

发头裸腹溇休眠卵发育的温度因子分析^{*}

黄 诚¹ 周 婷² 葛家春¹ 孟文新¹ 陈建秀¹

(1:南京大学生物系,南京 210093; 2:南京市龟鳖博物馆,南京 210013)

提要 测定了不同温度下发头裸腹溇(*Moina irrasa*)体眠卵的孵化时间及孵化率;取最先孵出和过半数孵出的两组数据依莱奥姆积温法则求得种群体眠卵最低临界温度为 12.00℃,最低有效积温为 441.61℃·h;最低亚致死高温点(即最适温度)为 35.16℃,以及最低死亡高温点 39.44℃。种群中过半数的临界温度为 12.88℃,过半数有效积温为 557.10℃·h,过半数的亚致死高温点为 35.56℃以及过半数死亡高温点为 39.49℃。讨论了这些参数在枝角类集约化培养中休眠卵的有效保存与启用所具有的实践意义。

关键词 发头裸腹溇 体眠卵 孵化 温度因子

枝角类是淡水中常见的小型甲壳类,其营养成份丰富,繁殖力强,且可作为药饵及微量元素活载体,是名特水产动物的优质饵料。随着水产养殖业的高速发展,集约化大量培养枝角类将成为主攻方向,故对其休眠卵发育进行深入研究是很有必要的。发头裸腹溇是南京地区湖泊池塘中优势种,一年可有 4~5 次有性繁殖,从 3~5 月及 9~11 月均有大规模种群发生。在野外,冬季水温低至 14℃及夏季水温高达 35℃时,池塘中也偶见小种群发生。但休眠卵萌发的临界条件则无法从野外直接获取,在室内可设计不同的温度区间进行萌发试验,以确定温度临界值。

温度是影响溇类休眠卵萌发的重要生态因子^[1~5]。休眠卵在何温度下能够不萌发而保持休眠状态?又在何温度下才能最适合发育?耐受的上限又是多少?确定了这些参数以后,便可在集约化培养中合理地掌握温度与时间的关系,从而根据需要及时孵出大量种溇投入生产。

1 材料与方 法

1.1 材 料

活体采自南京乌龙潭公园,用马粪和花园土的浸出液培养。待产出大量休眠卵后,用 0.7mm×0.7mm 筛网粗滤,再用 120 目网收集休眠卵,在 1~3℃下保存。

1.2 方 法

依莱奥姆法则(Réaumur's Law)可知,节肢动物完成某一发育时期所需的热量为恒定值(即为有效积温),则休眠卵孵化所需时间与温度关系为:

* 1992 年江苏省科委自然科学基金资助项目。

来稿日期:1995-04-11;接受日期:1995-08-27。

作者简介:黄诚,男,1962 年生,讲师。1987 年毕业于南京大学生物系,获硕士学位。现主要从事水生生物学的教学和科研工作。

$$Q = n(t - t_0) \quad (1)$$

式中, Q 为休眠卵孵出的有效积温 ($C \cdot h$); n 为休眠卵孵化所需时间 (h); t 为孵化温度 (C); t_0 为发育临界温度 (C), 即引起发育的最低温度。

令 $1/n$ 为发育速率 V , 则:

$$V = t/Q - t_0/Q \quad (2)$$

测得 V, t 两组实验数据, 即可拟合 $V(t) \sim t$ 之回归方程。求 $V(t) = 0$ 时的 t 值, 即为发育临界温度。考虑到恒温对发育的阻碍效果, 故在一定温度值上采用小范围变温, 则(1)式变为:

$$\sum_{i=1}^k (t_i - t_0) \cdot n_i = Q$$

$$Q = \sum_{i=1}^k \frac{t_i n_i}{N} \cdot N - \sum_{i=1}^k t_0 \cdot n_i = \bar{t}N - t_0N \quad (3)$$

其中, i 指温度为 t_i 时的时区序号, k 指休眠卵从孵化开始到幼体孵出所经历的总时区数, \bar{t} 为孵化过程中温度相对于时间的加权平均数, N 为所经历的总时间, \bar{t}/N 即为发育速率。

由于随温度升高, 孵化速度并非总是呈直线增加, 温度高至某一点 t_0 (该点为最适温度) 后反而下降。至此, 温度与孵化时间已不遵循积温法则, 孵化速度随温度升高而急速下降直至死亡。故 t_0 以后各组数据不能归入方程(2)而必须另立一曲线:

$$V = at + b \quad (t > t_0) \quad (4)$$

该直线与方程(2)交点为最适温度, 与 t 轴交点为高温死亡点。

考虑到同一种群中个体间发育具差异性, 故需取每组最早孵出的时间作为推算该种群最低临界温度及有效积温, 取有效卵孵出 50% 时间作为种群平均临界温度及有效积温; 各组所能孵出的卵在本文特称为有效卵。

2 结果

2.1 最低积温值、临界点及致死区间

在 15~39 C 范围内设置 11 个温度区间, 每组投 100 个休眠卵于 2000mL 水中, 记录各组开始孵出所需之时间并折算成发育速度 V (表 1)。可以看出, 在温度小于 33 C 时, 发育速度 V 随温度升高而增加。取 15~33 C 区间发育速度 V 与温度 t 拟合直线方程得:

表 1 各温度下开始孵出所需的时间

Tab. 1 Initial time for incubating-out of eggs under different temperatures

温度 (C)	15.5	18.4	21.5	24.0	28.3	31.3	33.0	35.0	36.5	37.5	39.0
时间 (h)	95.0	70.0	47.0	44.0	30.0	22.0	20.0	20.0	26.0	33.0	∞
速率 ($\times 100h^{-1}$)	1.053	1.429	2.128	2.273	3.333	4.546	5.000	5.000	3.846	3.030	0

$$V = \frac{t}{Q_1} - \frac{T_1}{Q_1} = \frac{t}{441.61} - 2.7173 \times 10^{-2}$$

温度与时间的积温方程即为:

$$n(t - 12.00) = 441.61 \quad (5)$$

相关系数 $r = 0.982, df = 5, P < 0.01$, 相关性极显著。

由(5)式得最低有效积温 $Q_1=441.61\text{ C}\cdot\text{h}$;最低临界温度 $T_1=12.00\text{ C}$ 。

当温度大于 33 C 时,开始孵出的速度则随温度升高反而呈直线式急速降低。由 $35\sim 39\text{ C}$ 数据求得 $V\sim t$ 关系式为:

$$V=-1.224\times 10^{-2}t+4.827\times 10^{-1} \quad (6)$$

相关系数 $r=-0.964, df=2, P<0.05$, 相关性显著。则孵化时间与温度函数关系式为:

$$4.827n-0.1224nt-10.00=0 \quad (7)$$

(5)、(7)两式联立求交点为 $(35.16, 19.1)$, 最适温度点(即最低亚致死高温临界点 t_i)为 35.16 C 。由(7)式得高温死亡点为:

$$t_D = \lim_{n \rightarrow \infty} t = 39.44\text{ C}$$

2.2 平均积温值、临界点及致死区间

表 2 为不同温度下有效卵孵出 50% 个体数所需的时间及各温度下的孵化率(亦即有效卵占总体的百分数),取表 2 中 $15\sim 33\text{ C}$ 各组数据拟合直线 $\bar{V}=-z/(\bar{Q}-T/\bar{Q})$ 。其中 \bar{Q} 为种数平均有效积温, T 为种群平均临界温度, \bar{V} 为种群平均发育速率。 $\bar{V}(t)\sim t$ 表达式为:

$$\bar{V}=1.795\times 10^{-3}t-2.316\times 10^{-2} \quad (8)$$

相关系数 $r=0.988, df=5, P<0.01$, 相关极显著。由(8)式转化为 $n\sim t$ 关系式为:

$$n(t-12.88)=557.10 \quad (9)$$

由(9)式得: $\bar{Q}=557.10\text{ C}\cdot\text{h}$; $T=12.88\text{ C}$ 。

当 $t>35\text{ C}$ 时, $n\sim t$ 函数关系为:

$$4.020n-0.1018nt-10.00=0 \quad (10)$$

相关系数 $r=0.9890, df=2, P<0.05$, 相关显著。

(9)、(10)两式联立求得交点为 $(35.50, 24.6)$, 得种群最适温度点(即最低亚致死高温临界点 t_i)为 35.50 C , 由(10)式求得高温死亡点为:

$$t_D = \lim_{n \rightarrow \infty} t = 39.49(\text{C})$$

故种群平均亚致死高温区为 $35.50\leq t\leq 39.49\text{ C}$ 。

表 2 各温度下活性卵 50% 孵出所需时间及孵化率

Tab. 2 Incubation-out time for 50% active eggs and hatching rates under different temperatures

温度(C)	15.5	18.4	21.5	24.0	28.3	31.3	33.0	35.0	36.5	37.5	39.0
时间(h)	128.0	119.0	66.0	55.0	40.0	29.0	28.0	24.0	30.0	37.0	∞
速率($\times 10\text{h}^{-1}$)	0.781	0.840	1.515	1.818	2.500	3.448	3.571	4.167	3.333	2.703	0
孵化率(%)	64	68	70	52	66	50	62	50	38	22	0

3 讨论与小结

(1) 发头裸腹蚤休眠卵孵化时间 n 与水温 t 的函数关系可归结为:

$$\text{I} \begin{cases} n(t-12.00)=441.61 & 12.00<t\leq 35.16 \\ 4.827n-0.1224nt-10.00=0 & 35.16\leq t<39.44 \end{cases}$$

$$\text{II} \begin{cases} n(t-12.88)=557.10 & 12.88<t\leq 35.50 \\ 4.020n-0.1018nt-10.00=0 & 35.50\leq t<39.49 \end{cases}$$

其中(I)组代表各组最先孵出的 $n \sim t$ 之关系,其解析结果表明,休眠卵发育的最低温度为 12.00 C,最低有效积温为 441.61 C·h。当水温达 35.16 C 时休眠卵开始进入亚致死高温区;水温达 39.44 C 时,休眠卵开始发生死亡。(II)组代表各组有效卵孵化过半数的 $n \sim t$ 之关系,由其解析结果得种群休眠卵平均发育临界温度为 12.88 C,平均有效积温 557.10 C·h。当水温达 35.50 C 时,休眠卵过半数进入亚致死高温区;水温达 39.49 C 时,休眠卵过半数完全死亡。

函数(5)、(7)、(9)、(10)式均为双曲线,且它们的渐近线 $\lim_{n \rightarrow \infty} t(n)$ 分别为各自的临界值(发育起点温度及高温死亡点)。曲线的交点为亚致死高温区下限,也是最适温度点。

(2) 温度对枝角类生长发育及其种群变动的影响,已有不少报道,如宋大祥^[6]、黄祥飞^[3,4]及 David^[5]等。但这些研究均局限于孤雌生长发育及其所怀卵的孵化,而可不受季节限制成为枝角类发生源的休眠卵,不仅具有生态上的重要作用,还可作为培养用源种,依需要随时孵化。岩崎英雄、弘田礼一郎^[7]等对海产枝角类休眠卵的孵化条件、保存条件做了大量实验,研究了包括枝角目在内的几种甲壳动物的休眠卵滞育终止方法。Lavans P. 等^[8]、De Meester L. 和 De Jeger^[9]研究了 *Daphnia magna* 有性卵的孵化,其中的一项研究结果表明有性卵储存温度究竟在多少度低温下合适? 本研究认为可直接从发育临界温度值推论其为冷藏温度的上限。另外,孵化过程中不仅考虑到温度与孵化速率的关系,还有必要考虑其与孵化率的关系(表 2)。在水温不高于 33 C 时,孵化率变化并不显著($r = -0.45, df = 5, P > 0.05$);当水温大于 33 C 时,孵化率呈显著直线下降($r = -0.975, df = 3, P < 0.01$)。精确的计算结果为 $t = 34.03$ C 为孵化率显著下降的下限临界点。实验还发现水温超过 34 C 后,即使有部分卵孵化,其幼体也很快死亡,故在休眠卵孵化过程中必须综合孵化速度、孵化率、幼体耐受性及筛选耐高温品系还是常温品系之需要来确定水温。

(3) 同一批卵在相同温度下,孵化速度并不同步。比较 I、II 两组结果,有少部分卵在 12.00 C 时就开始发育。这些卵的有效积温也较小($Q = 441.61$ C·h),而过半数有效卵需要在 12.88 C 才开始发育,其有效积温较大($Q = 557.10$ C·h),但这两组高温死亡临界值相差甚小,仅差 0.05 C。说明在高温致死区间,温度的微小上升对整个种群都会构成威胁。在集约化培养中,保存休眠卵的温度必须低于 12.00 C,孵化温度在 13~33 C 区间内根据需及条件取值。由于孵化速度及孵化率不仅仅取决于水温,水中各种离子成份、溶解氧含量及酸碱度都会产生影响。故在实验中使用充分曝气的自来水加高温消毒过的土壤浸出液,以碳酸氢钠调至 pH=7。关于离子、溶解氧、光照等因素对休眠卵发育的影响以及休眠卵滞育和终止滞育的方法有待进一步研究。

参 考 方 献

- 1 郑 重. 温度对于淡水枝角水蚤 *Daphnia pulex* (De Geer) 生殖的影响. 厦门大学学报(数学生物版), 1953, 2: 29~36
- 2 郑 重. 温度对于淡水枝角水蚤 (*Daphnia pulex*) 生长的影响. 厦门大学学报(自然科学版), 1954, 4: 83~91
- 3 黄祥飞. 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, 1983, 8(1): 105~112
- 4 黄祥飞. 温度对透明蚤和隆线蚤一亚种发育、生长的影响. 水生生物学集刊, 1984, 8(2): 207~223
- 5 David M Pratt. Analysis of population development in *Daphnia* at different temperatures. *Biol Bull.* 1943, 85: 116~

140

- 6 宋大祥. 大型溞(*Daphnia magna* Straus)的初步培养研究. 动物学报, 1962, 14(1): 49~62
- 7 刘 卓, 王为祥编译. 饲料浮游动物的培养. 北京: 农业出版社, 1987. 48~160
- 8 Lavens P, Tackert W & Sorgeloos P. International study on *Artemia*, XII: the influence of culture conditions and specific diapause deactivation methods on the hatchability of *Artemia* cysts, produced in a standard culture system. *Mar Ecol Prog Ser*, 1986, 31: 197~203
- 9 De Meester & De Jager H. Hatching of *Daphnia* sexual eggs, II: the effect of age and a second stimulus. *Freshwater Biology*, 1993, 30: 219~233

ANALYSIS ON TEMPERATURE FACTOR IN HATCHING OF SEXUAL EGGS IN *MOINA IRRASA*

Huang Cheng¹ Zhou Ting² Ge Jizhen¹ Men Wenxing¹ Chen Jianxiu¹

(1: Department of Biology, Nanjing University, Nanjing 210093;

2: Nanjing Turtle's Museum, Nanjing 210013)

Abstract

The hatching time of *Moina irrasa* sexual eggs at different temperatures is tested. According to the mathematical analysis of the relationship between incubating-out time (n) and temperature (t), the following conclusions are drawn.

The function of $n-t$ is:

$$1 \begin{cases} n(t-12.00)=441.61 & 12.00 < t \leq 35.16 \\ 4.827n-0.1224nt-10.00=0 & 35.16 \leq t < 39.44 \end{cases}$$

$$2 \begin{cases} n(t-12.88)=557.10 & 12.88 < t \leq 35.50 \\ 4.020n-0.1018nt-10.00=0 & 35.50 \leq t < 39.49 \end{cases}$$

Function (1) represents the relationship of initial incubating-out time and temperature. From this we calculate that the minimum threshold of development (T_1), thermal constant (Q), high sublethal temperature (t_s) and high lethal temperature (t_D) are: $T_1=12.00^\circ\text{C}$, $Q=441.61 \text{ C}\cdot\text{h}$, $t_s=35.16^\circ\text{C}$ and $t_D=39.44^\circ\text{C}$.

Function (2) represents the relationship between the incubating-out time of half amount of active eggs and temperature. Consequently the average of the above-mentioned ecological parameters are obtained, i. e. : $T=12.88^\circ\text{C}$, $Q=557.10 \text{ C}\cdot\text{h}$, $t_s=35.50^\circ\text{C}$ and $t_D=39.49^\circ\text{C}$ respectively.

These ecological parameters can provide significant data for high and stable factory culturing of fresh water flea.

Key Words *Moina irrasa*, sexual eggs, temperature factor, hatching