

# 利玛原甲藻产毒差异及影响因素研究进展

张昊宇<sup>1,2</sup>, 吴海燕<sup>2</sup>, 董晨帆<sup>1,2</sup>, 郑关超<sup>2</sup>, 郭萌萌<sup>2</sup>, 谭志军<sup>2,3,4</sup>

(1. 上海海洋大学 食品学院, 上海 201306; 2. 中国水产科学研究院 黄海水产研究所, 山东 青岛 266071; 3. 青岛海洋科学与技术试点国家实验室, 山东 青岛 266071; 4. 海洋食品精深加工关键技术省部共建协同创新中心 大连工业大学, 辽宁 大连 116034)

**摘要:** 利玛原甲藻(*Prorocentrum lima*, *P. lima*)是全球广泛分布的有害赤潮藻类,也是腹泻性贝毒(Diarrhetic Shellfish Toxins, DSTs)的主要产生藻之一,其产生的 DSTs 给海洋环境、渔业及人类健康带来了严重的危害。研究发现,全球范围内不同 *P. lima* 藻株的产毒能力具有显著差异,多种环境因子如营养盐、盐度、光照等因素均会对 *P. lima* 的产毒能力产生影响,从而决定了不同区域贝类中 DSTs 的风险。本文比较分析了全球范围内 *P. lima* 的产毒差异,并重点解析了环境因子对其产毒能力的影响,对于全球范围内 *P. lima* 产毒能力差异及影响因素形成了较为系统的科学认知,对未来开展 *P. lima* 海洋生态学及食品安全研究具有重要的借鉴意义。

**关键词:** 利玛原甲藻; 腹泻性贝毒; 产毒机制; 营养环境

中图分类号: S917 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096(2023)3-0137-10

DOI: 10.11759/hyxx20210905002

利玛原甲藻(*Prorocentrum lima*, *P. lima*),隶属于甲藻门(Pyrrophyta)双鞭甲藻纲(Dinophyceae)纵裂甲藻亚纲(Desmokyntae)原甲藻目(Prorocentrales),广泛分布于河口和沿海海域<sup>[1]</sup>,由于其对近海生态、食品安全和人体健康造成严重影响,因而受到国际社会的广泛关注。*P. lima* 是我国近海四大海域广泛分布的典型海洋底栖有毒赤潮藻<sup>[2-3]</sup>,也是两大国际有害藻华研究计划 GEOHAB 和 GlobalHAB 纳入的重点研究对象。*P. lima* 主要产生腹泻性贝毒(Diarrhetic Shellfish Toxins, DSTs),包括大田软海绵酸毒素(okadaic acid, OA)、鳍藻毒素 1-3(dinophysins, DTX1-3),以及其他衍生物如酰化衍生物(7-O-酰基酯),硫酸酯衍生物(Sulfated dinoster)和乙二醇酯衍生物(Diolesters),如 C8:2OA、C9:2OA、C10:2OA、OA 二醇酯和 35S DTX1<sup>[2-3]</sup>。DTX-1 比 OA 在 C35 上多了一个甲基,DTX-2 和 OA 是同分异构体,均易溶于甲醇、乙醇、氯仿和乙醚等有机溶剂,这三种组分是目前的主要监管对象。

DSTs 通常在贝类等海洋动物体内中积累<sup>[4-5]</sup>,贝类摄食含有 DSTs 的 *P. lima* 不断在消化腺等组织中富集高含量 DSTs,同时, DSTs 在贝类体内进一步代谢转化,并且与贝类组织中脂质成分形成稳定的复合物,更加难以消除<sup>[6-7]</sup>,最终通过食物链进入人体<sup>[4-5]</sup>。OA

和 DTXs 都可以高效、专一性地抑制 PP1(蛋白磷酸酶 1)和 PP2a(蛋白磷酸酶 2a)型的蛋白磷酸酶,引起中毒症状包括腹泻、恶心、呕吐及肠胃绞痛等<sup>[8]</sup>,甚至促进肿瘤的形成<sup>[9]</sup>。通常贝类被认为是 DSTs 对人类健康风险的主要传播媒介<sup>[10]</sup>。截至目前,因贝类中 DSTs 高浓度蓄积已导致全球包括美国、日本、澳大利亚和欧洲国家等产品禁售<sup>[11-16]</sup>。而贝类中 DSTs 残留风险与 *P. lima* 种类或地理株密切相关,具有显著的品种-种类相关性<sup>[3,17]</sup>。因此, *P. lima* 中 DSTs 产毒状况是影响贝类产品风险程度的关键因素之一,除产毒藻自身生理原因外,外界环境因子也对 *P. lima* 产毒能力具有决定性影响<sup>[18-20]</sup>。

现有研究发现, *P. lima* 的生长和产毒的品种和地域差异性,取决于不同地域的环境因素<sup>[2,21]</sup>,比如环境中的氮磷和微量元素,同时温度和光照也是影

收稿日期: 2021-09-05; 修回日期: 2022-02-28

基金项目: 国家重点研发计划资助项目(2017YFC1600701); 国家自然科学基金项目(41806138, 31772075, 32072329)

[Foundation: National Key Research and Development Plan of China, No. 2017YFC1600701; National Natural Science Foundation of China, Nos. 41806138, 31772075, 32072329]

作者简介: 张昊宇(1998—),男,陕西咸阳人,硕士研究生,主要从事海洋毒素监测研究, E-mail: 542068770@qq.com; 谭志军(1978—),男,通信作者,博士,研究员,主要从事贝类毒素安全检测及评价研究, E-mail: tanzj@ysfri.ac.cn

响藻类生长和毒素产生的重要物理因素, 它们对藻类的生长, 细胞分裂的速度和毒素的产生具有不可忽视的影响<sup>[22]</sup>。如前所述, *P. lima* 种群在我国近海广泛分布, 这些产毒藻的地理分布和产毒情况直接影响区域产品的安全。然而, 现阶段我国对这些 *P. lima* 的生长生理和产毒情况知之甚少, 从而影响进一步评价 *P. lima* 对我国近海生态、食品安全和消费者健康危害的研究。因此, 本文总结了目前国内外对 *P. lima* 的分布、产毒机理研究及产毒影响的研究进展, 以期开展我国近海 *P. lima* 毒性风险评价并进而构建科学的风险评估及防控技术提供科学基础。

## 1 *P. lima* 的分类学及全球分布概况

### 1.1 *P. lima* 的基本状况及鉴定方法

原甲藻属(*Prorocentrum*), 其在分类学上地位十分特殊, 既介于动物与植物之间, 又介于真核生物和原核生物之间, 许多学者称之为“介核生物”或“间核生物”<sup>[23]</sup>。*P. lima* 细胞通常在光学显微镜下呈黄绿色倒卵形<sup>[3]</sup>(图 1a, b), 长 33~44  $\mu\text{m}$ , 宽 23~33  $\mu\text{m}$ , 细胞中央的淀粉核清晰可见, 并且周围散布着颗粒状的淀粉颗粒和叶绿体, 在淀粉核和根尖孔之间可以看到较大的液泡。*P. lima* 藻体由左右两个壳组成, 壳厚且光滑, 在表面上分布有壳孔, 一般 62~87 个, 边缘的刺胞孔均匀分布在壳板周围(图 1c, d), 边缘的

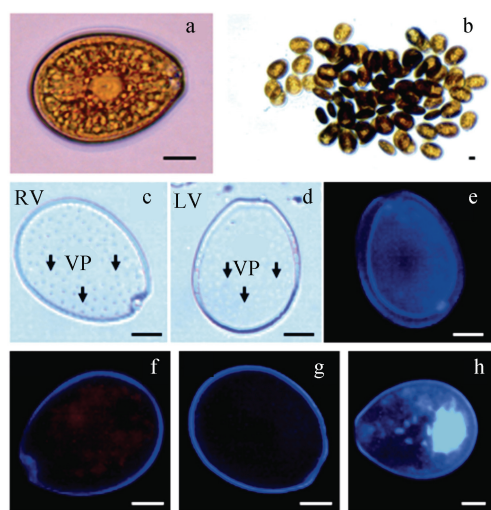


图 1 *P. lima* 在光镜(a-d)、钙荧光(e-g)和 DAPI 染色(h)后的观察结果<sup>[32]</sup>

Fig. 1 *P. lima* observed under a light microscope (a-d) and after Calcofluor-white (e-g) and DAPI staining (h)<sup>[32]</sup>

注: a: 单个细胞; b: 细胞聚集体; c, f: V 形右瓣; d, g: 左瓣; h: 位于细胞背部的细胞核; 标尺: 10  $\mu\text{m}$ ; RV: 右瓣; LV: 左瓣; VP: 刺胞孔

刺胞孔是一个重要特征, 可将利玛原甲藻和其他原甲藻分开<sup>[24-25]</sup>。通常在研究也可以通过更详细的形态学研究(使用扫描电子显微镜)和分子分析来正确鉴定该物种。不同 *P. lima* 菌株在形态上表现出高度的可变性<sup>[26]</sup>, 包括形状、长度和宽度, 以及瓣膜和边缘孔的数量和形状等细胞特征<sup>[27]</sup>。*P. lima* 的准确识别对其生态、分布和毒性的研究具有重要意义<sup>[28]</sup>, 最近的一些研究, 揭示了 *P. lima* 中遗传距离较远的核型的复杂结构, 通过对 *P. lima* 内部转录间隔区(ITS1- 5.8S-ITS2)、18S rDNA 和大亚基(LSU) rDNA 的分析结果也表明, *P. lima* 发育树分支与 *P. cf. maculosum* 和 *P. caipirignum* 的分支很接近。这三个物种只有细胞形状或边缘孔隙形状有所不同<sup>[29]</sup>。多项研究也表明 *P. lima* 的不同形态类型是以遗传为基础的<sup>[17, 26, 30]</sup>, 即不同谱系的 *P. lima* 生理特征可能不同<sup>[31]</sup>。

### 1.2 *P. lima* 的全球分布

原甲藻属(*Prorocentrum*)包含约 60 种已发表和可识别的原甲藻物种, 其中近半为底栖甲藻<sup>[33-34]</sup>。近些年研究发现 *P. lima* 等底栖甲藻正在向逐渐变暖的温带生态系统扩张<sup>[32]</sup>。*P. lima* 目前被认为在世界各地的水域均有分布<sup>[1]</sup>, *P. lima* 主要分布于热带和亚热带地区, 在营养水平较高的海峡如加勒比海与地中海海域中尤为丰富, 同时随着 *P. lima* 的扩张在高纬度也偶有报道(见图 2), 其中部分依赖于质谱技术对其毒素组成和单细胞毒素含量有详细报道(表 1)。自然界中, *P. lima* 主要附生在大型藻类、珊瑚礁、海草及海底沙粒上, 大多被发现在 0.5 m 到 4 m 的深度中, 如意大利、比利时、英国、爱尔兰、西班牙、法国和美国和中国的近海海域<sup>[11, 14, 35-36]</sup>。如在美国西北部的沿海水域, *P. lima* 每年在 3 月和 6 月有两个高峰期, 峰值达到  $5 \times 10^3$  cell/mL 细胞以上<sup>[37]</sup>。在我国东海、南海等海域也均常有发现 *P. lima*, 例如在我国海南省三亚海区珊瑚礁海域的大型海藻上就发现多有 *P. lima* 附着, 也是当地重要的赤潮原因种之一。

## 2 *P. lima* 产毒的基本生理学

### 2.1 *P. lima* 产毒机制的研究

现有研究普遍认为 OA 可能在 *P. lima* 的叶绿体中合成并储存, 是 *P. lima* 光合作用的直接产物之一<sup>[49]</sup>, 并且单位细胞中的 OA 含量与脂质和叶绿素浓度密切相关<sup>[50]</sup>。Hu 等<sup>[51]</sup>则明确指出 DTX-4 和其他水溶

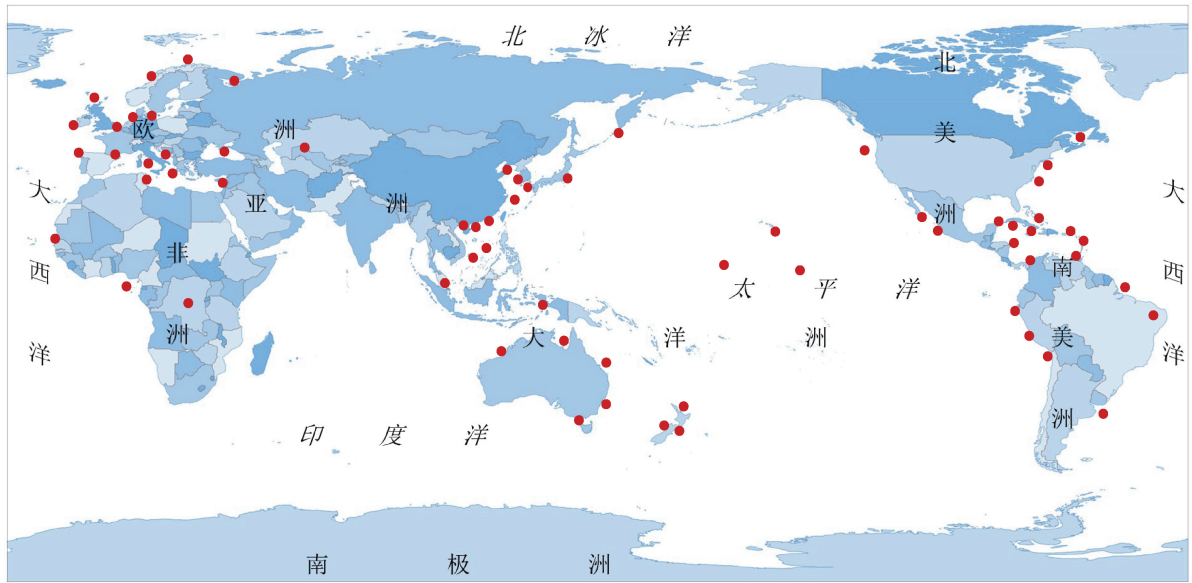


图 2 *P. lima* 的全球分布图(来源于各地区已发表文献如<sup>[38-48]</sup>, 数据截至 2021 年 8 月 5 日)  
Fig. 2 Global distribution of *P. lima* (from published documents in various regions)<sup>[38-48]</sup> (data up to 2021.8.05)

表 1 全球各地区 *P. lima* 产毒种类及含量<sup>[2-4, 25, 30, 43-48]</sup>

Tab. 1 Types and contents of *P. lima* produced by different regions<sup>[2-4, 25, 30, 43-48]</sup>

藻株名	气候带	位置	毒素种类及含量/(pg·cell <sup>-1</sup> )	参考文献
<i>P. lima</i> (TIO302)		中国台湾	OA: 10.260; DTX1: 1.810	[43]
<i>P. lima</i> (QD502、WZD12)		中国南海	OA: 0.55-10.26; DTX1: 0.91-1.81	[6]
<i>P. lima</i> (Syn. Exuviaella lima)	热带	墨西哥	OA: 5.2	[44]
<i>P. lima</i> (LM002、003)	带	西大西洋	OA: 9.50-10.6	[3]
<i>P. lima</i> (UNR-01、09)		南大西洋	OA: 15.2-38.5; DTX1: 0.5	[30]
<i>P. lima</i> (CSIRCSMCRI005)		北印度洋	OA: 0.022	[25]
<i>P. lima</i> (TIO124)		中国北海	OA: 2.834	[43]
<i>P. lima</i> (a~j)		日本	OA: 13.39; DTX1: 11.26	[2]
<i>P. lima</i>	温带	英国	OA: 0.51-1.5; DTX1: 0.35-5.4	[45]
<i>P. lima</i> (IO66-01)	带	葡萄牙	OA: 0.7-2.6; DTX1: 0.2-1.1	[46]
<i>P. lima</i> (Ehrenberg)		意大利	OA: 6.69-15.80; DTX1: 0.12-0.39	[47]
<i>P. lima</i> (CCAP1136/11)		西班牙	OA: 0.1-1.25	[48]

性硫酸盐衍生物是在叶绿体中合成的, 并且是底栖原甲藻的初始生物合成产物。但也有学者提出不同观点, 认为 OA 及其衍生物被储存在细胞质周围的液泡中<sup>[52]</sup>。Pan 等<sup>[53]</sup>认为 *P. lima* 通过光介导作用, 水溶性毒素(例如 DTX-4 和 DTX-5)被转移到液泡中, 并进一步转化为乙二醇酯衍生物和游离毒素(例如 OA 和 DTXs)。采用同位素示踪实验发现 DSTs 分子中的所有碳均来自乙酸盐和乙醇酸<sup>[54]</sup>, 其碳骨架由

疑似由 PKS 合成<sup>[55]</sup>(图 3)。通常聚酮类化合物合成过程需要首先通过丙酮酸合成乙酰辅酶 A, 作用基础结构单元<sup>[55]</sup>。而 *P. lima* 中乙酰辅酶 A 的羧基氧并没有被 H<sub>2</sub><sup>18</sup>O 标记<sup>[55]</sup>, 阻止 OA 合成中乙酰辅酶 A 的氧原子被水标记的机制目前还不清楚。有学者提出 OA 的生物合成中可能存在特殊的氧化机制——Baeyer-Villiger 氧化<sup>[56]</sup>。然而到目前为止, *P. lima* 毒素的产生机理尚不完全清楚。



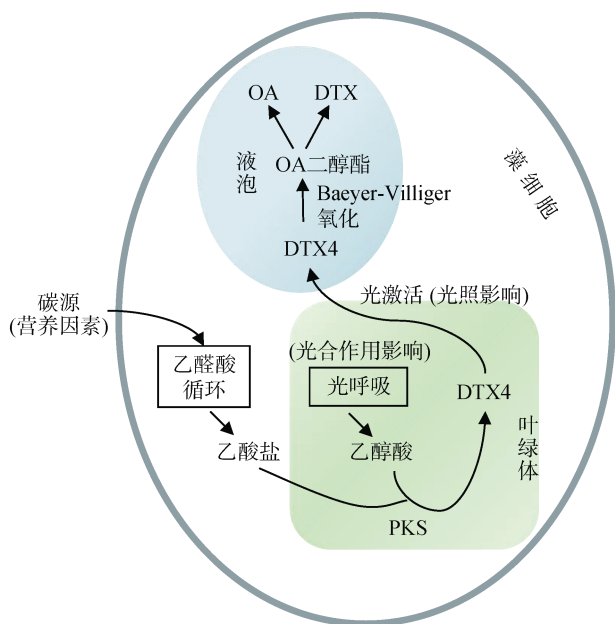


图3 *P. lima* 中 DSTs 的产生通路, 参考于 Thomas<sup>[19]</sup>  
Fig. 3 Diarrhetic shellfish toxin generation pathway in *P. lima*; refer to Thomas<sup>[19]</sup>

## 2.2 *P. lima* 产毒与细菌的关系

目前, 部分研究者认为, *P. lima* 产生 DSTs 可能受到细菌的刺激<sup>[57-58]</sup>。通过扫描和透射电子显微镜可以观察 *P. lima* 胞外和胞内均有大量附着或游离细菌分布<sup>[57]</sup>。并且多株共附生菌被证明与 *P. lima* 赤潮有关<sup>[58]</sup>。Tarazona-Janampa 等<sup>[59]</sup>发现 *P. lima* 附生菌的丰富度与 DTX1a-D8 浓度呈正相关。Perez 等<sup>[60]</sup>发现 *P. lima* 培养液中存在和细菌高度同源的聚酮化合物合酶(PKS)基因, 而在无毒的东海原甲藻(*Prorocentrum donghaiense*)和米氏凯伦藻(*Karenia mikimotoi*)中没有发现。与之相反, Morton<sup>[61]</sup>同时在无菌和细菌环境培养 *P. lima* 均可生成 DSTs。此外, *P. lima* 进行洗涤或在培养基加入抗生素后, 对其产毒也并无显著影响<sup>[59]</sup>。中立观点则认为, 细菌可能对 *P. lima* 细胞产生毒素具有一定的协同作用, 通常在 *P. lima* 的衰老阶段, 毒素的产生水平会增加, 而这些细菌可能在这个阶段参与降解 *P. lima* 细胞并加速细胞的衰老, 其裂解作用可能会增加溶解的有机碳的量从而提供更多营养物质以促进毒素的产生<sup>[19]</sup>。而 *P. lima* 及其附生菌共同参与构造了底栖系统中的细菌-甲藻群落, 其中甲藻细胞可以提供的独特且营养丰富的微生境<sup>[59]</sup>, 而细菌能够合成如维生素 B12 等甲藻生长所必需的营养物质<sup>[62]</sup>。虽然目前是否有细菌参与及其促毒素生成的机制还不清晰, 但因其共同生存现象的存在, 仍然是未来研究的重点方向之一。

## 3 营养因素对 *P. lima* 的产毒的影响

### 3.1 氮

氮是藻类细胞中蛋白质、脂质和叶绿素等的重要成分, 氮的含量会影响细胞的生长和代谢以及其他生命活动。研究发现高浓度的氮 (> 882  $\mu\text{mol/L}$ ) 会抑制藻类细胞毒素的合成<sup>[19]</sup>, 而低浓度氮或氮限制培养条件下单细胞产毒量则会升高<sup>[47, 63]</sup>。Hou 等<sup>[64]</sup>研究就发现氮限制培养 *P. lima* 组中单细胞 OA 含量是对照组的 3.54 倍, 其他研究也证明氮限制培养中 *P. lima* 的细胞毒素水平增加了近 1 倍<sup>[47, 65-66]</sup>。Lee 等<sup>[67]</sup>在不添加氮的培养基中(除用于制备培养基的天然海水中残留的硝酸盐和磷酸盐外)培养, 获得藻的单细胞 OA 浓度是基础氮水平(883  $\mu\text{mol/L}$ ) 的 3.7 倍, 而在含氮 10 倍(8 830  $\mu\text{mol/L}$ ) 的培养基中, 细胞内 OA 浓度与基础氮水平相似。除了限制氮的浓度, McLachlan<sup>[22]</sup>还通过逐步添加硝酸盐(即 30、100、300、1 000 和 3 000  $\mu\text{mol/L}$ ), 并将其连续添加到 *P. lima* 生长环境中培养(间隔 10 d), 得出富氮会导致藻类细胞持续生长, 但细胞毒素水平保持在相对较低的水平( $\leq 8$  pg/cell)。由此可知, 如果局部海域中氮的含量突然增加, 造成海水富营养化, 会显著促进 *P. lima* 的生长。而毒素的产生可能是 *P. lima* 藻对在低营养条件下的一种补偿性竞争策略, 营养缺乏时毒素可被用来维持细胞元素平衡, 并且可以作为对摄食浮游藻类生物的威慑, 成为一种自我防护措施<sup>[20]</sup>。

### 3.2 磷

磷是藻代谢过程中另一种必需营养物质, 包括光合作用、细胞膜合成、信号转导以及分解代谢等<sup>[68]</sup>。但不同磷源下 *P. lima* 的产毒也有所不同, 磷酸二氢钠( $\text{NaH}_2\text{PO}_4$ )作为磷源 OA 产量最高(35 pg/cell), 其次是 ATP(30 pg/cell), 最后是甘油磷酸钠(18 pg/cell)<sup>[69]</sup>。通常磷缺乏会引起细胞蛋白磷酸化, 从而抑制藻类细胞的增殖<sup>[20]</sup>和提高毒素产生能力<sup>[70]</sup>。仲云等<sup>[63]</sup>的研究表明, 磷浓度对藻细胞 OA 含量影响显著, 并且在  $\text{PO}_4^{3-}$  浓度为 6  $\mu\text{mol/L}$  时的含量最高, 为 9.68 pg/cell。Lee 等<sup>[67]</sup>观察到去磷处理组的最大藻密度降低了 92%, 藻单细胞毒素增加 5.4 倍; 而 362  $\mu\text{mol/L}$ (10 倍磷)实验组最大藻体密度(增加 20%)和藻单细胞毒素(增加 20%)影响不大。同时许多研究也表明当磷浓度低于 30  $\mu\text{mol/L}$  时, 细胞毒素水平较高(1.48~3.4 倍), 但不与磷浓度成正比<sup>[47, 63, 65]</sup>。由此可见, 不仅磷的浓度对 *P. lima* 的生长和产毒有较大影响, 不同磷源

对 *P. lima* 特别是产毒也有一定影响。而目前研究尚不深入。这可能是由于磷酸甘油酯会在碱性磷酸酶的作用下分解为甘油和磷酸酯,而甘油为藻类细胞毒素的合成提供了碳源。同时,甘油还可以转化为甘氨酸,甘氨酸与乙酸盐和乙醇酸盐合成水溶性硫酸盐衍生物,并进一步合成为 OA, DTX 和乙二醇酯衍生物<sup>[71]</sup>。

### 3.3 其他因素

诸多如微量元素、重金属元素、有机污染物等因素也会影响藻类细胞的生理活性。研究发现 0.1 μmol/L 的硒诱导 *P. lima* 单细胞产毒增加约 50%<sup>[72]</sup>。Gu 等<sup>[72]</sup>观察到提高铜浓度(从 40 nmol/L 增加到 5 039 nmol/L) *P. lima* 的单细胞 OA 含量增加了 1.8 倍(27 pg/cell)。Kana<sup>[73]</sup>用在日本发现的 MIO12P 菌株培养基中加入金属离子,得到了极高的 DTX1 产量(1 265.3 ng/mL)。研究指出环境污染物(例如有机化合物)会导致细胞质壁分离、叶绿素含量降低,影响其光合作用,进而也会影响藻类细胞的生长和毒素产生<sup>[74]</sup>。然而,很少有研究集中在重金属和有机化合物对 *P. lima* 产生毒素特性的影响上。此外有研究发现环境中的抗生素也会刺激赤潮藻类的生长,海洋生态系统中的抗生素污染物可能对赤潮的爆发起到了积极的作用<sup>[75]</sup>。高等植物释放的克生物质也会抑制藻类的生长,贾睿等<sup>[76]</sup>的研究表明新鲜的缘管浒苔(*Enteromorpha linza*)组织和干粉对 *P. lima* 的生长有很强的抑制作用,而煮沸的培养物滤液并没有抑制的 *P. lima* 生长。据此目前有提出可以利用克生物质来治理赤潮的想法<sup>[77]</sup>,以望能够达到高效降低毒性的防治目标。

## 4 物理因素对 *P. lima* 的产毒的影响

### 4.1 温度

温度主要是通过影响藻细胞内碱性磷酸酶的活性来影响藻细胞生长和产毒等代谢活动<sup>[77]</sup>。同时温度变化引起的胁迫也会促进 *P. lima* 产生毒素。*P. lima* 具有广温性(5~30 °C),通常其最佳生长温度为 25 °C<sup>[20]</sup>。在 4~20 °C 的范围内,光营养生长速率的  $Q_{10}$  值为 2.3<sup>[78-79]</sup>。Aquino-Cruz 等<sup>[80]</sup>研究得出藻细胞毒素含量在 15 °C 可达到最高值,游离态 OA 和 DTX-1 分别可达 6.04 和 4.92 pg/cell,高于 30 °C 时的毒素含量。Wang 等<sup>[71]</sup>发现单个 *P. lima* 细胞中的 OA 和 DTX1 含量在 15 °C 和 30 °C 下均高于其他温度,在 30 °C 时最大 OA 和 DTX1 含量分别为 12.731 和 16.587 pg。

但 *P. lima* 在 15 °C 和 30 °C 的生长率均不是最高,这表明 *P. lima* 最佳生长和产毒温度存在差异性。同时温度对 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 释放以及硝酸盐还原酶和 ATP 的含量也有很大影响,且温度对不同氮源吸收的影响有所不同。在自然条件下,NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 吸收速率在最低观测环境温度(<15 °C)下最高,NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 吸收速率随温度升高而增加,而尿素吸收速率不显著受温度影响<sup>[81]</sup>。同时温度对藻类色素的合成、积累及叶绿素的含量也存在一定的影响,即温度也可能通过影响能量吸收和光合作用来间接影响毒素合成<sup>[79, 81]</sup>。

### 4.2 盐度

盐度也是影响藻类生长的一个重要因素,是影响藻细胞生长代谢的关键因子。藻类通常具有最佳的生长盐度,盐度太高或太低都不利于藻类的生长。盐度增加会抑制藻细胞的分裂,甚至对藻细胞自身的细胞结构产生严重的破坏<sup>[82]</sup>。研究表明,*P. lima* 生长的盐度范围为 20.0~45.0(pSU),而且单细胞毒素含量随盐度增加而升高<sup>[71]</sup>。即盐度对 *P. lima* 生长速率和藻毒素产生的影响通常显示出相互矛盾的结果。一般来说,生长率随着盐度的升高而降低<sup>[61]</sup>。而单细胞产毒量则与之相反,当盐度从 15 增加到 45 时,OA 从≈1.0 pg/cell 增加到≈3.0 pg/cell,DTX1 从≈4.7 pg/cell 增加到≈22.5 pg/cell<sup>[71]</sup>,单细胞 OA 和 DTX-1 的含量在盐度为 45.0 达到最高。但是 *P. lima* 的最适生长盐度为 30.0,这表明藻细胞的生长和产毒的最适盐度条件不同,也可能与原产地生长环境的长期适应有关。

### 4.3 光照

目前已知不同光照强度和周期以及波长均会影响藻细胞的产毒,适宜的光照强度可以促进 *P. lima* 的光合作用效率,但是过度的光照强度会抑制藻细胞的光保护作用机制(通过叶绿素荧光参数的变化来评估),进而影响其代谢和繁殖<sup>[83]</sup>。研究表明,*P. lima* 在 1.23×10<sup>4</sup>~1.38×10<sup>4</sup> lx 光照强度范围内可以达到最大的生长速率,然而单细胞 DSTs 含量在低光照强度(约 2 000 lx)下达到最高<sup>[19]</sup>。同时不同的光照周期对毒素也有影响,一般认为毒素仅在光期内合成,这表明在 *P. lima* 毒素的生成可能是一个光介导的代谢过程。而且单细胞 OA 和 DTX-1 含量也随光照周期的延迟(由 12~16 h)显著下降,两者含量在光照周期为 12 h: 12 h 时分别为 1.80 pg/cell 和 11.0 pg/cell,是 16 h: 8 h 时的 1.20 倍和 2.20 倍<sup>[71]</sup>。且在不同的细胞

周期阶段, 合成特定毒素衍生物有所不同<sup>[53]</sup>, DTX4 水平的上升先于 OA 和 DTX1 细胞浓度的增加(延迟 3~6 h), DTX4 的合成开始于细胞周期的 G1 期, 并持续到 S 期, 而 OA 和 DTX1 的合成则晚于 S 期和 G2 期。有人对此提出假设<sup>[84]</sup>, DTX4 和 OA 合成的顺序模式可能是由于 DTX4 在细胞间的运输, 而这个过程可能是由光介导的机制调节的。

## 5 总结

*P. lima* 是产生腹泻性贝毒的主要甲藻之一, 其分布也非常广泛, 因为近期 *P. lima* 出现的频率、持续时间和数量都在增加, 这不仅直接影响海洋产品的品质和食用安全, 更加威胁了海洋养殖业的健康发展, 对食品安全造成极大威胁, 所以有关 *P. lima* 产毒的研究的重要性也日益提升。目前细胞毒素的产生与营养盐、细胞周期、温度等有关, 这些环境因素可能会通过影响细胞周期或细胞分裂速度来影响毒素的产生。其中, 营养盐的影响最为显著。例如氮和磷含量的突然增加导致富营养化, 富营养化和良好的气候条件将促进底栖生物的生物量增加。当营养水平低时, 出于补偿性或竞争策略, *P. lima* 产毒会显著上升。在目前的研究中, 藻毒素标准的商业可获得性很低, 且供应时间长和价格高, 严重限制了我国海洋环境和海产品中相关毒素的日常检测。而通常藻毒素在 *P. lima* 中也是以微量存在, 因此从 *P. lima* 中收获毒素获得可持续供应目前还具有较大挑战。因此, 通过研究 *P. lima* 的产毒进一步开发 DSTs 相关研究非常必要, 同时跟进对 *P. lima* 影响因素的相关研究, 对我国近海生态、食品安全和消费者健康也有深远的意义。

### 参考文献:

- [1] TEN-HAGE L, DELAUNAY N, PICHON V, et al. Okadaic acid production from the marine benthic dinoflagellate *Prorocentrum arenarium* Faust(Dinophyceae)isolated from Europa Island coral reef ecosystem (SW Indian Ocean)[J]. *Toxicon*, 2000, 38(8): 1043-1054.
- [2] TOMOHIRO N, HAJIME U, RYOKO N, et al. Abundance of the benthic dinoflagellate *Prorocentrum* and the diversity, distribution, and diarrhetic shellfish toxin production of *Prorocentrum lima* complex and *P. caipirignum* in Japan[J]. *Harmful Algae*, 2020, 96: 101687.
- [3] ANGEL R M, LUCIANO F F, HAJIME U, et al. Variations in morphology, growth, and toxicity among strains of the *Prorocentrum lima* species complex isolated from Cuba and Brazil[J]. *Springer Netherlands*, 2019, 31(1): 519-532.
- [4] VALE P, ANTÓNIA DE M SAMPAYO M. First confirmation of human diarrhoeic poisonings by okadaic acid esters after ingestion of razor clams(*Solen marginatus*)and green crabs(*Carcinus maenas*)in Aveiro lagoon, Portugal and detection of okadaic acid esters in phytoplankton[J]. *Toxicon*, 2002, 40(7): 989-996.
- [5] DOU M, JIAO Y, ZHENG J, et al. De novo transcriptome analysis of the mussel *Perna viridis* after exposure to the toxic dinoflagellate *Prorocentrum lima*[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2020, 192: 110265.
- [6] WU H, CHEN J, PENG J, et al. Nontarget screening and toxicity evaluation of diol esters of okadaic acid and dinophysistoxins reveal intraspecies difference of *Prorocentrum lima*[J]. *Environmental science & technology*, 2020, 54(19): 12366-12375.
- [7] REBOREDA A, LAGO J, CHAPELA M, et al. Decrease of marine toxin content in bivalves by industrial processes. [J]. *Toxicon: Official Journal of the International Society on Toxinology*, 2010, 55(2/3): 235-243.
- [8] ELEANNA P, PANAGIOTA K, DIMITRIOS G, et al. Detection of okadaic acid and related esters in mussels during diarrhetic shellfish poisoning (DSP) episodes in Greece using the mouse bioassay, the PP2A inhibition assay and HPLC with fluorimetric detection[J]. *Toxicon: Official Journal of the International Society on Toxinology*, 2009, 53(2): 214-227.
- [9] LOPEZ-RODAS V, MANEIRO E, MARTINEZ J, et al. Harmful algal blooms, red tides and human health: Diarrhetic shellfish poisoning and colorectal cancer[J]. *Anales De La Real Academia Nacional De Farmacia*. 2006, 72(3): 391-408.
- [10] RAQUEL A F N, TAINÁ C S, WANDERSON F C, et al. Impacts of the toxic benthic dinoflagellate *Prorocentrum lima* on the brown mussel *Perna perna*: Shell-valve closure response, immunology, and histopathology[J]. *Marine Environmental Research*, 2019, 146: 34-45.
- [11] CRISTINA B, JOSEP S, MARINELLA F, et al. Analysis of lipophilic marine biotoxins by liquid chromatography coupled with high-resolution mass spectrometry in seawater from the Catalan Coast[J]. *Analytical and Bioanalytical Chemistry*, 2017, 409(23): 5451-5462.
- [12] GABRIEL O, LIEVEN V M, MAARTEN D R, et al. High resolution mass spectrometry-based screening reveals lipophilic toxins in multiple trophic levels from the North Sea[J]. *Harmful Algae*, 2017, 64: 30-41.
- [13] GOBLER C J, DOHERTY O M, HATTENRATH-LEHMANN T K, et al. Ocean warming since 1982 has expanded the niche of toxic algal blooms in the North At-



- lantic and North Pacific oceans. [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2017, 114(19): 4975-4980.
- [14] SCHIRONE M, BERTI M, VISCIANO P, et al. Determination of Lipophilic Marine Biotoxins in Mussels Harvested from the Adriatic Sea by LC-MS/MS[J]. Frontiers in Microbiology, 2018, 9(152): 1-9.
- [15] NICK Y, CHARLOTTE R, RACHEL K, et al. Outbreak of diarrhetic shellfish poisoning associated with consumption of mussels, United Kingdom, May to June 2019[J]. Eurosurveillance, 2019, 24(35): 1900513.
- [16] KILCOYNE J, BURRELL S, NULTY C, et al. Improved Isolation Procedures for Okadaic Acid Group Toxins from Shellfish (*Mytilus edulis*) and Microalgae (*Prorocentrum lima*)[J]. Marine drugs, 2020, 18(12): 647-662.
- [17] NAGAHAMA Y, MURRAY S, TOMARU A, et al. Species boundaries in the toxic dinoflagellate *Prorocentrum lima* (Dinophyceae, Prorocentrales), based on morphological and phylogenetic characters[J]. Journal of Phycology, 2011, 47(1): 178-189.
- [18] DOLORES C M, A. P R, A. L L, ET AL. High Value Phycotoxins From the Dinoflagellate *Prorocentrum*[J]. Frontiers in Marine Science, 2021, 8: 638739.
- [19] LEE T, FONG F, HO K, et al. The mechanism of diarrhetic shellfish poisoning toxin production in *Prorocentrum* spp.: physiological and molecular perspectives[J]. Toxins, 2016, 8(10): 272-281.
- [20] PATRICIA M G, JOANN M B, TODD M K. Recent insights about relationships between nutrient availability, forms, and stoichiometry, and the distribution, ecophysiology, and food web effects of pelagic and benthic *Prorocentrum* species[J]. Harmful Algae, 2011, 14: 231-259.
- [21] LEI P, JUNHUI C, HUIHUI S, et al. Profiling of extracellular toxins associated with diarrhetic shellfish poison in *Prorocentrum lima* culture medium by high-performance liquid chromatography coupled with mass spectrometry[J]. Toxins, 2017, 9(10): 308-327.
- [22] MCLACHLAN J L, MARR J C, CONLON-KELLY A, et al. Effects of nitrogen concentration and cold temperature on DSP-toxin concentrations in the dinoflagellate *Prorocentrum lima* (Prorocentrales, Dinophyceae)[J]. Natural toxins. 2010, 2(5): 263-270.
- [23] 李月月, 田晓清, 樊成奇, 等. 原甲藻属甲藻代谢产物研究进展[J]. 世界生态学. 2018, 7(4): 213-221.  
LI Yueyue, TIAN Xiaoqing, FAN Chengqi, et al. Research progress on the secondary metabolites from dinoflagellate *Prorocentrum* spp.[J]. International Journal of Ecology, 2018, 7(4): 213-221.
- [24] 曾玲, 龙超, 林红军. 利玛原甲藻形态特征及生活史的研究[J]. 湖北农业科学. 2013, 52(11): 2607-2611.  
CENG Ling, LONG Chao, LIN Hongjun. Study on Morphological Features and Life History of *Prorocentrum lima*[J]. Hubei Agricultural Sciences. 2013, 52(11): 2607-2611.
- [25] GIDEON O O, KUMAR M S. Taxonomy and okadaic acid production of a strain of *Prorocentrum lima*(Dinophyceae)isolated from the Bay of Bengal, North Indian Ocean[J]. Toxicon: Official Journal of the International Society on Toxinology, 2021, 196: 32-43.
- [26] ZHANG H, LI Y, CEN J, et al. Morphotypes of *Prorocentrum lima* (Dinophyceae) from Hainan Island, South China Sea: morphological and molecular characterization[J]. Phycologia, 2015, 54(5): 503-516.
- [27] ALIGIZAKI K, NIKOLAIDIS G, KATIKOU P, et al. Potentially toxic epiphytic *Prorocentrum* (Dinophyceae) species in Greek coastal waters[J]. Harmful Algae, 2009, 8(2): 299-311.
- [28] ZHEN F L, ZHAOHE L, LI K L, et al. Taxonomy and toxicity of *Prorocentrum* from Perhentian Islands (Malaysia), with a description of a non-toxigenic species *Prorocentrum malayense* sp. nov. (Dinophyceae)[J]. Harmful Algae, 2019, 83: 95-108.
- [29] SILVIA M N, M. C Q M, MARIÂNGELA M, et al. Morphology and phylogeny of *Prorocentrum caipirignum* sp. nov. (Dinophyceae), a new tropical toxic benthic dinoflagellate[J]. Harmful Algae, 2017, 70: 73-89.
- [30] NASCIMENTO S M, SALGUEIRO F, MENEZES M, et al. *Prorocentrum lima* from the South Atlantic: Morphological, molecular and toxicological characterization[J]. Harmful Algae, 2016, 57: 39-48.
- [31] MICHAEL L P, KATERINA A, MARIE-YASMINE D B, et al. *Gambierdiscus* and *Ostreopsis*: Reassessment of the state of knowledge of their taxonomy, geography, ecophysiology, and toxicology[J]. Harmful Algae, 2011, 14: 107-129.
- [32] BEN-GHARBIA H, YAHIA O K, AMZIL Z, et al. Toxicity and growth assessments of three thermophilic benthic binoflagellates (*Ostreopsis* cf. *ovata*, *Prorocentrum lima* and *Coolia monotis*) developing in the southern mediterranean basin[J]. Toxins, 2016, 8(10): 297-336.
- [33] MONA H, NICOLAS C, TAKEO H, et al. Taxonomy and phylogeny of the benthic *Prorocentrum* species(Dinophyceae)—ac proposal and review[J]. Harmful Algae, 2013, 27: 1-28.
- [34] DURÁN R L M, CEMBELLA A D, OKOLODKOV Y B. A review on the biodiversity and biogeography of toxigenic benthic marine dinoflagellates of the coasts of Latin America[J]. Frontiers in Marine Science, 2019, 6: 1-25.
- [35] BEATRIZ R, PILAR R, FRANCISCO R, et al. Dinophy-

- sis toxins: Causative organisms, distribution and fate in shellfish[J]. *Marine Drugs*, 2014, 12(1): 394-461.
- [36] PAN L, CHEN J, HE X, et al. Aqueous photodegradation of okadaic acid and dinophysistoxin-1: Persistence, kinetics, photoproducts, pathways, and toxicity evaluation[J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 743: 104593.
- [37] LUCIE M, SUSANNAH C, PAUL E H. *Prorocentrum lima*(Dinophyceae)in northeastern USA coastal waters[J]. *Harmful Algae*, 2006, 6(5): 623-631.
- [38] MOREIRA-GONZALEZ A R, FERNANDES L F, UCHIDA H, et al. Morphology, growth, toxin production, and toxicity of cultured marine benthic dinoflagellates from Brazil and Cuba[J]. *Journal of Applied Phycology*, 2019, 31(6): 3699-3719.
- [39] NATALIA ARBELAEZ M, ERNESTO MANCERAPINEDA J, REGUERA B. Structural variation of potentially toxic epiphytic dinoflagellates on *Thalassia testudinum* from two coastal systems of Colombian Caribbean[J]. *Harmful Algae*, 2020, 92: 101738.
- [40] PISTOCCHI R, GUERRINI F, PEZZOLESI L, et al. Toxin levels and profiles in microalgae from the North-Western Adriatic Sea-15 years of studies on cultured species[J]. *Marine Drugs*, 2012, 10(1): 140-162.
- [41] RHODES L L, SMITH K F, MUNDAY R, et al. Toxic dinoflagellates(Dinophyceae)from Rarotonga, Cook Islands[J]. *Toxicon*, 2010, 56(5SI): 751-758.
- [42] RYABUSHKO L I, BONDARENKO A V. Microalgae of mud volcano of the Bulganak sopochnoe field on the Crimean Peninsula[J]. *Marine Biological Journal*, 2020, 5(1): 64-77.
- [43] ZHAOHE L, HUA Z, BERND K, et al. Morphology, molecular phylogeny and okadaic acid production of epibenthic *Prorocentrum* (Dinophyceae) species from the northern South China Sea[J]. *Algal Research*, 2017, 22: 14-30.
- [44] HEREDIA-TAPIA A, ARREDONDO-VEGA B O, NUNEZ-VAZQUEZ E J, et al. Isolation of *Prorocentrum lima* (Syn. *Exuviaella lima*) and diarrhetic shellfish poisoning (DSP) risk assessment in the Gulf of California, Mexico[J]. *Toxicon*, 2002, 40(8): 1121-1127.
- [45] FODEN J, PURDIE D A, MORRIS S, et al. Epiphytic abundance and toxicity of *Prorocentrum lima* populations in the Fleet Lagoon, UK[J]. *Harmful Algae*, 2005, 4(6): 1063-1074.
- [46] VALE P, VELOSO V, AMORIM A. Toxin composition of a *Prorocentrum lima* strain isolated from the Portuguese coast[J]. *Toxicon*, 2009, 54(2): 145-152.
- [47] VANUCCI S, GUERRINI F, MILANDRI A, et al. Effects of different levels of N- and P-deficiency on cell yield, okadaic acid, DTX-1, protein and carbohydrate dynamics in the benthic dinoflagellate *Prorocentrum lima*[J]. *Harmful Algae*, 2010, 9(6): 590-599.
- [48] VARKITZI I, PAGOU K, GRANALI E, et al. Unbalanced N: P ratios and nutrient stress controlling growth and toxin production of the harmful dinoflagellate *Prorocentrum lima* (Ehrenberg) Dodge[J]. *Harmful Algae*, 2010, 9(3): 304-311.
- [49] ZHOU J, FRITZ L. Okadaic acid antibody localizes to chloroplasts in the DSP-toxin-producing dinoflagellates *Prorocentrum lima* and *Prorocentrum maculosum*[J]. *Phycologia*, 1994, 33(6): 455-461.
- [50] STEVE L M, DONALD R T. Morphological and biochemical variability of the toxic dinoflagellate *Prorocentrum lima* isolated from three locations at heron island, Australia[J]. *John Wiley & Sons, Ltd*(10. 1111), 1995, 31(6): 914-921.
- [51] HU T, M CURTIS J, A WALTERJOHN J, et al. Identification of DTX-4, a new water-soluble phosphatase inhibitor from the toxic dinoflagellate *Prorocentrum lima*[J]. *Journal of the Chemical Society, Chemical Communications*, 1995: 597-599.
- [52] MICHÈLE B, ZOUHER A, FLORENCE M, et al. Okadaic acid and PP2A cellular immunolocalization in *Prorocentrum lima* (Dinophyceae)[J]. *Phycologia*, 1999, 38(1): 41-46.
- [53] PAN Y, D CEMBELLA A, A QUILLIAM M. Cell cycle and toxin production in the benthic dinoflagellate *Prorocentrum lima*[J]. *Marine Biology*, 1999, 134(3): 541-549.
- [54] JUDY N, TINGMO H, JACK L M, et al. Biosynthetic studies of the DSP toxin DTX-4 and an okadaic acid diol ester[J]. *Journal of the Chemical Society, Chemical Communications*, 1995, 16: 1623-1624.
- [55] IZUMIKAWA M, MURATA M, TACHIBANA K, et al. <sup>18</sup>O-Labeling pattern of okadaic acid from H<sub>2</sub><sup>18</sup>O in dinoflagellate *Prorocentrum lima* elucidated by tandem mass spectrometry[J]. *European journal of biochemistry*, 2000, 267(16): 5179-5183.
- [56] MURATA M, IZUMIKAWA M, TACHIBANA K, et al. Labeling pattern of okadaic acid from <sup>18</sup>O<sub>2</sub> and [<sup>18</sup>O<sub>2</sub>] acetate elucidated by collision-induced dissociation tandem mass spectrometry[J]. *Journal of the American Chemical Society*, 1998, 120: 147-151.
- [57] CATHERINE R D T. The toxic dinoflagellate *Prorocentrum lima* and its associated bacteria[J]. *European Journal of Protistology*, 1995, 31(3): 318-326.
- [58] 李月月, 田晓清, 韩清华, 等. 利玛原甲藻 PL11 共附生菌多样性研究[J]. *海洋渔业*. 2020, 42(1): 73-81.
- LI Yueyue, TIAN Xiaoqing, HAN Qinghua, et al. Biodiversity of symbiotic and epiphytic bacteria of *Prorocentrum lima* PL11[J]. *Marine Fisheries*. 2020, 42(1): 73-81.



- [59] TARAZONA-JANAMPA U I, CEMBELLA A D, PELAYO-ZÁRATE M C, et al. Associated bacteria and their effects on growth and toxicity of the Dinoflagellate *Prorocentrum lima* species complex from epibenthic substrates along mexican coasts[J]. *Frontiers in Marine Science*, 2020, 7(569): 1-7.
- [60] PEREZ R, LIU L, LOPEZ J, et al. Diverse bacterial PKS sequences derived from okadaic Acid-Producing dinoflagellates[J]. *Marine Drugs*, 2008, 6(2): 164-179.
- [61] MORTON S L, BOMBER J W, TINDALL P M. Environmental effects on the production of okadaic acid from *Prorocentrum hoffmannianum* Faust I. temperature, light, and salinity[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1994, 178(1): 67-77.
- [62] SERGIO A S, LAURA G, CHRISTOPHER S, et al. The Role of B Vitamins in Marine Biogeochemistry[J]. *Annual Review of Marine Science*, 2014, 6: 339-367.
- [63] 仲云, 吴海燕, 江涛, 等. 温度和氮、磷限制对南海一株利玛原甲藻生长和产毒的影响[J]. *海洋环境科学*, 2021, 40(1): 57-65.  
ZHONG Yun, WU Haiyan, JIANG Tao, et al. Effects of temperature, nitrogen and phosphorous limitation on the physiological and toxigenic characteristics of harmful benthic dinoflagellate *Prorocentrum lima* isolated from South China Sea[J]. *Marine Environmental Science*, 2021, 40: 57-65.
- [64] HOU D, MAO X, GU S, et al. Systems-level analysis of metabolic mechanism following nitrogen limitation in benthic dinoflagellate *Prorocentrum lima*[J]. *Algal Research*, 2018, 33: 389-398.
- [65] HOU D, LIANG J, ZOU C, et al. MRP functional activity and character in the dinoflagellate *Prorocentrum lima*[J]. *Springer Netherlands*, 2016, 28(3): 1667-1676.
- [66] 李丽璇, 汤敬谦, 杨维东, 等. 海洋底栖甲藻——利玛原甲藻(*Prorocentrum lima*)产毒特征的研究[J]. *生态毒理学报*, 2009, 4(5): 745-750.  
LI Lixuan, TANG Jingqian, YANG Weidong, et al. Studies on toxin production of *Prorocentrum lima*[J]. *Asian Journal of Ecotoxicology*, 2009, 4(5): 745-750.
- [67] LEE T, CHAN P L, XU S J, et al. Comparison of the growth and toxicity responses between a Non-Toxic and a toxic strain of *Prorocentrum hoffmannianum*[J]. *Aquatic Biology*, 2020, 29: 59-70.
- [68] AZAD H S, BORCHARDT J A. Variations in phosphorus uptake by algae[J]. *Environmental Science & Technology*, 1970, 4(9): 737-743.
- [69] GU S, XIAO S, ZHENG J, et al. ABC transporters in *Prorocentrum lima* and their expression under different environmental conditions including okadaic acid reduction[J]. *Marine drugs*, 2019, 17(5): 259-276.
- [70] 钟娜. 不同氮源和磷源对利玛原甲藻(*Prorocentrum lima*)生长和产毒影响的研究[D]. 广州: 暨南大学, 2007.  
ZHONG Na. The effects of different nitrogen and phosphorus sources on the growth and toxin production of *Prorocentrum lima*[D]. Guangzhou: Jinan University, 2020.
- [71] WANG S, CHEN J, LI Z, et al. Cultivation of the benthic microalga *Prorocentrum lima* for the production of diarrhetic shellfish poisoning toxins in a vertical flat photobioreactor[J]. *Bioresource Technology*, 2015, 179: 243-248.
- [72] RHODES L, SELWOOD A, MCNABB P, et al. Trace metal effects on the production of biotoxins by microalgae[J]. *African Journal of Marine Science*, 2006, 28(2): 393-397.
- [73] HASHIMOTO K, UCHIDA H, NISHIMURA T, et al. Determination of optimal culture conditions for toxin production by a *Prorocentrum lima* complex strain with high diarrhetic shellfish toxins yield[J]. *Harmful Algae*, 2021, 103: 102025.
- [74] 张莹莹, 王修林, 战玉杰. Cu(II)对海洋浮游植物生长影响的初步研究[J]. *生态毒理学报*, 2009, 4(1): 114-122.  
ZHANG Yingying, WANG Xiulin, ZHAN Yujie. Effects of Cu(II) on the Growth of Marine Algae[J]. *Asian Journal of Ecotoxicology*, 2009, 4(1): 114-122.
- [75] NIU Z, XU W, NA J, et al. How long-term exposure of environmentally relevant antibiotics may stimulate the growth of *Prorocentrum lima*: A probable positive factor for red tides. [J]. *Environmental pollution (Barking, Essex: 1987)*, 2019, 255: 113149.
- [76] 贾睿, 彭文蕾, 蔡春尔, 等. 缘管浒苔对利玛原甲藻生长的克生作用[J]. *海洋环境科学*, 2012, 31(04): 479-483.  
JIA Rui, PENG Wenlei, CAI Chuner, et al. Allelopathic effect of *Ulva linza* on growth of *Prorocentrum lima*[J]. *Marine Environmental Science*, 2012, 31: 479-483.
- [77] 傅宝燕. 亚油酸对赤潮微藻米氏凯伦藻的克生效应及其胞外氧化探究[D]. 曲阜: 曲阜师范大学, 2020.  
FU Baoyan. Study on the killing effect and extracellular oxidation of linoleic acid on red tide microalgae *Karenia mikimotoi*[D]. Qufu: Qufu Normal University, 2020.
- [78] 孙晓庆, 董树刚. 藻类的生理生态学研究进展[J]. *海洋湖沼通报*, 2007, S1: 195-206.  
SUN Xiaoqing, DONG Shugang. Research Progress on Physiology and Ecology of algae[J]. *Transactions of Oceanology and Limnology*, 2007, S1: 195-206.
- [79] GLIBERT P M, MAGNIEN R, LOMAS M W, et al. Harmful algal blooms in the Chesapeake and coastal bays of Maryland, USA: Comparison of 1997, 1998, and 1999 events[J]. *Estuaries*, 2001, 24(6A): 875-883.

- [80] AQUINO-CRUZ A, A PURDIE D, MORRIS S. Effect of increasing sea water temperature on the growth and toxin production of the benthic dinoflagellate *Prorocentrum lima*[J]. *Hydrobiologia*, 2018, 813(1): 103-122.
- [81] FAN C, GLIBERT P M, ALEXANDER J, et al. Characterization of urease activity in three marine phytoplankton species, *Aureococcus anophagefferens*, *Prorocentrum minimum*, and *Thalassiosira weissflogii*[J]. *Marine Biology*, 2003, 142(5): 949-958.
- [82] JUNEAU P, BARNETT A, MÉLÉDER V, et al. Combined effect of high light and high salinity on the regulation of photosynthesis in three diatom species belonging to the main growth forms of intertidal flat inhabiting microphytobenthos[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2015, 463: 95-104.
- [83] DAVID H, LAZA-MARTÍNEZ A, KROMKAMP J C, et al. Physiological response of *Prorocentrum lima*(Dinophyceae)to varying light intensities. [J]. *FEMS microbiology ecology*, 2018, 94(1): 1-12.
- [84] ANDERSON D, CEMBELLA A, HALLEGRAEFF G, et al. Physiological ecology of harmful algal blooms[J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1998, 78(3): 427-451.

## Research progress on the difference in toxin production and factors influencing production in *Prorocentrum lima*

ZHANG Hao-yu<sup>1, 2</sup>, WU Hai-yan<sup>2</sup>, DONG Chen-fan<sup>1, 2</sup>, ZHENG Guan-chao<sup>2</sup>, GUO Meng-meng<sup>2</sup>, TAN Zhi-jun<sup>2, 3, 4</sup>

(1. College of Food Science and Technology, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 2. Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China; 3. Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology (Qingdao), Qingdao 266071, China; 4. Collaborative Innovation Center for key Technologies of Marine Food intensive and Deep processing, Dalian University of Technology, Dalian 116034, China)

**Received:** Sep. 5, 2021

**Key words:** *Prorocentrum lima*; diarrheal shellfish poisoning; effect of toxin production; nutrition environment

**Abstract:** *Prorocentrum lima* (*P. lima*) is a harmful red tide alga widely distributed worldwide and is also one of the major causative algae producing diarrheal shellfish poisoning (DST). The DST produced by *P. lima* poses a serious threat to the marine environment, fisheries, and human health. Significant differences have been detected in the toxin-producing capacity of different *P. lima* strains globally, and various environmental factors, such as nutrients, salinity, light, and other factors, affect the toxin-producing capacity of *P. lima*, which determines the risk of DST in shellfish from different regions. Therefore, this study compared the differences in global *P. lima* toxin production; particularly, the effect of environmental factors on the DST production capacity of these toxic dinoflagellates was analyzed. This review produces a clear scientific understanding of the toxin production capacity of *P. lima* and will be helpful for future research on *P. lima* marine ecology and food safety.

(本文编辑: 康亦兼)