虎斑烏賊的攝食決策研究

文／郭子新、焦傳金

前言

在無脊椎動物之中，俗稱「花枝」的烏賊具有最複雜的大腦結構，因此牠們能夠進行多種複雜的認知行為，這一點從烏賊多變的攝食行為即可看出端倪。烏賊是一種機會主義掠食者，也就是說牠們的主食並不是固定的，只要所處環境中有適合牠們的獵物即會捕食來吃。烏賊最喜歡的食物之一是蝦子，除此之外也會隨機捕捉海洋中的各種甲殼類和魚類作為食物。由於在野外的自然環境中，烏賊的獵物並非隨時隨地皆可取得，因此有效的攝食策略對烏賊的生存來說是非常重要的。

圖 1. 本實驗室所飼養之虎斑烏賊

資料來源：José Jiun-Shian Wu

烏賊總共有十隻腳，其中有八隻為較短的腕足、剩下兩隻是較長的觸腕，又稱為攻擊腕，顧名思義是用來攻擊以及捕捉獵物所會用到的觸腕。烏賊捕捉獵物的方式是藉由眼睛來確認其位置和移動速度等等，將身體轉而面對獵物並調整至適合的位置之後，烏賊會伸出牠的兩隻攻擊腕來捕捉獵物。我們利用烏賊的這個攝食行為作為基礎，設計了一系列的選擇實驗，去探討烏賊在面對不同數量、品質、大小的獵物時，會如何去做出選擇。此外，我們更進一步去研究烏賊是否能記憶先前遇到的情境、並活用牠自身的經驗來協助牠做出選擇。這些研究能夠讓我們一窺烏賊的攝食決策，藉由實驗室中單純的模擬測驗，去推測出烏賊在豐富多變的自然環境之中，是如何整合內在與外在的資訊，做出對其生存最有利的選擇。

實驗方法

本實驗室所研究的物種是虎斑烏賊(*Sepia pharaonic*)，為臺灣常見的烏賊種類，具有食用、觀賞等經濟價值。當烏賊看見獵物時，會自發性地轉向獵物並使用攻擊腕去捕抓獵物。本實驗室的楊璨伊同學利用烏賊的此種攝食行為設計出一實驗裝置（圖 2），

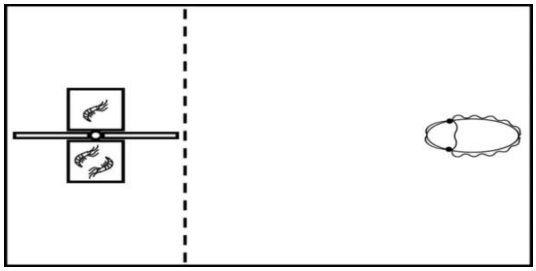

圖 2. 實驗裝置俯視圖

資料來源：Kuo & Chiao, 2020

由兩個透明盒子及一片隔板構成，當我們將裝置呈現在烏賊面前時，烏賊能夠清楚看見兩個盒子的內容物，但是最終只能選擇其中一邊的盒子。在接下來會提到的一系列實驗之中，我們會在盒子中放入不同數量、品質、大小的蝦子，用來觀察烏賊在面對不同選項時會做出怎樣的選擇。

烏賊是否具有數量感？

我們首先要研究的是烏賊是否能夠分辨不同數量的蝦子，以下的實驗由楊璨伊同學發想及進行。我們在兩個盒子中分別放入 1 隻與 2 隻大小皆相同的蝦子，結果發現 80% 以上的烏賊都選擇了 2 隻蝦子（圖 3）。初步證實了烏賊具有基本的數量感。

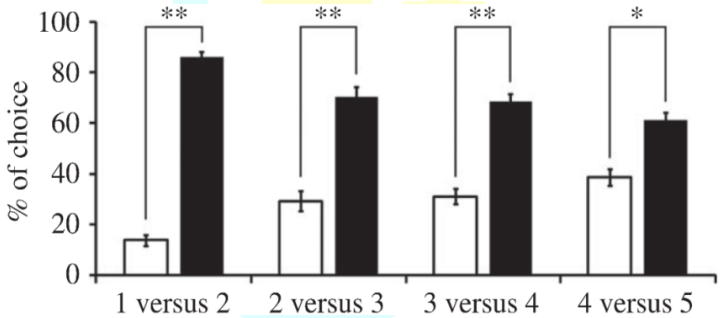

圖 3. 烏賊偏好選擇較多數量的獵物

資料來源：Yang & Chiao, 2016

接下來，為了測試烏賊是否能夠分辨兩個差異更小、更難以辨識的數量，我們又讓烏賊進行了更進一步的選擇測試，分別是 2 比 3、3 比 4、4 比 5 隻蝦子。

從結果圖可以得知，雖然隨著問題難度提升，選擇較多蝦子的烏賊比例逐漸下降，但仍然可以看見烏賊明顯偏好較多數量的蝦子（圖 3）。此結果不但使我們更加確信烏賊具有分辨數量的能力，也讓我們發現烏賊在攝食決策上具有「選擇數量較多的獵物」的趨勢。

在人類和其他動物中，數量分辨能力主要可分為兩個系統：其一是數感 (subitization)，指的是在物體數量小於四時，動物能夠在一眨眼之間，不通過計算即

可知道物體數量的能力；其二則是通過加法來計算物體的具體數量。過去的研究顯示，約一歲大的人類幼兒即具有數感，能夠在極短時間內分辨數量為一到三的物體。為了進一步確認烏賊的數量辨認能力屬於何者，我們計算了烏賊在這一系列測試中所花費的決策時間。結果發現在遇到越困難的選項時，例如當烏賊在 4 比 5 隻蝦子之間猶豫時，所需要的平均反應時間明顯的比烏賊在遇到簡單選擇，例如 1 比 2 隻蝦子時所猶豫的時間還要多（圖 4）。這項結果說明烏賊的數量分辨能力有可能並非來自數感而是來自計算，因此遇到較多蝦子時所花費的平均時間才會較長。我們也可以由此得知雖然所使用的系統不同，但烏賊已具備與人類一歲幼兒類似的計算能力。

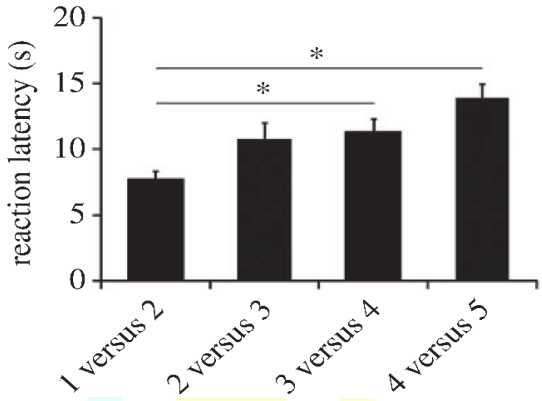

圖 4. 烏賊的平均選擇時間隨著選擇難度上升而增加

資料來源：Yang & Chiao, 2016

烏賊是否會因為食物品質不同而改變其攝食決策？

在過去的研究中已證實烏賊在可以選擇的情況下，較喜歡活著的獵物而不是死去的餌料。我們將這項特質與烏賊偏好數量較多的獵物的研究結果結合後，又提出一個新的疑問：當烏賊在面對數量與品質（活或死）各有優劣的獵物選擇時，牠會如何做出取捨？這次我們使用一個簡單的選項：將 1 隻活蝦與 2 隻死蝦放入裝置的兩邊，並觀察烏賊的決策。結果發現烏賊毫不猶豫地選擇 1 隻活蝦（圖 5），顯示出烏賊對食物品質的重視高於食物的數量。

圖 5. 烏賊喜歡 1 隻活蝦多於 2 隻死蝦

資料來源：Yang & Chiao, 2016

烏賊是否會因為食慾狀態不同而改變其攝食決策？

在探討完烏賊對於獵物數量以及品質的權衡後，我們轉而觀察烏賊在面對不同大小的蝦子時是否會有偏好。在這部分的實驗中，我們使用的蝦子皆是活蝦，因此烏賊不需要考慮蝦子的品質好壞。我們挑選了一隻烏賊平常會食用的蝦子作為大蝦，再挑選一隻體長只有大蝦的一半的蝦子作為小蝦，讓烏賊在這兩者之間做出選擇。結果顯示烏賊在面對 1 隻大蝦和 1 隻小蝦的選項時，偏向選擇 1 隻大蝦（圖 6），完全符合我們對動物攝食決策的普遍預期。

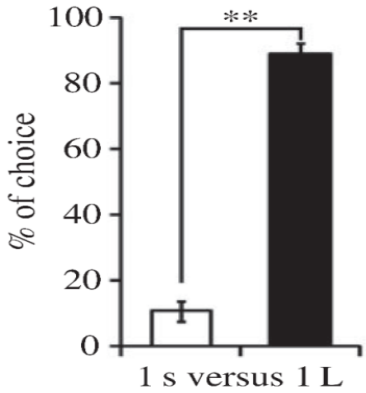

圖 6. 烏賊偏好體型較大之蝦子

資料來源：Yang & Chiao, 2016

接下來我們又將這項結果與數量的變因做結合，去探討烏賊在面對數量與大小不一的食物選項時，牠會做出怎樣的選擇？這次我們所設計的選項與上一次相似：將 1 隻大蝦與 2 隻小蝦放入裝置的兩邊，並觀察烏賊的決策。令人意外的是，這次烏賊展現出的決策會因為牠自身的飽足感不同而發生變化。當烏賊在餵食後不久、還有較高的飽足感時做實驗，牠偏好選擇 2 隻小蝦。相反的，當烏賊在餵食後過了較長時間、已有飢餓感時做實驗，牠偏好選擇 1 隻大蝦（圖 7）。

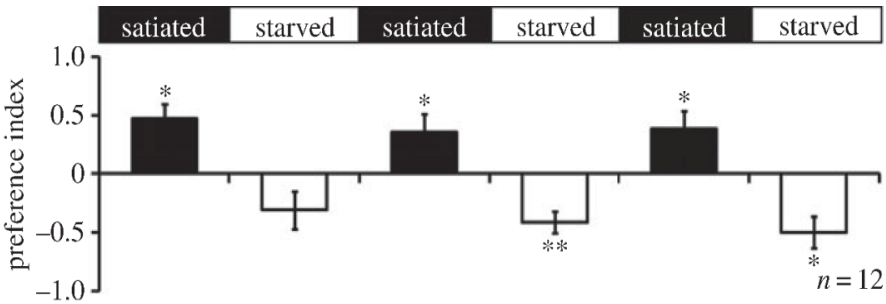

圖 7. 烏賊面對 1 大或 2 小蝦子時攝食決策與其飽足感有關

資料來源：Yang & Chiao, 2016）

在此我們嘗試對這樣有趣的結果給出可能的原因，首先我們認為這兩個選項代表了不同的掠食型態：烏賊需耗費較大的力氣才能抓住大蝦，並且若是大蝦逃跑了牠就會完

全沒有收穫，但若是成功抓住則會有較大的食物量，也就是所謂的高風險但高報酬的選項；反過來說，烏賊可以輕鬆捕捉小蝦，但若無法同時抓住兩隻的話，整體獲得的食物量就會減半，即是所謂的低風險低報酬的選擇。

若利用上述觀點去解釋實驗結果，我們可以發現烏賊在具有飽足感時會進行低風險的攝食行動，目標像是先求有再求好，只要有獲得食物即可；而在烏賊具有飢餓感時則會反其道而行，進行高風險的掠食行為，即使有可能失敗，仍會願意賭上一次獲得大量的食物的機會。此結論與過去進行的研究，發現人類在飢餓時容易在金錢管理方面鋌而走險的結果不謀而合。

烏賊是否具有分數感？

在上面一個實驗中，我們使用了體長差異一半的大小蝦子來進行實驗，若用數字來表示的話可說是 1 比上 1／2。這時我們突發奇想，不知道烏賊究竟懂不懂得「分數」這個概念呢？其實不只是烏賊、在無脊椎動物中來說，過去並沒有對於分數感的研究。因此本實驗室的黃以慧、林旭容、林俐妤等三位同學便以此為發想設計了以下實驗，嘗試對烏賊是否具有分數感做了初步的探討。

我們設計了 1 比 1.5、1.5 比 2、2 比 2.5、2.5 比 3 共四組實驗，其中 0.5 代表一隻小蝦，所以 2.5 就表示盒中有兩隻大蝦和一隻小蝦。將這四個組合呈現在烏賊面前，我們發現在前三種組合時，烏賊會選擇整體食物量較多的一邊，而在第四組實驗中烏賊則是沒有明顯偏好（圖 8）。

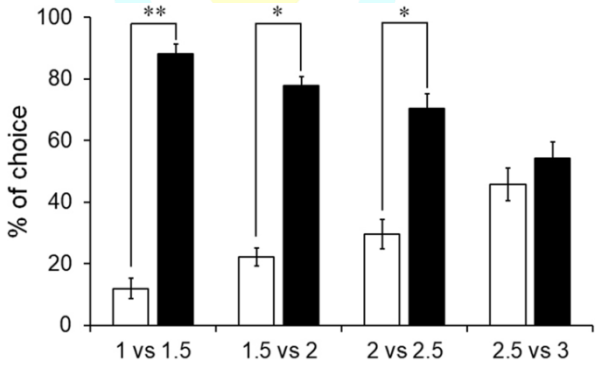

圖 8. 烏賊可以分辨分數大小

資料來源：Huang, et al., 2019

在這四組實驗中，我們最主要關注的是 1.5 比 2 和 2.5 比 3 這兩組實驗，原因是它們在數量上是兩邊相同的選項，但食物的總重量是不同的。在 1.5 比 2 這組實驗中，雖然兩邊都是 2 隻蝦子，但烏賊很明顯的將 1.5 這一邊的小蝦子考慮進去，進而選擇了 2 隻大蝦。雖然目前的結果無法證明烏賊是否能理解 0.5 的概念，但是根據第一、二組的

結果可以確定烏賊認為 1 隻小蝦加 1 隻大蝦是大於 1 隻大蝦並且小於 2 隻大蝦的。而在第四組中之所以烏賊沒有表現出偏好，可以認為是因為兩者的食物總量差異過小因此烏賊無法區別。

烏賊是否會因為過去經驗不同而改變其攝食決策？

由上述各種不同的實驗我們可以知道，烏賊的攝食決策有一些簡單的原則，例如由最直觀的數量或是大小去做判斷，基本上不會違反動物的生存本能。但是我們也可以發現在稍微複雜的情境中，烏賊可以靈活地根據內在的資訊（例如飽足感）去調整牠的攝食決策。接下來，我們則是想要知道烏賊是否能記憶並活用牠所遭遇過的外在情境，以及這些學習獲得的成果對牠的攝食決策能造成什麼樣的改變。

我們以最初的實驗結果，也就是在 1 比 2 中烏賊會選擇 2 隻蝦子為基礎，設計出以下實驗，希望能證明藉由學習可使烏賊改變其選擇偏好。這次實驗將分為二大階段，第一是提示階段、第二則是測試階段。在提示階段中，我們給予烏賊 0 比 1 的選項，這是一個之前從未出現在實驗中的選項，因為很明顯烏賊都會選擇 1 隻蝦子，而這也正是我們的目的。每當烏賊選擇 1 隻蝦子時，我們都會給予牠一個小獎勵：一隻非常小的蝦子，其長度約是烏賊體長的 1／5。雖然不足以改變烏賊的飽足狀態，但我們期望這個獎勵能提升烏賊對一隻蝦子所抱持的價值感。在確認烏賊已經學會一隻蝦子與這個小獎勵的關聯後，實驗便進行到第二階段，也就是測試階段。在此階段我們會給予烏賊簡單的 1 比 2 選擇，並且不論烏賊做出任何選擇都不會給予提示階段所出現的小蝦子獎勵。此階段的目的即是測試第一階段的提示是否有對烏賊產生影響，使其的選擇與原先結果不同。

結果我們發現在第一階段的提示結束後，若馬上進行第二階段的測試，則烏賊選擇 1 隻蝦子的比例明顯高於選擇 2 隻蝦子（圖 9），證明提示階段確實提升了 1 隻蝦子的價值感，改變了烏賊的偏好，使其選擇 1 隻蝦子的比例上升了。另外，我們還發現若是不在提示階段後馬上測試，而是等待一小時後再給烏賊進行 1 比 2 選擇，烏賊還是會呈現出被提示影響的趨勢，雖然從統計上看起來是烏賊並無對 1 隻或 2 隻蝦子有偏好，但也仍可以發現它與未經提示的結果有相當大的差異，顯示出提示作用的效果雖然逐漸下降但也至少可持續一小時。

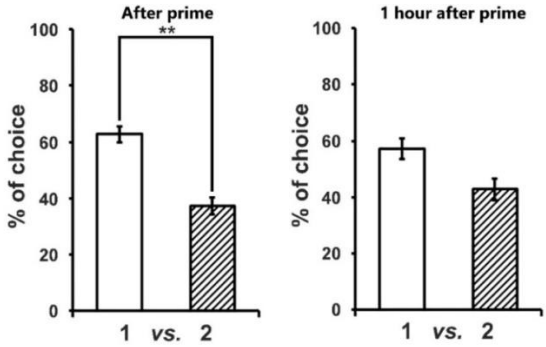

圖 9. 提示改變了烏賊的攝食決策

資料來源：Kuo & Chiao, 2020

為了再次確認小蝦子獎勵沒有對烏賊的飽足感造成影響，我們也進一步設計出了一組控制組實驗。在不給予烏賊 0 比 1 選項的狀況下，直接給予烏賊小蝦子獎勵，讓控制組烏賊的飽足感是與前述實驗組是完全相等的，接著一樣進行 1 比 2 隻蝦子的測試階段。結果發現未經提示階段的控制組烏賊即使是在吃了獎勵小蝦子後，也不會因為飽足感稍微提升了一點點，就將偏好從 2 隻蝦子改為 1 隻蝦子（圖 10）。此結果更加深了前述的實驗結論，即烏賊的攝食決策改變是源自於外在的提示提升了 1 隻蝦子的價值、而非與自身的飽足感變化有關。

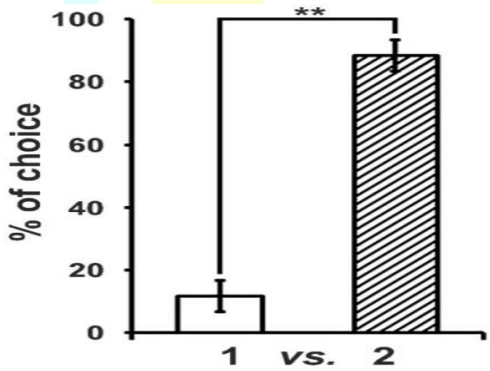

圖 10. 未經提示階段但飽足感與實驗組相同的烏賊偏好 2 隻蝦子多於 1 隻蝦子

資料來源：Kuo & Chiao, 2020

結語

其實不只是烏賊，大部分的其他動物也都是生活在不斷變化和具有不確定性的環境之中，因此牠們也都多多少少擁有可以彈性調整的攝食策略。例如，我們在上述實驗中創造的這種「同一個食物卻能在不同情況下產生不同價值」的現象被稱為「情境依賴評價」(state-dependent valuation)，從昆蟲、魚類、鳥類到人類都被證實具有這種「情境依賴評價」現象。由此可知烏賊應具有至少與脊椎動物同等級的攝食認知能力，讓他們能夠在這個隨機多變而複雜的自然環境中，藉由綜合評估自身狀況與外部環境資訊，

做出對其生存最有利的攝食決策。

郭子新
國立清華大學系統神經科學研究所博士班學生
焦傳金
國立清華大學生命科學院／系統神經科學研究所教授

參考資料

[1] Feigenson, L., Carey, S., & Hauser, M. (2002). The representations underlying infants' choice of more: Object files versus analog magnitudes. Psychological science, 13(2), 150-156.

[2] Huang, Y.-H., Lin, H.-J., Lin, L.-Y., & Chiao, C.-C.(2019). Do cuttlefish have fraction number sense？ Animal cognition, 22(2), 163-168.

[3] Kuo, T.-H., & Chiao, C.-C. (2020). Learned valuation during forage decision-making in cuttlefish. Royal Society Open Science, 7（12）, 201602.

[4] Pompilio, L., Kacelnik, A., & Behmer, S. T. (2006). State-dependent learned valuation drives choice in an invertebrate. Science, 311(5767) , 1613-1615.

[5] Symmonds, M., Emmanuel, J. J., Drew, M. E., Batterham, R. L., & Dolan, R. J. (2010). Metabolic state alters economic decision making under risk in humans. PloS one, 5(6), e11090.

[6] Trick, L. M., & Pylyshyn, Z. W. (1994). Why are small and large numbers enumerated differently ? A limited-capacity preattentive stage in vision. Psychological review, 101(1), 80.

[7] Yang, T.-I., & Chiao, C.-C. (2016).Number sense and state-dependent valuation in cuttlefish. Proc. R. Soc. B, 283(1837), 20161379.