

DOI: 10.5846/stxb201905030893

宋伦, 吴景, 宋广军, 董少杰, 王志松. 基于环境 DNA 技术的辽东湾真核微藻群落结构特征. 生态学报, 2020, 40(17): 6243-6257.

Song L, Wu J, Song G J, Dong S J, Wang Z S. Characteristics of phytoplankton community structure in Liaodong Bay based on environmental DNA technology. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(17): 6243-6257.

基于环境 DNA 技术的辽东湾真核微藻群落结构特征

宋 伦^{1,*}, 吴 景¹, 宋广军¹, 董少杰², 王志松¹

¹ 辽宁省海洋水产科学研究院, 辽宁省海洋生物资源与生态学重点实验室, 大连 116023

² 天津农学院水产学院 天津市水产生态及养殖重点实验室, 天津 300384

摘要:以 18S rDNA V4 区作为目标基因, 利用自行设计的真核微藻鉴定引物 V4(F/R), 结合高通量测序技术, 对辽东湾 2014 年四季海水中真核微藻多样性进行了检测。结果发现, 辽东湾海域注释到种的真核微藻有 136 种, 41% 的种类在中国海域未见报道, 其中自养型占 60%、异养型占 10%、混合营养型占 30%。研究对丰富中国海域微藻名录和外来海洋微藻背景数据库具有较大意义。

关键词:环境 DNA; 真核微藻; 高通量测序; 辽东湾

Characteristics of phytoplankton community structure in Liaodong Bay based on environmental DNA technology

SONG Lun^{1,*}, WU Jing¹, SONG Guangjun¹, DONG Shaojie², WANG Zhisong¹

¹ Key Laboratory of Marine Biological Resources and Ecology, Liaoning Ocean and Fisheries Science Research Institute, Dalian 116023, China

² Key Laboratory of Aquatic-Ecology and Aquaculture of Tianjin, College of Fishery, Tianjin Agricultural University, Tianjin 300384, China

Abstract: In recent years, brown tide is a new type of marine ecological disaster in China, caused by picoalgae. Due to the small size of individuals, picoalgae is difficult to be identified by the traditionally morphological taxonomy methods. At present, studies on its outbreak mechanism, ecological distribution, monitoring and prevention methods are less. In this study, we designed a pair of primers (V4F/R) in 18S rDNA for eukaryotic microalgae identification and a biomolecular identification method for brown tide was established. The results of primers sensitivity and specificity evaluation showed that the primers V4 (F/R) were higher than other primers in amplification specificity, species diversity excavation and dominant species identification of eukaryotic picoalgae. A total of 136 species of eukaryotic microalgae and picoalgae were detected in Liaodong bay by this method, including autotrophic type accounting for 60%, mixotrophic type for 30% and heterotrophic type for 10%. Among them, 56 species have not been reported in Chinese waters, and another 30 species have not been reported in Liaodong Bay, but reported in other Chinese waters. This study is of great significance for the enrichment of phytoplankton in Chinese waters and the background database of exotic marine microalgae.

Key Words: environmental DNA; eukaryotic phytoplankton; next generation sequencing; Liaodong Bay

辽东湾是中国渤海最大的半封闭式海湾, 是海洋生物重要的索饵场、产卵场、越冬场和洄游通道, 但多年来超负荷承载陆源污染, 近岸海域富营养化严重, 赤潮、褐潮频发^[1-2]。微微型微藻(0.22—2 μm)在海洋中多

基金项目:辽宁省“兴辽英才计划”项目(XLYC1907109); 辽宁省重点研发计划项目(2018228004); 辽宁省海洋与渔业科研项目(201828, 201824); 天津市科技支撑计划重点项目(19YFZCSN00070)

收稿日期:2019-05-03; **网络出版日期:**2020-07-10

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: 785020725@qq.com

样性相当丰富,也是褐潮暴发的主要致灾种,由于个体微小、形态学鉴定困难一度研究较为迟缓^[3]。辽东湾西南侧海域从 2009 年开始至今每年都暴发抑食金球藻(*Aureococcus anophagefferens*)褐潮^[4],最大面积达 3400 km²,褐潮期间养殖贝类滞长、部分死亡,生态系统遭到破坏,旅游业、水产养殖业经济损失巨大。高通量测序技术的发展极大地推动了微型藻类的高效检测研究^[5],借助该技术,2014—2015 年宋伦等在辽东湾长兴岛海域又发现了尚未报道的微拟球藻(*Nannochloris* sp.)和金牛微球藻(*Ostreococcus tauri*)褐潮致灾种^[6]。同时发现了褐潮致灾种抑食金球藻(*Aureococcus anophagefferens*)和外来有害微藻 *Stoeckeria algicida* 在辽东湾的扩散迹象^[7-8]。

另一方面,目前辽东湾微藻只记录了 95 种^[9],海洋微藻多样性研究相对比较薄弱,鉴于此,该研究采用高通量测序平台,结合生物信息学方法,以 18S rDNA 的 V4 区为目标基因对辽东湾海域的真核微藻进行多样性检测,分析其群落结构特征,探寻新种类,为外来海洋微藻研究提供参考。

1 材料与方法

1.1 样品采集

为了解真核微藻群落结构特征,在辽东湾海域网格化设置 12 个站位(图 1),分别于 2014 年 5 月(春)、8 月(夏)、10 月(秋)、12 月(冬)采集表层海水 1L,样品首先经 200 μm 筛绢过滤去除大型浮游生物,然后用 0.22 μm 微孔滤膜过滤收集真核微藻,最后将滤膜转移至 1.5 mL 无菌离心管中,置于-20 或-80℃ 冷冻保存、运输。

1.2 分析方法

1.2.1 基因组 DNA 的提取

采用 CTAB 法提取真核微藻宏基因组,具体参考相关文献^[8]。

1.2.2 18S rDNA 可变区 V4 的 PCR 扩增

利用自行开发的真核微藻 18S rDNA 的 V4 区基因扩增引物进行 PCR 扩增,具体步骤参考相关文献^[8]。

1.2.3 数据分析

测序得到的原始数据使用 FLASH 软件进行拼接,参照 Qiime 软件质量控制流程将拼接后的序列经过截取、过滤得到有效数据。利用 Uparse 对有效数据进行可操作分类单元(OTUs)聚类 and 物种分类,采用 RDP Classifier 方法与 SILVA 数据库对 OTUs 代表序列进行物种注释^[10]。

采用 Shannon-Wiener 指数(H')统计物种多样性水平:

$$H' = - \sum_{i=1}^S P_i \log_2 P_i$$

式中, P_i 为第 i 种真核微藻的 OTUs 数与样本总 OTUs 数的比值; S 为种类数。

物种优势度(Y)表示真核微藻群落中某一物种所占的优势程度:

$$Y = \frac{n_x}{N} f_x$$

式中, n_x 为第 x 种真核微藻种类的 OTUs 数, N 为 OTUs 总数, f_x 为第 x 种真核微藻种类在各样品中出现的频率。

公式计算、数据分析、方差检验、图件绘制均通过 Microsoft Excel 2007 和 SPSS 19.0、PRIMER 5.0 软件完成。

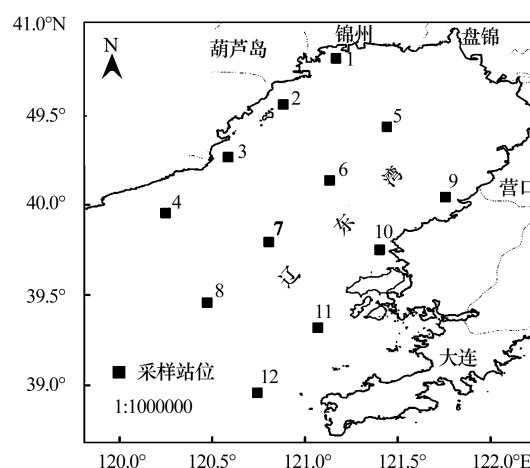


图 1 辽东湾采样站位示意

Fig.1 Sampling sites in Liaodong Bay

2 结果

2.1 测序数据质量

测序所得有效数据每个样品平均获得 77297 条原始序列,经过拼接和质量过滤,每个样品平均得到 70604 条序列,高质量数据占到 91%以上,表明测得的数据准确可靠。各样品测序结果见表 1。

2.2 OTUs 聚类 and 物种注释

为进一步分析表层海水样品中物种组成多样性信息,使用 Uparse 软件对所有样品的有效序列进行聚类分析,以 97%的一致性将序列聚类成为 OTUs 种水平,每个样品平均获得 378 个 OTUs,春、夏、秋、冬分别注释微藻 150、187、183、195。

表 1 有效序列数及 OTUs 数统计
Table 1 The statistics of effective tags and OTUs numbers

季节 Season	原始下机 序列数 Raw PE	拼接序列数 Raw tags	有效序列数 Effective tags	注释的 序列数 Taxon tags	未注释信息 的序列数 Unclassified tags	频数为 1 的序列数 Unique tag	OTUs 总数 Total OTUs number	种水平上 的 OTUs 数 Total microalgae OTUs Number	种水平上微 藻的 OTUs 数 Microalgae OTUs Number	鉴定到种的 微藻种数 Number of microalgae species identified
春 Spring	85308	79984	74829	68942	59	5828	779	335	150	91
夏 Summer	90533	85753	80345	72848	374	7124	928	391	187	94
秋 Autumn	84173	79329	74205	67910	165	6130	933	374	183	98
冬 Winter	90248	85273	79809	72718	158	6933	1019	415	195	84

2.3 微藻组成及相对丰度

2.3.1 纲水平微藻种类组成及相对丰度

2014 年春季(5 月)辽东湾各个样品中甲藻纲(Dinophyceae)获得注释的物种数量约占总数的 43%,高于其他纲。调查海域的微藻多样性甲藻纲为优势群体,而绿枝藻纲(Prasinophyceae)、隐藻纲(Cryptophyceae)、中心纲(Centricae)获得注释的物种数量均为 10%左右,以上五个纲约占整个微藻的 70%。真眼点藻纲(Eustigmatophyceae)只存在于 3、9、12 站位(图 2)。

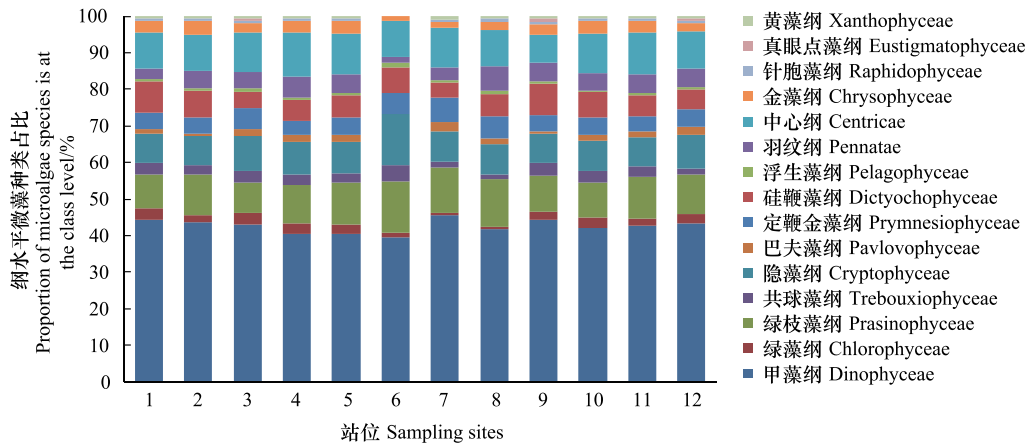


图 2 春季(5 月)辽东湾微藻中主要类群纲水平多样性
Fig.2 Class level diversity of major taxa in microalgae in spring of Liaodong Bay

调查海域中,不同纲的相对丰度相差非常大,同一纲在不同站位的相对丰度变化很大。2014 年春季,甲藻纲相对丰度最高,平均丰度为 0.57。其次是绿枝藻纲、隐藻纲、浮生藻纲(Pelagophyceae),相对丰度平均值

分别为 0.14、0.10、0.10。应该引起注意的是 4、7、8 站位中浮生藻纲的相对丰度显著高于其他站位,其 OTUs 注释结果为抑食金球藻,是引发褐潮的一种微微型藻类(图 3)。

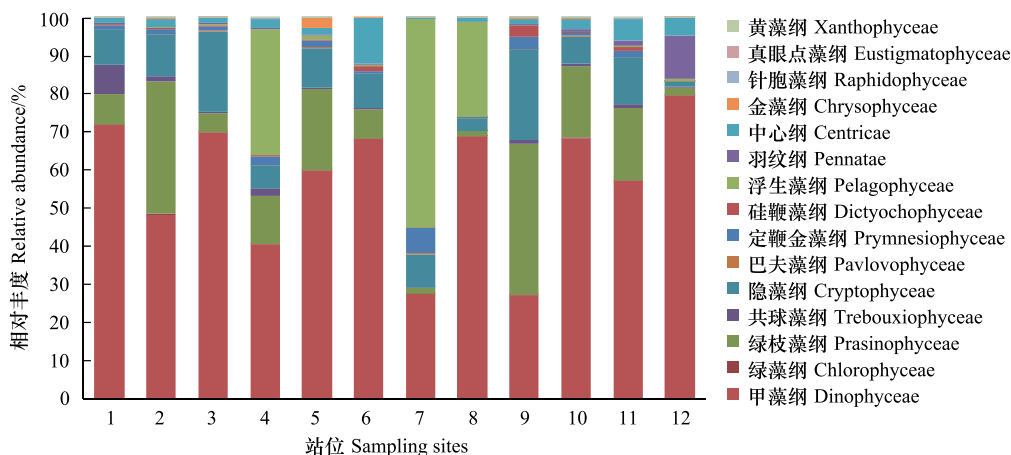


图 3 春季(5月)辽东湾微藻中主要类群相对丰度

Fig.3 Relative abundance of major taxa for all eukaryotic phytoplankton in spring

2014 年夏季(8月)辽东湾海域各个站位的微藻在纲的分类水平上,主要类群多样性在各站位之间变化较小。各个样品中甲藻纲获得注释的物种数量约占总数的 39%,高于其他纲,而绿枝藻纲、隐藻纲、中心纲获得注释的物种数量均为 10%左右,以上 3 个纲约占整个微藻的 70%。真眼点藻纲的分布相对 5 月份有所增加,4、8、9、10、11、12 站均出现(图 4)。

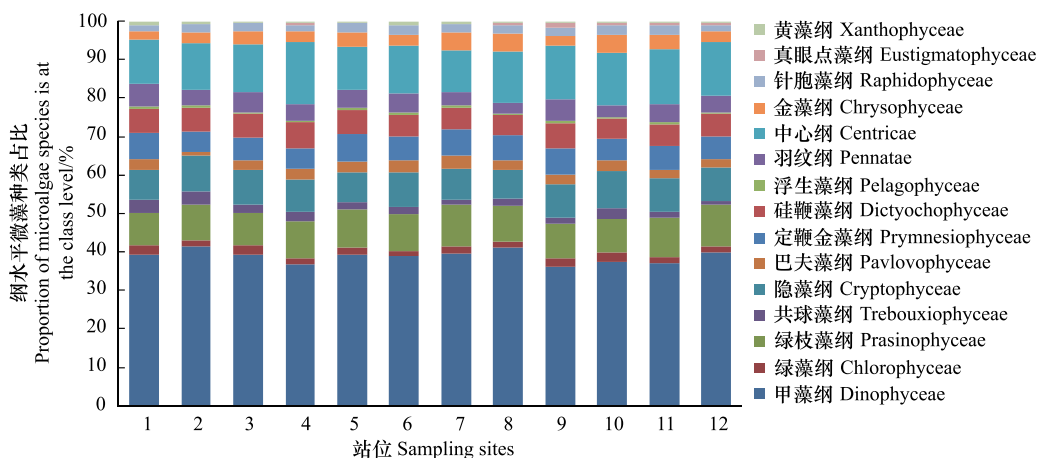


图 4 夏季(8月)辽东湾微藻中主要类群纲水平多样性

Fig.4 OTUs richness of major taxa for all eukaryotic phytoplankton in summer

2014 年夏季,甲藻纲的相对丰度范围 0.19—0.76,平均值为 0.54;绿枝藻纲、共球藻纲、隐藻纲、中心纲相对丰度平均值分别为 0.11、0.08、0.09、0.08。巴夫藻纲(Pavlovophyceae)在 5、6、7 的相对丰度分别为 0.06、0.04、0.09,显著高于其他站位(图 5)。

2014 年秋季(10月),各个样品中甲藻纲(Dinophyceae)获得注释的物种数量约占总数的 44%,高于其他纲。调查海域的微藻多样性甲藻纲为优势群体,而中心纲获得注释的物种数量均为 14%左右,其他纲均低于 10%。真眼点藻纲在 2、4、5、8、12 站位出现极少量 OTUs(图 6)。

2014 年秋季,其基础组成与 OTUs 相对应,但部分纲水平相较春季和夏季的相对丰度有所增加。甲藻纲

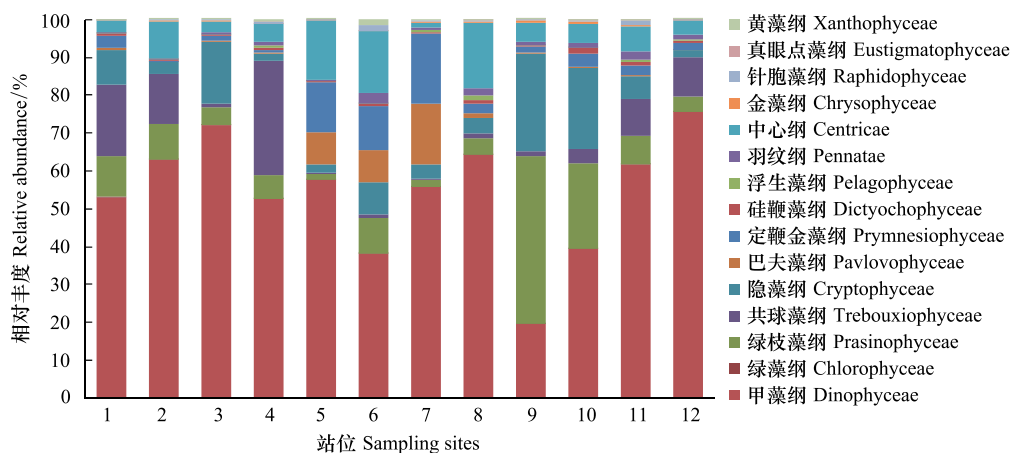


图5 夏季(8月)辽东湾微藻中主要类群相对丰度

Fig.5 Relative abundance of major taxa for all eukaryotic phytoplankton in summer

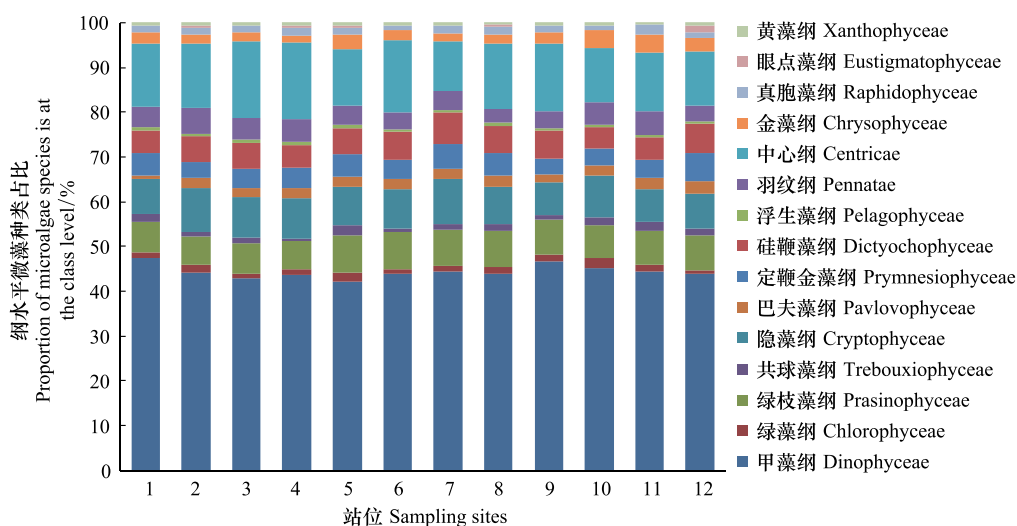


图6 秋季(10月)辽东湾微藻中主要类群网水平多样性

Fig.6 OTUs richness of major taxa for all eukaryotic phytoplankton in autumn

的平均相对丰度为 0.65, 高于其他纲。调查海域的微藻多样性甲藻纲为优势群体, 而绿枝藻纲、隐藻纲的平均相对丰度分别为 0.13、0.11, 以上三个纲约占整个微藻的 89% (图 7)。

2014 年冬季 (12 月), 甲藻纲获得注释的物种数量约占总数的 41%, 高于其他纲。调查海域的微藻多样性甲藻纲为优势群体, 而绿枝藻纲、隐藻纲、定鞭金藻纲 (Prymnesiophyceae)、中心纲获得注释的物种数量均为 10% 左右, 以上 5 个纲约占整个微藻的 78% (图 8)。

2014 年冬季, 部分甲藻纲的平均相对丰度为 0.55, 为优势群体, 而绿枝藻纲、隐藻纲的平均相对丰度分别为 0.13、0.15, 以上 3 个纲约占整个微藻的 83%, 明显高于其他纲。金藻纲 (Chrysophyceae) 在 9、12 站位显著高于其他站位和季节 (图 9)。

2.3.2 种水平微藻种类组成及相对丰度

四季共注释到种的微藻有 136 种 (附表 1), 其中甲藻门 (Dinoflagellata) 44 种, 绿藻门 (Chlorophyta) 17 种, 隐藻门 (Cryptophyceae) 12 种, 定鞭藻门 (Haptophyta) 18 种, 硅藻门 (Bacillariophyceae) 37 种, 金藻门 (Chrysophyceae) 6 种, 黄藻门 (Xanthophyceae) 2 种。另有大部分藻类由于数据库没有序列信息而未能注释到

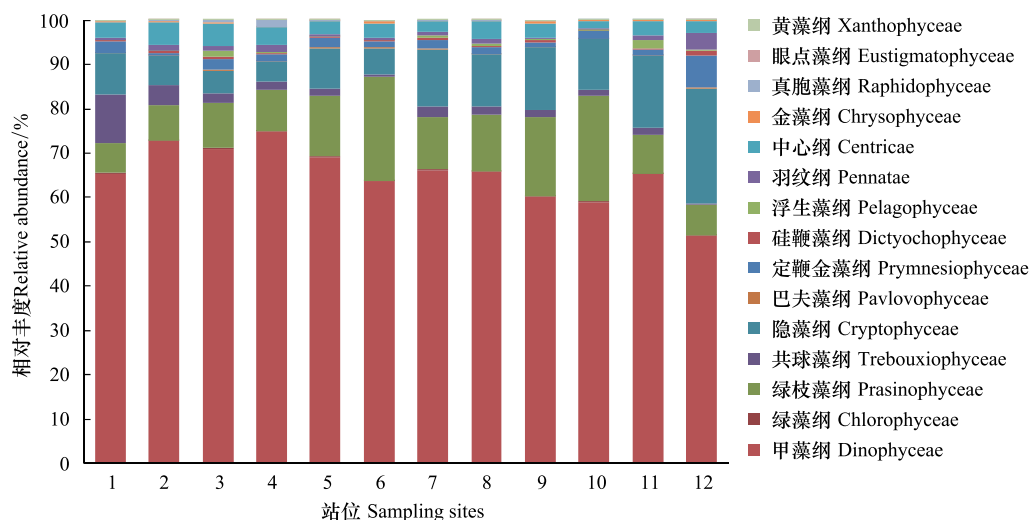


图7 秋季(10月)辽东湾微藻中主要类群相对丰度

Fig.7 Relative abundance of major taxa for all eukaryotic phytoplankton in autumn

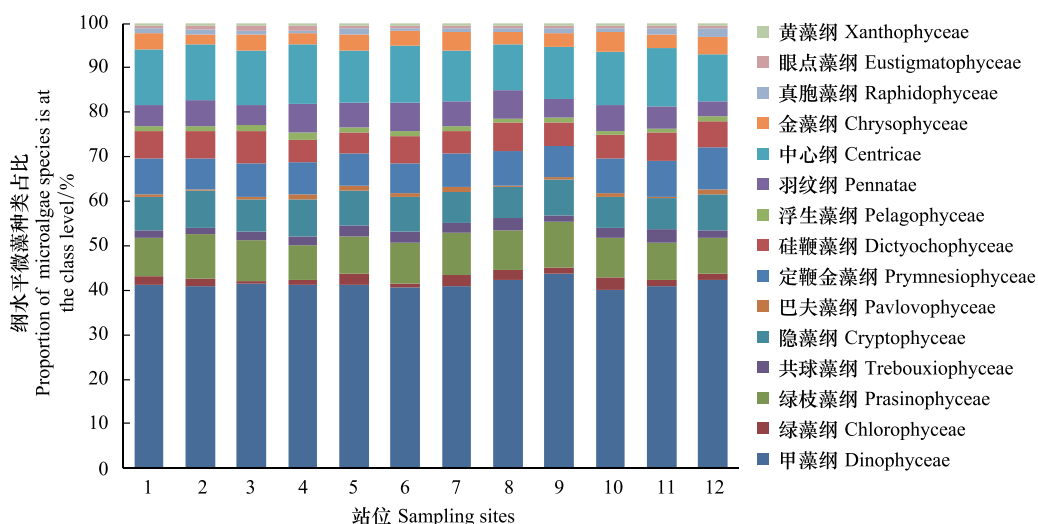


图8 冬季(12月)辽东湾微藻中主要类群网水平多样性

Fig.8 OTUs richness of major taxa for all eukaryotic phytoplankton in winter

种,主要由于部分藻类采集培养困难而无法获得鉴定信息。

2.3.3 检出的藻类新种

辽东湾海域注释到种的136种真核微藻中,对比《中国海洋生物名录》^[11]和《辽东湾微藻生态特征研究》^[9],并查阅最新相关文献^[12],发现有30种未在辽东湾海域报道过但在中国其他海域有报道,包括甲藻门11种、硅藻门9种、绿藻门4种、定鞭藻门2种、隐藻门2种、金藻门2种。另有56种在中国海域未见过报道,包括甲藻门15种、硅藻门8种、绿藻门9种、定鞭藻门12种、隐藻门8种、金藻门3种、黄藻门1种(附表1)。

2.3.4 营养和共生模式

通过对鉴定出的藻类营养模式统计,发现81种自养型、14种异养型、41种混合营养型藻类。除以上的营养模式之外,共生生态模式也出现在调查结果中,寄生性甲藻共甲藻目的OTUs数目占总数20%,因数据库收录信息较少,绝大多数没有获得种水平的注释信息,发现的寄生性藻类杜波斯克属(*Euduboscquella cazoni*、

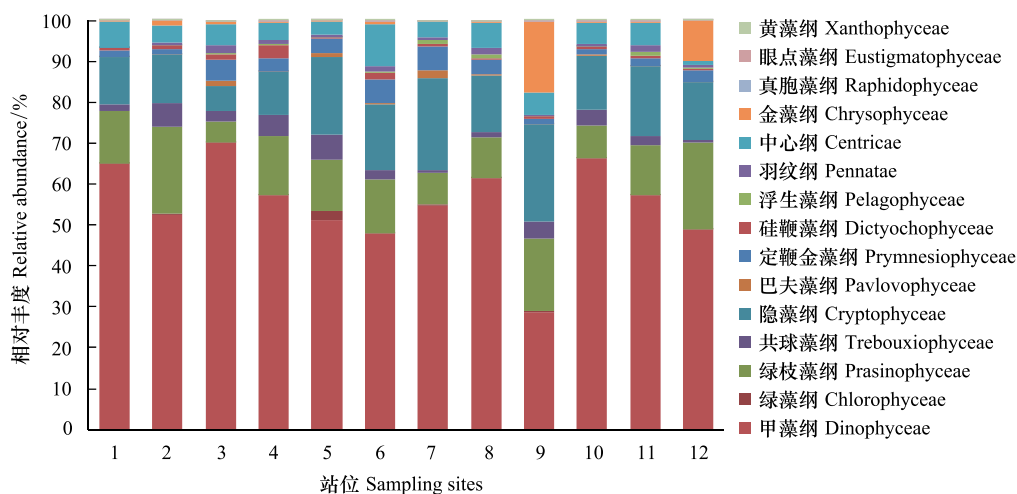


图9 冬季(12月)辽东湾微藻中主要类群相对丰度

Fig.9 Relative abundance of major taxa for all eukaryotic phytoplankton in winter

Euduboscquella crenulata) 和涡轮共甲藻 (*Syndinium turbo*) 为罕见藻类,因此辽东湾海域寄生性藻类的多样性尚需深入研究。光合共生甲藻五刺多甲藻在本次调查中也检测出其与硅藻共生,有研究表示光营养的鳍藻属起源于隐藻属的叶绿体,本次检出两种鳍藻^[13]。

2.3.5 多样性评价

多样性指数分析结果表明,辽东湾海域微藻多样性指数春、夏、秋、冬总体呈现上升趋势,春季(5月)和夏季(8月)波动较大,而秋季(10月)和冬季(12月)相对稳定,且多样性水平较高。多样性指数在春、秋季近岸高于离岸海域,在夏、冬季离岸高于近岸海域(图10)。全年来看,多样性指数波动较大的站点为1、3、6、7、8、12号(图11)。

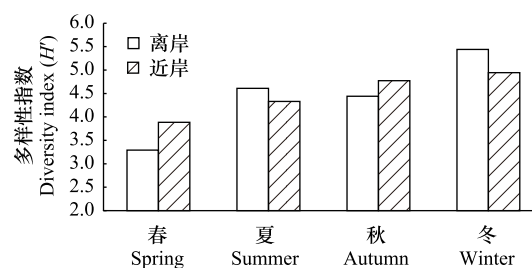


图10 辽东湾近岸、远岸多样性指数

Fig.10 Inshore and far-shore diversity index of Liaodong Bay

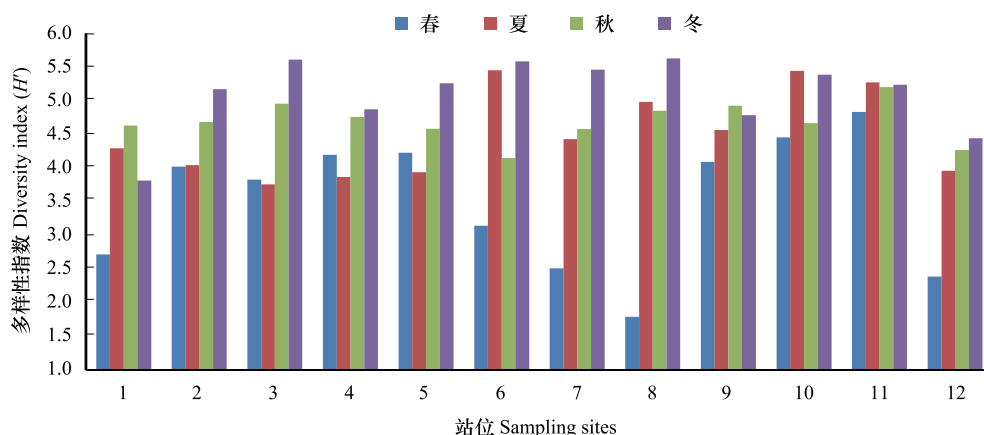


图11 辽东湾各站位多样性指数

Fig.11 Diversity index of each station in Liaodong Bay

2.3.6 优势种统计

本文统计了辽东湾海域不同季节优势度大于 0.02 的微藻(注释到目、科、属、种的全部统计,表 2)。其中共甲藻目 Syndiniales 2 优势度最高,春季达到了 0.34,秋季达到了 0.13,为绝对优势种;其次为夜光藻(*Noctiluca scintillans*),春、夏、秋、冬均为主要优势种,冬季优势度达到了 0.10,成为绝对优势种,而且其细胞较大,在水体中所占体积也较大。另外在四个季节均为优势种的还有葡萄藻属(*Bathycoccus* sp.)、细小微胞藻(*Micromonas pusilla*)、微拟球藻(*Nannochloris* sp.)、纤细全沟藻(*Teleaulax gracilis*)。褐潮致灾种抑食金球藻(*Aureococcus anophagefferens*)在春季优势度非常明显。

春、夏季已知有毒优势种类为凯伦藻属(*Karenia* sp.)、黄金色鞭毛藻(*Poterioochromonas malhamensis*)、鱼腥棕囊藻(*Phaeocystis cordata*)、抑食金球藻(*Aureococcus anophagefferens*)(部分注释到目、科的无法查询毒性)。

表 2 辽东湾海域微藻优势种统计表
Table 2 Statistical table of dominant species of phytoplankton in Liaodong Bay

门 Phylum	物种 Species	春 Spring	夏 Summer	秋 Autumn	冬 Winter
甲藻门 Dinoflagellata	共甲藻目 Syndiniales 1	0.03		0.04	0.02
	共甲藻目 Syndiniales 2	0.34		0.13	
	共甲藻目 Syndiniales 3		0.04		
	共甲藻目 Syndiniales 4			0.06	
	杜波斯克藻属 <i>Duboscquella</i> sp1.		0.04		0.02
	杜波斯克藻属 <i>Duboscquella</i> sp2.				0.02
	杜波斯克藻属 <i>Duboscquella</i> sp3.				0.02
	夜光藻 <i>Noctiluca scintillans</i>	0.04	0.02	0.04	0.10
	甲藻类 Dinoflagellata 1		0.05		0.07
	甲藻类 Dinoflagellata 2			0.08	0.04
	新角藻属 <i>Neoceratium</i> sp.		0.05		
	斯氏扁甲藻 <i>Pyrophacus steinii</i>		0.02		
	凯伦藻属 <i>Karlodinium</i> sp.		0.04		0.08
	短凯伦藻 <i>Karenia brevis</i>			0.09	
	环沟藻属 <i>Gyrodinium</i> sp.	0.02			0.02
	裸甲藻科 Gymnodiniophycidae	0.05		0.06	
	斯氏藻属 <i>Scripsiella</i> sp.			0.04	0.02
绿藻门 Chlorophyta	葡萄藻属 <i>Bathycoccus</i> sp.	0.04	0.02	0.02	0.05
	细小微胞藻 <i>Micromonas pusilla</i>	0.05	0.04	0.03	0.04
	塔胞藻属 <i>Pyramimonas</i> sp.	0.02		0.06	
	微球藻属 <i>Ostreococcus</i> sp.				0.05
	微拟球藻 <i>Nannochloris</i> sp.	0.02	0.06	0.02	0.02
隐藻门 Cryptophyceae	纤细全沟藻 <i>Teleaulax gracilis</i>	0.04	0.03	0.02	0.07
	全沟藻属 <i>Teleaulax</i> sp.	0.06	0.02		0.03
	隐芽藻 <i>Geminigera cryophila</i>			0.04	
硅藻门 Bacillariophyta	大洋海链藻 <i>Thalassiosira oceanica</i>	0.02			
金藻门 Chrysophyta	黄金色鞭毛藻 <i>Poterioochromonas malhamensis</i>				0.03
定鞭藻门 Haptophyta	帽球藻属 <i>Calyptrosphaera</i> sp.		0.03		
	鱼腥棕囊藻 <i>Phaeocystis cordata</i>		0.02		
	抑食金球藻 <i>Aureococcus anophagefferens</i>	0.08			

3 讨论

3.1 基因测序获得的藻类新种

基因测序技术的快速发展突破了微微型微藻传统形态学鉴定局限,提高了调查灵敏度、准确度和检测效

率。辽东湾海域注释到种的真核微藻有 136 种,有 41%的种类在中国海域未见报道,甲藻门和定鞭藻门居多。不可否认,新发现的藻类也可能是本海域土著种。另外,前期网采调查发现本海域微藻共有 95 种^[9],本次基因检测的 136 种并未全部涵盖前期发现的种类,主要原因可能是由于某些种类很难培养,基因序列无法获得,造成 18S rDNA 微藻数据库种类不全,注释到种的成功率较低。

3.2 微藻群落结构特征

早期研究认为微藻都是光合自养生物,具有类似的生态需求,按生态学竞争排斥原理,它们对水体资源,特别是对营养物质的竞争,最终应仅剩下一个或几个最有效地利用有限资源的种类。与竞争排斥理论相悖,在自然界同一水体中,经常可以有几十种微藻共存,即浮游生物的反悖论。本研究发现,注释到种的微藻有 60%自养型、10%异养型、30%混合营养型。绿藻门、隐藻门、定鞭藻门基本是自养型,甲藻门都是异养型,混合营养型除了绿藻门,其他门都有出现。四季平均每个站位获得种水平上微藻的 OTUs 数为 178 个,由于营养模式不同,才得以共存同一水体中。

甲藻具有多种营养模式,包括自养型、异养型、混合营养型,能够在低光照条件下利用微小的溶解有机物满足其生长和繁殖^[14-16]。另外,一些光合自养型甲藻可与硅藻、隐藻、绿藻共生,还有一些寄生性甲藻含有叶绿体,具有混合营养型的生理模式,相对于光合营养型,混合营养型的微藻生态竞争力更强^[17-19]。

异养型微藻主要利用渗透营养和吞噬营养。渗透营养可直接吸收溶解态有机物质,例如抑食金球藻通过渗透营养吸收用于生长的有机氮^[20]。吞噬营养通过吞噬其他藻类或者悬浮颗粒的方式获得营养,特别是对 C、N、P,甚至 Fe 的获得,而这种营养方式在有害藻类中比较常见,比如红色赤潮藻(*Akashiwo sanguinea*)、塔玛亚历山大藻(*Alexandrium tamarense*)、伊姆裸甲藻(*Gymnodinium impudicum*)、多纹膝沟藻(*Gonyaulax polygramma*)、多环旋沟藻(*Cochlodinium polykrikoides*)、赤潮异弯藻(*Heterosigma akashiwo*)^[21-22],与严格的自养型相比,吞噬营养作用能显著提高某些有害藻类的生长速率,例如多环旋沟藻(*Cochlodinium polykrikoides*)和多纹膝沟藻(*Gonyaulax polygramma*)。在藻华后期,营养元素消耗殆尽,一些有害藻类会通过吞噬营养方式维持种群密度。辽东湾不同季节营养盐含量的变化也会制约微藻的繁殖生长。

从多样性指数变化规律也可以了解微藻群落结构稳定性变化趋势,辽东湾海域微藻多样性指数春、夏、秋、冬总体呈现上升趋势,表明微藻群落结构日趋稳定,且在春、秋季近岸比离岸海域稳定,夏、冬季离岸比近岸海域稳定。当然,本文进行的物种多样性和优势度研究是基于注释微藻的序列数统计分析的,由于各微藻基因组中 18S rDNA 拷贝数不同,因此用各微藻序列数代表丰度统计可能存有偏差。

综上,环境 eDNA 技术突破了微藻传统形态学鉴定局限,可以精准高效地检测微藻群落结构,丰富了中国海域微藻名录和外来海洋微藻背景数据库^[23]。总之,未来辽东湾海域的环境 eDNA 技术研究需要长时间和高频率地开展,进而为赤潮、褐潮生态风险评估和区划提供科学参考^[24]。

参考文献 (References):

- [1] 宋伦,毕相东.渤海海洋生态灾害及应急处置.沈阳:辽宁科学技术出版社,2015:175-210.
- [2] Song L, Yang G J, Wang N B, Lu X Q. Relationship between environmental factors and plankton in the Bayuquan Port, Liaodong Bay, China: a five-year study. Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 2016, 34(4): 654-671.
- [3] 刘卫东,宋伦,吴景.环境样本中微型和微微型浮游植物高通量测序的引物优化.生态学报,2017,37(12):4208-4216.
- [4] Kong F Z, Yu R C, Zhang Q C, Yan T, Zhou M J. Pigment characterization for the 2011 bloom in Qinhuangdao implicated "brown tide" events in China. Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 2012, 30(3): 361-370.
- [5] 于杰.浮游生物多样性高效检测技术的建立及其在渤海褐潮研究中的应用[D].青岛:中国海洋大学,2014.
- [6] 宋伦,吴景,刘卫东,宋永刚,王年斌.渤海长兴岛海域微型和微微型浮游植物多样性.环境科学研究,2016,29(11):1635-1642.
- [7] 宋伦,刘卫东,吴景,宋广军,宋永刚,孙明,王年斌.有害甲藻 *Stoeckeria algicida* 在辽东湾的时空分布.生态学报,2017,37(4):1339-1345.
- [8] 宋伦,吴景,宋永刚,刘卫东,杨国军.褐潮致灾种抑食金球藻在辽东湾的分布.环境科学研究,2017,30(4):537-544.
- [9] 宋伦,宋广军.辽东湾浮游植物生态特征研究.沈阳:辽宁科学技术出版社,2016:437-440.

- [10] Quast C, Pruesse E, Yilmaz P, Gerken J, Schweer T, Yarza P, Peplies J, Glöckner F O. The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools. *Nucleic Acids Research*, 2013, 41(D1): D590-D596.
- [11] 刘瑞玉. 中国海洋生物名录. 北京: 科学出版社, 2008: 301-870.
- [12] M, Cheng F J, He L Y, Cao X H, Song X X. Molecular diversity and ecological characteristics of the eukaryotic phytoplankton community in the coastal waters of the Bohai Sea, China. *Harmful Algae*, 2017, 61: 13-22.
- [13] Lun Song L, Wu J, Du J, Li N, Song G J, Wang K, Sun M, Wang P. The characteristics and distribution of eukaryotic phytoplankton community in Liaodong Bay, China. *Ocean Science Journal*, 2019, 54(2): 183-203.
- [14] Schnepf E, Elbrächter M. Nutritional strategies in dinoflagellates: a review with emphasis on cell biological aspects. *European Journal of Protistology*, 1992, 28(1): 3-24.
- [15] Smayda T J. Phytoplankton studies in Lower Narragansett Bay. *Limnology and Oceanography*, 1957, 2(4): 342-359.
- [16] Burkholder J M, Glibert P M, Skelton H M. Mixotrophy, a major mode of nutrition for harmful algal species in eutrophic waters. *Harmful Algae*, 2008, 8(1): 77-93.
- [17] 吴文广, 张继红, 刘毅, 王巍, 蔺凡. 獐子岛及邻近海域秋季浮游植物的粒级结构及其影响因素. *生态学报*, 2018, 38(4): 1418-1426.
- [18] 宋伦, 宋广军, 王年斌. 辽东湾浮游生物粒径结构稳定性分析. *中国环境科学*, 2015, 35(10): 3117-3126.
- [19] 宋伦, 宋广军, 王年斌, 赵海勃, 田金, 杨爽, 杜静. 辽东湾网采浮游植物粒级结构的胁迫响应. *中国环境科学*, 2015, 35(9): 2764-2771.
- [20] Berg G M, Repeta D J, Laroche J. Dissolved organic nitrogen hydrolysis rates in axenic cultures of *Aureococcus anophagefferens* (Pelagophyceae): comparison with heterotrophic bacteria. *Applied and Environmental Microbiology*, 2002, 68(1): 401-404.
- [21] Jeong H J, Du Yoo Y, Kim J S, Kim T H, Kim J H, Kang N S, Yih W. Mixotrophy in the phototrophic harmful alga *Cochlodinium polykrikoides* (Dinophyceae): prey species, the effects of prey concentration, and grazing impact. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 2004, 51(5): 563-569.
- [22] Jeong H J, Du Yoo Y, Park J Y, Song J Y, Kim S T, Lee S H, Kim K Y, Yih W H. Feeding by phototrophic red-tide dinoflagellates: five species newly revealed and six species previously known to be mixotrophic. *Aquatic Microbial Ecology*, 2005, 40(2): 133-150.
- [23] 姜冰, 宋伦, 时明明, 宋广军, 王影. 辽宁近海外来赤潮海洋微藻入侵现状. *水产科学*, 2015, 34(12): 795-800.
- [24] 单秀娟, 李苗, 王伟继. 环境 DNA(eDNA)技术在水生生态系统中的应用研究进展. *渔业科学进展*, 2018, 39(3): 23-29.

附表 1 辽东湾四季种类及生态参数

Attached list 1 Seasonal species and ecological parameters of Liaodong Bay

物种 Species	春 Spring	夏 Summer	秋 Autumn	冬 Winter	相似度 Similarity	标识码 ID Identity	出现记录 Record	有害效应 Harmful effect	毒素种类 Toxin type	营养方式 Nutrition way	粒径大小 Particle size/ μm
甲藻门 Dinoflagellata											
甲藻纲 Dinophyceae											
红色赤潮藻 <i>Akashiwo sanguinea</i>	+	+	+	+	0.99	KP976596.1		B, T, F	hemolysin	Mixo	30—80
相关亚历山大藻 <i>Alexandrium affine</i>	+	+	+	+	1	JF906997.1	*	B, T	PSP	Mixo	30—40
安氏亚历山大藻 <i>Alexandrium andersonii</i>				+	1	JF521634.1	#	T	PSP	Mixo	18—35
伪亚历山大藻 <i>Alexandrium fraterculus</i>	+		+		0.97	JF521623.1	*	B, T	PSP	Mixo	
李氏亚历山大藻 <i>Alexandrium lei</i>	+	+	+	+	1	AY641565.1	#	T	PSP	Mixo	35—50
假性亚历山大藻 <i>Alexandrium pseudogoniaulax</i>	+	+	+	+	1	JF521638.1	#	B, T	PSP	Mixo	41—80
三刺艾米藻 <i>Amylax triacantha</i>		+	+	+	0.97	JX666361.1	#			Mixo	42—60
一种多甲藻 <i>Archaeoperidinium saanichi</i>	+	+	+	+	1	AB564309.1	#			Auto	37—52
渐尖鳍藻 <i>Dinophysis acuminata</i>			+		0.92	KJ508017.1		B, T	DSP	Mixo	30—50
墨西哥易碎藻 <i>Fragilidium mexicanum</i>	+				1	KY624504.1	*			Mixo	27—48
半球易碎藻 <i>Fragilidium subglobosum</i>		+	+	+	0.99	AF033869.1	#			Mixo	
耳蜗膝沟藻 <i>Gonyaulax cochlea</i>		+			0.87	DQ388465.1	#			Mixo	
多纹膝沟藻 <i>Gonyaulax polygramma</i>	+	+	+		0.91	AY775287.1		B, T, F	hemolysin	Mixo	45—65
具刺膝沟藻 <i>Gonyaulax spinifera</i>	+	+	+		1	FR865625.1		B, T	YTX	Mixo	22—50
底刺膝沟藻 <i>Gonyaulax verior</i>	+	+	+	+	1	AY443013.1				Mixo	35—50
伊姆裸甲藻 <i>Gymnodinium impudicum</i>	+	+	+	+	1	DQ785884.2	*	B, T	PSP	Mixo	
环节裸甲藻 <i>Gymnodinium instriatum</i>	+	+	+	+	1	DQ388457.1	#	T	PSP	Mixo	
微型裸甲藻 <i>Gymnodinium microreticulatum</i>	+	+	+		1	AB265965.1	*	T	PSP	Mixo	30—40
微小卡罗藻 <i>Karlodinium micrum</i>	+	+			1	AF472553.1	*	B, F, T	hemolysin	Mixo	
短凯伦藻 <i>Karenia brevis</i>			+		0.99	KU314866.1	*	B, T	NSP	Mixo	20—40
蚌形帆甲藻 <i>Kofoidinium velledoides</i>	+	+	+		1	GU355680.1	*			Mixo	
多边舌甲藻 <i>Lingulodinium polyedrum</i>	+	+	+	+	1	AY421788.1		T	YTX	Mixo	37—54
夜光藻 <i>Noctiluca scintillans</i>	+	+	+		0.99	KR527331.1		B, F		Mixo	200—2000
纺锤新角藻 <i>Neoceratium fuscus</i>			+	+	1	FJ402958.1		B, F		Mixo	
特里五隔藻 <i>Pentaparsodinium tyrrhenicum</i>	+	+		+	0.95	JF790993.1	#			Mixo	
五刺多甲藻 <i>Peridinium quinquecorne</i>	+	+	+	+	1	AB246744.1	*	B, F		Auto	12—32
圆壳顶藻 <i>Phalacroma rotundatum</i>	+				1	HM853784.1	#			Hetero	350—470
科夫多沟藻 <i>Polykrirkos kofoidii</i>	+	+	+	+	1	AB466294.1				Hetero	
斯氏多沟藻 <i>Polykrirkos schuartzii</i>	+	+	+	+	1	AB466287.1		B		Hetero	40—130
海洋原甲藻 <i>Proocentrum micans</i>	+	+	+	+	0.91	AY208893.1				Auto	20—70
微小原甲藻 <i>Proocentrum minimum</i>	+	+	+	+	1	AY208894.1		B, T	DSP	Auto	10—22

续表

物种 Species	春 Spring	夏 Summer	秋 Autumn	冬 Winter	相似度 Similarity	标识码 ID Identity	出现记录 Record	有害效应 Harmful effect	毒素种类 Toxin type	营养方式 Nutrition way	粒径大小 Particle size/ μm
网状原角藻 <i>Protocestratium reticulatum</i>	+	+	+	+	1	AB727656.1	*	T	YTX	Auto	25—55
双角多甲藻 <i>Protoperidinium bipes</i>	+	+	+	+	0.99	AB284159.1				Hetero	17—35
窄角原多甲藻 <i>Protoperidinium claudicans</i>		+			0.89	AB255833.2				Hetero	50—100
厚甲原多甲藻 <i>Protoperidinium crassipes</i>			+		0.98	AB261515.1				Hetero	
单卷原多甲藻 <i>Protoperidinium monorelum</i>	+	+			1	KT811921.1	#			Hetero	
灰甲原多甲藻 <i>Protoperidinium pellicidum</i>	+	+			0.98	AY443022.1	*	B		Hetero	30—50
点刺原多甲藻 <i>Protoperidinium punctulatum</i>			+		0.88	AB261517.1				Hetero	
三角原多甲藻 <i>Protoperidinium tricingulatum</i>	+	+	+	+	1	AB716918.1				Hetero	27—34
斯氏扁甲藻 <i>Pyrophacus steinii</i>	+	+	+	+	1	AY443024.1		B		Auto	77—84
斯迪克里亚藻 <i>Stoeckeria algicida</i>		+	+	+	1	HG005134.1	#	B, F, T	hemolysin	Hetero	2.7—15.9
渦轮共甲藻 <i>Syndinium turbo</i>	+	+	+	+	0.94	DQ146405.1	#			Hetero	
绿藻门 Chlorophyta											
绿藻纲 Chlorophyceae											
南极衣藻 <i>Chlamydomonas raudensis</i>	+				1	JF343798.1	#			Auto	
单针藻 <i>Monoraphidium contortum</i>	+	+		+	0.99	JQ315547.1	#			Auto	
小球麦可藻 <i>Mychonastes homosphaera</i>	+	+			0.99	GU799582.1	#			Auto	
绿枝藻纲 Prasinophyceae											
一种塔形藻 <i>Cymbomonas tetramitiformis</i>	+				0.98	FN562438.1	#			Auto	
一种绿枝藻 <i>Dolichomastix tenuilepis</i>	+	+	+	+	0.97	FN562449.1	#			Auto	3—4.5
青绿藻 <i>Mamiella gilva</i>	+	+	+	+	1	FN562450.1	#			Auto	
细小微胞藻 <i>Micromonas pusilla</i>	+	+	+	+	1	KT860888.1				Mixo	0.2—3
双鞭绿藻 <i>Nephroselmis pyriformis</i>	+	+	+	+	1	JN934688.1				Auto	5—7
金牛微球藻 <i>Ostreococcus tauri</i>	+	+			0.99	KT860912.1		B		Auto	0.8—1.1
具翅冠突藻 <i>Pterosperma cristatum</i>	+	+	+	+	0.98	AB017127.3	*			Auto	
密球藻 <i>Pycnococcus protasolii</i>	+	+	+	+	1	LC189146.1	*			Auto	1.5—4
青绿皮藻 <i>Pyramimonas aurea</i>		+		+	0.98	AB052289.1	#			Auto	5—8
四咀塔胞藻 <i>Pyramimonas tetrarhynchus</i>	+		+		0.99	FN562441.1	#			Auto	15—22
共球藻纲 Trebouxiophyceae											
尖粒藻 <i>Amphikrinos cf. nanus</i>	+				1	KP013379.1	#			Auto	
普通小球藻 <i>Chlorella vulgaris</i>	+	+	+	+	0.99	KU720636.1				Auto	2—10
喜糖椭圆球藻 <i>Chloroidium saccharophilum</i>	+	+			1	KX024691.1	*			Auto	
芽枝小球藻 <i>Pseudochlorella pringsheimii</i>		+		+	0.99	LT560367.1	*			Auto	3—5.5
隐藻门 Cryptophyta											
隐藻纲 Cryptophyceae											

续表

物种 Species	春 Spring	夏 Summer	秋 Autumn	冬 Winter	相似度 Similarity	标识码 ID Identity	出现记录 Record	有害效应 Harmful effect	毒素种类 Toxin type	营养方式 Nutrition way	粒径大小 Particle size/ μm
蓝隐藻 <i>Chroomonas coerulea</i>				+	0.96	HG328388.1	#			Auto	
隐芽藻 <i>Geminigera cryophila</i>		+		+	0.98	AB058365.1	#			Auto	
偶线膝胞藻 <i>Goniomonas</i> aff. <i>amphinema</i>			+	+	0.9	EU047707.1	#			Auto	
埃文利膝胞藻 <i>Goniomonas atonlea</i>			+	+	0.9	JQ434475.1	#			Auto	6—11
半片棕隐藻 <i>Hemiselmis brunnescens</i>		+	+		0.96	EF594304.1	#			Auto	3—5.5
球半隐藻 <i>Hemiselmis andersenii</i>	+				0.99	AM901022.1	#			Auto	
半片绿隐藻 <i>Hemiselmis cryptochromatica</i>	+	+	+	+	1	AM901023.1				Auto	
海洋白隐藻 <i>Leucocryptos marina</i>	+	+	+	+	1	DQ980481.1	*			Hetero	
沟状蛋白藻 <i>Proteomonas sulcata</i>		+			0.99	HMI126536.1	#			Auto	
马里亚纳红胞藻 <i>Rhodomonas mariana</i>		+			0.97	HF952610.1	#			Auto	
双尖全沟藻 <i>Teleaulax amphioxica</i>	+	+	+	+	1	AJ421146.1				Auto	
纤细全沟藻 <i>Teleaulax gracilis</i>	+	+		+	1	JQ966995.1	*			Auto	3.5—12
定鞭藻门 Haptophyta											
巴夫藻纲 Pavlovophyceae											
恩诺巴夫藻 <i>Paulova emorea</i>	+		+		1	JF714242.1	#			Auto	4—6
定鞭金藻纲 Prymnesiophyceae											
贝氏布拉藻 <i>Braarudosphaera bigelowii</i>		+	+		1	KF771250.1	#			Auto	
定鞭金藻属 <i>Chrysocampanula spinifera</i>		+	+		1	AB601108.1	#			Auto	
里氏金色藻 <i>Chrysocromulina leadbeateri</i>				+	1	JF714242.1		B, T	hemolysin	Auto	4—6
草莓定鞭金藻 <i>Haptolina fragaria</i>	+	+	+		1	AM491013.2	#			Auto	4—8
球等鞭金藻 <i>Isochrysis galbana</i>	+				1	KU600445.1				Auto	2.4—7.1
鱼腥棕囊藻 <i>Phaeocystis cordata</i>	+	+		+	1	JX660992.1	*	F, T	hemolysin	Auto	3—4
球形棕囊藻 <i>Phaeocystis globosa</i>	+	+	+	+	1	JX660994.1		B, F, T	hemolysin	Auto	3—4
约氏棕囊藻 <i>Phaeocystis johinii</i>		+			0.97	LC189148.1	#	F, T	hemolysin	Auto	6—8.5
波切棕囊藻 <i>Phaeocystis pouchetii</i>				+	1	KR091066.1	#	F, T	hemolysin	Auto	3—5
小定鞭藻 <i>Prymnesium palpebrale</i>			+	+	1	AM779755.1	#			Mixo	6—13
浮生藻纲 Pelagophyceae											
抑食金球藻 <i>Aureococcus anophagefferens</i>	+	+	+	+	1	KT585674.1		B, T	胞外多糖 EPS	Mixo	2—3
硅鞭藻纲 Dictyochophyceae											
弧形无柄钟藻 <i>Apedinella radians</i>	+	+	+	+	0.99	HQ710559.1	#			Auto	
硅鞭藻纲 <i>Ciliophrys infusionum</i>	+	+	+		0.95	AB081641.1	#			Auto	4—9
球形硅鞭藻 <i>Dictyocha globosa</i>				+	0.98	HQ646562.1	#			Mixo	

续表

物种 Species	春 Spring	夏 Summer	秋 Autumn	冬 Winter	相似度 Similarity	标识码 ID Identity	出现记录 Record	有害效应 Harmful effect	毒素种类 Toxin type	营养方式 Nutrition way	粒径大小 Particle size/ μm
小鞭毛虫 <i>Florenciella parvula</i>	+	+	+	+	1	KF422609.1	#			Auto	3—6
一种伪链藻 <i>Pseudochattonella farcinen</i>	+	+	+		1	AM075624.1	#			Auto	
弹性假柄钟藻 <i>Pseudopedinella elastica</i>	+	+	+	+	1	LC189143.1	*			Auto	6—10
硅藻门 Bacillariophyta											
中心纲 Centricae											
大洋角管藻 <i>Cerataulina pelagica</i>	+	+	+	+	1	HQ912669.1				Auto	7—56
钙质角毛藻 <i>Chaetoceros calcitrans</i>	+	+	+	+	1	AY625894.1	*			Auto	2.8—3
并基角毛藻 <i>Chaetoceros decipiens</i>	+	+	+	+	0.93	KX611419.1		B		Auto	
牟氏角毛藻 <i>Chaetoceros muellerii</i>	+	+	+	+	1	JF790991.1				Auto	3.5—9.2
洼地角毛藻 <i>Chaetoceros dayaensis</i>	+				1	KM401854.1	#			Auto	
格式圆筛藻 <i>Coscinodiscus granii</i>			+		1	KC309528.1				Auto	
布氏双尾藻 <i>Diitylum brightwellii</i>	+		+	+	1	KC309493.1		B		Auto	
柔弱几内亚藻 <i>Guinardia delicatula</i>	+	+	+	+	1	JQ315664.1		B		Auto	42—92
一种几内亚藻 <i>Guinardia solshofjohii</i>			+		0.99	AY485511.1	#			Auto	
泰晤士旋鞘藻 <i>Helicotheca tamesis</i>	+	+	+	+	1	KF422617.1				Auto	
丹麦细柱藻 <i>Leptocylindrus danicus</i>			+		1	KC814810.1		B		Auto	31—130
微小细柱藻 <i>Leptocylindrus minimus</i>			+		1	KC309538.1	*	B		Auto	3—12
长耳齿状藻 <i>Biddulphia aurita</i>		+			1	KC309511.1		B		Auto	
中华齿状藻 <i>Biddulphia sinensis</i>	+	+	+	+	1	KC309502.1				Auto	
具槽帕拉藻 <i>Paralia sulcata</i>		+	+	+	0.96	HQ912573.1		B		Auto	8—29
根管藻 <i>Rhizosolenia fallax</i>		+	+		1	AY485480.1				Auto	
中华拟根管藻 <i>Rhizosolenia similoides</i>	+	+	+	+	1	AJ535177.1	#			Auto	
曼氏骨条藻 <i>Skeletonema menzeldii</i>	+	+	+	+	0.96	AB948147.1	#			Auto	2—7
塔形冠盖藻 <i>Stephanopyxis turris</i>	+		+		1	AB430590.1				Auto	
微凹海链藻 <i>Thalassiosira concaviscula</i>	+		+	+	1	AJ810857.1	*			Mixo	
柔软海链藻 <i>Thalassiosira mala</i>		+	+	+	0.99	HM991693.1	*			Mixo	
大洋海链藻 <i>Thalassiosira oceanica</i>	+	+	+	+	1	HM991696.1	#			Mixo	
威氏海链藻 <i>Thalassiosira weissflogii</i>		+		+	1	GU594641.1	*	B		Mixo	4—32
亨氏海链藻 <i>Thalassiosira hendeyi</i>			+		1	AM050629.1	*			Mixo	36—45
冰河拟星杆藻 <i>Asterionellopsis glacialis</i>	+	+	+	+	1	FR865485.1		B		Auto	3.1-9
羽纹纲 Pennatae											

续表

物种 Species	春 Spring	夏 Summer	秋 Autumn	冬 Winter	相似度 Similarity	标识码 ID Identity	出现记录 Record	有害效应 Harmful effect	毒素种类 Toxin type	营养方式 Nutrition way	粒径大小 Particle size/ μm
加拉星平藻 <i>Asteroplanus karianus</i>			+	+	1	LC189082.1		B		Auto	
新月柱鞘藻 <i>Cylindrotheca closterium</i>	+	+	+	+	0.99	GQ468546.1		B		Mix	25—98
茧形藻 <i>Entomoneis cf. alata</i>	+	+	+		0.97	AY534908.1	#			Auto	48—129
极小舟形藻 <i>Naicula perminuta</i>				+	0.98	KP400264.1				Auto	9.5—15.5
矩氏菱形藻 <i>Nitzschia supralittorea</i>				+	0.99	AJ867019.1	#			Mix	
奇异楔形藻 <i>Licmophora paradoxo</i>	+	+	+	+	1	HQ912612.1				Auto	
中型斜纹藻 <i>Pleurosigma intermedium</i>	+	+	+	+	0.93	AY485489.1	*			Auto	
斜纹藻属 <i>Pleurosigma planktonicum</i>	+	+	+	+	1	AY485514.1				Auto	
琴式菱形藻 <i>Psammodyctyon panduriforme</i>			+	+	0.99	KU561186.1	*			Mix	8—15
双角缝舟藻 <i>Rhaphoneis amphicerus</i>		+			1	KF701593.1	*			Auto	12—14
长角四棘藻 <i>Atheya longicornis</i>	+	+	+	+	1	LC189085.1	#			Auto	
桥弯形鞍链藻 <i>Campylosira cymbelliformis</i>		+	+	+	0.98	HQ912623.1				Auto	
金藻门 Chrysophyta											
金藻纲 Chrysophyceae											
黄金色鞭毛藻 <i>Poterochromonas malhamensis</i>	+	+	+	+	1	KY432752.1	#	T	hemolysin	Mix	
纤毛近囊胞藻 <i>Paraphysomonas vestita</i>	+	+		+	1	GU220392.1	#			Mix	
针胞藻纲 Raphidophyceae											
海洋卡盾藻 <i>Chattonella marina</i>	+	+	+	+	1	HQ710582.1		B, T	hemolysin	Mix	20—50
日本纤囊藻 <i>Fibrocapsa japonica</i>	+	+	+	+	1	KP780264.1	#	B, T	NSP	Mix	
真眼点藻纲 Eustigmatophyceae											
微拟球藻 <i>Nannochloropsis gaditana</i>	+	+	+		1	KM068041.1	*			Auto	2—3
颗粒微拟球藻 <i>Nannochloropsis granulata</i>	+	+	+		1	AB052272.1	*			Auto	2—3
黄藻门 Xanthophyta											
黄藻纲 Xanthophyceae											
赤潮异弯藻 <i>Heterosigma akashiwo</i>	+	+	+	+	1	LC214052.1		B, T	hemolysin	Mix	6—25
海洋黄丝藻 <i>Tribonema maritimum</i>		+			0.99	AF038005.1	#			Auto	

“*”表示之前辽东湾没有发现,但在其他海域有报道,“#”表示在中国海域没有报道过; The asterisk (*) indicates the algal species that were previously unreported in the Liaodong Bay but appeared in other Chinese waters. The symbol (#) indicates the algal species

Hemolysin: 溶血毒素, Hemolytic toxin; PSP: 麻痹性贝毒, Paralytic shellfish poison; DSP: 腹泻性贝毒, Diarrhetic shellfish poison; NSP: 神经性贝毒, Neurogenic shellfish poison; YTX: 虾夷扇贝毒素, yessotoxin; abbreviations: B: 藻华, bloom-forming; F: 噬鱼, fish-killing; T: 有毒, toxic; Mix: 混合营养, mixotrophy; Auto: 自养, autotrophy; Hetero: 异养, heterotrophic