

結果

一、菊池氏龜殼花的食性

(一) 食性及食性轉變

室內餵養法中，所有的成蛇與幼蛇都不會捕食無脊椎動物。所測試的 8 (100%) 隻成蛇都會捕食小白鼠，有 2 (25%) 隻還會捕食日本樹蛙，3 (37.5%) 隻會捕食台灣蜓蜥；而 11 (100%) 隻新生幼蛇都會捕食日本樹蛙及台灣蜓蜥，僅 1 (9.1%) 隻個體會捕食小白鼠 (表四)，比較兩種年齡層的蛇捕食哺乳類與兩生爬行類的差異，可知新生幼蛇比成蛇捕食較多兩生爬行類 (Fisher's exact test, $P = 0.0003$)，故新生幼體及成體會捕食不同類型獵物。

經消化道解剖法 ($N = 9$) 和催吐法 ($N = 143$)，總共檢查 152 隻蛇，僅 28 隻蛇有胃內含物，共 29 個獵物，含有獵物的比例為 18.4%；其獵物種類及數量分別為台灣長尾鼯 (*Soriculus fumidus*) (1)，台灣森鼠 (*Apodemus semotus*) (1)、高山田鼠 (*Volemys kikuchii*) (2)、黑腹絨鼠 (*Eothenomys melanogaster*) (1)、台灣蜓蜥 (*Sphenomorphus taiwanensis*) (12)、阿里山山椒魚 (*Hynobius arisanensis*) (5)、雪山草蜥 (*Takydromus hsueshanensis*) (6) (表五)，其中僅 1 隻蛇胃內有 2 隻雪山草蜥，其餘 28 隻蛇胃內都只有一隻獵物，29 個獵物中有一獵物無法辨識。成體含有獵物的比例為 11.2% (10/89)，未成熟個體則為 28.6% (18/63)，未成熟個體含有獵物比例較成體高 (Fisher's exact test, $P = 0.0101$)；可辨識頭部或尾部的獵物中 ($N = 26$)，23 (88.5%) 個獵物頭部已被消化 (圖版四)，而 3 (11.5%) 個獵物由尾部被消化 (圖版五)，由尾部被消化的獵物分別是台灣長尾鼯 (1) 及阿里山山椒魚 (2)，顯示大部分的蛇由獵物的頭部吞食 ($\chi^2 = 13.88$, $p < 0.001$)。胃內含物中各獵物的估計體重見表六，胃內含物和蛇的體重比 (獵物重/蛇重) 的範圍在 0.084~ 0.807 (Mean \pm SE = 0.396 ± 0.058 , $N = 16$)，相對最大的獵物是被一幼體 (體重 = 4.44g) 所攝食的台灣蜓蜥 (體重 = 3.58 g)；獵物的重量與蛇的吻肛長成正相關 (Spearman Rho = 0.6824, $p = 0.0036$) (圖一)，顯示吻肛長越大的蛇

所吃的獵物也愈重。獵物的體重比與蛇的吻肛長成負相關(Spearman $Rho = -0.8765$, $p < 0.0001$) (圖二), 表示吻肛長越小的蛇, 所吃的獵物相對重量較大。

成蛇的胃內含物中哺乳類佔 50%, 兩生爬行類佔 50%; 未成熟蛇的胃內含物中兩生爬行類佔 100% (表七), 其中 57.9% 為台灣蜓蜥; 未成熟的蛇其胃內含物中兩生爬行類之比例明顯高於成蛇 (Fisher's exact test, $p = 0.0021$)。胃內含物為哺乳類 (SVL = 42.12 ± 3.3 cm, N = 5), 爬行類 (SVL = 22.35 ± 1.27 cm, N = 18) 及兩生類 (SVL = 22.12 ± 1.95 cm, N = 6) 的蛇其體長有明顯不同 (Kruskal-Wallis test, $p = 0.0025$) (圖三), 吃哺乳類的個體其體長明顯大於吃爬行類及兩生類的個體 (Pairwise comparison, $p < 0.01$), 代表體長越長的蛇, 胃內含物中有較多哺乳類, 結果顯示菊池氏龜殼花有食性轉變的情形。此外, 成體與未成熟個體的食性重疊度為 0.41, 顯示成體與未成熟個體的食物重疊度不到一半。

檢查野外採集個體 (N = 157) 及消化道解剖法 (N = 9) 共 166 隻菊池氏龜殼花, 發現 79 隻蛇有排遺, 由排遺所鑑定出的獵物物種及數量分別為台灣長尾鼯 (*Soriculus fumidus*) (3), 台灣森鼠 (*Apodemus semotus*) (1)、黑腹絨鼠 (*Eothenomys melanogaster*) (1)、台灣蜓蜥 (*Sphenomorphus taiwanensis*) (16)、雪山草蜥 (*Takydromus hsueshanensis*) (9)、麗紋石龍子 (*Eumeces elegans*) (1), 僅鑑定到“目”的有食蟲目 (Insectivora) (25), 嚙齒目 (Rodentia) (7), 其餘的為兩生類 (2)、節肢動物 (27)、未知物種 (3) (表八), 若有節肢動物出現在排遺中, 我將其出現頻度當作一來計算。排遺中經常發現一隻個體可同時具有 2 種以上的獵物, 通常爬行類或哺乳類會同時和節肢動物一起出現, 我認為節肢動物可能為次級獵物 (secondary prey), 而兩生類與無法辨識的物種數量太少, 統計時皆不列入分析; 相較於成蛇, 未成熟的蛇其排遺有較多的爬行類 (Fisher's exact test, $p = 0.011$) (圖四), 排遺為哺乳類的蛇 (SVL = 36.43 ± 1.24 cm, N = 31) 其體長明顯大於排遺為爬行類的蛇 (SVL = 26.19 ± 1.61 cm, N = 23) (T-test, $p < 0.0001$) (圖五), 顯示體長越長的蛇, 排遺中有較多哺乳類, 由排遺也可看出菊池氏龜殼花

有食性轉變情形。

合併菊池氏龜殼花 (N = 169) 之排遺及胃內含物的資料 (prey item = 107)，其獵物組成為哺乳類 (33.6%)、爬行類 (31.7%)、兩生類 (6.5%)，屬次級獵物的節肢動物 (25.2%) 及未鑑定出的物種 (2.8%)。獵物物種及數量分別為阿里山山椒魚 (*Hynobius formosanus*) (6)、麗紋石龍子 (*Eumeces elegans*) (1)、台灣蜓蜥 (*Sphenomorphus taiwanensis*) (21)、雪山草蜥 (*Takydromus hsuehshanesis*) (12)、台灣森鼠 (*Apodemus semotus*) (1)、黑腹絨鼠 (*Eothenomys melanogaster*) (1)、高山田鼠 (*Volemys kikuchii*) (2)、台灣長尾鼯 (*Soriculus fumidus*) (4) (表九)。將哺乳類獵物細分成食蟲目及齧齒類，成體 (N = 98) 中最多的獵物為食蟲目 (21，45.7%)，亞成體 (N = 27) 中最多的獵物為食蟲目 (6，40%)，幼體 (N = 44) 中最多的獵物為爬行類 (16，84.2%)，亞成體及幼體的獵物中都無任何齧齒類 (圖六)。

(二) 雌雄食物組成的差異

將排遺及胃內含物合併分析，比較雌蛇與雄蛇在哺乳類獵物的差異，雌蛇的食物中齧齒類比例 (45.4%) 明顯比雄蛇 (7.4%) 高 (Fisher's exact test, $p = 0.0235$) (表十)。

(三) 個體差異

大部分由野外採集到的成體 (N = 98) 及亞成體 (N = 27) 在飼養狀況下，都會主動攝食小白鼠，但少數個體 (成體 N = 1，亞成體 N = 1) 不會主動攝食小白鼠，而會主動捕食蜥蜴，顯示出個體差異的存在。飼養菊池氏龜殼花的幼體期間，也發現同一窩的個體，由初生到滿兩年內，有些個體一直都攝食蛙類，拒吃鼠類，有些則以蛙類為主要食物，偶而會捕食鼠類，有的則是從出生後兩個月就會捕食鼠類直到滿兩歲，顯示牠們即使為同一窩的個體，食性差異也相當明顯 (表十一)。

二、菊池氏龜殼花對獵物氣味偏好之行為

(一) 以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

菊池氏龜殼花幼蛇 (N = 19) 面對不同氣味處理時的吐信反應有顯著差異 ($F_{2,36} = 14.09, p < 0.0001$; 台灣蜓蜥 = 3.56 ± 0.50 , 雙線蝟蟾 = 1.77 ± 0.23 , 對照組 = 1.31 ± 0.15) (圖七), 此反應皆指TFR或TFAS經平方根轉換的值 (以下的反應值也經過相同的轉換處理)。以Tukey's test檢測不同氣味處理的差別, 幼蛇對台灣蜓蜥的氣味反應明顯高於雙線蝟蟾及對照組 ($p < 0.05$), 由此可知菊池氏龜殼花新生幼蛇會辨別獵物氣味。

(二) 以棉花棒測試法檢驗新生幼蛇對獵物氣味的偏好

菊池氏龜殼花幼蛇 (N = 51) 在面對不同氣味處理時的吐信反應有顯著差異 ($F_{7,350} = 13.83, p < 0.0001$), 反應值大小依序為台灣蜓蜥 (5.18 ± 0.36)、台灣森鼠 (4.09 ± 0.24)、麗紋石龍子 (4.05 ± 0.35)、台灣長尾鮑 (3.77 ± 0.24)、梭德氏赤蛙 (3.74 ± 0.30)、阿里山山椒魚 (3.49 ± 0.26)、雪山草蜥 (3.16 ± 0.22)、對照組 (1.87 ± 0.17), 且不同個體間的差異明顯 ($F_{50,350} = 2.48, p < 0.0001$), 即不同個體對獵物氣味的反應值差異很大; 以Tukey's test檢測不同氣味處理的差別, 幼蛇對所有氣味的反應都高於對照組 ($p < 0.05$), 幼蛇明顯偏好台灣蜓蜥的氣味勝於其他種獵物氣味 ($p < 0.05$), 但對台灣森鼠、麗紋石龍子、台灣長尾鮑、梭德氏赤蛙、阿里山山椒魚、雪山草蜥等氣味的反應無顯著差別 (圖八)。

(三) 靜止與擺動棉花棒的比較

分別用靜止與擺動的棉花棒測試菊池氏龜殼花的新生幼蛇 (N = 12), 其對台灣蜓蜥、台灣森鼠與對照組氣味的反應值見表十二。菊池氏龜殼花新生幼蛇在面對靜止棉花棒與擺動棉花棒時其吐信反應有明顯差異, 且幼蛇對擺動棉花棒的吐信反應明顯高於靜止的棉花棒 ($F_{1,55} = 11.09, p = 0.0016$; 靜止 = 2.68 ± 0.38 , 擺動 = 4.35 ± 0.40) (圖九); 幼蛇面對不同氣味處理時其吐信反應皆有顯著差異 ($F_{2,55} = 7.10, p = 0.0018$; 台灣蜓蜥 = 4.83 ± 0.66 , 台灣森鼠 = 3.07 ± 0.32 ,

對照組 = 2.64 ± 0.35)，以Tukey's test檢測不同氣味處理的差別，不論棉花棒是否有擺動，幼蛇對台灣蜓蜥氣味的吐信反應皆明顯高於台灣森鼠與控制組 ($p < 0.05$)，但對台灣森鼠與控制組間的反應並無差異 (圖十)。

分別用靜止與擺動的棉花棒測試菊池氏龜殼花的成蛇 ($N = 17$)，其對台灣蜓蜥、台灣森鼠與對照組氣味的反應值見表十三；菊池氏龜殼花成蛇對氣味與棉花棒狀態間的反應有顯著的交互作用 ($F_{2,80} = 3.76, p = 0.0274$)，以Tukey's test做事後比較，顯示成蛇對動態棉花棒中台灣蜓蜥的氣味反應明顯高於動態棉花棒的對照組及靜態棉花棒的三種氣味 ($p < 0.05$)，對靜態棉花棒的三種氣味反應並無明顯差異 (圖十一)，在動態棉花棒中對台灣蜓蜥氣味的反應 (4.57 ± 0.63) 稍微高於森鼠氣味 (3.63 ± 0.42)。由此可知，動態或靜態棉花棒都可檢視菊池氏龜殼花新生幼蛇對於不同氣味的反應；而動態棉花棒較能檢視成蛇對不同氣味的反應。

(四) 以動態棉花棒法檢視成蛇、亞成蛇與幼蛇對獵物氣味的偏好

菊池氏龜殼花新生幼蛇 ($N = 22$) 在面對不同氣味處理時的吐信反應有顯著差異 ($F_{7,147} = 5.65, p < 0.0001$)，反應值大小依序為台灣蜓蜥 (6.35 ± 0.72)、麗紋石龍子 (4.51 ± 0.68)、台灣長尾鮑 (4.20 ± 0.49)、梭德氏赤蛙 (4.01 ± 0.60)、阿里山山椒魚 (3.52 ± 0.35)、雪山草蜥 (3.30 ± 0.52)、對照組 (3.01 ± 0.43)、台灣森鼠 (2.64 ± 0.38)，且不同個體間的差異明顯 ($F_{21,147} = 2.74, p = 0.0002$)；以Tukey's test檢測不同氣味處理的差別，新生幼蛇明顯偏好台灣蜓蜥的氣味勝於台灣長尾鮑、梭德氏赤蛙、阿里山山椒魚、雪山草蜥、對照組及台灣森鼠 ($p < 0.05$)，新生幼蛇其次偏好麗紋石龍子的氣味 (圖十二)。

菊池氏龜殼花亞成蛇 ($N = 14$) 在面對不同氣味處理時的吐信反應有顯著差異 ($F_{7,91} = 4.0, p = 0.0007$)，反應值大小依序為台灣蜓蜥 (5.91 ± 0.76)、阿里山山椒魚 (5.38 ± 0.50)、台灣長尾鮑 (4.69 ± 0.38)、台灣森鼠 (4.33 ± 0.40)、麗紋石龍子 (3.85 ± 0.39)、梭德氏赤蛙 (3.80 ± 0.49)、雪山草蜥 (3.63 ± 0.43)、對照組 (3.28 ± 0.48)，且不同個體間的差異明顯 ($F_{13,91} = 2.26, p = 0.0126$)；以Tukey's

test檢測不同氣味處理的差別，亞成體對台灣蜓蜥及阿里山山椒魚氣味的反應高於對照組 ($p < 0.05$)，其中最喜歡台灣蜓蜥的氣味，明顯偏好台灣蜓蜥氣味勝於麗紋石龍子、梭德氏赤蛙、雪山草蜥的氣味 (圖十三)。

菊池氏龜殼花成蛇 ($N = 53$) 在面對不同氣味處理時的吐信反應有顯著差異 ($F_{7, 364} = 7.08, p < 0.0001$)，整體的反應值大小依序為阿里山山椒魚 (4.28 ± 0.32)、台灣長尾鮑 (4.10 ± 0.28)、台灣森鼠 (3.82 ± 0.28)、梭德氏赤蛙 (3.68 ± 0.34)、雪山草蜥 (3.22 ± 0.26)、台灣蜓蜥 (3.23 ± 0.27)、麗紋石龍子 (3.00 ± 0.22)、對照組 (2.58 ± 0.22)，且不同個體間的差異明顯 ($F_{52, 364} = 5.90, p < 0.0001$)；以Tukey's test檢測不同氣味處理的差別，成蛇對阿里山山椒魚、台灣長尾鮑、台灣森鼠、梭德氏赤蛙的反應明顯高於對照組 ($p < 0.05$)，明顯偏好阿里山山椒魚的氣味勝於三種蜥蜴 ($p < 0.05$)，明顯偏好台灣長尾鮑的氣味勝於麗紋石龍子 ($p < 0.05$) (圖十四)；整體而言，成蛇較偏好小型哺乳類及兩生類的氣味勝於蜥蜴類，其中最喜歡阿里山山椒魚的味道，其次為台灣長尾鮑的味道。由新生幼體、亞成體及成體對獵物氣味的反應可發現，菊池氏龜殼花在不同年齡層對獵物氣味有不同偏好，新生幼體最偏好台灣蜓蜥氣味，亞成體最偏好台灣蜓蜥氣味、其次為阿里山山椒魚氣味，到成體時最偏好阿里山山椒魚氣味、其次為哺乳類氣味，可看出其對獵物氣味的偏好會隨著個體成長而改變。

菊池氏龜殼花在面對獵物氣味的攻擊率都相當低，靜止棉花棒測試法中，新生幼蛇的平均攻擊率為 0.049，且新生幼蛇對不同氣味的攻擊次數有顯著差異 ($Q = 38.84, p < 0.001$)，事後比較顯示其攻擊台灣蜓蜥氣味的次數明顯大於台灣森鼠、台灣長尾鮑、阿里山山椒魚、雪山草蜥及對照組，但與麗紋石龍子及梭德氏赤蛙無顯著差別 (表十四)。擺動棉花棒測試法中，成蛇的平均攻擊率為 0.038，亞成蛇為 0.054，新生幼蛇為 0.142，新生幼蛇的攻擊率較高。分別檢測成蛇、亞成蛇及幼蛇對不同氣味的攻擊次數是否有差異，結果顯示成蛇對不同氣味的攻擊次數有顯著差異 ($Q = 16.33, p < 0.025$)，但事後比較過於保守以至於兩兩氣味間無法檢測出顯著差異；亞成蛇對不同氣味的攻擊次數有顯著差異 ($Q = 20.67,$

$p < 0.005$)，事後比較顯示其攻擊台灣蜓蜥氣味的次數明顯大於其它氣味；新生幼蛇對不同氣味的攻擊次數有顯著差異 ($Q = 35.59, p < 0.001$)，事後比較顯示其攻擊台灣蜓蜥氣味的次數明顯大於雪山草蜥、對照組、台灣森鼠及阿里山山椒魚，但與麗紋石龍子、台灣長尾鮑及梭德氏赤蛙無顯著差別 (表十四)。