

变色树蜥 (*Calotes versicolor*) 选择体温、 热耐受性及温度对食物同化的影响

邱清波^{1,3}, 曾小彪^{2,3}, 林隆慧³, 计翔^{3,*}

(1. 琼州学院生命科学系, 五指山 572200; 2. 百色学院化学与生命科学系, 百色 533000;
3. 南京师范大学生命科学学院江苏省生物多样性和生物技术重点实验室, 南京 210046)

摘要: 研究变色树蜥 (*Calotes versicolor*) 的选择体温、热耐受性、温度对食物同化的影响。结果显示: ① 幼体的选择体温、临界高温和临界低温的平均值分别为 32.6、41.7℃ 和 7.7℃; 成体的选择体温、临界高温和临界低温的平均值分别为 33.1、42.0℃ 和 8.2℃。② 环境温度在 26~34℃ 时, 对变色树蜥食物通过时间和摄入能有显著的影响; 对表观消化系数 (ADC) 和同化效率 (AE) 无显著的影响; 在 28~34℃ 时食物通过时间随温度升高而缩短; 在 26、28℃ 和 30℃ 时, 摄入能小于更高温度的对应值。

关键词: 鬣蜥科; 变色树蜥; 选择体温; 热耐受性; 食物同化

文章编号: 1000-0933(2009)04-1738-07 中图分类号: Q143 文献标识码: A

Selected body temperature, thermal tolerance and influence of temperature on food assimilation in the oriental garden lizard, *Calotes versicolor* (Agamidae)

QIU Qing-Bo^{1,3}, ZENG Xiao-Biao^{2,3}, LIN Long-Hui³, JI Xiang^{3,*}

1 Department of Life Sciences, Qiongzhou University, Wuzhishan 572200, China

2 Department of Chemistry and Life Sciences, Baise University, Baise 533000, China

3 Jiangsu Key Laboratory for Biodiversity and Biotechnology, College of Life Sciences, Nanjing Normal University, Nanjing 210046, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(4): 1738 ~ 1744.

Abstract: Selected body temperature (T_{sel}), critical thermal minimum (CT_{Min}), critical thermal maximum (CT_{Max}), and influence of temperature on food assimilation were studied in the Oriental Garden Lizard, *Calotes versicolor* (Agamidae), from a population in Wuzhishan, Hainan, southern China. T_{sel} , CT_{Min} and CT_{Max} of juveniles averaged 32.6, 7.7℃ and 41.7℃, respectively. T_{sel} , CT_{Min} and CT_{Max} of adults averaged 33.1, 8.2℃ and 42.0℃, respectively. Temperature significantly affected food passage time, energy intake but not apparent digestive coefficient (ADC), assimilation efficiency (AE) of lizards. The food passage time decreased with increase in temperature from 28 to 34℃. Energy intake was lower at 26, 28 and 30℃ than at higher temperatures.

Key Words: agamidae; *Calotes versicolor*; selected body temperature; thermal tolerance; food assimilation

爬行动物的行为表现和生理功能受体温影响, 极端体温能导致动物死亡。在一定范围内, 相对较高的体温有利于爬行动物较好地表达行为和生理功能^[1]。爬行动物在异质热环境中能通过行为调温将体温维持在相对较高且恒定的水平。在均质热环境中(如地下、水中、深度覆盖的森林等), 爬行动物的行为调温受到限

基金项目: 江苏省生物多样性与生物技术重点实验室资助项目

收稿日期: 2008-04-30; 修订日期: 2008-10-20

致谢: 南京师范大学丁国骅、高建芳、张群利在实验的不同阶段提供支持和帮助, 特表谢意。

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xiangji50@yahoo.cn

制,体温变化与环境温度变化直接有关^[2]。实验室温梯板上测得的爬行动物平均体温为其选择体温(selected body temperature, T_{sel}),用于估算野外动物在没有任何生物和非生物限制条件下试图通过行为调温达到的体温水平,亦用于估测动物体温调节的设定点。在恒温室建立的均质热环境能将爬行动物的体温控制在特定水平,改变恒温室温度不仅可以测定爬行动物特定体温下的功能表现,亦能测定其热耐受性的上限和下限。爬行动物行为表现和生理功能的最适温度和热敏感性存在种间和种内变异^[3]。

爬行动物热生物学研究中,对食物同化和运动表现热依赖性的研究相对较多,主要与相关变量相对较易检测且与个体的适合度联系密切有关。例如,从摄食获得的净能可用于组织生长和后代输出^[4],而运动表现对于逃避捕食者和加强觅食成功率至关重要^[5]。温度能显著影响爬行动物的摄食、同化和运动能力,定量研究温度对这些功能表现的影响具有重要的生态学意义。

变色树蜥(*Calotes versicolor*)是鬣蜥科(Agamidae)树蜥属(*Calotes*)20余种蜥蜴中分布范围最大的一种,国内见于广东、海南、云南和香港等省区^[6,7]。变色树蜥野外常见于森林边缘,白天通常以头部向上或向下的姿势在树干或树枝调节体温^[8]。迄今为止,人们对*Calotes*属蜥蜴的了解并不多,关于变色树蜥的知识主要限于分类学、形态学和动物地理学方面^[6,9~12]。近年来陆续有关于变色树蜥的繁殖输出、卵孵化以及个体发育过程中形态、两性异形和食性变化方面的研究^[13~16]。本文报道变色树蜥热生物学研究数据,内容涉及:① T_{sel} 、临界低温(critical thermal minimum, CT_{Min})和临界高温(critical thermal maximum, CT_{Max}),②温度对摄入能、食物通过时间、表观消化系数(apparent digestive coefficient, ADC)和同化效率(assimilation efficiency, AE)的影响。旨在阐明个体发育过程中热耐受性和选择体温的变化极其生态学意义,并论述食物同化的热依赖性。

1 材料与方法

1.1 动物采集与饲养

研究用变色树蜥于2007年4月捕自海南五指山市郊(18°47'N, 109°30'E)。捕获的蜥蜴带回实验室,经测量、称重后,饲养在3 m × 1.5 m × 2.0 m铁网笼内。用水盆、木板、石棉瓦、穿孔砖块、草皮和小灌木模拟该种的野外生境,提供足量黄粉虫幼虫(larvae *Tenebrio molitor*),在饮水中添加复合微量元素和儿童钙粉,以确保树蜥能够获得全面的营养。铁网笼内正中悬挂4只200 W灯泡,作为蜥蜴体温调节的外热源,环境温度低于24℃时灯泡自动开启,笼内温度于24~60℃区间波动,从而使蜥蜴能将体温调整到喜好温度水平。

1.2 T_{sel} 、 CT_{Min} 和 CT_{Max} 测定

蜥蜴捕获后1周开始测定 T_{sel} 、 CT_{Min} 和 CT_{Max} 。每项测定前,将蜥蜴关养在28℃恒温室内1 d。由于实验蜥蜴未在特定热环境中作2周以上的专门驯化,因而视五指山当地野外热环境为其天然热驯化环境。

测定 T_{sel} 蜥蜴($n=61$)的体长(snout-vent length, SVL)范围为70.7~100.0 mm,平均 SVL 为82.6 mm。 SVL 大于78.9 mm的雌体能够产卵,据此人为判定大于此 SVL 的个体为成体。将专用铁网笼移入20℃的空调间,笼内用木板、石棉瓦、穿孔砖块、草皮和小灌木等复杂化,笼正中悬挂4只200 W灯泡,随机放置5~6个直径为100 mm的饮水皿。光周期为14L:10D,6:00 h自动开启,灯开启后能在笼内形成20~60℃的连续温度梯度(用电子点温计测定)。蜥蜴从笼一侧移入,次日10:00~11:00 h时间段用电子点温计测量泄殖腔温度。活动蜥蜴(在灯泡附近积极调温的个体)泄殖腔温度的平均值定义为 T_{sel} ^[17]。

测定 CT_{Min} ($n=50$)和 CT_{Max} ($n=57$)蜥蜴的 SVL 范围分别为70.7~100.0 mm和70.7~97.6 mm, SVL 平均值分别为82.0 mm和81.9 mm。将蜥蜴移入预先设置为28℃的LRH-250A生化培养箱(广东医疗器械厂)内,按每2 min递增或递减0.25℃的速率调节箱内温度。以蜥蜴在强刺激下不能作出反应(眨眼、翻身和爬动)、移出培养箱后能恢复正常为标准确定 CT_{Min} 和 CT_{Max} ^[17]。

1.3 摄入能、食物通过时间和食物同化

实验在恒温室内进行,室内用日光灯照明,光照周期为12 L:12 D,7:00自动开启;实验温度设置为26、28、30、32℃和34℃。将 SVL 范围为70.3~103.2 mm、平均值为88.3 mm的蜥蜴($n=38$)分为5组,同时在5

个温度中进行实验。蜥蜴被单个关养在 $0.2\text{ m} \times 0.2\text{ m} \times 0.2\text{ m}$ 的玻璃缸中,在实验温度下禁食 3d 后无粪便排出,称重。蜥蜴最先摄入的 3 条面包虫内各含 1 条长 3 mm、直径 0.3 mm 的绿色塑料标记线,随后提供未加标记的面包虫和饮水。光照期间每隔 60 min 收集 1 次粪尿。记录停止喂食时间,取走剩余面包虫,将动物禁食至无粪尿排出后称重。收集到的粪、尿以及剩余的面包虫在 65°C 烘箱中干燥至恒重,分别称重,随后用 WGR(1 型弹式氧弹仪(长沙仪器厂)测出能量。

食物通过时间以蜥蜴排出第 1 条标记线为准。表观消化系数(apparent digestive coefficient, ADC)用 $(I - F)/I \times 100\%$ 表示^[18],同化效率(assimilation efficiency, AE)用 $(I - F - U)/I \times 100\%$ 表示^[19];其中 I 为摄入食物能量, F 为粪能, U 为尿能。

1.4 数据分析

所有数据在作参数统计分析前,分别检验其正态性(kolmogorov-smirnov test)和方差同质性(F -max test)。 ADC 和 AE 数据经 arc-sine 转化用于参数统计分析。由于个体大小与各比较变量之间缺乏线性关系,协方差分析(ANCOVA)不适于比较检测变量的温度处理间差异,故用单因子方差分析(one-way ANOVA)和 Tukey 多重比较来检验温度对摄入能、食物通过时间、 ADC 、 AE 和运动表现等的影响。文中的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 T_{sel} 、 CT_{Min} 和 CT_{Max}

变色树蜥成体($(33.1 \pm 0.2)^{\circ}\text{C}$)和幼体($(32.6 \pm 0.2)^{\circ}\text{C}$) T_{sel} 无显著差异($F_{1,59} = 2.44; P = 0.124$)。成体的 CT_{Min} ((8.2 ± 0.1) versus $(7.7 \pm 0.1)^{\circ}\text{C}$) 和 CT_{Max} ((42.0 ± 0.1) versus $(41.7 \pm 0.1)^{\circ}\text{C}$) 均高于幼体,成体热耐受性与幼体相比显著略向上漂移(CT_{Min} : $F_{1,48} = 10.47; P < 0.003$; CT_{Max} : $F_{1,55} = 5.24; P < 0.05$)。

表 1 变色树蜥的 T_{sel} 、 CT_{Min} 和 CT_{Max}

Table 1 Selected body temperature (T_{sel}) and the lower (CT_{Min}) and upper (CT_{Max}) limits of thermal tolerance of *C. versicolor*

年龄 Age	选择体温 T_{sel}	临界低温 CT_{Min}	临界高温 CT_{Max}
幼体 Juvenile	32.6 ± 0.2 ($N = 25$)	7.7 ± 0.1 ($N = 25$)	41.7 ± 0.1 ($N = 25$)
	30.5 ~ 34.9	7.0 ~ 8.3	39.5 ~ 42.6
成体 Adult	33.1 ± 0.2 ($N = 36$)	8.2 ± 0.1 ($N = 25$)	42.0 ± 0.1 ($N = 32$)
	31.0 ~ 35.7	7.2 ~ 9.7	40.6 ~ 43.1

2.2 食物通过时间、摄入能和食物同化

各实验组蜥蜴初始体重无显著差异($F_{4,33} = 0.97, P = 0.458$)。实验温度对变色树蜥日摄入能($F_{4,33} = 3.34, P = 0.021$)和食物通过时间($F_{4,33} = 9.60, P < 0.0001$)有显著的影响,高温(32°C 和 34°C)下蜥蜴的日摄入能较高、食物通过时间较短(表 2)。实验温度对变色树蜥 ADC ($F_{4,33} = 0.44, P = 0.781$) 和 AE ($F_{4,33} = 0.47, P = 0.755$) 无显著的影响(表 2)。

3 讨论

动物有主动调温(active thermoregulation)和被动调温(passive thermoregulation)两种调温策略。主动调温的动物在温度过高或过低的热环境中始终能把体温维持在一个特定且狭窄的范围内,被动调温动物的体温变化则基本反映了环境温度的变化^[20]。不同种类蜥蜴的调温策略处于主动(被动调温连续谱的不同位点上^[20],主要通过阴阳穿梭、选择活动时间、调整日晒频率和姿势等行为途径进行体温调节^[21]。

在实验室梯度热环境中测得的选择体温(T_{sel})是蜥蜴热生物学的重要特征之一,反映了蜥蜴对各项表现和功能最适温度进行权衡的结果,并可因不同功能在不同季节的相对重要性而发生变化^[22]。选择体温的种间差异明显(表 3),这种差异与动物野外生境利用的差异有关^[3]。例如,利用开敞生境的中国石龙子(*Eumeces chinensis*)选择体温高于利用郁闭生境的印度蜥蜴(*Sphenomorphus indicus*)^[17,23],变色树蜥(成体

33.1℃; 幼体 32.6℃) 与同地域分布的多线南蜥(*Mabuya multifasciata*; 雌体 32.9℃; 雄体 32.5℃)^[24,25] 有相似的选择体温。选择体温也与蜥蜴的繁殖状态有关,雌体能根据身体状态的不同调整调温策略,在孕期向下漂移体温以给胚胎提供最适宜的发育热环境^[26,27]。例如,胎生蜥蜴(*Lacerta vivipara*)^[28]、印度蜥蜴^[29]和多线南蜥^[24,25] 孕期雌体选择体温低于产后个体,主要为避免高温对后代表型的不利影响。选择体温也与动物的年龄、营养和摄食状况有关^[3]。

表 2 变色树蜥的初始体重、摄入能、表观消化系数、同化效率和食物通过时间

Table 2 Initial body mass, energy intake, apparent digestive coefficient, assimilation efficiency and food passage time of *C. versicolor* at different body temperatures

温度 Temperature (℃)	N	初始体重 Initial body mass (g)	摄入能 Daily energy intake (J·d ⁻¹ ·g ⁻¹)	表观消化系数 ADC (%)	同化效率 AE (%)	食物通过时间 Food passage time (h)
26	8	16.5 ± 1.9	174.1 ab ± 26.3	83.0 ± 2.1	74.6 ± 2.6	51.9 a ± 3.5
		11.1 ~ 26.8	78.6 ~ 302.2	73.9 ~ 89.0	63.8 ~ 83.1	37.5 ~ 61.5
28	8	17.6 ± 1.5	144.2 b ± 15.2	81.2 ± 1.4	73.7 ± 1.8	52.1 a ± 4.0
		11.7 ~ 23.2	76.8 ~ 191.0	73.1 ~ 84.9	64.9 ~ 79.2	35.9 ~ 60.8
30	7	13.5 ± 1.2	149.4 b ± 29.3	80.7 ± 1.9	71.6 ± 2.4	31.0 b ± 4.6
		7.8 ~ 17.4	47.0 ~ 268.1	72.3 ~ 84.8	59.8 ~ 77.6	16.5 ~ 46.8
32	9	16.5 ± 1.8	260.8 a ± 35.9	80.9 ± 2.5	70.9 ± 3.4	31.0 b ± 3.8
		11.6 ~ 26.7	101.9 ~ 404.3	67.4 ~ 87.8	51.6 ~ 82.1	18.8 ~ 46.3
34	6	18.4 ± 2.6	278.1 a ± 61.0	83.6 ± 1.5	75.2 ± 2.5	26.9 b ± 3.8
		11.9 ~ 26.4	132.0 ~ 450.9	77.9 ~ 86.7	64.4 ~ 81.1	20.8 ~ 45.3

Tukey's post hoc 检验, $\alpha = 0.05$, a 和 b 差异显著 Tukey's post hoc test, $\alpha = 0.05$, a is significantly different from b

不同地理区域蜥蜴类群选择体温差异明显,例如华中、华北的常见种丽斑麻蜥和山地麻蜥选择体温较高(表 3),其可能原因是北方昼夜温差大,蜥蜴在白天把体温调至较高水平有利于在单位时间内更好的完成某些重要生理功能的表达,并且较高的体温在随后的夜间低温环境下可以较慢达到(或未达到)不利于蜥蜴的体温水平。而出人意料的是,较低纬度地区常见蜥蜴如多线南蜥(热带蜥蜴,见于中国海南)、南草蜥(见于中国福建、广东、华南)选择体温并不见得显著高于其它区域的蜥蜴(表 3),究其原因,可能是南方昼夜温差小且环境温度温和,蜥蜴缺乏北方种类那种急需把体温调至高水平的迫切性。

爬行动物的 CT_{Max} 和 CT_{Min} 亦存在种间差异^[30,31]。总体而言,利用较暖生境的蜥蜴 CT_{Min} 较高,而利用开敞生境的蜥蜴具有较高的 CT_{Max} ^[32]。例如,北方(较冷)地区的山地麻蜥(*Eremias brenchleyi*)比南方(较暖)地区的南草蜥(*Takydromus sexlineatus*)具有更低的 CT_{Min} (表 3),而比栖于同一地区但更荫蔽栖息地的北草蜥具有更高的 CT_{Max} ^[33]。变色树蜥比中国大陆一些常见蜥蜴具有更高的 CT_{Min} (表 3),支持“利用温暖生境的蜥蜴 CT_{Min} 较高”的假设。 CT_{Max} 更多地与生境开敞性有关,利用开敞生境的蜥蜴耐受高温上限的能力较为接近。

个体发育过程中 CT_{Min} 和 CT_{Max} 的漂移是一个有趣的现象,因为这种漂移可能提示:与其他非随机选择微生境的蜥蜴^[34]一样,不同年龄段的变色树蜥可能利用具不同热条件的时间段或栖息地以缓解成幼体之间的竞争。幼体具有相对较低的 CT_{Min} 可以部分解释作者长期野外观察中所发现的一个现象:即变色树蜥幼体一般比成体晚半个月进入冬眠、早半个月结束冬眠。幼体进入冬眠和结束冬眠的季节环境温度都相对要低, CT_{Min} 较低显示其对低温环境的适应能力较强。成体较幼体 CT_{Max} 高,说明变色树蜥随着个体发育,耐受高温的能力不断加强,这显然与该成体比幼体利用更高的栖架、活动季节更有可能曝露在高温条件下有关。根据野外观察,变色树蜥栖架利用的高度随个体发育而增加,幼年个体可能主要利用郁闭度较高的近地面生境而具有较低的 CT_{Max} 。

食虫类蜥蜴中有三种食物通过时间热依赖性作用模式:① 随温度升高而缩短,如侧斑美洲鬣蜥(*Uta stansburiana*)^[18]、北草蜥^[17];② 较低温度水平时随温度升高而缩短,较高温度水平时趋于稳定,如中国石龙子^[35]、印度蜥蜴^[23]、白条草蜥(*Takydromus wolteri*)^[36];③ 较低温度水平时随温度升高而缩短,较高温度水平时随温度升高而增长,如胎生蜥蜴^[37]、峡谷美洲鬣蜥(*Sceloporus merriami*)^[38]、蓝尾石龙子(*Eumeces*

elegans)^[39]、南草蜥^[32]。这 3 种模式可能是客观存在的,因为至少在已被研究中国石龙子、蓝尾石龙子、印度蜓蜥、北草蜥、南草蜥、白条草蜥等中国产蜥蜴中,测定食物通过时间的温度范围不仅相似,且涵盖了摄食能够发生的所有体温范围。变色树蜥食物通过时间的热依赖性模式属于第一种模式。

表 3 中国几种蜥蜴的选择体温、临界高温和临界低温

Table 3 Selected body temperature (T_{sel}), critical thermal maximum (CT_{Max}) and critical thermal minimum (CT_{Min}) of some lizards in China

蜥蜴 Lizards	类别 Type	选择体温 T_{sel} (°C)	临界高温 CT_{Max} (°C)	临界低温 CT_{Min} (°C)	参考文献 References
丽斑麻蜥 <i>Eremias argus</i>	成体 Adults	36.0 32.8 ~ 38.5	44.9 43.2 ~ 47.6	1.0 -0.3 ~ 2.4	[40]
山地麻蜥 <i>Eremias brenchleyi</i>	成体 Adults	33.5 ± 0.3	43.6 ± 0.2	3.4 ± 0.2	[3]
	幼体 Juveniles	31.7 ± 0.2	40.8 ± 0.2	5.1 ± 0.3	
	成年雄体 Adult males	33.7 ± 0.4 30.0 ~ 37.2	43.6 ± 0.2 42.9 ~ 44.2	3.3 ± 0.2 1.4 ~ 4.2	
中国石龙子 <i>Eumeces chinensis</i>	成体 Adults	31.2 ± 0.4 25.5 ~ 34.5	42.3 ± 0.2 40.5 ~ 44.0	6.3 ± 0.1 5.7 ~ 6.9	[35]
		28.2 ± 0.5 23.8 ~ 32.4	41.1 ± 0.2 40.0 ~ 41.9	6.2 ± 0.1 5.5 ~ 7.0	[42]
	幼体 Juveniles				
蓝尾石龙子 <i>Eumeces elegans</i>	雄体 Males	30.4 ± 0.5 25.0 ~ 34.2	41.9 ± 0.1 40.1 ~ 42.4	9.3 ± 0.1 8.0 ~ 10.9	[39]
	雌体 Females	26.8 ± 0.4 24.9 ~ 29.1			
原尾蜥虎 <i>Hemidactylus bowringii</i>	成体 Adults	30.9 ± 0.3 28.8 ~ 33.8	43.3 ± 0.1 42.0 ~ 44.1	2.8 ± 0.1 2.6 ~ 3.7	[43]
多线南蜥 <i>Mabuya multifasciata</i>	怀卵雌体 Gravid females	29.0 ± 0.2 27.6 ~ 30.8			[24]
	非怀卵雌体 Nongravid females	32.9 ± 0.4 29.7 ~ 35.2			
	成年雄体 Adult males	32.5 ± 0.3 30.2 ~ 35.7			
印度蜓蜥 <i>Sphenomorphus indicus</i>	成体 Adults	25.7 ± 0.2 22.3 ~ 29.6	37.6 ± 0.3 36.5 ~ 38.5	3.1 ± 0.2 1.7 ~ 4.1	[23]
北草蜥 <i>Takydromus septentrionalis</i>	雄体 Males	30.0 ± 0.3 26.0 ~ 33.5	42.3 ± 0.1 40.5 ~ 43.5	3.9 ± 0.1 3.0 ~ 4.5	[17]
	雌体 Females			5.9 ± 0.2 4.0 ~ 7.0	
南草蜥 <i>Takydromus sexlineatus</i>	成体 Adults	31.5 28.1 ~ 33.9	42.2 40.7 ~ 43.2	6.4 4.9 ~ 8.4	[32]

ADC 和 AE 测定值的大小决定于消化酶的活性、食物通过时间以及摄入食物的类型和总量^[3]。在一定范围内,随着温度升高消化酶活性增强,但是高温缩短了食物通过时间从而减少了酶的作用时间^[44]。这可能是迄今所有研究过的蜥蜴 ADC 和 AE 热敏感性低的主要原因^[3]。本项研究结果亦显示,温度对变色树蜥 ADC 和 AE 无显著影响,该结果进一步支持蜥蜴同化效率热敏感性较低的一般结论。

References:

- [1] Huey R B, Kingsolver J G. Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends in Ecology and Evolution*, 1989, 4: 131—135.
- [2] Lin L H, Ji X, Lu H L, *et al.* Variation in body temperature as a consequence of the response to heating lights under a light-dark cycle in the Chinese cobra *Naja atra*. *Acta Zoologica Sinica*, 2005, 51: 38—45.
- [3] Xu X F, Ji X. Ontogenetic shifts in thermal tolerance, selected body temperature and thermal dependence of food assimilation and locomotor performance in a lacertid lizard, *Eremias brenchleyi*. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, 2006, 143: 118—124.
- [4] Nagy K A. Ecological energetics. In: Huey RB, Pianka ER, Schoener TW eds. *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism*. Cambridge: Harvard University Press, 1983, 24—54.

- [5] Shine R. Locomotor speeds of gravid lizards; placing 'costs of reproduction' within an ecological context. *Functional Ecology*, 2003, 17: 526 — 533.
- [6] Erdelen W. The genus *Calotes* (Sauria:Agamidae) in Sri Lanka; clutch sizes and reproductive seasonality of *Calotes versicolor*-preliminary results. *Spixiana*, 1986, 9 (1): 111 — 115.
- [7] Zhao E M, Adler K. *Herpetology in China*. Oxford: Society for the Study of Amphibians and Reptiles, 1993.
- [8] Diong C H, Chou L M, Lim K K P. *Calotes versicolor*; the changeable lizard. *Nature Malaysiana*, 1994, 19: 46 — 54.
- [9] Diong C H, Lim S S L. Taxonomic review and morphometric description of *Bronchocelela cristatella* (Kuhl, 1820) (Squamata: Agamidae) with notes on other species in the genus. *Raffles Bulletin of Zool*, 1998, 46 (2): 345 — 359.
- [10] Moody S M. Phylogenetic and historical biogeographical relationship of the genera in the family Agamidae (Reptilia: Lacertilia). Ph. D. Thesis, University of Michigan, Ann Arbor, 1980.
- [11] Pope C H. The reptiles of China: turtles, crocodilians, snakes, and lizards. In: *Mus Nat. Hist Central Asia 10*. New York: The American Museum of Natural History, 1935.
- [12] Smith M A. The Fauna of British India Including Ceylon and Burma; Reptilia and Amphibia, Vol. , Sauria. London: Taylor and Francis. 1935.
- [13] Ji X, Qiu Q B, Diong C H. Sexual dimorphism and female reproductive characteristics in the oriental garden lizard, *Calotes versicolor*, from a population in Hainan, southern China. *Journal of Herpetology*, 2002, 36: 1 — 8.
- [14] Ji X, Qiu Q B, Diong C H. Influence of incubation temperature on hatching success, embryonic use of energy, and size and morphology of hatchlings in the oriental garden lizard, *Calotes versicolor* (Agamidae). *Journal of Experimental Zoology*, 2002, 292: 649 — 659.
- [15] Qiu Q B, Ma X M, Ji X. Ontogenetic Shifts of Morphology and Food Habits in the Oriental Garden Lizard, *Calotes versicolor* (Agamidae). *Zoological Research*, 2001, 22: 367 — 374.
- [16] Radder RS. An overview of geographic plasticity in life history traits of an agamid lizard, *Calotes versicolor*. *Current Science*, 2006, 91:1354 — 1363.
- [17] Ji X, Du W G, Sun P Y. Body temperature, thermal tolerance and influence of temperature on sprint speed and food assimilation in adult grass lizards, *Takydromus septentrionalis*. *Journal of Thermal Biology*, 1996, 21: 155 — 161.
- [18] Waldschmidt S R, Jones S M, Porter W P. The effect of body temperature and feeding regime on activity, passage time, and digestive coefficient in the lizard *Uta stansburiana*. *Physiological Zoology*, 1986, 59: 376 — 383.
- [19] Ji X, Zhou W H, He G B, *et al.* Food intake assimilation efficiency, and growth of juvenile lizards, *Takydromus septentrionalis*. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, 1993, 105: 283 — 285.
- [20] Pough F H, Gans C. The vocabulary of reptilian thermoregulation. In: Gans C, Pough F H eds. *Biology of the Reptilia*, Vol. 12: Physiological Ecology. New York: Academic Press, 1982. 17 — 23.
- [21] Kiefer M C, Van Sluys M, Rocha C F D. Thermoregulatory behaviour in *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae) from Brazilian coastal populations: an estimate of passive and active thermoregulation in lizards. *Acta Zoologica (Stockholm)*, 2007, 88: 81 — 87.
- [22] Díaz J A, Cabezas-Díaz S. Seasonal variation in the contribution of different behavioural mechanisms to lizard thermoregulation. *Function Ecology*, 2004, 18: 867 — 875.
- [23] Ji X, Sun P Y, Du W G. Selected body temperature, thermal tolerance and food assimilation in a viviparous skink, *Sphenomorphus indicus*. *Netherlands Journal of Zoology*, 1997, 47: 103 — 110.
- [24] Ji X, Lin C X, Lin L H, *et al.* Evolution of viviparity in warm-climate lizards: an experimental test of the maternal manipulation hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology*, 2007, 20: 1037 — 1045.
- [25] Lin C X, Zhang L, Ji X. Influence of pregnancy on locomotor performances of the skink, *Mabuya multifasciata*: why do females shift thermal preferences when pregnant? *Zoology*, 2008, 111: 188 — 195.
- [26] Braña F. Shifts in body temperature and escape behaviour of female *Podarcis muralis* during pregnancy. *Oikos*, 1993, 66: 216 — 222.
- [27] Mathies T, Andrews R M. Influence of pregnancy on thermal biology of the lizard, *Sceloporus jarrovi*: why do pregnant females exhibit low body temperatures? *Functional Ecology*, 1997, 11: 498 — 507.
- [28] Van Damme R, Bauwens D, Verheyen RF. Selected body temperatures in the lizard *Lacerta vivipara*: variation within and between populations. *Journal of Thermal Biology*, 1986, 11: 219 — 222.
- [29] Ji X, Lin L H, Luo L G, *et al.* Temperature during gestation affects sexual phenotype, morphology, locomotor performance and growth of neonatal brown forest skink, *Sphenomorphus indicus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2006, 88: 453 — 463.
- [30] Angilletta Jr. M J, Niewiarowski P H, Navas C A. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, 2002, 27: 249 — 268.
- [31] Winne C T, Keck M B. Intraspecific differences in thermal tolerance of the diamondback watersnake (*Nerodia rhombifer*): effects of ontogeny,

- latitude, and sex. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, 2005, 140: 141 — 149.
- [32] Zhang Y P, Ji X. The thermal dependence of food assimilation and locomotor performance in southern grass lizards, *Takydromus sexlineatus* (Lacertidae). *Journal of Thermal Biology*, 2004, 29: 45 — 53.
- [33] Chen B H. Lacertidae. In: Chen B H, ed. *The Amphibian and Reptilian Fauna of Anhui*. Hefei: Anhui Science and Technology Publishing House, 1991, 219 — 230.
- [34] Melville J, Schulte J A. Correlates of active body temperatures and microhabitat occupation in nine species of central Australian agamid lizards. *Austral Ecology*, 2001, 26, 660 — 669.
- [35] Ji X, Zheng XZ, Xu Y G, Sun R M. Several aspects of the thermal biology of the skink *Eumeces chinensis*. *Acta Zoologica Sinica*, 1995, 41: 268 — 274.
- [36] Chen X J, Xu X F, Ji X. Influence of body temperature on food assimilation and locomotor performance in white-striped grass lizards, *Takydromus wolteri* (Lacertidae). *Journal of Thermal Biology*, 2003, 28: 385 — 391.
- [37] Van Damme R, Bauwens D, Verheyen R F. The thermal dependence of feeding behaviour, food consumption and gut-passage time in the lizard *Lacerta vivipara* Jacquin. *Functional Ecology*, 1991, 5: 507 — 517.
- [38] Beaupre S J, Dunham A E, Overall K L. The effects of consumption rate and temperature on apparent digestibility coefficient, urate production, metabolizable energy coefficient and passage time in canyon (*Sceloporus merriami*) from two populations. *Functional Ecology*, 1993, 7: 272 — 280.
- [39] Du W G, Yan S J, Ji X. Selected body temperature, thermal tolerance and thermal dependence of food assimilation and locomotor performance in adult blue-tailed skinks, *Eumeces elegans*. *Journal of Thermal Biology*, 2000, 25: 197 — 202.
- [40] Luo L G, Qu Y F, Ji X. Thermal dependence of food assimilation and sprint speed in a lacertid lizard (*Eremias argus*) from northern China. *Acta Zoologica Sinica*, 2006, 52: 256 — 262.
- [41] Xu X F, Chen X J, Ji X. Selected body temperature, thermal tolerance and influence of temperature on food assimilation and locomotor performance in lacertid lizards, *Eremias brenchleyi*. *Zool Res*, 2001, 22: 443 — 448.
- [42] Xu X F, Zhao Q, Ji X. Selected body temperature, thermal tolerance and influence of temperature on food assimilation in juvenile Chinese skinks, *Eumeces chinensis*. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 1999, 47: 465 — 471.
- [43] Xu D D, Ji X. Sexual dimorphism, female reproduction and egg incubation in the oriental leaf-toed gecko (*Hemidactylus bowringii*) from southern China. *Zoology*, 2007, 110: 20 — 27.
- [44] Harwood R H. The effect of temperature on the digestive efficiency of three species of lizard, *Cnemidophorus tigris*, *Gerrhonotus multicarinatus* and *Sceloporus occidentalis*. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, 1979, 63: 417 — 433.

参考文献:

- [15] 邱清波, 马小梅, 计翔. 海南变色树蜥个体发育过程中形态和食性的变化. *动物学研究*, 2001, 22: 367 ~ 374.
- [33] 陈壁辉. 蜥蜴科. 见: 陈壁辉主编. *安徽两栖爬行类志*. 合肥: 安徽科技出版社, 1991. 219 ~ 230.
- [35] 计翔, 郑向忠, 徐永根, 孙如明. 中国石龙子热生物学的研究. *动物学报*, 1995, 41: 268 ~ 274.
- [41] 许雪峰, 陈雪君, 计翔. 雄性山地麻蜥选择体温、热耐受性及温度对食物同化和运动表现的影响. *动物学研究*, 2001, 22: 443 ~ 448.