

多疣壁虎的雌性繁殖及孵化温度对孵化期和孵出幼体特征的影响*

许雪峰 计翔

(杭州师范学院生命科学学院, 杭州 310036)

Female Reproduction and Influence of Incubation Temperature on Duration of Incubation and Hatchling Traits in the Gecko, *Gekko japonicus*. Xu Xuefeng Ji Xiang(School of Life Sciences, Hangzhou Normal College, Hangzhou 310036). *Chinese Journal of Ecology*, 2001, 20(6): 8-11.

Gekko japonicus is a multiple-clutched gecko, with females laying normally two and occasionally one rigid-shelled egg per clutch. No seasonal shifts in clutch mass and egg mass were found in this study, and both variables were positively correlated with maternal size (SVL). Eggs were incubated at five constant temperatures ranging from 24 to 32 °C to assess influence of incubation temperature on eggs and hatchlings. Incubation temperature significantly affected duration of incubation. The average duration of incubation at 24, 26, 28, 30 and 32 °C was 81.4, 62.5, 52.6, 44.7 and 39.5 d, respectively. Hatchlings from eggs incubated at 28 °C were slightly heavier in total dry mass than those from 24 and 26 °C, and all other examined hatchling traits (SVL, TL, carcass, residual yolk, fat bodies, head size) did not differ among temperature treatments. Our data reveal that variation in incubation temperature over a wide range does not have important effects on body size and shape of *G. japonicus* hatchlings.

Key words: *Gekko japonicus*, reproduction, egg, incubation, hatchling.

中图分类号: Q958.112

文献标识码: A

文章编号: 1000-4890(2001)06-0008-04

多疣壁虎(*Gekko japonicus*)是华东地区蜥蜴区系的重要成分,向西分布至四川东部,向北分布至甘肃和陕西南部,国外见于朝鲜南部和日本部分岛屿^[7,32]。有关该种的生态学研究已涉及,雌雄两性异形和繁殖习性^[4,16,24];卵孵化和温度决定性别^[3,17,26,27];贮能部位及各部位的年变化和相对重要性评估^[1,16];温度对摄食量和食物同化的影响^[2];胚胎和成体的代谢率^[6,13,30,31]。浙江杭州产多疣壁虎年产生1~3窝卵,窝卵数通常恒定为2枚,大个体产多窝卵,第1窝卵和第2窝卵的卵重无显著差异^[4]。文献记录多疣壁虎卵在26~32°C孵化的数据,但没有涉及幼体解剖和头部测量^[3,26]。本文作者于1998年5~6月在杭州收集了92窝多疣壁虎卵,旨在与10余年前该地雌体的繁殖特征作一比较,研究孵化温度对孵出幼体的影响。

1 材料和方法

研究用多疣壁虎于1998年5~6月采自杭州吴山,计翔曾于1987~1988年在同一区域捕捉壁虎,研究该种的两性异形和繁殖周期。捕获的动物带回实验室,怀卵雌体被单个关养在120mm×120mm×120mm(长×宽×高)的塑料网笼内,动物在笼内可

自由饮水、取食面包虫。卵产后2h内即被收集,经编号和称重后移入直径为120mm、底含湿度约为-12kPa的潮湿蛭石、上覆穿孔塑料薄膜的孵化罐内。孵化罐置于温度设置为24、26、28、30和32°C的生化培养箱内。每日按预定顺序移动孵化罐在培养箱中的位置,以减轻箱内可能存在的温度梯度的影响。

将产后雌体移出塑料笼,称体重、测量体长(SVL)、记录断尾情况。称重用GB303型Mettler电子天平,测量用Mitutoyo数码游标卡。相对窝卵重(RCM)用2种方法计算:RCM1为窝卵重·(产后雌体体重)⁻¹^[22],RCM2为窝卵重·(产后雌体体重+窝卵重)⁻¹^[20,29]。

幼体孵出2h即被收集、称重,然后冰冻处死。解冻幼体经测量SVL、尾长(TL)、头长(HL)和头宽(HW)后,解剖分离成躯干、剩余卵黄和脂肪体。头

*浙江省自然科学基金青年人才专项基金、浙江省151人才基金和杭州市跨世纪人才基金资助项目。

作者简介:许雪峰,男,35岁,副教授。现在安徽滁州师范专科学校工作,从事动物学实验和科研工作,发表论文7篇。

计翔,男,38岁,博士,教授。从事进化生物学和生理生态学研究。曾主持3项国家自然科学基金项目、2项浙江省自然科学基金项目(含浙江省自然科学基金青年人才专项基金项目)、2项国家教育部基金项目、1项欧共体资助项目等10余项主要课题,在国内和美、英、荷、俄、日、新等国杂志上发表论文60余篇,被SCI收录22篇。

长为吻端至外耳道前缘间距,头宽为左右颌关节间距。分离的幼体 3 组在 65 °C 烘箱中干燥至恒重,分别称其干重。

所有数据在做进一步统计检验前,用 Kolmogorov-Smirnov 和 F-max (Statistica 统计软件包)分别检验正态性和方差同质性。用线性回归、协方差分析 (ANCOVA) 和方差分析 (单尾) 等处理相应数据。描述性统计值用平均值 ± 标准误表示,显著水平设置为 $\alpha = 0.05$ 。

2 结果

表 1 显示产卵雌体大小、窝卵重、卵重和相对窝卵重数据。5 月和 6 月产卵雌体的 SVL (ANOVA, $F_{1,90} = 0.49, P = 0.49$)、窝卵重 (ANOVA, $F_{1,90} = 0.04, P = 0.84$) 和卵重 (ANOVA, $F_{1,90} = 0.04, P = 0.84$) 无显著的月间差异。5 月份的窝卵重和卵重与雌体 SVL 呈正相关 ($r^2 = 0.07, F_{1,68} = 5.05, P < 0.03$), 6 月份的窝卵重和卵重与雌体 SVL 无关

表 1 多疣壁虎雌性繁殖特征

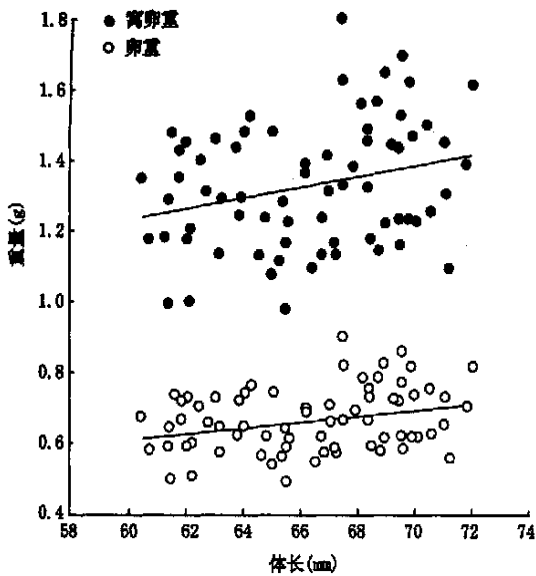
Tab. 1 Female reproductive characteristics of the gecko *G. japonicus*

	5月	6月
样本数	70	22
体长(mm)	66.4 ± 0.4 (60.5 ~ 72.2)	65.9 ± 0.8 (60.8 ~ 72.0)
产后体重(g)	4.5 ± 0.1 (2.8 ~ 6.4)	4.1 ± 0.2 (2.8 ~ 5.4)
窝卵重(g)	1.32 ± 0.02 (0.97 ~ 1.79)	1.31 ± 0.04 (0.99 ~ 1.63)
卵重(g)	0.66 ± 0.01 (0.49 ~ 0.89)	0.65 ± 0.02 (0.50 ~ 0.82)
相对窝卵重 1	0.31 ± 0.01 (0.23 ~ 0.43)	0.30 ± 0.02 (0.20 ~ 0.45)
相对窝卵重 2	0.24 ± 0.01 (0.21 ~ 0.33)	0.22 ± 0.01 (0.18 ~ 0.31)

表 2 孵化温度对多疣壁虎卵孵化期的影响

Tab. 2 The influence of incubation temperature on duration of incubation in the gecko *G. japonicus*

	孵化温度(°C)				
	24	26	28	30	32
平均值	81.4	65.2	52.6	44.7	39.5
样本数	19	11	14	10	4
标准误	0.4	0.8	0.7	0.5	0.7
范围	78.5 - 85.4	62.6 - 71.2	49.7 - 59.5	43.1 - 48.1	37.7 - 40.7



窝卵重: $CM = 0.348 + 0.015SVL$
 卵重: $CM = 0.174 + 0.007SVL$

图 1 多疣壁虎窝卵重(●)和卵重(o)与雌体体长之间的线性回归

Fig. 1 Linear regressions of clutch mass (●) and egg mass (o) on female SVL for *G. japonicus*

($r^2 = 0.09, F_{1,20} = 1.86, P = 0.19$)。合并 5 月和 6

月的数据发现,两月的窝卵重和卵重与雌体 SVL 呈正相关 ($r^2 = 0.07, F_{1,90} = 7.13, P < 0.01$; 图 1)。

温度显著影响孵化期 (ANOVA, $F_{4,53} = 829.98, P < 0.0001$)。孵化期随孵化温度升高而缩短,但不呈线性,24 ~ 26 缩短 16.2d, 26 ~ 28 缩短 12.6d, 28 ~ 30 缩短 7.9d, 30 ~ 32 缩短 5.2d (表 2)。

各温度中孵化卵的重量有显著差异 ($F_{4,53} = 3.16, P < 0.02$), 32 °C 孵化卵小于 24 °C 和 28 °C 孵化卵 ($P < 0.02$) (表 3)。以卵重为协变量的 ANCOVA 显示在 24 ~ 32 °C 范围内, 孵化温度对孵出幼体的体重 ($F_{4,52} = 1.53, P = 0.21$)、SVL ($F_{4,52} = 1.35, P = 0.27$)、TL ($F_{4,52} = 0.38, P = 0.82$)、HL ($F_{4,52} = 0.40, P = 0.81$)、HW ($F_{4,52} = 1.50, P = 0.21$) 和躯干重 ($F_{4,52} = 0.19, P = 0.12$) 无显著的影响; 孵化温度显著影响孵出幼体的总干重 ($F_{4,52} = 3.22, P < 0.02$), 28 °C 孵出幼体总干重大于 24 °C 和 26 °C 孵出幼体 ($P < 0.04$), 30 °C 和 32 °C 孵出幼体的总干重与 24 °C、26 °C 和 28 °C 孵出幼体无显著的差异 ($P > 0.40$)。孵出幼体的剩余卵黄和脂肪体干重与卵重无关,

ANCOVA 不适用比较该变量。ANOVA 显示孵化温度对孵出幼体剩余卵黄干重 ($F_{4,53} = 2.19, P = 0.08$) 和脂肪体干重 ($F_{4,53} = 1.06, P = 0.39$) 无显著

的影响。上述统计分析表明,多疣壁虎孵出幼体的外形特征(头、体、尾)、躯干、剩余卵黄和脂肪体在 24~32 范围内不受孵化温度的影响。

表 3 不同温度孵出的多疣壁虎的大小、形态和重量

Tab. 3 Size, morphology and mass of *Gekko japonicus* hatchlings from different incubation temperature

	孵化温度()				
	24	26	28	30	32
样本数	19	11	14	10	4
卵重(g)	0.69 ±0.02 0.53~0.90	0.66 ±0.03 0.50~0.84	0.71 ±0.03 0.58~0.85	0.65 ±0.02 0.53~0.76	0.53 ±0.04 0.45~0.65
体长(mm)	26.5 ±0.3 24.4~29.1	26.0 ±0.5 24.1~28.4	26.2 ±0.6 22.9~29.9	26.6 ±0.4 23.9~28.3	24.2 ±0.8 21.8~25.1
尾长(mm)	23.8 ±0.4 20.5~27.3	23.8 ±0.9 20.3~28.2	25.0 ±0.9 18.2~29.9	23.8 ±1.4 12.7~29.1	20.7 ±1.9 15.0~23.8
体重(g)	0.46 ±0.02 0.33~0.62	0.41 ±0.03 0.33~0.54	0.48 ±0.02 0.36~0.61	0.45 ±0.02 0.37~0.53	0.35 ±0.04 0.25~0.42
头长(mm)	7.6 ±0.1 6.8~8.0	7.6 ±0.1 7.0~8.0	7.6 ±0.1 6.9~8.3	7.4 ±0.1 7.0~7.8	7.2 ±0.2 6.7~7.7
头宽(mm)	6.2 ±0.1 5.7~7.0	6.1 ±0.1 5.5~6.8	6.0 ±0.1 5.1~6.7	6.1 ±0.1 5.0~6.7	5.5 ±0.1 5.4~5.6
幼体干重(mg)	122.6 ±4.1 95.7~154.6	113.6 ±6.1 91.6~146.3	133.9 ±5.2 105.1~163.3	117.8 ±4.5 95.9~139.1	96.2 ±8.9 73.6~115
躯干(mg)	117.4 ±4.1 91.1~149.1	109.4 ±5.7 87.3~140.5	126.1 ±5.2 92.6~159.7	114.5 ±4.5 92.1~136.8	92.8 ±8.7 70.6~112.1
剩余卵黄(mg)	3.3 ±0.5 0.7~8.3	2.8 ±0.5 1.6~7.1	5.3 ±1.4 0.8~19.3	2.0 ±0.2 1.4~3.4	2.3 ±0.6 1.1~3.8
脂肪体(mg)	1.8 ±0.3 0.7~4.8	1.5 ±0.2 0.3~2.3	2.5 ±0.8 0.7~13.0	1.3 ±0.3 0.2~3.0	1.1 ±0.2 0.7~1.7

3 讨论

杭州产多疣壁虎有明显的繁殖周期,野外雌体于 5 月下旬~8 月上旬产卵;较大的雌体产卵较早,产卵频率较高,能产 2~3 窝卵,正常情况下每窝恒定 2 枚卵^[4]。本研究中,首窝卵恒定产 2 枚卵,后续窝偶尔产 1 枚卵。共有 6 个雌体在后续窝中产单枚卵,占有产卵雌体的 6.1%。由于雌体产单枚卵不具有典型性^[4],相关数据未被用于进一步统计分析。

根据杭州多疣壁虎 5 月下旬开始产卵的事实^[4],判定 5 月份所产的卵为首窝卵。该研究中产卵雌体的最小 SVL (60.5mm) 与仅能产单窝卵雌体的最大 SVL (60.8 mm) 相近,而平均 SVL (~66mm) 大于能产多窝卵雌体的平均 SVL (~62mm)^[4],据此判定文中涉及的雌体一般能产多窝卵。较大的雌体产卵较早,6 月份多产第二窝卵。5 月和 6 月的窝卵重和卵重无显著差异,表明多疣壁虎每次繁殖输出(卵重量 × 数量)的季节变化不显著^[4]。窝卵重和卵重与雌体 SVL 呈正相关,这表明,较大的雌体每次繁殖输出较大。由于多疣壁虎每窝产恒定数量的卵,窝卵重与卵重有直接的关系,

较大的雌体主要通过增加卵重来增加每次繁殖输出(图 1)。卵重缺乏显著的季节变化是一个有趣的结果,因为许多年产多窝卵蜥蜴的卵重有显著的季节变化,首窝卵卵重大于后续窝卵重或后续窝卵重大于首窝卵重^[12,15,24]。

文献记录的 24~32 孵化期比本研究中对应温度的孵化期长,各温度孵化期的卵间差异较大^[3,26]。相同温度下孵化期的差异可能与孵化基质、卵在基质中包埋程度和卵滞留时间不同等因素有关。如本研究所用的孵化基质是潮湿蛭石,这种基质使孵化卵受热比沙质基质^[3]更均匀。在爬行动物繁殖模式的卵生-卵胎生连续谱中,壁虎类动物靠近极端卵生一端^[23]。由于爬行动物胚胎早期生长速率较慢,雌体将受精卵滞留在输卵管内对早期胚胎的正常发育影响较小,而卵滞留时间的长短能显著影响产后卵的孵化期,并导致孵化期的卵间差异^[19,21,23]。

爬行动物卵在极端低温和极端高温中不能孵化,但极端高温、极端低温对孵化卵的影响是有区别的。低温主要导致胚胎发育减缓或停滞,持续将卵暴露在孵化临界低温以下的温度会导致胚胎死亡,如多疣壁虎卵在 20 条件下不能孵出^[25]。高温虽

能加速胚胎发育,但过高的温度会导致胚胎畸形率和死亡率升高^[5,10,11,14,28]。高温孵出的爬行动物幼体通常个体较小、剩余卵黄较多^[5,8,14,18,19,28]。在24~32范围内,孵化温度对多疣壁虎孵出幼体的外形特征、躯干、剩余卵黄和脂肪体无显著的影响(表3),这表明,该种胚胎存活的孵化温度范围较大,卵能在变化幅度较大的温度中正常孵化。根据统计结果,28孵出幼体的干重大于24和26。低温孵出幼体干重较轻与孵化期较长、胚胎发育能耗相对较大有一定的关系。该研究中,不同温度孵出幼体干重的差异是微弱的,如分别比较不同温度孵出幼体三组分(躯干、剩余卵黄和脂肪体)并未发现有显著的差异。用ANCOVA去除卵重差异的影响后发现,卵重设置为0.67g时,24,26,28,30和32孵出幼体干重的矫正平均值分别为0.12,0.12,0.13,0.12和0.12g。

总之,24~32范围内的恒温孵化条件对多疣壁虎卵孵化期有显著的影响,对孵出幼体特征无重要的影响。由于本研究并未持续观测孵出幼体的生长和运动表现等重要指标^[5,9],孵化温度对孵出幼体的功能表现和适应性的精细影响待进一步明确。

参考文献

- [1] 计翔.多疣壁虎个体大小和一些储能部位的季节变化[J].杭州师范学院学报,1993,93(6):78-83.
- [2] 计翔,王培潮.温度对多疣壁虎摄食量和同化效率的影响[J].杭州师范学院学报,1990,90(6):90-94.
- [3] 计翔,王培潮.多疣壁虎卵的孵化特征[J].动物学研究,1991,12:28-72.
- [4] 计翔,王培潮,洪卫星.多疣壁虎的繁殖生态研究[J].动物学报,1991,37:185-192.
- [5] 计翔,章潮华.水热环境对中国石龙子孵化卵、孵化成功率及孵出幼体特征的影响[J].动物学报,2001,47:250-259.
- [6] 许雪峰,计翔.多疣壁虎静止代谢的热依赖性研究[J].杭州师范学院学报,1998,98(3):64-69.
- [7] 周开亚,刘月珍,李德俊.壁虎属三新种兼记铅山壁虎(蜥蜴目:壁虎科)[J].动物分类学报,1982,7:438-446.
- [8] Beuchat, C. A. Temperature effects during gestation in a viviparous lizard[J]. *J. Therm. Biol.*, 1988,13:135-142.
- [9] Braa, F. et al. Egg retention in lacertid lizards: relationships with reproductive ecology and the evolution of viviparity[J]. *Herpetologica*, 1991,47:218-226.
- [10] Brana, F. and Ji, X. Influence of incubation temperature on morphology, locomotor performance, and early growth of hatchling wall lizards (*Podarcis muralis*) [J]. *J. Exp. Zool.*, 2000,268:422-433.
- [11] Deeming, D. C. and Ferguson, M. W. L. Physiological effects of incubation temperature on embryonic development in reptiles and birds [A]. In: Deeming, D. C. (eds). *Egg Incubation, Its Effect on Embryonic Development in Birds and Reptiles* [C]. Cambridge: Cambridge University Press, 1991. 147-171.
- [12] Ferguson, G. W. and Snell, H. L. Endogenous control of seasonal change of egg, hatchling, and clutch size of the lizard *Sceloporus undulatus garmani* [J]. *Herpetologica*, 1986,42:185-191.
- [13] Ji, X. Storage and utilization of energy and material in eggs in two lizard species, *Gekko japonicus* and *Takydromus septentrionalis* [J]. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1992,102A:781-784.
- [14] Ji, X. and Brana, F. The influence of thermal and hydric environments on incubating eggs and embryonic use of energy and nutrients in the wall lizard *Podarcis muralis* [J]. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1999,124A:205-213.
- [15] Ji, X. and Braa, F. Among clutch variation in reproductive output and egg size in the wall lizard (*Podarcis muralis*) from a lowland population of northern Spain [J]. *J. Herpetol.*, 2000,34:54-60.
- [16] Ji, X. and Wang, P. C. Annual cycles of lipid contents and caloric values of carcass and some organs of the gecko *Gekko japonicus* [J]. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1990,96A:267-271.
- [17] Liu, C. C. and Hu, S. C. Notes on the life history and breeding habits of *Gekko japonicus* and *Gekko subpalmatus* [J]. *J. West China Bor. Res.*, 1940,12(B):63-70.
- [18] Phillips, J. A. et al. Influence of moisture and temperature on eggs and embryos of green iguanas (*Iguana iguana*) [J]. *Herpetologica*, 1990,46:238-245.
- [19] Phillips, J. A. and Packard, G. C. Influence of temperature and moisture on eggs and embryos of the white-throated Savanna monitor *Varanus albigularis*: implications for conservation [J]. *Biol. Conserv.*, 1994,69:131-136.
- [20] Seigel, R. A. and Fitch, H. S. Ecological patterns of relative clutch mass in snakes [J]. *Oecologia*, 1984,61:293-301.
- [21] Shadrix, C. A. et al. Embryonic growth and calcium mobilization in oviposited eggs of the scincid lizard, *Eumeces fasciatus* [J]. *Copeia*, 1994,1994:493-498.
- [22] Shine, R. Relative clutch mass and body shape in lizards and snakes: its reproductive investment constrained or optimized [J]? *Evolution*, 1992,46:828-833.
- [23] Shine, R. Reptilian reproductive modes: the oviparity-viviparity continuum [J]. *Herpetologica*, 1983,39:1-8.
- [24] Sinervo, B. and Daugherty, P. Interactive effects of offspring size and timing of reproduction on offspring reproduction: experimental, maternal, and quantitative genetics aspects [J]. *Evolution*, 1996,50:1314-1327.
- [25] Tokunaga, S. Morphological variation and sexual dimorphism in *Gekko japonicus* from Fukuoka, northern Kyushu, Japan [J]. *Jap. J. Herpetol.*, 1984,10(3):80-88.
- [26] Tokunaga, S. Temperature-dependent sex determination in *Gekko japonicus* (Gekkonidae, Reptilia) [J]. *Develop. Growth Differ.*, 1985,27(2):117-120.
- [27] Tokunaga, S. Ecological significance of temperature-dependent sex determination in reptiles [J]. *Acta Herpetol. Sin.*, 1986,5(1):59-60.
- [28] Van Damme, R. et al. Incubation temperature differentially affects hatching time, egg survival, and hatchling performance in the lizard *Podarcis muralis* [J]. *Herpetologica*, 48:220-228.
- [29] Vitt, L. J. and Price, H. J. Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards [J]. *Herpetologica*, 1982,58:237-255.
- [30] Wang, P. C. and Ji, X. A comparison of embryonic metabolic rates in two lizards [J]. *Asiat Herpetol. Res.*, 1997,7:147-152.
- [31] Wang, P. C. et al. Oxygen consumption of *Takydromus septentrionalis* eggs and hatchlings [A]. In: Matsui, M. (eds). *Current Herpetology in East Asia* [C]. Kyoto: The Herpetological Association of Japan, 1989. 49-53.
- [32] Zhao, E. M. and Adler, K. *Herpetology in China* [M]. Oxford: Society for the Study of Amphibians and Reptiles, 1993. 181.

(收稿:2001年2月16日,改回:4月16日)