

综 述

# 淡水轮虫繁殖生物学研究进展

## ADVANCES IN STUDIES ON REPRODUCTIVE BIOLOGY OF FRESHWATER ROTIFERS

杨家新 黄祥飞 刘建康

(中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

YANG Jia-Xin, HUANG Xiang-Fei, LIU Jian-Kang

(Institute of Hydrobiology, CAFS, Wuhan 430072)

关键词 淡水轮虫, 繁殖生物学, 褶皱臂尾轮虫

KEYWORDS Freshwater rotifer, Reproductive biology, *Brachinurus plicatilis*

### 1 轮虫生活史

双巢目的种类终身营无性生殖, 单巢目轮虫的生活史具有典型的世代交替过程。通常情况下, 轮虫通过孤雌生殖(Parthenogenetic)的方式繁衍种群, 在孤雌生殖期间, 母体产生的卵排出后粘附在母体身体后端两侧、下沉到水底或浮在水中, 不需受精而直接萌发形成子代幼体, 该母体为非混交雌体(Amitic female), 其产生的卵叫非混交卵(Amitic egg)或夏卵(Summer egg), 非混交卵个体较大、卵壳较薄而光滑, 无色透明且可见到发育中的胚胎, 染色体为 $2N$ 。当外界环境恶劣不适应轮虫生存时(如: 温度骤然升降、种群密度过高、pH、DO 剧变、食物的种类改变和数量补充受到限制)种群开始出现混交雌体(Mictic female), 混交雌体每次携带的雄卵数量较多(5~7枚)、胚胎发育时间短, 不需受精直接发育成染色体数目为 $N$ 的雄性个体(Male), 雄性个体只有母体的八分之一至三分之一间, 生殖系统和运动器官高度发达, 其它结构尤其是消化系统极度退化, 运动速度极快, 出生后不摄食任何食物, 通过混交雌体的体壁把精子输送到体腔, 完成交配的雄轮虫几小时即刻死亡。混交雌体所产的卵为需精卵(Mictic egg), 经过受精后形成休眠卵(Resting egg), 休眠卵个体较大, 外表常常颜色呈暗褐色被有突起或不同形态的刻纹、长短不一的壳刺或其它装备。从母体排出沉入水底或留在死亡后的母体内。休眠卵能够抵御外界高度的干燥低温和高温以及其它化学因子的剧烈变化, 经过不同阶段的滞育, 待温度、食物、pH、DO 等外界环境条件适合时休眠卵萌发形成子代新个体(非混交雌体)进入新一轮孤雌生殖阶段, 这样就形成一个完整的世代交替过程 [王家楫 1961, Pennak 1991, Birky Jr. 1971, Birky Jr. 和 Gilbert 1972, Gilbert 1978]。混交雌体和非混交雌体外部形态没有明显差别, 但内部生理机制明显不同。目前只有根据它们携带卵的类型和后代个体来区分 [Ruttner-Kolisko 1964, Pennak 1991], Sudzuki [1964] 根据轮虫的系统发育过程提出: 轮虫的雌体类型可分为 5~6 种, 即: ♀ 不产卵的雌体(NE)、♀♀产非混交卵的雌体(AE)、♀♂产雄卵雌体(Male E)、P♀产伪性卵(Pseudoseual egg PE)、B♀双性雌体(Amphoteric) 该雌体既可产混交雌体又

可产非混交雌体。B♀双性雌体已被许多学者所证实[Rutner-Kolisko 1964, Gilbert 1978]所证实,最后一种雌体为只产休眠卵的雌体(D♀)。

## 2 研究综述

对于轮虫繁殖生物学的研究,直至四十年代以后才引起轮虫学家的广泛关注。通过对轮虫生活史的观察和研究,一致肯定了轮虫的世代交替模式并初步阐述了环境因子对轮虫的世代交替过程的诱导和调控作用。但对诱导轮虫有性生殖出现的原因争议颇多。因而生物学工作者分别从不同角度对其研究:密度、温度、pH值、盐度、DO、渗透压、光照、食物的种类大小和丰度等都成为轮虫学家关注的问题,从此诸多有关轮虫繁殖的研究文献日渐增多。对于轮虫繁殖生物学的研究国外起步较早,并且大部分研究都集中在单因子对轮虫有性生殖的诱导作用上。不同的学者对于同一条件的诱导效果的解释亦不相同有的甚至争议很大。

### 2.1 研究材料的选择

对于实验材料的选择早期主要以水轮属(*Hydatina*)为研究对象,后来则集中在个体较大、分布广泛、较易培养,且具有一定的应用价值的单巢目种类,且绝大部分研究者都选择一些普生性的种类。并且主要以臂尾轮虫属(*Brachionors*)、晶囊轮虫属(*Asplanchna*),椎轮虫属(*Notommata*)的一些种类为主。近年来椎轮属已用得很少,臂尾轮虫属主要偏重于萼花臂尾轮虫(*B. calyciflorus*),红臂尾轮虫(*B. rubens*),壶状臂尾轮虫(*B. urceus*),角突臂尾轮虫(*B. angularis*)。晶囊轮虫属中又以西氏晶囊轮虫(*A. sieboldi*)、卜氏晶囊轮虫(*A. brightwelli*)、中型晶囊轮虫(*B. intermediate*)为主兼以盖氏晶囊轮虫(*A. girdoi*)。随着海洋渔业的发展,咸淡水种类褶皱臂尾轮虫(*B. plicatilis*)日益引起人们的注目,也成为轮虫繁殖生物学研究的主要材料。

鉴于不同地方或同一地方的不同水体,以及同一水体不同分布区的同种轮虫在相同实验条件下的差异明显,同一研究的材料均来自一个轮虫培养的克隆(clone)或品系(Strain)以减少实验时的误差。

### 2.2 研究主要内容

由于研究者的各自观点和预期的目的不尽相同,所以各自选择的研究内容也不不尽相同。根据现行的实验技术手段,绝大部分学者都把外界环境因子的刺激看作诱导轮虫有性生殖现象发生直接原因。如:外界温度的骤然升高或降低、群密的增加、光照强度及光照周期的变化、食物的质量及数量、年龄和品系的差异等等。

#### 2.2.1 温度

环境温度的改变,特别是生物不可预测的骤然剧变,常常影响水生生物的行为,其中包括生殖活动。温度刺激对轮虫混交雌体的形成具有重要作用。最先Rutner-Kolisko[1964]曾经做过这方面的实验:第一组,把携带卵的红臂尾轮虫从正常温度移入预先冷至到6℃培养介质中,在低温条件下经历2小时,该组作为急剧降温刺激组(Sudden cold stimulus SS)、第二组,把轮虫培养介质在1小时内从常温降至6℃,并在该条件下维持1小时,记作(Gradual cool stimulus)。第三组,控制在23℃(Control)。前两组经历2小时后均移到23℃下和第三组一起进行培养。比较它们后代个体(F<sub>1</sub>)的混交雌体占有后代个体总数的比例。结果发现:第一组比例最高,第二组次之,第三组最低。统计结果表明:SS与GS和C之间存在明显差异,后两者之间没有差异。他认为该现象是温度剧变所致。但是在自然环境下,即使温度变化较缓的季节仍然会发生两性生殖现象。由此可见,温度的改变对混交雌体的形成具有明显的刺激效应,但并非是必要条件,有关温度因子的研究有待进一步开展。

#### 2.2.2 光照

光照对不同种类轮虫的混交雌体的形成具有不同程度的诱导作用。光谱成分、光照强度、光照昼夜光长变化对不同的轮虫种具有不同的作用。Laderman和Guttman[1963]在研究中发现,持续光照可以诱导雄轮虫频频出现。在全黑暗条件或至少保持42小时的全黑暗状态见不到雄轮虫。若把该轮虫放到有光的条件下稍加刺激又出现雄性个体。在此之后的阶段继续用光诱导时又没有发现雄性个体。由此他们认为光是必不可

少的“触发刺激”(triggering stimulus)。若把上述研究对象换成晶囊轮虫时却很难发现上述效应。臂尾轮虫属的种类对光的反应存在种间差异。红臂尾轮虫对光的诱导反应与椎轮虫相似,而萼花臂尾轮虫对光刺激没有反应。尽管如此,但绝大多数人确信:光照时间的长短对萼花臂尾轮虫有性生殖的出现虽然没有直接的诱导作用,但光照却无疑是有利的。

其次,光的波长范围和光强度对轮虫的非混交雌体的形成亦有不同影响。波长为 300~700nm 内,混交雌体百分率最大时的波长为 425~475nm。波长继续增加,混交雌体百分率又迅速下降。

从目前研究来看,对光的诱导效应机制意见不一,目前对晶囊轮虫、臂尾轮虫的光诱导效应争议颇多,有待进一步研究。

### 2.2.3 密度

密度的自我调节是种群保持稳定的一个重要特点,生物为了其种群的自身生存与发展,在环境条件改变时,各种不同形式的调节方式就开始起作用了。对于具有世代交替现象的轮虫来讲,在适合的环境下,以快速、便捷的孤雌生殖扩大种群,迅速占据空间对种群十分有益,当种群密度接近环境最大承载力时,种群开始出现雄性个体与混交雌体交配进行有性生殖。无疑,这种方式使得种群轮虫以休眠卵形式离开种群使密度得到了控制。

60 年代的 Gillbert[1963] 为了验证前人的观点,他在相同相对密度下,利用轮虫数目改变,而培养容器体积固定和改变溶液体积轮虫数目固定,结果发现萼花臂尾轮虫在密度 4.0 ind/mL 时混交雌体数量比例最高,而 0.66 ind/mL 时混交雌体数量几乎为零,且两种不同实验方法在相同相对密度条件下单个培养与群体培养间混交雌体的比例没有任何变化。根据这一实验结果,他认为密度大小的改变确实可以诱导混交雌体的产生。

对于密度因子的诱导机制存在较大争议, Gilbert[1963] 则认为,密度可以诱导混交雌体的产生的主要原因是轮虫在在幼体期和种群快速生长期向环境分泌、排泄、释放某种不明成分的化学物质,且这种物质仅幼年个体才能分泌。有趣的是他在实验中发现,随着培养基中混交雌体比例的升高,若不添加和更换新鲜培养基,混交雌体的比例却又下降,几周后种群全部由非混交雌体组成,种群再经急剧增长后又重新出现混交雌体。Cément 和 Pourriot[1980] 认为密度的诱导作用是通过“拮抗调节”来实现的,他们认为椎轮虫同时分泌增长因子与下降因子,前者在密度低时起作用,促使混交雌体的形成且与其浓度无关,只与轮虫与其作用的时间呈正相关;而后者只在种群密度达到一定程度时才开始发生作用,后者的主要作用是诱导雌体的卵黄管合成一种未名物质(X),该物质进入卵细胞质,在胚胎发育过程中分布到轮虫不同的细胞中,尤其是卵母细胞中,当轮虫密度较高时每个卵母细胞接受的合成物质就越多,把轮虫转移到低密度时,每一细胞从母体接受部分该种物质。前者总比后者先发挥效力,但后者一旦出现,其作用的效果又远远大于前者且比其迅速,使生长因子受到抑制。

也有人认为密度的诱导效应实际上是食物丰度变化的结果。因为,随着密度的增加轮虫的饵料生物却在大幅度减少。自然环境中轮虫休眠卵和混交雌体的峰值与种群峰值具有同时出现的趋势,与此相反,环境中食物的生物量随着种群峰值的增加而呈下降趋势[Edmondson 1965]。

另外,由于环境变化导致食物演替, D' Abramo[1980] 认为后续饵料的大小、质量并不一定适合该种轮虫的需要。

### 2.2.4 食物

食物资源的组成、丰度和食物的成分对轮虫混交雌体的形成具有明显的诱导作用。

首先,不同食物的诱导作用差异很明显,例如:用绿色藻类投喂臂尾轮虫时,其后代混交雌体的比率高于投喂隐藻时的比率。单独用酵母投喂臂尾轮虫时,混交雌体数量不多但是休眠卵却很多,酵母(Yeast)、小球藻(*Chlorella*)和裂须藻(*Schiothrix*)混合使用也能得到大量的休眠卵[Pourriot 和 Snell 1983],由此看来,不同的食物其诱导效应差异很明显。

其次,食物对轮虫混交雌体的诱导还表现在其可得性及其适口性上,轮虫适口饵料的大小为 2~18 $\mu$ m 左右,过大过小对轮虫来讲都是不利的[Dumont 1977]。Johansson[1987] 在调查自然环境中疣毛轮虫(*Synchaeta*)

的生活史时发现:当食物为硅藻为主,食物大小超过  $30\mu\text{m}$  时,种群中会出现大量雄性个体。轮虫食物丰度的变化对混交雌体的诱导效应没有较大的分歧,一般认为:在轮虫食物浓度范围内,随着食物浓度的增加混交雌体的比例减少,当食物浓度高于上限或低于下限时,种群出现有性生殖的可能性都较大。

食物中的某些成分对混交雌体具诱导作用。绿色植物和藻类中所含的维生素 E (tocopherol VE) 对晶囊轮虫属不同的种类具有间接的诱导作用,并能与种群密度协同作用促使混交雌体百分比明显升高 [Birky Jr. 1971, Birky Jr. 和 Gilbert 1972, Gilbert 1967, 1968a, 1968b, 1971, 1972, 1975, 1976, 1977a, 1977b, 1977c, 1977d, 1981, 1983a, 1983b, 1983c, 1993, 1995a, 1995b]。西氏晶囊轮虫休眠卵萌发出的第一代轮虫均为个体较小的囊型 (saccate) 非混交雌体,用含维生素 VE 成分的草履虫和在富含 VE 的培养液中培养的蓼花臂尾轮虫作为食物投喂晶囊轮虫,结果发现后代出现两种不同的形态,十字型 (cruciform) 和倒钟型 (campanulate)。十字型个体比囊型个体大,体壁的前、后端和两侧向外突出,形成瘤状突出物—BWOs (Body wall out-growths), BWOs 的突起程度随 pH、DO 和环境渗透压的改变而发生变化。该型所产后代个体中混交雌体的比例较高,且与 BWOs 的突起程度呈正相关。同时,这种形态的个体后代混交雌体百分率不再受其它环境因子的影响。含 VE 或具同类性质的物质诱导囊型和十字型个体产生倒钟型个体,这种个体体型较大且头冠与身体不成比例,该型雌体也是典型的非混交雌体。也有部分个体体型介于十字型和倒钟型之间。卜氏晶囊轮虫对含 VE 食物的反应与西氏晶囊轮虫接近但 BWOs 的突起程度不如西氏晶囊轮虫发达,后代没有倒钟型个体。

### 2.2.5 母体年龄对后代混交雌体比例的影响

相同物种的日龄差异、克隆或品系的不同对同样的诱导条件的反应也不相同 [Rougier 和 Pourriot 1977], Cément 和 Pourriot [1980] 在研究轮虫年龄对混交雌体的影响时发现,来源同一母体不同日龄的轮虫在同样条件下,母体、 $F_1$ 、 $F_2$  后代混交雌体的百分率分别为 3.8%、28.5%、42.3%。

### 2.2.6 pH 值

除了上述几方面外,水的物理化学状况同样影响混交雌体的形成,如:盐度对咸淡水种类褶皱臂尾轮虫的影响是极其重要的。pH 值、溶解氧都无疑是会影响轮虫的混交雌体的形成。Mitchell [1992] 的研究结果表明:pH 值为 7.5 和 8.5 时蓼花臂尾轮虫的混交百分率为 5% 和 10%, 9.5 和 10.5 时均为 20%; pH 值为 7.5 和 8.5 时的休眠卵百分比均为 10%, 9.5 时为 0, 10.5 时最高,为 20%。鉴于这些因子在自然水体中变化甚微且在轮虫工厂化培养中易于控制,所以人们在研究淡水轮虫繁殖生物学时对这些因子不甚关注。

## 3 我国轮虫繁殖生物学研究状况

我国轮虫繁殖生物学的工作始于八十年代中期,黄祥飞 [1985] 报道于对蓼花臂尾轮虫的卵的发育、种群增长和生产量方面的研究,李永函 [1985] 对轮虫的休眠卵的形态分布、萌发;金送笛和李永函 [1996] 等人研究了两种轮虫休眠卵的萌发,杨家新和黄祥飞 [1996] 报道了温度刺激和种群密度对蓼花臂尾轮虫产卵量和温度和混交雌体的影响。

总之,我国轮虫繁殖生物学研究起步晚、技术手段落后、很难与国际同行进行交流。

## 4 存在问题及展望

目前研究尽管取得了一定成绩,但仍存在几方面问题尚待解决。

首先:实验材料代表性不够全面,目前大部分实验材料均以臂尾轮虫属、椎轮科和晶囊轮虫属为代表,而对其他种类很少涉及。由于轮虫的种间差异,同属间的不同种类对同一生态因子的反应明显不同,甚至得到相反的结论,由此使得一些研究结果难以普遍推广应用。

其次:实验的局限性,目前的研究均是在实验室条件下,研究单一因子对轮虫的繁殖过程的影响,尽管这种研究方法对了解影响轮虫繁殖的基本过程带来诸多方便但对于处在自然环境中综合生态环境下的生物来讲这种方法是远远不够的,有时甚至会导至错误的结论。因而,要想揭示生命现象的本质,必须全面地综合考虑生物所处的环境,进行合理的设计,提高研究结果的可信度。

最后:雌体的种类、划分和其内部生理机制仍然不清楚,目前认为有两种雌体类型混交雌体和非混交雌体数。而且是根据其后代个体来鉴别的,尽管可以通过该法把二者区分开来,但对两种雌体在不同生态因子综合刺激后 MF 与 AF 的内部生理变化不甚明了。这为随意控制轮虫生殖过程,大规模培养、生产轮虫带来种种困难。

由此看来未来的繁殖生物研究除了从生态学角度考虑外,还应把 MF, AF 的染色体的组型等一系列生物技术方面的手段运用到该领域,从分子生物学的观点找到控制轮虫繁殖的便捷有效的途径。

## 参 考 文 献

- 王家楫. 1961. 中国淡水轮虫志. 北京: 科学出版社. 288
- 李永函. 1985. 养鱼池轮虫休眠卵分布和萌发的研究. 水生生物学报, 9(1): 20 ~ 30
- 金送笛, 李永函. 1996. 几种轮虫需精卵休眠时间的初步研究. 中国水产科学, 3(4): 66 ~ 73
- 黄祥飞. 1985. 温度对萼花臂尾轮虫卵的发育、种群增长及生产量的影响. 水生生物学报, 9(3): 32 ~ 39
- 杨家新, 黄祥飞. 1996. 温度和密度对萼花臂尾轮虫产卵量和混交雌体形成的影响. 湖泊科学, 8(4): 367 ~ 372
- Birky C W Jr. 1971. Parthenogenesis in rotifer; the control of sexual and asexual reproduction. Amer Zool, 11: 245 ~ 266
- Birky C W Jr, Gilbert J J. 1972. Vitamine E as an extrinsic and intrinsic signal controlling development in the rotifer *Asplanchna*; uptake, transmission, and localization of  $\alpha$ -tocopherol. J Embryo Exp Morphol, 27: 103 ~ 120
- Clement P, Pourriot R. 1980. About a transmissible influence through several generations in a clone of the *Notommata apuies* Ehr. Hydrobiologia, 73: 27 ~ 31
- D' Abramo L R. 1980. Ingestion rate decrease as the stimulus for sexuality in population of *Moina macrocopa*. Limnol Oceanogr, 25(3): 422 ~ 429
- Dumont H J. 1977. Biotic factors in the population dynamics of rotifers. Arch Hydrobiol Beih Ergebn Limnol, 8: 98 ~ 122
- Edmondson W T. 1965. Reproductive rates of planktonic rotifers as related to food and temperature in nature. Ecol Monogr, 35: 61 ~ 111
- Gilbert J J. 1963. Mictic female production in the rotifer *Brachinorus calyciflorus*. J Exp Zool J Exp Zool, 153: 113 ~ 124
- Gilbert J J. 1967. Control of sexuality in the rotifer *Asplanchna brightwelli* by Dietary lipid of plant organ. Prol Scio Nat Acad Sci U S A, 157: 1218 ~ 1225
- Gilbert J J. 1968a. Alpha-tocopherol and sexual reproduction in the rotifer morphism in the *Asplanchna*. Science, 159: 734 ~ 736
- Gilbert J J. 1968b. Dietary control of sexuality in the rotifer *Asplanchna brightwell* Gosse. Physiol Zool, 41: 14 ~ 43
- Gilbert J J. 1971. Some notes on the control of sexuality in the rotifer *A. sieboldi*. Limnol Oceanogr, 16: 309 ~ 319
- Gilbert J J. 1972.  $\alpha$ -tocopherol in male of the rotifer *A. sieboldi*; its metabolism and its distribution in the testis and rudimentary gut. J Exp Zool, 181: 117 ~ 128
- Gilbert J J. 1975. Dietary tocopherol and Sexual reproduction in the rotifers *B. calyciflorus* and *A. sieboldi*. J Exp Zool, 194: 485 ~ 494
- Gilbert J J. 1976. Polymorphism in the rotifer *A. sieboldi*; Biomass, Growth, and reproductive rate of saccate and campanulate morphotypes. Ecology, 57: 542 ~ 551
- Gilbert J J. 1977a. Mictic female production in monogonont rotifers. Arch Hydrobiol Beih. Ergebn. Limnol, 8: 142 ~ 155
- Gilbert J J. 1977b. A note on the relationship between polymorphism and mictic female production in *B. calyciflorus*. Arch Hydrobiol Beih Ergebn Limnol, 8: 161 ~ 162
- Gilbert J J. 1977c. A note on the effect of cold Shock on mictic female production in *B. calyciflorus*. Arch Hydrobiol Beih Ergebn Limnol, 8: 158 ~ 160
- Gilbert J J. 1977d. Effect of non-tocopherol component of the diet on polymorphism, sexuality, biomass, and reproductive rate of the rotifer *Asplanchna sieboldi*. Arch Hydrobiologie, 80: 375 ~ 397
- Gilbert J J. 1978. Sexual Reproduction in the rotifer *Asplanchna girod*; Effects of tocopherol and population density. J Exp Zool, 204: 113 ~ 122
- Gilbert J J. 1981. Control of morphotype frequency distributions in the population of the rotifer *A. sieboldi*; factors in influencing the production of the tocopherol dependent Cruciform and Campanulate morphotype. Ecology, 62(5): 1299 ~ 1310

- Gilbert J J. 1983a. Control of sexuality in *Asplanchna brightwelli* threshold levels of dietary tocopherol and modification of tocopherol response by exogenous and endogenous factors. *Hydrobiologia*, 104: 167~173
- Gilbert J J. 1983b. Rotifera. In: *Reproductive Biology of Invertebrates*. (Eds K G and R G Adiyodi) Vol. 1 Oogenesis, Oviposition, and Oosorption John Wiley & Sons, New York, pp. 181~221
- Gilbert J J. 1983c. Rotifera. In: *Reproductive Biology of Invertebrates*. (Eds R. K G and R G Adiyodi), Vol. 2 Spermatogenesis and Sperm Function John Wiley & Sons, New York, pp. 181~191
- Gilbert J J. 1993. Rotifera. In: *Reproductive Biology of Invertebrates*. (Eds. K G and R G Adiyodi), Vol. 6, Part A, Asexual Propagation and Reproductive Strategies. Oxford & IBH Publishing Co. PVT. LTD. New Delhi, pp. 231~263
- Gilbert J J. 1995a. Structure, development and induction of a new diapause stage in rotifers. *Freshwater Biology*, 34: 263~270
- Gilbert J J. 1995b. Induction of diapausing amictic eggs in *Synchaeta pectinata*. *Hydrobiologia* 313/314: 345~350
- Johansson S. 1987. Factors influencing the occurrence of males in natural population of *Synchaeta* sp. *Hydrobiologia* 147: 323~327
- Lademan C D, Guttman H N. 1963. Indication of sexuality by alteration of photo-period in the rotifer *Brachionus rubens*. *J Exp Zool*, 152: 5~12
- Mitchell S A. 1992. The effect of pH on *B. calyciflorus* Pallas (Rotifera) *Hydrobiologia*, 245: 87~93
- Pennak R W. 1991. *Freshwater invertebrates of the United States* (3rd.) The Ronald Press Company, New York, pp. 157~207
- Pourriot R, Snell T W. 1983. Resting eggs in rotifers. *Hydrobiologia*, 104: 213~224
- Rougier C, Pourriot R. 1977. Aging and control of the reproduction in *Brachionus calyciflorus* (Pallas) (Rotatoria). *Exp Gerontology*, 12: 137~151
- Rougier C, Pourriot R, Clement R. 1977. Determination of mixis in *Brachionus*. *Arch Hydrobiol Beih Ergebn Limnol*, 8: 163~166
- Ruttner-Kolisko A. 1964. Über die Labile Periode in Fortpflanzungszyklus der Rädertiere. *Int Rev Ges Hydrobiol*. 49: 473~482
- Suzuki M. 1964. New systematical approach to the Japanese planktonic rotatoria. *Hydrobiologia*, 23(1~2): 1~94