

太湖夏秋季大型枝角类 (*Daphnia*) 种群消失的初步分析*

李 静^{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: 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘 要: 水体温度过高和磷浓度是影响枝角类 *Daphnia* 存活和繁殖的重要因子, 因此本研究假设太湖夏秋季水体高温和磷浓度是引起 *Daphnia* 种群夏秋季消退的原因. 通过夏秋季两次为期各 15d 的模拟实验, 模拟高温和添加磷盐对太湖春季优势种同形溞 *Daphnia similis* 种群的影响, 结果表明在高温和不添加磷盐的条件下, 同形溞均有较高的种群增长率, 证实夏秋季太湖水体高温和磷浓度不是限制 *Daphnia* 种群的因素, 同时推测, 鱼类的捕食作用和微囊藻水华对 *Daphnia* 种群的消退可能起作用.

关键词: 溞; 种群消退; 高温; 磷浓度; 太湖

Preliminary analysis on population decline of *Daphnia* in summer and autumn in Lake Taihu

LI Jing^{1,2} & CHEN Feizhou¹

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

Abstract: In Lake Taihu, *Daphnia* population dominated in the cladoceran community in winter and spring. However, the population disappeared in summer and autumn when it was replaced by the small-sized cladocerans. Theoretically, temperature and phosphorus concentration were two limited factors for the *Daphnia* population. It is hypothesized that high temperature and phosphorus concentration were the reasons for the population decline of *Daphnia* in summer and autumn in Lake Taihu. The two experiments simulated summer and autumn separately were conducted. The results indicated that *D. similis* had relatively high increasing population rates under the simulating conditions, which proved that the high temperature and phosphorus concentration in summer and autumn in Lake Taihu were not the limit factors for the population decline of *Daphnia*. It was also presumed that the planktivorous fish predation and *Microcystis* bloom may be the reasons of the population decline of *Daphnia* in Lake Taihu.

Keywords: *Daphnia*; population decline; high temperature; phosphorus concentration; Lake Taihu

枝角类是水生态系统中重要的浮游动物类群, 其中大型溞属 (*Daphnia*) 种类分布广泛, 且往往在鱼类密度低、营养水平较高的湖泊中占优势^[1]. 在冬季和春季, 溞属是太湖浮游动物的优势种类^[2-3], 而夏秋季, 湖中优势种群被小型种类象鼻溞 (*Bosmina* spp.) 和角突网纹溞 (*Ceriodaphnia cornuta*) 取代. 波兰的 Mikolajskie 湖和武汉东湖也出现这种现象^[4-5].

湖泊水体温度和磷浓度是影响溞属种类存活和繁殖的重要因子^[6-10]. 适度范围内, 温度愈高, 对枝角类的生长和发育越有利^[9], 如大型溞 (*D. magna*) 的首次产幼溞时间和到达最大种群密度的时间越短^[9]. 但是超过一定的温度, 如高于 30℃ 时溞属的一些种类已完全不能正常发育、生长, 甚至消失^[11-12]. 蒋燮治等在分析夏季武汉东湖溞属种类消失现象时认为水温变化是其主要原因^[11,13]. 磷对淡水浮游动物的食物质量有很

* 国家自然科学基金项目 (30600069) 和国家重点基础研究发展规划“973”项目 (2008CB418104) 联合资助. 2009 - 08 - 17 收稿; 2009 - 12 - 18 收修改稿. 李静, 女, 1985 年生, 博士研究生; E-mail: lijing407@ mails. gucas. ac. cn.

** 通讯作者; E-mail: feizhch@ niglas. ac. cn.

大影响,当食物充足时,磷很可能是翼弧溞(*D. lumholtzi*)产卵量的限制因子^[14],一些磷营养盐添加实验表明,大型溞(*D. magna*)和齿纹溞(*D. dentifera*)幼体在磷不足时生长缓慢,而添加磷后这种现象就消失了^[15-16]. Weiler 等发现食物质量尤其是不饱和脂肪酸含量会导致夏季 *Daphnia* 种群消退^[17],而食物中不饱和脂肪酸含量在一定范围内与水体中溶解性磷浓度呈正相关^[18-20].

太湖溞属种类的数量以北部湖区为多,如梅梁湾等,优势种类包括盔形溞(*D. galeata*)、短钝溞(*D. obtusa*)和同形溞(*D. similis*). 本文针对太湖夏季 *Daphnia* 种群消失这一现象,假设高温和水体磷浓度是其消失的原因,通过模拟高温和磷营养盐添加来评价其对同形溞种群的影响,从而验证这一假设是否成立.

1 材料与方法

分别于 2008 年 8 月 11 日(实验 1)和 2008 年 9 月 8 日(实验 2)两次在太湖梅梁湾取湖水,将湖水用 60 μm 网过滤后,装入 5L 的广口瓶,悬挂于太湖梅梁湾岸边的水池中,瓶口不没入水中. 为防止摇蚊在瓶中产卵,以普通渔网封口.

实验 1 设 2 个处理(处理 1 和 2),每个处理 3 个重复. 处理 1:原水总溶解氮(TDN)和总溶解磷(TDP)浓度不变,即维持原水样;处理 2:原水 TDN 浓度不变,TDP 浓度加倍. 原水 TDN 和 TDP 浓度分别为 0.692 和 0.013mg/L,为保持瓶中 TDP 浓度,每 5d 测一次瓶中的 TDP 浓度,然后添加适量的 KH_2PO_4 . 由于操作失误,处理 2 中的 TDP 浓度增加了 1000 倍,即便如此,本文仍将数据列出,以便比较. 2 个处理中,每只瓶子加入 10 只同形溞(*D. similis*)出生 0-24h 的幼体. 试验持续 15d,于 2008 年 8 月 26 日取下广口瓶并收集浮游动植物.

实验 2 设 2 个处理(处理 I 和 II),每个处理 3 个重复. 具体处理同实验 1,其中,原水 TDN 和 TDP 浓度分别为 0.329 和 0.333mg/L. 2 个处理中,每只瓶子加入 10 只同形溞(*D. similis*)出生 0-24h 的幼体. 于 2008 年 9 月 22 日取下瓶子,试验持续 15d.

水化学指标的测定参照《湖泊富营养化调查规范》^[21]. 实验结束收集浮游动物和浮游植物样品,浮游动物样品于解剖镜下计数,浮游植物样品的种类鉴定参照《中国淡水藻类》^[22]. 同形溞的种群增长率用公式 $G = (\ln N_t - \ln N_0) / d$ 计算,其中 N_t 和 N_0 分别为实验结束和初始的同形溞密度, d 为实验天数. 同一实验不同处理同形溞密度的比较用 t 检验,数据分析在 SPSS 16.0 软件包中进行.

2 结果和讨论

实验 1 期间,瓶中水温变幅为 26.9-35.4 $^{\circ}\text{C}$,其中日平均水温 31.04 $^{\circ}\text{C}$,变幅为 28.6-33.0 $^{\circ}\text{C}$. 实验 2 期间,瓶中水温变幅为 24.4-31.0 $^{\circ}\text{C}$,其中日平均水温 27.66 $^{\circ}\text{C}$,变幅为 25.6-30.2 $^{\circ}\text{C}$. 实验 1 结束时,处理 1 和处理 2 同形溞平均密度分别为 208.3 \pm 58.5 和 57.3 \pm 19.7ind./L(图 1),种群增长率分别为 0.20 和 0.11,两个处理下同形溞的密度无显著性差异($P=0.071$). 处理 1 和处理 2 带休眠卵的同形溞密度分别为 17.5 \pm 11.6 和 14.9 \pm 0.1ind./L,分别占同形溞总密度的 8.4% 和 26.0%,两者有显著性差异($P=0.019$). 由于实验处理是用 60 μm 网过滤湖水,因此尚有少量的桡足类无节幼体,实验结束时,处理 1 和处理 2 桡足类的密度分别为 9.5 \pm 2.7 和 18.3 \pm 5.5ind./L.

实验 2 结束时,处理 I 和处理 II 同形溞平均密度分别为 157.2 \pm 11.7 和 296.6 \pm 27.4ind./L(图 1),种群增长率分别为 0.18 和 0.23,两个处理下同形溞的密度有显著性差异($P=0.009$). 处理 I 和处理 II 带休眠卵的同形溞密度分别为 31.5 \pm 5.3 和 33.9 \pm 2.0ind./L,分别占同形溞总密度的 20.0% 和 11.4%,两者无显著性差异($P=0.249$). 实验结束时,处理 I 和处理 II 桡足类的密度分别为 20.7 \pm 5.2 和 0.3 \pm 0.2ind./L.

实验 1 原水中浮游植物的优势种为微囊藻,实验结束时处理 1 优势种为弓形藻和衣藻,处理 2 优势种为栅藻和四星藻. 实验 2 原水中浮游植物的优势种为微囊藻,实验结束时处理 I 浮游植物优势种为弓形藻和脆杆藻;处理 II 浮游植物优势种除了微囊藻,还有栅藻和四星藻、浮球藻、色球藻(图 2).

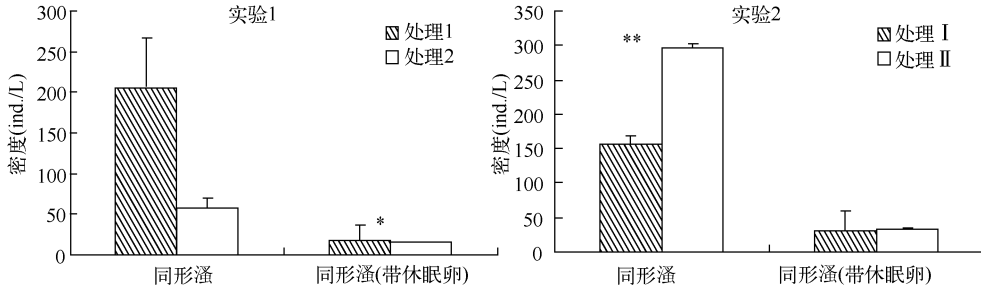


图1 实验结束时同形蚤和带休眠卵的同形蚤的密度 (** $P < 0.01$, * $P < 0.05$, t -检验)
 Fig. 1 Densities of *Daphnia similis* and *D. similis* with resting eggs at the end of the experiment

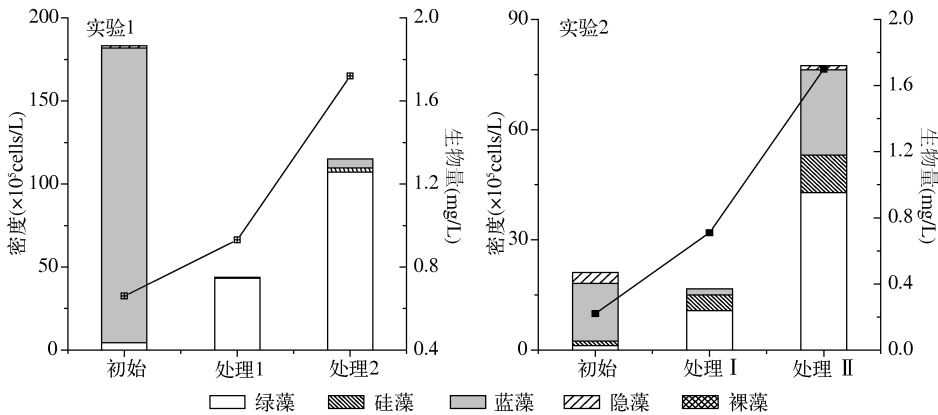


图2 实验初始和结束时浮游植物的密度和生物量
 Fig. 2 Density and biomass of phytoplankton at the beginning and end of the experiment

水体中磷浓度对淡水浮游动物的食物质量有很大影响,进而影响到浮游动物的种群大小^[4,14].在本实验中,无论是否添加磷,同形蚤都有较高的种群增长率,但是在一定范围内,增加溶解性磷的浓度会提高同形蚤的种群增长率. Weiler 等发现食物质量尤其是不饱和脂肪酸含量会导致夏季 *Daphnia* 种群消退^[17],而食物中不饱和脂肪酸含量在一定范围内与水体中溶解性磷浓度呈正相关^[18-20].虽然本实验没有测定藻细胞中不饱和脂肪酸的含量,但在实验2中,添加溶解性磷后同形蚤的种群增长率要比没加溶解性磷的高,但这种提高只适合在一定范围内,超出一定范围,其种群增长率就不会再提高,但仍有较高的种群增长率,如实验1中的处理2.因此太湖梅梁湾夏秋季湖水中的磷浓度不是导致 *Daphnia* 种群消退的原因.

温度亦是影响 *Daphnia* 种群数量的重要因子.在一定范围内,温度越高,对枝角类的生长和发育越有利^[9].但是超出一定范围,温度反而会成为其生长、发育的制约因子.德国 Bautzen 水库中 *Daphnia* 种群的夏季消退被认为是夏季温度的影响^[4].室内研究表明高温下溞属种类能保持较高的种群增长率^[6]或对种群有抑制作用^[7].本研究实验1期间,日平均温度超过 30℃ 有 13d,而处理1中同形蚤的种群增长率达到了0.20,平均密度达到 208.3 ind./L.因此太湖梅梁湾 *Daphnia* 种群的消退与夏秋季温度无关.

除了磷和温度的影响外,鱼类捕食和微囊藻的影响也可能导致溞属种群的夏季消退.鱼类对浮游动物种群数量和身体大小有显著控制作用^[23-25],且鱼类的滤食作用能决定 *Daphnia* 种群是否存在^[26-28].太湖的优势鱼类刀鲚 (*Coilia nasus*)、银鱼等滤食性鱼类都可对溞属种类产生抑制作用^[29-30].在微囊藻水华暴发期间,大型浮游动物种类常被小型种类代替^[31].微囊藻是太湖夏季浮游植物的优势种类,实验表明太湖微囊藻对大型溞属种类的存活和生殖有很强的负面作用^[32].微囊藻通过阻碍滤食、毒害作用和营养缺乏等几方面因素影响溞属种类的种群^[33-36].太湖微囊藻水华暴发期间,春季占优势的溞属种类消失,优势种被小型种类象

鼻溞(*Bosmina* spp.)和角突网纹溞(*Ceriodaphnia cornuta*)取代。因此,太湖夏季微囊藻和大量滤食性鱼类的存在可能会导致 *Daphnia* 种群消退。

3 结语

本文假设太湖夏秋季高温和水体磷浓度是限制溞属(*Daphnia*)种群的限制因子,通过模拟实验证实,在太湖夏秋季高温和水体磷浓度的条件下,同形溞仍能保持较高的种群增长率,因此这两个因素不是太湖溞属种群消退的原因。

致谢: 何虎、郭亮、边国琦、蒋伟伟在实验过程中给予了帮助,在此表示衷心感谢。

4 参考文献

- [1] Brooks JL, Dodson SI. Predation, body size, and composition of plankton. *Science*, 1965, **150**(3692): 28-35.
- [2] 杨桂军,潘宏凯,刘正文等. 太湖不同湖区浮游甲壳动物季节变化的比较. *中国环境科学*, 2008, **28**(1): 27-32.
- [3] 陈伟民,秦伯强. 太湖梅梁湾冬末春初浮游动物时空变化及其环境意义. *湖泊科学*, 1998, **10**(4): 10-16.
- [4] Jürgen B, Johannes K, Thomas M *et al.* Temperature impact on the midsummer decline of *Daphnia galeata*—an analysis of long-term data from the biomanipulated Bautzen Reservoir (Germany). *Freshwater Biology*, 2001, **46**(2): 199-211.
- [5] Gliwicz ZM. Food size selection and seasonal succession of filter feeding zooplankton in an eutrophic lake. *Ekologia Polska*, 1977, **25**(2): 179-225.
- [6] Goss LB, Bunting DL. *Daphnia* development and reproduction: responses to temperature. *Journal of Thermal Biology*, 1983, **8**(4): 375-380.
- [7] Dini ML, Donnell JO, Carpenter SR *et al.* *Daphnia* size structure, vertical migration, and phosphorus redistribution. *Hydrobiologia*, 1987, **150**(2): 185-191.
- [8] Weetman D, Atkinson D. Evaluation of alternative hypotheses to explain temperature-induced life history shifts in *Daphnia*. *Plankton Research*, 2004, **26**(2): 107-116.
- [9] Rinke K, Vijverberg J. A model approach to evaluate the effect of temperature and food concentration on individual life-history and population dynamics of *Daphnia*. *Ecological Modeling*, 2005, **186**(3): 326-344.
- [10] 邓道贵,孟 琼,殷四涛等. 温度和食物浓度对大型溞 *Daphnia magna* 种群动态和两性生殖的影响. *生态学报*, 2008, **28**(9): 4268-4276.
- [11] 蒋燮治. 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*, 1965, **5**(2): 220-237.
- [12] 宋大祥. 大型溞的初步培养研究. *动物学报*, 1962, **14**: 49-62.
- [13] 黄祥飞,胡春英. 武汉东湖透明溞和隆腺溞—亚种的种群变动和生产量. *水生生物学集刊*, 1984, **8**(4): 405-417.
- [14] Smith AS, Acharya K, Jack J. Overcrowding, food and phosphorus limitation effects on ephippia production and population dynamics in the invasive species *Daphnia lumholzi*. *Hydrobiologia*, 2009, **618**(1): 47-56.
- [15] Boersma M, Kreutzer C. Life at the edge: Is food quality really of minor importance at low quantities? *Ecology*, 2002, **83**(9): 2552-2561.
- [16] Elser JJ, Hayakawa K, Urabe J. Nutrient limitation reduces food quality for zooplankton: *Daphnia* response to seston phosphorus enrichment. *Ecology*, 2001, **82**(3): 898-903.
- [17] Weiler W, Hülsmann S, Voigt H *et al.* Summer decline of *Daphnia galeata* in Bautzen Reservoir (Germany): laboratory experiments regarding the impact of fatty acids. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 2000, **27**: 794.
- [18] Weers PMM, Gulati RD. Is the fatty acid composition of *Daphnia galeata* determined by the fatty acid composition of the ingested diet? *Freshwater Biology*, 1997, **38**(3): 731-738.
- [19] Boersma M. The nutritional quality of P-limited algae for *Daphnia*. *Limnology and Oceanography*, 2000, **45**(5): 1157-1161.
- [20] Ferrão-Filho AS, Arcifa MS, Fileto C. Resource limitation and food quality for cladocerans in a tropical Brazilian lake. *Hydrobiologia*, 2003, **491**(1-3): 201-210.
- [21] 金相灿,屠清瑛. 湖泊富营养化调查规范. 北京: 中国环境科学出版社, 1987.
- [22] 胡鸿钧,李尧英,魏印心等. 中国淡水藻类. 上海: 上海科学技术出版社, 1979.

- [23] Thomas M, Judit P, Peter K *et al.* A test of food web hypotheses by exploring time series of fish, zooplankton and phytoplankton in an oligo-mesotrophic lake. *Limnologica*, 2008, **38**(3-4): 179-188.
- [24] Hansson LA, Nicolle A, Brodersen J *et al.* Consequences of fish predation, migration, and juvenile ontogeny on zooplankton spring dynamics. *Limnology and Oceanography*, 2007, **52**(2): 696-706.
- [25] Iglesias C, Mazzeo N, Goyenola G *et al.* Field and experimental evidence of the effect of *Jenynsia multidentata*, a small omnivorous-planktivorous fish, on the size distribution of zooplankton in subtropical lakes. *Freshwater Biology*, 2008, **53**(9): 1797-1807.
- [26] Balseiro E, Modenutti B, Queimaliños C *et al.* *Daphnia* distribution in Andean Patagonian lakes: effect of low food quality and fish predation. *Aquatic Ecology*, 2007, **41**(4): 599-609.
- [27] Gélinas M, Allout BP, Ślusarczyk M. Alternative antipredator responses of two coexisting *Daphnia* species to negative size selection by YOY perch. *Journal of Plankton Research*, 2007, **29**(9): 775-789.
- [28] Arne AP, Anna S, Raul P *et al.* Long-term responses of zooplankton to invasion by a planktivorous fish in a subarctic watercourse. *Freshwater Biology*, 2009, **54**(1): 24-34.
- [29] 倪勇, 朱成德. 太湖鱼类志. 上海: 上海科技出版社, 2005.
- [30] 刘恩生, 鲍传和, 吴林坤等. 太湖新银鱼、鲚鱼的食性比较及相互影响分析. 湖泊科学, 2007, **19**(1): 103-110.
- [31] Allan JD. An analysis of seasonal dynamics of a mixed population of *Daphnia*, and the associated cladoceran community. *Freshwater Biology*, 1977, **7**(6): 505-512.
- [32] 张钰, 谷孝鸿, 朱光敏等. 太湖微囊藻对几种枝角类种群影响的实验生物学分析. 湖泊科学, 2007, **19**(5): 566-571.
- [33] Fulton RS, Paerl HW. Toxic and inhibitory effects of the blue-green alga *Microcystis aeruginosa* on herbivorous zooplankton. *Journal of Plankton Research*, 1987, **9**(5): 837-855.
- [34] Rohrlack T, Dittmann E, Henning M *et al.* Role of microcystins in poisoning and food ingestion inhibition of *Daphnia galeata* caused by the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*. *Applied and Environmental Microbiology*, 1999, **65**(2): 737-739.
- [35] Ahlgren G, Lundstedt L, Brett M *et al.* Lipid composition and food quality of some freshwater phytoplankton for cladoceran zooplankters. *Journal of Plankton Research*, 1990, **12**(4): 809-818.
- [36] Müller-Navarra DC. Evidence that a highly unsaturated fatty acid limits *Daphnia* growth in nature. *Archiv für Hydrobiologie*, 1995, **132**(3): 297-307.