

杂食性鱼类排泄物中藻类光能活性研究

王银平¹, 赵勇^{1*}, 曾庆飞^{2**}, 孙明波^{2,3} (1.河南农业大学林学院,河南 郑州 450002; 2.中国科学院南京地理与湖泊研究所湖泊与环境国家重点实验室,江苏 南京 210008; 3.中国科学院大学,北京 100049)

摘要: 借助叶绿素荧光技术,通过对杂食性鱼类鲫鱼(*Crucian Carp*)和金鲫鱼(*Gold Crucian Carp*)摄食微囊藻(*Microcystis aeruginosa*)后排泄物的培养,从鱼类排泄物藻类叶绿素荧光活性的角度探讨了杂食性鱼类在控藻上的应用.结果表明,鱼类摄食对微囊藻生长及叶绿素荧光参数均有显著影响($P<0.05$).鲫鱼组的叶绿素荧光参数 Φ PSII 从第 3d 开始, F_v/F_o 、 F_v/F_m 、ETR 和 qP 从第 5d 开始随培养时间的延长而增加,而 NPQ 始终呈下降趋势.金鲫鱼组的叶绿素荧光参数(F_v/F_o 、 F_v/F_m 、 Φ PSII、ETR、 qP)在培养期间一直呈降低趋势.鲫鱼组的 Chl a 浓度与细胞密度在培养期间先下降再上升,最后恢复至对照组水平,且 Chl a 浓度同部分叶绿素荧光参数(F_v/F_o 、 F_v/F_m 、 Φ PSII)呈现极显著正相关($P<0.01$);金鲫鱼组的 Chl a 浓度与细胞密度于实验期间均下降,实验期间一直低于对照组,且两参数均与叶绿素荧光参数(F_v/F_o 、 F_v/F_m 、 Φ PSII、ETR、 qP)呈极显著正相关($P<0.01$).可见,微囊藻经鲫鱼摄食后,其叶绿素光合及生长活性经过短暂的下降后会逐渐恢复,而金鲫鱼可有效降低微囊藻活性,但金鲫鱼作为一种观赏鱼类,不适宜在大面积水体放养.

关键词: 叶绿素荧光; 微囊藻; 杂食性鱼类; 排泄物; 鲫鱼

中图分类号: X17 文献标识码: A 文章编号: 1000-6923(2013)03-0524-06

Changes in the photosynthetic activity of *Microcystis* colonies after gut passage through omnivorous fish. WANG Yin-ping¹, ZHAO Yong^{1*}, ZENG Qing-fei^{2**}, SUN Ming-bo^{2,3} (1.College of Forestry, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002; 2.Key Laboratory of Lake Science and Environment, Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008; 3.University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China). *China Environmental Science*, 2013,33(3): 524~529

Abstract: The photosynthetic activity of cyanobacteria (predominantly *Microcystis* spp.) after pass through the digestive tract of *Crucian Carp* and *Gold Crucian Carp* was determined by PAM fluorimeter(Dual-PAM-100) so as to argue if ingestion of cyanobacterial biomass by *Crucian Carp* and *Gold Crucian Carp* could be considered as one of the biological methods for the water bloom formation control. The results showed that fish digestion had a significantly effect ($P<0.05$) on the photosynthetic activity and growth of *microcystis*. The photosynthetic activity, F_v/F_o , F_v/F_m , ETR and qP , of phytoplankton from *Crucian Carp* guts after the fifth day and Φ PSII from the third day became significantly higher than that of phytoplankton from *Gold Crucian Carp*, while NPQ decreased during the incubation. The Fluorescence parameters, F_v/F_o , F_v/F_m , Φ PSII, ETR and qP , from goldfish passage, decreased sharply during the incubation. The Chlorophyll-a concentration and cell density of *Microcystis* from *Crucian Carp* gut passage decreased at the beginning, then increased, and finally restored to the level of the control. Moreover, Chlorophyll-a concentration had an extremely significant ($P<0.01$) positive correlation with the chlorophyll fluorescence parameters respectively. However, the Chlorophyll-a concentration and cell density of *Microcystis* from *Gold Crucian Carp* gut passage had an extremely significant ($P<0.01$) positive correlation with the chlorophyll fluorescence parameters, kept declining during the culture period and much lower than that of control, Finally, the Chlorophyll fluorescence and growth of *Microcystis* after *Crucian Carp* digestion dropped at the beginning, and then restored gradually. But for *Gold Crucian Carp*, gut passage significantly damaged the photosynthetic activity of *Microcystis*. Since the *Gold Crucian Carp* was usually stocked as ornamental fishes, it isn't suitable to be considered as cyanobacteria bloom control.

Key words: Chlorophyll fluorescence; *Microcystis*; omnivorous fish; feces; *Crucian Carp*

收稿日期: 2012-07-06

基金项目: “十二五”农村领域国家科技计划课题(2012BAD25B07);环境保护部公益项目科研专项(201046704);国家自然科学基金资助项目(30900207)

* 责任作者, 教授, zhaoyonghnd@163.com;**助研, zq-fly@sohu.com

非经典生物操纵理论指出,通过放养滤食性鱼类直接牧食水华蓝藻,可以达到控制蓝藻生产力、消除蓝藻水华的目的^[1]。在蓝藻水华爆发期间,鲢 (*Hypophthalmichthys molitrix*)、鳙 (*Aristichthys nobilis*) 肠含物中 90% 以上为微囊藻^[2]。刘建康等认为鲢、鳙的直接摄食作用是东湖蓝藻水华 15a 销声匿迹的主要原因^[1]。Moriarty^[3]认为罗非鱼能彻底消化吸收微囊藻。但利用非经典生物操纵来控制蓝藻水华至今尚存分歧,主要集中在可能引起水体浮游生物个体小型化和微型藻类生物量的激增^[4-6]。

1987 年, Kharitonova 等^[7]发现鳙消化后的微囊藻在特定的培养基上可以生长。Datta 等^[8]将从白鲢和鳙鱼排泄物中提取出的微囊藻在过滤的湖水中培养若干天后,其生物量急剧增加。Kolmakov 等^[9]测定了鲫鱼排泄物中活性藻类的物种组成、生物量及藻光合效率变化,发现微囊藻的生长与光合活性都显著的增强。Miura 等^[10]通过开展鳙鱼控藻研究实验指出,鳙鱼排泄物中的活性微囊藻经过培养后光合活性是相同条件下未被摄食藻的 2 倍。Lewin 等^[11]指出某些微囊藻表面具黏液覆盖层,在穿过鱼类肠道时起保护作用,其利用 ³²P 标记的活体和死亡微囊藻饲喂拟鲤 (*Rutilus rutilus*),发现排泄物中活体微囊藻的 ³²P 放射活性显著高于死亡微囊藻,证明了微囊藻非但不能被拟鲤消化吸收,反而还能利用肠道消化物中的磷。可见,食藻鱼类排泄物中具有光合活性的微囊藻很有可能对系统小型藻类的激增做出直接的贡献,而目前这方面的研究还较少。

植物叶绿素荧光动力学技术能够快速灵敏、无损伤地反映 PSII 的状况以及植物对光能的吸收、传递、耗散、分配等潜在特点,是研究植物光合生理方法及植物与逆境胁迫关系的理想探针^[12]。目前国内尚未见有关利用叶绿素荧光技术研究鱼类摄食对藻类生长及叶绿素荧光活性变化的报道。鲫鱼和金鲫鱼属于杂食性鱼类,且有报道指出,在自然水体中鲫鱼肠道内发现微囊藻。本研究借助藻类叶绿素荧光技术,研究微囊藻被鲫鱼、金鲫鱼摄食后,其叶绿素荧光活性、叶绿素含量及细胞密度的变化,以此来探讨杂食性类控

藻的生态后效和长效管理理论,以期生物控藻机理的探究提供参考。

1 材料与方法

1.1 材料与实验设计

实验鲫鱼(体重:165.8±2.0g,体长:22.4±1.1cm)和金鲫鱼(体重:33.7±1.2g,体长:13.7±0.4cm)分别购于南京众彩水产品市场和夫子庙花鸟虫鱼市场,体表无伤,体质健壮,相同品种规格大小一致:蓝藻取自太湖梅梁湾,经显微镜观察,99%为微囊藻(*Microcystis* spp.),实验前将浓缩的微囊藻悬浮液超声击散成小群体;藻类培养液取自太湖梅梁湾,经 Whatman GF/C 预滤。

实验开始前,鲫鱼和金鲫鱼分别暂养在 3 个水族箱(尺寸:60cm(长)×40cm(宽)×50cm(高),水面高度距上端 15cm)2 星期以适应环境,每箱鲫鱼 5 尾,金鲫鱼 8 尾,全天曝气,恒定室温 25℃,暂养期间每天 09:00 点饲喂颗粒鱼饲料,投放量以正巧摄食为宜,15:00 点添加少量蓝藻悬浮液驯化鱼类摄食。实验开始前,将实验鱼种饥饿 48h 以排空肠道内含物。向各水族箱添加 1L 混合均匀的浓蓝藻悬浮液,连续 48h 收集鱼类排泄物。将收集到的排泄物振荡分散均匀后,分别对应等体积(50mL)添加到含 1000mL 过滤湖水的三角烧瓶中,于同一时间取相同体积未被摄食的蓝藻悬浮液为对照,使各组初始 Chl a 浓度相同,每组 3 个平行放入光照培养箱,每天定时摇动 4 次,培养周期为 9d。光照培养温度为 25℃,光照 4000lx,光暗比为 12h:12h。

1.2 叶绿素荧光参数的测定

叶绿素荧光参数的测定利用德国 Walz 公司生产的双通道 PAM-100 荧光仪按照梁英等^[13]的方法进行。暗适应 15~20min 后测量,进行淬灭分析,取达到稳定后的荧光值进行统计分析。

叶绿素荧光的主要参数包括:基础荧光 F_0 , 最大荧光 F_m , 可变荧光 F_v , 光下基础荧光 F_0' , 光下最大荧光 F_m' , 光下可变荧光 F_v' , 最大光能转化效率 F_v'/F_m' , PSII 的潜在活性(F_v'/F_0), 实际光能转化效率(Φ PSII), 光合电子传递速率(ETR), 光化学淬灭(qP), 非光化学淬灭(NPQ)。

1.3 叶绿素含量与细胞密度测定

叶绿素经热乙醇法^[14]提取后,利用紫外分光光度计比色测定后计算得出。

前期培养阶段,将藻群体用超声波击散均匀后稀释成不同梯度,分别测定各梯度藻液在680nm处的吸光度(A_{680}),同时采用流式细胞仪测出各梯度相应的细胞密度,即可得到细胞密度(C ,个/mL)和 A_{680} 之间的线性关系: $C=A \times A_{680}+B$ 。实验期间,自接种之日起,每天同一时间取样,同样方法测定吸光度。

1.4 数据处理文中的方差及相关性分析采用SPSS Statistics 17.0 软件进行。

2 结果与分析

由图1可见,实验周期内,鲫鱼、金鲫鱼组微囊藻的叶绿素荧光参数(F_v/F_o 、 F_v/F_m 、 $\Phi PSII$ 、ETR、qP、NPQ)、Chl a 浓度及细胞密度均低于对照组。鲫鱼组微囊藻叶绿素荧光参数 F_v/F_o 、 F_v/F_m 、 $\Phi PSII$ 、ETR 初始值与对照组相比分别降低了34.12%、15.94%、8.78%、18.44%,qP、NPQ 却升高了16.73%、6.25%;金鲫鱼组微囊藻叶绿素荧光参数初始值相比对照组变化更为明显, F_v/F_o 、 F_v/F_m 、 $\Phi PSII$ 、ETR、NPQ 分别比对照降低45.05%、24.06%、9.64%、37.99%、

85.79%,qP 增加了18.97%。

鱼类排泄物培养期间,实验组与对照组叶绿素荧光参数在前3d均下降,两实验组下降较对照组明显,从实验第3d开始,对照组微囊藻叶绿素荧光参数 F_v/F_o 、 F_v/F_m 、ETR、qP 缓慢增加,而鲫鱼组相关参数值(除ETR、qP外)上升明显,qP从第2d开始上升,到第4d时达到一个极大值,接着直线下降;金鲫鱼组的叶绿素荧光参数值(除NPQ外)一直呈下降趋势。培养结束时,鲫鱼组微囊藻叶绿素荧光参数($\Phi PSII$ 、ETR)达到与对照组相当水平,仅 F_v/F_m 、qP略高于对照组。鲫鱼组微囊藻NPQ初始值高于对照组,而金鲫鱼组微囊藻NPQ远低于对照组,实验期间各组微囊藻的NPQ均波动明显,实验前期金鲫鱼组微囊藻NPQ急剧上升,第4d时NPQ为对照组的2.5倍,同时也明显高于鲫鱼组,第5d开始下降,直到实验结束时下降到最小值,此时极显著低于对照组($P<0.01$)。实验期间,对照组微囊藻Chl a 浓度在300~350 $\mu\text{g/L}$ 之间波动,实验组初始Chl a 浓度相比对照组均略有减少,鲫鱼组和金鲫鱼组分别降低了9.17%和11.52%。鲫鱼组的Chl a 浓度在实验第3d后逐渐上升,而金鲫鱼组的Chl a 浓度一直下降。培养期间微囊藻细胞密度变化趋势与Chl a 浓度相同,金鲫鱼组的微囊藻细胞密度显著($P<0.05$)低于其他组。

表1 不同组Chl a 浓度及细胞密度与叶绿素荧光参数(F_v/F_o 、 F_v/F_m 、 $\Phi PSII$ 、ETR、qP、NPQ)相关分析
Table 1 Correlation coefficient of chlorophyll content and cell density with chlorophyll-a fluorescence parameters in different groups

组别	指标	叶绿素荧光参数					
		F_v/F_o	F_v/F_m	$\Phi PSII$	ETR	qP	NPQ
对照组	Chla	0.906**	0.642	0.487	0.378	-0.117	0.895**
	细胞密度	0.690*	0.764*	0.467	0.765*	-0.309	0.773
鲫鱼组	Chla	0.906**	0.947**	0.904**	0.791*	0.337	0.300
	细胞密度	0.822	0.760*	0.834**	0.692*	0.063	0.399
金鲫鱼组	Chla	0.975**	0.971**	0.963**	0.969**	0.887**	0.046
	细胞密度	0.940**	0.972**	0.981**	0.992**	0.925*	0.225

注:**表示相关性极显著($P<0.01$);*表示相关性显著($P<0.05$)

相关性分析结果(表1)显示,实验期间,对照组Chl a 浓度与叶绿素荧光参数 F_v/F_o 、NPQ呈极显著正相关($P<0.01$),细胞密度与叶绿素荧光参数 F_v/F_o 、 F_v/F_m 、ETR呈显著正相关($P<0.05$),而qP与Chl a 浓度和细胞密度无显著负相关关系。鲫鱼组微囊藻Chl a 浓度、细胞密度与叶绿素荧光参数均呈正相关关系,Chl a 浓度与 F_v/F_o 、

F_v/F_m 、 $\Phi PSII$ 呈极显著正相关($P<0.01$),与ETR呈显著正相关($P<0.05$),细胞密度与Chl a 浓度不同,其仅与 $\Phi PSII$ 相关关系达到极显著水平($P<0.01$),与 F_v/F_m 、ETR呈显著正相关关系($P<0.05$)。金鲫鱼组微囊藻Chl a 浓度、细胞密度与叶绿素荧光参数(除NPQ未达到显著水平外)均呈极显著正相关关系($P<0.01$)。

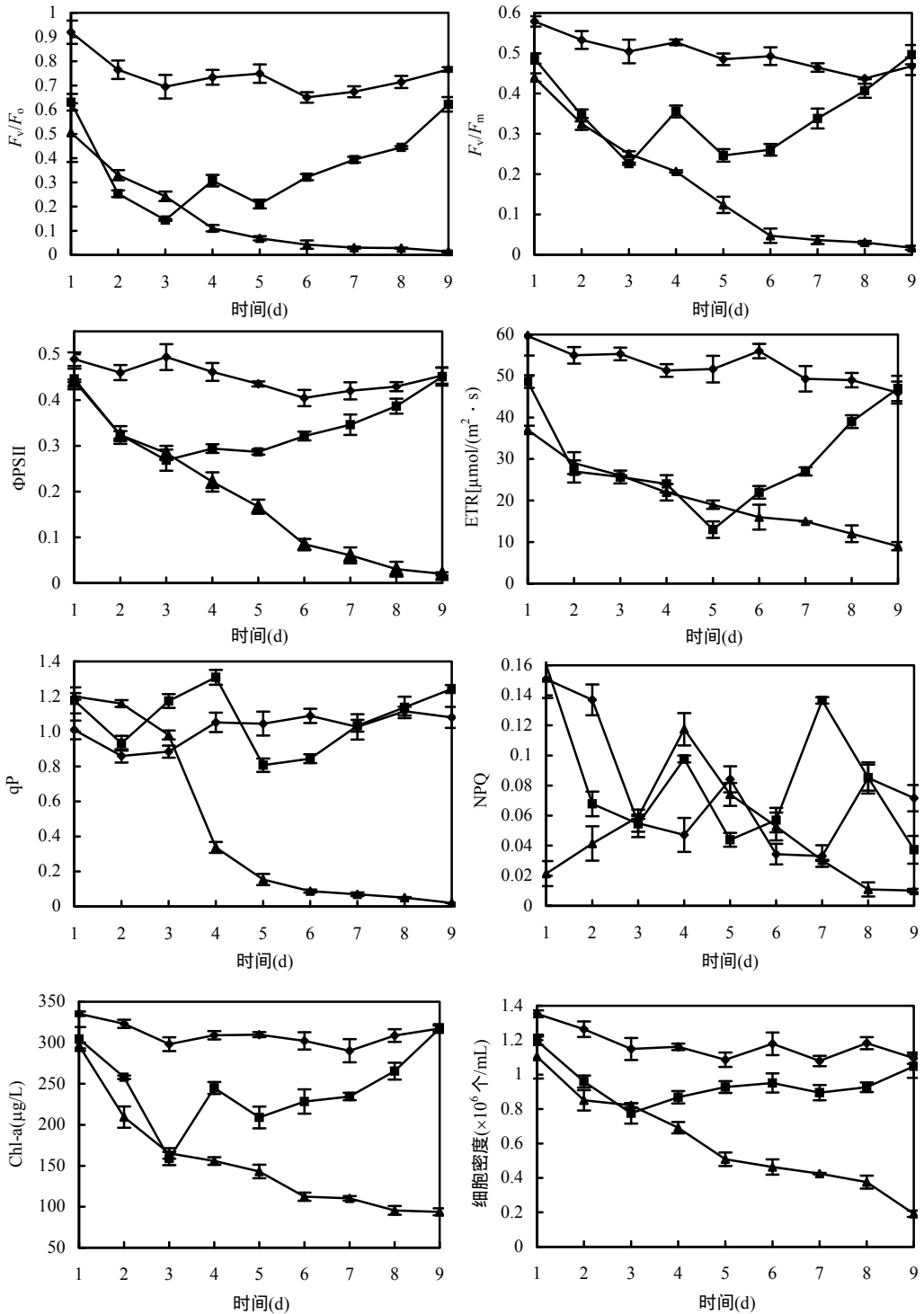


图 1 不同鱼摄食对微囊藻叶绿素荧光参数(F_v/F_o 、 F_v/F_m 、 $\Phi PSII$ 、 ETR 、 qP 、 NPQ)、Chl-a 含量及细胞密度的影响
 Fig.1 Chlorophyll fluorescence parameters, concentration of chlorophyll a (Chl, $\mu g/L$) and cell density in water samples, inoculated with intestine contents of *Crucian Carp*、*Gold Crucian Carp* and with phytoplankton from Taihu Lake

◆ 对照组 ■ 鲫鱼组 ▲ 金鲫鱼组

3 讨论

迄今为止,国内外关于鱼类控藻效果的报道,主要集中在鱼类摄食对生态系统浮游生物群落结构的影响^[15-16]、鱼类的消化吸收效率和物质利用途径^[17]等方面,而以鱼控藻排泄物为研究对象的研究公开报道较少^[18]。藻细胞叶绿素荧光特性与光合作用中各种反应密切相关,可以通过对体内叶绿素荧光参数的测定反映多种逆境因子对藻类光合作用的影响,因此被视为藻类光合作用与环境关系的内在探针,因此叶绿素荧光分析技术常用于检测植物光合机构适应环境胁迫的能力^[19]。 F_v/F_m 为光系统 II (Photosystem II,简称 PSII)的最大光化学量子产量,反映 PSII 反应中心的内禀光能转换效率或称 PSII 的最大光能转化效率。在非胁迫条件下此参数变化很小,但在胁迫条件下变化较大,因此它是反映微藻生长状况的重要参数。 F_v/F_0 反应 PSII 的潜在活性 Φ PSII 反映 PSII 在胁迫中反应中心部分关闭状况时实际原初光能捕获效率,可反映实际的 PSII 反应中心进行光化学反应的效率。ETR 表示 PSII 的表观电子传递速率,qP 反映 PSII 天线色素吸收的光能用于光合作用的份额,它一定程度的反映了 PSII 的开放情况。NPQ 反映的是 PSII 天线色素吸收,但不能用于光合电子传递而以热能耗散的光能部分。当 PSII 反应中心天线色素吸收过多光能时,如不能及时地耗散掉将对光合机构造成损伤或破坏,因此非光化学淬灭是一种自我保护机制,对光合机构起一定的保护作用。本研究主要借助叶绿素荧光成像系统,以杂食性鱼类鲫鱼和金鲫鱼摄食蓝藻后的排泄物为研究对象,探讨未消化藻类的生长和光能活性,从而为鱼控藻排泄物对微型藻类增殖的贡献提供参考。

本研究中,鲫鱼组叶绿素荧光参数从培养第 3d 开始逐渐上升,金鲫鱼组则一直呈现下降趋势。可见,微囊藻被鲫鱼摄食后经过短时间适应性调节,PSII 的潜在活性开始得到有限的恢复,而金鲫鱼摄食后微囊藻受到不可逆的伤害。 F_v/F_m 反应 PSII 反应中心利用所捕获激发能的情况,鲫鱼组微囊藻经过短时间的适应性调节后,PSII 开放的反应中心比例增加,并且随着时间的延长,光合电子链的传递速率的到一定程度的恢复,从而维持

正常的暗反应,而金鲫鱼组微囊藻暗反应无法正常进行;金鲫鱼组微囊藻 NPQ 明显升高,说明微囊藻细胞受到伤害后自我保护机制加强。

鲫鱼摄食后微囊藻的叶绿素荧光参数初始值降低,但仍能正常进行光合作用,并且光合活性在一周内就得到恢复,而叶绿素含量与细胞密度的变化趋势也类似,但开始恢复的时间不同。Miura 等^[10]研究指出鳙鱼摄食蓝藻后,排泄物中活性蓝藻叶绿素含量与光合活性加倍增强;Kolmakov 等^[9]在西伯利亚一个小型水库开展鲫鱼控藻实验后指出,微囊藻生长受到刺激,并且生长速度与潜在光合活性明显高于原藻。本次研究中,鲫鱼组微囊藻叶绿素荧光参数、Chl a 浓度及细胞密度在实验初期短暂降低后立即恢复,至实验结束时,生长与光合活性水平与对照组相当。经过鲫鱼肠道后微囊藻生长与光合活性能短时间内得到恢复,说明鲫鱼的摄食没有对微囊藻造成致命的伤害;微囊藻被鲫鱼摄食后依然具有活性,可能原因有:(1)藻群体被鲫鱼摄食破坏后机械重组为小型群体^[9],但是大多数微囊藻细胞没被破坏,在环境条件相同的情况下,小型微囊藻群体经过短暂调整后,恢复到原有生长状态。(2)鲫鱼仅仅刮食附在藻群体表面的细菌^[20],鲫鱼的滤食没有对微囊藻细胞造成生理上的致命伤害,仅将微囊藻群体表面附着的共生细菌去除,藻群体变小,原有生境变化。经过一定时间的适应性调整,微囊藻最终恢复到原有的生长状态。模拟实验表明在富营养化水体环境条件下,鱼肠道内的环境对排泄物中活性微囊藻的后期生长起着非常关键作用^[9],但目前还不能准确知道滤食鱼类如何影响藻的生长,一种观点是微囊藻吸收了鱼肠道内含量相对较高的生命必需元素^[11](主要是磷)而生长受到刺激,但是在蓝藻爆发的富营养化湖泊,这种生命必需元素含量已经很高^[9]。因此,这种影响肯定具有种属特异性,即某些藻被鲫鱼摄食后能够彻底消化或者生长受到抑制,而另一些特定的藻种在经过鲫鱼肠道时不会被消化,相反其生长会受到刺激^[21]。

金鲫鱼摄食后微囊藻叶绿素荧光参数(除 NPQ 外)、Chl a 浓度、细胞密度明显降低,至实验结束时,金鲫鱼组微囊藻的各测定值远低于对

对照组,叶绿素荧光参数值接近零,说明金鲫鱼能够有效的控制微囊藻的生长。金鲫鱼摄食组各测定值急剧降低,可能由于鱼类胃液 pH 值较低, Moriarty^[3]的研究显示微囊藻被罗非鱼摄食后藻细胞消亡是由于该鱼种的胃液 pH 值低,因此能够较好的溶解藻细胞壁,从而易于消化微囊藻,这样对控制蓝藻水华起到极大作用。但是金鲫鱼属于无胃鱼类,因此不会和罗非鱼一样具有极低 pH 值的胃液而有助于破坏微囊藻的黏液外壳,从而提高消化吸收率。金鲫鱼是如何有效的控制微囊藻的生长,有待更进一步深入的研究,但是金鲫鱼作为一种观赏鱼类,不适宜在大面积水体放养,并且还有可能会刺激其他种藻的生长。因此,从各方面综合考虑,利用鲫鱼或者金鲫鱼作为生物操纵工具来控制蓝藻爆发,必须基于该水体优势藻与其他藻及环境因子的相互关系。

4 结论

4.1 实验周期内,鲫鱼、金鲫鱼组微囊藻的叶绿素荧光参数(F_v/F_0 、 F_v/F_m 、 $\Phi PSII$ 、ETR、 qP 、NPQ)、Chl a 浓度及细胞密度均低于对照组。

4.2 鱼类排泄物培养期间,实验组与对照组叶绿素荧光参数在前3d均下降,两实验组下降较对照组明显。

4.3 相关性分析结果(表 1)显示,实验期间,对照组 Chl a 浓度与叶绿素荧光参数 F_v/F_0 、NPQ 呈极显著正相关($P < 0.01$),细胞密度与叶绿素荧光参数 F_v/F_0 、 F_v/F_m 、ETR 呈显著正相关($P < 0.05$),而 qP 与 Chl a 浓度和细胞密度无显著负相关关系。

参考文献：

- [1] 谢平铤, 鰱鱼与藻类水华控制 [M]. 北京: 科学出版社, 2003.
- [2] 刘恩生, 刘正文, 鲍传和, 等. 太湖鲢鱼和鳊、鳙鱼的食物组成及相互影响分析 [J]. 湖泊科学, 2007, 19(4): 451-456.
- [3] Moriarty D J W. The physiology of digestion of bluegreen algae in the cichlid fish, *Tilapia nilotica* [J]. Journal of Zoology 1973, 171: 25-29.
- [4] Mátyás K, Oldal I, Korponai J. Indirect effect of different fish communities on nutrient chlorophyll relationship in shallow hypereutrophic water quality reservoirs [J]. Hydrobiologia, 2003, 504: 231-239.
- [5] Kolar C S, Chapman D C, Courtenay W R. Asian carps of the Genus-*Hypophthalmichthys* (*Pisces*, *Cyprinidae*)—A biological synopsis and environmental risk assessment. Report to U.S [J]. Fish and Wildlife Service per Interagency Agreement, 2005, 94400-3-0128: 62-64.
- [6] 闫玉华, 钟成华, 邓春光. 非经典生物操纵修复富营养化的研究进展 [J]. 安徽农业科学, 2007, 35(12): 3459-3460.
- [7] Kharitonova N N, Sirenko L A, Stetsenko L I. Viability of planktonic algae passed intestines of herbivorous fish (case of bighead) [J]. Rybnoie khoziaistvo, 1987, 41: 1-80.
- [8] Datta S, Jana B B. Control of bloom in a tropical lake: grazing efficiency of some herbivorous fishes [J]. Journal of Fish Biology, 1998, 53: 12-24.
- [9] Kolmakov V I, Gladyshev M I. Growth and potential photosynthesis of cyanobacteria are stimulated by viable gut passage in crucian carp [J]. Aquatic Ecology, 2003, 37: 237-242.
- [10] Miura T, Wang J. Chlorophyll a found in feces of phytoplanktivorous cyprinids and photosynthetic activity [J]. Verh International Verein of Limnology, 1985, 22: 2636-2642.
- [11] Lewin W C, Kamjunke N, Mehner T. Phosphorus uptake by microcystis during passage through fish guts [J]. Limnology and Oceanography, 2003, 48(6): 2392-2396.
- [12] Lippemeier S, Frampton D M F, Blackburn S I, et al. Influence of phosphorus limitation on toxicity and photosynthesis of *Alexandrium minutum* (D inophyceae) monitored by inline detection of variable chlorophyll fluorescence [J]. Journal of Phycology, 2003, 39(2): 320-331.
- [13] 梁英, 冯力霞, 尹翠玲, 等. 叶绿素荧光技术在微藻环境胁迫研究中的应用现状及前景 [J]. 海洋科学, 2007, 31(1): 71-76.
- [14] 陈宇炜, 陈开宁. 浮游植物叶绿素 a 测定的“热乙醇法”及其测定误差的探讨 [J]. 湖泊科学, 2006, 18(5): 550-552.
- [15] 王丽卿, 许莉, 陈庆江, 等. 鲢鳙放养水平对淀山湖浮游植物群落影响的围隔实验 [J]. 环境工程学报, 2011, 5(8): 1790-1794.
- [16] 王嵩, 王启山, 张丽彬, 等. 水库大型围隔放养鲢鱼、鳙鱼控藻的研究 [J]. 中国环境科学, 2009, 29(11): 1190-1195.
- [17] 王扬才, 陆开宏, 周杰. 罗非鱼对微囊藻消化率的初步研究 [J]. 水利渔业, 2003, 23(4): 15-16.
- [18] 曾庆飞, 谷孝鸿, 毛志刚, 等. 鲢鳙控藻排泄物生态效应研究进展 [J]. 生态学杂志, 2010, 29(9): 1806-1811.
- [19] 梁英, 刁永芳, 陈书秀, 等. 温度对小新月菱形藻叶绿素荧光特性及生长的影响 [J]. 水产科学, 2011, 30(8): 435-440.
- [20] Norbert Kamjunke, Thomas Mehner. Coupling the microbial food web with fish: are bacteria attached to cyanobacteria an important food source for underyearling roach? [J]. Freshwater Biology, 2001, 46: 633-639.
- [21] Prokopkin I G, Kolmakov V I, Gubanov V G, et al. Theoretical analysis of the potential of silver carp *Hypophthalmichthys Molitrix* in the control of water blooming by different species of cyanobacteria [J]. Journal of Siberian Federal University, Biology, 2009, 4: 403-417.

作者简介：王银平(1985-),男,湖北荆州人,河南农业大学林学院硕士研究生,主要从事生态毒理研究,发表论文 3 篇。