

# 温度和种间竞争对大型溘种群动态和两性生殖的影响

邓道贵<sup>1,2,\*</sup>, 孟 琼<sup>1</sup>, 毛开云<sup>1</sup>, 张 赛<sup>1</sup>, 封妮莎<sup>1</sup>, 肖琴琴<sup>1</sup>

(1. 淮北煤炭师范学院生命科学学院, 淮北 235000; 2. 淡水生态与生物技术国家重点实验室, 武汉 430072)

**摘要:**在 20℃、25℃ 下, 将大型溘和老年低额溘分别按 7+3(B 组), 5+5(C 组), 3+7(D 组) 的组合进行混合培养, 以及用单种培养(10+0(A 组), 0+10(E 组)) 作为对照, 研究了温度和种间竞争对大型溘种群动态和两性生殖的影响。实验结果表明: 在混合培养时, 大型溘对老年低额溘产生明显的竞争优势。20℃、25℃ 下, 单种培养的老年低额溘最大种群密度分别为大型溘的 2.31 和 1.97, 而在混合培养下老年低额溘的种群密度明显低于大型溘, 在实验 25d 后几乎全部死亡。25℃ 下两种溘的种群密度之间存在极显著的负相关性(C 组:  $r = -0.508, n = 30, P < 0.01$ ; D 组:  $r = -0.483, n = 30, P < 0.01$ )。在 20℃、单种培养下, 大型溘在首次产幼溘时即出现雄体, 且种群密度与雄体密度呈显著的正相关性( $r = 0.678, n = 24, P < 0.01$ )。大型溘的最大雄体密度(106 ind. (200ml)<sup>-1</sup>) 和最大雄体比例(36.8%) 均出现在 20℃、单种培养下。25℃ 下, 大型溘在混合培养的 B 组和 C 组首次产幼溘时即出现雄体, 且雄体在混合培养 B 组的比例达 28.2%。大型溘在 25℃、单种培养下没有产生卵鞍, 在混合培养下总计产生 66 个卵鞍, 其中空卵鞍占 51.5%, 而在 20℃、混合培养下没有卵鞍产生。实验结果暗示: 在较高的温度下, 种间竞争刺激了大型溘雄体的产生和卵鞍的形成, 高密度的雄体有助于大型溘孤雌生殖雌体向两性生殖雌体的转化。

**关键词:**大型溘; 老年低额溘; 种间竞争; 雄体; 卵鞍

文章编号: 1000-0933(2009)12-6351-08 中图分类号: Q178 文献标识码: A

## Effect of temperature and interspecific competition on population dynamics and sexual reproduction of *Daphnia magna*

DENG Dao-Gui<sup>1,2,\*</sup>, MENG Qiong<sup>1</sup>, MAO Kai-Yun<sup>1</sup>, ZHANG Sai<sup>1</sup>, FENG Ni-Sha<sup>1</sup>, XIAO Qin-Qin<sup>1</sup>

1 School of Life Science, Huaibei Coal Industry Teachers College, Huaibei 235000, China

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

*Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(12): 6351 ~ 6358.

**Abstract:** Under isolated and mixed cultures of *Daphnia magna* and *Simocephalus vetulus*, the effect of temperature and interspecific competition on population dynamics and sexual reproduction of *D. magna* was investigated. The mixed cultures included three density combinations: A, 7D + 3S; B, 5D + 5S; C, 3D + 7S. The results showed *D. magna* had a competitive advantage over *S. vetulus* under all mixed cultures. At 20℃ and 25℃, maximal population densities of *S. vetulus* were 2.31 and 1.97 times than one of *D. magna* under isolated cultures, respectively. But population density of *S. vetulus* was much lower than one of *D. magna* under mixed cultures, and *S. vetulus* died away after twenty-five days. Negative relationships between the population densities of *D. magna* and *S. vetulus* were significant (C:  $r = -0.508, n = 30, P < 0.01$ ; D:  $r = -0.483, n = 30, P < 0.01$ ). Males of *D. magna* occurred in all density combinations during the experiment. The population density of *D. magna* was positively correlated with its male density ( $r = 0.678, n = 24, P < 0.01$ ) under 20℃ and isolated cultures, and males of *D. magna* were induced at first reproduction. Maximal male density (106 ind. (200ml)<sup>-1</sup>) and maximal male percentage (36.8%) appeared under 20℃ and isolated culture. The males of *D. magna* appeared at first reproduction in B and C combinations at 25℃, and the proportions reached 28.2% in B

**基金项目:**国家自然科学基金资助项目(30840025);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(KJ2008B059)

收稿日期: 2008-08-17; 修订日期: 2008-11-03

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: dengdg@263.net

combinations. No ephippia were produced by *D. magna* under isolated cultures at 25°C and mixed cultures 20°C, while there were 66 ephippia under mixed cultures at 25°C, among which 51.5% was empty. The results indicated that the interspecific competition induced the production of males and the formation of ephippia in *D. magna*, and high density of males might promote to switch from parthenogenic females to sexual females in *D. magna*.

**Key Words:** *Daphnia magna*; *Simocephalus vetulus*; interspecific competition; male; ephippium

大型溞 (*Daphnia magna* Straus) 与老年低额溞 (*Simocephalus vetulus* of Müller) 同属节肢动物门、甲壳纲、枝角目、溞科, 是常见的浮游甲壳动物<sup>[1]</sup>, 在淡水食物链中具有十分重要的作用。因其具有营养丰富、生殖量高、易培养等特点也是鱼类苗种培育中活饲料的理想对象。大型溞与老年低额溞生长与生殖方面的研究已有较多的报道, 主要与温度、光照、食物条件及种群密度等环境因子有关<sup>[2-9]</sup>。有关枝角类的种间竞争已有一些报道<sup>[10-13]</sup>, 但主要涉及枝角类的种群动态、较少研究其两性生殖方式转变。本文报道了大型溞和老年低额溞在种间竞争下的种群动态, 探讨竞争对大型溞雄体产生及休眠卵形成的影响, 为水产养殖中持续快速大规模培养枝角类饲料提供理论参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

大型溞与老年低额溞种采自安徽淮河水域。经分离鉴定后, 在实验室 20°C 智能光照培养箱中暂养半年以上。用煮沸的过滤池塘水做培养液。

食物为用水生 4 号培养基养成的斜生栅藻 (*Scenedesmus obliquus* Kütz), 在 25°C 人工气候箱中充气培养。

### 1.2 实验方法

实验分别在 20°C、25°C 智能光照培养箱中进行, 光照时间为 L:D = 12:12, 光照强度为 8000 lx。食物密度为  $5 \times 10^5$  cells ml<sup>-1</sup>。实验在 250 ml 烧杯中进行, 培养体积为 200ml。每个烧杯中放入 10 只幼溞 (出生后不超过 12h), 大型溞和老年低额溞的新生幼溞分别来自于同一母溞。共设 3 个混合培养组, 即 B 组 (7 个大型溞 + 3 个老年低额溞)、C 组 (5 个大型溞 + 5 个老年低额溞) 和 D 组 (3 个大型溞 + 7 个老年低额溞); 另设两个单种培养对照组, 即 A 组 (10 个大型溞 + 0 个老年低额溞) 和 E 组 (0 个大型溞 + 10 个老年低额溞), 每组设 3 个重复。实验期间, 每天更换培养液, 每 2d 记录大型溞与老年低额溞的种群密度及大型溞的雄体数和卵鞍数。计算大型溞与老年低额溞的首次抱卵时间和首次产幼溞时间, 在体视显微镜下检查卵鞍内是否含有休眠卵及休眠卵个数。

### 1.3 瞬时增长率

按照下列公式计算大型溞与老年低额溞首次产幼溞后的瞬时增长率<sup>[14]</sup>:

$$r = (\ln N_t - \ln N_0) / t$$

式中,  $N_0$  为实验开始时的密度,  $N_t$  为首次产幼溞后的密度,  $t$  为自实验开始至溞类首次产幼溞后的时间。

## 2 结果

### 2.1 大型溞和老年低额溞的生长发育与种群动态

在单种培养下, 20°C 和 25°C 老年低额溞的种群密度均明显大于大型溞 (图 1), 但在混合培养下当大型溞种群密度接近或超过 250 ind. (200ml)<sup>-1</sup> 时, 老年低额溞的种群密度呈急剧下降的趋势, 直至实验结束 25 天后几乎全部死亡 (图 2)。25°C 下大型溞和老年低额溞的种群密度之间存在极显著的负相关性 (C 组:  $r = -0.508, n = 30, P < 0.01$ ; D 组:  $r = -0.483, n = 30, P < 0.01$ ) (图 3)。20°C 和 25°C 下, 大型溞最大种群密度分别为 535 ind. (200ml)<sup>-1</sup> (2.7 ind. ml<sup>-1</sup>) 和 633 ind. (200ml)<sup>-1</sup> (3.2 ind. ml<sup>-1</sup>), 分别出现在单种培养下的 23 d 和混合培养 D 组的 21 d; 老年低额溞最大种群密度分别为 1240 ind. (200ml)<sup>-1</sup> (6.2 ind. ml<sup>-1</sup>) 和 1081 ind. (200ml)<sup>-1</sup> (5.4 ind. ml<sup>-1</sup>), 分别出现在单种培养下的 19 d 和 21 d (表 1)。

观察发现,在单种培养下,大型蚤首次抱卵数量较多,之后随着种群密度的增加,投入的母蚤抱卵量急剧减少甚至不抱卵。

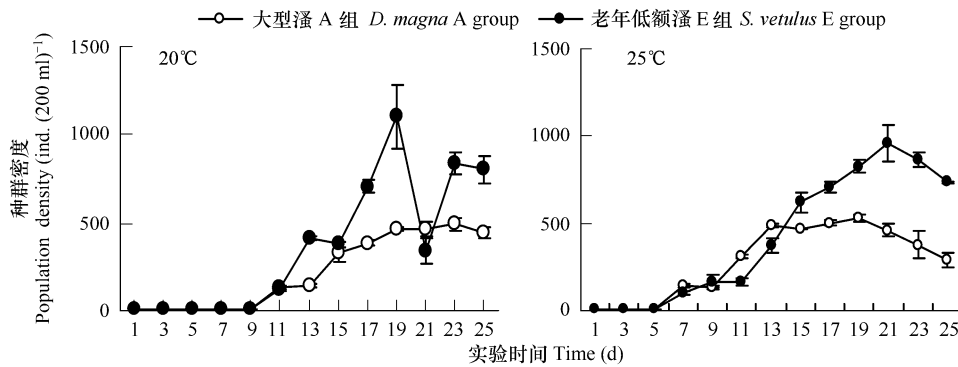


图1 单种培养条件下大型蚤与老年低额蚤的种群密度动态

Fig. 1 The dynamics of population density of *D. magna* and *S. vetulus* under isolated cultures

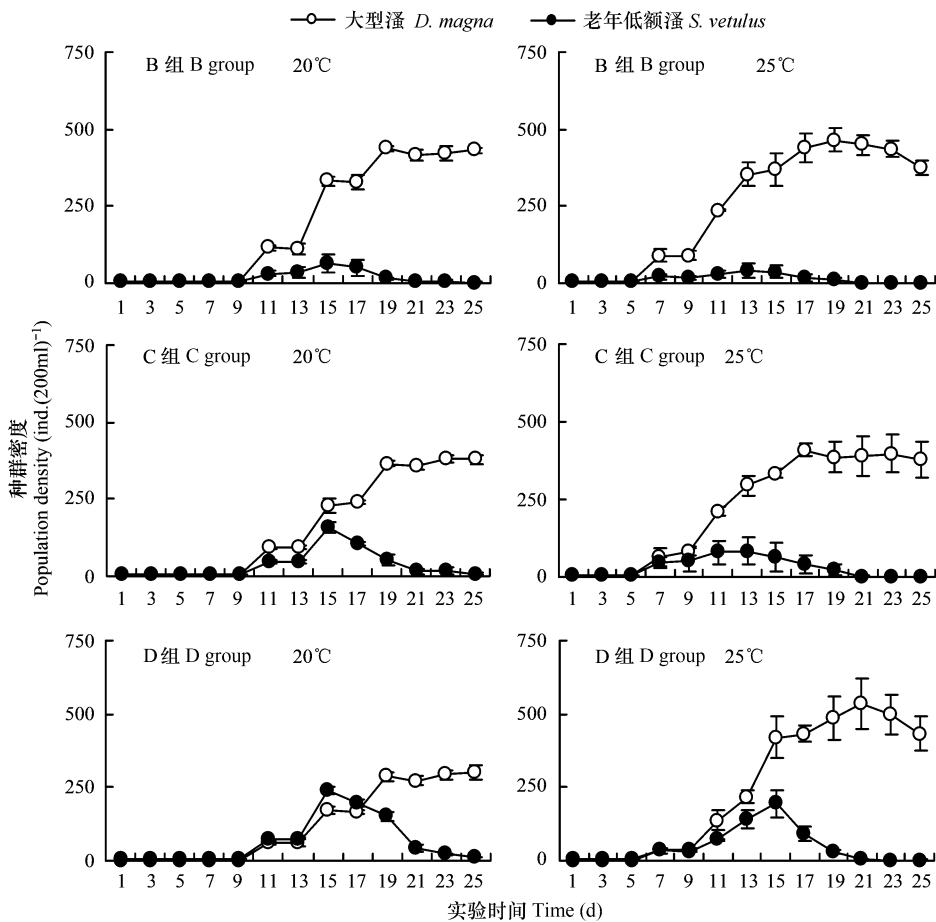


图2 混合培养条件下大型蚤与老年低额蚤的种群密度动态

Fig. 2 The dynamics of population density of *D. magna* and *S. vetulus* under mixed cultures

在 20°C 和 25°C 下,大型蚤单种培养的最大种群密度与混合培养的差异较小,而老年低额蚤在单种培养下的最大种群密度分别是混合培养下的 4.9 ~ 14.6 倍和 4.4 ~ 17.4 倍。在相同的温度下,无论是单种培养还是混合培养,大型蚤与老年低额蚤首次抱卵时间和产幼蚤时间呈现一致性。20°C 和 25°C 大型蚤与老年低额蚤

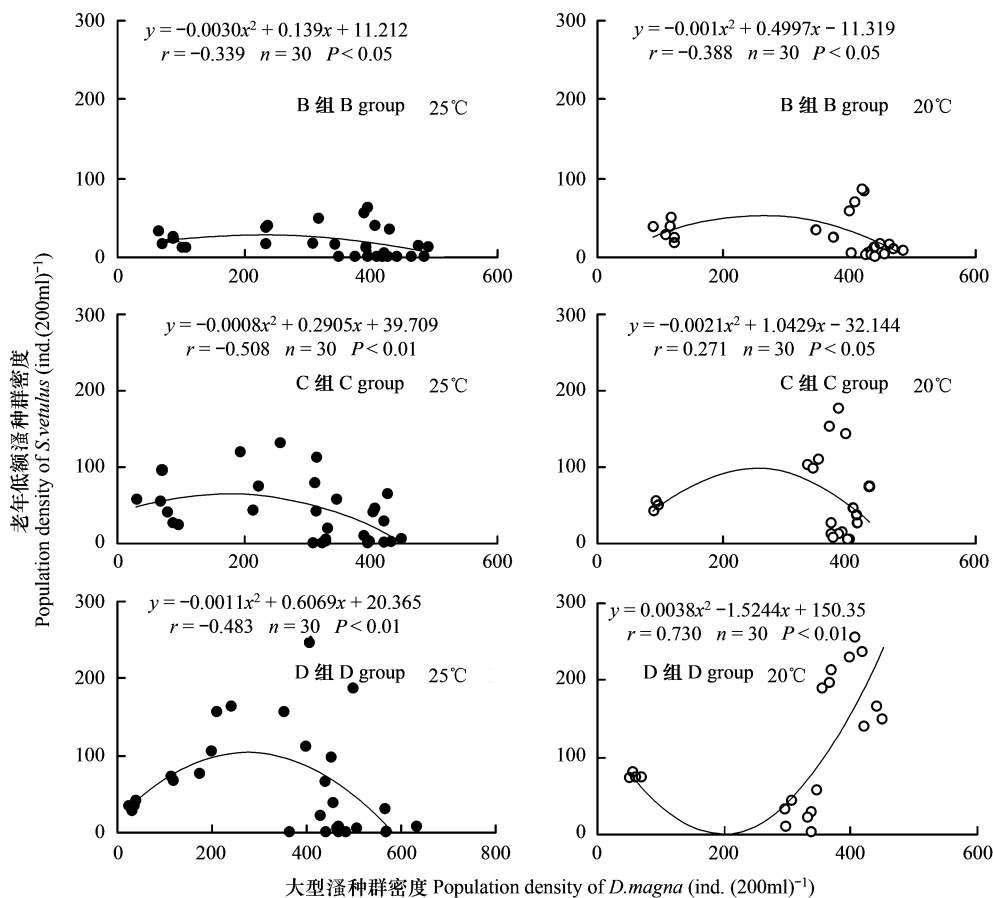


图3 混合培养下大型蚤与老年低额蚤种群密度的相关性

Fig. 3 Relationship between the population density of *D. magna* and *S. vetulus* under mixed cultures

的首次抱卵时间分别约为7 d和4 d,首次产幼蚤时间分别约为10 d和6 d(表1)。25°C下大型蚤在混合培养D组中首次抱卵体长均大于其它培养条件(表1)。

首次产幼蚤后,20°C和25°C下大型蚤的种群增长率均大于老年低额蚤,且20°C混合培养组的种群增长率均大于单种培养组(图4)。首次产幼蚤后,大型蚤( $0.46 \text{ d}^{-1}$ )和老年低额蚤( $0.40 \text{ d}^{-1}$ )的最大种群增长率均出现在25°C的单种培养组(图4)。

### 3.2 温度和种间竞争对大型蚤两性生殖的影响

观察发现,大型蚤在所有实验组中均产生雄体。大型蚤最大雄体密度( $106 \text{ ind. (200ml)}^{-1}$ )和最大雄体比例(36.8%)均出现在20°C、单种培养下的第15天,且在20°C、单种培养下大型蚤首次产幼蚤时即出现雄体(图5,表1)。

25°C大型蚤在混合培养的B组和C组首次产幼蚤时出现雄体,且雄体在混合培养B组的比例可达28.2%(图5)。20°C大型蚤仅在单种培养下产生6个卵鞍,其中空卵鞍占83.3%。25°C大型蚤在单种培养时未产生卵鞍,而在混合培养下总共产生66个卵鞍(其中B组18个;C组45个;D组3个),其中空卵鞍占51.5%(图6)。

## 4 讨论

### 4.1 温度和竞争对大型蚤和老年低额蚤种群动态的影响

大型枝角类(如*Daphnia*)对小型枝角类和轮虫种群动态的竞争抑制已有较多的报道<sup>[10~13,15~17]</sup>。*Daphnia*对小型枝角类和轮虫种群动态的竞争主要由两个方面的原因引起,即干扰竞争和资源竞争。前者是大型枝角

表 1 大型溞和老年低额溞种群参数的比较

Table 1 Comparison on population parameters of *D. magna* and *S. vetulus* under isolated and mixed cultures at two temperatures

项目 Item	20℃									25℃																				
	A			B			C			D			E			A			B			C			D			E		
	大 D	大 D	老 S	大 D	老 S	大 D	老 S	老 S	大 D	大 D	老 S	大 D	老 S	老 S	大 D	大 D	老 S	大 D	老 S	老 S	大 D	大 D	老 S	大 D	老 S	老 S				
培养时间 Culture time (d)	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25			
首次抱卵时间 Mature time (d)	7	7	7	7	7	7	7	7	7	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4			
首次产幼溞时间 First reproduction time (d)	10	10	10	10	10	10	10	10	10	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6			
雄体首次出现时间 First appearance time in male (d)	10	10	-	23	-	23	-	-	-	11	7	-	7	-	15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
卵鞍数 No. ephippia (ind.)	6	0	-	0	-	0	-	-	-	0	18	-	45	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
首次抱卵鞍时间 First appearance time of ephippium (d)	18										19		19		18															
最大种群密度 Maximal population density (ind. (200ml) <sup>-1</sup> )	535	487	85	432	177	450	254	1240	548	495	62	451	130	633	245	1081														
首次抱卵的体长 Body length at first reproduction (mm)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.51 ± 0.38	2.56 ± 0.17	1.60 ± 0.19	2.57 ± 0.33	1.53 ± 0.16	2.61 ± 0.16	1.56 ± 0.11	1.60 ± 0.20													

“-”表示无数据 show no data

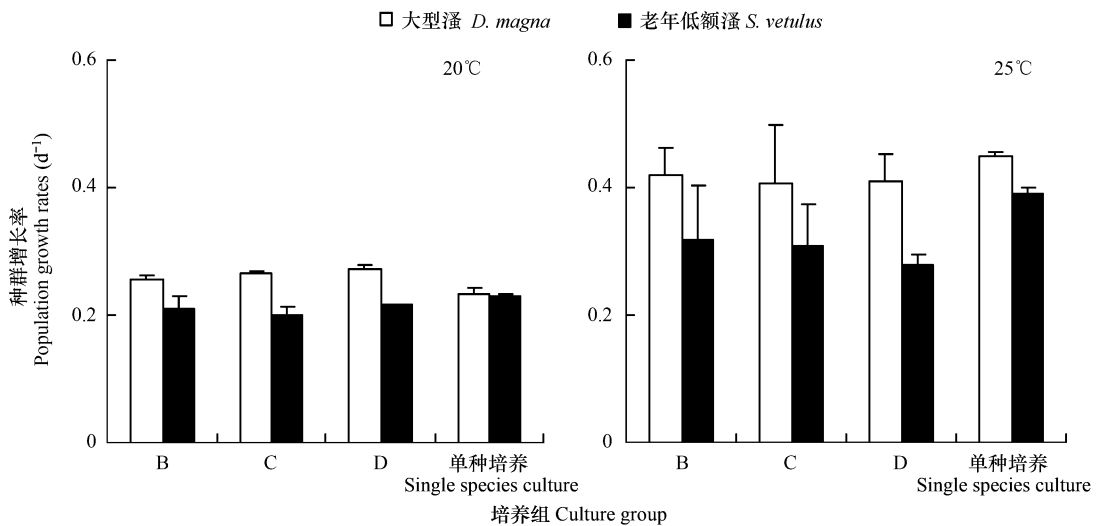


图 4 首次产幼溞后大型溞与老年低额溞的种群增长率

Fig. 4 Population growth rates of *D. magna* and *S. vetulus* at two temperatures at first reproduction

A vertical bar shows one standard deviation

类胸肢运动时易损伤小型枝角类和轮虫,甚至引起它们死亡<sup>[15,16]</sup>。当大型枝角类(如 *Daphnia*)的种群密度较高时,干扰竞争的影响就更加明显<sup>[17]</sup>;而后者是大型枝角类在资源匮乏(如食物不足)时能够获得更多的资源,处于竞争优势。另外,一些研究表明:在条件适宜时(如食物条件较好、无捕食压力),枝角类能够在种间竞争的情况下共存<sup>[11,12]</sup>,群体蓝藻和捕食是干扰枝角类种间竞争的重要因素。高密度的群体或丝状蓝藻能够抑制大型 *Daphnia* 的生长发育、促进小型枝角类的种群增长,而低密度的蓝藻或蓝藻缺乏时大型 *Daphnia*

明显比小型枝角类具有竞争优势<sup>[11,12]</sup>。另有报道,在竞争状态下,一种枝角类能够促进另一种枝角类的种群增长<sup>[13]</sup>。

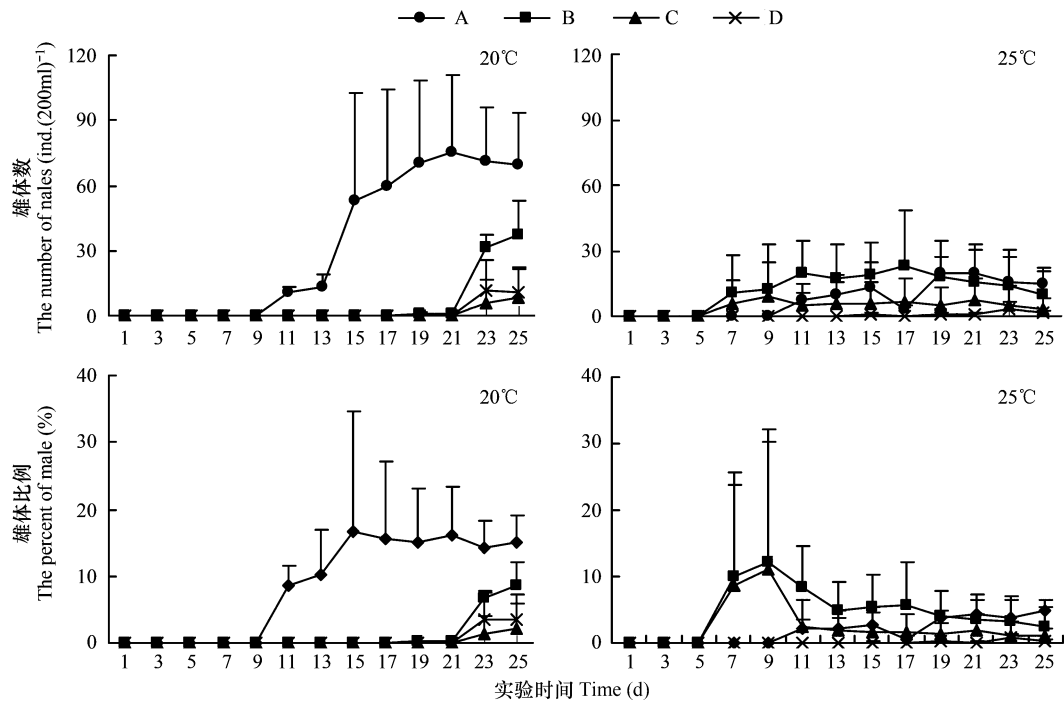


图5 大型溞的雄体密度和比例

Fig. 5 The density and percent of males of *D. magna*

A vertical bar shows one standard deviation

本实验中,大型溞成熟个体的体长(约为 2.20 ~ 6.00mm)大于老年低额溞(1.23 ~ 1.87mm)。尽管在单种培养下,20°C 和 25°C 老年低额溞的种群密度均明显大于大型溞。但在混合培养下当大型溞种群密度接近或超过 250 ind. (200ml)<sup>-1</sup>时,老年低额溞的种群密度呈急剧下降的趋势,甚至消失(图 2,图 5),且 25°C 时两者之间存在极显著的负相关性(C 组: $r = -0.508, n = 30, P < 0.01$ ; D 组: $r = -0.483, n = 30, P < 0.01$ )。观察还发现,随着种群密度的增大,大型溞单种培养和混合培养组中食物浓度颜色变浅的时间均明显短于老年低额溞单种培养组,可以推测大型溞的滤食率大于老年低额溞。另外,本文也验证了老年低额溞具仰卧习性,常贴烧杯底壁和侧壁运动,易受沉积在烧杯底壁的代谢废物和大型溞机械干扰的影响,也加剧了老年低额溞幼体的死亡<sup>[8]</sup>。因此,在有限的食物资源下,混合培养时大型溞比老年低额溞具有明显的竞争优势,本研究结果与上述报道相一致<sup>[10,15~17]</sup>。

Burns 对 9 种不同大小的 *Daphnia* 研究发现,在高种群密度下由同种个体(conspecifics)释放的化学物质能够调节 *Daphnia* 的种群动态;当大型 *Daphnia* 种类在高种群密度下与小型种类共存时,这些化学物质可以使大型 *Daphnia* 种类获得竞争优势<sup>[18]</sup>。本实验中,在竞争状态下大型溞释放的化学物质是否抑制了老年低额溞的生长生殖,其作用机理有待于进一步的研究。

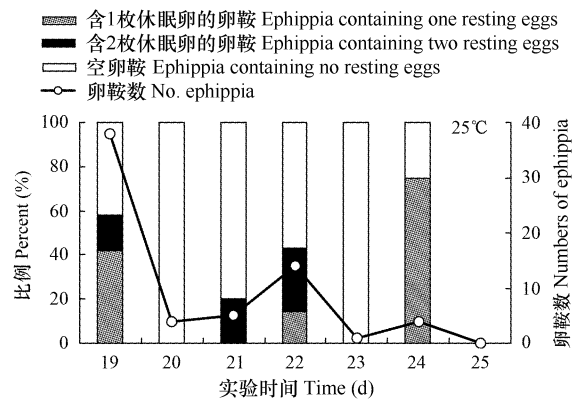


图6 25°C下大型溞卵鞍数量及比例

Fig. 6 The number and percent of the ephippia of *D. magna* at 25°C

#### 4.2 温度、种群密度和竞争对大型蚤两性生殖的影响

除自身的遗传因素外,枝角类卵鞍或休眠卵的形成不仅与食物、温度、种群密度、代谢物的积累及光照密切相关<sup>[2,19]</sup>,还受其种内和种间竞争的影响。

有关拥挤和代谢物(或拥挤水)对 *Daphnia* 生长与生殖的影响已有较多的报道<sup>[2,5,20-22]</sup>,但其作用机制还存在一定的差异。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<sup>[20]</sup>。Ban 却认为由拥挤造成的蚤状蚤摄食率下降原因直接取决于邻近蚤状蚤的数量,而不是单位体积内蚤状蚤的密度及其代谢物<sup>[21]</sup>。同种或同属的拥挤水对僧帽蚤(*Daphnia cucullata*)和蚤状蚤的生长发育和卵鞍的形成都产生了较大的影响<sup>[22]</sup>。但 Carvalho and Hughes 曾报道,大型蚤卵鞍的形成与蚤体间增大的碰撞率(encounter rate)密切相关,而与其代谢物的积累无关<sup>[2]</sup>。在充足的食物条件下,透明蚤<sup>[20]</sup>、蚤状蚤<sup>[23]</sup>和大型蚤<sup>[2]</sup>发生拥挤时的种群密度值分别为  $\geq 150 \text{ ind. l}^{-1}$  ( $0.15 \text{ ind. ml}^{-1}$ )  $\geq 270 \text{ ind. l}^{-1}$  ( $0.27 \text{ ind. ml}^{-1}$ ) 和  $< 0.3 \text{ ind. ml}^{-1}$ 。在本实验的不同组合中,大型蚤最大种群密度约为  $2.2 \sim 3.2 \text{ ind. ml}^{-1}$ (表 1)。由此可见,其拥挤环境是十分恶劣的,这必将对大型蚤的雄体产生和卵鞍形成产生影响,其作用机制有待于进一步探讨。

Hobaek 和 Larsson 曾报道,大型蚤的雄体产生和卵鞍形成是由不同的环境因子独立控制的<sup>[5]</sup>。本实验中,在单种培养下,20℃ 大型蚤在首次产幼蚤即出现比例较高的雄体,并产生少量的卵鞍;而 25℃ 大型蚤产生的雄体密度较小,且没有出现卵鞍。在混合培养下,20℃ 大型蚤雄体出现的时间较晚、密度较小,且没有形成卵鞍;而在 25℃ 时混合培养的 B 和 C 组在首次产幼蚤时即出现比例较高的雄体(图 4),并产生较多的卵鞍。这说明较低的温度(20℃)和种间竞争刺激了大型蚤雄体的产生和卵鞍的形成,且高密度的雄体有助于促使孤雌生殖雌体向两性生殖雌体(sexual female)的转化。Innes 也报道过雄体的存在及其高密度刺激了蚤状蚤两性生殖雌体的产生<sup>[24]</sup>。

通常,蚤属种类在雄体与两性生殖雌体交配后即行受精,两性生殖雌体排出 1 个或 2 个受精卵进入卵鞍内,即形成休眠卵<sup>[25]</sup>。而尚未交配受精的两性生殖雌体蜕皮后产下的即为空卵鞍。Keller 和 Spaak 在 Greifensee 湖中检查到约 80% 的卵鞍为空卵鞍,认为其原因可能是两性生殖雌体与雄体没有交配受精,或者受精不成功或胚胎退化<sup>[26]</sup>。Winsor 和 Innes 发现雄体和两性生殖雌体的交配一方面可以通过随机的接触实现,另一方面还可以通过化学信号避免与同克隆雌体进行近亲交配(inbreeding)<sup>[25]</sup>。本实验中,25℃ 所产生的空卵鞍数占卵鞍数的比例为 51.5%,说明大型蚤两性生殖雌体与雄体的交配受精成功率较低。这可能与使用的实验蚤及产生的后代均为来自同一母蚤的同克隆群有关。

#### References:

- [ 1 ] Jiang X Z, Du N S. Fauna sinica: Crustacean, freshwater cladocera. Beijing: Science Press, 1979. 24—54.
- [ 2 ] 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.
- [ 3 ] Korpelainen H. The effects of temperature and photoperiod on life history parameters of *Daphnia magna* (Crustacea, Cladocera). Freshwater Biology, 1986, 16: 615—620.
- [ 4 ] Barker D M, Hebert P D N. The role of density in sex determination in *Daphnia magna* (Crustacean, Cladocera). Freshwater Biology, 1990, 23: 373—377.
- [ 5 ] Hobaek A, Larsson P. Sex determination in *Daphnia magna*. Ecology, 1990, 71(6): 2255—2268.
- [ 6 ] 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.
- [ 7 ] Qian Y X, Lu K H, Zhang X Q. Effects of Food and Temperature on the population dynamics of *Simocephalus vetulus*. Journal of Zhejiang Ocean University(Natural Science), 2001, 20(3): 209—212.
- [ 8 ] Deng D G, Jin Y, Liu M, Yuan L X. Effect of temperature and food concentration on the growth and reproduction of *Simocephalus vetulus*. Acta Hydrobiologica Sinica, 2006, 30(3): 298—303.

- [ 9 ] Deng D G, Meng Q, Yin S T, Feng N S, Xiao Q Q. Effect of temperature and food concentration on population dynamic and sexual reproduction of *Daphnia magna*. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(9): 4268—4276.
- [ 10 ] Matveev V F. Effect of competition on the demography of planktonic cladocerans- *Daphnia* and *Diaphanosoma*. *Oecologia*, 1987, 74: 468—477.
- [ 11 ] Fei Z C, Xie P, Qin B Q. Different competitive outcomes among four species of cladocerans under different alga combinations of colonial *Microcystis* spp. and green alga *Scenedesmus obliquus*. *Hydrobiologia*, 2007, 581: 209—215.
- [ 12 ] Kurmayer R. Competitive ability of *Daphnia* under dominance of non-toxic filamentous cyanobacteria. *Hydrobiologia*, 2001, 442: 279—289.
- [ 13 ] Nandini S, Enríquez-García C, Sarma S S S. A laboratory study on the demography and competition of three species of littoral cladocerans from Lake Huetzalin, Xochimilco, Mexico. *Aquatic Ecology*, 2007, 41(4): 547—556.
- [ 14 ] 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.
- [ 15 ] Burns C W, Gilbert J J. Effect of daphnid size and density on interference between *Daphnia* and *Keratella cochlearis*. *Limnology & Oceanography*, 1986, 31: 848—858.
- [ 16 ] Gilbert J J. Suppression of rotifer populations by *Daphnia*: a review of the evidence, the mechanisms and the effects on zooplankton community structure. *Limnology & Oceanography*, 1988, 33: 1286—1303.
- [ 17 ] Fradkin S C. Effects of interference and exploitative competition from large-bodied cladocerans on rotifer community structure. *Hydrobiologia*, 1995, 313/314: 387—393.
- [ 18 ] Burns C W. Crowding-induced changes in growth, reproduction and morphology of *Daphnia*. *Freshwater Biology*, 2000, 43: 19—29.
- [ 19 ] Meng Q, Deng D G. Advances on the production and hatching of resting eggs of cladoceran. *Chinese journal of zoology*, 2008, 43(3): 154—160.
- [ 20 ] Burns C W. Effects of crowding and different food levels on growth and reproductive investment of *Daphnia*. *Oecologia*, 1995, 101: 234—244.
- [ 21 ] 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.
- [ 22 ] Lüring M, Roozen F. Response of *Daphnia* to substances released from crowded congeners and conspecifics. *Journal of Plankton Research*, 2003, 23(8): 967—978.
- [ 23 ] Helgen J C. Feeding rate inhibition in crowded *Daphnia pulex*. *Hydrobiologia*, 1987, 154: 113—119.
- [ 24 ] Innes D J. Sexual reproduction of *Daphnia pulex* in a temporary habitat. *Oecologia*, 1997, 111: 53—60.
- [ 25 ] Winsor G L, Innes D J. Sexual reproduction in *Daphnia pulex* (Crustacea: Cladocera): observations on male mating behavior and avoidance of inbreeding. *Freshwater Biology*, 2002, 47: 441—450.
- [ 26 ] Keller B, Spaak P. Nonrandom sexual reproduction and diapausing egg production in a *Daphnia* hybrid species complex. *Limnology & Oceanography*, 2004, 49(4): 1393—1400.

#### 参考文献:

- [ 1 ] 蒋燮治, 堵南山. 中国动物志·淡水枝角类. 北京: 科学出版社, 1979. 24~54.
- [ 6 ] 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.
- [ 7 ] 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.
- [ 8 ] 邓道贵, 靳英, 柳明, 原丽霞. 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.
- [ 9 ] 邓道贵, 孟琼, 殷四涛, 封妮莎, 肖琴琴. 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. *生态学报*, 2008, 28(9): 4268~4276.
- [ 18 ] 孟琼, 邓道贵. 枝角类休眠卵形成和萌发的研究进展. *动物学杂志*, 2008, 43(3): 154~160.