

孵化水热环境对渔异色蛇孵化卵 和孵出幼体的影响*

计翔 杜卫国 许雪峰

(杭州师范学院生物学系, 杭州 310036)

摘要 渔异色蛇卵孵化时能从环境中吸收水分导致质量增加, 卵质量的增加与初始卵质量和孵化基质湿度有关。较大幅度的孵化基质湿度变化对孵化期、孵化成功率、胚胎动用卵内物质和能量、孵出幼体的性比、大小和质量无显著影响。孵化期随温度升高而缩短, 并显示极强的窝间差异。温度对孵出幼体的性别无影响, 但显著影响孵化成功率、胚胎对卵内物质和能量的动用、幼体的大小和质量、躯干和剩余卵黄的质量。孵出幼体总长的两性差异不显著, 但雌体体长大于雄体而尾长小于雄体。³² 不适于孵化渔异色蛇卵, 该温度下孵出的幼体躯干发育不良, 剩余卵黄较多, 尾部均呈畸形, 孵化过程中能量转化率较低。²⁴ 和 ²⁶ 中孵出的幼体躯干发育良好, 孵化过程中能量转化率较高, 各项被测定的幼体特征指标均极相似。

关键词 渔异色蛇 卵 孵化 孵出幼体

在所有可能影响爬行动物胚胎发育的外部环境因子中, 温度和湿度无疑是最重要的。许多研究显示孵化水热环境能影响孵化成功率、胚胎代谢率、孵化期及孵出幼体的大小、行为、运动能力、蜕皮和生长 (Packard *et al.*,1988;Con gdon *et al.*, 1990;Booth *et al.*,1991;Deemin g *et al.*,1991; Packard,1991;vanDamme *et al.*,1992;Bra ña *et al.*,2000)。在孵化环境决定性别的种类中, 孵化温湿度 (尤其温度) 还能决定孵出幼体的性别 (Bull,1980,1985;Fer guson *et al.*,1982;Paukstis *et al.*,1984;Deemin g *et al.*,1988;1991)。除少数种类 (如壁虎) 外, 卵生有鳞类爬行动物一般产柔性卵。与刚性卵相比较, 柔性卵通透性较高, 孵化过程中卵内外水分交换更活跃。柔性卵能从环境中吸收水分导致质量的增加, 这种卵吸水增重的现象在小型柔性卵中表现得更为明显 (王培潮等, 1995;Wan g *et al.*,1989;Ji,1992;Ji *et al.*, 1996;1997a;1997b;1999)。已有的一些证据表明: (1) 较低或适中温度下孵出的幼体较大或较重 (Gutzke *et al.*,1987a;1987b;Packard *et al.*, 1988;Packard *et al.*,1989;Bur ger,1990;van Damme *et al.*,1992;Ji *et al.*,1999;Bra ña *et al.*, 2000); (2) 孵化基质湿度能影响柔性卵的孵出幼体大小 (Packard *et al.*,1981)。然而, 以往的研

究很少涉及对幼体组成成分的测定, 故部分已得的结论是值得深入探讨的。不同条件下孵出的幼体质量变化可能仅仅是由幼体水分含量差异决定的; 非极端条件下孵出的幼体大小或质量可能在较大的温湿度变化范围内保持基本一致。

渔异色蛇 (*Xenochrophis piscator*) [又称渔游蛇, 黄美华 (1990)] 为年产单窝小型柔性卵的有鳞类爬行动物, 不存在同年卵内繁殖投入的亲体内窝间变化, 很适合用来检测温湿度对孵化卵和孵出幼体的影响。本研究用 7 种孵化温湿度组合孵化卵, 目的在于阐明孵化温湿度对孵化期, 幼体性别、大小和组成成分, 以及胚胎利用卵内能量的影响。

1 材料和方法

研究用的 7 条怀卵渔异色蛇于 1998 年 5 月中旬收购自浙江遂昌, 带回杭州后被关养在专用蛇笼 (60cm ×60cm ×50cm) 内。动物在笼内能自由饮水和取食足量供应的泽蛙 (*Rana limnocharis*), 接受自然光照。动物于 5 月 24 日~6 月 11 日间各产一窝卵。为避免吸水或失水导致卵初始质量变化, 所有卵均在产后数分钟内被收集、测量和称重。从每窝卵中随机取 2~8 枚卵, 分离成卵壳和卵内容物 (胚胎 + 卵黄)。卵壳经清水冲洗、纸巾

1998-09-17 收稿, 1999-01-31 修回

* 浙江省自然科学基金青年人才专项基金资助项目

第一作者简介 计翔, 男, 35 岁, 硕士, 教授。研究方向: 生理生态学与进化生物学。E-mail: x_ji@mail. hz. zj. cn

吸干后, 称出湿重。卵内容物移入已知重量的玻璃皿内, 称出重量。然后, 卵壳和卵内容物被移入 65 的烘箱中干燥至恒重, 称其干重。同窝卵的数据被合并。卵内容物中的非极性脂肪用索氏脂肪抽提仪在 55 条件下抽提 5.5 小时, 分析纯乙醚作抽提溶剂。卵内容物样品脂肪质量由抽提前后样品质量的差值表示, 能量用 GR-3500 弹式氧弹仪 (长沙仪器厂造) 测定。

其余的卵经可孵性鉴别后移入直径为 12cm 内含不同基质湿度的圆罐内。圆罐用穿孔塑料薄膜覆盖, 放置在温度设置为 24、26 和 32 (± 0.3) 的生化培养箱内。24 和 26 中各设置 -220、-12 和 0kPa 3 个湿度, 32 中仅设置 -12kPa 1 个湿度。-220、-12 和 0kPa 湿度分别由干蛭石 (vermiculite) 水 = 1 1、1 2 和 1 3 配合组成。由于可孵卵数量有限, 作者将卵优先孵入 -12kPa 湿度的基质中, 并尽可能均匀地将同窝卵分配在不同的处理组中, 以使数据更具可比性。卵的 1/3 埋在孵化基质中, 胚胎位置向上。每日加水, 保持圆罐内基质湿度恒定; 每日按预先设定的顺序调整圆罐在培养箱中的位置, 减少箱内温度的梯度影响。每隔 5 天称卵重, 直至幼体孵出。所有幼体均在出壳 1 小时内被收集、测量体长 (snout-ventlen gth, SVL) 和尾长 (tailen gth, TL)、称重, 然后冰冻保存。冰冻幼体以后被解冻, 鉴别性别 (雄幼体有明显的半阴茎), 解剖分离成躯干、剩余卵黄和脂肪体。分离出的幼体三组分在 65 烘箱中干燥至恒重, 分别称其干重。幼体脂肪含量和能量的测定方法与卵内容物测定法一致。

所有数据在作进一步统计分析前, 用 Kolmogorov-Smirnov 和 Bartlett (STATISTICA 统计软件包) 分别检验正态性和方差的同质性。经检验, 部分原始数据须经 Loge 转化才能用于参数统计。作者用 G-检验、方差分析 (ANOVA)、协方差分析 (ANCOVA) 和 Post-hoc 比较 (Tukey's 检验) 等处理和比较相应的数据。全文中涉及的 ANCOVA 分析均以初始卵重为协变量, 比较矫正平均值前, 检验斜率的一致性。描述性统计值用平均值 \pm 标准误表示, 显著性水平设置为 $\alpha = 0.05$ 。

2 结果

本研究用的渔异色蛇雌体 SVL 为 68.2 ± 1.5 (63.0 ~ 74.5, $n = 7$) mm, 窝卵数为 36.3 ± 2.7 (27 ~ 50, $n = 7$) 枚。7 窝卵中有 1 窝均为未受精

卵。42 枚卵的卵黄浓缩或卵壳发育不良, 这些畸形卵分布在 6 窝卵中, 占产卵总数 (254) 的 16.5%。1 窝卵中畸形卵的最高比例为 48.1% (13/27)。正常卵质量为 2.12 ± 0.01 (1.63 ~ 2.71, $n = 212$) g, 卵质量的窝间差异显著 (ANOVA- $F_{6,205} = 57.59$, $P < 0.001$)。

渔异色蛇卵能从孵化环境中吸收水分导致质量增加 (图 1)。线形回归显示: 除在 26 /0kPa 中孵化的卵外 ($r^2 = 0.12$, $F_{1,15} = 2.13$, $P > 0.165$), 其他 6 种条件中孵化的卵终末卵质量均与初始卵质量呈正相关 ($P < 0.006$)。因此, 孵化卵终末质

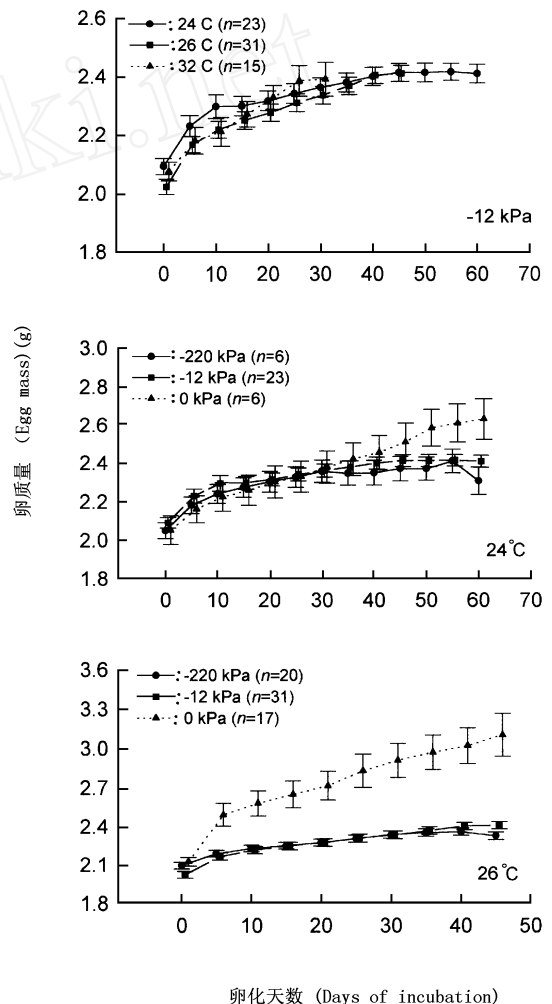


图1 不同温湿度环境中孵化的渔异色蛇卵质量变化

Fig. 1 Temporalchan gesinmassoff Xenochrophis piscator eggsincubatedindifferentthermal andh ydricenvironments

数据用平均值 \pm 标准误表示, 括号内数字为样本含量 (Dataareex pressedasmean \pm S. E.,andsam ple sizesareindicatedin parentheses)

量的差异部分地由初始卵质量的差异决定的。孵化基质的湿度对终末卵质量有显著的影响 (表 1)。含饱和水基质 (0kPa) 中孵化的卵终末质量显著大于 -220 和 -12kPa 基质中孵化的卵终末质量, 后两种基质中孵化的卵终末质量无显著差异 (见 24 和 26 中的孵化卵)。同一湿度不同温度中孵化卵的终末质量无显著差异 (ANOVA- $F_{2,66} = 0.08, P=0.928$)。

表 2 显示孵化期、孵化成功率、孵出幼体的性比和畸形率。同一温度不同湿度间孵化期差异较小, 不同温度间孵化期差异显著 (ANOVA- $F_{6,111} = 2706.34, P < 0.0001$); ANOVA 分析 26 / -12kPa 的卵孵化期 (样本含量最大) 显示极强的窝间差异 ($F_{5,25} = 67.87, P < 0.0001$)。湿度对孵化成功率无显著的影响 (24 : $G=0.918, df=2, P>0.95$; 26 : $G=0.81, df=2, P>0.75$); 温度对孵化成功率有显著的影响 ($G=40.81, df=2,$

$P < 0.001$), 24 (74.2 ~ 85.7%) 和 26 (77.3 ~ 91.2%) 的孵化成功率明显大于 32 的孵化成功率 (30.0%)。孵出幼体总性比 ($\chi^2 = 65/53$) 不显著偏离 1:1 ($G=2.81, df=1, P>0.05$), 温度对孵出幼体的性比无显著影响 ($G=3.81, df=2, P < 0.10$), 湿度对孵出幼体的性比无显著影响 ($G=1.57, df=2, P>0.25$)。32 中孵出幼体的尾部均呈波浪形畸形。

除幼体脂肪体干质量外, 其它质量、长度和能量变量均与初始卵质量呈显著的正相关。ANCOVA 分析显示: 各温湿度下孵出幼体的 SVL 和 TL 两性之间差异显著 ($P < 0.05$), 故两性数据被分别处理; 雌雄幼体其它各项测定指标均无显著差异 ($P > 0.05$), 故两性数据被合并处理。

表 3 显示孵出幼体的湿质量、SVL 和 TL。孵化温湿度对幼体湿质量有显著的影响 (ANOVA- $F_{6,110} = 5.00, P < 0.001$)。幼体湿质量校正平均值

表 1 不同温度湿度下渔异色蛇孵化卵的初始和终末质量

Table 1 Initial and final masses of <i>Xenochrophis piscator</i> eggs incubated in different thermal and humidity environments					
处理 (/kPa)	样本含量	初始卵质量 (g)	显著性	终末卵质量 (g)	显著性
Treatment	n	Initial egg mass	Significance	Final egg mass	Significance
24/-220	6	2.05 ± 0.04 (1.96 ~ 2.19)		2.31 ^a ± 0.07 (2.09 ~ 2.57)	
24/-12	23	2.09 ± 0.03 (1.90 ~ 2.35)	$F_{2,32} = 0.26,$	2.41 ^a ± 0.03 (2.15 ~ 2.78)	$F_{2,32} = 8.15,$
24/0	6	2.11 ± 0.08 (1.78 ~ 2.44)	$P=0.771$	2.71 ^b ± 0.12 (2.30 ~ 3.16)	$P < 0.001$
26/-220	20	2.09 ^{ab} ± 0.03 (1.90 ~ 2.30)		2.33 ^a ± 0.03 (2.12 ~ 2.54)	
26/-12	31	2.02 ^b ± 0.03 (1.75 ~ 2.26)	$F_{2,65} = 3.65,$	2.41 ^a ± 0.03 (2.13 ~ 2.69)	$F_{2,65} = 26.55,$
26/0	17	2.12 ^a ± 0.03 (1.83 ~ 2.40)	$P=0.031$	3.10 ^b ± 0.16 (2.31 ~ 4.62)	$P < 0.0001$
32/-12	15	2.07 ± 0.03 (1.88 ~ 2.30)		2.39 ± 0.06 (2.08 ~ 2.88)	

数据用平均值 ± 标准误 (范围) 表示, 不同上标的平均值之间差异显著 (Tukey's 检验, $\alpha=0.05$) [Data are expressed as mean ± S. E. (range). Means with different superscripts are statistically different (Tukey's test, $\alpha=0.05$)]

表 2 孵化温度湿度对渔异色蛇孵化期、孵化成功率、性比和幼体畸形率的影响

Table 2 Effects of thermal and humidity environments on duration of incubation, hatchling success, sex ratio and abnormality in *Xenochrophis piscator*

处理 (/kPa)	孵化卵数	孵化期 (d)	孵化成功率 (%)	性比 (/)	畸形率 (%)
Treatment	Incubated eggs	Duration of incubation	Hatching success	Sex ratio	Abnormality
24/-220	7	66.1 ^a ± 0.1 (65.8 ~ 66.7)	85.7 (6/7)	2/4	0 (0/6)
24/-12	31	64.7 ^b ± 0.2 (63.1 ~ 65.9)	74.2 (23/31)	10/13	0 (0/23)
24/0	8	65.7 ^{ab} ± 0.2 (65.1 ~ 66.0)	75.0 (6/8)	3/3	16.7 (1/6)
26/-220	22	49.3 ^d ± 0.1 (48.6 ~ 50.1)	90.9 (20/22)	13/7	0 (0/20)
26/-12	34	50.8 ^c ± 0.2 (48.6 ~ 53.0)	91.2 (31/34)	17/14	0 ± 0/31
26/0	22	49.2 ^d ± 0.2 (48.1 ~ 51.1)	77.3 (17/22)	12/5	0 ± 0/17
32/-12	50	32.2 ^e ± 0.1 (31.5 ~ 33.3)	30.0 ± 15/50	8/7	100 (15/15)

孵化期数据用平均值 ± 标准误 (范围) 表示, 不同上标的平均值之间差异显著 (Tukey's 检验, $\alpha=0.05$) [Data on duration of incubation are expressed as mean ± S. E. (range). Means with different superscripts are statistically different (Tukey's test, $\alpha=0.05$)]

表3 不同温度湿度下孵出的渔异色蛇幼体质量、体长和尾长

Table3 Bodymass,snout -ventlen gthandtailen gthof Xenochrophis piscator hatchlings fromdifferentincubationthermalandh ydricenvironments

处理(/kPa) Treatment	样本含量 <i>n</i>		质量 (g) Bodymass	体长 (mm)		尾长 (mm)	
				Snout-ventlen gth	gth	Tailen gth	gth
24/-220	2	+4	1.62 ±0.03 (1.54 ~ 1.74)	137.5 ±1.5 (136.0 ~ 139.0)	127.5 ±2.5 (121.0 ~ 132.0)	44.0 (44.0)	49.3 ±1.4 (45.0 ~ 51.0)
24/-12	10	+13	1.60 ±0.02 (1.40 ~ 1.79)	134.9 ±2.1 (121.0 ~ 142.0)	128.2 ±1.2 (117.0 ~ 133.0)	43.0 ±0.6 (41.0 ~ 46.0)	50.2 ±0.8 (45.0 ~ 55.0)
24/0	3	+3	1.63 ±0.06 (1.48 ~ 1.85)	136.3 ±2.2 (132.0 ~ 139.0)	132.7 ±2.7 (129.0 ~ 138.0)	43.7 ±0.3 (43.0 ~ 44.0)	51.7 ±0.7 (51.0 ~ 53.0)
26/-220	13	+7	1.60 ±0.03 (1.33 ~ 1.78)	136.5 ±1.2 (126.0 ~ 142.0)	130.1 ±2.0 (123.0 ~ 139.0)	44.2 ±0.7 (40.0 ~ 50.0)	50.0 ±0.9 (47.0 ~ 53.0)
26/-12	17	+14	1.58 ±0.02 (1.37 ~ 1.77)	135.5 ±1.0 (126.0 ~ 139.0)	128.9 ±1.2 (119.0 ~ 134.0)	44.3 ±0.5 (41.0 ~ 47.0)	50.8 ±0.6 (51.0 ~ 55.0)
26/0	12	+5	1.58 ±0.04 (1.32 ~ 1.88)	130.3 ±2.1 (118.0 ~ 139.0)	127.8 ±2.2 (120.0 ~ 131.0)	42.4 ±1.1 (33.0 ~ 46.0)	48.0 ±1.6 (43.0 ~ 52.0)
32/-12	8	+7	1.47 ±0.05 (0.97 ~ 1.77)	122.5 ±3.4 (102.0 ~ 131.0)	124.8 ±2.6 (117.0 ~ 130.0)	36.1 ±1.3 (31.0 ~ 42.0)	41.5 ±1.4 (37.0 ~ 48.0)

数据用平均值 ±标准误 (范围) 表示。样本数用雌性个体数加雄性个体数表示 [Dataareex pressedasmean ±S. E. (range). Sam plizesareshowedasthenumberoffemales plusthenumberofmales]

差异显著 (ANOVA- $F_{6,111} = 5.12$, $P < 0.001$), Tukey's 检验显示 26 /0kPa 和 32 /-12kPa 下孵出幼体的湿质量矫正平均值无显著差异 ($P > 0.05$), 其他温湿度下孵出幼体的湿质量矫正平均值均大于 32 /-12kPa 下孵出的幼体 ($P < 0.05$)。孵化温湿度对幼体总长 (SVL+TL) 有显著的影响 (ANOVA- $F_{6,109} = 14.92$, $P < 0.0001$), 幼体总长矫正平均值差异显著 (ANOVA- $F_{6,110} = 13.01$, $P < 0.0001$), Tukey 检验显示 32 /-12 kPa 孵出幼体总长矫正平均值显著小于其他温湿度中孵出的幼体 ($P < 0.05$), 其它温湿度孵出幼体总长矫正平均值无显著差异 ($P > 0.05$)。ANCOVA 分析显示: 同一温度不同湿度中孵出的同性幼体的 SVL 和 TL 均无显著差异 ($P > 0.05$), 24 和 26 中孵出的同性幼体的 SVL ($-F_{1,54} = 0.37$, $P = 0.546$; $-F_{1,43} = 0.13$, $P = 0.716$) 和 TL ($-F_{1,54} = 0.44$, $P = 0.512$; $-F_{1,43} = 0.05$, $P = 0.822$) 无显著差异。24 和 26 孵出的雌性幼体 SVL (ANOVA- $F_{1,62} = 26.41$, $P < 0.0001$) 和 TL (ANOVA- $F_{1,62} = 54.28$, $P < 0.0001$) 显著大于 32 孵出的同性幼体。24 和 26 孵出的雄性幼体 SVL (ANOVA- $F_{1,49} = 5.93$, $P = 0.019$) 和 TL (ANOVA- $F_{1,49} = 51.32$, $P < 0.0001$) 显著

大于 32 孵出的同性幼体。比较 24 和 26 下孵出幼体的 SVL 和 TL 发现: 雌性幼体的 SVL 显著大于雄性幼体 (ANOVA- $F_{1,100} = 30.86$, $P < 0.0001$), 雌性幼体的 TL 显著小于雄性幼体 (ANOVA- $F_{1,100} = 166.81$, $P < 0.0001$)。

表4 显示幼体组成成份。孵化温湿度对幼体干质量无显著影响 (ANOVA- $F_{6,110} = 1.74$, $P = 0.119$)。孵化条件对幼体躯干干质量有显著的影响 (ANOVA- $F_{6,110} = 7.21$, $P < 0.0001$); 幼体躯干干质量矫正平均值差异显著 (ANOVA- $F_{6,111} = 7.39$, $P < 0.0001$), 32 /-12kPa 幼体躯干干质量矫正平均值显著小于其他条件下孵出的幼体 (Tukey's 检验, $P < 0.05$)。孵化温湿度对剩余卵黄有显著的影响 (ANOVA- $F_{6,111} = 7.35$, $P < 0.0001$), Tukey's 检验显示 24 ($P < 0.011$) 和 26 ($P < 0.002$) 下孵出幼体的剩余卵黄干质量显著小于 32 下孵出的幼体。孵化温湿度对幼体脂肪体干质量无显著影响 (ANOVA- $F_{6,110} = 1.95$, $P = 0.079$)。

新生卵卵壳和内容物湿、干质量, 脂肪质量和能量均大于孵出幼体 (表5)。24、26 和 32 孵化过程中干物质转化率分别为 74.6%、74.4% 和 71.2%, 脂肪转化率分别为 51.3%、51.9% 和 53.8%, 能量转化率分别为 66.6%、66.2% 和 63.9%。

表 4 不同温度湿度下孵出的渔异色蛇幼体、躯干、剩余卵黄和脂肪体干质量

Table 4 Total dry mass and dry masses of carcass, post-hatching yolk, and fat bodies of *Xenochrophis piscator* hatchlings from different incubation thermal and humidity environments

处理 (/kPa) Treatment	样本含量 <i>n</i>	幼体干质量 (g) Body dry mass	躯干质量 (g) Carcass dry mass	剩余卵黄干质量 (g) Post-hatching yolk dry mass	脂肪体干质量 (g) Fat body dry mass
24/-220	6	0.383 ±0.005 (0.366 ~ 0.400)	0.294 ±0.005 (0.280 ~ 0.308)	0.051 ±0.002 (0.045 ~ 0.057)	0.030 ±0.002 (0.035 ~ 0.048)
24/-12	23	0.365 ±0.008 (0.319 ~ 0.443)	0.282 ±0.005 (0.251 ~ 0.319)	0.040 ±0.002 (0.021 ~ 0.062)	0.043 ±0.002 (0.033 ~ 0.062)
24/0	6	0.366 ±0.010 (0.327 ~ 0.393)	0.285 ±0.006 (0.267 ~ 0.304)	0.043 ±0.004 (0.030 ~ 0.053)	0.038 ±0.002 (0.031 ~ 0.042)
26/-220	20	0.381 ±0.007 (0.320 ~ 0.437)	0.289 ±0.004 (0.232 ~ 0.329)	0.042 ±0.002 (0.010 ~ 0.056)	0.049 ±0.002 (0.036 ~ 0.066)
26/-12	31	0.354 ±0.006 (0.285 ~ 0.420)	0.284 ±0.003 (0.259 ~ 0.320)	0.033 ±0.002 (0.001 ~ 0.059)	0.037 ±0.002 (0.018 ~ 0.063)
26/0	17	0.372 ±0.008 (0.330 ~ 0.456)	0.271 ±0.008 (0.207 ~ 0.333)	0.055 ±0.005 (0.036 ~ 0.117)	0.046 ±0.002 (0.027 ~ 0.067)
32/-12	15	0.352 ±0.013 (0.231 ~ 0.423)	0.253 ±0.009 (0.152 ~ 0.288)	0.056 ±0.005 (0.029 ~ 0.105)	0.042 ±0.003 (0.020 ~ 0.066)

数据用平均值 ±标准误 (范围) 表示 [Data are expressed as mean ± S. E. (range)]

表 5 渔异色蛇孵出卵和新生卵的主要成份比较和 ANCOVA 分析的 F 值

Table 5 Major components and F values of ANCOVA for *Xenochrophis piscator* hatched eggs and fresh laid eggs

	幼体 Hatchlings			卵内容物 (n=7) Egg contents	<i>F</i> _{3,121}
	24 (n=35)	26 (n=68)	32 (n=15)		
湿质量 (g) Wet body mass	1.64 ^b ±0.01	1.62 ^b ±0.01	1.50 ^c ±0.05	2.04 ^a ±0.02	54.04****
干质量 (g) Dry body mass	0.375 ^b ±0.005	0.374 ^b ±0.003	0.358 ^b ±0.012	0.503 ^a ±0.010	42.09****
脂肪质量 (g) Lipid mass	0.081 ^b ±0.002	0.082 ^b ±0.002	0.085 ^b ±0.003	0.158 ^a ±0.006	74.85****
能量 (KJ) Energy	8.43 ^b ±0.13	8.38 ^b ±0.09	8.09 ^b ±0.28	12.66 ^a ±0.26	68.46****
卵壳干质量 (g) Shell dry mass	0.0437 ^b ±0.0005	0.0427 ^b ±0.0005	0.0419 ^b ±0.0009	0.0519 ^a ±0.0014	13.33****

数据用矫正平均值 ±标准误表示, 初始卵质量为协变量。F 值后的符号代表显著性水平: **** $P < 0.0001$ 。不同上标的矫正平均值差异显著 (Tukey's 检验, $\alpha = 0.05$) [Data are expressed as adjusted mean ± S. E., with initial egg mass as the covariate. Symbols immediately after F values represent significant level: **** $P < 0.0001$. Adjusted means with different superscripts are statistically different (Tukey's test, $\alpha = 0.05$)]

3 讨论

同其它产柔性卵的爬行动物一样, 渔异色蛇卵能从孵化环境中吸收水分导致质量增加 (图 1)。孵化卵的终末质量决定于卵的初始质量和孵化基质的湿度。26 /0kPa 下孵化卵的终末卵质量与初始卵质量无关, 可能与该处理组较小的样本数有关。胚胎发育后期, 饱和水基质中孵化的卵质量明显大于非饱和水基质中孵化的卵 (图 1)。若卵内

水环境能对胚胎发育产生精细的影响, 则孵出幼体的大小、质量或形态等特征应有所差异。然而, 本研究中基质湿度似乎仅仅影响卵的后期和终末质量。孵化成功率、胚胎对卵内物质和能量的动用、孵出幼体的性别、大小、质量和主要组分均在很大的基质湿度变化范围内基本保持恒定。这一结果与彩龟 [*Chrysemys picta* (Packard et al., 1981, 1983; Gutzke et al., 1985; Gutzke et al., 1987b)]、沙蜥 [*Callisaurus draconoides* Packard

et al.,1980)] 和牛蛇 [*Pituophis melanoleucus* Gutzke *et al.*, 1987a)] 等爬行动物中得出的结果不同。与一些龟鳖类卵在较潮湿基质中孵化期较长的现象不同 (Morris *et al.*,1983;Packard *et al.*, 1986;Packard,1991) , 渔异色蛇孵化期不受基质湿度变化的影响。本研究同一温度不同基质湿度下孵化期的差异可能主要是由孵化期的窝间差异决定的, 因为较潮湿的基质与较长的孵化期之间没有确定的相关性 (表 2)。不同基质湿度下孵化卵吸水量的差异并不影响孵出幼体的大小和质量, 这一结果在产柔性卵的爬行动物中并不常见 (Packard *et al.*,1980;Snell *et al.*,1985;Tracy *et al.*, 1985;Packard *et al.*,1988) , 但确实已有一些同本研究相似的结果报道 (Muth,1980;Tracy, 1980;Packard *et al.*,1987;Plummer *et al.*, 1988)。这些结论的差异可能与不同的实验设计有关 (Plummer *et al.*,1988;Packard,1991)。然而, 本研究中关于基质湿度对孵出幼体无显著影响的结论不可能是由实验设计导致的。因此, 作者倾向于支持这样的结论, 即不同种类的爬行动物卵不必以相同的方式对基质湿度的变化作出反映。

32 下较高的胚胎死亡率和 100% 的幼体畸形率表明胚胎死亡率和畸形率与极端孵化高温有关。温度对孵出幼体的湿质量有显著的影响。较低 (24) 和适中 (26) 温度下孵出幼体的体重大于高温 (32) 中孵出的幼体, 这一结果与其它爬行动物中得出的结论一致 (vanDamme *et al.*, 1992;Ji *et al.*,1999;Braña *et al.*,2000)。然而, 孵化温度对渔异色蛇幼体干质量无显著的影响, 提示不同温度下孵出幼体湿质量的差异主要是由幼体水分含量的差异决定的。较低和适中温度下孵出的幼体 SVL 大于高温下孵出的幼体, 这一结果亦与彩龟 (Gutzke *et al.*,1987b;Packard *et al.*, 1989)、几种蛇 (Gutzke *et al.*,1987a;Burger, 1990) 和地中海岩蜥 (Podarcismuralis;van Damme *et al.*,1992;Ji *et al.*,1999;Braña *et al.*, 2000) 等爬行动物相似。本研究中, 孵化温度显然

影响幼体的 TL, 但 32 下孵出的幼体较小的 TL 更多地与其畸形的尾部有关。

本研究中一个有趣的发现是: 两性幼体总长度几乎一致, 雌性幼体 SVL 大于雄性幼体, 而 TL 小于雄性幼体。尾正常的雌性幼体 TL 约为 SVL 的 32%, 雄性幼体 TL 约为 SVL 的 39% (表 3)。幼体 TL 与 SVL 比值的两性差值 (7%) 与成体相应比值的两性差值 (8%, 黄美华,1990) 相近, 提示渔异色蛇相对尾长的两性异型在幼体孵出时就已存在。

32 孵出的幼体躯干小、剩余卵黄多提示该温度下孵出的幼体躯干发育不良,32 孵出幼体内的剩余卵黄能否被用于孵后躯干的生长待进一步研究。剩余卵黄除了能提供幼体早期活动的能量外 (Kraemer *et al.*,1981;Troyer,1983;1987;Wilhoft,1986;Condon,1989) , 还能用于幼体躯干的早期生长, 表现为幼体孵出后 1~2 周内剩余卵黄减少而躯干增重 (Ji *et al.*,1997a)。32 孵化时卵内能量转化率 (63.9%) 明显低于 24 (66.6%) 和 26 (66.2%) , 提示渔异色蛇在 32 下完成胚胎发育须消耗更多的能量。综合 32 下孵出的幼体躯干发育不良、畸形率高和完成胚胎发育的能耗高等特点, 我们判定渔异色蛇卵不宜在 32 或更高的温度下孵化。

24 和 26 下孵出幼体的大小、质量、性别、主要组成成份及一些物质和能量的转化率均极为接近, 但 26 孵化期较短。在保证幼体的一些主要特征正常或良好的前提下, 缩短孵化期应具有重要的生态学意义。较短的孵化期意味着从幼体孵出到越冬开始, 幼体有较长的适宜于活动的时间, 并通过摄食生长和储存能量, 最终增强越冬能力、更高的越冬后存活率。所以,26 是本研究最适合的孵化温度。

致谢 感谢我们的学生章朝华、胡晓忠和杜珏卿对本项研究所做的贡献。

参 考 文 献 (References)

- Booth,D.T.andM.B.Thompson 1991 Acom parisonofreptilian eggswiththoseofmegalopterygids. *In* :Deeming,D.C.andM.W.J.Fergusoneds. *EggIncubation,ItsEffectonEmbryonicDevelopmentinBirdsandReptiles*.Cambridge:CambridgeUniversityPress,325 ~ 344.
- Braña,F.andX.Ji 2000 Influenceofincubationtemperatureonmorphology,locomotor performance,andearly growthofhatchling wallizards (*Podarcis muralis*). *J. Exp. Zool.* **286**:422 ~ 433.
- Bull,J.J. 1980 Sexdeterminationinreptiles. *Quart. Rev. Biol.* **55**:3 ~ 21.
- Bull,J.J. 1985 Sexratioandnesttemperatureinturtles,comparingfieldandlaboratorydata. *Ecology* **66**:1115 ~ 1122.

- Burger, J. 1990 Effectsofincubationtem peratureonbehaviorof youngblackracers (Coluberconstrictor) andkin gsnakes (*Lampropeltis getulus*). *J. Herpetol.* **24**:158 ~ 163.
- Congdon, J.D. 1989 Proximateandevolutionar yconstrainsonener gyrelationsofre ptiles. *Physiol. Zool.* **62**:356 ~ 373.
- Congdon, J.D. and J.W. Gibbons 1990 Turtleeggs: Their ecolog yand evolution. In: Gibbons, J.W. ed. *Life History and Ecology of the Slider Turtle*. Washington: Smithsonian Institution Press, 109 ~ 123.
- Deeming, D.C. and M.W.J. Ferguson 1988 Environmentalregulationofsexdeterminationinre ptiles. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* **322B**:19 ~ 39.
- Deeming, D.C. and M.W.J. Ferguson 1991 Physiological effectsofincubationtem peratureonembryonicdevelopmentinre ptilesandbirds. In: Deeming, D.C. and M.W.J. Ferguson eds. *egg Incubation, Its Effect on Embryonic Development in Birds and Re ptiles*. Cambridge: Cambridge University Press, 147 ~ 171.
- Ferguson, M.W.J. and T. Joanon 1982 Temperatureofeggincubationdeterminessexin *Alligator mississippiensis*. *Nature* **296**:850 ~ 852.
- Gutzke, W., H.N. and G.C. Packard 1985 Hatching success in relation to egg size in painted turtles (*Chrysemys picta*). *Can. J. Zool.* **63**:67 ~ 70.
- Gutzke, W., H.N. and G.C. Packard 1987a Influenceofthehydricandthermalenvironmentson egg sand hatchlingsof bullsnakes *Pituophis melanoleucus*. *Physiol. Zool.* **60**:9 ~ 17.
- Gutzke, W., H.N., G.C. Packard, M.J. Packard and T.J. Boardman 1987b Influenceofthehydricandthermalenvironmentson egg sand hatchlingsof painted turtles (*Chrysemys picta*). *Herpetologica* **43**:393 ~ 404.
- Huang, M.H. 1990 Reptilia. In: Huang, M.H., Y.L. Jin and C.M. Cai ed. *Fauna of Zhejiang (Amphibia and Re ptilia)*. Hangzhou: Zhejiang Science and Technology Publishing House, 205 ~ 207. [黄美华 1990 渔游蛇. 见: 黄美华, 金贻郎, 蔡春抹主编. 浙江动物志——两栖类、爬行类. 杭州: 浙江科学技术出版社, 205 ~ 207.]
- Ji, X. 1992 Storageandutilizationofenergyandmaterialine ggsoftwo lizard species, *Gekko japonicus* and *Takydromus septentrionalis*. *Comp. Biochem. Physiol.* **102A**:781 ~ 784.
- Ji, X. and F. Bra ña 1999 Theinfluenceofthermalandhydricenvironmentsonembryonicuseofenergyandnutrients, andhatchlingtraits, in the wall lizard (*Podarcis muralis*). *Comp. Biochem. Physiol.* **124A**:205 ~ 213.
- Ji, X., S.Y. Fu, H.S. Zhan and P.Y. Sun 1996 MaterialandenergybudgetduringincubationinaChineseskink, *Eumeces chinensis*. *Amphibia-Reptilia* **17**:209 ~ 216.
- Ji, X., P.Y. Sun, S.Y. Fu and H.S. Zhan 1997a Utilizationofenergyandnutrientsinincubating egg sand post-hatching yolkinacolubrid snake, *Elaphe carinata*. *Herpetol. J.* **7**:7 ~ 12.
- Ji, X., P.Y. Sun, S.Y. Fu and H.S. Zhan 1997a Incubationandutilizationofenergyandmaterialduring embryonicdevelopmentinthe cobra *Naja naja atra*. *J. Herpetol.* **31**:302 ~ 306.
- Kraemer, J.E. and S.H. Bennett 1981 Utilizationof posthatching yolkinloggerheadturtle, *Caretta caretta*. *Copeia* **1981**:406 ~ 411.
- Morris, K.A., G.C. Packard, T.J. Boardman, G.L. Paukstis and M.J. Packard 1983 Effectofthehydricenvironmenton growthofembryonic snapping turtles (*Chelydra serpentina*). *Herpetologica* **39**:272 ~ 285.
- Muth, A. 1980 Physiological ecology of desert iguana (*Dipsosaurus dorsalis*) eggs: Temperature and water relations. *Ecology* **61**:1335 ~ 1343.
- Packard, G.C. 1991 Physiologicalandecologicalimportanceofwatertoembryonic development in reptiles. In: Deeming, D.C. and M.W.J. Ferguson eds. *egg Incubation, Its Effect on Embryonic Development in Birds and Re ptiles*. Cambridge: Cambridge University Press, 213 ~ 228.
- Packard, G.C. and M.J. Packard 1987 Waterrelationsandnitrogenexcretioninembryonicofthevipereous snake *Coluber constrictor*. *Copeia* **1987**:395 ~ 406.
- Packard, G.C. and M.J. Packard 1988 Thephysiological ecologyofre ptilian egg sand embryonic development. In: Gans, C. and R.B. Huebel ed. *Biology of the Re ptile*. Vol. 16. New York: A. Liss, 523 ~ 605.
- Packard, G.C., M.J. Packard and G.F. Birchard 1989 Sexualdifferentiationandhatching successby painted turtles incubated in different thermalandhydricenvironments. *Herpetologica* **45**:385 ~ 392.
- Packard, G.C., M.J. Packard and T.J. Boardman 1981 Patternsand possible significanceofwaterexchangebyflexible-shelled eggsof painted turtles (*Chrysemys picta*). *Physiol. Zool.* **54**:165 ~ 178.
- Packard, G.C., M.J. Packard, T.J. Boardman, K.A. Morris and R.D. Shuman 1983 Influenceofwaterexchangebyflexible-shelled eggsof painted turtles *Chrysemys picta* on metabolism and growth of embryonic development. *Physiol. Zool.* **56**:217 ~ 230.
- Packard, M.J. and G.C. Packard 1986 Theeffectofwaterbalanceofegg sand growthandcalciummetabolismofembryonic painted turtles (*Chrysemys picta*). *Physiol. Zool.* **59**:398 ~ 405.
- Packard, M.J., G.C. Packard and T.J. Boardman 1980 Waterbalanceoftheeggsofadesertlizard (*Callisaurus draconoides*). *Can. J. Zool.* **58**:2051 ~ 2058.
- Packard, M.J., G.C. Packard and T.J. Boardman 1982 Structureofeggshellsandwaterrelationsofre ptilian egg s. *Herpetologica* **36**:136 ~ 155.

- Paukstis, G.L., W.H.N. Gutzke and G.C. Packard 1984 Effects of substrate water potential and fluctuation in temperature on sex ratios of hatchling painted turtles (*Chrysemys picta*). *Can. J. Zool.* **62**: 1491 ~ 1494.
- Plummer, M.V. and H.L. Snell 1988 Nest site selection and water relations of eggs in the snake, *Ophedrys aestivus*. *Copeia* **1988**: 58 ~ 64.
- Snell, H.L. and C.R. Tracy 1985 Behavioral and morphological adaptations by Galapagos land iguanas (*Conolophus suberistatus*) to water and energy requirements of eggs and neonates. *Amer. Zool.* **25**: 1009 ~ 1018.
- Tracy, C.R. 1980 Water relations of parchment-shelled lizard (*Sceloporus undulatus*) eggs. *Copeia* **1980**: 478 ~ 482.
- Tracy, C.R. and H.L. Snell 1985 Interactions among water and energy relations of reptilian eggs, embryos, and hatchlings. *Am. Zool.* **25**: 999 ~ 1098.
- Troyer, K. 1983 Posthatching yolk energy utilization pattern and interclutch variation. *Oecologia (Berl.)* **58**: 340 ~ 344.
- Troyer, K. 1987 Posthatching yolk utilization and contribution to growth. *J. Herpetol.* **21**: 102 ~ 106.
- Van Damme, R., D. Bauwens, F. Braña and R.F. Verheyen 1992 Incubation temperature differential affects hatchling growth, egg survival, and hatchling performance in the lizard *Podarcis muralis*. *Herpetologica* **48**: 220 ~ 228.
- Wang, P.-C. and X. Ji 1995 Embryonic metabolism in two species of lizards. *Acta Herpetologica Sinica* **4** & **5**: 152 ~ 156. [王培潮, 计翔 1995 两种蜥蜴的胚胎代谢. 两栖爬行动物学研究 **4**, **5**: 152 ~ 156.]
- Wang, P.-C., X. Ji and M. Wei 1989 Oxygen consumption of Takydromus pentadactylus eggs and hatchlings. In: Matsui, M., T. Hikida and R.C. Goris (eds). *Current Herpetology in East Asia*. Kyoto: Herpetological Society of Japan, 49 ~ 53.
- Wilhoft, D.C. 1986 Egg and hatchling components of the snapping turtle (*Chelydra serpentina*). *Comp. Biochem. Physiol.* **84A**: 483 ~ 486.

外文摘要 (Abstract)

INFLUENCES OF THERMAL AND HYDRIC ENVIRONMENTSON INCUBATING EGGS AND RESULTANT HATCHLINGS IN A COLUBRID SNAKE (*XENOCHROPHIS PISCATOR*) *

JIXian g DUWei - Guo XUXue - Feng

(Department of Biology, Hangzhou Normal College, Hangzhou 310036, China)

Influence of thermal and hydric environment on incubating eggs, embryonic use of energy and hatchling characteristics were studied in a colubrid snake, *Xenochrophis piscator*. All viable eggs increased in mass over the course of incubation because these eggs absorbed water from surrounding air, and mass gain during incubation was dependent on initial egg mass and substrate water potential. Duration of incubation, hatchling success, embryonic use of nutrients and energy and sex ratio, size and mass of hatchlings were unaffected over a wider range of substrate moisture. Duration of incubation decreased as incubation temperature increased. There was a strong family effect on incubation length. Incubation temperature did not determine sex of hatchlings, but profoundly affected hatchling success, embryonic use of nutrients and energy, size and mass of hatchlings, carcass mass and post-hatching yolk mass. There was no significant difference in total length (SVL plus TL) between female and male hatchlings, but the newborns did exhibit sexual dimorphism in snout-vent length and tail length, with females having longer SVL and shorter TL than did males. 32°C was not a suitable temperature for incubating *X. piscator* eggs for two reasons: (1) eggs at 32°C produced hatchlings with less developed carcass, greater amount of unused yolk and abnormal tail; (2) embryo sex depended more on energy at 32°C than at lower temperatures to complete development. Given that eggs at 24°C and 26°C both produced well-developed hatchlings of which the measured variables were nearly the same for the newborns from the two temperatures, we conclude that 26°C is the best incubation temperature for *X. piscator* in this study.

Keywords *Xenochrophis piscator*, Egg, Incubation, Hatchling

* This work was sponsored by the Zhejiang Provincial Natural Science Foundation