

文章编号: 1000-0615(2017)08-1276-10

DOI: 10.11964/jfc.20160110260

不同浓度的牟氏角毛藻对双齿许水蚤生长、存活和生殖的影响

罗晓霞, 黄翔鹄*, 李长玲

(广东海洋大学水产学院, 广东 湛江 524088)

摘要: 为研究不同浓度的牟氏角毛藻对双齿许水蚤生长、存活和生殖的影响, 并构建双齿许水蚤在不同食物浓度下的种群生命表。实验共设5个浓度组(0.5×10^5 、 3×10^5 、 6×10^5 、 12×10^5 、 17×10^5 个/mL), 结果显示, 食物浓度对双齿许水蚤的幼体生长率、发育时间、存活率及孵化率有显著的影响。当食物浓度为 $3 \times 10^5 \sim 6 \times 10^5$ 个/mL时, 双齿许水蚤的发育速率、生长率及孵化率显著高于浓度最低组(0.5×10^5 个/mL)和浓度最高组(17×10^5 个/mL), 其幼体的发育时间为174~192 h, 生长率为 $0.6 \sim 0.64 \mu\text{g C/d}$, 孵化率为464.2~608.2个/雌。存活率则随着食物浓度的升高而降低, 浓度较低的 0.5×10^5 、 3×10^5 、 6×10^5 个/mL组的存活率均达80%, 显著高于 12×10^5 及 17×10^5 个/mL组。食物浓度越高, 生命周期越短。当食物浓度为 3×10^5 及 6×10^5 个/mL时, 桡足类的内禀增长率均达0.237/d, 比最低浓度组(0.5×10^5 个/mL)及最高浓度组(17×10^5 个/mL)高出28%~32%。研究表明, 食物浓度过高或过低均不利于双齿许水蚤的种群增长, 其生长繁殖的最适食物浓度范围为 $3 \times 10^5 \sim 6 \times 10^5$ 个/mL。

关键词: 双齿许水蚤; 食物浓度; 生长率; 存活; 生殖; 内禀增长率

中图分类号: S 963.21

文献标志码: A

双齿许水蚤(*Pseudodiaptomus dubia*)隶属于节肢动物门(Arthropoda), 甲壳动物纲(Crustacea), 桡足亚纲(Copepoda), 哲水蚤目(Calanoida), 伪镖水蚤科(Pseudodiaptomidae), 属于一种小型海洋浮游桡足类, 广泛分布于我国海南至台湾沿海^[1-2]。它是广东沿海海水养殖池塘中常见的一种桡足类优势种群, 可作为水生经济动物鱼、虾、贝的优良饵料, 同时, 也是养殖池塘中微藻的主要消费者。因此, 它作为养殖池塘食物链中的关键类群, 在保持池塘生物种群动态平衡、调控养殖水环境中扮演着极其重要的角色^[3]。

迄今对双齿许水蚤研究的大量工作主要是集中在桡足类成体, 而对桡足类幼体开展较少。但是桡足类幼体的行为研究对于研究桡足类种群动力学, 尤其是建立动态模型意义重

大。目前, 国内对于桡足类的内禀增长率、净增殖率和世代时间等数据缺乏研究资料。Li等^[4]研究了温度对双齿许水蚤种群生命表的影响, 但是许多学者提出, 食物因子比温度因子更能影响桡足类的种群增长^[5-7]。尤其在天然水体中, 食物的可获得性限制了桡足类种群的增长^[8]。因此, 本实验从不同食物浓度的角度, 对双齿许水蚤的同生群, 从无节幼体到桡足幼体的生长发育、幼体期存活率、生殖, 至所有实验雌性成体死亡的整个生命周期这一完整的过程进行研究探讨, 并根据所得数据, 构建双齿许水蚤种群生命表, 获得双齿许水蚤种群的内禀增长率、净增殖率和世代时间, 旨在为双齿许水蚤的人工定向培育及养殖生态系统生物调控研究提供参考资料。

收稿日期: 2016-01-24 修回日期: 2016-12-15

资助项目: 广东省海洋渔业科技与产业发展专项(A201508B08)

通信作者: 黄翔鹄, E-mail: xialemon@126.com

1 材料与方 法

1.1 实验材料

实验动物与食物 实验用的双齿许水蚤采自湛江东海岛中联养殖有限公司养殖基地的对虾高位池,在温度28~30℃、盐度27、光照700~1200 lx的条件下驯化培养。所投食物为牟氏角毛藻(*Chaetoceros muelleri*),由广东海洋大学藻种室提供,用湛江101培养液培养。待双齿许水蚤能完全适应实验室的培养条件后,用大口滴管吸出健康、活泼、趋光性强的带卵雌体,移至10 L玻璃缸中进行纯种培养,取其子代作为实验动物。

实验用水及容器 实验采用的海水经400目筛绢网过滤,煮沸消毒;试验容器为125 mL广口玻璃瓶及20 mL玻璃试管。

1.2 方 法

同步幼体的收集 准备200支干净试管,每根试管中加入新鲜海水10 mL,并标记。从玻璃缸中滤取部分水蚤,在显微镜镜检下用吸管挑取200只活力好、卵囊大、卵囊成熟度一致的挂卵个体放入准备好的200支试管内培养。在培养过程中,每2 h进行1次观察,把同一时间段孵化的幼体收集备用,从而获得双齿许水蚤的同生群幼体。

培养设置 食物浓度设置为牟氏角毛藻 0.5×10^5 、 3×10^5 、 6×10^5 、 12×10^5 、 17×10^5 个/mL 5个梯度。实验过程中,每2 d换1次水。培养箱为FPG3型三温区可编程光照培养箱、250D型光照培养箱。培养温度28℃;盐度27; pH 8.0;光照700 lx,光照周期12L:12D(L: 明期, D: 暗期)。

食物浓度对双齿许水蚤各期幼体生长发育影响实验 (1)实验设置。每个浓度梯度设10个平行组,并分成A、B、C、D、E 5个小组,每个小组2瓶。分别在125 mL广口玻璃瓶中加入10只幼体。A组用来观察无节幼体和桡足幼体的生长发育情况; B组计算无节幼体存活率; C组计算桡足幼体存活率; D、E组共4瓶用来进行配对繁殖实验。

(2)各期幼体平均生长率。双齿许水蚤卵在雌体卵囊中发育到N I期后才释放,发育实验从N II期开始。每6 h从A组瓶中随机抽取3~4个幼体来观察,观察完后及时把幼体放回原瓶,记

录发育时期和幼体的体长。双齿许水蚤各发育期的平均生长率 G 计算公式^[9]:

$$\lg C = 2.00 \lg CL - 5.67 \text{ (无节幼体)} \quad (1)$$

$$\lg C = 2.87 \lg L - 8.03 \text{ (桡足幼体)} \quad (2)$$

$$G = (C_{i+1} - C_i) / T_i \quad (3)$$

式中, CL 为无节幼体的甲壳长(μm); L 为桡足幼体的体长; C 为幼体的平均碳重; C_i 为第 i 期幼体的平均碳重(μg); T_i 为第 i 期幼体的平均发育时间(d)。

食物浓度对双齿许水蚤各期幼体的存活率影响实验 当B组中幼体成长至N6时,固定,并镜检,记录下存活个体;当C组中幼体成长至成体时,镜检,记录下存活个体。

存活率 SR 按公式4计算:

$$SR(\%) = \frac{a_1}{10} \times 100 \quad (4)$$

式中, a_1 代表固定后瓶中存活幼体数。

食物浓度对双齿许水蚤生殖影响实验

(1)实验设置。从实验D、E组中挑出雄体和挂卵的雌体,按2:1的比例放入100 mL试管中培养,每2~3 d观察1次,如发现幼体孵化,则将其倒在表面皿中对幼体数进行记数,挑出母体放入试管中继续培养,实验至雌性个体全部死亡为止。同时记录成体后的存活率。

(2)双齿许水蚤实验种群的生殖力生命表。制作双齿许水蚤在不同食物浓度下的实验种群生命表,计算公式^[10-11]:

$$\text{净繁殖率: } R_0 = \sum l_x m_x$$

$$\text{种群经历1个世代的生长周期: } T = \sum x l_x m_x / R_0$$

$$\text{内禀增长率 } r_m = \ln R_0 / T$$

$$\text{周限增长率 } \lambda = e^{r_m}$$

$$\text{种群倍增所需时间 } t = (\ln 2) / r_m$$

式中: x 为按年龄或一定时间划分的单位时间间距; l_x 为在 x 年龄阶段的存活率; m_x 是 x 年龄阶段的出生率(常将种群当作雌体产生更多的雌体来处理,从而暂不考虑性别问题)

数据统计方法 运用SPSS 17.0软件,对数据进行多重均值(Duncan氏)比较,显著性水平为 $P < 0.05$ 。

2 结 果

2.1 食物浓度对双齿许水蚤发育时间的影响

食物浓度对无节幼体的发育时间无影响,

由无节幼体 I 期发育至无节幼体 VI 期皆需 66 h (表 1)。食物浓度对桡足幼体的发育时间则有明显的影响, 浓度 3×10^5 个/mL 组的发育最快, 为 108 h; 其次为 6×10^5 个/mL 组, 为 126 h; 0.5×10^5 及 17×10^5 个/mL 组的发育时间最长, 为 168~174 h, 比 3×10^5 个/mL 组的发育时间慢了 60%。浓度为 3×10^5 个/mL 时, 双齿许水蚤的幼体发育最快, 由无节幼体 II 期发育至桡足幼体 V 期所需发育时间为 174 h, 比 0.5×10^5 及 17×10^5 个/mL 组的发育时间快了 26%。

2.2 食物浓度对双齿许水蚤生长率的影响

食物浓度对无节幼体期生长的影响无显著差异 ($P > 0.05$) (图 1), 各浓度组的生长率没有明显的差别。但是, 对桡足幼体期的生长率有显著影响 ($P < 0.05$), 在桡足幼体 IV 期, 3×10^5 、 6×10^5 及 12×10^5 个/mL 组的生长率均达 $0.6 \mu\text{g C/d}$, 显著高于 0.5×10^5 及 17×10^5 个/mL 组, 分别为 17×10^5 个/mL 组的 1.5 倍、 0.5×10^5 个/mL 组的 2 倍。 17×10^5 个/mL 组的桡足幼体的生长率也显著高于 0.5×10^5 个/mL 组。

2.3 食物浓度对双齿许水蚤存活率的影响

食物浓度对双齿许水蚤幼体存活率影响食物浓度对双齿许水蚤幼体存活率有显著的影响 ($P < 0.05$) (图 2)。双齿许水蚤幼体的存活率随着食物浓度的升高而降低。浓度较低的 0.5×10^5 、

3×10^5 及 6×10^5 个/mL 组的存活率差异不显著, 均达 80%, 显著高于 12×10^5 及 17×10^5 个/mL 组; 浓度 12×10^5 个/mL 组的存活率也显著高于 17×10^5 个/mL 组。在桡足幼体期, 3×10^5 个/mL 组的存活率最高, 其次为 6×10^5 个/mL 组, 分别为 82.5% 和 80%, 比存活率最低的 17×10^5 个/mL 组高出 3~4 倍。

食物浓度对双齿许水蚤世代存活率(生命周期)的影响 在双齿许水蚤的整个生命周期中, 死亡主要发生在幼体阶段(前 10 d), 成体后的存活率逐渐缓慢下降(图 3)。食物浓度越高, 双齿许水蚤的世代存活率曲线越低, 生命周期越短(图 3)。 0.5×10^5 、 3×10^5 和 6×10^5 个/mL 组的世代存活率曲线明显高于高浓度 12×10^5 及 17×10^5 个/mL 组。在 20 d 时, 0.5×10^5 、 3×10^5 和 6×10^5 个/mL 组的存活率均达 75% 以上, 生命周期达 60 d。 17×10^5 个/mL 组的存活率曲线最低, 在实验的第 46 天时已全部死亡。

2.4 食物浓度对双齿许水蚤生殖参数的影响

当食物浓度为 3×10^5 个/mL, 水蚤的产前发育期最短, 为 7.25 d; 其次为 6×10^5 个/mL 组, 为 8 d; 浓度最低的 0.5×10^5 个/mL 及浓度最高的 17×10^5 个/mL 的产前发育期最长, 达 10 d。各浓度下, 水蚤的生殖期达 31.92~47.75, 其中, $3 \times 10^5 \sim 12 \times 10^5$ 个/mL 组的生殖期最长, 达 40 d 以上(表 2)。

表 1 双齿许水蚤在不同食物浓度下幼体期的发育时间
Tab. 1 The development time (h) of larva of *P. dubia* at different food concentration h

幼体期 larval phase	0.5×10^5 个/mL	3×10^5 个/mL	6×10^5 个/mL	12×10^5 个/mL	17×10^5 个/mL
无节幼体 II nauplius II	12	12	12	12	12
无节幼体 III nauplius III	12	12	12	12	12
无节幼体 IV nauplius IV	12	12	12	12	12
无节幼体 V nauplius V	12	12	12	12	12
无节幼体 VI nauplius VI	18	18	18	18	18
无节幼体 II-VI nauplius II-VI	66	66	66	66	66
桡足幼体 I copepodid I	18	12	18	18	18
桡足幼体 II copepodid II	24	18	24	30	36
桡足幼体 III copepodid III	24	18	24	30	36
桡足幼体 IV copepodid IV	42	30	30	30	36
桡足幼体 V copepodid V	66	30	30	30	42
桡足幼体 I-VI copepodid I-VI	174	108	126	138	168
幼体总发育时间 total time	240	174	192	204	234

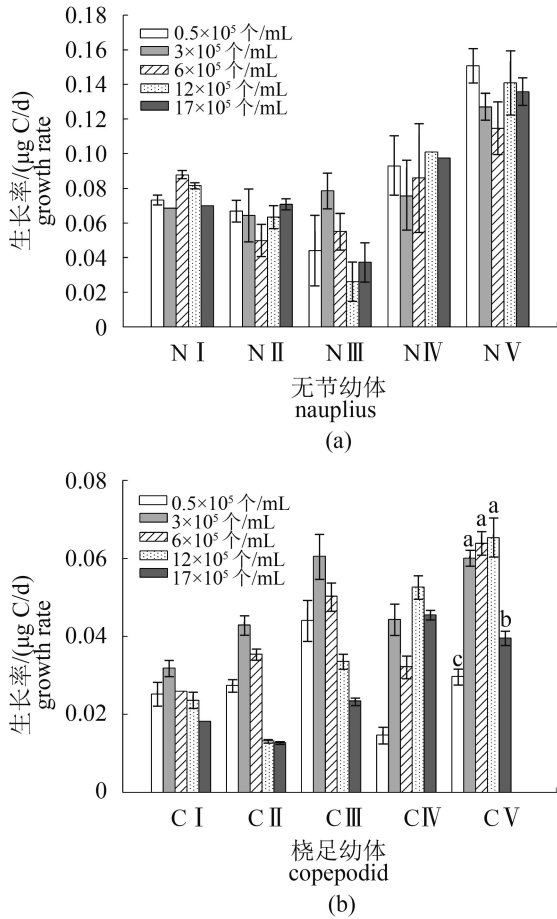


图1 食物浓度对双齿许水蚤幼体生长率的影响
(a)无节幼体, (b)桡足幼体; 字母不同代表差异显著(Duncan's HSD, $P < 0.05$), 下同

Fig. 1 The effect of food concentration on growth rate of *P. dubia* larvae

(a) nauplii, (b) copepodites; labels with different letters indicate significant differences (Duncan's HSD, $P < 0.05$ following ANOVA), the same below

随着食物浓度的增加, 水蚤的孵化率、繁殖次数及每胎平均生殖量均呈先增加后减少的

表2 不同食物浓度下双齿许水蚤的发育生殖参数

Tab. 2 Growth and production parameters of *P. dubia* at different food concentration

生长发育指标 growth/reproduction indices	食物浓度/($\times 10^5$ 个/mL) food concentration				
	0.5	3	6	12	17
产前发育期/d maturity time	10	7.25	8	8.5	9.75
生殖期/d reproduction stage	38.6	47.75	41.8	47.25	31.92
孵化率/个 hatching rate	263.1 \pm 46 ^{bc}	608.2 \pm 134 ^a	464.2 \pm 153 ^a	431.5 \pm 80 ^{ab}	170.67 \pm 115 ^c
繁殖次数/次 reproduction frequency	19.5 \pm 4	31 \pm 8	23.8 \pm 2	25 \pm 3	16 \pm 5
每胎平均生殖量/个 average larval production	13.50	19.62	19.50	17.26	10.67

注: 字母不同代表差异显著($P < 0.05$)

Notes: the different letters mean significant difference ($P < 0.05$)

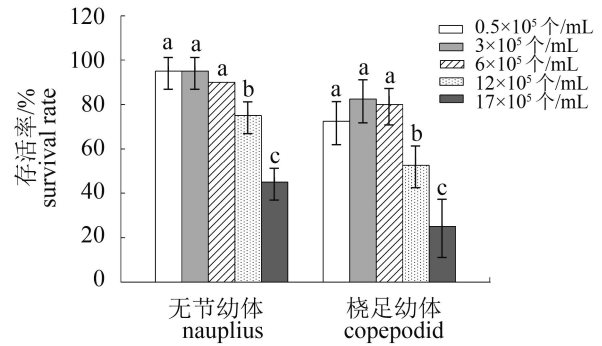


图2 食物浓度对双齿许水蚤幼体期存活率的影响
Fig. 2 Effect of food concentrations on the survival rate of *P. dubia*

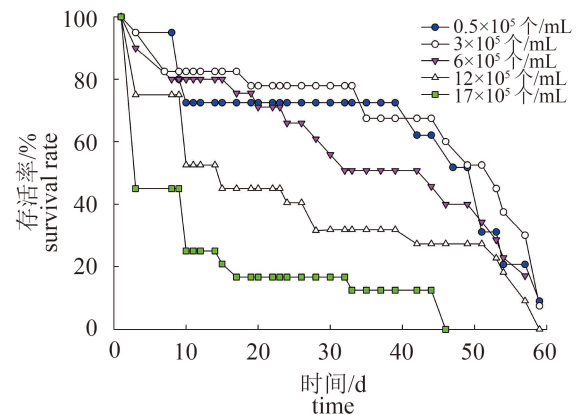


图3 双齿许水蚤在不同食物浓度下的世代存活率曲线

Fig. 3 Survival curve of *P. dubia* at different food concentration

趋势, 当食物浓度为 3×10^5 个/mL时, 其孵化率、繁殖次数及每胎平均生殖量达到最高值, 分别为608.2个、31次、19.62个。食物浓度对双齿许水蚤的孵化率有显著的影响($P < 0.5$)(表2), 3×10^5 及 6×10^5 个/mL组的孵化率显著高于最低浓度

组(0.5×10^5 个/mL)及最高浓度组(17×10^5 个/mL) ($P < 0.05$), 为其孵化率的2~3.5倍。因此, 双齿许水蚤生殖的最适浓度范围为 $3 \times 10^5 \sim 6 \times 10^5$ 个/mL。

随着食物浓度的增加, 净增殖率 R_0 呈先增加后减少的趋势, 浓度为 3×10^5 、 6×10^5 个/mL组的内禀增长率 r_m 最高, 均达0.237/d以上; 其次为 12×10^5 个/mL组, 为0.195; 内禀增长率最低的为 0.5×10^5 及 17×10^5 个/mL组, 比 3×10^5 及 6×10^5 个/mL低了22%~46%(表3, 表4)。

6×10^5 个/mL组的周限增长率最高, 为1.277, 种群倍增时间最短, 为2.831 d; 其次为 3×10^5 个/mL, 周限增长率为1.267, 种群倍增时间为2.926 d; 17×10^5 个/mL时周限增长率均最低, 为1.142, 种群倍增时间最长, 为5.22 d。

3 讨论

3.1 食物浓度对双齿许水蚤生长发育的影响

食物是影响桡足类生长繁殖的一个重要因子^[5, 12-13]。Koski等^[7]对双刺纺锤水蚤(*Acartia bifilosa*)的调查发现, 食物浓度越高, 桡足类发育速率越快。本实验中, 较高浓度组($3 \times 10^5 \sim 12 \times 10^5$ 个/mL)的双齿许水蚤的发育时间明显快于最低浓度组(0.5×10^5 个/mL), 表明充足的食物能显著提高桡足类的生长速率。但是, 饵料不足会导致桡足类发育的推迟^[5, 13-14]。Ban^[5]发现近亲真宽水蚤(*Eurytemora affinis*)在最低食物浓度下(10^3 个/mL)所需的发育时间是最高浓度组的2倍, 该结果与本实验相一致。本实验中, 双齿许水蚤发育至桡足幼体期时, 浓度最低组(0.5×10^5 个/mL)所需的发育时间最长, 比发育最快的浓度组 3×10^5 个/mL慢了2.75 d。在低浓度食物下, 浮游动物将分配较少的能量用于生长和繁殖上, 而增加用于呼

吸、甲壳形成等维持代谢的能量, 因此生长率较慢^[15]。本实验中, 虽然低浓度组(0.5×10^5 个/mL)在桡足幼体期发育速率明显比高浓度组($3 \times 10^5 \sim 12 \times 10^5$ 个/mL)要慢得多, 但是各浓度组在无节幼体期时的发育速率则无差异。本研究认为, 无节幼体在早期阶段(N I~N III)并不需要进行摄食或者摄食量非常少, 直至无节幼体N IV期时, 才开始正式摄食, 故此, 双齿许水蚤在无节幼体期摄食量较少, 低浓度 0.5×10^5 个/mL组的食物也能满足无节幼体的生长发育, 而到了桡足幼体期, 随着生长发育, 所需的能量及营养要求越高, 低浓度组的桡足幼体补充不到充足的营养, 发育所需时间就越长。食物浓度过大也不利于桡足类的生长, 尖额真猛水蚤(*Euterpina acutifrons*)在食物浓度高达 $85 \sim 168 \times 10^5$ 个/mL时, 其生长繁殖受到抑制^[12]。本研究也发现同样的现象, 在 $3 \times 10^5 \sim 17 \times 10^5$ 个/mL范围内, 双齿许水蚤幼体的发育时间随食物浓度的增大而延长, 浓度最高组(17×10^5 个/mL)的发育时间为234 h, 与发育最慢的最低浓度组(0.5×10^5 个/mL组)几乎相同。因此, 食物浓度过多或过少都不利于桡足类的生长发育。本实验中, 双齿许水蚤生长发育的最适食物浓度为 $3 \times 10^5 \sim 12 \times 10^5$ 个/mL。

3.2 食物浓度对双齿许水蚤存活的影响

桡足类的存活率随着食物浓度的增加而增加, 食物缺乏导致存活率下降^[16-17]。Santhanam等^[16]发现在食物浓度 $0.1 \times 10^5 \sim 0.5 \times 10^5$ 个/mL范围内, 桡足类*Oithona rigida*的存活率随着饵料浓度的增加而增加。但是本实验中并没有观察到此现象, 最低浓度 0.5×10^5 个/mL组的存活率达80%, 与浓度较高的 3×10^5 及 6×10^5 个/mL组的存活率无显著差异。本研究认为, 本实验所设的最

表3 不同食物浓度下双齿许水蚤的实验种群生命表的参数

Tab. 3 Effect of food concentrations on the life table parameters of *P. dubia*

参数 growth parameters	浓度/($\times 10^5$ 个/mL) food concentrations				
	0.5	3	6	12	17
净增殖率 net reproduction rate	176	470	303	162	25.5
种群世代生长周期/d population growth cycle	27.97	25.98	23.34	26.14	24.38
内禀增长率/d intrinsic growth rate	0.185	0.237	0.245	0.195	0.133
种群倍增时间/d population doubling time	3.747	2.926	2.831	3.561	5.220
周限增长率 finite growth rate	1.203	1.267	1.277	1.215	1.142

表 4 不同食物浓度下双齿许水蚤的生殖力生命表

Tab. 4 The fecundity life table for population of *P. dubia* at different food concentration

年龄/d age	存活率 l_x survival rate					出生率 m_x birth rate					$l_x m_x$									
	0.5	3	6	12	17	0.5	3	6	12	17	0.5	3	6	12	17	0.5	3	6	12	17
1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0.95	0.95	0.9	0.75	0.45	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0.90	0.83	0.8	0.75	0.45	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	0.80	0.83	0.8	0.75	0.25	0	36.7	29.3	0	0	0	30.3	23.5	0	0	0	272.3	211.2	0	0
10	0.73	0.83	0.8	0.53	0.25	0	4	0	12	0	0	3.3	0	6.3	0	0	33	0	63	0
11	0.73	0.83	0.8	0.53	0.25	0	18.5	14.3	11.5	18.8	0	15.3	11.5	6.04	4.69	0	167.9	126.1	66.4	51.6
12	0.73	0.83	0.8	0.53	0.25	0.8	22.8	14.8	6.9	7.5	0.58	18.8	11.9	3.62	1.88	6.96	226.1	142.4	43.5	22.5
14	0.73	0.83	0.8	0.53	0.25	7.4	36.5	38.7	8	15.8	5.37	30.1	30.9	4.2	3.94	75.1	421.6	433.1	58.8	55.1
15	0.73	0.83	0.8	0.45	0.21	3.2	23.3	14	20.3	4.25	2.32	19.3	11.2	9.11	0.89	34.8	288.8	168	137	13.3
17	0.73	0.83	0.76	0.45	0.17	10.4	35.7	27	32.5	10.7	7.54	29.4	20.4	14.6	1.78	128	500.2	346.8	249	30.2
19	0.73	0.78	0.76	0.45	0.17	20	36.3	39.5	31.5	7	14.5	28.3	29.8	14.2	1.17	276	537.9	567.1	269	22.2
20	0.73	0.78	0.71	0.45	0.17	8.2	22.5	16	17.3	3.33	5.95	17.5	11.4	7.76	0.56	119	350.6	227.6	155	11.1
22	0.73	0.78	0.71	0.45	0.17	12.4	25.8	27.6	20.5	14	8.99	20.1	19.6	9.23	2.33	198	442.8	431.8	203	51.3
23	0.73	0.78	0.71	0.45	0.17	18.3	15.2	10	17.5	4.67	13.2	11.8	7.11	7.88	0.78	304	271.8	163.6	181	17.9
24	0.73	0.78	0.66	0.41	0.17	31.8	14	15	18.5	6	23	10.9	9.91	7.49	1	552	261.8	237.7	180	24
26	0.73	0.78	0.66	0.41	0.17	19.5	28	36.6	22	13.3	14.1	21.8	24.2	8.91	2.22	368	567.3	628.4	232	57.8
28	0.73	0.78	0.61	0.32	0.17	0.265	34.8	21.6	19.8	1.67	0.192	27.1	13.2	6.22	0.28	0.538	759.3	368.7	174	7.78
30	0.73	0.78	0.56	0.32	0.17	13.3	36.6	19.8	21.3	11.7	9.61	28.5	11.1	6.76	1.94	288	855.6	331.9	203	58.3
32	0.73	0.78	0.51	0.32	0.17	11	25	27.6	14.3	7.67	7.98	19.5	14	4.53	1.28	255	623.4	448.7	145	40.9
33	0.73	0.78	0.51	0.32	0.13	8.5	22.2	2.8	14	3.5	6.16	17.3	1.42	4.45	0.44	203	570.8	46.94	147	14.4
35	0.73	0.68	0.51	0.32	0.13	11	28.6	19.4	21.8	4.5	7.98	19.3	9.86	6.92	0.56	279	676	344.9	242	19.7
37	0.73	0.68	0.51	0.32	0.13	11.5	32.8	15.8	19	12.5	8.34	22.1	8.03	6.04	1.56	308	819.5	297	224	57.8
39	0.73	0.68	0.51	0.32	0.13	3.5	21.6	12.2	16	11	2.54	14.6	6.2	5.09	1.38	99	568.9	241.7	198	53.6
42	0.62	0.68	0.51	0.27	0.13	7	32.4	22.6	31.3	12	4.35	21.9	11.5	8.52	1.5	183	918.9	482.2	358	63
44	0.62	0.68	0.46	0.27	0.13	3	11	9.5	4.25	0	1.86	7.43	4.34	1.16	0	82	326.8	191.1	51	0
46	0.52	0.6	0.4	0.27	0	12.5	18	1.33	7	0	6.47	10.8	0.53	1.91	0	304	497	24.54	87.8	0
49	0.52	0.53	0.4	0.27		0.67	21.7	0	17.3		0.35	11.4	0	4.7		16.9	557.6	0	230	
51	0.31	0.53	0.34	0.27		7.33	9.67	0	10.5		2.28	5.08	0	2.86		116	258.9	0	146	
53	0.31	0.45	0.29	0.23		5	10.7	37	13.3		1.55	4.8	10.6	3.03		82.3	254.5	560.4	161	
54	0.21	0.38	0.23	0.18		5	2.33	4	0		1.04	0.88	0.91	0		55.9	47.28	49.38	0	
57	0.21	0.3	0.17	0.09		5	7.67	0	7		1.04	2.3	0	0.64		59	131.2	0	36.3	
59	0.09	0.08		0		0	0		0		0	0		0		0	0		0	
总计 R_0											176	470	303	162	25.5					

低食物浓度不够低,为 0.5×10^5 个/mL,而Santhanam等^[16]所设的最低食物浓度为 0.1×10^5 个/mL。本研究中,双齿许水蚤幼体期的存活率在浓度为 $0.5 \times 10^5 \sim 6 \times 10^5$ 个/mL时最高,之后随着食物浓度的升高而逐渐降低,证明食物浓度不可过高。陈世杰^[12]发现尖额真猛水蚤的最适食物浓度为 $8 \times 10^5 \sim 10 \times 10^5$ 个/mL,当食物浓度上升至 $85 \sim 168 \times 10^5$ 个/mL以上时,死亡率急剧升高。而罗晓霞等^[18]对双齿许水蚤摄食率的研究也发现,当食物浓度为 $0.5 \times 10^5 \sim 5 \times 10^5$ 个/mL时,双齿许水蚤的滤食率随着食物浓度的增加而增大,但是当食物浓度继续增大,双齿许水蚤的滤食率却明显下降。这是因为高浓度饵料带来的缺氧或代谢物过多分泌等问题会影响双齿许水蚤正常的生理活动,而过高的食物浓度也会堵塞桡足类的滤食器官,导致桡足类死亡,因此过高的食物浓度不利于双齿许水蚤的生长存活。

在双齿许水蚤的整个生命周期中,死亡主要发生在幼体阶段(前10 d),成体后的存活率呈缓慢下降的趋势(图3),证明成体比幼体更适应高食物浓度。Williamson等^[19]的实验也表明,在食物浓度为 $0 \sim 6000$ pg/L干重范围内,桡足类*Diatomus pallidus*的成体存活率显著高于幼体。本实验中,双齿许水蚤存活的最适食物浓度范围为 $0.5 \times 10^5 \sim 6 \times 10^5$ 个/mL。

3.3 食物浓度对双齿许水蚤生殖的影响

食物浓度是影响桡足类种群增长的重要因素之一^[19-21]。对桡足类的雌性成体,饥饿不仅会影响到其在短时间内的产卵量,还影响其体内的蛋白质和脂类的含量,并影响其连续产卵的能力^[22]。咸水北镖水蚤(*Arctodiaptomus salinus*)在饥饿的状态下无法繁殖后代^[21],而在低食物浓度下,雌性成体需要花费更多的时间累积足够的能量来进行繁殖,因此,食物缺乏会造成桡足类的挂卵时间延后,从而限制桡足类种群增长。Niehoff^[23]发现低食物浓度培养的雌性挂卵时间比高食物浓度下的雌性要滞后 $5 \sim 8$ d。本实验中,浓度最低组(0.5×10^5 个/mL)的一生繁殖次数比浓度较高的 3×10^5 个/mL组的繁殖次数平均少了11.5次,证明在低食物浓度下,双齿许水蚤的产卵间隔延长了。在食物缺乏的情况下,雌性成体会减少所产卵囊的大小,这也是桡足类的生殖策略^[21, 23-24]。本实验中,低浓度组的孵化率显

著低于较高浓度组($3 \times 10^5 \sim 6 \times 10^5$ 个/mL),表明充足的食物供应能促进桡足类的生殖能力。

食物浓度越高,桡足类的孵化率越高^[7, 16, 20-21]。本研究中,双齿许水蚤的孵化率随着食物浓度的增加而增加,但是当浓度继续升高达到 17×10^5 个/mL时,桡足类的孵化率则显著下降。这与Guerrero等^[25]、李捷等^[26]的研究结果相一致。Guerrero等^[25]对标准胸刺水蚤(*Centropages typicus*)的研究中发现,当食物浓度达到上限后,食物浓度越大产卵量越低。当硅藻浓度很高时,桡足类孵化率显著降低,出现大量未孵化的卵和畸形无节幼体^[26]。本实验中, 3×10^5 及 6×10^5 个/mL组的孵化率显著高于最低浓度组(0.5×10^5 个/mL)及最高浓度组(17×10^5 个/mL),证明食物浓度过高或者过低均不适于双齿许水蚤的繁殖。本实验中,双齿许水蚤生殖的最适食物浓度范围为 $3 \times 10^5 \sim 12 \times 10^5$ 个/mL。

尖额真猛水蚤在食物充足的情况下,其净增殖率 R_0 为70.89,内禀增长率 r_m 为0.161,孵化率为355.5个,种群世代生长周期 T 为26.5 d^[27]。本实验中生长情况最佳的 3×10^5 个/mL组的双齿许水蚤的净增殖率 R_0 达470,内禀增长率为0.237/d,孵化率高达 (608.2 ± 134) 个,种群增殖能力显著高于尖额真猛水蚤。即在排除外界作用因子的条件下,浓度为 3×10^5 个/mL组的双齿许水蚤的内禀增长率为0.237/d,1个世代的平均历期为25.98 d,1个世代的幼体数量为上代幼体数的470倍,种群平均每经1 d为原数量的1.267倍,在成体繁殖期间,只要经过2.926 d,种群数量就可增长1倍。因此,双齿许水蚤具有较高的种群增殖能力。

双齿许水蚤为带卵囊生殖的种类。有研究表明,带卵囊桡足类得到带体卵囊的保护而具有较高的孵化率和幼体存活率,具有较强的抵抗外界恶劣环境的能力^[28]。本研究表明,双齿许水蚤具有较高的种群增长能力。因此双齿许水蚤更适于作为海水鱼类育苗所需开口活饵料的来源。

参考文献:

- [1] 李松,方金钊.中国海洋浮游桡足类幼体[M].北京:海洋出版社,1990.
Li S, Fang J C. The marine planktonic larvae of the Copepod in China[M]. Beijing: China Ocean Press, 1990 (in Chinese).

- [2] Chen Q X, Sheng J Q, Lin Q, *et al.* Effect of salinity on reproduction and survival of the copepod *Pseudodiaptomus annandalei* Sewell, 1919[J]. *Aquaculture*, 2006, 258(1-4): 575-582.
- [3] Li C L, Luo X X, Huang X H, *et al.* Effects of temperature, salinity, pH, and light on filtering and grazing rates of a calanoid copepod (*Schmackeria dubia*)[J]. *The Scientific World Journal*, 2008, 8: 1219-1227.
- [4] Li C L, Luo X X, Huang X H, *et al.* Influences of temperature on development and survival, reproduction and growth of a calanoid copepod (*Pseudodiaptomus dubia*)[J]. *The Scientific World Journal*, 2009, 9: 866-879.
- [5] Ban S. Effect of temperature and food concentration on post-embryonic development, egg production and adult body size of calanoid copepod *Eurytemora affinis*[J]. *Journal of Plankton Research*, 1994, 16(6): 721-735.
- [6] Breteler W C M K, Gonzalez S R. Influence of cultivation and food concentration on body length of calanoid copepods[J]. *Marine Biology*, 1982, 71(2): 157-161.
- [7] Koski M, Kuosa H. The effect of temperature, food concentration and female size on the egg production of the planktonic copepod *Acartia bifilosa*[J]. *Journal of Plankton Research*, 1999, 21(9): 1779-1789.
- [8] Liu X, Beyrend D, Dur G, *et al.* Combined effects of temperature and food concentration on growth and reproduction of *Eodiaptomus japonicus* (Copepoda: Calanoida) from Lake Biwa (Japan)[J]. *Freshwater Biology*, 2015, 60(10): 2003-2018.
- [9] 蒲新明. 中华哲水蚤夏季在南黄海的生活策略[D]. 北京: 中国科学院研究生院(海洋研究所), 2003.
Pu X M. Life strategy of *Calanus sinicus* in the southern Yellow Sea in summer[D]. Beijing: Graduate University of Chinese Academy of Sciences (Oceanographic Institution), 2003 (in Chinese).
- [10] 沈国英, 施并章. 海洋生态学[M]. 北京: 科学出版社, 2002.
Shen G Y, Shi B Z. *Marine Ecology*[M]. Beijing: Science Press, 2002 (in Chinese).
- [11] 唐斌, 张帆, 胡展育, 等. 朱砂叶螨与二斑叶螨生长发育及实验种群生命表的比较[J]. *山地农业生物学报*, 2005, 24(1): 42-47.
Tang B, Zhang F, Hu Z Y, *et al.* The comparison of development and life table of population between *Tetranychus cinnabarinus* (Boisduval) and *T. urticae* (Koch)[J]. *Journal of Mountain Agriculture and Biology*, 2005, 24(1): 42-47(in Chinese).
- [12] 陈世杰. 厦门港尖额真猛水蚤室内培养的研究[J]. *水产学报*, 1988, 12(4): 339-345.
Chen S J. Laboratory culture of *Eliterpe acutifrdns* in xiamen harbour[J]. *Journal of Fisheries of China*, 1988, 12(4): 339-345(in Chinese).
- [13] Cook K B, Bunker A, Hay S, *et al.* Naupliar development times and survival of the copepods *Calanus helgolandicus* and *Calanus finmarchicus* in relation to food and temperature[J]. *Journal of Plankton Research*, 2007, 29(9): 757-767.
- [14] Corkett C J, McLaren I A. The biology of *Pseudocalanus* [J]. *Advances in Marine Biology*, 1978, 15: 1-231.
- [15] Stibor H, Lampert W. Estimating the size at maturity in field populations of *Daphnia* (Cladocera)[J]. *Freshwater Biology*, 1993, 30(3): 433-438.
- [16] Santhanam P, Perumal P. Effect of temperature, salinity and algal food concentration on population density, growth and survival of marine copepod *Oithona rigida* Giesbrecht[J]. *Indian Journal of Marine Sciences*, 2012, 41(4): 369-376.
- [17] Calbet A, Alcaraz M. Growth and survival rates of early developmental stages of *Acartia grani* (Copepoda: Calanoida) in relation to food concentration and fluctuations in food supply[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1997, 147: 181-186.
- [18] 罗晓霞, 黄翔鹤, 洪腾. 食物类型和浓度对双齿许水蚤摄食的影响[J]. *广东海洋大学学报*, 2008, 28(3): 39-44.
Luo X X, Huang X X, Hong T. Effect of type and density of feed on ingestion characteristics of *Schmackeria dubin*[J]. *Journal of Guangdong Ocean University*, 2008, 28(3): 39-44(in Chinese).
- [19] Williamson C E, Butler N M, Forcina L. Food limitation in naupliar and adult *Diaptomus pallidus*[J]. *Limnology and Oceanography*, 1985, 30(6): 1283-1290.
- [20] Zamora-Terol S, Saiz E. Effects of food concentration on egg production and feeding rates of the cyclopoid copepod *Oithona davisae*[J]. *Limnology and Oceanography*, 2013, 58(1): 376-387.
- [21] Jiménez-Melero R, Parra G, Guerrero F. Effect of temperature, food and individual variability on the embryonic development time and fecundity of

- Arctodiaptomus salinus* (Copepoda: Calanoida) from a shallow saline pond[J]. *Hydrobiologia*, 2012, 686(1): 241-256.
- [22] Alonzo F, Mayzaud P, Razouls S. Egg production and energy storage in relation to feeding conditions in the subantarctic calanoid copepod *Drepanopus pectinatus*: an experimental study of reproductive strategy[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2001, 209: 231-242.
- [23] Niehoff B. The effect of food limitation on gonad development and egg production of the planktonic copepod *Calanus finmarchicus*[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2004, 307(2): 237-259.
- [24] Hansen A M, Santer B. The influence of food resources on the development, survival and reproduction of the two cyclopoid copepods: *Cyclops vicinus* and *Mesocyclops leuckarti*[J]. *Journal of Plankton Research*, 1995, 17(3): 631-646.
- [25] Guerrero F, Nival S, Nival P. Egg production and viability in *Centropages typicus*: a laboratory study on the effect of food concentration[J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1997, 77(1): 257-260.
- [26] 李捷, 李超伦. 高浓度硅藻对桡足类繁殖的抑制作用[J]. *生态学报*, 2004, 24(11): 2664-2670.
- Li J, Li C L. Deleterious effects of diatom in high concentration on copepod reproduction[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(11): 2664-2670(in Chinese).
- [27] Zurlini G, Ferrari I, Nassogne A. Reproduction and growth of *Euterpina acutifrons* (Copepoda: Harpacticoida) under experimental conditions[J]. *Marine Biology*, 1978, 46(1): 59-64.
- [28] 商栩, 王桂忠, 李少菁. 带卵囊和自由产卵桡足类水蚤群体增殖比较研究[J]. *福建农业学报*, 2005, 20(4): 251-256.
- Shang X, Wang G Z, Li S Q. Comparative studies on the group increasing of egg-carrying and free-spawning copepods[J]. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 2005, 20(4): 251-256(in Chinese).

Effects of food concentration on the development, survival, reproduction of calanoid copepod (*Pseudodiaptomus dubia*)

LUO Xiaoxia, HUANG Xianghu*, LI Changling

(Fisheries College, Guangdong Ocean University, Zhanjiang 524088, China)

Abstract: An experiment was carried out to evaluate effects of food concentration on the development, survival, reproduction of a calanoid copepod (*Pseudodiaptomus dubia*), in which the population life table was formed at different food concentration. The animals were fed with *Chaetoceros muelleri* as food designated with five food concentrations, 0.5×10^5 , 3×10^5 , 6×10^5 , 12×10^5 and 17×10^5 cells/mL, respectively. The results showed that different concentrations of *C. muelleri* had significant effects on the development, survival and reproduction of *P. dubia*. When the food concentration was $3 \times 10^5 - 6 \times 10^5$ cells/mL, the development time, growth rate and hatching rate of *P. dubia* was 174–192 h, 0.6–0.64 $\mu\text{g C/d}$, and 464.2–608.2 neonates per female, respectively, which were significantly higher than those of the lowest concentration (0.5×10^5 cells/mL) and the highest concentration (17×10^5 cells/mL). The survival and lifespan decreased with the increase of food concentration. The survival of *P. dubia* reached up to 80% when the food concentration ranged from 0.5×10^5 cells/mL to 6×10^5 cells/mL, which were significantly higher than that of the 12×10^5 and 17×10^5 cells/mL. When the food concentration was $3 \times 10^5 - 6 \times 10^5$ cells/mL, the intrinsic growth rate of *P. dubia* was 0.237/d and 28%–32% higher than that of 0.5×10^5 and 17×10^5 cells/mL. Therefore, putting too much or too little food would be disadvantageous to the population growth of *P. dubia*. Therefore, the most favourable food concentration for *P. dubia* would range from 3×10^5 to 6×10^5 cells/mL.

Key words: *Pseudodiaptomus dubia*; food concentration; growth rate; survival; reproduction; intrinsic growth rate

Corresponding author: HUANG Xianghu. E-mail: xialemon@126.com

Funding projects: Marine Fishery Technology and Industry Development in Guangdong Province (A201508B08)