

DOI: 10.5846/stxb201312212994

宋书群, 李才文, 孙军. 夜光藻有性繁殖研究进展. 生态学报, 2016, 36(9): - .

Song S Q, Li C W, Sun J. Progress on studies of sexual reproduction in *Noctiluca scintillans*. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(9): - .

夜光藻有性繁殖研究进展

宋书群, 李才文¹, 孙 军^{2,3,*}

¹ 中国科学院海洋研究所, 海洋生态与环境科学重点实验室, 青岛 266071

² 天津科技大学, 海洋与环境学院, 天津 300457

³ 天津市海洋资源与化学重点实验室, 天津 300457

摘要: 夜光藻是全球最主要的赤潮生物之一, 也是我国近海常见的浮游甲藻。根据营养方式分为异养的红色夜光藻和混合营养的绿色夜光藻, 前者广泛分布于温带和亚热带近岸水域, 后者仅分布于热带西太平洋、阿拉伯海、阿曼湾和红海。夜光藻的生活史包括无性繁殖和有性繁殖过程。少部分营养细胞自发转变为配子母细胞, 启动了有性繁殖。每个配子母细胞可形成大量配子, 具有横沟、纵沟和 2 根鞭毛, 形态与裸甲藻接近。配子两两融合形成合子, 合子不经过休眠孢囊阶段直接发育成新的营养细胞。目前, 对配子母细胞形成的调控机制、合子发育的影响因素的认识还存在分歧。研究发现, 营养细胞经过一定次数的二分裂后都会转变为配子母细胞, 而配子的存在能够中止此过程, 使营养细胞继续进行二分裂。因此, 有性繁殖可能通过产生新个体对种群增长做出贡献, 还可能通过释放配子维持无性繁殖, 进而促进种群增长。配子在相模湾水域全年都有分布, 其丰度峰值与营养细胞丰度峰值同步或提前出现, 配子的大量出现可能是赤潮形成的必要条件。对有性繁殖的研究佐证了夜光藻在甲藻的系统进化中处于较为古老的地位。此外, 本文还简单介绍了研究夜光藻有性繁殖的主要方法, 回顾了国内的夜光藻研究, 并对相关研究进行了展望。

关键词: 夜光藻; 生活史; 有性繁殖; 配子母细胞; 配子

Progress on studies of sexual reproduction in *Noctiluca scintillans*

SONG Shuqun¹, LI Caiwen¹, SUN Jun^{2,3,*}

¹ Key Laboratory of Marine Ecology & Environmental Science, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China

² College of Marine and Environmental Sciences, Tianjin University of Science and Technology, Tianjin 300457, China

³ Tianjin Key Laboratory of Marine Resources and Chemistry, Tianjin University of Science and Technology, Tianjin 300457, China

Abstract: Current knowledge about sexual reproduction in *Noctiluca scintillans* is reviewed in this paper. *Noctiluca scintillans* is one of the most prominent “red tide” organisms found in all Chinese coastal waters. There are two forms, pink *Noctiluca* and green *Noctiluca*. The former is heterotrophic and broadly distributed in temperate and sub-tropical coastal waters. The latter contains a photosynthetic symbiont and can survive without an external food supply. It is mainly limited to the tropical west Pacific, parts of the Arabian Sea, the Gulf of Oman, and the Red Sea. The complete life cycle of *N. scintillans* consists of binary fission and sexual reproduction. A small fraction of trophonts transform into gametogenic cells, which undergo two successive nuclear divisions. The products of nuclear division migrate to the cell surface with a small amount of cytoplasm and further synchronously divide six to eight times. A large number of gametes, which possess some noctilucid-like characters, such as a transverse groove, a longitudinal groove, and two flagella, are released from the mother cell ghost. The zygote, which results from the fusion of two isogametes, gives rise to miniscule trophonts, which undergo

基金项目: 海洋公益性行业科研专项 (201005015-1, 201105021-03); 新世纪优秀人才支持计划 (NCET-12-1065); 国家自然科学基金 (41176136, 41276124); 山东省自然科学基金 (ZR2014DQ029)

收稿日期: 2013-12-21; **网络出版日期:** 2015- -

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: phytoplankton@163.com

change in shape and reduction in flagellum number and acquire a tentacle and crust. Gamete fusion in *N. scintillans* is not followed by formation of a non-motile resting cyst or by meiosis. To date, there is some controversy regarding the process of sexual reproduction, i.e., gametogenesis and the development from zygote to trophont. There is a strict program for the formation of gametogenic cells, which starts to operate in every cell after a defined number of binary fissions. However, the presence of gametes can reset this program and keep trophonts in binary fission instead of proceeding to gametogenesis. Sexual reproduction is common when populations are increasing but rare during population decline both in the field and in the culture. Thus, sexual reproduction is considered to contribute to the population growth of *N. scintillans*. Gametes were found all year round in coastal waters of Sagami Bay, and its peak abundance was observed to occur just before or at the same times as the peak abundance of the trophonts. It is suggested that sexual reproduction enhances the formation of *N. scintillans* “red tides,” as intensive multiplication may occur under high-density conditions. The primitiveness of the noctilucid flagellum can be regarded as an ancestral character of dinoflagellates. If the gametes are likely to reflect the primary attributes of trophonts, it could be concluded that *N. scintillans* is an ancestral form of dinoflagellates. The methodology of investigating this sexual reproduction, including collection and cultivation, observation by light microscopy, quantification of gametes, etc., is briefly introduced in this article. Studies on physiology, population dynamics, and bloom formation of *N. scintillans* in Chinese coastal waters are summarized, and future research topics are briefly discussed.

Key Words: *Noctiluca scintillans*; life cycle; sexual reproduction; gametogenic cell; gamete

夜光藻(*Noctiluca scintillans* (Macartney) Kofoed and Swezy = *Noctiluca miliaris* Surirayex Lamarek) 隶属于甲藻门(Dinophyta)、甲藻亚门(Dinophycidae)、甲藻纲(Dinophyceae) 裸甲藻亚纲(Gymnodiniphyceidae)、夜光藻目(Noctilucales)、夜光藻科(Noctiluaceae)、夜光藻属(*Noctiluca*)^[1], 是全球最主要的赤潮生物之一, 广泛分布于温带、亚热带和热带的近岸水域^[2-3], 是我国近海常见的浮游甲藻^[4]。夜光藻通过营养细胞的二分裂进行无性繁殖, 部分营养细胞转变为配子母细胞(gametogenic cell)产生大量配子(gamete)进行有性繁殖。目前对配子母细胞形成、配子融合和合子发育等有性繁殖过程的认识还存在分歧, 有性繁殖在夜光藻种群增长中的作用尚不明确^[2, 5-8]。研究夜光藻的有性繁殖过程, 有助于完善对其生活史的认识, 明确其种群增长模式和深入理解其赤潮形成机制, 还可以为甲藻的分类和进化研究提供线索。为此, 本文综述了夜光藻有性繁殖方面的研究成果与进展, 以期与国内相关研究工作的开展提供参考。

1 夜光藻的营养类型及其生态地理分布

夜光藻具有异养和混合营养两种营养类型, 通常根据其赤潮呈现的颜色, 将前者称为红色夜光藻(red *Noctiluca*), 后者称为绿色夜光藻(green *Noctiluca*)。红色夜光藻没有色素体, 是典型的吞噬营养型甲藻^[9], 能够摄食细菌、浮游植物、小型浮游动物(microzooplankton)、中型浮游动物(mesozooplankton)的卵和粪便、鱼卵等^[10-14]。绿色夜光藻细胞内共生一种绿藻门(Chlorophyta) 柄藻纲(Pedinophyceae) 的自养鞭毛藻——夜光柄胞藻(*Pedinomonas noctilucae* Sweeney)^[15], 在食物缺乏的环境中, 可以利用内共生藻的光合作用产物存活^[16], 但吞噬营养对其也很重要^[17-18]。

因为对温度的适应范围不同, 两种夜光藻呈现不同的地理分布特征。红色夜光藻适温范围为 10—25 °C, 广泛分布于温带和亚热带近岸水域, 在上升流、富营养化等高生产力水域丰度较高。而绿色夜光藻适温范围为 25—30 °C, 最早发现于热带西太平洋, 1980 年代以来分布范围逐步扩展到印度洋, 其在东南亚水域周期性爆发赤潮, 在阿拉伯海(Arabian Sea) 西北部和阿曼湾(Gulf of Oman) 也有大规模赤潮爆发的记录^[3]。

夜光藻种群数量的季节变化也呈现不同的模式。红色夜光藻在欧洲北海(North Sea)^[6, 19]、西班牙近海^[20]、日本的相模湾(Sagami Bay)^[21]、中国的大鹏湾^[22]和长江口^[23]等水域, 种群数量均在春季出现峰值, 夏季到冬季较低; 在澳大利亚东南近岸水域春、夏季的种群数量均较高, 秋、冬季降至 1 cell L⁻¹ 以下^[24]; 而在里

雅斯特湾(Gulf of Trieste)和马尔马拉海(Marmara Sea)种群数量分别在冬季和秋季形成高值^[25-26]。绿色夜光藻在马尼拉湾(Manila Bay)和越南近岸水域,春季种群数量最高,常爆发大规模赤潮^[27];在泰国湾(Gulf of Thailand)种群数量从5月到9月都处于较高水平,11月到次年2月较低^[28];在阿曼湾赤潮多发生在8、9月份^[3];而在孟加拉湾(Bay of Bengal)和阿拉伯海,种群数量高值出现在冬季^[3]。

夜光藻种群动态受到水文要素(温度、盐度等)^[29-30]、生物要素(叶绿素 *a*、中型浮游动物等)^[24, 31-32]和气象要素(风速、风向等)^[28, 33]的影响。因为其完全的异养生活习性,食物对红色夜光藻的生长尤为重要^[34],但在不同水域其影响有较大的差异^[3];绿色夜光藻的种群动态与季风密切相关^[28]。

2 夜光藻的有性繁殖

对夜光藻有性繁殖过程的研究始于1899年,Calkins 最早报道了夜光藻种群中偶尔出现的配子母细胞^[35]。1970年 Zingmark 描述了夜光藻配子的形成和融合过程,虽然没有观察到合子发育成营养细胞,但他相信配子经过融合最终能够产生新的营养细胞^[5]。这一观点受到了 Elbrächter 和 Qi 的质疑,他们认为自然种群中未发现夜光藻配子融合后形成营养细胞的证据,因此配子的命运依然未知^[2]。直到2006年,Fukuda 和 Endoh 报道了夜光藻合子的发育,描述了夜光藻的有性繁殖过程,完善了其生活史(图1)^[7]。

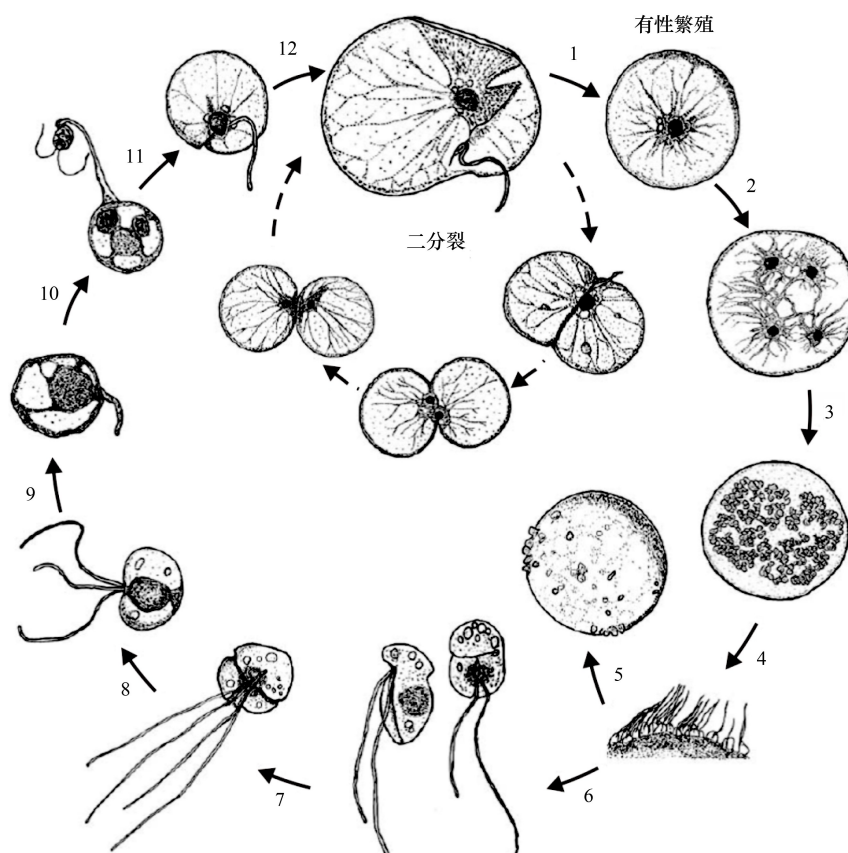


图1 夜光藻的生活史^[7]

Fig. 1 The complete life cycle of *Noctiluca scintillans*^[7]

1. 开始形成配子母细胞; 2. 发生2次核分裂; 3. 原配子在细胞表面分裂; 4. 原配子转变成配子; 5. 配子释放后母细胞死亡; 6. 具有2根鞭毛的同形配子; 7. 具有4根鞭毛的合子; 8. 合子开始发育, 鞭毛减少; 9. 合子发育过程, 外鞘、触手开始形成; 10. 触手形成, 具有摄食能力; 11. 合子发育成小型营养细胞; 12. 继续发育为成熟营养细胞

根据 Fukuda 和 Endoh 的观察,夜光藻的有性繁殖过程可分为如下阶段^[7]。部分营养细胞形态和结构发生一系列变化,细胞核靠近细胞表面。细胞核连续分裂2次,形成4个核子(nuclei),核子携带部分细胞质在

细胞表面形成原配子 (progamete), 这些突起最终将形成配子。核子继续分裂 6—8 次后, 可形成 4 簇共 256—1024 个原配子, 它们随后集中到母细胞某一部分表面, 形状变为半纺锤形。配子在原配子内成熟后释放到水体中, 具有鞭毛, 因此也称为游动孢子 (zoospore)。配子发生两两融合, 形成合子 (zygote)。合子失去鞭毛, 长出触手, 发生一系列变化后形成新的营养细胞, 体积较成熟营养细胞小。其中, 夜光藻配子母细胞的形成机制、配子融合和合子发育 (从合子到营养细胞) 过程存在一些争论, 还需要进一步研究。

2.1 配子母细胞的形成

夜光藻一小部分营养细胞停止摄食, 失去触手、胞口和食物泡等细胞器, 由茄形变为圆球形后转变为配子母细胞 (图 2A、2B), 启动了夜光藻的有性繁殖^[7]。配子母细胞在红色夜光藻自然种群中所占比例较小^[5, 36], 多在种群增长长期或者种群数量高时呈现峰值, 能达到 5% 左右^[6, 37]。配子母细胞在绿色夜光藻自然种群中出现频率较高, 泰国湾西南季风期间最大值超过 30%; 在室内培养绿色夜光藻的指数增长期也较常出现^[28]。

Sato 等发现夜光藻配子母细胞的形成受到严格的程序控制, 保持单细胞培养的夜光藻营养细胞经过 22—24 次的二分裂后, 所有子细胞都会转变成配子母细胞, 而且这一过程不会因为培养条件 (温度、盐度、光照、食物状况和 pH 值) 的改变而中止^[8]。但 Fukuda 和 Endoh 的实验不支持此观点, 他们发现配子母细胞的形成存在一定周期性, 并不会一直发生, 季节性因素可能触发配子母细胞的形成^[7]。绿色夜光藻的有性繁殖需要吞噬营养的支持, 泰国湾的绿色夜光藻在西南季风期间细胞大多具有食物泡, 有性繁殖旺盛, 而在东北季风期间细胞内食物泡极少, 配子母细胞较少出现^[28]。室内培养的纯自养绿色夜光藻在不投喂食物的情况下, 能进行正常的二分裂, 并长期存活, 但不能形成配子母细胞^[28]。

2.2 配子的形态结构与细胞融合

每个夜光藻配子母细胞在 24 小时内经过 8—10 次核分裂, 最终形成 256—1024 个配子^[2, 5], 呈半纺锤形, 其形态结构不同于营养细胞, 与裸甲藻较为接近 (图 2C)^[7]。配子没有甲板, 具有典型的横沟和纵沟。横沟较靠近配子顶部, 位于细胞 3/4 处, 纵沟在腹面与横沟相交, 略倾斜, 长度约占细胞的 4/5。纵沟与横沟交汇处着生 2 根不同长度的鞭毛, 依靠他们夜光藻配子可以像大部分甲藻一样螺旋游动, 也可以腹部紧贴营养细胞或培养皿爬行, 游动时较长的鞭毛控制方向, 较短的鞭毛产生推力。细胞核呈半球形, 位于细胞底部, 可被醋酸地衣红染色。配子顶部可观察到多个颗粒, 与营养细胞摄食绿藻后形成的油滴类似, 可能来自配子母细胞的细胞质, 可为不能进行胞吞 (endocytose) 的配子提供营养^[7]。

对配子形态结构的描述曾存在分歧, 主要在于鞭毛的数量。早期的研究多认为夜光藻配子具有 1 根鞭毛, 属于纵向鞭毛^[38]。周成旭和吴玉霖首次报道了具有 2 根鞭毛的配子^[37]。此外, 还有 3 根鞭毛和 4 根鞭毛的报道, Kofoid 和 Swezy 甚至描述了夜光藻配子的触手^[39]。Elbrächter 和 Qi 认为成熟的夜光藻配子只有 1 根长鞭毛, 具有多鞭毛的配子是细胞分裂不完全的结果^[2]; 而 Fukuda 和 Endoh 认为成熟的夜光藻配子都具有 2 根鞭毛, 单鞭毛配子是观察过程中鞭毛断裂或较短鞭毛蜷缩在横沟内造成的, 此前报道的“触手”可能是 2 根鞭毛并排制造的假象^[7]。

夜光藻配子能够发生两两融合, 两个配子接触后以腹面相接, 融合后细胞体积增大, 形成具有 2 个核的合子 (图 2D), 随后细胞核融合。合子呈纺锤形, 较深的纵沟从细胞中部延伸到底部, 具有 4 根鞭毛, 可能被误认为是四鞭毛配子^[5, 7, 37]。夜光藻配子发生融合的比例较低, 采自青岛湾的夜光藻在室内培养条件下, 有性繁殖过程发生融合的配子占有所有配子的比例仅为 1%—2%^[37]。

Zingmark 认为夜光藻产生同形配子 (isogamete), 同一配子母细胞产生的配子可以两两融合, 表明配子可能具有不同的交配型 (mating type), 因而夜光藻能够进行同宗生殖 (homothallism)^[5]。而 Schnepf 和 Drebes 认为夜光藻产生异形配子 (anisogamete), 包括配子母细胞释放的小配子 (microgamete) 和与营养细胞类似的大配子 (macrogamete)^[40], 不过 Fukuda 和 Endoh 指出表面贴附有配子的营养细胞可能被误认为大配子^[7]。

2.3 合子发育

夜光藻不同于其他甲藻, 有性繁殖不产生休眠孢囊 (resting cyst), 合子经过一系列形态和结构的变化直

接发育成新的营养细胞^[7, 41]。首先,鞭毛数量减少,横沟、纵沟消失,细胞变为纺锤形;然后,细胞核和细胞质接近细胞中心,与营养细胞类似;生成 2 根鞭毛,细胞开始变为球形;失去 1 根鞭毛,剩下的鞭毛略有增粗,细胞变得更圆,此时细胞具有微弱的运动能力,但没有摄食能力;细胞边缘变厚,形成外鞘;最后,长出触手,其末端可以分泌粘液帮助捕获食物。新形成的营养细胞较小,继续生长为成熟营养细胞,但触手的长度不发生变化(图 2E)。

甲藻休眠孢囊的萌发多伴随一次减数分裂,而夜光藻合子的发育过程中未发现细胞核的分裂,所以其营养细胞应为二倍体^[5, 7],与大多数甲藻的单倍体营养细胞不同^[42]。虽然有相当数量的配子能够两两融合,但合子发育形成的新营养细胞却非常少,Anderson 把合子的不完全发育归因于夜光藻未形成完全的两性分化^[43],而 Fukuda 和 Endoh 认为融合的配子来自同一个母细胞,近亲繁殖可能导致合子发育失败^[7],但这些观点都需要后续工作进行验证。

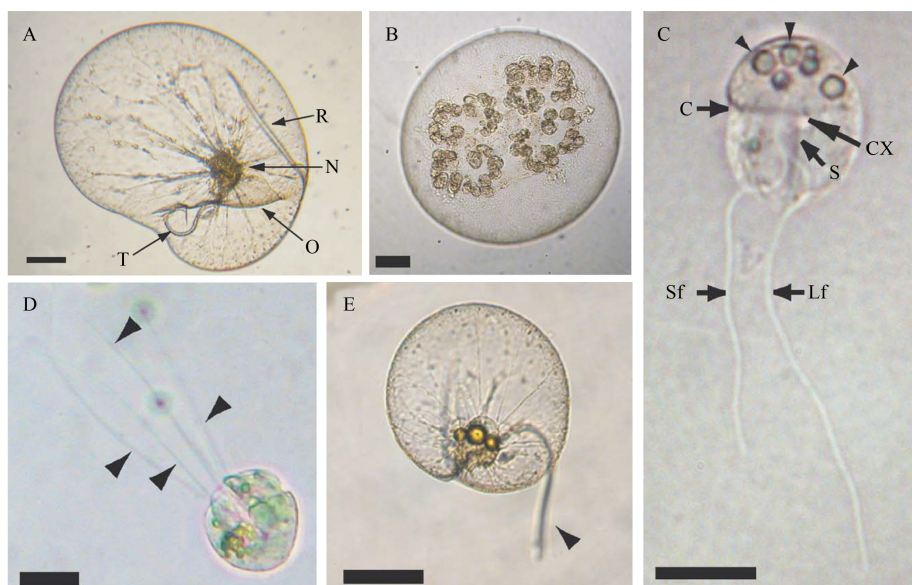


图 2 夜光藻的不同生活史阶段^[7]

Fig. 2 Different stages of life cycle of *Noctiluca scintillans*^[7]

(A): 营养细胞; (B): 配子母细胞; (C): 配子具有横沟, 纵沟和 2 根鞭毛; (D): 新形成的合子具有 4 根鞭毛; (E): 新形成的营养细胞个体较小, 触手相对较长. (A), (B) 和 (E) 标尺为 100 μm ; (C) 和 (D) 标尺为 10 μm .

3 有性繁殖对种群增长的贡献

红色夜光藻自然种群中有性繁殖发生的几率较低^[5, 36], 配子母细胞在种群衰退期很少出现, 但在种群增长长期所占比例较高, 水体中很高的配子丰度表明有性繁殖较为活跃^[6, 37, 44]。由于至今未在自然环境中发现夜光藻配子融合后发育成新一代个体的证据, 有性繁殖对种群增长的直接贡献尚不明确。周成旭和吴玉霖发现青岛湾夜光藻的二分裂个体和核分裂个体(配子母细胞)均在 3—5 月种群数量较高时呈现峰值, 但二分裂与夜光藻种群数量年际变动之间的关系更为密切, 他们据此认为二分裂是夜光藻种群增长的主要方式^[37]; 北海的研究也得到了相同的结论^[6]。

绿色夜光藻的有性繁殖与种群增长密切相关, 在自然种群的快速增长期和室内培养指数生长期配子母细胞频繁出现, Sriwoon 等认为这是绿色夜光藻旺盛生长的表现。他们基于实验室观察估算, 如果每个配子母细胞产生 512 个配子, 其中 10% 两两融合后发育成营养细胞, 2002 年 9 月在泰国湾某站位有性繁殖贡献的种群生长率达到 0.54 d^{-1} , 远远高于二分裂贡献的种群生长率 0.16 d^{-1} 。虽然 10% 的有性繁殖成功率仅是实验室观察的特例, 据此做出的估计可能不够准确, 但仍体现出有性繁殖在绿色夜光藻种群增长中的重要作用^[28]。

除了直接产生新个体,有性繁殖还能通过促进无性繁殖对种群增长做出贡献。Sato 等发现配子与营养细胞接触后,能够重启营养细胞经过一定次数二分裂全部转变为配子母细胞的程序,维持其有性繁殖,不过重启此程序的机制尚不清楚^[8]。Miyaguchi 等将夜光藻赤潮形成过程分为 3 个阶段:1) 适宜的水文和生物条件促进细胞丰度增加;2) 降雨和风引起的表层海水辐聚导致细胞聚积;3) 大量配子维持营养细胞的分二分裂,促进赤潮形成^[21]。可见,有性繁殖在夜光藻赤潮的形成中发挥重要作用。对相模湾夜光藻配子的定量研究发现,水体中全年(即使是未发现营养细胞的月份)都有分布,其丰度峰值较营养细胞丰度峰值提前或同步出现,2005 年 4 月达到 4.3×10^4 cell/L 的最大值,配子的大量出现可能是赤潮形成的必要条件^[44]。

4 夜光藻有性繁殖的研究方法

夜光藻有性繁殖的研究多以实验室培养株系为研究对象,现已实现夜光藻的室内长期培养。使用浮游生物网从自然水体中采集夜光藻,分离后用灭菌海水清洗除去周围杂质,置于培养基内培养。红色夜光藻的培养基可以使用灭菌海水,培养温度 20 °C,光源使用日光灯,光暗比 12 h:12 h,投喂绿藻(比如扁藻 *Platymonas* sp. 和杜氏藻 *Dunaliella tertiolecta*) 或硅藻作为饵料^[2, 7, 45]。绿色夜光藻的培养基为 Daigo IMK 培养基,培养温度 28 °C,光源使用日光灯,光暗比 14 h:10 h,纯自养株系不需投喂饵料,摄食株系可投喂杜氏藻^[7, 18]。

显微镜观察是研究夜光藻有性繁殖的主要方法。周成旭和吴玉霖将分离纯化的配子母细胞做成单个体悬滴片,直接进行显微镜观察和摄影^[37]。用 DAPI 染色后可以更好的观察配子母细胞核的变化,Fukuda 和 Endoh 认为活体细胞通透性差导致 DAPI 染色效果不理想,可以先用卡诺氏液(酒精:氯仿:醋酸=6:3:1)固定,再用苔红素进行染色^[7]。

此外,还可以通过分别计数自然种群中营养细胞、二分裂个体和配子母细胞,来研究夜光藻的有性繁殖及其与种群增长的关系^[28, 37]。不过,夜光藻配子的直径仅有 10—15 μm ,很难从形态上与其他藻类区分^[2],使用光学显微镜对其进行鉴定和计数存在一定困难。分子生物学技术的应用为定量研究夜光藻配子提供了可能,Miyaguchi 等选用夜光藻 18S rDNA 特异性片段作为模板,采用荧光定量 PCR 方法实现了对相模湾夜光藻配子的定量检测^[44]。

5 夜光藻的分类和系统进化地位

与其他甲藻相比,夜光藻具有如下特征:1) 个体大,营养细胞直径 200—2000 μm ;2) 吞噬营养无食物选择性;3) 捕食或分泌粘液滤食;4) 密度小,可被动上浮;5) 营养细胞为二倍体;6) 有性繁殖产生大量配子^[3]。由于营养细胞不具有典型甲藻的普遍特征,夜光藻曾被归为水母类。1873 年 Haeckel 提出应将夜光藻划为甲藻^[46],此后 Kofoid 经过详细观察营养细胞,将夜光藻划入新设立的夜光藻目^[47],亲缘关系与裸甲藻目接近,这一划分得到广泛接受。

上世纪 90 年代以来,分子生物学技术被用于研究夜光藻的系统进化地位。基于 LSU rDNA 和 SSU rDNA 的进化分析均发现夜光藻属于较为古老的甲藻物种^[48-49]。当选取更多物种分析夜光藻与甲藻的系统进化关系时,得到的结果受所选序列的影响完全相反,夜光藻可能较为古老,也可能是裸甲藻目中较新的一个分支^[50]。Fukuda 和 Endoh 认为配子反映了夜光藻一些较为原始或者古老的特征,夜光藻分化程度不高的 2 根鞭毛要比大部分甲藻分化明显的尾鞭型纵鞭和环绕于横沟内的扁平带状横鞭原始,因而夜光藻更为古老,它可能与大部分甲藻具有形态与其配子类似、共同的单倍体祖先^[1, 7]。基于 LCF 基因和 Hsp90 基因的系统进化分析也得到了相同的结果^[51-52]。

6 国内夜光藻研究的回顾与展望

我国夜光藻的研究起步较早,1933 年费鸿年报道了浙江近海的一次夜光藻赤潮,是我国赤潮的首次记录^[53]。作为 1970—1990 年代我国主要的赤潮生物,夜光藻相关研究得到广泛开展,并取得了丰硕成果。研

究内容包括生态分布、生理生态学、种群动力学、赤潮形成机制等;研究区域北起辽东湾、南至海南岛,几乎覆盖了中国近海所有水域,其中南海大鹏湾、长江口、浙江近海和胶州湾的研究较多^[22, 37, 54-60]。然而,有关夜光藻繁殖的研究相对较少,陈汉辉和杞桑^[36]、杞桑和李大勇^[61]研究了夜光藻的无性繁殖,周成旭和吴玉霖研究了夜光藻配子形成、配子融合和合子发育等有性繁殖过程,并探讨了青岛湾夜光藻二分裂个体、核分裂个体与种群动态的关系^[37]。目前,国内对夜光藻种群动态的研究较少关注其种群结构,很少区分营养细胞、二分裂个体和配子母细胞,对配子的定量研究尚未见报道,因而对在有性繁殖在种群增长中的作用了解较少。

近年来,水体富营养化日趋严重^[62],近海生态系统面临多重环境压力,夜光藻赤潮仍呈旺发态势。夜光藻赤潮导致鱼类因窒息而大量死亡,其消亡过程大量消耗溶解氧、并释放硫化氢等有毒物质,对水体环境造成破坏^[63]。此外,夜光藻大量繁殖能够强化食物网底层的营养循环,降低营养效率,间接影响渔业资源^[64];对硅藻和桡足类粪便的摄食、分解,不利于颗粒有机碳向底层输送,在一定程度上减弱了生物泵对 CO₂ 的封存^[65]。因此,夜光藻的相关研究,特别是种群动力学方面的研究,重新受到国内研究者的关注^[23, 30, 66-68]。

为更好的理解夜光藻的种群增长模式,亟需进一步开展夜光藻有性繁殖相关研究。分离纯化不同地理群体的营养细胞,研究其有性繁殖过程,探究配子母细胞的形成机制,比较异宗/同宗配子融合及合子发育的差异;关注夜光藻的种群结构,研究夜光藻营养细胞、二分裂个体、核分裂个体和配子的比例及数量变化,以评估有性繁殖在种群增长中的作用。这些研究工作的开展将有助于完善对夜光藻生活史的认识,明确夜光藻赤潮的形成机制,为研究多重环境压力下近海生态系统的演变提供参考。

参考文献 (References):

- [1] 孙军. 第八章: 甲藻门 // 钱树本, 刘东艳, 孙军. 海藻学. 青岛: 中国海洋大学出版社, 2005: 225-284.
- [2] Elbrächter M, Qi Y Z. Aspects of *Noctiluca* (Dinophyceae) population dynamics // Anderson D M, Cembella A D, Hallegraeff G M. Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms. Berlin: Springer-Verlag, 1998: 315-335.
- [3] Harrison P J, Furuya K, Gilbert P M, Xu J, Liu H B, Yin K, Lee J H W, Anderson D M, Gowen R, Al-Azri A R, Ho A Y T. Geographical distribution of red and green *Noctiluca scintillans*. Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 2011, 29(4): 807-831.
- [4] 林金美. 中国海浮游甲藻类多样性研究. 生物多样性, 1995, 3(4): 187-194.
- [5] Zingmark R G. Sexual reproduction in the dinoflagellate *Noctiluca miliaris* Suriray. Journal of Phycology, 1970, 6(2): 122-126.
- [6] Uhlig G, Sahling G. *Noctiluca scintillans*: Zeitliche Verteilung bei Helgoland und Räumliche Verbreitung in der Deutschen Bucht (Langzeitreihen 1970-1993). Berichte der Biologischen Anstalt Helgoland, 1995, 9: 1-127.
- [7] Fukuda Y, Endoh H. New details from the complete life cycle of the red-tide dinoflagellate *Noctiluca scintillans* (Ehrenberg) McCartney. European Journal of Protistology, 2006, 42(3): 209-219.
- [8] 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*. Experimental Cell Research, 1998, 245(2): 290-293.
- [9] 孙军, 郭术津. 甲藻的异养营养型. 生态学报, 2011, 31(20): 6270-6286.
- [10] 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. Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries, 1956, 22(2): 82-88.
- [11] Prasad R. A note on the occurrence and feeding habits of *Noctiluca* and their effects on the plankton community and fisheries. Proceedings of the Indian National Science Academy, 1958, 47(6): 331-337.
- [12] Buskey E J. Growth and bioluminescence of *Noctiluca scintillans* on varying algal diets. Journal of Plankton Research, 1995, 17(1): 29-40.
- [13] Kirchner M, Sahling G, Uhlig G, Gunkel W, Klings K W. Does the red tide-forming dinoflagellate *Noctiluca scintillans* feed on bacteria? Sarsia, 1996, 81: 45-55.
- [14] Nakamura Y. Biomass, feeding and production of *Noctiluca scintillans* in the Seto Inland Sea, Japan. Journal of Plankton Research, 1998, 20(11): 2213-2222.
- [15] Sweeney B M. *Pedinomonas noctilucae* (Prasinophyceae), the flagellate symbiotic in *Noctiluca* (Dinophyceae) in Southeast Asia. Journal of Phycology, 1976, 12(4): 460-464.
- [16] Hansen P J, Miranda L, Azanza R. Green *Noctiluca scintillans*: a dinoflagellate with its own greenhouse. Marine Ecology Progress Series, 2004,

275: 79-87.

- [17] Furuya K, Saito H, Sriwoon R, Omura T, Furio E E, Borja V M, Lirdwitayaprasit T. Vegetative growth of *Noctiluca scintillans* containing the endosymbiont *Pedinomonas noctilucae*. African Journal of Marine Science, 2006, 28(2): 305-308.
- [18] Saito H, Furuya K, Lirdwitayaprasit T. Photoautotrophic growth of *Noctiluca scintillans* with the endosymbiont *Pedinomonas noctilucae*. Plankton and Benthos Research, 2006, 1(2): 97-101.
- [19] Uhlig G, Sahling G. Long-term studies on *Noctiluca scintillans* in the German Bight population dynamics and red tide phenomena 1968—1988. Netherlands Journal of Sea Research, 1990, 25(1/2): 101-112.
- [20] Sautour B, Artigas L F, Delmas D, Herbland A, Laborde P. Grazing impact of micro- and mesozooplankton during a spring situation in coastal waters off the Gironde estuary. Journal of Plankton Research, 2000, 22(3): 531-552.
- [21] Miyaguchi H, Fujiki T, Kikuchi T, Kuwahara V S, Toda T. Relationship between the bloom of *Noctiluca scintillans* and environmental factors in the coastal waters of Sagami Bay, Japan. Journal of Plankton Research, 2006, 28(3): 313-324.
- [22] 黄长江, 齐雨藻, 杞桑, 吕颂辉, 江天久. 大鹏湾夜光藻种群的季节变化和分布特征. 海洋与湖沼, 1996, 27(5): 493-498.
- [23] Xu Z L. The inner-annual variations in *Noctiluca scintillans* abundance and eutrophication in Changjiang estuary. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2009, 40(6): 793-798.
- [24] Dela-Cruz J, Ajani P, Lee R, Pritchard T, Suthers I. Temporal abundance patterns of the red tide dinoflagellate *Noctiluca scintillans* along the southeast coast of Australia. Marine Ecology Progress Series, 2002, 236: 75-88.
- [25] Fonda-Umani S. Hydrology and “red tides” in the Gulf of Trieste (North Adriatic Sea). Oebalia, 1985, 11: 141-147.
- [26] Isinibilir M, Kideys A E, Tarkan A N, Yimaz I N. Annual cycle of zooplankton abundance and species composition in Izmit Bay (the northeastern Marmara Sea). Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2008, 78(4): 739-747.
- [27] Furuya K, Saito H, Sriwoon R, Vijayan A K, Omura T, Furio E E, Borja V M, Boonyapiwat S, Lirdwitayaprasit T. Persistent whole-bay red tide of *Noctiluca scintillans* in Manila Bay, Philippines. Coastal Marine Science, 2006, 30(1): 74-79.
- [28] Sriwoon R, Pholpunthin P, Lirdwitayaprasit T, Kishino M, Furuya K. Population dynamics of green *Noctiluca scintillans* (Dinophyceae) associated with the monsoon cycle in the upper gulf of Thailand. Journal of Phycology, 2008, 44(3): 605-615.
- [29] Tata K, Pithakpol S, Montani S. Seasonal variation in the abundance of *Noctiluca scintillans* in the Seto Inland Sea, Japan. Plankton Biology and Ecology, 2004, 51(1): 7-14.
- [30] 王雨, 叶又茵, 林茂, 陈兴群. 南海北部夜光藻种群的时空分布及其环境适应性. 生物多样性, 2012, 20(6): 685-692.
- [31] Kiørboe T, Titelman J. Feeding, prey selection and prey encounter mechanisms in the heterotrophic dinoflagellate *Noctiluca scintillans*. Journal of Plankton Research, 1998, 20(8): 1615-1636.
- [32] Murray S, Suthers I M. Population ecology of *Noctiluca scintillans* Macartney, a red-tide-forming dinoflagellate. Australian Journal of Marine and Freshwater Research, 1999, 50(3): 243-252.
- [33] Yin K. Influence of monsoons and oceanographic processes on red tides in Hong Kong waters. Marine Ecology Progress Series, 2003, 262: 27-41.
- [34] Lee J K, Hirayama K. Effects of salinity, food level and temperature on the population growth on *Noctiluca scintillans* (Macartney). Bulletin of the Faculty of Fisheries Nagasaki University, 1992, 71: 163-168.
- [35] Calkins G N. Mitosis in *Noctiluca miliaris* and its bearing on the nuclear relations of the Protozoa and Metazoa. Journal of Morphology, 1899, 15(3): 711-770.
- [36] 陈汉辉, 杞桑. 夜光藻摄食和营养繁殖的昼夜节律. 暨南大学学报, 1991, 12(3): 104-108.
- [37] 周成旭, 吴玉霖. 夜光藻的繁殖. 海洋与湖沼, 1994, 25(2): 162-165.
- [38] Höhlfeld I, Melkonian M. Ultrastructure of the flagellar apparatus of *Noctiluca miliaris* Suriray swarmers (Dinophyceae). Phycologia, 1995, 34(6): 508-513.
- [39] Kofoid C A, Swezy O. The Free-Living Unarmored Dinoflagellata. Memoirs of the University of California, 1921: 1-562.
- [40] Schnepf E, Drebes G. Anisogamy in the dinoflagellate *Noctiluca*? Helgolander Meeresuntersuchungen, 1993, 47: 265-273.
- [41] Taylor F J R. Phylum Dinoflagellata // Margulis L, Corliss J O, Melkonian M, Chapman D J. Handbook of Protoctista. Boston: Jones and Bartlett Publishers, 1990: 419-453.
- [42] Pfister A L. Dinoflagellate nuclei // Spector D L. Dinoflagellates. NY: Academic Press, 1984: 181-199.
- [43] Anderson A. The evolution of sexes. Science, 1992, 257(5068): 324-326.
- [44] Miyaguchi H, Kurosawa N, Toda T. Real-Time Polymerase Chain Reaction assays for rapid detection and quantification of *Noctiluca scintillans* zoospore. Marine Biotechnology, 2008, 10(2): 133-140.
- [45] 吴玉霖, 周成旭, 张永山. 夜光藻的室内培养. 海洋与湖沼, 1994, 25(2): 165-167.
- [46] Haeckel E. Natürliche Schöpfungsgeschichte. Berlin: George Reimer, 1873: xli+688.

- [47] Kofoid C A. A new morphological interpretation of the structure of *Noctiluca*, and its bearing on the status of the Cystoflagellata. University of California Publications in Zoology, 1920, 19: 317-334.
- [48] Lenaers G, C Scholin C, Bhaud Y, Saint-Hilaire D, Herzog M. A molecular phylogeny of dinoflagellate protists (Pyrrhophyta) inferred from the sequence of 24S rRNA divergent domains D1 and D8. Journal of Molecular Evolution, 1991, 32(1): 53-63.
- [49] Saunders G W, Hill D R A, Sexton J P, Andersen R A. Small-subunit ribosomal RNA sequences from selected dinoflagellates: testing classical evolutionary hypotheses with molecular systematic methods. Plant Systematics and Evolution, 1997, 11(Suppl.): 237-259.
- [50] Saldarriaga J F, Taylor F J R, Cavalier-Smith T, Menden-Deuer S, Keeling P J. Molecular data and the evolutionary history of dinoflagellates. European Journal of Protistology, 2004, 40(1): 85-111.
- [51] Fukuda Y, Endoh H. Phylogenetic analyses of the dinoflagellate *Noctiluca scintillans* based on β -tubulin and Hsp90 genes. European Journal of Protistology, 2008, 44(1): 27-33.
- [52] Liu L Y, Hastings J W. Two different domains of the luciferase gene in the heterotrophic dinoflagellate *Noctiluca scintillans* occur as two separate genes in photosynthetic species. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2007, 104(3): 696-701.
- [53] 梁松, 钱宏林, 齐雨藻. 中国沿海的赤潮问题. 生态科学, 2000, 19(4): 44-50.
- [54] Zou J Z, Dong L P, Qin B P. Preliminary studies on eutrophication and red tide problems in Bohai Bay. Hydrobiologia, 1985, 127(1): 27-30.
- [55] 林玉辉, 连光山. 福建海岸带夜光藻生态的初步研究. 台湾海峡, 1989, 8(3): 227-232.
- [56] 齐雨藻, 黄伟建, 邱璇鸿. 大鹏湾夜光藻种群动态的时间序列模型. 暨南大学学报, 1991, 12(3): 96-103.
- [57] 谢健, 李锦蓉, 吕颂辉, 程亲荣, 杨炼峰. 夜光藻赤潮与环境因子的关系. 海洋通报, 1993, 12(2): 1-6.
- [58] 周成旭, 吴玉霖, 邹景忠. 夜光藻的营养动力学. 海洋与湖沼, 1994, 25(2): 152-157.
- [59] Huang C J, Qi Y Z. The abundance cycle and influence factors on red tide phenomena of *Noctiluca scintillans* (Dinophyceae) in Dapeng Bay, the South China Sea. Journal of Plankton Research, 1997, 19(3): 303-318.
- [60] 王寿松, 冯国灿, 段美元, 刘子煌, 夏综万, 于斌. 大鹏湾夜光藻赤潮的营养动力学模型. 热带海洋, 1997, 16(1): 1-6.
- [61] 杞桑, 李大勇. 夜光藻的不等分裂. 海洋与湖沼, 1994, 25(2): 158-162.
- [62] Chai C, Yu Z M, Song X X, Cao X H. The status and characteristics of eutrophication in the Yangtze River (Changjiang) Estuary and the adjacent East China Sea, China. Hydrobiologia, 2006, 563(1): 313-328.
- [63] Smayda T J. What is a bloom? A commentary. Limnology and Oceanography, 1997, 42(5_part_2): 1132-1136.
- [64] Vasas V, Lancelot C, Rousseau V, Jordán F. Eutrophication and overfishing in temperate nearshore pelagic food webs: a network perspective. Marine Ecology Progress Series, 2007, 336: 1-14.
- [65] Kiørboe T. High turnover rates of copepod fecal pellets due to *Noctiluca scintillans* grazing. Marine Ecology Progress Series, 2003, 258: 181-188.
- [66] Wang S F, Tang D L, He F L, Fukuyo Y, Azanza R V. Occurrences of harmful algal blooms (HABs) associated with ocean environments in the South China Sea. Hydrobiologia, 2008, 596(1): 79-93.
- [67] 何青, 孙军. 长江口及其邻近水域网采浮游植物群落. 生态学报, 2009, 29(7): 3928-3938.
- [68] 张天文, 朱丽岩, 徐培培, 周浩, 戚本金. 胶州湾夜光虫丰度的季节变化和分布特征. 中国海洋大学学报, 2009, 39(S1): 89-93.