

# 镜湖萼花臂尾轮虫种群内不同基因型克隆的生活史特征\*

江东海 席贻龙\*\* 刘胜国

(安徽师范大学生命科学学院,安徽省高校生物环境与生态安全省级重点实验室,重要生物资源的保护和利用研究安徽省重点实验室,安徽芜湖 241000)

**摘要** 应用生命表统计学等方法,比较了15、20、25和30℃4个温度下镜湖萼花臂尾轮虫种群内13个不同基因型克隆的生命表统计学参数和后代混交雌体百分率等生活史特征。结果表明:轮虫的世代时间、平均寿命、出生时的生命期望值、内禀增长率、净生殖率和后代混交雌体百分率对升高温度的反应均因克隆的不同而存在差异;温度、克隆及两者间的交互作用对其也都具有极显著影响。表明水环境在温度等方面所具有的时间异质性可能是镜湖萼花臂尾轮虫种群丰富的遗传变异得以维持的原因之一;自然选择出现在共存的克隆中,但其强度较低或作用时间较短是克隆共存的重要原因,遗传漂变可能在种群的基因型频率变化中起重要作用。不同基因型轮虫克隆的存在对其种群在水环境中的持续存在具有重要意义。

**关键词** 萼花臂尾轮虫 克隆 基因型 生活史特征

文章编号 1001-9332(2007)12-2883-06 中图分类号 Q959.181 文献标识码 A

**Life history characteristics of different genotype clones of *Brachionus calyciflorus* (Rotifera) population in Jinghu Lake.** JIANG Dong-hai, XI Yi-long, LIU Sheng-guo ( *Provincial Laboratories of Biotic Environment and Ecological Safety & Conservation and Utilization for Important Biological Resource in Anhui, College of Life Science, Anhui Normal University, Wuhu 241000, Anhui, China* ). -*Chin. J. Appl. Ecol.* 2007, 18(12): 2883-2888.

**Abstract:** By means of life table demographic approach, the life-table demographic parameters and the percentage of mictic females in the offspring of thirteen genetically different *Brachionus calyciflorus* clones were studied at 15 °C, 20 °C, 25 °C and 30 °C. The results showed that the responses of the generation time, average lifespan, life expectancy at hatching, intrinsic rate of population increase, net reproductive rate, and percentage of mictic females in the offspring of *B. calyciflorus* to increasing temperature differed with rotifer clones. Temperature, clone, and their interaction influenced the life-table demographic parameters and the percentage of mictic females in the offspring of *B. calyciflorus* significantly. The temporal heterogeneity of water temperature could be one of the reasons for the high genetic diversity in *B. calyciflorus* population in Jinghu Lake. Natural selection occurred in coexisting clones, and its function might be too weak or too time-limited to make the clonal exclusion occur. Genetic drift might play an important role in genotype frequency variation. The coexistence of different genotype clones of *B. calyciflorus* population is of significance for the existence of the population in water environment.

**Key words:** *Brachionus calyciflorus*; clone; genotypes; life history characteristics.

\* 国家自然科学基金项目(30270221)、安徽省优秀青年基金项目(04043050)、安徽省教育厅自然科学基金重点项目(2004SYS003)和“重要生物资源的保护和利用研究”安徽省重点实验室基金资助项目。

\*\* 通讯作者。E-mail: ylx1965@yahoo.com.cn

2006-11-23 收稿, 2007-09-18 接受。

## 1 引言

自19世纪初种群生态学作为一个独立的学科建立以来,在生态学家的不断努力下,种群生态学的研究已经由直接的野外观测发展到建立数学模型进行分析.大多数经典的种群动态研究集中表现在分析捕食者和被捕食者的相互作用以及自然环境条件的影响等方面<sup>[11]</sup>,但个体行为以及个体的生命表特征已经逐渐被认为是影响种群动态的潜在原因<sup>[12]</sup>.

轮虫是淡水中广泛分布的一类浮游动物.同其他后生动物相比,其因具有较高的种群增长率而受到种群生态学家的重视.以孤雌生殖为主要生殖方式的萼花臂尾轮虫(*Brachionus calyciflorus*)等较易建立遗传结构一致的种群,为在分子和细胞等水平上探讨种群动态发生的原因创造了条件.在探讨轮虫种群对季节性变化的水环境适应机制的研究中,King<sup>[5]</sup>曾提出重叠模型(overlap model)和非重叠模型(nonoverlap model)来解释种群遗传结构的季节变化,重叠模型中克隆群的出现和替代几乎发生在相同的时期,但克隆出现的频率是通过自然选择所调节的,且在不同季节间存在着差异,而在非重叠模型中由休眠卵孵化形成的克隆群在水体中出现的时间、有性生殖发生时机以及从水体中消失的时间均不同.后来的研究表明,不同的轮虫种群遗传结构的季节变化符合不同的模型<sup>[6-8]</sup>.但不同基因型的克隆群间是否具有明显的生态分化?克隆多样性的形成和维持机制是什么?对这些问题的研究是分析轮虫种群遗传结构季节变化的机制及其适应季节性变化的水环境的机理的重要内容<sup>[4]</sup>.为此,本研究在15、20、25和30℃4个温度下应用生命表统计学(life table demography)等方法比较研究了镜湖萼花臂尾轮虫春季和夏季种群中不同基因型克隆的生活史特征.

## 2 材料与方法

### 2.1 轮虫的来源

实验用萼花臂尾轮虫分别于2005年春季(3月16日—5月25日,候平均气温10~22℃)和夏季(5月26日—9月20日,候平均气温>22℃)采自芜湖市镜湖,实验室内随机挑取带卵的非混交雌体,参照采样时的水温分别于15和25℃的光照恒温培养箱内对其进行“克隆”培养.轮虫培养基采用Gilbert<sup>[3]</sup>配方(pH 7.3),所用的饵料为HB-4<sup>[24]</sup>培养基培养的、处于指数增长期的斜生栅藻(*Scenedesmus*

*obliquus*).对最终建立的春季24个克隆和夏季10个克隆进行等位酶分析,由其中分别筛选出遗传组成上各不相同的6个和7个克隆群.由各克隆群中分别随机选取1个克隆(春季克隆分别命名为SP<sub>1</sub>、SP<sub>2</sub>、SP<sub>3</sub>、SP<sub>4</sub>、SP<sub>5</sub>和SP<sub>6</sub>,夏季克隆分别命名为SU<sub>1</sub>、SU<sub>2</sub>、SU<sub>3</sub>、SU<sub>4</sub>、SU<sub>5</sub>、SU<sub>6</sub>和SU<sub>7</sub>)用于本实验研究.

### 2.2 轮虫的预培养

实验前,将所有克隆轮虫均置于温度为15、20、25和30℃的4个恒温光照培养箱内进行为期1周的预培养.预培养时,以直径为1.5 cm、长度为12 cm的玻璃刻度试管为培养器皿,以密度为 $3.0 \times 10^6$  cells·ml<sup>-1</sup>的斜生栅藻为轮虫的食物.预培养过程中,每天更换轮虫培养液并投喂饵料1次,同时通过去除一部分个体以使轮虫种群始终处于指数增长期.

### 2.3 生活史特征

分别由预培养的各试管中吸取大量带卵的非混交雌体置于特制的玻璃杯中,并加入含有与预培养时浓度相同的斜生栅藻培养液,之后每间隔2 h于解剖镜下检查轮虫卵的孵化情况.待幼体孵出后,取龄长<2 h的幼体15个置于特制的5 ml玻璃杯中进行培养,培养液体积为3 ml,实验设3个重复(13个克隆×4个温度×3个重复).实验所用的食物浓度和光照等条件均与预培养条件相同.实验过程中,每间隔8 h观察1次,记录轮虫母体的存活情况及孵化出的幼体数,并移出所孵化的幼体,放入特制的玻璃杯内继续培养,待其产卵后确定雌体类型,用于计算轮虫的后代混交雌体百分率.实验中每间隔24 h更换1次培养液并投喂藻类食物.实验至全部个体死亡时为止.

生命表参数的定义和计算方法与席贻龙等<sup>[22]</sup>基本相同.

### 2.4 数据处理和分析方法

所有参数均是在Excel中算得,用方差分析法(ANOVA)对相关数据进行统计学分析,再对有统计意义的样本均数间用SNK-*q*检验法进行多重比较.

## 3 结果与分析

### 3.1 不同基因型轮虫克隆的世代时间、平均寿命和生命期望

由表1可以看出,不同基因型轮虫克隆的世代时间、平均寿命和出生时的生命期望对升高温度的反应不同.其中,克隆SP<sub>2</sub>和SP<sub>3</sub>的世代时间在15℃下最长,25℃下次之,30℃下最短,克隆SP<sub>4</sub>、

表 1 不同温度下各基因型轮虫克隆的世代时间(A)、平均寿命(B)和出生时的生命期望(C)

Tab. 1 Generation time (A), average lifespan (B) and life expectancy at hatching (C) of rotifers from each genotype of clones at different temperatures (mean  $\pm$  SE)

克隆 Clone	15 °C	20 °C	25 °C	30 °C
A				
SP <sub>1</sub>	120.05 $\pm$ 3.87d	62.86 $\pm$ 4.72c	42.35 $\pm$ 1.38b	28.55 $\pm$ 1.80a
SP <sub>2</sub>	138.96 $\pm$ 4.18c	49.46 $\pm$ 2.00b	52.80 $\pm$ 3.45b	33.41 $\pm$ 4.58a
SP <sub>3</sub>	138.38 $\pm$ 6.02c	45.00 $\pm$ 1.52a	67.33 $\pm$ 1.22b	33.49 $\pm$ 5.72a
SP <sub>4</sub>	119.84 $\pm$ 2.23c	65.25 $\pm$ 4.54b	36.07 $\pm$ 1.58a	41.01 $\pm$ 1.34a
SP <sub>5</sub>	117.17 $\pm$ 1.59ab	65.25 $\pm$ 1.56bc	37.81 $\pm$ 1.20ab	39.92 $\pm$ 2.00a
SP <sub>6</sub>	120.79 $\pm$ 3.69d	58.06 $\pm$ 2.48c	39.88 $\pm$ 2.61b	28.63 $\pm$ 1.79a
SU <sub>1</sub>	135.92 $\pm$ 3.63c	51.17 $\pm$ 1.36b	37.50 $\pm$ 2.99a	33.40 $\pm$ 3.73a
SU <sub>2</sub>	124.01 $\pm$ 8.82b	57.49 $\pm$ 2.36a	46.18 $\pm$ 4.28a	31.06 $\pm$ 3.58a
SU <sub>3</sub>	120.29 $\pm$ 3.24c	52.77 $\pm$ 1.98b	35.25 $\pm$ 1.51a	34.29 $\pm$ 4.97a
SU <sub>4</sub>	101.43 $\pm$ 5.27c	68.70 $\pm$ 4.05b	53.83 $\pm$ 3.52ab	48.06 $\pm$ 3.27a
SU <sub>5</sub>	135.63 $\pm$ 4.01c	59.89 $\pm$ 1.49b	44.60 $\pm$ 1.64a	54.74 $\pm$ 3.27b
SU <sub>6</sub>	106.78 $\pm$ 4.70c	54.23 $\pm$ 1.64b	46.71 $\pm$ 1.71ab	40.18 $\pm$ 4.05a
SU <sub>7</sub>	106.87 $\pm$ 9.73c	57.34 $\pm$ 1.54b	40.13 $\pm$ 2.17a	31.09 $\pm$ 1.83a
B				
SP <sub>1</sub>	172.80 $\pm$ 5.70d	100.44 $\pm$ 5.59c	76.80 $\pm$ 4.80b	43.56 $\pm$ 1.94a
SP <sub>2</sub>	194.49 $\pm$ 8.03c	88.71 $\pm$ 3.94b	81.96 $\pm$ 5.42b	52.98 $\pm$ 5.55a
SP <sub>3</sub>	190.22 $\pm$ 8.70c	82.67 $\pm$ 3.23a	104.71 $\pm$ 6.64b	53.51 $\pm$ 2.27a
SP <sub>4</sub>	186.31 $\pm$ 7.05c	121.78 $\pm$ 6.28b	61.33 $\pm$ 2.31a	80.18 $\pm$ 2.05a
SP <sub>5</sub>	168.89 $\pm$ 6.86c	102.58 $\pm$ 6.76b	70.40 $\pm$ 5.41a	75.56 $\pm$ 2.05a
SP <sub>6</sub>	141.87 $\pm$ 6.54d	105.96 $\pm$ 3.08c	80.00 $\pm$ 3.20b	53.51 $\pm$ 3.36a
SU <sub>1</sub>	162.31 $\pm$ 5.65d	76.80 $\pm$ 2.53c	60.98 $\pm$ 3.23b	44.98 $\pm$ 3.16a
SU <sub>2</sub>	171.56 $\pm$ 6.08c	83.38 $\pm$ 2.92b	70.40 $\pm$ 6.55b	45.33 $\pm$ 3.70a
SU <sub>3</sub>	160.53 $\pm$ 7.62c	76.09 $\pm$ 3.61b	56.18 $\pm$ 2.70a	46.87 $\pm$ 2.03a
SU <sub>4</sub>	121.78 $\pm$ 7.75c	134.76 $\pm$ 10.6c	84.27 $\pm$ 5.47b	57.60 $\pm$ 2.68a
SU <sub>5</sub>	214.40 $\pm$ 8.96c	108.62 $\pm$ 9.31b	68.98 $\pm$ 2.70a	94.58 $\pm$ 6.70b
SU <sub>6</sub>	158.58 $\pm$ 8.48c	93.69 $\pm$ 3.47b	80.18 $\pm$ 2.18b	63.29 $\pm$ 2.79a
SU <sub>7</sub>	125.33 $\pm$ 4.44d	99.38 $\pm$ 3.57c	73.24 $\pm$ 3.57b	51.20 $\pm$ 2.16a
C				
SP <sub>1</sub>	168.80 $\pm$ 11.7d	96.44 $\pm$ 5.59c	72.80 $\pm$ 4.8b	39.56 $\pm$ 2.94a
SP <sub>2</sub>	190.49 $\pm$ 8.03c	84.71 $\pm$ 2.94b	77.96 $\pm$ 5.42b	48.98 $\pm$ 5.55a
SP <sub>3</sub>	186.22 $\pm$ 1.70d	78.67 $\pm$ 1.23b	100.71 $\pm$ 2.64c	49.51 $\pm$ 2.27a
SP <sub>4</sub>	182.31 $\pm$ 2.05d	117.78 $\pm$ 7.28c	57.33 $\pm$ 0.31b	76.18 $\pm$ 2.05a
SP <sub>5</sub>	164.89 $\pm$ 6.86c	98.58 $\pm$ 6.76b	66.40 $\pm$ 5.41a	71.56 $\pm$ 2.05a
SP <sub>6</sub>	137.87 $\pm$ 15.54c	101.96 $\pm$ 3.08b	76.00 $\pm$ 3.20b	49.51 $\pm$ 1.36a
SU <sub>1</sub>	158.31 $\pm$ 5.65d	72.80 $\pm$ 2.53c	56.98 $\pm$ 3.23b	40.98 $\pm$ 3.16a
SU <sub>2</sub>	167.56 $\pm$ 6.08c	79.38 $\pm$ 7.92b	66.40 $\pm$ 9.55b	41.33 $\pm$ 3.70a
SU <sub>3</sub>	156.53 $\pm$ 7.62c	72.09 $\pm$ 3.61b	52.18 $\pm$ 1.70a	42.87 $\pm$ 2.03a
SU <sub>4</sub>	117.78 $\pm$ 7.75c	130.76 $\pm$ 9.60c	80.27 $\pm$ 7.47b	53.60 $\pm$ 2.68a
SU <sub>5</sub>	210.40 $\pm$ 4.96c	104.62 $\pm$ 9.31b	64.98 $\pm$ 1.70b	90.58 $\pm$ 7.70a
SU <sub>6</sub>	154.58 $\pm$ 8.48c	89.69 $\pm$ 3.47b	76.18 $\pm$ 2.18b	59.29 $\pm$ 2.79a
SU <sub>7</sub>	121.33 $\pm$ 4.44d	95.38 $\pm$ 3.57c	69.24 $\pm$ 3.57b	47.20 $\pm$ 2.16a

同行相同字母表示组间数据无显著差异 The same letter indicated that there were no significant differences among the groups in the same line. 下同 The same below.

SP<sub>5</sub> 和 SU<sub>5</sub> 的世代时间在 15 °C 下最长 20 °C 下次之 25 °C 下最短. 克隆 SP<sub>3</sub> 的平均寿命和出生时的生命期望在 15 °C 下最长 25 °C 下次之 30 °C 下最

短. 克隆 SU<sub>4</sub> 的平均寿命和出生时的生命期望在 20 °C 下最长 15 °C 下次之 30 °C 下最短. 克隆 SP<sub>4</sub>、SP<sub>5</sub> 和 SU<sub>5</sub> 的平均寿命和出生时的生命期望在 15 °C 下最长 20 °C 下次之 25 °C 下最短. 其余克隆的世代时间、平均寿命和出生时的生命期望均随温度的升高而显著缩短.

双因子方差分析表明, 温度、克隆及两者间的交互作用对轮虫的世代时间、平均寿命和出生时的生命期望均有极显著的影响(表 2).

表 2 温度和克隆对轮虫生活史参数的影响

Tab. 2 Effects of temperature and clone on life history parameters of rotifers (p value)

生活史参数 Life history parameter	差异源 Variation resource		
	温度 Temperature	克隆 Clone	温度 $\times$ 克隆 Temperature $\times$ clone
世代时间 Generation time	$1.42 \times 10^{-5}$	$1.98 \times 10^{-80}$	$1.81 \times 10^{-12}$
平均寿命 Average lifespan	$3.18 \times 10^{-17}$	$6.57 \times 10^{-75}$	$1.57 \times 10^{-20}$
出生时的生命期望值 Life expectancy at hatching	$3.18 \times 10^{-17}$	$6.57 \times 10^{-75}$	$1.57 \times 10^{-20}$
内禀增长率 Intrinsic rate of population increase	$3.22 \times 10^{-12}$	$1.43 \times 10^{-78}$	$3.59 \times 10^{-24}$
净生殖率 Net reproductive rate	$4.91 \times 10^{-15}$	$4.49 \times 10^{-24}$	$2.39 \times 10^{-12}$
后代混交雌体百分率 Percentage of mictic females in the offspring	$1.31 \times 10^{-24}$	$1.07 \times 10^{-31}$	$7.41 \times 10^{-28}$

### 3.2 不同基因型轮虫克隆的净生殖率和种群内禀增长率

不同基因型轮虫克隆的净生殖率和种群内禀增长率对升高的温度的反应因克隆的不同而存在差异. 克隆 SP<sub>1</sub>、SP<sub>3</sub> 和 SU<sub>6</sub> 的净生殖率在 25 °C 下最高 30 °C 下次之 15 °C 下最低. 克隆 SP<sub>2</sub> 和 SU<sub>5</sub> 的净生殖率在 30 °C 下最高 20 °C 下次之 15 °C 下最低; 克隆 SP<sub>4</sub> 和 SU<sub>4</sub> 的净生殖率均在 20 °C 最高 15 °C 下最低, 但 SP<sub>4</sub> 在 25 °C 下的净生殖率高于 20 °C, 而 SU<sub>4</sub> 则相反. 克隆 SP<sub>5</sub> 和 SU<sub>7</sub> 的净生殖率在 20 °C 下最高 25 °C 下次之 15 °C 下最低. 克隆 SU<sub>1</sub> 的净生殖率在 30 °C 下最高 25 °C 下次之 20 °C 下最低. 克隆 SP<sub>6</sub>、SU<sub>2</sub> 和 SU<sub>3</sub> 的净生殖率随温度的升高而显著增大. 克隆 SP<sub>2</sub> 和 SP<sub>3</sub> 的内禀增长率在 30 °C 下最高 20 °C 下次之 15 °C 下最低. 克隆 SU<sub>4</sub> 的内禀增长率在 25 °C 下最高 20 °C 下次之 15 °C 下最低. 其余克隆的内禀增长率均随着温度的升高而显著增大(表 3). 双因子方差分析表明(表 2) 温度、克隆及两者间的交互作用均对轮虫的净生殖率和种群内禀增长率具有极显著的影响.

表 3 不同温度下各基因型轮虫克隆的净生殖率( A )和内禀增长率( B )

Tab.3 Net reproductive rates ( A ) and intrinsic rate of population increase ( B ) of rotifer from each genotype of clones at different temperatures( mean  $\pm$  SE )

克隆 Clone		15 °C	20 °C	25 °C	30 °C
A	SP <sub>1</sub>	3.56 $\pm$ 0.79a	4.57 $\pm$ 0.38ab	8.17 $\pm$ 1.25bc	7.09 $\pm$ 0.28c
	SP <sub>2</sub>	2.95 $\pm$ 0.34a	5.00 $\pm$ 0.27ab	3.82 $\pm$ 0.68a	7.97 $\pm$ 1.72b
	SP <sub>3</sub>	3.76 $\pm$ 0.39a	4.62 $\pm$ 0.11a	6.52 $\pm$ 0.10b	6.47 $\pm$ 0.57b
	SP <sub>4</sub>	4.25 $\pm$ 0.37a	12.03 $\pm$ 2.18b	5.53 $\pm$ 1.13a	10.63 $\pm$ 0.22b
	SP <sub>5</sub>	2.79 $\pm$ 0.23a	10.53 $\pm$ 1.42c	7.16 $\pm$ 0.38b	6.13 $\pm$ 0.92b
	SP <sub>6</sub>	3.09 $\pm$ 0.56a	4.61 $\pm$ 0.20ab	5.35 $\pm$ 0.73b	8.30 $\pm$ 0.39c
	SU <sub>1</sub>	4.39 $\pm$ 0.44a	2.15 $\pm$ 0.19a	3.61 $\pm$ 0.41a	8.67 $\pm$ 1.18b
	SU <sub>2</sub>	2.61 $\pm$ 0.68a	5.07 $\pm$ 1.70b	5.17 $\pm$ 1.35b	6.29 $\pm$ 1.00b
	SU <sub>3</sub>	3.53 $\pm$ 0.53a	3.55 $\pm$ 0.45a	4.23 $\pm$ 0.30a	8.12 $\pm$ 2.13b
	SU <sub>4</sub>	2.00 $\pm$ 0.43a	10.56 $\pm$ 0.81c	8.03 $\pm$ 1.70b	5.25 $\pm$ 0.45b
	SU <sub>5</sub>	4.93 $\pm$ 0.62a	9.41 $\pm$ 0.44b	8.62 $\pm$ 1.44b	16.08 $\pm$ 0.69c
	SU <sub>6</sub>	1.59 $\pm$ 0.34a	6.02 $\pm$ 0.82b	7.20 $\pm$ 0.29b	7.14 $\pm$ 1.55b
	SU <sub>7</sub>	0.97 $\pm$ 0.19a	6.62 $\pm$ 0.32c	6.17 $\pm$ 0.21c	3.77 $\pm$ 0.39b
	B	SP <sub>1</sub>	0.0105 $\pm$ 0.0017a	0.0261 $\pm$ 0.0016b	0.0537 $\pm$ 0.0032c
SP <sub>2</sub>		0.0079 $\pm$ 0.0007a	0.0359 $\pm$ 0.0010b	0.0263 $\pm$ 0.0029c	0.0802 $\pm$ 0.0033d
SP <sub>3</sub>		0.0097 $\pm$ 0.0004a	0.0365 $\pm$ 0.0004b	0.0297 $\pm$ 0.0005b	0.0750 $\pm$ 0.0063c
SP <sub>4</sub>		0.0123 $\pm$ 0.0005a	0.0454 $\pm$ 0.0011b	0.0477 $\pm$ 0.0039b	0.0756 $\pm$ 0.0014c
SP <sub>5</sub>		0.0089 $\pm$ 0.0006a	0.0431 $\pm$ 0.0016b	0.0547 $\pm$ 0.0004c	0.0621 $\pm$ 0.0041d
SP <sub>6</sub>		0.0091 $\pm$ 0.0016a	0.0283 $\pm$ 0.0011b	0.0441 $\pm$ 0.0058c	0.0835 $\pm$ 0.0057d
SU <sub>1</sub>		0.0119 $\pm$ 0.0005a	0.0151 $\pm$ 0.0019a	0.0350 $\pm$ 0.0011b	0.0804 $\pm$ 0.0047c
SU <sub>2</sub>		0.0070 $\pm$ 0.0022a	0.0281 $\pm$ 0.0049b	0.0368 $\pm$ 0.0032b	0.0699 $\pm$ 0.0042c
SU <sub>3</sub>		0.0109 $\pm$ 0.0011a	0.0245 $\pm$ 0.0018b	0.0428 $\pm$ 0.0015c	0.0755 $\pm$ 0.0016d
SU <sub>4</sub>		0.0064 $\pm$ 0.0018a	0.0397 $\pm$ 0.0016b	0.0456 $\pm$ 0.0020b	0.0387 $\pm$ 0.0020b
SU <sub>5</sub>		0.0124 $\pm$ 0.0011a	0.0409 $\pm$ 0.0010b	0.0505 $\pm$ 0.0042c	0.0729 $\pm$ 0.0024d
SU <sub>6</sub>		0.0037 $\pm$ 0.0022a	0.0344 $\pm$ 0.0018b	0.0448 $\pm$ 0.0022c	0.0571 $\pm$ 0.0030d
SU <sub>7</sub>		-0.0011 $\pm$ 0.0023a	0.0349 $\pm$ 0.0002b	0.0488 $\pm$ 0.0046c	0.0493 $\pm$ 0.0039c

### 3.3 不同基因型克隆后代中的混交雌体百分率

轮虫后代中的混交雌体百分率对升高温度的反应在不同克隆间存在着差异。克隆 SP<sub>1</sub>、SP<sub>2</sub>、SP<sub>6</sub> 和 SU<sub>7</sub> 后代中的混交雌体百分率均在 30 °C 下最高, 20 °C 下最低, 但 SP<sub>2</sub> 后代中的混交雌体百分率在 15 °C 下较 25 °C 下高, 而 SP<sub>1</sub>、SP<sub>6</sub> 和 SU<sub>7</sub> 与之相反。克隆 SP<sub>3</sub> 和 SU<sub>2</sub> 后代中的混交雌体百分率也均在 30 °C 下最高, 但在 15 °C ~ 25 °C 之间, 克隆 SP<sub>3</sub> 后代中的混交雌体百分率随温度的升高而显著降低, 而 SU<sub>2</sub> 后代中的混交雌体百分率却随温度的升高而显著升高。克隆 SP<sub>4</sub> 后代中的混交雌体百分率在 15 °C 下最高, 25 °C 下次之, 30 °C 下最低; 克隆 SP<sub>5</sub>、SU<sub>1</sub>、SU<sub>3</sub>、SU<sub>4</sub> 和 SU<sub>5</sub> 后代中的混交雌体百分率均在 25 °C 下最高, 但 SP<sub>5</sub> 后代中的混交雌体百分率在 20 °C 下最低, 而克隆 SU<sub>1</sub>、SU<sub>3</sub>、SU<sub>4</sub> 和 SU<sub>5</sub> 均在 15 °C 下最低; 克隆 SU<sub>5</sub> 后代中的混交雌体百分率在 20 °C 下最高, 25 °C 下次之, 15 °C 下最低(表 4)。

双因子方差分析结果表明, 温度、克隆及两者间

的交互作用对轮虫后代中的混交雌体百分率均有极显著的影响(表 2)。

表 4 不同温度下各基因型轮虫克隆的后代混交雌体百分率

Tab.4 Percentage of mictic females in the offspring of rotifers from each genotype of clones at different temperatures ( mean  $\pm$  SE )

克隆 Clone	15 °C	20 °C	25 °C	30 °C
SP <sub>1</sub>	45.75 $\pm$ 3.3b	8.45 $\pm$ 0.48a	46.71 $\pm$ 2.70b	48.67 $\pm$ 1.53b
SP <sub>2</sub>	21.67 $\pm$ 4.45a	20.16 $\pm$ 0.08a	21.40 $\pm$ 1.87a	48.85 $\pm$ 4.30b
SP <sub>3</sub>	24.56 $\pm$ 1.89b	20.00 $\pm$ 0.16b	7.81 $\pm$ 0.46a	71.6 $\pm$ 4.35c
SP <sub>4</sub>	71.13 $\pm$ 7.13b	39.74 $\pm$ 9.15a	64.49 $\pm$ 2.4b	31.35 $\pm$ 2.32a
SP <sub>5</sub>	29.64 $\pm$ 7.79a	24.38 $\pm$ 2.61a	52.22 $\pm$ 1.15b	44.63 $\pm$ 3.53b
SP <sub>6</sub>	40.97 $\pm$ 0.49a	33.33 $\pm$ 6.59a	50.95 $\pm$ 6.68a	68.59 $\pm$ 0.83b
SU <sub>1</sub>	8.82 $\pm$ 2.94a	21.55 $\pm$ 1.30b	77.1 $\pm$ 6.22d	44.23 $\pm$ 2.56c
SU <sub>2</sub>	12.76 $\pm$ 1.29a	25.23 $\pm$ 2.27a	41.93 $\pm$ 6.95b	71.39 $\pm$ 2.24c
SU <sub>3</sub>	13.22 $\pm$ 6.55a	43.03 $\pm$ 3.44b	62.04 $\pm$ 2.29c	76.40 $\pm$ 4.20d
SU <sub>4</sub>	7.80 $\pm$ 1.92a	22.98 $\pm$ 2.31b	34.42 $\pm$ 4.40b	28.57 $\pm$ 2.57b
SU <sub>5</sub>	13.01 $\pm$ 7.23a	50.07 $\pm$ 3.63b	46.81 $\pm$ 2.98b	27.55 $\pm$ 4.16a
SU <sub>6</sub>	11.39 $\pm$ 2.54a	39.99 $\pm$ 8.05b	46.50 $\pm$ 5.16b	42.39 $\pm$ 5.10b
SU <sub>7</sub>	58.52 $\pm$ 5.36ab	48.41 $\pm$ 4.16a	58.84 $\pm$ 5.60ab	76.78 $\pm$ 2.90b

## 4 讨 论

一般认为,生物体的代谢速率和发育速率会随着温度的升高而加速,从而导致其平均寿命、世代时间及出生时的生命期望缩短。本研究中,克隆 SP<sub>2</sub>、SP<sub>3</sub>、SP<sub>4</sub>、SP<sub>5</sub> 和 SU<sub>5</sub> 的世代时间、克隆 SP<sub>3</sub>、SP<sub>4</sub>、SP<sub>5</sub>、SU<sub>4</sub> 和 SU<sub>5</sub> 的平均寿命和出生时的生命期望对温度升高的反应均不完全遵循上述规律。温度、克隆及两者间的交互作用均对轮虫的平均寿命、世代时间、出生时的生命期望具有极显著的影响。表明温度是影响轮虫发育和存活的重要外源性因素,而遗传因素则是重要的内源性因素。这与 Miracle 等<sup>[11]</sup>及 Serra 等<sup>[15]</sup>的研究结果一致。

研究表明,遗传因素也是决定轮虫生殖和种群增长的重要内源性因素<sup>[2, 13, 19-20]</sup>。与此相一致,本研究中,除克隆 SP<sub>6</sub>、SU<sub>2</sub> 和 SU<sub>3</sub> 外,其它克隆的净生殖率对温度升高的反应存在差异;克隆 SP<sub>2</sub>、SP<sub>3</sub> 和 SU<sub>4</sub> 的内禀增长率对温度升高的反应也存在着差异。温度、克隆及两者间的交互作用均对轮虫的净生殖率和种群内禀增长率具有极显著影响。

Kirk<sup>[9]</sup>和 Stelzer<sup>[17]</sup>认为,轮虫个体的存活和生殖之间存在一种权衡的机制;高温和较低食物密度条件下,轮虫个体会通过抑制自身繁殖的方式而获得较长的寿命。Yoshinaga 等<sup>[22]</sup>认为,生活在恶劣环境中的轮虫种群中,如果具较长寿命的个体不能抑制自身的繁殖,则会导致种群的崩溃。本研究中,轮虫的平均寿命、出生时的生命期望值和净生殖率等在各克隆间存在的显著差异,表明不同基因型克隆的存活能力和生育能力具有多样性,因此由不同基因型的克隆所建立的种群稳定性可能也存在差异。

Lynch<sup>[10]</sup>将池塘内网纹溞(*Daphnia pulex*)种群丰富的遗传变异归因于水环境的时间异质性,Weider<sup>[19]</sup>通过生命表实验证实了 Lynch<sup>[10]</sup>的推测。镜湖萼花臂尾轮虫种群也具有丰富的遗传变异,各基因型轮虫克隆的种群增长率、种群中混交雌体百分率和混交雌体受精率以及休眠卵产量等生殖差异对温度升高的反应不同可能是镜湖萼花臂尾轮虫种群丰富的遗传变异得以维持的原因之一。与 Weider<sup>[19]</sup>等的研究结果相似,本研究中,各基因型轮虫克隆的生活史特征对温度升高的反应存在差异,克隆和温度及两者间的交互作用对轮虫克隆的生活史特征具有极显著的影响,表明水环境在温度等方面所具有的时间异质性可能是镜湖萼花臂尾轮虫种群丰富的遗传变异得以维持的原因之一。此外,食物资源的时

间异质性也是镜湖萼花臂尾轮虫种群丰富的遗传变异得以维持的另一个重要原因<sup>[16, 23]</sup>。

在特定环境中,种群遗传结构受外源性因子和基因型等内源性因素的影响。为此,在种群遗传结构季节变化机制的研究过程中,King<sup>[7]</sup>借用 Clarke 等<sup>[1]</sup>提出的“超基因”模型来解释遗传结构季节变化的机理以及种群保持遗传和生态多样性的原因。该模型认为控制休眠卵孵化时间和有性生殖时间的遗传位点之间存在着一系列影响克隆适合度的位点。这些位点决定了特定环境条件下遗传结构连续变化的克隆群个体适合度存在着差异。不同的克隆进入有性生殖的时机也存在着差异。本研究中,温度、克隆及两者间的交互作用对轮虫后代中的混交雌体百分率存在着极显著影响。可见,对生活史中同时具有孤雌生殖和有性生殖的轮虫来说,遗传因素、环境因子及其相互作用可能在种群保持较高的遗传分化以及种群遗传隔离的形成过程中起着极其重要的作用。

经典的种群生态学理论认为,不同基因型的个体如具同样的存活能力和生育能力,则不存在自然选择。这样的基因型之间在选择上是中性的,如果不同基因型个体在存活能力和生育能力上的差别与基因没有联系,自然选择同样不能出现<sup>[18]</sup>。本研究中,萼花臂尾轮虫的存活能力和生殖能力因克隆的不同而存在着差异,自然选择出现在共存的克隆中。但由于生存环境在时空上的周期性变化,使得自然选择的强度降低,或自然选择作用的时间较短,尚不足以导致克隆排斥的出现,所以在两个季节种群中均存在着较多的基因型个体。这与 Zhao 等<sup>[25]</sup>对褶皱臂尾轮虫(*B. plicatilis*)的研究结果一致。此外,由于镜湖是一个温度等环境条件较均一的小型浅水湖泊(水域面积为 0.15 km<sup>2</sup>,湖水平均深度为 2 m),水体中萼花臂尾轮虫的种群较小,遗传漂变可能在种群的基因型频率变化过程中起着重要的作用。

一般认为,当环境发生剧烈变化甚至超过个体的忍耐限度时,具有较高个体适合度的克隆将更有机会生存下来,所以在水环境发生季节变化时,种群中具有较低适合度的个体将可能消失,而经历过有性生殖并由休眠卵孵化出来的克隆参与到新种群的构建中。可见,种群中不同基因型的克隆在生态上的差异越大,对特定环境的适应性就越高,自然选择的强度就越低,种群就不易崩溃。因此,不同基因型轮虫克隆的存在对其种群的持续具有积极意义。

## 参考文献

- [ 1 ] Clarke B , Diver C , Murray J. 1968. Studies on *Cepaea*. VI. The spatial and temporal distribution of phenotypes in a colony of *Cepaea nemoralis* ( L. ). *Proceeding of Royal Society B* , **253** :521 – 548
- [ 2 ] Dong L-L ( 董丽丽 ) , Xi Y-L ( 席贻龙 ) , Zhang L ( 张雷 ) . 2007. Life history characteristics of genetically different *Brachionus calyciflorus* clones collected from Lake Jinghu in summer. *Acta Hydrobiologica Sinica* ( 水生生物学报 ) , **31**( 5 ) :611–617 ( in Chinese )
- [ 3 ] Gilbert JJ. 1963. Mictic female production in rotifer *Brachionus calyciflorus*. *Journal of Experimental Zoology* , **153** :113 – 124
- [ 4 ] Gómez A , Temprano M , Serra M. 1995. Ecological genetics of a cyclical parthenogen in temporary habitats. *Journal of Evolution Biology* , **8** :601 – 622
- [ 5 ] King CE. 1972. Adaptation of rotifers to seasonal variation. *Ecology* , **53** :408 – 418
- [ 6 ] King CE. 1977. Genetics of reproduction , variation and adaptation in rotifers. *Archiv für Hydrobiologie* , **8** :187 – 201
- [ 7 ] King CE , Serra M. 1998. Seasonal variation as a determinant of population structure in rotifers reproducing by cyclical parthenogenesis. *Hydrobiologia* , **387/388** :361 – 372
- [ 8 ] King CE , Zhao Y. 1987. Coexistence of rotifer ( *Brachionus plicatilis* ) clones in Soda Lake , Nevada. *Hydrobiologia* , **147** :57 – 64
- [ 9 ] Kirk KL. 1997. Life-history responses to variable environments : Starvation and reproduction in planktonic rotifers. *Ecology* , **78** :434 – 441
- [ 10 ] Lynch M. 1983. Ecological genetics of *Daphnia pulex*. *Evolution* , **37** :358 – 374
- [ 11 ] Miracle MR , Serra M. 1989. Salinity and temperature influence in rotifer life history characteristics. *Hydrobiologia* , **186/187** :81 – 102
- [ 12 ] Mori S. 1998. *Doubutsu no Seitai* ( Animal Ecology ). 2nd Ed. Kyoto : Kyoto University Press ( in Japanese )
- [ 13 ] Mougeot F , Redpath SM , Leckie F , et al. 2003. The effect of aggressiveness on the population dynamics of a territorial bird. *Nature* , **421** :737 – 739
- [ 14 ] Ricci C. 1991. Comparison of five strains of a parthenogenetic species , *Macrotrachela quadricornifera* ( Rotifera , Bdelloidea ). I. Life history traits. *Hydrobiologia* , **211** :147 – 155
- [ 15 ] Serra M , Carmona MJ , Miracle MR. 1994. Survival analysis of three clones of *Brachionus plicatilis* Rotifera. *Hydrobiologia* , **227** :97 – 105
- [ 16 ] Snell TW. 1980. Blue-green algae and selection in rotifer population. *Oecologia* , **46** :343 – 346
- [ 17 ] Stelzer CP. 2001. Resource limitation and reproductive effort in a planktonic rotifer. *Ecology* , **82** :2521 – 2533
- [ 18 ] Sun R-Y ( 孙儒泳 ) . 2001. Principles of Animal Ecology. Beijing : Beijing Normal University Press ( in Chinese )
- [ 19 ] Weider LJ. 1985. Spatial and temporal genetic heterogeneity in a natural *Daphnia* population. *Journal of Plankton Research* , **7** :101 – 123
- [ 20 ] Xi YL , Ge YL , Chen F , et al. 2005. Life history characteristics of three strains of *Brachionus calyciflorus* ( Rotifera ) at different temperatures. *Journal of Freshwater Ecology* , **20**( 4 ) :707 – 713
- [ 21 ] Xi Y-L ( 席贻龙 ) , Huang X-F ( 黄祥飞 ) . 1999. Effect of food supply in both quality and quantity on the population dynamics of *Brachionus urceolaris*. *Acta Hydrobiologica Sinica* ( 水生生物学报 ) , **23**( 3 ) :227 – 233 ( in Chinese )
- [ 22 ] Yoshinaga T , Kaneko G , Kinoshita S , et al. 2003. The molecular mechanisms of life history alterations in a rotifer : A novel approach in population dynamics. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B* , **136** :715 – 722
- [ 23 ] Zhang L ( 张雷 ) , Xi Y-L ( 席贻龙 ) , Dong L-L ( 董丽丽 ) , et al. 2005. Allozyme analysis on the summer population of *Brachionus calyciflorus* ( Rotifera ) in Lake Jinghu and reproductive variation among clones. *Acta Zoologica Sinica* ( 动物学报 ) , **51**( 4 ) :678 – 684 ( in Chinese )
- [ 24 ] Zhang Z-S ( 章宗涉 ) , Huang X-F ( 黄祥飞 ) . 1991. Method for Study on Freshwater Plankton. Beijing : Science Press ( in Chinese )
- [ 25 ] Zhao Y , King CE. 1989. Ecological genetics of the rotifer *Brachionus plicatilis* in Soda Lake , Nevada , USA. *Hydrobiologia* , **185** :175 – 181

---

作者简介 江东海 男 ,1982年生 硕士.主要从事浮游动物生态学 研究 发表论文 2 篇. E-mail : asdjiang@126.com

责任编辑 肖 红

---