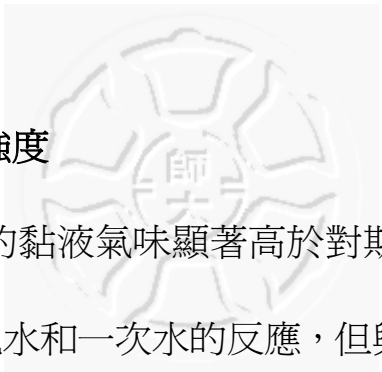


五.討論：

對於食物氣味的反應強度



鈍頭蛇對於蛞蝓的黏液氣味顯著高於對斯文豪氏大蝸牛、福壽螺、非洲大蝸牛、古龍水和一次水的反應，但與反應強度第二高的蘭嶼光澤蝸牛則沒有顯著差異，在食物氣味中，蛞蝓黏液顯著高於斯文豪氏大蝸牛、非洲大蝸牛、福壽螺，顯示鈍頭蛇對於蛞蝓氣味的偏好高過於這 3 種氣味，對此提出三點可能原因：(1)也許與蛞蝓容易攝食有關，在同樣以蛞蝓與蝸牛為主食的美洲鈍頭亞科的蛇，在攝食蛞蝓與蝸牛的時間上明顯不同，Sazima (1989) 發現食螺蛇攝食大蛞蝓 (3-6 公分) 所需時間在 20-45 秒之間，小蛞蝓則是小於 10 秒，但是在攝食蝸牛時則要花 70-325 秒，大部分攝食蝸牛時間約 120 秒，另一種同屬的白領食螺蛇 (*Dipsas albifrons*) 以獨特的頷部運動將蝸牛的肉拉出也需要 1-2 分鐘 (Mertens, 1952)，攝食蛞蝓的時間明顯少於攝食蝸牛的時間，所需花費的能量也可能較少；(2)可能是在野外環境中較常捕食蛞蝓，所以對蛞蝓黏液有較顯著的反應，Burghardt (1967) 的實驗結果顯示素色帶蛇與平滑綠樹蛇對於食物的偏好不同，而氣味反應強度的情況與牠們在野外的食物種類相符，素色帶蛇對蠕蟲、水蛭、魚、蠐螬幼體和蛙均有明顯的氣味反應，平滑綠樹蛇則對蟋蟀才有明顯的氣味反應，這些分別是牠們在野外較常捕食的種

類；Mushinsky 和 Lotz (1980) 研究顯示南方美洲水蛇 (*Nerodia fasciata*) 較常以環境中的魚爲主食，所以新生小蛇對於魚的味道，也明顯的高於其他食物蛙的味道；(3)可能受馴化及前置實驗的餵食經驗（雙線蛞蝓）或以前吃過山蛞蝓的影響，攝食的經驗有可能影響到蛇的氣味反應，Arnold (1978) 研究指出先前的食物經驗會導致東方帶蛇對食物的反應強度有所不同，如餵食死掉或不動的魚，會加強在之後以這種活魚爲測試實驗的反應。

蘭嶼光澤蝸牛是蘭嶼與綠島的特有種，是鈍頭蛇在自然的情況下遇不到的種類，但鈍頭蛇對其氣味的反應強度卻位居第二，所以導致鈍頭蛇對於這類食物氣味反應與蛞蝓無顯著差異，或許是光澤蝸牛與鈍頭蛇捕食過的某些蝸牛種類相近，在實驗室的觀察紀錄捕食中，鈍頭蛇遭遇球蝸牛時都會捕食，而光澤蝸牛與球蝸牛均屬於扁蝸牛科，可能因爲親緣關係較近，其黏液味道也相近，所以有 2 隻蛇（20%）甚至曾攻擊帶有光澤蝸牛氣味的棉花棒。

斯文豪氏大蝸牛與球蝸牛均屬於扁蝸牛科，而非洲大蝸牛是屬於非洲大蝸牛科（1933 年由日本人引入台灣）（謝, 2003），從實驗的結果發現這兩種蝸牛的氣味反應分別與一次水沒有顯著差異，或許是因爲氣味組別太多，統計趨於保守以致於其反應強度雖高於一次水，但無法達到顯著差異的結果，鈍頭蛇在實驗室確會攝食體型較小的斯文

豪氏大蝸牛，而且有一隻蛇曾捕食體型較小的非洲大蝸牛（N=6）。另外也可能是鈍頭蛇確實對這兩種蝸牛的黏液氣味沒有顯著的反應，但牠們為何在實驗室內會攻擊這兩種蝸牛的小個體？會攻擊小蝸牛推測可能是主要受到視覺刺激的影響，Drummond（1985）的研究也發現到新生的藍紋帶蛇，在僅有獵物模型的視覺刺激時，某些個體會產生攻擊的行為，在視覺上的刺激仍會誘發蛇的攻擊行為，小蝸牛或許提供了視覺上的刺激，誘發了鈍頭蛇的攻擊行為，Arnold（1993）提到體型較大的蛇往往會把體型較小的獵物從食物中刪去，而體型太小亦無法吞食太大的食物，所以蛇會傾向選擇大小適當的個體捕食。當碰上獵物時，視覺便可能扮演重要的選擇角色，也許要誘發鈍頭蛇對蝸牛的反應需要蝸牛氣味與視覺刺激，單純只有棉花棒沾食物氣味的測試可能無法讓鈍頭蛇對蝸牛產生較高的興趣，造成單獨氣味無法吸引鈍頭蛇攻擊的原因，或許可以進一步從獵物體型上來探討，非洲大蝸牛的殼成體高約 10-15 公分，殼寬約 4-6.5 公分，斯文豪氏大蝸牛殼成體高約 2.7-2.8 公分，殼寬約 5.2-5.8 公分（謝, 2003），可知這兩種蝸牛的成體體型可以相當大，但鈍頭蛇的頭寬約 1-2 公分間，雖然實驗室的餵食經驗得知，鈍頭蛇會吃較小隻的個體，但因構造關係兩頷不能擴展（呂, 1989），且蛇體型較小亦無法吞下體型較大的個體，演化上也許導致鈍頭蛇對該類的蝸牛氣味反應不高。

福壽螺的氣味反應跟一次水的氣味沒有顯著差異，解釋的可能原因：(1) 與牠是水生種類有關，塗抹到的黏液氣味可能會較稀薄，(2) 福壽螺是屬於前鰓亞綱，而其他使用的蝸牛均屬於有肺亞綱，親緣關係明顯遠很多，因此也可能是導致鈍頭蛇對福壽螺氣味不顯著的原因之一。在先前的實驗室餵養經驗中發現到福壽螺的殼上有遭到鈍頭蛇攻擊的痕跡 (N=2)，佔 20%，我認為這與視覺上的刺激比較有關，鈍頭蛇直接遭遇體型適當的個體，獵物所給予的視覺上刺激，也許可以引發某些蛇的攻擊。

對於本實驗結果影響，誤差因素可能有：1. 樣本數略低，本項實驗的樣本數為 10 隻，假若能夠更多樣本，所測得的數值應該會更為精確；2. 因為使用成蛇，先前經驗會對蛇的反應造成影響，因為實驗室的母蛇孵化成功率非常低，無法使用新生小蛇來進行實驗，假若能使用新生小蛇與成蛇同時進行實驗，應可進一步討論某些影響因子；3. 選取的氣味種類過多，太多種類的氣味測試，可能會影響蛇的蛇信反應，也容易使統計結果變得較保守。

Y 型槽的黏液痕跡追蹤

蛞蝓的腹部黏液是蛞蝓在爬行時所留下，若是鈍頭蛇會利用蛞蝓爬行留下的痕跡來進行追蹤，則有助於覓食成功率，在不易萃取其成

份的情況下，改以簡易的方式即以蛞蝓的腹部黏液塗抹以進行測試，結果顯示鈍頭蛇會被蛞蝓的腹部黏液所吸引，爬向 Y 型槽正確的一邊，因此鈍頭蛇應會利用新鮮的蛞蝓黏液痕跡追蹤蛞蝓，雖然 Gotz (2002) 實驗室觀察到棱鱗鈍頭蛇並沒有追蹤蝸牛黏液痕跡，而是直接爬向蝸牛的位置，與本實驗結果不相同，但 Sazima (1989) 在野外曾觀察到一隻食螺蛇追蹤黏液痕跡達兩公尺。Webb 和 Shine(1992) 利用開放空間的平台，讓螞蟻先在直線範圍內爬行以留下氣味痕跡，測試澳洲盲蛇的追蹤反應後發現，澳洲盲蛇會追蹤螞蟻遺留的直線氣味痕跡，Chiszar 等人 (1986) 在追蹤直線氣味的實驗發現，食魚蝮不管在攻擊過老鼠或魚與否，都會追蹤獵物的氣味痕跡，Lavin-Murcio 等人 (1993) 證明響尾蛇在攻擊老鼠後，在 Y 型槽中會追蹤老鼠遺留的氣味痕跡，Golan 等人 (1982) 實驗響尾蛇亦是相同的結果，Wheater (1989) 以 X 型槽測試某些鞘翅目的掠食者，發現牠們會被蛞蝓黏液氣味所吸引，而爬向有蛞蝓黏液的 X 型槽末端，McKemey 等人 (2004) 發現到會捕食蛞蝓的 *P. melanarius* 使用牠們的觸鬚來偵測蛞蝓的黏液痕跡，因此在野外可以聚集在蛞蝓較高密度的區域，顯然有些掠食者是會利用獵物氣味痕跡加以搜索，這與鈍頭蛇利用蛞蝓黏液痕跡追蹤的結果是相同的。

在黑暗與有光的狀況，正確追蹤所耗費的時間沒有顯著差異，顯

示鈍頭蛇即使在光線的協助下，沒有因此而加快正確搜索的時間，而且在有光的情況下，鈍頭蛇追蹤黏液的正確率也不顯著高於黑暗時的狀況，從花費時間與追蹤的正確率來看，黏液的視覺訊息對鈍頭蛇並不重要，也許鈍頭蛇只要依靠化學搜索就可以追蹤到獵物，這可能與鈍頭蛇的習性與棲息環境有關，鈍頭蛇為夜行性，而多喜歡較陰濕的環境，通常這類環境的植物比較茂盛，若獵物活動於植物底層暗處，該處可能會接近全暗，因此鈍頭蛇靠化學搜索就足夠，而不需要特別利用黏液的視覺訊息。

Lavin-Murcio 等人（1993）研究響尾蛇在 Y 型槽追蹤獵物氣味，響尾蛇有走完全程的比例在不同處理情況不同，當響尾蛇經手術結紮毒腺後，蛇會走完全程的比例在 53.2% 至 76.3% 之間，蛇若是未結紮毒腺，會走完全程的比例為 55.1%。本實驗中，鈍頭蛇有走完全程的比例平均至少在 77% 以上，較前人的實驗稍高，顯示修改後的 Y 型槽還可使用在鈍頭蛇追蹤的實驗上。

在空曠環境的黏液痕跡追蹤

從第一部份的直線黏液追蹤與第二部分的歪型黏液追蹤實驗結果發現到，鈍頭蛇在開放空間內，確實會在黏液氣味範圍內進行搜索，這與 Y 型槽追蹤的結果相同，新鮮黏液痕跡追蹤正確率顯著大

於一次水，因此可以知道鈍頭蛇確實會利用蛞蝓的黏液痕跡追蹤。

而蛞蝓是否能對專門捕食牠的掠食者產生防禦的方式，也許可從第三部分實驗不同的時間間距來進一步討論，蛞蝓若是要防止鈍頭蛇追蹤到牠，腹部黏液的氣味可能會快速消失讓鈍頭蛇不易追蹤，因此我挑選同樣是蛞蝓身上的另一種黏液來作比較，也就是背部黏液，因為背部黏液較不會留在地面，不一定會像腹部黏液的氣味會快速消失，結果顯示塗抹黏液後放置 15 分鐘的痕跡，腹部黏液被追蹤到的正確率由 100% 顯著降至 25%，而背部黏液由 100% 降至 50.0%，鈍頭蛇對腹部黏液的追蹤正確率下降的幅度比背部黏液大，而追蹤一次水的正確率則一直都很低不受時間影響。

Y型槽黏液追蹤實驗與空曠環境黏液追蹤，在方法上有所不同，Y型槽實驗是每隻蛇測十次，然後換算百分比進行統計，而蛇從蛇箱出來進行追蹤能選擇的方向只有兩種，即為延續有痕跡的一端與無痕跡的另一端；空曠環境實驗則每一隻只做一次，然後進行統計，而蛇出來需要在氣味範圍內走到終點才算是成功，超過時間或是未在氣味範圍內爬行一定的距離便是失敗，兩者能正確追蹤黏液的比例均相當高，同樣微光下，Y型槽（N=15）正確追蹤黏液與水的比例分別為 $72.6 \pm 18.8\%$ 與 $61.8 \pm 16.1\%$ ，而在空曠環境的第二部分實驗歪型黏液痕跡（N=10），鈍頭蛇能正確追蹤黏液與水的比例分別為 80% 與

10%；這兩種方法蛇對黏液氣味的正確追蹤率均相當高，但對於水的痕跡則明顯差異較大。其原因可能為：實驗裝置上的不同，Y型槽是讓鈍頭蛇做出二選一的裝置，若是水的氣味不吸引鈍頭蛇，則水的正確選擇率應約在 50%左右，而結果也接近於該值，但在開闊的環境中，常發現若氣味不吸引鈍頭蛇，則蛇會偏離氣味範圍，最後導致追蹤失敗，所以當水不吸引鈍頭蛇追蹤時，可以預期追蹤的正確率也會較低。