



# 卵生脊椎动物胚胎对环境变化的行为响应

赵波, 杜卫国\*

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

\* 联系人, E-mail: duweigu@ioz.ac.cn

收稿日期: 2015-07-23; 接受日期: 2015-08-20

国家自然科学基金(批准号: 31525006)资助

**摘要** 动物生存在复杂多变的环境中, 行为调节是其响应环境变化的重要途径. 传统认为胚胎缺乏主动行为调节能力, 只能被动响应环境变化. 然而, 越来越多的研究证据表明, 动物胚胎具有主动响应环境变化的行为调节能力. 本文回顾了卵生脊椎动物胚胎对环境变化行为响应的研究进展, 重点阐述了温度、湿度、光照、声音、震动和有毒物质等环境因子对胚胎发育的影响及胚胎自身的行为响应, 并提出未来值得关注的可能研究方向.

**关键词** 温度, 光照, 湿度, 脊椎动物, 胚胎发育, 体温调节, 孵化行为

动物生存在复杂多变的环境中. 温度、光照等环境因子的变化表现在不同的时空尺度上: 从局部到全球, 从日变异到年间波动. 动物如何应对此类复杂的环境变化是其生命中面临的重要挑战. 动物可以通过行为和生理等多重途径响应环境变化以提高自身的适应度. 其中, 行为调节是最直接和快速的响应途径, 已成为动物生态学的一个重要研究内容和关注热点.

行为调节发生的两个先决条件是异质的环境和具有运动能力的动物. 异质的环境为动物提供可供选择的适宜环境, 而运动能力则是动物行为调节的主要实现途径. 绝大多数胚后阶段动物及其生活环境满足上述两个条件, 行为调节也是其应对环境变化常用手段. 例如, 应对温度、食物等环境因素的改变, 许多海洋鱼类存在周期性洄游现象, 大多数爬行动物可通过日晒提高体温, 一些鸟类出现季节性迁

飞, 而部分哺乳动物则有冬眠习性<sup>[1]</sup>. 与胚后动物不同, 胚胎被限制在卵内和母体内, 缺失运动能力. 因而, 传统认为胚胎缺乏主动行为调节能力, 只能被动响应环境变化. 事实上, 绝大多数鱼类、两栖类、爬行类和鸟类等卵生动物将卵产在水体、地下和巢穴等自然环境中, 其胚胎发育经历复杂的环境变化<sup>[2-5]</sup>. 而且, 越来越多的研究证据表明胚胎具有主动响应环境变化的行为调节能力<sup>[6-9]</sup>. 本文就卵生脊椎动物对环境变化的行为响应进行回顾, 并建议未来的可能研究方向.

## 1 胚胎对温度变化的响应

### 1.1 环境和巢穴温度

鱼类将卵产在水体中. 母体选择的产卵场所存在种间差异<sup>[10]</sup>. 例如, 中国四大家鱼通常将产卵场所

引用格式: 赵波, 杜卫国. 卵生脊椎动物胚胎对环境变化的行为响应. 中国科学: 生命科学, 2016, 46: 103-112

Zhao B, Du W G. Behavioral response of embryos to environmental variation in oviparous vertebrates. *Sci Sin Vitae*, 2016, 46: 103-112, doi: 10.1360/N052015-00220

选在大江两岸地形和水流变化较大的江段(如沙洲),使卵不致下沉,保证其受精和正常孵化<sup>[11]</sup>。胚胎经历的水温受水流速度、气温变化、光照等影响。涨潮、暖流、阳光曝晒等使水温急剧上升,而寒潮、寒流、降雨和降雪等使水温急剧下降。此外,不同水位的水温变化存在显著差异<sup>[12]</sup>。

两栖类将卵产在静水、流水、树上或陆地等处。两栖类胚胎发育阶段的温度受栖息地的气温、光照和水温的影响,气温和光照不仅使水温升高,还能加速水分的蒸发,使得产卵位点水位降低,温度波动变大。例如,红瘰疣螈(*Tylototriton shanjing*)胚胎孵化过程中的温度波动明显,最低温度仅 10℃,最高可达 35℃ 以上<sup>[13]</sup>。

卵生爬行动物将巢穴挖在地底下,母体将卵产在巢穴中即离开,其胚胎发育主要依赖于环境热源(小部分热源来自胚胎自身代谢产热)。研究表明,爬行动物巢穴顶部和底部之间存在温度梯度。巢穴内的温度变化主要取决于太阳光照射地表产生的热量。这种热源具有方向性,使得越接近地表的温度越高,越远离地表的温度越低<sup>[14]</sup>。在同一个巢穴内,巢穴顶部和底部的温度有很大的差异。例如,两爪鳖(*Carettochelys insculpta*)巢穴顶部的卵和底部卵的温差持续超过 3.5℃<sup>[15]</sup>。既然巢穴上方和底部的位点存在温差,那么位于巢穴其他部位如巢穴的中心和外围等不同部位的卵经历的热环境也会存在差异<sup>[16,17]</sup>。巢穴热环境差异的存在使得胚胎在发育过程中具有不同的温度经历。

作为恒温动物的鸟类,虽然其孵卵行为能为胚胎发育提供相对稳定的热源,但是胚胎发育依然受环境温度的影响。对于有孵卵行为的鸟类而言,亲本对巢穴温度的影响较为显著。亲鸟离巢时温度急剧下降至环境温度,而亲鸟在孵卵时温度又会上升<sup>[18,19]</sup>。除了亲本孵卵行为影响巢穴温度外,巢穴的位置、材质等对于巢穴温度的影响也较大。大多数鸟类在产卵前有筑巢行为<sup>[20,21]</sup>,且不同鸟类的筑巢位置和材料都不一样<sup>[22]</sup>。例如,苍鹭(*Ardea cinerea*)将巢穴建在芦苇丛中,用枯枝落叶羽毛等作为主要筑巢材料<sup>[23]</sup>,而家燕(*Hirundo rustica*)则采用泥巴混合草的茎作为筑巢材料,并将巢建在屋檐下<sup>[24]</sup>。筑巢材料如枯枝落叶、泥巴、松针等会影响巢穴的保温、保湿和透气性,筑巢位置如芦苇丛中、树枝上、屋檐下对卵孵化所受到的光照强度、遮蔽雨水的能力等都会

产生显著的影响<sup>[22]</sup>。即使是在同一个巢穴中,不同位置的温度也会有较大的差异,巢穴上方接近热源,温度较高,空气流通较好,而巢穴底部温度较低,空气流通也相对较弱,位于巢穴内不同位置卵所经历的环境温度有所不同。

## 1.2 温度对胚胎发育的影响

环境温度不仅能对动物的胚后阶段产生重要影响,对其胚胎阶段的影响也极为显著。胚胎阶段是整个生活史过程中最为关键且对环境因子最为敏感的时期,温度是影响胚胎发育最为重要的环境因子之一。有关温度影响胚胎发育的研究主要集中于胚胎的物质和能量利用、发育速率、孵化成功率,以及幼体的大小、行为和生长等<sup>[25]</sup>。在一定温度范围内,胚胎的发育速率和温度呈正相关。在温和温度条件下,卵孵化成功率较高,孵化出较大且功能表现较好的幼体。相反,在高温和低温条件下,卵孵化成功率下降,幼体的功能表现相对较差。极端高低温则直接导致胚胎畸形和死亡<sup>[25-27]</sup>。对于爬行动物和鱼类中一些温度决定性别的物种,胚胎发育经历的温度能决定其性别分化。例如,在一些鳄类、龟鳖类和蜥蜴类中,高温和低温均产生雌性后代,中间温度产生雄性后代<sup>[28]</sup>。

## 1.3 羊膜收缩和胚胎运动

羊膜动物的胚胎在出壳前一直处于羊膜囊内,羊膜不仅对胚胎发育起到了保护作用,而且是胚胎和外界进行水分和气体交换的重要场所。羊膜的收缩是反应胚胎运动的一个重要指标,能促进胚胎发育。早期胚胎的运动器官未发育完全,具有较小的运动可能性。此时,羊膜的收缩导致液体波动,进而引起胚胎运动,羊膜收缩和胚胎运动发生频率一致。因此,羊膜收缩是早期胚胎运动的主要动力<sup>[29]</sup>。温度能够影响羊膜的收缩。一定温度范围内,蛇类、龟类和鸟类的羊膜收缩频率随温度升高而增加,随温度下降而降低<sup>[30]</sup>。过高和过低温度使得羊膜收缩频率显著下降。例如,鸡胚的羊膜收缩频率在极端低温条件下减少了 50%,而在极端高温条件下减少了 70%~80%<sup>[29]</sup>。在胚胎发育后期,胚胎运动和羊膜收缩相互独立。这是因为后期胚胎具备较为完善的运动结构,能够在卵内进行一定的运动。例如,在孵化后期(15~20天),鸡胚躯干、四肢等运动器官逐渐发育成熟,

具有自主运动的能力,可灵活地应对环境温度的变化;低温降低胚胎运动频率,高温增加运动频率<sup>[31-32]</sup>。

#### 1.4 卵内温梯度与胚胎的行为热调节

巢穴内温差不仅存在于不同部位的卵之间,而且还存在于单个卵的内部。卵靠近热源的一侧温度较高,而远离热源的一侧温度则较低,卵两端就会产生温差<sup>[17]</sup>。卵越大,卵两端的温差也会越明显。例如,乌龟(*Chinemys reevesii*)卵受热端的温度显著高于远离热源端的温度。随着外界环境温度的变化,卵两端的温差也发生改变,最高可达2.9°C(图1)。

当面临卵内温度梯度时,胚胎是否进行相应的行为热调节,还是被动地接受所处热环境?传统观点认为,胚胎发育时期缺乏行为调节的能力来抵御环境因子的影响<sup>[33-34]</sup>。最近的研究发现,爬行动物和鸟类胚胎具有如成体“晒背”似的体温调节行为,人工孵化和野外自然巢址模拟实验均显示龟类胚胎能主动趋向热源以促进其发育<sup>[8]</sup>。进一步研究表明,龟类胚胎趋向热源的体温调节是主动的生物学过程:存活胚胎能趋向热源而死亡胚胎则不能;胚胎不仅能趋向热源,而且能避开过热环境<sup>[9]</sup>。不同类群代表物种胚胎热调节行为的研究则表明,该行为广泛存在于爬行类和鸟类胚胎,但在小型蜥蜴的胚胎中可能缺失<sup>[35]</sup>。胚胎热调节行为具有能量代价,频繁进行热调节的胚胎消耗较多的能量,孵出较小的龟类<sup>[36]</sup>。

## 2 胚胎对湿度因子的响应

### 2.1 巢穴湿度变化及卵内外水分交换

自然界中晴天和雨天交替出现,卵生动物胚胎发育的水环境也会随之变化。在雨季来临时,干旱地

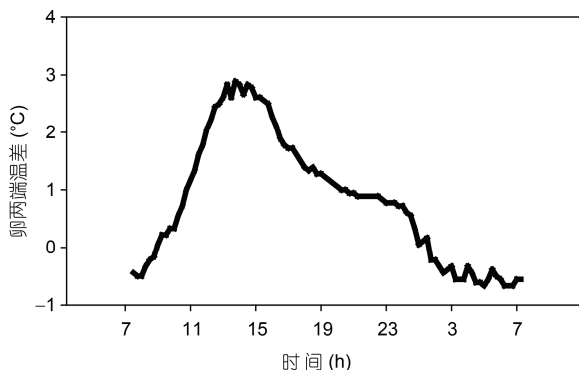


图1 乌龟卵两端温差的昼夜变化

区两栖动物将卵产在临时形成的水塘和水沟等处,这些临时水体深浅不一,保水时间也不尽相同<sup>[6,37]</sup>。卵生爬行动物一般将卵产在地下巢穴中<sup>[38]</sup>,靠近地表的卵较巢穴底部卵更容易失水;巢穴中间部位的卵较周边卵难以从外界摄取水分。在单个卵内,卵总是从潮湿、阴凉的地方吸收水分,而将卵内的水分排放到温暖干燥的土壤中;从富含水分的土壤中吸收水分,而将水分排到较为干燥的空气中。此外,卵内湿度保持以及卵内外水分交换与卵大小、卵壳性质(结构和材料)、卵与外界接触程度及卵被埋入基质的深度等有关。例如,爬行动物卵壳有柔性卵和刚性卵之分,高度钙质化的刚性卵对水分的通透性较低,保水性能好;而革质卵渗透性高,水分交换活跃<sup>[39,40]</sup>。

### 2.2 湿度对胚胎发育的影响

鱼卵的卵黄外包裹着一层由胶质组成的原生质层调节渗透压,能够在一定限度内调节卵内水分的含量,但是这种调节能力是有限度的。因此,鱼卵保水性差,胚胎发育离不开水环境。两栖类卵孵化所经历的湿度环境常受雨水的影响,雨量大,两栖类的卵胶膜可吸水膨胀有利于幼体出膜和缩短孵化期;连续的晴天则会导致卵胶膜失水收缩,幼体出膜难度加大而推迟孵化时间;若两栖类产卵场所彻底干涸则可导致胚胎全部死亡。澳拟蟾(*Pseudophryne bibroni*)卵的适宜孵化湿度范围为0到-200 kPa,湿度降低可导致胚胎存活率和生长率下降<sup>[41]</sup>。

卵生爬行类产羊膜卵以适应陆地环境,但是其生长发育无法完全摆脱水环境。水分过高或过低都可导致胚胎的死亡。水分的变化会导致胚胎渗透压的改变,卵内外渗透压差别越大水分越容易被卵吸收。植物细胞具有能够限制水分吸收的细胞壁,而动物细胞不具有细胞壁,在低渗环境中会持续吸水导致细胞涨裂死亡。相反,当环境水分过低时,胚胎则易缺水死亡。即使在胚胎的湿度耐受范围内,环境湿度也可影响胚胎发育、孵化成功率、孵化期以及幼体的形态及运动表现等<sup>[39,42]</sup>。此外,卵内外的水分交换可通过两种途径完成:一是直接和基质接触吸收基质内的液态水,二是通过空气中水蒸气的形式进行交换<sup>[43]</sup>。有学者在相同湿度条件下比较了卵单独孵化和卵聚集孵化对幼体大小的影响,发现聚集孵化的幼体较小且孵化成功率低,主要因为单独孵化和基质接触多,能够获得更多的水分<sup>[44]</sup>。因此,巢穴中

的湿度状况对于爬行动物胚胎的存活及生长发育极其关键。

鸟类具有高度钙化的卵壳, 防水性能良好。一般情况下, 鸟卵内外水分交换较少, 能在相对干燥的环境下正常孵化。但是, 鸟类在湿度过高的情况下孵化率显著降低, 哀鸿(*Zenaida macroura*)卵在饱和湿度条件下的孵化率仅为 50%, 显著低于干燥条件(85%)和适宜湿度条件(90%)。在饱和湿度孵化组死亡的胚胎中, 90%胚胎已经具备完善的呼吸系统, 但卵内水分蒸发不畅导致胚胎无法进行气体代谢而死亡<sup>[45]</sup>。

### 2.3 胚胎对湿度变化的行为响应

胚胎在发育过程当中进行自我调节, 可适应一定范围的水环境。例如, 一种沙漠蛙类(*Scaphiopus couchii*)的胚胎可根据水塘大小调节自己的发育速率, 在水塘趋向干旱时提前孵化<sup>[6]</sup>。虽然迄今尚未见卵内湿度梯度的研究报道, 但是不同部位间水分含量的不一致性会导致渗透压的差异, 进而可能会导致胚胎的移动, 或选择适宜的水环境。

未来进一步开展胚胎对水环境变化的响应具有重要意义。例如, 北半球的温带或亚热带地区的龟类一般会选择雨水较为充沛的春末或者夏初产卵<sup>[46,47]</sup>。水分蒸发或降水可导致环境湿度的剧烈波动, 胚胎在巢穴内如何面对不可预测的水环境改变? 应对高渗透压和干旱环境, 胚胎具有何种行为响应机制? 此类问题非常值得探究。

## 3 胚胎对光照因子的响应

### 3.1 光照对胚胎发育的影响

光照对胚胎发育的孵化期、孵化率、新陈代谢等都有重要的影响。鱼类胚胎的死亡率、孵化时间、氨气代谢等和光照强度呈正相关<sup>[48-50]</sup>。在两栖类和鸟类中, 适宜的光照强度对胚胎发育具有积极的作用, 如荧光(日光灯)孵化可加速鸟类发育, 缩短孵化期<sup>[51-53]</sup>。过强的光照则对胚胎发育具有损害作用, 如鸡胚暴露于强光下可导致孵化成功率降低、孵化周期延长及幼体体重降低<sup>[54]</sup>。光照对胚胎的视觉发育以及运动结构的生成具有重要的影响。适当光照强度可促进鱼类胚胎运动器官(背鳍和臀鳍)生成<sup>[49]</sup>。适宜光照可促进鸟类四肢的增长<sup>[29]</sup>; 但长时间

强光照则导致鸟类肢体、眼睛及嘴部的畸形<sup>[54]</sup>。此外, 光源还影响胚胎的学习行为以及孵出幼体对光源的偏爱性<sup>[55,56]</sup>。

### 3.2 光照与胚胎行为响应

鱼卵所处的水位对胚胎发育具有重要影响, 鱼卵可通过调整自身的浮力来调节所处的水位。在不同光照条件下, 鱼卵密度和浮力发生改变。在发育早期, 长期光照处理的鱼卵密度高于长期黑暗处理的鱼卵; 但是, 在发育后期则呈相反趋势<sup>[57]</sup>。此外, 光照可引起鱼卵卵黄渗透压的升高及卵体积的减小, 卵黄渗透压的升高和体积减小均可增大卵的浮力<sup>[58]</sup>。

在鸟类中, 光照除了影响鸟类的生长发育外, 还能影响鸟类的偏侧性行为<sup>[59]</sup>。偏侧性最初主要指人类神经系统认知功能的非对称性<sup>[60]</sup>, 但后来发现诸多的脊椎动物都存在偏侧性行为。例如, 光照条件下孵化的鸟类胚胎在发育后期总是露出右眼接受到输入的光线, 右眼接受光线的偏侧性行为还能影响交配以及视觉分配的偏侧性<sup>[61,62]</sup>。

## 4 胚胎对声音和振动的响应

### 4.1 胚胎对声音和振动的敏感性

听觉可使个体感知外界环境振动, 对于捕食、躲避天敌等都有重要的影响。声音是个体间交流通讯的重要媒介, 胚后阶段的个体对声音的敏感性可提高捕食效率并降低被捕食的风险, 甚至对择偶及后代的繁殖哺育具有重要的影响<sup>[63]</sup>。同样, 听觉系统也是胚胎感知声音和振动的重要器官, 听觉系统在胚胎阶段开始成熟, 到孵化后期, 胚胎的听觉表现和成体已无显著差异<sup>[64,65]</sup>。胚胎对声音有很好的敏感性<sup>[66]</sup>。例如, 孵化过程中的声音刺激可诱导孵出的早成雏对声音刺激更为敏感, 对声音的学习能力以及对亲鸟声音的识别能力更强<sup>[59]</sup>。

### 4.2 胚胎对声音和振动的行为响应

胚胎能对声音做出行为反应。例如, 鸟类和鳄类的胚胎在孵化过程中可以产生和接受声音刺激。胚胎从卵内破壳的声音可引起母体或是同伴的注意, 以此来实现通讯和同步孵出<sup>[67,68]</sup>。此外, 发育较快的个体可以通过发声促使发育较慢的个体加快发育速

率, 进而达到同步孵化<sup>[69-71]</sup>.

胚胎对外界振动的感知能力也已经被证实<sup>[72]</sup>, 蛙类和龟鳖类胚胎都能感知外界的振动, 进而根据外界的声音或振动适时调整孵化时机<sup>[73-75]</sup>. 蛙类胚胎发育到后期, 能感知捕食者的靠近而提前孵出, 甚至能分辨出物理环境震动(如暴雨打击地面)和捕食者靠近震动的差异<sup>[74,76]</sup>. 龟鳖类胚胎也能通过卵间通讯, 达到同步孵化之目的<sup>[77]</sup>. 此外, 处理、转运以及雷电等震动刺激能导致龟鳖类胚胎的同步孵出<sup>[72,78]</sup>. 实验室模拟实验发现, 震动刺激可使两爪鳖胚胎同步孵出, 表明巢内胚胎孵出时产生的震动可能是促进胚胎间同步孵化的重要通讯方式<sup>[79]</sup>.

## 5 胚胎对有毒有害物质的响应

### 5.1 有毒有害物质对胚胎发育的影响

卵生脊椎动物胚胎发育过程中和外界环境交流密切, 有毒有害物质对胚胎致畸致死的现象广泛存在<sup>[80,81]</sup>. 例如, 重金属、致病菌等有毒有害物质对胚胎早期阶段的影响是致命的<sup>[82,83]</sup>. 阿特拉津(除草剂)可导致鳄类和龟类的幼体变小、生长率显著降低<sup>[84,85]</sup>, 甚至可影响龟类后代的性别<sup>[86]</sup>.

胚胎免疫力较低, 微生物对胚胎发育的影响较大. 鸟类在胚胎发育过程中具有孵卵行为, 亲鸟在孵卵时用唾液擦拭卵表面. 此外, 鸟类的亲本可将巢穴内不受精的卵或中途死亡的卵(两者都易造成微生物的大量繁殖)移出巢穴. 这些行为能抑制微生物病原菌的繁殖扩增, 提高胚胎存活率<sup>[87,88]</sup>. 与鸟类相反, 爬行动物缺乏亲本抚育行为, 胚胎都是在巢穴中自然孵化, 当卵受到微生物感染时, 病变的卵会感染周围的卵, 最终可能导致整窝卵的死亡.

### 5.2 胚胎对有毒有害物质的行为响应

提前孵出是两栖类、蜥蜴类、龟类、鸟类胚胎应对微生物侵害的一种行为方式<sup>[81,89-91]</sup>. 例如, 伊比利亚岩蜥(*Lacerta monticola*)的胚胎感染真菌后, 部分感染的胚胎早期死亡, 但是其余的胚胎通过提前孵化而存活<sup>[90]</sup>.

## 6 未来研究展望

传统认为胚胎被动响应环境, 很少关注胚胎对

环境的行为响应. 动物胚胎对环境变化的行为响应因而是一个新兴的研究领域, 很多方面的研究非常匮乏, 诸多有趣的问题值得探讨, 本文提出值得关注的几个研究方向.

### 6.1 胚胎调节行为的运动机制

有关温度对胚胎运动影响的研究大多只关注了卵内整体的温度变化对胚胎运动能力的影响, 阐述了胚胎对温度变化的被动响应, 忽略了卵内的温度差异及胚胎在卵内环境中的自主性. 即使在最近发现的胚胎热调节行为研究中, 尚有很多内在机制没有被揭示. 例如, 胚胎如何在卵内运动以响应温度变化? 尽管目前尚不知其确切机制, 但是有关胚胎运动的前期研究为该方向提供了线索: (i) 果蝇在胚胎囊胚阶段, 已经发生了胚胎偏极化的调节行为. 细胞的偏极化行为调节形成了头部至尾部的体轴, 且该阶段的囊胚还能控制上皮细胞偏极性移动分化形成眼睛和翅膀<sup>[92]</sup>. 这种偏极化的行为是细胞定向移动的结果, 但这种定向运动与早期胚胎行为响应的联系有待进一步研究. (ii) 胚胎体内神经信号的传递对于胚胎行为调节的发生具有导向作用. 例如, 早在鸡胚发育的第5天就存在脊髓脉冲, 这种脊髓脉冲对控制肢体的运动具有重要的作用<sup>[66]</sup>. (iii) 早期鸡胚的羊膜收缩极为明显, 但在胚胎运动结构逐渐完善时收缩减弱. 羊膜的收缩提示着早期胚胎存在行为调节的可能<sup>[29]</sup>. 当胚胎发育到后期, 具有完善的运动结构, 行为热调节则更具可能性. (iv) 已有证据表明鸟类羊膜囊内液体的流动也可导致胚胎的运动<sup>[93]</sup>. 那么, 由环境因子引起的如温度差异能否导致卵两端液体的相互交流, 进而导致胚胎的运动; 或者胚胎能否主动感知卵两端的温差, 控制羊膜囊内液体的流动, 进而引起胚胎的运动? (v) 在胚胎发育过程中, 胚胎行为调节不仅是细胞或羊膜的收缩, 更是神经、肌肉、骨骼之间协同作用的结果. 例如, 鸡胚眼睛的发育需要鸡胚转动头部感知光源<sup>[94,95]</sup>.

### 6.2 胚胎行为热调节的生态学意义

自然巢穴温度受到环境温度的影响较为显著, 同时胚胎自身的新陈代谢也会释放一部分的热量, 因而卵生动物的胚胎和周围热环境间的相互作用极为复杂. 在巢穴中自然孵化的胚胎是如何通过行为

调节来适应环境变化, 值得未来深入探讨. 胚胎热调节的收益与代价是其中重要的一个方面. 胚胎行为热调节的收益可以预见: 胚胎通过行为热调节可寻找到适合自身发育的温度环境, 从而使胚胎适合度最大化, 例如, 提高孵化成功率, 孵出健康而强壮的后代个体等. 然而, 目前尚无研究证据证明上述理论预测, 在室内条件下开展控制实验, 验证上述假设是未来的一项重要工作. 此外, 任何行为热调节都会伴随着能量的消耗, 可能会导致幼体的能量降低, 甚至适合度的下降. 行为热调节强度越大, 能量消耗越多, 进而可能会导致幼体孵化率较低、个体状态较差. 由此可见, 胚胎行为热调节收益和代价的权衡具有重要的理论意义, 值得未来深入研究.

### 6.3 胚胎对光照的行为响应

大多数鱼类、两栖类和鸟类卵直接暴露在自然光下, 适宜的光照对其胚胎的正常发育具有重要作用<sup>[94,96,97]</sup>. 因此, 胚胎是否能够通过行为调节趋向适宜光照或避开强光值得未来去研究. 与其他卵生脊椎动物不同, 大多数爬行动物将卵产在巢穴中, 受到光线照射的机会较少. 那么, 爬行动物胚胎是否能主动避开光照? 此外, 胚胎对光照的响应可能存在种间差异. 例如, 尽管大多数爬行动物胚胎在无光条件下发育, 但壁虎等一些蜥蜴类卵产在岩壁等处, 暴露于自然光下. 因此, 面对光源, 不同的脊椎动物胚胎究竟有怎样的行为响应, 如何定量分析此类行为都值得今后深入探讨.

**致谢** 感谢中国科学院动物研究所孙宝琚、李滕、梁亮等在论文撰写中提供帮助.

### 参考文献

- 1 Willmer P, Stone G, Johnston I A. Environmental Physiology of Animals. Oxford: Blackwell publishing, 2009
- 2 Grant G S. Avian incubation: egg temperature, nest humidity, and behavioral thermoregulation in a hot environment. Ornithol Monog, 1982, 30: 1-75
- 3 Forsgren E. Predation risk affects mate choice in a gobiid fish. Am Nat, 1992, 140: 1041-1049
- 4 Ackerman R A. The nest environment and embryonic development of sea turtles. In: Lutz P L, Musick J A, eds. The Biology of Sea Turtles. Boca Raton: CRC Press, 1997. 83-106
- 5 Johnson M D, Strong A M, Sherry T W. Migrants in tropical bird communities: the balanced breeding limitation hypothesis. J Avian Biol, 2006, 37: 229-237
- 6 Newman R A. Adaptive plasticity in development of *Scaphiopus couchii* tadpoles in desert ponds. Evolution, 1988, 774-783
- 7 Doody J S, Georges A, Young J E. Sex differences in activity and movements in the pig-nosed turtle, *Carettochelys insculpta*, in the wet-dry tropics of Australia. Copeia, 2002, 1: 93-103
- 8 Du W G, Zhao B, Chen Y, et al. Behavioral thermoregulation by turtle embryos. Proc Natl Acad Sci USA, 2011, 108: 9513-9515
- 9 Zhao B, Li T, Shine R, et al. Turtle embryos move to optimal thermal environments within the egg. Biol Lett, 2013, 9: 20130337
- 10 Li C, Peng J, Liao W G. Study on the eco-hydrological factors and flow regime requirement on spawning of four major Chinese carps in the middle reaches of Yangtze River. J Chin Insti Water Res Hydrol Res, 2006, 4: 170-176
- 11 Chen Y B, Liao W G, Peng Q D, et al. A summary of hydrology and hydrodynamics conditions of four Chinese carp's spawning. J Hydroecol, 2009, 2: 130-133
- 12 Petersen J H, Kitchell J F. Climate regimes and water temperature changes in the Columbia River: bioenergetic implications for predators of juvenile salmon. Can J of Fish Aquat Sci, 2001, 58: 1831-1841
- 13 Li J, Liu A, Li X, Liu X H, et al. The breeding ecology of red knobby newts, *Tylotriton shanjing*. Chin J Zool, 2012, 47: 8-15
- 14 Magnusson W E, Lima A P, Sampaio R M. Sources of heat for nests of *Paleosuchus trigonatus* and a review of crocodylian nest temperatures. J Herpetol, 1985, 19: 199-207
- 15 Georges A. Thermal-characteristics and sex determination in field nests of the pig-nosed turtle, *Carettochelys insculpta* (Chelonia, Carettochelydidae), from northern Australia. Aust J Zool, 1992, 40: 511-521
- 16 Ackerman R A, Lott D, Deeming D. Thermal, hydric and respiratory climate of nests. In: Deeming D C, ed. Reptilian Incubation: Environment, Evolution and Behaviour. Nottingham: Nottingham University Press, 2004. 15-43

- 17 Pike D A, Webb J K, Shine R. Nesting in a thermally challenging environment: nest-site selection in a rock-dwelling gecko, *Oedura lesueurii*. *Biol J Linn Soc*, 99, 2: 250–259
- 18 Farmer C. Parental care: the key to understanding endothermy and other convergent features in birds and mammals. *Am Nat*, 2000, 155: 326–334
- 19 Martin T E, Auer S K, Bassar R D, et al. Geographic variation in avian incubation periods and parental influences on embryonic temperature. *Evolution*, 2007, 61: 2558–2569
- 20 Duncan I J H, Kite V G. Nest site selection and nest-building behaviour in domestic fowl. *Anim Behav*, 1989, 37: 215–231
- 21 Seltmann M W, Jaatinen K, Steele B B, et al. Boldness and stress responsiveness as drivers of nest-site selection in a ground-nesting bird. *Ethology*, 2014, 120: 77–89
- 22 Hagiwara A, Hoshi N, Kawahara F, et al. Resting eggs of the marine rotifer *Brachionus plicatilis* Müller: development, and effect of irradiation on hatching. *Hydrobiologia*, 1995, 313: 223–229
- 23 Gladstone D E. Promiscuity in monogamous colonial birds. *Am Nat*, 1979, 144: 545–557
- 24 Clark L, Mason J R. Effect of biologically active plants used as nest material and the derived benefit to starling nestlings. *Oecologia*, 1988, 77: 174–180
- 25 Deeming D C. *Reptilian Incubation: Environment, Evolution and Behaviour*. Nottingham: Nottingham University Press, 2004
- 26 Booth D T. Influence of incubation temperature on hatchling phenotype in reptiles. *Physiol Biochem Zool*, 2006, 79: 274–281
- 27 DuRant S E, Hopkins W A, Hepp G R, et al. Ecological, evolutionary, and conservation implications of incubation temperature-dependent phenotypes in birds. *Biol Rev*, 2013, 88: 499–509
- 28 Valenzuela N, Lance V A. Temperature-dependent sex determination. In: Deeming D C, ed. *Reptilian Incubation: Environment, Evolution and Behaviour*. Nottingham: Nottingham University Press, 2004. 211–227
- 29 Wu K C, Streicher J, Lee M L, et al. Role of motility in embryonic development I: Embryo movements and amnion contractions in the chick and the influence of illumination. *J Exp Zool*, 2001, 291: 186–194
- 30 Nechaeva M V, Turpaev T M. Rhythmic contractions in chick amnio-yolk sac and snake amnion during embryogenesis. *Comp Biochem Physiol A*, 2002, 131: 861–870
- 31 Oppenheim R W, Levin H L. Short-term changes in incubation temperature: Behavioral and physiological effects in the chick embryo from 6 to 20 days. *Dev Psychobiol*, 1975, 8: 103–115
- 32 Nechaeva M V, Turpaev T M. The effect of temperature on the motor activity of the chick embryo and amnion at 5–14 days of development. *Zh Evol Biokhim Fiziol*, 1990, 27: 743–748
- 33 Tattersall G J, Cadena V, Skinner M C. Respiratory cooling and thermoregulatory coupling in reptiles. *Resp Physiol Neurobi*, 2006, 154: 302–318
- 34 Shine R. Is increased maternal basking an adaptation or a pre-adaptation to viviparity in lizards? *J Exp Zool Part A*, 2006, 305: 524–535
- 35 Li T, Zhao B, Zhou Y K, et al. Thermoregulatory behavior is widespread in the embryos of reptiles and birds. *Am Nat*, 2014, 183: 445–451
- 36 Zhao B, Ding P, Zhang W. Energetic cost of behavioral thermoregulation in turtle embryos. *Behav Ecol*, 2014, 25: 924–927
- 37 Kiesecker J M, Blaustein A R, Belden L K. Complex causes of amphibian population declines. *Nature*, 2001, 410: 681–684
- 38 Iverson J B, Ewert M A. Physical characteristics of reptilian eggs and a comparison with avian eggs. In: Deeming D C, Ferguson M W J, eds. *Egg Incubation: Its Effect on Embryonic Development in Birds and Reptiles*. New York: Cambridge University Press, 1991. 87–100
- 39 Packard G C. Water relations of chelonian eggs and embryos: is wetter better? *Am Zool*, 1999, 39: 289–303
- 40 Booth D T. Incubation of rigid-shelled turtle eggs: do hydric conditions matter? *J Comp Physiol B*, 2002, 172: 627–633
- 41 Bradford D F, Seymour R S. Influence of water potential on growth and survival of the embryo, and gas conductance of the egg, in a terrestrial breeding frog, *Pseudophryne bibroni*. *Physiol Zool*, 1988, 61: 470–474
- 42 Brown G P, Shine R. Effects of nest temperature and moisture on phenotypic traits of hatchling snakes (*Tropidonophis mairii*, Colubridae) from tropical Australia. *Biol J Linn Soc*, 2006, 89: 159–168
- 43 Packard M J, Packard G C, Boardman T J. Structure of eggshells and water relations of reptilian eggs. *Herpetol*, 1982, 38: 136–155
- 44 Marco A, Díaz-Paniagua C, Hidalgo-Vila J. Influence of egg aggregation and soil moisture on incubation of flexible-shelled lacertid lizard eggs. *Can J Zool*, 2004, 82: 60–65
- 45 Walsberg G E, Schmidt C A. Effects of variable humidity on embryonic development and hatching success of Mourning Doves. *The Auk*, 1992, 109: 309–314
- 46 Ernst C H, Lovich J E. *Turtles of the united states and Canada*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2009

- 47 Warner D A, Andrews R M. Nest-site selection in relation to temperature and moisture by the lizard *Sceloporus undulatus*. *Herpetologica*, 2009, 58: 399–407
- 48 Downing G, Litvak, M K. Effects of light intensity, spectral composition and photoperiod on development and hatching of haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) embryos. *Aquaculture* 2002, 213: 265–278
- 49 Yang Z, Yang J. Effect of photoperiod on the embryonic development of obscure puffer (*Takifugu obscurus*). *J Fresh Water Ecol*, 2004, 19: 53–58
- 50 Bucking C, Lemoine C M R, Walsh P J. Waste nitrogen metabolism and excretion in zebrafish embryos: effects of light, ammonia, and nicotinamide. *J Exp Zool Part A*, 2013, 319: 391–403
- 51 Ghatpande A, Ghatpande S, Khan M Z. Effect of different intensities of fluorescent light on the early development of chick embryos in ovo. *Cell Mol Biol*, 1994, 41: 613–621
- 52 Cooper C B, Voss M A, Ardia D R, et al. Light increases the rate of embryonic development: implications for latitudinal trends in incubation period. *Funct Ecol*, 2011, 25: 769–776
- 53 Sindhurakar A, Bradley N S. Light accelerates morphogenesis and acquisition of interlimb stepping in chick embryos. *PLoS One*, 2012, 7: e51348
- 54 Tamimie H S, Fox M W. Effect of continuous and intermittent light exposure on the embryonic development of chicken eggs. *Comp Biochem Physiol*, 1967, 20: 793–799
- 55 Sleight M J, Birchard G F. Amount of prenatal visual stimulation alters incubation time and postnatal preferences in leopard geckos (*Eublepharis macularius*). *J Comp Psychol*, 2001, 115: 233
- 56 Darmaillacq A S, Lesimple C, Dickel L. Embryonic visual learning in the cuttlefish, *Sepia officinalis*. *Anim Behav*, 2008, 76: 131–134
- 57 Olla B L, Davis M W. The influence of light on egg buoyancy and hatching rate of the walleye pollock, *Theragra chalcogramma*. *J Fish Biol*, 1993, 42: 693–698
- 58 Mangor Jensen A, Waiwood K G. The effect of light exposure on buoyancy of halibut eggs. *J Fish Biol*, 1995, 47: 18–25
- 59 Casey M B, Sleight M J. Prenatal visual experience induces postnatal motor laterality in Japanese quail chicks (*Coturnix coturnix japonica*). *Dev Psychobiol*, 2014, 56: 489–497
- 60 Corballis M C. *The lopsided ape: Evolution of the Generative Mind*. New York: Oxford University Press, 1991
- 61 Rogers L J. Light input and the reversal of functional lateralization in the chicken brain. *Behav Brain Res*, 1990, 38: 211–221
- 62 Sleight M J, Casey M B. Prenatal sensory experience affects hatching behavior in domestic chicks (*Gallus gallus*) and Japanese quail chicks (*Coturnix coturnix japonica*). *Dev Psychobiol*, 2014, 56: 935–942
- 63 Brittan-Powell E F, Christensen-Dalsgaard J, Tang Y, et al. The auditory brainstem response in two lizard species. *J Acoust Soc Am*, 2010, 128: 787–794
- 64 Saunders J C, Coles R B, Richard Gates G. The development of auditory evoked responses in the cochlea and cochlear nuclei of the chick. *Brain Res*, 1973, 63: 59–74
- 65 Lippe W, Rubel E W. Ontogeny of tonotopic organization of brain stem auditory nuclei in the chicken: implications for development of the place principle. *J Comp Neurol*, 1985, 237: 273–289
- 66 Provine R R. Ontogeny of bioelectric activity in the spinal cord of the chick embryo and its behavioral implications. *Brain Res*, 1972, 41: 365–378
- 67 Brua R B. Parent-embryo interactions. In: Deeming D C, ed. *Avian incubation: Behaviour, Environment and Evolution*. Oxford: Oxford University Press, 2002. 88–99
- 68 Vergne A L, Mathevon N. Crocodile egg sounds signal hatching time. *Curr Biol*, 2008, 18: R513–R514
- 69 Woolf N K, Bixby J L, Capranica R R. Prenatal experience and avian development: brief auditory stimulation accelerates the hatching of Japanese quail. *Science*, 1976, 194: 959–960
- 70 Ferguson M W J, Joanen T. Temperature-dependent sex determination in *Alligator mississippiensis*. *J Zool*, 1983, 200: 143–177
- 71 Nicolai C A, Sedinger S J, Wege M L. Regulation of development time and hatch synchronization in Black Brant (*Branta bernicla nigricans*). *Funct Ecol*, 2004, 18: 475–482
- 72 Doody J. Environmentally cued hatching in reptiles. *Integr Comp Biol*, 2011, 51: 49–61
- 73 Whitaker R, Andrews H V. Captive breeding of Indian turtles and tortoises at the centre for Herpetology Madras Crocodile Bank. In: *Proceedings of conservation, restoration, and management of tortoises and turtles an international conference*. New York Turtle and Tortoise Society and Wildlife Conservation Society Turtle Recovery Program, New York, 1997. 166–170
- 74 Gomez-Mestre I, Wiens J J, Warkentin K M. Evolution of adaptive plasticity: risk-sensitive hatching in neotropical leaf-breeding



- treefrogs. *Ecol Monogr*, 2008, 78: 205–224
- 75 Touchon J C, Warkentin K M. Negative synergism of rainfall patterns and predators affects frog egg survival. *J Am Ecol*, 2009, 78: 715–723
- 76 Warkentin K M. Oxygen, gills, and embryo behavior: mechanisms of adaptive plasticity in hatching. *Comp Biochem Physiol A*, 2007, 148: 720–731
- 77 McGlashan J K, Spencer R J, Old J M. Embryonic communication in the nest: metabolic responses of reptilian embryos to developmental rates of siblings. *Proc Roy Soc Lond B*, 2012, 279: 1709–1715
- 78 Webb G J W, Cooper-Preston H. Effects of incubation temperature on crocodiles and the evolution of reptilian oviparity. *Am Zool*, 1989, 29: 953–971
- 79 Doody J S, Stewart B, Camacho C, et al. Good vibrations? Sibling embryos expedite hatching in a turtle. *Anim Behav*, 2012, 83: 645–651
- 80 Hopkins W A, DuRant S E, Staub B P, et al. Reproduction, embryonic development, and maternal transfer of contaminants in the amphibian *Gastrophryne carolinensis*. *Environ Health Persp*, 2006, 114: 661–666
- 81 de Solla S R, Martin P A, Mikoda P. Toxicity of pesticide and fertilizer mixtures simulating corn production to eggs of snapping turtles (*Chelydra serpentina*). *Sci Total Environ*, 2011, 409: 4306–4311
- 82 Clusella Trullas S, Paladino F V. Micro-environment of olive ridley turtle nests deposited during an aggregated nesting event. *J Zool*, 2007, 272: 367–376
- 83 Romano A, Rubolini D, Ambrosini R, et al. Early exposure to a bacterial endotoxin may cause breeding failure in a migratory bird. *Ethol Ecol Evol*, 2014, 26: 80–85
- 84 Rauschenberger R H, Trauth S E, Farris J L. Incubation of alligator snapping turtle (*Macrochelys temminckii*) eggs in natural and agricultural soils. *Appl Herpetol*, 2004, 1: 299–309
- 85 Beldomenico P M, Rey F, Prado W S, et al. In ovum exposure to pesticides increases the egg weight loss and decreases hatchlings weight of *Caiman latirostris* (*Crocodylia: Alligatoridae*). *Ecotox Environ Safe*, 2007, 68: 246–251
- 86 Willingham E J. The effects of atrazine and temperature on turtle hatchling size and sex ratios. *Front Ecol Environ*, 2005, 3: 309–313
- 87 Cook M I, Beissinger S R, Toranzos G A, et al. Trans-shell infection by pathogenic micro-organisms reduces the shelf life of non-incubated bird's eggs: a constraint on the onset of incubation? *Proc Roy Soc Lond B*, 2003, 270: 2233–2240
- 88 Shawkey M D, Firestone M K, Brodie E L, et al. Avian incubation inhibits growth and diversification of bacterial assemblages on eggs. *PLoS One*, 2009, 4: e4522
- 89 Warkentin K M, Currie C R, Rehner S A. Egg-killing fungus induces early hatching of red-eyed treefrog eggs. *Ecology*, 2001, 82: 2860–2869
- 90 Moreira P L, Barata M. Egg mortality and early embryo hatching caused by fungal infection of Iberian rock lizard (*Lacerta monticola*) clutches. *Herpetol J*, 2005, 15: 265–272
- 91 Yamamoto F Y, Filipak Neto F, Freitas P F, et al. Cadmium effects on early development of chick embryos. *Environ Toxicol Phar*, 2012, 34: 548–555
- 92 Keller R. Shaping the vertebrate body plan by polarized embryonic cell movements. *Science*, 2002, 298: 1950–1954
- 93 Nechaeva M V. Physiological responses to acute changes in temperature and oxygenation in bird and reptile embryos. *Resp Physiol Neurobi*, 2011, 178: 108–117
- 94 Drachman D B, Sokoloff L. The role of movement in embryonic joint development. *Dev Biol*, 1966, 14: 401–420
- 95 Bekoff A. Neuroethological approaches to the study of motor development in chicks: achievements and challenges. *J Neurobiol*, 1992, 23: 1486–1505
- 96 Ferrari M C O, Chivers D P. Sophisticated early life lessons: threat-sensitive generalization of predator recognition by embryonic amphibians. *Behav Ecol*, 2009, 20: 1295–1298
- 97 Shafey T M, Al-Mohsen T H. Embryonic growth, hatching time and hatchability performance of meat breeder eggs incubated under continuous green light. *Asian Austral J Anim*, 2002, 15: 1702–1707

## **Behavioral Response of Embryos to Environmental Variation in Oviparous Vertebrates**

ZHAO Bo & DU WeiGuo

*Key Laboratory of Animal Ecology and Conservation Biology, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China*

Behavioral regulation is an important avenue to cope with environmental variation for those animals living in fluctuating environments. Embryos were traditionally assumed to be passive in their response to environmental changes, without the capability of behavioral regulation. However, increasing evidence suggests that animal embryos may be capable of behaviorally regulation in response to environmental variation. Here we briefly summarize research that has been conducted on how embryos respond behaviorally to environmental variation in oviparous vertebrates, and suggest future directions for studies in this field. We mainly focus on the effects of environmental factors (e.g. temperature, light, humidity) on embryonic development, and the behavioral responses of embryos to these variations.

**temperature, light, humidity, vertebrate, embryonic development, thermoregulation, hatching behavior**

doi: 10.1360/N052015-00220