2019 年臺灣國際科學展覽會
優勝作品專輯

作品編號　**050017**

參展科別　動物學

作品名稱　同類相食行為的新發現

得獎獎項　大會獎：三等獎

出國正選代表

就讀學校　國立科學工業園區實驗高級中學

指導教師　揭維邦

作者姓名　陳思竹

關鍵詞　***Macrochlamys hippocastaneum***、**Cannibalism**、**Substance-induced behavior**

作者簡介



我是科園實中的陳思竹，很榮幸能參與這場科學饗宴。專題是我高中生涯裡很重要的一部份，在一次次思辯中靠自己的力量解開一個個謎團，總是令我興奮無比。感謝一路上幫助及支持我的指導老師、學長、專家學者和家人，帶給我滿滿的動力與熱情克服難關，得以一窺大自然的奧妙。

摘要

同類相食行為廣泛發生於動物界，兩種可能原因：個體的特殊營養需求和族群的汰弱留強策略。觀察雜食性的高音符絲鱉甲蝸牛(*Macrochlamys hippocastaneum*)，初步發現同類相食行為與蝸殼破裂與否有關，殼完整的個體間不會發生相食行為(100%)，且當破殼程度愈大愈易發生。食性實驗中攝取過植物性養分的個體傾向選擇同類相食(χ^2=22.04,***P<0.001)，同時提供同、異類蝸牛內臟時則未顯著選擇同類(χ^2=3.76, P=0.053)，因此未能充分支持特殊營養需求。然而，此種蝸牛會追蹤破殼同類分泌之特殊黏液且具顯著趨向性(χ^2=13.06, ***P<0.001)，與距離呈負相關(χ^2=6.53, *P<0.05)。觀察腹足顯微構造中，發現內有特殊的疏鬆組織與大量分泌細胞，且通往尾端分泌特殊黏液的開口部位。結果證實破殼受傷個體產生的特殊黏液會主動引起同類相食，支持汰弱留強的族群策略，且物質誘發同類相食模式為動物行為研究中首次發現。

Abstract

Cannibalism, defined as intraspecific predation, is widely observed in the Kingdom Animalia. There are two possible hypotheses regarding such behavior, the “specific nutritional demands in individuals” theory and the “natural selection in populations” theory. The research focuses on the cannibalistic behavior of *Macrochlamys hippocastaneum*, an omnivorous semi-slug. The intraspecific predation does not exist among individuals with complete shells (100%), and the more severe an individual’s shell rupture is, the cannibalistic behavior would more likely happen. In the experiments about correlation between diet and consuming preference, botanically fed snails have a significant tendency to choose their same species (χ^2=22.04, ***P<0.001). When offered viscera from their own species and from another, the snails show no significant tendency (χ^2=3.76, P=0.053). The results are not significant enough to fully support the “specific nutrition demands in individuals” theory. On the contrary, in the mucus tracking experiment, the snails have a significant tendency to follow the stimulated mucus, which is secreted by the shell-broken snails, from their conspecific (χ^2=13.06, ***P<0.001), and such behavior is negatively correlated with distance (χ^2=6.53, *P<0.05). In the dissection of their ventral foot, there is special sponge-like muscle tissue containing a large number of special secretory cells. The special muscle tissue links to the posterior opening of the stimulated mucus. Therefore, the snail which is injured and shell-broken would secrete stimulated mucus inducing intraspecific predation actively. These results provide evidence for the “intraspecific natural selection in population” theory, and the substance-induced mechanism is so far the first case of cannibalism.

壹、前言

一、 研究動機

雨天時常在花圃旁看見高音符絲鱉甲蝸牛(*Macrochlamys hippocastaneum*)聚集在被行人踩破殼的同類旁攝食同類，然而飼養觀察後發現若同類未破殼，即使高密度飼養也不會發生同類相食。引起我的興趣探討同類相食的發生要素、殼的破裂在同類相食行為代表的意義，以及為什麼雜食性蝸牛會有此行為？我亦想比較高音符絲鱉甲蝸牛對同類和異類的相應行為，並探討此種蝸牛對臺灣生態環境可能造成的影響。

二、研究背景

同類相食(Cannibalism)

同類相食由於易被誤認為是實驗室內人為造成的結果，因此長期被忽略而少人研究。但 Fox, 1975、Polis, 1981、Schutt, 2017 皆證實同類相食為自然界中普遍發生的行為，且有其存在的意義及目的，為描述動物生態不可忽視的一環。根據 Fox, 1975，陸生動物中同類相食現象常發生於植食性、雜食性與腐食性動物，且發生比例遠大於肉食性動物。Winfrid, 1957 亦描述陸生肉食性昆蟲極少發生同類相食，但一些植食性昆蟲即使在食物充足的情況下仍會常態性進行同類相食。

(一) 同類相食行為定義

同類相食行為係指種內互食(intraspecific predation)，即以同種的肉為食(Fox, 1975)。Elgar &Crespi, 1992 定義自然界的同類相食為：「殺死並攝取全部或部分的同類個體」，而 Schutt, 2017 則定義其為：「一物種個體攝食全部或部分另一個同種個體的行為，包含食腐行為(同類屍體)和攝食母體內組織(如皮膜或子宮內膜)。」

(二) 同類相食發生因子

同類相食常見的發生原因為食物缺乏或族群密度過高，其他因子包括被捕食者的行為、生理或心理上的壓力以及被捕食者的取得性等(Fox, 1975)。Crossland *et al*, 2011 針對蟾蜍的食卵性同類相食行為提出了三個可能原因：毒素的轉移、養分攝取和降低未來族群競爭，本研究將討論後面兩者(營養需求和族群策略)的可能性。

1.個體的特殊營養需求

在某些例子中同類相食發生是源於個體的對養分的需求，相食產生的利益將呈現於個體。相關例子如狼蛛(*Pardosa prativaga*)同類相食時，能更有效率的利用養分(Mayntz & Toft, 2006)；Polis, 1981 中提到一些動物的同類相食行為是源於蛋白質的缺乏，且獲得的某些成份是產卵所必需的養分。

2.族群的汰弱留強策略

Polis, 1981 認為族群中較脆弱(如體型、年紀幼小或在蛻皮化蛹時期)的個體易成為同類相食的被捕食者，為一種「自然汰選」機制。Ullyett, 1950 在實驗室中培育四種麗蠅 (sheep blowfly)，在減少食物供給後其中一種會同類相食的品種為唯一的生存者，研究推測同類相食可降低種內競爭的風險，以增長族群的穩定度與延續性。

(三) 蝸牛之同類相食行為

雜食性蝸牛的同類相食行為未被文獻記載，故本研究選擇雜食性的高音符絲鱉甲蝸牛(*Macrochlamys hippocastaneum*)進行同類相食行為的研究與紀錄。肉食性蝸牛的同類相食行為亦極少人研究，Shaheen *et al*, 2005 提到肉食性的玫瑰蝸牛(*Euglandina rosea*)也有同類相食行為，玫瑰蝸牛會追蹤同類和獵物蝸牛的黏液，但只對於同類的黏液具方向性。另多篇研究 (Shaheen *et al*, 2005; Iwai *et al*, 2010)亦有提到，當獵物為蝸牛時捕食者會對其黏液進行無方向性追蹤。由此推論，若絲鱉甲蝸牛相食同類為野外中常態性的行為，則應要有追蹤其同類的能力，故本研究也將探討絲鱉甲蝸牛同類相食和黏液追蹤間的關聯。

三、研究物種

高音符絲鱉甲蝸牛(*Macrochlamys hippocastaneum*)

(一) 分類現況：動物界 Animalia 軟體動物門 Mollusca 腹足綱 Gastropoda 柄眼目 Stylommatophora 絲鱉甲蝸牛科 Ariophantidae 巨絲鱉甲蝸牛屬 *Macrochlamys*

學名：*Macrochlamys hippocastaneum* (Godwin-Austen, 1918)

(二) 形態觀察：

高音符絲鱉甲蝸牛(圖 1a)的外殼極薄，容易破裂，因呈半透明所以可觀察到內部外套膜的花紋。其尾部有一特殊突起，且軟體伸出殼外時有兩條淺色絲狀物從殼口延伸至殼面是其外套膜延伸物(圖 1a)，為分辨此種蝸牛的重要特徵。肝臟為螺旋狀位於殼頂(圖 1b)，觀察同類相食現象時，常見絲鱉甲蝸牛優先選擇食用肝臟。齒舌(圖 1c)為翼舌型，每排約 120 枚，每枚約 0.07μm，齒式(60,1,60)。

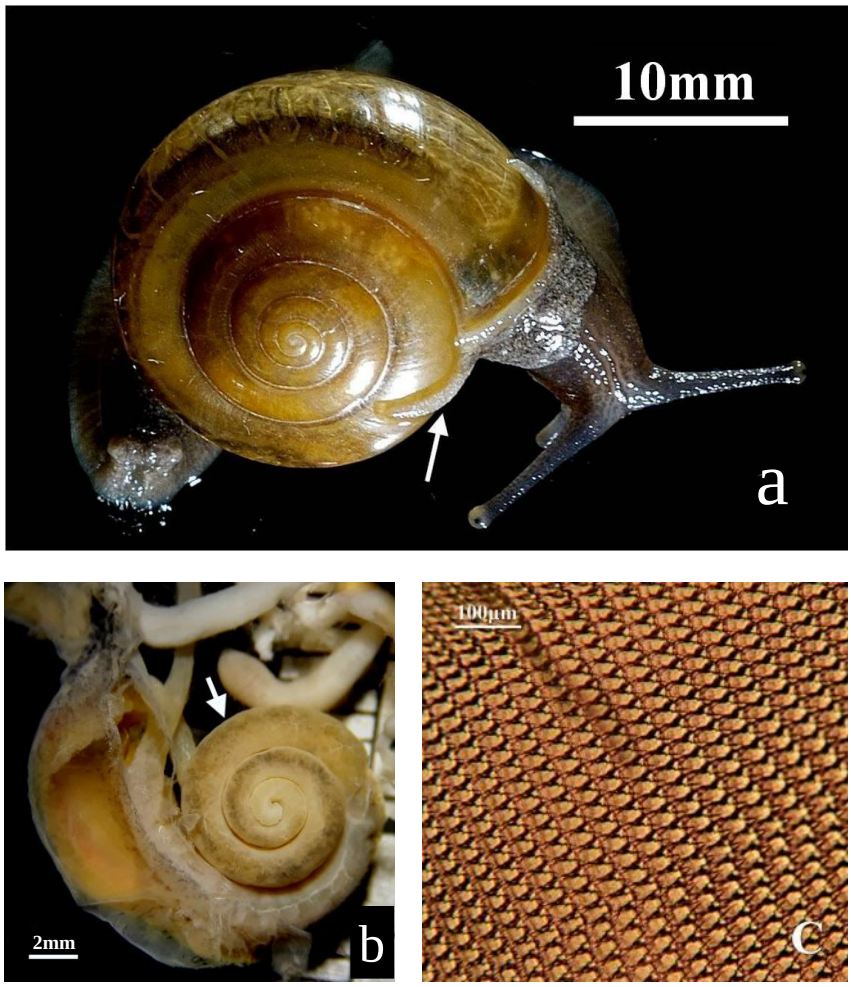


圖 1 高音符絲鱉甲蝸牛形態。(a)高音符絲鱉甲蝸牛，箭頭處之外套膜延伸物為鑑定重點。(b)內臟團，箭頭處為肝臟。(c)齒舌，齒式(60,1,60)。

(三) 生態及棲息環境：

高音符絲鱉甲蝸牛(以下簡稱絲鱉甲蝸牛)為 2000 年於屏東新發現的外來種，本種原產於印度，專家推測可能是由玫瑰挾帶進入台灣(Lee& Wu, 2006)。由於本種蝸牛發現時間較晚，故研究文獻極少，訪問軟體動物專家後得知絲鱉甲蝸牛的食性為植食偏雜食，但尚無觀察過捕食行為。常見於公園、市郊荒地、分隔島和菜圃，其族群規模每平方公尺超過十隻(Lee& Wu, 2006)。本研究之樣本採集區為新竹縣竹北市社區花圃，族群密度高，為該區域之優勢物種。

(四)食性研究：

Lee & Wu, 2006 描述絲鱉甲蝸牛為廣食性(polyphagia)，在野外會攝食幾乎所有草本植物、腐葉等，而在實驗室內可餵食胡蘿蔔和番薯。Wu & Tsai, 2014 則觀察到絲鱉甲蝸牛會捕食扁蝸牛(*Bradybaena similaris*)，推測絲鱉甲蝸牛可能會使臺灣本土蝸牛大滅絕，但文中僅有文字描述而無實驗證據，故目前絲鱉甲蝸牛在原生環境的實際捕食情形仍是未知。

(五) 同類相食行為：

本研究於絲鱉甲蝸牛的原生環境觀察其同類相食情形，證明相食行為並非實驗室內特例。方法如下：放置去殼絲鱉甲蝸牛(圖 2)於原生環境花圃方圓約 30cm 無蝸牛的隨機位置，接著每隔 15 分鐘觀測記錄有無同類圍聚靠近(圖 3)，觀察被同類相食的情形及感應時間，以確認野外之同類相食行為。由於絲鱉甲蝸牛多在夜間活動，故實驗約於晚上八點進行。

- 觀察結果(表 1)：同類相食起始時間雖因放置地點而異，但大多 40 分鐘內其他絲鱉甲蝸牛即有感應聚集接近，證明絲鱉甲蝸牛能在一定距離內偵測到破殼同類。
- 結論：高音符絲鱉甲蝸牛在原生環境中能在短時間內感應並圍聚破殼同類。



圖 2 被同類相食前的去殼存活高音符絲鱉甲蝸牛。



圖 3 正在進行同類相食的高音符絲鱉甲蝸牛。

表 1 高音符絲鱉甲蝸牛野外觀察同類相食結果

去殼絲鱉甲蝸牛 (實驗日期)	10 分鐘後	20 分鐘後	30 分鐘後	40 分鐘後
A(2018/4/12)	-	兩隻接近	兩隻聚集	兩隻聚集
B(2018/4/12)	-	-	-	一隻聚集
C(2018/4/28)	兩隻聚集， C 掙脫逃跑	三隻聚集	第四隻接近， 三隻聚集	第四隻離開， 三隻聚集
D(2018/4/28)	-	-	-	-

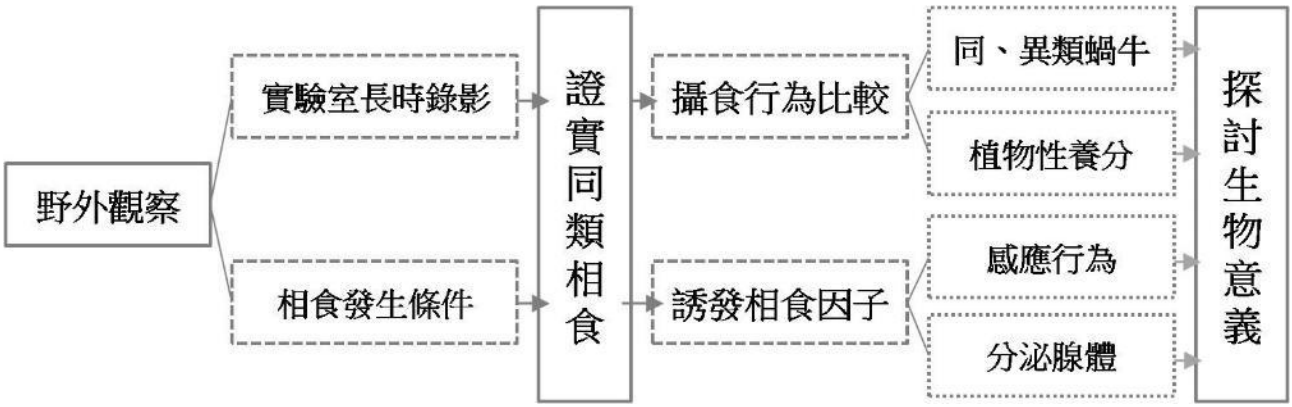
貳、研究方法或過程

一、提出假說

絲鰲甲蝸牛同類相食行為的生態意義為何？結合文獻及實際觀察結果，絲鰲甲蝸牛在食物充足的原生環境下仍會進行同類相食，顯示相食原因並非源於食物缺乏，因此本研究提出「特殊營養需求假說」以及「汰弱留強的族群策略假說」，分述如下：

- 特殊營養需求假說：絲鰲甲蝸牛個體因特殊營養需求而同類相食以取得其他食物來源無法滿足的養分。
- 汰弱留強的族群策略假說：絲鰲甲蝸牛族群透過同類相食淘汰受傷同類，並將其養分回收利用，以利於整個族群延續發展。

二、研究架構



本研究以野外觀察及實驗室內長時錄影（【實驗一】、【實驗二】）證實絲鰲甲蝸牛的同類相食行為及其發生條件後，比較絲鰲甲蝸牛的同類相食行為和一般攝食行為的不同（【實驗三】、【實驗四】），接著研究誘發相食的因子（【實驗五】、【實驗六】）以及絲鰲甲蝸牛對誘發因子的感應行為（【實驗七】、【實驗八】、【實驗九】）以建構其相食模式【實驗十】，並探討誘發因子的分泌機制(【實驗十一】、【實驗十二】)。最後綜合實驗結果驗證假說，找出絲鰲甲蝸牛同類相食的生態及生物意義。

三、實驗方法

(一) 高音符絲鱉甲蝸牛的同類相食行為觀察

【實驗一】實驗室長時錄影

實驗組與對照組為同時同地進行。



圖 4 長時錄影實驗裝置圖

1.實驗組

(1)將測試物置於培養皿中央。

(2)隨機放入三隻殼完整的空腹絲鱉甲蝸牛。

(3)連續錄影 12 小時(圖 4)後再次確認測試物的存活與否。

(4)定義絲鱉甲蝸牛接觸測試物且口部持續伸縮動作十秒以上為有取食，記錄影片中絲鱉甲蝸牛是否取食測試物。

2.對照組

(1)同實驗組步驟(1)。

(2)不放入絲鱉甲蝸牛，12 小時後的測試物與實驗組測試物相互比較。

【實驗二】破殼程度與位置的影響

所有實驗蝸牛皆在實驗前禁食至少 24 小時。

1.實驗組一(外套膜處殼開洞)

(1)在一隻絲鱉甲蝸牛的第五殼層用解剖刀割下一 2.5×2.5(mm^2)的小洞使外套腔露出。

(2)將(1)處理的蝸牛放置於培養皿中央，隨機放入三隻殼完整的絲鱉甲蝸牛。

(3)連續觀察半小時，記錄同類相食開始的時間及發生行為。

(4)實驗結束後記錄破殼蝸牛是否存活並用解剖顯微鏡拍照記錄。

2.實驗組二(內臟團處殼開洞)

(1)在一隻絲鱉甲蝸牛的殼頂用解剖刀割下一 2.5×2.5(mm^2)的小洞使肝臟露出。

(2)接續實驗組一步驟(2)、(3)、(4)。

3.實驗組三(全去殼蝸牛)

(1)將一隻絲鱉甲蝸牛去除外殼，只留下殼中柱避免內臟散掉。

(2)接續實驗組一步驟(2)、(3)、(4)。

4.對照組(殼完整蝸牛)

(1)隨機將三隻殼完整的絲鱉甲蝸牛置於空培養皿。

(2)12 小時後觀察有無互食行為。

(二) 同類相食行為與一般攝食行為的比較

【實驗三】攝取植物性與動物性養分後取食選擇傾向

(1)取一隻絲鱉甲蝸牛小心去除外殼，為避免內臟團散掉留下殼中柱。

(2)在培養皿內放入步驟(1)的去殼蝸牛和適量胡蘿蔔，分別置於培養皿兩端。

(3)放入三隻攝食過動物性養分、植物性養分或空腹的絲鱉甲蝸牛。

(4)連續錄影一小時。

(5)定義停留十秒以上為有進食，記錄影片中殼完整的絲鱉甲蝸牛進食情形。

(6)使用葉氏連續性校正進行統計，並將結果繪製成圖。

(顯著水準定為 $\alpha=0.05$、$*\chi^2$: $P<0.05$、$**\chi^2$: $P<0.01$、$***\chi^2$: $P<0.001$)

【實驗四】同、異類蝸牛內臟之取食傾向

(1) 製備內臟：將新鮮絲鱉甲蝸牛和扁蝸牛的內臟分別加適量純水磨碎成濃稠漿狀溶液。

(2)實驗裝置如圖 5，於 A(實驗組)、B(對照組)區塗抹內臟或純水(去除濕度變因)。

(3)把禁食一天的絲鱉甲蝸牛放在中間，殼口隨機擺放，待其爬行。

(4)定義當蝸牛的殼中柱(螺殼中點)至標準線上為做出選擇(圖 6)。

(5)當蝸牛超過 5 分鐘尚未選擇或爬到培養皿外則重新設置。

(6)使用卡方檢定統計數據，並將結果製成表格。

(顯著水準定為 $\alpha=0.05$、$*\chi^2$: $P<0.05$、$**\chi^2$: $P<0.01$、$***\chi^2$: $P<0.001$)

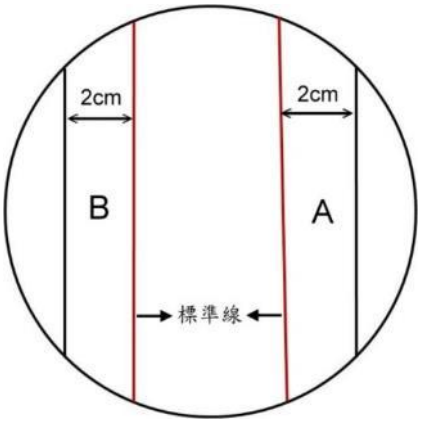


圖 5 裝置示意圖

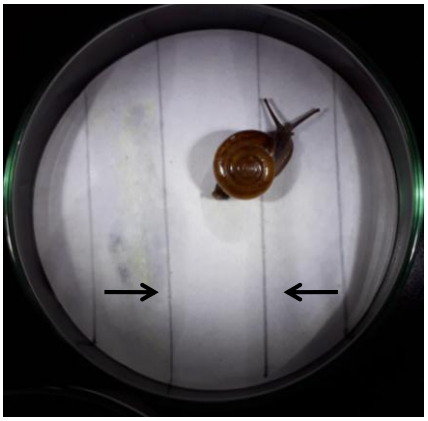


圖 6 絲鱉甲蝸牛爬到標準線上。

(三)同類相食行為之誘發因子

【實驗五】特殊黏液與爬行黏液比較

(1)使絲鱉甲蝸牛爬行於投影片兩次，一次使其自由爬行，另一次在爬行過程中持續以解剖針刺激。

(2)以白光照射投影片並拍照。

(3)將白光換成 410nm 紫光，使用相機搭配橙色濾鏡拍攝。

(4)比較兩種黏液的不同。

【實驗六】爬行黏液與刺激黏液之選擇傾向

(1)控制絲鱉甲蝸牛爬行於濾紙之特定區塊以得到爬行黏液。

(2)拿解剖針刺激絲鱉甲蝸牛的軟體使之分泌刺激黏液，將黏液塗於濾紙。

(3)實驗裝置如圖 8，於 A、B 區塗抹黏液或純水(去除濕度變因)。

(4)把禁食一天的絲鱉甲蝸牛放在中間，殼口隨機擺放，待其爬行。

(5)定義當蝸牛的殼中柱至標準線上為做出選擇(圖 9)。

(6)當蝸牛超過 5 分鐘尚未選擇或爬到培養皿外則重新設置。

(7)使用卡方檢定統計數據，並將結果製成表格。

(顯著水準定為 $\alpha=0.05$、$*\chi^2$: $P<0.05$、$**\chi^2$: $P<0.01$、$***\chi^2$: $P<0.001$)

(四) 不同黏液行為差異感應及與距離之關係

【實驗七】接觸黏液之反應

實驗方法參考 Shaheen *et al*.2005。(實驗裝置如圖 7)

(1)將投影片傾斜約 45^{o}，將蝸牛放於底部使其往上爬行。

(2)將絲鱉甲蝸牛置於爬行黏液直線的右側 2 公分，軟體與黏液方向成 90^{o}。

(3)待絲鱉甲蝸牛爬過距離黏液線左或右 2 公分。

(4)灑適量骨碳粉於投影片上後在水槽沖洗顯色。

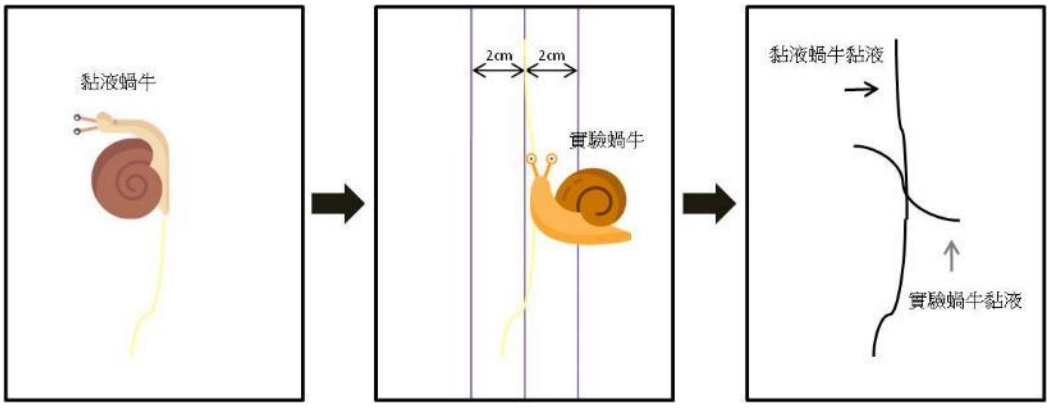


圖 7 實驗七裝置圖。

【實驗八】長距離黏液感應

由於溼度對氣味感應的影響極大，本實驗控制在相同溼度下進行。(實驗裝置如圖 8)

(1)在投影片底部塗抹或製造純水(對照組)、爬行黏液(實驗組一)或刺激黏液(實驗組二)，垂直懸掛投影片，上下以磁鐵固定。

(2)將絲鱉甲蝸牛以另一投影片傳遞放置於黏液或水上方 5cm 處，避免在放置過程產生刺激黏液干擾。

(3)每組重複五次，於同一天同一地點且相近時間進行，並記錄當時相對濕度。

(4)以骨碳粉顯色其爬行結果。

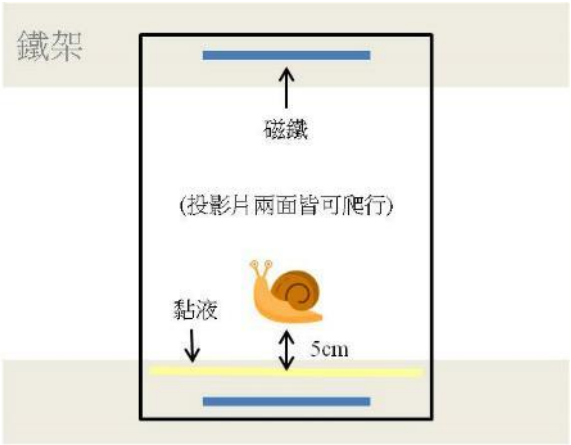


圖 8 實驗八裝置圖。

【實驗九】不同距離之選擇傾向

(1) 在 A4 白紙上畫一直線為中線，將投影片覆蓋於其上。

(2) 在中線左右兩端製造一條距中線 5cm 或距中線 15cm 的刺激黏液，左右位置為隨機選取。

(3)將一隻絲鱉甲蝸牛置於中線上，小心地把投影片捲成圓筒狀並以膠帶固定。

(4)水平擺放，等待絲鱉甲蝸牛選擇向中線左或右爬行 5cm。

(5)記錄絲鱉甲蝸牛選擇往 5cm 端還是 15cm 端爬行，若超過 30 分鐘尚未抵達中線的左或右 5cm 則計為無效數據。

(6)有效數據進行單尾卡方檢定。

(顯著水準定為 α=0.05、*χ^2: P<0.05、**χ^2: P<0.01、***χ^2: P<0.001)

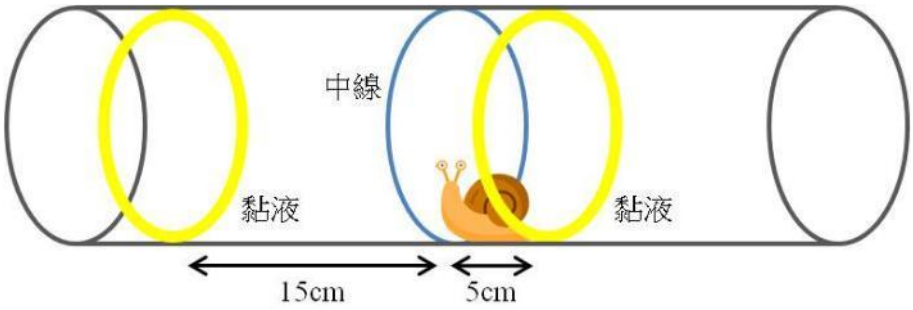


圖 9 實驗九裝置圖。

(五) 同類相食行為模式

【實驗十】刺激黏液誘發相食

(1)取一隻殼完整的絲鱉甲蝸牛進行熱乾燥休眠(乾燥環境下以鎢絲燈照射三天)。

(2)將刺激黏液塗抹於休眠狀態的絲鱉甲蝸殼上。

(3)將休眠蝸牛放至培養皿中並以其位置塗一條刺激黏液線。

(4)在黏液線另一頭放一隻殼完整且為休眠的絲鱉甲蝸牛。

(5)錄影觀察結果。

(六) 刺激黏液之分泌腺體

【實驗十一】軟體切片觀察

蝸牛標本製作

(1)將絲鰲甲蝸牛置於攝氏 4 度的環境下裝滿水的密封罐子中。

(2)待蝸牛軟體伸出殼外後(約 24 小時)，將其取出並浸泡於 10%福馬林中。

腺體切片製作

(1)徒手切片法。

(2)切片機切片 。(步驟詳見附錄一)

【實驗十二】刺激黏液分泌部位

(1)使用波長 410nm 的紫光照射，並透過橙色濾鏡觀察。

(2)將一隻未受刺激的絲鰲甲蝸牛置於載物檯上拍照記錄初始狀態。

(3)輕輕地以解剖針摩擦絲鰲甲蝸牛的軟體後再次拍照記錄。

(4)相互對照找出可能之分泌位置。

參、研究結果與討論

一、研究結果

(一) 高音符絲鰲甲蝸牛的同類相食行為觀察

在實驗室中餵食絲鰲甲蝸牛胡蘿蔔，胡蘿蔔有被吃食的痕跡(圖 10)，且無提供動物性養分生存狀態仍良好，證實絲鰲甲蝸牛平時可以植物性食物維生。【實驗一】至【實驗三】探討絲鰲甲蝸牛的取食範圍及同類相食的發生條件，並比較攝食過不同養分的絲鰲甲蝸牛對於同類相食和攝食植物類食物的選擇，探討特殊營養假說的可能性。

【實驗一】實驗室長時錄影

1.方法：

本實驗提供昆蟲(*Tenebrio molitor*)和同、異類蝸牛(*Bradybaena similaris*)等做為測試物，定義絲鰲甲蝸牛接觸測試物後口部持續做伸縮動作達 10 秒以上為有取食，並以測試物實驗前後和對照組的狀態比較為輔助判斷，實驗條件皆設於空培養皿內 12 小時(圖 11)。

2.結果：

(1)絲鰲甲蝸牛會取食麵包蟲屍體、去殼的非洲大蝸牛屍體、殼完整且存活的扁蝸牛，顯示絲鰲甲蝸牛平時的取食範圍除植物外包含昆蟲屍體及異類蝸牛屍體，甚至可能會捕食扁蝸牛，但由於此實驗條件限定蝸牛活動空間，故捕食異類蝸牛部分仍需進行近一步實驗。

(2)當測試物為破殼且存活的同類(全去殼)或冷凍的同類屍體，絲鰲甲蝸牛有取食行為，但不曾取食殼完整且存活的同類個體，顯示同類相食行為僅特定發生於受傷同類和同類屍體上。

3.結論：

(1)高音符絲鰲甲蝸牛為雜食性，會吃食昆蟲屍體並在特定條件下捕食異種蝸牛。

(2)同類個體死亡時絲鰲甲蝸牛會吃其屍體；而同類個體存活的情況下絲鰲甲蝸牛不吃殼完整的同類，但會吃殼破裂的同類。

(3)同異類比較時，絲鱉甲蝸牛會攝食殼完整的扁蝸牛活體，但完全不會攝食殼完整的同類活體。



圖 10 絲鱉甲蝸牛取食後(箭頭處)的胡蘿蔔。



圖 11 錄影截圖。箭頭處絲鱉甲蝸牛在攝食扁蝸牛。

【實驗二】破殼程度與位置的影響

1.方法：

將絲鱉甲蝸牛的殼進行外套腔處開洞、內臟團處開洞和全去殼等處理後，與另三隻殼完整的同類置於加蓋培養皿內，分析在半小時內首次發生同類相食的時間，以得知不同的破殼位置和程度與同類相食間的關係。

2.結果：

如圖 12，可看出實驗經過 27.5 分鐘後，各組發生同類相食的累積次數：實驗組三(全去殼處理)(10)>實驗組二(內臟團處殼開洞)(6)>實驗組一(外套腔處殼開洞)(3)>對照組(無去殼)(0)。以破殼程度比較，同類相食發生的機會為：全去殼組(83.3%)>部分去殼組(37.5%)>無去殼組(0)，即破殼程度愈大，愈易發生同類相食；而以破殼位置比較時，同類相食發生的機會為：內臟團處殼開洞組(50%)>外套腔處殼開洞組(25%)，即破殼程度相同時，內臟團的露出會使同類相食更易發生。

3.結論：

破殼程度愈大愈易發生同類相食；而當破殼程度相同，破殼位於內臟團時比位於外套腔更易發生同類相食。若無破殼，則完全不會發生同類相食。

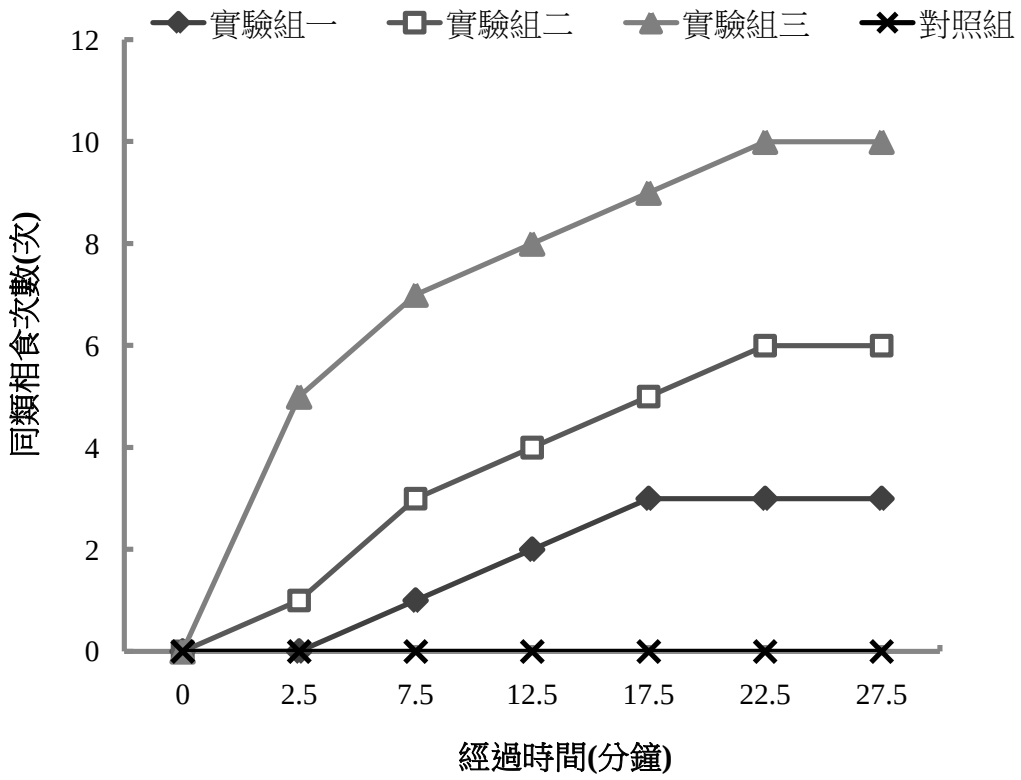


圖 12 破殼位置或程度引發同類相食行為的累積次數。重複數各為 12 組。實驗組一為外套膜處殼開洞蝸牛；實驗組二為內臟團處殼開洞蝸牛；實驗組三為全去殼蝸牛；對照組為殼完整蝸牛。

(二)同類相食行為與一般攝食行為的比較

為比較同類相食行為與一般攝食行為的差異，分為「攝取植物性與動物性養分後取食植物與同類之傾向」和「同異類蝸牛內臟之取食傾向」兩方面進行探討。

【實驗三】攝取植物性與動物性養分後取食選擇傾向

1.方法：

實驗前分別讓絲鱉甲蝸牛禁食、攝取動物性養分或攝取植物性養分，取食完立即拿來做實驗。於直徑 9cm 的空培養皿內同時提供去殼同類和胡蘿蔔，錄影觀察其選擇以探討同類相食與攝取養分的關聯。

2.結果：

由圖 13 可知在實驗前單純攝取植物性養分的絲鱉甲蝸牛有最多隻先選擇同類相食(100%)，且與先選擇胡蘿蔔有非常顯著差異(***P<0.001)，攝取過動物性養分的絲鱉

甲蝸牛先選擇同類相食的比例較低(76.2%)，但和先選擇胡蘿蔔相比仍具顯著趨向性(*P<0.05)。若在實驗前禁食，較多絲鱉甲蝸牛先選擇吃胡蘿蔔(42.9%)，但統計結果兩邊無明顯差異(P=0.662)。

3.結論：

(1)絲鱉甲蝸牛空腹時對於同類相食無特殊傾向。

(2)攝取過動物性養分的絲鱉甲蝸牛會降低先選擇同類相食的比例。

(3)單純攝取植物性養分的絲鱉甲蝸牛非常顯著先選擇同類相食。

由實驗結果證明，同類相食行為的原因並非食物缺乏，且同類相食可提供植物類食物無法滿足的養分。

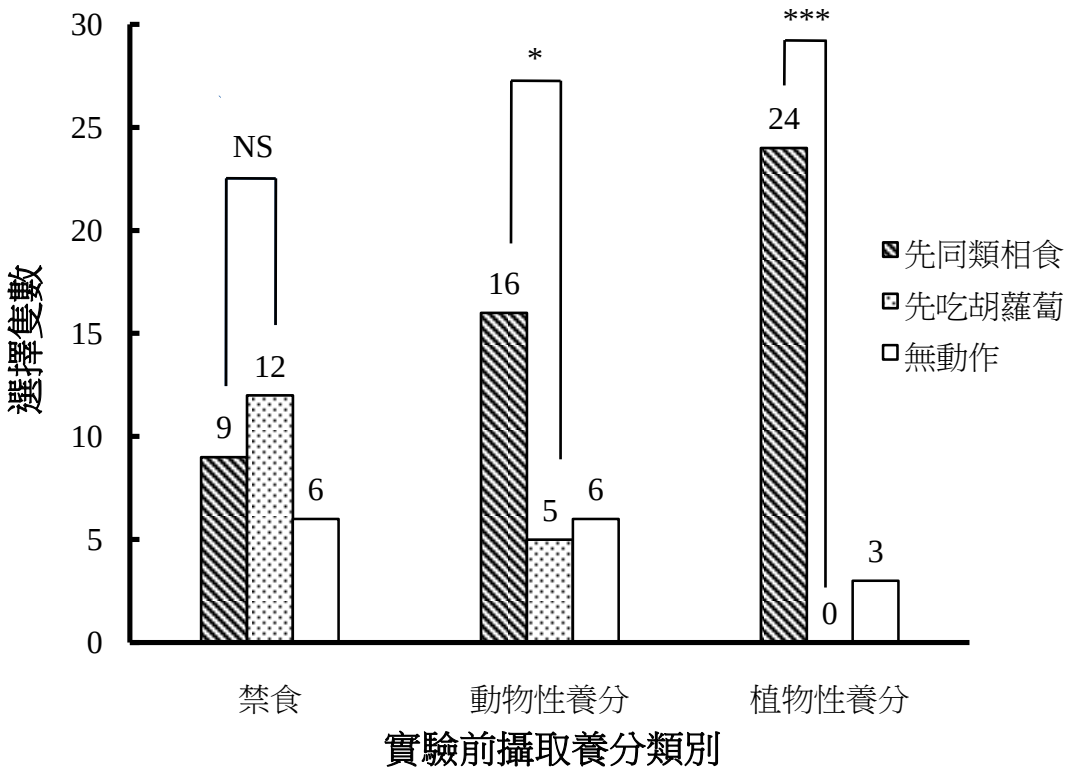


圖 13 高音符絲鱉甲蝸牛在攝取不同養分之食物後之進食策略差異。

【實驗四】同、異類蝸牛內臟之取食傾向

1.方法：

首先以純水為對照組測試絲鱉甲蝸牛對於同異類內臟的趨向性(實驗組：內臟；對照組：水)，接著同時於濾紙上塗抹同類和異類蝸牛的內臟供其選擇(實驗組：絲鱉甲蝸牛內臟；對照組：扁蝸牛內臟)，並使用卡方檢定絲鱉甲蝸牛是否較偏好同類內臟，探討同類相食與一般雜食行為的差異。實驗時隨機變換方位，並隨機抽取禁食一天的絲鱉甲蝸牛做為樣本。每一樣本最多做四個數據，每組實驗至少用十個隨機樣本。

2.結果：

(1)同時提供實驗組(絲鱉甲蝸牛內臟或扁蝸牛內臟)和對照組(純水)，絲鱉甲蝸牛對於兩邊的選擇如表 2 所示，經卡方檢定，絲鱉甲蝸牛對於同類內臟和扁蝸牛內臟皆具顯著趨向性(χ^2=6.67, P<0.01；χ^2=3.93, P<0.05)。

(2)同時提供同類內臟(實驗組)和扁蝸牛內臟(對照組)給予選擇，由表 2 可知絲鱉甲蝸牛對於同類內臟的選擇剛好未達顯著水準(χ^2=3.76, P=0.053)，但選擇同類內臟比例較高(64.4%)。

3.結論：絲鱉甲蝸牛對於同類內臟和扁蝸牛內臟皆具顯著趨向性；同時提供兩者時，較多絲鱉甲蝸牛選擇同類內臟。

表 2 高音符絲鱉甲蝸牛感應內臟之選擇結果。

	實驗組	對照組	*N*	χ^2	*P*	df
扁蝸牛內臟	n_1=28	n_2=15	43	3.93	**<0.05**	1
同類內臟	n_1=40	n_2=20	60	6.67	**<0.01**	1
同類內臟和扁蝸牛內臟	n_1=29	n_2=16	45	3.76	0.053	1

(三)同類相食行為之誘發因子

在上述實驗進行時觀察到絲鱉甲蝸牛在破殼時會分泌一種鮮黃色黏稠的特殊黏液，外觀和透明的爬行黏液十分不同。由於高音符絲鱉甲蝸牛受到刺激就會分泌該特殊黏液，因此命名為「刺激黏液」(圖 14)。殼的破裂總是伴隨著刺激黏液的分泌，又【實驗三、四】已證明破殼才會發生同類相食，故接下來的實驗將探討刺激黏液是否為同類相食的誘發因子。



圖 14 破殼(白色箭頭)的高音符絲鱉甲蝸牛。黑色箭頭處為刺激黏液。

【實驗五】特殊黏液與爬行黏液比較

1.方法：

為確認爬行黏液與刺激黏液成分上的不同，使用短波長的 410nm 紫光激發黏液並觀察其結果。

2.結果：

白光照射下刺激黏液黏稠淡黃且含氣泡，爬行黏液則呈無色(圖 15)。在 410nm 紫光的激發下刺激黏液會發出綠色的螢光，爬行黏液則無螢光反應，由此得知刺激黏液具有和爬行黏液不同的成分(圖 16)。

3.結論：刺激黏液被激發後會產生螢光反應，顯示其成分與爬行黏液不同。

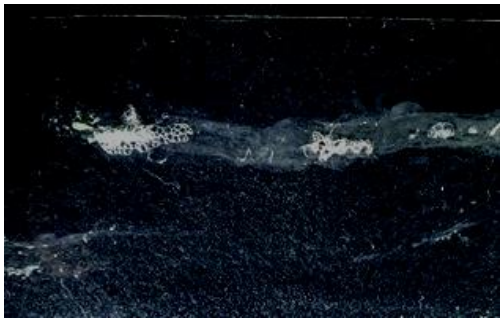


圖 15 白光照射結果。上為刺激黏液；下為爬行黏液。



圖 16 以 410nm 紫光激發結果。上為刺激黏液；下為爬行黏液。

【實驗六】爬行黏液與刺激黏液之選擇傾向

1.方法：

使用與【實驗四】相同的實驗方法。首先以純水為對照組測試絲鱉甲蝸牛對於爬行黏液和刺激黏液的趨向性[A 區：黏液(實驗組)；B 區：水(對照組)]，接著同時於濾紙上塗抹兩種黏液供其選擇[A 區：刺激黏液(實驗組)；B 區：爬行黏液(對照組)]。實驗時隨機變換方位，並隨機抽取禁食一天的絲鱉甲蝸牛做為樣本。每一樣本最多做四個數據，每組實驗至少用十個樣本。

2.結果：

(1)在提供實驗組(刺激黏液或爬行黏液)和對照組(純水)的選擇後，絲鱉甲蝸牛對於兩邊的選擇如表 3 所示，經卡方檢定，絲鱉甲蝸牛對於刺激黏液具顯著趨向性(χ^2=13.06, ***P<0.001)，對於爬行黏液的傾向則未達顯著水準(χ^2=3, P=0.08)。

(2)同時提供刺激黏液(實驗組)和爬行黏液(對照組)給予選擇，由表 3 可看出絲鱉甲蝸牛對於兩者的感應無明顯差異(χ^2=0.02, P=0.8)。

3.結論：

絲鱉甲蝸牛對於刺激黏液具顯著趨向性，爬行黏液則未達顯著水準。兩者同時比較時，絲鱉甲蝸牛對於兩者的選擇無明顯選擇差異。

表 3 高音符絲鱉甲蝸牛感應同類黏液選擇結果。

	實驗組	對照組	N	χ^2	P	df
同類刺激黏液	n_1=44	n_2=16	60	13.06	**<0.001**	1
同類爬行黏液	n_1=30	n_2=18	48	3	0.08	1
同類刺激黏液與爬行黏液	n_1=26	n_2=25	51	0.02	0.8	1

(四) 感應不同黏液行為以及與距離之關係

【實驗六】中絲鱉甲蝸牛對於兩種黏液用純水對照和同時比較的結果矛盾，猜測可能是同時放置同類刺激黏液與爬行黏液時距離過近以致絲鱉甲蝸牛無法辨別方向。因此【實驗七】到【實驗九】將觀測絲鱉甲蝸牛與不同黏液接觸後的反應，並探討距離黏液長、短等不同情況下的感應能力。

【實驗七】接觸黏液之反應

1.方法：

以骨碳粉顯色爬行軌跡探討絲鱉甲蝸牛接觸到黏液後的實際反應。設定扁蝸牛、絲鱉甲蝸牛(刺激與未受刺激)為黏液蝸牛(Trail-layer)，因蝸牛喜好往上爬，故使其於傾斜約 45^{o} 的投影片上爬行留下黏液。使用禁食一天的殼完整絲鱉甲蝸牛作為實驗蝸牛(Test snail)，放於投影片上黏液蝸牛留下的黏液旁水平距離 2cm，將實驗蝸牛接觸到黏液蝸牛的黏液後的反應顯色出來。

2.結果：

黏液蝸牛皆由下往上爬，實驗蝸牛則以相距黏液蝸牛留下的黏液 2cm 之處開始爬行。實驗結果顯示絲鱉甲蝸牛不追蹤(not followed)扁蝸牛黏液，如圖 17-A, B, D, E，遇到黏液蝸牛的黏液後仍維持原方向行進；接觸同類爬行黏液後常會轉向 180^{o}(turned)，如圖 17-F, G, I, J，遇到黏液蝸牛的黏液後轉彎離開；遇到同類刺激黏液則會追蹤(followed)，如圖 17-K~O，遇到黏液蝸牛的黏液後會沿著該黏液爬行至少 2cm。

3.結論：絲鱉甲蝸牛會追蹤刺激黏液，但會迴避同類的爬行黏液，對於扁蝸牛黏液則無反應。

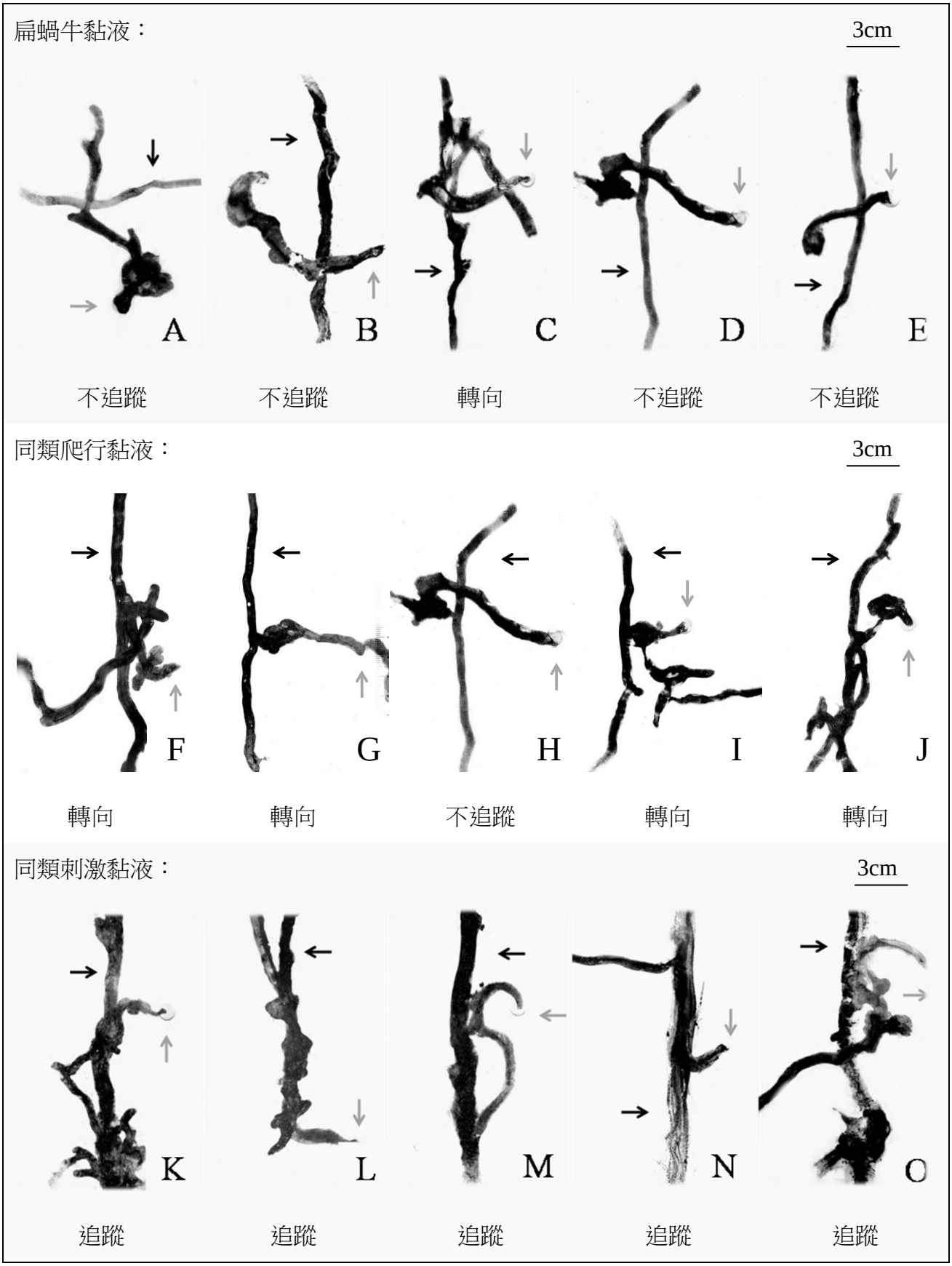


圖 17 黏液蝸牛的黏液方向為由下往上(黑色箭頭處)，實驗蝸牛為由右向左爬行(灰色箭頭處)，灰色箭頭指向實驗蝸牛爬行起始位置。

【實驗八】長距離黏液感應

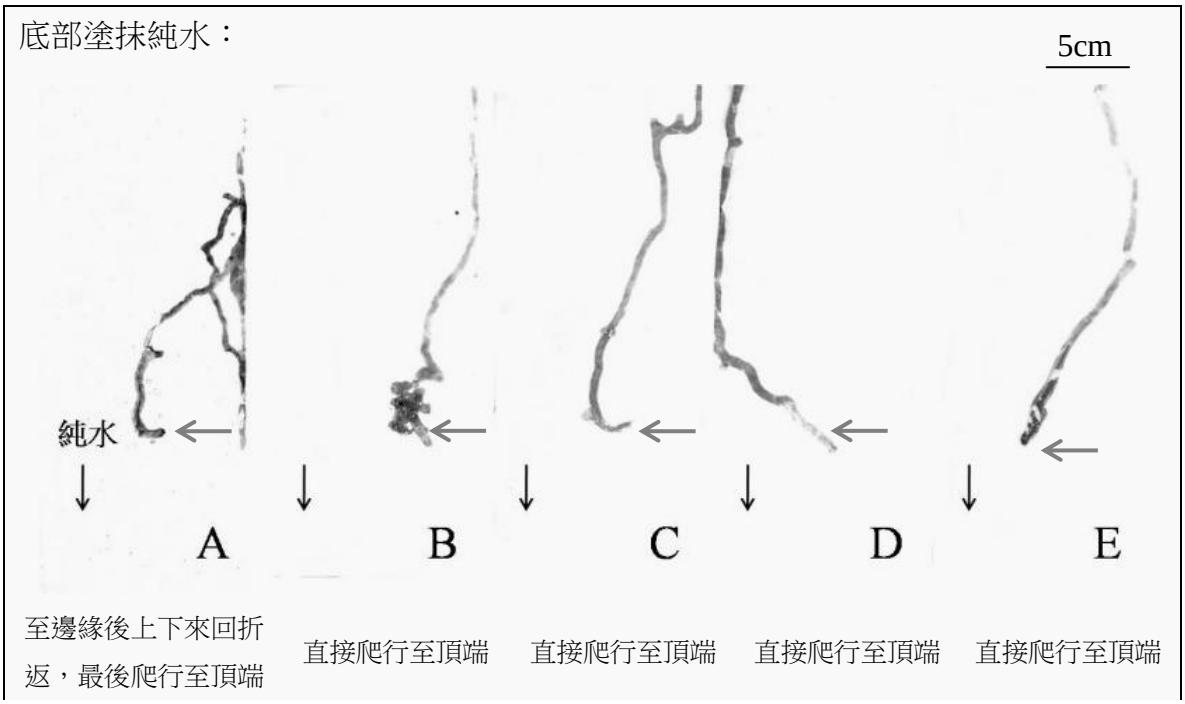
1.方法：

在野外觀察實驗中，去殼的絲鱉甲蝸牛會吸引一定範圍以內的同類聚集。實驗利用蝸牛的背地性設計上下固定且垂直地面的懸空投影片裝置(圖)，在投影片底部塗抹黏液，觀察絲鱉甲蝸牛是否會因而違背本能不往上爬。

2.結果：

當投影片底部為水時，絲鱉甲蝸牛 5 隻(100%)都會往上爬到頂端(圖 18-A,B,C,D,E)，且 5 隻中僅有 1 隻(20%)至邊緣後上下徘徊(圖 18-A)，但最後仍停留於頂端；當底部為爬行黏液時，5 隻中有 1 隻(20%)最後並無往上爬到頂端(圖 18-G)，且爬行軌跡與水相比較為曲折；底部為刺激黏液時，5 隻中有 3 隻(60%)最後並無往上爬到頂端(圖 18-M,N,O)，其中 1 隻甚至向下爬(圖 18-M)，爬到頂端的 2 隻爬行軌跡也十分曲折(圖 18-K,L)。由此可知絲鱉甲蝸牛能在遠距離偵測到同類爬行黏液和刺激黏液，但在感應到刺激黏液時反應更為激烈，會因而違背向上爬的天性。

3.結論：絲鱉甲蝸牛能感應到刺激黏液和爬行黏液，但對於刺激黏液的反應較為激烈。



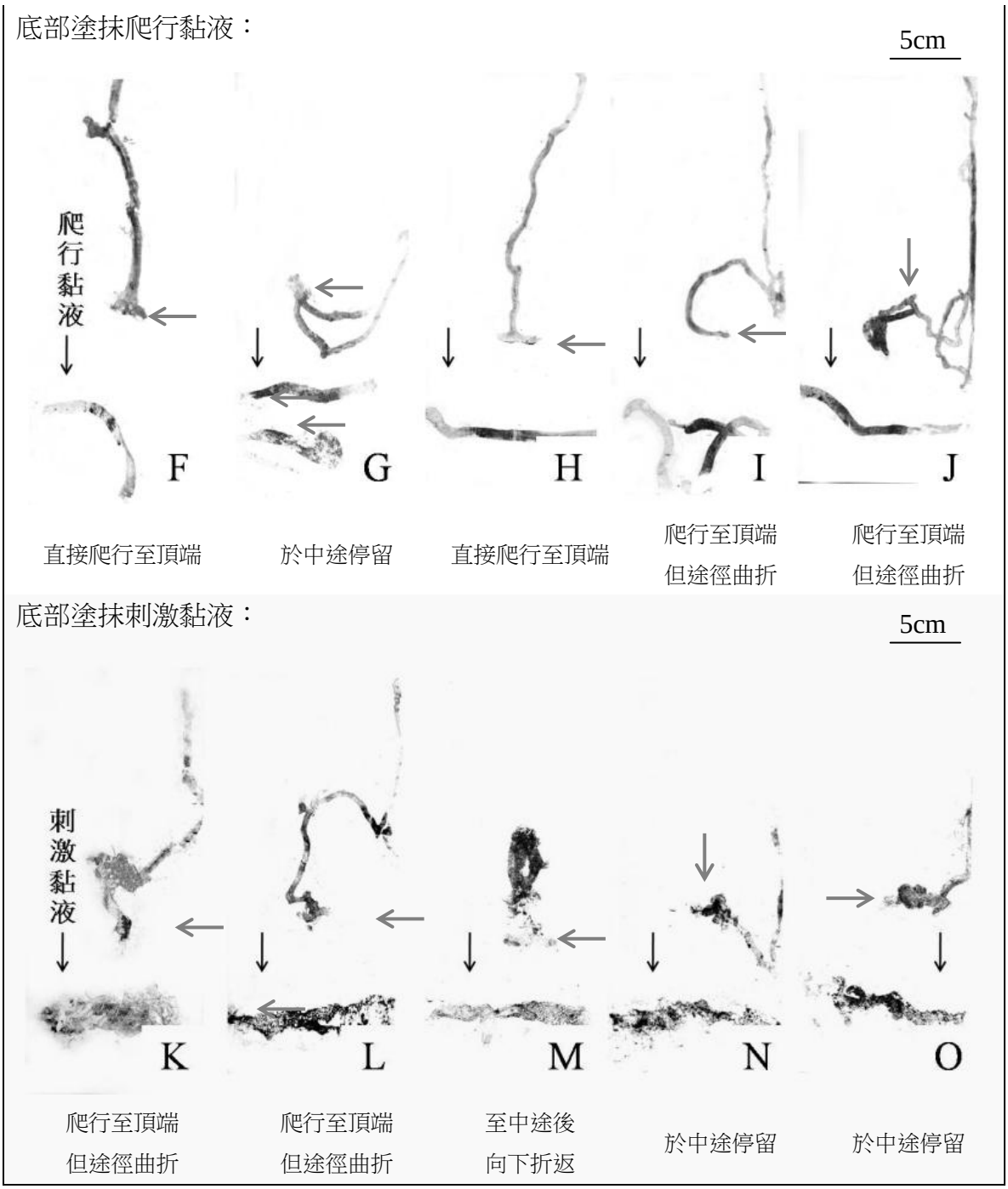


圖 18 實驗時攝氏溫度 24.5 度；相對溼度 75%。投影片底部(黑色箭頭處)水平塗抹測試黏液(實驗組)或純水(對照組)，絲鱉甲蝸牛爬行起點皆在測試黏液或水上方 5cm(灰色箭頭處)。A~E 底部塗抹純水；F~J 底部塗抹爬行黏液；K~L 底部塗抹刺激黏液。

【實驗九】不同距離之選擇傾向

1.方法：

【實驗七】和【實驗八】證明了絲鱉甲蝸牛距離刺激黏液遠近皆會有所感應，因此本實驗透過同時提供距離實驗蝸牛 5cm 和 15cm 的刺激黏液探討距離的長短是否會影響絲鱉甲蝸牛的感應程度。由於蝸牛天性喜愛向上爬，所以實驗設計將投影片捲成圓筒狀以限定蝸牛做二維的選擇。

2.結果：

總樣本數為 53 組，其中 23 組未選擇計為無效數據，有效之 30 組數據。結果如表 3，絲鱉甲蝸牛對於距離 5cm 的刺激黏液比距離 15cm 的刺激黏液具顯著選擇傾向 ($P<0.05$)。由此推論當距離刺激黏液愈近時，絲鱉甲蝸牛愈能偵測到其氣味並追蹤反應，爬行結果與黏液的距離有關。

3.結論：絲鱉甲對於刺激黏液的感應與距離有關。

表 4 高音符絲鱉甲蝸牛對於距離 5cm 和 15cm 刺激黏液的選擇傾向。*n* 表示各組觀察值；*N* 為樣本數。

距離	*n*	*N*	χ^2	*P*	df
5cm	22	30	6.53	**<0.05**	1
15cm	8				

(五) 同類相食行為模式

證實刺激黏液能夠吸引同類靠近追蹤後，探討此黏液和同類相食的關聯，以及整合殼的破裂等條件，建構其同類相食行為模式。

【實驗十】刺激黏液誘發相食

1.方法：

絲鱉甲蝸牛在遭受刺激時就會分泌同類可追蹤的刺激黏液，但殼不一定會破裂，故此實驗人為將刺激黏液塗於殼完整的絲鱉甲蝸牛身上，觀察其同類的反應以推測同類相食的行為模式(圖 19)。

2.結果：

殼完整蝸牛將休眠蝸牛殼上的刺激黏液吃光(圖 20)，並未進一步同類相食即離開。推論刺激黏液可幫助絲鱉甲蝸牛找到分泌出此黏液的同類，並誘發其相食的本能，但能否吃到的關鍵仍在於破殼與否。

3.結論：同類相食的觸發條件在於破殼與否，誘發因子為破殼個體所分泌之刺激黏液。

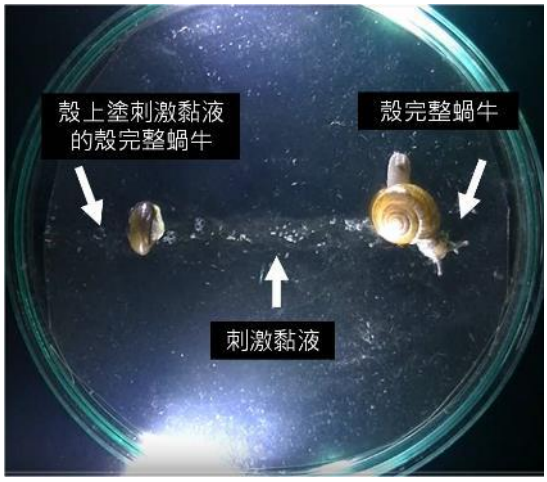


圖 19 實驗裝置



圖 20 殼完整蝸牛吃食休眠蝸殼上的刺激黏液。(箭頭處)

(六) 刺激黏液之分泌腺體

由【實驗五】至【實驗十】證實刺激黏液為同類相食的誘發因子，此特殊黏液應有與爬行黏液不同的分泌腺體，故利用刺激黏液會發出螢光的特色，先以紫光激發觀察絲鱉甲蝸牛受刺激後刺激黏液最先出現於哪個部位，接著進行切片觀察。

【實驗十一】軟體切片觀察

1.方法：以徒手切片法和切片機切片觀察絲鱉甲蝸牛腹足尾端開口，找尋分泌刺激黏液腺體的可能位置。

2.結果：

(1)<u>徒手切片法</u>

縱剖絲鱉甲蝸牛腹足後發現內部具有特殊的海綿狀疏鬆構造自頸部連通至尾端開口(圖 22 箭頭處)，分泌細胞在軟體中間部分特別密集，肌肉組織間多空隙且愈往兩側空腔愈多。移至 410nm 紫光下觀察，並無螢光反應，因此推測其分泌物質應為刺激黏液的前驅物。

⑵切片機切片

腹足組織縱切片中，近體表區有許多小型的分泌細胞，根據 Greistorfer *et al*, 2017 應為爬行黏液的分泌細胞(圖 23)，而靠近絲鱉甲蝸牛尾端開口刺激黏液分泌處分布有巨大特殊的分泌細胞(圖 23, 24)。以其他倍率觀察，肌肉細胞分布十分稀疏，內有許多空腔(圖 25a)。在接近腹足中央的縱切片中布滿許多薄壁分泌性細胞，此分泌細胞由內部至體表漸小(圖 25b, c)。和其餘細胞相比，此分泌細胞異常大且內有大量儲存物質(圖 25d)，推測為分泌儲存刺激黏液或其前驅物的細胞。



圖 22 絲鱉甲蝸牛腹足的徒手縱切片。箭頭處為特殊的海綿狀疏鬆結構。

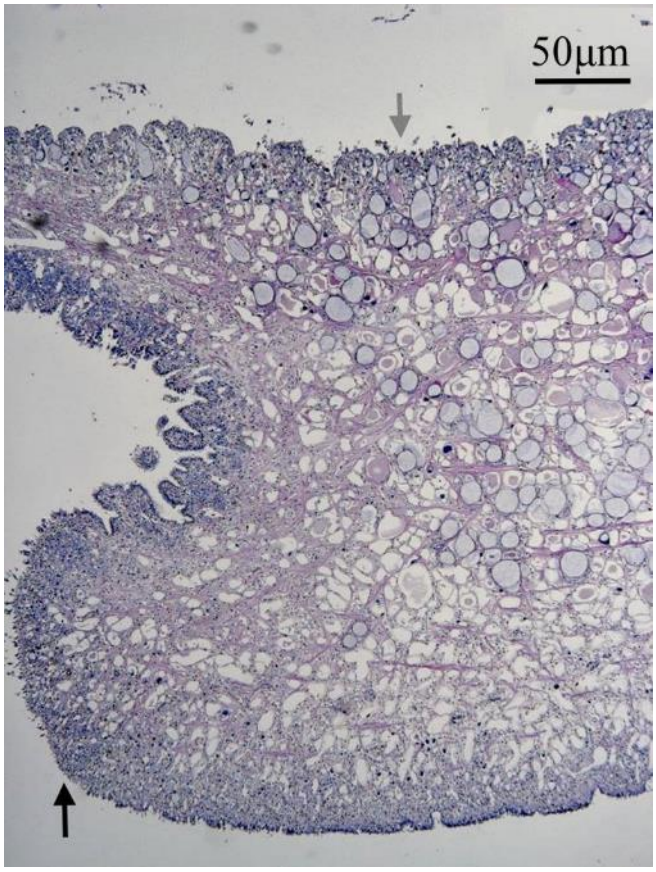


圖 23 腹足組織縱切片。灰色箭頭為背側；黑色箭頭為腹側。

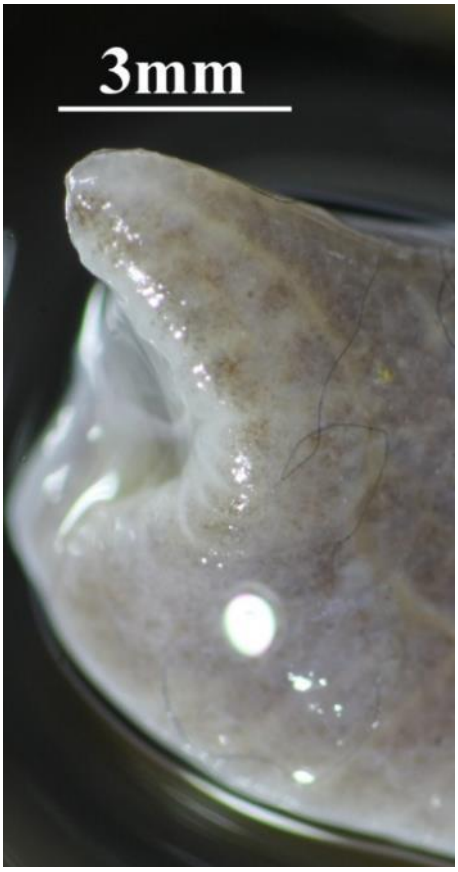


圖 24 絲鰲甲蝸牛腹足上和圖對應之部位。

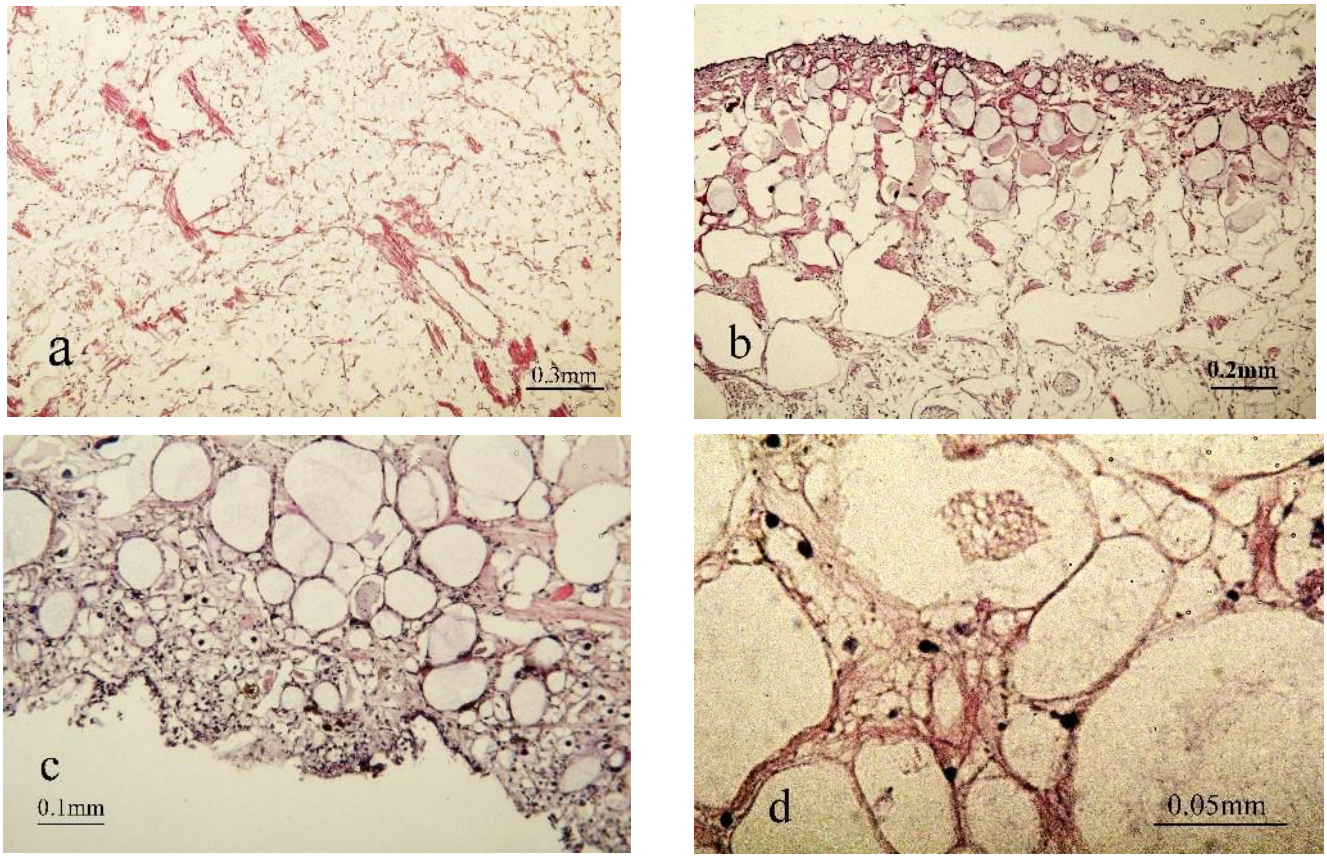


圖 25 高音符絲鰲甲蝸牛腹足組織切片。(a)腹足內部肌肉組織疏鬆具大量空隙。(b)(c)近體表處表皮層分布許多粘液分泌細胞。(d)腹足內部肌肉組織間特殊分泌細胞，其內有大量儲存物質，且此特殊疏鬆肌肉組織與尾端開口相連。

【實驗十二】刺激黏液分泌部位

1.方法：在 410nm 紫光激發下以解剖針輕輕摩擦絲鱉甲蝸牛腹足，並觀察其受刺激後刺激黏液由何處分泌出來。

2.結果：

在 410nm 紫光激發下進行觀察後，發現大量刺激黏液的分泌源於絲鱉甲蝸牛的尾部(圖 21a, b)，且會溶於爬行黏液而快速漫布全身。移至可見光下觀察，絲鱉甲蝸牛尾端有一明顯的開口(圖 21c)，由於絲鱉甲蝸牛尾端開口十分特殊，其他種不會分泌刺激黏液的蝸牛如非洲大蝸牛(*Achatina fulica*)、扁蝸牛(*Bradybaena similaris*)等並無此構造，因此推測其為分泌刺激黏液的部位。在開口附近進行顯微觀察，發現其背側布滿點狀螢光(圖 21d)，顯示另有部分刺激黏液是從體表分泌而出。

3.結論：刺激黏液的分泌位置位於絲鱉甲蝸牛尾部開口和腹足背側體表。

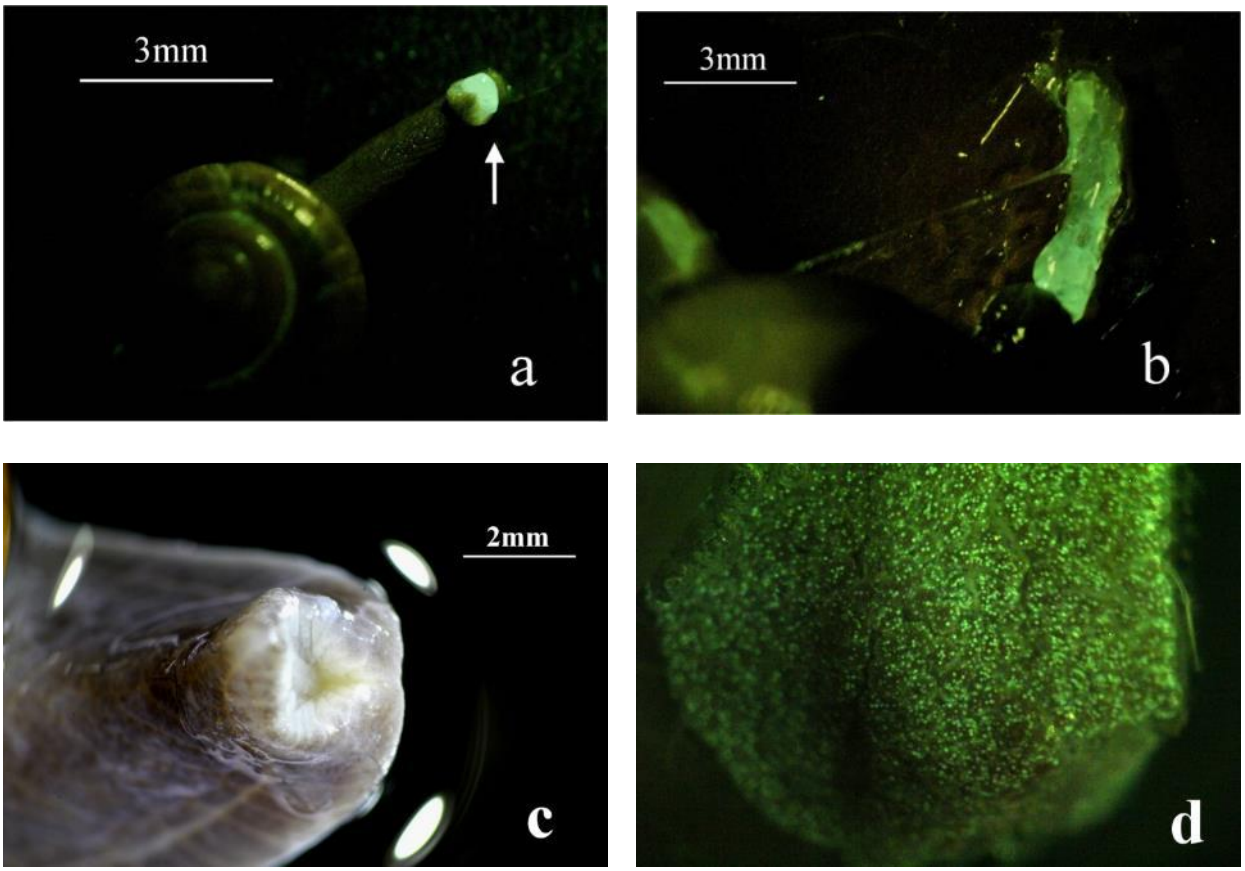


圖 21 以 410nm 紫光搭配色濾鏡拍攝。(a)箭頭處為高音符絲鱉甲蝸牛的尾部螢光反應；(b)尾部螢光反應特寫；(c)可見光下絲鱉甲蝸牛的尾部開口；(d)分泌刺激黏液後背側布滿點狀螢光。

(七)總結

由以上實驗推論絲鱉甲蝸牛的同類相食行為模式：當絲鱉甲蝸牛遭受威脅時分泌細胞會排出前驅物，經過轉換後由尾端開口排出刺激黏液，特定距離內的同類可偵測到刺激黏液的氣味而聚集並追蹤，當追到該隻蝸牛時同類相食的發生與否則取決於受威脅蝸牛的破殼程度。

二、討論

(一) 破殼與同類相食的關聯

Peile, 1911 曾觀察到與高音符絲鱉甲蝸牛同為巨絲鱉甲蝸牛屬的肉食性蝸牛 *Macrochlamys pedina* 會攝食道路上被壓碎的同類屍體，然而並未近一步探討。

本研究首次發現蝸殼的破裂與同類相食間的關係：由【實驗二】的結果，破殼程度愈大愈易發生同類相食，全部去殼對於觸發相食的時間是最短的，證實破殼的程度與觸發速率有一定的關聯。【實驗一】則顯示無破殼的絲鱉甲蝸牛不會被同類相食，絲鱉甲蝸牛在殼完整的情況下即使被限制於密度極高的空間也不會發生同類相食，但在同類破殼時就會主動偵測圍聚上前攝食破殼個體(前言 • 野外觀察)，推論絲鱉甲蝸牛的同類相食行為應是誘發性捕食，殼的破裂與同類相食行為發生具顯著關聯。

絲鱉甲蝸牛的殼與其他種蝸牛相比特別薄，意味著殼十分容易破裂而時常有進行同類相食的機會。此外，絲鱉甲蝸牛為外來種蝸牛，主要分布於人工花圃且族群密度極高，推測經由破殼引起同類相食對於族群具有正面效益，能幫助其維持不超過最大環境承載族群密度(Carrying capacity)。

(二) 刺激黏液誘發同類相食

動物行為文獻中從未記載受傷個體分泌特殊物質主動誘發同類靠近相食的例子。本研究證實絲鱉甲蝸牛在受傷破殼時分泌的刺激黏液能夠吸引同類追蹤(實驗五至實驗十)，並於野外觀察到分泌刺激黏液後的破殼個體在短時間內即誘發同類前往同類相食(前言 • 野外觀察)。【實驗六】的結果可看出絲鱉甲蝸牛對於同類刺激黏液具顯著趨向性，但

沒有傾向爬向無特殊狀況同類留下的爬行黏液(表 3)。對應於【實驗七】的結果可看出絲鰲甲蝸牛遇到同類爬行黏液時往往選擇轉彎(turned)離開而非追隨(followed)(圖 17)，但卻會追蹤同類刺激黏液，且能在一定距離外感應偵測(實驗八、九)。

以上結果顯示絲鰲甲蝸牛偵測到同類黏液後，若遇到無特殊狀況的同類會選擇避免接觸，但若對方是分泌刺激黏液的個體則會追蹤。由於蝸牛受到刺激往往是被捕食者攻擊或是受傷，顯示絲鰲甲蝸牛會因受傷或死亡而觸發同類的同類相食行為，因此有追蹤同類刺激黏液的行為，是學術界首次發現的相食行為模式。

(三) 絲鰲甲蝸牛尾端開口功用之新發現

鰲甲蝸牛科和絲鰲甲蝸牛科的蝸牛皆具有尾部突起的特徵，但無人探討過其功能。本研究首次發現高音符絲鰲甲蝸牛尾端特殊構造的其中一種功能—分泌刺激黏液。Newar *et al*, 2015 中所使用的同屬蝸牛 *Macrochlamys indica* 亦具尾部突起且會分泌特別黏稠的黏液，並將其取名為 Adhesive mucus，極可能是本研究中所發現的刺激黏液，推測具有尾部突起構造的蝸牛可能都會分泌刺激黏液，而其刺激黏液是否皆能誘發同類相食行為值得進一步探討。

(四) 腹足內具分泌細胞

經由紫光激發後可看出刺激黏液會發出綠色螢光，其成分與一般爬行黏液明顯不同。在切片機切片中絲鰲甲蝸牛的腹足內密集分布著特殊且巨型的分泌細胞，但根據 Greistorfer *et al*, 2017 蝸牛爬行黏液之分泌細胞只分布於體表且極小，如【實驗十一】圖 25c 中靠近體表(下側)處的小型細胞，而內部布滿之大型薄壁分泌細胞則未有紀錄。由於大多數蝸牛不具刺激黏液，因此該特殊分泌細胞應與刺激黏液有關，但以紫光激發徒手切片時卻無螢光出現，顯示其分泌細胞內可能僅是刺激黏液的前驅物或是刺激黏液在分泌過程產生某種反應後才會在短波長光激發下呈現螢光。

(五) 同類相食之生態意義

以實驗結果討論之前提出的兩個可能原因假說(表 5)：

1.個體的特殊營養需求：

- 假說：絲鱉甲蝸牛為滿足特殊營養需求而同類相食以取得其他食物來源無法取得的養分。
- 結果：未能充分支持。
- 證據：

絲鱉甲蝸牛不必攝食同類也可存活【實驗一】，顯示同類並非必須食物。根據【實驗三】的結果，實驗前單純攝取植物性養分以及已攝取過動物性養分的絲鱉甲蝸牛皆具有顯著傾向先選擇同類相食而非胡蘿蔔，但攝取過動物性養分後會降低其選擇同類相食的比例。另【實驗四】結果絲鱉甲蝸牛對於同、異類內臟的選擇無明顯差異，顯示同類只是取得動物性養分的來源之一。然而，【實驗七】顯示絲鱉甲蝸牛無法辨認扁蝸牛的黏液，卻能辨識同類的爬行黏液和刺激黏液並做出轉向、追蹤等反應，證明絲鱉甲蝸牛同類相食並非因為無法辨識同類而將其視為食物，而是另有目的。

2.族群的汰弱留強策略：

- 假說：絲鱉甲蝸牛族群透過同類相食淘汰受傷同類，並將其養分回收利用，以利於整個族群延續發展。
- 結果：支持。
- 證據：

【實驗一】、【實驗二】和【實驗十】顯示同類相食的發生條件是受傷個體殼的破裂，絲鱉甲蝸牛不會吃殼完整的同類，且破殼程度愈大愈易發生同類相食，近似 Polis, 1981 中提到體型、年紀幼小或在蛻皮化蛹時期等脆弱的個體易成為同類相食的被捕食者，為一種「自然汰選」機制。另在【實驗



圖 26 於野外採集到高音符絲鱉甲蝸牛的空殼。箭頭處為殼破裂後修補的痕跡。

二】中曾觀察到有些外殼被開洞的絲鰲甲蝸牛能在同類追逐啃食時掙脫逃跑，於野外調查時亦於樣本採集地蒐集到有修補痕跡的殼(圖)，顯示這隻蝸牛在野外殼破裂後仍存活了一段時間才死亡，同樣證實當絲鰲甲蝸牛的受傷程度不大時，在原生環境的開放性空間有機會逃脫同類相食並生存。而以上結果說明絲鰲甲蝸牛的同類相食行為極可能是移除嚴重受傷個體的汰選機制，將無法掙脫同類相食的個體淘汰，並將養分回收利用，以犧牲個體的方式使族群得到最佳利益，利於整個族群生存。

表 5 高音符絲鰲甲蝸牛同類相食原因假說支持證據

同類相食原因假說	研究結果	證據
個體的 特殊營養需求	未能充分 支持	1.在野外食物充足的情況下仍會發生同類相食。 2.攝取過動物性養分後會降低選擇同類相食。 3.和扁蝸牛內臟相比無更傾向同類內臟。
族群的 汰弱留強策略	支持	1.絲鰲甲蝸牛只在同類破殼時才會同類相食。 2.破殼的絲鰲甲蝸牛遇到同類會掙脫逃跑。 3.野外採集之絲鰲甲蝸殼有修補痕跡。 4.破殼產生的刺激黏液誘發同類相食行為。

然而，絲鰲甲蝸牛的同類相食行為的發生原因極可能並非單一因子，而是許多因素綜合的結果。本研究的實驗結果未能充分支持相食的發生原因為個體的特殊營養需求，而支持其為汰弱留強的族群發展策略。同類相食行為廣泛出現於許多動物種類中，經漫長的演化過程而存在，其確切生態及生物意義仍需要深入研究討論。

肆、結論與應用

一、結論

(一)高音符絲鱉甲蝸牛在同類破殼時會進行同類相食，且殼破裂的程度和同類相食的發生呈正相關。

(二)高音符絲鱉甲蝸牛的同類相食行為和一般取食行為不同，且原因並非食物缺乏。

(三)高音符絲鱉甲蝸牛會追蹤受刺激同類的黏液，且刺激黏液而非爬行黏液是同類相食的誘發因子。

(四)高音符絲鱉甲蝸牛的刺激黏液由腹足特殊細胞分泌。

(五)高音符絲鱉甲蝸牛尾端具特殊分泌開口。

(六)本文此種物質誘發性同類相食行為，首先在動物行為研究中被描述記載。

(七)此同類相食行為未能充分支持特殊營養需求假說，支持其生物意義為汰弱留強的族群發展策略。

二、應用

(一)證實蝸牛特殊構造與同類相食之關聯

Peile, 1911 曾觀察到與高音符絲鱉甲蝸牛同屬的肉食性蝸牛 *Macrochlamys pedina* 會取食道路上被壓碎的同類屍體；而在 Newar *et al*, 2015 中所使用的另一同屬 *Macrochlamys indica* 會分泌特別黏稠的黏液，並將其取名為 Adhesive mucus，極可能是本研究中所發現的刺激黏液。然而，兩篇研究皆未進一步探討特殊黏液的功能與同類相食的關聯。本研究首次發現絲鱉甲蝸牛具有特殊分泌細胞與尾部開口分泌刺激黏液，且此種特殊的黏液能夠吸引同類追蹤進行同類相食，並汰弱留強以促進族群發展的生物意義。

(二)提出適合同類相食研究之對象

本研究證實高音符絲鱉甲蝸牛具同類相食行為，且在破殼條件下發生率極高，是未來研究同類相食行為的極佳的研究對象。此外，本研究可延伸探討其他與高音符絲鱉甲

蝸牛同樣具尾端開口構造和會分泌刺激黏液之蝸牛是否亦有同類相食行為，並追蹤此行為對於具特殊同類相食行為族群的發展情形，進而釐清同類相食在生態系中存在的必要性與正面效益，以及在演化機制中被保留下來的原因。

(三)探討同類相食與養分循環的關係

在【實驗十】中絲鱉甲蝸牛雖沒有攝食殼完整同類，但把塗抹於該同類身上之刺激黏液吃光，顯示刺激黏液內亦具可利用的養分。在 410nm 紫光激發下，絲鱉甲蝸牛殼會發出和刺激黏液一樣的綠色螢光(圖 27a, b)，推測刺激黏液內可能含有造殼物質，值得進一步探討。而經過同類相食後絲鱉甲蝸牛是否對於同類的養分轉換特別有效率，使個體能快速獲取所需養分，亦是值得深究的方向。

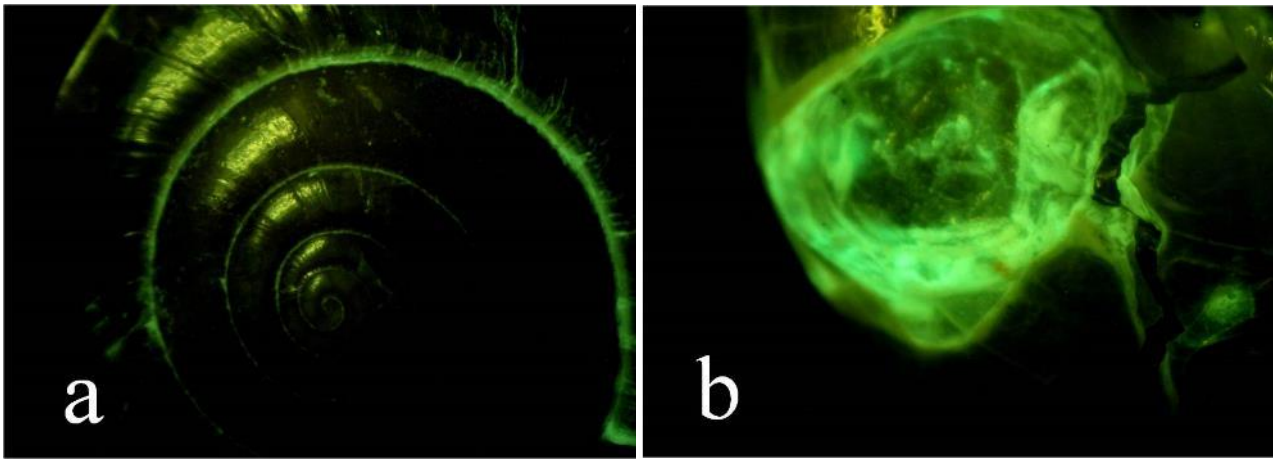


圖 27 高音符絲鱉甲蝸牛的殼。(a)縫合線。(b)新殼。

(四) 外來種擴散

目前學術界尚未有受傷個體分泌特殊物質誘發同類相食以促進族群發展的案例。本研究提出首例證實動物可藉由自發性分泌物質誘發同類攝食受傷個體。由於絲鱉甲蝸牛為 2000 年才在臺灣發現的外來種蝸牛，在短短兩年間即擴散全臺，其是否利用此特殊演化機制而能在短時間內成為台灣人工花圃的優勢物種、幫助該族群迅速壯大繁盛，對於生態維護及動物行為學意義重大，值得持續追蹤研究。

伍、參考文獻

Crossland, M. R., Hearnden, M. N., Pizzatto, L., Alford, R. A., & Shine, R. (2011). Why be a Cannibal? The Benefits to Cane Toad, *Rhinella marina* [=*Bufo marinus*] Tadpoles of Consuming Conspecific Eggs. *Animal Behaviour*, 82(4), 775-782.

Elgar, M. A., & Crespi, B. J. (1992). *Cannibalism: ecology and evolution among diverse taxa* (No. 591.53 E53).

Fox, L. R. (1975). Cannibalism in Natural Populations. *Annual review of Ecology and Systematics*, 6(1), 87-106.

Greistorfer, S., Klepal, W., Cyran, N., Gugumuck, A., Rudoll, L., Suppan, J., & von Byern, J. (2017). Snail Mucus− glandular Origin and Composition in *Helix pomatia*. *Zoology*, 122, 126-138.

Holland, B. S., Chock, T., Lee, A., &Sugiura, S. (2012). Tracking Behavior in the Snail *Euglandina rosea*: First Evidence of Preference Forendemic vs. Biocontrol Target Pest Species in Hawaii. *American Malacological Bulletin*, 30(1), 153–157.

Iwai, N., Sugiura, S., & Chiba, S. (2010). Prey-tracking behavior in the invasive terrestrial planarian *Platydemus manokwari* (Platyhelminthes, Tricladida). *Naturwissenschaften*, 97(11),997-1002.

Kirkpatrick, T. W. (1957). *Insect life in the tropics*. Longmans Green and Co,; London.

Mayntz, D., &Toft, S. (2006). Nutritional Value of Cannibalism and the Role of Starvation and Nutrient Imbalance for Cannibalistic Tendencies in a Generalist Predator. *Journal of Animal Ecology*, 75(1), 288–297.

Newar, J., &Ghatak, A. (2015). Studies on the Adhesive Property of Snail Adhesive Mucus. *Langmuir*, 31(44), 12155-12160.

Ng, T., Saltin, S. H., Davies, M. S., Johannesson, K., Stafford, R., & Williams, G. A. (2013). Snails and Their Trails: The Multiple Functions of Trail-Following in Gastropods. *Biological Reviews*, 88(3), 683-700.

Peile, A. (1911). Note on *Macrochlamys* (*Eurychlamys*) *platychlamys* (*blanford*) etc. *Journal of molluscan studies*, *9*(5), 281-281.

Polis, G. A. (1981). The Evolution and Dynamics of Intraspecific Predation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12(1), 225-251.

Schutt, B. (2018). *Cannibalism: A perfectly natural history*. Algonquin Books.

Shaheen, N., Patel, K., Patel, P., Moore, M., & Harrington, M. A. (2005). A Predatory Snail Distinguishes between Conspecific and Heterospecific Snails and Trails Based on Chemical Cues in Slime. *Animal Behaviour*, 70(5), 1067–1077.

Ullyett, G. C. (1950). Competition for Food and Allied Phenomenain Sheep-Blowfly Populations. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, *234*(610), 77-174.

Wu, S. P., & Tsai, C. L.(2014). The Invasive Semi-Slug *Macrochlamys hippocastaneum* (Mollusca: Ariophantidae) as a Kind of Carnivorous Predator that Prey on Other Snails. *Bulletin of Malacology*,(37), 55-59.

Yen-Chen Lee & Wen-lung Wu. (2006). An Invasive Ariophantid Species from India. *Bulletin of Malacology*,30:55-60.

附錄一

蝸牛石蠟切片製作流程

(一)標本脫水流程

1. 將絲鱉甲蝸牛置於攝氏 4 度的環境下裝滿水的密封罐子中。

2.待蝸牛軟體伸出殼外後(約 24 小時)，將其取出並浸泡於 10%福馬林中。

3.置於 50%ALC>60%ALC>70%ALC>80%ALC>90%ALC(兩次)＞99.5%ALC(兩次) 各 30min。

4.置於 99.5%ALC 與二甲苯 1:1 混合溶液中 30min。

5.置於二甲苯中 10min。

6.置於 45 度二甲苯與石蠟 1:1 混合溶液中 45min。

7.浸泡於石蠟中(三次)各 15min。

8.再浸泡於石蠟中(兩次)各 30min。

(二)標本包埋流程

1.使用加熱板加熱不鏽鋼標本盒至 40~50 度，放置適量乾淨石蠟在上面。

2.待石蠟融化，將不鏽鋼標本盒取下放置於桌面。

3.將標本置入不鏽鋼標本盒中，用酒精燈加熱鑷子，將標本提起，等底部石蠟稍凝固，使標本和底部間有一層石蠟，方便日後切片時測試機具。

4.待底部石蠟凝固後，將標本放下，蓋上塑膠蓋，冰進冷凍庫 5min。

5.將不鏽鋼標本盒取出，把蓋子連同石蠟和標本盒分離。

(三)標本切片流程

1.將石蠟塊固定在切片機上。

2.調整要切的厚度。

3.調整刀座，確定刀片無缺口(10~15 度，視石蠟塊軟硬而定)。

4.開始切。

5.在玻片加熱台上放置乾淨載玻片，上滴滿純水（留一塊貼標籤）加熱至 45 度。

6.將含有組織的蠟帶挑起，量適當長度的蠟帶放至玻片上一個禮拜，待蠟帶平整。

(四)標本染色流程 ＊確定前一項藥品有滴乾再放入下一項藥品中

1.將含蠟帶的載玻片浸入二甲苯（兩次）>無水酒精（兩次）各 3min〔脫蠟〕。

2.將含蠟帶的載玻片浸入 90%ALC >80%ALC >70%ALC >50%ALC 各 3min。

3.將含蠟帶的載玻片浸入水 1min 去除酒精。

4.將含蠟帶的載玻片浸入蘇木精 15sec~3min（在顯微鏡下視染色效果而定）。

5.將含蠟帶的載玻片浸入流動的水 20min(氧化)。

6.將含蠟帶的載玻片浸入 70%ALC 30sec。

7.將含蠟帶的載玻片浸入伊紅 1~3min（在顯微鏡下視染色效果而定）。

8.將含蠟帶的載玻片浸入 80%ALC>90%ALC＞99.5%ALC（時間視染色效果而定，因酒精會將伊紅洗去）。

9.將含蠟帶的載玻片浸入二甲苯（兩次）3min。

(五)標本封片流程

1.確定組織在載玻片的何面，將其上殘留液體擦乾。

2.在載玻片有組織的那面塗上封片膠，使封片膠完全覆蓋組織。

3.取適當大小蓋玻片 ，以 45 度角慢慢蓋上。

4.靜置一週。

5.貼上標籤，完成。

【評語】050017

此作品觀察高音符絲鱉甲蝸牛的同類相食行為。結果發現同類相食行為與蝸殼破裂與否有關；食性實驗中攝取過植物性養分的個體傾向選擇同類相食；蝸牛會追蹤破殼同類分泌之特殊黏液。結論支持支持汰弱留強的族群策略。是邏輯清楚的研究作品。然而，所發現的刺激黏液分泌細胞仍需要更精確的實驗才能證實該類細胞與刺激黏液分泌的關係。