

中国沿海球形棕囊藻(*Phaeocystis globosa*)的分类、分布及其藻华

沈萍萍¹, 齐雨藻^{2,3}, 欧林坚^{2,3}

(1. 中国科学院南海海洋研究所 中国科学院热带海洋生物资源与生态重点实验室, 广东 广州 510301; 2. 暨南大学赤潮与海洋生物学研究中心, 广东 广州 510632; 3. 水体富营养化与赤潮防治广东普通高校重点实验室, 广东 广州 510632)

摘要: 球形棕囊藻(*Phaeocystis globosa* Scherffel)是全球海洋广泛分布的有害藻华种类。1997年10月, 中国东南沿海首次暴发了此种藻类的大规模藻华, 其后陆续在福建、广东、广西、海南、河北及天津等省市沿海暴发多起同种藻华。中国近海的球形棕囊藻藻华呈现两大独有的特点, 即藻类囊体较大(可达3厘米), 以及藻华可毒害养殖业。历经20多年, 球形棕囊藻在中国沿海已从一个“藻华新记录种”变成了“藻华常见种”。值得注意的是, 2014年以来, 广西北部湾海域棕囊藻藻华肆虐, 威胁核电冷源安全, 受到了社会高度关注, 也对球形棕囊藻藻华的研究提出了新的挑战与要求。针对这一生态灾害的最新发展趋势, 本文总结了20年来中国球形棕囊藻及其藻华灾害的发生与发展状况, 分别就棕囊藻的分类、生活史特征、营养特性、藻华形成的环境驱动因素、生态毒理等诸多方面开展简要综述, 冀望为棕囊藻藻华的研究及防治提供基础资料及思路。

关键词: 中国沿海; 球形棕囊藻; 分类; 分布; 生态; 藻华

中图分类号: Q948.8

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096(2018)10-0146-17

DOI: 10.11759/hyxx20171225004

棕囊藻(*Phaeocystis*)隶属于定鞭藻门(Haptophyta), 是全球海洋广泛分布的有害藻华原因种, 也是海洋初级生产力的重要贡献者, 在极地和近海地区的碳、硫元素的生物地球化学循环、食物网结构及全球气候变化中都具有极其重要的作用^[1]。多年以来, 棕囊藻以其独特的形态及生态学特征为世人关注, 一直是国际上有害藻类研究的热点之一。

棕囊藻是少数具有复杂异型生活史的海洋微藻, 兼有单细胞和胶质囊体两种形态^[2-4]。在富营养条件下, 棕囊藻能在短时间内爆发性增殖形成藻华, 大量胶质囊体的形成不仅有效抵御细菌、病毒侵入及浮游动物的摄食^[5-6], 而且能够产生溶血性毒素、二甲基硫化物(DMSP/DMS)及硫丙酸等化合物毒害海洋生物^[7], 囊体衰亡后还形成大量泡沫物质, 严重影响海洋生态系统的结构与功能, 给渔业养殖造成危害与损失^[8-10]。

此前一直认为棕囊藻属于寒温带种类, 在南极北大西洋温带沿海及港湾、北海沿岸等频发藻华^[11-13]。随着全球气候与环境的变化, 棕囊藻藻华的发生范围不断扩大, 在阿拉伯海^[14]、中国南海北部^[8]和越南^[15-16]

等热带-亚热带海域均暴发了大规模的藻华, 且发生频率逐年增加, 危害日趋严重。

1997年10月, 中国东南沿海首次暴发了大规模的球形棕囊藻(*Phaeocystis globosa* Scherffel)藻华^[8], 其后在福建、广东、广西、海南、河北及天津等6省市沿海陆续暴发多起同种藻华^[17-20]。20年过去, 球形棕囊藻在中国沿海已然从一个“藻华新记录种”演进为“藻华常见种”。尤其值得注意的是, 2014年

收稿日期: 2017-12-25; 修回日期: 2018-03-03

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFC1404301, 2015CB452903); 广东省自然科学基金(2014A030313778); 国家自然科学基金(U1301235); 国家海洋科学与技术国家实验室海洋生态与环境科学功能实验室开放基金(LMEES201803)

[Foundation: The National Key Research and Development Program of China, No. 2017YFC1404301, No. 2015CB452903; Guangdong Natural Science Foundation, No. 2014A030313778; Natural Science Foundation of China, No. U1301235; The project was supported by Open Fund of Laboratory for Marine Ecology and Environmental Science, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, No. LMEES201803]

作者简介: 沈萍萍(1975-), 女, 山东青岛人, 汉族, 副研究员, 博士, 从事浮游植物生态学研究, 电话: 020-89023201, Email: pshen@scsio.ac.cn; 齐雨藻, 通信作者, 教授, 从事水生生态学及藻类学研究, 电话: 020-85223334, Email: tqj@jnu.edu.cn

以来,广西北部湾海域球形棕囊藻藻华肆虐,多次发生威胁核电冷源安全的事件^[21],受到了社会高度关注,也对棕囊藻藻华的研究提出了新的挑战与要求。针对这一生态灾害的最新发展趋势,本文就 20 年来中国球形棕囊藻藻华灾害的发生与发展状况作一概括性总结,冀望为今后中国棕囊藻藻华的研究提供基础资料及新思路。

1 我国球形棕囊藻藻华发生现状

1997 年 10 月~1998 年 2 月,中国东南沿海首次暴发大规模球形棕囊藻藻华,覆盖范围从福建泉州、厦门以南至广东汕尾海域,面积超过 3 000 km²,最长持续时间达到 6 个月。此次藻华重创海洋水产养殖业,仅广东饶平柘林湾一带,渔业损失就达 6 000 万元以上^[8]。随后,棕囊藻藻华在中国南海北部沿岸相继暴发,覆盖了福建、广东、广西和海南 4 省区(图 1)^[20]。从各地首次发生该种藻华的记录可以看出,棕囊藻

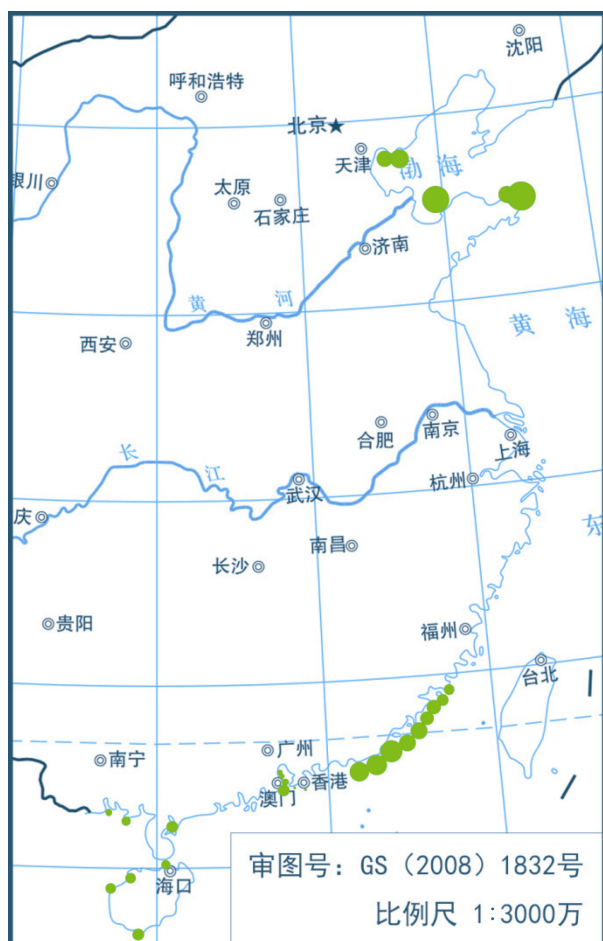


图 1 中国球形棕囊藻藻华发生区域示意图

Fig. 1 Records of *Phaeocystis globosa* bloom along the China coasts

藻华沿南海北部从东向西不断扩展,从福建泉州、广东汕尾开始(1997 年),经由香港(1998 年)、海南岛沿海(2000~2003 年),至广东湛江、徐闻(2005 年)以及广西北部湾钦州湾海域(2010 年),标志着球形棕囊藻藻华在我国南海海域的全面暴发。据不完全统计,20 年间(1997~2017 年),南海北部共发生球形棕囊藻藻华 50 起,发生面积超过 10 000 km²(图 2)(沈萍萍等,未发表数据),给沿海水体环境造成了极大的危害。

除南海外,2004 年 6 月在北方渤海黄河口附近海域亦暴发了大规模的球形棕囊藻藻华,覆盖面积约 1850 km²,属该种类在渤海海域的首次暴发。其后于 2005 年 5~6 月、2006 年 10~11 月、2007 年 10 月分别在黄河口、天津近岸及河北黄骅附近海域又发生了 4 次同种藻华,预示着球形棕囊藻藻华在渤海海域的全面扩展^[19, 22]。

至此,根据中国沿海球形棕囊藻藻华暴发的时间与地点,可将其大致分为 9 个不同的地理分布株:渤海株、福建株、汕头株、香港株、珠海株、深圳株、湛江株、北海株及海南株。不论其地理分布如何,中国沿海棕囊藻藻华具有发生规模大、持续时间长、发生频率高且危害大的显著特点。可以肯定地说,棕囊藻藻华的频繁发生已成为我国沿海生态灾害的新常态。

2 我国球形棕囊藻及其藻华研究状况

球形棕囊藻藻华在中国首次暴发后,即引起了社会和学界的高度关注,许多学者对这一藻华新记录种的分类、生活史、生理生化和生态毒理学特征、藻华生消机制等方面进行了研究与探索,取得了众多的研究成果^[2, 3, 8, 23-29]。

2.1 分类及其种源

棕囊藻属(*Phaeocystis*)由 Lagerheim 始建于 1893 年,现隶属于定鞭藻门(Haptophyta),定鞭藻纲(Haptophyceae)为海洋中广域分布种,具广温、广盐的特性,由于本属形态的多型性,生活史状态复杂,生理、生化特性复杂等原因,种类的确定颇多争论。至 2007 年,基本认定本属有 6 个种^[1, 30],Medlin 和 Zingone^[31]还报告另有 3 个未定名种。2015 年,Andersen 等^[32]又发表一新种——冠状棕囊藻(*Phaeocystis rex* Andersen, Bailey, Decelle & Probert)。至此已被承认的棕囊藻共有 10 个种,分别是:

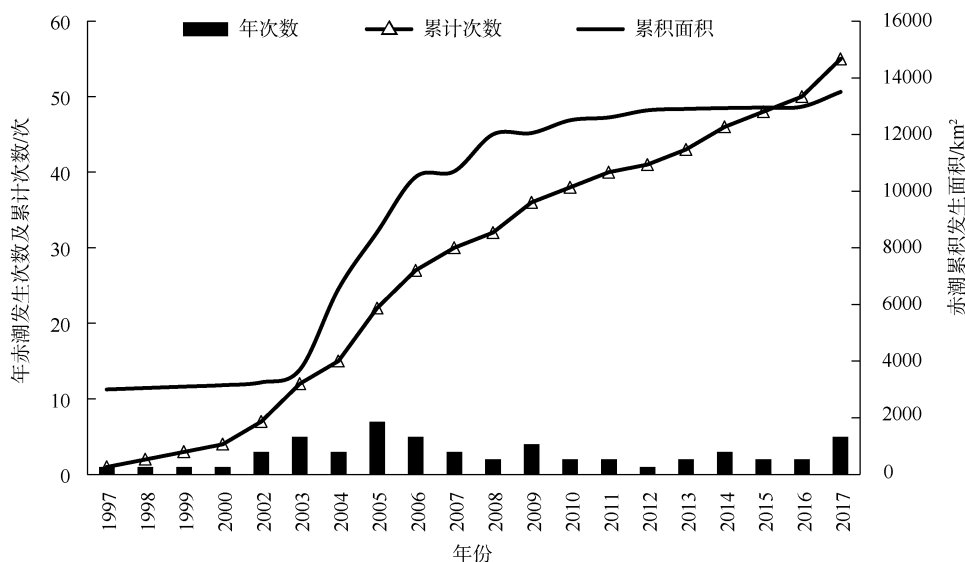


图2 中国沿海球形棕囊藻藻华发生状况统计图

Fig. 2 Records of *Phaeocystis globosa* bloom in the coasts of China seas

Phaeocystis amoeboides Büttner 变形虫状棕囊藻

Phaeocystis antarctica Karsten 南极棕囊藻

Phaeocystis brucei Mangin 布鲁斯棕囊藻

Phaeocystis cordata A. Zingone & M. J. Chretiennot-Dinet 心形棕囊藻

Phaeocystis globosa Scherffelf 球形棕囊藻

Phaeocystis jahnii A. Zingone 扬棕囊藻

Phaeocystis pouchetii (Hariot) Lagerheim 波切棕囊藻

Phaeocystis rex Andersen, Bailey, Decelle & Probert 冠状棕囊藻

Phaeocystis scrobiculata Moestrup 蜂窝状棕囊藻

Phaeocystis sphaeroides Büttner 圆形棕囊藻

国际著名的藻类分类名录大全(Algaebase)中棕囊藻属被确认有效的种类为 10 种: 然而, *P. amoeboides*(1910)、*P. brucei*(1922)及 *P. sphaeroides*(1911)等种类由于在原文记叙中过于简单且无明确的附图(像), 在此后的文献中少有论及。

分布于中国近海的球形棕囊藻, 其单细胞个体微小、生活史复杂多变, 群体形态具有较大的可变性^[3]。球形棕囊藻群体球形, 囊体内细胞均匀分布; 鞭毛阶段的细胞大小为 3~6 μm ; 两条鞭毛等长, 长度比体长大 1.5 倍。定鞭体的长度是鞭毛的 1/4 至 1/3; 体表鳞片分为环片状(0.18×0.19 μm)及另一层垫底的小形卵圆状鳞片(0.10×0.13 μm); 具两片叶绿体; 细胞核后位, 具高尔基体及多数簇生潴泡(cisternae)。陈菊芳等^[8]根据其形态学及生物地理分布等特征将

1997 年中国东南沿海首次暴发的棕囊藻藻华的原因种(即汕头株)鉴定为球形棕囊藻。随后, 有学者基于核糖体 18S 和 ITS rDNA 序列进一步确认棕囊藻汕头株和香港株为球形棕囊藻^[23-24]。此后, 曲凌云等^[19]、刘海林等^[33]和覃仙玲等^[34]利用核糖体 18S 和 ITS rDNA 序列或 ITS 二级结构分别对渤海株、湛江株及广西北部湾株进行了分子鉴定, 从分子水平上证实中国沿海棕囊藻不同地理株均为球形棕囊藻。

尽管属于同一种类, 不同地理株系之间存在明显的差异。首先, 形态上表现为群体大小的差异, 尤其以汕头株群体直径最大, 可达 3 cm; 其次为最适生长温度的区别, 汕头株最适生长温度明显高于香港株^[3, 27]。基于 ITS rDNA 序列对球形棕囊藻不同地理株进行的系统分析结果显示, 球形棕囊藻各株系之间亲缘关系的远近与其地理位置的远近无明显相关性, 渤海株与南海各地地理株明显不同, 而汕头株则可能为一复合型种群(图 3)。这一株系的多变性体现了棕囊藻适应各种生境的生存策略, 也可能与其有性生殖方式有关, 该假说尚需进一步证明^[31, 35]。

目前, 关于中国沿海球形棕囊藻起源的问题(内源性或外源性)尚存在很大争论。结合定鞭藻类系统研究和分子钟概念^[36], 推断中国东南沿海的球形棕囊藻藻华原因种应该是本地种。在 1997 年前中国缺乏该种的记录, 其原因可能是棕囊藻个体微小且数量少, 在以往的调查研究中被忽视。而近年来沿岸

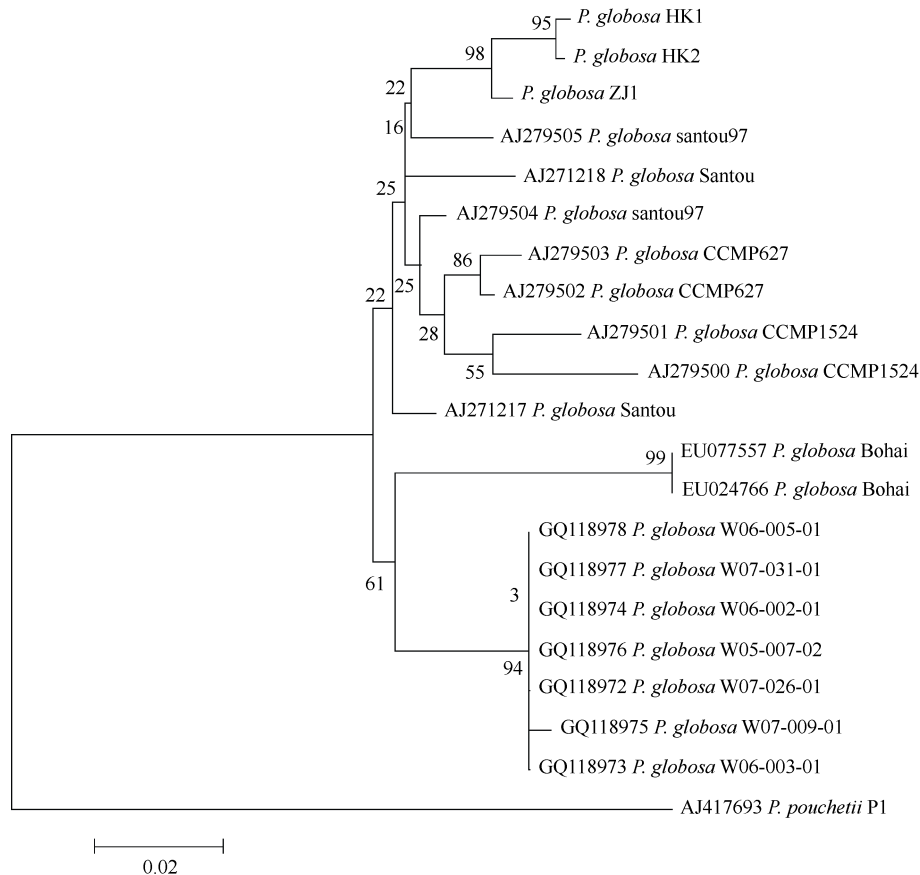


图3 基于 ITS rDNA 建立的中国球形棕囊藻不同株系的系统发育树(最大似然法, 即 ML 法)(沈萍萍, 未发表数据)(中国球形棕囊藻不同株系: HK1: 香港株克隆 1; HK2: 香港株克隆 2; ZJ1: 湛江株克隆 1; santou97: 汕头株 97 年株系; Santou: 汕头株; Bohai: 渤海株)

Fig. 3 Molecular phylogenetic analysis of different *Phaeocystis* strains from China seas using maximum likelihood method based on ITS rDNA sequences

水体富营养化加剧, 为棕囊藻的大量繁殖和藻华暴发提供了有利条件^[24]。但也有学者认为, 中国的棕囊藻为外源性来源。1997 年末受强厄尔尼诺现象影响, 东南沿海气候反常, 秋冬季节气温仍高达 25℃以上, 沿海地区东南季风频吹(本应盛行东北季风), 致使外源性棕囊藻在中国东南沿海大量聚集, 加之条件适宜, 最终引发藻华^[37]。曲凌云等^[19]发现球形棕囊藻渤海株与分离自美国南大西洋湾的株系在亲缘关系上较汕头株、香港株更为密切。李伟才等^[38]认为, 球形棕囊藻渤海株的出现可能与渤海海运贸易引起的生物入侵有关, 但到目前为止仍缺乏进一步的资料佐证。

目前对于中国海域, 尤其是东南沿海地区的球形棕囊藻的不同地理株系, 尚缺乏足够的信息来追踪它们的来源与系统进化。另外, 在大部分东海及黄海海域尚未见棕囊藻分布及藻华发生的报道, 这种生物地理分布隔离的特异性很值得进一步研究。

2.2 球形棕囊藻的生活史及生存策略

复杂的异型生活史是球形棕囊藻的重要特征, 游离单细胞和胶质囊体形态相互转换, 并存在有性生殖过程^[1, 39]。单细胞球形或近球形, 具有 2 条长鞭毛和 1 根粗短的定鞭毛, 直径介于 3~9 μm, 目前已基本确认有三种不同的形态: 具鞭毛细胞(二倍体)、不动细胞(群体内或游离, 二倍体)和小动孢子(单倍体)^[1]。群体为中空球形的胶质囊体, 成万个不动细胞分散地包埋在囊体周缘, 直径一般在数百微米(μm)至数毫米(mm)间, 该种汕头株直径最大可达 3 cm^[8](图 4)。

生活史研究表明, 在条件适宜时, 球形棕囊藻的不动游离单细胞先长出鞭毛固着在基质表面, 随后鞭毛消失, 单细胞不断分裂并产生黏液形成群体^[3, 40]。群体形成后其内部细胞通过二分裂增殖, 群体亦随之增大。同时, 群体还可通过缢裂、出芽及极性群体碎片再生等营养方式进行数量扩增^[2, 41]。当生长到一



图4 1999年汕头海域球形棕囊藻藻华现场的巨大囊体
Fig. 4 Giant *Phaeocystis* colonies observed during the bloom event near Shantou in 1999

定阶段, 由于营养盐消耗、病毒侵入等原因, 球形棕囊藻的生长进入衰亡期, 群体内细胞长出鞭毛不断迁出群体到环境中, 在条件适宜时再重新形成新群体, 是为球形棕囊藻生活史循环的一般途径, 其中包含单倍体和二倍体之间的有性生殖过程(图5)。迄今为止, 尽管已有许多研究表明单细胞与群体之间的相互转化受营养盐、光照、固着基质、水体扰动等多种因素的调控^[42-43], 但其转化机制仍不清楚, 而这正是球形棕囊藻生活史研究中一个至关重要的问题, 也是我们理解该种藻华生消机制的关键所在^[1]。

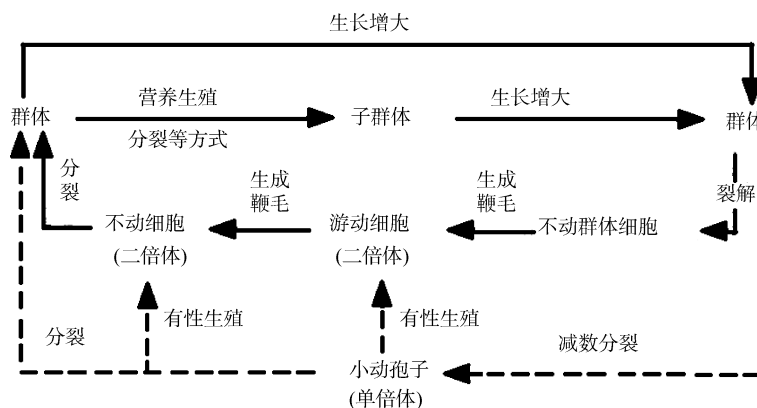


图5 球形棕囊藻生活史示意图^[3]
Fig. 5 Life cycle of *Phaeocystis globosa* ^[3]

针对中国球形棕囊藻囊体形成机制及囊体异常大等科学问题, 沈萍萍等^[3]首先在实验室观察了其生活史的一般途径, 基本确定有三种不同单细胞及群体形态, 但对于 3~5 μm 小游动细胞的存在及相关有性生殖过程还缺乏足够的实验证据。另外, 球形棕囊藻汕头株和香港株囊体的形成主要通过单细胞直接形成这条途径, 在实验室培养中并未发现其他扩增方式的存在, 如群体缢裂、出芽及极性群体碎片再生等营养方式, 至于在野外是否存在这些群体扩增的方式, 尚不得而知。如果这些群体扩增方式在野外也被证实不存在, 是否与中国汕头株棕囊藻群体直径异常大有关, 亦需要进一步研究证实。田晶晶^[44]、黄天吾等^[40]、王小冬等^[45]、王艳等^[46]分别研究了不同环境因素, 如温度、盐度、光照、营养盐水平、生物竞争、物理充气及扰动等对球形棕囊藻群体的形成及直径大小的影响效应, 证实了不同环境因素对群体生长的效应在群体的形成中, 尤以光照影响最为显著, 较高的氮、磷营养盐有利于群体的形成, 而

物理充气及搅动能够显著提高群体形成的数量^[47]。此外, 浮游动物的摄食及释放的化学信号均能促进棕囊藻群体的形成及体积的增大, 如 Wang 等^[29]发现, 当暴露于桡足类、纤毛虫和异养甲藻等摄食者的化学信号下, 球形棕囊藻囊体的直径增加。在高摄食压力下, 游离单细胞还会主动聚合形成凝聚体, 减少被摄食死亡率, 也是球形棕囊藻适应环境的生态竞争策略之一^[6]。

球形棕囊藻异型生活史各阶段所具有的优越的生存竞争策略, 使之当之无愧成为海洋生态系统中最“成功”的浮游植物^[13, 48]。球形棕囊藻从单细胞到群体的转化, 其体积增大为原来的 $10^6 \sim 10^9$ 倍, 由于粒径不匹配, 有效抵御了原生动物和浮游动物的摄食, 其胶质囊体结构还有效抵御了细菌、病毒的侵蚀^[49]。另外, 中空的囊体还能调控其浮力来提高在真光层的停留时间从而获得更多的光照进行光合作用^[50-51]。还有研究表明, 球形棕囊藻的囊体能够储存能量^[52]和营养物质(铁和锰)^[53], 因此能够在环境

资源限制时更具有竞争力^[13, 54]。而在藻华后期, 棕囊藻囊体开始裂解并释放出单细胞, 在光限制或者营养盐限制下, 游离单细胞具有更高的资源竞争能力^[13]。此外, 单倍体与双倍体结合的有性生殖过程, 可以使球形棕囊藻的后代产生更大的变异, 从而产生新的性状与特征, 更有利于适应环境和种类的繁衍。有观点认为单细胞的双倍体阶段具有 *r*-选择策略, 即高生长速率、利用无机营养盐并能够耐受湍流; 而单倍体阶段则具有能更好应对营养盐限制的 *K*-选择策略, 即低生长速率、具运动性和混合营养模式^[55], 但这一观点显然仍需要更多的研究佐证。

2.3 球形棕囊藻的生长动力学及藻华生消机制

由于球形棕囊藻藻华灾害的破坏性, 其藻华的发生、发展及消亡的生物学机制成为学界高度关注的焦点。Schoemann 等^[12]和 Verity 等^[13]曾经针对棕囊藻藻华及其调控机制、生态与生物地球化学循环特性等做过两个非常重要的综述。但是与其他高纬度海区的藻株不同, 中国近海的球形棕囊藻藻株能够形成超大囊体, 并耐受高温^[26, 56], 还能够产生溶血性毒素^[57-58], 这些特征使得中国藻株殊为特异, 引起了国内甚至国际上的高度关注^[16, 30, 51]。

2.3.1 物理环境因素

温度是球形棕囊藻汕头株和香港株生长的主要限制因子之一, 其最适生长温度较高(介于 20~30℃)^[59-61], 与温带海域藻株(15~20℃)有显著差别, 而且北温带球形棕囊藻不论其群体还是单细胞的最大生长速率均较高^[12], 表明不同地理株间存在差异性。在现场调查中也发现, 适宜的温度条件是球形棕囊藻藻华发生与消亡的关键因素, 如 1997 年, 柘林湾秋冬季节球形棕囊藻藻华的发生与海水温度的异常增高有关^[62]; 2009 年 11 月底珠江口海域骤然升温是棕囊藻藻华暴发的主要原因^[63]; 而 2014 年北部湾暴发的棕囊藻藻华消亡期间, 温度的下降也起到重要的作用^[64]。随着南海沿海球形棕囊藻藻华发生次数的增加, 可以发现在南海几乎全年任何季节都能够暴发该种藻华, 表明球形棕囊藻对温度的广泛适应性是其不断传播与扩散的生物学基础。

除了温度, 光照对球形棕囊藻的生长及囊体的形成亦具有重要作用。高光照更有利于球形棕囊藻囊体的形成^[61], 而在低光环境下(<50 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ 时)几乎不形成囊体^[46]。同时, 高光照能显著促进球形棕

囊藻的生长, 高光条件下单细胞和群体的数量均较高, 这一特点正好可以解释球形棕囊藻藻华总是分布在表层水体的原因^[46]。

随着全球气候的变化, 海水中 CO_2 含量的上升, 也会对球形棕囊藻种群产生影响。当海水中的 CO_2 含量达到 750 ppm 时, 球形棕囊藻的群体成囊数量增加, 且单位细胞的碳含量、氮含量和叶绿素含量都显著增加^[65]。但也有研究表明, CO_2 加富对球形棕囊藻种群会产生负面影响, 抑制该种的生长和光化学活性, 这一现象在 UV 辐射增强时更加显著, 表明 UV 辐射和大气 CO_2 浓度增加不利于该藻藻华的发生^[66]。

2.3.2 营养盐

室内研究结果显示, 磷酸盐和硝酸盐均为中国球形棕囊藻藻株生长的主要限制因子, 其对磷酸盐耐受浓度范围较大, 介于 0~180 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 。在较低的 N/P 范围内(5.9~19.6), 棕囊藻的生长速率较高^[59], 这与其他室内研究及野外观测所得出的结论相一致^[8, 44]。陈菊芳等^[8]发现在球形棕囊藻藻华发生期间, 低 N/P 环境中棕囊藻丰度较高。而藻华消亡时, 磷酸盐浓度较低, N/P 呈上升趋势, 表明此时磷酸盐成了棕囊藻细胞生长的限制因子, 可能是直接导致藻华消亡的原因之一^[64]。而在不同硝酸盐浓度下, 球形棕囊藻细胞硝酸还原酶活性和藻细胞生长速率均随着硝酸盐浓度的增加而增加, 这就可以解释含有较高硝酸盐的富营养化海域有利于球形棕囊藻细胞的持续生长^[67]。

近年来, 近海水体中营养盐含量和结构的改变, 对球形棕囊藻种群的生长和形态产生了明显影响。研究结果表明, 球形棕囊藻可以利用不同形态的营养盐, 但在利用能力上存在差异。海水中氮源种类的不同, 不仅会影响球形棕囊藻的生物量, 还会影响其是否成囊、成囊的粒径和囊体内的细胞密度。Wang 等^[43]认为, 与铵盐和尿素相比, 硝酸盐是球形棕囊藻生长的最佳氮源, 在硝酸盐中其生长速率最高, 且有利于形成囊体。此外, 球形棕囊藻还能够利用不同形态的磷源^[68]。无机态的正磷酸盐和小分子的有机磷 β -甘油磷酸钠都容易直接被球形棕囊藻吸收利用; 而对于大分子的有机磷卵磷脂, 球形棕囊藻需要大量表达碱性磷酸酶, 将其水解为可被直接吸收利用的磷酸盐, 但碱性磷酸酶活性变化不明显, 可得知磷的可利用性是球形棕囊藻生长的限制性因素, 因此在球形棕囊藻藻华发生区, 亦应密切关注不同形态的磷源及其浓度。

总之,棕囊藻两种生活史阶段显示出不同的环境适应和竞争能力,群体和单细胞在生长速率、营养盐吸收速率、光合速率及生化组成等方面均具有显著性差异^[69]。如单细胞在铵盐和磷酸盐限制情况下具有更高的竞争力,能够降低营养盐的吸收速率^[70]甚至改变其营养模式,选择吞噬性营养^[71]。而群体是磷酸盐的弱竞争者,但利用硝酸盐的能力要高于单细胞^[72]。二者“各得其所、各司其职”,是球形棕囊藻具有两种生活史形态的无比优势^[13, 43]。

2.3.3 生物因素

生物因素包括种间竞争、动物摄食、细胞裂解(细菌、病毒)及细胞沉降等,在浮游植物的下行控制过程中发挥重要作用,这些下行控制过程实际上也决定了棕囊藻藻华的消亡及其生产力在整个生态系统食物链中的去向^[13]。

野外观测发现,春季球形棕囊藻藻华一般都发生在硅藻藻华之后,而球形棕囊藻藻华期间共生的种类也主要是硅藻,显示它们或占据相同的生态位。在生态功能上,棕囊藻囊状群体与硅藻成链或群体相似,因此硅藻成为棕囊藻的主要竞争对手^[17]。黎慧等^[73]研究发现,在营养丰富的条件下,混合培养中的硅藻小角毛藻(*Chaetoceros mininus*)显著抑制球形棕囊藻渤海株单细胞和群体内细胞的生长速率,表明小角毛藻的竞争能力高于球形棕囊藻;但小角毛藻的存在却有效促进了棕囊藻囊体的形成,这对棕囊藻的生存具有重要生态意义。囊体的形成虽然降低了棕囊藻的细胞生长率但却提高了其生存率,而且群体在营养限制条件下,其竞争力显著高于硅藻^[46]。此外,棕囊藻还能够产生化感物质,影响或者限制其他浮游植物的生长与繁殖^[13, 28, 54]。很多现场调查还发现,某些硅藻(如 *Nitzschia* sp. 和 *Pseudo-nitzschia* sp.等)和原生动物种类会大量聚集在棕囊藻囊体的表面,它们之间是简单的聚集,还是互利的共生关系,抑或是硅藻利用衰老期的棕囊藻胶质囊体进行生长等,尚没有确切的答案^[74]。这一有趣而普遍的现象表明有关棕囊藻种间竞争机制的研究相对较少,还需要深入研究。

为什么棕囊藻能够形成超大规模的单相藻华?其中一个重要的原因就是浮游动物不能对球形棕囊藻进行有效摄食。Tang^[74]发现,动物摄食产生的化学信息导致球形棕囊藻提高囊体的体积,使得很多浮游动物无法进行摄食,进而转向摄食纤毛虫等原生动物,这一转变对于棕囊藻种群来说起到了促进作用,

从而刺激了藻华的大规模暴发^[75]。很多摄食者,如桡足类、纤毛虫、异养甲藻等都可以产生化学信号,促使球形棕囊藻囊体的直径增加^[29]。Long 等^[42]发现球形棕囊藻能够根据不同大小摄食者所释放的信号性质而形成大小不一的囊体,说明不同浮游动物产生的化学信号存在区别,但究竟是何种信号物,目前还不太清楚。

作为初级生产者,棕囊藻是否是一个合适的食物来源,也一直有很大的争议^[12]。许多研究者认为,由于粒径的不匹配,很多动物不能有效摄食棕囊藻囊体,藻华发生时,很多滤食性生物都停止或者降低摄食,包括浮游动物和许多贝类^[76]。但 Hamm 和 Rousseau^[76]通过跟踪研究球形棕囊藻产生的脂肪酸标志物的组成、同化及降解等发现,棕囊藻特异脂肪酸分别占中型浮游动物(镖水蚤桡足类)和暂时性浮游动物(如普通滨蟹幼虫)主要食物来源的 70%和 50%,可能小粒径的单细胞棕囊藻能够被原生动物(如纤毛虫)摄食和利用^[77],而原生动物作为食物链中间环节,间接将棕囊藻和中型浮游动物链接在一起。目前基于其脂肪酸组成得到的结论也非常不一致。一般以多不饱和脂肪酸(polyunsaturated fatty acid, PUFA)含量的高低来判断其营养价值的高低,有人认为棕囊藻的营养价值很低,因为在棕囊藻培养及藻华中 PUFA 的含量较低^[78]。游江涛等^[79]测定了球形棕囊藻香港株脂肪酸的含量,发现其组成以饱和脂肪酸为主,不能为高营养级提供必需的不饱和脂肪酸,因此不是浮游动物的良好食物。但在其他区域发生的棕囊藻藻华中,发现了高含量的 PUFA,如挪威巴尔斯峡湾(Balsfjord)沿海、巴伦支海和格陵兰海^[80-81],说明棕囊藻的营养价值也较高。但是对于棕囊藻藻华现场获得的数据,研究者应谨慎对待,因为现场曾发现有很多硅藻聚集在棕囊藻囊体的表面,它们能够占总碳生物量的 70%,是否是这些硅藻贡献了高含量的 PUFA 也未可知^[73]。

总之,摄食者对棕囊藻的营养反应对于理解棕囊藻藻华发展中的下行控制非常重要。但基于实验室模拟试验得出的甲壳动物对单种棕囊藻的摄食速率明显高于野外情况,棕囊藻囊体的形成能够降低个体较小的桡足类动物(如纺锤水蚤和胸刺水蚤等)的捕食,但某些大的桡足类(如哲水蚤等)仍然能够摄食,其摄食速率跟棕囊藻种类、株系、细胞类型、生长时期及环境等有很大关系,其中摄食者与被捕食者之间的化感信号起重要的作用^[75]。目前大多数

室内研究模拟简单的一对一的捕食关系^[77],但现场报道又无法提供足够的信息来评价一些影响浮游动物摄食最基本的瞬时因子,希望未来可以借助分子手段更好地回答这一问题。

2.4 球形棕囊藻与二甲基硫化物(DMSP/DMS)

二甲基硫(dimethyl sulfide, DMS)是海洋中最丰富的挥发性硫化物,占海洋中硫释放量的 55%~80%,占全球天然硫排放总量的 50%以上^[82]。DMS 主要来源于海洋藻类,它是前体物质二甲基巯基丙酸内盐(dimethylsulfoniopropionate, DMSP)降解后的产物,是海-气界面硫平衡预算中的一种主要成分及酸雨、酸雾形成的重要影响因素之一,对全球的硫循环、云凝结核的形成及气候调节都具有重大影响^[83-84]。

球形棕囊藻另外一个非常重要的特征就是能够产生 DMSP 和 DMS,而且是 DMS/DMSP 的高产者,其释放 DMS 的潜力极高^[85-86]。沈萍萍等^[58]在实验室条件下测定了汕头株和香港株细胞 DMSP 及 DMS 产量,发现细胞内 DMSP 的积累与释放到细胞外 DMS 的量均受到盐度、温度的显著影响,在高盐、低温条件下,单位藻细胞的 DMSP 与 DMS 产量较高。此外棕囊藻细胞内 DMSP 及 DMS 的积累和释放与生长期有关,稳定期细胞内的 DMSP 含量高达 3 898 nmol/10⁶ cells,约为指数期的 12 倍,暗示了在发生大规模球形棕囊藻藻华的后期,可能会有高浓度的 DMSP 和 DMS 释放到环境中,给局部水体和大气造成影响。除了温度和盐度,营养盐对球形棕囊藻产硫也有显著的影响,在低氮、高磷条件下,棕囊藻细胞产生更多的 DMSP 和 DMS;同时,低 Fe³⁺浓度(如 10 nmol/L)有助于藻液中 DMSP 的形成,Fe³⁺浓度为 1 000 nmol/L 时单位 Chl *a* 的 DMSP 产量却最小,同时过高的 Fe³⁺浓度(1 000 nmol/L)成为球形棕囊藻产生 DMS 的限制性因素^[87]。

许多海洋藻类都能产生 DMSP,但 DMSP 在藻体内的作用目前仍没有确定答案。有研究认为 DMSP 是藻体内的一种渗透调节剂,因此当环境盐度升高时,藻细胞必然会合成并积累更多的 DMSP 来维持体内渗透压平衡,尤其是在高盐和氮不足的情况下,DMSP 更容易取代含氮的渗透调节剂如甘氨酸-甜菜碱、脯氨酸等,所以营养盐(尤其是氮)的限制会促进藻细胞内 DMSP 的产生与累积^[88]。除了调节渗透压以外,低温时 DMSP 还能够维持藻细胞内生物

酶的活力,具有抗冰冻作用^[89]。因此 DMSP 和 DMS 的产生和释放是复杂的生物过程,与藻类的生理胁迫有直接的关系^[90]。我国有关棕囊藻产硫的报道很少,缺乏系统而深入的研究。此外,尽管国内学者对海洋中 DMS 的分布与通量研究较多^[91-92],但对球形棕囊藻藻华发生现场 DMS 与 DMSP 的通量研究几近空白。2006 年 10 月渤海海域球形棕囊藻藻华发生期间,海水中 DMS 浓度介于 34~60 nmol/L,总 DMSP 浓度达 354~471 nmol/L(齐雨藻等,未发表数据),远远高于渤海及其邻近海域非藻华期间的 DMS 浓度(平均 1.3~3.4 nmol/L)^[93],与国际上相关的研究结果相一致,温带和极地海域棕囊藻藻华发生期间 DMS 浓度通常为 5~50 nmol/L,可以达到非藻华期间浓度的 10~100 倍^[85, 94],因此准确测算棕囊藻藻华期间 DMS 的释放量,对于准确估算局部海区乃至全球海洋硫排放通量具有至关重要的意义。

2.5 球形棕囊藻的生态毒理学

球形棕囊藻藻华一直以来被认为是有害藻华,对海洋中其他共存生物具有负面影响,甚者导致死亡。如 1997 年底中国东南沿海暴发的特大球形棕囊藻藻华,造成了养殖鱼类的大量死亡,渔业损失惨重^[8]。室内研究也表明,球形棕囊藻汕头株、香港株对卤虫均具有急性毒性效应^[95],湛江株等各株系对多种虾苗和鱼苗亦具有不同的毒性^[96]。除藻华期间高生物量引起鱼鳃受损、水体缺氧及水质环境恶化外,更主要是因为棕囊藻能够产生某些有毒物质^[98]。何家苑等^[57]对我国首次暴发藻华的球形棕囊藻藻株进行毒素结构分析,发现其能够产生溶血性毒素,这些溶血成分主要为 4 种糖脂化合物^[98]。杨维东等^[99]进一步研究显示,球形棕囊藻对不同生物的毒害作用机制不同,摄食和分泌有毒、有害物应该是球形棕囊藻引致生物中毒的主要途径,而且除溶血毒素以外,球形棕囊藻还可能产生其他鱼毒性物质。这些有毒物质被认为是棕囊藻化学威慑(chemical deterrence)的主要成分,主要包括 3 种物质:丙烯酸酯、多不饱和醛和溶血性糖脂^[7]。丙烯酸酯被认为能够累积在摄食者肠道内,在酸性(pH<4.5)条件下呈质子化毒性形式对动物细胞产生伤害^[100]。在活性氧(reactive oxygen species, ROS)存在时,PUFA 能够变成更高毒性的多不饱和醛类物质(polyunsaturated aldehyde, PUA)。实验室研究显示,PUA 能够降低桡足类的产卵率和孵化率,导致海胆胚胎细胞凋亡及人类细胞

的细胞毒性^[101]。球形棕囊藻能够产生大量的 PUFA, 尽管 PUFA 能为桡足类提供必要的营养物质, 但高浓度时却是有害的^[7]。溶血性毒素被证实能够导致鱼类大量死亡, 并致使细胞膜穿孔^[57, 98]。最近, 从广西防城港野生球形棕囊藻样品中分离出两种新的未知化合物(taenialactam C 和 globorin A), 这两种物质表现出对卤虫和赤点石斑鱼幼鱼显著的急性毒性效应^[102], 但具体的毒性机理尚不清楚。另外, 由于是野外样品, 尚不能排除其他共生、共存生物(藻类、细菌或病毒等)产生这些化合物的可能, 需要在实验室内进一步验证。

除此以外, 球形棕囊藻还能产生其他特殊的次生代谢产物, 如囊体中大量的黏液物质, 主要为多糖类碳水化合物, 这些碳水化合物成分复杂, 并且随着生长周期和环境条件的变化而变化^[103]。最重要的是棕囊藻藻华生物量极大, 对近海生态系统的生物地球化学循环产生了巨大影响。棕囊藻还能产生氯仿(CH_3Cl)、溴仿(CH_3Br)、碘仿(CH_3I)等和二硫化碳(CS_2)等, 尽管其产量相对不高, 但也引起研究者越来越多的关注^[105]。

2.6 球形棕囊藻藻华的防治

中国在球形棕囊藻藻华的防治方面研究较多, 研究者们从多方面寻求有效的防治途径, 主要包括化学法、生物法、光催化法及黏土矿物絮凝法等。

许多学者研究了各种不同的化学物质对球形棕囊藻的去除效果, 包括二氧化氯^[105-106]、碘伏和异噻唑啉酮(新型有机硫化物杀生剂)^[107]、二氯异氰尿酸钠和三氯异氰尿酸^[108]、二溴海因和溴氯海因^[109]、新洁尔灭(季铵盐类)和异噻唑啉酮^[96]、四烷基铵络合碘和聚维酮碘^[110-111]等, 探究不同化合物的抑藻除藻机制, 为球形棕囊藻藻华的化学治理提供了科学依据。但是, 实验室模拟研究与实际野外应用还有很大的差距, 如受海流及海浪影响, 现场如何保持除藻剂的有效浓度也是目前化学治理方法的关键技术问题, 需要继续深入研究。

光催化法是近年来国内外兴起的一种全新的除藻方法, 即利用半导体能受光照激发而产生活性反应基团的特点, 经一系列复杂过程之后对藻类产生破坏作用, 从而达到除藻的效果。黄凤等^[112]研究发现以玻璃纤维为基体的纳米 $\text{Fe(III)}-\text{TiO}_2$ 薄膜在可见光照射条件下对球形棕囊藻具有较高的去除作用, 由于纳米 TiO_2 具有价格低廉、性质稳定、无毒等特

点, 显示了这一方法在藻华治理方面有较好的应用前景。

利用溶藻细菌抑制或杀灭藻华的生物控藻技术是藻华治理的一个新热点, 主要工作集中在溶藻细菌的筛选、胞外活性物质的分离鉴定及溶藻机制的探讨。有关球形棕囊藻的溶藻细菌主要从发生藻华时的水体或底泥中分离的芽孢杆菌属细菌^[113-114], 也有从红树林中分离得到的假单胞菌属细菌^[116]等。如从珠海棕囊藻藻华海水中分离 2 株溶藻细菌 Y01 和 Y04, 能直接裂解球形棕囊藻细胞, 具有显著的溶藻效果, 经鉴定这两株细菌均属于芽孢杆菌属。Y01 菌株的溶藻效果受环境因素(如盐度和光照)的影响显著, 且对生长初期球形棕囊藻的抑制效果优于指数生长期的球形棕囊藻^[115]。Y04 菌株分泌的溶藻活性物质六氢吡咯并[1, 2-a]吡嗪-1, 4-二酮能够引起细胞内活性氧累积, 致使其膜质过氧化而破坏细胞膜的完整性和光合系统, 从而造成藻类的死亡^[117-118]。李蔷等^[114]发现芽孢杆菌 B1 分泌的胞外溶藻活性物质为含有酸性或者碱性基团的非生物活性分子, 具有较强的极性和热稳定性, 能在短时间内破坏膜的完整性, 造成藻细胞溶解。同时, 它能使球形棕囊藻细胞内丙二醛含量(malonaldehyde, MDA)显著上升, 降低其超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)和过氧化氢酶(catalase, CAT)活性, 通过降低机体中保护酶的活性和加剧膜脂质过氧化的程度等来抑制球形棕囊藻的生长^[115]。杨秋婵等^[119]进一步模拟了自然水体环境中溶藻物质的作用机制, 显示芽孢杆菌 B1 分泌的胞外溶藻活性物质在野外也能有效抑制球形棕囊藻的生长, 预示了溶藻细菌技术在藻华防治中具有较好的应用前景。

改性黏土矿物絮凝法因其具有原料来源丰富、污染少以及较大的实用价值成为目前最受青睐的藻华治理方法^[120]。李松涛等^[121]、刘玉芳等^[122]在实验室分别考察了十六烷基三甲基溴化铵(cetyltriethylammonium bromide, CTAB)改性蒙脱土、十二烷基氯化磷改性蒙脱土等对球形棕囊藻藻华的杀灭控制作用和絮凝沉降动力学, 表明改性黏土对球形棕囊藻具有较强的沉降作用及较快的沉降速率。曹西华和俞志明^[120]等认为, 有机改性黏土表面静电作用、季铵盐离子亲脂性长脂肪链的“网捕”作用及黏土颗粒表面局部高浓度浓度的季铵盐离子的杀灭作用, 可能是有机改性黏土具有强去除藻细胞能力的主要原因。目前有机改性黏土已成功运用于大规模的球形

棕囊藻藻华现场消杀实际操作并取得了高效的除藻效果^[21], 有机改性黏土也实现了规模化生产, 为藻华灾害的应急处理提供了强有力的技术保障与支持。

3 发展趋势及未来研究方向

自 1997 年在中国东南沿海首次暴发球形棕囊藻藻华以来, 其藻华的发生规模不断扩大、频度不断增加、范围也不断扩大, 从一个“藻华新记录种”变为常态“藻华原因种”。中国近海球形棕囊藻及其藻华有着与世界其他海域同种藻类及其藻华若干显著不同的特点^[17-18, 51]: (1)中国近海的棕囊藻藻华期形成的囊体显著大于世界各海域同种藻华的囊体, 直径约达 3 cm, 被称为棕囊藻囊体的“巨无霸”(giant colonies); (2)中国南海球形棕囊藻藻株嗜高温, 温度耐受范围明显高于其他同种藻株; (3)中国近海棕囊藻藻华很多情况下引致养殖业的灾害, 而国外同类藻华鲜有类似报道; (4)中国近海棕囊藻已报道含有溶血性毒素, 在国外尚无明确的此类报告。Schoemann 等^[12]指出, 在三种能形成藻华的棕囊藻(球形棕囊藻、波切棕囊藻及南极棕囊藻)中, 最重要的两个共有特征为棕囊藻最大生长速率的温度依赖性及对光照的高度适应性, 而其他过程则多具有种类或者地区特异性, 如群体基质的合成、摄食的下行控制等。目前对于某些关键过程尤其知之甚少, 未来仍需要深入研究, 比如南极棕囊藻赤潮复发时的铁吸收动力学和铁定额问题, 中国球形棕囊藻巨型群体的形成机制等。

过去 20 年, 中国的科学家们一直在积极努力寻求球形棕囊藻藻华暴发的生物学机制, 但迄今未止, 仍有许多问题亟待解决。目前所有的棕囊藻研究都来自一个中心问题, 即各种物理(光照、温度、流体动力)、化学(营养源、化学信息学、化感作用)、生物(摄食、病毒、细菌、种间竞争)及机体自身机制(稳定性、间接效应)等因素如何与棕囊藻生活史的转化进行相互作用从而影响海洋生态系统? 最奇特的就是棕囊藻藻华的发生看似只是一个基本的“单细胞——群体转化”的生活史事件而已, 但已有的大量甚至“有点泛滥”的现场和实验室生理生态学数据仍不足以解释其生活史特征与系统生态学之间的核心相互作用机制^[13]。综观我国近 20 年来的工作, 大多从宏观角度入手, 研究生态系统、食物链、群落、种群及细胞个体水平上的差异及表现信息, 较少有从 DNA、转录组、蛋白组学等微观分子水平上深入研究其相

关机制。未来, 应借助先进的分子生物学技术手段(如生物节律的分子特征及运用 CRISPR/Cas9 技术)从生态组学的方向来解决一些内在生物学机制。正如 Rousseau 等^[1]指出, 未来对球形棕囊藻生活史的研究应更多考虑有性生殖过程(如减数分裂和配子结合等)的诱发机制, 包括内在(生物钟)与外在因素的相互作用机制及影响因子(尤其是光照、营养状况及性信息素等), 加以深入研究, 这同样是我国球形棕囊藻研究今后所面临的机遇与挑战。

参考文献:

- [1] Rousseau V, Chrétiennot-Dinet M J, Jacobsen A, et al. The life cycle of *Phaeocystis*: state of knowledge and presumptive role in ecology[J]. Biogeochemistry, 2007, 83(1-3): 29-47.
- [2] Rousseau V, Vault D, Casotti R, et al. The life cycle of *Phaeocystis* (Prymnesiophyceae): evidence and hypotheses[J]. Journal of Marine Systems, 1994, 5(1): 23-39.
- [3] 沈萍萍, 王艳, 齐雨藻, 等. 球形棕囊藻的生长特性及生活史研究[J]. 水生生物学报, 2000, 24(6): 635-643.
Shen Pingping, Wang Yan, Qi Yuzao, et al. Growth characteristics and life cycle of *Phaeocystis globosa* Scherffel[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2000, 24(6): 635-643.
- [4] 齐雨藻, 沈萍萍, 王艳. 棕囊藻属(*Phaeocystis*)的分类与生活史(综述)[J]. 热带亚热带植物学报, 2001, 9(2): 174-184.
Qi Yuzao, Shen Pingping, Wang Yan. Taxonomy and lifecycle of genus *Phaeocystis* (Prymnesiophyceae)[J]. Journal of Tropical And Subtropical Botany, 2001, 9(2): 174-184.
- [5] Hamm C E. Architecture, ecology and biogeochemistry of *Phaeocystis* colonies[J]. Journal of Sea Research, 2000, 43(3-4): 307-315.
- [6] 王小冬, 王艳. 高摄食压力下球形棕囊藻凝聚体的形成[J]. 生态学报, 2012, 32(2): 414-420.
Wang Xiaodong, Wang Yan. Formation of aggregation by *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyceae) in response to high grazing pressure[J]. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(2): 414-420.
- [7] Van Rijssel M, Alderkamp A C, Nejstgaard J C, et al. Haemolytic activity of live *Phaeocystis pouchetii* during mesocosm blooms[J]. Biogeochemistry, 2007, 83(1-3): 189-200.
- [8] 陈菊芳, 徐宁, 江天久, 等. 中国赤潮新记录种——球形棕囊藻(*Phaeocystis globosa*)[J]. 暨南大学学报(自然科学版), 1999, 20(3): 124-129.
Chen Jüfang, Xu Ning, Jiang Tianjiu, et al. A report of

- Phaeocystis globosa* bloom in coastal water of southeast China[J]. Journal of Jinan University(Natural Science), 1999, 20(3): 124-129.
- [9] Hansen E, Eilertsen H C, Ernsten A, et al. Anti-mitotic activity towards sea urchin embryos in extracts from the marine haptophycean *Phaeocystis pouchetii* (Hariot) Lagerheim collected along the coast of northern Norway[J]. Toxicon, 2003, 41(7): 803-812.
- [10] 商文. 球形棕囊藻对几种海洋生物的毒性效应研究[D]. 广州: 暨南大学, 2006.
- Shang Wen. Toxicity of *Phaeocystis globosa* on six marine organisms[D]. Guangzhou: Jinan University, 2006.
- [11] Lancelot C, Billen G, Sournia A, et al. *Phaeocystis* blooms and nutrient enrichment in the continental coastal zones of the North Sea[J]. Ambio, 1987, 16(1): 38-46.
- [12] Schoemann V, Becquevort S, Stefels J, et al. *Phaeocystis* blooms in the global ocean and their controlling mechanisms: a review[J]. Journal of Sea Research, 2005, 53(1-2): 43-66.
- [13] Verity P G, Brussaard C P, Nejstgaard J C, et al. Current understanding of *Phaeocystis* ecology and biogeochemistry, and perspectives for future research[J]. Biogeochemistry, 2007, 83(1-3): 311-330.
- [14] Madhupratap M, Sawant S, Gauns M. A first report on a bloom of the marine prymnesiophycean, *Phaeocystis globosa* from the Arabian Sea[J]. Oceanologica Acta, 2000, 23(1): 83-90.
- [15] Hai D N, Lam N N, Dippner J W. Development of *Phaeocystis globosa* blooms in the upwelling waters of the South Central coast of Viet Nam[J]. Journal of Marine Systems, 2010, 83(3-4): 253-261.
- [16] Liu X, Smith Jr W O, Tang K W, et al. Theoretical size controls of the giant *Phaeocystis globosa* colonies[J]. Ocean Science Journal, 2015, 50(2): 283-289.
- [17] 齐雨藻, 徐宁, 王艳, 等. 中国赤潮研究的新进展——球形棕囊藻赤潮及其产疏的研究[J]. 中国基础科学, 2002, (4): 23-28.
- Qi Yuzao, Xu Ning, Wang Yan, et al. Progress of studies on red tide in China——studies on *Phaeocystis globosa* red tide and its DMS(DMSP) production[J]. China Basic Science, 2002, (4): 23-28.
- [18] Qi Y Z, Chen J F, Wang Z H, et al. Some observations on harmful algal bloom (HAB) events along the coast of Guangdong, southern China in 1998[J]. Hydrobiology, 2004, 512(1-3): 209-214.
- [19] 曲凌云, 吕颂辉, 高春蕾, 等. 棕囊藻渤海株核糖体 18S rDNA 和 ITS 基因结构序列分析[J]. 海洋科学进展, 2008, 26(2): 200-206.
- Qu Lingyun, Lü Songhui, Gao Chunlei, et al. Structure and sequence analysis of 18s rDNA and ITS gene of *Phaeocystis* isolate from the Bohai Sea[J]. Advances In Marine Sciences, 2008, 26(2): 200-206.
- [20] 李亚男, 沈萍萍, 黄良民, 等. 棕囊藻的分类及系统进化研究进展[J]. 生态学杂志, 2012, 31(3): 745-754.
- Li Yanan, Shen Pingping, Huang Liangmin, et al. Taxonomy and phylogenetics of the genus *Phaeocystis*: research progress[J]. Chinese Journal of Ecology, 2012, 31(3): 745-754.
- [21] 曹西华, 俞志明, 邱丽霞. 改性黏土法消除球形棕囊藻赤潮的现场实验与效果评估[J]. 海洋与湖沼, 2017, 48(4): 753-759.
- Cao Xihua, Yu Zhiming, Qiu Lixia. Field experiment and emergent application of modified clays for *Phaeocystis globosa* blooms mitigation[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2017, 48(4): 753-759.
- [22] 屠建波, 张秋丰, 徐玉山, 等. 渤海湾天津近岸海域首次棕囊藻赤潮初探[J]. 海洋通报, 2011, 30(3): 334-337.
- Tu Jianbo, Zhang Qiufeng, Xu Yushan, et al. Preliminary analysis of *Phaeocystis globosa* Scherffel red tide in Tianjin coastal sea areas of Bohai Bay[J]. marine science bulletin, 2011, 30(3): 334-337.
- [23] Chen Y Q, Wang N, Zhang P, et al. Molecular evidence identifies bloom-forming *Phaeocystis* (Prymnesiophyta) from coastal waters of southeast China as *Phaeocystis globosa*[J]. Biochemical Systematics and Ecology, 2002, 30(1): 15-22.
- [24] Chen Y Q, Shao P, Wang N, et al. Molecular identification of bloom-forming species *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyta) and its dispersal based on rDNA ITS sequence analysis[J]. Acta Oceanologica Sinica, 2003, 22(2): 243-253.
- [25] 王艳, 齐雨藻, 沈萍萍, 等. 温度和盐度对球形棕囊藻细胞 DMSP 产量的影响[J]. 水生生物学报, 2003, 27(4): 367-371.
- Wang Yan, Qi Yuzao, Shen Pingping, et al. Effects of temperature and salinity on DMSP production in *Phaeocystis Globosa*[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2003, 27(4): 367-371.
- [26] Shen P, Van Rijssel M, Wang Y, et al. Toxic *Phaeocystis globosa* strain from China grow at remarkably high temperatures[C]//Steidinger K A, Landsberg J H, Tomas C R, et al. Harmful Algae 2002. St. Petersburg: Florida Fish and Wildlife Conservation Commission, Florida Institute of Oceanography and Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, 2004: 396-398.
- [27] Shen P P, Qi Y Z, Wang Y, et al. *Phaeocystis globosa* Scherffel, a harmful microalga, and its production of dimethylsulfoniopropionate[J]. Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 2011, 29(4): 869-873.
- [28] Liu H X, Huang H H, Xu S N, et al. Planktonic community structure during a harmful bloom of *Phaeo-*

- cystis globosa* in a subtropical bay, with special reference to the ciliate assemblages[J]. *Ecotoxicology*, 2015, 24(7-8): 1419-1429.
- [29] Wang X D, Wang Y, Ou L J, et al. Allocation costs associated with induced defense in *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyceae): the effects of nutrient availability[J]. *Scientific Reports*, 2015, 5: 10850.
- [30] Medlin L, Zingone A. A taxonomic review of the genus *Phaeocystis*[J]. *Biogeochemistry*, 2007, 83(1-3): 3-18.
- [31] Medlin L K, Lange M, Baumann M E M. Genetic differentiation among three colony-forming species of *Phaeocystis*: further evidence for the phylogeny of the Prymnesiophyta[J]. *Phycologia*, 1994, 33(3): 199-212.
- [32] Andersen A, Bailey J C, Decelle J, et al. *Phaeocystis rex* sp. nov. (Phaeocystales, Prymnesiophyceae): a new solitary species that produces a multilayered scale cell covering[J]. *European Journal of Phycology*, 2015, 50(2): 207-222.
- [33] 刘海林, 章群, 江启明, 等. 赤潮棕囊藻(*Phaeocystis globosa*)rDNA ITS 区序列变异与二级结构分析[J]. *生态科学*, 2010, 29(5): 432-437.
- Liu Hailin, Zhang Qun, Jiang Qiming, et al. Analyses of sequence variation and secondary structure on rDNA ITS regions of the strains of redtide-caused harmful algae *Phaeocystis globosa*[J]. *Ecological Science*, 2010, 29(5): 432-437.
- [34] 覃仙玲, 赖俊翔, 陈波, 等. 棕囊藻北部湾株的 18S rDNA 分子鉴定[J]. *热带亚热带植物学报*, 2016, 24(2): 176-181.
- Qin Xianling, Lai Junxiang, Chen Bo, et al. Molecular identification of *Phaeocystis* from Beibu Gulf based on 18S rDNA sequences[J]. *Journal of Tropical And Subtropical Botany*, 2016, 24(2): 176-181.
- [35] Lange M, Chen Y Q, Medlin L. Molecular genetic delineation of *Phaeocystis* species (Prymnesiophyceae) using coding and non-coding regions of nuclear and plastid genomes[J]. *European Journal of Phycology*, 2002, 37(1): 77-92.
- [36] Ochman H, Wilson A C. Evolution in bacteria: evidence for a universal substitution rate in cellular genomes[J]. *Journal of Molecular Evolution*, 1987, 26(1-2): 74-86.
- [37] 黄长江, 董巧香, 郑磊. 1997 年底中国东南沿海大规模赤潮原因生物的形态分类与生态学特征[J]. *海洋与湖沼*, 1999, 30(6): 581-590.
- Huang Changjiang, Dong Qiaoxiang, Zheng Lei. Taxonomic and ecological studies on a large scale *Phaeocystis pouchetii* bloom in the southeast coast of China during late 1997[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 1999, 30(6): 581-590.
- [38] 李伟才, 孙军, 宋书群, 等. 烟台港和邻近锚地及其入境船舶压舱水中的浮游植物[J]. *海洋湖沼通报*, 2006, (4): 70-77.
- Li Weicai, Sun Jun, Song Shuqun, et al. Phytoplankton community in Yantai Harbor, Yantai anchorage and entry ship's ballast water, China[J]. *Transactions of Oceanology and Limnology*, 2006, (4): 70-77.
- [39] Kornmann P V. Beobachtungen an *Phaeocystis*-Kulturen[J]. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 1955, 5(2): 218-233.
- [40] 黄天吾, 王小冬, 王艳. 球形棕囊藻的生长、囊体形态以及囊体细胞的分布[J]. *植物学报*, 2012, 47(5): 508-514.
- Huang Tianwu, Wang Xiaodong, Wang Yan. Growth, architecture and cell distribution in *Phaeocystis globosa* colonies[J]. *Bulletin of Botany*, 47(5): 508-514.
- [41] Verity P G, Villareal T A, Smayda T J. Ecological investigations of blooms of colonial *Phaeocystis pouchetii*. II. the role of life-cycle phenomena in bloom termination[J]. *Journal of Plankton Research*, 1988, 10(4): 749-766.
- [42] Long J D, Smalley G W, Barsby T, et al. Chemical cues induce consumer-specific defenses in a bloom-forming marine phytoplankton[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(25): 10512-10517.
- [43] Wang X D, Wang Y, Smith Jr W O. The role of nitrogen on the growth and colony development of *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyceae)[J]. *European Journal of Phycology*, 2011, 46(3): 305-314.
- [44] 田晶晶. 环境因子对球形棕囊藻细胞群体形成的影响[D]. 广州: 暨南大学, 2010.
- Tian jingjing. Effects of environmental factors on the colony formation of *Phaeocystis globosa*[D]. Guangzhou: Jinan University, 2010
- [45] 王小冬, 郑晶晶, 王艳. 摄食对球形棕囊藻囊体形成的影响[J]. *热带生物学报*, 2014, 5(1): 20-24.
- Wang Xiaodong, Zheng Jingjing, Wang Yan. Effects of grazing on the colony formation in *Phaeocystis globosa*[J]. *Journal of Tropical Biology*, 2014, 5(1): 20-24.
- [46] 王艳, 邓坤, 王小冬. 球形棕囊藻囊体形成中光照、营养盐和共存硅藻的影响[J]. *生态科学*, 2013, 32(2): 165-170.
- Wang Yan, Deng Kun, Wang Xiaodong. The effects of light, nutrient and co-existing diatom on colony formation of *Phaeocystis globosa* [J]. *Ecological Science*, 2013, 32(2): 165-170.
- [47] 王艳, 王小冬, 李韶山. 充气和搅动对球形棕囊藻生长及囊体形成的影响. *生态学报*, 2010, 30(12): 3368-3374.
- Wang Yan, Wang Xiaodong, Li Shaoshan. Effects of air bubbling and turbulence on the growth and colony-form of *Phaeocystis globosa* Scherffel[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(12): 3368-3374.

- [48] Lancelot C, Keller M D, Rousseau V, et al. Autecology of the marine haptophyte *Phaeocystis* sp[C]//Anderson D M, Cembella A D, Hallegrae V G M. Physiological ecology of harmful algal blooms, NATO ASI Series. Berlin: Springer, 1998, 209-224.
- [49] Brussaard C P D, Kuipers B, Veldhuis M J W. A mesocosm study of *Phaeocystis globosa* population dynamics: I. Regulatory role of viruses in bloom control[J]. Harmful Algae, 2005, 4(5): 859-874.
- [50] Wang X D, Tang K W. Buoyancy regulation in *Phaeocystis globosa* Scherffel colonies[J]. The Open Marine Biology Journal, 2010, 4: 115-121.
- [51] Smith W O, Liu X, Tang K W, et al. Giantism and its role in the harmful algal bloom species *Phaeocystis globosa*[J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 2014, 101: 95-106.
- [52] Lancelot C, Rousseau V. Ecology of *Phaeocystis*: the key role of colony forms[C]//Green J C, Leadbeater B S C. The Haptophyte Algae. Oxford: Clarendon Press, 1994, 229-245.
- [53] Schoemann V, Wollast R, Chou L, et al. Effects of photosynthesis on the accumulation of Mn and Fe by *Phaeocystis* colonies[J]. Limnology and Oceanography, 2001, 46(5): 1065-1076.
- [54] Lancelot C, Rousseau V, Schoemann V, et al. On the ecological role of the different life forms of *Phaeocystis*[C]//Garcés E, Zingone A, Montresor M et al eds. Report of the Workshop LIFEHAB: Life Histories of Microalgal Species Causing Harmful Blooms. Calvia, Majorca, Spain: Research in Enclosed Seas Series, 2002, 71-75.
- [55] Valero M, Richerd S, Perrot V, et al. Evolution of alternation of haploid and diploid phases in life cycles[J]. Trends in Ecology & Evolution, 1992, 7(1): 25-29.
- [56] Xu N, Huang B Z, Hu Z X, et al. Effects of temperature, salinity, and irradiance on the growth of harmful algal bloom species *Phaeocystis globosa* Scherffel (Prymnesiophyceae) isolated from the South China Sea[J]. Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 2017, 35(3): 557-565.
- [57] 何家菀, 施之新, 张银华, 等. 一种棕囊藻的形态特征与毒素分析[J]. 海洋与湖沼, 1999, 30(2): 172-179. He Jiawan, Shi Zhixin, Zhang Yinhua, et al. Morphological characteristics and toxins of *Phaeocystis* cf. *pouchetii* (Prymnesiophyceae)[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 1999, 30(2): 172-179.
- [58] 沈萍萍. 有害赤潮藻——球形棕囊藻的分类生理特性及产硫研究[D]. 广州: 暨南大学, 2001. Shen Pingping. Taxonomy, physiology and dimethylsulfonipropionate production of *Phaeocystis globosa* Scherffel[D]. Guangzhou: Jinan University, 2001.
- [59] 郭瑾, 杨维东, 刘洁生, 等. 温度、盐度和光照对球形棕囊藻生长和产毒的影响研究[J]. 环境科学学报, 2007, 27(8): 1341-1346. Guo Jin, Yang Weidong, Liu Jiesheng, et al. Effects of salinity, temperature and light intensity on the growth and toxin production of *Phaeocystis globosa*[J]. Acta Scientiae Circumstantiae, 2007, 27(8): 1341-1346.
- [60] 田晶晶, 吕颂辉. 温度和盐度对球形棕囊藻细胞群体形成的影响[J]. 安徽农业科学, 2010, 38(18): 9750-9752. Tian Jingjing, Lü Songhui. Effects of temperature and salinity on the colony formation of *Phaeocystis globosa*[J]. Journal of Anhui Agr Sci, 2010, 38(18): 9750-9752.
- [61] 徐宁, 齐雨藻, 陈菊芳, 等. 球形棕囊藻(*Phaeocystis globosa* Scherffel)赤潮成因分析[J]. 环境科学学报, 2003, 23(1): 113-118. Xu Ning, Qi Yuzao, Chen Jufang, et al. Analysis on the cause of *Phaeocystis globosa* Scherffel red tide[J]. Acta Scientiae Circumstantiae, 2003, 23(1): 113-118.
- [62] 王超, 李新辉, 赖子尼, 等. 珠江口球形棕囊藻(*Phaeocystis globosa*)赤潮后期的浮游植物群落结构特征研究[J]. 生态科学, 2010, 29(2): 140-146. Wang Chao, Li Xinhui, Lai Zini, et al. Study on phytoplankton community structure at the late stage of a *Phaeocystis globosa* bloom in the Pearl River Estuary[J]. Ecological Science, 2010, 29(2): 140-146.
- [63] 李波, 蓝文陆, 李天深, 等. 球形棕囊藻赤潮消亡过程环境因子变化及其消亡原因[J]. 生态学杂志, 2015, 34(5): 1351-1358. Li Bo, Lan Wenlu, Li Tianshen, et al. Variation of environmental factors during *Phaeocystis globosa* blooms and its implications for the bloom decay[J]. Chinese Journal of Ecology, 2015, 34(5): 1351-1358.
- [64] Wang X, Wang Y, Ou L. The roles of light - dark cycles in the growth of *Phaeocystis globosa* from the South China Sea: The cost of colony enlargement[J]. Journal of Sea Research, 2014, 85, 518-523.
- [65] 陈善文, 高坤山. 二氧化碳加富与阳光紫外辐射对球形棕囊藻的耦合效应[J]. 海洋学报, 2011, 33(4): 155-162. Chen Shanwen, Gao Kunshan. The coupled effects of carbon dioxide enrichment and ultraviolet radiation on *Phaeocystis globosa* Scherffel[J]. Acta Oceanologica Sinica, 2011, 33(4): 155-162.
- [66] 王艳, 唐海溶, 蒋磊, 等. 硝酸盐对球形棕囊藻生长和硝酸还原酶活性的影响[J]. 植物学通报, 2006, 23(2): 138-144. Wang Yan, Tang Hairong, Jiang Lei, et al. Effects of nitrate on the growth and nitrate reductase activity in *Phaeocystis globosa*. Chinese Bulletin of Botany, 2006, 23(2): 138-144.

- [67] 王艳, 唐海溶. 不同形态的磷源对球形棕囊藻生长及碱性磷酸酶的影响[J]. 生态科学, 2006, 25(1): 38-40.
Wang Yan, Tang Hairong. Effects of different phosphorus on the growth and alkaline phosphatase activity in *Phaeocystis globos*[J]. Ecological Science, 2006, 25(1): 38-40.
- [68] Riegman R, Van Boekel W. The ecophysiology of *Phaeocystis globosa*: a review[J]. Journal of Sea Research, 1996, 35(4): 235-242.
- [69] Ploug H, Stolte W, Jørgensen B B. Diffusive boundary layers of the colony-forming plankton alga *Phaeocystis* sp.—implications for nutrient uptake and cellular growth[J]. Limnology and Oceanography, 1999, 44(8): 1959-1967.
- [70] Verity P G, Medlin L K. Observations on colony formation by the cosmopolitan phytoplankton genus *Phaeocystis*[J]. Journal of Marine Systems, 2003, 43(3-4): 153-164.
- [71] Veldhuis M J W, Colijn F, Admiraal W. Phosphate Utilization in *Phaeocystis pouchetii* (Haptophyceae)[J]. Marine Ecology, 1991, 12 (1): 53-62.
- [72] 黎慧, 高春蕾, 王小冬, 等. 小角毛藻对球形棕囊藻囊体形成的影响[J]. 海洋科学进展, 2010, 28(1): 57-63.
Li Hui, Gao Chunlei, Wang Xiaodong, et al. Effects of *Chaetoceros minimus* on colony development of *Phaeocystis globosa*[J]. Advances in Marine Sciences, 2010, 28(1): 57-63.
- [73] Sazhin A F, Artigas L F, Nejstgaard J C, et al. The colonization of two *Phaeocystis* species (*Prymnesiophyceae*) by pennate diatoms and other protists: a significant contribution to colony biomass[J]. Biogeochemistry, 2007, 83(1-3): 137-145.
- [74] Tang K W. Grazing and colony size development in *Phaeocystis globosa* (*Prymnesiophyceae*): the role of a chemical signal[J]. Journal of Plankton Research, 2003, 25(7): 831-842.
- [75] Nejstgaard J C, Tang K W, Steinke M, et al. Zooplankton grazing on *Phaeocystis*: a quantitative review and future challenges[J]. Biogeochemistry, 2007, 83(1-3): 147-172.
- [76] Hamm C E, Rousseau V. Composition, assimilation and degradation of *Phaeocystis globosa*-derived fatty acids in the North Sea[J]. Journal of Sea Research, 2003, 50(4): 271-283.
- [77] Tang K W, Jakobsen H H, Visser A W. *Phaeocystis globosa* (*Prymnesiophyceae*) and the planktonic food web: feeding, growth, and trophic interactions among grazers[J]. Limnology and Oceanography, 2001, 46(8): 1860-1870.
- [78] Cotonnec G, Brunet C, Sautour B, et al. Nutritive value and selection of food particles by copepods during a spring bloom of *Phaeocystis* sp. in the English Channel, as determined by pigment and fatty acid analyses[J]. Journal of Plankton Research, 2001, 23(7): 693-703.
- [79] 游江涛, 董丽华, 韩博平. 两种水华藻——球形棕囊藻和铜绿微囊藻的脂肪酸组成特征与水华形成机制[J]. 植物生态学报, 2005, 29(4): 623-629.
You Jiangtao, Dong Lihua, Han Boping. The fatty acid composition of two bloom-causing algal species: *Phaeocystis globosa* and *Microcystis aeruginosa*[J]. Acta Phytocologica Sinica, 2005, 29(4): 623-629.
- [80] Sargent J R, Eilertsen H C, Falk-Petersen S, et al. Carbon assimilation and lipid production in phytoplankton in northern Norwegian fjords[J]. Marine Biology, 1985, 85(2): 109-116.
- [81] Hamm C, Reigstad M, Riser C W, et al. On the trophic fate of *Phaeocystis pouchetii*. VII. Sterols and fatty acids reveal sedimentation of *P. pouchetii*-derived organic matter via krill fecal strings[J]. Marine Ecology Progress Series, 2001, 209: 55-69.
- [82] Lovelock J E, Maggs R J, Rasmussen R A. Atmospheric dimethyl sulphide and the natural sulphur cycle[J]. Nature, 1972, 237(5356): 452-453.
- [83] Charlson R J, Lovelock J E, Andreae M O, et al. Oceanic phytoplankton, atmospheric sulphur, cloud albedo and climate[J]. Nature, 1987, 326(6114): 655-661.
- [84] Malin G, Erst G O. Algal production of dimethylsulfide and its atmospheric role[J]. Journal of Phycology, 1997, 33(6): 889-896.
- [85] Liss P S, Malin G, Turner S M, et al. Dimethyl sulphide and *Phaeocystis*: a review[J]. Journal of Marine System, 1994, 5(1): 41-53.
- [86] Stefels J, Dijkhuizen L, Gieskes W W C. DMSP-lyase activity in a spring phytoplankton bloom off the Dutch coast, related to *Phaeocystis* sp. abundance[J]. Marine Ecology Progress Series, 1995, 123: 235-243.
- [87] 朱蓉, 杨桂朋, 于娟, 等. 不同氮磷比及铁浓度对球形棕囊藻二甲基硫和二甲基巯基丙酸内盐生产的影响[J]. 中国海洋大学学报, 2013, 43(10): 67-75.
Zhu Rong, Yang Guipeng, Yu Juan, et al. Effects of different N/P ratios and concentration of iron on DMS and DMSP production in the culture of *Phaeocystis globosa*[J]. Periodical of Ocean University of China, 2013, 43(10): 67-75.
- [88] Stefels J. Physiological aspects of the production and conversion of DMSP in marine algae and higher plants[J]. Journal of Sea Research, 2000, 43(3-4): 183-197.
- [89] Karsten U, Kück K, Vogt C, et al. Dimethylsulfoniopropionate production in phototrophic organisms and its physiological functions as a cryoprotectant[C]// Kiene R P, Visscher P T, Keller M D, et al. Biological and Environmental Chemistry of DMSP and Related Sulfonium Compounds. New York: Plenum, 1996, 143-153.

- [90] Sunda W, Kieber D J, Kiene R P, et al. An antioxidant function for DMSP and DMS in marine algae[J]. *Nature*, 2002, 418(6895): 317-320.
- [91] 杨桂朋, 康志强, 景伟文. 海洋中二甲基硫的生物生产与消费过程[J]. *中国海洋大学学报*, 2006, 36(1): 42-48.
Yang Guipeng, Kang Zhiqiang, Jing Weiwen. Biological production and consumption processes of dimethylsulfide (DMS) in oceans[J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2006, 36(1): 42-48.
- [92] Shen P P, Tang Y N, Liu H J, et al. Dimethylsulfide and dimethylsulfoniopropionate production along coastal waters of the northern South China Sea[J]. *Continental Shelf Research*, 2016, 117: 118-125.
- [93] 胡敏, 马奇菊, 朱彤. 海洋排放二甲基硫通量的研究进展[J]. *海洋环境科学*, 2002, 21(3): 70-75.
Hu Min, Ma Qiju, Zhu Tong. Research on the flux dimethylsulfide from ocean[J]. *Marine Environmental Science*, 2002, 21(3): 70-75.
- [94] van Duyl F C, Gieskes W W C, Kop A J, et al. Biological control of short-term variations in the concentration of DMSP and DMS during a *Phaeocystis* spring bloom[J]. *Journal of Sea Research*, 1998, 40(3-4): 221-231.
- [95] 危蔚, 江天久. 有害赤潮生物球形棕囊藻对卤虫的毒性研究[J]. *生态科学*, 2005, 24(1): 38-41.
Wei Wei, Jiang Tianjiu. Studies on the toxicity of tow strains *Phaeocystis globosa* Scherffel to *Artemia sinica*[J]. *Ecological Science*, 2005, 24(1): 38-41.
- [96] 江涛, 江天久, 李鹏, 等. 湛江球形棕囊藻赤潮除藻试验[J]. *热带亚热带植物学报*, 2006, 14(1): 14-18.
Jiang Tao, Jiang Tianjiu, Li Peng, et al. Experiments in removing red tide Alga *Phaeocystis globosa* from Zhanjiang by algicides[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2006, 14(1): 14-18.
- [97] Veldhuis M J W, Wassmann P. Bloom dynamics and biological control of a high biomass HAB species in European coastal waters: a *Phaeocystis* case study[J]. *Harmful Algae*, 2005, 4(5): 805-809.
- [98] 彭喜春, 杨维东, 刘洁生, 等. 实验室培养球形棕囊藻溶血毒素的提取、分离及其生成特征[J]. *热带亚热带植物学报*, 2005, 13(1): 25-28.
Peng Xichun, Yang Weidong, Liu Jiesheng, et al. Extraction of haemolytic substances from Alga *Phaeocystis globosa*[J]. *Journal of Tropical And Subtropical Botany*, 2005, 13(1): 25-28.
- [99] 杨维东, 商文, 刘洁生. 球形棕囊藻对五种水生动物的急性毒性作用[J]. *热带亚热带植物学报*, 2009, 17(1): 68-73.
Yang Weidong, Shang Wen, Liu Jiesheng. Acute toxicities of *Phaeocystis globosa* on five aquatic animals[J]. *Journal of Tropical And Subtropical Botany*, 2009, 17(1): 68-73.
- [100] Wolfe G V, Steinke M, Kirst G O. Grazing-activated chemical defence in a unicellular marine alga[J]. *Nature*, 1997, 387(6636): 894-897.
- [101] Pohnert G. Diatom/copepod interactions in plankton: the indirect chemical defense of unicellular algae[J]. *ChemBioChem*, 2005, 6(6): 946-959.
- [102] Long C, Luo W C, Zhou H Y, et al. Isolation of toxic compounds from wild *Phaeocystis globosa*[J]. *Chinese Chemical Letters*, 2016, 27(2): 247-250.
- [103] Alderkamp A C, Nejstgaard J C, Verity P G, et al. Dynamics in carbohydrate composition of *Phaeocystis pouchetii* colonies during spring blooms in mesocosms[J]. *Journal of Sea Research*, 2006, 55(3): 169-181.
- [104] Hughes C, Johnson M, von Glasow R, et al. Climate-induced change in biogenic bromine emissions from the Antarctic marine biosphere[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2012, 26(3): GB3019.
- [105] 张珩, 杨维东, 高洁, 等. 二氧化氯对球形棕囊藻的抑制和杀灭作用[J]. *应用生态学报*, 2003, 14(7): 1173-1176.
Zhang Heng, Yang Weidong, Gao Jie, et al. Inhibition and elimination of chlorine dioxide on *Phaeocystis globosa*[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, 14(7): 1173-1176.
- [106] 刘洁生, 彭喜春, 杨维东. 营养胁迫下球形棕囊藻 (*Phaeocystis globosa* Scherffel) 的生长行为及溶血活性[J]. *生态学报*, 2006, 26(3): 780-785.
Liu Jiesheng, Peng Xichun, Yang Weidong. Growth and hemolytic activities of *Phaeocystis globosa* Scherffel at different nutrients condition[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(3): 780-785.
- [107] 洪爱华, 尹平河, 赵玲, 等. 碘伏和异噻唑啉酮灭杀球形棕囊藻机理的初步研究[J]. *暨南大学学报(自然科学版)*, 2005, 26(3): 396-400.
Hong Aihua, Yin Pinghe, Zhao Ling, et al. Study of the extinguishing mechanism of povidone-iodine and isothiazolone[J]. *Journal of Jinan University Natural Science & Medicine Edition*, 2005, 26(3): 396-400.
- [108] 王梅, 尹平河, 赵玲, 等. 二氯异氰尿酸钠和二氯异氰尿酸对棕囊藻细胞去除的研究[J]. *环境科学*, 2006, 27(5): 956-959.
Wang Mei, Yin Pinghe, Zhao Ling, et al. Sodium dichlorinated isocyanuric acid and trichloroisocyanuric acid for removing cells of *Phaeocystis globosa*[J]. *Environmental Science*, 2006, 27(5): 956-959.
- [109] 晏荣军, 尹平河, 潘剑宇, 等. 棕囊藻囊泡的培养与去除研究[J]. *热带海洋学报*, 2006, 25(3): 69-71.
Yan Rongjun, Yin Pinghe, Pan Jianyu, et al. Studies on cultivation and removal of colonies of *Phaeocystis globosa*[J]. *Journal of Tropical Oceanography*, 2006, 25(3): 69-71.
- [110] 肖锋, 尹平河, 赵玲, 等. 两种碘制剂对球形棕囊藻

- 的去除作用[J]. 暨南大学学报(自然科学版), 2006, 27(1): 129-133.
- Xiao Feng, Yin Pinghe, Zhao Ling, et al. Studies on the removal and control of red tide algae *Phaeocystis globosa* by siwananluohedianand povidone-iodine[J]. Journal of Jinan University Natural Science & Medicine Edition, 2006, 27(1): 129-133.
- [111] 肖锋, 尹平河, 晏荣军, 等. 四烷基络合碘对球形棕囊藻去除作用的研究[J]. 热带海洋学报, 2006, 25(4): 75-78.
- Xiao Feng, Yin Pinghe, Yan Rongjun, et al. Studies on removal and control of red tide algae *Phaeocystis globosa* by siwananluohedian[J]. Journal of Tropical Oceanography, 2006, 25(4): 75-78.
- [112] 黄凤, 尹平河, 赵玲. 玻璃纤维基 Fe(III)-TiO₂ 薄膜在可见光照射下去除球形棕囊藻的效果[J]. 生态环境学报, 2009, 18(2): 466-470.
- Huang Feng, Yin Pinghe, Zhao Ling. Removing *Phaeocystis globosa* Scherffel by filterglass-Fe(III)-TiO₂ thin film under visible light[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2009, 18(2): 466-470.
- [113] 杨晓新, 尹平河, 晏荣军. 溶藻细菌对棕囊藻溶藻过程的电子显微镜研究[J]. 海洋环境科学, 2008, 27(2): 109-112.
- Yang Xiaoxin, Yin Pinghe, Yan Rongjun. The lysing process of algae-lysis bacteria on *Phaeocystis globosa* by SEM[J]. Marine Environmental Science, 2008, 27(2): 109-112.
- [114] 李蔷, 赵玲, 尹平河. 芽孢杆菌 B1 胞外活性物质对球形棕囊藻的溶藻特性研究[J]. 环境科学, 2012, 33(3): 838-843.
- Li Qiang, Zhao Ling, Yin Pinghe. Characteristics study of extracellular active substance of *Bacillus* sp. B1 on *Phaeocystis globosa*[J]. Environmental Science, 2012, 33(3): 838-843.
- [115] 赵玲, 陈森银, 尹平河, 等. 细菌 B1 胞外活性物质对球形棕囊藻的溶藻机制初探[J]. 环境科学学报, 2013, 33(5): 1286-1291.
- Zhao Ling, Chen Miaoyin, Yin Pinghe, et al. Preliminary investigation on algicidal mechanism of extracellular active substances from an algae-lysing bacterium B1 to *Phaeocystis globosa*[J]. Acta Scientiae Circumstantiae, 2013, 33(5): 1286-1291.
- [116] 姜发军, 何碧娟, 许铭本, 等. 球形棕囊藻与红树林细菌 *Flavobacterium* sp. 相互关系的研究[J]. 海洋环境科学, 2012, 31(1): 71-75.
- Jiang Fajun, He Bijuan, Xu Mingben, et al. Relationship of *Phaeocystis globosa* and mangrove bacteria *Flavobacterium* sp.[J]. Marine Environmental Science, 2012, 31(1): 71-75.
- [117] 晏荣军, 尹平河, 裴俊红. 2 株球形棕囊藻溶藻细菌的分离及鉴定[J]. 环境科学, 2011, 32(1): 225-230.
- Yan Rongjun, Yin Pinghe, Qiu Junhong. Isolation and characterization of two marine algicidal bacteria against the *Phaeocystis globosa*[J]. Environmental Science, 2011, 32(1): 225-230.
- [118] 胡晓丽. 菌株 Y4 胞外活性物质对球形棕囊藻的氧化损伤和光合抑制[D]. 广州: 暨南大学, 2015.
- Hu Xiaoli. Photosynthetic inhibition and oxidative stress in the toxic *Phaeocystis globosa* induced by algicidal substance from *Bacillus* sp. strain Y4[D]. Guangzhou: Jinan University, 2015.
- [119] 杨秋婵, 赵玲, 尹平河, 等. 溶藻活性物质对棕囊藻溶藻及其脂肪酸影响的模拟[J]. 环境科学, 2015, 36(9): 3255-3261.
- Yang Qiuchan, Zhao Ling, Yin Pinghe, et al. Effects of algicidal substance on *Phaeocystis globosa* and its fatty acids by the simulation experiment[J]. Environmental Science, 2015, 36(9): 3255-3261.
- [120] 曹西华, 俞志明. 有机改性黏土去除有害赤潮藻的研究[J]. 应用生态学报, 2003, 14(7): 1169-1172.
- Cao Xihua, Yu Zhiming. Extinguishment of harmful algae by organo-clay[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2003, 14(7): 1169-1172.
- [121] 李松涛, 尹平河, 赵玲, 等. 有机改性蒙脱土去除球形棕囊藻赤潮研究[J]. 海洋环境科学, 2010, 29(2): 255-258.
- Li Songtao, Yin Pinghe, Zhao Ling, et al. Study on removal of *Phaeocystis globosa* by organic modified montmorillonite[J]. Marine Environmental Science, 2010, 29(2): 255-258.
- [122] 刘玉芳, 赵玲, 尹平河, 等. 季磷盐改性蒙脱土去除球形棕囊藻的实验研究[J]. 中国环境科学, 2011, 31(8): 1295-1299.
- Liu Yufang, Zhao Ling, Yin Pinghe, et al. Study on removal of *Phaeocystis globosa* with organic modified montmorillonite by quaternary phosphonium[J]. China Environmental Science, 2011, 31(8): 1295-1299.

Phaeocystis globosa in coastal China: taxonomy, distribution, and its blooms

SHEN Ping-ping¹, QI Yu-zao^{2, 3}, OU Lin-jian^{2, 3}

(1. Key Laboratory of Tropical Marine Bio-resources and Ecology, South China Sea Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510301, China; 2. Research Center for Harmful Algae and Marine Biology, Jinan University, Guangzhou 510632, China; 3. Key Laboratory of Aquatic Eutrophication and Control of Harmful Algal Blooms of Guangdong Higher Education Institutes, Guangzhou 510632, China)

Received: Dec. 25, 2017

Key words: China coasts; *Phaeocystis globosa*; taxonomy; distribution; ecology; bloom

Abstract: *Phaeocystis globosa* Scherffel is a harmful algal blooms (HAB) species that distributes worldwide. A massive *P. globosa* bloom was first recorded in the southeast coast of China in October, 1997. Since then, *P. globosa* blooms have expanded to the coasts of China, e.g., Fujian, Guangdong, Guangxi, Hainan Island, Hebei and Tianjin. The *P. globosa* blooms in China have two unique characteristics: the colony size can be as large as 3 cm and the blooms often caused substantial economic losses in fisheries. Therefore, *P. globosa* has changed greatly from a new-recorded HAB species to a common HAB species in the past decades. It is worth noting that large scale *P. globosa* blooms have occurred frequently in waters of the North Bay in Guangxi Province and severely threatened the cooling system safety of nuclear power stations since 2014. Thus, new challenges have been put forward to the research of *P. globosa* blooms. This article summarizes the relevant studies of *P. globosa* blooms in China in the past 20 years, dealing with the aspects of taxonomy, characteristics of life history and nutrient strategies, bloom driving factors as well as ecotoxicology etc, thus provides some fundamental information and new ideas for the research and control of this unique organism.

(本文编辑: 罗璇 丛培秀)