

中国海域赤潮风险地图——基于甲藻孢囊多样性和丰度的赤潮发生风险评估*

尚丽霞^{1,2,3} 魏 本^{1,4} 胡章喜⁵ 鲁 正⁴ 邓蕴彦^{1,2,3①} 唐赢中^{1,2,3①}

(1. 中国科学院海洋研究所海洋生态与环境科学实验室 山东青岛 266000; 2. 青岛海洋科技中心海洋生态与环境科学功能实验室 山东青岛 266237; 3. 中国科学院海洋大科学研究中心 山东青岛 266071; 4. 哈尔滨工程大学青岛创新发展基地 山东青岛 266000; 5. 广东海洋大学水产学院 广东湛江 524088)

摘要 过去几十年以来我国近海有害藻华特别是由甲藻引起的赤潮事件频发,严重威胁海洋生态安全、经济社会发展甚至人类健康。基于中国四大海域 267 个站位 2014~2018 年沉积物中甲藻孢囊多样性和丰度数据,并整合历史藻华事件记录和水体中营养细胞分布和丰度文献,运用前期构建并局域应用的典型赤潮发生风险评估方法,绘制了中国海域 26 种重要目标甲藻的赤潮发生风险地图,并对该评估结果进行阐释和讨论。结果表明,目标甲藻具有不同程度的赤潮发生风险,其中 11 种甲藻(尖顶斯氏藻、东海斯氏藻、具刺膝沟藻、链状亚历山大藻、垂裂莱万藻、深沟假旋沟藻、太平洋亚历山大藻、微小亚历山大藻、多纹膝沟藻、红色赤潮藻和东海原甲藻)在部分监测站位呈现高风险特征,共有 21 种甲藻呈现中高风险特征。而不同甲藻在中国四大海域的风险值具有差异并呈现明显的区域特征,如东海原甲藻和深沟假旋沟藻的赤潮发生风险值分别在东海和南海显著高于其他海域。相关性分析结果显示,37 对和 5 对甲藻的赤潮发生风险值分别呈现显著正相关和显著负相关关系,体现了其在生态位上存在一定的协同性或竞争关系。本研究可为我国近海赤潮预警预测和防控提供科学依据,也为全球其他海域同类研究以及赤潮的预测预报提供参考。

关键词 有害藻华; 赤潮暴发风险; 风险评估; 甲藻; 孢囊; 休眠体

中图分类号 Q948 **doi:** 10.11693/hyh20260100001

近几十年来,近海有害藻华暴发规模和频率增大、持续时间更长、致灾效应加重,是威胁海洋生态安全、经济社会发展和人类健康最为突出的海洋生态灾害之一(俞志明等, 2019; 于仁成等, 2020; Dai *et al.*, 2023)。1988~2023 年,全球已报道的有害藻华暴发总数接近 10 000 起,而 1987 年之前只有约 150 起(Liu *et al.*, 2024)。在中国海域,自 1933 年浙江沿海暴发的夜光藻藻华开始至 20 世纪末共记载 330 起;而后开始显著增加,2000~2022 年发生的有害藻华事件多达 1 517

起(Yu *et al.*, 2023; 吕颂辉等, 2024)。有害藻华已成为国际社会包括中国共同关注的重大海洋环境问题,也是海洋生态与环境科学领域的研究热点。

甲藻作为海洋浮游植物的重要类群,在贡献大量初级生产力之外,也是海洋有害藻华最主要的肇事类群。据统计,约有 130 种甲藻可形成有害藻华(俗称赤潮,下文除特殊说明外赤潮和藻华作为同义词使用)(Jeong *et al.*, 2021),所有赤潮事件中 75% 以上由甲藻引起(Smayda, 1997),且占已统计的近 80 种产生藻毒

*国家重点研发计划项目, 2022YFC3105200 号; 山东省自然科学基金面上项目, ZR2024MD109 号; 崂山实验室科技创新项目, LSKJ202203700 号; 国家自然科学基金青年科学基金项目(C 类), 42206215 号。尚丽霞, 助理研究员, E-mail: lxshang@qdio.ac.cn

① 通信作者: 邓蕴彦, 硕士生导师, 研究员, E-mail: yunyangdeng@qdio.ac.cn; 唐赢中, 博士生导师, 研究员, E-mail: yingzhong.tang@qdio.ac.cn

收稿日期: 2026-01-05, 收修改稿日期: 2026-02-12

素的微藻中约 49% (Peña-Manjarrez *et al*, 2016)。虽然赤潮演变趋势受多种因素影响, 如赤潮藻的自身生物学特征和宏观及局域环境变化如全球变暖和水体富营养化等, 但已有大量证据清楚表明赤潮藻尤其是甲藻生活史中形成的休眠孢囊是赤潮暴发的关键因子之一, 因为休眠孢囊为赤潮发生提供了起始和发展的种子库 (Anderson *et al*, 1979; Bravo *et al*, 2014; Kremp *et al*, 2016; Ellegaard *et al*, 2018; Castañeda-Quezada *et al*, 2021; Tang *et al*, 2021)。虽然在约 2 900 种甲藻中只有 200 余种被确认产生孢囊, 但几乎所有赤潮甲藻都被证明可形成孢囊 (Tang *et al*, 2021)。自 20 世纪 80 年代以来, 已有若干研究表明, 一般而言, 沉积物中的孢囊分布和丰度能够直接影响甚至决定次年赤潮的暴发及其规模 (Mardones *et al*, 2016; 唐赢中等, 2016)。例如, 美国伍兹霍尔海洋研究所 Anderson 实验室基于长期连续的孢囊分布与丰度调查数据, 对缅甸湾链状亚历山大藻 (*Alexandrium catenella*) 赤潮开展基于经验模型的预测预报研究, 发现在适宜条件下, 表层沉积物孢囊丰度与次年赤潮规模之间呈较强正相关性 (Anderson, 1998; Stock *et al*, 2005; He *et al*, 2008; Anderson *et al*, 2014)。Olli 等 (2010) 也发现沉积物中 *Woloszynskia* sp. 孢囊丰度与次年藻华的强度呈正相关, 显示孢囊在藻华起始时对种群增殖起重要作用。我们通过对 400 余篇涉及甲藻孢囊研究的文献进行分析发现, 受检测技术的影响, 大多数调查仅报道了样品中全部甲藻的丰度, 同时具有孢囊丰度和营养细胞数据的甲藻种类极少, 针对重点赤潮藻的研究主要集中在链状裸甲藻 (*Gymnodinium catenatum*) 和几种产毒亚历山大藻。进一步对链状裸甲藻和链状亚历山大藻藻华、营养细胞、孢囊在全球的记录的综合分析发现, 这两种世界广布的甲藻在全球不同海域的最高孢囊丰度和最大营养细胞密度之间均呈显著正相关关系 (Figueroa *et al*, 2008; Anglès *et al*, 2012; Martin *et al*, 2014; Fertouna-Bellakhal *et al*, 2015; Mardones *et al*, 2016; Liu *et al*, 2020a; Anderson *et al*, 2021; Castañeda-Quezada *et al*, 2021; Rodríguez-Villegas *et al*, 2022)。因此, 尽管海洋表层沉积物中孢囊的种类和丰度反映的是过去一年到几年的水体中营养细胞种类、细胞密度和孢囊形成状况, 且丰度和存活率受水文条件和人为干扰等影响具有高可变性, 直接用以预测赤潮发生和规模尚需更完备数据支撑, 但在正常物理、化学和气候条件下, 据之对赤潮发生可能性大小做出某种估计也即建立藻华暴发

风险的评估方法, 在理论上是合理且可行的。

在前期研究中, 我们首次构建了基于甲藻休眠孢囊分布和丰度的典型赤潮发生赤潮风险评估方法, 并应用于黄海海域 (Pan *et al*, 2025)。该方法的理论依据或逻辑基础可总结如下: (1) 甲藻是主要的海洋有害藻华原因种: 甲藻是海洋浮游植物中的重要类群, 其休眠孢囊能长期存活于海洋沉积物中, 是有害藻华暴发的主要种子库 (Smayda, 1997; Peña-Manjarrez *et al*, 2016; 唐赢中等, 2016; Jeong *et al*, 2021; Tang *et al*, 2021); (2) 休眠孢囊的关键生态学功能: 甲藻休眠孢囊大多通过有性过程形成, 具有较高的遗传多样性和生态适应性; 孢囊的厚壁和休眠状态使其能在极端环境中长期存活, 确保种群的长期延续, 并影响藻华的再度暴发 (唐赢中等, 2016; Tang *et al*, 2021); (3) 孢囊丰度与赤潮发生风险的关联性: 多种常见赤潮种类的历史数据分析表明, 在环境条件适宜时, 孢囊丰度和分布直接决定赤潮的潜在发生规模 (Anderson, 1998; Stock *et al*, 2005; He *et al*, 2008; Olli *et al*, 2010; Anderson *et al*, 2014)。该评估通过以下步骤实现: (1) 对目标海域根据生态和经济服务功能或管理需要等进行评估单元划分, 得到多个海域评估单元; (2) 确定目标海域中需评估风险的有害藻华目标种类; (3) 确定“孢囊丰度指标 (cyst abundance index, CAI)”、“赤潮事件指标 (HAB record index, HABRI)”以及“营养细胞分布指标 (vegetative cell monitoring records index, VCMRI)”的权重; (4) 计算目标种类在各监测站点风险值; (5) 确立目标种类在各监测站点的风险等级; 进而确立目标种类在目标海域各评估单元的风险等级。该方法也可用于能产生休眠体的其他微藻 (如针胞藻、抑食金球藻和硅藻等) 的藻华暴发风险评估 (Pan *et al*, 2025)。

本研究中, 根据前期建立的基于甲藻休眠孢囊分布和丰度的典型赤潮发生风险评估方法及对黄海海域的评估实践, 进一步基于中国四大海域 267 个站位沉积物中甲藻孢囊多样性和丰度数据以及对历史藻华事件与水体营养细胞分布记录的整合分析, 绘制中国四大海域甲藻赤潮发生风险地图。研究结果将不仅为我国近海赤潮防控提供科学依据, 也为全球其他海域的同类研究提供方法论参考。

1 材料与方法

1.1 样品采集和高通量测序

1.1.1 样品采集及站位分布 2014~2018 年使用

箱式采泥器在中国四大海域 267 个站位采集表层 0~2 cm 的沉积物样品, 其中渤海 37 个、黄海 87 个、东海 80 个、南海 63 个。采样站位经度范围 108.33°~124.00°E, 纬度范围 10.01°~39.85°N (图 1)。样品采集后转移至无菌自封袋或离心管中, 在 4 °C、黑暗环境中保存, 直至后续处理。

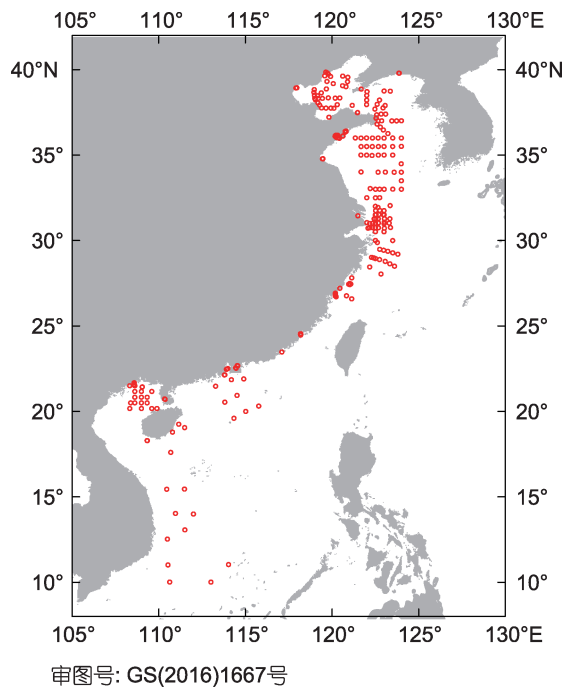


图 1 中国海域沉积物样品监测站位图

Fig.1 Locations of the sediments collected from China's four major seas

1.1.2 沉积物样品宏 DNA 提取、测序和数据处理 从每个站位的沉积物中选取 1 g 样品, 使用 FastDNA spin kit (MP Biomedicals, Santa Ana, CA, USA) 试剂盒提取 DNA, 具体操作严格按照试剂盒说明书进行。提取完成后, 使用 ND-2000 Nanodrop 分光光度计 (Thermo Fisher Scientific, USA) 检测所提取 DNA 的浓度和纯度, 随后将其保存于 -80 °C 超低温冰箱 (Liu *et al.*, 2023)。将提取的 DNA 置于干冰中送至杭州联川生物技术股份有限公司, 在 NovaSeq-PE250 平台上对 28S rRNA 基因扩增子进行测序。扩增子获得基于针对 28S rDNA 高可变区 D2 设计的引物对的 PCR 扩增 (正向引物为 28S-F, 5'-KAC TTTG RRAAGAGAGTTAAAW-3'; 反向引物为 28S-R, 5'-TCYGTGTTTCAAGACGGGTC-3'), 该对引物的特异性和扩增有效性已经多个研究验证 (Liu *et al.*, 2023; Chai *et al.*, 2024, 2026; Tao *et al.*, 2025)。

对原始测序 reads 组装后, 在 QIIME-II 中运用 DADA2 流程进行数据降噪及嵌合体去除后获得纯净序列 (Callahan *et al.*, 2016; Bolyen, 2018)。通过 QIIME-I 平台以 3% 差异度阈值为标准对剪切后的 DNA 序列进行可操作分类单元 (Operational Taxonomic Units, OTUs) 聚类 (Kuczynski *et al.*, 2011)。利用美国国家生物技术信息中心 (National Center for Biotechnology Information, NCBI) 数据库 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) 对聚类后的序列进行物种分类学初步注释, 继之以分子系统学分析确认。为实行样品间数据比较, 对所有测序数据进行标准化 (数据抽平, reads normalization) 处理。使用 Microsoft Excel 软件筛选出注释为甲藻纲 (Dinophyceae) 的序列, 并对完全鉴定的甲藻种类在物种水平进行相对丰度 (relative abundance) 分析。

1.2 中国近海典型赤潮发生风险评估

依据 Pan 等 (2025) 提出的评估方法, 把中国近海海域划分为渤海、黄海、东海和南海这 4 个评估单元开展评估。选取高通量测序中完全鉴定的有毒有害或潜在有毒有害的种类作为目标甲藻。为了从不同角度全面、准确地评估甲藻藻华暴发的风险, 根据 Pan 等 (2025) 中的赋值原则, 分别对 CAI、HABRI 以及 VCMRI 赋值 60、30 和 10 分, 并对每个指标的权重进行独立赋值。这里需要指出的是, 当前三项指标的权重及赋值规则是依据前期研究经验以及本研究中的目标甲藻和研究海域确定, 并非“普适最优权重”, 在针对特殊海域和具体种类的风险评估中可根据历史记录和新的监测数据进行调整。之后, 根据目标甲藻赤潮发生风险值 (R) 的计算公式 [公式 (1)] 计算目标甲藻在各个监测站点的赤潮发生风险值 (Pan *et al.*, 2025)。

在此基础上, 确定目标甲藻在各监测站点和评估单元的赤潮发生风险等级, 绘制中国海域赤潮风险地图。

$$R_j = \text{CAI}_{\text{score}} \times a + \text{HABRI}_{\text{score}} \times b + \text{VCMRI}_{\text{score}} \times c, \quad (1)$$
式中: R_j ——目标甲藻在 j 监测站点的赤潮发生风险值; $\text{CAI}_{\text{score}}$ ——孢囊丰度指标赋分 (60), a 为该指标的独立权重系数; $\text{HABRI}_{\text{score}}$ ——赤潮事件指标赋分 (30), b 为该指标的独立权重系数; $\text{VCMRI}_{\text{score}}$ ——营养细胞分布指标赋分 (10), c 为该指标的独立权重系数。

各监测站点的不同目标甲藻的赤潮发生风险等级根据以下规则确定: ① I-高风险: $80 \leq \text{风险值} \leq 100$, 用红色标注; ② II-中高风险: $60 \leq \text{风险值} < 80$, 用橙色标注;

③III-中风险: $40 \leq \text{风险值} < 60$, 用黄色标注; ④IV-长期风险: $20 \leq \text{风险值} < 40$, 用紫色标注; ⑤V-低风险: $0 \leq \text{风险值} < 20$, 用绿色标注(Pan *et al.*, 2025)。

1.3 数据处理

应用 Origin 2024 软件, 绘制目标甲藻在所有监测位点和四大海域的风险值柱状图; 应用 IBM SPSS Statistics 27 软件进行皮尔逊相关性分析和单因素方差分析, 并应用 Python 绘制相关性热图和节点图; 应用 Surfer 软件绘制目标甲藻风险值海图。

2 结果

2.1 中国近海海域评估单元的划分及目标甲藻的确定

本研究中, 将中国近海基于地理环境、生态特征及研究管理需求划分为渤海(37 个站位)、黄海(87 个站位)、东海(80 个站位)和南海(63 个站位) 4 个大的评估单元。从地理角度看, 四大海域除东-黄海外都相对独立, 受地形、洋流及陆源输入影响显著不同; 渤海是近封闭内海, 黄海海底平坦且受季风影响明显, 东海显著受到黑潮暖流与长江冲淡水的双重作用, 南海则具有热带海洋特征(Jiao *et al.*, 2018; 林天维等, 2020)。水文条件(水温、盐度、海流等)和生态系统的差异直接影响甲藻孢囊的分布与藻华形成机制。从研究尺度考虑, 大区域评估需通过分区降低数据复杂度, 便于孢囊多样性与丰度的空间分析。管理层面, 各海域面临不同开发压力(如渤海的环渤海经济带污染、南海的珊瑚礁保护), 分区评估可为区域化防控政策提供科学依据。此外, 四大海域在监测数据获取、管理单元划分上已经形成较成熟基础, 符合赤潮发生风险评估的系统性与可操作性要求。

基于所获得的赤潮甲藻名录、种类的毒性潜力、生态危害性、区域分布特征及数据可获取性, 本研究确定了 26 种目标甲藻进行评估(表 1)。所选物种涵盖 9 种亚历山大藻属藻种(麻痹性贝毒和鱼毒素产生者或潜在产生者)、米氏凯伦藻(*Karenia mikimotoi*)等鱼毒素产生者及多环马格里夫藻(*Margalefidinium polykrikoides*)等未鉴定(新型)毒素产生者, 覆盖四大海域典型种, 体现季节性与空间异质性。所选物种均具备高通量测序适用性, 且与历史藻华事件及中国新兴风险物种如杀鱼费氏藻(*Pfiesteria piscicida*)高度关联。有些种类虽然尚未在中国单独报道形成有害赤潮, 但因为同属其他种类被证明产生化学性质不明的毒素(如东海斯氏藻和尖顶斯氏藻, Tang *et al.*, 2012a)

也列为目标甲藻。通过多指标覆盖(孢囊丰度、藻华事件和营养细胞分布)及跨区域可比性设计, 确保评估体系的科学性与实践指导意义。

2.2 目标甲藻在各采样站点的赤潮发生风险值的比较与分析

上述 26 种目标甲藻在中国四大海域发生赤潮的风险值根据公式(1)计算得到(Pan *et al.*, 2025), 风险值分布在 2~100 之间。值得注意的是, 尖顶斯氏藻 [*Scrippsiella acuminata*, 即此前文献中常见的 *S. trochoidea*(锥状斯氏藻)(Kretschmann *et al.*, 2015)] 平均风险值达 89 ± 19 (平均值 $\pm$ 标准差), 显著高于其他物种($P < 0.05$)。而同属的东海斯氏藻(*Scrippsiella donghaiensis*) 平均风险值为 72 ± 21 。具刺膝沟藻(*Gonyaulax spinifera*; 56 ± 23)和链状亚历山大藻(50 ± 20)及另 7 种甲藻(垂裂莱万藻、链状裸甲藻、剧毒卡尔藻、多纹膝沟藻、米氏凯伦藻、红色赤潮藻、多环马格里夫藻)在中国海域的平均风险值等于或超过 40。有 8 种甲藻平均风险值在 20~40 之间(微小亚历山大藻、东海原甲藻、太平洋亚历山大藻、深沟假旋沟藻、哈曼褐多沟藻、相近亚历山大藻、拟膝沟亚历山大藻、多边舌甲藻); 其余 7 种甲藻平均风险值小于 20 (异常亚历山大藻、奥氏亚历山大藻、李氏亚历山大藻、腹孔环胺藻、三角隐甲藻、杀鱼费氏藻、安德森亚历山大藻)。

基于单因素方差分析(ANOVA)及 Tukey HSD *post-hoc* 检验, 系统分析 26 种甲藻在渤海(Bohai Sea, BS)、黄海(Yellow Sea, YS)、东海(East China Sea, ES)、南海(South China Sea, SS)的风险值差异。结果显示, 26 种甲藻在四大海域平均风险值($\pm$ 标准差)为渤海(41 ± 22) > 黄海(36 ± 23) > 东海(34 ± 23) > 南海(31 ± 20)。目标甲藻的赤潮风险值在我国渤海、黄海、东海、南海四大海域呈现显著的差异化分布格局($P \leq 0.05$), 可依据其空间分布特征划分为以下类型(图 2b): (1)三海域趋同型: 尖顶斯氏藻风险值在渤海、东海、黄海无显著差异, 但三者均显著高于南海; 微小亚历山大藻风险值在渤海、黄海和南海无显著性差异, 且均显著高于东海; 安德森亚历山大藻在黄海、东海和南海的风险值显著高于渤海。(2)海域分组差异型: 具刺膝沟藻风险值呈现渤海和黄海显著高于东海和南海的特征, 太平洋亚历山大藻在东海和南海风险值显著高于渤海和黄海, 杀鱼费氏藻风险值表现为渤海和南海高于黄海和东海, 而垂裂莱万藻在黄海和东海的风险值高于渤海和南海。(3)渤海优势型: 链状裸甲藻、

表 1 26 种目标甲藻名录及其赤潮事件记录和毒性特征

Tab.1 The 26 target dinoflagellate species and their HAB records and toxic characteristics

甲藻拉丁名	甲藻中文名	赤潮事件记录				毒性特征
		渤海	黄海	东海	南海	
<i>Akashiwo sanguinea</i>	红色赤潮藻	+	+	+	+	溶血性毒素
<i>Alexandrium affine</i>	相近亚历山大藻					麻痹性贝毒
<i>Alexandrium andersonii</i>	安德森亚历山大藻					麻痹性贝毒
<i>Alexandrium catenella</i>	链状亚历山大藻	+	+			麻痹性贝毒
<i>Alexandrium insuetum</i>	异常亚历山大藻					未知毒素
<i>Alexandrium leei</i>	李氏亚历山大藻					未知毒素
<i>Alexandrium minutum</i>	微小亚历山大藻		+		+	麻痹性贝毒
<i>Alexandrium ostenfeldii</i>	奥氏亚历山大藻					麻痹性贝毒
<i>Alexandrium pacificum</i>	太平洋亚历山大藻			+		麻痹性贝毒
<i>Alexandrium pseudogoniaulax</i>	拟膝沟亚历山大藻					Goniodomin
<i>Azadinium poporum</i>	腹孔环胺藻					氮杂螺环酸
<i>Gonyaulax polygramma</i>	多纹膝沟藻	+	+	+	+	毒素未知
<i>Gonyaulax spinifera</i>	具刺膝沟藻	+	+	+	+	虾夷扇贝毒素
<i>Gymnodinium catenatum</i>	链状裸甲藻	+	+	+	+	麻痹性贝毒
<i>Karenia mikimotoi</i>	米氏凯伦藻	+	+	+	+	鱼毒素
<i>Karlodinium veneticum</i>	剧毒卡尔藻		+	+	+	卡尔藻毒素
<i>Kryptoperidinium triquetrum</i>	三角隐甲藻					未知毒素
<i>Levanderina fissa</i>	垂裂莱万藻	+		+	+	未知毒素
<i>Lingulaulax polyedra</i>	多边舌甲藻					虾夷扇贝毒素
<i>Margalefidinium polykrikoides</i>	多环马格里夫藻	+	+	+	+	未知毒素
<i>Pfiesteria piscicida</i>	杀鱼费氏藻					未知毒素
<i>Pheopolykrikos hartmannii</i>	哈曼褐多沟藻					未知毒素
<i>Prorocentrum donghaiense</i>	东海原甲藻			+	+	
<i>Pseudocochlodinium profundisulcus</i>	深沟假旋沟藻				+	未知毒素
<i>Scrippsiella acuminata</i>	尖顶斯氏藻	+	+	+	+	未知毒素
<i>Scrippsiella donghaiensis</i>	东海斯氏藻					毒性未知

注: 参考文献见吕颂辉等(2024)和 AlgaeBase 网站(Guiry *et al.*, 2016); +号表明有赤潮事件记录

奥氏亚历山大藻和腹孔环胺藻的风险值在渤海显著高于黄海、东海、南海, 且后三者间无显著差异; 相近亚历山大藻、拟膝沟亚历山大藻、异常亚历山大藻的风险值表现为渤海>黄海>东海~南海; 链状亚历山大藻和三角隐甲藻风险值呈现渤海>黄海>东海>南海的梯度; 多边舌甲藻风险值在渤海显著高于其他三海域, 且黄海显著高于南海, 而黄海、东海、南海之间无显著差异; 而哈曼褐多沟藻风险值为渤海显著高于黄海和东海, 且渤海、黄海、东海均显著高于南海。(4)东海优势型: 东海原甲藻和东海斯氏藻风险值在东海显著最高, 且分别呈现南海>黄海>渤海和南海>渤海>黄

海的梯度; 米氏凯伦藻表现为东海风险值显著高于黄海, 其余海域两两比较均无显著差异。(5)南海优势型: 深沟假旋沟藻风险值为南海显著高于东海, 且高于渤海和黄海。(6)海域无差异型: 剧毒卡尔藻、多纹膝沟藻、红色赤潮藻、多环马格里夫藻和李氏亚历山大藻等 5 种甲藻的风险值在四大海域间均无显著差异。

对 26 种甲藻在所有采样站点的风险值数据进行皮尔逊相关性分析的结果显示, 整体呈现弱相关特征, 平均相关系数仅为 0.065 9, 且无极强相关($|r|>0.7$, r 是皮尔逊相关系数)的甲藻对, 表明多数甲藻间风险值

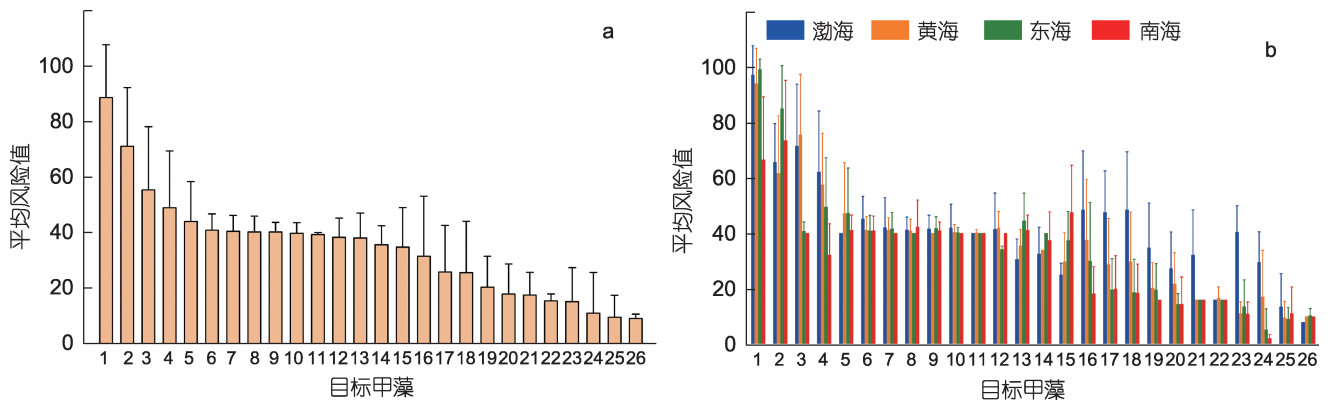


图2 26种目标甲藻在所有监测位点(a)和四大海域(b)根据公式(1)计算的赤潮发生风险平均值

Fig.2 The average risk values of 26 target dinoflagellate species at all monitoring sites (a) and in the four seas (b)

注: 1-尖顶斯氏藻(*Scrippsiella acuminata*); 2-东海斯氏藻(*Scrippsiella donghaiensis*); 3-具刺膝沟藻(*Gonyaulax spinifera*); 4-链状亚历山大藻(*Alexandrium catenella*); 5-垂裂莱万藻(*Levanderina fissa*); 6-链状裸甲藻(*Gymnodinium catenatum*); 7-剧毒卡尔藻(*Karlodinium veneficum*); 8-多纹膝沟藻(*Gonyaulax polygramma*); 9-米氏凯伦藻(*Karenia mikimotoi*); 10-红色赤潮藻(*Akashiwo sanguinea*); 11-多环马格里夫藻(*Margalefidinium polykrikoides*); 12-微小亚历山大藻(*Alexandrium minutum*); 13-东海原甲藻(*Prorocentrum donghaiense*); 14-太平洋亚历山大藻(*Alexandrium pacificum*); 15-深沟假旋沟藻(*Pseudocochlodinium profundisulcus*); 16-哈曼褐多沟藻(*Pheopolykrikos hartmannii*); 17-相近亚历山大藻(*Alexandrium affine*); 18-拟膝沟亚历山大藻(*Alexandrium pseudogoniaulax*); 19-多边舌甲藻(*Lingulaulax polyedra*); 20-异常亚历山大藻(*Alexandrium insuetum*); 21-奥氏亚历山大藻(*Alexandrium ostenfeldii*); 22-李氏亚历山大藻(*Alexandrium leei*); 23-腹孔环胺藻(*Azadinium poporum*); 24-三角隐甲藻(*Kryptoperidinium triquetrum*); 25-杀鱼费氏藻(*Pfiesteria piscicida*); 26-安德森亚历山大藻(*Alexandrium andersonii*)

变化相对独立(图3)。但是,其中17种甲藻之间存在42个显著相关对($|r|>0.3$), 占总组合数的12.9%, 其中正相关37对、负相关5对。三角隐甲藻与10种甲藻(相近亚历山大藻、拟膝沟亚历山大藻、具刺膝沟藻、异常亚历山大藻、腹孔环胺藻、多边舌甲藻、哈曼褐多沟藻、奥氏亚历山大藻、尖顶斯氏藻、微小亚历山大藻)呈正相关关系, 与深沟假旋沟藻呈负相关关系。拟膝沟亚历山大藻、相近亚历山大藻、具刺膝沟藻、多边舌甲藻、奥氏亚历山大藻、腹孔环胺藻和异常亚历山大藻分别与其余5种及以上甲藻呈正相关关系。而哈曼褐多沟藻、深沟假旋沟藻、尖顶斯氏藻、链状亚历山大藻、微小亚历山大藻、太平洋亚历山大藻和东海斯氏藻分别与1~4种甲藻呈正相关关系。5对显著负相关组合包括具刺膝沟藻分别与东海原甲藻和深沟假旋沟藻、深沟假旋沟藻与三角隐甲藻以及安德森亚历山大藻与奥氏亚历山大藻和腹孔环胺藻呈负相关关系。

2.3 目标甲藻赤潮发生风险等级评估

根据计算得到的风险值对风险等级的划分结果表明(图4和图5), 一共有11种目标甲藻在部分监测站点处于I-高风险等级($80 \leq \text{风险值} \leq 100$; 藻名后括号中数字为高风险站位的比例): 尖顶斯氏藻(78.3%)、东海斯氏藻(51.7%)、具刺膝沟藻(21.0%)、链状亚历山大藻(12.4%)、垂裂莱万藻(5.2%)、深沟假旋沟藻

(2.6%)、太平洋亚历山大藻(0.7%)、微小亚历山大藻(0.7%)、多纹膝沟藻(0.4%)、红色赤潮藻(0.4%)和东海原甲藻(0.4%)。共有21种甲藻被评估为具有II-中高风险等级($60 \leq \text{风险值} < 80$), 包括上述11种具有I-高风险等级的甲藻在其他站点评估为中-高风险外, 其余10种为哈曼褐多沟藻、拟膝沟亚历山大藻、相近亚历山大藻、链状裸甲藻、剧毒卡尔藻、多边舌甲藻、异常亚历山大藻、奥氏亚历山大藻、米氏凯伦藻和三角隐甲藻。10种甲藻在超过50%的站点评估为III-中风险, 即多环马格里夫藻、米氏凯伦藻、红色赤潮藻、多纹膝沟藻、链状裸甲藻、剧毒卡尔藻、垂裂莱万藻、具刺膝沟藻、微小亚历山大藻、和东海原甲藻。深沟假旋沟藻和太平洋亚历山大藻在超过半数的站点中为IV-长期风险。11种甲藻在超过半数的站点中为V-低风险, 包括安德森亚历山大藻、李氏亚历山大藻、奥氏亚历山大藻、杀鱼费氏藻、异常亚历山大藻、多边舌甲藻、腹孔环胺藻、三角隐甲藻、拟膝沟亚历山大藻、相近亚历山大藻和哈曼褐多沟藻。可见, 同一种类在不同站点或海域可能具有不同的赤潮发生风险。

2.4 中国四大海域高风险与中高风险甲藻种类分布特征分析

综合各监测站点的风险等级结果, 得到4个评估单元中的高风险和中高风险甲藻名录(表2)。四大海

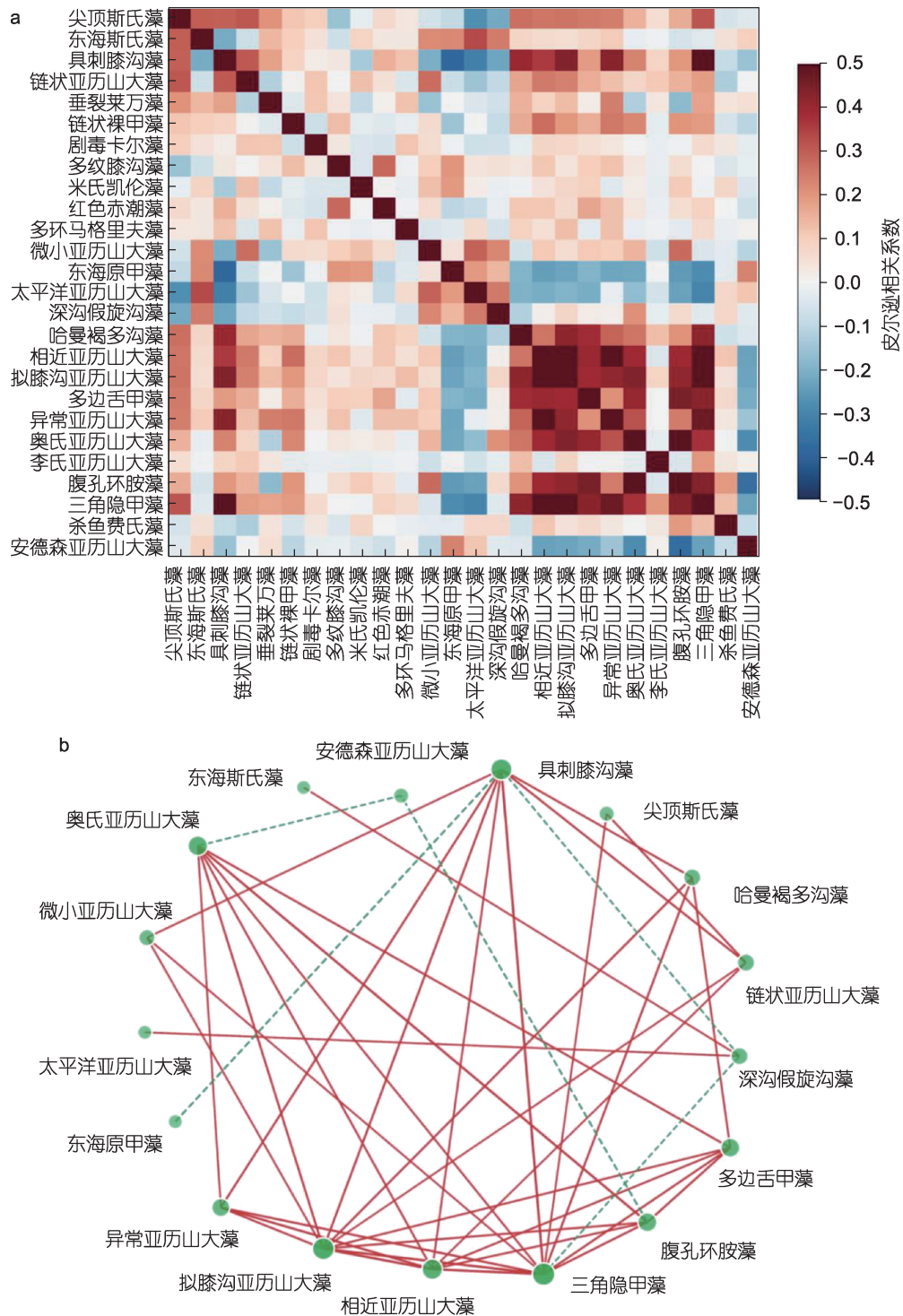


图3 26种目标甲藻相关关系热点图(a)和节点图(b)

Fig.3 Heatmap (A) and node graph (B) of the relationships between 26 target dinoflagellate species

注: 红色实线和绿色虚线分别指示正相关和负相关

域高风险和中高风险甲藻存在明显的共性与海域特异性, 如尖顶斯氏藻、东海斯氏藻和链状亚历山大藻为四大海域共有的高风险甲藻, 且均被列为中高风险; 高风险甲藻种类在东海、南海各有 6 种, 渤海、黄海

各 5 种, 其中红色赤潮藻仅在渤海为高风险, 多纹膝沟藻和太平洋亚历山大藻仅在南海为高风险; 中高风险甲藻在渤海、黄海、东海和南海分别有 18、16、12 和 13 种。

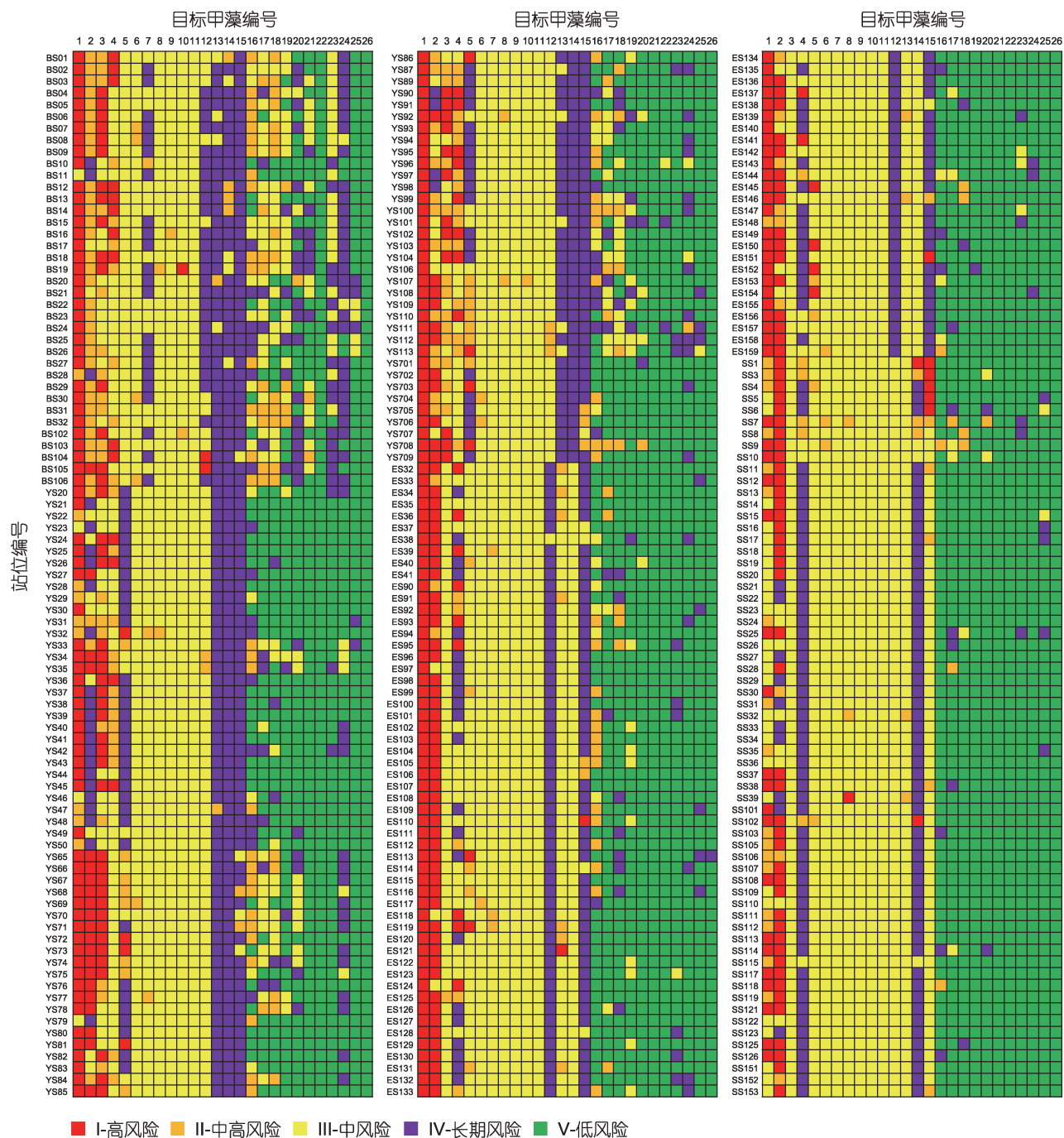


图 4 26 种目标甲藻在各监测站位的风险等级

Fig.4 Risk levels of 26 target dinoflagellate species at each monitoring station

注: BS-渤海; YS-黄海; ES-东海; SS-南海; 1-尖顶斯氏藻(*Scrippsiella acuminata*); 2-东海斯氏藻(*Scrippsiella donghaiensis*); 3-具刺膝沟藻(*Gonyaulax spinifera*); 4-链状亚历山大藻(*Alexandrium catenella*); 5-垂裂莱万藻(*Levanderina fissa*); 6-链状裸甲藻(*Gymnodinium catenatum*); 7-剧毒卡尔藻(*Karlodinium veneticum*); 8-多纹膝沟藻(*Gonyaulax polygramma*); 9-米氏凯伦藻(*Karenia mikimotoi*); 10-红色赤潮藻(*Akashiwo sanguinea*); 11-多环马格里夫藻(*Margalefidinium polykrikoides*); 12-微小亚历山大藻(*Alexandrium minutum*); 13-东海原甲藻(*Prorocentrum donghaiense*); 14-太平洋亚历山大藻(*Alexandrium pacificum*); 15-深沟假旋沟藻(*Pseudocochlodinium profundisulcus*); 16-哈曼褐多沟藻(*Pheopolykrikos hartmannii*); 17-相近亚历山大藻(*Alexandrium affine*); 18-拟膝沟亚历山大藻(*Alexandrium pseudogonyaulax*); 19-多边舌甲藻(*Lingulaulax polyedra*); 20-异常亚历山大藻(*Alexandrium insuetum*); 21-奥氏亚历山大藻(*Alexandrium ostenfeldii*); 22-李氏亚历山大藻(*Alexandrium leei*); 23-腹孔环胺藻(*Azadinium poporum*); 24-三角隐甲藻(*Kryptoperidinium triquetrum*); 25-杀鱼费氏藻(*Pfiesteria piscicida*); 26-安德森亚历山大藻(*Alexandrium andersonii*)

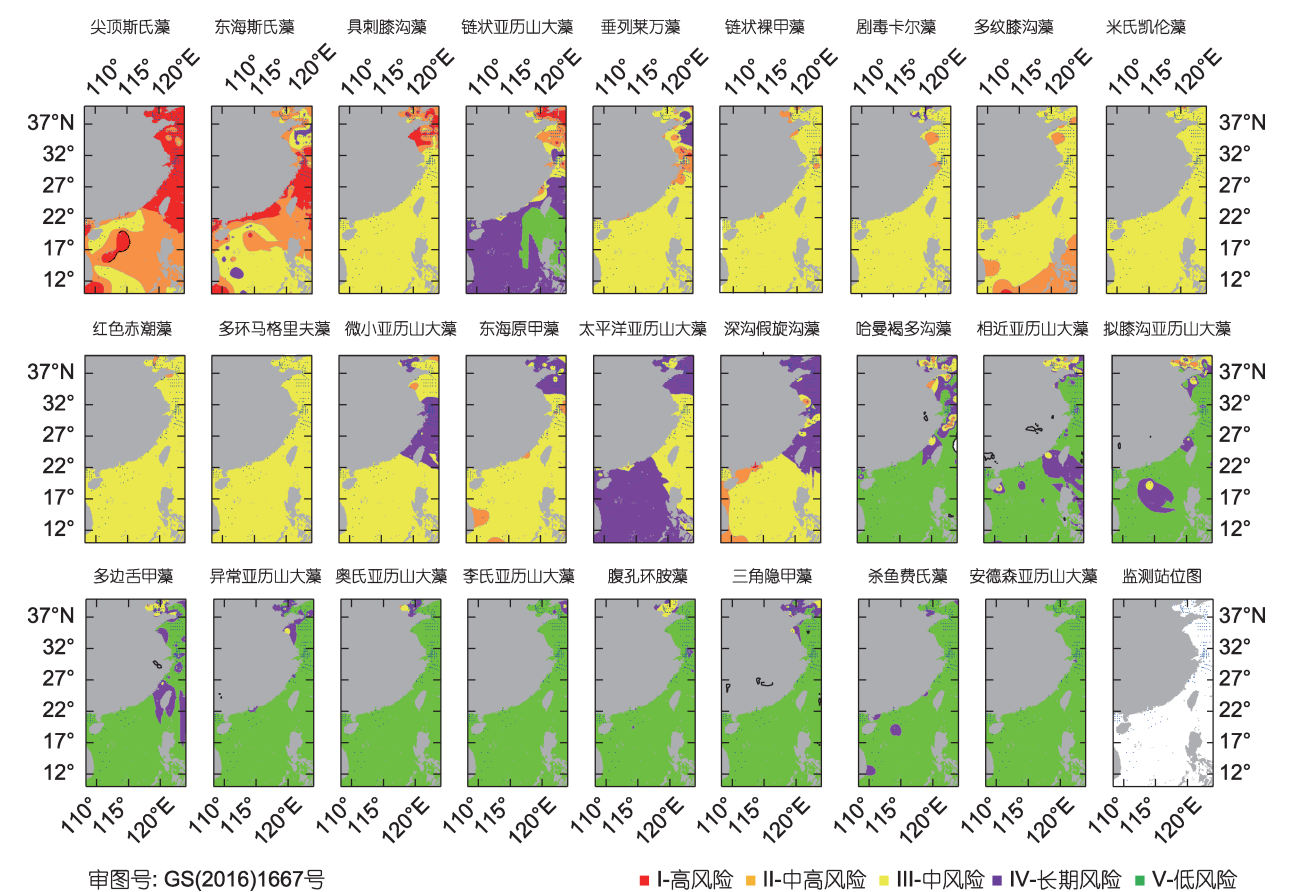


图 5 26 种目标甲藻在各监测站点的风险等级海图

Fig.5 Nautical chart of the risk levels of 26 target dinoflagellate species at each monitoring station

表 2 各评估单元中的高风险和中高风险甲藻名录

Tab.2 List of dinoflagellate species with high- or moderate-to-high-risk of HAB occurrence in one or more sea region

评估单元	高风险等级甲藻名录	中高风险等级甲藻名录
渤海	尖顶斯氏藻、东海斯氏藻、具刺膝沟藻、链状亚历山大藻、红色赤潮藻、微小亚历山大藻	尖顶斯氏藻、东海斯氏藻、具刺膝沟藻、链状亚历山大藻、链状裸甲藻、剧毒卡尔藻、多纹膝沟藻、太平洋亚历山大藻、东海原甲藻、哈曼褐多沟藻、相近亚历山大藻、拟膝沟亚历山大藻、多边舌甲藻、异常亚历山大藻、奥氏亚历山大藻
黄海	尖顶斯氏藻、东海斯氏藻、具刺膝沟藻、链状亚历山大藻、垂裂莱万藻	尖顶斯氏藻、东海斯氏藻、具刺膝沟藻、链状亚历山大藻、垂裂莱万藻、链状裸甲藻、剧毒卡尔藻、多纹膝沟藻、红色赤潮藻、微小亚历山大藻、东海原甲藻、深沟假旋沟藻、哈曼褐多沟藻、相近亚历山大藻、拟膝沟亚历山大藻、异常亚历山大藻、三角隐甲藻
东海	尖顶斯氏藻、东海斯氏藻、链状亚历山大藻、垂裂莱万藻、东海原甲藻、深沟假旋沟藻	尖顶斯氏藻、东海斯氏藻、具刺膝沟藻、链状亚历山大藻、垂裂莱万藻、链状裸甲藻、剧毒卡尔藻、东海原甲藻、深沟假旋沟藻、哈曼褐多沟藻、相近亚历山大藻、拟膝沟亚历山大藻
南海	尖顶斯氏藻、东海斯氏藻、多纹膝沟藻、太平洋亚历山大藻、深沟假旋沟藻	尖顶斯氏藻、东海斯氏藻、链状亚历山大藻、垂裂莱万藻、链状裸甲藻、多纹膝沟藻、太平洋亚历山大藻、东海原甲藻、深沟假旋沟藻、哈曼褐多沟藻、相近亚历山大藻、拟膝沟亚历山大藻、异常亚历山大藻

3 讨论

从本研究得到的中国海域各目标甲藻赤潮发生风险值之间的差异反映了多种因素的综合影响,既包括了甲藻自身的生物学特性,如生长速度、繁殖能力、

对环境的适应能力、孢囊形成和在沉积物中保存的能力等,也反映它们所处的海洋环境条件,如水温、盐度、光照和营养盐浓度等(于仁成等, 2017; Pan *et al*, 2025)。对赤潮发生风险值的解析,有助于深入厘清不同甲藻在海洋生态系统中的生态位分化特征及其潜在

生态影响。在甲藻风险值的相关性层面,多组甲藻间呈现显著的关联性特征。例如,多个亚历山大藻物种的风险值呈显著正相关,表明此类甲藻可能具有相似的环境适配性或生态位,当水温、盐度、营养盐浓度等环境条件适宜时,它们的藻华发生风险可能同步升高。与之相对,风险值呈显著负相关的甲藻类群,则可能存在生态位竞争关系或最适生存环境存在较大差异甚至完全相反。需要指出的是,相关性分析结果虽无法直接指示因果关系,但上述显著性相关关系为探索和阐释甲藻群落的组成、结构和演替规律提供了线索,为通过水体监测不同种类的营养细胞种群动态变化关系以明确种类之间的确定性相关关系提供假说基础。此外,渤海、黄海、东海、南海四大海区的环境特征存在显著分异,而这种区域环境异质性,会直接影响同一种类甲藻的生长繁殖与地理分布格局,进而造成各海域赤潮发生风险的差异,循此开展更深入的研究可为制定重要藻华种类的区域化监测和防控策略提供重要参考。同时,需要强调的是,本研究得到的评估结果反映的是赤潮发生的可能性或风险水平,而非直接预测赤潮必然发生。

从典型高风险物种来看,不同甲藻的内禀生物学特性差异会显著影响其赤潮暴发的潜力或风险。本研究中,尖顶斯氏藻与东海斯氏藻的风险值显著高于其他甲藻物种,这一现象与该属甲藻独特的生活史和孢囊生物学特性密切相关。实验室纯培养与野外沉积物孢囊检测的双重证据表明,该属甲藻具备极强的孢囊形成能力,其孢囊不仅在近海沉积物中丰度高,且地理分布范围最为广泛(Wang *et al.*, 2007; Yue *et al.*, 2022; Deng *et al.*, 2025),沉积物孢囊调查数据亦证实尖顶斯氏藻孢囊是我国近海沉积相中分布最普遍的甲藻孢囊类型(王朝晖, 2007)。与其他甲藻的纤维质壁孢囊相比,尖顶斯氏藻的钙质孢囊壁具有更优异的环境抗性与长期存活能力,可在沉积物中稳定存续(蓝东兆等, 2014);从生活史策略角度分析,其强制休眠期仅为 15~60 d (Binder *et al.*, 1990; 王朝晖等, 2010),且在环境条件适宜时孢囊萌发效率可达 50%~90%(齐雨藻等, 1997; Wang *et al.*, 2007),孢囊与营养细胞间的高转化率,能持续向水体补充营养细胞,为赤潮暴发奠定种群基础(丁德文等, 2005),这也是其成为四大海域共有高风险物种的关键原因。

本研究中各类甲藻的风险区域分布与实际赤潮发生规律基本契合,印证了评估体系的有效性。其中尖顶斯氏藻作为四大海域共有的高风险物种,1998~2009 年

我国累计记录 30 次赤潮、累计面积超 5 466 km², 2010~2018 年南海仅面积大于 0.1 km² 的赤潮就达 13 次,其 78.3% 的高风险站位占比评估结果与该藻的赤潮频发态势高度一致(梁玉波, 2012; 陈楠生等, 2021);链状亚历山大藻在渤海部分站点风险值达 100 (I-高风险),与该藻 4~10 月在辽宁、天津等沿海地区的赤潮暴发特征及部分超 100 km² 的赤潮规模分布相契合(丁翔翔, 2023);东海原甲藻在东海的风险值显著高于其他海域,匹配该藻自 20 世纪 90 年代以来每年 4~5 月在东海的频繁暴发规律,其累计超 260 次赤潮、单次可达上千平方公里的发生情况,与东海 81 个监测站点中 ES121、ES32 等高风险和中高风险站位的分布高度对应(自然资源部网站, 2011-2024; 刘宇洋, 2020)。具刺膝沟藻呈现渤海、黄海高风险,东海中高风险,南海中风险的区域差异,既与该藻北方海域赤潮频发、南方海域偶发的历史记录相符,也与其分布与溶解态无机氮等营养盐的区域差异相呼应(罗芳, 2021; 陈雯雯, 2022);链状裸甲藻在我国四大海域均为中高风险的评估结果,与该藻在四大海域的赤潮记录及 1998 年珠江口、2017 年福建沿海赤潮造成的重大经济损失情况相印证,进一步体现了风险值与实际灾害发生的关联性。红色赤潮藻与多纹膝沟藻作为我国近海常见赤潮藻种,二者形成的双相型赤潮危害显著,其中红色赤潮藻在 1998~2017 年间共记录 31 次赤潮,2016 年广东海域藻华更是持续 278 d、面积达 300 km²,其分泌的溶血性毒素可致贝类、鱼类死亡(吴玉霖等, 2001; Chen *et al.*, 2019; 方婷, 2021; 刘奎艳等, 2023),多纹膝沟藻则与红色赤潮藻共同引发 2021 年山东荣成附近海域双相赤潮,诱发海带溃烂灾害并造成 20 亿元经济损失(李晓东等, 2023),而本研究中红色赤潮藻在渤海部分站点风险值达 88 (高风险)、多纹膝沟藻在南海出现 100 的最高风险值,二者的风险分布均与历史赤潮高发区重叠(吕颂辉等, 1992)。剧毒卡尔藻被列为渤海、黄海和东海的中高风险物种,与 2000 年以来其在我国的赤潮报道呈上升趋势的实际情况完全吻合,该藻 2005 年浙江洞头海域、2007 年浙江象山湾虾池及 2011 年山东桑沟湾、浙江南麂岛等地的高密度赤潮,曾严重冲击当地贝类养殖业(徐娜等, 2012; Dai *et al.*, 2014);深沟假旋沟藻在南海被列为高风险甲藻,与该藻在南海的赤潮频发特征高度一致,其在南海曾引发单次面积最高达 300 km²、最大细胞密度达 4.13×10^7 cells/L 的赤潮,并曾造成约 316 万元经济损失(Ke *et al.*, 2012; Guo *et al.*, 2014),印

证了风险等级对该物种赤潮暴发潜力的反映。这种高风险区域对应高频赤潮的特征,表明基于孢囊的风险评估能够有效捕捉甲藻赤潮的潜在暴发区域与强度,为针对性防控提供了依据。

尽管多数甲藻的风险评估结果与历史赤潮记录一致,但仍有部分频发赤潮物种在特定海域的风险值未达到高风险或中高风险水平,其核心成因与甲藻生活史特征、孢囊的细胞学特性、监测覆盖局限性及赤潮暴发机制差异密切相关。首先,孢囊保存特性与产率限制导致部分物种孢囊丰度检测值偏低,进而低估实际风险。例如,米氏凯伦藻和多环马格里夫藻孢囊均为薄壁孢囊(pellicle cyst),这类孢囊细胞壁薄、在沉积物中保存时间短,易受环境因素降解,导致检测丰度无法反映真实种群潜力(Tang *et al*, 2012b; Bravo *et al*, 2014; 唐赢中等, 2016)。米氏凯伦藻虽在东海、南海频繁引发大规模赤潮,2012年福建沿海赤潮经济损失高达20.1亿元,但中国海域沉积物中其孢囊最高丰度每32 g湿重沉积物仅33个,且孢囊产率极低(Liu *et al*, 2021),导致其风险值超过半数处于中风险水平。其次,监测覆盖的时空局限性未能捕捉“种子银行”(seed bank)热点区域。部分甲藻的孢囊分布具有显著的局部聚集性,特定水力和物理条件的海域可形成孢囊富集的“种子银行”,如链状亚历山大藻孢囊在缅甸湾的集中分布(Anderson *et al*, 2014)。本研究的267个监测站点虽覆盖四大海域,但可能未完全覆盖米氏凯伦藻、多环马格里夫藻等物种的孢囊富集区,导致其风险值被低估。多环马格里夫藻作为全球危害严重的赤潮物种,在我国天津、浙江、山东等海域多次暴发赤潮,但本研究中仅一个站点检测到其孢囊信号,风险等级为中风险,这既与该种的孢囊壁较薄不宜保存、孢囊产率低有关,也可能与监测未覆盖其孢囊形成关键期或富集区域密切相关(Hu *et al*, 2022; San Diego-McGlone *et al*, 2024)。最后,赤潮暴发机制差异导致部分物种不依赖高孢囊丰度即可暴发。米氏凯伦藻等物种的赤潮发生可能更依赖在适宜环境条件(如水温、营养盐)驱动的种群快速增殖,而非大量孢囊萌发提供起始种群(Li *et al*, 2019)。如根据计算,假设孢囊密度为每14 g湿重沉积物含一个孢囊、2 m深水柱、比生长率 0.4 d^{-1} (野外报道最高值 0.8 d^{-1})条件下,米氏凯伦藻达到赤潮密度 10^7 cells/L 只需要40 d(Liu *et al*, 2020b)。综上,这类物种的风险值偏低并不一定意味着赤潮发生风险低,而是评估方法依赖的孢囊指标特别是其野外萌发动力学研究在现阶段存在知识局限性。未来需通过加密监测频次、拓展监测

范围(重点覆盖潜在“种子银行”区域)、加强不同种类特殊的营养生长动力学研究和野外监测等方式,完善风险评估体系,提升对这类特殊暴发机制甲藻的风险预判能力。

4 结论

本研究基于中国四大海域267个站位2014~2018年沉积物中甲藻孢囊多样性与丰度数据,整合历史藻华事件记录及水体营养细胞分布文献,运用前期构建并经局域验证的评估方法,系统绘制了26种目标甲藻的中国海域赤潮发生风险地图。本研究为我国近海区域化赤潮防控提供了基础性的科学依据和进一步深入研究的“垫脚石”,研究成果不仅对我国海洋生态安全保障具有重要实践意义,也为全球其他海域同类研究提供了可资借鉴的方法论参考。本研究构建的基于孢囊的赤潮风险评估体系虽综合关键因素、对重要赤潮种类风险预测有较好应用前景,但评估模型的指标权重、部分种类的评估应用仍存待解问题。理论上,甲藻休眠孢囊与藻华暴发的关联机制受多因素调控,相关孢囊检测、萌发及生长动力学研究匮乏,核心机制认知有限,同时评估体系依赖静态数据,无法充分反映群落动态演替和环境因子实时波动的影响。实践中,沉积物孢囊的采样鉴定等流程烦琐易致数据偏差,高通量测序的种类绝对定量无成熟统一方法,历史记录和营养细胞数据的完整性、准确性不足,且评估结果向业务部门监测管理的落地,还需兼顾操作可行性与成本效益平衡。针对上述问题,提出以下优化建议:第一,加快研发并实践基于高通量测序数据的沉积物孢囊绝对定量技术,突破当前半定量分析的局限性,提升数据精度;第二,聚焦主要有害赤潮种类,开展孢囊萌发原位监测与初始生长动力学研究,明确其萌发与种群增长乃至赤潮形成的数量(值)关系;第三,强化甲藻孢囊生态学基础研究,解析孢囊形成、萌发、存活的分子机制及环境调控网络,构建更精准的孢囊-藻华关联预测模型;第四,优化采样方法与实验室分析技术,统一数据标准以提升跨区域、跨研究的可比性,同时整合遥感监测、现场实时传感等多源数据,实现甲藻群落与环境因子的动态耦合监测;第五,深化与业务、管理部门的协同合作,结合赤潮防控实际需求优化评估体系指标权重,在风险评估结果与预警预测和应急处置合作的过程中不断优化评估模型,从而提升预警预测的准确性和可操作性。

(作者声明本文符合出版伦理要求)

参考文献

- 丁翔翔, 2023. 山东近海亚历山大藻属物种多样性的宏条形码研究[D]. 青岛: 中国科学院大学(中国科学院海洋研究所): 1-11.
- 丁德文, 刘胜浩, 刘晨临, 等, 2005. 孢囊及其与赤潮爆发关系的研究进展[J]. 海洋科学进展, 23(1): 1-10.
- 于仁成, 吕颂辉, 齐雨藻, 等, 2020. 中国近海有害藻华研究现状与展望[J]. 海洋与湖沼, 51(4): 768-788.
- 于仁成, 张清春, 孔凡洲, 等, 2017. 长江口及其邻近海域有害藻华的发生情况、危害效应与演变趋势[J]. 海洋与湖沼, 48(6): 1178-1186.
- 王朝晖, 2007. 中国沿海海藻孢囊与赤潮研究[M]. 北京: 科学出版社, 2007: 1-211.
- 王朝晖, 张玉娟, 曹宇, 2010. 锥状斯氏藻休眠孢囊萌发调控因子的实验室研究[J]. 热带海洋学报, 29(3): 93-96.
- 方婷, 2021. 红色赤潮藻的毒性特征及其毒素的分离纯化研究[D]. 广州: 暨南大学: 14-16.
- 吕颂辉, 齐雨藻, 1992. 南海大鹏湾的主要赤潮生物[J]. 暨南大学学报(自然科学), 13(3): 130-133.
- 吕颂辉, 李扬, 岑竞仪, 等, 2024. 中国沿海的赤潮生物[M]. 北京: 科学出版社: 1-52.
- 自然资源部网站, 2011-2024. 2000-2023 中国海洋灾害公报[EB/OL]. <https://www.nmdis.org.cn/hygb/zghyzhgb/>.
- 刘宇洋, 2020. 三种有害藻华甲藻产休眠孢囊的证据及其在中国近海沉积物中的分布[D]. 青岛: 中国科学院大学(中国科学院海洋研究所): 13-79.
- 刘奎艳, 王洪淑, 刘峰, 等, 2023. 2021~2022 年荣成海域多相赤潮的分子鉴定[J]. 海洋与湖沼, 54(6): 1645-1655.
- 齐雨藻, 郑磊, 1997. 锥状斯氏藻生活史及其生理生态调控[J]. 海洋与湖沼, 28(6): 588-593.
- 李晓东, 苏丽, 李晓捷, 等, 2023. 2021—2022 年山东荣成海带产区大规模溃烂灾害综合调查分析[J]. 中国农业科技导报, 25(1): 206-222.
- 吴玉霖, 周成旭, 张永山, 等, 2001. 烟台四十里湾海域红色裸甲藻赤潮发展过程及其成因[J]. 海洋与湖沼, 32(2): 159-167.
- 陈雯雯, 2022. 东海赤潮高发区硅甲藻赤潮与中型浮游动物的相互作用效应[D]. 上海: 上海海洋大学: 41-54.
- 陈楠生, 张梦佳, 2021. 中国海洋浮游植物和赤潮物种的生物多样性研究进展(三): 南海[J]. 海洋与湖沼, 52(2): 385-401.
- 林天维, 孙子钧, 柴清志, 等, 2020. 中国海洋生态环境特征分析[J]. 海洋开发与管理, 37(5): 36-40.
- 罗芳, 2021. 我国潮间带甲藻孢囊多样性及其影响因素[D]. 上海: 华东师范大学: 57-58.
- 俞志明, 陈楠生, 2019. 国内外赤潮的发展趋势与研究热点[J]. 海洋与湖沼, 50(3): 474-486.
- 徐娜, 逢少军, 刘峰, 2012. 一株桑沟湾赤潮藻的分子鉴定[J]. 海洋科学, 36(4): 13-18.
- 唐赢中, 胡章喜, 邓蕴彦, 2016. 休眠孢囊作为甲藻有害藻华年际频发和地理扩散一种关键机制的研究进展[J]. 海洋科学集刊(51): 132-154.
- 梁玉波, 2012. 中国赤潮灾害调查与评价 1933-2009[M]. 北京: 海洋出版社.
- 蓝东兆, 顾海峰, 2014. 中国近海甲藻包囊[M]. 北京: 科学出版社: 2-88.
- ANDERSON D M, 1998. Physiology and bloom dynamics of toxic *Alexandrium* species, with emphasis on life cycle transitions [M] // ANDERSON D M, CEMBELLA A D, HALLEGRAEFF G M. Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms. Heidelberg: Springer: 29-48.
- ANDERSON D M, FACHON E, PICKART R S, *et al*, 2021. Evidence for massive and recurrent toxic blooms of *Alexandrium catenella* in the Alaskan Arctic [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 118(41): e2107387118.
- ANDERSON D M, KEAFER B A, KLEINDINST J L, *et al*, 2014. *Alexandrium fundyense* cysts in the Gulf of Maine: Long-term time series of abundance and distribution, and linkages to past and future blooms [J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 103: 6-26.
- ANDERSON D M, MOREL F M M, 1979. The seeding of two red tide blooms by the germination of benthic *Gonyaulax tamarensis* hypnocyts [J]. Estuarine and Coastal Marine Science, 8(3): 279-293.
- ANGLÈS S, GARCÉS E, HATTENRATH-LEHMANN T K, *et al*, 2012. *In situ* life-cycle stages of *Alexandrium fundyense* during bloom development in Northport Harbor (New York, USA) [J]. Harmful Algae, 16: 20-26.
- BINDER B J, ANDERSON D M, 1990. Biochemical composition and metabolic activity of *Scrippsiella trochoidea* (dinophyceae) resting cysts [J]. Journal of Phycology, 26(2): 289-298.
- BOLYEN E, RIDEOUT J R, DILLON M R, *et al*, 2018. QIIME 2: Reproducible, interactive, scalable, and extensible microbiome data science[R]. PeerJ Preprints.
- BRAVO I, FIGUEROA R I, 2014. Towards an ecological understanding of dinoflagellate cyst functions [J]. Microorganisms, 2(1): 11-32.
- CALLAHAN B J, MCMURDIE P J, ROSEN M J, *et al*, 2016. DADA2: High-resolution sample inference from Illumina amplicon data[J]. Nature Methods, 13(7): 581-583.
- CASTAÑEDA-QUEZADA R, GARCÍA-MENDOZA E, RAMÍREZ-MENDOZA R, *et al*, 2021. Distribution of *Gymnodinium catenatum* Graham cysts and its relation to harmful algae blooms in the northern Gulf of California [J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 101(6): 895-909.
- CHAI Z Y, LIU Y Y, JIA S Y, *et al*, 2024. DNA and RNA stability of marine microalgae in cold-stored sediments and its implications in metabarcoding analyses [J]. International Journal of Molecular Sciences, 25(3): 1724.
- CHAI Z Y, TAO Z, YUE C X, *et al*, 2026. Shifts of dinoflagellate cyst assemblages over the past 100 years indicate the history of harmful algal blooms, eutrophication, and possible alien genotype invasion around the Shandong Peninsula, China [J]. Marine Pollution Bulletin, 223: 119064.
- CHEN B H, KANG W, HUI L, 2019. *Akashiwo sanguinea* blooms in Chinese waters in 1998-2017 [J]. Marine Pollution Bulletin, 149: 110652.
- DAI X F, LU D D, GUAN W B, *et al*, 2014. Newly recorded *Karlodinium veneficum* dinoflagellate blooms in stratified water of the East China Sea [J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 101: 237-243.
- DAI Y H, YANG S B, ZHAO D, *et al*, 2023. Coastal

- phytoplankton blooms expand and intensify in the 21st century [J]. *Nature*, 615(7951): 280-284.
- DENG Y Y, YUE C X, YANG H J, *et al*, 2025. Broad active metabolic pathways, autophagy, and antagonistic hormones regulate dinoflagellate cyst dormancy in marine sediments [J]. *Science Advances*, 11(6): eads7789.
- ELLEGAARD M, RIBEIRO S, 2018. The long-term persistence of phytoplankton resting stages in aquatic 'seed banks' [J]. *Biological Reviews*, 93(1): 166-183.
- FERTOUNA-BELLAKHAL M, DHIB A, FATHALLI A, *et al*, 2015. *Alexandrium pacificum* Litaker sp. nov (Group IV): Resting cyst distribution and toxin profile of vegetative cells in Bizerte Lagoon (Tunisia, Southern Mediterranean Sea) [J]. *Harmful Algae*, 48: 69-82.
- FIGUEROA R I, BRAVO I, RAMILO I, *et al*, 2008. New life-cycle stages of *Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae): Laboratory and field observations [J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 52: 13-23.
- GUIRY M, GUIRY G, 2016. AlgaeBase. World-wide electronic publication [EB/OL]. Galway: National University of Ireland, (2016-08-17) [2025-07-01]. <https://www.mendeley.com/catalogue/f20c6685-70d9-3614-a4e2-64c0ca07e010/>.
- GUO H, LIU X, DING D, *et al*, 2014. The economic cost of red tides in China from 2008–2012. In: Trainer V L, Yoshida T. Proceedings of the Workshop on Economic Impacts of Harmful Algal Blooms on Fisheries and Aquaculture PICES Sci. Rep: 27–34, 47.
- HE R Y, MCGILLICUDDY JR D J, KEAFER B A, *et al*, 2008. Historic 2005 toxic bloom of *Alexandrium fundyense* in the western Gulf of Maine: 2. Coupled biophysical numerical modeling [J]. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 113 (C7): C07040.
- HU J R, GUO R Y, LU D D, *et al*, 2022. Detection and quantification of the harmful dinoflagellate *Margalefidinium polykrikoides* (East Asian Ribotype) in the coastal waters of China [J]. *Toxins*, 14(2): 95.
- JEONG H J, KANG H C, LIM A S, *et al*, 2021. Feeding diverse prey as an excellent strategy of mixotrophic dinoflagellates for global dominance [J]. *Science Advances*, 7(2): eabe4214.
- JIAO N Z, LIANG Y T, ZHANG Y Y, *et al*, 2018. Carbon pools and fluxes in the China Seas and adjacent oceans [J]. *Science China Earth Sciences*, 61(11): 1535-1563.
- KE Z, HUANG L, TAN Y, *et al*, 2012. A dinoflagellate *Cochlodinium geminatum* bloom in the Zhujiang (Pearl) River estuary in autumn 2009 [J]. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 30(3): 371-378.
- KREMP A, OJA J, LETORTOREC A H, *et al*, 2016. Diverse seed banks favour adaptation of microalgal populations to future climate conditions [J]. *Environmental Microbiology*, 18(2): 679-691.
- KRETSCHMANN J, ELBRÄCHTER M, ZINSSMEISTER C, *et al*, 2015. Taxonomic clarification of the dinophyte *Peridinium acuminatum* Ehrenb., = *Scrippsiella acuminata*, comb. nov. (Thoracosphaeraceae, Peridiniales) [J]. *Phytotaxa*, 220(3): 239-256.
- KUCZYNSKI J, STOMBAUGH J, WALTERS W A, *et al*, 2011. Using QIIME to analyze 16S rRNA gene sequences from microbial communities [J]. *Current Protocols in Microbiology*(Suppl 27): 1E.5.
- LI X D, YAN T, YU R C, *et al*, 2019. A review of *Krenia mikimotoi*: Bloom events, physiology, toxicity and toxic mechanism [J]. *Harmful Algae*, 90: 101702.
- LIU X Y, BIAN Z W, HU S A, *et al*, 2024. The chemistry of phytoplankton [J]. *Chemical Reviews*, 124(23): 13099-13177.
- LIU Y Y, DENG Y Y, SHANG L X, *et al*, 2021. Geographic distribution and historical presence of the resting cysts of *Karenia mikimotoi* in the seas of China [J]. *Harmful Algae*, 109: 102121.
- LIU M L, GU H F, KROCK B, *et al*, 2020a. Toxic dinoflagellate blooms of *Gymnodinium catenatum* and their cysts in Taiwan Strait and their relationship to global populations [J]. *Harmful Algae*, 97: 101868.
- LIU Y Y, HU Z X, DENG Y Y, *et al*, 2020b. Evidence for production of sexual resting cysts by the toxic dinoflagellate *Karenia mikimotoi* in clonal cultures and marine sediments [J]. *Journal of Phycology*, 56(1): 121-134.
- LIU X H, LIU Y Y, CHAI Z Y, *et al*, 2023. A combined approach detected novel species diversity and distribution of dinoflagellate cysts in the Yellow Sea, China [J]. *Marine Pollution Bulletin*, 187: 114567.
- MARDONES J I, BOLCH C, GUZMÁN L, *et al*, 2016. Role of resting cysts in Chilean *Alexandrium catenella* dinoflagellate blooms revisited [J]. *Harmful Algae*, 55: 238-249.
- MARTIN J L, LEGRESLEY M M, HANKE A R, 2014. Thirty years-*Alexandrium fundyense* cyst, bloom dynamics and shellfish toxicity in the Bay of Fundy, eastern Canada [J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 103: 27-39.
- OLLI K, TRUNOV K, 2010. Abundance and distribution of vernal bloom dinoflagellate cysts in the Gulf of Finland and Gulf of Riga (the Baltic Sea) [J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 57(3/4): 235-242.
- PAN S Z, SHANG L X, LIU X H, *et al*, 2025. Establishing an assessment framework for the risk of dinoflagellate HABs based on cyst-mapping of marine sediments [J]. *Journal of Oceanology and Limnology*, 43(4): 1183-1200.
- PEÑA-MANJARREZ J L, FLORES-TRUJILLO J G, HELENES-ESCAMILLA J, 2016. Quistes de dinoflagelados de pared orgánica en las costas de México [M]// GARCÍA-MENDOZA E, QUIJANO-SCHEGGIA S I, OLIVOS-ORTIZ A, *et al*. Florecimientos Algales Nocivos en México. Ensenada: CICESE: 438.
- RODRÍGUEZ-VILLEGAS C, DÍAZ P A, SALGADO P, *et al*, 2022. The role of physico-chemical interactions in the seasonality of toxic dinoflagellate cyst assemblages: The case of the NW Patagonian fjords system [J]. *Environmental Pollution*, 311: 119901.
- SAN DIEGO-MCGLONE M L, YÑIGUEZ A T, BENICO G, *et al*, 2024. Fish kills related to harmful algal bloom events in Southeast Asia [J]. *Sustainability*, 16(23): 10521.
- SMAYDA T J, 1997. Harmful algal blooms: Their ecophysiology and general relevance to phytoplankton blooms in the sea

- [J]. Limnology and Oceanography, 42(5part2): 1137-1153.
- STOCK C A, MCGILLICUDDY D J JR, SOLOW A R, *et al*, 2005. Evaluating hypotheses for the initiation and development of *Alexandrium fundyense* blooms in the western Gulf of Maine using a coupled physical-biological model [J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 52(19/20/21): 2715-2744.
- TANG Y Z, GOBLER C J, 2012a. Lethal effects of Northwest Atlantic Ocean isolates of the dinoflagellate, *Scrippsiella trochoidea*, on Eastern oyster (*Crassostrea virginica*) and Northern quahog (*Mercenaria mercenaria*) larvae [J]. Marine Biology, 159(1): 199-210.
- TANG Y Z, GOBLER C J, 2012b. The toxic dinoflagellate *Cochlodinium polykrikoides* (Dinophyceae) produces resting cysts [J]. Harmful Algae, 20: 71-80.
- TANG Y Z, GU H F, WANG Z H, *et al*, 2021. Exploration of resting cysts (stages) and their relevance for possibly HABs-causing species in China [J]. Harmful Algae, 107: 102050.
- TAO Z, LIU Y Y, LIU X H, *et al*, 2025. Single-cyst morpho-molecular identification detected an unexpected high species diversity of dinoflagellate resting cysts from the coastal seas of China [J]. Harmful Algae, 149: 102941.
- WANG Z H, QI Y Z, YANG Y F, 2007. Cyst formation: An important mechanism for the termination of *Scrippsiella trochoidea* (Dinophyceae) bloom [J]. Journal of Plankton Research, 29(2): 209-218.
- YU Z M, TANG Y Z, GOBLER C J, 2023. Harmful algal blooms in China: History, recent expansion, current status, and future prospects [J]. Harmful Algae, 129: 102499.
- YUE C X, CHAI Z Y, HU Z X, *et al*, 2022. Deficiency of nitrogen but not phosphorus triggers the life cycle transition of the dinoflagellate *Scrippsiella acuminata* from vegetative growth to resting cyst formation [J]. Harmful Algae, 118: 102312.

MAP OF RED TIDE OCCURRENCE RISK IN CHINESE SEAS —AN ASSESSMENT BASED ON THE DIVERSITY AND ABUNDANCE OF DINOFLAGELLATE CYSTS IN SEDIMENTS

SHANG Li-Xia^{1,2,3}, WEI Ben^{1,4}, HU Zhang-Xi⁵, LU Zheng⁴, DENG Yun-Yan^{1,2,3}, TANG Ying-Zhong^{1,2,3}

(1. Laboratory of Marine Ecology and Environmental Sciences, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266000, China; 2. Functional Laboratory of Marine Ecology and Environmental Science, Qingdao Marine Science and Technology Center, Qingdao 266237, China; 3. Center for Ocean Mega-Science, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China; 4. Qingdao Innovation and Development Base, Harbin Engineering University, Qingdao 266000, China; 5. College of Fisheries, Guangdong Ocean University, Zhanjiang 524088, China)

Abstract In recent decades, harmful algal blooms (HABs), particularly red tide events caused by dinoflagellates, have occurred frequently in China's coastal waters, threatening marine ecological security, economic and social development, and human health. Considering the diversity and abundance of dinoflagellate cysts in sediments from 267 stations in China's four major seas during 2014-2018, this study integrated historical HAB records and literature on the distribution and abundance of vegetative cells in water bodies. By applying the typical red tide risk assessment method, risk maps for red tide outbreaks of 26 target dinoflagellate species in China's seas were compiled, and the assessment results were interpreted and discussed. The target dinoflagellates exhibited varying degrees of red tide risk values. Among them, 11 species (*Scrippsiella acuminata*, *Scrippsiella donghaiensis*, *Gonyaulax spinifera*, *Alexandrium catenella*, *Levanderina fissa*, *Pseudocochlodinium profundisulcus*, *Alexandrium pacificum*, *Alexandrium minutum*, *Gonyaulax polygramma*, *Akashiwo sanguinea*, and *Prorocentrum donghaiense*) showed high-risk characteristics at certain monitoring stations, whereas 21 species displayed moderately high-risk characteristics. Additionally, the risk values of different dinoflagellates varied across China's four major seas and presented distinct regional features. For example, the red tide risk values of *Pr. donghaiense* and *Ps. profundisulcus* in the East and South China Seas, respectively, were significantly higher than those in other sea areas. Correlation analysis showed that 37 pairs and 5 pairs of dinoflagellate species showed significantly positive and negative correlations in their risk values, respectively, reflecting certain synergistic or competitive relationships in their ecological niches. This study provides a scientific basis for preventing and controlling red tides in China's coastal waters, and a reference for similar studies in other marine areas worldwide, and for the prediction and forecasting of red tides.

Key words harmful algal blooms; risk of red tide outbreaks; risk assessment; dinoflagellates; cysts; resting stages