

典型赤潮生物夜光藻研究进展

陈奕帆^{1,2}, 王君玥^{1,2}, 王英豪^{1,2}, 李秋萍^{1,2}, 何森浩^{1,2},
申欣^{1,2}, 姬南京^{1,2,3*}

(1. 江苏海洋大学 江苏省海洋生物资源与环境重点实验室, 江苏省海洋生物技术重点实验室, 江苏 连云港 222005; 2. 江苏海洋大学 江苏省海洋生物产业技术协同创新中心, 江苏 连云港 222005; 3. 江苏省海洋资源开发研究院, 江苏 连云港 222005)

摘要:夜光藻 (*Noctiluca scintillans*) 是形成赤潮的典型物种之一, 其种群的爆发性增殖或聚集不仅使水产养殖业损失惨重, 还严重破坏了海域的环境稳态。近年来, 由夜光藻引发的赤潮规模和频次在世界多个海域均呈现增加趋势, 且已有大量研究表明, 温度、盐度、营养盐和水动力等环境因子变化均会影响夜光藻赤潮的发生。本文主要从夜光藻的基本生物学、生态学研究 and 赤潮治理等方面对该物种的研究进展进行了综述, 另外, 针对该物种当前研究中存在的问题, 从夜光藻有性繁殖发生机制、摄食多样性、分子生态学及赤潮预警治理等方面提出了未来研究方向, 以期对夜光藻赤潮的发生机制研究及治理工作提供参考。

关键词:夜光藻; 赤潮; 基础生物学; 研究进展

中图分类号: S 91; Q 89

文献标志码: A

由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, 而国际科学界将这些造成危害的生态现象则称为有害藻华 (harmful algal blooms, HABs), 这些物种被称为赤潮物种, 或者有害藻华物种^[1]。海洋环境中的赤潮主要由甲藻、针胞藻和硅藻等多种微藻爆发性增殖或聚集形成, 其中, 由甲藻形成的赤潮在海洋赤潮中占据主导地位。根据赤潮暴发的特点与危害, 目前可将赤潮分为以下 3 种类型: 有毒赤潮, 即赤潮藻自身能产生毒素, 部分毒素可以通过食物链逐级传递; 无毒但直接有害赤潮, 即赤潮藻本身对人无害, 但会通过黏附鱼类鳃部等方式对海洋生物造成危害; 无毒但间接有害赤潮, 即赤潮藻本身不会对海洋生态系统造成危害, 但赤潮消退后, 赤潮藻残骸分解会消耗水体中大量的氧气, 导致大量海洋生物因缺氧而死。据相关研究估算, 全球每年仅因藻毒素造成的中毒人数就不少于 2 000 例, 经济损失约 40 亿美元^[2]。据文献统计和政府报告, 1977—2019 年间, 赤潮在中国造成的直接经济损失高达 59 亿元, 而实际损失可能远不止于此^[3]。

夜光藻 (*Noctiluca scintillans*) 是能够引发赤潮的主要藻种之一, 在世界多个海域范围内广泛存在, 根据《赤潮监测技术规程》, 夜光藻赤潮基准浓度为 $(0.3 \sim 1.0) \times 10^4$ cells/L, 一般认为超过此浓度即可判定为夜光藻赤潮^[4]。除此之外, 由于夜光藻细胞质中含有大量的发光颗粒, 这些颗粒中包含荧光素和荧光素酶, 在受到物理扰动时可与氧气反应, 产生具有能量的含氧荧光素而发出蓝色的荧光, 俗称“蓝眼泪”, 并受到研究者和公众的广泛关注。根据夜光藻营养型及其赤潮暴发时水体呈现颜色的不同, 可划分为红色夜光藻和绿色夜光藻两种类型, 两种夜光藻的温度适应范围及地域分布均存在差异。绿色夜光藻为混合营养型浮游植物, 可利用内共生绿藻光合作用的产物获取营养, 同时摄取食物对其生长繁殖也有重要意义, 其适宜温度为 25 ℃~30 ℃, 分布主要局限于亚洲热带地区及阿拉伯海、孟加拉湾、阿曼湾和红海的部分海域^[5]。红色夜光藻为异养型浮游植物, 只能通过摄食浮游植物、细菌和桡足类卵等获取营养供其生长繁殖, 该物种适宜温度为 10 ℃~25 ℃, 广泛分布在温带及亚热带海域, 尤其在上升流及富营养化等高生产力海域密度较高。

收稿日期: 2024-03-02

基金项目: 江苏省农业科技自主创新项目 [CX (22) 2032]; 国家自然科学基金青年基金 (42006135); 江苏高校优势学科建设工程项目

作者简介: 陈奕帆 (1998—), 女, 硕士研究生。E-mail: cheniyfan1030@163.com

通信作者: 姬南京 (1988—), 男, 博士, 副教授。E-mail: jinnanjiang@126.com

本研究中主要从夜光藻的基本生物学、生态学、赤潮预警与治理等方面对该物种的研究进展进行综述，并从夜光藻有性繁殖发生机制、摄食多样性、分子生态学及赤潮预警等方面提出未来的研究方向，期为夜光藻赤潮的发生机制及预警防控等研究提供科学参考。

1 夜光藻的形态特征、季节特征及其地理分布

夜光藻属于甲藻门（Pyrrophyta）甲藻纲（Dinophyceae）夜光藻目（Noctilucales）夜光藻科（Noctiluaceae）夜光藻属（*Noctiluca*）^[6]。细胞近圆球形，个体通常可直接用肉眼观察，直径一般为150~2 000 μm。细胞内有大而多的液泡及呈小球状的细胞核，其周围分布着淡红色的原生质，形成原生质团并向四周散发出胞质丝，呈网状分布，细胞壁透明，由两层胶状物质组成，表面存在些许微孔，无外壳^[6-7]。夜光藻横沟不明显，腹面中央有一明显纵沟，与细胞前端的胞口相通，上面有1条长触手，基部有1条短的鞭毛位于纵沟内，长触手通过摆动或分泌大量黏液来捕获周围水体中的食物，并将其送入胞口，在胞体内生成食物泡进而消化^[8]。由于夜光藻不具有甲藻的典型特征，因此在早期该物种被划分为水母一类，直到1920年Kofold^[9]才明确提出将其纳入甲藻门，并设立夜光藻科，这一划分得到研究者的广泛认可。

夜光藻为广温、广盐性物种，在世界范围内广泛分布，其在北欧、日本和中国等海区及太平洋、大西洋和阿拉伯海等海域均有大规模赤潮暴发的记载。在过去的几十年里，夜光藻已成为中国最常见的赤潮藻种之一，自1933年中国首次记录夜光藻赤潮以来，在渤海、黄海、东海和南海沿岸均频繁报道过夜光藻赤潮，几乎涉及中国所有的沿海海域，其中，渤海整个海域、东海海域的长江口至台湾海峡西岸及南海的珠江口邻近海域暴发最为频繁，在沿海省份中，广东、福建和山东记录次数最多（图1），此外，浙江、辽宁和山东是夜光藻赤潮暴发面积最大的3个省份^[10-11]。

1933—2020年，虽然中国近海全年均有发生夜光藻赤潮的记录，但总体看来中国夜光藻赤潮大多发生在春季和夏初季节，而秋季和冬季发生次数较少。此外，各月夜光藻赤潮暴发的次数与总持续时间呈相似的变化趋势，其中暴发次数最多的月份为5月，占总次数的26.5%（图2）^[12]。

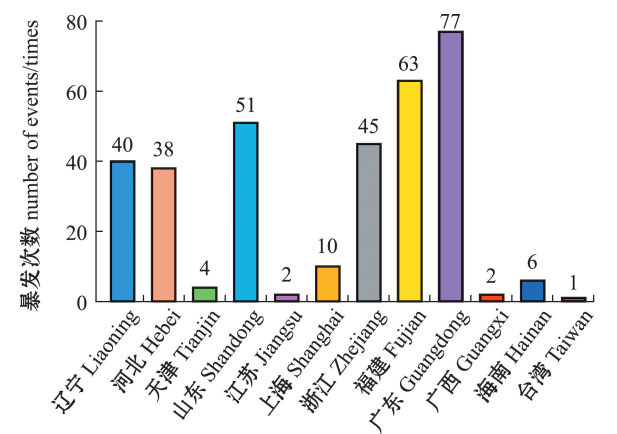


图1 1933—2019年中国沿海省份夜光藻赤潮的暴发次数^[11]

Fig. 1 Number of events of *Noctiluca scintillans* blooms in coastal provinces of China from 1933 to 2019^[11]

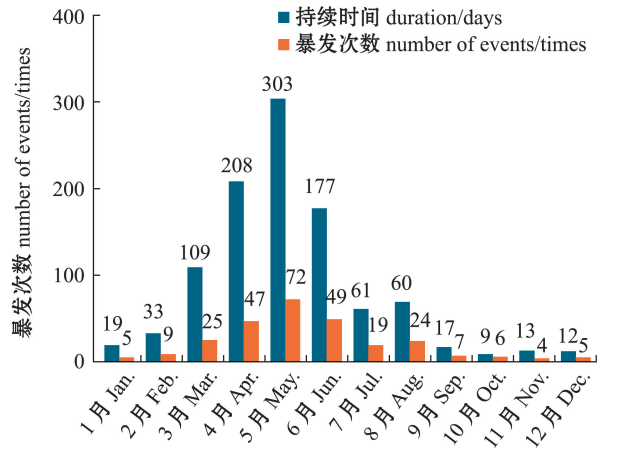


图2 1933—2020年夜光藻赤潮月暴发次数和月总持续时间的变化^[12]

Fig. 2 Variation of the monthly numbers and the monthly total durations of *Noctiluca scintillans* blooms from 1933 to 2020^[12]

2 夜光藻的繁殖

夜光藻的繁殖包括两种方式，主要是通过二分裂进行的无性繁殖，这是夜光藻实现种群增长的主要方式，其次是在特定条件下可能通过配子融合形成合子的方式进行的有性繁殖（图3）^[13]。

对于夜光藻无性繁殖的研究早在1894年就有明确的描述，夜光藻在进行二分裂时鞭毛和口沟消失，细胞停止摄食，食物泡消失，逐渐分裂成为两个大小均等的子细胞^[14]。1994年，纪桑等^[15]在实验室培养中发现了夜光藻不等分裂的现象，即夜光藻的营养细胞分裂后形成两个大小不相等的子细胞且在分裂过程中保留食物泡，这种特殊的不等二分

裂方式可能有利于夜光藻种群密度的增加,且体内仍然存在的食物泡为分裂过程提供了持续的营养供给,为其快速繁殖提供了保障。1995 年,徐韧等^[16]又发现夜光藻在二分裂过程中仍有两个可运动的触手且胞体内存在食物泡的分裂现象,表明夜光藻在繁殖过程中可能会通过其触手进行持续的摄食以获取外界的营养补给,进而分裂形成两个较大的子细胞,缩短子细胞的生长周期,提高繁殖效率。

据文献记载,夜光藻有性繁殖的研究报道最早为 1899 年 Calkins^[17]在大量夜光藻细胞中偶然发现了配子母细胞。1970 年,Zingmark^[18]首次记录了关于夜光藻配子的形成和融合过程,并推测配子融合后最终会形成新的营养细胞,但由于并未观察到合子发育成营养细胞的过程,因此夜光藻的有性繁殖依旧受到一定质疑^[19]。直到 2006 年,Fukuda 等^[20]首次完整描述了夜光藻的有性繁殖过程,使其生活史得到完善,夜光藻发生有性繁殖时,其细胞核向细胞表面靠拢,食物泡、触手及胞口消失,细胞形态由茄形逐渐变为圆球形后转化为配子母细胞;随后核子进行 8~10 次分裂,形成 256~1 024 个原配子,待成熟后释放到环境水体中^[21];释放的成熟配子(游动孢子)具有横沟、纵沟和两根鞭毛,可在水体中自由游动,两两配子可通过腹面相接并融合成有 4 根鞭毛的合子;合子形成后,其纵沟及横沟逐渐消失,鞭毛逐渐减少,细胞核逐渐向细胞中心靠拢,胞体变为圆球形后生成外鞘及触手,变为具有 1 根鞭毛及 1 根触手的营养细胞^[13,20]。尽管夜光藻的有性繁殖过程已经在实验室中得到证实,但在自然环境中还未发现夜光藻配子融合后发育成新一代营养体的证据,因此有性繁殖对于夜光藻种群的具体影响仍有待研究。Sato 等^[22]在 1998 年提出夜光藻营养细胞转变为配子母细胞是一种自发性的行为,与其经历的二分裂次数有关而与环境因素无关,但目前却并未有报道重复出此结果;而 Fukuda 等^[20]的研究认为,来自于同一母细胞配子的近亲繁殖可能是造成合子发育失败的主要原因,且季节性因素会对夜光藻的有性繁殖过程产生影响;Miyaguchi 等^[23]研究发现,配子母细胞的大量出现是夜光藻赤潮发生的前提条件之一。此外, Lee 等^[24]在研究中发现,夜光藻种群在指数增长后期时,随着饵料浓度的降低,配子母细胞在群体中的比例快速增加,从 1% 左右增长到近 10%,这意味着饵料浓度也会对夜光藻的有性繁殖过程产生影响。王君玥等^[25]的实验室模拟培养结

果表明,夜光藻的配子母细胞发生与其细胞生长状态紧密相关,即细胞生长率高时,配子母细胞的发生率高,但种群密度的增长与有性繁殖发生的因果关系还无确切结论。综上,这些结果均表明,夜光藻的有性繁殖并不是随机的,而与其细胞生长状态和环境条件联系紧密,但它们之间的具体关系还需进一步研究。此外,在研究中明确促使夜光藻配子母细胞发生的内外因素,探究夜光藻有性繁殖的发生机制,同时将夜光藻的有性繁殖与无性繁殖相结合,开展更深层次的研究,对于夜光藻赤潮的预警和防治具有极大的科学意义。

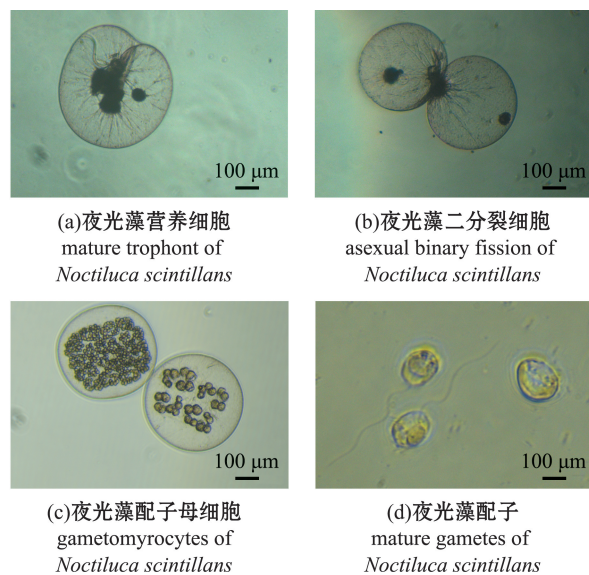


图 3 夜光藻不同类型细胞及配子

Fig. 3 Different types of cells and gametes of *Noctiluca scintillans*

3 夜光藻的摄食

与混合营养型的绿色夜光藻相比,红色夜光藻是一种纯异养型藻类,其食物来源广泛,可以摄食多种浮游植物、微型浮游动物、桡足类及鱼虫类的卵、细菌和有机碎屑等^[5,26]。从图 4 可见,在实验室培养条件下,观察到夜光藻摄食了不同饵料,包括有机碎屑。夜光藻的摄食主要通过触手完成,触手借助分泌的黏液或水体的流动将环境中的食物颗粒移向口沟,随后将食物吞入胞内^[27]。虽然夜光藻摄食广泛,但对食物的粒径存在一定的选择性。Nakamura^[28]试验发现,食物等效直径(ESD)小于 5 μm 时,夜光藻几乎不能生长;而 ESD 大于 10 μm 时,夜光藻生长较好。Kjφrboe 等^[29]通过对夜光藻投喂不同粒径的荧光颗粒和浮游植物时发现,夜光藻对 80 μm 左右的颗粒摄食率最大。当前,尽管大量研究表明,夜光藻可以广泛摄食甲藻、硅

藻和绿藻等多种浮游植物,但并非所有被摄食的藻类都能为夜光藻的生长繁殖提供能量支持。吴玉霖等^[30]在实验室下分别以扁藻 (*Platymonas* sp.)、金藻 (*Dicrateria inornata*)、三角褐指藻 (*Phaeodactylum* sp.)、小球藻 (*Chlorella* sp.) 和巴夫藻 (*Pavlova viridis* Tseng) 作为饵料对夜光藻进行培养,结果发现,夜光藻以扁藻为饵料时密度增长最快,而另外几组几乎没有生长。张海艳等^[31]在实验室条件下利用几种不同的饵料藻投喂平潭海域分离的夜光藻,结果发现,夜光藻在不同饵料条件下增长率有明显差异,以亚心形扁藻 (*Platymonas subcordiformis*) 作为饵料时夜光藻生长最好。Buskey^[32]的研究也发现,在不同饵料浓度条件下夜光藻的摄食率和生长率有明显的差异,当饵料藻海链藻 (*Thalassiosira* sp.) 在培养体系中碳的含量达到一定水平时 (0.5 mg/L),夜光藻的摄食率和增长率均达到最大值。在自然海域,郑丽平等^[33]对广西三娘湾海域及海南三亚海域开展的现场培养试验结果表明,夜光藻对浮游生物有明显的摄食偏好,尤其对小粒径的浮游生物摄食较多。

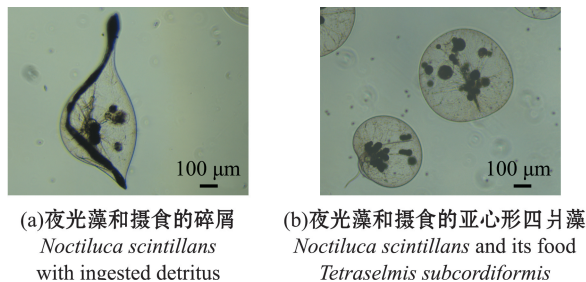


图 4 夜光藻和不同摄食对象

Fig. 4 *Noctiluca scintillans* with different ingested preys

此外,大量研究表明,夜光藻通过摄食作用,也可以影响其他物种的种群动态。Enomoto^[34]发现,存在于日本九州西海岸的夜光藻可以大量摄食硅藻,这占到其食物组成的 90% 左右,且夜光藻丰度的变化会对浮游生物群落结构产生影响。FrangÓpulos 等^[35]研究表明,夜光藻可通过摄食作用进而抑制浮游植物的增殖,并且认为夜光藻还可能通过摄食作用减弱亚历山大藻的毒性。对日本相模湾海域的原位调查发现,夜光藻的摄食压力是导致该海域浮游植物种群密度大量减少的主要原因^[36],而在比斯开湾 (Bay of Biscay) 南部海域,夜光藻的大量聚集增加了对桡足类卵的摄食,使得浮游动物种群密度大量减少^[37-38]。因此,自然环境中其他浮游生物作为饵料会影响夜光藻的丰度,同样夜光藻也可通过摄食作用影响环境中其他浮游植物的丰度甚至改变它们的群落结构。

4 夜光藻赤潮及其影响因素

4.1 夜光藻赤潮的危害

夜光藻在世界众多海域均有其赤潮暴发的记录。1933 年浙江报道了中国首个夜光藻赤潮,之后直到 1980 年,中国只有 3 次关于夜光藻赤潮的记录,而 1980 年至今,夜光藻赤潮在中国近海几乎每年都会发生^[12]。近年来,中国近海夜光藻赤潮的发生规模总体在逐年增加,发生范围呈从南向北扩散趋势。夜光藻本身不产生毒素,但其大量增殖时会黏附在鱼类等海洋生物鳃部使其窒息而亡,还会消耗水体中大量的氧气并向周围水域释放高浓度的氨,这不仅会对水产养殖造成一定影响,还会破坏其附近海域的生态环境。同时,夜光藻对鱼卵、微藻及桡足类排泄物的摄食、分解,会直接或间接影响渔业资源,也在一定程度上影响了颗粒有机碳的下行输送。此外,已发现该物种的食物液泡中含有产毒微藻,这表明夜光藻可能作为藻毒素的载体进入更高的营养级水平^[39]。尽管如此,联合国教科文组织政府间海洋学委员会 (IOC-UNESCO) 并未将夜光藻归纳为有害微藻 (harmful micro algae)。鉴于夜光藻赤潮可能造成的危害,以及近年来因其形成的“蓝色荧光海”备受公众关注,开展其赤潮发生机制研究变得尤为重要。

4.2 环境因子对夜光藻赤潮的影响

尽管夜光藻对温度、盐度等条件的适应范围均较大,但其赤潮的形成是个复杂的过程,受到物种本身及物理、化学、生物、气象等多重因素的综合影响。通常情况下,海域中各物种通过彼此间复杂的相互作用关系实现生存环境的相对稳定,但当环境条件发生改变时,则会导致某一种群的爆发式增长或消亡。因此,对于夜光藻种群变化与环境因素关系的研究有助于预测夜光藻赤潮的发展阶段,本研究中重点概述了重要环境因素,如温度、盐度、营养盐、风向风速及降水等对夜光藻赤潮发生的影响。

4.2.1 温度对夜光藻赤潮的影响 温度作为浮游植物最基本的生长要素之一,影响着夜光藻在时间和空间上的分布,有研究表明,夜光藻密度与温度之间呈显著正相关 (相关系数为 0.682)^[40]。夜光藻在 0℃~30℃ 水温内均有存活的报道,但其适宜生长温度一般为 10℃~25℃,较低温度也常有夜光藻赤潮暴发的记录。Morton 等^[41]于 1969—

1971年期间对吐露港的原位调查显示,夜光藻在深水湾和浅水湾的适宜生长温度分别为 $21\text{ }^{\circ}\text{C}\sim 24\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 $22.5\text{ }^{\circ}\text{C}\sim 24\text{ }^{\circ}\text{C}$;大鹏湾水域的夜光藻繁殖高峰期主要集中在春季,生长适宜温度为 $17\text{ }^{\circ}\text{C}\sim 22\text{ }^{\circ}\text{C}$ ^[42]。曹新宇等^[43]研究发现,在 $12\text{ }^{\circ}\text{C}\sim 28\text{ }^{\circ}\text{C}$ 范围内, $12\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时夜光藻密度出现最大值($R^2=0.9994$)。此外,Wang等^[10]在对黄海海域内夜光藻季节性变化的研究中明确指出,温度会影响夜光藻的种群动态,其适宜水温为 $3.4\text{ }^{\circ}\text{C}\sim 15\text{ }^{\circ}\text{C}$ 。在对胶州湾海域的原位调查中发现,夜光藻种群密度和水温呈显著负相关,水温在 $3\text{ }^{\circ}\text{C}\sim 5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时夜光藻种群密度较高^[7]。上述研究表明,不同海域夜光藻赤潮暴发时的温度存在一定差异,且夜光藻对较低温度的适应性相对较强。

夜光藻作为广温性物种,可以在温度较低的环境中生长繁殖,但对高温的耐受性较差,其存活的水温上限一般为 $25\text{ }^{\circ}\text{C}\sim 28\text{ }^{\circ}\text{C}$ 。王君玥等^[25]在实验室条件下对分离自连云港海域的夜光藻进行培养,结果表明, $10\text{ }^{\circ}\text{C}\sim 25\text{ }^{\circ}\text{C}$ 范围内夜光藻均能生长,藻细胞最高密度出现在 $20\text{ }^{\circ}\text{C}\sim 25\text{ }^{\circ}\text{C}$,但温度达到 $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时细胞密度迅速降低直至全部死亡。黄长江等^[44]对大鹏湾海域夜光藻种群动态及分布进行连续3年的记录,发现一般1月份开始出现少量夜光藻,其后随着温度的升高种群丰度快速增加,3—5月密度到达全年最大值后又快速降低,至6月完全消失,推测水温超过 $25\text{ }^{\circ}\text{C}\sim 26\text{ }^{\circ}\text{C}$ 是表层水体中夜光藻死亡的主要原因。对马祖列岛(Matsu archipelago)的调查发现,夜光藻一般在温度高于 $27\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时会迅速消失,11月时随着温度降至 $27\text{ }^{\circ}\text{C}$ 以下又再次出现^[45]。上述研究均表明,当环境温度超过某一阈值时夜光藻会快速死亡,然而尹翠玲等^[46]探究渤海湾近岸海域夜光藻赤潮时发现,该物种赤潮暴发的平均温度达到 $28.4\text{ }^{\circ}\text{C}$ 。东海海域2000—2017年分辨率成像光谱仪数据的分析发现,水温在 $28\text{ }^{\circ}\text{C}\sim 30\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时也有夜光藻赤潮的发生^[10]。综上所述,不同海域的夜光藻可能存在群体间差异,同时也说明夜光藻赤潮成因复杂,不仅受温度调控,所在海域的其他环境因素(如饵料丰度及洋流等)也可能起着重要作用。

4.2.2 盐度对夜光藻赤潮的影响 夜光藻对盐度有很强的适应性,盐度为 $5.6\sim 42$ 均有夜光藻存活繁殖的报道,但不同海域夜光藻赤潮发生时盐度却存在差异。日本相模湾(Sagami Bay)暴发夜光藻赤潮时,海水盐度为 $34.9\sim 35.3$ ^[23]。北部湾暴发大规模夜光藻赤潮时,海水盐度为 $31.1\sim 31.3$ ^[47]。

2016年在珠江口广海湾和镇海湾暴发夜光藻赤潮时的盐度为 $5.6\sim 16.9$,明显低于大部分海区^[48]。在自然海域中,降雨、洋流及江河径流等因素均会影响水体的盐度,但研究人员认为,盐度对夜光藻的影响并不是很明显,首先由于夜光藻本身为广盐性物种,其次一般水体的盐度相对稳定,只在小范围内波动,郑向荣等^[49]、孙东等^[50]对引发夜光藻赤潮的环境因素进行分析,结果均表明,盐度对其暴发无明显影响。然而有研究发现,盐度的急剧变化会对夜光藻种群产生消极影响,Huang等^[26]认为,盐度快速下降超过 4.0 时,夜光藻丰度会突然降低,1992年大鹏湾的一场降雨使水体盐度骤然降低 12.5 ,环境中夜光藻丰度从高峰期突然消失。秦皇岛海域风暴潮后的浮标监测数据显示,海水盐度在 $15.9\sim 29.1$ 时呈较大波动,周秋伶等^[51]研究认为,该因素是导致夜光藻大量死亡的主要原因。然而,付仲等^[40]研究发现,夜光藻种群的密度与盐度之间呈显著负相关(相关系数为 -0.631)。曹新宇等^[43]研究发现,在 $18\sim 42$ 盐度条件下,低盐度组夜光藻密度明显高于高盐度组($R^2=0.8756$)。此外,田达玮等^[52]在研究中发现,夜光藻在群体中二分裂的个体比例与盐度呈显著负相关。据此,推测水体环境中盐度的波动可能影响夜光藻细胞的生理生化过程,进而影响细胞增殖。

4.2.3 营养盐对夜光藻赤潮的影响 营养盐作为浮游植物生长繁殖的必需营养物质,其在水体中的浓度过高或过低都会影响浮游植物的生长,因此营养盐也被认为是控制海洋浮游植物生长的重要因子^[53-54]。大量研究表明,夜光藻赤潮与水体营养盐之间具有显著相关性,但红色夜光藻作为完全异养型甲藻,并不能直接吸收利用营养盐,因此一般认为营养盐对夜光藻赤潮并不产生直接影响,而是通过影响其他浮游植物的生长继而间接影响夜光藻的生长繁殖。杨幸幸等^[54]对福建和浙江几个海域引起夜光藻赤潮的主要环境因子进行分析,结果发现,营养盐水平与夜光藻赤潮的发生频率无明显的相关性;在实验室条件下对夜光藻和扁藻进行共培养,发现无机营养水平能够通过增加饵料藻的密度继而影响夜光藻的密度,同时发现夜光藻对不同饵料的利用也存在差异,进而影响其增殖。2011年,付仲等^[40]发现,秦皇岛海域的夜光藻种群密度与水体中硅酸盐含量呈显著的正相关(相关系数为 0.702)。此外,原位观察也曾发现,夜光藻赤潮一般发生在硅藻赤潮之后,而硅藻是夜光藻的主要食物来源^[55]。因此,推测硅酸盐水平变化会影响

硅藻的丰度,继而影响作为摄食者的夜光藻种群丰度。虽然众多研究表明,氮、磷与夜光藻赤潮的发生无显著的相关性,但夜光藻在摄食过程中能够积累大量的营养物质于细胞中,这些无机及有机营养物质释放至水体中可以促进环境中其他浮游植物的生长。有研究发现,在正常生长情况下,夜光藻的代谢物大约可提供环境中游植物生长所需的 $1/3$ 氮源和 $1/2$ 磷源,而在夜光藻赤潮发生过程中,其排放的氮和磷能满足甚至超过浮游植物的需求^[56]。Montani 等^[57]原位研究表明,夜光藻通过向海区快速排放氮源和磷源,可实现短期“富营养化”,进而导致其他浮游植物赤潮的发生。

此外,营养盐对夜光藻赤潮的间接影响还可从赤潮发生前后水体中一些化学因子含量的变化中得到体现,尹翠玲等^[46]研究发现,夜光藻密度达到最大时,水体中的 pH 值、化学耗氧量 (COD)、叶绿素 a (Chl-a) 及溶解氧 (DO) 含量开始降低,其后随着夜光藻赤潮消亡,这几个化学因子的值又逐渐恢复到赤潮发生前的水平。阎玲等^[56]对广东大鹏湾盐田海域夜光藻赤潮发生前后相关指标的分析发现,夜光藻密度 (C_F) 与表层 DO 之间存在着正相关关系, $DO = 3.85C_F - 26.311$ ($r = 0.855$, $n = 10$); C_F 与 Chl-a 存在着负相关关系, $Chl-a = 4.828 - 1.458C_F$ ($r = -0.836$, $n = 10$)。综上,探究水环境中营养盐含量的变化对于判断夜光藻赤潮的形成或消亡具有重要的参考价值。

4.2.4 风向、风速及降水对夜光藻赤潮的影响

近年来,研究人员认为,当生物及化学等条件基本具备时,风向、风速及降水也是夜光藻赤潮发生的重要诱因,且在赤潮消亡过程中具有重要作用,较缓的风速有利于夜光藻的聚集进而形成赤潮,而较大的风速能够快速降低赤潮生物的浓度,从而使赤潮消退^[57]。此外,大量降水通过地表或河流汇入海中,不仅使海水的盐度降低,同时也使海水中积聚大量的营养物质,加剧海水富营养化的程度,间接促进夜光藻的大量增殖。Miyaguchi 等^[23]研究相模湾夜光藻赤潮时发现,其种群动态与风速、降水呈显著的负相关,夜光藻细胞一般在风速较低、降水较少时丰度较高。Mikaelyan 等^[58]发现,黑海 (Black Sea) 和亚得里亚海 (Adriatic Sea) 北部发生夜光藻赤潮时,夜光藻细胞密度与风速也呈显著负相关。在中国近海的平潭、钦州湾等众多海域中,夜光藻赤潮也一般发生在风速较低的时期,且平潭海域由于春季的风向主要为西北风,使得该区域夜光藻主要在沿岸北部聚集^[57,59]。另外,大量

研究表明,稳定适宜的水环境可以促进夜光藻细胞在局部快速积累,对广东和福建夜光藻赤潮发生海域深入分析发现,93.75% 和 75% 的事件分别发生在广东和福建的内湾或半封闭海域^[12]。1967 年发生在布列塔尼 (Brittany) 西海岸的大型夜光藻赤潮是由于沿岸水流动产生的表面辐合而聚集形成的^[60]。综上所述,结合夜光藻在水体中的丰度及相关气象条件的变化来预测夜光藻的时空分布具有一定可行性,可有效应用于夜光藻赤潮的预警,如在西太平洋部分海域,可以通过副热带高压的变化及风速、刮风时长来预测夜光藻赤潮的发生^[8]。

5 夜光藻研究中分子生物学技术的应用

近年来,随着分子生物学的快速发展,分子生物学检测技术在赤潮物种的检测与鉴定中也得到了广泛应用,这些技术的应用不仅加快了检出速率,也极大地提升了所检测物种的准确性,因而成为当下研究赤潮生物的热点方向。目前,分子生物学技术在夜光藻中的应用主要为探究其细胞内饵料藻的种类,从而进一步挖掘其与环境中的其他物种之间的关系,其次该技术在探究环境中夜光藻配子细胞丰度的过程中也得到应用。

5.1 利用分子生物学技术探究夜光藻的食性及其对浮游生物的影响

传统研究主要利用显微镜直接观察夜光藻的食物泡来分析其摄食物种,但很难识别一些已消化或极小型物种,因此存在很大的局限性。近年来,随着分子生物学技术在赤潮藻研究中的应用,Kitatsuji 等^[61]利用环介导等温扩增 (loop-mediated isothermal amplification, LAMP) 技术检测原位采集的夜光藻细胞内米氏凯伦藻 (*Karenia mikimotoi*) 和卡盾藻 (*Chattonella* spp.) 的 DNA 序列,不过此方法只能用于检测已知物种,而很多未知物种无法识别。Nishitani 等^[62]为了提高夜光藻细胞内摄食物种的检出率,又将单细胞 PCR 技术与限制性内切酶酶切法和阻断引物法结合使用,最大限度减少夜光藻自身的 DNA 扩增,结果表明,夜光藻细胞内包含多种生物类群的 DNA,但由于存在二次摄食的情况且其摄食是非选择性的,所以依旧不能完全确定夜光藻的摄食物种,不过此研究方法及相关结果为进一步探究夜光藻的摄食提供了参考及思路。Zhang 等^[63]首次对夜光藻及其食物泡内已消化物种进行肽组学层面的鉴定,采用改进的多肽提取

方法并结合强阳离子交换色谱法和液相二级质谱技术,在公共数据库中夜光藻和相关物种基因和蛋白质信息较少的情况下,仍鉴定出 200 多个肽段,表明该方法适用于夜光藻或其他浮游生物在不同藻华阶段多肽的提取、鉴定和比较。随着测序技术的快速发展及公共数据库中可用基因信息的不断完善,从肽组学层面出发将极大促进包括夜光藻在内的各种浮游生物的生理生化研究。2022 年,Chen 等^[64]又将环境 DNA (environmental DNA, eDNA) 技术应用于夜光藻食性及其对生物群落结构影响的探究中,该技术主要探究从环境样品(如水、土壤和空气等)中直接提取到的所有 DNA 片段,包括动物、植物和微生物等不同物种 DNA 的混合物^[65]。因此,借助 eDNA 技术不仅可以探究赤潮暴发时水体中各生物类群的物种类型和丰度,还可以通过提取夜光藻细胞内的 DNA 片段来识别夜光藻的食性及其对生物群落结构的影响。基于 eDNA 技术研究发现,大亚湾夜光藻可以通过摄食圆筛藻科、裸甲藻科和角毛藻科等浮游植物,进而直接对其群落结构产生影响。此外,夜光藻还可以通过摄食拟哲水蚤科和长腹剑水蚤科等浮游动物而减少对隐芽藻科、海链藻科等类群的摄食,进而间接影响此类物种的群落结构^[64]。目前,利用分子生物学方法研究夜光藻的摄食种类及其与生物群落之间的种群动态联系已经取得了一定进展,但仍存在许多有待解决的问题,如夜光藻具体的摄食偏好、夜光藻与其他生物群落之间具体的动态关系都还没有定论,因此,需要开发更加完善的技术或结合交叉学科来进行更加深入的研究。

5.2 利用分子生物学技术探究夜光藻有性繁殖在其种群发展中的意义

传统的夜光藻有性繁殖研究主要依靠显微操作,即将配子母细胞单独分离后置于显微镜下观察和拍摄,其后利用染色技术观察配子母细胞核的变化^[20]。由于夜光藻配子的直径仅有 10~15 μm ,且形态上不易和一些裸甲藻区分,因此很难直接通过光学显微镜对其在环境中的丰度进行分析^[19]。近年来,随着分子生物学技术在生物研究中的广泛应用,实时荧光定量 PCR (quantitative real-time PCR, qRT-PCR) 技术也开始用于微藻的定量检测,qRT-PCR 技术具有特异性好、灵敏度高、检测范围广、操作简单、样品不易污染和通量高等优点。Miyaguchi 等^[66]以夜光藻 18S rDNA 特异性片段为模板设计引物,利用 qRT-PCR 技术获得的标

准曲线追踪检测相模湾夜光藻配子的密度变化,同时提出利用此技术有望在 5~35 μm 范围内检测到合子或其他一些未知的发育阶段。此后,张樱馨等^[67]针对胶州湾夜光藻进行连续调查,并以夜光藻 rRNA 基因的 18S-ITS1 为靶区域设计引物,建立了能够快速准确定量检测水体中夜光藻配子细胞的 qRT-PCR 方法,对夜光藻配子的分布特征、与营养细胞丰度的关系及其在种群增长中的潜在价值进行了深入的探究。

利用分子生物学方法研究夜光藻配子在自然水体中的分布及丰度,是深入探究夜光藻有性繁殖过程及种群增长模式等问题的重要手段,也为推进夜光藻赤潮的预测和防治工作奠定了基础。当前,尽管对夜光藻配子的相关研究已取得一定的进展,但对于配子标准形态特征及阶段特征等还未有统一的鉴定标准,因此,在后续的研究中可以将显微技术、流式细胞仪和分子技术等多种方法相结合,以分析复杂水体环境中夜光藻配子的丰度变化,从而明确夜光藻有性繁殖对该物种赤潮发生的贡献。

6 夜光藻赤潮的预警与治理

6.1 夜光藻赤潮的预警

夜光藻赤潮的形成机理复杂,极易受到环境因子的影响,各因子间大多为非线性关系,并且由于其各项指标原位数据的缺乏,使得夜光藻赤潮的预测工作面临众多困难。神经网络模型具有非线性拟合能力强、逼近效果好等特点,近年来在赤潮的预测工作得到了广泛应用^[68-69]。李瑞东等^[70]在广义回归神经网络 (GRNN) 的基础上得到改进后的 PSO-GRNN 模型,通过夜光藻密度和海水各种理化因子(水温、溶解氧、盐度、总氮、可溶性无机磷和浮游植物密度)间的相关性构建 PSO-GRNN 模型,得到的均方根误差值仅为 7.99,远低于传统模型的误差值,表明该模型对预测夜光藻密度具有一定的可行性,将夜光藻密度的预测值与夜光藻暴发赤潮的密度阈值进行对比,进而间接实现对赤潮的提前预测。此外,黄一昀等^[71]根据夜光藻赤潮发生期间“多种营养物-硅藻-夜光藻”之间所形成的一个简单的生态食物链,利用多种群体在生态学中的联系,建立了一个夜光藻动力学生态模型,该模型可以更好地解释夜光藻种群的动力学行为。尽管目前国内外已广泛开展了赤潮藻类预测模型的研究,且已取得了一定进展,但大部分研究只局限于确定性因素对赤潮藻类生长的直接影响,而赤潮

从形成到暴发的整个过程极其复杂,因此结合更多的环境数据及生态学数据进一步完善种群随机动力学模型,将能够促进构建更加合理的夜光藻赤潮预测模式,并确立合理的风险评估方法。

6.2 夜光藻赤潮的治理

目前对赤潮的治理主要有物理法、化学法和生物法等。物理法主要是通过机械搅动、超声波、紫外线及吸附等物理手段驱散或去除赤潮生物的方法,其中使用改性黏土是最常见的物理方法之一,不过传统的物理法通常存在成本较高、适用范围较小且易造成二次危害等问题,一般只作为赤潮防治的应急措施。化学法主要是通过化学药剂或絮凝剂等化学物质抑制或消除赤潮,但目前化学方法大多停留在实验室研究阶段,且由于海水的稀释作用,化学药剂很难保持有效浓度,同时残留的药剂还会给海洋环境带来二次污染。生物法是指通过生物之间的相互作用来抑制或治理赤潮的方法,主要包括引入与赤潮生物存在竞争关系或具有化感作用的水生植物等其他浮游生物,以及利用细菌等微生物来抑制或溶解赤潮藻类等手段,不过在引入其他浮游生物治理赤潮时,引进的新物种可能会对原有的生态平衡及环境造成破坏,如水生植物的死亡及腐烂反而会恶化所在海域的水质。此外,有研究表明,一些细菌在赤潮的消亡过程中发挥着极其重要的作用,如有些海洋细菌具有溶藻作用,主要通过释放胞外溶藻物质、直接接触或与赤潮生物形成竞争关系来达到抑制或去除赤潮生物的目的^[72]。因此,溶藻菌在赤潮防控等方面的研究得到了越来越多的关注。

由于溶藻菌通常从原位环境中分离,本就是生态系统及生物种群结构的原始组成部分,没有经过任何基因的修饰及改变,不会对其他生物及生态系统平衡造成损害,因此成为当下较具潜力的赤潮防控方法之一。溶藻菌对目标藻类的作用一般包括直接溶藻和间接溶藻两种方式,间接溶藻主要通过细菌分泌的胞外溶藻物质(如酶和抗生素等)来间接裂解藻细胞;直接溶藻则是通过菌体本身与藻细胞的直接接触或侵入藻细胞内部使其裂解死亡^[72-73]。现有研究表明,革兰氏阳性菌和 γ 变形菌通常通过间接方式溶藻,而CFB菌群(包括*Cytophaga*、*Fusobacterium*和*Bacteroides*属的革兰氏阴性非变形杆菌)则通过间接与直接相结合的方式作用于目标藻种^[74]。近年来,研究者已从各种富营养化环境中分离出多种高效溶藻菌,如石新国

等^[75]在福建海域分离得到一株针对中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*)具有特异溶藻效果的交替单胞菌(*Alteromonas* sp.) FDHY-C3。目前,针对夜光藻溶藻菌的分离与研究还较少,Keawtawee等^[76]从养殖虾塘中分离筛选出一株可以特异性裂解夜光藻的菌种——盐水海杆状菌(*Marinobacteriasalsuginis*) BS2。Wang等^[77]从连云港近海水域中分离到一株针对夜光藻高效溶藻菌——假交替单胞菌(*Pseudoalteromonas* sp.) LD-B6,以2%体积比添加指数增长期的LD-B6菌液后,溶藻率可达90.5%,并在此基础之上初步开发了夜光藻的溶藻菌剂。综上,当前有关夜光藻赤潮防控研究相对较少,而开发高效溶藻菌,分离纯化溶藻物种具有潜在应用价值。

7 存在问题及展望

近几十年来,随着水体富营养化及气候的异常变化,赤潮的暴发规模和频次呈上升趋势,对生态环境及社会经济均造成了极大的影响。夜光藻作为引发赤潮灾害的常见物种之一,其生物、生态学等研究备受研究者和社会关注。对于夜光藻赤潮灾害,应采取防治结合的策略,严格控制陆源污染物向海水中大量排放,防止海域富营养化程度进一步加重,同时应加强对夜光藻赤潮发生、发展机制的探究。尽管有关夜光藻的研究已取得一系列进展,但仍存在诸多问题有待进一步解决。

1) 夜光藻有性繁殖发生机制研究。当前,夜光藻有性繁殖与种群动态的关系还未明确,未来可以结合生理生态学,甚至组学方法进行多水平、多层次的研究,这将有利于全面了解夜光藻有性繁殖对种群变化的贡献;尽管目前已有研究人员将分子检测方法应用到夜光藻配子的监测中去,但还只处于起步试验阶段,因此应继续完善试验设计,如在样品中添加内参序列,提高配子定量分析的准确性,进一步明确有性繁殖对夜光藻赤潮的影响。

2) 夜光藻摄食多样性的研究。关于夜光藻摄食的研究大多是在实验室条件下以单一饵料进行的喂养试验,且原位摄食的相关检测也只能检测出消化泡内残余物种,对于夜光藻具体的摄食偏好依旧未知,因此应该加强原位调查与原位试验。

3) 夜光藻的分子生态学研究。在前期研究中,由于试验方法和技术的限制,对夜光藻的研究主要在宏观水平上开展,利用分子生物学技术从微观水平上开展其分子生态学研究仍有待进一步实施。

4) 夜光藻赤潮预警及治理方法的研究。夜光藻赤潮的形成是多种因素共同作用的结果,且各因子间大多无线性关系,使得目前传统的赤潮预测模型难以实现有效预警,因此在后续研究中需要结合更多的环境监测数据进一步完善相关模型的构建。此外,目前对赤潮的治理主要通过物理、化学和生物法,但这些方法对于夜光藻赤潮的治理均存在较大局限性,在今后的研究中应结合夜光藻自身特点有针对性地开展其赤潮治理方案,如开发对夜光藻有特异性的溶藻菌等,以建立环境友好型夜光藻赤潮治理方法。

参考文献:

- [1] 陈楠生,丁翔翔,崔宗梅.山东近海赤潮物种多样性研究进展[J].海洋与湖沼,2023,54(5):1258-1273.
CHEN N S, DING X X, CUI Z M. Advances in the study of red tide species biodiversity around Shandong peninsula [J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2023, 54(5): 1258-1273. (in Chinese)
- [2] 于仁成,吕颂辉,齐雨藻,等.中国近海有害藻华研究现状与展望[J].海洋与湖沼,2020,51(4):768-788.
YU R C, LÜ S H, QI Y Z, et al. Progress and perspectives of harmful algal bloom studies in China [J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2020, 51(4): 768-788. (in Chinese)
- [3] YAN T, LI X D, TAN Z J, et al. Toxic effects, mechanisms, and ecological impacts of harmful algal blooms in China [J]. Harmful Algae, 2022, 111: 102148.
- [4] 中华人民共和国国家海洋局.赤潮监测技术规程:HY/T 069—2005[S].北京:中国标准出版社,2005.
State Oceanic Administration of the People's Republic of China. Technical specification for red tide monitoring: HY/T 069—2005 [S]. Beijing: Standards Press of China, 2005. (in Chinese)
- [5] HARRISON P J, FURUYA K, GLIBERT P M, et al. Geographical distribution of red and green *Noctiluca scintillans* [J]. Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 2011, 29(4): 807-831.
- [6] 于美波,朱文博,王君霞,等.日照市近岸夜光藻生消特征及其与水温和营养盐的关联[J].海洋湖沼通报,2022,44(3):65-70.
YU M B, ZHU W B, WANG J X, et al. Generation and elimination characteristics of *Noctiluca scintillans* inhabiting Rizhao near coast and their associations with seawater temperature and nutrients [J]. Transactions of Oceanology and Limnology, 2022, 44(3): 65-70. (in Chinese)
- [7] 田达玮.胶州湾夜光藻种群动态及其摄食特征研究[D].青岛:中国科学院大学(中国科学院海洋研究所),2017.
TIAN D W. Population dynamic of *Noctiluca scintillans* and its grazing properties in Jiaozhou Bay [D]. Qingdao: Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, 2017. (in Chinese)
- [8] 胡翠林,金海卫,李振华,等.赤潮生物夜光藻的研究进展[J].浙江海洋学院学报(自然科学版),2015,34(4):379-386.
HU C L, JIN H W, LI Z H, et al. Research advance of *Noctiluca scintillans* [J]. Journal of Zhejiang Ocean University (Natural Science Edition), 2015, 34(4): 379-386. (in Chinese)
- [9] KOFOID B C A. A new morphological interpretation of the structure of *Noctiluca*, and its bearing on the status of the Cystoflagellata (Haeckel) [M]. Berkeley: University of California Press, 1920.
- [10] WANG W C, SUN S, SUN X X, et al. Seasonal phenology of the heterotrophic dinoflagellate *Noctiluca scintillans* (Macartney) in Jiaozhou Bay and adjacent coastal Yellow Sea, China [J]. Journal of Oceanology and Limnology, 2018, 36(4): 1280-1293.
- [11] LI X D, LU W J, JIANG F, et al. The dinoflagellate *Noctiluca scintillans* in China: a review of its distribution and role in harmful algal blooms [J]. Marine Pollution Bulletin, 2023, 194 (Pt B): 115415.
- [12] WANG K, LIN H, PENG C H, et al. Long-term changes in *Noctiluca scintillans* blooms along the Chinese coast from 1933 to 2020 [J]. Global Change Biology, 2023, 29(17): 5099-5113.
- [13] 宋书群,李才文,孙军.夜光藻有性繁殖研究进展[J].生态学报,2016,36(9):2451-2459.
SONG S Q, LI C W, SUN J. Progress on studies of sexual reproduction in *Noctiluca scintillans* [J]. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(9): 2451-2459.
- [14] CHIYOMATSU I. Studies of reproductive elements *Noctiluca miliaris*, Sur. its division and spore-formation [J]. The Journal of the College of Science, Imperial University, 1894, 6(4): 297-334.
- [15] 杞桑,李大勇.夜光藻的不等分裂[J].海洋与湖沼,1994,25(2):158-161,233.
QI S, LI D Y. Unequal cell division of *Noctiluca scintillans* [J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 1994, 25(2): 158-161, 233. (in Chinese)
- [16] 徐初,沈竑,王桂兰,等.夜光藻的实验室培养及对其带触手二分分裂现象的观察[J].水产学报,1995,19(3):268-271.
XU R, SHEN H, WANG G L, et al. Laboratory culture and observation of equal binary fission with tentacle in *Noctiluca scintillans* (macartney) [J]. Journal of Fisheries of China, 1995, 19(3): 268-271. (in Chinese)
- [17] CALKINS G N. Mitosis in *Noctiluca miliaris* and its bearing on the nuclear relations of the Protozoa and Metazoa [M]. Privately printed, 1898.
- [18] ZINGMARK R G. Sexual reproduction in the dinoflagellate *Noctiluca miliaris* suriray1, 2 [J]. Journal of Phycology, 1970, 6(2): 122-126.
- [19] ELBRÄCHTER M, QI Z. Aspects of *Noctiluca* (Dinophyceae) population dynamics [M] // Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms. Berlin, Heidelberg: Springer, 1998: 315-335.
- [20] FUKUDA Y, ENDOH H. New details from the complete life cycle of the red-tide dinoflagellate *Noctiluca scintillans* (Ehrenberg) McCartney [J]. European Journal of Protistology, 2006, 42(3): 209-219.
- [21] SATHISH T, THOMAS L C, PADMAKUMAR K B. Vegetative and sexual reproduction of bloom-forming dinoflagellate *Noctiluca scintillans* (ehrenberg) McCartney from tropical Cochin Estuary (southwest coast of India): *in situ* and laboratory studies [J]. Thalassas: an International Journal of Marine Sciences, 2021, 37(1): 31-37.

- [22] SATO M S, SUZUKI M, HAYASHI H. The density of a homogeneous population of cells controls resetting of the program for swarmer formation in the unicellular marine microorganism *Noctiluca scintillans* [J]. *Experimental Cell Research*, 1998, 245 (2): 290-293.
- [23] MIYAGUCHI H, FUJIKI T, KIKUCHI T, et al. Relationship between the bloom of *Noctiluca scintillans* and environmental factors in the coastal waters of Sagami Bay, Japan [J]. *Journal of Plankton Research*, 2006, 28 (3): 313-324.
- [24] LEE J L N, CHIANG K P, TSAI S F. Sexual reproduction in dinoflagellates—the case of *Noctiluca scintillans* and its ecological implications [J]. *Frontiers in Marine Science*, 2021, 8: 704398.
- [25] 王君玥, 徐名扬, 张慧敏, 等. 夜光藻高效培养方法建立及其有性繁殖发生机制的初步研究 [J]. *海洋科学*, 2023, 47 (3): 89-96.
- WANG J Y, XU M Y, ZHANG H M, et al. Establishment of a high-efficiency culture method for *Noctiluca scintillans* and a preliminary study of its sexual reproduction mechanism [J]. *Marine Sciences*, 2023, 47 (3): 89-96. (in Chinese)
- [26] HUANG C, QI Y. The abundance cycle and influence factors on red tide phenomena of *Noctiluca scintillans* (Dinophyceae) in Dapeng Bay, the South China Sea [J]. *Journal of Plankton Research*, 1997, 19 (3): 303-318.
- [27] NAWATA T, SIBAOKA T. Experimental induction of feeding behavior in *Noctiluca miliaris* [J]. *Protoplasma*, 1983, 115 (1): 34-42.
- [28] NAKAMURA Y. Growth and grazing of a large heterotrophic dinoflagellate, *Noctiluca scintillans*, in laboratory cultures [J]. *Journal of Plankton Research*, 1998, 20 (9): 1711-1720.
- [29] KJØRBOE T, TITELMAN J. Feeding, prey selection and prey encounter mechanisms in the heterotrophic dinoflagellate *Noctiluca scintillans* [J]. *Journal of Plankton Research*, 1998, 20 (8): 1615-1636.
- [30] 吴玉霖, 周成旭, 张永山. 夜光藻的室内培养 [J]. *海洋与湖沼*, 1994, 25 (2): 165-167.
- WU Y L, ZHOU C X, ZHANG Y S. Laboratory culture of *Noctiluca scintillans* (macartney) [J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 1994, 25 (2): 165-167. (in Chinese)
- [31] 张海艳, 李晓东, 杨桂琴, 等. 平潭海域夜光藻对几种饵料藻的利用与生长 [J]. *海洋学报*, 2022, 44 (8): 133-141.
- ZHANG H Y, LI X D, YANG G Q, et al. Different growth of red *Noctiluca scintillans* from Pingtan coast waters feeding on several diet algae [J]. *Haiyang Xuebao*, 2022, 44 (8): 133-141. (in Chinese)
- [32] BUSKEY E J. Growth and bioluminescence of *Noctiluca scintillans* on varying algal diets [J]. *Journal of Plankton Research*, 1995, 17 (1): 29-40.
- [33] 郑丽平, 荆红梅. 亚热带和热带环境下夜光藻的摄食压力 [J]. *应用海洋学学报*, 2018, 37 (1): 146-150.
- ZHENG L P, JING H M. Grazing pressure of *Noctiluca* in subtropical and tropical seas [J]. *Journal of Applied Oceanography*, 2018, 37 (1): 146-150. (in Chinese)
- [34] ENOMOTO Y. On the occurrence and the food of *Noctiluca scintillans* (MACARTNEY) in the waters adjacent to the west coast of Kyushu, with special reference to the possibility of the damage caused to the fish eggs by that plankton [J]. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 1956, 22 (2): 82-88.
- [35] FRANGÓPULOS M, SPYRAKOS E, GUISANDE C. Ingestion and clearance rates of the red *Noctiluca scintillans* fed on the toxic dinoflagellate *Alexandrium minutum* (Halim) [J]. *Harmful Algae*, 2011, 10 (3): 304-309.
- [36] BAEK S H, SHIMODE S, KIM H C, et al. Strong bottom-up effects on phytoplankton community caused by a rainfall during spring and summer in Sagami Bay, Japan [J]. *Journal of Marine Systems*, 2009, 75 (1/2): 253-264.
- [37] CABAL J, GONZÁLEZ-NUÉVO G, NOGUEIRA E. Mesozooplankton species distribution in the NW and N Iberian shelf during spring 2004: relationship with frontal structures [J]. *Journal of Marine Systems*, 2008, 72 (1/2/3/4): 282-297.
- [38] XIA X M, CHEUNG S, ZHANG S W, et al. *Noctiluca scintillans* bloom alters the composition and carbohydrate utilization of associated bacterial community and enriches potential pathogenic bacterium *Vibrio anguillarum* [J]. *Water Research*, 2024, 249: 120974.
- [39] BALIARSINGH S K, LOTLIKER A A, TRAINER V L, et al. Environmental dynamics of red *Noctiluca scintillans* bloom in tropical coastal waters [J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2016, 111 (1/2): 277-286.
- [40] 付仲, 侯雁彬, 郗艳娟, 等. 秦皇岛海域夜光藻种群密度与环境因子的关系 [J]. *河北渔业*, 2015 (10): 31-35, 82.
- FU Z, HOU Y B, XI Y J, et al. Study on the relationship between population density of *Noctiluca scintillans* and environmental factors in the coastal waters of Qinhuangdao [J]. *Hebei Fisheries*, 2015 (10): 31-35, 82. (in Chinese)
- [41] MORTON B, TWENTYMAN P R. The occurrence and toxicity of a red tide caused by *Noctiluca scintillans* (Macartney) Ehrenb., in the coastal waters of Hong Kong [J]. *Environmental Research*, 1971, 4 (6): 544-557.
- [42] 黄伟建, 齐雨藻. 大鹏湾海水理化因子对夜光藻生长影响的因子分析 [J]. *海洋通报*, 1993, 12 (2): 17-22.
- HUANG W J, QI Y Z. Environmental influence on growth of *Noctiluca scintillans* in Dapeng Bay, north of South China Sea [J]. *Marine Science Bulletin*, 1993, 12 (2): 17-22. (in Chinese)
- [43] 曹新宇, 李远眉, 王伟, 等. 温度和盐度对夜光藻种群密度增长的影响 [J]. *大连海洋大学学报*, 2021, 36 (1): 95-102.
- CAO X Y, LI Y M, WANG W, et al. Effects of temperature and salinity on increase in population density of alga *Noctiluca scintillans* [J]. *Journal of Dalian Ocean University*, 2021, 36 (1): 95-102. (in Chinese)
- [44] 黄长江, 齐雨藻, 杞桑, 等. 大鹏湾夜光藻种群的季节变化和分布特征 [J]. *海洋与湖沼*, 1996, 27 (5): 493-498.
- HUANG C J, QI Y Z, QI S, et al. Seasonal and distribution character of *Noctiluca scintillans* in Dapeng Bay, the South China Sea [J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 1996, 27 (5): 493-498. (in Chinese)
- [45] TSAI S F, WU L Y, CHOU W C, et al. The dynamics of a domi-

- nant dinoflagellate, *Noctiluca scintillans*, in the subtropical coastal waters of the Matsu archipelago [J]. Marine Pollution Bulletin, 2018, 127: 553-558.
- [46] 尹翠玲, 张秋丰, 邹涛, 等. 渤海湾天津近岸海域夜光藻赤潮生消过程初探 [J]. 海洋湖沼通报, 2013(2): 99-104.
- YIN C L, ZHANG Q F, ZOU T, et al. Analysis for *Noctiluca scintillans* red tide in Bohai Bay [J]. Transactions of Oceanology and Limnology, 2013(2): 99-104. (in Chinese)
- [47] 黎慧玲, 徐轶舟, 吴森, 等. 北部湾首次记录到的大规模夜光藻赤潮期间浮游植物与细菌群落分析 [J]. 海洋学报, 2023, 45(5): 39-52.
- LI H L, XU Y X, WU M, et al. Analysis of phytoplankton and bacterial community during the first recorded massive *Noctiluca scintillans* bloom in the Beibu Gulf, China [J]. Haiyang Xuebao, 2023, 45(5): 39-52. (in Chinese)
- [48] 綦世斌, 覃超梅, 黄少建, 等. 夜光藻斑块分布与水环境因子的相关关系 [J]. 热带生物学报, 2018, 9(1): 1-11.
- QI S B, QIN C M, HUANG S J, et al. Correlation between the patch distribution of *Noctiluca scintillans* bloom and aquatic environmental factors [J]. Journal of Tropical Biology, 2018, 9(1): 1-11. (in Chinese)
- [49] 郑向荣, 付仲, 郝艳娟, 等. 秦皇岛附近海域夜光藻种群密度变化与环境因子的灰关联分析 [J]. 渔业科学进展, 2014, 35(2): 8-15.
- ZHENG X R, FU Z, XI Y J, et al. Grey relationship analysis for the environmental factors affecting the *Noctiluca scintillans* density in Qinhuangdao coastal area [J]. Progress in Fishery Sciences, 2014, 35(2): 8-15. (in Chinese)
- [50] 孙东, 赵冬至, 文世勇, 等. 夜光藻赤潮与环境因子关系的模糊分析 [J]. 海洋环境科学, 2010, 29(1): 70-75.
- SUN D, ZHAO D Z, WEN S Y, et al. Fuzzy analysis on relationship between *Noctiluca scintillans* blooms and environmental factors [J]. Marine Environmental Science, 2010, 29(1): 70-75. (in Chinese)
- [51] 周秋伶, 马方方, 张永丰, 等. 风暴潮过后秦皇岛海域两次赤潮过程浮标数据变化 [J]. 海洋技术学报, 2018, 37(1): 68-73.
- ZHOU Q L, MA F F, ZHANG Y F, et al. Data changes of buoys during two red tides in Qinhuangdao coastal area after a storm surge [J]. Journal of Ocean Technology, 2018, 37(1): 68-73. (in Chinese)
- [52] 田达玮, 宋书群, 陈田田, 等. 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, 2017, 48(2): 276-284.
- TIAN D W, SONG S Q, CHEN T T, et al. *Noctiluca scintillans* blooming in the Jiaozhou Bay: population dynamics and ecological mechanism [J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2017, 48(2): 276-284. (in Chinese)
- [53] 王修林, 张蕾, 韩秀荣, 等. 营养盐对海洋浮游植物生长的影响: 数学模型研究 [J]. 海洋科学进展, 2002, 20(3): 96-101.
- WANG X L, ZHANG L, HAN X R, et al. Effect of nutrient on marine phytoplankton growth—study on mathematic model [J]. Advances in Marine Science, 2002, 20(3): 96-101. (in Chinese)
- [54] 杨幸幸, 杨颖, 许彩燕, 等. 福建和浙江海域夜光藻赤潮 2009—2019 年的变化及主要环境因子分析 [C]// 第三届海洋开发与管学术年会论文集, 合肥, 2019: 76-83.
- YANG X X, YANG Y, XU C Y, et al. The changes and main environmental factors of *Noctiluca scintillans* red tide in Fujian and Zhejiang sea areas 2009—2019 were analyzed [C]// Proceedings of the Third Annual Conference on Marine Development and Management, Hefei, 2019: 76-83.
- [55] KITATSUJI S, YAMAGUCHI H, ASAH T, et al. Does *Noctiluca scintillans* end the diatom bloom in coastal water? [J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2019, 510: 10-14.
- [56] 阎玲, 李锦蓉. 大鹏湾盐田海域环境因子变化与赤潮生物相互关系研究 [J]. 海洋通报, 1993, 12(2): 7-12.
- YAN L, LI J R. Annual variation pattern of environmental factors and impact on red tide organisms near shore of Yantian, Dapeng Bay [J]. Marine Science Bulletin, 1993, 12(2): 7-12. (in Chinese)
- [57] 马继先, 于学颖, 李丽芳, 等. 钦州湾海域夜光藻赤潮发生区水文气象因子变化研究 [J]. 广东化工, 2017, 44(7): 90-92.
- MA J X, YU X Y, LI L F, et al. Study on the change of environmental factors during *Noctiluca scintillans* red tide in Qinzhou Bay [J]. Guangdong Chemical Industry, 2017, 44(7): 90-92. (in Chinese)
- [58] MIKAELYAN A S, MALEJ A, SHIGANOVA T A, et al. Populations of the red tide forming dinoflagellate *Noctiluca scintillans* (Macartney): a comparison between the Black Sea and the northern Adriatic Sea [J]. Harmful Algae, 2014, 33: 29-40.
- [59] 万艳. 适宜平潭海域夜光藻赤潮发生的水温和气象条件统计分析 [J]. 海洋预报, 2020, 37(6): 65-73.
- WAN Y. Statistical analysis of water temperature and meteorological conditions favorable for the occurrence of *Noctiluca scintillans* red tide in Pingtan Sea Area [J]. Marine Forecasts, 2020, 37(6): 65-73. (in Chinese)
- [60] LE FÈVRE J, GRALL J R. On the relationships of *Noctiluca* swarming off the western coast of Brittany with hydrological features and plankton characteristics of the environment [J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1970, 4(3): 287-306.
- [61] KITATSUJI S, SHIKATA T, SAKAMOTO S, et al. Detection of harmful algae grazed by *Noctiluca scintillans* by lamp method [J]. Journal of Fisheries Technology, 2019, 12(1): 23-29.
- [62] NISHITANI G, SHIROMOTO M, SATO-OKOSHI W, et al. Molecular approach for analysis of in situ feeding by the dinoflagellate *Noctiluca scintillans* [J]. Harmful Algae, 2020, 99: 101928.
- [63] ZHANG S W, LI C, CHEUNG S, et al. Snapshot of peptidomics of the red tide forming species *Noctiluca scintillans* [J]. Frontiers in Marine Science, 2020, 7: 569807.
- [64] CHEN J F, ZHONG Y, WANG L, et al. In situ diets of the bloom-forming dinoflagellate *Noctiluca scintillans* in Daya Bay [J]. Harmful Algae, 2023, 130: 102546.
- [65] REES H C, MADDISON B C, MIDDLEDITCH D J, et al. The detection of aquatic animal species using environmental DNA: a review of eDNA as a survey tool in ecology [J]. Journal of Applied Ecology, 2014, 51(5): 1450-1459.
- [66] MIYAGUCHI H, KUROSAWA N, TODA T. Real-time polymerase

chain reaction assays for rapid detection and quantification of *Noctiluca scintillans* zoospore[J]. *Marine Biotechnology*, 2008, 10 (2): 133-140.

[67] 张樱馨,宋书群,李才文.夜光藻配子细胞实时荧光定量 PCR 检测方法的建立与应用[J]. *海洋与湖沼*, 2022, 53 (6): 1385-1395.

ZHANG Y X, SONG S Q, LI C W. Application of qRT-PCR assay in detection and quantification of *Noctiluca scintillans* gametes [J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2022, 53 (6): 1385-1395. (in Chinese)

[68] 李星,丁文祥,李雪丁,等.基于人工神经网络构建的赤潮短期预报模型及应用[J]. *海洋预报*, 2023, 40 (2): 67-76.

LI X, DING W X, LI X D, et al. Short-term forecasting model of red tide based on artificial neural network and its application[J]. *Marine Forecasts*, 2023, 40 (2): 67-76. (in Chinese)

[69] 徐定建.一种基于主成分分析改进的 PSO-BP 神经网络赤潮预测模型[J]. *测绘通报*, 2021 (Sup2): 234-240.

XU D J. An improved PSO-BP neural network red tide prediction model based on principal component analysis[J]. *Bulletin of Surveying and Mapping*, 2021 (S2): 234-240. (in Chinese)

[70] 李瑞东,宋金玲,刘建,等.基于 PSO-GRNN 模型的夜光藻密度经验算法[J]. *河北科技师范学院学报*, 2020, 34 (4): 48-52.

LI R D, SONG J L, LIU J, et al. Experience algorithm of *Noctiluca scintillans* density based on PSO-GRNN model[J]. *Journal of Hebei Normal University of Science & Technology*, 2020, 34 (4): 48-52. (in Chinese)

[71] 黄一昀,王益华,方衍,等.赤潮生态系统非线性随机动力学模型研究[J]. *中国科技信息*, 2022 (15): 121-123.

HUANG Y Y, WANG Y H, FANG K, et al. Study on nonlinear stochastic dynamic model of red tide ecosystem [J]. *China Science and Technology Information*, 2022 (15): 121-123. (in Chinese)

[72] AZAM F. Microbial control of oceanic carbon flux: the plot thickens[J]. *Science*, 1998, 280 (5364): 694-696.

[73] WIGGLESWORTH-COOKSEY B, COOKSEY K E, LONG R. Antibiotic from the marine environment with antimicrobial fouling activity[J]. *Environmental Toxicology*, 2007, 22 (3): 275-280.

[74] WANG M, CHEN S B, ZHOU W G, et al. Algal cell lysis by bacteria: a review and comparison to conventional methods[J]. *Algal Research*, 2020, 46: 101794.

[75] 石新国,李悦,肖宇淳,等.中肋骨条藻高效溶藻菌 FDHY-C3 的分离鉴定及溶藻作用研究[J]. *海洋环境科学*, 2021, 40 (1): 114-121.

SHI X G, LI Y, XIAO Y C, et al. Isolation and identification of a high efficiency algicidal bacterium FDHY-C3 and algicidal characteristics on *Skeletonema costatum* [J]. *Marine Environmental Science*, 2021, 40 (1): 114-121. (in Chinese)

[76] KEAWTAWEE T, FUKAMI K, SONGSANGJINDA P, et al. Isolation and characterization of *Noctiluca*-killing bacteria from a shrimp aquaculture pond in Thailand [J]. *Fisheries Science*, 2011, 77 (4): 657-664.

[77] WANG J Y, YIN X Y, XU M Y, et al. Isolation and characterization of a high-efficiency algicidal bacterium *Pseudoalteromonas* sp. LD-B6 against the harmful dinoflagellate *Noctiluca scintillans* [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 1091561.

Research progress on typical red tide organism

Noctiluca scintillans: a review

CHEN Yifan^{1,2}, WANG Junyue^{1,2}, WANG Yinghao^{1,2}, LI Qiuping^{1,2}, HE Senhao^{1,2},
SHEN Xin^{1,2}, JI Nanjing^{1,2,3*}

(1. Jiangsu Key Laboratory of Marine Bioresources and Environment, Jiangsu Key Laboratory of Marine Biotechnology, Jiangsu Ocean University, Lianyungang 222005, China; 2. Co-Innovation Center of Jiangsu Marine Bio-Industry Technology, Jiangsu Ocean University, Lianyungang 222005, China; 3. Jiangsu Marine Resources Development Research Institute, Lianyungang 222005, China)

Abstract: In this review, the research progress on *Noctiluca scintillans* was summarized, including basic biology, ecology, and red tide governance. Furthermore, future researches were proposed focusing on feeding, reproduction, physiology, biochemistry, and early warning and control of *N. scintillans* considering the challenges present in the current research on this species, aiming to offer theoretical perspectives on the mechanisms involved in bloom formation and prevention of red tides caused by *N. scintillans*.

Key words: *Noctiluca scintillans*; red tide; basic biology; research progress