

## 三种湖泊水体的自然食物对隆腺溞(*Daphnia carinata*)生长繁殖的影响\*

张 镇<sup>1,2</sup>, 陈非洲<sup>1</sup>, 周万平<sup>1</sup>

(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:** 用花神湖、玄武湖、南湖的湖水培养隆腺溞, 探讨不同营养水体的自然食物对隆腺溞生长、繁殖的影响。花神湖氮、磷营养盐浓度和浮游植物生物量均很低, 用花神湖湖水培养的隆腺溞生长缓慢, 个体在没有繁殖前就全部死亡。玄武湖氮、磷营养盐浓度和浮游植物生物量均低于南湖, 但用玄武湖湖水培养的隆腺溞在生长速率、平均体长、生殖量上均高于用南湖湖水培养的隆腺溞。实验结果表明: 不同营养盐条件下, 湖泊中浮游植物的组成有较大的差别, 这种差别会对浮游动物生长、繁殖产生影响; 在浮游植物种类和生物量适宜时, 隆腺溞有较大的生殖量。浮游植物种类组成、浮游植物生物量的过低或过高都会抑制隆腺溞的生长、生殖。

**关键词:** 生长、繁殖; 食物; 隆腺溞; 营养水平

## Effect of natural food from three levels of eutrophic lakes on the growth and reproduction of *Daphnia carinata*

ZHANG Zhen<sup>1,2</sup>, CHEN Feizhou<sup>1</sup> & ZHOU Wanping<sup>1</sup>

(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 School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, P.R.China*)

**Abstract:** A laboratory experiment was conducted to evaluate the effect of different natural food on the growth and reproduction of *Daphnia carinata*. The natural food came from the three lakes: Lake Huashen, Lake Xuanwu and Lake Nanhu with different concentrations of nitrogen and phosphorus. *D. carinata* had the lowest growth rate and all died before starting reproduction with the food from Lake Huashen. Both nutrient concentrations and phytoplankton biomass in Lake Xuanwu were lower than that in Lake Nanhu. However, the growth rate, the average body length and the reproductive capacity of *D. carinata* cultured with the food from Lake Xuanwu were higher than that in Lake Nanhu. The experiment showed that the nutrition level of nitrogen and phosphorus and the food concentration had an evident influence on the growth and reproduction of *D. carinata*. When the nutrition level of nitrogen and phosphorus and the food concentration in the lakes were too high or low, the growth and reproduction of *D. carinata* would be restrained.

**Keyword:** Growth and reproduce; food; *Daphnia carinata*; nutrition level

我国湖泊目前面临的一个普遍问题是富营养化严重, 湖泊富营养化的核心是氮磷等营养物的过量输入导致浮游植物过量生长, 由此引起的一系列生态系统的连锁反应。浮游动物是水域生态系统中主要次级生产者, 在能量传递及物质转换中起重要作用, 是生物操纵的关键因子之一。浮游植物过量生长, 可通过“生物操纵”的方法来进行控制, 枝角类是浮游动物的重要组成类群, 溞属在湖泊富营养化的生物操纵中占有重要地位。

---

\* 中国科学院领域前沿课题(KZCX2-YW-419)和国家自然科学基金项目(30600069)联合资助。2008-11-15 收稿; 2009-03-09 收修改稿。张镇, 男, 1975年生, 博士研究生; E-mail: im1206@163.com.

水体营养水平不同, 浮游植物的组成也不同, 浮游植物的群落数量和组成与溞的生长、繁殖密切相关<sup>[1]</sup>. 用不同种类的食物培育枝角类, 其生殖状况存在较大差异. Vboersma 等用 2 种不同的饵料喂食 *Daphnia galeata*, 发现在混合藻种培育液培育的溞生长、生殖、内禀增长率都显著高于以单种藻类培育的溞<sup>[2]</sup>. 隆腺溞的生长、生殖与它的平均寿命和世代时间有密切关系, Dingle 等认为行孤雌生殖的枝角类平均寿命(Average life span)与世代时间(Generation time)之比应为 2<sup>[3]</sup>. 同时, 溞属(*Daphnia*)的摄食率和食物质量有关, 实验表明溞属(*Daphnia*)为优势的浮游动物群落, 可以摄入的藻类范围为 28–78 $\mu\text{m}$ <sup>[4]</sup>. François 等发现 *D. galeata* 的滤水率会随食物中的 C:P 比增加而增大<sup>[5]</sup>.

以往考察浮游植物对溞属的生长、繁殖影响时多用实验室培养的纯种藻来做实验, 这与实际湖泊中溞属的食物来源有较大差别. 本试验利用 3 种不同营养水平的湖泊的自然食物来培养隆腺溞, 研究不同营养类型湖泊的自然食物对隆腺溞生长、繁殖的影响, 分析隆腺溞的生长与湖泊营养、浮游植物的关系.

## 1 材料与方 法

湖泊介绍: 花神湖位于南京市郊区, 面积 56km<sup>2</sup>, 是一个典型的草型湖泊, 以菹草为主, 是南京都市圈生态防护网的组成部分. 玄武湖属于浅水湖泊, 面积 3.68km<sup>2</sup>. 20 世纪 80 年代末, 玄武湖水体富营养化日趋严重, 经过治理, 富营养化状况有明显改善. 南湖位于南京市, 面积 0.42km<sup>2</sup>, 周围密布居民居住点, 其功能是供市民休息、游玩的一个小型湖泊, 由于受人为因素的影响, 南湖污染较为严重.

3 种湖水于 2008 年 5 月采集于花神湖、玄武湖、南湖. 湖水取回后, 用 250 目筛网将湖水过滤, 滤除里面所含的浮游动物. 溞为实验室培养的隆腺溞, 隆腺溞在室温下进行培养, 实验期间, 平均温度为 23℃. 正式实验前, 从实验室培养的隆腺溞中挑出 30 个怀卵母溞, 放入 1L 的烧杯中单独培养. 18h 后取走母溞, 获得龄期不超过 24h 的幼溞. 将小溞取出, 用 9 个 1L 烧杯培养, 每个烧杯放 10 只幼溞. 分别用 3 种湖水培养, 每种湖水设 3 个平行. 观察不同湖水里溞生长、繁殖的情况.

实验期间每天换水一次, 并保持 1000ml 体积不变, 每隔 12h 在显微镜下测量个体大小、蜕壳数、死亡个体数. 待个体发育成熟, 开始怀卵时, 同步记录首次怀卵时间、首次产幼时间、每个个体的怀卵数、每天出生的幼体个数(新幼体移出, 不与母体同养).

根据以上数据编制溞的动态生命表, 其中生命表的编制包括种群大小、特定年龄生殖率、存活率、净生殖率、世代时间  $G$  和内禀增长率.

测试指标: 不同水体的营养盐含量; 不同水体浮游植物生物量; 溞体长的变化; 存活率; 怀卵量与产幼量; 世代时间; 内禀增长率. 总氮、总磷: 碱性过硫酸法; 叶绿素: 丙酮提取法.

平均体长计算公式:

$$k = (I_f - I_i) / \Delta t \quad (1)$$

式中,  $k$  是平均体长生长率(mm/d),  $I_f$  结束实验时个体的平均体长(mm),  $I_i$  开始实验时个体的平均体长(mm),  $\Delta t$  是开始实验到实验结束时的天数.

世代时间计算公式:

$$G = \sum_{x=0}^n l(x)b(x)x / \sum_{x=0}^n l(x)b(x) \quad (2)$$

内禀增长率计算公式:

$$r_m = \ln R_0 / G; \quad R_0 = \sum_{x=0}^n l(x)b(x) \quad (3)$$

式中,  $l(x)$  表示存活率,  $b(x)$  表示特定年龄生殖率;  $R_0$  表示每个个体的净生育率;  $G$  表示世代时间;  $r_m$  表示内禀增长率.

## 2 结果与分析

### 2.1 花神湖、玄武湖、南湖水质分析

花神湖的总氮为 0.8mg/L, 总磷为 0.05mg/L; 玄武湖的总氮为 1.47mg/L, 总磷为 0.14mg/L; 南湖的总

氮为2.65mg/L, 总磷为0.36mg/L(图1a)。花神湖、玄武湖、南湖的氮、磷水平有较大的差别, 氮、磷含量呈现递增的趋势。综合氮、磷含量的标准, 可以得出: 花神湖属于中营养型湖泊, 玄武湖属于富营养型湖泊, 南湖属于超富营养湖泊<sup>[6]</sup>。

## 2.2 花神湖、玄武湖、南湖浮游植物的组成

与N、P营养盐的含量相对应, 3个湖的叶绿素含量有较大的差别, 花神湖叶绿素含量为6.81 $\mu\text{g/L}$ ; 玄武湖叶绿素含量为67.28 $\mu\text{g/L}$ ; 南湖叶绿素含量为106.75 $\mu\text{g/L}$ (图1b)。

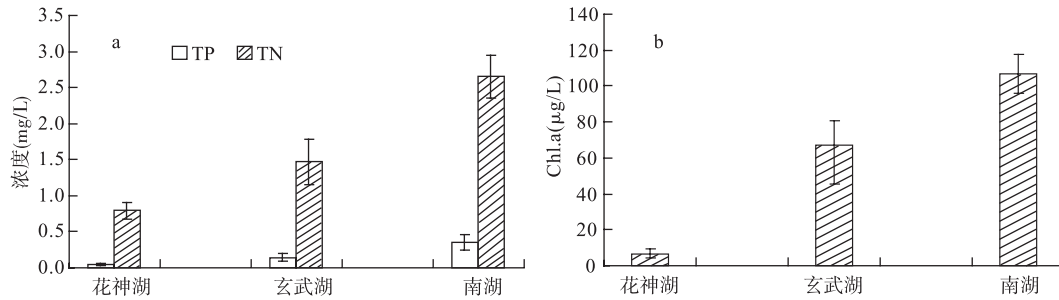


图1 3个湖泊总氮、总磷(a)和叶绿素a浓度(b)浓度

Fig.1 The concentration of total nitrogen and total phosphorus(a) and chlorophyll-a(b) in the three lakes

花神湖浮游植物组成以蓝藻、硅藻为主, 主要优势种属为裂面藻和曲壳藻; 玄武湖浮游植物组成以蓝藻、隐藻和绿藻为主, 主要优势种属为席藻、蓝隐藻和小环藻; 南湖浮游植物的组成以蓝藻、硅藻和绿藻为主, 主要优势种属为席藻、小环藻、直链藻和栅列藻。

## 2.3 花神湖、玄武湖、南湖食物对隆腺溞生长的影响

枝角类的生长是不连续的, 每脱一次壳就生长一次。只有在新甲壳未硬化时才能生长, 时间极短。幼龄数随种类而异, 但同一种类的幼龄数常随水温的不同而变化, 成龄数和最大体长随外界因子如食物组成、水体营养水平和温度的不同而变化较大。

用3种营养自然水体培养的隆腺溞, 其生长有明显差别(图2a)。用花神湖水培养的隆腺溞, 体长增长缓慢, 平均体长增长率为0.06mm/d, 最大体长为1.1mm。玄武湖培养的隆腺溞, 平均体长增长率为0.09mm/d, 幼龄的平均体长增长率为0.11mm/d, 成龄平均增长率为0.07mm/d, 最大体长为2.69mm。南湖培养的隆腺溞, 平均体长增长率为0.08mm/d, 幼龄的平均体长增长率为0.13mm/d, 成龄平均增长率为0.07mm/d, 最大体长为2.4mm。玄武湖与南湖培养的隆腺溞体长增长率在成龄期基本一致, 区别主要在第5-10d间, 这期间用玄武湖湖水培养的隆腺溞平均体长增长率比南湖湖水培养的隆腺溞平均体长增长率高0.024mm/d; 从第6d起, 玄武湖湖水培养的隆腺溞体长大于南湖培养的隆腺溞。

用花神湖、玄武湖、南湖湖水培养的隆腺溞50%存活率的时间分别为3d、14d、14d; 最长存活时间分别为8d、21d、24d(图2b)。

## 2.4 花神湖、玄武湖、南湖的自然食物对隆腺溞繁殖的影响

花神湖、玄武湖、南湖湖水培养隆腺溞的繁殖参数如表2所示。花神湖培养的隆腺溞没有怀卵, 所有的繁殖参数为0。玄武湖培养的隆腺溞在第一次怀卵时间和幼溞首次出生时间上均比南湖培养的隆腺溞晚2d。平均单个个体的累计怀卵量上, 玄武湖培养的隆腺溞高于南湖培养的隆腺溞, 前者为95个, 后者为68个。产溞数玄武湖培养的隆腺溞在第11d、南湖培养的隆腺溞在第9d出现最大值, 随后出现下降的趋势, 最后一次产溞玄武湖为第22d; 南湖为第18d。产卵数和怀卵数的比值, 玄武湖为90.52%; 南湖为88.23%。在世代时间和内禀增长率上, 玄武湖培养的隆腺溞均小于南湖培养的隆腺溞。

## 3 讨论

### 3.1 花神湖、玄武湖、南湖自然食物对隆腺溞生长的影响

已有研究表明, 食物浓度影响枝角类的生长与发育<sup>[7]</sup>。本实验中, 低浓度花神湖湖水培养的隆

腺溞生长缓慢, 最长存活时间为8d, 食物浓度与物质能量的分配有关, 在较低食物浓度下培养, 溞属将分配相对较少的能量用于生长和繁殖, 而增加用于呼吸、甲壳形成等维持代谢的能量<sup>[8]</sup>。花神湖水过低的食物浓度和藻类的营养不高, 满足不了隆腺溞生长的需要, 成体在没有怀卵前就全部死亡, 说明花神湖水环境不利于隆腺溞的生长。相对于南湖而言, 玄武湖的食物浓度不高, 但在玄武湖水中培养的隆腺溞在生长速率和平均体长上均高于南湖水培养的隆腺溞。一般认为, 食物浓度越高体长生长率越大<sup>[9]</sup>, 这可以解释花神湖水的隆腺溞生长低于另外两种水体培养的隆腺溞。但溞的生长速度取决于除去代谢后, 能量在生长和生殖消耗间的比例关系<sup>[10]</sup>, 一些研究表明, 在一定的条件下, 过高的食物密度反而不利于枝角类的生长与生殖<sup>[11]</sup>, 在没有其它限制因子的情况下, 摄食率随着食物浓度的提高而相应地增大, 但由于食物捕获和消化的过程中, 消化器官容积的限制和消化所需的时间, 导致动物的摄食率有物理和生理上的上限, 若食物浓度继续提高, 摄食率即保持稳定或降低<sup>[12]</sup>。造成南湖隆腺溞生长低于玄武湖原因可能是在高的食物浓度下, 枝角类为了清除食物对胸部附肢的障碍而花费更多的能量, 致使对食物的利用率降低, 过高的食物浓度会使枝角的呼吸作用加强, 并且影响溞类对食物的滤食率, 从而影响溞类的生长<sup>[13]</sup>。

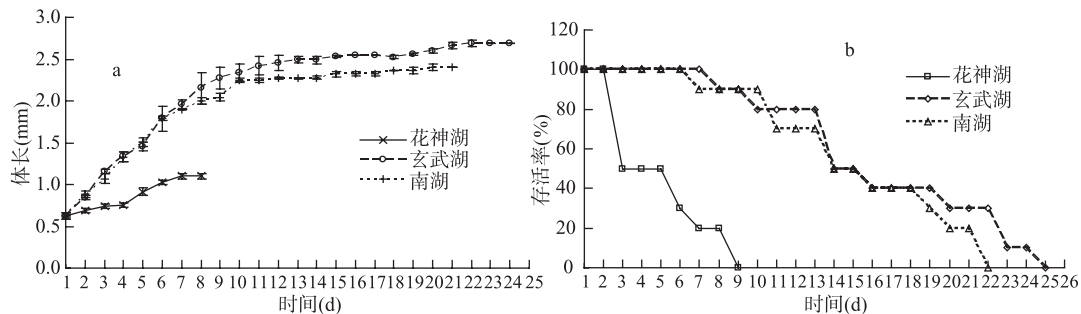


图 2 3 个湖泊自然食物对隆腺溞体长生长(a)和存活率(b)的影响

Fig.2 The body length increment per day(a) and survivorship per instars of *Daphnia carinata* fed with natural sestons from the three lakes

本实验中, 溞的幼龄期一般为 2-5d, 在溞的幼龄生长期, 食物对溞生长的影响体现不明显, 集中在成龄期, 实验第 5-15d 这个时间段内, 食物对溞生长的体长影响最为明显, 这个时期食物质量决定溞的最大体长。由本实验可知, 在不同营养条件下, 湖泊中浮游植物生物量有较大的差别, 这种差别会对浮游动物生长、繁殖产生影响。过高或过低的食物浓度均会抑制隆腺溞的生长速率和最大体长, 隆腺溞在成龄后的 5-10d 内的体长增长对隆腺溞的最大体长起重要作用。

### 3.2 花神湖、玄武湖、南湖自然食物对隆腺溞繁殖的影响

食物的多寡对生殖具有重要影响, 一般而言, 食物丰富的个体生殖量高, 但当藻类浓度过高时, 溞类总体生殖量将降低。花神湖水培养的隆腺溞没有产溞, 所有的繁殖参数为 0, 这与花神湖水藻的浓度过低有关, 浓度过低的食物不能提供隆腺溞母体生长、繁殖必需的营养。玄武湖与南湖在藻浓度上, 都能满足隆腺溞生长、繁殖的需要, 玄武湖藻密度低于南湖, 由于南湖过高的藻浓度, 降低了溞类滤食率, 制约隆腺溞生长、生殖, 生殖量反而低于玄武湖水培养的隆腺溞。

枝角类在生殖量达到高峰之前, 生殖量一般随年龄的增加而增加, 但高峰过后, 生殖量与年龄成反比。如近亲裸腹溞在第四成龄之前, 生殖量与年龄成正比, 超过这个年龄则成反比<sup>[14]</sup>。其它学者研究长

表 2 3 个湖泊自然食物对隆腺溞繁殖参数的影响  
Tab.2 Parameters of reproduction of *Daphnia carinata* fed with natural sestons from the three lakes

繁殖参数	花神湖	玄武湖	南湖
第一次怀卵时间(d)	0	7	5
幼溞首次出生时间(d)	0	9	7
平均怀卵量(ind.)	0	95	68
累计产幼数(ind.)	0	86	60
世代时间(d)	0	14.28	11.52
内禀增长率( $r_m$ )	0	0.31	0.36

刺蚤、多刺裸腹蚤等也发现了同样的结果,只是高峰生殖量出现的龄数因种类不同而存在一定的差异.在本试验中,玄武湖与南湖培养的蚤怀卵数与产蚤也有这样的变化过程,玄武湖水培养的蚤在第11d,南湖培养的蚤在第9d达到产幼蚤的最大值,之后产蚤数逐渐下降,在年龄的末期,玄武湖培养的蚤和南湖培养的蚤怀卵数与产蚤数都显著下降,为最大产蚤数的1/3.另一方面,蚤的生殖量还与蚤的体长有关,枝角类生殖量因个体大小不同而存在显著的差异,蚤状蚤体长超过2.60–2.79mm时,生殖量开始下降,在这个体长之前,生殖量是随体长而增加的<sup>[15]</sup>.在本实验中,玄武湖水培养的蚤平均体长大于南湖水培养的蚤,玄武湖的蚤在体长2.4mm,达到最大生殖量,南湖水培养的蚤体长2.04mm,达到最大生殖量.之后,体长的增加没有导致怀卵量与产蚤量的增加.在不同的时间段上,玄武湖单个蚤的平均怀卵量与产蚤量都大于南湖培养的蚤.

内禀增长率( $r_m$ )是阐明枝角类种群动态机制的关键参数.本实验中,玄武湖培养的隆腺蚤内禀增长率小于南湖培养的隆腺蚤的内禀增长率,枝角类内禀增长率( $r_m$ )取决于生殖能力、寿命和发育速率,同时受温度、食物条件等外界因素影响,其关键是第一胎所需的时间和第一成龄的生殖量,第2–5胎成龄的生殖量起次要作用<sup>[6]</sup>.第一胎时间上,玄武湖培养的隆腺蚤晚于南湖培养隆腺蚤2d,第一胎的生殖量上,两者相差不大,玄武湖培养的隆腺蚤比南湖多4个,综合这两方面的因素,使玄武湖培养的隆腺蚤内禀增长率低于南湖.

#### 4 参考文献

- [1] Sterner RW, Hagemer D, Smith WL *et al.* Phytoplankton nutrient limitation and food quality for *Daphnia*. *Limnology and Oceanography*, 1993, **38**(4): 857-871.
- [2] François D, Isabelle T. In situ filtration responses of *Daphnia galeata* to changes in food quality. *Journal of Plankton Research*, 2005, **27**(3): 227-236.
- [3] Hélène C, Janelle MC. Zooplankton community size structure and taxonomic composition affects size-selective grazing in natural communities. *Oecologia*, 1999, **118**: 306-315.
- [4] Vboersna M, Vlijverberg J. Syrmergistic effects on history traits of *Daphna galeate*. *Cladocera as Model Organism in Biology*, 1995, **307**(1-3): 109-115.
- [5] Dingle H, Hegmann P. *Proceedings in Life Sciences: Evolution and Genetics of Life Histories*. New York: Springer-Verlag, 1982: 121-138.
- [6] 金相灿, 屠清瑛. 湖泊富营养化调查规范. 北京: 科学出版社, 1990.
- [7] Burak SB. Life tables of *Moina macrocopa* (Straus) in successive generations under food and temperature adaptation. *Hydrobiologia*, 1997, **360**: 101-108.
- [8] Stibor H, Lampert W. Estimating the size at maturity in field populations of *Daphnia*. *Freshwater Biology*, 1993, (19): 233-240.
- [9] Giebelhausen B, Lampert W. Temperature reaction norms of *Daphnia magna*: the effect of food concentration. *Freshwater Biology*, 2001, **46**: 281-289.
- [10] Lemke AM, Benke AC. Growth and reproduction of three cladoceran species from a small wetland in the south-eastern U.S.A. *Freshwater Biology*, 2003, **48**: 589-603.
- [11] Porter KG, Gerritsen J, Orcutt JD. The effect of food concentration on swimming patterns, feeding behaviour, ingestion, assimilation and respiration by *Daphnia*. *Limnology and Oceanography*, 1982, **27**: 935-949.
- [12] Frost BW. Effects of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktoic copepod *Calanus pacificus*. *Limnology and Oceanography*, 1972, **17**: 805-815.
- [13] Nandini S. Lifetable demography of four cladoceran species in relation to algal food (*Chlorella vulgaris*) density. *Hydrobiologia*, 2000, **435**: 117-126.
- [14] 黄祥飞. 温度对近亲裸腹蚤发育、生长及卵的生产量的影响. 水生生物学集刊, 1983, (8): 105-112.
- [15] 郑 重. 温度对蚤状蚤(*Daphnia dullex*)生殖的影响. 厦门大学学报(自然科学版), 1953, (2): 29-36.
- [16] Wang DL, LiM Y, Wang HB *et al.* The effects of temperature on the innate increase capacity( $r_m$ ) of *Simocephalus vettdus* Muller and *Daphnia pulex* Leydig. *Journal of Ningbo University*, 1996, **9**(1): 36-43.