

DOI:10.3969/j.issn.1000-7083.2014.05.007

## 荒漠沙蜥胚胎生长发育的温度适应性研究

徐意<sup>1</sup>, 岳丰<sup>2,3</sup>, 马明<sup>3</sup>, 田晓柱<sup>3</sup>, 陈强<sup>3\*</sup>

(1. 天津生物工程职业技术学院生物技术系, 天津 300462; 2. 兰州大学第一医院生殖医学专科医院, 兰州 730000;  
3. 兰州大学生命科学学院, 兰州 730000)

**摘要:**为研究荒漠沙蜥胚胎发育的温度适应性,我们设定了3个温度(26℃、30℃、34℃)孵化荒漠沙蜥受精卵,并在胚胎孵化过程中对胚胎代谢和心率、新生幼体的形态学特征和幼体静止代谢率的温度适应性进行了研究。结果显示,随着卵的发育,荒漠沙蜥的胚胎代谢率和心率逐渐上升,在孵化后期达到最大;胚胎的心率对孵化温度具有较高的敏感性,随环境温度上升心率显著加快。孵化温度对荒漠沙蜥新生幼体的部分形态学指标有显著影响,26℃下孵化的荒漠沙蜥幼体体型较大。新生幼体的代谢率均比胚胎代谢率高,且不同温度下孵出的幼体其热适应性有较大差异,30℃组孵化出的新生幼体代谢水平最低。我们推测幼体在与孵化温度相同的环境下消耗较少的能量便可保证基本的生理活动需求;相反,个体需要消耗更多的能量才能适应从胚胎到幼体的不同生活史阶段的环境温度变化。

**关键词:**荒漠沙蜥; 胚胎发育; 代谢率; 心率; 呼吸率; 温度适应性

**中图分类号:** Q959.6; Q958.1 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-7083(2014)05-0678-07

## Thermal Fitness of Embryonic Growth and Development in *Phrynocephalus przewalskii*

XU Yi<sup>1</sup>, YUE Feng<sup>2</sup>, MA Ming<sup>3</sup>, TIAN Xiaozhu<sup>3</sup>, CHEN Qiang<sup>3\*</sup>

(1. Tianjin Vocational College of Bioengineering, Tianjin 300462, China;

2. The Reproductive Medicine Hospital of the 1<sup>st</sup> Hospital of Lanzhou University, Lanzhou 730000, China;

3. School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China)

**Abstract:** This study was designed to evaluate the thermal fitness of the embryos of *Phrynocephalus przewalskii*, including the effects of temperature (26℃, 30℃ and 34℃) on metabolic rates and heart rates of embryos, as well as the phenotypes and the metabolic rates of hatchlings. Results indicated that the metabolic rates and heart rates of embryos were elevated along with the phase of egg-incubation and peaked in late-term incubation. The heart rates of embryos were sensitive to the incubation temperature, they accelerated remarkably along with the rising temperature. Hatchling incubated at 26℃ had larger body size. Metabolic rates of hatchlings were much faster than those of embryos. The thermal fitness of the hatchlings incubated under different temperature differed distinctly, while hatchling incubated at 30℃ had the lowest metabolic rate. Therefore, hatchlings may have lower metabolic consumption when the environment temperature was constant with incubation. On the contrary, individual may consume more energy to fit the thermal variation during different life history.

**Key words:** *Phrynocephalus przewalskii*; embryo development; metabolic rates; heart rates; respiration rates; thermal fitness

卵生动物的胚胎发育阶段是其生活史中最重要、对环境因子最敏感的时期,而孵化温度是最重要的影响因子之一。研究表明温度可影响爬行动物卵的孵化期、孵化成功率、幼体形态和运动表现等。在卵存活孵化温度范围内,温度诱导产生的幼体特征变异可能会长期影响个体的适应性。因此,研究温度对爬行动物卵孵化过程的影响,有助于揭示其许多生活史特征,为进一步认识爬行动物对环境的适

应机制提供重要的理论依据。

卵生动物胚胎的代谢率和心率在鸟类中已有较多研究,但孵化温度对爬行动物胚胎的代谢率和心率的作用目前仍了解不多,很多相关研究才刚刚起步。已有研究结果显示,不同发育阶段的胚胎对孵化环境的需求可能不同(Leshem *et al.*, 1991; Birchard & Reiber, 1995; Peterson & Kruegl, 2005)。连续监测胚胎的代谢率和心率能更好地了解胚胎在发育过程

收稿日期:2013-10-31 接受日期:2014-05-28 基金项目:国家自然科学基金资助项目(No. 31272313, No. 31071918)

作者简介:徐意(1979~),女,讲师,硕士,研究方向为动物生理生化, E-mail: xuyi912@aliyun.com

\* 通讯作者 Corresponding author, 男,教授,博士,博士研究生导师,研究方向为爬行动物生理生态学, E-mail: chenq@lzu.edu.cn

中对环境温度的响应。当个体完成从胚胎到幼体生活史转变的过程,其生长发育的环境条件发生了急剧改变。独立生活的新生幼体需要迅速适应一系列的变化才能拥有更大的生存力,其代谢的温度适应性也值得关注。

为了探究孵化温度对荒漠沙蜥胚胎生长发育的影响,本实验在 3 个恒定温度下孵化荒漠沙蜥的卵,记录温度对卵的孵化期、孵化成功率和幼体形态的影响,并对胚胎的代谢和心率进行了测量,旨在阐明胚胎和新生幼体代谢的温度适应性。

## 1 材料和方法

### 1.1 实验动物的饲养

荒漠沙蜥于 2011 年 5 月底至 6 月初采自甘肃景泰(37°13'N,104°05'E,海拔 1400 m)。蜥蜴带回实验室后,触诊法判断雌体怀卵状况,将怀卵雌蜥分开饲养在 800 mm × 360 mm × 400 mm(长 × 宽 × 高)饲养箱内,箱内形成温度梯度(25 ~ 37℃),7:00 ~ 19:00 给予自然光照,辅助加热光源(100 W 白炽灯)在 9:00 ~ 17:00 工作,蜥蜴能自由进行体温调节,整个繁殖过程中能够自由取食黄粉虫和纯净水。

### 1.2 新生卵的收集和孵化

雌蜥临近产卵时,每小时检查一次饲养箱,发现新产的卵立即收集、测量、称重和编号,记录产卵时间,将卵移入加盖孵化盒内,孵化盒内含一定湿度孵化基质(-620 kPa,蛭石:水=4:1)。卵完全埋在基质中,孵化盒置于温度为 26℃、30℃ 和 34℃(±0.2℃)的生化培养箱(SPX-150A-Z 型,上海跃进医疗器械厂)中。每隔 1 d 向盒内定量喷水使基质湿度保持恒定。

### 1.3 卵发育过程中胚胎代谢率的测定

卵开始孵化后,每隔 7 d 对胚胎代谢率进行测定。将卵小心取出,称重,放入呼吸室中,用 RP1LP 低量程动物呼吸作用测量仪(加拿大 Qubit Systems)在 26℃、30℃ 和 34℃ 下测单位时间内 CO<sub>2</sub> 的生成量,每颗卵测定 20 min 左右。静止代谢率用单位时间的 CO<sub>2</sub> 生成量表示,单位:mgCO<sub>2</sub>/min。

### 1.4 卵发育过程中胚胎心率的测定

胚胎心率的测定时间、频率和温度与代谢率保持一致。胚胎的心率运用了光电脉搏测定的原理,将光敏电阻与适当的普通电阻串联后由电源供电,光源在通电时发光。把卵微血管密集处放于光敏电阻的受光面,当卵中微血管的血流发生脉压变化时,

对光的反射系数也发生变化,使光敏电阻接收到的光强也随之改变。变化的光信号可以通过 BL-420F 生物信号采集系统采集、转换,并进行记录。胚胎心率测定过程中注意保持一定的环境湿度,以防干燥空气影响胚胎的发育。

### 1.5 孵出幼体的形态学和代谢率的测量

幼体孵出后及时取出,计算孵化时间并测量形态学指标(吻肛长、尾长、前肢长、后肢长、头长和头宽)。不同环境温度下孵出的幼体在 30℃ 下分开饲养,饲养条件、光照周期和控温周期均与成年蜥蜴相同。

幼体出生的第 2 天,用 RP1LP 低量程动物呼吸作用测量仪(加拿大 Qubit Systems)在 30℃ 下测定其基础代谢率。

### 1.6 数据统计

所有数据用 SPSS 16.0 软件进行统计分析,在统计分析前进行正态性和方差同质性检验。由于孵化温度对卵的孵化期有显著影响,同一时间测定的卵并不一定处在同一发育阶段,因此在卵孵化完毕后,通过孵化期推测测定卵所处的发育阶段,通过相同发育阶段卵各项生理指标的差异,比较孵化温度对胚胎发育的影响。分别以卵重为协方差,重复方差分析比较卵代谢率和心率随发育时间的变化规律,ANCONA 分析比较不同孵化温度下胚胎代谢率和心率的差异。幼体孵出后,孵化期和幼体形态均通过单因素 ANOVA 比较。所有描述性统计值用 Mean ± SE 表示,显著水平设置为 α = 0.05。

## 2 结果

### 2.1 孵化温度对荒漠沙蜥卵孵化期和孵化成功率的影响

孵化温度对荒漠沙蜥卵的孵化期有显著影响( $F_{2,61} = 1101.173, P < 0.001$ )。随孵化温度升高,卵的孵化期逐渐缩短。卵孵化期的变化呈非线性,当环境温度从 26℃ 上升到 30℃ 时,孵化期缩短了 14 d 左右;而温度从 30℃ 上升至 34℃ 时,孵化期仅缩短了 7 d(图 1)。26℃、30℃ 和 34℃ 下荒漠沙蜥卵的孵化成功率分别为 50.00% (26/50)、43.48% (20/46) 和 36.36% (16/44)。

### 2.2 孵化温度对荒漠沙蜥卵代谢率和心率的影响

随着卵的发育,荒漠沙蜥胚胎代谢率呈上升趋势( $F_{2,14} = 8.859, P < 0.01$ ),但孵化的环境温度对胚胎代谢率并没有显著影响( $F_{2,7} = 1.724, P = 0.246$ ,图 2)。

随着卵的发育,荒漠沙蜥胚胎心率明显上升

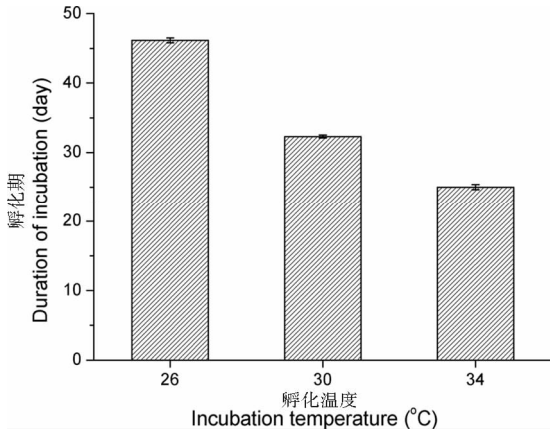


图 1 不同孵化温度下荒漠沙蜥卵的孵化期

Fig. 1 Incubation length of *Phrynocephalus przewalskii* embryos incubated at different thermal environments

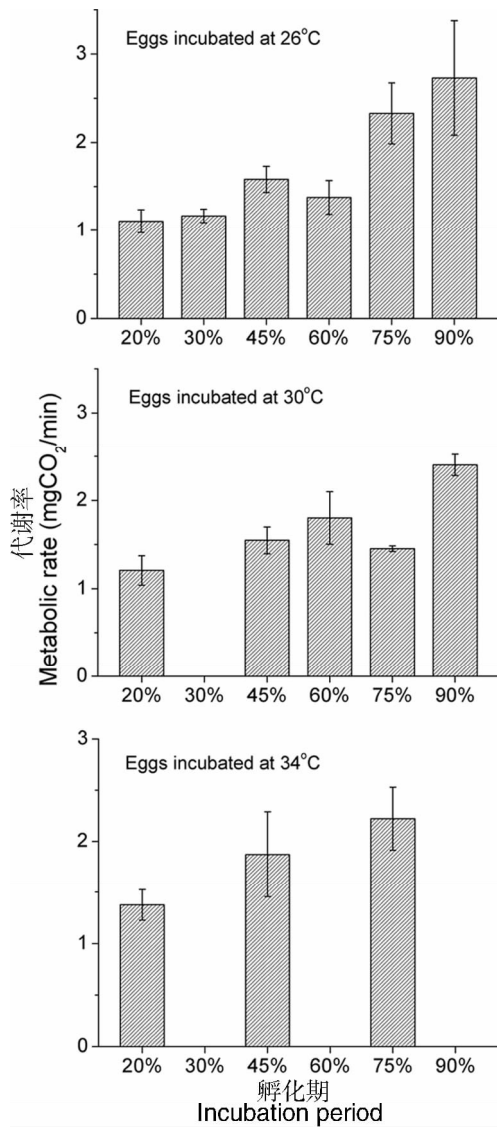


图 2 不同孵化温度下荒漠沙蜥的胚胎代谢率

Fig. 2 Incubation period and embryonic metabolic rates of lizard embryos *Phrynocephalus przewalskii* within eggs incubated under three temperature regimes in the laboratory

( $F_{2,18} = 20.031, P < 0.01$ )。孵化的环境温度对胚胎心率也有显著影响 ( $F_{2,9} = 14.425, P < 0.01$ ), 其中 34°C 下胚胎心率最大 (图 3)。

2.3 荒漠沙蜥新生幼体的形态学指标

卵的孵化温度对荒漠沙蜥新生幼体的部分形态学指标有显著影响, 26°C 下孵化的荒漠沙蜥幼体有较大的体形 (体长和体重), 且在头长和头宽等指标上有显著差异, 34°C 下孵化出的幼体有较大的四肢和尾长, 30°C 孵化出的幼体的体形介于其他两个温度之间 (表 1)。

2.4 荒漠沙蜥新生幼体的代谢率差异

卵孵化时的温度条件对新生幼体代谢率的影响

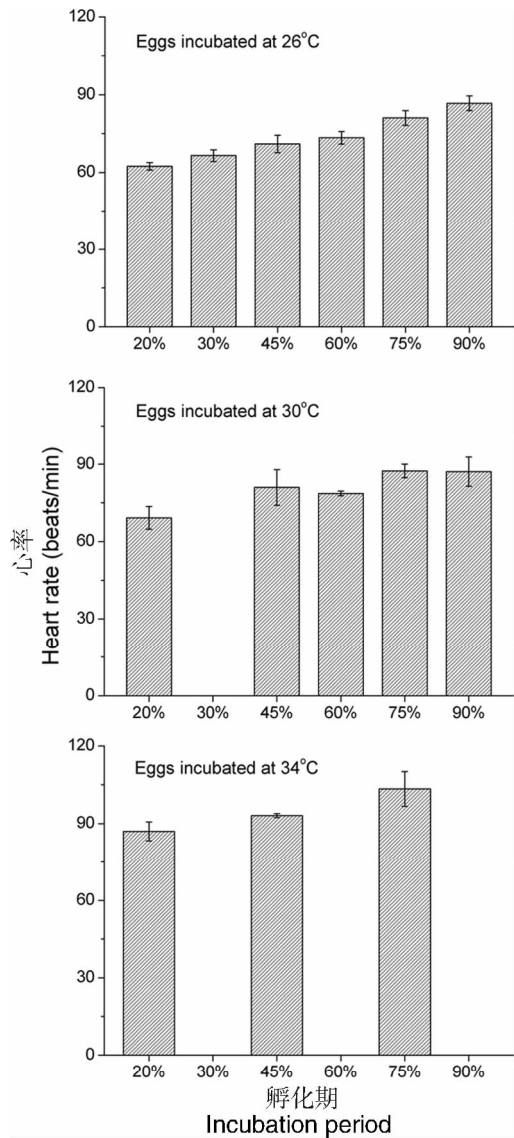


图 3 不同孵化温度下荒漠沙蜥的胚胎心率

Fig. 3 Incubation period and embryonic heart rates of lizard embryos *Phrynocephalus przewalskii* within eggs incubated under three temperature regimes in the laboratory

表 1 不同孵化温度下荒漠沙蜥新生幼体的形态指标  
Table 1 Morphological phenotypes of *Phrynocephalus przewalskii* hatchlings at different incubation temperatures

孵化温度(°C)	样本数	体重(g)	体长(mm)	尾长(mm)	前肢长(mm)	后肢长(mm)	头长(mm)	头宽(mm)
26	26	0.91 ± 0.03	25.98 ± 0.32	36.52 ± 0.60	11.05 ± 0.11	18.47 ± 0.16	8.33 ± 0.08	7.00 ± 0.05
30	20	0.84 ± 0.01	25.68 ± 0.29	36.56 ± 0.68	11.20 ± 0.16	18.85 ± 0.20	8.04 ± 0.08	6.81 ± 0.07
34	16	0.88 ± 0.04	25.51 ± 0.42	39.88 ± 0.83	11.51 ± 0.14	19.00 ± 0.26	7.94 ± 0.11	6.69 ± 0.07
$F_{2,60}$		1.615 <sup>ns</sup>	0.741 <sup>ns</sup>	5.734 <sup>**</sup>	1.477 <sup>ns</sup>	1.852 <sup>ns</sup>	5.811 <sup>**</sup>	6.127 <sup>**</sup>

<sup>ns</sup>表示差异不显著, \*\*表示差异极显著

<sup>ns</sup> there is no difference, \*\* there is significant difference

极显著 ( $F_{2,20} = 8.287, P < 0.001$ ), 不同温度下孵出的幼体其热适应性有较大差异。同样在 30°C 的环境下, 30°C 下孵出幼体的代谢水平最低, 26°C 和 34°C 孵出的幼体代谢水平较高。

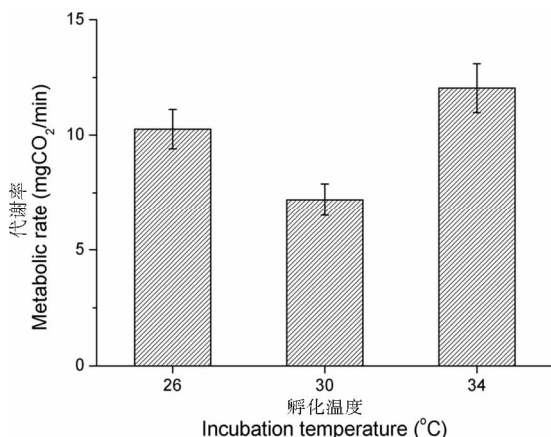


图 4 不同孵化温度下荒漠沙蜥新生幼体的静止代谢率  
Fig. 4 The resting metabolic rate of *Phrynocephalus przewalskii* hatchlings at different incubation temperatures

### 3 讨论

#### 3.1 孵化温度对荒漠沙蜥卵孵化期和孵化成功率的影响

爬行动物中, 温度对孵化期的影响已得到广泛研究, 普遍的规律是: 温度增加使孵化期缩短, 但孵化期的缩短并不是一种简单线性模式的减少, 在较高温度下, 温度对孵化期影响会小得多。这种规律存在于多种爬行动物物种中, 包括卵胎生和卵生蜥蜴、蛇类以及许多海龟 (Gutzke & Packard, 1987; Booth, 2000; Braña & Ji, 2000; Brown & Shine, 2006; Zhang *et al.*, 2010; Qu *et al.*, 2011; Tang *et al.*, 2012)。以蜥蜴 *Dipsosaurus dorsalis* 为例, 当孵化温度从 28°C 增加到 32°C, 孵化期缩短了 27 d; 由 32°C 增加到 36°C, 孵化期只缩短了 11 d; 而当温度从 36°C 增加到 40°C, 孵化期只缩短了 1 d (Muth, 1980)。对于卵胎生的密点麻蜥 *Eremias multiocellata*, 当孵化温度从 25°C 增加到 29°C, 孵化期缩短了 11 d; 但由 29°C 增加到 32°C, 孵化期缩短了 12 d; 而当温度从 32°C 增

加到 35°C, 孵化期只缩短了 3 d (Zhang *et al.*, 2010)。荒漠沙蜥的孵化期也呈现出相似的规律, 孵化温度从 26°C 上升到 30°C 时, 孵化期缩短了 14 d 左右; 而温度从 30°C 上升至 34°C 时, 孵化期仅缩短了 7 d。一般爬行动物的孵化温度有一个相对适宜的范围, 不同物种间胚胎发育的温度区间有所差异 (Ferguson, 1985), 但是孵化温度对孵化期长短的影响在爬行动物中是一致的 (Du & Ji, 2008; Qu *et al.*, 2011)。

除温度的影响外, 我国蜥蜴卵的孵化期呈现两个特点: (1) 种属内, 孵化时间随着纬度的增加而减少。如 26°C 条件下, 福建莆田的南草蜥 *Takydromus sexlineatus* 孵化期为 40.1 d, 浙江丽水的北草蜥 *T. septentrionalis* 孵化期为 37.1 d (许雪峰, 计翔, 2000); 相近温度下 (27°C), 安徽滁州的白条草蜥 *T. wolteri* 孵化时间为 30.6 d (潘志崇, 计翔, 2001)。本实验室在对沙蜥属卵孵化的研究中也发现, 随采集地纬度的升高, 沙蜥属蜥蜴卵的孵化期也有缩短的趋势 (表 2)。国外对爬行动物卵孵化期的研究也得到类似的结果, 如海龟 *Chelydra serpentina* 中, 25°C 和 30°C 恒定孵化温度下, 从 40°N 种群中获得的卵比来自 30°N 的卵的孵化期缩短了 20 d (Ewert, 1985); 从寒冷气候获取的澳大利亚海龟 *Australian chelid* 比来自热带和亚热带纬度的海龟也有更短的孵化期 (Legler, 1985)。(2) 来自同一种属的爬行动物, 相近温度下卵的孵化时间相对固定 (表 2), 其孵化期长短可能与遗传相关。这种特点在鳄鱼中也有报道。例如, 与其他鳄鱼相比, *Alligator mississippiensis* 的卵有一个较短且相对不变的孵化期 (Ferguson, 1985)。

众多研究表明, 爬行动物孵化期特点被认为是影响物种向北 (向寒冷地区) 分布的因素之一 (Deeming & Ferguson, 1990)。一方面, 较低的孵化温度延缓了爬行动物胚胎的发育, 另一方面, 将卵持续暴露在临界低温以下或临界高温以上的温度中不利于胚胎发育并可导致胚胎死亡。 *Sceloporus undulatus* 的卵在 15°C 下暴露 4 d 并不影响胚胎死亡率, 但暴露 9 d 可导致 50% 的死亡率, 暴露 40 d 可达 100% 的死亡

表 2 几种蜥蜴卵的孵化期比较  
Table 2 Comparison of egg incubation length in some species of lizards

属名	物种	采集地	孵化温度(°C)/孵化时间(天)	参考文献
麻蜥属 <i>Eremias</i>	虫纹麻蜥 <i>E. argus</i>	山西临汾(36°06'N, 111°33'E)	24/56.0	27/41.9 30/30.8 33/28.2 Hao <i>et al.</i> , 2005
	山地麻蜥 <i>E. brenchleyi</i>	安徽宿州乾山		27/48.7 30/35.3 33/30.4 许雪峰等,2005
草蜥属 <i>Takydromus</i>	白条草蜥 <i>T. wolteri</i>	安徽滁州琅琊山	24/41.9	27/30.6 30/25.8 33/22.6 许雪峰,计翔,2000
	北草蜥 <i>T. septentrionalis</i>	浙江丽水三岩寺	24/约 48	26/约 37 28/约 32 32/26.7 林植华,计翔,1998
	南草蜥 <i>T. sexlineatus</i>	福建莆田		26/40.1 许雪峰,计翔,2000
沙蜥属 <i>Phrynocephalus</i>	荒漠沙蜥 <i>P. przewalskii</i>	甘肃景泰 (37°13'N,104°05'E)		26/46.1 30/32.3 34/25.0 Tang <i>et al.</i> , 2012
	变色沙蜥 <i>P. versicolor</i>	甘肃临泽 (39°22'N,100°06'E)		26/43.8 30/30.9 34/23.3 Tang <i>et al.</i> , 2012
	草原沙蜥 <i>P. frontalis</i>	内蒙古鄂尔多斯 (40°02'N,107°01'E)	24/44.8	28/32.5 32/24.2 Qu <i>et al.</i> , 2011
	变色沙蜥 <i>P. versicolor</i>	内蒙古乌拉特后旗 (41°27'N,106°59'E)	24/45.5	28/32.1 32/23.7 Qu <i>et al.</i> , 2011
	叶城沙蜥 <i>P. axillaris</i>	新疆哈密 (42°43'N,93°57'E)		26/约 43 30/30.5 34/22.5 Unpublished

率(Christian *et al.*, 1986)。Yntema(1960)在对啮龟 *Chelydra serpentina* 的研究中发现,10°C 时啮龟胚胎不发育,15°C 仅见极慢的发育,室温和 30°C 时胚胎正常发育,在 34°C 或更高的温度胚胎则会死亡。在已报道的蛇、蜥蜴和石龙子等爬行动物中,其胚胎极限耐受高温也大多集中在 32 ~ 34°C (陈慧丽,计翔,2002;陈雪君等,2003;许雪峰等,2005)。在本文的研究中,26°C、30°C 和 34°C 下,荒漠沙蜥卵的孵化成功率分别为 50.00%、43.48% 和 36.36%,26°C 组和 30°C 组的孵化成功率略高于 34°C 组,但差异并不显著,表明实验设置的温度区间都能使荒漠沙蜥的胚胎较顺利地发育。

### 3.2 温度对胚胎代谢率和心率的影响

对鸟类胚胎代谢率和心率的研究起步较早,研究者普遍认为孵化温度对鸟类胚胎生理特征有非常重要的影响。但对于大部分爬行动物来说,有关孵化温度对胚胎新陈代谢和心血管影响的研究还非常有限。Whitehead 等(1990)在 29°C 到 31°C 的孵化温度下,记录了澳洲淡水鳄 *Crocodylus johnstoni* 胚胎氧的消耗量,发现 31°C 时胚胎耗氧量迅速增加;而 *Chelydra serpentina* 和 *Crocodylus johnstoni* 这两种龟在高温和低温孵化的胚胎,其代谢率不存在显著的差异(Birchard & Reiber, 1995)。动物学家们在对另外一些龟类和鸟类卵发育的研究中发现,这些物种胚胎发育的能量消耗也呈前期增加、后期降低的趋势(Vleck *et al.*, 1979; Vleck & Hoyt, 1991; Booth,

2000),并且对这种现象产生的原因给予两种解释:一是胚胎发育后期新器官的生成速率迅速降低,从而导致了能量消耗的降低(Booth, 2000);二是胚胎的孵化后期由于蛋壳在空间上限制了胚胎的体积,从而产生代谢限制作用(Metabolic restrictions, Tazawa *et al.*, 1988)。

与已有的研究结果相比,荒漠沙蜥的胚胎代谢率有以下两个特点:第一,随着卵的发育,荒漠沙蜥的胚胎代谢率逐渐上升,在孵化后期达到最大。荒漠沙蜥的卵为柔性卵壳,卵壳与孵化基质可以有部分的水分交换,卵的体积和质量也不断增大,因此孵化后期胚胎发育的空间基本上不会受到卵壳体积的限制。且爬行动物的卵都有足够的卵黄用于支持孵化期间胚胎发育(Nagle *et al.*, 1998; Ji & Sun, 2000)。胚胎发育越完善,幼体从孵化中获益越大(Bobyn & Brooks, 1994; Warner & Shine, 2007),这也可能是荒漠沙蜥的胚胎代谢率随发育逐渐上升的原因。第二,不同孵化温度下,处于相同发育阶段的胚胎代谢率没有显著差异。一般来说,在高温下代谢率的升高可能是加快胚胎发育和生长速度的最重要机制。我们在计算过程中排除了温度对发育期长短的影响,发现在相同或相近的发育阶段(整个发育期的 20%、45%、75% 和 90%),荒漠沙蜥胚胎代谢率并没有显著差异。这可能说明了环境温度在改变了发育速度的同时,却并没有影响胚胎的发育质量,在相近的发育阶段,胚胎发育的程度可能是一致的。

另外,在对鸟类和禽类胚胎代谢的研究过程中发现,当环境温度较低时,其卵的代谢率能够对环境条件产生一定的代谢应答或补偿(Tazawa *et al.*, 1988, 1989)。在正常的孵化条件下,鸟类卵的温度可通过耗氧量的增加对寒冷产生应答,使卵的温度比周围环境温度稍高,从而可加快孵化速率(Tazawa *et al.*, 1989)。在本实验中,我们并没有测定荒漠沙蜥卵内部温度与环境温度的关系,爬行动物会不会通过相似的途径进行胚胎的代谢调节还需要进一步研究。

变温动物的心血管功能和温度间的相互作用可能会对胚胎不同阶段的生活史产生影响。一般来说,随着胚胎发育的逐渐完善,胚胎代谢率增加的同时也伴随着胚胎心率的上升。胚胎在发育过程中能从卵黄获得足够的能量,孵化的环境温度较高时,胚胎发育和心率都较快,以满足血液运输营养物质和氧气的需要。因此,胚胎的心率对孵化温度具有较高的敏感性(Du & Shine, 2008)。

### 3.3 孵化温度对荒漠沙蜥新生幼体形态学的影响

孵化温度对孵出幼体的体重和形态学指标有显著影响。大部分爬行动物中,卵在存活孵化温度范围内,低温和温和温度孵化出较大、较重或表现较好的幼体,而高温下孵出的幼体个体较小、较轻(Gutzke & Packard, 1987; Burger, 1990; Van Damme *et al.*, 1992)。在本实验中,中、低温下孵出的荒漠沙蜥幼体不仅有较大的体重和体长,且有着较大的头部。较低的孵化温度导致孵化期延长,胚胎可更多的利用卵黄中的营养物质,因此表型就相对较大(Deeming, 2004)。同时,形体较大的后代个体在种群中具有更高的适应性,如减少被捕食的概率、在交配竞争中获胜(Ferguson & Fox, 1984)、捕捉更多种类的食物(Vitt, 2000)和在较少食物资源的条件下抵御饥饿的能力(Schultz & Conover, 1999)等。而头比较大的个体具有吞咽更大食物的能力(Barden & Shine, 1994; Ji *et al.*, 2006)。34℃下孵出的荒漠沙蜥幼体有较大的四肢和尾长,在奔跑中步长较大、平衡能力较好,从而在捕食或逃避敌害过程中有较快的运动速度(Huey *et al.*, 1990; Vanhooydonck *et al.*, 2001)。因此,不同温度下孵出幼体表型差异直接影响了其生存和竞争能力。

### 3.4 荒漠沙蜥新生幼体的代谢率差异

对很多有鳞类物种的幼体来说食物是有限的,在较低食物供应的限制下,很多爬行动物选择较低的体温来降低维持代谢的能耗,在某些物种中(尤其是短寿命)孵化后新生幼体仍维持较高的代谢率,这可能

会加速个体的生长并加强后代的适应性。在本研究中,新生幼体的代谢率均比胚胎代谢率高,且同样在30℃的环境条件下,孵化温度与出生后饲养温度不同的新生幼体(即26℃和34℃温度组)代谢水平更高。我们推测幼体孵出后的短期内,幼体的生理热适应性可能与胚胎发育阶段类似。幼体在与孵化温度相同的环境下花费较少的能量便可保证基本的生理活动需求;相反,个体需要付出更多的能量才能适应从胚胎到幼体的不同生活史阶段的环境温度变化。

综上所述,3个孵化温度下荒漠沙蜥均得到了发育完整的幼体,此温度区间是该物种较适宜的孵化温度。与34℃相比,26℃和30℃时孵出的幼体有较大的体形,成活率和适应力极大地提高。幼体出生后,当外界环境与孵化温度相同时,新生幼体的代谢率最低,这时个体将具有较强的野外适应性。

## 4 参考文献

- 陈慧丽, 计翔. 2002. 热环境对虎斑颈槽蛇卵孵化期, 孵化成功率和孵出幼体特征的影响[J]. 生态学报, 22(1): 1850-1858.
- 陈雪君, 林植华, 计翔. 2003. 浙江丽水中国石龙子卵孵化温度效应的进一步研究[J]. 动物学研究, 24(1): 21-25.
- 林植华, 计翔. 1998. 孵化温湿度对北草蜥孵化卵和孵出幼体的影响[J]. 动物学研究, 19(6): 439-445.
- 潘志崇, 计翔. 2001. 孵化温度对白草蜥孵出幼体大小、形态和运动表现的影响[J]. 生态学报, 21(12): 2031-2038.
- 许雪峰, 计翔. 2000. 草蜥属两种蜥蜴卵和幼体特征的比较研究[J]. 动物学杂志, 35(3): 15-19.
- 许雪峰, 吴义莲, 张建龙. 2005. 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[J]. 动物学研究, 26(1): 55-60.
- Barden G, Shine R. 1994. Effects of sex and reproductive mode on dietary composition of the reproductively bimodal scincid lizard, *Lerista bougainvillii*[J]. Australian Zoologist, 29(3): 225-228.
- Birchard GF, Reiber CL. 1995. Growth, metabolism, and chorioallantoic vascular density of developing snapping turtles (*Chelydra serpentina*): influence of temperature[J]. Physiological Zoology, 68: 799-811.
- Bobyn ML, Brooks RJ. 1994. Incubation conditions as potential factors limiting the northern distribution of snapping turtles, *Chelydra serpentina*[J]. Canadian Journal of Zoology, 72(1): 28-37.
- Booth DT. 2000. Incubation of eggs of the Australian broad-shelled turtle, *Chelodina expansa* (Testudinata: Chelidae), at different temperatures; effects on pattern of oxygen consumption and hatchling morphology[J]. Australian Journal of Zoology, 48(4): 369-378.
- Braña F, Ji X. 2000. Influence of incubation temperature on morphology, locomotor performance, and early growth of hatchling wall lizards (*Podarcis muralis*)[J]. Journal of Experimental Zoology, 286(4): 422-433.
- Brown GP, Shine R. 2006. Effects of nest temperature and moisture on phenotypic traits of hatchling snakes (*Tropidonophis mairii*, Colubridae) from tropical Australia[J]. Biological Journal of the Linnean Society, 89(1): 159-168.

- Burger J. 1990. Effects of incubation temperature on behavior of young black racers (*Coluber constrictor*) and kingsnakes (*Lampropeltis getulus*) [J]. *Journal of Herpetology*, 24: 158-163.
- Christian KA, Tracy CR, Porter WP. 1986. The effect of cold exposure during incubation of *Sceloporus undulatus* eggs [J]. *Copeia*, 1986: 1012-1014.
- Deeming DC, Ferguson M. 1990. Methods for the determination of the physical characteristics of eggs of *Alligator mississippiensis*: a comparison with other crocodylian and avian eggs [J]. *Herpetological journal*, 1 (10): 458-462.
- Deeming DC. 2004. Post-hatching phenotypic effects of incubation in reptiles [M]// Deeming DC. *Reptilian incubation; environment, evolution and behaviour*. Nottingham: Nottingham University Press; 229-251.
- Du W, Ji X. 2008. The effects of incubation temperature on hatching success, embryonic use of energy and hatchling morphology in the stripe-tailed rat snake *Elaphe taeniura* [J]. *Asian Herpetological Research*, 11: 24-30.
- Du WG, Shine R. 2008. The influence of hydric environments during egg incubation on embryonic heart rates and offspring phenotypes in a scincid lizard (*Lampropholis guichenoti*) [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology-Part A: Molecular and Integrative Physiology*, 151(1): 102-107.
- Ewert MA. 1985. Embryology of turtles [M]// Gans C, Billett F, Maderison PFA. *Biology of the Reptilia*, Vol. 14. New York: Wiley; 75-267.
- Ferguson GW, Fox SF. 1984. Annual variation of survival advantage of large juvenile side-blotched lizards, *Uta stansburiana*: its causes and evolutionary significance [J]. *Evolution*, 38(2): 342-349.
- Ferguson MWJ. 1985. Reproductive biology and embryology of the crocodylians [J]. *Biology of the Reptilia*, 14: 329-491.
- Gutzke WHN, Packard GC. 1987. The influence of temperature on eggs and hatchlings of Blanding's Turtles, *Emydoidea blandingii* [J]. *Journal of Herpetology*, 21(2): 161-163.
- Hao QL, Liu HX, Ji X. 2005. Phenotypic variation in hatchling Mongolian racerunners (*Eremias argus*) from eggs incubated at constant versus fluctuating temperatures [J]. *Acta Zoologica Sinica*, 52(6): 1049-1057.
- Huey RB, Dunham AE, Overall KL, et al. 1990. Variation in locomotor performance in demographically known populations of the lizard *Sceloporus merriami* [J]. *Physiological Zoology*, 63(5): 845-872.
- Ji X, Lin LH, Luo LG, et al. 2006. Gestation temperature affects sexual phenotype, morphology, locomotor performance, and growth of neonatal brown forest skinks, *Sphenomorphus indicus* [J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 88(3): 453-463.
- Ji X, Sun P. 2000. Embryonic use of energy and post-hatching yolk in the gray rat snake, *Ptyas korros* (Colubridae) [J]. *Herpetological journal*, 10(1): 13-18.
- Legler JM. 1985. Australian chelid turtles: reproductive patterns in wide-ranging taxa [M]// Grigg G, Shine R, Ehmann H. *Biology of Australasian frogs and reptiles*. In Royal Zool Soc, New South Wales; 117-123.
- Leshem A, Ar A, Ackerman RA. 1991. Growth, water, and energy metabolism of the soft-shelled turtle (*Trionyx triunguis*) embryo: effects of temperature [J]. *Physiological Zoology*, 64: 568-594.
- Muth A. 1980. Physiological ecology of desert iguana (*Dipsosaurus dorsalis*) eggs: temperature and water relations [J]. *Ecology*, 61: 1335-1343.
- Nagle RD, Burke VJ, Congdon JD. 1998. Egg components and hatchling lipid reserves: parental investment in kinosternid turtles from the southeastern United States [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 120(1): 145-152.
- Peterson CC, Kruegl A. 2005. Peaked temporal pattern of embryonic metabolism in an emydid turtle (*Chrysemys picta picta*) [J]. *Journal of Herpetology*, 39(4): 678-681.
- Qu YF, Li H, Gao JF, et al. 2011. Embryonic thermosensitivity and hatchling morphology differ between two coexisting lizards [J]. *Animal Biology*, 61(2): 139-151.
- Schultz ET, Conover DO. 1999. The allometry of energy reserve depletion: test of a mechanism for size-dependent winter mortality [J]. *Oecologia*, 119(4): 474-483.
- Tang XL, Yue F, Ma M, et al. 2012. The effects of thermal and hydric conditions on egg incubation and hatchling phenotypes in two *Phrynocephalus lizards* [J]. *Asian Herpetological Research*, 3(3): 184-191.
- Tazawa H, Okuda A, Nakazawa S, et al. 1989. Metabolic responses of chicken embryos to graded, prolonged alterations in ambient temperature [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 92(4): 613-617.
- Tazawa H, Turner JS, Paganelli CV. 1988. Cooling rates of living and killed chicken and quail eggs in air and in helium-oxygen gas mixture [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 90(1): 99-102.
- Van Damme R, Bauwens D, Braña F, et al. 1992. Incubation temperature differentially affects hatching time, egg survival, and hatchling performance in the lizard *Podarcis muralis* [J]. *Herpetologica*, 48: 220-228.
- Vanhooydonck B, Van Damme R, Van Dooren TJM, et al. 2001. Proximate causes of intraspecific variation in locomotor performance in the lizard *Gallotia galloti* [J]. *Physiological and Biochemical Zoology*, 74(6): 937-945.
- Vitt LJ. 2000. Ecological consequences of body size in neonatal and small-bodied lizards in the neotropics [J]. *Herpetological Monographs*, 14: 388-400.
- Vleck C, Hoyt D. 1991. Metabolism and energetics of reptilian and avian embryos [M]// Deeming DC, Ferguson MWJ. *Egg incubation: its effects on embryonic development in birds and reptiles*. Cambridge: Cambridge University Press; 285-306.
- Vleck CM, Hoyt DF, Vleck D. 1979. Metabolism of avian embryos: patterns in altricial and precocial birds [J]. *Physiological Zoology*, 52(3): 363-377.
- Warner DA, Shine R. 2007. Fitness of juvenile lizards depends on seasonal timing of hatching, not offspring body size [J]. *Oecologia*, 154(1): 65-73.
- Whitehead PJ, Webb GJW, Seymour RS. 1990. Effect of incubation temperature on development of *Crocodylus johnstoni* embryos [J]. *Physiological Zoology*, 63(5): 949-964.
- Yntema C. 1960. Effects of various temperatures on the embryonic development of *Chelydra serpentina* [J]. *The Anatomical Record*, 136: 305-306.
- Zhang DJ, Tang XL, Yue F, et al. 2010. Effect of gestation temperature on sexual and morphological phenotypes of offspring in a viviparous lizard, *Eremias multiocellata* [J]. *Journal of Thermal Biology*, 35(3): 129-133.