

# 两栖动物性染色体的多样性及其 进化机制的研究进展

龙嘉航<sup>①</sup> 张浓<sup>①</sup> 谢新民<sup>①</sup> 曾聪<sup>①</sup> 向建国<sup>①\*</sup> 潘望城<sup>②</sup>

① 湖南农业大学动物科学技术学院 长沙 410128; ② 常德大北农饲料有限公司 常德 415400

**摘要:** 两栖动物性别决定类型和性染色体具有多样性的特点。在已发现异形性染色体两栖动物中, 大部分物种 Y 或 W 染色体大于其对应的 X 或 Z 染色体, 少数物种具有高度分化的 Y 或 W 染色体。同时两栖动物类群内基因组大小差异大, 性染色体间分子水平上也存在差异。高频转换、偶然重组和染色体重排可能是两栖动物性染色体进化过程中的关键机制。本综述通过对两栖动物性染色体进化的深入探讨, 揭示其遗传性别决定的机理, 有助于对两栖动物性别人工调控的进一步探索。

**关键词:** 两栖动物; 性别决定系统; 性染色体; 性染色体进化

**中图分类号:** Q953 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2020) 04-532-08

## Advances in the Diversity and Evolution Mechanism of Sex Chromosomes in Amphibians

LONG Jia-Hang<sup>①</sup> ZHANG Nong<sup>①</sup> XIE Xin-Min<sup>①</sup> ZENG Cong<sup>①</sup>  
XIANG Jian-Guo<sup>①\*</sup> PAN Wang-Cheng<sup>②</sup>

① College of Animal Science and Technology, Hunan Agricultural University, Changsha 410128;

② Changde Dabeinong Feed Co., Ltd, Changde 415400, China

**Abstract:** The sex determination types and sex chromosomes of amphibians are characterized by diversity. Among the amphibians in which heteromorphic chromosomes have been found, most species have Y or W chromosomes larger than their corresponding X or Z chromosomes, and a few species have highly differentiated Y or W chromosomes. At the same time, the genome size of amphibians varies greatly, and there are also molecular differences between sex chromosomes. High-frequency turnover, accidental recombination, and chromosomal rearrangement may be key mechanisms in the evolution of sexual chromosomes in amphibians. The review reveals the mechanism of genetic sex determination through in-depth discussion of the evolution of sex chromosomes in amphibians, which is helpful for further exploration of artificially controlling the sex of amphibians.

**基金项目** 四川省教育厅科研重点项目 (No. 18ZA0443), 西昌学院博士启动项目 (No. 2017BS009);

\* 通讯作者, E-mail: 2507467211@qq.com;

**第一作者介绍** 龙嘉航, 女, 硕士; 研究方向: 渔业资源与环境; E-mail: 1245592048@qq.com。

收稿日期: 2020-01-14, 修回日期: 2020-04-20 DOI: 10.13859/j.cjz.202004015

**Key words:** Amphibian; Sex determination system; Sex chromosome; Sex chromosome evolution

脊椎动物的性别决定一直是生命科学的研究热点，其与性染色体进化的探讨相互促进。两栖动物的基因型性别决定，具有多种类型，甚至同一物种的不同地理群体间都具有不同的性别决定类型。

两栖动物中性染色体进化过程中出现了结构多样化的现象，在已发现异形性染色体两栖动物中，大部分物种 Y 或 W 染色体大于其对应的 X 或 Z 染色体，少数物种具有高度分化的 Y 或 W 染色体 (Schmid et al. 2010)。同时物种间基因组大小差异大，性染色体在分子水平上也存在差异，如非洲爪蟾 (*Xenopus laevis*) 的 DM-W 基因 (Yoshimoto et al. 2008)。

异形 Y 或 W 染色体的存在，是性别决定基因的一种保护机制。异形性染色体在哺乳动物和鸟类中常见，但在爬行动物、两栖动物和鱼类中少见。两栖动物性染色体之所以在细胞遗传学水平上难以区别，一方面，高频转换可能会出现新的性染色体，在已有的性染色体退化之前取代它们 (Volf et al. 2007)；另一方面，偶然的 XY (ZW) 重组可以通过清除在非重组基因组区域积累的有害突变来恢复退化的 Y (W) 染色体 (Grossen et al. 2012)。这两种机制可能并存，偶然的 XY (ZW) 重组可能有助于转换。两栖动物中性染色体异形也可能是染色体重排所致 (Yuan et al. 2018a)。

不论是在形态、生理功能还是性染色体方面上，两栖动物在脊椎动物进化过程中都起着“承上启下”的作用。研究两栖动物性别决定机制和性染色体的进化，有助于在人工饲养领域发展两栖动物性别人工控制技术，从而提高群体生长速率和养殖经济效益，如中国林蛙 (*Rana chensinensis*) 雌性个体大且具有高经济价值的输卵管（即中药哈士蟆油的原料），人工雌性诱导技术的发展意义重大 (胡梦如 2016)，同时有助于揭示脊椎动物性别决定的进化机制。

## 1 两栖动物的性别决定机制

大多数脊椎动物是雌雄异体，其性别决定一般分为基因决定型 (genetic sex determination, GSD) 和环境决定型 (environmental sex determination, ESD) (图 1)。基因决定型 (GSD) 是指由具有性别差异的基因型因素驱动性别决定，个体的初始性别通常是在受精时决定。基因决定型 (GSD) 的性染色体类型一般分 XY 性染色体的雄性异配型和 ZW 性染色体的雌性异配型两种。这些已在哺乳动物 (Koopman et al. 1991)、鸟类 (Smith et al. 2009)、大多数爬行动物 (Gamble et al. 2015)、大部分两栖动物 (Yoshimoto et al. 2008) 和部分鱼类 (Matsuda et al. 2002) 中得到确认。

环境决定型 (ESD) 是指个体发育过程中，由环境因子决定性别，雌性和雄性之间基因组没有差异，环境信号启动基因的不同表达，从而影响动物的性别。如温度 (爬行类) (Merchant-Larios et al. 2013)、光周期 (海洋端足目动物和一些藤壶) (Guler et al. 2012) 和社会因素 (一些生活在珊瑚礁的鱼群和履螺) (Kobayashi et al. 2013, Geffroy et al. 2016) 等。性别决定模式一旦被激活，性别分化随之发生。

两栖动物是基因决定型 (GSD)，整体基因组保守性很强。通过性连锁同工酶的生化反应、细胞膜表面相关 HY 抗原反应以及性逆转个体杂交后代和性别特异分子标记等方法，证实两栖动物存在雄性或雌性异配子型的性别决定型 (Flament 2016)。但两栖动物的表型性别会受胚胎或蝌蚪时期一些表观遗传因素的影响，如温度。欧洲林蛙 (*R. temporaria*) 的表型雄性率随着蝌蚪时期的培育温度的上升而升高 (Lambert et al. 2018)。中国林蛙孵化后在 12 °C 培育能得到 78% 的表型雌性率 (胡梦如 2016)。目前温度影响两栖动物表型性别的分子机理尚未明晰。

系统发育分析表明，两栖动物雄性异配子型 (XX/XY) 较为常见 (63 种中有 48 种) (Schmid et al. 2012)。早先认为雌性异配子型 (ZZ/ZW) 是性别决定的祖先状态，目前难以确定 (Evans et al. 2012)。

与哺乳动物 (XX/XY 型)、鸟类 (ZZ/ZW 型) 具有稳定的性别决定类型不同，两栖动物具有多种性别决定类型，甚至在同一物种的不同地理群体间都具有不同的性别决定类型。如不同地理种群的粗皮蛙 (*R. rugosa*)，其性别决定存在 XX/XY 和 ZZ/ZW 类型 (Miura 2007)。有尾类中 7 个物种，蓝点钝口螈 (*Ambystoma laterale*)、墨西哥钝口螈 (*A. mexicanum*)、虎纹钝口螈 (*A. tigrinum*)、无肺螈科攀螈属的 *Aneides ferreus*、无肺螈科膜螈属的 *Chiropoteritron dimidiatus*、蝾螈科肋突螈属的 *Pleurodeles poireti* 及欧非肋突螈 (*P. waltl*) 是 ZZ/ZW 型性别决定系统，其他多是 XX/XY 系统 (Nakamura 2009)。

与哺乳动物和鸟类具有高度分化的性染色体不同，约 96% 的两栖类物种目前尚未发现异形性染色体，被检测的 1 500 个物种中只有约 20 种出现性染色体异态现象 (Eggert 2004)。细胞遗传学方法根据大小、带型、异染色质特征、灯刷染色体转录环等特征鉴定性染色体，

Schmid 等 (2010) 汇编了两栖动物中以此类方法发现的同形和异形性染色体。

## 2 两栖动物性染色体结构的多样性

### 2.1 大型 Y 和 W 染色体

缪勒氏齿轮 (Muller's ratchet) 假说认为，染色体退化将迫使 Y 和 W 染色体缩小到哺乳动物和鸟类中所见的大小。哺乳动物和鸟类中 Y 和 W 染色体均比对应的 X 和 Z 染色体小，是一种小型、基因缺失和异染色质的退化状态。

在异形性染色体两栖动物，大部分物种的 Y 和 W 染色体大于其对应的 X 和 Z 染色体，如斑纹蝾螈 (*Triturus marmoratus*) 的 X 和 Y 染色体虽然在常规染色的核型上无差异，但运用 C-带技术发现 Y 染色体比 X 稍大 (Herrero et al. 1993)。大 W 染色体可以是完全或部分异染色质，如有两个亲缘关系很近的物种雨蛙超科的 *Pristimantis euphronides* 和 *P. shrevei*，W 染色体是核型中最大的染色体并且是完全异染色质。在南美洲囊蛙 (*Gastrotheca riobambae*) 的核型中，Y 是核型中最大的染色体，并且是完全异染色质。但在另一种无尾目物种细趾蟾科泡蟾属的 *Physalaemus ephippifer* 中可以看到完全相反的模式，W 大于 Z 但不是异染色质。在所调查的约 150 种卵齿蟾科卵齿

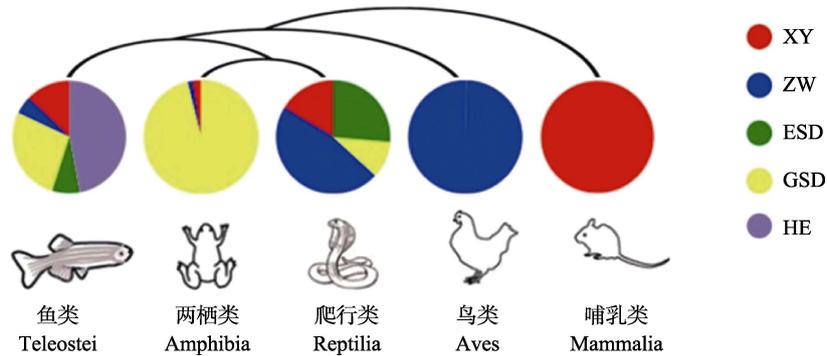


图 1 五大脊椎动物性别决定机制的分布示意图 (修改自 Bachtrog et al. 2014)  
Fig. 1 Schematic diagram of sex determining systems in five clades of vertebrates (from Bachtrog et al. 2014)

ESD. 环境决定型; GSD. 基因决定型; HE. 雌雄同体。

ESD. Environmental sex determination; GSD. Genetic sex determination; HE. Hermaphroditism.

蟾属 (*Eleutherodactylus*) 物种中, 有 7 种显示 W 染色体大于 Z 染色体 (Schmid et al. 2010)。

Y 和 W 染色体退化缩小, 这是性染色体进化的总趋势, 两栖动物中出现的大型 Y 和 W 染色体现象特殊。大型 Y 和 W 染色体可能产生于 DNA 序列的重复和转座子的积累, 是性染色体进化的初始状态。

## 2.2 小型 Y 和 W 染色体

少数两栖动物物种也有高度分化的 Y 或 W 染色体, 它们是异染色质, 且明显比 X 和 Z 小, 如非洲牛蛙 (*Pyxicephalus adspersus*) 的 W 染色体, 蝾螈亚目中少数物种 (*Necturus* sp.) 的 Y 染色体是小型异染色质 (Sessions 1980)。在扩角蛙科囊蛙属的 *G. walkeri* 发现特殊的 XY 性染色体, Y 染色体的组成型异染色质比 X 染色体更少 (Schmid et al. 2010)。普通钟环蛙 (*Buergeria buergeri*) 的 W 染色体没有发现异染色质, 只略小于 Z 染色体 (Schmid et al. 1993)。

总之, 从基础细胞遗传分析角度来看, 两栖动物大型 Y 或 W 染色体可能代表性染色体分化早期状态, 两栖动物性染色体进化过程中出现了结构的多样性现象, 从同形到大型, 从大型到小型的过程可能表现出性染色体的进化历程。从 Y 和 W 染色体结构的多样性来看, 两栖动物性染色体的进化可以通过各种不同方式进行, 并且没有一般的进化规律可循。

## 3 两栖动物性染色体的分子差异

与哺乳动物和鸟类相比, 两栖动物类群内基因组差异较大。“C 值悖论”早期由李树深 (1991) 提出。目前, 对有无尾目的热带爪蟾 (*X. tropicalis*) (Hellsten et al. 2010)、非洲爪蟾 (Session et al. 2016)、高山倭蛙 (*Nanorana parkeri*) (Sun et al. 2015)、巨型海蟾蜍 (*Rhinella marina*) (Edwards et al. 2018)、北美牛蛙 (*Lithobates catesbeianus*) (Hammond et al. 2017) 及有尾目的美西钝口螈 (*Ambystoma mexicanum*) (Nowoshilow et al. 2018) 6 种两

栖动物进行了基因组测序, 无尾目中北美牛蛙 (6 250 Mbp) 基因组较大, 其他 5 种的基因组大小接近 (1 451 ~ 2 718 Mbp)。一般来说, 越复杂的生物其基因组大小 C 值 (单位 pg/N, N 指单倍核, 即单倍细胞核里所拥有的 DNA 含量) 越大, 如哺乳动物大于鸟类, 鸟类大于真菌, 原核生物大于病毒。两栖动物的 C 值变化幅度大, 无尾目和无足目的 C 值从 0.95 pg/N 至 16 pg/N, 而有尾目 C 值非常高, 达 13.5 ~ 150 pg/N (Gregory 2005), 这种大型基因组富含重复序列 (Sun et al. 2012)。

非洲爪蟾性别决定基因 *DM-W* 位于 W 染色体上, 除了这种 W 染色体连锁的性别决定基因外, 没有 ZW 性染色体分化的其他证据 (Yoshimoto et al. 2008)。两栖动物中也有成功找到性别特异分子标记并定位于性染色体的例子。如在一项扩增片段长度多态性研究中, 确定了与热带爪蟾性别决定位点相关的遗传标记, 这些标记主要定位于 7 号染色体短臂的支架序列 (Bewick et al. 2013)。

性染色体之间基因含量存在差异的原因仍然不清楚。许多性别为基因决定型的物种在 X 和 Y 或 Z 和 W 染色体之间仅表现出很小的差异 (Kamiya et al. 2012)。而这些差异导致胎盘哺乳动物、鸟类、果蝇和秀丽隐杆线虫 (*Caenorhabditis elegans*) 等其他类群剂量补偿机制的独立进化 (Evans et al. 2012)。

在两栖动物中亲缘关系较近的物种同时存在 XX/XY 和 ZZ/ZW 性别决定类型的背景下, 进行 Y 和 W 差异比较, 探讨两栖动物剂量补偿机制, 意义更加重要, 能进一步深入了解性染色体的进化史。

## 4 两栖动物性染色体进化的机制

### 4.1 高频转换

两栖动物性染色体同形性可能是由于高频转换, 在转换过程中, 性染色体在衰变之前被新的常染色体突变替代 (Vollf et al. 2007)。粗皮蛙的性染色体转换可能发生多次, 但只

有一次导致了异配子型改变, 两种性染色体系统在不同的群体中都是独立分化的 (Sumida et al. 2000, Miura 2007)。基于性逆转和杂交实验, 雌性异配型 (ZW) 早已在大蟾蜍 (*Bufo bufo*) 中得到鉴定 (Hillis et al. 1990), 但对 *B. siculus* 和 *B. balearicus* 杂交得到的北极绿蟾蜍 (*B. viridis*) 这一家系的扩繁、基因分型以及相互杂交实验, 表明 *B. siculus* 和 *B. balearicus* 是雄性异配型 (XY)。这证实了在蟾蜍属中至少发生了一次异配子转变 (Stöck et al. 2011)。同样在冠北蟾 (*T. cristatus*) 中, Wallace 等 (1997) 推测其祖先可能是 ZZ/ZW 基因型决定系统, 已从 ZZ/ZW 切换到 XX/XY 基因型决定系统, 转换机制尚不清楚。在某些亲缘关系密切的物种中, 有时甚至在同一物种内也能同时观察到 XX/XY 和 ZZ/ZW 两种基因型决定系统, 如粗皮蛙 (Uno et al. 2008), 该物种的祖先种群位于日本东部和西部, 显示 XX/XY 系统, 而在日本中部发现了衍生群体并显示 ZZ/ZW 系统 (Miura et al. 2016)。在热带爪蟾中, 实验获得 YZ、YW、ZZ 雄性后代和 ZW、WW 雌性后代, 发现在该物种中至少存在 3 种性染色体 (Roco et al. 2015), 第三种性染色体的出现, 被认为可能是不同的基因型决定系统转变的过渡状态 (Schartl 2015)。

#### 4.2 偶然重组 (以 XX/XY 型系统为例)

染色体上性别决定区域的重组抑制在性染色体的进化中起关键作用 (Wright et al. 2016)。两栖动物性染色体的同态性, 也可能是由于 X 和 Y 染色体之间的偶然重组而阻止了它们的退化 (Grossen et al. 2012), 非重组区域并未在决定性别的区域外显著扩散。

两栖动物性逆转的 XY 雌性中可能偶然发生 X-Y 重组, 因为重组依赖于表型性, 而不是基因型性 (Perrin 2009), 性逆转个体主要受温度或激素影响其所有生理过程, 包括那些涉及性别决定的过程 (Grossen et al. 2011)。欧洲树蛙 (*Hyla arborea*) 随机重组可以在整个性染色体上发生 (Stöck et al. 2011)。Perrin

(2009) 提出, 外胚层中偶尔发生的雄性性逆转可能允许 X 和 Y 染色体重组, 从而阻止 Y 染色体有害突变的累积。欧洲林蛙的数据证实了这一假设 (Matsuba et al. 2008)。在这个假设下, 即使在种群中发生的性逆转频率很低, 也可以防止性染色体发散, 并导致同形性染色体。然而最新的报道, 在欧洲林蛙没有观察到任何 XY 雌性, 所以遗传雄性性逆转和 XY 染色体之间重组都是罕见的 (Alho et al. 2010)。欧洲树蛙的西欧种群在一系列性连锁微卫星标记上显示稳定的性别特异性等位基因频率, 推测西欧种群历史中没有 XY 重组 (Stöck et al. 2011), 但存在偶发的重组事件 (Guerrero et al. 2012), 尽管没有检测到单个的雄性重组事件 (Stöck et al. 2013), 但已有研究通过三个性连锁标记的序列支持该物种性染色体同态性由偶然重组事件维持的观点 (Brelford et al. 2016)。

#### 4.3 染色体重排

染色体重排 (chromosomal rearrangement, CR) 是否是促进性染色体进化的初始机制还存在争议。染色体重排可以减少基因流动并导致重组抑制 (Rieseberg 2001), 而抑制重组也可能影响染色体重排 (Wright et al. 2016)。最近有报道, 染色体重排 (CR) 不是性染色体分化的初始原因 (Sun et al. 2017)。之前曾有研究使用 Giemsa 染色或荧光原位杂交技术 (fluorescence in situ hybridization, FISH) 对棘腹蛙 (*Quasipaa boulengeri*) 33 个种群进行了核型分析, 观察到可能因一对染色体相互易位产生的五种不同的核型 (Qing et al. 2012)。通过对四川盆地东部、南部及西部棘腹蛙 16 个地理种群的研究, 其个体具有由相互易位引起的正常和重排的染色体, 分析易位与性别分化中初始抑制重组之间的关系, 表明性连锁的建立不依赖于相互易位, 并且易位被认为不是性染色体分化的最初原因 (Yuan et al. 2018b)。根据新发现的一种性别特异性微卫星标记 b08 (Yuan et al. 2017), 棘腹蛙性染色体二形性

是由 X 染色体易位引起的,这在自然界中是罕见的,其性染色体二形性可能是分化的早期阶段。X 染色体经历遗传分化或结构改变的过程,可能会促进性染色体的分化 (Yuan et al. 2018a)。

## 5 总结与展望

两栖动物性别决定类型和性染色体具有多样性的特点,可能代表性染色体进化的过渡状态,探索两栖动物性染色体进化机制能够为脊椎动物性染色体进化研究提供重要的资料。目前,两栖动物性染色体及其进化的研究还有许多问题尚待解决。两栖动物性染色体难以识别,许多性染色体系统的转换现象可能难以被发现。系统发育分析显示,两栖动物进化史上异配子系统的转变次数太少,这在很大程度上不足以解释同态性染色体的普遍存在 (Hillis et al. 1990)。由于两栖动物 DNA 序列结构的高度重复和遗传变异,测序仍然是一个主要的挑战。

不仅是两栖动物,在雌雄异体的所有生物,都存在以下答案不明晰的问题:性染色体起源、性染色体进化驱动力、性染色体进化、性别决定类型转换与进化过程之间的关系等。数十年来,采用荧光原位杂交技术、染色体经典染色和分子技术等方法,得到的细胞遗传学研究的系统与染色体测序数据的新兴信息,已经开启了一个关于性染色体构象认识及其进化动力学新颖观点的时代。

更多两栖动物性染色体序列信息有利探究综合因素在性染色体进化方面的相对作用、相互作用,最终探明性染色体进化模式,进一步揭示遗传性别决定的机理,有助于对两栖动物性别人工调控的进一步探索。

## 参 考 文 献

- Alho J S, Matsuba C, Merilä J. 2010. Sex reversal and primary sex ratios in the common frog (*Rana temporaria*). *Molecular Ecology*, 19(9): 1763–1773.
- Bachtrog D, Mank J E, Peichel C L, et al. 2014. Sex determination: Why so many ways of doing it? *Plos Biology*, 12(7): e1001899.
- Bewick A J, Chain F J J, Zimmerman L B, et al. 2013. A large pseudoautosomal region on the sex chromosomes of the frog *Silurana tropicalis*. *Genome Biology and Evolution*, 5(6): 1087–1098.
- Brelsford A, Dufresnes C, Perrin N. 2016. Trans-species variation in *Dmrt1* is associated with sex determination in four European tree-frog species. *Evolution*, 70(4): 840–847.
- Edwards R J, Tuipulotu D E, Amos T G, et al. 2018. Draft genome assembly of the invasive cane toad, *Rhinella marina*. *GigaScience*, 7(9): 1–13.
- Eggert C. 2004. Sex determination: the amphibian models. *Reproduction, Nutrition, Development*, 44(6): 539–549.
- Evans B J, Alexander P R, Wiens J J. 2012. Polyploidy and Genome Evolution. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 385–410.
- Flament S. 2016. Sex reversal in amphibians. *Sexual Development*, 10(5/6): 267–278.
- Gamble T, Coryell J, Ezaz T, et al. 2015. Restriction site-associated DNA sequencing (RAD-seq) reveals an extraordinary number of transitions among Gecko sex-determining systems. *Molecular Biology and Evolution*, 32(5): 1296–1309.
- Gregory T R. 2005. *The Evolution of the Genome*. Burlington: Academic Press, 3–87.
- Geffroy B, Bardonnat A. 2016. Sex differentiation and sex determination in eels: Consequences for management. *Fish and Fisheries*, 17(2): 375–398.
- Grossen C, Neuenchwander S, Perrin N. 2011. Temperature-dependent turnovers in sex-determination mechanisms: A quantitative model. *Evolution*, 65(1): 64–78.
- Grossen C, Neuenchwander S, Perrin N. 2012. The evolution of XY recombination: Sexually antagonistic selection versus deleterious mutation load. *Evolution*, 66(10): 3155–3166.
- Guerrero R F, Kirkpatrick M, Perrin N. 2012. Cryptic recombination in the ever-young sex chromosomes of Hylid frogs. *Journal of Evolutionary Biology*, 25(10): 1947–1954.
- Guler Y, Short S, Kile P, et al. 2012. Integrating field and laboratory evidence for environmental sex determination in the amphipod, *Echinogammarus marinus*. *Marine Biology*, 159(12): 2885–2890.

- Hammond S A, Warren R L, Vandervalk B P, et al. 2017. The North American bullfrog draft genome provides insight into hormonal regulation of long noncoding RNA. *Nature Communications*, 8(1): 1433.
- Hellsten U, Harland R M, Gilchrist M J, et al. 2010. The genome of the western clawed frog *Xenopus tropicalis*. *Science*, 328(5978): 633.
- Herrero P, De La Torre J, López-Fernández C, et al. 1993. Heterochromatin heterogeneity in *Triturus marmoratus* (Urodela: Salamandridae) demonstrated with specific DNA-binding fluorochromes and *in situ* restriction endonuclease/nick translation. *Caryologia*, 46(4): 343–353.
- Hillis D M, Green D M. 1990. Evolutionary changes of heterogametic sex in the phylogenetic history of amphibians. *Journal of Evolutionary Biology*, 3(1/2): 49–64.
- Kamiya T, Kai W, Tasumi S, et al. 2012. A trans-species missense SNP in *Amhr2* is associated with sex determination in the tiger pufferfish, *Takifugu rubripes* (fugu). *PLoS Genet*, 8(7): e1002798.
- Kobayashi Y, Nagahama Y, Nakamura M. 2013. Diversity and plasticity of sex determination and differentiation in fishes. *Sexual Development*, 7(1/3): 115–125.
- Koopman P, Gubbay J, Vivian N, et al. 1991. Male development of chromosomally female mice transgenic for *Sry*. *Nature*, 351(6322): 117–121.
- Lambert M R, Smylie M S, Roman A J, et al. 2018. Sexual and somatic development of wood frog tadpoles along a thermal gradient. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology*, 329(2): 72–79.
- Matsuba C, Miura I, Merilae J. 2008. Disentangling genetic vs. environmental causes of sex determination in the common frog, *Rana temporaria*. *BMC Genetics*, 9: 3.
- Matsuda M, Nagahama Y, Shinomiya A, et al. 2002. *DMY* is a Y-specific DM-domain gene required for male development in the medaka fish. *Nature*, 417(6888): 559–563.
- Merchant-Larios H, Diaz-Hernandez V. 2013. Environmental sex determination mechanisms in Reptiles. *Sexual Development*, 7(1/3): 95–103.
- Miura I. 2007. An evolutionary witness: The frog *Rana rugosa* underwent change of heterogametic sex from XY male to ZW female. *Sexual Development*, 1(6): 323–331.
- Miura I, Ohtani H, Ogata M, et al. 2016. Evolutionary changes in sensitivity to hormonally induced gonadal sex reversal in a frog species. *Sexual Development*, 10(2): 79–90.
- Nakamura M. 2009. Sex determination in amphibians. *Seminars in Cell and Developmental Biology*, 20(3): 271–282.
- Nowoshilow S, Schloissnig S, Fei J F, et al. 2018. The axolotl genome and the evolution of key tissue formation regulators. *Nature*, 554(7690): 50–55.
- Perrin N. 2009. Sex reversal: A fountain of youth for sex chromosomes? *Evolution*, 63(12): 3043–3049.
- Qing L, Xia Y, Zheng Y, et al. 2012. A de novo case of floating chromosomal polymorphisms by translocation in *Quasipaa boulengeri* (Anura, Dicroglossidae). *PLoS One*, 7(10): e46163.
- Rieseberg L H. 2001. Chromosomal rearrangements and speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(7): 351–358.
- Roco A S, Olmstead A W, Degitz S J, et al. 2015. Coexistence of Y, W, and Z sex chromosomes in *Xenopus tropicalis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(34): E4752–E4761.
- Schartl M. 2015. Sex determination by multiple sex chromosomes in *Xenopus tropicalis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(34): 10575–10576.
- Schmid M, Ohta S, Steinlein C, et al. 1993. Chromosome banding in Amphibia. XIX. Primitive ZW/ZZ sex chromosomes in *Buergeria buergeri* (Anura, Rhacophoridae). *Cytogenetics and Cell Genetics*, 62(4): 238–246.
- Schmid M, Steinlein C, Bogart J P, et al. 2010. The chromosomes of terraranan frogs. Insights into vertebrate cytogenetics. *Cytogenetic and Genome Research*, 130/131(1/8): 1–14.
- Schmid M, Steinlein C, Bogart J P, et al. 2012. The hemiphractid frogs. Phylogeny, embryology, life history, and cytogenetics. *Cytogenetic and Genome Research*, 138(2/4): 69–384.
- Session A M, Uno Y, Kwon T, et al. 2016. Genome evolution in the allotetraploid frog *Xenopus laevis*. *Nature*, 538(?): 336–343.
- Sessions S K. 1980. Evidence for a highly differentiated sex chromosome heteromorphism in the salamander *Necturus*

- maculosus* (Rafinesque). *Chromosoma*, 77(2): 157–168.
- Smith C A, Roeszler K N, Ohnesorg T, et al. 2009. The avian Z-linked gene *DMRT1* is required for male sex determination in the chicken. *Nature*, 461(7261): 267–271.
- StÖck M, Croll D, Dumas Z, et al. 2011. A cryptic heterogametic transition revealed by sex-linked DNA markers in Palearctic green toads. *Journal of Evolutionary Biology*, 24(5): 1064–1070.
- Stoeck M, Horn A, Grossen C, et al. 2011. Ever-young sex chromosomes in European tree frogs. *PLoS Biology*, 9(5): e1001062.
- Stoeck M, Savary R, Zaborowska A, et al. 2013. Maintenance of ancestral sex chromosomes in Palearctic tree frogs: Direct evidence from *Hyla orientalis*. *Sexual Development*, 7(5): 261–266.
- Sumida M, Nishioka M. 2000. Sex-linked genes and linkage maps in amphibians. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 126(2): 257–270.
- Sun C, Shepard D B, Chong R A, et al. 2012. LTR retrotransposons contribute to genomic gigantism in plethodontid salamanders. *Genome Biology & Evolution*, 4(2): 168–183.
- Sun Y B, Xiong Z J, Xiang X Y, et al. 2015. Whole-genome sequence of the Tibetan frog *Nanorana parkeri* and the comparative evolution of tetrapod genomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(11): 1257–1262.
- Sun Y, Svedberg J, Hiltunen M, et al. 2017. Large-scale suppression of recombination predates genomic rearrangements in *Neurospora tetrasperma*. *Nature Communications*, 8(1): 1140.
- Uno Y, Nishida C, Oshima Y, et al. 2008. Comparative chromosome mapping of sex-linked genes and identification of sex chromosomal rearrangements in the Japanese wrinkled frog (*Rana rugosa*, Ranidae) with ZW and XY sex chromosome systems. *Chromosome Research*, 16(4): 637.
- Volff J N, Nanda I, Schmid M, et al. 2007. Governing sex determination in fish: Regulatory putches and ephemeral dictators. *Sexual Development*, 1(2): 85–99.
- Wallace H, Wallace B M, Badawy G M. 1997. Lampbrush chromosomes and chiasmata of sex-reversed crested newts. *Chromosoma*, 106(8): 526–533.
- Wright A E, Dean R, Zimmer F, et al. 2016. How to make a sex chromosome. *Nature Communications*, 7: 12087.
- Yoshimoto S, Okada E, Umamoto H, et al. 2008. A W-linked DM-domain gene, *DM-W*, participates in primary ovary development in *Xenopus laevis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(7): 2469–2474.
- Yuan S, Xia Y, Zeng X. 2017. A sex-linked microsatellite marker reveals male heterogamety in *Quasipaa boulengeri* (Anura: Dicroglossidae). *Asian Herpetological Research*, 8(3): 184–189.
- Yuan X, Xia Y, Zeng X. 2018a. Sex chromosomal dimorphisms narrated by X-chromosome translocation in a spiny frog (*Quasipaa boulengeri*). *Frontiers in Zoology*, 15(1): 47.
- Yuan X, Xia Y, Zeng X. 2018b. Suppressed recombination of sex chromosomes is not caused by chromosomal reciprocal translocation in spiny frog (*Quasipaa boulengeri*). *Frontiers in Genetics*, 9: 288.
- 胡梦如. 2016. 雌二醇、温度、猪胎衣对中国林蛙性别及蝌蚪生长发育的影响. 沈阳: 沈阳农业大学硕士学位论文.
- 李树深. 1991. 两栖动物的染色体及其演化. *动物学杂志*, 26(2): 47–52.