

综 述

轮虫休眠卵形成和萌发的 生态机理研究进展*

席贻龙 黄祥飞

(中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

ADVANCES IN STUDIES ON THE ECOLOGICAL MECHANISM OF THE FORMATION AND HATCHING OF RESTING EGGS OF ROTIFERS

Xi Yilong and Huang Xiangfei

(Institute of Hydrobiology, The Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072)

关键词 轮虫休眠卵, 形成, 萌发, 生态机理, 进展

Key words Resting eggs of rotifer, Formation, Hatching, Ecological mechanism, Advance

休眠卵的形成是单巢目轮虫生殖行为中最显著的特征之一。作为一系列有性生殖过程的产物, 休眠卵具有抵抗外界不良环境、易于扩散和通过重组产生遗传多样性等特点。轮虫休眠卵是轮虫集约化培养的重要种源, 通过轮虫快速的孤雌生殖在短时间内大量繁殖, 使得轮虫作为鲜活饵料为水产经济动物的苗种生产起到了极其重要的作用。但是在生产实践中, 利用孤雌生殖批量培养轮虫常会因难以预测的种群突然崩溃而造成水产经济动物苗种生产的重大损失。为此, Lubzens 等^[1]提出以轮虫休眠卵的萌发产生幼体供苗种生产所需要; 李永函等也曾提出通过搅动、孵化养鱼池中轮虫自然形成的休眠卵以供鱼类苗期生长所需要^[2]。此外, 随着水环境生物监测工作广泛而深入地开展, 人们发现, 由于轮虫具有个体小、繁殖快、易于培养以及对很多种类的水体污染物具有比传统的受试动物如 *Daphnia* 更高的敏感性等特点, 以轮虫为受试动物进行的生态毒理学研究方兴未艾^[3], 而此方面工作的起点恰是轮虫休眠卵的同步萌发。因此, 轮虫休眠卵的形成和萌发的生态机理研究已日益引起人们极大的兴趣。国内外一些学者已在此方面开展了一些研究。本文拟对此方面的文献作一综述, 供国内学者研究时参考。

* 国家自然科学基金 (No. 39870158)、中国科学院九五重大项目 (No. KZ-95-1-A1-102-01) 资助课题。

美国 Snell, T.W 教授、德国 Persoone, G 教授和日本 Hagiwara, A 教授提供部分文献资料, 在此一并致谢!

1998-06-12 收到修改稿

1 轮虫休眠卵的形成

迄今为止,人们发现,单巢目轮虫的休眠卵是真正的有性生殖的产物。在轮虫的种群累积培养过程中,休眠卵的产生需经过以下五个步骤:随着轮虫孤雌生殖的进行由非混交雌体(Amictic female)产生混交雌体(Mictic female);未受精的混交雌体产生雄轮虫;雄轮虫与混交雌体交配;受精;受精后的混交雌体产生休眠卵。目前已知,一系列内源性和外源性因素皆可通过影响轮虫种群中混交雌体的百分率和受精率以及受精的混交雌体的产卵量而影响休眠卵的形成及其幅度。

1.1 混交雌体的产生

混交雌体的产生是轮虫由孤雌生殖向有性生殖转变及休眠卵形成的第一步,它受众多的外源性及内源性因素的影响和制约。

1.1.1 外源性因素

对影响轮虫混交雌体产生的外源性因素的研究已有近一个世纪的历史,但大多数结果不仅不确定甚至是相互矛盾的^[4]。截止七十年代中期,已确定的外源性因素有生育酚(Tocopherol)、光照周期和种群密度。

生育酚 低剂量的 α -生育酚(主要成分是维生素E及其类似物)的摄取可诱导卜氏晶囊轮虫(*Asplanchna brightwelli* Gosse)和西氏晶囊轮虫(*A. sieboldi* Leydig)形成混交雌体。 α -生育酚可能直接作用于轮虫胚胎发育的后期而诱导混交雌体的形成^[4]。

光照周期 Pourriot等(1963, 1972, 1973)研究发现,持续的光照或每天15h的光照可诱导龙大椎轮虫(*Notommata copeus* Ehrenberg)和微趾椎轮虫(*N. codonella* Haring)产生混交雌体,而持续黑暗或每天9h的光照则不能使之产生混交雌体。具诱导作用的光照周期可能改变了非混交雌体的生殖行为以致于使一些卵发育成混交雌体。当母体的种群密度较高时,光照周期的诱导作用更为明显。他们同时还发现,光的特定波长和强度对晶囊轮虫混交雌体百分率的高低也有明显的影响。

种群密度 众多的研究表明,几种臂尾轮虫种群密度的高低与其后代中混交雌体百分率间具有明显的正相关性^[4]。高密度的种群诱导产生较高比例的混交雌体的机理目前尚不清楚。Gilbert^[5]认为,轮虫在幼体阶段通过排泄、分泌等方式向环境中释放某种化学物质。随着种群密度的增加,该化学物质也随之积聚,当其达到一定水平时即可诱导混交雌体的产生。而Clement等^[6]则认为,轮虫自孵化后同时向环境中分泌两种相拮抗的物质,分别被称为促增长因子(AFm-substance)和降低因子(DFm-substance)。这两种物质的消长决定着种群中混交雌体的数量。尽管这两种观点皆因为化学物质的难以确定而缺乏直接的证据,但Carmona等^[7]却用实验方法证实了化学中介诱导作用的存在。他们预先在培养液中培养褶皱臂尾轮虫(*Brachionus plicatilis* O. F. Muller) 5d,当种群密度由lind./ml增至22,86.3或96.5ind./ml时,移去轮虫,将培养液经微孔滤膜过滤后用于轮虫的培养研究。结果发现,这种经预处理的培养液能明显地提高轮虫种群中混交雌体的百分率,提高的幅度与预处理时轮虫的终止种群密度呈正相关。从而为种群密度诱导作用的化学机理的存在提供了证据。

自七十年代以来,陆续的研究还发现,除上述三类因子外,轮虫混交雌体的形成还与

以下一些外源性因子有关:

低温刺激 已有研究结果表明,对实验前的萼花臂尾轮虫(*Brachionus calyciflorus* Pallas)和红臂尾轮虫(*B. rubens* Ehrenberg)进行低温刺激(急剧冷休克处理)可明显地提高其后代中混交雌体的百分率^[8]。Gilbert^[9]认为,轮虫的雌体类型是在胚胎发育的早期决定的,此时温度的急剧下降可诱导混交雌体的形成。

食物的质和量 不同种类的食物对轮虫混交雌体的产生具有不同的影响。对自然水体中轮虫种群中雄体和混交雌体的产生与食物种类和丰度间相互关系的研究表明,随着水体中生物演替过程的进行,轮虫的适口饵料会被其它种类所替代,由此导致轮虫种群中雄体和混交雌体的产生^[10]。杨家新等^[11]分别以椭圆卵囊藻(*Oocystis elliptica*)、蛋白核小球藻(*Chlorella pyrenoidosa*)及由两者所组成的混合藻为食物培养萼花臂尾轮虫,发现后代中混交雌体百分率依次降低。Pourriot等(1979)的研究结果表明,以绿藻 *Diogenes* (*Nannochloris*)为食物的褶皱臂尾轮虫比以杜氏藻(*Dunaliella*)为食物时形成的混交雌体比例高。

同一种藻类食物,其生长状况的不同会影响轮虫混交雌体的形成。Ben-Amotz等^[12]研究发现,通过操纵藻类食物的生长状况可诱导褶皱臂尾轮虫的有性生殖。他们以在盐度高于或低于36‰的培养液中生长的 *Nannochloris oculata* 为食物培养轮虫时发现,即使在100%海水中生长的轮虫也会进行有性生殖;而当藻类培养液的盐度达54‰或更高时,轮虫的有性生殖达最大数量。对此,他们推测,较高盐度下生长的藻类可能产生了一些目前尚未确定的因子,它们诱导并控制有性生殖的发生及其程度。

同一种藻类食物,其年龄(老化程度)的不同也会对轮虫混交雌体的形成具有不同的影响。已有研究结果表明,褶皱臂尾轮虫后代中混交雌体的百分率随着藻类食物老化程度的增加而提高^[13]。

藻类食物浓度的不同对轮虫混交雌体的产生具有不同的影响。以适宜浓度($1.0-2.0 \times 10^6$ cells/ml)的蛋白核小球藻为食物培养萼花臂尾轮虫时,其后代中混交雌体的百分率最低,高于或低于该浓度时皆可明显提高混交雌体的百分率^[11]。Snell等^[14]通过研究确定了褶皱臂尾轮虫有性生殖发生的杜氏藻(*Dunaliella*)临界食物浓度值为 15.3×10^3 cells/ml。

培养液的pH值 以不同碱性的培养液培养萼花臂尾轮虫时发现,当培养液的pH值为10.5时,轮虫种群中混交雌体百分率最高;而pH为7.5时则最低^[15]。

培养液的盐度 盐度是影响咸水性种类褶皱臂尾轮虫混交雌体形成的主要外源性因子之一。Lubzens等^[16]研究发现,他们所研究的褶皱臂尾轮虫在100%的海水(30℃时盐度为38‰)中无混交雌体形成,即使种群密度大于40 ind./ml时也一样。但当将其移入50%或25%的海水中时,90—100%的个体产生混交雌体。有关盐度影响褶皱臂尾轮虫混交雌体形成的机理,目前尚不清楚。Pourriot等^[17]推测,较高的盐度可能阻止了混交雌体的出现,而当培养液盐度一旦降低时,这种阻止作用便消除,混交雌体便在其它一些环境因子的诱导下形成。

1.1.2 内源性因素

遗传因素 混交雌体的形成常因同种轮虫不同品系间的遗传差异而存在较大的差异。

Hino 等 (1977) 通过对褶皱臂尾轮虫 20 个品系的研究发现, 有些品系在有性生殖进行到第 25 代后仍无混交雌体产生, 而另一些品系则几乎每代都有混交雌体产生。Pourriot 等 (1977) 通过对龙大椎轮虫三个品系在不同的种群密度、集群 (grouping) 和母体 (祖母) 年龄情况下混交雌体形成的比较研究后发现, 每一个品系都可形成混交雌体, 但形成的比例却在品系间存在明显的差异。Gilbert (1977) 的研究结果也表明, 混交雌体的产生在一定程度上由遗传控制。Snell^[18]、Hagiwara^[19-21] 和 Lubzens^[22] 等也在褶皱臂尾轮虫不同品系间发现了相似的差异。在大量研究的基础上, Lubzens^[13] 认为, 混交雌体的产生是由遗传决定的, 环境因子对其具有调节作用。Pozuelo^[23] 也得出了相似的结论。

母体的年龄 Pourriot 等 (1976, 1977, 1979) 研究发现, 蓼花臂尾轮虫和红臂尾轮虫母体的年龄与其后代中混交雌体的比例呈显著的负相关。非混交雌体在其一生中的最初几天内, 所产卵的 80—90% 发育成混交雌体; 随着母体年龄的增大, 该百分率下降。进一步的研究表明, 在特定的环境条件下, 母体年龄对混交雌体的影响随着培养液更换频率增大到每天一次而消失。Clement 等^[6] 研究发现, 龙大椎轮虫母体的年龄对后代混交雌体的形成也具有相似的影响, 这种影响甚至涉及到祖代雌体 (“祖母”) 的年龄。

轮虫孤雌生殖的累积世代数 Hino 等 (1977) 通过对褶皱臂尾轮虫的研究发现, 轮虫的有性生殖至少经两个阶段完成。第一个阶段是获得产生混交雌体的能力, 这种能力往往在轮虫孤雌生殖进行一代后即可自然形成; 第二个阶段是外源性因子如高种群密度的作用, 这种作用只有对经过了第一阶段的轮虫才有效。

必需指出, 上述有关混交雌体形成条件的研究, 大多是在单个体培养状态下进行的。由于轮虫休眠卵是真正的有性生殖的产物, 在单个体培养状态下不可能形成; 此外, 虽然混交雌体的形成是休眠卵产生的必要条件, 但休眠卵的产生并非是混交雌体形成的必然结果。Snell 等^[18] 通过研究小球藻 (*Chlorella*)、裂须藻 (*Schizothrix*) 和酵母及由三者所组成的混合食物对褶皱臂尾轮虫混交雌体的形成及休眠卵产量的影响, 发现以酵母为食物时, 虽然混交雌体的百分率较低, 但形成的休眠卵数量却较大; 而以蓝藻或以蓝藻和小球藻组成的混合藻为食物时, 虽然混交雌体百分率较高, 却无休眠卵产生; 但当食物中含有酵母时, 休眠卵的产量大而稳定。可见, 混交雌体的形成和休眠卵的产生可能具有不同的摄食要求和生理需求。因此, 本作者认为, 上述在单个体培养条件下有关混交雌体形成条件的研究结果, 对休眠卵的诱导仅有指导或参考价值。

1.2 混交雌体的受精率

即使当种群中混交雌体被诱导产生并随之出现雄性个体, 受精作用也并非一定会发生, 休眠卵也并非一定会形成。就轮虫本身而言, 受精作用的发生主要与以下几个方面有关:

第一, 雌雄相遇及交配的可能性。已有研究结果表明, 雌雄相遇的可能性与种群密度有关^[4, 14, 18], 但交配的可能性则取决于雄体对雌体所产生的、与交配有关的一种糖蛋白的接触化学感受能力 (Contact chemoreception)^[5, 24]。Snell 等^[25] 研究发现, 同一品系雌雄交配的可能性占相遇几率的 71%, 而不同品系之间交配的可能性仅占 20%。他们认为品系间在休眠卵产量方面的差异是由于交配行为的差异引起的。

第二, 雄轮虫的受精力。已有研究结果表明, 雄轮虫的年龄与其受精力有关。随着雄

轮虫年龄的增大,精子的数量和运动能力降低,从而导致雄轮虫的受精力降低。母体的摄食对 F_1 代雄体的受精力也起着重要的作用;混交雌体在轮虫种群的对数增长长期所产之雄体比在稳定期具有较多的精子数量和较强的运动能力^[26]。

第三,雌体是否易于受精。雌体欲被受精,就必须吸引雄体并进行交配。显然,如果雌体在对雄体的吸引力方面存在差异,它们在受孕率方面也将存在差异。Snell等^[25]研究发现,不同品系间雌体对雄体的吸引力不同。变量分析结果还表明,交配几率取决于雌雄两个方面。雌雄相遇并进行交配的可能性的34%取决于雌体的吸引力。雌体是否易于受精,也与雌体的年龄有关。西式晶囊轮虫的混交雌体只在出生后的4h内可与雄体发生受精作用,褶皱臂尾轮虫在出生后的9h内可与雄体发生受精作用^[19]。

雌体是否易于受精也受雌雄个体间遗传相容性的影响。King^[27]研究发现,具空间(地理)隔离的种群间有时存在着生殖隔离。

1.3 受精的混交雌体的产卵量

有关环境因子对轮虫受精的混交雌体产卵量影响的研究相对较少。King^[28]研究发现,温度的升高使受精的混交雌体的产卵量增大,而Hagiwara等^[20]对褶皱臂尾轮虫受精的混交雌体在不同的温度(15—30℃)和盐度(4—16‰)下产卵量的研究表明,15℃下其产卵量最大。在碱性条件下,蓼花臂尾轮虫受精的混交雌体在pH8.5时的平均产卵量最大,为2.5个;其次是在pH7.5和10.5时,为2.0个;pH9.5时为0^[15]。其它因子对受精的混交雌体的产卵力的研究则未见报道。无疑,此方面的工作亟待加强。

1.4 轮虫休眠卵的规模化生产及影响休眠卵形成效率的因素

1.4.1 轮虫休眠卵规模化生产的方法

批量培养法 作为轮虫规模化培养最简单的一种方法,批量培养法(Batch culture method)首先被应用于轮虫休眠卵规模化生产研究^[29]。Hagiwara等^[30]的结果表明,在轮虫种群增长的早期阶段,混交雌体百分率随着轮虫种群密度的增加而增加;当种群密度在第6d达到150ind./ml时,混交雌体百分率达最大值50%,之后便开始下降。而休眠卵仅在培养过程的最后几天形成。培养阶段的延长并不能提高休眠卵的形成效率。如何提高休眠卵的形成效率,成了人们关注的问题之一。

半连续培养法 为了提高休眠卵的形成效率,Balompapueng等^[31]将半连续培养法(Semicontinuous culture method)应用于休眠卵的规模化生产研究。结果表明,通过每4d更换一次培养液(整个培养阶段培养液更换的百分率为25—70%)并在轮虫密度达到150ind./ml时将其重新调整,可使休眠卵的形成效率比批量培养时提高2—3倍。尽管如此,该方法在生产实践中也时常会出现轮虫种群的突然崩溃现象。轮虫的高死亡率是由于水环境的突然变化导致水中溶氧的急剧升高,使得培养液中对轮虫有毒的菌落的快速繁殖造成的^[32,33]。为此,他们在培养液中放置尼龙滤垫(Nylon filtration mat)以除去其中的悬浮颗粒,同时使其中的总氮和溶解有机氮减少,从而使培养系统得以稳定。但该方法仍存在着一定的不稳定性,仍需进一步完善。

必需指出,上述两类方法的适用性常因种而异。已有研究结果表明,批量培养法适于*B. rotundiformis*的休眠卵的规模化生产^[21,34],半连续培养法并不能提高其休眠卵的形成效率,因为培养液的更换使得混交雌体的形成完全被抑制。而半连续培养法适于褶皱臂

尾轮虫休眠卵的规模化生产^[31]。

1.4.2 影响休眠卵形成效率的因素

目前已知,影响休眠卵形成效率的因素主要有遗传因素、温度、食物种类和浓度、培养液的盐度等。

Hagiwara^[35]比较了褶皱臂尾轮虫的 30 个品系和 *B. rotundiformis* Schugunoff 的 37 个品系的休眠卵形成情况,发现两者中分别有 3 个和 11 个品系可以形成休眠卵。两种轮虫的休眠卵形成效率与温度间也具有明显的相关性,前者在较低的温度(23.1℃)下休眠卵形成效率较高,而后者则在较高的温度(28.2—30.6℃)下休眠卵形成效率较高^[34]。

食物种类的不同对褶皱臂尾轮虫休眠卵的形成效率也具有显著的影响。Lubzens 等^[16]发现,当褶皱臂尾轮虫以藻类 *Platymonas* 或 *Phaeodactylum* 为食物时,所产之休卵显著少于以 *Chlorella stigmatophora* 为食物时。Snell 等^[19]的研究表明,以酵母或以酵母和藻类的混合物为食的褶皱臂尾轮虫所产的休眠卵显著多于以藻类为食时。Hamada 等^[36]的研究却发现,当褶皱臂尾轮虫和 *B. rotundiformis* 以 *Nannochloopsis oculata* 为食时,其休眠卵产量显著高于以普通小球藻、纤细裸藻(*Euglena gracilis*)或啤酒酵母为食物时,其中以新鲜的 *N. oculata* 为食物时休眠卵的产量最高。

Lubzens 等^[33]研究特定品系的褶皱臂尾轮虫的休眠卵只在两种盐度(9‰和 18‰)的培养液中形成,形成的量受食物量的影响。

2 休眠卵的萌发

已有的文献资料表明,休眠卵的萌发率与萌发时的环境状况、休眠卵形成时母体的生长状况、休眠卵的保存状况以及形成休眠卵的母体的遗传因素等有关。

2.1 休眠卵的萌发型式

迄今为止,大多数种类轮虫的休眠卵萌发皆具有两类型式^[17]。一类为零星萌发型式,意指轮虫的休眠卵在较长的一段时间内或多或少地以有规律的时间隔离而零星地萌发;另一类称为同步萌发型式,意指大量的休眠卵在休眠期后的短时间内(如几天)同时萌发。在水产养殖业或生态毒理学研究中,轮虫休眠卵的同步萌发至关重要。因此探明轮虫休眠卵同步萌发的条件成为轮虫休眠卵萌发机理研究的重点之一。

2.2 保存方法和时间对休眠卵萌发率的影响

Lubzens 等^[16]比较了冷冻(至 -10℃)和干燥保存方法对休眠卵萌发率的影响。结果表明,冷冻几周后休眠卵的萌发力没有丢失,冷冻至 16 周后休眠卵的活力降低了 40%。而干燥保存的休眠卵,如在萌发前进行低能量的超声波预处理后,其萌发率可达 100%。Persoone 等^[37]报道对萼花臂尾轮虫和褶皱臂尾轮虫休眠卵进行处理和干燥保存,不仅解决了休眠卵带水保存时所遇到的活力丢失问题,而且还可使保存达 6 个月以上的休眠卵萌发率达 50% 以上。金送笛等^[39]通过对角突臂尾轮虫(*B. angularis* Gosse)、萼花臂尾轮虫、褶皱臂尾轮虫新产休眠卵进行缺氧、适度阴干或冷冻处理后发现,这三类方法都可提高轮虫新产休眠卵的萌发率。Hagiwara 等^[39]发现,5℃下保存的褶皱臂尾轮虫休眠卵的同步萌发率和累积萌发率皆显著高于 15—25℃保存的休眠卵。

近年来,Balompapueng 等^[40]采用对冷冻(-30℃)干燥后的休眠卵在 48—61kPa 大气

压下进行听装保存,使保存达6个月之久的休眠卵的萌发率不会降低,从而为休眠卵的保存找到了一个最为可靠的方法。

2.3 萌发时的环境状况对休眠卵萌发率的影响

温度 10—15℃是Dor品系的褶皱臂尾轮虫休眠卵萌发的最适温度;随着萌发温度的提高,休眠卵的萌发率呈线性降低^[41]。就特定种群而言,休眠卵萌发的最适温度往往在该种群的适宜增长温度范围内^[17]。

光照 光照对轮虫休眠卵萌发率的影响常因种而异。光对于红臂尾轮虫休眠卵的快速、批量萌发是绝对必需的,但对角突臂尾轮虫和蒲达臂尾轮虫(*B. budaperstinensis* Daday)却无影响,对蓼花臂尾轮虫有益但并非必不可少^[16],光对于褶皱臂尾轮虫休眠卵的萌发也是必需的^[39]。而金送笛等^[38]研究发现,光照是角突臂尾轮虫、蓼花臂尾轮虫、褶皱臂尾轮虫和晶囊轮虫新产休眠卵萌发的必要条件。产生上述差别的原因可能是由于新产休眠卵和经过一定时间保存的休眠卵之间对光的敏感性存在一定的差异造成的。

此外,最近的研究还表明,使用波长为320—380nm的超声波(UVA)对休眠卵进行辐射处理,可非常有效地提高休眠卵的孵化率;将卵暴露于过氧化氢或前列腺素中可使滞育的胚胎开始发育,即使在黑暗的环境条件下也一样^[42]。

2.4 休眠卵形成时的环境状况对其萌发率的影响

休眠卵形成时培养液的盐度影响其萌发时所需的最适盐度(Ito, 1960)。

受精的混交雌体的摄食也影响其所产休眠卵的萌发率。因为休眠卵形成时所需的能量远多于非混交卵,母体的摄食对休眠卵的组成成分和生理状况特别有影响^[43]。Haginara等^[44]通过研究褶皱臂尾轮虫的摄食史对其休眠卵萌发率的影响发现,以衣藻(*Chlamydomonas*)为食物形成的休眠卵,其萌发率远低于以*Tetraselmis tetrathele*为食物时。Gilbert^[45]研究发现,以裸藻(*Euglena*)为食物的蓼花臂尾轮虫形成的休眠卵,其萌发率达96%,而以酵母为食物时则为83%,且前一种休眠卵的萌发更快、更稳定。

Pourriot等^[17]比较了不同食物、温度和光照条件下形成的休眠卵的萌发过程,发现休眠卵形成时的环境状况并不能改变其萌发型式,但却能影响萌发时的环境因子与萌发率间的相互关系。通过改变休眠卵形成时的环境状况,可改变休眠卵萌发的最适温度以及在该温度下的最大萌发率。

母体摄取的食物种类还影响褶皱臂尾轮虫休眠卵萌发时对光的敏感性^[18]。

2.5 品系或克隆间的差异

Pourriot等^[17]研究发现,同种轮虫的不同克隆所产之休眠卵,不仅在形态上存在差别,其萌发型式也互不相同。Hayiwara等^[44]对不同品系的褶皱臂尾轮虫在同样条件下形成和保存的休眠卵的萌发率研究也表明,休眠卵的萌发率常因品系的不同而异。

2.6 轮虫休眠卵的最短休眠期

已有研究结果表明,轮虫休眠卵在产出至萌发间皆有一个固有的最短休眠期。已知休眠卵萌发最快的蓼花臂尾轮虫SR80品系,在25℃下其自然休眠期至少为1d,而褶皱臂尾轮虫等的休眠期可达1个月甚至更长^[17];但金送笛等^[37]研究发现,角突臂尾轮虫、蓼花臂尾轮虫、褶皱臂尾轮虫和晶囊轮虫休眠卵的自然休眠期分别为9d、6—7d、12d以上和8—11h(表1)。可见,轮虫休眠卵最短休眠期的长短常因种而异,同种轮虫不同品系间也

表1 几种轮虫休眠卵的最短休眠期

Tab.1 Minimum duration (d) of dormancy of several species of rotifer resting eggs

种类或品系	来源	温度(℃)	最短休眠期(d)
Species or strain	Origin	Temperature	Min. duration of dormancy
<i>Brachionus angularis</i>	Cretail lake	18	3—10
<i>Brachionus angularis</i>	大连*	18—21	9
<i>B. budapestinensis</i>	St Remy lake	18	3
<i>B. calyciflorus</i> CR79	Cretail lake	18	6
<i>B. calyciflorus</i> SR80	St Remy lake	18	2
<i>B. calyciflorus</i>	大连*	18—21	6—7
<i>B. rubens</i> CH77	Chatrainvilliers pool	18	14
<i>B. rubens</i> R79	Romainville pool	18	14
<i>B. plicatilis</i> GS74	Garcines Sud	18	28
<i>B. plicatilis</i> S80	Sete lagoon	18	29
<i>B. plicatilis</i>	大连*	18—21	>12
<i>Epiphanes senta</i> U76	Ullis pool	10	10
<i>Notommata copeus</i> S74	Senart forest pool	18	90
<i>Notommata copeus</i> L79	Lyon Univ. pool	18	55
<i>Asplanchna. spp</i>	大连*	18—21	8—11 (h)

注：文献来源：*引自文献[38]，其余引自文献[17]。

可能存在着差异。

3 研究展望

前已述及，轮虫休眠卵的主要用途在于可以作为轮虫集约化培养的种源，轮虫休眠卵的同步萌发可以为水产经济动物苗种生产提供优质的鲜活饵料或作为受试生物进行水环境的生物监测。然而目前我国，轮虫休眠卵的获得主要是通过对自然水体或培养池内轮虫随机产出的休眠卵的人工收集进行的，其工作效率低且由此获得的休眠卵同步萌发率差，这在一定程度上制约了轮虫休眠卵在上述几个方面的有效应用。“临池慕鱼不如退而结网”。利用我国丰富的轮虫种质资源，尽快通过研究筛选出适宜于休眠卵批量生产的轮虫种类和品系并探索出提高休眠卵萌发率的最佳条件已是当务之急。与此同时，针对轮虫休眠卵在水产经济动物苗种生产中的重要用途，探明能使休眠卵产出效率高、同步萌发率高且由其孵化出的幼体具有较高食物价值的轮虫培养方法也是我国乃至世界范围内轮虫研究者的一项重要任务。

参 考 文 献

[1] Lubzens E. Raising rotifers for use in aquaculture. *Hydrobiologia*, 1987, **147**:245—255

[2] 李永函,丁建华、许方学. 养鱼池轮虫休眠卵分布和萌发的研究. *水生生物学报*, 1985, **9**(1): 20—31

[3] Snell T W, Janssen C R. Rotifers in ecotoxicology: a review. *Hydrobiology*, 1995, **313—314**:231—247

[4] Gilbert J J. Dormancy in Rotifers. *Trans. am. microsc. Soc.*, 1974, **93**:490—513

[5] Gilbert J J. Mictic female production in rotifer *Brachionus calyciflorus*. *J. Exp. Zool.*, 1963, **153**:113—124

- [6] Clement P, Pourriot R. About a transmissible influence through several generations in a clone of the *Notommata copeus* Ehr. *Hydrobiologia*, 1980, **73**:27—31
- [7] Carmona M J, Serra C, Miracle M R. Relationship between mixis in *Brachionus plicatilis* and preconditioning of culture medium by crowing. *Hydrobiologia*, 1993, **255/ 256**:145—152
- [8] 杨家新, 黄祥飞. 密度和温度对萼花臂尾轮虫产卵量和混交雌体的影响. *湖泊科学*, 1996, **8**(4):367—372
- [9] Gilbert J J. Rotifer. In: Reproductive Biology of Invertebrates. (Eds. Adiyodi K G & Adiyodi R G), Vol. VI, Part A. Asexual Propagation and Reproductive Strategies. Oxford & IBH Publishing Co. PVT. LTD. New Delhi, 1993, 231—263
- [10] Sohansson S. Factors influencing the occurrence of males in natural population of *Synchaeta* spp. *Hydrobiologia*, 1987, **147**:323—328
- [11] 杨家新, 黄祥飞. 藻类食物对萼花臂尾轮虫繁殖的影响. *湖泊科学*, 1998, **10**(1):42—48
- [12] Ben-Amotz A, Fishler R. Induction of sexual reproduction and resting egg production in *Brachionus plicatilis* by a diet of salt-grown *Nannochloris oculata*. *Mar. Biol.*, 1982, **67**:289—294
- [13] Lubzens E G, Minkoff G. Influence of the age of the algae fed to rotifers (*Brachionus plicatilis* O. F. Muller) on the expression of mixis in their progenies. *Oecologia* (Berlin), 1988, **75**:430—435
- [14] Snell T W, Boyer E M. Thresholds for mictic-female production in the rotifer *Brachionus plicatilis* (Muller). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1988, **124**:73—85
- [15] Mitchell S A, Joubert J H B. The effect of elevated pH on the survival and reproduction of *Brachionus calyciflorus*. *Aquaculture*, 1986, **55**:215—220
- [16] Lubzens E, Fishler R, Berdugo-White V. Induction of sexual reproduction and resting egg production in *Brachionus plicatilis* reared in sea water. *Hydrobiologia*, 1980, **73**:55—58
- [17] Pourriot R, Snell T W. Resting eggs of rotifers. *Hydrobiologia*, 1983, **104**:213—224
- [18] Snell T W, Hoff F H. The effect of environmental factors on resting egg production in rotifer *Brachionus plicatilis*. *J. World Maricult. Soc.*, 1985, **16**:484—497
- [19] Hagiwara A, Hino A & Hirano R. Effect of temperature and chlorinity on resting egg formation in the rotifer *Brachionus plicatilis*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 1988, **54**(4):569—575
- [20] Hagiwara A, Hino A, Hirano R. Comparison of resting egg formation among five Japanese stocks of the rotifer *Brachionus plicatilis*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 1988, **54**:577—580
- [21] Hagiwara A, Lee C S, Miyamoto G, Hino A. Resting egg formation and hatching of the S-type rotifer *Brachionus plicatilis* at varying salinities. *Marine Biology*, 1988, **103**:327—332
- [22] Lubzens E. Possible use of rotifer resting eggs and preserved live rotifers in aquaculture. *Europ. Aquacult. Soc. Bredene. Belgium*, 1989, 741—750
- [23] Pozuelo M, Lubian L M. Asexual and sexual reproduction in the rotifer *Brachionus plicatilis* cultured at different salinities. *Hydrobiologia*, 1993, **255/ 256**:139—144
- [24] Snell T W, Morris P D. Sexual communication in copepods and rotifers. *Hydrobiologia*, 1993, **255/ 256**:109—118
- [25] Snell T W, Hawkinson C A. Behavioral reproductive isolation among populations of the rotifer *Brachionus plicatilis*. *Evolution*, 1983, **37**:1294—1305
- [26] Snell T W, Hoff F H. Fertilization and male fertility in the rotifer *Brachionus plicatilis*. *Hydrobiologia*, 1987, **147**:329—334
- [27] King C E. Genetics of reproduction, variation, and adaptation in rotifers. *Arch. Hydrobiol. Beih.*, 1977, **8**:187—201
- [28] King C E. Comparative survivorship and fecundity of mictic and amictic female rotifers. *Physiol. Zool.*, 1970, **43**:206—212
- [29] Hagiwara A, Balompapueng M D, Munuswamy N, et al. Mass production and preservation of the resting

- eggs of the euryhaline rotifer *Brachionus plicatilis* and *B. rotundiformis*. *Aquaculture*, 1997, **155**:223—230
- [30] Hagiwara A, Hamada K, Nishi A, et al. Mass production of rotifer resting eggs in 50 m³ tanks. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 1993, **59**:93—98
- [31] Balompapung M D, et al. Resting egg formation of the rotifer *Brachionus plicatilis* using a semi-continuous culture method. *Fisheries Science*, 1997, **63**:236—241
- [32] Maeda M, Hino A. Environmental management for culture of the rotifer, *Brachionus plicatilis*. In: Rotifer and microalgae culture systems. Proc. U.S. -Asia Workshop, Honolulu. HI, 1991, The Oceanic Institute, 125—133.
- [33] Lubzens E, Wax Y, Minkoff G, et al. A model evaluating the contribution of environmental factors to the production of resting eggs in the rotifer *Brachionus plicatilis*. *Hydrobiologia*, 1993, **255/ 256**:127—138
- [34] Hagiwara A, Lee C S. Resting egg formation of the L-and S-type rotifer *Brachionus plicatilis* under different water temperature. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 1991, **57**:1645—1650
- [35] Hagiwara A. Practical use of rotifer cysts. *The Israeli Journal of Aquaculture-Bamidgeh*, 1994, **46**:13—21
- [36] Hamada K, Hagiwara A, Hirayama K. Use of preserved diet for rotifer *Brachionus plicatilis* resting egg formation. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 1993, **59**:85—91
- [37] Persoone G, Blaise Chr, Snell T W. Cyst-based toxicity tests: II. Report on an international intercalibration exercise with three cost-effective Toxkits. *Zeitschrift fur angewandte Zoologie*. 79. Jg. (1992/ 1993), Heft 1: 17—36
- [38] 金送笛,李永函,孙玉芳. 几种轮虫需精卵休眠时间的初步研究. 中国水产科学, 1996, **3**(4):66—73
- [39] Hagiwara A, Hino A. Effect of incubation and preservation on resting egg hatching and mixis in the derived clones of the rotifer *Brachionus plicatilis*. *Hydrobiology*, 1989, **186/ 187**:415—421
- [40] Balompapung M D, et al. Preservation of resting eggs of the euryhaline rotifer *Brachionus plicatilis* O. F. Muller by canning. *Hydrobiologia*, 1997, **358**:163—166
- [41] Minkoff G, Lubzens E, Kahan D. Environmental factors affecting hatching of rotifer (*Brachionus plicatilis*) resting eggs. *Hydrobiologia*, 1983, **104**:61—70
- [42] Hagiwara A, et al. Resting eggs of the marine rotifer *Brachionus plicatilis* Muller: development and effect of irradiation on hatching. *Hydrobiologia*, 1995, **313/ 314**:223—229
- [43] Gilbert J J. Female polymorphism and sexual reproduction in the rotifer *Asplanchna*: evolution of their relationship and control by dietary alphetocopherol. *Am. Nat.*, 1980, **116**:409—431
- [44] Hagiwara A, Hino A. Feeding history and hatching of resting eggs in the marine rotifer *Brachionus plicatilis*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 1990, **56**:1965—1971
- [45] Gilbert J J. Some effects of diet on the biology of the rotifer *Asplanchna* and *Brachionus*. In: Smith D C & Tiffon Y. (Eds.), *Nutrition in the Lower Metazoa*. Perg. Per., Oxford, 1980, 57—71