12] Sgrossio S, Esposito F, Montresor M. Temperature and day length regulate encystment in calcareous cyst-forming dinoflagellates [J]. Mar Ecol Prog Ser, 2001, 211:77–87.
- [13] Kremp A, Parrow M W. Evidence for asexual resting cysts in the cycle of the marine Peridinium dinoflagellate, *Scrippsiella hangoei* [J]. J Phycol, 2006, 42:400–409.
- [14] Wang Z H(王朝晖), Li J R(李锦蓉), Qi Y Z(齐雨藻), et al. Analysis and evaluation trophic status in aquaculture areas of Daya Bay [J]. Mar Environ Sci(海洋环境科学), 2004, 23(2):25–28. (in Chinese)
- [15] Wang Z H(王朝晖), Matsuoka K, Qi Y Z(齐雨藻), et al. Vertical distribution of dinoflagellate cysts in surface sediments from Aotou area of Daya Bay [J]. Mar Environ Sci (海洋环境科学), 2003, 22(4):4–8. (in Chinese)
- [16] Kremp A, Anderson D M. Factors regulation germination of calcified cysts of the spring bloom dinoflagellate *Scrippsiella hangoei* from the northern Baltic Sea [J]. J Plankton Res, 2000, 22(7):1311–1327.
- [17] Kremp A. Effects of cyst resuspension on germination and seeding of two bloom-forming dinoflagellates in the Baltic Sea [J]. Mar Ecol Prog Ser, 2001, 216:57–66.
- [18] Biner B J, Anderson D M. Physiological and environmental control of germination in *Scrippsiella trochoidea* (Dinophyceae) calcified cysts [J]. J Phycol, 1987, 23:99–107.