

# 人工饲养鳄蜥的潜水行为及影响因素

刘亚婷<sup>①</sup> 谭茵<sup>①#</sup> 唐三淇<sup>①</sup> 罗树毅<sup>②</sup> 何家松<sup>②</sup>  
秦旭东<sup>②</sup> 武正军<sup>①\*</sup>

① 珍稀濒危动植物生态与环境保护教育部重点实验室, 广西珍稀濒危动物生态学重点实验室, 广西师范大学 桂林 541006;

② 广西大桂山鳄蜥国家级自然保护区 贺州 542824

**摘要:** 性能是有机体完成某些生态相关任务的定量指标, 自愿潜水的最长潜水持续时长是量化潜水性能的重要指标。鳄蜥 (*Shinisaurus crocodilurus*) 作为一种濒危的半水生蜥蜴, 常将潜水行为作为避敌策略。2021年7至8月, 人为干扰(不直接接触)广西大桂山鳄蜥国家级自然保护区人工饲养的鳄蜥, 摄像记录其相应的潜水行为, 利用 Pearson 相关分析、单因素方差分析、一般线性模型、一元线性回归及逐步回归 5 种方法分析了 25 只亚成体、19 只成体雌性、17 只成体雄性共 61 只人工饲养鳄蜥的潜水行为及影响因素。结果表明, 人工饲养鳄蜥的潜水行为具有可重复性。不同性别和年龄的人工饲养鳄蜥的最长潜水持续时长没有差异, 人工饲养鳄蜥潜水时的行为不影响其最长潜水持续时长, 温度也不影响人工饲养鳄蜥的最长潜水持续时长。人工饲养鳄蜥的最长潜水持续时长与尾长、尾部体积呈负相关, 与尾部损失呈正相关。本研究结果表明, 人工饲养鳄蜥的潜水性能受到尾部特征的影响, 潜水性能和游泳性能之间可能发生了权衡。

**关键词:** 鳄蜥; 潜水时长; 潜水性能; 人工饲养

**中图分类号:** Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2022) 04-493-10

## Diving Behavior and Its Influencing Factors of Captive-reared Crocodile Lizard (*Shinisaurus crocodilurus*)

LIU Ya-Ting<sup>①</sup> TAN Yin<sup>①#</sup> TANG San-Qi<sup>①</sup> LUO Shu-Yi<sup>②</sup>  
HE Jia-Song<sup>②</sup> QIN Xu-Dong<sup>②</sup> WU Zheng-Jun<sup>①\*</sup>

① Key Laboratory of Ecology of Rare and Endangered Species and Environmental Protection, Ministry of Education, Guangxi Key Laboratory of Rare and Endangered Animal Ecology, Guangxi Normal University, Guilin 541006;

② Guangxi Daguishan Crocodile Lizard National Nature Reserve, Hezhou 542824, China

**Abstract: [Objectives]** Measures of animal performance can be used to quantify the ability of an individual to perform specific activities, and the maximum dive duration for voluntary diving is an important measure of

**基金项目** 国家自然科学基金项目 (No. 31760623, No.32160131), 广西大桂山鳄蜥国家级自然保护区管理中心项目;

\* 通讯作者, E-mail: wu\_zhengjun@aliyun.com;

**第一作者介绍** 刘亚婷, 女, 硕士研究生; 研究方向: 动物生态学; E-mail: liuya\_ting1117@163.com;

**# 共同第一作者** 谭茵, 女, 硕士研究生; 研究方向: 动物生态学; E-mail: ty18778836986@163.com.

收稿日期: 2021-12-17, 修回日期: 2022-03-25 DOI: 10.13859/j.cjz.202204002

dive performance. In addition, repeatability is the most widely used metric for assessing the consistency of behavior. The Crocodile Lizard (*Shinisaurus crocodilurus*) is an endangered semi-aquatic lizard and often uses diving behavior as a strategy to avoid enemies. In this study, we took captive-reared Crocodile Lizards as studying objects to test how their maximum dive duration and its influencing factors. **[Methods]** From July 2021 until August 2021, captive-reared Crocodile Lizards in Daguishan Nature Reserve, Guangxi, China, were artificially disturbed (not directly touched) and their corresponding diving behaviors were recorded on camera. We read the maximum diving duration and behavioral characteristics (whether they move and close to stones) of captive-reared Crocodile Lizards through video. The influencing factors of diving behavior include morphological characteristics (variables in Table 1), behavioral characteristics and environmental factors (dive time, ambient temperature and water temperature). A total of 61 captive-reared Crocodile Lizards (25 sub-adults, 19 females, 17 males) participated in the analysis. Then, to test the repeatability of the diving duration of Crocodile Lizard, we tested for the presence of correlations within an individual for dive duration across the three dive trials using Pearson's correlation coefficients and adjusted using sequential Bonferroni adjustments. More, a general linear model was also used to analyze whether environmental factors (air temperature and water temperature) had an effect on the maximum dive duration of Crocodile Lizards, with the dive time period used as a covariate. Based on the results of the analysis of environmental factors, we employed the analysis of variance (ANOVA) to analyze the relationship of behavioral characteristics, groupings (sub-adult, male and female) with the maximum dive duration. Finally, we employed the one-dimensional linear regression and stepwise regression analysis to analyze the relationship of morphological characteristics with the maximum dive duration of these 61 Crocodile Lizards. **[Results]** Results indicated that the diving behaviors of Crocodile Lizards were repeatable ( $n = 61$ ,  $r_{2-3} = 0.495$ ,  $r_{1-3} = 0.563$ ,  $r_{1-2} = 0.530$ , all  $P < 0.001$ ), the maximum diving duration range shown in Table 2. No difference in maximum dive duration between sex and ages of the Crocodile Lizards ( $F_{2, 58} = 0.747$ ,  $P = 0.478$ ). The maximum dive duration of Crocodile Lizards was not affected by the behaviors during diving (to move or not to move:  $F_{1, 59} = 0.465$ ,  $P = 0.498$ ; is it near the stones:  $F_{1, 59} = 0.516$ ,  $P = 0.475$ ). Moreover, temperature (air temperature:  $n = 61$ ,  $r = -0.239$ ,  $t = -1.298$ ,  $P = 0.199$ ; water temperature:  $n = 61$ ,  $r = -0.172$ ,  $t = -0.048$ ,  $P = 0.962$ ) also did not affect the maximum dive duration of the Crocodile Lizards. We found that maximum dive duration in the Crocodile Lizards was negatively correlated with tail length and tail volume, but positively correlated with tail loss (Fig. 1, Table 3). **[Conclusion]** Our results suggest that the diving performance of captive-reared Crocodile Lizards is influenced by tail characteristics and that a trade-off between diving performance and swimming performance may have occurred.

**Key words:** Crocodile Lizards, *Shinisaurus crocodilurus*; Dive duration; Dive performance; Captive-reared

性能是有机体完成某些生态相关任务的定量指标 (Husak et al. 2009), 整体动物性能受到动物潜在的形态、生理和行为特征的影响 (Arnold 1983)。运动性能常衡量动物整个身体或部分身体的运动, 并构成以下最常见的指标, 鱼 (Langerhans et al. 2004)、蛇 (Shine et al.

2003)、龟 (Heithaus et al. 2002) 的游泳速度, 昆虫 (Rydell et al. 2000)、鸟 (Liechti et al. 1994) 的飞行速度以及哺乳动物 (Bro-Jørgensen 2013)、蜥蜴 (何明先等 2020) 的冲刺速度。运动性能经常被用作健康状况的代表, 并且可能具有高度的可重复性 (Miller et al. 2010)。在

动物行为中,可重复性是指在对每个个体进行多次测量时,相对于个体间的差异,个体内差异较小(Potier et al. 2015)。对于评估行为一致性,可重复性是最广泛使用的指标(Hayes et al. 1997)。同时,运动性能的可重复性这个特点也被看作遗传力的上限(Conradsen et al. 2016)。对于水栖或伴水而栖的动物而言,潜水是其重要的动物性能,自愿潜水的最长潜水持续时长是量化潜水性能的重要指标(Hare et al. 2009)。潜水过程中,体内逐渐减少的氧气(Ilardo et al. 2018)和累积的二氧化碳、乳酸(Kooyman et al. 1980),将是动物面对的最大挑战。此外,对于生活在海洋环境呼吸空气的动物而言,潜水时还需要面对海水的密度和压力变化(Rolvien et al. 2017)。所有呼吸空气的潜水动物应最大程度上提高潜水持续时长,以便进行觅食(Stewart et al. 1995, Watwood et al. 2006)或躲避危险(Moberly 1968, Hare et al. 2009)。

物种的形态特征、行为特征、环境因素是影响最长潜水持续时长的重要因素。最长潜水持续时长取决于动物自身储存的氧气量和氧气的使用率(Butler et al. 1982),而体重越重的物种可以储存更多的氧气用于潜水(Verberk et al. 2020)。许多研究表明,潜水的动物类群体重越大,其最长潜水持续时长越长(Halsey et al. 2006a, b, Verberk et al. 2020)。值得注意的是,体重并不总是强烈影响物种的潜水持续时长,Campbell等(2010)发现,体重对澳洲淡水鳄(*Crocodylus johnstoni*)潜水的预测效果不佳,可能是因为生态因素对潜水持续时长的影响大于氧气储备。另一方面,水下的行为会消耗动物体内的氧气,动物的潜水行为可能会因为水下剧烈运动而终止(Sato et al. 2003)。在环境因素中,温度对物种最长潜水持续时长的影响尤为明显,动物的代谢率(Robinson et al. 1983)、组织气体扩散(Jackson 2007)与水中的溶氧量(Harvey et al. 2011)都与温度有关。多项研究表明,动物的潜水持续时长随着水温的升高会减少(Seebacher et al. 2005, Calosi

et al. 2007, Clark et al. 2008)。在较高的温度下,高山蝾螈(*Triturus alpestris*)潜水时会限制水底下的游泳活动(Šamajová et al. 2009)。因此,研究动物的最长潜水持续时长应该考虑其自身因素和外界因素的综合作用。

伴水而栖的蜥蜴为觅食或避敌常发生潜水行为(Hare et al. 2009)。一般来说,对蜥蜴潜水的研究集中于某些物种的生理代价和适应潜水的严酷程度,如绿鬣蜥(*Iguana iguana*)的最长潜水持续时长为 270 min,耐受高达 320 mg 的血乳酸水平(Moberly 1968)。与其他物种憋气潜水不同的是,伴水而栖的安乐蜥属(*Anoles*)几种蜥蜴能持续潜水达 18 min,潜水时鼻子上方的皱褶皮肤和水之间会形成一个薄的空气层,形似水银色的气泡,安乐蜥可通过这个气泡在水下进行再呼吸(Boccia et al. 2021)。研究发现,蜥蜴的最长潜水持续时长可能会受到行为特征和自身状态的影响,成年雄性和未成年的黑海岸石龙子(*Oligosoma suteri*)通过进入水底基质中,减少因为水下活动消耗的氧气,从而延长潜水持续时长(Miller et al. 2010);与未怀孕的成年雌性相比,怀孕的黑海岸石龙子和短尾石龙子(*O. smithi*)的最长潜水持续时长明显增长(Hare et al. 2009, Miller et al. 2010)。

鳄蜥(*Shinisaurus crocodilurus*)作为濒危动物(Nguyen et al. 2014),喜在沟溪栖息,平时会在水中或者树枝上静伏,受惊时会潜入水中的石缝或洞穴躲避(梁文波 2007)。鳄蜥同部分蜥蜴一样,都将潜水行为作为逃避危险的策略(Hare et al. 2009, Miller et al. 2010, Hoskins et al. 2017)。鳄蜥的水下逃生技术将决定其存活率,曾观察到野外鳄蜥可潜水 15 min(于海等 2006)。本研究对人工饲养鳄蜥的潜水行为进行了详细描述,探究了人工饲养鳄蜥的最长潜水持续时长是否受到环境因素、行为特征、形态特征的影响。期望为人工饲养鳄蜥的日常管理及野化放归提供依据,为今后进一步研究鳄蜥潜水行为的生理适应和遗传适应提

供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验地点和实验对象

本研究在广西大桂山鳄蜥国家级自然保护区七星冲片区(24°07'47" N, 111°40'53" E, 海拔 97 m) 进行, 实验对象为人工饲养鳄蜥, 管理人员每天巡查饲养池, 每周用蚯蚓 (*Lumbricus terrestris*)、蟋蟀 (*Gryllus chinensis*) 和大麦虫 (*Zophobas morio*) 幼虫喂食鳄蜥两次。由于怀孕鳄蜥的数据少, 本实验分析时排除怀孕鳄蜥和患病鳄蜥。

在进行实验之前, 使用不锈钢钢尺和游标卡尺对实验个体进行形态特征的标准测量, 测量标准参照程瑞等 (2021), 测量参数如下: 头体长 (snout-vent length, SVL)、尾长 (tail length, TL)、尾高 (tail height, TH)、尾宽 (tail width, TW)、尾周长 (tail circumference, TC)、股骨长 (femoral length, FL)。雌性鳄蜥头体长超过 112 mm 即达到性成熟, 雄性鳄蜥头体长超过 71 mm 即达到性成熟 (张玉霞等 2005)。同时, 在人工饲养条件下, 鳄蜥可在两年达到性成熟, 产仔雌性的最小头体长为 121 mm (Li et al. 2019)。因此, 本研究将 1 至 2 龄的鳄蜥划分入亚成体组, 2 龄及以上且达到最小性成熟头体长的鳄蜥, 按照性别分为成体雌性组和成体雄性组。

### 1.2 潜水实验

本研究于 2021 年 7 月 10 日至 8 月 20 日开展, 每天实验的时间段为 8:30 ~ 11:30 时和 15:00 ~ 18:00 时。实验方法采用人为干扰 (不直接接触) 饲养池的鳄蜥, 鳄蜥感受到危险时自愿潜水, 身体处于水中的鳄蜥更易发生潜水行为。当鳄蜥开始潜水时, 使用数字温度检测仪 (DM6801A, 深圳市福田区利华仪器工具行, 精确到 0.1 °C) 测量鳄蜥潜水地点的气温及水温, 鳄蜥潜水结束后同样测量结束潜水地点的气温和水温, 每次鳄蜥潜水的气温和水温为两次测量的均值。由于鳄蜥拥有独特的尾纹 (程

瑞等 2021), 将潜水结束后的鳄蜥捞出进行尾纹识别并测量鳄蜥体重。人工饲养鳄蜥的潜水过程全部摄像, 每次共记录 1 只鳄蜥的 1 次完整潜水行为。每只个体共记录 3 次完整的自愿潜水行为, 且每次潜水间隔超过 1 h, 若管理人员喂食鳄蜥, 则喂食后 6 h 再进行实验。

实验结束后, 使用 Adobe Premiere Pro CC 视频剪辑软件对人工饲养鳄蜥的潜水视频进行数据的读取, 视频每 30 帧持续时间为 1 s, 因此潜水持续时长可精确到 1/30 s。一次完整的潜水行为是从鳄蜥鼻孔刚没入水面开始, 到刚露出水面结束, 以此为依据读取鳄蜥的潜水持续时长。选择每只鳄蜥 3 次中最长的潜水持续时长进行后续分析, 并将该次视频中鳄蜥潜水的行为特征, 包括是否移动和是否在石头附近, 以及潜水时间段 (上午/下午) 记录下来。值得注意的是, 文献中将黑海岸石龙子和短尾石龙子水下移动 5 cm 即描述为移动 (Hare et al. 2009, Miller et al. 2010), 但鳄蜥比黑海岸石龙子和短尾石龙子头体长大一倍, 因此, 本研究将鳄蜥水下移动 10 cm 判定为移动。

### 1.3 统计分析

所有数据均使用统计软件 R 4.0.4 进行分析,  $P < 0.05$  被认为具有显著性差异。使用 shapiro.test 函数检验对数转换后的数据, 结果显示数据符合正态性。人工饲养鳄蜥的身体状况计算为  $\log$  (头体长) 对  $\log$  (体重) 的线性回归残差 (Hare et al. 2009, Miller et al. 2010), 尾部损失程度计算为  $\log$  (头体长) 与  $\log$  (全长) 的比值 (Hare et al. 2009, Miller et al. 2010)。尾部体积计算方法参照程瑞等 (2021), 即通过尾长和尾周长使用圆锥体计算公式得出鳄蜥的尾部体积。

为了测试人工饲养鳄蜥的潜水性能是否具有可重复性, 即个体是否表现出一致的行为模式, 第一次长时间或短时间持续潜水的个体, 在后面两次是否还是会长时间或短时间持续潜水, 使用 Pearson 相关分析检验人工饲养鳄蜥 3 次自愿潜水持续时长之间是否存在相关性, 并

用 Bonferroni 进行校正。使用一般线性模型分析环境因素(气温和水温)是否对人工饲养鳄蜥最长潜水持续时长有影响,并将潜水时间段作为协变量。根据环境因素的分析结果,使用单因素方差分析探究人工饲养鳄蜥潜水的行为特征(是否移动和是否在石头附近)及分组(亚成体组、成体雄性组、成体雌性组)对最长潜水持续时长的影响。最后,通过一元线性回归和逐步回归,分析人工饲养鳄蜥的形态特征及身体状况对最长潜水持续时长的影响。

## 2 结果

### 2.1 人工饲养鳄蜥的潜水行为

广西大桂山鳄蜥国家级自然保护区七星冲片区共人工饲养 140 条亚成体鳄蜥、88 条成体雌性鳄蜥及 84 条成体雄性鳄蜥,实验过程中完成 3 次潜水的亚成体为 17.86% (25/140)、成体雌性为 21.59% (19/88)、成体雄性为 20.24% (17/84),共有 61 只潜水的人工饲养鳄蜥参与后续分析(表 1)。

人工饲养鳄蜥即将潜水时,头部会随机往

左或右偏转,向下游动,尾巴会跃出水面,造成水花并发出声音,从而迷惑天敌。同时,在水下迅速游到躲藏位置,鳄蜥在潜水时倾向于躲藏在石头下,躲避在石头附近个体占比分别为,亚成体组 25 只鳄蜥有 70.67% (53/75),成体雌性组 19 只鳄蜥为 89.47% (51/57),成体雄性组 17 只鳄蜥为 86.27% (44/51)。鳄蜥潜水初期 10 s 内,眼睛依旧睁开观察情况,随后眼睑闭合,潜水位置固定,腹部呼吸不明显。潜水后期,鼻孔会有气泡冒出,鳄蜥会睁开眼睑,观察周围情况,可能会选择继续潜水。鳄蜥潜水结束后,腹部呼吸极其明显,呼吸频率明显加快。

### 2.2 人工饲养鳄蜥最长潜水持续时长的可重复性

人工饲养鳄蜥的最长潜水持续时长范围见表 2, Pearson 相关分析结果显示,人工饲养鳄蜥所有 3 次自愿潜水的潜水持续时长之间都高度正相关 ( $n = 61$ ,  $r_{2-3} = 0.495$ ,  $r_{1-3} = 0.563$ ,  $r_{1-2} = 0.530$ , 所有  $P < 0.001$ ),表明人工饲养鳄蜥的潜水行为具有可重复性。

表 1 实验鳄蜥的形态特征测量

Table 1 Morphometric characteristics of the experimental *Shinisaurus crocodilurus*

| 形态特征<br>Morphological traits | 亚成体 Subadult<br>( $n = 25$ )       | 成体雌性 Female<br>( $n = 19$ )         | 成体雄性 Male<br>( $n = 17$ )           |
|------------------------------|------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|
| 体重 Body mass (g)             | 42.70 ± 15.40<br>(17.60 ~ 70.40)   | 93.45 ± 28.16<br>(55.50 ~ 151.00)   | 92.15 ± 30.98<br>(45.10 ~ 145.20)   |
| 头体长 Snout-vent length (mm)   | 114.75 ± 12.82<br>(89.00 ~ 134.20) | 145.40 ± 14.62<br>(120.20 ~ 175.00) | 146.00 ± 12.69<br>(120.00 ~ 161.50) |
| 尾长 Tail length (mm)          | 143.93 ± 31.70<br>(71.50 ~ 189.50) | 171.43 ± 33.30<br>(101.00 ~ 242.20) | 182.04 ± 36.19<br>(79.00 ~ 229.40)  |
| 尾高 Tail height (mm)          | 12.90 ± 1.76<br>(9.62 ~ 16.42)     | 16.55 ± 1.61<br>(13.84 ~ 19.98)     | 16.59 ± 1.84<br>(13.46 ~ 19.22)     |
| 尾宽 Tail width (mm)           | 10.88 ± 1.34<br>(8.52 ~ 12.92)     | 13.32 ± 1.25<br>(11.72 ~ 16.00)     | 14.58 ± 1.09<br>(12.16 ~ 16.46)     |
| 尾周长 Tail circumference (mm)  | 47.67 ± 5.63<br>(36.96 ~ 58.58)    | 58.13 ± 4.27<br>(48.92 ~ 66.64)     | 59.15 ± 6.16<br>(50.22 ~ 73.62)     |
| 股骨长 Femoral length (mm)      | 18.92 ± 2.58<br>(14.31 ~ 24.48)    | 22.02 ± 1.97<br>(19.09 ~ 25.05)     | 21.78 ± 2.42<br>(18.09 ~ 28.25)     |

数据表示为平均值 ± 标准误,括号内为测量范围。

Data are expressed as Mean ± SE, with the measurement range in brackets.

表 2 鳄蜥最长潜水持续时长 (单位: s)

**Table 2 Range of maximum dive durations of *Shinisaurus crocodilurus* (unit: s)**

|             | 亚成体<br>Subadult<br>( <i>n</i> = 25) | 成体雌性<br>Female<br>( <i>n</i> = 19) | 成体雄性<br>Male<br>( <i>n</i> = 17) |
|-------------|-------------------------------------|------------------------------------|----------------------------------|
| 最小值 Minimum | 262.47                              | 224.83                             | 247.17                           |
| 最大值 Maximum | 2 048.20                            | 2 169.77                           | 2 022.23                         |
| 中位数 Median  | 695.43                              | 692.20                             | 587.60                           |

### 2.3 人工饲养鳄蜥最长潜水持续时长与分组、行为特征及环境因素

一般线性模型结果显示, 气温 ( $n = 61, r = -0.239, t = -1.298, P = 0.199$ ) 和水温 ( $n = 61, r = -0.172, t = -0.048, P = 0.962$ ) 不影响鳄蜥的最长潜水持续时长。单因素方差分析结果显示, 人工饲养鳄蜥的最长潜水持续时长与分组没有相关性 ( $F_{2, 58} = 0.747, P = 0.478$ ), 即亚成体组、成体雄性组和成体雌性组的潜水性能没有差异。同时, 潜水时是否移动 ( $F_{1, 59} = 0.465, P = 0.498$ ) 以及是否在石头附近 ( $F_{1, 59} = 0.516, P = 0.475$ ) 也不影响其最长潜水持续时长。

### 2.4 人工饲养鳄蜥最长潜水持续时长与形态特征及身体状况

一元线性回归结果显示, 人工饲养鳄蜥的尾部损失程度与最长潜水持续时长呈正相关 (图 1), 尾长和尾部体积与最长潜水持续时长呈负相关, 头体长、体重、尾宽、尾高及尾周长与鳄蜥最长潜水持续时长不相关 (表 3)。逐步回归结果显示, 尾长是影响鳄蜥最长潜水持续时长的唯一因素 (表 3)。以尾长与头体长、尾部体积与头体长的回归残差为自变量, 分析相对尾长和相对尾部体积对鳄蜥最长潜水持续时长的影响。当控制头体长时, 相对尾长 ( $n = 61, r = -0.214, t = -2.542, P = 0.014$ ) (图 1) 和相对尾部体积 ( $n = 61, r = -0.326, t = -2.601, P = 0.012$ ) (图 1) 均与最长潜水持续时长呈负相关。

表 3 鳄蜥形态特征及身体状况与潜水最长持续时间的相关性

**Table 3 Correlation of morphological traits and body condition with maximum duration of dives in *Shinisaurus crocodilurus***

| 变量<br>Variables            | 一元线性回归<br>Linear regression<br>of one-variable |              | 逐步回归<br>Step-wise<br>regression |              |
|----------------------------|--|--------------|---------------------------------|--------------|
|                            | <i>r</i>                                       | <i>P</i>     | <i>r</i>                        | <i>P</i>     |
| 身体状况<br>Physical condition | - 0.180  | 0.166        |                                 |              |
| 头体长<br>Snout-vent length   | - 0.184  | 0.156        |                                 |              |
| 体重 Body mass               | - 0.223  | 0.084        |                                 |              |
| <b>尾长 Tail length</b>      | <b>- 0.339</b>                                 | <b>0.009</b> | <b>- 0.339</b>                  | <b>0.009</b> |
| 尾宽 Tail width              | - 0.106  | 0.425        |                                 |              |
| 尾高 Tail height             | - 0.153  | 0.246        |                                 |              |
| 股骨长 Femoral length         | - 0.190  | 0.149        |                                 |              |
| 尾周长<br>Tail circumference  | - 0.207  | 0.116        |                                 |              |
| <b>尾部体积 Tail volume</b>    | <b>- 0.296</b>                                 | <b>0.023</b> |                                 |              |
| <b>尾部损失 Tail loss</b>      | <b>0.325</b>                                   | <b>0.011</b> |                                 |              |

与鳄蜥最长潜水持续时长相关的变量加粗显示。

Variables related to the longest dive duration of the crocodile lizard are shown in bold.

## 3 讨论

野外鳄蜥常栖息在水潭上的树枝, 其察觉到危险能迅速跳水, 此外, 野外鳄蜥潜水后常躲避在水下的石缝或者洞穴内 (曾志锋 2003, 于海等 2006, 梁文波 2007), 这可以更好地躲避能游泳的天敌, 如环纹华游蛇 (*Sinonatrix aequifasciata*, 曾志锋 2003)、平胸龟 (*Platysternon megacephalum*, 于海等 2006)。文献记录到野外鳄蜥潜水持续时长为 12 ~ 15 min (于海等 2006), 本研究记录到人工饲养鳄蜥的最长潜水持续时长为 36 min, 表明以往研究可能低估鳄蜥的潜水性能。本研究详细描述了人工饲养鳄蜥的潜水行为, 发现人工饲养鳄蜥的最长潜水持续时长与尾部形态特征有关。

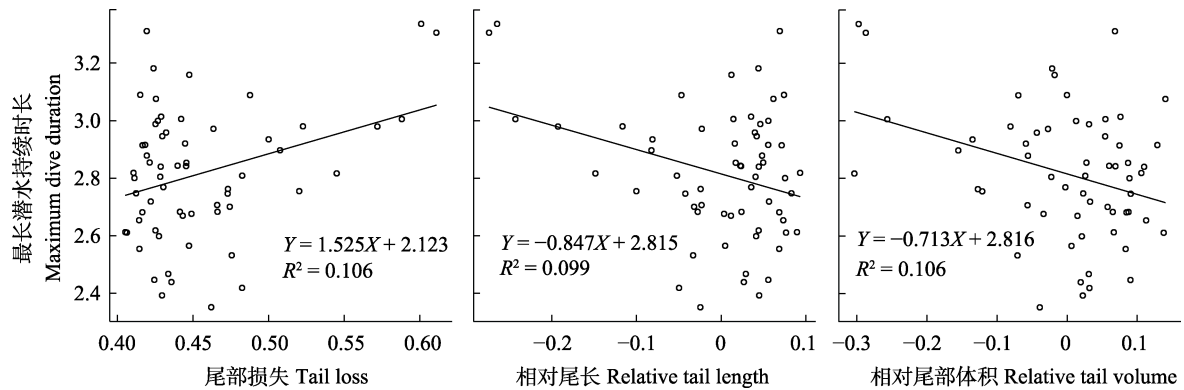


图 1 鳄蜥的形态特征与最长潜水持续时长的相关性

Fig. 1 Correlation between morphological traits and maximum dive duration in *Shinisaurus crocodilurus*

图中数据均进行了对数转换。The data in the figure are logarithmically transformed.

人工饲养鳄蜥生活在饲养池中,食物充足,环境危险程度低,已适应人类的活动或干扰。相比于野外鳄蜥而言,人工饲养鳄蜥休息行为占比高,其他行为发生的频率降低,其正在丧失行为多样性(梁文波 2007)。本研究发现人工饲养鳄蜥不喜欢潜水,达到 3 次潜水的鳄蜥比例小。然而,野外鳄蜥的警惕性强,反应灵敏,距离人 40 m 就要跳水躲避(于海等 2006)。这表明人工饲养对鳄蜥的潜水行为有负面影响,人工饲养鳄蜥已适应人工喂养环境,对人类活动不敏感,在黑海岸石龙子中也发现了同样的现象(Hare et al. 2020)。

人工饲养鳄蜥的最长潜水持续时长的范围很广,可能是因为个体之间的生理和形态差异会导致潜水能力和整体表现的差异(Hare et al. 2009)。本研究发现人工饲养鳄蜥的 3 次自愿潜水行为具有显著的可重复性,表明鳄蜥的潜水具有行为一致性。潜水行为的可重复性在黑海岸石龙子(Miller et al. 2010)、短尾石龙子(Hare et al. 2009)的潜水行为中得到了证实。人工饲养状态下环境变化较野外环境变化小,人工饲养个体潜水行为的可重复性也因此可能高于野外个体(Auer et al. 2016)。

夏季气温较高,野外鳄蜥偏好栖息在水源上方的树枝,静栖在树枝上最长可达 3 d(宁加

佳 2007)。然而,保护区的饲养池相较于野外树木遮荫较少,实验期间饲养池内平均气温为 29.24 °C,平均水温为 25.07 °C。对于外温动物而言,行为调节是体温调节的主要手段(Díaz et al. 2004)。实验过程中,达到 3 次潜水的鳄蜥大多将身体浸入水中,只留头部在水面以上,这样能够将其体温调节到适宜状态。因此,气温和水温不影响人工饲养鳄蜥的最长潜水持续时长。同时,人工饲养鳄蜥长期生活在饲养池中,对于潜水位置的喜好固定,大多数鳄蜥 3 次潜水常在同一石头下潜水。因此,潜水时的行为特征不影响人工饲养鳄蜥的最长潜水持续时长。黑海岸石龙子的雄性和未怀孕的雌性有着更快的冲刺速度,而亚成体和怀孕雌性有着更强的潜水性能(Miller et al. 2010)。然而,本研究并没有发现年龄和性别对鳄蜥的潜水性能有影响。鳄蜥的性别不影响其游泳能力和冲刺速度,人工饲养和野外条件才是影响鳄蜥运动性能的关键(程瑞 2020)。

对于种间的潜水行为,Verberk 等(2020)研究了 226 个物种的潜水进化,发现物种的最长潜水持续时长随着体重的增加而增加。对于种内的潜水行为,研究发现短尾石龙子的饱腹程度不影响最长潜水持续时长(Hare et al. 2009),黑海岸石龙子的体重及身体状况对潜水

指标也没有影响(Miller et al. 2010)。本研究中,也尚未发现身体状况和体重对鳄蜥的最长潜水持续时长有影响,体重这一参数可能不影响种内的潜水行为。相较于潜水,体重对鳄蜥的游泳能力可能会更有影响(程瑞 2020)。

在特定的生态及生理条件下,动物可能会发生行为转变,选择不同的策略逃避敌害。动物怀孕是以运动性能为代价的(Olsson et al. 2000, Veasey et al. 2001, Shine 2003),因而怀孕的个体避敌时会发生行为转变。2021年4月观察到1只怀孕且即将生产的鳄蜥持续潜水长达30 min,而在本次实验中同一只鳄蜥,未怀孕状态下其最长潜水持续时长仅为17 min,此外,饲养池监控记录到部分怀孕鳄蜥可持续潜水至1 h,远大于成体雌性组的最长潜水持续时长,这表明鳄蜥怀孕时的生理和身体变化可能会提高其潜水性能,这与对黑海岸石龙子的研究结果一致(Miller et al. 2010)。同样的,蜥蜴冲刺时尾巴会将重心转移到后腿(Ballinger et al. 1979),尾部损失会将冲刺速度降低(Chapple et al. 2002)。尾部的损失可能会引起蜥蜴行为的转变,避免因逃逸速度降低而被捕食者吃掉(Downes et al. 2001)。在伴水而栖的蜥蜴中,因尾部损失而逃生速度降低的个体通过潜水更有可能成功逃脱危险(Miller et al. 2010)。在鳄蜥中,尾部形态特征与瞬时流速及游泳最长持续距离密切相关(程瑞 2020)。鳄蜥游动时,尾起着推力的作用(程瑞 2020),尾部受损可能影响其游泳性能。本研究中,人工饲养鳄蜥的尾部损失与最长潜水持续时长呈正相关,表明尾部损失可能导致鳄蜥躲避危险的行为发生转变。对于尾部受损的鳄蜥而言,潜水比游泳变得更为重要。同时,人工饲养鳄蜥的尾长和尾部体积与最长潜水持续时长呈负相关,表明鳄蜥的潜水行为和游泳行为之间可能出现了权衡。

综上所述,本研究结果表明,人工饲养鳄蜥的最长潜水持续时长与尾部形态特征有关,而与潜水时的环境因素和行为特征无关。鳄蜥

的尾部形态特征导致鳄蜥逃生时发生行为选择,游泳性能弱的个体更容易选择潜水。对于鳄蜥的潜水行为尚有许多科学问题尚待解决,特别是鳄蜥潜水行为的生理变化和遗传特性,潜水是否直接关系到鳄蜥的生存,野外与人工饲养鳄蜥潜水行为的具体差别等。本研究对人工饲养鳄蜥的潜水行为进行了初探,期待为后续研究鳄蜥的潜水行为提供参考,同时提醒应注意人工饲养条件对鳄蜥潜水行为的负面影响。

**致谢** 感谢广西大桂山鳄蜥国家级自然保护区七星冲片区的管理人员吴少凤、罗文贤、莫容青、曾晓晨及曾三妹,对实验过程的支持。

## 参 考 文 献

- Arnold S J. 1983. Morphology, performance and fitness. *American Zoologist*, 23(2): 347–361.
- Auer S K, Bassar R D, Salin K, et al. 2016. Repeatability of metabolic rate is lower for animals living under field versus laboratory conditions. *Journal of Experimental Biology*, 219(5): 631–634.
- Ballinger R E, Nietfeldt J W, Krupa J J. 1979. An experimental analysis of the role of the tail in attaining high running speed in *Cnemidophorus sexlineatus* (Reptilia: Squamata: Lacertilia). *Herpetologica*, 35(2): 114–116.
- Boccia C K, Swierk L, Ayala-Varela F P, et al. 2021. Repeated evolution of underwater rebreathing in diving *Anolis* lizards. *Current Biology*, 31(13): 2947–2954.e4.
- Bro-Jørgensen J. 2013. Evolution of sprint speed in African savannah herbivores in relation to predation. *Evolution*, 67(11): 3371–3376.
- Butler P J, Jones D R. 1982. The comparative physiology of diving in vertebrates. *Advances in Comparative Physiology and Biochemistry*, 8: 179–364.
- Calosi P, Bilton D T, Spicer J I. 2007. The diving response of a diving beetle: effects of temperature and acidification. *Journal of Zoology*, 273(3): 289–297.
- Campbell H A, Sullivan S, Read M A, et al. 2010. Ecological and physiological determinants of dive duration in the freshwater



- crocodile. *Functional Ecology*, 24(1): 103–111.
- Chapple D G, Swain R. 2002. Effect of caudal autotomy on locomotor performance in a viviparous skink, *Niveoscincus metallicus*. *Functional Ecology*, 16(6): 817–825.
- Clark N J, Gordos M A, Franklin C E. 2008. Thermal plasticity of diving behavior, aquatic respiration, and locomotor performance in the Mary River turtle *Elusor macrurus*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 81(3): 301–309.
- Conradsen C, Walker J A, Perna C, et al. 2016. Repeatability of locomotor performance and morphology-locomotor performance relationships. *Journal of Experimental Biology*, 219 (18): 2888–2897.
- Díaz J A, Cabezas-Díaz S. 2004. Seasonal variation in the contribution of different behavioural mechanisms to lizard thermoregulation. *Functional Ecology*, 18(6): 867–875.
- Downes S, Shine R. 2001. Why does tail loss increase a lizard's later vulnerability to snake predators? *Ecology*, 82(5): 1293–1303.
- Halsey L G, Blackburn T M, Butler P J. 2006a. A comparative analysis of the diving behaviour of birds and mammals. *Functional Ecology*, 20(5): 889–899.
- Halsey L G, Butler P J, Blackburn T M. 2006b. A phylogenetic analysis of the allometry of diving. *The American Naturalist*, 167(2): 276–287.
- Hare K M, Miller K A. 2009. What dives beneath: diving as a measure of performance in lizards. *Herpetologica*, 65 (3): 227–236.
- Hare K M, Schumann N, Hoskins A J, et al. 2020. Predictors of translocation success of captive-reared lizards: implications for their captive management. *Animal Conservation*, 23(3): 320–329.
- Harvey R, Lye L, Khan A, et al. 2011. The influence of air temperature on water temperature and the concentration of dissolved oxygen in Newfoundland rivers. *Canadian Water Resources Journal*, 36(2): 171–192.
- Hayes J P, Jenkins S H. 1997. Individual Variation in Mammals. *Journal of Mammalogy*, 78(2): 274–293.
- Heithaus M, Frid A, Dill L. 2002. Shark-inflicted injury frequencies, escape ability, and habitat use of green and loggerhead turtles. *Marine Biology*, 140(2): 229–236.
- Hoskins A J, Hare K M, Miller K A. 2017. Repeatability, locomotor performance and trade-offs between performance traits in two lizard species, *Oligosoma alani* and *O. smithi*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 122(4): 850–859.
- Husak J F, Irschick D J, McCormick S D, et al. 2009. Hormonal regulation of whole-animal performance: implications for selection. *Integrative and Comparative Biology*, 49(4), 349–353.
- Icardo M A, Moltke I, Korneliussen T S, et al. 2018. Physiological and genetic adaptations to diving in sea nomads. *Cell*, 173(3): 569–580.e15.
- Jackson D C. 2007. Temperature and hypoxia in ectothermic tetrapods. *Journal of Thermal Biology*, 32(3): 125–133.
- Kooyman G L, Wahrenbrock E A, Castellini M A, et al. 1980. Aerobic and anaerobic metabolism during voluntary diving in Weddell seals: evidence of preferred pathways from blood chemistry and behavior. *Journal of Comparative Physiology*, 138(4): 335–346.
- Langerhans R B, Layman C A, Shokrollahi A M, et al. 2004. Predator-driven phenotypic diversification in *Gambusia affinis*. *Evolution*, 58(10): 2305–2318.
- Li, Q, Luo, S, Yang, C, et al. 2019. Impacts of maternal characteristics and temperature on juvenile survival in the crocodile lizard: implications for conservation. *Zoo Biology*, 38(3): 272–280.
- Liechti F, Hedenström A, Ålerstam T. 1994. Effects of sidewinds on optimal flight speed of birds. *Journal of Theoretical Biology*, 170(2): 219–225.
- Miller K A, Hare K M, Nelson N J. 2010. Do alternate escape tactics provide a means of compensation for impaired performance ability? *Biological Journal of the Linnean Society*, 99(2): 241–249.
- Moberly W R. 1968. The metabolic responses of the common iguana, *Iguana iguana*, to activity under restraint. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 27(1): 1–20.
- Nguyen T Q, Hamilton P, Ziegler T. 2014. *Shinisaurus crocodilurus* // IUCN. The Red List of Threatened Species. [DB/OL]. [2021-11-12]. <https://www.iucnredlist.org/species/57287221/57287235>.
- Olsson M, Shine R, Bak-Olsson E. 2000. Locomotor impairment of

- gravid lizards: is the burden physical or physiological? *Journal of Evolutionary Biology*, 13(2): 263–268.
- Potier S, Carpentier A, Grémillet D, et al. 2015. Individual repeatability of foraging behaviour in a marine predator, the great cormorant, *Phalacrocorax carbo*. *Animal Behaviour*, 103, 83–90.
- Robinson W R, Peters R H, Zimmermann J. 1983. The effects of body size and temperature on metabolic rate of organisms. *Canadian Journal of Zoology*, 61(2): 281–288.
- Rolvien T, Hahn M, Siebert U, et al. 2017. Vertebral bone microarchitecture and osteocyte characteristics of three toothed whale species with varying diving behaviour. *Scientific Reports*, 7(1): 1604.
- Rydell J, Lancaster W C. 2000. Flight and thermoregulation in moths were shaped by predation from bats. *Oikos*, 88(1): 13–18.
- Šamajová P, Gvoždík L. 2009. The influence of temperature on diving behaviour in the alpine newt, *Triturus alpestris*. *Journal of Thermal Biology*, 34(8): 401–405.
- Sato K, Mitani Y, Cameron M F, et al. 2003. Factors affecting stroking patterns and body angle in diving Weddell seals under natural conditions. *Journal of Experimental Biology*, 206(9): 1461–1470.
- Seebacher F, Franklin C E, Read M. 2005. Diving behaviour of a reptile (*Crocodylus johnstoni*) in the wild: interactions with heart rate and body temperature. *Physiological and Biochemical Zoology*, 78(1): 1–8.
- Shine R. 2003. Effects of pregnancy on locomotor performance: an experimental study on lizards. *Oecologia*, 136(3): 450–456.
- Shine R, Cogger H, Reed R, et al. 2003. Aquatic and terrestrial locomotor speeds of amphibious sea-snakes (Serpentes, Laticaudidae). *Journal of Zoology*, 259(3): 261–268.
- Stewart B S, DeLong R L. 1995. Double migrations of the Northern elephant seal, *Mirounga angustirostris*. *Journal of Mammalogy*, 76(1): 196–205.
- Veasey J S, Houston D C, Metcalfe N B. 2001. A hidden cost of reproduction: the trade-off between clutch size and escape take-off speed in female zebra finches. *Journal of Animal Ecology*, 70(1): 20–24.
- Verberk W C E P, Calosi P, Brischoux F, et al. 2020. Universal metabolic constraints shape the evolutionary ecology of diving in animals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1927): 20200488.
- Watwood S L, Miller P J O, Johnson M, et al. 2006. Deep-diving foraging behaviour of sperm whales (*Physeter macrocephalus*). *Journal of Animal Ecology*, 75(3): 814–825.
- 程瑞. 2020. 野生与人工繁育鳄蜥的运动能力、选择体温及行为节律比较. 桂林: 广西师范大学硕士学位论文, 19–20.
- 程瑞, 何明先, 钟春英, 等. 2021. 野生与人工繁育鳄蜥游泳能力比较. *广西师范大学学报: 自然科学版*, 39(1): 79–86.
- 何明先, 许淑淋, 李诗林, 等. 2020. 人工饲养鳄蜥运动能力及其与身体测量值的关系. *广西师范大学学报: 自然科学版*, 38(1): 120–126.
- 梁文波. 2007. 鳄蜥 (*Shinisaurus crocodilurus* Ahl) 的圈养与放归试点研究. 桂林: 广西师范大学硕士学位论文, 3–14.
- 宁加佳. 2007. 广东罗坑自然保护区鳄蜥 (*Shinisaurus crocodilurus*) 的活动时间分配及食性. 桂林: 广西师范大学硕士学位论文, 22.
- 于海, 黄乘明, 武正军, 等. 2006. 鳄蜥生活习性的观察. *四川动物*, 25(2): 364–366.
- 曾志锋. 2003. 鳄蜥 (*Shinisaurus crocodilurus* Ahl.) 的生态、濒危现状及保育. 桂林: 广西师范大学硕士学位论文, 23–24.
- 张玉霞, 曾志锋, 赵继艳. 2005. 中国鳄蜥地理分布及种群数量研究 // 周开亚, 计翔. 两栖爬行动物学研究 (第十辑). 长春: 吉林人民出版社, 79–82.