

* 北草蜥个体发育过程中头部两性异形及食性的变化 *

张永普 计翔

(杭州师范学院生物学系 杭州 310036)

摘要: 报道了北草蜥 (*Takydromus septentrionalis*) 的头部大小两性异形和食性在个体发育过程中的变化, 讨论该种两性异形的进化选择压力。北草蜥成体体长无显著的两性差异, 两性异形主要表现为雄性个体有较大的头部 (头长和头宽)。头部大小的两性异形在孵出幼体就已经存在。头部随 SVL 的增长速率在个体发育的不同阶段是不同的, 并随个体发育的进行变得更为显著。协方差分析显示, 成年雌体特定 SVL 的头部大小显著小于成年雄体及两性幼体, 说明雌体性成熟后通过减缓头部生长来确保躯体的生长, 以增加繁殖输出。不同季节、不同种群、不同性别及年龄的北草蜥摄入食物的种类及各种食物在摄入食物中所占的比例有一定程度的差别, 生态位宽度和重叠度因而有一定的差异。没有直接的证据表明两性头部大小的差异能导致两性个体食物生态位的明显分离, 并有利于减缓两性个体对共同食物资源的竞争。北草蜥成年雌体头部较小, 主要是由性选择压力决定的。

关键词: 北草蜥; 两性异形; 食性; 生态位; 宽度; 重叠度

中图分类号: Q959.6⁺2 **文献标识码:** A **文章编号:** 0254 - 5853(2000)03 - 0181 - 06

动物两性异形主要表现为体形大小、局部形态特征和体色的两性差异 (Darwin, 1871; Anderson 等, 1990; Andersson, 1994; Bonnet 等, 1998)。Powell 等 (1985) 将蜥蜴体形大小的两性异形归为 3 种类型: 成年雄性体形大于成年雌体; 成年雌性体形大于成年雄体; 成年两性个体体形无显著差异。蜥蜴局部形态特征最显著的两性异形表现在头部大小方面。性选择压力、非性选择压力或两种选择压力的组合作用, 均可导致两性异形 (Trivers, 1972, 1977; Carothers, 1984; Powell 等, 1985; Vitt 等, 1985, 1986; Anderson 等, 1990; 计翔, 1994; Ji 等, 1998)。性选择压力是一种直接增加雌体子代输出或雄体交配次数而有助于繁殖的自然选择压力, 是导致不少爬行动物两性异形的重要原因。但性选择以外的原因也能导致两性异形, 这些原因主要有: 两性寿命或死亡率的差异 (Dunham, 1981)、两性食性的分离 (Berry 等, 1980; Powell 等, 1985)、两性分配生长用的物质和能量的差异 (Cooper 等, 1989) 等。

已有的数据表明: 北草蜥 (*Takydromus sept-*

entrionalis) 成体个体大小相似; 雌体繁殖输出与个体大小呈正相关; 临近性成熟的个体及成年个体头部大小的两性异形显著; 体形过大的雄体并未在配偶竞争中获得显著的利益 (Ji 等, 1998)。由于以往对北草蜥的研究并未用较大的样本讨论个体发育过程中的两性异形问题, 因而对初生幼体是否就已经有头部大小的两性异形及头部大小的两性异形在个体发育过程中的变化迄今不明。此外, 成体头部显著的两性异形是否与性选择压力有关、是否能导致两性成体食性的显著分离均有待于进一步明确。

本文将报道北草蜥头部大小两性异形和食性在个体发育过程中的变化, 讨论该种头部大小两性异形的进化选择压力。

1 材料和方法

研究用的蜥蜴主要来自浙江丽水三岩寺, 捕自 1997~1999 年 3~5 月。部分蜥蜴于 1998 年 11 月和 1999 年 4~5 月捕自浙江泰顺三槐镇、洞头岛和北麂岛。用于产卵和交配的北草蜥带回实验室, 饲

* 收稿日期: 1999 - 09 - 03; 修改稿收到日期: 1999 - 11 - 25

基金项目: 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、杭州市人才基金资助项目

现工作单位: 温州师范学院生物学系, 温州 325003

通讯联系人: xji@mail.hz.zj.cn

养在蜥蜴专用玻璃缸(长×宽×高=900 mm×650 mm×500 mm)内,动物能在其中自由取食足量的面包虫(larvae of *Tenebrio molitor*)。卵在实验室产卵缸内产出,在恒温培养箱内孵出幼体(林植华等,1998)。有关繁殖、孵化和交配的详细数据由另文报道。

测量、称重蜥蜴,鉴定性别、记录断尾情况。体长(SVL,snout-vent length)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。SVL 55 mm 以上的个体判定为性成熟个体,大于此 SVL 的浙江产北草蜥一般能产卵和交配(王培潮,1966;Ji 等,1998)。按性别和 SVL 大小将蜥蜴分为 8 组:两性初生幼体组,均为当天孵出的幼体;两性 SVL 为 30~45 mm 的幼体组(以下简称 30~45 幼体);两性 SVL 为 45~55 mm 的幼体组(以下简称 45~55 幼体);两性成体组。

用 10%福尔马林溶液处死食性分析的北草蜥,1 天后将蜥蜴保存在 5%福尔马林溶液中。这些蜥蜴以后被测量、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,统计食物的种类和数量。食物生态位(food niche)宽度用 Simpson 多样性指数(B)表示(MacArthur, 1972):

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

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(Pianka, 1972, 1973):

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

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。

数据在作进一步统计检验前,用 Kolmogorov-Smirnov 和 Bartlett 分别检验其正态性和方差同质性(Statistica 统计软件包)。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。SVL 为所有 ANCOVA 模型中的协变量。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 两性异形的个体发育

各组北草蜥的 SVL 无显著的两性差异(ANO-

VA, all $P > 0.05$; 表 1)。北草蜥个体发育的不同阶段头部随 SVL 的增长速率不同,表现为各组蜥蜴 HL ($F_{7,1235} = 246.39, P < 0.0001$) 和 HW ($F_{7,1235} = 127.16, P < 0.0001$) 与 SVL 的线性回归方程总体缺乏共同的斜率(图 1)。ANCOVA 分组分析两性个体头部大小发现:初生幼体(HL, $F_{1,529} = 58.56, P < 0.0001$; HW, $F_{1,529} = 14.39, P < 0.0002$)、30~45 幼体(HL, $F_{1,125} = 5.56, P = 0.020$; HW, $F_{1,125} = 5.45, P = 0.021$)、45~55 幼体(HL, $F_{1,190} = 37.00, P < 0.0001$; HW, $F_{1,190} = 9.40, P = 0.002$) 和成体(HL, $F_{1,388} = 902.10, P < 0.0001$; HW, $F_{1,388} = 803.87, P < 0.0001$) 的雄性个体头部均大于雌性个体(表 1)。初生幼体、30~45 幼体、45~55 幼体和成体的雄性 HL 与雌性 HL 的比值分别为 1.01、1.03、1.06 和 1.13。初生幼体、30~45 幼体、45~55 幼体、成体的雄性 HW 与雌性 HW 的比值分别为 1.01、1.04、1.05 和 1.14。表 1 同时显示当 SVL 设置为 45 mm 时的各组北草蜥头长和头宽的矫正平

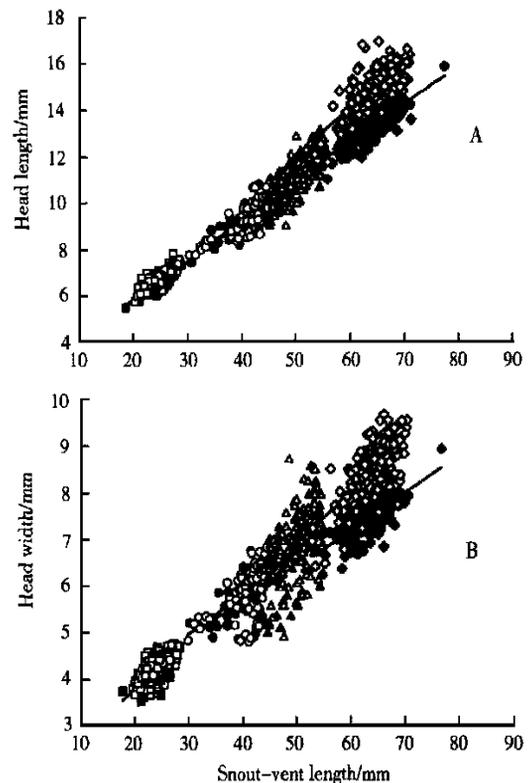


图 1 北草蜥头长(A)和头宽(B)与 SVL 之间的回归
Fig. 1 The regressions of head length (A) and head width

(B) on SVL in grass lizards, *T. septentrionalis*
雌初生幼体(female hatchlings); 雄初生幼体(male hatchlings); 30~45 雌幼体(30~35 female juveniles); 30~45 雄幼体(30~45 male juveniles); 45~55 雌幼体(45~55 female juveniles); 45~55 雄幼体(45~55 male juveniles); 成年雌体(female adults); 成年雄体(male adults)。

均值。ANOVA 显示各组北草蜥头长 ($F_{7,1236} = 295.95, P < 0.0001$) 和头宽 ($F_{7,1236} = 125.33, P < 0.0001$) 的矫正平均值差异显著。后续 Tukey's 检验发现: 初生幼体和 30~45 幼体的雌性头部(HL 和 HW)略小于雄性,但差异不甚显著; 45~55 幼体已经呈现显著的头部大小的两性差异,雌性头部显著小于雄性; 成年个体头部大小的两性差异表

现得更为明显,成年雌体特定 SVL 的头部大小甚至小于各组幼体,而雄性头部是各组中最大的(表 1)。北草蜥头部大小的两性异形个体发育的一般规律是: 低龄幼体雄性头部略大于雌性,随着个体的进一步发育,头部大小的两性异形变得更为显著,成年雌体头部最小,表现为特定 SVL 的雌体头部小于其他各组个体的头部(表 1)。

表 1 北草蜥成体和幼体头、体大小的测量值

Table 1 Measurements of body and head sizes for adult and juvenile grass lizards, *T. septentrionalis*

	样本含量(n)	体长/mm (snout-vent length)	头长(head length)/mm		头宽(head width)/mm	
			观测值 (observed value)	矫正值 (adjusted value)	观测值 (observed value)	矫正值 (adjusted value)
幼体(juvenile)						
初生雌体 (female hatchling)	273	24.5 ±0.1 18.6~28.7	6.62 ±0.02 5.53~7.49	10.15 ^c ±0.01 9.61~10.67	4.22 ±0.01 3.64~4.78	6.01 ^d ±0.01 5.47~6.48
初生雄体 (male hatchling)	259	24.3 ±0.1 20.3~28.3	6.70 ±0.02 5.78~7.85	10.27 ^b ±0.01 9.64~10.90	4.24 ±0.01 3.76~4.74	6.06 ^{cd} ±0.01 5.63~6.53
30~45 雌体 (30~45 female)	62	40.3 ±0.4 30.6~44.7	9.14 ±0.08 7.44~10.82	9.88 ^{de} ±0.05 9.09~11.14	5.65 ±0.05 4.88~6.58	6.01 ^{cd} ±0.05 5.12~6.77
30~45 雄体 (30~45 male)	66	40.8 ±0.4 30.2~44.8	9.40 ±0.09 7.78~10.70	10.06 ^{cd} ±0.06 8.95~11.18	5.86 ±0.07 4.82~6.84	6.18 ^{bc} ±0.06 5.09~7.00
45~55 雌体 (45~55 female)	80	49.8 ±0.3 45.0~55.0	10.84 ±0.09 9.02~13.17	9.79 ^c ±0.06 8.68~11.14	6.60 ±0.07 5.00~7.96	5.99 ^d ±0.06 4.77~6.98
45~55 雄体 (45~55 male)	113	50.4 ±0.3 45.2~54.9	11.46 ±0.08 9.02~12.90	10.28 ^{bc} ±0.05 8.36~11.83	6.95 ±0.07 4.90~8.70	6.26 ^b ±0.06 4.51~8.19
成体(adult)						
雌体(female)	224	64.0 ±0.2 55.1~77.1	13.42 ±0.04 11.74~15.93	9.98 ^d ±0.03 8.94~11.22	7.50 ±0.02 6.26~8.94	5.63 ^e ±0.02 4.74~6.49
雄体(male)	167	64.6 ±0.2 55.6~70.7	15.13 ±0.07 11.06~17.00	11.59 ^a ±0.05 8.95~13.76	8.58 ±0.04 6.50~9.66	6.65 ^a ±0.03 5.40~7.55

数据用平均值 ±标准误表示,表内显示样本含量和数据范围。计算矫正平均值时,SVL 设置为 45 mm。不同上标的矫正平均值差异显著(Tukey's 检验, $\alpha = 0.05$) [data are expressed as mean ±SE. Sample size and range are indicated in the Table. The SVL is set at 45 mm when calculating adjusted means. Adjusted means with different superscripts differ significantly (Tukey's test, $\alpha = 0.05$).]。

2.2 食性

总计有 449 条北草蜥被用于胃检分析食性(泰顺秋季 96、泰顺春季 155、北麂春季 152、丽水春季 133)。北草蜥摄入的食物均属于软体动物和节肢动物。不同季节(如泰顺北草蜥)、不同种群、不同性别及年龄的个体摄入的食物种类及各种食物在摄入食物中所占的比例有一定程度的差别。

泰顺北草蜥成体秋季摄入最多的食物为蝉科($:14.3\%$, $:20.3\%$)和蝗科昆虫($:14.3\%$),春季摄入最多的食物为鳞翅目幼虫($:19.0\%$)、夜蛾科幼虫($:18.1\%$)、蚁科昆虫($:15.8\%$)和地蛛科蜘蛛($:14.0\%$)。泰顺北草蜥幼体秋季摄入最多的食物为叶甲科昆虫($:24.6\%$, $:23.3\%$),春季摄入最多的食物为鳞翅目幼虫($:23.2\%$)、地蛛科蜘蛛($:23.3\%$, $:23.8\%$)和鼠妇科甲壳动物($:22.0\%$, $:16.5\%$)。

北麂北草蜥成体春季摄入最多的食物为夜蛾科幼虫($:23.0\%$, $:21.2\%$)、巴蜗牛科软体动物

($:30.2\%$, $:10.6\%$)和叶甲科昆虫($:11.9\%$, $:28.9\%$)。北麂北草蜥幼体春季摄入最多的食物为巴蜗牛科软体动物($:29.6\%$, $:36.4\%$)、蚁科昆虫($:25.9\%$)和夜蛾科幼虫($:18.2\%$)。

丽水北草蜥成体春季摄入最多的食物为蜘蛛($:37.6\%$, $:37.7\%$)、叶甲科昆虫($:12.4\%$, $:12.6\%$)和鳞翅目幼虫($:10.1\%$, $:15.6\%$)。丽水北草蜥幼体春季摄入最多的食物为蜘蛛($:63.5\%$, $:27.7\%$)和潮虫科甲壳动物($:13.9\%$)。

泰顺北草蜥食物生态位宽度较宽,显示其摄入的食饵种类较多且对各种的利用相对较为均匀(表 2)。北麂和丽水北草蜥食物生态位宽度较窄(表 2),与两地蜥蜴摄入的食饵种类较少,或摄入的食饵种类较多但较为集中地利用若干种类食饵(如蜘蛛)有关。

泰顺、北麂和丽水北草蜥成、幼体及两性个体食物生态位重叠度见表 3。同年龄组两性个体食物生态位重叠度较大,成体并未因头部的两性异形比

表 2 北草蜥食物生态位宽度的种群间和季节间差异

Table 2 Among population and seasonal variations in food niche breadth in grass lizards, *T. septentrionalis*

	成雌 (adult female)	成雄 (adult male)	幼雌 (juvenile female)	幼雄 (juvenile male)
泰顺秋季 (Taishun, fall)	11.03	11.25	9.21	10.11
泰顺春季 (Taishun, spring)	11.16	9.78	6.70	7.52
北麂春季 (Beiji, spring)	5.78	6.68	5.36	4.75
丽水春季 (Lishui, spring)	5.50	6.22	2.36	7.28

表 3 北草蜥食物生态位重叠度的种群间和季节间差异

Table 3 Among population and seasonal variations in food niche overlap in grass lizards, *T. septentrionalis*

	泰顺秋季 (Taishun, fall)			泰顺春季 (Taishun, spring)			北麂春季 (Beiji, spring)			丽水春季 (Lishui, spring)		
	成雄 (adult male)	幼雌 (juvenile female)	幼雄 (juvenile male)	成雄 (adult male)	幼雌 (juvenile female)	幼雄 (juvenile male)	成雄 (adult male)	幼雌 (juvenile female)	幼雄 (juvenile male)	成雄 (adult male)	幼雌 (juvenile female)	成雄 (adult male)
成雌 (adult female)	0.717	0.542	0.658	0.653	0.672	0.703	0.786	0.618	0.932	0.958	0.926	0.895
成雄 (adult male)		0.544	0.587		0.715	0.565		0.383	0.728		0.861	0.952
幼雌 (juvenile female)			0.935			0.884			0.722			0.837

幼体更为显著而显示出比幼体更窄的食物生态位重叠度。

3 讨论

食性、两性异形和繁殖是爬行动物繁殖生态学研究中的 3 个关联问题, 研究的结果十分有益于阐述爬行动物两性异形在特定种类中发生的进化选择压力 (Berry 等, 1980; Powell 等, 1985)。和其他脊椎动物一样, 爬行动物中亦普遍存在个体大小、局部形态特征和体色等方面的两性差异 (Berry 等, 1980; Powell 等, 1985; Fitch, 1981; Schoener, 1977; Gibbons 等, 1990)。本项研究和 Ji 等 (1998) 的结果均表明, 北草蜥成体个体大小无显著的两性异形, 该种两性异形主要表现在头部大小和体色方面。北草蜥头部大小的两性异形在初生幼体中已经存在 (表 1), 这说明该种蜥蜴头部两性异形并非是在接近性成熟时才具有的。这一结果与以往该种和其他蜥蜴的研究结果不同。北草蜥头部大小的两性异形随着个体的发育变得更为显著。特定 SVL 的成年雌体头部小于幼体和成年雄体 (表 1); 据此, 可以判定雌体在性成熟后相对地将更多的获得资源用于躯干生长, 成年雌体躯干的生长是以减缓头部生长为代价的。由于头部是蜥蜴重要的营养器官, 较大的头部对于蜥蜴获得食物和增大捕食较大体形食物的机会是有利的, 相对减缓头部的生长可能会在一定程度上降低雌体的适应性。但在寻求最大繁殖输出及相应的繁殖利益的强大选择压力作用下, 性成熟北

草蜥雌体向较小的头部进化。显然, 雌性较小的头部主要与性选择压力有关。

本研究观测到食物生态位宽度的季节差异、种群间差异及个体间 (两性个体和不同年龄个体) 的差异等均是可预见的结果。与本项研究的主题有重要关联的发现是: 两性个体食物生态位重叠度较高; 成年两性个体的食物生态位重叠度与幼年两性个体的食物生态位重叠度相似。这表明成体并未因头部两性异形更为显著而降低两性食物生态位重叠度, 两性个体头部大小的差异并未导致明显的食物生态位分离。据此, 北草蜥头部大小的两性异形与食物生态位的分离无直接的关系。

蜥蜴头部大小在一定程度上可视为资源持有能力的标志, 头部较大的雄性通常被头部较小的雄性视为竞争中潜在的胜利者, 能够优先获得包括配偶在内的多种资源 (计翔, 1994)。雄性北草蜥性成熟后将获得的资源相对较多地用于头部的生长, 导致该性别个体头部较大。然而, 没有证据表明北草蜥成年雄体较大的头部与该性别个体较大的资源持有能力有直接的关系。北草蜥雄性获得配偶的能力并非个体越大 (因而头部也越大) 而越大 (Ji 等, 1998), 成年雄性增加交配机会主要是通过扩大巢区、增加巢区内潜在的配偶数来实现的 (计翔等, 1994)。因此, 成年雄性较大的头部与其获得配偶的能力无直接的关系, 雄性较大的头部与性选择压力无直接的关系。

特定 SVL 的北草蜥幼体头部总体大于成年雌

体,反映了幼体在分配用于生长的物质时兼顾了躯干的生长,这也可能是幼体头部大小的两性差异比成体小的主要原因。至少有 3 个方面可以证明兼顾躯干生长是北草蜥幼体最经济的分配生长物质的对策: 兼顾躯干生长有利于两性幼体较早地生长到性成熟的最小 SVL; 达到性成熟最小 SVL 的北草蜥雄体一般不能够获得交配机会,较大的头部并不会给刚性成熟的雄体带来明显的繁殖利益(计翔,1994; Ji 等,1998); 刚性成熟的雌性蜥蜴现时繁殖代价沉重,将极大地牺牲其未来繁殖(Williams,

1966; Pianka, 1992; Madsen 等, 1992, 1996), 因而导致雌性较小头部的性选择压力对幼体和刚性成熟的个体是较弱的。

根据本研究的结果和讨论,我们能得出 4 个基本的结论: 北草蜥个体大小无显著的两性差异; 头部大小的两性差异随个体发育的进行变得显著; 头部大小的两性差异并未导致两性个体食物生态位的显著分离; 成年雌体头部较小主要由性选择压力决定的。

参 考 文 献

- 王培潮, 1966. 杭州四种蜥蜴的生态研究. 繁殖[J]. 动物学报, **18**(2): 170 ~ 185. [Wang P C, 1966. Studies on the ecology of four species of lizards in Hangzhou. *Acta Zoologica Sinica*, **18**(2): 170 - 185.]
- 计翔, 1994. 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), **94**(6): 79 ~ 84. [Ji X, 1994. Sexual dimorphism in body and head size in the skink *Eumeces chinensis*. *J. Hangzhou Normal College*, **94**(6): 79 - 84.]
- 计翔, 唐亚文, 洪卫星, 1994. 繁殖期北草蜥活动型和巢区的进一步观察[J]. 动物学报, **40**: 207 ~ 210. (Ji X, Tang Y W, Hong W X, 1994. Further ecological observations on activity pattern and home range of the lizard *Takydromus septentrionalis* during the breeding season. *Acta Zoologica Sinica*, **40**: 207 - 210.)
- 林植华, 计翔, 1998. 孵化温度对北草蜥孵化卵和孵出幼体的影响[J]. 动物学研究, **19**(6): 439 ~ 445. [Lin Z H, Ji X, 1998. The effects of thermal and hydric environments on incubating eggs and hatchlings of the grass lizard, *Takydromus septentrionalis*. *Zool. Res.*, **19**(6): 439 - 445.]
- Anderson R A, Vitt L J, 1990. Sexual selection versus alternative causes of sexual dimorphism in teiid lizards[J]. *Oecologia*, **84**: 145 - 157.
- Andersson M, 1994. Sexual selection[M]. New Jersey: Princeton University Press.
- Berry J F, Shine R, 1980. Sexual size dimorphism and sexual selection in turtle (order Chelonia)[J]. *Oecologia*, **44**: 185 - 191.
- Bonnet X, Shine R, Naulleau G *et al*, 1998. Sexual dimorphism in snakes: different reproductive roles favour different body plans[J]. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **265**: 179 - 183.
- Carothers J H, 1984. Sexual selection and sexual dimorphism in some herbivorous lizards[J]. *Amer. Nat.*, **124**: 244 - 254.
- Cooper W E, Vitt L J, 1989. Sexual dimorphism of head and body size in an iguanid lizard: paradoxical results[J]. *Amer. Nat.*, **133**: 729 - 735.
- Darwin C, 1871. The descent of man and selection in relation to sex [M]. London: John Murray.
- Dunham A E, 1981. 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.*, **158**: 1 - 62.
- Fitch H S, 1981. Sexual size differences in reptiles [J]. *Mus. Nat. Hist., Univ. Kansas, Misc. Publ.*, **70**: 1 - 72.
- Gibbons W J, Lovich J E, 1990. Sexual dimorphism in turtles with emphasis on the slide turtle (*Trachemys scripta*) [J]. *Herpetol. Monogr.*, **4**: 1 - 29.
- Ji X, Zhou W H, Zhang X D *et al*, 1998. Sexual dimorphism and reproduction in the grass lizard *Takydromus septentrionalis*[J]. *Russ. J. Herpetol.*, **5**: 44 - 48.
- MacArthur R H, 1972. Geographical ecology: patterns in the distribution of species[M]. New York: Harper and Row. 1 - 269.
- Madsen T, Shine R, 1992. Determinants of reproductive success in female adders, *Vepra berus*[J]. *Oecologia*, **92**: 40 - 47.
- Madsen T, Shine R, 1996. Determinants of reproductive output in female water pythons (*Liasis fuscus*: Pythonidae)[J]. *Herpetologica*, **52**: 146 - 159.
- Pianka E R, 1972. Zoogeography and speciation of Australian desert lizards: an ecological perspective[J]. *Copeia*, **1972**: 127 - 145.
- Pianka E R, 1973. The structure of lizard communities[J]. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **4**: 53 - 74.
- Pianka E R, 1992. Sex origin and evolution[M]. Mucchi: Modena. 523 - 605.
- Powell G L, Russell A P, 1985. Growth and sexual size dimorphism in Alberta populations of the eastern short-horned lizard, *Phrynosoma douglasi brevirostre*[J]. *Can. J. Zool.*, **63**: 139 - 154.
- Schoener T W, 1977. Biology of the Reptilia, vol. 7, ecology and behaviour[M]. London: Academic Press. 35 - 136.
- Trivers R L, 1972. Sexual selection and in the descent of man [M]. Chicago: Aldine Publ. Co. 1871 - 1979.
- Trivers R L, 1977. Sexual selection and resource accruing abilities in *Anolis garmani*[J]. *Evolution*, **30**: 253 - 269.
- Vitt L J, Cooper W E, 1985. The evolution of sexual dimorphism in the skink *Eumeces laticeps*: an example of sexual selection[J]. *Can. J. Zool.*, **63**: 995 - 1002.
- Vitt L J, Cooper W E, 1986. Skink reproduction: *Eumeces fasciatus* in the southeastern United States, with notes on *Eumeces inexpectatus* [J]. *J. Herpetol.*, **20**: 65 - 76.
- Williams G C, 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle[J]. *Amer. Nat.*, **100**: 687 - 690.

ONTOGENETIC CHANGES OF SEXUAL DIMORPHISM IN HEAD SIZE AND FOOD HABIT IN GRASS LIZARD, *Takydromus septentrionalis*

ZHANG Yong-Pu JI Xiang

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

Abstract : Adult grass lizards, *Takydromus septentrionalis*, are similar in size (SVL) but sexually dimorphic in head size (males' larger than females') throughout its range. A comprehensive analysis on the ecological and evolutionary sources of sexual differences in growth and size of heads requires a detailed understanding of growth trajectories during ontogeny. In this study, we specifically questioned at what point during ontogeny males and females diverge in head size: at birth, during juvenile growth, or as mature adults? Our results indicate that males and females begin to diverge in head size at birth, although the divergence in the newly emerged young is much less pronounced than that in adults. An ANCOVA indicates that adult

females even have smaller heads than do juveniles (including the newly emerged young). This suggests that adult females partition less resources into head growth but more into carcass growth, thereby leaving a larger space for eggs so as to increase reproductive output. Lizards collected in different seasons, from different populations, and at different ontogenetic stages, in various degrees, 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 analyses support that sexual selection is the main evolutionary source of smaller heads in female *T. septentrionalis*.

Key words : *Takydromus septentrionalis*; Sexual dimorphism; Food habit; Food niche overlap; Food niche breadth

Now address: Department of Biology, Wenzhou Normal College, Wenzhou 325003, China

Corresponding author: xji@mail.hz.zj.cn