

尖吻蝮和舟山眼镜蛇初生幼体的捕食性攻击行为

林植华^{1, 3}, 樊晓丽¹, 计翔^{2, *}

(1. 丽水学院化学与生命科学学院, 丽水 323000; 2. 南京师范大学生命科学学院, 南京 210046;
3. 杭州师范大学动物适应与进化杭州市重点实验室, 杭州 310036)

摘要:毒蛇捕食行为通常可以分为3个阶段:攻击前、攻击和攻击后阶段,其中攻击阶段在整个行为过程中起着决定性的作用。用数码摄像机拍摄了4个体温下尖吻蝮和舟山眼镜蛇幼体捕食小白鼠的行为过程,通过分析10个行为变量来比较两者捕食性攻击模式的差异并检测温度对攻击行为的影响。两种蛇对猎物产生明显不同的攻击反应。攻击前,尖吻蝮感应猎物能力相对较弱,头部移动速度缓慢,准备时间较长;攻击时,尖吻蝮头部移动速度显著大于舟山眼镜蛇;攻击注毒后两种蛇均释放猎物,尖吻蝮头部回缩至攻击前状态的时间间隔相对较短。体温显著影响两种蛇的攻击行为。在检测的温度范围内,两种蛇都在28℃体温条件下感应猎物能力达到最好;温度效应对尖吻蝮攻击速度的影响显著,但对舟山眼镜蛇不显著。不同蛇类捕食行为模式以及对体温变化反应的差别可能主要与其利用感觉器官、生境条件上的种间差异有关。

关键词:尖吻蝮;舟山眼镜蛇;捕食行为;攻击;体温;感觉器官

The predatory strike behavior of two species of hatchling poisonous snakes, *Deinagkistrodon acutus* and *Naja atra*

LIN Zhihua^{1, 3}, FAN Xiaoli¹, JI Xiang^{2, *}

¹ School of Chemistry and Life Sciences, Lishui University, Lishui 323000, China

² College of Life Sciences, Nanjing Normal University, Nanjing 210046, China

³ Hangzhou Key Laboratory for Animal Adaptation and Evolution, Hangzhou Normal University, Hangzhou 310036, China

Abstract: The predatory strike behavior of poisonous snakes is generally divided into three successive phases (i. e., prestrike, strike and poststrike phases), with the strike phase being the most crucial to the success of predatory efforts. Cobras of the genus *Naja* are among the most eye-catching snakes in the world because of their highly venomous nature, and so are pit-vipers of the genus *Deinagkistrodon*. Having been overhunted by local people for meat, skin, medicine, and handiwork, snakes of these two genera are currently regarded as highly vulnerable in China. In the present study, we used hatchlings of the Chinese cobra *Naja atra* ($N = 8$) and the five-paced pit-viper *Deinagkistrodon acutus* ($N = 18$) as the model systems to study whether poisonous snakes that differ in foraging mode, habitat use and body temperature may display different predatory behaviors during encounters with prey. The Chinese cobra is largely an active forager that uses relatively warm habitats in the hilly countryside, whereas the five-paced pit-viper is a typical sit-and-wait forager that uses relatively cool habitats near mountain streams. We examined behavioral responses of these two species to house mice (*Mus musculus*) by filming the predatory behavior of hatchling snakes at four body temperatures (22、25、28℃ and 31℃) with a digital camera, and then analyzed 10 behavioral variables to show the possible inter-specific differences and effects of body temperature on strike behavior. Hatchling snakes of these two species hatched and maintained under identical laboratory conditions but displayed quite different strike behaviors during encounters with prey. The mean distance to prey when the alertness reaction (head turning) occurred was shorter in *D. acutus* than in *N. atra*. This observation suggests that the ability to detect prey is weaker in *D. acutus* than in *N. atra*. During the prestrike phase, hatchling *D. acutus* moved head

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30370229, 30970435)

收稿日期:2009-09-08; **修订日期:**2010-02-11

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xji@mail.hz.zj.cn

to the prey more slowly than did *N. atra* hatchlings, and the mean preparation time taken to attack the prey was longer in the former species than in the latter one. On the contrary, the head-moving speed was much greater in *D. acutus* than in *N. atra* during the strike phase. We found that hatchling snakes of both species released prey soon after the strike behavior and envenomation were complete. Hatchling *D. acutus* took a shorter time to draw their heads during the poststrike phase in comparison to *N. atra* hatchlings. Two-way analyses of variance with species and body temperature as the factors on the 10 examined behavioral variables revealed that only distance of strike and duration of strike phase were affected by the species $\times$ temperature interaction. Overall, body temperature had an important role in influencing predatory strike behavior. In both species the mean distance of alertness reaction was greater at the body temperature of 28 °C. The influence of body temperature on strike speed was evident in *D. acutus*, but not in *N. atra*. The results of this study may reflect some essential differences in sensory organs between snake species that differ in predatory behavior and habitat use.

Key Words: *Deinagkistrodon acutus*; *Naja atra*; predatory behavior; strike; body temperature; sensory organ

蝰科 (Viperidae) 和眼镜蛇科 (Elapidae) 毒蛇具有非常独特的捕食方式, 其捕食行为受到普遍关注^[1-4]。根据捕食过程中头部和躯干运动速度的变化, 可以粗略地将毒蛇类划分为两大类^[5]: 一类毒蛇捕食时头部及躯干的运动速度在动物正常活动速度范围之内, 无明显的捕食前准备姿势; 另一类捕食时速度明显增大, 常有复杂的预备性体位变化。多数毒蛇属于后一种类型。行为观察和运动学数据显示毒蛇捕食行为过程可大致分为攻击前准备、攻击和攻击后处理等 3 个阶段^[2, 6]。毒蛇可通过对猎物非常迅速的攻击动作 (通常持续时间小于 0.5 s) 来实现捕食或注入毒液。攻击动作在这些动物的整个捕食行为中起着关键性的作用, 决定能否成功捕食猎物的最终结果^[3]。事实上, 捕食性攻击动作包括了蛇类头部向猎物快速移动、毒牙直立及刺入猎物、毒液注入以及头部回缩等一系列连续过程。当其中某一动作的失误 (例如毒牙未到合适位置、注入猎物的毒液量不足等^[2, 7]), 均可能会导致捕食失败。

毒蛇捕食行为受多方面因素的影响, 这些因素包括蛇体大小、饥饿程度、猎物大小及类型等^[7-8]。蝰科毒蛇对成年啮齿类猎物的捕食行为是典型地先攻击后释放, 仅对小型或新生的啮齿类猎物在攻击后咬住或无攻击直接吞咽。因此, 蝰科蛇类攻击后处理行为主要发生于其攻击相对较大的啮齿类猎物之后^[1, 4]。眼镜蛇科毒蛇攻击啮齿类猎物的处理行为有较大的变异性。体型较大的眼镜蛇通常咬住成年鼠类, 而幼年眼镜蛇会根据猎物的大小或两者间攻防行为选择咬住或释放猎物^[9]。幼年毒蛇面对相对较大及难处理的猎物时采取攻击-释放-追踪的策略被认为是进化上的一种适应性反应^[8]。

到目前为止, 有关蛇类捕食行为的研究仅限于少数眼镜蛇科^[2, 9]、蟒蛇科^[10]、游蛇科^[11-14] 和蝰科^[1, 3-4, 7, 15] 物种, 国内则未见该方面的研究。尖吻蝮 (*Deinagkistrodon acutus*) 和舟山眼镜蛇 (*Naja atra*) 是分布于我国长江以南大部分地区的两种重要毒蛇。尖吻蝮隶属于蝰科尖吻蝮属, 野外观察显示其捕食行为与其它蝰科蛇类基本一致^[16]。眼镜蛇科动物在蛇类中是一个较大的类群, 但该科捕食行为方面的数据仅涉及莫桑比克眼镜蛇 (*N. mossambica*)、红颈喷毒眼镜蛇 (*N. pallida*) 和埃及眼镜蛇 (*N. haje*) 等 3 种非洲眼镜蛇属动物, 远少于游蛇科及蝰科。本文主要报道尖吻蝮和舟山眼镜蛇捕食性攻击的行为学数据, 定量描述其捕食性攻击的一般性模式, 检测温度对攻击行为的影响。

1 材料方法

1.1 实验动物

研究用尖吻蝮和舟山眼镜蛇均为 2004 年 8—9 月在丽水学院两栖爬行动物实验室孵出的幼体, 蛇卵同年 6—7 月份购自丽水近郊个体养殖户。两种初生幼蛇关养在温控实验室内至 10 月中旬, 期间仅提供饮水使其体内剩余卵黄耗尽。本研究所有实验在 10 月中下旬进行。实验前用 Mitutoyo 数显游标卡测量幼蛇的以下形态特征: 头体长、尾长及下颌长 (下颌端部到颌关节的距离) (表 1)。所有幼蛇均置于专用玻璃缸 (长 $\times$ 宽 $\times$ 高 = 80cm $\times$ 40cm $\times$ 40cm) 内, 每缸动物不超过 5 条, 尖吻蝮和舟山眼镜蛇分开关养。缸顶悬挂一只 100 W 加

热灯泡,光周期设置为 14L:10D,动物在光照期间可进行自主体温调节。缸底铺设沙土并布置草皮、砖瓦及石块等以模拟两种蛇类的野外生境。以小白鼠(*Mus musculus*)和中华大蟾蜍(*Bufo gargarizans*)作为潜在食物的预备性实验结果显示:两种幼蛇攻击小白鼠的行为表现较频繁,而攻击蟾蜍的行为极少。因此,选用 4.1—10.4 g 体重(平均重 7.4 g)的小白鼠作为检测两种动物捕食性攻击行为的刺激物。

表 1 尖吻蝾和舟山眼镜蛇初生幼体形态特征的描述性统计值

Table 1 Descriptive statistics for morphological traits of *D. acutus* and *N. atra* hatchlings

项目 Item	尖吻蝾 <i>D. acutus</i>	舟山眼镜蛇 <i>N. atra</i>
N	18	8
头体长 Snout-vent length / mm	233.4 ± 1.3 (221—245)	256.4 ± 6.7 (235—287)
尾长 Tail length / mm	44.7 ± 0.5 (42—49)	46.6 ± 1.2 (43—53)
下颌长 Lower jaw length / mm	15.8 ± 0.1 (14.7—17.1)	14.4 ± 0.3 (12.4—15.5)

数据用平均值 ± 标准误差和括号内的范围表示

1.2 实验设计

攻击行为在中间设有活动隔板的玻璃缸(长 × 宽 × 高 = 80 cm × 8 cm × 30 cm)中进行,后壁贴有厘米纸作为对比度量标记,较窄的宽度主要是为了限制实验动物攻击的方向,使动物攻击行为发生的平面与数码摄像机的方向垂直,以便于采集有效数据。实验开始时先将一实验动物放入玻璃缸一侧,待其熟悉环境安静后(约 1 h),在另一侧放入小白鼠,然后抽去隔板。通常当两者接近时,蛇类可能对小白鼠产生典型的攻击反应。但也可能发生其它情况,例如两者过于接近,小白鼠会对蛇类进行撕咬;蛇类的攻击未接触小白鼠导致该次攻击失败。实验中蛇类的捕食(或防御)攻击行为用 Panasonic NV-MX3 数码摄像机从侧面拍摄。

所有实验都在恒温室内进行,共设置 4 个温度条件(22、25、28 °C 和 31 °C)用以检测温度对两种蛇类攻击行为的影响。用随机数字表随机编排实验温度顺序,预先 12 h 调节恒温室温度,使实验动物的体温控制在拟定温度。每 2d 完成 1 个温度实验,随机选出在养殖缸表层活动的实验动物。实验中,如果小白鼠被蛇咬后影响到灵活性时,即更换个体,记录其体重。每个实验动物在同一个温度处理下记录 3—5 次典型的攻击行为,记录结束后确认其体温。两种蛇在恒温室内行为调温受到制约,体温与设置温度接近。

磁带中的影像用 MGI Video Wave III 软件(MGI Software Co., Canada)或 MaxTRAQ 软件(Innovision Systems Inc., USA)进行分析。用 10 个行为指标描述实验动物捕食(或防御)攻击行为的过程。实验动物察觉到猎物的存在,头部开始移动时其吻端、眼睛的连线与水平面所形成的角度为头部移动前姿势;此时,实验动物眼睛与猎物之间的直线距离为警戒反应距离;实验动物头部向上抬起,调整完攻击姿态,其吻端、眼睛的连线与水平面所形成的角度为攻击前角度;此时,眼睛与猎物之间的直线距离为攻击前猎物距离;从实验动物开始产生反应到开始攻击的时间间隔为准备时间;实验动物头部突然前移,猛咬小白鼠,攻击的起点至终点的连线与水平面所形成的角度为攻击角度;开始攻击时实验动物眼睛的位点与攻击完成时猎物之间的直线距离为攻击距离;单次攻击的起点至终点所经历的时间间隔为攻击时间;实验动物攻击完成后头部迅速收缩,恢复到攻击前的状态,其时间间隔为回缩时间^[12]。实验动物的部分攻击行为会引起小白鼠对其撕咬而发生两者之间的纠缠,该次攻击行为中不记录恢复时间。舟山眼镜蛇产生攻击反应时头部及前部躯干竖起,以躯干离开玻璃缸底的交接点经过眼睛的射线与离开地面的夹角计算头部移动前姿势和攻击前角度。攻击距离除以攻击时间为攻击速度。

1.3 数据处理

选取从实验动物的攻击路径与摄像机方向相垂直的攻击事件中取得的数据用于进一步统计分析。所有被处理的数据在作进一步统计检验前,用 Kolmogorov-Smirnov 和 F-max 分别检验数据的正态性和方差同质性(Statistica 统计软件包)。分析显示攻击行为变量与种内个体形态特征之间的相关性不显著($P > 0.10$),因此每个攻击事件作为独立性样本用于统计分析。用线性回归、单因子及双因子方差分析(ANOVA)和 Tukey's 多重比较等分析处理相应的数据。文中涉及的非参数统计为 χ^2 -检验。描述性统计值用平均值 ± 标准误差

示,显著性水平设置在 $\alpha = 0.05$ 。

2 结果

缸内原先不动的尖吻蝥盘曲成多环状,小白鼠放入后开始吐信,头部略微抬高,身体前部先慢慢向小白鼠移动,期间可能有短暂停顿,身体前 1/4 部分形成侧向弯曲,其余部分作为发起快速攻击的支撑,攻击开始时侧向弯曲的颈部及躯干快速伸直使其头部迅速向猎物加速,同时上下颌逐渐张开,当接触猎物时上下颌角度达到最大,通常下颌先接触猎物,上颌开始快速关闭,牙齿和毒牙刺入猎物,颈部明显向上弯曲呈弧形,注入毒液后上下颌快速张开,释放猎物,头颈部回缩。而缸内舟山眼镜蛇吐信间隔时间较长,当小白鼠放入时吐信频率增加,头部扫视,上下颌微微分开,头颈部抬高地面约 4—7 cm,颈部呈扁平状,头颈部先后仰再快速向前下方扑出攻击小白鼠,注入毒液后释放猎物。整个实验过程共记录到两种蛇类对小白鼠产生攻击反应的次数有 642 次(尖吻蝥 346,眼镜蛇 296),其中尖吻蝥(86.4%)比较典型的捕食性攻击行为的比例显著高于舟山眼镜蛇(58.8%) ($\chi^2 = 61.39$, $df = 1$, $P < 0.0001$)。

用于进一步统计分析的攻击次数共 191 次[尖吻蝥 145(22 °C 36 次,25 °C 39 次,28 °C 32 次,31 °C 38 次);眼镜蛇 46(22 °C 10 次,25 °C 13 次,28 °C 12 次,31 °C 11 次)]。双因子 ANOVA 显示两种蛇出现警戒反应时的猎物距离(头部开始移动)、攻击前猎物距离和攻击距离有明显的种间和温度处理间差异。尖吻蝥的警戒反应距离和攻击前猎物距离均显著小于舟山眼镜蛇,而攻击距离差异不明显;31 °C 体温下两种蛇的警戒反应距离、攻击前猎物距离及攻击距离均最小,而 28 °C 体温下则最大。物种和温度的交互作用对警戒反应距离和攻击前猎物距离的影响不明显,但对攻击距离的影响呈边缘性显著(表 2,图 1)。

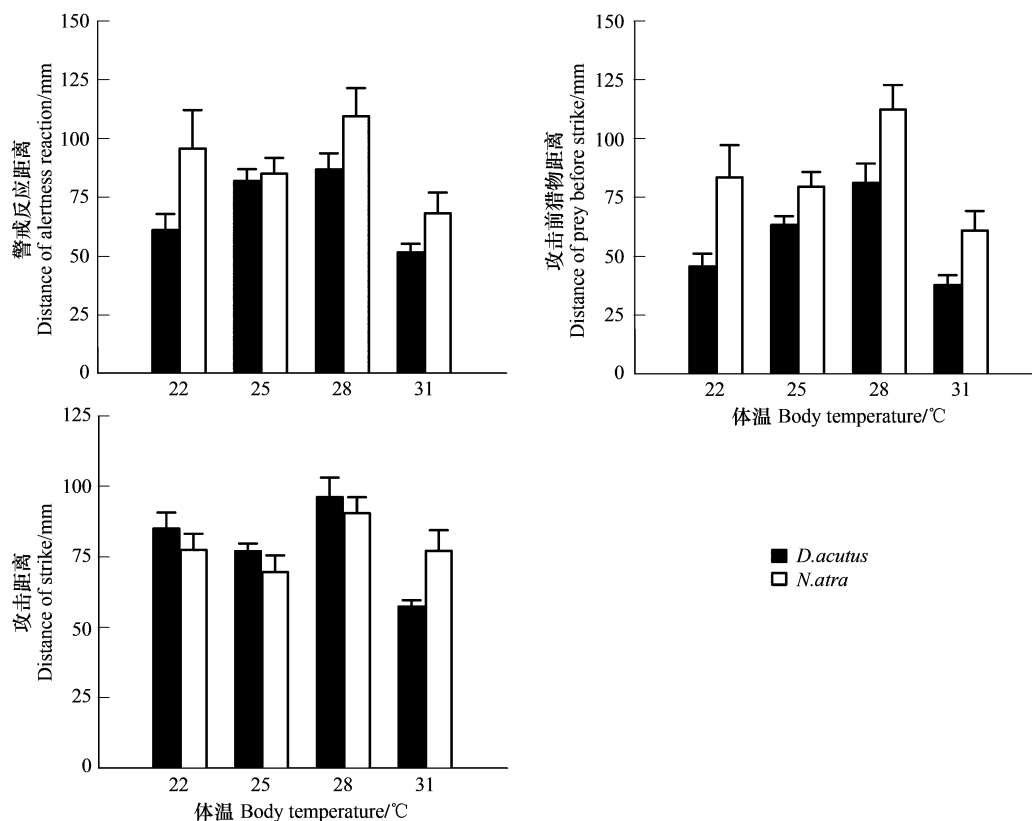


图 1 不同体温下尖吻蝥和舟山眼镜蛇幼体的警戒反应距离、攻击前猎物距离和攻击距离的平均值(±标准误)

Fig. 1 Mean values (±SE) for distance of alertness reaction, pre-strike and strike of *D. acutus* and *N. atra* hatchlings at different body temperatures

尖吻蝥的头部移动前姿态和攻击前角度显著小于舟山眼镜蛇,而攻击角度显著大于舟山眼镜蛇。温度对两种蛇头部移动前姿态的影响均不显著,但对攻击前角度和攻击角度的影响显著。尖吻蝥在 22 °C 体温下攻

击前角度最大,28 ℃下最小;而舟山眼镜蛇在 25 ℃体温下攻击前角度最小,其它 3 个温度下差异不大。尖吻蝥在 31 ℃体温下攻击角度最大,而舟山眼镜蛇在 25 ℃下最大。物种和温度的交互作用对头部移动前姿态、攻击前角度和攻击角度均无显著影响(表 2,图 2)。

尖吻蝥的准备时间显著大于舟山眼镜蛇,而攻击时间和回缩时间显著小于舟山眼镜蛇。体温显著影响准备时间和攻击时间。两种蛇在 25 ℃体温下的准备时间均最长,舟山眼镜蛇在该体温下的攻击时间最短。温度效应对两种蛇回缩时间的影响不显著。物种和温度的交互作用仅对攻击时间具有边缘性显著的影响(表 2,图 3)。尖吻蝥的攻击速度显著大于舟山眼镜蛇,物种和体温的交互作用对攻击速度无显著影响(表 2,图 4)。

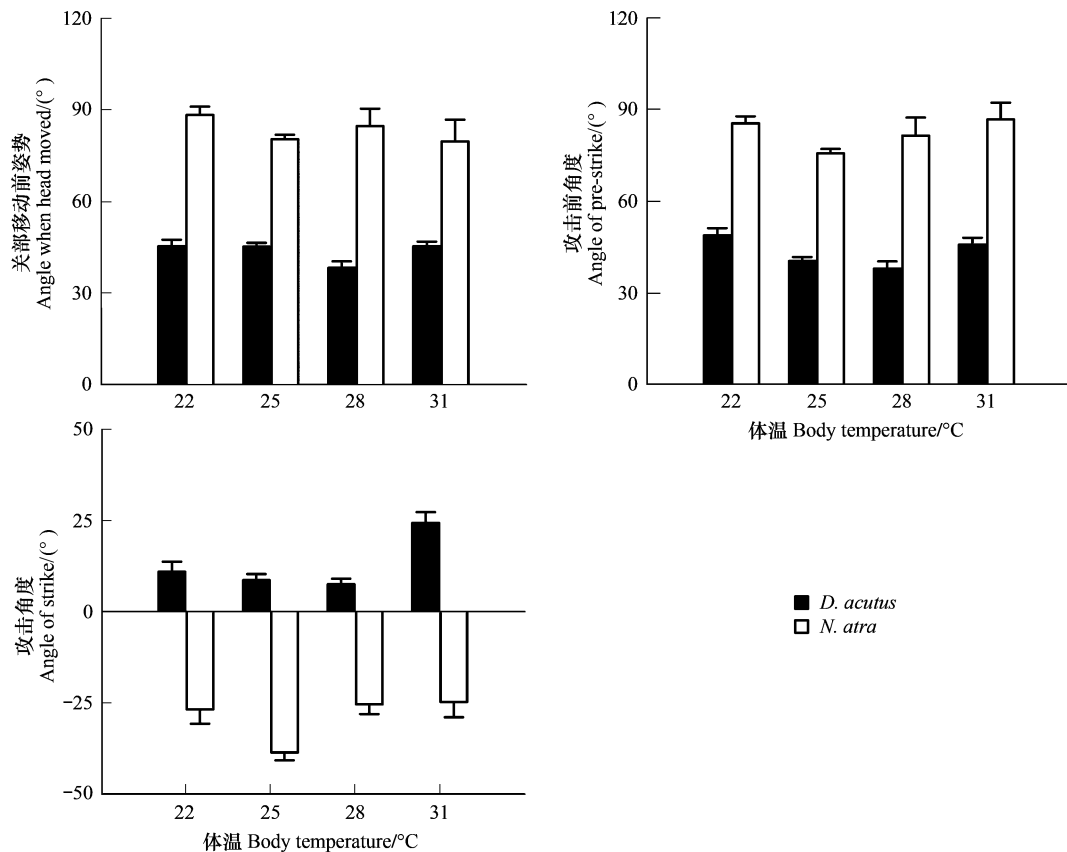


图 2 不同体温下尖吻蝥和眼镜蛇幼体的头部移动前姿势、攻击前角度和攻击角度的平均值(±标准误)

Fig. 2 Mean values (± SE) for angle when head moved, pre-strike and strike of *D. acutus* and *N. atra* hatchlings at different body temperatures

3 讨论

尖吻蝥属于坐等式(sit-and-wait)捕食者,其捕食行为模式与绝大多数蝰科蛇类的一般性模式一致^[1, 3-4, 17]。Kardong 将棉口蝥(*Agkistrodon piscivorus*)的捕食行为分为搜寻、接近、滑动、攻击、咬合、释放和释放后处理等 7 个阶段^[1]。de Cock Buning 进一步地把马来蝥(*A. rhodostoma*)的捕食行为分为定位、警戒、转头、接近、预备、攻击、再接近、搜寻及吞咽等 9 个阶段^[18]。尖吻蝥的捕食过程与以上两种描述基本上相符。眼镜蛇通常被认为是属于活跃型捕食者。野外及实验室观察显示眼镜蛇一旦察觉到猎物时会先快速向其移动,攻击前其身体前部抬离地面呈直立状,因而它攻击猎物时通常是向下攻击。眼镜蛇攻击后通常并不会直接释放猎物,但当它攻击较大的啮齿类动物引起猎物强烈反咬时会释放猎物,然后再次搜寻注毒后猎物^[2]。眼镜蛇攻击后处理行为与蝰科蛇类相似,主要利用攻击诱导的化学感应搜索机制重新定位猎物,然后搜寻、吞咽猎物^[4]。蝰科蛇类通常会释放第 1 次受攻击的猎物,但有时会根据猎物大小、攻击后挣扎强度等改变攻击行为。眼镜蛇

和蝰蛇在捕食方法上具有比较明显的差别。蝰蛇通常攻击啮齿类动物的头部或肩部^[19];而眼镜蛇一般攻击猎物的后半部分,但这样容易受到啮齿类动物转身抓咬。事实上,眼镜蛇受到被攻击猎物反咬的机率明显高于蝰蛇^[9]。研究用实验动物均为幼年个体,无法实现正常吞咽其注毒后的小白鼠;而且幼蛇对大个体猎物的攻击行为可能主要是基于防御性的^[19]。因此,本文仅分析试验动物攻击前及攻击行为的数据,攻击后的行为细节还待进一步确认。

表 2 物种和体温效应对尖吻蝮和舟山眼镜蛇幼体捕食性攻击行为的影响

Table 2 Effects of species and body temperature on the predatory strikes of *D. acutus* and *N. atra* hatchlings

项目 Item	双因子方差分析结果 Results of two-way ANOVA		
	物种 Species	温度 Temperature	交互作用 Interaction
警戒反应距离 Distance of alertness reaction	$F_{1, 181} = 11.31^{***}$ D < N	$F_{3, 181} = 7.60^{***}$ 22 ^{bc} , 25 ^{ab} , 28 ^a , 31 ^c	$F_{3, 181} = 1.38^{NS}$
攻击前猎物距离 Distance to prey before strike	$F_{1, 181} = 26.80^{***}$ D < N	$F_{3, 181} = 14.04^{***}$ 22 ^{bc} , 25 ^b , 28 ^a , 31 ^c	$F_{3, 181} = 0.82^{NS}$
攻击距离 Distance of strike	$F_{1, 181} = 0.04^{NS}$	$F_{3, 181} = 8.47^{***}$ 22 ^{ab} , 25 ^b , 28 ^a , 31 ^c	$F_{3, 181} = 3.05^{*}$
头部移动前姿势 Angle when head moved	$F_{1, 181} = 386.46^{***}$ D < N	$F_{3, 181} = 1.18^{NS}$	$F_{3, 181} = 2.14^{NS}$
攻击前角度 Angle of pre-strike	$F_{1, 181} = 304.13^{***}$ D < N	$F_{3, 181} = 4.32^{**}$ 22 ^a , 25 ^b , 28 ^{ab} , 31 ^{ab}	$F_{3, 181} = 0.75^{NS}$
攻击角度 Angle of strike	$F_{1, 181} = 286.37^{***}$ D < N	$F_{3, 181} = 6.62^{***}$ 22 ^b , 25 ^b , 28 ^b , 31 ^a	$F_{3, 181} = 2.44^{NS}$
准备时间 Duration of preparation phase	$F_{1, 181} = 4.46^{*}$ D > N	$F_{3, 181} = 15.92^{***}$ 22 ^b , 25 ^a , 28 ^b , 31 ^b	$F_{3, 181} = 1.10^{NS}$
攻击时间 Duration of strike phase	$F_{1, 181} = 62.40^{***}$ D < N	$F_{3, 181} = 6.24^{***}$ 22 ^{ab} , 25 ^c , 28 ^a , 31 ^{bc}	$F_{3, 181} = 2.82^{*}$
回缩时间 Duration of retract phase	$F_{1, 181} = 8.04^{**}$ D < N	$F_{3, 181} = 0.95^{NS}$	$F_{3, 181} = 1.08^{NS}$
攻击速度 Speed of strike	$F_{1, 181} = 39.08^{***}$ D > N	$F_{3, 181} = 2.12^{NS}$	$F_{3, 181} = 1.05^{NS}$

表中显示 10 个攻击行为指标的双因子方差分析结果; D:尖吻蝮; N:舟山眼镜蛇; F 值后的符号代表显著性水平, NS: $P > 0.05$, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$; 对应于不同上标温度的平均值差异显著(Tukey's test, $P < 0.05$, a > b > c)

攻击前对猎物的准确定位决定了蛇类的捕食方位。尖吻蝮的准备时间大于舟山眼镜蛇,而警戒反应距离和攻击前猎物距离小于舟山眼镜蛇,这些差异可能部分地反映了蝰科和眼镜蛇科两个类群之间感觉器官利用上的差别。例如,响尾蛇在攻击前可以利用视觉和热感受器来搜寻猎物^[20];眼镜蛇无颊窝,攻击前的搜寻猎物的行为首要依赖于视觉。当眼镜蛇的视觉能力被阻断时,搜寻行为转而依赖于化学感应,丧失视觉的眼镜蛇攻击距离小于正常个体^[2]。与舟山眼镜蛇相比,尖吻蝮的平均攻击时间较短而速度较大,在动力学上该结果是可以预见的。捕食猎物前蝰科蛇类通常先身体弯曲处于伏击状态,当有猎物接近时身体前部形成较大的侧向弯曲,其余部分紧贴地面作为支撑,攻击时前部侧向弯曲迅速伸直产生较大的作用力,使头部向前有大的加速度,因而产生较大的攻击速度^[1, 3]。眼镜蛇攻击前头及前部躯干先竖立,然后向前下方扑出(图 3 显示舟山眼镜蛇的攻击角度为较大的负值)。这种竖立的躯干并不能有效地产生相应方向的作用力,无法取得较大的加速度;此外,颈部的扁平状态会使其向前下方扑击时受到较大的阻力。因此,眼镜蛇攻击猎物时头颈部的运动速度并不显著大于其平时的身体运动速度。尖吻蝮和舟山眼镜蛇察觉猎物前(头部移动前姿势)及攻击前头部姿势有显著的差异,但攻击前准备阶段头部姿势的调整程度均不明显(图 3)。

不同类群蛇类的捕食行为存在较大的差异。从攻击前、攻击和攻击后 3 个基本行为阶段做了比较。(1)攻击前,蝰蛇和蟒蛇利用视觉,还可以利用热感应、机械感应及化学感应器官来搜寻猎物;眼镜蛇和游蛇无热感应器官,首要利用视觉搜寻猎物。(2)开始攻击前,蝰蛇和蟒蛇身体前部形成侧向或折链状弯曲;眼镜蛇躯

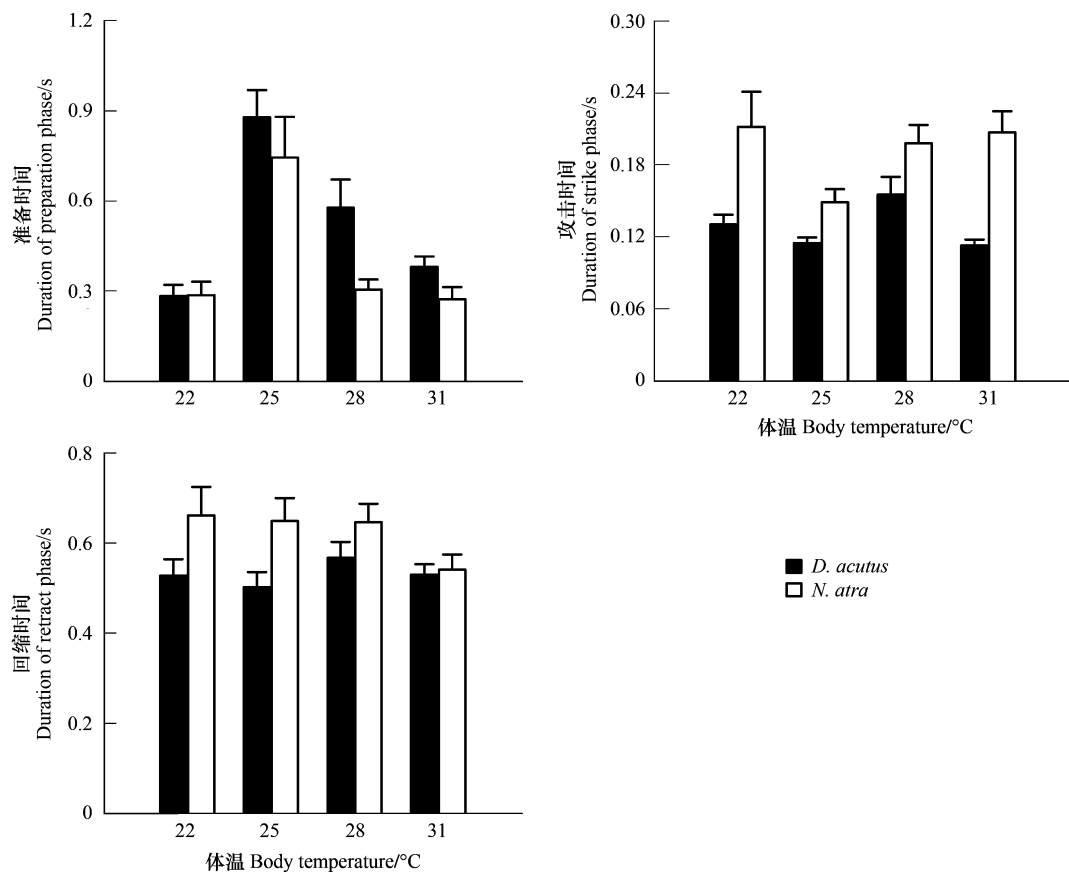


图3 不同体温下尖吻蝮和眼镜蛇幼体的攻击准备时间、攻击时间和回缩时间的平均值(±标准误)

Fig. 3 Mean values (± SE) for duration of preparation, strike and retract phase in *D. acutus* and *N. atra* hatchlings at different body temperatures

干前部抬离地面呈直立状态;而部分游蛇头部会弯向猎物一侧。(3)攻击时,蝰蛇、蟒蛇和部分游蛇利用侧向弯曲产生的作用力使头部在短时间内达到较大的前向速度;眼镜蛇则是头部向前下方扑击;而部分游蛇头部向侧方横扫。(4)接触猎物时,蟒蛇咬住猎物,头部下沉,躯干前部向上呈弧形拱起,头部及猎物向前移动一段距离,利用身体长轴缠绕猎物至其死亡;蝰蛇通常下颌先接触猎物,然后头部向下弯曲使毒牙刺入猎物。(5)攻击后,蝰蛇通常直接释放猎物,然后利用化学感应再次搜索被注毒后猎物进行吞咽;眼镜蛇一般不会直接释放猎物,但当遭遇明显反咬时会释放猎物,之后的行为与蝰蛇相似;蟒蛇和游蛇无唾液,都不会释放猎物,蟒蛇会利用上下颌及躯干限制猎物活动致其窒息死亡后吞咽^[1-4, 10, 12, 14]。

爬行动物的生理功能及行为表现通常会受到其体温水平的影响^[21-23]。两种蛇的警戒反应距离、攻击前猎物距离及攻击距离在28 °C体温条件下最大,而31 °C

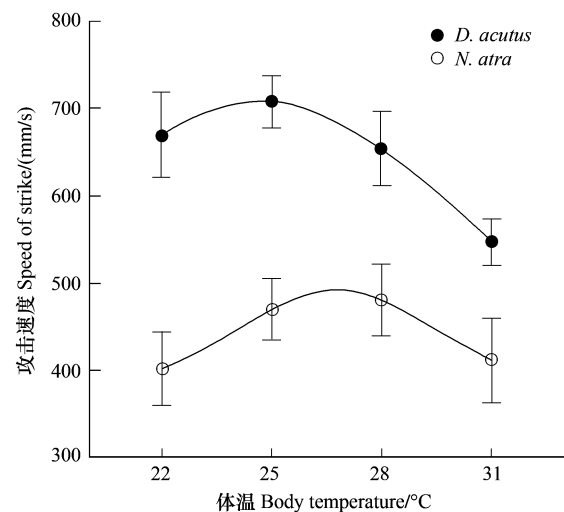


图4 不同体温下尖吻蝮和舟山眼镜蛇幼体攻击速度平均值(±标准误)图中曲线由四参数峰曲线拟合产生

Fig. 4 Mean values (± SE) for speed of strike of *D. acutus* and *N. atra* hatchlings at different body temperatures. The curves in the plot are generated from a fit of a 4-parameter peak curve

最小,这可能主要与感觉神经系统的敏感性有关。例如,具相对较高体温的索诺拉牛蛇(*Pituophis catenifer affinis*)对猎物的定位准确性及攻击成功率较大^[11]。独立地分析两种蛇有关数据发现:尖吻蝥的攻击速度受其体温的影响显著($F_{3, 139} = 5.63$, $P < 0.01$),而舟山眼镜蛇各体温下平均攻击速度有一定程度的差别,但在统计上并不显著($F_{3, 41} = 0.91$, $P = 0.445$)。已有的文献显示在较对较低及温和的温度范围内蛇类攻击猎物时的最大速度随体温升高而加快,在高体温范围内会随体温升高而降低^[11]。利用四参数峰曲线拟合方法产生两种蛇攻击速度随体温变化的函数方程显示:尖吻蝥和舟山眼镜蛇的体温分别在 25 °C 和 26.5 °C 时攻击速度达到最大。攻击速度的热敏感性和最适温度存在明显的种间差异可能主要与蛇类生境利用以及野外活动(或喜好)体温的差异有关。尖吻蝥生活于山区或丘陵林木茂盛的阴湿地方;而舟山眼镜蛇主要栖息于平原、丘陵阳坡、灌木丛等处,环境温度相对较高。Lin 等发现 24—28 °C 的孵化温度是尖吻蝥胚胎发育的适宜温度,大于 30 °C 对胚胎具有明显的致死作用^[24]。舟山眼镜蛇在 26—30 °C 的孵化温度下均能使其胚胎得到较好的发育,甚至在 32 °C 下孵化成功率大于尖吻蝥在 30 °C 下的相应值^[25]。实验室条件下,越冬舟山眼镜蛇的耐受低温为 8.9 °C,巢外调温个体的体温范围为 22.0—34.1 °C^[26]。因此,可以推测舟山眼镜蛇野外活动体温的范围应明显大于尖吻蝥。总之,在本研究温度范围(22—31 °C)内,较小的体温调整即能引起尖吻蝥攻击行为的明显变化,但对舟山眼镜蛇的影响可能是较弱的。

References:

- [1] Kardong K V. Prey capture in the cottonmouth snake (*Agkistrodon piscivorus*). *Journal of Herpetology*, 1975, 9: 169-175.
- [2] Kardong K V, Kiene T L, Johnson E K. Proximate factors affecting the predatory behavior of the red spitting cobra, *Naja mossambica pallida*. *Journal of Herpetology*, 1997, 31: 66-71.
- [3] Kardong K V, Bels V L. Rattlesnake strike behavior: kinematics. *Journal of Experimental Biology*, 1998, 201: 837-850.
- [4] Clark R W. Post-strike behavior of timber rattlesnakes (*Crotalus horridus*) during natural predation events. *Ethology*, 2006, 112: 1089-1094.
- [5] Cundall D, Greene H W. Feeding in snakes // Schwenk K, ed. *Feeding: Form, Function, and Evolution in Tetrapod Vertebrates*. San Diego: Academic Press, 2000: 293-333.
- [6] Chiszar D, Radcliffe C W, Scudder K M. Analysis of the behavioral sequence emitted by rattlesnakes during feeding episodes. I. Striking and chemosensory searching. *Behavioral Biology*, 1977, 21: 418-425.
- [7] Kardong K V. The strike behavior of the rattlesnake, *Crotalus viridis oreganus*. *Journal of Comparative Psychology A*, 1986, 1986: 314-324.
- [8] Hayes W K. Ontogeny of striking, prey-handling and envenomation behavior of prairie rattlesnakes (*Crotalus v. viridis*). *Toxicon*, 1991, 29: 867-875.
- [9] Kardong K V. Comparative study of changes in prey capture behavior of the cottonmouth (*Agkistrodon piscivorus*) and Egyptian cobra (*Naja haje*). *Copeia*, 1982, 1982: 337-343.
- [10] Cundall D, Deufel A. Striking patterns in booid snakes. *Copeia*, 1999, 1999: 868-883.
- [11] Greenwald O E. Thermal dependence of striking and prey capture by gopher snakes. *Copeia*, 1974, 1974: 141-148.
- [12] Greenwald O E. Kinematics and time relations of prey capture by gopher snakes. *Copeia*, 1978, 1978: 263-268.
- [13] Alfaro M E. Forward attack modes of aquatic feeding garter snakes. *Functional Ecology*, 2002, 16: 204-215.
- [14] Alfaro M E. Sweeping and striking: a kinematic study of the trunk during prey capture in three thamnophiine snakes. *Journal of Experimental Biology*, 2003, 206: 2381-2392.
- [15] Janoo A, Gasc J P. High speed motion analysis of the predatory strike and fluorographic study of oesophageal deglutition in *Vipera ammodytes*: more than meets the eye. *Amphibia-Reptilia*, 1992, 13: 315-325.
- [16] Huang M H, Qu Y F. *Five-paced Snake*. Beijing: Science Press, 1983.
- [17] Chiszar D, Radcliffe C W. The predatory strike of the jumping viper (*Porthidium nummifer*). *Copeia*, 1989, 1989: 1037-1039.
- [18] de Cock Buning T. Thresholds of infrared sensitive tectal neurons in *Python reticulatus*, *Boa constrictor* and *Agkistrodon rhodostoma*. *Journal of Comparative Physiology A*, 1983, 151: 461-467.
- [19] Kardong K V. The predatory strike of rattlesnakes: when things go amiss. *Copeia*, 1986, 1986: 816-820.
- [20] Murphy J B, Campbell J A. Captive maintenance // Seigel R A, Collins J T, Novak S S, eds. *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*. New York: Macmillan Publishing Company, 1987: 165-181.
- [21] Huey R B. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles // Gans C, Pough F H, eds. *Biology of the Reptilia* Vol. 12. New York:

Academic Press, 1982: 25-91.

- [22] Zhang Y P, Pan Z C, Ji X. Thermal tolerance, body temperature, and thermal dependence of locomotor performance of hatchling red-eared slider turtles, *Trachemys scripta elegans*. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23: 1048-1056.
- [23] Seebacher F. A review of thermoregulation and physiological performance in reptiles: what is the role of phenotypic flexibility? *Journal of Comparative Physiology B*, 2005, 175: 453-461.
- [24] Lin Z H, Ji X, Luo L G, Ma X M. Incubation temperature affects hatching success, embryonic expenditure of energy and hatchling phenotypes of a prolonged egg-retaining snake, *Deinagkistrodon acutus* (Viperidae). *Journal of Thermal Biology*, 2005, 30: 289-297.
- [25] Ji X, Du W G. The effects of thermal and hydric conditions on incubating eggs and hatchling traits in the cobra *Naja naja atra*. *Journal of Herpetology*, 2001, 35: 186-194.
- [26] Ji X, Chen H L, Du W G, Zhu B Q. Radiotelemetric studies of thermoregulation and thermal tolerance on Chinese cobras (*Naja atra*) overwintering in a laboratory enclosure. *Acta Zoologica Sinica*, 2002, 48: 591-598.

参考文献:

- [16] 黄美华, 曲韵芳. 五步蛇. 北京: 科学出版社, 1983.
- [22] 张永普, 潘志崇, 计翔. 红耳滑龟幼体的热耐受性、体温和运动表现热依赖性. *生态学报*, 2003, 23: 1048-1056.
- [26] 计翔, 陈慧丽, 杜卫国, 朱炳全. 实验围栏内越冬眼镜蛇体温调节和低温耐受性的无线电遥测. *动物学报*, 2002, 48: 591-598.