

翼手目动物特殊的生殖策略： 胚胎延迟植入和延迟发育*

刘绪生 张树义** 梁冰

(中国科学院动物研究所 北京 100080)

摘要:介绍了胚胎延迟植入和延迟发育现象在翼手目动物中的分布、产生的原因和意义及延迟植入和延迟发育的机制,并对将来的研究方向进行了展望。

关键词:蝙蝠;延迟植入;延迟发育

中图分类号:Q492 **文献标识码:**A **文章编号:**0250-3263(2003)01-84-05

Delayed Implantation and Delayed Development, two Peculiar Reproductive Strategies in Chiroptera

LIU Xu-Sheng ZHANG Shu-Yi LIANG Bing

(*Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China*)

Abstract: This paper introduces the phenomena of delayed implantation and delayed development in Chiroptera, and discusses the reason, significance and mechanism of these reproductive strategies. Directions for future research are suggested.

Key words: Bats; Delayed implantation; Delayed development

在翼手目动物中存在三种特殊的生殖现象。第一种是延迟排卵(delayed ovulation):秋季雌蝙蝠交配后并不立即排卵,而是将精子贮存在生殖道内,度过冬眠期,待来年春季从冬眠中苏醒后再排卵、受精,完成余下的生殖过程。这一现象也称为精子贮存(sperm storage)。第二种是胚胎延迟植入(delayed implantation):交配后受精立即进行,受精卵发育至胚泡期后定位于植入部位,但不立即发生植入,而是延缓一段时间后再植入子宫,接着完成余下的生殖步骤;第三种是延迟发育(delayed development):胚胎植入子宫后不久即延缓发育的速度,过一段时间后再恢复至正常的发育速度并完

成余下的生殖过程^[1]。本文对有关蝙蝠延迟植入和延迟发育方面的研究做一简要概述。

* 国家自然科学基金委杰出青年基金项目(No. 30025007),中科院“知识创新工程”重要创新方向项目(No. KSCX2-1-03)资助;

** 通讯作者;

第一作者介绍 刘绪生,男,26岁,博士研究生;研究方向:生殖生物学;E-mail: liuxushengcn@yahoo.com.cn。

收稿日期:2002-04-01,修回日期:2002-09-10

1 具有延迟植入或延迟发育现象的蝙蝠种类

1.1 延迟植入的蝙蝠种类 至今仅在黄毛果蝠 (*Eidolon helvum*)、鲁氏菊头蝠 (*Rinolophus rouxi*) 和普通长翼蝠 (*Miniopterus schreibersii*) 三种蝙蝠中发现了胚胎延迟植入的现象。

蝙蝠中延迟植入现象首先是在黄毛果蝠中发现的。Mutere^[2]通过组织学观察发现,7~9月间黄毛果蝠子宫内一直含有未植入的胚泡,植入直到10月才发生,因此胚泡的植入被推迟了三个月。印度地区鲁氏菊头蝠胚泡的植入推迟了40~45 d^[3]。

普通长翼蝠是生殖现象最复杂的一种蝙蝠,在不同地区该种蝙蝠胚胎植入延迟的时间是不同的。在日本和澳大利亚,胚胎植入延迟2~3个月,在冬眠中发生植入,随后又经历一段时间的延迟发育,直至春季从冬眠中苏醒后再开始正常的胚胎发育(表1)。

表1 不同地区普通长翼蝠延迟植入和延迟发育所持续的时间^[4]

纬度	地区	延迟植入 (月)	延迟发育 (月)	总延迟期 (月)	总怀孕期 (月)
45°N	法国	5		5	10
32°N	日本	2	3	5	8.5
17°N	印度			0	4
11°S	非洲	3		3	6~7
18°S	非洲	2~3		2~3	6~7
26°S	非洲	4		4	8
28°S	澳大利亚	2.5~3		2.5~3	7
30°S	非洲	4		4	7.5~8
33°S	非洲	3~3.5		3~3.5	7
37°S	澳大利亚	3	1.5	4.5	7

1.2 延迟发育的蝙蝠种类 延迟发育现象为翼手目动物所独有。至今已在加州叶鼻蝠 (*Macrotus californicus*)^[5]、牙买加果蝠 (*Artibeus jamaicensis*)^[6]、墨西哥筒果蝠 (*Natalus stramineus*)^[7]、南非蹄蝠 (*Hipposideros caffer*)^[8]、筒果蝠 (*Haplonycteris fischeri*)^[9]、小短耳犬蝠 (*Cynopterus minutus*)^[10]、短耳犬蝠 (*Cynopterus brachyotis*)^[10]、昭短尾叶鼻蝠 (*Carollia perspicillata*)^[11]、沟齿果蝠 (*Ptenochirus jagori*)^[12] 和普通长翼蝠^[13] 等10种蝙蝠中发现了延迟发育的现象。

加州叶鼻蝠是第一种被发现有胚胎延迟发育现象的蝙蝠^[5]。该种蝙蝠在秋季交配,受精和植入接着发生,但随后进入一段长达5个月(11~3月)的延迟发育期,胚胎发育速度变的非常缓慢,到第二年3月时才达到原肠胚期。随后胚胎发育速度恢复至正常水平,3.5

个月后分娩^[3,14]。牙买加果蝠一年生产两次,在第一次怀孕的过程中含有一段2.5个月的延迟发育期。胚胎的发育在这段时间并不是完全停止的,因而胚胎细胞的数量不断增加,但很少发生分化,因此延迟发育结束时虽然胚胎的体积增加了一倍,但仍处于胚泡期^[6]。筒果蝠的胚胎植入后经历了8个月的延迟发育期,致使该种蝙蝠的怀孕期长达11.5个月,是目前所知怀孕期最长的一种蝙蝠^[8]。小短耳犬蝠和短耳犬蝠一年怀孕两次,两次怀孕均经历一段时期的延迟发育^[10]。沟齿果蝠的情况比较特殊,未经产的年轻雌蝠在第一次怀孕时胚胎一般要经历一段时间的延迟发育期,而成年轻产雌蝠的怀孕周期中一般没有延迟发育现象^[12]。

2 延迟植入和延迟发育的原因及意义

2.1 温度的影响 最初的研究者认为延迟发育是由于冬季气温降低,致使蝙蝠的体温下降,代谢率降低,因而胚胎发育的速度相应地也降低^[5]。Uchida等^[15]在冬天将普通长翼蝠饲养在较高的温度(21~25℃)条件下,结果胚胎发育速度加快,延迟现象消失,分娩时间大大提前,因此他们认为冬季的低温是普通长翼蝠产生延迟发育现象的直接原因。但有些现象却无法用低温来解释,如黄毛果蝠^[2]和筒果蝠^[9]等蝙蝠生活在热带地区,一年四季气温均较高,但怀孕期仍然发生了延迟植入或延迟发育现象。Burns等^[16]将加州叶鼻蝠在较高的温度(27℃)下饲养,但胚胎的发育速度并不加快,延迟发育期与自然状态下的一样长,表明升高温度对延迟发育没有影响。

2.2 食物供应的影响 哺乳期是雌蝠一年中能量需求最大的一段时期,要求食物供应充足。夏季是一年中食物供应最充足的季节。温带地区的蝙蝠如普通长翼蝠通过延迟植入或延迟发育,使分娩推迟至夏初进行,这样就使雌蝠在随后的哺乳期能够获得充足的食物供应,有利于母、幼的成活^[17,18]。短耳犬蝠(热带果蝠)的分娩期正好与芒果成熟期一致^[10]。同样,食物供应也不能解释某些现象,如黄毛果蝠以多种植物的果实为食,在一年四季中食物供应一直很充足,但该种蝙蝠仍有延迟植入现象^[2]。

2.3 生殖同步化 虽然一个蝙蝠群体中个体间的交配时间可能不一致,但经过延迟植入或延迟发育,可以使整个群体统一在植入前阶段或胚胎发育的某一阶段。当环境中的某一共同信号重新启动胚胎的植入或发育,就能使整个群体的发育进度一致,分娩也相应地同步化^[18]。这种生殖同步化是有重要意义的,如它能使幼崽同时出生并组成一个很大的育幼群体,这样就能

减少用于体温调节的能量,有利于幼崽的成活及生长。这种作用在高纬度的温带地区尤其明显。因此,生殖同步化可能是蝙蝠产生延迟植入或延迟发育现象的原因之一^[4]。

2.4 沟齿果蝠未经产年轻雌蝠产生延迟发育现象的意义 沟齿果蝠未经产年轻雌蝠在第一次怀孕的过程中通常发生延迟发育的现象,并且不同个体间延迟的时间不尽相同,有的长,有的短。但经产成年雌蝠一般不发生延迟发育的现象^[12]。

Heideman 等^[12]推测了沟齿果蝠年轻雌蝠采用这种灵活生殖策略的意义:怀孕及哺乳对雌蝠来说是一种十分耗费能量和精力的过程。年轻雌蝠这种灵活的生殖策略使其怀孕后能够依据外界及自身的状况调节妊娠的时间。在食物充足的年份,生理状况好的年轻雌蝠就可以缩短延迟的时间,使幼崽早些出生,接着进行第二次妊娠,这样使其在第一年里生产两次。而那些生理状况不好的年轻雌蝠可以通过延迟发育推迟分娩的时间,使其在第一年里只生产一次。经过一次生产,年轻雌蝠获得了经验,以后就可以采取一年生产两次的高风险生殖方式。

3 延迟植入和延迟发育的机制

3.1 延迟植入的机制 关于蝙蝠延迟植入的机制,目前还只在普通长翼蝠中开展了一些研究。

在南非地区(33°S),普通长翼蝠有一长达近4个月的延迟植入期。植入后胚胎正常发育,没有延迟发育的现象^[18]。Bernard 等^[19]测定了该种蝙蝠血浆中孕酮浓度的变化,发现在延迟植入期孕酮浓度很低,但胚胎植入后浓度升高。黄体的超微结构观察也显示,在延迟植入期,黄体的类固醇生成能力下降,植入后类固醇生成能力显著增强。因此,黄体分泌孕酮的能力的下降,可能是控制胚胎延迟植入的机制之一。黄体分泌能力的恢复结束了延迟植入期,促使胚泡植入。

所有具有延迟植入现象的普通长翼蝠,不管其分布区的纬度差异如何,植入都是在日照长度增加时发生的。因此,日照长度的增加可能作为一种外界信号启动了植入的发生^[20]。在许多哺乳动物中,催乳激素的浓度是随着日照长度的季节性变化而变化的^[21]。Bernard 等^[19]的实验表明,普通长翼蝠(南非地区)垂体的催乳激素免疫反应活性在延迟植入期间很弱,而在植入后显著增强。给处于延迟植入期的普通长翼蝠注射催乳激素,连续注射10天,结果黄体的分泌能力恢复,血浆中孕酮浓度升高,胚泡植入子宫^[22]。综合考虑以上的结果,Bernard 等^[22]提出了一种普通长翼蝠植入

开启的机制:日照长度的增加作为一种外界信号,作用于垂体,垂体进而分泌催乳激素,催乳激素再作用于黄体,恢复黄体的分泌功能,血浆中孕酮的浓度增加,启动了胚泡的植入。

在日本地区,普通长翼蝠经过一段时间的延迟植入,胚泡在冬眠时植入子宫,随后又进入延迟发育期^[17]。Bernard 等^[19]认为这可能是因为植入后黄体的分泌功能受到低温的抑制,导致血浆中孕酮的浓度不足,胚胎发育受阻,因而产生了延迟发育现象。

3.2 延迟发育的机制 Burns 等^[16]测定了加州叶鼻蝠血浆中甲状腺素浓度的变化。结果显示,在延迟发育期该种激素的浓度很低,但胚胎发育速度恢复正常后迅速上升。因此 Burns 等认为甲状腺功能衰退可能是引起延迟发育的机制之一。但另一实验显示,给延迟发育中的加州叶鼻蝠注射甲状腺素,并不能加快胚胎的发育速度^[23]。

Richardson^[24]研究发现,在加州叶鼻蝠的延迟发育期,垂体中催乳激素分泌细胞数量和体积均较少,血浆中催乳激素的浓度相应地也很低;当延迟发育期快结束时,这种细胞的数量和体积均显著增加,催乳激素浓度升高,随后胚胎恢复了正常的发育速度。因此,Richardson 认为催乳激素可能在延迟发育的调控机制中起着某种作用。

Burns 等^[25]的测定结果显示,在延迟发育期,加州叶鼻蝠血浆中孕酮的浓度很低,延迟发育结束后浓度升高。在日本地区,普通长翼蝠的情形与此相似^[26];超微结构观察也显示,在延迟发育期黄体的类固醇合成能力下降,延迟发育结束后合成能力显著增强^[17]。Crichton 等^[4,27]研究了加州叶鼻蝠黄体的超微结构及类固醇合成能力的变化,结果与普通长翼蝠的情形相似,由此 Crichton 等提出了延迟发育的一种调控机制:由于黄体分泌能力的不足,导致血浆中孕酮的浓度过低,子宫内膜得不到足够的孕酮刺激,使其营养不足,因此子宫中胚胎的发育速度减慢,产生了延迟发育现象。

Badwaik 等^[28]通过电镜观察对延迟发育期和正常发育期短尾叶鼻蝠胚胎的滋养层进行了比较。发现两者在结构、分化状况、侵入能力等方面都有显著的差异。滋养层位于胚胎与母体组织之间,Badwaik 等认为该组织可能作为中间组织参与延迟发育的调节机制:母体信号作用于滋养层,滋养层通过形态改变或分泌细胞因子等途径作用于胚胎,控制延迟发育的产生或结束。

原肠胚期胚胎细胞发生了一系列迁移、通讯、分化等过程。只有经历了这些过程,胚胎才能继续发育^[12]。

蝙蝠的延迟发育一般发生在原肠胚期^[5,12]。据此,Heideman 等^[12]提出了一种延迟发育的分子机制:延迟发育可能是因为原肠胚期胚胎的一个或多个基因被抑制所引起的。这种抑制可能是因为母体缺乏某种信号分子或产生了某种抑制因子而引起的。

4 研究展望

具有延迟排卵^[29]、延迟植入或延迟发育现象的蝙蝠为人们提供了一个非常好的研究哺乳动物精子保存、胚胎植入或胚胎发育的分子机理的模型。但到目前为止,对延迟植入和延迟发育的调控机制还只是进行了初步的研究,并主要集中于内分泌调控方面,还没有深入到分子水平。因此,延迟植入和延迟发育的分子机制将是蝙蝠生殖生物学今后研究的重点方向。

参 考 文 献

- [1] Oxberry B A. Female reproductive patterns in hibernating bats. *J Reprod Fert*, 1979, **56**: 359 ~ 367.
- [2] Mutere F A. Delayed implantation in an equatorial fruit bat. *Nature*, 1965, **207**: 780.
- [3] Ramakrishna P A, Rao K V B. Reproductive adaptations in the Indian rhinolophid bat, *Rhinolophus rouxi* (Temminck). *Curr Sc*, 1977, **42**: 270 ~ 271.
- [4] Racey P A, Entwistle A C. Life-history and reproductive strategies of bats. In: Crichton E G, Krutzsch P H eds. *Reproductive biology of bats*. London: Academic Press, 2000. 363 ~ 414.
- [5] Bradshaw G V R. Reproductive cycle of the California leaf-nosed bat, *Macrotus californicus*. *Science*, 1962, **136**: 645 ~ 646.
- [6] Fleming T H. *Artibeus jamaicensis*: delayed embryonic development in a neotropical bat. *Science*, 1971, **171**: 402 ~ 404.
- [7] Mitchell G C. A natural history study of the funnel-eared bat *Natalus stramineus*. Masters dissertation, University of Arizona, 1965.
- [8] Bernard R T F, Meester J A J. Female reproductive and the female reproductive cycle of *Hipposideros caffer caffer* (Sundevall 1846) in Natal, South Africa. *Ann Transv Mus*, 1982, **33**: 131 ~ 144.
- [9] Heideman P D. Delayed development in Frischer's pygmy fruit bat, *Haplonycteris fischeri*, in the Philippines. *J Reprod Fert*, 1989, **85**: 363 ~ 382.
- [10] Kofron C P. Reproduction of two species of congeneric fruit bats (Cynopterus) in Brunei, Borneo. *J Zool Lon*, 1997, **243**: 485 ~ 506.
- [11] Rasweiler J J, Badwaik N K. Delayed development in the short-tailed fruit bat, *Carollia perspicillata*. *J Reprod Fert*, 1997, **109**: 7 ~ 20.
- [12] Heideman P D, Powell K S. Age-specific reproductive strategies and delayed embryonic development in an old world fruit bat, *Ptenochirus jagori*. *J Mammal*, 1998, **79**: 295 ~ 311.
- [13] Crichton E G, Seamark R F, Krutzsch P H. The status of the corpus luteum during pregnancy in *Miniopterus schreibersii* (Chiroptera: Vespertilionidae) with emphasis on its role in developmental delay. *Cell Tissue Res*, 1989, **258**: 183 ~ 201.
- [14] Crichton E G, Hoyer P B, Krutzsch P H. Cellular composition and steroidogenic capacity of the ovary of *Macrotus californicus* (Chiroptera: Phyllostomatidae) during and after delayed embryonic development. *Cell Tissue Res*, 1990, **260**: 355 ~ 366.
- [15] Uchida T A, Inoue C, Kimura K. Effects of elevated temperatures on the embryonic development and corpus luteum activity in the Japanese long-fingered bat, *Miniopterus schreibersii* Fuliginosus. *J Reprod Fert*, 1984, **71**: 439 ~ 444.
- [16] Burns J M, Easley R G, Bleier W J. Hormonal control of "delayed development" in *Macrotus waterhousii* L. Changes in plasma thyroxine during pregnancy and lactation. *Gen Comp Endocrinol*, 1972, **18**: 54 ~ 58.
- [17] Kimura K, Uchida T A. Ultrastructural observations of delayed implantation in the Japanese long-fingered bat, *Miniopterus schreibersii* fuliginosus. *J Reprod Fert*, 1983, **69**: 187 ~ 193.
- [18] Bernard R T F. Reproductive synchrony and annual variation in foetal growth rate in the long-fingered bat (*Miniopterus schreibersii*). *J Reprod Fert*, 1987, **80**: 59 ~ 63.
- [19] Bernard R T F, Bojarski C, Millar R P. Plasma progesterone and luteinizing hormone concentrations and the role of the corpus luteum and LH gonadotrophs in the control of delayed implantation in Schreibers' long-fingered bat (*Miniopterus schreibersii*). *J Reprod Fert*, 1991, **93**: 31 ~ 42.
- [20] Racey P A. Ecology of bat reproduction. In: Kunz T H, ed. *The Ecology of Bats*. New York: Plenum Press, 1982. 57 ~ 104.
- [21] Schams D, Barth D. Annual profile of reproductive hormones in peripheral plasma of male roe deer (*Capreolus capreolus*). *J Reprod Fert*, 1982, **66**: 463 ~ 468.
- [22] Bernard R T F, Bojarski C. Effects of prolactin and hCG treatment on luteal activity and the conceptus during delayed implantation in Schreibers' long-fingered bat (*Miniopterus schreibersii*). *J Reprod Fert*, 1994, **100**: 359 ~ 365.
- [23] Capehart J. Plasma thyroxine changes in the leaf-nosed bat (*Macrotus waterhousii*) during pregnancy. *Texas J Sci*, 1972, **23**: 600.
- [24] Richardson B A. The anterior pituitary and reproduction in bats. *J Reprod Fert*, 1979, **56**: 379 ~ 389.

- [25] Burns J N, Easley R G. Hormonal control of delayed development in the California leaf-nosed bat, *Macrotus californicus* III. Changes in plasma progesterone during pregnancy. *Gen Com P Endocrinol*, 1977, **32**: 163 ~ 166.
- [26] Kimura K, Takeda A, Uchida T A. Changes in progesterone concentrations in the Japanese long-fingered bat, *Miniopterus schreibersii fuliginosus*. *J Reprod Fert*, 1987, **80**: 59 ~ 63.
- [27] Crichton E G, Krutzsch P H. Reproductive biology of the female leaf-nosed bat, *Macrotus californicus*, in Southwestern United States: I. A morphometric analysis of the annual ovarian cycle. *Am J Anat*, 1985, **173**: 69 ~ 87.
- [28] Badwaik N K, Rasweiler I V J J. Altered trophoblastic differentiation and increased trophoblastic invasiveness during delayed development in the short-tailed fruit bat, *Carollia perspicillata*. *Placenta*, 2001, **22**: 124 ~ 144.
- [29] 刘绪生, 张树义, 梁冰. 翼手目动物的特殊生殖策略: 精子贮存. *动物学杂志*, 2002, **37**(5): 91 ~ 94.