

赤潮毒藻塔玛亚历山大藻研究进展

Advances in study of toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense*

洪专^{1,2}, 高亚辉¹, 易瑞灶², 许晨²

(1.厦门大学 生命科学院, 福建 厦门 361005; 2.国家海洋局 第三海洋研究所, 福建 厦门 361005)

中图分类号: X171.5 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096 (2006) 11-0082-06

塔玛亚历山大藻 (*Alexandrium tamarense*) 是一种可产生麻痹性贝毒素 (PSP) 的海洋甲藻, 其适应能力强、生存范围广, 在中国北至胶州湾、南至厦门海域^[1]和大鹏湾^[2]都有发现, 并有发生赤潮的记录, 是重要的赤潮原因生物之一。其所产生的麻痹性贝毒素在一定条件下可通过食物链在鱼类、贝类等生物体内蓄积, 对生物甚至人类产生危害, 成为影响水产品食用安全的重要因素。同时, 海洋生物毒素的高特异性、高活性特征, 成为现代研究海洋药物的开发热点。因此, 对塔玛亚历山大藻的研究有着重要的现实意义。作者主要综述塔玛亚历山大藻近年来的研究进展。

1 塔玛亚历山大藻的形态结构和某些生态特征

塔玛亚历山大藻属涡鞭毛藻纲。1979年 Taylor^[3]根据甲板模式和孢囊形态差别把膝沟藻属 (*Gonyaulax*) 中的 9 个种类划出, 另立一新属, 原膝沟藻属 (*Protogonyaulax*) 塔玛膝沟藻 (*Gonyaulax tamarensis* Lebour) 也被划入新属, 成为塔玛原膝沟藻 (*Protoaunyanlax tamarensis* (Lebour) Taylor)。1985年 Balech^[4]在获得 16 个国家的样品, 对每个种类的甲板做了详细的分析研究之后, 将膝沟藻组和原膝沟藻属共 15 个种类以及 7 个新种合并成为一个属: 亚历山大藻属 (*Alexandrium*)。由此, 塔玛原膝沟藻也就被更名为塔玛亚历山大藻 (*Alexandrium tamarensis* (Lebour) Balech, 1985)。

林元烧^[1]研究了藻体形态, 发现其细胞单个, 准圆形, 长略大于宽 (图 1a)。细胞大小为: 长 16~31

μm , 宽 13~30 μm , 长宽比例为 1.05~1.11, 上壳略大于下壳, 上壳半球形; 下壳两侧不对称, 左侧略长, 底缘略内凹, 横沟赤道位, 环绕藻体一周下行的长度约与横沟宽度相等, 纵沟与横沟约等宽, 后部较前部宽。甲板排列公式为: $\text{Ap}, 4, 6, 6\text{c}, 8\text{s}, 5, 2$ (图 1b)。顶孔板 (Po, 图 1c) 背面略呈三角形, 腹面近椭圆形, 顶孔板左侧有一棘状突起伸向顶孔。第 1 顶板 (1) 与第 4 顶板 (4) 接合线中位有一腹孔 (图 1b 中箭头所示)。孢囊形态: 孢囊长椭圆形, 长径 22~26 μm , 短径 18~22 μm , 表面光滑 (图 1d)。另外, Usup^[5]等也提供了马来西亚海域的塔玛亚历山大藻的显微照片。

塔玛亚历山大藻与同属的链状亚历山大藻通过观察细胞及甲片形状很难区分, 有 3 个特征可有效地区分^[2]: (1) 顶孔板 (Apc) 形状, 塔玛亚历山大藻的 Apc 的腹面比链状亚历山大藻窄, 但前者的顶孔 (a.p.) 比后者大, 另外, 前者的前连接孔通常比后者小, 有时看上去像个裂缝。(2) 塔玛亚历山大藻的后连接孔位置更靠近纵沟后板 (s.p) 边缘。(3) 塔玛亚历山大藻有腹孔 (v.p), 而后者无, 这是一主要区别。另外, 从营养细胞形成链的长短也可将此两种加以区分。

塔玛亚历山大藻具有显著的趋光性和节律性昼夜垂直迁移行为。其昼夜垂直迁移的一般规律为光照开始后立即向上迁移, 向下迁移则从光照结束前 2 h

收稿日期: 2004-05-08; 修回日期: 2005-01-29

作者简介: 洪专 (1970-), 男, 福建厦门人, 高级工程师, 在职博士生, 从事海洋天然产物及海洋生物资源开发应用研究, 电话: 0592-2190209, E-mail: xm_hzh@163.com

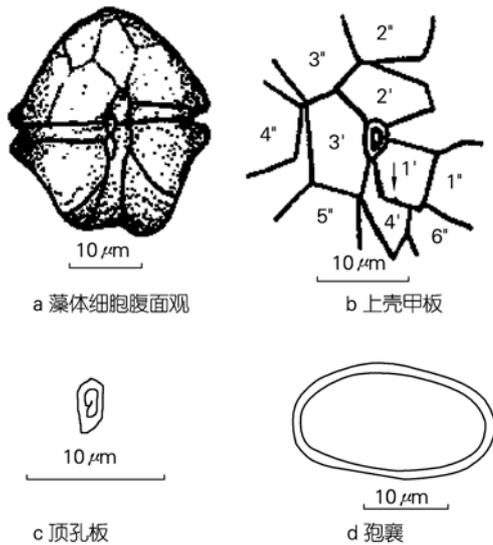


图1 塔玛亚历山大藻及其孢囊外部形态(根据显微照片绘制)

左右开始,直至光照结束后1 h左右才在底部形成细胞的最大分布,但在连续光照或无光照的第2或第3天以后,这种规律性的昼夜垂直迁移即完全消失。因此,该藻垂直迁移的调控机制表现为显著的趋光性,但生物学节律可能也起着一定的作用。塔玛亚历山大藻垂直迁移速度与水柱温度密切相关,水柱温度越接近其最适生长温度或垂直温度梯度越小时,其垂直迁移速度越快,在12.5℃以下,则完全丧失垂直迁移的能力。该藻的上迁速度一般比下迁速度快,在最适温度范围里,其向上迁移速度最高可达1.20 m/h;而下迁速度最高只有0.70 m/h。缺氮条件下塔玛亚历山大藻的迁移速度明显减慢,光照期避开表面而聚集于亚表层,并有明显的提前下移的倾向^[6]。

二甲基硫(DMS)在全球大气硫循环中扮演着重要的角色,由海洋释放入大气中的DMS不仅在全球气候变化调节方面有重要作用,而且它的氧化产物(如二氧化硫、甲基磺酸、硫酸等)还是酸雨和酸雾产生的原因之一。封闭培养条件下研究发现塔玛亚历山大藻具有产生DMS的能力。生长周期内藻体细胞的二甲基硫丙酸(DMSP)生成量的变化与DMS释放量变化呈现相反的趋势,在DMS释放量最高时,单位细胞DMSP生成量最低。藻体细胞的DMSP含量以及释放至水体的DMS含量均与藻体细胞数量有显著相关,并且藻体细胞DMSP含量变化与藻细胞数

量动态变化趋势相一致,在生长周期的第7天达到最高值^[7]。

2 影响塔玛亚历山大藻生长的因素

赤潮暴发的根本原因在于有害藻的大量繁殖,因此,影响赤潮藻生长的因素是研究的热点之一。颜天等^[8]研究了主要环境因子温度、盐度和光照度对塔玛亚历山大藻生长的影响,结果表明,在实验条件范围内(温度12~32℃;盐度10~35和光量子通量密度 $0.02 \times 10^{16} \sim 1.6 \times 10^{16}$ 个/(m²·s)),温度、光照强度和盐度对藻生长率有显著的影响,光照强度和温度、盐度以及这3个因子之间存在显著的相互作用;在室内条件下研究了温度、盐度及pH对生长的影响关系表明^[9],其最适温度为15~25℃,最大生长率出现在接种后6~8 d,在盐度为14~32范围内,该藻均可生长,盐度23~27时生长最佳;在水体温度、盐度条件适宜的条件下,藻细胞在pH值为6.7,8时均可较好生长,细胞运动较快,群体多为4个细胞构成的长链,夜间摇晃培养液可见其发光。pH值为6~7时最适其生长,在接种后6 d可达最大生长率。在pH值为9,10时,藻细胞不能生长,分别在培养10 d和8 d差不多全部死亡。另外,Ichimi^[10]等也研究了低温条件下塔玛亚历山大藻的生长情况。

营养盐方面,在高氮(2.646 mmol/L)、中氮(0.882 mmol/L)和低氮(0.088 2 mmol/L)3种氮浓度下,塔玛亚历山大藻的比生长速率几乎没有差异,但低氮条件下藻细胞的生物量最低,中氮条件下藻细胞具有最大的生物量,分别比高氮和低氮下增加44.7%和53.6%。随着培养基中磷浓度的升高,藻细胞生物量也升高,在磷浓度为0.108 mmol/L时达到最高值,但在0.036 mmol/L时藻细胞具有最大的比生长速率,在氮、磷限制条件下生长的藻细胞对氮、磷有快速的吸收,研究显示,低的氮/磷比有利于塔玛亚历山大藻的生长分裂,对数生长后期适当补氮有利于其生物量的积累^[11]。另有研究发现磷浓度为40和45 μmol/L时^[12],藻细胞生长快,叶绿素含量高,能维持较高速度的增殖。而磷浓度50 μmol/L下,藻细胞生长受抑制。当磷源耗尽时,藻体逐渐消亡。微量元素亦是影响塔玛亚历山大藻生长的重要因素。黄邦钦等^[13]研究了Fe和Mn的作用,发现在实验浓度范围内(Fe-EDTA质量浓度为0~3.15 μg/L;Mn²⁺质量浓度为0~0.18 μg/L),Fe、Mn质量浓度的升

高对塔玛亚历山大藻的生长有促进作用,揭示了微量元素 Fe, Mn 是触发赤潮发生的重要因子之一。低浓度镉的积累对塔玛亚历山大藻的生长有促进作用,并呈一定的时间、剂量效应关系^[14]。

紫外辐射可以导致藻细胞变形、增大和死亡。不论在什么条件下,低剂量的紫外辐射(95 J/m²)就能使该藻的存活率和生长率大幅下降。此后,随着辐射剂量的增加,虽然存活率和生长率继续下降,但下降幅度渐缓。充足的营养盐和辐射处理后的连续光照对藻群的恢复有益,但在缺氮和缺磷条件下培养的藻群,可能由于生理活性减弱而导致对紫外辐射敏感性的迟钝。辐射强度对该藻的紫外辐射敏感性的影响十分显著,而且与辐射剂量具有明显的双重效应^[15]。风、潮汐和河流径流量对塔玛亚历山大藻暴发的形成和消除也有重要影响^[16]。另外,有实验发现塔玛亚历山大藻不能耐受完全的黑暗环境,暗置 7~15 d 即不能存活^[17]。

3 塔玛亚历山大藻对其他生物的影响

塔玛亚历山大藻对黑褐新糠虾(*Neomysis awatschensis*)的存活、生殖、生长等有不影响,影响程度随藻细胞密度的增加而增加。在 96 h 急性毒性实验中,塔玛亚历山大藻对黑褐新糠虾的半致死密度为 7 000 个/mL,去藻过滤液中糠虾的死亡率为 25%。在 62 d 的慢性毒性实验中,藻密度 900 个/mL 条件下对黑褐新糠虾的繁殖产生严重影响^[18]。颜天等^[19]证实塔玛亚历山大藻对鲈鱼(*Lateolabrax japonicus*)幼鱼(2.5 cm)的存活有明显的影响,96 h 的半致死浓度为 4 000 个/mL。传统的观点认为毒素对贝类本身没有影响,贝类只是起中间媒介的作用。但 80 年代以后的研究表明,有毒藻能够影响贝类,影响的大小与贝的种类以及以往是否接触过有毒藻有关^[20]。从已有的实验看,有毒藻可以使贝产生下述反应:(1)壳瓣闭合反应^[21],不同地域的贻贝受毒后会表现出不同的壳瓣闭合反应,例如:采自缅因(Maine)的紫贻贝(*Mytilus edulis*)对塔玛亚历山大藻没有反应,而采自罗德岛和西班牙的紫贻贝却显示出不同程度异常的壳瓣闭合反应。(2)摄食反应^[21],受毒于塔玛亚历山大藻的摄食实验表明:紫贻贝、巨蜆、牡蛎和扇贝等都无摄食选择性,塔玛亚历山大藻既出现在假粪中,又出现在真粪中;而沙海螂却表现出很强的消化前摄食选择能力,塔玛亚历山大藻只出

现在假粪中。(3)足丝反应^[22],受毒后的双壳类其足丝反应也具有地域性的差异,例如:采自不同区域的贻贝受毒于塔玛亚历山大藻后表现不同,有过受毒历史的贻贝其反应往往小于无受毒历史的贻贝。(4)心搏反应^[23],可分为抑制型(Inh),激动型(Exc),瞬时型(Tran)及无反应型(None)4种。傅萌等^[24]发现塔玛亚历山大藻能抑制墨西哥湾扇贝早期D形幼虫的游泳能力,对D形幼虫的生长产生影响,使长成的稚贝个体较小,而且它还能抑制仔贝的爬升附着能力。在对栉孔扇贝受精卵孵化影响的实验中发现,塔玛亚历山大藻能显著抑制栉孔扇贝受精卵的孵化^[25]。同时,对双壳类的受精卵和眼点幼虫等发育阶段也有影响^[26]。周立红等^[27]研究了水中不同细胞密度塔玛亚历山大藻对菲律宾蛤仔(*Ruditapes philippinarum*)、翡翠贻贝(*Perna viridis* Linnaeus)鳃组织的Na⁺, K⁺-ATP酶活性的影响,结果显示低密度藻细胞对这些动物鳃组织Na⁺, K⁺-ATP酶有激活作用,高密度则有抑制作用。

4 亚历山大藻属的分子生物学研究

亚历山大藻属包含 20 多个种,为一类单细胞的海洋微藻,由于其形态学特征受环境变化及不同生理阶段的影响较大,亚历山大藻属的固定的形态学分类标准一直无法达到统一,而且往往出现同一个种的两个个体被鉴定为不同的两个种的情况,两个不同种的个体人为地定为一个种的现象也时有发生^[28]。基于这种情况,人们希望有一个客观的标准用于亚历山大藻属的分类鉴定和系统位置分析。90 年代以来,英、美、日等国家的注意力已逐渐转向分子分类、分子系统及分子毒理方面的研究,试图从分子水平认识亚历山大藻的遗传特征,以便获得稳定、可靠的分子指标^[29]。1992 年 Destombe 等^[28]比较分析了 *A. excavatum* 与 *A. tamarensis* 的 18S rDNA 序列,研究结果表明这两种亚历山大藻在 18S 上能够互相区分。此后, Scholin 等^[30]研究分析了亚历山大藻属一些种的 Ss-rRNA 基因序列和 Ls-rRNA 基因部分序列,结果同样表明它们能够很好地用于亚历山大藻的种间鉴定。1994 年日本学者 Masao Adachi 等^[29]首先用 PCR 反应扩增出日本海域亚历山大藻属几个种的 ITS 区及 5.8S rDNA 片段,并用 RFLP 分析对它们进行分类鉴定,研究表明,选择合适的限制性内切酶进行 RFLP 分析时,不同种的酶切图谱有明显差异,而同种的酶

切图谱则有一致性。1996年 Scholin 等^[30]对亚历山大藻属某些种的 28S DNA 进行了 RFLP 分析,对它们的系统位置进行了阐述,表明用 RFLP 分析得出得结果与序列分析的结果是一致的。近年来,中国学者也开始以核糖体 rDNA ITS 为分子指标,采用 RFLP 及序列分析方法对塔玛亚历山大藻进行分析和分子鉴定,并且证实 ITS 区可以从一个新的角度为海洋微藻种的界定提供很好的依据^[31]。

5 塔玛亚历山大藻的生物防除

赤潮的巨大危害使得寻求赤潮防治途径成为目前世界上热门的研究课题。目前对赤潮的防治,主要是采取化学方法,化学方法防治虽可迅速有效地控制赤潮,但所施用的化学药剂会给海洋带来新的污染。因此,越来越多的人将目光投向了生物防治技术。作为赤潮生物中的重要一员,塔玛亚历山大藻的生物防除研究也引起各国学者的重视。黄邦钦等^[13]将塔玛亚历山大藻与中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*)和圆筛藻(*Coscinodiscus* sp.)混合培养,结果表明:在混合培养条件下细胞较小的中肋骨条藻和圆筛藻在竞争中处于优势地位,塔玛亚历山大藻在一定时间的混合培养后衰败。郑天凌等^[32]在塔玛亚历山大藻细胞生长的延滞期和指数期加入从厦门海域筛选的海洋细菌(S_5, S_7, S_{10})的过滤液,发现这3种海洋细菌的过滤液对塔玛亚历山大藻有明显不同的抑制作用。作者推断是细菌在其生长的过程中分泌了某些对藻类生长起调控作用的物质,这种物质在较低的浓度下可以促进藻细胞的快速增殖,而在较高浓度下对藻细胞的增殖起抑制作用。这种物质的作用类似于生长激素,即高浓度表现为抑制作用,低浓度则为促进作用。进一步的研究表明^[33]:菌株 S_{10} (1.02×10^{10} 个/mL)在 pH7~9 和盐度 15~34 下均能有效抑藻生长和产毒,且在 pH7、盐度 34 时其抑藻生长作用最强,在 pH7 时抑藻产毒效果较好,且其抑藻产毒作用强度不随盐度变化而异。有关“以藻治藻”和“以菌治藻”的研究目前尚处于起步阶段,这项研究的成功将有广阔的应用前景。

6 塔玛亚历大藻的产毒

塔玛亚历大藻产生的毒素主要是麻痹性贝毒素(PSP)。麻痹性贝毒素是一类四氢嘌呤的衍生物(图2)。现在已经发现的麻痹性贝毒素有 20 多种^[20],根

据 R4 基团的不同可以分为 4 类,分别是氨基甲酸酯类毒素(Carbamate toxins),包括石房蛤毒素(saxitoxin, STX),新石房蛤毒素(neo-saxitoxin, neoSTX),膝沟藻毒素 1~4 (GTX1-4); N-磺基氨基甲酰基类毒素(N-sulfocarbamoyl toxins),包括 B1, B2, C1~C4; 脱氨基甲酰基类毒素(decarbamoyl toxins),包括 dcSTX, dcneoSTX, dcGTX1-4; 脱氧脱氨基甲酰基类毒素(deoxydecarbamoyl toxins),包括 doSTX, doGTX2, doGTX3。

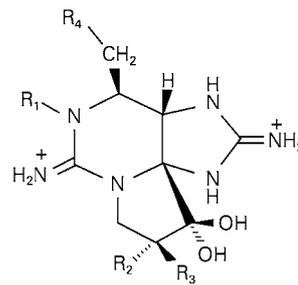


图2 麻痹性贝毒的结构

不同地域生长的藻细胞中所含的毒素组分差别很大。有报道台湾塔玛亚历山大藻的 PSP 的成分以 GTX1, GTX2, GTX3 和 GTX4 为主,其中 GTX1 含量最高^[34]; Anderson 等^[35]报道了大亚湾海域塔玛亚历山大藻的 PSP 成分主要为 C1 和 C2,约占总毒素摩尔百分比的 90%;郑淑贞等^[36]对从香港海域底泥分离的塔玛亚历山大藻中毒素的组成进行研究,发现其所含麻痹性贝毒成分主要是 GTX2。

Silva 和 Franca, Ogata 等在研究塔玛亚历大藻时发现,虽然不同的亚株来源于相同的亲细胞且培养在相同的条件下,但它们的产毒量却有较大差别。因此,他们认为毒素的产生并非遗传物质所致,而是由生存在其细胞内的细菌产生的。他们发现不同的甲藻种类甚至是同一种甲藻中可以分离出不同类型的产毒素细菌,分类地位上差距很大的不同菌株可产生相同的毒素,同一种细菌生长在不同的营养环境中所产生的毒素量也不同^[37],添加重碳酸盐和钾等营养盐可大幅度提高 C2 毒素的产量^[38],藻生长中所提供氮源的不同(硝酸盐、铵和尿素)对产毒有影响^[39],而产毒或不产毒的甲藻核糖体 RNA 基因序列没有本质差异^[40]。1988

年 Kodama 等^[41]人也从一种日本产的亚历山大藻分离出内共生细菌,加以培养后,在其培养液中鉴定出石房蛤毒素,但有关的研究实质性进展很慢。

7 塔玛亚历山大藻毒素潜在的开发应用价值

塔玛亚历山大藻所产生的麻痹性贝毒素为钠离子通道阻断剂,是研究神经传导的重要工具药之一。其作用机理和药理作用与河豚毒素基本相同,尤其是受麻痹性贝毒素作用后的轴突比受河豚毒素作用后恢复更快。麻痹性贝毒素的衍生物活性各不相同,其中石房蛤毒素具有比普鲁卡因或可卡因强 10 万倍的同麻作用,具备开发成为高效局麻药物的巨大潜力;对癌细胞有选择性杀伤作用,既可作为抗癌药物,也可与河豚毒素组合形成系列产品。麻痹性贝毒素的成功开发应用,可望带来显著的社会和经济效益。

8 结语

作为赤潮毒藻的代表性藻种之一,塔玛亚历山大藻越来越受到各国学者的重视,对其的研究已涉及到从生态学、细胞学到分子生物学领域。可以预期,在不远的将来,随着对这种毒藻认识的进一步深入,特别是其所含的麻痹性贝毒素药用价值领域的深入开发,在自然界中对其进行有效控制的同时可望实现变害为宝,变废为益,带来良好的社会 and 经济效益。

参考文献:

[1] 林元烧. 有毒甲藻——塔玛亚历山大藻在厦门地区虾塘引起赤潮[J]. 台湾海峡, 1996, 15(1): 16-18.

[2] 齐雨藻, 钱锋. 大鹏湾几种赤潮甲藻的分类学研究[J]. 海洋与湖沼, 1994, 25(2): 206-210.

[3] Taylor F J R. The toxigenic gonyaulacoid dinoflagellates[M]. 2nd, North Holland: Elsevier, 1979. 47-56.

[4] Balech E. The genus *Alexandrium* or *Gonyaulax* of the *tamarensis* group[M]. 3rd, North Holland: Elsevier, 1985. 33-39.

[5] Usup G, Leaw C P, Asmat A, et al. *Alexandrium* (Dinophyceae) species in Malaysian waters[J]. *Harmful Algae*, 2002, 1(3): 265-275.

[6] 齐雨藻, 黄长江, 钟彦, 等. 甲藻塔玛亚历山大藻昼夜垂直迁移特性的研究[J]. 海洋与湖沼, 1997, 28(5): 458-467.

[7] 林益明, 李和阳, 王大志, 等. 塔玛亚历山大藻生成二甲

基硫和二甲基硫丙酸的实验研究[J]. 台湾海峡, 2001, 20(3): 335-339.

[8] 颜天, 周名江, 钱培元. 环境因子对塔玛亚历山大藻生长的综合影响[J]. 海洋学报, 2002, 24(2): 114-120.

[9] 江天久, 黄伟建, 王朝晖, 等. 几种环境因子对塔玛亚历山大藻(大鹏湾株)生长及其藻毒力影响[J]. 应用与环境生物学报, 2000, 6(2): 151-154.

[10] Ichimi K, Yamasaki M, Okumura Y, et al. The growth and cyst formation of a toxic dinoflagellate, *Alexandrium tamarensis*, at low water temperatures in northeastern Japan[J]. *J of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2001, 261(1): 17-29.

[11] 石岩峻, 胡晗华, 马润宇, 等. 塔玛亚历山大藻对氮和磷的吸收及其生长特性[J]. 应用生态学报, 2003, 14(7): 1143-1146.

[12] 张宜辉, 连玉武. 磷对赤潮生物塔玛亚历山大藻的增殖效应[J]. 海洋环境科学, 1999, 18(4): 24-27.

[13] 黄邦钦, 徐鹏, 胡海忠, 等. 单种及混合培养条件下 Fe、Mn 对赤潮生物塔玛亚历山大藻 (*Alexandrium tamarensis*) 生长的影响[J]. 环境科学学报, 2000, 20(5): 537-541.

[14] 邢少瑾, 杨维东, 刘洁生, 等. 镉对塔玛亚历山大藻生长的影响[J]. 稀土, 2002, 23(5): 43-45.

[15] 齐雨藻, 黄长江, 应浙鸿, 等. 紫外光对有毒甲藻塔玛亚历山大藻的生态学效应[J]. 海洋与湖沼, 1997, 28(2): 113-120.

[16] Yamamoto T, Hashimoto T, Tarutani K, et al. Effects of winds, tides and river water runoff on the formation and disappearance of the *Alexandrium tamarensis* bloom in Hiroshima Bay, Japan[J]. *Harmful Algae*, 2002, 1(3): 301-312.

[17] 张硕慧, 王清. 加热法处理船舶压载水对外来生物存活的影响[J]. 交通环保, 1999, 20(3): 4-5.

[18] 谭志军, 颜天, 周名江, 等. 塔玛亚历山大藻对黑褐新糠虾存活、生长以及群繁殖的影响[J]. 生态学报, 2002, 22(10): 1 635-1 639.

[19] 颜天, 谭志军, 于仁诚, 等. 塔玛亚历山大藻对鲈鱼幼鱼毒性效应研究[J]. 环境科学学报, 2002, 22(6): 749-753.

[20] 于仁诚, 周名江. 麻痹性贝毒研究进展[J]. 海洋与湖沼, 1998, 29(3): 330-338.

[21] Shumway S E, Cucci T L. The effects of the toxic dinoflagellate *Protogonyaulax tamarensis* on feeding and behavior of bivalve molluscs [J]. *Aquatic Toxicol*, 1987,

- 10:9-27.
- [22] Shumway S E, Pierce F C, Knowlton K. The effect of *Protogonyaulax tamarensis* on byssus production in *Mytilus edulis* L, *Modiolus modiolus* Linneus, 1758 and *Ceukensia demissa* Dillwyn[J]. **Comp Biochem Physiol**, 1987, 87A: 1021-1023.
- [23] Gainey L F, Shumway S E. A compendium of the responses of bivalve molluscs to toxic dinoflagellates [J]. **J Shell Res**, 1988, 7(4): 623-628.
- [24] 傅萌, 颜天, 李钧, 等. 塔玛亚历山大藻对墨西哥湾扇贝幼体发育的影响[J]. 海洋科学, 2000, 24(3): 8-11.
- [25] 颜天, 傅萌, 王云峰, 等. 塔玛亚历山大藻对栉孔扇贝胚胎和早期幼虫的影响[J]. 环境科学学报, 2002, 22(2):241-246.
- [26] 周名江, 颜天, 傅萌, 等. 塔玛亚历山大藻对海产双壳类生命活动的影响[J]. 海洋学报, 2004, 26(2): 81-86.
- [27] 周立红, 陈学豪, 赖伯涛. 塔玛亚历山大藻对贝类鳃组织 Na^+, K^+ - ATP 酶活性的影响[J]. 集美大学学报(自然科学版), 2002, 7(2): 125-128.
- [28] Destombe C, Cembella A D, Murphy C A, *et al.* Nucleotide sequence of the 18S ribosomal RNA genes from the marine dinoflagellate *Alexandrium tamarense* (Dinophyceae)[J]. **Phycologia**, 1992, 31(1): 121-124.
- [29] 邱小忠, 陈月琴. 海洋亚历山大藻属分子系统学研究进展 [J]. 中山大学学报(自然科学版), 1997, 36(增刊): 125-129.
- [30] Scholin C A, Anderson D M. LSU rDNA-based RFLP assaya for discriminating species and strains *Alexandrium* (Dinophyceae) [J]. **J Phycol.** 1996,32(6):1 022-1 035.
- [31] 陈月琴, 屈良鹤, 曾陇梅, 等. 南海赤潮有毒甲藻塔马亚历山大藻的分子鉴定[J]. 海洋学报, 1999, 21(3): 106-112.
- [32] 郑天凌, 田蕴, 苏建强, 等. 海洋赤潮生物与厦门海域几种细菌的生态关系研究[J]. 生态学报, 2002, 22(12):2 063-2 070.
- [33] 苏建强, 郑天凌, 胡忠, 等. 不同 pH 和盐度下海洋细菌对赤潮藻生长和产毒的影响[J]. 应用生态学报, 2003, 14(7):1 161-1 164.
- [34] 林燕棠, 贾晓平, 杨美兰, 等. 中国沿岸染毒贝类的麻痹性毒素[J]. 热带海洋, 1999, 18(1): 90-96.
- [35] Anderson D M, Kulis D M, Qi Y Z, *et al.* Paralytic shellfish poisoning in southern China[J]. **Toxicon**, 1996,34(5):579-590.
- [36] 郑淑贞, 林晓, 林慧贞, 等. 香港海域毒性微藻 *Alexandrium tamarense* 的麻痹性贝毒研究 [J]. 广州化学, 1994, 2:27-31.
- [37] 连玉武, 王艳丽, 郑天凌, 等. 赤潮科学中藻菌关系研究的若干进展[J]. 海洋科学, 1999, 23(1): 35-38.
- [38] Wang C H, Hsieh D D P. Nutritional supplementation to increase growth and paralytic shellfish toxin productivity by the marine dinoflagellate *Alexandrium tamarense* [J]. **Biochemical Engineering Journal**, 2002, 11(2):131-135.
- [39] Leonga S C Y, Murataa A, Nagashimab Y, *et al.* Variability in toxicity of the dinoflagellate *Alexandrium tamarense* in response to different nitrogen sources and concentrations [J]. **Toxicon**, 2004, 43(4): 407-415.
- [40] Usup G, Leaw C P, Ahmad A, *et al.* Phylogenetic relationship of *Alexandrium tamiyavanichii* (Dinophyceae) to other *Alexandrium* species based on ribosomal RNA gene sequences [J]. **Harmful Algae**, 2002, 1(1):59-68.
- [41] 周成旭, 吴玉霖. 甲藻赤潮及其毒素的产生机制及夜光藻氮代谢途径[J]. 海洋与湖沼, 1999, 30(4): 454-459.

(本文编辑：张培新)