

## 拟菱形藻的分类及藻毒素多莫酸(DA)的研究进展\*

DOMOIC-ACID-PRODUCING DIATOM GENUS *Pseudo-nitzschia*  
PERAGALLO: A REVIEW

陈菊芳 黄伟建 徐宁 谢隆初 齐雨藻

(暨南大学水生生物研究所 广州 510632)

中图分类号 X171.5 文献标识码 A 文章编号 1000-3096(2003)07-0013-05

赤潮作为一种日益频繁发生的海洋自然灾害正越来越受到社会各界的关注,而对赤潮的研究也已成为海洋研究的热点。硅藻(Diatoms)是赤潮生物中的一个重要类群。在80年代以前,一般都认为硅藻赤潮并不产生毒素,只是角毛藻中的某些种类会对养殖鱼类造成物理性的损伤,导致鱼类死亡。真正对硅藻(特别是拟菱形藻)的重视开始于1987年。这一年在加拿大的爱德华王子岛(Prince Edward Island)发生一起由于食用当地海域培养的贻贝(*Mytilus edulis*)而引起的中毒事件,造成3人死亡,100多人中毒。经查,引起中毒的物质是神经毒素多莫酸(Domoic Acid, DA),它是由多列拟菱形藻(*Pseudo-nitzschia multiseries*)产生的<sup>[1]</sup>。由DA引起的贝毒称为记忆缺失性贝毒(Amnestic Shellfish Poisoning, ASP),症状包括:呕吐、腹泻、神智不清、丧失记忆等,最严重者导致死亡。

这次事件以后Garrison等在1992年,Lundholm等1994年,Martin等1993年及Scholin等2000年在世界的其它地区又陆续报道人类或其它动物的DA中毒事件,事件的元凶均是拟菱形藻属的种类。随着赤潮发生频率世界性的扩展及拟菱形藻中毒事件发生次数的增加,越来越多的专家学者密切关注这一硅藻种类,并对它进行了分类、生理、生态、毒理、分子生物学等等方面的研究。下面分几个方面谈谈拟菱形藻研究的进展情况。

## 1 分类学上的进展

拟菱形藻属隶属于硅藻门,羽纹硅藻纲(Pennatae),管壳缝目(Aulonraphidinals),菱形藻科(Nitzschiaceae)。Hasle于1993年对本属进行描述:浮游海生,细胞可相互交迭为链状群体,细胞中部有一核区,两侧各有一色素体,不论单细胞或群体均可沿

纵轴方向滑动,方式为向某方向移动数秒后,即转为相反方向。*Pseudo-nitzschia*属各种类壳面与环带面不同,壳面线形或披针形,某些种类沿纵轴不对称,线纹间为一至多列小孔纹,线纹数等于或两倍于龙骨点数。壳缝无小孔,位于壳面以下,偏心,两壳缝于上下壳呈对角分布。有些种类具中央节,在光镜下看见中央的龙骨点之间相隔较大。环带面由多条环带形成。

拟菱形藻属最早由Peragallo于1900年确立,根据他的描述拟菱形藻属与菱形藻科的另一个属菱形藻属(*Nitzschia*)的区别主要在于光镜下是否可以观察到龙骨点。但1958年德国的Hustedt又推翻了这种观点,认为拟菱形藻应作为菱形藻属下的一个组(section),其特征是细胞常联成链状群体,能运动。世界硅藻研究权威Halse及大多数的学者在当时及后来很长时间也都认同这种观点<sup>[2]</sup>。所以,长期以来,二者是归于同一属还是把拟菱形藻作为独立的一个属,在硅藻界一直混淆不清。

1986年Mann研究了菱形藻属下几个组的典型结构,发现菱形藻与拟菱形藻差异显著。多数硅藻学者开始倾向把拟菱形藻作为一个单独的属从菱形藻属中分离出来。该属与菱形藻属的根本区别在于前者中的各种类细胞串联成链状群体,轻微硅质化,窄而扁平的壳面,壳缝相当偏心,壳面无隆起。

对拟菱形藻属的鉴定因为特征明显而显得容易,

\* 国家自然科学基金资助重大项目 39790110号。

第一作者:陈菊芳,出生于1970年,助理研究员,硕士,研究方向:海洋生态学,电话:020-85223334。

收稿日期:2001-06-25;修回日期:2001-10-25

但对其种的鉴定则存在相当大的困难。拟菱形藻是最难定种的硅藻之一，一般在光镜下难以区分，需要借助电镜的使用。

Halse<sup>[3]</sup>曾把拟菱形藻作为菱形藻属下的一个组进行过详细的分类和种的描述，至今依旧是我们对拟菱形藻属进行分类的依据。根据 Halse 的分类系统，各种类的界定依靠下面这些特征：(1) 细胞的长和宽及细胞形状的特点；(2) 细胞之间的交迭部分占细胞总长的比例；(3) 细胞单位长度内的龙骨点数，线纹数，线纹间孔纹列数以及每列孔纹每微米内小孔数；(4) 有无中央节。

依据以上的分类特征，目前在世界范围内已发现拟菱形藻属有 20 余种，并且新的种类正陆续被发现(表 1)。但在以往电镜未被广泛使用时，往往笼统地将所发现的拟菱形藻中相对较大的细胞称为 *Nitzschia seriata* (现称 *Pseudo-nitzschia seriata*)，个体相对较小的细胞称为 *Nitzschia delicatissima* (现称 *Pseudo-nitzschia delicatissima*)；有时甚至就笼统地以 *Nitzschia* spp. 代替。这之中无疑存在相当大的误差，比如 *P. seriata* 并非是一个世界性的种类，分布并不广泛，如在中国沿海所做的调查中就并未发现有它的踪迹<sup>[3]</sup>。

表 1 海洋中存在的拟菱形藻种类<sup>[4]</sup>

<i>Pseudo-nitzschia antarctic</i> Manguin	<i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i> (Halse) Halse
<i>Pseudo-nitzschia australis</i> Frenguelli	<i>P. pungens</i> (Grunow ex P. T. Cleve) Halse
<i>Pseudo-nitzschia cuspidata</i> (Halse) Halse	<i>Pseudo-nitzschia pungiformis</i> (Halse) Halse
<i>P. delicatissima</i> (P. T. Cleve) Heiden in Heiden & Kolbe	<i>P. seriata</i> (P. T. Cleve) H. Peragallo in H. & M. Peragallo
<i>Pseudo-nitzschia fraudulenta</i> (P. T. Cleve) Halse	<i>Pseudo-nitzschia seriata</i> f. <i>obtusata</i> (Halse) Halse
<i>Pseudo-nitzschia granii</i> (Halse) Halse	<i>Pseudo-nitzschia sinica</i> Qi et Wang
<i>Pseudo-nitzschia heimii</i> Manguin	<i>Pseudo-nitzschia subcurvata</i> (Halse) G. A. Fryxell
<i>Pseudo-nitzschia inflatula</i> (Halse) Halse	<i>Pseudo-nitzschia subpacificata</i> (Halse) Halse
<i>Pseudo-nitzschia lineola</i> (P. T. Cleve) Halse	<i>Pseudo-nitzschia subfraudulenta</i> (Halse) Halse
<i>Pseudo-nitzschia prolongatoides</i> (Halse) Halse	<i>Pseudo-nitzschia turgidula</i> (Hustedt) Halse
<i>P. multiseriata</i> (Halse) Halse	<i>Pseudo-nitzschia turgiduloides</i> (Halse) Halse
<i>Pseudo-nitzschia multiserita</i> (Takano) Takano	<i>Pseudo-nitzschia</i> sp. cf. <i>N. americana</i> Halse

随着电镜的广泛使用，种类的鉴定不再存在太多的困难。但目前在对海域中种群动态进行研究时，难以一一借助电镜，通常都是将所看到的各种拟菱形藻作为一个整体，通称为：*Pseudo-nitzschia* spp.。对我们感兴趣的种类，再通过光镜和电镜相结合的办法，确定其种类。

在 1987 年加拿大爱德华王子岛发生中毒事件以前，拟菱形藻中以 *N. seriata* 和 *N. delicatissima* 较受到人们重视。但 1987 年后对这一硅藻类群的关注起了戏剧性的变化。首先大家对这些以前未发现有毒的硅藻类群充满浓厚的兴趣，并对之进行一系列的研究；而且注意力也从原先的种类转移到有毒种类，并陆续发现了一系列有毒的种类(这在后面部分会谈及)。其中普遍被认同的有 3 种：*P. multiseriata*、*P. australis*、*P. pseudodelicatissima*。而这 3 种中又以 *P. multiseriata* 最具有代表性，下面作一介绍。

*P. multiseriata* 最早以 *Nitzschia pungens* f. *multiseriata* 这一名称出现<sup>[2]</sup>，由此，*Nitzschia pungens* 就具有两种类型(forma)：*N. pungens* Grunow ex Cleve f. *pungens* 和

*N. pungens* f. *multiseriata* Halse。将后者归入到 *N. pungens* 是因为二者有着大致相同的形态，而二者形态上最主要的区别在于壳面线纹间孔列数的不同，f. *multiseriata* 线纹间具 3~4 列小孔，f. *pungens* 线纹间具 2 列小孔。

在 f. *multiseriata* 被描述后的 20 多年的时间里，很少有人关注这两种类型间的区别，一直到 1987 年 ASP 的首次发现，并且鉴定出这种毒素是由 *Nitzschia pungens* f. *multiseriata* 产生<sup>[1]</sup>。之后，越来越多的研究发现这两个表现型之间存在相当大的区别。首先，f. *multiseriata* 是有毒种类，而 f. *pungens* 在自然环境中没有发现存在着毒素，只有少数学者如 Rhodes 等 1996 年、Trainer 等 1998 年在培养中发现其含有多莫酸(DA)。其次，在对二者的形态进行深入的研究发现，它们在壳面孔纹、valve mantle 和 girdle 等方面都有着显著不同。鉴于以上特点，Halse 在 1995 提出将 f. *multiseriata* 从 *N. pungens* 中独立出来，上升为种，称为：*Pseudo-nitzschia multiseriata*。同时，针对这一种类所进行的免疫荧光反应<sup>[5,6]</sup>和基因特征<sup>[7]</sup>等方面的研究也都

为 *P. multiseriis* 独立成种提供有利的证据。

可以这么说,对 *P. multiseriis* 的认识过程一定程度上代表了对整个拟菱形藻属的认识过程。而现在,在对拟菱形藻的研究中, *P. multiseriis* 已经占了相当大的比重; *P. multiseriis* 已经成为拟菱形藻属的代表种类。

拟菱形藻属的种类分布广泛,常常成为某些水域的优势种,环境条件适宜时,还常诱发成为赤潮。但不同地区有不同的优势种,存在明显的地理差异,Zou 等在 1994 年,Bates 在 1998 年,Hallegraef 在 1994 年的研究都说明了这一结果,而且,不同区域导致产生 DA 的种类也不一致<sup>[8-10]</sup>。

## 2 多莫酸(DA)的研究进展

拟菱形藻能够成为人们关注的目标、海洋浮游藻类研究的热点,其根本原因在于它能产生神经毒素多莫酸,会对人体健康和养殖业造成破坏。自然而然,人们对拟菱形藻的研究的重点也集中在对 DA 的研究上面。对拟菱形藻的研究与对 DA 的研究是两个相伴随的过程。

DA 首先是日本学者从红藻门的大型藻类 *Chondria armata* 中分离得到,并以这种藻的日语单词(domic)命名。但 1987 年使爱德华王子岛发生悲剧的 DA 却是由硅藻 *P. multiseriis* 造成,这是首次知道硅藻也能产生藻毒素。这次事件促使人们对 DA 加倍关注,并在世界的其它地区发现它的存在,以及其它能产生 DA 的拟菱形藻种类。在 80 年代末期,DA 只在北美大西洋沿海(Atlantic coast)被发现,至 90 年代初,发现范围扩展到美国、加拿大的太平洋海域以及新西兰等地<sup>[11]</sup>,而到 90 年代中,丹麦及其它欧洲国家的学者也在各自国家海域发现 DA 的存在<sup>[6]</sup>。另外,日本、韩国等亚洲国家也从拟菱形藻或贝类中检测到 DA<sup>[10,12]</sup>。DA 的发现往往与发现地区的赤潮研究水平相联系,相信随着研究的深入,DA 会在更多的国家和地区被发现。从目前的情况来看,ASP 的分布是世界性的。

### 2.1 产毒藻类

前面已经提及,目前已经发现拟菱形藻属种类 20 余种,被普遍认同的产毒种类有 3 种: *P. multiseriis*、*P. pseudodelicatissima*、*P. australis*。但随着研究的深入,一些在某些区域无毒的种类在其它区域却发现有有毒,而某些区域有毒的种类在其它区域却发现有是是无毒种类。

*P. pungens* 一直被各国学者认为是无毒种类。但是,Rhodes 等在 1996 年发现在新西兰的某一位置所分离的 *P. pungens* 能产生 DA,而在新西兰其他位置所分离的 *P. pungens* 却是无毒的。此外,1998 年 Trainer 等在世界别的地方也已发现有产毒的 *P. pungens*。不过,与 *P. multiseriis* 比较,这些例子中 *P. pungens* 的单个细胞所含 DA 的水平要低很多。

*P. serita* 的情况与 *P. pungens* 大致相同。原先它也被认为是一种无毒种类,但 Lundholm 等于 1994 年却在欧洲海域发现它是一有毒种。

与之相反,前面被普遍认同有毒的几种拟菱形藻在某些海域却又被发现是无毒的,如在加拿大 Fundy 湾等地发现有有毒的 *P. pseudodelicatissima* 在澳大利亚的 Tasmanian 和 Victorian 海域经检测发现是无毒的<sup>[13]</sup>。

到目前为止,在世界范围内共发现产毒拟菱形藻种类共 7 种,除了上面提及的普遍认同的 3 种以外,还有 *P. delicatissima*, *P. seriata*, *P. pungens*, 和 *P. fraudulenta*。而另外在实验室条件下,对 *Pseudonitzschia* 属的一些种类进行分离培养,也发现有 7 个种是可以产毒的。这 7 个种类与自然环境中产毒的 7 个种类是完全一致的<sup>[14]</sup>。

Bates 对上面众多研究进行总结认为可能存在下面几个问题:1)同一种类拟菱形藻在不同区域的品系具有不同的遗传特征;2)控制 DA 产生的因素不同;3)对促进 DA 产生的生长条件的不完全认识;4)拟菱形藻属种类形态上的难以区分,造成种类鉴定的混淆;5)分析结果的误差;等等。为了预防后面几点,他建议在报告一个新的产毒种之前,要对毒素进行仔细鉴定;检测 DA 的细胞含量的分析方法要高度灵敏,同时应报告检测阈值。藻种的鉴定也应该请分类专家进行。

由于 DA 对人群健康和水产养殖业存在严重威胁,促使许多国家制定措施,投入大量资金,对藻毒素、贝毒素等进行定期监测。加拿大甚至制定法规规定在贝肉中,毒素含量不允许超过 20  $\mu\text{g/g}$ 。

对 DA 的监测大体分为藻毒和贝毒两种。前者是将藻样离心浓缩,冷冻保存;后者是取一定质量的贝肉样品冷冻保存;分别经过处理,用紫外分光检测装备的 HPLC 进行测定。

### 2.2 影响 DA 产生的因素

有关生态、生理因子对拟菱形藻属种类产生 DA 的影响的研究,不少学者已经做了比较全面而具体的工作。大致分以下几个下面:

2.2.1 生长阶段 Bates 等<sup>[1]</sup>首先选择 *P. multiseriis* 进行分离培养,发现在它的指数生长期并没有产生 DA。在经历最初的沮丧之后,他却兴奋地发现在 *P. multiseriis* 的静止生长期可以产生毒素,并把毒素的产生归咎于硅的缺乏。Subba Rao 等 1990 年, Bates 1991 年、1993 年, Douglas 等 1992 年所进行的研究也都证实了这一发现。

如果处于静止生长后期的藻被接种到新的容器中,藻细胞在初始的潜伏期(lag phase)依旧会产生 DA,但在指数生长期单个细胞所含 DA 量下降;因为细胞分裂时,亲代体内的 DA 被稀释到了子细胞内。指数生长中期的藻类,由于不再产生毒素,可以被用作接种物,从而使得在对 DA 动态变化进行研究时减少干扰。而藻类从指数生长期过渡到静止生长期是很难切割开来,这一阶段的藻细胞是一群具有不同生理状态的细胞的混合体。其中包括一些已经停止分裂可产生 DA 的细胞,另一些由于营养盐的限制而放慢了分裂的速度。所以,在这个过渡期,细胞增长速度缓慢,同时,也有少量 DA 开始产生。

至于生长阶段对其它拟菱形藻种类产毒机理的研究报道有 Garrison 等在 1992 年对 *P. australis* 和 Lundholm 等在 1994 年对 *P. seriata* 所做的工作。前者发现在指数生长期就开始产生 DA,后者发现指数生长期只有微量 DA 产生,绝大多数 DA 产生于静止生长期。

2.2.2 硅 Subba 等 1988 年, Bates 等 1991 年, Pan 等 1991 年分别对 *P. multiseriis* 进行培养,比较培养液和藻细胞中的 N:P:Si 比率,发现相对 N、P 来讲, Si 更能限制硅藻细胞的生长。由于 DA 的产生是在静止生长阶段,而这一阶段是由 Si 的缺乏所造成,所以推测, Si 在 *P. multiseriis* 的 DA 产生过程中扮演重要角色。特别是 Pan 等人在 1996 年通过更深入的实验发现 *P. multiseriis* 产生的 DA 与周围的硅的浓度成负相关关系,当培养液中 Si 部分或全部缺失时,细胞分裂速率下降,此时,细胞开始积累 DA。

2.2.3 氮 DA 是一种氨基酸, N 对它的合成是一个至关重要的因素。N 缺乏时, *P. multiseriis* 停止产生 DA; 而当 N 重新被提供时, *P. multiseriis* 又开始产生 DA<sup>[15]</sup>。目前还未发现有其它什么元素在 DA 合成中有如此重要的作用。至于 N 对拟菱形藻属的其它有毒种类藻毒素产生的影响,则没有人进行研究。即使是 *P. multiseriis*,除了 nitrate 和 ammonium,其它的 N 源对其生长的影响也未见报道。

2.2.4 磷 P 对 DA 生成的影响与 Si 的作用是相类似的<sup>[15,16]</sup>。当 *P. multiseriis* 培养液中 Si 缺乏时会促进 DA 的产生,当把这种 Si 缺乏培养液转换成 P 缺乏培养液时, DA 仍会继续形成。至于 P 缺乏会促成 DA 生成的机制仍旧未知。

2.2.5 温度 Lewis 等于 1993 年发现 *P. multiseriis* 的细胞分裂速率及 DA 形成随温度的降低而降低。Bates<sup>[15]</sup>发现当 *P. multiseriis* 从 13℃ 转入到 0℃ 时,仍能生长并产生毒素;并且发现在冰封的水体中存在被毒素污染的贝类。

与 *P. multiseriis* 相反, *P. seriata* 在低温下能产生更大量的 DA<sup>[6]</sup>。据推测可能与 *P. seriata* 是一冷水种类有关。至于温度对 *Pseudo-nitzschia* 属其它种类的影响没有见到报道。

除了上述几种主要影响因子之外,多位学者还针对光照、细菌等的作用进行了一系列的研究<sup>[15,17]</sup>,但研究对象也都基本局限于 *P. multiseriis*。

### 3 我国对拟菱形藻属的研究进展

拟菱形藻属作为海洋中常见的一类硅藻,我国学者金德祥于 1965 年早就有过常规调查,但也就是作为海洋浮游藻类组成调查的部分内容而已,重点是形态学和生态学的内容,并未对其它方面进行深入的研究。在由暨南大学水生生物研究所牵头主持的国家“七·五”自然科学基金“赤潮”重大项目中,才开始对这一种群有了较为详细的研究。

目前在我国海域共发现 *Pseudo-nitzschia* 属 5 种,分别是: *P. sinica*、*P. subpacific*、*P. multiseiata*、*P. pseudodelicatissima*、*P. pungens*<sup>[3]</sup>。其中 *P. pseudodelicatissima* 是一有毒种类,在厦门海域发现并大量存在,但该水域中的这一种类是否含有 DA 仍不清楚。*P. sinica* 是在我国发现存在的新种, *P. multiseiata* 则是一新记录种。

目前国内对拟菱形藻属的研究主要集中在 *P. pungens* 上,一般认为, *P. pungens* 是中国沿海普遍存在的种类,并且是重要的赤潮种类,在大连、青岛、黄海长江口、厦门港及南海各港湾都引起过赤潮<sup>[18,19]</sup>。张诚等在 1994 年利用 1959~1983 年间在黄海、东海和南海 3 次海洋调查的网采浮游植物标本,对 *N. pungens* (包括尖刺型 *f. pungens* 和多列型 *f. multiseriis*) 进行种下分类,结果发现中国近海的 *N. pungens* 均为尖刺型(亦即现在所称的 *P. pungens*)。这次研究中没有发现有有毒种类

*P. multiseriata* 存在。

1998年俞志明等在加拿大贝德福(Bedford)海洋研究所利用当地爱德华王子岛的*P. pungens* f. *multiseriata*(即*P. multiseriata*),研究了锗、黏土矿物对其生长和藻毒素产生的影响。但是遗憾的是所选用的研究对象并非中国种。

因此可以看出,中国对拟菱形藻属的研究是十分有限的,显得比较零碎。中国沿海究竟有多少种拟菱形藻属的种类存在;这之中是否存在有毒种类;中国至今未发现有DA存在的报道,是否是因为中国真的不存在DA,还是因为我们的研究水平的局限;如果真的存在DA,那将引起我们的高度重视。

#### 参考文献

- Bates S S, Bird C J. Pennate diatom *Nitzschia pungens* as the primary source of domoic acid, a toxin in shellfish from eastern Prince Edward Island, Canada. *Can J Fish Aquat Sci*, 1989, 46: 1 203-1 215
- Hasle G R. *Nitzschia* and *Fragilariopsis* species studied in the light and electron microscopes. II. The group *Pseudonitzschia*. *Skr Norske Vidensk-Akad. I. Mat-Nat Kl Ny Series*, 1965, 18: 1-45
- Qi Y, Ju W, Lei Z. The taxonomy and bloom ecology of *Pseudo-nitzschia* on the coasts of China. In: *Proceedings IOC-WESTPAC Third Internat. Bali, Indonesia: Scientific Symp*, 1994. 88-95
- Fryxell G A, Villac M C, Shapiro L P. The occurrence of the toxic diatom genus *Pseudo-nitzschia* (Bacillariophyceae) on the West Coast of the USA, 1920-1996: a review. *Phycologia*, 1997, 36: 419-437
- Bates S S, Léger C, et al. Discrimination between domoic-acid-producing and nontoxic forms of the diatom *Pseudonitzschia pungens* using immunofluorescence. *Mar Ecol Prog Ser*, 1993, 100: 185-195
- Vrieling E G, Koeman R P T, et al. *Pseudo-nitzschia pungens* forma *multiseriata* and other *Pseudo-nitzschia* species in the Dutch Wadden Sea. In: Yasumoto T, Oshima Y, Fukuyo Y, (eds.). *Harmful and toxic algal blooms*. Paris: Intergov Oceanogr Comm, UNESCO, 1996. 139-142
- Manhart J R, Fryxell G A, et al. *Pseudo-nitzschia pungens* and *P. multiseriata* (Bacillariophyceae): nuclear ribosomal DNAs and species differences. *J Phycol*, 1995, 31: 421-427
- Lundholm N, Skov J, et al. Domoic acid, the toxic amino acid responsible for amnesic shellfish poisoning, now in *Pseudonitzschia seriata* (Bacillariophyceae) in Europe. *Phycologia*, 1994, 33: 475-478
- Lundholm N, Skov J, et al. Studies on the marine planktonic diatom *Pseudo-nitzschia*. 2. Autecology of *P. pseudodelicatissima* based on isolates from Danish coastal waters. *Phycologia*, 1997, 36: 381-388
- Kotaki Y, Koike K, et al. Confirmation of domoic acid production of *Pseudonitzschia multiseriata* isolated from Ofunato Bay, Japan. *Toxicon*, 1999, 37: 677-682
- Rhodes L L, White D, et al. *Pseudo-nitzschia* species isolated from New Zealand coastal waters: domoic acid production in vitro and links with shellfish toxicity. In: Yasumoto T, Oshima Y, Fukuyo Y (eds.). *Harmful and toxic algal blooms*. Paris: Intergov Oceanogr Comm, UNESCO, 1996. 155-158
- Lee J H, Baik J H. Neurotoxin-producing *Pseudonitzschia multiseriata* (Hasle) Hasle, in the coastal waters of Southern Korea. II. Production of domoic acid. *Algae*, 1997, 12: 31-38
- Hallegraeff G M. Species of the diatom genus *Pseudonitzschia* in Australian waters. *Bot Mar*, 1994, 37: 397-411
- Bates S S, Garrison D L, et al. Bloom dynamics and physiology of domoic-acid-producing *Pseudo-nitzschia* species. In: Anderson D M (eds.). *Physiological ecology of harmful algal blooms*. Heidelberg: Springer-Verlag, 1998. 267-292
- Bates S S, de Freitas A S W, et al. Controls on domoic acid production by the diatom *Nitzschia pungens* f. *multiseriata* in culture: nutrients and irradiance. *Can J Fish Aquat Sci*, 1991, 48: 1 136-1 144
- Pan Y, Subba Rao D V, et al. Changes in domoic acid production and cellular chemical composition of the toxigenic diatom *Pseudo-nitzschia multiseriata* under phosphate limitation. *J Phycol*, 1996, 32: 371-381
- Osada M, Stewart J E. Gluconic acid/gluconolactone: physiological influences on domoic acid production by bacteria associated with *Pseudo-nitzschia multiseriata*. *Aquat Microbial Ecol*, 1997, 12: 203-209
- 吕颂辉, 齐雨藻. 南海港湾浮游植物与赤潮生物研究 II. 广海湾. *海洋通报*, 1993, 12(2): 57-61
- Zou J Z, Zhou M J, Zhang C. Ecological features of toxic *Nitzschia pungens* Grunow in Chinese coastal waters. In: Smayda T J, Shimizu Y (eds.). *Toxic phytoplankton blooms in the sea*. Amsterdam: Elsevier Sci Publ B V, 1993. 651-657

(本文编辑:张培新)