

不同 pH 条件下 5 种臂尾轮虫 (*Brachionus*) 的生殖代价

殷旭旺, 牛翠娟*

(北京师范大学生命科学学院, 教育部生物多样性与生态工程重点实验室, 100875 北京)

摘要:研究了 5 种臂尾轮虫(蓴花臂尾轮虫、方形臂尾轮虫、壶状臂尾轮虫、十指臂尾轮虫和角突臂尾轮虫)在不同 pH 条件下(pH 5, 6, 7, 8, 9, 10)当前繁殖(m_x)与未来存活(l_{x+1})、未来生殖(m_{x+1})和残余生殖价(V_x^*)的相关关系。结果表明, 5 种臂尾轮虫存活代价的相关系数在初始几个日龄组表现为正相关或负相关, 在随后的大部分日龄组中, 均表现为负相关, 直至整个生命周期。相对于存活代价, 5 种臂尾轮虫繁殖代价和残余生殖代价的相关系数的变化幅度较大, 但整体趋势仍就是大部分呈现负相关。因此可以推断, 轮虫在不同 pH 条件下存在存活代价、繁殖代价和残余生殖代价。 m_x 与 l_{x+1} 对日龄组的回归分析有 100% 回归关系显著, m_x 与 m_{x+1} 有 97% 回归关系显著, 而 m_x 与 V_x^* 有 93% 回归关系显著。因此推断, 轮虫在不同 pH 条件下存活代价、繁殖代价和残余生殖代价的负相关性随着日龄组的增加而逐步增加。结果还发现, 某些种类的轮虫(方形臂尾轮虫、壶状臂尾轮虫和十指臂尾轮虫)在胁迫的 pH(酸性或碱性)条件下, 其存活代价、繁殖代价和残余生殖代价较适宜 pH(中性)条件下更为显著。

关键词: 轮虫; pH; 生殖代价; 存活代价; 残余生殖代价; 相关分析

文章编号: 1000-0933(2008)08-3495-12 中图分类号: Q178 文献标识码: A

Testing the reproductive cost hypothesis with five *Brachionus* rotifer species under different pH conditions

YIN Xu-Wang, NIU Cui-Juan*

Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, College of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(8): 3495 ~ 3506.

Abstract: The correlations between present fecundity (m_x) vs. future survival (l_{x+1}), future fecundity (m_{x+1}) and residual reproductive value (V_x^*) were studied in five species of rotifers, *Brachionus calyciflorus*, *B. quadridentatus*, *B. urceolaris*, *B. patulus* and *B. angularis* under different pH conditions (pH 5, 6, 7, 8, 9, 10). The correlation coefficients of m_x vs. l_{x+1} (survival costs) were positive or negative in early age-classes and were negative for the rest of lifespan. In contrast the correlation coefficients of m_x vs. m_{x+1} (reproductive costs) and m_x vs. V_x^* (residual reproductive costs) varied greatly in the magnitude of correlation coefficients, and the majority showed a negative tendency. These results suggest that under different pH conditions there are survival costs, reproductive costs and residual reproductive costs in rotifers that support the reproductive cost hypothesis. Furthermore, 100% of the regressions of survival cost vs. cohort age-class, 97% of the regressions of reproductive cost vs. cohort age-class and 93% of the regressions of residual reproductive cost vs. cohort age-class were significant, indicating that the negative relationships were stronger in older age classes than in younger

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30470309)

收稿日期: 2007-05-08; 修订日期: 2007-10-22

作者简介: 殷旭旺(1980 ~), 男, 天津市人, 博士生, 主要从事浮游生物实验生态学研究. E-mail: yinxuwan@dlfu.edu.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: cjniu@bnu.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 30470309)

Received date: 2007-05-08; **Accepted date:** 2007-10-22

Biography: YIN Xu-Wang, Ph. D. candidate, mainly engaged in ecology and evolution of plankton. E-mail: yinxuwan@dlfu.edu.cn

age classes. The results also showed that compared to favorable pH levels (neutral pH), the negative correlations of *B. quadridentatus*, *B. urceolaris* and *B. patulus* were more pronounced under stressful pH conditions (acid or alkaline pH).

Key Words: rotifer; pH; reproductive costs; survival costs; residual reproductive costs; correlation analysis

生殖代价假说 (Reproductive cost hypothesis) 预测, 个体当前的生殖与未来的存活或生殖之间具有负相关性 (Trade-off), 个体当前生殖量的增加将会减少该个体未来的存活或 (和) 生殖^[1]。尽管有众多的学者期望通过理论模型和实验数据来验证生殖代价假说^[2,3], 但仍旧没有统一的结论^[4]。

对于生殖代价假说的验证, 实验工作大大落后于理论研究, 已有的实验工作也由于评价生殖代价的标准和方法的不同而无法进行比较^[5]。水生无脊椎动物由于容易培养、世代时间短和繁殖迅速等特点, 已广泛用于验证生殖代价假说的实验研究中^[3,6~13]。轮虫由于其经常性地营孤雌繁殖, 从而避免了有性生殖代价的产生, 是研究生殖代价假说极好的实验动物^[13]。关于轮虫在不同温度和食物种类及食物浓度下的生殖代价已有报道^[6,9,13], 而在不同 pH 条件下轮虫的生殖代价未见报道。pH 作为水生生态系统中重要的环境因子之一, 对水生群落的物种组成和丰富度有着重要的影响^[14]。详尽地研究 pH 对轮虫生殖代价的影响有助于更深入地了解生殖代价假说, 对于从物种水平上揭示生殖代价假说的普遍性有着重要的意义。本文研究了不同 pH 条件下 5 种臂尾轮虫的生殖代价 (Cost of reproduction)。

1 材料和方法

1.1 轮虫的采集和培养

实验所用 5 种臂尾轮虫: 萼花臂尾轮虫 (*Brachionus calyciflorus* Pallas)、方形臂尾轮虫 (*B. quadridentatus* Hermann)、壶状臂尾轮虫 (*B. urceolaris* Müller)、十指臂尾轮虫 (*B. patulus* Müller) 和角突臂尾轮虫 (*B. angularis* Gosse) 由北京后海一间歇性水池 (39° 57' N; 116° 21' E) 沉积物中的休眠卵孵化而得。

5 种臂尾轮虫的单克隆孤雌生殖种群培养于 Pourriot-Gilbert 轮虫培养液中^[15], 饵料选用培养于 SE 培养基^[16]中的蛋白核小球藻 (*Chlorella pyrenoidosa*), 密度为 4×10^6 cells/ml。轮虫的培养温度为 $(20 \pm 1) ^\circ\text{C}$, 光照强度为 $50 \mu\text{Ein}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 光周期为 14:10 (L:D)。每 2d 更换一次轮虫培养液, 并添加饵料小球藻, 正式实验开始前每种轮虫均在实验室内驯化培养 1 个月以上。

1.2 轮虫生命表数据的获得

实验前, 每种轮虫都在实验所需的 pH 下 (pH 分别为 5, 6, 7, 8, 9, 10) 预培养 24 h, 然后从预培养液中随机挑选 36 只龄长小于 8 h 的轮虫单个培养于细胞培养板中, 培养液的体积为 0.2 ml, pH 同预培养液, 其他实验环境同驯化培养条件。实验期间每天将轮虫转移至新的培养液中, 并记录下轮虫的存活数和产幼体数。实验中用 NaOH (0.1 mol/L) 和 HCl (0.1 mol/L) 来调节培养液的 pH, 方法同 Mitchell^[17]。为了减少小球藻培养液对实验的影响, 处于指数增长期的小球藻在 3000 r/min 离心 10 min 浓缩并计数后再加入到轮虫培养液中。实验待到轮虫全部死亡后停止。角突臂尾轮虫在 pH = 5 的条件下没有产出幼体, 实验个体在 4d 内全部死亡, 因此该部分数据从最后结果中剔除。

1.3 生殖代价的计算

为了评价轮虫在不同 pH 条件下的生殖代价, 从生命表参数中计算以下 3 种生殖代价: 存活代价 (Survival costs)、繁殖代价 (Reproductive costs) 和残余生殖代价 (Residual reproductive costs)。

1.3.1 存活代价和繁殖代价

生殖代价假说预测个体当前的生殖与未来的存活或生殖呈负相关关系, 因此参照 Sarma 等^[13]建议的方法, 计算 $m_x (m_0, m_1, m_2, \dots)$ 与 $l_{x+1} (l_1, l_2, l_3, \dots)$ 以及 $m_x (m_0, m_1, m_2, \dots)$ 与 $m_{x+1} (m_1, m_2, m_3, \dots)$ 的相关性, 将相关系数对日龄组作图, 以此来评价轮虫在不同 pH 下的存活代价和繁殖代价。当 m_x 与 l_{x+1} 和 m_{x+1} 的相关性为负值时, 就认为存在存活代价和繁殖代价。此外, 将相关系数对日龄组作图, 并进行回归分析, 以此

来评估存活代价和繁殖代价随日龄组的变化趋势。其中, x 为日龄, m_x 为各日龄下个体的生殖力, l_x 为各日龄下的个体存活率。

1.3.2 残余生殖代价

Williams^[18] 将生殖价 (Reproductive value, V_x) 分割为生殖力 (Reproductive effort, m_x) 和残余生殖价 (Residual reproductive value, V_x^*), 并预测 m_x 与 V_x^* 之间有负相关性。因此, 计算 m_x ($m_1, m_2, m_3, \dots$) 与 V_x^* ($V_1^*, V_2^*, V_3^*, \dots$) 的相关性, 以此来评价轮虫在不同 pH 下的残余生殖代价。当 m_x 与 V_x^* 的相关性为负值时, 就认为存在残余生殖代价。此外, 将相关系数对日龄组作图, 并进行回归分析, 以此来评估残余生殖代价随日龄组的变化趋势。

$$V_x \text{ 的计算公式参照 Stearns}^{[11]}: \quad V_x = \frac{e^{rx}}{l_x} \sum_{t=x}^{\infty} e^{-rt} l_t m_t$$

$$V_x^* \text{ 的计算公式参照 Snell \& King}^{[6]}: \quad V_x^* = \frac{e^{rx} l_{x+1}}{e^{r(x+1)} l_x} V_{x+1}$$

$$r \text{ 的计算公式参照 Krebs}^{[19]}: \quad r = \frac{\ln R_0}{T}$$

$$R_0 \text{ 和 } T \text{ 的计算公式同样参照 Krebs}^{[19]}: \quad R_0 = \sum_{x=0}^n l_x m_x, T = \frac{\sum_{x=0}^n l_x m_x x}{R_0}$$

用 SPSS 12.0 软件包进行相关分析, 用 Origin 7.5 软件包进行作图及回归分析。

2 结果

图 1~5 所示 5 种臂尾轮虫在不同 pH 下生殖力 (m_x) 与未来存活 (l_{x+1})、未来生殖 (m_{x+1}) 和残余生殖价 (V_x^*) 的相关系数及相关系数对日龄组的回归直线。5 种臂尾轮虫在实验设定的 pH 条件下, 其存活代价、繁殖代价和残余生殖代价的相关系数大部分为负值, 表现为负相关关系。5 种臂尾轮虫存活代价的相关系数在初始几个日龄组表现为正相关或负相关, 在随后的大部分日龄组中, 均表现为负相关, 直至整个生命周期。相对于存活代价, 5 种臂尾轮虫繁殖代价和残余生殖代价的相关系数的变化幅度较大, 但整体趋势仍旧是大部分呈现负相关。从总体上看, 在 29 组分析中 (5 个轮虫物种 $\times$ 6 个 pH 梯度 - 剔除 1 个), 存活代价有 15 组在 $0.5l_x$ ^[20] 之前出现正相关, 且出现正相关的日龄组 $x \leq 3$; 繁殖代价和残余生殖代价分别有 28 和 18 组在 $0.5l_x$ 之前出现正相关, 出现正相关的日龄组较为分散, 但几乎所有的组在 $0.5l_x$ 之后都表现出负相关关系。因此可以推断, 轮虫在不同 pH 条件下存在存活代价、繁殖代价和残余生殖代价, 且存活代价和残余生殖代价要较繁殖代价显著。

m_x 与 l_{x+1} 、 m_{x+1} 和 V_x^* 的相关分析及回归分析各得到 29 条回归直线, 其中 m_x 与 m_{x+1} 的回归分析 100% 回归关系显著, m_x 与 l_{x+1} 的回归分析有 97% 回归关系显著, m_x 与 V_x^* 的回归分析有 93% 回归关系显著 (图 1~图 5 和表 1)。因此可以推断, 轮虫在不同 pH 条件下存活代价、繁殖代价和残余生殖代价的负相关性随着日龄组的增加而逐步增加。在所有 pH 条件下, 十指臂尾轮虫的 m_x 和 l_{x+1} 以及 m_{x+1} 和 V_x^* 均有显著的回归关系 (表 1), 此外仅萼花臂尾轮虫的 m_x 与 l_{x+1} 和角突臂尾轮虫的 m_x 与 m_{x+1} 在所有 pH 条件下表现出显著的回归关系, 其余各种轮虫的 m_x 和 l_{x+1} 以及 m_{x+1} 和 V_x^* 回归关系的显著性因轮虫种类和 pH 条件的不同而异。

对于萼花臂尾轮虫和角突臂尾轮虫, m_x 与 l_{x+1} 以及 m_{x+1} 和 V_x^* 的负相关关系在适宜的 pH 条件 (中性) 和胁迫的 pH 条件 (酸性和碱性) 下没有明显的差异, 均表现为不显著或少数的显著性相关关系 (图 1 和图 5); 而对于方形臂尾轮虫、壶状臂尾轮虫和十指臂尾轮虫, 这种差异较为明显。方形臂尾轮虫在 pH = 10 的条件下负相关关系显著的日龄组占总日龄组的比例为 75% (m_x 与 l_{x+1})、33% (m_x 与 m_{x+1}) 和 46% (m_x 与 V_x^*), 高于中性 pH 条件下的比例 (图 2), pH = 7 时为 17% (m_x 与 l_{x+1})、8% (m_x 与 m_{x+1}) 和 10% (m_x 与 V_x^*), pH = 8 时为 8% (m_x 与 l_{x+1})、0% (m_x 与 m_{x+1}) 和 9% (m_x 与 V_x^*); 壶状臂尾轮虫在 pH = 5 的条件下负相关关系显

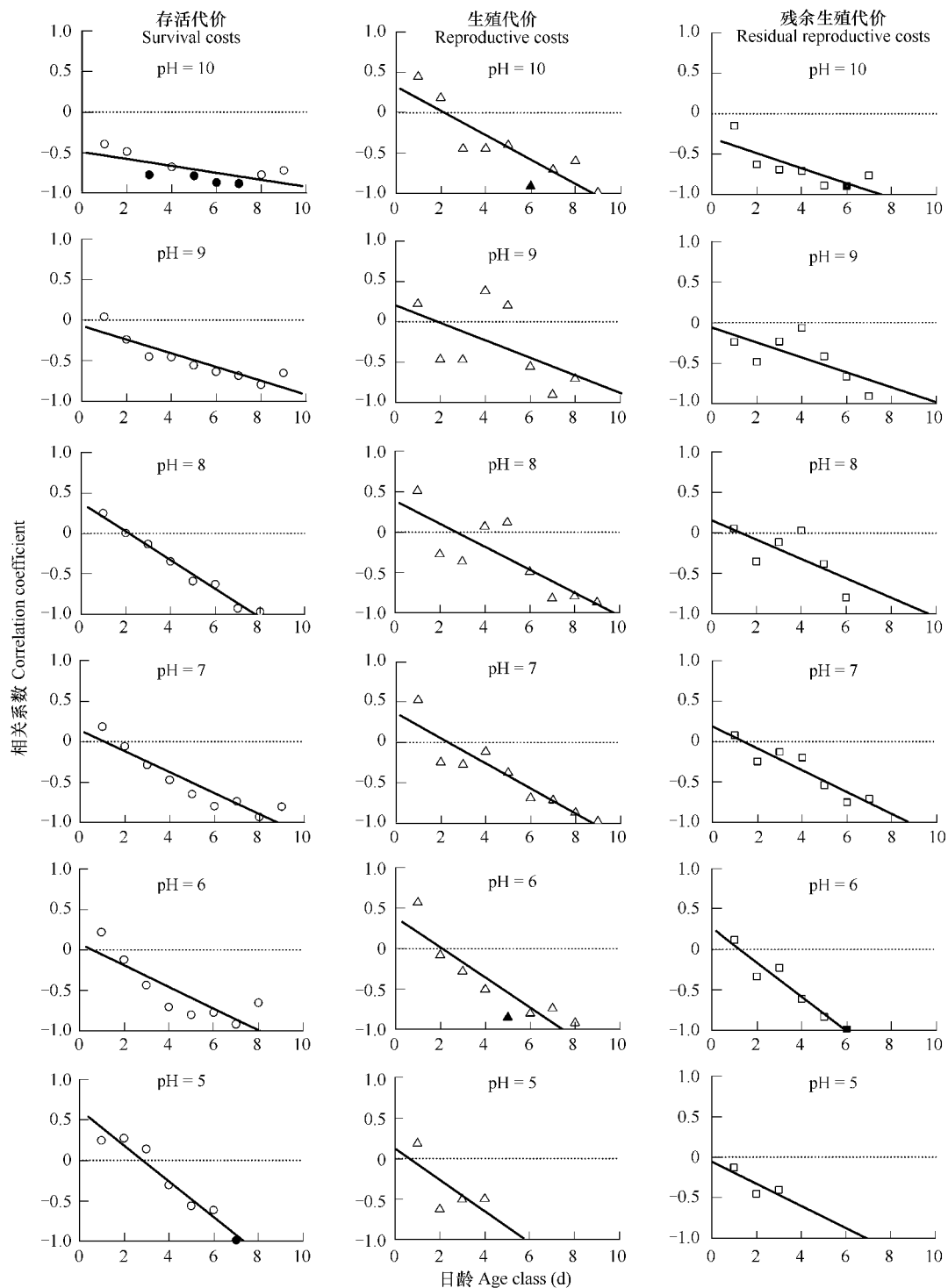


图 1 不同 pH 条件下各日龄组蓼花臂尾轮虫当前生殖与未来存活(○)、当前生殖与未来生殖(△)和当前生殖与残余生殖价(□)

Fig. 1 Correlations between present reproduction vs. future survival (○), future reproduction (△) and residual reproductive value (□) of *B. calyciflorus* under different pH conditions

空白符号表示相关关系不显著($p > 0.05$); 涂黑符号表示相关关系显著($p < 0.05$) Open symbol = non-significant correlation ($p > 0.05$); Closed symbol = significant correlation ($p < 0.05$)

著的日龄组占总日龄组的比例为 50% (m_x 与 l_{x+1})、38% (m_x 与 m_{x+1}) 和 29% (m_x 与 V_x^*), 高于在中性 pH 下的比例(pH = 7 和 8 时, 该比例均为 0%) (图 3); 十指臂尾轮虫在酸性(pH = 5 和 6)和碱性(pH = 9 和 10)

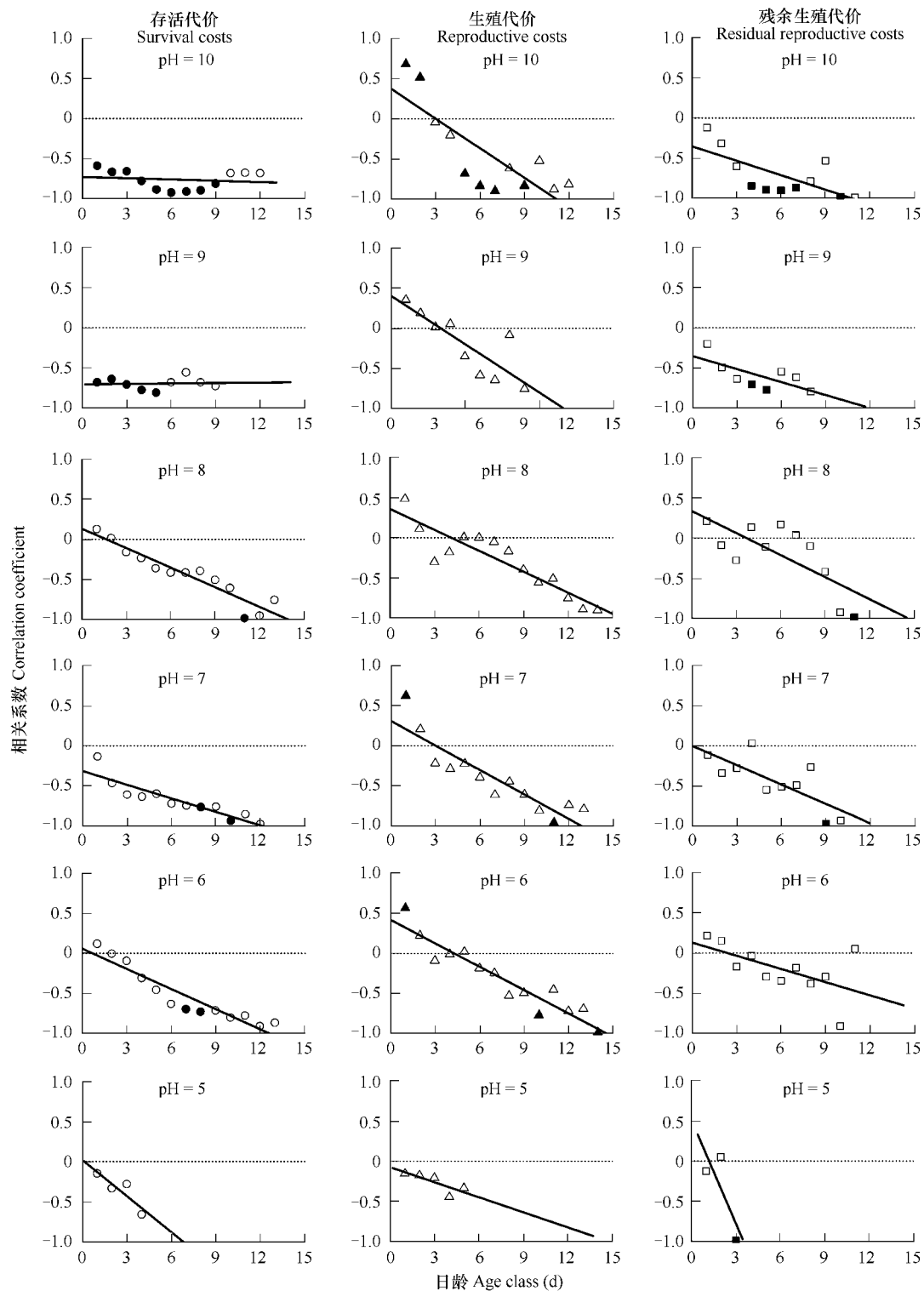


图2 不同 pH 条件下各日龄组方形臂尾轮虫当前生殖与未来存活(○)、当前生殖与未来生殖(△)和当前生殖与残余生殖价(□)

Fig. 2 Correlations between present reproduction vs. future survival (○), future reproduction (△) and residual reproductive value (□) of *B. quadridentatus* under different pH conditions

空白符号表示相关关系不显著($p > 0.05$); 涂黑符号表示相关关系显著($p < 0.05$) Open symbol = non-significant correlation ($p > 0.05$), Closed symbol = significant correlation ($p < 0.05$)

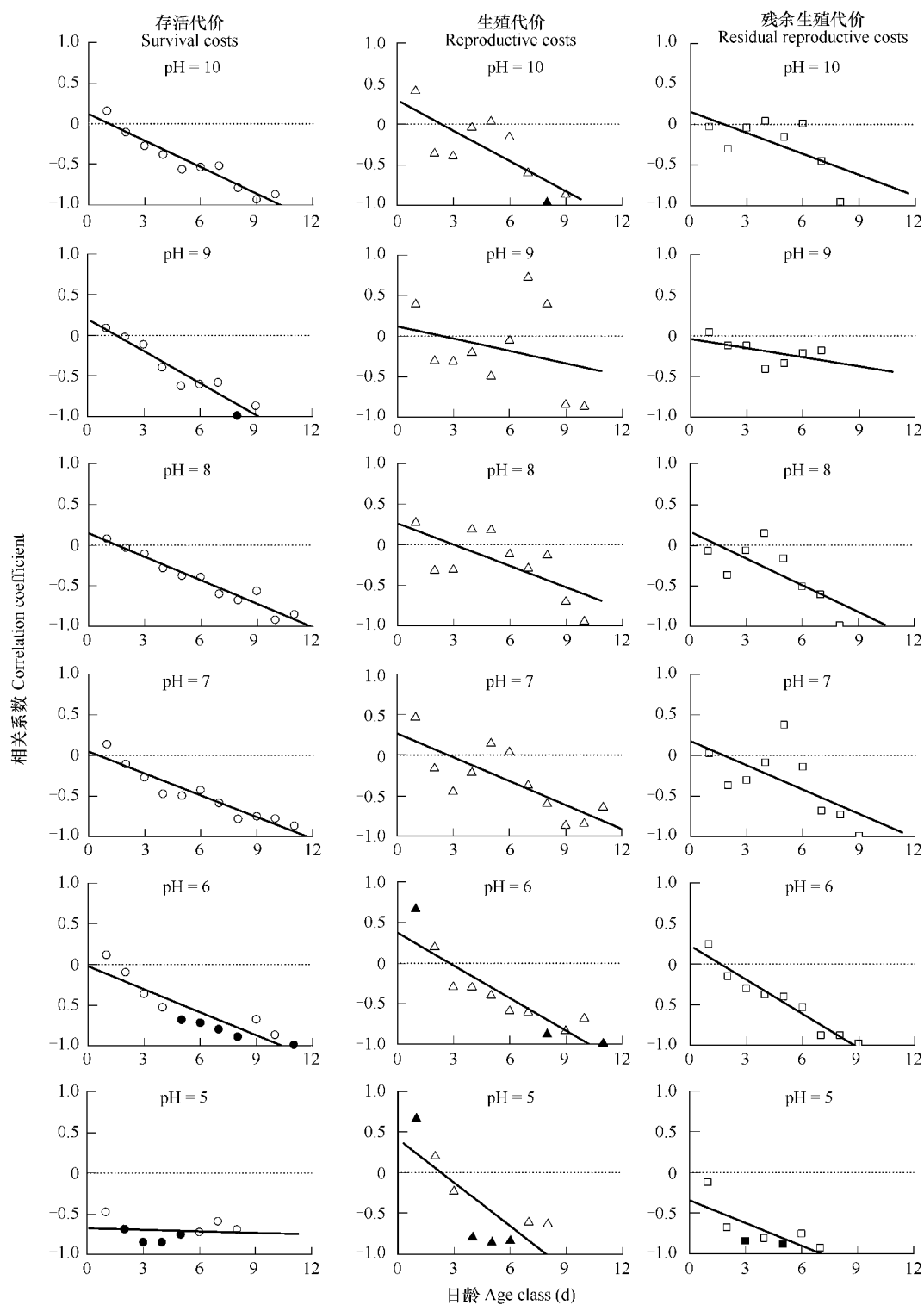


图3 不同 pH 条件下各日龄组壶状臂尾轮虫当前生殖与未来存活(○)、当前生殖与未来生殖(△)和当前生殖与残余生殖价(□)

Fig. 3 Correlations between present reproduction vs. future survival (○), future reproduction (△) and residual reproductive value (□) of *B. urceolaris* under different pH conditions

空白符号表示相关关系不显著 ($p > 0.05$); 涂黑符号表示相关关系显著 ($p < 0.05$) Open symbol = non-significant correlation ($p > 0.05$), Closed symbol = significant correlation ($p < 0.05$)

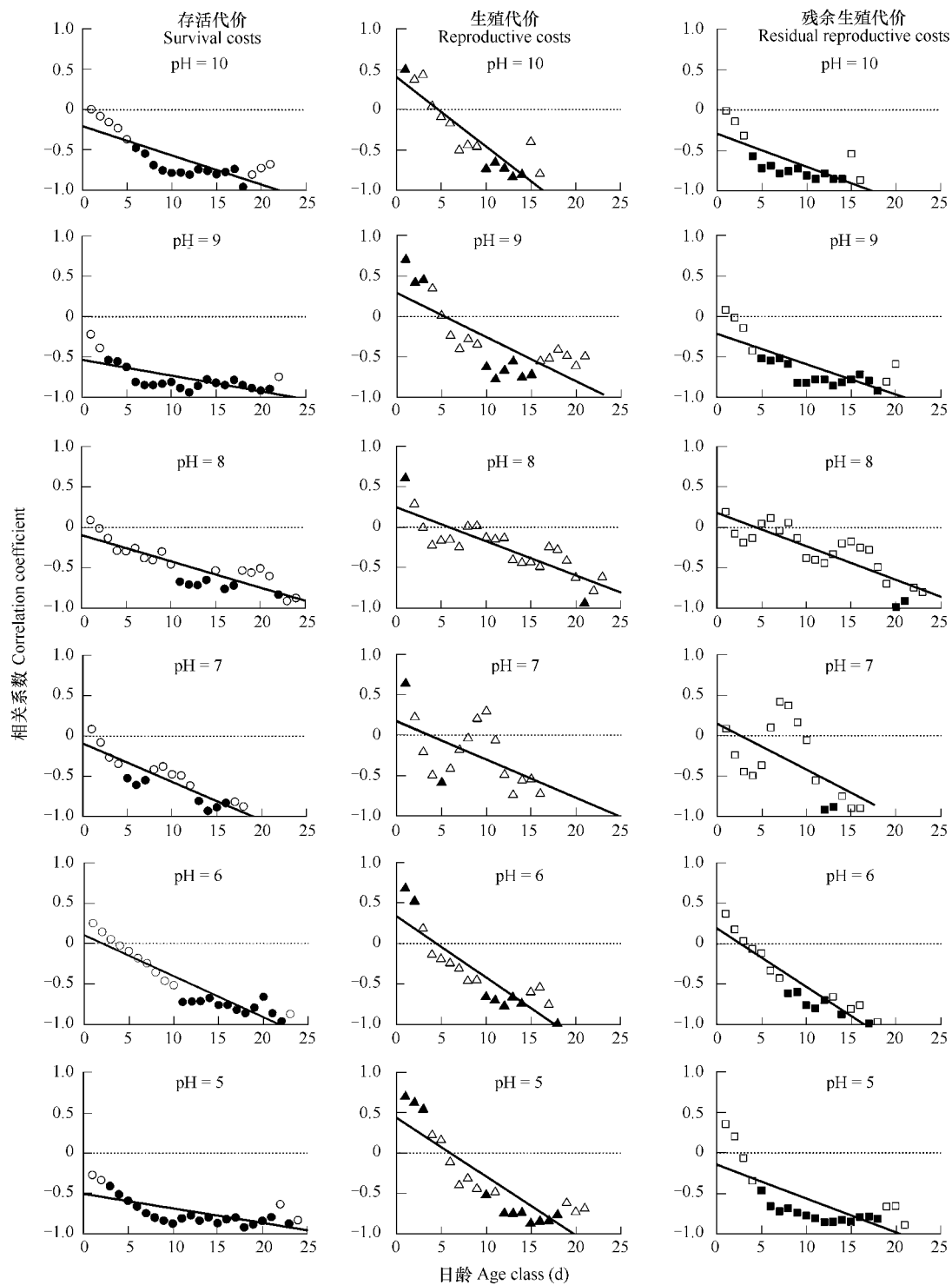


图 4 不同 pH 条件下各日龄组十指臂尾轮虫当前生殖与未来存活(○)、当前生殖与未来生殖(△)和当前生殖与残余生殖价(□)

Fig. 4 Correlations between present reproduction vs. future survival (○), future reproduction (△) and residual reproductive value (□) of *B. patulus* under different pH conditions

空白符号表示相关关系不显著($p > 0.05$); 涂黑符号表示相关关系显著($p < 0.05$) Open symbol = non-significant correlation ($p > 0.05$), Closed symbol = significant correlation ($p < 0.05$)

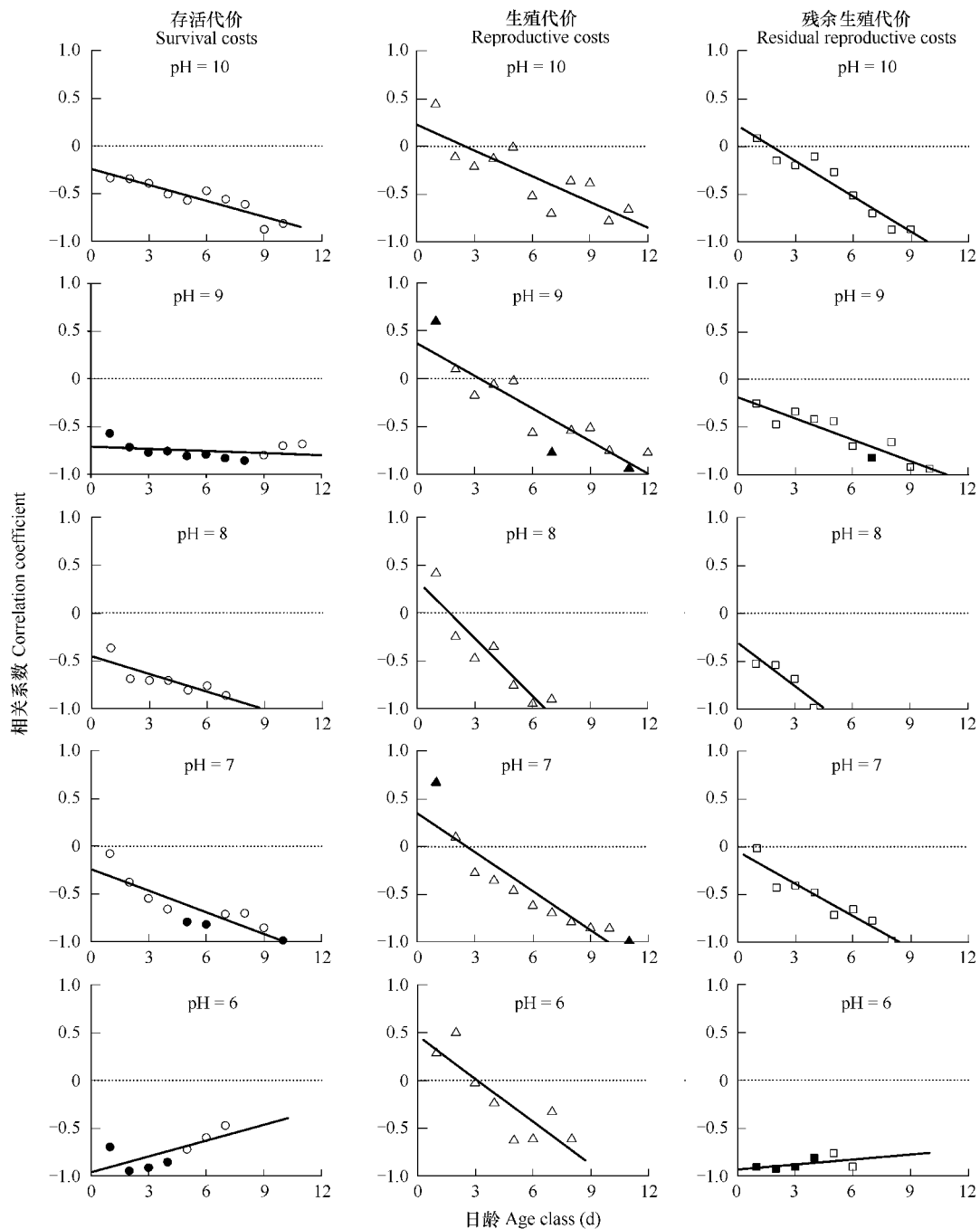


图5 不同 pH 条件下各日龄组角突臂尾轮虫当前生殖与未来存活(○)、当前生殖与未来生殖(△)和当前生殖与残余生殖价(□)

Fig. 5 Correlations between present reproduction vs. future survival (○), future reproduction (△) and residual reproductive value (□) of *B. angularis* under different pH conditions

空白符号表示相关关系不显著 ($p > 0.05$); 涂黑符号表示相关关系显著 ($p < 0.05$) Open symbol = non-significant correlation ($p > 0.05$), Closed symbol = significant correlation ($p < 0.05$)

的条件下,负相关关系显著的日龄组占总日龄组的比例也要明显多于中性 pH 条件下(pH = 7 和 8)(图 4)。

3 讨论

生殖代价假说作为生活史进化理论中一个比较核心的假说一直以来都备受学者的关注,Snell & King^[6]最先用轮虫作为实验材料来验证生殖代价假说,他们的结果支持生殖代价假说;然而,在随后几年的研究中,Bell^[9,10]却对生殖代价假说的可靠性提出质疑,他同样用轮虫作为实验材料,却否定了生殖代价假说。此后,

表 1 不同 pH 条件下轮虫的相关系数对日龄组的回归参数

Table 1 Correlation parameters of five *Brachionus* under different pH conditions

pH 条件 pH conditions	回归方程 Equation	回归系数 <i>R</i>	样本量 <i>N</i>
萼花臂尾轮虫 <i>B. calyciflorus</i>			
存活代价 Survival costs			
pH = 10	$Y = -0.5 - 0.04 X$	-0.704 *	9
pH = 9	$Y = -0.1 - 0.1 X$	-0.902 ***	9
pH = 8	$Y = 0.38 - 0.18 X$	-0.992 ***	8
pH = 7	$Y = 0.14 - 0.13 X$	-0.936 ***	9
pH = 6	$Y = 0.08 - 0.13 X$	-0.838 **	8
pH = 5	$Y = 0.63 - 0.22 X$	-0.97 ***	7
繁殖代价 Reproductive costs			
pH = 10	$Y = 0.33 - 0.15 X$	-0.875 **	9
pH = 9	$Y = 0.21 - 0.11 X$	-0.55ns	8
pH = 8	$Y = 0.39 - 0.14 X$	-0.813 **	9
pH = 7	$Y = 0.36 - 0.16 X$	-0.92 ***	9
pH = 6	$Y = 0.39 - 0.19 X$	-0.9 **	9
pH = 5	$Y = 0.12 - 0.2 X$	-0.676ns	4
残余生殖代价 Residual reproductive costs			
pH = 10	$Y = -0.3 - 0.1 X$	-0.79 *	7
pH = 9	$Y = -0.1 - 0.1 X$	-0.687ns	7
pH = 8	$Y = 0.16 - 0.12 X$	-0.698ns	6
pH = 7	$Y = 0.18 - 0.14 X$	-0.929 **	7
pH = 6	$Y = 0.26 - 0.21 X$	-0.965 **	6
pH = 5	$Y = 0.04 - 0.04 X$	-0.788ns	3
方形臂尾轮虫 <i>B. quadridentatus</i>			
存活代价 Survival costs			
pH = 10	$Y = -0.48 - 0.02 X$	-0.233ns	12
pH = 9	$Y = -0.71 - 0.002 X$	0.067ns	9
pH = 8	$Y = 0.14 - 0.08 X$	-0.946 ***	13
pH = 7	$Y = -0.32 - 0.06 X$	-0.903 ***	12
pH = 6	$Y = 0.06 - 0.08 X$	-0.941 ***	13
pH = 5	$Y = 0.02 - 0.15 X$	-0.88ns	4
繁殖代价 Reproductive costs			
pH = 10	$Y = -0.5 - 0.04 X$	-0.769 *	9
pH = 9	$Y = 0.13 - 0.05 X$	-0.291ns	10
pH = 8	$Y = 0.27 - 0.09 X$	-0.682 *	10
pH = 7	$Y = 0.27 - 0.1 X$	-0.773 **	11
pH = 6	$Y = 0.38 - 0.13 X$	-0.903 ***	11
pH = 5	$Y = 0.42 - 0.18 X$	-0.784 *	8
残余生殖代价 Residual reproductive costs			
pH = 10	$Y = -0.35 - 0.06 X$	-0.702 *	11
pH = 9	$Y = -0.35 - 0.06 X$	-0.702ns	8
pH = 8	$Y = 0.33 - 0.1 X$	-0.736 **	11
pH = 7	$Y = -0.1 X$	-0.753 *	10
pH = 6	$Y = 0.13 - 0.06 X$	-0.584ns	11
pH = 5	$Y = 0.5 - 0.43 X$	-0.774ns	3
壶状臂尾轮虫 <i>B. urceolaris</i>			
存活代价 Survival costs			

续表

pH 条件 pH conditions	回归方程 Equation	回归系数 R	样本量 N
pH = 10	$Y = 0.12 - 0.11 X$	-0.96 ***	10
pH = 9	$Y = 0.2 - 0.13 X$	-0.957 ***	9
pH = 8	$Y = 0.15 - 0.1 X$	-0.975 ***	11
pH = 7	$Y = 0.05 - 0.1 X$	-0.948 ***	11
pH = 6	$Y = -0.02 - 0.1 X$	-0.905 ***	11
pH = 5	$Y = -0.68 - 0.01 X$	-0.135ns	8
繁殖代价 Reproductive costs			
pH = 10	$Y = 0.29 - 0.02 X$	-0.769 *	9
pH = 9	$Y = 0.13 - 0.05 X$	-0.291ns	10
pH = 8	$Y = 0.27 - 0.09 X$	-0.682 *	10
pH = 7	$Y = 0.27 - 0.1 X$	-0.773 **	11
pH = 6	$Y = 0.38 - 0.14 X$	-0.905 ***	11
pH = 5	$Y = 0.42 - 0.18 X$	-0.784 *	8
残余生殖代价 Residual reproductive costs			
pH = 10	$Y = 0.16 - 0.1 X$	-0.63ns	8
pH = 9	$Y = -0.04 - 0.04 X$	-0.548ns	7
pH = 8	$Y = 0.17 - 0.11 X$	-0.737ns	8
pH = 7	$Y = 0.18 - 0.1 X$	-0.64ns	9
pH = 6	$Y = 0.23 - 0.14 X$	-0.968 ***	9
pH = 5	$Y = -0.34 - 0.1 X$	-0.73ns	7
十指臂尾轮虫 <i>B. patulus</i>			
存活代价 (Survival costs)			
pH = 10	$Y = -0.2 - 0.04 X$	-0.818 ***	21
pH = 9	$Y = -0.53 - 0.02 X$	-0.69 ***	22
pH = 8	$Y = -0.1 - 0.03 X$	-0.866 ***	24
pH = 7	$Y = -0.1 - 0.05 X$	-0.893 ***	18
pH = 6	$Y = 0.1 - 0.05 X$	-0.93 ***	23
pH = 5	$Y = -0.5 - 0.02 X$	-0.71 ***	24
繁殖代价 Reproductive costs			
pH = 10	$Y = 0.4 - 0.09 X$	-0.892 ***	16
pH = 9	$Y = 0.3 - 0.06 X$	-0.773 ***	21
pH = 8	$Y = 0.25 - 0.04 X$	-0.846 ***	23
pH = 7	$Y = 0.17 - 0.05 X$	-0.553 *	16
pH = 6	$Y = 0.34 - 0.08 X$	-0.887 ***	18
pH = 5	$Y = 0.44 - 0.07 X$	-0.878 ***	21
残余生殖代价 Residual reproductive costs			
pH = 10	$Y = -0.3 - 0.04 X$	-0.736 **	16
pH = 9	$Y = 0.2 - 0.04 X$	-0.779 ***	20
pH = 8	$Y = 0.18 - 0.04 X$	-0.851 ***	23
pH = 7	$Y = 0.15 - 0.16 X$	-0.579 *	16
pH = 6	$Y = 0.2 - 0.07 X$	-0.937 ***	18
pH = 5	$Y = -0.15 - 0.04 X$	-0.733 ***	21
角突臂尾轮虫 <i>B. angularis</i>			
存活代价 (Survival costs)			
pH = 10	$Y = -0.24 - 0.06 X$	-0.922 ***	10
pH = 9	$Y = -0.71 - 0.01 X$	-0.30ns	11

续表

pH 条件 pH conditions	回归方程 Equation	回归系数 R	样本量 N
pH = 8	$Y = -0.45 - 0.06 X$	-0.84 *	7
pH = 7	$Y = -0.24 - 0.08 X$	-0.87 **	10
pH = 6	$Y = -1 + 0.06 X$	0.696ns	7
繁殖代价 (Reproductive costs)			
pH = 10	$Y = 0.23 - 0.19 X$	-0.829 **	11
pH = 9	$Y = 0.37 - 0.11 X$	-0.897 ***	12
pH = 8	$Y = 0.34 - 0.2 X$	-0.919 **	7
pH = 7	$Y = 0.35 - 0.14 X$	-0.918 ***	11
pH = 6	$Y = 0.47 - 0.15 X$	-0.853 **	8
残余生殖代价 Residual reproductive costs			
pH = 10	$Y = 0.22 - 0.12 X$	-0.96 ***	9
pH = 9	$Y = -0.2 - 0.1 X$	-0.923 ***	10
pH = 8	$Y = -0.3 - 0.15 X$	-0.924ns	4
pH = 7	$Y = -0.05 - 0.11 X$	-0.944 ***	8
pH = 6	$Y = -0.93 + 0.02 X$	0.495ns	6

ns = non-significant, * = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$, *** = $p < 0.001$

Bell & Koufopanou^[2] 预测,在适宜的环境条件下个体的生殖代价很有可能不能被检测出,生殖代价只有在胁迫的环境中才能被表现出。本研究的结果与生殖代价假说预测的趋势吻合,从而支持了生殖代价假说,此外我们还发现某些种类的轮虫,如十指臂尾轮虫,其在胁迫环境中(酸性或碱性 pH)的生殖代价要比在适宜环境中(中性 pH)的代价更显著,这也在某种程度上支持了 Bell 等人对生殖代价假说的预测。然而, Roff^[21] 指出在胁迫的环境中,生物体的繁殖有可能被大大抑制,从而导致无法检测出生殖代价,这可能就是本研究中某些种类的轮虫(萼花臂尾轮虫和角突臂尾轮虫),其在适宜的和胁迫的 pH 条件下生殖代价没有差异的原因。近几年,同样用轮虫作为实验材料支持生殖代价假说的研究还有 Sarma 等^[13],他们发现在不同的食物浓度和食物种类条件下同样可以检测出轮虫的生殖代价。

水域生态系统中,除温度、pH、食物种类和食物浓度以外^[6,13],种群的年龄结构^[7]、捕食压力^[11]、离子浓度^[12]和个体的繁殖与否及繁殖量^[8]都会影响个体的生殖代价。尽管评价生殖代价的方法还尚未统一^[22,23],但 Reznick 等^[3]指出已经有越来越多的实验数据支持生殖代价假说。本研究没有使用 Bell^[9,10]建议的方法来计算轮虫的生殖代价,原因是 Reznick 等^[24]对 Bell 的研究中用以计算生殖代价的方法给予了强烈的批评。根据生殖代价假说的预测,Sarma 等^[13]分析了生殖力与未来存活及生殖力与未来生殖的相关性,较为直接地反映出个体的存活代价和繁殖代价,避免了先前研究中分析方法的不足^[5]。在 Sarma 等^[13]的基础上,本研究提出了另一种评价生殖代价的方法,即根据 Williams^[18]的建议,计算残余生殖代价(生殖力与残余生殖价的相关性)。结果表明,这种评价方法同 Sarma 等^[13]所建议的评价存活代价和繁殖代价的方法有着同样的评价效果,可以被用于评价个体生殖代价的研究中。这些评价方法的应用使得在本研究中得以检测到轮虫的生殖代价,而且在 Bell^[9]认为无法检测出生殖代价的十指臂尾轮虫(Bell 研究中称为十指平甲轮虫)也在本研究中检测到了生殖代价。

今后关于生殖代价假说研究的首要任务是要统一评价生殖代价的方法,在此基础上依据生殖代价假说的预测,全面考察生物个体的存活代价、繁殖代价和残余生殖代价,这样才能更真实准确地评价个体的生殖代价,确定生殖代价假说的理论意义。

References:

- [1] Stearns S C. The evolution of life histories. Oxford University Press, New York, 1992. 26—28.
- [2] Bell G, Koufopanou V. The cost of reproduction. Oxford Surv. Ecol. Biol., 1986, 3: 83—131.

- [3] Reznick D N, Nunney L, Tessier A. Big houses, big cars, superfleas and the costs of reproduction. *Trends Eco. Evol.*, 2000, 15: 421—425.
- [4] Jönsson K I, Tuomi J. Costs of reproduction in a historical perspective. *Trends Eco. Evol.*, 1994, 9: 304—307.
- [5] Reznick D N. Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. *Oikos*, 1985, 44: 257—267.
- [6] Snell T W, King C E. Lifespan and fecundity patterns in rotifers: the cost of reproduction. *Evolution*, 1977, 31: 882—890.
- [7] Bell G. Measuring the cost of reproduction III. The correlation structure of the early life history of *Daphnia pulex*. *Oecologia*, 1983, 60: 378—383.
- [8] Feifarek B P, Wyngaard G A, Allan J D. The cost of reproduction in a freshwater copepod. *Oecologia*, 1983, 56: 166—168.
- [9] Bell G. Measuring the cost of reproduction I. The correlation structure of the life table of a plankton rotifer. *Evolution*, 1984, 38: 300—313.
- [10] Bell G. Measuring the cost of reproduction II. The correlation structure of the life tables of five freshwater invertebrates. *Evolution*, 1984, 38: 314—326.
- [11] Koufopanou V, Bell G. Measuring the cost of reproduction IV. Predation experiments with *Daphnia pulex*. *Oecologia*, 1984, 64: 81—86.
- [12] Chandini T. Reproductive value and the cost of reproduction in *Daphnia carinata* and *Echinisca triserialis* (Crustacea: Cladocera) exposed to food and cadmium stress. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, 1991, 47: 76—83.
- [13] Sarma S S S, Nandini S, Gulati R D. Cost of reproduction in selected species of zooplankton (rotifers and cladocerans). *Hydrobiologia*, 2002, 481: 89—99.
- [14] Wetzel R G. *Limnology: Lake and River Ecosystems*. 3rd Edition. Academic Press, New York, 2001. 187—204.
- [15] Gilbert J J. Mictic female production in the rotifer *Brachionus calyciflorus*. *J. Exp. Zool.*, 1963, 153: 113—123.
- [16] FACHB Collection. Institute of hydrobiology, Chinese academy of sciences. <http://algae.ihb.ac.cn/search/data/SE%20medium.htm#SEmedium.htm>. 2005.
- [17] Mitchell S A. The effect of pH on *Brachionus calyciflorus* Pallas (Rotifera). *Hydrobiologia*, 1992, 245: 87—93.
- [18] Williams G C. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *Am. Nat.*, 1966, 100: 687—690.
- [19] Krebs C J. *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*, 4th Edition. New York: Harper & Row, 1994. 168—181.
- [20] King C E. The evolution of lifespan. In: Ding H, Hegmann J P, eds. *Evolution and Genetics of Life Histories*. New York: Springer Verlag, 1982. 121—138.
- [21] Roff D A. *The Evolution of Life Histories. Theory and Analysis*. New York: Chapman & Hall, 1992. 145—178.
- [22] Partridge L. Measuring reproductive costs. *Trends Eco. Evol.*, 1992, 7: 99—100.
- [23] Reznick D N. Measuring the costs of reproduction. *Trends Eco. Evol.*, 1992, 7: 42—45.
- [24] Reznick D N, Perry E, Travis J. Measuring the cost of reproduction: A comment on papers by Bell. *Evolution*, 1986, 40: 1338—1344.