

温度和食物浓度对大型溞 *Daphnia magna* 种群动态和两性生殖的影响

邓道贵^{1,2}, 孟 琼^{1,3}, 殷四涛¹, 封妮莎¹, 肖琴琴¹

(1. 淮北煤炭师范学院生物系, 淮北 235000; 2. 淡水生态与生物技术国家重点实验室, 武汉 430072;
3. 上海水产大学生命科学与技术学院, 上海 200090)

摘要:在 4 个温度(15、20、25、30℃)和 3 个食物浓度(1×10^4 , 1×10^5 , 5×10^5 cells ml⁻¹)下研究了大型溞(*Daphnia magna*)淮河种群的动态和两性生殖, 结果表明:(1)在实验初期, 大型溞种群密度不断增加, 达到最大值后种群密度呈现缓慢下降或趋于稳定的趋势。除 15℃ 下最大瞬时增长率(1.36 d⁻¹)出现在中食物浓度组外, 20℃(1.51 d⁻¹)、25℃(1.39 d⁻¹)、30℃(0.69 d⁻¹)下的最大瞬时增长率均出现在高食物浓度组。(2)相同温度下, 食物浓度与大型溞最大种群密度间存在显著正相关($p < 0.01$)。(3)相同食物浓度下, 随温度升高, 大型溞首次产幼溞时间(5~21d)和到达最大种群密度的时间(15~29d)缩短, 首次抱卵时的体长(1.75~2.67 mm)减少。(4)在较低的温度和中食物浓度组下, 大型溞产生了较多的休眠卵或卵鞍(15℃:(16.7 ± 2.5) ind. 和 20℃:(18.3 ± 3.8) ind.); 30℃下没有出现休眠卵或卵鞍。除 15℃、中食物浓度组外, 其它实验组均产生雄体。实验 25d 后, 雄体密度与种群密度呈显著的相关性(30℃: $p < 0.05$; 15~25℃: $p < 0.01$)。(5)本研究结果暗示大型溞休眠卵的形成受温度、食物浓度和种群密度的共同影响, 且较低的温度是大型溞休眠卵形成的主要诱因。

关键词:大型溞; 种群密度; 雄性; 休眠卵

文章编号:1000-0933(2008)09-4268-09 中图分类号:Q142, Q178, Q958 文献标识码:A

Effect of temperature and food concentration on population dynamic and sexual reproduction of *Daphnia magna*

DENG Dao-Gui^{1,2}, MENG Qiong^{1,3}, YIN Si-Tao¹, FENG Ni-Sha¹, XIAO Qin-Qin¹

1 Biology of Department, Huaibei Coal Industry Teachers College, Huaibei 235000, China

2 State Key Laboratory for Freshwater Ecology and Biotechnology of China, Wuhan 430072, China

3 College of Aqua-life Science and Technology, Shanghai Fisheries University, Shanghai 200090, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(9):4268~4276.

Abstract: Population dynamics and gamogenesis of *Daphnia magna* from Huaihe River were studied under four temperatures (15, 20, 25, 30℃) and three food concentrations (1×10^4 , 1×10^5 , 5×10^5 cells ml⁻¹). During early days of experiment, population density of *D. magna* increased continuously, and it presented a trend of decrease or stabilization after it reached the density peak. Maximal instantaneous increase rate occurred at 15℃ under middle food concentration (1.36 d⁻¹), while appeared at other temperatures under high food level (20℃: 1.51 d⁻¹; 25℃: 1.39 d⁻¹; 30℃: 0.69 d⁻¹).

基金项目:淡水生态与生物技术国家重点实验室开放基金资助项目(2007PB02);安徽省教育厅自然科学基金资助项目(2006JK228B)

收稿日期:2008-01-05; 修订日期:2008-06-15

作者简介:邓道贵(1969~),男,安徽巢湖市人,博士,副教授,主要从事浮游生物生态学和淡水无脊椎动物繁殖生物学研究. E-mail: dengdg@263.net

Foundation item: The project was financially supported by a project of state key laboratory for Freshwater Ecology and Biotechnology (No. 2007PB02); The National Science Foundation of Education Office in Anhui Province (No. 2006JK228B)

Received date: 2008-01-05; **Accepted date:** 2008-06-15

Biography: DENG Dao-Gui, Ph. D., Associate professor, mainly engaged in plankton ecology and freshwater invertebrate reproductive biology. E-mail: dengdg@263.net

d^{-1}). At same temperature, the maximal population density (MPD) of *D. magna* were significantly positively correlated with food concentrations ($p < 0.01$). At same food concentration, first brood time (5–21 d), the time reaching MPD (15–29 d) and the body length of *D. magna* at first reproduction (1.75–2.67 mm) decreased with increasing temperature. The more resting eggs were observed in the combinations of middle food concentration and low temperatures (15°C: (16.7 ± 2.5) ind.; 20°C: (18.3 ± 3.8) ind.). No resting eggs/ephippia occurred at 30°C. Males occurred in all combinations except the combination of 15°C and middle food level. Male density and population density of *D. magna* were significantly positively correlated 25 days after the beginning of the experiment (30°C: $p < 0.05$; 15–25°C: $p < 0.01$). Our results suggested that the formation of resting egg/ephippium and male of *D. magna* was affected by temperature, food level and population density, and lower temperature was main inducement.

Key Words: *Daphnia magna*; population density; male; resting eggs

大型溞 (*Daphnia magna*) 是淡水生态系统中常见的浮游甲壳动物,是淡水食物链中重要的组成成分。其具有营养丰富、生殖量高、易培养等特点,因此成为鱼虾、蟹类苗种培育中活饵料的理想对象。有关大型溞的生长发育、营养组成和培养方法,已有一些报道^[1-4],但关于该溞在人工培养条件下种群动态和生殖方式转变等方面的资料尚不多见。

和轮虫相似,多数枝角类(如大型溞)的生活史中具有异型有性世代交替(heterogenesis)现象,即孤雌生殖与两性生殖的交替。枝角类在环境恶化时(如食物短缺、温度过高或过低、种群密度过大等),由孤雌生殖雌体产生的夏卵,既可孵化出雌体,又可孵化出雄体,二者随即进行交配,产生冬卵(休眠卵)^[5,6]。有的枝角类孤雌生殖雌体在形成两性生殖前,其形态发生改变^[7]。

本文报道了温度和食物浓度对大型溞种群动态、雄体发生以及休眠卵形成的影响,探讨大型溞两性生殖的机制,为渔业养殖中持续大规模培养枝角类饵料提供技术参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

大型溞种采自淮河蚌埠段水域。经分离鉴定后,在 20°C 的智能光照培养箱中培养半年以上。取同一母溞的新生幼溞作为实验溞。用过滤的池塘水做培养液,镜检不含浮游藻类。

食物为斜生栅藻 (*Scenedesmus obliquus*),购自中国科学院水生生物研究所藻种库,用水生 4 号培养基在 25°C 的人工气候箱中养成。

1.2 实验方法

实验分别在 15、20、25、30°C 的智能光照培养箱中进行,光照强度为 3200 lx,光照时间为 L:D = 12:12。实验设高、中、低 3 个食物浓度梯度,栅藻密度分别为 5×10^5 、 1×10^5 cells ml^{-1} 和 1×10^4 cells ml^{-1} ,每个食物浓度设 3 个重复。实验容器为 250ml 的烧杯,每个烧杯放入 200ml 培养液。每个烧杯中放入 10 只幼溞(出生后不超过 12h)。所用实验幼溞均来自于同一母溞。大型溞抱卵前,每 2 天更换 1 次培养液,抱卵后每天更换 1 次培养液。每间隔 1d 计数溞的数量,镜检雄体个数,计算种群密度。观察并记录休眠卵(或卵鞍)形成的时间和数量,用解剖镜测量大型溞首次抱卵时的体长。

1.3 瞬时增长率

按照下列公式计算大型溞的瞬时增长率^[8]:

$$r = (\ln N_{t_2} - \ln N_{t_1}) / \Delta t, \Delta t = t_2 - t_1$$

式中, N_t 为第 t 天的种群密度。根据实验实际观察情况, $\Delta t = 2$ 。另外,依据两天之间观察的种群密度, r 值可能是负值,正值或 0。

2 结果

2.1 食物和温度对大型溞种群动态的影响

实验期间,大型溞种群密度呈现由小逐渐增大至最大,而后逐渐减小或趋于稳定的趋势(图 1)。在

25℃、高食物浓度下,种群密度在第 17 天达到最大值 431 ind. (200ml)⁻¹,第 21 天开始下降,至第 31 天下降至 178 ind. (200ml)⁻¹。

在同一温度下,食物浓度对大型溞产幼溞时间影响明显(图 1)。除较低温度(15℃)外,低食物浓度组首次产幼溞时间迟于高、中食物浓度组。在 20℃ 和 30℃ 下,高、低食物浓度组首次产幼溞时间差异尤其明显,分别为 8d 和 6d。15℃ 下 3 个食物浓度组首次产幼溞的时间基本一致(表 1)。

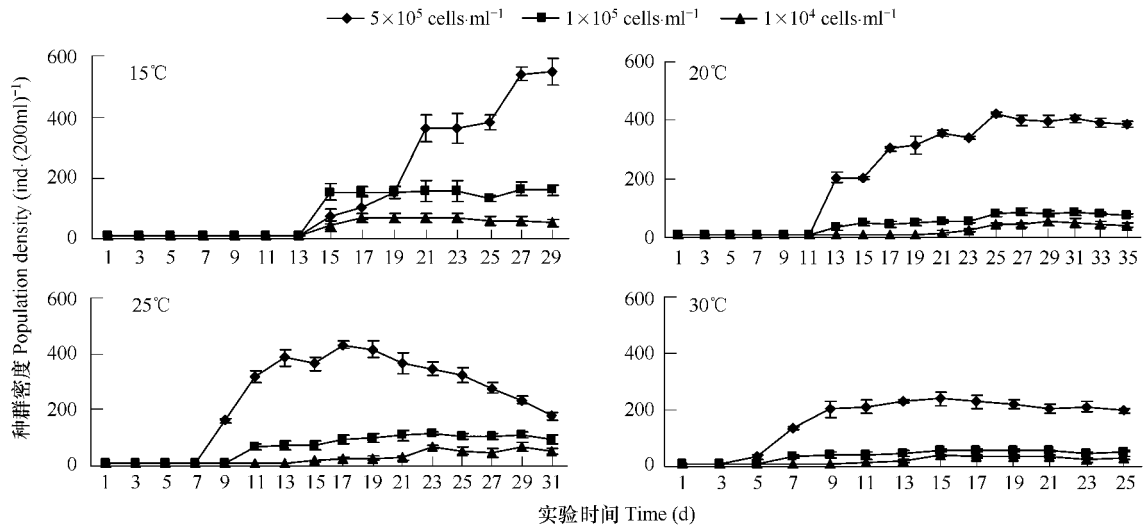


图 1 在 4 种温度与 3 种食物浓度下大型溞的种群增长

Fig. 1 Population growth curves of *Daphnia magna* under three food levels at four temperatures

在不同温度下,大型溞最大种群密度均出现在高食物浓度组,且随食物浓度的减少而下降(表 1)。15、20、25、30℃ 下高食物浓度组最大种群密度(200ml 培养体积)分别为 591、427、439 ind. 和 261 ind.。4 个温度下的平均最大种群密度也出现相似趋势,高食物浓度组分别为 2.8、2.1、2.2 ind.·ml⁻¹ 和 1.2 ind.·ml⁻¹,高于中食物浓度组 3~5 倍,高于低食物浓度组约 6~7 倍(表 1)。统计分析显示,大型溞最大种群密度与食物浓度之间呈显著正相关($p < 0.01, n = 9$)(图 2)。

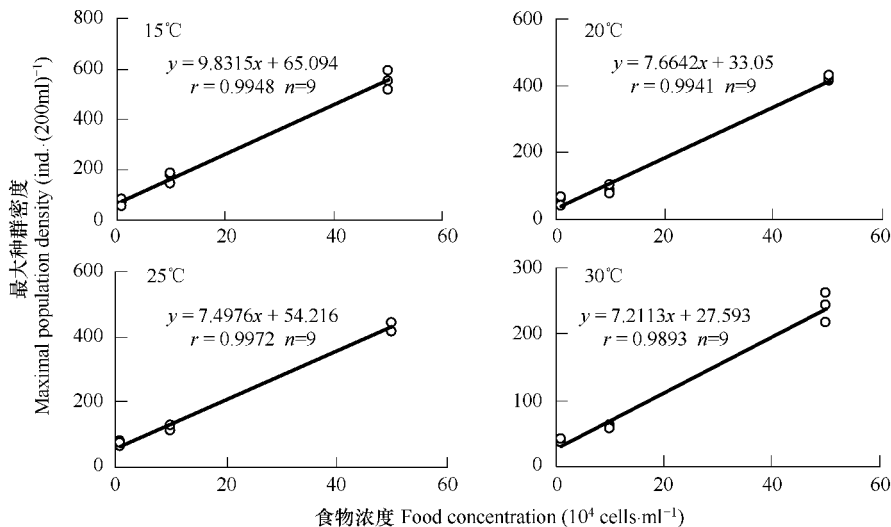


图 2 在 4 种温度下 3 种食物浓度与大型溞最大种群密度的关系

Fig. 2 Relationship between food concentration and maximal population density of *Daphnia magna* at four temperatures

在相同食物浓度下,随温度升高,大型溞首次产幼溞时间和达到最大种群密度时间均提前(图 1)。15、

20、25、30℃下高食物浓度组首次产幼溞时间分别为 14、13、9d 和 5d,达到最大种群密度的时间为 29、25、17d 和 15d(见表 1)。另外,随着温度升高和食物浓度下降,大型溞首次抱卵体长明显变小(表 1)。最大首次抱卵体长为(2.67 ± 0.01) mm,出现在 15℃高食物浓度组,而最小值((1.75 ± 0.02) mm)则出现在 30℃低食物浓度条件下(表 1)。

表 1 在 4 个温度与 3 种食物浓度下大型溞种群参数的比较

Table 1 Comparison on population parameters of *Daphnia magna* under three food levels at four temperatures

项目 Item	15℃			20℃			25℃			30℃		
	高 High	中 Middle	低 Low	高 High	中 Middle	低 Low	高 High	中 Middle	低 Low	高 High	中 Middle	低 Low
培养时间 Culture time (d)	35	35	35	41	41	41	33	33	33	25	25	25
首次抱卵时间 Mature time (d)	9	11	11	8	9	17	5	6	7	3	4	8
首次产幼溞时间 First brood time (d)	14	15	15	13	13	21	9	11	11	5	7	11
雄体首次出现时间 First appearance time in male (d)	15	-	17	15	21	17	11	13	21	7	15	15
休眠卵/卵鞍累积数 No. resting eggs / ephippia (ind.)	0	16.7 ± 2.5	3.7 ± 2.1	6.0 ± 3.5	18.3 ± 3.8	1.0 ± 1.7	0	0.3 ± 0.6	0	0	0	0
首次抱休眠卵时间 First appearance time of resting eggs (d)	-	15	18	17	13	29	-	12	-	-	-	-
最大种群密度 Maximal population density (ind. (200ml) ⁻¹)	591	200	67	427	101	68	439	125	77	261	62	43
平均最大种群密度 Mean maximal population density (ind.·ml ⁻¹)	2.8 ± 0.22	0.8 ± 0.11	0.4 ± 0.66	2.1 ± 0.03	0.4 ± 0.06	0.3 ± 0.07	2.2 ± 0.07	0.6 ± 0.03	0.4 ± 0.04	1.2 ± 0.11	0.3 ± 0.03	0.2 ± 0.02
首次抱卵的体长 Body length at first reproduction (mm)	2.67 ± 0.01	2.48 ± 0.00	2.10 ± 0.01	2.50 ± 0.03	2.34 ± 0.02	2.10 ± 0.05	2.36 ± 0.03	2.15 ± 0.02	2.07 ± 0.02	2.14 ± 0.01	1.95 ± 0.03	1.75 ± 0.02

大型溞母溞第 1 次产幼溞时的种群瞬时增长率较大,而后维持在一个较低的水平(图 3)。除 15℃、中食物浓度组瞬时增长率出现最大值 1.36 d⁻¹外,其余 20、25、30℃下瞬时增长率最大值均出现在高食物浓度组,分别为 1.51、1.39 d⁻¹和 0.69 d⁻¹。

2.2 食物浓度和种群密度对大型溞雄体产生的影响

实验期间,除 15℃、中食物浓度组外,其它大型溞种群实验组均出现雄体,且高食物浓度组中产生雄体的密度明显高于中、低食物浓度组(图 4)。随着食物浓度的增加,出现雄体数量呈现增大的趋势,而首次出现雄体的时间却呈现缩短的趋势(图 4)。实验 25d 后,30℃下大型溞雄体数量与种群密度呈显著相关性($P < 0.05, n = 9$),另外 3 个温度下均呈极显著相关性($P < 0.01, n = 9$)(图 5)。

在 15℃下,高食物浓度组首次产幼溞即出现雄体。最大雄体密度(101 ind. (200ml)⁻¹)出现在 31d 的 20℃、高食物浓度组,最大雄体比例(44.14%)出现在 17d 的 15℃、高食物浓度组。30℃、高食物浓度组产生的雄体密度明显低于其它温度的高食物浓度组(图 4)。

2.3 食物浓度和种群密度对大型溞休眠卵形成的影响

大型溞休眠卵(或卵鞍)均由实验投放时的母溞产出。在较低的温度下(15℃和 20℃),除 15℃、高食物浓度组外,其它食物浓度组均产生休眠卵(或卵鞍)。另外,15℃、中食物浓度组没有发现雄体,却累计产生 50 个卵鞍(ephippium)。在较高的温度下(25℃和 30℃),仅 25℃、中食物浓度组出现 1 个休眠卵,其它食物

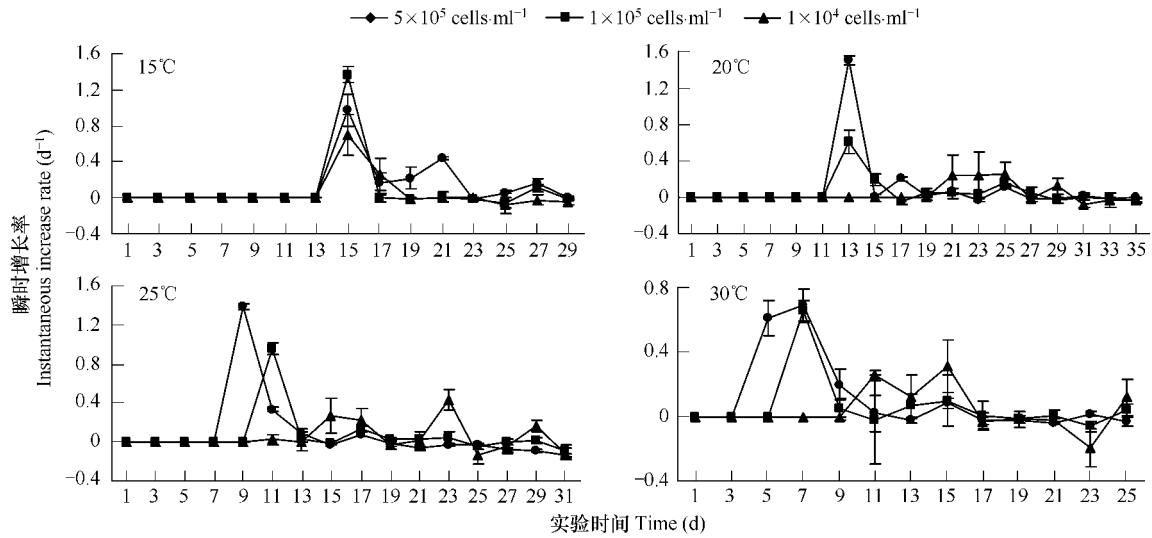


图3 大型溞实验种群的瞬时增长率

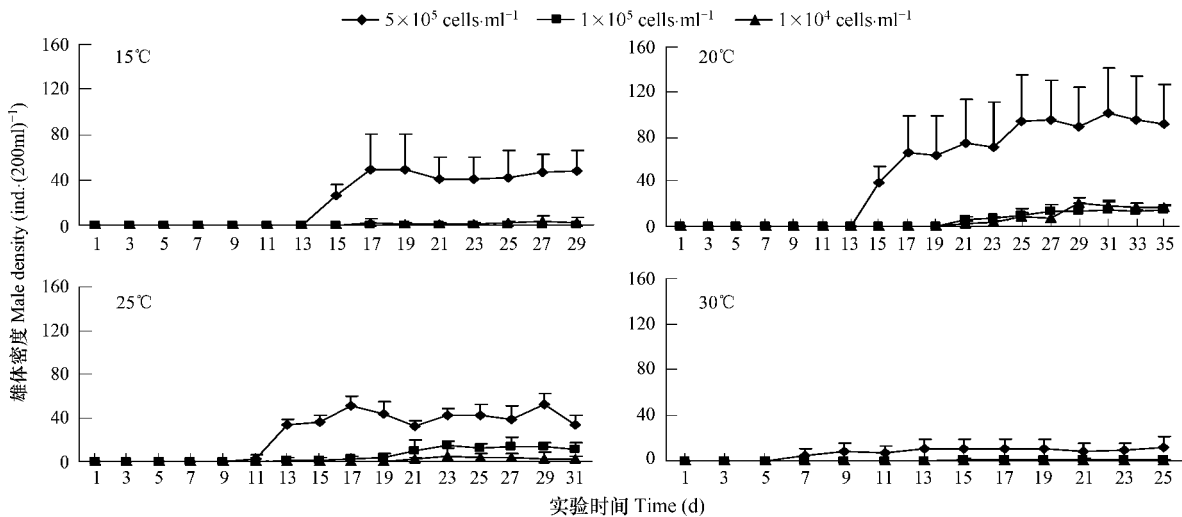
Fig. 3 The instantaneous increase rate of experimental population in *Daphnia magna*

图4 在4种温度和3种食物浓度下大型溞的雄体密度动态变化

Fig. 4 Male density dynamics of *Daphnia magna* under three food levels at four temperatures

A vertical bar shows standard deviation

浓度组均未见休眠卵的产生(表1)。统计分析显示,在15°C和20°C下,食物浓度与大型溞休眠卵(或卵鞍)累积数之间均呈显著的负相关性($p < 0.01, n = 9$)。

3 讨论

3.1 食物、种群密度和温度对大型溞生长发育与种群动态的影响

食物浓度影响枝角类的生长和发育^[9~12]。一方面,食物不足能引起枝角类性成熟时间和龄期的延长^[10,12~14],另一方面能导致其生殖力的显著下降^[15]。Burns发现食物缺乏抑制了透明溞(*Daphnia hyalina*)的生长,且首次抱卵量减少^[16]。在本研究中,随着食物浓度的增加,大型溞首次抱卵时间(成熟时间)和首次产幼溞时间明显提前,大型溞首次抱卵的体长明显增大。低食物浓度组抱卵量少,首次产幼溞数量明显低于高、中食物浓度组。Cleavers等认为,大型溞所产的幼溞数量少但个体大,承受饥饿能力较强,是其在不利条件下的适应性体现^[17]。

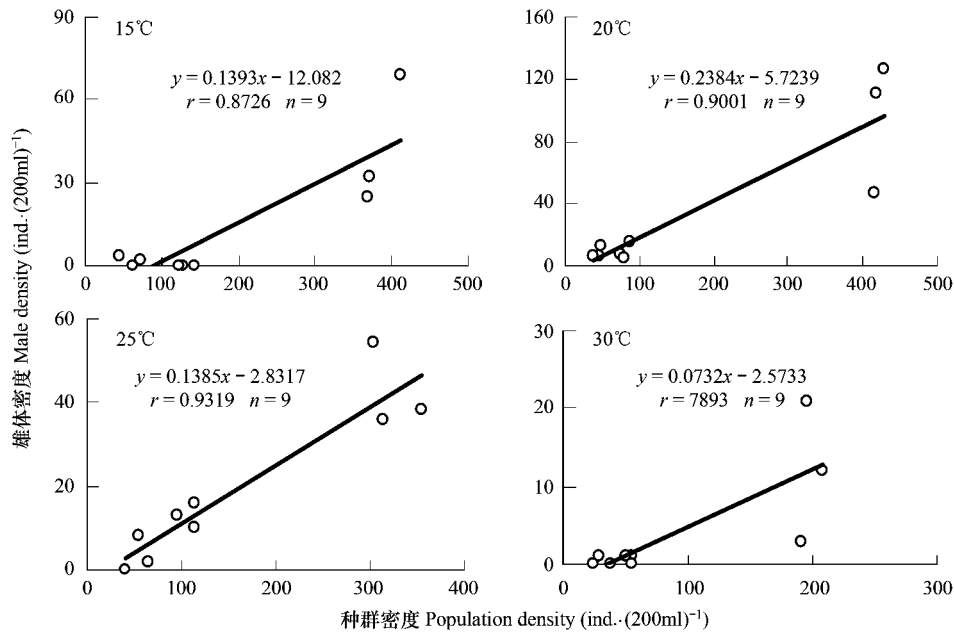


图5 实验25d后大型溘种群密度与雄体密度之间的关系

Fig. 5 Correlation between male density and population density of *Daphnia magna* under three food levels at four temperatures 25 days after the beginning of the experiment

有关拥挤和代谢物对 *Daphnia* 生长发育与生殖的影响已有较多的报道^[16,18~21]。一些研究显示,在高种群密度或拥挤的状态下,自身释放的代谢物抑制了 *Daphnia* 的摄食率(feeding rate)或清洗率(clearance rate),进而影响到 *Daphnia* 的生长与生殖^[16,18,19]。但 Ban 等实验发现,随着种群密度的增加,蚤状溘(*D. pulex*)的摄食率下降了40%~80%。并认为由拥挤造成的蚤状溘摄食率下降原因直接取决于邻近蚤状溘的数量(即身体接触等物理因素的干扰),而不是单位体积内蚤状溘密度及其代谢物^[22]。在充足的食物条件下,透明溘(*D. hyalina*)^[16]和蚤状溘^[20]发生拥挤时的种群密度值分别为 $\geq 150 \text{ ind. L}^{-1}$ 和 $\geq 270 \text{ ind. L}^{-1}$ 。另有报道,大型溘在19°C、充足的食物浓度下发生拥挤时的种群密度值在 0.3 ind. mL^{-1} (即 300 ind. L^{-1})以下^[21]。

在本研究中,所有中、低食物浓度组大型溘在首次产幼溘后种群密度较小,且之后变化不大。暗示食物不足不利于大型溘的生长与生殖,首次产幼溘后种群密度对后面的种群动态影响较小。而在高食物浓度组、4个温度(15、20、25°C和30°C)下,大型溘在首次产幼溘后其种群即形成较高的密度,分别约为 0.5 、 1.2 、 0.8 和 $0.17 \text{ ind. mL}^{-1}$ (即 500 、 1200 、 800 和 170 ind. L^{-1})。与先前的研究相比,高食物浓度组的大型溘在繁殖初期即产生了不同程度的拥挤,并对不同组别后期的种群动态产生了较大的影响。25°C下,大型溘在首次产幼溘后的种群密度上升较快,而后呈现快速的下降趋势。而在其它温度下,大型溘首次产幼溘后的种群密度上升较慢,达最大值后呈现相对稳定的趋势。不管怎样,在群体培养条件下,随着大型溘种群数量的不断增加,由此产生的不同组别的密度效应(尤其是首次产幼溘后的种群密度)对后期种群动态影响的研究还不成熟,其调节机制有待于进一步研究。

枝角类属于变温动物,环境温度对其生长发育的影响显著。温度升高可加快枝角类性成熟,从而缩短首次产幼溘的时间,且产幼溘间隔期缩短,抱卵量减少,寿命缩短^[23]。在本实验中,30°C下大型溘首次产幼溘时间比15°C明显提前,但其种群密度明显小于15°C下的种群密度。此外,在20°C和25°C下,大型溘高食物浓度组能在较短的时间内形成较大的种群密度。这表明在一定范围内温度升高有利于大型溘种群数量的快速增长。这一结论在老年低额溘^[24]、蒙古裸腹溘^[25]的实验中有类似报道。

在流水系统(flow-through system)下,Burns在研究拥挤水对 *Daphnia* 生长与生殖影响时发现,实验过程中培养液中溶解氧的含量一直处于较高的水平^[16]。在另一个群体培养实验中,Burns观察到,实验3d后蚤状溘

(*D. pulex*) 培养液中溶解氧的饱和值是开始时的 84% 以上, 并认为高的种群密度对 *Daphnia* 产生的抑制影响不是由溶解氧的消耗造成的^[19]。在本研究(非流水系统)中, 不同组别食物浓度的栅藻因光合作用而产生的溶解氧和 pH 存在一定的差异性。随着大型溞种群密度的增加, 培养液中溶解氧和 pH 的变化是不可避免的, 但由于每天更换培养液, 溶解氧和 pH 的变化对大型溞种群动态的影响可能较小, 其作用机理有待于深入的研究。

3.2 温度和食物浓度对大型溞两性生殖的影响

本实验中, 大型溞孤雌生殖的雌溞能产生多代雄溞。且雄溞在每个实验组(除 15℃、中食物浓度组外)出现, 可以推测大型溞雄体的产生条件是复杂的, 可能与温度和食物浓度等条件有关。有研究表明, 枝角类雄体的产生通常与低温、食物不足、拥挤和光照周期等有关^[7,26]。王金秋等认为多刺裸腹溞雄性出现的原因是基因型相同的个体在不同条件下发育成不同表型的结果^[27]。

低温更易刺激枝角类改变生殖方式, 产生休眠卵。根据施心路等人的观察, 微齿喜马拉雅溞两性生殖主要是由低温(15℃)造成的^[7]。蒙古裸腹溞在 16~18℃ 下出现休眠卵^[28]。而当温度下降至 13℃ 时, 低脊锥唇溞可诱发产生雄体和休眠卵^[29]。Carvalho 和 Hughes 发现, 大型溞有性生殖发生在 12℃ 下种群密度大于 0.2 ind. ml⁻¹ 时^[21]。本研究中, 15℃ 和 20℃ 下大型溞种群出现较多的休眠卵(或卵鞍), 且在高食物浓度组产生更多的雄体; 在 25℃ 下仅出现 1 个休眠卵, 而在 30℃ 下一直维持孤雌生殖状态。此外, 大型溞休眠卵的产出是不连续的, 且并非都在种群密度最大时出现。因此, 较低的温度可能是大型溞两性生殖和形成休眠卵的主要诱因之一。

较多的研究显示, 食物对雄体的形成与休眠卵的产生有一定的影响。Carvalho 和 Hughes 发现低食物浓度(≤ 0.16 mg spinach *D. magna*⁻¹) 能诱导大型溞产生休眠卵^[21]。D' Abramo 也观察到低食物浓度可诱发多刺裸腹溞(*M. macrocopa*) 产生休眠卵, 并认为这可能与个体摄食率降低有关^[30]。曹文清等人的实验也有类似结论, 即蒙古裸腹溞在 2000 ind. cm⁻³ 小球藻的培养液中会产生休眠卵^[28]。但本研究发现, 高食物浓度组产生雄体的密度明显高于中、低食物浓度组。随着食物浓度的增加, 大型溞首次出现雄体的时间呈现缩短的趋势。暗示大型溞在高食物浓度组的高种群密度下更倾向于两性生殖或产生更少的孤雌生殖雌体, 这有利于大型溞种群大小的调节、种群的延续。另外, 这可能与大型溞在首次产幼溞后形成的种群密度大小(即拥挤程度)有关, 其作用机制还有待于进一步探讨。

有报道认为, 种群密度增大导致了培养液中代谢物增加, 从而影响枝角类的生殖方式, 产生休眠卵^[31,32]。但 Innes 观察到蚤状溞在生殖早期就产生雄体, 不受种群密度的影响, 且首次产幼溞数中雄体所占比例可达 40%。并认为雄体的出现刺激需精雌体(sexual female)的产生^[33]。Young、Carvalho 和 Hughes 也证实了代谢物的积累对大型溞休眠卵的产生没有显著影响^[21,34]。Carvalho 和 Hughes 观察到大型溞随着种群密度的增加, 其碰撞率(encounter rate)增大, 休眠卵个数也明显增多, 且种群密度增加导致碰撞率增大与产生的休眠卵个数呈显著相关性。并发现 19℃ 下诱导大型溞产休眠卵的种群阈值为 0.3~0.4 ind. ml⁻¹^[21]。本研究中, 大型溞休眠卵的形成多发生在种群密度接近最大值时, 且形成大型溞休眠卵(或卵鞍)的种群密度阈值约为: 高食物浓度组下大于 1.52 ind. ml⁻¹ (20℃)、中食物浓度组下大于 0.17 ind. ml⁻¹ (20℃) 和 0.77 ind. ml⁻¹ (15℃)、低食物浓度组下大于 0.29 ind. ml⁻¹ (20℃) 和 0.34 ind. ml⁻¹ (15℃)。因此, 可以推断大型溞休眠卵的形成可能是受温度、食物浓度和种群密度共同影响的。

值得说明的是, 本实验期间(25~35 d)由大型溞母溞产出的幼溞均未抱卵, 且休眠卵均由最初投入的母溞产出。15℃、中食物浓度组 3 个重复均未发现雄体, 但共产出 50 个卵鞍。孤雌生殖雌体在没有雄体(即交配受精)的情况下直接产生卵鞍的现象也被报道出现在蚤状溞种群中^[35,36]。通过室内培养实验, Hobaek 和 Larsson 认为大型溞雄体的产生和卵鞍的形成可能是由于不同环境因素独立控制的^[37]。但有报道认为蚤状溞孤雌生殖雌体在没有受精的情况下可以直接产生休眠卵^[5,38], 其机理将有待于进一步研究。

References:

- [1] Song D X. Studies on the culture of *Daphnia magna* Straus (Crustacea, Cladocera). *Acta Zoologica Sinica*, 1962, 14(1):49—62.
- [2] Huang X Q, Wang W, Cheng Y X. Influence of different feeding conditions and nutritional enrichment on total lipid and fatty acid composition of *Daphnia magna*. *Journal of Shanghai Fisheries University*, 2001, 10(1):49—54.
- [3] Huang X Q, Wang W. The effects of temperature and salinity on growth and reproduction of *Daphnia magna*. *Journal of Shanghai Fisheries University*, 2000, 9(1):15—20.
- [4] Gao W B, Zhu L, Sun H W, *et al.* Grazing behavior and influencing factors of *Daphnia magna* on *Scenedesmus*. *Journal of Agro-Environment Science*, 2006, 25(4):1041—1044.
- [5] Jiang X Z, Du N S. *Fauna sinica: Crustacean, freshwater cladocera*. Beijing: Science press, 1979. 24—35.
- [6] Du N S. The reproduction and allelogenesis of cladocera. *Biology Teaching*, 1982, (5):4—7.
- [7] Shi X L, Shi X B. Reproduction and development of *Simocephalus himalayensis* Microdus (Crustacea: Cladocera). *Acta Zoologica Sinica*, 1996, 42(3):287—296.
- [8] Marazzo A, Valentin J L. Population parameters of *Pleopis polyphemoides* (Crustacea, Cladocera) in a tropical bay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2003, 57:1015—1021.
- [9] Deng D G, Jin Y, Liu M, *et al.* Effect of temperature and food concentration on the growth and reproduction of *Simocephalus vetulus*. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2006, 30(3):298—303.
- [10] Deng D G, Xie P. Effect of food and temperature on the growth and development of *Moina irrasa* (Cladocera: Moinidae). *Journal of Freshwater Ecology*, 2003, 18(4):503—513.
- [11] Sterner R W, Hagemeyer D D, Smith W L, *et al.* Phytoplankton nutrient limitation and food quality for *Daphnia*. *Limnology and Oceanography*, 1993, 38(4):857—871.
- [12] Nandini S, Sarma S S S. Population growth of some genera of cladocerans (Cladocera) in relation to algal food (*Chlorella vulgaris*) levels. *Hydrobiologia*, 2003, 491:211—219.
- [13] Burak S B. Life tables of *Moina macrocopa* (Straus) in successive generations under food and temperature adaptation. *Hydrobiologia*, 1997, 360:101—108.
- [14] Wang J Q, Sang Y C, Du N S, *et al.* Production and growth parameter for *Moina macrocopa* under different culture conditions. *Journal of Lake Sciences*, 1999, 11(2):141—143.
- [15] Rose R M, Warne M St J, Lim R P. Some life history responses of the cladoceran *Ceriodaphnia cf. dubia* to variations in population density at two different food concentrations. *Limnology and Oceanography*, 2002, 25:422—429.
- [16] Burns C W. Effects of crowding and different food levels on growth and reproductive investment of *Daphnia*. *Oecologia*, 1995, 101:234—244.
- [17] Cleuvers M, Goser B, Ratte H T. Life-strategy shift by intraspecific interaction in *Daphnia magna*: change in reproduction from quantity to quality. *Oecologia*, 1997, 110:337—345.
- [18] Matveev V. An investigation of allelopathic effects of *Daphnia*. *Freshwater Biology*, 1993, 29:99—105.
- [19] Burns C W. Crowding-induced changes in growth, reproduction and morphology of *Daphnia*. *Freshwater Biology*, 2000, 43:19—29.
- [20] Helgen J C. Feeding rate inhibition in crowded *Daphnia pulex*. *Hydrobiologia*, 1987, 154:113—119.
- [21] Carvalho G R, Hughes R N. The effect of food availability, female culture-density and photoperiod on ephippia production in *Daphnia magna* Straus (Crustacea, Cladocera). *Freshwater Biology*, 1983, 13:37—46.
- [22] Ban S, Ohnishi T, Mori T, Lee H W. Is the negative effect of crowding on ingestion rate in *Daphnia pulex* induced physically or chemically? *Limnology*, 2008, 9:13—18.
- [23] Schwartz S S. Life history strategies in *Daphnia*: a review and predictions. *Oikos*, 1984, 42:114—122.
- [24] Qian Y X, Lu K H, Zhang X Q. Effects of Food and Temperature on the population dynamics of *Simocephalus vetuls*. *Journal of Zhejiang Ocean University (Natural Science)*, 2001, 20(3):209—212.
- [25] Wang Y, He Z H. Effect of temperature and salinity on intrinsic increasing rate of *Moina mongolica* Daddy (Cladocera: Moinidae) population. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2001, 12(1):91—94.
- [26] Korpelainen H. The effects of temperature and photoperiod on life history parameters of *Daphnia magna* (Crustacea, Cladocera). *Freshwater Biology*, 1986, 16:615—620.
- [27] Wang J Q, Zhang J Y, Huang B. Influence of fluctuating ecological factors on male occurrence of *Moina macrocopa*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, 11(1):135—137.

- [28] Cao W Q, Lin Y S. Effect studies of some environmental conditions on reproductive conversion of *Moina mongolica*, a salt water cladocera. *Journal of Oceanography in Taiwan Strait*, supplement, 2001, 20 (Sup.): 190 – 195.
- [29] Zhang H X, Shi X L. The primary researches on the ephippial eggs inducing budding and morphology of ephippium of *Wlassidsia pannonica*. *Journal of Harbin Normal University (Natural Science)*, 2004, 42(5): 71 – 82.
- [30] D' Abramo L R. The stimulus for the asexual-sexual switch in *Moina macrocopa*. *Limnology and Oceanography*, 1983, 25, 422 – 429.
- [31] Lu F Y, He Z H. Research on induction of ephippial eggs in *Moina mongolica* Daddy. *Journal of Dalian Fisheries University*, 1999, 14(1): 1 – 8.
- [32] Lurling M, Roozen F. Response of *Daphnia* to substances released from crowded congeners and conspecifics. *Journal of Plankton Research*, 2003, 23 (8): 967 – 978.
- [33] Innes D J. Sexual reproduction of *Daphnia pulex* in a temporary habitat. *Oecologia*, 1997, 111, 53 – 60.
- [34] Young J P W. Sexual swarms in *Daphnia magna*, a cyclic parthenogen. *Freshwater Biology*, 1978, 8: 279 – 281.
- [35] Spaak P. Sexual reproduction in *Daphnia*: interspecific differences in a hybrid species complex. *Oecologia*, 1995, 104: 501 – 507.
- [36] Innes D J, Singleton D R. Variation in allocation to sexual and asexual reproduction among clones of cyclically parthenogenetic *Daphnia pulex* (Crustacea: Cladocera). *Biological Journal of the Linnean Society*, 2000, 71: 771 – 787.
- [37] Hobæk A, Larsson P. Sex determination in *Daphnia magna*. *Ecology*, 1990, 71(6): 2255 – 2268.
- [38] Hebert P D N, Beaton M J, Schwartz S S, Stanton D J. Polyphyletic origins of asexuality in *Daphnia pulex* 1. Breeding-system variation and levels of clonal diversity. *Evolution*, 1989, 43: 1004 – 1015.

参考文献:

- [1] 宋大祥. 大型溞的初步培养. *动物学报*, 1962, 14(1): 49 ~ 60.
- [2] 黄显清, 王武, 成永旭. 不同喂养条件和营养强化对大型溞总脂及脂肪酸组成的影响. *上海水产大学学报*, 2001, 10(1): 49 ~ 54.
- [3] 黄显清, 王武. 温度和盐度对大型溞生长和生殖的影响. *上海水产大学学报*, 2000, 9(1): 15 ~ 20.
- [4] 高文宝, 朱琳, 孙红文, 等. 大型溞对栅藻的摄食行为及影响因素的研究. *农业环境科学学报*, 2006, 25(4): 1041 ~ 1044.
- [5] 蒋燮治, 堵南山. 中国动物志: 淡水枝角类. 北京: 科学出版社, 1979. 24 ~ 35.
- [6] 堵南山. 枝角类的繁殖和世代交替. *生物学教学*, 1960, (5): 4 ~ 7.
- [7] 施心路, 史新柏. 微齿喜马拉雅低额溞的生殖与发育. *动物学报*, 1996, 42(3): 287 ~ 296.
- [9] 邓道贵, 靳英, 柳明, 等. 温度和食物浓度对老年低额溞生长与生殖的影响. *水生生物学报*, 2006, 30(3): 298 ~ 303.
- [14] 王金秋, 桑月婵, 堵南山, 等. 不同培养条件下多刺裸腹溞的生殖和种群增长参数. *湖泊科学*, 1999, 11(2): 141 ~ 143.
- [24] 钱云霞, 陆开宏, 张晓琴. 温度与食物对老年低额溞种群动态的影响. *浙江海洋学院(自然科学版)*, 2001, 20(3): 209 ~ 212.
- [25] 王岩, 何志辉. 温度和盐度对蒙古裸腹溞种群内禀增长能力的影响. *应用生态学报*, 2001, 12(1): 91 ~ 94.
- [27] 王金秋, 张佳忆, 黄博. 生态因子的波动对多刺裸腹溞雄体发生的影响. *应用生态学报*, 2000, 11(1): 135 ~ 137.
- [28] 曹文清, 林元烧. 若干生态因子对蒙古裸腹溞生殖方式转变效应的实验. *台湾海峡, 增刊*, 2001, 20(增刊): 190 ~ 195.
- [29] 张会新, 施心路. 低脊锥唇溞休眠卵诱发、萌发及卵鞍形态学的初步研究. *哈尔滨师范大学自然科学学报*, 2004, 42(5): 71 ~ 82.
- [31] 卢芳野, 何志辉. 蒙古裸腹溞休眠卵诱发规律的研究. *大连水产学院学报*, 1999, 14(1): 1 ~ 8.