

草原蜥两性的咬合力及头部形态特征比较

王欣琪 梁涛 安静 时磊*

新疆农业大学动物科学学院 乌鲁木齐 830052

摘要: 咬合力作为衡量动物生存能力的重要指标,可以在一定程度上反映动物捕食、反捕食和争夺配偶的能力。对于蜥蜴类动物而言,头部形态和咬合力大小之间常呈现显著线性关系。通过测量 2018 年 7 月采集于新疆霍城县图开沙漠的 24 号草原蜥 (*Trapelus sanguinolenta*) (雌 13, 雄 11) 的头部形态指标,并使用薄膜压力测试仪测定咬合力,采用单因素方差分析 (ANOVA)、主成分分析、模型拟合及逐步回归 4 种方法探究草原蜥咬合力的两性差异及其与头部形态指标的关系。结果表明,草原蜥头体长、头长、头宽、头高、口宽和下颌长在两性个体间均无显著差异,草原蜥两性个体之间咬合力也没有显著差异。主成分分析及赤池信息模型拟合结果均显示,头长、头宽和下颌长是影响草原蜥咬合力的重要因素,逐步回归分析揭示草原蜥的咬合力主要受头宽影响。上述研究结果表明,草原蜥的咬合力受头部形态大小的影响,但两性个体之间咬合力却不存在显著差异,这与头部形态特征未表现出两性差异一致,这可能是草原蜥对灌丛生活的适应,具体而言,是头部大小与运动权衡的结果。

关键词: 草原蜥; 咬合力; 权衡

中图分类号: Q958 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2020) 01-029-08

Comparison of Bite Force Performance and Head Shape between Males and Females of *Trapelus sanguinolenta*

WANG Xin-Qi LIANG Tao AN Jing SHI Lei*

The College of Animal Science, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052, China

Abstract: Bite force of animals can reflect the ability of anti-predation, and attracting the opposite sex. For lizards, there is usually a significant linear relationship between head shape of individuals and their bite force. We performed the head morphometric analysis using species *Trapelus sanguinolenta* (♀13, ♂11) collected in Tukai Desert of Huocheng County, western Xinjiang, in July 2018. We measured the bite force of each individuals by a membrane pressure tester to analyze the relationship of the bite force with the sexual dimorphism in head. Then we employed the analysis of variance (ANOVA), principal component analysis, Akaike information model and stepwise regression analysis to analyze the difference in the head shape and bite force between females and males of the lizard species. The results showed that no significant intraspecific

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31660613);

* 通讯作者, E-mail: shileixj@126.com;

第一作者介绍 王欣琪, 女, 硕士研究生; 研究方向: 动物生态学; E-mail: 120596379@qq.com。

收稿日期: 2019-08-16, 修回日期: 2019-11-25 DOI: 10.13859/j.cjz.202001004

difference in the head morphological indexes for this lizard (Table 1), as well as no significant difference was found in the bite force between females and males. However, there was a difference of bite force in slope coefficients of head depth between males and females (Fig. 2). The bite force of the males increased faster with the head depth than the females did. The results of Principal component analysis and Akaike information model showed that head length, head width and lower jaw length were important factors affecting the bite force (Fig. 1, Table 2). Stepwise regression analysis revealed that the bite force was mainly affected by head width (Table 3). The results indicated that the bite force of *T. sanguinolenta* is affected by the size of the head. No significant intraspecific difference in the bite force is consistent with the morphological characteristics of the head, which may indicate an adaptation of this species to the shrub habitat. Specifically, it is the result of a trade-off between head size and movement balance.

Key words: *Trapelus sanguinolenta*; Bite force; Trade-off

动物的咬合力与包括食性 (谭梁静等 2017)、保卫领域 (Lailvaux et al. 2004)、雄性内竞争 (Motta et al. 1991) 和求偶交配 (Chazeau et al. 2013) 等在内的许多行为都有直接联系。许多研究表明, 头部形态和大小会影响咬合力的大小 (Herrel 1999, Herrel et al. 2001), 一般而言, 个体的头部越大, 咬合力就越大 (Perry et al. 2004, Lappin et al. 2010)。头部形态差异所导致的咬合力差异是由于骨骼与肌肉结构组成不同。一般认为颌内收缩肌与头部的大小有关, 较大的头部形态反映其具有较大的骨骼, 较大的骨骼给肌肉提供更大的空间, 使下颌收缩肌横截面积加大, 相应的肌肉系统也就更加发达, 产生的咬合力就越大 (Molina-Borja et al. 2010)。对于蜥蜴类动物而言, 头部形态和咬合力大小之间常呈现显著线性关系 (Perry et al. 2004, Lappin et al. 2010)。鸟类咬合力大小与个体的喙型、头大小及形状密切相关 (Anderson et al. 2008), 但也有报道称, 麻雀 (*Passer* spp.) 的咬合力与其身体各参数指标却无显著相关性 (霍娟等 2016)。研究动物的咬合力大小与其头部形态的关系具有重要的生态学意义。例如, 咬合力的两性异形现象可能是由以下两个因素造成: 性选择作用导致雄性头部增大而提高咬合力 (McBrayer et al. 2007, Lappin et al. 2010); 两性个体头部大小受食物等自然选择压力作用而发生分化

(Verwajjen et al. 2010)。此外, 栖息环境也会影响蜥蜴头部形态和大小的进化, 继而影响咬合力。蜥蜴头部形态的演变受到栖息地使用的影响。头部大小似乎在穴居石龙子中受到限制 (Barros et al. 2011), 因为选择头部增大将增加挖掘时间, 从而增加捕食风险 (Vanhooydonck et al. 2011)。此外, 过大的头部会对树栖蜥蜴的攀爬性能产生负面影响 (Vanhooydonck et al. 1999, 2007); 而过高的头部不利于岩栖蜥蜴使用狭窄的裂缝, 从而增加被捕食的风险 (Cooper et al. 1999, 2000), 另一方面, 扁平的头部又限制了咬合力 (Broeckhoven et al. 2014)。因此树栖和岩栖蜥蜴的头部大小常表现出一定程度的权衡。

草原蜥 (*Trapelus sanguinolenta*) 隶属于鬣蜥科 (Agamidae) 草原蜥属, 栖息于有灌木或半乔木的各种类型荒漠或半荒漠, 也见于石山、河岸、居民点或路边。草原蜥杂食性, 以昆虫、蛛形类和多足类动物为食, 也吃植物的花、茎和叶等 (赵尔宓等 1999)。草原蜥在我国仅见于新疆西部天山地区 (时磊等 2002)。

本文对草原蜥新疆霍城县图开沙漠种群的头部形态与咬合力的关系进行研究, 以解决如下问题: 草原蜥的哪些头部指标存在两性异形? 草原蜥雌雄两性之间的咬合力是否有显著差异? 草原蜥的咬合力是否受头部形态影响?

1 材料与方 法

分析所用的草原蜥标本于 2018 年 7 月采集于新疆伊犁霍城图开沙漠内, 共计 24 号成体(雌 13, 雄 11)进行草原蜥头部形态及咬合力的研究。本研究中, 最小怀卵雌性个体的头体长(snout-vent length, SVL, 吻端到泄殖腔肛孔前缘的长度)为 80 mm, 因此判定头体长不 低于 80 mm 的个体为成体。

1.1 形态特征测量

运用斯耐科数显游标卡尺(量程 300 mm, 精度 0.01 mm)测量草原蜥的头体长和头长(head length, HL, 吻端到耳孔后缘的长度)、头宽(head width, HW, 头部最宽处两端的直线长度)、头高(head depth, HD, 头部最高处到下颌平面的垂线长度)、口宽(mouth width, MW, 口部最宽处的直线长度)和下颌长(lower jaw length, L JL, 关节后突至下颌尖端的间距)共 5 项头部形态指标。指标的测量方法依据文献(赵尔宓等 1999, 何南 2011)。

1.2 咬合力测量

本实验使用上海瑞若测控设备有限公司定制 的 RPM 薄膜压力测试仪测定咬合力, 此仪器由薄膜压力片、信号转换器和万能数显数值表组成, 薄膜压力片厚度约 2 mm, 精确值可达 0.1 N, 使用薄膜型力传感器具有无咬合间隙的特点, 测出的咬合力能真正反映真实的咬合力大小(王海涛等 2001)。

在野外采集草原蜥后便进行咬合力测量, 并记录实时环境温度和测试前后个体的泄殖腔温度。将草原蜥个体带回室内实验室进行进一步控制实验。测量草原蜥咬合力时, 轻轻刺激草原蜥头部使其产生咬合动作, 将薄膜压力片水平置于草原蜥上下颌之间, 当其产生撕咬动作时观察数显数值表并记录咬合力数值。每号草原蜥测量 5 次, 记录咬合力最大值, 单位用牛顿(N)表示(Vanhooydonck et al. 2015)。由于野外测量的草原蜥咬合力数据与实验室控制实验测定结果无显著差异(重复测量分析:

♀ $P = 0.394$; ♂ $P = 0.255$), 且本实验设置的温度也不影响草原蜥的咬合力($P = 0.818$), 故选取每号草原蜥个体的最大咬合力进行后续分析。

1.3 数据处理与分析

所有数据在作进一步统计检验前, 用 Kolmogorov-Smirnov 和 Levene 检验分别检验其正态性和方差同质性。采用重复测量分析野外实验和室内控制实验草原蜥咬合力的差异情况。采用单因素方差分析(ANOVA)、协方差分析(ANCOVA)和主成分分析对草原蜥的头部形态及咬合力的两性差异进行研究。采用一元线性回归分析方法分析咬合力与头部 5 项形态指标之间的关系, 以头体长为协变量计算头长、头宽、头高、口宽、下颌长与咬合力的回归残差剩余值, 又以咬合力的回归残差剩余值为因变量, 头部形态指标的回归残差剩余值为自变量进行逐步回归分析。上述分析在 SPSS 24.0 统计软件中进行。对咬合力与头部形态指标的关系进行广义线性模型回归分析, 利用 AIC(赤值信息准则)进行最佳模型拟合, AIC 值最小的模型即为最佳模型。上述分析在 R 3.5.0 中进行。当统计结果 $P < 0.05$ 时, 表示差异显著; $P < 0.01$ 表示差异极显著; $P > 0.05$ 表示差异不显著。所有均值为平均值 \pm 标准差(Mean \pm SD), 所有检验均为双尾(2-tailed)。除描述性统计外, 所有分析数据对数化以增加正态性(King 2000)。

2 结果

2.1 两性形态特征比较

单因素方差分析结果显示, 草原蜥雌雄个体之间头体长没有显著差异($F_{1,22} = 1.422, P = 0.246$), 且与头部各形态指标存在显著相关关系。以头体长为协变量的协方差分析显示, 草原蜥两性之间的头长($F_{1,21} = 0.992, P = 0.331$)、头宽($F_{1,21} = 0.366, P = 0.551$)、头高($F_{1,21} = 0.819, P = 0.376$)、口宽($F_{1,21} = 0.348, P = 0.561$)和下颌长($F_{1,21} = 0.181, P = 0.675$)均不表现出两性差异(表 1)。

主成分分析结果表明, 前两个主成分的贡献率较高, 可解释形态特征两性差异的 91.651%, 其中第一主成分贡献率达 79.278%, 第二主成分贡献率达 12.373%。第一主成分中, 头长、头宽、口宽和下颌长的因子载荷值较高, 呈显著正相关, 单因素方差分析表明, 第一主成分两性间无显著差异 ($F_{1,22} = 2.706, P = 0.114$); 第二主成分中, 头高的因子载荷值较高, 呈正相关, 单因素方差分析表明两性间无显著差异 ($F_{1,22} = 0.414, P = 0.526$) (表 2, 图 1)。

2.2 咬合力

雌性草原蜥的咬合力为 (14.67 ± 4.82) N ($n = 13$), 雄性草原蜥的咬合力为 (15.67 ± 6.20) N ($n = 11$)。单因素方差分析草原蜥雌雄个体之间的咬合力差异不显著 ($F_{1,22} = 0.004, P = 0.950$), 故将雌雄合并分析。

基于赤池信息准则的咬合力最佳拟合模型

(权重: Akaike weight = 0.969; $\Delta AICc < 2$; $AICc = -61.0$) 中, 头长 (权重为 0.998)、头宽 (权重为 0.996) 和下颌长 (权重为 1.000) 对咬合力的贡献度较大, 而头高和口宽均未被选入模型, 表明头长、头宽和下颌长是影响草原蜥咬合力的重要因素。

雌雄草原蜥咬合力与头部各形态指标均呈正相关关系, 即随头部形态的增大咬合力也呈逐步增大的趋势 (图 2)。雄性草原蜥的咬合力随头高的增长速度比雌性个体快, 表现出正异速增长的现象 ($F_{1,20} = 7.391, P = 0.013$), 两性的咬合力与其余形态指标之间均表现出同速增长 (头体长: $F_{1,20} = 0.387, P = 0.541$; 头长: $F_{1,20} = 2.369, P = 0.139$; 头宽: $F_{1,20} = 0.401, P = 0.534$; 口宽: $F_{1,20} = 0.885, P = 0.358$; 下颌长: $F_{1,20} = 0.02, P = 0.89$)。

一元线性回归分析结果显示, 草原蜥的咬合力与与头体长 ($P < 0.01$)、头长 ($P < 0.01$)、

表 1 草原蜥头体长、头部形态特征的两性差异

Table 1 Comparison of snout-vent length and head parameters between males and females of *Trapelus sanguinolenta*

形态特征 Morphological traits	雌性 Female ($n = 13$)		雄性 Male ($n = 11$)		F	P
	平均值 \pm 标准差 (范围) Mean \pm SD (Range)	R	平均值 \pm 标准差 (范围) Mean \pm SD (Range)	R		
头体长 Snout-vent length (mm)	89.94 \pm 5.92 (80.15 ~ 100.81)		93.17 \pm 7.39 (81.24 ~ 105.06)		1.422	0.246
头长 Head length (mm)	24.39 \pm 1.85 (22.13 ~ 26.9)	0.864**	25.54 \pm 1.70 (23.55 ~ 28.46)	0.826**	0.992	0.331
头宽 Head width (mm)	19.22 \pm 1.50 (17.2 ~ 22.22)	0.738**	20.1 \pm 1.76 (17.22 ~ 23.07)	0.778**	0.366	0.551
头高 Head depth (mm)	13.78 \pm 1.31 (11.72 ~ 16.88)	0.408	13.69 \pm 0.94 (11.95 ~ 15.13)	0.702*	0.819	0.376
口宽 Mouth width (mm)	18.21 \pm 1.59 (15.87 ~ 20.47)	0.685**	19.03 \pm 1.51 (17.02 ~ 21.47)	0.758**	0.348	0.561
下颌长 Lower jaw length (mm)	26.18 \pm 1.47 (24.67 ~ 28.83)	0.736**	26.62 \pm 1.69 (24.4 ~ 29.14)	0.858**	0.181	0.675

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$. F、P 为形态特征两性差异比较。

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$. F and P indicate differences between males and females.

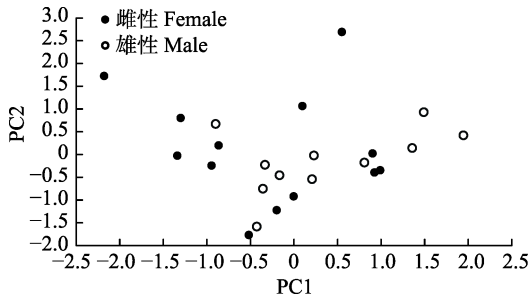


图 1 草原蜥头部形态特征主成分分析第 1 和第 2 因子的分布图

Fig. 1 Head parameters of males and females of *Trapelus sanguinolenta* on the first two principal components

头宽 ($P < 0.01$)、头高 ($P < 0.01$)、口宽 ($P < 0.01$) 和下颌长 ($P < 0.01$) 均存在显著相关关系 (表 3)。逐步回归分析结果显示, 草原

表 2 草原蜥形态特征主成分分析的因子荷载值
Table 2 Eigen values extracted on the first two principle components

形态特征	主成分 Component	
	1	2
头长 Head length	0.916	0.179
头宽 Head width	0.841	0.479
头高 Head depth	0.283	0.955
口宽 Mouth width	0.897	0.313
下颌长 Lower jaw length	0.883	0.317

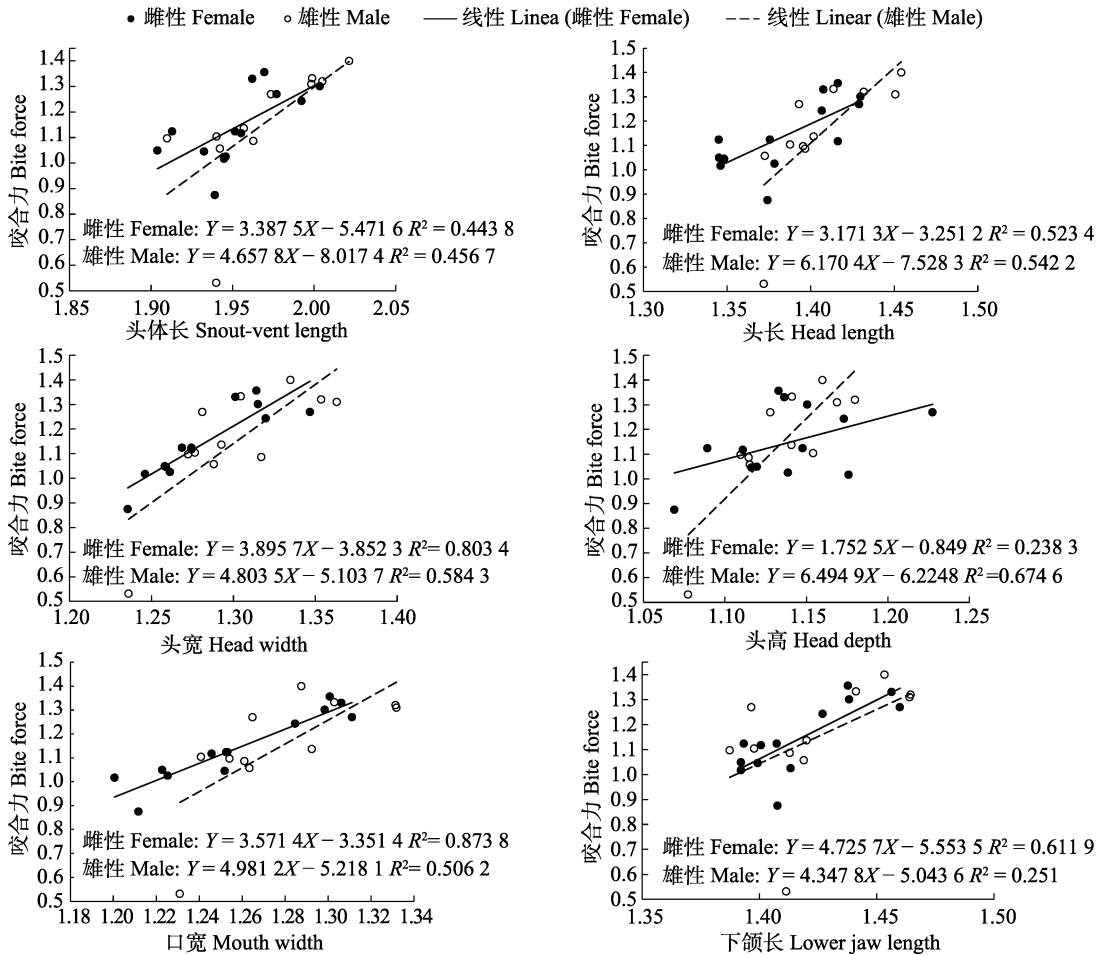


图 2 草原蜥咬合力与形态指标的关系

Fig. 2 The relationship between bite force and morphological traits of *Trapelus sanguinolenta*

图中咬合力及形态指标数据均为经过对数转换后的数据。The data of bite force and morphological traits in the figure are all log-transformed.

蜥的头宽与咬合力呈极显著正相关关系 ($P < 0.01$), 其他形态指标与咬合力无显著相关关系 (表 3)。

表 3 草原蜥的咬合力与头体长、
头部形态指标的回归分析

Table 3 Regression of bite force with snout-vent length and head parameters of *Trapelus sanguinolenta*

形态特征 Morphological traits	R	一元线性回归 Linear regression of one-variable	逐步回归 Step-wise regression
头体长 Snout-vent length	0.648**	$P < 0.01$	
头长 Head length	0.661**	$P < 0.01$	$P = 0.883$
头宽 Head width	0.777**	$P < 0.01$	$P < 0.01$
头高 Head depth	0.607**	$P < 0.01$	$P = 0.448$
口宽 Mouth width	0.751**	$P < 0.01$	$P = 0.421$
下颌长 Lower jaw length	0.597**	$P < 0.01$	$P = 0.486$

3 讨论

许多蜥蜴的头部都表现出两性异形现象, 若雄性具有一个较大的头部, 那么它更容易在觅食、争斗和竞争配偶等行为上取得胜利 (Herrel 1999)。本研究显示, 草原蜥雌雄两性之间头部 5 项形态指标均没有显著差异。这可能是由于新疆霍城图开沙漠的草原蜥主要栖息于灌丛, 过大的头部不利于其在树叶枝条间活动, 雌雄两性的头部形态同时受到自然选择作用, 为保持树上运动平衡, 其头部大小的发展受到限制。

雄性蜥蜴的咬合力越大, 其争斗能力越强 (Herrel et al. 2001), 越容易占据有利资源, 越有可能获得更多雌性个体的青睐, 获得更多的繁殖机会 (Vitt et al. 1985, Lebas 2010)。Lailvaux 等 (2004) 对同等重量雄性安乐蜥 (*Anolis carolinensis*) 个体之间争斗实验研究表明, 咬合力越大在争斗中就越有优势。许多研究表明, 咬合力大小与头部大小存在明显的线性正相关关系 (Herrel 1999, Herrel et al. 2001), 雌雄个体咬合力的差异与头部的两性异形相对应 (Herrel et al. 2007), 随着头部形态的增大, 咬合力也会变大 (Hews 1990)。头部形

态所导致的咬合力差异是由于骨骼与肌肉组成及结构不同的结果, 较大的骨骼可以给肌肉提供更大的附着空间, 这也会帮助动物产生更大的咬合力。一般来说, 头部越大, 下颌收缩肌横截面积越大, 颌颅的肌肉系统就越发达, 产生的咬合力就越大 (Molina-Borja et al. 2010)。在本研究中, 主成分分析及赤池信息模型拟合结果均显示, 头长、头宽和下颌长是影响草原蜥咬合力的重要因素, 且雌雄草原蜥咬合力没有差异, 逐步回归分析揭示草原蜥咬合力主要受头宽影响。草原蜥咬合力不存在两性差异可能是两性头部形态没有显著差异的结果, 相似的头部分形态可能具有相似的肌肉和骨骼。

头部形态的不同指标对咬合力的作用是不同的。有研究表明, 咬合力大小主要受头长的影响, 头长越大, 咬合力越大 (Herrel et al. 2001)。也有研究认为头高可以代表肌肉组织的发达程度, 并且由于咬合力是通过颌骨的上下移动来产生的, 所以头高对于咬合力来说是至关重要的 (Lappin et al. 2010)。头宽或口宽与颌内包含肌肉组织有关, 并且被认为可以决定咬合动作的深度 (Herrel et al. 2005)。下颌肌肉骨骼系统与咬合力关系紧密, 由杠杆原理可知, 力臂 (下颌长) 越大, 产生的咬合力就越大 (何南 2011)。在本研究中, 雄性草原蜥的咬合力随头高的增长速度比雌性个体快, 表现出正异速增长的现象, 这可能是由于性选择作用的结果, 雄性草原蜥试图通过增加头高来增加咬合力, 但又受自然选择制约, 太大的头高不利于其在树栖环境中运动, 从而导致雄性咬合力随头高增长速度比雌性快, 但未形成咬合力两性差异的结果。

蜥蜴的头部负责一系列的功能和行为, 包括进食、竞争、防御和吸引配偶等 (林焯贤等 2004), 但是动物的头部形态通常不可能同时有利于所有功能和行为的完成, 因为在许多情况下头部形态面临的选择压力是相反的 (Herrel et al. 2009)。对于蜥蜴而言, 头部形态的演变被认为会受到栖息地利用的影响 (Barros et al.

2011), 有研究表明, 较大的头部似乎对蜥蜴的攀岩性能会产生负面影响, 因为它会阻碍个体通过狭窄的缝隙从而增加被捕食的风险 (Cooper et al. 2000), 并且将个体的重心提高使其在攀爬运动中难以保持平衡 (Vanhooydonck et al. 2007), 因此拥有一个适当大小的头部形态对于树栖蜥蜴来说格外重要。

总之, 图开沙漠草原蜥的头部形态及咬合力均无显著两性差异可能是对灌丛生活的适应, 具体来说头部大小与运动权衡的结果, 雄性草原蜥受性选择影响较弱而不具有显著较大的头部形态可能是由于受到树栖生境的限制, 由于头部形态对咬合力有显著影响且无两性差异, 故两性之间的咬合力表现也无显著差异。

参 考 文 献

- Anderson R A, McBrayer L D, Herrel A. 2008. Bite force in vertebrates: opportunities and caveats for use of a nonpareil whole-animal performance measure. *Biological Journal of the Linnean Society*, 93(4): 709–720.
- Barros F C, Herrel A, Kohlsdorf T. 2011. Head shape evolution in Gymnophthalmidae: does habitat use constrain the evolution of cranial design in fossorial lizards? *Journal of Evolutionary Biology*, 24(11): 2423–2433.
- Broeckhoven C, Mouton P F N. 2014. Under pressure: morphological and ecological correlates of bite force in the rock-dwelling lizards *Ouroborus cataphractus* and *Karusasaurus polyzonus* (Squamata: Cordylidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 111(4): 823–833.
- Chazeau C, Marchal J, Hackert R, et al. 2013. Proximate determinants of bite force capacity in the mouse lemur. *Journal of Zoology*, 290(1): 42–48.
- Cooper W Jr, van Wyk J H, Mouton P F N, et al. 2000. Lizard antipredatory behaviors preventing extraction from crevices. *Herpetologica*, 56(3): 394–401.
- Cooper W, William E, Wyk J H, et al. 1999. Incompletely protective refuges: selection and associated defences by a lizard, *Cordylus cordylus* (Squamata: Cordylidae). *Ethology*, 105(8): 687–700.
- Herrel A. 1999. Sexual dimorphism of head size in *Gallotia galloti*: Testing the niche divergence hypothesis by functional analyses. *Functional Ecology*, 13(3): 289–297.
- Herrel A, Grauw E D, Lemos-Espinal J A. 2001. Head shape and bite performance in xenosaurid lizards. *Journal of Experimental Zoology. Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 290(2): 101–107.
- Herrel A, Podos J, Huber S K, et al. 2005. Bite performance and morphology in a population of Darwin's finches: implications for the evolution of beak shape. *Functional Ecology*, 19(1): 43–48.
- Herrel A, Podos J, Vanhooydonck B, et al. 2009. Force-velocity trade-off in Darwin's finch jaw function: a biomechanical basis for ecological speciation? *Functional Ecology*, 23(1): 119–125.
- Herrel A, Schaerlaeken V, Meyers J J, et al. 2007. The evolution of cranial design and performance in squamates: Consequences of skull-bone reduction on feeding behavior. *Integrative & Comparative Biology*, 47(1): 107–117.
- Hews D K. 1990. Examining hypotheses generated by field measures of sexual selection on male lizards, *Uta palmeri*. *Evolution*, 44(8): 1956–1966.
- King R B. 2000. Analyzing the relationship between clutch size and female body size in reptiles. *Journal of Herpetology*, 34(1): 148–150.
- Lailvaux S P, Herrel A, Vanhooydonck B, et al. 2004. Performance capacity, fighting tactics and the evolution of life-stage male morphs in the green anole lizard (*Anolis carolinensis*). *Proceedings Biological Sciences*, 271(1556): 2501–2508.
- Lappin A K, Hamilton P S, Sullivan B K. 2010. Bite-force performance and head shape in a sexually dimorphic crevice-dwelling lizard, the common chuckwalla [*Sauromalus ater* (= *obesus*)]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 88(2): 215–222.
- Lebas N R. 2010. Microsatellite determination of male reproductive success in a natural population of the territorial ornate dragon lizard, *Ctenophorus ornatus*. *Molecular Ecology*, 10(1): 193–203.
- McBrayer L D, Anderson R A. 2007. Sexual size dimorphisms and bite force in the northern alligator lizard, *Elgaria coerulea*. *Journal of Herpetology*, 41(4): 554–559.

- Molina-Borja M, Padron-Fumero M, Alfonso-Martin T. 2010. Morphological and behavioural traits affecting the intensity and outcome of male contests in *Gallotia galloti galloti* (family Lacertidae). *Ethology*, 104(4): 314–322.
- Motta P J, Kotrschal K M. 1991. Correlative, experimental, and comparative evolutionary approaches in ecomorphology. *Netherlands Journal of Zoology*, 42(2): 400–415.
- Perry G, Levering K, Girard I, et al. 2004. Locomotor performance and social dominance in male *Anolis cristatellus*. *Animal Behaviour*, 67(1): 37–47.
- Vanhooydonck B, Boistel R, Fernandez V, et al. 2011. Push and bite: trade-offs between burrowing and biting in a burrowing skink (*Acontias perivali*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 102(1): 91–99.
- Vanhooydonck B, Herrel A, van Damme R. 2007. Interactions between habitat use, behaviour and the trophic niche of lacertid lizards // Reilly S M, McBrayer L D, Miles D B. *Evolutionary Consequences of Foraging Mode in Lizards*. Cambridge: Cambridge University Press, 427–449.
- Vanhooydonck B, Huyghe K, Holáňová V, et al. 2015. Differential growth of naturally and sexually selected traits in an *Anolis* lizard. *Journal of Zoology*, 296(4): 231–238.
- Vanhooydonck B, van Damme R. 1999. Evolutionary relationships between body shape and habitat use in lacertid lizards. *Evolutionary Ecology Research*, 1(1): 785–805.
- Verwajen D, Damme R V, Herrel A. 2010. Relationships between head size, bite force, prey handling efficiency and diet in two sympatric lacertid lizards. *Functional Ecology*, 16(6): 842–850.
- Vitt L J, Cooper W E. 1985. The evolution of sexual dimorphism in the skink *Eumeces laticeps*: an example of sexual selection. *Canadian Journal of Zoology*, 63(2): 995–1002.
- 何南. 2011. 广东罗坑鬃蜥性二型性及咬力研究. 广西: 广西师范大学硕士学位论文.
- 霍娟, 粟通萍, 陈光平, 等. 2016. 两种近缘鸟种麻雀和山麻雀的咬合力比较. *动物学杂志*, 51(5): 771–776.
- 林焯贤, 邱清波, 林隆慧, 等. 2004. 蜡皮蜥的两性异形和繁殖输出. *动物学研究*, 25(6): 477–483.
- 时磊, 周永恒, 原洪. 2002. 新疆维吾尔自治区爬行动物区系与地理区划. *四川动物*, 21(3): 152–157.
- 谭梁静, 孙云霄, 刘奇, 等. 2017. 云南西双版纳蝙蝠咬合力及生态位分化. *兽类学报*, 37(2): 139–145.
- 王海涛, 罗秋风, 周必方, 等. 2001. 压电薄膜力传感器及其牙咬力的测量应用研究. *仪器仪表学报*, 22(增刊 1): 51–52.
- 赵尔宓. 1999. 中国动物志: 爬行纲: 第二卷 有鳞目: 蜥蜴亚目. 北京: 科学出版社.