

爬行动物的温度依赖型性别决定^{*}

丁国骅¹ 杨晶^{1,2} 徐大德^{2,3} 李宏¹ 计翔^{1,*,}

(¹南京师范大学生命科学学院, 南京 210046 ²杭州师范大学动物适应与进化杭州市重点实验室, 杭州 310036 ³肇庆学院生物系, 广东肇庆 526062)

摘要 脊椎动物性别决定模式一直是进化生物学领域的热点问题, 它对个体发育和自然种群性比组成都具有深刻的影响。性别决定模式根据主要成因可分为基因依赖型性别决定(GSD)和环境依赖型性别决定(ESD)2大类, 其中温度依赖型性别决定(TSD)又是ESD中的主要性别决定模式。多数羊膜类脊椎动物具有稳定的GSD模式, 而爬行动物的性别决定模式则丰富多样, 即使是亲缘关系很近的物种也具有不同的模式。研究者们以爬行动物为模型动物开展了许多关于脊椎动物性别决定方面的工作。本文综述了近年来爬行动物TSD的最新研究进展, 回顾了温度和性激素对TSD爬行类动物的影响及其进化适应意义, 以及气候变化与TSD爬行类的关系, 并提出了今后爬行动物TSD研究的重点。

关键词 爬行动物; 温度依赖型性别决定; 温度; 性激素; 适应意义; 气候变化

中图分类号 Q142 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2010)10-2028-07

Temperature-dependent sex determination in reptiles DING Guo-hua¹, YANG Jing^{1,2}, XU Da-de^{2,3}, LI Hong¹, JI Xiang¹ (¹College of Life Sciences Nanjing Normal University Nanjing 210046 China ²Hangzhou Key Laboratory for Animal Adaptation and Evolution Hangzhou Normal University Hangzhou 310036 China ³Department of Biology Zhaoqing University Zhaoqing 526062 Guangdong China). Chinese Journal of Ecology 2010 29(10): 2028-2034

Abstract The sex determination mechanisms (SDMs) of vertebrate is one of the hotspots in the studies of evolutionary biology being of significance in both ontogeny and sex ratio of natural population. According to the main causal agents of sex determination, the SDMs can be categorized into genotypic sex determination (GSD) and environmental sex determination (ESD), and the temperature-dependent sex determination (TSD) is the primary SDM in ESD. Most amniote vertebrates have a stable GSD mechanism, while reptiles have various kinds of SDMs, and even the closely related species might have different mechanisms of SDMs. With reptiles as model systems, the researchers have made many studies on the SDMs of vertebrate. Here, we summarized the latest research on the TSD of reptiles with the focus on the combined effects of temperature and hormone, the adaptive significance of TSD evolution, and the potential impacts of climate change on the TSD reptiles. Efforts were made to point out the priority in further TSD studies in reptiles.

Key words reptile; temperature-dependent sex determination; temperature; sex hormone; adaptive significance; climate change

脊椎动物性别决定模式 (sex-determining mechanisms, SDMs) 一直是进化生物学领域的热点问题, 它对个体发育和自然种群性比组成都具有重要意义 (West et al., 2002)。根据性别决定的主要成因, 性

别决定模式可以分为 2 大类: 1) 基因依赖型性别决定 (gene-dependent sex determination, GSD), 即后代性别由遗传因子 (例如: 性染色体) 不可逆的决定, 与环境因子无关 (Bull 1980, Janzen & Paukstis 1991), 根据两性个体间异形性染色体存在的差异, GSD 模式可分为 XY 型 [雄体具异形性染色体, 雌体具同形性染色体] 和 ZW 型 [雌体具异形性染色体,

* 国家自然科学基金项目 (30670281)、广东省自然科学基金项目 (9252606101000006) 和浙江省新苗人才计划资助项目 (2008R40G2150162)。

** 通讯作者 Email: xiangji150@hotmail.com

收稿日期: 2010-03-29 接受日期: 2010-06-27

雄体具同形性染色体] 2种模式; 2) 环境依赖型性别决定 (environment-dependent sex determination ESD), 即后代性别由非遗传因子 (例如: 温度, 营养可得性, 光照等) 决定 (Valenzuela et al., 2003), 而其中温度依赖型性别决定 (temperature-dependent sex determination TSD) 是 ESD 中主要的性别决定模式。根据不同温度下所产后代性比不同, TSD 模式则又可分为 I a 型 (FM 模式 (高温产雌性后代, 低温产雄性后代)), I b 型 (MF 模式 (高温产雄性后代, 低温产雌性后代)) 和 II 型 (FMF 模式 (高低温均产雌性后代, 中温产雄性后代)) 3 种模式 (Pieau 1996)。近年来, Same 等 (2004) 提出 GSD-TSD 连续谱概念, 认为这 2 种性别决定模式不是独立存在的, 它们只是连续谱上的 2 个极端形式而已。在羊膜类脊椎动物中, 爬行类的性别决定模式比鸟类和哺乳类更为丰富 (Valenzuela & Lance 2004; Modi & Crews 2005)。研究发现, 在龟类和蜥蜴类中存在 XY 型的 GSD 模式 (Sites et al., 1979), 而在蛇类和蜥蜴类中却存在着 ZW 型的 GSD 模式 (Pough et al., 1998), 所有鳄类、楔齿蜥、许多龟鳖和部分蜥蜴属于 TSD 模式 (Ewert & Nelson 1991), 并且还存在着许多缺乏异形性染色体的 GSD 种类 (Janzen & Phillips 2006), 也存在具异形性染色体的 TSD 种类 (Shine et al., 2002)。爬行动物具有如此多样化的性别决定模式, 因此是研究羊膜类脊椎动物性别决定的理想模型动物。

40 年前, Chamier (1966) 在爬行类中首次发现孵化温度 (incubation temperature) 能决定非洲红头岩蜥 (*Agama agama*) 后代的性别, 之后爬行动物 TSD 受到了研究者的密切关注, 且在该领域也开展了大量的研究工作。在 2001 年之后, 研究者们陆续在卵胎生爬行类中发现了 TSD 种类 (Robert & Thompson 2001; Wapstra et al., 2004; Langkilde & Shine 2005; Ji et al. 2006), 在这之前人们普遍认为的卵胎生和 TSD 互不兼容的说法因此被打破 (Uller 2003; Robert & Thompson 2010)。王培潮 (1989) 和焦保卫等 (2002) 从爬行类 TSD 的普遍性以及 TSD 可能存在的机制等方面对当时 TSD 的研究进展进行了相关综述。时至今日, 爬行动物 TSD 的研究有了新的发展, 因此本文将从影响 TSD 爬行类性腺分化的关键因素、爬行动物 TSD 的进化适应意义以及气候变化对 TSD 爬行类的影响等研究热点出发, 对具有影响力的研究工作概述。

1 影响 TSD 爬行动物性腺分化的关键因素

爬行动物的性别分化主要由性腺不同部位的发育程度差异产生, 雄性个体的精巢来自于性腺髓质的发育, 而雌性个体的卵巢则由皮质发育而来 (Pieau et al., 2001)。不论是 GSD 还是 TSD 模式的爬行动物, 其发育初期的性腺在形态和组织学方面均无明显的两性差异; 而在 TSD 种类中, 性腺的两性分化由胚胎发育所处的热环境决定。在胚胎发育过程中的某一特定阶段, 即温度敏感期 (temperature sensitive period TSP), 胚胎所处的热环境能通过影响类固醇激素合成酶或类固醇激素受体的编码基因表达来改变内环境性激素水平, 进而影响性腺皮质和髓质的发育程度并对性别起决定性作用 (Crews et al., 1994; Pieau et al., 2001)。在卵生爬行类中发现, TSP 大约处于胚胎发育整个过程中 1/3 时期 (Janzen & Paukstis 1991; Modi & Crews 2005); 而在 TSP 之后, 性腺形态和组织学特征及生殖管道的两性差异越来越显著 (Neaves et al., 2006)。故当 TSD 爬行类的胚胎发育处于 TSP 时, 热环境的剧烈变化将会改变幼体的性别 (Shine et al., 2002)。

在 TSD 爬行类性别决定敏感期, 类固醇激素也能通过影响与 TSD 有关的基因表达来促进或抑制性腺皮质和髓质的发育, 故 TSD 爬行类胚胎所处的内环境中所含类固醇激素含量的不同对性别决定也起了关键作用 (Elf 2004; Radder & Shine 2007)。自然条件下, 影响后代性别的类固醇激素来自母体的循环系统 (Janzen et al., 1998; Rhen et al., 2006)。不同状态或处于不同环境中的母体所产出的卵内所含的激素含量是有差异的, 来自不同窝的卵内睾酮 (testosterone T) 和雌二醇 (estradiol E2) 含量也是不同的 (St Juliana et al., 2004; Rhen et al., 2006)。卵内的二氢睾酮 (dihydrotestosterone DHT) 含量的分配存在母体操控效应, 而其他类固醇激素 (如: T, E2) 则不存在这种现象 (Rhen et al., 2006)。在卵孵化过程中, 人为提供 E2 能在孵出雄性个体的温度下诱导孵出雌性后代; 因为 T 在芳香酶催化下能转化为 E2 人为提供 T 不能在孵出雌性个体的温度下诱导孵出雄性后代; 用芳香化酶抑制剂 (aromatase inhibitor) 抑制 T 转化为 E2 能在孵出雌性个体的温度下诱导孵出雄性后代; 在性别决定枢纽温度的一定范围内, 用 DHT 处理能诱导孵出更多的雄性后代 (Pieau 1996; Merchant-Larios et al., 1997; Fleming &

Craws 2001; Endo & Park 2005; Warner & Shine 2005)。

Craws(1996)所提出的“温度-激素”性别决定模型显示,在 TSD 种类中,胚胎发育的热环境温度和胚胎所处的激素内环境均能调控与性别决定有关的基因的表达。有研究表明,温度能影响内环境性激素含量(Rhen et al., 1999),反之,人为施加激素或芳香化酶抑制剂也可消除温度对性腺分化的效应(Craws 1996; Warner & Shine 2005)。近年来,在性激素受体和性激素合成关键酶等 mRNA 表达水平上取得的一定的研究成果(Rhen & Craws 2001; Endo & Park 2003; Endo et al., 2008),使得人们对爬行动物 TSD 的分子机制有了初步的了解。尽管迄今为止尚未完全掌握爬行动物 TSD 的分子机制,但可以肯定的是,温度和性激素之间的协调作用对于 TSD 爬行类性腺分化起到了至关重要的影响。

2 爬行动物 TSD 的进化适应意义

根据孟德尔分离定律,在 GSD 中初级性比(primary sex ratio)通常处于 1:1 的雌雄性比平衡状态,可是在 TSD 中孵化热环境会改变初级性比(Valenzuela et al., 2003)。这种受温度影响而产生性比漂变的现象是否能使 TSD 爬行类较 GSD 在现实生物界中更具有优势?这个问题一直是进化生物学家思考和研究的焦点。研究者也为之提出了许多理论模型,其中系统发生惰性假说(phylogenetic inertia)、群适应假说(group adaptation)、近交回避假说(inbreeding avoidance)以及差分适合度假说(differential fitness)等 4 个重要的理论模型被人们所普遍接受(Charnov & Bull 1977; Ewert & Nelson 1991; Girondot & Picaud 1999; Shine 1999a, 1999b; Janzen & Phillips 2006)。

在这 4 个较为被认同的假说中,Charnov 和 Bull (1977)所提出的差分适合度假说(即 Charnov-Bull 模型)最具说服力(Rhen & Lang 1995; Shine 1999a; Janzen & Phillips 2006)。该模型对 TSD 的进化适应意义解释为,当在相同环境条件下两性之间的适合度存在差异时, TSD 能有别于 GSD 通过调控不同性别胚胎发育的温度来提高后代适合度,从而提高亲本适合度(Charnov & Bull 1977)。在一些关于爬行动物 TSD 进化适应意义的综述性论文中均对其进行了详细的阐述(Shine 1999a; Janzen & Phillips 2006)。其中,特别是 Shine (1999a)根据 6

个因表型差异而导致差分适合度的原因,又将 Charnov-Bull 模型细分成了 6 个模型,分别是: 1) 性别与卵大小匹配模型; 2) 性别与孵出时间(hatching time)匹配模型; 3) 恋巢性模型; 4) 性别与表型匹配模型; 5) 温度与性别对后代存活的交互作用模型; 6) 温度与性别对后代表型的交互作用模型。这 6 个模型虽然具有更强的专一性,对具体事例可以更合理的解释,但是彼此间却缺乏普遍联系,对于同一问题所产生的解释可能各不相同。迄今为止,尽管难有单一的研究工作能对这 6 个模型进行整合并完整地解释 Charnov-Bull 模型,但是不少实验证据已经证实了这些模型具有一定的可靠性(Conover 1984; Rhen & Lang 1995; Shine et al., 1995, 2002; Warner & Shine 2005, 2008a; Radder et al., 2009; Warner et al., 2009)。通过 Shine 对 Charnov-Bull 模型的总结,虽然没有给出一个明确的答案,但还是能够清晰地了解孵化温度、母体效应(maternal effects)、孵出时间以及孵化温度与性别的交互作用等 4 个宏观因素是影响两性间适合度分化的主要原因。

爬行动物中孵化温度对后代表型的影响是显著的,不仅对于 TSD 种类,在 GSD 种类中也是如此。孵化温度能影响胚胎发育的速率、卵孵化成功率、孵化期和幼体的大小、行为、生长等(Deeming 2004; Booth 2006)。通常在相对较低或温和温度下孵出较大、较重的幼体,而在极端高温和低温下孵出的幼体较小;在温和温度下,孵化成功率高,而在极端高温和低温下,孵化成功率明显降低;若在存活孵化温度(viable incubation temperature)范围外,胚胎则无法完成发育(Vinegar 1974)。而在 TSD 种类中孵化温度所起的关键作用是能够通过影响幼体性别来影响两性适合度(Charnov & Bull 1977; Shine 1999a; Janzen & Phillips 2006)。

关于“孵化温度对 TSD 爬行类两性分化的适合度是否具有关键性影响?”这个问题的解释一直备受研究者的关注。近年来,特别让人感到兴奋的是,Warner 和 Shine (2008a)利用实验性的证据对这个长期困扰且难以解决的问题进行了科学的解答。他们用一种短世代的 TSD 澳洲水手蜥(*Amphibolurus muricatus*)为模型动物,综合了多个温度孵化处理,芳香化酶抑制剂处理胚胎以消除孵化温度对性别的影响,幼体半野外饲养技术以及微卫星检测父本等实验方法,所获得的结果显示出不同孵化温度下澳

洲水手蜥后代繁殖成功 (reproductive success) 存在明显的两性差异, 而后代繁殖功能直接反映亲本的适合度大小, 这就证实了 TSD 能够使两性适合度达到最优化 (Charnov & Bull 1977; Warner & Shine 2008a)。他们的研究结果也为 Charnov-Bull 模型提供了更为可靠的实验性证据。但是同样的结果是否存在于长世代的爬行类中? 是否这是一个具有普遍性意义的答案? 这一系列的问题都将有待研究者们进一步解答。

在卵形成及胚胎发育初期, 母体效应对爬行动物后代的表型特征具有关键性的影响 (Marjan 2003; Rhen & Lang 2004; Warner & Shine 2009)。在卵生爬行动物中, 母体没有孵卵和护幼行为, 或稍有护幼行为, 因此提高卵的孵化成功率、幼体存活率及其适合度成了当务之急。卵一旦产出, 母体就无法控制和调节卵所接触的环境温度, 故在产卵之前母体会通过一系列方式 (例如: 产卵巢址选择、产卵时间选择和卵黄分配调控等) 以提高亲本的适合度 (Shine et al., 2002; Rhen et al., 2006; Warner & Shine 2008b)。对于卵生 TSD 爬行类, 怀卵母体能够预测温度的季节性变化来选择产卵巢址, 从而提高后代及自身的适合度 (Shine et al., 2007; Warner & Shine 2008b)。例如, Warner 和 Shine (2008b) 通过对澳洲水手蜥的繁殖行为学研究, 证实了母体在繁殖期能通过巢址选择方式为卵提供最合适的孵化热环境从而优化后代性比。最新研究发现, 卵胎生 TSD 斑石龙子 (*Niveoscincus ocellatus*) 能够通过改变母体调温策略来优化后代表型 (Wapstra et al., 2010), 可推见这种选择合适母体调温策略的行为可能对卵胎生 TSD 爬行动物的适合度具有重要的影响。

母体不仅在巢址选择上能对后代性比进行调节, 也能通过产不同大小的卵对后代性比产生影响。Shine 等 (2002) 对三线石龙子 (*Bassiana duperreyi*) (一种具有性染色体的 TSD 蜥蜴) 的研究发现, 从较大卵中孵出的幼体多为雌性, 反之则为雄性。那么母体是否会通过预测后代大小而调整后代性别? 这个问题被 Radder 等 (2009) 所解答, 他们通过对大小卵分别进行人为抽取或注射卵黄物质, 发现在低温下人为操纵能够逆转三线石龙子的后代性别。因此, Radder 等 (2009) 认为该种石龙子母体具有通过对每个卵进行合理的卵黄分配来调控后代性比的潜在能力, 且其后代性别决定是性染色体、巢温和卵黄

分配三者间相互作用的结果。

另有研究表明, 孵出时间能影响 TSD 爬行动物后代初次交配的繁殖成功率以及产生两性间差异 (Warner & Shine 2005)。而孵出时间则由产卵时间 (主要由母体控制) 及孵化温度共同决定; 较早产出的卵比较晚产出的更早孵出, 较高孵化温度下的卵孵化期短于较低孵化温度。综上所述, 孵化温度和母体效应是影响 TSD 爬行动物性别及其适合度的两个最主要的因素。

3 气候变化对 TSD 爬行动物的影响

随着人类活动的频繁, 过多的 CO₂ 等温室气体被排放到大气中, 这加剧了全球气候变暖 (IPCC 2007), 已有研究者对 20 年后未来的全球气温进行了预测, 他们认为到那时气温将会比现在高 1.4 °C ~ 5.88 °C (Williams et al., 2003; IPCC 2007)。研究者们不仅关注于全球气候的变化, 也逐渐开始关注这些变化对自然界造成的影响。尽管目前存在大量的理论预测模型来预测自然界将会发生的变化, 但能够真正反映气候变化对生物所产生直接影响的事实证据还相当的匮乏。在生物界中, TSD 物种的表型特征, 尤其是性别受热环境的影响显著, 我们不难想象, 这类生物的生存将首当其冲受气候变化的威胁。因此, TSD 爬行动物将是用来监测全球气候变化所带来的生态污染的良好动物模型 (Janzen 1994; Mitchell & Janzen 2010)。

气候变化可以通过修饰性选择 (Møller 2004; Blanderhorn et al., 2006)、繁殖输出 (Winkler et al., 2002; Chamaillé-James et al., 2006) 和存活 (Grosbois et al., 2006) 等方式影响 TSD 种类的种群数量。早期的时候, 仅个别研究者对这方面的问题进行了研究。例如, Janzen (1994) 以 TSD 爬行类为模型动物研究了气候变化对其所产生的影响。在 6 年时间内 (1988—1993 年), Janzen 通过对自然温度下孵出的锦龟 (*Chrysemys picta*) 幼体性比的研究发现, 锦龟后代性比的年间变化与观测区域 7 月份的环境温度显著相关, 且环境温度的变化会影响其地理分布, 因此认为平均温度即使发生微小的改变 (< 2 °C) 都会导致后代性比发生偏移。之后, 气候变化对 TSD 爬行类的影响也越来越受到人们的关注。

Mitchell 等 (2008) 通过对喙头蜥 (*Sphenodon guntheri*) 的研究预测了从现在到 21 世纪 80 年代喙头蜥种群后代性比的变化情况, 并认为如果平均温

度下降 1 °C, 那么种群性比将偏向于雄性; 平均温度上升 4 °C, 那么种群内雌性后代数量将会显著增加。Wapstra 等 (2009) 对斑石龙子的研究同样得到了相似的结果, 他们发现出生的幼体性比在年间波动显著, 并且与栖息地热环境紧密相关, 被研究的种群的雄性后代比例在较冷的年份逐年增加。如果斑石龙子出生幼体性比的偏移会导致成体性比的偏移, 那么环境温度长期单方向的变化对该物种的种群动态将产生重要影响。

全球气候变化影响 TSD 爬行动物种群的性比偏移已毋庸置疑 (Janzen 1994; Mitchell et al., 2008; Wapstra et al., 2009), 但是这种现象是否会造成 TSD 爬行类的有效种群数量的下降 (Havkes et al., 2007)? 由于产卵巢址温度与幼体性别间存在一定的关联性 (Shine 1999a), 故研究者们认为在一定程度上 TSD 物种的性别偏移将取决于大气温度对产卵巢址温度的影响强度。可是大气温度与种群性比的联系并不是直接的, 因为 TSD 物种自身机制可以减小甚至消除大气温度的持续升高对后代性比造成的不利影响, 研究显示 TSD 爬行动物通过提前产卵, 选择更深的产卵巢址, 或在郁蔽生境产卵等一系列繁殖行为策略来调节产卵巢址温度 (Doady et al., 2006; Warner & Shine 2008b)。例如, Telemeco 等 (2009) 的研究显示, 三线石龙子能够通过调整产卵巢址深度和繁殖期的产卵时间来应对逐年上升的气温对有效种群性比的影响; 然而目前上升的大气温度使自然巢穴内平均孵化温度已经高于影响种群后代性比的孵化温度的阈值, 该种石龙子已无法通过自身行为调节弥补气候持续变暖对其产生的负面影响。

对于 TSD 爬行动物, 未来的生存形势已显得非常严峻。理论上, 它们可以通过改变性别决定的热敏感性或从 TSD 向 GSD 转变来适应全球气候变暖, 亦或是通过自身生理和行为等方式的调节来削减气候变暖带来的负面影响 (Janzen & Paukstis 1991)。但是, 有学者提出在短期内改变 TSD 物种的生理或性别决定机制似乎不太可能, 因为这些机制是经历了长期进化选择后所保留的, 具有较高的稳定性和保守性 (Janzen & Krenz 2004)。如果完全依赖于 TSD 物种自身的行为调节, 则又不能完全弥补所带来的负面效应 (Telemeco et al., 2009), 且母体效应进化的速率也无法赶上或同步气候变化的速率 (Morjan 2003)。若全球气候变暖加剧, 那么 TSD

爬行类将面临灭绝的可能 (Mitchell & Janzen 2010)。因此, 深入研究 TSD 爬行类种群动态, 开展生境保护管理以及人工繁育等对 TSD 爬行动物的保护将具有重要的意义。

4 展 望

在国际生物学领域中爬行动物 TSD 是进化生物学、生态学研究热点之一, 而国内该方面的研究相对匮乏。纵览近年来有关爬行动物 TSD 研究的报道, 发现在较宏观的水平研究 TSD 及其进化适应意义比较普遍, 且在个别物种上也取得了许多标志性的结论, 可是这些结论是否适用于其他 TSD 种类尚不十分清楚; 而且在微观方面的研究也非常薄弱, 爬行动物 TSD 分子机制较 GSD 又显得非常复杂, 要完全掌握这些机制并得出概括性结论有待进一步探索。

随着科学手段、科学思路的不断提高, 对爬行动物 TSD 的研究提出了更高的要求。今后在爬行类 TSD 方面研究的重点包括: 1) 增加 TSD 分子机制方面可靠的证据; 2) 验证差分适合度假说的普遍性; 3) 研究更多的 TSD 种类种群动态与全球气候变化间的关系; 4) 制定野外种群受严重影响的 TSD 爬行类的保护措施。

参考文献

- 焦保卫, 王德寿, 邓思平. 2002 爬行动物温度依赖性性别决定研究进展. 动物学杂志, 37(4): 74-78
- 王培潮. 1989 环境决定爬行动物性别决定的进展. 生态学报, 9(1): 84-90
- Blancherhorn WU, Stillwell RC, Young KA, et al. 2006 When Rensch meets Bergmann: Does sexual size dimorphism change systematically with latitude? *Evolution* 60: 2004-2011.
- Booth DT. 2006 Influence of incubation temperature on hatchling phenotype in reptiles. *Physiological and Biochemical Zoology* 79: 274-281.
- Bull JJ. 1980 Sex determination in reptiles. *Quarterly Review of Biology* 55: 3-21.
- Chanaille-James S, Massot M, Aragon P, et al. 2006 Global warming and positive fitness response in mountain populations of common lizards *Lacerta vivipara*. *Global Change Biology* 12: 392-402.
- Chanier M. 1966 Action de la température sur la sex-ratio chez l'embryon d'*Agama agama* (Agamidae: Lacertilien). *Comptes Rendus des Séances de la Société de Biologie et de Ses Filiales* 160: 620-622.
- Charnov E. Bull JJ. 1977. When is sex environmentally determined? *Nature* 266: 828-830.
- Conover DO. 1984. Adaptive significance of temperature de-

- pendent sex determination in a fish. *American Naturalist* **123**: 297–313.
- Crews D, Bergeron JM, Bull JJ et al. 1994. Temperature-dependent sex determination in reptiles: Proximate mechanisms, ultimate outcomes, and practical applications. *Developmental Genetics* **15**: 297–312.
- Crews D. 1996. Temperature-dependent sex determination: The interplay of steroid hormone and temperature. *Zoological Science* **13**: 1–13.
- Deeming DC. 2004. Post-hatching phenotypic effects of incubation in reptiles. // Deeming DC, ed. *Reptilian Incubation: Environment, Evolution, and Behaviour*. Nottingham: Nottingham University Press. 229–251.
- Doody JS, Guarino E, Georges A et al. 2006. Nest site choice compensates for climate effects on sex ratios in a lizard with environmental sex determination. *Evolutionary Ecology* **20**: 307–330.
- Elj P. 2004. Yolk steroid hormones and their possible role in TSD species. // Valenzuela N, Lance VA, eds. *Temperature-dependent Sex Determination in Vertebrates*. Washington DC: Smithsonian Books. 111–118.
- Endo D, Kanaho YI, Park MK. 2008. Expression of sex steroid hormone-related genes in the embryo of the leopard gecko. *General and Comparative Endocrinology* **155**: 70–78.
- Endo D, Park MK. 2003. Quantification of three steroid hormone receptors of the leopard gecko (*Eublepharis macularius*), a lizard with temperature-dependent sex determination: Their tissue distributions and the effect of environmental change on their expressions. *Comparative Biochemistry and Physiology B* **136**: 957–966.
- Endo D, Park MK. 2005. Molecular cloning of P450 aromatase from the leopard gecko and its expression in the ovary. *Journal of Steroid Biochemistry and Molecular Biology* **96**: 131–140.
- Ewert MA, Nelson CE. 1991. Sex determination in turtles: Patterns and some possible adaptive values. *Copeia* **1991**: 50–69.
- Fleming A, Crews D. 2001. Estradiol and incubation temperature modulate regulation of steroidogenic factor 1 in the developing gonad of the red-eared slider turtle. *Endocrinology* **142**: 1403–1411.
- Girondot M, Pieau C. 1999. A fifth hypothesis for the evolution of TSD in reptiles. *Trends in Ecology & Evolution* **14**: 359–360.
- Grosbois V, Henry PY, Blondel J et al. 2006. Climate impacts on Mediterranean blue tit survival: An investigation across seasons and spatial scales. *Global Change Biology* **12**: 2235–2249.
- Hawkes LA, Broderick AG, Godfrey MH et al. 2007. Investigating the potential impacts of climate change on a marine turtle population. *Global Change Biology* **13**: 923–932.
- IPCC. 2007. *Summary for Policymakers*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Janzen FJ, Krenz JG. 2004. Phylogenetics: Which was first TSD or GSD? // Valenzuela N, Lance VA, eds. *Temperature-dependent Sex Determination in Vertebrates*. Washington DC: Smithsonian Books. 121–130.
- Janzen FJ, Paukstis GL. 1991. Environmental sex determination in reptiles. *Ecology, evolution, and experimental design*. *Quarterly Review of Biology* **66**: 149–179.
- Janzen FJ, Phillips PC. 2006. Exploring the evolution of environmental sex determination, especially in reptiles. *Journal of Evolutionary Biology* **19**: 1775–1784.
- Janzen FJ, Wilson ME, Tucker JK et al. 1998. Endogenous yolk steroid hormones in turtles with different sex-determining mechanisms. *General and Comparative Endocrinology* **111**: 306–317.
- Janzen FJ. 1994. Climate change and temperature-dependent sex determination in reptiles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **91**: 7487–7490.
- Ji X, Lin LH, Luo LG et al. 2006. Gestation temperature affects sexual phenotype, morphology, locomotor performance, and growth of neonatal brown forest skink *Sphenomorphus indicus*. *Biological Journal of the Linnean Society* **88**: 453–463.
- Langkilde T, Shine R. 2005. Different optimal offspring sizes for sons versus daughters may favor the evolution of temperature-dependent sex determination in viviparous lizards. *Evolution* **59**: 2275–2280.
- Merchant-Larios H, Ruiz-Ramirez S, Moreno-Mendoza N et al. 1997. A correlation among temperature-sensitive period, estradiol response, and gonad differentiation in the sea turtle *Lepidochelys olivacea*. *General and Comparative Endocrinology* **107**: 373–385.
- Mitchell NJ, Janzen FJ. 2010. Temperature-dependent sex determination and contemporary climate change. *Sexual Development* **4**: 129–140.
- Mitchell NJ, Kearney MR, Nelson NJ et al. 2008. Predicting the fate of a living fossil: How will global warming affect sex determination and hatching phenology in tuatara? *Proceedings of the Royal Society B* **275**: 2185–2193.
- Modi WA, Crews D. 2005. Sex chromosomes and sex determination in reptiles. *Current Opinion in Genetics & Development* **15**: 660–665.
- Møller AP. 2004. Protandry, sexual selection, and climate change. *Global Change Biology* **10**: 2028–2035.
- Morjan CL. 2003. How rapidly can maternal behavior affecting primary sex ratio evolve in a reptile with environmental sex determination? *American Naturalist* **162**: 205–218.
- Neaves L, Wapstra E, Birch D et al. 2006. Embryonic gonadal and sexual organ development in a small viviparous skink *Niveoscincus ocellatus*. *Journal of Experimental Zoology A* **305**: 74–82.
- Pieau C, Dorizzi M, Richard-Mercier N. 2001. Temperature-dependent sex determination and gonadal differentiation in reptiles. // Scherer G, Schmid M, eds. *Genes and Mechanisms in Vertebrate Sex Determination*. Basel: Birkhäuser Verlag. 117–141.
- Pieau C. 1996. Temperature variation and sex determination in reptiles. *BioEssays* **18**: 19–25.
- Pough FH, Andrews RM, Cadle JE et al. 1998. *Herpetology*. Upper Saddle River, NJ: Prentice Hall.
- Radder RS, Pike DA, Quinn AE et al. 2009. Offspring sex in a lizard depends on egg size. *Current Biology* **19**: 1102–1105.

- Radder RS, Shine R. 2007. Are the phenotypic traits of hatching lizards affected by maternal allocation of steroid hormones to the egg? *General and Comparative Endocrinology* **154**: 111–119.
- Rhen T, Crews D, Favazzani A, et al. 2006. Reproductive tradeoffs and yolk steroids in female leopard geckos *Eublepharis macularius*. *Journal of Evolutionary Biology* **19**: 1819–1829.
- Rhen T, Crews D. 2001. Distribution of androgen and estrogen receptor mRNA in the brain and reproductive tissues of the leopard gecko *Eublepharis macularius*. *Journal of Comparative Neurology* **437**: 385–397.
- Rhen T, Lang JW. 1995. Phenotypic plasticity for growth in the common snapping turtle: Effects of incubation temperature, clutch and their interaction. *American Naturalist* **146**: 726–747.
- Rhen T, Lang JW. 2004. Phenotypic effects of incubation temperature in reptiles // Valenzuela N, Lance VA, eds. *Temperature-dependent sex determination in vertebrates*. Washington, DC: Smithsonian Books, 90–98.
- Rhen T, Willingham E, Sakata JT, et al. 1999. Incubation temperature influences sex steroid levels in juvenile red-eared slider turtles *Trachemys scripta*: a species with temperature-dependent sex determination. *Biology of Reproduction* **61**: 1275–1280.
- Robert KA, Thompson MB. 2001. Viviparous lizard selects sex of embryos. *Nature* **412**: 698–699.
- Robert KA, Thompson MB. 2010. Viviparity and temperature-dependent sex determination. *Sexual Development* **4**: 119–128.
- Sarre SD, Georges A, Quinn A. 2004. The ends of a continuum: Genetic and temperature-dependent sex determination in reptiles. *BioEssays* **26**: 639–645.
- Shine R, Elphick MJ, Donnellan S. 2002. Co-occurrence of multiple, supposedly incompatible modes of sex determination in a lizard population. *Ecology Letters* **5**: 486–489.
- Shine R, Elphick MJ, Harlow PS. 1995. Sisters like it hot. *Nature* **378**: 451–452.
- Shine R, Warner D, Radder R. 2007. Windows of sexual lability during embryonic development in two lizard species with environmental sex determination. *Ecology* **88**: 1781–1788.
- Shine R. 1999a. Why is sex determined by nest temperature in many reptiles? *Trends in Ecology & Evolution* **14**: 186–189.
- Shine R. 1999b. A fifth hypothesis for the evolution of TSD in reptiles. Reply. *Trends in Ecology & Evolution* **14**: 360.
- Sites WJ, Bickham JW, Haiduk MW. 1979. Derived X chromosome in the turtle genus *Staurtypus*. *Science* **206**: 1410–1412.
- St Juliana JR, Bowden RM, Janzen FJ. 2004. The impact of behavioral and physiological maternal effects on offspring sex ratio in the common snapping turtle *Chelydra serpentina*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **56**: 270–278.
- Telameco RS, Elphick MJ, Shine R. 2009. Nesting lizards (*Bassiana dupareyi*) compensate partly, but not completely for climate change. *Ecology* **90**: 17–22.
- Uller T. 2003. Viviparity as a constraint on sex-ratio evolution. *Evolution* **57**: 921–931.
- Valenzuela N, Adams DC, Janzen FJ. 2003. Pattern does not equal process: Exactly when is sex environmentally determined? *American Naturalist* **161**: 676–683.
- Valenzuela N, Lance VA. 2004. *Temperature-dependent sex determination in vertebrates*. Washington, DC: Smithsonian Books.
- Vinegar A. 1974. Evolutionary implications of temperature-induced anomalies of development in snake embryos. *Herpetologica* **30**: 72–74.
- Wapstra E, Olsson M, Shine R, et al. 2004. Maternal basking behaviour determines offspring sex in a viviparous reptile. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* **271**: S230–S232.
- Wapstra E, Uller T, Sinn DL, et al. 2009. Climate effects on offspring sex ratio in a viviparous lizard. *Journal of Animal Ecology* **78**: 84–90.
- Wapstra E, Uller T, While GM, et al. 2010. Giving offspring a head start in life: Field and experimental evidence for selection on maternal basking behaviour in lizards. *Journal of Evolutionary Biology* **23**: 651–657.
- Warner DA, Shine R. 2005. The adaptive significance of temperature-dependent sex determination: Experimental tests with a short-lived lizard. *Evolution* **59**: 2209–2221.
- Warner DA, Shine R. 2008a. The adaptive significance of temperature-dependent sex determination in a reptile. *Nature* **451**: 566–569.
- Warner DA, Shine R. 2008b. Maternal nest-site choice in a lizard with temperature-dependent sex determination. *Animal Behaviour* **75**: 861–870.
- Warner DA, Shine R. 2009. Maternal and environmental effects on offspring phenotypes in an oviparous lizard: Do field data corroborate laboratory data? *Oecologia* **161**: 209–220.
- Warner DA, Uller T, Shine R. 2009. Fitness effects of the timing of hatching may drive the evolution of temperature-dependent sex determination in short-lived lizards. *Evolutionary Ecology* **23**: 281–294.
- West SA, Reece SE, Sheldon BC. 2002. Sex ratios. *Heredity* **88**: 117–124.
- Williams SE, Bolitho EE, Fox S. 2003. Climate change in Australian tropical rainforests: An impending environmental catastrophe. *Proceedings of the Royal Society B* **270**: 1887–1892.
- Winkler DW, Dunn PO, McCulloch CE. 2002. Predicting the effects of climate change on avian life-history traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **99**: 13595–13599.

作者简介 丁国骅, 男, 1984年生, 博士研究生。主要从事动物生理生态学和进化生态学研究, 发表论文 5 篇。E-mail: guohua.ding@hotmail.com
责任编辑 刘丽娟