

温度对中国卤虫 (*Artemia sinica*) 种群的影响*

贾沁贤 庄玲

周望舒 杨孟科

(青岛海洋大学水产学院, 青岛, 266003)

(山西省水产科学研究所, 太原, 030006)

摘要 本文采用生命表和数值模型分析方法, 对中国卤虫 (*Artemia sinica*) 的温度特性做了研究。

1. 孵化发育起始温度 9.07°C, 幼虫发育起始温度 9.07°C。有效积温 (C·d) 前者为 0.921±0.979, 后者为 205.26±24.1。平均世代有效积温 458.4±39.6。
2. 各项生命表参数均与温度呈显著的函数关系, 其适温范围基本介于 18—34°C, 最适点介于 26.5—28.5°C, 种群增长倍数 > 2 的温度范围在 18—34°C。
3. 在山西盐池水域, 该卤虫的年世代数为 6.3±0.62 个世代, 第 2—5 个世代是种群生产力高峰期。在此期间种群的加倍时间 < 15d, 内禀增长率 > 0.04d⁻¹, 因此资源开发价值最大。

关键词: 卤虫, 温度, 生命表, 世代, 积温, 种群

卤虫是水产动物育苗中的重要饵料。我国卤虫资源丰富。在我国内陆地理品系中, 对中国卤虫 (*Artemia sinica*, 分布于山西盐池) 研究较多。但卤虫种群生产力及与之有密切关系的温度因子间的定量分析国内未见报道, 国际上也较少^[1]。这样, 依据于卤虫生物学特性的资源预测和开发管理将难以同温度直接联系起来。为结合资源与生产探讨温度与卤虫不同生物学特性间的关系, 1987—1990 年我们以实验为主并辅助以野外调查进行了研究。

1 材料与方法

1.1 实验用盐取自山西盐池水域盐田中的结晶粗产品——原硝 (俗称硝, 含水量 55.3%, 组成为 Na₂SO₄ 60%, MgSO₄ 30%, 其它 10%)。

卤虫卵为 1987—1990 年实地采集的越冬卵, 成、幼虫为孵化或实地采集培养。卤虫的饵料为室内培养的盐藻 (*Dunaliella*, sp)、三角褐指藻 (*Phaeodactylum tricornutum*) 和海水小球藻 (*Chlorella* sp)。

1.2 在 16—34°C, 实验温度的梯度设置为 2°C, 20—30°C 的实验在设置有自动控温器的玻璃钢水槽内进行, 用 16—18°C 自来水作冷却水源, 温度精度为 ±0.3°C (1/10°C 标准精密温度计标定)。高于 30°C 的实验在恒温水浴锅中进行, 低于 18°C 的实验安排在冬春季进行。全部实验中盐度均固定在 60‰。夏季采用自然光光照, 冬季光照时间由 100W 白炽灯补足 12h。试验起始样本数量均 1000 个, 密度为 500 个/h。

1.3 生命表项目设计参照文献^[2]进行。世代平均历期 (T), 每世代净生殖率 (R_0), 种群内禀增长力 (r_m), 周限增长速度 (λ) 和种群数量加倍时间 (t) 等按下列公式计算:

$$T = \sum(X L_x M_x) / R_0 \quad R = \sum L_x M_x \quad r_m = \ln R / T$$

$$\lambda = e^{r_m} \quad t = \ln 2 / \ln \lambda$$

* 农业部资助项目内容。

收稿日期: 1993 11 06, 修改稿收到日期: 1994 06 23。

式中: X 为龄期, L_x 为该年龄组开始时的存活率, M_x 为特定年龄生育力

1.4 盐池水域的卤虫各个世代时间边界的计算 首先对高于卤虫幼虫发育起点温度的湖泊水温(y)求取与其分布时间(t)间的回归式($y=f(x)$),并求出 $y>0$ 时 t 的有效时间区间。其次利用本文中的世代平均有效积温作目标函数值,用定限积分求下面方程中的上下限在 t 有效区间的全部解:

$$\int_a^b f(x) = A$$

即:令 $a=0$,求 b 值;令 $a=b$,求新的 b 值,若 b 值超出了 t 的有效区间则计算结束,否则重复该步。

1.5 有关山西盐池水温资料(图3, $T-T'$ 曲线)来源于1986—1987年盐池湖泊和相邻的另一湖泊硝池的测定结果^[1]

2 结果与分析

2.1 卤虫对温度的适应性

不同温度下卤虫的发育速度(表1)存在明显差别9—30℃内发育速度随温度升高而加快,高于30℃后则随温度升高而减慢。幼虫及成虫期的发育适温范围为11—38℃。低温实验结果表明,成虫期若温度低于10℃,则寿命有缩短趋势。低于3℃短时培养即可进入昏迷状态,时间稍长则可造成不可恢复性昏迷死亡。但在加入5%二甲亚砷条件下液氮速冻,在快速消融后卤虫仍能成活,并且不影响其存活率和生殖力。

在其他培养条件一致的6个温度处理中测取个体生长速度,并以每日体长增长量作为基数对同一温度的测量值进行求和及算术平均计算($\Sigma x/n$),所得结果对温度回归分析,结果表明体长的日增长量与温度关系极为密切($F_{(2,15)} = 55.54^{**}$,图1),生长适宜温区为14.8, 38.9,最适点在26.86℃。

根据有效积温法则,用李超^[3]的目标函数逼近法计算结果为:孵化发育起始温度为9.07℃,有效积温为 $0.921 \pm 0.979 \text{ C} \cdot \text{d}$,幼虫发育起始温度为11.00℃,有效积温为 $205.26 \pm 24.1 \text{ C} \cdot \text{d}$ 。依据表1中不同温度下的平均世代历期及幼虫发育起始温度,作平均世代历期积温常数 K 的统计分析,得出: $K = 458.4 \pm 39.6 \text{ C} \cdot \text{d}$,即完成一个世代平均所需的有效积温的平均值。

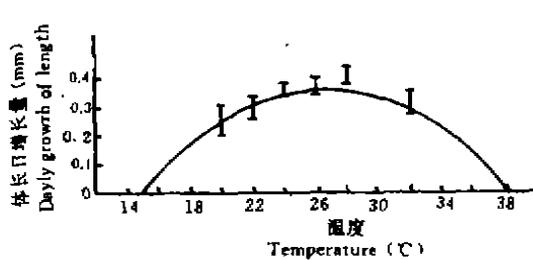


图1 生长速度与温度的关系

Fig. 1 The relation between growth speed and temperature

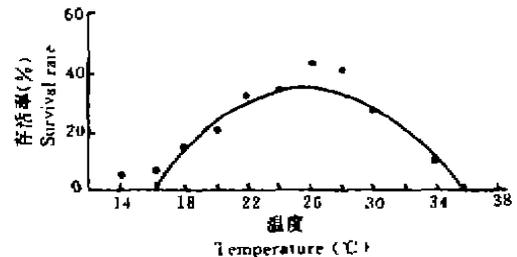


图2 温度对卤虫成活率的影响

Fig. 2 Effects of temperature on survival rate of *Artemia sinica*

[1] 周春生,贾沁贤,山西盐池环境因子定量分析及卤虫资源开发策略(待发表)。

不同温度的实验结果表明,温度对卤虫的孵化率、存活率均有很大影响。对应的孵化率与温度间的回归分析表明(表 2):当温度低于 10.37℃或高于 38.80℃时,孵化率为零;在 24.59℃时孵化率最高,为 67.3%。从实验结果(表 2)可以看出,高温的不利影响比低温更明显。

由卤虫存活率与温度的关系(图 2,实测值以点表示)看,在 9-16℃时存活率随温度上升而缓慢增加,16℃以后到 26℃增加速度加快,26-28℃达到顶峰,以后又急速下降。由表 3 还可以看出,即使在同一温度下处于不同龄期的幼虫的存活率也是有较大差异的。

表 1 温度对卤虫发育的影响(d)

Table 1 Effect of temperature on the development of *A. sinica*

温度(℃) Temperature	重复次数 Replication	卵期 Days of hatching	无节幼虫期 Days for naupliu	全幼虫期 Days for larva	整个生活周期 Life cycle	平均世代历期 Average generation time
16	2	3.08	18	41.35		
18	2	2.73	13	29.75		
20	3	2.07	7	22.65	88	45.30
22	3	1.3	5	18.28	85	40.43
24	3	1.05	3.5	15.0	72	37.59
26	3	0.79	2.5	12.96	68	34.55
28	3	0.57	2	11.68	64	28.56
30	3	0.49	1.5	10.64	59	23.12
34	3	0.44	1	10.12	35	18.50

表 2 温度对孵化率的影响

Table 2 Effect of temperature on hatching rate of *A. sinica*

温度 x_1 (℃) Temperature	16	18	20	22	24	26	28	30	34
孵化率 Y (%) Hatching rate	47.4	51	55.6	60.1	67.7	72	70.5	52	37
回归分析 Regression analysis	$y = -134.1765 + 16.3853x - 0.05332x^2$ $F = 14.88^{**}$ $X_1 = 10.37, X_2 = 38.80, X_1' = 0 = 24.59$ $Y(x = 24.59) = 67.26$								

2.2 中国卤虫世代年龄特征和时间生命特征

由不同温度条件下的年龄特征生命表(表 3)可以得出不同温度下年龄特征存活率、生殖力、种群增殖倍数及世代最大内禀增长率等。

在 18-28℃内,卤虫生殖力($F = \Sigma(\text{卵} - \text{卵胎生}) / \Sigma(\text{雌})$)表现为上升趋势,以 28℃最佳,二次曲线拟合结果为:

$$y = -85.6098 + 14.0891X - 0.2899X^2 \quad F_{1,2,61} = 10.35^{**}$$

镜检结果表明,在 36-37℃下死亡的雌成体有较多携卵者(包括未成熟卵胎生个体及成熟卵),这在适温及低温条件下几乎见不到。其原因为高温条件下寿命缩短所致。18℃以下的雌体怀卵量与适温条件下差异不显著,但因其发育缓慢,死亡率较高,世代历期较长;以单位时间衡量,则生殖力相对较低。以 12 ± 1.5 ℃为界,再低则只能维持虫体的存活,极少有产卵者。

种群增殖倍数是客观反映种群生长特性的一个重要指标,对不同温度(x)与种群增殖倍数(y)的曲线拟合(从卵起始)结果为:

$$y = -122.730 + 10.9321X - 0.210X^2 \quad F_{1,2,61} = 8.48^{**}$$

由此得出,在 14.6—37.5℃ 范围内种群密度具有上升潜力(种群增殖倍数 >1),超出这一范围时种群将趋于消失。种群最大增殖潜力的温度点在 26.03℃,种群增殖倍数 >2 的温度范围区间是(16.382℃, 25.676℃)。

依据从卵到成虫死亡全过程的实验观察,建立起 7 个温度的时间特征生命表(表略)。各生命表的 R_0 、 T 、 r_m 、 λ 及 t 等 5 个参数及其回归分析列于表 4。对表中各方程的计算表明,内禀增长力 r_m 在 17.8—38.9℃ 范围内为正值,最适温度 28.4℃,最适温度下的数值为 0.0844246;净生殖率 $R_0 \geq 1$ 的温度范围介于 18.2—34.9℃,极点在 26.5℃,极值为 12.2537;周限增长速度 $\lambda > 1$ 的范围为 17.94—38.76℃,极值点为 28.35℃,极值为 1.08796; t 的极点为 28.52℃,极小值为 7.82d;在 17.8—34.6℃ 范围内世代平均历期 T 值介于 50.41—16.73d。

2.3 盐池水域卤虫年世代数及世代时间划分

对应于该水域全年水温变化特点(图 3 中的 $T-D$ 曲线),依据该卤虫幼虫发育起点温度(11℃),采用数值积分法计算出该水域总有效积温数为 2884.1℃·d。用世代平均有效积温 458.4 ± 39.6 ℃·d 来平均,得年世代数为 6.2 ± 0.62 个。进一步对高于 11℃ 的水域水温时间分布拟合得:

$$Y = -1.20038 + 0.316957X - 0.001326X^2$$

表 3 年龄特征生命表

Table 3 Life table of age characteristics

温度℃ Temperature	16	18	20	22	24	26	28	30	34
卵数	1000	1000	1000	1000	1000	1000	1000	1000	1000
孵化期	3.08	2.73	2.07	1.3	1.08	0.7	0.57	0.49	0.44
死亡率(%)	52.6	49	44.4	39.9	32.3	28	29.5	48	63
无节幼虫数量	474	510	556	601	677	720	705	520	370
无节幼虫期	18	13	7	5	3.5	2.5	2	1.5	1
死亡率(%)	40.93	26.08	21.76	19.3	22.3	14.17	15.46	20.77	30.81
幼虫数量	280	377	435	485	526	618	596	421	256
幼虫期	22	17	14	11	7.5	7	6.5	5	4
死亡率(%)	61.79	47.21	33.33	19.18	16.35	18.28	17.28	20.87	50
拟成虫数量	107	199	290	392	440	505	493	326	128
拟成虫期	19	13	8	5	4	4	3	1.5	1
死亡率(%)	33.64	39.2	27.24	24.23	21.59	11.49	12.98	12.88	0
成虫数量	71	121	211	297	345	477	429	264	128
雌体数量	35	61	114	162	191	255	248	171	80
个体生殖力	70.86	70.98	77.11	81.05	81.31	88.47	91.57	72.7	56.13
从卵起始	种群增殖倍数								
	2.18	4.33	8.79	13.13	15.53	22.56	22.71	12.56	4649
	r_m 0.9083	1.4656	2.1736	2.5649	2.7428	3.1162	3.1228	2.5377	1.5019
成熟前死亡率	92.9	89.0	78.9	70.5	65.5	55.3	57.1	71.6	87.2
从无节幼虫起始	种群增殖倍数								
	5.23	8.49	15.81	21.85	22.49	31.33	32.21	24.32	12.11
	r_m 1.6544	2.1389	2.7606	3.0842	3.1329	3.4446	3.4723	3.1913	2.4965
成熟前死亡率	85	76.3	62.1	50.6	49	33.7	39.1	45.4	65.4

1) 温度 Temperature, 2) 卵数 Number of egg, 3) 孵化期 Period of hatching, 4) 死亡率 Mortality, 5) 无节幼虫数量 Number of nauplii, 6) 无节幼虫期 Period of nauplii, 7) 幼虫数量 Number of larvae, 8) 幼虫期 Period of larvae, 9) 拟成虫数量 Number of sub adult, 10) 拟成虫期 Period of sub-adult, 11) 成虫数量 Number of adult, 12) 雌虫数量 Number of female, 13) 个体生殖力 Fecundity, 14) 从卵起始 From egg to death of adults, 15) 种群增殖倍数 The increase times of population, 16) 从无节幼虫起始 From nauplii to death of adults, 17) 成熟前死亡率 Mortality before adult-age.

表4 主要生态指标分析
Table 4 Analysis of main ecological index

温度 C Temperature	$r_m(\text{ind.}/\text{♀.d})$	$T(\text{d})$	$R_0(Nt/N_0)$	$\lambda(\text{d})$	$t(\text{d})$
20	0.0371449	45.3025	5.3804	1.0378	18.6606
22	0.0517405	40.4261	8.0441	1.0529	13.3966
24	0.0599246	37.5870	9.5110	1.0618	11.5570
26	0.0759892	34.5528	13.8235	1.07895	9.1225
28	0.0923181	28.5145	13.9071	1.0967	7.5083
30	0.0885325	23.1221	7.7451	1.0926	7.8293
34	0.0558365	18.4583	2.8091	1.0574	12.4139
分析 Analysis	$F=96.0952-2.8555X-0.016226X^2$		$F_{(12,4)}=132.26$		
	$R_0=-111.240+9.3146X-0.17564X^2$		$F_{(12,4)}=10.67$		
	$\lambda=0.43597+0.0459896X-0.00081194X^2$		$F_{(12,4)}=514356.6$		
	$t=127.9189-8.4217X+0.14764X^2$		$F_{(12,4)}=127.21$		
	$r_m=-0.52596+0.04305X-0.00075907X^2$		$F_{(12,4)}=15.84$		
	$F_{(12,4),0.05}=6.94$		$F_{(12,4),0.01}=18.0$		

该式中 $Y>0$ 的时间范围为 [4, 235]。利用该式计算出的各世代的时间界线见图 3 中的各世代的时间划分。

2.4 盐池水域卤虫种群生产潜力的温度特性

利用该水域水温-时间变化特点,可以将卤虫内禀增长力和种群加倍时间换算成时间分布关系(图 3, r_m-D , $t-D$ 曲线)。由这些曲线可以看出,在盐池卤虫种群的高生产水平阶段主要分布在 5 月中旬到 9 月中旬,即第 2 个世代到末一个完整世代前期。在此期间,种群加倍时间低于 15d,内禀增长力水平大于 0.04。在这之前,随温度上升,种群生产特性呈直线上升,之后又呈直线下降趋势。因此,从温度条件讲,该时期是卤虫资源开发潜力最高的时期”。

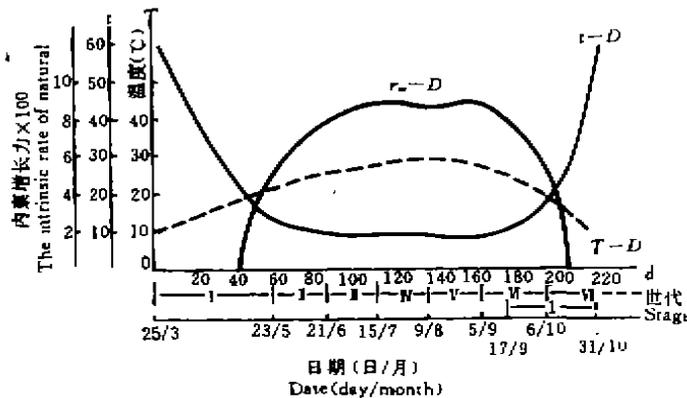


图3 山西盐池温度环境和卤虫种群特性

Fig. 3 The feature of population of *A. salina* and environmental temperature in Yanchi Waters, Shanxi Province

3 讨论

3.1 卤虫世代数及各世代的时间界线的意义

研究结果表明,卤虫发育速度随温度的不同而有所差异,20℃时一个世代的平均时间为

45.3d, 26℃时为 34.6d, 34℃下为 18.5d。而对应温度下单个雌虫每世代的平均生殖力(个)为 77.1, 88.5 和 56.1; 日均生殖力相应为 1.70, 2.56 和 3.03。在卤虫整个生长期, 卤虫种群的年龄结构以及盐池水域的水温随时间而不断变化。因此, 以天为时间单位依据温度对卤虫生殖力进行计算分析不仅工作量大, 而且同时要兼顾到种群年龄组成的变化及运算次数的增加所产生的误差, 其难度较大。而以世代为时间单位时, 不需要考虑种群年龄组成, 只需将模拟出的生殖力与温度曲线和环境温度与时间曲线相结合、取已确定出的每个世代的起止时间为上下限、进行积分运算即可, 所以更准确易行。

从资源开发利用角度看, 一年之中, 卤虫的第一个世代来源于上一年所留下的越冬卵数量, 在达到繁殖期以前, 因没有补充种群而数量趋于下降; 全年最后一个世代又担负着下年初始种群的使命。因此, 这两个世代不宜开发。位于这两个世代间的其它世代, 由于正处于适宜生长期, 卤虫生物学特性得以充分发挥, 因此, 所提供的资源开发潜力也相对较大。

由上述讨论可见, 确定卤虫在自然生境中的世代数和各个世代的时间界线, 对较准确地估计资源量以及对指导生产开发工作均有积极意义。

3.2 盐池水域的温、盐度对实验结果的影响

盐池属山西省运城市的半封闭型内流咸水湖泊群中水面最大的一个湖泊, 面积 2700hm², 是当地 1193hm² 盐田盐业生产的盐水来源。由于周围积水区水源的补充、地下盐矿的不断溶解以及盐田生产用水, 维系了湖水盐度的基本平衡。1986—1987 年调查表明, 盐度年变化范围在 45.5‰—65.8‰, 水温年变化范围在 -3—32℃。

Lenz(1987)⁽⁴⁾在卤虫生态学综述中指出, 在大型温带湖泊(如美国的大盐湖和莫洛湖), 一般盐度年变化较小, 季节性特征基本取决于温度周期, 这种周期性可以预测。在该文中他进一步指出, 在适宜盐度范围内, 卤虫的种群动态主要取决于温度特征。Calobres(1969)⁽⁵⁾在其研究中提到, 只有温度和盐度或其中之一接近于极限范围时, 其复合影响才能显示出明显关联, 当二者处于在适宜范围时则不存在明显的相互关系。实验表明中国卤虫的盐度适宜范围为 20‰—260‰, 而盐池湖泊盐度正在适宜范围内, 对实验结果的影响较小。

本文实验温度介于 16—34℃, 最高温度高于实际温度, 包含了盐池中卤虫的主要生长季节的温度幅度(4月28日—10月23日)。

3.3 温度与卤虫品系

有关温度对卤虫的影响国际上已有不少研究, 这些研究多数侧重于生长特性和生殖特性, 仅有少数作者同时兼顾到了实验室与自然环境研究的齐驱并进⁽⁴⁾, 但由于在数据定量化处理方法上的欠缺, 难得有可比性资料, 特别是在自然界卤虫的世代划分问题上, Wear and Haslett(1978)⁽⁶⁾对 *A. franciscana* 的研究表明, 该品系生长最快的温度在 20—28℃(盐度 100‰—170‰, 未做 <80‰ 的实验), 在此温度下 10—20d 内 90% 的个体性成熟, 其世代时间为 14—20d。本文中 *A. sinica* 生长最快的温度在 26.9℃, 幼虫期 20℃下 23.7d, 28℃下 9.1d, 结果与上述品系相近。中国卤虫平均世代历期 20℃时 45.3d, 28℃时 28.5d, 34℃时 18.5d, 与 Wear and Haslett 的结果相距甚远。我们认为 Wear and Haslett 所指的世代时间可能是指开始繁殖以前的时间、因为不可能刚成熟就完成一个世代。

参 考 文 献

- 1 Versichele D *et al.* The brine shrimp *Artemia* bibliography. Publishes by the *Artemia* Reference Center, Ghent, Belgium, 1985, 428
- 2 尚玉昌, 蔡晓明. 普通生态学(上册). 北京: 北京大学出版社, 1992, 28—76
- 3 李 超. 昆虫发育起点温度估值的一种新方法. 生态学报, 1985, 5(2): 157—163
- 4 Lenz P. H. Ecological studies on *Artemia*; a review In: *Artemia* research and its application, Universa Prass, Wetteren, Belgium, 1987, 3: 1—18
- 5 Calabrese A. Individual and combined effects of salinity and temperature on embryos and larvae of the clam *Rangia cuneata*. *Mar, Bio.* 1969, 21: 1—6
- 6 Wear R G and Haslett S J. Studies on the biology and ecology of *Artemia* from Lake Grassmere, Nealand In: *Artemia* research and its application, Universa Prass, Wetteren, Belgium, 1987, Vol. 3, 101—126

EFFECTS OF TEMPERATURE ON THE POPULATION OF *ARTEMIA SINICA*

Jia Qinxian Zhuang Ling

(Qingdao University of Oceanography, Qingdao, 266003)

Zhou Wangshu Yang Mengke

(Shanxi Research Institute of Fishery, Taiyuan, 030006)

The effects of temperature on the population of *A. sinica* have been studied in the waters of the Yanchi Lake, Shanxi. It was found that the adaptive temperature for its development ranged from 11—38°C. The threshold temperature of development (T_D) and the effective accumulative temperature (T_A) for hatching were 9.07°C and $0.921 \pm 0.979^\circ\text{C} \cdot \text{d}$, respectively. The T_D and T_A for the larva were 11.0°C and $205.26 \pm 24.1^\circ\text{C} \cdot \text{d}$, respectively, and the average T_A for a whole generation was $458.4 \pm 36.6^\circ\text{C} \cdot \text{d}$. Using the methods of the life table and the analysis of numerical model, the population net reproduction rate (R_0), the intrinsic rate of natural increase (r_m), the mean generation time (T), the finite rate of increase (λ) and the days for population to double (t) of *A. sinica* were determined over temperature ranging from 16—34°C. The results show that the optimum temperature (°C) for R_0 , r_m and t were 26.5, 28.4 and 28.5, respectively. The maximum values of R_0 , r_m and λ were 12.2537 individuals, 0.0844246/d and 1.08796/d, respectively. The minimum value of t was 7.28 d. In the temperature range of 17.8—34°C, the value of T was in a range of 50.41—16.37d. Based on the 1986—1987 data on the water temperature in the Yanchi Lake, Shanxi Province, it is estimated that the number of generation of *A. sinica* was 6.2 ± 0.26 in a year. During a period from the second generation to the fifth generation, there was a relatively high productivity of the population. In this case, doubling the population would take less than 15, the intrinsic rate of natural increase was over 0.04/d and the value of resource exploitation would be maximum in an annual period.

Key words: *Artemia sinica*, temperature, life table, generation, accumulated temperature.