

爬行动物胚胎的行为热调节

叶银子 杜卫国*

中国科学院动物研究所, 动物生态与保护生物学院重点实验室 北京 100101

摘要: 行为热调节是外温动物体温调节的主要方式。传统观点认为行为热调节仅存在于胚后阶段, 然而近年来研究表明爬行动物胚胎具备行为热调节能力。本文回顾了爬行动物胚胎行为热调节的发现和研究进展, 探讨了胚胎行为热调节的生态适应意义, 分析了胚胎如何感知温度以完成行为热调节, 指出了该领域的未来研究方向。

关键词: 胚胎; 行为热调节; 温度依赖型性别决定; 瞬时受体电位离子通道; 气候变化

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2022) 04-635-06

Behavioral Thermoregulation in Reptile Embryos

YE Yin-Zi DU Wei-Guo*

Key Laboratory of Animal Ecology and Conservational Biology, Institute of Zoology,

Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Abstract: Ectotherms rely primarily on behavioral thermoregulation to raise their body temperatures. Traditionally, it is assumed that behavioral thermoregulation only exists in post-embryonic stages. However, recent studies have shown that reptile embryos have the capability of behavioral thermoregulation. Here we review the discovery and research progress of behavioral thermoregulation in reptile embryos, discuss the ecological and adaptive significance of behavioral thermoregulation in embryos, analyze how embryos sense temperature to complete behavioral thermoregulation, and point out some future research directions in this field.

Key words: Embryo; Behavioral thermoregulation; Temperature-dependent sex determination; Transient receptor potential ion channel; Climate change

适宜体温是动物维系摄食、呼吸、代谢、发育和繁殖等基本生命活动的前提与保障。内温动物通过自身产热等生理途径维持适宜而稳定的体温, 外温动物则主要通过行为热调节

(behavioral thermoregulation) 达到适宜体温 (Angilletta 2009)。传统行为热调节的研究多关注胚后个体, 研究内容包括行为热调节的模式与效率、收益与代价以及对气候变化的缓冲

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 32030013);

* 通讯作者, E-mail: duweigu@ioz.ac.cn;

第一作者介绍 叶银子, 女, 博士后; 研究方向: 爬行动物生理生态学; E-mail: yeyinzi@ioz.ac.cn。

收稿日期: 2022-03-18, 修回日期: 2022-05-18 DOI: 10.13859/j.cjz.202204018

作用等 (Kearney et al. 2009, Du et al. 2015)。胚胎期是动物生活史中对环境最敏感、最脆弱的时期, 传统观点认为胚胎不具备行动能力, 且卵内无明显的温度梯度, 所以胚胎只能被动受制于巢址温度环境或母体体温 (Shine 2006), 不具备主动的行为热调节能力 (Tattersall et al. 2006)。然而, 对于缺乏亲代抚育的很多卵生爬行动物而言, 母体往往将卵产于巢中 (Reynolds et al. 2002), 导致胚胎需要直接面对复杂多变的外界环境, 这给胚胎的生存提出了严峻的挑战 (Deeming 2004)。那么, 爬行动物胚胎如何应对复杂环境? 根据进化生物学理论推测, 自然选择压力会驱动胚胎进化出主动应对环境变化的能力 (Du et al. 2022), 因为巢址环境能显著影响爬行动物胚胎存活、发育、后代表型与适合度等 (Deeming 2004, Booth 2006)。近年来的实验研究工作证实了这个理论推测, 发现行为热调节也存在于胚胎阶段 (Du et al. 2015)。爬行动物胚胎可以通过调整其在卵中的位置, 达到行为热调节之目的 (Du et al. 2011)。本文将从胚胎行为热调节的发现、自然条件下的行为热调节、生态学适应意义、温度感知机制以及未来研究方向等方面展开论述。

1 胚胎行为热调节的发现

胚胎行为热调节最先在爬行动物龟鳖目的中华鳖 (*Pelodiscus sinensis*) 中发现。研究人员通过开展室内外实验, 检测了热源对胚胎移动的影响, 发现将热源置于中华鳖卵的一侧, 中华鳖胚胎会主动向热源靠近, 若改变热源方向, 胚胎又随之改变位置趋向热源 (图 1), 这表明胚胎在发育早期就具有感知温度并移动的能力 (Du et al. 2011)。成体的行为热调节具有明确的选择性, 是一个主动过程。成体可以通过行为热调节躲避极端温度而选择适宜的环境温度 (Huey 1974)。进一步研究发现, 胚胎具有与成体类似的主动热调节行为模式 (Zhao et al. 2013)。活胚胎能主动趋向热源, 而死亡胚胎则不能, 证实胚胎趋向热源是主动行为;

通过比较在不同温度下乌龟 (*Mauremys reevesii*) 胚胎的移动, 发现胚胎在卵内选择较温暖的环境, 并且能回避伤害性的高温环境 (Zhao et al. 2013)。后续的研究发现, 胚胎行为热调节存在于龟类、蛇类和鳄类等爬行动物中, 以及鸡形目、鸽形目和雁形目等鸟类中; 但是在小型蜥蜴卵中并未发现胚胎行为热调节现象 (Li et al. 2014)。尽管胚胎在卵内不规则的移动或在母体子宫内的踢腿和摆动行为早有报道 (Pellegrini et al. 2007), 围绕胚胎主动响应环境温度变化而表现出的热调节行为还是首次被发现。通过该行为, 动物胚胎可以在卵内选择合适的发育温度, 进而影响后代表型和适合度 (Du et al. 2015)。

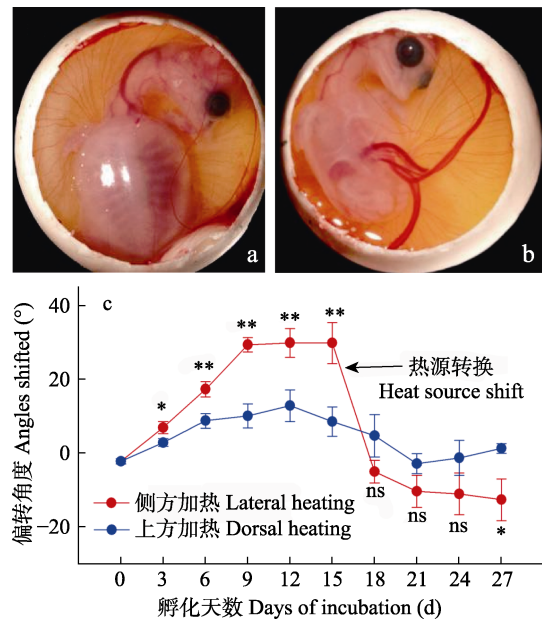


图 1 中华鳖胚胎行为热调节 (Du et al. 2011)

Fig. 1 Behavioral thermoregulation in *Pelodiscus sinensis* embryos (Du et al. 2011)

热源在胚胎正上方 (a) 或左侧 (b) 时胚胎位置, 以及胚胎随热源方向变动时的位置变化 (c)。

Position of the embryo when heat source is from above (a) or at the left side (b), and shifts in the position of embryo as heat source changes (c).

星号表示统计显著性: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$; ns. 无显著差异
Asterisks show levels of statistical significance: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$; ns. Nonsignificant

2 自然条件下的胚胎行为热调节

胚胎行为热调节的发现，引起学术界的广泛关注 (Shine et al. 2018)。其中一个热点问题是：在自然巢穴中胚胎是否能够进行行为热调节？前期关于胚胎行为热调节的研究大多在实验室完成，可以通过人工调控卵内温差以观察胚胎行为热调节，但在自然条件下温度波动复杂且大多数卵都埋在土壤下，卵内是否有足够的温差就成为了胚胎行为热调节讨论的焦点。欧美学者以北美拟鳄龟 (*Chelydra serpentina*) 为研究对象，模拟计算了北美拟鳄龟胚胎在不同土壤类型和巢穴深度情景下可能经历的温度环境，认为在深度为 10 ~ 30 cm 的地下土壤层内部温差极小。而且，由于卵壳及卵内容物的热缓冲作用，卵内温差一定会小于土壤温差。由此，他们推论埋在土壤下的爬行动物卵内温差不显著。此外，由于温度的日周期波动和土壤保温作用，白昼和夜晚温差方向是相反的，导致胚胎无法如此快速地响应温差方向的变化。综合这些卵内温度变异及温差现象，他们认为在自然巢穴内的爬行动物胚胎无法进行行为热调节 (Telemeco et al. 2016)。然而，Ye 等 (2019) 对自然巢穴中乌龟卵内温度实测研究，则得到不同于模型预测的结果。利用微型温度探头直接记录自然巢内乌龟卵内两端的温度，发现卵内温差在不同季节均存在，最大瞬时温差可达 4.7 °C。此外，尽管卵两端温差存在日周期波动，由于夜晚卵内温差减小，温差方向基本不会改变，这与模型预测的日夜转换不一致。同时，研究人员利用药物抑制胚胎行为热调节后，发现在半自然巢穴中胚胎的位移距离明显减少。该研究表明，在自然温度下卵内存在较稳定的温差，且胚胎能够行为热调节 (Ye et al. 2019)。

3 胚胎行为热调节的生态适应意义

胚胎行为热调节的另一个热点问题是其生态适应意义。研究表明，胚胎行为热调节有耗

能的代价 (Zhao et al. 2014)。那么，其行为的收益是什么呢？

一种观点认为胚胎行为热调节是一种戏耍行为，对胚胎发育本身无益，但有利于胚后个体行为热调节的发育 (Telemeco et al. 2016)。胚胎发育决定了胚胎可移动的空间与时期，通过对比中华鳖卵内空间大小与胚胎发育的时期，一些学者认为胚胎能在卵内移动的机会很少，而且与发育关键时期（如性别敏感期）重叠较少，错失了影响后代表型机会。因此，推测胚胎行为热调节无法在胚胎发育时期带来收益，更倾向于“戏耍行为”假说 (Cordero et al. 2018)。戏耍行为的主要适应意义在于提前学习或者完善在后续的生活史中必须的技能。尽管已有研究表明，胚后时期的龟鳖类等爬行动物具有戏耍行为 (Burghardt et al. 1996, Pellegrini et al. 2007)，但是有关胚胎行为热调节是否为戏耍行为，是否有利于胚后个体行为热调节，目前尚缺乏实验证据支持。

另一种观点则认为，由于孵化温度显著影响爬行动物胚胎发育、后代表型、后代行为以及后代适合度 (Deeming 2004, Booth 2006, Du et al. 2010, Noble et al. 2018)，行为热调节可能促进胚胎发育、降低胚胎暴露于不利环境的风险以及提高后代适合度 (Du et al. 2011)。首先，由于孵化温度与胚胎发育速率呈正相关 (Andrews et al. 2012, Booth 2018, Singh et al. 2020)，胚胎行为热调节如果能使得胚胎在温暖适宜的环境中发育，则能缩短孵化期，提高胚胎发育成功率。在中华鳖和乌龟的胚胎行为热调节控制实验中，均发现胚胎行为热调节使得胚胎获得适宜的温度环境，缩短了孵化期，为该假设提供了实验支持证据 (Du et al. 2011, Ye et al. 2019)。其次，对于温度依赖性性别决定 (temperature-dependent sex determination, TSD) 的卵生爬行动物而言，孵化温度能决定孵出幼体的性比，极端的温度可导致后代性别的单一化，威胁到种群延续 (Jensen et al. 2018)。Ye 等 (2019) 发现，爬

行动物胚胎能够利用行为热调节选择合适的发育温度，影响后代性比。通过在卵内移动，胚胎能够将发育温度维持在性别决定关键温度附近，以此避免后代性比的偏移，并且能缓解气候变化带来的影响。但同时也发现，胚胎行为热调节影响后代性别的情况主要发生在平均巢温接近性别决定关键温度的巢穴中，过高或过低的温度条件下胚胎行为热调节则不能影响后代性比 (Ye et al. 2019)。鉴于母龟可通过提前产卵或者选择温度较低的巢址来调控后代性比 (Mitchell et al. 2010)，胚胎行为热调节可能和其他行为机制共同作用，来缓解气候变化对龟类后代性比的影响。

4 胚胎行为热调节过程中的分子温度计

外温动物行为热调节属典型的“先感知，后运动”神经调控过程，温度感知是行为热调节的第一步。环境温度信号主要是由体感系统的感觉神经元负责传递，其内部神经细胞形成动作电位，将温度信号传递至中枢神经系统。面部的感觉神经元集中在三叉神经节，躯干的感觉神经元集中在背根神经节 (Vriens et al. 2014)。温度门控离子通道是感觉神经元中执行温度感知的蛋白，这些通道特异性响应各自对应的温度范围。例如，表达于初级感觉神经元的一类温度门控的瞬时电位受体 (transient receptor potential, TRP) 执行了重要的温度感知功能 (Nilius et al. 2014, Castillo et al. 2018)。

乌龟胚胎行为热调节有着明显的温度阈值，胚胎主动靠近适宜温度 (29 °C) 的热源，但能远离伤害性温度 (33 °C) 的热源。研究发现，在乌龟胚胎的背根神经节中存在与热偏好行为阈值类似的两类热敏神经元，表明在背根神经节神经元中至少存在两个分子感受器，分别响应不同温度 (Ye et al. 2021)。通过分子生物学、电生理学、药理学和行为学等多种实验方法，发现乌龟 TRPA1 和 TRPV1 是胚胎行为热调节过程中感知温度变化的关键离子通道。TRPA1 用于感受温和热刺激 (28 ~ 32 °C)，使

得乌龟胚胎向热源移动，而当温度进入伤害性热刺激范围时 (> 32 °C)，TRPV1 激活并帮助乌龟胚胎远离热源 (图 2)。因此，在胚胎行为热调节中，TRPA1 和 TRPV1 形成了一个无缝连接的生理分子温度计，用于感受温度变化 (Ye et al. 2021)。

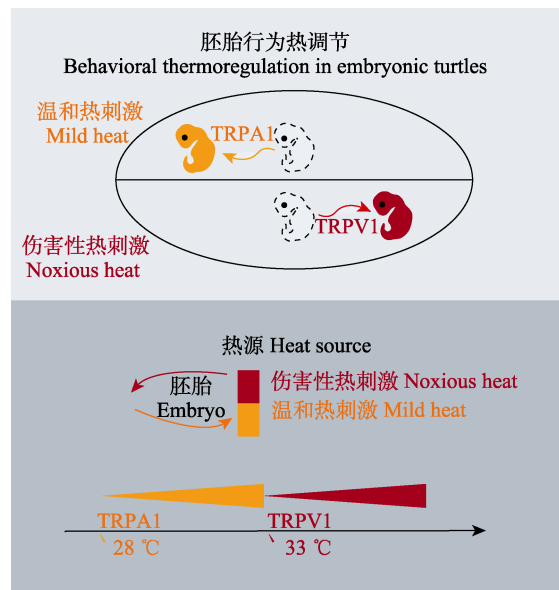


图 2 胚胎行为热调节过程中的分子温度计 (Ye et al. 2021)

Fig. 2 Molecular thermometer of behavioral thermoregulation in embryos (Ye et al. 2021)

图中箭头表示胚胎移动方向。

The arrow represents the direction of embryo movement.

5 未来研究方向

尽管取得系列进展，爬行动物胚胎行为热调节的研究尚非常有限。该领域有很多未解之谜等待我们去解答。第一，目前仅报道了 10 余种动物胚胎具有行为热调节能力，未来应该在更大范围、更多类群中开展胚胎行为热调节研究。此类工作一方面可以深化一些问题的研究。比如，前期研究发现小型卵内的蜥蜴胚胎不具备行为热调节，那么大型卵内的蜥蜴，其胚胎是否有该行为呢？同时，当数据积累丰富后，此类工作也能分析该行为的起源与演化。

第二，关于胚胎行为热调节的生态适应意义还有很多假说有待验证。比如，（1）同步孵化是龟类常见的一种适应性孵化对策，可降低新生幼龟被捕食风险（Colbert et al. 2010），那么胚胎行为热调节是否可以使胚胎主动选择适宜温度，缩小上下层卵之间的温差及胚胎发育速度差异，从而有利于同步孵化？（2）胚胎行为热调节能否提高胚后个体行为热调节效率？（3）胚胎行为热调节是否利于提高后代质量和适合度？第三，关于胚胎行为热调节的生理机制，我们目前仅知道胚胎能通过 TRP 通道感知温度，但对胚胎如何处理温度信号、如何调控肌肉系统产生趋向和回避热源的动作等神经生理机制尚一无所知。因此，未来的工作应该开展行为学、生态学、神经生物学、发育生物学、分子生物学等多学科的交叉研究，综合多学科研究手段，推动爬行动物胚胎行为热调节现象与机制的深入研究。

参 考 文 献

- Andrews R M, Schwarzkopf L. 2012. Thermal performance of squamate embryos with respect to climate, adult life history, and phylogeny. *Biological Journal of the Linnean Society*, 106(4): 851–864.
- Angilletta Jr M J. 2009. *Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis*. Oxford: Oxford University Press.
- Booth D T. 2006. Influence of incubation temperature on hatchling phenotype in reptiles. *Physiological and Biochemical Zoology*, 79(2): 274–281.
- Booth D T. 2018. Incubation temperature induced phenotypic plasticity in oviparous reptiles: Where to next? *Journal of Experimental Zoology. Part A, Ecological and Integrative Physiology*, 329(6/7): 343–350.
- Burghardt G M, Ward B, Rosscoe R. 1996. Problem of reptile play: Environmental enrichment and play behavior in a captive Nile soft-shelled turtle, *Trionyx triunguis*. *Zoo Biology*, 15(3): 223–238.
- Castillo K, Diaz-Franulic I, Canan J, et al. 2018. Thermally activated TRP channels: molecular sensors for temperature detection. *Physical Biology*, 15(2): 021001.
- Colbert P L, Spencer R J, Janzen F J. 2010. Mechanism and cost of synchronous hatching. *Functional Ecology*, 24(1): 112–121.
- Cordero G A, Telemeco R S, Gangloff E J. 2018. Reptile embryos are not capable of behavioral thermoregulation in the egg. *Evolution & Development*, 20(1): 40–47.
- Deeming D C. 2004. *Reptilian Incubation: Environment, Evolution and Behaviour*. Nottingham: Nottingham University Press.
- Du W G, Shine R. 2015. The behavioural and physiological strategies of bird and reptile embryos in response to unpredictable variation in nest temperature. *Biological Reviews*, 90(1): 19–30.
- Du W G, Shine R. 2022. The behavioural and physiological ecology of embryos: responding to the challenges of life inside an egg. *Biological Reviews*, 97(4): 1272–1286.
- Du W G, Ye H, Zhao B, et al. 2010. Thermal acclimation of heart rates in reptilian embryos. *PLoS One*, 5(12): e15308.
- Du W G, Zhao B, Chen Y, et al. 2011. Behavioral thermoregulation by turtle embryos. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(23): 9513–9515.
- Huey R B. 1974. Behavioral thermoregulation in lizards: Importance of associated cost. *Science*, 184(4140): 1001–1003.
- Jensen M P, Allen C D, Eguchi T, et al. 2018. Environmental warming and feminization of one of the largest sea turtle populations in the world. *Current Biology*, 28(1): 154–159.
- Kearney M, Shine R, Porter W P. 2009. The potential for behavioral thermoregulation to buffer "cold-blooded" animals against climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(10): 3835–3840.
- Li T, Zhao B, Zhou Y K, et al. 2014. Thermoregulatory behavior is widespread in the embryos of reptiles and birds. *American Naturalist*, 183(3): 445–451.
- Mitchell N J, Janzen F J. 2010. Temperature-dependent sex determination and contemporary climate change. *Sexual Development*, 4(1/2): 129–140.
- Nilius B, Flockerzi V. 2014. *Mammalian Transient Receptor Potential (TRP) Cation Channels, Vol I. Pages XII-726*. Mammalian Transient Receptor Potential. Berlin: Springer.
- Noble D W A, Stenhouse V, Schwanz L E. 2018. Developmental

- temperatures and phenotypic plasticity in reptiles: a systematic review and meta-analysis. *Biological Reviews*, 93(1): 72–97.
- Pellegrini A D, Dupuis D, Smith P K. 2007. Play in evolution and development. *Developmental Review*, 27(2): 261–276.
- Reynolds J D, Goodwin N B, Freckleton R P. 2002. Evolutionary transitions in parental care and live bearing in vertebrates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences*, 357(1419): 269–281.
- Shine R. 2006. Is increased maternal basking an adaptation or a pre-adaptation to viviparity in lizards? *Journal of Experimental Zoology Part A: Comparative Experimental Biology*, 305(6): 524–535.
- Shine R, Du W G. 2018. How frequent and important is behavioral thermoregulation by embryonic reptiles? *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology*, 329(4/5): 215–221.
- Singh S K, Das D, Rhen T. 2020. Embryonic temperature programs phenotype in reptiles. *Frontiers in Physiology*, 11: 35.
- Tattersall G J, Cadena V, Skinner M C. 2006. Respiratory cooling and thermoregulatory coupling in reptiles. *Respiratory Physiology & Neurobiology*, 154(1/2): 302–318.
- Telemeco R S, Gangloff E J, Cordero G A, et al. 2016. Reptile embryos lack the opportunity to thermoregulate by moving within the egg. *The American Naturalist*, 188(1): E13–E27.
- Vriens J, Nilius B, Voets T. 2014. Peripheral thermosensation in mammals. *Nature Reviews Neuroscience*, 15(9): 573–589.
- Ye Y Z, Ma L, Sun B J, et al. 2019. The embryos of turtles can influence their own sexual destinies. *Current Biology*, 29(16): 2597–2603.
- Ye Y Z, Zhang H, Li J M, et al. 2021. Molecular sensors for temperature detection during behavioral thermoregulation in turtle embryos. *Current Biology*, 31(14): 2995–3003.
- Zhao B, Ding P, Zhang W. 2014. Energetic cost of behavioral thermoregulation in turtle embryos. *Behavioral Ecology*, 25(4): 924–927.
- Zhao B, Li T, Shine R, et al. 2013. Turtle embryos move to optimal thermal environments within the egg. *Biology Letters*, 9(4): 9566–9570.