

绿藻群体形成及其影响因素研究进展

董 静, 王飞虎, 张 曼, 高云霓, 李学军

(河南师范大学水产学院, 河南 新乡 453007)

摘要:作为淡水生态系统浮游植物的重要组成部分,绿藻是很多动物的开口饵料,其群体形成是应对外界环境压力的一种诱导型防御策略,当环境压力不存在时,会恢复单细胞形态。总结了影响绿藻单细胞-群体形态转变的外源因子及种间作用机制,包括非生物因子(营养、光照、温度)、生物因子(植食性浮游动物摄食、藻-藻竞争、沉水植物-藻竞争)以及人类活动对水生生态系统的潜在压力,外源因子(低温、种间信息物质)诱导的多糖积累及胞外多糖分泌增加,可能是诱导绿藻群体聚集的重要原因;而人类活动造成的气候变暖、UVB 辐射增强、微污染物增加(重金属、除草剂等),可能会打破绿藻由单细胞向群体形态的转换,提高绿藻被小型草食性动物摄食的概率,影响水生生态系统的信息流,从而引发食物网级联效应,进而影响生态系统功能。基于已有的相关研究,总结了绿藻群体形成对于水生生态系统结构、藻类毒理学以及微藻收获的重要意义与研究价值。

关键词:绿藻;群体形成;非生物因子;种间竞争;防御策略

中图分类号:Q145 **文献标志码:**A **文章编号:**1674-3075(2023)01-0145-10

作为水生生物的适口饵料,绿藻并不是毫无抵御能力、轻易被摄食的食物颗粒。在藻类防御机制(如细胞体积增大、形成群体或者刺、改变细胞壁结构)中,研究最多的是绿藻反牧食群体形成,即通过识别浮游动物化学信号形成超过浮游动物摄食能力的多细胞群体(Mayeli et al, 2005)。群体形态对于藻类自身来说虽有利于逃避摄食,但影响了藻细胞的沉降率,且与单细胞相比,表面积体积比减小,对光照和营养吸收产生不利影响(Van Donk et al, 2011)。绿藻单细胞-群体形态转换是对外界环境压力的诱导型响应,当外界压力解除时,会重新向单细胞形态转变(Fisher et al, 2016; Dong et al, 2018)。通过研究影响绿藻单细胞-群体形态转变的关键因子,可进一步揭示绿藻对外界环境的适应策略。

本文总结了非生物因子、种间关系(摄食、竞争)以及人类活动对绿藻群体形成的影响,并探讨其群体形成的机理机制及潜在的应用价值,可进一步丰富物种间相互作用体系,从而为预测淡水生态系统浮游植物群落结构以及规模化微藻收获提供参考。

1 绿藻群体的生态意义

1.1 生理成本

Lürling & Van Donk (2000)通过室内模拟实验表明,单细胞栅藻 *Scenedesmus* 与群体细胞在生长率、光合效率方面无显著差异。然而,群体形成应该是有成本的,一个明显的特征是藻类沉降率提高,增加了藻类从水体光合层离开的概率(Dong et al, 2013)。根据 Stoke's 定律,大颗粒群体沉降速率高于小个体,相较于大群体形态,单细胞和小群体具有更大的浮力(Conway & Trainor, 1972);所以小群体和单细胞可维持在营养光照充足的水面,而沉降到水底的藻细胞往往会受到光和温度限制,从而降低其生长率(Albini et al, 2019)。另一方面,相较于单细胞,群体细胞表面积体积比的降低,还会影响藻细胞对营养、光照的吸收,从而限制藻类光合能力,也就是所谓的封装效应(Kirk, 1994)。理论上,由于这种封装效应,群体细胞的叶绿素特异性吸收系数应低于单细胞,可能表现在生长率的降低。然而,大量室内模拟实验并没有监测到群体藻细胞生长率的显著降低,这可能是在舒适的环境中(模拟实验以富营养培养基 BG₁₁ 为主),当群体形成的成本很低时,不易被检测到的原因(Van Donk et al, 2011)。Zhu 等(2016)通过营养或光照限制实验间接证明了这一推测,研究发现相较于单细胞,诱导的群体藻细胞生长率降低,这是群体形成生理成本的最直接证据。

收稿日期:2021-07-01 修回日期:2022-08-10

基金项目:河南省青年骨干教师计划(2020GGJS064);国家自然科学基金青年基金(31500380)。

作者简介:董静,1988年生,女,博士,副教授,主要从事藻类环境生物学研究。E-mail:happydj111@163.com

通信作者:李学军,1967年生,男,博士,教授,主要从事水生生物种质资源开发与利用研究。E-mail:xjli@htu.cn

1.2 生态意义

绿藻单细胞-群体形态响应对于浮游植物群落结构具有重要意义。一方面,对绿藻本身来说,群体绿藻不仅可避免或减少浮游动物的吞食,还可有效提高其生存能力并维持其生物量(Herron et al, 2019),且群体形态有助于其抵御不利环境因子,如重金属离子(Huang et al, 2016)、抗生素(Pan et al, 2017)及环境微污染物等(Cheloni & Slaveykova, 2021);另一方面,这种诱导的单细胞向群体形态转变会影响淡水生态系统从藻类到高营养级的能量流动。从生态渔业角度来说,无论是通过改变水体环境条件、增加绿藻比例,还是通过向水体中添加人工培养的绿藻、促进藻相的改变,都更希望绿藻以单细胞形态存在,以促进能量在食物链中流动,提升渔业产量。

2 绿藻群体形成机制

自然水体中,很多浮游藻类演化出一系列组成型或诱导型的防御策略(形态、生化或改变生活史)来抵御不利环境因子(Pančić & Kiørboe, 2018);其中群体形成是绿藻的重要形态防御策略之一(Van Donk et al, 2011)。藻类群体形成及凝聚是非常有趣的细胞过程,尽管有很多生物和非生物因子在影响浮游藻类形态方面扮演重要角色,但目前仍没有足够数据阐明其群体形成的原因。已报道的群体形成原因之一是由于细胞分裂过程发生变化,导致细胞壁中的细胞数增加(Bisova & Zachleder, 2014);而凝聚被解释为分散细胞粘合在一起的过程(Li et al, 2015),可能与胞外多糖分泌增加有关(Yang et al, 2010; Dong et al, 2018)。Liu等(2010)通过向斜生栅藻*S. obliquus*培养基中添加刺激碳代谢的乙醛酸,发现藻细胞多糖合成增加,而且乙醛酸刺激的多糖增加与斜生栅藻群体大小显著相关。

2.1 非生物因子

2.1.1 营养 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*和斜生栅藻胞外多糖分泌的增加(Kroen & Rayburn, 1984; Chen et al, 2011)。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,使得胞外多糖含量显著升高,从而有利于藻类群体形成;而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,从而用于细胞分裂、藻类生长和正常代谢活动,在这种情况下,胞外

多糖积累减少,群体形态比例降低(Otero & Vincenzini, 2003)。

目前,关于氮磷对绿藻群体的形成影响尚存在争议,与上述研究结果不同,Siver & Trainor(1981)发现高营养盐反而使得栅藻单细胞比率降低,群体比例增加,且O'Donnell等(2012)采用不同浓度梯度的磷(0.5、1.0、1.5 $\mu\text{mol/L}$)培养栅藻,发现高磷含量能促进栅藻群体形成,据此推测在磷含量充足的情况下,栅藻群体形成了一种组成型防御,而在磷缺乏时群体形成是一种诱导型防御;此外,推测藻类单细胞-群体形态转变可能具有一个营养阈值,Shubert & Trainor(1974)通过实验模拟发现,在总无机盐为3.07 mg/L时可维持栅藻群体,在此基础上添加磷会使得栅藻向单细胞形态转变。相关研究可为水域生态系统藻相调控提供重要的指导依据,尤其在富营养情况下,不仅要考虑浮游植物种类组成,还应关注藻类形态,这对预测食物链及生态系统响应具有重要意义。

2.1.2 光强 Tukaj等(1996)研究发现,8-细胞和16-细胞栅藻群体比例随光强的增加而增加,这可能是高光强下藻类细胞快速分裂所致。在低光强下,浮游藻类细胞主要合成蛋白质,而高光强能促进碳水化合物积累,从而促进藻类群体形成(Hawes, 1990)。然而,Li等(2015)通过梯度光强实验发现,在光强50 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 和60 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 及低于25 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时,70%~80%的斜生栅藻以单细胞形态存在,但在光强30 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 和35 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时,斜生栅藻单细胞形态比例下降,4-细胞以上群体比例约占40%。据此推测,藻类单细胞-群体形态转变对于光强的响应符合耐受性定律,即在一定范围内,光强过高或者过低均会抑制栅藻群体形成,只有在中等光强下才有利于其群体形成。虽然高光强影响碳水化合物的积累,但关于光强诱导下的绿藻群体形成是否直接与藻类多糖含量有关仍存在一定争议,Li等(2015)通过模拟实验并未检测到胞外多糖含量与斜生栅藻群体大小的显著相关性。

2.1.3 温度 Siver & Trainor(1981)通过模拟实验发现,低温有利于栅藻4-细胞或8-细胞形态比例显著增加;此外,Chen等(2011)及Zhu等(2019)进一步证明,低温15~25℃下的藻细胞群体大小显著高于30~35℃的藻细胞,而温度升高会抑制栅藻群体形成。低温下胞外多糖含量增加可能在细胞聚集方面扮演重要角色,Aaronson(1973)认为低温可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。温度升高使得栅藻单细胞占优势的原因,可能是由于碳水化合物合成及黏性降低,Ling等(2016)通过实验初步证实了这一点,温度升高使得栅藻胞内脂类积累增加,而碳水化合物积累减少。

2.2 生物因子

除了非生物因子,Acevedo-Trejos等(2018)认为自然水体中种间竞争和摄食共同影响浮游植物大小及形态多样性变化。

2.2.1 植食性浮游动物摄食 绿藻抵御小型动物摄食的反牧食群体形成首次报道于浮游动物大型蚤 *Daphnia magna* 诱导的有刺栅藻 *Desmodesmus subspicatus* 群体形成。研究发现,单细胞栅藻在3~5 d内会被诱导形成8-细胞群体,而1.75 mm水蚤对8-细胞栅藻群体摄食率显著降低(Hessen & Van Donk, 1993)。迄今为止,枝角类蚤-栅藻反牧食群体形成仍是研究最多的组合(Lüring, 2021),诱导栅藻群体形成程度依赖于蚤密度(Zhu et al, 2015)。然而,绿藻群体形成不仅仅是对大型枝角类蚤的一种响应,除了大型蚤,长额象鼻蚤 *Bosmina longirostris*、桡足类 *Eudiaptomus gracilis*、多刺裸腹蚤 *Monia macrocopa*、萼花臂尾轮虫 *Brachionus calyciflorus*、壶状臂尾轮虫 *B. urceus* 诱导的栅藻群体形成也被证实(Ha et al, 2004; Yang et al, 2006)。此外,有学者发现原生动物棕鞭毛虫 *Ochromonas vallescia* (Boraas et al, 1998)和四膜虫 *Tetrahymena thermophil* (Fisher et al, 2016)可诱导普通小球藻 *Chlorella vulgaris* 形成群体,而且摄食者密度越高,诱导的群体越大;萼花臂尾轮虫(Lüring & Beekman, 2006)和草履虫 *Paramecium tetraurelia* (Herron et al, 2019)可诱导莱茵衣藻 *Chlamydomonas reinhardtii* 形成四集藻形态。绿藻群体形成,使得摄食者如萼花臂尾轮虫、大型蚤、长额象鼻蚤、棘爪网纹蚤 *Ceriodaphnia reticulata* 的摄食率显著降低(Van Donk et al, 2011)。

目前,关于植食性动物诱导藻类群体形成机理尚不完全明确,但藻类缺少检测敌害声音和视觉信号的器官,据此认为化学物质可能是种间信息的重要载体,普遍认为摄食者诱导的绿藻反牧食群体形成是由其分泌的化学信息物质介导的。绿藻对于植食性浮游动物的摄食很敏感,可通过识别植食性动物分泌的化学信息物质检测到潜在的摄食者,从而形成反牧食群体来降低摄食压力,这种形态响应被解释为藻类的诱导型防御策略(Van Donk et al, 2011)。水生态环境中,化学信息物质在生物间相互

作用方面扮演重要角色,虽然在诸多水生态系统中得以证实,但其成分结构难以捉摸,且室内相关研究偏少。关于蚤信息物质成分,Lampert等(1994)最初通过对蚤滤液固相萃取(C18-SPE)富集浓缩分析,认为大型蚤信息物质可能是一种非挥发性和水溶性的,具有热稳定性、pH适应范围广(pH 1~12)的小分子量有机物(<0.5 kDa),这些物质在蛋白酶E(此种酶可与多肽反应)处理后不被影响,所以排除了多肽是信息物质的结构成分;此外,Von Elert & Franck (1999)也排除了氨基和羟基作为信息物质的一部分,认为主要的诱导因子是烯羧酸。随后,Yasumoto等(2008)将10 kg水蚤信息物质浓缩并采用色谱法分离,初步分离出活性物质脂肪族硫酸盐和氨基磺酸盐,有趣的是,尽管所有提取的活性成分均有诱导群体形态效应,但混合物质的诱导效果最佳;此外,Uchida等(2008)通过LC/MS分析并鉴定了蚤属 *D. pulex* 的活性成分——8-甲基壬基硫酸盐、酰胺基硫酸盐。值得一提的是,这些所谓的化学信息素与合成的阴离子表面活性剂(十二烷基硫酸钠和FFD-6)具有强烈的结构相似性(Lüring, 2021)。

2.2.2 光合生物竞争 浮游藻类群落结构在很大程度上还取决于其利用共同有限资源的能力,除对营养、光照竞争,由化学物质介导的化感竞争也是影响群落结构的重要生物因子。

浮游藻类间的化感竞争广泛存在于淡水水体,很多研究认为藻类间的化感竞争可能是淡水生态系统中维持某种藻类占优势的重要机制之一。早期研究报道了铜绿微囊藻 *Microcystis aeruginosa* 对斜生栅藻、卵囊藻 *Oocystis marsonii* (Dunker et al, 2013)、并联藻 *Quadrigula chodatii* (Zhang et al, 2013)的化感效应,主要关注对目标藻类生长、光合活性的影响。Leflaive等(2008)首次发现丝状绿藻浒苔 *Uronema confervicolum* 能诱导有刺栅藻 *D. quadrispina* 群体形成。Dong et al(2019a)发现铜绿微囊藻培养滤液可诱导小球藻群体形成。小球藻对微囊藻滤液的形态响应是一种诱导型防御策略,因为随着培养时间的延长(滤液浓度降低),小球藻重新变成单细胞占优势。事实上,藻类相互作用下的形态转变也是减少竞争的重要策略之一,关于此方面还有待深入研究;此外,虽然蓝藻是淡水水体中次级代谢产物(毒素)分泌最多的藻类之一(Pflugmacher, 2002),但目前很少有关于蓝藻分泌对目标藻类形态有影响的活性物质成分分析。Sedmak & Eleršek (2005)和 Gan等(2012)发现在微囊藻毒素(Microcystins, MCs)暴露

下铜绿微囊藻可形成群体,但本作者前期模拟实验发现,微囊藻培养液诱导的绿藻小球藻群体形成可能不是或不完全是由微囊藻毒素(Microcystin-LR, MC-LR)所导致的,因为MC-LR处理下的小球藻群体大小及群体比例远远低于微囊藻培养滤液的诱导效应(Dong et al, 2019a)。Mohamed(2008)研究发现MC-LR可诱导栅藻胞内胞外多糖含量增加,且其含量随毒素浓度的增加而增加,基于此,MC-LR应该能影响绿藻群体形成。在室内研究中,之所以未检测到MC-LR诱导的绿藻群体形成,这可能是因为多糖含量增加量较少,没有达到形态转变阈值的缘故。

近几十年来,沉水植物与浮游藻类之间的化感效应也得到了广泛关注,但已有研究主要关注沉水植物对蓝藻生长的抑制效应(Amorim & Moura, 2020)。然而,从藻类生长率角度鲜有报道沉水植物对绿藻的显著抑制效应(洪喻和胡红营, 2009; Santonja et al, 2018)。Gross等(2003)提出,除了藻类生物量,水生植物分泌的化感物质也可能影响藻类细胞形态。Mulderij等(2005)首次报道了水生植物水剑叶 *Stratiotes aloides* 诱导下的斜生栅藻群体形成,本作者前期通过共培养、滤液及提取液实验发现金鱼藻 *Ceratophyllum demersum* 也能促进斜生栅藻(Dong et al, 2013)、普通小球藻(Dong et al, 2018)群体形成、菹草 *Potamogeton crispus* 提取液可诱导小球藻群体形成(常孟阳等, 2020)。相较于单细胞,群体形态使得绿藻沉降率升高(Pančić & Kiørboe, 2018; Lürling, 2021),从而缓解了与沉水植物的竞争。而金鱼藻滤液诱导下的小球藻群体随着培养时期的延长,会重新变成单细胞形态(可能是滤液中活性物质降解的原因),据此推测绿藻形态转变可能是其适应沉水植物竞争的一种生态策略(Dong et al, 2018)。虽然关于沉水植物对藻类生长、光合活性具有化感抑制效应的活性物质成分已有大量报道,主要包括多酚、脂肪酸、萜类以及生物碱四大类(Xian et al, 2006)。但目前关于沉水植物对藻类形态影响的活性物质分析仍处于空白,本文作者在前期研究中首次揭示棕榈酸、 α -亚麻酸、硬脂酸可能在诱导小球藻胞外多糖分泌以及群体形成方面扮演重要角色(Dong et al, 2019b)。

生长素是一种植物激素,可调节微生物的生理响应和基因表达(Spaepen et al, 2007)。吲哚及其衍生物广泛存在于植物、动物及微生物,其中吲哚乙酸(IAA)是自然界最普遍的一种植物生长激素,可作为微生物重要的信号分子。Chung等(2018)研究发现

栅藻单细胞比例随IAA浓度增加而增加,且藻细胞内脂滴积累随之增加;这一研究结果与IAA能诱导油脂合成及小球藻4种脂肪酸合成基因的表达相一致(Jusoh et al, 2015)。Lin等(2020)采用3种生长素(IAA以及化学合成生物激素)对5株栅藻 *Desmodesmus* 进行诱导,认为栅藻形态转变是对天然IAA的特异性响应,且随IAA浓度的逐渐增加, *D. opoliensis* 以及 *D. komarekii* 群体平均细胞数逐渐降低,然而化学合成生长素萘-1-乙酸(NAA)和2,4-二氯苯氧乙酸(2,4-D)对栅藻形态转换无显著影响。这一发现进一步为IAA在微藻和微生物之间的信息传递功能提供重要依据,且对阐明植物信息流具有重要意义。

2.3 人类活动

淡水生态系统正承受着富营养化、气候变暖、UVB辐射、农药残留、重金属等多方面人为活动造成的威胁,人类活动影响下的环境变化如何影响浮游生物动态对预测水生态系统综合响应具有重要意义。

2.3.1 富营养化 在富营养淡水水体中,多种浮游藻类共存,例如微囊藻和栅藻(Harel et al, 2013)。在水华期间,微囊藻毒素通常存在于藻细胞内,在藻细胞裂解时,水体微囊藻毒素会达到很高的水平(Yang et al, 2011)。迄今为止,罕有关于微囊藻毒素对大型溞诱导的栅藻反牧食群体影响的报道,这对于探究次级代谢产物对栅藻表型可塑性影响具有重要意义。Zhu等(2014)通过室内模拟实验发现,50 $\mu\text{g/L}$ 的MC-LR并未显著影响斜生栅藻生长率及大型溞滤液诱导的斜生栅藻群体形成,推测微囊藻毒素并未显著影响大型溞诱导的栅藻群体形成可能是这两种类型的活性物质,即诱导绿藻群体形成的活性物质与微囊藻毒素(环状七肽)没有相互作用的原因。MC-LR并不显著影响普通小球藻的形态,且对菹草诱导的普通小球藻群体形成无显著影响(Dong et al, 2019a)。事实上,室内产毒细胞中的微囊藻毒素与水环境中的毒素扮演角色也大不相同。据此,未来研究需进一步分析微囊藻对种间信息物质诱导的绿藻群体形成的影响,从而为预测富营养水体浮游植物群落结构及营养级联响应提供重要科学参考。

2.3.2 UVB辐射 臭氧层空洞造成的UVB辐射增强,给水域生态系统造成了严重威胁。关于UVB辐射抑制藻类生长率已有报道(Andreasson & Wängberg, 2007),但迄今为止,罕有关于UVB辐射对淡水绿藻形态的影响研究。Sun等(2020)通过室内模拟实验发现,环境浓度下的UVB辐射会打破大型溞诱导栅藻反牧食群体形成,多细胞群体形成需要细

胞分裂且分裂后的子细胞仍然黏连在一起,影响其中任何一个步骤,均会增加单细胞比例,从而增加藻类被摄食的概率;Sun等(2020)认为UVB辐射抑制栅藻群体形成可能是由于光合产物分配给多糖减少的原因,且多糖积累前期3个关键酶基因(核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/氧化酶、葡萄糖磷酸变位酶、腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶)在UVB辐射下的转录水平降低,进一步证实了这一假设。据此推测野外水体中UVB辐射增强不仅能降低藻类生长率,而且提高了绿藻对摄食的敏感性,从而可能导致食物网结构的转变。

2.3.3 微污染物 由于生物富集效应,水域生态系统重金属、除草剂及其他一些持久性有机污染得到了广泛关注。Huang等(2016)采用不同浓度梯度的 Cu^{2+} 对蚤滤液诱导的斜生栅藻群体进行胁迫,发现高浓度 Cu^{2+} ($>2.91 \times 10^{-3} \mu\text{mol/L}$)影响下的藻细胞光合活性及群体比例显著降低,而低浓度 Cu^{2+} ($<0.89 \times 10^{-3} \mu\text{mol/L}$)虽对藻类光合活性及生长没有显著影响,但可抑制蚤滤液诱导的斜生栅藻群体形成,这可能是由于重金属离子会打破种间信息流动。重金属污染造成的蚤滤液诱导下的栅藻群体比例降低,会提高其被小型食草性动物摄食的概率,从而影响食物链中的能量流动;此外,Cheloni & Slaveykova (2021)探究了全氟辛烷磺酸PFOS和百草枯对莱茵衣藻形态转换的影响,发现低浓度下这2种微污染物均可诱导衣藻群体形成,且群体形态藻细胞内富集的镉含量显著低于单细胞,但当这些环境压力解除时,衣藻会重新变成单细胞形态,进一步证明群体形成是莱茵衣藻面临低浓度微污染物威胁时的一种诱导型防御适应策略。

2.3.4 气候变暖 在过去的30年,全球表面温度年增加速率为 0.02°C ,而且将会持续增加(Hansen et al, 2006);气候变暖不仅会破坏栅藻群体形成,而且可能会加剧重金属对藻类的破坏效应(Ling et al, 2016)。Zhu等(2019)通过室内模拟实验发现,温度升高会增加重金属 Zn^{2+} 对蚤滤液诱导的绿藻反牧食群体形成的破坏效应。相较于单细胞形态,群体栅藻对 Zn^{2+} 耐受性显著提高,从而具有较强的抵御重金属危害能力。在未来水生态研究中,气候变暖以及重金属对群体栅藻的联合破坏效应值得广泛关注并深入研究。

2.3.5 抗生素 抗生素诺氟沙星对于革兰氏阳性菌及革兰氏阴性菌具有较好的抑制活性,因而被广泛应用。水生态系统中诺氟沙星残留可能会对浮游生物

造成严重的生态危害。已有研究发现,诺氟沙星可抑制大型蚤诱导的栅藻群体形成,从而使得更多藻细胞被浮游动物摄食(Pan et al, 2017)。事实上,诺氟沙星对生态系统功能的影响可能比预想的更复杂,Wan等(2020)通过2个简单食物链(栅藻-大型蚤-豆娘幼虫及普通小球藻-大型蚤-豆娘幼虫)探讨了不同浓度梯度的诺氟沙星对食物链营养级联的影响,发现诺氟沙星浓度增加会增强豆娘幼虫对普通小球藻生长的促进效应,因为诺氟沙星导致的大型蚤游泳能力降低,使得豆娘幼虫能有效抑制其密度增加,然而诺氟沙星会打破蚤诱导的栅藻群体形成,从而抑制栅藻生长。据此认为诺氟沙星对于营养级联的影响存在物种差异性,诺氟沙星如何影响水生食物链对于解释藻类形态对营养级联影响具有重要意义。

2.3.6 表面活性剂 表面活性剂在清洁剂、个人护理用品以及杀虫剂行业应用广泛,近年来全球表面活性剂市场需求持续增加,大量表面活性剂随降雨、径流等排入水生态系统。虽然表面活性剂广泛存在于水生态系统中,但其浓度基本上在 $0.001 \sim 10 \text{ mg/L}$,很少高于 0.5 mg/L (Shaharom et al, 2018),因而被认为其毒性要低于其他有机污染物例如除草剂。Lüring(2006)发现阴离子表面活性剂直链烷基苯磺酸盐(LAS)能诱导栅藻群体形成,但在营养限制情况下,这种诱导效应会被削弱。Zhu等(2020)探究了阴离子表面活性剂十二烷基硫酸钠(SDS)、阳离子表面活性剂苯扎溴铵(BZK)和非离子表面活性剂聚氧乙烯壬基酚醚(NPE)对蚤滤液诱导栅藻群体形成的影响,发现表面活性剂会影响大型蚤诱导的斜生栅藻群体形成,其影响效果与表面活性剂的化学特点有关,阴离子表面活性剂SDS会促进斜生栅藻及大型蚤诱导的斜生栅藻群体形成,而BZK和NPE对藻群体形成均产生抑制。

3 研究展望

3.1 环境毒理学

浮游植物环境毒理学主要关注环境压力对藻类生长的不利影响,测定指标主要包括叶绿素荧光、氧化应激及膜损伤(Nestler et al, 2012),而关乎其形态特征变化鲜见报道。绿藻在环境压力下(贫营养、光限制、污染物、摄食、竞争)会发生形态转变,尽管形态特点在浮游植物群落组成方面扮演重要角色,但藻类形态极少被作为毒理学的研究参数。事实上,相较于生长,藻类的形态响应是对环境压力的更敏感指标,Lüring & Beekman(2002)发现源自玻璃纤

维、混合纤维、硝化纤维滤膜的离子表面活性剂对斜生栅藻生长产生抑制的浓度远远低于其对栅藻形态有影响的浓度;Lür ling (2006)采用阴离子表面活性剂直链烷基苯磺酸钠(LAS)对斜生栅藻进行诱导实验,同样发现诱导斜生栅藻群体形成的浓度低于生长抑制浓度。Yang等(2006)发现虽然轮虫培养滤液能诱导斜生栅藻群体形成,但其生长率没有显著变化。Zhu等(2021)研究发现,尽管水生植物滤液没有显著影响栅藻的生长,但在该实验浓度下可诱导斜生栅藻群体形成;Cheloni & Slaveykova(2021)采用4种微型污染物(百草枯、全氟辛烷磺酸以及重金属镉、铜)对莱茵衣藻进行胁迫实验,同样发现诱导莱茵衣藻四集体形成的浓度下,其叶绿素荧光、氧化应激及膜损伤没有显著变化。据此,在环境毒理学研究中,需要考虑藻类形态响应,从而更好评估生态风险,形态响应可能间接影响浮游植物动态及食物网结构,且物种水平的形态转变对预测群落响应至关重要。

3.2 水生生态系统种间信息流

水生植物为很多浮游动物提供了庇护场所, Van Onsem等(2011)研究发现,沉水植物多的水体,浮游动物生物多样性和生物量显著提高;然而,目前关于这两类生物因子对绿藻形态影响研究主要以室内模拟实验为主,且二者联合效应还鲜有相关报道(Zhu et al, 2021)。在野外水体中,竞争和摄食对绿藻形态影响的一个假设是在竞争条件下,有机体需要分配更多的能量来满足快速增长以提高竞争力,因而在水生植物或者藻类竞争存在的情况,绿藻的反牧食群体形成可能被破坏。已有研究表明,斜生栅藻的反牧食防御群体形成程度与共培养体系中铜绿微囊藻的丰度有关(Zhu et al, 2015);Zhu等(2021)通过室内模拟实验发现,浮游藻类反牧食群体形成对不同水生植物的响应不同,轮藻促进但浮萍抑制斜生栅藻反牧食群体形成,从而影响其竞争力。迄今为止,关于竞争和摄食共同驱动下的形态响应仅有上述2个相关报道。据此,为阐明野外水体绿藻对竞争和摄食的适应策略及机制,室内模拟联合效应研究及野外大范围调查亟待进行,从而为水生群落结构预测提供理论参考。自然水体中的沉水植物对绿藻形态形成是否起到关键作用,并未有研究给出可信的结论。若沉水植物类群在绿藻群体形成方面扮演重要角色,今后在采用沉水植物对浅水湖泊或养殖水体进行生态修复时,不仅需要考 虑蓝藻生物量的降低,还应考虑绿藻形态的响应,因为绿藻形态能直接或间接影响整个食物链的能量流动,从而影响渔业产量。

虽然普遍认为绿藻群体形成与胞外(内)多糖分泌增加显著相关(Khona et al, 2016; Dong et al, 2018),但关于信息物质诱导的绿藻群体形成分子机制及引发的生理和细胞水平变化如何支撑群体形成和沉降罕有报道。目前仅有Roccuzzo等(2020)采用iTRAQ定量蛋白组学分析了大型溞信息物质诱导栅藻群体形成及沉降的代谢相关机制。通过分子生物学手段探究种间信息物质介导的绿藻群体形成如何被激励以及如何 在细胞间调控,对理解信息流在物种相互作用及如何影响水生群落结构具有重要意义。

3.3 产业微藻收获

产业微藻具有广泛的应用前景,从微藻中获取的活性成分可用于燃料、动物饲料、化妆品、保健品及医药等行业。目前,最经济实用的规模化微藻培养方法是跑道池系统,但该培养系统也面临挑战:一是藻类收获成本高。跑道池中藻类生物量往往比较低,收获时多添加表面活性剂或无机絮凝剂,例如 FeCl_3 或者 $\text{Al}_2(\text{SO}_4)_3$ 使得藻类快速沉降到底部。为达到絮凝效果,需向培养体系中添加大剂量的絮凝剂,而这些化学物质会污染藻类、增加培养基中的重金属浓度水平,从而对最终藻类收获或进一步物质提取产生不利影响(Uduman et al, 2010; Farooq et al, 2015)。跑道池培养微藻的另一挑战是周围环境生物的污染,尤其枝角类的摄食是微藻规模化培养的最大威胁之一。浮游动物摄食-藻类种间作用为寻求天然絮凝剂提供了新思路,跑道池中 被摄食者污染的水体可通过滤掉摄食者及藻类,然后再循环应用至池中诱导绿藻群体形成(Montemazzani et al, 2015)。种间信息物质诱导的绿藻群体细胞具有高沉降率,且沉降率随群体大小增加而增加,群体高沉降率特征可避免微藻收集过程中添加化学物质或昂贵的高分子凝聚剂,从而可为经济微藻规模化生产提供有力保障。

参考文献

- 常孟阳,董静,李晨露,等,2020. 菹草对小球藻和卵囊藻的形态化感效应研究[J]. 水生态学杂志, 1(2):91-97.
- 洪喻,胡洪营,2009. 水生植物化感抑制作用研究与应用[J]. 中国科学, 54(3):287-293.
- Aaronson S, 1973. Effect of incubation temperature on the macromolecular and lipid content of the phytoflagellate *Ochromonas danica*[J]. Journal of Phycology, 9(1):111-113.
- Acevedo-Trejos E, Marañón E, Merico A, 2018. Phytoplankton size diversity and ecosystem function relationships across oceanic regions[J]. Proceedings of The Royal Society B-Biological Sciences, 285:20180621.

- Albini D, Fowler M S, Llewellyn C, et al, 2019. Reversible colony formation and the associated costs in *Scenedesmus obliquus*[J]. Journal of Plankton Research, 41:419–429.
- Amorim C A, Moura A N, 2020. Effects of the manipulation of submerged macrophytes, large zooplankton, and nutrients on a cyanobacterial bloom: A mesocosm study in a tropical shallow reservoir[J]. Environmental Pollution, 265:114997.
- Andreasson K I M, Wängberg S K, 2007. Reduction in growth rate in *Phaeodactylum tricornutum* (Bacillariophyceae) and *Dunaliella tertiolecta* (Chlorophyceae) induced by UV-B radiation[J]. Journal of Photochemistry and Photobiology B-Biology, 86:227–233.
- Bisova K, Zachleder V, 2014. Cell-cycle regulation in green algae dividing by multiple fission[J]. Journal of Experimental Botany, 65:2585–2602.
- Boraas M E, Seale D B, Boxhorn J E, 1998. Phagotrophy by a flagellate selects for colonial prey: a possible origin of multicellularity[J]. Evolutionary Ecology, 12:153–164.
- Cheloni G, Slaveykova V I, 2021. Morphological plasticity in *Chlamydomonas reinhardtii* and acclimation to micropollutant stress[J]. Aquatic Toxicology, 231:105711.
- Chen M, Li J, Dai X, et al, 2011. Effect of phosphorus and temperature on chlorophyll a contents and cell sizes of *Scenedesmus obliquus* and *Microcystis aeruginosa*[J]. Limnology, 12:187–192.
- Chung T Y, Kuo C Y, Lin W J, et al, 2018. Indole-3-acetic acid-induced phenotypic plasticity in *Desmodesmus* algae [J]. Scientific Reports, 8:10270.
- Conway K, Trainor F R, 1972. *Scenedesmus* morphology and floatation[J]. Journal of Phycology, 8:138–143.
- Dong J, Lu J J, Li G B, et al, 2013. Influences of a submerged macrophyte on colony formation and growth of a green alga[J]. Aquatic Biology, 19(5):265–274.
- Dong J, Gao Y N, Chang M Y, et al, 2018. Colony formation by the green alga *Chlorella vulgaris* in response to the competitor *Ceratophyllum demersum*[J]. Hydrobiologia, 805(1):177–187.
- Dong J, Li C L, Chang M Y, et al, 2019a. Effects of toxic cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* on the morphology of green alga *Chlorella vulgaris*[J]. Annales de Limnologie – International Journal of Limnology, 55:7.
- Dong J, Chang M Y, Li C L, et al, 2019b. Allelopathic effects and potential active substances of *Ceratophyllum demersum* L. on *Chlorella vulgaris* Beij[J]. Aquatic Ecology, 53: 651–663.
- Dunker S, Jakob T, Wilhelm C, 2013. Contrasting effects of the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* on the growth and physiology of two green algae, *Oocystis marsonii* and *Scenedesmus obliquus*, revealed by flow cytometry[J]. Freshwater Biology, 58:1573–1587.
- Farooq W, Moon M, Ryu B, et al, 2015. Effect of harvesting methods on the reusability of water for cultivation of *Chlorella vulgaris*, its lipid productivity and biodiesel quality[J]. Algal Research, 8:1–7.
- Fisher R M, Bel T, West S A, 2016. Multicellular group formation in response to predators in the algae *Chlorella vulgaris*[J]. Journal of Evolutionary Biology, 29:551–559.
- Gan N Q, Xiao Y, Zhu L, et al, 2012. The role of microcystins in maintaining colonies of bloom-forming *Microcystis* spp.[J]. Environmental Microbiology, 14(3):730–742.
- Gross E M, Erhard D, Enikö I, 2003. Allelopathic activity of *Ceratophyllum demersum* L. and *Najasmarina* ssp. *Intermedia* (Wolfgang) Casper[J]. Hydrobiologia, 506/509(1/3): 583–589.
- Ha K Y, Jang M H, Takamura N, 2004. Colony formation in planktonic algae induced by zooplankton culture media filtrate[J]. Journal of Freshwater Ecology, 19(1):9–16.
- Hansen J, Sato M, Ruedy R, et al, 2006. Global temperature change[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 103:14288–14293.
- Harel M, Weiss G, Lieman-Hurwitz J, et al, 2013. Interactions between *Scenedesmus* and *Microcystis* may be used to clarify the role of secondary metabolites[J]. Environmental Microbiology Reports, 5:97–104.
- Hawes I, 1990. The effects of light and temperature on photosynthate partitioning in Antarctic freshwater phytoplankton[J]. Journal of Plankton Research, 12(3):513–518.
- Herron M D, Borin J M, Boswell J C, et al, 2019. De novo origins of multicellularity in response to predation[J]. Scientific Reports, 9:2328.
- Hessen D O, Van Donk E, 1993. Morphological changes in *Scenedesmus* induced by substances released from *Daphnia*[J]. Archiv für Hydrobiologie, 127:129–140.
- Huang Y, Nan H H, Zhu X X, et al, 2016. Waterborne copper impairs grazer-induced colony formation and photosynthetic efficiency in *Scenedesmus obliquus*[J]. Limnology and Oceanography, 61:625–634.
- Jusoh M, Loh S H, Chuah T S, et al, 2015. Indole-3-acetic acid (IAA) induced changes in oil content, fatty acid profiles and expression of four fatty acid biosynthetic genes in *Chlorella vulgaris* at early stationary growth phase[J]. Phytochemistry, 111:65–71.
- Khona D K, Shirolkar S M, Gawde K K, et al, 2016. Characterization of salt stress-induced palmelloids in the green alga, *Chlamydomonas reinhardtii*[J]. Algal Research, 16: 434–448.

- Kirk J T O, 1994. Light and photosynthesis in aquatic systems [M]. Cambridge:Cambridge University Press.
- Kroen W K, Rayburn W R, 1984. Influence of growth status and nutrients on extracellular polysaccharide synthesis by the soil alga *Chlamydomonas mexicana* (Chloro-phyceae) [J]. Journal of Phycology, 20(2):253–257.
- Lampert W, Rothhaupt K O, Von Elert E, 1994. Chemical induction of colony formation in a green alga (*Scenedesmus acutus*) by grazers (*Daphnia*) [J]. Limnology and Oceanography, 39:1543–1550.
- Leflaive J, Lacroix G, Nicaise Y, et al, 2008. Colony induction and growth inhibition in *Desmodesmus quadricauda* (Chlorococcales) by allelochemicals released from the filamentous alga *Uronema confervicolum* (Ulotrichales) [J]. Environmental Microbiology, 10:1536–1546.
- Li M, Gao L, Lin L, 2015. Specific growth rate, colonial morphology and extracellular polysaccharides (EPS) content of *Scenedesmus obliquus* grown under different levels of light limitation [J]. Annales de Limnologie–International Journal of Limnology, 51:329–334.
- Lin W J, Ho H C, Chu S C, et al, 2020. Effects of auxin derivatives on phenotypic plasticity and stress tolerance in five species of the green alga *Desmodesmus* (Chlorophyceae, Chlorophyta) [J]. Peer Journal, 8:e8623.
- Ling X, Song S X, Hu C X, 2016. High temperature enhances lipid accumulation in nitrogen-deprived *Scenedesmus obtusus* XJ-15 [J]. Journal of Applied Phycology, 28:831–837.
- Liu Y, Wang W, Zhang M, et al, 2010. PSII-efficiency, polysaccharide production, and phenotypic plasticity of *Scenedesmus obliquus* in response to changes in metabolic carbon flux [J]. Biochemical Systematics and Ecology, 38:292–299.
- Lürling M, Van Donk E, 2000. Grazer-induced colony formation in *Scenedesmus*: are there costs to being colonial? [J]. Oikos, 88:111–118.
- Lürling M, Beekman W, 2002. Extractable substances (anionic surfactants) from membrane filters induced morphological changes in the green alga *Scenedesmus obliquus* (Chlorophyceae) [J]. Environmental Toxicology and Chemistry, 21 (6):1213–1218.
- Lürling M, 2006. Effects of a surfactant (FFD-6) on *Scenedesmus* morphology and growth under different nutrient conditions [J]. Chemosphere, 62:1351–1358.
- Lürling M, Beekman W, 2006. Palmelloids formation in *Chlamydomonas reinhardtii*: defence against rotifer predators [J]? International Journal of Limnology, 42(2):65–72.
- Lürling M, 2021. Grazing resistance in phytoplankton [J]. Hydrobiologia, 848:237–249.
- Mayeli S M, Nandini S, Sarma S S S, 2005. The efficacy of *Scenedesmus* morphology as a defense mechanism against grazing by selected species of rotifers and cladocerans [J]. Aquatic Ecology 38:515–524.
- Mohamed Z A, 2008. Polysaccharides as a protective response against microcystin-induced oxidative stress in *Chlorella vulgaris* and *Scenedesmus quadricauda* and their possible significance in the aquatic ecosystem [J]. Ecotoxicology 17: 504–516.
- Montemazzani V, Duggan I C, Hogg I D, et al, 2015. A review of potential methods for zooplankton control in wastewater treatment high rate algal ponds and algal production raceways [J]. Algal Research, 11:211–226.
- Mulderij G, Mooij W M, Van Donk E, 2005. Allelopathic growth inhibition and colony formation of the green alga *Scenedesmus obliquus* by the aquatic macrophyte *Stratiotes aloides* [J]. Aquatic Ecology, 39:11–21.
- Nestler H, Groh K J, Schonenberger R, et al, 2012. Multiple-endpoint assay provides a detailed mechanistic view of responses to herbicide exposure in *Chlamydomonas reinhardtii* [J]. Aquatic Toxicology, 110/111:214–224.
- O'Donnell D R, Fey S B, Cottingham K L, 2012. Nutrient availability influences kairomone-induced defenses in *Scenedesmus acutus* (Chlorophyceae) [J]. Journal of Plankton Research, 35:191–200.
- Otero A, Vincenzini M, 2003. Extracellular polysaccharide synthesis by Nostoc strains as affected by N source and light intensity [J]. Journal of Biotechnology, 102 (2):143–152.
- Pan Y, Liu C G, Li F, et al, 2017. Norfloxacin disrupts *Daphnia magna*-induced colony formation in *Scenedesmus quadricauda* and facilitates grazing [J]. Ecological Engineering, 102:255–261.
- Pančić M, Kiørboe T, 2018. Phytoplankton defence mechanisms: traits and trade-offs [J]. Biological Reviews, 93: 1269–1303.
- Pflugmacher S, 2002. Possible allelopathic effects of cyanotoxins, with reference to microcystin-LR, in aquatic ecosystem [J]. Environmental Toxicology, 17:407–413.
- Roccuzzo S, Couto N, Karunakaran E, et al, 2020. Metabolic insights into infochemicals induced colony formation and flocculation in *Scenedesmus subspicatus* unraveled by quantitative proteomics [J]. Frontiers in Microbiology, 11: 792.
- Santonja M, Le Rouzic B, Thiébaud G, 2018. Seasonal dependence and functional implications of macrophyte-phytoplankton allelopathic interactions [J]. Freshwater Biology, 63:1161–1172.

- Sedmak B, Eleršek T, 2005. Microcystins induce morphological and physiological changes in selected representative phytoplanktons[J]. *Microbial Ecology*, 50(2):298–305.
- Shaharom S, Latif M T, Khan M F, et al, 2018. Surfactants in the sea surface microlayer, subsurface water and fine marine aerosols in different background coastal areas[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 25:27074–27089.
- Shubert E L, Trainor F R, 1974. *Scenedesmus morphogenesis* Control of the unicell stage with phosphorus[J]. *British Phycological Journal*, 9:1–7.
- Siver P A, Trainor F R, 1981. Morphological control and physiology of *Scenedesmus* strain 170[J]. *Phycologia*, 20:1–11.
- Spaepen S, Vanderleyden J, Remans R, 2007. Indole–3–acetic acid in microbial and microorganism–plant signaling[J]. *FEMS Microbiology Reviews* 31:425–448.
- Sun Y F, Zhang X X, Zhang L, et al, 2020. UVB radiation suppresses antigrazer morphological defense in *Scenedesmus obliquus* by inhibiting algal growth and carbohydrate–regulated gene expression[J]. *Environmental Science & Technology*, 54:4495–4503.
- Tukaj Z, Kubínová A, Zachleder V, 1996. Effect of irradiance on growth and reproductive processes during the cell cycle in *Scenedesmus armatus*[J]. *Journal of Phycology*, 32: 624–631.
- Uchida H, Yasumoto K, Nishigami A, et al, 2008. Time-of-flight LC/MS identification and confirmation of a kairomone in *Daphnia magna* cultured medium[J]. *Bulletin of the Chemical Society of Japan*, 81:298–300.
- Uduman N, Qi Y, Danquah M K, et al, 2010. Dewatering of microalgal cultures: a major bottleneck to algae–based fuels[J]. *Journal of Renewable and Sustainable Energy*, 2(1): 1–16.
- Van Donk E, Iannora A, Vos M, 2011. Induced defences in marine and freshwater phytoplankton: a review[J]. *Hydrobiologia*, 668(1):3–19.
- Van Onsem S, De Backer S, Triest L, 2011. Microhabitat–zoo-plankton relationships in extensive macrophyte vegetations of eutrophic clear water ponds[J]. *Hydrobiologia*, 656(1): 67–81.
- Von Elert E, Franck A, 1999. Colony formation in *Scenedesmus*: grazer–mediated release and chemical features of the infochemical[J]. *Journal of Plankton Research*, 21: 789–804.
- Wan L L, Long Y Y, Hui J, et al, 2020. Effect of norfloxacin on algae–cladoceran grazer–larval damselfly food chains: Algal morphology–mediated trophic cascades[J]. *Chemosphere*, 256:127166.
- Xian Q M, Chen H D, Liu H L, et al, 2006. Isolation and identification of antialgal compounds from the leaves of *Vallisneria spiralis* L. by activity–guided fractionation[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 13:233–237.
- Yang Z, Kong F X, Shi X L, et al, 2006. Differences in response to rotifer *Brachionus urceus* culture media filtrate between *Scenedesmus obliquus* and *Microcystis aeruginosa*[J]. *Journal of Freshwater Ecology*, 21:209–214.
- Yang Z, Liu Y, Ge J, et al, 2010. Aggregate formation and polysaccharide content of *Chlorella pyrenoidosa* Chick (Chlorophyta) in response to simulated nutrient stress[J]. *Bioresource Technology*, 101:8336–8341.
- Yasumoto K, Nishigami A, Aoi H, et al, 2008. Isolation of new aliphatic sulfates and sulfamate as the *Daphnia kairomonas* inducing morphological change of a phytoplankton *Scenedesmus gutwinski*[J]. *Chemical and Pharmaceutical Bulletin*, 56:133–136.
- Yang Z, Xiang F H, Minter E J A, et al, 2011. The interactive effects of microcystin and nitrite on life–history parameters of the cladoceran *Daphnia obtusa*[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 190:113–118.
- Zhang P, Zhai C M, Wang X X, et al, 2013. Growth competition between *Microcystis aeruginosa* and *Quadrigula cho-datii* under controlled conditions[J]. *Journal of Applied Phycology*, 25:555–565.
- Zhu X X, Nan H H, Chen Q W, et al, 2015. Potential grazing intensity directly determines the extent of grazer–induced colony formation in *Scenedesmus obliquus*[J]. *Biochemical Systematics and Ecology*, 61:271–277.
- Zhu X X, Nan H L, Zhang L, et al, 2014. Does microcystin disrupt the induced effect of *Daphnia* kairomone on colony formation in *Scenedesmus*? [J] *Biochemical Systematics and Ecology*, 57:169–174.
- Zhu X X, Wang J, Chen Q W, et al, 2016. Costs and trade-offs of grazer–induced defenses in *Scenedesmus* under deficient resource[J]. *Scientific Reports*, 6:22594.
- Zhu X X, Wang Y Y, Hou X Y, et al, 2019. High temperature promotes the inhibition of Zn^{2+} on inducible defense of *Scenedesmus obliquus*[J]. *Chemosphere*, 216:203–212.
- Zhu X X, Wang Z S, Sun Y F, et al, 2020. Surfactants at environmentally relevant concentrations interfere the inducible defense of *Scenedesmus obliquus* and the implications for ecological risk assessment[J]. *Environmental Pollution*, 261:114131.
- Zhu X X, Wang Z S, Zhou Q M, et al, 2021. Species–specific effects of macrophytes on the anti–grazer morphological defense in *Scenedesmus obliquus*[J]. *Ecological Indicators*, 120:106942.

Research Progress on Colony Formation of Green Algae and Influencing Factors

DONG Jing, WANG Fei-hu, ZHANG Man, GAO Yun-ni, LI Xue-jun

(College of Fisheries, Henan Normal University, Xinxiang 453007, P.R. China)

Abstract: Green algae are an important component of the phytoplankton community in freshwater ecosystems, and a favored food for many herbivores. However, green algae are not defenseless to predation. Numerous studies have shown that colony formation of green algae is an inducible defense for coping with environmental stress and, when the stressor is removed, single-cell morphology is restored. This article reviews the exogenous factors and interspecific interaction mechanism that affect the morphological transition of green algae from single cells to colonies, discusses the formation mechanism of algae colonies and identifies potential applications. Our aim was to provide a reference for predicting phytoplankton community structure in freshwater ecosystems and for harvesting microalgae on a large scale. Abiotic factors included nutrition, light and temperature, and biological factors included herbivorous zooplankton predation, competition between algae species, macrophyte–algae competition. The affecting factors also include potential threats to aquatic ecosystems caused by human activities. It has been suggested that increased polysaccharide accumulation and secretion might be the primary mechanism inducing algal cell aggregation. Climate warming, UVB irradiation and trace pollutants (heavy metals, herbicides, etc.) could interrupt the transformation from single-cell to colony in green algae and increase algal predation by small herbivorous animals, consequently influencing infochemical flow in the food web and perhaps even ecosystem function. Finally, based on existing research, we summarize the ecological significance and research value of colony formation in green algae, such as shaping phytoplankton structure, algal toxicology, and the industrial harvest of microalgae.

Key words: green algae; colony formation; abiotic factors; interspecific competition; defense strategy