

DOI: 10.5846/stxb201907131479

邢康南, 牛翠娟. 休眠卵孵化对策与食物浓度对萼花臂尾轮虫 (*Brachionus calyciflorus*) 两品系干雌体种群增长的影响. 生态学报, 2020, 40(21): 7978-7986.

Xing K N, Niu C J. Effect of hatching strategy and food concentration on the stem female's population growth in two strains of the rotifer *Brachionus calyciflorus*. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(21): 7978-7986.

休眠卵孵化对策与食物浓度对萼花臂尾轮虫 (*Brachionus calyciflorus*) 两品系干雌体种群增长的影响

邢康南, 牛翠娟*

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

摘要: 周期性孤雌繁殖的轮虫靠休眠卵度过不良环境, 等环境适宜时休眠卵孵化出干雌体, 再次通过孤雌繁殖建立种群。通常休眠卵要经历一段休眠期再孵化, 但也有些休眠卵生成后很快孵化, 称为早孵化现象。有关休眠卵不同孵化对策如何影响其干雌体克隆种群的增长, 目前尚不清楚。分别观测了萼花臂尾轮虫 (*Brachionus calyciflorus*) 的两个品系 H1 (窄温度生态位) 和 D1 (宽温度生态位) 的休眠卵在不同孵化对策和不同食物浓度下所生产的干雌体克隆群的种群增长差异。孵化对策包括早孵化 (early hatching, EH) 和晚孵化 (late hatching, LH); 食物浓度包括高食物浓度 (high food concentration, HF: 2×10^6 个细胞/mL) 和低食物浓度 (low food concentration, LF: 5×10^5 个细胞/mL), 每个品系下各设置 4 个实验组 (LH-HF、LH-LF、EH-HF、EH-LF), 每组 10 个重复。结果发现, 对 D1 品系来说: 孵化对策和食物浓度对最大种群数量具有显著的综合影响 ($P=0.002$), 但两因素间不存在交互作用 ($P=0.911$); 早孵化的干雌体种群在最大种群数量上显著高于晚孵化的干雌体种群 ($P=0.001$)。对 H1 品系: 孵化对策和食物浓度对最大种群数量综合影响显著 ($P<0.001$), 且两个因素之间存在交互作用 ($P<0.001$); 高食物浓度下, EH 干雌体克隆群的最大种群数量显著低于 LH 干雌体克隆群 ($P<0.001$)。高食物浓度下干雌体克隆群开始有性生殖的密度阈值, D1 品系 EH 组显著高于 LH 组 ($P=0.041$); 而 H1 品系 EH 组却显著低于 LH 组 ($P=0.022$)。最高种群密度下, H1 品系的有性生殖率在两种孵化对策之间存在显著差异 ($P=0.044$), EH 种群的有性生殖率低于 LH 种群, 而 D 品系却未见有性生殖率在不同孵化对策间存在明显差异。本研究结果显示休眠卵的孵化对策会影响其后代干雌体种群的增长特性, 其影响的结果可能与种群的生境适应相关。

关键词: 孵化对策; 萼花臂尾轮虫; 种群增长; 有性生殖率; 食物浓度

Effect of hatching strategy and food concentration on the stem female's population growth in two strains of the rotifer *Brachionus calyciflorus*

XING Kangnan, NIU Cuijuan*

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

Abstract: Rotifers with cyclical parthenogenesis produce resting eggs to cope with adverse environments. It is generally assumed that resting eggs remain in dormancy until the environment is suitable, and then the hatched stem females establish new populations through parthenogenetic reproduction. However, it has been noticed that some resting eggs hatch soon after being produced, known as early hatching phenomenon. It remains unclear if different hatching strategies may affect growth of the stem female's clone populations. This study investigated the effect of hatching strategy and food concentration on growth

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31470445)

收稿日期: 2019-07-13; 网络出版日期: 2020-09-01

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

of the stem female's clone populations generated from strain D1 (strain with wide temperature niche) and H1 (strain with narrow temperature niche), of the rotifer *Brachionus calyciflorus*. We set two hatching strategies (early hatching (EH) vs. late hatching (LH)) and two food concentrations (high food concentration (HF, 2×10^6 cells/mL) vs. low food concentration (LF, 5×10^5 cells/mL)) in the treatment, generated four experimental groups (LH-HF, LH-LF, EH-HF, and EH-LF) for each strain. Each experimental group included ten replicates. Two way ANOVA results showed that in D1 strain, hatching strategy and food concentration had significant impacts on the maximum population size ($P=0.002$), but there was no interaction between the two factors ($P=0.911$). The maximum population number of EH group was significantly higher than that of LH group ($P=0.001$). In H1 strain, the above two factors also showed significant influence on the maximum population number ($P<0.001$), but there existed interaction between the two factors ($P<0.001$). In HF groups that food concentration was not the limiting factor, the maximum population number of group EH was significantly lower than that of LH ($P<0.001$), which differed with D1. Under high food concentration, the population density threshold for triggering sexual reproduction in D1 EH group was significantly higher than that in LH group ($P=0.041$). In H1, however, it was on the contrary ($P=0.022$). In H1, the sexual reproduction rate under peak population density of EH group was significantly lower than that of LH group ($P=0.044$), while no such difference was observed in D1. In brief, hatching strategy of resting eggs affected growth of the stem female clone population in different ways, which may due to adaptation to their natural habitats.

Key Words: hatching strategy; *Brachionus calyciflorus*; population growth; sexual reproduction ratio; food concentration.

单巢纲轮虫生活史为典型的世代交替,休眠卵的形成是其生活史中非常重要的一部分,轮虫依靠休眠卵来适应不良环境的变化,对延续种群、保留基因有重要意义。因此,与休眠相联系的有性生殖也被看作是对不良环境的适应^[1-3]。一个基因要被保留下来,必须在种群中传递下去,而环境中的不利因素对这一过程有阻碍作用。由于休眠期的存在,带有基因变异的休眠卵的形成和这些具有基因变异后代的出生在时间上分隔开来,分隔时间或长或短。轮虫休眠卵库就像“种子贮存库”一样,当环境恢复到适宜轮虫生存时,它们可以在短时间内孵化出来并依靠孤雌生殖迅速繁衍扩大种群,有利于种群避开不利的生态因子,使该物种的基因在栖息地中保留下来,而不至于灭绝。此外,休眠卵耐干旱的特性是轮虫在全球范围内广泛分布的原因,因为高耐旱能力有助于休眠卵的散布,例如借助风力或鸟类、昆虫等动物的衔食而散布到更广泛的范围以致全球范围内,这样可使轮虫从不适宜生存的环境中解放出来,尽快在适宜生存的环境孵化、增殖^[4-5]。

对单巢纲轮虫休眠卵的早期研究主要集中于休眠卵形成、孵化过程及其影响因素等方面,随着研究的逐渐深入,休眠卵的孵化时间引起了研究者的关注^[6-8]。有性生殖产生的休眠卵会沉入自然水体底泥中的休眠卵库进行休眠,休眠时长在轮虫种间和种内均有差异^[8]。以往通常认为,休眠卵会休眠至下一个生长季,乃至数年之后才萌发,相对于轮虫仅能持续数天至几周的寿命而言,休眠时间较长^[6,9-11]。然而,一些实验室研究发现部分休眠卵在产生后的几天之内便开始孵化,称为早孵化现象(early hatching)^[11-15]。虽然目前少有确凿证据显示野外环境下也存在休眠卵的早孵化现象,但是 Gilbert^[16]预测这个现象在自然环境中可能十分普遍,并且具有重要意义。原因有两点,一是为使种群获得尽可能大的短期适合度,即使已经开始进行有性生殖,种群也应当保持优良的孤雌生殖,而休眠卵的早孵化恰好对此有利;二是在生长季开始了一段时日之后,种群的基因多样性在自然选择作用下减小,此时休眠卵的早孵化能为种群带来新的遗传变异,其中有可能包含更适应此时环境的基因型^[16]。此外,有研究者提出轮虫休眠卵的孵化时间是一个具有“两头下注对策”的生活史特征^[10,17],即轮虫的单克隆种群能通过产生具有不同孵化对策的休眠卵来分摊风险,有研究表明孵化对策多样性与该克隆群所处环境的不可预测性呈出明显的正相关^[18-20]。

目前,关于休眠卵孵化对策的研究主要集中于对孵化对策的影响因素上^[7-8,10],尚不清楚不同轮虫或同种轮虫的不同品系在孵化对策上是否存在偏好;孵化对策又如何影响其干雌体后代克隆群的增长与繁殖^[11],对

于这些问题的定量研究有助于了解早孵化现象对轮虫种群适合度的影响。

本研究拟采用萼花臂尾轮虫 (*Brachionus calyciflorus*) 的两个品系 H1、D1 为实验动物模型,通过比较观测两种孵化对策下的干雌体单克隆种群的增长及有性生殖率(混交率)的差异,来探究孵化对策对后代种群增长的影响。H1、D1 两品系均采集自北京西海(116°38'87.28"E, 39°94'94.31"N),但是在自然水体中的生长时间不同:H1 的生长季为 8—9 月,是窄温度生态位品系;而 D1 的生长季为 5—10 月,是宽温度生态位品系^[21]。两品系来源地 4—11 月部分环境指标数据见表 1。本研究可为深入了解轮虫“休眠”的功能作用及其生活史的适应性进化提供基础数据,并可为水产养殖中重要饵料生物轮虫的培养提供一定的理论参考。

表 1 北京西海 4—11 月水体部分环境因子观测数值

Table 1 Observed environmental data in Xihai during April to November

月份 Month	温度 Temperature/°C	pH	叶绿素 a Chlorophyll a/(mg/m ³)	生物量 Biomass/(×10 ⁻⁶ μg)	水深 Depth/cm
4	11.80±0.05	7.63±0.07	6.56±2.20	693.49±64.69	107.33±20.43
5	19.71±0.08	7.72±0.03	4.56±0.35	354.25±38.65	131.33±21.07
6	24.56±0.01	7.55±0.01	6.98±0.50	347.45±22.22	112.67±23.31
7	25.42±0.09	7.44±0.01	8.42±0.45	151.08±14.37	120.33±21.85
8	28.01±0.03	7.84±0.01	1.67±0.16	190.29±17.42	114.00±22.61
9	26.44±0.04	8.25±0.02	1.12±0.07	145.27±14.98	129.33±21.63
10	18.53±0.07	7.89±0.09	0.84±0.09	139.58±23.41	127.83±23.91
11	9.69±0.10	7.03±0.02	1.53±0.70	193.64±17.41	124.67±17.13

本表引自李雯娟^[21]; 10—11 月数据收集于 2012 年,4—9 月数据收集于 2013 年

1 材料与方法

1.1 两种孵化对策的休眠卵和食物的制备

本研究的两个萼花臂尾轮虫品系均为本实验室自野外采集,在实验室内保种培养的样本。两种孵化对策的休眠卵制备方法为:将从克隆群中收集的休眠卵直接孵化,数天之内萌发的可认定为早孵化休眠卵;将收集的休眠卵置于 4℃ 下避光保存 40 d 后再放到相同孵化条件下萌发,模拟经历了较长休眠期的晚孵化休眠卵。

轮虫的食物为蛋白核小球藻 (*Chlorella pyrenoidesa*) (购自中国科学院水生生物研究所淡水藻种库),经无菌接种后,扩大培养于 SE 培养液(根据中国科学院水生生物研究所淡水藻种库的配方进行配置)中,恒温光照培养(25℃,3000 lx,L:D=24:0)。选取指数增长期的藻液,在 4℃,7000 r/min 离心 6 min,收集的浓缩藻液,使用分光光度计测定其原始浓度,4℃ 储存备用。

1.2 实验处理过程

取各品系的休眠卵,两种孵化对策组各约 80 枚,分别置于盛有 30 mL COMBO 培养液的烧杯中孵化,孵化及后续的种群培养条件均为培养温度 20℃、光照强度 3000 lx、光周期 L:D=16:8。挑选健康的、出生 2h 以内的幼体于 6 孔板中进行单克隆培养,每孔培养体积为 5 mL,培养起始密度为 0.2 ind/mL。每个品系各设置 4 个实验组:晚孵化-高食物浓度(LH-HF(2×10⁶ 个细胞/mL)),晚孵化-低食物浓度(LH-LF(5×10⁵ 个细胞/mL)),早孵化-高食物浓度(EH-HF),早孵化-低食物浓度(EH-LF),每个实验组 10 个重复。每 12h 换一次培养液并观察一次,统计每个孔中非混交雌体(amictic female,AF)数量、混交雌体(mictic female,MF)数量和个体总数(N),计算混交率 MR “MR=MF/N”。统计时,带有非混交卵的成熟个体计入非混交雌体数量,带有雄卵或休眠卵的成熟个体计入混交雌体数量,所有个体均计入总数。

1.3 数据分析

对各实验组种群增长曲线进行 Logistic 方程拟合,得出方程中参数的估计值。拟合使用的公式为: $N = K / (1 + e^{-at})$,其中 N 为种群数量观测值,待定参数 K 为环境容纳量, r 为内禀增长率, a 为积分常数。对混交率、

内禀增长率数据进行反正弦转换。用 S-W 正态分布检验和 Levene 方差齐性检验检测数据的正态分布和方差齐性,若符合,则对各品系的内禀增长率、最大种群数量、开始进行有性生殖时的种群密度和混交率进行双因素方差分析,进一步用 LSD 进行两两比较;若数据经一定转换后仍不满足进行方差分析的要求,则对数据进行非参数检验。实验统计结果以平均值 $\pm$ 标准误 (Mean $\pm$ SE) 表示,差异显著性水平设定为 0.05,全部统计分析采用 SPSS 20.0 软件,并采用 Origin 9.0 作图。

2 结果

2.1 不同处理组种群数量随时间的变化

2.1.1 种群数量增长曲线

两品系不同处理组的种群增长曲线如图 1 所示。

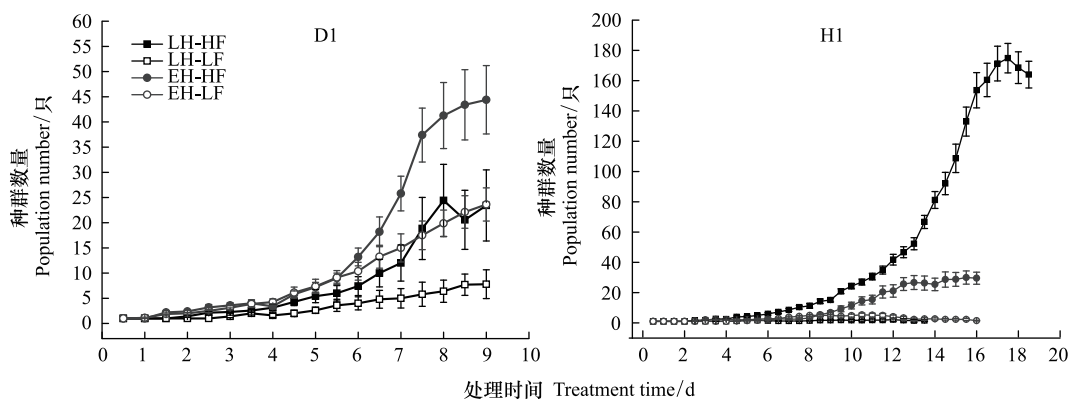


图 1 不同实验处理组的种群数量增长曲线(数据表示为:Mean $\pm$ SE)

Fig.1 Population growth curve of different experimental groups(Data are shown as Mean $\pm$ SE)

D1:宽温度生态位品系;H1:窄温度生态位品系;LH-HF:晚孵化-高食物浓度;LH-LF:晚孵化-低食物浓度;EH-HF:早孵化-高食物浓度;EH-LF:早孵化-低食物浓度

2.1.2 Logistic 方程拟合

对各实验组种群增长曲线进行了 Logistic 方程拟合,获得 K 、 r 的估计值和拟合优度 R^2 ,如表 2 所示。除 H1 品系的低食物浓度下两实验组拟合优度较低外,其余各组均获得较好地拟合效果。

表 2 Logistic 方程拟合结果

Table 2 Results of Logistic population growth equation stimulation

品系 Strain	处理 Treatment	样本量 Sample size	环境容纳量 Environmental capacity $K \pm SE$	内禀增长率 Intrinsic growth rate $r \pm SE$	拟合优度 R-squared $R^2 \pm SE$
D1	LH-HF	7	26.000 $\pm$ 7.537	0.305 $\pm$ 0.031	0.946 $\pm$ 0.011
	LH-LF	5	9.600 $\pm$ 2.502	0.193 $\pm$ 0.055	0.966 $\pm$ 0.012
	EH-HF	5	46.400 $\pm$ 7.033	0.384 $\pm$ 0.012	0.978 $\pm$ 0.010
	EH-LF	8	28.375 $\pm$ 3.235	0.279 $\pm$ 0.016	0.972 $\pm$ 0.009
H1	LH-HF	10	201.500 $\pm$ 10.647	0.273 $\pm$ 0.017	0.967 $\pm$ 0.009
	LH-LF	7	4.714 $\pm$ 0.892	0.028 $\pm$ 0.008	0.764 $\pm$ 0.043
	EH-HF	9	38.333 $\pm$ 5.270	0.175 $\pm$ 0.014	0.964 $\pm$ 0.008
	EH-LF	6	8.500 $\pm$ 1.057	0.051 $\pm$ 0.011	0.526 $\pm$ 0.031

D1:宽温度生态位品系 Strain with wide temperature niche;H1:窄温度生态位品系 Strain with narrow temperature niche; LH-HF:晚孵化-高食物浓度 Late hatching-high food concentration; LH-LF:晚孵化-低食物浓度 Late hatching-low food concentration; EH-HF:早孵化-高食物浓度 Early hatching-high food concentration; EH-LF:早孵化-低食物浓度 Early hatching-low food concentration

2.1.3 内禀增长率

对各组内禀增长率数据进行了反正弦转换后, D1 仍不符合进行参数检验的要求, 因此进行了曼-惠特尼 U 检验, 发现孵化对策对 D1 品系的种群内禀增长率没有显著影响, 食物浓度对种群内禀增长率有显著影响, 高食物浓度更有利于种群增长, 如图 2; 对 H1 各组数据进行双因素方差分析, 发现孵化对策和食物浓度两因素对 H1 品系的内禀增长率的综合影响是显著的 ($P < 0.001$), 并且两因素之间存在交互作用 ($P < 0.001$), 孵化对策对 H1 品系的内禀增长率影响不显著 ($P = 0.235$), 食物浓度对 H1 品系的内禀增长率影响显著 ($P < 0.001$), 进一步将四组数据在单因素下用 LSD 进行两两比较, 统计结果如图 2。

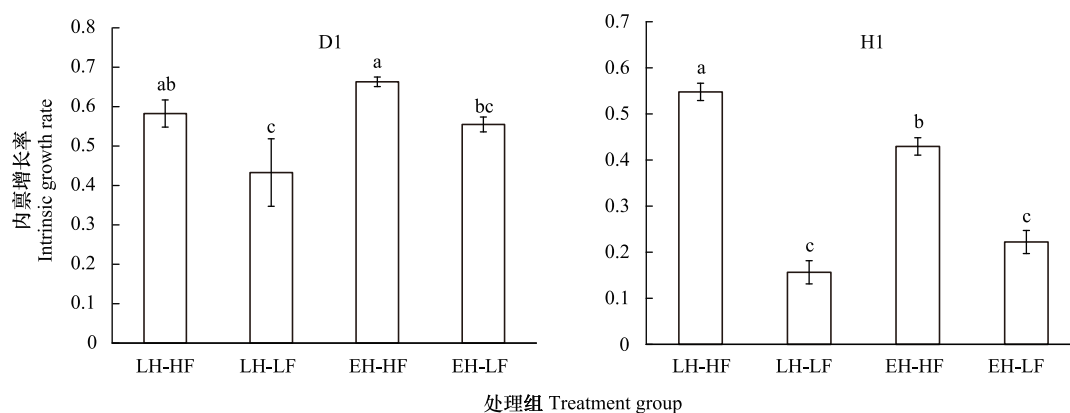


图 2 各处理组内禀增长率的比较 (数据表示为: Mean ± SE)

Fig.2 The intrinsic growth rate of each treatment (Data are shown as Mean ± SE)

无相同上标字母表示具有统计学显著差异 $P < 0.05$

2.1.4 最大种群数量

为使数据满足方差齐性, 符合进行双因素方差分析的要求, 对最大种群数量数据进行了平方根转换。

如表 3 所示, 孵化对策和食物浓度两因素对 D1 品系的最大种群数量具有显著的综合影响 ($P = 0.002$), 而两者之间不存在交互作用 ($P = 0.911$), 两个因素单独对最大种群数量起作用。其中, 孵化对策对 D1 品系的最大种群数量影响显著 ($P = 0.001$), 食物浓度对 D1 品系的最大种群数量也有显著影响 ($P = 0.004$, 图 3)。

表 3 孵化对策与食物浓度对品系 D1 最大种群数量影响的双因素方差分析结果

Table 3 Two-way ANOVA result of the effects of hatching strategy and food concentration on maximum population size in D1

源 Source	平方和 Sum of square	df	均方 Mean square	F	Sig.
校正模型 Corrected model	40.447	3	13.482	6.941	0.002
截距 Intercept	507.944	1	507.944	261.511	0.000
孵化对策 Hatching strategy	27.322	1	27.322	14.067	0.001
食物浓度 Food concentration	20.986	1	20.986	10.805	0.004
孵化对策×食物浓度 Interaction	0.025	1	0.025	0.013	0.911
误差 Error	40.789	21	1.942		
总计 Total	614.000	25			
校正的总计 Corrected total	81.236	24			

孵化对策和食物浓度两因素对品系 H1 的最大种群数量具有显著的综合影响 ($P < 0.001$, 表 4), 且两者之间存在交互作用 ($P < 0.001$)。孵化对策对 H1 品系的最大种群数量影响显著 ($P < 0.001$), 食物浓度对 H1 品系的最大种群数量影响也显著 ($P < 0.001$, 图 3)。

表 4 孵化对策与食物浓度对品系 H1 最大种群数量影响的双因素方差分析结果

Table 4 Two-way ANOVA result of the effects of hatching strategy and food concentration on maximum population size in H1

源 Source	平方和 Sum of square	df	均方 Mean square	F	Sig.
校正模型 Corrected model	754.158	3	251.386	225.864	0.000
截距 Intercept	935.700	1	935.700	840.705	0.000
孵化对策 Hatching strategy	91.986	1	91.986	82.647	0.000
食物浓度 Food concentration	428.558	1	428.558	385.050	0.000
孵化对策×食物浓度 Interaction	148.452	1	148.452	133.381	0.000
误差 Error	31.164	28	1.113		
总计 Total	2066.000	32			
校正的总计 Corrected total	785.322	31			

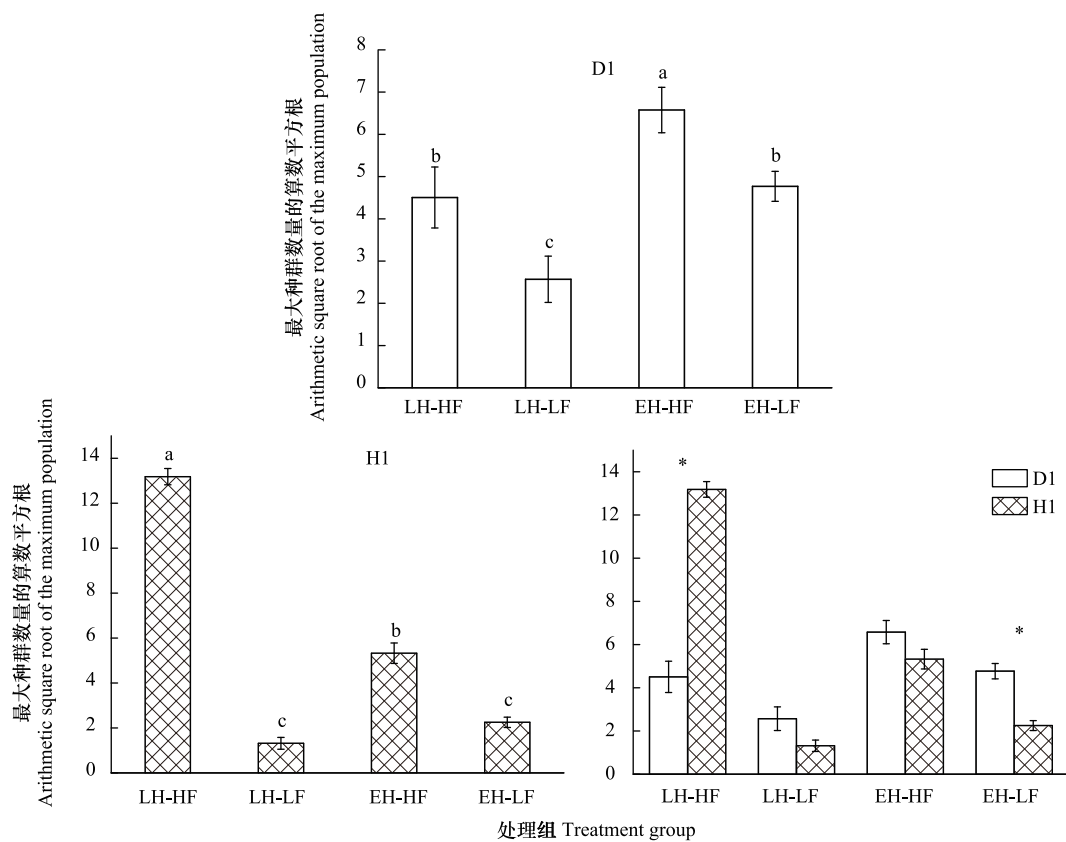


图 3 各处理组最大种群数量的比较(数据表示为:Mean±SE)

Fig.3 The maximum population size of each treatment (Data are shown as Mean±SE)

无相同上标字母表示具有统计学显著差异 $P < 0.05$

2.2 有性生殖

2.2.1 种群混交率随时间变化曲线

两品系不同处理组的混交率曲线如图 4 所示,D1 品系和 H1 品系各实验组的种群混交率均随着培养时间延长而提高。D1 品系中各组的最大种群混交率差异不明显,且同一实验组内不同克隆群之间的变异较大;H1 品系中,LH-HF 组的最大混交率明显最高,LH-LF 和 EH-HF 两组次之,EH-LF 最低。

2.2.2 各实验组种群开始进行有性生殖时的种群密度

对各组数据进行算数平方根转换后,“低食物浓度”各组数据仍不符合进行双因素方差分析的要求,因此

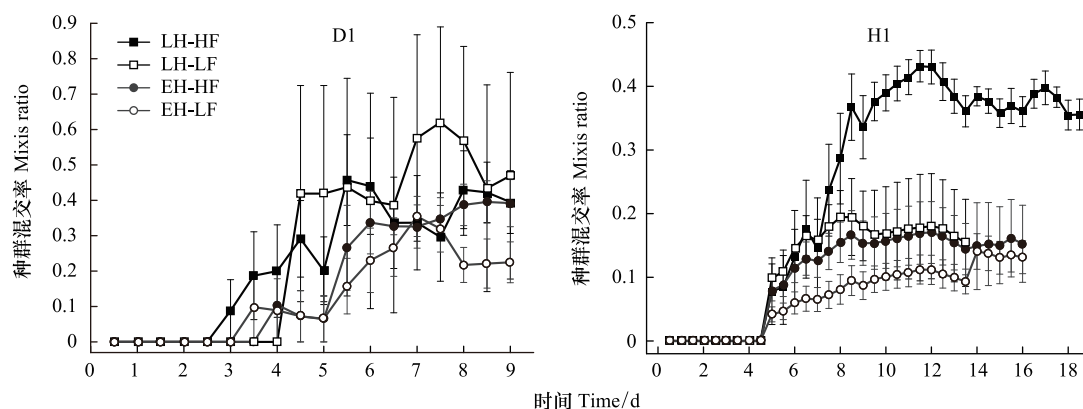


图4 各处理组混交率随时间的变化曲线(数据表示为:Mean±SE)

Fig.4 Mixture ratio curve of each treatment (Data are shown as Mean±SE)

仅探究了高食物浓度下“孵化对策”这一因素对种群开始进行有性生殖时的密度有何影响。对 D1 数据进行了单因素方差分析($P=0.041$),对 H1 数据进行了曼-惠特尼 U 检验($P=0.022$),结果如图 5 所示。

2.2.3 各实验组种群在最高种群密度下的混交率

对各组混交率数据进行算术平方根转换后,“低食物浓度”数据仍不符合进行双因素方差分析的要求,因此仍然仅探究高食物浓度下“孵化对策”这一因素对种群在最高种群密度下的混交率有何影响。对 D1、H1 数据进行了单因素方差分析,“孵化对策”对 D1 种群在最高种群密度下的混交率影响不显著($P=0.855$),对 H1 种群在最高种群密度下的混交率有显著影响($P=0.044$,图 6)。

3 讨论

本研究主要观测了萼花臂尾轮虫(*B. calyciflorus*)的两个品系 H1、D1 在不同休眠卵孵化对策和不同食物浓度下干雌体形成的单克隆种群增长的差异。本研究发现,休眠卵孵化对策确实对其干雌体克隆种群的增长产生了影响,但具体影响的结果与各品系在自然环境中的生长季的时间有关。同一品系中,内禀增长率和最大

种群数量的分析结果表明孵化对策会对种群最终能占领的环境资源多少产生影响,早孵化更有利于生长季时间较长的 D1 品系的种群增长,晚孵化更有利于生长季时间较短的 H1 品系的种群增长。

在长期自然选择压力下,不同环境、不同品系的轮虫在与休眠相关的性状(如休眠期存活率、休眠时长和孵化率等)上会呈现出不同的特点^[22-23]。休眠期的长短可能受诸多因素的影响^[17-18,22],不同孵化对策所占的比例与萌发后种群增长的表现也会相应受到影响。有研究表明,在底泥环境安全的前提下,水体环境不适宜种群生长的时间越长,休眠卵的休眠期也越长^[17]。也就是说,环境适宜的生长季越短,种群越倾向于选择较长的休眠期,较晚孵化的休眠卵形成的种群能够获得更高的种群适合度,本研究的结果支持这一发现。

本研究使用的 D1 和 H1 为不同温度生态位的萼花臂尾轮虫品系,一年之中适宜宽温度生态位的品系(D1)生长的时间较长,该品系中早孵化的休眠卵在萌发时很可能仍处于环境适宜的生长季内,因此后代种群

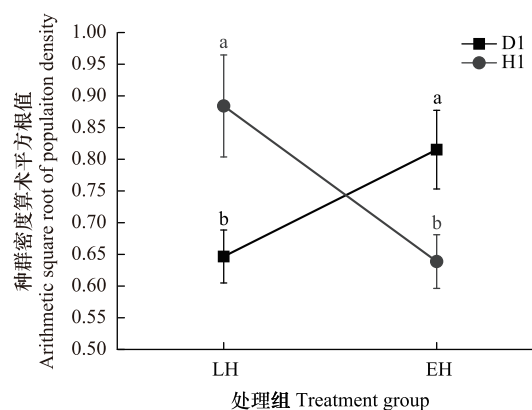


图5 不同处理组种群开始进行有性生殖时的种群密度比较(数据表示为:Mean±SE)

Fig.5 Comparison of the population density at the beginning of sexual reproduction in different treatment groups (Data are shown as Mean±SE)

无相同上标字母表示具有统计学显著差异 $P<0.05$

能够以低混交率快速扩增,在适宜生境下参与竞争。而水体中窄温度生态位品系(H1)生长的时间较短,若过早萌发则可能面临着生长季的结束,采取晚孵化对策才是一个相对保险的选择。另外,影响H1品系的种群数量的两个因素(孵化对策和食物浓度)之间存在交互作用,以及Logistic方程拟合的结果(表2)都说明,H1品系对食物浓度的要求较高,当食物缺乏时,食物会超越孵化对策成为影响种群增长的主要因素。H1品系的生长季在夏末秋初,早孵化的个体可能面临已存在的高种群密度个体对食物的竞争和秋季食物生产将随光照和温度下降而降低的双重压力,因而晚孵化更有利。

在一个生长季中,产生足够多的休眠卵可在一定程度上保证种群的长期适合度^[24],但进行有性生殖对种群在当下生长季的短期适合度又有明显代价^[25,26],种群需要在二者之间进行权衡^[27]。种群开始进行有性生殖时的种群密度可以反映出在增长早期对密度信号响

应的灵敏性,再结合种群密度较高(达到环境容纳量)时的有性生殖率,可以反映出种群在不同时期通过有性生殖产生休眠卵的倾向性。本研究中,在种群增长的早期,D1品系早孵化的种群比晚孵化的更能经受较高的种群密度,先以较低的有性生殖率迅速扩大种群(图5),优先保证种群在当下生长季的短期适合度,而不急于产生休眠卵保种,这可能与D1品系生长季较长有关。H1品系恰恰与D1相反,早孵化的种群比晚孵化的种群更倾向于尽早产生休眠卵(图5)以应对外界可能面临的环境胁迫,优先保证种群的长期适合度,对种群增长造成的代价由增长后期相对较低(图6,相对于晚孵化休眠卵后代种群)的混交率来弥补。

总体上,本研究有助于我们了解休眠卵在孵化时间上的两头下注对策与种群自身特性、种群的原始生境之间存在的联系,很可能是轮虫种群对生境时间变异的适应性表现,也使我们能够进一步了解休眠的功能作用,并可以为水产养殖中合理利用和培养饵料生物提供参考。即便是在同一轮虫品系中,甚至是同一克隆群中,也存在着休眠卵孵化对策的差异^[15,19],但原因以及不同孵化对策如何影响后代种群动态还需要更多的定量研究。

参考文献(References):

- [1] Hairston Jr N G. Zooplankton egg banks as biotic reservoirs in changing environments. *Limnology and Oceanography*, 1996, 41(5): 1087-1092.
- [2] Brendonck L, De Meester L. Egg banks in freshwater zooplankton: evolutionary and ecological archives in the sediment. *Hydrobiologia*, 2003, 491(1/3): 65-84.
- [3] Brendonck L, Pincheel T, Ortelles R. Dormancy and dispersal as mediators of zooplankton population and community dynamics along a hydrological disturbance gradient in inland temporary pools. *Hydrobiologia*, 2017, 796: 201-222.
- [4] King C E. The genetic structure of zooplankton populations//Kerfoot W C, ed. *Evolution and Ecology of Zooplankton Communities*. Hanover: University Press New England, 1980: 315-328.
- [5] 王家楫. 中国淡水轮虫志. 北京: 科学出版社, 1961: 1-50.
- [6] Pourriot R, Snell T W. Resting eggs in rotifers. *Hydrobiologia*, 1983, 104(1): 213-224.
- [7] 金送笛, 李永函, 孙玉芳. 几种轮虫需精卵休眠时间的初步研究. *中国水产科学*, 1996, 3(4): 66-73.
- [8] 席贻龙, 黄祥飞. 轮虫休眠卵形成和萌发的生态机理研究进展. *水生生物学报*, 1999, 23(1): 73-82.
- [9] Gilbert J J. Dormancy in rotifers. *Transactions of the American Microscopical Society*, 1974, 93(4): 490-513.
- [10] Schröder T. Diapause in monogonont rotifers//Herzig A, Gulati R D, Jersabek C D, May L, eds. *Rotifera X*. Dordrecht: Springer, 2005: 291-306.
- [11] Stelzer C P. Extremely short diapause in rotifers and its fitness consequences. *Hydrobiologia*, 2017, 796(1): 255-264.

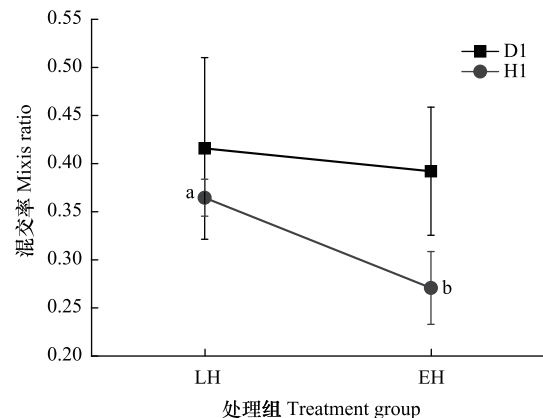


图6 不同处理种群在最高种群密度下的混交率(数据表示为: Mean±SE)

Fig.6 Mixis ratio at peak population density of different experimental groups(Data are shown as Mean±SE)

无相同上标字母表示具有统计学显著差异 $P < 0.05$

- [12] Gilbert J J. Spine development in *Brachionus quadridentatus* from an Australian billabong: genetic variation and induction by Asplanchna. *Hydrobiologia*, 2001, 446(1): 19-28.
- [13] Gilbert J J, Diéguez M C. Low crowding threshold for induction of sexual reproduction and diapause in a patagonian rotifer. *Freshwater Biology*, 2010, 55(8): 1705-1718.
- [14] Scheuerl T, Stelzer C P. Patterns and dynamics of rapid local adaptation and sex in varying habitat types in rotifers. *Ecology and Evolution*, 2013, 3(12): 4253-4264.
- [15] Martínez-Ruiz C, García-Roger E M. Being first increases the probability of long diapause in rotifer resting eggs. *Hydrobiologia*, 2015, 745(1): 111-121.
- [16] Gilbert J J. Resting-egg hatching and early population development in rotifers: a review and a hypothesis for differences between shallow and deep waters. *Hydrobiologia*, 2017, 796: 235-243.
- [17] García-Roger E M, Carmona M J, Serra M. A simple model relating habitat features to a diapause egg bank. *Limnology and Oceanography*, 2006, 51(3): 1542-1547.
- [18] García-Roger E M, Serra M, Carmona M J. Bet-hedging in diapausing egg hatching of temporary rotifer populations-a review of models and new insights. *International Review of Hydrobiology*, 2014, 99(1/2): 96-106.
- [19] García-Roger E M, Carmona M J, Serra M. Modes, mechanisms and evidence of bet hedging in rotifer diapause traits. *Hydrobiologia*, 2017, 796: 223-233.
- [20] Franch-Gras L, Tarazona E, García-Roger E M, Carmona M J, Serra M. Rotifer adaptation to the unpredictability of the growing season. *Hydrobiologia*, 2019, 844: 257-273.
- [21] 李雯娟. 北京西海蓼花臂尾轮虫(*Brachionus calyciflorus*)种群遗传结构的季节变化及其影响因素探讨[D]. 北京: 北京师范大学, 2014.
- [22] García-Roger E M, Ortells R. Trade-offs in rotifer diapausing egg traits: survival, hatching, and lipid content. *Hydrobiologia*, 2018, 805: 339-350.
- [23] De Stasio B T. Diapause in calanoid Copepods: Within-clutch hatching patterns. *Journal of Limnology*, 2004, 63(S1): 26-31.
- [24] King S. Optimal rates of bisexual reproduction in cyclical parthenogens with density-dependent growth. *Journal of Evolutionary Biology*, 1999, 12(2): 263-271.
- [25] Snell T W. Sex, population dynamics and resting egg production in rotifers. *Hydrobiologia*, 1987, 144(2): 105-111.
- [26] Serra M, Carmona M J. Mixis strategies and resting egg production of rotifers living in temporally-varying habitats. *Hydrobiologia*, 1993, 255: 117-126.
- [27] 孙栋, 牛翠娟. 单巢类轮虫有性生殖的研究进展与展望. *湖泊科学*, 2013, 25(2): 171-187.