

蓝尾石龙子的头部两性异形和食性*

张永普¹ 计翔^{2,3**}

1. 温州师范学院生命与环境科学学院, 浙江 温州 325027

2. 杭州师范学院生命科学学院, 杭州 310036

3. 南京师范大学生命科学学院, 南京 210097

摘要 通过测量头、体大小和胃检研究浙江泰顺产蓝尾石龙子 (*Eumeces elegans*) 个体发育过程中两性异形和食性的变化。蓝尾石龙子成体个体大小和头部大小的两性差异显著, 雄性大于雌性。不同发育阶段雌性头长与 SVL 的线性回归斜率无显著差异, 头宽与 SVL 线性回归斜率的差异显著, 成体和 SVL < 50 mm 幼体头宽随 SVL 的增长速率显著小于 SVL 为 50 - 69 mm 的幼体。雄性头部相对于 SVL 呈加速式异速生长。两性比较发现: 雌雄幼体头长和头宽随 SVL 的增长速率无显著差异, SVL < 50 mm 幼体特定 SVL 的头长和头宽无显著的两性差异, 但 SVL 为 50 - 69 mm 的雄性幼体头长和头宽大于 SVL 相同的雌性幼体; 雄性成体头长和头宽随 SVL 的增长速率显著大于雌性。SVL < 50 mm 的雌性幼体头部相对小于 SVL 为 50 - 69 mm 的同性幼体, 性成熟雌体头部相对小于 SVL 为 50 - 69 mm 的同性幼体。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 12.3、12.5、4.8 和 14.4。雌雄幼体食物生态位重叠度最高, 雌雄成体食物生态位重叠度次之, 成体与幼体食物生态位重叠度较小。成体摄入食饵的大小(用胃内完整食物长度的平均值表示)和变化范围大于幼体。两性成、幼体摄入的食饵大小差异显著。两性个体摄入的食饵大小均与其 SVL 呈正相关, 表明较大的个体具有摄食较大食饵的能力。性选择和生育力选择分别对雄性和雌性成体头部向相对较大和较小的方向进化起决定作用, 因而是导致蓝尾石龙子头部两性异形的进化原动力。蓝尾石龙子两性食物生态位的微弱差异应是头部两性差异的副产品而非决定因子 [动物学报 50(5):745-752, 2004]。

关键词 蓝尾石龙子 两性异形 个体大小 头大小 食性 食物生态位宽度 食物生态位重叠度

Sexual dimorphism in head size and food habits in the blue-tailed skink *Eumeces elegans**

ZHANG Yong-Pu¹, JI Xiang^{2,3**}

1. School of Life and Environmental Sciences, Wenzhou Normal College, Wenzhou 325027, Zhejiang, China

2. School of Life Sciences, Hangzhou Normal College, Hangzhou 310036, China

3. College of Life Sciences, Nanjing Normal University, Nanjing 210097, China

Abstract We collected blue-tailed skinks *Eumeces elegans* during May - July 2002 and 2003 from a mountain population in Taishun, Zhejiang, with an aim to uncover the determinants of sexual dimorphism in head size. The captured skinks were preserved in 5% formalin, and were later measured and dissected to provide original data on morphology, sexual dimorphism, dietary habits and reproductive biology. The preserved specimens were measured for snout-vent length (SVL), tail length, head length (from the snout to the anterior edge of tympanum) and head width (taken at the posterior end of the mandible). After measurements, the specimens used to analyze dietary habits were opened with a mid-ventral incision, and prey items in the stomach were removed for identification and measurement. The stomach contents of each specimen were classified as animals (which were usually placed into specific taxonomic categories) or plants (primarily seeds). Relatively undigested prey items were measured for length. Sex and reproductive status were determined by visual inspection of gonads, and individuals larger than 69 mm SVL were classified as mature. Males are the larger sex, because

2003-10-27 收稿, 2004-02-20 接受

* 浙江省动物学重点扶植学科和温州师范学院科研基金资助项目 [This research was funded by the grants from the local governments of Zhejiang Province for the Specially Supported Discipline of Zoology and Wenzhou Normal College]

** 通讯作者 (Corresponding author). E-mail: xji@mail.hz.zj.cn

© 2004 动物学报 Acta Zoologica Sinica

adult males attained larger mean and maximum sizes (SVL) than females. Skinks larger than 50 mm SVL had already showed sexual dimorphism in head size (both head length and head width), with males having larger heads than females of the same body size. The differences in head size between the sexes were much more pronounced in adults than in sexually dimorphic juveniles with SVL ranging from 50 to 69 mm, largely because the ontogenetic shifts in the rate at which head size increases with increasing SVL occurred in both females and males. Because adult males with larger heads have the advantage of winning the male-male contests for resources (including mates), larger heads evolved in males primarily due to the directional action of sexual selection. Unlike males, females with greater abdominal cavities may take advantage of holding more and/or larger eggs (offspring). Given that resources available to any females are limited, increasing carcass (abdomen) growth, thereby increasing reproductive output, must reduce head growth. Thus, smaller heads in adult females primarily result from the action of fecundity selection. Dietary habits shifted with body size, but did not differ significantly between the sexes of the same body size. Larger skinks were able to take larger prey and, thus, had wider food niche breadths, as compared to smaller ones. Data on ontogenetic shifts in dietary habits do not provide evidence showing an important contribution of the divergence in head size to the segregation of food niche between the sexes. Thus, we conclude that sexual dimorphism in head size in *Eumeces elegans* is primarily determined by the ultimate factors (sexual selection for males and fecundity selection for females) rather than the proximate environmental factors and the avoidance of inter-sexual competition for food [*Acta Zoologica Sinica* 50 (5): 745 - 752, 2004].

Key words Blue-tailed skink, *Eumeces elegans*, Sexual dimorphism, Body size, Head size, Food habits, Food niche breadth, Food niche overlap

体形大小、局部形态特征和体色的两性差异是动物界的普遍现象, 性选择曾被认为是两性异形进化的主要原因 (Darwin, 1871), 但性选择以外的生育力选择及两性寿命或死亡率、食性和生长物质分配模式等方面的差异也能导致动物的两性异形 (Stamps, 1983; Slatkin, 1984; Cooper and Vitt, 1989; Shine, 1989, 1991; Emerson and Voris, 1992; Braña, 1996; Bonnet et al., 1998)。蜥蜴体形大小两性异形有三种类型: (1) 雄性成体大于雌性成体, 如中国石龙子 (*Eumeces chinensis*) (林植华、计翔, 2000); (2) 雌性成体大于雄性成体, 如多疣壁虎 (*Gekko japonicus*) (计翔等, 1991); (3) 两性成体大小无显著差异, 如北草蜥 (*Takydromus septentrionalis*) (Ji et al., 1998)。两性头部的差异是蜥蜴最显著的两性异形特征, 成体雄性头部大于雌性见于我们已研究的所有种类 (Ji et al., 1998, 2002a; 计翔、杜卫国, 2000; 林植华、计翔, 2000; 张永普、计翔, 2000; 杜卫国、计翔, 2001; 马小梅、计翔, 2001; 许雪峰、计翔, 2003)。部分种类雄性的头部在孵出时就大于雌性, 且该差异随个体发育变得更为显著 (Ji and Braña, 1999; 张永普、计翔, 2000; 邱清波等, 2001; Ji et al., 2002a, 2002b; 许雪峰、计翔, 2003)。另一些蜥蜴早期幼体头部两性同形, 接近性成熟时才显示头部两性异形 (Vitt and Cooper, 1985; Cooper and Vitt, 1989; 林植华、计翔, 2000; 杜卫国、计翔, 2001; 马小梅、计翔, 2001)。

头部大小两性异形对两性个体具有不同的进化意义: (1) 因头部较大的雄性在竞争资源 (包括配偶) 的格斗中具有优势 (Molina-Borja et al.,

1998; Herrel et al., 1999; Gvoždík and van Damme, 2003), 雄性头部在个体发育过程中呈加速式增长, 使得雄性成体头部不仅相对大于雌性成体且大于同性亚成体; (2) 因腹腔空间对雌体增加繁殖输出具有重要作用 (Braña, 1996), 性成熟雌性头部呈减速式增长以相对增加躯干生长, 使得雌性成体头部不仅相对小于雄性成体且相对小于同性亚成体; (3) 因头部大小与动物食物利用能力有重要联系 (Preest, 1994), 动物的食性 (食饵大小和种类) 应与头部大小有关。根据杭州蓝尾石龙子数据, 成年雄性大于雌性, 雄性体长 (Snout-vent length, SVL) 大于 50 mm 后头部始大于雌性 (杜卫国、计翔, 2001)。本研究中, 我们收集了不同个体发育阶段蓝尾石龙子的形态和食性数据, 旨在进一步讨论该种动物头部两性异形的进化成因。

1 材料与方法

研究用蓝尾石龙子于 2002 和 2003 年 5 - 7 月 (繁殖期) 捕自浙江泰顺县三槐镇。捕获的动物用 10% 福尔马林处死, 一天后转入 5% 福尔马林中。保存的动物带回实验室测量、鉴定性别、解剖、取出整胃。用数显游标卡尺测出相关形态指标: SVL 为吻端至泄殖腔孔前缘间距; 头长 (Head length, HL) 为吻端至外耳道前缘间距; 头宽 (Head width, HW) 为左右颌关节间距。确定 SVL > 69 mm 的个体为成体 (杜卫国、计翔, 2001), 并按性别和 SVL 将动物分为 6 组: (1) SVL < 50 mm 雌雄幼体组; (2) SVL = 50 - 69 mm 雌雄幼体组; (3) SVL > 69 mm 雌雄成体组。

用放大镜和解剖镜鉴别胃内容物中的食物种类

和数量, 测量完整食饵的长度。食物生态位宽度用 Simpson 多样性指数 (B) 表示:

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

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:

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

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。

用 Statistica 统计软件包处理所有数据。进一步统计检验前用 Kolmogorov-Smirnov 和 F-max 分别检验数据的正态性方差同质性, 部分数据经 Ln 转化后符合参数统计的条件。用 t -检验、方差分析 (ANOVA) 和协方差分析 (ANCOVA) 等参数分析, Mann-Whitney U -检验和 Kruskal-Wallis 检验等非参数分析处理相应的数据。SVL 为所有 ANCOVA 的协变量, 比较矫正平均值前, 检验斜率的均一性。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 两性异形

雄性成体 SVL 平均值显著大于雌性成体 ($t = 9.03$, $df = 191$, $P < 0.0001$)。不同发育阶段雌性头长与 SVL 的线性回归斜率无显著的组间差异 (ANCOVA, $F_{2,141} = 1.42$, $P = 0.245$), 头宽与 SVL 线性回归斜率的组间差异显著 (ANCOVA, $F_{2,141} = 6.21$, $P < 0.003$), 成体和 SVL < 50 mm 幼体头宽随 SVL 的增长速率显著小于 SVL = 50 - 69 mm 幼体 (ANCOVA, both $P < 0.03$) (图 1)。不同发育阶段雄性头部随 SVL 呈加速式生长, 头长 (ANCOVA, $F_{2,224} = 10.21$, $P < 0.0001$) 和头宽 (ANCOVA, $F_{2,224} = 23.73$, $P < 0.0001$) 与 SVL 的线性回归斜率有显著的组间差异, 且逐步递增 (图 1)。

SVL < 50 mm 幼体两性个体头长 (ANCOVA, $F_{1,83} = 0.01$, $P = 0.917$) 和头宽 (ANCOVA, $F_{1,83} = 0.01$, $P = 0.934$) 随 SVL 呈同速增长, 相同 SVL 个体的头长 (ANCOVA, $F_{1,84} = 3.59$, $P = 0.062$) 和头宽 (ANCOVA, $F_{1,84} = 0.51$, $P = 0.478$) 无显著的两性差异 (图 1)。SVL = 50 - 69 mm 幼体头长 (ANCOVA, $F_{1,93} =$

0.85, $P = 0.358$) 和头宽 (ANCOVA, $F_{1,93} = 0.01$, $P = 0.922$) 随 SVL 的增长速率无显著的两性差异, 但雄性头长 (ANCOVA, $F_{1,94} = 39.74$, $P < 0.0001$) 和头宽 (ANCOVA, $F_{1,94} = 7.08$, $P < 0.01$) 大于相同 SVL 的雌体 (图 1)。成体头长 (ANCOVA, $F_{1,189} = 12.64$, $P < 0.0005$) 和头宽 (ANCOVA, $F_{1,189} = 17.04$, $P < 0.0001$) 随 SVL 的增长速率有显著的两性差异, 雄性头部增长速率显著大于雌性 (图 1)。

比较同性个体的头长和头宽发现, 雌性头长 ($F_{2,144} = 24.46$, $P < 0.0001$) 和头宽 ($F_{2,144} = 104.52$, $P < 0.0001$) 矫正平均值有显著的组间差异, 雄性头长 ($F_{2,227} = 77.33$, $P < 0.0001$) 和头宽 ($F_{2,227} = 159.64$, $P < 0.01$) 矫正平均值亦有显著的组间差异 (图 2)。设置 SVL 相同时, SVL < 50 mm 雌性幼体和雌性成体头部小于 SVL = 50 - 69 mm 的同性幼体, 雄性头部则始终呈加速增长 (图 2)。

2.2 食性

雌性成体、雄性成体、雌性幼体和雄性幼体的空胃率分别为 52.2% (24/46)、32.4% (48/147)、20.2% (18/89) 和 18.1% (15/83)。摄入的食饵主要是环节动物、软体动物和节肢动物 (表 1)。雌性成体摄入最多的食饵属步甲科、夜蛾科幼虫和蝼蛄科, 雄性成体摄入最多的食饵属步甲科、夜蛾科幼虫、未知鳞翅目幼虫和植物种子, 雌性幼体摄入最多的食饵属鼠妇科、蚁科和地蛛科, 雄性幼体摄入最多的食饵属鼠妇科、地蛛科、步甲科和未知鳞翅目幼虫 (表 1)。

两性成、幼体的食饵喜好性有一定的差别。雌性幼体喜食地蛛科、鼠妇科及步甲科和未知鳞翅目幼虫者分别占 25.4%、22.5% 和 16.9%, 雄性幼体喜食鼠妇科、未知鳞翅目幼虫和蟋蟀科者分别占 19.1%、14.7% 和 13.2%, 雌性成体喜食步甲科、夜蛾科幼虫和蝼蛄科者分别占 34.1%、22.7% 和 13.6%, 雄性成体喜食步甲科、夜蛾科幼虫及蝼蛄科、叶甲科和未知鳞翅目幼虫者分别占 23.5%、17.4% 和 9.2%。

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 12.3、12.5、4.8 和 14.4。雌雄幼体食物生态位重叠度最高, 雌雄成体食物生态位重叠度次之, 成体与幼体食物生态位重叠度最小 (表 2)。

成体摄入食饵的大小 (用完整食物长度的平均

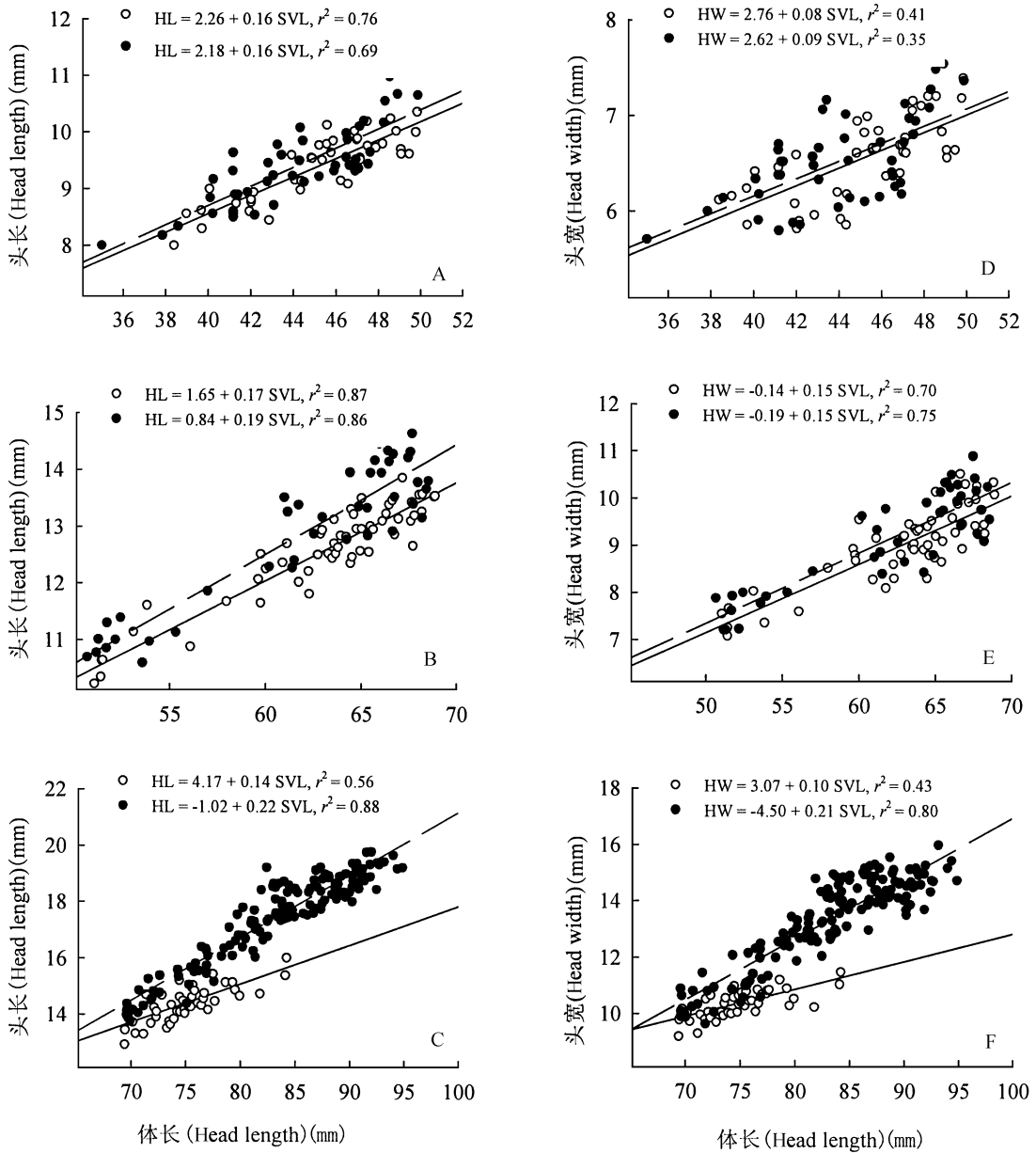


图1 蓝尾石龙子头大小与体长之间的关系

实点和虚线表示雄体，空点和实线表示雌体。A、D. 体长 < 50 mm 幼体组。B、E. 体长 50 - 69 mm 幼体组。C、F. 体长 > 69 mm 成体组。

Fig. 1 Relationships between head size and SVL in *Eumeces elegans*

The solid dots and dash lines indicate males, and open dots and solid lines indicate females. A and D, juveniles with SVL smaller than 50 mm. B and E, juveniles with SVL larger than 50 mm but smaller than 69 mm. C and F, adults with SVL larger than 69 mm.

值表示) 和变化范围大于幼体 (表 3)。两性成幼体食饵大小差异显著 (Kruskal-Wallis 检验, $H_{3,56} = 11.40, P < 0.01$)。成年两性个体和幼年两性个体的食饵大小差异均不显著 (Mann-Whitney U -检验分别为, $U = 89.0, P = 0.71$; $U = 38.5, P = 0.27$)。对食饵大小和 SVL 的 Ln 转化数据做相关分析显示, 雌性 ($r = 0.46, F_{1,17} =$

$4.59, P < 0.05$) 和雄性 ($r = 0.34, F_{1,35} = 4.54, P < 0.05$) 个体摄入食饵的大小均与其 SVL 呈正相关, 表明较大的个体具有摄食较大食饵的能力。

3 讨论

泰顺产蓝尾石龙子的个体大小和头部大小有显

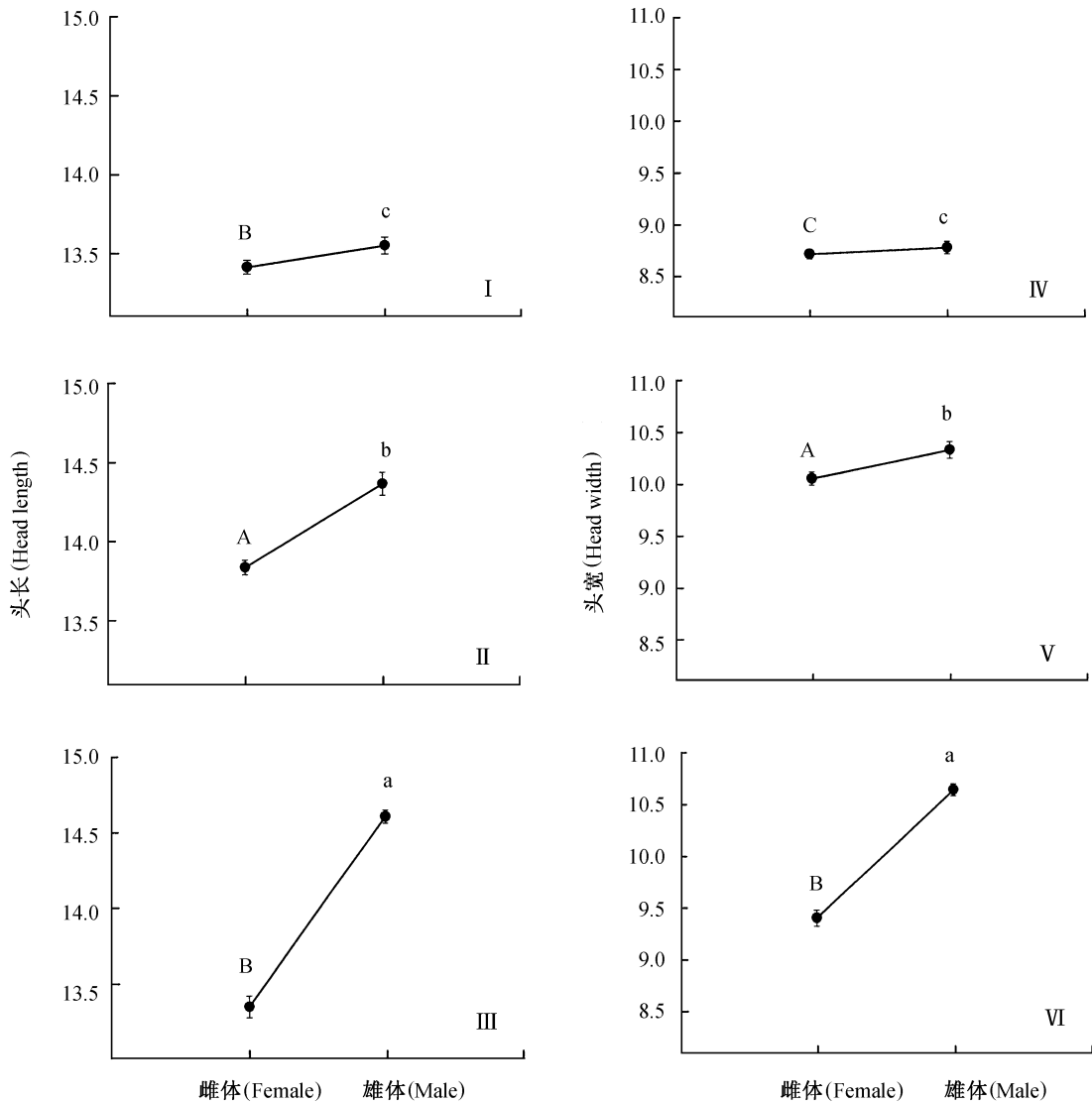


图 2 SVL 设置为 70 mm 的头长和头宽矫正平均值

、 . 体长 < 50 mm 幼体组。 、 . 体长 50 - 69 mm 幼体组。 、 . 体长 > 69 mm 成体组。同性不同上标的矫正平均值差异显著 (A > B > C; a > b > c)。

Fig. 2 The adjusted means of head length and head width, with SVL being set at 70 mm

and , juveniles with SVL smaller than 50 mm. and , juveniles with SVL larger than 50 mm but smaller than 69 mm. and , adults with SVL larger than 69 mm. Adjusted means of the same sex with different superscripts differ significantly (A > B > C; a > b > c).

著的两性异形，成年雄体 SVL 大于成年雌体，雄性 SVL 大于 50 mm 后头部就显著大于相同 SVL 的雌性，这些结果与杭州产蓝尾石龙子完全相同（杜卫国、计翔，2001）。泰顺和杭州两地的海拔高度、气候、地貌和植被等环境变量均有差别，但两地蓝尾石龙子两性异形的基本特征和发生阶段相同，表明该种石龙子与其它一些蜥蜴一样，近因性环境因子的地理差异对两性异形的影响可能是次要的，而自然选择和系统演化历史（远因）是两性异形的决定因子（Shine, 1990; Stamps, 1993; Gvoždík and

van Damme, 2003)。

蓝尾石龙子雄性头部相对于 SVL 呈加速式增长，使得雄性头部在个体发育过程中不断变得相对更大，并导致成年雄体头部显著大于同性幼体和成年雌体。在蜥蜴类动物中，雄性成体头部大于雌性成体是常见现象（Braña, 1996; Huang, 1996; Molina-Borja et al., 1998; Gvoždík and Boukal, 1998; Ji et al., 1998; Ji et al., 2002a)。头部大小被认为在雄性相互竞争资源（配偶和食物）中具有重要意义（Carothers, 1984; Vitt and Cooper,

1985; Hews, 1990; Molona-Borja et al., 1998)。在有领域行为的蜥蜴中, 雄性竞争的胜者有更多获得

配偶的机会 (Stamps, 1983), 因而头部较大的雄体更具选择优势 (Hews, 1990)。蓝尾石龙子雄性

表 1 浙江泰顺蓝尾石龙子成体 (/ = 22 / 99) 和幼体 (/ = 71 / 68) 胃内容物中的食饵类型及数量

Table 1 Prey items found in stomach contents of adult (/ = 22 / 98) and juvenile (/ = 71 / 68) *Eumeces elegans* collected from a population in Taishun, Zhejiang

食饵类型 Prey type	食物数量及比例 Prey number and proportion of total				食饵类型 Prey type	食物数量及比例 Prey number and proportion of total			
	雌性成体 Female adults	雄性成体 Male adults	雌性幼体 Female juveniles	雄性幼体 Male juveniles		雌性成体 Female adults	雄性成体 Male adults	雌性幼体 Female juveniles	雄性幼体 Male juveniles
	钜蚓科 Megascolecidae	1 (2.56)	10 (4.83)	13 (6.13)		3 (2.08)	步甲科 Carabidae	12 (34.29)	32 (15.46)
巴蜗牛科 Bradybaenidae	0 (-)	1 (0.48)	4 (1.89)	4 (2.78)	拟步甲科 Tenebrionidae	0 (-)	3 (1.45)	0 (-)	0 (-)
蛞蝓科 Limacidae	0 (-)	4 (1.93)	0 (-)	0 (-)	虎甲科 Cicindelidae	0 (-)	1 (0.48)	0 (-)	0 (-)
圆蛛科 Araneidae	0 (-)	6 (2.90)	10 (4.72)	1 (0.69)	叩头甲科幼虫 Elateridae	0 (-)	0 (-)	1 (0.47)	0 (-)
地蛛科 Atypidae	1 (2.56)	12 (5.80)	21 (9.91)	15 (10.42)	金龟甲科 Scarabaeidae	0 (-)	5 (2.42)	0 (-)	0 (-)
地蜈蚣科 Geophilidae	0 (-)	7 (3.38)	4 (1.89)	3 (2.08)	郭公虫科 Cleridae	0 (-)	2 (0.97)	0 (-)	0 (-)
鼠妇科 Porcellionidae	4 (11.43)	1 (0.48)	35 (16.51)	24 (16.67)	未知鳞翅目幼虫 Unknown Lepidoptera larva	3 (8.57)	16 (7.73)	15 (7.08)	13 (9.03)
卷甲虫科 Armadillidae	0 (-)	0 (-)	2 (0.94)	5 (3.47)	凤蝶科幼虫 Papilionidae	1 (2.56)	0 (-)	0 (-)	0 (-)
姬螬科 Blattelidae	0 (-)	1 (0.48)	7 (3.30)	1 (0.69)	蛱蝶科幼虫 Nymphalidae	0 (-)	1 (0.48)	1 (0.47)	4 (2.78)
蝗科 Acrididae	0 (-)	2 (0.97)	2 (0.94)	4 (2.78)	粉蝶科幼虫 Pieridae	0 (-)	2 (0.97)	0 (-)	0 (-)
菱蝗科 Tetrigidae	0 (-)	0 (-)	1 (0.47)	0 (-)	夜蛾科幼虫 Noctuidae larva	6 (17.14)	25 (12.08)	5 (2.36)	10 (6.94)
蟋蟀科 Gryllidae	0 (-)	3 (1.45)	8 (3.77)	9 (6.25)	尺蛾科 Geometridae	0 (-)	3 (1.45)	0 (-)	2 (1.39)
蝼蛄科 Gryllotalpidae	5 (14.29)	7 (3.38)	2 (0.94)	5 (3.47)	蚁科 Formicidae	0 (-)	5 (2.42)	22 (10.38)	10 (6.94)
螳螂科 Mantidae	1 (2.56)	0 (-)	0 (-)	0 (-)	泥蜂科 Sphecidae	0 (-)	1 (0.48)	0 (-)	0 (-)
蠼螋科 Labiduridae	0 (-)	5 (2.42)	6 (2.83)	13 (9.03)	胡蜂科 Vespidae	0 (-)	5 (2.42)	0 (-)	0 (-)
蝉科 Cicadidae	0 (-)	2 (0.97)	0 (-)	0 (-)	家蝇科 Muscidae	0 (-)	11 (5.31)	2 (0.94)	1 (0.69)
沫蝉科 Cercopidae	0 (-)	0 (-)	0 (-)	1 (0.69)	食蚜蝇科 Syrphidae	0 (-)	2 (0.97)	1 (0.47)	0 (-)
蚜科 Aphididae	0 (-)	0 (-)	3 (1.42)	0 (-)	石龙子尾 Unknown skink tail	0 (-)	0 (-)	1 (0.47)	0 (-)
未知鞘翅目幼虫 Unknown coleoptera larvae	0 (-)	3 (1.45)	2 (0.94)	2 (1.39)	石龙子卵 Skink eggs	0 (-)	2 (0.97)	0 (-)	0 (-)
叶甲科 Chrysomelidae	1 (2.56)	10 (4.83)	6 (2.83)	5 (3.47)	植物种子 Vegetable seeds	0 (-)	17 (8.21)	20 (9.43)	0 (-)

表 2 繁殖期蓝尾石龙子食物生态位重叠度

Table 2 Food niche overlap of *Eumeces elegans* during the breeding season

	雄性成体 Male adults	雌性幼体 Female juveniles	雄性幼体 Male juveniles
雌性成体 Female adults	0.88	0.64	0.66
雄性成体 Male adults		0.64	0.59
雌性幼体 Female juveniles			0.90

成体在繁殖期亦为竞争配偶进行格斗, 体形和头部较大的雄体有较强的格斗能力, 格斗的结果与繁殖成功率相关 (Huang, 1996; 杜卫国、计翔, 2001)。因此, 蓝尾石龙子雄性成体具有较大的体形和头部与其提高竞争配偶能力有关。SVL < 50 mm 的蓝尾石龙子幼体缺乏头大小的两性异形, SVL = 50 - 69 mm 的幼体头大小已具有显著的两性差异, 成体头部两性异形更为显著是头部两性异

表 3 蓝尾石龙子体长、食饵大小的测量值

Table 3 Measurements of snout vent-length and prey size of *Eumeces elegans*

	n	体长 Snout vent-length (mm)	食物大小 Prey size (mm)
雌性幼体 Female juveniles	12	60.4 ± 1.7 (49.9 - 67.7)	10.2 ± 1.2 (5.4 - 19.4)
雌性成体 Female adults	7	75.5 ± 1.1 (71.9 - 80.0)	16.5 ± 2.6 (9.1 - 26.3)
雄性幼体 Male juveniles	9	55.4 ± 3.3 (42.8 - 68.2)	11.6 ± 1.0 (5.8 - 15.5)
雄性成体 Male adults	28	83.1 ± 1.1 (70.7 - 94.1)	18.5 ± 1.9 (7.4 - 50.9)
总合数据 Pooled data	56	72.8 ± 1.8 (42.8 - 94.1)	15.3 ± 1.12 (5.4 - 50.9)

形个体发生的渐进过程(图 2), 这种头部两性异形个体发生模式与同为石龙子类的中国石龙子(林植华、计翔, 2000; 马小梅、计翔, 2001) 和蜥蜴(*Sphenomorphus indicus*) (计翔、杜卫国, 2000) 相似。北草蜥(张永普、计翔, 2000)、普通岩蜥(*Podarcis muralis*) (Ji and Braña, 2000)、山地麻蜥(*Eremias brenchleyi*) (许雪峰等, 2003)、变色树蜥(*Calotes versicolor*) (邱清波等, 2001; Ji et al., 2002a) 等蜥蜴的雄性孵出幼体头部就已大于雌性孵出幼体, 头部两性异形也随个体发育变得更为显著。比较结果表明, 不同类群蜥蜴头部两性异形起始于个体发育的不同阶段。

本项研究的数据表明性成熟雌体头部随 SVL 呈减速式增长(图 1)。因蓝尾石龙子的窝卵数、窝卵重和卵大小均与雌体 SVL 呈正相关(Huang, 1996; 杜卫国、计翔, 2001), 性成熟雌体相对减缓头部增长速率能使有限的资源更多地用于躯干的生长。这种资源分配方式有利于相对增加腹腔容量, 从而增加繁殖输出。因此, 性成熟雌体相对较小的头部与生育力选择作用下提高雌体的繁殖输出能力有关。

头部大小与蓝尾石龙子的食物利用能力有联系。例如, 头部较小的个体(如幼体)摄入的食饵较小(表 3), 这使得成幼体之间的食物生态位重叠度明显小于幼体之间以及成体之间的食物生态位重叠度(表 2)。两性成体头部大小及相应的取食器官(口)大小有显著的差异, 但两性成体摄入的主要食物种类和大小差异较小。这一结果表明两性食物利用能力的微弱差异可能是头部两性异形产生后的副产品。雌性成体空胃率高、食物生态位宽度窄, 可能与其繁殖期减少外出觅食、腹腔空间用于容纳卵有关。

头部较大的蜥蜴具有摄入较大食物的潜力并能拓宽食物利用谱, 早期幼体(尤其是孵出幼体)普遍具有相对较大的头部, 其头部相对于 SVL 甚至大于成年雄体头部。例如, 北草蜥(张永普、计翔, 2000)、白条草蜥(*Takydromus wolteri*; 潘志崇、计翔, 2002)、山地麻蜥(许雪峰、计翔, 2003)、普通岩蜥(Braña, 1996)、中国石龙子(林植华、计翔, 2000; 马小梅、计翔, 2001)、蓝尾石龙子(杜卫国、计翔, 2001)、蜥蜴(计翔、杜卫国, 2001)、变色树蜥(Ji et al., 2002a, 2002b) 等已被我们研究的蜥蜴孵出幼体头部均大于相应种类的雄性成体。从这一现象可以得出两个

一般结论: (1) 蜥蜴个体发育不同阶段分配至头部和身体其它部分的生长资源是不同的, 胚胎期有相对更多的资源用于头部生长, 使孵出幼体具有相对较大的头部显然能够提高初生幼体获得食物的能力; (2) 蜥蜴在个体发育过程中必须对头部和身体其它部分生长的利益和代价关系做权衡。经过早期胚后阶段, 雄性蓝尾石龙子头部呈加速式增长既能不断加强个体获得食物的能力, 又能使成年个体因头部较大而具有较强的同性竞争资源的能力。雌性蓝尾石龙子从 SVL < 50 mm 幼体到 SVL = 50 - 69 mm 幼体, 头部增长相对较快(图 2), 表明较大的头部对雌体亦是重要的。性成熟雌体头部显著小于 SVL = 50 - 60 mm 的幼体(图 2), 与成年雌体将相对较多的资源用于躯干生长有关。由于用于生长的资源对任何个体均是有限的, 成年雌体为寻求高繁殖输出而相对加速躯干生长须以减缓头部生长为代价。

概括而论, 蓝尾石龙子头部两性异形是性选择和生育力共同作用的结果。性选择作用于雄性个体, 生育力选择作用于雌性个体, 使成年个体头部呈显著的两性差异。两性成年个体食物生态位重叠度较高, 以及杭州和泰顺两地蓝尾石龙子头部两性异形的特征和个体发生阶段具有相似性, 表明食物等环境因子的近因性影响对该种动物的头部两性异形无重要作用。

致 谢 杭州师范学院生命科学学院孙希达教授帮助鉴定食性, 谨表谢意。

参考文献 (References)

- Bonnet X, Shine R, Naulleau G, 1998. Sex dimorphism in snakes: different reproductive roles favour different body plans. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 265: 179 - 183.
- Braña F, 1996. Sexual dimorphism in lacertid lizards: male head increase vs female abdomen increase. *Oikos.* 75: 511 - 523.
- Carothers JH, 1984. Sexual selection and sexual dimorphism in some herbivorous lizards. *Amer. Nat.* 124: 244 - 254.
- Cooper WE, Vitt LJ, 1989. Sexual dimorphism of head and body size in an iguanid lizard: paradoxical results. *Amer. Nat.* 133: 729 - 735.
- Darwin C, 1871. *The descent of man and selection to sex.* London: John Murray.
- Du WG, Ji X, 2001. Growth, sexual size dimorphism and female reproduction of blue tailed skinks *Eumeces elegans*. *Zool. Res.* 22: 279 - 286 (In Chinese).
- Emerson SB, Voris H, 1992. Competing explanations for sexual dimorphism in a voiceless Bornean frog. *Funct. Ecol.* 6: 654 - 660.
- Gvožd k L, Boukal M, 1998. Sexual dimorphism and intersexual niche overlap in the sand lizard *Lacerta agilis* (Squamata: Lacertidae). *Folia Zool.* 47: 189 - 195.
- Gvožd k L, van Damme R, 2003. Evolutionary maintenance of sexual dimorphism in head size in the lizard *Zootoca vivipara*: a test of

- two hypotheses. *J. Zool. Lond.* 259: 7 - 13.
- Herrel A, Spithoven R, van Damme R, De Vree F, 1999. Sexual dimorphism of head size in *Gallotia galloti*: testing the niche divergence hypothesis by functional analyses. *Funct. Ecol.* 13: 289 - 297.
- Hews DK, 1990. Examining hypotheses generated by field measures of sexual selection on male lizards *Uta Palmeri*. *Evolution* 44: 1956 - 1966.
- Huang WS, 1996. Sexual size dimorphism in the five-striped blue-tailed skink *Eumeces elegans*, with notes on its life history in Taiwan. *Zool. Stud.* 35: 188 - 194.
- Ji X, Braña F, 1999. The influence of thermal and hydric environments on embryonic use of energy and nutrients, and hatchling traits, in the wall lizards (*Podarcis muralis*). *Comp. Biochem. Physiol.* 124A: 205 - 213.
- Ji X, Du WG, 2000. Sexual dimorphism in body size and head size and female reproduction in a viviparous skink *Sphenomorphus indicus*. *Zool. Res.* 21: 349 - 354 (In Chinese).
- Ji X, Qiu QB, Diong CH, 2002a. Sexual dimorphism and female reproductive characteristics in the oriental garden lizard *Calotes versicolor* from Hainan, southern China. *J. Herpetol.* 36: 1 - 8.
- Ji X, Qiu QB, Diong CH, 2002b. Influence of incubation temperature on hatching success, Energy expenditure for embryonic development, and size and morphology of hatchlings in the oriental garden lizard *Calotes versicolor* (Agamidae). *J. Exp. Zool.* 292: 649 - 659.
- Ji X, Wang PC, Hong WX, 1991. The reproductive ecology of the *Gecko gekko Japonicus*. *Acta Zool. Sin.* 37 (2): 185 - 192.
- Ji X, Zhou WH, Zhang XD, Gu HQ, 1998. Sexual dimorphism and reproduction in the grass lizard *Takydromus septentrionalis*. *Russ. J. Herpetol.* 5: 44 - 48.
- Lin ZH, Ji X, 2000. Food habits, sexual dimorphism and female reproduction of the skink *Eumeces chinensis* from a Lishui population in Zhejiang. *Acta. Ecol. Sin.* 20: 304 - 310 (In Chinese).
- Ma XM, Ji X, 2001. Ontogenetic changes in sexual dimorphism in head size and food habits in the Chinese skink *Eumeces chinensis*. *Chin. J. Ecol.* 20 (3): 1 - 5 (In Chinese).
- Molina-Borja M, Padron-Fumero M, Alfonso-Martin MT, 1998. Morphological and behavioural traits affecting the intensity and outcome of male contests in *Gallotia galloti galloti* (Family Lacertidae). *Ethology* 104: 314 - 322.
- Pan ZC, Ji X, 2002. The influence of incubation temperature on size, morphology, and locomotor performance of hatchling grass lizards *Takydromus wolteri*. *Acta Ecol. Sin.* 21: 2031 - 2038 (In Chinese).
- Preest MR, 1994. Sexual size dimorphism and feeding energetics in *Anolis carolinensis*: why do females take smaller prey than males? *J. Herpetol.* 28: 292 - 298.
- Qiu QB, Ma XM, Ji X, 2001. Ontogenetic shifts of morphology and food habits in the oriental garden lizard, *Calotes versicolor* (Agamidae). *Zool. Res.* 22: 367 - 374 (In Chinese).
- Shine R, 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *Q. Rev. Biol.* 64: 419 - 461.
- Shine R, 1990. Proximate determinants of sexual differences in adult body size. *Amer. Nat.* 135: 278 - 283.
- Shine R, 1991. Intersexual dietary divergence and the evolution of sexual dimorphism in snakes. *Amer. Nat.* 138: 103 - 122.
- Slatkin M, 1984. Ecological causes of sexual dimorphism. *Evolution* 38: 622 - 630.
- Stamps JA, 1983. Sexual selection, sexual dimorphism and territoriality. In: Huey RB, Pianka ER, Schoener TW ed. *Lizard Ecology: Studies of A Model Organism*. Cambridge, MA: Harvard University Press, 169 - 204.
- Stamps JA, 1993. Sexual size dimorphism in species with asymptotic growth after maturity. *Biol. J. Linn. Soc.* 50: 123 - 145.
- Vitt LJ, Cooper WE, 1985. The evolution of sexual dimorphism in the skink *Eumeces laticeps*: an example of sexual selection. *Can. J. Zool.* 63: 995 - 1002.
- Xu XF, Ji X, 2003. Ontogenetic shifts in sexual dimorphism in head size and food habits of *Eremias brenchleyi*. *Chin. J. Appl. Ecol.* 14: 557 - 561 (In Chinese).
- Zhang YP, Ji X, 2000. Ontogenetic changes of sexual dimorphism in head size and food habit in grass lizard, *Takydromus septentrionalis*. *Zool. Res.* 21: 181 - 186 (In Chinese).
- 杜卫国, 计翔, 2001. 蓝尾石龙子的生长、两性异形及雌性繁殖. *动物学研究* 22: 279 - 286.
- 计翔, 杜卫国, 2000. 蜥蜴头、体大小的两性异形和雌体繁殖. *动物学研究* 21: 349 - 354.
- 计翔, 王培潮, 洪卫星, 1991. 多疣壁虎的繁殖生态研究. *动物学报* 37 (2): 185 - 192.
- 林植华, 计翔, 2000. 浙江丽水中国石龙子的食性、两性异形和雌性繁殖. *生态学报* 20 (2): 304 - 310.
- 马小梅, 计翔, 2001. 中国石龙子个体发育过程中头部两性异形和食性的变化. *生态学杂志* 20 (3): 1 - 5.
- 潘志崇, 计翔, 2002. 孵化温度对白条草蜥孵出幼体大小、形态和运动表现的影响. *生态学报* 21: 2031 - 2038.
- 邱清波, 马小梅, 计翔, 2001. 海南变色树蜥个体发育中形态和食性的变化. *动物学研究* 22: 367 - 374.
- 许雪峰, 计翔, 2003. 山地麻蜥个体发育过程中头部两性异形和食性的变化. *应用生态学报* 14: 557 - 561.
- 张永普, 计翔, 2000. 北草蜥个体发育过程中头部两性异形及食性的变化. *动物学研究* 21: 181 - 186.