

2024年臺灣國際科學展覽會 優勝作品專輯

作品編號 050019
參展科別 動物學
作品名稱 獵物狀態對蜈蚣捕食行為的影響

就讀學校 臺北市立麗山高級中學
指導教師 蕭國偉、林獻升
作者姓名 張宇杰

關鍵詞 蜈蚣、捕食行為、最佳覓食理論(Optimal foraging theory)

作者簡介



我是麗山高中的高二生張宇杰，自小就對動物生態方面有興趣，也因為家裡養著諸多流浪貓狗，使我更樂於探究自然中出現的問題。國小時常待在家裡地下室，那裡每年夏秋之際都會有多棘蜈蚣出沒，點燃我對蜈蚣的熱愛與好奇，進入生物專題之前就決定要研究蜈蚣了。雖然至今沒有實驗室在做蜈蚣行為研究，我還是會憑著興趣探究蜈蚣有趣的行為生態。

摘要

覓食對動物來說是至關重要的行為，而最佳覓食理論可解釋單獨覓食策略，其模型可計算獵物的獲益能力。前人研究蜈蚣捕食行為概分三部分：蜈蚣捕食行為順序、毒液作用效率、獵物密度對其捕食方式的影響。然而皆無討論蜈蚣依靠何種感官捕食、攻擊不同部位之優劣、獵物型質對蜈蚣捕食時間的影響，本研究以少棘蜈蚣、杜比亞和紅蟑為實驗物種，透過型質測量和捕食紀錄探討以上三點。結果顯示蜈蚣捕食獵物主要依靠觸覺且攻擊獵物腹面較優勢；紅蟑型質改變使蜈蚣搜索及處理時間有顯著不同，杜比亞差異卻不明顯；用最佳飲食模型算出杜比亞的獲益能力顯著高於紅蟑，故蜈蚣捕食杜比亞這類獵物能獲得更多好處。本研究可為蜈蚣的行為生態提供進一步的參考資料。

Abstract

For animals, foraging is a crucial behavior, and the Optimal Foraging Theory explains individual foraging strategies by modeling the profitability of prey. Previous research on centipede predation behavior can be divided into three parts: the sequence of centipede predation behavior, the efficiency of venom action, and the influence of prey density on their predation style. However, there has been no discussion of which sensory perception centipedes rely on for hunting, the advantages and disadvantages of attacking different body parts, and the impact of prey quality on centipede hunting time. This study used the species *Scolopendra subspecies*, Dubia, and Turkestan cockroaches as experimental subjects and investigated the above three points through phenotype measurements and predation records. The results showed that centipedes primarily rely on tactile senses for hunting and have an advantage in attacking the ventral side of the prey. Changes in the phenotype of Turkestan cockroaches led to significant differences in the searching and handling time for centipedes, while the differences in Dubia were less noticeable. Calculations using the Optimal Foraging Model revealed that the gain rate of Dubia was significantly higher than that of Turkestan cockroaches, indicating that centipedes obtain more benefits from hunting Dubia-like prey.

This study provides further insights into the behavioral ecology of centipedes.

關鍵字：蜈蚣、捕食行為、最佳覓食理論(Optimal foraging theory)

壹、前言

覓食是指動物尋找食物資源的行為，其在動物的生存和繁殖能力中發揮著重要作用(Danchinet al., 2008)，而覓食可分為兩種主要類型：第一種是單獨覓食(Solitary foraging)，第二種則是群體覓食(Group foraging)。單獨覓食是動物自行尋找、捕捉和處理獵物的各種覓食方式，除了依靠捕食者本身優勢，也可使用工具誘捕獵物，例如：澳洲的波拉斯蜘蛛 (*Mastophora dizzydeani*) 利用與雌蛾荷爾蒙相同的氣味引誘雄蛾並加以獵捕(Alcock et al., 1998)。

最佳覓食理論 (Optimal foraging theory, OFT) 可用來解釋單獨覓食者的捕食策略。該理論認為成功覓食對個體的生存至關重要，使用最佳覓食理論可以預測覓食行為以預測覓食者在最佳情況下表現出的行為。雖然真實世界的動物行為偶有不同於理論猜測的情形出現，不過覓食行為通常會接近最佳模式，也就是說即使動物的行為與 OFT 的預測不完全相符，捕食者也不會以對自己不利的方式覓食 (MacArthur RH et al.; 1966, Emlen et al., 1966)。

蜈蚣是土壤與落葉林常見的單獨覓食者(Lewis, 1981)，故可作為最佳覓食理論的合適研究對象，而蜈蚣泛指唇足綱(Chilopoda) 的部分節肢動物，在分類上可歸類於五個現存目中(Edgecombe and Giribet, 2007)，而在台灣的蜈蚣物種主要可分為石蜈蚣目(Lithobiomorpha)、蚰蜒目 (Scutigeroomorpha)、地蜈蚣目(Geophilomorpha)及蜈蚣目(Scolopendromorpha)，其中蜈蚣目的物種為體型最大者，也是所有蜈蚣中行為研究最詳盡且分類最完整的分類群 (趙瑞隆，2003)。蜈蚣有背腹扁平的身體，具有 15 對或更多對的足，每個體節一對；頭部位在第一體節之前，在第一體節上有一對強壯而鋒利的特

化足，稱為螫肢，可用來注入毒液並殺死獵物，而蜈蚣主食以昆蟲居多，但也能捕捉小型脊椎動物，如蜥蜴、兩棲動物、嚙齒動物、蛇，甚至鳥類和蝙蝠(Lewis 1981; Molinari et al., 2005; Srbek-Araujo et al., 2012; Noronha et al., 2015)。

蜈蚣大部分採取伏擊的坐等捕食策略，在獵物引發「刺激」後，蜈蚣會抬起最後一對足進入示警狀態，並藉由抬起前三分之一體節靠近並制伏獵物(Samuel et al., 2016)，其中獵物引發的刺激可能是嗅覺或觸覺上的訊號，因蜈蚣只有感光的單眼，視覺並不出色，故主要藉由嗅覺和觸覺進行獵物搜索 (Lewis, 1981)，然而蜈蚣捕食時究竟依靠嗅覺還是觸覺，前人的研究並無提及，因此本研究將探討此一部份。

根據毒液優化假說 (Venom optimization hypothesis)，當獵物為美洲蟑螂 (*Periplaneta americana*)時，蜈蚣會將螫肢刺入其頭部區域，並具有更快速的制服行為 (Wigger et al., 2002)，而蜈蚣面對蘇里南蟑螂 (*Pycnoscelus surinamensis*) 和葡蜚蠊科 (Blaberidae) 獵物時，螫肢的插入卻總是發生在腹部和胸部 (Samuel et al., 2016)；前人在實地觀察巨蜈蚣 (*Scolopendra gigantea*)時，則發現其在捕食蝙蝠時經常優先從個體的腹側開始攝食 (Molinari et al., 2005)，這種選擇可能和獵物體表的弱點有關；然而蜈蚣攻擊獵物不同部位的優劣性為何，過去文獻並無描述，故為本研究想探討的第二部分。此外，過去文獻中提到蜈蚣會依據獵物密度調整搜索策略，在獵物密度低的區域，蜈蚣會維持主動搜索的行為，同時在最低獵物密度下保持高搜索率 (Daniel et al., 1986)，然而在獵物密度高時多半採用坐等的伏擊戰術，這種覓食策略可能降低能量的損耗以及在可變環境中進行覓食決策所涉及的風險，然而關於獵物的基本型質(體重、體長、體寬、體高等)的不同是否會影響蜈蚣搜索獵物的時間與處理時間，則尚未有相關研究，因此這是本研究將探討的第三部分。

本實驗所用的獵物，選用常當作水族飼料的杜比亞蟑螂 (*Blaptica dubia*)和櫻桃紅蟑 (*Blatta lateralis*)，兩者的飼養都很容易，且形態上有所差異，可以互相對照討論；另有購買櫻桃紅蟑的蟲乾以檢測嗅覺和觸覺敏感度差異的實驗。探討蜈蚣攻擊部位的實

驗以杜比亞作為代表，因其背腹面形態差別甚大，實驗中可以清楚知道蜈蚣如何捕捉，並能確知攻擊效率；接著會蒐集以上實驗的獵物型質數據，分別和蜈蚣搜索和處理獵物的時間進行比較，最後再利用最佳覓食理論的最佳飲食模型並計算並描述兩種獵物的獲益能力（計算方式詳述於研究設計）和優劣性，並透過比較不同獵物的結果、加入獵物狀態的討論，分析哪種類型的獵物對蜈蚣來說是較好的選擇，也會針對此理論模型的侷限性進行討論。

貳、研究目的及研究問題

一、研究問題

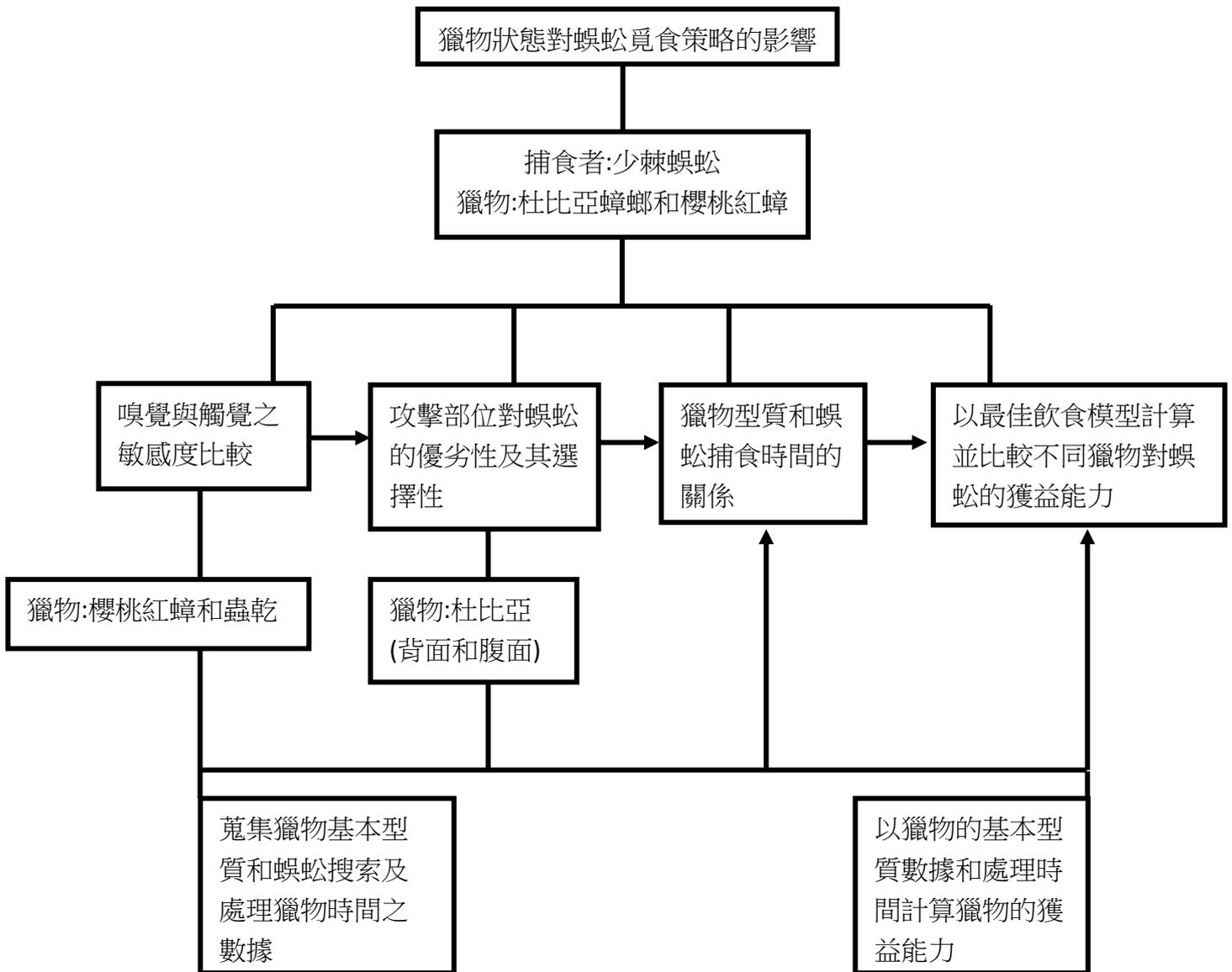
- (一) 蜈蚣捕食獵物主要依靠觸覺還是嗅覺？
- (二) 蜈蚣攻擊不同部位的優劣性為何？
- (三) 獵物基本型質對蜈蚣捕食時間的影響？
- (四) 依據最佳覓食理論，哪種類型的獵物對蜈蚣來說是較佳的選擇？

二、研究目的

- (一) 了解蜈蚣捕食主要偵測獵物的嗅覺或觸覺刺激訊號。
- (二) 比較蜈蚣攻擊點位的不同，並從觀察記錄中分析攻擊不同點位的優劣性。
- (三) 探討蜈蚣捕食不同型質獵物所對應的搜索和處理時間，討論其中的相關性。
- (四) 以最佳飲食模型計算獵物對蜈蚣的獲益能力，比較哪種獵物對蜈蚣來說是較佳選擇。

貳、研究方法

本研究的研究架構及實驗流程如圖一所示。



圖一、研究架構及實驗流程圖。

一、實驗物種

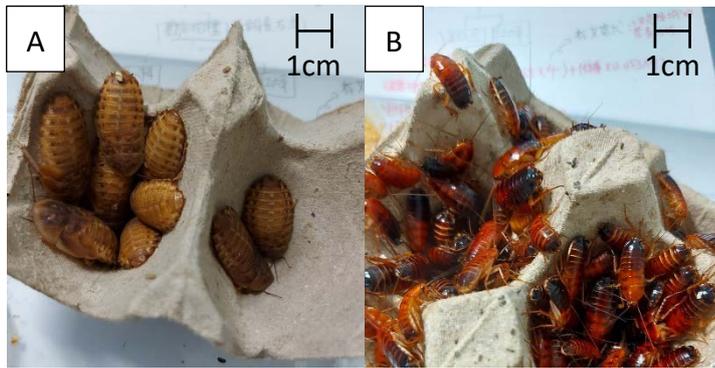
(一) 捕食者:少棘蜈蚣

本研究使用少棘蜈蚣作為蜈蚣目捕食者代表，其在臺灣的分布廣、體型大、好觀察，且在野外取得較為容易。野外採集到的其中一隻採集地為汐止五指山的

石板下，其餘個體在嘉義蘭潭森林步道採集，總計五隻蜈蚣進行實驗。分別給予編號:WZSF01(6月在五指山採集的第一隻)、JLPG01-04(7月在嘉義蘭潭採集的第一到第四隻)。

(二) 獵物:杜比亞蟑螂和櫻桃紅蟑

本研究使用杜比亞蟑螂(以下簡稱杜比亞)和櫻桃紅蟑(以下簡稱紅蟑)作為獵物(皆使用亞成體)，除兩者皆為常用水族飼料，取得容易之外，也都具有飼養容易、無法爬行於光滑面、異味少、生長快速、營養充足等優點(見圖二，相片為研究者拍攝)。



圖二、選用獵物

(A). 杜比亞蟑螂，亞成體

(B). 櫻桃蟑螂，亞成體

圖中比例尺表示 1cm

二、 實驗方法

(一) 蜈蚣飼養方式

共計五隻的少棘蜈蚣，每隻個體的體長為 100-170mm，飼養在 250*150*100mm 的塑膠飼養箱內，飼養空間的長寬與蜈蚣的體長比以 2:1 為佳(Samuel et al., 2016)。塑膠容器以椰纖土為基質，用樹皮作為庇護所，水以直徑 60mm 的塑膠水盆供應，蜈蚣被飼養在能被光照 12 小時的陰涼處，每天噴水保持濕度，並且 1-2 天換一次水。實驗期間提供的食物僅限杜比亞與紅蟑，每種類型的獵物輪流提供給五隻蜈蚣個體，

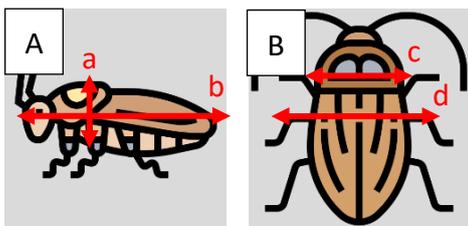
每隻個體每次被提供的食物必須和上次不同(例:上次給杜比亞，這次就要餵紅蟑)，一天最多進行兩組(隻)的實驗記錄，且同一隻蜈蚣在進食後的 2 天內不可再餵食，除了避免短時間攝取太多食物，也讓飢餓程度得以標準化。

(二) 蟑螂飼養方式

兩種蟑螂分別飼養在 250*150*100mm 的塑膠飼養箱內，以裝蛋的紙盒作為庇護所，以直徑 70mm 的塑膠盤當作飼料盆與水盆，每天以吸蟲管清理環境中的糞便，並視情況以酒精擦拭髒亂處。為避免環境濕度過高產生病菌，水的提供是 1-2 天一次，將折疊過的衛生紙沾水後置於塑膠盤上供其舔舐；食物的提供是將市售的小麥粉撒在飼料盤上，並且 3-4 天換一次。

(三) 基本型質測量(見圖三)

每次進行餵食實驗記錄前，都會對獵物的基本型質進行測量。基本型質包含體重(g)、體長(mm)、體寬(mm)、體高(mm)、腳寬(mm)，測量方式是將個體安置在透明藥罐中進行體重測量，再視個體差異決定要拿在手上量長度或在藥罐中量(像杜比亞就能拿在手上量，而紅蟑因移動太快故只能在藥罐中測量)。其中體重以 50g 的電子秤(小數點後 3 位)進行測量，體長是指從個體的頭部(不包含觸角)到腹部末端的長度；體寬是從個體上視最寬的部位進行測量(位置大約落在胸部的中段)；體高是從側視最高的地方測量(大約落在胸部後段)；腳寬是指昆蟲第二對足的關節(脛)處之連線距離，以上 4 種長度皆以游標尺測量(小數點後 2 位)，以上數值都會取到小數點後 2 位。



圖三、基本型質標示

(A)體高(a)與體長(b)

(B)體寬(c)與腳寬(d)

(四) 蜈蚣的嗅覺與觸覺之敏感度比較實驗

在前人的研究中提到，蜈蚣的捕食行為須由外在的「刺激」觸發，此一刺激可能來自嗅覺或觸覺，至於主要依靠何種感官捕食，是過去文獻中沒有提及的，因此本實驗想探討蜈蚣在覓食時，被嗅覺以及觸覺觸發的捕食行為分別占多少次數和比率。獵物的部分，準備活體的櫻桃紅蟑(n=15)以及市售的櫻桃紅蟑乾(n=15)，活體紅蟑的餵食方式是待蜈蚣狀態穩定後，直接放入其所在空間，並記錄蜈蚣捕食的活躍度，主要是分析蜈蚣在受到觸覺刺激後產生的反應，並且記錄最後成功捕食的次數；蟲乾在餵食前必須泡水軟化，以模擬無行動能力的蟑螂，餵食時將其放在塑膠飼養箱的邊角處，確保蜈蚣會經過，投入後即開始記錄蜈蚣捕食的活躍度，以及觸碰到蟲乾之後產生的反應，最後一樣會統計總共攝取了多少蟲乾，並和活體的結果互相比較。

(五) 攻擊部位對蜈蚣的優劣性及其選擇性

在過去的實地探查和觀察紀錄中，發現蜈蚣攻擊獵物有兩種方式，一是以螫肢將毒液注入頭部，加快獵物失去行動能力的時間；二是攻擊獵物身上最軟弱的部位，大部分是腹部，並且直接從攻擊的點位開始進食，然而蜈蚣傾向攻擊哪種部位，並且攻擊哪裏較具優勢，都是沒有被印證的問題，故本實驗想透過餵食的紀錄，分析其攻擊不同點位的比例，以及觀察捕食效率分析其優劣性。獵物的部分，準備活體杜比亞(n=15)餵食蜈蚣，其背腹面的型態有顯著差異：背部呈平滑的弧形且前胸背板發達，將頭部保護在腹面；腹面除了重要的頭部之外，還有較柔軟的尾端，並且腳平時也幾乎縮在前胸背板之下。餵食時待蜈蚣狀態穩定後，直接放入其所在空間，紀錄蜈蚣捕食的狀況，包含攻擊位置、壓制效率，最後會記錄攻擊背面和腹面的比例，需注意的是，杜比亞是原生在森林底層的蟑螂，偶爾會有鑽土習性，因此若出現杜比亞先行鑽入土中導致蜈蚣難以捕食，就會使用鑷子將其翻至腹面供蜈蚣捕食，因

為是人工處理，非蜈蚣本身去找到並攻擊，故對於此實驗來說，不會採計這種情況，但仍能記錄其處理獵物的時間。

(六) 基本型質和搜索及處理時間的關係

無論是「嗅覺與觸覺」還是「攻擊點位」的實驗，開始前都會對獵物個體進行基本型質的測量，主要目的是想計算特定型質數據並和蜈蚣的捕食時間比較，分析不同獵物型質是否影響其捕食時間的變化。以平面上的長寬比值對蜈蚣的處理時間；空間中的立方體積對蜈蚣的搜索時間，其中搜索時間是指蜈蚣從發現獵物至捕捉到所花費時間；處理時間是指蜈蚣從抓到獵物至攝取完並離開的總時間；長寬比值（體長/體寬）代表獵物身體的形狀分布，例如比值越接近 1 代表個體的形狀分布越平均；立方體積（體長*體寬*體高，單位為 mm^3 ）則是表示個體所站的空間大小，透過分析長寬比值與處理時間的關係，可以知道獵物的形狀分布是否影響蜈蚣的進食；而分析立方體積與搜索時間的關係，可判斷所占空間大小是否影響蜈蚣捕捉獵物的時間，這兩個分析結果可協助判斷何種類型的獵物對蜈蚣來說是較佳選擇。

(七) 以最適覓食策略理論(Optimal foraging theory)模型計算並比較不同獵物對蜈蚣的獲益能力

最佳覓食理論中的最佳飲食模型可計算獵物對捕食者的獲益多寡，公式被定義為 E/h ，其中 E 是獵物本身所含熱量（大卡）； h 是捕食者處理獵物所花的時間。

理論上，蜈蚣應該捕食獲益能力較大者，假設獵物 1 比獵物 2 更有價值，即 $E_1/h_1 > E_2/h_2$ ，那麼蜈蚣應該選擇獲益較多的獵物 1，除非尋找獵物 1 的難度太高，即搜索時間 S 太長導致其獲益能力小於其他獵物選擇。

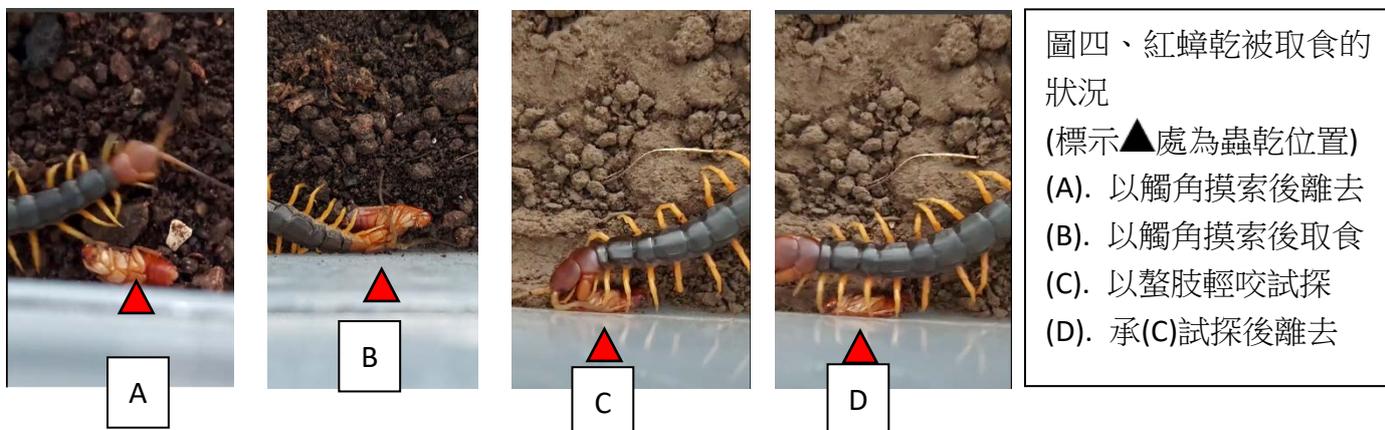
在本實驗中，將杜比亞可視為獵物 1，紅蟑視為獵物 2，若想知道哪種獵物對蜈蚣來說更有價值，就要先行計算 E_1/h_1 和 E_2/h_2 的大小關係，其中兩種蟑螂的熱量數值，在過去資料有一篇計算牠們營養含量的研究，藉由分析胺基酸與脂肪酸的含量，算出杜比亞在亞成體時，蛋白質含量約為 35.6%，脂質含量約為 6.7%；紅蟑

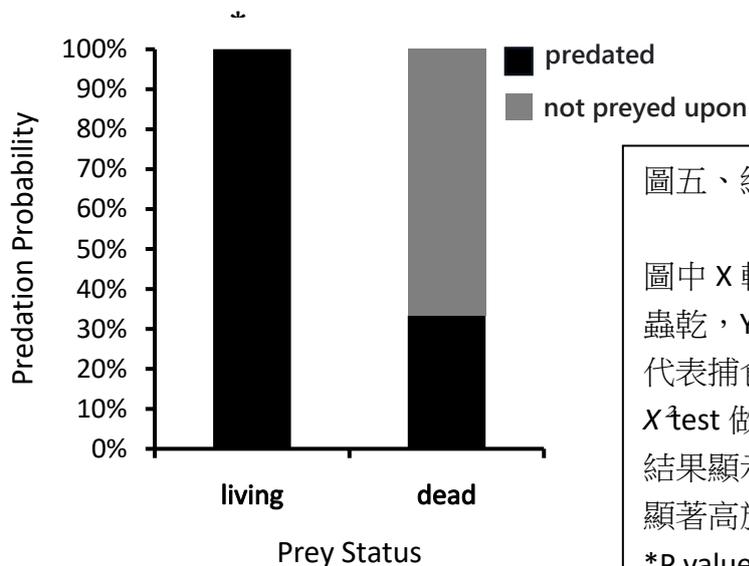
在亞成體時則為 36.5%與 5.3%(Mark D. Finke et al. 2012)，透過(質量*蛋白質%*4)+(質量*脂質%*9)即可分別概算出兩種蟑螂所含熱量(4 是每公克蛋白質所含熱量，9 是每公克脂質所含熱量，單位是大卡)，求出獲益能力大小後，再加入搜索時間進行比較，本實驗的搜索時間和獵物豐度沒有關係，因為是在密閉飼養箱內餵食，且每次都只有一隻進入，所以蜈蚣搜索獵物的時間應該跟獵物大小或其移動速度有關。

參、研究結果

一、蜈蚣的嗅覺與觸覺之敏感度比較實驗

本實驗分別提供紅蟑活體(n=15)和泡水軟化之櫻桃紅蟑乾(n=15)給蜈蚣進行嗅覺與觸覺敏感度之比較，結果為活體全數被捕食，而蟲乾只有三分之一被蜈蚣取食(實驗照片見圖四，圖表分析見圖五)。當蜈蚣面對獵物時，通常被獵物觸碰到其身體的任一部位就會在短時間內做出反應，其中碰到觸角時，蜈蚣會進行直線衝刺並限制獵物逃脫；碰到軀幹時，蜈蚣會快速轉身進行攻擊；碰到最後一對足時，蜈蚣會將獵物甩開或試著轉身攻擊，無論獵物碰到蜈蚣哪一部位，最後一對腳都會抬起，這被認為是一種警示動作(Christian Kronmüller et al. 2015)；然而面對無行動能力的蟲乾卻無這類反應出現，只有利用觸角和螯肢進行試探，且大部分蟲乾在蜈蚣探索後即被丟棄。





圖五、紅蟑活體與蟲乾的被捕食狀況

圖中 X 軸為獵物狀態，分別為活體及死亡蟲乾，Y 軸為獵物被蜈蚣捕食機率。黑色代表捕食，灰色代表未取食，以 Pearson's χ^2 test 做統計分析。

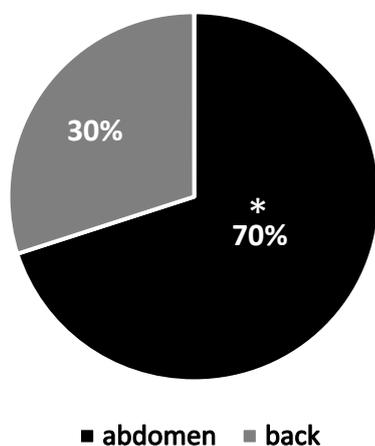
結果顯示活體組被捕食率 (100%，15/15) 顯著高於蟲乾組(33%，5/15)。

*P value <0.01

二、蜈蚣攻擊不同部位的優劣性為何？

在本實驗提供的 15 隻杜比亞中，有 10 隻是被捕食成功的（見圖六），5 隻因鑽入土中，用人為操作使其被捕食，故不列入此實驗的處理時間數據（實驗照片見圖七），由蜈蚣捕食依靠的感官之結果可知，若杜比亞鑽入土中後趴平不動，蜈蚣就難以用觸覺發現其蹤跡，只有使其在蜈蚣的搜索範圍內才有機會被捕食；在被捕食的 10 隻個體中，有 7 隻被攻擊的部位在腹面（頭部或胸部），3 隻被攻擊的部位在背面較柔軟處。

觀察發現，推測攻擊何處對蜈蚣來說並非「選擇」，而是「天性」，多數蜈蚣在攻擊時會利用多隻腳的合作及軀幹的轉體將獵物翻至腹面攻擊，為了使其失去行動能力，蜈蚣會攻擊頭部進行壓制，待獵物麻痺後直接取食；然而也有少數蜈蚣會從背部尾端的柔軟處攻擊，從上方壓制住獵物並從攻擊處取食，不過常有難以壓制獵物而轉至腹部攻擊的情況出現。



圖六、蜈蚣攻擊杜比亞不同部位的次數

黑色代表蜈蚣攻擊腹部，灰色代表攻擊背部，人為處理的不計。

以 Pearson's χ^2 test 做統計分析，在剩下 10 隻中，蜈蚣攻擊腹面的比例 (70%) 顯著高於攻擊背面的比例 (30%)。

*P value <0.01



圖七、攻擊不同部位的實驗照片
(標示▲處為杜比亞位置)

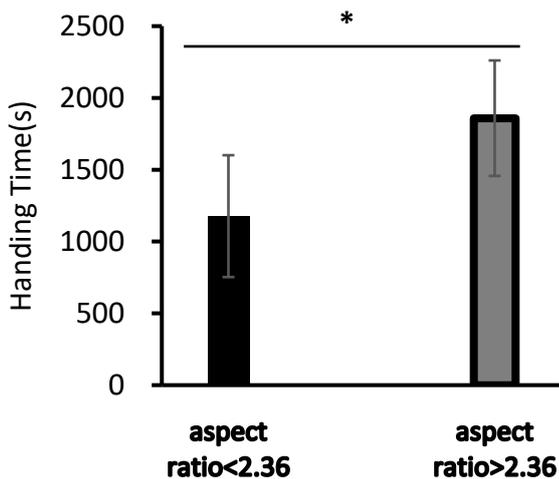
(A). 攻擊背部(前胸背板處)

(B). 攻擊腹面(頭部)

三、基本型質和搜索及處理時間的關係

此實驗的比較會分為「獵物長寬比值和處理時間的關係」及「獵物立方體積和搜索時間的關係」兩部分，且櫻桃紅蟻和杜比亞的討論會分開進行。

在實驗中所使用的 15 隻櫻桃紅蟻，平均體長為 17.63mm，體寬為 7.55mm，平均長寬比值為 2.36，將所有數值平均後分成兩組：長寬比值 <2.36 ($n=7$)及 >2.36 ($n=8$)，算出兩組數據的平均處理時間後以 T-test 作統計分析比較，結果顯示獵物的長寬比值大於平均值時，蜈蚣的處理時間會顯著增加(見圖八)。再來，15 隻櫻桃紅蟻的平均體高為 4.85mm，配合體長和體寬，算出平均立方體積為 655mm^3 ，將所有數值平均後分成兩組：立方體積 <655 ($n=7$)及 >655 ($n=8$)，算出兩組數據的平均搜索時間後以 T-test 作統計分析比較，結果顯示獵物的立方體積小於平均值時，蜈蚣的搜索時間則會顯著增加(見圖九)。

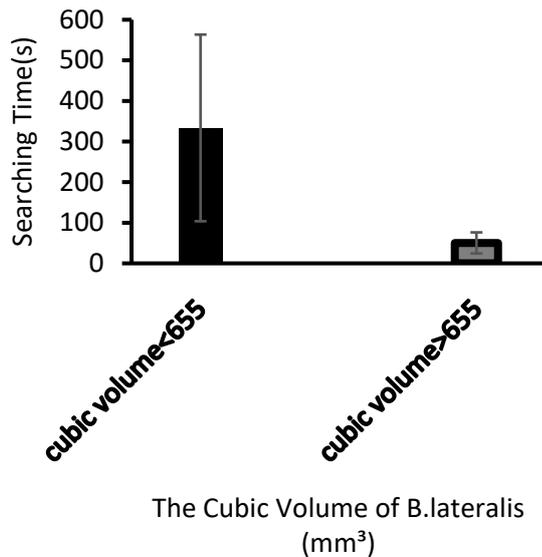


圖八、紅蟻長寬比與蜈蚣處理時間關係
圖中 X 軸代表長寬比大於($n=8$) 或小於($n=7$) 平均值，Y 軸代表處理時間(秒)，以 T-test 作統計分析。

長寬比 <2.36 平均處理時間為 1177 秒；
長寬比 >2.36 平均處理時間為 1859 秒，
有顯著差異。

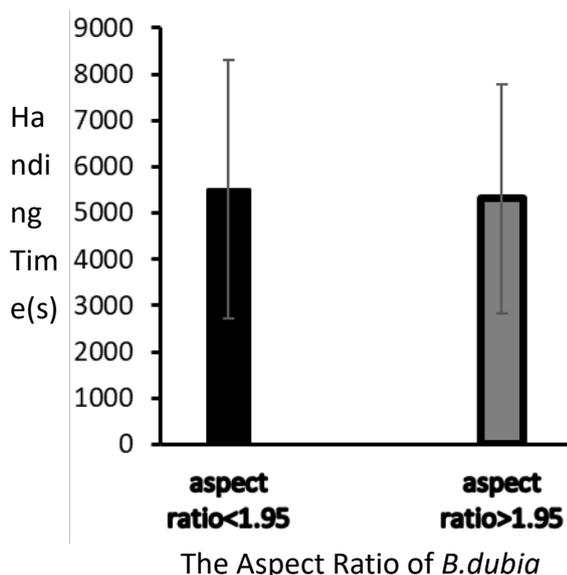
*P value <0.05

The Aspect Ratio of *B.lateralis*

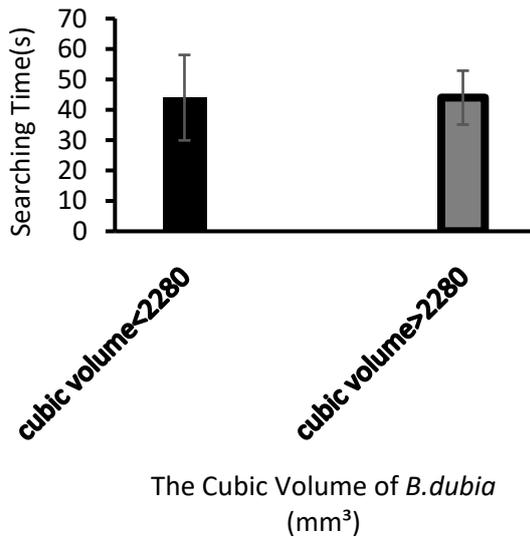


圖九、紅蟻立方體積與蜈蚣搜索時間關係
 圖中 X 軸代表立方體積大於 (n=8) 或小於 (n=7) 平均值, Y 軸代表搜索時間 (秒), 以 T-test 作統計分析。
 立方體積 < 655 平均搜索時間為 333 秒; 立方體積 > 655 平均搜索時間為 50 秒, 有顯著差異。
 *P value < 0.05

在實驗中所使用的 15 隻杜比亞, 平均體長為 26.27mm, 體寬為 13.62mm, 平均長寬比值為 1.95, 將所有數值平均後分成兩組: 長寬比值 < 1.95 (n=7) 及 > 1.95 (n=8), 算出兩組數據的平均處理時間後以 T-test 作統計分析比較, 結果顯示無論獵物的長寬比值大於或小於平均值, 蜈蚣的處理時間都無顯著差異 (見圖九)。再來, 15 隻杜比亞的平均體高為 6.32mm, 配合體長和體寬, 算出平均立方體積為 2280mm³, 將所有數值平均分成兩組: 立方體積 < 2280 (n=7) 及 > 2280 (n=8), 算出兩組數據的平均搜索時間後以 T-test 作統計分析比較, 結果顯示無論獵物的立方體積大於或小於平均值, 蜈蚣的搜索時間都無顯著差異 (見圖十)。



圖十、杜比亞長寬比與蜈蚣處理時間關係
 圖中 X 軸代表長寬比大於 (n=8) 或小於 (n=7) 平均值, Y 軸代表處理時間 (秒), 以 T-test 作統計分析。
 長寬比 < 1.95 平均處理時間為 5523 秒; 長寬比 > 1.95 平均處理時間為 5312 秒, 無顯著差異。

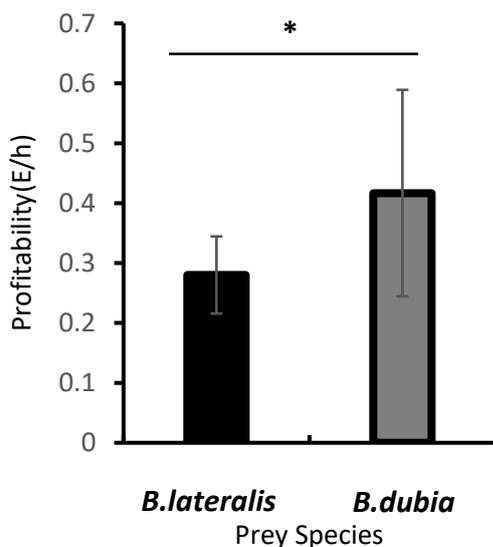


圖十一、紅蟑立方體積與蜈蚣搜索時間關係

圖中 X 軸代表立方體積大於(n=8) 或小於(n=7) 平均值, Y 軸代表搜索時間(秒), 以 T-test 作統計分析。立方體積<2280 平均搜索時間為 44 秒; 立方體積>2280 平均搜索時間亦為 44 秒, 無顯著差異。

四、以最適覓食策略理論(Optimal foraging theory)模型計算並比較不同獵物對蜈蚣的獲益能力

利用實驗紀錄的基本型質數據和蜈蚣捕食時間, 以及文獻中提出的櫻桃紅蟑及杜比亞之蛋白質與脂質含量 (Mark D. Finke et al., 2012), 分別算出兩種蟑螂(樣本數 n 皆等於 15)所含熱量(大卡), 帶入最佳飲食模型的公式 E/h, 得出兩者之獲益能力, 並用 T-test 進行統計分析比較, 結果顯示杜比亞的獲益能力顯著高於紅蟑(見圖十一)。



圖十二、兩種獵物的獲益能力比較
圖中 X 軸表示獵物的物種, 黑色代表紅蟑, 灰色代表杜比亞, Y 軸代表獲益能力(E/h), 以 T-test 作統計分析。紅蟑的平均獲益能力為 0.28; 杜比亞的平均獲益能力為 0.42, 有顯著差異。
*P value < 0.05

伍、討論

一、蜈蚣捕食獵物主要依靠觸覺還是嗅覺?(如圖五、圖六)

在探討蜈蚣嗅觸覺敏感度的實驗中，發現蜈蚣在遇到活體時，被觸碰後會引發強烈刺激，除了抬起最後一對足進入警戒狀態，還會利用身體前半部限制獵物逃脫並捕食；然而面對蟲乾時，其停留的狀況不一，大多是以觸角摸索一下就離去，少部分會在摸索後帶走並吃掉，其餘的在上面停留 10-20 秒不等，試探一下後就會丟棄食物離去。最後的統計數據顯示，將有活動能力的紅蟑投入後被捕食的機率是 100%，而無移動力的蟲乾，其被捕食率只有約 33%，結果是在有相同氣味的前提下，具移動力的紅蟑，其被捕食率顯著高於不能移動的蟲乾，與過去研究蜈蚣捕食行為的文獻相比，發現到蜈蚣的觸覺感官比嗅覺更加靈敏，且接受的刺激也多來自觸覺，結論是蜈蚣捕食獵物主要依靠觸覺，這可能是為了降低能量損耗，能夠以坐等的方式捕食靠近自己的獵物。

二、蜈蚣選擇獵物攻擊點位的方式 (如圖六、圖七)

為探討攻擊點位對蜈蚣的選擇性，首先分析兩種攻擊方式對蜈蚣的優劣性，發現攻擊腹面和頭部是最有效率的模式，因為無論獵物大小如何，若先行對頭部注入毒液，獵物會在短時間內被麻痺，然而此方式也有一個缺點：若獵物是以腹面對著蜈蚣，那麼其可以用腳進行踢擊(例如杜比亞)，踢擊雖不會對蜈蚣造成實質性傷害，卻可能有干擾作用，以致延長蜈蚣的處理時間，甚至有可能使蜈蚣放棄捕食；從背面柔軟處攻擊的好處是可以在上方壓制獵物而不會被踢擊，加快處理時間，然而毒液從背部較難發揮作用，因此觀察到許多蜈蚣本從背面獵捕，發現壓制不住會轉回正面攻擊腹部。總上所述，推測腹面對蜈蚣來說是效率最高的攻擊部位；而從背部攻擊雖然可以有效減少處理時間，但存在難以壓制的風險，故大部分蜈蚣會攻擊腹面，只有少數會從背部攻擊。在過去野外探察的資料中，也發現會直接攻擊弱點處的蜈蚣多半是大型個體，推測捕食經驗可能也會影響蜈蚣對攻擊方式的判斷。

三、 獵物基本型質對蜈蚣捕食時間的影響?(如圖八、圖九、圖十、圖十一)

在基本型質的測量中，長寬比值大於 2 表示獵物整體形狀分布更為狹長，而蜈蚣的口器屬於咀嚼式，且啃食的角度小。以紅蟑為例時，長寬比值超過 2 的個體，其處理時間也會顯著增加，若將頭部視為攝食起點，尾部視為終點，長寬比值大於 2 就像攝食路程被拉長，蜈蚣要將其完全攝食完畢就會花更多時間。而對於蜈蚣來說，紅蟑的立方體積越大，封鎖獵物逃脫路線就相對容易，若紅蟑的立方體積小，其逃脫空間就越大，甚至移動速度也會因質量的減少而增加，因此推斷立方體積小於平均值會讓搜索時間拉長，是因為紅蟑有更多空間可跑，且跑得更快，導致蜈蚣需花費更多時間捕食。

再來，以杜比亞為例時，其長寬比值和蜈蚣的處理時間沒有顯著差異，推測原因是牠的防禦行為會影響比較結果，比如踢擊和啃咬。紅蟑在被捕捉時就失去行動能力，這和杜比亞有所不同，可能是因為其身體小，毒液更容易作用，且沒有強壯的足能防禦；然而杜比亞卻能做出行動和捕食者抗衡，所以才無法直接從長寬比值看出其和處理時間的關係。

至於立方體積和搜索時間無顯著差異，推測是因杜比亞的移動力不強，不會因為身體小而容易逃脫或跑比較快。在遇到蜈蚣前有些個體會鑽入土中不動，或緩慢爬行；被捕食時也不常有快速逃脫的行為出現，導致無法比較體積變化和搜索時間的關係；且有些杜比亞會趴在原地不動難以被搜索，個體差異頗大，使得捕捉時間相當不一致，難以和型質進行比較。因此探討獵物型質和捕食者之搜索時間與處理時間的關係時，應考慮到獵物本身的特性，防止過多極端值出現並影響實驗結果。

四、 依據最佳覓食理論，哪種類型的獵物對蜈蚣來說是較佳的選擇？(如圖十二)

利用最適覓食理論中的最佳飲食模型比較出兩者獲益能力之不同，發現杜比亞的獲益能力顯著高於紅蟑，為了更了解兩者獲益能力的差別，將兩數據相除，發現杜比亞的獲益能力比櫻桃紅蟑高出約 1.5 倍，這對於蜈蚣來說是頗大的差距。因此杜比亞對蜈蚣來說是較好的獵物選擇，推測是因紅蟑的移動速度快，蜈蚣難以快速捕捉，且其所含熱量低，

對捕食者來說利益不大；反之杜比亞的移動速度緩慢，即使處理時間較長，換來的反而是更高的能量所得，其帶給蜈蚣的利益比紅蟑大的多，故蜈蚣應該選擇捕食杜比亞而非花時間在尋找紅蟑。

不過最適覓食理論仍有其侷限性，雖然能透過模型得出兩種獵物對蜈蚣的獲益能力存在差異性，但在現實中需要考慮更多因素，獵物對捕食者的獲益能力還會受到其豐度、分布密度及本身特性的影響。因實驗都是在封閉空間進行，無法確切知道其在野外捕食的真实情況，故對於蜈蚣在自然環境中真正合適的獵物選擇無法完全了解。透過此實驗的結果可以表明觀察及預測的結果，未來將把實驗方法推廣至野外，分析蜈蚣真正的捕食行為模式，以補足此理論在現實中的不足之處。

陸、結論與應用

一、蜈蚣捕食獵物主要依靠嗅覺，捕食前多以觸覺訊號作為發動攻擊的刺激來源；少數個體會取食蟲乾，但大部分在試探後即離去。



VS.



二、蜈蚣攻擊腹面的傾向明顯高於背面，直接將毒液注入腹部對其來說是最有效率的捕

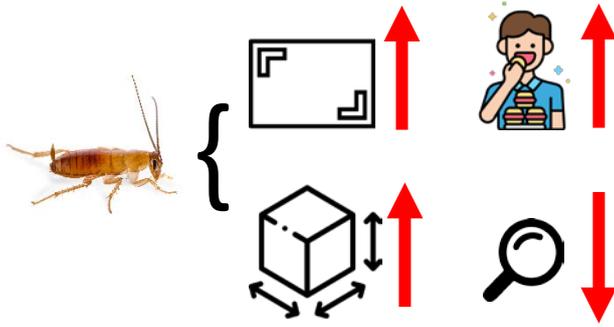
食模式；少數個體會從背面進行壓制，然而此方式有被獵物反擊的風險存在，故蜈蚣攻擊獵物腹部較具優勢。



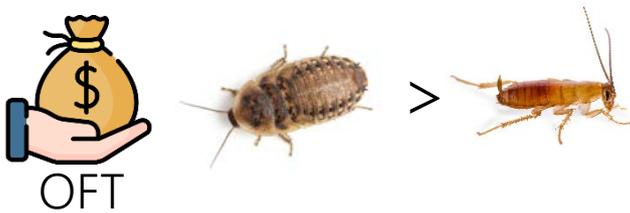
VS.



三、以紅蟑為例時，蜈蚣捕食狹長型的個體，處理時間會顯著增加；捕食小型個體，搜索時間也會顯著增加，然而以杜比亞為例則沒有顯著差異，推測是因為其防禦行為會影響比較結果。



四、使用最佳飲食模型計算出杜比亞的獲益能力顯著高於紅蟑，因此蜈蚣捕食杜比亞獲得的好處比紅蟑大非常多。



本研究的結果，除了探討前人的未盡事宜，也可以為蜈蚣的行為生態提供更多的佐證資料，藉由了解蜈蚣的捕食模式可以在每次的探查中分析環境的變化，獵物的增加或蜈蚣的減少都可能具有指標性的意義。

柒、參考資料及其他

趙瑞隆 (2003) 台灣地區蜈蚣目(唇足綱)之修訂(Revision on Scolopendromorpha (Chilopoda) from Taiwan) 國立中山大學生物科學系研究所碩士論文

Alcock, John. Animal Behavior, 6th ed. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 1998.

Christian Kronmüller, & John G. E. Lewis(2015, June 30). On the Function of the Ultimate Legs of Some Scolopendridae.

Carpenter CC, Gillingham JC (1984) Giant Centiped (Scolopendra alternans) Attacks Marine Toad (Bufo marinus). Caribbean Journal of Science 20: 71-72.

- Cloudsley-Thompson JL (1958) Spiders, scorpions, centipedes and mites. London, Pergamon, 228p.
- Christian Kronmüller, John G. E. Lewis (2015, June 30). On the Function of the Ultimate Legs of Some Scolopendridae.
- Cloudsley-Thompson JL (1945) Behaviour of the common centipede *Lithobius forficatus*. Nature 156: 537-538.
- Daniel R. Formanowicz, JR & Patrick J. Bradley (1986, February 24). Fluctuations in Prey Density: Effects on the Foraging Tactics of Scolopendrid Centipedes.
- Dugon, M.M., Arthur, A., 2012. Comparative studies on the structure and development of the venom-delivery system of centipedes; and a hypothesis on the origin of this evolutionary novelty. Evolution & Development 14, 1-10.
- Elzinga RJ (1994) The use of legs as grasping structures during prey capture and feeding by the centipede *Scolopendra viridis* Say (Chilopoda: scolopendridae). Journal of Kansas Entomological Society 67: 369-372.
- Edgecombe, G.D., Giribet, G., 2007. Evolutionary biology of centipedes (Myriapoda: Chilopoda). Annual Review of Entomology 52, 151 - 170.
- Emlen, J. M. (1966), "The role of time and energy in food preference", The American Naturalist, 100 (916): 611 - 17
- Meire, P. M.; Eryvynck, A. (1986). "Are oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) selecting the most profitable mussels (*Mytilus edulis*)?" Animal Behaviour. 34 (5): 1427.
- Lewis. (1981) The biology of the centipedes
- Michel M. Dugon., & Wallace Arthur (2012, August 7). Prey Orientation and the Role of Venom Availability in the Predatory Behaviour of the Centipede *Scolopendra Subspinipes Mutilans*.

- Molinari J, Gutiérrez EE, Ascensão AA, Nassar JM, Arends A, Márquez RJ (2005) Predation by giant centipedes, *Scolopendra gigantea*, on three species of bats in a Venezuelan cave. *Caribbean Journal of Science* 41: 340–346.
- MacArthur RH, Pianka ER (1966), "On the optimal use of a patchy environment.", *American Naturalist*, 100 (916): 603 – 09
- Noronha JC, Battirola LD, Chagas-Júnior A, Miranda RM, Carpanedo RS, Rodrigues DJ (2015) Predation of bat (*Molossus molossus*: Molossidae) by the centipede *Scolopendra viridicornis* (Scolopendridae) in Southern Amazonia. *Acta Amazonica* 45: 333–336.
- Mark Finke LLC, Rio Verde, Arizona (2012, January 24). Complete Nutrient Content of Four Species of Feeder Insects.
- Srbek-Araujo AC, Nogueira MR, Lima IP, Peracchi AL (2012) Predation by centipede *Scolopendra viridicornis* (Scolopendromorpha, Scolopendridae) on roof-roosting bats in the Atlantic Forest of southeastern Brazil. *Chiroptera Neotropical* 18: 1128–1131.
- Samuel P.G. Guizze · Irene Knysak · Katia C. Barbaro · Manoela Karam-Gemael · Amazonas Chagas-Jr. (2016) Predatory behavior of three centipede species of the order Scolopendromorpha (Arthropoda: Myriapoda: Chilopoda)
- Sinervo, Barry (1997). "Optimal Foraging Theory: Constraints and Cognitive Processes" Archived 23 November 2015 at the Wayback Machine, pp. 105 – 130 in *Behavioral Ecology*. University of California, Santa Cruz.
- Wigger E, Kuhn-Nentwig L, Nentwig W (2002) The venom optimization hypothesis: a spider injects large venom quantities only into difficult prey types. *Toxicon* 40: 749–752.
- Werner, E. E. ; Hall, D. J. (1974). "Optimal Foraging and the Size Selection of Prey by the Bluegill Sunfish (*Lepomis macrochirus*)". *Ecology*. 55 (5): 1042.

【評語】 050019

這項研究探討了蜈蚣在不同條件下的捕食行為，特別是感官使用、攻擊策略以及獵物特質對捕食效率的影響，這是一個有趣且具有潛在重要性的研究主題。研究專注於蜈蚣依賴哪種感官來捕食，並通過型質測量和捕食紀錄的方法，對蜈蚣的捕食行為進行了詳細的觀察和分析，這有助於深入了解它們的生態角色。

此外，研究還探討了蜈蚣攻擊獵物不同部位的優劣，這有助於我們更好地理解蜈蚣的捕食效率和策略，並考察不同獵物型質對蜈蚣捕食行為的影響，擴展了對捕食行為適應性的瞭解。透過運用最佳飲食模型來計算不同獵物的獲益能力，將理論與實際觀察結合，提供了有價值的洞察。

然而，研究結果應留意可能不適用於所有蜈蚣物種或不同生態環境，因此需要謹慎解釋和驗證結果。此外，研究中提到的嗅覺與觸覺，未排除藉由碰觸體表的化合物而產生的化學感受，建議在實驗設計上可以進一步深入探討。

最後，研究中提到隻數較少，並未充分考慮環境因素以及個體差異的影響，這些因素可能對結論產生影響，因此部分結論仍待進一步證實。總而言之，這項研究為蜈蚣捕食行為提供了有價值的初步洞察，但在未來的研究中仍有許多方面可以深入探討和改進。