

温度对透明蚤和隆线蚤一亚种 发育及生长的影响

黄祥飞*

(中国科学院水生生物研究所)

提 要

透明蚤 (*Daphnia hyalina*) 和隆线蚤一亚种 (*D. carinata* ssp.) 的发育、生长与温度的关系极为密切。胚胎发育时间随温度升高而缩短。低温培养的个体普遍大于高温。龄期、寿命也随温度升高而变短。

在 15—30℃ 温度范围内, 实验种群的内禀增长力 (r_m) 随温度升高而增加。透明蚤的产卵率以 20℃ 为最高, 达 1.4936; 而隆线蚤一亚种则在 15℃ 为最高, 达 1.490。

不同种类在各种温度下, 卵-胚胎, 幼体, 成体 3 个发育阶段所需时间的百分比变化甚小。卵-胚胎占总发育时间(从卵进入孵育囊起至成体死亡止)的(5.08±0.42)%, 幼体为(10.76±1.53)%, 成体为(84.16±1.72)%。

根据不同温度下总胚胎发育时间, 并参考了文献中记载的资料, 获得了蚤属温度与总胚胎发育时间的曲线回归方程:

$$\text{Ln } D = 3.5748 + 0.0769 \text{ Ln } T - 0.3122(\text{Ln } T)^2$$

对隆线蚤一亚种的形态、生态进行了描述, 对它的分类地位进行了讨论。

枝角类是淡水浮游动物的重要组成部分, 而蚤属 (*Daphnia*) 是各类水体中常见而往往形成优势的种类。它们的发育、生长和环境条件密切相关, 其中温度是一个有重要影响的因素。Anderson 等 (1937)^[10] 首先观察了室温下蚤状蚤 (*Daphnia pulex*) 的生长。尔后, 郑重 (1953)^[2] 研究了温度对蚤状蚤生殖量的影响, 发现在适温范围内, 各个成龄的生殖量在低温时较高温时为大。同时, 郑重 (1954)^[3] 还发现该蚤的生长率随着温度的升高而加速。温度对于生长率的影响在幼龄时较为显著。到了成龄以后, 逐渐减弱。宋大祥 (1962)^[4] 也观察到, 大型蚤 (*Daphnia magna*) 培养在 15、20 及 25℃ 3 种不同温度下时, 它们的生长速度、最终体长、性成熟、每胎生殖量及生殖率均有显著的不同。Hall (1964)^[21] 在研究不同温度和食物对盔形透明蚤 (*Daphnia galeata mendotae*) 发育、生长的影响时认为生殖率、发育时间和寿命主要受温度的影响。Venkataraman 和 Job (1980)^[30] 在研究隆线蚤 (*Daphnia carinata*) 时也得出类似的结论。但是, 他们的实验材料, 就栖息地而言, 以生活于小型水体中的蚤居多。本文报道的研究对象透明蚤 (*Daphnia hyalina*) 和隆线蚤一亚种 (*D. carinata* ssp.) 主要栖息于较大的湖泊、水库中, 前者为武汉东湖冬春

* 本所第五研究室提供藻种和培养条件, 谨此致谢。

编辑部收到稿件日期: 1982年7月26日。

季的优势枝角类；后者为该湖夏秋季的主要种群，它们都是典型的浮游性种类。蒋燮治(1965)^[1]在分析这2种蚤¹⁾在东湖的种群变动时认为水温的变化是它们交替的主要原因。

鉴于透明蚤和隆线蚤—亚种在东湖中的饵料意义以及温度在种群交替和测定次级生产力上的重要性，以及国内尚缺乏这2种蚤的研究报告，故以它们作为试验材料，观察不同温度的影响，这不仅是测定生产量所必需，而且也将为解决该属复杂的分类问题提供线索。

材 料 和 方 法

所用的透明蚤和隆线蚤—亚种系1981年5月至12月取自武汉东湖(东经114°23′北纬30°33′)。把采集来的标本挑选几个行动活泼，发育正常的怀卵雌体作为预选标本。使实验培养的温度和采集时的水温差幅不超过3℃。不然就在不同的温度中预养，使实验材料适应温差。在一个温度中所用的个体都是从同一孤雌生殖雌体繁殖下来的，放在容量为50毫升的烧杯里，置于恒温水浴中(±0.5℃)培养。透明蚤的培养温度为15、20、25和30℃，隆线蚤—亚种为15、20、25、30和35℃²⁾。以经25号浮游生物网过滤后的东湖水作为培养液。在东湖严重“水华”期间，培养液是经过煮沸冷却后才使用的。35、30℃的培养杯逐日换培养液；25、20℃隔日换，15℃则隔3—4日换一次。换入的水的温度与培养的温度一致。每天加喂实验室培养的正处于对数生长期的小球藻(*Chlorella pyrenoidosa*)和栅藻(*Scenedesmus obliquus*)以及鱼池中混合藻类，以保持足够和多样的食物(一般培养液中藻类浓度不低于 0.2×10^6 细胞/毫升)。培养用的光照为2支40瓦日光灯，照度约在800—1200勒克司(lux)之间。光照时间为每天10—12小时。

胚胎发育期间，在20℃以上时，每3小时观察1次；15℃时一天观察2次；胚胎发育的观察次数随温度而异，25℃以上每天观察2次，20℃以下每天观察1次。有时也根据胚胎发育阶段推测孵化期后决定观察时间。由于孵育囊中的卵不易计数，故假定所产之卵均能孵化，而以产出之幼体数作为每窝的卵数。用解剖镜目镜测微尺测量脱皮后的体长(不计壳刺及头盔的长度)。

结 果

1. 卵的发育

Green (1956)^[2]在研究大型蚤的个体发育时，把卵及胚胎发育的全过程分为8个阶段；后来，George和Edwards (1974)^[3]在研究透明蚤时，把8个阶段合并为4个。本文根据后者的观点，把透明蚤和隆线蚤—亚种的卵-胚胎发育的全过程划分为4个阶段。表1列出了各阶段的形态特征及发育时间。

从卵巢中发育成熟的卵母细胞，通过输卵管排入孵育囊，开始了卵-胚胎的发育阶段。刚进入孵育囊中的卵为褐色、椭圆形，但很快便变为灰色至透明并呈球形。脱去卵膜即为

1) 当时隆线蚤—亚种被定名为驼背蚤。

2) 7和10℃只观察了胚胎发育时间，在恒温培养箱中进行。

表 1 透明溞和隆线溞一亚种在不同温度下胚胎发育的平均时间(小时)

Tab. 1 Mean duration (in hours) of various embryonic stages of *Daphnia hyalina* and *D. carinata* ssp. at different temperatures

发育阶段 Stages of development	透明溞 <i>Daphnia hyalina</i>						隆线溞一亚种 <i>Daphnia carinata</i> ssp.							
	7°C	10°C	15°C	20°C	25°C	30°C	7°C	10°C	15°C	20°C	25°C	30°C	35°C	
卵半透明或透明,由椭圆逐渐变圆,卵膜仍然存在			34	19	14	11			32	16	14	11	8	
卵膜脱去,胚胎显著延长,头部形成,触角发达,无眼点			27	15	12	9			27	13	11	6	7	
出现细小的粉红眼点并迅速扩大,颜色由粉红至红褐色			8	4.5	4	3			8	5	3	2	1.5	
红褐色眼点变成棕黑色,由 2 个合并成 1 个大黑色眼点			29	16.5	14	9			29	15.5	11	9	7	
总发育时间(小时)	336	196	98	55	44	32	324	192	96	49.5	39	28	23.5	

胚胎。大体上说,不同温度下卵的发育时间约占卵-胚胎发育时间的 1/3。隆线溞一亚种在各种温度下发育所需的时间略少于透明溞。根据 7°C 至 35°C 不同温度下的发育时间(图 1) 获得了这 2 种溞温度与时间的回归方程:

D. hyalina: $\log D = 2.5329 - 1.6367 \log T$

D. carinata ssp.: $\log D = 2.5627 - 1.6838 \log T$

D: 发育时间(天) T: 培养温度

2. 胚后发育

孵育囊中的幼溞发育到一定程度后,借助于后腹部的活动,从壳瓣后缘开口处排出,进入胚后发育期。表 2、表 3 比较了不同温度下培养的个体体长,产卵数、龄期等全部实测数据的平均值以及累计产卵数、发育时间和存活率。

(1) 生长

溞的生长仅在脱皮后的瞬间发生。据 Green (1956) 的观察, *Daphnia obtusa* 在脱皮后不到 10 秒便由 1.30 毫米增加到 1.60 毫米。透明溞和隆线溞一亚种在不同温度下,一般来说,第一幼龄在低温时的个体要比高温时大些。如隆线溞一亚种,在 15°C 时,

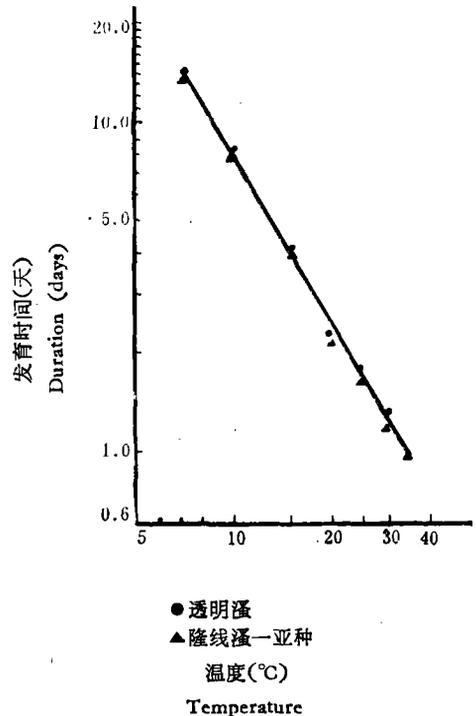


图 1 透明溞和隆线溞一亚种在不同温度下的发育时间
Fig. 1 Regression line correlating temperature with duration of development in *Daphnia hyalina* and *D. carinata* ssp. (The equation used was based on data from Tab. 4, i. e., 7—35°C)

表 2 透明溞在不同温度下各龄平均体长、产

Tab. 2 Mean length, number of eggs/brood, duration of each instar in hours, cumulative survival for *Daphnia hyalina*

龄数 Number of instar	平均体长±标准差(毫米) Mean length (mm) ±S. D.				平均产卵数±标准差 Number of egg/brood± S. D.			
	15℃	20℃	25℃	30℃	15℃	20℃	25℃	30℃
1	0.705±0.029	0.640±0.031	0.626±0.025	0.596±0.030				
2	0.971±0.034	0.927±0.030	0.868±0.012	0.788±0.026				
3	1.190±0.028	1.182±0.024	1.050±0.025	0.922±0.018				
4	1.488±0.024	1.372±0.031	1.200±0.093	1.050±0.012				
5	1.754±0.027	1.636±0.028	1.364±0.028	1.241±0.046	11.00±2.34	7.10±1.28	5.00±0.71	4.95±0.71
6	1.978±0.041	1.806±0.026	1.506±0.029	1.408±0.033	21.20±2.02	7.20±1.21	7.75±1.64	5.78±1.66
7	2.341±0.025	2.104±0.046	1.612±0.040	1.548±0.022	23.10±2.10	13.15±1.39	13.15±1.80	8.60±1.11
8	2.382±0.024	2.212±0.040	1.713±0.032	1.593±0.021	24.30±2.69	26.65±1.62	11.35±0.59	7.65±1.08
9	2.425±0.027	2.332±0.019	1.877±0.029	1.642±0.025	23.26±1.55	30.40±1.80	11.85±2.00	10.23±2.01
10	2.550±0.040	2.378±0.020	2.000±0.034	1.666±0.024	24.68±5.22	23.25±3.21	19.36±2.01	8.92±1.26
11	2.638±0.028	2.454±0.019	2.116±0.027	1.686±0.000	30.68±2.27	25.48±2.11	21.27±2.00	12.92±1.14
12	2.710±0.025	2.530±0.036	2.196±0.027	1.731±0.018	35.37±2.91	24.60±2.38	25.82±2.89	11.00±1.29
13	2.774±0.023	2.626±0.032	2.291±0.035	1.745±0.013	36.21±3.04	33.65±4.65	22.00±2.91	10.45±1.58
14	2.816±0.019	2.676±0.025	2.340±0.030	1.773±0.019	36.16±4.44	37.50±5.00	19.38±2.87	7.17±0.90
15	2.846±0.02	2.693±0.018	2.360±0.000	1.770±0.019	35.44±5.70	32.90±4.37	12.00±0.82	8.00±0.00
16	2.871±0.02	2.705±0.019	2.420±0.020	1.770±0.000	47.35±3.18	23.90±5.87	10.50±0.50	0
17	2.892±0.022	2.727±0.027	2.460±0.020	—	33.17±7.03	28.20±3.11	5.50±0.50	—
18	2.928±0.022	2.758±0.042	2.480±0.020	—	42.10±3.59	34.21±3.90	4.00±0.00	—
19	3.000±0.000	2.817±0.048	2.490±0.010	—	34.67±0.47	30.00±5.53	5.00±4.50	—
20	3.020±0.000	2.860±0.067	2.52±0.000	—	31.00±0.00	39.00±1.00	0	—
21	3.020±0.000	2.900±0.000	—	—	0	35.00±0.00	—	—
22	—	2.900±0.000	—	—	—	0	—	—

卵数、龄期、累计产卵数、总生活时间和存活率

duration of each instar, cumulative frequency of eggs in each instar and percentage of at different temperatures

累计产卵数 Cumulative frequency of eggs at each instar				龄期(时) Duration of instar (h)				累计发育时间(时) Cumulative duration of each instar (h)				存活率(%) Percentage of survival			
15°C	20°C	25°C	30°C	15°C	20°C	25°C	30°C	15°C	20°C	25°C	30°C	15°C	20°C	25°C	30°C
				48	24	20	20	48	24	20	20	100	100	100	100
				33	24	21	18	81	48	41	38	100	100	100	100
				36	24	22	18	117	72	63	56	100	100	100	100
				72	30	28	22	189	102	91	78	100	100	100	100
11.00	7.10	5.00	4.95	101	53	28	30	290	155	119	108	100	100	100	90
32.2	14.30	12.75	10.73	96	52	36	34	386	207	155	142	100	100	100	90
55.3	27.45	25.90	19.33	93	55	36	34	479	262	191	176	100	100	100	90
79.6	54.10	37.25	26.98	106	61	44	34	585	323	235	210	100	100	80	90
102.86	84.50	49.10	37.21	106	60	40	34	691	383	275	244	95	100	65	65
127.54	107.75	68.46	46.13	124	62	34	38	815	445	309	282	95	95	55	65
158.22	133.23	89.73	59.05	84	62	40	38	899	507	349	320	95	95	55	60
193.59	157.83	115.55	70.05	100	62	44	38	999	569	393	358	95	95	55	55
229.80	191.48	137.55	80.50	112	62	38	36	1111	631	431	394	95	95	55	50
265.96	228.98	156.93	87.67	108	62	48	36	1219	693	479	430	90	95	45	30
301.40	261.88	168.93	95.67	96	56	42	54	1315	749	521	484	85	90	20	25
348.75	285.78	179.43	95.67	96	68	38	56	1411	817	559	540	80	90	10	5
381.92	313.98	184.93	—	98	66	44	—	1509	883	603	—	75	70	10	—
424.02	348.19	188.93	—	96	62	48	—	1605	945	651	—	50	55	10	—
458.69	377.19	193.93	—	106	68	74	—	1711	1013	725	—	15	55	10	—
489.69	417.19	193.93	—	96	62	76	—	1807	1075	801	—	10	50	—	—
489.69	452.19	—	—	240	58	—	—	2047	1133	—	—	10	10	—	—
	452.19	—	—	—	70	—	—		1203	—	—	5	10	—	—

产卵数、龄期、累计产卵数、总生活时间和存活率

duration of each instar, cumulative frequency of eggs in each instar and percentage of at different temperatures

	累计产卵数 Cumulative frequency of eggs at each instar					龄期(时) Duration of instar (h)					累计发育时间(时) Cumulative duration of each instar (h)					存活率(%) Percentage of survival				
	15℃	20℃	25℃	30℃	35℃	15℃	20℃	25℃	30℃	35℃	15℃	20℃	25℃	30℃	35℃	15℃	20℃	25℃	30℃	35℃
35℃																				
						39	24	15	13	12	39	24	15	13	12	100	100	100	100	100
						31	24	14	12	11	70	48	29	25	23	100	100	100	100	100
						49	24	20	15	29	119	72	49	40	52	100	100	100	100	100
3.05±1.28					3.05	54	26	22	19	26	173	98	71	59	78	100	100	100	100	100
5.37±2.00	9.10	13.43	7.00	7.19	8.42	96	54	32	26	25	269	152	103	85	103	100	100	100	100	95
9.84±1.84	22.80	32.88	18.30	18.82	18.26	92	46	33	26	25	361	198	136	111	128	100	100	100	100	95
11.63±1.31	52.85	63.48	36.35	32.04	29.89	96	52	38	29	25	457	250	174	140	153	100	100	100	87.5	95
10.62±2.00	83.05	102.43	50.79	47.57	40.51	96	48	37	29	25	553	298	211	169	178	90	100	100	81.25	90
11.20±2.61	118.70	138.48	72.72	63.88	51.71	77	48	36	29	25	630	346	247	198	203	90	100	75	81.25	80
9.15±1.99	151.25	182.72	94.52	79.05	60.86	96	58	35	27	26	726	404	282	225	229	90	95	75	75	65
10.64±2.74	181.85	230.59	109.91	94.60	71.50	91	58	36	31	26	817	462	318	256	255	90	85	65	68.75	60
7.50±1.58	214.40	269.03	120.58	111.60	79.00	96	52	39	26	26	913	514	357	282	281	90	60	50	68.75	40
5.50±1.26	246.81	306.78	133.25	126.50	84.50	96	56	36	29	26	1009	570	393	311	307	85	40	20	62.50	30
4.80±0.75	267.38	340.78	147.25	139.60	89.30	84	54	50	29	28	1093	624	443	340	335	35	10	20	62.50	25
2.75±1.92	290.98	371.33	155.25	151.90	92.05	120	50	72	30	23	1213	674	515	370	358	25	10	15	62.50	20
0	323.98	398.33	158.92	165.75	92.05	74	64	72	29	48	1287	738	587	399	406	20	10	15	37.50	15
—	355.73	422.33	158.92	186.35	—	82	74	74	29	—	1369	812	661	428	—	20	10	15	31.25	—
—	397.06	446.33	—	204.35	—	96	96	—	29	—	1465	908	—	457	—	20	10	—	31.25	—
—	445.39	446.33	—	219.35	—	86	98	—	31	—	1551	1006	—	488	—	15	10	—	12.50	—
—	445.39	—	—	219.35	—	96	—	—	48	—	1647	—	—	536	—	15	—	—	6.25	—
—	—	—	—	—	—	110	—	—	—	—	1757	—	—	—	—	15	—	—	—	—

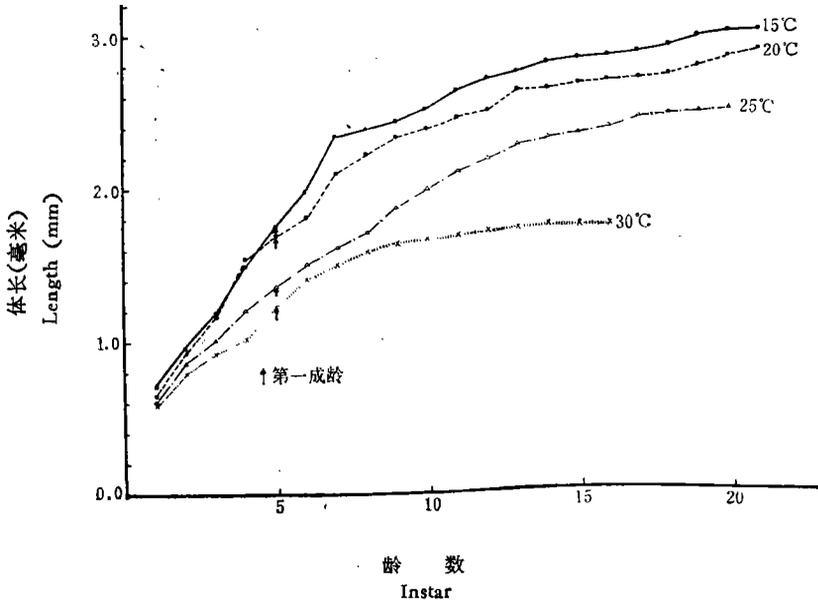


图 2 透明溞龄数与体长的关系

Fig. 2 Mean length in relation to number of instar under different temperature for *D. hyalina* (Arrows denote the 1st adult instar)

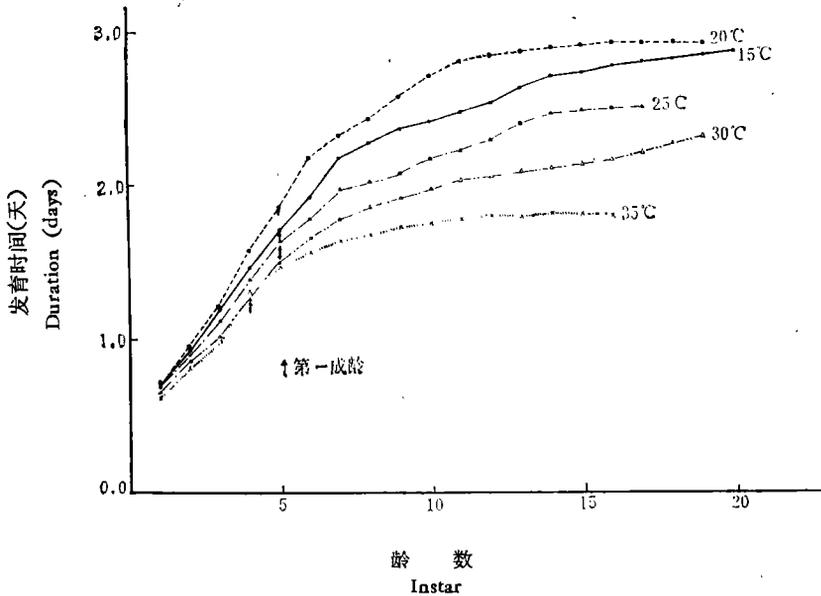


图 3 隆线溞一亚种龄数与体长的关系

Fig. 3 Mean length in relation to number of instar under different temperature for *D. carinata* ssp. (Arrows denote the 1st adult instar)

为 0.713 毫米，而在 35°C 时仅为 0.628 毫米。但它们的生长速度也随龄数而变。一般可分为 3 个不同的生长速度：幼龄为高速生长期，成龄前期为中速生长期，成龄后期为缓慢生长期。以透明溞来说，在 15°C 时，幼龄期，每龄的平均体长增长 0.196 毫米；成龄前期

(第 5 龄至 13 龄)为 0.113 毫米; 而成龄后期(第 14 龄至 21 龄)仅为 0.026 毫米。隆线溞一亚种情况亦然(图 2, 3)。

在不同的温度下, 第一成龄的体长相差很大。透明溞在 15°C 时体长为 1.754 毫米, 而在 30°C 时仅为 1.241 毫米。隆线溞一亚种也是如此。从图 2, 图 3 还可以看出, 在不同温度下, 第一幼龄的体长虽有不同, 但相差不足 0.1 毫米, 但随着龄数的增加, 体长的差别越发显著。一般的规律是: 养在低温下的个体比养在高温下的个体长得大些, 以透明溞最为显著。隆线溞一亚种养在 20°C 时的体长虽略大于 15°C 时, 但基本上还是符合上述规律。这和郑重(1954)^[3], 黄祥飞(1982)^[9], Venkataraman 和 Job (1980)^[30] 所得到的结果相符。Coker (1933)^[16] 研究温度对桡足类体长的影响, 也得到同样的结论: 即温度愈高, 身体愈小。据推测, 这是由于温度高, 加速了动物的新陈代谢, 而使性的成熟提早。如在 15°C 时, 透明溞要经过 189 小时, 隆线溞 173 小时方能达到性成熟; 而 30°C 时, 透明溞只要 78 小时, 隆线溞一亚种 59 小时性即成熟。因此, 在温度高时, 溞类把大部分营养移用于生殖从而影响了生长。

(2) 龄期和龄数

溞每脱一次皮便为一龄。温度愈高, 龄的长短或称龄期 (Duration of instar) 愈短, 蜕

表 4 透明溞和隆线溞一亚种在不同温度下各阶段发育时间及其百分组成

Tab. 4 The duration (days) and percentage composition of various stages of *Daphnia hyalina* and *D. carinata* ssp. at different temperatures

种名 Species	发育阶段 Stage	发育时间(天) Developmental time (days)							占总生活时间百分比(%) Percentage composition (%)				
		7°C	10°C	15°C	20°C	25°C	30°C	35°C	15°C	20°C	25°C	30°C	35°C
透明溞 <i>D. hyalina</i>	卵及胚胎 Egg and embryo	14.000	8.167	4.083	2.292	1.833	1.333		4.57	4.37	5.21	5.59	
	幼体 Juvenile			7.875	4.250	3.792	3.250		8.81	8.11	10.77	13.64	
	成体 Adult			77.417	45.875	29.583	19.250		86.62	87.52	84.02	80.77	
	总时间 Total duration			89.375	52.417	35.208	23.833						
隆线溞一亚种 <i>D. carinata</i> ssp.	卵及胚胎 Egg and embryo	13.500	8.000	4.000	2.063	1.625	1.167	0.979	5.18	4.69	5.57	4.97	5.47
	幼体 Juvenile			7.208	4.083	2.958	2.458	2.167	9.34	9.28	10.14	10.46	12.11
	成体 Adult			66.000	37.833	24.583	19.875	14.750	85.48	86.03	84.29	84.57	82.42
	总时间 Total duration			77.208	43.979	29.166	23.500	17.896					

皮频率愈快。幼龄期短于成龄期。15℃时,透明蚤幼龄和成龄的平均龄期分别为47.25和77.42小时;而在30℃时,幼龄和成龄的平均龄期为19.50和38.50小时。隆线蚤—亚种亦然。这2种蚤,在15—35℃温度范围内,每提高10℃,总胚胎发育时间,龄期、寿命均缩短成40—65%(平均50%左右)。也就是说,每增高10℃,发育时间差不多缩短了一半。这和Browning(1942)^[45]研究一种蜘蛛(*Tegenaria atrica*)、黄祥飞(1982)^[9]研究近亲裸腹蚤(*Moina affinis*)的结果是一致的。

在不同的温度下,这2种蚤有3至4个幼龄,12至18个成龄,符合大多数作者^[3,11,20,22]的研究结果。一般来说,幼龄的龄数变化较小,而成龄的变化较大。就总龄数来说,温度低者龄数多,温度高者龄数少。但也有例外,如透明蚤在20℃时有22龄,比15℃多1龄;隆线蚤—亚种在30℃有20龄,比25℃多3龄。这里值得一提的是:即使同一母体所生的后代,培养在同一温度中,也有不同的成龄数。如隆线蚤—亚种在30℃时,成龄数就有12—16个;35℃时有10—14个。透明蚤在20℃时成龄数也有17—18个。郑重(1954)^[3]在研究蚤状蚤,宋大祥(1962)^[4]研究大型蚤也都发现了这种现象。

(3) 各发育阶段所需的时间

在枝角类生产量的测定中,需要卵-胚胎,幼体和成体3个阶段发育所需的时间。从对透明蚤和隆线蚤的测定结果(表4)可以看出,它们的发育时间随温度升高而缩短,但每个发育阶段所占总发育时间的百分比却十分接近。如把2种蚤一起加以计算,则卵-胚胎,幼体,成体占总发育时间的百分比分别为5.08±0.42,10.76±1.53和84.16±1.72%。

(4) 内禀增长力 (r_m)

“内禀增长力只是代表在特定条件下具有稳定年龄组配种群的最高瞬时增殖速率”^[7](梁彦龄等1964)^[7]。它能比较全面地概括种群的增长能力。通过对不同温度下 r_m 值的比较,可为进一步阐明种群变动规律提供依据。

根据不同温度下实验种群特定年龄组的年龄中值(X)、存活率(l_x)和出生率(m_x)而制作生命表(Life table)并参照方程:

$$\sum l_x m_x e^{-r_m x} = 1.00^{[7,12]}$$

试算出内禀增长力 r_m (图4)。

不同温度下,实验种群的内禀增长力:透明蚤从15—25℃,随温度的升高, r_m 值由0.23升高到0.46,恰好增加了1倍。而从25—30℃仅增加了0.01。说明30℃的温度对种群的生长已不是最适温度。隆线蚤—亚种的 r_m 由15℃的0.24增至30℃的0.70,呈直线增长;而35℃的值却由0.70下降至0.65。这也说明35℃已不是最适于该种群的生长。本文所获得结果与Hall(1964)^[21],梁彦龄等(1964)^[7]试验结果基本一致。

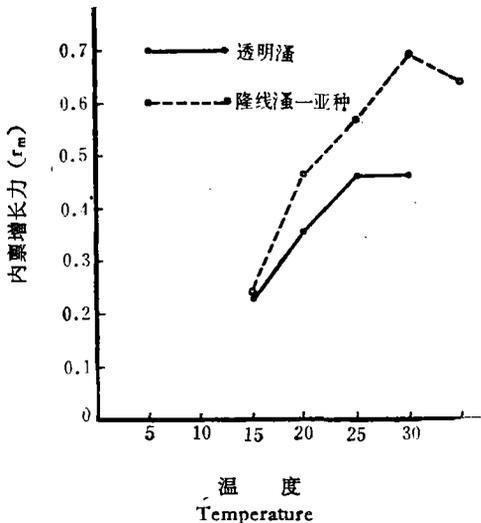


图4 不同温度下透明蚤和隆线蚤—亚种的内禀增长力
Fig. 4 Intrinsic growth rate of *Daphnia hyalina* and *D. carinata* ssp. at different temperatures

(5) 存活率

从实验种群的结果来看,这 2 种溞在幼龄全部存活,在成龄前期存活率也较高,只是在生命的后期死亡率才急剧增加(表 2、3)。但在不同的温度下,各龄的存活率也有所不同。大体上说,透明溞在低温时存活率高,高温时存活率低;而隆线溞则相反。这和东湖自然种群的数量季节变动的规律相符。透明溞的数量高峰出现在较低的温度;而隆线溞一亚种的高峰出现在较高的温度。

讨 论

1. 关于温度对生长发育的影响

浮游性轮虫和甲壳动物胚胎发育所需的时间与温度呈函数关系已为许多学者证明^[13,17,31]。在枝角类,即使是不同种类,在相同的温度下,其发育时间是接近的。透明溞和隆线溞一亚种在不同温度下总胚胎发育时间与大多数作者的研究结果吻合或接近^[19,21,30,31],但个别温度下(如 15°C)相差较大,原因何在,有待研究。

根据不同作者对溞属中 6 个不同种或型在 4—35°C 下卵-胚胎发育时间的资料,求得了曲线回归方程:

$$\text{Ln}D = 3.5748 + 0.0769\text{Ln}T - 0.3122(\text{Ln}T)^2$$

D: 发育时间(天) T: 培养温度°C

并由此作出图 5。曲线回归方程及其图形与 Bottrell 等 (1976)^[13] 所作溞科的方程及其图

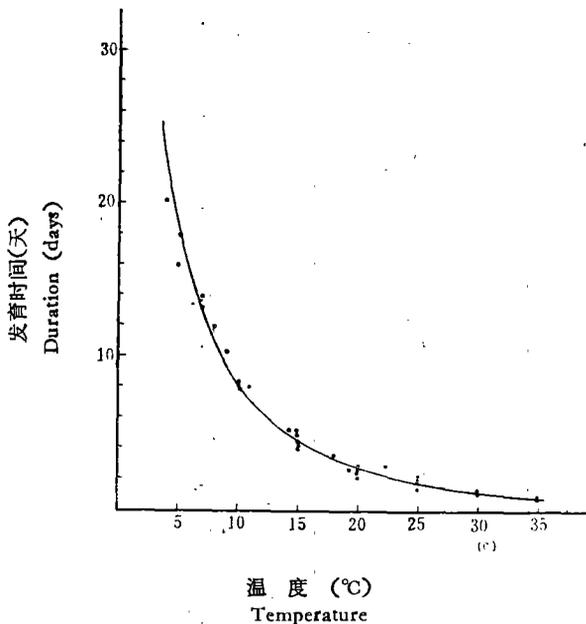


图 5 溞属中 6 种溞在不同温度下总胚胎发育时间

Fig. 5 The duration of total embryonic development at various temperature for 6 species of *Daphnia*. Source of data: *Daphnia hyalina*—George & Edwards (1974), *D. galeata mendotae*—Hall (1964), *D. carinata* King—Venkataraman & Job (1980), *D. ambigua*—Vijverberg (1977), *D. pulex*—Eslova (1959).

形基本相同。因此,可根据方程,在4—35℃温度范围内,获得任一温度下的卵-胚胎发育时间。

从孵化后第一幼龄至首次怀卵之第一成龄(不包括第一成龄)所需时间来看,大型蚤、隆线蚤、隆线蚤—亚种和透明蚤等4种蚤幼龄发育所需时间比较接近(个别温度例外);长刺蚤(*Daphnia longispina*)、蚤状蚤、盔形透明蚤等3种蚤也比较接近,但两者比较起来相差较大(表5)。据分析可能和不同的生态环境、培养条件和观察方法有关。

表5 蚤属不同种或型自第一幼龄至第一成龄所需日数

Tab. 5 The duration of juvenile periods (from first juvenile to first adult instar) for various species and forma of *Daphnia* at different temperatures

种名 Species	温度 Temperature (°C)	日数 Number of days	研究者 Author
大型蚤 <i>D. magna</i>	15	7.2	宋大祥(1962) ^[4]
	20	5.2	
	25	4.0	
隆线蚤 <i>D. carinata</i>	15	26.4	Venkataraman & Job (1980) ^[30]
	35	2.0	
	29—31	3.0	Navaneethakrishnan & Michael ^[28]
隆线蚤—亚种 <i>D. carinata</i> ssp.	15	7.2	本文
	20	4.1	
	25	3.0	
	30	2.5	
	35	2.2	
透明蚤 <i>D. hyalina</i>	15	7.9	本文
	20	4.3	
	25	3.8	
	30	3.3	
长刺蚤 <i>D. longispina</i>	13	11.9	Brown (1929) ^[14]
	20	7.8	
	25	5.8	
蚤状蚤 <i>D. pulex</i>	7	14.5	郑重(1954) ^[3]
	18	7.9	
	25	5.4	
盔形透明蚤 <i>D. galeata mendotae</i>	11	24.0	Hall (1964) ^[21]
	20	7.5	
	25	6.0	

表 6 溞属不同种或型总生活时间的比较

Tab. 6 Data of total lifespan for various species and forma of *Daphnia*

种 名 Species	温 度 Temperature (°C)	总生活时间(天) Total lifespan (day)	研 究 者 Author
透 明 溞 <i>Daphnia. hyalina</i>	15	85.29	本 文
	20	50.13	
	25	33.38	
	30	22.50	
隆 线 溞—亚种 <i>D. carinata ssp.</i>	15	73.21	本 文
	20	41.92	
	25	27.54	
	30	22.33	
	35	16.92	
大 型 溞 <i>D. magna</i>	8	108.41	MacArthur & Baillie (1962) ^[23]
	10	85.93	
	18	44.73	
	28	29.24	
	25	40.00	Anderson (1937) ^[10]
	15	51.70	宋大祥(1962) ^[4]
	20	49.50	
	25	35.70	
盔形透明溞 <i>D. galeata mendotae</i>	11	150	Hall (1964) ^[21]
	20	60—80	
	25	30.0	
隆 线 溞 <i>D. carinata</i>	15	85.58	Venkataraman & Job (1980) ^[30]
	29	26.26	
	35	10.83	
	29—31	17.8	Navaneethakrishnan et al. (1971) ^[28]

从第一幼龄至最后一成龄所需的时间(或称寿命)随温度升高而减少,这是无疑的。从表 6 的比较中可以看出:不同的种,甚至同一种的不同型,在同样的温度下,它们的寿命,既有相同,也有不同。

在卵和胚胎发育阶段,由于依靠母体供给营养,所以发育时间与温度呈函数关系;而幼体及成体阶段均需从外界获得食物,因此,它们的生长、发育与温度和食物均有密切的关系。Hall (1964)^[21]研究了不同温度和食物对盔形透明溞发育、生长的影响,并指出:

为了便于把实验室数据应用于野外,可把温度和食物对蚤的影响加以区别。他认为蜕皮和产卵的频率,卵的发育时间和寿命主要受温度的影响;各龄的生长、体长和每窝卵的多少则主要受食物的影响。可是从本研究结果来看,在基本相同的食物条件下,温度对体长和怀卵量的影响堪称显著。透明蚤在 15°C 时,其第一幼龄、第一成龄和成龄后期的最大体长分别为 0.705、1.754 和 3.02 毫米;而在 30°C 时,却分别为 0.596、1.241 和 1.773 毫米(表 2)。隆线蚤一亚种也有类似的影响(表 3)。再就怀卵量来说,平均怀卵量及累计产卵数也均受温度的影响。Venkataraman 和 Job (1980)^[30] 研究隆线蚤时也有类似的变化,如在 15°C, 28—30°C, 35°C 时,平均怀卵量依次为 10.68, 17.80, 3.84 个;累计产卵数相应为 96.10, 142.4 和 26.9 个。

由此可见,温度对甲壳动物胚胎及胚后发育的影响是很广泛的,它确是一个最主要的制约因素。

2. 产卵量和产卵率

Tauson (1930)^[29] 观察到 15—25°C 温度范围内,对蚤状蚤的产卵最为有利,低于或高于上述温度会使卵的生产受到影响;宋大祥 (1962)^[4] 发现大型蚤培养于 20°C 时,总生殖量最高,蚤的个体也大;所以,20°C 对于培养大型蚤是一个合适的温度。25°C 时,性成熟虽提早 1.2 天,生殖率也高些,这对蚤繁殖有利,但由于每胎生殖量及总生殖量的减低,显然产卵率受到影响;15°C 时生殖量虽高,但性成熟太迟也影响产卵率,不如 20°C 有利。Venkataraman 和 Job (1980)^[30] 也同样注意到 28—31°C 对隆线蚤的产卵最为有利。

图 6 图 7 表示了不同温度下,透明蚤和隆线蚤一亚种成龄数和累计产卵数之间的关系。回归线之斜率即为产卵率。透明蚤在 20°C 时产卵率最高达 1.4936,高于或低于 20°C 时,产卵率均低于此值;隆线蚤一亚种在 15°C 时为最高,达 1.4090,而在 25, 30 和 35°C 时产卵率却十分接近。总的来说,这 2 种蚤的产卵率相差不大;而它们又和蚤状蚤(产卵率为 1.2638, 18°C)很相似。隆线蚤一亚种的产卵率在 15 和 35°C 时较隆线蚤为高,而在 28—31°C 时则较隆线蚤为低。

3. 隆线蚤一亚种的形态、生态特征及其分类地位

蒋燮治 (1965)^[5] 曾把该亚种定名为驼背蚤 (*Daphnia carinata gibba*), 后又建议把该种定为隆线蚤的一个新亚种^[6], 本文所用的试验材料就是这一亚种。该亚种与隆线蚤有明显的区别,应确立为新亚种,其主要理由如下:

(1) 从形态而言,隆线蚤一亚种体呈卵圆形,十分侧扁,浅绿色,壳刺大多较长,终年有头盔。体长与福尔马林固定后干重的回归方程为:

$$W = 3.348L^{2.9264[8]}$$

隆线蚤 (*Daphnia carinata* King) 体呈宽卵圆形,背腹较厚,浅黄色或稍带红色。壳刺较短,无头盔。体长与福马林固定后干重的回归方程:

$$W = 8.5349L^{2.76541} \quad (W: \text{微克}, L: \text{毫米})$$

如果同样 1 毫米体长,则隆线蚤一亚种干重为 3.348 微克,而隆线蚤为 8.5349 微克。

1) 作者手稿。

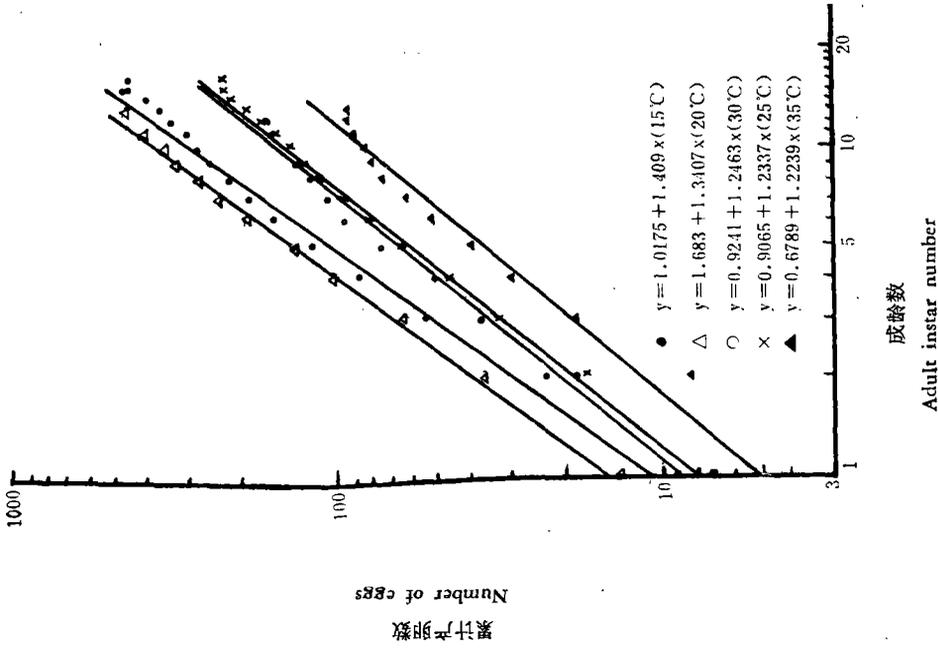


图 6 透明溞在不同温度下累计产卵数与成龄数关系
 Fig. 6 Cumulative egg production in relation to adult instar numbers for *Daphnia hyalina* at different temperatures

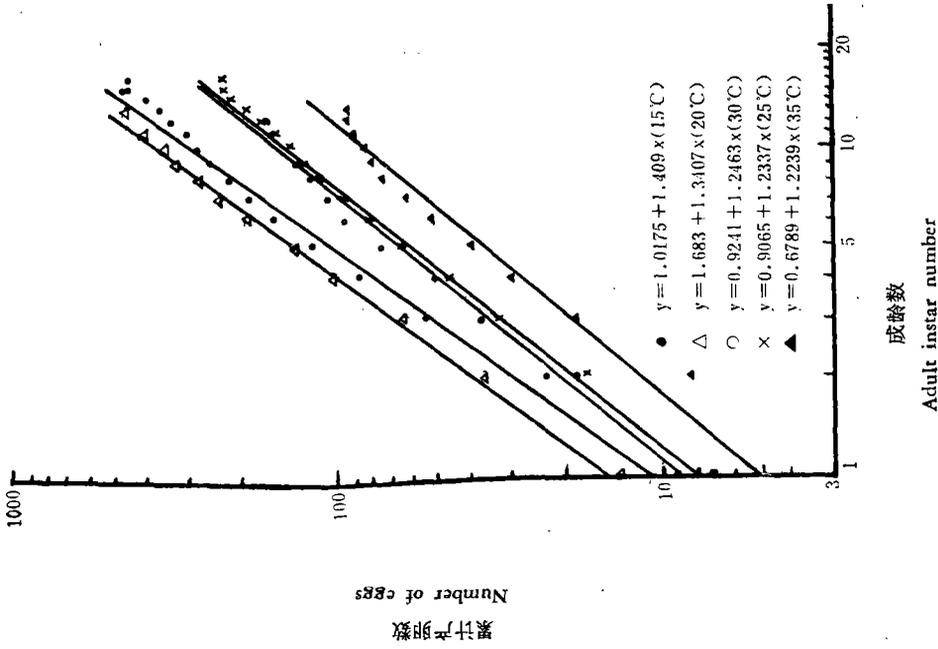


图 7 隆线溞—亚种在不同温度下累计产卵数与成龄数关系
 Fig. 7 Cumulative egg production in relation to adult instar numbers for *D. carinata* ssp. at different temperatures

(2) 从生态而言,隆线蚤一亚种是典型的浮游性种类,在夏秋季是武汉东湖的主要枝角类之一,偶尔也见于冬春季。从培养结果来看,它是一种广温性种类。从15—35℃温度范围内均能发育、生长,15℃时累计产卵数高达445.39个,产卵率为1.409;35℃时,累计产卵数为92.05个,产卵率为1.2239。隆线蚤则生活在富营养型小水体中,也常见于间歇性水体中,似乎是一种嗜暖性种类,一般夏季产量最大。据 Venkataraman 和 Job (1980)^[30]研究,在15℃时,累计产卵数只有96.1个,约为隆线蚤一亚种的1/5;产卵率为0.9644。在35℃时,累计产卵数仅为26.9个,产卵率低至0.6633,为已知枝角类的最低产卵率。

因此,从形态及生态学的资料来看,隆线蚤一亚种与隆线蚤有明显的不同,应予确定为一新亚种。

参 考 文 献

- [1] 郑重, 1951. 淡水水蚤 *Daphnia pulex* (De Geer) 生殖量的研究。中国水生生物学汇报, 2(1—2): 1—10。
- [2] 郑重, 1953. 温度对于淡水枝角水蚤 *Daphnia pulex* (De Geer) 生殖量的影响。厦门大学学报(数学生物版), (2): 29—36。
- [3] 郑重, 1954. 淡水枝角水蚤 (*Daphnia pulex*) 生长的初步研究。厦门大学学报(自然科学版), (4): 76—82。
- [4] 宋大祥, 1962. 大型蚤 *Daphnia magna* Straus 的初步培养研究。动物学报, 14(1): 49—62。
- [5] 蒋燮治, 1965. 武昌东湖枝角类种类组成与数量变动的观察。水生生物学集刊, 5(2): 220—237。
- [6] 蒋燮治, 堵南山, 1979. 中国动物志 节肢动物门 甲壳纲 淡水枝角类。科学出版社。
- [7] 梁彦龄、张国馨, 1964. 隆线蚤 (*Daphnia carinata* King) 的内禀增长能力。水生生物学集刊, 5(1): 31—36。
- [8] 黄祥飞、胡春英, 1981. 武汉东湖透明蚤与隆线蚤一亚种体长-体重回归方程式。水生生物学集刊, 7(3): 387—397。
- [9] 黄祥飞, 1982. 温度对近亲裸腹蚤发育生长和卵的生产量的影响。水生生物学集刊, 8(1): 105—112。
- [10] Anderson, B. G., Lumer, H. and L. J. Zupancic, 1937. Growth and variability in *Daphnia pulex*. *Biol. Bull.*, 73: 260—273.
- [11] Banta, A. M., 1939. Studies on the physiology, genetics and evolution of some cladocera. *Pap. Dep. Genet. Carneg. Instn.*, 39: 131—181.
- [12] Birch, L. C., 1948. The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *Jour. Anim. Ecol.*, 17(1): 15—26.
- [13] Bottrell, H. H., Duncan, A., Gliwicz, Z. M., Grygierek, E., Herzig, A., Hillbricht-Ilkowska, A., Kurasawa, H., Larsson, P. and T. Weglenska, 1976. A review of some problems in zooplankton production studies. *Norw. J. Zool.*, 24: 419—456.
- [14] Brown, L. A., 1929. The natural history of Cladocera in relation to temperature. *Amer. Natur.* 63: 248—264.
- [15] Browning, H. C., 1942. The relation of instar length to the external and internal environment in *Tegenaria atrica* (Arachnida). *Proc. Zool. Soc., Lond.*, 111: 303—317.
- [16] Coker, R. E., 1933. Influence of temperature on size of freshwater copepods (cyclops). *Intern. Rev. Ges. Hydrobiol. u. Hydrogr.*, 29: 406—436.
- [17] Edmondson, W. T. 1960. Reproductive rates of rotifers in natural population. *Memorie Ist. Ital. Idrobiol.*, 12: 21—77.
- [18] Esslova, M., 1959. Embryonic development of parthenogenetic eggs of *Daphnia pulex*. *Acta. Soc. Zool. Bohemoslov.*, 23: 80—88.
- [19] George, D. G. and R. W. Edwards, 1974. Population dynamics of *Daphnia hyalina* in an eutrophic reservoir. *Freshwat. Biol.*, 4(4): 445—465.

- [20] Green, J., 1956. Growth, size and reproduction in *Daphnia*. *Proc. Zool. Soc. London, Ser. B.*, **126**: 173—204.
- [21] Hall, D. J., 1964. An experimental approach to the dynamics of a natural population of *Daphnia galeata mendotae*. *Ecology*, **45**(1): 94—112.
- [22] Hrbacekova-Esslova, M., 1962. Postembryonic development of Cladocerans 1. *Daphnia pulex* group. *Vest. Cst. Spol. Zool.*, **26**: 212—223.
- [23] MacArthur, J. W. and W. H. T. Baillie, 1962. Metabolic activity and duration of life. *J. Exp. Zool.*, **53**: 221—268.
- [24] Murugan, N., 1975. Egg production, development and growth in *Moina micrura* Kurz (Cladocera: Moinidae). *Freshwater Biol.*, **5**(3): 245—250.
- [25] ————. The biology of *Ceriodaphnia cornuta* Sars (Cladocera: Daphnidae). *J. Inland Fish. Soc. of India.*, **VII**: 80—87.
- [26] Murugan, N. and K. G. Sivaramakrishnan, 1973. The biology of *Simocephalus acutirostratus* King (Cladocera: Daphnidae). Laboratory studies of life span, instar duration, egg production, growth and stages in embryonic development. *Freshwater Biol.*, **3**(1): 77—87.
- [27] ————, 1976. Laboratory studies on the longevity, instar duration, growth, reproduction and embryonic development in *Scapholeberis kingi* Sars (Cladocera: Daphnidae). *Hydrobiologia*, **50**(1): 75—80.
- [28] Navaneethakrishnan, P. and R. G. Michael, 1971. Egg. production and growth in *Daphnia carinata* King. *Proc. Indian. Sci.*, **73**: 117—123.
- [29] Tauson, A., 1930. Die Wirkung der ausseren Bedingungen auf die Veränderung des Geschlechts und auf die Entwicklung von *Daphnia pulex* de Geer. *Roux Arch. Entw. Mech. Organ.*, **123**: 80—131.
- [30] Venkataraman, K. and S. V. Job, 1980. Effect of temperature on the development, growth and egg production in *Daphnia carinata* King (Cladocera-Daphnidae). *Hydrobiologia*, **68** (3): 217—224.
- [31] Vijverberg, J., 1980. Effect of temperature in laboratory studies on development and growth of Cladocera and Copepoda from Tjeukemeer, The Netherlands. *Freshwater Biology*, **10**(4): 317—340.

EFFECT OF TEMPERATURE ON DEVELOPMENT AND GROWTH OF *DAPHNIA HYALINA* AND *DAPHNIA CARINATA* SSP. INDET (CLADOCERA-DAPHNIDAE)

Huang Xiangfei

(Institute of Hydrobiology, Academia Sinica)

Abstract

The paper deals mainly with the results of a laboratory study on material collected from Lake Dong-hu of Wuhan; both species are truly planktonic in nature.

Temperature has close relation to their rates of development and growth. The duration of the entire embryonic development (D) was shortened with the increase of temperature (T). The regression equation may be expressed as

$$\log D = 2.5329 - 1.6367 \log T \text{ for } Daphnia \text{ hyalina and}$$

$$\log D = 2.5627 - 1.6838 \log T \text{ for } D. \text{ carinata ssp.}$$

Growth rate varies with the number of instars. Most growth curves showed an initial high rate in the juvenile instars, an intermediate rate in the young adult instars, and a low rate in the older adult instars.

There was a general tendency for females to attain a larger size when cultured at a relatively low temperature, as compared with those at a higher temperature.

Usually 3—4 juvenile instars were present, to be followed by 12—18 adult instars under various temperatures. The total number of instars was reduced with lowered temperature.

As a rule, the duration of the instar stages and the lifespan were inversely related to temperature.

The maximum rate of egg production was 1.4936 at 20°C for *D. hyalina*, and 1.4090 at 15°C for *D. carinata* ssp. However, the intrinsic growth rate increased with the rise of temperature from 15°C to 30°C.

At various temperatures, the share in the duration of the entire developmental process was $(5.08 \pm 0.42)\%$ for embryonic stages, $(10.76 \pm 1.53)\%$ for juvenile instars, and $(84.16 \pm 1.72)\%$ for adult instars.

From the data of the present study and those in literature, a curvilinear logarithmic equation:

$\ln D = 3.5748 + 0.0769 \ln T - 0.3122 (\ln T)^2$, is derived to summarize the relation between temperature and the duration of development in *Daphnia*.