

## 后生浮游动物摄食对太湖夏季微囊藻水华形成的作用\*

周 健<sup>1</sup>, 杨桂军<sup>1\*\*</sup>, 秦伯强<sup>2</sup>, 张光生<sup>1</sup>, 王丽君<sup>1</sup>, 高映海<sup>1</sup>, 李鸿毅<sup>1</sup>, 陈满意<sup>1</sup>, 钟春妮<sup>3</sup>

- (1: 江南大学环境与土木工程学院, 无锡 214122)  
(2: 中国科学院南京地理与湖泊研究所湖泊科学与环境国家重点实验室, 南京 210008)  
(3: 无锡市太湖湖泊治理有限责任公司, 无锡 214016)

**摘 要:** 为了了解后生浮游动物的摄食作用在太湖夏季微囊藻水华形成中的作用, 2009年7月15日至8月14日取太湖梅梁湾湖水开展了后生浮游动物对微囊藻水华形成作用的野外模拟实验. 实验期间, 未过滤掉后生浮游动物的对照组出现了漂浮在水面、肉眼可见的微囊藻水华, 而过滤掉后生浮游动物的实验组没有出现微囊藻水华. 结果显示, 对照组整个实验期间都有后生浮游动物存在, 共发现了9种后生浮游动物; 而实验组在实验第6d发现有后生浮游动物出现, 整个实验期间共发现了3种后生浮游动物. 浮游动物生物多样性分析显示对照组显著高于实验组. 实验后期(21~30d), 对照组微囊藻平均密度显著高于实验组. 整个实验期间, 惠氏微囊藻(*Microcystis wesenbergii*)和水华微囊藻(*Microcystis flos-aquae*)密度均显著高于实验组, 且惠氏微囊藻密度占对照组微囊藻总密度的60.79%. 研究结果表明, 太湖夏季后生浮游动物摄食并不能控制太湖蓝藻水华, 相反, 后生浮游动物特别是大型浮游动物能促进蓝藻水华的形成. 同时表明, 后生浮游动物群落结构可能是影响微囊藻水华形成的重要因素.

**关键词:** 后生浮游动物; 摄食; 太湖; 蓝藻; 微囊藻水华

## Effect of the ingestion of metazooplankton on the formation of *Microcystis* blooms in summer in Lake Taihu

ZHOU Jian<sup>1</sup>, YANG Guijun<sup>1</sup>, QIN Boqiang<sup>2</sup>, ZHANG Guangsheng<sup>1</sup>, WANG Lijun<sup>1</sup>, GAO Yinghai<sup>1</sup>, LI Hongyi<sup>1</sup>, CHEN Manyi<sup>1</sup> & ZHONG Chunni<sup>3</sup>

- (1: School of Environment and Civil Engineering, Jiangnan University, Wuxi 214122, P. R. China)  
(2: State Key Laboratory of Lake Science and Environment, Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, P. R. China)  
(3: Wuxi Taihu Lake Management Co., Ltd., Wuxi 214016, P. R. China)

**Abstract:** In order to understand the effects of the ingestion of metazooplankton on the formation of *Microcystis* blooms in summer in Lake Taihu, a field simulation experiment had been carried out by taking water samples from the Meiliang Bay in Lake Taihu from July 15 to August 14, 2009. During the period, visible *Microcystis* blooms floating on the water surface were found in the controls which did not filter out metazooplankton, but *Microcystis* blooms were not found in the treatments which had filtered out metazooplankton. Nine species of metazooplankton were found in the controls and three species of metazooplankton in the treatments during the whole experiment. Metazooplankton were found in the treatments in the sixth days of the experiment. The zooplankton biodiversity (*H*) analysis showed that the value of *H* in the controls was significantly higher than that in the treatments. During the later stage of experiment (21–30 days), the average density of *Microcystis* spp. in the controls was significantly higher than those in the treatments. During the experiment, the density of *Microcystis wesenbergii* and *Microcystis flos-aquae* in the controls were significantly higher than those in the treatments, and *Microcystis wesenbergii* contributed 60.79% of the total *Microcystis* abundance in the controls. The results showed that the ingestion of metazooplankton could not control the *Microcystis* blooms, on the contrary, metazoop-

\* 国家自然科学基金项目(41101053, 41230744)和国家水体污染控制与治理重大科技专项项目(2012ZX07101-010, 2012ZX07503-002)联合资助. 2012-09-14 收稿; 2013-01-04 收修改稿. 周健, 男, 1986年生, 硕士研究生; E-mail: zhou3736@yahoo.com.cn.

\*\* 通信作者; E-mail: yanggj1979@163.com.

lankton, especially large metazooplankton, promoted the formation of *Microcystis* blooms. The experiment also suggested that the community structure of metazooplankton was an important factor in affecting the formation of *Microcystis* blooms.

**Keywords:** Metazooplankton; ingestion; Lake Taihu; cyanobacteria; *Microcystis* blooms

随着我国经济的快速发展,大量污染物的产生和排放致使水体富营养化日趋严重.由于水体富营养化,太湖最近每年的5—10月都会出现大量的微囊藻水华,给太湖周边的社会生活和生产造成严重影响和损失<sup>[1]</sup>.后生浮游动物是淡水生态系统的重要组成部分,一方面后生浮游动物主要以浮游植物作为食物<sup>[2]</sup>,同时又能摄食细菌<sup>[3]</sup>、原生动物的<sup>[4]</sup>;另一方面后生浮游动物又是一些鱼类优良的食物<sup>[5]</sup>.

有关后生浮游动物对浮游植物的影响国内外已进行了大量的研究.后生浮游动物对浮游植物的作用包括直接摄食作用和间接作用,其摄食效果主要受浮游动物的个体大小和种类影响.根据 Brooks 等<sup>[6]</sup>提出的个体大小—效率假说(Size-Efficiency Hypothesis),后生浮游动物对食物的选择主要取决于食物颗粒的大小,一般来说,大型捕食者可以捕获和摄食更大的食物.桡足类可根据大小和味觉来判断颗粒物是否是其需要获取的食物<sup>[7]</sup>.哲水蚤对食物有高度的选择性,它们能够取食小颗粒或丝状体.溞属和其它枝角类不具有这样的能力,象鼻溞却有被动和主动的双重取食机制<sup>[8]</sup>,与桡足类相似,它们能区分蓝藻和其它藻类.浮游动物除了直接牧食浮游植物外,还对浮游植物产生间接的影响.首先,由于后生浮游动物的捕食减少了浮游植物的数量而减少了浮游植物之间的营养竞争,增加了未被捕食的浮游植物细胞的营养供给<sup>[9]</sup>.其次,通过后生浮游动物的分泌和排泄使营养物质得以再生,这些释放的营养物质是可溶的,具有较高的生物活性,利用效率比外源营养更高;通过营养再生,后生浮游动物改变了水体中各种营养物质的比率,从而改变了浮游植物的营养限制<sup>[10]</sup>.

目前有关后生浮游动物与微囊藻关系的研究很多<sup>[11-14]</sup>,主要有两种观点:一种观点认为后生浮游动物可以摄食微囊藻,减少微囊藻的数量和生物量,从而控制微囊藻水华的形成,即经典生物操纵理论<sup>[15-16]</sup>;另一种观点则认为后生浮游动物能诱导微囊藻群体的形成或者促进微囊藻群体增大,从而有助于微囊藻水华的形成<sup>[17-18]</sup>.然而,目前大部分有关后生浮游动物与微囊藻水华关系的研究主要是在室内完成或是根据野外的调查统计分析得到的结论.由于室内条件与野外实际情况差别很大,无法模拟出微囊藻水华的形成,而野外调查因影响因素太复杂,无法找出影响微囊藻水华形成的关键因素.本研究在模拟野外微囊藻水华的形成过程中,通过控制浮游动物单一因素来探讨野外模拟条件下后生浮游动物摄食对微囊藻水华形成的影响.这种模拟实验在国内外目前较少见.

本实验以直接采自太湖梅梁湾含有微囊藻和后生浮游动物的湖水作为对象,在80 L的塑料桶中进行野外模拟实验,研究后生浮游动物对太湖夏季微囊藻水华形成的影响,探讨后生浮游动物摄食在太湖微囊藻水华形成中的作用,为太湖微囊藻水华的治理提供理论依据.

## 1 材料与方法

### 1.1 实验设计

2009年7月15日在太湖梅梁湾取100 L湖水,混合均匀,对照组取10 L湖水直接转入80 L的塑料桶(直径50.5 cm,高60.0 cm)中,实验组用48  $\mu\text{m}$ 的筛网过滤10 L湖水,以除去后生浮游动物,再转入80 L的塑料桶中,最后对照组和实验组都加入70 L的纯净水,对照组和实验组分别设置3个重复.然后测定对照组和实验组中的后生浮游动物、浮游植物、TN和TP浓度.在原TN和TP浓度的基础上,将对照组和实验组营养盐浓度均配置为TN=5 mg/L、TP=0.2 mg/L(此营养盐浓度取最近几年梅梁湾的平均值),其中氮源按摩尔比 $\text{KNO}_3:\text{NH}_4\text{Cl}=1:1$ 配制,磷源用 $\text{KH}_2\text{PO}_4$ 配制.

### 1.2 样品的采集与处理

实验从2009年7月15日至8月14日,共进行30 d.每天中午12:00测1次水温,同时搅动水体.浮游植物和后生浮游动物每3 d采样一次.浮游植物用柱状采水器取500 ml,并立即加入1%鲁哥试剂固定.后生浮游动物用柱状采水器取5 L水样,然后用48  $\mu\text{m}$ 的筛网过滤,将过滤后的水再倒回原取水桶中,最后将后生浮游动物装入50 ml的方形塑料瓶中并定容到50 ml,立即加入4%的甲醛固定.营养盐浓度每6 d测定1

次,用柱状采水器采集 200 ml 水样分析水化指标(TN、TP)后,补充营养盐,使水体的营养盐浓度恢复到TN = 5 mg/L、TP = 0.2 mg/L. 实验期间每天注意天气,如遇下雨,用桶盖挡雨,避免雨水进入;同时,每天用纯净水补充实验桶内被蒸发的水量,以维持实验桶中水的平衡.

### 1.3 后生浮游动物计数

轮虫、枝角类和桡足类分类、计数根据文献[19-22]在显微镜下进行. 在种群密度很高时,用分小样的方法抽样计数. 其具体步骤是:把采得的样品 50 ml 充分摇匀后用宽口吸管吸取 5 ml,注入浮游动物计数框中,计数 3 片取其平均值,然后乘以稀释的倍数以获得单位体积的数量.

### 1.4 生物多样性指数的计算

采用 Shannon-Wiener 生物多样性指数( $H$ )计算后生浮游动物的生物多样性,公式为:

$$H = - \sum_{i=1}^S P_i \log_2 P_i, P_i = n_i/N \quad (1)$$

式中, $n_i$  表示群落中第  $i$  物种的个体数; $N$  表示所有物种的个体数之和; $S$  表示群落中物种数目.

### 1.5 统计分析

运用独立样本  $t$  检验分别对对照组和实验组的浮游植物和浮游动物的数量进行数据处理和分析. 在进行相关分析前,所有的数据都进行  $\lg(x+1)$  转换,以满足统计的要求,然后对照组和实验组的浮游植物和浮游动物的数量进行 Pearson 相关分析. 所有分析使用 SPSS 18.0 软件进行处理.

## 2 结果与分析

### 2.1 后生浮游动物种类和数量

本实验所采太湖梅梁湾湖水中共发现 18 种后生浮游动物,数量为 402 ind./L. 实验期间,对照组发现了 9 种后生浮游动物(图 1a),其中桡足类 2 种,枝角类 1 种,轮虫 6 种;在实验组中,只有 3 种后生浮游动物,且全部是轮虫(图 1b). 对照组后生浮游动物主要种类有:腔轮虫(*Lecane* sp.)、萼花臂尾轮虫(*Brachionus calyciflorus*)和角突臂尾轮虫(*Brachionus angularis*). 对照组浮游动物 Shannon-Wiener 生物多样性指数( $H = 1.11$ )显著高于实验组( $H = 0.46$ )( $P < 0.01$ )(图 2). 由于对照组只取了 10 L 湖水,实验初期用纯净水稀释了 8 倍,湖水中的藻类密度也同样被稀释了 8 倍,大量的后生浮游动物由于不能获得足够的食物而死亡,这正是对照组实验初期浮游动物种类很少的原因.

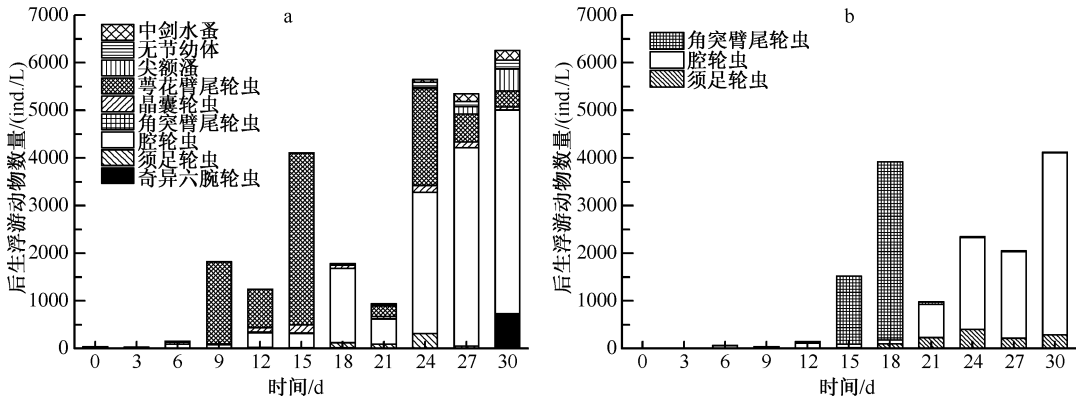


图 1 实验期间对照组(a)和实验组(b)后生浮游动物组成和数量变化  
Fig. 1 Changes of metazooplankton composition and numbers in controls (a) and treatments (b) during the experiment

实验期间,对照组后生浮游动物平均数量比实验组高,其中对照组平均数量为 2488 ind./L,实验组平均数量为 1380 ind./L,但差异不显著( $P > 0.05$ )(图 1). 对照组的轮虫数量高于实验组,但差异也不显著( $P >$

0.05)。就相对数量而言,对照组和实验组都以轮虫为主,分别占后生浮游动物总量的 94.37% 和 100%,且在实验后期对照组大型后生浮游动物的数量和比例不断增加。实验期间,后生浮游动物优势种也存在变化,其中对照组优势种逐渐由萼花臂尾轮虫转变为腔轮虫,而实验组优势种逐渐由角突臂尾轮虫转变为腔轮虫。

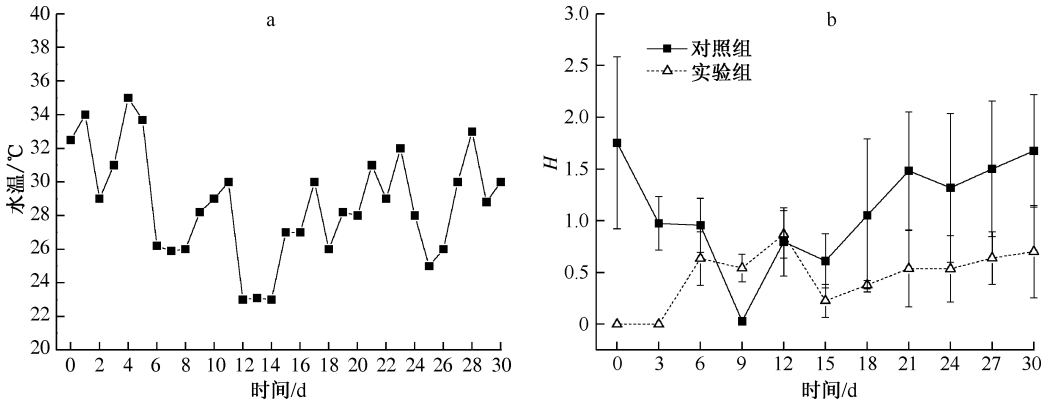


图2 实验期间水温变化(a)和对照组与实验组后生浮游动物生物多样性比较(b)

Fig. 2 Changes of water temperature (a) and the comparison of metazooplankton biodiversity in controls and treatments (b) during the experiment

## 2.2 浮游植物种类和密度

本研究采样时太湖梅梁湾已出现微囊藻水华,镜检表明其中蓝藻密度占浮游植物密度的 50%,微囊藻占蓝藻的 82.6%。微囊藻密度为  $8.7 \times 10^6$  cells/L,其中惠氏微囊藻 (*Microcystis wesenbergii*) 为优势种,占总微囊藻密度的 30.8%。实验期间,对照组出现了漂浮在水面、肉眼可见的微囊藻水华,而实验组没有出现。浮游植物的密度变化对照组与实验组不同(图3),对照组浮游植物平均密度比实验组低,其中对照组浮游植物平均密度为  $15.2 \times 10^6$  cells/L,实验组平均密度为  $22.3 \times 10^6$  cells/L,但差异不显著 ( $P > 0.05$ )。蓝藻门、隐藻门和硅藻门的平均藻密度对照组高于实验组,但差异不显著 ( $P > 0.05$ ),而绿藻门的平均藻密度对照组低于实验组,具有显著性差异 ( $P < 0.05$ )。

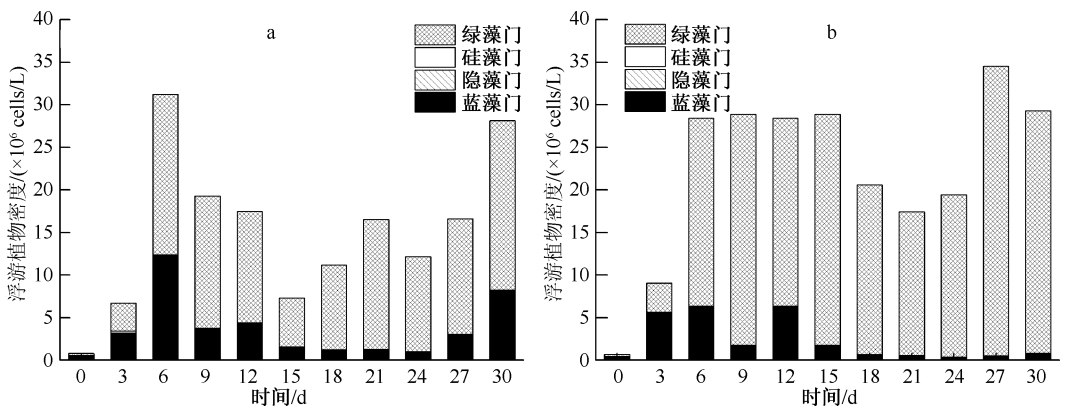


图3 实验期间对照组(a)和实验组(b)浮游植物组成和密度变化

Fig. 3 Changes of phytoplankton composition and density in controls (a) and treatments (b) during the experiment

本实验中,对照组微囊藻的平均密度高于实验组(图4),且实验后期,即第 21~30 d,对照组微囊藻密度显著高于实验组 ( $P < 0.05$ ) (表 1)。在实验后期,对照组的微囊藻组成也发生明显变化,其中主要是惠氏微

囊藻密度增加(图 4a), 成为微囊藻优势种, 其密度占微囊藻总密度的 58.3%。对照组的水华微囊藻 (*Microcystis flos-aquae*) 和惠氏微囊藻的平均密度分别为  $0.091 \times 10^6$  和  $0.556 \times 10^6$  cells/L, 实验组的平均密度分别为  $0.0001 \times 10^6$  和  $0.049 \times 10^6$  cells/L (图 4b), 对照组高于实验组, 且均具有显著性差异 ( $P < 0.05$ ) (表 1)。对照组的铜绿微囊藻 (*Microcystis aeruginosa*)、其它微囊藻和微囊藻的平均密度分别为  $0.047 \times 10^6$ 、 $2.324 \times 10^6$  和  $3.019 \times 10^6$  cells/L, 实验组的平均密度分别为  $0.008 \times 10^6$ 、 $2.927 \times 10^6$  和  $2.984 \times 10^6$  cells/L, 对照组铜绿微囊藻和微囊藻的平均密度都高于实验组, 而其它微囊藻的平均密度低于对照组, 但都不具有显著性差异 ( $P > 0.05$ ) (表 1)。

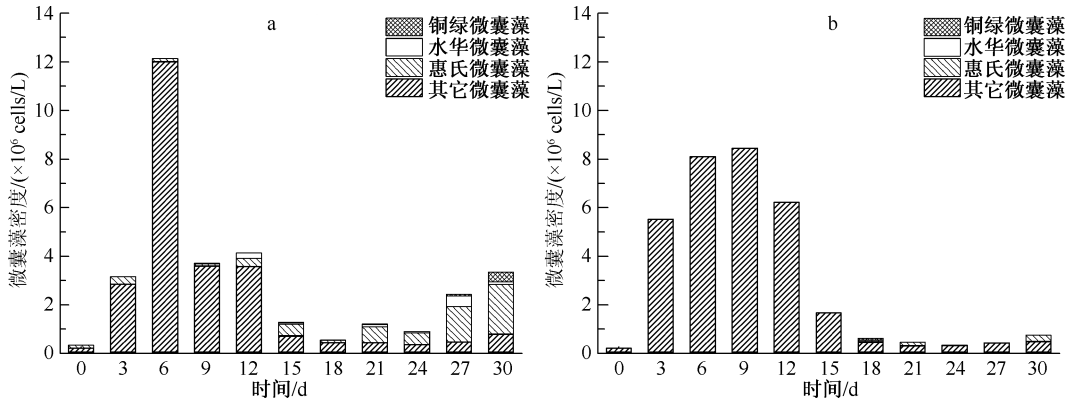


图 4 实验期间对照组 (a) 和实验组 (b) 微囊藻组成和密度变化

Fig. 4 Changes of *Microcystis* composition and density in controls (a) and treatments (b) during the experiment

表 1 对照组和实验组浮游植物密度和后生浮游动物数量 *t*-test 检验

Tab. 1 Result of *t*-test for the density of phytoplankton and numbers of metazooplankton in controls and treatments

种类	<i>t</i>	种类	<i>t</i>	种类	<i>t</i>
浮游植物	1.733	微囊藻 (0 ~ 30 d)	-0.024	惠氏微囊藻	-2.653 *
蓝藻门	-1.060	微囊藻 (0 ~ 18 d)	0.389	其它微囊藻	0.411
隐藻门	-0.237	微囊藻 (21 ~ 30 d)	-2.583 *	浮游动物	-1.285
硅藻门	-0.553	铜绿微囊藻	-1.079	浮游动物多样性	-3.652 **
绿藻门	2.353 *	水华微囊藻	-2.237 *		

\* 表示  $P < 0.05$ , \*\* 表示  $P < 0.01$ 。

### 2.3 后生浮游动物数量与浮游植物密度相关性分析

在进行 Pearson 相关分析以前, 所有的数据都进行  $\lg(x+1)$  转换, 以满足统计的要求。Pearson 相关分析结果表明, 后生浮游动物数量与浮游植物密度和绿藻密度呈显著相关 ( $P < 0.01$ )。然而, 后生浮游动物数量与微囊藻总密度却没有显著相关性 ( $P > 0.05$ )。微囊藻密度与后生浮游动物多样性有显著相关性 ( $P < 0.05$ )。其中, 惠氏微囊藻密度与后生浮游动物多样性呈极显著正相关 ( $P < 0.01$ ) (表 2)。

表 2 实验期间后生浮游动物数量和浮游植物密度相关性

Tab. 2 Pearson's correlation between abundance of metazooplankton and density of phytoplankton during the experiment

后生浮游动物	浮游植物	蓝藻门	隐藻门	硅藻门	绿藻门	微囊藻	铜绿微囊藻	水华微囊藻	惠氏微囊藻	其它微囊藻
数量	0.565 **	-0.048	0.136	-0.481 *	0.642 **	-0.156	0.475 *	0.418	0.466 *	-0.321
多样性	0.004	-0.036	0.131	-0.227	0.029	-0.484 *	0.329	0.345	0.537 **	-0.355

\* 表示  $P < 0.05$ , \*\* 表示  $P < 0.01$ 。

### 3 讨论

本研究中,对照组实验后期出现了漂浮于水面的微囊藻水华,而实验组未见有微囊藻水华出现. 研究结果也显示,实验后期对照组微囊藻密度显著高于实验组. 实验后期对照组出现的微囊藻水华主要是以大群体形态存在的惠氏微囊藻(占 58.3%),其原因可能为:后生浮游动物包括枝角类、桡足类和轮虫,它们是淡水浮游动物群落中的主体,同时也是影响浮游植物的重要生物因素,它们通过“下行效应”影响浮游植物生物量<sup>[23]</sup>. 浮游动物能够通过牧食浮游植物来减少浮游植物的数量<sup>[24]</sup>. 浮游动物对浮游植物的摄食通常具有选择性<sup>[25-26]</sup>,并且这些摄食活动与浮游植物的大小<sup>[27]</sup>、数量<sup>[28]</sup>、营养价值<sup>[29-30]</sup>、口味<sup>[31]</sup>和化学物质<sup>[32]</sup>等有关. Wilson 等<sup>[33]</sup>的研究结果证实蓝藻与小型的绿藻与鞭毛类藻相比是浮游动物的低质量食物;同时发现相对于单细胞蓝藻而言,丝状蓝藻作为食物更适宜. 还有研究表明<sup>[25,28,34]</sup>,滤食性浮游动物的个体大小是影响浮游动物摄食浮游植物的一个重要因素,大个体的种类能够摄食较大个体的食物(包括一些大颗粒). 枝角类主要捕食小于 50  $\mu\text{m}$  的颗粒,长度大于 60  $\mu\text{m}$  的藻类会被浮游动物强烈地排斥<sup>[35]</sup>. Edgar 等<sup>[36]</sup>认为由于浮游动物对小型浮游植物的摄食导致大型浮游植物更具有竞争优势. 有研究表明,浮游动物低的牧食率通常有利于小型可食藻类的生长,而高的牧食率则有利于大型或群体的藻类占优势<sup>[37-38]</sup>. 微囊藻形成群体的特性被认为是一种应对大型浮游动物摄食的自我保护机制<sup>[39-40]</sup>. 本实验中,实验组只发现 3 种小型轮虫,多样性较低,小型轮虫的牧食率比较低,再加上小型轮虫只能摄食小个体的藻类,从而有利于可食性绿藻的生长,所以整个实验期间实验组都以绿藻为优势. 对照组实验初期后生浮游动物种类和数量都比较少,对可食性绿藻的摄食压力也小,所以实验初期对照组群体形态的微囊藻很少,主要以单细胞和双细胞形态的微囊藻占优势,然而,到实验后期(21~30 d),对照组有大型的枝角类和桡足类后生浮游动物出现,且多样性较高,其牧食率比较高,大型后生浮游动物能摄食个体更大的藻类,而群体微囊藻因为个体太大不能被后生浮游动物摄食,这样就能更有效地减少其它藻类与群体微囊藻的竞争,从而间接促进群体微囊藻形成更大的群体,上浮至水体表面,最后形成肉眼可见的水华. 本研究相关分析也表明,微囊藻密度与后生浮游动物数量没有显著相关性,而与后生浮游动物多样性显著相关. 其中,惠氏微囊藻密度与后生浮游动物多样性极显著正相关( $P < 0.01$ )(表 2). 这就可以解释为什么实验后期对照组出现了微囊藻水华,且以群体形态的惠氏微囊藻为优势种. 本实验结果说明,后生浮游动物群落结构可能是影响微囊藻水华形成的重要因素. 太湖蓝藻水华的优势种主要是水华微囊藻、惠氏微囊藻和铜绿微囊藻,在野外它们都以大群体存在,不易被浮游动物牧食;在 7-9 月太湖微囊藻水华优势种为惠氏微囊藻<sup>[41]</sup>,本实验结果显示,对照组实验后期微囊藻也以惠氏微囊藻为优势种,与太湖现实一致.

实验组在实验开始第 6 d 出现了轮虫,可能是因为 48  $\mu\text{m}$  的筛网不能完全将轮虫的卵去掉,导致轮虫的出现,此外,还可能由于实验在野外进行,难免会有携带浮游动物的灰尘和雨水进入到实验水桶里面,从而导致轮虫的出现.

本实验结果表明,后生浮游动物通过选择性摄食浮游植物可以在一定程度上减少浮游植物的密度和生物量,但后生浮游动物并不能控制夏季太湖微囊藻水华,相反,后生浮游动物特别是大型后生浮游动物选择性摄食能促进夏季太湖微囊藻水华形成. 同时表明,后生浮游动物群落结构可能是影响夏季太湖微囊藻水华形成的重要因素.

### 4 参考文献

- [1] Chen YW, Qin BQ, Teubner K *et al.* Long-term dynamics of phytoplankton assemblages: *Microcystis*-domination in Lake Taihu, a large shallow lake in China. *Journal of Plankton Research*, 2003, **25**(4):445-453.
- [2] Flores-Burgos J, Sarma SSS, Nandini S. Effect of single species or mixed algal (*Chlorella vulgaris* and *Scenedesmus acutus*) diets on the life table demography of *Brachionus calyciflorus* and *Brachionus patulus* (Rotifera: Brachionidae). *Acta Hydrochimica et Hydrobiologica*, 2005, **33**(6):614-621.
- [3] Kim HW, Hwang SJ, Joo GJ. Zooplankton grazing on bacteria and phytoplankton in a regulated large river (Nakdong River, Korea). *Journal of Plankton Research*, 2000, **22**(8):1559-1577.
- [4] Modenutti B, Queimaliños C, Balseiro E *et al.* Impact of different zooplankton structures on the microbial food web of a

- South Andean oligotrophic lake. *Acta Oecologica*, 2003, **24**:289-298.
- [ 5 ] Robert JR, Uwe K. Effects of a filter-feeding fish [ silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.) ] on phyto-zooplankton in a mesotrophic reservoir: results from an enclosure experiment. *Freshwater Biology*, 2002, **47**(12):2337-2344.
- [ 6 ] Brooks JL, Dodson SI. Predation, body size, and composition of plankton. *Science*, 1965, **150**(3692):28-35.
- [ 7 ] DeMott WR. Relations between filter mesh-size, feeding mode, and capture efficiency for cladocerans feeding on ultrafine particles. *Arch Hydrobiol Beth*, 1985, **2**:125-134.
- [ 8 ] DeMott WR. Feeding selectivities and relative ingestion rates of *Daphnia* and *Bosmina*. *Limnol & Oceanogr*, 1982, **27**:518-527.
- [ 9 ] Lehman JT. Release and cycling of nutrients between planktonic algae and herbivores. *Limnol & Oceanogr*, 1980, **25**:620-632.
- [ 10 ] Elser JJ, Hassett RP. A stoichiometric analysis of the zooplankton-phytoplankton interaction in marine and freshwater ecosystems. *Nature*, 1994, **370**:211-213.
- [ 11 ] George DG, Reynolds CS. Zooplankton-phytoplankton interactions: The case for refining methods, measurements and models. *Aqua Ecol*, 1997, **31**:59-71.
- [ 12 ] Haney JF. Field studies on zooplankton-cyanobacteria interactions. *N Zeland J Mar Freshwater Res*, 1987, **21**:467-475.
- [ 13 ] Lampert W. Laboratory studies on zooplankton-cyanobacteria interactions. *N Zeland J Mar Freshwater Res*, 1987, **21**:483-490.
- [ 14 ] Brett MT, Müller-Navarra DC. The role of highly unsaturated fatty acids in aquatic food-web processes. *Freshwater Biol*, 1997, **38**:483-500.
- [ 15 ] Burns CW. Planktonic interactions with an austral bias: Implications for biomanipulation. *Lakes and Reservoirs: Research and Management*, 1998, (3): 95-104.
- [ 16 ] Drenner RW, Hambright KD. Biomanipulation of fish assemblages as a lake restoration technique. *Archiv für Hydrobiologie*, 1999, **146**:129-165.
- [ 17 ] Burkert U, Hyenstrand P, Drakare S *et al.* Effects of the mixotrophic flagellate *Ochromonas* sp. on colony formation in *Microcystis aeruginosa*. *Aquatic Ecology*, 2001, **35**:9-17.
- [ 18 ] Jang MH, Ha K, Joo GJ *et al.* Toxin production of cyanobacteria is increased by exposure to zooplankton. *Freshwater Biology*, 2003, **48**:1540-1550.
- [ 19 ] 王家辑. 中国淡水轮虫志. 北京:科学出版社,1961.
- [ 20 ] 诸葛燕. 中国典型地带轮虫的研究[学位论文]. 武汉:中国科学院水生生物研究所,1997.
- [ 21 ] 沈嘉瑞. 中国动物志节肢动物门甲壳纲淡水桡足类. 北京:科学出版社,1979.
- [ 22 ] 蒋燮治, 堵南山. 中国动物志(淡水枝角类). 北京:科学出版社,1979.
- [ 23 ] Shapiro J, Wright DI. Lake restoration by biomanipulation: Round Lake, Minnesota, the first two years. *Freshwater Biol*, 1984, **14**:371-383.
- [ 24 ] Carvalho L. Top-down control of phytoplankton in a shallow hypertrophic lake: Little Mere (England). *Hydrobiologia*, 1994, **275**:53-63.
- [ 25 ] Burns CW. The relationship between body size of filter-feeding Cladocera and the maximum size of particle ingested. *Limnol & Oceanogr*, 1968, **13**:675-678.
- [ 26 ] Porter KG. The plant-animal interface in freshwater ecosystems. *American Scientist*, 1977, **65**:159-170.
- [ 27 ] Gliwicz ZM. Food size selection and seasonal succession of filter feeding zooplankton in a eutrophic lake. *Ekologia Polska*, 1977, **25**:179-225.
- [ 28 ] Jacobs J. Quantitative measurement of food selection—a modification of the forage ratio and Ivlev's Electivity Index. *Oecologia*, 1974, **14**: 413-417.
- [ 29 ] Richman S, Dodson SI. The effect of food quality on feeding and respiration by *Daphnia* and *Diaptomus*. *Limnol & Oceanogr*, 1983, **28**:948-956.
- [ 30 ] Cowles TJ, Olson RJ, Chisholm SW. Food selection by copepods: discrimination on the basis of food quality. *Marine Biology*, 1988, **100**:41-49.
- [ 31 ] DeMott WR. The role of taste in food selection by freshwater zooplankton. *Oecologia*, 1986, **69**:334-340.
- [ 32 ] Huntley M, Sykes P, Rohan S *et al.* Chemically-mediated rejection of dinoflagellate prey by the copepods calanus pacifi-

- cus and paracalanus parvus: mechanism, occurrence and significance. *Mar Ecol Prog Ser*, 1986, **28**:105-120.
- [33] Wilson AE, Sarnelle O, Tillmanns AR. Effects of cyanobacterial toxicity and morphology on the population growth of freshwater zooplankton: Meta-analyses of laboratory experiments. *Limnol & Oceanogr*, 2006, **51**:1915-1924.
- [34] Geller W, Muller H. The filtration apparatus of cladocera: Filter mesh-sizes and their implications on food selectivity. *Oecologia* (Berlin), 1981, **49**:316-321.
- [35] Dawidowicz P. Effectiveness of phytoplankton control by large-bodied and small-bodied zooplankton. *Hydrobiologia*, 1990, **200**:43-47.
- [36] Edgar NB, Green JD. Calanoid copepod grazing on phytoplankton: seasonal experiments on natural communities. *Hydrobiologia*, 1994, **273**:147-161.
- [37] Robats RD, Zohary T. *Microcystis aeruginosa* and underwater light attenuation on a hypertrophic lake ( Hartbeespoort Dam, South Africa). *J Ecology*, 1984, **72**:1001-1017.
- [38] Sterner RW. The role of grazers in phytoplankton succession. In: Sommer U ed. Plankton ecology succession in plankton communities. Berlin: Springer-Verlag, 1989:107-169.
- [39] Fulton RS, Paerl HW. Toxic and inhibitory effects of the blue-green alga *Microcystis aeruginosa* on herbivorous zooplankton. *J Plankton Res*, 1987, **9**:837-855.
- [40] Paerl HW, Fulton RS, Moisaner PH *et al.* Harmful freshwater algal blooms, with an emphasis on cyanobacteria. *The Scientific World Journal*, 2001, **1**:76-113.
- [41] 杨桂军,秦伯强,高 光等.角突网纹溥在太湖微囊藻群体形成中的作用.湖泊科学,2009, **21**(4):495-501.