

山东近海赤潮物种多样性研究进展*

陈楠生^{1, 2, 3} 丁翔翔^{1, 2, 3, 4} 崔宗梅^{1, 2, 3}

(1. 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; 2. 崂山实验室 海洋生态与环境科学功能实验室 山东青岛 266237; 3. 中国科学院海洋大科学研究中心 山东青岛 266071; 4. 中国科学院大学 北京 100049)

摘要 山东近海浮游植物多样性很高, 其中包括很多能够引发赤潮的赤潮物种。在气候变化和人类活动的双重影响下, 山东近海赤潮事件的规模越来越大, 赤潮暴发频率也越来越高, 给生态环境及人类健康带来负面影响, 从而引起越来越大的关注。为系统了解山东近海的赤潮物种多样性, 评估潜在的赤潮暴发事件, 对过去 84 年间(1936~2019 年)完成的以山东近海浮游植物为研究对象的生态研究项目进行了全面的文献检索, 并对文献报道的结果进行了整理和分析。这些生态研究项目基本都采用了基于形态特征的方法对浮游植物进行了物种鉴定。对检索到的 119 个生态研究项目的鉴定结果汇总得到 659 种浮游植物, 其中包括 155 种赤潮物种, 以硅藻(78 种)和甲藻(67 种)为主, 还包括棕鞭藻(5 种)、定鞭藻(2 种)、隐藻(1 种)、未定类的三深碎裂藻(*Ebria tripartite*)和红色中缢虫(*Mesodinium rubrum*)。鉴定频率最高的赤潮物种包括中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*)、旋链角毛藻(*Chaetoceros curvisetus*)、尖刺伪菱形藻(*Pseudo-nitzschia pungens*)、夜光藻(*Noctiluca scintillans*)和短角弯角藻(*Eucampia zodiacus*)。由于这些调查研究采用的基于形态特征的物种鉴定方法, 对细胞尺寸较小、形态特征不显著以及固定过程中不稳定的物种往往做不到准确鉴定, 且形态学鉴定还受到研究者经验的影响, 因此, 这些鉴定结果不能全部代表甚至可能严重低估了山东近海的赤潮物种多样性。在该文统计的 155 个赤潮物种中, 只有 118 个物种的 18S rDNA V4 区序列得到解析, 从而可以在宏条形码分析中得到鉴定。未来的研究应该将形态学方法与分子学方法结合起来, 并且解析所有赤潮物种的分子标记(包括 18S rDNA V4)序列, 从而更好地跟踪山东近海的赤潮物种多样性及其时空动态分布, 为赤潮预警预报提供依据。

关键词 山东近海; 航次调查; 生物多样性; 浮游植物; 赤潮物种

中图分类号 Q948.8 doi: 10.11693/hyhz20230200031

海洋单细胞浮游植物(通称藻类)具有很高的多样性, 包括真核单细胞藻类硅藻、甲藻、隐藻和绿藻等, 是海洋生态系统中最主要的初级生产者, 在海洋生态系统的物质循环和能量流动过程中起关键作用。除此之外, 由于海洋浮游植物群落能对环境的变化快速作出响应, 因此其组成与动态变化是评价海洋生态系统健康状况的重要指标(马威等, 2016)。

海洋中某些微型浮游生物在特定理化因子和营养条件下快速增殖或聚集, 导致海水变色, 造成生态

系统结构与功能破坏的生态异常现象, 统称为赤潮, 或有害藻华(Harmful Algal Blooms, HABs), 而这些物种被称为赤潮物种, 或者有害藻华物种(Berdalet *et al.*, 2017)。有些赤潮暴发消耗生态环境中的营养盐和溶解氧, 造成生物死亡和腐烂, 而动植物尸体的分解又增加了溶解氧的消耗, 导致生态环境的破坏; 有些赤潮暴发会产生毒素, 即使在赤潮物种细胞密度较低的情况下仍然可以危害鱼类、贝类等海洋生物的生存, 以及人类健康(Smayda, 1997; 苏纪兰, 2001)。赤潮暴

* 崂山实验室科技创新项目, LSKJ202203700 号; 国家自然科学基金项目, 42176162 号; 国家重点研发计划, 2022YFC3105200 号; 中国科学院战略性先导科技专项(B 类), XDB42000000 号。陈楠生, 博士生导师, 研究员, E-mail: chenn@qdio.ac.cn

收稿日期: 2023-02-09, 收修改稿日期: 2023-04-23

发对我国近海海域生态系统、水产养殖业和旅游业造成了巨大的经济损失(郭皓等, 2015)。

我国最早的赤潮记录是1933年发生在浙江沿海的骨条藻和夜光藻(*Noctiluca scintillan*)赤潮(周名江等, 2006)。20世纪70~80年代以来, 赤潮记录次数逐步增长(俞志明等, 2019)。比如, 1986年12月, 福建诏安湾东北部发生裸甲藻赤潮, 导致59人严重中毒, 1人死亡(顾新根, 1989); 1997年10月至1998年2月, 福建厦门湾到广东汕尾湾沿海海域暴发了长达6个月的面积达3 000 km²的球形棕囊藻(*Phaeocystis globosa*)赤潮, 这是我国近海记录到的最早、范围最大、持续时间最长的球形棕囊藻赤潮(陈菊芳等, 1999)。近年来, 赤潮暴发呈现出规模加大, 持续时间更长, 致灾效应加重, 全球扩张明显的特征(俞志明等, 2019)。进入21世纪之后, 我国赤潮增长趋势更加明显, 赤潮事件年均暴发约70余次, 年均面积约11 500 km², 几乎每年都发生超过1 000 km²的特大赤潮(自然资源部, 1989-2021; 周健等, 2020), 与此同时, 得到鉴定的致灾赤潮物种数目也逐渐增加。比如, 2001年6月, 浙江台州东矾列岛暴发1 000 km²的东海原甲藻(*Prorocentrum obtusidens*)赤潮(梁玉波, 2012); 2009年起渤海秦皇岛海域反复出现了抑食金球藻(*Aureococcus anophagefferens*)赤潮(Zhang *et al*, 2012), 在2012年6月8日到8月20日间, 河北唐山港-秦皇岛至辽宁绥中海域暴发3400 km²的抑食金球藻赤潮(自然资源部北海局, 2012-2021); 2021年10月27日到11月5日, 山东东营以北渤海海域暴发了3 800 km²的血红哈卡藻(*Akashiwo sanguinea*)和多纹膝沟藻(*Gonyaulax polygramma*)的双相型赤潮, 赤潮顺沿岸流进入荣成海带养殖区, 极有可能是荣成海带溃烂灾害的原因之一, 这次海带溃烂灾害受灾面积超9 300 hm², 经济损失达到20亿元(自然资源部北海局, 2012-2021; 李晓东等, 2023)。虽然赤潮暴发显示季节偏好性和地域偏好性, 如东海原甲藻在东海海域暴发(自然资源部, 1989-2021), 抑食金球藻赤潮多在渤海海域暴发(自然资源部, 1989-2021; 自然资源部北海局, 2012-2021), 而球形棕囊藻多在冬季暴发于南海(Wang *et al*, 2021), 但是这些赤潮事件的季节偏好性和地域偏好性比较复杂。比如, 尽管球形棕囊藻赤潮事件在南海海域的冬季暴发比较频繁, 但是2006年10月22到11月5日, 河北黄骅海域暴发了1 600 km²的球形棕囊藻赤潮(梁玉波, 2012); 2021年12月4日至21日, 青岛附近海域暴发了1 543 km²的球形棕囊藻赤

潮(自然资源部, 1989-2021; Li *et al*, 2022; Song *et al*, 2022; 张清春等, 2022)。

山东近海海域辽阔, 介于35°6.2'~38°24.01'N、117°46.1'~122°42.3'E之间(周健等, 2020), 北起鲁冀交界处的大口河口, 向东绕过威海成山头, 南至鲁苏交界处的绣针河口(于宁等, 2012; 周斌等, 2013; 周健等, 2020)。以蓬莱角为界, 向西属于渤海海域, 向东属于黄海海域。黄海海域可以区分为北黄海和南黄海, 以山东半岛最东端的威海成山角为界(周斌等, 2013)。海岸线长约3 345 km, 居全国第三, 毗邻海域总面积为15.96×10⁴ km² (周健等, 2020)。山东近海属于温带季风气候, 夏季高温多雨, 有利于赤潮物种的大量繁殖, 为赤潮暴发提供了重要条件。近海海洋水文情况较为复杂(山东省人民政府, 2004), 受到沿岸低盐水系、外海高盐水系、黄海暖流、黄海冷水团、青岛外海冷水团、渤海沿岸流和苏北沿岸流(周斌等, 2013)的影响, 众多海流为物种的分布和暴发创造了适宜的条件(胡国成, 2006)。近年来, 由于人类活动影响增加, 山东近海的溶解无机氮浓度持续大幅度升高, 磷酸盐浓度也呈增长趋势(宋建杰, 2011), 导致海洋污染, 水体富营养化加剧, 加剧了赤潮暴发。因此, 温度、海流和富营养化因素的共同作用使山东近海成为赤潮多发区。

为系统了解山东近海的赤潮物种多样性, 评估潜在的赤潮暴发事件, 本文对过去84年间(1936~2019年)完成的针对山东近海浮游植物开展的海洋生态调查研究进行了全面的文献检索, 并对文献中报道的结果进行了整理和分析。所有检索到的119个航次调查共鉴定出659种浮游植物, 包括155种赤潮物种。这些调查研究主要采用了基于形态特征的物种鉴定, 可能低估了山东近海的赤潮物种多样性。为了为将来利用宏条形码分析方法研究山东海域致灾赤潮物种提供参考, 我们还查找了155个赤潮物种的18S rDNA V4区序列, 发现其中只有118个赤潮物种的18S rDNA V4区序列得到解析。

1 山东近海历史赤潮暴发概况

自费鸿年(1952)于黄河口首次记录夜光藻(*Noctiluca scintillans*)赤潮以来, 山东沿海陆续有赤潮事件的报道。1952~2021年间, 山东近海记录到赤潮事件140次(附表1), 其中114次的原因种得到鉴定, 共鉴定到27种赤潮致灾种(附表2)。山东近海引发赤潮

次数最多的赤潮物种为夜光藻(*Noctiluca scintillans*), 共44次(附表1)。其他频繁引发赤潮的赤潮物种包括血红哈卡藻(*Akashiwo sanguinea*)、中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*)、海洋卡盾藻(*Chattonella marina*)、球形棕囊藻、赤潮异弯藻(*Heterosigma akashiwo*)、多纹膝沟藻(*Gonyaulax polygramma*)、具刺膝沟藻(*Gonyaulax spinifera*)、米氏凯伦藻(*Karenia mikimotoi*)和大洋角管藻(*Cerataulina pelagica*) (附表1, 附表2)。根据基于形态特征的物种鉴定研究报道, 山东近海赤潮灾害以单相型为主, 偶有双相型。夏、秋为赤潮暴发的高发季节, 其中8月是赤潮灾害暴发最为频繁的月份(附表1)。烟台、青岛海域暴发过的赤潮次数最多(附表1)。黄河口、莱州湾、长岛县海域、四十里湾、胶州湾及前海和日照东港近海为最常发生赤潮灾害的海域。黄河沿岸遍布石化工厂, 海水养殖区众多, 加上黄河海域泥沙多、海洋水动力较弱, 常年呈现富营养化状态, 促进了赤潮暴发(周健等, 2020)。莱州湾和胶州湾均为半封闭型海湾, 沿岸的城

镇化程度较高, 受人类影响大, 且湾内水流相对平缓, 潮汐作用促使氮、磷等营养元素在沿岸积聚, 为赤潮生物爆发性增殖提供了充足的营养物质(周健等, 2020)。烟台四十里湾和长岛县海域的筏式养殖活动兴盛, 残饵、排泄物和含氮化合物等养殖废物的排出导致该区海域富营养化(于宁等, 2012)。日照东港近海的赤潮灾害集中发生在春夏之交, 受鲁南沿岸流影响明显(周健等, 2020)。

2 山东近海涉及浮游植物的航次调查

针对山东近海浮游植物的调查研究始于1936年金德祥等对青岛海域的硅藻进行的8个月的观测(金德祥等, 1965)。调查时间跨度长达84年, 覆盖了春、夏、秋、冬四个季节, 共计119个调查研究。80年代之前的航次调查范围有限, 主要集中在胶州湾和青岛栈桥海域; 20世纪80年代后, 调查范围逐步扩大, 包括莱州湾、胶州湾和四十里湾等赤潮灾害高发区; 近年的调查基本覆盖了整个山东近海海域(图1)。

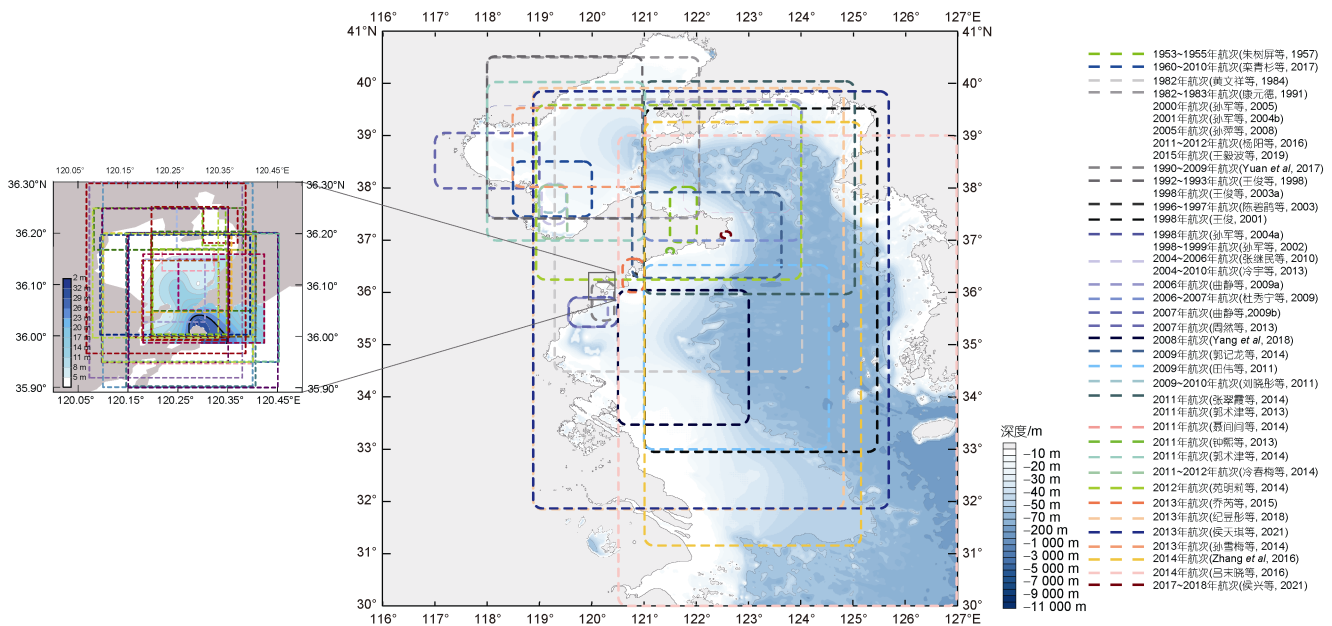


图1 山东近海航次站位的分布范围

Fig.1 Ranges of expeditions around Shandong Peninsula analyzed in this study

3 山东近海浮游植物概况

119个航次报道共鉴定出659种浮游植物, 以硅藻(415种)和甲藻(183种)为主, 还包括绿藻(21种)、棕鞭藻(19种)、隐藻(9种)、定鞭藻(7种)、裸藻(3种)和未定类的三深碎裂藻(*Ebria tripartite*)。由于单细胞原生生物红色中缢虫(*Mesodinium rubrum*)能够引发赤

潮, 调查研究往往也鉴定和报道这个物种。不同航次报道的浮游植物物种数目相差大, 物种相似度低, 没有任何一种浮游植物出现在所有航次的调查结果中(图2)。导致不同航次鉴定出的浮游植物物种数目和种类不同的原因如下: (1) 侧重的浮游植物对象不同, 比如1936年金德祥等(1965)的研究仅针对硅藻。(2) 调查的季节不同。有些物种有季节偏好性, 比如

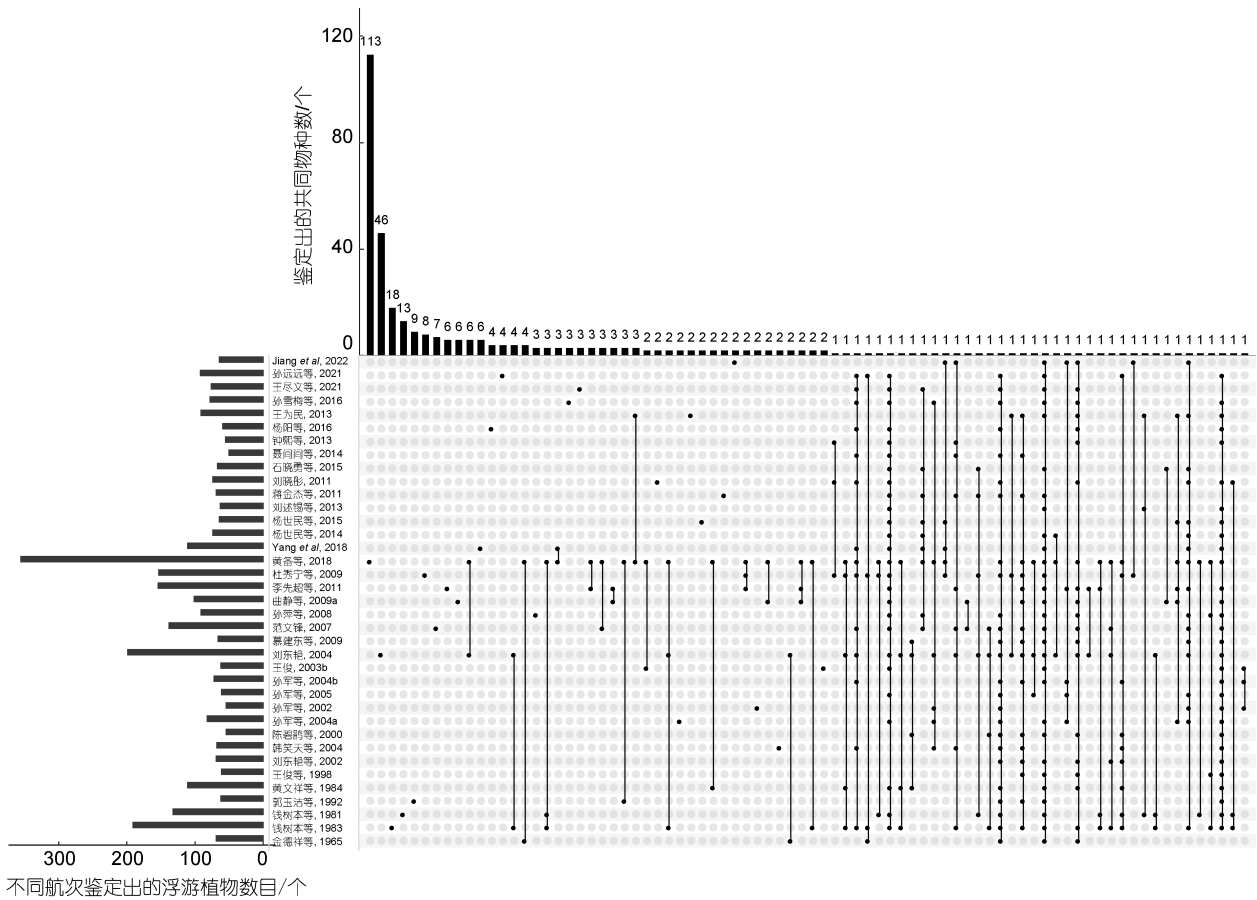


图2 山东近海不同航次浮游植物鉴定结果的比较分析

Fig.2 Comparative analysis of phytoplankton identified in expeditions around Shandong Peninsula

注：右下部分的点和线表示特定文献的组合；右上部分的条形图表示特定文献的组合中共有的浮游植物数；左下部分的条形图表示每个文献中报道的浮游植物数

链状亚历山大藻(*Alexandrium catenella*)多出现在春季, 太平洋亚历山大藻(*Alexandrium pacificum*)喜爱夏季, 而相关亚历山大藻(*Alexandrium affine*)在冬季密度高(Min *et al.*, 2023)。(3) 不同项目调查的海域范围和站位设置不同(图1)。2007年春季刘光兴等(2009)在北黄海设置了一个站位进行调查, 发现了7个物种; 2011年春季聂间间等(2014)在北黄海设置了18个站位进行调查, 鉴定出52个物种。(4) 航次采样方法和样品处理手段有所差异, 比如2010年石晓勇等(2015)用HQM-2球盖式有机玻璃采水器采集水样, 对所有粒径的浮游植物进行鉴定; 而2018年杨世民等(2020)用浅水III型浮游生物网(网口面积0.1 m², 网目76 μm)采样, 只鉴定粒径大于76 μm的浮游植物。(5) 调查年份不同, 随着年份的推移, 形态学鉴定方法越来越先进, 鉴定出的物种数越来越多。比如20世纪60年代, 通过光学显微镜, 学者们观察描述了热带骨条藻(*Skeletonema tropicum*)、近盐骨条藻(*Skeletonema subsalsum*)和细柱骨条藻(*Skeletonema cylindraceum*);

而20世纪70年代后, 随着扫描电子显微镜技术的发展, 学者们得以观察骨条藻的超微结构, 又陆续发现了曼氏骨条藻(*Skeletonema menzelii*)、江河骨条藻(*Skeletonema potamos*)、拟中肋骨条藻(*Skeletonema pseudocostatum*)和桂式骨条藻(*Skeletonema grevillei*) (胡婧文等, 2020)。(6) 基于形态特征的浮游植物鉴定受浮游植物的细胞大小、不同物种的形态相似性、固定过程中细胞的稳定性的影响。同时, 由于形态学鉴定者知识和经验不同(Liu *et al.*, 2020), 导致不同鉴定人员鉴定出的结果有差异。

在山东近海历次航次调查中, 出现频率最高的浮游植物为中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*)、旋链角毛藻(*Chaetoceros curvisetus*)、尖刺伪菱形藻(*Pseudo-nitzschia pungens*)、夜光藻(*Noctiluca scintillans*)和短角弯角藻(*Eucampia zodiacus*), 均为赤潮物种。夜光藻具有较大的细胞个体, 其他四种硅藻细胞多为长链状, 这些优势种一定程度上能够反映山东近海浮游植物的形态对环境条件的适应。一些

体积大的细胞具有抵御下沉的机制,使它们能够长时间停留在真光层,从而进行光合作用;长的细胞链可以增加细胞的相对表面积,有利于营养盐的吸收,在下沉的过程中,由于搅动作用,这些长链细胞可以有更大的细胞营养盐通量;个体大的细胞或长链的细胞群体不容易被摄食,是对浮游动物摄食压力的一种对抗(乐凤凤等, 2006; 徐宗军等, 2011)。值得注意的是,由于形态学鉴定的局限性,物种鉴定结果的准确性也有待商榷。比如玛氏骨条藻(*Skeletonema marinoi*)和中肋骨条藻的形态十分相似,容易出现鉴定错误, Liu等(2020)在对胶州湾的浮游植物进行的宏

条形码分析中发现,高丰度的骨条藻为玛氏骨条藻,而不是之前所报道的中肋骨条藻。

硅藻和甲藻丰度比率较大的海域一般具有较高的生产力和浮游植物丰度(柯志新等, 2011)。据文献报道,渤海(孙军等, 2005; 孙雪梅等, 2016; 栾青杉等, 2018)、胶州湾(杨东方等, 2004)等海域出现硅藻占比逐步下降,甲藻占比逐步上升的情况。为了探究整个山东近海海域硅藻和甲藻的丰度比率变化,本文统计了记录浮游植物物种数不少于50个的37个航次的硅藻和甲藻物种数的比例(图3)。总体来说,每个航次鉴定出的甲藻物种数都少于硅藻物种数。比较分析

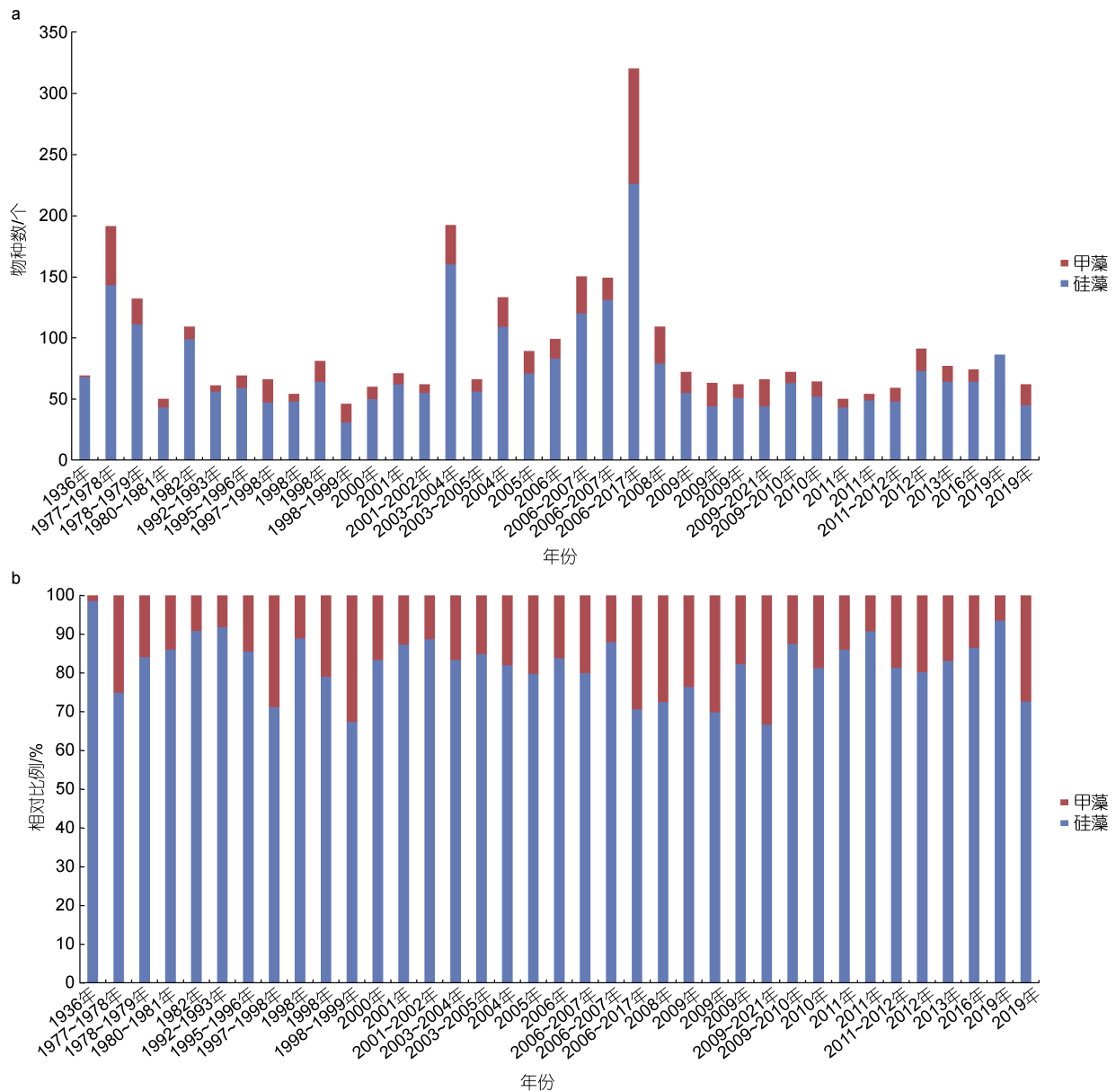


图3 山东近海硅藻和甲藻的物种数的变化趋势分析

Fig.3 Variation trend analysis of Bacillariophyta and Miozoa species identified around Shandong Peninsula
注: a: 硅藻和甲藻物种数目的变化; b: 硅藻和甲藻物种数目的比例变化; 横坐标的相同年份表示当年度的不同航次

发现，硅藻物种数和甲藻物种数的相对比例并没有随着时间的推移而发生明显的变化。尽管甲藻和硅藻的相对丰富度(relative richness)没有显著的变化，不能排除其相对丰度(relative abundance)可能发生了显著变化。随着分子学方法如宏条形码分析的广泛使用，山东近海浮游植物的物种组成可能会得到更加准确的判断。

4 山东近海赤潮物种鉴定

119个航次共鉴定了155个赤潮物种(图4, 附表3), 包括硅藻78种和甲藻67种, 另外还包括棕鞭藻5种、定鞭藻2种、隐藻1种、三深碎裂藻和红色中缢虫。其中出现频次较高(在119个航次中不少于30次)的有38个物种(图5a, 附表3)。由于不同航次报道的赤潮物种数目相差较大, 不同航次报道的赤潮物种组成的相似度不高, 没有任何1种赤潮物种出现在所有航次的调查结果中(图6)。值得注意的是, 在鉴定频次最高的前30个赤潮物种中(图5b), 甲藻仅占4种, 包括夜光藻、梭形角藻(*Tripos fusus*)、三角角藻(*Tripos muelleri*)和叉状角藻(*Tripos furca*), 表明与硅藻相比, 甲藻在细胞密度方面并不占优势。值得注意的是, 角藻属的

拉丁名曾经使用*Ceratium*, 但是Gómez建议使用文献中更早出现的描述该属的拉丁名*Tripos*来描述海水物种(Gómez, 2013)。AlgaeBase采用了该建议(Guiry *et al*, 2023)。这4个检出频率较高的甲藻物种的共同特点是细胞个体较大且形态特征明显。夜光藻的细胞个体很大、细胞壁透明且有一条长触手(郭皓, 2004), 梭形角藻、三角角藻和叉状角藻的细胞有顶角和底角。甲藻鉴别数量少或许也与甲藻运动移速快、形态特征难以区分等因素有关。有些甲藻在固定过程中形态不稳定, 易降解, 也影响了甲藻物种的准确鉴定, 比如灰白下沟藻(*Lebouridinium glaucum*)死后立即裂解, 用福尔马林也无法固定和保存(黄长江等, 2000)。

在海洋生态调查鉴定到的155个赤潮物种中, 24个物种有在山东近海引发赤潮的记录。值得强调的是, 在山东近海引发过赤潮的赤潮物种为27个, 伊姆裸甲藻(*Gymnodinium impudicum*)、球形棕囊藻和绕顶塔卡藻(*Takayama acrotrocha*)没有出现在119个航次的鉴定结果中, 但是均在针对山东近海海域的宏条形码分析中检测到(Huang *et al*, 2021; Chen *et al*, 2022; Liu *et al*, 2022), 表明传统的形态学方法可能会低估浮游植物和赤潮物种的多样性。

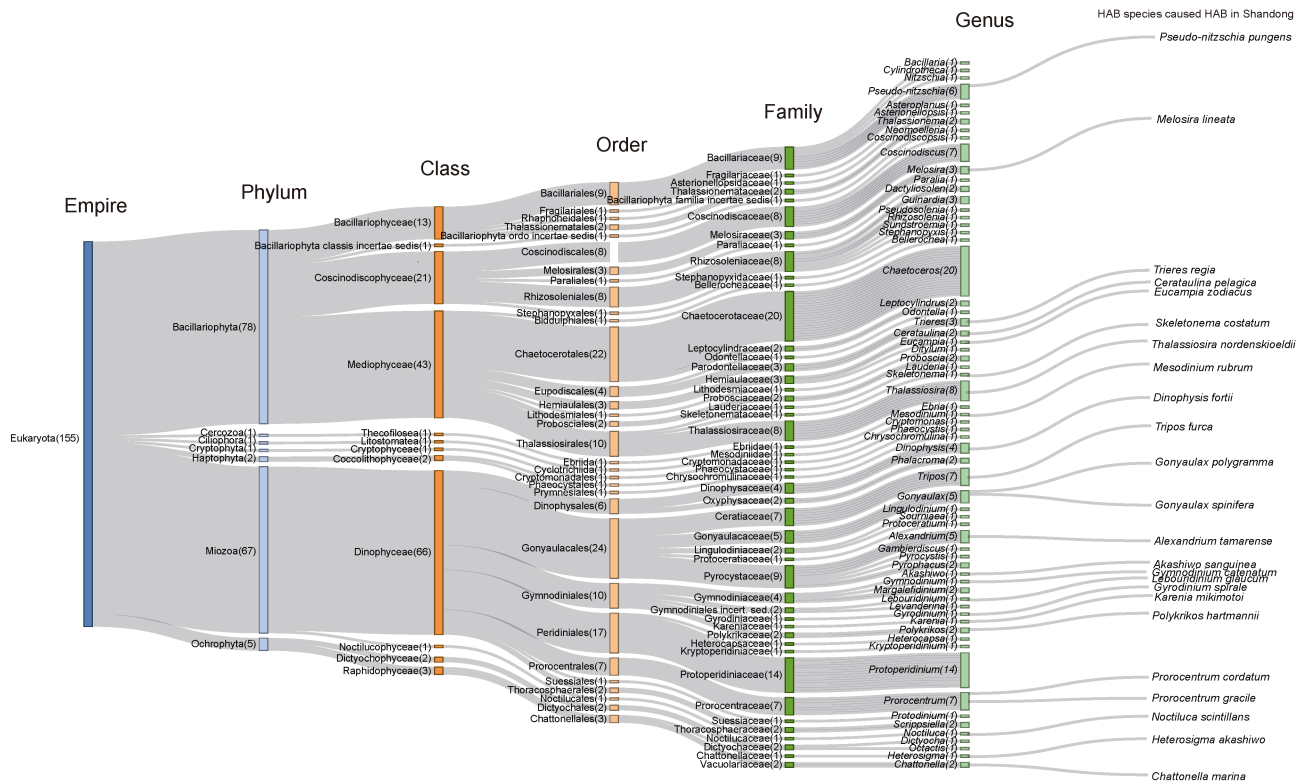


图4 山东近海鉴定到的赤潮物种
 Fig.4 HAB species identified in expeditions around Shandong Peninsula
 注: 括号中的数字表示不同分类阶元下物种的数目

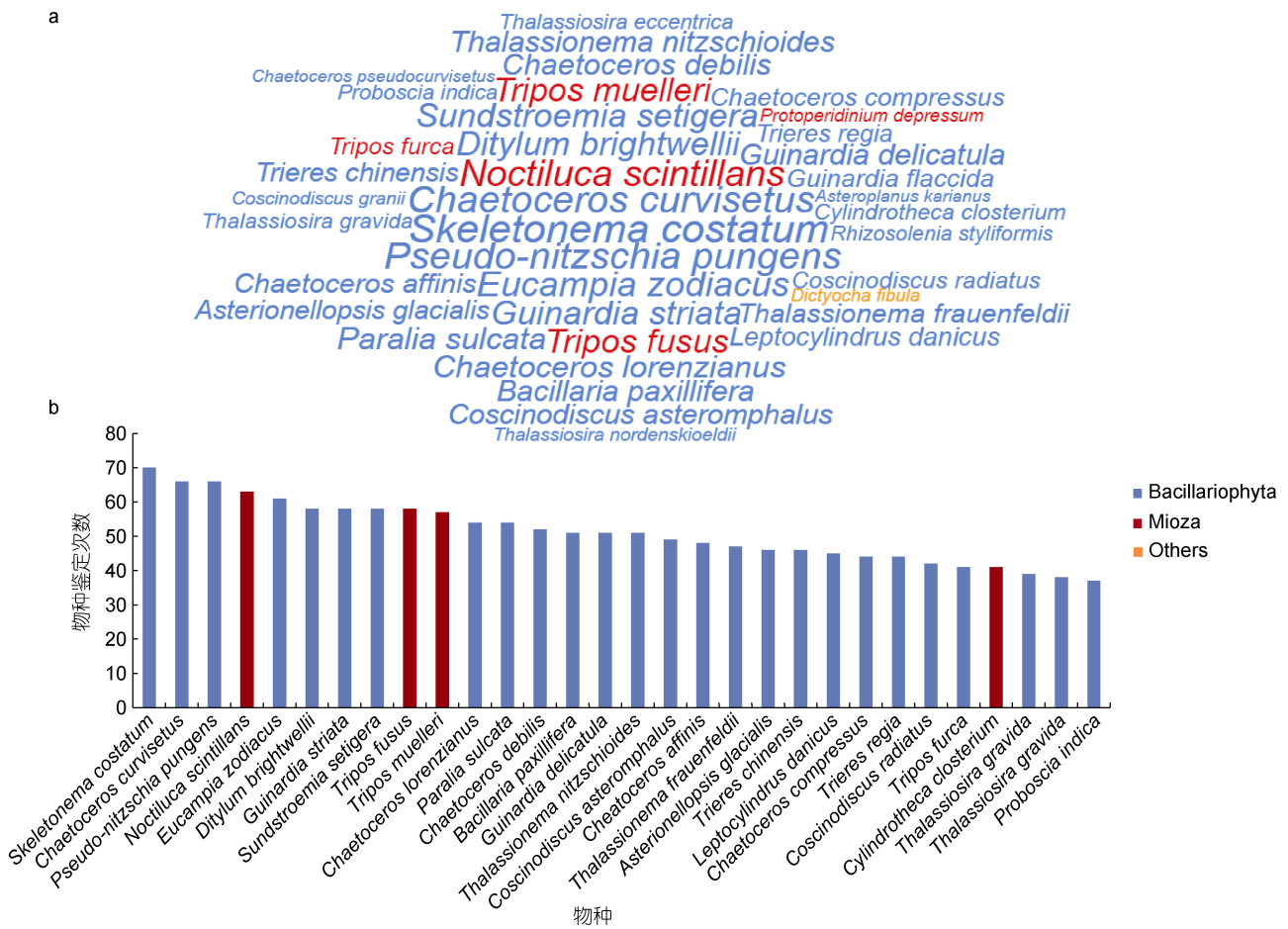


图5 山东近海航次调查鉴定出的优势赤潮物种

Fig.5 Dominant HAB species identified in expeditions around Shandong Peninsula

注: a: 词云图; b: 柱状图

由于根据形态特征的物种鉴定方法具有一定的局限性,细胞尺寸较小、形态特征不显著以及固定过程中不稳定的物种往往得不到准确鉴定,且形态学鉴定还受到研究者经验的影响。与此相比,宏条形码分析可以弥补这些短板。为了支持基于分子标记的序列信息的宏条形码分析,我们需要评估这些赤潮物种分子标记信息的完整性。我们在NCBI数据库中系统检索山东近海历史航次调查中鉴定出的155个赤潮物种的分子序列信息。统计整理发现,有118(76.1%)个赤潮物种的18S rDNA V4区序列得到解析且有参考文献支持(附表3),进化树显示118个物种分为7个不同的门类(图7)。其他分子标记如28S rDNA、ITS等分子标记也可以用于宏条形码分析,但是数据库中18S rDNA V4区序列的信息最多,因此目前多用18S rDNA V4区序列进行宏条形码分析。

此外,我们还对3个在山东近海海域进行的宏条

形码航次(Huang *et al.*, 2021; Chen *et al.*, 2022; Liu *et al.*, 2022)进行了统计和比较分析,共鉴定出266种浮游植物,88种赤潮物种(附表4),其中30个物种仅在宏条形码航次中出现,没有在形态学航次调查中出现过,反映出宏条形码方法能检测到形态学方法难以鉴定的物种。

5 山东近海赤潮物种与北海区赤潮物种的比较

由于山东近海与北海区的其他海域(包括河北近海、天津近海和辽宁近海)的空间距离很近,因此我们还整理了北海区的赤潮物种,并将山东近海与整个北海区的赤潮物种进行了比较分析。整个北海区范围内报道过的赤潮物种有56种(图8),其中伊姆裸甲藻(*Gymnodinium impudicum*)、球形棕囊藻、绕顶塔卡藻(*Takayama acrotrocha*)、抑食金球藻和*Torquentidium*

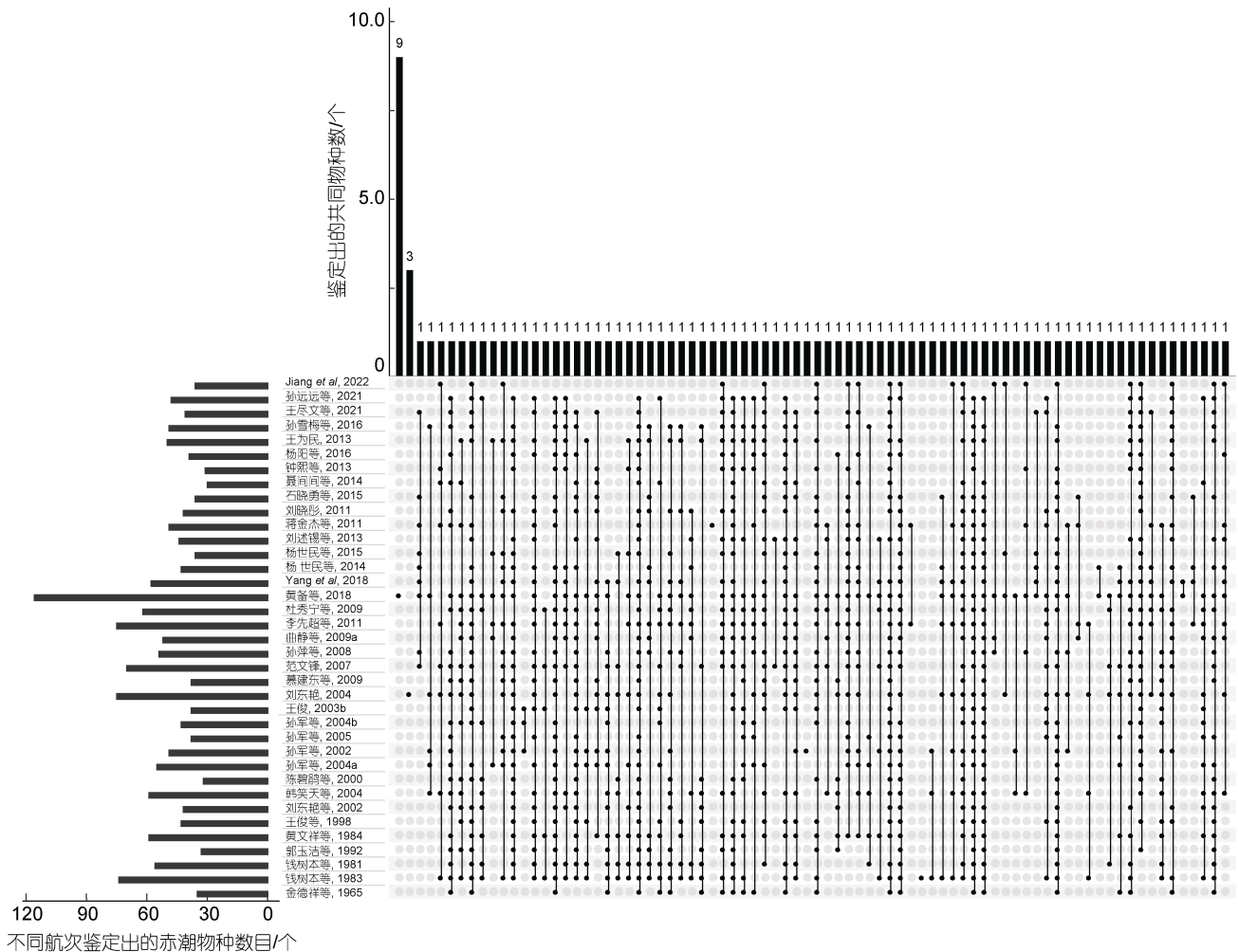


图6 山东近海航次鉴定到的赤潮物种比较分析

Fig.6 Comparative analysis of HAB species identified in expeditions around Shandong Peninsula

注: 右下部分的点和线表示特定文献的组合; 右上部分的条形图表示特定文献的组合中共有的赤潮物种数; 左下部分的条形图表示每个文献中报道的赤潮物种数

*helix*在山东近海的119个航次鉴定结果中没有出现。但是除*Torquentidium helix*外, 其他4个物种均在宏条形码分析相关文献(Huang *et al.*, 2021; Chen *et al.*, 2022; Liu *et al.*, 2022)中出现过, 表明宏条形码分析的有效性(陈楠生, 2020)。可以预见, 随着宏条形码分析方法的推广应用, 更多的浮游植物和赤潮物种将会得到鉴定, 它们的时空动态分布规律也将得到解析。

6 山东近海典型赤潮物种

6.1 夜光藻

夜光藻隶属于甲藻门(Pyrrophyta)(陆斗定等, 1994), 营浮游生活, 其个体大小范围为150~2 000 μm , 细胞近圆球形, 细胞壁透明, 藻体前端有一个非常明显的口腔, 上面着生一条长触手, 触手基部有一条短

的鞭毛(郭皓, 2004)。夜光藻在山东近海64个历史航次调查中被鉴定出来(附表2)。夜光藻赤潮在山东近海频繁暴发, 占山东近海赤潮总数的三分之一以上(附表1)。赤潮暴发范围广, 覆盖了山东近海大部分区域。2012年5月3日到6月11日, 日照东部近海暴发了780 km^2 的夜光藻赤潮, 藻体平均密度可达到 2.46×10^5 cells/L (周健等, 2020)。119个航次调查中, 有64次鉴定出了夜光藻。

6.2 血红哈卡藻

血红哈卡藻, 是一种广温广盐的甲藻, 分布广, 在25 $^{\circ}\text{C}$, 20盐度条件下生长最快(方婷, 2021)。其藻细胞呈五角形, 可形成休眠孢子(Matsubara *et al.*, 2007)。血红哈卡藻在烟台海域暴发过多次小规模赤潮(附表1)。2021年10月到11月, 血红哈卡藻和多纹膝沟藻

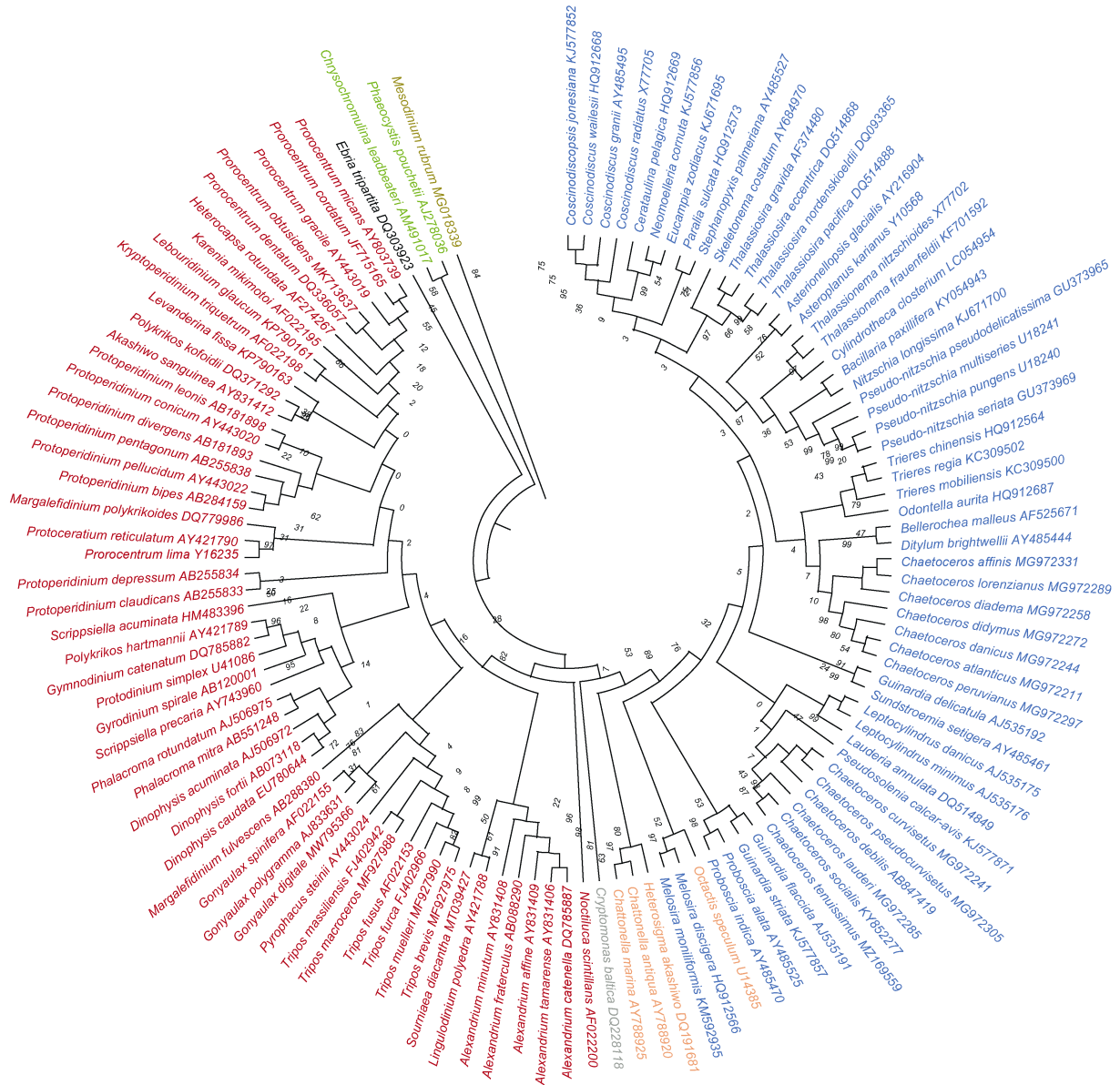


图 7 山东近海航次调查鉴定出的赤潮物种的 18S rDNA V4 区序列构建的系统进化树(ML)

Fig.7 The phylogenetic tree of HAB species identified in expeditions around Shandong Peninsula based on 18S rDNA V4

注: 蓝色表示硅藻, 红色表示甲藻

在东营以北暴发过3 800 km²的特大规模双相型赤潮(附表1)。119个航次调查中, 有12次鉴定出了血红哈卡藻。

6.3 中肋骨条藻

中肋骨条藻是典型的广温广盐赤潮物种(杨世民等, 2006)。藻体细胞呈透镜形或短圆柱型, 直径6~7 μm, 壳面圆而鼓起, 着生一圈细长的刺, 相邻细胞通过对应的刺相连成直链状群体。细胞间隙往往大于细胞本身的长度, 细胞核位于中央, 有增大孢子(郭皓, 2004; 杨世民等, 2006)。中肋骨条藻虽然不产

生毒素, 但是其大量繁殖后会对海水的物理和化学特性有不利影响, 并可引起海水变色, 产生反应性醛, 对桡足类的孵化有负面影响(Miralto *et al*, 1999)。中肋骨条藻在山东近海历史航次调查中出现了70次, 为山东近海历史调查中出现频率最高的物种。山东近海的中肋骨条藻赤潮约半数双相型赤潮, 赤潮暴发面积一般较小(附表1)。2002年8月, 山东近海暴发30 km²的中肋骨条藻赤潮, 直接经济损失达800万元(自然资源部, 1989-2021)。119个航次调查中, 有70次鉴定出了中肋骨条藻。

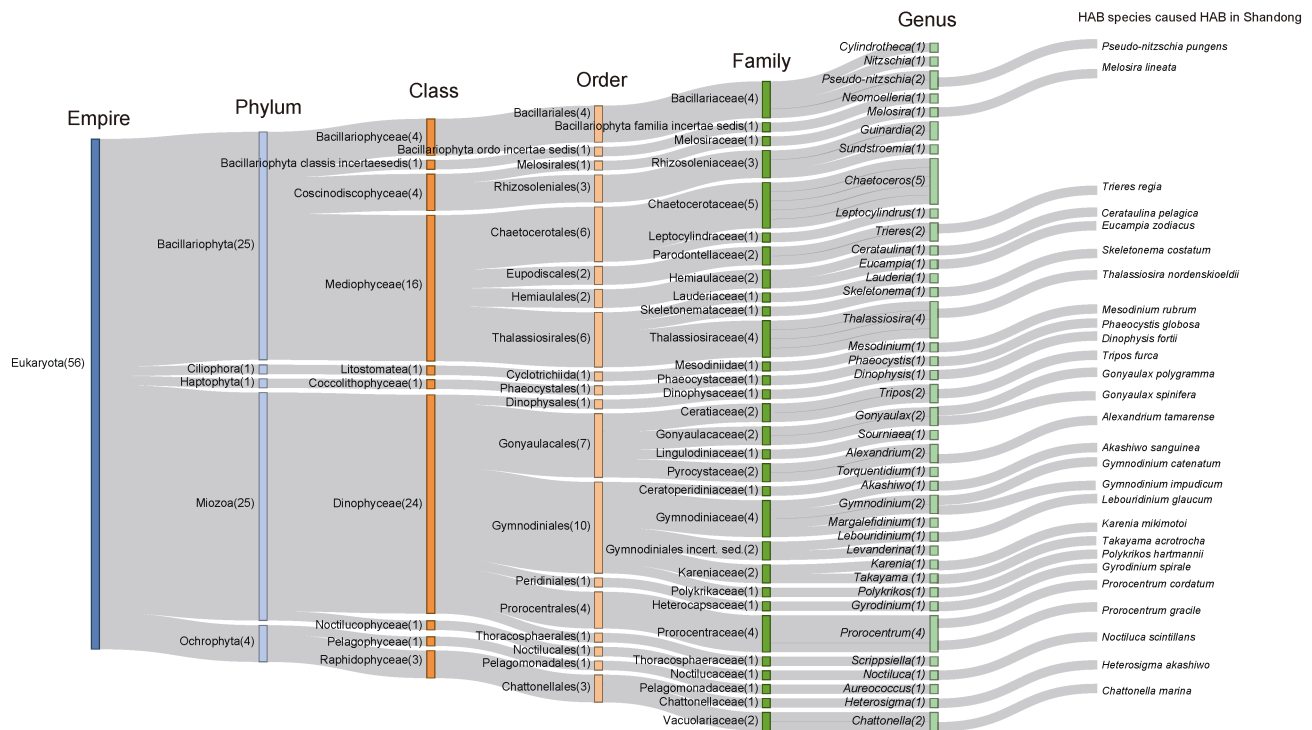


图 8 北海区暴发赤潮物种分类地位桑基图

Fig. 8 The Sankey diagram of taxonomic status of HAB species bloomed in the Northern Sea region (including coastal regions of Shandong Province, Hebei Province, Tianjin City, and Liaoning Province)
注: 括号中的数字表示不同分类阶元下物种的数目

6.4 海洋卡盾藻

海洋卡盾藻的藻体为单细胞, 黄褐色, 长 30~55 μm , 宽 20~32 μm 。细胞裸露无壁, 纺锤形或卵形, 背腹纵扁, 腹面中央具一条纵沟, 鞭毛两条(梁玉波, 2012)。据统计, 海洋卡盾藻在山东暴发了 10 次赤潮, 其中规模最大的为 2014 年 9 月在烟台长岛暴发的 890 km^2 的赤潮(附表 1)。119 个航次调查中, 有 3 次鉴定出了海洋卡盾藻。

6.5 赤潮异弯藻

赤潮异弯藻有毒, 营浮游生活, 藻体为单细胞, 细胞体黄褐色至褐色, 无细胞壁, 由周质膜包被, 细胞形状变化很大。细胞一般略呈椭圆形, 长 8~25 μm , 宽 6~15 μm , 厚度变化大(梁玉波, 2012)。赤潮异弯藻历史上主要在烟台、威海等海域暴发面积小于 100 km^2 的赤潮(附表 1)。119 个航次调查中, 有 7 次鉴定出了赤潮异弯藻。

6.6 球形棕囊藻

球形棕囊藻是一种全球广布物种, 具有复杂的异型生活史, 兼有单细胞和胶质囊体两种形态。游泳单细胞个体微小, 直径 3~9 μm , 为球形或近球形, 有 2 条长鞭毛和 1 根粗短的定鞭毛。群体胶质囊为球形或

近球形, 成干个不动细胞分散地包埋在囊体周缘, 直径在数百微米至数毫米间(齐雨藻等, 2001; 沈萍萍等, 2018)。在富营养条件下, 球形棕囊藻能爆发性增殖形成藻华, 形成大量胶质囊体, 不仅能有效抵御细菌、病毒的侵入和浮游动物的摄食(Hamm, 2000; 王小冬等, 2012), 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(Van Rijssel *et al*, 2007), 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, 危害渔业养殖(陈菊芳等, 1999; Hansen *et al*, 2003; 商文, 2006)。值得注意的是, 球形棕囊藻在山东近海历史形态学航次调查中没有出现, 但是在宏条形码航次中出现(Liu *et al*, 2022), 可能因为球形棕囊藻个体微小。据统计, 球形棕囊藻在山东近海暴发过 8 次赤潮, 2004 年 6 月和 2021 年 12 月, 球形棕囊藻在黄河口和青岛胶南海域分别暴发了 1 500 km^2 以上的特大规模赤潮(附表 1)。

6.7 多纹膝沟藻

多纹膝沟藻藻体红褐色, 细胞呈宽纺锤形, 上壳倒锥形, 下壳锥形, 上下壳长几乎相等(梁玉波, 2012)。2021 年, 多纹膝沟藻在东营、烟台和危害暴发

过5次面积均超过900 km²的大规模赤潮,其中2021年10到11月在东营以北渤海海域暴发的血红哈卡藻和多纹膝沟藻双相型赤潮面积高达3 800 km²(附表1)。119个航次调查中,有10次鉴定出了多纹膝沟藻。

6.8 具刺膝沟藻

具刺膝沟藻细胞小型,藻体长30~60 μm,上壳角状、圆锥形、顶角缓和、平截。两个底刺明显(梁玉波, 2012)。具刺膝沟藻在青岛、威海暴发过4次赤潮,其中2003年在青岛暴发过456.5 km²的较大规模赤潮(附表1)。119个航次调查中,有12次鉴定出了具刺膝沟藻。

6.9 米氏凯伦藻

米氏凯伦藻是世界性广布种,细胞长15.6~31.2 μm,宽13.2~24.0 μm,营游泳生活。细胞背腹面观近圆形,上锥部为半球形或宽圆锥形,下锥部的底部中央有明显的凹陷,右侧底端略长于左侧,色素体10~16个。横沟位于细胞中央,略靠上壳部,始末位移为2倍横沟宽度。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。纵沟入侵上壳部,与顶沟形成一个明显的顶沟-纵沟连接结构(郭皓, 2004)。米氏凯伦藻能产生毒素,通过食物链传递,最终威胁人类健康,并破坏生态环境(陈楠生等, 2021)。2005年6月,渤海湾,天津至滨州海域暴发了3 000 km²的特大规模米氏凯伦藻赤潮(附表1)。119个航次调查中,有9次鉴定出了米氏凯伦藻。

6.10 大洋角管藻

大洋角管藻细胞圆柱形,直径20~50 μm,壳面略凸成弧形,胞间隙小,细胞壁薄,领状纹不明显,有休眠孢子(梁玉波, 2012)。2013年大洋角管藻在潍坊暴发过两次面积不足100 km²的赤潮(附表1)。119个航次调查中,有22次鉴定出了大洋角管藻。

7 结论与展望

(1) 山东近海海岸线漫长,水文情况复杂,浮游植物和赤潮物种的生物多样性很高。在过去80余年内完成的119个航次调查中,共鉴定出659种浮游植物,包括硅藻415种、甲藻183种、绿藻21种、棕鞭藻19种、隐藻9种、定鞭藻7种、裸藻3种,还有未定类的三深碎裂藻和原生动物红色中缢虫。在鉴定到的浮游植物中,硅藻最多,甲藻次之。

(2) 尽管根据文献报道,我国山东近海部分海域出现硅藻占比逐步下降,甲藻占比逐步上升的情况,然而我们对航次文献调查的比较分析并没有发现明

显的硅、甲藻组成比例的演替现象。

(3) 山东近海赤潮频发,赤潮物种种类十分丰富。119个航次共统计到155个赤潮物种,以硅藻(78种)和甲藻(67种)为主,还包括棕鞭藻(5种)、定鞭藻(2种)、隐藻(1种)、未定类的三深碎裂藻(*Ebria tripartite*)和红色中缢虫(*Mesodinium rubrum*)。中肋骨条藻、旋链角毛藻、尖刺伪菱形藻、夜光藻和短角弯角藻是统计次数最多的赤潮物种。155赤潮物种中,118个物种的18S rDNA V4区序列得到解析,为未来通过宏条形码方法鉴定赤潮物种提供参考。

(4) 迄今山东近海历史航次资料十分丰富,但是不同航次之间统计的浮游植物相似度较低,主要原因在于:首先,航次目的可能不同,有的航次只聚焦于硅藻;其次,在航次采样方面,调查站位、时间、方法以及样品处理方式等迥异,导致航次物种数目和种类差异很大;最后,基于形态特征的浮游植物鉴定受浮游植物的细胞大小、不同物种的形态相似性和固定过程中细胞的稳定性的影响,并且受研究人员经验的影响很大,导致鉴定的物种种类可能存在差异。通过运用适当的分子标记,宏条形码方法可以鉴定出形态学方法难以鉴定到的物种,如形态相似的隐存种,细胞个体很小的物种和固定过程中细胞不稳定的物种,而且可以排除由于鉴定者经验不同产生的影响。

综上所述,我们可以通过加强航次采样站位布局,开展时间序列采样,优化和统一采样方法,并将形态学方法与分子方法相结合,完成赤潮物种组成及动态变化分析。这将有助于我们掌握山东近海赤潮物种的变化规律,预测赤潮的暴发并开展相应的防控,从而降低由赤潮带来的经济损失。

参 考 文 献

- 于宁,于建生,吕振波,等,2012. 山东海域赤潮灾害特征及预警管理[J]. 生态学杂志, 31(5): 1272-1281.
- 山东省人民政府,2004. 山东省海洋功能区划[M]. 北京: 海洋出版社.
- 马威,孙军,薛冰,等,2016. 2010年秋季南海北部浮游植物群落结构研究[J]. 海洋学报, 38(4): 43-53.
- 王小冬,王艳,2012. 高摄食压力下球形棕囊藻凝聚体的形成[J]. 生态学报, 32(2): 414-420.
- 王为民,2013. 2012年夏季暴雨前后胶州湾浮游植物群落的变化[D]. 青岛: 中国海洋大学.
- 王尽文,姜万钧,纪莹璐,等,2021. 日照近岸海域春秋季节浮游植物群落结构研究[J]. 海洋环境科学, 40(5): 666-674.
- 王妍,张永,王玉珏,等,2013. 胶州湾浮游植物的时空变化特征及其与环境因子的关系[J]. 安全与环境学报, 13(1):

- 163-170.
- 王欣欣, 王宁, 刘光兴, 等, 2019. 春季刘公岛南部海域浮游生物群落特征[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 49(6): 55-63.
- 王俊, 2001. 黄海春季浮游植物的调查研究[J]. 海洋水产研究, 22(1): 56-61.
- 王俊, 2003a. 渤海近岸浮游植物种类组成及其数量变动的研究[J]. 海洋水产研究, 24(4): 44-50.
- 王俊, 2003b. 黄海秋、冬季浮游植物的调查研究[J]. 海洋水产研究, 24(1): 15-23.
- 王俊, 康元德, 1998. 渤海浮游植物种群动态的研究[J]. 海洋水产研究, 19(1): 43-52.
- 王艳玲, 安文超, 刘伟, 2012. 胶州湾海域富营养化水平与浮游植物多样性分析[J]. 环境科学与管理, 37(10): 76-79, 93.
- 王毅波, 孙延瑜, 王彩霞, 等, 2019. 夏季渤海网采浮游植物群落和叶绿素 a 分布特征及其对渔业资源的影响[J]. 渔业科学进展, 40(5): 42-51.
- 方婷, 2021. 红色赤潮藻的毒性特征及其毒素的分离纯化研究[D]. 广州: 暨南大学.
- 石晓勇, 王丽莎, 杨世民, 2015. 2010 年冬季胶州湾浮游植物群落结构特征[J]. 海洋与湖沼, 46(2): 357-364.
- 卢敏, 张龙军, 李超, 等, 2001. 1999 年 7 月胶州湾东部赤潮生消过程生态环境要素分析[J]. 黄渤海海洋, 19(4): 43-50.
- 田达玮, 宋书群, 陈田田, 等, 2017. 胶州湾夜光藻种群动态及其大量繁殖的生态机制[J]. 海洋与湖沼, 48(2): 276-284.
- 田伟, 孙军, 2011. 2009 年晚春黄海南部浮游植物群落[J]. 海洋科学, 35(6): 19-24.
- 乐凤凤, 孙军, 宁修仁, 等, 2006. 2004 年夏季中国南海北部的浮游植物[J]. 海洋与湖沼, 37(3): 238-248.
- 曲静, 宫相忠, 邢永泽, 等, 2009b. 青岛南部近海春、秋季浮游植物群落结构的初步研究[J]. 中国海洋大学学报, 39(S1): 99-104.
- 曲静, 宫相忠, 庄会富, 等, 2009a. 胶南近海及邻近海域夏、冬季浮游植物群落结构[J]. 海洋湖沼通报(3): 143-154.
- 吕未晓, 栾青杉, 彭亮, 等, 2016. 2014 年夏黄海浮游植物群落及其对物理过程的响应[J]. 海洋科学进展, 34(1): 70-84.
- 吕淑果, 韩博平, 孙松, 等, 2009. 藻华发生过程中胶州湾水体颗粒有机物脂肪酸的组成与动态[J]. 生态学报, 29(5): 2391-2399.
- 朱树屏, 郭玉洁, 1957. 烟台、威海鲑鱼渔场及其附近海区角毛硅藻属的研究——I. 分类的研究[J]. 海洋与湖沼, 1(1): 27-87.
- 乔芮, 栾青杉, 王俊, 等, 2015. 2013 年春季崂山湾浮游植物群落及其环境控制[J]. 海洋科学, 39(7): 13-21.
- 自然资源部, 1989-2021. 中国海洋灾害公报(年报)[R]. 北京: 自然资源部.
- 自然资源部北海局, 2012-2021. 北海区海洋灾害公报(年报)[R]. 青岛: 自然资源部北海局.
- 刘东艳, 2004. 胶州湾浮游植物与沉积物中硅藻群落结构演替的研究[D]. 青岛: 中国海洋大学: 1-127.
- 刘东艳, 孙军, 张利永, 2003b. 胶州湾浮游植物水华期群落结构[J]. 应用生态学报, 14(11): 1963-1966.
- 刘东艳, 孙军, 陈洪涛, 等, 2003a. 2001 年夏季胶州湾浮游植物群落结构的特征[J]. 青岛海洋大学学报, 33(3): 366-374.
- 刘东艳, 孙军, 钱树本, 2002. 胶州湾浮游植物研究 II 环境因子对浮游植物群落结构变化的影响[J]. 青岛海洋大学学报, 32(3): 415-421.
- 刘光兴, 杜秀宁, 2009. 北黄海典型水域秋冬季浮游植物群落的昼夜变化[J]. 中国海洋大学学报, 39(4): 597-603.
- 刘述锡, 樊景凤, 王真良, 2013. 北黄海浮游植物群落季节变化[J]. 生态环境学报, 22(7): 1173-1181.
- 刘晓彤, 2011. 夏、秋季黄河口及其邻近海域浮游植物群落结构和粒级结构的研究[D]. 青岛: 中国海洋大学: 1-295.
- 刘慧, 方建光, 董双林, 等, 2003a. 莱州湾和桑沟湾养殖海区浮游植物的研究 I [J]. 海洋水产研究, (2): 9-17.
- 刘慧, 方建光, 董双林, 等, 2003b. 莱州湾和桑沟湾养殖海区浮游植物的研究 II [J]. 海洋水产研究, (3): 20-28.
- 齐雨藻, 沈萍萍, 王艳, 2001. 棕囊藻属(*Phaeocystis*)的分类与生活史(综述)[J]. 热带亚热带植物学报, 9(2): 174-184.
- 孙军, 刘东艳, 2005. 2000 年秋季渤海的网采浮游植物群落[J]. 海洋学报, 27(3): 124-132.
- 孙军, 刘东艳, 王威, 等, 2004a. 1998 年秋季渤海中部及其邻近海域的网采浮游植物群落[J]. 生态学报, 24(8): 1643-1655.
- 孙军, 刘东艳, 白洁, 等, 2004b. 2001 年冬季渤海的浮游植物群落结构特征[J]. 中国海洋大学学报, 34(3): 413-422.
- 孙军, 刘东艳, 杨世民, 等, 2002. 渤海中部和渤海海峡及邻近海域浮游植物群落结构的初步研究[J]. 海洋与湖沼, 33(5): 461-471.
- 孙远远, 史德杰, 于美波, 等, 2021. 日照海洋牧场夏、秋季浮游植物群落结构[J]. 水产养殖, 42(12): 5-11.
- 孙松, 刘桂梅, 张永山, 2002. 90 年代胶州湾浮游植物种类组成和数量分布特征[J]. 海洋与湖沼, 33(浮游动物研究专辑): 37-45.
- 孙晓霞, 孙松, 赵增霞, 等, 2011. 胶州湾营养盐浓度与结构的长期变化[J]. 海洋与湖沼, 42(5): 662-669.
- 孙萍, 李瑞香, 李艳, 等, 2008. 2005 年夏末渤海网采浮游植物群落结构[J]. 海洋科学进展, 26(3): 354-363.
- 孙雪梅, 徐东会, 夏斌, 等, 2016. 渤海中部网采浮游植物种类组成和季节变化[J]. 渔业科学进展, 37(4): 19-27.
- 纪昱彤, 王宁, 陈洪举, 等, 2018. 2013 年秋季渤海浮游植物的群落特征[J]. 中国海洋大学学报, 248(S2): 31-41.
- 苏纪兰, 2001. 中国的赤潮研究[J]. 中国科学院院刊(5): 339-342.
- 杜秀宁, 刘光兴, 2009. 2006 年冬季北黄海网采浮游植物群落结构[J]. 海洋学报, 31(5): 132-147.
- 李广玉, 鲁静, 何拥军, 2005. 胶州湾浮游植物多样性及其与环境因子的关系[J]. 海洋地质动态, 21(4): 10-13.
- 李先超, 2011. 山东近岸海域(黄海部分)生态环境现状及演变特征研究[J]. 青岛: 中国海洋大学.
- 李冠国, 黄世玫, 1956. 青岛近海浮游硅藻季节变化研究的初步报告[J]. 山东大学学报, 2(4): 119-143.
- 李艳, 李瑞香, 王宗灵, 等, 2005. 胶州湾浮游植物群落结构及其变化的初步研究[J]. 海洋科学进展, 23(3): 328-334.
- 李晓东, 苏丽, 李晓捷, 等, 2023. 2021—2022 年山东荣成海带产区大规模溃烂灾害综合调查分析[J]. 中国农业科技导报, 25(1): 206-222.
- 李海涛, 杨官品, 石媛嫒, 等, 2006. 长菱形藻(*Nitzschia longissima*)和新月细柱藻(*Cylindrotheca closterium*)分子分类研究[J]. 海洋湖沼通报, (3): 67-72.
- 李影, 汤亚楠, 沈萍萍, 等, 2017. 胶州湾表层沉积物中甲藻

- 孢囊的分布[J]. 海洋与湖沼, 48: 760-766.
- 杨世民, 王丽莎, 石晓勇, 2014. 2009年夏季胶州湾浮游植物群落结构特征[J]. 海洋与湖沼, 45(6): 1234-1240.
- 杨世民, 王丽莎, 石晓勇, 2015. 2009年夏季胶州湾同步调查浮游植物群落结构特征[J]. 海洋与湖沼, 46(1): 102-108.
- 杨世民, 刘光兴, 2009. 北黄海典型水域春夏季浮游植物的昼夜变化[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 39(4): 611-616.
- 杨世民, 刘任茜, 陈文卿, 2020. 2018年胶州湾浮游植物群落结构[J]. 中国海洋大学学报, 50(9): 72-80.
- 杨世民, 董树刚, 2006. 中国海域常见浮游硅藻图谱[D]. 青岛: 中国海洋大学出版社.
- 杨东方, 王凡, 高振会, 等, 2004. 胶州湾浮游藻类生态现象[J]. 海洋科学, 28(6): 71-74.
- 杨阳, 孙军, 关翔宇, 等, 2016. 渤海网采浮游植物群集的季节变化[J]. 海洋通报, 35(2): 121-131.
- 吴玉霖, 孙松, 张永山, 2005. 环境长期变化对胶州湾浮游植物群落结构的影响[J]. 海洋与湖沼, 36(6): 487-498.
- 吴玉霖, 张永山, 1995. 胶州湾叶绿素 a 和初级生产力的分布特征[M]// 董金海. 胶州湾生态学研究, 北京: 科学出版社: 137-149.
- 吴玉霖, 张永山, 2001. 浮游植物与初级生产力[M]// 焦念志等. 海湾生态过程与持续性发展. 北京: 科学出版: 96-104.
- 吴瑞贞, 林端, 马毅, 2007. 南海夜光藻赤潮概况及其对水文气象的适应条件[J]. 台湾海峡, 26(4): 590-595.
- 冷宇, 赵升, 刘霜, 等, 2013. 黄河口海域夏季浮游植物的分布特征[J]. 水生生态学杂志, 34(6): 41-46.
- 冷春梅, 曹振杰, 张金路, 等, 2014. 黄河口浮游生物群落结构特征及环境质量评价[J]. 海洋环境科学, 33(3): 360-365.
- 沈萍萍, 齐雨藻, 欧林坚, 2018. 中国沿海球形棕囊藻 (*Phaeocystis globosa*) 的分类、分布及其藻华[J]. 海洋科学, 42(10): 146-162.
- 宋建杰, 2011. 山东近海生物资源可持续利用对策研究[D]. 青岛: 中国海洋大学.
- 张天文, 朱丽岩, 徐培培, 等, 2009. 胶州湾夜光虫丰度的季节变化和分布特征[J]. 中国海洋大学学报, 39(S1): 89-93.
- 张永山, 吴玉霖, 邹景忠, 等, 2002. 胶州湾浮动弯角藻赤潮生消过程[J]. 海洋与湖沼, 33(1): 55-61.
- 张伟, 2012. 胶州湾浮游甲藻的时空变动及与环境间的关系[D]. 山东青岛: 中国海洋大学.
- 张继民, 刘霜, 张琦, 等, 2010. 黄河口附近海域浮游植物种群变化[J]. 海洋环境科学, 29(6): 834-837.
- 张清春, 向玲, 王锦秀, 等, 2022. 南黄海首次暴发“巨囊”生态型球形棕囊藻藻华[J]. 海洋与湖沼, 53(5): 1098-1107.
- 张翠霞, 陈婷, 黄晓, 等, 2014. 2011年夏季北黄海浮游植物群落[J]. 海洋湖沼通报(1): 81-93.
- 陆斗定, 张志道, 朱根海, 等, 1994. 浙江近海夜光藻的分布及其生态学特点[J]. 东海海洋, 12(3): 62-69.
- 陈菊芳, 徐宁, 江天久, 等, 1999. 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), 20(3): 124-129.
- 陈楠生, 2020. 有害藻华的宏条形码分析: 机会与挑战[J]. 海洋科学, 44(7): 116-134.
- 陈楠生, 张梦佳, 刘淑雅, 等, 2023. 中国海域赤潮物种多样性[J]. 海洋与湖沼, 54(3): 599-624.
- 陈楠生, 崔宗梅, 徐青, 2021. 中国海洋浮游植物和赤潮物种的生物多样性研究进展(四): 长江口[J]. 海洋与湖沼, 52(2): 402-417.
- 陈碧鹃, 李云平, 邢红艳, 等, 2003. 鳌山湾浮游植物的生态特性[J]. 海洋水产研究, 24(2): 18-24.
- 陈碧鹃, 陈聚法, 袁有宪, 等, 2000. 胶州湾北部沿岸浮游植物生态特征的研究[J]. 海洋水产研究, 21(2): 34-40.
- 陈碧鹃, 崔毅, 马绍赛, 等, 1997. 乳山湾东流区夏季浮游植物的生态特征[J]. 海洋水产研究, (2): 25-31.
- 苑明莉, 孙军, 翟惟东, 2014. 2012年秋季渤海和北黄海浮游植物群落[J]. 天津科技大学学报, 29(6): 56-64.
- 范文锋, 2007. 胶州湾及其邻近海域的浮游植物——种类组成与数量变化[D]. 青岛: 中国科学院海洋研究所.
- 林佳宁, 颜天, 张清春, 等, 2016. 福建沿海米氏凯伦藻赤潮对皱纹盘鲍的危害原因[J]. 海洋环境科学, 35(1): 27-34.
- 罗璇, 孙晓霞, 郑珊, 等, 2016. 2011年胶州湾网采浮游植物群落结构及其环境影响因子[J]. 海洋与湖沼, 47(5): 915-923.
- 季乃云, 赵卫红, 王江涛, 等, 2006. 胶州湾赤潮暴发水体中溶解有机物质荧光特征[J]. 环境科学, 27(2): 257-262.
- 金德祥, 陈金环, 黄凯歌, 1965. 中国海洋浮游硅藻类[M]. 上海: 上海科学技术出版社.
- 周名江, 朱明远, 2006. “我国近海有害赤潮发生的生态学、海洋学机制及预测防治”研究进展[J]. 地球科学进展, 21(7): 673-679.
- 周健, 王玮, 吴志宏, 等, 2020. 山东沿海赤潮灾害基本特征及防控对策建议[J]. 海洋环境科学, 39(4): 537-543.
- 周然, 彭士涛, 覃雪波, 等, 2013. 渤海湾浮游植物与环境因子关系的多元分析[J]. 环境科学, 34(3): 864-873.
- 周斌, 马龙, 周雅卓, 等, 2013. 山东近海潮流能电场建设环境影响分析[J]. 海洋开发与管理, 30(4): 72-76.
- 郑珊, 孙晓霞, 赵永芳, 等, 2014. 2010年胶州湾网采浮游植物种类组成与数量的周年变化[J]. 海洋科学, 38(11): 1-6.
- 郝建华, 霍文毅, 俞志明, 2000. 胶州湾增殖养殖海域营养状况与赤潮形成的初步研究[J]. 海洋科学, 24(4): 37-41.
- 胡国成, 2006. 我国沿海赤潮发生的原因及其危害[J]. 中国水产(2): 73-74, 80.
- 胡婧文, 弋钰昕, 尤庆敏, 等, 2020. 骨条藻属硅藻的分类、生态及生理研究进展[J]. 上海师范大学学报(自然科学版), 49(6): 698-708.
- 柯志新, 黄良民, 谭烨辉, 等, 2011. 2007年夏季南海北部浮游植物的物种组成及丰度分布[J]. 热带海洋学报, 30(1): 131-143.
- 钟熙, 宫相忠, 高伟, 等, 2013. 2011年秋季乳山湾及邻近海域网采浮游植物生态特征的初步研究[J]. 中国海洋大学学报, 43(9): 60-66.
- 侯天琪, 王珊珊, 陈洪举, 等, 2021. 2013年夏季渤海和黄海浮游植物群落特征及比较分析[J]. 海洋环境科学, 40(4): 591-600.
- 侯兴, 高亚平, 杜美荣, 等, 2021. 桑沟湾浮游植物群落结构时空变化特征及影响因素[J]. 渔业科学进展, 42(2): 18-27.
- 俞志明, 陈楠生, 2019. 国内外赤潮的发展趋势与研究热点[J]. 海洋与湖沼, 50(3): 474-486.
- 俞建奎, 李瑞香, 1993. 渤海、黄海浮游植物生态的研究[J]. 黄渤海海洋, (3): 52-59.
- 费鸿年, 1952. 发生赤潮的原因[J]. 学艺, 22(1): 1-3.
- 聂间间, 刘永健, 冯志权, 等, 2014. 春季北黄海浮游植物群

- 落结构及年际变化[J]. 海洋环境科学, 33(2): 182-186, 207.
- 顾新根, 1989. 东海赤潮研究概况[J]. 现代渔业信息(Z1): 40-43.
- 钱树本, 王筱庆, 陈国蔚, 1983. 胶州湾的浮游藻类[J]. 山东海洋学院学报, 13(1): 39-56.
- 钱树本, 陈国蔚, 汤庭耀, 1981. 山东省荣城县近海浮游植物的研究[J]. 山东海洋学院学报, 11(3): 52-70.
- 徐宗军, 孙萍, 朱明远, 等, 2011. 南海北部春季网采浮游植物群落结构初步研究[J]. 海洋湖沼通报(2): 100-106.
- 殷明焱, 胡晓燕, 曾呈奎, 2009. 胶州湾有毒藻华形成种里氏金色藻(*Chrysochromulina leadbeateri*)的分类学研究[J]. 海洋与湖沼, 40(6): 799-802.
- 栾青杉, 康元德, 王俊, 2017. 黄河口邻近海域浮游植物群落及其多样性的长期变化(1960—2010)[J]. 中国水产科学, 24(5): 913-921.
- 栾青杉, 康元德, 王俊, 2018. 渤海浮游植物群落的长期变化(1959~2015)[J]. 渔业科学进展, 39(4): 9-18.
- 栾青杉, 康元德, 王俊, 2020. 黄海浮游植物群落的长期变化(1985—2015)[J]. 中国水产科学, 27(01): 1-12.
- 郭玉洁, 1992. 胶州湾浮游植物[M] // 刘瑞玉. 胶州湾生态学 and 生物资源. 北京: 科学出版社: 136-169.
- 郭术津, 孙军, 张辉, 等, 2013. 2011年秋季北黄海浮游植物群落[J]. 天津科技大学学报, 28(1): 22-29.
- 郭术津, 李彦翘, 张翠霞, 等, 2014. 渤海浮游植物群落结构及与环境因子的相关性分析[J]. 海洋通报, 33(1): 95-105.
- 郭术津, 姚庆祯, 魏传杰, 等, 2020. 春季南黄海、东海浮游植物群落结构与环境因子[J]. 海洋科学进展, 38(3): 476-492.
- 郭记龙, 于小惠, 李春霖, 等, 2014. 北黄海近岸浮游植物群落特征季节性变化[J]. 湖北农业科学, 53(6): 1281-1285, 1300.
- 郭皓, 2004. 中国近海赤潮生物图谱[M]. 北京: 海洋出版社.
- 郭皓, 丁德文, 林凤翔, 等, 2015. 近20a我国近海赤潮特点与发生规律[J]. 海洋科学进展, 33(4): 547-558.
- 黄长江, 董巧香, 2000. 1998年春季珠江口海域大规模赤潮原因生物的形态分类和生物学特征 II [J]. 海洋与湖沼, 31(3): 233-238.
- 黄风洪, 石洪华, 郑伟, 等, 2015. 夏季庙岛群岛南部海域浮游植物多样性分布及其影响因子[J]. 海洋环境科学, 34(4): 530-535.
- 黄文祥, 沈亮夫, 朱琳, 1984. 黄海的浮游植物[J]. 海洋环境科学, 3(3): 19-28.
- 黄备, 魏娜, 唐静亮, 等, 2018. 南黄海2007—2017年浮游植物群落结构及多样性变化[J]. 中国环境监测, 34(6): 137-148.
- 康元德, 1991. 渤海浮游植物的数量分布和季节变化[J]. 海洋水产研究(12): 31-54.
- 商文, 2006. 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.
- 梁玉波, 2012. 中国赤潮灾害调查与评价: 1933-2009[M]. 北京: 海洋出版社.
- 梁洲瑞, 孙藤芹, 汪文俊, 等, 2019. 日照紫菜养殖海域营养盐的时空分布特征及其与浮游植物群落结构的相关性分析[J]. 渔业科学进展, 40(5): 78-88.
- 董婧, 刘海映, 毕远溥, 等, 2002. 黄海北部近岸的浮游甲藻生态[J]. 海洋水产研究, (4): 46-50.
- 蒋金杰, 刘东艳, 邸宝平, 等, 2011. 烟台四十里湾浮游植物群落的变化及其对环境的指示意义[J]. 海洋学报, 33(6): 151-164.
- 韩笑天, 邹景忠, 张永山, 2004. 胶州湾赤潮生物种类及其生态分布特征[J]. 海洋科学, 28(2): 49-54.
- 喻龙, 郝彦菊, 2009. 烟台四十里湾一次血红哈卡藻赤潮过程的分析[J]. 海洋科学进展, 27(04): 516-522.
- 程芳晋, 张晓红, 王艳玲, 等, 2019. 胶州湾海域热带骨条藻(*Skeletonema tropicum*)的时空分布及其表面形态和细胞超微结构的电镜观察[C]. 山东省青岛生态环境监测中心2019年论文集: 1-7.
- 慕建东, 董玮, 陈碧鹃, 等, 2009. 桑沟湾浮游植物生态特征[J]. 渔业科学进展, 30(3): 91-96.
- 翟昕宇, 邓蕴彦, 孙园园, 等, 2019. 二种核糖体型的多环马格里夫藻(*Margalefidinium polykrikoides*)的形态和超微结构比较及分子系统学分析[J]. 海洋与湖沼, 50(06): 1252-1262.
- 黎瑞宝, 章群, 马奔, 等, 2013. 中国胶州湾赤潮异弯藻 rDNA ITS 区序列分析[J]. 广东农业科学, 2013, 40(10): 159-161.
- 潘俊, 李瑞香, 李艳, 等, 2010. 秋季南黄海表层沉积物中甲藻孢囊分布[J]. 海洋科学进展, 28(01): 41-49.
- 霍文毅, 俞志明, 邹景忠, 等, 2001. 胶州湾浮动弯角藻赤潮生消动态过程及其成因分析[J]. 水产学报, (03): 222-226.
- BERDALET E, KUDELA R, URBAN E, *et al*, 2017. GlobalHAB: a new program to promote international research, observations, and modeling of harmful algal blooms in aquatic systems [J]. *Oceanography*, 30(1): 70-81.
- CHEN T T, ZHANG Y X, SONG S Q, *et al*, 2022. Diversity and seasonal variation of marine phytoplankton in Jiaozhou Bay, China revealed by morphological observation and metabarcoding [J]. *Journal of Oceanology and Limnology*, 40(2): 577-591.
- GÓMEZ F, 2013. Reinstatement of the dinoflagellate genus *Tripes* to replace *Neoceratium*, marine species of *Ceratium* (Dinophyceae, Alveolata) [J]. *CICIMAR Oceanides*, 28(1): 1-22.
- GU H F, WU Y R, LÜ S H, *et al*, 2022. Emerging harmful algal bloom species over the last four decades in China [J]. *Harmful Algae*, 111: 102059.
- GUIRY MD, GUIRY GM, 2023. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway[EB/OL]. <https://www.algaebase.org>; searched on 2 August 2023.
- GUO S, ZHU M, ZHAO Z, *et al*, 2019. Spatial-temporal variation of phytoplankton community structure in Jiaozhou Bay, China [J]. *Journal of Oceanology and Limnology*, 37(5): 1611-1624.
- HAMM C E, 2000. Architecture, ecology and biogeochemistry of *Phaeocystis colonies* [J]. *Journal of Sea Research*, 43(3/4): 307-315.
- HANSEN E, EILERTSEN H C, ERNSTSEN A, *et al*, 2003. 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]. *Toxicol*, 41(7): 803-812.
- HUANG H L, XU Q, GIBSON K, *et al*, 2021. Molecular characterization of harmful algal blooms in the Bohai Sea

- using metabarcoding analysis [J]. *Harmful Algae*, 106: 102066.
- HU Z, DENG Y, LI Y, *et al*, 2018. The morphological and phylogenetic characterization for the dinoflagellate *Margalefidinium fulvescens* (= *Cochlodinium fulvescens*) isolated from the Jiaozhou Bay, China [J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 37(10): 11-17.
- LIN S, HU Z, DENG Y, *et al*, 2020. An assessment on the intrapopulational and intraindividual genetic diversity in LSU rDNA in the harmful algal blooms-forming dinoflagellate *Margalefidinium* (= *Cochlodinium*) *fulvescens* based on clonal cultures and bloom samples from Jiaozhou Bay, China [J]. *Harmful Algae*, 96: 101821.
- JIANG Z, CHEN J, GAO Y, *et al*, 2019. Regulation of Spatial Changes in Phytoplankton Community by Water Column Stability and Nutrients in the Southern Yellow Sea [J]. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 124(8): 2610-2627.
- JIANG T, WU G N, NIU P L, *et al*, 2022. Short-term changes in algal blooms and phytoplankton community after the passage of Super Typhoon Lekima in a temperate and inner sea (Bohai Sea) in China [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 232: 113223.
- LI X, FENG Y, LENG X, *et al*, 2017. Phytoplankton species composition of four ecological provinces in Yellow Sea, China [J]. *Journal of Ocean University of China*, 16(6): 1115-1125.
- LIU D, SUN J, ZOU J, 2005. Phytoplankton succession during a red tide of *Skeletonema costatum* in Jiaozhou Bay of China [J]. *Marine Pollution Bulletin*, 50: 91-94.
- LIU D, SUN J, LIU Z, *et al*, 2004. The effects of spring-neap tide on the phytoplankton community development in the Jiaozhou Bay, China [J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 23(4): 687-689.
- LIU D, JIANG J, WANG Y, *et al*, 2012. Large scale northward expansion of warm water species *Skeletonema tropicum* (Bacillariophyceae) in China seas [J]. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 30(4): 519-527.
- LI D M, XUE Y, SONG Q S, *et al*, 2022. First report on large-scale *Phaeocystis globosa* bloom in the Southern Yellow Sea, China [J]. *Frontiers in Marine Science*, 9: 880984.
- LIU S Y, CUI Z M, ZHAO Y F, *et al*, 2022. Composition and spatial-temporal dynamics of phytoplankton community shaped by environmental selection and interactions in the Jiaozhou Bay [J]. *Water Research*, 218: 118488.
- LIU S Y, GIBSON K, CUI Z M, *et al*, 2020. Metabarcoding analysis of harmful algal species in Jiaozhou Bay [J]. *Harmful Algae*, 92: 101772.
- MATSUBARA T, NAGASOE S, YAMASAKI Y, *et al*, 2007. Effects of temperature, salinity, and irradiance on the growth of the dinoflagellate *Akashiwo sanguinea* [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 342(2): 226-230.
- MIN J H E, KIM K Y, 2023. Seasonal change and subniche dynamics of three *Alexandrium* species in the Korea Strait [J]. *Harmful Algae*, 125: 102420.
- MIRALTO A, BARONE G, ROMANO G, *et al*, 1999. The insidious effect of diatoms on copepod reproduction [J]. *Nature*, 402(6758): 173-176.
- Shen Z, Yao Y, Wu Y, 2016. Silica supply and diatom blooms in the Jiaozhou Bay, China [J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 35(10): 20-27.
- Shen Z L, Shi Q, Zheng S, *et al*, 2017. Chemical composition and biomass of *Coscinodiscus asteromphalus* in Jiaozhou Bay, China [J]. *Environ Monit Assess*, 189(3): 94.
- SMAYDA T J, 1997. What is a bloom? A commentary [J]. *Limnology and Oceanography*, 42(5part2): 1132-1136.
- SONG H Y, WANG Y Q, DING X X, *et al*, 2022. Genetic analysis of a large-scale *Phaeocystis globosa* bloom offshore Qingdao, China [J]. *Microorganisms*, 10(9): 1723-1723.
- VAN RIJSSEL M, ALDERKAMP A C, NEJSTGAARD J C, *et al*, 2007. Haemolytic activity of live *Phaeocystis pouchetii* during mesocosm blooms [J]. *Biogeochemistry*, 83(1/2/3): 189-200.
- WANG D, HUANG B, LIU X, *et al*, 2014. Seasonal variations of phytoplankton phosphorus stress in the Yellow Sea Cold Water Mass [J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 33(10): 124-135.
- WANG K, CHEN B H, GAO Y H, *et al*, 2021. Harmful algal blooms caused by *Phaeocystis globosa* from 1997 to 2018 in Chinese coastal waters [J]. *Marine Pollution Bulletin*, 173: 112949.
- WANG J, KONG F, WANG Y, *et al*, 2022. Newly recorded bloom-forming dinoflagellate *Gymnodinium impudicum* in Haizhou Bay, Yellow Sea, China [J]. *Journal of Oceanology and Limnology*, 40(6): 2430-2445.
- WEN L, SUN J, HE Q, *et al*, 2007. Winter phytoplankton assemblages of coastal Yellow Sea connected to Jiaozhou Bay, China [J]. *Journal of Ocean University of China*, 6(1): 40-46.
- YANG S M, LIU X S, 2018. Characteristics of phytoplankton assemblages in the southern Yellow Sea, China [J]. *Marine Pollution Bulletin*, 135: 562-568.
- YUAN Y Q, YU Z M, SONG X X, *et al*, 2017. Temporal and spatial characteristics of harmful algal blooms in Qingdao Waters, China [J]. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 35(2): 400-414.
- ZHANG L, SUN J, LIU D, *et al*, 2005. Studies on growth rate and grazing mortality rate by microzooplankton of size-fractionated phytoplankton in spring and summer in the Jiaozhou Bay, China [J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 24(2): 85-101.
- ZHANG S, LENG X Y, FENG Y Y, *et al*, 2016. Ecological provinces of spring phytoplankton in the Yellow Sea: species composition [J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 35(8): 114-125.
- ZHANG Q C, QIU L M, YU R C, *et al*, 2012. Emergence of brown tides caused by *Aureococcus anophagefferens* Hargraves et Sieburth in China [J]. *Harmful Algae*, 19: 117-124.
- ZHANG Q C, WANG Y F, SONG M J, *et al*, 2022. First record of a *Takayama* bloom in Haizhou Bay in response to dissolved organic nitrogen and phosphorus [J]. *Mar Pollut Bull*, 178: 113572.

ADVANCES IN THE STUDY OF RED TIDE SPECIES BIODIVERSITY AROUND SHANDONG PANINSULA

CHEN Nan-Sheng^{1,2,3}, DING Xiang-Xiang^{1,2,3,4}, CUI Zong-Mei^{1,2,3}

(1. CAS Key Laboratory of Marine Ecology and Environmental science, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China; 2. Laboratory for Marine Ecology and Environmental Science, Laoshan Laboratory, Qingdao 266237, China; 3. Center for Ocean Mega-Science, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China; 4. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract The coastal areas around Shandong Peninsula have high phytoplankton diversity including many harmful algae bloom (HAB) causative species. The interplay of climate changes and human activities has driven up both the scale and frequency of red tide outbreaks, posing negative impacts on both marine ecosystems and human health, thus attracting increasingly intense attention. Based on expeditions on phytoplankton carried out during 1936-2019, we conducted a comprehensive literature search of ecological research projects around Shandong Peninsula, and collated and analyzed the results, which facilitates a systematic understanding of the diversity of HAB species and assessing potential red tide events. These ecological research projects have basically adopted morphological methods for species identification. A total list of 669 phytoplankton species were identified from 119 expeditions, of which 155 were annotated as HAB species, including Bacillariophyta (78) and Miozoa (67), as well as Ochrophyta (5), Haptophyta (2), Cryptista (1), *Ebria tripartite*, and *Mesodinium rubrum*. The most frequently-identified HAB species included *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros curvisetus*, *Pseudo-nitzschia pungens*, *Noctiluca scintillans*, and *Eucampia zodiacus*. As those studies mainly conducted species identification based on morphological characteristics, the results may seriously underestimate the diversity of HAB species because species with small cell size, insignificant morphological characteristics, and unstable immobilization process could not be accurately identified. Morphological methods are also influenced by researchers' experience. In future, studies should combine morphological and molecular methods and analyze molecular markers (include 18S rDNA V4 region) of all HAB species, to better track the species diversity and spatial-temporal dynamics of red tide in the Shandong coastal regions and to provide basis for red tide warning and forecast.

Key words Shandong coastal regions; marine survey; biodiversity; phytoplankton; HAB species

电子附件材料：

附表 1、2、3、4 见 <http://dx.doi.org/10.11693/hyhz20230200031>