

# 中国近海甲藻包囊



Dinoflagellate Cysts  
along the Coast of China

蓝东兆 顾海峰 著



科学出版社

# 中国近海甲藻包囊

蓝东兆 顾海峰 著



科学出版社

北京

## 内 容 简 介

本书是中国近海甲藻包囊多样性研究的一个阶段性总结,共描述了膝沟藻目、多甲藻目、裸甲藻目、网纹藻目及未定目共 25 属 91 种的包囊,大部分种类也给出了对应的细胞照片。这些包囊可以分为两大类:近岸种和远洋种。远洋种主要分布在南海,都属于多甲藻目的钙甲藻科;近岸种大部分在中国近海广泛分布,但是也有个别种类有明显的地理分布特征。在中国近海发现的 5 种甲藻包囊可以产生麻痹性贝毒、环氨藻酸和江蓠毒素,本书也给出了它们的毒素特征。

本书适合于高等院校海洋生物、海洋环境科学等专业的师生阅读,也可以作为海洋环境监测人员的参考书。

### 图书在版编目(CIP)数据

中国近海甲藻包囊 / 蓝东兆, 顾海峰著. —北京:  
科学出版社, 2014. 5  
ISBN 978 - 7 - 03 - 040368 - 1

I. 中… II. ①蓝… ②顾… III. ①近海—甲藻门  
—研究—中国 IV. Q949. 24

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2014)第 068145 号

责任编辑: 许 健 韩书云  
责任印制: 刘 学 / 封面设计: 殷 靓

科学出版社 出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码: 100717

<http://www.sciencep.com>

南京展望文化发展有限公司排版

上海欧阳印刷厂有限公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

\*

2014 年 5 月第 一 版 开本: B5(720×1000)

2014 年 5 月第一次印刷 印张: 5 3/4

字数: 68 000

定价: 120.00 元

# 前　　言

甲藻也称腰鞭藻、双鞭藻，多数为单细胞，也有由单细胞连成的不同形态的群体。全球约有 2 500 种甲藻，其中 160 种甲藻能通过有性生殖形成休眠包囊，有 45 种甲藻能产生毒素，包括麻痹性贝毒、腹泻性贝毒、失忆性贝毒、雪茄毒、鱼毒素、溶血性毒素。由于甲藻休眠包囊能躲避不良环境，通过船只压舱水、贝种在国家和地区之间相互传播，给人类健康、海洋环境和水产养殖业造成很大危害和损失，引起了各国学者的重视。

我国大陆沿岸超过 18 000 km，海岛沿岸超过 14 200 km，海洋面积超过 300 万 km<sup>2</sup>，但对甲藻休眠包囊的研究直至 20 世纪 90 年代末期才得到重视，迄今为止，对于甲藻包囊分类学研究大多数建立在形态学上，因为甲藻休眠包囊的形态学特征多数是不明显的，所以种的鉴定非常困难，加上设备等条件的限制，鉴定出来的包囊其准确性值得商榷。

作者首次对我国北起鸭绿江，南至西沙群岛的近岸海域表层沉积物中的甲藻包囊进行了系统的研究，在包囊形态学基础上结合包囊萌发得到的藻细胞形态及分子序列撰写了甲藻包囊分类学的专著，为我国从事海洋甲藻教学、科研、赤潮预测预报的工作者提供了一本有用的参考书。本书是科技基础性工作专项“我国近岸海域表层沉积物中的甲藻包囊分类”(2009FY210400)的主要成果。

作　者

2013 年 11 月 5 日

# 目 录

## 前言

第一章 概述 .....	1
第二章 研究方法 .....	3
第三章 膝沟藻目 .....	6
第一节 膝沟藻科 .....	6
第二节 屋甲藻科 .....	7
第三节 扁甲藻科 .....	12
第四章 多甲藻目 .....	14
第一节 钙甲藻科 .....	14
第二节 原多甲藻科 .....	21
第五章 裸甲藻目 .....	37
第一节 裸甲藻科 .....	37
第二节 多沟藻科 .....	40
第六章 网纹藻目及其他 .....	42
参考文献 .....	46

## 图版

# 第一章 概述

甲藻也称腰鞭藻、双鞭藻，多数为单细胞，也有由单细胞连成不同形态的群体。全球约有 2 500 种甲藻，其中 45 种能产生毒素，包括麻痹性贝毒、腹泻性贝毒、失忆性贝毒、雪茄毒、鱼毒素、溶血性毒素。由于甲藻休眠包囊能抵御不良环境，通过船只压舱水、贝种在国家和地区之间相互传播，给人类健康、海洋环境和水产养殖业造成很大危害和损失，引起了各国学者的重视。

休眠包囊(resting cyst)是一些甲藻生活史中的一个重要阶段，在一定的外界条件诱导下，两个营养细胞变态为配子，并互相结合形成一个具有两根纵沟鞭毛的合子(planozygote)，合子脱落鞭毛变态为休眠体(hypnozygote)，并沉降到沉积物中。休眠包囊能够帮助甲藻度过不良的环境条件(如低温)，并有助于种类的传播，而遗传物质的交换能保证维持较高的遗传多样性，增强它们适应环境的能力。在高纬度地区，甲藻只在较短的时间内出现在水体中，而大部分时间都是以休眠包囊的形式存在于沉积物中。在约 2 500 种现生的甲藻中，只有大约 10% 的物种可以产生不同形态的包囊，它们主要分布在多甲藻目和膝沟藻目。

甲藻包囊最初只是作为化石成为孢粉学家的研究对象，19 世纪末 20 世纪初，在对浮游生物的研究中开始发现并记录了活体的甲藻包囊。现代甲藻包囊的研究开始于 Evitt，他通过对孢粉粒(hystrichospores)的萌发孔(archeopyle)的观察将包囊与甲藻联系在一起。第一个生物学的证据来自对本特刺球藻(*Hystrichosphaera bentori*)的萌发试验，结果产生了活体甲藻——指状膝沟藻(*Gonyaulax digitalis*) (Evitt, 1963)，此后的萌发试验把更多的孢粉粒和甲藻联系起来(Wall and Dale, 1968)，从而真正开始了现代甲藻包囊学的研究。

甲藻休眠包囊具有很厚的细胞壁，能够在海底存活几十年(Lundholm *et al.*, 2011)。根据细胞壁的组成可以把它们分成两大类，第一类具有和孢粉类似的有机质细胞壁，绝大部分的甲藻都产生这一类的包囊，包括多甲藻目、膝沟藻目等；第二类具有碳酸钙结晶形成的细胞壁，产生这一类包囊的种类集中在多甲藻目的钙甲

藻科(Dale, 1983; Elbrachter *et al.*, 2008)。由于对甲藻包囊化石的研究早于生物学的研究,造成大多数包囊都有两个名称,古生物学名称和生物学名称,活体甲藻包囊的分类学也基本沿袭了化石包囊的分类标准,主要包括:形状和大小,细胞壁表面结构,细胞壁的层数,附属物的形状、大小,副板块结构,萌发孔的形状和位置。其中萌发孔的形状和位置在包囊分类中具有重要的作用。

研究甲藻包囊的物种多样性可以补充对甲藻多样性的认识,这是因为浮游植物会快速地演替,对于能够形成休眠包囊的种类来说,大部分时间它们是以包囊的形式存在的。甲藻包囊还能用来区分相似的种类,有些甲藻由完全相同的甲板组成,只是在包囊的形态上有差别(Montresor *et al.*, 1997; Gu *et al.*, 2008)。

我国甲藻休眠包囊的研究直至20世纪90年代才开始,最早的工作是对中国东南沿海表层沉积物中的活体甲藻包囊进行了研究,发现了一些重要的赤潮生物包囊,如塔玛亚历山大藻、链状裸甲藻等(Qi *et al.*, 1996)。此后王朝晖(2007)对我国沿海重要港湾沉积物中甲藻包囊的分布进行了较为全面的调查,共分析鉴定出甲藻包囊61种,通过对包囊的分类学研究和形态学描述,建立了我国常见甲藻包囊图谱。Gu等(2008, 2011)根据包囊形成并结合萌发试验发现了1个新种——东海斯氏藻,并在中国海域首次报道了7种钙质甲藻包囊。黄海燕等(2009)对2006年冬季长江口海域表层沉积物样品中的甲藻包囊进行了分类学研究。潘俊等(2010)对黄海表层沉积物样品中的甲藻包囊进行了种类鉴定。这些研究多侧重于包囊的形态学分类,对包囊-细胞甲板关系研究较少,因此可靠性还有待验证。

# 第二章 研究方法

## 1. 样品的采集与处理

样品于 2010 年 5 月至 2012 年 9 月用蚌式采泥器或柱状采泥器采集, 采样站位如图 2-1。取表层 0~2 cm 样品, 密封、黑暗保存于 4℃ 条件下。称取湿重约 5 g 的沉积物样品于 25 mL 的小烧杯中, 加入 15~20 mL 过滤海水混匀。混浊液用超声波处理 1 min, 然后用过滤海水通过 20  $\mu\text{m}$  孔径的筛绢进行过滤, 取筛绢上的残余物用 1 mL 过滤海水重新悬浮, 待进一步检测。在奥林帕斯显微镜(BX51)下用微型吸管分离包囊, 并置于 96 孔板中。板内每个孔提前加入 200  $\mu\text{L}$  f/2-Si 培养基(Guillard and Ryther, 1962)。然后放入培养箱中进行孵化, 培养箱设置温度为 20℃, 光照强度为 90  $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , 光照时间与黑暗时间比为 12 h : 12 h。

## 2. 藻细胞的形态观察

用微型吸管挑取包囊与萌发的细胞置于载玻片, 在奥林帕斯显微镜(BX51, 400 倍)下观察形态, 同时用显微镜配置的数码相机进行拍照, 并保存图片。观察细胞甲板的组成时, 先用荧光染剂进行染色, 再通过荧光显微镜(BX51, 400 倍)进行观察并拍照。

部分样品在扫描电镜下进行观察, 样品处理步骤如下: 用终浓度为 2.5% 的戊二醛溶液固定包囊或细胞 1 h; 将包囊或细胞粘在涂有 poly-L-lysine 的盖玻片上 30 min; 先后在纯水: 海水 = 1 : 1 的溶液和纯水中各浸泡 10 min; 在浓度梯度为 10%、30%、50%、70%、90% 及 100% 的乙醇中进行脱水, 每个浓度持续 10 min, 100% 的乙醇反复进行 3 次; 然后样品经过临界点干燥, 喷金, 在扫描电镜(Zeiss/LEO, Oberkochen, Germany)下进行观察。

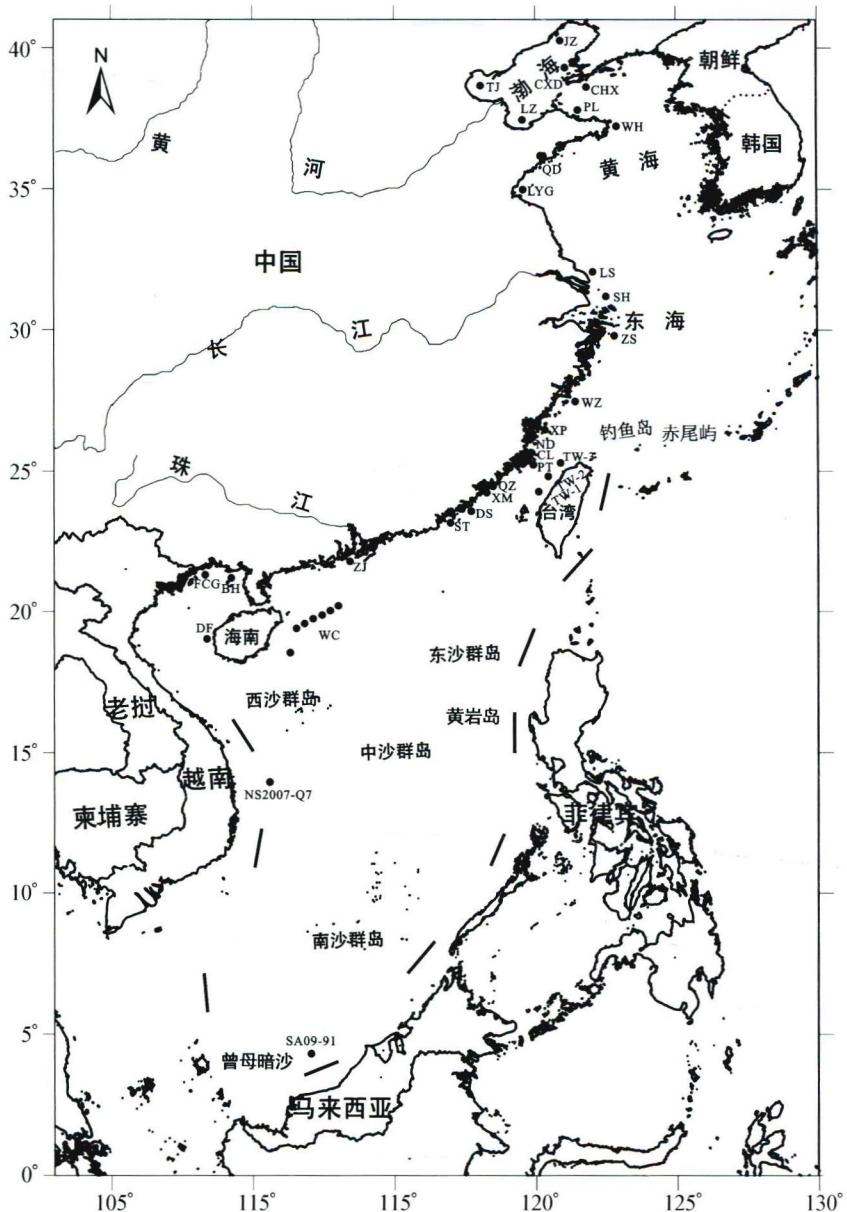


图 2-1 采样站位

### 3. PCR 和序列测定

形态学鉴定的包囊或细胞用蒸馏水清洗 2 或 3 次, 然后通过挤压盖玻片进行破碎。用微型吸管吸取细胞内含物, 并转移至  $500 \mu\text{L}$  的 PCR 管中。使用单细胞作为模板进行 PCR 反应, 扩增部分大亚基序列(长约 1 430 bp), 引物为 D1R

(Scholin *et al.*, 1994) 和 28 - 1483R (Daugbjerg *et al.*, 2000)。反应体系为 50  $\mu$ L, 其中含有 1U 的 *Taq* DNA 酶[宝生物工程(大连)有限公司], 0.2 mmol/L 的引物, 5  $\mu$ L 的 10  $\times$  PCR buffer, 浓度为 50  $\mu$ mol/L 的 dATP、dTTP、dCTP、dGTP。PCR 反应程序为: 94°C 预变性 3 min 30 s; 94°C 变性 50s, 45°C 退火 50 s, 72°C 延伸 80 s, 循环 35 圈; 72°C 延伸 10 min, 4°C 停止。

PCR 扩增产物通过 1% 琼脂糖凝胶进行电泳, 将阳性条带切下, 使用 DNA 提取试剂盒[生工生物工程(上海)股份有限公司]进行纯化。纯化后的样品使用 PUC-m 质粒载体[生工生物工程(上海)股份有限公司]进行克隆。每个样品挑取 1~10 个克隆, 送华大基因测序。

#### 4. 毒素测定

将部分亚历山大藻属、环氨藻属和伏尔甘藻属的株系在指数生长期离心收集细胞, 用高效液相色谱(HPLC)、质谱(LC-MS)等测定毒素。

# 第三章 膝沟藻目

## 第一节 膝 沟 藻 科

### 1. 膝沟藻属(*Gonyaulax* Diesing)

(1) 具刺膝沟藻(*Gonyaulax spinifera* Diesing)(图版 1 A~C)

包囊形态：包囊圆形(直径 40~52  $\mu\text{m}$ )，刺长 10~17  $\mu\text{m}$ 。细胞壁两层，厚 1~2  $\mu\text{m}$ ，淡黄色，外壁有颗粒物。刺近端分叉或不分叉，远端分成 2 叉。萌发孔为沟前型，相当于第三块沟前板 3''。

细胞形态：细胞长 35~41  $\mu\text{m}$ ，宽 22~32  $\mu\text{m}$ ，甲板方程式为 po,3',2a,6'',6c,7s,6'',2'''。表面有孔纹，横沟位于细胞中央，下陷很深并下旋，偏移距离为横沟高度的 2 倍。上壳锥形，有一个短到中等的顶角，下壳圆形。

分布：该种广泛分布在中国四大海域。

(2) 膜状膝沟藻(*Gonyaulax membranacea* Ellegaard, Daugbjerg, Rochon, J. Lewis & Harding)(图版 1 D~G)

孢粉名：*Hystrichosphaera furcata* var. *membranacea* M. R. Rossignol。

包囊形态：包囊长 40~52  $\mu\text{m}$ ，宽 40~48  $\mu\text{m}$ ，两层壁，透明，外壁有颗粒物。刺长 5~25  $\mu\text{m}$ ，中空，远端封闭。包囊外壁可见 3 种类型的刺，第一种很简单，锥形，远端分成 2 或 3 叉；第二种刺是通过膜状物把相邻的刺连接起来，分布在副横沟处；第三种最复杂，是管状和膜状的刺，分布在下壳位置。萌发孔为沟前型，相当于 3''。

细胞形态：细胞长 35~44  $\mu\text{m}$ ，宽 22~35  $\mu\text{m}$ ，甲板方程式为 po,3',2a,6'',6c,6'',2'''。横沟位于细胞中央，下陷很深，下旋并外伸，偏移距离为横沟高度的 2 倍。上壳锥形，有一个短到中等的顶角，2a 和 3' 间有一个腹孔。下壳没有底刺。

分布：该种广泛分布在中国四大海域。

## 2. 原角藻属(*Protoceratium* Bergh)

(3) 网纹原角藻(*Protoceratium reticulatum* Bütschli)(图版 1 H~J)

包囊形态：圆形到椭圆形(直径 27~30  $\mu\text{m}$ ),周身覆盖有刺(3~8  $\mu\text{m}$ )。有的直立,有的弯曲,刺的近缘端稍微粗大,远端形态各异,有的尖细,有的封闭,甚至有二分叉的。萌发孔梯形。

细胞形态：细胞卵圆形,长 23~27  $\mu\text{m}$ ,宽 20~25  $\mu\text{m}$ 。甲板上有很厚重的网状结构,甲板方程式为 po,3',6'',6c,6s,6'',2'''。横沟偏移距离小于横沟高度。第一顶板没有腹孔。顶孔复合体圆形,有一个新月形的顶孔。

分布：该种广泛分布在中国四大海域。

## 3. 舌甲藻属(*Lingulodinium* Dodge)

(4) 多边舌甲藻(*Lingulodinium polyedra* J. D. Dodge)(图版 1 K~N)

同种异名：多边膝沟藻(*Gonyaulax polyedra* F. Stein)。

包囊形态：包囊圆形(直径 50  $\mu\text{m}$ ),细胞壁双层(厚 2  $\mu\text{m}$ ),外壁颗粒状,内壁平滑。周身覆盖有刺(长 7~8  $\mu\text{m}$ ),刺的基部宽大,中间空洞状,远端尖细或封闭。包囊内充满浅色或透明的淀粉颗粒和淡褐色的脂粒,有一个红色体。萌发孔很大,由 2 或 3 块沟前板脱落形成。

细胞形态：细胞多边形,没有底刺和顶角。横沟下旋,没有外伸。甲板网格状,下陷处有孔,甲板方程式为 po,3',3a,6'',6c,7s,6'',2'''。

分布：该种广泛分布在中国四大海域。

# 第二节 屋甲藻科

## 4. 亚历山大藻属(*Alexandrium* Balech)

(5) 亲近亚历山大藻(*Alexandrium affine* Balech)(图版 2 A~E)

包囊形态：包囊圆形,直径 30~45  $\mu\text{m}$ ,包囊外壁光滑或黏附着很多颗粒物质,包囊内充满淡白色的颗粒和一个鲜艳的红色体,细胞壁 2 层,厚 1~2  $\mu\text{m}$ ,无色,萌发孔较大,近椭圆形,位于细胞中央。

细胞形态：细胞近五角形,长大于宽,长 32~53  $\mu\text{m}$ ,宽 30~50  $\mu\text{m}$ ,细胞上壳近锥形,下壳梯形。甲板很厚,上面稀疏地分布着小孔,在培养条件下最多观察到 8 个细胞成链。横沟位于细胞中央或中央靠后,下陷很深,下旋,偏移距离约等于横沟高度。纵沟很深,左右两侧都有很高的脊。甲板方程式为 po,4',6'',6c,8s,5'',2'''。顶孔复合体近长方形,顶孔复合体有一个大的鱼钩形的顶孔,上面有一个

大的圆形前连接孔。第1顶板(1')和第4顶板(4')之间有一个大的腹孔。前纵沟板勾形，长略大于宽；后纵沟板梯形，右侧边缘中部有一个连接孔。

分布：该种广泛分布在中国四大海域。

(6) 安德森亚历山大藻(*Alexandrium andersonii* Balech)(图版2 F~L)

包囊形态：包囊圆形，直径22~35 μm，包囊外壁光滑，包囊内充满淡白色的颗粒，但是没有红色体。

细胞形态：细胞长15~23 μm，宽15~23 μm，细胞上壳和下壳均为圆形。甲板很薄，细胞不成链。横沟位于细胞中央或中央靠后，下陷很深，下旋，偏移距离约等于横沟高度。甲板方程式为po,4',6",6c,8s,5",2""。顶孔复合体近三角形，有一个大的鱼钩形的顶孔。第1顶板(1')很窄，和第4顶板(4')之间有一个大的腹孔。腹孔有时候分布在1'内。第6块沟前板(6")五边形，后部较窄，但是在中前部变宽。前纵沟板梯形，底部有一个大的缺口；后纵沟板长方形，长略大于宽。

分布：该种分布在中国南海、东海和黄海。

评论：安德森亚历山大藻最早发现于北美洲(Balech, 1990)，此后在地中海(Montresor et al., 1998; Penna et al., 2008)、英国(Brown et al., 2010)等海域发现，这是在亚太平洋地区的首次报道。安德森亚历山大藻曾被认为可以产生麻痹性贝毒(Ciminiello et al., 2000)，但是最近的研究结果推翻了这个结论，并认为当初检测的样品可能并不是安德森亚历山大藻(Sampedro et al., 2013)，对中国海域安德森亚历山大藻的检测也没有发现任何毒素成分(Gu et al., 2013b)。

(7) 傅勒特亚历山大藻(*Alexandrium fraterculum* Balech)(图版2 M~Q, 图版3 A)

包囊形态：包囊圆形，直径45 μm，包囊外壁光滑，包囊内充满颗粒，但是没有红色体。包囊仅在黄海(大连)发现。

细胞形态：细胞长30~50 μm，宽30~45 μm，细胞上壳锥形，有一个明显的肩部，下壳为梯形。甲板较厚，上面稀疏地分布着小孔，细胞可以形成2~4个细胞的链。甲板方程式为po,4',6",6c,8s,5",2""。第1顶板(1')右边中部有一个腹孔，但是腹孔有时候位于1'内。第6块沟前板(6")中等宽度。前纵沟板长略大于宽，底部有一个较深的缺口；后纵沟板较大，上部呈V形，中间位置有一个连接孔，通过一个管道和右侧边缘相连。

分布：该种仅在黄海(大连)发现。

(8) 李氏亚历山大藻(*Alexandrium leei* Balech)(图版3 B~H)

包囊形态：包囊圆形，直径40 μm，包囊外壁光滑，包囊内充满淡白色的颗粒和一个鲜艳的黄色体。

细胞形态：细胞长30~45 μm，宽25~40 μm，细胞上壳和下壳都是圆形。甲板很厚，上面稀疏地分布着小孔，细胞不能成链。横沟位于细胞中央或中央靠后，下陷很深，下旋，偏移距离约等于横沟高度的一半；纵沟很深，左右两侧都有明显的

脊。甲板方程式为 po,4',6'',6c,8s, 5'',2'''。顶孔复合体长而窄,有一个长长的鱼钩形的顶孔。第1顶板(1')较宽,内部有一个大的腹孔。第6块沟前板(6'')五边形,较宽。前纵沟板长略大于宽,后部有一个较浅的缺口;后纵沟板宽大于长,前面的边呈曲线形。

分布: 该种分布在中国黄海和南海。

评论: 李氏亚历山大藻最早发现于韩国海域(Balech, 1995),之后在新加坡海域也有发现(Tang *et al.*, 2007),但是其基因型和韩国海域发现的不同,显示该种可能是一个隐含种。

(9) 奥氏亚历山大藻 [*Alexandrium ostenfeldii* (Paulsen) Balech & Tangen] (图版3 I~N, 图版4 A~C)

包囊形态: 包囊圆形,直径 25~45  $\mu\text{m}$ ,包囊外壁光滑,包囊内充满淡白色的颗粒和1或2个鲜艳的红色体。萌发孔圆形,较大。

细胞形态: 细胞长 22~35  $\mu\text{m}$ ,宽 25~35  $\mu\text{m}$ ,细胞上壳较宽,锥形到圆形,下壳圆形。甲板很薄,细胞不能成链。横沟位于细胞中央或中央靠后,下陷很深,下旋,偏移距离略小于横沟高度。甲板方程式为 po,4',6'',6c,8s, 5'',2'''。顶孔复合体长而窄,有一个长长的鱼钩形的顶孔。第1顶板(1')较窄,在它的右侧边缘下部有一个很大的腹孔。前纵沟板宽大于长,后部有一个深浅不一的缺口。

分布: 该种仅分布在中国渤海。

分子特征: 中国渤海的奥氏亚历山大藻大亚基序列和芬兰的株系相差3个碱基(相似度99.5%),与美国、新西兰和丹麦的株系分别相差12个、15个和18个碱基(相似度分别为98.1%、97.6%、97.2%)。中国渤海的奥氏亚历山大藻转录间隔区(ITS)序列和英国、芬兰株系相差8个和10个碱基(相似度为98.5%和98.1%)(Gu, 2011)。

毒素: 中国渤海的奥氏亚历山大藻可以产生麻痹性贝毒,主要的成分是新石房蛤毒素(NEO)和石房蛤毒素(STX),分别占总毒素的65%和35%(图3-1)。毒素大小为31.95 f/mol 细胞。

评论: 奥氏亚历山大藻最早发现于挪威海域(Balech *et al.*, 1985),至今多在高纬度海域发现(Gribble *et al.*, 2005),但是秘鲁亚历山大藻(*Alexandrium peruvianum*)和它形态很接近,在热带海域和温带海域都有报道(Lim *et al.*, 2005; Penna *et al.*, 2008),这两个种最近被认为是同种异名(Kremp *et al.*, 2013)。奥氏亚历山大藻除了产生麻痹性贝毒外,还可以产生另外两种不同类型的毒素,即螺环内酯(spirolides)和裸甲藻毒素。中国渤海的株系和芬兰的株系分子序列接近,但是后者主要产生麻痹性贝毒中的GTX2/3(Kremp *et al.*, 2009),中国渤海株系的分子序列和毒素特征都显著区别于来自日本、新西兰和丹麦的株系(Mackenzie *et al.*, 1996; Kaga *et al.*, 2006; Gu *et al.*, 2013b),显示在中国渤海的奥氏亚历山大藻是本地种。

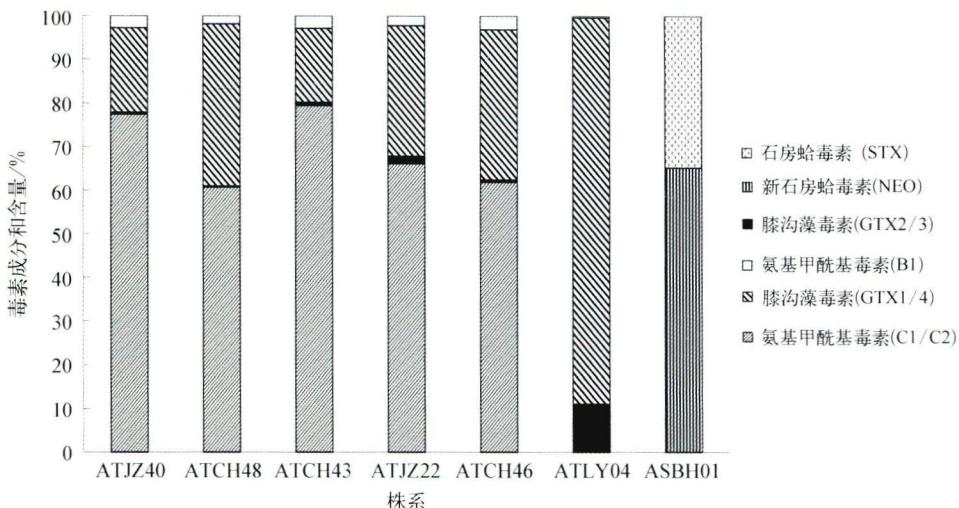


图 3-1 亚历山大藻类的毒素成分和含量

前 6 个株系都是黄渤海的塔玛亚历山大藻, ASBH01 为奥氏亚历山大藻

(10) 拟膝沟亚历山大藻 [*Alexandrium pseudogonyaulax* (Biecheler) Horiguchi ex Kita & Fukuyo] (图版 4 D~G)

包囊形态：包囊圆形，直径 48~50  $\mu\text{m}$ ，包囊外壁有副甲板，包囊内充满淡褐色颗粒和 1 个鲜艳的红色体(或黄色体)。萌发孔圆形，较大。

细胞形态：细胞长 35~43  $\mu\text{m}$ ，宽 33~40  $\mu\text{m}$ ，细胞上壳和下壳均为圆形，下壳底部较为平坦。甲板较厚，细胞不能成链。横沟位于细胞中央或中央靠后，下陷很深，下旋，偏移距离略大于横沟高度。甲板方程式为 po, 4', 6", 6c, 8s, 5", 2'''。顶孔和第 1 顶板(1')通过一个直线相连。1' 较宽，右侧边缘中部有一个很大的腹孔。6" 长大于宽，左侧边缘很直。前纵沟板宽大于长，后部有一个缺口；后纵沟板长而窄，上部有一个较深的凹陷。

分布：该种分布在中国南海和黄海。

(11) 塔玛亚历山大藻 (*Alexandrium tamarense* Balech) (图版 4 H~L)

包囊形态：长椭圆形(长 35~56  $\mu\text{m}$ ，宽 25~35  $\mu\text{m}$ )，两端圆形。细胞壁厚，常覆盖有透明的胶状物质。包囊内充满浅色或透明的淀粉颗粒、淡褐色的脂粒，有一个明显的红色体。

细胞形态：细胞长 22~51  $\mu\text{m}$ ，宽 17~44  $\mu\text{m}$ ，近圆形，长略大于宽，细胞通常单个、或成 2 个、4 个细胞的链状，偶尔发现有 8 个细胞成链。成链的细胞通常有 1 个前连接孔和 1 个后连接孔。甲板很薄，上面有稀疏的孔。甲板方程式为 po, 4', 6", 6c, 8s, 5", 2'''。顶孔复合体长方形，腹部方向变窄。顶孔复合体有一个鱼钩形的顶孔。甲板上壳和下壳长度接近，上部呈宽大的圆锥形，下部略呈梯形。第 1 顶

板(1')呈菱形,和顶孔复合体直接相连。1'和4'相接的地方有一个腹孔,有时候腹孔位于1'内,东海和南海的株系偶尔没有腹孔。深陷的横沟下旋,偏移距离约为横沟的高度。纵沟很深,在后部加宽。后连接孔较小,在沟后板的右上部。纵沟前板较窄,长大于宽,后部有一个缺口;纵沟后板长大于宽。

分子特征:来自东海和南海的塔玛亚历山大藻 ITS 序列完全相同,它们属于塔玛复合体(IV)。来自黄海和渤海的塔玛亚历山大藻 ITS 有 2 种完全不同的序列,相差 25 个碱基,它们属于塔玛复合体(I),即北美基因型。

分布:塔玛复合体(IV)仅分布在中国南海和东海,塔玛复合体(I)仅分布在中国黄海和渤海。

毒性:来自渤海和大连的株系主要产生氨基甲酰基(N-sulfocarbamoyl)毒素(C1/C2),占总毒素的 61%~79%,膝沟藻(gonyautoxins)毒素(GTX1/4)占 17%~37%。连云港的株系(ATLY04)主要产生 GTX1/4(89%) 和 GTX2/3(11%) (图 3-1)。毒素大小为 1.10~4.99 fmol/个细胞。

评论:塔玛复合体(I)分布在纬度大于 30° 的海域(Lilly *et al.*, 2007),甚至分布在北极楚科齐海(Gu *et al.*, 2013c),没有在东海和南海发现该种证明了这可能是一个冷水性的物种。塔玛复合体(I)之前曾在日本和韩国沿海海域被发现(Lilly *et al.*, 2007),这是在黄海中国一侧的首次报道。塔玛复合体(IV)之前认为仅分布在亚太平洋(Scholin *et al.*, 1994),但最近在地中海、南太平洋等海域都有发现(Penna *et al.*, 2005; Ho *et al.*, 2012)。

渤海和黄海(大连)的塔玛复合体主要产生 C1/C2(61%~79%) 和 GTX1/4(17%~37%) 毒素(Gu *et al.*, 2013b)。它们和日本的株系相比没有 NEO 和很低的 GTX3(Shimada *et al.*, 2011)。连云港的株系和大连、天津的株系相比不产 C1/C2 毒素,可能反映了地域上的区别。但是白令海塔玛复合体(I)株系的毒素成分变化也很大(Orlova *et al.*, 2007),因此需要测定更多来自连云港的株系。

(12) 塔姆亚历山大藻(*Alexandrium tamatum* M. Montresor, A. Beran & U. John)(图版 4 M~P)

包囊形态:包囊豆形,长 35 μm,宽 25~30 μm。细胞壁较厚,包囊内充满浅色或透明的淀粉颗粒、淡褐色的脂粒,有 1 个明显的红色体。

细胞形态:细胞圆形或椭圆形,长 23~33 μm,宽 20~28 μm。甲板很薄,上面有稀疏的孔,未见成链细胞。横沟位于细胞中央或中央靠后,下陷很深,下旋,偏移距离约为横沟高度的 1/2。甲板方程式为 po,4',6'',6c,8s,5'',2'''。顶孔复合体长而窄,有一个鱼钩形的顶孔。第 1 顶板(1')较宽,没有腹孔。第 6 块沟前板(6")五边形,长和宽接近。前纵沟板长大于宽,底部有一个中等的缺口;后纵沟板长方形,宽大于长。

分布:该种仅在厦门湾发现。

评论:塔姆亚历山大藻发现于地中海,其最初的描述中有一个腹孔

(Montresor *et al.*, 2004),中国台湾和日本的株系都具有1个腹孔(Lilly *et al.*, 2005; Kaga *et al.*, 2006),但是厦门的株系没有腹孔,显示腹孔在该物种也是可变的。

### 第三节 扁甲藻科

#### 5. 易碎藻属(*Fragilidium* Balech ex Loeblich III)

(13) 墨西哥易碎藻(*Fragilidium mexicanum* Balech)(图版5 A~F)

包囊形态:包囊圆形,直径54~60 μm,包囊外部经常有一圈很厚的胶质物,包囊内充满淡白色的颗粒物及淡褐色的原生质体,该种类的包囊是东海常见种,最大密度达7.4个/g,总共萌发了5个类似的包囊,这些包囊无一例外都有一个鲜艳的黄色体,细胞壁透明,厚3~4 μm,壁上有颗粒性物质,萌发孔大,圆形。

细胞形态:细胞一般单个,但有时会看到成链的2个细胞,上壳呈圆锥形,下壳半圆形,左右不对称,上壳比下壳长,细胞核长而粗,位于细胞中央。细胞长32~57 μm,宽30~55 μm。甲板很薄,上面密布着小孔。甲板方程式为po,5',7",11c,8s,7",2"',1P。顶孔复合体由一块三角形的甲板和一个耳朵状的顶孔组成,1'六边形,较其他顶板要小,2'五边形,3'六边形,比2'略大一点,4'七边形,是所有顶板中最大的一块。1"四边形,和顶孔复合体通过两条垂直的线连接,属于*Goniodoma*型,是所有板中最小的,下方有平行于横沟的裂缝,末端膨胀成一个圆孔,横沟偏移的距离和横沟的高度相当。纵沟板7块,分别是纵沟前板(Sa)、右纵沟前板(Sda)、左纵沟前板(Ssa)、中间纵沟前板(Sma)、左纵沟后板(Ssp)、右纵沟后板(Sdp)、纵沟后板(Sp)。1"和7"都是五边形,它们比其他板要小。1'''和2'''均为五边形。1P板很大,面积和2块底板接近。

分布:该种分布在中国四大海域。

(14) 半球易碎藻[*Fragilidium subglobosum* (Von stosch) Loeblich III](图版5 G~I)

包囊形态:包囊圆形,直径45 μm,包囊内充满淡白色的颗粒物及淡褐色的原生质体,有一个黄色体,细胞壁光滑而透明,厚2~3 μm,萌发孔在包囊的顶端,圆形。

细胞形态:细胞上壳锥形,下壳圆形,细胞核长而粗,位于细胞中央,细胞长25~52 μm,宽22~48 μm(平均长41.6 μm,宽35.3 μm,n=10)。甲板方程式为po,5',7",7",2"',1P。顶孔复合体由一块三角形的甲板和一个耳朵状的顶孔组成,1'七边形,2'五边形,3'和4'均为六边形。1"五边形,远远小于其他顶板,下方有平行于横沟的裂缝,末端膨胀成一个圆孔;横沟偏移的距离和横沟的高度相当。纵沟板7块,分别是纵沟前板(Sa)、右纵沟前板(Sda)、左纵沟前板(Ssa)、中间