

## 微囊藻群体形成影响因子及机理

董静<sup>1</sup> 李根保<sup>2</sup>

(1. 河南师范大学水产学院, 新乡 453007; 2. 中国科学院水生生物研究所, 淡水生态与生物技术国家重点实验室, 武汉 430072)

**摘要:** 富营养化导致的湖泊、水库蓝藻水华带来了一系列环境和生态问题。微囊藻群体形成, 在水体表面的聚集是形成水华的重要策略之一。微囊藻群体形成有效抵御了草食性动物摄食、病毒、细菌的侵害, 耐受不良环境因子(紫外辐射、高光强、重金属等)能力显著增强。文章探讨了野外微囊藻群体占优势的机制并综述了影响微囊藻群体形成的外源因子及作用机理, 包括非生物因子(营养、温度、光照、重金属、微囊藻毒素、乙醛酸)、生物因子(草食性动物、细菌、鱼类、藻类)。基于现有研究, 本综述还对未来研究进行展望: (1)非生物因子与生物因子协同效应对藻类形态影响研究; (2)人类活动对浮游藻类形态及动态的影响研究; (3)藻类形态对沉水植物的响应在未来淡水生态系统修复中的应用; (4)促进藻类群体形成的胞外多糖分泌在未来工业生产中的作用。

**关键词:** 蓝藻水华; 微囊藻; 群体形成; 非生物因子; 生物因子

**中图分类号:** Q934      **文献标识码:** A      **文章编号:** 1000-3207(2016)02-0378-10

由于水体富营养化, 世界范围内的湖泊、池塘、河流和水库正承受着蓝藻水华威胁: 水体溶氧量的降低、物种多样性降低、异味毒素的产生以及水体饮用价值、景观价值、生态服务功能的下降。在野外水体中, 水华优势种多以群体形态存在, 以我国浅水湖泊太湖、巢湖、滇池为例, 微囊藻聚集成大个体群体, 形成有害蓝藻水华。然而在室内长期培养后, 微囊藻主要以单细胞或者成对细胞形态存在<sup>[1]</sup>。群体特征的消失表明: 在室内培养过程中, 促进群体形成的因子在培养基中不存在。环境条件的变化导致了藻类形态的改变, 因此, 要了解这种形态改变的机制, 也就需要了解外界各种环境因素对其影响。本文综述了群体形态在蓝藻水华形成方面扮演的重要角色, 并探讨了影响微囊藻群体形成的外源因子及其作用机理。

### 1 野外微囊藻群体占优势机制

蓝藻群体形态不仅有利于抵挡浮游动物摄食, 免受病毒、细菌侵害<sup>[2]</sup>, 还具有有一些其他生态优势: (1)群体大小与藻类昼夜迁移速率呈正相关, 昼夜迁

移或浮力调控使得蓝藻能够调节自身在水体中的最优位置, 从而利用光照或者营养<sup>[3]</sup>; (2)群体微囊藻(*Microcystis* sp.)吸收磷的效率显著高于单细胞<sup>[4]</sup>; (3)群体微囊藻抗紫外辐射、抗高光强、抗化学物质(CuSO<sub>4</sub>、绿霉素、直链烷基苯磺酸)胁迫能力明显高于单细胞<sup>[5-8]</sup>。

#### 1.1 具有光保护效应

光抑制作用是浮游藻类保护光合器官的策略之一。太湖微囊藻水华期间, 群体形成对微囊藻细胞具有光保护效应, 能够降低高光强下的光抑制<sup>[9]</sup>。蓝藻具有3种抵抗光抑制的机制<sup>[10]</sup>。一是蓝藻能够介导细胞色素氧化酶光合作用, 具有另一种电子传递通道。二是群体蓝藻能够反射高光强。三是蓝藻细胞叶绿素配额诱导色素自筛选。

有研究发现群体微囊藻的最大电子传递速率( $ETR_{max}$ )、半饱和光强(Ik)显著高于单细胞, 表明群体光合能力高于单细胞, 尤其是在高光强下。群体还能够有效抵抗黑暗损失和强光强, 因为群体最大荧光效率( $F_v/F_m$ )和非光化学淬灭(NPQ)显著高于单细胞。NPQ可能是避免光破坏的重要机制<sup>[11]</sup>。

收稿日期: 2015-04-14; 修订日期: 2015-09-07

基金项目: 国家自然科学基金青年基金项目(31500380)资助 [Supported by the National Natural Science Fund (31500380)]

作者简介: 董静(1988—), 女, 河南焦作人; 博士, 讲师; 主要从事藻类环境生物学研究。E-mail: happydj111@163.com

通信作者: 李根保, E-mail: ligb@ihb.ac.cn

## 1.2 有利于毒素含量的增加

群体形成促进藻类分泌毒素。相较于单细胞, 大型群体微囊藻分泌的微囊藻毒素含量以及mcy B+基因比例显著提高<sup>[12]</sup>。这与塔玛亚历山大藻*Alexandrium tadmarense*类似, 毒素分泌增加可能也是抵挡摄食的有效策略之一<sup>[13]</sup>。

## 1.3 抵御摄食

藻类群体形成, 使得摄食者萼花臂尾轮虫*Brachionus calyciflorus*、大型蚤*Daphnia magna*、长额象鼻蚤*Bosmina longirostris*和棘爪网纹蚤*Ceriodaphnia reticulata*的摄食率显著降低<sup>[14]</sup>。

## 2 微囊藻群体形成机制研究

许多浮游藻类存在表型可塑性(Phenotypic plasticity), 即一种基因型在不同的环境条件下呈现出多种表型的现象。浮游藻类可能产生不同的表型来应对外界环境条件的变化, 改变自身形态形成群体或集聚是最常见的一种形式。

藻类形成群体有两种机制: 一是在繁殖过程中, 子代细胞没有从母细胞里面脱离下来; 另一个是单细胞的集聚。有研究表明太湖铜绿微囊藻群体以及栅藻群体形成, 并不是单细胞的黏连, 而是属于第一种机制<sup>[15, 16]</sup>。在母细胞细胞壁里, 母细胞分裂成大量单个细胞, 它们或是以单细胞形式释放出来或是以群体形式存在。群体里的细胞数取决于亲本细胞原生质含量必须有足够的原生质才能满足细胞分裂的需要, 因此群体形成的前提是藻类的正常生长<sup>[17]</sup>。

有很多非生物因子和生物因子在影响浮游藻类形态方面扮演重要角色, 尤其是群体和单细胞形态的转变。尽管有很多关于微囊藻群体形成机制的研究, 但是仍然没有足够的数据来完全解释群体形成的原因。胞外多糖(EPS)由C、H、O构成, 是构成群体微囊藻胶被的主要成分, 在藻类聚集方面扮演重要角色, 有研究表明, 在群体和单个铜绿微囊藻中, 其单糖含量没有显著差异, 群体微囊藻的黏连主要是由于多糖总含量的增加, 而不是多糖成分的改变。多糖含量与很多因子相关, 这些因子可能通过影响多糖分泌进而影响藻类的群体形成。

### 2.1 非生物因子

**营养** 在营养充足的情况下, 藻类光合产物转换成蛋白质、核酸以及ATP用于细胞分裂、藻类生长和正常代谢活动, 在这种情况下, EPS积累减少, 限制生长的群体形态减少<sup>[18]</sup>。但是当营养不足时, 微囊藻分泌胞外多糖含量增加, 例如氮(N)或者磷(P)饥饿能够促进EPS的合成, 从而促进藻类群体形成<sup>[19]</sup>。

除微囊藻外, 研究表明高C:N或C:P条件下, 即氮不足或磷缺乏时, 有利于衣藻*Chlamydomonas mexicana*<sup>[20]</sup>、蓝杆藻*Cyanothece* sp.<sup>[21]</sup>、鱼腥藻*Anabaena* sp.<sup>[22]</sup>、新月柱鞘藻*Cylindrotheca closterium*<sup>[23]</sup>以及具鞘微鞘藻*Microcoleus vaginatus*<sup>[24]</sup> EPS分泌的增加。因为氮不足或磷缺乏时, 藻类光合作用固定的有机物主要以不含氮磷的碳水化合物形式存在, 胞内碳水化合物的过量累积导致其逐步向胞外转移释放, 使得胞外多糖EPS含量显著升高, 从而有利于藻类群体形成。

目前关于氮或磷对藻类形态影响还存在一定的争议。有学者认为席藻*Phormidium*多糖含量对磷浓度没有响应<sup>[25]</sup>, 同样Pereira等<sup>[26]</sup>发现P浓度的增加对藻类胞外聚合物含量影响很小。近期研究又发现, 葛仙米*Nostoc sphaeroides*在50和250 μmol/L磷培养下, 62%—73%形成了群体, 但是在0.5和5 μmol/L磷培养下, 只有10%—15%的葛仙米形成群体<sup>[27]</sup>, 这又表明较高磷浓度利于藻类群体形成。此外, Otero和Vincenzini<sup>[19]</sup>、Suresh Kumar等<sup>[28]</sup>研究认为氮浓度的增加能够促进藻类EPS的合成。

通过已有研究结果可以看出蓝藻多糖产生对外界营养水平的响应具有藻株依赖性, 可能是不同藻株产生多糖的生理机制不同。此外, 究竟在藻类单细胞-群体形态转变过程中, 营养阈值在怎样的一个范围内是值得今后密切关注的。因为这对研究蓝藻水华生理生态学特征具有重要的意义。未来的水体富营养化究竟对藻类形态是一个怎样的影响? 通过相关研究能够为控制蓝藻水华提供一定的科学参考, 例如我们可以通过调控营养水平改变微囊藻形态, 让野外水体中微囊藻由群体形态慢慢裂解, 从而破坏其聚集优势。

**温度** Aaronson<sup>[29]</sup>认为低温能够增加单位细胞碳水化合物含量。胞内积累的过量多糖可能逐渐释放到胞外, 导致胞外多糖含量增加(Extracellular polysaccharides)。目前关于温度对藻类形态影响研究还相对较少, 有研究认为低温有利于栅藻、海洋硅藻、*Bellerochea*、棕囊藻*P. globosa*和*P. antarctica*群体形成, 海洋优势种类在高温下黏液分泌减少、群体比例降低<sup>[30]</sup>。与营养影响相似, 温度对藻类形态影响也存在争议。Moreno等<sup>[22]</sup>研究发现鱼腥藻*Anabaena* sp.胞外多糖含量随温度升高显著增加。

迄今为止, 温度对微囊藻形态影响研究还未见报道。杨州和李佳佳<sup>[31]</sup>推测温度可能通过影响胞外多糖的分泌从而在促进微囊藻群体形成方面扮演着重要角色。面对气候变暖的巨大威胁, 此方面

的研究也是必不可少的。通过温度对微囊藻形态影响研究,能够进一步为微囊藻水华的控制提供科学依据。

**光照** 在低光强下,浮游藻类细胞主要合成蛋白质<sup>[32]</sup>,高光强能够促进碳水化合物的积累,从而促进藻类群体形成<sup>[19, 33]</sup>。肖艳<sup>[34]</sup>采用梯度光强[0、10、25、80、120和200  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ ]培养6株微囊藻,结果表明随着光强的增加,6种微囊藻群体大小显著增加。除了微囊藻,研究报道随着光强的增加,葛仙米(*Nostoc sphaeroides*)、栅藻*Scenedesmus*、颗粒直链藻*Melosira granulata*、弯角藻*Eucampia*群体形成显著增加<sup>[35-38]</sup>。这些可能是高光强下藻类细胞快速分裂造成的。光强对浮游藻类群体建成影响在野外水体中也得到了证实, Naselli-Flores等<sup>[39]</sup>指出在富营养化水体中,光照是浮游藻类形成聚集体的重要因子; Naselli-Flores和Barone<sup>[40]</sup>的研究表明,在地中海水库的不同水层中,藻类形态与获得的光强有重要关系。这表明光强对浮游藻类群体形成具有重要影响。

除了高光强影响下碳水化合物的积累,细胞疏水性在微囊藻单细胞-群体形态转变过程中也扮演重要角色,单细胞具有亲水性,群体转向单细胞时,细胞疏水性显著降低。Yang等<sup>[41]</sup>认为高光强能够降低藻类细胞疏水性,从而影响其群体形成。群体微囊藻比单细胞具有更厚的多糖外被<sup>[1]</sup>,微囊藻单细胞低疏水性可能与薄的多糖外被有关<sup>[42]</sup>。

**重金属** 重金属例如铅、镉、铜、锌是微囊藻水华底泥表层的常见污染物,它们能够通过沉积物的再悬浮进入水柱中<sup>[43]</sup>。铜绿微囊藻会持续承受重金属胁迫<sup>[44]</sup>,促进EPS的合成。Bi等<sup>[45]</sup>研究发现高浓度Pb(II)(20.0和40.0 mg/L)处理铜绿微囊藻能够显著提高藻类可溶性胞外多糖含量和结合态胞外多糖含量,促进中小型群体形成,而且高浓度更显著。这表明重金属可能在自然水体中铜绿微囊藻水华形成过程中扮演着重要角色。除微囊藻外,重金属在促进其他蓝藻EPS分泌方面也具有重要作用,Sharma等<sup>[46]</sup>研究表明Cr(VI)积累增加了黏球藻*Gloeocapsa calcarea*和点状念珠藻*Nostoc punctiforme* EPS含量;集胞藻*Synechocystis* sp.在Cd(II)处理后EPS含量也显著增加<sup>[47]</sup>。

**微囊藻毒素** 在蓝藻水华发生的水体,草食性动物减少或消失,这部分可能是由于毒素的影响。有研究表明铜绿微囊藻能够分泌毒素抵抗枝角类的摄食<sup>[48]</sup>,而棕鞭毛虫能够降解毒素,所以铜绿微囊藻必须进化出其他的防御策略——群体形成,从而抵御棕鞭毛虫的摄食。

一个有趣的现象是:一方面微囊藻群体形成有利于毒素基因表达和毒素的分泌<sup>[12]</sup>,而另一方面在微囊藻毒素影响下,又进一步促进EPS的分泌、微囊藻群体形成。Sedmak和Eleršek<sup>[49]</sup>发现3种微囊藻毒素能够促进微囊藻群体形成,细胞生物体积、光合色素含量、胞外多糖增加。分泌毒素和群体形态协同作用使得微囊藻在水体中持续占优势。

**乙醛酸** 乙醛酸,促进碳代谢的化学物质,有利于藻类多糖含量增加,这在黏合细胞聚集形成群体方面扮演着重要角色。乙醛酸能够诱导一些蓝藻多糖含量的增加,例如鱼腥藻*Anabaena cylindrica*<sup>[50]</sup>、*Cyanospira capsulate*<sup>[51]</sup>在添加乙醛酸处理时,导致细胞内多糖聚集以及可溶性胞外多糖分泌,总的多糖含量随着乙醛酸浓度增加而升高。同样,乙醛酸处理能够促进栅藻群体形成,群体大小与多糖含量成正相关<sup>[52]</sup>。

## 2.2 生物因子

**草食性动物** 环境因子影响浮游藻类的表型,藻类面临的最危险环境是草食性动物的摄食。浮游藻类并不是毫无抵御能力、轻易被摄食的食物颗粒。在自然水体中,草食性动物和微囊藻通常是共存的,它们可能也是诱导微囊藻群体形成的重要因子<sup>[53]</sup>。藻类降低被捕食风险的有效方式之一是群体大小的增加,因为淡水浮游动物主要以2—30  $\mu\text{m}$ 大小的藻类为食<sup>[54]</sup>。

Ha等<sup>[55]</sup>研究表明枝角类多刺裸腹蚤(*Moina macrocopa*)摄食铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*)时,能诱导其群体形成。原生动物棕鞭毛虫(*Ochromonas* sp.)诱导铜绿微囊藻大型群体形成,群体形成后单个细胞的胞外多糖(EPS)以及伪空泡显著增加,但是单糖含量并没有显著变化<sup>[1]</sup>。滴虫*Monas guttula*能有效诱导微囊藻群体形成<sup>[56]</sup>。杨桂军等<sup>[57]</sup>发现棘爪网纹蚤*Ceriodaphnia cornuta*摄食铜绿微囊藻时,也能诱导其群体形成。

除微囊藻外,其他藻类在草食性动物诱导下的群体响应也得到了广泛研究。例如藻青蛋白丰富的双色藻*Cyanobium* sp.在棕鞭毛虫摄食压力下,由单细胞形态聚集成40  $\mu\text{m}$ 的微小群体<sup>[58]</sup>;小球藻*Chlorella vulgaris*在棕鞭毛虫*Ochromonas vallescia*诱导下形成8-细胞群体<sup>[59]</sup>;衣藻*Chlamydomonas reinhardtii*在蓼花臂尾轮虫*Brachionus calyciflorus*诱导下形成四集藻形态<sup>[60]</sup>;枝角类大型蚤*Daphnia*能诱导空星藻*Coelastrum* sp.<sup>[61]</sup>、集星藻*Actinastrum* sp.<sup>[62]</sup>、栅藻*Scenedesmus*群体形成<sup>[63]</sup>。

目前关于草食性动物诱导藻类群体形成机理尚不完全明确,然而草食性动物分泌的化学信息物

质(Infochemical)-种间激素-Kairomone可能是维持藻类群体形态的关键因子之一。Von Elert和Franck<sup>[64]</sup>研究认为诱导栅藻群体形成的化学物质是非挥发性的、具有热稳定性的低分子量有机质,活性部分是中等亲脂性的烯羧酸。Lüring和Beekman<sup>[65]</sup>认为浮游动物分泌的化学活性物质与普遍使用的阴离子表面活性剂相似(FFD-6、介质十二烷基硫酸盐),能诱导斜生栅藻群体形成。Van Holthoorn等<sup>[66]</sup>首次尝试分析了大型溞分泌的化学信息物质。Yasumoto等通过液相层析法从10 kg大型溞样品中分离出了8种硫代脂肪酸,在低浓度(<1 ng/mL)的条件下就具有生物活性。栅藻对这8种硫代脂肪酸均具有响应,该类化学信息物质的两性分子特征对其活性具有重要作用,然而迄今为止,没有证据证明这些物质是由活体大型溞分泌的,而且与小型捕食者例如轮虫分泌的硫代脂肪酸还未进行对比<sup>[67, 68]</sup>。此外,大型溞分泌的诱导栅藻群体形成的物质是否对其他栅藻有相同效应,而且其他溞类或者其他草食性动物是否会分泌相同或者相似的群体诱导物质尚不清楚,在微囊藻群体形成过程中扮演重要角色的化学信息物质还有待进一步分析。

**细菌** 细菌和有害藻类之间的相互作用对阐明有害藻类水华动态具有重要意义。有研究表明异养型细菌群落在微囊藻水华发生扮演重要角色,紫杆菌属*Porphyrobacter*、黄杆菌属*Flavobacteriaceae*、黄色杆菌*Xanthobacter autotrophicus*可能是诱导群体形成的种类<sup>[89, 70]</sup>。在有菌培养下,铜绿微囊藻 $ETR_{max}$ 增加说明异养细菌对铜绿微囊藻的PS II有促进作用,因而细胞聚集后,铜绿微囊藻光合活性增强,解释了群体微囊藻光合参数<sup>[4]</sup>、藻类生长率、Chl. *a*含量的增加,这些生理特征使得微囊藻能够在水体中占优势。

Shen等<sup>[70]</sup>研究发现在群体微囊藻细胞中,可溶性胞外多糖含量浓度增加,表明异养细菌群落在细胞聚集和黏液形成方面扮演重要角色。群体铜绿微囊藻光合活性增强,因此光合产物(碳水化合物含量)增加,这与Fogg<sup>[71]</sup>结果一致,快速生长的浮游藻类能将同化的光合产物分泌到水环境中。

**鱼类** 滤食性硬骨鱼类潘氏细鲫*Tanichthys albonubes*、青鳉*Oryzias latipes*滤液也能诱导铜绿微囊藻群体形成<sup>[69]</sup>。

**藻类** 在淡水生态系统中,信息流不仅存在于摄食者与被摄食者之间,藻类-藻类之间的相互作用也是信息化学活性物质分泌的重要诱导力之一。

以往研究主要关注的藻类相互作用是对生长

(生物量、光合活性)的影响,例如柱孢藻*Cylindropemopsis raciborskii*<sup>[72]</sup>、水华鱼腥藻*Anabaena flosaquae*<sup>[73]</sup>、常丝藻*Tychonema bourrellyi*<sup>[74]</sup>、斜生栅藻*Scenedesmus obliquus*<sup>[75]</sup>能分泌活性物质抑制铜绿微囊藻生长。然而铜绿微囊藻滤液能够促进斜生栅藻<sup>[75]</sup>、水华鱼腥藻<sup>[73]</sup>的生长。发挥作用的活性物质包括硫化物、萜系衍生物、雪松烯衍生物、醌类、酚类衍生物、联苯衍生物、萜衍生物以及邻苯二甲酸酯类<sup>[73]</sup>。

对于藻类-藻类相互作用诱导的形态改变也有报道,但是相关研究还几乎处于空白。仅有两个报道,Mello等<sup>[72]</sup>通过模拟实验表明柱孢藻*Cylindropemopsis raciborskii*能诱导铜绿微囊藻群体形成;丝状绿藻浒苔*Uronema confervicolum* (Ulotrichales)能诱导四尾栅藻*Desmodesmus quadrispina* (Chlorococcales)群体形成<sup>[76]</sup>,随着四尾栅藻群体形成,沉降率增加,减小了对浒苔的遮挡。藻类相互作用诱导的形态改变也是减少竞争的生态策略之一。关于此方面的研究还有待进一步开展,从而为自然水体藻类群体形成提供依据。

### 3 讨论与展望

世界范围内富营养淡水水体中蓝藻水华频繁发生,关于蓝藻水华形成的生态生理特征以及占优势的机制得到了广泛的研究。具有异形胞的种类例如鱼腥藻、束丝藻、柱孢藻能够固定 $N_2$ <sup>[77]</sup>。因此认为,它们的优势在于能够固定 $N_2$ ,一些不能固定 $N_2$ 的种类,例如微囊藻,能够快速吸收可溶性的无机氮<sup>[78]</sup>,高效的氮吸收能力,以及强大的磷储存能力<sup>[79]</sup>解释了为什么蓝藻能够在N限制的水体占优势。近年来,越来越多的研究发现微囊藻群体形态在藻类聚集形成水华方面扮演重要角色,正如棕囊藻能在海洋中占优势归功于它们能够形成群体,群体形成使得藻类抵御摄食、病毒、细菌、抗胁迫能力增强。以我国浅水湖泊太湖、巢湖、滇池为例,微囊藻聚集成大个体群体,形成有害蓝藻水华。蓝藻水华的暴发给湖泊生态系统带来严重的危害。然而在室内培养过程中,群体特征逐渐消失,因而推测在自然水体中可能存在诱导群体形成的因子。诱导微囊藻群体形成的环境因子研究得到了广泛关注,包括上述的温度、光照、营养、摄食、细菌可能通过影响微囊藻EPS合成和分泌从而诱导藻类群体形成。

#### 3.1 野外综合环境因子诱导群体形成

室内诱导的微囊藻群体与野外水体中有很大的不同,无论是在大小还是形状<sup>[80]</sup>,例如棕鞭毛虫

诱导的铜绿微囊藻群体仅仅是由几个或者几十个铜绿微囊藻细胞构成的,远远小于自然水体中铜绿微囊藻细胞群体<sup>[80]</sup>。这说明棕鞭毛虫诱导的群体形成是非常微弱的。野外环境中的各种非生物因子,例如温度、光照、营养和风力,在铜绿微囊藻群体形成方面可能也扮演重要角色<sup>[80]</sup>。

另外,在自然条件下,食草性动物的种群密度变化很大,使得它们分泌的化学信号物质的浓度变化也是很大的,生物降解使得化学信号随着时间的推移而减弱。因而野外大型藻类群体的维持还受到其他环境因子的影响,进一步说明藻类群体形成可能是非生物因子和生物因子协同效应的结果<sup>[15,81]</sup>。

迄今为止,很少有研究报道生物因子和非生物因子是如何相互作用影响浮游藻类形态的<sup>[82,83]</sup>。非生物因子对藻类的防御型表达可能具有重要影响,这些因子如何调节物种间相互作用对研究浮游生物群落生态学具有重要意义。Wang等<sup>[84]</sup>研究发现低氮水平下,棕鞭毛虫对铜绿微囊藻群体形成影响增强。该结果对预测野外水体中摄食和营养浓度对铜绿微囊藻群体形成影响有重要意义。

淡水生态系统正承受着富营养化和气候变化的双重影响,因而研究非生物因子和生物信息物质的相互作用对预测环境变化如何影响浮游生物动态具有重要意义。群体形成后,氮或磷的吸收如何受到影响需要进一步研究,该研究对了解人类活动对水生生态系统影响具有重要意义。

此外,目前关于环境因子(温度、光照、营养、摄食、细菌)诱导的藻类群体形成主要是通过一对一的实验。藻类形态可塑性应该朝向另一个新阶段发展,应该从群落水平以及整个生态系统水平进行研究<sup>[142]</sup>。其他环境因子例如pH、溶解氧等对群体形成影响研究也是必要的。

### 3.2 人类活动对藻类形态影响

除草剂广泛用于农业生产中,在表层水体中往往能监测到其存在<sup>[85]</sup>。Lüring<sup>[80]</sup>认为农业生产中添加的除草剂赛克津能够抑制斜生栅藻*Scenedesmus obliquus*从单细胞向群体的转变。单细胞比例的增加显著提高了栅藻被摄食者摄食的机率。

人类活动造成的温室气体排放增加,使得全球气温升高。模型预测表明,至2017—2100年,全球平均温度将升高1.5—5.8℃,导致海面温度升高<sup>[87]</sup>,从而改变浮游藻类动态。研究表明:温度升高能够使得*P. globosa*群体变小或没有群体形成<sup>[88]</sup>,然而藻类总生物量显著升高。低温促进*P. globosa*和*P. antarctica*群体形成,温度的升高能降低群体形

成和黏液分泌,海面温度进一步升高可能显著改变以棕囊藻占优势的水生生态系统的生态及生物地理化学循环,能进一步导致群体降解<sup>[88]</sup>。

目前,关于人类活动造成的农药排放、气候变暖、重金属污染、富营养化对淡水生态系统浮游藻类形态影响研究还罕见报道。尤其是水华优势种类—微囊藻有怎样的响应值得密切关注和广泛研究。这些研究将对蓝藻水华控制提供进一步的科学参考。

### 3.3 生态修复

在野外调查中发现,高生物多样性水生植物存在情况下,有害浮游藻类(铜绿微囊藻)往往生物量较低<sup>[89]</sup>。迄今为止,已经有大量研究报道表明沉水植物例如金鱼藻(*Ceratophyllum demersum*)<sup>[90]</sup>、苦草(*Vallisneria gigantea*)、大茨藻(*Najas marina*)、轮藻(*Chara* sp.)、狐尾藻(*Myriophyllum spicatum*)<sup>[91]</sup>、伊乐藻(*Elodea* sp.)<sup>[92]</sup>能够显著抑制蓝藻,尤其是抑制微囊藻的生长及生物量的增加。正因为此,沉水植物在水体生态修复中扮演着极其重要的角色。

我国浅水湖泊滇池沉水植物占优势时期,浮游藻类以栅藻、盘星藻、空星藻等绿藻门种类为主<sup>[93]</sup>。有学者认为水生植物显著提高附着浮游动物生物多样性和生物量<sup>[94]</sup>。那么绿藻是如何抵御浮游动物的摄食,从而维持其在水生植物占优势水体的丰富度呢? Gross等<sup>[95]</sup>提出,除了藻类生物量,水生植物分泌的活性物质还可能影响藻类细胞形态。Mulderij等<sup>[96]</sup>研究认为,水剑叶*Stratiotes aloides*培养液能够促进斜生栅藻群体形成,这是首次报道的沉水植物诱导的栅藻群体形成研究。随后,本文作者通过金鱼藻-斜生栅藻共培养以及滤液培养实验证明,金鱼藻也能够分泌活性物质促进斜生栅藻<sup>[97]</sup>。沉水植物可能通过诱导绿藻群体形成,一方面提高了绿藻在水体中抵抗摄食的能力;另一方面群体形成使得绿藻沉降水底比例增加,缓解了与沉水植物之间的竞争;从而维持了其在自然水体中的生物量和优势度。

水生植物分泌的化感活性物质对浮游藻类形态影响研究能够补充生物间相互作用内容。目前关于水生植物对藻类形态影响研究还几乎处于空白。根据蓝藻和绿藻对沉水植物的不同响应机制能够为水体藻类群落结构调控及水生态修复提供重要科学依据。

### 3.4 群体形成经济与生态价值

从20世纪50年代早期至今,发现100多种蓝藻包括铜绿微囊藻,能够分泌胞外多糖(EPS)<sup>[98-99]</sup>。蓝藻的胞外多糖分为两大类:结合态胞外多糖(bEPS)

以及可溶性胞外多糖(sEPS)<sup>[21]</sup>。可溶性胞外多糖可通过液体培养获得, 适合于一系列工业应用, 是新多糖的重要前景来源<sup>[21]</sup>。另外, EPS具有大量的重金属结合部位, 能够去除水环境中的有害重金属<sup>[100]</sup>, 在水生生态系统调解中具有重要价值。

#### 参考文献:

- [1] Zhang M, Kong F X, Tan X, *et al.* Biochemical, morphological, and genetic variations in *Microcystis aeruginosa* due to colony disaggregation [J]. *World Journal of Microbiology & Biotechnology*, 2007, **23**(5): 663—670
- [2] Yang Z, Kong F, Yang Z, *et al.* Benefits and costs of the grazer-induced colony formation in *Microcystis aeruginosa* [J]. *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology*, 2009, **45**(3): 203—208
- [3] Brookes J D, Ganf G G. Variations in the buoyancy response of *Microcystis aeruginosa* to nitrogen, phosphorus and light [J]. *Journal of Plankton Research*, 2001, **23**(12): 1399—1411
- [4] Shen H, Song L. Comparative studies on physiological responses to phosphorus in two phenotypes of bloom-forming *Microcystis* [J]. *Hydrobiologia*, 2007, **592**(1): 475—486
- [5] Li M, Nkrumah P N, Peng Q. Different tolerances to chemical contaminants between unicellular and colonial morph of *Microcystis aeruginosa*: Excluding the differences among different strains [J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2015, **285**: 245—249
- [6] Sommaruga R, Chen Y W, Liu Z W. Multiple strategies of bloom-forming *Microcystis* to minimize damage by solar ultraviolet radiation in surface waters [J]. *Microbial Ecology*, 2009, **57**(4): 667—674
- [7] Wu Z X, Gan N Q, Huang Q, *et al.* Response of *Microcystis* to copper stress - Do phenotypes of *Microcystis* make a difference in stress tolerance [J]? *Environmental Pollution*, 2007, **147**(2): 324—330
- [8] Ma J R, Brookes J D, Qin B Q, *et al.* Environmental factors controlling colony formation in blooms of the cyanobacteria *Microcystis* spp in Lake Taihu, China [J]. *Harmful Algae*, 2014, **31**: 136—142
- [9] Wu X D, Kong F X, Zhang M. Photoinhibition of colonial and unicellular *Microcystis* cells in a summer bloom in Lake Taihu [J]. *Limnology*, 2011, **12**(1): 55—61
- [10] Anishchenko O V, Kolmakov V I, Gladyshev M I. Effect of meteorological factors on the fluorescence parameters of a blooming body of water [J]. *Doklady Biological Sciences*, 2004, **397**(1): 301—304
- [11] Zhang M, Shi X L, Yu Y, *et al.* The acclimative changes in photochemistry after colony formation of the cyanobacteria *microcystis aeruginosa* [J]. *Phycological Society of America*, 2011, **47**(3): 524—532
- [12] Kurmayer R, Christiansen G, Chorus I. The abundance of microcystin-producing genotypes correlates positively with colony size in *Microcystis* sp. and determines its microcystin net production in Lake Wannsee [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2003, **69**(2): 787—795
- [13] Selander E, Fagerberg T, Wohlrab S, *et al.* Fight and flight in Dinoflagellates? Kinetics of simultaneous grazer induced responses in *Alexandrium tamarense* [J]. *Limnology and Oceanography*, 2012, **57**(1): 58—64
- [14] Van Donk E, Ianora A, Vos M. Induced defences in marine and freshwater phytoplankton: a review [J]. *Hydrobiologia*, 2011, **668**(1): 3—19
- [15] Cao H S, Yang Z. Variation in Colony Size of *Microcystis aeruginosa* in a Eutrophic Lake during Recruitment and Bloom Formation [J]. *Journal of Freshwater Ecology*, 2010, **25**(3): 331—335
- [16] Trainor F R. Biological aspects of *Scenedesmus* (Chlorophyceae)- phenotypic plasticity [M]. *Nova Hedwigia*, Beiheft, 1998, **117**: 1—367
- [17] Šetlík I, Berková E, Doucha J, *et al.* The coupling of synthetic and reproduction processes in *Scenedesmus quadricauda* [J]. *Archiv für Hydrobiologie-Algological Studies*, 1972, **41**(2): 172—213
- [18] Li M, Zhu W, Gao L, Lu L. Changes in extracellular polysaccharide content and morphology of *Microcystis aeruginosa* at different specific growth rates [J]. *Journal of Applied Phycology*, 2013, **25**(4): 1023—1030
- [19] Otero A, Vincenzini M. Extracellular polysaccharide synthesis by Nostoc strains as affected by N source and light intensity [J]. *Journal of Biotechnology*, 2003, **102**(2): 143—152
- [20] Kroen W K, Rayburn W R. Influence of growth status and nutrients on extracellular polysaccharide synthesis by the soil alga *Chlamydomonas mexicana* (Chlorophyceae) [J]. *Journal of Phycology*, 1984, **20**(2): 253—257
- [21] De Philippis R, Margheri M C, Materassi R, *et al.* Potential of unicellular cyanobacteria from saline environments as exopolysaccharide producers [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1998, **64**(3): 1130—1132
- [22] Moreno J, Vargas M A, Olivares H, *et al.* Exopolysaccharide production by the cyanobacterium *Anabaena* sp. ATCC 33047 in batch and continuous culture [J]. *Journal of Biotechnology*, 1998, **60**(3): 175—182
- [23] Staats N, Stal L J, Mur L R. Exopolysaccharide production by the epipellic diatom *Cylindrotheca closterium*: effects of nutrient conditions [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2000, **249**(1): 13—27
- [24] Chen S J, Zheng W J, Yang F. Study advances on heavy metals bio-absorbed by cyanobacteria [J]. *Marine Environmental Science*, 2006, **25**(4): 103—106 [陈思嘉, 郑文杰, 杨芳. 蓝藻对重金属的生物吸附研究进展. 海洋

- 环境科学, 2006, **25**(4): 103—106]
- [25] Fattom A, Shilo M. Phormidium J-1 biofloculant: production and activity [J]. *Archives of Microbiology*, 1984, **139**(4): 421—426
- [26] Pereira S, Zille A, Micheletti E, *et al.* Complexity of cyanobacterial exopolysaccharides: composition, structures, inducing factors and putative genes involved in their biosynthesis and assembly [J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2009, **33**(5): 917—941
- [27] Chen Z, Chen S, Lu G F, *et al.* Phosphorus limitation for the colony formation, growth and photosynthesis of an edible cyanobacterium, *Nostoc sphaeroides* [J]. *Biotechnology Letters*, 2012, **34**(1): 137—143
- [28] Suresh Kumar A, Mody K, Jha B. Bacterial exopolysaccharides apperception [J]. *Journal of Basic Microbiology*, 2007, **47**(2): 103—117
- [29] Aaronson S. Effect of incubation temperature on the macromolecular and lipid content of the phytoflagellate *Ochromonas danica* [J]. *Journal of Phycology*, 1973, **9**(1): 111—113
- [30] Trainor F R. Cyclomorphosis in *Scenedesmus communis* Hegew. Ecomorph expression at low temperature [J]. *British Phycological Journal*, 1992, **27**(1): 75—81
- [31] Yang Z, Li J J. Effects of abiotic factors on algal extracellular polysaccharides content [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, **19**(1): 198—202 [杨州, 李佳佳. 非生物因素对藻类胞外多聚糖含量影响. 应用生态学报, 2008, **19**(1): 198—202]
- [32] Hawes I. The effects of light and temperature on photosynthate partitioning in Antarctic freshwater phytoplankton [J]. *Journal of Plankton Research*, 1990, **12**(3): 513—518
- [33] Brookes J D, Ganf G G, Green D, *et al.* The influence of light and nutrients on buoyancy, filament aggregation and flotation of *Anabaena circinalis* [J]. *Journal of Plankton Research*, 1999, **21**(2): 327—341
- [34] Xiao Y. Responses and underlying mechanism of colonial *Microcystis* to light intensity and microcystins [D]. Thesis for Doctor of Science. Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan, 2011 [肖艳. 群体微囊藻响应光照和毒素的方式及其机理探析. 博士学位论文, 中国科学院水生生物研究所, 武汉, 2011]
- [35] Bentley K, Clack C. Diatom colony formation: a computational study predicts a single mechanism can produce both linkage and separation valves sue to an environmental switch [J]. *Journal of Phycology*, 2012, **48**(3): 716—728
- [36] Deng Z Y, Hu Q, Lu F, *et al.* Colony development and physiological characterization of the edible blue-green alga, *Nostoc sphaeroides* (Nostocaceae, Cyanophyta) [J]. *Progress in Natural Science*, 2008, **18**(12): 1475—1483
- [37] Fryxell G A, Prasad A K S K. *Eucampia Antarctica* var. *recta* (Mangin) stat. nov. (Biddulphiaceae, Bacillariophyceae): life stages at the Weddell Sea ice edge [J]. *Phycologia*, 1990, **29**(1): 27—38
- [38] Tukaj Z, Kubínová A, Zachleder V. Effect of irradiance on growth and reproductive processes during the cell cycle in *Scenedesmus armatus* [J]. *Journal of Phycology*, 1996, **32**(4): 624—631
- [39] Naselli-Flores L, Padišák J, Albay M. Shape and size in phytoplankton ecology: do they matter [J]? *Hydrobiologia*, 2007, **578**(1): 157—161
- [40] Naselli-Flores L, Barone R. Pluriannual morphological variability of phytoplankton in a highly productive Mediterranean reservoir (Lake Arancio, Southwestern Sicily) [J]. *Hydrobiologia*, 2007, **578**(1): 87—95
- [41] Yang H L, Cai Y F, Xia M, *et al.* Role of Cell Hydrophobicity on Colony Formation in *Microcystis* (Cyanobacteria) [J]. *International Review of Hydrobiology*, 2011, **96**(2): 141—148
- [42] Hadjoudja S, Deluchat V, Bauda M. Cell surface characterisation of *Microcystis aeruginosa* and *Chlorella vulgaris* [J]. *Journal of Colloid and Interface Science*, 2010, **342**(2): 293—299
- [43] Yu S, Li H B. Perspectives on the release of heavy metals via sediment resuspension [J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2010, **19**(7): 1724—1731 [俞慎, 厉红波. 沉积物再悬浮-重金属释放机制研究进展. 生态环境学报, 2010, **19**(7): 1724—1731]
- [44] Lin Y X, Yan H, Liu X F, *et al.* The accumulation to heavy metals and the variation of amino acids in *Microcystis aeruginosa* Kütz in the Dianchi lake [J]. *Techniques and Equipment for Environmental Pollution Control*, 2003, **4**(3): 39—41 [林毅雄, 闫海, 刘秀芬, 等. 滇池铜绿微囊藻对重金属的富集和氨基酸含量的变化. 环境污染治理技术与设备, 2003, **4**(3): 39—41]
- [45] Bi X D, Zhang S L, Dai W, *et al.* Effects of lead (II) on the extracellular polysaccharide(EPS) production and colony formation of cultured *Microcystis aeruginosa* [J]. *Water Science and Technology*, 2013, **67**(4): 803—809
- [46] Sharma M, Kaushik A, Somvir Bala K, *et al.* Sequestration of chromium by exopolysaccharides of *Nostoc* and *Gloeocapsa* from dilute aqueous solutions. *Journal of Hazardous Materials*, 2008, **157**(2—3): 315—318
- [47] Ozturk S, Aslim B, Suludere Z. Cadmium(II) sequestration characteristics by two isolates of *Synechocystis* sp. in terms of exopolysaccharide (EPS) production and monomer composition [J]. *Bioresource Technology*, 2010, **101**(24): 9742—9748
- [48] Jang M H, Ha K, Joo G J, *et al.* Toxin production of cyanobacteria is increased by exposure to zooplankton [J]. *Freshwater Biology*, 2003, **48**(9): 1540—1550
- [49] Sedmak B, Eleršek T. Microcystins induce morphological and physiological changes in selected representative phytoplanktons [J]. *Microbial Ecology*, 2005, **50**(2): 298—305

- [50] Bergman B. Glyoxylate induced changes in the carbon and nitrogen metabolism of the cyanobacterium *Anabaena cylindrica* [J]. *Plant Physiology*, 1986, **80**(3): 698—701
- [51] De Philippis R, Sili C, Vincenzini M. Response of an exopolysaccharide-producing heterocystous cyanobacterium to changes in metabolic carbon flux [J]. *Journal of Applied Phycology*, 1996, **8**(4): 275—281
- [52] Liu Y, Wang W, Zhang M, *et al.* PSII-efficiency, polysaccharide production, and phenotypic plasticity of *Scenedesmus obliquus* in response to changes in metabolic carbon flux [J]. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2010, **38**(3): 292—299
- [53] Ferrari M C O, Wisenden B D, Chivers D P. Chemical ecology of predator-prey interactions in aquatic ecosystems: a review and prospectus [J]. *Canadian Journal of Zoology*, 2010, **88**(7): 698—724
- [54] Lehman J T. Selective herbivory and its role in the evolution of phytoplankton growth strategies [M]. In: Sandgren C D (Eds.), *Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton*. Cambridge University Press, 1988, 369—387
- [55] Ha K, Jang M H, Takamura N. Colony Formation in Planktonic algae induced by zooplankton culture media filtrate [J]. *Journal of Freshwater Ecology*, 2004, **19**(1): 9—16
- [56] Serizawa H, Amemiya T, Enomoto T, *et al.* Mathematical modeling of colony formation in algal blooms: phenotypic plasticity in cyanobacteria [J]. *Ecological Research*, 2008, **23**(5): 841—850
- [57] Yang G J, Qin B Q, Gao G, *et al.* Effect of *Ceriodaphnia cornuta* in colony formation of *Microcystis* in Lake Taihu [J]. *Journal of Lake Sciences*, 2009a, **21**(4): 495—501 [杨桂军, 秦柏强, 高光, 等. 角突网纹溞在太湖微囊藻群体形成中的作用. 湖泊科学, 2009a, **21**(4): 495—501]
- [58] Jezberová J, Komárková J. Morphological transformation in a freshwater Cyanobium sp. induced by grazers [J]. *Environmental Microbiology*, 2007, **9**(7): 1858—1862
- [59] Boraas M E, Seale D B, Boxhorn J E. Phagotrophy by a flagellate selects for colonial prey: a possible origin of multicellularity [J]. *Evolutionary Ecology*, 1998, **12**(2): 153—164
- [60] Lurling M, Beekman W. Palmelloids formation in *Chlamydomonas reinhardtii*: defence against rotifer predators [J]. *International Journal of Limnology*, 2006, **42**(2): 65—72
- [61] Van Donk E, Lüring M, Lampert W. Consumer induced changes in phytoplankton: inducibility, costs, benefits, and the impact on grazers [M]. In: Tollrian R, Harvell C D (Eds.), *The Ecology, Evolution of Inducible Defenses*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 1999, 89—103
- [62] Yasumoto M, Ooi T, Takenori K, *et al.* Characterization of *Daphnia* kairomone inducing morphological change of green alga *Actinastrum* sp [J]. *Tennen Yuki Kagobutsu Toronkai Keon Yoshishu*, 2000, **42**: 385—390 (In Japanese)
- [63] Hessen D O, Van Donk E. Morphological changes in *Scenedesmus* induced by substances released from *Daphnia* [J]. *Archiv für Hydrobiologie*, 1993, **127**: 129—140
- [64] Von Elert E, Franck A. Colony formation in *Scenedesmus*: grazer-mediated release and chemical features of the infochemical [J]. *Journal of Plankton Research*, 1999, **21**(4): 789—804
- [65] Lüring M, Beekman W. Extractable substances (anionic surfactants) from membrane filters induce morphological changes in the green alga *Scenedesmus obliquus* (Chlorophyceae) [J]. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 2002, **21**(6): 1213—1218
- [66] Van Holthoorn F L, van Beek T A, Lüring M, *et al.* Colony formation in *Scenedesmus*: a literature overview and further steps towards the chemical characterisation of the *Daphnia* kairomone [J]. *Hydrobiologia*, 2003, **491**(1): 241—254
- [67] Yasumoto K, Nishigami A, Kasai F, *et al.* Isolation and absolute configuration determination of aliphatic sulfates as the *Daphnia* kairomones inducing morphological defense of a phytoplankton [J]. *Chemical Pharmaceutical Bulletin*, 2006, **54**(2): 271—274
- [68] Yasumoto K, Nishigami A, Yasumoto M, *et al.* Aliphatic sulphates released from *Daphnia* induce morphological defense of phytoplankton: isolation and synthesis of kairomones [J]. *Tetrahedron Letters*, 2005, **46**(28): 4765—4767
- [69] Kim B H, Hwang S J, Han M S. Bacterium and fish mediated morphological changes of the toxic cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* [J]. *Journal of Freshwater Ecology*, 2008, **23**(4): 613—622
- [70] Shen H, Niu Y, Xie P, *et al.* Morphological and physiological changes in *Microcystis aeruginosa* as a result of interactions with heterotrophic bacteria [J]. *Freshwater Biology*, 2011, **56**(6): 1065—1080
- [71] Fogg G E. The ecological significance of extracellular products of phytoplankton photosynthesis [J]. *Botanica Marina*, 1983, **26**(1): 3—14
- [72] Mello M M E, Soares M C S, Roland F, *et al.* Growth inhibition and colony formation in the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* induced by the cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* [J]. *Journal of Plankton Research*, 2012, **34**(1): 987—994
- [73] Zhang X W, Fu J, Song S, *et al.* Interspecific competition between *Microcystis aeruginosa* and *Anabaena flo-saquae* from Taihu Lake, China [J]. *Zeitschrift für*

- Naturforschung Section C-A Journal of Biosciences*, 2014, **69**(1—2): 53—60
- [74] Shao J H, Peng L, Luo S, *et al.* First report on the allelopathic effect of *Tychonema bourrellyi* (Cyanobacteria) against *Microcystis aeruginosa* (Cyanobacteria) [J]. *Journal of Applied Phycology*, 2013, **25**(5): 1567—1573
- [75] Chen J Q, Guo R X. Inhibition effect of green alga on cyanobacteria by the interspecies interactions [J]. *International Journal of Environmental Science and Technology*, 2014, **11**(3): 839—842
- [76] Leflaive J, Lacroix G, Nicaise Y, *et al.* Colony induction and growth inhibition in *Desmodesmus quadricolor* (Chlorococcales) by allelochemicals released from the filamentous alga *Uronema confervicolum* (Ulotrichales) [J]. *Environmental Microbiology*, 2008, **10**(6): 1536—1546
- [77] Adams D G, Duggan P S. Heterocyst and akinete differentiation in cyanobacteria [J]. *New Phytologist*, 1999, **144**(1): 3—33
- [78] Takamura N, Iwakuma T, Yasuno M. Uptake of <sup>13</sup>C and <sup>15</sup>N (ammonium, nitrate and urea) by *Microcystis* in Lake Kasumigaura [J]. *Journal of Plankton Research*, 1987, **9**(1): 151—165
- [79] Sbiyyaa B, Loudiki M, Oudra B. Nitrogen and phosphorus intracellular capacity in storage by *Microcystis aeruginosa* Kütz and *Synechocystis* sp.: toxic cyanobacteria occasionally forming blooms in Marrakesh area (Morocco) [J]. *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology*, 1998, **34**(3): 247—257
- [80] Yang Z, Kong F X, Cao H S, *et al.* Observation on colony formation of *Microcystis aeruginosa* induced by filtered lake water under laboratory conditions [J]. *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology*, 2005, **41**(3): 169—173
- [81] Zhu W, Li M, Luo Y G, *et al.* Vertical distribution of *Microcystis* colony size in Lake Taihu: Its role in algal blooms [J]. *Journal of Great Lakes Research*, 2014, **40**(4): 949—955
- [82] Lundgren V, Granéli E. Grazer-induced defense in *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyceae): influence of different nutrient conditions [J]. *Limnology and Oceanography*, 2010, **55**(5): 1965—1976
- [83] Selander E, Cervin G, Pavia H. Effects of nitrate limitation on grazer-induced toxin production in *Alexandrium minutum* [J]. *Limnology and Oceanography*, 2008, **53**(2): 523—530
- [84] Wang W, Liu Y, Yang Z. Inhibitory effects of nitrogen content in media and *Ochromonas* SP. grazing on colony formation of cultured *Microcystis aeruginosa* [J]. *Journal of Limnology*, 2010b, **69**(2): 193—198
- [85] Schuler L J, Rand G M. Aquatic risk assessment of herbicides in freshwater ecosystems of South Florida [J]. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 2008, **54**(4): 571—583
- [86] Lürling M. Metribuzin impairs the unicell-colony transformation in the green alga *Scenedesmus obliquus* [J]. *Chemosphere*, 2011, **82**(3): 411—417
- [87] Hansen J, Sato M, Ruedy R, *et al.* Global temperature change [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, **103**(39): 14288—14293
- [88] Wang Y, Smith Jr W O, Wang X D, *et al.* Subtle biological responses to increased CO<sub>2</sub> concentrations by *Phaeocystis globosa* Scherffel, a harmful algal bloom species [J]. *Geophysical Research Letters*, 2010c, **37**(9): 1—5
- [89] Zuo S P, Wan K, Ma S, *et al.* Combined allelopathic potential of aquatic plants species to control algae [J]. *Allelopathy Journal*, 2014, **34**(2): 315—324
- [90] Körner S, Nicklisch A. Allelopathic growth inhibition of selected phytoplankton species by submerged macrophytes [J]. *Journal of Phycology*, 2002, **38**(5): 862—871
- [91] Svanys A, Paskauskas R, Hilt S. Effects of the allelopathically active macrophyte *Myriophyllum spicatum* on a natural phytoplankton community: a mesocosm study [J]. *Hydrobiologia*, 2014, **737**(1): 57—66
- [92] Vanderstukken M, Declerck S A J, Decaestecker E, *et al.* Long-term allelopathic control of phytoplankton by the submerged macrophyte *Elodea nuttallii* [J]. *Freshwater Biology*, 2014, **59**(5): 930—941
- [93] Dong J, Yang K, Li S S, *et al.* Submerged vegetation removal promotes shift of dominant phytoplankton functional groups in a eutrophic lake [J]. *Journal of Environment Sciences*, 2014, **26**(8): 1699—1707
- [94] Van Onsem S, De Backer S, Triest L. Microhabitat-zooplankton relationships in extensive macrophyte vegetations of eutrophic clear water ponds [J]. *Hydrobiologia*, 2011, **656**(1): 67—81
- [95] Gross E M, Erhard D, Enikö I. Allelopathic activity of *Ceratophyllum demersum* L. and *Najas marina* spp. Intermedia (Wolfgang) Casper [J]. *Hydrobiologia*, 2003, **506—509**(1—3): 583—589
- [96] Mulderij G, Mooij W M, Van Donk E. Allelopathic growth inhibition and colony formation of the green alga *Scenedesmus obliquus* by the aquatic macrophyte *Stratiotes aloides* [J]. *Aquatic Ecology*, 2005, **39**(1): 11—21
- [97] Dong J, Lu J J, Li G B, *et al.* Influences of a submerged macrophyte on colony formation and growth of a green alga [J]. *Aquatic Biology*, 2013, **19**(5): 265—274
- [98] Ge H M, Zhou X P, Xia L, *et al.* Effects of light and nitrogen source on the secretion of extracellular polysaccharides from *Nostoc* sp. [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2014, **38**(3): 480—486 [葛红梅, 周旭萍, 夏令, 等. 光强和氮源对念珠藻胞外多糖分泌的影响. 水生生物学报, 2014, **38**(3): 480—486]

- [99] Liu F F, Feng M H, Shang L X, *et al.* Effects of temperature on the growth and generation of extracellular organic matter of *Microcystis aeruginosa* and *Anabaena* sp. [J]. *Journal of Lake Sciences*, 2014, **26**(5): 780—788. [刘菲菲, 冯慕华, 尚丽霞, 等. 温度对铜绿微囊藻 *Microcystis aeruginosa* 和鱼腥藻 *Anabaena* sp. 生长及胞外有机物产生的影响. 湖泊科学, 2014, **26**(5): 780—788]
- [100] Li J H, Zeng Z Q, Xue Y M, *et al.* Study on mechanism of heavy metal accumulation in *Spirulina Maxima*, Cyanophyta [J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 1998, **29**(3): 274—279 [李建宏, 曾昭琪, 薛宇鸣, 等. 极大螺旋藻富集重金属机理的研究. 海洋与湖沼, 1998, **29**(3): 274—279]

## INFLUENCING FACTORS AND MECHANISMS ON COLONY FORMATION OF *MICROCYSTIS*: A REVIEW

DONG Jing<sup>1</sup> and LI Gen-Bao<sup>2</sup>

(1. College of Fisheries, Henan Normal University, Xinxiang 453007, China; 2. State Key Laboratory of Freshwater Ecology and Biotechnology, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China)

**Abstract:** Cyanobacterial blooms in lakes and reservoirs caused by eutrophication coming with a series of environmental and ecological problems. Colony formation of *Microcystis* and aggregation at the surface of water column is one of the most important factors of forming cyanobacterial blooms. Compared with single-cell, *Microcystis* colonies have higher tolerance ability to adverse conditions (ultraviolet radiation, high light, heavy metal and so on) and are more resistance to predation, virus and bacteria, and the potential mechanisms were discussed in this review article. We also reviewed the recent findings of affecting factors on phytoplankton colony formation including abiotic factors (nutrition, temperature, light, heavy metal, microcystin, and glyoxylic acid), and biotic factors (herbivore, bacteria, fish, and algae). We also made the prospect for future researches: (1) Synergistic effects of abiotic-biotic factors on algae morphology; (2) Influences of human activities on phytoplankton morphology and community structure; (3) Applications of the responses of phytoplankton morphology to submerged plants in future aquatic ecosystems; (4) The application of exopolysaccharide secretion by algae in future industrial production.

**Key words:** Cyanobacterial blooms; *Microcystis*; Colony formation; Abiotic factors; Biotic factors