



# تعیین جنسیت وابسته به دما

ترجمه: مریم انصاری

کارشناس گروه زیست شناسی دفتر برنامه ریزی و تألیف کتب درسی

این سازوکار را به کار می‌برند، هرما فرودیت اند. برخی از ماهی‌ها به طور متناوب هرما فرودیت اند و در طول زندگی از یک جنس به جنس دیگر تغییر جنسیت می‌دهند. البته در هر مرحله غده‌ی ویژه‌ی آن جنس را دارند. شقایق ماهی نارنجی و سفید، نر متولد و سپس به ماده تبدیل می‌شود. برخی از ماهی‌های آبنگ‌های مرجانی اقیانوس آرام و دریای کارائیب نیز ابتدا ماده‌اند، اما سپس نر می‌شوند. این گونه‌ها ممکن است در عرض چند دقیقه پس از مشاهده‌ی تغییر در تعداد، یا ساختار اجتماعی ماهی‌های پیرامون خود و در نتیجه پیام‌هایی که از مغز می‌رسد، تغییر جنسیت دهند. برخی ماهی‌ها مثل ماهی خاردار<sup>۵</sup> نر- ماده‌ی هم‌زمان‌اند، ولی تقریباً هرگز تخمک‌های خود را بارور نمی‌کنند بلکه برای افزایش تنوع ژنتیکی، جفت‌گیری می‌کنند. جنسیت فرزندان در سازوکار ESD، بعد از لقاح و تحت تأثیر عوامل محیطی مثل دما، رطوبت و PH تعیین می‌شود. این سازوکار در خزندگان دیده می‌شود. جنین خزندگان بر خلاف پستانداران، درون رحم و تحت شرایط دمایی و هورمونی ثابت رشد

<sup>۲</sup>(GSD)، رفتاری (BSD)<sup>۳</sup> و محیطی (ESD)<sup>۴</sup>. در سازوکار GSD، عوامل کروموزومی جنسیت زاده‌ها را هنگام لقاح تعیین می‌کنند. جنسیت پستانداران تحت تأثیر این سازوکار قرار دارد. پستانداران ماده XX و نرها XY و پستانداران دارای کروموزوم Y طبیعی، صرف نظر از حضور کروموزوم X، نرند. ژن تعیین‌کننده‌ی جنسیت واقع در بازوی کوتاه کروموزوم Y، عاملی به نام عامل تعیین‌کننده‌ی بیضه را رمزدهی می‌کند که تحت تأثیر آن غده‌های تمایز نیافته‌ی جنین به بیضه و یا تخمدان تبدیل می‌شوند. پروانه‌ها، برخی ماهی‌ها و پرندگان نیز سازوکار مشابهی دارند، ولی ماده‌های آن‌ها هتروگامت (ZW) و نرها هوموگامت (ZZ) اند و در آن‌ها برخلاف پستانداران جنسیت فرزندان را ترکیب کروموزومی تخمک تعیین می‌کند.

BSD سازوکاری است که در آن جنسیت فرد تحت تأثیر محرک‌های حسی و زندگی اجتماعی تغییر می‌کند. اغلب گونه‌هایی که

تعیین جنسیت فرایندی اساسی در رشد و نمو افراد است. تعیین جنسیت موفقیت تولید مثلی افراد و گونه‌ها را تحت تأثیر قرار می‌دهد و به شکل‌گیری نسبت‌های جنسی<sup>۱</sup> جمعیت‌های طبیعی منجر می‌شود. در نگاه اول انتظار می‌رود نسبت جنسی جمعیت‌ها به صورت ۱:۱ تحول یابد؛ اما تنوع سازوکارهای تعیین جنسیت در گروه‌های جانداران اغلب منجر به سوگیری در نسبت جنسی جمعیت آن‌ها می‌شود. در این مقاله می‌کوشیم تعیین جنسیت وابسته به دما را در گونه‌هایی از خزندگان معرفی کنیم که مشاهده و بررسی شده است. در پژوهش‌های انجام شده تأثیر عوامل درونی بدن جانور در دوره‌ی رشد و نمو جنینی مثل عوامل آنزیمی و هورمون‌های جنسی، عوامل بیرونی مثل اثر انتخاب محل لانه به وسیله‌ی مادر و هم چنین تأثیر افزایش احتمالی دمای جهانی بر گونه‌های دارای این سازوکار بررسی شده است.

سازوکارهای تعیین جنسیت در جانوران سه نوع سازوکار اصلی تعیین جنسیت در جانوران شناخته شده است: ژنتیکی



پایین به انتخاب ماده‌ها و دماهای میانی به انتخاب نرها منجر می‌شوند. این حالت در گونه‌هایی که ماده‌های بالغ کوچک‌تر از نرها هستند و یا آن‌هایی که دوشکلی جنسی ندارند، رخ می‌دهد.

تصور می‌شود که حالت سوم تعیین جنسیت قدیمی‌تر است و دو حالت دیگر از تحول آن به وجود آمده‌اند. مرگ‌آور بودن دماهای خاص موجب شده است که در گونه‌های خاصی برای اجتناب از کران‌های دمایی مرگ‌آور، دمای تعیین‌کننده‌ی جنسیت، تغییر کند.

### تمایز غدد جنسی

محققان از آزمایش‌های محدودی که روی تمساح امریکایی<sup>۷</sup> و نوعی لاک‌پشت بومی آمریکا<sup>۸</sup> که دارای سازوکار TSD اند، انجام دادند، نتیجه گرفتند که استروژن در تعیین جنسیت خزندگان TSD نقش مهمی دارد. آغاز ساخت استروژن در غده‌ی جنسی فاقد تمایز، ایجاد تخمدان‌ها را تحریک می‌کند و نبود آن به ایجاد بیضه‌ها منجر می‌شود. کمپلکس آنزیمی لازم برای تبدیل آندروژن‌ها (هورمون‌های جنسی نر) به استروژن، آروماتاز نام دارد.

نشانه‌ای که تعیین جنسیت را هدایت می‌کند، دمای زمان پرورش تخم‌هاست. در این باره پیو و دوریزی (۲۰۰۴) رویان‌های لاک‌پشت اروپایی آبگیر<sup>۹</sup> را از ابتدای دوره‌ی حساس تا زمان بیرون آمدن از تخم و نیز رشد غده‌های جنسی را در دماهای القاکننده‌ی جنس ماده و نر، بررسی کردند. نتایج این بررسی، ساختارهای مشابهی را در هر دو جنس تا زمانی بسیار نزدیک به دوره‌ی حساس نشان داد. غده‌های جنسی در این مدت بدون تمایز ماندند. البته در دمای القاکننده‌ی جنس ماده لایه‌ی کمی باریک‌تری ایجاد می‌شود. این نتایج آشکار می‌کند که تمایز غده‌ها در دوره‌ی حساس

کننده‌ی جنس نر به دمای القاکننده‌ی جنس ماده، جنسیت وارونه می‌شود. البته این مسأله فقط در یک سوم میانی دوره‌ی جنینی، یعنی زمان حساسیت به دما در روند تعیین جنسیت رخ می‌دهد. اثر دما را می‌توان با افزایش تدریجی آن و اندازه‌گیری مدت صرف شده در زیر دمای آستانه در دوره‌ی حساس به دما، مشاهده کرد. هرچه زمان بیش‌تری در بالای دمای آستانه در دوره‌ی حساس صرف شود، احتمال تولد جانور ماده افزایش می‌یابد. در حالی که صرف زمان طولانی در زیر دمای آستانه، ممکن است به کاهش تعداد ماده‌ها و همین‌طور کاهش رشد و نمو آن‌ها منجر شود.

### الگوهای تعیین جنسیت وابسته به دما

دامنه‌های دمایی متفاوت در گونه‌های TSD شناخته شده را در سه حالت طبقه‌بندی می‌کنند. شناخت دامنه‌های دمایی که به افزایش تولید یک جنس ویژه منجر می‌شوند، در برنامه‌ریزی برای حفظ گونه‌های TSD اهمیت دارد.

در اولین حالت، دمای نگه‌داری بالاتر به تولد جنس ماده و دمای پایین‌تر به تولد جنس نر منجر می‌شود. این حالت بیش‌تر در گونه‌هایی رخ می‌دهد که ماده‌های بالغ آن‌ها از نرها بزرگ‌ترند. در لاک‌پشت *Chelydra Serpentina* این حالت دیده می‌شود. تخم‌ها در دمای ۲۶ درجه‌ی سانتی‌گراد به نر و در دمای ۳۰ درجه به ماده تبدیل می‌شوند.

در حالت دوم، نرها در دماهای بالا و ماده‌ها در دماهای پایین متولد می‌شوند. البته این حالت مورد مناقشه است، زیرا ممکن است این گونه‌ها واقعاً حالت سوم را به کار ببرند، ولی کران‌های دمایی بالاتر که باعث تولد ماده‌ها می‌شوند، بررسی و مشخص نشده‌اند.

در حالت سوم، کران‌های دمایی بالا و

و نمو نمی‌کند.

گونه‌هایی از لاک‌پشت‌ها و سوسمارها (مثل ایگوانای سبز) کروموزوم جنسی X و Y دارند. ماده‌ها XX، اما نرها XY و ناجور گامت‌اند. مارها مثل پرندگان کروموزوم‌های جنسی W و Z دارند. نرها جورگامت (ZZ) و ماده‌ها ناجورگامت (ZW)‌اند. تعیین جنسیت وابسته به دما (TSD) شکلی از ESD است که در آن تمایز غده‌های جنسی در یک دوره‌ی بحرانی از رشد و نمو جنینی به دمای زمان پرورش تخم‌ها حساس است. TSD تاکنون در بیش‌تر لاک‌پشت‌ها، برخی سوسمارها و کروکودیل‌ها مشاهده و در گونه‌های مختلف لاک‌پشت‌ها بررسی شده است.

دماهایی که جنسیت را القا می‌کنند در گونه‌های TSD متفاوت‌اند. قبلاً تصور می‌شد که جنسیت جنین خزندگان حساس به دما، به‌طور ژنوتیپی تعیین نمی‌شود و جنین در مراحل رشد و نمو خود تا وارد دوره‌ی حساس به دما نشده است، جنسیت مشخصی ندارد. اما شواهد تازه نشان داده‌اند که در بعضی خزندگان هر دو سازوکار باهم در تعیین جنسیت عمل می‌کنند.

گونه‌های TSD در دوره‌ی حساس به دما، دمای آستانه‌ای دارند که در تعیین جنسیت آن‌ها مهم است. در این سازوکار هرگز جانور نر-ماده به وجود نمی‌آید. زیرا تعیین جنسیت حاصل اثر مقدار مشخص هورمون است. جنین‌هایی که در معرض مقادیر کم‌تر از آن قرار گیرند، نر و آن‌هایی که در معرض مقدار بیش‌تر قرار گیرند، به ماده تبدیل می‌شوند.

به علت وجود دوره‌ی حساس به دما، نرها و ماده‌ها در دامنه‌های دمایی متفاوت به وجود می‌آیند. مقدار هورمون و نیز ویژگی‌های تحت تأثیر آن در دوره‌ی حساس با دما تغییر می‌کند. با تغییر دما از دمای القا

به دما انجام می‌شود.

### اثر و اهمیت آروماتاز

آروماتاز آنزیمی است که با کاتالیز تبدیل تستوسترون به استرادیول، در تولید استروژن و تمایز جنسی نقش دارد. وجود مقادیر کم استروژن‌ها در آغاز دوره‌ی حساس از سطح پایین فعالیت آروماتاز در دماهای القاکننده‌ی نر یا ماده شدن جنین‌ها ناشی می‌شود. در حالی‌که در دوره‌ی حساس و دماهای القاکننده‌ی جنس ماده فعالیت آروماتاز به‌طور قابل تفسیری افزایش می‌یابد. بنابراین پایان تمایز غده‌ی جنسی، زمانی است که فعالیت آروماتاز به نقطه‌ی اوج می‌رسد و به همین علت است که بیش‌ترین تخمدان‌ها در دماهای بالاتر ایجاد می‌شوند.

پیو و دیگران<sup>۱۱</sup> رویان‌های لاک‌پشت اروپایی آبگیر را در معرض پیش‌سازهای استروئید (پرگنولون<sup>۱۱</sup>، پروژسترون و آندروستندیون<sup>۱۲</sup> حاوی ایزوتوپ) قرار دادند تا متابولیسم استروئید و نشانه‌های فعالیت آن را تعیین کنند. نتایج نشان داد فعالیت آروماتاز به مقادیر متفاوت آنزیم درون غده‌های جنسی مربوط است. فعالیت آروماتاز در آغاز دوره‌ی حساس و هنگامی‌که زاده‌ها در دمای ۲۵ درجه از تخم خارج می‌شوند، کم است. در جنین‌هایی که در دمای ۳۰ درجه رشد و نمو کردند نیز در آغاز دوره‌ی حساس، فعالیت آروماتاز کم بود. اما در دوره‌ی حساس، افزایش قابل تفسیری در فعالیت آروماتاز مشاهده شد و در پایان این دوره فعالیت آن کم شد.

سپس پیو و دوریزی (۲۰۰۴) فعالیت آروماتاز را در همان لاک‌پشت در دوره‌ی حساس و پس از آن بررسی کردند. آن‌ها دمای نگه‌داری رویان‌ها را از دمای القاکننده‌ی جنس نر به دمای القاکننده‌ی جنس ماده و برعکس تغییر دادند. میزان فعالیت آروماتاز در دوره‌ی حساس تغییر کرد، ولی پس از این دوره در فعالیت آن هیچ تغییری مشاهده نشد. این نتایج نشان می‌دهد،

سنتز آروماتاز و استروئید تحت تأثیر دما قرار دارد. دما در دوره‌ی حساس با تأثیر بر فعالیت آروماتاز و ساخت استروئیدها، سرانجام تمایز غده‌های جنسی را تحت تأثیر قرار می‌دهد.

### اثر استروئید و استروژن

اثرهای دما بر تمایز غده‌های جنسی ممکن است به وجود استروژن‌های طبیعی و مصنوعی مربوط باشد. این استروئیدها تمایز تخمدان‌ها را در دماهای القاکننده‌ی جنس نر یا ماده تحریک می‌کنند. البته آن‌ها فقط در دوره‌ی حساس مؤثراند. در این دوره تشکیل تخمدان‌ها اهمیت کمتری از بیضه‌ها دارد.<sup>۱۳</sup> در تأیید این نتیجه‌گیری پیو و دوریزی (۲۰۰۴) اظهار داشتند استروژن‌ها در ابتدای تمایز غدد جنسی دخالت ندارند، ولی بعداً ضرورت بیش‌تری پیدا می‌کنند. استروژن‌ها از تمایز بیضه‌ها جلوگیری می‌کنند. به این ترتیب تولید استروژن‌ها به دمای خاص زمان پرورش تخم‌ها وابسته است (پیو و دوریزی ۲۰۰۴).

پیو و دیگران (۱۹۹۹) مشخص کردند تزریق آندروژن‌ها و استروژن‌ها به جانور ماده‌ی باردار، تمایز جنسی رویان‌ها را تغییر نمی‌دهد. آن‌ها آندروژن (پروپیونات تستوسترون) و استروژن (بنزوات استرادیول) را به تخم‌های لاک‌پشت اروپایی آبگیر تزریق کردند و نتیجه گرفتند استروژن‌ها موجب می‌شوند غده‌های جنسی رویان‌ها برحسب مرحله‌ی رشد و نمو رویان و میزان تزریق در دماهای مختلف، حالت تخمدان-بیضه و یا تخمدان کامل را نشان دهند. تزریق آندروژن‌ها در دماهای القاکننده‌ی جنسیت ماده اثری ندارد. این نتایج ارتباط بین ساختار غده‌ی جنسی و استروژن‌ها را نشان می‌دهند (پیو و دیگران، ۱۹۹۰).

هرچه دمای نگه‌داری تخم‌ها به دمای آستانه نزدیک‌تر باشد، مقدار استروژن کم‌تری برای ایجاد تخمدان لازم است. تعامل دمای آستانه و استروژن، اهمیت

یکسان فیزیولوژیکی دما و هورمون استروژن را در تمایز جنسی آشکار می‌کند<sup>۱۴</sup>. تیمار تخم‌های تمایز یافته با انواع استروژن‌ها، آن‌ها را تحریک می‌کند تا به جنس ماده تبدیل شوند حتی اگر در دمای القاکننده‌ی جنس نر نگه‌داری شده باشند.<sup>۱۵</sup> در تخم‌های بدون استروژن، بیضه‌ها بیش‌تر از تخمدان‌ها تشکیل می‌شوند (لانس، ۱۹۹۷). به دلایل نامعلوم تستوسترون بر خلاف استروژن باعث به‌وجود آمدن بیضه‌ها در دمای القاکننده‌ی جنسیت ماده نمی‌شود.<sup>۱۶</sup>

### اثر انتخاب محل لانه به وسیله‌ی مادر بر تعیین جنسیت

اخیراً این فرضیه مطرح شده است که احتمال دارد در گونه‌های TSD مادران بتوانند نسبت جنسی را که تحت تأثیر شرایط خاص محیطی بیش‌ترین مزیت را برای زاده‌ها فراهم می‌کند، تغییر دهند. روزنبرگ<sup>۱۷</sup> (۱۹۹۶) سه شرط لانه‌گزینی را که بر زاده‌ها تأثیر خاصی داشتند در جنس ماده‌ی نوعی از لاک‌پشت‌های<sup>۱۸</sup> بومی آمریکا بررسی کرد. این سه شرط عبارت بودند از: عاملی که باید برای تولد یک جنس مزیت ایجاد کند، ماده‌های آستانه باید با راهنمایی نشانه‌های خاص محیطی محل لانه را انتخاب کنند و تعیین جنسیت را براساس سرمایه‌ی خود تنظیم کنند.

شاخصی که در این بررسی به کار رفت، وزن تخم‌ها بود که در بقا و تولید مثل جانور نقشی حیاتی دارد. ماده‌ها باید به اندازه‌ی کافی بزرگ باشند تا تولید مثل موفق انجام دهند. نتایج نشان داد که ماده‌ها تخم‌های کوچک‌تر را در لانه‌های سردتر می‌گذارند که به نر تبدیل می‌شوند و تخم‌های بزرگ‌تر را در لانه‌های گرم‌تر می‌گذارند که به ماده تبدیل می‌شوند. مشخص شد در این مورد نشانه‌ی محیطی پوشش گیاهی است که اگر موجود باشد به لانه‌های سردتر و اگر نباشد به لانه‌های گرم‌تر دلالت می‌کند. این اولین

بررسی ای است که اثر بالقوه‌ی انتخاب مادر را در تعیین جنسیت زاده‌ها اثبات می‌کند. مورجان و جانزن در سال ۲۰۰۳، اعتبار سرمایه‌گذاری مادر در اندازه‌ی تخم بر اساس نشانه‌های محیطی را روی لاک‌پشت *Chrysemys Picta* بررسی کردند. آن‌ها راهنماهای محیطی را که دمای محل لانه را پیش‌گویی می‌کردند و نیز ارتباط بالقوه‌ی اندازه‌ی تخم و دمای محل لانه را ارزیابی کردند. بررسی پوشش گیاهی و دمای لانه‌ها نتایج مشابهی را به دست داد. لانه‌های دارای پوشش گیاهی، از لانه‌های فاقد آن سردتر بودند. مورجان و جانزن ارتباط معنی‌داری بین وزن تخم‌ها و دمای لانه به دست نیاوردند. آنان برای مرتبط کردن این نتایج با پژوهش روزنبرگ (۱۹۹۶)، خاطر نشان کردند که بزرگ‌تر بودن جنس ماده‌ی این لاک‌پشت‌ها از نرهایشان، مزیت ضروری نیست. در نتیجه این که ماده‌ها محل لانه را بر اساس نشانه‌های محیطی انتخاب و جنسیت زاده‌ها را مشخص کنند، به صورت یک احتمال باقی می‌ماند. براساس فرضیه‌ی نقش انتخابی وابسته به شرایط مادر روزنبرگ (۱۹۹۶)، مورجان (۲۰۰۳) مطالعه‌ای را ترتیب داد تا تعیین کنند آیا احتمال داشته است انتخاب محل لانه و میزان دما طوری تحول یافته باشند که به جنسیت خاصی در زاده‌ها منجر شوند؟ آیا ممکن بوده محل انتخابی برای لانه و یا دمای آستانه‌ی مربوط به زاده‌ها تغییر کند؟ مورجان با مطالعه روی لاک‌پشت *Chrysemys Picta*، تعداد ماده‌هایی را که در هر فصل به دنیا آمدند، تنوع دمای محل لانه‌ها و محلی را که زاده‌ها پس از بلوغ جنسی برای لانه انتخاب می‌کردند، مشخص کرد. بررسی او نشان داد بر اساس نسبت جنسی یک جمعیت، دمای آستانه‌ای در زاده‌ها سریع‌تر از انتخاب محل لانه‌ها به وسیله‌ی ماده‌ها تغییر می‌کند و دمای لانه‌ها در مقایسه با شرایط متغیر آب و هوایی ارتباط بسیار کمی با والدین و زاده‌ها

دارد. نتایج این پژوهش هم‌چنین نشان داد که احتمال زیادی وجود دارد که در یک محیط پایدار انتخاب محل لانه و دماهای آستانه‌ای تکامل همراه داشته باشند. بنابراین تجربه‌ی مورجان نشان می‌دهد که در گونه‌های TSD احتمال دارد وقتی شرایط آب‌وهوایی به سرعت تغییر کند، دمای آستانه‌ای سریع‌تر از انتخاب محل لانه تغییر کند.

### گونه‌های TSD و گرم شدن احتمالی جهان

با توجه به احتمال گرم‌تر شدن جهان در آینده، لازم است بدانیم گونه‌های TSD، به خصوص آن‌هایی که در خطر و یا در شرف انقراض قرار دارند، چگونه ممکن است به این پدیده پاسخ دهند.

آن‌طور که نتایج بررسی مورجان (۲۰۰۳) نشان می‌دهد در این شرایط ممکن است این جانوران رفتارهای لانه‌سازی خود را تغییر دهند و برای اجتناب از دمای روبه افزایش و سوگیری احتمالی نسبت جنسی، هر سال لانه‌هایشان را زودتر و یا دیرتر بسازند. ممکن است دامنه‌ی گسترش جغرافیایی و یا نوع سازوکار تعیین جنسیت آن‌ها به GSD تغییر کند و یا این که منقرض شوند. مورجان خوش‌بینانه نتیجه می‌گیرد، از آن‌جا که خزندگان TSD از زمان‌های دور تا کنون و پس از تغییرات شدید آب‌وهوایی باقی مانده‌اند، در آینده نیز باقی خواهند ماند.

نلسون و همکارانش (۲۰۰۴) برای درک واکنش احتمالی گونه‌ی در خطر، سوگیری‌های احتمالی نسبت جنسی را که در اثر افزایش گرما ممکن است به وجود آید در تواتارا (اسفندودون)<sup>۱۹</sup>، بررسی کردند. جمعیت تواتاراها در جزایر کوچک و دور دست نیوزیلند (جزیره‌ی استفان) محدود شده‌اند. جمعیت آن‌ها کوچک است و نوع نادر الگوی تعیین جنسیت را به کار می‌برند که در آن نرها در لانه‌های گرم‌تر به وجود می‌آیند. این تصور وجود دارد

که اگر دمای جهان افزایش پیدا کند و سازوکار و الگوی تولید مثل تواتاراها ثابت بماند، نسبت جنسی جمعیت آن‌ها به جنس نر سوگیری پیدا می‌کند. اندازه‌ی جمعیت مورد مطالعه در این پژوهش بزرگ و محل لانه‌سازی تواتاراها متنوع و شامل لانه‌هایی در مناطق دست‌ساخته‌ی انسان، چراگاه‌های گوسفندان و پرتگاه‌ها بود. نتایج پژوهش سوگیری به جنس نر را نشان داد. البته نسبت‌های جنسی دو سال متوالی یکسان بود. به این ترتیب تواتاراها جزیره‌ی استفان با وجود پدیده‌ی گرمایش جهانی، توانایی بقای موفقیت‌آمیز را دارند. البته این نتیجه قابل تعمیم به جمعیت این جانور در جزایر دیگر نیست.

بسیاری از گونه‌های در خطر خزندگان سازوکار تعیین جنسیت TSD را به کار می‌برند. به این علت درک احتمال بقای این گونه‌ها در مقابل احتمال تغییرات شدید دمای جهان، در برنامه‌ریزی برای حفاظت آن‌ها اهمیت دارد.

#### زیرنویس

1. Sex ratios
2. Genotypic Sex Determination
3. Behavioural Sex Determination
4. Environmental Sex Determination
5. Sea bass
6. Temperature Sex Determination
7. Alligator mississippiensis
8. Malaclemys Terrapin
9. Emys orbicularis
10. Pieau et al (1999)
11. Pregnenolone
12. Androstenedione
13. Lance 1997, Rhen et al, 1999
14. Lance, 1997; Rhen et al; 1999; Sarre et al; 2004
15. Lance 1997, kuntz et al, 2004
16. Pieau et al; 1999; Rhen et al; 1999
17. Roosenburg
18. *Malaclemys terrapin*
19. *Tuatara (Sphenodon)*

#### منابع

1. <http://www.rollins.edu/olin/rurj/sdr.pdf> (2007)
2. New scientist.com(2001)
۳. شمس لاهیجانی، مریم (۱۳۷۷). جنین‌شناسی (اندام‌زایی در جانوران) دانشگاه شهید بهشتی، ج ۲ \*منابع متن مقاله از منبع (۱) نقل شده‌اند.