

安徽宿州山地麻蜥卵孵化温度效应

吴义莲 张著元

滁州学院化学与生命科学系 安徽 滁州 239012

摘要:用3个恒定温度(27、30、33℃)和波动温度(14.0~37.5℃)孵化山地麻蜥(*Eremias brenchleyi*)卵。结果表明,各温度处理下卵孵化成功率差异不显著,但温度对孵化期、孵出幼体表型特征及疾跑速度有显著影响;27、30℃和波动温度下孵出幼体的SVL、重量及躯干干重比33℃的要大,33℃孵出幼体的运动能力比其他3个温度处理弱。波动温度处理下山地麻蜥卵虽短期经历潜在致死的极端温度,但对孵化成功率、孵出幼体表型特征和运动表现均无负效应。

关键词:山地麻蜥;孵化温度;波动温度;幼体特征

中图分类号:Q954 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2011)02-120-06

Effects of Temperature on Egg Incubation in the Lacertid Lizard, *Eremias brenchleyi*, from Suzhou, Anhui Province

WU Yi-Lian ZHANG Zhu-Yuan

Department of Chemistry and Life Science, Chuzhou University, Chuzhou Anhui 239012, China

Abstract: Eggs of *Eremias brenchleyi* were incubated at three constant (27, 30 and 33°C) and one naturally fluctuating temperatures to assess the influence of incubation temperature on hatching success, hatchling traits and locomotor performance. The duration of incubation and sprint speed differed considerably among temperature treatments, whereas hatching success did not. Hatchling incubated at 33°C were smaller in SVL and lighter in body mass and carcass dry mass but lighter in residual yolk dry mass than those at 27, 30°C and fluctuating temperatures. Similarly, the sprint speed of the hatchlings from 33°C were also smaller than those from 27, 30°C and fluctuating temperatures. Eggs incubated at the fluctuating temperatures may experience extreme temperatures for brief periods, however, these temperatures does not have detectable adverse effects on hatching success, hatchlings phenotypic traits and sprint speed in *E. brenchleyi*.

Key words: *Eremias brenchleyi*; Incubating temperature; Fluctuation of temperature; Hatchling trait

温度是影响有鳞类爬行动物卵孵化最显著的环境因子之一。由于在野外条件下,很难发现爬行动物的产卵巢穴,并获得产卵巢穴的温度,因此,大部分卵孵化的热效应研究主要集中在恒温对卵孵化的影响上。但也有一些研究是在实验室条件下,通过模拟野外生境条件检测波动温度对爬行动物卵孵化的影响^[1-2]。

已有的研究表明,孵化温度不但能影响爬行动物卵孵化期和孵化成功率^[3],而且还影响孵出幼体的表型特征和功能表现^[1,3-7]。爬行

动物卵长期置于临界高温和临界低温不利于胚胎发育,表现为孵化成功率低、孵出幼体个体较小和功能表现不佳^[8]。爬行动物卵不能在存活孵化范围以外的温度条件下孵化,但短期暴

基金项目 安徽省高校自然科学研究基金项目(No. KJ2010B147),滁州学院大学生科研项目(No. 2010xs056);

第一作者介绍 吴义莲,女,副教授;研究方向:动物生理生态学;E-mail: yilwu@126.com。

收稿日期:2010-08-18,修回日期:2010-12-28

露于过高或过低温度下的卵,其胚胎的死亡率不一定增加^[3,7]。在自然条件下,环境温度呈现出明显的昼夜和季节上的变化,自然波动孵化的卵极有可能经历极端的热环境,但相关的野外研究仍然比较缺乏。通过模拟野外环境的波动温度孵化卵,能在一定的程度上反应野外卵孵化的情况。波动温度主要从两个方面影响卵孵化,一是平均温度,二是温度的方差^[9]。在一些爬行动物的研究中,即使波动温度的平均温度与所设置恒定温度相同,波动温度对卵孵化的效应仍与恒定温度存在显著的差别^[1,9],也有一些物种,在平均温度一致的条件下,却无显著差异^[2,10]。

本研究以山地麻蜥(*Eremias brenchleyi*)为研究对象,检测恒定和波动温度对山地麻蜥卵孵化期、孵化成功率、孵出幼体表型特征及功能表现的影响。山地麻蜥繁殖季节为4月下旬到7月中旬,繁殖季节产多窝卵^[11]。许雪峰等^[12]曾设置3×2种温湿度处理(温度:27、30和33℃;湿度:-220 kPa和0 kPa)孵化山地麻蜥卵,发现较大湿度范围仅仅影响孵出幼体剩余卵黄干重,而对孵化卵和孵出幼体的其他被检测特征没有显著影响,但温度显著影响孵化期、胚胎物质和能量动用以及孵出幼体特征。在恒定高温下孵化山地麻蜥卵,孵出幼体个体较小,孵化成功率较低。在自然条件下,繁殖季节山地麻蜥卵可能经历极端温度,因此检测波动温度对卵孵化的影响,并与恒定的温度进行比较研究,对揭示山地麻蜥产卵巢址选择,表型特征的热可塑性有着重要的生态学意义。

1 材料与方 法

山地麻蜥于2005年4月下旬捕自安徽宿州大方寺。蜥蜴被带回滁州学院实验室,饲养在蜥蜴专用玻璃缸(长×宽×高=400 mm×200 mm×200 mm)内,动物能在缸内自由取食面包虫(larvae of *Tenebrio molitor*),并接受自然光照。玻璃缸顶部悬挂2盏100 W的灯泡,提供辅助热源。在蜥蜴饮水中添加爬行动物专用复合维生素和儿童钙粉,确保动物全面的营养

需求。怀输卵管卵的雌体单个关养在有潮湿沙质基质的产卵缸(长×宽×高=300 mm×150 mm×250 mm)内。实验共收集44个母体所产的130枚卵。

所有产出卵均在产后1 h内被收集,进行测量、称重和编号后,移入孵化基质的湿度设置为-12 kPa[干蛭石(vermiculite):水=1:2]的塑料盆中,卵的1/3埋于基质中。孵化盆用穿孔的塑料薄膜覆盖,以减少水分蒸发速率,同时保证胚胎的正常呼吸。同窝卵被分配到不同的温度处理中。实验共设计了3个(27、30和33℃)恒定温度和一个自然波动温度(F组)孵化山地麻蜥卵。自然波动温度处理在通风较好、避免阳光直射的室内进行。定期向各孵化盒内加水,以保持孵化基质湿度恒定。每隔一小时记录孵化盒内的温度。孵化期间卵大小的变化以每隔5 d称量孵化卵重量来表示,直至幼体孵出。

孵出幼体在出壳后2 h内被收集、测量和称重,随后测定运动表现。测定前,用生化培养箱将幼体体温控制在30℃。用Sony 120数码相机测量蜥蜴在2 000 mm×100 mm×150 mm的直形跑道中一个来回的运动表现。运动表现不佳的幼体,对应数据不用于进一步统计分析。疾跑速用幼体跑过250 mm的最大速度表示。测量孵出幼体的体长(snout-vent length, SVL)、尾长、头长(head length)和头宽(head width)。随后将幼体解剖,分离为躯干(含脂肪体)和剩余卵黄,65℃烘干至恒重,分别称重量。

所有数据用Statistica 6.0统计软件包处理,在作进一步统计检验前,用Kolmogorov-Smirnov和F-max分别检验数据的正态性和方差同质性。经检验,部分数据需经log_e转化才符合参数统计条件。描述性统计值用平均值±标准误表示,显著性水平设置为 $\alpha=0.05$ 。

2 结 果

2.1 孵化温度对卵重的影响 不同温度处理的孵化卵初始重量无显著差异(ANOVA, $F_{3,103} =$

0.27, $P = 0.847$)。卵孵化过程中从环境吸水导致重量增加(图1)。以初始卵重为协变量的 ANCOVA 显示:各处理组终末卵重有差异 ($F_{3,85} = 18.03, P < 0.0001$)。波动温度下终末卵重显著大于其他处理组;33℃下的终末卵重最小。

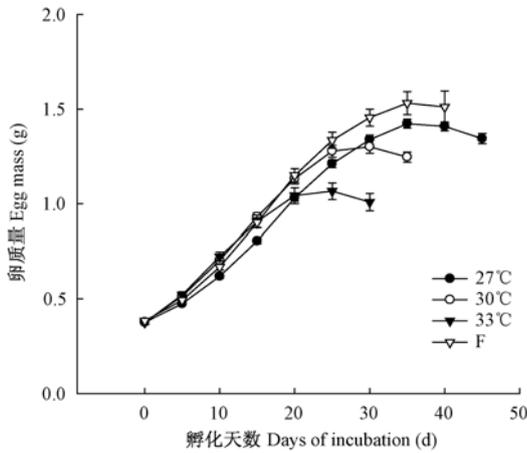


图1 卵孵化期间山地麻蜥卵重量的变化曲线
Fig.1 Changing in egg mass during the egg incubation of *Eremias brechleyi*

2.2 孵化期和孵化成功率 温度对孵化期有显著影响 (Kruskal-Wallis test, $H_{3, n=107} = 93.67, P < 0.0001$)。恒定温度下孵化期随温度升高而缩短;27~33℃,温度每升高3℃,孵化期分别缩短12.1 d和4.8 d;波动温度处理的温度范围为14.0~37.5℃,孵化期介于27℃和33℃之间(表1)。波动温度处理其温度呈时空变化(图2),以卵孵化期间的平均温度和温度的方差与孵化期做多元回归分析,结果表明平均温度和温度的方差与孵化期的回归关系显著 ($r^2 = 0.88, F_{2,27} = 92.18, P < 0.0001$) (图3)。4个温度处理组的孵化成功率无显著差异 ($G = 1.92, df = 3, P > 0.50$)。

2.3 孵出幼体形态、重量和剩余卵黄 各处理孵出幼体的SVL、湿重、干重和躯干干重均与初始卵重呈正相关(均 $P < 0.001$)。以初始卵重为协变量的 ANCOVA 显示:孵化温度对孵出幼体的SVL、湿重、干重、躯干干重、剩余卵黄干重均有显著的影响;33℃下孵出幼体的对应变量均小于其他温度处理组(表2)。

表1 温度对山地麻蜥卵孵化期和孵化成功率的影响 (Mean ± SE)

Table 1 Effects of temperature on incubating duration and hatching success in *Eremias brechleyi*

孵化温度 Incubating temperature (°C)	孵化卵数 Incubated eggs	孵化期 Duration of incubation (d)	孵化成功率 Hatching success (%)
27	35	46.8 ± 0.2 (45.6 ~ 49.2)	82.9
30	36	34.7 ± 0.1 (33.6 ~ 36.4)	86.1
33	24	29.9 ± 0.2 (29.3 ~ 32.1)	70.8
波动温度 F Fluctuating temperatures (14.0 ~ 37.5°C)	35	37.7 ± 0.6 (34.4 ~ 45.5)	85.7

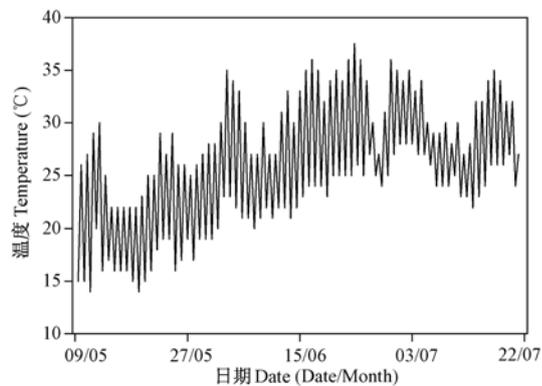


图2 波动孵化处理温度的日变化
Fig.2 Daily changed in temperature of the fluctuation treatment during the egg incubation

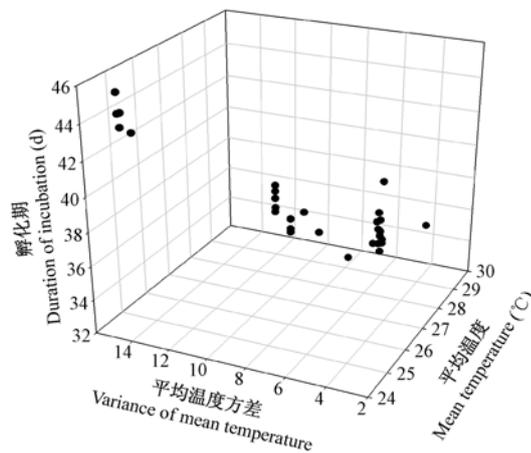


图3 波动温度处理孵化期对应卵所经历的平均温度和温度的方差的散点图
Fig.3 Scatter plot of the duration of incubation corresponding to the mean temperature and the variance of the mean temperature of the fluctuation treatment

表 2 温度对山地麻蜥孵出幼体大小、重量和剩余卵黄干重的影响 (Mean ± SE)
Table 2 Effects of temperature on the size, mass and residual yolk dry mass of hatchlings
in *Eremias brenchleyi*

	孵化温度 Incubating temperature (°C)				F 值和显著性水平 F value and significant level
	27	30	33	波动温度 F(14.0 ~ 37.5°C) Fluctuating temperatures	
样本数 Sample size (n)	29	31	17	30	
初始卵重 (mg)	378.2 ± 6.8 (324.3 ~ 454.2)	377.2 ± 5.9 (323.2 ~ 440.5)	375.4 ± 10.4 (314.6 ~ 452.4)	384.1 ± 7.0 (319.2 ~ 452.1)	0.27 ^{NS}
幼体湿重 (mg)	512.1 ± 8.5 ^a (416.4 ~ 607.6)	494.9 ± 8.4 ^a (407.6 ~ 581.6)	461.5 ± 12.5 ^b (405.0 ~ 565.6)	499.2 ± 8.9 ^a (403.4 ~ 601.5)	7.87 ^{**}
幼体干重 (mg)	90.9 ± 2.1 ^a (77.8 ~ 121.4)	89.3 ± 1.8 ^a (73.8 ~ 110.2)	81.6 ± 2.2 ^b (62.8 ~ 95.1)	89.9 ± 2.0 ^a (73.6 ~ 111.1)	5.78 ^{**}
躯干干重 (mg)	86.2 ± 1.9 ^a (75.0 ~ 113.5)	85.5 ± 1.8 ^a (71.6 ~ 108.7)	75.0 ± 2.0 ^b (58.5 ~ 86.8)	86.0 ± 2.0 ^a (70.2 ~ 109.5)	10.22 ^{**}
剩余卵黄干重 (mg)	4.7 ± 0.5 ^b (1.3 ~ 10.1)	3.8 ± 0.4 ^b (1.1 ~ 9.9)	6.7 ± 0.8 ^a (3.1 ~ 13.6)	3.8 ± 0.3 ^b (0.5 ~ 7.4)	6.35 [*]
体长 (mm)	27.8 ± 0.2 ^a (26.1 ~ 30.2)	27.3 ± 0.2 ^a (25.3 ~ 29.2)	26.2 ± 0.3 ^b (24.0 ~ 27.2)	27.7 ± 0.2 ^a (25.8 ~ 29.4)	14.78 ^{**}
尾长 (mm)	39.1 ± 0.5 (34.5 ~ 45.3)	38.4 ± 0.3 (35.1 ~ 43.2)	36.5 ± 0.5 (32.9 ~ 40.7)	38.4 ± 0.4 (34.2 ~ 43.2)	0.72 ^{NS}

初始卵重和剩余卵黄干重用方差分析。其他变量用协方差分析:初始卵重为幼体体长和其他称重变量的协变量;幼体体长为尾长的协变量。上标不同的平均值差异显著 (Tukey 检验, $\alpha = 0.05$; $a > b$); 显著性水平不同上标表示为, NS: 差异不显著, * : $\alpha < 0.05$, ** : $\alpha < 0.001$ 。

ANOVAs for initial egg mass and residual yolk dry mass. ANCOVAs for other variables: initial egg mass was used as the covariate for hatchling SVL and other weighing variables; hatchling SVL as the covariate TL. Means with different superscript differ significantly (Tukey's test, $\alpha = 0.05$; $a > b$), the different superscript of the significant level means that, NS: non-significant, * : $\alpha < 0.05$, ** : $\alpha < 0.001$ 。

以幼体 SVL 为协变量的 ANCOVA 显示,各处理组尾长无显著差异 (表 2)。ANOVA 显示, 33°C 下孵出幼体的剩余卵黄均大于其他温度处理组。

2.4 孵出幼体的运动表现 不同温度处理组孵出幼体的疾跑速的测定值有显著差异 (ANOVA, $F_{3,49} = 7.41, P < 0.001$), 27°C 和波动温度孵出幼体的疾跑速显著大于 33°C; 30°C 孵出幼体的疾跑速与其他处理组无差异。27、30、33°C 以及波动温度下孵出幼体的疾跑速分别为 1 081、950、791 和 1 122 mm/s。

3 讨论

孵化温度影响爬行动物孵出幼体的表型特征^[12], 在较高温度孵化卵能缩短孵化期, 使得卵内能量物质较少地转化到身体组织上, 表现为较高温度的孵出幼体具有较多的剩余卵黄, 幼体的体长较小^[5]。本研究中 33°C 孵化期相

对于 27 和 30°C 两个温度要短, 孵出幼体体长小、重量轻, 胚胎对卵内物质和能量的利用不充分, 剩余卵黄相对较多 (表 2)。本研究的结果与许雪峰等^[13]对安徽宿州产山地麻蜥卵孵化的结果基本一致: ① 3 个恒定温度卵的孵化期与以前相同; ② 恒定温度的孵化成功率无差异; ③ 33°C 孵出幼体的 SVL 较小、剩余卵黄较多。

对每一物种来说, 都有其特定的孵化温度范围, 在其孵化温度范围内, 胚胎能够正常发育并孵出较好的幼体。极端高温和低温能够通过检测其孵化期、胚胎成活率和幼体形态特征来获得。本研究中, 尽管恒定温度的孵化成功率没有差异, 但 33°C 的孵化成功率比其他两个恒定温度要低。卵持续暴露于孵化临界高、低温下均导致胚胎不能孵化或畸形率增加甚至死亡^[14-15]。在孵化温度范围内, 较低温度下孵化期长, 增加了卵被捕食的几率; 较高温度虽然能

加速胚胎发育,但孵出幼体躯干发育差,胚胎对卵黄的利用不够充分。种内比较显示:山地麻蜥个体大,野外食物利用谱宽、逃避天敌的能力强;小个体适应能力低,在竞争中处于劣势地位^[16-17]。

由于蜥蜴的运动表现与个体大小和一些与运动直接有关的局部形态特征(如四肢长度)有关,大个体一般运动表现较好^[18]。本研究的结果显示,27~30℃以及波动温度孵出幼体的运动能力比33℃要强,这与其他物种的相关研究结论一致。由于较好的运动表现对野外生活的蜥蜴获得食物和逃避天敌等十分重要,孵化温度对幼体运动能力的影响将对幼体的生长几率和生长速率产生实质性的影响^[19]。

本研究结果表明,33℃孵出幼体的SVL小、疾跑速小,剩余卵黄多,因而该温度不是山地麻蜥适宜的孵化温度。27、30℃条件下,孵出幼体对卵黄的利用较充分,且孵出幼体各项测定指标相似。由于在适宜温度范围内较高的孵化温度能缩短孵化期,使得幼体有相对较长的适宜活动时间,并通过摄食生长和储存能量,最终增强越冬能力、增高越冬后存活率。因此,30℃是山地麻蜥的最适孵化温度。

迄今为止,波动温度对卵孵化影响的实验证据仅限于有限的物种^[1-2,20-21],因此,波动温度卵孵化所导致的生态学适应结果尚未有普遍的结论。本研究中波动温度处理卵的孵化期在总平均温度为27℃时(平均为37.7 d)要短于27℃恒温孵化的卵(表1,图3),这与已有研究相似^[1,21]。波动温度处理山地麻蜥卵虽然历经了恒温条件下足以导致胚胎死亡的极端高温(37.5℃)和极端低温(14℃),然其孵化成功率、孵出幼体表型特征以及运动表现都与最佳的恒温孵化条件相一致(表1,2),说明山地麻蜥卵能耐受短期的极端高、低温,短期暴露于潜在致死的极端温度对孵化成功率和孵出幼体特征无明显的不利效应。

参 考 文 献

[1] Du W G, Ji X. Effects of constant and fluctuating

temperatures on egg survival and hatchling traits in the northern grass lizard (*Takydromus septentrionalis*, Lacertidae). *J Exp Zool A*, 2006, 305: 47-54.

- [2] Lin L H, Li H, An H, et al. Do temperature fluctuations during incubation always play an important role in shaping the phenotype of hatchling reptiles? *J Therm Biol*, 2008, 33: 193-199.
- [3] Overall K L. Lizard egg environments // Vitt L J, Pianka E R. *Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1994: 51-72.
- [4] van Damme R, Bauwens D, Braña F, et al. Incubation temperature differentially affects hatching time, egg survival, and hatchling performance in the lizard *Podarcis muralis*. *Herpetologica*, 1992, 48: 220-228.
- [5] Ji X, Braña F. Influence of thermal and hydric environments on embryonic use of energy and nutrients, and hatchling traits, in the wall lizards (*Podarcis muralis*). *Comp Biochem Physiol A*, 1999, 124: 205-213.
- [6] Lin C X, Zhang L, Ji X. Influence of pregnancy on locomotor performances of the skink, *Mabuya multifasciata*: why do females shift thermal preferences when pregnant? *Zoology*, 2008, 111: 188-195.
- [7] Sexton O J, Marion K R. Duration of incubation of *Sceloporus undulatus* eggs at constant temperature. *Physiol Zool*, 1974, 47: 91-98.
- [8] Lin L H, Ma X M, Li H, et al. Phenotypic variation in hatchling Chinese ratsnakes (*Zaocys dhumnades*) from eggs incubated at constant temperatures. *J Therm Biol*, 2010, 35: 28-33.
- [9] Les H L, Paitz R T, Bowden R M. Experimental test of the effects of fluctuating incubation temperatures on hatchling phenotype. *J Exp Zool A*, 2007, 307: 274-280.
- [10] Lin C X, Du Y, Qiu Q B, et al. Relatively high but narrow incubation temperatures in lizards depositing eggs in warm and thermally stable nests. *Acta Zool Sin*, 2007, 53: 437-445.
- [11] 许雪峰, 吴义莲, 张建龙. 山地麻蜥的雌性繁殖和孵出幼体特征. *生物学杂志*, 2004, 21: 23-25.
- [12] Deeming D C. Post-hatching phenotypic effects of incubation in reptiles // Deeming D C. *Reptilian Incubation: Environment, Evolution, and Behaviour*. Nottingham: Nottingham University Press, 2004: 229-251.
- [13] 许雪峰, 吴义莲, 张建龙. 温湿度对山地麻蜥孵化卵、

- 孵化成功率及孵出幼体特征的影响. 动物学研究, 2005, 26: 55 - 60.
- [14] Vinegar A. Evolutionary implications of temperature induced anomalies of development in snake embryos. *Herpetologica*, 1974, 30: 72 - 74.
- [15] Lu H L, Ji X, Lin L H, et al. Relatively low upper threshold temperature in lizards using cool habitats. *J Therm Biol*, 2006, 31: 256 - 261.
- [16] 许雪峰, 计翔. 山地麻蜥个体发育过程中头部两性异形和食性的变化. *应用生态学报*, 2003, 14: 557 - 561.
- [17] Xu X F, Ji X. Ontogenetic shifts in thermal tolerance, selected body temperature and thermal dependence of food assimilation and locomotor performance in a lacertid lizard, *Eremias brenchleyi*. *Comp Biochem Physiol A*, 2006, 143: 118 - 124.
- [18] 吴义莲, 许雪峰. 水热环境对白条草蜥卵孵化和孵出幼体表型特征的影响. *动物学报*, 2007, 53: 966 - 973.
- [19] 计翔, 章朝华. 水热环境对中国石龙子孵化期、孵化成功率及孵出幼体特征的影响. *动物学报*, 2001, 47: 256 - 265.
- [20] Shine R, Harlow P S. Maternal manipulation of offspring phenotypes via nest-site selection in an oviparous lizard. *Ecology*, 1996, 77: 1808 - 1817.
- [21] Shine R, Elphick M J, Barrott E G. Sunny side up: lethally high, not low, nest temperatures may prevent oviparous reptiles from reproducing at high elevations. *Biol J Linn Soc*, 2003, 78: 325 - 334.