

多疣壁虎的繁殖生态研究

计翔 王培潮 洪卫星

(华东师范大学生物学系动物生态室, 上海)

内 容 提 要

多疣壁虎 (*Gekko japonicus*) 是一种季节性繁殖的爬行动物, 性腺活动状态在不同的季节有显著的差异。成年雌体在冬眠结束后的4月初卵巢开始增大, 野外产卵期一般在5月下旬至8月上旬。一个繁殖期平均产卵1.8窝, 每窝恒定两枚。每窝卵重与个体大小之间存在着显著的正相关, 大个体的产卵频率亦较高。雄体的精巢重量和大小的月间差异显著, 但变化不及雌体的卵巢显著。雌体的繁殖期可以被环境温度所改变。繁殖效力用每窝卵干、湿重及能值与雌体干、湿重及能值的比值估算。

关键词: 多疣壁虎, 繁殖周期, 繁殖效力, 产卵频率, 窝卵数。

多疣壁虎是典型的温带蜥蜴类动物, 广泛分布在我国浙江、福建、江西、安徽、江苏、湖南等12个省(市), 以及朝鲜南部和日本(周开亚等, 1982), 数量多, 且具有一定的药用价值, 为人们所注目。刘承钊等(1940)曾报道该种的繁殖习性和卵的自然孵化特征。国外对爬行动物繁殖生态的报道甚多, 研究面亦较广, 这些研究主要反映了繁殖周期和繁殖特征与环境因子的关系 (Ballinger, 1977; Ballinger *et al.*, 1981, 1983, 1985; Vitt, 1981; Guillette *et al.*, 1987; Kwait *et al.*, 1987; Abts, 1988), 实验室控制条件对性腺活动和繁殖周期的影响 (Litch, 1967a, 1967b, 1969; Mendonca, 1987) 以及与繁殖有关的物质和能量积累 (Congdon *et al.*, 1978, 1983, 1985)

作者自1987年11月至1989年1月对多疣壁虎的繁殖生态作了一些探索, 旨在较为系统地揭示该种动物的繁殖周期和繁殖特征, 及其与季节和环境温度之间的关系。

材 料 和 方 法

研究用的多疣壁虎均采自杭州市区。作繁殖周期研究的个体选择体长 (SVL, snout-vent length) 大于或等于56.0毫米 (Tokunaga, 1984) 的成年个体。逐月在同一区域捕捉动物, 捕回当日测量SVL、称重(精度0.1毫米, 0.1毫克); 解剖测量精巢和最大卵巢卵的长轴半径 (a) 和短轴半径 (b), 称性腺重(精度0.02毫米, 0.1毫克)。精巢和最大卵巢卵体积用 $\frac{4}{3}\pi ab^2$ 的椭球体体积公式计算。性腺活动状态用生殖腺指数, 即性腺鲜重(克)/体鲜重(克) $\times 100\%$, 以及精巢体积(厘米)³/SVL(厘米) $\times 100\%$ 和最大卵巢卵体积(厘米)³/SVL(厘米) $\times 100\%$ 表示。将部分野外捕获的动物在实验室内饲养, 提供充裕的面包虫 (*Tenebrio molitor*) 幼虫和含钙粉饮水, 任其自由取食。剪趾或套袋法标记繁殖期具产卵能力的雌体, 记录对应的SVL、体重和繁殖期产卵频率(用繁殖期中的产卵窝数表示); 称卵鲜重, 去壳卵鲜重和65°C烘干至恒重的去壳卵干重(精度0.1毫克)。测定能值的材料均在65°C烘箱中干

本文于1989年7月收到。

燥至恒重。经称重后,在长沙仪器厂造的 LR-2800 型绝热式量热计中测定未经灰分校正和去灰分能值。繁殖效力用一窝卵去壳鲜重/雌体鲜重,一窝卵去壳干重/雌体干重和一窝卵能值/雌体能值表示。将一些成年个体在 1988 年的冬眠后期(3 月 18 日)和 1988 年的秋季(9 月 15 日)置入 $26 \pm 0.5^\circ\text{C}$ (12 D:12 L) 的恒温室,提供充裕的面包虫幼虫和饮水,研究实验室控制条件对繁殖周期的影响。状态指数用体重(克)/ SVL^3 (厘米) $^3 \times 100\%$ 表示。

结 果

杭州地区多疣壁虎野外产卵期约在 5 月下旬 ($n = 29$) 至 8 月上旬 ($n = 2$)。具有产卵能力的雌体的平均 SVL 为 62.3 ± 0.2 (2SE) ($n = 27$, range 51.6—69.9 mm) 毫米。

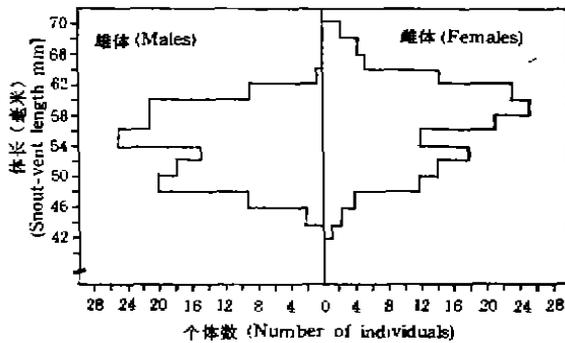


图 1 多疣壁虎 (SVL>40mm) 的 SVL 分布
(Frequency distributions of SVLs of the gecko *Gekko japonicus* with SVLs lengthier than 40mm)

观测到的具有交配能力的雄体的最小 SVL 为 49.3 毫米。成年个体在体形大小上存在着性二态,雌体略大于雄体 ($t = 5.1183$, $P < 0.01$, $df = 202$) (图 1)。性成熟至少需三年。雌体在繁殖期的产卵频率为 1.8 ± 0.2 (2SE) ($n = 23$, range 1—3) 窝,其中仅产一窝卵的约占 26%,能产两窝卵的约占 70%,能产三窝卵的仅有一个记录。每窝卵恒定两枚,常粘合在一起,不易分离。一窝卵的重量 \hat{Y} (克) 与雌体 SLV (X , 毫米) 之间存在着显著的正相关,线性回归方程为 $\hat{Y} = -0.114 + 0.022X$ [$r = 0.4330$, $F(1,20) = 4.6384$, $P < 0.05$] (图 2)。大个体在繁殖期的产卵频率亦较高,繁殖期仅产一窝卵的雌体平均 SVL 显著地小于能产两窝卵的雌体 ($t = 2.8854$, $P < 0.01$, $df = 20$)。第一窝卵和第二窝卵的重量无显著差异 ($t = 0.4373$, $P > 0.05$, $df = 34$) (表 1)。

多疣壁虎性腺活动周期如图 3 所示,雌雄体在繁殖周期中,生殖腺指数 [female- $F(11,94) = 7.0164$, $P < 0.01$; male- $F(11,82) = 4.7702$, $P < 0.01$], 最大卵巢卵体积/SVL $\times 100\%$ [$F(11,200) = 12.7458$, $P < 0.01$] 和精巢体积/SVL $\times 100\%$ [$F(11,170) = 7.0717$, $P < 0.01$] 存在显著的月间差异。图 3 表明: (1) 雌体生殖腺指数和最大卵巢卵体积变化呈单峰曲线。野外雌体约在 4 月上中旬生殖腺迅速膨大增重;至 5 月达到峰值。5 月下旬和 6 月上旬,第一窝卵产出。从 5 月下旬至 7 月中旬,雌体生殖腺指数和最大卵巢卵体积波动较大,卵产出后,卵巢内卵一般较小,相

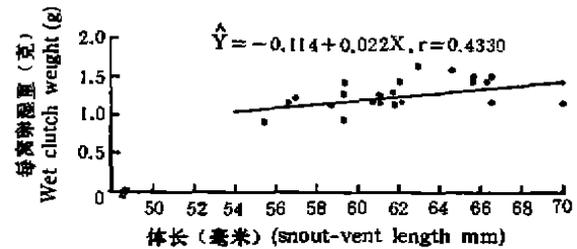


图 2 多疣壁虎每窝卵湿重 (Y) 与个体大小 (SVL, X) 之间的关系。示回归方程和相关系数

[Relationship between wet clutch weight and body size (SVL, X) in the gecko *Gekko japonicus*. The regression equation and the correlation coefficient as indicated in the figure]

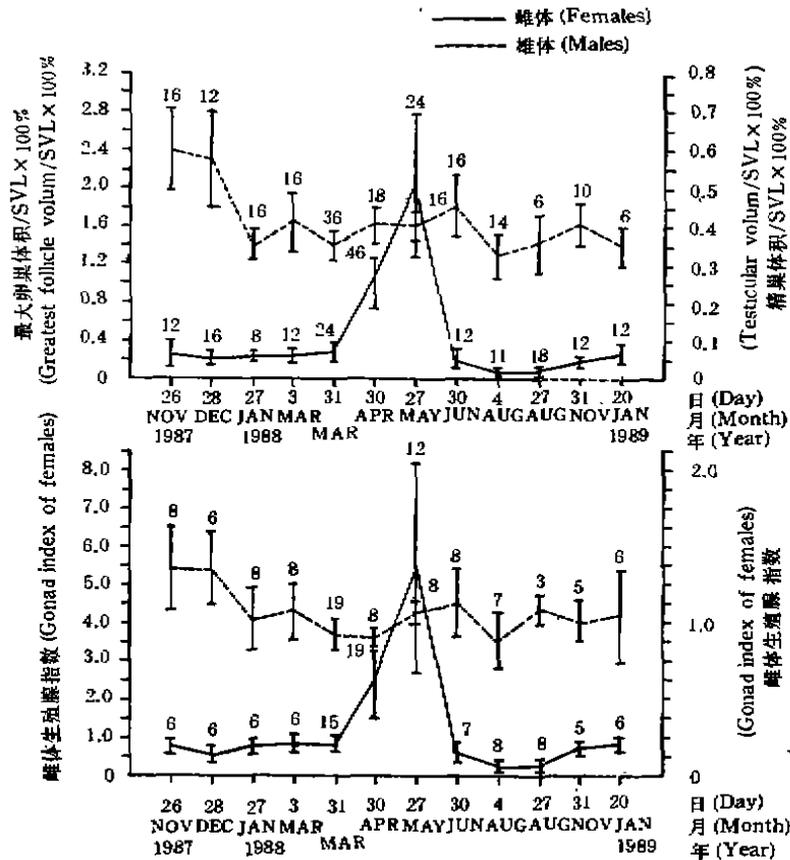


图3 杭州多疣壁虎繁殖周期中精巢和卵巢活动的月变化
平均值±2标准误,样本大小(壁虎数)由图中注明

[Monthly changes in testicular and ovarian activity throughout the reproductive cycle of the gecko *Gecko japonicus* as derived from Hangzhou. Mean±2SE, sample size (number of geckos) as indicated in the figure]

应地有较小的生殖腺指数和最大卵巢卵体积。8月为繁殖后期,雌体性腺处于衰退状态,8月以后开始逐渐恢复,但在整个秋季和越冬期一直保持繁殖活动前的状态。越冬结束后,再进入下一个卵黄沉积过程。(2)雄体性腺的重量和体积的变化不及卵巢显著。

冬眠后期(1988年3月18日)置入 $26 \pm 0.5^\circ\text{C}$ 恒温室的雌体,一个月后,状态指数显著地高于一直置于室温($14-25^\circ\text{C}$)中的雌体($t = 4.2250, P < 0.01, df = 19$) (表2)。秋季(1988年9月),置入 $26 \pm 0.5^\circ\text{C}$ 恒温室,不提供越冬低温的雌体在当年12月中旬和次年的1月期间产出一窝卵,产出的卵仅部分(43%, $n = 14$)受精并能孵化。

四种繁殖效力的计算方法中,以未经灰分校正的能值比最大(表3);水分含量则以卵最高,高于雌体($t = 5.7400, P < 0.01, df = 16$),也高于出壳幼体,但不显著($t = 1.5521, P > 0.05, df = 12$),出壳幼体水分含量又高于雌体($t = 3.1515, P < 0.01, df = 20$) (表4)。

表 1 成年雌体的 SVL 和每窝卵重
(SVL and clutch weight of adult females)

		样本大小 (N)	平均值 (Mean)	2 标准误 (2SE)	范 围 (Range)
体长(毫米) (SVL mm)	仅产一窝卵雌体 (Females only laid one clutch)	6	57.6	3.2	51.6—60.8
	产两窝卵雌体 (Females laid two clutches)	16	62.8	1.9	56.4—69.9
	产三窝卵雌体 (Female laid three clutches)	1	62.0		
平均每窝卵重(克) (Clutch weight) (g)	第一窝卵 (First clutch)	25	1.2849	0.0667	0.8848—1.5887
	第二窝卵 (Second clutch)	11	1.3114	0.1021	1.0778—1.6062
	第三窝卵 (Third clutch)	1	1.1496		

表 2 1988 年 4 月 15 日测定的成体状态指数
(Condition indices of adults measured in April 15, 1988)

		样本大小 (N)	平均值 (Mean)	2 标准误 (2SE)	范 围 (Range)
I 组* (Group I)	雌 体 (Females)	12	1.94	0.11	1.57—2.26
	雄 体 (Males)	8	2.05	0.16	1.82—2.48
II 组** (Group II)	雌 体 (Females)	9	2.50	0.22	1.75—2.81
	雄 体 (Males)	5	2.08	0.21	1.69—2.28

* 该组个体置入室温中(14—25℃) [Individuals were kept at room temperature (14—25℃)]

** 该组个体在 1988 年 3 月 18 日移入较高温度(26℃)的恒温室。 [Individuals were moved into a room with constant higher temperature (26℃) in March 18, 1988]

表 3 多疣壁虎的繁殖效力
(Reproductive effort of the gecko *Gekko japonicus*)

	样本大小(N)	平均值 (Mean)	2 标准误 (2SE)	范围 (Range)
未经灰分校正的能值比 (Ash uncorrected caloric value ratio)	10	0.390	0.090	0.269—0.758
经灰分校正的能值比 (Ash-free caloric value ratio)	10	0.364	0.087	0.248—0.724
湿重比 (Wet weight ratio)	19	0.282	0.022	0.189—0.383
干重比 (Dry weight ratio)	10	0.302	0.068	0.215—0.573

表 4 多疣壁虎卵、出壳幼体和成年雌体的水分含量
 [Water contents (%) of eggs, hatchlings and adult females
 of the gecko *Gekko japonicus*]

	样本大小 (N)	平均值 (Mean)	2 标准误 (2SE)	范 围 (Range)
卵 (Eggs)	5	74.4	1.2	72.8—75.8
出壳幼体 (Hatchlings)	9	71.9	2.3	67.4—76.0
成年雌体 (Adult females)	13	68.0	1.3	64.5—72.8

讨 论

蜥蜴的繁殖有两种类型: (1) 全年均能连续繁殖, 无繁殖周期; (2) 不连续的繁殖, 有一定的繁殖周期 (Tinkle *et al.*, 1970)。绝大多数生活在热带稳定环境中的蜥蜴有非周期性的繁殖型, 绝大多数生活在温带和少数生活在亚热带、热带的蜥蜴, 由于生活环境有季节性的变化, 因此有繁殖活动的季节周期 (Cheng, 1986)。多疣壁虎作为典型的温带蜥蜴类动物, 有明显的繁殖周期, 繁殖活动在冬眠后的春季开始, 直至夏末。

秋季置入 $26 \pm 0.5^\circ\text{C}$ 恒温室的雌体可在野外个体的冬眠期产卵, 冬眠后期置入同样温度恒温室的雌体可比野外个体提前一个月左右产卵, 说明环境温度可以改变该种动物的繁殖期, 冬眠的低温刺激并不是该种动物进入下一个繁殖周期所必备的条件。根据图 3 雌体性腺的活动周期, 8 月份性腺最小, 此期间的雌体, 即使提供适宜的温度和充裕的食物, 亦不能立即进入下一个繁殖期, 说明多疣壁虎经过一个繁殖期后, 萎缩的卵巢处于相对不活动状态, 应有一段时间使其恢复, 这是该种动物进入又一个繁殖期的必备条件。雌体性腺活动周期中, 较大的生殖腺指数与较大的最大的卵巢卵体积和卵黄沉积后膨大的卵巢卵有关, 进入繁殖期后状态指数的剧增亦与之直接相关。

蜥蜴雄体的繁殖周期一般可以参照三个标准: 精子发生活动, 附属性器官状态和精巢重量 (Cheng, 1986)。Cheng (1986) 将不同种类雄体的繁殖周期分为四种类型: 非周期型, 无限周期型, 有限非周期型和有限周期型。其中前三者或能全年繁殖, 或具有全年繁殖的潜力, 仅最后一种类型的蜥蜴一般在冬季休眠, 并在一年中 3—5 个月的限定时期内繁殖, 动物附属性器官状态的周期变化并不伴随精巢重量和精子发生活动的周期变化, 精子生成在早春以前并不发生, 而精子发生可以在晚秋和早春精子生成前就开始。多疣壁虎雄体的繁殖周期应当属于这一类型, 这也可能是雄体精巢在晚秋的 11 月底—12 月底, 以及繁殖期有相对较高的生殖腺指数和精巢体积的原因。本项研究未涉及组织学研究, 雄体性腺周期的这一特征有待进一步论证。Cheng (1986) 对五种台湾蜥蜴繁殖型的研究中发现雄性龙蜥 *Japalura mitsukurii mitsukurii* 和 *J. m. formosensis* 属于这一类型。

根据一些类似的研究, 一些环境因子, 如光照、气温、湿度和食物丰度等能对蜥蜴类动物的繁殖产生影响, 虽然这些因子的相对重要性因种而异 (Litch, 1967a, 1967b, 1969;

Underwood, 1982; Gorman *et al.*, 1975; Ballinger, 1977; Rose, 1982)。

本项研究中,具有产卵能力或具有交配能力的个体的最小 SVL (雌体 51.6 mm, 雄体 49.3 mm) 在 Tokunaga (1984) 报道的两年龄幼体的 SVL 范围内 (44—55 毫米)。根据对新出壳幼体 [SVL = 25.9 ± 0.7 (2SE), range 23.0—27.8 毫米, $n = 29$] 的剪趾标记、释放和野外重捕,一年后标记个体 [SVL = 37.0 ± 2.8 (2SE), range 31.2—43.1 毫米, $n = 11$] 的 SVL 平均增长 11.1 mm, 蜥蜴类动物一般在前 12—24 个月龄有最高的生长率,两年以后生长变得较为缓慢,由此推论多疣壁虎要达到具有产卵能力或交配能力的最小 SVL 至少要经过三年的生长,绝大多数个体未达到性成熟的最小 SVL 是不能进行繁殖的,因此多数在繁殖期能够参加繁殖活动的个体在具有繁殖能力前要经过更长年数的生长。多疣壁虎是性成熟相对较晚的种类,性成熟的延迟可以使雌体增加生育力,提高它产生更大恒定每窝卵数和短期内产出几窝卵的能力;多疣壁虎较大的雌体有较大的繁殖潜力[用繁殖期每窝卵数(重)和产卵频率估算](Steven *et al.*, 1982),因此 SVL 较大的雌体产出的每窝卵较重,且具有较高的繁殖频率。

本文中用四种方法测定了多疣壁虎的繁殖效力,这些指数表示了产卵前瞬间投入到卵内的物质和能量的估算值。比较四种方法,用能值比更能准确地反映亲代在繁殖后代时的能量投入。不少人用每窝卵能值和雌体能值的比值估算了繁殖效力 (Ballinger *et al.*, 1973; Tinkle *et al.*, 1973, 1975; Vitt *et al.*, 1975, 1978), 但用能值比还不能最准确地估算实际的繁殖效力,实际的繁殖效力不仅包括亲代在卵内的能量投入,还包括与繁殖有关的行为和产卵过程中的能量消耗 (Tinkle *et al.*, 1975; Hirschfield *et al.*, 1975)。

参 考 文 献

- 周亚开 1982 壁虎三新种兼记铅山壁虎 (*Laoertiformes Gekkonidae*) 动物分类学报 7: 122—127。
 Abts, M. 1988 Reproduction in Saxicolous desert *Sauromalus obesus*: The females reproductive cycle. *Copeia* 1988: 382—393。
 Andrews, R. M. 1985 Oviposition frequency of *Anolis carolinensis*. *Copeia* 1985: 259—262。
 Andrews, R. M. *et al.*, 1974 Reproductive effort in *Anolis* lizard. *Ecology* 55: 1117—1127。
 Ballinger, R. E. 1977 Reproductive strategies: Food availability as a source of proximal variation in lizard. *Ecology* 58: 628—635。
 Ballinger, R. E. *et al.* 1973 Energy content of lizard eggs and the measurement of reproductive effort. *J. Herpetol.* 7: 129—132。
 Ballinger, R. E. *et al.* 1978 Reproduction, population structure, and effect of congeneric lizard, *Sceloporus poinsettii* (*Iguanidae*), in Southwestern New Mexico. *The Southwestern Naturalist* 23: 641—650。
 Ballinger, R. E. *et al.* 1981 Reproduction in Nebraska sandhills population of the Northern prairie lizard *Sceloporus undulatus garmani*. *The American Midland Naturalist* 106: 157—164。
 Ballinger, R. E. *et al.* 1983 Male reproductive cycle of the lizard *Sceloporus virgatus*. *J. Herpetol.* 17: 99—102。
 Ballinger, R. E. *et al.* 1985 Reproduction in collared *Crotaphytus* in west central Texas. *Copeia* 1985: 976—980。
 Cheng, H. Y. 1987 A review on annual reproductive and energetic patterns of five taxa of lizard in Taiwan for ten years. *Proc. Natl. Sci. B. ROC.* 11: 313—321。
 Congdon, J. D. *et al.* 1978 Parental investment: Comparative reproductive energetics of bisexual and unisexual lizards, Genus *Cnemidophorus*. *The American Naturalist* 112: 509—521。
 Congdon, J. D. *et al.* 1983 Relationship of reproductive characteristics to body size in *Pseudemys scripta*. *Herpetol.* 39: 147—151。
 Droge, D. L. *et al.* 1982 Reproduction of *Holbrookia maculata* in Western Nebraska. *Copeia* 1982: 356—362。
 Gorman, G. C. *et al.* 1975 Difference between the reproductive cycles of sympatric *Anolis* lizard on Trinidad.

- Copeia* 1975: 332—337.
- Greenberg, D. C. *et al.* 1985 Fat bodies and reproduction in female *Anolis carolinensis*. *J. Exp. Zool.* 233: 277—283.
- Guillette, L. J. *et al.* 1987 The reproductive biology of high elevation Mexican lizard *Basiliscus imbricatus*. *Herpetol.* 43: 29—38.
- Kwiat, G. A. *et al.* 1987 Annual reproductive cycle of introduced population European wall lizard (*Podarcis muralis*) in Ohio. *J. Herpetol.* 21: 205—209.
- Litch, P. 1967a Environmental control of annual testicular cycles in the lizard *Anolis carolinensis* I. Interreaction of light and temperature in the initiation of testicular recrudescence. *J. Exp. Zool.* 165: 505—516.
- 1967b Environmental control of annual testicular cycles in the lizard *Anolis carolinensis* II. Seasonal variation in the effects of photoperiod and temperature on testicular recrudescence. *J. Exp. Zool.* 166: 243—254.
- 1969 Environmental control of annual testicular cycles in the lizard *Anolis carolinensis* III. Temperature thresholds for photoperiodism. *J. Exp. Zool.* 172: 311—322.
- Liu, C. G. *et al.* 1940 Notes on the life history and breeding habit of *Gekko japonicus* and *Gekko subpalmatus*. *J. West China Bor. Reser.* 12(B): 63—70.
- Rose, B. 1982 Food intake and reproduction in *Anolis aeneus*. *Copeia* 1982: 332—336.
- Shine, R. 1987 Food habit and reproductive biology of small Australian snakes of the Genera *Hemiaspis* (Elapidae). *J. Herpetol.* 21: 71—74.
- 1988 Food habit and reproductive biology of small Australian snakes of the Genera *Uroechis* and *Suta* (Elapidae). *J. Herpetol.* 22: 307—315.
- Tinkle, D. W. *et al.* 1975 Lizard reproductive effort: Caloric estimates and comments on its evolution. *Ecology* 56: 427—434.
- Tokunaga, S. 1984 Morphological variation and sexual dimorphism in *Gekko japonicus* from Fukuoka, Northern Kyushu, Japan. *Jap. J. Herpetol.* 10: 80—88.
- Underwood, H. 1982 Photoperiodic control of reproduction in the male lizard *Anolis carolinensis*. *J. Comp. Physiol.* 146: 485—492.
- Vitt, L. J. 1981 Lizard reproduction: Habitat specificity and constraints on relative clutch mass. *The American Naturalist* 117: 506—514.
- 1983 Reproduction and sexual dimorphism in the relative Teiid lizard *Cnemidophorus ocellifer*. *Copeia* 1983: 359—366.
- Vitt, L. J. *et al.* 1978 Body size, reproductive effort, and relative clutch mass in the lizard: Resolution of a paradox. *The American Naturalist* 112: 595—608.
- Vitt, L. J. *et al.* 1983 Reproductive ecology of two tropical iguanid lizard: *Tropidurus torquatus* and *Platygnathus semitaeniatus*. *Copeia* 1983: 131—141.

外 文 摘 要 (Abstract)

THE REPRODUCTIVE ECOLOGY OF THE GECKO
GEKKO JAPONICUS

JI XIANG WANG PEI-CHAO HONG WEI-XING

(Department of Biology, East China Normal University, Shanghai)

The annual reproductive cycle of the gecko *Gekko japonicus* was determined. Females exhibited ovarian growth following early emergence. Ovarian mass and follicle size were maximum in spring, decreasing through the egg-laying period and reaching minimal mass and size in August. The first clutch was laid in late May or early June. Oviposition continued until early August. Individuals of the gecko matured after the age of three years. Females could lay eggs at the mean SVL of 62.3 mm. One to three (average 1.8) clutches, with two eggs each, were oviposited annually. Clutch weight and clutch frequency were positively correlated with females' SVLs. There was no significant difference in clutch weight between the first clutch and the second clutch.

In contrast to females, changes in testicular mass and size were not as significant as ovarian changes, though monthly changes in testicular mass and size were statistically significant.

The timing of reproductive cycle of the females could be changed by ambient temperature. Prolonged exposure to higher temperature (26°C) in the fall promoted females entering the next reproductive cycle, and exposure to higher temperature (26°C) in late hibernation period increased ovarian index.

Reproductive effort was estimated by using clutch to body wet weight ratio, clutch to body dry weight ratio, clutch to body ash-free caloric ratio and clutch to body ash uncorrected caloric ratio.

Key words: *Gekko japonicus*, Reproductive cycle, Reproductive effort, Clutch frequency, Clutch size.