

浮游动物诱发藻类群体的形成

杨 州^{1,2,3}, 孔繁翔^{1*}

(1. 中国科学院南京地理与湖泊研究所, 南京 210008; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039;
3. 南京师范大学生命科学学院江苏省资源生物技术重点实验室, 南京 210097)

摘要:从研究蓝藻水华形成机理的需要出发,综述了浮游动物的牧食压力对藻类群体形成的诱发作用。指出诱发藻类群体形成的化合物来自牧食性浮游动物对藻类的有效牧食,是藻类群体形成的重要原因之一,而这些诱发性的化合物并不是有关生物体的组成成分,是种间相互作用的结果。藻类群体的形成方式有源于一个母细胞的分裂和业已存在的单细胞的聚合两种方式,栅藻的诱发性群体可能是来自一个母细胞的分裂,而在其它藻类的诱发性群体形成如铜绿微囊藻则可能是业已存在的单细胞的聚合。由于藻类形成群体后能显著降低浮游动物对其牧食速率,因此,这种诱发性群体形成的现象,可以解释为藻类对变化的牧食压力的一种有效的反牧食防御策略,也是两者协同进化的结果。浮游动物对藻类群体形成的重要作用,在研究模拟蓝藻群体及水华形成值得借鉴应用。作者还提出推测,水华蓝藻的群体形成,可能就是在富营养化条件下藻类快速生长,加上浮游动物的牧食压力共同作用下联合驱动的结果,而这种群体形成很可能在积累到一定程度后,结合特定的气象水文等理化因子,就会聚集于水表“爆发”出肉眼可见的水华。因此,开展浮游动物牧食作用对水华蓝藻早期群体形成诱发效应的研究不仅能加深对水华形成的全面认识,而且对于进一步认识藻类的诱发性反牧食防御适应机制、揭示生态系统中生物之间的复杂关系也具有重要的理论意义。

关键词:浮游动物;藻类;牧食压力;群体形成;蓝藻水华

文章编号:1000-0933(2005)08-2083-07 **中图分类号:**Q958.885.3 **文献标识码:**A

Effects of zooplankton grazing on colony formation in algae: A review

YANG Zhou^{1,2,3}, KONG Fan-Xiang^{1*} (1. *Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China*; 2. *Graduate School, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China*; 3. *Key Laboratory of Bioresource Technology of Jiangsu Province, School of Biological Sciences, Nanjing Normal University, Nanjing 210097, China*). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(8): 2083 ~ 2089.

Abstract: In order to understand the mechanisms of bloom formation in cyanobacteria (blue-green algae), we reviewed the literature on inducing effects of grazing pressure of zooplankton on colony formation in algae. These published studies demonstrated that effect of colony-inducing compounds released by herbivorous zooplankton is a key factor in colony formation of algae. The inducing chemicals are not the functional constituents of the organisms involved but the result of the interaction between species. Probably two different mechanisms are involved in the colony formation. One mechanism such as in

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30400062);国家重点基础研究发展计划资助项目(2002CB412305);江苏省自然科学基金资助项目(BK2004165);中国科学院“百人计划”项目;中国科学院创新资助项目(KZCX2-311);南京地理与湖泊研究所所长基金资助项目

收稿日期:2004-04-17; **修订日期:**2004-10-31

作者简介:扬州(1971~),男,安徽蚌埠人,博士生,讲师,主要从事淡水生态学研究. E-mail: yangzhouff@vip.sina.com

致谢:Miquel Lüring 博士及其他国外同行专家提供了大量有价值资料;Binhe Gu 博士也给予帮助,在此表示衷心感谢

* **通讯作者** Author for correspondence. E-mail: fxkong@niglas.ac.cn

Foundation item: The National Natural Science Foundation of China (No. 30400062); the State Key Fundamental Research and Development Program (No. 2002CB412305); the Natural Science Foundation of Jiangsu Province (No. BK2004165); “100-Researcher Project” of CAS; Innovation Program of CAS (No. KZCX2-311); Director Foundation of Nanjing Institute of Geography and limnology

Received date:2004-04-17; **Accepted date:**2004-10-31

Biography: YANG Zhou, Ph. D. candidate, mainly engaged in freshwater ecology. E-mail: yangzhouff@vip.sina.com

Acknowledgements: We would like to thank Dr Miquel Lüring and other foreign colleagues for the supply of many valuable literatures. Our sincere thanks are also due to Dr Binhe Gu, Everglades Division, South Florida Water Management District for his helpe.

Scenedesmus spp., is that colonies are formed when daughter cells of a recently divided cell fail to separate during reproduction, the other is that colonies are formed through adhesion of already existing single cells, such as in *Microcystis aeruginosa*. Because a high proportion of colonies could significantly reduce the grazing rate of zooplankton, algal colony formation may be interpreted as an induced defense strategy against grazing to pare down mortality due to animal grazing. If colony formation in cyanobacteria is induced by the grazing pressure in eutrophic waters then visible blooms will occur when colonies accumulate to certain magnitudes under favorable hydrometeorological conditions. It is therefore important to conduct research on the early stage of colony formation in cyanobacteria induced by grazing pressure of herbivorous zooplankton to understand the bloom formation and to provide insights into the adaptive mechanisms of inducing defense against grazing in algae as one of the complex interactions among organisms in aquatic ecosystems.

Key words: zooplankton; algae; grazing pressure; colony formation; cyanobacterial bloom

目前,藻类水华已成为严重影响水环境质量的全球性问题,能形成水华的藻类有很多种,如鱼腥藻、微囊藻、节球藻、颤藻、绿藻、硅藻、栅藻等^[1, 2]。水华危害很大,有毒水华还会引起饮用者和使用者的中毒^[3~6]。

什么状况属于形成的水华,一般认为:藻类在富营养化水体中过度生长,继而在水表层大量聚集($n \times 10^{10} \text{ cell} \cdot \text{L}^{-1}$)而形成的肉眼可见的藻类聚集体。水华特征为藻类大量生长和在水体表面聚集,这是一个从量变到质变的过程,但水华形成的具体过程与机理仍不清楚。不过,可以想象的出,从单细胞的藻类个体到在水表较大面积聚合过程中,也存在一个量变到质变。可以简单的设想,2个细胞聚合形成2细胞群体,4个细胞聚合形成4细胞群体,8个细胞聚合形成8细胞群体,等等。也就是说,在水华“爆发”之前,微囊藻必定存在一个由单个细胞逐步聚合形成群体的过程。治理与预防水华必须清楚水华形成的详细过程,然后针对其形成过程的薄弱环节采取针对性措施,可能是一个有效的途径。因此,实验室模拟研究水华形成显得相当重要。然而,令人遗憾的是,在我国大多数的浅水湖泊中常常形成有毒水华的铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*),通过分离纯化转入实验室无机营养培养基培养后,这种群体形态往往消失^[7, 8],无论其培养条件如何优化,尽管其生物量达到很大(如 $10^{10} \text{ cell} \cdot \text{L}^{-1}$),却仍保持单细胞形态,难以形成野外水华的群体特征,这已经成为揭示水华形成机理的障碍之一。同样,其它一些藻类,如栅藻等,在自然条件下常以群体形式存在,而在人工培养下却以单细胞为主要存在形态^[9~12]。显然,这很可能说明在室内人工培养基中可能缺少自然条件下存在的某种物质,而这些物质对于单细胞藻类形成群体可能发挥着至关重要的作用。这些物质来源于何处呢?

在实验室条件下的纯种培养,除了非生物因素理化环境条件外,生物因素仅存在种内作用,这是否就是在人工条件下这些藻类总是以单细胞状态存在而无法形成群体的原因之一?因为在自然湖泊中有多物种共存,物种间的相互作用是水生生态系统功能的重要内涵,通过取食与被食形成的营养关系是生物种间最基本、最重要的一种营养关系,诱发群体形成的因素是否就来源于这种自然条件下到处存在而实验室却正好缺乏的捕食作用中呢?国外一些学者已经开展了这方面的探讨,本文综述了这些研究,以期从生物因素角度为研究藻类水华的形成机理提供有益的帮助。

1 浮游动物对一些藻类群体形成的诱发

1.1 栅藻

关于浮游动物对藻类群体形成诱发的研究,多数文献集中于浮游动物的牧食作用对栅藻群体形成的诱发效应。栅藻属种类是一类最常见的淡水藻^[13],也是群体性绿球藻目的代表,高度的表型可塑性是其一大特征^[14]。然而,人工培养的栅藻通常不能形成群体,而是主要以单细胞状态存在^[10]。在实验室条件下,藻类经过多代培养后,失去它们能形成群体这一典型特征,说明在培养基中缺乏某些因子,而在野外触发它们形成典型特征的因子或许来源于牧食性浮游动物^[10]。20多年前,前苏联的Mikheeva & Kruckkova 首次报道在植食性浮游动物存在的条件下,栅藻可以形成群体^[15]。Hesson & Van Donk 向栅藻(*Scenedesmus subspicatus*)培养基中加入2%的大型溞(*Daphnia magna*)培养滤液后,两天内种群即以群体占优势,而对照组仍保持单细胞,平均每个群体的细胞数量由1.4增加至4.9个,形成了一些2细胞和4细胞群体,但大多数细胞群体是8细胞^[16]。1年后,Lampert 等用大型溞培养滤液诱发斜生栅藻(*Scenedesmus obliquus*)也证实了这种现象,发现8细胞群体增加了5倍,占整个种群的50%^[9]。Lürling 等分别用大型溞和盔型透明溞(*Daphnia galeata*)的培养滤液对尖栅藻(*Scenedesmus acutus*)也诱发了大量的8细胞群体^[17],而对照组种群中的71%以上保持单细胞^[18],群体形成结果与Lampert 等基本一致^[9]。另外,他们在这次研究中还分别使用了萼花臂尾轮虫(*Brachionus calyciflorus*)、镖水蚤(*Eudiatomus gracilis*)和小型枝角类长额象鼻溞(*Bosmina longirostris*)的培养滤液进行实验,结果发现这些浮游动物也能诱发栅藻形成群体。同时,他们用取自浮游动物高峰期的湖水滤液进行实验,得出了同样的结论^[18]。

上述有关浮游动物牧食对栅藻群体形成的诱发,还有更多的研究,在这些研究者的实验中,分别采用了不同的栅藻种类及

株系以及不同的浮游动物,如螺形龟甲轮虫(*Keratella cochlearis*)、圆形盘肠(*Chydorus sphaericus*)、僧帽溞(*Daphnia cucullata*)、老年低额溞(*Simocephalus vetulus*)^[10, 11, 18]。但是方法基本类似,或者采用含有一定比例(2%~16%)浮游动物培养滤液(滤膜孔径为 0.1 μm)的培养基,或者在培养的藻类中直接加入一定数量的浮游动物。总的来说,大多数研究能成功诱发出群体形成,说明牧食诱发的群体形成在栅藻中是较广泛存在的。

1.2 微囊藻

微囊藻也具有两种表型——单细胞形态和群体形态,其中浮游动物的牧食压力对群体形成的诱发已偶见报道。Burkert 等研究了混合营养的鞭毛虫(*Ochromonas* sp.)对铜绿微囊藻群体形成的作用^[19]。他们设计了两组实验,一组是透析实验,一组是接触实验。在透析实验中,微囊藻和鞭毛虫用透析膜加以分隔,只有分子量小于 14000 Da 的物质才能通过透析膜。为了减少细菌和病毒污染以及其它藻类和真菌的影响,所有过程均严格灭菌。对照组为透析膜内外均为铜绿微囊藻。在接触实验中,不同初始浓度的微囊藻以及鞭毛虫或鞭毛虫培养液,组合成直接接触实验。两组实验分别持续 4d 和 7d,结果所有进行正常的实验处理中均没有微囊藻群体形成。但奇怪的现象发生在透析实验的一个处理中,第 3 天由于偶然事故起分隔作用的透析膜突然破裂,大量鞭毛虫瞬间进入微囊藻区间,结果出现了一些数十个,有的数百个细胞聚合形成的微囊藻群体。出现这种情况可能是由于鞭毛虫穿过透析膜进入微囊藻培养体系发生的非常突然和迅速。Jang 等在研究枝角类存在时铜绿微囊藻的毒素含量是否会发生变化时,发现了群体形成现象^[20]。他们采用 4 种株系的铜绿微囊藻和大型溞、蚤状溞(*Daphnia pulex*)及多刺裸腹溞(*Moina macrocopa*)3 种浮游动物,研究了直接或间接接触时微囊藻的毒素变化反应。实验进行 6 d,每天取样 1 次。结果发现,在直接和间接置于浮游动物滤液的微囊藻株系中,出现了群体形成现象。所有 4 种株系的铜绿微囊藻平均每个群体的细胞数量都在增加,而在对照组只有微小的变化。在处理中,还观察到了由 64 个细胞组成的最大群体。

1.3 其它藻类

水华束丝藻(*Aphanizomenon flos-aquile*)是温带淡水湖泊中蓝藻水华的重要组成部分,Holm 等在研究蚤状溞对水华束丝藻的摄食与消化时发现,在有蚤状溞存在时水华束丝藻会呈现薄片状的群体,而在无蚤状溞时呈单个丝状^[21, 22]。另外,小球藻(*Chlorella vulgaris*)的正常形态是单细胞,但 Boraas 等发现,稳定期的小球藻在接种原生动物鞭毛虫(*Ochromonas vallescia*)后进一步培养,结果转变为 8 细胞群体处于优势^[23],研究者甚至推测这可能是多细胞生物的起源方式。对于具有群体特征的空星藻(*Coelastrum*)^[10, 11]和集星藻(*Actinastrum*)^[24],单细胞的个体置于枝角类培养滤液中培养后,也能导致群体形成。Wiltshire 等采用 8 种不同株系的角星鼓藻(*Staurastrum*),在实验室条件下研究了它们形成群体是否与牧食者枝角类有关^[25]。他们选择了两种处理方式,一种是把培养的角星鼓藻中直接加入 5 个大型溞,另一种是在培养的角星鼓藻中加入大型溞培养滤液,对照组是角星鼓藻单独培养。培养 4h 后,结果显示 8 种株系有 4 种对直接存在的枝角类没有反应,2 种株系密集地聚合为群体、沉入底部以及黏附在容器壁上。另外 2 种株系尽管没有聚合成群体,也一定程度上黏附于容器壁,而所有株系对枝角类培养滤液都没有反应。这种现象说明群体的聚合不是枝角类释放的化学物质诱发而成,很可能是大型溞运动时搅动的结果,所以,机械运动或许也能导致角星鼓藻形成群体。于是,在同样的培养条件下,他们采用磁力搅拌棒轻轻搅动角星鼓藻培养液也导致形成群体,证实了群体形成确实是由于大型溞搅动的结果。

2 浮游动物诱发藻类群体形成的原因

在众多的浮游动物诱发藻类群体形成的研究中,有些已经深入研究了其中的原因。在大多数研究中普遍采用的一种方法,就是在栅藻培养基中加入经过孔径为 0.1 μm 的微孔滤膜过滤的浮游动物培养滤液,因此,实验的实质是研究浮游动物生命活动过程中释放的物质对藻类的可能影响。应该说,采用这种方法诱发成功的实验都能说明浮游动物确实可以释放一种能诱发藻类形成群体的信息化学物质(infochemical)——利他素(kairomone)。Lampert 等发现大型溞释放的、能诱发栅藻形成群体的化学物质是一种不易挥发的、热稳定性高、pH 稳定性高的小分子有机物质(<0.5 kDa),这种物质不受蛋白酶的影响^[9]。而枝角类或栅藻的组织匀浆均不能诱发栅藻群体形成,因此研究者认为起诱发作用的化学物质不是相关生物体的组成部分,而很可能是两个物种相互作用的结果^[9, 17, 26, 27]。Lürling 采用饥饿及投喂聚苯乙烯微粒的大型溞培养滤液对栅藻进行诱发群体,结果没有成功^[17],也说明枝角类需要摄食可消化的食物才可能产生群体诱发物质。为了进一步证实群体诱发物质是否来源于牧食过程,Lürling 采用肉食性的长柱尾突溞(*Bythotrephes longimanus*)和透明薄皮溞(*Leptodora kindtii*)生活过的培养滤液时,栅藻没有群体形成发生,而采用植食性的棘爪网纹溞(*Ceriodaphnia reticulata*)、*Daphnia pulex* 等枝角类培养滤液都能成功诱发出群体^[28]。他推测诱发性物质可能以不具活性的形式构成藻类的组成成分,在经过牧食者的消化系统中被激活^[28]。总之,这些研究说明栅藻群体形成是与植食性浮游动物的有效牧食密切相关的,而不是浮游动物一般性分泌物质的普遍反应^[12]。

牧食性浮游动物在摄食消化过程中释放的信息化学物质——利他素可以诱发栅藻形成群体,已得到普遍认同。不同生物间可以诱发反牧食的利他素已证实有很多种,它们在水环境生物之间的相互关系发挥重要作用^[29],但这些化学物质的结构仍然难以确定^[30]。为了建立更准确的牧食者—食物相互作用模型以及提高化学信息传递的研究,鉴别这些化合物非常必要。有关浮

游动物释放的信息化学物质特性以及它们的分离与结构阐明,到目前为止,已经取得了一些进展,通过使用不同的方法检测浮游动物分泌物已有不少报道^[9,24,27,30~35]。

而角星鼓藻群体形成的原因与栅藻可能是截然不同的,Wiltshire 等的试验表明角星鼓藻群体的聚合不是枝角类释放的化学物质诱发而成,很可能是大型蚤运动时搅动的结果^[25]。也就是说,作为能分泌大量粘胶的角星鼓藻,枝角类的存在或其它因素所导致的轻轻搅动就能促进其粘胶的形成与分泌,从而促使角星鼓藻单细胞聚合而形成群体^[25]。

对于铜绿微囊藻,情况要复杂的多。在 Burkert 等的研究中,只是在透析膜破裂的偶然事故中才出现了单细胞聚合形成的群体,但究竟是什么原因导致出现的这种群体形成现象,却很难作出合理的解释,因为无论在透析试验还是接触试验中微囊藻都没有形成多细胞群体。但是,在 Jang 等的研究中,采用大型蚤、蚤状蚤及多刺裸腹蚤 3 种浮游动物无论是直接还是间接作用于铜绿微囊藻,均出现了群体形成这种现象^[20],特别是在这个试验中由于枝角类培养滤液诱发铜绿微囊藻群体形成的成功,说明枝角类释放了能诱发群体形成的信息化学物质。另外,在其它一些藻类的群体诱发形成实验中,研究者也认为群体形成现象依赖于牧食性浮游动物释放的信息化学物质^[10,11,23,24]。

3 浮游动物诱发藻类群体形成的方式

对于单细胞藻类,当最近分裂的细胞产生的两个子细胞没有分离而又继续进行子细胞分裂,便形成了群体^[36]。另外,对于业已存在的单细胞个体,由于有些藻类能产生粘胶物质或浮游动物粪渣分泌物,也可能聚合形成几十个细胞,有时候甚至几百个细胞的大群体^[18]。来源于同一母细胞的细胞群体,由于是细胞分裂但不分离形成的,因而这种多细胞结构通常保持整齐稳定的排列,而一些群体的结构是不规则的任意排列,说明很可能是业已存在的细胞的聚合体。也就是说,群体形成可能有两种不同的方式,除了牧食性浮游动物释放的化学物质影响分裂细胞的正常分离而诱发群体形成外,由于这种信息化学物质诱发藻类分泌粘胶或浮游动物粪渣分泌物导致藻类聚合成群体也会出现^[18]。

在上述关于浮游动物的培养滤液诱发栅藻群体形成的实验室研究中,研究者都认为浮游动物释放的诱发性化学物质诱发的栅藻群体形成可能不是业已存在的单细胞的聚合,而是未分离的子细胞继续分裂的结果^[9~11,13,18,28],因为形成的栅藻群体大都排列规则。在 Burkert 等实验事故中偶然诱发出的铜绿微囊藻群体,细胞排列杂乱,很可能是单细胞聚合而成的结果,研究者发现这种诱发群体与取自湖泊中真正意义上的群体在形态差别很大^[17],推测实验室获得的细胞群体可能不是真正意义上的野外水华组成部分。另外,在 Jang 等^[20]的研究中以及作者初步试验观察,铜绿微囊藻诱发性群体的细胞排列确实不规则,是单细胞随机聚合而成的可能性很大。而 Wiltshire 等研究的角星鼓藻群体形成是由于搅动促进了粘性物质分泌而增强的细胞间粘合作用,应该是业已存在的单细胞真正意义上的聚合^[25]。

4 浮游动物诱发藻类群体形成的机制

为什么浮游动物牧食藻类的过程中会释放一些信息物质诱发藻类形成群体,是它们两者间协同进化最有趣的问题之一^[37,38],已成为生态学研究的热点^[39]。很多藻类相对于它们的捕食者都要小的多,且其生存水域通常都存在多种浮游动物^[40],这意味着一旦遭遇捕食者就不可能幸存,一种有效的反捕食方法就是增加个体大小。如果在遭遇捕食者之前就能觉察到捕食者的存在并产生相应的形态变化,从而降低被捕食风险,将是一种有效的防御策略^[9,16]。Hesson & Van Donk 发现^[16],当 8 细胞群体的比例很高时,个体大小为 1.75mm 的枝角类牧食速率降低 75%,反映出群体形成增加了牧食阻力。在其它研究中,小型枝角类摄食多细胞群体速率相对于单细胞而言受到抑制^[10,11,41,42]。同样,原生动动物遇到群体栅藻时会降低牧食的成功性^[43]。这些大型群体使得很多牧食者摄食困难,因为大于 45 μ m 的藻类一般枝角类均无法摄食^[44]。因此,群体形态能有效地减缓因牧食导致的种群数量下降。

竞争和捕食被看作是造成群落结构变动的主要选择压力,也是影响初级生产者和消费者种群最重要的生物因素,它们通常相互作用^[45]。而捕食会对个体生存产生强大的选择作用,通常比资源竞争要明显地导致更高的死亡,但为了维持种群延续及规模,每一种生物都必须在存活与获得资源两方面寻求最佳平衡。因此,植食性浮游动物分泌物诱发的藻类群体形成,可以解释为一种诱发性的防御策略^[7,14]。当浮游动物处于少量时,这些藻类种群就会以单细胞为主,相对增大与外界环境接触面积,便于获得更多资源;而当浮游动物牧食压力很大时,就会被诱发形成群体,形成群体后尽管在获得资源方面变得不利,但由于增大了浮游动物的牧食阻力,因而有利于种群的保存与延续。这种诱发性的防御,相对于固定防御而言,具有更明显的益处,不需要消耗很多代价来维持这种防御,只是在需要时才被诱发出来发挥作用^[46,47]。应该注意的是,藻类的反捕食防御方式有很多种^[48],包括细胞壁增厚^[49]、形成胶鞘或粘胶^[50,51]、刺^[52,53]以及产生或增强毒素^[10,54]等,形成群体的特点只是潜在的反捕食防御的方式之一^[55]。植食性浮游动物在牧食藻类过程中释放的利他素,诱发藻类形成群体,避免藻类被过度牧食,应该是长期协同进化的结果,具有重大进化意义。但是,有研究发现,栅藻在低温下,没有牧食者释放的化学触发物质也可形成群体^[56],表明栅藻形成群体也是一般性的越冬策略。在秋季,浮力较小的群体沉积于底泥中越冬^[57]。在这种情况下,群体形成可以看作季节性生活史的组成部分^[58]。因此,藻类群体的形成更可能是受营养、温度等理化因子以及来自牧食者释放的化学物质联合驱动的一种形态

变化^[59]。

5 问题与启示

尽管国外已经开展了很多浮游动物对藻类群体形成的研究,尚有很多问题需要进一步探索,如栅藻,浮游动物的牧食在栅藻不同生活史阶段对群体形成的贡献程度;不同植食性浮游动物与其牧食对象——不同藻类之间是否存在更加广泛的诱发群体形成关系,尚有大量的实验需要开展,来证实这种关系在整个水生态系统的重要性如何等等。不过,已有的这些工作为相关研究提供了一个思路,联系到我国大多数富营养化浅水湖泊面临的重大问题——蓝藻水华,其形成机理及防治的研究,实验室模拟研究水华形成显得相当重要。然而在我国浅水湖泊中常常形成有毒水华的铜绿微囊藻,在实验室条件下,尽管采取很多理化、营养等方法调控,生物量可以达到很大,却仍保持单细胞形态,难以形成类似野外水华藻类群体,很可能是由于实验室内缺乏在自然界中普遍存在的种间相互作用。国内科学界也注意到,关于蓝藻水华的暴发,目前大量的研究集中于营养盐对藻类的效应,而对生物学诱发机理研究深度还不够,至于浮游动物诱发藻类群体形成方面的研究,国内基本处于空白。在使用冬季太湖底泥(含有各种浮游动物)的培养滤液以及太湖浮游动物高峰期的湖水滤液均诱发出了纯培养的铜绿微囊藻形成群体,为最终室内模拟蓝藻水华的形成奠定了基础。在这里,作者大胆提出猜测,水华蓝藻的群体形成,可能就是在富营养化条件下藻类快速生长,加上浮游动物的牧食压力共同作用下联合驱动的结果,而这种群体形成很可能在积累到一定程度后,结合特定的气象水文等理化因子,就会聚集于水表“暴发”出肉眼可见的水华。因此,进行浮游动物的牧食作用对水华蓝藻早期群体形成的诱发效应研究不仅能加深对水华形成的全面认识,采取更加有针对性的控制措施有所帮助,而且对于进一步认识藻类的诱发性反牧食防御适应机制,揭示生态系统中生物之间的复杂关系也具有重要的理论意义,是值得在以后开展的工作。

References:

- [1] Herath G. Freshwater algal blooms and their control: comparison of the European and Australian experience. *Journal of Environmental Management*, 1997, **51**: 217~227.
- [2] Suzuki K, Tsuda A, Kiyosawa H, *et al.* Grazing impact of microzooplankton on a diatom bloom in a mesocosm as estimated by pigment-specific dilution technique. *Journal of Experimental Marine and Biology and Ecology*, 2002, **271**: 99~120.
- [3] Roberts R S. Hypertrophy, a consequence of development. *International Journal of Environmental Studies*, 1985, **12**: 72~89.
- [4] Jones G J. Cyanobacterial Research in Australia. *Australia Journal Marine and Freshwater Research*, 1994, **45**: 731~915.
- [5] Pizzolon L, Tracanna B, Prósperi C, *et al.* Cyanobacterial blooms in Argentinean inland waters. *Lakes & Reservoirs*, 1999, **4**: 101~105.
- [6] Landsberg J H. The effects of harmful algal blooms on aquatic organisms. *Reviews in Fisheries Science*, 2002, **10** (2): 113~390.
- [7] Bolch C J S, Blackburn S I. Isolation and purification of Australian isolates of the toxic cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* Kütz. *Journal of Applied Phycology*, 1996, **8**: 5~13.
- [8] Lei L M, Song L R, Liu Y D. Comparison of growth and toxin analysis in two phenotype *Microcystis aeruginosa*. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2001, **25**: 205~209.
- [9] Lampert W, Rothhaupt K O, Von Elert E. Chemical induction of colony formation in a green-alga (*Scenedesmus acutus*) by grazers (*Daphnia*). *Limnology and Oceanography*, 1994, **39** (7): 1543~1550.
- [10] Van Donk E, Lurling M, Lampert W. Consumer-induced changes in phytoplankton: inducibility, costs, benefits and the impact on grazers. In: Harvell, D. & Tollrian, R. Eds. *Consequences of Inducible Defenses for Population Biology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 1999.
- [11] Lüring M. *The smell of water: Grazer-induced colony formation in Scenedesmus*. Ph. D. Thesis, Agricultural University Wageningen, Wageningen, the Netherlands, 1999. 270.
- [12] Lüring M. Grazer-induced coenobial formation in clonal cultures of *Scenedesmus obliquus* (Chlorococcales, Chlorophyceae). *Journal of Phycology*, 1999, **35** (1): 19~23.
- [13] Canter-Lund H, Lund J W G. *Freshwater Algae: Their Microscopic World Explored*. Biopress Ltd., Bristol, United Kingdom, 1995, 360.
- [14] Trainor F R, Rowland H L, Lylis J C, *et al.* Some examples of polymorphism in algae. *Phycologia*, 1971, **10**: 113~119.
- [15] Mikheeva T M, Kruchkova H M. Morphological changes in *Chlamydomonas* sp and *Scenedesmus acuminatus* in the presence of zooplankton. *Botanica*, 1980, **5**: 60~63.
- [16] Hessen D O, Van Donk E. Morphological-changes in *Scenedesmus* induced by substances released from *Daphnia*. *Archiv für Hydrobiologie*, 1993, **127** (2): 129~140.
- [17] Lüring M. Effect of grazing-associated infochemicals on growth and morphological development in *Scenedesmus acutus* Meyen (Chlorophyceae). *Journal of Phycology*, 1998, **34**: 578~586.

- [18] Lürling M, Van Donk E. Morphological changes in *Scenedesmus* induced by infochemicals released in situ from zooplankton grazers. *Limnology and Oceanography*, 1997, **42** (4): 783~788.
- [19] Burkert U, Hyenstrand P, Drakare S, *et al.* Effects of the mixotrophic flagellate *Ochromonas* sp. on colony formation in *Microcystis aeruginosa*. *Aquatic Ecology*, 2001, **35**: 9~17.
- [20] Jang M H, Ha K, Joo G J, *et al.* Toxin production of cyanobacteria is increased by exposure to zooplankton. *Freshwater Biology*, 2003, **48**: 1540~1550.
- [21] Lynch M. Aphanizomenon blooms: Alternate control and cultivation by *Daphnia pulex*. In: Kerfoot W C ed. Evolution and ecology of zooplankton communities. *University Press of New England, Hanover*, 1980. 299~304.
- [22] Holm N P, Ganf G G, Shapiro J. Feeding and assimilation rates of *Daphnia pulex* fed *Aphanizomenon flos-aqua*. *Limnology and Oceanography*, 1983, **28**: 677~687.
- [23] Boraas M E, Seale D B, Boxhorn J E. Phagotrophy by a flagellate selects for colonial prey: A possible origin of multicellularity. *Evolutionary Ecology*, 1998, **12** (2): 153~164.
- [24] Yasumoto M, Ooi T, Takenori K, *et al.* Characterization of *Daphnia* kairomone inducing morphological change of green alga *Actinastrum* sp. *Tennen Yuki Kagobutsu Toronkai Keon Yoshishu*, 2000, **42**: 385~390.
- [25] Wiltshire K, Boersma M, Meyer B. Grazer-induced changes in the desmid *Staurastrum*. *Hydrobiologia*, 2003, **491**: 255~260.
- [26] Lürling M. Grazing-associated infochemicals induce colony formation in the green alga *Scenedesmus*. *Protist*, 2001, **152** (1): 7~16.
- [27] Von Elert E, Franck A. Colony formation in *Scenedesmus*: grazer-mediated release and chemical feature of the infochemical. *Journal of Plankton Research*, 1999, **21**: 789~804.
- [28] Lürling M. The effect of substances from different zooplankton species and fish on the induction of defensive morphology in the green alga *Scenedesmus obliquus*. *Journal of Plankton Research*, 2003, **25**(8): 979~989.
- [29] Lass S, Spaak P. Chemically induced anti-predator defences in plankton: a review. *Hydrobiologia*, 2003, **491**: 221~239.
- [30] Van Holthoorn F L, Van Beek T A, Lurling M, *et al.* Colony formation in *Scenedesmus*: a literature overview and further steps towards the chemical characterisation of the *Daphnia* kairomone. *Hydrobiologia*, 2003, **491**: 241~254.
- [31] Wolfe G V, Steinke M, Kirst G O. Grazing-activated chemical defence in a unicellular marine alga. *Nature*, 1997, **387**: 894~897.
- [32] Wiltshire K H, Lampert W. Urea excretion by *Daphnia*: a colony-inducing factor in *Scenedesmus*? *Limnology and Oceanography*, 1999, **44**: 1894~1903.
- [33] Kaler V L, Bulko O P, Reshetnikov V N, *et al.* Changes in the morphostructure of *Scenedesmus acutus* and culture growth rate induced by the exudate of primaryconsumer *Daphnia magna*. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2000, **47**: 698~705.
- [34] Von Elert E. Fatty acids released by *Daphnia*: do they induce colony formation in *Scenedesmus acutus*? *Verh. intnat. Verein. theor. angew. Limnol*, 2000, **27**: 2128~2131.
- [35] Lürling M, Von Elert E. Colony formation in *Scenedesmus*: no contribution of urea in induction by a lipophylic *Daphnia* exudate. *Limnology and Oceanography*, 2001, **46**: 1809~1813.
- [36] Trainor F R, Cain J, Shubert E. Morphology and nutrition of the colonial green alga *Scenedesmus*: 80 years later. *Botanical Review*, 1976, **42**: 5~25.
- [37] Havel J E. Predator-induced defenses: a review. In: Kerfoot W. C. & A. Sih, eds. Predation: Direct and Indirect Impacts on Aquatic Communities. *University Press, New England, Hanover*, 1987, 263~278.
- [38] Smetacek V. A watery arms race. *Nature*, 2001, **411**: 745.
- [39] Larsson P, Dodson S I. Chemical communication in planktonic animals. *Archiv fur Hydrobiologie*, 1993, **129**: 129~155.
- [40] Guo P Y, Shen H T, Liu A C, *et al.* The species composition, community structure and diversity of zooplankton in Changjiang estuary. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23**(5): 892~900.
- [41] Lürling M, Van Donk E. Zooplankton-induced unicellcolony transformation in *Scenedesmus acutus* and its effect on growth of herbivore *Daphnia*. *Oecologia*, 1996, **108**: 432~437.
- [42] Lürling M, De Lange H J, Van Donk E. Changes in food quality of the green alga *Scenedesmus* induced by *Daphnia* infochemicals: biochemical composition and morphology. *Freshwater Biology*, 1997, **38**: 619~628.
- [43] Grover J P. Effects of Si : P supply ratio, supply variability, and selective grazing in the plankton: An experiment with natural algal and protistan assemblage. *Limnology and Oceanography*, 1989, **34**: 349~367.
- [44] Porter K G. The plant-animal interface in freshwater ecosystems. *American Scientist*, 1977, **65**: 159~170.
- [45] Gurevitch J, Morrison J A, Hedges L V. The interaction between competition and predation: a meta-analysis of field experiments. *American Naturalist*, 2000, **155**: 435~453.

[46] Schlichting C D. Phenotypic integration and environmental change. *Bioscience*, 1989, **39**: 460~464.

[47] Clark C W, Harvell C D. Inducible defenses and the allocation of resources: A minimal model. *American Naturalist*, 1992, **139**:521~539.

[48] Lürling M, Van Donk E. Grazer-induced colony formation in *Scenedesmus*: are there costs to being colonial? *Oikos*, 2000, **88**: 111~118.

[49] Horn W. Phytoplankton losses due to zooplankton grazing in a drinking water reservoir. *International Review of Hydrobiology*, 1981, **66**: 787~810.

[50] Van Donk E, Hessen D O. Grazing resistance in nutrient-stressed phytoplankton. *Oecologia*, 1993, **93**: 508~511.

[51] Otten J H, Willemse M T M. First steps to periphyton. *Archiv fur Hydrobiologie*, 1988, **112**: 177~195.

[52] Trainor F R, Egan P F. The role of bristles in the distribution of a *Scenedesmus* (Chlorophyceae). *British Phycological Journal*, 1988, **23**: 135~141.

[53] Lürling M, Beekman W. Grazer-induced defenses in *Scenedesmus* (Chlorococcales, Chlorophyceae): coenobium and spine formation. *Phycologia*, 1999, **38**(5): 368~376.

[54] Boersma M, Vijverberg J. Possible toxic effects on *Daphnia* resulting from the green alga *Scenedesmus obliquus*. *Hydrobiologia*, 1995, **294**: 99~103.

[55] Lürling M. Phenotypic plasticity in the green algae *Desmodesmus* and *Scenedesmus* with special reference to the induction of defensive morphology. *Annales De Limnologie-International Journal of Limnology*, 2003, **39** (2): 85~101.

[56] Trainor F R. Cyclomorphosis in *Scenedesmus subspicatus* (Chlorococcales, Chlorophyta): stimulation of colony development at low temperature. *Phycologia*, 1993, **32**(6): 429~433.

[57] Dehning I, Tilzer M M. Survival of *Scenedesmus acuminatus* (Chlorophyceae) in darkness. *Journal of Phycology*, 1989, **25**: 509~515.

[58] Egan P F, Trainor F R. Low cell density: the unifying principle for unicell development in *Scenedesmus* (Chlorophyceae). *British Phycological Journal*, 1989, **24**: 271~283.

[59] Lürling M, Van Donk E. Grazer-induced colony formation in *Scenedesmus acutus* (Chlorophyceae): Ecomorph expression at different temperatures. *Journal of Phycology*, 1999, **35**: 1120~1126.

参考文献:

[8] 雷腊梅、宋立荣、刘永定. 铜绿微囊藻两种表型的生长生理特性及毒素组成比较分析. *水生生物学报*, 2001, **25**(3): 205~209.

[40] 郭沛涌、沈焕庭、刘阿成, 等. 长江河口浮游动物的种类组成、群落结构及多样性. *生态学报*, 2003, **23**(5): 892~900.