

孤雌生殖的爬行动物

李 树 深

(云南大学生物系、昆明 650091)

Q959.6

无脊椎动物的不少门类中,如海绵动物、轮虫、线虫、环节动物和部分昆虫,具有孤雌生殖(Parthenogenesis)现象,这是大家熟知的。至于脊椎动物,已知无羊膜的鱼类和两栖动物中极少数物种有全雌居群,但其生殖方式则是雌核发生(Gynogenesis)。而在爬行动物这样的高等羊膜动物中确认存在着孤雌生殖的居群和物种,确是十分有趣的生物学问题。1958年苏联学者达莱夫斯基(I. S. Darevsky)首次报道了分布于亚美尼亚地区孤雌生殖的蜥蜴(*Lacerta*)物种。在当时认为脊椎动物的繁殖必须有雌雄两种配子相结合的情况下。所以不少学者对此抱怀疑态度。60年代美国学者在美国的西南部和墨西哥北部陆续发现了十几种鞭尾蜥(*Cnemidophorus*)孤雌生殖居群和物种,并进行了有关形态学、生态地理分布、细胞遗传学、蛋白电泳、分子生物学和皮肤移植等多学科研究,70年代在纽约自然博物馆实验室中,饲养繁殖成功,并且已有7代无性克隆的鞭尾蜥(*C. exsanguis*)后代,作了大量的遗传学实验。因此,在自然界存在孤雌生殖的爬行动物是确信无疑的。笔者曾于1984年在纽约自然博物馆目睹这种孤雌生殖的鞭尾蜥。

(一)凡是无需精子刺激而卵子可以发育成全部或基本上雌性后代者,即为孤雌生殖的居群或物种(注意与需要同种或异种精子刺激的雌核发生相区别)。根据已有资料,爬行动物中有29个具有这种生殖方式的居群或物种,其中蜥蜴亚目28种,蛇亚目1种,约整个有鳞目的3000种的1%。隶属8科、14属。龟鳖目、喙头目和鳄目中尚未发现。

白齿蜥科(Teiidae)计有4属16种,分别

为新墨西哥鞭尾蜥(*Cnemidophorus neomexicanus*($2X = 46$)),方斑鞭尾蜥 [*C. tessellatus*($2X = 47, 3X = 69$)], *C. dixonii*, 单性鞭尾蜥 [*C. uniparens*($3X = 69$)], *C. velox*($3X = 69$), *C. opatae*($3X = 69$), 血色鞭尾蜥 [*C. exsanguis*($3X = 69$)], 鞭尾蜥 [*C. flagellicaudus*($3X = 69$)], *C. sonorensis*($3X = 69, 70$), *C. laredoensis*($2X = 46$), *C. cozumela*($2X = 46$), *C. ređeckii*($2X = 46$), 亚马逊鞭尾蜥 [*C. lemniscatus*($2X = 48-50$)], 裸眼白齿蜥(*Gymnophthalmus underwoodi*), 鳞体白齿蜥(*Leposoma percarinatum*), 小棘白齿蜥(*Kentropyx borekianus*)。鞭尾蜥属主要分布美国西南部、墨西哥和危地马拉,分别种类栖息在南美亚马逊河地区,其他3属3种分布在南美。鞭尾蜥属中除亚马逊鞭尾蜥同时有两性生殖居群外,其余均为孤雌生殖全雌类型。蜥蜴科(Lacertidae)有1属4种,它们是亚美尼亚蜥蜴(*Lacerta armeniaca*), 单性蜥蜴(*L. unisexualis*), *L. dahli*, $2X = 38$; 和 *L. rostrombervovi*, 都分布在苏联的亚美尼亚地区。黄蜥科(Xantusiidae)仅有黄斑鳞疣蜥 [*Lepidophyma flavimaculatum*($2X = 57$)]一种,分布在巴拿马,同时尚有两性生殖的居群。壁虎科(Gekkonidae)中则有地蜥虎 [*Gehyra variegata ogasauarisimae*($3X = 63$)], 和锯缘蜥虎 [*Hemidodactylus garnotii*($3X = 70$)], 异背蜥虎 [*Heteronotia binocci*($3X = 63$)], 鳞趾壁虎 [*Lepidodactylus lugubris*($2X = 44$)]等4属4种,分别产于日本,澳大利亚等地。鬣蜥科(Agamidae)有蜡皮蜥(*Leiolepis beliana*)和三倍蜡皮蜥(*L. tripoida*)2种, $3X$

=54, 分布在马来亚和马来西亚。避役科 (Chamaeleonidae), 仅 *Brookesia spectrum affinis* 1种。鬣鳞蜥科 (Iguanidae) 有冠鬣鳞蜥 (*Basiliscus basiliscus*), 分布在美洲, 有两性生殖的居群并存。盲蛇科 (Typhlopidae) 中有盲蛇 [*Typhlina(?) bramina*], 1种。我国尚未发现孤雌生殖的爬行动物。随着有关研究工作的深入, 可能会在我国的西北和西南地区发现这样的爬行动物。

上述孤雌生殖的爬行动物中绝大部分无雄性个体, 仅在亚美尼亚蜥蜴中发现少数雄性和间性个体, 其雄性个体呈现 XY 型性染色体。除亚马逊鞭尾蜥、黄斑鳞疣蜥、冠鬣鳞蜥和蜡皮蜥等 4 种内存在着两性生殖的居群, 其余所列诸种均为孤雌生殖的物种。除新墨西哥鞭尾蜥的祖先种之一 *Gnemidophorus tigris* 具有 XY 型性染色体外, 其余已知的祖先种均未发现性染色体。

(二) 关于稀有孤雌生殖爬行动物进化机制, 当前有二种理论, 其一是杂交起源理论。根据外部形态、生态地理分布、染色体和酶、蛋白质电泳等研究结果, 表明至少有 10 种是源于种间杂交。它们是新墨西哥鞭尾蜥、单性鞭尾蜥、血色鞭尾蜥、方斑鞭尾蜥、*C. relox*, *C. laredoensis*, 亚美尼亚蜥蜴、单性蜥蜴、*L. dahli*, *L. rossombekovi*, 如单性鞭尾蜥就是由同域的两个亲本种 *C. inornatus* 和 *C. gularis* 杂交而来: 新墨西哥鞭尾蜥是由两个异域分布, 但有边缘重叠的祖先种 *C. inornatus* 和 *C. tigris* 杂交形成的。另一种理论是非杂交起源, 这种理论认为是由于某些两性物种居群中基因组发生偶然基因突变和重组, 导致某些个体出现染色体结构平衡多态, 并表现出某种杂合子优势, 在一定生态条件和居群结构条件下, 它们成为比同域两性个体竞争力更强的孤雌生殖个体, 占领一个特殊的生态龛, 然后逐渐完善卵细胞的不减数的分裂机制, 因此形成了一个独立的孤雌生殖物种。如亚马逊鞭尾蜥和黄斑鳞疣蜥。前者具有 1—3 个倒位引起的核型多态。其他孤雌生殖的爬行动物起源问题, 目前尚不明

瞭, 有待进一步研究。

孤雌生殖的爬行动物, 不论是二倍体或三倍体的, 都能和同域分布的亲本种或非亲本种发生杂交, 其后代可以是三倍体和四倍体, 而且根据精子的性别特征, 可发育成雄性或雌性后代。

(三) 杂交起源理论认为孤雌生殖居群或物种形成含有几个相互关联的阶段:

1. 各适应于独特环境的二个两性生殖二倍体物种, 虽然各有自己的栖息地, 是异域分布, 但是相互间只有微弱的地理隔离。

2. 由于环境条件, 诸如温度、湿度、雨量等引起栖息地分布的改变, 以致出现栖息地的交会地带, 形成边缘重叠。

3. 在交会地带, 二个两性物种可能发生种间杂交, 产生的后代往往是不育或低生育力的, 也可能出现表现型的杂种优势。由于随之而来的广泛杂交和回交, 使得亲本种变得遗传上不健全, 自然选择有利于配前隔离机制的确立。最终, 使杂交后代能在交会地带取得对亲本种的优势, 而使后者逐渐被淘汰。

4. 当杂交后代发生基因重组, 纠正了使其不育的减数分裂错误, 就有生育能力, 且具有某种杂种优势。在此过程中, 卵细胞的产生是核内复制, 因此导致两倍性卵的产生, 从而形成了孤雌生殖的二倍体新种。

5. 孤雌生殖的二倍体物种再与同域的两性亲本种或另外的物种杂交, 其后代则是三倍体, 雄性后代由于自然选择而被淘汰, 从而形成一个新的三倍体孤雌生殖的物种。这就是爬行动物的多倍体进化途径。

这种孤雌生殖居群或物种比两性生殖的物种具有某些特殊的优越性: 每一个体都能生育后代、任何个体进入一个新的未被占领的分布区域都有可能建立新的种系。因此, 虽然这种单性生殖的物种因生活力较差, 在剧烈的选择条件下可能比两性物种更容易死亡, 但不一定彻底死绝, 其中有较强适应能力的个体可能成功地迁移到环境适宜的区域, 而重新形成一个居群或物种。

非杂交起源理论认为,当一个两性物种分布在一个环境条件不完全一致的区域,因而存在有许多小的地方居群,而且小居群互相间又很少接触,导致物种内呈现明显的多态现象(包括染色体多态)。一旦发生生态演替和环境剧变,其中某些小居群可能灭亡,而某些个体可能扩散到一个适宜的生态中,在自然选择下,那些发生了有利的基因重组的个体处于优势,而逐渐演化成孤雌生殖的居群或物种。

根据已有的资料,表明孤雌生殖的爬行动物一般栖息在由于火、冰或洪水造成的顶极群落环境中,且缺乏近缘的两性物种。也有些是岛屿型物种。孤雌生殖的鞭尾蜥大多数分布在美国西南部和墨西哥北部,这些地区在近代气候变化时期曾发生过植物群落的变迁和混杂。孤雌生殖的二倍性新墨西哥鞭尾蜥分布在草地与沙漠的过渡地带,它的一个亲本种 *C. tigris* 生活在沙漠,另一个 *C. inornatus* 分布在草地,表现出明显的边缘效应。有关研究表明新墨西哥鞭尾蜥,在体色、染色体和栖息地等方面保留着杂种第一代的特征。

(四) 60年代,美国纽约自然历史博物馆的学者,把孤雌生殖的鞭尾蜥从野外捕回,在实验室条件下饲养,70年代,又成功地解决了繁殖问题,截至1985年已有7代数以百计的后代,无一雄性。在生殖季节,雌性的生殖道内没有发现精子。表明它们是一群完全孤雌生殖的居群或物种。在实验中繁殖成功,为广泛深入的遗传学研究提供了基础。利用电泳技术,器官移植和各种细胞遗传学方法研究它们的遗传学特征,有以下几点:

1. 克隆性质 根据形态、染色体、蛋白电泳、卵子形成以及个体间皮肤移植的研究,表明其孤雌生殖的居群或物种是 F_1 的后代克隆系。

2. 卵子形成多为核内复制,即减数分裂前核内染色体加倍。

3. 体细胞有标志染色体,表明体细胞具有杂交亲本各自的一套染色体,即具有核型杂合性。

4. 电泳实验表明,几十个蛋白的谱带呈现

杂合性,即表现出二个亲本种的谱带。基因率的杂合率高达0.41—0.45。

5. 细胞遗传学的研究表明三倍体孤雌生殖个体只显示一套或二套次缢痕,或一套活性NOR,而亲本种同源染色体对都有活性的NORs。二倍体孤雌生殖的鞭尾蜥亦有类似现象。

6. 孤雌生殖居群产下的卵可受精而产生多倍体, $2n + n = 3n$, $3n + n = 4n$ 。但自然界并不存在四倍体的爬行动物。

(五) 孤雌生殖的爬行动物在动物分类学中应该如何处理呢? Dubois & Günther(1982)曾讨论过关于由杂交起源的鱼类和两栖类的全雌居群,他们认为不应予以正式命名为物种,并且还提出了一组特有的分类术语来描述其亲本种和全雌居群。但是,这两种动物的全雌居群是雌核发生方式。同样, Böhme(1982)认为孤雌生殖的爬行动物也不应有正式的物种命名,而仅作为杂交克隆处理。对此,美国学者 C. J. Cole(1985)根据以下理由,认为其中有些居群应作为物种给予正式的分类学阶元名称。

1. 虽然某些居群为杂交起源,但后代是 F_1 的无性系,即其后代都来自同一个 F_1 ,而非来自不同的物种;

2. 在外部形态上都有可鉴别的性状组合;

3. 有生殖隔离,各自形成一个独立的基因库,且具有正常物种所具有的扩散、突变和自然选择的特征;

4. 具有各自独特的生态环境和地理分布区,许多被确立为孤雌生殖无性克隆前,就已经被赋予正式的分类学物种名称,

5. 并非所有的孤雌生殖居群都是杂交起源,它们更应是一个源于一个亲本的独立物种。

但是这并不意味着每一个孤雌生殖居群都要独立命名为物种,而必须分别不同情况处理。

已经发现的孤雌生殖爬行动物,分别隶属于2目、8科、14属,而这些类群中的其他绝大部分种类都是行两性生殖的,因此,孤雌生殖方式对这些类群来说是次生性的,是某些居群对某种特殊生存环境的适应而发生的,所以并无

系统演化的意义。

对孤雌生殖爬行动物的研究，不仅有重要的理论意义，亦有重要的实用价值。可用它来研究受精过程中精子的作用；探讨胚胎发育的启动机制，为什么那些具有基因多拷贝的动物能够竞争获胜？同时还可以用以研究如何诱发那些已知遗传组合的两性动物产生无性克隆动物，以期增加其子代数目的和更高的生物量。

参 考 文 献

- [1] Bickham J. W. 1983 Patterns and modes of chromosomal Evolution in Reptiles 2: 13—40, in "Chromosomes in Evolution of Eukaryotypic" Groups Eds, K. Sharma & A. Sharma, CRC Press, Inc Boca Katon, Florida, US.
- [2] Cole C. J. 1975 Evolution of parthenogenetic species of Reptiles. 340—355, in "Intersexuality in the animal kingdom (R. Reinbith ed.)".
- [3] ————. 1984 Unisexual lizards. *Scientific American*. 250(1). 94—97.
- [4] ————. 1985 Taxonomy of parthenogenetic species of hybrid Origin. *Systematic Zoology*. 34(3): 359—363.
- [5] Dessauer H. C. and C. J. Cole. 1984 Influence of gene dosage on electrophoretic phenotypes of Proteins from lizards of the *Cnemidophorus*. *Comp. Biochem. Physiol. B*. 77(1): 181—189.
- [6] Moritz C. 1983 Parthenogenesis in the endemic Australian lizards *Heteronotia binocci* (Gekkonidae). *Science*. 220: 735—737.
- [7] Peccinini-Seale D. 1981 New developments in Vertebrate cytotaxonomy IV. Cytogenetic studies in Reptiles. *Genetica*. 56: 123—148.
- [8] Ward O. G. and C. J. Cole. 1986 Nucleolar dominance in diploid and triploid parthenogenetic lizards of Hybrid Origin. *Cytogenetic Cell Genetic*. 42: 177—182.