

我国近海米氏凯伦藻(*Karenia mikimotoi*) 藻华发生概况、危害及其生态学机制*

吕颂辉^{1,2} 岑竞仪^{1,2} 王建艳³ 欧林坚^{1,2}

(1. 暨南大学生命科学技术学院 广州 510632; 2. 水体富营养化与藻华防治广东普通高校重点实验室 广州 510632;
3. 北京自然博物馆 北京 100050)

摘要 米氏凯伦藻(*Karenia mikimotoi*)隶属于裸甲藻目(Gymnodiniales)凯伦藻科(Kareniaceae)。该藻广泛分布于全球海域,是海洋中的主要有毒有害赤潮藻,也是我国第二大灾害性赤潮肇事种。米氏凯伦藻可产生半乳糖脂、溶血毒素、鱼毒素和部分细胞毒素,当其大规模暴发时会造成严重的生态灾害和经济损失,并危及海产品安全和人类健康。该藻为广温广盐种,光照耐受阈宽,多以光合作用营自养生长,主要繁殖方式为无性繁殖;另外,米氏凯伦藻能吸收利用不同形态的磷盐,并可进行吞噬营养。这些生态学特性使其具有环境适应优势,在适宜条件下过度繁殖引发藻华。

关键词 米氏凯伦藻;有害藻华;毒素;生态学特征

中图分类号 Q945 doi: 10.11693/hyh20181000255

近年来,凯伦藻赤潮在世界海域频繁暴发,并导致严重的海洋生态灾害,引发各界关注。自 1998 年凯伦藻在我国南海海域暴发大规模赤潮开始,我国近海海域连年暴发赤潮,凯伦藻已成为我国近海海域典型的海洋生态灾害的原因种之一,给沿岸地区造成了巨大的经济损失。为此,本文从米氏凯伦藻(*Karenia mikimotoi*)分类学地位、毒性和毒素、藻华发生概况和危害,及生态学特性进行梳理,为我国米氏凯伦藻赤潮暴发预警减灾、海洋渔业健康发展和海洋生态保护等提供科学依据和理论支撑。

米氏凯伦藻隶属于裸甲藻目(Gymnodiniales)凯伦藻科(Kareniaceae),是甲藻门(Dinophyta)一个较新的科。Bergholtz 等(2005)综合形态学特征、核糖体 DNA 序列(LSU rDNA)和色素组成等信息,研究发现凯伦藻属(*Karenia*)、卡尔藻属(*Karlodinium*)以及塔卡藻属(*Takayama*)这三个属的 rDNA 序列高度同源,认为在进化上应属于同一分支,因此建议将这三个属组合成一个新的科,即凯伦藻科(Bergholtz *et al.*, 2005)。凯伦藻科藻类为单细胞,细胞裸露,无明显的

细胞外壳,顶沟为直线形或者“S”形,细胞色素成分为岩藻黄素或/及岩藻黄素衍生物。该科是有毒有害甲藻种类较为聚集的一个类群(Brand *et al.*, 2012)。

凯伦藻属是以美国藻类学家 Karen Steidinger 的名字命名,以肯定其在甲藻研究领域的突出贡献,它是凯伦藻科中一个重要且种类较多的属,目前该属有 12 个种,模式种为短凯伦藻(*Karenia brevis*)(Guiry *et al.*, 2017)。凯伦藻属成立之后,越来越多的该属种类被发现,仅 2003—2004 年间,其种类数量就从成立之初的 4 个种增加至 12 种(表 1)。凯伦藻属中的很多种类都是有毒有害种,其中广为人知且危害较大的为短凯伦藻和米氏凯伦藻,而米氏凯伦藻赤潮是在我国近海造成经济损失最大的赤潮。

1 米氏凯伦藻的形态分类学特征

米氏凯伦藻(*Karenia mikimotoi*)隶属于裸甲藻目(Gymnodiniales),凯伦藻科(Kareniaceae),凯伦藻属(*Karenia*)。藻细胞为单细胞,细胞背腹扁平,呈宽卵圆形。细胞长 20—30 μm ,宽 16—30 μm ,侧面宽度

*国家重点研发计划项目,2017YFC1404301 号;国家自然科学基金,41606175 号,41606176 号。吕颂辉,博士生导师,教授,
E-mail: lusonghui1963@163.com

收稿日期:2018-10-29,收修改稿日期:2018-12-26

表 1 凯伦藻属的种类
Tab.1 The summary of *Karenia* species

属名	种名	命名人	命名时间
<i>Karenia</i>	<i>Karenia asterichroma</i>	de Salas, Bolch et Hallegraeff	2004
	<i>Karenia bicuneiformis</i>	Botes, Sym et Pitcher	2003
	<i>Karenia brevis</i>	G. Hansen et Moestrup	2000
	<i>Karenia brevisulcata</i>	G. Hansen et Moestrup	2000
	<i>Karenia concordia</i>	Chang et Ryan	2004
	<i>Karenia cristata</i>	Botes, Sym et Pitcher	2003
	<i>Karenia digitate</i>	Yang, Takayama, Matsuoka et Hodgkiss	2000
	<i>Karenia longicanalis</i>	Yang, Hodgkiss et Hansen	2001
	<i>Karenia mikimotoi</i>	Hansen et Moestrup	2000
	<i>Karenia papilionacea</i>	Haywood et Steidinger	2004
	<i>Karenia selliformis</i>	Haywood, Steidinger et MacKenzie	2004
	<i>Karenia umbella</i>	de Salas, Bolch et Hallegraeff	2004

注: 引自 Yang *et al.*, 2000; Botes *et al.*, 2003; Chang *et al.*, 2004; De Salas *et al.*, 2004a, b; Haywood *et al.*, 2004

10—15 μm , 长略大于宽。细胞上壳部为半球形或宽圆锥形。下壳部底部中央有凹陷, 为两浅裂片状。下壳部大于上壳部。横沟位于细胞中央, 略靠上壳部, 始末位移为 2 倍横沟宽度。纵沟入侵上壳部, 并与顶沟形成一个明显的顶沟-纵沟连接结构(apical-sulcus juncture)。顶沟直, 始于横沟起点的右侧略上处, 经细胞顶部延伸至上壳部背部。细胞核椭圆形, 位于下壳部左侧, 近细胞边缘。叶绿体多个, 分布于细胞表面(图 1)。

本种曾有多名, 包括 *Gymnodinium mikimotoi*、*Gyrodinium nagasakiense* (Takayama *et al.*, 1984)、*Gymnodinium nagasakiense* (Takayama, 1985)、*Gymnodinium sp.*等。国内曾将其译为长崎裸甲藻、米金裸甲藻、米氏裸甲藻和三宅裸甲藻等。该种的种名“*mikimotoi*”是根据日本一个珍珠养殖场主 Mikimoto 的名字命名, 该养殖场主资助了对其养殖区米氏凯伦藻赤潮的研究。目前较认可的中文译名为“米氏凯伦藻”。

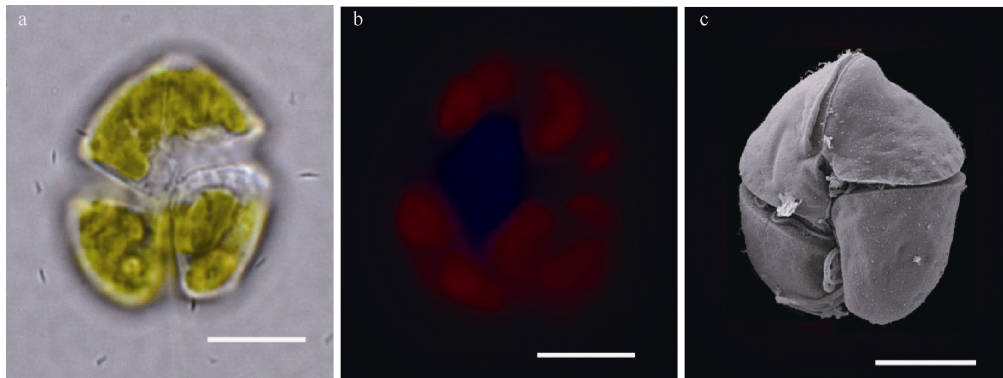


图 1 米氏凯伦藻光镜和电镜照片

Fig.1 The LM and SEM images of *K. mikimotoi*

注: a. 光镜细胞腹面观; b. 经 DAPI 染色后显示细胞核(蓝色)的形状和大小, 自发荧光叶绿体(红色)的数量和位置; c. 扫描电镜细胞腹面观。比例尺=10 μm

2 米氏凯伦藻的毒素及毒性

2.1 毒素

米氏凯伦藻赤潮是我国近海鱼毒性赤潮的典型代表, 该藻能产生细胞毒素、溶血毒素、糖脂类毒素、脂肪酸类毒素和一系列多不饱和脂肪酸类毒素

(Yasumoto *et al.*, 1990; Arzul *et al.*, 1995; Gentien *et al.*, 2007)。其产生的溶血毒素和细胞毒素可造成鱼类大量死亡, 因此, 这类赤潮也统称为鱼毒性赤潮。

溶血毒素(haemolytictoxin, HT)是一种结构和成分较为复杂的多成分混合物, 目前已知的成分有糖脂类(glycolipids)、糖苷类和不饱和多脂肪酸类化合

物、肽类和蛋白质类物质(刘桂英, 2015)。研究发现, 米氏凯伦藻溶血毒素最少含三种组分, 包括两种糖脂类物质和一种脂类物质, 一种是含有两个不饱和脂肪酸的糖基二乙酰基甘油、单半乳糖甘油二酯(Monogalactosyl diacylglycerol)和双半乳糖甘油二酯(Digalactosyl diacylglycerol) (Parrish *et al.*, 1998)。Octadecapentaenoic acid (18: 5n-3, OPA)是米氏凯伦藻中溶血活性最强的脂肪酸类物质(Mooney *et al.*, 2007)。王朝晖等(2001)对米氏凯伦藻赤潮对鱼鳃组织影响进行研究, 发现其溶血毒素能够造成鱼鳃小叶上皮细胞增生、邻近鳃叶黏连、上皮细胞脱落、鳃血管破裂、血细胞渗出等病理现象, 从而导致鱼类死亡。

米氏凯伦藻产生的细胞毒素主要包括裸甲藻素A (Gymnocin A)和裸甲藻素B (Gymnocin B) (Satake *et al.*, 2002, 2005)。毒素分子由14个以上环醚接合而成, 分子质量超过1000, 是分子质量较大的梯状聚醚类化合物。Gymnocin A由14个相连的饱和醚环和2-甲基-2-丁烯的侧链构成, 分子式为 $C_{55}H_{8}O_{18}$ 。Gymnocin B是从米氏凯伦藻中提取出迄今分子质量最大的多环醚化合物, 含有15个醚环, 醚环之间是以反式并合, 分子式为 $C_{62}H_{92}O_{20}$ 。Gymnocin A和Gymnocin B两者在分子结构上差异较大, 但细胞毒性接近。研究发现, Gymnocin A对小鼠淋巴瘤P388细胞有细胞毒性, 推断它的细胞毒性与侧链 α 、 β -不饱和乙醛基以及分子的长度有关(Satake *et al.*, 2005; Tsukano *et al.*, 2006)。

2.2 生物毒性

米氏凯伦藻赤潮在美国、欧洲、中国、日本和韩国等海域造成了大量鱼类和无脊椎动物的死亡(Gentien, 1998; Brand *et al.*, 2012)。由米氏凯伦藻造成的海洋动物死亡原因非常复杂, 不仅因为赤潮暴发时的高生物量能够产生大量的毒素, 而且密集的藻细胞死亡分解时也能够产生大量的黏液, 同时消耗水中的氧气, 造成水体缺氧, 因此导致海洋生物死亡的原因不易判断。

米氏凯伦藻除了产生溶血毒素和细胞毒素对鱼类和哺乳动物造成影响, 还会对浮游动物生长发育、摄食和产卵产生影响, 从而降低捕食者对其的摄食压力。米氏凯伦藻可产生某种代谢物从而降低蒙古裸腹蚤、近海伪镖水蚤、大森纺锤水蚤和中华哲水蚤的摄食率, 减少海哥兰哲水蚤等的产卵量(邢小丽等, 2003; 孙军等, 2007; 张勇等, 2011), 并在较低密度

(<80cells/mL)下就能明显减少褶皱臂尾轮虫的数量并使卤虫存活率明显下降, 影响黑褐新糠虾的存活和繁殖(孙科, 2010)。

米氏凯伦藻能影响部分敏感贝类幼体早期发育, 可致其幼体和成体死亡。研究发现米氏凯伦藻可致皱纹盘鲍幼虫、幼鲍和成体死亡, 并能够抑制皱纹盘鲍的SOD酶活性和CAT酶活性、肝胰组织的SOD酶活性和GSH-Px酶活性, 对皱纹盘鲍免疫系统造成损伤(张腾飞等, 2018)。米氏凯伦藻能显著降低眼点幼虫的存活和海湾扇贝D形幼虫的活力, 但对海湾扇贝的稚贝、栉孔扇贝受精卵孵化率和D形幼虫的存活没有明显的影响(孙科, 2010)。

3 米氏凯伦藻赤潮及其危害

米氏凯伦藻能产生的毒素可以引起鱼类及其他海洋哺乳动物死亡或经食物链最终传递到人类, 对海产品安全和人类健康造成威胁, 并破坏海洋生态环境。米氏凯伦藻是全球范围内凯伦藻属赤潮的主要肇事种, 最早于1935年在日本发现, 已在挪威、新西兰、澳大利亚、南美、北非和中国等水域引发过灾害, 导致鱼类和贝类等海洋生物死亡, 造成严重经济损失(Oda, 1935; Arzul *et al.*, 1995; Seki *et al.*, 1995; Sellem *et al.*, 2000; Yang *et al.*, 2004; Mitchell *et al.*, 2007; Ji *et al.*, 2011)。如1976、1979、1992和2005年在爱尔兰海域发生的米氏凯伦藻赤潮引起大量的野生鱼类和底栖无脊椎动物死亡(Raine *et al.*, 2001; Silke *et al.*, 2005); 1981年在韩国Chinhae海湾发生米氏凯伦藻赤潮, 致使大量鱼类死亡, 造成约260万美元渔业损失(Kim, 2010); 1995年发生在法国沿岸的米氏凯伦藻赤潮(4.8×10^8 cells/L), 引起800—900吨的贻贝和大量的鱼类死亡(Gentien, 1998); 1998年在日本暴发的米氏凯伦藻赤潮, 造成约44亿日元的经济损失; 2004年在印度特里凡得琅海岸持续三个月的米氏凯伦藻赤潮, 导致大量的鱼类死亡和引起沿岸居民出现呼吸困难症状(Robin *et al.*, 2013); 自20世纪50年代以来在墨西哥湾佛罗里达海岸几乎每年暴发短凯伦藻混合米氏凯伦藻的赤潮, 并会引起海洋哺乳动物和其他海洋生物群的死亡(Granéli *et al.*, 2008)。

4 我国的米氏凯伦藻赤潮发生概况

我国较大规模的米氏凯伦藻赤潮首次发生于1998年的珠江口海域, 该次赤潮给粤港两地的海水养殖业造成毁灭性打击, 直接经济损失达3.5亿元(崔

表 2 国内近年米氏凯伦藻引发藻华事件
Tab.2 The harmful incidents of *K. mikimotoi* blooms in China in recent years

时间	省份	发生海域	面积(km ²)	直接经济损失(万元)
1998.3—4	广东	珠江口和香港海域		35000
2004.6	天津	天津市附近海域	3200	
2005.5.24—6.1		长江口外海域	7000	
2005.6.8	浙江	南韭山列岛海域		
2005.5.30—6.10	浙江	南麂列岛附近海域	500	2400
2005.5.31—6.16	浙江	洞头海域	300	3700
2005.6.13	浙江	嵊泗至中街山沿线海域	1300	
2006.6.12—14	浙江	洞头岛到南麂列岛附近海域	2100	
2007.6.11—13	福建	潭东澳一级渔港码头西面海域及平潭龙王头海域		500
2008.5.1—5.5	浙江	苍南县大渔湾	260	
2009.7.18—7.23	江苏	连云港市东西连岛及拦海大堤东北海域	210	
2010.6.13—6.16	福建	泉州市深沪湾海域	7	4
2012.5.23-6.8	浙江	南麂列岛附近海域	40	280.4
2012.5.24—6.3	浙江	洞头岛附近海域	40	57.7
2012.6.3—6.7	浙江	舟山嵊泗海域	240	67.3
2012.5.18—6	福建	宁德三沙湾的霞浦、福鼎海域	130	30
2012.5.27—6	福建	福州连江黄岐海域	40	105390
2012.5.30—6.8	福建	福州福清东翰海域	6	11996.1
2012.6.5—8	福建	福州罗源碧里乡吉壁-新沃海域	10	1170
2012.5.26—6.7	福建	平潭海域	80	63151.2
2012.5.25—5.27	福建	莆田湄洲岛洋屿海域	2	1050
2012.5.30—6.3	福建	莆田东岙、坑口、石城、湄洲岛洋屿海域	32	14549.5
2012.5.25—5.26	福建	泉州惠安杜厝海域	0.7	80
2012.5.30—6.2	福建	泉州惠安小岞海域	7	3700
2014.9.13—9.17	河北	渤海中部海域	400	
2014.9.7—9.9	浙江	舟山嵊泗海域	200	
2015.5.26—6.2	福建	霞浦县古镇海域	100	
2017.6.16—7.6	浙江	渔山列岛海域	420	
2017.6.27—6.30	浙江	洛屿岛及玉环岛披山海域	300	
2017.6.27—6.30	浙江	南韭山西部海域	120	
2017.6.20—6.26	浙江	舟山朱家尖海域	180	

注:表中数据引自中国海洋灾害公报(国家海洋局,1998—2017)

伟民等,2009)。据统计,自1998年以来,我国沿海共发生米氏凯伦藻赤潮近90余次,使沿海海产养殖业损失严重(Lu *et al.*, 2014)。如2001—2008年,福建沿海共发生米氏凯伦藻17次,经济损失达3140万元(许翠娅等,2010)。在我国,米氏凯伦藻赤潮已成为仅次于东海原甲藻(*Prorocentrum donghaiense*)赤潮的第二大灾害性赤潮(林凤翔等,2010; Lu *et al.*, 2014; 刘桂英等,2015)。仅2012年在我国浙江和福建海域就连续暴发12起米氏凯伦藻赤潮,导致大量养殖鲍鱼死亡,经济损失累计超过20亿元(陈宝红等,2015; 国家海洋局,2016),创造了我

国近海赤潮所致经济损失的历史记录。

5 米氏凯伦藻的生态学特性

5.1 生活史

实验室观察,米氏凯伦藻主要以分裂的方式进行无性繁殖。Ouchi等(1994)发现一株来自日本的米氏凯伦藻可以进行有性繁殖,观察到了同型配子,但是出现的几率很低。通过对实验室培养的米氏凯伦藻进行分子和形态学观察,没有发现任何的暂时性孢囊(temporary cysts) (Hansen *et al.*, 2000)。在实验室培

养实验中可以观察到通过营养细胞分裂, 某些株系可以得到小型细胞, 而小型细胞通常在藻华发生后期的现场样品中被发现(Partensky *et al.*, 1989; Gentien, 1998)。迄今为止, 还没有充分的证据证明米氏凯伦藻可以进行有性繁殖, 其主要的繁殖方式还是通过细胞分裂的无性繁殖。

5.2 垂直迁移

米氏凯伦藻是自主运动能力较强的一种甲藻, 其在水层中的垂直运动能力取决于海水水柱的稳定性, 当海水充分混合或层化较弱时, 垂直迁移运动较为顺利, 而当层化现象较强时, 米氏凯伦藻种群通常聚集在密度跃层(Dahl *et al.*, 1989; Gentien, 1998)。Koizumi等(1996)通过现场观察, 发现米氏凯伦藻能够以大约2m/h的速度进行昼夜垂直运动, 其运动速度是短凯伦藻的2倍。由于米氏凯伦藻具有较强的垂直运动能力, 因此在自然海域中具有竞争光照和营养物质的优势, 在群落中拥有了较强的种群竞争力。

5.3 水文和气象因素

米氏凯伦藻属于广温广盐性种类。对于大多数藻株, 其生长温度在4—31°C之间 (Gentien, 1998), 但也有研究表明, 某些高纬度海域(如奥斯陆湾)的藻株, 具有较窄的生长温度范围, 如在低于10°C和高于25°C时就不能生长(Nielsen *et al.*, 1991)。米氏凯伦藻的盐度适应范围是9—35 (Gentien, 1998), 但少数株系只在盐度高于12时才能生长繁殖(Nielsen *et al.*, 1991)。米氏凯伦藻对光照的耐受阈很宽, 从海表到密度跃层都能适应(Gentien, 1998)。低光环境条件下, 藻细胞通常通过增加胞内叶绿素 a 的含量、改善光合效率来适应弱光。当藻细胞从已适应的暗环境重新回到强光环境时, 光合效率也随之改变以适应新的光照环境。米氏凯伦藻的光饱和强度大约为200mmol photon/(m²·s) (Richardson *et al.*, 1987)。

5.4 营养盐

海水中的营养盐是所有自养生物生长的物质基础, 也是藻华发生的主要原因之一。目前, 营养盐对米氏凯伦藻赤潮发生的调控机制尚不明确(Brand *et al.*, 2012; Sourisseau *et al.*, 2016)。已发表的研究大多是米氏凯伦藻的现场调查或是通过室内实验分析氮、磷浓度和成分的改变对米氏凯伦藻种群生理、生长的影响。

在英吉利海峡西部, 米氏凯伦藻常发生在咸淡水交汇的锋面海区, 在此区域营养盐波动较大(Brand *et al.*, 2012), 夏季持续性的降雨以及由此导致的低

盐、高营养盐的河水输入是该地区频发的主要驱动因子。河水输入可能直接导致近海水体富营养化, 或者改变营养盐跃层结构进而影响营养盐的扩散能力(Barnes *et al.*, 2015)。然而, 另一些研究结果表明, 陆地径流输入的氮源不足以支持米氏凯伦藻的氮需求(Davidson *et al.*, 2012)。米氏凯伦藻常发生在层化水体中, 支撑其高生长速率的营养盐主要来自水层内部有机物降解的铵盐(Sourisseau *et al.*, 2016)。在亚洲海域, 富营养化被认为是日本和中国近海米氏凯伦藻赤潮发生频率增加的重要原因(Kimura *et al.*, 1999; 姚炜民等, 2007; 刘志国等, 2014)。赤潮发生时, 细胞数量与水体中的无机氮呈负相关关系, 与磷酸盐呈正相关关系(姚炜民等, 2007)。也有学者提出不同观点, Kong等 (2016)认为在长江口近海水体中, 米氏凯伦藻常常发生在相对高盐但营养盐水平较低的海区。

米氏凯伦藻主要是依赖光合自养进行生长。孙军等(2004)和斯丹等(2016)认为, 米氏凯伦藻在高氮磷比下生长速率最快; 而马龙等(2013)提出, 较高或较低的氮磷比值均不适宜米氏凯伦藻生长, 氮磷比值为24.4是米氏凯伦藻生长的最适值。

米氏凯伦藻具有较强的渗透营养能力。米氏凯伦藻可以利用多种不同形态的氮源和磷源, 但是不能很好的利用尿素和尿酸(Yamaguchi *et al.*, 1999)。然而, 在东海海区, Li 等(2009)发现米氏凯伦藻具有摄取尿素的能力。Zhang等(2017)、Luo 等(2017)发现米氏凯伦藻利用葡萄糖-6-磷酸和ATP支持生长的能力与利用DIP相当。Richardson等(2015)认为, 米氏凯伦藻可以利用不同形态的磷源, 这种能力使得他们在磷限制下获取竞争优势; 此外, 黏附在藻上的细菌群落对有机磷源的再矿化作用可能对的发展产生重要影响。转录组数据表明, 米氏凯伦藻在利用有机磷源上, 除了最常见的碱性磷酸酶水解外, 还存在其他多种方式(Luo *et al.*, 2017)。

另外, 研究发现, 米氏凯伦藻具有吞噬营养的能力。一些细菌和海洋微藻的存在能促进米氏凯伦藻的生长(Zhang *et al.*, 2011)。Zhang 等(2013)发现相较于东海原甲藻、链状亚历山大藻和海洋原甲藻, 米氏凯伦藻的生长在添加饵料藻后显著上升, 表明吞噬营养行为对米氏凯伦藻营养获取的重要性。

6 结语

米氏凯伦藻是凯伦藻属中分布广泛、诱发藻华较多、具有毒性的种类, 也是我国近海危害最大的藻华

生物之一,造成了巨大的海洋生态和海洋经济损失。其不仅能造成鱼类死亡,也可导致鲍鱼等其他海洋生物死亡,米氏凯伦藻能产生溶血性毒素和细胞毒素,但毒素的成分复杂,毒性机制及其不同地理株系的毒性差异尚有待深入研究。

米氏凯伦藻具有多种营养盐消化吸收途径,主要以无机营养盐为主,但也能够吸收利用有机营养盐,同时还具备吞噬营养的能力,这就使得其在藻华发生时种群在营养盐竞争中处于优势,从而可以解释米氏凯伦藻藻华经常发生在河口、上升流、锋面、层化水体等富营养海区的原因,但米氏凯伦藻藻华发生的偶然性及其时空分布特征还不清楚,需要结合水动力等综合研究。

参 考 文 献

- 马 龙,朱葆华,潘克厚等,2013. 米氏凯伦藻与亚心形扁藻在不同营养盐水平下的种间竞争. 海洋环境科学, 32(2): 221—226
- 王朝晖,尹伊伟,齐雨藻等,2001. 珠海桂山岛米氏裸甲藻赤潮对鱼鳃损伤的病理学组织观察. 海洋学报, 23(1): 133—138
- 邢小丽,高亚辉,林荣澄,2003. 赤潮藻对桡足类摄食、产卵及孵化影响的研究进展. 台湾海峡, 22(3): 369—376
- 刘志国,王金辉,蔡 芑等,2014. 米氏凯伦藻分布及其引发赤潮的发生规律研究. 国土与自然资源研究, (1): 38—41
- 刘桂英,葛 坤,宋 伦等,2015. 米氏凯伦藻的研究进展. 海洋科学, 39(9): 117—122
- 许翠娅,黄美珍,杜 琦,2010. 福建沿岸海域主要赤潮生物的生态学特征. 台湾海峡, 29(3): 434—441
- 孙 军,刘东艳,陈宗涛等,2004. 不同氮磷比率对青岛大扁藻、新月柱鞘藻和米氏凯伦藻生长影响及其生存策略研究. 应用生态学报, 15(11): 2122—2126
- 孙 军,宋书群,徐兆礼等,2007. 东海米氏凯伦藻水华中中华哲水蚤的选择性摄食. 海洋与湖沼, 2007, 35(6): 536—541
- 孙 科,2010. 米氏凯伦藻(*Karenia mikimotoi*)对海洋生物毒性的实验研究. 青岛: 中国科学院(海洋研究所)硕士学位论文
- 张 勇,杨维东,李宏业等,2011. 米氏凯伦藻对蒙古裸腹蚤的毒性及致毒途径分析. 生态毒理学报, 6(1): 94—98
- 张腾飞,颜 天,张清春等,2018. 几种典型有害藻对皱纹盘鲍急性毒性及其抗氧化酶活性的影响. 37(2): 207—214
- 陈宝红,谢尔艺,高亚辉等,2015. 米氏凯伦藻对海洋生物致毒作用的研究进展. 福建水产, 37(3): 241—249
- 林凤翔,关春江,卢兴旺,2010. 近年来全国赤潮监控工作的成效以及存在问题与建议. 海洋环境科学, 29(1): 148—151
- 国家海洋局,1998—2017. 1998—2016 年中国海洋灾害公报. <http://www.soa.gov.cn/zwgk/hygb/zghyzhgb>
- 姚炜民,潘晓东,华丹丹,2007. 浙江海域米氏凯伦藻赤潮成因的初步研究. 水利渔业, 27(6): 57—58, 76
- 崔伟民,杨维东,刘洁生等,2009. 米氏凯伦藻溶血毒素的溶血反应特征. 热带亚热带植物学报, 17(3): 237—241
- 斯 丹,张拿慧,刘桂群等,2016. 不同氮磷比对米氏凯伦藻和中肋骨条藻种群竞争的影响. 海洋湖沼通报, (5): 118—124
- Arzul G, Erard-Le Denn E, Nézan E, 1995. Ichthyotoxic events associated with *Gyrodinium* cf. *nagasakiense* on the Atlantic coast of France. Harmful Algal News, 12—13: 8—9
- Barnes M K, Tilstone G H, Smyth T J *et al*, 2015. Drivers and effects of *Karenia mikimotoi* blooms in the western English Channel. Progress in Oceanography, 137: 456—469
- Bergholtz T, Daugbjerg N, Moestrup Ø, 2005. On the identity of *Karlodinium veneficum* and description of *Karlodinium armiger* sp. Nov. (Dinophyceae), based on light and electron microscopy, nuclear—encoded LSU rDNA, and pigment composition. Journal of Phycology, 42(1): 170—193
- Botes L, Smit A J, Cook P A, 2003. The potential threat of algal blooms to the abalone (*Haliotis midae*) mariculture industry situated around the South African coast. Harmful Algae, 2(4): 247—259
- Brand L E, Campbell L, Bresnan E, 2012. *Karenia*: The biology and ecology of a toxic genus. Harmful Algae, 14: 156—178
- Chang F H, Ryan K G, 2004. *Karenia concordia* sp. nov. (Gymnodiniales, Dinophyceae), a new nonthecate dinoflagellate isolated from the New Zealand northeast coast during the 2002 harmful algal bloom events. Phycologia, 43(5): 552—562
- Davidson K, Gowen R, Tett P *et al*, 2012. Harmful algal blooms: How strong is the evidence that nutrient ratios and forms influence their occurrence? Estuarine, Coastal and Shelf Science, 115: 399—413
- De Salas M F, Bolch C J S, Hallegraeff G M, 2004a. *Karenia umbella* sp. nov. (Gymnodiniales, Dinophyceae), a new potentially ichthyotoxic dinoflagellate species from Tasmania, Australia. Phycologia, 43(2): 166—175
- De Salas M F, Bolch C J S, Hallegraeff G M, 2004b. *Karenia asterichroma* sp. nov. (Gymnodiniales, Dinophyceae), a new dinoflagellate species associated with finfish aquaculture mortalities in Tasmania, Australia. Phycologia, 43(5): 624—631
- Dahl E, Lindahl O, Paasche E *et al*, 1989. The *Chrysochromulina polylepsis* bloom in Scandinavian waters during spring 1988. In: Coper E M, Bricelj V M, Carpenter E J eds. Novel Phytoplankton Blooms. Springer-Verlag, New York: 383—405
- Gentien P, 1998. Bloom dynamics and ecophysiology of the *Gyrodinium mikimotoi* species complex. In: Anderson D M, Cembella A D, Hallegraeff G M eds. Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms. Berlin: Springer
- Gentien P, Lunven M, Lazure P *et al*, 2007. Motility and Autotoxicity in *Karenia mikimotoi* (Dinophyceae) [J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, 362(1487): 1937—1946
- Granéli E, Weberg M, Salomon P S, 2008. Harmful algal blooms of allelopathic microalgal species: the role of eutrophication. Harmful Algae, 8(1): 94—102

- Guiry M D, Guiry G M, 2017. AlgaeBase. World-wide electronic publication. National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>
- Hansen G, Daugbjerg N, Henriksen P, 2000. Comparative study of *Gymnodinium mikimotoi* and *Gymnodinium aureolum*, comb. nov. (= *Gyrodinium aureolum*) based on morphology, pigment composition, and molecular data. *Journal of Phycology*, 36(2): 394—410
- Haywood A J, Steidinger K A, Truby E W *et al*, 2004. Comparative morphology and molecular phylogenetic analysis of three new species of the genus *Karenia* (Dinophyceae) from New Zealand. *Journal of Phycology*, 40(1): 165—179
- Ji X Q, Han X T, Zheng L *et al*, 2011. Allelopathic interactions between *Prorocentrum micans* and *Skeletonema costatum* or *Karenia mikimotoi* in laboratory cultures. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 29(4): 840—848
- Kim H G, 2010. An overview on the occurrences of harmful algal blooms (HABs) and mitigation strategies in Korean coastal waters. In: Ishimatsu A, Lie H J eds. *Coastal Environmental and Ecosystem Issues of the East China Sea*. Tokyo: Terrapub and Nagasaki University Publication, 121—131
- Kimura B, Kamizono M, Etoh T *et al*, 1999. Population development of the red tide dinoflagellate *Gymnodinium mikimotoi* in inshore waters of Japan. *Plankton Biol*, 46(1): 37—47
- Koizumi Y, Uchida T, Honjo T, 1996. Diurnal vertical migration of *Gymnodinium mikimotoi* during a red tide in Hoketsu Bay, Japan. *Journal of Plankton Research*, 18(2): 289—294
- Kong F Z, Xu Z J, Yu R C *et al*, 2016. Distribution patterns of phytoplankton in the Changjiang River estuary and adjacent waters in spring 2009. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 34(5): 902—914
- Li J, Glibert P M, Zhou M J *et al*, 2009. Relationships between nitrogen and phosphorus forms and ratios and the development of dinoflagellate blooms in the East China Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 383: 11—26
- Lu D D, Qi Y Z, Gu H F *et al*, 2014. Causative species of harmful algal blooms in Chinese coastal waters. *Algological Studies*, 145(1): 145—168
- Luo H, Lin X, Li L, *et al*, 2017. Transcriptomic and physiological analyses of the dinoflagellate *Karenia mikimotoi* reveal non-alkaline phosphatase-based molecular machinery of ATP utilisation. *Environmental Microbiology*, 19(11): 4506—4518
- Mitchell S, Rodger H, 2007. Pathology of wild and cultured fish affected by a *Karenia mikimotoi* bloom in Ireland. *Bulletin of the European Association of Fish Pathologists*, 27(1): 39—42
- Mooney B D, Nichols P D, De Salas M F *et al*, 2007. Lipid, fatty acid, and sterol composition of eight species of Kareniaceae (Dinophyta): chemotaxonomy and putative lipid phycotoxins. *Journal of Phycology*, 43(1): 101—111
- Nielsen M V, Tønseth C P, 1991. Temperature and salinity effect on growth and chemical composition of *Gyrodinium aureolum* Hulburt in culture. *Journal of Plankton Research*, 13(2): 389—398
- Oda M, 1935. *Gymnodinium mikimotoi* Miyake et Kominami n. sp. (MS.) no akashiwo to ryusando no koka. (The red tide of *Gymnodinium mikimotoi* Miyake et Kominami and the influence of copper sulfate on the red tide of November 1972). *Dobutsugaku Zasshi*, 47: 35—48
- Ouchi A, Aida S, Uchida T *et al*, 1994. Sexual reproduction of a red tidedinoflagellate *Gymnodinium mikimotoi*. *Fisheries Science*, 60: 125—126
- Parrish C C, Bodennec G, Gentien P, 1998. Haemolytic glycolipids from *Gymnodinium* species. *Phytochemistry*, 47(5): 783—787
- Partensky F, Vaulot D, 1989. Cell size differentiation in the bloom-forming dinoflagellate *Gymnodinium* cf. *nagasakiense*. *Journal of Phycology*, 25(4): 741—750
- Raine R, O'Boyle S, O'Higgins T *et al*, 2001. A satellite and field portrait of a *Karenia mikimotoi* bloom off the south coast of Ireland, August 1998. *Hydrobiologia*, 465(1—3): 187—193
- Richardson B, Corcoran A A, 2015. Use of dissolved inorganic and organic phosphorus by axenic and nonaxenic clones of *Karenia brevis* and *Karenia mikimotoi*. *Harmful Algae*, 48: 30—36
- Richardson K, Kullenberg G, 1987. Physical and biological interactions leading to plankton blooms: a review of *Gyrodinium aureolum* blooms in Scandinavian waters. *Rapp. P. —v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer*, 187, 19—26
- Robin R S, Kanuri V V, Muduli P R *et al*, 2013. Dinoflagellate Bloom of *Karenia mikimotoi* along the Southeast Arabian Sea, Bordering Western India. *Journal of Ecosystems*, 2013: 463720
- Satake M, Shoji M, Oshima Y *et al*, 2002. Gymnocin—A, a cytotoxic polyether from the notorious red tide dinoflagellate, *Gymnodinium mikimotoi*. *Tetrahedron Letters*, 43(33): 5829—5832
- Satake M, Tanaka Y, Ishikura Y *et al*, 2005. Gymnocin—B with the largest contiguous polyether rings from the red tide dinoflagellate, *Karenia* (formerly *Gymnodinium*) *mikimotoi*. *Tetrahedron Letters*, 46(20): 3537—3540
- Seki T, Satake M, Mackenzie L *et al*, 1995. Gymnodimine, a new marine toxin of unprecedented structure isolated from New Zealand oysters and the dinoflagellate, *Gymnodinium* sp. *Tetrahedron Letters*, 36(39): 7093—7096
- Sellem F, Danielle P, Bodennec G *et al*, 2000. Toxic effects of *Gymnodinium* cf. *mikimotoi* unsaturated fatty acids to gametes and embryos of the sea urchin *Paracentrotus lividus*. *Water Research*, 34(2): 550—556
- Silke J, O'Beirn F, Cronin M, 2005. *Karenia mikimotoi*: an exceptional dinoflagellate bloom in western Irish waters, summer 2005. *Marine Environment and Health Series*. Number 21, Marine Institute, Galway, Ireland. Available online at www.marine.ie.
- Sourisseau M, Jegou K, Lunven M *et al*, 2016. Distribution and dynamics of two species of Dinophyceae producing high biomass blooms over the French Atlantic Shelf. *Harmful Algae*, 53: 53—63
- Takayama H, Adachi R, 1984. *Gymnodinium nagasakiense* sp.

- nov., a red-tide forming dinophyte in the adjacent waters of Japan. *Bulletin of the Plankton Society of Japan*, 31: 7—14
- Takayama H, 1985. Apical grooves of unarmored dinoflagellates. *Bulletin of the Plankton Society of Japan*, 32: 129—140
- Tsukano C, Sasaki M, 2006. Structure-activity relationship studies of gymnocin-A. *Tetrahedron Letters*, 47(38): 6803—6807
- Yamaguchi M, Itakura S, 1999. Nutrition and growth kinetics in nitrogen- or phosphorus-limited cultures of the noxious red tide dinoflagellate *Gymnodinium mikimotoi*. *Fisheries Science*, 65(3): 367—373
- Yang Z B, Takayama H, Matsuoka K *et al*, 2000. *Karenia digitata* sp. nov. (Gymnodiniales, Dinophyceae), a new harmful algal bloom species from the coastal waters of west Japan and Hong Kong. *Phycologia*, 39(6): 463—470
- Yang Z B, Hodgkiss I J, 2004. Hong Kong's worst “red tide”—causative factors reflected in a phytoplankton study at Port Shelter station in 1998. *Harmful Algae*, 3(2): 149—161
- Yasumoto T, Underdal B, Aune T *et al*, 1990. Screening for hemolytic and ichthyotoxic components of *Chrysochromulina polylepsis* and *Gyrodinium aureolum* from Norwegian coastal waters. In: Graneli E, Sundstrom B, Edler L *et al* eds. *Toxic Marine Phytoplankton*. New York: Elsevier, 436—440
- Zhang C, Luo H, Huang L M *et al*, 2017. Molecular mechanism of glucose-6-phosphate utilization in the dinoflagellate *Karenia mikimotoi*. *Harmful Algae*, 67: 74—84
- Zhang Q C, Yu R C, Song J J *et al*, 2011. Will harmful dinoflagellate *Karenia mikimotoi* grow phagotrophically? *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 29(4): 849—859
- Zhang Q C, Song J J, Yu R C *et al*, 2013. Roles of mixotrophy in blooms of different dinoflagellates: Implications from the growth experiment. *Harmful Algae*, 30: 10—26

THE RESEARCH STATUS QUO , HAZARD , AND ECOLOGICAL MECHANISMS OF *KARENIA MIKIMOTOI* RED TIDE IN COASTAL WATERS OF CHINA

LÜ Song-Hui^{1,2}, CEN Jing-Yi^{1,2}, WANG Jian-Yan³, OU Lin-Jian^{1,2}

(1. College of Life Science and Technology, Jinan University, Guangzhou 510632, China; 2. Key Laboratory of Aquatic Eutrophication and Control of Harmful Algae Blooms of Guangdong Higher Education Institutes, Guangzhou 510632, China; 3. Department of Science Research, Beijing Museum of Natural History, Beijing 100050, China)

Abstract *Karenia mikimotoi* is a euryhaline and toxic dinoflagellate species, and it belongs to the family Kareniaceae (Gymnodiniales, Dinophyceae). It has been notorious for its recurrent blooms in the world. Chinese coastal waters are also frequently affected by the harmful algal blooms caused by *K. mikimotoi*. It can produce complex toxins including semi-lactose grease, solvents blood toxin, fish toxin, and cell toxin. When this species blooms massively in seawater, it would cause an ecological disaster, resulting in a heavy economic loss and even threatening the local human health and seafood safety. *K. mikimotoi* has a wide tolerance to light, can assimilate different forms of phosphates flexibly, and could take nutrients for growth autotrophically (by photosynthesis) and heterotrophically (by phagotrophy) simultaneously. All these ecological characteristics arm this species with an advantage in a sudden and large-scaled outbreak in the sea.

Key words *Karenia mikimotoi*; harmful algal blooms; toxin; ecological characteristics