



蓝藻水华与淡水鱼类的生态相互作用研究进展

谷孝鸿^{1*}, 李红敏^{1,2}, 毛志刚¹, 陈辉辉¹, 沈睿杰^{1,2}, 曾庆飞¹

1. 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, 南京 210008;

2. 中国科学院大学, 北京 100049

* 联系人, E-mail: xhgu@niglas.ac.cn

2020-09-09 收稿, 2020-11-23 修回, 2020-11-24 接受, 2020-12-29 网络版发表

江苏省太湖水环境综合治理课题(TH2018303, TH2019303)、国家自然科学基金(31972813, 32071575)、国家科技支撑计划(2015BAD13B00, 2015BAD13B06)资助

摘要 鱼类是淡水生态系统的重要组成部分. 近年来水体富营养化和蓝藻水华暴发导致的水环境恶化、适宜栖息地丧失等生态问题, 对鱼类生存及渔业经济带来巨大威胁和影响. 蓝藻和鱼类的生态作用是相互的, 利用鱼类调控蓝藻过度增长的生物操纵技术在某些富营养化水体治理过程中取得了一定效果. 在此背景下, 全面评估蓝藻水华对淡水鱼类种群的影响, 以及鱼类对蓝藻生长的控制与驱动效应, 是进一步推进淡水生态系统治理与保护研究的关键. 本文系统归纳分析了蓝藻水华对淡水渔业的危害、有害蓝藻及其次生代谢产物对鱼类的毒性效应以及鱼类对蓝藻的生态调控作用, 并对未来的重点研究方向进行展望, 提出复杂蓝藻生物物质或原位蓝藻水华对鱼类影响的综合效应和相关的水生态风险评价将是未来研究的重点. 生物操纵技术的可行性应依据所治理水体的基本环境和生物特征, 结合具体实践进行判断和决策. 本文旨在为蓝藻水华的生态风险评估、淡水鱼类资源的保护, 以及水生生态环境的改善提供科学依据.

关键词 蓝藻水华, 淡水鱼类, 次生代谢产物, 毒性效应, 生物操纵

水体富营养化现象在全球范围内普遍存在, 是世界性的环境热点问题. 2019年生态环境状况公报显示, 我国中营养和富营养的湖泊(水库)所占比例分别为63%和28%^[1], 水体富营养化是我国目前面临的主要水环境问题. 全球气候变暖背景下, 水体富营养化引起的蓝藻水华在湖泊、水库及河流等淡水水体中频繁暴发, 严重破坏水生生物栖息地和生态系统平衡, 对社会经济造成巨大损失, 也是淡水渔业发展面临的重要问题.

鱼类是淡水生态系统的重要组成部分, 是水生食物网的调控者和最终出口, 对维持水生态系统稳定有重要作用. 淡水鱼类也是人类重要的蛋白质来源, 有着巨大的社会经济价值^[2]. 因此, 蓝藻水华对鱼类的影响

也受到学者们的广泛关注. 蓝藻异常增殖导致水体的有效利用率下降、溶解氧降低、生物多样性下降、鱼类等水生生物大量死亡. 有害蓝藻产生蓝藻毒素和异味物质等次生代谢产物, 藻毒素可通过食物链积累、传递, 对鱼类等水生生物造成急性或慢性不良影响^[3,4], 异味物质也能够引起水体、鱼类和贝类中的异味污染问题. 近年来, 蓝藻水华的持续时间呈增加趋势^[5,6], 加剧对鱼类群落结构和生物多样性造成的不利影响, 严重阻碍淡水渔业的健康发展.

在水生态系统中, 蓝藻-鱼类之间的生态作用是相互的, 主要作用包括蓝藻水华对鱼类的危害及滤食性鱼类对蓝藻的摄食与调控(图1). 目前, 关于有害蓝藻对鱼类的毒性效应研究主要集中于微囊藻毒素(micro-

引用格式: 谷孝鸿, 李红敏, 毛志刚, 等. 蓝藻水华与淡水鱼类的生态相互作用研究进展. 科学通报, 2021, 66: 2649–2662

Gu X H, Li H M, Mao Z G, et al. Ecological interaction between cyanobacterial blooms and freshwater fish (in Chinese). Chin Sci Bull, 2021, 66: 2649–2662, doi: [10.1360/TB-2020-0905](https://doi.org/10.1360/TB-2020-0905)

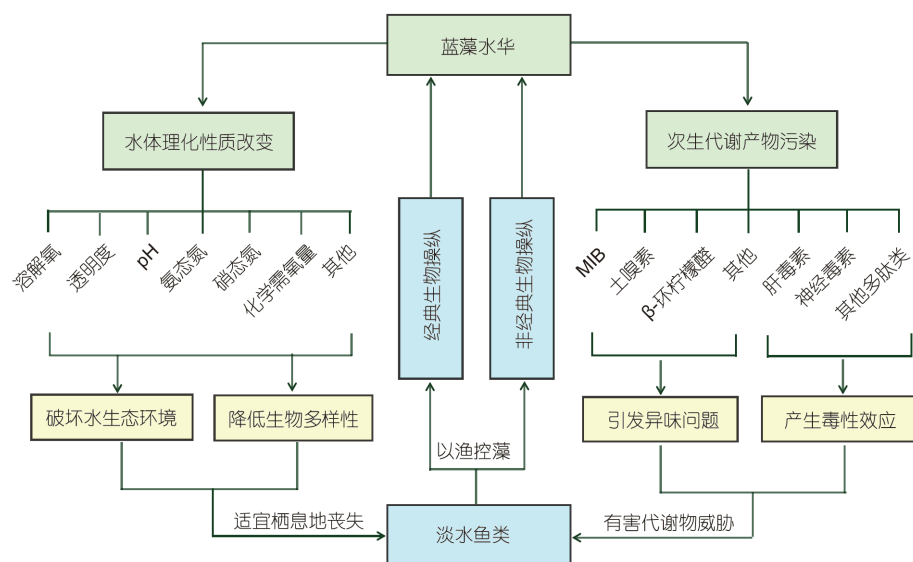


图1 (网络版彩色)蓝藻水华与淡水鱼类之间的生态相互作用

Figure 1 (Color online) The possible pathways of ecological interaction between cyanobacterial blooms and freshwater fish

cystin, MC)对鱼类的影响,包括积累-解毒动力学解析和有关的分子机制。然而在实际水环境中,有害蓝藻对鱼类的影响是一个复杂的综合效应过程^[7,8]。有害蓝藻除了产生蓝藻毒素(如MC)、柱孢藻毒素(cylindrospermopsins, CYN)、节球藻毒素(nodularins, NOD)等,还可以产生多种其他复杂的代谢产物,都可能对鱼类产生不利的生物学效应^[7]。此外,除常见的有害浮游蓝藻之外(如微囊藻、拟柱孢藻、束丝藻等),某些底栖蓝藻(如颤藻、席藻等)也可以产生多种毒素并会引起鱼类及其他生物中毒,需足够重视。因此,全面评估蓝藻及其活性代谢物质对鱼类的综合(生态)毒理学效应,对正确认识蓝藻水华的生态风险至关重要。

利用鱼类调控蓝藻过度增长的生物操纵方法已经在国内外某些湖泊治理中取得了一定效果。然而,不管是经典还是非经典生物操纵方法都受到很多因素影响,如营养水平、鱼类放养模式、湖库形态、浮游植物群落结构等,导致控藻效果差异较大,甚至产生负面效应^[9,10]。所以,充分认识蓝藻和鱼类之间的生态相互作用关系,掌握所治理水体的基本生态特征是更好地实施“以渔控藻”策略、保证控藻效果的前提。本文旨在通过梳理蓝藻水华对淡水鱼类的影响,以及鱼类对蓝藻水华生态调控的研究现状和进展,为淡水鱼类和蓝藻的生态学研究,以及水生态环境的治理和保护提供科学参考。

1 蓝藻水华对淡水渔业的危害

1.1 影响渔业产量及品质

当蓝藻水华发生时,蓝藻易集聚水体上层,一定程度上阻隔大气中的氧气进入水体,导致上下水层溶氧分异,呈现缺氧或者亚缺氧状态,使水体恶化;另一方面,当蓝藻死亡时,藻体腐烂分解导致水中的溶解氧被大量消耗,造成鱼、虾等水产品因缺氧而窒息死亡,对渔业造成巨大经济损失。

蓝藻产生大量的次生代谢产物,包括导致不良味道和气味的化合物(异味物质, off-flavor metabolites)和具有生化活性的化合物(生物活性物质, bioactive metabolites)(表1^[11])。湖泊中异味物质的存在十分普遍,且与蓝藻的关系最为密切^[12]。异味物质通过鱼鳃和皮肤进入鱼体后大量富集,异味残留于鱼体之中,严重影响鱼类的品质^[13]。这些异味一般需要较长的净化时间才能去除,甚至在烹制后也存在异味而不为消费者接受。国内外已报道多起诸如尼罗河罗非鱼、虹鳟、鲢和大口黑鲈等重要经济鱼类,因遭受异味物质污染,导致其生产和销售受到影响的事件^[3]。可见,由蓝藻次生代谢物引发的异味也是影响渔业经济的重要问题之一。具有生物活性的代谢物可通过影响进食、抑制生长、破坏免疫防御作用、引发或促进肿瘤生长等方式导致鱼类死亡^[3]。某些有毒代谢产物也具有积累放大效应,可通

表 1 已检出的淡水蓝藻次生代谢产物及其对鱼类的影响^{a)}

Table 1 Secondary metabolites of cyanobacteria and their effects on fish

化合物	作用途径	种类
Aeruginosin	—	—
Anabaenopeptin	蛋白磷酸酶	北美鳕
Anatoxin-a(S)	乙酰胆碱受体E	鲤、牙银汉鱼
Antillatoxin	脑	鲫
Barbamide		鲫
BMAA	胚胎(阵挛性抽搐和脊柱弯曲)	斑马鱼
Calothrixin	—	—
Carmabin	—	—
Cyanopeptolin	昼夜节律	斑马鱼
Cylindrospermopsin	胚胎、肝脏、肾脏、结肠、脑、淋巴细胞、白细胞、肝细胞	斑马鱼、鲤、草鱼等
Jamaicamide	脑、肾脏	鲫
Kalkitoxin	脑、肝脏	鲫
Microcyclamide	—	—
Malyngamide	血液、肾脏	鲫
Microcystin	胚胎、肝脏、肾脏、脑、结肠、鳃、心脏、上皮细胞、淋巴细胞、卵巢、睾丸	斑马鱼、青鳉、鲤、虹鳟、大磷副泥鳅、欧白鲑、硬头鳟、褐鳟等
Microginin	—	—
Microguanidine	—	—
Microviridin	—	—
Nodularin	胚胎、巨噬细胞、淋巴细胞	斑马鱼、鲫、草鱼
Saxitoxin	胚胎、乙酰胆碱酯酶	斑马鱼、青鳉、虎利齿脂鲤

a) “—”表示尚未报道

过食物链富集, 进一步危害消费者的健康安全^[4,14].

1.2 破坏鱼类适宜栖息地

蓝藻水华不仅改变了水体环境因子, 出现低溶解氧、高pH、高化学需氧量等特征, 死亡后还分解产生大量的衍生物, 包括氨态氮、硝态氮等, 严重影响水质, 破坏鱼类等水生生物适宜的栖息地^[15]. 水华期间, 浮游动植物群落结构通常会发生改变, 很多鱼类在幼鱼期以浮游生物作为开口饵料, 而水华下浮游生物资源的变化间接影响了鱼类适宜的摄食条件. 蓝藻大量繁殖阻碍了水生植物的光合作用和生长繁殖^[16], 很多可为鱼类提供栖息生存、繁衍生殖、逃避敌害场所的水生植物无法存活, 进而可能间接影响鱼类的捕食、栖息和产卵繁殖等行为.

鱼类是否可以主动躲避蓝藻水华? 有关这方面的报道并不多. 在波兰Sulejow水库发生蓝藻水华期间, Godlewska等人^[17]进行了鱼类和蓝藻的同步探测调查,

发现夜间鱼类和蓝藻生物量的变化在空间上呈现相反的趋势. 回声探测和刺网捕获量都证实了鱼类和蓝藻的最大生物量在空间上的不匹配, 在水华区域内捕获的鱼类数量比水华区域之外少两倍, 该结果为鱼类主动躲避蓝藻水华提供了直接证据^[17]. 水华发生除了透明度降低外, 其他因素如溶解氧、pH的不稳定性都可能影响鱼类的行为. 研究还发现, 水华区域内鱼类的平均规格在统计学上显著小于水华区域外的鱼类. 为避免被较大的鱼类捕食, 蓝藻水华区域可能是小型鱼类的重要避难所^[18]. 为了充分了解蓝藻水华对鱼类回避行为的触发机制, 如鱼类的回避行为取决于蓝藻密度、水体理化条件, 还是取决于蓝藻的毒性等, 需开展进一步的对比研究提供科学数据支撑.

除浮游蓝藻之外, 有害底栖蓝藻对鱼类的影响也不容忽视. 底栖蓝藻通常形成藻垫, 广泛分布在湖泊、河流和池塘的底部^[19]. 在一定的环境条件下, 它们也会从藻垫基质上脱落并漂浮到水体表面. 相对于浮游蓝

藻,目前底栖蓝藻受到的关注较少.但在过去几年中,有关底栖蓝藻毒素在水生生物体内蓄积的报道不断增多^[20~22].事实证明,它们产生的毒素也会引起动物中毒,除了致毒效应之外,大面积的底栖藻垫可能会限制鱼类进入产卵区或减少觅食栖息地^[19],直接影响鱼类的栖息范围和食物来源.

1.3 影响鱼类群落结构和物种多样性

近年来,蓝藻水华春季提前暴发的趋势较明显,而淡水鱼类繁殖期一般在4~6月,鱼类从繁殖期即有可能受到有害蓝藻的威胁,影响鱼类种群数量的变化,甚至改变鱼类群落结构和物种多样性.多项研究表明,蓝藻毒素具有繁殖毒性,既可影响雌鱼的产卵数量和质量,又可延缓子代的生长发育^[23,24].蓝藻水华污染物可能影响鱼类种群的遗传多样性.祖慧琳^[25]研究发现,太湖不同区域的野生鲫和黄颡鱼种群的遗传多样性存在一定的差异,随着水华污染的加重,野生鲫和黄颡鱼的遗传多样性逐渐降低,说明太湖蓝藻水华造成的污染可能是导致鱼类种群遗传多样性减少的原因.

此外,富营养化和蓝藻暴发引起水生生物多样性下降,对鱼类个体和群落也产生不利影响.对太湖鱼类群落调查显示,鱼类群落和种群小型化趋势明显,小型鱼类湖鲢在群落中占绝对优势^[26].分析1992~2016年间太湖湖鲢捕捞量与水体富营养指数 TSI 的关系发现,富营养化指数 TSI 与湖鲢产量呈显著正相关^[27],湖泊营养物质含量的升高为小型鱼类提供了丰富的浮游生物饵料,但鱼类小型化与蓝藻生物量增多之间是否存在直接关系,还需进一步研究.

2 有害蓝藻对鱼类的生态毒理效应

2.1 蓝藻次生代谢产物

2.1.1 异味物质

蓝藻是水体中挥发性有机物(volatile organic compound, VOC)的主要来源之一.这些挥发性有机物容易导致饮用水和工农业生产生活用水产生异味,还会带来鱼类、贝类和其他水生生物产生令人反感的气味和味道.异味物质的类型因蓝藻种类而异,在众多蓝藻异味化合物中,土臭素(geosmin, GEO)和2-甲基异茨醇(2-methylisoborneol, 2-MIB)是两种最常见的异味化合物,已有广泛研究^[28]. β -环柠檬醛(β -cyclocitral)、 β -紫

罗兰酮(β -ionone)等萜类化合物也经常被检测到,球状蓝藻特别是微囊藻易产生此类化合物^[29].此外,蓝藻还可以产生二甲基硫醚、二甲基二硫醚、异丙基二硫醚、香叶醇等异味化合物^[28].例如,在太湖的贡湖湾水体中监测到GEO、2-MIB、 β -环柠檬醛、 β -紫罗兰酮、二甲基硫醚等多种异味化合物^[30].

自然条件下,异味物质一般不会导致生物中毒,但会带来水产品的异味问题.鱼类的土腥味常在夏季蓝藻水华时出现,土腥味一般由土臭素和2-MIB引起,能够产生土腥味的蓝藻主要是颤藻、鞘丝藻、鱼腥藻等属种^[29].土臭素和2-MIB这类亲脂性分子通过鱼和贝类的腮和肠道迅速吸收,因此出现难闻的异味^[31].

2.1.2 生物活性物质

蓝藻可以产生大量的生物活性化合物,对水生动植物生命安全构成严重威胁.其中,人们关注较多的是蓝藻毒素,常见的有肝毒素包括微囊藻毒素、节球藻毒素及柱孢藻毒素;神经毒素有类毒素(anatoxin, ANT)、蛤蚌毒素(saxitoxin, SXT)等^[31];细胞内毒素主要是指蓝藻脂多糖(lipopolysaccharide, LPS),位于外层细胞内或外层细胞表面,由糖类聚合物、核心寡糖和酰化糖脂(脂质A)组成^[32].国内外学者已经对MCs进行了广泛深入研究,并将其纳入水质风险管理框架.MC和其他几种蓝藻毒素(ANTs、SXT、CYN)也被列入美国环境保护署(U.S. Environmental Protection Agency, 2016)第四类候选污染物名单.这些代谢物主要是由非核糖体肽合成酶(non-ribosomal peptide synthetase, NRPS)和聚酮合成酶(polyketide synthase, PKS)合成的寡肽和生物碱^[8].除了已知的蓝藻毒素之外,蓝藻还可以产生数百种多肽(cyanopeptides).

据报道,在意大利、希腊、波兰、捷克、葡萄牙、巴西、以色列、瑞士和芬兰^[7]等国家的湖泊、河流、水库中,检测到多种蓝藻多肽类代谢物,有些蓝藻多肽类代谢物(如cyanopeptolins和anabaenopeptins)在表层水中的出现频率和浓度与MC相当^[33],而且可以在纳摩尔范围内抑制蛋白酶活性^[7,34].因此,十分有必要对蓝藻产生的其他代谢产物进行(生态)毒性风险评估,但蓝藻代谢物结构多样性的庞大、参考标准的缺乏以及鉴定、量化分析的高要求,也都对风险评估提出了更高标准.随着科学技术的进步,先进的分析技术如基质辅助激光解吸/电离飞行时间质谱(MALDI-TOF MS)等,可以用于进一步揭示蓝藻代谢物的多样性.

2.2 鱼类主要暴露和积累途径

2.2.1 直接接触

溶解的蓝藻次生代谢物在水体中可以通过鳃和皮肤直接进入鱼体后大量富集^[3], 鱼类还由于摄入蓝藻或受蓝藻污染的食物(例如捕食物或碎屑)直接暴露于蓝藻代谢物中。蓝藻的摄入可能是被动的, 也可能是主动的, 在较为严重的水华水体中, 被动摄入的可能性更高。例如, 鲢摄食黏附有蓝藻的浮游颗粒食物, 增加了对蓝藻代谢物的潜在接触^[35], 而浮游食性鱼类(如鲢、鳊、罗非鱼等)主动摄入蓝藻, 室内研究表明高浓度的有毒蓝藻大大降低捕食效率, 从而有可能影响这些鱼类的生长^[36]。有研究表明, 在太湖的围栏实验中, 鲢、鳊能有效摄食有毒微囊藻且呈现快速生长, 虽然鲢、鳊体内富集了微囊藻毒素, 但可高效地降解^[37,38]。

2.2.2 食物网传递和积累

蓝藻次生代谢产物在水生生物组织中的积累使其在食物链中传递。在世界范围内的天然水体中, 多种鱼类体内检测到藻毒素的积累。Xie等人^[4]于2003年对我国巢湖不同食性鱼类的调查研究发现, MC在肝脏中的含量高低依次为: 肉食性鱼类(翘嘴鲌)>杂食性鱼类(鲫)>浮游生物食性鱼类(鲢)>植食性鱼类(鳊); 而Jiang等人^[39]于2014年在巢湖的调研显示, 肌肉中MC平均含量: 浮游食性鱼类(鲢)>杂食性鱼类(鲫)>植食性鱼类(鳊)>肉食性鱼类(鲢), 说明MC可在食物链中积累和传递, 但其是否具有生物放大效应仍存在争议。在实验室条件下, 也证明了藻毒素可通过浮游动物转移到鱼体内^[40,41]。谢钦铭等人^[42]研究发现, 铜绿微囊藻通过以多刺裸腹蚤为媒介对鲤幼鱼造成肝细胞损伤。其他潜在的水生生物食源也可以通过食物链传递到鱼类, 包括水生植物、大型藻类^[43]以及积累蓝藻代谢产物的其他底栖动物和游泳动物, 例如腹足类、甲壳类等^[21,44]。

2.3 蓝藻毒素对鱼类的生理生化影响及分子机制

多种蓝藻毒素对鱼类具有直接毒性作用(表1^[11]), 其中关注最多的是MC。国内外学者针对MC已经开展了大量的研究, 从行为学、组织病理学和分子学等方面评估了MC对鱼类的毒性效应。MC能导致鱼类肝脏、肾脏、心脏、脑、鳃等组织受损, 干扰鱼类胚胎的发育和内分泌系统, 影响鱼类正常繁殖, 导致性腺病理损伤, 体内性激素水平紊乱, 产卵量减少, 甚至可以

造成子代胚胎质量下降^[23,24]。此外, MC还具有一定的神经毒性和免疫毒性^[45~47]。近年来, 组学技术的应用有助于深入了解其毒性效应, 已经有许多关于MC对鱼类基因或蛋白质表达影响的研究报道, 包括对暴露在MC-LR环境中的斑马鱼进行微阵列研究^[45,48~50]。研究发现, 斑马鱼幼鱼暴露MC-LR后, 热休克蛋白和免疫相关基因在靶向分析中出现差异表达^[50]。Rogers等人^[48]还综合研究了关于MC-LR和微囊藻对斑马鱼幼鱼宏基因表达谱影响, 发现微囊藻对斑马鱼幼鱼具有内分泌干扰作用。然而, 基因组水平的变化可能无法真正反映功能水平的变化。蛋白质组由存在于特定细胞或组织中的所有蛋白质组成, 蛋白质组在细胞内可以随时间和环境的变化而改变^[51]。Li等人^[52]研究了斑马鱼胚胎暴露于MC-LR 96 h后的蛋白质表达, 发现40种蛋白质在胚胎发育过程中受到影响, 这些蛋白质主要参与氧化应激、能量代谢和细胞骨架装配等过程。

除MC之外, 柱孢藻毒素对鱼类的毒性作用也引起了重视, 已证明它能有效抑制蛋白质的合成。最近的一些研究表明, CYN能够使鱼类的某些氧化应激生物标志物发生变化^[53,54]。例如, 暴露于CYN(2~8 µg/mL)会导致鱼肝细胞(PLCH-1)中的ROS升高^[53]。CYN还能够影响鲤白细胞的活力和增殖, 诱导凋亡和坏死, 改变细胞形态和吞噬活性^[55]。CYN也会对草鱼淋巴细胞产生毒性作用, 细胞活性随CYN浓度的增加而逐渐降低^[56]。其他蓝藻毒素也会在一定程度上对鱼类产生不利影响, 如节球藻毒素(nodularin)会影响鱼类胚胎发育, 降低免疫细胞活性; 类毒素(anatoxin)、蛤蚌毒素(saxitoxin)可诱发鱼类的神经毒性等(表1^[11])。

2.4 蓝藻水华对鱼类的综合毒性效应

尽管水样中经常检测到MC、CYN、NOD等, 但蓝藻暴发时还会产生其他次生代谢物质(表1^[11]), 因此实际水环境中蓝藻水华对鱼类的影响是一个复杂的综合效应。许多研究发现, 蓝藻或蓝藻提取物对鱼类的致毒效应强于纯藻毒素^[48,57~59]。Palíková等人^[58]评估了不同的MC和蓝藻生物物质组分对鲤幼鱼发育的影响, 发现复杂的蓝藻生物物质和粗提物的毒性最大, 而含有8~255 µg/L浓度的MC洗脱液显示没有或只有微弱的毒性作用, 表明蓝藻水华中复杂的生物物质提取物可对鲤幼鱼产生明显的毒性, 并且这些影响与MC的含量关系不大。其他研究也发现, 与纯毒素相比, 鱼类暴露于野

外样品的蓝藻粗提液后, 毒性效应更为显著, 观察到胚胎畸形和高死亡率以及心率的显著降低, 而这些影响也不能仅归因于MC的存在^[43,59], 如斑马鱼幼鱼暴露于不含MC的蓝藻提取物中时, 也出现了水肿和尾巴弯曲等现象^[43]. 利用代谢组学分析, 发现鱼类短期(96 h)暴露于不同蓝藻物质中(产生MC或不产生MC的铜绿微囊藻), 均会诱导肝脏代谢组发生变化, 尤其是参与能量代谢和抗氧化反应的代谢产物发生显著变化, 潜在地表明了鱼类对蓝藻的应激反应^[60]. 除常见的微囊藻之外, 其他蓝藻也具有一定的毒性效应. Berry等人^[61]发现, 斑马鱼胚胎直接浸入剂量高达50 $\mu\text{g/mL}$ 的CYN后并无毒性反应, 但将胚胎直接浸入拟柱孢藻(*C. raciborskii*)和束丝藻(*A. ovalisporum*)的提取物中则会导致死亡率增加并具有持续的发育障碍. 这表明, 拟柱孢藻和束丝藻的代谢产物可以抑制斑马鱼胚胎的发育, 粗提物中的毒素和未知化合物的协同作用可能会增加其生物毒性^[59,62], 未来需要对这些未知的代谢物进行持续深入研究.

太湖原位研究发现, 位于蓝藻水华较为严重的梅梁湾水域中的鲤由于摄食有毒蓝藻, 其体内毒素含量和肝脏ROS(reactive oxygen species)、MDA(malondialdehyde)含量显著高于室内对照与蓝藻较少的胥口湾水域的样品, 且鱼体已经受到氧化损伤, 而此时梅梁湾水域中MC含量并未超标^[63]. 邱彤等人^[64]在太湖梅梁湾的围栏实验也显示, 不同食性鱼类(包括肉食性鱼类鲈、杂食性鱼类鲫以及滤食性鱼类鲢和鳙)在蓝藻水华暴发期肝脏和肾脏均出现了病理变化, 其抗氧化酶活力在水华期显著升高. Saraf等人^[59]将青鳉胚胎分别暴露于从天然湖泊中收集的水华样品、微囊藻纯藻液和MC-LR溶液中, 发现天然水华样品比微囊藻和MC-LR有更高的毒性(相同的藻类密度或MC-LR浓度下进行比较), 主要表现为死亡率增加和心率降低更为严重. 此外, Jia等人^[65]于太湖蓝藻水华期间, 在浮游植物样品中检测到27种不同作用方式的内分泌干扰物, 揭示了蓝藻水华潜在的内分泌干扰风险. Le Manach等人^[66]利用蛋白质组学技术研究了雄性和雌性青鳉对微囊藻的反应, 揭示了雌性肝脏中参与卵子发生蛋白质的失调, 表明暴露于蓝藻水华的鱼类种群可能面临若干生态毒理问题. 因此, 蓝藻水华对鱼类的综合生态毒理学作用是十分复杂的, 需要不断深入探究. 未来除了研究单一藻毒素对相关生物的毒理学效应, 蓝藻水华对鱼类的综合效应和相关的水生态风险评价需要引起足够重视.

2.5 鱼类对蓝藻毒素的解毒机制

蓝藻毒素在鱼体中的解毒过程可能有两种: 一种是与谷胱甘肽(glutathione, GSH)的结合反应^[67]; 另一种是通过胆汁排泄^[68]. GSH是谷氨酸、半胱氨酸和甘氨酸组成的一种三肽, 是组织中主要的非蛋白巯基(-SH)化合物, 它不但是机体内重要的抗氧化剂, 还可参与许多物质的解毒作用. GSH在藻毒素的解毒过程中起重要作用, 该过程由谷胱甘肽S-转移酶(glutathione S-transferase, GST)系统介导^[67]. 例如, 在草鱼腹腔内注射MC-LR(900 $\mu\text{g/kg}$)和GSH(8 mg/kg)后, 没有对肝脏造成组织损伤, 而未注射GSH的草鱼出现明显的肝脏损伤^[69]. 邱彤^[64]也发现滤食性鱼类对MC有更强的抗性可能与鱼体肝脏内较高的GSH储备及抗氧化酶活性有关. 研究认为, MC在鱼体内的代谢主要通过形成MC-谷胱甘肽(MC-GSH)和MC-半胱氨酸(MC-Cys)结合物, 最后排出体外^[70,71]. 此外, 鱼类还能够通过胆汁排出肝脏中积聚的藻毒素^[68]. 在罗非鱼对MC的净化实验中发现, 实验期间, 肝脏和肠道中的MC浓度逐渐降低, 而胆囊和周围水体中的MC浓度却逐渐升高^[72], 表明鱼类可以通过胆汁将MC排泄到周围的水体中, 从而降低了MC对自身的危害.

3 鱼类摄食对蓝藻生长的生态效应

3.1 鱼类摄食对蓝藻生理生态的影响

蓝藻与鱼类相互作用的研究大多集中在蓝藻对鱼类的毒性作用或藻食性鱼类对蓝藻的摄食能力. 化学防御作用广泛存在于水生生态系统的动植物中^[73]. 某些蓝藻在浮游动物释放的化学信号介导下, 观察到“诱导防御”现象: 在浮游动物的胁迫下, 几种铜绿微囊藻的毒素产量显著增加^[74]. 一些藻类群体(如鞭毛藻、角藻和黑角藻等)作为对鱼类捕食的防御机制, 会表现出形态变化^[75]. 然而, 关于鱼类捕食压力对蓝藻生理生态影响的研究较少.

Jang等人^[76]报道了滤食性鱼类的存在可以显著增强微囊藻的产毒: 直接暴露于浮游生物食性鱼类-鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)3种铜绿微囊藻(NIES 44、88和99)的MC产量均增加, 其中NIES 44藻株的MC含量比对照组高50倍以上(对照组的MC平均值为16.2 $\mu\text{g/g}$ 干细胞, 而处理组的平均值为878.6 $\mu\text{g/g}$ 干细胞); 暴露于杂食性鱼类-鲫(*Carassius gibelio langsdor-*

fi)组的MC的增加小于鲢组,但其MC含量也高于对照组^[76]。之后,相关实验又进一步证实了鲢、鲫在实验状态下,随着实验时间增长,MC产量升高,细胞内和细胞外MC含量峰值均显示出明显的剂量依赖性反应($P < 0.05$),表明铜绿微囊藻MC产量的增加可能是由于鱼类释放的种间激素浓度升高所致^[77]。因此,在鱼类控藻过程中,也应关注到水体中藻毒素含量变化的影响。

3.2 生物操纵技术在蓝藻水华治理中的生态效果与争议

生物操纵(biomanipulation)是Shapiro等人^[78]首先提出的控制富营养化湖泊蓝藻过度生长的重要理论之一。经典生物操纵是指通过放养肉食性鱼类,减少浮游生物食性鱼类,从而发展和壮大牧食性浮游动物种群,借助浮游动物控制蓝藻过量繁殖的方法^[79]。该方法在国外某些小型、浅水性富营养化湖泊的蓝藻治理中取得一定的效果^[79-81]。但在富营养化湖泊中发生水华是持续性的过程,研究表明,当蓝藻的密度超过 8×10^7 ind./L时,浮游动物不能有效摄食蓝藻,水华藻类也以浮游动物无法有效滤食的群体性蓝藻为主,浮游动物的繁殖力也随之下降^[79],经典的生物操纵手段在热带/亚热带富营养化湖泊中效果甚微^[82]。基于此,Xie和Liu^[83]提出了非经典生物操纵(non-traditional biomanipulation),即利用滤食性鱼类直接调控蓝藻数量的生物操纵方法。

放养鲢、鳙的非经典生物操纵被认为是控制蓝藻水华的有效方法之一,主要是利用滤食性鱼类可以直接摄食并消化蓝藻的特性。陈少莲等人^[84]研究发现,微囊藻不仅可被鲢、鳙消化,且能促进鱼类的生长。太湖富营养化条件下,也发现鲢、鳙能够以蓝藻为主要食物^[85],其肠含物中蓝藻门占了浮游生物总数量的95%以上^[86]。另一方面,在蓝藻暴发时,鲢、鳙等滤食性鱼类对有害蓝藻有更强的抗性,而杂食性和肉食性鱼类肝脏细胞超微结构都出现了明显的病理改变^[64]。对蓝藻密度较高的富营养化水体,部分实践也证明,利用非经典生物操纵技术可直接有效地控制蓝藻水华^[79,83,87],如表2所示。谢平和刘建康^[83,88]首先证实了鲢、鳙有效地遏制了武汉东湖的微囊藻水华,原位实验得出遏制水华的有效放养密度为 $46 \sim 50 \text{ g/m}^3$ 。之后,在滇池、太湖、阳澄西湖、千岛湖及淀山湖等围隔试验中也发现鲢、鳙能够有效降低蓝藻数量^[87,89-91]。大部分成功的非经典生物操纵实验都有一个共同的特征,即它们都

是在富营养化或超富营养化条件下的小型或中型水体中进行的,且群体或大型藻类(主要是蓝藻)是浮游植物优势种。但是,也有研究发现,随着滤食性鱼类的生理活动及其排泄物的增加,使水体中氮磷浓度升高,会促进浮游植物的增殖。王银平等人^[92]研究发现,鲢、罗非鱼在摄食微囊藻干粉后,排泄物氮可直接参与水体中的营养物质循环,为藻类的生长提供有利条件。原位实验研究也表明,鲢、鳙单次摄食并没有对微囊藻造成致命损伤,藻类光合活性和生长活性可在短期内恢复,有加速富营养化的可能^[93]。另外,滤食性鱼类在滤食大型藻类的同时抑制了浮游动物的生物量,由于浮游动物的捕食压力小,无法控制小型藻类,导致藻类趋于更小型化,藻类的总生物量也增加^[94,95];在大型水体中,鲢、鳙等鱼类投放后,存在与水华蓝藻区域时空分布不一致的现象,即鱼、藻呈现空间上的分离^[96]。因此,不同的研究表明,依靠放养鲢、鳙来控制浮游植物总量,提高水体透明度,目前仍存在一定的争议。

3.3 滤食性鱼类对湖泊浮游-底栖食物网耦合的影响及其应用潜力

作为湖泊生态系统,浮游食物网与底栖食物网无疑是互动和相互影响的,滤食性鱼类放养对浮游层的影响势必延伸到对底泥中营养盐赋存及底栖层生物群落结构变化。一方面大量鲢、鳙的滤食可能促使浮游植物向小型化发展,而藻类小型化更利于底栖双壳类对藻类的滤食,从而促进次级生产力的提高^[105];另一方面,鲢、鳙强大的滤食能力形成的大量排泄物——鱼粪由表层转移到湖体底部,并被底栖动物所利用,从而实现能量物质从浮游层向底栖层的转移^[106,107]。淡水双壳类以滤食水中的颗粒物为食,能加速水体中颗粒物沉积,提高水体透明度,是被国内外广泛研究的生物操纵工具^[108]。双壳类和鲢鳙同属利用短食物链的滤食性生物,两者栖息地空间生态位有明显差异,同时对浮游植物的选择性上也有较强的互补性。三角帆蚌(*Hyporissus cumingii*)、斑马贻贝(*Dreissena polymorpha*)和河蚬(*Corbicula fluminea*)等双壳类均以滤食小型藻类为主^[97,109]。双壳类与浮游动物同属小型藻类滤食者,而通常双壳类比浮游动物受到的捕食压力小,对环境变化的耐受能力也强。因此,从浅水湖泊水层的空间看,滤食性鱼类和双壳类具有显著的空间生态位和摄食生态位的差异,且两者之间无捕食关系,扩大了对水体中藻类的滤食范围;从浅水湖泊食物网关系看,滤食

表 2 蓝藻水华对鱼类影响的野外调查及以渔控藻的原位实验研究^{a)}

Table 2 Field investigations on the influence of cyanobacteria bloom on fish and *in-situ* experimental studies on the control of algal blooms using phytoplanktivorous fish

地区	湖泊	时间(年)	鱼类	累积/毒性效应	控藻效应	文献
中国	太湖	2004~2005	鳙	肠道、肝脏、肾脏、脾脏和肌肉中MC含量最大值分别为85.67、2.83、1.70、1.57和0.89 $\mu\text{g/g DW}$; 鳙对MC有很强的抵抗力	鳙可用于生物操纵	[38]
		2005	鲢	MC含量: 肠道(97.48 $\mu\text{g/g DW}$)>肝脏(6.84 $\mu\text{g/g DW}$)>肾脏(4.88 $\mu\text{g/g DW}$)>血液(1.54 $\mu\text{g/g DW}$); 与相同地点的其他动物相比, 鲢在肝脏中积累的MC较少	鲢能够有效摄食产毒微囊藻(占肠道浮游植物总含量的84.4%)	[97]
		2009	鲢、鳙	肌肉中平均4.8 ng MC-LR Req/g WW	当鲢、鳙的投放密度分别为7.5、1.1 g/m^3 时可以有效控制浮游植物的生物量	[98]
		2012	多种鱼类	肌肉中BMAA浓度范围为0.07~35.9 $\mu\text{g/g DW}$, 且存在生物富集现象, 即营养水平较高的鱼类BMAA含量较高	—	[99]
		2012	鲢、罗非鱼	—	藻类生物量随着罗非鱼生物量的增加而增加, 而鲢密度在70 g/m^3 时可有效控制蓝藻	[100]
中国	巢湖	2003	不同食性鱼类	肌肉中MCs平均含量: 肉食性鱼类>杂食性鱼类>浮游生物食性鱼类>植食性鱼类. MCs可在食物链中积累和传递	—	[4]
		2008	鲢	肌肉中MC-RR浓度为28 ng/g DW	—	[101]
		2014	不同食性鱼类	肌肉中MCs平均含量: 浮游食性鱼类>杂食性鱼类>肉食性鱼类. 而肝脏中: 杂食性鱼类>浮游食性鱼类>肉食性鱼类. MCs主要积累途径可能为摄食	—	[39]
意大利	Albano湖	2004	鳟	内脏中CYNs浓度为2.7 ng/g DW	—	[102]
法国	Bourget湖	2009	鲈	肌肉(14 ng/g WW)和肝脏(34 ng/g WW)中检测到MC; 未观察到肝脏和肠组织病理学变化	—	[103]
巴西	Jacarepaguá湖	2012	罗非鱼	MC的积累优先发生在罗非鱼的肌肉中, 其次是性腺、肝脏, 最后是胆汁; 湖内罗非鱼表现出氧化应激反应	—	[104]

a) MCs, 微囊藻毒素; CYNs, 柱孢藻毒素; BMAA, 神经毒素, β -甲氨基-L-丙氨酸; WW, 湿重; DW, 干重; “—”表示未报道

性鱼类与双壳类之间通过食物链耦合, 增强了对立体空间藻类群体的有效利用效率.

滤食性鱼类与底栖贝类协同控藻的原位研究发现, 滤食性鱼类(鳙)与底栖贝类(河蚬)的配置组合不仅在一定程度上降低了水体营养盐含量, 也通过贝类滤食小型藻类的能力缓解了滤食性鱼类无法控制小型藻类的不足, 鱼蚬组的叶绿素浓度显著降低(图2(a)), 贝类滤食藻类后产生的排泄物可被鳙重新滤食, 产生了进一步的协同控藻效应(图2(b))^[110]. 因此, 在目前富营养湖泊中经典生物操纵短路、浮游动物滤食藻类作用不足的前提下, 有针对性地实施非经典生物操纵, 并采取综合有效措施弥补滤食性鱼类滤食可能导致的藻类进一

步小型化的次效应, 利用不同营养生态位生物之间的协同作用和食物链之间的耦合来实现对浮游植物的有效利用, 对浅水湖泊环境治理理论和实践都具有指导意义, 也是生物调控措施不断丰富的体现.

4 总结与展望

随着全球变暖和水体富营养化的加剧, 蓝藻水华的频率和持续时间也呈增长趋势. 蓝藻暴发影响到水体环境质量和人类生存环境的可持续发展. 蓝藻和鱼类的生态作用是相互的, 蓝藻水华能够对鱼类造成不利影响, 而合理的鱼类放养又可以调控蓝藻水华发生(表2). 基于目前的研究现状, 未来的研究需要从蓝藻

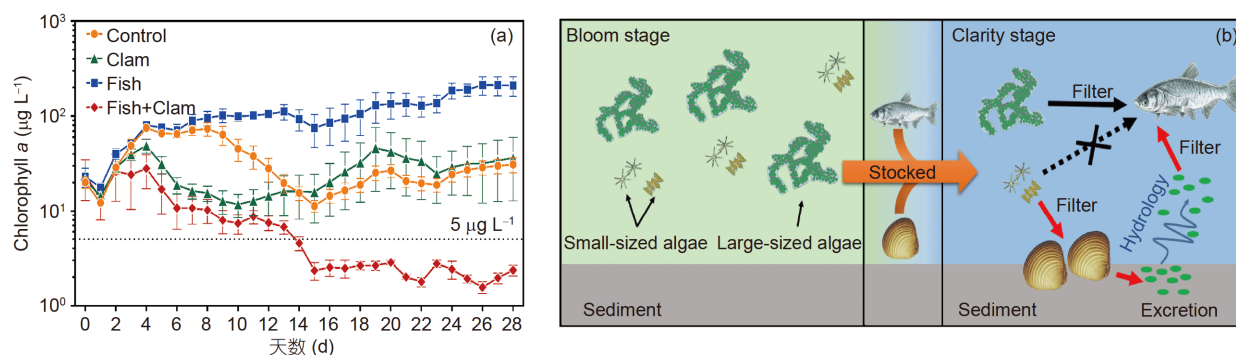


图2 (网络版彩色) 鱼-蚌协同控藻效果及机理

Figure 2 (Color online) Cooperative control of algae by corbicula and filter-feeding fish and its potential mechanism

及其衍生物的生长与产生、迁移与转化、控制与去除等途径系统地加以关注。

(1) 淡水生态系统的鱼类生物多样性正面临严重威胁, 只有充分了解影响鱼类种群多样性的具体因素, 才能为淡水鱼类资源保护提供更加科学的指导。鱼类对蓝藻水华的回避行为取决于蓝藻密度、蓝藻毒性, 还是多种因素的协同作用? 蓝藻水华是否对鱼类的正常繁殖和种群延续造成影响, 机制如何? 鱼类小型化现象和鱼类种群多样性下降是否与蓝藻水华存在直接关系等? 因此未来需更多关注蓝藻水华对鱼类及其他生物种群的生理生态和行为的影响。

(2) 复杂蓝藻生物物质或原位蓝藻水华、底栖有害藻类等对鱼类影响的综合效应和相关的水生态风险评价需要引起足够重视。目前, 关于藻毒素与其他代谢产物与其他环境和生物因素共同作用的毒性研究比较匮乏, 除了MC以外, 蓝藻还产生多种肽类代谢产物, 但由于缺乏系统研究, 它们产生的联合作用仍然难以估

计。水生态系统中存在的各种其他环境和生物因素之间可能发生的相互作用, 可能使蓝藻水华相关的环境问题更加复杂。全面有效地评估有害蓝藻对鱼类的实际影响, 异味物质对水产品的影响及其水产品生态健康标准等都是环境问题和渔业问题的焦点。

(3) 因水制宜、因藻施策开展经典生物操纵和非经典生物操纵的协同和有效性研究。水环境修复的生物操纵方法受地理特征、湖库形态、藻类组成、放养模式、生物群落结构等因素影响, 生物调控需要在充分了解所治理水体的环境和生物群落结构特征的基础上, 选择合适的生物操纵方法。滤食性鱼类与双壳类底栖动物的联合食物链操纵技术具有一定的应用潜力, 需进一步验证其在自然湖泊中应用的协同性与有效性。此外, 寻找、筛选和培育对有害蓝藻抵抗力更高或对毒素积累更少的藻食性鱼类和其他生物种, 对提高“以渔控藻”的生态效益和经济效益具有重要价值, 也可为有害蓝藻水华生态风险评估和水生态系统保护提供科学保障。

参考文献

- Huang R Q. China Eco-Environmental Status Bulletin 2019 (in Chinese). Beijing: Ministry of Environmental Protection of the People's Republic of China, 2020 [黄润秋. 2019年中国生态环境状况公报. 北京: 中华人民共和国生态环境部, 2020]
- Nelson J S. Fishes of the World. 4th ed. Hoboken: John Wiley & Sons, Inc., 2006. 1–622
- Smith J L, Boyer G L, Zimba P V. A review of cyanobacterial odorous and bioactive metabolites: Impacts and management alternatives in aquaculture. *Aquaculture*, 2008, 280: 5–20
- Xie L, Xie P, Guo L, et al. Organ distribution and bioaccumulation of microcystins in freshwater fish at different trophic levels from the eutrophic Lake Chaohu, China. *Environ Toxicol*, 2005, 20: 293–300
- Wang Q, Niu Y, Xie P, et al. Factors affecting temporal and spatial variations of microcystins in Gonghu Bay of Lake Taihu, with potential risk of microcystin contamination to human health. *Sci World J*, 2010, 10: 1795–1809
- Qin B, Paerl H W, Brookes J D, et al. Why Lake Taihu continues to be plagued with cyanobacterial blooms through 10 years (2007–2017) efforts. *Sci Bull*, 2019, 64: 354–356
- Janssen E M L. Cyanobacterial peptides beyond microcystins—A review on co-occurrence, toxicity, and challenges for risk assessment. *Water Res*, 2019, 151: 488–499

- 8 Gao J, Zuo H, Yang L, et al. Long-term influence of cyanobacterial bloom on the immune system of *Litopenaeus vannamei*. *Fish Shellfish Immunol*, 2017, 61: 79–85
- 9 Wang Y, Liu L S, Fang Y D, et al. Research progress on controlling lake eutrophication by biological manipulation (in Chinese). *Prog Nat Sci*, 2009, 19: 1296–1301 [王瑜, 刘录三, 方玉东, 等. 生物操纵方法调控湖泊富营养化研究进展. *自然科学进展*, 2009, 19: 1296–1301]
- 10 Liu G Q, Zhang Z. Controlling the nuisance algae by silver and bighead carps in eutrophic lakes: Disputes and consensus (in Chinese). *J Lake Sci*, 2016, 28: 463–475 [刘其根, 张真. 富营养化湖泊中的鲢、鳙控藻问题: 争议与共识. *湖泊科学*, 2016, 28: 463–475]
- 11 Huang I S, Zimba P V. Cyanobacterial bioactive metabolites—A review of their chemistry and biology. *Harmful Algae*, 2019, 83: 42–94
- 12 Deng X, Chen J, Hansson L A, et al. Eco-chemical mechanisms govern phytoplankton emissions of dimethylsulfide in global surface waters. *Natl Sci Rev*, 2020, doi: 10.1093/nsr/nwaa140
- 13 Schrader K, Rubio S A, Piedrahita R, et al. Geosmin and 2-methylisoborneol cause off-flavors in cultured largemouth bass and white sturgeon reared in recirculating-water systems. *N Am J Aquacult*, 2005, 67: 177–180
- 14 Chen J, Xie P, Li L, et al. First identification of the hepatotoxic microcystins in the serum of a chronically exposed human population together with indication of hepatocellular damage. *Toxicol Sci*, 2009, 108: 81–89
- 15 Sun X J, Qin B Q, Zhu G W. Release of colloidal phosphorus, nitrogen and organic carbon in the course of dying and decomposing of cyanobacteria (in Chinese). *Chin Environ Sci*, 2007, 27: 341–345 [孙小静, 秦伯强, 朱广伟. 蓝藻死亡分解过程中胶体态磷、氮、有机碳的释放. *中国环境科学*, 2007, 27: 341–345]
- 16 Leão P N, Vasconcelos M T S D, Vasconcelos V M. Allelopathy in freshwater cyanobacteria. *Crit Rev Microbiol*, 2009, 35: 271–282
- 17 Godlewska M, Balk H, Kaczkowski Z, et al. Night fish avoidance of *Microcystis* bloom revealed by simultaneous hydroacoustic measurements of both organisms. *Fish Res*, 2018, 207: 74–84
- 18 Engström-Öst J, Karjalainen M, Viitasalo M. Feeding and refuge use by small fish in the presence of cyanobacteria blooms. *Environ Biol Fish*, 2006, 76: 109–117
- 19 Catherine Q, Susanna W, Isidora E S, et al. A review of current knowledge on toxic benthic freshwater cyanobacteria—Ecology, toxin production and risk management. *Water Res*, 2013, 47: 5464–5479
- 20 Ismael A A. Benthic bloom of cyanobacteria associated with fish mortality in Alexandria waters. *Egypt J Aquat Res*, 2012, 38: 241–247
- 21 Wood S A, Phillips N R, de Winton M, et al. Consumption of benthic cyanobacterial mats and nodularin-R accumulation in freshwater crayfish (*Paranephrops planifrons*) in Lake Tikitapu (Rotorua, New Zealand). *Harmful Algae*, 2012, 20: 175–179
- 22 Gaget V, Humpage A R, Huang Q, et al. Benthic cyanobacteria: A source of cylindrospermopsin and microcystin in Australian drinking water reservoirs. *Water Res*, 2017, 124: 454–464
- 23 Liu W, Qiao Q, Chen Y, et al. Microcystin-LR exposure to adult zebrafish (*Danio rerio*) leads to growth inhibition and immune dysfunction in F₁ offspring, a parental transmission effect of toxicity. *Aquat Toxicol*, 2014, 155: 360–367
- 24 Chen L, Chen J, Zhang X, et al. A review of reproductive toxicity of microcystins. *J Hazard Mater*, 2016, 301: 381–399
- 25 Zu H L. Effects of cyanobacterial bloom pollutants on genetic diversity of fish populations in Taihu Lake (in Chinese). Master Thesis. Nanjing: Nanjing University, 2011 [祖慧琳. 太湖蓝藻水华污染物对鱼类种群的遗传多样性影响的研究. 硕士学位论文. 南京: 南京大学, 2011]
- 26 Mao Z G, Gu X H, Zeng Q F, et al. Community structure and diversity of fish in Lake Taihu (in Chinese). *Chin J Ecol*, 2011, 30: 2836–2842 [毛志刚, 谷孝鸿, 曾庆飞, 等. 太湖鱼类群落结构及多样性研究. *生态学杂志*, 2011, 30: 2836–2842]
- 27 Gu X H, Zeng Q F, Mao Z G, et al. Water environment change over the period 2007–2016 and the strategy of fishery improve the water quality of Lake Taihu (in Chinese). *J Lake Sci*, 2019, 31: 305–318 [谷孝鸿, 曾庆飞, 毛志刚, 等. 太湖2007–2016十年水环境演变及“以渔改水”策略探讨. *湖泊科学*, 2019, 31: 305–318]
- 28 Watson S B, Monis P, Baker P, et al. Biochemistry and genetics of taste- and odor-producing cyanobacteria. *Harmful Algae*, 2016, 54: 112–127
- 29 Lee J, Rai P K, Jeon Y J, et al. The role of algae and cyanobacteria in the production and release of odorants in water. *Environ Pollut*, 2017, 227: 252–262
- 30 Chen J, Xie P, Ma Z, et al. A systematic study on spatial and seasonal patterns of eight taste and odor compounds with relation to various biotic and abiotic parameters in Gonghu Bay of Lake Taihu, China. *Sci Total Environ*, 2010, 409: 314–325
- 31 Sivonen K. Cyanobacterial toxins. In: Schaechter M, ed. *Encyclopedia of Microbiology*. 3rd ed. Amsterdam: Elsevier, 2009. 290–307
- 32 Stewart I, Schluter P J, Shaw G R. Cyanobacterial lipopolysaccharides and human health—A review. *Environ Health*, 2006, 5: 1–23
- 33 Beversdorf L J, Rude K, Weirich C A, et al. Analysis of cyanobacterial metabolites in surface and raw drinking waters reveals more than microcystin. *Water Res*, 2018, 140: 280–290
- 34 Schreuder H, Liesum A, Lönze P, et al. Isolation, co-crystallization and structure-based characterization of anabaenopeptins as highly potent inhibitors of activated thrombin activatable fibrinolysis inhibitor (TAFIa). *Sci Rep*, 2016, 6: 32958
- 35 Zimba P V, Khoo L, Gaunt P S, et al. Confirmation of catfish, *Ictalurus punctatus* (Rafinesque), mortality from *Microcystis* toxins. *J Fish Dis*, 2001, 24: 41–47

- 36 Beveridge M C M, Baird D J, Rahmatullah S M, et al. Grazing rates on toxic and non-toxic strains of cyanobacteria by *Hypophthalmichthys molitrix* and *Oreochromis niloticus*. *J Fish Biol*, 1993, 43: 901–907
- 37 Chen J, Xie P, Zhang D W. *In situ* studies on the bioaccumulation of microcystins in the phytoplanktivorous silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) stocked in Lake Taihu with dense toxic *Microcystis* blooms. *Aquaculture*, 2006, 261: 1026–1038
- 38 Chen J, Xie P, Zhang D, et al. *In situ* studies on the distribution patterns and dynamics of microcystins in a biomanipulation fish—Bighead carp (*Aristichthys nobilis*). *Environ Pollut*, 2007, 147: 150–157
- 39 Jiang Y, Yang Y, Wu Y, et al. Microcystin bioaccumulation in freshwater fish at different trophic levels from the eutrophic lake Chaohu, China. *Bull Environ Contam Toxicol*, 2017, 99: 69–74
- 40 Engström-Öst J, Lehtiniemi M, Green S, et al. Does cyanobacterial toxin accumulate in mysid shrimps and fish via copepods? *J Exp Mar Biol Ecol*, 2002, 276: 95–107
- 41 Karjalainen M, Reinikainen M, Spoof L, et al. Trophic transfer of cyanobacterial toxins from zooplankton to planktivores: Consequences for pike larvae and mysid shrimps. *Environ Toxicol*, 2005, 20: 354–362
- 42 Xie Q M, Zhang Y W, Kong J H. Effect of *Microcystis aeruginosa* through food chain on liver and gill tissue of *Cyprinus flammans* (in Chinese). *J Jimei Univ (Nat Sci)*, 2011, 16: 407–412 [谢钦铭, 张燕伟, 孔江红. 铜绿微囊藻通过食物链对红鲤肝和鳃组织的影响. 集美大学学报(自然版), 2011, 16: 407–412]
- 43 Oberemm A, Fastner J, Steinberg C E W. Effects of microcystin-LR and cyanobacterial crude extracts on embryo-larval development of zebrafish (*Danio rerio*). *Water Res*, 1997, 31: 2918–2921
- 44 Magalhães V F, Marinho M M, Domingos P, et al. Microcystins (cyanobacteria hepatotoxins) bioaccumulation in fish and crustaceans from Sepetiba Bay (Brasil, RJ). *Toxicon*, 2003, 42: 289–295
- 45 Pavagadhi S, Balasubramanian R. Toxicological evaluation of microcystins in aquatic fish species: Current knowledge and future directions. *Aquat Toxicol*, 2013, 142–143: 1–16
- 46 Wu Q, Yan W, Liu C, et al. Microcystin-LR exposure induces developmental neurotoxicity in zebrafish embryo. *Environ Pollut*, 2016, 213: 793–800
- 47 Chen L, Wang Y, Giesy J P, et al. Microcystin-LR affects the hypothalamic-pituitary-inter-renal (HPI) axis in early life stages (embryos and larvae) of zebrafish. *Environ Pollut*, 2018, 241: 540–548
- 48 Rogers E D, Henry T B, Twiner M J, et al. Global gene expression profiling in larval zebrafish exposed to microcystin-LR and *Microcystis* reveals endocrine disrupting effects of cyanobacteria. *Environ Sci Technol*, 2011, 45: 1962–1969
- 49 Li H, Xie P, Zhang D, et al. The first study on the effects of microcystin-RR on gene expression profiles of antioxidant enzymes and heat shock protein-70 in *Synechocystis* sp. PCC6803. *Toxicon*, 2009, 53: 595–601
- 50 Yan W, Zhou Y, Yang J, et al. Waterborne exposure to microcystin-LR alters thyroid hormone levels and gene transcription in the hypothalamic-pituitary-thyroid axis in zebrafish larvae. *Chemosphere*, 2012, 87: 1301–1307
- 51 Fliser D, Novak J, Thongboonkerd V, et al. Advances in urinary proteome analysis and biomarker discovery. *J Am Soc Nephrol*, 2007, 18: 1057–1071
- 52 Li G, Chen J, Xie P, et al. Protein expression profiling in the zebrafish (*Danio rerio*) embryos exposed to the microcystin-LR. *Proteomics*, 2011, 11: 2003–2018
- 53 Gutiérrez-Praena D, Pichardo S, Jos Á, et al. Toxicity and glutathione implication in the effects observed by exposure of the liver fish cell line PLHC-1 to pure cylindrospermopsin. *Ecotox Environ Safe*, 2011, 74: 1567–1572
- 54 Guzmán-Guillén R, Prieto A I, Vasconcelos V M, et al. Cyanobacterium producing cylindrospermopsin cause oxidative stress at environmentally relevant concentrations in sub-chronically exposed tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Chemosphere*, 2013, 90: 1184–1194
- 55 Sieroslawska A, Rymuszka A. Effects of cylindrospermopsin on a common carp leucocyte cell line. *J Appl Toxicol*, 2015, 35: 83–89
- 56 Zhu G Y, Chen P P. Cytotoxicities and oxidative damage mechanisms of *Ctenopharyngodon idellus* lymphocytes to cylindrospermopsin (in Chinese). *Acta Sci Circumst*, 2012, 32: 199–1205 [朱国营, 陈萍萍. 柱胞藻毒素对草鱼淋巴细胞毒效应及氧化损伤机理研究. 环境科学学报, 2012, 32: 199–1205]
- 57 Best J H, Eddy F B, Codd G A. Effects of purified microcystin-LR and cell extracts of *Microcystis* strains PCC 7813 and CYA 43 on cardiac function in brown trout (*Salmo trutta*) alevins. *Fish Physiol Biochem*, 2001, 24: 171–178
- 58 Palíková M, Krejci R, Hilscherova K, et al. Effect of different cyanobacterial biomasses and their fractions with variable microcystin content on embryonal development of carp (*Cyprinus carpio* L.). *Aquat Toxicol*, 2007, 81: 312–318
- 59 Saraf S R, Frenkel A, Harke M J, et al. Effects of *Microcystis* on development of early life stage Japanese medaka (*Oryzias latipes*): Comparative toxicity of natural blooms, cultured *Microcystis* and microcystin-LR. *Aquat Toxicol*, 2018, 194: 18–26
- 60 Sotton B, Paris A, Le Manach S, et al. Global metabolome changes induced by cyanobacterial blooms in three representative fish species. *Sci Total Environ*, 2017, 590–591: 333–342
- 61 Berry J P, Gibbs P D L, Schmale M C, et al. Toxicity of cylindrospermopsin, and other apparent metabolites from *Cylindrospermopsis raciborskii*

- and *Aphanizomenon ovalisporum*, to the zebrafish (*Danio rerio*) embryo. *Toxicon*, 2009, 53: 289–299
- 62 Malbrouck C, Kestemont P. Effects of microcystins on fish. *Environ Toxicol Chem*, 2006, 25: 72–86
- 63 Jiang J L, Song R, Ren J H, et al. Advances in pollution of cyanobacterial blooms-producing microcystins and their ecotoxicological effects on aquatic organisms (in Chinese). *Prog Chem*, 2011, 23: 246–253 [姜锦林, 宋睿, 任静华, 等. 蓝藻水华衍生的微囊藻毒素污染及其对水生生物的生态毒理学研究. 化学进展, 2011, 23: 246–253]
- 64 Qiu T. Field studies on the toxicological effects from microcystin blooms on fishes and the cardiac toxicity of microcystins in rat (in Chinese). Doctor Dissertation. Wuhan: Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, 2009 [邱彤. 微囊藻水华对不同食性鱼类毒理效应的野外研究及微囊藻毒素对大鼠心脏致毒性研究. 博士学位论文. 武汉: 中国科学院水生生物研究所, 2009]
- 65 Jia Y, Chen Q, Crawford S E, et al. Cyanobacterial blooms act as sink and source of endocrine disruptors in the third largest freshwater lake in China. *Environ Pollut*, 2019, 245: 408–418
- 66 Le Manach S, Khenfch N, Huet H, et al. Gender-specific toxicological effects of chronic exposure to pure microcystin-LR or complex *Microcystis aeruginosa* extracts on adult medaka fish. *Environ Sci Technol*, 2016, 50: 8324–8334
- 67 Pflugmacher S, Wiegand C, Oberemm A, et al. Identification of an enzymatically formed glutathione conjugate of the cyanobacterial hepatotoxin microcystin-LR: The first step of detoxication. *Biochim Biophys Acta*, 1998, 1425: 527–533
- 68 Sahin A, Tencalla F G, Dietrich D R, et al. Biliary excretion of biochemically active cyanobacteria (blue-green algae) hepatotoxins in fish. *Toxicology*, 1996, 106: 123–130
- 69 Xu L, Zhou B, Xu L, et al. *In vivo* protein phosphatase 2A inhibition and glutathione reduction by MC-LR in grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*). In: Proceedings of Ninth International Conference on Harmful Algal Blooms, Hobart, Australia, 2000
- 70 He J, Chen J, Xie P, et al. Quantitatively evaluating detoxification of the hepatotoxic microcystins through the glutathione and cysteine pathway in the cyanobacteria-eating bighead carp. *Aquat Toxicol*, 2012, 116–117: 61–68
- 71 Wu L, Wang S, Tao M, et al. Quantitative analysis of glutathione and cysteine S-conjugates of microcystin-LR in the liver, kidney and muscle of common carp (*Cyprinus carpio*) in Lake Taihu. *J Water Health*, 2017, 15: 300–307
- 72 Mohamed Z A, Hussein A A. Depuration of microcystins in tilapia fish exposed to natural populations of toxic cyanobacteria: A laboratory study. *Ecotoxicol Environ Saf*, 2006, 63: 424–429
- 73 Tollrian R, Harvell C D. Ecology and Evolution of Inducible Defences. Princeton: Princeton University Press, 1999
- 74 Jang M H, Ha K, Joo G J, et al. Toxin production of cyanobacteria is increased by exposure to zooplankton. *Freshw Biol*, 2003, 48: 1540–1550
- 75 Kim B H, Han M S, Takamura N. Effects of fish introduction on the length of the tail of cryptomonads in mesocosm experiments. *Oecologia*, 2003, 136: 73–79
- 76 Jang M H, Ha K, Lucas M C, et al. Changes in microcystin production by *Microcystis aeruginosa* exposed to phytoplanktivorous and omnivorous fish. *Aquat Toxicol*, 2004, 68: 51–59
- 77 Ha K, Takamura N, Jang M H. Microcystin production by *Microcystis aeruginosa* exposed to phytoplanktivorous and omnivorous fish at different kairomone concentrations. *Bull Environ Contam Toxicol*, 2009, 83: 761–765
- 78 Shapiro J, Lamarra V, Lynch M. Biomanipulation: An ecosystem approach to lake restoration. In: Brezomik P L, Fox J L, eds. In: Proceedings of a Symposium on Water Quality Management through Biological Control. Gainesville: University of Florida, 1975. 85–89
- 79 Sierp M T, Qin J G, Recknagel F. Biomanipulation: A review of biological control measures in eutrophic waters and the potential for Murray cod *Maccullochella peelii peelii* to promote water quality in temperate Australia. *Rev Fish Biol Fisher*, 2009, 19: 143–165
- 80 Benndorf J. Conditions for effective biomanipulation; conclusions derived from whole-lake experiments in Europe. *Hydrobiologia*, 1990, 200–201: 187–203
- 81 Perrow M R, Meijer M L, Dawidowicz P, et al. Biomanipulation in shallow lakes: State of the art. *Hydrobiologia*, 1997, 342/343: 355–365
- 82 Jeppesen E, Meerhoff M, Holmgren K, et al. Impacts of climate warming on lake fish community structure and potential effects on ecosystem function. *Hydrobiologia*, 2010, 646: 73–90
- 83 Xie P, Liu J. Practical success of biomanipulation using filter-feeding fish to control cyanobacteria blooms: A synthesis of decades of research and application in a subtropical hypereutrophic lake. *Sci World J*, 2001, 1: 337–356
- 84 Chen S L, Liu X F. On the digestion and utilization of *Microcystis* by fingerlings of silver carp and bighead carp (in Chinese). *Acta Hydrobiol Sin*, 1990, 14: 49–59 [陈少莲, 刘肖芳. 论鲢、鳙对微囊藻的消化利用. 水生生物学报, 1990, 14: 49–59]
- 85 Liu E S, Bao C H, Cao P, et al. Analysis of food composition and catches of silver carp and bighead in Taihu Lake (in Chinese). *Water Conserv Relat Fisher*, 2007, 152: 77–79 [刘恩生, 鲍传和, 曹萍, 等. 太湖鲢、鳙的食物组成及渔获量变化原因分析. 水利渔业, 2007, 152: 77–79]
- 86 Liu D, Xu X Y, Shen Z H, et al. Temporal and spatial characteristics of the feeding habits of silver carp and bighead carp in three algae release areas of Lake Taihu (in Chinese). *Jiangsu Agric Sci*, 2018, 46: 199–204 [刘栋, 徐雪英, 沈振华, 等. 太湖3个抑藻放流区鲢、鳙食性的时空特征. 江苏农业科学, 2018, 46: 199–204]
- 87 Zhang X, Xie P, Huang X. A review of nontraditional biomanipulation. *Sci World J*, 2008, 8: 1184–1196

- 88 Liu J K, Xie P. Uncover the mystery of the disappearance of cyanobacteria blooms in Wuhan East Lake (in Chinese). *Resour Environ Yangtze Basin*, 1999, 8: 312–331 [刘建康, 谢平. 揭开武汉东湖蓝藻水华消失之谜. *长江流域资源与环境*, 1999, 8: 312–331]
- 89 Lu Z Y. Enclosure test for effects of silver carp and bighead stocking on water quality in Dianshan Lake (in Chinese). Master Thesis. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2010 [卢子园. 淀山湖鲢鳙放养对水质影响的围隔试验. 硕士学位论文. 上海: 上海海洋大学, 2010]
- 90 Wang H Z, Liu Y D, Xiao B D, et al. Ecological meaning and bloom controlling of different density of Silver carp followed with *Potamogeton crispus* in enclosures (in Chinese). *Acta Hydrobiol Sin*, 2004, 28: 141–146 [王海珍, 刘永定, 肖邦定, 等. 围隔中鲢和菹草控藻效果及其生态学意义. *水生生物学报*, 2004, 28: 141–146]
- 91 Shi C J, Cai C F, Xu S B, et al. Ecological and Economical evaluation of planktivorous fish enclosure culture in west Yangcheng Lake (in Chinese). *Anhui Agric Sci*, 2011, 39: 4024–4026 [施陈江, 蔡春芳, 徐升宝, 等. 阳澄西湖围养滤食性鱼类的生态效益、经济效益跟踪调查. *安徽农业科学*, 2011, 39: 4024–4026]
- 92 Wang Y P, Gu X H, Zeng Q F, et al. Impacts of faeces from microcystis-dietary silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) and tilapia (*Oreochromis niloticus*) on the aquatic environments and the transferring of faeces-sourced nitrogen (in Chinese). *J Lake Sci*, 2015, 27: 475–485 [王银平, 谷孝鸿, 曾庆飞, 等. 食微囊藻干粉鱼类对水环境的影响及氮素迁移转化规律. *湖泊科学*, 2015, 27: 475–485]
- 93 Wang Y P, Gu X H, Zeng Q F, et al. Growth and photosynthetic activity of *Microcystis* colonies after gut passage through silver carp and bighead carp (in Chinese). *J Lake Sci*, 2014, 34: 1707–1715 [王银平, 谷孝鸿, 曾庆飞, 等. 控(微囊)藻鲢、鳙排泄物光能与生长活性. *生态学报*, 2014, 34: 1707–1715]
- 94 Domaizon I, Devaux J. Experimental study of the impacts of silver carp on plankton communities of eutrophic Villerest reservoir (France). *Aquat Ecol*, 1999, 33: 193–204
- 95 Mueller C R, Eversole A G, Turker H, et al. Effect of silver carp *Hypophthalmichthys molitrix* and freshwater mussel *Elliptio complanata* filtration on the phytoplankton community of partitioned aquaculture system units. *J World Aquacult Soc*, 2004, 35: 372–382
- 96 Wang S B, Xu Z R, Zhang J. A review of technologies for prevention and control of cyanobacteria blooms in large-scale eutrophicated lakes and reservoirs (in Chinese). *Water Resour Protect*, 2016, 32: 88–99 [王寿兵, 徐紫然, 张洁. 大型湖库富营养化蓝藻水华防控技术发展述评. *水资源保护*, 2016, 32: 88–99]
- 97 Way C M, Hornbach D J, Miller-Way C A, et al. Dynamics of filter feeding in *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae). *Can J Zool*, 1990, 68: 115–120
- 98 Guo L, Wang Q, Xie P, et al. A non-classical biomanipulation experiment in Gonghu Bay of Lake Taihu: Control of *Microcystis* blooms using silver and bighead carp. *Aquac Res*, 2015, 46: 2211–2224
- 99 Jiao Y, Chen Q, Chen X, et al. Occurrence and transfer of a cyanobacterial neurotoxin β -methylamino-L-alanine within the aquatic food webs of Gonghu Bay (Lake Taihu, China) to evaluate the potential human health risk. *Sci Total Environ*, 2014, 468–469: 457–463
- 100 Wang Y, Gu X, Zeng Q, et al. Contrasting response of a plankton community to two filter-feeding fish and their feces: An *in situ* enclosure experiment. *Aquaculture*, 2016, 465: 330–340
- 101 Zhang D, Deng X, Xie P, et al. Risk assessment of microcystins in silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) from eight eutrophic lakes in China. *Food Chem*, 2013, 140: 17–21
- 102 Messineo V, Melchiorre S, Di Corcia A, et al. Seasonal succession of *Cylindrospermopsis raciborskii* and *Aphanizomenon ovalisporum* blooms with cylindrospermopsin occurrence in the volcanic Lake Albano, Central Italy. *Environ Toxicol*, 2009, 25: 18–27
- 103 Sotton B, Guillard J, Bony S, et al. Impact of toxic cyanobacterial blooms on Eurasian perch (*Perca fluviatilis*): Experimental study and *in situ* observations in a peri-alpine lake. *PLoS One*, 2012, 7: e52243
- 104 Hauser-Davis R A, Lavradas R T, Lavandier R C, et al. Accumulation and toxic effects of microcystin in tilapia (*Oreochromis niloticus*) from an eutrophic Brazilian lagoon. *Ecotoxicol Environ Saf*, 2015, 112: 132–136
- 105 Yan L, Zhang G, Liu Q, et al. Optimization of culturing the freshwater pearl mussels, *Hyriopsis cumingii* with filter feeding Chinese carps (bighead carp and silver carp) by orthogonal array design. *Aquaculture*, 2009, 292: 60–66
- 106 Wotton R S, Malmqvist B. Feces in aquatic ecosystems. *Bioscience*, 2001, 51: 537–544
- 107 Yallaly K L, Seibert J R, Phelps Q E. Synergy between silver carp egestion and benthic fishes. *Environ Biol Fish*, 2015, 98: 511–516
- 108 Waajen G W A M, Van Bruggen N C B, Pires L M D, et al. Biomanipulation with quagga mussels (*Dreissena rostriformis bugensis*) to control harmful algal blooms in eutrophic urban ponds. *Ecol Eng*, 2016, 90: 141–150
- 109 Bolam B A, Rollwagen-Bollens G, Bollens S M. Feeding rates and prey selection of the invasive Asian clam, *Corbicula fluminea*, on microplankton in the Columbia River, USA. *Hydrobiologia*, 2019, 833: 107–123
- 110 Shen R, Gu X, Chen H, et al. Combining bivalve (*Corbicula fluminea*) and filter-feeding fish (*Aristichthys nobilis*) enhances the bioremediation effect of algae: An outdoor mesocosm study. *Sci Total Environ*, 2020, 727: 138692

Summary for “蓝藻水华与淡水鱼类的生态相互作用研究进展”

Ecological interaction between cyanobacterial blooms and freshwater fish

Xiaohong Gu^{1*}, Hongmin Li^{1,2}, Zhigang Mao¹, Huihui Chen¹, Ruijie Shen^{1,2} & Qingfei Zeng¹¹ State Key Laboratory of Lake Science and Environment, Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China;² University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China* Corresponding author, E-mail: xhgu@niglas.ac.cn

Fish are an integral component of aquatic ecosystems and play important roles in maintaining ecosystem stability. However, fish have recently been under great threat due to the deterioration of aquatic environments and the loss of suitable habitats. Due to the intensification of global warming and water eutrophication, the frequency and duration of cyanobacteria blooms have been increasing. Cyanobacteria blooms are often accompanied by cyanotoxin and taste-and-odor substance productions which threaten fish survival and fishery economics. However, the ecological interaction between cyanobacteria and fish is multifaceted. Biomanipulation techniques using fish to regulate excessive cyanobacteria growth have achieved certain effects in the bioremediation of eutrophic water bodies. Therefore, a comprehensive assessment of the impacts of cyanobacteria blooms on freshwater fish populations and the control and driving effects of fish on cyanobacteria are necessary to protect freshwater ecosystems. This study systematically analyzes the effect of cyanobacteria blooms on freshwater fisheries, toxicological effects of harmful cyanobacteria on fish, and the ecological regulation of fish on cyanobacteria. Accordingly, we have proposed future research directions. More attention should be paid to the impacts of cyanobacteria blooms on the physiology, ecology, and behavior of fish, and other animal populations. It is necessary to further clarify whether fish miniaturization and a decline in fish species diversity are directly related to cyanobacteria blooms. Fish exposure to cyanobacteria blooms is a complex topic because aquatic animals are not only exposed to cyanotoxins but also to cyanobacterial cells and lysates which contain various compounds. Thus, the overall effect of complex cyanobacteria biomass or *in situ* cyanobacteria blooms on fish and the corresponding aquatic ecological risk assessment probably will be the focus of future aquatic research. Moreover, a comprehensive examination of the impact of taste-and-odor substances produced by cyanobacteria on fishery products is also required. Biomanipulation, including traditional and non-traditional techniques, is one of the effective tools to control cyanobacteria blooms. Biomanipulation for water environment restoration can be affected by several factors including geographical characteristics, lake and reservoir morphology, algal composition, stocking mode, and biological community structure. Therefore, the feasibility of implementing biomanipulation should depend on the environmental and biological characteristics of water bodies and specific practices during decision-making processes. Previous studies suggest that combining bivalve and filter-feeding fish may enhance the bioremediation effect of algae but their synergistic effects and effectiveness in natural lakes remain to be further verified. Therefore, this study aims to provide a scientific basis to assess the ecological risk of cyanobacteria blooms, protect freshwater fish, and improve aquatic environments.

cyanobacterial blooms, freshwater fish, secondary metabolites, toxic effects, biomanipulationdoi: [10.1360/TB-2020-0905](https://doi.org/10.1360/TB-2020-0905)