

微囊藻水华对淡水浮游动物轮虫和枝角类影响的研究进展

朱津永, 陆开宏, 潘洁慧

(应用海洋生物技术教育部重点实验室, 宁波大学 生命科学与生物工程学院, 浙江 宁波 315211)

摘要: 微囊藻是最为常见也是研究最多的水华蓝藻之一。有关微囊藻对浮游动物尤其是对枝角类溞属动物的影响, 目前国内外已广泛报道。总体而言, 产毒微囊藻对浮游动物具有明显的负面影响, 但不同浮游动物对这种影响表现出不同的响应。关于微囊藻对浮游动物的毒性效应及影响, 存在着一些相互冲突的观点并有很多解释。本文就微囊藻水华对枝角类和轮虫的摄食、生长、繁殖和种间竞争的影响进行了综述, 同时对由此引发的适应性特征进行了概述, 旨在总结前人的研究成果, 为今后的研究提供参考依据。[中国水产科学, 2008, 15(2): 367-375]

关键词: 微囊藻; 轮虫; 枝角类; 毒性效应; 耐受性; 竞争

中图分类号: X171

文献标识码: A

文章编号: 1005-8737-(2008)02-0375-09

水体富营养化是目前最为普遍的世界性环境问题之一。淡水水体富营养化最恶劣的表征之一是蓝藻水华的出现。微囊藻是最为常见也是研究最多的水华蓝藻, 能产生 60 多种环状七肽毒素, 统称为微囊藻毒素 (Microcystin, MC)^[1]。由于其广泛分布, 且引起的人畜及野生动物中毒事件频繁发生^[2], 近年来已引起毒物学家和水生生态工作者的广泛关注。业已发现, 这些毒素是有效的蛋白磷酸酶 1 和 2A 的抑制剂, 暴露于次致死剂量能引发动植物肝脏的癌变; 急性暴露则可导致动物肝出血、坏疽, 甚至在几分钟或数小时内死亡^[3]。

在淡水生态系统中, 浮游动物多以浮游植物为食, 同时它们又是较高营养级生物的捕食对象, 因此浮游动物在淡水生态系统食物链中起着重要的枢纽作用。因此水华蓝藻对浮游动物的危害不但会导致浮游动物群落结构的变动^[4-5], 而且对次级生产力也会产生深远的影响^[6-7]。已有研究表明, 水华蓝藻能够对浮游动物产生各种不利影响, 如降低浮游动物的存活率、抑制生长和繁殖、降低摄食率等^[8-13]。目前关于水华蓝藻对浮游动物影响的研究大都集中在蓝藻对浮游甲壳动物枝角类的影响, 而对小型浮游动物如轮虫等的影响研究相对较少。本文主要阐述微囊藻水华对这两大类浮游动物影响的研究进展。

1 微囊藻对轮虫的影响

一般认为微囊藻通过产生毒素、掠夺营养、抑制其他可滤食藻类生长等方式对轮虫种群产生不利影响。现有研究多集中在对淡水标准测试生物萼花臂尾轮虫 (*Brachionus calyciflorus*) 的影响上^[14], 对其他种类的研究较为欠缺。

1.1 微囊藻对轮虫摄食的影响

与桡足类及某些枝角类不同, 臂尾轮虫无法根据颗粒物的质量来选择食物^[15]。Rothhaupt^[16]的研究结果也表明, 轮虫对食物颗粒的选择性仅依赖于颗粒物的尺寸。因此轮虫不可避免地会摄入大小适宜的任何颗粒, 包括一些产毒的水华蓝藻。这种不加选择的摄食会导致微囊藻对其生理活动产生负面影响。Rothhaupt^[17]研究了 3 种不同类型的蓝藻对红臂尾轮虫 (*Brachionus rubens*) 摄食的影响, 其中铜绿微囊藻 (*Microcystis aeruginosa*) 降低了轮虫对单针藻 (*Monoraphidium minutum*) 的摄食率, 尤其在高浓度下这种抑制作用更为明显。

1.2 微囊藻对轮虫生长和繁殖的抑制

有关铜绿微囊藻对轮虫生长和繁殖的影响研究已有一些报道, 但结果不尽相同。Fulton 等^[8]的研究显示, 龟甲轮虫 (*Keratella mixta*) 在铜绿微囊

收稿日期: 2007-06-22; 修订日期: 2007-10-19.

基金项目: 国家自然科学基金 (30771658); 浙江省自然科学基金 (Z505319); 宁波市自然科学基金 (2006A610081) 资助.

作者简介: 朱津永 (1983-), 男, 硕士研究生, 研究方向为水域生态学. E-mail: fritz_zhu83@163.com

通讯作者: 陆开宏, 教授. E-mail: lukaihong@nbu.edu.cn

藻组中存活时间明显低于饥饿对照组的轮虫个体,表明铜绿微囊藻对这种轮虫存在毒害作用。但实验同时发现,铜绿微囊藻对萼花臂尾轮虫的种群没有显著的抑制作用,这不仅表现为铜绿微囊藻组的萼花臂尾轮虫存活时间明显长于饥饿对照组,而且其中的萼花臂尾轮虫还能够繁殖并产出后代。由此认为,铜绿微囊藻对萼花臂尾轮虫不仅没有毒害作用,还能够为其提供一定的营养。耿红^[14]的研究结果也显示低浓度铜绿微囊藻 (10^4 cells/mL 和 10^5 cells/mL) 对萼花臂尾轮虫无抑制作用,萼花臂尾轮虫能够从铜绿微囊藻中获取一定的营养;而高浓度铜绿微囊藻 (10^6 cells/mL) 降低了萼花臂尾轮虫的种群增长率,严重影响了轮虫的存活和繁殖,显著降低了萼花臂尾轮虫的体长。实验还发现,铜绿微囊藻对红臂尾轮虫种群也存在类似的抑制作用。然而 Lüring 等^[18] 研究认为,铜绿微囊藻不论是单独投喂还是与优质藻类饵料斜生栅藻 (*Scenedesmus obliquus*) 混合投喂都对萼花臂尾轮虫种群增长有抑制作用,但这种副作用似乎与微囊藻毒素无关,而可能与微囊藻群体的黏液鞘对其摄食的干扰以及微囊藻本身缺乏必需的营养有关。Starkweather 等^[19] 也认为,铜绿微囊藻可能是通过产生某种抑制因子显著降低萼花臂尾轮虫的存活率,这种抑制因子可能只有在有颗粒介质存在时才会对轮虫产生毒害作用。Nandini 等^[20-21] 的研究结果同样也表明,野外收集的铜绿微囊藻对萼花臂尾轮虫种群有毒害作用。造成上述结果间存在差异的原因可能是实验所用的铜绿微囊藻株系和/或轮虫品系的不同以及实验条件的不同等因素造成的。Smith 等^[22] 的研究发现,铜绿微囊藻的两个不同藻株 (PCC7820 和 UTEX2061) 对两种龟甲轮虫螺形龟甲轮虫 (*Keratella cochlearis*) 和 *K. crassa* 种群增长率的影响是一致的,即在较低浓度 (5×10^4 cells/mL) 下,对轮虫种群增长率无影响;高浓度 (10^5 cells/mL 和 5×10^5 cells/mL) 则显著降低了轮虫的种群增长率。不同轮虫种类对微囊藻所表现出的不同耐受性可能是不同轮虫种类对铜绿微囊藻的摄食效率不同,也有可能是由于不同轮虫对微囊藻毒素的敏感性不同造成的。

2 微囊藻对枝角类的影响

关于微囊藻对枝角类的毒性及其他方面的影响国外已有较为深入的研究,但不同的研究者得出

的结论不尽相同。总而言之,微囊藻对枝角类的影响是消极的,主要表现在抑制摄食、缺乏必需的营养物质和生物毒性效应等方面。对该问题的研究也由以往单纯测试、比较微囊藻对枝角类在生长和繁殖等方面的毒性效应和不良影响,发展到近年来测试微囊藻对枝角类在种群与群落结构水平上的影响、食物链积累和毒素传递中所处的地位以及对子代影响(耐受性或抗性的发展)等更深层次的研究和探讨,同时在分子水平上也进行了一定的探索。

2.1 微囊藻对枝角类摄食的干扰

单细胞形式存在的微囊藻和以群体形式存在的微囊藻对枝角类摄食过程的影响不同。以单细胞或双细胞形式存在的微囊藻对枝角类的影响主要通过毒素实现;而微囊藻群体则主要是通过对枝角类摄食过程的机械干扰来实现其抑制作用^[5]。室内培养的微囊藻多为单细胞,野外环境下微囊藻通常以群体形式存在于水体中。而枝角类对某种食物颗粒的摄食能力与颗粒在水体中的大小和形状密切相关。这些因素不仅决定食物颗粒是否会被摄取,而且决定有价值食物是否能够被有效摄取。一些枝角类对食物缺乏选择性^[23],对食物颗粒不加选择地滤食会直接导致其滤食器官堵塞^[24]。枝角类仅能通过减小壳缝来避免藻类群体进入滤食腔 (filtering chamber),但减小壳缝的作用极为有限^[25]。当这些藻类进入滤食腔后,某些枝角类能通过化学感受的方式探测到不适宜食物的存在并停止摄食,然后用尾爪将其剔除出食物槽^[26]。但这种拒食不是选择性的移除,而是将滤食腔中的所有食物颗粒都清除,因此导致了有价值的食物颗粒的流失。Gliwicz 等^[25] 发现群体微囊藻浓度的增加会降低大型枝角类的滤食率,提高后腹部拒食的频率。这就使枝角类不但得不到足够的食物来源,而且还增加了不必要的能量消耗。但 Rohrlack 等^[27] 认为,微囊藻群体对透明溞 (*Daphnia hyalina*) 摄食过程的抑制主要通过降低小颚运动的频率,减少吞咽进而阻止食物的有效传送。微囊藻群体的不同形态导致大型枝角类如 *Daphnia ambigua* 和锯顶低额溞 (*Simocephalus serrulatus*) 不同的滤食率,而对小型枝角类如短尾秀体溞 (*Daphnosoma brachyurum*)、方形网纹溞 (*Ceriodaphnia quadrangula*)、长额象鼻溞 (*Bosmina longirostris*) 则没有影响^[8]。Jarvis 等^[28] 研究了枝角类对不同大小的微囊藻群体摄食的情况,发现棘爪网纹溞 (*Ceriodaphnia*

reticulata)、微型裸腹蚤 (*Moina micrura*) 和镰角秀体蚤 (*Daphanosoma excisum*) 对微囊藻群体的滤食率比小球藻 (*Chlorella vulgaris*) 的滤食率大, 但蚤状蚤 (*Daphnia pulex*) 可以取食 60~100 μm 的微囊藻群体。当小球藻和微囊藻群体混合后, 小型枝角类对小球藻的滤食率要大于大型枝角类。然而小型的藻类群体也可能作为枝角类的食物来源。Lampert^[29] 发现多蚤蚤 (*Daphnia pulicaria*) 滤食小群体有毒微囊藻的效率和栅藻是一样的。因此小群体微囊藻可能被取食, 而大群体微囊藻可能抑制枝角类的摄食。不同种类的枝角类受到的影响不同, 大体上, 小型枝角类 (如象鼻蚤) 受到的影响比大型种要小。而一些学者认为微囊藻群体可能通过产生由多糖构成的凝胶状黏液机械地干扰摄食作用, 这种黏稠的多糖影响了牧食浮游动物的摄食和消化蓝藻的能力, 在胶被的保护下藻类在通过浮游动物的肠道后仍能保持完整的细胞结构^[30], 导致枝角类对其的同化效率很低。研究显示, 长刺蚤 (*Daphnia longispina*) 和大型蚤 (*D. magna*) 对微囊藻的同化率在 20% 以下^[26]。但也有研究证实多刺裸腹蚤 (*Moina macrocopa*) 对微囊藻的同化率与小球藻相当^[31], 而短钝蚤 (*D. obtusa*) 和透明蚤对微囊藻的同化能力则更高^[26]。

2.2 微囊藻对枝角类生长和繁殖的抑制

通常当以铜绿微囊藻作为唯一食物来源时枝角类表现出生长和繁殖的严重抑制和存活率的下降。但在该问题上学者们的观点并不一致。Lampert^[26] 认为微囊藻的单细胞或小型群体是短钝蚤和透明蚤的良好食物, 其生长和繁殖情况与喂以斜生栅藻的对照组一样好。而多蚤蚤在铜绿微囊藻中不能很好地生长和繁殖, 在微囊藻浓度 0.25 mg C/L 时生长完全停止^[29]。与微囊藻水华共存于同一天然水体中的多刺裸腹蚤在以微囊藻为唯一食物来源时也表现出生长和繁殖抑制^[31]。国内最新的研究显示, 有毒铜绿微囊藻不仅明显延缓大型蚤的生长, 而且阻碍虫体的怀卵和发育, 并造成幼体产出困难, 导致大型蚤死亡率升高; 无毒微囊藻虽然不影响虫体的生存, 但影响其怀卵量和幼体产出^[32]。何家苑等^[33] 也证实了微囊藻的无毒藻株虽然没有表现出对大型蚤明显的毒害作用, 但导致其生长缓慢、不怀卵。因此单一使用微囊藻饲喂枝角类不能保持其种群良好地生长和繁殖。将微囊藻添加到枝角类的生活环境中也都能不同程

度地影响其生长和繁殖。Demott^[34] 报道受试的所有 5 种枝角类在栅藻对照组中生长迅速, 然而随有毒微囊藻在食物中所占比例的增加, 生长和繁殖表现出明显的下降。造成这些差异的原因可能是由于用于实验的微囊藻各藻株的毒性不同以及不同枝角类对毒性的敏感性不同。

2.3 微囊藻对枝角类的毒性效应

微囊藻产生的微囊藻毒素是造成对滤食性无脊椎动物以及脊椎动物毒性作用的主要毒素^[2]。微囊藻毒素是 1 种内毒素, 即在细胞健康完整的情况下毒素是不会释放到周围的水体中的。Mohamed^[35] 在为期 15 d 的室内枝角类毒素积累试验发现, 水体中始终没有检出毒素的存在, 而在动物体内检测出了一定浓度毒素。说明毒素可能是在消化道被吸收并进入动物体内, 进而对生物造成影响的。因此, 有毒微囊藻群体在其死亡之前可能对浮游动物没有影响, 但当水华开始解体腐败时才会造成危害。

然而产毒量则更多的取决于微囊藻所处的生长阶段^[23,36]。处于静止期的微囊藻藻液比在指数生长期具有更强的毒性^[23,29]。但 Park 等^[37] 报道微囊藻毒素含量一般是在其指数生长期时达到最高值。当藻类仅培养 1 周时, 低浓度藻液能使盘肠蚤 (*Chydorus*) 种群实现最大增长; 培养了 3 周的藻液仍能使盘肠蚤实现种群增长; 但培养 8 周后, 即使极低的藻液浓度对盘肠蚤种群增长也会造成明显的影响, 仅在 10^3 cells/mL 的浓度下就表现出极高的死亡率^[26]。此外, 微囊藻生长的环境因素还会在一定程度上影响其毒性的强弱。Watanabe 等^[38] 研究了光强、温度和营养盐对铜绿微囊藻毒性的影响。结果显示, 在微囊藻生长期光强显著地影响了其毒性的强弱, 而由温度和磷缺乏所引起的毒性变化微弱。不但不同生长阶段和条件的微囊藻的毒性存在差异, 不同种类之间甚至同种的不同株系之间的毒性强度也存在较大差异。一些株系能使浮游动物的死亡率急剧上升, 并使其几乎不能繁殖后代^[23]; 但另一些株系能维持浮游动物较高的存活率、一定的种群增长率和繁殖能力^[39]。Yasuno 等^[40] 分析了微囊藻属 23 个藻株及其所产生的毒素, 并测试了这些藻株对多刺裸腹蚤的毒性。结果显示, 这些微囊藻毒素的毒性存在巨大差异。不是所有微囊藻藻株对浮游动物均有毒性, 一些微囊藻藻株甚至被证明是蚤 (*Daphnia*)^[26] 和裸腹蚤 (*Moina*)^[31] 高质量的食物。

微囊藻对浮游动物的毒性作用包括提高浮游动物的死亡率、减少其后代个体数等。但不同种类的浮游动物对毒素的敏感性上存在差异(表1)。Ferrão-Filho等^[12]认为,在饥饿条件下仍能缓慢生长的种类,比在缺乏食物时迅速死亡但能够在食物充足时迅速生长的种类对有毒微囊藻的敏感性弱。这一现象可能是由于对铜绿微囊藻细胞摄取和吸收能力的不同造成的。实验选取的浮游动物个体大小也被认为是决定其蓝藻利用能力的重要因素^[25]。当暴露于有毒微囊藻时,小型枝角类对微囊藻的耐受性比大型枝角类要强^[44]。但Nandini等^[20]认为体长并不能准确

地反映枝角类对微囊藻的抵抗能力,而以体长与内脏长的比例作为指标更为合适,因为较短的内脏通过时间可能减少其受铜绿微囊藻毒性的影响。微囊藻毒素产生毒性作用的机制是抑制参与新陈代谢的蛋白磷酸酶1和2A的活性^[45]。而不同浮游动物具有不同的蛋白磷酸酶(PP)活性水平,具有较高该酶活性水平的多蚤蚤比具有较低PP1和PP2A活性水平的蚤状蚤对MC-LR更不敏感^[46]。因此不同枝角类可能由于其不同的PP水平而表现出对毒素不同的敏感性。这可能是造成小型枝角类的敏感性比大型枝角类要差这一规律并不总是适用的另一个原因^[47]。

表1 蓝藻毒素粗提物或纯毒素对枝角类和轮虫的LC ₅₀					
Tab.1 LC ₅₀ of cyanobacterial crude extract or purified toxins for <i>Daphnia</i> and rotifer					μg·mL ⁻¹
物种 Species	纯毒素 Purified toxins		粗提物 Crude extract		参考文献 Ref.
	24 h LC ₅₀	48 h LC ₅₀	24 h LC ₅₀	48 h LC ₅₀	
多蚤蚤 <i>Daphnia pulicaria</i>	>50	21.4	—	—	[9]
透明蚤 <i>D. hyalina</i>	34.2	11.6	—	—	[9]
蚤状蚤 <i>D. pulex</i>	10.7	9.6	—	—	[9]
大型蚤 <i>D. magna</i>	—	5 500–10 000	—	6 000–9 900	[41]
蚤状蚤 <i>D. pulex</i>	1 100–2 900	—	1 100–12 300	—	[41]
模糊网纹蚤 <i>Ceriodaphnia dubia</i>	6 100–11 300	—	6 600–8 900	—	[41]
<i>D. similis</i>	—	—	186.61–229.84	162.45–194.75	[42]
<i>C. silvestrii</i>	—	—	155.11–160.62	100.39–107.17	[42]
褶皱臂尾轮虫 <i>Brachionus plicatilis</i>	—	—	114.88–134.41	—	[43]

注: “—”
Note: “—”

微囊藻毒素是造成对生物不良影响的主要因素,但越来越多的研究显示,微囊藻产生的其他物质也能够对动物产生一定影响。Rohrlack等^[48]的研究显示,产生微囊藻毒素的铜绿微囊藻能够产生一种对枝角类具有毒性的黏液鞘。微囊藻还产生大量的酶抑制剂 depsipeptide,该物质表现出对蛋白酶的抑制和/或具有细胞毒素活性^[49],其中至少有一种称为 cyanopeptolin SS的物质也表现出对大型蚤的毒性^[50]。Jungmann等^[51]也发现不是微囊藻毒素而是微囊藻属的一种未知代谢产物造成对蚤的毒性。但并不是所有的微囊藻代谢产物都对枝角类有毒性。Lindsay等^[52]就证实了将大型蚤和盔型透明蚤(*Daphnia galeata*)在暴露于2 ng/mL的蓝藻脂多糖(LPS)24 h后显著地增加了MC-LR的LC₅₀。说明在接触微囊藻毒素前暴露于蓝藻脂多糖一段时间有助于提高枝角类对毒素的耐受能

力。这一发现说明在研究自然水生环境中蓝藻对无脊椎动物的毒性时,在一定程度上需要考虑到其他蓝藻产物对毒素效应的干扰。

2.4 枝角类对微囊藻水华的适应性

微囊藻水华对枝角类影响的现有研究成果大都是基于短期实验得出的,因此无法观察到微囊藻对浮游动物种群的长期影响。近来,对枝角类长期生活于存在有毒蓝藻环境中能否诱导产生耐受性这一问题开始受到学者们的关注。

在天然水体中大型枝角类的大量减少通常与蓝藻水华有关,而像轮虫、桡足类和小型枝角类这样的浮游动物却大量发生^[5]。为了能在有毒蓝藻的环境中生存下来,枝角类必须进化出某种适应性以提高它们抵抗毒素的能力。大量的野外调查显示,在自然条件下枝角类能与有毒微囊藻共存于同一水体,其原因可能是枝角类长期适应而发展出对

藻毒素的可遗传的抵抗力^[20]。与微囊藻共存于同一天然水体中的一个角突网纹溞种群,当在实验室中暴露于有毒微囊藻时,比角突网纹溞的其他种群表现出明显较高的存活率^[21]。在水生生物体中对微囊藻毒素的解毒机制的研究结果也支持动物能够产生耐受性这一假说^[53]。枝角类能够发展出对蓝藻毒素的耐受性还得到了室内实验结果的支持。Gustafsson等^[54]在2004年首次报道了在室内实验中,预暴露于较低浓度有毒微囊藻后,大型溞能够适应有毒铜绿微囊藻并发展出对其的耐受性。最新的深入研究还证实,小型枝角类可能较同样曾暴露于有毒微囊藻的大型枝角类可发展出更强的耐受性^[55]。这一结果可能解释了有毒蓝藻暴发时,浮游动物群落结构和种类发生变化的原因。

微囊藻水华通常由少量细胞发展而来,随着微囊藻种群的消长,藻毒素才被逐渐释放到水中,因此有足够的时间让溞适应毒素^[53]。加之在野外产毒藻株和不产毒藻株通常共存同一湖泊中^[56],不产毒藻株的存在对浮游动物也具有重要影响^[40,57]。Rohrlack等^[58]研究显示,不产毒藻株能够产生一种生物活性物质,该物质对枝角类毒性影响较小,并可提高其对藻毒素的耐受力,可能正是由于这些原因使枝角类能够成功地发展出对有毒水华蓝藻的适应。由此推测,生物对蓝藻毒性的耐受能够通过预先暴露于微囊藻水华中而发展出来,但还不能确定已获得的对有毒铜绿微囊藻的耐受性是否能够遗传。

3 微囊藻对两种浮游动物的影响与环境的相关性

微囊藻对浮游动物的影响在很大程度上受到如温度、其他藻类存在与否等条件的影响。这些条件可能使问题变得更为复杂。

3.1 温度的影响

众所周知,温度的变化可以改变动物的新陈代谢速率和活动水平。温度的升高可能促进有毒铜绿微囊藻的次生代谢产物微囊藻毒素的产生。Wicks等^[59]研究发现,微囊藻毒素的浓度与温度呈正相关。同时温度的升高也提高了轮虫体内组织对微囊藻毒素的吸收能力。研究发现温度的升高加剧了铜绿微囊藻对萼花臂尾轮虫种群的抑制作用,萼花臂尾轮虫对铜绿微囊藻的敏感性随温度的升高而增加^[14]。此外,室内实验也证实了有毒微囊藻对枝角类的毒性作用与温度有关。Hietala等^[60]

的研究结果表明,铜绿微囊藻对蚤状溞的种群抑制随温度的升高而增强。而何振荣等^[61]研究发现微囊藻水华的毒性随着温度的升高而降低,Nandini等^[20]也发现水温30℃时微囊藻毒素对几种枝角类的毒性影响显著低于20℃时的影响。Hanazato^[62]还发现高温会促进微囊藻的分解率,而正处于分解的微囊藻是脆弱象鼻溞(*Bosmina fatalis*)和多刺裸腹溞较好的食物来源。

3.2 其他藻类伴生种的影响

即使在微囊藻占优势的野外条件下,水体中仍存在多种藻类,因此不得不考虑在其他藻类存在的条件下有毒微囊藻对浮游动物的影响。微囊藻往往被认为是不适宜的食物,主要原因是由于其多聚不饱和脂肪酸(PUFAs)含量过低,而这些PUFAs是枝角类食物组成中的重要部分^[63-64]。相反,一些绿藻如栅藻、小球藻、纤维藻等由于含有较多的PUFAs往往被认为是高质量食物^[18,65]。Demott等^[66]研究发现当只以无毒蓝藻为食时,3种溞类的生长率都显著降低,而当绿藻或富含 ω 3PUFAs的乳液加入到无毒蓝藻中时,3种溞类的生长显著提高。因此最近的一些研究多在有毒微囊藻中混入栅藻等一些对枝角类富有营养的藻类^[34-35],以排除由于营养缺乏造成的影响。刘莹^[67]报道栅藻能够降低微囊藻对蚤状溞的毒性作用,且栅藻比例越大,微囊藻对蚤状溞(*Daphnia carinata*)的毒性作用降低得也越多。Chen等^[13]也报道过类似的现象,即随着栅藻浓度的增加,隆线溞(*Daphnia carinata*)的种群增长率也得到了相应的提高。此外,食物的可得性在改变有毒蓝藻对轮虫的影响中也起重要作用,耿红^[14]的研究显示,当斜生栅藻(*Scenedesmus obliquus*)浓度较低时,铜绿微囊藻对红臂尾轮虫存活和繁殖的抑制程度较大。而对于萼花臂尾轮虫来说,铜绿微囊藻对轮虫的存活和繁殖的抑制作用并不随栅藻浓度的升高而减弱。由此可以推断,在自然水体中,有毒蓝藻对轮虫种群动态的影响还受到外界环境条件如温度等的影响。

4 微囊藻对枝角类和轮虫种内以及种间竞争的影响

轮虫和枝角类经常竞争相同的食物资源,占据相同的生态位。而大型枝角类作为轮虫强有力的竞争者,能够通过争夺食物资源等方式抑制轮虫种群的增长,甚至导致其消亡^[68]。但在天然水体中

并没有出现枝角类取代轮虫成为优势浮游动物的情况,反而是大型枝角类往往被桡足类、轮虫和小型枝角类所替代^[69]。造成这一结果可能与水华蓝藻对两者的影响不同有关。多数室内实验也已经证实,有毒蓝藻对大型枝角类的抑制作用强于对小型枝角类和轮虫^[8,70-71]。在野外这种抑制作用可能还会加剧,因为微囊藻通常是以群体形式出现,轮虫和小型枝角类难以摄取这些大的群体蓝藻,而大型枝角类可以摄取这些藻类从而更易受到藻毒素的伤害。此外,大型枝角类对藻毒素的敏感性可能高于轮虫;微囊藻会降低大型枝角类对其他营养食物的摄食率,而对轮虫影响则较小^[71];一些轮虫种类(如萼花臂尾轮虫)能抵抗藻毒素甚至从中获取营养^[8]。Sartonov^[72]通过室内实验证实了铜绿微囊藻能够影响蚤状溞与螺形龟甲轮虫(*Keratella cochlearis*)间的竞争。尽管轮虫也同样受到了抑制,但微囊藻的出现都显著减低了枝角类干扰轮虫的能力。因此,微囊藻通过对水体生态系统中不同浮游动物种类的影响差异,间接地影响了浮游动物的群落组成。

Hansson 等^[73]通过对瑞典南部的6个湖泊中微囊藻毒素浓度和浮游动物群落组成波动的调查,结合室内实验讨论了蓝藻毒素是否能够影响自然浮游动物群落的组成。其研究显示了与以往研究相似的一些结果:浮游动物总生物量与毒素浓度成反相关;将浮游动物细分为更小的类群后显示溞属和哲水蚤(*Calanus*)生物量与毒素浓度成反相关,但象剑水蚤(*Cyclops*)、象鼻溞属和轮虫这样的小型、相对低效的浮游植物掠食者生物量却与毒素浓度成正相关。总体来说,在富营养化湖泊中,可能由于受到蓝藻水华的影响,浮游动物群落一般都由小型种(如轮虫和象鼻溞属)和选择性捕食类浮游动物(如剑水蚤)组成,相反大型的、不加选择的植食者(如溞属)则相对稀少。

5 结论

综上所述,微囊藻对轮虫和枝角类所产生的影响较为复杂。微囊藻毒素对浮游动物的毒性效应也受到许多因素的影响,诸如微囊藻的品系、培养条件、藻细胞的生理状况(处于生长的哪一阶段)、供毒形式(群体、单细胞、粗提物还是纯毒素);浮游动物种类、无性系来源等;实验温度、水华微囊藻中伴生种的种类和比例等。上述因素的影响一定

程度上解释了为什么大量研究结果产生了不一致甚至相互冲突的结论。此外,越来越多的迹象表明,微囊藻毒素本身似乎不是导致枝角类死亡的主要因素,而更可能是由微囊藻群体的形式对浮游动物摄食过程的机械干扰、微囊藻群体的多糖胶被对浮游动物消化过程的化学干扰、毒素对其的摄食抑制导致的饥饿、拒食微囊藻导致的额外的能量消耗等因素单独或共同作用的结果。因此,对枝角类来说减少有毒藻类的摄取可能要以减少部分有价值食物的摄入为代价。天然条件下有毒微囊藻出现时,枝角类和轮虫的摄食策略可能是维持摄食微囊藻而增加致毒风险和拒食微囊藻而减少能量摄入间的一种平衡。

面对日益恶化的淡水生态环境,对产毒微囊藻生态毒理效应的研究应该加强。在进一步深入研究微囊藻对枝角类毒性效应的同时应加强对轮虫等其他浮游动物的相关研究,将更多的注意力放在有毒微囊藻对淡水浮游动物种群及群落水平的影响上,并积极开展对致毒机理的分子水平的研究。

参考文献:

- [1] 闫海,潘纲,张明明.微囊藻毒素研究进展[J].生态学报,2002,22(11):1968-1975.
- [2] Codd G A. Cyanobacterial toxins, the perception of water quality, and the prioritization of eutrophication control[J]. Ecol Eng,2000,16:51-60.
- [3] Carmichael W W. The toxins of cyanobacteria[J]. Sci Am,1994,270:78-86.
- [4] Hanazato T, Yasuno M. Population dynamics and production of cladoceran zooplankton in the highly eutrophic Lake Kasumigaura[J]. Hydrobiologia,1985,124(1):13-22.
- [5] Trabeau M, Bruha-Keup R, McDerMott C, et al. Midsummer decline of a *Daphnia* population attributed in part to cyanobacterial capsule production[J]. J Plankt Res,2004,26:949-961.
- [6] Gulati R D. Structural and grazing responses of zooplankton community to biomanipulation of some Dutch water bodies[J]. Hydrobiologia,1990,200/201:99-118.
- [7] Christoffersen K. Ecological implications of cyanobacterial toxins in aquatic food webs[J]. Phycologia,1996,35:42-50.
- [8] Fulton R S III, Paerl H W. Toxic and inhibitory effects of the blue-green alga *Microcystis aeruginosa* on herbivorous

- zooplankton[J]. J Plankt Res, 1987, 9: 837-855.
- [9] DeMott W R, Zhang Q X, Carmichael W W. Effects of toxic cyanobacteria and purified toxins on the survival and feeding of a copepod and three species of *Daphnia*[J]. Limnol Oceanogr, 1991, 36: 1346-1357.
- [10] Reinikainen M, Walls M, Ketola M. Acute toxicity of the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* (strain PCC7820) to *Daphnia pulex* (Cladocera)[J]. Algol Stud, 1994, 75: 229-237.
- [11] Rohrlack T, Henning M, Kohl J G. Mechanisms of the inhibitory effect of the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* on *Daphnia galeata*'s ingestion rate[J]. J Plankt Res, 1999, 21: 1489-1500.
- [12] Ferrão-Filho A S, Azevedo S, DeMott W R. Effects of toxic and non-toxic cyanobacteria on the life history of trophic and temperate cladocerans[J]. Freshw Biol, 2000, 45: 1-19.
- [13] Chen F Z, Xie P. The effects of fresh and decomposed *Microcystis aeruginosa* on cladocerans from a subtropic Chinese lake[J]. J Freshw Ecol, 2003, 18: 97-104.
- [14] 耿红. 水体富营养化和蓝藻对轮虫影响的生态毒理学研究[D]. 武汉: 中国科学院水生生物研究所, 2006.
- [15] DeMott W R. The role of taste in food selection by freshwater zooplankton[J]. Oecologia, 1986, 69: 334-340.
- [16] Rothhaupt K O. Differences in particle size-dependent feeding efficiencies of closely related rotifer species[J]. Limnol Oceanogr, 1990, 35: 16-23.
- [17] Rothhaupt K O. The influence of toxic and filamentous blue-green algae on feeding and population growth of the rotifer *Brachionus rubens*[J]. Hydrobiologia, 1991, 76: 67-72.
- [18] Lüring M, Beekman W. Influence of food-type on the population growth rate of the rotifer *Brachionus calyciflorus* in short-term assays[J]. Acta Zool Sinica, 2006, 52(1): 70-78.
- [19] Starkweather P L, Kellar P E. Combined influences of particulate and dissolved factors in the toxicity of *Microcystis aeruginosa* (NRC-SS-17) to the rotifer *Brachionus calyciflorus*[J]. Hydrobiologia, 1987, 147: 375-378.
- [20] Nandini S, Rao T R. Somatic and population growth in selected cladoceran rotifer species offered the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* as food[J]. Aquat Ecol, 1998, 31: 283-298.
- [21] Nandini S. Responses of rotifers and cladocerans to *Microcystis aeruginosa* (Cyanophyceae): A demographic study[J]. Aquat Ecol, 2000, 34: 227-242.
- [22] Smith A D, Gilbert J J. Relative susceptibilities of rotifers and cladocerans to *Microcystis aeruginosa*[J]. Arch Hydrobiol, 1995, 132: 309-336.
- [23] Nizan S, Dimentman C, Shilo M. Acute toxic effects of the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* on *Daphnia magna*[J]. Limnol Oceanogr, 1986, 31: 497-502.
- [24] Thompson J M, Ferguson A J D, Reynolds C S. Natural filtration rates of zooplankton in a closed system: the derivation of a community grazing index[J]. J Plankt Res, 1982, 4(3): 545-560.
- [25] Gliwicz Z M, Siedlar E. Food size limitation and algae interfering with food collection in *Daphnia*[J]. Arch für Hydrobiol, 1980, 88: 155-177.
- [26] Lampert W. Laboratory studies on zooplankton-cyanobacteria interactions[J]. N Zeal J Mar Freshw Res, 1987, 21: 483-490.
- [27] Rohrlack T, Dittmann E, Henning M, et al. Role of microcystins in poisoning and food ingestion inhibition of *Daphnia galeata* caused by the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*[J]. Appl Environ Microbiol, 1999, 65: 737-739.
- [28] Jarvis A C, Hart R C, Combrink S. Zooplankton feeding on size fractionated *Microcystis* colonies and *Chlorella* in a hypertrophic lake (Hartbeespoort Dam, South Africa): Implications to resource utilization and zooplankton succession[J]. J Plankt Res, 1987, 9(6): 1231-1249.
- [29] Lampert W. Inhibitory and toxic effects of blue-green algae on *Daphnia*[J]. Int Revue der gesamt Hydrobiol, 1981, 66: 285-298.
- [30] Porter K G. The plant-animal interface in freshwater ecosystems[J]. Am sci, 1977, 65: 159-170.
- [31] Hanazato T, Yasuno M. Growth, reproduction and assimilation of *Moina macrocopa* fed on *Microcystis* and/or *Chlorella*[J]. Jpn J Ecol, 1984, 34: 195-202.
- [32] 李效宇, 张进忠. 有毒铜绿微囊藻对大型溞生长和繁殖的影响研究[J]. 水产科学, 2006, 25(12): 632-634.
- [33] 何家苑, 何阵荣, 郭琼林. 有毒铜绿微囊藻对鱼和溞的毒性[J]. 湖泊科学, 1997, 9(1): 49-56.
- [34] Demott W R. Foraging strategies and growth inhibition in five daphnids feeding on mixtures of a toxic cyanobacterium and a green alga[J]. Freshw Biol, 1999, 42: 263-274.
- [35] Mohamed Z A. Accumulation of cyanobacterial hepatotoxins by *daphnia* in some egyptian irrigation canals[J]. Ecotoxicol Environ Safety, 2001, 50: 4-8.
- [36] Lampert W. Further studies on the inhibitory effect of the toxic blue-green *Microcystis aeruginosa* on the filtering rate of zooplankton[J]. Arch Hydrobiol, 1982, 95: 207-220.

- [37] Park H D, Iwami C, Watanabe M F, et al. Temporal variabilities of the concentration of intra- and extracellular microcystin and toxic *Microcystis* species in a hypertrophic lake, Lake Suwa, Japan (1991-1994) [J]. Environ Toxicol Water Quality, 1998, 13: 61-72.
- [38] Watanabe M F, Oishi S. Effects of environmental factors on toxicity of a Cyanobacterium (*Microcystis aeruginosa*) under Culture Conditions[J]. Appl Environ Microbiol, 1985, 49 (5): 1 342-1 344.
- [39] DeBernardi R, Giussani G. Are blue-green algae a suitable food for zooplankton? An overview[J]. Hydrobiologia, 1990, 200/201: 29-41.
- [40] Yasuno M, Sugaya Y, Kaya K, et al. Variations in the toxicity of *Microcystis* species to *Moina macrocopa* [J]. Phycol Res, 1998, 46 (Suppl): 31-36.
- [41] Marsálek B, Bláha L. Comparison of 17 biotests for detection of cyanobacterial toxicity[J]. Environ Toxicol, 2004, 19: 310-317.
- [42] Sotero-Santos R B, Silva D C R, Veranib N F, et al. Toxicity of a cyanobacteria bloom in Barra Bonita Reservoir[J]. Ecotoxicol Environ Safety, 2006, 64: 163-170.
- [43] 陈艳, 王金秋, 王阳, 等. 微囊藻毒素对褶皱臂尾轮虫的毒性效应和种群增长影响 [J]. 中国环境科学, 2002, 22 (3): 198-201.
- [44] Guo N, Xie P. Development of tolerance against toxic *Microcystis aeruginosa* in three cladocerans and the ecological implications[J]. Environ Poll, 2006, 143: 513-518.
- [45] MacKintosh C, Beattie K A, Klumpp S, et al. Cyanobacterial microcystin-LR is a potent and specific inhibitor of protein phosphatases 1 and 2A from both mammals and higher plants[J]. FEBS Lett, 1990, 264: 187-192.
- [46] DeMott R W, Dhawale S. Inhibition from in-vitro protein phosphatase activity in three zooplankton species by microcystin-LR, a toxin from cyanobacteria[J]. Arch Hydrobiol, 1995, 134: 417-424.
- [47] Fulton R S I, Paerl H W. Effects of the blue-green algae *Microcystis aeruginosa* on zooplankton competitive relations[J]. Oecologia, 1988, 76: 383-389.
- [48] Rohrlack T, Henning M, Kohl J G. Does the toxic effect of *Microcystis aeruginosa* on *Daphnia galeata* depend on microcystin ingestion rate? [J]. Arch Hydrobiol, 1999, 146: 385-395.
- [49] Weckesser J, Martin C, Jakobi C. Cyanopeptolins, depsipeptides from cyanobacteria[J]. Syst Appl Microbiol, 1996, 19: 133-138.
- [50] Jakobi C, Rinehart K L, Neuber R, et al. Cyanopeptolin SS, a disulphated depsipeptide from a water bloom in Leipzig (Germany): structure elucidation and biological activities[J]. Phycologia, 1996, 35: 111-116.
- [51] Jungmann D, Benndorf J. Toxicity to *Daphnia* of a compound extracted from laboratory and natural *Microcystis* spp. and the role of microcystins[J]. Freshw Biol, 1994, 32: 13-20.
- [52] Lindsay J, Metcalf J S, Codd G A. Protection against the toxicity of microcystin-LR and cylindrospermopsin in *Artemia salina* and *Daphnia* spp. by pre-treatment with cyanobacterial lipopolysaccharide (LPS) [J]. Toxicon, 2006, 48 (8): 995-1 001.
- [53] Pflugmacher S, Wiegand C, Obere mm A, et al. Identification of an enzymatically formed glutathione conjugate of the cyanobacterial hepatotoxin microcystin-LR: the first step of detoxication[J]. Biochim Biophys Acta, 1998, 1425: 527-533.
- [54] Gustafsson S, Hansson L. Development of tolerance against toxic cyanobacteria in *Daphnia* [J]. Aquat Ecol, 2004, 38: 37-44.
- [55] Guo N, Xie P. Development of tolerance against toxic *Microcystis aeruginosa* in three cladocerans and the ecological implications[J]. Environ Poll, 2006, 143: 513-518.
- [56] Sivonen K, Niemelä S I, Niemi R M, et al. Toxic cyanobacteria (blue-green algae) in Finish fresh and coastal waters[J]. Hydrobiologia, 1990, 190: 267-275.
- [57] Dittmann E, Börner T. Genetic contributions to the risk assessment of microcystin in the environment[J]. Toxicol Appl Pharmacol, 2005, 203: 192-200.
- [58] Rohrlack T, Dittmann E, Börner T, et al. Effects of cell-bound microcystins on survival and feeding of *Daphnia* spp [J]. Appl Environ Microbiol, 2001, 67: 3 523-3 529.
- [59] Wicks R J, Thiel P G. Environmental factors affecting the production of peptide toxins in floating scums of cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* in a hypertrophic African reservoir[J]. Environ Sci Technol, 1990, 24: 1 413-1 418.
- [60] Hietala J, Laurén-Maatta C, Walls M. Sensitivity of *Daphnia* to toxic cyanobacteria: effects of genotype and temperature[J]. Freshw Biol, 1997, 37: 299-306.
- [61] 何振荣, 俞家禄, 何家苑, 等. 东湖蓝藻水华毒性的研究 II. 季

- 节变化及微囊藻的毒性[J]. 水生生物学报, 1989, 20 (2): 192-194.
- [62] Hanazato T. Interrelations between *Microcystis* and cladocera in the highly eutrophic Lake Kasumigaura, Japan[J]. Int Rev Ges Hydrobiol, 1991, 76: 21-36.
- [63] Ahlgren G, Lundstedt L, Brett M T, et al. Lipid composition acid food quality of some freshwater phytoplankton for cladoceran zooplanktons[J]. J Plankt Res, 1990, 12: 809-818.
- [64] Müller-Navarra D C. Evidence that a highly unsaturated fatty acid limits *Daphnia* growth in nature[J]. Arch Hydrobiol, 1995, 132: 297-307.
- [65] Lüring M, Van Donk E. Life history consequences for *Daphnia pulex* feeding on nutrient-limited phytoplankton[J]. Freshw Biol, 1997, 38: 693-709.
- [66] Demott W R, Müller-Navarra D C. The importance of highly unsaturated fatty acids in zooplankton nutrition: evidence from experiments with *Daphnia*, a cyanobacterium and lipid emulsions[J]. Freshw Biol, 1997, 38: 649-664.
- [67] 刘莹. 铜绿微囊藻对枝角类及双壳类毒性影响的实验研究[D]. 南昌: 南昌大学, 2006.
- [68] Gilbert J J. Suppression of rotifer population by *Daphnia*: a review of the evidence, the mechanisms, and the effects on zooplankton community structure[J]. Limnol Oceanogr, 1988, 33: 1 286-1 303.
- [69] Fulton R S III, Jones R C. Growth and reproductive responses of *Daphnia* to cyanobacterial blooms on the Potomac River[J]. Int Rev Ges Hydrobiol, 1991, 76: 5-19.
- [70] Fulton R S III, Paerl H W. Zooplankton feeding selectivity for unicellular and colonial *Microcystis aeruginosa*[J]. Bull Mar Sci, 1988, 43: 500-508.
- [71] Smith A D, Gilbert J J. Relative susceptibilities of rotifers and cladocerans to *Microcystis aeruginosa*[J]. Arch Hydrobiol, 1995, 132: 309-336.
- [72] Sartonov A. Effects of *Microcystis aeruginosa* on interference competition between *Daphnia pulex* and *Keratella cochlearis*[J]. Hydrobiologia, 1995, 307: 117-126.
- [73] Hansson L A, Gustafsson S, Rengefors K, et al. Cyanobacterial chemical warfare affects zooplankton community composition[J]. Freshw Biol, 2007, 52: 1 290-1 301.

Progress in the effect of *Microcystis* bloom on freshwater zooplankton rotifer and cladoceran

ZHU Jin-yong, LU Kai-hong, PAN Jie-hui

(Ministog of Eclucation Key Laboratory of Applied Marine Biotechnology, College of Life Science and Biotechnology, Ningbo University, Ningbo 315211, China)

Abstract: *Microcystis* is one of the most common bloom cyanobacteria. The effect of *Microcystis* on zooplankton especially *Daphnia* have been extensively reported at home and abroad. Generally speaking, the effect of toxic *Microcystis* on zooplankton is negative remarkably. However, different zooplanktons usually exhibited different responses to the effect of *Microcystis*. There are several potential explanations why toxic effects of *Microcystis* on zooplankton have shown contradictory results. We collected an amount of papers about this problem and summarized the research advances in the effects of *Microcystis* bloom on feeding, growth, reproduction and inter-species competition of cladoceran and rotifer. The purpose of the paper is to provide systematic and theoretic base for furthur research in this field. [Journal of Fishery Sciences of China, 2008, 15 (2): 367-375]

Key words: *Microcystis*, rotifer, cladoceran, toxicity, tolerance, competition

Corresponding author: LU Kai-hong. E-mail: lukaihong@nbu.edu.cn