

Research Progress on Physiological and Ecological Effect of Freshwater Cyanobacterial Toxins to Zooplankton

Qinming Xie^{1,2}, Yanwei Zhang¹, Hedong Luo³

¹Fisheries College of Jimei University, Xiamen Fujian

²Modern Industry Technology Eel Engineering Research Center of Ministry of Education, Xiamen Fujian

³Disease Prevent and Control of Xiamen City, Xiamen Fujian

Email: *qmxie@jmu.edu.cn

Received: Nov. 28th, 2017; accepted: Dec. 13th, 2017; published: Dec. 20th, 2017

Abstract

The frequent occurrence of water bloom of harmful and toxic algae due to increasing water pollution attracts widely attention of environmental problem researchers in the whole world. Among all harmful freshwater algae, the known highest toxic alga and the widely polluted alga is blue-green alga. According to recent research papers about blue-green algae toxin in China and aboard, firstly, the toxic blue-green algae species was described briefly; secondly, the structure, the toxic physiological mechanism and the degradation ways-conditions of cyanobacterial toxins were integratively outlined; lastly, the research progress of physiological and ecological effect of blue algae toxin to freshwater zooplankton including rotifera, cladoceran, copepod and protozoan is especially discussed in this paper. In the same time, some suggestions about the future research direction of freshwater blue-algae toxin were proposed.

Keywords

Blue Algae, Cyanobacterial Toxins, Zooplankton, Rotifer, Cladocera, Copepod, Protozoan

淡水蓝藻毒素及其对浮游动物生理生态影响的研究进展

谢钦铭^{1,2*}, 张燕伟¹, 骆和东³

¹集美大学水产学院, 福建 厦门

²鳗鲡现代产业技术教育部工程研究中心, 福建 厦门

³厦门市疾病预防控制中心, 福建 厦门

*通讯作者。

摘要

当今世界水体污染加剧而引起有害有毒藻类水华的频繁发生,这已经成为全球相关研究者普遍关注的生态环境问题,在所有的有害淡水藻类中,已知毒性最高、污染范围最广的是蓝藻。本文结合近年来国内外关于蓝藻毒素的研究文献,首先论述了产毒的蓝藻种类,然后就淡水蓝藻毒素的结构、生理毒性机理和蓝藻毒素的降解方式与条件进行了较深入探讨,最后本文着重综述了蓝藻毒素对淡水浮游动物(轮虫、枝角类、桡足类和原生动物)生理生态影响的研究进展,同时就淡水蓝藻毒素的今后研究方向提出了一些建议。

关键词

蓝藻, 蓝藻毒素, 浮游动物, 轮虫, 枝角类, 桡足类, 原生动物

Copyright © 2017 by authors and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

随着人类社会的发展,生活性和工业性污染物对淡水水体污染日益加重,淡水水体富营养化现象突出,每年夏、秋季节在一些淡水湖泊、河流或水库中常可见到大规模的水华发生。淡水藻类水华导致水质恶化,产生异味,同时水中溶氧减少,生物多样性降低,而更严重的是许多藻类可以产生毒素,这些毒素对动物和人类有潜在的危害。世界上 25%~70% 的蓝藻水华污染可产生藻毒素, Geoffrey A. Codd (2000) 指出世界各地经常发生蓝藻毒素中毒事件,特别是淡水水体中的蓝藻毒素已成为全球性的环境问题[1]。许多学者对蓝藻毒素进行了多方面研究,涉及到其毒性机理及对水源、水生及沼生植物、水生动物等的影响。目前,有关藻毒素引起的野生动物、鱼类、水生生物以及家禽等中毒、死亡的报道很多,但对浮游动物的报道较少。本文结合现已发表的研究进展文献报道,从产生淡水藻毒素蓝藻种类、淡水藻毒素的结构及特性,以及淡水蓝藻毒素对浮游动物生态毒理学方面的影响进行较系统探讨。

2. 主要淡水产毒藻类及其主要毒素

在所有的淡水藻类中,已知毒性最高、污染范围最广的是蓝藻,其中可产生毒素的蓝藻主要有 5 种,即铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*)、水华鱼腥藻(*Anabaena flos-aquae*)、水华束丝藻(*Aphanizomenon flos-aquae*)、颤藻(*Oscillatoria agardhii*)、泡沫节球藻(*Nodularia spumigena*)。

2.1. 铜绿微囊藻

铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*)属于蓝藻门(Cyanophyta), 蓝藻纲(Cyanophyceae), 色球藻目(Chroococcales), 色球藻科(Chroococcaceae), 微囊藻属(*Microcystis*)。此藻多生长于湖泊池塘中,在温暖季节大量生长而形成水华。幼植物体为球形或长圆形的实心群体,后长成为网络状的中空囊状体,随后,

由于不断扩展，囊体破裂而形成网状胶群体。群体胶被透明无色。细胞球形或近球形，直径3~7 μm，蓝绿色，一般具伪空胞。铜绿微囊藻的主要次生代谢产物是微囊藻毒素(Microcystin, mcysts, mcs, MC)和脂多糖(lipopolysaccharides, LPS) [2]。

2.2. 水华鱼腥藻

水华鱼腥藻(*Anabaena flos-aquae*)属于蓝藻门(Cyanophyta)，蓝藻纲(Cyanophyceae)，段殖体目(Hormogonales)，念珠藻科(Nostocaceae)，鱼腥藻属(*Anabaena*)。藻丝单生或多数交织成胶质块，为湖泊中常见的漂浮种类，夏季常形成水华。水华鱼腥藻的次生代谢物为鱼腥藻毒素(类毒素)- α (anatoxin-a)、鱼腥藻毒素(类毒素)- α (s)(anatoxin-a(s))。

2.3. 水华束丝藻

水华束丝藻(*Aphanizomenon flos-aquae*)属于蓝藻门(Cyanophyta)，蓝藻纲(Cyanophyceae)，段殖体目(Hormogonales)，念珠藻科(Nostocaceae)，束丝藻属(*Aphanizomenon* Morr)。此藻藻丝集合成束状，少数单生。水华束丝藻的次生代谢物主要为束丝藻毒素(*Aphanizomenon* toxins)。

2.4. 阿氏颤藻

阿氏颤藻(*Oscillatoria agardhii*)属于蓝藻门(Cyanophyta)，蓝藻纲(Cyanophyceae)，段殖体目(Hormogonales)，颤藻科(Oscillatoriaceae)，颤藻属(*Oscillatoria* Vauch)。该藻植物体漂浮，单生或多条，丝体聚积呈束或皮状。阿氏颤藻的次生代谢产物为微囊藻毒素、脂多糖和鱼腥藻毒素(类毒素)- α (anatoxin-a)。

2.5. 泡沫节球藻

泡沫节球藻(*Nodularia spumigena*)属于蓝藻门(Cyanophyta)，蓝藻纲(Cyanophyceae)，段殖体目(Hormogonales)，念珠藻科(Nostocaceae)，节球藻属(*Nodularia* Mert)。该藻丝体缠绕形成胶质块状，或分散成丝体，单生，漂浮。泡沫节球藻的次生代谢产物是节球藻毒素(*Nodularia* toxins)。

3. 淡水藻毒素的种类及毒性

Carmichael W. W. (1992)指出淡水蓝藻毒素是蓝藻在自然界生存竞争中产生的一种次生代谢物质[3]。

3.1. 微囊藻毒素(*Microcystis* toxins, MCs)

微囊藻可能是危害最严重的有毒蓝藻，它常在富营养化的浅湖泊或池塘中大量发生。Hughes 等(1958)首次从加拿大安大略省的 Little Rideau 湖中形成的水花中分离到了有毒性的铜绿微囊藻 NRC-1 品系，同时从中分离出了一种被称为“快速致死因子”(又称微囊藻毒素 microcystin, MC)的毒素[4]。后来 Sivonen (1996)的研究发现微囊藻毒素是一组环状七肽，一般结构为环(D-Ala-X-D-MeAsp/D-Asp-Z-Adda-D-Glu-Mdha/Dha)，相对分子质量约为 1000 [5]。Hitzfeld 等(2000)发现 MeAsp 为 D-赤- β -甲基天冬氨酸，Adda 为(2 s, 3 s, 8 s, 9 s)-3-氨基-9-甲氧基-2, 6, 8-三甲基-10-苯基-4, 6-二稀酸，Mdha 为 N-甲基脱氢丙氨酸，Dha 为脱氢丙氨酸，X、Z 为两种可变的 L-氨基酸，由于 X、Z 的不同以及 Asp 和 Dha 的甲基化和去甲基化可形成多种微囊藻毒素，到目前为止已发现 60 多种微囊藻毒素[6]。Fawell J. K. 等(1996)发现微囊藻毒素含量较多，存在较普遍，毒性较大的是 LR、RR 和 YR，其中 L、R、Y 分别代表 Leu、Arg 和 Tyr。该毒素主要存在于微囊藻和阿氏颤藻等造的藻细胞中，另外还有研究表明[7] [8]，藻细胞死亡解体后，藻体仍会不断有藻毒素如 MC-LR 释放到水体中，对水源造成危害；同时藻细胞的死亡会导致水中耗氧增加，

即水体含氧量迅速下降，藻细胞的分解也会释放氨氮，从而威胁水生动物的生存。

3.2. 鱼腥藻毒素(Anatoxins)

鱼腥藻毒素是一种神经毒素，主要从鱼腥藻、颤藻、束丝藻、微囊藻等中可以分离出。Cook W. O. (1988)指出到目前为止，已发现水华鱼腥藻能产生 6 种鱼腥藻毒(anatoxins) [9]: AnTX-a (鱼腥藻毒素-a)、AnTX³/b、AnTX³/d、AnTX-a(s) (鱼腥藻毒素-a(s))、AnTX-b(s)、homoAnTX-a (高鱼腥藻毒素-a)。Milena B. (1994)报道了 AnTX-a (鱼腥藻毒素-a) 和 AnTX-a(s) (鱼腥藻毒素-a(s)) 研究的相对比较深入 [10]。AnTX-a(s) 主要从水华鱼腥藻中分离出，是一种低分子量生物碱，结构为带鸟嘌呤的有机磷酸酯，为极性物质，可溶于水、乙醇、甲醇，不易通过血脑屏障，是一种胆碱酯酶的抑制剂，与乙酰胆碱受体结合后可使肌肉因过度兴奋而痉挛。Carmichael W. W. (1994)指出 AnTX-a (鱼腥藻毒素-a) 是一种低分子质量的生物碱，相对分子质量为 165，该毒素是神经递质乙酰胆碱的类似物，它可与乙酰胆碱受体结合，但乙酰胆碱酯酶或真核生物中的任何酶均不能降解它。AnTX-a 与乙酰胆碱受体结合后可使肌肉因过度兴奋而痉挛，从而使动物呼吸系统因窒息而死亡 [11]。

3.3. 束丝藻毒素(Aphanizomenon toxins)

束丝藻毒素是一种神经毒素，Shimizu (1978) 证实此毒素组分为石房蛤毒素(saxitoxin) [12]，是一种四氢嘌呤生物碱，毒性极强。其毒理作用是使细胞膜上的钠通道关闭，抑制动作电位的产生，使乙酰胆碱不能释放，从而导致神经麻痹。

3.4. 节球藻毒素(Nodularin)

节球藻毒素是一组环状五肽，一般结构为环(D-MeAsp/D-Asp-L-Arg-Adda-D-Glu-Mdhb)，其中 Mdhb 为 N-甲基脱氢- α -氨基丁酸，其相对分子质量为 824，主要存在于泡沫节球藻中 [5]。Nicole Meili 等(2016) 研究报道 [13]，节球藻毒素的毒性作用机理仍然不甚了解，但这种毒素会诱发肿瘤坏死因子，激活细胞分裂素与蛋白激酶，并使内质网受压迫。

3.5. 其它藻毒素——脂多糖(Lipopolysaccharide, LPS)

脂多糖内毒素是蓝藻细胞壁的组成部分，目前已从裂须藻、颤藻、鱼腥藻和微囊藻中分离到，其主要由脂 A、核心寡糖和 O 特异多糖组成 [5]。须要指出的是，蓝藻脂多糖内毒素的脂 A 与格兰氏阴性细菌的脂多糖不完全相同，脂多糖的种类更多，而且往往含有少量的磷酸。Calafat J. 等(2000) 的研究指出 [14] 脂多糖内毒素可激活单核/巨噬细胞、肝 Kupfer 细胞、血管内皮细胞等，并诱生一些炎性细胞因子及氧离子自由基等化学介质的释放，诱发全身炎症反应综合征(包括感染性休克)和肝脏等组织器官的严重损伤。Lindsay J. 等(2006) 报道了 [15] 脂多糖能减轻微囊藻毒素 MC-LR 对枝角类的毒害作用，即脂多糖的存在可使摄食的浮游动物有一定的保护功能。

由以上分析可以看出，淡水藻类毒素基本可归结为三种类型：第一类是作用于肝脏的多肽肝毒素，微囊藻毒素(*Microcystis* toxins)、节球藻毒素(nodularin)等；第二类作用于神经系统的神经毒素，AnTX-a (鱼腥藻毒素-a)、AnTX-a(s) (鱼腥藻毒素-a(s)) 和束丝藻毒素(Aphanizomenon toxins) 等；第三类就是位于细胞壁外层的脂多糖内毒素。

4. 淡水藻毒素的降解方式与条件

关于淡水藻毒素的降解方式与条件的研究，目前针对微囊藻毒素(Microcystic toxins)、AnTX-a (鱼腥藻毒素-a)、AnTX-a(s) (鱼腥藻毒素-a(s)) 研究报道相对较多，而对其他藻毒素降解的研究尚未见有报道。

4.1. 微囊藻毒素降解方式与条件

Duy T. N. (2000)指出[16] MCs 性质稳定, 具有水溶性和耐热性; MC 极易溶于水, 在水中的溶解度>1 g/L, 不易沉淀或被吸附于沉淀物和悬浮颗粒物中, MCs 耐高温, 加热煮沸(水浴 100°C, 30 min)后不失活, 不挥发, 抗 pH 变化, 可溶于甲醇或丙酮。

何振荣等(1989)报道[17]微囊藻的毒性会随着季节更替而变化, MCs 在水体中的稳定时间与水体的特征有关, 在自然水库水中低浓度 MC-LR (10 μg/L)不到 1 个星期即发生初级降解, 而在去离子水中超过 27 天毒素依旧很稳定。毒素在消毒的水库中可保持稳定 12 天, 在自然水库水中其不稳定性是由于生物降解通过 Adda 旁链的修饰而灭活这一机制实现。在色素存在的情况下, MCs 可被迅速降解, 活性降低。此外, 纯化的 MCs 在阳光照射下依然保持其稳定性, 但当暴露在紫外线时即可被水解或发生化学异构和化学键合反应而使毒性丧失, 其半衰期是 10 d, 当紫外线波长接近其吸收峰周围(即 238~254 nm), MCs 被迅速地降解[6]。

4.2. 鱼腥藻毒素降解方式与条件

在无光条件下, 其降解为非光化学作用, 只有 pH > 9 时, 才能降解。在水体中加入 Cu²⁺或 Fe³⁺可加快其降解, 非光化学降解的半减期长达几天。由于上述特点, 若水面没有风或水流不强时, 光解作用是一个重要的天然解毒途径, 另外也可在水体中投放硫酸铜加快 AnTX-a (鱼腥藻毒素-a)的降解[6]。

5. 淡水藻毒素对浮游动物的影响

5.1. 淡水蓝藻毒素对轮虫的影响

国内外关于有毒蓝藻对轮虫的生态毒理研究报道主要集中在通过给轮虫直接喂食铜绿微囊藻, 以观察有毒蓝藻对轮虫的影响。Rothaupt (1991) [18]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。因此蓝藻毒素生态效应的研究主要集中在铜绿微囊藻对不同轮虫生理的影响方面, 且现有研究多集中在铜绿微囊藻对淡水标准测试生物萼花臂尾轮虫(*B. calyciflorus*)的影响上, 对其他种类的研究较为欠缺。如 Starkweather Peter (1987) [19], 杨州等(2005) [20], 耿红(2006) [21], Lürling M 等(2006) [22], Geng Hong 等(2006, 2008) [23] [24], Alejandro Federico (2009) [25], Silvaspares (2010) [26], Chen Weimin (2011) [27], Zhang Xiong 等(2012) [28]就铜绿微囊藻对萼花臂尾轮虫的取食影响进行了研究, 所得结论大致相同, 即高浓度微囊藻对萼花臂尾轮虫的种群生长具有明显抑制作用, 但也有细微差别, 如耿红[21]和 Lürling [22]的研究结果就不尽相同, 前者的研究结果显示, 显示低浓度铜绿微囊藻(10⁴ cells/mL 和 10⁵ 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(10⁶ 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, 谢钦铭等(2016) [29]研究了铜绿微囊藻对褶皱臂尾轮虫种群也存在类似的抑制作用。后者则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。

直接以有毒藻的次生代谢产物为材料研究藻毒素对轮虫的影响的报道不多。Gilbert 报道了[30]产生神经生物碱毒素——鱼腥藻毒素-a(anatoxin-a)的水华束丝藻能抑制萼花臂尾轮虫的繁殖, 0.5 mg/mL 藻干重即出现抑制作用, 虽然轮虫对溶解的毒素不敏感, 但由于能够有效摄入丝状物, 萼花臂尾轮虫可能是对蓝藻较为易感的动物。陈艳等[31]用毒素纯度为 12%微囊藻毒素(MC-LR)对褶皱臂尾轮虫的急性毒性表

明, MC-LR 对轮虫 24 h 的半致死浓度 LC₅₀ 为 124.87 mg/mL, 轮虫对 MC-LR 有较强的耐受能力, MC-LR 能降低轮虫的生命周期、繁殖和种群增长率, 并能诱导轮虫雄性个体的发生。

5.2. 淡水蓝藻毒素对枝角类的影响

目前, 在上述淡水藻毒素中, 铜绿微囊藻毒素对枝角类的生长和繁殖方面的报道比较多。Reinikainen M.等(1994) [32] 报道了高浓度的铜绿微囊藻对蚤状溞(*Daphnia pulex*)的生长有明显的抑制作用, Hanazato T 等(1984) [33] 报道了铜绿微囊藻对裸腹溞的繁殖有明显的抑制作用, 而李效宇等(1996)研究也显示有毒铜绿微囊藻不仅明显延缓大型溞(*Daphnia magna*)的生长, 而且阻碍虫体的怀卵和发育, 并造成幼体产出困难, 导致大型溞死亡率升高; 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[34]。何家莞等[35]的研究结果也表明微囊藻的无毒藻株虽然没有表现出对大型溞明显的毒害作用, 但导致其生长缓慢、不怀卵。另外, 铜绿微囊藻的另一种次生代谢产物——脂多糖对枝角类也有一定的保护作用, 如 Lindsay 等[13]将大型溞和盔型透明溞(*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 的半致死浓度 LC₅₀。这说明在研究自然环境中蓝藻对动物的毒性时, 需要考虑到其他蓝藻次生产物对毒理效应的干扰作用。

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, 小型枝角类难以摄取大的群体蓝藻, 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。DeMott [36]的室内试验研究结果表明 MC-LR 纯毒素对枝角类浮游动物多蚤溞(*Daphnia pulicaria*), 透明溞(*Daphnia hyalina*), 蚤状溞(*Daphnia pulex*)和 *Daphnia birgei* 的 48 h 半致死浓度 LC₅₀ 分别为 21.4, 11.6, 9.6 和 1.0 μg/mL。Nandini S.等(1986, 1998) [37] [38] 也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。

综上所述, 关于微囊藻对枝角类的毒性的影响国内外学者均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。微囊藻对枝角类的影响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。对方面的研究也从单纯测试微囊藻对枝角类在生长和繁殖等方面的毒性效应, 发展到测试微囊藻对枝角类种群与群落结构水平上的影响、以及微囊藻毒素在食物链积累效应(耐受性或抗性的发展)等¹更深层次的研讨。

5.3. 淡水蓝藻毒素对淡水桡足类的影响

关于藻毒素对桡足类的影响, 对海水桡足类的研究要多于淡水桡足类, 但研究重点放在藻毒素对桡足类种群生长的影响。Ger Kemal Ali (2009, 2010, 2011)等[39] [40] [41]报道了桡足类取食含 MCs 的藻类的毒素积累效果, 从而对桡足类生长有一定的抑制作用, 又如 Watanabe [42]等报道 MC 可在桡足类动物构成的浮游动物种群中积累, 其富集 75~1387 μg/g 干重, 在浮游动物种群中的最高毒素含量是微囊藻种群内毒素含量的 2 倍之多, 这一结果也说明桡足类对 MCs 的适应性要高于枝角类和轮虫。谢钦铭等(2016)则报道了[43] 0.6 × 10⁶ 个/ml 密度的铜绿微囊藻会显著地减少胸刺水蚤的抱卵数, 抑制卵的孵化率, 导致整个种群繁殖率明显下降。

5.4. 淡水蓝藻毒素对原生动物的影响

目前对淡水蓝藻毒素对原生动物的生理生态影响方面的研究报道极少, 由于大多数原生动物可以捕食蓝藻, 故只有水华暴发时高密度的蓝藻才对原生动物的生长有显著抑制作用, 如刘河川[44]等人的研究结果表明在铜绿微囊藻细胞浓度(大于 9 × 10⁹ 个/L)条件下, 该藻对眼虫和草履虫都显示出较强的抑制作用; 较低藻细胞密度下, 抑制作用减弱; 不同种类的原生动物受抑制程度并不一致, 如草履虫有较强的适应能力, 可以在较高的铜绿微囊藻密度下生存, 绿眼虫的适应能力最弱。

6. 结语

综上所述，国内外目前对淡水蓝藻毒素的研究多集中在铜绿微囊藻毒素上，而对该毒素的研究又大多数是将铜绿微囊藻加入浮游动物的生活环境中，观察其对浮游生物种群生长的影响[45] [46] [47]，也有文献报道了铜绿微囊藻对浮游动物的滤食率的研究[48] [49]，而以粗提的藻毒素直接加入浮游动物生活环境中的研究相对较少。但对于其他藻毒素，如鱼腥藻毒素、束丝藻毒素、节球藻毒素等对浮游动物影响的报道极少。

在研究微囊藻毒素的报道中均表明：高浓度的铜绿微囊藻对轮虫、枝角类、桡足类和原生动物的种群生长和繁殖均具有明显的抑制作用，淡水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、抑制浮游动物生长和繁殖、降低浮游动物的摄食率等，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。微囊藻毒素是造成有毒微囊藻对滤食性无脊椎动物以及一些脊椎动物毒性作用的主要毒素，在微囊藻毒素中毒性最强的是微囊藻毒素-LR。

值得注意的是：许多淡水蓝藻对浮游动物的毒性作用包括引发浮游动物死亡率的增加、使得浮游动物的繁殖后代个体数的减少等，然而并非所有淡水蓝藻种类在任何时间、在其个体或种群增长的任何阶段都能或都会产生有毒的次生物质[50]，况且有的淡水蓝藻种类根据其能否产毒而分为产毒株系和不产毒株系，Shimizu Yuzuru (2003)指出[51]在自然水体中有毒和无毒的蓝藻种类的株系往往是共存于同一水体的。例如在微囊藻属中，Bartolomé 等(2013)报道了[52]一些蓝藻类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，微囊藻的不同种类之间以及同种的不同株系之间的毒性强度都存在较大差异。

为了控制水体污染导致的蓝藻水华，作者建议应适当加强水体污染物对淡水藻毒素产生机理的分子水平研究，以及在生态渔业研究中加强这几种淡水藻毒素在食物链传递中的研究。如在吞食被有毒蓝藻污染后的饵料生物(原生动物、轮虫、枝角类和桡足类)的其上一级食物链——鱼虾幼体的各项生理变化的研究。对于原生动物研究的重点还应放在其对有毒蓝藻的吞噬、降解方面，这对如何控制蓝藻水华污染及污染评估机制的建立具有一定得参考价值。

基金项目

福建省科技厅项目“花鳗鲡低碳养殖产业化关键技术研发与示范”(项目编号：2016N3002)；福建省高校产学研重大项目“美洲鳗鲡工厂化循环水养殖技术集成创新与示范”(项目编号：2016N5009)；福建省自然科学基金项目“复合污染物胁迫藻毒素产生及食物链传递机理研究”(项目编号：2013J01136)和厦门市科技计划指导项目“饮用水源中微囊藻毒素预警监测机制的研究”(项目编号：Z2011S0471)，福建省教育厅项目“复合污染物诱发藻毒素在食物链传递机理的研究”(项目编号：JA13176)。鳗鲡现代产业技术教育部工程研究中心开放课题(项目编号：RE201603)。

参考文献 (References)

- [1] Codd, G.A. (2000) Cyanobacterial Toxins, the Perception of Water Quality and the Prioritization of Eutrophication Control. *Ecological Engineering*, **16**, 51-60. [https://doi.org/10.1016/S0925-8574\(00\)00089-6](https://doi.org/10.1016/S0925-8574(00)00089-6)
- [2] 丁笑生, 李效宇. 微囊藻毒素的研究进展[J]. 水产科学, 2004, 23(12): 42.
- [3] Carmichael, W.W. (1992) Cyanobacteria Secondary Metabolites: The Cyanotoxins. *Journal of Applied Bacteriology*, **72**, 445-459. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.1992.tb01858.x>
- [4] Hughes, E.O., Gorham, P.R. and Zehnder, A. (1958) Toxicity of a Unialgal Culture of *Microcystis Aeruginosa*. *Canadian Journal of Microbiology*, **4**, 225-236. <https://doi.org/10.1139/m58-024>
- [5] Sivonen, K. (1996) Cyanobacterial Toxins and Toxin Production. *Phycologia*, **35**, 12-24. <https://doi.org/10.2216/0031-8884-35-6S-12.1>

- [6] Hitzfeld, B.C., Hogers, J. and Dierich, D.R. (2000) Cyanobacterial Toxins: Removal during Drinking Water Treatment, and Human Risk Assessment. *Environmental Health Perspectives*, **108**, 113-122. <https://doi.org/10.1289/ehp.00108s1113>
- [7] Zhang, H.T., Dan, Y.B., Adams, C.D., Shi, H.L., Ma, Y.F. and Eichholz, T. (2017) Effect of Oxidant Demand on the Release and Degradation of Microcystin-LR from *Microcystis aeruginosa* during Oxidation. *Chemosphere*, **181**, 562-568. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2017.04.120>
- [8] Ma, M., Liu, R.P., Liu, H.J. and Qu, J.H. (2012) Chlorination of *Microcystis aeruginosa* Suspension: Cell Lysis, Toxin Release and Degradation. *Journal of Hazardous Materials*, **217-218**, 279-285. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2012.03.030>
- [9] Cook, W.O., Beasley, V.R., Dahlem, A.M., et al. (1988) Comparison of Effects of Anatoxin-a(s) and Paraoxon, Phyostigmine and Pyridostigmine on Mouse Brain Cholinesterase Activity. *Toxicology*, **26**, 750-753. [https://doi.org/10.1016/0041-0101\(88\)90282-6](https://doi.org/10.1016/0041-0101(88)90282-6)
- [10] Milena, B., Danilo, A.B., Elio, P., et al. (1994) Anatoxin-a and a Previously Unknown Toxin in *Anabaena plantonica* from Blooms Found in Lake Mulargia (Italy). *Toxicology*, **32**, 369-373. [https://doi.org/10.1016/0041-0101\(94\)90089-2](https://doi.org/10.1016/0041-0101(94)90089-2)
- [11] Carmichael, W.W. (1994) The Toxins of Cyanobacteria. *Scientific American*, **270**, 78-86. <https://doi.org/10.1038/scientificamerican0194-78>
- [12] Shimizu, Y., Hsu, C., Fallon, W.E., Oshima, Y., Miura, I. and Nakanishi, K. (1978) Structure of Neosaxitoxin. *Journal of the American Chemical Society*, **100**, 6791-6793. <https://doi.org/10.1021/ja00489a060>
- [13] Meili, N., Christen, V. and Fent, K. (2016) Nodularin Induces Tumor Necrosis Factor-Alpha and Mitogen-Activated Protein Kinases (MAPK) and Leads to Induction of Endoplasmic Reticulum Stress. *Toxicology and Applied Pharmacology*, **300**, 25-33. <https://doi.org/10.1016/j.taap.2016.03.014>
- [14] Calafat, J., Janssen, H., Knol, E.F., et al. (2000) The Bactericidal/Permeability-increasing Protein (BPI) Is Membrane-Associated in Azurophil Granules of Human Neutrophils, and Relocation Occurs Upon Cellular Activation. *APMIS*, **108**, 201-208. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0463.2000.d01-45.x>
- [15] Lindsay, J., Metcalf, J.S. and Codd, G.A. (2006) Protection against the Toxicity of Microcystin-LR and Cylindrospermopsin *Artemia salina* and *Daphnia* sp. by Pre-Treatment with Cyano-Bacterial Lipopolysaccharide (LPS). *Toxicology*, **48**, 995-1001. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2006.07.036>
- [16] Duy, T.N., et al. (2000) Toxicology and Risk Assessment of Freshwater Cyanobacterial (Blue-Green Algae)toxin in Water. *Reviews of Environmental Contamination and Toxicology*, **163**, 113-185.
- [17] 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): 1920-1940.
- [18] Rothaupt, K.O. (1991) The Influence of Toxic and Filamentous Bluegreen Algae on Feeding and Population Growth of the Rotifer *Brachionus rubens*. *Hydrobiologia*, **76**, 67-72.
- [19] Starkweather, P.L. and Kellar, P.E. (1987) Combined Influences of Particulate and Dissolved Factors in the Toxicity of *Microcystis aeruginosa* (NRC-SS-17) to the Rotifer *Brachionus calyciflorus*. *Hydrobiologia*, **147**, 375-378. <https://doi.org/10.1007/BF00025767>
- [20] 杨州, 孔繁翔, 史小丽, 杨家新. 莼花臂尾轮虫培养滤液对铜绿微囊藻, 斜生栅藻和小球藻群体形成及生长的影响[J]. 应用生态学报, 2005, 16(6): 1138-1141.
- [21] 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]: [博士学位论文]. 武汉: 中国科学院水生生物研究所, 2006.
- [22] Lürling, M. and Beekman, W. (2006) Influence of Food-Type on the Population Growth Rate of the Rotifer *Brachionus calyciflorus* in Shortchronic Assays. *Acta Zoologica Sinica*, **52**, 70-78.
- [23] Geng, H., Xie, P. and Xu, J. (2006) Effect of Toxic *Microcystis aeruginosa* PCC7820 in Combination with a Green Alga on the Experimental Population of *Brachionus calyciflorus* and *B. Rubens*. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, **76**, 963-969. <https://doi.org/10.1007/s00128-006-1012-0>
- [24] Hong, G. and Xie, P. (2008) Experimental Studies on the Effects of Toxic *Microcystis aeruginosa* PCC7820 on the Survival and Reproduction of Two Freshwater Rotifers *Brachionus calyciflorus* and *B. rubens*. *Ecotoxicology*, **17**, 709-715. <https://doi.org/10.1007/s10646-008-0219-8>
- [25] Alejandro Federico, A.-M., Rocio, F., Sarma, S.S.S. and Nandini, S. (2009) Effect of Mixed Toxic Diets (*Microcystis* and *Chlorella*) on the Rotifers *Brachionus calyciflorus* and *Brachionus havanaensis* Cultured Alone and Together. *Limnologica*, **39**, 302-305. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2009.06.002>
- [26] Silvaspares, M.C. (2010) Responses of the Rotifer *Brachionus calyciflorus* to Two Tropical Toxic Cyanobacteria (*Cylindrospermopsis raciborskii* and *Microcystis aeruginosa*) in Pure and Mixed Diets with Green Algae. *Journal of Plankton Research*, **32**, 999-1008. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbq042>

- [27] Chen, W., Hao, L., Zhang, Q. and Dai, S. (2011) Effects of Nitrite and Toxic *Microcystis Aeruginosa* PCC7806 on the Growth of Freshwater Rotifer *Brachionus Calyciflorus*. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, **86**, 263-267. <https://doi.org/10.1007/s00128-011-0208-0>
- [28] Zhang, X. and Geng, H. (2012) Effect of *Microcystis aeruginosa* on the Rotifer *Brachionus calyciflorus* at Different Temperatures. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, **88**, 20-24. <https://doi.org/10.1007/s00128-011-0450-5>
- [29] 谢钦铭, 骆和东, 魏施, 江兴龙, 林伟彬. 铜绿微囊藻毒对褶皱臂尾轮虫种群生长的影响[J]. 安徽农业科学, 2016, 44(35): 11-13, 72.
- [30] Gilbert, J.J. (1994) Susceptibility of Planktonic Rotifers to a Toxic Strain of *Anabaena flos-aquae*. *Limnology and Oceanography*, **39**, 1286-1297. <https://doi.org/10.4319/lo.1994.39.6.1286>
- [31] 陈艳. 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.
- [32] Reinikainen, M., Ketola, M. and Walls, M. (1994) Effects of the Concentrations of Toxic *Microcystis aeruginosa* and an Alternative Food on the Survival of *Daphnia pulex*. *Limnology and Oceanography*, **9**, 424-432. <https://doi.org/10.4319/lo.1994.39.2.0424>
- [33] Hanazato, T. and Yasuno, M. (1984) Growth, Reproduction and Assimilation of *Moina macrocopa* Fed on Microcysts and/or Chlorella. *Japanese Journal of Ecology*, **34**, 195-202.
- [34] 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.
- [35] 何家菀, 何振荣, 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.
- [36] DeMott, W.R., Zhang, Q.X. and Carmichael, W.W. (1991) Effects of Toxic Cyanobacteria and Purified Toxins on the Survival and Feeding of a Copepod and Three Species of Daphnia. *Limnology and Oceanography*, **36**, 1346-1357. <https://doi.org/10.4319/lo.1991.36.7.1346>
- [37] Nizan, S., Dimentman, C. and Shilo, M. (1986) Acute Toxic Effects of the Cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* on *Daphnia magna*. *Limnology and Oceanography*, **31**, 497-502. <https://doi.org/10.4319/lo.1986.31.3.0497>
- [38] Nandini, S. and Rao, T.R. (1998) Somatic and Population Growth in Selected Cladoceran and Rotifer Species Offered the Cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* as Food. *Aquatic Ecology*, **31**, 283-298. <https://doi.org/10.1023/A:1009940127959>
- [39] Ger Kemal, A., Swee, J.T. and Goldman, C.R. (2009) Microcystin-LR Toxicity on Dominant Copepods *Eurytemora affinis* and *Pseudodiaptomus forbesi* of the Upper San Francisco Estuary. *Science of the Total Environment*, **407**, 4852-4857. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2009.05.043>
- [40] Ger Kemal, A., Swee, J.T., Baxa, D.V., Lesmeister, S. and Charles, R.G. (2010) The Effects of Dietary *Microcystis aeruginosa* and Microcystin on the Copepods of the Upper San Francisco Estuary. *Freshwater Biology*, **55**, 1548-1559. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02367.x>
- [41] Ger Kemal, A., Panosso, R. and Lürling, M. (2011) Consequences of Acclimation to Microcystis on the Selective Feeding Behavior of the Calanoid Copepod *Eudiaptomus gracilis*. *Limnology and Oceanography*, **56**, 2103-2114. <https://doi.org/10.4319/lo.2011.56.6.2103>
- [42] Watanabe, M., Kaya, K. and Takamura, N. (1992) Fate of the Toxic Cyclic Heptapeptides, the Microcystins, from Blooms of *Microcystis*(Cyanobacterial) in a Hypertrophic Lake. *Phycel*, **28**, 761-767. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1992.00761.x>
- [43] 谢钦铭, 骆和东, 林伟彬, 魏施. 铜绿微囊藻对胸刺水蚤种群生长与繁殖的影响[J]. 农业科学, 2016, 6(6): 210-217.
- [44] 刘河川, 等. 铜绿微囊藻对浮游动物生长繁殖的影响[J]. 信阳师范学院学报(自然科学版), 2004, 17(4): 437-439.
- [45] Ka, S., Mendoza-Vera, J.M., Bouvy, M., Champalbert, G., N'Gom-Ka, R. and Pagano, M. (2012) Can Tropical Freshwater Zooplankton Graze Efficiently on Cyanobacteria? *Hydrobiologia*, **679**, 119-138. <https://doi.org/10.1007/s10750-011-0860-8>
- [46] Chakraborty, S., Bhattacharya, S., Feudel, U. and Chattopadhyay, J. (2012) The Role of Avoidance by Zooplankton for Survival and Dominance of Toxic Phytoplankton. *Ecological Complexity*, **11**, 144-153. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2012.05.006>
- [47] 谢钦铭, 张燕伟, 孔江红. 铜绿微囊藻通过食物链对红鲤肝和鳃组织的影响[J]. 集美大学学报(自然科学版), 2011, 16(6): 407-412.
- [48] Lampert, W. (1982) Further Studies on the Inhibitory Effect of the Toxic Blue-Green *Microcystis aeruginosa* on the Filtering Rate of Zooplankton. *Archiv für Hydrobiologie*, **95**, 207-220.
- [49] Freitas, E.C., Pinheiro, C., Rocha, O. and Loureiro, S. (2014) Can Mixtures of Cyanotoxins Represent a Risk to the Zooplankton? The Case Study of *Daphnia magna* Straus Exposed to Hepatotoxic and Neurotoxic Cyanobacterial Extracts. *Harmful Algae*, **31**, 143-152. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2013.11.004>

-
- [50] Burja Adam, M., Banaigs, B., Abou-Mansour, E., et al. (2001) Marine Cyanobacteria—A Profile Source of Natural Products. *Tetrahedron*, **57**, 9347-9371. [https://doi.org/10.1016/S0040-4020\(01\)00931-0](https://doi.org/10.1016/S0040-4020(01)00931-0)
 - [51] Shimizu, Y. (2003) Microalgal Metabolites. *Current Opinion in Microbiology*, **6**, 236-243. [https://doi.org/10.1016/S1369-5274\(03\)00064-X](https://doi.org/10.1016/S1369-5274(03)00064-X)
 - [52] Bartolomé D'ors, A. and Sánchez-Fortún, M.C. (2013) Toxic Risk Associated with Sporadic Occurrences of *Microcystis aeruginosa* Blooms from Tidal Rivers in Marine and Estuarine Ecosystems and Its Impact on *Artemia franciscana* Nauplii Populations. *Chemosphere*, **90**, 2187-2192. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2012.11.029>

Hans 汉斯

知网检索的两种方式：

1. 打开知网首页 <http://kns.cnki.net/kns/brief/result.aspx?dbPrefix=WWJD>
下拉列表框选择：[ISSN]，输入期刊 ISSN：2373-1443，即可查询
2. 打开知网首页 <http://cnki.net/>
左侧“国际文献总库”进入，输入文章标题，即可查询

投稿请点击：<http://www.hanspub.org/Submission.aspx>
期刊邮箱：ojfr@hanspub.org