

DOI: 10.5846/stxb201311242802

谢萍, 席贻龙, 温新利, 周俊, 李瑶, 牛翔翔, 王爱民, 王金霞. 两湖泊轮虫群落结构的时空动态对水体氮磷含量及“下行效应”的响应. 生态学报, 2015, 35(14): 4763-4776.

Xie P, Xi Y L, Wen X L, Zhou J, Li Y, Niu X X, Wang A M, Wang J X. Responses of the spatio-temporal dynamics of rotifer community structure to the concentrations of N and P, and the effect of top-down in two lakes. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(14): 4763-4776.

两湖泊轮虫群落结构的时空动态对水体氮磷含量及“下行效应”的响应

谢 萍, 席贻龙*, 温新利, 周 俊, 李 瑶, 牛翔翔, 王爱民, 王金霞

安徽师范大学生命科学学院, 重要生物资源的保护和利用安徽省重点实验室, 芜湖 241000

摘要:为探讨氮和磷、“上行效应”和“下行效应”在轮虫群落结构时空变动调控中的相对重要性,于 2011 年 7 月至 2012 年 6 月每月两次采集了芜湖市九莲塘和汀棠湖中的轮虫样品,利用相关分析法和典范对应分析法(CCA)分析了轮虫群落结构的时空变动与水体理化因子及其潜在捕食者密度间的关系。卡尔森营养状态指数表明,两湖均处在富营养化初期。除了总氮和硝态氮的年均浓度、晶囊轮虫(*Asplanchna*)和剑水蚤(*Cyclopoidea*)无节幼体的年均密度存在显著差异外($P < 0.05$),两湖泊的其他水环境因子间并未表现出明显的差异($P > 0.05$)。实验室鉴定发现九莲塘中共有轮虫 48 种,隶属于 15 科 21 属;汀棠湖中共有轮虫 55 种,隶属于 15 科 24 属。两湖泊中,疣毛轮虫(*Synchaeta*)、臂尾轮虫(*Brachionus*)和异尾轮虫(*Trichocerca*)均是主要轮虫类群,而密度优势种分别有 7 种和 4 种。相关分析结果显示, P 含量与九莲塘轮虫群落的均匀度和物种多样性指数间均呈现显著的负相关($P < 0.05$),而 N 含量却与汀棠湖轮虫群落的物种多样性指数呈现显著的正相关($P < 0.05$);两湖泊中的轮虫物种多样性指数均与水体中的 TN:TP(质量比)间呈现显著的正相关($P < 0.05$)。CCA 分析结果显示,九莲塘中桡足类和其无节幼体密度显著高于其他采样批次时的轮虫群落聚成 I 类,汀棠湖中晶囊轮虫密度显著高于其他批次时的轮虫群落聚成 II 类,而其他的轮虫潜在捕食者密度很低或未出现时的轮虫群落聚成 III 类。研究结果表明,湖泊中的 TN:TP(质量比)可能是反映 N 和 P 含量对轮虫群落物种多样性影响程度的较为合适的指标。当水体中的轮虫潜在捕食者密度较高时,两湖泊轮虫群落结构的变动均主要取决于“下行效应”;而当轮虫潜在捕食者密度很低时,“上行效应”可能是调控两湖泊轮虫群落结构变动的主要因素。

关键词:轮虫;群落结构;时空变动;氮磷含量;“下行效应”

Responses of the spatio-temporal dynamics of rotifer community structure to the concentrations of N and P, and the effect of top-down in two lakes

XIE Ping, XI Yilong*, WEN Xinli, ZHOU Jun, LI Yao, NIU Xiangxiang, WANG Aimin, WANG Jinxia

College of Life Sciences, Anhui Normal University; Provincial Laboratory of Conservation and Utilization of Biological Resource in Anhui, Wuhu 241000, China

Abstract: The view of relative importance of the roles of N and P concentrations, and the effects of ‘bottom-up’ and ‘top-down’ in regulating the spatio-temporal dynamics of rotifer community structure has been debated. In order to investigate their relative importance in controlling rotifer community structure in subtropical shallow lakes, the rotifers in two subtropical lakes, Lake Jiuliantang and Lake Tingtang located in Wuhu city, Anhui Province, were collected twice monthly from July 2011 to June 2012, and the relationships between the species richness, species diversity as well as evenness index of rotifer community in each lake, and the concentrations of N and P, as well as the densities of potential predators of

基金项目:国家自然科学基金项目(31170395);安徽省自然科学基金项目(1208085QC59)

收稿日期:2013-11-24; **网络出版日期:**2014-09-09

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ylx1965@126.com

rotifers were analyzed, respectively. Carlson trophic state index of Lake Jiuliantang and Lake Tingtang was 60.77 and 62.21, respectively, and both lakes could be characterized as slightly eutrophic. In all the environmental factors, only the annual average concentrations of TN and NO_3^- , and the annual average densities of the rotifer *Asplanchna*, the Cyclopoidea and its nauplius were significantly different between the two lakes ($P < 0.05$). A total of 48 rotifer species belonging to 15 families and 21 genera in Lake Jiuliantang, and 55 rotifer species belonging to 15 families and 24 genera in Lake Tingtang were identified, of which *Synchaeta*, *Brachionus* and *Trichocerca* accounted for the most proportion of the rotifer species numbers in both lakes. The dominant species in density contained 7 species and 4 species in Lake Jiuliantang and Lake Tingtang, respectively. In Lake Jiuliantang, the densities of Cyclopoidea and its nauplius were higher in July, August, early September, November 2011 and April 2012 than in the other months ($P < 0.05$). In Lake Tingtang, the densities of *Asplanchna* were higher in July, August, September, November 2011 and May 2012 than in the other months ($P < 0.05$). The analysis of Pearson moment correlation showed the P concentration was negatively correlated with both the species diversity index and evenness index of rotifer community in Lake Jiuliantang ($P < 0.05$), while the N concentration was positively correlated with the species diversity index of rotifer community in Lake Tingtang ($P < 0.05$). In addition, the mass ratio of TN:TP showed positive relations with species diversity index in both lakes ($P < 0.05$). Canonical correspondence analysis (CCA) indicated that both lakes exhibited a high degree similarity in rotifer communities and could be clustered as 'type I and II' when the densities of potential predators of rotifers, such as Cyclopoidea and its nauplius, and *Asplanchna*, were respectively high. The other rotifer communities in both lakes were assembled together as 'type III'. All these findings suggested that the parameter of TN:TP (mass ratio) could be more suitable than single factor of N or P for reflecting the effects of N and P on the species diversity dynamics of the rotifer community structure. The spatio-temporal dynamics of rotifer community structure depended mainly on the effect of 'top-down' when the density of potential predators of rotifers were high, and the effect of 'bottom-up' were the most important factor in regulating the rotifer community structure when few potential predators of rotifers occurred in both slightly eutrophic lakes.

Key Words: rotifers; community structure; spatio-temporal dynamics; N and P concentrations; 'top-down' effect

轮虫是一类小型多细胞水生浮游动物,体长一般在 50 — 2000 μm 之间,具有繁殖快、分布广等特点。所有的轮虫可分成尾盘类(Seisonidea)、单巢类(Monogononta)和蛭态类(Bdelloidea)等三大类群;其中,单巢类的种类最多,约有 1500 余种^[1]。同其他类型的浮游动物相比,湖泊中的轮虫通常在种类数和多度上都占有优势^[2-4],且单巢类轮虫对污染物的胁迫^[5]和水体营养状态^[6-8]等非常敏感。因此,在研究生物与环境、生物群落与水体营养水平关系中,轮虫具有得天独厚的优势^[9-10]。

营养水平是水生态系统最重要的特征之一^[11],与水体中轮虫群落的物种组成、总密度、物种丰富度和物种多样性的关系密切^[12]。总体上,湖泊营养水平越接近,其中的轮虫群落结构越相似^[13]。在众多影响湖泊富营养化程度的水环境因子中,N 和 P 的含量是两个最重要的生态因子;但有关这两种水环境因子对轮虫群落物种多样性影响的研究结论存在分歧。一种观点认为,P 含量是决定湖泊富营养化程度的关键性因子,且与水体中轮虫群落的物种多样性呈负相关趋势^[14]。而另一种观点则认为,随着湖泊中 N 含量的增加,轮虫的物种多样性随之降低;在空间尺度上,这个规律在 N 含量存在着显著差异的亚热带湖泊间表现得尤为明显^[13]。然而,在时间尺度上,到底是 P 还是 N 更大地影响着亚热带湖泊中轮虫群落物种多样性的季节变动?类似的研究报道并不多见。

除了水体营养水平外,“下行效应”也在很大程度上影响着轮虫的群落结构。剑水蚤(*Cyclopoidea*)、透明薄皮蚤(*Leptodora kindtii*)和幽蚊(*Chaoborus*)幼虫是轮虫的主要无脊椎动物捕食者,晶囊轮虫(*Asplanchna*)和皱甲轮虫(*Ploesoma*)等肉食性轮虫是植食性轮虫的主要捕食者^[15-18]。这些捕食者的捕食效率与猎物轮虫的个体大小、背甲的坚硬程度、游泳速度、形成防御性结构以及种群增长的能力等生物学或生态学特征密切相关。

关^[17, 19-20]。由于捕食者对猎物轮虫的选择性捕食,因而当湖泊中出现了较多的轮虫潜在捕食者后,猎物轮虫的种类和数量将会受到很大影响,轮虫群落的物种多样性和均匀度等生态学指标也会随之受到影响。但与此同时,湖泊中轮虫种类和数量也会受到由食物资源引起的“上行效应”的影响。因此,当湖泊中出现了较多的轮虫捕食者后,到底是“上行效应”还是“下行效应”对轮虫群落结构的影响更大?此方面的问题值得研究。

九莲塘和汀棠湖均位于安徽省芜湖市(118.21 °E, 31.20 °N),属典型的亚热带浅水型、半封闭城市湖泊。两个湖泊均属于城市观赏性湖泊,人为放养的鱼类很少。为比较研究不同湖泊中轮虫群落结构的时空变动特点,作者于2011年7月—2012年6月对两湖泊中轮虫群落结构的周年动态及其与水环境因子以及其中的桡足类(包括其幼体)和晶囊轮虫之间的关系进行了研究,旨在探讨N和P、“上行效应”和“下行效应”对轮虫群落结构影响的相对重要性。

1 材料与方法

1.1 两湖泊的地理概况及采样站的设置

九莲塘和汀棠湖所处的芜湖市属典型的亚热带湿润季风气候。两湖泊均位于芜湖市中心,属城市公园观赏性湖泊,全年均未出现明显的蓝藻水华。九莲塘水域面积较小,约为0.10 km²;汀棠湖面积稍大,约为0.40 km²。

根据实验需要,分别在两湖中央各设置两个采样点。两湖泊所在位置及其采样点的设置如图1。

1.2 浮游动物样品的采集、鉴定与计数方法

2011年7月到2012年6月分别同步采集两湖泊中的浮游动物,每月采集两次。除了九莲塘12月份的样品由于用船原因只采集了一次外,全年总共采集了47个样品。

每次采样时,每个样点均采集2个平行样品,其中一个作为备份。定量样品系用2.5 L采水器自3个深度(0、0.5、1.0 m)分别采得的各2.5 L水样充分混合并经孔径为25 μm的浮游生物网过滤后,用4%的福尔马林溶液现场固定而得。实验室中沉淀48 h后,浓缩至30 mL。轮虫、枝角类、桡足类成体及无节幼体的计数均采用1 mL计数框,在OLYMPUS显微镜下全片计数,取3片计数的平均值作为浮游动物的密度,取两个样点的平均值作为每个湖泊每次样品中的浮游动物的密度。定性样品用25号浮游生物网拖捞获取。轮虫种类的鉴定参照王家楫^[21]和Koste^[22];枝角类和桡足类的鉴定参照黄祥飞和章宗涉^[23],枝角类鉴定至属,桡足类的成体鉴定到目。

1.3 水体相关理化因子的测定

浮游动物样品采集的同时,现场测定水温、水体透明度及水深,并同步采集3个深度(0、0.5、1.0 m)水样各2.5 L,混合后取1.5 L水带回实验室用于叶绿素a含量及水体pH值的测定。透明度的测定采用塞奇氏圆盘(Secch's disc)法,叶绿素a含量的测定采用丙酮萃取分光光度法^[24],水体pH值用PHS-2C型数显酸度计测定。

每月第2次采样时,同步另采1 L不同深度的混合水样用于测定总磷、磷酸盐、硝酸盐氮、总氮、氨氮含量等水质相关数据。除9月份样品因其他原因未完成测定外,其余每湖每月均测定1次上述5种氮磷含量;具体测定工作由芜湖市水环境监测中心完成。

1.4 数据的统计与分析

两湖泊卡尔森营养状态指数TSI及TSIc的计算方法参照Carlson法^[25]。

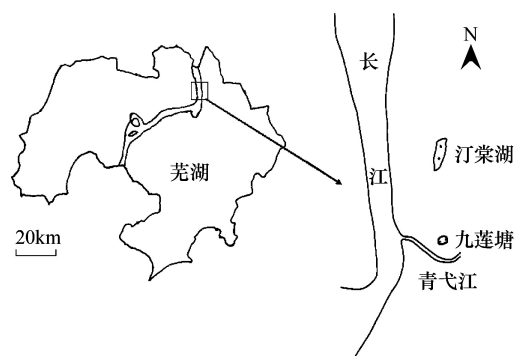


图1 九莲塘和汀棠湖采样点设置

Fig.1 Sampling sites located in Lake Jiuliangtang and Lake Tingtang

轮虫群落的物种优势度(Y)计算采用公式:

$$Y = \frac{N_i}{N} f_i$$

式中, N_i 为第 i 种的个体数, N 为样品中所有种类的个体数, f_i 为第 i 种的出现频率, $Y>0.02$ 为优势种^[26]。

轮虫群落的 Shannon-Wiener 物种多样性指数(H')和 Margalef 物种丰富度指数(D):

$$H' = - \sum_{i=1}^s \left(\frac{N_i}{N} \right) \log_2 \left(\frac{N_i}{N} \right)$$

$$D = (S - 1) / \ln N$$

Pielou 物种均匀度指数(J):

$$J = H' / \ln S$$

式中, N_i 为第 i 种的轮虫密度, N 为轮虫的总密度, S 为总物种数。

所有相关和回归分析均采用 SPSS 18.0 软件。利用 CANOCO 4.5 软件包对轮虫群落结构的时空动态与其对应的水环境因子进行典范对应分析(CCA),密度与轮虫群落的总密度之比大于 0.1%的轮虫物种和在预分析基础上筛选出的膨胀系数小于 20($VIF < 20$)的环境因子用于 CCA 分析;种类和环境关系的显著性采用蒙特卡罗拟合(Monte Carlo permutation test),拟合次数为 499 次,显著性水平为 $P < 0.05$ ^[27-28]。

2 结果与分析

2.1 两湖泊水体理化因子及枝角类和桡足类密度的周年动态

两湖泊水体的水温和叶绿素 a 浓度的周年动态非常明显;总体上均表现为冬季最低,夏季最高,春季和秋季次之。相关分析结果显示,两湖泊中的叶绿素 a 浓度均与水温间呈现极显著的正相关(九莲塘: $r_1 = 0.79$, $P < 0.01$;汀棠湖: $r_2 = 0.51$, $P < 0.01$)。水体 pH 值的变化范围均不大,基本上在 7.0—8.5 间波动(图 2)。

两湖泊水体中总磷和磷酸盐含量的变化趋势基本一致,冬季(2012 年 1、2 月份)最高,其余月份的含量均较低;总氮和硝酸盐氮含量也呈现出冬季含量较高,但与其他月份间并没有太大的差异(图 2)。除汀棠湖中的总氮和硝酸盐氮含量显著高于九莲塘外,其余水体理化因子、TN:TP(质量比)及 TSiC 的年均值均未呈现显著的差异(表 1;配对 t -检验, $P > 0.05$)。两湖泊年均综合营养状态指数分别是 60.77 和 62.21,根据蔡庆华^[25]对湖泊营养状态的划分标准,九莲塘和汀棠湖均处在富营养化初期阶段。

两湖泊中的枝角类均以秀体溞(*Diaphanosoma*)为主,但它们的密度很低(均低于 1.0 个/L),且在两湖泊间并未呈现显著差异(表 1);桡足类也均以剑水蚤为主。值得注意的是,九莲塘中,2011 年 7 月份、8 月份、9 月份第一次样品、11 月份及 2012 年 4 月份第一次样品中的剑水蚤及其无节幼体的密度均较高(对应样品编号:1—5、9、19),显著高于其他月份样品中的密度(图 3, $P < 0.05$)。汀棠湖中,2011 年 7—9 月份、11 月份及 2012 年 5 月份和 6 月份第一次样品中的晶囊轮虫密度(对应样品编号:24—29、32、44—46)均显著高于其他月份的样品(图 3, $P < 0.05$)。九莲塘中桡足类无节幼体的年均密度显著高于汀棠湖,而汀棠湖中晶囊轮虫的年均密度显著高于九莲塘(表 1,配对 t -检验, $P < 0.05$)。

2.2 两湖泊轮虫群落的种类组成及多样性指数

九莲塘 2 个采样点全年共发现轮虫 48 种,隶属于 15 科 21 属;其中疣毛轮属(*Synchaeta*)、臂尾轮属(*Brachionus*)和异尾轮属(*Trichocerca*)轮虫的种类数最多,分别为 7 种、6 种和 5 种,占总种类数的 14.6%、12.5%和 10.4%(表 2)。汀棠湖全年共鉴定轮虫 55 种,隶属于 15 科 24 属;其中疣毛轮属、臂尾轮属和异尾轮属出现的种类数也最多,分别为 7 种、7 种和 6 种,占总种类数的 12.7%、12.7%和 10.9%(表 2)。两湖泊的两采样点间所发现的轮虫种类数差异并不显著(配对 t -检验, $P > 0.05$)。两湖泊的轮虫种类中,共有种 42 种;九

莲塘中的特有种有 6 种,分别是镰状臂尾轮虫 (*B. falcatus*)、精致单趾轮虫 (*Monostyla elachis*)、团状聚花轮虫 (*Conochiloides hippocrepis*)、十指拟前翼轮虫 (*Proalinopsis staurus*)、嗜食箱轮虫 (*Cupelopagis vorax*) 和巨环旋轮虫 (*Philodina megalotrocha*);汀棠湖中的特有种共有 13 种,分别是尾突臂尾轮虫 (*B. caudatus*)、小三肢轮虫 (*Filinia minuta*)、刺盖异尾轮虫 (*T. capucina*)、一种皱甲轮虫 (*Ploesoma* sp.)、梨形单趾轮虫 (*M. pyriformis*)、叉角拟聚花轮虫 (*Conochiloides dossuarius*)、钝角狭甲轮虫 (*Colurella obtuse*)、盘状鞍甲轮虫 (*Lepadella patella*)、尖尾鞍甲轮虫 (*L. acuminata*)、竖琴须足轮虫 (*Euchlanis lyra*)、小巨头轮虫 (*Cephalodella exigna*)、一种晓柱轮虫 (*Cephalodella* sp.) 和一种旋轮虫 (*Philodina* sp.)。

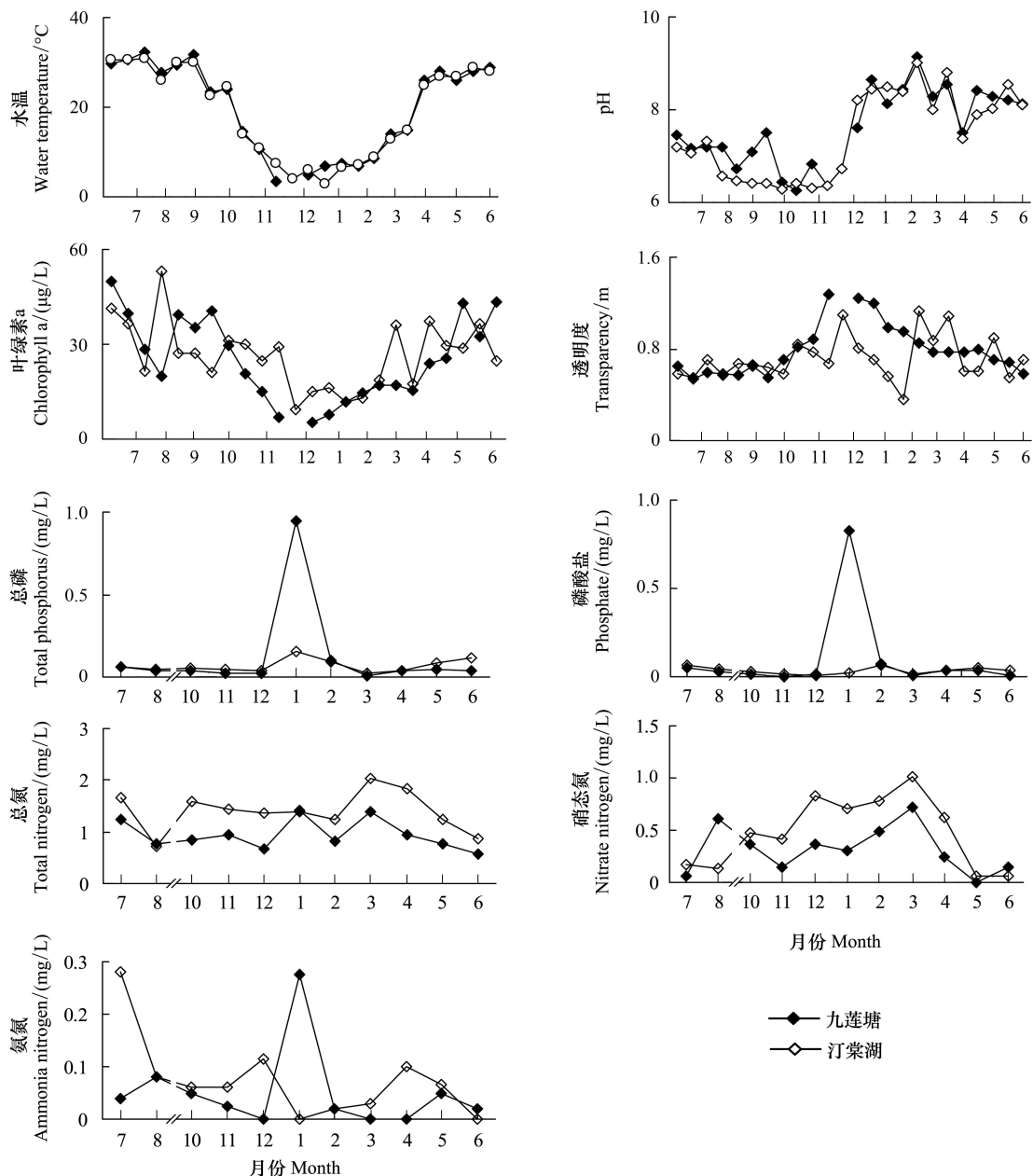


图2 九莲塘和汀棠湖水体理化因子的周年变化

Fig.2 Annual dynamics of physicochemical factors in Lake Jiulantang and Lake Tingtang

九莲塘轮虫群落的 Shannon-Wiener 多样性指数和 Margalef 多样性指数的年均值分别是 2.58 和 2.85。相关分析结果显示,物种数与总磷和磷酸盐含量间均呈显著的负相关关系,而与晶囊轮虫、剑水蚤及其无节幼体

密度间均呈显著的正相关关系;Shannon-Wiener 多样性指数与总磷、磷酸盐及总氮含量间均呈显著的负相关关系;均匀度指数与总磷、磷酸盐、总氮和氨氮等氮磷含量、剑水蚤及其无节幼体等轮虫的潜在捕食者密度间均呈现显著的负相关关系;Margalef 多样性指数与总磷、磷酸盐及氨氮含量间均呈显著的负相关关系。其他环境因子同上述 4 种参数间均未表现出显著的相关性(表 3)。

表 1 九莲塘和汀棠湖水体理化因子、卡尔森营养状态指数及轮虫的潜在竞争者和捕食者密度的年均值

Table 1 Annual average values of physico-chemical factors, TSIC and densities of potential competitors and predators of rotifers in Lake Jiuliantang and Lake Tingtang

环境变量 Environmental parameters	九莲塘 Lake Jiuliantang	汀棠 Lake Tingtang
水温 Water temperature (WT)/℃	19.93±9.91	19.05±10.00
叶绿素 a 含量 Chlorophyll a concentration (Chl-a con.)/(μg/L)	25.32±12.85	26.57±10.27
酸碱度 pH	7.63±0.79	7.45±0.91
透明度 Transparency (SD)/m	0.79±0.21	0.72±0.19
总磷 Total phosphorus (TP)/(mg/L)	0.12±0.26	0.07±0.04
磷酸盐 Phosphate (PO ₄ ³⁻)/(mg/L)	0.10±0.23	0.04±0.02
总氮 Total nitrogen (TN) (mg/L)	0.94±0.27 *	1.40±0.37 *
硝态氮 Nitrate nitrogen (NO ₃ ⁻ -N)/(mg/L)	0.31±0.21 *	0.48±0.32 *
氨氮 Ammonia nitrogen (NH ₄ ⁺ -N)/(mg/L)	0.05±0.07	0.07±0.07
TN:TP (质量比) (Mass ratio)	31.92±39.89	28.50±22.58
卡尔森营养状态指数 Carlson trophic state index (TSIC)	60.77±4.52	62.21±3.23
晶囊轮虫密度 Density of <i>Asplanchna</i> /(个/L)	1.10±1.68 *	10.80±16.89 *
枝角类密度 Density of Cladocera/(个/L)	0.48±0.73	0.10±0.17
剑水蚤密度 Density of Cyclopoidea/(个/L)	3.80±5.45	2.50±3.81
无节幼体密度 Density of nauplius/(个/L)	17.70±28.47 *	4.70±6.49 *

* P<0.05

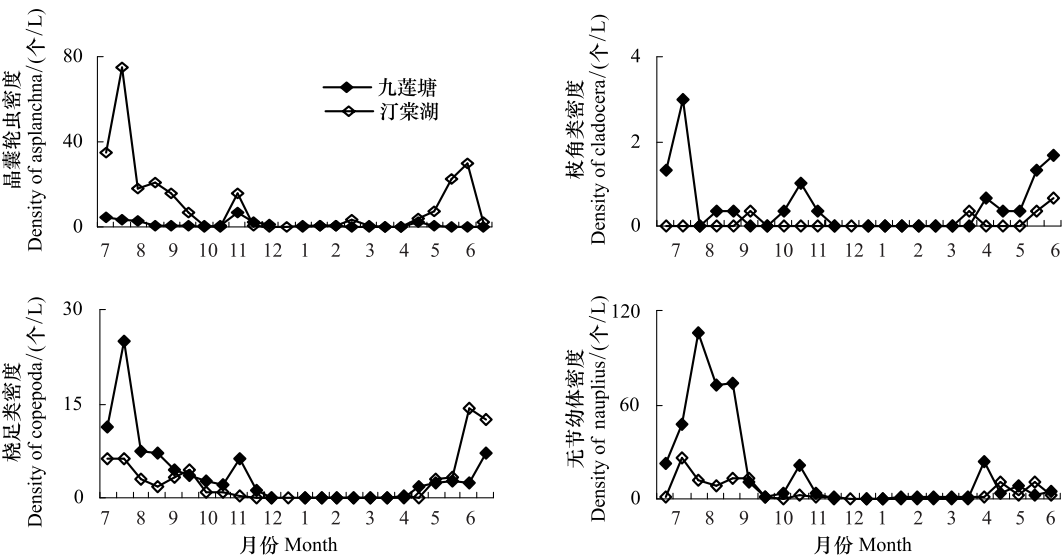


图 3 九莲塘和汀棠湖轮虫潜在竞争者和捕食者密度的周年变化

Fig.3 Annual dynamics of the densities of potential competitors and predators of rotifers in Lake Jiuliantang and Lake Tingtang

表 2 九莲塘和汀棠湖中轮虫的种类组成

Table 2 Species composition of rotifers in Lake Jiuliantang and Lake Tingtang

种类 Species	缩写 Abbre.	九莲塘 Lake Jiuliantang		汀棠湖 Lake Tingtang	
		样点 I Station I	样点 II Station II	样点 I Station I	样点 II Station II
臂尾轮科 Brachionidae					
萼花臂尾轮虫 <i>Brachionus calyciflorus</i>	<i>Bra cal</i>	+	+	+	+
裂足臂尾轮虫 <i>B. diversicornis</i>	<i>Bra div</i>	+	+	+	+
剪形臂尾轮虫 <i>B. forficula</i>	<i>Bra for</i>	+		+	+
尾突臂尾轮虫 <i>B. caudatus</i>	<i>Bra cau</i>			+	+
角突臂尾轮虫 <i>B. angularis</i>	<i>Bra ang</i>	+	+	+	+
壶状臂尾轮虫 <i>B.urceolaris</i>	<i>Bra urc</i>		+		+
臂尾轮虫 <i>B. falcatus</i>	<i>Bra fal</i>	+	+		
螺形龟甲轮虫 <i>Keratella cochlearis</i>	<i>Ker coc</i>	+	+	+	+
曲腿龟甲轮虫 <i>K. valga</i>	<i>Ker val</i>	+	+	+	+
矩形龟甲轮虫 <i>K. quadrata</i>	<i>Ker qua</i>	+	+	+	+
裂痕龟纹轮虫 <i>Anuraeopsis fissa</i>	<i>Anu fis</i>	+	+	+	+
舟形龟纹轮虫 <i>A. navicula</i>	<i>Anu nav</i>	+	+	+	+
唇形叶轮虫 <i>Notholca labis</i>	<i>Not lab</i>	+		+	
三肢轮科 Filiniidae					
长三肢轮虫 <i>Filinia longiseta</i>	<i>Fil log</i>	+	+	+	+
小三肢轮虫 <i>F. minuta</i>	<i>Fil min</i>			+	+
臂三肢轮虫 <i>F. brachiata</i>	<i>Fil bra</i>		+	+	
晶囊轮科 Asplanchnidae					
前节晶囊轮虫 <i>Asplanchna priodonta</i>	<i>Asp pri</i>		+	+	+
卜式晶囊轮虫 <i>A. brightwelli</i>	<i>Asp bri</i>	+	+	+	+
异尾轮科 Trichocercidae					
暗小异尾轮虫 <i>Trichocerca pusilla</i>	<i>Tri pus</i>	+	+	+	+
罗氏异尾轮虫 <i>T. rousseleti</i>	<i>Tri rou</i>		+	+	+
细异尾轮虫 <i>T. gracilis</i>	<i>Tri gra</i>		+	+	+
等刺异尾轮虫 <i>T. similis</i>	<i>Tri sim</i>	+	+	+	+
刺盖异尾轮虫 <i>T. capucina</i>	<i>Tri cap</i>				+
一种异尾轮虫 <i>T. sp.</i>	<i>Tri sp.</i>	+		+	+
疣毛轮科 Synchaetidae					
颤动疣毛轮虫 <i>Synchaeta tremula</i>	<i>Syn tre</i>	+	+	+	+
长圆疣毛轮虫 <i>S. oblonga</i>	<i>Syn obl</i>	+	+	+	+
尖尾疣毛轮虫 <i>S. stylata</i>	<i>Syn sty</i>	+	+	+	+
梳状疣毛轮虫 <i>S. pectinata</i>	<i>Syn pec</i>	+	+	+	+
长足疣毛轮虫 <i>S. longipes</i>	<i>Syn log</i>	+	+	+	+
细长疣毛轮虫 <i>S. grandis</i>	<i>Syn gra</i>	+			+
一种疣毛轮虫 <i>S. sp.</i>	<i>Syn sp.</i>	+	+	+	+
针簇多肢轮虫 <i>Polyarthra dolichoptera</i>	<i>Pol dol</i>	+	+	+	+
一种皱甲轮虫 <i>Ploesoma sp.</i>	<i>Plo sp.</i>			+	
腹尾轮科 Gastropodidae					
小型腹尾轮虫 <i>Gastropus stylifer</i>	<i>Gas sty</i>	+	+	+	+
腹足腹尾轮虫 <i>G. hytopus</i>	<i>Gas hyp</i>	+	+	+	+
卵形无柄轮虫 <i>Ascomorpha ovalis</i>	<i>Asc ova</i>	+	+	+	+
没尾无柄轮虫 <i>A. ecaudis</i>	<i>Asc eca</i>	+	+	+	+
舞跃无柄轮虫 <i>A. saltans</i>	<i>Asc sal</i>	+	+	+	+

续表

种类 Species	缩写 Abbrev.	九莲塘 Lake Jiuliantang		汀棠湖 Lake Tingtang	
		样点 I Station I	样点 II Station II	样点 I Station I	样点 II Station II
一种无柄轮虫 <i>A. sp.</i>	<i>Asc sp.</i>	+	+	+	+
六腕轮科 Hexarthriidae					
奇异六腕轮虫 <i>Hexarthra mira</i>	<i>Hex mir</i>	+	+		+
腔轮科 Lecanidae					
一种腔轮虫 <i>Lecane sp.</i>	<i>Lec sp.</i>	+	+	+	
梨形单趾轮虫 <i>Monostyla pyriformis</i>	<i>Mon pyr</i>			+	
精致单趾轮虫 <i>M. elachis</i>	<i>Mon ela</i>	+			
一种单趾轮虫 <i>M. sp.</i>	<i>Mon sp.</i>		+	+	+
聚花轮科 Conochilidae					
叉角拟聚花轮虫 <i>Conochiloides dossuarius</i>	<i>Con dos</i>				+
独角聚花轮虫 <i>Conochilus unicornis</i>	<i>Con uni</i>	+	+	+	
团状聚花轮虫 <i>C. hippocrepis</i>	<i>Con hip</i>		+		
水轮科 Epiphanidae					
前额犀轮虫 <i>Rhinoglena frontalis</i>	<i>Rhi fro</i>	+	+		+
狭甲轮科 Colurellidae					
钝角狭甲轮虫 <i>Colurella obtuse</i>	<i>Col obt</i>			+	+
盘状鞍甲轮虫 <i>Lepadella patella</i>	<i>Lep pat</i>				+
尖尾鞍甲轮虫 <i>L. acuminata</i>	<i>Lep acu</i>				+
须足轮科 Euchlanidae					
竖琴须足轮虫 <i>Euchlanis lyra</i>	<i>Euc lyr</i>			+	
大肚须足轮虫 <i>E. dilatata</i>	<i>Euc dil</i>	+	+	+	+
椎轮科 Notommatidae					
一种椎轮虫 <i>Notommata sp.</i>	<i>Not sp.</i>		+	+	
小巨头轮虫 <i>Cephalodella exigna</i>	<i>Cep exi</i>				+
一种晓柱轮虫 <i>Eothinia sp.</i>	<i>Eot sp.</i>			+	+
前翼轮科 Proalidae					
十指拟前翼轮虫 <i>Proalinopsis staurus</i>	<i>Pro sta</i>	+			
一种前翼轮虫 <i>Proales sp.</i>	<i>Pro sp.</i>		+	+	
无轮科 Atrochoidea					
嗜食箱轮虫 <i>Cupelopagis vorax</i>	<i>Cup vor</i>		+		
旋轮科 Philodinidae					
巨环旋轮虫 <i>Philodina megalotrocha</i>	<i>Phi meg</i>	+			
一种旋轮虫 <i>Philodina sp.</i>	<i>Phi sp.</i>				+

汀棠湖轮虫群落的 Shannon-Wiener 多样性指数和 Margalef 多样性指数的年均值分别是 2.34 和 2.21。相关分析结果显示,Shannon-Wiener 多样性指数仅与硝态氮含量间呈现显著的正相关关系;均匀度指数与总氮及硝态氮含量间均呈显著的正相关性,而与晶囊轮虫及无节幼体密度间呈现显著的负相关性;Margalef 多样性指数仅与总氮及氨氮含量间呈现显著的正相关性。其他环境因子同上述 4 种参数间未表现出显著的相关性(表 3)。

两湖泊中,轮虫群落的 Shannon-Wiener 多样性指数和 Margalef 多样性指数均分别与 TN:TP(质量比)间呈现显著的正相关性;而除了汀棠湖轮虫群落的均匀度指数外,两湖泊轮虫群落的物种数、Shannon-Wiener 多样性指数及 Margalef 多样性指数均分别与轮虫第一优势种的优势度间呈现显著或极显著的负相关性(表 3)。

表 3 九莲塘和汀棠湖轮虫群落的物种数(S)、Shannon-Wiener 多样性指数(H')、Pielou 物种均匀度指数(J)和 Margalef 多样性指数(D)与各环节因子间的相关分析

Table 3 Pearson moment correlation between species numbers (S), Shannon-Wiener index (H'), Pielou evenness index (J) and Margalef index (D), and each environmental factor

环境因子 Environmental factor	九莲塘 Lake Jiuliantang				汀棠湖 Lake Tingtang			
	S	H'	J	D	S	H'	J	D
水温 WT/℃	0.11	0.03	-0.02	-0.12	0.06	-0.20	-0.37	-0.19
叶绿素 a 含量 Chl-a con/($\mu\text{g/L}$)	0.09	0.14	0.12	-0.06	0.19	0.01	-0.23	0.10
酸碱度 pH	-0.10	-0.07	-0.02	0.05	-0.01	0.27	0.22	0.06
水深 Water depth/m	-0.20	0.06	0.29	0.01	-0.30	-0.26	-0.12	-0.15
透明度 SD/m	-0.28	-0.25	-0.12	-0.13	0.05	0.16	0.27	0.06
总磷 TP/(mg/L)	-0.43 *	-0.66 **	-0.68 **	-0.50 *	-0.27	-0.26	-0.06	-0.20
磷酸盐 PO_4^{3-} /(mg/L)	-0.44 *	-0.66 **	-0.67 **	-0.51 *	-0.02	-0.02	-0.10	-0.19
总氮 TN/(mg/L)	-0.22	-0.46 *	-0.59 **	-0.24	0.17	0.38	0.50 *	0.46 *
硝态氮 NO_3^- -N/(mg/L)	0.28	-0.08	-0.09	0.17	0.14	0.45 *	0.49 *	0.38
氨氮 NH_4^+ -N/(mg/L)	-0.39	-0.64	-0.67 **	-0.51 *	0.40	0.22	-0.14	0.27
晶囊轮虫密度 Density of <i>Asplanchna</i> /(个/L)	0.43 *	0.29	-0.10	-0.46 *	0.24	-0.10	-0.40 *	-0.11
剑水蚤密度 Density of Cyclopoidea/(个/L)	0.37 *	-0.05	-0.55 **	0.08	-0.02	0.14	0.01	-0.08
无节幼体密度 Density of nauplius/(个/L)	0.52 **	-0.05	-0.56 **	0.10	0.22	-0.13	-0.43 *	-0.14
TN:TP (质量比) (Mass ratio)	0.37	0.43 *	0.29	0.45 *	0.31	0.44 *	0.26	0.43 *
轮虫第一优势种优势度 The dominant degrade of the first dominant rotifer species	-0.55 **	-0.84 **	-0.79 **	-0.61 **	-0.47 *	-0.55 **	-0.10	-0.50 *

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$

鉴于两湖泊中的枝角类密度均极低,故在本研究中未纳入统计分析。

2.3 两湖泊轮虫总密度及优势种群密度的周年动态

九莲塘和汀棠湖中轮虫的年平均总密度分别为 153.7 个/L 和 490.3 个/L。配对 t -检验表明,九莲塘中轮虫总密度极显著地低于汀棠湖($P < 0.01$)。

基于优势度指数 $Y > 0.02$ 为密度优势种的判定标准,得出九莲塘中轮虫的密度优势种共有 7 种,依次是针簇多肢轮虫(*P. dolichoptera*)、裂痕龟纹轮虫(*A. fissa*)、角突臂尾轮虫(*B. angularis*)、腹足腹尾轮虫(*G. hyptopus*)、暗小异尾轮虫(*T. pusilla*)、小型腹尾轮虫(*G. stylifer*)和罗氏异尾轮虫(*T. rousselet*),它们的平均密度分别为 49.1、14.4、13.9、10.9、10.0、8.7 和 6.3 个/L;而汀棠湖中轮虫的优势种共有 4 种,分别是针簇多肢轮虫、长三肢轮虫(*F. longiseta*)、裂痕龟纹轮虫和裂足臂尾轮虫(*B. diversicornis*),它们的平均密度分别为 196.9、72.7、70.9 和 22.4 个/L。尽管两湖泊中的轮虫第一优势种均为针簇多肢轮虫,但其在汀棠湖中的年平均密度接近九莲塘中的 4 倍。

两湖泊中,轮虫总密度及优势种群密度的周年变动的趋势相似。轮虫总密度及各优势种密度均在 7 月下旬到 9 月上旬间较高,而在夏秋季及冬春季季节交替期(9 月下旬—11 月上旬、3 月下旬—5 月上旬)很低,季节交替后明显上升(图 4)。相关分析结果显示,水温与九莲塘和汀棠湖中的轮虫总密度均呈现极显著的正相关性($r_1 = 0.42, P < 0.01; r_2 = 0.40, P < 0.01$),叶绿素 a 含量仅与九莲塘中的轮虫总密度呈现显著的正相关关系($r = 0.30, P < 0.05$)。九莲塘中,轮虫总密度与桡足类和其无节幼体的密度均呈极显著的正相关性($r_1 = 0.52, P < 0.01; r_2 = 0.64, P < 0.01$);而汀棠湖中的轮虫总密度与晶囊轮虫及无节幼体密度间均呈现极显著的正相关性($r_1 = 0.60, P < 0.01; r_2 = 0.69, P < 0.01$)。

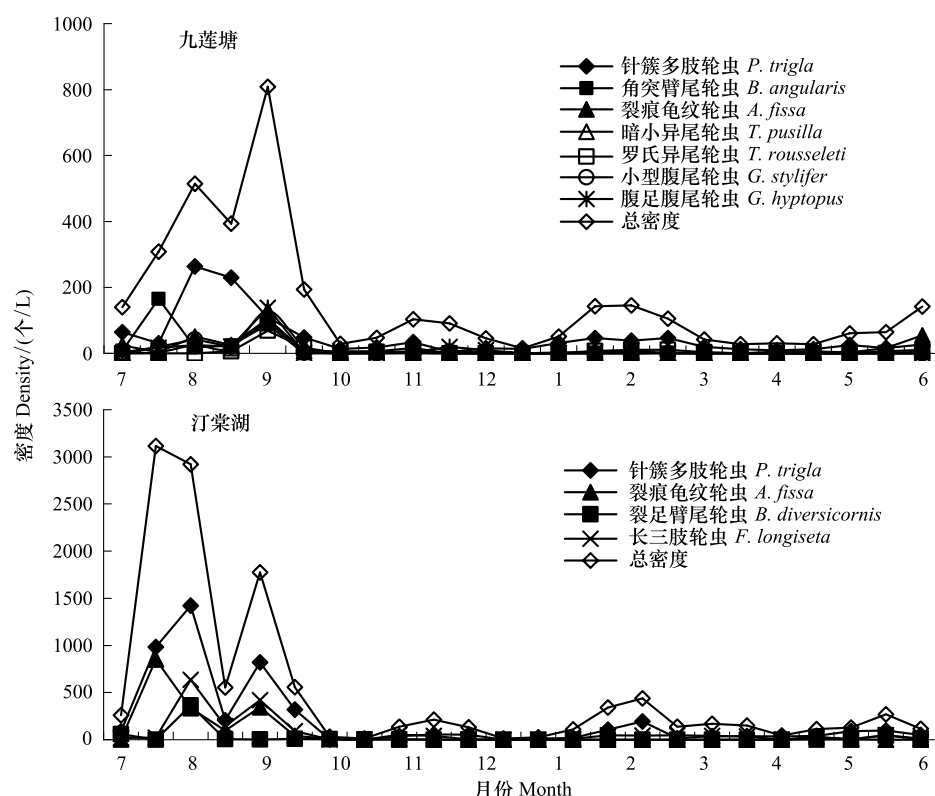


图4 九莲塘和汀棠湖中轮虫总密度及优势种密度的周年动态

Fig.4 Annual dynamics of densities of total rotifers and dominant species in Lake Jiuliangtang and Lake Tingtang

2.4 两湖泊轮虫群落与环境因子间的典范对应分析

通过蒙特卡罗拟合及根据 $VIF < 20$ 原则的综合筛选,各环境因子中仅水温和轮虫的潜在捕食者(晶囊轮虫、剑水蚤及其无节幼体)被用于 CCA 分析。第一、第二排序轴的特征值分别为 0.360 和 0.096,前两轴的特征值占总特征值 92.12%,说明排序效果好。环境因子轴与物种排序轴之间的相关系数分别为 0.833 和 0.800;物种变异累计百分数分别为 36.0%和 45.6%;物种—环境变异累计百分数分别为 72.8%和 92.1%,说明前两轴共解释了物种—环境关系总方差的 92.1%。由图 5 可以看出,第一排序轴与水温间呈现相关性,而第二排序轴与晶囊轮虫、剑水蚤及其无节幼体等轮虫的潜在捕食者密度间呈现相关性。

两湖泊所获得的所有 47 个样品可划分成 3 个部分:来自九莲塘中的 7 个样品(代号为 1—5、9 和 19)的轮虫群落与桡足类及其无节幼体之间的正相关程度最大,来自汀棠湖中的 10 个样品(代号为 24—29、32 和 44—46)的轮虫群落与晶囊轮虫之间的正相关程度最大,两湖泊其余样品的轮虫群落聚集在一起(图 5)。

所选定的 4 个环境变量与轮虫种类的 CCA 排序表明,裂痕龟纹轮虫、针簇多肢轮虫和裂足臂尾轮虫均与水温间呈现显著的正相关性,剪形臂尾轮虫、长足疣毛轮虫和长三肢轮虫均分别与晶囊轮虫间呈现显著的正相关性,而暗小异尾轮虫、罗氏异尾轮虫、舟形龟纹轮虫、一种无柄轮虫、腹尾轮虫、角突臂尾轮虫、奇异六腕轮虫和一种腔轮虫均分别与剑水蚤或其无节幼体间呈现正相关关系(图 6)。

3 讨论

3.1 轮虫及其优势种与地理分布及水体营养水平间的关系

全球范围内的淡水或内陆水体中,目前已经确定的单巢类(Monogononta)轮虫种类约有 1500 种^[1],热带和亚热带的冲积平原为这些轮虫提供了最为丰富的栖息地^[29]。臂尾轮属轮虫、异尾轮属轮虫和腔轮属轮虫组成了全球热带或亚热带地区水体中最主要的轮虫类群^[30-33]。本研究,两湖泊均处于亚热带,且其中均以

臂尾轮虫和异尾轮虫的种类占优势,与前人的研究结论一致。然而,本研究还发现,疣毛轮属的种类数所占比例也很高,而腔轮虫的种类数却较少且不是优势种类,这显然与腔轮虫属典型的底栖类群相关^[21]。本研究所获的定性和定量样品均来自湖泊敞水带,难以获得较多的底栖性轮虫种类。

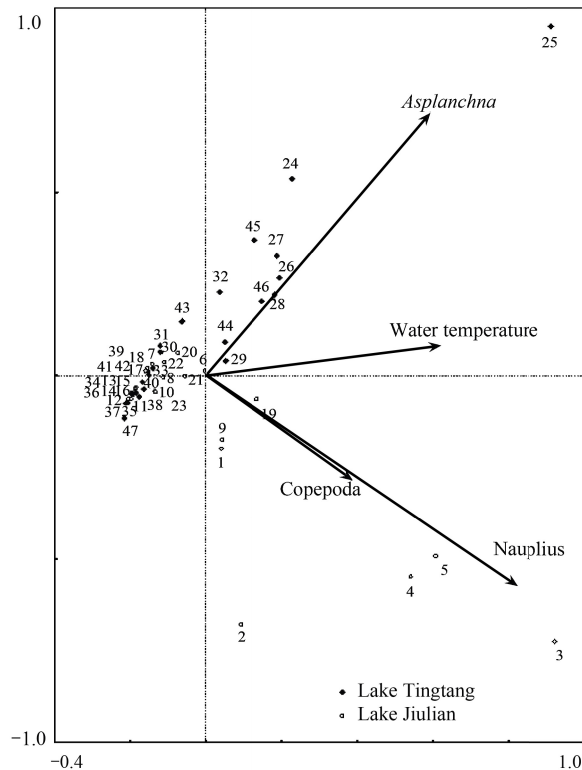


图5 九莲塘和汀棠湖中的轮虫样品与环境因子间的 CCA 排序

Fig.5 CCA ordination diagram of rotifer communities between the temporal samples and environmental variables

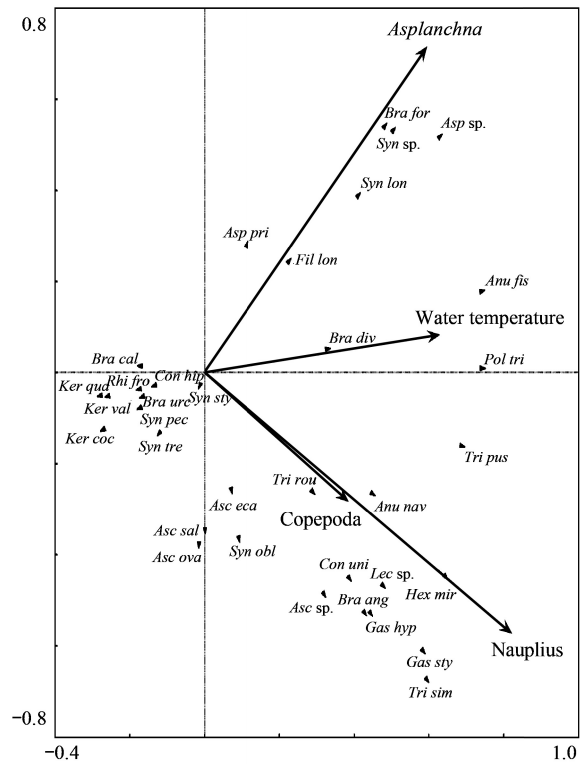


图6 九莲塘和汀棠湖中的轮虫种类与环境因子间的 CCA 排序 (轮虫物种名缩写见表1)

Fig.6 CCA ordination diagram of rotifer communities between the temporal species and environmental variable (Abbreviations of rotifer species see Table 1)

裂痕龟纹轮虫、臂尾轮虫、沟痕泡轮虫(*Pompholyx sulcata*)和刺盖异尾轮虫是富营养湖泊的指示种,暗小异尾轮虫和长三支轮虫是中营养后期-富营养初期水体的指示种^[34-36]。从营养状态指数看,本研究中的两湖泊均处在富营养化初期阶段。九莲塘中的裂痕龟纹轮虫、角突臂尾轮虫和暗小异尾轮虫均是密度优势种,而汀棠湖中4种密度优势种中就包括裂痕龟纹轮虫、长三支轮虫和裂足臂尾轮虫等3种轮虫,说明这些轮虫优势种类可以用来反映水体的营养水平。

3.2 轮虫群落的多样性指数与 N、P 含量及“下行效应”间的关系

在群落生态学研究,传统的研究参数如物种丰富度、多度、Shannon-Wiener 指数、Margalef 指数和均匀度指数等的应用非常广泛,可以用来描述生物群落中物种的多寡、出现的不确定性、概率及其分布^[37]等;这些指数也很广泛地被应用于轮虫群落生态学研究。在这个研究领域中,人们往往非常关注轮虫群落结构的时空变化与水环境因子之间的关系^[14, 38-39]。但实际上,由于水温、N 和 P 含量等水环境因子随季节变化而变动的趋势比较明显^[40],而水体中轮虫的生态特征对水环境因子的变化非常敏感,因此轮虫群落结构的时间变化与水环境因子间的关系也非常密切。

TP 和 TN 的含量与水体的初级生产力及营养状态关系紧密。在空间尺度上,Jeppesen 等在对水体 TP 含量存在着梯度差异的 71 个丹麦湖泊中包括轮虫在内的浮游动物群落结构的时空变动进行研究时发现,在不考虑水体中 N 的影响前提下,TP 与湖泊中浮游动物的物种丰富度和物种多样性间分别呈现出显著的负相关和单峰分布关系^[14]。Wen 等却发现,TN 和 TP 均与其含量存在着梯度差异的 5 个芜湖市湖泊中轮虫群落的

物种多样性间存在着显著的负相关性,且 TN 对轮虫群落的物种多样性的空间变动影响最大^[13]。本研究结果表明,在时间尺度上,芜湖市九莲塘中轮虫群落的多样性指数均随 P 含量的升高而降低,汀棠湖中轮虫群落的多样性指数随着 N 含量的升高而升高,两湖中的轮虫多样性指数均与 TN:TP(质量比)呈显著的正相关关系;这说明随着季节的更替,相对高的 N 含量或者相对低的 P 含量能够增加湖泊中轮虫群落的物种多样性,同时也表明在亚热带湖泊中轮虫多样性的时间变化不仅仅与 P 的变化相关,与 N 的变化也有一定的关系。这显然与 Jeppesen 等的研究^[14]存在着分歧。这种分歧的存在一方面说明在研究水体 N 和 P 含量对包括轮虫在内的浮游动物群落结构时空变动的影响中,由于水体中 N 含量对浮游动物群落结构的时空变动可能存在着一定的影响,人为地不考虑 N 的生态效应可能会导致研究结果间的偏差;另一方面也说明,相对于 TN 和 TP 而言,水体中的 TN:TP(质量比)可能会更加准确地反映水体 N、P 含量对轮虫群落结构时空变动的影响,但是这个推测需要更多的研究来加以证实。

有学者认为,当水体中 TN:TP(质量比) $< 29:1$ 时,湖泊中浮游植物以蓝藻为优势类群;而当 TN:TP(质量比) $> 29:1$ 时,蓝藻并不是优势类群^[41-42]。本研究中,两湖泊中 TN:TP(质量比)均不小于 29:1,这说明蓝藻可能并不是两湖泊中的优势藻类。实际上,在对定性和定量样品的实验室分析中并未发现较多的蓝藻,这表明两湖泊水体中以可供轮虫利用的小型藻类而非大型蓝藻占优势。两湖泊中出现的主要轮虫类群是疣毛轮虫、臂尾轮虫和异尾轮虫,它们适宜的食物资源并不是蓝藻,而是众多的中小型藻类或细菌等^[43],因而两湖泊水体叶绿素 a 含量就可以较好地反映两湖泊中可供轮虫利用的食物资源的多寡。本研究中,水温较高的季节两湖泊水体中的 N 含量较高,而 P 含量较低。由于水温与水体叶绿素 a 含量存在着正相关关系,因此湖泊中的水温较高时,可供轮虫利用的藻类资源可能较丰富,由此造成了轮虫群落的物种多样性指数与 TN:TP(质量比)呈现出正相关性。

湖泊中轮虫群落的时空变动不仅受到藻类的影响(“上行效应”),同时也会受到捕食者(“下行效应”)的调控。作为轮虫的潜在捕食者——桡足类和晶囊轮虫,它们对轮虫的猎食具有一定的选择性。那些能够快速运动的长三肢轮虫、针簇多肢轮虫和奇异六腕轮虫,具备坚硬背甲的臂尾轮虫,具备胶质鞘包围的聚花轮虫和腹尾轮科轮虫(像无柄轮虫等)或者小个体轮虫(如本研究中的异尾轮虫和腔轮虫等)等都可以有效地减小被猎食的概率^[17,20]。本研究中,上述这些轮虫明显地与两湖泊中轮虫的潜在捕食者密度间呈现正相关性(图 6),说明这些轮虫受猎食的几率较小。但像萼花臂尾轮虫那样具有坚硬背甲且在捕食压力下可形成防御性结构的种类,尽管其受捕食概率减小,但同时其种群的增长能力比较小^[44]。这些综合因素使得两湖泊轮虫群落的均匀度指数均与其潜在捕食者密度间呈现显著的负相关,进而影响物种多样性。

3.3 “上行效应”和“下行效应”在调控轮虫群落结构变动中的相对重要性

在季节变化较明显的暖温带和亚热带湖泊中,水温^[45,13]和水体营养水平^[13]等非生物因子影响轮虫群落结构的季节变动。水体的营养水平往往与其中的食物资源密切相关。Wen 等^[13]对位于芜湖市 4 个湖泊中轮虫群落结构时空变动的研究发现,在营养水平和轮虫的潜在捕食者密度接近的湖泊中,轮虫群落结构相似。这表明“上行效应”对于轮虫群落结构调控的重要性。本研究中,汀棠湖和九莲塘的营养水平接近,但轮虫的潜在捕食者的季节变化不尽相同,轮虫的群落结构也不同。结合桡足类及其无节幼体和晶囊轮虫的季节变动以及轮虫群落结构与水环境因子的 CCA 分析结果来看,九莲塘 7 个样品中桡足类及其无节幼体的密度最高,同期的轮虫群落聚成一类(I 类);汀棠湖 10 个样品中晶囊轮虫的密度最高,同期的轮虫群落聚成一类(II 类);而当两湖泊中剩余的 30 个样品中的桡足类及其无节幼体、晶囊轮虫的密度均较低或没有出现时,同期的轮虫群落聚在一起(III 类)。从轮虫群落聚成的 I 类和 II 类看,当水体中存在着较多的轮虫潜在捕食者时,“下行效应”会在很大程度上决定着轮虫群落结构的相似性;而从 III 类轮虫群落看,当“下行效应”的调控作用不明显时,轮虫群落结构的变动取决于“上行效应”。实际上,III 类轮虫群落也受水温的影响(图 5);但由于两湖泊中的桡足类和无节幼体或晶囊轮虫的密度高峰期大多集中在水温较高的夏秋季,因而“下行效应”削弱了水温对两湖泊轮虫群落结构的季节变化的影响程度。

参考文献 (References):

- [1] Segers H. Global diversity of rotifers (Rotifera) in freshwater. *Hydrobiologia*, 2008, 595(1): 49-59.
- [2] Orcutt J D Jr, Pace M L. Seasonal dynamics of rotifer and crustacean zooplankton populations in a eutrophic, monomictic lake with a note on rotifer sampling techniques. *Hydrobiologia*, 1984, 119(1): 73-80.
- [3] Wallace R L, Snell T W, Ricci C, Nogrady T. *Rotifera: Biology, Ecology and Systematics* (2nd edition). Gent: Kenobi Productions, and Leiden: Backhuys Publishers, 2006.
- [4] Obertegger U, Flaim G, Braioni M G, Sommaruga R, Corradini F, Borsato A. Water residence time as a driving force of zooplankton structure and succession. *Aquatic Sciences*, 2007, 69(4): 575-583.
- [5] Sládeček V. Rotifers as indicators of water quality. *Hydrobiologia*, 1983, 100(1): 169-201.
- [6] Berzins B, Pejler B. Rotifer occurrence and trophic degree. *Hydrobiologia*, 1989, 182(2): 171-180.
- [7] Karabin A, Ejsmont-Karabin J, Kornatowska R. Eutrophication processes in a shallow, macrophyte dominated lake-factors influencing zooplankton structure and density in Lake Łuknajń (Poland). *Hydrobiologia*, 1997, 342(343): 401-409.
- [8] 温新利, 席贻龙, 张雷, 陆星家. 芜湖市镜湖轮虫群落结构分析及水质的生态学评价. *水生生物学报*, 2006, 30(2): 152-158.
- [9] Duggan I C, Green J D, Shiel R J. Distribution of rotifer assemblages in North Island, New Zealand, lakes: relationships to environmental and historical factors. *Freshwater Biology*, 2002, 47(2): 195-206.
- [10] Obertegger U, Smith H A, Flaim G, Wallace R L. Using the guild ratio to characterize pelagic rotifer communities. *Hydrobiologia*, 2011, 662(1): 157-162.
- [11] Andronikova I N. Lake classification with respect to biological productivity // *Teoreticheskie Voprosy Klassifikatsii Ozer: Theoretical Problems of Lake Classification*. St. Petersburg: Nauka, 1993: 51-72.
- [12] Etilé R N, Kouassi A M, Aka M N, Kouassi N J, Pagano M, Ndouba V. Spatio-temporal variations of the zooplankton abundance and composition in a west African tropical coastal lagoon (Grand-Lahou, Côte d'Ivoire). *Hydrobiologia*, 2009, 624(1): 171-189.
- [13] Wen X L, Xi Y L, Qian F P, Zhang G, Xian L X. Comparative analysis of rotifer community structure in five subtropical shallow lakes in east China: role of physical and chemical conditions. *Hydrobiologia*, 2011, 661(1): 303-316.
- [14] Jeppesen E, Jensen J P, Søndergaard M, Lauridsen T, Landkildehus F. Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient. *Freshwater Biology*, 2000, 45(2): 201-218.
- [15] De Bernardi R, Giussani G, Manca M. Cladocera: predators and prey. *Hydrobiologia*, 1987, 35: 225-243.
- [16] Walz N. Rotifer populations in plankton communities: energetics and life history strategies. *Experientia*, 1995, 51(5): 437-453.
- [17] Brandl Z. Freshwater copepods and rotifers: predators and their prey. *Hydrobiologia*, 2005, 546(1): 475-489.
- [18] López C, Soto L M, Dávalos-Lind L, Lind O. Summer dynamics of egg-ratio of the rotifer *Keratella cochlearis* (Gosse, 1851) in a eutrophic reservoir: a field study on affecting factors. *Hydrobiologia*, 2007, 589(1): 175-185.
- [19] Stemberger R S. Prey selection by the copepod *Diacyclops thomasi*. *Oecologia*, 1985, 65(4): 492-497.
- [20] Sarma S S S, Nandini S. Small prey size offers immunity to predation: a case study on two species of *Asplanchna* and three brachionid prey (Rotifera). *Hydrobiologia*, 2007, 593(1): 67-76.
- [21] 王家辑. 中国淡水轮虫志. 北京: 科学出版社, 1961.
- [22] Koste W. *Rotatoria: Die Rädertiere Mitteleuropas*. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1978.
- [23] 章宗涉, 黄祥飞. 淡水浮游生物研究方法. 北京: 科学出版社, 1991: 358-362.
- [24] 黄祥飞. 湖泊生态调查观测与分析. 北京: 科学出版社, 2000: 77-79.
- [25] 蔡庆华. 武汉东湖水质环境质量的综合评价 // 刘健康. 东湖生态学研究(二). 北京: 科学出版社, 1995: 440-458.
- [26] 王云龙, 袁骥, 沈新强. 长江口及邻近水域春季浮游植物的生态特征. *中国水产科学*, 2005, 12(3): 300-306.
- [27] Ter Braak C J F, Smlauer P. *CANOCO reference manual and CanoDraw for windows user's guide: software for canonical community ordination*, Version 4. 5. Microcomputer Power, Ithaca, NY, 2002.
- [28] Ter Braak C J F, Verdonschot P F M. Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic Sciences*, 1995, 57: 255-289.
- [29] Segers H, Nwadiaro C S, Dumont H J. Rotifera of some lakes in the floodplain of the river Niger (Imo State, Nigeria). II. Faunal composition and diversity. *Hydrobiologia*, 1993, 250(1): 63-71.
- [30] Green J. Latitudinal variation in associations of planktonic Rotifera. *Journal of Zoology*, 1972, 167(1): 31-39.
- [31] Green J. The temperate-tropical gradient of planktonic Protozoa and Rotifera. *Hydrobiologia*, 1994, 272(1-3): 13-26.

- [32] Pejler B. On the global distribution of the family Brachionidae (Rotatoria). *Archiv für Hydrobiologie Beiheft Ergebnisse der Limnologie Supp*, 1977, 53: 255-306.
- [33] Segers H. Zoogeography of the Southeast Asian Rotifera. *Hydrobiologia*, 2001, 446-447: 233-246.
- [34] Mäemets A. Rotifer as indicators of lake types in Estonia. *Hydrobiologia*, 1983, 104: 357-361.
- [35] Duggan I C, Green J D, Shiel R J. Distribution of rotifers in North Island, New Zealand, and their potential use as bioindicators of lake trophic state. *Hydrobiologia*, 2001, 446-447: 155-164.
- [36] Shao Z J, Xie P, Ge Y Z. Long-term changes of planktonic rotifers in a subtropical Chinese lake dominated by filter-feeding fishes. *Freshwater Biology*, 2001, 46(7): 973-986.
- [37] Ricotta C. A semantic taxonomy for diversity measures. *Acta Biotheoretica*, 2007, 55(1): 23-33.
- [38] Declerck S, Vandekerkhove J, Johansson L S, Muylaert K, Conde-Porcuna J M, Van der Gucht K, Pérez-Martínez C, Lauridsen T L, Schwenk K, Zwart G, Rommens W, López-Ramos J, Jeppesen E, Vyverman W, Brendonck L, De Meester L. Multi-group biodiversity in shallow lakes along gradients of phosphorus and water plant cover. *Ecology*, 2005, 86(7): 1905-1915.
- [39] 钱方平, 席贻龙, 温新利, 黄林. 湖泊富营养化对轮虫群落结构及物种多样性的影响. *生物多样性*, 2007, 15(4): 344-355.
- [40] 刘建康. 高级水生生物学. 北京: 科学出版社, 1999.
- [41] Smith V H. Low nitrogen to phosphorus ratios favor dominance by blue-green algae in lake phytoplankton. *Science*, 1983, 221(4611): 669-671.
- [42] Havens K E, Thomas James R, East T L, Smith V H. N: P ratios, light limitation, and cyanobacterial dominance in a subtropical lake impacted by non-point source nutrient pollution. *Environmental Pollution*, 2003, 122(3): 379-390.
- [43] Pourriot R. Food and feeding habits of Rotifera. *Archiv für Hydrobiologie Beiheft Ergebnisse der Limnologie*, 1977, 8: 243-260.
- [44] Sarma S S S, Resendiz R A L, Nandini S. Morphometric and demographic responses of brachionid prey (*Brachionus calyciflorus* Pallas and *Plationus macracanthus* Daday) in the presence of different densities of the predator *Asplanchna brightwellii* (Rotifera: Asplanchnidae). *Hydrobiologia*, 2011, 662(1): 179-187.
- [45] Wolfinbarger W C. Influence of biotic and abiotic factors on seasonal succession of zooplankton in Hugo Reservoir, Oklahoma, USA. *Hydrobiologia*, 1999, 400: 13-31.