

中国石龙子个体发育过程中头部 两性异型和食性的变化*

马小梅 计 翔

(杭州师范学院生物学系, 杭州 310036)

Ontogenetic Changes in Sexual Dimorphism in Head Size and Food Habits in the Chinese Skink, *Eumeces Chinensis*
Ma Xiaomei, Ji Xiang (Department of Biology, Hangzhou Normal College, Hangzhou 310036). *Chinese Journal of Ecology*, 2001, 20(3): 12- 16

The Chinese skink (*Eumeces chinensis*) is sexually dimorphic in both body size and head size, and males are the larger. A comprehensive analysis of the ecological and evolutionary sources of sex differences in growth and size of head requires a detailed understanding of growth trajectories during ontogeny. Here, we pay particular attention to the point during ontogeny at which males and females diverge. Hatchlings (newly emerged young) and juveniles smaller than 70 mm SVL do not exhibit sexual dimorphism in head size, whereas males and females larger than 70 mm SVL begin to diverge. The sexual dimorphism in head size is much more pronounced in adults than in juveniles sharing this character. Adult females partition relatively less resources into head growth but more into carcass growth, thereby leaving a larger space for eggs so as to increase reproductive output. Adult males, on the contrary, partition relatively more resources into head growth, thereby increasing their reproductive success and enhancing their ability to defend predators. Skinks at different ontogenetic stages slightly differ in food niche width and breadth. However, no direct evidence shows a substantial contribution of the divergence in head size to the segregation of food niche between males and females. Our results indicate that sexual selection is the main evolutionary source of sexual dimorphism in body and head sizes in *E. chinensis*.

Key words: *Eumeces chinensis*, sexual dimorphism, food habit, food niche overlap, food niche breadth.

中图分类号: Q 954.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-4890(2001)03-0012-05

许多动物呈现个体大小、局部形态特征(头部大小)和体色的两性异形^[5, 14, 15, 21, 22]。Darwin^[12]认为两性谋求各自最大的繁殖利益导致了两性异形, 因此两性异形是性选择压力作用的结果。自Darwin以来, 许多同行认为性选择压力和非性选择压力均能导致动物的两性异形, 两种选择压力在不同的动物中所起的作用是不同的^[2~5, 7, 10, 16, 21~26]。性选择压力导致的两性异形与繁殖成功率直接有关。非性选择压力导致的两性异形与繁殖成功率无关或无直接的关系, 如两性寿命的差异^[13]、两性食性的分离^[6, 21]和两性分配用于生长的物质和能量的差异^[10]等均可能导致动物的两性异形。

中国石龙子(*Eumeces chinensis*)成体的两性异形十分显著, 雌体头部较小, 躯干腹腔部分相对较大; 中国石龙子两性异形至少部分地与性选择压力有关, 因为雌体相对较大的腹腔容纳量有利于增加繁殖输出^[2]。然而, 该种头部两性异形的个体发育及头部两性异形是否有益于两性食物生态位分离等问题待进一步明确。

1 材料和方法

用于产卵的中国石龙子于1998年4月捕自浙江丽水三岩寺。捕回的石龙子饲养在蜥蜴专用玻璃缸(长×宽×高=900mm×650mm×500mm)内。缸内模拟该种的野外生境, 提供产卵巢址、足量黄粉虫幼虫和饮水[含德国产爬行动物专用复合微量元素(Nekton-Rep^U)和儿童钙粉]。缸一端悬挂一只300-W灯泡, 作为石龙子体温调节的热源。饲养雌体于5月31日~6月28日产卵。卵在24~32℃下孵化, 冰冻处死孵出幼体。

* 浙江省自然科学基金青年人才专项基金、浙江省151人才基金和杭州市跨世纪人才基金资助项目。

作者简介: 马小梅, 女, 40岁, 实验师。1985年浙江农业大学农经系毕业, 从事动物学实验和科研工作, 发表论文7篇。

计翔, 男, 37岁, 教授。1988年华东师范大学生物系生态学硕士研究生专业毕业。从事进化生物学和生理生态学研究。主持2项国家自然科学基金项目、2项浙江省自然科学基金项目、1项浙江省教育委员会优秀归国人员基金项目、1项国家教育部优秀年轻教师基金项目、1项欧共体资助项目。发表论文50余篇。

用于食性分析的中国石龙子于 1998 年 9 月捕自丽水同一石龙子种群。用 10% 福尔马林处死野外捕获的石龙子, 一天后将动物保存在 5% 福尔马林中。这些石龙子以后被测量、鉴定性别、解剖、取出整胃。用放大镜和解剖镜鉴别胃内容物中的食物种类, 统计各种食物的数量。食物生态位宽度用 Simpson 多样性指数 (B) 表示^[18]。

$$B = 1 / \sum p_i^2$$

其中, p_i 为实际利用的第 i 种食物在所有被利用的食物中所占的比例。食物生态位重叠度用 Levins (O_{jk} 或 O_{kj}) 指数表示^[19, 20]。

$$O_{jk} = O_{kj} = \frac{p_{ij} p_{ik}}{(\sum p_{ij}^2 + \sum p_{ik}^2)^{1/2}}$$

其中 p_{ij} 和 p_{ik} 分别为被 j 和 k 种类或性别组动物利用的第 i 种食物在所有被利用的食物中所占的比例。

测量数据包括, 体长 (SVL), 为吻端至泄殖腔孔前缘间距; 头长 (HL), 为吻端至外耳道前缘间距; 头宽 (HW) 为左右颌关节间距。测量工具为日产 Mitutoyo 数码游标卡。孵出幼体性别难被准确鉴定, 故两性数据未经统计即被合并。SVL 88.1mm 以上的个体判定为性成熟个体, 大于此 SVL 的雌体能够产卵^[3]。本研究共用 1375 个个体, 按性别和 SVL 大小将石龙子为 11 组, 其中包括孵出幼体组、两性 SVL 小于 70mm 的幼体组、两性 SVL 为 70~80mm 的幼体组、两性 SVL 为 80~88mm 的幼体组、两性 SVL 为 88.1~98mm 的成体组和两性 SVL 大于 98mm 的成体组。

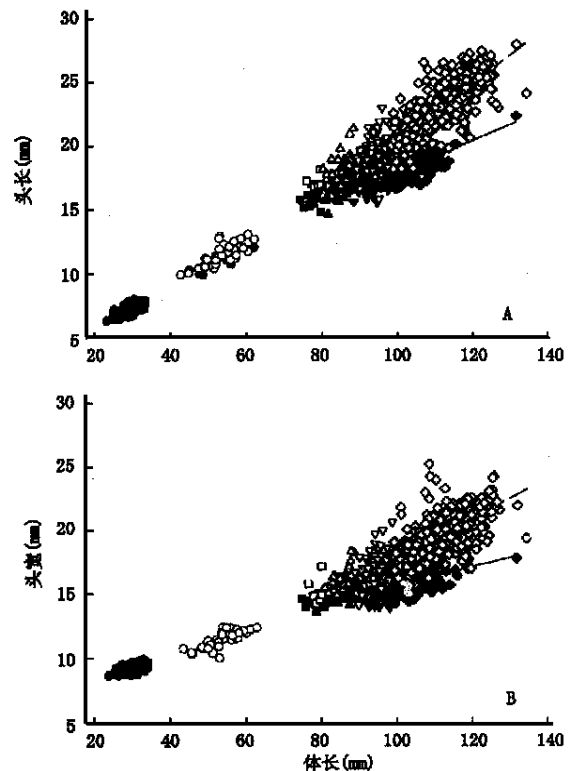
所有数据在作进一步统计检验前, 用 Kolmogorov-Smirnov 和 F-max (Statistica 统计软件包) 分别检验正态性和方差同质性。经检验, 部分数据需经过 Loge 转换才符合参数统计的条件。用线性回归、协方差分析 (ANCOVA) 和方差分析 (ANOVA) 等处理相应的数据; 比较矫正平均值前, 检验斜率的均一性。显著性水平设置为 $\alpha = 0.05$ 。

2 结果

2.1 两性异形

成体个体大小有显著的两性异形, 表现为 SVL > 98mm 的雄性成体大于雌性成体 (ANOVA, $F_{1,580} = 12354, p < 0.0001$; 表 1)。SVL < 70mm 的幼体头部无显著的两性差异 (ANCOVA, HL - $F_{1,48} = 2.78, p = 0.102$; HW - $F_{1,48} = 1.32, p = 0.257$), SVL > 70mm 的幼体具有显著的头部两性异形 (ANCOVA, 所有 $p < 0.001$)。

孵出幼体具有相对较大的头部 (表 1), 但孵出幼体数据无法用 ANCOVA 去除 SVL 差异的影响, 以比较其头部大小与其它各组个体的差异。SVL > 70mm 至性成熟最小 SVL (88.1mm) 的两性幼体的头长和头宽与 SVL 的线性回归具有共同的斜率 (ANCOVA, 所有 $p > 0.292$), 雄性幼体特定 SVL 的头长和头宽显著大于雌性幼体 (ANCOVA, 所有 $p < 0.001$; 表 1)。SVL 为 88.1~98mm 的成体头长随 SVL 的增长速率无显著的两性差异 (ANCOVA, $F_{1,216} = 0.33, p = 0.567$), 而雄性头宽随 SVL 的增长速率大于雌性 (ANCOVA, $F_{1,216} = 4.41, p = 0.037$)。SVL > 98mm 的雄性成体头长 (ANCOVA, $F_{1,578} = 10.15, p < 0.002$) 和头宽 (ANCOVA, $F_{1,578} = 12.35, p < 0.001$) 随 SVL 的增长速率大于雌性 (图 1)。



孵出幼体, \bullet SVL < 70mm 雌幼体, \circ SVL < 70mm 雄幼体, \triangle SVL 70~80mm 雌幼体, \triangle SVL 70~80mm 雄幼体, \square SVL 80~88mm 雌幼体, \square SVL 80~88mm 雄幼体, \diamond SVL 88.1~98 成年雌体, ∇ SVL 88.1~98mm 成年雄体, ∇ SVL > 98mm 成年雌体, ∇ SVL > 98mm 成年雄体
图 1 中国石龙子个体发育过程中头长 (A) 和头宽 (B) 与 SVL 之间的回归

Fig. 1 The regression of head length (A) and head width (B) on SVL for *Eumeces chinensis* during ontogeny

雌性幼体头长 (ANCOVA, $F_{2,63} = 1.64, p = 0.201$) 和头宽 (ANCOVA, $F_{2,63} = 2.83, p = 0.067$)

随 SVL 的增长速率无显著的差异,但雌性幼体头长(ANCOVA, $F_{1,315} = 45.45, p < 0.0001$)和头宽(ANCOVA, $F_{1,315} = 38.28, p < 0.0001$)随 SVL 的增长速率大于雌性成体(图 1)。结果表明,性成熟雌性头部生长速率相对地小于同性别的幼体。

雄性幼体头长(ANCOVA, $F_{2,62} = 0.55, p = 0.582$)和头宽(ANCOVA, $F_{2,62} = 0.55, p = 0.577$)随 SVL 的增长速率亦无显著的差异。雄性幼体头长(ANCOVA, $F_{1,614} = 1.61, p = 0.205$)和头宽(ANCOVA, $F_{1,614} = 2.66, p = 0.103$),但雄性幼体特定

SVL 的头长(ANCOVA, $F_{1,615} = 23.14, p < 0.0001$)和头宽(ANCOVA, $F_{1,615} = 11.48, p < 0.001$)小于雄性成体(图 1)。结果表明,性成熟雄体头部生长速率相对地大于同性别的幼体。

上述结果表明, SVL > 70mm 后,雄性投入相对较多的资源用于头部生长,雌性投入相对较多的资源用于躯干的生长,导致头部大小的两性异形;随着年龄增长(个体生长),雄性个体将更多的资源用于头部生长,雌性个体将更多的资源用于躯干的生长,使头部两性异形得到了进一步强化。

表 1 中国石龙子成体和幼体头、体大小的测量

Tab 1 Measurements of body and head sizes for hatchling, juvenile, and adult Chinese skinks (*E. chinensis*)

个体大小	性别	样本含量 (n)	体长 (mm)	头长(mm)		头宽(mm)	
				观测值	头长/体长 × 100%	观测值	头长/体长 × 100%
孵出幼体		437	29.8 ± 0.1 23.0- 33.3	7.4 ± 0.01 6.42- 8.12	24.8	5.1 ± 0.01 4.38- 5.88	17.1
< 70mm 幼体		15	52.9 ± 1.1 44.9- 62.0	11.2 ± 0.2 10.0- 12.4	21.2	7.6 ± 0.2 6.4- 8.8	14.4
		36	53.9 ± 0.7 42.6- 62.0	11.6 ± 0.1 10.0- 13.1	21.5	7.9 ± 0.1 6.0- 8.8	14.7
70- 80mm 幼体		14	77.5 ± 0.5 73.8- 79.9	16.0 ± 0.2 14.9- 16.9	20.6	11.4 ± 0.1 10.3- 12.0	14.7
		6	77.9 ± 0.6 75.7- 79.2	17.2 ± 0.2 16.8- 18.1	22.1	12.2 ± 0.5 11.1- 14.5	15.7
80.1- 88mm 幼体		38	84.9 ± 0.3 80.6- 88.0	17.0 ± 0.2 14.7- 18.9	20.0	12.0 ± 0.1 10.9- 13.8	14.1
		26	84.4 ± 0.5 80.0- 88.0	18.3 ± 0.2 16.1- 21.3	21.7	13.2 ± 0.2 11.9- 15.8	15.6
80.1- 98mm 成体		132	93.1 ± 0.2 88.1- 98.0	17.6 ± 0.08 15.4- 20.3	18.9	12.6 ± 0.08 10.7- 15.0	13.5
		89	93.6 ± 0.3 88.1- 98.0	19.3 ± 0.2 15.9- 26.4	20.6	14.2 ± 0.2 11.0- 20.2	15.2
> 98mm 幼体		120	104.3 ± 0.5 98.1- 131.1	18.5 ± 0.1 16.7- 22.4	17.8	13.3 ± 0.1 11.2- 16.9	12.8
		462	111.6 ± 0.3 98.1- 133.9	23.1 ± 0.1 18.2- 24.0	20.7	17.5 ± 0.1 12.8- 24.0	15.7

注: 数据用平均值 ± 标准误差表示, 表内显示样本含量和数据范围

2.2 食性

总计有 340 条中国石龙子被用于胃检分析食性(雌性幼体 25、雄性幼体 45、雌性成体 172、雄性成体 98; 表 2)。秋季中国石龙子摄入的食物主要为软体动物和节肢动物。雌性幼体摄入最多的食物为夜蛾科(31.8%)、鼠妇科(14.8%)、地蛛科(12.5%)和蟋蟀科(12.5%)动物。雄性幼体摄入最多的食物为夜蛾科(23.6%)、地蛛科(21.3%)、巴蜗牛科(16.5%)和蟋蟀科(9.5%)动物。成体摄入最多的食

物为夜蛾科(雌性: 38.3%; 雄性: 37.8%)、家蝇科(雌性: 32.2%; 雄性: 31.0%)和瓦娄蜗牛科(雌性: 5.4%; 雄性: 6.5%)动物。

雌性幼体、雄性幼体、雌性成体和雄性成体食物生态位宽度分别为 6.42, 7.26, 5.51 和 4.55。成、幼体及两性食物生态位的重叠度见表 3。幼体较宽的生态位宽度显然与摄入食物多样性较高有关, 成、幼体及两性食物生态位重叠度较高显然与丽水中国石龙子秋季摄入较多的夜蛾科昆虫有关。

表2 秋季浙江丽水中国石龙子成体(/ = 172/98)和幼体(/ = 25/45)胃内容物中的食饵类型及数量
Tab 2 Prey items found in stomach contents of adult(/ = 172/98) and juvenile(/ = 25/45) *E. chinensis* collected in the fall from a Lishui population in Zhejiang

食饵类型	成体		幼体	
钜蚓科	1	3	2	3
Megascolecidae	(0.14)	(1.02)	(2.27)	(2.36)
近水螺科	0	0	2	0
Hydrocenidae	(-)	(-)	(2.27)	(-)
巴蜗牛科	0	0	2	21
Bradybaenidae	(-)	(-)	(2.27)	(16.54)
蛞蝓科	2	3	1	1
Limacidae	(0.29)	(1.02)	(1.14)	(0.79)
瓦娄蜗牛科	37	19	0	0
Valloniidae	(5.36)	(6.46)	(-)	(-)
地蛛科	11	5	11	27
Atypidae	(1.59)	(1.70)	(12.50)	(21.26)
地蜈蚣科	0	0	0	1
Geophilidae	(-)	(-)	(-)	(0.79)
卷甲虫科	1	2	0	2
Amadillidae	(0.14)	(0.68)	(-)	(1.57)
鼠妇虫科	10	10	13	6
Porcellionidae	(1.41)	(3.40)	(14.77)	(4.72)
瘤潮虫科	0	1	3	4
Tyidae	(-)	(0.34)	(3.40)	(3.15)
华溪蟹科	1	0	0	0
Sinopotamidae	(0.14)	(-)	(-)	(-)
蜻科	3	1	0	0
Libellulidae	(0.43)	(0.34)	(-)	(-)
斑腿蝗科	19	4	0	3
Catantopidae	(2.75)	(1.36)	(-)	(2.36)
蟋蟀科	26	9	11	12
Gryllidae	(3.77)	(3.06)	(12.50)	(9.45)
螻蛄科	11	7	2	1
Gryllotalpidae	(1.59)	(2.38)	(2.27)	(0.79)
锥头蝗科	4	0	0	0
Pyrgomorphidae	(0.58)	(-)	(-)	(-)
菱蝗科	3	1	3	1
Tetrigidae	(3.40)	(0.79)	(0.43)	(0.34)
蠡蚱科	1	0	0	0
Tettigoniidae	(0.14)	(-)	(-)	(-)
丝尾峻科	13	6	4	1
Diplatyidae	(1.88)	(2.04)	(4.55)	(0.79)
蜻科	9	0	0	0
Pentatomidae	(1.30)	(-)	(-)	(-)
石蛾科	1	0	0	0
Phryganeidae	(0.14)	(-)	(-)	(-)
步甲科	4	0	0	0
Carabidae	(0.58)	(-)	(-)	(-)
叶甲科	4	0	0	0
Chrysomelidae	(0.58)	(-)	(-)	(-)
金龟甲科	11	0	1	5
Scarabaeidae	(1.59)	(-)	(1.14)	(3.94)
尺蛾科	16	2	0	1
Geometridae	(2.32)	(0.68)	(-)	(0.79)
夜蛾科	264	111	28	30
Noctuidae	(38.26)	(37.76)	(31.81)	(23.62)
丽蝇科	0	0	3	0
Calliphoridae	(-)	(-)	(3.40)	(-)
家蝇科	222	91	0	3
Muscidae	(32.17)	(30.95)	(-)	(2.36)
虻科	0	1	0	0
Tabanidae	(-)	(0.34)	(-)	(-)
蜜蜂科	0	0	0	1
Apidae	(-)	(-)	(-)	(0.79)
蚊科	10	16	0	4
Formicidae	(1.45)	(5.44)	(-)	(3.15)
胡蜂科	2	0	2	0
Vespidae	(0.29)	(-)	(2.27)	(-)
姬蛙科	3	2	0	0
Microhylidae	(0.43)	(0.68)	(-)	(-)
游蛇科	1	0	0	0
Colubridae	(0.14)	(-)	(-)	(-)

3 讨论

中国石龙子最显著的两性异形表现在个体大小和头部大小方面, 雄性成体大于雌性成体, SVL > 70mm 的雄性幼体头部就已经大于雌性个体, 头部大小的两性异形随个体发育变得更为显著。在所有各组比较中, 孵出幼体头部与体长的比值最大, 表明孵出幼体头部相对最大。由于较大的头部与动物摄入较大食物的潜力有关, 孵出幼体较大的头部有益于拓宽其食物资源利用谱, 这对提高幼体的早期存活率和生长速率有利。中国石龙子孵出幼体的性别难被准确鉴定(这在有鳞类中为偶见现象), 故作者未能提供孵出幼体存在头部大小两性差异的直接证据。由于所有这些被研究的蜥蜴(包括中国石龙子)的头部两性异形均随个体发育变得更为显著, 而 SVL < 70mm 的中国石龙子幼体头部无显著的两性异形, 故该种孵出幼体应不可能存在头部两性异形。

中国石龙子雄性较大的体形和头部显然有利于提高其竞争资源(食物、优质空间和配偶)的能力, 也有利于其抵御天敌。实验室和野外观察发现, 中国石龙子具有种内的格斗行为, 尽管这种格斗行为是否与该种的领域性有关待进一步明确^[2]。体形较大或头部较大的雄体通常被认为是竞争中潜在的胜利者, 并对征服潜在的配偶有利^[2,7], 因此中国石龙子雄体较大的体形和头部与性选择压力有关。

中国石龙子雌体头部较小使得躯干在 SVL 中所占的比例相对增加, 这有利于增加雌体腹腔容纳量。已知中国石龙子年产单窝卵, 雌体繁殖输出[卵数量(窝卵数) × 卵大小]与雌体大小 SVL 呈正相关并一般大于年产多窝卵蜥蜴的单次繁殖输出, 腹腔空间的局限性能对该种增加繁殖输出起强烈的限制作用^[1,16]。因此, 性成熟雌体减缓头部生长以确保躯干生长有益于雌体增加繁殖输出, 强化其繁殖利益, 雌性成体较小的头部主要系性选择压力作用的结果。

尽管 SVL > 70mm 的幼体就已经出现了头部大小的两性异形, 但雄性幼体加速头部生长和雌性幼体减缓头部生长的选择压力比两性成体弱。过小的中国石龙子成体是不能获得交配机会的^[2], 而雄性过早加速头部生长则将以减缓躯干生长为代价, 这不利于雄性幼体较早达到性成熟的最小 SVL。中国石龙子卵大小与雌体 SVL 成正相关, 较小的雌体产较小的卵, 较小的卵孵出适应性较低的小幼体^[3]。

因此,初性成熟的中国石龙子雌体的繁殖代价极为沉重,雌体过早减缓头部生长以加速躯干生长是不利的。

不同季节、不同来源、不同性别和不同年龄的中国石龙子食性和摄入食物大小有不同程度的差异,如丽水中国石龙子成体春季摄入最多的鳃角金龟甲科和步甲科昆虫,幼体摄入最多的是潮虫科甲壳动物,但没有任何证据表明头部大小的两性异形能导致两性食物生态位的分离。本研究中,成体头部两性异形比幼体更为显著,但两性成体食物生态位的重叠度明显大于幼体(表3)。食性分析结果进一步证实,中国石龙子头部大小的两性异形主要是由性选择压力决定的。

表3 秋季丽水中国石龙子于食物生态位重叠度

Tab. 3 Food niche overlap in Chinese skinks (*E. chinensis*) collected in the fall from a Lishui population in Zhejiang

	成雄	幼雌	幼雄
成雌	0.914	0.743	0.767
成雄		0.679	0.587
幼雌			0.692

参考文献

- [1] 王培潮 杭州四种蜥蜴的生态研究 II. 繁殖[J]. 动物学报, 1966, 18(2): 170- 185
- [2] 计翔 中国石龙子头、体大小的性二态[J]. 杭州师范学院学报(自然科学版), 1994, 6: 79- 84
- [3] 林植华, 计翔 浙江丽水中国石龙子的食性、两性异形和雌性繁殖[J]. 生态学报, 2000, 20(2): 221- 227.
- [4] Anderson, R. A. and Vitt, L. J. Sexual selection versus alternative causes of sexual dimorphism in teiid lizards[J]. *Oecologia*, 1990, 84: 145- 157.
- [5] Andersson, M. Sexual selection [M]. New Jersey: Princeton University Press, 1994
- [6] Berry, J. F. and Shine, R. Sexual size dimorphism and sexual selection in turtle (order Chelonia) [J]. *Oecologia*, 1980, 44: 185- 191.
- [7] Bonnet, X. et al Sexual dimorphism in snakes: different reproductive roles favour different body plans[J]. *Proc R. Soc Lond. B.*, 1998, 265: 179- 183
- [8] Bran, F. Sexual dimorphism in lacertid lizards: male head increase vs female abdomen increase[J]. *Oikos*, 1996, 75: 511- 523
- [9] Bran, F. and Ji, X. Influence of incubation temperature on morphology, locomotor performance, and early growth of hatchling wall lizards (*Podarcis muralis*) [J]. *J. Exp. Zool.*, 2000, 268: 422- 254
- [10] Carothers, J. H. Sexual selection and sexual dimorphism in some herbivorous lizards[J]. *Amer. Nat.*, 1984, 124: 244- 254
- [11] Cooper, W. E. and Vitt, L. J. Sexual dimorphism of head and body size in an iguanid lizard: paradoxical results[J]. *Amer. Nat.*, 1989, 133: 729- 735
- [12] Dawin, C. The descent of man and selection in relation to sex [M]. London: John Murray, 1987.
- [13] Dunham, A. E. Populations in a fluctuating environment: the comparative population ecology of the iguanid lizards *Sceloporus merriami* and *Urosaurus ornatus* [J]. *Misc. Publ. Univ. Mich. Mus. Zool.*, 1981, 158: 1- 62
- [14] Fitch, H. S. Sexual size differences in reptiles[J]. *Mus. Nat. Hist., Univ. Kansas, Misc. Publ.*, 1981, 70: 1- 72
- [15] Gibbons, W. J. and Lovich, J. E. Sexual dimorphism in turtles with emphasis on the slide turtle *Trachemys scripta* [J]. *Herpetol. Monogr.*, 1990, 4: 1- 29.
- [16] Ji, X. et al Material and energy budget during incubation in a Chinese skink, *Eumeces chinensis* [J]. *Russ. J. Herpetol.*, 1998, 5: 44- 48
- [17] Ji, X. et al Sexual dimorphism and reproduction in the grass lizard *Takydromus septentrionalis* [J]. *Russ. J. Herpetol.*, 1998, 5: 44- 48
- [18] MacArthur, R. H. Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species [M]. New York: Harper and Row, 1972 1- 269.
- [19] Pianka, E. R. Zoogeography and speciation of Australian desert lizards: an ecological perspective [J]. *Copeia*, 1972, 1972: 127- 145
- [20] Pianka, E. R. The structure of lizard communities [J]. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1973, 4: 53- 74
- [21] Powell, G. L. and Russell, A. P. Growth and sexual size dimorphism in Alberta populations of the eastern short-horned lizard, *Phrynosoma douglassi brevirostre* [J]. *Can. J. Zool.*, 1985, 63: 139- 154
- [22] Schoener, T. W. Biology and the Reptilia, vol 7, Ecology and Behaviour [M]. London: Academic Press, 1977. 35- 136
- [23] Trivers, R. L. Sexual selection and in the descent of man [M]. Chicago: Aldine Publ. Co., 1972 1871- 1979
- [24] Trivers R. L. Sexual selection and resource accruing abilities in *Anolis gammani* [J]. *Evolution*, 1977, 30: 253- 269.
- [25] Vitt, L. J. and Cooper, W. E. the evolution of sexual dimorphism in the skink *Eumeces laticeps*: an example of sexual selection [J]. *Can. J. Zool.*, 1985, 63: 995- 1002
- [26] Vitt, L. J. and Cooper, W. E. Skink reproduction: *Eumeces fasciatus* in the southeastern United States, with notes on *Eumeces inexpectatus* [J]. *J. Herpetol.*, 1986, 20: 65- 76

(收稿: 1998年12月28日, 改回: 1999年3月29日)