

温度和铜绿微囊藻浓度对萼花臂尾轮虫生活史参数的影响

卫向东¹, 郭匿春^{1*}, 杨利源¹, 李静²

(1. 安徽农业大学资源与环境学院, 安徽合肥 230036; 2. 安徽省农业科学院水产研究所, 安徽合肥 230031)

摘要 [目的]了解温度和铜绿微囊藻浓度对轮虫生活史的影响,以萼花臂尾轮虫为研究对象进行了生命表研究。[方法]在15、25、35℃和不同斜生栅藻浓度下,探究铜绿微囊藻对萼花臂尾轮虫生活史的影响。[结果]温度、斜生栅藻浓度以及二者交互作用下,铜绿微囊藻对萼花臂尾轮虫的净生殖率(R_0)、世代时间(T)和内禀增长率(r_m)有显著影响($P < 0.05$)。当斜生栅藻浓度分别为 10^5 、 10^6 cells/mL时,处理组相对于对照组,温度在15℃时, R_0 分别下降了9.4%、69.3%, r_m 分别下降了20.0%、63.6%,铜绿微囊藻在斜生栅藻浓度充足时对萼花臂尾轮虫繁殖与生长的抑制作用要大于斜生栅藻浓度紧缺时;在温度25℃时, R_0 分别下降了66.3%、45.6%, r_m 分别下降了77.8%、22.2%,铜绿微囊藻对萼花臂尾轮虫的抑制作用随着斜生栅藻浓度的提升而减小;温度在35℃时, R_0 分别下降了71.8%、83.0%, r_m 分别下降了90.0%、70.7%,铜绿微囊藻对轮虫的抑制作用随着斜生栅藻浓度的提升而加大。[结论]铜绿微囊藻对轮虫的作用受其他可食性绿藻食物浓度的影响,且这种影响会随着温度的变化而变化。该研究通过测定不同温度和不同食物浓度间的交互作用对萼花臂尾轮虫一些重要的生活史参数和生命表因子的影响来了解其基本生物学特征以及为以后研究野外环境中各种因子对轮虫影响中所起的作用做好数据与理论的铺垫。

关键词 萼花臂尾轮虫; 温度; 斜生栅藻; 铜绿微囊藻; 生活史

中图分类号 X174 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2021)22-0074-06

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2021.22.018



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Effects of Temperature and *Microcystis aeruginosa* Concentration on the Life History Parameter of *Brachionus calyciflorus*

WEI Xiang-dong, GUO Ni-chun, YANG Li-yuan et al (College of Resources and Environment, Anhui Agricultural University, Hefei, Anhui 230036)

Abstract [Objective] To understand the influence of temperature and *Microcystis aeruginosa* concentration on the life cycle of rotifers, the life table experiment was carried out with the *Brachionus calyciflorus* as the research object. [Method] The effects of *Microcystis aeruginosa* on the life cycle of *Brachionus calyciflorus* were investigated at 15, 25, 35 °C and different concentrations of *Scenedesmus obliquus*. [Result] Temperature, the concentration and the interaction of the two had significant effects on the net reproductive rate (R_0), generation time (T) and intrinsic growth rate (r_m) of the *Brachionus calyciflorus* ($P < 0.05$). When the concentrations of *Scenedesmus obliquus* were 10^5 and 10^6 cells/mL, R_0 decreased by 9.4% and 69.3%, and r_m decreased by 20.0% and 63.6%, respectively, in the treatment group compared with the control group, when the temperature was 15 °C. The inhibition effect of *Microcystis aeruginosa* on the reproduction and growth of *Brachionus calyciflorus* was greater when the concentration of *Scenedesmus obliquus* was sufficient than when the concentration of *Scenedesmus obliquus* was deficient. When the temperature was 25 °C, R_0 decreased by 66.3% and 45.6%, respectively, and r_m decreased by 77.8% and 22.2%, respectively. The inhibitory effect of *Microcystis aeruginosa* on *Brachionus calyciflorus* decreased with the increase of the concentration of *Scenedesmus obliquus*. When the temperature was 35 °C, R_0 decreased by 71.8% and 83.0%, and r_m decreased by 90.0% and 70.7%, respectively. The inhibitory effect of *Microcystis aeruginosa* on rotifers increased with the increase of the concentration of *Scenedesmus obliquus*. [Conclusion] The results showed that the effects of *Microcystis aeruginosa* on rotifers were influenced by the concentrations of other edible green algae, and the effects varied with the change of temperature. In this study, we hope to find out some basic biological characteristics of *Brachionus calyciflorus* by measuring the effect of the interaction between different temperature and food concentration on some important life history parameters and life table factors to understand the future research field environment various factors influence on rotifers, the role of well data and theory foreshadowing.

Key words *Brachionus calyciflorus*; Temperature; *Scenedesmus obliquus*; *Microcystis aeruginosa*; Life history

轮虫是浮游动物中的重要组成部分,不仅可以作为鱼类的重要饵料,其丰度和群落组成也是评价水环境质量的重要指标^[1]。自20世纪80年代起,轮虫因其对外界环境因子的敏感性而成为环境监测和生态毒理学上的重要受试生物^[2-3]。萼花臂尾轮虫(*Brachionus calyciflorus*)作为水生轮虫的一大重要种类,具有分布广泛、繁殖速度快、对环境敏感等特点,且终年常见,在结冰的水体中也能大量存在^[4]。萼花臂尾轮虫已被美国材料实验协会正式作为淡水和海水测试

生物列入国家测试标准(ASTM 1991)。有关萼花臂尾轮虫在环境监测与生态毒理研究中用作指示性动物应用研究近年来也有较多报道^[5-8]。20世纪中叶以来,随着工农业的快速发展以及社会经济的迅速增长,全球变暖和水质污染问题越来越受到国内外研究者的关注。全球气温的持续升高,引发了强烈的水体富营养化和蓝藻水华,我国约85%的湖泊、河流都出现水体富营养化且一直处于上升趋势,对水生生态系统产生不利的影响^[1]。全球变暖和蓝藻水华已成为全世界水生生态环境的难题。萼花臂尾轮虫作为环境监测上的重要受试生物,近年来一直是水环境评价指标中的热点,通过对轮虫生活史参数的研究可以准确评价蓝藻水华等不同生态因子对水生生物种群增长和繁殖的影响。

全球变暖及其引起的湖泊水体温度升高已受到国际社会和学者的广泛关注^[9]。同时,温度也被认为是造成蓝藻水华的重要影响因子。水体温度可以直接影响生物有机体的

基金项目 中科院南京地湖所湖泊与环境国家重点实验室开放基金(2014SKL008);水产增殖养殖安徽省重点实验室开放课题(AHSC20190202);安徽省省级大学生创新基金“生物絮团净化淡水水产养殖环境的研究”(DS185202)。

作者简介 卫向东(1996—),男,安徽合肥人,硕士研究生,研究方向:水生生态学。*通信作者,副教授,硕士生导师,从事水生生态学。

收稿日期 2021-02-04

体温,体温的高低又决定了浮游动物新陈代谢、生物体的生长、发育、繁殖和行为等,从而影响浮游动物的丰度^[10],在温度不同的水体中,水温除会影响轮虫的代谢速率和表型特征外^[11],还会影响各种藻类的生长与繁殖。铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*)是蓝藻水华中主要的优势种,微囊藻分为产毒微囊藻和非产毒微囊藻,产毒微囊藻其产出的微囊藻毒素(Microcystins, Mcs)是一种肝毒素类的环境污染物,伴随着微囊藻细胞的衰老、死亡和裂解,有毒细胞内的藻毒素释放于水体中一段时间,对水体中的鱼类以及浮游动物会产生毒害作用,甚至通过食物链能间接对人类身体产生危害;而非产毒微囊藻则会以群体形式存在,通过机械干扰浮游动物的摄食过程来抑制浮游动物的生长及繁殖,且无毒微囊藻因其缺乏脂肪酸而对摄食者浮游动物的繁殖产生影响^[12]。目前已有相关试验分别研究了温度和铜绿微囊藻对轮虫生长和繁殖的影响^[1,4,10-11]。但如果温度与其他可食性食物对铜绿微囊藻一轮虫摄食体系发生协同或拮抗作用,轮虫种群的结构就会发生很大的变化,从而影响更高营养级的其他生物种类^[13-14]。就多种环境因子对轮虫生活史的影响目前已有研究但存在不一致性,自然水体中对轮虫生活史的影响往往是多方面的,水温、食物以及产毒藻类的存在与否都会对轮虫的生长与繁殖产生巨大影响。

因此,笔者在不同温度和斜生栅藻浓度下,探究铜绿微囊藻对萼花臂尾轮虫生活史的影响,以期通过测定不同温度和食物浓度间的交互作用对萼花臂尾轮虫生活史参数的影响来明晰其基本生态学特征,为今后进一步研究自然水体中多参数因子对轮虫种群动态的影响提供理论依据。这对于理解萼花臂尾轮虫在水环境监测与生态毒理研究中的指示作用,以及高温下富营养化水体中蓝藻水华的控制具有重要理论意义和现实作用。

1 材料与方 法

1.1 轮虫的采集与培养

选取的萼花臂尾轮虫取自安徽省合肥市巢湖水体,在实验室培养箱中单个体克隆培养 180 d 以上。萼花臂尾轮虫放置在温度(25±1)℃、光照强度 2 200 lx、光照周期 L:D=14:10 的 100 mL 烧杯中。培养轮虫使用的培养基是 EPA 培养基^[15],并采用 BG-11^[16]培养基培养出来的处于指数增长期的斜生栅藻(*Scenedesmus obliquus*)作为萼花臂尾轮虫的食物,每 24 h 投喂一次并更换培养液。

1.2 藻种及其培养

所采用的斜生栅藻和铜绿微囊藻 FACHB 905(*Microcystis aeruginosa* FACHB 905)均来源于中国科学院水生生物研究所。藻类的培养同样是在温度(25±1)℃、光照强度 2 500 lx、周期 L:D=16 h:8 h 的恒温光照培养箱下进行,藻类放置在 250 mL 的锥形瓶中,用 BG-11 培养基培养,在 120 ℃ 的高压灭菌锅中灭菌 20 min 冷却至室温后,在超净工作台无菌环境中进行接种培养。所有藻类均在对数生长期时以离心机 6 300 r/min 离心 10 min,浓缩富集存放在 4 ℃ 的冰箱中,试验时,用显微镜对斜生栅藻和铜绿微囊藻进行计数,并用 EPA 培养基稀释到试验所需要的藻浓度。

1.3 生命表试验

设置 3 个不同温度(分别是 15、25 和 35 ℃)和斜生栅藻浓度(分别是 1×10⁴、1×10⁵ 和 1×10⁶ cells/mL)。不同斜生栅藻浓度下,根据是否添加定量铜绿微囊藻再设 2 种处理,对照组 C 组(0 cells/mL *M. aeruginosa*)与处理组 M 组(1×10⁶ cells/mL *M. aeruginosa*)。每组 3 个重复。试验时培养萼花臂尾轮虫的容器为 8 mL 的特制玻璃杯,培养液的体积为 5 mL,每个容器中分别放置龄长不超过 6 h 的轮虫幼体 10 只。试验时除温度不同、食物浓度不同,其余条件均与先前培养一致。每隔 12 h 观察和计数母体的存活数、幼体数和携卵数,并移去产生的幼体,在观察时用玻璃吸管微微地悬浮容器底部的藻类食物,每隔 24 h 更换培养液并喂食藻类,试验直到所有轮虫个体死亡结束。

1.4 生活史参数的计算方法

1.4.1 特定年龄的存活率(l_x)

x 年龄组开始时存活个体的百分数。

1.4.2 特定年龄的繁殖率(m_x)

x 年龄组平均个体所产的雌性后代数。

1.4.3 净生殖率(R_0)

$R_0 = \sum_0^{\infty} l_x m_x$ 。种群经过一个世代后的净增长率。

1.4.4 内禀增长率(r_m)

r_m 是指种群在特定年龄下的最大增长率,是在粗略计算的条件下,依据以下公式计算出: $\sum_{x=0}^n e^{-rx} l_x m_x = 1$ 。

1.4.5 世代时间(T)

从亲代出生到子代出生所经历的时间, $T = \frac{I_n(r_0)}{r}$ 。

相应的参数均在 Excel 中算出,所用公式可以参考 Krebs^[17] 和 Lotka^[18]。计算出萼花臂尾轮虫各生活史参数后,采用 SPSS 22.0 中的方差分析以及 Waller-Duncan 字母标记法来判断萼花臂尾轮虫在不同温度、不同浓度下铜绿微囊藻对各组别轮虫生活史影响的差异性。

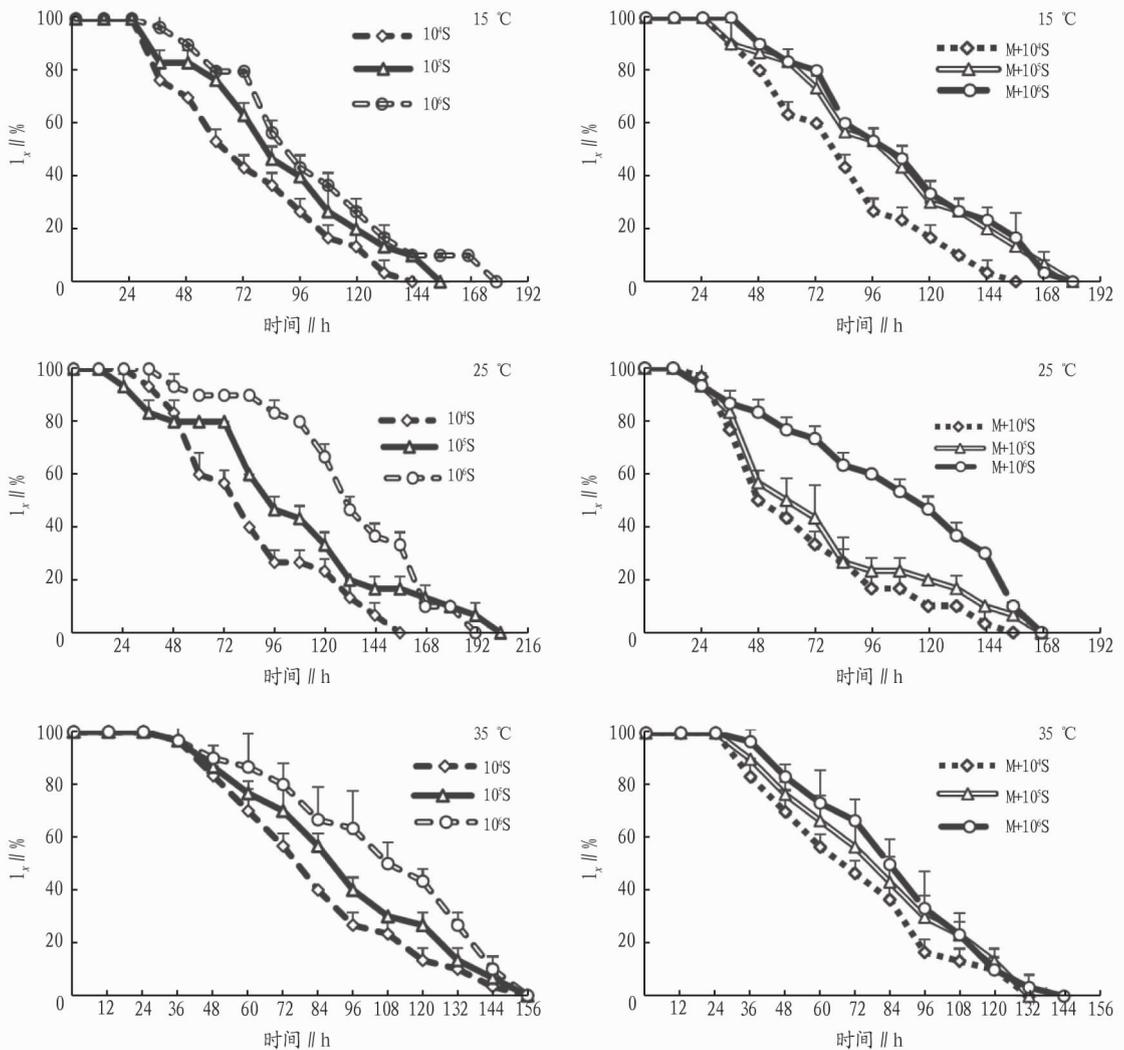
2 结果与分析

2.1 不同温度与藻类浓度下萼花臂尾轮虫的特定年龄存活率

在 15 ℃ 低温环境下,添加铜绿微囊藻处理组的轮虫存活率分别高于相应的对照组,2 组下降时间基本一致,但对照组存活率的下降速度更明显,对照组的轮虫分别于 144、156 和 180 h 全部死亡,而 3 个处理组的轮虫分别存活 156、180 和 180 h,这表明在 15 ℃ 低温环境下,铜绿微囊藻对轮虫的存活具有一定的促进作用,能够在较恶劣的环境中给予轮虫营养供其存活;在 25 ℃ 适宜的环境下,处理组的存活率下降速度和全部死亡时间都快于对照组,虽然 1×10⁴ cells/mL 浓度对照组与相应的处理组轮虫均在 156 h 全部死亡,存活时间一致,但处理组轮虫存活率的下降速度高于对照组;而处理组 M+10⁵ cells/mL 和 M+10⁶ cells/mL 时的轮虫在 168 h 均全部死亡,对照组的存活时间分别为 204 和 192 h,这说明 25 ℃ 下铜绿微囊藻已经对轮虫的存活率产生抑制作用;在 35 ℃ 高温环境下,各组的存活时间都相对前 2 个温度缩短很多,处理组 M+10⁴ cells/mL、M+10⁵ cells/mL 和 M+10⁶ cells/mL

的存活时间分别为 132、132 和 144 h,对应的对照组存活时间都为 156 h,这说明随着温度的升高,铜绿微囊藻对于轮虫的存活

率和存活时间的抑制也在逐渐增加(图 1)。



注:M为 *Microcystis aeruginosa* FACHB 905;S为 *Scenedesmus obliquus*

图 1 不同温度下对照组与处理组的特定年龄存活率

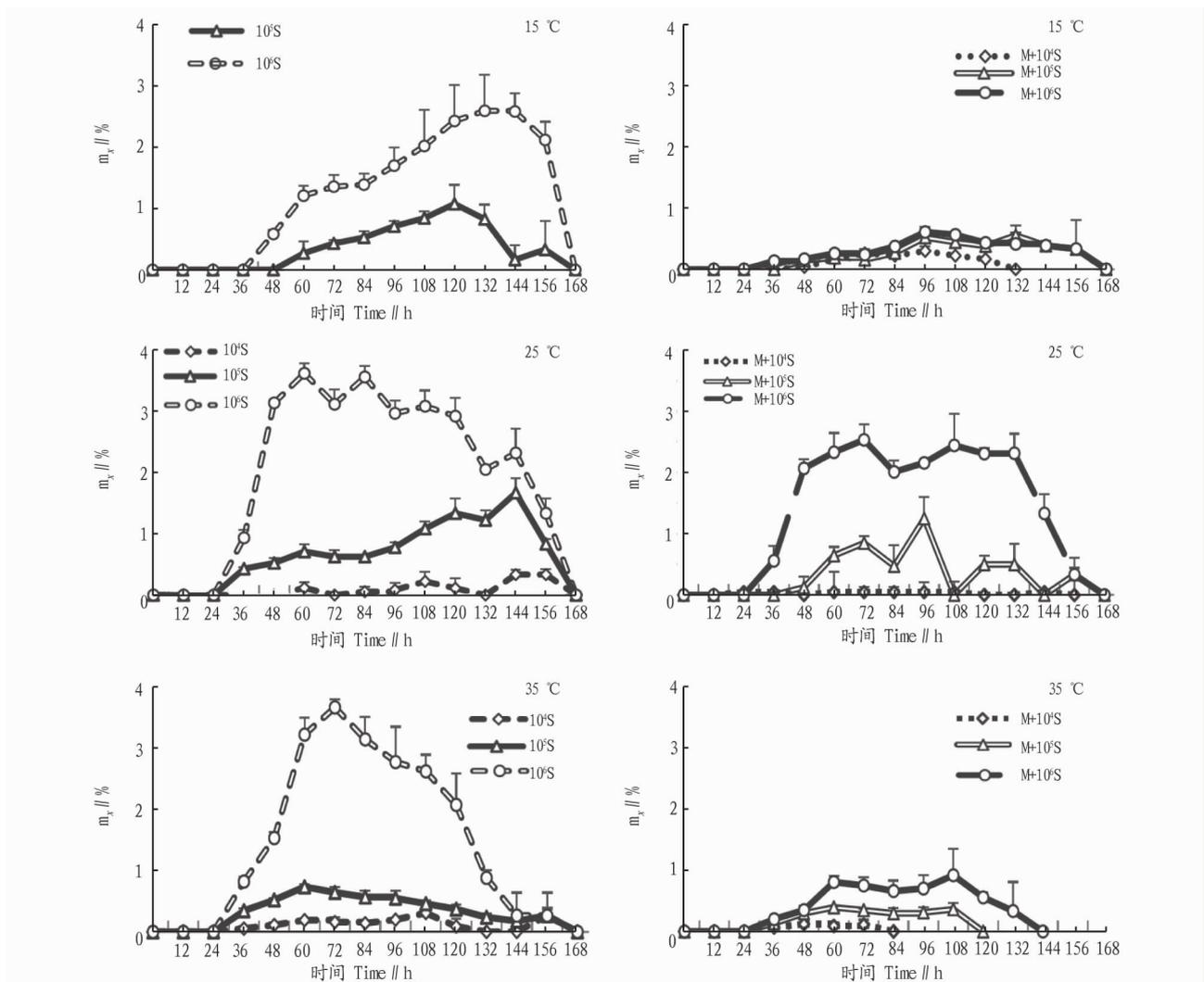
Fig.1 Age specific survival rates of control group and treatment group at different temperatures

2.2 不同温度与藻类浓度下萼花臂尾轮虫的特定年龄繁殖率 轮虫在 15 °C 低温时,斜生栅藻浓度在 10^4 cells/mL 时,对照组轮虫繁殖率基本为 0,但加入 10^6 cells/mL 的铜绿微囊藻的情况下,出现了较低的繁殖率,这可能是 15 °C 低温下铜绿微囊藻生长缓慢,但后期给轮虫提供了部分营养供其繁殖,而对照组的斜生栅藻浓度在 10^5 和 10^6 cells/mL 的情况下轮虫繁殖率随着浓度的上升逐渐增加。这说明在 15 °C 较低温环境下,轮虫的繁殖率均随着斜生栅藻浓度的上升而上升,且低温下铜绿微囊藻会在斜生栅藻浓度不够时给予轮虫部分的营养供其繁殖。

25 °C 下,轮虫的繁殖率普遍高于 15 °C 时的繁殖率,25 °C 下的轮虫繁殖率趋势是 10^6 cells/mL > M + 10^6 cells/mL > 10^5 cells/mL > M + 10^5 cells/mL > 10^4 cells/mL > M + 10^4 cells/mL,相对于斜生栅藻对照组而言,添加铜绿微囊藻处理组的繁殖率均小于对照组,这说明微囊藻在 25 °C 下对轮虫繁殖的抑制作用

要高于 15 °C。但在 72 和 96 h 时处理组 M + 10^5 cells/mL 繁殖率要高于其对应的对照组,这说明在 25 °C 下,微囊藻只是对轮虫具有微弱的抑制作用,并没有完全占据斜生栅藻带给轮虫的营养。这可能是在 25 °C 的环境中,铜绿微囊藻处于比较适宜生长的环境,但还没有产生群体性效应,并不能严重地抑制轮虫的繁殖率,反而可以当作轮虫生长的饵料。

在 35 °C 高温环境中,处理组的繁殖率明显低于其对应的对照组,且处理组的繁殖率分别在 84、120 和 144 h 停止繁殖,而对照组均在 168 h 才停止繁殖。这说明在 35 °C 的环境中,微囊藻对轮虫繁殖率的抑制作用加强,特别在斜生栅藻浓度较低的情况下更为显著。从 3 个温度的轮虫繁殖时间趋势来看,15 °C 的轮虫繁殖率高高峰期相对往后,处于 120 ~ 140 h,25 °C 的轮虫繁殖率高高峰期较为平稳,处于 60 ~ 144 h 且都处于较高的繁殖率,而 35 °C 中繁殖率的高高峰期提前,在 72 ~ 108 h 处于最高值,然后下降或者停止繁殖(图 2)。



注: M 为 *Microcystis aeruginosa* FACHB 905; S 为 *Scenedesmus obliquus*

图 2 不同温度下对照组与处理组的特定年龄繁殖率

Fig.2 Age specific reproduction rate of control group and treatment group at different temperatures

2.3 不同温度与藻类食物条件下萼花臂尾轮虫生活史参数分析 对同种温度不同斜生栅藻浓度下轮虫种群的 R_0 、 r_m 和 T 进行方差分析,结果表明,温度在 15 °C 时,当斜生栅藻浓度较低时,斜生栅藻对萼花臂尾轮虫的 R_0 、 r_m 和 T 均无显著影响,而当斜生栅藻浓度较高时,对萼花臂尾轮虫 R_0 和 r_m 具有显著影响 ($P < 0.05$); 温度在 25 °C 时,斜生栅藻浓度对萼花臂尾轮虫的 R_0 和 r_m 均有显著影响 ($P < 0.05$), 与 T 之间没有显著差异; 温度在 35 °C 时,斜生栅藻浓度与萼花臂尾轮虫的 R_0 和 r_m 也均有显著影响 ($P < 0.05$), 且世代时间 T 也具有显著影响 ($P < 0.05$), 轮虫的世代时间随着温度的上升而逐渐减少。对对照组与处理组的 t 检验分析, 对照组中轮虫的 R_0 和 r_m 显著大于处理组中的生活史参数 ($P < 0.05$) (表 1)。

当温度为 15 °C 时,斜生栅藻浓度在 10⁴ cells/mL 时, R_0 和 r_m 为 0, 这可能是由于温度太低和食物浓度低, 萼花臂尾轮虫没有一个很好的生存环境, 所以难以繁衍后代, 而当加入 10⁶ cells/mL 铜绿微囊藻后, 萼花臂尾轮虫产生较低 R_0 , 且出现了无限趋近于 0 的 r_m , 这说明当食物浓度不足时, 轮虫迫于生存压力会从微囊藻中摄取营养供其生存与繁殖。当

斜生栅藻浓度在 10⁵ cells/mL 时, 对照组与处理组的 R_0 、 r_m 相差幅度较小, 就处理组相对于对照组而言, R_0 下降了 9.4%, r_m 下降了 20%, 而当斜生栅藻浓度上升至 10⁶ cells/mL 后, 对照组的 R_0 、 r_m 明显高于处理组, 处理组的 R_0 下降了 69.3%, r_m 下降了 63.6%, 这反映了在低温状态下, 当轮虫食物浓度充足时, 轮虫会有选择性地选择食物, 铜绿微囊藻在食物浓度充足时对轮虫繁殖与生长的抑制作用大于食物浓度紧缺时。

当温度为 25 °C 时, 斜生栅藻浓度在 10⁴ cells/mL 时, 对照组与处理组的 R_0 和 r_m 同样很低, 但相对 15 °C 有所提升; 随着斜生栅藻浓度的提高, R_0 、 r_m 都有明显的提升, 特别在浓度为 10⁶ cells/mL 时, R_0 和 r_m 均处于 3 个温度的最高值, 说明萼花臂尾轮虫在 3 个温度中更适合于 25 °C, 且斜生栅藻的浓度 10⁶ cells/mL 更加适宜。与对照组相比, 当斜生栅藻浓度在 10⁴ cells/mL 时, 处理组的 R_0 上升了 165.4%; 当斜生栅藻浓度在 10⁵ cells/mL 时, 处理组的 R_0 下降了 66.3%, r_m 下降了 77.8%; 当斜生栅藻浓度上升至 10⁶ cells/mL 后, 处理

组的 R_0 下降了 45.6%, r_m 下降了 22.2%, 说明当环境处于适宜状态时, 铜绿微囊藻对轮虫的抑制作用随着斜生栅藻浓度的提升而减小, 但当斜生栅藻浓度难以支撑轮虫生长与繁殖时, 铜绿微囊藻会对轮虫的生长有一定的促进作用。

当温度为 35 °C 时, 斜生栅藻浓度在 10^4 cells/mL 时, R_0 下降了 66.2%; 当斜生栅藻浓度在 10^5 cells/mL 时, R_0 下降了 71.8%, r_m 下降了 90.0%; 当斜生栅藻浓度上升至 10^6 cells/mL 后, R_0 下降了 83.2%, r_m 下降了 70.7%, 说明当环境处于高温状态时, 铜绿微囊藻对轮虫的抑制作用随着斜生栅藻浓度的提升

而加大。

综上, 在斜生栅藻浓度在 10^5 cells/mL 时, R_0 与 r_m 的下降速度都随着温度的上升而加快, 说明铜绿微囊藻对萼花臂尾轮虫的抑制作用是随着温度的升高而升高。而当斜生栅藻浓度在 10^6 cells/mL 时, R_0 与 r_m 的下降速度是 35 °C > 15 °C > 25 °C, 这可能是因为 15 °C 时, 处理组温度太低加上铜绿微囊藻的作用导致轮虫在此环境下更加容易死亡, 而对照组因为斜生栅藻浓度较高, 食物浓度充足, 相对于处理组存活率较高(表 1)。

表 1 不同条件下萼花臂尾轮虫的生活史参数

Table 1 Life history parameters of *Brachionus calyciflorus* under different conditions

温度 Temperature//°C	S 浓度 cells/mL	M 浓度 cells/mL	R_0 个	T d	r_m d
15	10^4	0	0 d	0 c	0 d
		10^6	0.56±0.14 cd	3.39±0.16 b	0 d
	10^5	0	1.60±0.17 bc	3.85±0.25 a	0.05±0.01 bc
		10^6	1.45±0.32 bc	4.07±0.09 a	0.04±0.02 c
	10^6	0	6.35±1.33 a	3.74±0.22 a	0.22±0.01 a
		10^6	1.95±0.23 b	3.78±0.22 a	0.08±0.01 b
25	10^4	0	0.26±0.09 d	3.88±0.79 a	0 e
		10^6	0.69±0.04 d	3.22±0.22 a	0 e
	10^5	0	4.18±0.35 c	3.69±0.13 a	0.18±0.06 c
		10^6	1.41±0.27 d	3.45±0.24 a	0.04±0.02 d
	10^6	0	22.24±1.42 a	3.52±0.08 a	0.45±0.01 a
		10^6	12.10±0.78 b	3.51±0.06 a	0.35±0.01 b
35	10^4	0	0.71±0.05 de	2.99±0.18 a	0 e
		10^6	0.24±0.00 e	2.21±0.21 b	0 e
	10^5	0	3.97±0.20 b	3.04±0.07 a	0.200±0.006 b
		10^6	1.12±0.07 d	2.75±0.11 a	0.020±0.008 d
	10^6	0	14.20±0.59 a	3.06±0.04 a	0.410±0.003 a
		10^6	2.39±0.29 c	3.02±0.08 a	0.120±0.010 c

注: 同列不同字母表示不同处理组之间存在显著差异 ($P < 0.05$)

Note: Different letters in the same column indicate significant differences between different treatment groups ($P < 0.05$)

3 讨论

3.1 藻类浓度对萼花臂尾轮虫生活史的影响 食物浓度是影响轮虫种群增长和繁殖最主要的生态因子之一^[19]。该研究中, 在同一温度下, 萼花臂尾轮虫受单一食物浓度的影响, 对照组的存活率、繁殖率、净增长率及内禀增长率均随着斜生栅藻浓度的上升而上升, 这说明食物浓度越高, 对轮虫种群增长率的促进作用越大, 这与研究的食物浓度的增加会使轮虫种群增长率随之增加的结论相似^[1], 这主要是因为高浓度食物会使轮虫的幼体快速成长为成熟的个体, 从而提高了种群增长率; 当加入铜绿微囊藻后, 萼花臂尾轮虫的各生活史参数也随着食物浓度的升高而升高, 但整体上相比对照组, 萼花臂尾轮虫的生活史参数呈明显下降趋势, 这说明当轮虫在摄食了不适宜的藻类食物时, 会大大降低其种群的增长率和繁殖率。这主要是当轮虫摄食铜绿微囊藻后, 可能会导致其吞咽能力降低、妨碍食物的有效运输, 进而降低其摄食、生长及繁殖能力, 种群适合度降低, 甚至造成个体的大量死亡, 在很大程度上降低了轮虫的摄食率和存活率。斜生栅藻与铜绿微囊藻间交互关系也会影响萼花臂尾轮虫的生活史参数, 当斜生栅藻浓度低时, 铜绿微囊藻会充当食物的角色补充轮虫营养供其短时间和低效率的增长; 斜生栅藻浓度

适中时, 铜绿微囊藻会抑制轮虫的繁殖; 斜生栅藻浓度高时, 铜绿微囊藻的影响作用相对减弱, 主要是因为摄入比例的减少以及绿藻的增加会使铜绿微囊藻中的有毒性质细胞部分被绿藻细胞内的化合物所改变, 因而抑制作用也减弱。同样在野外富营养化程度较高的水体中, 轮虫与铜绿微囊藻也会产生相互影响, 不同于水体中的其他浮游动物可以分辨出产毒与非产毒的蓝藻且拒绝摄食与产毒蓝藻相似的藻类, 轮虫不能根据食物的质量来进行筛选, 只能通过食物颗粒的大小来进行选择, 因此会在摄食过程中大量地摄食适宜大小的食物, 其中包括铜绿微囊藻^[20], 这一方面会导致轮虫的种群增长率大大降低, 另一方面也会由于轮虫的摄食使水体中的蓝藻大量减少, 间接促进水环境的健康发展。

3.2 温度对萼花臂尾轮虫生活史的影响 该研究中温度处于 15、25 和 35 °C 时, 在温度变化的单一影响下, 萼花臂尾轮虫的净生殖率随着温度的升高呈先上升后下降的趋势, 这与马杰等^[21]、耿红等^[22]在研究温度对轮虫种群增长的结论相似, 主要是因为低温或高温的情况下轮虫会通过改变自身侧棘刺长来适应不利的生存环境, 棘刺的增长将会消耗轮虫自身较多能量, 从而导致用于生殖的能量减少; 萼花臂尾轮虫的世代时间随着温度的升高而逐渐缩短, 这与前人的研究

结果一致^[10],这主要是萼花臂尾轮虫的生殖前期和胚胎发育期会随着温度的升高而缩短,从而成为成熟母体的时间也会缩短;而萼花臂尾轮虫种群的内禀增长率随着温度的升高而升高,主要是因为高温诱导下,轮虫的生活史对策会发生变化,它会通过减小背甲长度、缩小自己的体积来适应高温的环境^[23],因此随着温度的升高,轮虫对于食物的摄取比例会逐渐减少,食物竞争减少,其种群内禀增长率也随之提升。温度是影响每一个生命周期中由单个雌性产生后代总数的一个因素,且高温下的繁殖力高于低温下的繁殖力,在野外环境中,水温会经常随着季节而变化,从而进一步产生水体中浮游动物或浮游植物等一系列连锁反应,对于浮游动物而言在一定温度范围内每增加 1 ℃,代谢率加快 10% 左右^[24],因此研究温度的变化对野外环境轮虫对水环境的监测有很大的借鉴意义。

3.3 温度和斜生栅藻与铜绿微囊藻浓度的交互作用对萼花臂尾轮虫生活史的影响 该研究中,在低温、适宜温度和高温下,不同斜生栅藻浓度下铜绿微囊藻对萼花臂尾轮虫生活史产生了抑制或促进作用。在低温状态下,铜绿微囊藻在斜生栅藻浓度充足时对萼花臂尾轮虫繁殖与生长的抑制作用要大于斜生栅藻浓度紧缺时。这主要是因为当斜生栅藻浓度紧缺且处于低温时,萼花臂尾轮虫会受到低温以及食物浓度紧缺的双重胁迫,萼花臂尾轮虫在处于极度恶劣的环境下,它会通过增大体积,减小相对体表面积,降低代谢消耗能,减少对于外界的接触^[11],这时并没有足够能量去产生子代,铜绿微囊藻在此时抑制作用微弱,相反在加入铜绿微囊藻后萼花臂尾轮虫出现了低净生殖率和低内禀增长率,这说明铜绿微囊藻在轮虫难以存活时也可以给轮虫带来一定的营养,这与 Fulton 等^[25]研究的单纯喂食铜绿微囊藻时,萼花臂尾轮虫也可以存活的结论一致。在野外环境中微囊藻会通过群体形式对轮虫摄食过程的机械干扰、群体多糖胶对其消化过程的化学干扰以及对轮虫的摄食抑制、拒食微囊藻导致额外能量的消耗等方式来破坏轮虫的群落结构和丰度^[26],但由于温度较低,微囊藻的生长受到抑制,并不能以群体的形式大量存在,对轮虫的抑制作用小,反而会有助于轮虫的生长,这与巢湖轮虫密度夏春季节多、冬秋季节少的季节变化相联系。当环境处于适宜状态时,铜绿微囊藻对萼花臂尾轮虫的抑制作用随着斜生栅藻浓度的提升而减小,主要是因为当温度处于适宜生存的温度时,萼花臂尾轮虫开始有选择性地猎取食物,当斜生栅藻浓度较少时,萼花臂尾轮虫在斜生栅藻与铜绿微囊藻混合的溶液中,摄取铜绿微囊藻的比例更大,从而对轮虫的抑制作用也会加大,而当斜生栅藻浓度提升时,一方面萼花臂尾轮虫在混合液中所摄取的斜生栅藻比例增加,另一方面,较高斜生栅藻浓度下,浮游动物的生理状态也较好,抵抗铜绿微囊藻中的有毒性细胞的能力会增强,抑制作用也会相对减少,这与 Li 等^[27]随着绿藻浓度的增加,浮游动物获取的食物中有毒微囊藻毒害作用减弱的结论相类似。当环境处于高温状态时,铜绿微囊藻对轮虫的抑制作用随着斜生栅藻浓度的提升而加大。这主要是因为

温度的升高会加剧铜绿微囊藻体内脂肪酸以及其他脂类物质的减少,这会对萼花臂尾轮虫的生殖能力产生很强烈的抑制作用^[10],以及轮虫体内组织吸收微囊藻的敏感性也会随温度的升高而增加,会使轮虫自身对微囊藻的吸收能力大大增强,从而吸收微囊藻的比例增加,与其他研究者的研究结论相类似^[28];所以在高温下,铜绿微囊藻会对萼花臂尾轮虫的生长与繁殖产生抑制。

该试验结果表明斜生栅藻浓度、铜绿微囊藻浓度、温度以及它们之间的交互作用都显著影响了萼花臂尾轮虫的生活史参数,铜绿微囊藻对轮虫的作用受其他可食性绿藻食物浓度的影响,且这种影响会随着温度的变化而产生变化。在野外环境中,影响萼花臂尾轮虫的因子有很多,不同温度、不同食物浓度下,铜绿微囊藻对其生活史的影响不同,温度与其他可食性食物对铜绿微囊藻-轮虫所起的作用发生协同或拮抗,轮虫种群的结构会发生很大的变化,从而也会影响更高营养级的其他生物种类^[29-31]。轮虫作为可以监测水质指标的一类指示动物,在以后的监测中,不仅要考虑轮虫本身的变化,也要考虑由于水温的不同以及各种绿藻、蓝藻相互作用下对轮虫种群和群落结构以及生活史的影响下发生的间接变化。浮游动物在水生食物网中扮演着十分重要的角色,水生环境的保护一直是世界性话题,需要更多地去关注不同环境影响因子对浮游动物种群及其他浮游植物种群的影响。

参考文献

- [1] 耿红,孟希,贺娟.不同绿藻浓度下铜绿微囊藻对轮虫生活史的影响[J].中南民族大学学报(自然科学版),2016,35(1):44-49.
- [2] SAVADOVA K. Response of freshwater bloom-forming planktonic cyanobacteria to global warming and nutrient increase[J].Botanica lithuanica, 2014,20(1):57-63.
- [3] FRAZÃO B, MARTINS R, VASCONCELOS V. Are known cyanotoxins involved in the toxicity of picoplanktonic and filamentous north Atlantic marine cyanobacteria? [J].Marine drugs, 2010,8(6):1908-1919.
- [4] 黄祥飞.温度对萼花臂尾轮虫卵的发育、种群增长和生产量的影响[J].水生生物学报,1985,9(3):232-240.
- [5] 李楠,姜明,田雪,等.富锦国家湿地公园的轮虫群落结构及水质评价[J].林业科学,2019,55(1):47-55.
- [6] 徐少林,李慧明,顾杨亮,等.广东省大沙水库轮虫群落结构的时空异质性分析[J].生态科学,2017,36(5):18-26.
- [7] 胡菊香,吴生桂,陈金生,等.巢湖富营养化对轮虫的影响研究[J].环境科学与技术,2007,30(12):16-18.
- [8] 郭凯,赵文,殷守仁,等.北京官厅水库轮虫群落结构与水体富营养化状况[J].湖泊科学,2010,22(2):256-264.
- [9] PACHAURI R K, ALLEN M R, BARROS V R, et al. Climate change 2014: Synthesis report. Contribution of working groups I, II and III to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change[J].Journal of romance studies, 2014,4(2):85-88.
- [10] 耿红,姚慧,张鹏,等.温度和集胞藻浓度对轮虫生活史参数的影响[J].中南民族大学学报(自然科学版),2019,38(1):50-55.
- [11] 项贤领,朱凌云,陈莹莹,等.微囊藻毒素和温度对萼花臂尾轮虫(*Brachionus calyciflorus*)形态学特征的影响[J].湖泊科学,2018,30(4):1027-1040.
- [12] 徐秋磊,汪婵,陈莹莹,等.微囊藻毒素和温度对萼花臂尾轮虫热激蛋白 Hsp70 水平的影响[J].环境科学学报,2018,38(8):3339-3346.
- [13] 鲍蕾,马蕊,牛翠娟,等.温度对方形臂尾轮虫(*Brachionus quadridentatus*)种群增长与生活史参数的影响[J].北京师范大学学报(自然科学版),2006,42(5):518-521.
- [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:中国科学院研究生院(水生生物研究所),2006.

- [9] ZHUANG M H, GONGBUZEREN, ZHANG J, et al. Community-based seasonal movement grazing maintains lower greenhouse gas emission intensity on Qinghai-Tibet Plateau of China[J]. Land use policy, 2019, 85: 155-160.
- [10] CHEN S Q, TAN Y Q, LIU Z. Direct and embodied energy-water-carbon nexus at an inter-regional scale[J/OL]. Applied energy, 2019, 251 [2021-01-05]. <https://doi.org/10.1016/j.apenergy.2019.113401>.
- [11] ERANKI P L, DEVKOTA J, LANDIS A E. Carbon footprint of corn-soybeans rotations in the US Midwest using data from real biological farm management practices[J]. Journal of cleaner production, 2019, 210: 170-180.
- [12] FRIEDRICH E, PILLAY S, BUCKLEY C A. Carbon footprint analysis for increasing water supply and sanitation in South Africa: A case study[J]. Journal of cleaner production, 2009, 17(1): 1-12.
- [13] ZHANG W S, HE X M, ZHANG Z D, et al. Carbon footprint assessment for irrigated and rainfed maize (*Zea mays* L.) production on the Loess Plateau of China[J]. Biosystems engineering, 2018, 167: 75-86.
- [14] DAI C, QIN X S, LU W T. A fuzzy fractional programming model for optimizing water footprint of crop planting and trading in the Hai River Basin, China[J/OL]. Journal of cleaner production, 2021, 278 [2021-01-05]. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2020.123196>.
- [15] CASOLANI N, PATTARA C, LIBERATORE L. Water and Carbon footprint perspective in Italian durum wheat production[J]. Land use policy, 2016, 58: 394-402.
- [16] ACKERMAN F, FISHER J. Is there a water-energy nexus in electricity generation? Long-term scenarios for the western United States[J]. Energy policy, 2013, 59: 235-241.
- [17] WANG H T, YANG Y, KELLER A A, et al. Comparative analysis of energy intensity and carbon emissions in wastewater treatment in USA, Germany, China and South Africa[J]. Applied energy, 2016, 184: 873-881.
- [18] LIN J Y, LIU Y, MENG F X, et al. Using hybrid method to evaluate carbon footprint of Xiamen City, China[J]. Energy policy, 2013, 58: 220-227.
- [19] GU Y F, WANG H T, XU J, et al. Quantification of interlinked environmental footprints on a sustainable university campus: A nexus analysis perspective[J]. Applied energy, 2019, 246: 65-76.
- [20] OZAWA-MEIDA L, BROCKWAY P, LETTEN K, et al. Measuring carbon performance in a UK University through a consumption-based carbon footprint: De Montfort University case study[J]. Journal of cleaner production, 2013, 56: 185-198.
- [21] SILALERTRUKSA T, GHEEWALA S H. Land-water-energy nexus of sugarcane production in Thailand[J]. Journal of cleaner production, 2018, 182: 521-528.
- [22] YANG X C, WANG Y T, SUN M X, et al. Exploring the environmental pressures in urban sectors: An energy-water-carbon nexus perspective[J]. Applied energy, 2018, 228: 2298-2307.
- [23] GOUD E M, SPARKS J P, FISHBEIN M, et al. Integrated metabolic strategy: A framework for predicting the evolution of carbon-water tradeoffs within plant clades[J]. Journal of ecology, 2019, 107(4): 1633-1644.
- [24] XUE Y N, LUAN W X, WANG H, et al. Environmental and economic benefits of carbon emission reduction in animal husbandry via the circular economy: Case study of pig farming in Liaoning, China[J/OL]. Journal of cleaner production, 2019, 238 [2021-01-05]. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2019.117968>.
- [25] FENG D Y, ZHAO G S. Footprint assessments on organic farming to improve ecological safety in the water source areas of the South-to-North Water Diversion project[J/OL]. Journal of cleaner production, 2020, 254 [2021-01-05]. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2020.120130>.
- [26] SONG R P, ZHU J J, HOU P, et al. Getting every ton of emissions right: An analysis of emission factors for purchased electricity in China[M]. Beijing: World Resources Institute, 2013.
- [27] ZHANG C, ZHONG L J, FU X T, et al. Revealing water stress by the thermal power industry in China based on a high spatial resolution water withdrawal and consumption inventory[J]. Environmental science & technology, 2016, 50(4): 1642-1652.
- [28] CHAVEZ A, RAMASWAMI A. Articulating a trans-boundary infrastructure supply chain greenhouse gas emission footprint for cities: Mathematical relationships and policy relevance[J]. Energy policy, 2013, 54: 376-384.
- [29] LIU Z, DAVIS S J, FENG K S, et al. Targeted opportunities to address the climate-trade dilemma in China[J]. Nature climate change, 2016, 6(2): 201-206.
- [30] IPCC. IPCC 2006 Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories[M]. Paris: IPCC/OECD/IEA, 2006.
- [31] CEDERBERG C, HENRIKSSON M, BERGLUND M. An LCA researcher's wish list-data and emission models needed to improve LCA studies of animal production[J]. Animal, 2013, 7: 212-219.
- [32] 国家环境保护总局自然生态保护司. 全国规模化畜禽养殖业污染情况调查及防治对策[M]. 北京: 中国环境科学出版社, 2002.
- [33] 北京师范大学. 农村家用沼气发酵工艺规程: GB 9958—88[S]. 北京: 中华人民共和国农业部, 1988.
- [34] LI L, TAN Z F, WANG J H, et al. Energy conservation and emission reduction policies for the electric power industry in China[J]. Energy policy, 2011, 39(6): 3669-3679.

(上接第 79 页)

- [15] USEPA. Methods for measuring the acute toxicity of effluents to freshwater and marine organisms[M]. Washington DC: U S Environ Protec Agency, 1985: 216.
- [16] STANIER R Y, KUNISAWA R, MANDEL M, et al. Purification and properties of unicellular blue-green algae (order Chroococcales)[J]. Bacteriological reviews, 1971, 35(2): 171-205.
- [17] KREBS C J. Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance[M]. New York: Harper and Row, 1985: 800.
- [18] LOTKA A J. A natural population norm[J]. J Washington Acad Sci, 1913, 3: 241-248.
- [19] 席焰龙, 黄祥飞. 温度和食物浓度对萼花臂尾轮虫休眠卵形成的影响[J]. 水生生物学报, 2000, 24(2): 107-113.
- [20] 方婷轩. 产毒与非产毒微囊藻的竞争优势及其毒性效应研究[D]. 温州: 温州大学, 2016.
- [21] 马杰, 席焰龙, 许丹丹, 等. 温度和食物密度对两种形态型裂足臂尾轮虫(*Brachionus diversicornis*)生活史特征和后代形态型的影响[J]. 湖泊科学, 2011, 23(4): 597-604.
- [22] 耿红, 朱小珊. 温度对萼花臂尾轮虫实验种群的影响[J]. 中南民族大学学报(自然科学版), 2008, 27(2): 21-23.
- [23] 梁叶, 欧阳凯, 许欢欢, 等. 铜绿微囊藻对轮虫生命表参数和表型特征的影响[J]. 水生生物学报, 2017, 41(6): 1362-1368.
- [24] 姚慧. 铜绿微囊藻对轮虫实验种群的影响[D]. 武汉: 中南民族大学, 2019.
- [25] FULTON R S, PAERL H W. Toxic and inhibitory effects of the blue-green alga *Microcystis aeruginosa* on herbivorous zooplankton[J]. Journal plankton research, 1987, 9(5): 837-855.
- [26] 朱津永, 陆开宏, 潘洁慧. 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[J]. 中国水产科学, 2008, 15(2): 367-375.
- [27] LI F, DENG D G, ZHANG X L, et al. Combined effects of four *Microcystis aeruginosa* strains and *Scenedesmus obliquus* concentrations on population dynamics and resting egg formation of two *Daphnia* species[J]. Limnology, 2014, 15(3): 271-279.
- [28] 姚慧, 张欢, 王松波, 等. 温度和铜绿微囊藻毒性对萼花臂尾轮虫生活史参数的影响[J]. 水生生物学报, 2020, 44(1): 206-212.
- [29] 谢钦铭, 骆和东, 魏施, 等. 铜绿微囊藻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] ZHANG X, GENG H. Effect of *Microcystis aeruginosa* on the rotifer *Brachionus calyciflorus* at different temperatures[J]. Bulletin of environmental contamination and toxicology, 2012, 88(1): 20-24.
- [31] ZHAO S Y, WANG Y, LI D J. Effects of toxic and non-toxic *Microcystis aeruginosa* in different mixtures with *Scenedesmus obliquus* on growth of *Brachionus calyciflorus*[J]. Journal of freshwater ecology, 2014, 29(3): 377-386.