



DOI:10.13364/j.issn.1672-6510.20190101

海洋甲藻包囊及沿革

孙 军, 杨 双, 张晓东

(天津科技大学印度洋生态系统研究中心, 天津 300457)

摘 要: 某些甲藻在面对不良环境时, 机体会采取一定的措施——失去鞭毛、积累营养物质形成甲藻包囊沉入水层底部, 一旦周围环境适宜, 沉积物中甲藻包囊便可以萌发形成营养细胞再次进入水体。甲藻包囊的大量萌发极易形成甲藻优势种爆发, 进而出现有害藻华现象。作为甲藻生活史中的一个重要阶段, 包囊对甲藻种群的生存与发展具有重要的作用。甲藻包囊组成与分布可以间接反映一段时期内上层水体的营养状况, 继而推测出调查海域是否有藻华爆发的潜在威胁。本文主要阐述了甲藻包囊的基本形态分类和术语, 甲藻包囊沿革及其国内外研究现状, 并对甲藻包囊与上层水体浮游植物的相互关系进行讨论。

关键词: 甲藻包囊; 生活史; 藻华

中图分类号: P735

文献标志码: A

文章编号: 1672-6510(2019)05-0001-12

Marine Dinoflagellates Cysts and their Evolution

SUN Jun, YANG Shuang, ZHANG Xiaodong

(Research Centre for Indian Ocean Ecosystem, Tianjin University of Science & Technology, Tianjin 300457, China)

Abstract: Some dinoflagellates in poor environmental conditions lose their flagella, so as to accumulate nutrients in cells, and finally, consequently conduct to form dinocyst (dinoflagellates cysts). Once the water conditions are available, these dinocysts will germinate and thrive in waters again. As a consequent result, the dominant dinoflagellate species will form a dinoflagellate bloom. As an important stage in the life cycle of dinoflagellates, the dinocysts play an important role in their survival and development. As an indication of the nutrients depletion in the upper layers water, the dinocysts can help us to speculate the potential threaten as precursor of the harmful algal blooms (HABs). This paper mainly discusses on the morphology, classification and terms used for dinocysts, as well as their evolution routes and the status of dinocysts studies both at home and abroad. We also summarize the relationship between dinocysts and their co-occurring upper water phytoplankton assemblages.

Key words: dinoflagellate cyst; life history; algal bloom

甲藻是海洋中的单细胞生物^[1], 在浮游植物中占据非常重要地位, 对海洋生态系统的物质循环和能量流动具有重大贡献^[2]。在遇到不良环境时, 有些甲藻会失去鞭毛形成不动的休眠细胞——甲藻包囊沉入海底^[3]。甲藻包囊有孢粉质壁^[4], 对外界环境的干扰有一定的抵抗力^[5], 可以长达数年甚至更长时间在沉积物中保持活性^[6]。目前世界上大约发现 2 000 种甲藻, 其中有 200 多种可以形成相应的包囊^[7], 包囊在周围环境相对适宜时会重新萌发进入上层水体^[8], 这

极大地增强了甲藻种群的延续能力。包囊大量萌发极易造成区域内相关藻华的发生, 因此包囊常被称为藻华的“种源”^[9]。在藻华爆发的后期, 沉积物中的包囊会有所增加^[10-11], 这也为下一次藻华的爆发奠定了基础。

藻华通常是指水体中的藻类大量繁殖从而达到一定密度的现象^[12], 有时又被称为赤潮。藻华的爆发有时会给周围的海洋环境造成严重的破坏^[13], 影响海洋养殖业的发展^[14-15], 甚至会威胁人类的生命健

收稿日期: 2019-03-27; 修回日期: 2019-05-18

基金项目: 天津市自然科学基金资助项目(17JCZDJC40000); 教育部长江学者奖励计划资助项目(T2014253)

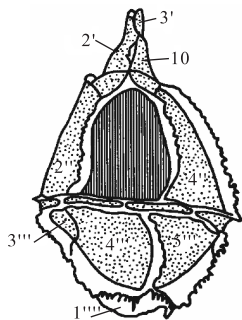
作者简介: 孙 军(1972—), 男, 甘肃华亭人, 教授, phytoplankton@163.com

康^[16-17]. 藻华的爆发与相关区域水体环境的变化有很大关系,尤其是水体交换能力较为薄弱的区域,极易造成水体中营养物质含量过高,引起浮游植物的大量增殖,进而使海水颜色发生变化,出现赤潮现象. 包囊可以在一定程度上反映上层水体富营养化的演变^[18-19],同时还可以对富营养化区域或工业污染区进行区分^[20]. 为了更好地了解调查区域的环境变化及相关影响因素,研究者逐渐加强对沉积物中包囊的研究^[21-22],试图通过探索甲藻藻华爆发的机制,提高对藻华的防治能力.

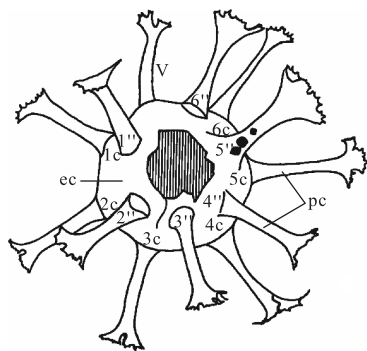
本文主要简介甲藻包囊的起源,系统梳理甲藻包囊的相关基础术语,对近年国内外甲藻包囊分子生物学、生理生态学等方面的研究进行简要回顾,并对包囊与上层浮游植物的相互关系进行探索,为甲藻包囊之后的研究提供基础知识,期望引起国内学者对该领域的关注.

1 甲藻包囊的基本概念

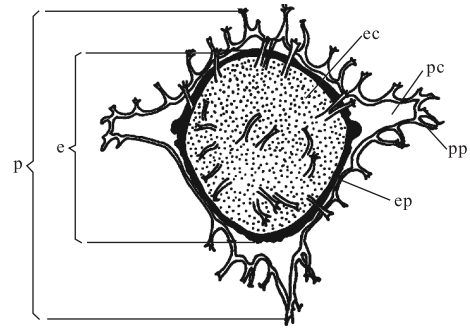
甲藻包囊可以帮助甲藻躲避恶劣的生存环境,许多甲藻都以休眠孢子的方式保留至今,故包囊的存在为藻种的生存、延续与扩散提供了可能性^[23-25]. 休眠孢子主要分为 3 种类型(图 1^[26]): 似包囊(proximate cyst)、刺包囊(chorate cyst)和穴包囊(cavate cyst).



(a) 似包囊 (proximate cyst)



(b) 刺包囊 (chorate cyst)



(c) 穴包囊 (cavate cyst)

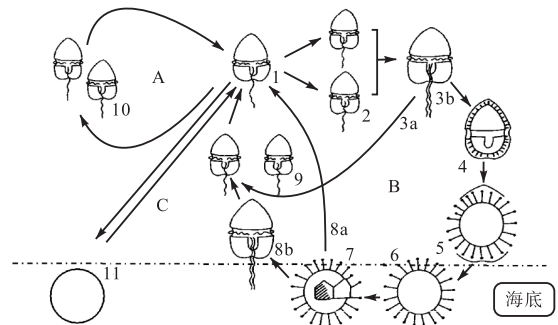
V. 腹突; ec. 内腔; pc. 围腔; e. 内包囊; p. 围包囊; ep. 内膜; pp. 围膜

图 1 甲藻包囊及类甲板方程

Fig. 1 Cysts of dinoflagellates and their paratabulation

似包囊即包囊与营养细胞具有完全相同的甲板形态;刺包囊的孢子壁上有分枝和管状突起,外壁和内壁紧密相接;穴包囊跟刺包囊区别之处在于外壁和内壁不紧密相接.

部分甲藻在整个生活史的过程中会因不同的因素形成两种不同类型的包囊(图 2^[27]),即暂时性包囊和休眠包囊.



(A) 无性生活史阶段: 1. 浮游性营养细胞; 10. 二分分裂; 11. 临时性不动孢子. (B) 有性生活史阶段: 2. 配子对; 3a. 减数分裂; 3b. 游动合子; 4、5. 包囊形成过程; 6. 休眠孢子; 7、8a. 包囊萌发过程; 8b. 游动合子; 9. 浮游性营养细胞

图 2 产生游动合子的典型甲藻生活史

Fig. 2 Life history of dinoflagellates producing planozygote

暂时性包囊,是当水体中的营养细胞遭遇到强烈的冲击、骤然的温度变化、突然爆发的过高的生物量等不适宜其持续生长的环境变化时,营养细胞就会立即采取相应的措施——形成暂时性包囊沉入海底沉积物中. 形成的暂时性包囊的包囊壁较薄^[7],内部的营养物质与营养细胞的差异性不大,因此在周围环境变得相对适宜时,暂时性包囊能够在较短的时间内萌发进入水体. 但若将暂时性包囊长时间处于不良环境中,其是否会失去活力而不再萌发目前还不清楚.

休眠包囊,是营养细胞在进行有性生殖阶段遭遇

到恶劣的环境变化,游动合子会形成相应的休眠孢子沉入海底。休眠包囊具有一定的休眠期,休眠期约为2周到几个月不等^[28]。休眠期内的包囊即使周围环境适宜其生长,也不能萌发。休眠期过后,只要环境适宜,休眠包囊就可以萌发重新进入上层浮游植物群体中^[29]。休眠包囊可以在特殊的环境如低氧、高沉降条件下保存较长时间^[30],故对海洋环境的追溯与重建具有重要意义^[31]。

2 研究方法

包囊的分布与水底沉积物的类型具有一定的相关性^[32],包囊在淤泥和黏土占优势的地方含量较多,在粒径较大的沉积物中含量相对较少^[33],因此在获取样品时要根据实验需求选择相应的采集设备(抓斗式采泥器、重力采泥器、柱状样品采泥器),从而提高采集效率。包囊在沉积物中密度相对较低,在分析样品之前需要先对沉积物进行分离和浓缩。筛网过滤法^[34]和孢粉学方法^[35]是目前用的较多的分离方法,前者需要根据包囊的大小选择相应的网筛孔径,据以往研究发现大部分包囊的大小在30~65 μm^[36],所以一般会选择20 μm和80 μm两种孔径的网筛。孢粉学方法则需要用盐酸、氢氟酸等化学试剂对样品先进行初步的处理,由于受实验中相关化学试剂的影响,经过该方法分离得到的包囊一般不适合再次进行萌发实验^[37]。在早期的调查中,调查者也曾利用多钨酸钠(SPT)对沉积物中的包囊进行分离^[38],但在之后的研究中发现该方法在一定程度上会影响包囊的萌发率,且对包囊的形态造成影响。综上,筛网过滤法是目前较为可靠的一种处理方法^[39]。

不同类型的甲藻一般形成的包囊形态有所差异,因此对于包囊分类鉴定的方法主要是利用显微镜观察来分析包囊的形状、大小、包囊壁、附属物及古口等^[40-42]。电子显微镜相较于光学显微镜更为精细,可以将两者相结合,确保实验结果的准确性^[43]。但显微镜观察也存有一定的弊端:(1)传统的显微镜观察往往依赖于研究者自身知识经验,存有一定的不准确性。(2)同种营养细胞会因环境的影响产生不同形态的包囊^[44],这就为依赖包囊形态进行分类带来了困难。(3)形态相似的包囊也会形成不同类型的营养细胞^[45],这就需要对其进行挑取、培养、纯化,增加了研究者的工作任务。为了弥补传统显微镜观察方法存在的不足,人们不断尝试运用分子生物学的方法对包囊进行鉴定与分析,并取得了较好的结果^[46-47]。Gao

等^[48]利用基于高通量测序的宏条形码技术发现在调查区域不同季节不同站位的包囊的丰度与分布有较大差异,并且其利用超声波清洗尽可能除去包囊中的污染物,以提高分子鉴定的成功率^[49]。目前,研究者往往先利用电子显微镜及光学显微镜对包囊进行初步了解,然后再运用分子生物学方式对包囊进行深入分析^[50-51]。三者的有效结合,有利于区域新种的发现,也极大提高了实验数据的可靠性。

3 甲藻包囊的起源与发展

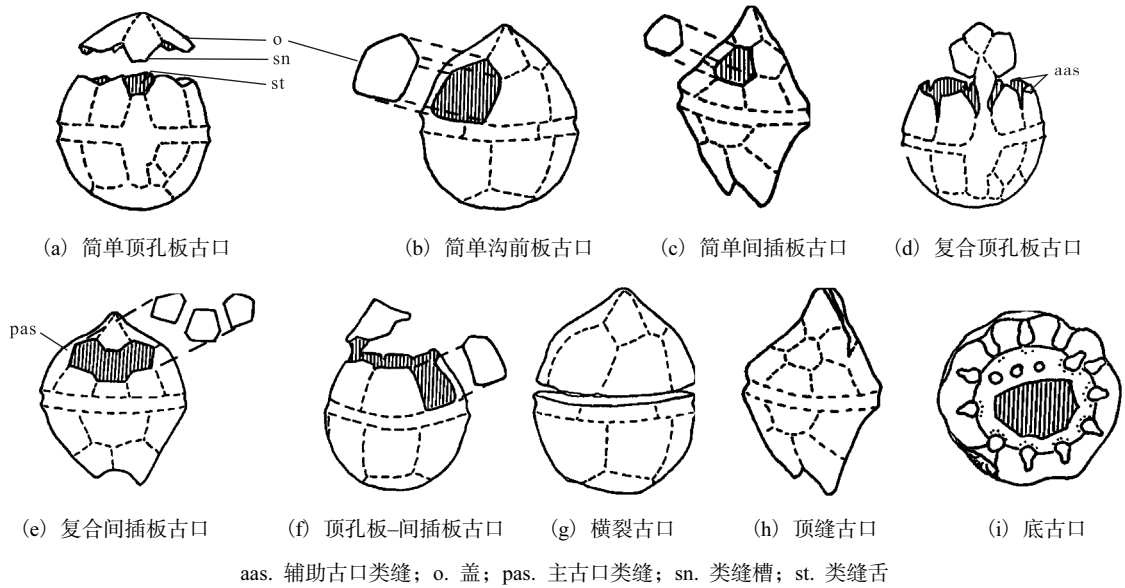
3.1 甲藻包囊的起源

甲藻化石最早出现于白垩纪的火石碎片中^[52],而化石包囊最早发现于志留纪时期^[53],要比甲藻化石早5个世纪。起初,孢粉学家只对包囊进行相关的研究,而并没有将其与甲藻联系在一起。直到Evitt通过“archoepyle(古口)”的观察将包囊与甲藻联系在一起^[54],才真正开启了现代甲藻包囊的研究。之后,人们又在研究中发现配子的结合可以形成相应的包囊,进而将包囊与有性生殖联系在一起,完善了包囊与浮游植物的关系^[55-56]。

甲板术语的出现为包囊的研究提供了便利,最初,研究者在对包囊进行描述时所使用的术语较为繁杂^[57],为了方便记录,Sarjeant与Downie于1966年对相关术语进行了较为一致的划分,结束了之前混乱的局面^[58]。在之后的发展中,研究者又根据实验的需求不断进行增添与完善^[59],让人们对包囊与其营养细胞有了更为准确的认识。尤其是Sarjeant对之前未区分的类型增添了9种新的定义后,使得包囊的相关描述更为准确^[60],为之后的研究带来很大的便利。

古口,即包囊的萌发孔,主要由副甲板脱落或横沟、甲板等产生的裂缝形成^[61]。依赖于包囊古口的所在位置,研究者对现有包囊的古口进行类型的划分:顶生(apical)、间生(intercalary)、沟前生(precingular)、复合型(combination)、混杂型(miscellaneous)(图3^[59,62])。早期对古口进行分类时,没有明确划分未覆盖副板块的裸甲藻类,为了弥补这一缺陷,Matsuoka与Fukuyo于2000年又重新对古口进行较为详细的定义,形成了完善的现代甲藻包囊的萌发孔类型(图4^[28])。通过对古口的研究,可以对包囊的类型进行鉴定与划分,也可以通过参与萌发孔的副甲板的数量得到系统发育的趋势,如顶孔板古口主要出现在三叠纪,从白垩纪开始,萌发孔开始由一个以上的甲板组成,之后萌发孔开始变为复合

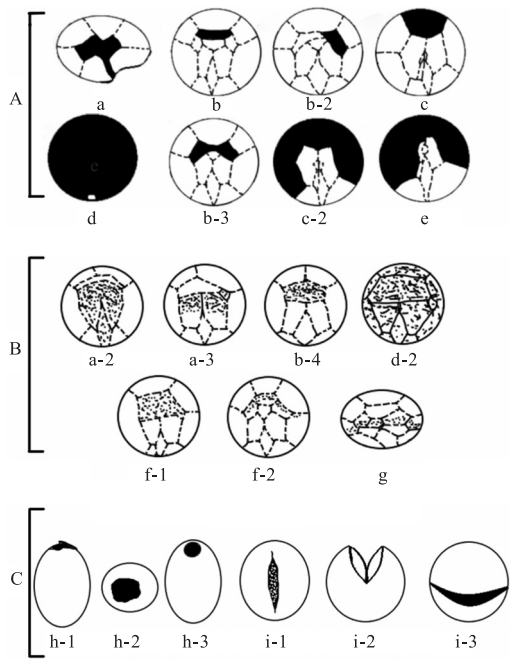
型,直到新世纪才开始出现外包型包裹^[63].



aas. 辅助古口类缝; o. 盖; pas. 主古口类缝; sn. 类缝槽; st. 类缝舌

图3 甲藻古口的类型

Fig. 3 Archeopyle types



(A) 显口型(saphopylic archeopyle): a. 顶生型; b. 间生型; c. 沟前型; d. 外包型; e. 顶生/间生/沟前型. (B) 中间型(theropylic archeopyle): f. 顶生/间生型; g. 结合型. (C) 隐口型(cryptopylic archeopyle): h. 洞状口; i. 裂缝口

图4 现代甲藻包裹萌发孔类型和形状

Fig. 4 Types and shapes of archeopyle of modern dinoflagellate cysts

在初步完成对古口划分后,有研究者利用古口与相应的包裹甲板将包裹划分为7大谱系(Lineage):角藻系(Ceratioid Lineage)、旋甲藻系(Cyclonephellium Lineage)、裸甲藻系(Dinogymnium Lineage)、膝

沟藻系(Gonyaulacysta Lineage)、微角藻系(Nannoceratopsis Lineage)、多甲藻系(Peridinioid Lineage)、结节甲藻系(Tuberculodinium Lineage)^[53]. 不同时期的环境有所差异,其主要的包裹组成也有所差别.

目前所知在三叠纪时期甲藻包裹仅在卡尼阶与瑞提阶有所发现,主要以原多甲藻类为主. 到侏罗纪时期,包裹进化相对趋于稳定. 该时期根据其存有的包裹划分为9个带及5个亚带,包裹的主要特点为拥有较少的副壳板及简单的沟前型古口. 虽然侏罗纪时期的包裹在一定程度上不及白垩纪及新生代时期的包裹那样富集,但其较三叠纪时期包含包裹的区域已有所增加^[53].

白垩纪时期的包裹根据其存有情况也分为9个带及5个亚带,虽与侏罗纪时期具有相同数量的带与亚带,但其包含的内容却有所差异. 在白垩纪的早期,具厚壁的膝沟藻类出现,代表了对浅海环境的适应性. 也许是因为白垩纪后期海洋环境及气候的变化,裸甲藻系(Dinogymnium Lineage)的出现仅限于白垩纪后期^[53].

在第三纪,膝沟藻系(Gonyaulacysta Lineage)在群落的组合占据主要地位,且结节甲藻系(Tuberculodinium Lineage)在古第三纪开始出现. 古第三纪中的膝沟藻系(Gonyaulacysta Lineage)主要含有心球藻属(Cordosphaeridium)、膝沟藻属(Gonyaulacysta)、口盖藻属(Operculodinium)、刺甲藻属

(*Spiniferites*) 及管球藻属 (*Hystrichosphaeridium*) 等. 无论是在古第三纪还是新第三纪的化石中, 都未发现角藻系的踪迹, 故说明在第三纪相关物种没有形成相应的包囊. 沉积物中包囊的多样性在渐新世出现了明显的下降, 这对后期包囊的多样性也造成了一定的影响, 所以在新第三纪中多甲藻类的多样性也出

现下降趋势. 在新第三纪, 占据主要优势的膝沟藻系中某些物种的丰度出现较大的变化, 这可能与该时期的环境有一定的相关性^[53]. 利用这 7 大谱系, 研究者对中生代与新生代时期出现的包囊进行区域的划分 (表 1^[53]), 之后的研究者多利用其划分对古海洋环境进行调查^[64-65].

表 1 中生代与新生代包囊分布带

Tab. 1 Dinocyst concurrent range zones in the Mesozoic and Cainozoic

地质年代学划分		带(代表种)	亚带(代表种)	已知分布		
第三纪	新第三纪	上新世	<i>Achomosphaera ramulifera</i>	意大利		
		中新世	后期	<i>Hystrichosphaeropsis obscurum</i> <i>Polysphaeridium pastielsi</i>	意大利; 司考田沙洲, 大浅滩, 加拿大东部	
			中期	<i>Lejeunifallax-Xenicodinium hispidum</i>	司考田沙洲, 大浅滩, 加拿大东部; 德国(不确定)	
			前期	<i>Cordosphaeridium cantharellum</i>	司考田沙洲, 大浅滩, 加拿大东部; 佛罗里达外岸, 美国	
	古第三纪	渐新世	中-后期	<i>Chiropteridium dispersum-Samlandia chlamydophora</i>	<i>Cordosphaeridium funiculatum-Thalassiphora pelagica</i>	德国; 佛罗里达外岸, 美国
			前期		<i>Deflandrea heterophlycta</i>	司考田沙洲, 大浅滩, 加拿大东部; 佛罗里达外岸, 美国
		始新世	后期	<i>Areosphaeridium diktyoplokos</i> <i>Pentadinium laticinctum</i>	英格兰南部; 司考田沙洲, 大浅滩, 加拿大东部; 佛罗里达外岸, 美国; 南美洲; 澳大利亚东南部; 南极洲	
			中期	<i>Membranilarnacia ursulae-Tanyosphaeridium ellipticum</i>	英格兰; 司考田沙洲, 大浅滩, 加拿大东部; 佛罗里达外岸, 美国	
			前期	<i>Homotryblium tenuispinosum-Spiniferites septatus</i>	英格兰, 德国, 比利时, 西班牙; 司考田沙洲, 大浅滩, 加拿大东部; 佛罗里达外岸, 墨西哥湾岸区, 美国	
			古新世	后期	<i>Deflandrea speciosa-Wetzeliella parva</i>	英格兰, 德国, 西班牙; 司考田沙洲, 大浅滩, 加拿大东部; 佛罗里达外岸, 美国; 澳大利亚
	前期	<i>Deflandrea diebeli-Palaeoperidinium pyrophorum</i>		丹麦, 德国; 司考田沙洲, 大浅滩, 加拿大东部; 加利福尼亚, 阿拉巴马州, 美国; 澳大利亚; 俄罗斯		
	白垩纪	后期	马斯里奇特阶	<i>Dinogymnium euclaensis</i>	比利时, 丹麦, 荷兰; 司考田沙洲, 大浅滩, 加拿大东部; 德克萨斯州, 加利福尼亚, 美国	
			坎佩尼阶	<i>Odontochitina operculata</i>	英格兰南部; 司考田沙洲, 大浅滩, 加拿大东部; 亚伯达, 加拿大; 德克萨斯州, 美国	
			桑托阶	<i>Hystrichosphaeridium truncigerum</i>	英格兰南部; 司考田沙洲, 大浅滩, 加拿大东部	
科尼亚克阶			<i>Callaiosphaeridium asymmetricum</i> <i>Oligosphaeridium pulcherrimum</i>	英格兰南部; 司考田沙洲, 大浅滩, 加拿大东部		
土伦阶			<i>Surculosphaeridium longifurcatum</i>	大浅滩, 司考田沙洲, 加拿大东部		
塞诺曼阶			<i>Cleistosphaeridium polypes</i>	英格兰; 司考田沙洲与大浅滩, 加拿大东部		

续表

地质年代学划分			带(代表种)	亚带(代表种)	已知分布			
白垩纪	前期	阿尔必阶	中-后期	<i>Spinidinium cf. vestitum</i>	<i>Xenascusceratioides-Carpodinium obliquicostatum</i>	巴黎盆地, 法国; 英格兰		
			前期		<i>Protoellipsoidinium spino-cristatum</i>	巴黎盆地, 法国		
		尼奥克姆阶	阿普第阶		<i>Systematophora schindewolfi-Deflandrea perlucida</i>		法国南部; 英格兰; 司考田沙洲, 大浅滩, 加拿大东部	
				巴列姆期		<i>Tenuaanaphrissa</i>	欧洲; 斯科舍海盆, 大浅滩, 加拿大东部	
				欧特里夫期		<i>Phoberocysta neocomica</i>	<i>Ctenidodinium elegantulum</i>	欧洲; 司考田沙洲, 大浅滩, 加拿大东部
				贝里阿斯期-凡兰吟期			<i>Biorbifera johnewingi-Cribroperidinium orthoceras</i>	欧洲; 司考田沙洲, 大浅滩, 加拿大东部; 加利福尼亚, 美国; 大西洋
侏罗纪	后期	波特兰阶		<i>Lanternasportula-Belodinium dysculum</i>		英格兰南部, 保加利亚; 司考田沙洲, 加拿大东部		
		基米里支阶	中-后期	<i>Gonyaulacysta cladophora</i>	<i>Gonyaulacysta perforans</i>	英格兰南部		
			前期		<i>Endoscrinium luridum-Stephanelytron scarburghense</i>	英格兰南部, 苏格兰, 法国		
		牛津阶	后期	<i>Gonyaulacysta jurassica</i>	<i>Systematophora orbifera</i>	英格兰南部		
			中期		<i>Adnatosphaeridium filamentosum</i>	英格兰南部		
			前期		<i>Polystephanephorus calathus-Hystrichosphaeridium polonicum</i>	英格兰南部		
		中期	卡洛夫阶	后期	<i>Adnatosphaeridium aemulum</i>	英格兰南部, 波兰		
				前期	<i>Adnatosphaeridium caulleryi</i>	英格兰南部		
			巴通阶		<i>Ctenidodinium ornatum</i>		德国西北部, 法国, 英格兰南部; 司考田沙洲, 大浅滩, 加拿大东部	
			巴柔阶		<i>Pareodinia ceratophora</i>		大浅滩, 司考田沙洲, 加拿大东部; 加拿大西部; 加拿大北极区	
			前期	托尔阶 普林斯巴阶		<i>Nannoceratopsis gracilis</i>		欧洲西北部(德国, 英格兰); 大浅滩, 纽芬兰, 加拿大东部; 加拿大北极区
				矽缪尔阶 赫特唐阶		<i>Dapcodinium priscum</i>		丹麦
三叠纪	后期	瑞提阶		<i>Rhaetogonyaulax rhaetica</i>		英格兰西南部, 奥地利; 北海(不确定)		
		诺利阶		未知		未知		
		卡尼阶		<i>Shublikodinium arcticum</i>		阿拉斯加州		

为了适应甲藻孢囊的最新研究, Matsuoka^[4]对海洋中较为重要的甲藻孢囊进行孢粉学与生物学名称的结合, 并将其划分为 6 大类: 膝沟藻类孢囊(Gonyaulacoid Group)、类结节类孢囊(Tuberculodinioid Group)、钙质类孢囊(Calcoidinellid Group)、裸甲藻类孢囊(Gymnodinioid Group)、原多甲藻类孢囊(Protoperidinioid Group)、翼甲藻类孢囊(Diplopsalid Group), 这也是目前应用比较广泛的分类标准. 王朝晖^[61]在此概念的基础上对重要甲藻孢囊的孢粉学名称与生物学名称的对应关系进行完善, 使之后的研究者更容易对甲藻孢囊进行区分. 甲藻孢囊是由相应的甲藻在不良环境中所形成的, 其甲藻具有自养型、异养型等类型. 膝沟藻类孢囊(Gonyaulacoid Group)、

类结节类孢囊(Tuberculodinioid Group)、钙质类孢囊(Calcoidinellid Group)属于自养型的甲藻孢囊, 而原多甲藻类孢囊(Protoperidinioid Group)、翼甲藻类孢囊(Diplopsalid Group)属于异养型甲藻孢囊. 裸甲藻类孢囊(Gymnodinioid Group)相对复杂, 其中既包含自养型, 也包含异养型^[61].

在历史的演替中, 孢囊共出现 3 次较为完整的“生长周期”, 在孢囊含量最为丰富的指数期, 海洋环境可能发生了较大的改变, 不再适宜营养细胞的生长, 从而导致沉积物中出现大量的孢囊. 在不同的历史发展时期, 孢囊的适应能力有所差别, 沉积物中占据主导地位的孢囊种类与数量也有所差异, 研究者可以通过对沉积物中优势孢囊来调查古海洋环境的变

化.通过对包囊“生长周期”及优势种的研究,可以更好地分析出古海洋环境中主要的更替事件,有利于对古海洋环境进行追溯与重建.

3.2 国内外研究现状

到目前为止,国外对甲藻包囊各方面的相关研究较为完善,对包囊的研究一般集中在野外的调查实验与室内培养实验.研究发现,包囊的萌发与形成受周围环境因素的影响,众多环境因素中以温度、营养盐、光照对包囊的影响尤为重要.包囊的萌发需要合适的温度,当温度达到适合包囊萌发的要求时,其才有可能顺利萌发成营养细胞^[66].休眠包囊一般具有一定的休眠期,不同类型的休眠包囊其休眠期一般不同且较为固定,但有时温度的变化会导致休眠期的改变^[67],进而影响包囊的萌发时间.温度除了能够影响包囊的生理机制外,还能够影响其最终分布^[68].营养盐中 N、P 两种元素被普遍认为是影响藻种生长的重要因子^[69],在包囊的形成与萌发中也占有重要的地位^[70].两者对于包囊的影响存在一定的差异,对于链状亚历山大藻(*Alexandrium catenella*)来说,N 限制更能诱导其包囊的萌发^[71].海冰在哈得逊湾内可以作为调控海水黑暗时间长短的因素,研究者发现黑暗时间的长短不但对适应黑暗的异养型包囊没有产生任何影响,对当地依赖光照生长的自养型包囊也没有任何影响^[72].除上述环境因素外,盐度与包囊也具有一定的相关性,Silvever 等^[42]在对波罗的海中甲藻包囊物种的多样性进行调查时发现包囊的多样性与盐度呈现明显的正相关性,Zonneveld 等^[73]综合世界范围内的 2405 样品数据及相关文献,还发现沉积物中包囊的分布与温度、盐度、底层氧浓度等环境因素之间都呈正相关性.在进行室内实验时,人们有时难以从众多包囊中挑取出活性包囊.为了方便实验,Coyne 等^[74]成功运用特定 mRNA 对沉积物中的活性包囊进行鉴定,从而方便对沉积物中的死亡包囊与活性包囊进行区分.Erdner 等^[75]利用实时荧光定量 PCR 成功地对沉积物中的亚历山大藻的包囊进行了计数与分析,并证明该方法适用于每立方厘米包囊数量 ≥ 10 的沉积物.多环旋沟藻(*Cochlodinium polykrikoides*)因在亚洲及北美地区形成有害藻华而著名^[76],但因其包囊的形态还存有一定的疑问,限制了对多环旋沟藻进一步调查,选用荧光原位杂交法可以准确地检测出其所形成的包囊,极大地提高了实验效率^[77].

中国对甲藻包囊的研究起步相对较晚^[78],但取得的成果却不容小觑.齐雨藻等^[79]、王朝晖等^[80]、顾

海峰等^[81]多位学者先后对中国沿海表层沉积物进行相关调查,中国沿海甲藻包囊的种类与描述不断增加与更新^[82-84].王朝晖等^[85]对中国沿海 10 个海域或港口进行采样研究,其中共发现 14 属 61 种,并为中国的包囊记录增添了 17 个新种.顾海峰等^[86]对中国沿海亚历山大藻属(*Alexandrium*)进行调查,为中国亚历山大藻属(*Alexandrium*)物种增添了 7 种新纪录.顾海峰等^[45]在 2011 年对中国沿海的包囊种类进行较为全面的调查,发现记录的甲藻包囊共有 25 属 67 种,其中原多甲藻属占据主要优势.黄琳在 2012 年对东、黄海沉积物中包囊的研究发现,近三十年来调查区域的富营养化现象日趋严重^[87].海区的富营养化除了与沉积物中甲藻包囊的组成有关^[88],也与自养型甲藻包囊的生产力具有一定的相关性^[89].海底沉积物中的包囊有时会受上层水体运动的影响.例如,对黄海的样品进行调查中首次发现高生物量的刺果口盖藻(*Operculodinium centrocarpum*)包囊,研究推测形成这种现象的主要原因可能与该海域的冷水团及长江的径流动态相关^[90].受环境条件的限制,野外调查实验具有一定的局限性,不能够很好地了解包囊整个生活史的影响因素和变化情况,为了更好地了解包囊的生活习性以及上层环境的相互关系,研究者近几年来开始加强在室内实验,通过多种方式探索包囊及其营养细胞的特点.顾海峰等^[91]通过分子手段对双锥原多甲藻(*Protoperidinium biconicum*)和矮胖原多甲藻(*Protoperidinium humile*)建立了新的包囊与外壁的关系.也有研究运用多种物理、化学方式对锥状斯氏藻包囊进行处理,发现外部环境对包囊的萌发活性^[92].顾海峰等^[93]研究了东海沉积物中未钙化的包囊的萌发情况,并对其进行了相关分子实验,最终发现其为一株新种.通过室内外实验的相互结合,影响甲藻包囊萌发的各种影响因素也逐渐被了解,但由于包囊自身存有一定的复杂性,加之实验技术、条件等众多因素的影响,外界条件及包囊自身的应对机理等方面还需进一步探索.

4 甲藻包囊与上层水体的关系

休眠包囊的萌发存在两种相对应的机制.第一种机制:度过强制性休眠期的包囊在良好的外界环境下便能萌发形成营养细胞;第二种机制:季节对休眠包囊萌发的影响^[94].沉积物中包囊的大量萌发极易造成水体中营养细胞的大量增加,进而引发藻华现象.藻华的发生主要包括 4 个过程:存有藻华类孢子

→适宜条件下进行分裂繁殖→大量增殖成藻华→一定环境下产生包裹^[95],由此可知包裹与藻华频繁发生存有一定的相关性. 诱发甲藻藻华发生的因素有许多,主要包括水体富营养化^[96]、温度^[97]、盐度等. 一旦藻华爆发不但会对海洋环境、水中生物造成伤害,甚至还会威胁人类的生命健康^[98]. 即使在未发生藻华时期,包裹与上层的浮游植物之间就存在一定的联系,Elshanawany 等^[99]曾在研究甲藻包裹分布时发现在未发生赤潮时期,多边舌甲藻(*Lingulodinium machaerophorum*)与水体中的蓝藻呈现正相关性. 在赤潮鼎盛时期,浮游植物过度消耗周围环境中的营养物质会导致沉积物中暂时性包裹和休眠包裹都具有不同程度的增加^[100]. 甲藻包裹的存在是区域甲藻春季藻华反复爆发的一个重要因素,Nagai 等^[101]曾注意到藻华消失时的温度与包裹形成存有某种联系,换言之,包裹的形成与藻华的消失具有一定的关系.

有害甲藻包裹主要是指可以形成有害藻华危害生态系统和自身能产生毒素的包裹,据统计,全球范围内大约有 22 种,其中我国就存有约 18 种^[102]. 这些有害甲藻包裹的存在不但对水体中的生物造成危害,而且会通过食物链威胁人类的生命安全^[12]. 为了加强对有害包裹的研究,Perini 等^[103]发现利用实时荧光定量核酸扩增检测系统(qPCR)可以对沉积物中有害包裹进行定量分析,这为进一步准确了解有害包裹的各种特性提供了坚实基础.

甲藻藻华的爆发可以帮助甲藻包裹扩大其自身地理分布,当某海域发生藻华时,水体中的甲藻营养细胞就会随着海风的扰动、水流的走向来拓宽自身的分布范围,也就变相地拓展了甲藻包裹的分布地理位置,为下一次更大范围甲藻藻华的爆发埋下了隐患. 除了在海底沉积物中存有甲藻包裹,在上层水体中也可能存在少数还未来得及沉入水底的残余包裹. 由于水体中的包裹极少,所以大部分的调查者在研究包裹时仅仅对沉积物中的包裹进行定量定性,从而忽略其在水体中的存在,造成了数据的不完整性,故在分析相关数据时存有少许的误差. 要想更为准确地反映调查海域甲藻包裹的组成,应该将其对应的上层水体中的少数包裹也进行定量定性分析,这样才能更全面地了解调查区域的环境变化状况.

5 展 望

虽然对于包裹及相关甲藻的研究已相对完善,但

其中仍存有一些问题:(1)对包裹的准确分类与鉴定是分析各种因素的重要前提,但因多种实验条件的限制,对于沉积物中损坏、未萌发的包裹难以进行明确的划分与命名,给实验带来一定困难.(2)包裹的形成与萌发除了与周围的环境因素具有很大的相关性外,与自身内部复杂的生理机制也存有一定的联系,但人们在调查时往往忽略对包裹内部的生理机制探索.(3)全世界范围内不断发现新的甲藻包裹类型,所以到目前为止对包裹的种类还没有一个较为明确的统计.

今后研究方向:(1)包裹作为甲藻生命周期中的重要组成部分,被普遍认为是藻华发生和消失的重要指示标志. 通过对包裹野外的调查研究可以一定程度上加深对藻华的了解,有利于改进藻华的减灾措施. 因此,包裹不再局限于古生物的研究,而在海洋生态学、生物学方面也应引起广泛关注. 为了加深对包裹的了解,研究者在积极开展野外调查实验的同时,也应不断增强实验室内的生理生态学研究,利用分子生物学对包裹进行准确的鉴定及生理生化的探究,从而更加准确地把握包裹各种生理机制,对其生存、扩散以及与周围环境相互作用有一个较为全面的掌握.(2)室内的培养实验虽然能对环境因素与包裹的相互关系进行科学的研究,并得出两者的相关性,但对于真正的野外环境来说,包裹的形成与萌发是受多种因素共同作用的,为了能够对包裹的各种机制进行全面了解,研究者应增长野外调查的时间,从而得到更为准确的现场结果.(3)由于环境、技术等方面的限制,研究者对于包裹的调查区域多集中于沿岸区域地带,对于外海的调查研究相对较少,这可能会造成部分甲藻包裹还未被发现,因此今后应不断将调查区域向外海扩展.

参考文献:

- [1] Fensome R A. A classification of living and fossil dinoflagellates[J]. *Micropaleontology*, Special Publication, 1993, 7: 1-351.
- [2] 孙军,郭术津. 甲藻的异养营养型[J]. *生态学报*, 2011, 31(20): 6270-6286.
- [3] Kremp A, Rengefors K, Montresor M. Species-specific encystment patterns in three Baltic cold-water dinoflagellates: The role of multiple cues in resting cyst formation[J]. *Limnology and Oceanography*, 2009, 54(4): 1125-1138.

- [4] Matsuoka K. Eutrophication process recorded in dinoflagellate cyst assemblages: A case of Yokohama Port, Tokyo Bay, Japan[J]. *Science of the Total Environment*, 1999, 231 (1) : 17–35.
- [5] Versteegh G J M, Blokker P. Resistant macromolecules of extant and fossil microalgae[J]. *Phycological Research*, 2004, 52 (4) : 325–339.
- [6] Lewis J, Harris A, Jones K J, et al. Long-term survival of marine planktonic diatoms and dinoflagellates in stored sediment samples[J]. *Journal of Plankton Research*, 1999, 21 (2) : 343–354.
- [7] Bravo I, Figueroa R I. Towards an ecological understanding of dinoflagellate cyst functions[J]. *Microorganisms*, 2014, 2 (1) : 11–32.
- [8] Anderson D M. Effects of temperature conditioning on development and germination of *Gonyaulax tamarensis* (Dinophyceae) hypnozygotes[J]. *Journal of Phycology*, 1980, 16 (2) : 166–172.
- [9] Dale B. Dinoflagellate resting cysts: Benthic plankton. [M]//Fryxell G A. *Survival Strategies of the Algae*. Cambridge : Cambridge University Press , 1983 : 69–136.
- [10] Anderson D M, Keafer B A, McGillicuddy Jr D J, et al. Initial observations of the 2005 *Alexandrium fundyense* bloom in southern New England: General patterns and mechanisms[J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2005, 52 (19/20/21) : 2856–2876.
- [11] Garcés E, Bravo I, Vila M, et al. Relationship between vegetative cells and cyst production during *Alexandrium minutum* bloom in Arenys de Mar harbour (NW Mediterranean) [J]. *Journal of Plankton Research*, 2004, 26 (6) : 637–645.
- [12] 丁德文, 刘胜浩, 刘晨临, 等. 孢囊及其与赤潮爆发关系的研究进展[J]. *海洋科学进展*, 2005, 23 (1) : 1–10.
- [13] Roset J, Gibello A, Aguayo S, et al. Mortality of rainbow trout [*Oncorhynchus mykiss* (Walbaum)] associated with freshwater dinoflagellate bloom [*Peridinium polonicum* (Woloszynska)] in a fish farm[J]. *Aquaculture Research*, 2002, 33 (2) : 141–145.
- [14] 张传松, 王江涛, 朱德弟, 等. 2005 年春夏季东海赤潮过程中营养盐作用初探[J]. *海洋学报: 中文版*, 2008, 30 (3) : 153–159.
- [15] Park T G, Lim W A, Park Y T, et al. Economic impact, management and mitigation of red tides in Korea[J]. *Harmful Algae*, 2013, 30 : S131–S143.
- [16] Bravo I, Garcés E, Diogène J, et al. Resting cysts of the toxigenic dinoflagellate genus *Alexandrium* in recent sediments from the Western Mediterranean coast, including the first description of cysts of *A. kutnerae* and *A. peruvianum*[J]. *European Journal of Phycology*, 2006, 41 (3) : 293–302.
- [17] Van Dolah E R, Paolisso M, Sellner K, et al. Employing a socio-ecological systems approach to engage harmful algal bloom stakeholders[J]. *Aquatic Ecology*, 2016, 50 (3) : 577–594.
- [18] McGillicuddy Jr D J, Signell R P, Stock C A, et al. A mechanism for offshore initiation of harmful algal blooms in the coastal Gulf of Maine[J]. *Journal of Plankton Research*, 2003, 25 (9) : 1131–1138.
- [19] Dale B. Eutrophication signals in the sedimentary record of dinoflagellate cysts in coastal waters[J]. *Journal of Sea Research*, 2009, 61 (1) : 103–113.
- [20] Dale B. Marine dinoflagellate cysts as indicators of eutrophication and industrial pollution: A discussion[J]. *Science of the Total Environment*, 2001, 264 (3) : 235–240.
- [21] Mertens K N, Gu H F, Takano Y, et al. The cyst-theca relationship of the dinoflagellate cyst *Trinovantedinium pallidifulvum*, with erection of *Protoperidinium louisianensis* sp. nov. and their phylogenetic position within the Conica group [J]. *Palynology, Geoscience & Man*, 2017, 41 (2) : 183–202.
- [22] Bringué M, Thunell R C, Pospelova V, et al. Physicochemical and biological factors influencing dinoflagellate cyst production in the Cariaco Basin[J]. *Biogeosciences*, 2018, 15 (8) : 2325–2348.
- [23] 黄海燕, 陆斗定, 夏平, 等. 2006—2007 年冬季长江口海域甲藻孢囊的分布及其与环境的关系[J]. *生态学报*, 2010, 30 (20) : 5569–5576.
- [24] Anderson D M, Wall D. Potential importance of benthic cysts of *Gonyaulax tamarensis* and *G. excavata* in initiating toxic dinoflagellate blooms[J]. *Journal of Phycology*, 1978, 14 (2) : 224–234.
- [25] Kremp A. Effects of cyst resuspension on germination and seeding of two bloom-forming dinoflagellates in the Baltic Sea[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2001, 216 (1) : 57–66.
- [26] Williams G L. Dinocysts : Their classification, biostratigraphy and palaeoecology[M]//Ramsay A T S. *Oceanic Micropalaeontology*, Vol. 2. London: Academic Press. 1977: 1231–1325.

- [27] Tomas C R. Identifying Marine Phytoplankton[M]. San Diego: Academic Press, 1997.
- [28] Matsuoka K, Fukuyo Y. Technical Guide for Modern Dinoflagellate Cyst Study[R]. Tokyo: WEATPAC-HAB/ WESTPAC/IOC, 2000.
- [29] 肖咏之. 中国沿海甲藻孢囊分类、分布和孢囊形成动力学研究[D]. 广州:暨南大学, 2001.
- [30] Thibodeau B, de Vernal A, Mucci A. Recent eutrophication and consequent hypoxia in the bottom waters of the Lower St. Lawrence Estuary: Micropaleontological and geochemical evidence[J]. Marine Geology, 2006, 231(1): 37–50.
- [31] Prebble J G, Crouch E M, Carter L, et al. An expanded modern dinoflagellate cyst dataset for the Southwest Pacific and Southern Hemisphere with environmental associations[J]. Marine Micropaleontology, 2013, 101(3): 33–48.
- [32] Yang A, Hu Z, Tang Y. Solid sand particle addition can enhance the production of resting cysts in dinoflagellates[J]. Journal of Oceanology and Limnology, 2018, 36(2): 273–280.
- [33] Anderson D M, Fukuyo Y, Matsuoka K. Cyst methodologies[J]. Manual on Harmful Marine Microalgae, Monographs on Oceanographic Methodology, 2003, 11: 165–190.
- [34] Satta C T, Anglès S, Garcés E, et al. Dinoflagellate cysts in recent sediments from two semi-enclosed areas of the Western Mediterranean Sea subject to high human impact[J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 2010, 57(3/4): 256–267.
- [35] Price A M, Gurdebeke P R, Mertens K N, et al. Determining the absolute abundance of dinoflagellate cysts in recent marine sediments III: Identifying the source of *Lycopodium* loss during palynological processing and further testing of the *Lycopodium* marker-grain method[J]. Review of Palaeobotany and Palynology, 2016, 226: 78–90.
- [36] 王朝晖, 齐雨藻. 甲藻孢囊在长江口海域表层沉积物中的分布[J]. 应用生态学报, 2003, 14(7): 1039–1043.
- [37] Krueger A M, McCarthy F M G. Great Canadian Lagerstätten 5. Crawford Lake: A Canadian Holocene lacustrine konservat-lagerstätte with two-century-old viable dinoflagellate cysts[J]. Geoscience Canada, 2016, 43(2): 123–132.
- [38] Bolch C J S. The use of sodium polytungstate for the separation and concentration of living dinoflagellate cysts from marine sediments[J]. Phycologia, 1997, 36(6): 472–478.
- [39] 刘磊, 王朝晖, 郭鑫, 等. 不同处理方法对沉积物中甲藻孢囊计数与萌发的影响[J]. 海洋环境科学, 2018, 37(1): 8–13.
- [40] Satta C T, Anglès S, Garcés E, et al. Dinoflagellate cyst assemblages in surface sediments from three shallow Mediterranean lagoons (Sardinia, North Western Mediterranean Sea) [J]. Estuaries and Coasts, 2014, 37(3): 646–663.
- [41] Gu H F, Luo Z H, Krock B, et al. Morphology, phylogeny and azaspiracid profile of *Azadinium poporum* (Dinophyceae) from the China Sea[J]. Harmful Algae, 2013, 21: 64–75.
- [42] Silveira S, Andersen T J, Ribeiro S, et al. Influence of surface salinity gradient on dinoflagellate cyst community structure, abundance and morphology in the Baltic Sea, Kattegat and Skagerrak[J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2015, 155: 1–7.
- [43] Gu H F, Liu T T, Vale P, et al. Morphology, phylogeny and toxin profiles of *Gymnodinium inusitatum* sp. nov., *Gymnodinium catenatum* and *Gymnodinium microreticulatum* (Dinophyceae) from the Yellow Sea, China[J]. Harmful algae, 2013, 28: 97–107.
- [44] Mertens K N, Ribeiro S, Bouimetarhan I, et al. Process length variation in cysts of a dinoflagellate, *Lingulodinium machaerophorum*, in surface sediments: Investigating its potential as salinity proxy[J]. Marine Micropaleontology, 2009, 70(1/2): 54–69.
- [45] 顾海峰, 刘婷婷, 蓝东兆. 中国沿海甲藻孢囊研究进展[J]. 生物多样性, 2011, 19(6): 779–786.
- [46] Mertens K N, Yamaguchi A, Kawami H, et al. *Archaeoperidinium saanichi* sp. nov.: A new species based on morphological variation of cyst and theca within the *Archaeoperidinium minutum* Jörgensen 1912 species complex[J]. Marine Micropaleontology, 2012, 96/97: 48–62.
- [47] Ribeiro S, Lundholm N, Amorim A, et al. *Proto-peridinium minutum* (Dinophyceae) from Portugal: Cyst-theca relationship and phylogenetic position on the basis of single-cell SSU and LSU rDNA sequencing[J]. Phycologia, 2010, 49(1): 48–63.
- [48] Gao Y, Dong Y, Li H, et al. Influence of environmental factors on spatial-temporal distribution patterns of dinoflagellate cyst communities in the South China

- Sea[J]. Marine Biodiversity, 2019, 49(2): 769–781.
- [49] Gao Y, Fang H, Dong Y, et al. An improved method for the molecular identification of single dinoflagellate cysts[J]. PeerJ, 2017, 5: e3224.
- [50] Gu H F, Luo Z H, Wang Y, et al. Diversity, distribution, and new phylogenetic information of calcareous dinoflagellates from the China Sea[J]. Journal of Systematics and Evolution, 2011, 49(2): 126–137.
- [51] 顾海峰, 王艳. 中国沿海甲藻两个新记录属: 脆杆藻属和易碎藻属[J]. 植物分类学报, 2007, 45(6): 828–840.
- [52] Ehrenberg C G. Über das Massenverhältniss der jetzt lebenden kiesel-infusorien und über ein neues infusorien-conglomerat als polirschiefer von jastraba in ungar [M]. Berlin: Druckerei der Königlichen Akademie der Wissenschaften, 1838.
- [53] Ramsay A T S. Oceanic Micropalaeontology, Vol. 2[M]. London: Academic Press, 1977.
- [54] Evitt W R. Observations on the morphology of fossil dinoflagellates[J]. Micropaleontology, 1961, 7(4): 385–420.
- [55] Stosch H A. La signification cytologique de la «cyclose nucléaire» dans le cycle de vie des Dinoflagellés[J]. Bulletin de la Société Botanique de France, 1972, 119(s1): 201–211.
- [56] von Stosch H A. Observations on vegetative reproduction and sexual life cycles of two freshwater dinoflagellates, *Gymnodinium pseudopalustre* Schiller and *Woloszynskia apiculata* sp. Nov.[J]. British Phycological Journal, 1973, 8(2): 105–134.
- [57] Evitt W R. A discussion and proposals concerning fossil dinoflagellates, hystrichospheres, and acritarchs, II[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1963, 49(3): 298–302.
- [58] Downie C, Sarjeant W A S. The Morphology, Terminology and Classification of Fossil Dinoflagellate Cysts[R]. Oxford: British Museum, 1966: 10–17.
- [59] Evitt W R. Dinoflagellate studies II. The archeopyle. Stanford University[J]. Publications, Geological Sciences, 1967, 10(3): 1–83.
- [60] Sarjeant W A S. Dinoflagellate cyst terminology: A discussion and proposals[J]. Canadian Journal of Botany, 1982, 60(6): 922–945.
- [61] 王朝晖. 中国沿海甲藻孢囊与赤潮研究[M]. 北京: 海洋出版社, 2007.
- [62] Wall D, Dale B. Living hystrichosphaerid dinoflagellate spores from Bermuda and Puerto Rico[J]. Micropaleontology, 1970, 16(1): 47–58.
- [63] Streng M, Hildebrand-Habel T, Willems H. A proposed classification of archeopyle types in calcareous dinoflagellate cysts[J]. Journal of Paleontology, 2004, 78(3): 456–483.
- [64] Pross J, Brinkhuis H. Organic-walled dinoflagellate cysts as paleoenvironmental indicators in the Paleogene; a synopsis of concepts[J]. Paläontologische Zeitschrift, 2005, 79(1): 53–59.
- [65] Oosting A M, Leereveld H, Dickens G R, et al. Correlation of Barremian-Aptian (mid-Cretaceous) dinoflagellate cyst assemblages between the Tethyan and Austral realms[J]. Cretaceous Research, 2006, 27(6): 792–813.
- [66] Rengefors K, Anderson D M. Environmental and endogenous regulation of cyst germination in two freshwater dinoflagellates[J]. Journal of Phycology, 1998, 34(4): 568–577.
- [67] Fischer A D, Brosnahan M L, Anderson D M. Quantitative response of *Alexandrium catenella* cyst dormancy to cold exposure[J]. Protist, 2018, 169(5): 645–661.
- [68] Elshanawany R, Zonneveld K, Ibrahim M I, et al. Distribution patterns of recent organic-walled dinoflagellate cysts in relation to environmental parameters in the Mediterranean Sea[J]. Palynology, 2010, 34(2): 233–260.
- [69] Hecky R E, Kilham P. Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: A review of recent evidence on the effects of enrichment[J]. Limnology and Oceanography, 1988, 33: 796–822.
- [70] Anderson D M, Kulis D M, Binder B J. Sexuality and cyst formation in the dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis*: Cyst yield in batch cultures[J]. Journal of Phycology, 1984, 20(3): 418–425.
- [71] Figueroa R I, Bravo I, Garcés E. Effects of nutritional factors and different parental crosses on the encystment and excystment of *Alexandrium catenella* (Dinophyceae) in culture[J]. Phycologia, 2005, 44(6): 658–670.
- [72] Heikkilä M, Pospelova V, Hochheim K P, et al. Surface sediment dinoflagellate cysts from the Hudson Bay system and their relation to freshwater and nutrient cycling[J]. Marine Micropaleontology, 2014, 106(1): 79–109.
- [73] Zonneveld K A F, Marret F, Versteegh G J M, et al. Atlas of modern dinoflagellate cyst distribution based

- on 2405 data points[J]. Review of Palaeobotany and Palynology, 2013, 191: 1–197.
- [74] Coyne K J, Craig C S. Molecular approaches to the investigation of viable dinoflagellate cysts in natural sediments from estuarine environments[J]. The Journal of Eukaryotic Microbiology, 2005, 52(2): 90–94.
- [75] Erdner D L, Percy L, Keafer B, et al. A quantitative real-time PCR assay for the identification and enumeration of *Alexandrium* cysts in marine sediments[J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 2010, 57(3/4): 279–287.
- [76] Kudela R M, Gobler C J. Harmful dinoflagellate blooms caused by *Cochlodinium* sp.: Global expansion and ecological strategies facilitating bloom formation[J]. Harmful Algae, 2012, 14: 71–86.
- [77] Hattenrath-Lehmann T K, Zhen Y, Wallace R B, et al. Mapping the distribution of cysts from the toxic dinoflagellate *Cochlodinium polykrikoides* in bloom-prone estuaries by a novel fluorescence in situ hybridization assay[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2016, 82(4): 1114–1125.
- [78] Shaozhi M, Harland R. Quaternary organic-walled dinoflagellate cysts from the South China sea and their paleoclimatic significance[J]. Palynology, 1993, 17(1): 47–65.
- [79] Qi Y Z, Hong Y, Zheng L, et al. Dinoflagellate cysts from recent marine sediments of the South and East China Seas[J]. Asian Marine Biology, 1996, 13: 87–103.
- [80] Wang Z H, Qi Y Z, Lu S H, et al. Seasonal distribution of dinoflagellate resting cysts in surface sediments from Changjiang River Estuary[J]. Phycological Research, 2004, 52(4): 387–395.
- [81] 顾海峰, 方琦, 李瑞香, 等. 长江口甲藻孢囊的初步研究[J]. 海洋与湖沼, 2004, 35(5): 413–423.
- [82] Gu H F, Luo Z H, Zeng N, et al. First record of *Pentapharsodinium* (Peridinales, Dinophyceae) in the China Sea, with description of *Pentapharsodinium dalei* var. *aciculiferum*[J]. Phycological Research, 2013, 61(4): 256–267.
- [83] Luo Z H, Gu H F, Krock B, et al. *Azadinium dalianense*, a new dinoflagellate species from the Yellow Sea, China[J]. Phycologia, 2013, 52(6): 625–636.
- [84] Zeng N, Gu H F, Smith K F, et al. The first report of *Vulcanodinium rugosum* (Dinophyceae) from the South China Sea with a focus on the life cycle[J]. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research, 2012, 46(4): 511–521.
- [85] Wang Z H, Matsuoka K, Qi Y Z, et al. Dinoflagellate cysts in recent sediments from Chinese coastal waters[J]. Marine Ecology, 2004, 25(4): 289–311.
- [86] Gu H F, Zeng N, Liu T T, et al. Morphology, toxicity, and phylogeny of *Alexandrium* (Dinophyceae) species along the coast of China [J]. Harmful Algae, 2013, 27: 68–81.
- [87] 黄琳. 东、黄海海域沉积物中甲藻孢囊的生态分布特征及其与海区污染关系研究[D]. 广州: 暨南大学, 2012.
- [88] 王朝晖, 康伟. 柘林湾表层沉积物中甲藻孢囊的分布与浮游植物休眠体萌发研究[J]. 环境科学学报, 2014, 34(8): 2043–2050.
- [89] Lu X X, Wang Z H, Guo X, et al. Impacts of metal contamination and eutrophication on dinoflagellate cyst assemblages along the Guangdong coast of southern China[J]. Marine Pollution Bulletin, 2017, 120(1/2): 239–249.
- [90] Shin H H, Lim D, Park S Y, et al. Distribution of dinoflagellate cysts in Yellow Sea sediments[J]. Acta Oceanologica Sinica, 2013, 32(9): 91–98.
- [91] Gu H F, Liu T T, Mertens K N. Cyst-theca relationship and phylogenetic positions of *Protoperidinium* (Peridinales, Dinophyceae) species of the sections *Conica* and *Tabulata*, with description of *Protoperidinium shanghaiense* sp. nov.[J]. Phycologia, 2015, 54(1): 49–66.
- [92] 梁伟标. 不同物理及化学处理对锥状斯氏藻孢囊活性的影响[D]. 广州: 暨南大学, 2017.
- [93] Gu H F, Luo Z H, Liu T T, et al. Morphology and phylogeny of *Scrippsiella enormis* sp. nov. and *S. cf. spinifera* (Peridinales, Dinophyceae) from the China Sea[J]. Phycologia, 2013, 52(2): 182–190.
- [94] 顾海峰, 蓝东兆, 方琦, 等. 我国东南沿海亚历山大藻休眠孢囊的分布及萌发研究[J]. 应用生态学报, 2003, 14(7): 1147–1150.
- [95] 冯剑丰, 王洪礼, 孙景. 渤海赤潮预测的研究现状及展望[J]. 气象水文海洋仪器, 2004(1): 10–13.
- [96] Anderson D M, Glibert P M, Burkholder J M. Harmful algal blooms and eutrophication: Nutrient sources, composition, and consequences[J]. Estuaries, 2002, 25(4): 704–726.

- Clinical Oncology, 2014, 32 (8) : 745-751.
- [8] Kurosawa M, Okabe M, Hara N, et al. Reversal effect of itraconazole on adriamycin and etoposide resistance in human leukemia cells[J]. Annals of Hematology, 1996, 72 (1) : 17-21.
- [9] 王静, 许晓军, 周睿卿, 等. 伊曲康唑联合多柔比星对急性髓系白血病细胞增殖及凋亡的影响[J]. 中华医学杂志, 2015, 95 (4) : 299-305.
- [10] 谯时文, 肖婷婷, 彭强, 等. 白血病抑制因子受体在婴幼儿血管瘤组织中的表达及意义[J]. 泸州医学院学报, 2012, 35 (4) : 390-393.
- [11] 冉玉平, 徐小茜, 冉昕, 等. 伊曲康唑口服液治愈婴幼儿血管瘤 1 例: 皮肤镜监测血管瘤消退情况[J]. 中国皮肤性病杂志, 2017, 31 (1) : 45-47.
- [12] Sun Y, Gao C, Luo M, et al. Aspidin PB, a phloroglucinol derivative, induces apoptosis in human hepatocarcinoma HepG2 cells by modulating PI3 K/Akt/GSK3 β pathway[J]. Chemico-Biological Interactions, 2013, 201 (1/2/3) : 1-8.
- [13] 王志雄, 高剑文, 缪伟伟. 桑叶对肿瘤血管生成的影响[J]. 中国医药导报, 2014, 11 (25) : 22-25.
- [14] 中国侵袭性真菌感染工作组. 血液病/恶性肿瘤患者侵袭性真菌病的诊断标准与治疗原则(第五次修订版)[J]. 中华内科杂志, 2017, 56 (6) : 453-459.
- [15] 顾伟英, 贺白, 王彪, 等. 白血病与实体瘤重叠发生的临床特点与预后分析[J]. 中华内科杂志, 2012, 51 (11) : 894-896.
- [16] 金玲琴, 罗宏宾, 曹毅. 婴幼儿血管瘤药物治疗进展[C]// 中华中医药学会. 第十一次全国中医外治学术年会论文集, 2015.

责任编辑: 郎婧

(上接第 12 页)

- [97] Ralston D K, Keafer B A, Brosnahan M L, et al. Temperature dependence of an estuarine harmful algal bloom: Resolving interannual variability in bloom dynamics using a degree-day approach[J]. Limnology and Oceanography, 2014, 59 (4) : 1112-1126.
- [98] Landsberg J H. The effects of harmful algal blooms on aquatic organisms[J]. Reviews in Fisheries Science, 2002, 10 (2) : 113-390.
- [99] Elshanawany R, Zonneveld K A F. Dinoflagellate cyst distribution in the oligotrophic environments of the Gulf of Aqaba and northern Red Sea[J]. Marine Micropaleontology, 2016, 124 : 29-44.
- [100] Ishikawa A, Hattori M, Ishii K I, et al. In situ dynamics of cyst and vegetative cell populations of the toxic dinoflagellate *Alexandrium catenella* in Ago Bay, central Japan[J]. Journal of Plankton Research, 2014, 36 (5) : 1333-1343.
- [101] Nagai S, Matsuyama Y, Oh S J, et al. Effect of nutrients and temperature on encystment of the toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense* (Dinophyceae) [J]. Plankton Biology and Ecology, 2004, 51 (2) : 103-109.
- [102] 高养春, 董燕红, 李海涛, 等. 有害甲藻孢囊的分类鉴定研究进展[J]. 生物安全学报, 2016, 25 (4) : 238-254.
- [103] Perini F, Bastianini M, Capellacci S, et al. Molecular methods for cost-efficient monitoring of HAB (harmful algal bloom) dinoflagellate resting cysts[J/OL]. Marine Pollution Bulletin, 2018[2019-03-27]. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0025326X18304107>

责任编辑: 周建军