

蜥蜴吐舌的意義

——覓食、雌雄辨別、示愛
和戒備天敵，只是蜥蜴
吐舌的部分原因。

王效岳

臺灣省立博物館

譯自 NATURAL HISTORY 9/82'



許多種類的蜥蜴和蛇類一樣會經常將舌吐出口腔外，有些種類不斷將舌向口腔外收放，有些種類以之靈活的舌探觸地面。由於人類不瞭解爬蟲類的這種吐舌行為，結果長久以來就被視做為危險和具有凶兆的神秘力量，而實際上這種吐舌的行為只是對環境的一種適應罷了。幾年前我們曾以一系列田野和實驗室的研究，以尋求下述兩項基本問題的答案：(一)蜥蜴如何達成吐舌的過程？(二)為何有些種類的蜥蜴頻頻吐舌，而其他種類僅每小時吐舌一次或二次？這是一種持續存在的現象嗎？

蜥蜴和蛇同為極近緣的爬蟲類動物，許多種類的蛇也有吐舌的現象。當蛇伸舌頭於空氣中時，空氣中的化學微粒就附著於舌頭潮濕的表面上，當舌頭縮回口腔時，滑過上顎的鋤鼻器開口將附着的化學物質納入其中。鋤鼻器又稱傑克森氏器官 (Jacobson's organ)，是完全被顎部所遮蔽的成對化學感應器官，有神經由鋤鼻器與腦部相連，可將舌頭搜集的化學物資料輸入中央神經系統做判斷。同樣地蜥蜴也有成對的鋤鼻器，但某些種類相當完善而某些種類却不甚發達。蜥蜴的鋤鼻器功能和蛇類很相似，兩者的嗅覺器官和具化學偵測功能的鋤鼻器是完全各自獨立的系統。

研究顯示蜥蜴的鋤鼻系統 (Vomer nasal system) 有許多功能。希拉巨蜥 (Gila monster) 是美國唯一有毒的蜥蜴類，牠們利用鋤鼻系統的幫助以挖掘出其他爬蟲類埋藏的卵充當食物。如果我們在地面上拖曳一隻老鼠或一粒鴿子卵，將其化學氣味留在地面，就能誘使希拉巨蜥藉著不斷吐舌探觸地面的行為跟蹤其踪跡，甚至當其追蹤的目標

已近在視線範圍內，仍堅持順延這條化學的軌跡方向前進，證實蜥蜴的吐舌有助於偵知食物的位置。

但也有許多種類的蜥蜴也利用鋤鼻器於不同的功能上。譬如針蜥 (Yarrow's spiny lizard) 其吐舌的目的即非尋覓食物，根據統計針蜥每二千八百次的吐舌行為中只有一次是用以攫捕食物。這類蜥蜴是採取守株待兔的覓食方式，而非主動積極的獵捕方式。牠們在適當的石頭上有耐心地棲息數小時，迅捷地捕食任何出現於周圍的獵物，同時對天敵實施警戒，趕走侵犯領域的同類，並於交尾期尋覓配偶。由於這類蜥蜴也利用舌頭捕食和飲水，所以我們推想其伸舌的行為可能是希望觸及所棲息岩石上的小昆蟲，但是經過我們對岩石的詳細檢查和解剖幾隻蜥蜴的胃容物，答案是否定的。同時雖然遍尋岩石找尋水露，岩石却是完全乾燥的，證明伸舌的目的也並非為了喝水。

既然有許多蜥蜴類經常性的吐出舌頭，却又如前述所提及的並非全為偵尋食物，因此可以假定必有其他的目的存在。實際上蜥蜴吐舌有助於對性別或種別的分辨。譬如雄性的西部橫帶守宮 (western banded geckos) 就會對從雌體皮膚上所分泌的化學刺激物產生反應。雌性的刺激物有助於引導雄性找尋雌性，並有助於分辨雌雄體。我們可以由實驗顯示其功用：雄性橫帶守宮 (banded geckos) 正常的示愛行為是抓咬住雌性的尾巴。我們若將求偶時期中的雌雄橫帶守宮尾部以外科手術切除並交換縫合，再將一隻正常的雄性置放其中。在這項實驗裏我們發現雄性頻頻以舌頭探觸屬於雌體的不同部位，急於示愛的雄性極少抓住屬於雄性的部分，在某些情況下，雄性抓握住雄性身上的雌性尾巴。其它種類的蜥蜴也有在求愛時以舌探觸雌性的現象，如側斑蜥蜴 (side-blotched) 和美國西部的大型恰克瓦拉蜥蜴 (chackwalla)。

某些種類的爬蟲類顯示具有呵護子代的母職行為。例如雌性的短吻鱷 (alligators) 會防衛牠們的巢，大蟒 (pythons) 藉盤繞其體軀以孵化其卵。而某些蜥蜴類也多少具有這種呵護子代的行為，而這類照拂的行為可能就是受助於舌頭所帶入的訊息。例如寬頭砂蜥 (Broad-headed skinks) 常以舌舐和翻動其卵，甚至於還可能自行孵化其卵。如果我們將其它種類的蜥蜴卵取代牠們的卵，雌性的砂蜥就拒絕孵蛋。如果我們將砂蜥的蛋表塗漆或加臘，則雌蜥也不孵蛋。由於該實驗不能辨明嗅覺所扮演的角色，所以設定寬頭砂蜥是利用嗅覺和鋤鼻器兩者以辨別其卵的真偽。該項實驗證實鋤鼻器有助於親子之間的行為。

對於某些種類的蜥蜴而言，雄性伸舌於空中可協助識別同種雌性所分泌的化學物質而保證正確的交配發生。鋤鼻器除交尾的目的外，亦有助於某些種類的成年蜥蜴辨識同

種類的其它同伴，譬如綠鬣蜥（green iguanas）從卵孵化後就不斷以舌探觸地面，此時牠們的行動甚緩慢，而且群聚在一起，我們相信此時期牠們吐舌的目的在偵查同伴以使小蜥蜴們緊密的聚在一起。

美國加州的恰克瓦拉蜥蜴會將分泌物留在所在地，以告知同類蜥蜴其生活於斯，這種行為也有標示其領域的功用。我們推斷蜥蜴可能已具備偵查蛇類存在的能力。同時捕捉蜥蜴為食的蛇類可能也以同樣的方式彼此找尋或避開。

現在我們發現蜥蜴的鋤鼻器已具備覓食、分辨性別、求偶、種的分辨、方向定位、母性行為、領域行為及對天敵的警覺等功能。但已有的觀察和研究未臻完善，必須在人工控制情況下再對各種不同種類進行較多更深入的有關吐舌之試驗。

卡羅（Carol A. Simon）、凱倫（Karen Gravelle）和拔伯瑞（Barbara Bissinger）共同研究這項工作。他們概算出雌雄大小針蜥其吐舌的平均速率約為每小時 10 次，而在某些情況下吐舌次數會更增多。譬如針蜥在清晨以後的時間吐舌接觸石、木、樹及地面的平均速率增為每小時 26 次，若將其由原棲居地移至新地點則其速率更增至每小時 31 次，吐舌頻率增為正常的二倍半到三倍，此現象顯示出針蜥利用吐舌的行為以偵查其周圍環境中化學的變化。推想這可能是這類蜥蜴在清晨開始活躍時，及置身新環境時，以舌偵查周圍化學環境的行為最頻繁和仔細。

蜥蜴利用舌頭偵測化學物質有那些類型呢？恰克瓦拉蜥蜴會釋出費洛蒙以標示其生活領域或協助尋覓配偶，所以這類蜥蜴吐舌的目的就在偵查由同種其它蜥蜴所放出的化學物質。可在實驗室內證實這項推論，將針蜥置入一個以前曾有其它同種類蜥蜴生活的空籠子內時，其吐舌的次數即明顯的增多，即使剛孵化出來的小蜥蜴也和成年的大蜥蜴一樣的會增加其吐舌次數，這種現象被推認是因為蜥蜴新客偵查出了有趣的物質。譬如原先的蜥蜴留下費洛蒙在物體上，所以新客頻頻吐舌以探測這項訊息。針蜥具有領域性，却非經常性的防衛其領域。像這類以化學物質標示其活動領域的作用，可使新客不用視覺即知其存在該領域。

對蜥蜴吐舌和交尾行為的關聯做深入研究後，卡羅等三人已證實確有費洛蒙的存在。進行該項實驗時，在室外設立四個相鄰的箱室，其中三個箱室分別置入一個雄性成熟蜥蜴、一個雌性成熟蜥蜴和一幼蜥蜴，而第四個箱室空著，做為對照。這些蜥蜴就在各自的箱室中分別飼養。實驗開始進行時，將這些蜥蜴取出，並將相連的箱壁取開，變成一個大的箱室。在進行三十分鐘的試驗時間內，將 15 隻雄蜥蜴每次一隻的放入這個大箱室中央，則當雄蜥蜴進入原先雌蜥蜴生活的區域內，其吐舌的次數即增多。雄蜥蜴會

駐留在雌蜥蜴所喜棲止的位置，以舌探測其整個區域。這些觀察證實雄蜥蜴在交尾期時是賴化學踪跡偵查雌性的存在。由於性喜單獨行動的針蜥並非持續的活動，所以當雄性發現由雌性放出的新鮮化學物質後，可能會停留該地區直到雌性再出現為止，然後以視覺取代其它感覺以進行交配過程。

雖然針蜥能以化學追蹤標定同種其它個體的存在，然而費洛蒙的施佈方式仍待確定。包括針蜥在內的許多類蜥蜴經常以頤部摩擦棲息之地，也許僅由於頤部發癢，也可能是塗抹費洛蒙。已發表的組織學研究文獻內並未報告針蜥的頤部具有外部腺體存在，而在唇線內的口中佈有腺體，這些腺體分泌的物質從口中流出，然後經由頤部的摩擦塗佈於棲息之地。許多類蜥蜴在大腿內側有很大的股孔排列成行，可能會分泌物體再經由骨盤摩擦而分佈。另外在泄殖腔附近也具有許多腺體，其分泌物和所排的尿可經由骨盤摩擦而塗佈於棲息之地。美國懷俄明州立大學的大衛·杜威爾 (David Duvall) 發現雄性和雌性的西方籬蜥 (Western fence Lizards) (和針蜥相近) 皆有吐舌的行為，這種蜥蜴甚至不花任何工夫以塗抹其分泌物，而僅將泄殖腔或腿側股孔擺放在棲息地便自動的導致化學物的施佈。

引起我們興趣的事是針蜥和其它種類蜥蜴比較，吐舌的次數較少，為什麼種與種之間吐舌的行為會有這些差異存在呢？於是卡羅等三人開始對分屬於6科的14種蜥蜴的吐舌頻率展開廣泛調查，這類觀察都在相同的實驗條件下進行，有些在動物園內，有些在美國自然歷史博物館內，有些就在實驗室內進行觀察活動。統計結果顯示屬於鬣蜥科針蜥在實驗室內每小時吐舌的頻率接近16次，而在田野觀察的記錄為每小時10次，每種數據皆指示這類蜥蜴並非頻頻使用鋤鼻器。同科的新熱帶樹蜥 (neotropical tree lizard) *Enyaliosaurus clarki* 每小時吐舌頻率接近26次。相對的有兩種產於澳洲屬於石龍子科 (scincidae) 的蜥蜴就有很高的吐舌頻率。如藍舌砂蜥 (the common blue-tongued skink) 平均每小時吐舌達二百五十七次，而斑點藍舌砂蜥 (blotched blue-tongued skink) 平均每小時吐舌達三百三十次。屬於頸帶蜥科 (Teiidae) 的蜥蜴吐舌的頻率還要更多和更快，如西部鞭尾蜥 (western whiptail) 每小時平均吐舌四百五十六次，棋盤鞭毛蜥 (The checkered whiptail) 每小時平均吐舌六百二十三次，氣呼呼鞭毛蜥 (The chihuahua whiptail) 每小時平均吐舌竟超過七百次之多。

蜥蜴每小時吐舌達數百次之多時極耗費體力，並可能因而導致不定量水分的蒸發與散失，所以如此頻繁的吐舌行為必有特殊的意義存在。鞭尾類蜥蜴在生活的許多方面必定極端仰賴舌所帶入的訊息，同時嗅覺對鞭尾類蜥蜴似乎亦頗重要，牠們以類似人類的

行爲去嗅東西。但是相對的鬣蜥科的蜥蜴，如針蜥，在比較下就遠非如此地依賴舌所搜集的訊息。

大多數的鬣蜥類蜥蜴色彩鮮艷而奪目，並且常有特殊行爲的表現。例如黑色的針蜥遇有入侵者闖入其領域時，常以藍色尾巴左右橫掃，並平舒身軀以展現其鮮明的體側示警；或跳到路旁，體軀如同伏地挺身般上下掙動以展示其頸下的鮮藍色彩。這類蜥蜴每天都花許多時間行日光浴並隨時伺機捕捉出現於周遭的獵物。其舌寬潤而富肉質，化學偵查器官的功能固然重要，但是視覺仍爲其主要的感覺器官。

石龍子類的蜥蜴眼部較其它種類爲退化，行動亦較隱密而難於發現，以積極的尋獵方式取代等待式的獵食。具有偽裝的體色，不經常行日光浴，牠們可能更依賴化學訊息以獲取食物、尋覓同伴或彼此避開。其鋤鼻器發育甚佳，而以尖端稍分叉的舌頭輔佐其功能。對鋤鼻器的功效而言，細長分叉的舌要較之粗厚多肉的舌有效率。

鞭尾類吐舌的次數較其它種類蜥蜴爲多，該類蜥蜴的舌細長而分叉，和蛇的舌很類似。這類移動快速的陸棲蜥蜴的鋤鼻器發育甚佳，就社會組織彼此聯繫方面而論，視覺功能並不顯著，而化學偵查却可能扮極重要的角色。這類蜥蜴不同於鬣蜥類，並不以頭上下掙動或體軀上下和尾部左右橫掃這些動作做爲彼此聯繫的訊息。

其它科的蜥蜴類，吐舌的頻率顯示和其對視覺的依賴性大小有關，舌的發育情形及鋤鼻器的發育情形亦具有密切的關聯。通常同屬一科的種類彼此吐舌頻率相接近，這種現象並不奇怪，因爲類緣相近的種類共同具有相接近的演化歷史，導致彼此在行爲上和解剖上的近似。但是演化的分歧有時也在同一科的種類間發生，結果在吐舌的次數上顯示出許多的變化。譬如同屬於鬣蜥科（*iguanids*）的針蜥在野外平均每小時吐舌10次，而美洲鬣蜥（*Saint vincent tree anoles*）却幾乎連一次也沒有，這種現象顯示出這兩種蜥蜴受到截然不同的演化選擇壓力。兩種蜥蜴皆具有極佳的視覺，美洲鬣蜥是樹棲性的蜥蜴，而針蜥却以陸棲爲主。某位研究員指出以樹棲爲生活方式的種類需要極佳的視覺，導致眼部發育成明顯的球狀突出，而嗅覺器官和鋤鼻器所佔部分相對減少了，這種演化結果是肇因於化學偵查系統對於營非陸棲生活的蜥蜴作用比較少。雖然這項臆測尙未經實驗證實，但實際上陸棲蜥蜴較樹棲蜥蜴具有較發達的嗅覺器官和鋤鼻器。

卡羅等三人迄今雖然已彙集了很多有關蜥蜴鋤鼻系統的有趣資料，但仍有許多工作有待我們深入研究。蜥蜴是複雜的動物，生活行動中依賴多種感覺的輸入。即使蜥蜴具有極佳的視力，仍依賴其他感覺器官的輔助，如化感器等，以協助其適應生活中所面臨的各種情況。雖然並非所有的蜥蜴對於吐舌皆具有相同的依賴程度，然而對於許多種類

的蜥蜴而言，吐舌提供了有效的方法，協助牠們在這個世界上取得一席之地。

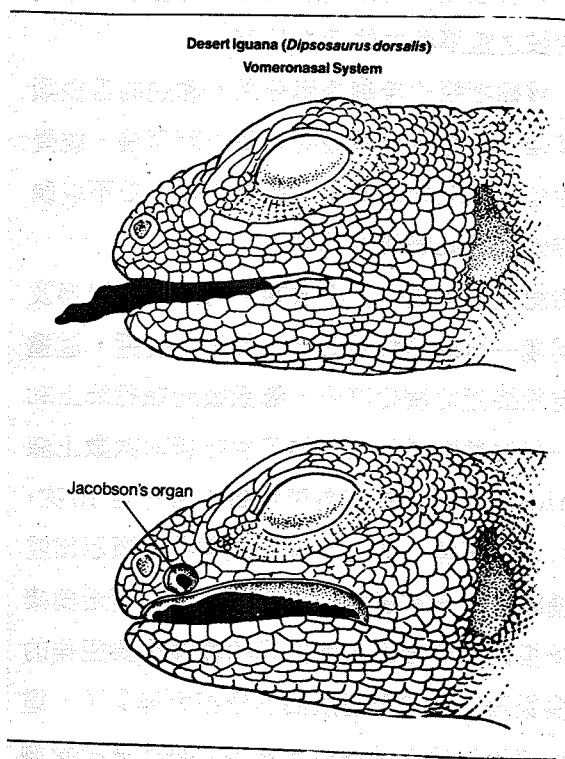
圖一：這隻蜥蜴快速地將舌伸出，捕到一隻昆蟲做為食物。（見封底）

圖二：雄恰克瓦拉蜥蜴於交尾期間，利用舌接觸雌蜥蜴體軀的許多部位，並且可能藉偵查某種化學物質的存在而判定是雌性。（見封底）

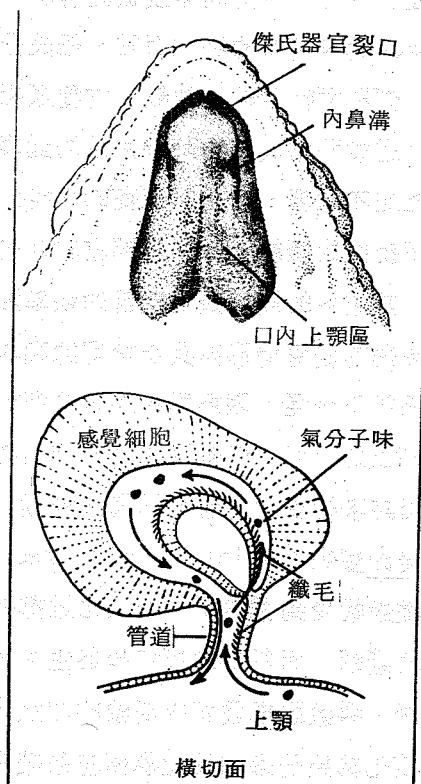
圖三：布拉巨蜥利用吐舌找到一窩鵝鳥蛋的位置，這是一頓豐盛的食物。（見封底）

圖四：沙漠鬣蜥 (Desert Iguana) *Dipsosaurus dorsalis* 鋤鼻器 (Vomer nasal System) 及傑氏器官 (Jacobson's organ) 位置 (箭頭所指處)。

圖五：傑氏器官橫切面圖。



圖四



圖五