

褐潮——一种新型生态系统破坏性藻华*

陈杨航¹ 梁君荣^{1,2} 陈长平^{1,2} 刘广发^{1,2} 高亚辉^{1,2**}

(¹厦门大学生命科学学院, 福建厦门 361005; ²滨海湿地生态系统教育部重点实验室, 福建厦门 361005)

摘要 *Aureococcus anophagefferens* 和 *Aureoumbra lagunensis* 隶属于棕鞭藻门(Ochrophyta)、海金藻纲(Pelagophyceae) 在美国及南非的一些河口形成生态系统破坏性褐潮(brown tide) 已经有 20 多年了, 近年来在中国河北沿海发生的大规模褐潮也使中国成为世界上第 3 个受褐潮影响的国家。褐潮藻能够利用多种有机营养, 在低光照及低营养条件下达到高生长速率, 对贝类养殖产业、经济以及娱乐产业等造成严重的负面影响。本文总结了 20 多年来褐潮在全球的发生及其所造成的严重危害, 对褐潮藻的形态结构、生理特征及分子遗传学, 特别是促进褐潮形成及持续的关键蛋白的编码基因等研究作了简要介绍, 并概括了国内褐潮的研究现状。在此基础上, 展望今后褐潮的研究方向, 以期为褐潮的研究、预警预报和生态学防治及其防灾减灾提供借鉴。

关键词 *Aureococcus anophagefferens*; *Aureoumbra lagunensis*; 海金藻

中图分类号 X55 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2015)1-0274-08

Brown tide: A new ecosystem disruptive algal bloom. CHEN Yang-hang¹, LIANG Jun-rong^{1,2}, CHEN Chang-ping^{1,2}, LIU Guang-fa^{1,2}, GAO Ya-hui^{1,2**} (¹School of Life Sciences, Xiamen University, Xiamen 361005, Fujian, China; ²Key Laboratory of the Coastal and Wetland Ecosystems, Ministry of Education, Xiamen 361005, Fujian, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2015, 34(1): 274–281.

Abstract: The pelagophytes *Aureococcus anophagefferens* and *Aureoumbra lagunensis* have formed ecosystem disruptive algal blooms in shallow estuaries of the United States and South Africa for more than two decades. The large-scale brown tide events in the coastal waters of Hebei Province in recent years make China the third country that is affected by brown tide in the world. These algae are able to utilize a wide variety of organic nutrients and achieve high growth rates at low light and nutrient levels. They have significant negative impacts on the shellfish mariculture industry, economy and recreational industry. We review research progress in the last two decades on morphology, physiology and molecular and genomic characteristics of these brown tide algae, especially the genes that encode many of the key proteins that facilitate bloom formation and persistence. Moreover, the research progress in China about brown tide is summarized. The prospects of the research on brown tide are also discussed.

Key words: *Aureococcus anophagefferens*; *Aureoumbra lagunensis*; pelagophyte.

DOI:10.13292/j.1000-4890.2015.0038

有害藻华是指在一定的环境条件下, 水域中的浮游微藻、原生动动物或细菌等在短时间内突发性链式增殖和聚集, 导致海洋生态系统严重破坏或引起水色变化的灾害性海洋生态异常现象, 是严重威胁、危害海洋生态环境和人类健康的一种海洋灾害(周名江等 2001; 潘克厚等 2004)。有害藻华包括海洋赤

潮和淡水水华。近 20 多年来, 在美国、南非及中国沿岸陆续发生了被称为“褐潮(brown tide)”的生态系统破坏性褐色藻华。目前报道的褐潮主要是由属于 Pelagophyceae(海金藻纲)的 *Aureococcus anophagefferens*(抑食金球藻)和 *Aureoumbra lagunensis* 引起的。*Aureococcus* 褐潮在大西洋西北部和中部的美国沿岸河口区发生已经有超过 25 年的历史(Nuzzi et al. 2004), 近来在南非也有出现(Probyn et al., 2001 2010)。1990—1997 年 *Aureoumbra* 褐潮在美

* 海洋公益性行业科研专项(201205031-03 和 201005015-5)、国家自然科学基金发展计划项目(2010CB428704)资助。

** 通讯作者 E-mail: gaoyh@xmu.edu.cn

收稿日期: 2014-05-29 接受日期: 2014-09-05

国德克萨斯州的马德雷湖(Laguna Madre) 沿岸持续爆发,并在随后的几年间断性发生(Buskey *et al.*, 2001)。从2009年起,在中国河北秦皇岛沿岸海域连续4年出现褐潮,其影响范围近来已扩展至山东荣成一带海域(Kong *et al.*, 2012; Zhang *et al.*, 2012)。

1985年夏季 *Aureococcus* 褐潮首次发生在美国东北部的纳拉干塞特湾(Narragansett Bay)、大南湾(Great South Bay)、长岛湾(Long Island)以及巴尼加特湾(Barnegat Bay)这几个河口(Sieburth *et al.*, 1988)。此后一直到1995年,几乎每年长岛湾都有褐潮发生,近几年,褐潮沿着美国东海岸向南扩张到新泽西州(Gastrich *et al.*, 2004)、特拉华州(Popels *et al.*, 2003)、马里兰州以及弗吉尼亚州的海湾(Glibert *et al.*, 2007)。除此之外, *Aureococcus* 褐潮近年来在南非的萨尔达尼亚湾(Saldanha Bay)也有发生(Probyn *et al.*, 2001, 2010)。1990年1月, *Aureoumbra* 褐潮首次发生在德克萨斯州的马德雷湖和巴芬湾(Baffin Bay),并且持续了将近8年,是所记载的持续时间最长的有害藻华(Buskey *et al.*, 1997, 2001)。2009年起在我国河北秦皇岛沿岸海域连续4年在夏季发生大规模 *Aureococcus* 褐潮,使中国成为继美国和南非之后世界上第3个受褐潮影响的国家(Kong *et al.*, 2012)。迄今有记录的褐潮事件见表1。

最初 *Aureococcus* 和 *Aureoumbra* 被归类于 Chrysophyta(金藻门)、Chrysophyceae(金藻纲)(Sieburth *et al.*, 1988),但是后来经过色素、生理、18S rRNA 序列以及形态学各方面的研究,它们正式被归入 Ochrophyta(棕鞭藻门)、Pelagophyceae(海金藻纲)(DeYoe *et al.*, 1997)。*Aureococcus* 和 *Aureoumbra* 有许多共同特征,它们都是单细胞,个体都很小(*Aure-*

oumbra 直径 4~5 μm , *Aureococcus* 直径 2~3 μm),球形或椭球形,金褐色,无细胞壁,单个叶绿体,细胞无鞭毛不能运动且生命周期简单(DeYoe *et al.*, 1997)。除了细胞直径不同之外,二者的主要区别还包括 *Aureococcus* 的淀粉核是凹陷的,而 *Aureoumbra* 则是具柄淀粉核(Sieburth *et al.*, 1988; DeYoe *et al.*, 1997)。在色素组成上,它们都含有叶绿素 a 和 c、岩藻黄素、硅甲藻黄素、 β -胡萝卜素以及 19'-丁酰基氧化岩藻黄素(DeYoe *et al.*, 1995)。此外,它们都能产生一种可能会抑制双壳类动物摄食的胞外多糖(Gobler *et al.*, 2011),并含有海金藻类特殊甾醇(Giner *et al.*, 2001),这些研究结果为确定其分类地位提供了有力依据。

1 褐潮的危害

褐潮严重影响双壳类动物的生长、繁殖,在某些情况下甚至是灾难性的。在美国长岛湾首次发生褐潮时(1985—1987年),高细胞密度($>10^6 \text{ mL}^{-1}$)的 *Aureococcus* 导致严重的光衰减,造成了能为扇贝提供栖息场所的大叶藻大规模死亡(Cosper *et al.*, 1987),从而导致扇贝大量减产,损失数百万美元(Bricelj *et al.*, 1989)。作为纽约州最重要的水产养殖业,大南湾的硬壳蛤(*Mercenaria mercenaria*)养殖在20世纪80年代末到90年代初因为长期发生 *Aureococcus* 褐潮导致其产量减少了99%(Kraeuter *et al.*, 2008)。中国河北秦皇岛沿岸海域连续4年发生 *Aureococcus* 褐潮,致使海水呈黄褐色,扇贝、牡蛎和贻贝出现滞长现象,严重时有贝类死亡,对养殖业造成了重大损失(Kong *et al.*, 2012; Zhang *et al.*, 2012)。此外,一系列野外及实验室研究还表明 *Aureococcus* 对许多双壳类动物,包括硬壳蛤

表1 已记录的重要褐潮事件
Table 1 Recorded important brown tide events

发生年份	发生地点	褐潮种	相关文献
1985	美国罗德岛的纳拉干塞特湾,大南湾	<i>Aureococcus anophageffens</i>	Sieburth <i>et al.</i> , 1988
1985、1995、1997、1999	美国新泽西州的巴尼加特湾	<i>Aureococcus anophageffens</i>	Gastrich <i>et al.</i> , 2004
1985—1995	美国的长岛湾	<i>Aureococcus anophageffens</i>	Nuzzi <i>et al.</i> , 2004; Gobler <i>et al.</i> , 2011
1990—1997	美国德克萨斯州的马德雷湖,巴芬湾	<i>Aureoumbra lagunensis</i>	Buskey <i>et al.</i> , 1997, 2001
1997—1999、2001、2003、2005	南非的萨尔达尼亚湾	<i>Aureococcus anophageffens</i>	Probyn <i>et al.</i> , 2001, 2010
1998	美国马里兰州的海湾	<i>Aureococcus anophageffens</i>	Wazniak <i>et al.</i> , 2004
2002	美国特拉华州的海湾	<i>Aureococcus anophageffens</i>	Popels <i>et al.</i> , 2003
2009—2012	中国河北秦皇岛沿岸海域	<i>Aureococcus anophageffens</i>	Kong <i>et al.</i> , 2012
2012	中国山东荣成桑沟湾海域	<i>Aureococcus anophageffens</i>	孔凡洲等, 2012

表2 褐潮对双壳类动物的影响

Table 2 Brown tide's effect on bivalve

褐潮生物	受影响的双壳类动物	受影响情况	发生地点	相关文献
<i>Aureococcus anophagefferens</i>	海湾扇贝	幼贝生长减缓,死亡率提高	实验室试验	Gallager <i>et al.</i> , 1989
	紫贻贝	纤毛活动受抑制	实验室试验	Draper <i>et al.</i> , 1989
	紫贻贝, 海湾扇贝	大量死亡	美国的长岛湾, 纳拉干塞特湾, 巴尼加特湾	Cosper <i>et al.</i> , 1987
	紫贻贝, 文蛤	摄食、繁殖受抑制, 大量死亡	美国的纳拉干塞特湾	Tracey, 1985
	海湾扇贝	摄食、繁殖受抑制	美国的长岛湾	Bricelj <i>et al.</i> , 1987
	文蛤	产量减少 99%	美国的大南湾	Krauter <i>et al.</i> , 2008
	扇贝, 牡蛎, 贻贝	减缓生长	中国河北秦皇岛沿岸海域	Kong <i>et al.</i> , 2012; Zhang <i>et al.</i> , 2012
<i>Aureoumbra lagunensis</i>	侏儒蛤	大量死亡	美国的马德雷湖	Montagna <i>et al.</i> , 1993

(*M. mercenaria*) (Padilla *et al.*, 2006), 海湾扇贝 (Bricelj *et al.*, 1989; Gallager *et al.*, 1989), 以及紫贻贝 (Bricelj *et al.*, 1989) 等的生长、生存及繁殖产生危害(表2)。虽然还没有从 *Aureococcus* 中分离出毒素, 但是已有一些研究成果支持该藻中含有某些具毒素作用的物质 (Sieburth *et al.*, 1988)。例如, 有科学家推测 *Aureococcus* 产生的胞外多糖通过刺激双壳类鳃肌的收缩来抑制其摄食 (Robbins *et al.*, 2010)。Bricelj 等 (2004) 的实验结果表明, *Aureococcus* 对双壳类动物的危害作用主要是由于细胞毒性, 而不是细胞密度太高、缺乏营养等其他因素(表2)。

Aureoumbra 褐潮对生态系统造成的影响与 *Aureococcus* 相似。*Aureoumbra* 褐潮同样大幅降低了水体中的光照强度, 从而造成了大面积的海草死亡 (Onuf, 1996)。美国的马德雷湖水体中的优势种侏儒蛤 (*Mulinia lateralis*) 在褐潮发生后几乎消失殆尽 (Montagna *et al.*, 1993)。与 *Aureococcus* 相似, *Aureoumbra* 藻细胞表面有一胞外多糖层。在 *Aureoumbra* 喂食实验中, 其所产生的大量多聚糖降低了3种原生动物的摄食及生长速率, 改变了原生动物的运动性 (Liu *et al.*, 2000)。Liu 等 (2000) 推测这可能是由于多聚糖附着在原生动物体表纤毛上从而对其摄食和运动产生影响, 也可能是胞外多糖层产生的不明毒素造成的。

2 褐潮发生的环境因素

众所周知, 大多数有害藻华 (HABs) 爆发的主要原因是水体的富营养化, 但是营养盐促进褐潮发生的机理要复杂得多 (Sunda *et al.*, 2006)。Sunda 等 (2006) 对褐潮发生过程中 *Aureococcus* 细胞密度和水中无机营养盐浓度之间的关系进行了实验研究, 结果表明, 褐潮能够在无机营养较低的条件下发

生。*Aureococcus* 在无机营养浓度低的条件下达到高生产率的特征可能与其能够利用有机碳、氮、磷有关。无论是实验室培养的或是野外采集的 *Aureococcus* 都能从不同有机物, 例如尿素、氨基酸、蛋白质、壳二糖及乙酰胺等中获得生长所需的氮元素, 从葡萄糖和氨基酸中吸收有机碳 (Mulholland *et al.*, 2002)。在野外实验中, 提高水体中可溶性有机物 (葡萄糖和氨基酸) 的浓度使得 *Aureococcus* 的生长速率加快, 相对丰度上升 (Gobler *et al.*, 2001)。可溶性有机氮和碳的浓度在褐潮发生初期通常会呈上升趋势 (LaRoche *et al.*, 1997; Gobler *et al.*, 2002), 而在褐潮持续发展过程中则逐渐下降, 这一变化规律正符合 *Aureococcus* 对这些有机营养的利用机制 (LaRoche *et al.*, 1997; Gobler *et al.*, 2011)。*Aureococcus* 褐潮通常发生在其他藻类大量繁殖之后, 此时水体中的无机营养盐被自养藻类大量消耗, 浓度较低, 而在此期间及之后发生的微生物降解过程为接下来 *Aureococcus* 褐潮的发生提供了可溶性有机氮和碳来源, 同时由于其他浮游植物较少利用可溶性有机氮和碳而使得可溶性有机氮和碳的浓度逐渐升高 (LaRoche *et al.*, 1997; Glibert *et al.*, 2007)。在美国马里兰州的辛科提格湾, 可溶性有机氮的浓度在 1996—2004 年呈翻倍增长趋势, 在此期间 *Aureococcus* 褐潮的危害情况也随之越来越严重 (Glibert *et al.*, 2007)。之所以会出现这样的情况, 是由于可溶性有机氮为褐潮藻提供了重要的氮来源, 对有机碳的可利用性降低了其对光合固碳的需求, 这些都使得 *Aureococcus* 在藻类大量繁殖后造成的低光恶劣条件下比其他严格自养藻类更具有竞争优势。

人们对于营养盐在 *Aureoumbra* 褐潮发生及持续过程中所起的作用了解得很少。一些实验结果显示, *Aureoumbra* 能够很好地适应营养盐浓度较低的

条件。*Aureoumbra* 能在较低的氮/碳和磷/碳下生长 (Liu *et al.* 2001), 其生长速率只有在铵盐浓度低于 $0.03 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的情况下才受到限制, 这远低于硅藻及其他高营养盐适应性藻类的铵限制阈值 ($0.08 \sim 0.10 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$) (Sunda *et al.* 2007)。另外 *Aureoumbra* 细胞较小, 因而相对比表面积较大, 且在细胞表面有一较薄的边界层, 这些特征都有助于在低营养盐浓度下生长 (Raven *et al.* 2002; Sunda *et al.* 2007)。*Aureoumbra* 能利用氨和亚硝酸盐作为无机氮来源, 但却不能利用高浓度的硝酸盐 (DeYoe *et al.* 1994)。与 *Aureococcus* 及其他低营养盐适应性藻类相似, *Aureoumbra* 也能依靠尿素、谷氨酸等有机氮生长, 尽管最大生长速率要低于利用铵盐生长的速率 $40\% \sim 50\%$ (Muhlstein *et al.* 2007); *Aureoumbra* 还能利用有机磷 (Muhlstein *et al.* 2007), 但尚未检测出能否利用有机碳。

理化因素(温度、盐度、光照等)也对褐潮生成具有影响。*Aureococcus* 和 *Aureoumbra* 褐潮的发生都与叶绿素 a 的高浓度 ($30 \sim 60 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$) 及严重的光衰减有关。它们都能在 $50 \mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (约等于正午太阳辐射度的 2%) (MacIntyre *et al.* 2004) 的光照条件下维持最大生长速率 (20°C)。实验证明 *Aureococcus* 褐潮在黑暗环境下表现出显著的氮吸收 (Probyn *et al.* 2010), 在完全黑暗环境下存活 2 周之久 (Popels *et al.* 2007)。褐潮藻能在低光强下达到快速生长的能力有利于它们在爆发过程中比其他非有害藻更有竞争力 (MacIntyre *et al.* 2004)。

Aureococcus 适合在盐度 $\geq 24\text{‰}$ 的条件下生长, 并且在高盐度条件下大量繁殖 (LaRoche *et al.* 1997)。*Aureoumbra* 可以在较广的盐度范围内生长 ($10\text{‰} \sim 90\text{‰}$) 并在 $20\text{‰} \sim 70\text{‰}$ 的盐度条件下保持最适生长 (25°C) (Buskey *et al.* 1998)。人们推测正是这种能够适应广盐度并在高盐度条件下良好生长的能力, 导致了美国的马德雷湖首次褐潮的发生 (Buskey *et al.* 1998)。马德雷湖位于德克萨斯州南部半干旱地区, 是一个高盐度浅水湖 (平均深度为 1.2 m), 且盐度随降雨量发生较大的变化。首次 *Aureoumbra* 褐潮发生于巴芬湾盐度较高的上游海域, 其最高盐度达到 70‰ 。这一盐度在 *Aureoumbra* 的最适生长盐度范围之内, 但远高于大多数浮游动物和其他具有竞争性的藻类的最适生长盐度范围

(Buskey *et al.* 1998)。在褐潮爆发之前的一段时间内, 微型浮游动物的丰度和盐度之间存在显著的负相关, 盐度很高 ($66\text{‰} \sim 72\text{‰}$) 而微型浮游动物丰度很低 ($< 20 \text{个} \cdot \text{mL}^{-1}$)。高盐度所造成的具有竞争性的其他藻类生长速率的减缓以及摄食 *Aureoumbra* 的浮游动物丰度的降低, 同样也是导致褐潮发生的重要因素 (Buskey *et al.* 1998)。另外 *Aureoumbra* 的广盐度耐受性可能也有助于褐潮持续性地发生。

虽然 *Aureococcus* 的最适生长温度在 20°C 左右, 但 *Aureococcus* 褐潮可在较广的温度范围下 ($0 \sim 25^\circ\text{C}$) 发生 (Gobler *et al.* 2002)。*Aureococcus* 褐潮主要发生在温度达到 $15 \sim 20^\circ\text{C}$ 的 5、6 月, 在温度超过 25°C 的 7、8 月开始衰退 (Nuzzi *et al.* 2004)。*Aureococcus* 褐潮也可能在温度低于 20°C 的秋季卷土重来, 并持续到严寒 (0°C) 冬季 (Gobler *et al.* 2002; Nuzzi *et al.* 2004)。马德雷湖冬季的温度通常是 $10 \sim 15^\circ\text{C}$, 夏季约 30°C , 都不超过 *Aureoumbra* 的生长温度范围 (Buskey *et al.* 1996, 1998)。实验表明, 在一定范围内 *Aureoumbra* 的比生长速率随着温度的升高而加快。 15°C 时是 0.25d^{-1} , 25°C 时是 0.62d^{-1} , 30°C 时是 0.87d^{-1} (Buskey *et al.* 1998)。这样看来, *Aureoumbra* 和 *Aureococcus* 并不一样, 后者最适生长温度约是 20°C , 而 *Aureoumbra* 在夏季温度最高的时候才达到较快生长速率。与其广盐度耐受性一样, *Aureoumbra* 能在广温度条件下生长的能力同样有助于褐潮持续地发生。

频繁发生 *Aureococcus* 褐潮的海湾除了盐度较高且相对较浅之外, 另一特征是海湾水滞留时间较长 (2 个月以上), 这与较少淡水输入以及与海水的低混合率有关 (Wilson 1995)。同样地, 频繁发生 *Aureoumbra* 褐潮的马德雷湖及巴芬湾等地海湾水的滞留时间从 300 d 到好几年 (Buskey *et al.* 1998, 2001)。虽然较长的滞留时间能够允许藻类生物量不断积累, 但是未必会使某种藻类获得相对于另一种藻类的竞争优势。然而, 这些海域中的高生物量以及较低的外界营养输入却造成了较大的藻类营养需求与供应比, 从而导致可利用无机营养盐的浓度较低。另外, 在这些较浅的、径流水滞留时间较长的海域中所发生的剧烈的养分循环, 促进了可溶性有机质的积累 (Lomas *et al.* 2004)。由此造成了可利用无机营养盐的浓度较低且无机氮、磷与有机氮、磷的比较低, 这些可能都有助于褐潮藻的生长。

3 褐潮藻的分子生物学

随着高通量基因测序手段的引入,从分子遗传的角度来了解浮游植物变得越来越普遍。近年来对 *Aureococcus anophagefferens* 的研究逐渐转向最前沿的基因组探讨,同时在对 *Aureocoumbra lagunensis* 的研究上也取得了一些进展。这些研究提高了我们对于褐潮藻生理机能以及遗传多样性等方面的了解。

对于 *Aureococcus* 的遗传多样性方面的研究最初是由 Bailey 等(1999)开始进行的。他们在1986—1998年从3个河口(科尼克湾,大南湾及巴尼加特湾)分离得到14株 *Aureococcus* 藻株,并对它们的小亚基 rRNA 基因, RUBISCO 大亚基基因以及 RUBISCO 大小亚基基因的非编码间隔区进行测序。结果显示,上述各藻株的这些基因的序列都是相同的,从而作者推断褐潮事件是由同一来源的藻株引起的(Bailey et al., 1999)。但至今还没有关于 *Aureocoumbra* 遗传多样性方面的研究结果。

近年来,这2种褐潮藻的叶绿体基因组都已经成功测序,这有助于更好地了解这2种藻的光合作用能力及低光照适应性(Ong et al., 2010)。Ong 等(2010)的实验结果揭示了这2种藻叶绿体基因组的相似性,同时也显示这2种褐潮藻的叶绿体基因组比其他6种异鞭毛藻的叶绿体基因组小。此外,研究还发现 *Aureocoumbra* 叶绿体基因组中存在3个暗反应叶绿素合成基因,而在 *Aureococcus* 叶绿体基因组中并没有,这表明 *Aureocoumbra* 具有更强的低光照适应能力。

Aureococcus 是有害藻华种中第1个测出全基因组序列的真核藻(Gobler et al., 2011)。Gobler 等(2011)在2011年获得了褐潮期间所有浮游生物的元素蛋白质组,并鉴定了自然环境中与 *A. anophagefferens* 存在直接竞争关系的6种藻。他们还将这7种藻与获取营养、集光以及抵御摄食等有关的基因进行对比,结果显示 *Aureococcus* 与具有竞争性的其他藻相比含有更多与有机碳、氮化合物的代谢和运输,以及集光等有关的基因,这一结果与上文所述的 *Aureococcus* 的一些生理特征相一致。另一个与先前的研究结果相符的发现是次生代谢产物相关基因的富集,这些基因可能与毒素或其他降低被摄食化合物的合成代谢有关。此外, *Aureococcus* 基因组比具有竞争性的其他藻具有更多编码含硒、含铜、含镍蛋

白的基因。近年来的一些实验将有害藻华与人类活动所造成的营养来源联系在一起(Heisler et al., 2008)。考虑到这些藻类含有大量与低光照适应性,有机物同化及金属蛋白合成有关的基因,因此推测某些人类活动,如提高沿海生态系统中可溶性有机物及微量元素的浊度和浓度等,可能会促进褐潮及其他有害藻华的发生。

此外,对于基因表达的研究还发现某些受特定环境条件控制以及有助于褐潮形成的基因。Berg 等(2008)鉴定出一系列 *Aureococcus* 的跨膜转运蛋白,这些蛋白能够在不同氮营养(尿素、硝酸盐、铵盐等)条件下进行氮限制生长的过程中上调,特定物质的限制引起各自特定转运蛋白的上调。Wurch 等(2011)检测出 *Aureococcus* 在氮、磷胁迫环境下转录产物丰度的变化,并观察到碱性磷酸酶和5'-核苷酸酶在低磷条件下的上调,以及在氮限制条件下,铵转运蛋白(一种乙酰胺酶/甲酰胺酶及2种蛋白酶)的上调。另外,Agostoni 和 Erdner(2011)也报道了 *A. lagunensis* 的铵转运蛋白在低铵条件下的上调。

4 国内褐潮研究现状

2009—2012年,中国河北秦皇岛沿岸海域连续在夏季发生大规模 *Aureococcus* 褐潮,给当地的贝类养殖产业造成了巨大的损失。Kong 等(2012)对2011年5—6月在秦皇岛沿岸海域大规模爆发的有害藻华进行了调查,结果显示,引起藻华发生的种类,即藻华发生期间浮游植物的优势种,最大密度约为 $10^9 \text{ cell} \cdot \text{L}^{-1}$,因为其细胞个体较小(直径约2 μm)而无法从形态学特征上进行鉴定。他们还发现,该地区3年来发生的藻华都是相似的。之后,他们对藻华发生期间在该海域采集的浮游植物样品进行了色素分析,主要检测到19'-丁酰基氧化岩藻黄素、岩藻黄素、硅甲藻黄素以及叶绿素a等,其中19'-丁酰基氧化岩藻黄素的含量较高。基于其色素组成及含量的分析结果,以及个体小、密度高、含有19'-丁酰基氧化岩藻黄素、发生在初夏时节、对扇贝具有抑食作用等特征,他们推测这一有害藻华应该是与已报道的美国东海岸发生的褐潮相类似。

在此基础上,Zhang 等(2012)对这一疑似“褐潮”进行了分子生物学实验以鉴定其种类。他们基于秦皇岛沿岸海域浮游植物样品的18S rDNA 序列

建立了基因库,对 17 个采自发生藻华海域的克隆及 33 个采自未发生藻华海域的克隆进行扩增并比对,结果表明,前 17 个克隆分别属于 Pelagophyceae (8 个克隆),Mediophyceae (2 个克隆),Cryptophyta (2 个克隆),Dinophyceae (2 个克隆) 以及未定种的真核类 (3 个克隆);而后 33 个克隆则分别属于 Cryptophyta、Eustigmatophyceae、Prasinophyceae、Coscinodiscophyceae、Mediophyceae、Raphidophyceae 以及 Dinophyceae,但并不包括 Pelagophyceae。采自发生藻华海域的 8 个 pelagophyte 克隆与引起美国东海岸褐潮发生的 *Aureococcus anophagefferens* 的相似度高达 99.7% ~ 100%。此外,这 8 个克隆在 pelagophytes 和其他相关微藻的进化树上都与 *A. anophagefferens* 处于同一进化枝。因此,他们认为在秦皇岛沿岸海域发生的有害藻华是由 *A. anophagefferens* 引起的褐潮。这是 *Aureococcus* 褐潮在国内的首次相关报道。

5 总 结

近年来,褐潮逐渐成为最受关注的生态系统破坏性藻华(EDABs)之一(Sunda *et al.* 2006)。美国东北部周期性发生的 *Aureococcus* 褐潮以及持续发生 8 年的德克萨斯州 *Aureoumbra* 褐潮也是被研究最多的生态系统破坏性藻华。中国河北沿海连续 4 年发生的褐潮对扇贝养殖业造成了极大危害,引起了许多专家学者的高度重视,他们建议应在国家层面设立“褐潮专项”,对褐潮藻及其引发褐潮的机理、快速检测与识别方法以及褐潮的新型监测与预警手段进行研究。

褐潮的形成和持续与浮游动物的种类与数量、光照强度、营养盐种类与浓度以及水体流通速率等方面之间复杂的相互作用密切相关。浮游动物对褐潮藻的摄食压力较小是促进褐潮发生的一个重要因素(Buskey *et al.* 1997; Gobler *et al.* 2002; Sunda *et al.* 2006)。褐潮发生之前经常出现高营养适应性浮游植物(如硅藻)的大量繁殖,这些浮游植物的生长降低了水体中无机营养物质的浓度,并通过循环代谢产生了较高浓度的有机营养。在这种营养环境下,能够利用多种有机营养的褐潮藻就存在爆发的可能。

中国是继美国和南非之后第 3 个出现褐潮的国家,对我国来说这是一种新出现的海洋生态灾害,目前对其种类、暴发机制、危害方式、生态效应等还缺

乏深入的认识。因此,今后对于褐潮的研究工作关键在于了解褐潮藻的基础生物学和褐潮发生机制,并进而提出褐潮的预防、监测及治理方法。通过对促进褐潮发生的因素的了解,将有助于采取预防褐潮的措施。例如:(1)减少来自城市废水、农业化肥及燃料燃烧等人类活动产生的有机营养;(2)大量投放浮游动物(如滤食贝类)能抑制褐潮或在褐潮发生前控制褐潮藻细胞密度;杀藻细菌能溶解褐潮藻细胞或限制其生长;此外,其与微型及大型藻类相互之间的化感作用也可能会抑制褐潮的形成。例如,有毒甲藻 *Alexandrium fundyense* 分泌抑制褐潮藻生长的化感物质(Tang *et al.* 2010),石莼在野外及实验室培养实验中都抑制褐潮藻生长(Tang *et al.*, 2011);(3)通过拓宽原有入海口或开拓新的入海口来增加受褐潮影响的沿海海域系统海水的流通速率。

综上所述,褐潮是一个非常复杂的生态环境问题,其研究涉及多学科,包括海洋生物、海洋生态、海洋物理、海洋化学以及气候等各个方面。只有加强与褐潮相关的分类学、生理学、生态学以及海洋学等基础问题的研究,才能从褐潮形成机理及危害方式上加深对有害褐潮的认识,才能掌握我国褐潮的爆发机制,了解其产生的生态效应,并结合分子生物学等研究手段,尝试建立褐潮监测系统,对其进行有效的预测预报,发展建立适合我国国情的经济有效的减轻褐潮灾害的策略和办法。

致 谢 感谢厦门大学海洋与地球学院林森杰教授对本文英文部分的修订与润色。

参考文献

- 孔凡洲,于仁成,张清春,等. 2012. 对桑沟湾海域一次藻华事件原因种的初步分析. *海洋环境科学*, 31(6): 824-829.
- 潘克厚,姜广信. 2004. 有害藻华(HAB)的发生,生态学影响和对策. *中国海洋大学学报: 自然科学版*, 34(5): 781-786.
- 周名江,朱明远. 2001. 中国赤潮的发生趋势和研究进展. *生命科学*, 13(2): 54-59.
- Agostoni M, Erdner DL. 2011. Analysis of ammonium transporter and urease gene expression in *Aureoumbra lagunensis*. *Harmful Algae*, 10: 549-556.
- Bailey JC, Andersen RA. 1999. Analysis of clonal cultures of the brown tide algae *Aureococcus* and *Aureoumbra* (Pelagophyceae) using 18S rRNA, rbcL, and rubisco spacer sequences. *Journal of Phycology*, 35: 570-574.
- Berg GM, Shrager J, Glöckner G, *et al.* 2008. Understanding

- nitrogen limitation in *Aureococcus anophagefferens* (Pelagophyceae) through cDNA and qRT-PCR analysis. *Journal of Phycology*, **44**: 1235 – 1249.
- Bricelj VM, Epp J, Malouf RE. 1987. Intraspecific variation in reproductive and somatic growth cycles of bay scallops *Argopecten irradians*. *Marine Ecology Progress Series* **36**: 123 – 137.
- Bricelj VM, Kuenster S. 1989. Effects of the “brown tide” on the feeding physiology and growth of bay scallops and mussels. *Coastal and Estuarine Studies*, **35**: 491 – 509.
- Bricelj VM, Mac Quarrie SP, Smolowitz R. 2004. Concentration-dependent effects of toxic and non-toxic isolates of the brown tide alga *Aureococcus anophagefferens* on growth of juvenile bivalves. *Marine Ecology Progress Series*, **282**: 101 – 114.
- Buskey EJ, Liu HB, Collumb C, et al. 2001. The decline and recovery of a persistent Texas brown tide algal bloom in the Laguna Madre (Texas, USA). *Estuaries*, **24**: 337 – 346.
- Buskey EJ, Montagna PA, Amos AF, et al. 1997. Disruption of grazer populations as a contributing factor to the initiation of the Texas brown tide algal bloom. *Limnology and Oceanography*, **42**: 1215 – 1222.
- Buskey EJ, Stewart S, Peterson J, et al. 1996. Current status and historical trends of brown tide and red tide phytoplankton blooms in the Corpus Christi Bay National Estuary Program study area. Austin, Texas: Texas Natural Resource Conservation Commission.
- Buskey EJ, Wysor B, Hyatt C. 1998. The role of hypersalinity in the persistence of the Texas ‘brown tide’ in the Laguna Madre. *Journal of Plankton Research*, **20**: 1553 – 1565.
- Cosper EM, Dennison WC, Carpenter EJ, et al. 1987. Recurrent and persistent brown tide blooms perturb coastal marine ecosystem. *Estuaries*, **10**: 284 – 290.
- DeYoe HR, Chan AM, Suttle CA. 1995. Phylogeny of *Aureococcus anophagefferens* and a morphologically similar bloom-forming alga from Texas as determined by 18S ribosomal RNA sequence analysis. *Journal of Phycology*, **31**: 413 – 418.
- DeYoe HR, Stockwell DA, Biologare RR, et al. 1997. Description and characterization of the algal species *Aureoumbra lagunensis* gen. et sp. nov. and referral of *Aureoumbra* and *Aureococcus* to the Pelagophyceae. *Journal of Phycology*, **33**: 1042 – 1048.
- DeYoe HR, Suttle CA. 1994. The inability of the Texas ‘brown tide’ alga to use nitrate and the role of nitrogen in the initiation of a persistent bloom of this organism. *Journal of Phycology*, **30**: 800 – 806.
- Draper C, Gainey L, Shumway SE, et al. 1989. Effects of *Aureococcus anophagefferens* (“Brown tide”) on ciliary activity in bivalve molluscs // Graneli E, Anderson DM, Edler L, et al., eds. Toxic Marine Phytoplankton. New York: Elsevier.
- Gallager SM, Stoecker DK, Bricelj VM. 1989. Effects of the brown tide alga on growth, feeding physiology and locomotory behavior of scallop larvae (*Argopecten irradians*) // Cosper EM, Bricelj VM, Carpenter EJ, eds. Novel Phytoplankton Blooms: Causes and Impacts of Recurrent Brown Tides and Other Unusual Blooms. Berlin: Springer: 511 – 542.
- Gastrich MD, Leigh-Bell JA, Gobler CJ, et al. 2004. Viruses as potential regulators of regional brown tide blooms caused by the alga, *Aureococcus anophagefferens*. *Estuaries*, **27**: 112 – 119.
- Giner JL, Li XY, Boyer GL. 2001. Sterol composition of *Aureoumbra lagunensis*, the Texas brown tide alga. *Phytochemistry*, **57**: 787 – 789.
- Glibert PM, Wazniak CE, Hall MR, et al. 2007. Seasonal and interannual trends in nitrogen and brown tide in Maryland’s coastal bays. *Ecological Applications*, **17**: S79 – S87.
- Gobler C, Berry D, Dyrman S, et al. 2011. Niche of harmful alga *Aureococcus anophagefferens* revealed through ecogenomics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **108**: 4352 – 4357.
- Gobler CJ, Renaghan MJ, Buck NJ. 2002. Impacts of nutrients and grazing mortality on the abundance of *Aureococcus anophagefferens* during a New York brown tide bloom. *Limnology and Oceanography*, **47**: 129 – 141.
- Gobler CJ, Sañudo-Wilhelmy SA. 2001. Effects of organic carbon, organic nitrogen, inorganic nutrients, and iron additions on the growth of phytoplankton and bacteria during a brown tide bloom. *Marine Ecology Progress Series*, **209**: 19 – 34.
- Heisler J, Glibert PM, Burkholder JM, et al. 2008. Eutrophication and harmful algal blooms: A scientific consensus. *Harmful Algae*, **8**: 3 – 13.
- Kong FZ, Yu RC, Zhang QC, et al. 2012. Pigment characterization for the 2011 bloom in Qinhuangdao implicated “brown tide” events in China. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, **30**: 361 – 370.
- Kraeuter J, Klinck J, Powell E, et al. 2008. Effects of the fishery on the northern quahog (= hard clam, *Mercenaria mercenaria* L.) population in Great South Bay, New York: A modeling study. *Journal of Shellfish Research*, **27**: 653 – 666.
- LaRoche J, Nuzzi R, Waters R, et al. 1997. Brown tide blooms in Long Island’s coastal waters linked to interannual variability in groundwater flow. *Global Change Biology*, **3**: 397 – 410.
- Liu HB, Buskey EJ. 2000. The exopolymer secretions (EPS) layer surrounding *Aureoumbra lagunensis* cells affects growth, grazing, and behavior of protozoa. *Limnology and Oceanography*, **45**: 1187 – 1191.
- Liu HB, Laws EA, Villareal TA, et al. 2001. Nutrient-limited growth of *Aureoumbra lagunensis* (Pelagophyceae), with implications for its capability to outgrow other phytoplankton species in phosphate-limited environments. *Journal of Phycology*, **37**: 500 – 508.
- Lomas MW, Kana TM, MacIntyre HL, et al. 2004. Interannual variability of *Aureococcus anophagefferens* in Quantuck Bay, Long Island: Natural test of the DON hypothesis. *Harmful Algae*, **3**: 389 – 402.
- MacIntyre HL, Lomas MW, Cornwell J, et al. 2004. Mediation of benthic-pelagic coupling by microphytobenthos: An energy- and material-based model for initiation of blooms of *Aureococcus anophagefferens*. *Harmful Algae*, **3**: 403 – 437.
- Montagna PA, Stockwell DA, Kalke RD. 1993. Dwarf surf

- clam* *Mulinia lateralis* (Say , 1822) populations and feeding during the Texas brown tide. *Journal of Shellfish Research* , **12**: 833 – 842.
- Muhlstein HI , Villareal TA. 2007. Organic and inorganic nutrient effects on growth rate-irradiance relationships in the Texas brown-tide alga *Aureoanthe lagunensis* (Pelagophyceae) . *Journal of Phycology* , **43**: 1223 – 1226.
- Mulholland MR , Gobler CJ , Lee C. 2002. Peptide hydrolysis , amino acid oxidation , and nitrogen uptake in communities seasonally dominated by *Aureococcus anophagefferens*. *Limnology and Oceanography* , **47**: 1094 – 1108.
- Nuzzi R , Waters RM. 2004. Long-term perspective on the dynamics of brown tide blooms in Long Island coastal bays. *Harmful Algae* , **3**: 279 – 293.
- Ong HC , Wilhelm SW , Gobler CJ , et al. 2010. Analyses of the complete chloroplast genome sequences of two members of the Pelagophyceae: *Aureococcus anophagefferens* CC-MP1984 and *Aureoanthe lagunensis* CCMP15071. *Journal of Phycology* , **46**: 602 – 615.
- Onuf CP. 1996. Sea grass response to long-term light reduction by brown tide in upper Laguna Madre , Texas: distribution and biomass patterns. *Marine Ecology Progress Series* , **138**: 219 – 231.
- Padilla DK , Doall MH , Gobler CJ , et al. 2006. Brown tide alga , *Aureococcus anophagefferens* , can affect growth but not survivorship of *Mercenaria mercenaria* larvae. *Harmful Algae* , **5**: 736 – 748.
- Popels LC , Cary SC , Hutchins DA , et al. 2003. The use of quantitative polymerase chain reaction for the detection and enumeration of the harmful alga *Aureococcus anophagefferens* in environmental samples along the United States East Coast. *Limnology and Oceanography: Methods* , **1**: 92 – 102.
- Popels LC , MacIntyre HL , Warner ME , et al. 2007. Physiological responses during dark survival and recovery in *Aureococcus anophagefferens* (Pelagophyceae) . *Journal of Phycology* , **43**: 32 – 42.
- Probyn T , Pitcher G , Pienaar R , et al. 2001. Brown tides and mariculture in Saldanha Bay , South Africa. *Marine Pollution Bulletin* , **42**: 405 – 408.
- Probyn TA , Bernard S , Pitcher GC , et al. 2010. Ecophysiological studies on *Aureococcus anophagefferens* blooms in Saldanha Bay , South Africa. *Harmful Algae* , **9**: 123 – 133.
- Raven JA , Kübler JE. 2002. New light on the scaling of metabolic rate with the size of algae. *Journal of Phycology* , **38**: 11 – 16.
- Robbins HM , Bricelj VM , Ward JE. 2010. In vivo effects of brown tide on the feeding function of the gill of the Northern Quahog *Mercenaria mercenaria* (Bivalvia: Veneridae) . *The Biological Bulletin* , **219**: 61 – 71.
- Sieburth JM , Johnson PW , Hargraves PE. 1988. Ultrastructure and ecology of *Aureococcus anophagefferens* gen. et sp. nov. (Chrysophyceae) : The dominant picoplankton during a bloom in Narragansett Bay , Rhode Island , summer 1985. *Journal of Phycology* , **24**: 416 – 425.
- Sunda WG , Graneli E , Gobler CJ. 2006. Positive feedback and the development and persistence of ecosystem disruptive algal blooms. *Journal of Phycology* , **42**: 963 – 974.
- Sunda WG , Hardison DR. 2007. Ammonium uptake and growth limitation in marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography* , **52**: 2496 – 2506.
- Tang YZ , Gobler CJ. 2010. Allelopathic effects of *Cochlodinium polykrikoides* isolates and blooms from the estuaries of Long Island , New York , on co-occurring phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series* , **406**: 19 – 31.
- Tang YZ , Gobler CJ. 2011. The green macroalga , *Ulva lactuca* , inhibits the growth of seven common harmful algal bloom species via allelopathy. *Harmful Algae* , **10**: 480 – 488.
- Tracey GA. 1985. Picoplanktonic algal bloom causes a catastrophic mussel kill in Narragansett Bay , Rhode Island. *Transaction of American Geophysical Union* , **66**: 1303.
- Wazniak CE , Glibert PM. 2004. Potential impacts of brown tide , *Aureococcus anophagefferens* , on juvenile hard clams , *Mercenaria mercenaria* , in the Coastal Bays of Maryland , USA. *Harmful Algae* , **3**: 321 – 329.
- Wilson R. 1995. Aspects of tidal and subtidal flushing within the Peconic Bays Estuary // McElroy A , eds. Proceedings of the Brown Tide Summit , NYSGI-W-95-001. New York: New York Sea Grant Inst: 53 – 56.
- Wurch LL , Haley ST , Orchard ED , et al. 2011. Nutrient-regulated transcriptional responses in the brown tide-forming alga *Aureococcus anophagefferens*. *Environmental Microbiology* , **13**: 468 – 481.
- Zhang QC , Qiu LM , Yu RC , et al. 2012. Emergence of brown tides caused by *Aureococcus anophagefferens* Hargraves et Sieburth in China. *Harmful Algae* , **19**: 117 – 124.

作者简介 陈杨航 , 男 , 1989 年生 , 博士研究生 , 主要从事海洋微藻研究。E-mail: chenlipi@163.com
责任编辑 魏中青
