

# 浙江舟山五种卵生游蛇科动物个体大小、 窝卵数和卵大小之间的关系\*

计翔 孙平跃 许雪峰 杜卫国

(杭州师范学院生物学系, 杭州 310036)

**摘要** 阐明五种游蛇科动物雌体大小、窝卵数和卵大小之间的关系和雌性繁殖特征的种间差异。5种蛇均产单窝卵, 产卵高峰期为6月下旬至7月, 窝卵数与雌体大小(SVL)呈显著的正相关, 相对窝卵重与雌体SVL无关, 卵重与窝卵数无关。灰鼠蛇卵重与雌体SVL呈正相关, 赤链蛇、王锦蛇、黑眉锦蛇和乌梢蛇的卵重与雌体SVL无关。黑眉锦蛇卵长径与窝卵数呈负相关, 其余4种蛇卵长径与窝卵数无关。5种蛇卵长径与短径无关。黑眉锦蛇卵短径边缘性地与窝卵数无关, 其余4种蛇卵短径与窝卵数呈显著的正相关。赤链蛇窝卵数与产后亲体状态呈正相关, 其余4种蛇窝卵数与产后亲体状态无关。赤链蛇、王锦蛇、黑眉锦蛇和乌梢蛇雌体主要通过增加窝卵数增加繁殖输出, 而灰鼠蛇雌体则主要通过增加窝卵数和卵大小增加繁殖输出。赤链蛇繁殖特征与灰鼠蛇相似, 王锦蛇繁殖特征与黑眉锦蛇相似, 前两种蛇的繁殖特征与后两种蛇的差异大于与乌梢蛇的差异。

**关键词** 游蛇科 繁殖 窝卵数 窝卵重 相对窝卵重 卵大小

每窝产非恒定数后代的爬行动物能通过增加窝卵(仔)数、卵(仔)大小、或者两者的某种组合来增加繁殖输出。许多爬行动物显示亲体大小、窝卵(仔)数和卵(仔)大小之间复杂的相互关系。窝卵(仔)数通常与亲体大小呈正相关(Fitch, 1970, 1985; Moll, 1979; Congdon and Gibbons, 1985; Seigel and Ford, 1987; Ford and Seigel, 1989), 但亲体大小和窝卵(仔)数对卵(仔)大小的影响仍然不甚明了。许多有关卵(仔)大小进化的早期理论模型预测窝卵数与卵大小之间呈负相关性(Brockelman, 1975; Simth and Fretwell, 1974)。这些预测在一些种类中确实得到了证实(Stewart, 1979; Nussbaum, 1981; Ford and Killebrew, 1983; Ford and Seigel, 1989), 但龟鳖类和蛇类中仍缺乏表明这些模型具有普遍适用性的直接证据。一些特定的因素能影响卵生爬行动物中亲体大小、窝卵数和卵大小三者之间的关系: 许多龟鳖类卵大小受骨盆大小的限制(Congdon and Gibbons, 1987); 由于产卵频率、窝卵数和繁殖资源可得性等的季节变化, 蜥蜴中的三者关系非常复杂。与龟鳖类和蜥蜴类相比较, 蛇类无腰带大小的形态学限制, 一个繁殖期仅产单窝卵, 因而非常适合检测亲体大小对

1998-04-02 收稿, 1999-07-19 修回

\*国家自然科学基金资助项目 (No. 39270124)、浙江省教委优秀回国人员基金和浙江省自然科学基金青年人才专项基金资助项目

**第一作者简介** 计翔, 男, 35岁, 硕士, 教授。研究方向: 生理生态学与进化生物学。E-mail: xji@public.hz.zj.cn

卵(仔)大小的影响。

本文中,我们报道浙江舟山5种习见卵生游蛇科动物的数据,主要包括:(1)产卵期;(2)亲体个体大小、窝卵数及卵大小和形状之间的关系;(3)五种蛇繁殖特征的种间差异。我们开展此研究,旨在为相关理论的完善做出贡献。

## 1 材料和方法

本研究涉及的5种卵生游蛇科蛇为赤链蛇(*Dinodon rufozonatum*)、王锦蛇(*Elaphe carinata*)、黑眉锦蛇(*Elaphe taeniura*)、灰鼠蛇(*Ptyas korros*)和乌梢蛇(*Zaocys dhumnades*)。动物于1993~1997年6月捕自浙江舟山本岛(定海和沈家门)各地,本文修改时补入部分1998年收集的黑眉锦蛇、灰鼠蛇和乌梢蛇数据。各种蛇带回实验室后被分别关养在铁网笼(800mm×800mm×800mm)内直至产卵。动物能在笼内自由饮水和取食黑斑蛙、泽蛙或小白鼠。实验室温度变化范围为24~33℃。所有卵均在产后3小时内被收集。作者记录产后亲体体重、体长(snout-vent length, SVL)和尾长(tail length, TL),产卵时间,窝卵数,及卵湿重、长径和短径。部分窝卵数数据来自被解剖的雌体,这些雌体含卵黄沉积卵巢卵或输卵管卵。相对窝卵重(relative clutch mass, RCM)用两种方法表示:RCM<sub>1</sub>用窝卵重/产后亲体体重表示(Shine, 1992),RCM<sub>2</sub>用窝卵重/亲体总体重(产后亲体体重+窝卵重)表示(Vitt and Price, 1982; Seigel and Fitch, 1984)。产后雌体状态用产后体重与SVL的Log<sub>e</sub>转化回归剩余值表示(Van Damme *et al.*, 1992)。

用Statistica统计软件包处理数据,数据正态性和方差均一性分别用Kolmogorov-Smirnov和F-max检验。经检验,部分数据经Log<sub>e</sub>转化后符合参数分析的条件。本研究涉及的参数统计方法包括线性回归、方差分析(ANOVA)和偏相关分析等。作者用聚类分析检测5种蛇繁殖特征,并以欧氏距离表示各种的相似性。显著性水平设置为 $\alpha=0.05$ 。描述性统计值用平均值±标准误表示。

## 2 结果

表1显示本研究涉及的5种蛇产卵的起讫时间。5种蛇产卵期仅有微小的差别,产卵的高峰期为6月下旬至7月。表2显示各种的雌体大小和繁殖特征。本研究采用的赤链蛇、王锦蛇、黑眉锦蛇、灰鼠蛇和乌梢蛇产卵雌体的最小SVL分别为69.0、108.0、110.0、66.0和86.5cm(表2),所有大于最小SVL的雌体均能产卵,且仅产单窝卵。

表1 浙江舟山5种卵生游蛇科蛇产卵的起讫时间  
Table 1 The commence and ending of egg-laying in five species of oviparous colubrid snakes from Zhoushan islands, Zhejiang

种 Species	样本数 Sample size	产卵起始时间 Commence of egg-laying	产卵结束时间 Ending of egg-laying
赤链蛇 <i>D. rufozonatum</i>	35	29/06	19/07
王锦蛇 <i>E. carinata</i>	32	08/07	04/08
黑眉锦蛇 <i>E. taeniura</i>	21	09/06	24/07
灰鼠蛇 <i>P. korros</i>	36	22/06	15/07
乌梢蛇 <i>Z. dhumnades</i>	25	24/06	18/07

表中日期用日/月表示(The dates in the table are expressed as date/month)

表2 5种游蛇雌体大小和繁殖特征

Table 2 Female size and reproductive characteristics in the five species of oviparous colubrid snakes

	赤链蛇 <i>D. rufozonatum</i>	王锦蛇 <i>E. carinata</i>	黑眉锦蛇 <i>E. taeniura</i>	灰鼠蛇 <i>P. korros</i>	乌梢蛇 <i>Z. dhumnades</i>
体长(cm) (Snout-vent length)	83.0 ±1.4(35) 69.0~101.0	128.4 ±1.8(32) 108.0~147.0	134.3 ±2.6(20) 110.0~155.0	84.3 ±1.6(36) 66.0~100.0	103.6 ±2.4(25) 86.5~138.0
尾长(mm) (Tail length)	16.2 ±0.6(35) 9.0~21.6	26.9 ±0.7(32) 18.2~34.5	27.7 ±1.3(20) 13.0~34.3	35.1 ±1.7(36) 6.5~47.0	37.9 ±1.0(25) 27.2~47.0
产后体重(g) (Postpartum mass)	160.2 ±9.3(35) 84.9~306.2	605.2 ±32.7(29) 211.3~980.0	466.7 ±40.9(20) 233.4~950.0	181.7 ±8.9(36) 81.8~280.9	261.6 ±19.5(25) 148.6~578.1
窝卵数 (Clutch size)	10.3 ±0.6(35) 5~20	9.7 ±0.5(32) 5~17	9.0 ±0.6(20) 5~14	9.5 ±0.4(36) 5~14	10.6 ±0.5(25) 7~17
窝卵重(g) (Clutch mass)	62.1 ±4.7(28) 27.1~128.4	347.2 ±26.1(23) 132.2~567.9	233.4 ±17.7(20) 109.8~395.1	85.2 ±5.1(33) 26.2~153.7	130.3 ±10.4(20) 71.0~250.8
卵重(g) (Egg mass)	5.8 ±0.2(28) 3.9~7.5	32.7 ±1.1(23) 25.8~43.7	25.8 ±1.0(20) 18.3~34.5	8.8 ±0.3(33) 5.2~11.3	12.0 ±0.4(20) 8.9~14.8
卵长径(cm) (Egg length)	3.39 ±0.07(23) 2.79~4.05	5.84 ±0.11(23) 4.96~6.87	5.43 ±0.15(20) 4.57~7.15	3.81 ±0.05(25) 3.35~4.35	4.37 ±0.10(15) 3.59~4.97
卵短径(cm) (Egg width)	1.65 ±0.02(23) 1.46~1.86	3.03 ±0.05(23) 2.66~3.46	2.71 ±0.69(20) 2.08~3.14	1.86 ±0.03(25) 1.71~2.05	2.07 ±0.04(15) 1.79~2.32
相对窝卵重 (Relative clutch mass)					
RCM <sub>1</sub>	0.39 ±0.01(28) 0.27~0.53	0.56 ±0.03(23) 0.25~0.76	0.52 ±0.03(20) 0.28~0.72	0.48 ±0.02(33) 0.31~0.78	0.51 ±0.04(20) 0.25~1.06
RCM <sub>2</sub>	0.28 ±0.01(28) 0.21~0.35	0.35 ±0.01(23) 0.20~0.43	0.34 ±0.01(20) 0.22~0.42	0.32 ±0.01(33) 0.24~0.44	0.33 ±0.02(20) 0.20~0.52

数据用平均值 ±标准误和范围表示, 括号内数字表明样本数 (Data are expressed as mean ±SE and range. Sample sizes are indicated in parentheses)

线性回归显示: (1) 5种蛇的窝卵数和窝卵重均与雌体 SVL 呈显著的正相关 (所有  $P < 0.002$ ; 图 1); (2) 王锦蛇 ( $r^2 = 0.09$ ,  $F_{1,21} = 2.18$ )、黑眉锦蛇 ( $r^2 = 0.05$ ,  $F_{1,18} = 0.10$ ) 和乌梢蛇 ( $r^2 = 0.13$ ,  $F_{1,18} = 2.62$ ) 的卵重与雌体 SVL 无关 (三者  $P > 0.12$ ), 赤链蛇 ( $r^2 = 0.18$ ,  $F_{1,26} = 5.77$ ) 和灰鼠蛇 ( $r^2 = 0.22$ ,  $F_{1,31} = 8.97$ ) 的卵重与雌体 SVL 呈正相关 (两者  $P < 0.029$ ; 图 2); (3) 5种蛇的相对窝卵重与雌体 SVL 无关 (所有  $P > 0.426$ )。

对雌体 SVL、窝卵数和卵重三因子的偏相关分析证实: (1) 5种蛇的窝卵数与雌体 SVL 之间呈显著的正相关性 (赤链蛇:  $r = 0.83$ ,  $t = 7657$ ,  $df = 26$ ; 王锦蛇:  $r = 0.59$ ,  $t = 3.28$ ,  $df = 21$ ; 黑眉锦蛇:  $r = 0.81$ ,  $t = 5.60$ ,  $df = 18$ ; 灰鼠蛇:  $r = 0.68$ ,  $t = 5.04$ ,  $df = 31$ ; 乌梢蛇:  $r = 0.60$ ,  $t = 3.06$ ,  $df = 18$ ; 所有  $P < 0.04$ ); (2) 王锦蛇 ( $r = 0.19$ ,  $t = 0.88$ ,  $df = 21$ )、黑眉锦蛇 ( $r = -0.04$ ,  $t = 0.15$ ,  $df = 18$ ) 和乌梢蛇 ( $r = 0.11$ ,  $t = 0.45$ ,  $df = 18$ ) 的卵重与雌体 SVL 之间无显著的相关性 (三者  $P > 0.387$ ); (3) 灰鼠蛇卵重与雌体 SVL 呈显著的正相关 ( $r = 0.42$ ,  $t = 2.51$ ,  $df = 31$ ,  $P = 0.018$ )。该分析否定了赤链蛇卵重与雌体 SVL 之间显著的相关性 ( $r = 0.27$ ,  $t = 1.41$ ,  $df = 26$ ,  $P = 0.169$ )。此外, 该分析还显示 5种蛇的卵重与窝卵数之间无显著的相关性 (赤链蛇:  $r = -0.04$ ,  $t = 0.22$ ,  $df = 26$ ; 王锦蛇:  $r = 0.09$ ,  $t = 0.40$ ,  $df = 21$ ; 黑眉锦蛇:  $r = 0.10$ ,  $t = 0.40$ ,  $df = 18$ ; 灰鼠蛇:  $r = -0.10$ ,  $t = 0.57$ ,  $df = 31$ ; 乌梢蛇:  $r =$

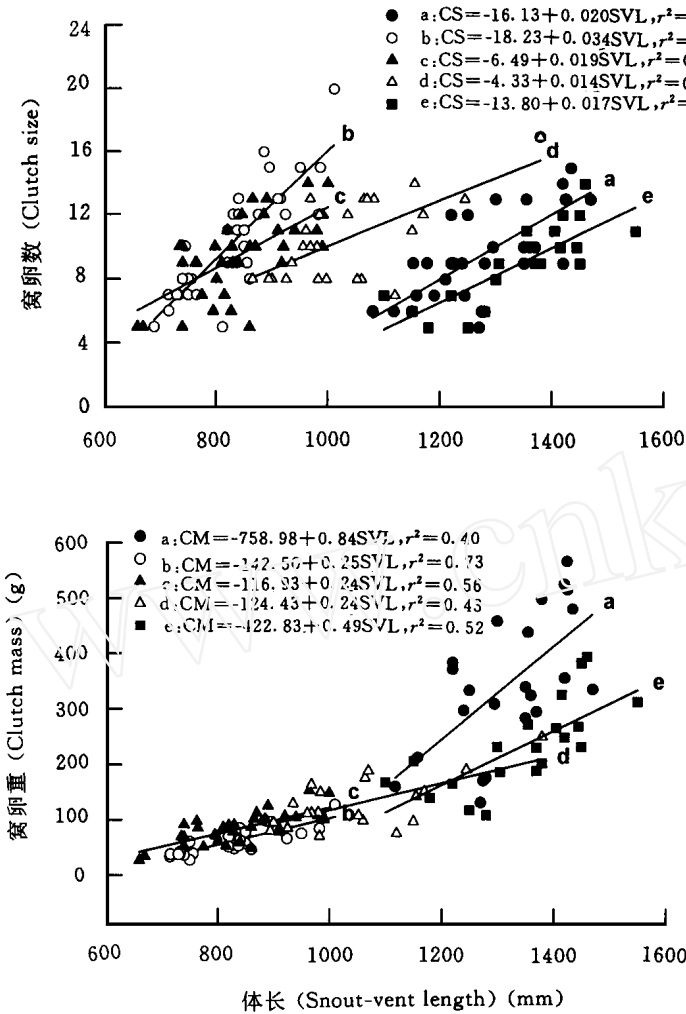


图1 浙江舟山5种卵生游蛇科动物窝卵数和窝卵重与雌体体长之间的关系

Fig. 1 Relationships of clutch size and clutch mass to female SVL in the five species of oviparous colubrid snakes from Zhoushan islands, Zhejiang

图中注明回归方程 (The regression equation is indicated in the figure)

a: 王锦蛇 *E. carinata* b: 赤链蛇 *D. rufozonatum*

c: 灰鼠蛇 *P. korros* d: 乌梢蛇 *Z. dhumnades* e: 黑眉锦蛇 *E. taeniura*

窝卵数呈显著的正相关(四者  $P < 0.006$ ), 而黑眉锦蛇卵短径边缘性地与窝卵数无关 ( $r = 0.46, t = 2.10, df = 17, P = 0.051$ )。

对亲体 SVL、产后亲体状态和窝卵数三因子的偏相关分析进一步证实了5种蛇的窝卵数与雌体 SVL 之间显著的正相关性 (赤链蛇:  $r = 0.87, t = 9.98, df = 33$ ; 王锦蛇:  $r = 0.68, t = 4.78, df = 27$ ; 黑眉锦蛇:  $r = 0.82, t = 5.87, df = 18$ ; 灰鼠蛇:  $r = 0.68, t = 5.53, df = 34$ ; 乌梢蛇:

$0.28, t = 1.20, df = 18$ ; 所有  $P > 0.246$ )。

对卵长径、卵短径和窝卵数三因子的偏相关分析显示: (1) 5种蛇的卵长径与短径之间无显著的相关性 (赤链蛇:  $r = 0.16, t = 0.71, df = 21$ ; 王锦蛇:  $r = 0.21, t = 0.96, df = 21$ ; 黑眉锦蛇:  $r = 0.46, t = 2.10, df = 17$ ; 灰鼠蛇:  $r = 0.32, t = 1.59, df = 23$ ; 乌梢蛇卵:  $r = 0.17, t = 0.61, df = 13$ ; 所有  $P > 0.05$ ); (2) 除黑眉锦蛇卵长径与窝卵数呈负相关外 ( $r = -0.70, t = 3.98, df = 17, P < 0.01$ ), 其余4种蛇的卵长径与窝卵数之间无显著的相关性 (赤链蛇:  $r = -0.39, t = 1.90, df = 21$ ; 王锦蛇:  $r = -0.39, t = 1.87, df = 21$ ; 灰鼠蛇:  $r = -0.28, t = 1.37, df = 23$ ; 乌梢蛇:  $r = -0.36, t = 1.34, df = 13$ ; 四者  $P > 0.07$ ); (3) 赤链蛇 ( $r = 0.69, t = 4.28, df = 21$ )、王锦蛇 ( $r = 0.73, t = 4.72, df = 21$ )、灰鼠蛇 ( $r = 0.55, t = 3.06, df = 23$ ) 和乌梢蛇 ( $r = 0.79, t = 4.48, df = 13$ ) 卵短径与

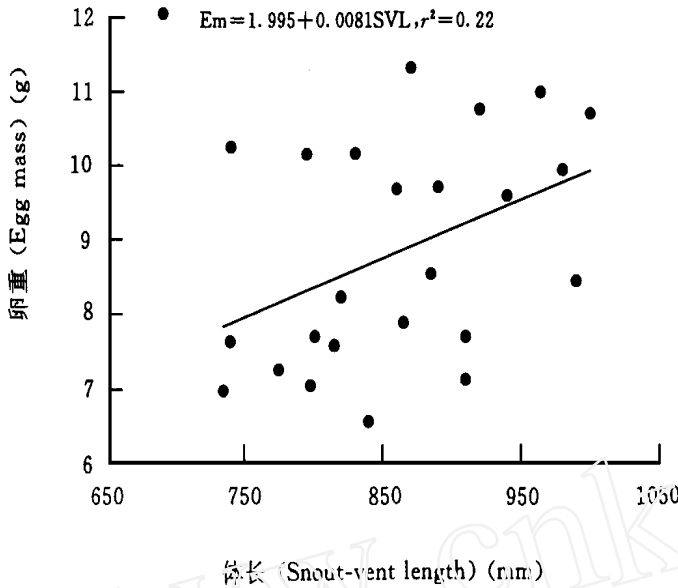


图2 灰鼠蛇卵重与雌体体长之间的关系

Fig.2 The relation of egg mass to female SVL in *P. korros*

图中注明回归方程

(The regression equation is indicated in the figure)

$r = 0.67, t = 4.21, df = 23$ ; 所有  $P < 0.0003$ 。此外, 该分析还显示: 王锦蛇 ( $r = 0.21, t = 1.11, df = 27$ )、黑眉锦蛇 ( $r = 0.30, t = 1.31, df = 18$ )、灰鼠蛇 ( $r = 0.25, t = 1.48, df = 34$ ) 和乌梢蛇 ( $r = 0.04, t = 0.20, df = 23$ ) 产后亲体状态与窝卵数无关 (四者  $P > 0.150$ ), 而赤链蛇产后亲体状态与窝卵数呈正相关 ( $r = 0.44, t = 2.75, df = 33, P < 0.01$ )。

对 5 种蛇繁殖特征的聚类分析显示: 赤链蛇繁殖特征与灰鼠蛇相似, 王锦蛇繁殖特征与黑锦蛇相似, 前两种蛇的繁殖特征与后两种蛇的差异大于与乌梢蛇的差异 (图 3)。

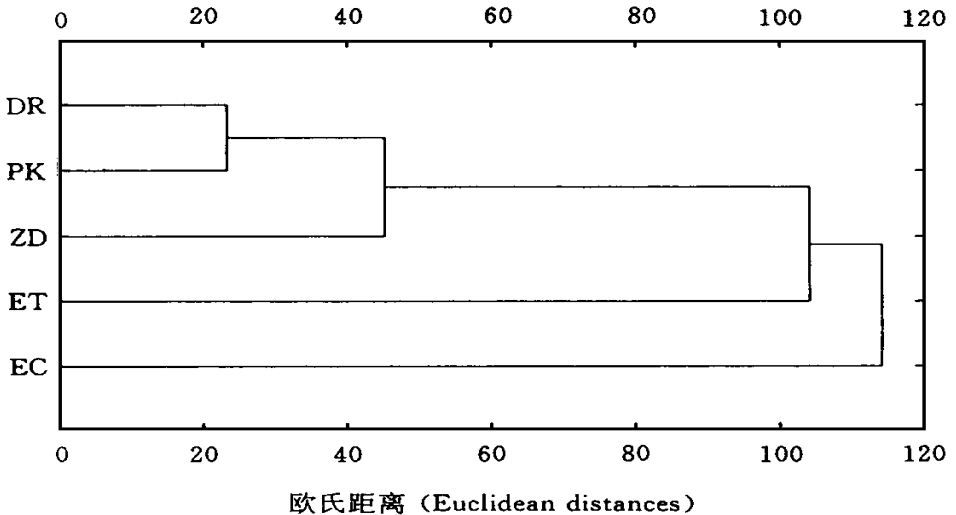


图3 浙江舟山 5 种卵生游蛇科动物繁殖特征的聚类分析

Fig.3 A cluster analysis on reproductive characteristics for five species of colubrid snakes from Zhoushan islands, Zhejiang

DR: 赤链蛇 *D. rufozonatum* EC: 王锦蛇 *E. carinata* ET: 黑眉锦蛇 *E. taeniura*  
 PK: 灰鼠蛇 *P. korros* ZD: 乌梢蛇 *Z. dhumnades*

### 3 讨 论

本研究两个最重要的结论是: (1) 5 种蛇的卵重均与窝卵数无显著的相关性; (2) 繁殖特征的种间差异显著。

卵重变化独立于窝卵数变化的结论明显与 Stewart (1979) 关于这两个变量之间存在负相关性的预测不同, 但卵重与窝卵数之间的负相关性在一些卵生蛇类中确实是存在的 (Ford and Seigel, 1989)。不同种类中得出不同的结论, 提示卵生蛇类中卵重与窝卵数之间的关系并无统一的模式。在卵胎生蛇类中, 幼仔重与窝仔数之间亦无统一的模式。例如, 红点锦蛇 (*Elaphe rufodorsata*) 幼仔大小与窝仔数无关 (Ji *et al.*, 1997), 而加德蛇 (*Thamnophis butleri*) 幼仔大小与窝仔数呈负相关性 (Ford and Killebrew, 1983)。

同鸟卵逐个发育和产出的模式不同, 卵生爬行动物的一窝卵是同时发育, 并在较短的时间内被顺序产出的。卵生爬行动物的窝卵数一般由卵黄沉积卵的数量决定的。窝卵数一旦被确定, 最终产出的卵大小决定于亲体投入单枚卵的物质和能量。在缺乏亲代抚育的卵生爬行动物中, 雌性繁殖投入主要在窝卵数和卵大小之间分配 (Smith and Fretwell, 1974; Brockelman, 1975; Ford and Seigel, 1989)。对产非恒定卵数的卵生爬行动物而言, 窝卵数和卵大小的进化受生育力选择 (fecundity selection, 一种有利于产众多小型卵的选择) 和生存选择 (survival selection, 一种有利于产少数大型卵的选择) 的影响 (Sinervo, 1994)。从大卵孵出的幼体个体大, 质量好, 一般存活到性成熟年龄的概率较高。因此, 自然选择应使得生育力选择和生存选择之间达到某种程度的折衷。生育力选择和生存选择的共同作用应能导致优化选择 (optimizing selection), 在其作用下, 动物产大小优化的卵。从大小优化的卵孵出的幼体存活到性成熟的几率较高, 且可能反映了现时和未来繁殖成功率之间的对换关系 (trade-off)。本研究涉及的 5 种蛇的卵大小的变化独立于窝卵数的变化可能在一定程度上反映了这两种选择压力作用。

5 种蛇的窝卵数均与雌体大小 (SVL) 呈正相关。偏相关分析设置窝卵数恒定时, 赤链蛇、王锦蛇、黑眉锦蛇和乌梢蛇卵大小与雌体 SVL 无关, 提示这 4 种蛇主要通过增加窝卵数来增加繁殖输出。灰鼠蛇卵重经偏相关分析仍显示与雌体 SVL 的正相关性, 提示该种主要通过增加窝卵数大小来增加繁殖输出。

爬行动物卵的形状不同程度地决定于窝卵数、腹腔形状和体积、输卵管的解剖学特征和腰带通道特点等 (Smith and Fretwell, 1974; Iverson and Ewert, 1991)。我们没有足够的数据来逐个说明各因素的影响, 但窝卵数显然影响 5 种蛇的卵形状。窝卵数较大的个体产较圆的卵。窝卵数如何影响卵形状在不同种类中可能有所差异。黑眉锦蛇的卵长径与窝卵数无显著的相关性, 故该种高窝卵数时, 较圆的卵更多地与较小的卵长径有关。其余 4 种蛇高窝卵数时, 较圆的卵则更多地与较大的卵径有关, 因为这 4 种蛇的卵短径与窝卵数正相关而卵长径与窝卵数无显著的相关性。

王锦蛇、黑眉锦蛇、灰鼠蛇和乌梢蛇产后雌体状态与窝卵数无关, 赤链蛇产后雌体状态与窝卵数呈正相关的结果提示产后雌体状态与窝卵数的关系比经验预测的关系复杂。事实上, 特定种类的窝卵数变化决定于多种因素。可以预测: 卵黄沉积前状态较差

的雌体繁殖投入较少，并可能有较差的产后状态，但卵黄沉积前状态很好的雌体亦会因相对较大的繁殖投入而可能有较差的产后状态。

5种蛇繁殖特征的种间差异明显，具体表现在窝卵数、窝卵重、卵大小、卵形状和相对窝卵重等方面的种间差异。赤链蛇繁殖特征与灰鼠蛇相似，王锦蛇繁殖特征与黑眉锦蛇相似，前两种蛇的繁殖特征与后两种蛇的差异大于与乌梢蛇的差异。由于5种蛇大小、形态、亲缘关系有不同程度的差别，观测到的繁殖特征的种间差异主要是由何种因素决定待进一步研究。

### 参 考 文 献 (References)

- Brockelman, W. Y. 1975 Competition, the fitness of offspring, and optimal clutch size. *Am. Nat.* **109**: 677 ~ 699.
- Congdon, J. D. and J. W. Gibbons 1985 Egg components and reproductive characteristics of turtles: Relationships to body size. *Herpetologica* **41**: 194 ~ 205.
- Congdon, J. D. and J. W. Gibbons 1987 Morphological constraint on egg size: A challenge to optimal egg size theory? *Natl. Acad. Sci. USA* **84**: 4 145 ~ 4 147.
- Fitch, H. S. 1970 Reproductive cycles in lizards and snakes. *Univ. Kansas Misc. Publ. Mus. Nat. Hist.* **52**: 1 ~ 247.
- Fitch, H. S. 1985 Variation in clutch and litter size in New World reptiles. *Univ. Kansas Misc. Publ. Mus. Nat. Hist.* **76**: 1 ~ 76.
- Ford, N. B. and D. K. Killebrew 1983 Reproductive tactics and female body size in Butler's garter snake, *Thamnophis butleri*. *J. Herpetol.* **17**: 271 ~ 275.
- Ford, N. B. and R. A. Seigel 1989 Relationships among body size, clutch size, and egg size in three species of oviparous snakes. *Herpetologica* **45**: 75 ~ 83.
- Iverson, J. B. and M. A. Ewert 1991 Physical characteristics of reptilian eggs and a comparison with avian eggs. In: Deeming, D. C. and M. W. J. Ferguson eds. *Egg Incubation, Its Effect on Embryonic Development in Birds and Reptiles*. Cambridge: Cambridge University Press. 87 ~ 100.
- Ji, X., Y. Y. Xie, P. Y. Sun and X. Z. Zheng 1997 Sexual dimorphism and female reproduction in a viviparous snake, *Elaphe rufodorsata*. *J. Herpetol.* **31**: 420 ~ 422.
- Moll, E. O. 1979 Reproductive cycles and adaptation. In: Harless, M. and H. Morlock eds. *Turtles: Perspectives and Research*. New York: Wiley and Sons. 305 ~ 331.
- Nussbaum, R. A. 1981 Seasonal shifts in clutch size and egg size in the side-blotched lizard, *Uta stansburiana* Baird and Girard. *Oecologia (Berl.)* **49**: 8 ~ 13.
- Seigel, R. A. and H. S. Fitch 1984 Ecological pattern of relative clutch mass in snakes. *Oecologia* **61**: 292 ~ 301.
- Seigel, R. A. and N. B. Ford 1987 Reproductive ecology. In: Seigel, R. A., J. T. Collins and S. S. Novak eds. *Snake: Ecology and Evolutionary Biology*. New York: MacMillan. 210 ~ 252.
- Shine, R. 1992 Relative clutch mass and body shape in lizards and snakes: its reproductive investment constrained or optimized? *Evolution* **46**: 828 ~ 833
- Sinervo, B. 1994 Experimental tests of reproductive allocation paradigms. In: Vitt, L. J. and E. R. Pianka eds. *Lizard Ecology. Historical and Experimental Perspectives*. New Jersey: Princeton University Press. 73 ~ 90.
- Smith, C. C. and S. D. Fretwell 1974 The optimal balance between size and number of offspring. *Am. Nat.* **108**: 499 ~ 506.
- Stewart, J. R. 1979 The balance between number and size of young in the living-bearing lizard *Gerrhonotus coeruleus*. *Herpetologica* **35**: 342 ~ 350.
- Van Damme, R., D. Bauwens, F. Braña and R. F. Verheyen 1992 Incubation temperature differentially affects

hatching time , egg survival , and hatchlings performance in the wall lizard *Podarcis muralis*. *Herpetologica* **48**: 220 ~ 228

Vitt , L. J. and H. J. Price 1982 Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica* **38**: 237 ~ 255.

## 外 文 摘 要 ( Abstract )

### RELATIONSHIPS AMONG BODY SIZE, CLUTCH SIZE, AND EGG SIZE IN FIVE SPECIES OF OVIPAROUS COLUBRID SNAKES FROM ZHOUSHAN ISLANDS, ZHEJIANG, CHINA \*

JI Xiang SUN Ping-Yue XU Xue-Feng DU Wei-Guo

( Department of Biology , Hangzhou Normal College , Hangzhou 310036 , China )

We studied relationships among body size , clutch size , and egg size and female reproductive characteristics in five species of oviparous colubrid snakes from Zhoushan islands , Zhejiang , China . All adult female of the five species laid a single clutch per breeding season . The peak period of oviposition occurred in late June and July . In all five species , clutch size was positively correlated with female size ( SVL ) , relative clutch mass was independent of female size , egg mass was independent of clutch size , and egg length was independent of egg width . Egg mass of *Dinodon rufozonatum* , *Elaphe carinata* , *E. taeniura* , and *Zaocys dhumnades* was independent of female size , whereas egg mass of *Ptyas korros* was positively correlated with female size . In *E. taeniura* , egg length was negatively correlated with clutch size , and egg width was independent of clutch size . However , in the remaining four species , egg length was independent of clutch size , and egg width was positively correlated with clutch size . Clutch size was positively correlated with the postpartum female condition in *D. rufozonatum* , but not in the remaining four species . *D. rufozonatum* , *E. carinata* , *E. taeniura* , and *Z. dhumnades* increased reproductive output mainly through increasing clutch size , whereas *P. korros* through increasing both clutch size and egg size . As for the female reproductive characteristics , *D. rufozonatum* was similar to *P. korros* , *E. carinata* was similar to *E. taeniura* , and *Z. dhumnades* seemed to be the median type between the former and the latter two species .

**Key word** Colubridae , Reproduction , Clutch size , Clutch mass , Relative clutch mass , Egg size

\* This work was supported by the National Natural Science Foundation of China ( No. 39270124 ) , Zhejiang Education Committee and Zhejiang Provincial Natural Science Foundation