

前言

一、蛇類食性

瞭解動物的食性，是釐清生態系中生物彼此關係的基本研究，並能知道動物生存所需的必要資源為何 (Litvaitis 2000)，也是其它研究的基礎。藉由食性資料可以進一步瞭解動物的覓食策略 (Lind and Welsh 1994)、活動範圍或遷移情形 (Forsman and Lindell 1997)、生殖策略 (Shine and Madsen 1997)、棲地利用 (Reinert 1993)、捕食者與被捕食者間的共演化關係 (Downes and Shine 1998) 及行為遺傳 (Arnold 1981a)，對於瀕臨絕種的動物而言，更是保育上的重要資訊 (Holycross and Mackessy 2002)。

大部分的蛇為廣食性的 (Mattison 1995)，例如，疣唇蛇 (*Rhinocheilus lecontei*) 的食物組成包括蜥蜴、小型哺乳動物、和有鱗目動物的蛋 (Rodriguez-Robles and Greene 1999)；北美鼠蛇 (*Pituophis catenifer*) 會捕食哺乳類、鳥類、蜥蜴、蛇、鳥蛋、蜥蜴蛋及蛙類 (Rodriguez-Robles 2002)。少數蛇類食性專一 (Greene 1997, Mushinsky et al. 1982, Seigel 1992)，如：亞洲的小頭蛇屬 (*Oligodon*) 的蛇專以爬行動物的蛋為食 (Mattison 1995)。多數蝮蛇類的蛇食性都相當廣，除了哺乳類和鳥類之外，牠們的食物組成還常包括節肢動物、魚類、兩生類和爬行類 (表一)。專食性的蝮蛇類則佔少數，如：草原蝮 (*Vipera ursinii*) 主要以昆蟲為食 (Agrimi and Luiselli 1992)。

共域的蛇種可能會利用相同的資源，但不同種的蛇可能在生態及行為上有所差異，以致於食性有所不同 (Rodriguez-Robles et al. 1999a)；競爭者的存在與否也會影響食物組成，在無競爭狀態時，非洲黑遊蛇 (*Natriciteres fuliginoides*) 的食性較廣，當競爭不過非洲彩變遊蛇 (*N. variegata*) 時，便由攝食較多小型脊椎動物轉變成捕食無脊椎動物 (Luiselli 2003)。同種蛇的食物組成會呈現地理區上的差異 (Daltry et al. 1998, De Queiroz et al. 2001, Creer et al. 2002)，以加州的麗紋帶蛇 (*Thamnophis elegans*) 為例，靠海岸的族群會攝食蛞蝓、小白鼠、無肺蟻及

無尾類，靠內陸的族群則以魚類及無尾類為食 (Arnold 1977)。黑水游蛇 (*Natrix maura*) 在春天的主要食物為蛙類，春末到秋初的食物則為魚類 (Santos et al. 2000)，顯示蛇類的食物組成會因季節而不同 (Houston and Shine 1993, Hirai 2004)。不同性別也會有不同的食物組成 (Houston and Shine 1993, Su et al 2005)，水游蛇 (*Natrix natrix*) 的雄蛇攝食成蛙及剛變態的蟾蜍，雌蛇則攝食鼠類或蟾蜍成體 (Luiselli and Capula 1997)；此外，不同年齡層的蛇其食物組成也經常有所差異 (Cobb 2004)。

相較於成體才自行覓食的鳥類及哺乳類，兩棲類及爬蟲類在覓食階段的體型變化很大，隨著個體成長會發生食性轉變 (Pough et al. 1998)，這樣的情形在蛇類相當多見 (Shine and Slip 1990, Greene and Rodriguez-Robles 2003)。個體成長過程中體型大小、行為、形態及生理特徵會有所不同，因此從幼蛇發育為成蛇過程中所吃的食物可能會有所改變 (Mushinsky 1987)；幼蛇和成蛇因體型大小不同，故所捕食到的獵物大小也會有差異 (Shine 1991a)，又成蛇捕食能力及經驗比幼蛇好，可以預期成蛇比幼蛇更可捕食到較難制服的獵物如：鼠類。

錦蛇屬 (*Elaphe*) 的成蛇有九成的食物是鼠和鳥類等溫血動物，幼年期則主要以兩棲類、蜥蜴及小型無脊椎動物為食 (Schulz 1996)。食性轉變常見於響尾蛇亞科 (*Crotalines*) 和蝮蛇亞科 (*Viperines*) 兩類的蛇 (Greene 1997, Holycross and Mackessy 2002)，如諾維特矛頭蝮 (*Bothrops neuwiedi pauloensis*) 其幼蛇主要吃蜥蜴，成蛇主要捕食哺乳類和鳥類 (Valdujo et al. 2002)。極北蝮 (*Vipera berus*) 的幼體主要吃外溫動物，成體則以內溫動物為食 (Kjaergaard 1981)。食性轉變會有程度上的差異，有的成蛇及幼蛇其食物幾乎完全不同，如：紅腹水蛇 (*Nerodia erythrogaster*) 及南美水蛇 (*N. fasciata*) 在成長的過程中，由吃魚類漸轉變成吃蛙類，菱斑水蛇 (*N. rhombifera*) 由幼體時吃較小的大肚魚 (*Gambusia affinis*) 轉變成攝食較大的鱸魚 (*Ictaluru*) 及美洲西鯡 (*Dorosama*) (Mushinsky 1982)；位於墨西哥大陸內的帶蛇 (*Thamnophis vaidus*) 在發育過程則由吃蛙類轉而吃魚類 (De Queiroz et al. 2001)。有些食性轉變則是幼蛇和成蛇的食物有重疊，但食物的

比例不同，如：女神響尾蛇 (*Crotalus enyo*) 的食物有小型齧齒類、蜥蜴及蜈蚣，但小蛇通常捕食較多蜥蜴，成蛇通常捕食較多小型齧齒類 (Taylor 2001)。食性轉變也可以是專化程度的改變，由幼體僅捕食少數種類的獵物，到成體時可以捕食較多樣的獵物 (Green et al. 1994)。研究蛇類的食性轉變可知道成蛇與幼蛇於食物鏈 (trophic unit) 中分別所處的生態區位，藉此更進一步瞭解蛇類在生態上所扮演的角色 (Mushinsky 1987)。

台灣的蛇類食性研究並不多，Mou (1970) 以消化道解剖法初步檢視台灣五大毒蛇的食性，杜 (1987) 研究蘭嶼闊帶青斑海蛇的生態與食性，林 (1995) 記錄了台灣地區少數蛇類的食性，Creer (2002) 研究在台灣不同地理區上赤尾青竹絲的食性差異，李 (1996) 對台灣地區 31 種蛇類作初步的食性分析，其中對菊池氏龜殼花的食性描述，僅知道其會捕食山椒魚和小白鼠。菊池氏龜殼花為台灣特有種的保育類動物，林 (2001)、黃 (2002) 曾研究其選溫行為及溫度耐受性，朱 (2003) 則研究毒液對消化吸收的影響，關於其生活史資料包括生殖、活動模式、食性仍然所知有限，本研究的第一部份，將以不犧牲動物為原則去蒐集菊池氏龜殼花的食性，欲透過食性資料瞭解(1)菊池氏龜殼花是否有食性轉變情形？(2)不同性別的菊池氏龜殼花成體其食性是否有差異？

二、蛇類對獵物氣味的偏好

蛇類用以偵測及捕食獵物的感官系統，其重要性依不同蛇種及不同生態習性而異，其中化學感覺 (chemosensory) 或稱嗅覺，和視覺在誘發蛇類進食行為中扮演重要角色 (Ford and Burghardt 1993)。蛇類的口腔上緣有發達的化學接受器-犁鼻器 (Vomeronasal organ) 或稱傑克森氏器 (Jacobson's organ) (Bellairs 1970)，蛇類會藉由吐信將環境中的化學分子傳到此器官，以辨別化學氣味，此行為在蛇類選擇獵物、尋找獵物、種內辨識、尋找配偶及辨別捕食者上扮演重要角色 (Halpern 1992, Schwenk 1995)。許多不同屬的黃領蛇類中，其新生幼蛇 (neonate) 會分辨獵物氣味，並對沾有獵物氣味的棉花棒 (cotton swab) 表現出吐

信頻繁或攻擊的行為 (帶蛇屬, Burghardt 1967, 1968, Arnold 1981a; 錦蛇屬, Burghardt and Abeshaheen 1971; 蝮頭蛇屬, Downes 1999; 遊蛇屬 Cooper et al. 2000; 方花蛇屬, Amo et al. 2004); 在無任何化學氣味下, 僅有視覺的刺激是無法讓帶蛇的新生幼蛇產生攻擊的行為 (Burghardt 1966), 且新生帶蛇對獵物氣味的偏好跟母親懷孕時的攝食情形無關 (Burghardt 1971); 分佈在不同地理區的麗紋帶蛇 (*T. elegans*), 對獵物氣味的偏好會因食物組成不同而有所差異 (Arnold 1992)。

蛇類對某種獵物氣味的反應強烈, 通常也跟其食性有很大的關係 (Burghardt 1967), 如南美水蛇 (*N. fasciata*) 的幼體多攝食魚類, 幼體對魚類氣味的反應也高於其它獵物氣味 (Mushinsky and Lotz 1980, Mushinsky 1982)。蛇類食性轉變的過程中伴隨著對獵物氣味的反應程度也跟著改變, 紅腹水蛇 (*N. erythrogaster*) 剛出生時主要以魚類為食, 長大後漸以蛙類為食, 其 2-6 個月時對魚類味道的吐信反應較高, 成長至第 8-9 個月大時, 對蛙的氣味反應程度則是大於魚的氣味 (Mushinsky and Lotz 1980, Burghardt 1993)。針對蛇類在面對化學氣味會有不同程度的吐信反應, 前人發展出棉花棒測試法 (cotton swab test), 並廣泛運用在探究蛇類對獵物氣味、捕食者氣味、費洛蒙等辨識和偵測能力 (Cooper 1998a)。

視覺對於蛇類的捕食行為也相當重要, 尤其獵物移動的刺激可以幫助蛇類辨別方向 (Mullin and Cooper 1998, Teather 1991), 僅有視覺刺激的獵物模型就可以誘發麗紋帶蛇 (*T. elegans*) 和黑腹帶蛇 (*T. melanogaster*) 進行掠食攻擊 (Drummond 1985), 缺少視覺刺激無法吸引棕樹蛇 (*Boiga irregularis*) 捕食活的小白鼠 (Shivik and Clark 1997), 在水域中捕食獵物的蛇類, 更要靠視覺成功捕獲獵物 (Czaplicki and Porter 1974)。探討棉花棒測試法實驗中, 某些蛇類對有獵物氣味的棉花棒無明顯反應, 一般都認為是缺少視覺的刺激 (Cooper 1998a, 2000, Tanaka et al. 2001)。

誘發響尾亞科蛇類捕食行為的因子相當複雜, 包括來自視覺、熱感應(thermal sensory) 及嗅覺感官整合後的訊息, 視覺和熱感應比起嗅覺更容易引發響尾蛇類

吐信行為甚至進行獵食攻擊 (Buning 1983, Hayes and Duvall 1991)；許多研究指出，響尾蛇類在獵食前攻擊 (Prestrike) 時主要靠視覺及熱感應，攻擊後才藉由嗅覺搜尋到已注毒之獵物 (Chiszar and Scudder 1980, Duvall et al. 1980, Haverly and Kardong 1996)。然而，也有研究指出獵物的化學氣味可以刺激響尾蛇類的進食行為 (Duvall et al. 1990)，其也會藉由嗅覺來選擇伏擊獵物的地點 (Roth et al. 1999, Theodoratus and Chiszar 2000, Clark 2004)，當視覺及熱感應無法發揮時，響尾蛇類就會靠嗅覺去搜尋獵物 (Gillingham and Clark 1981)；若將響尾蛇的犁鼻器管道 (Vomeronasal duct) 縫合，阻斷其化學氣味接受的管道，則其不會攻擊獵物 (Graves and Duvall 1985)，或攻擊獵物的頻度降低，且不會吞食獵物 (Alving and Kardong 1996)，可見嗅覺在其捕食獵物時仍扮演重要的角色。

初步瞭解菊池氏龜殼花的食性後，我沿用前人的棉花棒測試法檢驗菊池氏龜殼花新生幼蛇是否會辨別獵物氣味？其是否天生就會偏好不同獵物氣味？此外，我還想進一步比較菊池氏龜殼花成蛇、亞成蛇及新生幼蛇對獵物氣味是否有不同偏好，並分成兩個實驗進行研究 (一) 針對棉花棒測試法的檢驗，我認為嗅覺及視覺對蛇類的捕食行為可能都很重要，因此修改棉花棒測試法讓其兼具視覺擺動及嗅覺刺激，並想進一步比較菊池氏龜殼花對氣味的偏好是否會和僅有嗅覺時不同，選用較適當的方法進行後續的實驗 (二) 檢驗菊池氏龜殼花成蛇、亞成蛇及新生幼蛇對獵物氣味是否有不同偏好？