

新疆艾比湖卤虫休眠卵发育的 温度因子分析^{*}

柳光宇¹ 黄 诚¹ 何舒宁¹ 曾令珂¹ 吴 岷²

(1: 南京大学生命科学学院, 南京 210093; 2: 中国科学院动物研究所, 北京 100080)

提 要 在不同的温度下对新疆艾比湖卤虫休眠卵进行了孵化试验, 研究了卤虫发育速度与温度之间的关系, 提出了相应的数学模型; $V(T) = (k \cdot T + c) \cdot (1 - \exp(-(T - T_H)/r_H))$; 并以此求算了该种群休眠卵孵化的最低临界温度为 5.56℃, 平均临界温度为 5.96℃, 最低有效积温为 342.47℃×h, 平均有效积温为 413.63℃×h; 同时还就最适温度、耐温上限比较了高能卵与均能卵在适温能力上的差异, 并最后讨论了这些参数在集约化养殖中的实践意义。

关键词 卤虫 温度 休眠卵 孵化率 艾比湖

分类号 Q969.48/P343.3

卤虫 (*Artemia*) 是盐田、内陆盐湖、碱湖中常见的小型甲壳类, 其休眠卵好保存、易流通, 随用随孵, 而且幼虫营养丰富, 并可作为药饵及微量元素活载体, 因而广泛应用于鱼、虾、蟹等的育苗生产。针对西部盐湖资源开发利用, 探讨了温度对新疆艾比湖卤虫休眠发育的影响, 并对卤虫发育的临界温度、最适温度以及耐受上限等参数进行了研究, 为进一步在集约化培养中合理的掌握温度与时间的关系, 并在实际生产育苗中能够及时孵出大量可供应用的卤虫幼虫提供参考。

1 材料与方 法

1.1 材 料

新疆艾比湖卤虫休眠卵是 2000 年 3 月在艾比湖实地采集的越冬卵, 在 2℃ 下保存; 采用 WMZK-01 型自动温控仪对水温进行控制; 孵化用液根据艾比湖水理化特性表^[1] 配制, 盐度为 60‰ (与初春艾比湖卤虫刚开始孵化时湖水的盐度相近); 在自然光照下进行孵化。

1.2 方 法

由莱奥姆法则 (Reaumur's Law) 可知, 节肢动物完成某一发育时期的发育速度 (定义为发育时间的倒数 $1/n$) 与温度呈线性关系:

$$V = k \cdot T + c \quad (1)$$

式中, $k = 1/Q$, $c = T_0/Q$, T 为发育温度, T_0 为起始发育的临界温度, Q 为有效积温。于是可通过测得 V 、 T 两组实验数据来拟合 $V(T) - T$ 的回归方程。

但是随温度的升高, 孵化速度并非总是呈直线加快, 当温度高至某一点 T_{opt} (该点为最适

^{*} 国家海洋 863 项目 (819-02-09-04) 资助, 并得到中国科技兴海连云港中心的资助。
收稿日期: 2001-04-19; 收到修改稿日期: 2001-06-19。柳光宇, 男, 1978 年生, 硕士。

温度)后反而下降,以防止蹈入高温风险区的灾难,此时温度与孵化时间已不再遵循积温法则.基于以上考虑,采用王如松等^[2]构建的高温下对 Logistic 模型的修正因子对由莱奥姆法则推导出的线性模型进行修正,得到的修正后的方程如下:

$$V(T) = (k \cdot T + c) \cdot (1 - \exp(-(T - T_H)/r_H)) \quad (2)$$

方程的前半部分仍为线性模型,后半部分则为修正因子 $(1 - \exp(-(T - T_H)/r_H))$,记为 A ; T_H 为发育的最高临界温度; T 为实际发育温度, r_H 为边界层宽度,其大小与昆虫对极端温度的忍耐程度成反比.当远离极端温度 T_H 时,修正因子 A 趋近于 1;当逐渐接近 T_H 时, A 不断变小,直至 $T = T_H$ 时, $A = 0$.

该方程中与 T 轴的第一个交点为起始发育温度 T_0 ,与 T 轴的第二交点即为临界温度 T_H ;而 $dV/dT = 0$ 时的温度为最适发育温度 T_{opt} ;当温度远离 T_H 时,因为 A 趋近于 1,所以(2)式可用(1)式近似,于是 $1/K$ 即为有效积温 Q .

本文采用抽样法测定孵化率,同时考虑到种群个体间发育具有差异性,取每组最早孵出的时间用于推算该种群最低临界温度及最低有效积温;取有效卵孵出 50% 时间用于推算该种群平均临界温度及平均有效积温;各组所能孵出的卵在本文中称为有效卵.

2 结果

2.1 最低积温、临界温度及致死区间

各组开始孵出所需的时间列于表 1(表中已经折算成发育速度 V).从表中可以看出,当温度小于 33°C 时,孵化速度 V 随温度升高而增加,而当温度大于 33°C 时, V 则随温度升高反而迅速降低,当温度达到 40°C 时,已不再有无节幼虫孵出.因此,基于上文中讨论修正后的模型对 $V(T) - T$ 进行拟合(由于孵化的致死温度小于 40°C ,因此该点不进行拟合),拟合后的方程为:

$$V(T) = (2.920 \times 10^{-3} T - 1.624 \times 10^{-2} \times (1 - \exp(-(T - 39.516)/3.874))) \quad (3)$$

表 1 各温度下开始孵化所需时间

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

温度 $T(^{\circ}\text{C})$	7.6	8.9	10.0	14.0	18.4	22.0	26.0	30.0	33.0	35.0	38.0	40.0
时间(h)	192.0	96.0	75.0	42.0	25.0	22.0	18.0	15.0	14.5	18.0	32.0	∞
孵化速度 V ($\times 100\text{h}^{-1}$)	0.521	1.042	1.333	2.381	4.000	4.546	5.556	6.667	6.897	5.556	3.125	0

回归指数 $R = 0.99072$,说明了的回归具有一定的可靠性;而且拟合曲线(图 1)也较好的表现了发育速度与温度之间的关系.当温度远离高温区时,修正因子 A 近似为 1,此时方程(3)简化为:

$$V(T) = 2.920 \times 10^{-3} T - 1.624 \times 10^{-2} \quad (4)$$

由(4)式得最低有效积温 $Q_1 = 342.47^\circ\text{C} \times \text{h}$;最低临界温度为 $T_1 = 5.56^\circ\text{C}$.对方程(3)求导数,当 $dV/dt = 0$ 时, $T_{opt} = 31.60^\circ\text{C}$,此时的温度即为最适温度;修正因子中的参数 $T_H = 39.516^\circ\text{C}$,此温度即为最高临界温度.

2.2 平均积温、临界温度及致死区间

各组平均孵出 50% 所需之时间、平均孵化速度及各温度下的孵化率(即有效卵占总体卵的百分数)列于表 2. 按上述方法对 $V(T) - T$ 进行拟合, 拟合后的方程为:

$$V(T) = (2.418 \times 10^{-3}T - 1.440 \times 10^{-2}) \times (1 - \exp(-(T - 39.257)/4.979)) \quad (5)$$

表 2 各温度下孵出 50% 有效卵所需时间

Tab.2 Average time for incubating-out of eggs under different temperature

温度 $T(^{\circ}\text{C})$	7.6	8.9	10.0	14.0	18.4	22.0	26.0	30.0	33.0	35.0	38.0	40.0
时间(h)	240.0	133.0	100.0	53.0	35.0	27.0	22.0	19.5	22.0	25.0	57.0	∞
平均孵化速度 V ($\times 10^{-2}\text{h}^{-1}$)	0.417	0.752	1.000	1.887	2.857	3.704	4.546	5.128	4.546	4.000	1.754	0
孵化率(%)	11	14	18	38	48	54	58	60	50	35	10	0

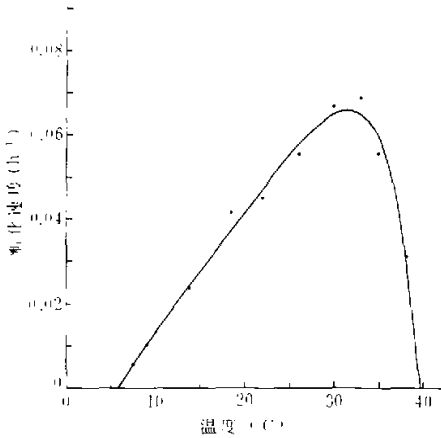


图 1 孵化速度与温度关系

Fig.1 Relationship between hatching rate and temperature

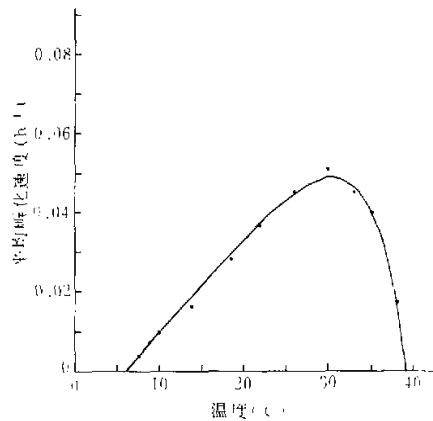


图 2 平均孵化速度与温度关系

Fig.2 Relationship between average hatching rate and temperature

回归指数 $R = 0.99693$, 反映了模型对平均孵化速度的回归效果非常好, 从拟合曲线(图 2)也可以看出拟合的结果令人满意. 常温下, (5)式的简化式为:

$$V(T) = 2.418 \times 10^{-3}T - 1.440 \times 10^{-2} \quad (6)$$

由(6)式得最低有效积温 $Q = 413.63^{\circ}\text{C} \cdot \text{h}$; 最低临界温度为 $T_1 = 5.96^{\circ}\text{C}$. 对方程(5)求导数, 当 $dV/dt = 0$ 时, $T_{\text{opt}} = 30.41^{\circ}\text{C}$, 此时的温度即为最适温度; 修正因子中的参数 $T_H = 39.257^{\circ}\text{C}$, 此温度即为最高临界温度.

3 讨论与小结

(1) 本文从前人归纳的经验公式出发, 在莱奥姆法则的基础上, 对节肢动物发育速率与温度之间的线性模型进行了修正. 在新模型中包含两个因子, 主因子为一线性函数, 说明常温下

有机体的发育遵循莱奥姆法则;而修正因子则表现了发育速度在极端温度下的剧烈变化. 与 Stinner 的 Logistic 修正模型^[3]和 Logan 的奇异摄动方程^[4]等模型比较,本模型相对简洁,临界温度、最适温度等参数明确,对于其它模型中不能直接求算“有效积温”也可以方便的获得,并且通过新疆艾比湖卤虫休眠卵发育的拟合也证明了该方程具有良好的适用性.

(2)将在试验中最先孵出的卤虫卵记为高能卵,将需要平均时间才能孵化出来的卤虫卵记为均能卵,它们的发育速度(V)与水温(T)之间的函数关系分别为:

$$\text{高能卵 } V(T) = (2.920 \times 10^{-3} T - 1.624 \times 10^{-2}) \cdot (1 - \exp(-(T - 39.516)/3.874))$$

$$\text{均能卵 } V(T) = (2.418 \times 10^{-3} T - 1.440 \times 10^{-2}) \cdot (1 - \exp(-(T - 39.257)/4.979))$$

其主要参数列于表 3. 从表中数据可以看出,两组回归曲线的相关指数均超过 0.99,因而从回归曲线上得到的数据的可靠性与可参考性是比较好的. 新疆艾比湖卤虫休眠卵开始孵化的最低临界温度为 5.56℃,平均临界温度为 5.96℃,与任慕莲等在自然条件下推算的新疆艾比湖卤虫休眠卵在水温达 5℃左右开始发育^[1]是基本一致的.

表 3 温度因子分析

Tab.3 Analysis on temperature factor

类型	T_0 (℃)	T_{opt} (℃)	T_H (℃)	Q (℃·h)	r_H (℃)	R
高能卵	5.56	31.60	39.51	342.47	3.87	0.99072
均能卵	5.96	30.41	39.26	413.63	4.98	0.99693

高能卵与均能卵的有效积温分别为 342.47℃·h 和 413.63℃·h,这两者之间的差异显示出高能卵因为具有较高的能量,因而对环境的能量需求要小于平均水平. 两组卤虫卵孵化的最适温度分别为 31.60℃和 30.41℃,最高临界温度分别为 39.51℃和 39.26℃,边界层宽度分别为 3.87 和 4.98℃,这两方面之间的差异都说明高能卵更能适应在高温、高代谢速率下完成孵化这一生理过程,对极端温度具有较强的耐受性,而能量较低的卤虫卵很可能因为代谢速率过高,在孵化完成前就已将能量消耗尽而导致死亡. 因此在卤虫卵的生产中,加强怀卵成虫的营养以提高其所产卵质量是十分必要的.

(3)孵化过程中不仅要考虑温度与孵化速度之间的关系,还有必要考虑其与孵化率的关系(表 2). 在水温低于 30℃时,孵化率随温度直线上升(回归系数 $r = 0.972$, $df = 5$, $P < 0.01$);当温度达到 30℃以后,孵化率呈显著直线下降($r = 0.988$, $df = 3$, $P < 0.01$). 精确的计算结果为 $t = 28.84$ ℃为两条回归线的交点,即该温度为孵化率由上升相向下降相转变的临界点. 实验中还发现当水温超过 33℃后,很多卤虫卵在孵化后,其幼体很快死亡,因此在实际生产的休眠卵的孵化过程中必须综合孵化速度、孵化率、幼体耐受性以及品系等因素来确定最终孵化温度.

在集约化培养中,保存休眠卵的温度必须低于该品系卵的最低临界温度,孵化温度则可在适宜的温度区间内根据需及条件取值. 由于孵化速度与孵化率不仅仅取决于水温,水中的离子成分、溶解氧及酸碱度都会产生影响^[5-7],故在生产与实验中应有效的控制各种条件的稳定性,并对离子、溶解氧、光照等因素对卤虫休眠卵发育的影响以及休眠卵滞育和终止滞育的方法进一步研究.

参 考 文 献

- 1 任慕莲, 郭炎, 王基琳等. 中国西北部盐湖卤虫生态及资源. 哈尔滨: 黑龙江科学技术出版社, 1996. p57-84
- 2 王如松, 兰仲雄, 丁钦岩. 昆虫发育速率与温度关系的数学模型研究. 生态学报, 1982, 2(1): 47-58
- 3 Simner R F, et al. Stimulation of temperature-dependent development in population dynamics model. *Canad Ent*, 1975, 107: 1167-1174
- 4 丁岩钦. 昆虫数学生态学. 北京: 科学出版社, 1994. 320
- 5 Croghan P C. The osmotic and ionic regulation of *Artemia salina*. *J Exp Biol*, 1958, 53(1): 219-233
- 6 雷质文, 钱仲兰, 杨永杰等. 不同处理对卤虫卵的孵化特征影响的初步研究. 海洋湖沼通报, 1999, (2): 41-47
- 7 杨光等. 中国六个盐湖卤虫品系生物学特征的研究. 海洋湖沼通报, 1995, (3): 39-47

Analysis on Temperature Factor in Hatching of *Artemia* Cysts from Aibi Lake

LIU Guangyu¹ HUANG Cheng¹ HE Suning¹ ZENG Lingke¹ WU Min²

(1: College of Life Science, Nanjing University, Nanjing 210093, P. R. China;

2: Beijing Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, P. R. China)

Abstract

The hatching time of *Artemia parthenogenetica* of Aibi Lake at different temperatures is tested. According to the relationship between developmental rate and temperature, the mathematical model is established as following: $V(T) = (k \cdot T + c) \cdot (1 - \exp(-(T - T_H)/r_H))$, where V is developmental rate, T is temperature and other parameters are calculated based on the test data. From these, we compute the minimum and the average threshold of development ($T_{\min-0}$, $T_{\text{aver}-0}$), the minimum and the average cumulative temperature (Q_{\min} , Q_{aver}) are: $T_{\min-0} = 5.56^\circ\text{C}$, $T_{\text{aver}-0} = 5.96^\circ\text{C}$, $Q_{\min} = 342.47^\circ\text{C} \cdot \text{h}$, $Q_{\text{aver}} = 413.63^\circ\text{C} \cdot \text{h}$. Additionally, the different abilities at suiting temperature of cysts are discussed accomplishing with the fittest-temperature and high lethal-temperature. Finally, the significance of these factors in breeding aquatics was expatiated on.

Key Words *Artemia*, temperature, resting cyst, hatching rate, Aibi Lake