

北草蜥的交配行为

杜卫国 姚智娟

(杭州师范大学生命与环境科学学院 杭州 310036)

摘要: 在围栏条件下,观测北草蜥 (*Takydromus septentriondis*) 的交配过程,分析其行为模式,旨在建立北草蜥交配行为谱,探讨雄性交配成功率与个体特征的关系。北草蜥交配行为的一般模式为:雌雄接近→咬尾→咬腹→交媾。该行为过程的持续时间分别为0.53 min、1.77 min、0.47 min和141.3 min。所观察到的51对成功交配中,70%的配对为雄体>雌体,且雄体平均体长和体重显著大于配对雌体。雄体的交配成功率与其体长成正相关,但与头长、头宽、尾长、体重及体色均无显著相关性。

关键词: 北草蜥;交配行为;行为谱;交配成功率

中图分类号:Q958 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2007)06-07-06

Mating Behavior of the Northern Grass Lizard, *Takydromus septentriondis*

DU Wei-Guo YAO Zhi-Juan

(College of Biological and Environmental Sciences, Hangzhou Normal University, Hangzhou 310036, China)

Abstract: We observed mating behavior of the Northern Grass Lizard (*Takydromus septentriondis*) in an outdoor enclosure with aims to define the ethogram of mating behavior patterns and to determine the relationship between reproductive success and individual phenotypes in males. The general pattern of mating behavior in *T. septentriondis* was approaching → tail-biting → belly-biting → copulation. Duration of each behavior was 0.53 min, 1.77 min, 0.47 min and 141.3 min respectively. Seventy percent of males that successfully mated were with greater mean snout-vent length and body mass than that of females. The mating success of males was positively correlated with their body size, but with their head size (length and width), tail length, body mass or skin color.

Key words: *Takydromus septentriondis*; Mating behavior; Ethogram; Mating success

交配行为是物种繁殖对策的重要组成部分,其行为谱是深入开展繁殖行为进化和生态学研究的基础。在爬行动物中,早期的交配行为研究大多集中于行为谱的定性描述^[1]。晚近,其交配行为的内在机制及进化生态学意义逐渐引起关注^[2-3],但与哺乳类、鸟类、鱼类、两栖类和昆虫等其他类群相比,其研究相对滞后^[4-6]。

蜥蜴体色、个体大小和头部特征存在显著两性差异,是交配行为研究的适宜对象^[3,7]。蜥蜴的交配系统及行为对策存在类群间差异^[3]。在领域性蜥蜴中,雄体交配成功率与其领域内雌体数量呈正相关。其性内选择(intra-sexual

selection) 机制为雄性争斗,较大雄体在争斗中占据优势,获得优质领域^[8]。在非领域性蜥蜴中,雄性并不保卫领域或雌体以保证繁殖成功率,而可能通过增加活动频率及扩大巢区来提高繁殖成功率^[9]。然而,目前尚无非领域性雄性蜥蜴繁殖成功率与其个体大小、形态特征和运动能力等关系的实验证据。开展此类研究,可增进对蜥蜴繁殖行为模式、进化及生态适应机制的认识。

基金项目 杭州市新世纪“131”人才基金资助;

第一作者简介 杜卫国,博士,教授;研究方向:动物生态学;

E-mail: dwghz@126.com。

收稿日期:2007-05-30,修回日期:2007-09-13

本研究以蜥蜴科(Lacertidae)草蜥属(*Takydromus*)的一种非领域性物种——北草蜥(*T. septentrionalis*)为对象,通过直接观察和影像分析方法,定量描述北草蜥的交配行为,检测雄体交配成功率与其形态特征的关系。

1 材料与方 法

实验动物北草蜥于2006年4月中旬捕自浙江衢州烂柯山(118°54' E, 28°52' N)。衢州属亚热带季风气候区,年平均气温16.8℃,最低月平均气温4.8℃,最高月平均气温28.4℃,无霜期256 d,平均年降水量为1 843 mm。

实验动物为26条成年雄体和51条成年雌体,捕回后剪趾标记,测定其体长、体重、尾长、头长和头宽。雄体两侧背部有黑色斑,为检测黑色斑是否与交配成功率有关,对每个雄体的黑色斑进行量化评估,估测左、右前肢后1 cm²皮肤上黑色斑的面积百分比,取其平均值作为黑色斑指数。所有雄体饲养于模拟其野外生境的一个人工围栏中(1.6 m × 1.8 m),围栏内铺细沙,并覆盖草皮,供应充足的水和食物(黄粉虫幼虫)。定期在饮水中添加维生素和矿

物质,确保动物获得较全面的营养。雌体饲养于60 cm × 40 cm × 30 cm的饲养缸内,每缸10条左右。雌体捕获时均已完成第一次交配(腹部具交配斑),因此,交配行为实验待其产完第一窝卵后进行。产卵后的次日07:00时,将雌体放入雄体围栏内,每次放入1条雌体,观察其交配行为。用摄像机(松下NV-GS38)摄录交配的全过程,用数码相机(索尼DSG-F717)拍摄主要行为模式照片。依据摄录的交配过程数据,分析交配行为,定义交配行为谱,测定重要行为的持续时间。

本研究共观察到51对雌雄交配记录。其中,摄录10对交配的全过程,用于分析交配行为。用Mann-Whitney U检验比较雌雄个体的形态特征,用相关分析检测交配持续时间与雌雄个体特征的关系,以及交配成功率与雄体个体大小、头部特征及黑色斑之间的关系。

2 结 果

2.1 北草蜥形态特征的两性差异 本实验所用北草蜥的体长和尾长无显著两性差异,但雄体的体重、头长和头宽显著大于雌体(表1)。

表1 实验用北草蜥形态特征的描述统计值[平均值±标准误(范围)]

Table 1 The measurement [Mean ± SE (Range)] of morphology of the Northern Grass Lizard

	雌体 Female (n=51)	雄体 Male (n=26)	Mann-Whitney U 检验
体长 Snout-vent length (mm)	68.81 ± 0.40 (63.28 ~ 77.66)	69.03 ± 0.56 (63.59 ~ 74.15)	Z = 0.65, P = 0.51
体重 Body mass (g)	5.78 ± 0.13 (4.59 ~ 8.82)	6.78 ± 0.20 (4.56 ~ 8.87)	Z = 4.03, P < 0.001
尾长 Tail length (mm)	164.3 ± 6.5 (51.0 ~ 225.0)	181.1 ± 9.0 (96.0 ~ 238.0)	Z = 1.84, P = 0.07
头长 Head length (mm)	14.35 ± 0.10 (12.74 ~ 16.11)	15.45 ± 0.15 (13.43 ~ 16.42)	Z = 5.02, P < 0.001
头宽 Head width (mm)	8.01 ± 0.05 (7.01 ~ 8.78)	8.99 ± 0.09 (8.09 ~ 9.76)	Z = 6.55, P < 0.001

2.2 北草蜥交配行为模式 北草蜥交配行为的基本模式为:追逐、接近→咬尾→咬腹→交媾→分离。

追逐:雄体急速向雌体运动。

接近:个体间距小于蜥蜴体长,呈现头对头或头对身体的探究与嗅闻、以及身体摩擦(图版 I:A)。

咬尾:雄体咬住雌体尾部,雌体拖着雄体前行;雄体从雌体尾部逐级往上咬,直至腹部(图

版 I:B)。

咬腹:雄体咬住雌体腹部,随后就开始交媾(图版 I:C)。

交媾:雄体身体弯成半圆,用后肢抱住雌体,前肢则置于雌性身体或地上,其尾卷曲于雌体尾下。雄体泄殖腔与雌体相对,其单侧半阴茎伸出,插入雌体泄殖腔。该交配姿势可持续达几小时,期间轻微的外力干扰(如其他个体干扰)不影响其交配(图版 I:D、E)。

分离:雄体松开吻及紧握雌体的附肢,雌体腹部留下雄体的吻印(交配斑),两性个体的泄殖腔和身体都彼此分开,交配结束,雄体缓慢离开雌体(图版 I:F)。

此外,在本实验中出现2个雄体争夺1个雌体的情况。(1)当雄1咬住雌体尾部时,雄2接近雌体,多次咬雌体头部和腹部,并抓、咬雄1。当雄1与雌体进入交媾阶段后,雄2才离开。(2)当雄1和雌体进入交媾阶段后,雄2接近,咬住雌体头部与腹部,雌体扭动身体和尾部,挣脱雄1而逃离。(3)当雄1咬住雌体尾部时,雄2接近,雄1放开雌体,与雄2撕咬争斗5s后,分开逃离。

2.3 行为定量描述 交配过程中,各行为持续的时间不同,其中交媾时间占总交配时间的98.1%;其后依次为咬尾(占1.2%)、追逐(占0.4%)和咬腹(占0.3%)(表2)。

表2 北草蜥的交配行为模式及持续时间

Table 2 The mating patterns and durations of the Northern Grass Lizard

	样本数 Sample size	持续时间 Durations of behavior (min)	
		平均值±标准误 Mean ± SE	范围 Range
追逐 Chasing	3	0.53 ± 0.56	0.13 ~ 1.17
咬尾 Tail-biting	10	1.77 ± 0.69	0.63 ~ 3.05
咬腹 Belly-biting	10	0.47 ± 0.48	0.12 ~ 1.53
交媾 Copulation	51	141.3 ± 8.6	40 ~ 330

在所观察到的51对成功配对中,交媾时间与雄体体长呈正相关($r = 0.30$; $F_{1,49} = 4.11$, $P < 0.05$)(图1),但与雌体体长无关($r = 0.07$; $F_{1,49} = 0.26$, $P = 0.62$)。雌雄配对中,雄体大于雌体的配对占优势($\chi^2 = 7.08$, $df = 1$, $P < 0.01$),约占70%(35/51)。交配雄体平均体长和体重亦显著大于配对雌体(Mann-Whitney U 检验,体长: $Z = -2.35$, $df = 50$, $P < 0.05$; 体重: $Z = -4.96$, $df = 50$, $P < 0.0001$)(图2)。

2.4 雄体交配成功率与个体状态的关系 在本实验中,20个雄体分别获得了1~6次的交配机会,而其他6个雄体无交配成功记录。交配成功雄体的体长和头宽大于未交配成功的雄

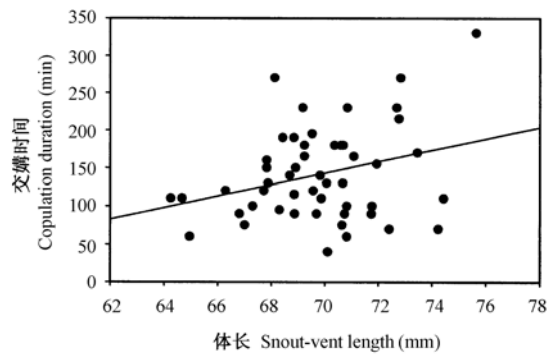


图1 交媾时间与雄体体长的关系

Fig. 1 The relationship between copulation duration and snout-vent length in male *Takydromus septentriondis*

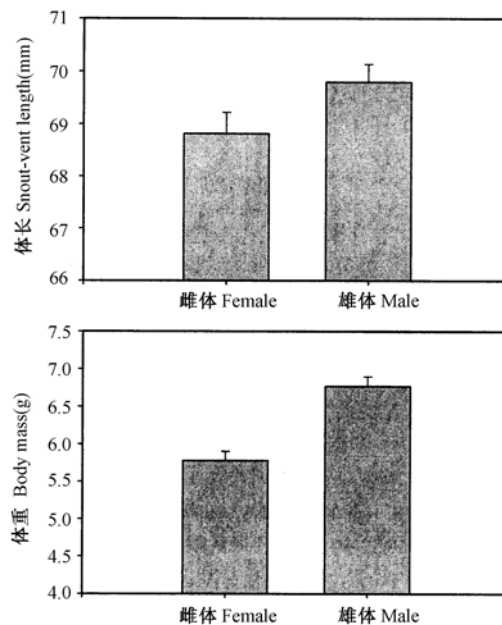


图2 配对雄体和雌体体长和体重的比较 ($n = 51$)

Fig. 2 Comparisons on snout-vent length and body mass between males and females of paired Northern Grass Lizard

体(Mann-Whitney U 检验,体长: $Z = 1.95$, $P = 0.05$; 头宽: $Z = 2.34$, $P = 0.02$),但两者的头长、尾长、体重及体色等特征无显著差异(所有 $P > 0.2$)。雄体的交配成功次数与其体长呈正相关($r = 0.40$; $F_{1,24} = 4.67$, $P < 0.05$)(图3),但与其头长、头宽、尾长、体重及体色均无显著

相关性(所有 $P > 0.05$)。

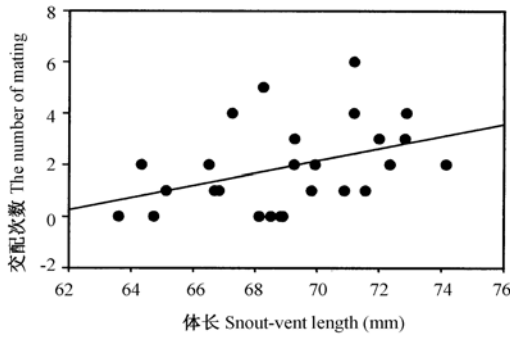


图3 雄体的交配成功次数与体长的关系

Fig. 3 The relationship between mating success and snout-vent length of male Northern Grass Lizard

3 讨论

蜥蜴交配行为的种间比较显示,其行为过程基本相似:求偶→雄性把持雌性→交媾,但具体模式存在差异。此类差异主要表现在:(1)求偶方式的差异。美洲鬣蜥科与鬣蜥科的动物具有较为复杂的求偶炫耀行为,头部高频摆动是

常见的雄性求偶行为,有些物种雄性的胸腹部体色鲜艳,并不时地支撑起身体来展示该色斑,以吸引雌体。而蜥蜴科与石龙子科等动物的求偶行为,主要表现为跟随和嗅闻雌体。(2)雄体握持雌体方式与部位不同。蜥蜴科和美洲蜥蜴科雄性通过咬住腹部来握持雌体,美洲鬣蜥科、鬣蜥科、石龙子科及壁虎科雄体通过咬住颈部来握持雌体,而避役科雄体则骑跨于雌体之上,用四肢握住雌体。(3)交媾姿势不同。蜥蜴科和美洲蜥蜴科雄性弯成弓形使泄殖腔与雌体相对,其他类群的雄性则略侧扭使泄殖腔与雌体相对。从系统演化关系来看,近缘类群间的交配行为模式相似。如蜥蜴科与美洲蜥蜴科的亲缘关系近^[10],其交配行为过程以及雄体握持雌体的方式与部位非常接近。美洲鬣蜥科、鬣蜥科同属一个分支^[10],其求偶、握持雌体等交配行为相似。就特定科而言,蜥蜴交配行为的种间相似性则更高,如北草蜥与捷蜥蜴(*Lacerta agilis*)的交配行为过程和交配姿势等非常一致(表3)。

表3 蜥蜴交配行为的种间比较

Table 3 A comparison of mating behavior among different species of lizards

物种 Species	分类地位 Family	交配行为模式 The pattern of mating behavior	参考文献 References
尖嘴避役 <i>Chamaeleo jacksonii</i>	避役科 Chamaeleonidae	雄性求偶(咽喉部变鲜黄色)→雄体骑跨雌体身上→用四肢紧握雌体→雄体尾卷起雌体尾使泄殖腔相对→交媾	[16]
绿安乐蜥 <i>Andis carolinensis</i>	美洲鬣蜥科 Iguariidae	雄性求偶(头部高频摆动)→雄体握住(咬住)雌体颈部→雄体骑跨于雌体背上→后肢紧握雌体尾基部→雄体尾卷起雌体尾使泄殖腔相对→交媾	[17]
鬣蜥 <i>Agama agama</i>	鬣蜥科 Agamidae	雄性求偶(头部高频上下摆动)→雄体咬住雌体颈部→雄体的右前肢放在雌体的背上→雄体尾卷起雌体尾使泄殖腔相对→交媾	[1]
横纹鞘爪虎 <i>Coleonyx variegatus</i>	壁虎科 Gekkonidae	雄性求偶(摇尾、嗅闻等)→雄体咬雌体后腿、腹部→咬住雌体颈背→雄体拧过躯干使泄殖腔与雌体相对→交媾	[18]
佛罗里达红尾石龙子 <i>Eumeces egregius</i>	石龙子科 Scincidae	雄性求偶(跟随、嗅闻等)→雄体咬住雌体拖行→雄体用后肢击打雌体的背部、骨盆→雄体的身体弯向雌体使泄殖腔与雌体相对→交媾	[19]
条纹彩虹石龙子 <i>Carlia jarndalei</i>			[7]
六线健肢蜥 <i>Cnemidophorus sexlineatus</i>	美洲蜥蜴科 Teiidae	雄性求偶(摩擦泄殖腔等)→雄体咬住雌体尾→咬雌体前肢、躯干等→咬雌体腹部→雄体弯成弓形横过雌体背部使泄殖腔与雌体相对→交媾	[20]
捷蜥蜴 <i>Lacerta agilis</i>	蜥蜴科 Lacertidae	雄性求偶(嗅闻等)→雄体咬住雌体尾→咬雌体躯干→咬雌体腹部→雄体弯成弓形使泄殖腔与雌体相对→交媾	[1]
北草蜥 <i>Takydromus septentrionalis</i>			本研究 This study

配偶选择优秀基因模型(good-gene model)假说认为,雌体依赖于大小、统治地位和婚饰等外在表型,选择具有优秀表型特征和遗传质量的雄体作为配偶^[3,11]。与该假说的预测一致,一些非领域性蜥蜴雌体在自然条件下选择个体较大的雄体为配偶,如宽头石龙子(*Eumeces laticeps*)^[12]和鞭尾蜥(*Ameiva plei*)^[13]。本研究则发现,在围栏条件下,较大的北草蜥雄体具有相对较高的交配成功率。但是,该结论是否能延伸应用于自然种群中,以及较大雄体具有较高交配成功率是否为雌体选择的结果,尚待进一步的野外研究。在自然条件下,较大雄体具有较大家域和活动能力^[14],因而可能有更多与雌体相遇的机会^[9],或者在交配过程中,具有较大的力量握持雌体而具有较高的交配成功率。当然,较小雄体亦可通过提高搜寻效率来增加与雌体相遇的机会,进而提高交配成功率,此种策略尤其在雌体对雄体无偏好的情况下更为有效^[15]。因此,需要更多的野外观察和调控实验证据才能揭示北草蜥配偶选择模式及其生态学机制。

致谢 沈镇聪参与部分实验,王磊帮助处理图版,评阅专家对论文初稿提出宝贵意见,在此一并致谢。

参 考 文 献

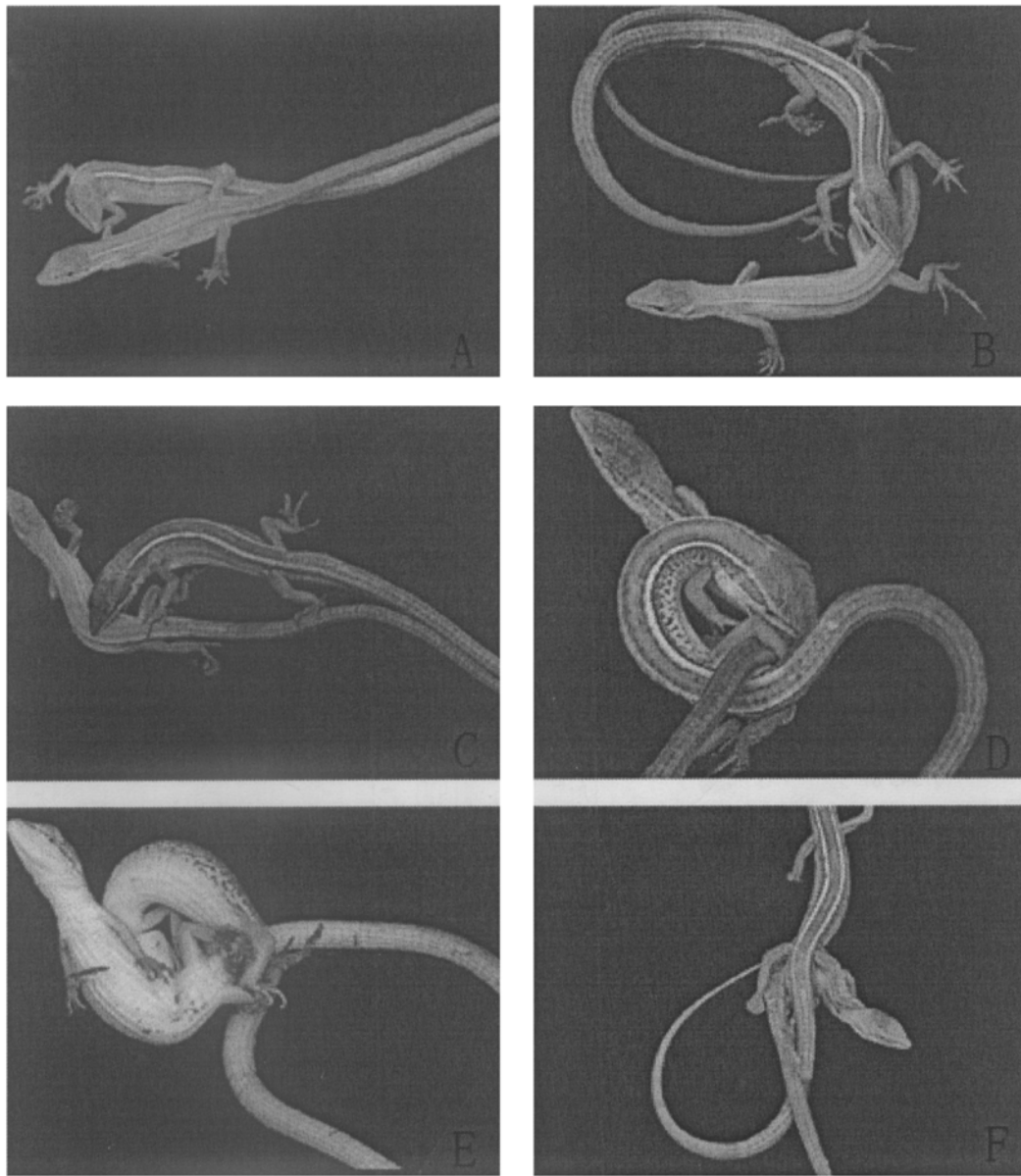
- [1] Carpenter C C, Ferguson G W. Variation and evolution of stereotyped behavior in reptiles. In: Gans C, Tinkle D W eds. Biology of the Reptilia, Vol 7, Ecology and Behaviour B. New York: Academic Press, 1977, 335 ~ 457.
- [2] Fox S F, McCoy J K, Baird T A. Lizard Social Behavior. Maryland: The Johns Hopkins University Press, 2003, 149 ~ 189.
- [3] Tokarz R R. Mate choice in lizards: a review. *Herpetological Monographs*, 1995, **9**: 17 ~ 40.
- [4] Parker G A. Mate quality and mating decisions. In: Bateson P ed. Mate Choice. Cambridge: Cambridge University Press, 1983, 141 ~ 166.
- [5] Clutton-brock T H. Mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 1989, **236**: 339 ~ 372.
- [6] Jennions M D, Petrie M J. Variation in mate choice and mating preferences: a review of causes and consequences. *Biological Reviews*, 1997, **72**: 283 ~ 327.
- [7] Langkilde T, Schwarzkopf L. Observations of mating behavior and reproduction in the Scincid *Crotaphytus wislizeni*. *Herpetological Review* 2003, **34**: 325 ~ 327.
- [8] Hews D K. Examining hypothesis generated by field measures of sexual selection on male lizards, *Uta palmeri*. *Evolution*, 1990, **44**: 1956 ~ 1966.
- [9] Murphy C G. Interaction-independent sexual selection and the mechanisms of sexual selection. *Evolution*, 1998, **52**: 8 ~ 18.
- [10] Zug G R, Vitt L J, Caldwell J P. Herpetology: an Introductory Biology of Amphibians and Reptiles. San Diego: Academic Press, 2001, 465 ~ 469.
- [11] Pominkowski A. The evolution of female mate preference for male genetic quality. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, 1988, **5**: 136 ~ 184.
- [12] Cooper W E, Vitt L J. Female mate choice of large male broad-headed skinks. *Animal Behaviour*, 1993, **45**: 683 ~ 693.
- [13] Censky E J. Female mate choice in the non-territorial lizard *Ameiva plei* (Teiidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1997, **40**: 221 ~ 225.
- [14] 计翔, 唐亚文, 洪卫星. 繁殖期北草蜥活动型和巢区的进一步观察. *动物学报*, 1994, **40**: 207 ~ 210.
- [15] Olsson M. No female mate choice in Milne's dragon lizards, *Ctenophorus fordii*. *Evolutionary Ecology*, 2001, **15**: 129 ~ 141.
- [16] Van Mater J Jr. The natural history of two generations of *Chamaeleo jacksonii* in captivity. *Herpetology*, 1971, **5**: 1 ~ 23.
- [17] Greenberg B, Noble G K. Social behavior of the American chameleon (*Anolis carolinensis* Voigt). *Physiological Zoology*, 1944, **17**: 392 ~ 439.
- [18] Greenberg B. Social behavior of the western banded gecko, *Coleonyx variegatus*. *Physiological Zoology*, 1943, **16**: 110 ~ 122.
- [19] Munt R H. The natural history of the red-tailed skink *Eumeces egregius* Baird. *American Midland Naturalist*, 1963, **70**: 356 ~ 385.
- [20] Carpenter C C. Patterns of behavior in two Oklahoma lizards. *American Midland Naturalist*, 1962, **67**: 132 ~ 151.

杜卫国等:北草蜥的交配行为

图版 I

DU Wei-Guo *et al.*: Mating Behavior of the Northern Grass Lizard, *Takydromus septentrionalis*

Plate I



A. 接近; B. 咬尾; C. 咬腹; D. 交媾(背面观); E. 交媾(腹面观); F. 分离。

A. Approaching; B. Tail-biting; C. Belly-biting; D. Copulation(dorsal view); E. Copulation(ventral view); F. Detaching.