

## 专栏:入侵性有毒水华蓝藻—拟柱孢藻/尖头藻的基础生物学

【特约主持人】李仁辉:中国科学院“百人计划(A)”

【主持人按语】水体富营养化和蓝藻水华的暴发是全球重大生态环境问题.随着全球气候变暖以及极端天气的频发,蓝藻水华的暴发及其危害显示出更加复杂性、长期性和不确定性等特点,也表现在多种类蓝藻的混合水华,优势蓝藻的演替以及入侵蓝藻种类的快速扩张等变化趋势.其中拟柱孢藻(*Cylindrospermopsis*,现在分类上合并到尖头藻属 *Raphidiopsis*)是一类能够固氮的可以形成水华的丝状蓝藻,并且由于它可以产生拟柱孢藻毒素(CYN)等蓝藻毒素以及较强的入侵性日益受到关注.在全球性范围内,拟柱孢藻水华的暴发频率和范围是显著增加的.在中国,它的分布也从东南沿海地区到全国的许多省份,从热带、亚热带向温带快速扩散.但是对于拟柱孢藻的基础生物学及其分子特征的研究在我国相对薄弱.在本刊前期发表有关杭州湘湖出现的产 CYN 的拟柱孢藻的基础上,本专栏又推出一篇有关拟柱孢藻属和尖头藻属的分类合并处理的文章,着重介绍了这两个属的特点、分类发展历史和现状,并对这种合并的影响和评价进行了讨论;另一篇是对 CYN 生物合成的分子基础与进化特征进行了系统性总结.期待本专栏能从基础分类鉴定、生态分布以及分子水平为藻类学、微生物学及相关领域的研究者提供有关拟柱孢藻/尖头藻以及 CYN 的全面认识.

# 蓝藻拟柱孢藻(*Cylindrospermopsis*)和尖头藻(*Raphidiopsis*)的分与合

李仁辉<sup>1</sup>,程耀<sup>1</sup>,耿若真<sup>1</sup>,程新良<sup>2</sup>,肖鹏<sup>1</sup>,张和<sup>1</sup>,刘洋<sup>3</sup>,马增岭<sup>1</sup>

(1.温州大学 生命与环境科学学院,浙江 温州 325035;2.杭州市淳安生态环境监测站,杭州 311700;

3.河南师范大学 生命科学学院,河南 新乡 453007)

**摘要:**蓝藻的物种多样性以及进化是早期地球生命研究的一个重要内容,蓝藻分类系统为多样性的研究提供重要的基础.现代生物学和生物技术的发展也为蓝藻分类系统的修订和变化提供方法上的借鉴.KOMÁREK 等 2014 年建立了以蓝藻属水平的分类为重心的 8 目最新蓝藻分类系统,蓝藻属的概念和标准在新的分类系统中被明确地提出.这个蓝藻属概念的提出使得蓝藻新属创建的数量和速度迅速增加.拟柱孢藻属和尖头藻属分布广泛、适应性强,是常见的水华蓝藻,通过对拟柱孢藻属和尖头藻属合并的分类学讨论,探讨了这 2 个属的特点、分类发展历史和现状以及 2 个属的合并原因和合并过程.

**关键词:**拟柱孢藻;尖头藻;蓝藻;水华;分类合并

**中图分类号:**Q949.2

**文献标志码:**A

收稿日期:2021-09-03;修回日期:2021-10-08.

基金项目:国家自然科学基金(31970219);浙江省自然科学基金重大项目(LD21C030001).

作者简介(通信作者):李仁辉(1965—),男,江西抚州人,温州大学教授,博士生导师,研究方向为蓝藻生物学,E-mail:

renhui.li@wzu.edu.cn.

蓝藻的现代分类学进入 21 世纪后发展迅速,除了高阶层分类系统在不断修订之外,新的分类单位的发表数量也是非常之多.以 2 个常形成水华的蓝藻属的合并为例,从蓝藻分类系统的变化和发展、现代蓝藻分类学的核心以及蓝藻分类系统修订的评估等方面进行论述和介绍.

## 1 蓝藻的多样性和分类系统

蓝藻的多样性以及进化是早期地球生命研究的一个重要内容.由于蓝藻的原核细胞特性,这种简单的特性反而使蓝藻的分类相当困难<sup>[1]</sup>.蓝藻长期复杂的进化历程使其很难简单地从形态来辨别.在过去的蓝藻分类系统中使用了许多形态特征,如藻体外形、极性、藻丝的分枝类型,藻体和细胞的大小,异形胞和厚壁孢子的有无等来进行高等级的分类,但是这些特征经常在蓝藻的进化过程中多次出现和丢失<sup>[2-3]</sup>.同时蓝藻的分类过程也一直在植物学和细菌学分类方法中争论、比较、妥协和采纳,结果就是蓝藻的分类从早期的主要依照形态学分类发展到现代的多相特征(Polyphasic),或者整合(integrated)特征的分类方法,即通过培养藻种进行形态学、生理学、生化以及分子遗传学特征相结合的综合分类方法<sup>[4]</sup>.正式的蓝藻分类系统从初始建立(1932 年)至今也不到 90 年,特别是近几十年,同时使用植物学分类系统和细菌学分类系统.目前把植物学分类法和细菌学分类法结合起来的方式也很流行,因为这种结合被认为更适用于蓝藻的分类系统.

1932 年,捷克的蓝藻分类学家 GEITLER 提出较为体系化和被认可的形态分类系统,将蓝藻分成 3 个目<sup>[5]</sup>:不产内生孢子单细胞的色球藻目(Chroococcales)、产内生孢子单细胞的管孢藻目(Chamaesiphonales)以及所有的丝状体蓝藻藻殖段目(Hormogonales).10 年后他本人又将蓝藻的分类系统修订成 4 目系统<sup>[6]</sup>:色球藻目(Chroococcales)、皮果藻目(Dermocarpales)、宽球藻目(Pleurocapsales)和藻殖段目(Hormogonales),这一分类系统也持续了近 20 年.1959 年印度蓝藻分类学家 DESIKACHARY 提出了真分枝的丝状蓝藻从藻殖段目分离出来单独成立真枝藻目(Stigonematales),其后的学者也同意这种分离并且把不分枝的丝状蓝藻也单独成立为一个目(当时叫念珠藻目 Nostocales),再到后来提出了不产生异形胞的丝状蓝藻成立颤藻目(Oscillatoriales)<sup>[7]</sup>.所以 20 世纪 70 到 80 年代基本上认可的是蓝藻 5 目分类系统<sup>[8]</sup>:色球藻目(Chroococcales)、宽球藻目(Pleurocapsales)、颤藻目(Oscillatoriales)、念珠藻目(Nostocales)和真枝藻目(Stigonematales).同样根据细菌学分类方法也是把蓝藻(蓝细菌)分成和上述蓝藻形态系统的 5 个目对应的 5 组(Section I-V)<sup>[9]</sup>.

随着电子显微镜技术和 DNA 分子序列的应用,给蓝藻的分类系统、发育分析和进化提供了大量新信息.这些新的证据表明,在整个蓝藻分类系统中,5 个目中的每个目都不是单系统:色球藻目、宽球藻目和颤藻目在分子系统关系上相互混合;被认为是单系统的具异形胞的念珠藻目也不能和具有分枝的丝状体真枝藻目完全分开,反而组成了一个更大的混合大簇<sup>[10]</sup>.所以,HOFFMANN 等<sup>[11]</sup>在 2005 年提出了一个新的高层次蓝藻分类系统,把蓝藻纲下面分成 4 个亚纲:粘菌藻亚纲(Gloeobacteriophycidae)、聚球藻亚纲(Synechococophycidae)、颤藻亚纲(Oscillatoriophycidae)和念珠藻亚纲(Nostochophycidae),亚纲下面分成 6 个目的系统.这个新的系统颠覆了很多以前的系统和认知,主要是根据 DNA 序列的证据,以及细胞的超微结构(类囊体排列的方式)把单细胞的聚球藻目(Synechococcales)和丝状体的假鱼腥藻目(Pseudanabaenales)合在一起归在聚球藻亚纲(Synechococophycidae),而另外一类单细胞大类色球藻目(Chroococcales)和丝状体类的颤藻目(Oscillatoriales)又合在一起归在颤藻亚纲(Oscillatoriophycidae).这个新的系统基本上实现了目水平上的单系统,但是目以下的科和相当数量的属并不是单系统.

2014 年捷克的 KOMÁREK 教授根据最新的蓝藻代表藻株基因组的分子系统以及属水平的分类总结,提出了最新的 8 目,46 科和 202 属的蓝藻分类系统,特别是确定了在这个最新分类系统下的属水平的分类标准和基本步骤,并且对此系统的每个属是否得到分子系统水平的支持进行了 1~4 级水平的评价<sup>[1]</sup>.本团队基于 16S rRNA 基因构建了蓝藻系统发育树,结果发现与这个新的蓝藻分类系统基本一致(图 1).该系统为蓝藻今后建立更加合理的分类系统做出了较好的尝试,为在更大范围和更重要的类群中分类修订打下了较好的基础.可以预见,现代蓝藻分类系统的修订和完善进程将会加速.



图1 基于16S rRNA基因序列的8目蓝藻分类系统

Fig.1 Taxonomic system of 8 orders of cyanobacteria based on 16S rRNA gene sequence

## 2 现代蓝藻分类系统中属的概念 (concept of cyanobacterial genera) 的确定

2014 年的蓝藻分类系统的特色是以蓝藻的属水平分类为重心的分类系统. KOMÁREK 等<sup>[1]</sup> 根据现代标准提出的蓝藻属的概念包括下面 3 个方面: 1) 蓝藻的属在分子系统中要形成独特的一枝, 并且同关系最近的属的 16S rRNA 基因序列的相似度要小于 95%; 2) 蓝藻的属和相近的属要具有形态上可以辨认的或其他

生物学特征;3)具有明显的生态习性等生态学差异.通常蓝藻的属应该是在形态、生理生态和分子等综合特征上所代表一个独特的类群.所以,现代蓝藻分类的研究方法都是大力提倡基于多相分类特征的分类(Polyphasic taxonomy).这个蓝藻属的概念及其标准的提出加快了蓝藻新属的建立速度.结果在2014—2020年期间,蓝藻新属的数量又增加了70多个,这些新属都是合法的,是被承认的<sup>[12]</sup>.蓝藻新属的创建大部分的情况还是针对一些种类数目较多的大属,并且已有分子系统证据显示这些大属是多系统的.所以,从这些大的属剥离出许多新的蓝藻属是很常见的操作,例如鞘丝藻属(*Lyngbya*)剥离,已经成立了9个新属.还有一种分类系统调整的情况,就是2个属或者几个属之间合并成1个属,最主要的原因就是这些属间的DNA分子序列的高度相似性.本文就是要叙述丝状蓝藻拟柱孢藻属(*Cylindrospermopsis*)和尖头藻属(*Raphidiopsis*)从单独的属到最近合并成尖头藻属的变迁.

### 3 拟柱孢藻属和尖头藻属

#### 3.1 拟柱孢藻属和尖头藻属的介绍

拟柱孢藻属(*Cylindrospermopsis*)在蓝藻分类上归属于念珠藻目(Nostocales),束丝藻科(Aphanizomenonaceae)(束丝藻科也是2014年新提出的蓝藻系统提出来的新科,此科包含能形成水华的所有具有异形胞的属,如长孢藻(*Dolichospermum*),束丝藻(*Aphanizomenon*),节球藻(*Nodularia*)等).拟柱孢藻是1972年从项圈藻属(*Anabaenopsis*)分离出来,以拉氏拟柱孢藻(*Cylindrospermopsis raciborskii*)(原拉氏项圈藻 *Anabaenopsis raciborskii*)作为模式种的单种属<sup>[13]</sup>.拟柱孢藻属同项圈藻属的区别在于端生异形胞的形成方式不同,即拟柱孢藻的端生异形胞是原生形成(Primary).而项圈藻的端生异形胞是通过藻丝间生的异形胞分裂后的双异形胞中间断裂而成,所以又称次生形成方式(Secondary).自拉氏拟柱孢藻建立后,从亚洲、美洲及非洲又陆续发表了*C. philippinensis*, *C. africana*, *C. cuspis*, *C. catemaco*和*C. curvispora*,近年来又从欧洲发表了一些新种,使拟柱孢藻属的种类数达到11个<sup>[14-15]</sup>.尖头藻属(*Raphidiopsis*)是1929年由FRITSCH和RICH建立,以弯曲尖头藻(*R. curvata*)为模式种的浮游性丝状蓝藻<sup>[16]</sup>.尖头藻属的形态特点是单藻丝体,藻丝的一头或两头渐尖.它的最特别之处就是藻体在整个生活史阶段不形成异形胞但形成休眠孢子,在最新的蓝藻分类系统中还是将尖头藻属归属到念珠藻目的束丝藻科.

到目前为止,世界上共报道7种尖头藻,除了模式种外,还有地中海尖头藻(*R. mediterranea*),印度尖头藻(*R. indica*)和中华尖头藻(*R. sinensis*)等(表1)<sup>[17-19]</sup>.拟柱孢藻在形态上同尖头藻较为相似,特别是当藻丝上异形胞和休眠孢子没有形成的情况下,更加难以辨别.有趣的是,拟柱孢藻和尖头藻占有几乎完全相同的生态位,也就是说拟柱孢藻和尖头藻常常共存于同一自然水体中.本团队于2001年首次在尖头藻(弯形尖头藻)中发现了产拟柱孢藻毒素及其衍生物脱氧拟柱孢藻毒素(Deoxycylindrospermopsin)<sup>[20-21]</sup>.最近澳大利亚的学者也发现了地中海尖头藻可形成拟柱孢藻毒素及脱氧拟柱孢藻毒素<sup>[22]</sup>.由于拟柱孢藻和尖头藻所具有的形态、生态习性以及产毒特性的相似性,导致这2个属的区分非常困难,也直接造成了这2个属的分类混乱.

#### 3.2 拟柱孢藻属和尖头藻属的异同性

基于DNA分子序列的研究表明,拟柱孢藻和尖头藻在16S rRNA基因、16S rRNA和23S rRNA基因的间隔区(ITS)以及*rpoC1*基因的序列都是高度相似且无法将这两属分开<sup>[23]</sup>.这种属间分类界限的不明确性已经使研究者对尖头藻属的合理性产生怀疑;澳大利亚学者认为尖头藻是属于环境中拟柱孢藻的一种形态型<sup>[24]</sup>;希腊学者根据Kastoria湖中拟柱孢藻的形态和16S rRNA基因的证据,认为地中海尖头藻是拉氏拟柱孢藻复杂生活史中的非异形胞时期<sup>[25]</sup>.以色列学者把Kinneret湖的拉氏拟柱孢藻的形态分为6类,其中就有一类是尖头藻的形态<sup>[26]</sup>.STUCKEN等<sup>[27]</sup>对拉氏拟柱孢藻(*C. raciborskii* CS-505)和布氏尖头藻(*R. brookii* D9)全基因组序列比较后,发现它们两者共有的2500多个基因的相似度大于90%.但是,GUGGER团队和本团队的研究结果都表明,尖头藻在结构上不含异形胞,不能进行固氮,所以在缺氮的培养基中不能生长.而拟柱孢藻则可以在无氮培养基中生长<sup>[2]</sup>.全基因组分析结果表明上述的布氏尖头藻(*R. brookii* D9)

同拉氏拟柱孢藻(*C. raciborskii* CS-505)相比,它的基因组里丢失了 15 kb 的固氮基因簇(*nif*)和一些重要的辅酶和氨基酸转运蛋白<sup>[27]</sup>.这也验证了 GUGGER 等<sup>[2]</sup>的研究,表明他们在非洲分离的尖头藻并不能检测出 *nifH* 基因.我们对中国的尖头藻纯藻株的基因检测也没有发现 *nifH* 基因<sup>[28]</sup>.

表 1 拟柱孢藻和尖头藻合并前后的藻类命名变化

Tab. 1 Changes of species names before and after the combination of cyanobacterial genera *Cylindrospermopsis* and *Raphidiopsis*

合并前藻类命名	合并后藻类命名	备注
<i>Cylindrospermopsis acuminatocrispa</i> Couté & M. Bouvy 2004	<i>Raphidiopsis acuminato-crispa</i> (Couvly & Bouvy) Aguilera, Berrendero Gómez, Kastovsky, Echenique & Salerno 2018	
<i>Cylindrospermopsis africana</i> Komárek & H. Kling 1991	<i>Raphidiopsis africana</i> (Komárek & H. Kling) Aguilera & al. 2018	
<i>Raphidiopsis brookii</i> P. J. Hill 1972	unchanged	
<i>Cylindrospermopsis catemaco</i> Komárková-Legnerová & R. Tavera 1996	<i>Raphidiopsis catemaco</i> (Komárková-Legnerová & Tavera) Aguilera, Berrendero Gómez, Kastovsky, Echenique & Salerno 2018	
<i>Raphidiopsis curvata</i> F. E. Fritsch & M. F. Rich 1930	unchanged	模式种
<i>Cylindrospermopsis curvispora</i> M. Watanabe 1995	<i>Raphidiopsis curvispora</i> (M. Watanabe) Aguilera & al. 2018	
<i>Cylindrospermopsis cuspis</i> Komárek & Kling 1991	<i>Raphidiopsis cuspis</i> (Komárek & Kling) Aguilera, Berrendero Gómez, Kastovsky, Echenique & Salerno	
<i>Cylindrospermopsis helicoidea</i> Cronberg & Komárek 2003	<i>Raphidiopsis helicoidea</i> (Cronberg & Komárek) Aguilera, Berrendero Gómez, Kastovsky, Echenique, & Salerno 2018	
<i>Raphidiopsis indica</i> R. N. Singh 1942	unchanged	
<i>Raphidiopsis longsetae</i> Eberly 1966	unchanged	
<i>Raphidiopsis mediterranea</i> Skuja 1937	unchanged	
<i>Cylindrospermopsis philippinensis</i> (W. R. Taylor) Komárek 1984	<i>Raphidiopsis philippinensis</i> (W. R. Taylor) Aguilera, Berrendero Gómez, Kastovsky, Echenique & Salerno 2018	
<i>Cylindrospermopsis raciborskii</i> (Woloszynska) Seenayya & Subba Raju 1972	<i>Raphidiopsis raciborskii</i> (Woloszynska) Aguilera & al. 2018	原拟柱孢藻属模式种
<i>Raphidiopsis setigera</i> (Aptekarj) Eberly 1966	unchanged	
<i>Raphidiopsis sinensis</i> C.-C. Jao 1951	unchanged	
<i>Cylindrospermopsis sinuosa</i> Couté, M. Leitao & H. Sarmiento 2004	<i>Raphidiopsis sinuosa</i> (Coute, Leitao & Sarmiento) Aguilera, Berrendero Gómez, Kastovsky, Echenique & Salerno 2018	
<i>Cylindrospermopsis taveriae</i> Komárek & Komárková-Legnerová 2002	<i>Raphidiopsis taveriae</i> (Komárek & Komárková-Legnerová) Aguilera, Berrendero Gómez, Kastovsky, Echenique & Salerno 2018	
<i>Raphidiopsis turcomanica</i> Kogan 1967	unchanged	

### 3.3 拟柱孢藻属和尖头藻属的合并过程

从上面的介绍和一些研究结果看出,拟柱孢藻和尖头藻在形态特征、生态学和 DNA 序列上的相似性很高,所以研究人员一直在寻找一些分子标记(markers)来快速辨别这 2 个属.除了利用 16S rRNA, ITS 和

*rpoC1* 基因序列外, WU 等<sup>[29]</sup>用了 7 个基因的整合序列对中国 12 株拟柱孢藻和 9 株尖头藻进行分子系统分析, 结果也表明拟柱孢藻和尖头藻是一个相互混合的簇(cluster). 为解决藻株使用量的问题, LI 等<sup>[23]</sup>利用从中国分离的 44 株拟柱孢藻和 16 株尖头藻, 使用 16S rRNA, *cpcBA*-IGS, *rpoC1* 和 ITS-L 基因序列分别进行分子系统分析, 发现前 3 个基因(16S rRNA, *cpcBA*-IGS, *rpoC1*)还是无法分开这两个属, 但是 ITS-L 可以把这 60 个中国藻株分为明显的两个簇, 分别对应拟柱孢藻属和尖头藻属. 并且发现了 ITS-L 的 7 个碱基(RAGAACT)可作为尖头藻的保守序列, 是鉴别尖头藻的分子标记. 这个结果非常振奋, 是拟柱孢和尖头藻分子鉴别的重要进展, 但是, 这个结果只是使用中国的大量藻种, 并没有涉及世界其他区域的藻种.

2018 年, AGUILERA 等<sup>[30]</sup>通过对阿根廷浅水湖泊分离的两株地中海尖头藻(*R. mediterranea*)藻种的多相分类研究, 并且使用了大量世界各个地(包括许多中国的藻株)的拉氏拟柱孢藻和部分尖头藻藻种的 16S rRNA, 16S-23S ITS 和 *cpcBA*-IGS 的基因序列, 进行分子系统学分析. 这种大量藻株分析的结果还是同样表明, 拟柱孢藻和尖头藻在分子系统中无法分开, 特别是 ITS 的二级结构也显示 2 个属高度一致, 并且特别强调 ITS-L 并不能区分中国以外的藻株, 7 个特征碱基(RAGAACT)并不是尖头藻所特有的, 许多欧洲的拉氏拟柱孢藻种也含有这 7 个碱基. 最重要的是, AGUILERA 等人利用本研究的结果, 把拟柱孢藻和尖头藻 2 个属合并为 1 属. 因为尖头藻属成立时间比拟柱孢藻属要早, 具有优先权, 所以最后 2 个属合并成尖头藻属, 模式种还是弯形尖头藻. 至此, 合并后的尖头藻属是单系统了, 目前在藻类最有权属的种属库 Algae-base 中共有 18 个种类<sup>[31]</sup>. 这个属的合并是合法的, 是被承认的.

## 4 拟柱孢藻属和尖头藻属合并后的影响和评价

最近几十年蓝藻分类系统在各个分类阶层都在不断变化, 在属水平上更加突出. 但是拟柱孢藻属和尖头藻属的合并可以算得上是蓝藻分类史上的一个较大的事件, 虽然这只是在属水平的调整, 这 2 个属特别是拟柱孢藻属是近年来受关注度非常高的蓝藻. 它是水华蓝藻, 又是产毒和入侵蓝藻. 它们的合并对于蓝藻水华研究中使用哪个名字为大家首先遇到的问题. 现在已经有很多拟柱孢藻的研究接受这个新的命名, 投稿过程中也有部分审稿人要求作者将拟柱孢藻改为尖头藻. 我们再次强调, 这种合并是合法的, 在形式上是按照植物学命名法进行的, 现在也是被承认的. 但是对于这种合并或者分类处理是否合理, 学者们可以评价和讨论. 我们认为这种合并不是很恰当, 因为它首先就没有遵循 KOMÁREK 等<sup>[1]</sup>提出的蓝藻属的概念. 按上述介绍, 一个蓝藻属应该是在分子系统, 形态学, 以及生物学和生态学等综合方面的独立体. 现在拟柱孢藻和尖头藻的合并只是强调了 DNA 分子序列和生态位等的高度相似性, 而对藻丝中异形胞的形成与否这么重要的生物学结构特性完全忽略, 这是不合适的. 异形胞的特征在蓝藻的分类系统中经常影响目水平以上的分类阶层, 为什么这种属水平的合并却遭到忽略? 原因可能是很多场合下特别是野外条件下, 异形胞不形成而无法观测到. 为此, KOMÁREK<sup>[12]</sup>指出了现代 DNA 测序技术以后建立的新的蓝藻属和蓝藻种的诸多问题, 其中就有拟柱孢藻和尖头藻的合并问题. 理由也是对决定性的特征(异形胞形成)的忽略, 还有合并研究的材料尖头藻使用的并不是模式种, 而拟柱孢藻属有 10 多个种类, 而合并研究中只是用了拉氏拟柱孢藻一个种的藻株, 这种合并缺乏整个属的代表性. 但是这些评论和批评目前还不能改变这种合并的合法性, 除非找到新的证据和新的 markers 来证明这 2 个属的明显差异. 期待蓝藻分类学在不断发展的过程中, 新方法和新技术带来更多令人振奋的结果, 为深入认识自然和服务人类做出贡献.

## 参 考 文 献

- [1] KOMÁREK J, KASTOVSKY J, MARES J, et al. Taxonomic classification of cyanoprokaryotes(cyanobacterial genera) 2014, using a polyphasic approach[J]. Preslia, 2014, 86(4): 295-335.
- [2] GUGGER M, MOLICA R, LE BERRE B, et al. Genetic diversity of *Cylindrospermopsis* strains(cyanobacteria) isolated from four continents[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2005, 71(2): 1097-1100.
- [3] KOMÁREK J. Cyanoprokaryota-3. Teil/3rd Part: heterocystous genera[M]. Heidelberg: Mitteleuropa Freshwater Flora of Central Europe, 2013.
- [4] JOHANSEN J R, CASAMATTA D A. Recognizing cyanobacterial diversity through adoption of a new species paradigm[J]. Archiv Für Hydrobiologie, Supplement Volumes, 2005, 117: 71-93.

- [5] GEITLER L. Cyanophyceae[M]. Leipzig: Rabenhorst's Kryptogamen Flora von Deutschland, 1932.
- [6] GEITLER L. Schizophyta (Klasse Schizophyceae)[M]. Berlin: Natürliche Pflanzenfamilien, 1942.
- [7] DESIKACHARY T V. Cyanophyta[M]. Delhi: ICAR Monographs on Algae, 1959.
- [8] ANAGNOSTIDIS K, KOMÁREK J. Modern approach to the classification system of the cyanophytes 1: Introduction[J]. Algological Studies, 1985, 38(39): 291-302.
- [9] RIPPKA R, STANIER R Y, DERUELLES J, et al. Generic assignments, strain histories and properties of pure cultures of cyanobacteria[J]. Microbiology, 1979, 111(1): 1-61.
- [10] GUGGER M F, HOFFMANN L. Polyphyly of true branching cyanobacteria (stigonematales)[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2004, 54(2): 349-357.
- [11] HOFFMANN L, KOMÁREK J, KAŠTOVSKÝ J. Proposal of cyanobacterial system-2004[M]. Heidelberg: Süßwasserflora von Mitteleuropa, 2005.
- [12] KOMÁREK J. Quo vadis, taxonomy of cyanobacteria (2019)[J]. Fottea, 2020, 20(1): 104-110.
- [13] SEENAYYA G, SUBBARAJU N. On the ecology and systematic position of the alga known as *Anabaenopsis raciborskii* (Wolosz.) Elenk. and a critical evaluation of the forms described under the genus *Anabaenopsis*[M]. Madras: First international symposium on taxonomy and biology of blue-green algae, 1972.
- [14] KOMÁREK J, KLING H. Variation in six planktonic cyanophyte genera in Lake Victoria (East Africa)[J]. Algological Studies, 1991, 61: 24-45.
- [15] WATANABE M. Studies on planktonic blue-green algae 5. A new species of *Cylindrospermopsis* (Nostocaceae) from Japan[J]. Bulletin of the National Science Museum Series B (Botany), 1995, 21(2): 45-48.
- [16] FRITSCH F E, RICH F. Contributions to our knowledge of the freshwater algae of Africa. 7. Freshwater algae (exclusive of diatoms) from Griqualand West[J]. Transactions of the Royal Society of South Africa, 1930, 18: 1-92.
- [17] HILL H. A new *Raphidiopsis* species (Cyanophyta, Rivulariaceae) from Minnesota lakes[J]. Phycologia, 1972, 11(2): 213-215.
- [18] HINDÁK F. Morphological variation of trichomes in *Raphidiopsis curvata* (Fritsch, Rich et al. 1929) Fritsch et Rich (Cyanophyta)[J]. Biologia, 1987, 42: 847-854.
- [19] JAO C C. A discussion of *Raphidiopsis curvata* Fritsch et Rich[J]. Sinensia, 1951, 2: 11-23.
- [20] LI R H, CARMICHAEL W W, BRITAIN S, et al. First report of the cyanotoxins cylindrospermopsin and deoxycylindrospermopsin from *Raphidiopsis curvata* (cyanobacteria)[J]. Journal of Phycology, 2001, 37(6): 1121-1126.
- [21] 晁爱敏, 于海燕, 肖鹏, 等. 杭州湘湖拉氏拟柱胞藻(*Cylindrospermopsis raciborskii*)藻株的分离及其特征研究[J]. 河南师范大学学报(自然科学版), 2021, 49(4): 106-113.
- CHAO A M, YU H Y, XIAO P, et al. Isolation and characterization of a *Cylindrospermopsis raciborskii* strain from lake xianghu, Hangzhou[J]. Journal of Henan Normal University (Natural Science Edition), 2021, 49(4): 106-113.
- [22] MCGREGOR G B, SENDALL B C, HUNT L T, et al. Report of the cyanotoxins cylindrospermopsin and deoxy-cylindrospermopsin from *Raphidiopsis mediterranea* skuja (cyanobacteria/nostocales)[J]. Harmful Algae, 2011, 10(4): 402-410.
- [23] LI X C, LI S C, KONG R Q, et al. Molecular separation of two long taxonomically debated cyanobacterial genera *Cylindrospermopsis* and *Raphidiopsis* (Nostocales) based on the ITS-L phylogeny[J]. Harmful Algae, 2016, 57: 88-97.
- [24] MCGREGOR G B, FABBRO L D. Dominance of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanoprokaryota) in Queensland tropical and subtropical reservoirs: implications for monitoring and management[J]. Lakes & Reservoirs: Science, Policy and Management for Sustainable Use, 2000, 5(3): 195-205.
- [25] MOUSTAKA-GOUNI M, KORMAS K A, VARDAKA E, et al. *Raphidiopsis mediterranea* Skuja represents non-heterocytous life-cycle stages of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenayya et Subba Raju in Lake Kastoria (Greece), its type locality: evidence by morphological and phylogenetic analysis[J]. Harmful Algae, 2009, 8(6): 864-872.
- [26] ALSTER A, KAPLAN-LEVY R N, SUKENIK A, et al. Morphology and phylogeny of a non-toxic invasive cylindrospermopsis *raciborskii* from a Mediterranean Lake[J]. Hydrobiologia, 2010, 639(1): 115-128.
- [27] STUCKEN K, JOHN U, CEMBELLA A, et al. The smallest known genomes of multicellular and toxic cyanobacteria: comparison, minimal gene sets for linked traits and the evolutionary implications[J]. PLoS One, 2010, 5(2): e9235.
- [28] LI R H, WILHELM S W, CARMICHAEL W W, et al. Polyphasic characterization of water bloom forming *Raphidiopsis* species (cyanobacteria) from central China[J]. Harmful Algae, 2008, 7(2): 146-153.
- [29] WU Z X, SHI J Q, XIAO P, et al. Phylogenetic analysis of two cyanobacterial genera *Cylindrospermopsis* and *Raphidiopsis* based on multi-gene sequences[J]. Harmful Algae, 2011, 10(5): 419-425.
- [30] AGUILERA A, GÓMEZ E B, KAŠTOVSKÝ J, et al. The polyphasic analysis of two native *Raphidiopsis* isolates supports the unification of the genera *Raphidiopsis* and *Cylindrospermopsis* (Nostocales, Cyanobacteria)[J]. Phycologia, 2018, 57(2): 130-146.
- [31] GUIRY M D, GUIRY G M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. [EB/OL]. [2021-08-

05].<http://www.algaebase.org>.

## Taxonomic separation and combination of cyanobacterial genera *Cylindrospermopsis* and *Raphidiopsis*

Li Renhui<sup>1</sup>, Cheng Yao<sup>1</sup>, Geng Ruozhen<sup>1</sup>, Cheng Xinliang<sup>2</sup>, Xiao Peng<sup>1</sup>,  
Zhang He<sup>1</sup>, Liu Yang<sup>3</sup>, Ma Zengling<sup>1</sup>

(1. College of Life and Environmental Science, Wenzhou University, Wenzhou 325035, China;

2. Hangzhou Chun'an Ecological and Environment Monitoring Station, Hangzhou 311700, China;

3. College of Life Sciences, Henan Normal University, Xinxiang 453007, China)

**Abstract:** The species diversity and evolution of cyanobacteria is an important task for the studies on early life of the earth. The taxonomic system of cyanobacteria provides an important basis for the study of diversity. The development of modern biology and biotechnology also provides a methodological basis for the revision and adjustment of cyanobacterial taxonomic system. The newest cyanobacterial taxonomic system proposed by KOMÁREK et al. (2014) established the cyanobacterial genera as the center of the system, mainly composed of eight orders. The concept and evaluation criteria for cyanobacterial genera was clearly stated in the new taxonomic system, which leads to great increase in the number and speed of the creation of new cyanobacterial genera. *Cylindrospermopsis* and *Raphidiopsis* are common bloom-forming cyanobacteria with wide distribution and high adaptability. This paper mainly focuses on the taxonomic treatment for the combination of cyanobacterial genera *Cylindrospermopsis* and *Raphidiopsis*. Along the introduction on the general characteristics, taxonomic development history and current situation of the two genera, the similarities and differences between the two genera were compared. The reasons and process of the taxonomic combination of the two genera were stated, and finally the impact and evaluation on this taxonomic combination were discussed.

**Keywords:** *Cylindrospermopsis*; *Raphidiopsis*; Cyanobacteria; bloom; taxonomic combination

[责任编辑 刘洋 杨浦]



## 本期专家介绍



韩宇平,华北水利水电大学教授,博士,博士生导师.先后入选教育部新世纪优秀人才支持计划人选,河南省“科技创新杰出青年”人选,河南省学术技术带头人,华北水利水电大学首批“大禹学者”特聘教授.第六届中国水利学会青年科技工作者委员会副主任委员,中国水利学会水资源专业委员会委员,水利部发展研究中心特约研究员,兼任《人民珠江》杂志副主编,《南水北调与水利科技》《华北水利水电大学学报(自然科学版)》编委.现任华北水利水电大学水资源学院院长兼黄河科学研究院院长,黄河流域生态保护和高质量发展研究院办公室主任,河南省黄河流域水资源节约集约利用重点实验室主任.主要从事水资源系统管理等方面的教学与

研究工作.近年来主持完成包括国家自然科学基金项目、水利部“948”项目、水利部公益性行业专项资金项目等各类科研项目 40 多项,出版学术著作(译作)11 部,发表学术论文近 200 篇,其中 SCI/EI 检索论文 50 多篇,获省部级科技进步奖 7 项,发明专利 5 件,软件著作权 1 项.

左其亭,郑州大学教授,博士生导师.主要从事水资源与水环境的教学与研究工作.现任郑州大学水科学研究中心主任、黄河生态保护与区域协调发展研究院院长、河南省创新驱动发展研究院副院长、河南省水循环模拟与水环境保护国际联合实验室主任、郑州市水资源与水环境重点实验室主任、河南省教学名师、全国优秀科技工作者、全国高校黄大年式教师团队负责人、国务院学位委员会学科评议组成员.兼任中国自然资源学会水资源专业委员会主任、国际水资源学会中国委员会常务理事、中国自然资源学会常务理事、中国水资源战略研究会理事、全球水伙伴中国委员会理事,以及多个专业委员会副主任委员和委员.主持国家自然科学基金重点项目 1 项、面上项目 4 项,国家社会科学基金重大项目 1 项、青年项目 1 项,国家基础科技专项课题 1 项以及其他研究项目 51 项,出版学术专著 18 部,发表学术论文 456 篇.



李仁辉,温州大学教授,温州市高层次引进人才 B 类杰出人才.1998 年取得日本筑波大学理学博士,1998 年 4 月至 2005 年 9 月分别在日本国立环境研究所,美国赖特州立大学,弗吉尼亚理工大学和田纳西大学从事博士后研究.2005 年 9 月入选中国科学院海外杰出引进人才“百人计划”.曾任中国科学院水生生物研究所藻类研究中心主任,二级研究员,博士生导师.研究的领域包括水体富营养化,有毒蓝藻水华和藻类异味,饮用水源地有害生物和污染物的检测以及水质安全保障等.主持和承担国家“973”课题,“十一五”,“十二五”和“十三五”国家水专项以及国家自然科学基金等国家级项目以及受委托横向项目 60 多项(其中国家自然科学基金

8 项),广泛开展同美国,日本,欧洲和澳大利亚的国际合作研究.受聘于多个省市的“蓝藻水华和饮用水问题及处理”的专家,担任中国藻类学会常务理事兼副秘书长,国际藻类杂志 *Phycologia* (SCI) 副主编, *Journal of Systematics and Evolution* (SCI) 的副主编, *Harmful Algae*, 《生物多样性》和《应用与环境生物学报》的编委等.发表学术文章 150 多篇,其中第一和通信作者的 SCI 文章 130 多篇,被引 3 300 多次, H 指数 34.