

不同碳磷比的斜生栅藻 (*Scenedesmus obliquus*) 对同型溞 (*Daphnia similis*) 生长和繁殖的影响*

张 慧^{1,2}, 蔡 敏^{1,2}, 陈非洲^{1**}

(1: 中国科学院南京地理与湖泊研究所湖泊与环境国家重点实验室, 南京 210008)

(2: 中国科学院大学, 北京 100049)

摘 要: 食物质量会影响浮游动物的生长和繁殖, 表征食物质量的指标包括食物大小、元素比、生物化学组成和毒性有无等. 用斜生栅藻 (*Scenedesmus obliquus*) 的碳磷比 (C/P) 表征食物质量, 分析不同 C/P 斜生栅藻对同型溞 (*Daphnia similis*) 生长和繁殖的影响. 研究中 4 个处理组斜生栅藻 C/P 分别为 881.8、512.3、124.3 和 42.4. 培养 9 d 后不同处理组同型溞的生长速率分别为 0.15、0.27、0.47 和 0.44 d⁻¹. C/P 比为 881.8 的处理组同型溞在整个培养过程中没有产仔, 其余 3 个处理组的同型溞第 1 成龄期的产仔量分别为 1.2±1.3、9.8±2.3 和 9.5±2.5 ind./female. 结果表明, 与斜生栅藻 C/P 为 124.3 处理条件相比, 斜生栅藻 C/P 过高 (512.3 和 881.8) 及 C/P 过低 (42.4) 处理条件下同型溞生长速率和产仔量均降低. 本研究表明食物 C/P 的高低会影响溞的生长和繁殖, 从而影响其在湖泊中的生存.

关键词: 碳磷比; 斜生栅藻; 同型溞; 体长; 生长速率; 繁殖

Effects of *Scenedesmus obliquus* with different C/P ratios on the growth and reproduction of *Daphnia similis*

ZHANG Hui^{1,2}, CAI Min^{1,2} & CHEN Feizhou^{1**}

(1: State Key Laboratory of Lake Science and Environment, Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, P.R. China)

(2: University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, P.R. China)

Abstract: Food quality can influence the growth and reproduction of zooplankton in freshwater systems. Food size, element ratios, biochemical composition and toxicity are indicative of food quality. The C/P ratios of *Scenedesmus obliquus* was used to represent the food quality in this experiment. We analyzed the effects of *S. obliquus* with different C/P ratios on the growth and reproduction of *Daphnia similis*. The C/P ratios of *S. obliquus* in four treatments were 881.8, 512.3, 124.3 and 42.4, respectively. The growth rates of *D. similis* in four treatments were 0.15, 0.27, 0.47 and 0.44 d⁻¹, respectively. *D. similis* did not release any offspring during this period of growth in treatment with C/P=881.8. The average numbers of offspring of first adult instar of *D. similis* in other three treatments were 1.2±1.3, 9.8±2.3 and 9.5±2.5 ind./female, respectively. The results showed that the growth rate and offspring number of *D. similis* decreased when the C/P ratio of *S. obliquus* was too high (512.3 and 881.8) or too low (42.4) compared with C/P=124.3. Our study indicated that different C/P ratios of food could affect the growth and reproduction of *Daphnia*, thus determining their survival in freshwater lakes.

Keywords: C/P ratio; *Scenedesmus obliquus*; *Daphnia similis*; body length; growth rate; reproduction

浮游动物是湖泊生态系统中的重要组成部分, 其生长和繁殖受食物、捕食等生物因素和水温、光照等非生物因素的影响^[1-3]. 食物的影响包括食物数量和质量, 食物质量对浮游动物生长和繁殖影响的相关研究受到了广泛关注^[4-6]. 食物质量指的是食物大小、元素比、生物化学组成和毒性有无等^[7-9], 其中食物碳磷比 (C/P)

* 国家自然科学基金项目 (41271523, 31670463) 资助. 2016-08-31 收稿; 2016-10-19 收修改稿. 张慧 (1992~), 女, 硕士研究生; E-mail: zhanghui2014@mails.ucas.ac.cn.

** 通信作者; E-mail: feizhch@niglas.ac.cn.

与食物质量密切相关^[10-11]. 湖泊中不同种类浮游动物的 C/P 不同且保持相对稳定,而其食物 C/P 变化很大^[8,12-14]. 不同种类的浮游动物选择食物的能力也不同,部分滤食性枝角类选择不同质量(如不同C/P)食物的能力较弱,因此对食物 C/P 要求高的种类对食物质量的变化更敏感^[10,15-17]. 蚤(*Daphnia* spp.)是目前所测量的 C/P 最低的浮游动物^[12],其对于食物 C/P 的变化很敏感^[17-18],而象鼻蚤(*Bosmina* spp.)对于食物 C/P 的变化不敏感^[8]. 食物 C/P 过高(>300)或者过低(<40)都会对蚤的生长和繁殖产生抑制作用^[19-21].

同型蚤(*Daphnia similis*)在我国淡水湖泊中广泛分布,是湖泊春季枝角类优势种之一^[22],目前尚没有关于食物质量(如 C/P)对其影响的报道. 本研究通过用不同 C/P 的斜生栅藻(*Scenedesmus obliquus*)喂食同型蚤,测定同型蚤生长和繁殖的差异性,分析食物质量对同型蚤生长和繁殖的影响,为探索自然条件下食物 C/P 大小对大型枝角类蚤种群的影响提供依据.

1 材料和方法

1.1 斜生栅藻和同型蚤的培养

实验用斜生栅藻购置于中国科学院水生生物研究所藻种库,使用 COMBO^[23]培养基培养. 培养条件为温度 25℃,光照强度 2000 lx,光照周期 L:D=14 h:10 h. 在培养不同 C/P 斜生栅藻之前,取斜生栅藻母液以 3000 转/min 的速度离心 10 min,去掉上清液,加无菌水再次离心去掉上清液,随后加入到无氮无磷的 COMBO 培养基中,饥饿培养 2 d.

基于 COMBO 培养基,将磷浓度分别设置为 0、1、5 和 50 μmol/L. 将经过饥饿培养的斜生栅藻接种至培养基中,接种密度为 5×10^5 cells/ml. 每 2 d 取藻液用分光光度计在 685 nm 处测定其吸光度以观察其密度相对变化. 斜生栅藻密度达到对数期后结束培养,取藻液以 3000 转/min 的速度离心 10 min,去掉上清液,加无菌水再次离心去掉上清液,避光 4℃ 保存. 斜生栅藻的碳、磷含量测定均按照固体碳、磷测定方法进行,其中碳含量的测定采用元素分析仪(EA3000,意大利),磷含量的测定采用电感耦合等离子体发射光谱仪(Prodigy,美国).

同型蚤产自太湖,于 1 L 烧杯中使用 COMBO 培养基并加入 1 mg C/L 斜生栅藻单克隆培养. 培养条件为温度 25℃,光照强度 1200 lx,光照周期 L:D=14 h:10 h. 在实验开始前一天将即将孵化幼体的同型蚤移入到无氮无磷的 COMBO 培养基中,获取出生 24 h 以内的幼蚤用于实验.

1.2 实验处理

用 4 种不同 C/P 的斜生栅藻喂食同型蚤,分别为 C1、C2、C3 和 C4 处理(表 1). 每个处理设置 4 个平行,每个平行放入 10 只出生 24 h 以内的幼蚤. 在 250 ml 烧杯中培养,培养基体积为 200 ml,食物浓度均控制在 1 mg C/L. 培养条件为温度 25℃,光照强度 1200 lx,光照周期 L:D=14 h:10 h.

表 1 不同磷浓度 COMBO 培养基培养的斜生栅藻碳、磷含量及其比例

Tab.1 The carbon(C) and phosphorus(P) contents and C/P ratios of *Scenedesmus obliquus* cultured by different P concentrations of COMBO medium

项目	处理组编号			
	C1	C2	C3	C4
培养基 P 浓度/(μmol/L)	0	1	5	50
斜生栅藻 C 含量/(mg/g)	525.7	529.5	490.6	446.4
斜生栅藻 P 含量/(mg/g)	1.54	2.67	10.20	27.20
斜生栅藻 C/P/(mol/mol)	881.8	512.3	124.3	42.4

每天用目镜带刻度的显微镜(Olympus X31,日本)测定同型蚤的体长. 每个烧杯挑取 1 只同型蚤,每个处理的 4 只混在一起测定干重,每天更换培养基. 干重的测定方法为用已称重的铝箔小杯盛装同型蚤,在 60℃ 下烘 24 h,在十万分之一电子天平(CPA225D,德国)上称重.

培养第 4 d,C3 和 C4 处理组的同型蚤开始怀卵,培养第 9 d,C2 处理组的同型蚤开始怀卵,每天观察怀卵状况,记录所产幼仔只数并将其移除. C3 和 C4 处理组与 C2 处理组分别于培养第 9 d 和第 13 d 获得第 2

成龄期产仔量后结束培养,测定同型蚤的磷含量. 培养第6~8 d不测同型蚤的干重.

1.3 数据统计分析

数据分析在 SPSS 19.0 软件中进行,不同处理同型蚤体长和平均产仔量之间的差异使用单因素方差分析法(One-way ANOVA)进行分析. 不同 C/P 斜生栅藻处理下同型蚤的生长速率利用公式 $g = (\ln m_t - \ln m_0)/t$ 计算^[7],其中, g 表示生长速率, m_t 表示培养 t 天的同型蚤平均干重, m_0 表示初始的同型蚤平均干重, t 表示培养的天数.

2 实验结果

2.1 不同 C/P 的斜生栅藻对同型蚤生长和磷含量的影响

培养 1 d 后不同处理组同型蚤的体长即显示出差异,C1 与 C2 处理组差异不显著($P=0.94$),C3 与 C4 处理组差异不显著($P=0.86$),但 C1、C2 处理组与 C3、C4 处理组差异均显著($P<0.05$),后期体长的差异显著性与第 1 d 相同. 培养 9 d 后,高 C/P 斜生栅藻的 C1 和 C2 处理组同型蚤的体长分别为 1.48 ± 0.07 和 1.70 ± 0.12 mm,低 C/P 斜生栅藻的 C3 和 C4 处理组同型蚤的体长分别为 2.52 ± 0.03 和 2.52 ± 0.04 mm(图 1).

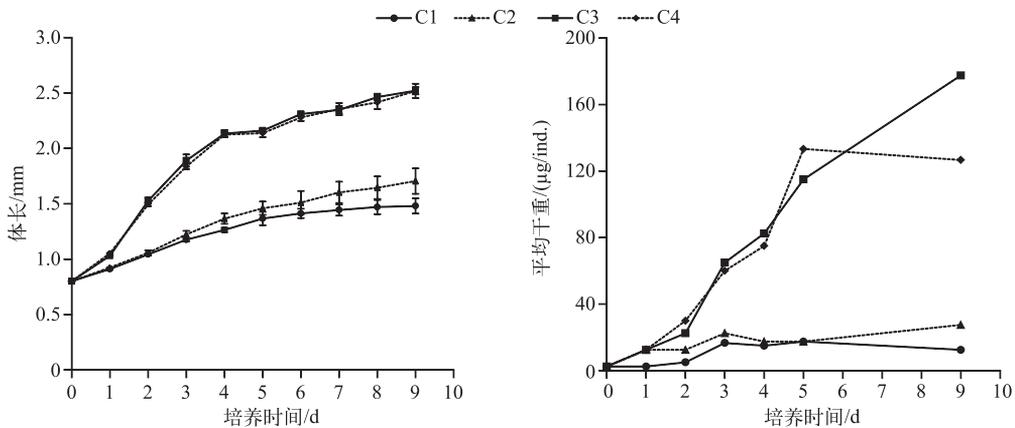


图 1 不同 C/P 斜生栅藻处理下同型蚤的体长及平均干重随培养天数的变化

Fig.1 Changes in the body length and average dry weight of *Daphnia similis* cultured by different C/P ratios of *Scenedesmus obliquus* during the experiment

C1、C2、C3 和 C4 处理组培养 9 d 后同型蚤的平均干重分别为 12.5、27.5、177.5 和 127.0 $\mu\text{g}/\text{ind.}$. C1~C4 处理组培养的同型蚤在 0~9 d 内的平均生长速率分别为 0.15、0.27、0.47 和 0.44 d^{-1} . 培养结束后 C1~C4 处理组同型蚤的磷含量占干重的比例分别为 0.35%、0.79%、1.43% 和 1.11%(图 2).

2.2 不同 C/P 的斜生栅藻对同型蚤繁殖的影响

C1 处理组整个培养过程同型蚤都没有产仔. C2 处理组同型蚤在培养第 8 d 首次怀卵,首次怀卵体长为 1.64 ± 0.11 mm,培养第 9 d 首次产仔. C3 和 C4 处理组在培养第 4 d 首次怀卵,首次怀卵体长分别为 2.13 ± 0.02 和 2.13 ± 0.04 mm(图 3),培养第 5 d 首次产仔. C2 处理组与 C3 和 C4 处理组首次怀卵体长差异显著($P<0.05$),C3 与 C4 处理组首次怀卵体长的差异不显著($P=0.99$).

C2 处理组第 1 成龄期 A1(培养第 9~11 d)的平均产仔量为 1.2 ± 1.3 ind./female,C3 和 C4 处理组 A1 期(培养第 5~7 d)的平均产仔量分别为 9.8 ± 2.3 和 9.5 ± 2.5 ind./female. C2 处理组与 C3 和 C4 处理组 A1 期产仔量的差异显著($P<0.05$),C3 与 C4 处理组差异不显著($P=0.98$). C2 处理组第 2 成龄期 A2(培养第 12~13 d)的平均产仔量为 1.0 ± 0.8 ind./female,C3 和 C4 处理组 A2 期(培养第 8~9 d)的平均产仔量分别为 12.3 ± 2.2 和 10.9 ± 1.7 ind./female,差异显著性与 A1 期相同(图 3).

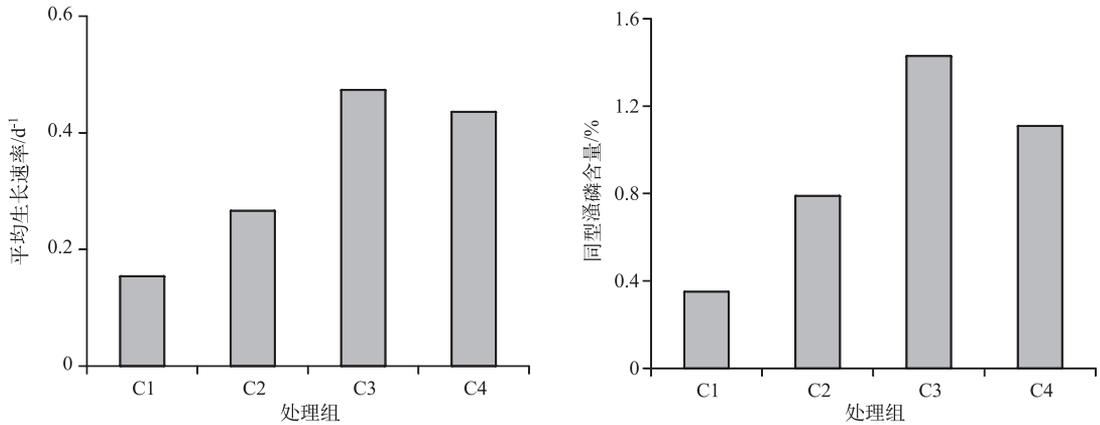


图2 不同 C/P 斜生栅藻处理下同型蚤的平均生长速率及磷含量
Fig.2 The average growth rate and body P content of *Daphnia similis* in four treatments with different C/P ratios of *Scenedesmus obliquus*

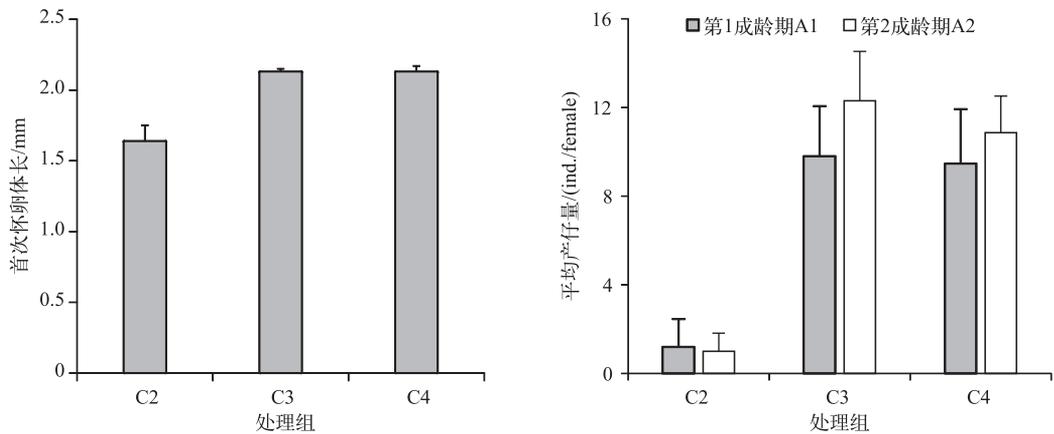


图3 不同 C/P 斜生栅藻处理下同型蚤首次怀孕体长和平均产仔量

Fig.3 The female body length at first pregnancy and average number of offspring of *Daphnia similis* in three treatments with different C/P ratios of *Scenedesmus obliquus* (A1: first adult instar; A2: second adult instar)

3 讨论

3.1 不同 C/P 的斜生栅藻对同型蚤生长和磷含量的影响

与低 C/P (120) 食物相比,高 C/P (>300) 食物处理条件下蚤的生长速率降低^[7, 24]. 本研究中高 C/P (512.3 和 881.8) 处理条件下同型蚤的生长速率低于低 C/P (124.3) 处理下的生长速率. DeMott 等用不同 C/P 的栅藻 (*Scenedesmus acutus*) 喂食出生 3 d 的大型蚤 (*Daphnia magna*) 3 d, 食物 C/P 为 900 时的生长速率 (0.17 d⁻¹) 低于食物 C/P 为 164 时的生长速率 (0.50 d⁻¹)^[7]. C/P 过高 (>300) 的食物对蚤生长产生抑制作用,其原因可能是食物 C/P 过高时蚤吸收的磷不能满足其生理需求^[7, 18],也可能是食物 C/P 过高时蚤需要通过呼吸和排泄释放过多的碳^[12, 25],或者是 C/P 过高的食物内部结构发生改变 (如藻细胞壁变厚) 导致可食性降低^[15, 26]. 蚤的 C/P 平均为 93±20^[27-29],食物 C/P 过低 (低于蚤的 C/P) 条件下蚤的生长速率也会下降^[21]. 本研究中斜生栅藻 C/P 为 42.4 处理组的同型蚤生长速率低于 C/P 为 124.3 处理组的生长速率. Plath 等用不同 C/P 的斜生栅藻喂食出生 24 h 以内的大型蚤 6 d, 食物 C/P 为 30 时的生长速率 (0.15 d⁻¹) 低于食

物 C/P 为 160 时的生长速率 (0.48 d^{-1})^[17]. C/P 过低 (<40) 的食物对溞生长产生抑制作用, 原因可能是食物 C/P 过低时溞摄食减慢导致碳含量不能满足其需求^[17], 也可能是食物 C/P 过低时溞需要排泄和解毒食物中过多的磷^[21]. 因此, 食物 C/P 过高 (>300) 或者过低 (<40) 都会抑制溞的生长^[19,30].

与低 C/P (120) 食物相比, 食物 C/P 过高 (>300) 条件下溞体的磷含量下降^[24,31]. 本研究中斜生栅藻 C/P 为 512.3 处理组的同型溞磷含量低于 C/P 为 124.3 处理组的磷含量. DeMott 用不同 C/P 的镰形纤维藻 (*Ankistrodesmus falcatus*) 喂食出生 24 h 以内的大型溞 5 d, 食物 C/P 为 1000 时大型溞磷含量 (0.84%) 低于食物 C/P 为 70 时的磷含量 (1.48%)^[24]. 石琛等用不同 C/P 的扁藻 (*Platymonas subcordiformis*) 喂食出生 24 h 以内的安氏伪镖水蚤 (*Pseudodiaptomus annandalei*), 食物 C/P 为 375 时安氏伪镖水蚤无节幼体阶段的平均磷含量 (0.11%) 低于食物 C/P 为 78 时的磷含量 (0.31%)^[32]. 当食物 C/P 增加时, 溞吸收的磷减少, 溞的磷含量降低^[7,33].

3.2 不同 C/P 的斜生栅藻对同型溞繁殖的影响

食物 C/P 的升高会使溞的生物量增长变缓, 首次产仔时间增长, 产仔量降低^[8,34]. 本研究中斜生栅藻 C/P 为 881.8 处理条件下的同型溞在培养的 13 d 内没有产仔, C/P 为 512.3 处理的同型溞在培养第 9 d 产仔. Sterner 等用 C/P 极高 (2266) 的栅藻 (*S. acutus*) 培养短钝溞 (*Daphnia obtusa*), 在培养的 14 d 内都没有产仔^[18]. C/P 为 881.8 处理的同型溞在培养期间没有产仔可能是由于其首次产仔时间超过了培养期, 也可能是该处理的斜生栅藻的 C/P 过高导致同型溞不能正常蜕皮和繁殖^[15]. 本研究中高 C/P 处理 (512.3) 条件下同型溞的 A2 期产仔量显著低于低 C/P 处理 (124.3) 下的 A2 期产仔量. Van Donk 等用不同 C/P 的莱茵衣藻 (*Chlamydomonas reinhardtii*) 喂食蚤状溞 (*Daphnia pulex*), 食物 C/P 为 845 处理条件的蚤状溞的 A2 期产仔量 ($3.0 \pm 1.0 \text{ ind./female}$) 低于 C/P 为 214 处理条件的 A2 期产仔量 ($8.3 \pm 2.0 \text{ ind./female}$)^[26]. 溞应对 C/P 过高的食物时会降低繁殖率和种群增长率^[35-36]. 本研究还发现斜生栅藻 C/P 为 42.4 处理条件下的同型溞产仔量低于 C/P 为 124.3 处理条件下的产仔量, 表明斜生栅藻 C/P 过低也会对同型溞的繁殖产生抑制作用, 其作用机理尚需进一步研究.

4 结论

湖泊中食物 C/P 会对浮游动物的生长和繁殖产生较大影响. 本研究通过探索不同 C/P 的斜生栅藻对同型溞生长和繁殖的影响, 揭示了与斜生栅藻 C/P 为 124.3 处理条件相比, 斜生栅藻 C/P 过高 (512.3 和 881.8) 及 C/P 过低 (42.4) 条件下, 同型溞生长速率降低, 磷含量减少, 产仔量降低. 这对研究食物质量高低对大型枝角类生长和繁殖的影响有一定的指导作用. 针对不同 C/P 的食物对不同种浮游动物生长和繁殖的影响有待进一步研究.

致谢: 王文侠、薛庆举、王秀娟、苏小妹、蒋世雄在实验过程中给予了帮助, 在此表示衷心感谢.

5 参考文献

- [1] DeMott WR, Gulati RD. Phosphorus limitation in *Daphnia*: Evidence from a long term study of three hypereutrophic Dutch lakes. *Limnology and Oceanography*, 1999, **44**(6): 1557-1564.
- [2] Persson J. Food quality effects on zooplankton growth and energy transfer in pelagic freshwater food webs. Uppsala: Uppsala University, 2007.
- [3] Hesson DO. Efficiency, energy and stoichiometry in pelagic food webs: Reciprocal roles of food quality and food quantity. *Freshwater Reviews*, 2008, (1): 43-57.
- [4] DeMott WR, Van Donk E. Strong interactions between stoichiometric constraints and algal defenses: Evidence from population dynamics of *Daphnia* and algae in phosphorus-limited microcosms. *Oecologia*, 2013, **171**: 175-186.
- [5] Hessen DO, Elser JJ, Sterner RW *et al.* Ecological stoichiometry-an elementary approach using basic principles. *Limnology and Oceanography*, 2013, **58**(6): 2219-2236.
- [6] Wei Lijun, Tang Longsheng, Li Shengnan *et al.* Effects of a simulated increase in atmospheric CO₂ concentration on cladoceran zooplankton collected from Lake Taihu. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, **36**(7): 1846-1853. [魏利军, 汤龙升, 李胜男等. CO₂ 升高对枝角类群落结构影响的原位模拟. 生态学报, 2016, **36**(7): 1846-1853.]

- [7] DeMott WR, Gulati RD, Siewertsen K. Effects of phosphorus-deficient diets on the carbon and phosphorus balance of *Daphnia magna*. *Limnology and Oceanography*, 1998, **43**(6): 1147-1161.
- [8] Schulz KL, Sterner RW. Phytoplankton phosphorus limitation and food quality for *Bosmina*. *Limnology and Oceanography*, 1999, **44**(6): 1549-1556.
- [9] Meng Meiru, Deng Daogui, Jiang Qiang *et al.* Effect of *Chlorella Vulgaris* cultured by different nitrogen concentrations on the growth and reproduction of *Moina Irrasa*. *Journal of Huaibei Normal University: Natural Science*, 2013, **34**(3): 47-50. [孟美如, 邓道贵, 蒋强等. 不同氮浓度培养的小球藻对发头裸腹蚤生长与生殖的影响. 淮北师范大学学报: 自然科学版, 2013, **34**(3): 47-50.]
- [10] Sterner RW. *Daphnia* growth on varying quality of *Scenedesmus*: Mineral limitation of zooplankton. *Ecology*, 1993, **74**(8): 2351-2360.
- [11] Laspoumaderes C, Modenutti B, Elser JJ *et al.* Does the stoichiometric carbon: phosphorus knife edge apply for predaceous copepods? *Oecologia*, 2015, **178**: 557-569.
- [12] Sterner RW, Elser JJ, Hessen DO. Stoichiometric relationships among producers, consumers and nutrient cycling in pelagic ecosystems. *Biogeochemistry*, 1992, **17**: 49-67.
- [13] Urabe J, Watanabe Y. Possibility of N or P limitation for planktonic cladocerans. *Limnology and Oceanography*, 1992, **37**(2): 244-251.
- [14] Elser JJ, Hassett RP. A stoichiometric analysis of the zooplankton-phytoplankton interaction in marine and freshwater ecosystems. *Nature*, 1994, **370**: 211-213.
- [15] VanDonk E, Hessen DO. Grazing resistance in nutrient-stressed phytoplankton. *Oecologia*, 1993, **93**: 508-511.
- [16] Sterner RW, Hessen DO. Algal nutrient limitation and the nutrition of aquatic herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1994, **25**(4): 1-29.
- [17] Plath K, Boersma M. Mineral limitation of zooplankton: stoichiometric constraints and optimal foraging. *Ecology*, 2001, **82**(5): 1260-1269.
- [18] Sterner RW, Hagemeyer DD, Smith WL *et al.* Phytoplankton nutrient limitation and food quality for *Daphnia*. *Limnology and Oceanography*, 1993, **38**(4): 857-871.
- [19] Olsen Y, Jensen A, Reinertsen H *et al.* Dependence of the rate of release of phosphorus by zooplankton on the P:C ratio in the food supply, as calculated by a recycling model. *Limnology and Oceanography*, 1986, **31**(1): 34-44.
- [20] Urabe J, Clasen J, Sterner RW. Phosphorus limitation of *Daphnia* growth: Is it real?. *Limnology and Oceanography*, 1997, **42**(6): 1436-1443.
- [21] Elser JJ, Kyle M, Learned J *et al.* Life on the stoichiometric knife-edge: Effects of high and low food C:P ratio on growth, feeding, and respiration in three *Daphnia*. *Inland Waters*, 2016, **6**: 136-146.
- [22] Li Jing, Chen Feizhou. Preliminary analysis on population decline of *Daphnia* in summer and autumn in Lake Taihu. *J Lake Sci*, 2010, **22**(4): 552-556. DOI: 10.18307/2010.0411. [李静, 陈非洲. 太湖夏秋季大型枝角类(*Daphnia*)种群消失的初步分析. 湖泊科学, 2010, **22**(4): 552-556.]
- [23] Kilham SS, Kreeger DA, Lynn SG *et al.* COMBO: A defined fresh water culture medium for algae and zooplankton. *Hydrobiologia*, 1998, **377**: 147-159.
- [24] DeMott WR. Implications of element deficits for zooplankton growth. *Hydrobiologia*, 2003, **491**: 177-184.
- [25] Darchambeau F, Faerovig PJ, Hessen DO. How *Daphnia* copes with excess carbon in its food. *Oecologia*, 2003, **136**: 336-346.
- [26] Van Donk E, Hessen DO. Altered cell wall morphology in nutrient-deficient phytoplankton and its impact on grazers. *Limnology and Oceanography*, 1997, **42**(2): 357-364.
- [27] Elser JJ, Urabe J. The stoichiometry of consumer-driven nutrient recycling: Theory, observations, and consequences. *Ecology*, 1999, **80**(3): 735-751.
- [28] Elser JJ, Fagan WF, Denno RF *et al.* Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 2000, **408**: 578-580.
- [29] Brett MT, Muller-Navarra DC, Park SK. Empirical analysis of the effect of phosphorus limitation on algal food quality for freshwater zooplankton. *Limnology and Oceanography*, 2000, **45**(7): 1564-1575.
- [30] Boersma M, Elser JJ. Too much of a good thing: On stoichiometrically balanced diets and maximal growth. *Ecology*, 2006,

- 87(5): 1325-1330.
- [31] Lehman JT, Naumoski T. Content and turnover rates of phosphorus in *Daphnia pulex*: Effect of food quality. *Hydrobiologia*, 1985, **128**: 119-125.
- [32] Shi Chen, Lü Songhui, He Xuejia. Effect of phosphorus condition on growth and ingestion in *Pseudodiaptomus annandalei*. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2011, **35**(3): 460-466. [石琛, 吕颂辉, 何学佳. 不同磷条件对安氏伪镖水蚤的生长及摄食的影响. 水生生物学报, 2011, **35**(3): 460-466.]
- [33] He XJ, Wang WX. Kinetics of phosphorus in *Daphnia* at different food concentrations and carbon: phosphorus ratios. *Limnology and Oceanography*, 2007, **52**(1): 395-406.
- [34] Acharya K, Kyle M, Elser J. Effects of stoichiometric dietary mixing on *Daphnia* growth and reproduction. *Oecologia*, 2004, **138**(3): 333-340.
- [35] Killham SS, Kreeger DA, Goulden CE *et al.* Effects of algal food quality on fecundity and population growth rates of *Daphnia*. *Freshwater Biology*, 1997, **38**: 639-647.
- [36] Frost PC, Ebert D, Larson JH *et al.* Transgenerational effects of poor elemental food quality on *Daphnia magna*. *Oecologia*, 2010, **162**: 865-872.