

铅色水蛇繁殖生活史特征的年间变异

欧俊伟 韩璐旖 黄鸿雅 张清莲 平骏 张永普*

温州大学生命与环境科学学院 温州 325035

摘要: 爬行动物繁殖生活史特征是动物进化生物学研究领域的重要内容, 而国内有关卵胎生蛇类繁殖生活史特征的研究目前较为匮乏。本研究以我国南方地区常见的卵胎生蛇类——铅色水蛇 (*Hypsiglossus plumbeus*) 为研究对象, 在 2013 至 2015 年每年 7 月于温州地区捕获怀孕中后期水蛇母体, 带回实验室, 收集所产幼体, 测量母体产后形态以及初生幼体形态指标。结果发现, 母体产后头体长和体重存在明显年间变异, 高温干旱年份 (2015 年) 的母体产后身体状况较差; 母体总的繁殖输出 (窝仔数、窝仔重) 均与母体头体长呈显著正相关, 但无显著的年间变异; 初生幼体头体长、体重与母体头体长均无相关性, 且 2015 年出生的幼体体型更大; 初生幼体大小与窝仔数无相关性。本研究表明, 铅色水蛇的母体形态特征、后代特征存在年间变异, 可能与不同年份温度、降水等因素有关, 而其繁殖能量投入以及后代大小可能在自然选择压力下已得到优化。

关键词: 卵胎生蛇类; 形态; 繁殖输出; 后代大小; 后代数量

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2021) 04-535-08

Annual Variation in Reproductive Life-history Traits in *Hypsiglossus plumbeus*

OU Jun-Wei HAN Lu-Yi HUANG Hong-Ya ZHANG Qing-Lian
PING Jun ZHANG Yong-Pu*

College of Life and Environmental Sciences, Wenzhou University, Wenzhou 325035, China

Abstract: Reproductive life-history traits of reptiles are the important areas of animal evolutionary biology, but such studies in viviparous snakes are still scarce in China. In the current study, we detected the annual variation in reproductive life-history traits in a viviparous snake, *Hypsiglossus plumbeus*, which was widely distributed in southern China. From 2013 to 2015, we brought 117 pregnant snakes in Wenzhou to our laboratory in July each year (2013: $n = 42$; 2014: $n = 46$; 2015: $n = 29$), and measured the morphological traits of postpartum females and neonates after birth. We used one-way ANOVA or ANCOVA with post-hoc Tukey's test to compare differences in life-history traits among years, and used linear regression to assess the relationship between two variables. Our results showed that females in 2013 had largest snout-vent length (Fig.

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31971419), 国家级大学生创新创业训练计划项目 (No. 202010351032);

* 通讯作者, E-mail: zhangyp@wzu.edu.cn;

第一作者介绍 欧俊伟, 男, 硕士研究生; 研究方向: 动物生理生态; E-mail: ojw1426440223@163.com。

收稿日期: 2021-02-01, 修回日期: 2021-05-01 DOI: 10.13859/j.cjz.202104006

1a) and body mass (Fig. 1b) after birth. Body condition of postpartum females in 2015, which year was hot and dry (Table 1), was worse than those of other years (Fig. 1c). Both litter size and litter mass were significantly positively correlated to maternal snout-vent length (Fig. 2a, b), but no significant annual variation was found in litter size (Fig. 3a) or litter mass (Fig. 3b). The neonatal snout-vent length and body mass were not related to maternal snout-vent length. Neonates born in 2015 had largest snout-vent length (Fig. 3c) and body mass (Fig. 3d). No significant relationship was found between offspring size and litter size. In conclusion, annual variation in morphological traits of postpartum females and neonates in *H. plumbea* may be related to the local climate conditions, such as temperature and rainfall. Moreover, reproductive effort and offspring size in *H. plumbea* may have been optimized by natural selection.

Key words: Viviparous snake; Morphological traits; Reproductive output; Offspring size; Offspring number

研究生活史变异是进化生物学的主要内容,生活史特征主要包括性成熟年龄、性成熟时个体大小、后代数量(窝卵数或胎仔数)、后代大小、寿命等(Stearns 1976, 聂海燕等 2007, Cruz-Elizalde et al. 2016)。其中,后代数量和后代大小是动物繁殖特征的重要组成,能够直接影响动物种群的延续,是繁殖生活史研究的重要内容。动物后代大小和数量受遗传因素及环境的共同影响,其中母体特征和母体经历的环境起到了重要作用。比如,除了产恒定窝仔(卵)数的动物外,窝仔(卵)数或者后代大小通常随着母体体长的增大而变大(Ford et al. 2015, Zhang et al. 2016);母体经历的环境,如食物、温度等,能够影响母体能量摄入及其对后代的繁殖投入,从而影响后代大小和数量(Uller et al. 2011, Ma et al. 2014)。

经典的生活史理论认为,动物对繁殖的能量投入是有限的,因此,在一个既定的环境当中,母体能够根据环境中可利用的资源来权衡后代大小和数量之间的关系(Smith et al. 1974)。但也有实验及理论表明,在环境变异较大的情况下,母体对后代大小和数量的权衡较弱(van Noordwijk et al. 1986)。在气候变暖形势日趋严峻的今天,探究不同环境下母体繁殖生活史特征的变异,不仅能够为生活史理论提供更多证据,还能为预测气候变暖对动物种群变化的影响提供理论支持。

爬行动物有鳞目(蜥蜴和蛇类)当中存在卵生和卵胎生两种繁殖模式,卵胎生是受精卵滞留母体体内发育直至产出幼仔的繁殖模式,在发育过程中与母体的营养联系较少,营养物质主要依靠受精卵的卵黄供给,通常认为是由卵生模式进化而来(Shine 2005, 董丙君 2009)。作为外温脊椎动物的代表,爬行动物繁殖生活史特征受外界环境条件,尤其是温度的影响显著,其中,环境对蛇类繁殖特征的影响已积累了大量研究(Seigel et al. 1985, Luiselli et al. 1996, Bonnet et al. 2001, Bleu et al. 2013),而国内相关研究多见于卵生蛇类不同物种间的比较(计翔等 2000a, 胡明行等 2013),同一物种繁殖特征的变异却鲜有报道,尤其缺乏卵胎生蛇类繁殖特征的研究。本研究以我国南方地区常见的卵胎生蛇类——铅色水蛇(*Hypsiscopus plumbea*)作为实验对象。铅色水蛇属游蛇科水蛇属,广泛分布于我国江苏、浙江、福建、广东、广西、云南、海南等南方各省,主要生活于平原、丘陵、山地的湖泊、小河和水田等区域,以蛙、鱼等为食(赵尔宓 1998)。本研究拟通过比较不同年份铅色水蛇母体产后形态特征、繁殖输出、幼体大小与数量,探究铅色水蛇繁殖生活史特征的年间变异,结合气象数据,分析环境因素的潜在影响,为揭示环境条件对爬行动物母体繁殖生活史的影响提供数据支撑。

1 材料与方 法

1.1 动物采集及饲养

2013 至 2015 每年 7 月中旬在位于浙江的温瑞平原瑞安河道,采用网孔为 $1\text{ cm} \times 1\text{ cm}$ 的聚乙烯鱼笼捕捉怀孕后期的铅色水蛇。2013、2014 和 2015 年分别获得孕蛇 42、46 和 29 条,共 117 条。2013 至 2015 年铅色水蛇野外怀孕时期(6 月)的气温和降雨量数据收集于温州市气象局。

捕获的水蛇于当天运回实验室,饲养于水槽(长 \times 宽 \times 高为 $120\text{ cm} \times 65\text{ cm} \times 85\text{ cm}$)内,中间堆积露出水面的泥土,水中投入少量水草,水深 15 cm。每槽饲养 8 条水蛇,各槽的养殖环境条件一致。每天投入足量淡水小鱼、泥鳅等饵料,使水蛇能自由取食,并接受自然光照。每 3 或 4 d 换一次水,保证母蛇生活环境的洁净。

1.2 母体繁殖输出

通过触摸腹部判定雌体怀孕状态,雌体临产前单独养于白色圆桶中(直径 \times 高为 $45\text{ cm} \times 80\text{ cm}$),桶中放 5 cm 深的水。每天 7:00、12:30、18:00 和 21:30 时检查产仔情况,及时收集所有仔蛇,记录产仔时间及窝仔数。产仔后立即使用数显游标卡尺(Mitutoyo CD-8" ASX,日本三丰, $\pm 0.01\text{ mm}$)测量母体和幼体的头体长(吻端至肛上鳞后缘的距离),用电子天平(Mettler Toledo ML204,瑞士梅特勒托利多, $\pm 0.01\text{ g}$)测量母体产后体重和幼体体重。产后母体身体状况(body condition)用对数(ln)转化后的母体体重对对数(ln)转化后的头体长的回归剩余值表示(Shine et al. 2001)。

1.3 数据分析

为避免伪重复,同一窝幼体的头体长、体重数据取平均值进行分析。用 Shapiro-Wilk 检验与 Levene's 检验分别检验数据的正态性与方差均质性。采用单因素方差分析(ANOVA)检验产后母体头体长、体重和身体状况的年间变异;采用线性回归分别检验每一年水蛇窝仔数、窝仔重、幼体头体长、幼体体重与水蛇母体头

体长之间的关系;采用协方差分析(ANCOVA),以母体头体长为协变量,以年份、母体头体长与年份的交互作用为固定因子,检验三年间繁殖输出与母体头体长的关系是否存在差异(即交互作用是否显著)(Brown et al. 2007),并检验去除母体头体长影响后,窝仔数、窝仔重的年间变异;采用单因素方差分析检验幼体头体长、体重的年间变异;为检验窝仔数与幼体大小之间是否存在权衡,采用线性回归检测幼体大小(幼体头体长、体重)与窝仔数的关系。多重比较采用 Tukey's 检验。描述性统计值用平均值 \pm 标准误表示,显著性水平设置为 $\alpha = 0.05$ 。数据统计采用 Statistica 6.0 统计软件包进行,采用 Sigmaplot 12.5 绘图。

2 结果

2.1 母体形态特征与繁殖输出的年间变异

2013 年的水蛇母体头体长最大,2015 年的居中,2014 年的则最小($F_{2,114} = 4.57, P < 0.05$; 图 1a); 2013 年水蛇母体产后体重显著高于 2014 年和 2015 年母体产后体重($F_{2,114} = 10.46, P < 0.01$; 图 1b); 而 2013 年和 2014 年水蛇母体产后身体状况显著优于 2015 年母体产后身体状况($F_{2,114} = 5.03, P < 0.01$; 图 1c)。

2013 年和 2014 年 6 月份的气温及降水量均较为接近,而 2015 年相对较热,降水量则远远低于前两年(表 1)。所有铅色水蛇母体均顺利产仔,三年产仔起止时间分别为 7 月 27 日至 8 月 20 日、7 月 30 日至 8 月 26 日和 7 月 29 日至 8 月 22 日。但由于所有母体在野外已怀孕,故无法判断及比较三年间水蛇孕期长短变化。三年间每年雌蛇的窝仔数、窝仔重均与当年母体头体长呈显著的正相关(所有的 $P < 0.01$; 图 2),但母体头体长与年份的交互作用不显著(窝仔数: $F_{2,111} = 1.26, P > 0.05$; 窝仔重: $F_{2,111} = 2.65, P > 0.05$); 以母体头体长为协变量进行协方差分析表明,窝仔数和窝仔重均无显著的年间差异(窝仔数: $F_{2,111} = 1.63, P > 0.05$; 窝仔重: $F_{2,111} = 2.81, P > 0.05$; 图 3a 和 b)。

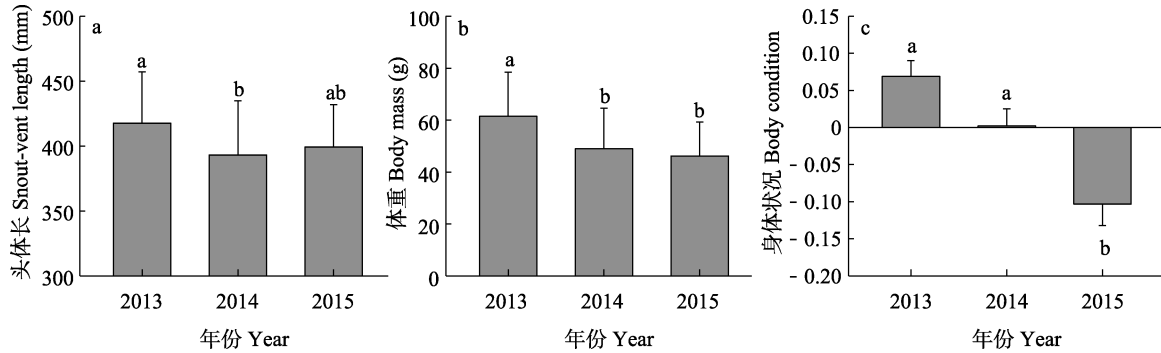


图 1 铅色水蛇产后母体形态特征的年间变化

Fig. 1 Annual variation of morphological traits in postpartum female *Hypsicorpus plumbea*

a. 头体长; b. 体重; c. 身体状况。图柱上方不同的小写字母代表存在显著差异 ($P < 0.05$)。

a. Snout-vent length; b. Body mass; c. Body condition. Different letters above the bar indicate significant differences ($P < 0.05$).

表 1 温州地区 2013 至 2015 年 6 月份气温和降水量

Table 1 Air temperatures and rainfall in June of 2013-2015 in Wenzhou

年份 Year	平均气温 (°C) Average air temperature	最高气温 (°C) Maximum air temperature	最低气温 (°C) Minimum air temperature	降水量 (mm) Rainfall
2013	25.9	35.6	18.7	257.9
2014	25.0	33.9	20.1	332.5
2015	26.4	38.2	18.4	87.7

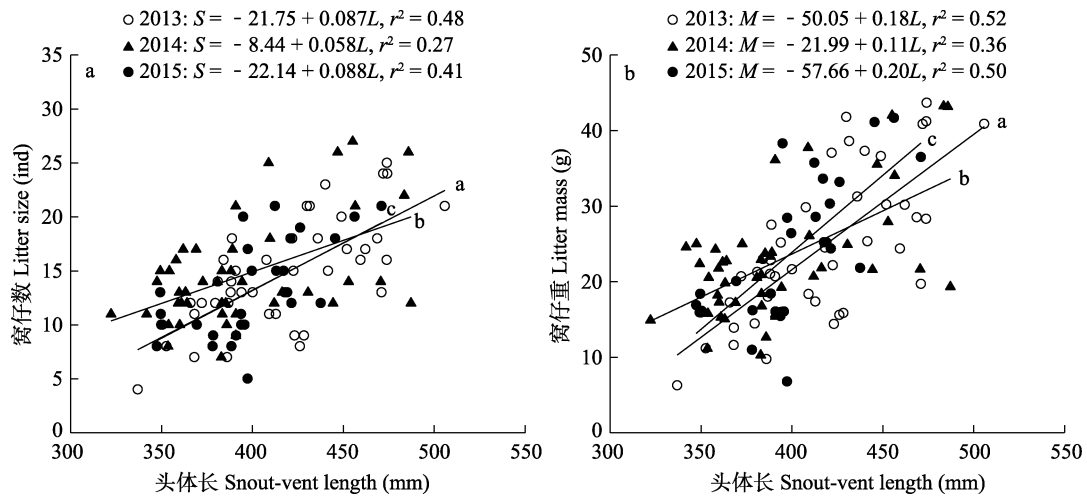


图 2 铅色水蛇母体繁殖输出与母体头体长的关系

Fig. 2 The relationship between reproductive output and maternal snout-vent length in *Hypsicorpus plumbea*

a. 不同年份窝仔数与母体头体长的关系; b. 不同年份窝仔重与母体头体长的关系。S. 窝仔数; M. 窝仔重; L. 母体头体长。

a. The relationship between litter size and postpartum female snout-vent length in different years; The relationship between litter mass and postpartum female snout-vent length in different years. S. Litter size; M. Litter mass; L. Female snout-vent length.

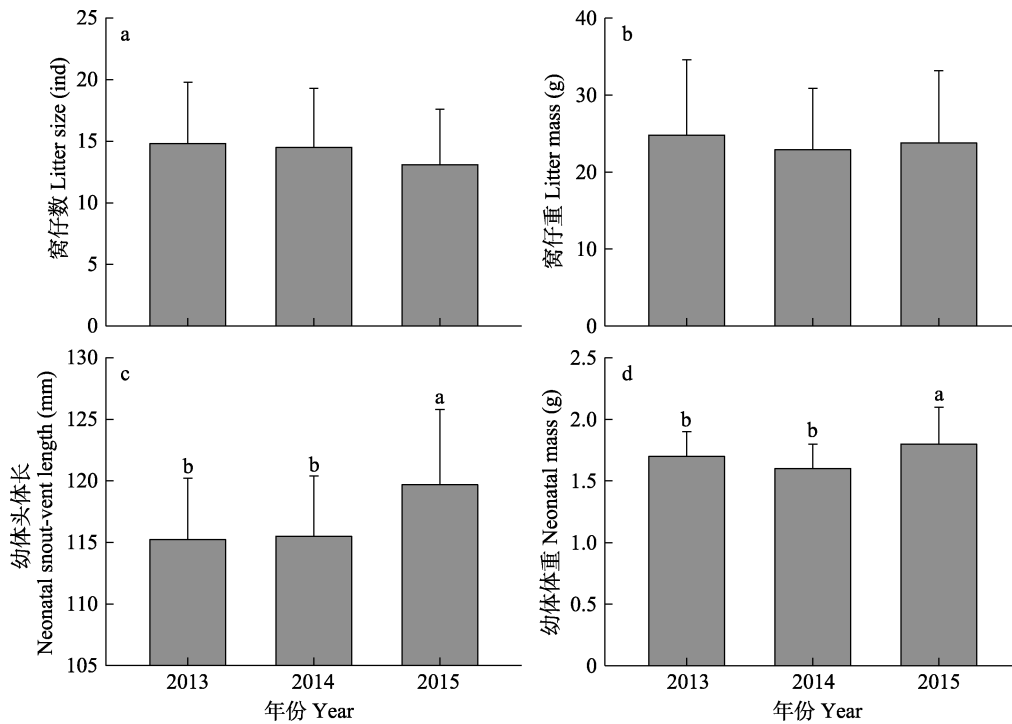


图3 铅色水蛇繁殖特征的年间变异

Fig. 3 Annual variation of reproductive traits in female *Hysiscopus plumbea*

a. 窝仔数; b. 窝仔重; c. 幼体头体长; d. 幼体体重。图柱上方不同的小写字母代表存在显著差异 ($P < 0.05$)。

a. Litter size; b. Litter mass; c. Neonatal snout-vent length; d. Neonatal mass. Different letters above the bar indicate significant differences ($P < 0.05$).

2.2 初生幼体形态特征的年间变异

初生幼体头体长和体重均与母体头体长无显著相关性 (所有的 $P > 0.05$), 但均存在显著的年间差异 (头体长: $F_{2, 114} = 7.61$, $P < 0.001$; 体重: $F_{2, 114} = 8.69$, $P < 0.001$), 多重比较结果表明, 2015 年幼体头体长和体重均显著大于 2013 和 2014 年的 (图 3c 和 d)。

2.3 窝仔数和幼体大小的权衡

线性回归分析表明, 幼体头体长和体重均与窝仔数无显著相关性 (所有的 $P > 0.05$)。

3 讨论

3.1 母体形态特征与繁殖输出的年间变异

本研究发现, 铅色水蛇母体产后形态特征存在显著的年间变异, 2013 年母体体型较大, 具有更好的身体状况, 而 2015 年的母体体型较小, 身体状况较差。本研究所用个体为野外随

机采样, 而且不同年份母体在实验室内饲养条件相似, 因此, 这种形态变异主要源自铅色水蛇野外环境的影响。从本地历史天气数据可看出, 2013 年温度和降水较为适中, 而 2015 年温度偏高, 且极端高温明显高于前两年, 降水则仅约为前两年的 1/4 ~ 1/3。高温和干旱本身对爬行动物生理特征会产生一定影响, 通过控制实验对胎生蜥蜴 (*Zootoca vivipara*) 的研究证明, 高温和干旱条件能直接降低蜥蜴母体产后身体状况 (Brusch et al. 2020)。另一方面, 极端高温的增加可能会导致铅色水蛇在体温调节上消耗更多时间和能量, 而降水的减少可能会导致其生存的河道水量较少, 其主要食物来源鱼和蛙亦可能随之减少, 这些因素均可能导致铅色水蛇食物摄入量减少, 或者能量消耗增加, 进而导致体型较小, 身体状况较差。

爬行动物母体繁殖输出通常与其体型呈正

相关 (Bleu et al. 2013, Zhang et al. 2016), 本研究亦不例外, 窝仔数和窝仔重均与母体头体长呈正相关, 且这种关系三年间保持一致。繁殖需要投入一定的能量, 通常较大的母体摄入能量更多, 可以投入繁殖的能量也就更多 (Wang et al. 2017); 另一方面, 母体腹腔容纳量是限制爬行动物母体繁殖输出 (所产后代数量或大小) 的重要物理因素, 个体越大的母体, 腹腔容纳量越大, 繁殖输出越大 (Qualls et al. 1995, Du et al. 2005a)。本研究中, 三年间母体形态存在差异, 但繁殖输出没有表现出显著差异, 这一方面可能是受自然选择影响, 为平衡自身和后代适合度, 铅色水蛇母体投入后代的能量可能已得到优化; 另一方面可能来自取样的原因, 比如 2013 年母体头体长虽然显著高于 2014 年, 但平均值仅相差 24.5 mm (2013 年: 417.7 mm; 2014 年: 397.2 mm), 母体形态上这种程度的差异可能并不足以导致明显的繁殖输出差异。类似现象在塔斯马尼亚的一种卵胎生蜥蜴雪石龙子 (*Niveoscincus ocellatus*) 中也有发现 (Wapstra et al. 2001)。然而, 有不少研究发现, 爬行动物繁殖输出存在年间变异, 比如, 对澳大利亚一种棱背蛇 (*Tropidonophis mairii*) 的多年调查中发现, 降水丰富且温度较高的年份, 蛇的食物——蛙的数量较高, 这些年份蛇的窝卵数较大 (Brown et al. 2007); 又如, 在胎生蜥蜴中, 降水丰富的年份其窝仔数和窝仔重较大, 而温度的年间变化对其繁殖输出影响较小 (Bleu et al. 2013)。

3.2 初生幼体形态特征的年间变异

铅色水蛇初生幼体形态存在年间变异, 然而这种变异的趋势和水蛇母体形态的年间变异趋势并不一致, 2015 年的母体体型较小, 但初生幼体体型却较大。爬行动物初生幼体体型受遗传因素和胚胎发育期间经历的环境条件共同影响 (Stearns 1989, Booth 2006)。通常初生幼体体型与母体体型呈正相关 (Du et al. 2005b, Bleu et al. 2013), 但本研究中这一趋势并不明显, 表明铅色水蛇初生幼体形态可能受母体怀

孕时期经历的环境条件影响更大, 母体主要通过增加窝仔数的方式提高繁殖输出, 这与卵胎生蜥蜴蜈蚣 (*Sphenomorphus indicus*) 相似 (计翔等 2000b)。卵胎生爬行动物幼体体型与母体怀孕期间经历的环境, 如温度关系密切, 但由于不同的研究温度模式、物种等的差异, 目前其规律尚不明确。比如, 怀孕期间在实验室内经历不同温度条件的胎生蜥蜴母体所产后代体型相似 (Bleu et al. 2013), 而在另一种卵胎生蜥蜴 (*Sceloporus jarrovi*) 中则发现, 经历中间温度 (28 °C) 的母体所产后代最重, 而经历更高温度的母体所产后代较轻 (Beuchat 1988); 母体怀孕期间食物摄入量也会对后代形态产生一定影响, 比如一种卵胎生蝰蛇 (*Vipera aspis*) 在食物充足的年份所产后代个体更大 (Bonnet et al. 2001), 然而通过控制实验对卵胎生蜥蜴密点麻蜥 (*Eremias multiocellata*) 的研究中则发现, 食物摄入量并不影响其后代个体大小 (Wang et al. 2017)。在本研究中, 2015 年环境温度偏高, 可能会导致该年度后代个体较大; 而考虑到该年度母体较小, 可能食物资源相对匮乏, 但幼体反而更大, 因此食物摄入量对铅色水蛇后代大小的影响可能较弱。后续的研究需通过实验室控制实验探究这些因素对铅色水蛇后代大小的影响。

3.3 幼体大小与数量之间的权衡

由于母体用于繁殖的资源是有限的, 所以须在后代的大小和数量之间进行权衡, 即产少而大的后代或多而小的后代 (Smith et al. 1974)。后代大小和数量之间的权衡在爬行动物中普遍存在, 生育力选择促使雌性产数量多且小的后代, 而生存选择促使雌性产数量少而大的后代, 因为较大的后代往往具有较强的竞争力、较快的生长率与较高的存活率 (Sinervo et al. 1996, 计翔等 2000b, Cruz-Elizalde et al. 2016)。然而, 本研究和一些对有鳞类的研究, 包括一些卵生和卵胎生蛇类, 并不支持这种权衡 (计翔等 2000a, Ford et al. 2015)。从进化的角度看, 这是由于生育力选择和生存选择往往并不

是单独起作用的, 在二者的共同作用下, 母体会对后代大小进行优化, 生产出大小最优的后代, 因此表现出后代大小独立于数量的现象(计翔等 2000a)。

综上所述, 铅色水蛇的母体形态特征、后代特征均存在年间变异, 这种变异可能与不同年份温度、降水等因素有关, 而其繁殖输出则无明显的年间变异, 幼体大小和数量之间也不存在明显的权衡, 表明其繁殖能量投入以及后代大小可能在自然选择压力下已得到优化。由于本研究未对铅色水蛇母体经历的环境因子进行详细调查, 也未进行因子控制实验, 因此, 环境因子对铅色水蛇的繁殖生活史特征的影响还有待进一步实验验证。

参 考 文 献

- Beuchat C A. 1988. Temperature effects during gestation in a viviparous lizard. *Journal of Thermal Biology*, 13(3): 135–142.
- Bleu J, Le Galliard J F, Fitze P S, et al. 2013. Reproductive allocation strategies: a long-term study on proximate factors and temporal adjustments in a viviparous lizard. *Oecologia*, 171(1): 141–151.
- Bonnet X, Naulleau G, Shine R, et al. 2001. Short-term versus long-term effects of food intake on reproductive output in a viviparous snake, *Vipera aspis*. *Oikos*, 92(2): 297–308.
- Booth D T. 2006. Influence of incubation temperature on hatchling phenotype in reptiles. *Physiological and Biochemical Zoology*, 79(2): 274–281.
- Brown G P, Shine R. 2007. Rain, prey and predators: Climatically driven shifts in frog abundance modify reproductive allometry in a tropical snake. *Oecologia*, 154(2): 361–368.
- Brusch IV G A, Gavira R S B, Viton R, et al. 2020. Additive effects of temperature and water availability on pregnancy in a viviparous lizard. *Journal of Experimental Biology*, 223(19): jeb228064.
- Cruz-Elizalde R, Ramirez-Bautista A. 2016. Reproductive cycles and reproductive strategies among populations of the Rose-bellied Lizard *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae) from central Mexico. *Ecology and Evolution*, 6(6): 1753–1768.
- Du W G, Ji X, Shine R. 2005a. Does body volume constrain reproductive output in lizards? *Biology Letters*, 1(1): 98–100.
- Du W G, Ji X, Zhang Y P, et al. 2005b. Identifying sources of variation in reproductive and life-history traits among five populations of a Chinese lizard (*Takydromus septentrionalis*, Lacertidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 85(4): 443–453.
- Ford N B, Seigel R A. 2015. The influence of female body size and shape on the trade-off between offspring number and offspring size in two viviparous snakes. *Journal of Zoology*, 295(2): 154–158.
- Luiselli L, Capula M, Shine R. 1996. Reproductive output, costs of reproduction, and ecology of the smooth snake, *Coronella austriaca*, in the eastern Italian Alps. *Oecologia*, 106(1): 100–110.
- Ma L, Sun B J, Li S R, et al. 2014. Maternal thermal environment induces plastic responses in the reproductive life history of oviparous lizards. *Physiological and Biochemical Zoology*, 87(5): 677–683.
- Qualls C P, Shine R. 1995. Maternal body-volume as a constraint on reproductive output in lizards: evidence from the evolution of viviparity. *Oecologia*, 103(1): 73–78.
- Seigel R A, Fitch H S. 1985. Annual variation in reproduction in snakes in a fluctuating environment. *Journal of Animal Ecology*, 54(2): 497–505.
- Shine R. 2005. Life-history evolution in reptiles. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36(1): 23–46.
- Shine R, LeMaster M P, Moore I T, et al. 2001. Bumpus in the snake den: effects of sex, size, and body condition on mortality of red-sided garter snakes. *Evolution*, 55(3): 598–604.
- Sinervo B, DeNardo D F. 1996. Costs of reproduction in the wild: path analysis of natural selection and experimental tests of causation. *Evolution*, 50(3): 1299–1313.
- Smith C C, Fretwell S D. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *The American Naturalist*, 108(962): 499–506.
- Stearns S C. 1976. Life history tactics: a review of the ideas. *The Quarterly Review of Biology*, 51(1): 3–47.
- Stearns S C. 1989. Trade-offs in life-history evolution. *Functional Ecology*, 3(3): 259–268.

- Uller T, While G M, Cadby C D, et al. 2011. Altitudinal divergence in maternal thermoregulatory behaviour may be driven by differences in selection on offspring survival in a viviparous lizard. *Evolution*, 65(8): 2313–2324.
- van Noordwijk A J, de Jong G. 1986. Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. *The American Naturalist*, 128(1): 137–142.
- Wang Y, Zeng Z G, Ma L, et al. 2017. Food restriction affects maternal investment but not neonate phenotypes in a viviparous lizard. *Zoological Research*, 38(2): 81–87.
- Wapstra E, Swain R. 2001. Geographic and annual variation in life-history traits in a temperate zone Australian skink. *Journal of Herpetology*, 35(2): 194–203.
- Zhang Y P, Ping J, Hao S L, et al. 2016. Temporal and spatial variation in life history traits of the Japanese gecko, *Gekko japonicus*. *Herpetological Journal*, 26(4): 305–311.
- 董丙君. 2009. 蜥蜴的卵胎生. *生物学教学*, 34(7): 5–7.
- 胡明行, 谭群英, 杨道德. 2013. 圈养尖吻蝾雌体大小、窝卵数和卵大小之间的关系. *生态学报*, 33(6): 1778–1783.
- 计翔, 杜卫国. 2000b. 蝾螈头、体大小的两性异形和雌体繁殖. *动物学研究*, 21(5): 349–354.
- 计翔, 孙平跃, 许雪峰, 等. 2000a. 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. *动物学报*, 46 (2): 138–145.
- 聂海燕, 刘季科, 苏建平, 等. 2007. 动物生活史进化理论研究进展. *生态学报*, 27(10): 4267–4277.
- 赵尔宓, 黄美华, 宗愉. 1998. 中国动物志: 爬行纲 第三卷 有鳞目 蛇亚目. 北京: 科学出版社, 60–295.