

北草蜥种群间生活史变异的成因分析：热环境、食物可利用性和体温的岛屿间差异*

寿鹿 杜卫国** 陆玮

杭州师范学院生命科学学院, 杭州 310036

摘要 比较浙江温州北麂岛与洞头岛的热环境、食物可利用性以及动物体温, 以辨析北草蜥岛屿种群间生活史特征差异中环境因子的作用。通过测定岛屿上北草蜥栖息地植被和环境温度, 比较岛屿热环境的差异。野外测定活动蜥蜴的体温、环境温度和活动规律, 实验室温梯板中测定动物喜好体温。用陷阱法测定无脊椎动物多样性和丰度, 以比较岛屿蜥蜴种群的食物可利用性。岛屿植被存在差异导致热环境的差异。洞头岛植被高于北麂岛, 地表层光线透入率则低于北麂岛。因而, 洞头岛郁闭地表的平均温度和最高温度显著低于北麂岛, 但两岛裸露地面的温度无显著差异。热环境的岛屿间差异进而影响北草蜥的野外体温。在春季, 洞头岛的野外有效温度和基底温度显著大于北麂岛, 而两岛北草蜥的体温无显著差异; 在夏季, 洞头岛的北草蜥体温、有效温度和基质温度均显著高于北麂岛; 到秋季, 北麂岛蜥蜴体温和环境温度高于洞头岛。地面无脊椎动物多样性和丰度的岛屿间差异表明北麂岛食物可利用性大于洞头岛。岛屿间北草蜥日活动规律和喜好体温无显著差异。本研究表明: (1) 温度和食物可利用性存在岛屿间差异, 岛屿种群间生活史特征差异可能与之有关; (2) 两岛屿北草蜥主要采取行为调节对策来适应自然界的熱环境变化, 尚未发现热生理学特征的进化性漂移 [动物学报 51(5): 797-805, 2005]。

关键词 北草蜥 热环境 体温 食物可利用性 生活史

The causal analysis of inter-population variation in life histories of the northern grass lizard *Takydromus septentrionalis*: between-island differences in thermal environment, food availability and body temperature*

SHOU Lu, DU Wei-Guo**, LU Yi-Wei

Department of Environmental Sciences, School of Life Sciences, Hangzhou Normal College, Hangzhou 310036, Zhejiang, China

Abstract In order to identify the environmental causes of inter-population variation in life histories of a Chinese lacertid lizard *Takydromus septentrionalis*, we determined the thermal environment, lizard body temperature and food availability on the Beiji and Dongtou islands in Zhejiang Province, of eastern China. We compared the thermal environments of the two islands by evaluating the vegetation in May, 2004 and recording the environmental temperatures in the habitat of the lizard from April to September, 2004. We also measured the field active body temperatures of the lizards and associated operative temperatures and substrate temperatures with a quick-reading thermometer in spring, summer and autumn respectively. Meanwhile, the activity patterns of lizards from the two islands were analyzed using the data from the investigation of field body temperature. We calculated the number of lizards captured per hour as the index of activity. In April, 2004, we captured 30 adult lizards from each island, and determined the preferred body temperatures of the lizards in a thermal gradient. The diversity and abundance of ground-dwelling invertebrates were used as the indicators of food availability and were determined using traps in the two islands in May, 2004. The investigation of habitats indicated that the lizard's habitats differed remarkably in vegetation and thus in thermal features between the two islands. The average vegetation height was significantly higher in the Dongtou island than in the Beiji island, whereas the incident light on ground was significantly less in the Dongtou island than in the Beiji island. As a result, environmental temperatures in full shade

2005-03-19 收稿, 2005-05-31 接受

* 浙江省重点扶持学科经费资助 (This research was funded by a grant from the local government of Zhejiang Province for the Specially Supported Discipline of Zoology)

** 通讯作者 (Corresponding author). E-mail: duweiguo@mail.hz.zj.cn

© 2005 动物学报 Acta Zoologica Sinica

were substantially higher in the Beiji island than in the Dongtuo island, although the temperatures did not differ in open ground between the two islands. The northern grass lizards distributed in the two thermally different islands also varied in field active body temperatures. In spring, field active body temperatures were not different in spite of the existed significant differences in operative temperatures and substrate temperatures between the lizard populations from two islands. In summer, field active body temperatures along with operative temperatures and substrate temperatures were all higher in the Dongtuo island than in the Beiji island. In autumn, however, the field active body temperature and the associated operative temperature and substrate temperature were higher in the Beiji island than in the Dongtuo island. The diversity and abundance of ground-dwelling invertebrates and therefore the food availability in Beiji island were greater than those in the Dongtuo island. By contrast, activity pattern and preferred body temperature did not differ between the lizards from the two islands. Therefore, this study indicates that: (1) between-island differences are evident in temperature and food availability, which may partly account for the between-population differences in life histories of this species; (2) *T. septentrionalis* in these islands adopt behavioral thermoregulation rather than evolutionary shift in physiology to accumulate the seasonal and daily variations in thermal environments [*Acta Zoologica Sinica* 51 (5): 797–805, 2005].

Key words *Takydromus septentrionalis*, Thermal environment, Body temperature, Food availability, Life history

生活史研究是进化生态学的一个核心 (Fox et al., 2001)。早期生活史研究关注生活史特征的描述和种间比较 (Tinkle et al., 1970; Dunham et al., 1988), 近来, 生活史种群间变异及其成因成为该领域的一个研究重点 (Niewiarowski, 1994, 2001; Roff, 2002)。生活史特征种群间差异可来自遗传、环境或两者共同作用的结果。在外温动物中, 生活史特征变异可在很大程度上由气候、食物条件等环境因子导致 (Niewiarowski, 1994; Madsen and Shine, 2000)。因此, 环境因子是生活史特征变异成因分析中必须考虑的重要因素。

温度是导致生活史表型变异的一个重要环境因子 (Adolph and Porter, 1993)。实验证明, 温度能显著影响动物的生长而导致种群间个体性成熟大小等生活史特征的差异 (Sinervo and Adolph, 1989; Sinervo, 1990)。地理种群间的比较亦显示, 热环境的地理变异可决定外温动物的热调节行为、活动时间, 更可改变其能量收支、社会地位和捕食风险等 (Dunham et al., 1989; Adolph and Porter, 1993), 最终影响其生活史对策 (Grant and Dunham, 1990; Bashey and Dunham, 1997)。

野生动物的食物可利用性存在时间和空间上的变异, 因而成为影响动物生活史的另一个重要环境因子 (Shine and Madsen, 1997; Madsen and Shine, 2000; Bonnet et al., 2001)。例如, 当食物条件改变时, 雌体可改变繁殖频率、窝卵 (仔) 数、后代大小等生活史特征 (Ford and Seigel, 1989; James and Whitford, 1994; 杜卫国*)。这些实验通过人为控制食物水平来测定食物可利用性对动物生活史

的影响, 并依此辨析生活史变异的近因和远因。尽管如此, 对自然条件下食物变化对动物生活史的影响依然缺乏深入了解。

岛屿是研究生活史种群间变异和生物进化的天然实验室。岛屿生物间存在很大变异 (Case and Schwaner, 1993), 不同岛屿上同种生物的生活史特征亦有显著差异 (Case, 1982; Hasegawa, 1994; 杜卫国*)。不同气候区域的热环境差异显著, 由此导致这些地理种群间的生活史差异。然而, 群岛或相邻岛屿尽管相互隔离, 但仍分享相似的气候条件。那么, 此类岛屿上动物生活史差异是否与其微环境密切相关呢? 回答该问题, 首先必须明确: (1) 这些岛屿上的微环境是否存在差异? (2) 微环境的差异如何影响动物的体温, 进而影响动物的生活史特征?

作为外温动物的爬行类, 其体温很大程度上依赖于热环境 (Porter and Tracy, 1983), 因而为上述研究的适宜对象。浙江温州洞头和北麂两个岛屿仅相距 24.1 km, 气候条件相似, 但岛上蜥蜴科 (Lacertidae) 动物北草蜥 (*Takydromus septentrionalis*) 的生活史特征却差异显著 (杜卫国*)。因而, 该模型系统适用于探讨相同气候条件下种群间生活史特征差异与微环境生态因子的关系。本研究分析两个岛屿的植被覆盖度、温度和日照时间等生态因子, 比较岛屿北草蜥的热环境; 测定北草蜥野外体温及其与环境温度的关系, 以及实验室条件下的动物喜好体温; 比较两个岛屿北草蜥的食物可利用性。旨在揭示北草蜥岛屿种群间生活史特征差异与环境因子 (热环境和食物可利用性) 的关联度。

* 杜卫国, 2003. 有鳞类爬行动物进化生态学研究: 北草蜥热生物学模式及生活史进化对策. 浙江大学博士论文. 浙江杭州 [Du WG, 2003. Patterns of thermal biology and evolutionary strategies of life history in the northern grass lizard *Takydromus septentrionalis*. Unpubl. PhD Thesis, Zhejiang University, Hangzhou, China (In Chinese)]

1 材料与方 法

1.1 研究样地与实验动物

研究工作在浙江省温州北麂 (121°37'E, 27°37'N)、洞头 (127°07'E, 27°50'N) 两个岛屿上进行。洞头岛离大陆 53 km, 北麂岛离大陆 69 km。洞头岛覆盖马尾松 (*Pinus massoniana*) 和白茅草 (*Imperata cylindrica*) 等, 而北麂岛植被单一, 主要为白茅草丛。

北草蜥为中国特有种, 广泛分布于我国的华北、华东、华南、西南以及台湾地区 (Zhao et al., 1993)。北草蜥生理调温能力较弱 (王培潮、徐宏发, 1987)。Ji et al. (1996) 测定了舟山北草蜥的野外体温以及选择体温、致死温度上下限等热生理学特征。舟山北草蜥 5 月的野外体温为 28.3 °C, 7 月的野外体温为 32.4 °C。实验室内测得的选择体温为 30.0 °C。

1.2 研究方法

1.2.1 栖息地生态因子测定 2004 年 4 月至 10 月, 在上述两个岛屿上开展栖息地生态因子测定与分析。所测定的栖息地生态因子包括 (1) 栖息地生境因子: 每个岛屿随机取样 20 个生境点。用抛木棍来随机确定前进的方向。确定方向后, 再向前走 50 步处即为样点。用相同的方式确定下一个样点的位置, 每个样点相隔 50 m 以上, 直至取样完成。以样点为中心, 记录半径为 1 m 的圆周内的植被类型、植被层平均高度、植被覆盖度和地表层光线透入率。其中植被层平均高度为样点内植物高度的平均值, 植被覆盖度为样点内植被的投影面积占样点面积的百分比, 光线透入率为样点地表层光斑面积占样点面积的百分比; (2) 栖息地温度: 用 Tinytalk 温度记录仪测定栖息地裸露地表和郁蔽地表 (草丛深处) 的环境温度, 精确到 0.1 °C。

1.2.2 食物可利用性测定 北麂岛及附近地区北草蜥春季食谱主要为地面活动的节肢动物和软体动物 (张永普、计翔, 2000)。因此, 调查岛屿地面无脊椎动物以估测北草蜥食物可利用性的岛屿间差异。5 月, 在上述 20 个样点中调查地面无脊椎动物, 以比较两岛的食物可利用性。用陷阱法捕获无脊椎动物 (Brennan et al., 1999)。陷阱大小为 10 cm × 10 cm × 20 cm, 收集 24 h 内掉入陷阱的地面活动无脊椎动物, 带回实验室鉴定类别, 记录种数和每种的个体数, 并测量动物长度作为个体大小指标。猎物的种类和数量可反映蜥蜴食物的多样性程

度, 因此, 采用香农 - 威纳指数 (Shannon-Weiner index) 表示食物多样性 (H'), 其计算公式为 $H' = -\sum P_i \ln P_i$ (其中 $P_i = n_i/N$; $n_i =$ 第 i 物种的个体数, $N =$ 群落总个体数)。食物丰度用每个陷阱捕获的动物数量表示。

1.2.3 基底温度、有效温度 (Operative temperature T_e) 和活动体温 2004 年春 (4、5 月)、夏 (6、8 月) 和秋季 (10 月), 在两个岛屿上徒手捕捉北草蜥, 立即用 UT325 型电子数字温度计 (深圳市优利德电子有限公司) 测定其泄殖腔温度, 随即用同一温度计测定蜥蜴捕捉点的基底温度和有效温度。本研究测定中空铜管模型内温度, 作为有效温度。铜管模型由长 80 mm, 外径 15 mm、壁厚 2 mm 的铜管表面涂绿制成 (模拟蜥蜴的颜色), 一端封口。铜管模型放置于蜥蜴捕捉点, 2 min 后用电子点温计测定铜管内壁的温度 (Shine et al., 2003)。

1.2.4 活动规律 在上述各季节的野外工作中, 研究人员为相同 2 人, 工作时间和样地亦固定。因此, 对北草蜥的每次捕捉强度可视为相等。以每小时捕到的蜥蜴数量 (即捕获率) 作为动物活动频率指标, 估测野外北草蜥不同季节的活动规律 (Shanbhag et al., 2003)。

1.2.5 喜好体温 (Preferred body temperature) 为了测定在无物理条件 (如热环境) 和生物因素 (如捕食) 的干扰下, 北草蜥所试图达到的体温, 即喜好体温, 4 月份从两个岛屿分别采集 30 条成年北草蜥 (15 雌 15 雄); 在实验室内设置 1 000 mm × 400 mm × 300 mm 的玻璃缸, 用草皮、沙土、石块、木板、石棉瓦等复杂化缸内生境; 缸内一端悬有 1 000 W 的碘钨灯, 使缸内形成 18 - 60 °C 的温梯度, 动物可在其中自由地调节体温。实验期间, 07: 00 时开启碘钨灯, 放入 15 个实验动物适应 8 h, 在 15: 00 时, 用电子数字温度计测定动物泄殖腔温度, 隔天重复实验一次, 两次测定的泄殖腔温度的平均值作为实验个体的喜好体温 (Du et al., 2000)。

1.2.6 数据分析与处理 用 Mann-Whitney U 检验比较栖息地生境因子及食物可利用性的岛屿间差异。 t 检验比较动物喜好体温的岛屿种群间差异。重复测量方差分析用于检测岛屿栖息地环境温度的差异。用双因子方差分析和单因子方差分析分别统计不同季节中北草蜥体温、有效温度和基底温度的岛屿间差异。为避免体温的年龄间差异对结果的潜

在影响, 本研究统计中仅包含成年个体的相关数据。文中描述性统计值用平均值 \pm 标准误表示, 显著性水平设置为 $\alpha = 0.05$ 。

2 结果

2.1 岛屿微生境的比较

生境因子调查显示, 洞头岛的植被中低矮草丛

与树丛各占 50% 左右, 而北麂岛以低矮草丛为主, 占 80%。因而, 洞头岛的植被高度大于北麂样地 (Mann-Whitney U 检验, $P = 0.013$), 而透光率低于北麂岛 (Mann-Whitney U 检验, $P = 0.008$)。两岛草被的覆盖度差异不显著 (Mann-Whitney U 检验, $P = 0.11$) (表 1)。

表 1 北麂岛与洞头岛生境因子比较

Table 1 Comparison of micro-habitats used by *T. septentrionalis* on Beiji and Dongtou Islands

		北麂岛 Beiji island	洞头岛 Dongtou island
植被类型 Type of vegetation	草丛 Grass (%) 灌木丛 Scrub (%) 树林 Forest (%)	80 10 10	55 20 25
植被层平均高度 ($n = 20$) Average height of vegetation (m)		0.67 ± 0.17	1.21 ± 0.25
草被覆盖度 ($n = 20$) Grass coverage (%)		67.0 ± 3.33	49.5 ± 7.55
光线透入率 ($n = 20$) Percent of incident light (%)		62.2 ± 6.1	38.3 ± 5.6

Tinytalk 温度数据记录仪测定北草蜥栖息地 4-9 月的自然温度。重复测量方差分析显示, 北麂岛和洞头岛裸露地面的温度无显著差异 ($F_{3,8} = 0.43$, $P = 0.74$), 而两岛郁闭地表的温度差异显著 ($F_{3,8} = 12.37$, $P = 0.002$), 北麂岛郁闭地表的平均温度和最高温度显著高于洞头岛 (图 1)。

2.2 食物可利用性

北麂岛地面无脊椎动物多样性 (香农-威纳指数) 大于洞头岛 (表 2), 北麂岛地面无脊椎动物丰度也显著大于洞头岛 (Mann-Whitney U 检验, $P = 0.005$), 但北麂岛地面无脊椎动物大小与洞头岛无显著差异 (Mann-Whitney U 检验, $P = 0.74$)。

2.3 体温和环境温度的岛屿间差异

双因子方差分析显示, 北草蜥野外活动体温存在显著的季节变异, 而两岛屿间蜥蜴体温则为边缘性显著差异 (Marginally significant) (表 3)。体温季节变化的趋势为夏季 (6、8 月) > 春季 (4、5 月) > 秋季 (10 月) (图 2a)。有效温度和基底温度均存在显著的季节变异, 但岛屿间差异不显著。有效温度和基底温度的季节变化趋势与体温相似 (图 2b, c)。由于岛屿和季节对上述三种温度的影

响过程中均存在极显著的交互作用 (表 3), 上述分析所显示的体温和环境温度岛屿间差异受季节变异的干扰。因此, 进行分季节方差分析来揭示岛屿间的差异。结果表明, 在春季, 洞头岛的有效温度和基底温度显著大于北麂岛, 而两岛北草蜥的活动体温无显著差异; 在夏季, 洞头岛的北草蜥活动体温、有效温度和基质温度均显著高于北麂岛; 而到秋季, 蜥蜴活动体温和环境温度则与夏季相反, 为北麂岛高于洞头岛 (表 3, 图 2a, b, c)。

表 2 北麂岛和洞头岛地面无脊椎动物的多样性、丰度及大小

Table 2 Diversity, abundance and size of ground-dwelling invertebrates on Beiji and Dongtou Islands

	香农-威纳指数 Shannon-Weiner index	丰度 (猎物数/陷阱) Abundance (Number of prey/ trap)	猎物大小 Prey size (mm)
北麂岛 Beiji Island	1.391	8.3 ± 2.4	7.4 ± 0.5
洞头岛 Dongtou Island	0.970	2.6 ± 0.8	7.4 ± 0.7

2.4 活动规律

两个岛屿北草蜥日活动规律无明显差异 (图

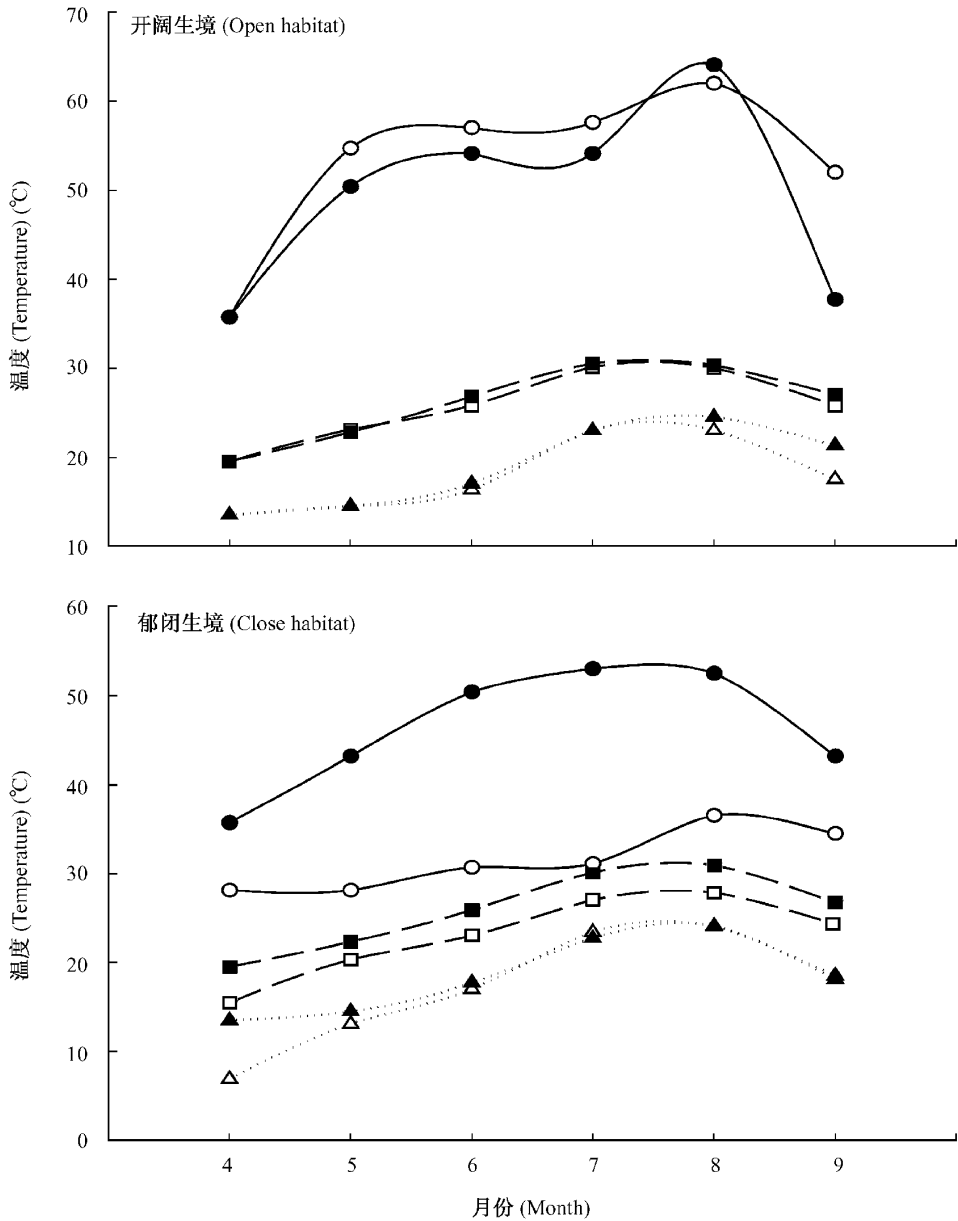


图 1 洞头岛与北麂岛环境温度的季节变化

●：北麂岛最高温度。■：北麂岛平均温度。▲：北麂岛最低温度。○：洞头岛最高温度。□：洞头岛平均温度。△：洞头岛最低温度。

Fig.1 Seasonal variation in environmental temperatures in the Dongtou and Beiji islands

●: Maximum temperatures in the Beiji island. ■: Mean temperatures in the Beiji island. ▲: Minimum temperatures in the Beiji island. ○: Maximum temperatures in the Dongtou island. □: Mean temperatures in the Dongtou island. △: Minimum temperatures in the Dongtou island.

3)。但环境温度的季节变化显著影响北草蜥的活动规律。春季的活动时间从 08:00 至 16:00，活动高峰出现在 10:00 和 14:00，而夏季活动起止周期长，为 06:00 至 18:00，但中午最热的时间段 (10:00–14:00) 内，环境温度可超过 50℃ (图 1)，此时，蜥蜴极少在表面活动。因此，在夏季有早晚两个活动高峰。秋季下午未见活动的北草蜥

(图 3)。

2.5 喜好体温

实验室条件下测定的北草蜥喜好体温不存在岛屿间差异 ($t = 0.54$, $df = 58$, $P = 0.59$)，表明在无物理条件 (如热环境) 和生物因素 (如捕食) 的干扰下，洞头岛和北麂岛北草蜥试图达到的体温相似 (表 4)。

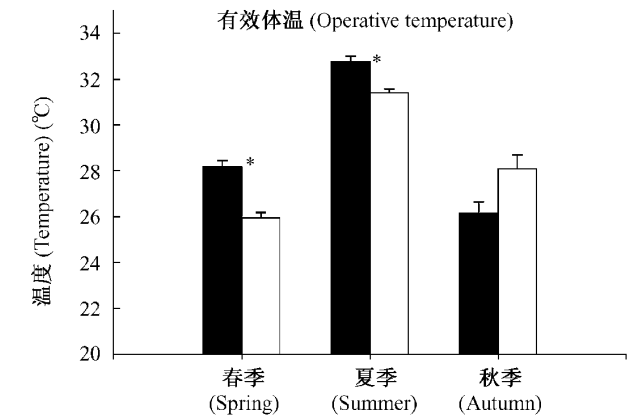
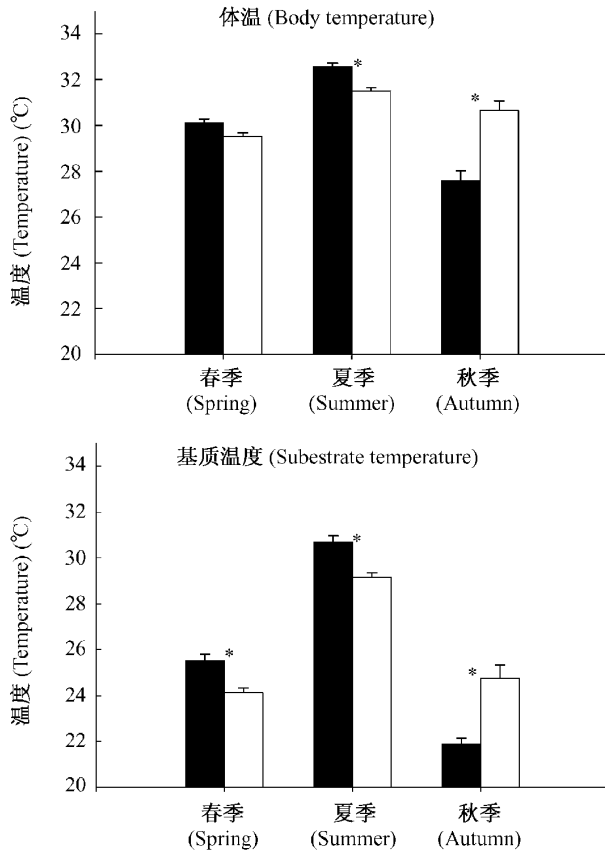


图2 洞头岛和北麂岛北草蜥野外活动体温、有效温度和基底温度的季节变异。

图中柱上*代表岛屿间存在显著差异。■：洞头岛。□：北麂岛。

Fig.2 Seasonal variation in field active body temperature, operative temperature and substrate temperature for the northern grass lizard *T. septentrionalis* from the Dongtou and Beiji islands

Asker above the bars represent significant difference in the temperatures between the two islands. ■: The Dongtou island. □: The Beiji island

表3 北草蜥野外活动体温、有效温度和基底温度季节和岛屿间变异的方差分析结果

Table 3 Results of ANOVA on seasonal variation and between-island difference active body temperature, operative temperature and substrate temperature

	活动体温 Active body temperature	有效温度 Operative temperature	基底温度 Substrate temperature
季节变异 Seasonal variation	$F_{2,429} = 101.4,$ $P < 0.00001$	$F_{2,429} = 210.3,$ $P < 0.00001$	$F_{2,429} = 246.1,$ $P < 0.00001$
岛屿间差异 Between-island difference	$F_{1,429} = 3.74,$ $P = 0.054$	$F_{1,429} = 2.53,$ $P = 0.11$	$F_{1,429} = 0.12,$ $P = 0.73$
交互作用 Interaction	$F_{2,429} = 20.85,$ $P < 0.00001$	$F_{2,429} = 11.1,$ $P < 0.0001$	$F_{2,429} = 13.1,$ $P < 0.00001$

表4 北麂岛和洞头岛北草蜥的喜好体温

Table 4 Preferred body temperatures of *T. septentrionalis* from the Beiji and Dongtou islands

	平均值 Mean	标准误 Standard error	样本数 Sample size	范围 Range
北麂岛 Beiji island	31.0	0.3	30	27.1 - 33.3
洞头岛 Dongtou is- land	31.2	0.3	30	27.8 - 33.9

3 讨论

本研究从环境因子着手,分析北草蜥生活史岛屿种群间差异的成因。尽管北麂岛和洞头岛处于相似气候条件下,但两岛北草蜥的微生境条件差异显著,环境温度亦明显不同(表1,图1)。岛屿热环境的差异进而导致北草蜥野外活动体温的差异。虽然北草蜥具备一定的行为体温调节能力,但岛屿间蜥蜴的野外活动体温依然存在显著差异(表3,图2)。在春季,两个岛屿蜥蜴的活动体温接近,维持在30°C附近,在夏季,两个岛屿蜥蜴的活动体温均较高,大于31°C,而到秋季,北麂岛蜥蜴的体

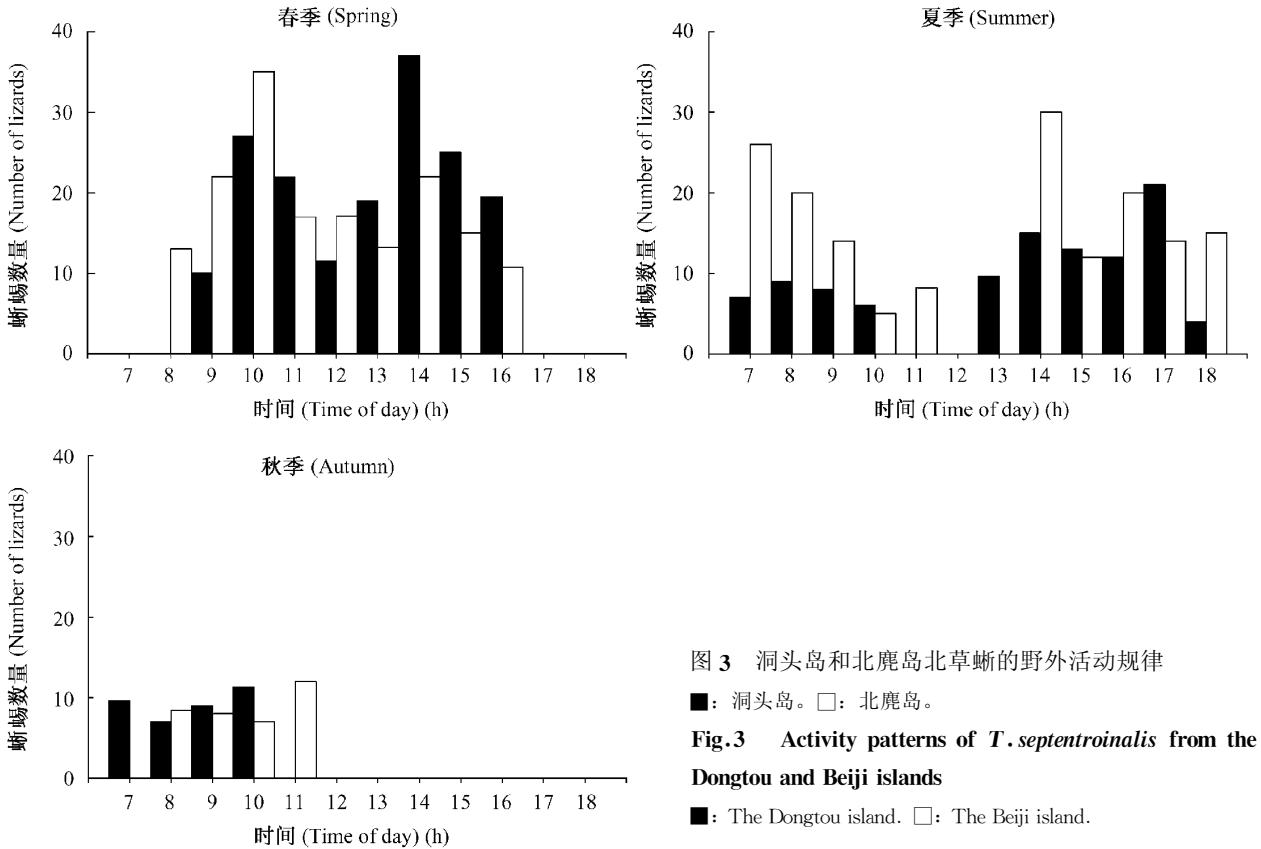


图 3 洞头岛和北鹿岛北草蜥的野外活动规律

■：洞头岛。□：北鹿岛。

Fig.3 Activity patterns of *T. septentrionalis* from the Dongtou and Beiji islands

■: The Dongtou island. □: The Beiji island.

温可维持在 30°C 附近，而洞头岛蜥蜴的体温仅维持在 28°C 以下（图 2）。鉴于两个北草蜥种群的喜好体温相似（ 31°C ，表 4），北鹿岛蜥蜴野外活动体温在秋季亦能维持在喜好体温附近，而洞头岛蜥蜴则不能。北鹿岛和洞头岛全年日照时数接近，且不同季节中两岛北草蜥的活动规律无显著差异（图 3）。因而，野外活动中将体温维持在喜好温度附近的北鹿岛蜥蜴能保持较好的功能表现（Ji et al., 1996），有利于其捕食和生长。其它一些蜥蜴的实验研究亦表明，适宜热环境有利于动物提高捕食和消化效率，进而加快生长；而较差的热环境则可限制动物生长（Sinervo, 1990; Niewiarowski and Roosenburg, 1993）。当然，食物可利用性也是影响动物生长的重要环境因子。如果食物丰富，动物生长迅速，反之亦然（Congdon et al., 1982）。北鹿岛食物条件显著优于洞头岛（表 2），因而亦有利于当地北草蜥生长。因此，岛屿间温度和食物可利用性的差异可导致个体生长速率等生活史特征的种群间差异。

动物个体大小的岛屿间差异是遗传因素和环境因素综合作用的结果（King, 1989; Case and Schwaner, 1993）。北鹿岛北草蜥成体大小显著大于洞头岛个体（杜卫国*）。从岛屿环境因子的角

度来看，北草蜥这种生活史特征差异可能是对热环境稳定性差异的反应。由于大个体蜥蜴的热惰性（Thermal inertia）比小个体蜥蜴高（Stevenson, 1985），在北鹿岛热环境波动大的条件下（图 1），大个体的热缓冲能力相对较强，因而具有高适应性和进化优势。

岛屿环境的差异可能还是导致繁殖生活史特征种群间差异的一个重要因素。3 月底左右从冬眠中觉醒的洞头岛北草蜥身体状态显著差于北鹿岛个体，洞头岛北草蜥首窝卵繁殖时间比北鹿岛蜥蜴迟近半个月（杜卫国，未发表数据）。北鹿岛北草蜥繁殖较早应与其越冬前储存较多的能量密切相关（杜卫国等，2003）。显然，导致这种储能的差异与岛屿环境因子差异有关，北鹿岛北草蜥秋季较高的活动体温和较好的食物条件有利于其越冬前储能。因此，岛屿间热环境和食物可利用性的差异可影响繁殖起始时间，进而影响年繁殖次数、繁殖输出和成功率。我们对该种的热环境和食物可利用性实验研究以及一些学者对其它爬行动物种类的研究中已证实上述结论（Ford and Seigel, 1989; James and Whitford, 1994; 杜卫国等，2003; Du et al., 2005）。

由于体温可直接影响生理生化反应速率，进而

影响动物的整体功能表现及适合度 (Huey, 1982), 野生爬行动物试图维持适宜的体温, 以便其行为和生理功能得到最佳表现 (Segal and Crawford, 1994; Feder et al., 2000; Avery, 1982; Huey, 1982)。面对复杂多变的热环境, 爬行动物采取两种适应对策: (1) 对处于热环境短期变动 (如日变异, 季节变异等) 条件下的动物而言, 可通过改变身体与太阳光的角度、改变日晒时间、阴阳穿梭等行为 (Huey et al., 1977; Bauwens et al., 1999), 以及短期的生理适应 (Bartholomew, 1982) 来调节体温; (2) 对处于长期不同的热环境中 (如地理变异) 的动物而言, 可产生热生理特征的进化性漂移。如喜好体温、功能表现热敏感性等的改变。尽管环境温度变化幅度极大, 北草蜥的活动体温仍可维持在较为适宜的范围内。这表明北草蜥体温调节能力较强, 而且其体温调节方式主要应为行为调节, 因为北草蜥生理调温能力弱 (王培潮、徐宏发, 1987)。实验室测定表明, 两个岛屿北草蜥的喜好体温无差异。这些结果表明, 在本研究的两个岛屿种群中, 北草蜥主要采取第一种对策——行为体温调节来适应自然界的熱环境变化, 尚未产生热生理学特征的种群间进化性漂移。

致 谢 温州师范学院张永普教授和北鹿中学姚智勇老师在野外工作中提供帮助, 杭州师范学院孙希达教授协助鉴定无脊椎动物标本, 计翔教授对论文初稿提出修改意见, 谨致谢忱。

参考文献 (References)

- Adolph SC, Porter WP, 1993. Temperature, activity and lizard life histories. *Am. Nat.* 142: 273–295.
- Avery RA, 1982. Field studies of body temperatures and thermoregulation. In: Gans C, Pough FH ed. *Biology of the Reptilia*. Vol. 12. London: Academic Press, 93–166.
- Bartholomew GA, 1982. Physiological control of body temperature. In: Gans C, Pough FH ed. *Biology of the Reptilia*. Vol. 12. London: Academic Press, 167–211.
- Bashey F, Dunham AE, 1997. Elevational variation in the thermal constraints on and microhabitat preferences of the greater earless lizard *Cophosaurus texanus*. *Copeia* 1997: 725–737.
- Bauwens D, Castilla AM, Mouton PN, 1999. Field body temperature, activity levels and opportunities for thermoregulation in an extreme microhabitat specialist, the girdled lizard *Cordylus macropholis*. *J. Zool. Lond.* 249: 11–18.
- Brennan KE, Majer JD, Regjaert, N, 1999. Determination of an optimal pitfall trap size for sampling spiders in a Western Australian Jarrah forest. *Journal of Insect Conservation* 3: 297–307.
- Bonnet X, Naulleau G, Shine R, Lourdaix O, 2001. Short-term versus long-term effects of food intake on reproductive output in a viviparous snake *Vipera aspis*. *Oikos* 92: 297–308.
- Case TJ, 1982. Ecology and evolution of the insular gigantic Sauromalus. In: Burghardt G, Rand AS ed. *Iguanas of the World*. Park Ridge, NJ: Noyes Publ., 184–212.
- Case TJ, Schwaner TD, 1993. Island/mainland body size differences in Australian varanid lizards. *Oecologia* 94: 102–109.
- Congdon JD, Dunham AE, Tinkle DW, 1982. Energy budgets and life histories of reptiles. In: Gans C, Pough FH ed. *Biology of the Reptilia* Vol. 13. London: Academic Press, 233–271.
- Du WG, Lu YW, Shen JY, 2005. The effects of maternal thermal environments on reproductive traits and hatchling traits in a lacertid lizard *Takydromus septentrionalis*. *J. Therm. Biol.* 30: 153–161.
- Du WG, Lu YW, Ji X, 2003. Lipid utilization during the breeding season in northern grass lizards *Takydromus septentrionalis* from a Hangzhou population. *Zool. Res.* 24: 392–394 (In Chinese).
- Du WG, Yan SJ, Ji X, 2000. Selected body temperature, thermal tolerance and thermal dependence of food assimilation and locomotor performance in adult blue-tailed skinks *Eumeces elegans*. *J. Therm. Biol.* 25: 197–202.
- Dunham AE, Miles DB, Reznick DN, 1988. Life history patterns in squamate reptiles. In: Gans C, Huey RB ed. *Biology of the Reptilia*. New York: A. R. Liss, 441–522.
- Dunham AE, Grant BW, Overall KL, 1989. Interfaces between biophysical and physiological ecology and the population ecology of terrestrial vertebrate ectotherms. *Ibid* 62: 335–355.
- Feder ME, Bennett AF, Huey RB, 2000. Evolutionary physiology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31: 315–341.
- Ford NB, Seigel RA, 1989. Phenotypic plasticity in reproductive traits: evidence from a viviparous snake. *Ecology* 70: 1768–1774.
- Fox CW, Roff DA, Fairbairn DJ, 2001. *Evolutionary Ecology: Concepts and Case Studies*. New York: Oxford University Press, 99–188.
- Grant BW, Dunham AE, 1990. Elevational covariation in environmental constraints and life histories of the desert lizard *Sceloporus merriami*. *Ibid* 71: 1765–1776.
- Hasegawa M, 1994. Insular radiation in life history of the lizard *Eumeces okadae* in the Ize islands, Japan. *Copeia* 1994: 732–747.
- Huey RB, Pianka ER, Hoffman JA, 1977. Seasonal variation in thermoregulatory behavior and body temperature of diurnal Kalahari lizards. *Ecology* 58: 1066–1075.
- Huey RB, 1982. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. In: Gans C, Pough FH ed. *Biology of the Reptilia*. Vol. 12. London: Academic Press, 25–91.
- James CD, Whitford WG, 1994. An experimental study of phenotypic plasticity in the clutch size of a lizard. *Oikos* 70: 49–56.
- Ji X, Du WG, Sun PY, 1996. Body temperature, thermal tolerance and influence of temperature on sprint speed and food assimilation in adult northern grass lizards *Takydromus septentrionalis*. *J. Therm. Biol.* 21: 155–161.
- King RB, 1989. Body size variation among island and mainland snake populations near Lake Erie. *Herpetologica* 45: 84–88.
- Madsen T, Shine R, 2000. Rain, fish and snakes: demography of *Arafura filesnakes* in tropical Australia. *Oecologia* 124: 208–215.
- Niewiarowski PH, 1994. Understanding geographic life-history variation in lizards. In: Vitt LJ, Pianka ER ed. *Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives*. Princeton: Princeton University Press, 31–50.
- Niewiarowski PH, 2001. Energy budgets, growth rates, and thermal constraints: toward an integrative approach to the study of life-history variation. *Am. Nat.* 157: 421–433.
- Niewiarowski PH, Roosenburg W, 1993. Reciprocal transplant reveals sources of variation in growth rates of the lizard *Sceloporus undulatus*. *Ecology* 74: 1992–2002.
- Porter WP, Tracy CR, 1983. Biophysical analyses of energetics, time-space utilization, and distributional limits. In: Huey RB, Pianka ER, Schoener TW ed. *Lizard Ecology: Studies on A Model Organism*. Cambridge: Harvard University Press, 55–83.
- Roff DA, 2002. *Life History Evolution*. Sunderland, Mass., USA: Sinauer Associates.
- Segal JA, Crawford DL, 1994. LDH-B enzyme expression: the mech-

- anisms of altered gene expression in acclimation and evolutionary adaptation. *Am. J. Physiol.* 36: R1 150 – R1 153.
- Shine R, Madsen T, 1997. Prey abundance and predator reproduction: rats and pythons on a tropical Australian floodplain. *Ecology* 78: 1 078 – 1 086.
- Shine R, Sun LX, Fitzgerald M, Kearney M, 2003. A radiotelemetric study of movements and thermal biology of insular Chinese pit-vipers (*Gloydius shedaoensis*, Viperidae). *Oikos* 100: 342 – 352.
- Shanbhag BA, Radder RS, Gramapurohit NP, Dheeraj KV, Veena A, Pandav BN, Saidapur SK, 2003. Demography of fan-throated lizard *Sitana ponticeriana* (Cuvier) in a cotton field in Dharwad District of Karnataka State, India. *Current Science* 85: 1 363 – 1 366.
- Sinervo B, Adolph SC, 1989. Thermal sensitivity of growth rate in hatchling *Sceloporus* lizards: environmental, behavioral and genetic aspects. *Oecologia* 78: 411 – 419.
- Sinervo B, 1990. Evolution of thermal physiology and growth-rate between populations of the western fence lizard *Sceloporus occidentalis*. *Oecologia* 83: 228 – 237.
- Stevenson RD, 1985. The relative importance of behaviorual and physiological adjustments controlling body temperature in terrestrial ectotherms. *Am. Nat.* 126: 362 – 386.
- Tinkle DW, Wilbur HM, Tilley SG, 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution* 24: 55 – 74.
- Wang PC, Xu HF, 1987. The influence of ambient temperature on body temperature and heat energy metabolism of *Takydromus septentrionalis*. *Acta. Herpetol. Sinica* 6: 10 – 15 (In Chinese).
- Zhang YP, Ji X, 2000. Ontogenetic changes of sexual dimorphism in head size and food habit in grass lizard *Takydromus septentrionalis*. *Zool. Res.* 21: 181 – 186 (In Chinese).
- Zhao EM, Adler K, 1993. *Herpetology of China*. Oxford (Ohio): Society for the Study of Amphibians and Reptiles, 235.
- 杜卫国, 陆 玮, 计 翔, 2003. 杭州北草蜥繁殖期脂肪的利用. *动物学研究* 24: 392 – 394.
- 王培潮, 徐宏发, 1987. 环境温度对北草蜥体温和热能代谢的影响. *两栖爬行动物学报* 6: 10 – 15.
- 张永善, 计 翔, 2000. 北草蜥个体发育过程中头部两性异形及食性的变化. *动物学研究* 21: 181 – 186.