

龟类温度依赖型性别决定的保护生物学意义

龚世平^{1,2} 史海涛² 徐汝梅¹

(1 北京师范大学生命科学院 北京 100875 2 海南师范大学生物系 海南海口 571158)

摘要 龟类的性别决定方式有基因型性别决定(GSD)和温度依赖型性别决定(TSD)两种类型。许多龟类都为TSD型性别决定。研究龟类TSD不但在揭示动物性别决定的进化规律方面具有深远意义,而且在濒危物种保护方面也具有重要的应用价值。主要对龟类TSD理论在保护生物学上的重要应用进行了介绍和探讨。

关键词 龟类 温度 性别决定 性比 保护生物学

龟类是具有约两亿年进化史的一支古老的爬行动物。自20世纪70年代以来,龟类的性别决定问题一直是生物学家感兴趣的研究课题。现在已经明确龟类的性别决定有两种类型:一种是具有性染色体的种类,由异型性染色体决定性别,即基因型性别决定(genotypic sex determination,GSD);另一种是不具有性染色体的种类,性别由环境温度决定,即温度依赖型性别决定(temperature-dependent sex determination,TSD)^[1,2]。许多龟类动物都缺乏性染色体的分化,性别决定受环境温度的影响^[2]。迄今在龟类TSD的模式和特点的宏观方面的研究已经取得可喜的进展。在探索龟类TSD型性别决定机理方面,学者们围绕着温度如何能够影响龟类胚胎性别分化的问题,从基因、性激素、及H-Y抗原等多方面入手做了大量的探索研究,但由于温度对性别分化的影响涉及多方面的因素,目前还不能够清楚地解释龟类TSD的分子机理问题。尽管对龟类TSD的分子机理还不够清楚,但只要从宏观上了解龟类TSD的模式和特点,同样可以指导保护生物学实践。国外已经初步应用龟类TSD理论来寻求濒危龟类物种保护的新途径,而国内关于TSD的理论在濒危物种保护方面的应用研究尚未见报道。

1 龟类TSD的模式和特点

温度对TSD型龟类性别分化方向的影响存在多种模式。Ewert等将TSD模式总结为3种:第1种为MF模式(Ia),即在低温下产生雄性,在高温下产生雌性;第2种为FM模式(Ib),即在低温下产生雌性,在高温下产生雄性;第3种为FMF模式(II),即在低温和高温下均产生雌性,在中间温度下产生雄性^[3]。事实上不是所有的TSD龟类都有严格的某个模式。

温度决定性别(TSD)曲线显示,往往是在某一温度区域孵化出的个体全部为雄性或雌性,曲线中有一由全雄转变为全雌的孵化温度阈称为临界温度,按此孵化温度进行孵化,产生的雌雄比率接近1:1。临界温度阈的区间一般为1~3℃,当孵化温度离临界温度时,其性比即偏向雄性或雌性^[2]。模式Ia的临界温度可被称为MF临界温度;模式Ib的被称为FM临界温度;模式

II具两个临界温度,分别被称为MF和FM临界温度。具同一TSD模式的不同物种之间的基准温度也表现出明显的差异。在同一物种内,有些动物因地理位置不同而临界温度也有所变化。如美洲滑龟(*Trachemys scripta*)在美洲阿拉巴马的孵化温度为27.5℃时,100%为雄性个体,30℃为100%雌性个体;而在墨西哥,在27.5℃时,其性比约为1:1,在29.5℃时,100%为雌性。

在波动温度条件下孵化能够产生两种性别的个体,并且在孵化后期温度对性别分化无影响作用,这说明温度是在一定发育阶段对性别有控制作用的。研究发现,温度对龟类的性别分化影响有1个温度敏感期,温度敏感期是指动物胚胎发育的某一特定阶段,只有在该阶段内孵化温度才能对胚胎的性别分化起决定作用。例如,欧洲池龟(*Emys orbicularis*)在25℃与30℃孵化时,其发育成全部雄性与全部雌性,而这种孵化温度的影响时间仅仅在孵化的第11~12天阶段^[4]。不同的种类胚胎发育速度不同,温度敏感期有一定的差异。

2 龟类TSD的保护生物学意义

在自然界中环境气候因素对TSD型性别决定的龟类物种的分布和繁殖有着比非TSD型物种更为严格的限制。温度决定性别对1个物种生存的有利一面是:1个TSD型物种的性比不一定象GSD型物种那样是1:1,TSD型性别决定方式有可能增加雌性个体的比例,雌性个体较多可以促进种群增长。不利的一面是:如果雌雄比例太悬殊,雄性过少会导致繁殖失败;另外,TSD型性别决定方式使得物种得以生存的温度范围变得狭窄了。当局部或全球的气温变暖时,就可能造成物种在某个地区灭绝,因为在那种温度下只可能孵化出一种性别的个体,使得种群丧失增长能力。有人曾经推测恐龙也许是温度依赖型性别决定,恐龙的灭绝可能是因为地球温度的变化造成恐龙卵只能孵化出一种性别所导致的。性比失调可能导致动物种群的衰落或灭亡。对于保护濒危野生动物而言,研究种群性比及其影响因素具有特别重要的意义。在保护生物学实践中,龟类TSD理论已经应用于种群性比预测、生境保护管理以及人工繁育等方面。

2.1 TSD 与种群性比预测 在生态学研究和保护生物学实践中,通常需要鉴定龟的性别或了解种群性比。而事实上,许多龟类的仔龟两性形态无明显区别,性别鉴定是非常困难的。一般是通过解剖观察性腺或检测血液中的性激素来判定,而这种方法往往对龟造成伤害或将龟致死,而龟类的 TSD 性别决定方式却为性别鉴定和种群性比预测提供了新的方法。如果明确了某种龟的 TSD 的模式和特点,就可以通过观测记录孵化温度来间接判定仔龟性别,这种方法在实践中已经得到初步的应用。例如, Mrosovsky 等依据温度和孵化期与性比的关系对蠵龟 (*Caretta caretta*) 的仔龟性比进行预测,预测偏差为 10%,说明该方法比较有效^[5]。Godfrey 等利用孵化温度和孵化期特点对巴西的玳瑁 (*Eretmochely imbricata*) 在 6 个不同繁殖季节的仔龟性比进行了预测,发现从 1991 年到 1992 年,总体上 90% 以上是雌性个体,原因是巢穴的温度高于临界温度,处于雌性孵化温度范围内^[6]。过度偏雌性的种群中,由于雄性亲龟对子代的投入少,而且雄性个体太少会影响交配质量,导致繁殖成效降低,容易导致不同种间的杂交,雌性可能因为在交配期很难找到配偶而与异种雄性交配,产生杂交后代。在保护生物学上,对于那些由于环境变化而引起濒危种群性比失调的情况,可以通过人工改造局部环境来调节种群性比。Mrosovsky 等对美国东南部地区的蠵龟季节性性比的变化研究表明,在 5 月末孵化的龟中几乎没有雌性个体,而到 7 月初则有 80% 左右的雌性,到 8 月初雌性的比例下降 10%,这种季节性比变化是由于气候的季节性变化引起的^[7],在种群监测中,如果积累了某一地区长期的气候变化数据,就有可能结合该地区龟类的 TSD 特点来预测种群的性比,评估环境气候变化对种群性比的影响。

2.2 TSD 与栖息地保护管理 自然界中 TSD 型龟类往往通过一些行为(如栖息地选择)来适应不同的气候环境,调节种群性比。这样的物种一般要求有适宜的可供选择利用的栖息地。研究这些物种的栖息和巢址选择及其 TSD 特点,将对物种的保护和栖息地管理具有重要的指导意义。研究发现,不同繁殖生境地和巢址的选择能在很大程度上影响卵的孵化环境温度,从而影响仔龟的性比。TSD 型龟类可以通过对繁殖生境和巢址的选择在一定程度上主动调节种群性比。Vogt 等对图龟 (*Graptemys geographica*) 性比生态学研究表明,仔龟的性别受到母龟营巢场所的影响。如营巢于遮荫处的图龟,孵化的仔龟几乎全部是雄性,如果营巢在直接受太阳辐射的沙丘中则孵化的仔龟几乎全部为雌雄。Janzen 等对巢址植被覆盖情况与锦龟仔龟性比关系的研究发现,雌龟可能以植被覆盖特征为线索对巢址进行选择,因为植被覆盖情况比较稳定,而且和巢穴环境热量高度相关,雌龟通过对巢址植被的选择来决定环境热量状况,进而决定仔龟性比^[8]。锦龟的雌龟在巢址选择过程中对某种植

被特征有偏好,这是在长期的对环境性别决定反应的过程中产生的进化适应特点。可见生境植被条件可以调节局部小气候,从而影响巢址的温度,对孵化性比进行调节。因此,如果繁殖生境遭到破坏,无适宜的生境和巢址可供选择,那么就可能导致种群性比失调。在濒危物种保护中,研究龟类的 TSD 特点和对繁殖生境的选择,对合理保护管理栖息地具有重要的指导意义。

2.3 TSD 与濒危物种人工繁育 人工繁育扩大种群数量是濒危物种保护的重要手段之一,但是如果操作不当反而会破坏濒危种群。对于濒危龟类物种的人工繁育而言,研究其 TSD 特点显得尤其重要,因为如果温度控制不当就可能只获得单一性别的仔龟,从而影响濒危物种的保护。例如,在海龟保护过程中,通常将卵收集起来人工孵化,由于温度控制不当而产生大量雄性个体。在明确了濒危龟类的 TSD 特点的情况下,就可以通过温度控制来得到需要的性比。对于十分濒危的物种,可通过将人工繁育的个体在适宜的栖息地释放以补充过度稀少的自然种群,从而促进野生种群的恢复。

对龟类 TSD 的研究为生物多样性保护提供新途径和方法。但是许多龟类的 TSD 模式和特点还缺乏研究,对于有些濒危的龟类而言,由于研究材料的缺乏也在客观上限制了 TSD 研究的开展,这些因素使得龟类 TSD 理论难以在保护生物学实践中得到应用。在我国,龟类 TSD 还没有被广泛关注和重视,很多龟类物种的 TSD 研究还属于空白,更缺乏在保护生物学方面的应用。今后我国应加强这个领域的研究,为基础科学研究和濒危龟类保护提供资料积累和理论指导。

参考文献

- 1 Bull J. J., Vogt R. C.. Temperature dependent sex determination in turtles. *Science*. 1979, 206: 1186—1188.
- 2 王培潮. 中国的龟鳖. 上海: 华东师范大学出版社, 2000: 65—70.
- 3 Ewert M. A., Jackson D. R., Nelson C. E.. Patterns of temperature-dependent sex determination in turtles. *Journal of Experimental Zoology*. 1994, 270: 3—15.
- 4 Pieau C., Dorizzi M.. Determination of temperature-sensitive stages for sexual differentiation of the gonads in embryos of the turtle *Emys orbicularis*. *Journal of Morphology*. 1981, 170: 373—382.
- 5 Mrosovsky N., Baptistotte C., Matthew H. G.. Validation of incubation duration as an index of the sex ratio of hatching sea turtles. *Canadian Journal of Zoology*. 1999, 77(5): 831—835.
- 6 Godfrey M. H., Adriana F. D., Maria A. M. et al. Pivotal temperature and predicted sex ratios for hatchling hawksbill turtle from Brazil. *Canadian Journal of Zoology*. 1999, 77(9): 1465—1473.
- 7 Mrosovsky N., Sally R. H. M., James I. R.. Sex ratio of sea turtles: seasonal changes. *Science*. 1984, 225: 739—741.
- 8 Janzen F. J., Carrie L. M.. Repeatability of microenvironment-specific nesting behaviour in a turtle with environmental sex determination. *Animal Behaviour*. 2001, 62: 73—82.

(BF)