

# 中華民國第 60 屆中小學科學展覽會

## 作品說明書

---

高級中等學校組 動物與醫學科

第三名

052001

賊頭賊腦詭計多-應用機器學習軟體探索虎斑烏賊的捕食行為

學校名稱：國立科學工業園區實驗高級中學

作者：  高二 王立皓  高二 李婉寧  高二 陳謙毅	指導老師：  馮蕙卿
---	------------------

關鍵詞：捕食行為、虎斑烏賊、DeepLabCut 機器學習軟體

## 摘要

我們探索虎斑烏賊捕食動態獵物行為，分析捕食策略，建立捕食行為模型。結合程式控制機械手臂帶動蝦子移動，高速攝影機連續拍攝烏賊細微行為變化，再藉助新近問世機器學習軟體 DeepLabCut 快速量化烏賊姿勢變化，並發展修飾演算法修正 DeepLabCut 輸出缺陷，提高辨識率，讓軟體動物烏賊的姿勢辨識首次成為可能，從而建立分析捕食行為的大數據。烏賊捕食動態獵物時嘗試與獵物同步行進，即使烏賊已游進它的攻擊腕可觸及距離，仍有漫長的捕捉等待時間，創造同時滿足注視與定位獵物條件的最佳捕抓時機，才在視覺回饋參與下射出攻擊腕捕捉獵物。我們依此提出新的烏賊捕食行為模型，可以同時解釋動態與靜態獵物的捕食行為。我們認為烏賊等待最佳捕抓時機的策略是智力的表現。

## 壹、研究動機

**捕食行為提供我們探索腦神經生理機制的重要線索。**生物學家想要窺探大腦眾多未解之謎，想要治療腦神經相關疾病，就必須充分理解腦神經的生理機制。捕食是生物與生俱來的基本行為，探討捕食行為有助於瞭解大腦是如何因應它的內在生理需要與外界刺激，也可以利用捕食行為研究生物的學習與記憶機制，幫助我們了解腦神經的生理機制。雖然，捕食行為是如此普遍的生物行為，我們對它的理解，如捕食行為是如何被誘發的，還是非常侷限。我們想從探索生物的捕食行為走進大腦的窺探之旅。

**我們選擇虎斑烏賊作為探索捕食行為的實驗生物。**從生物演化的分支來看，頭足綱動物與哺乳綱動物的共同祖先需要追溯到六億年前。兩者因應地球的生態系統各自獨立發展出具有複雜功能的腦神經系統，卻又因演化途徑的迥然不同，從頭到腳在生理結構與生理機制上存在有極大的差異，因此瞭解頭足綱動物的腦神經，將引導我們從一個完全不同於哺乳綱動物的角度探索腦神經科學，除了讓我們更深入瞭解不同演化途徑下可能的產物外，還可能帶來新的認識與啟發。也許有一天，我們也可以模仿頭足綱動物的另類思考模式，帶給人工智慧另一種新穎的演算法，創造全新的效能與用途。烏賊擁有發達的腦神經系統，卻又不如同綱的章魚那麼絕頂聰明，因此是研究腦神經科學的理想模式生物。其中的虎斑烏賊更已在本土養

殖成功，方便獲得，成本不高。更重要的是，我們可以在實驗室裡養殖，幾個月內長成成體，這些因素都保證了我們的實驗生物來源的單純性與便利性。

**烏賊是視覺動物，仰賴視覺神經捕食[1]**，也因此受限於視覺與運動神經延遲時間的限制，喜歡捕食靜態的獵物。對於動態獵物，烏賊喜歡等待獵物靜止下來再捕食。前人的研究描述**烏賊捕食靜態獵物有三個清楚分明的階段，即注視(attention)、定位(position)與捕抓(seizure)階段[1]**：烏賊在注視階段可能會改變體色，突出第 I 與第 II 對觸腕，內聚眼珠與移動頭部等動作，主要的特徵是烏賊的目光瞄準獵物；在定位階段則是游進距獵物約一個烏賊體長(mantle length)的攻擊距離(attack distance)，這也大約是烏賊的攻擊腕(attack tentacles)可伸長的長度；在捕捉階段則在約 30 ms 內快速射出攻擊腕，約 60 ms 抓住獵物，約 150-300 ms 將獵物放入烏賊口器內[1]。

**烏賊是否直接捕食快速移動的獵物呢？**相對於捕食靜態獵物，捕食動態獵物更需要腦神經的高度協同運作。如果烏賊捕食動態獵物，那麼相對於捕食靜態獵物的行為模式，會有怎樣的**捕食動態獵物的行為模式**？前人的研究告訴我們，烏賊能夠因應獵物與自身的需求給出不同的捕食選擇：如會針對獵物的相對體型大小選擇使用身體撲上(jump)獵物再輔以觸腕環抱獵物(簡稱撲抓獵物)，或單純用攻擊腕捕抓獵物[2]；會針對飢餓程度優先選擇高風險高獲利(如一隻大蝦子)或低風險低獲利(如 2 隻小蝦子中的一隻小蝦子)的獵物下手[3-4]，還會記憶不同時間出現的獵物品質好壞，決定是否該為了享用即將到來的美食而先餓下這一頓[5]。那麼**烏賊可能擁有哪些特殊的捕食動態獵物的策略呢？這些是我們想要探討的問題。**

**量化動物的姿勢是研究動物行為的必需步驟。**動物姿勢的量化往往費時耗力，又不容易精確。2018 年，國外學者在 Nature 系列的頂尖期刊發表應用機器學習的深度神經網絡演算法發展出的生物姿勢辨識開源軟體 DeepLabCut[6]，立即成為研究腦神經科學的利器。藉由 DeepLabCut 的協助，我們僅需針對少數照片裡實驗動物身上的特殊位置進行人工標記(labeling)，當作訓練 DeepLabCut 的教材，DeepLabCut 將藉由程式化的機器學習演算法自我訓練，並建立模型幫我們在其他眾多照片裡的實驗動物身上定出虛擬標記的位置，協助我們快速量化動物姿勢的變化，建構大數據。DeepLabCut 的出現將動物行為的觀察向前邁出了關鍵的一大步。

我們研究主軸是結合 DeepLabCut 機器學習軟體與快速攝影機，量化與分析烏賊捕食動態獵物的全時間細微行為變化，再根據大數據建立烏賊捕食行為的模式。這在 DeepLabCut 問世之前，幾乎是不可能的事，因為一次捕食實驗要辨識的照片可能高達數千張，而我們需要多次重複烏賊的捕食實驗，分析行為模式並確認模型的正確性。

機器學習軟體 DeepLabCut 是很聰明，辨識產出也很快，但常是對錯參半。研究人員如何快速判讀 DeepLabCut 的哪些辨識輸出是正確的，失敗的辨識如何補正，便成了能否成功應用 DeepLabCut 的關鍵步驟。我們研究的一個亮點是找出合適的修飾演算法，修正 DeepLabCut 的輸出瑕疵，然後利用修飾後的辨識結果探討虎斑烏賊的捕食策略，比較烏賊捕食動態獵物與靜態獵物的不同，建立更周全的捕食行為模型。

## 貳、研究目的

我們的研究目的簡述如下：

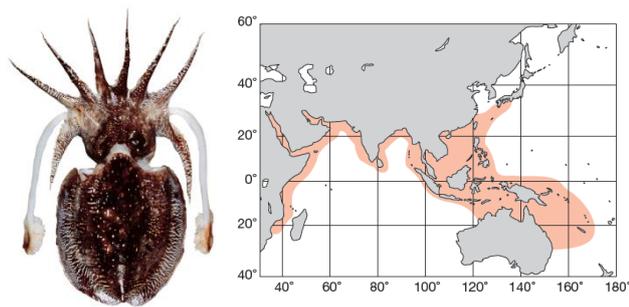
- 一、**觀察烏賊捕食動態獵物的行為與策略**：既觀察烏賊的全程捕食行為，也觀察捕食過程中的細微行為變化。
  - (一)、 烏賊發現動態獵物後的行為反應。
  - (二)、 烏賊捕食過程中與動態獵物的互動。
  - (三)、 烏賊發動攻擊腕捕捉獵物時機的決定。
  - (四)、 烏賊射出攻擊腕過程中的視覺回饋。
  - (五)、 烏賊捕捉獵物失敗後的行為模式。
- 二、**模式化烏賊捕食動態獵物的行為**。
  - (一)、 比較烏賊捕食靜態與動態獵物的行為差異。
  - (二)、 嘗試建立可同時解釋烏賊捕食靜態與動態獵物的行為模型。
- 三、**討論烏賊身體構造與捕食行為的關聯**：從視覺、觸腕、口器到平衡囊裡的毛細胞。
- 四、**操控實驗變因影響烏賊捕食行為**
  - (一)、 烏賊捕食動態獵物的行為研究(第一階段實驗)。

- (二)、 改變環境照明，探討照明亮度如何影響烏賊的捕食行為(第二階段實驗-進行中)。
- (三)、 學習在捕食行為裡扮演的角色(第三階段實驗-構想中)。

### 參、 實驗動物、 實驗設備及分析軟體

#### 一、 實驗動物-虎斑烏賊簡要介紹如下：

- (一)、 實驗用烏賊的選擇：烏賊<sup>1</sup>俗稱為花枝或墨魚<sup>2</sup>。我們選用虎斑烏賊為實驗動物，學名*Sepia pharaonis*，體型如圖三之一左圖所示，分佈海域如圖三之一右圖所示[7]，如在臺灣西部的近岸沿海，水深約10-100公尺深<sup>3</sup>的泥沙地域或珊瑚礁區[8]。虎斑烏賊是台灣近海常見的四種烏賊<sup>4</sup>之一，屬於熱帶烏賊，繁殖期約在春夏兩季。虎斑烏賊的生命週期短，平均壽命約9個月，可以人工飼養，因此為一合適的模式生物。人工飼養的虎斑烏賊以活體的小蝦與小魚為主食，尤其喜歡活體的豐年蝦，成體的體長(mantle length)可達20公分，體重可達1公斤重。



圖三之一：左圖是虎斑烏賊，右圖棕色海域是虎斑烏賊的常見分佈海域[7]。

- (二)、 烏賊與捕食有關的身體構造：烏賊身體可區分為頭部、足部和外套膜(mantle，又稱胴部)三個部分，如圖三之二所示。足部已經特化成為觸腕(tentacle)和漏斗(siphon)。觸腕共有5對10條，4對短觸腕，1對長觸腕，左右對稱。左右最外圍的短觸腕是第

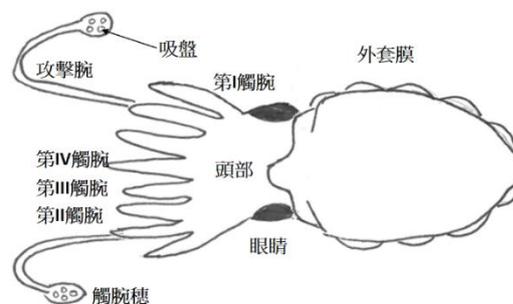
<sup>1</sup> 烏賊與章魚的簡單區別：烏賊的眼睛是 W 型，章魚的眼睛是一條線型。烏賊有十條觸腕，章魚有八條觸腕。烏賊的外套膜是袋狀的，章魚的外套膜是球狀的。烏賊常具有發達的內骨骼如骨板，章魚的內骨骼已經完全退化。烏賊喜歡光線明亮的環境，章魚喜歡光線昏暗的環境。烏賊捕抓獵物的方式有二，即觸腕撲抓與用攻擊腕捕抓獵物，章魚常用觸腕撲抓獵物，沒有一定的行為模式，如以聲東擊西的方式設計陷阱誘抓獵物，即以一隻觸腕輕碰獵物，引發獵物本能逃脫反應，卻撞上預先擺放的另一隻觸腕的吸盤。顯然，章魚的智商遠高於烏賊。

<sup>2</sup> 墨魚(cuttlefish)與魷魚(squid)都擁有十條觸腕。烏賊與魷魚都有一對攻擊腕，但墨魚的攻擊腕可以縮在觸腕囊內，魷魚的攻擊腕則不行。墨魚有硬骨板，魷魚有一片薄且透明的軟脊骨。我們習慣叫墨魚為烏賊，但也有叫魷魚為烏賊。我們這裡的烏賊是指墨魚。

<sup>3</sup> 海洋透光帶深度約為 100-200 公尺。

<sup>4</sup> 另外 3 種台灣近海常見的烏賊分別是擬目烏賊、真烏賊和日本無針烏賊。

I對腕，往內命名至第IV對短觸腕。短觸腕的內側密佈吸盤。長觸腕又稱攻擊腕。觸腕末端稱觸腕穗(tentacle club)，內側有小吸盤(suckers)，也就是說攻擊腕除了末端外沒有吸盤。烏賊常用攻擊腕的觸腕穗捕食獵物，平時會將攻擊腕縮在左右第III腕與第IV腕間的觸腕囊(pouches)內，一旦烏賊鎖定獵物，會慢慢接近獵物，然後快速地射出攻擊腕捕抓獵物。烏賊的這個生理結構要求烏賊需能精確目測獵物距離，否則捕食的失敗率會很高，因烏賊利用短觸腕的吸盤或攻擊腕的觸腕穗上的吸盤捕抓獵物，卻無法用攻擊腕的其他部位抓住獵物。當烏賊使用攻擊腕捕抓獵物時，如果距離估計錯誤，即使它的攻擊腕已經掃到獵物，也無法抓住獵物，就如同我們無法單純用手臂抓住東西。



圖三之二：虎斑烏賊的身體構造。外套膜長度約與伸直的攻擊腕等長。

(三)、**烏賊視覺的捕食功能**。烏賊的眼睛有以下三個主要特徵：(1)單眼(camera-type eye)，不同於昆蟲的複眼，具有如脊椎動物(含人類)的視網膜，神經纖維和視神經等；但與脊椎動物不同的是，烏賊的視網膜是在視神經纖維之外，不會因視神經纖維的遮蔽，產生視覺盲點[9]。(2)烏賊眼睛的水晶體是圓形的，無法藉由改變眼球形狀調整焦距，烏賊是透過移動整個眼球(內有水晶體)改變焦距[10]。人類的水晶體是橢圓形的，可以經由改變眼球形狀調整焦距。(3)烏賊的眼睛有瞳孔(pupil)，瞳孔會因環境的光強度改變張開度[11]。從前的研究顯示，當人為弄瞎烏賊一隻眼睛，強迫烏賊使用單眼捕食時，烏賊的獵食成功率會顯著下降[1]。新近的研究則偏向於相信烏賊可以同時使用雙眼產生立體視覺，並應用立體視覺捕食[12]。所謂立體視覺是指烏賊同時利用雙眼看獵物，因兩眼球間間距產生視差，物體在兩個眼視網膜上的成像因此存在有些微的差異，當視中樞神經融像時，會讓烏賊感知自己與獵物

間存在有距離並知道獵物本身有深度(或厚度)，這讓烏賊擁有三維的空間映像。立體視覺允許烏賊在離獵物較遠的地方，就可以感知獵物的距離，也有較短的視覺延遲。

(四)、**烏賊口器的捕食功能**。烏賊的口器稱口球(buccal mass)，口球內有一對像鸚鵡喙的顎片可以咬斷觸腕送入的獵物，烏賊會攻擊獵物的柔軟要害並肢解獵物。有像長出牙齒的舌頭狀的磨食器官稱齒舌(radula)可以磨碎獵物，方便送入食道，另口球內有可分泌含神經毒素的唾液腺，可以暫時麻痺獵物，從容肢解獵物。

(五)、**實驗用烏賊的飼養**：實驗室從宜蘭人工養殖場購買虎斑烏賊的卵。孵化後的幼體，先以白蝦(*Litopenaeus vannamei*)的幼苗飼養，約60天後的成體改用白蝦與淡水黑殼蝦(*Neocaridina denticulate*)飼養。實驗室飼養的烏賊如圖三之三所示。烏賊是海水動物，我們使用天然海水飼養烏賊，飼養鹽度略高於天然鹽度，約控制在34‰到36‰間。飼養缸的溫度常年保持在23°-25°C。每日餵食3次，視個別虎斑烏賊的體重，每尾每次餵食蝦子1-2尾。飼養用水箱底部配有過濾用海綿等材質維持水質。海水為硬水<sup>5</sup>，pH值約為8.0-8.5<sup>6</sup>，水質的改變可能會嚴重影響烏賊的存活率。烏賊可能嗜食同類，也為了容易分辨烏賊，烏賊成體後必需分開飼養，如圖三之三右圖所示。



圖三之三：左圖是剛殖入實驗室的烏賊卵(攝於2020/2/17)，中偏左圖是飼養中的烏賊幼體(攝於2020/2/17)，中偏右圖是飼養中開始獨居的年輕成體烏賊(攝於2020/4/23)，右圖是步入老年的成體烏賊(攝於2019/9/5)。

(六)、**實驗用烏賊的數量**：第一階段的動態獵物捕食行為研究前後共有22隻虎斑烏賊參

<sup>5</sup> 硬水是因為水中含有鈣與鎂離子。當水中含碳酸鈣成份高於 150 ppm 即為硬水。海水約含鈣 400 ppm，鎂 1300 ppm，因此海水屬於硬水。

<sup>6</sup> 實驗室養殖的烏賊並沒有特別排除水中含二氧化碳。水中含過高的二氧化碳，會導致水質酸化(acidification)，但新近學者研究[13]，即使在水質酸化嚴重(含二氧化碳 1000 ppm)的環境中，烏賊的孵化，成長，乃至於尋找庇護所，捕食，視覺反應等行為並沒有發生明顯的改變。

與實驗。第二階段的照明變因控制研究已使用14隻虎斑烏賊參與實驗。

(七)、**實驗室生物安全審核**：本實驗已通過指導老師所在學校的實驗動物照護及使用委員會的審核。

二、**實驗設備**簡要說明如下：

- (一) **實驗設備**。如圖三之四的左圖所示。
- (二) **飼養用水箱四座**。尺寸為長180厘米，寬58厘米，深39厘米。水箱內有多座飼養盒(如圖三之三的中偏右圖所示)，每座飼養盒可以隔間方式放置實驗烏賊數尾。
- (三) **壓克力實驗槽(arena)**。壓克力實驗槽依實驗目設計與訂製。第一階段的壓克力實驗槽的尺寸為長35厘米，寬38厘米，深12厘米。實驗期間，放置實驗烏賊乙尾，如圖三之四的中偏左圖所示。第二階段的壓克力實驗槽的尺寸為外長26.5厘米，外寬22.5厘米，外深12厘米，內分四個隔離空間，每一格間內長10厘米，寬10厘米。
- (四) **實驗用可見光光源LED**，提供實驗烏賊合適的照明，可以改變亮度。
- (五) **實驗用近紅外線(約940 nm)光源**，提供高速攝影機足夠亮度的光源。
- (六) **高速攝影機**。高速單色10GigE攝影機(HT-4000-N, Emergent Vision Technologiesa)，拍攝格數可超過每秒90張，另配有35毫米鏡頭(HF-3514V-2, Myutron Inc., Japan)乙部。攝影機安裝在可兩軸移動的機台(ThorLabs, Newton, NJ, USA)上，可以手動調整攝影機的位置。
- (七) **影像專用電腦**。電腦安裝有專用的高速影像儲存軟體(StreamPix 7.0; NorPix, Canada)，可以控制高速攝影機快速獲取圖像照片。照片像素為2048乘2048，以TTF格式儲存。另有影像播放軟體ImageJ (1.52a; National Institute of Health, USA)，方便瀏覽。電腦另含有一10G adapter board (Myricom, Arcadia, CA, USA)與高速固態硬磁碟機(v-NAND SSD 970 Pro NVMe M.2, 1Tb, Samsung, Korea)，可以快速儲存拍攝影像。電腦另配有高性能顯卡(台灣華碩，Geforce RTX 2070s)，配合影像軟體DeepLabCut。
- (八) **獵物機械手臂**。獵物機械手臂配有鋼條，滑軌，與伺服馬達(WLC stepping motor, Taiwan)等，如圖三之四中偏右圖所示。獵物機械手臂的鋼條有兩個吊勾，如圖三之四右圖所示，可以固定蝦子或小魚。藉由一可程式化的控制卡版(UNO, Somerville, MA, USA)

控制伺服馬達，讓鋼條在滑軌上以等速或變速來回移動，調速範圍為 0-100 mm/s。當我們討論烏賊的動態獵物捕食行為，基於獵物移動變因的可控制性，我們的實驗都是將蝦子固定在獵物機械手臂的左右掛勾上，如圖三之四的右圖，人為控制獵物機械手臂的左右反覆移動下獲得的。這讓我們可以控制蝦子的移動方向與速率，可快可慢，可重覆，更可以有系統的重覆改變蝦子的移動方向與速率。



圖三之四：烏賊捕食行為實驗設備。圖左是整個實驗裝置，圖中偏左是壓克力實驗槽(arena)，內有實驗烏賊乙隻，配有石塊，模擬烏賊的天然生態環境。圖中偏右是獵物機械手臂。圖右是獵物機械手臂的鋼條上的吊勾，用來固定蝦子。

### 三、實驗用機器學習軟體 DeepLabCut，簡要介紹如下：

研究動物行為，常常需要多次連續拍攝一個關注行為的動態變化，並給予每一幅拍攝照片裡的重要姿勢人工標記，追蹤行為發生期間，關鍵身體部位的姿勢變化，做為量化行為研究之用，這往往是非常耗人力也費時卻不容易精確的工作。DeepLabCut是在2018年由美國哈佛大學的A. Mathis等生物神經學者發表的學術用3D無實體標記的姿勢辨識開源軟體，主要用在追蹤動物身體姿勢的動態變化，是研究動物行為的功能強大軟體。它應用深度神經網絡(深度學習的始祖)的演算法，對少量輸入已人工標記的照片進行表徵學習並依此建立模型，再利用模型來辨識大量未標記照片。也就是說，在可能多達數千張的拍攝動作照片堆裡，我們僅需挑出少量(約50至200張照片)的照片進行人工標記(labeling)，據此訓練(training) DeepLabCut建立模型，DeepLabCut就可以自動辨識其餘的動作照片裡對應標記的位置，並提供標記的量化座標，因此可以省下手工標記的絕大部分時間。雖然 DeepLabCut的作者聲稱DeepLabCut標記的準確度可與全手工標記相當，但事實上，人工智慧還是有其極限，尤其是對可以大幅度身體變形的軟體動物如烏賊的姿勢辨識，難度更高。我們撰寫修飾軟體，修正不恰當的標記位置，讓DeepLabCut發揮它的最佳功能。

DeepLabCut的使用說明詳見[14]。

## 肆、實驗設計與流程

### 一、實驗設計：

(一) **虎斑烏賊為一種視覺動物，其捕食行為需要自然光照明。**實驗裝置配備有LED可見光光源，模擬虎斑烏賊的自然生活環境。但是白光碰到水面會產生反射光，如圖三之四的中偏左圖所示，嚴重影響攝影畫質，降低DeepLabCut的辨識能力。

(二) **高速攝影機要求足夠的光強，但過度的光強會讓烏賊不舒服，嚴重影響烏賊的捕食行為，**因此不適合做為拍攝實驗過程的光源。**烏賊的視覺神經對紅外線不敏感，**因此本實驗採用**近紅外線高速攝影機**，並配置有高強度近紅外線光源，波長約940 nm。

(三) **照片品質的提高。**光線的反光，水箱水面的波紋，以及實驗裝置的振動，皆會影響拍攝影片的畫質，經由下列努力，照片品質獲得顯著改善。

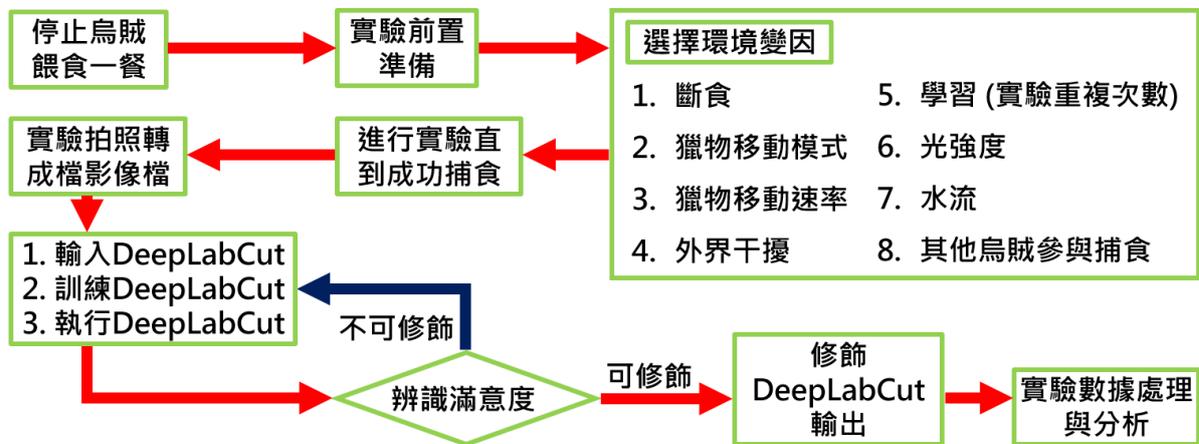
- i. **選擇近紅外線光源為攝影光源。**因為近紅外線碰到水面的反射係數低；相對於更高頻的紅外線，近紅外線在水中吸收率也較低。
- ii. **濾除可見光。**在高速攝影機的鏡頭前放置兩個圓偏振濾光片，衰減可見光波長範圍內的光強進入高速攝影機。
- iii. **減少光線直接反射。**壓克力實驗槽底部的外面貼有棕色紙和半透明薄膜充當光線漫射板(diffuser)，壓克力實驗槽內壁貼有表面粗糙的薄膜，減少光線反射。
- iv. **防震工程。**壓克力實驗槽置放於一防震桌上，並將獵物機械手臂放在另一獨立的工作桌上，不與防震桌接觸，避免環境振動或馬達轉動影響實驗過程的攝影照片品質與烏賊的捕食行為。

(四) **避免烏賊分心，影響實驗結果。**利用黑色帳篷分別罩住壓克力實驗槽與獵物機械手臂，烏賊無法看到壓克力實驗槽外的實驗人員與勾住蝦子的獵物機械手臂。

(五) **實驗可重複性的確保。**我們利用可程式控制的機械手臂帶動獵物-蝦子-移動，可以重複動態獵物的移動軌跡與移動速率，避免獵物本身的移動特質影響實驗結果。

二、**實驗流程**，如圖四之一所示。烏賊是比較神經質的動物。從烏賊飼養槽取出選定的實驗烏賊，將其放入壓克力實驗槽後，需先等待約15分鐘，使其冷靜。不冷靜的烏賊會一直

移動或者噴水，影響捕食行為。架設紅外線高速攝影機後，需先拍攝照片並瀏覽品質，調整紅外線高速攝影機的增益與曝光度，優化攝影圖像品質後，才進行實驗。



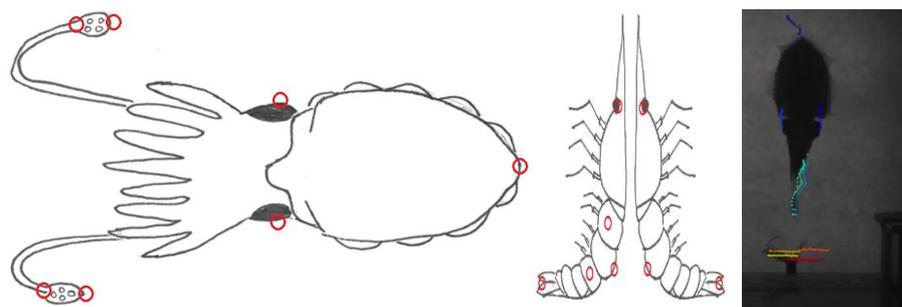
圖四之一：實驗流程。

## 伍、數據處理-DeepLabCut 的應用與修飾

### 一、決定生物體虛擬標記位置：

(一) 虎斑烏賊身體上的虛擬標記，共有七處，分別為左右攻擊腕觸腕穗的底部與末端共四處，左右眼各一處，尾部端點(tip)一處，如圖五之一左圖所示。

(二) 白蝦身體上的虛擬標記，共有六處，左右眼各一處，蝦背一處，蝦尾一處，另兩處為掛勾所在位置，如圖五之一右圖所示。



圖五之一：虎斑烏賊(左圖)與白蝦(中圖)身上的虛擬標記，與DeepLabCut顯示虛擬標記隨時間改變的軌跡(右圖)。

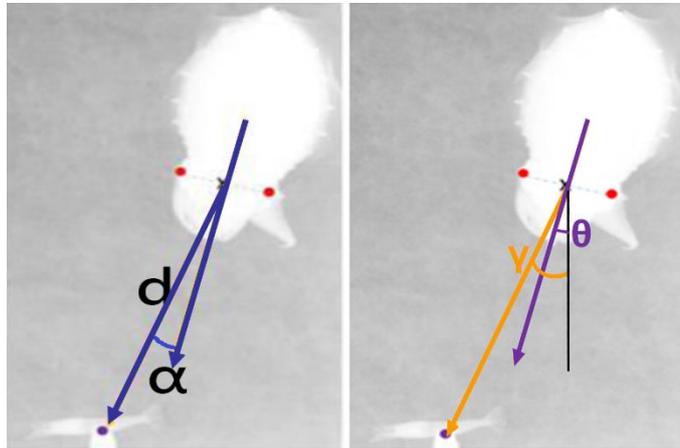
### 二、定義烏賊捕食動作的變數：

(一) 烏賊雙眼中點的水平與垂直座標值。

- (二) 烏賊雙眼中點的水平與垂直速率。
- (三) 蝦子的水平與垂直座標值。蝦子位置由勾住蝦子的左右掛勾座標的平均值決定。
- (四) 蝦子的水平與垂直速率。蝦子只沿水平方向移動。
- (五) 烏賊的捕食視覺攻擊偏離角，

$\alpha$  角，即烏賊兩眼的中垂線與兩眼中點和蝦子左右掛勾中點連線的夾角，如圖五之二所示。

- (六) 烏賊與獵物距離(d)，烏賊雙眼中點與蝦子身上左右掛勾中點的直線距離。



圖五之二：左圖標示虎斑烏賊與蝦子的距離(d)與虎斑烏賊的視覺攻擊偏離角(角  $\alpha$ )，即烏賊兩眼的中垂線與兩眼中點和蝦子身上左右掛勾中點連線的夾角。此兩線與垂直軸的夾角分別為角  $\theta$  與角  $\gamma$ ，如右圖所示。

### 三、安裝DeepLabCut

- (一) 首先下載並安裝Anaconda 3.7或以上，內含Python編譯器。
- (二) 下載DeepLabCut的dlc，根據使用電腦的作業系統及是否使用GPU選擇正確版本。
- (三) 以管理員身分執行Anaconda Navigator，進入Navigator的Environment，匯入已載好的DeepLabCut的dlc，並確定Navigator管理的配件版本相符。
- (四) 安裝成功後即可執行DeepLabCut。
- (五) 以上是我們經過多次嘗試後得到的成功安裝方式。

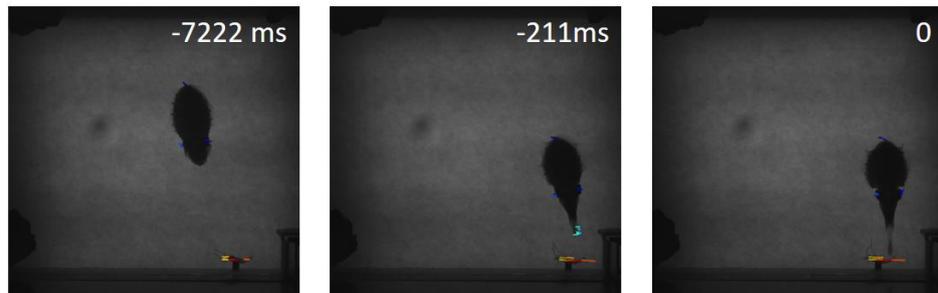
四、**後製影像檔**。高速攝影機以每秒90個影格數的速率拍攝烏賊捕食過程，所得照片以TTF格式儲存在固體硬磁碟機，再以約4000張照片為一組分批利用軟體Streampix或ImageJ將TTF格式的圖檔轉成avi格式的影片檔。開啟DeepLabCut，輸入影片檔。

### 五、DeepLabCut的辨識與修飾

- (一) **Frame labeling**。要求DeepLabCut從輸入的影片檔中選取200張照片，選取的方法可以是隨機、指定或固定間隔時間。我們採隨機方式讓DeepLabCut從avi檔中選取需人工

標記的攝影照片，再依DeepLabCut指示人工逐張在烏賊與蝦子身上標示虛擬標記，這是frame labeling。第一階段實驗總計做過十次以上的labeling，每次labeling的結果都可以疊加使用。

(二) **DeepLabCut的訓練與辨識產出**。執行DeepLabCut程式，約需12小時的桌機電腦計算時間。執行完成後，可以得到烏賊捕食過程所有拍攝照片裡的虛擬標記位置的座標值。佐以拍攝檔案編號(時間)，我們即可量化烏賊隨時間變化的捕食行為。如圖五之三所示。



圖五之三：DeepLabCut的輸出。虛擬標記如彩色亮點。DeepLabCut可以顯示虛擬標記的移動軌跡。0 ms是烏賊攻擊腕觸碰蝦子的瞬間。

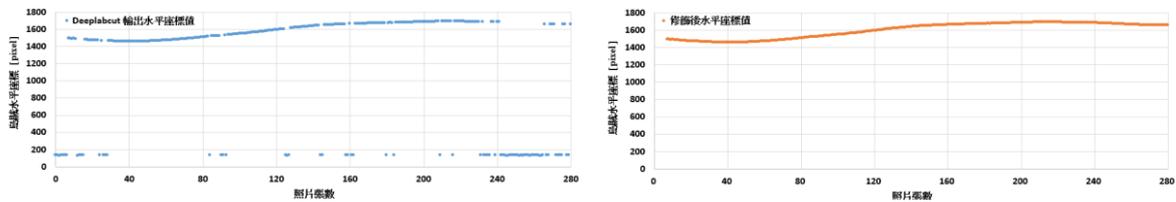
(三) **DeepLabCut產出數據的判讀**。雖然機器學習演算法非常的聰明，但還是常常出錯。如何快速的分辨DeepLabCut產出的數據是否正確，為能否有效使用DeepLabCut的關鍵。如果DeepLabCut無法準確辨識虛擬標記，就需要對DeepLabCut重新或增加labeling與隨後的再訓練，優化DeepLabCut的模型。更多的情況是DeepLabCut的辨識產出對錯參半，我們需要對DeepLabCut的產出數據進行修飾，剷除辨識錯誤的數據，插入內插的數據，讓修飾後的DeepLabCut產出可以代表動物的真實行為記錄。我們的判讀與修飾步驟簡述如下：

- i. 先用EXCEL程式劃出DeepLabCut的直接輸出的虛擬標記的座標值，瞭解DeepLabCut的輸出品質。如果DeepLabCut的辨識結果太差，無法進行修飾，我們判定DeepLabCut對這組拍攝照片的辨識產出是失敗的。我們必須提供DeepLabCut更多的人工辨識的照片，重新訓練DeepLabCut，改善它的機器學習模型。
- ii. 當DeepLabCut的辨識輸出為可接受時，先判讀DeepLabCut的某標記的水平座標產

- 出數據是否正確，並進行瑕疵修飾。判讀DeepLabCut的垂直座標輸出數據否正確的方法相同，相互獨立。
- iii. 人眼判讀第一張與最末張照片的虛擬標記位置是正確的。刪除不正確的辨識照片。設照片有效總張數為N。
  - iv. 定義烏賊在拍攝時間間隔內(約11 ms)許可的最大水平與垂直容許移動距離，分別為 $\Delta x_{\max}$  與  $\Delta y_{\max}$ ，互為獨立參數。初始猜測值為25 pixel (1個pixel約0.16 mm)。烏賊在拍攝時間間隔內的正常移動值不大於6 pixel，對應移動速率約為86.4 mm/s。
  - v. 我們選最大容許移動距離(即25 pixel)為判讀半徑，當作判讀DeepLabCut辨識正確與否的依據。如果隔張照片間的虛擬記號的移動距離大於25 pixel，便判讀DeepLabCut的產出是錯誤的，反之視為正確。
  - vi. 從第一張照片起，當第n張照片是辨識正確的，且第n+1張照片與第n張照片的位移差距小於 $\Delta x_{\max}$ ，則判讀第n+1張照片的結果正確。將使用第n+1張照片的結果，判讀第n+2張照片是否正確。依此類推。
  - vii. 若第n張照片正確，且第n+1張照片與第n張照片的位移差距大於 $\Delta x_{\max}$ ，則第n+1張照片的辨識結果是錯誤的，繼續判讀第n+2張照片與第n張照片的位移差距是否小於 $2\Delta x_{\max}$ 。如是，則第n+2張照片的辨識結果是正確的。如果第n+2張照片與第n張照片的位移差距大於 $2\Delta x_{\max}$ ，則繼續判讀第n+3張照片與第n張照片的位移差距是否小於 $3\Delta x_{\max}$ ，直到找到正確辨識的照片為止。依此類推。
  - viii. 如果第n張與第n+m張照片的辨識結果是正確的，但第n+1張到第n+m-1張照片的辨識結果都是錯的，則線性內插第n張與第n+m張照片的辨識結果，當作第n+1張到第n+m-1張照片的辨識結果。
  - ix. 如果DeepLabCut的直接輸出，無法找到判讀辨識結果是正確的第n+m張照片，或其間動態的獵物移動方向已經反轉無法內差，則判定DeepLabCut的直接輸出為不可修飾，需對DeepLabCut重新labeling與training。

- x. 得到N筆照片修飾後的虛擬標記座標數據，即修飾後的結果。估算它們的步進平均距離，做為再次判讀時輸入許可最大容許移動距離的依據。
- xi. 使用新的許可最大容許移動距離，重新判讀，獲得修飾的結果。圖五之四為DeepLabCut的直接輸出數據(上圖)與我們修飾後的數據(下圖)。後續分析均以修飾後的數據為依據。

(四) DeepLabCut輸出數據的距離校正。DeepLabCut輸出數據的單位是pixel，不是長度單位。我們依據蝦子前進與後退的實際長度校正DeepLabCut的輸出數據。

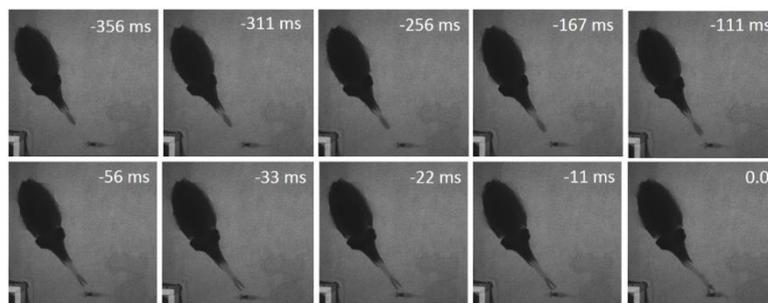


圖五之四：烏賊移動的水平座標值與照片張數的關係。左圖是DeepLabCut的直接輸出數據，右圖是依據我們的演算法修飾後的數據。

## 陸、研究結果

我們首先觀察蝦子自由移動下，虎斑烏賊的捕食行為。我們發現，當蝦子可以自由移動時，蝦子常是靜止不動的，或者非常緩慢的移動，這時的蝦子可以當成準靜態獵物；烏賊在捕食過程會逐步逼近獵物，然後筆直地射出攻擊腕，等攻擊腕觸碰到獵物後，烏賊再利用攻擊腕末端的觸腕穗捕抓獵物，整個捕食過程如圖六之一所示，它的捕食行為可以非常清楚的區分為注視(attention)-即有小的視覺攻擊偏離角、定位(position)-即烏賊與獵物的距離約為烏賊的一個體長，與捕抓(seizure)-即烏賊射出攻擊腕捕抓獵物等三個時間順序分明的階段。烏賊從注視進入定位階段的過程中，可以一直滿足注視階段的條件；從定位進入捕抓階段，再到攻擊腕觸碰到靜態獵物的過程中，也可以一直滿足注視與定位階段的條件。注意此實驗中，烏賊射出攻擊腕的時間達數百毫秒，遠長於文獻[1]的烏賊 *Sepia officinalis* 的 30 ms。另對於烏賊來說，捕食自由移動的蝦子不一定比捕食獵物機械手臂上的移動的蝦子容易，因為捕食獵物機械手臂上的蝦子不會因烏賊發動攻擊而瞬間改變它的既定移動軌跡與速率，但是自由移動

的蝦子則會在烏賊攻擊腕觸碰到蝦子的瞬間，非常靈巧地大角度轉向試圖逃脫烏賊的捕捉，即使之前蝦子幾乎是不移動的。另一方面，在早期的實驗中，並沒有刻意強迫烏賊斷食，我們發現烏賊的捕食動機不強，無法獲得實驗數據。之後討論的實驗都是在實驗前先斷食烏賊一餐，提高烏賊捕食獵物的動機。

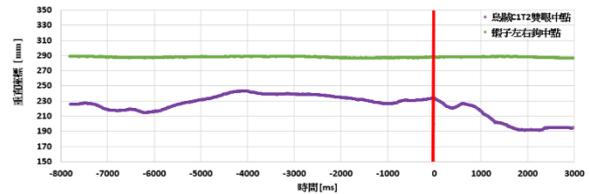
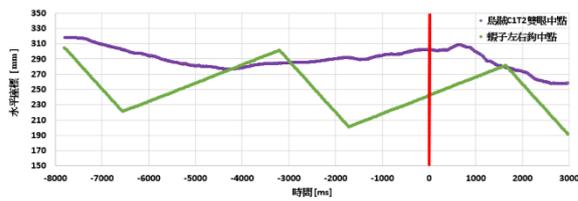


圖六之一：虎斑烏賊捕食自由移動蝦子的動畫過程，照片裡的蝦子可以當成準靜態獵物。拍照間隔約為11 ms。0 ms是烏賊攻擊腕觸碰到蝦子的瞬間。注意此實驗中，烏賊射出攻擊腕的時間達數百毫秒，遠長於文獻[1]的烏賊*Sepia officinalis*的30 ms。

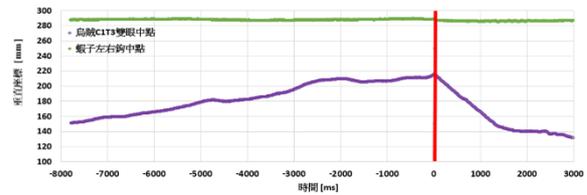
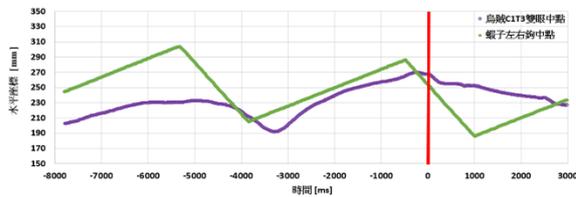
整個烏賊捕食實驗分為三個階段，本報告著重於已完成的第一階段動態獵物的捕食實驗；第二階段光強影響捕食成功率的實驗已經結束，資料整理中；第三階段捕食實驗還在構想中。在第一階段的實驗裡，前後共有22隻虎斑烏賊參與實驗，從其中5隻烏賊成功獲得實驗數據，共產生十一組拍攝照片。在其中八組實驗裡，烏賊成功捕抓蝦子。在第二階段的實驗裡，前後共有14隻虎斑烏賊參與實驗，從其中12隻烏賊成功獲得實驗數據，共產生約50組拍攝照片。從這些烏賊捕食動態獵物的過程中，我們經由觀察與比較發現下列特徵：

一、**烏賊在捕食動態獵物的過程中，會持續追蹤獵物。**固定在獵物機械手臂上的蝦子只能在照片裡的水平方向(橫向)來回移動(連續前進100 mm，速率約70 mm/sec；連續退後80 mm，速率約20 mm/sec)，垂直方向(縱向)不會移動。烏賊發現蝦子後，會隨著蝦子的水平方向移動而橫向移動，試圖與蝦子同步移動，同時在垂直方向緩慢趨向蝦子，縮短烏賊與蝦子的距離。我們**定義烏賊雙眼的中點為烏賊的位置，機械手臂上固定蝦子的左右掛勾的中點為蝦子的位置。**實驗C1T2裡烏賊捕抓蝦子過程中的水平與垂直座標值，如圖六之二所示。紅線是烏賊攻擊腕觸碰到蝦子的瞬間，即  $t=0$ 。烏賊實驗C1T3與C1T4對應的數據如

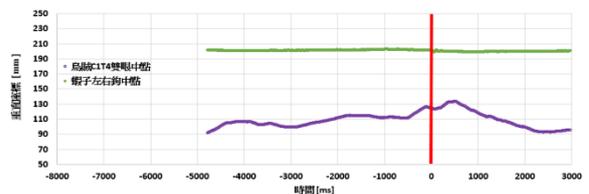
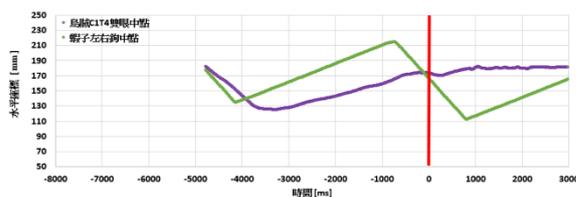
圖六之三與圖六之四所示。



圖六之二：實驗C1T2裡烏賊捕抓蝦子過程中，烏賊雙眼的中點位置與蝦子左右勾的中點位置在照片裡的水平(左圖)與垂直(右圖)座標值與時間的關係。固定在獵物機械手臂上的蝦子只能在照片裡的水平方向來回移動，垂直方向不會移動。紅線是烏賊攻擊腕觸碰到蝦子的瞬間，即  $t=0$ 。



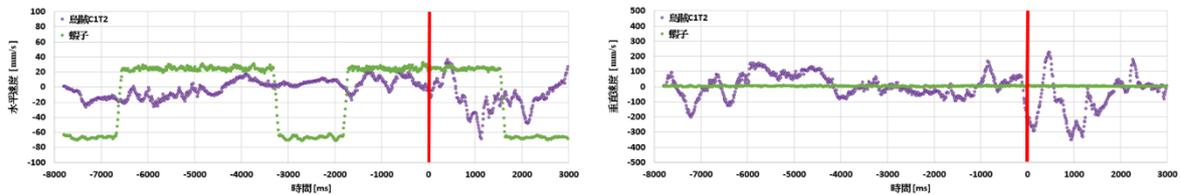
圖六之三：實驗C1T3裡烏賊捕抓蝦子過程中，烏賊雙眼的中點位置與蝦子左右勾的中點位置在照片裡的水平(左圖)與垂直(右圖)座標值與時間的關係。固定在獵物機械手臂上的蝦子只能在照片裡的水平方向來回移動，垂直方向不會移動。紅線是烏賊攻擊腕觸碰到蝦子的瞬間，即  $t=0$ 。



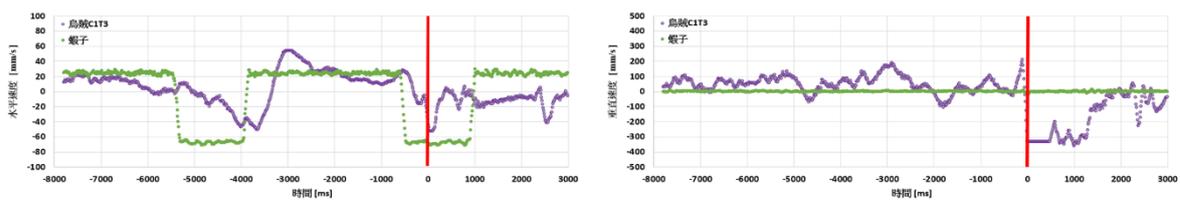
圖六之四：實驗C1T4裡烏賊捕抓蝦子過程中，烏賊雙眼的中點位置與蝦子左右勾的中點位置在照片裡的水平(左圖)與垂直(右圖)座標值與時間的關係。固定在獵物機械手臂上的蝦子只能在照片裡的水平方向來回移動，垂直方向不會移動。紅線是烏賊攻擊腕觸碰到蝦子的瞬間，即  $t=0$ 。

二、烏賊能夠依獵物的移動速率，調整自己的速率，嘗試與動態獵物同步。在我們的八組烏

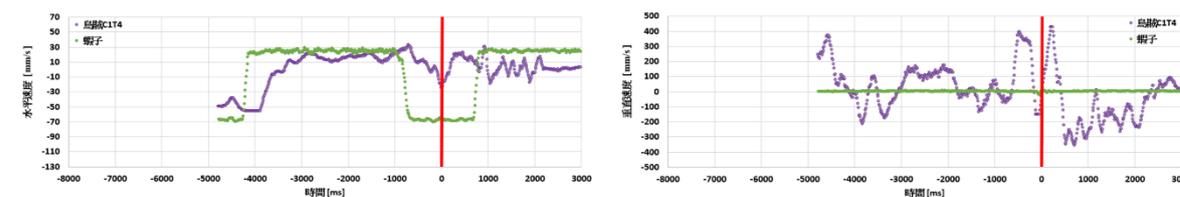
賊成功捕食移動蝦子的實驗數據中，三組烏賊等待蝦子的移動速率變慢後才捕抓，實驗C1T2是其中一組，如圖六之五所示。五組烏賊是在蝦子移動速率較快時捕抓，實驗C1T3與C1T4是其中的兩組，如圖六之六與圖六之七所示。從目前的實驗數據看不出烏賊對獵物移動速率的顯著偏好，烏賊是可以捕抓動態獵物。



圖六之五：實驗C1T2裡烏賊捕抓移動蝦子過程中，烏賊與蝦子的水平(左圖)與垂直(右圖)移動速率與時間的關係。紅線是烏賊攻擊腕觸碰到蝦子的瞬間，即  $t=0$ 。



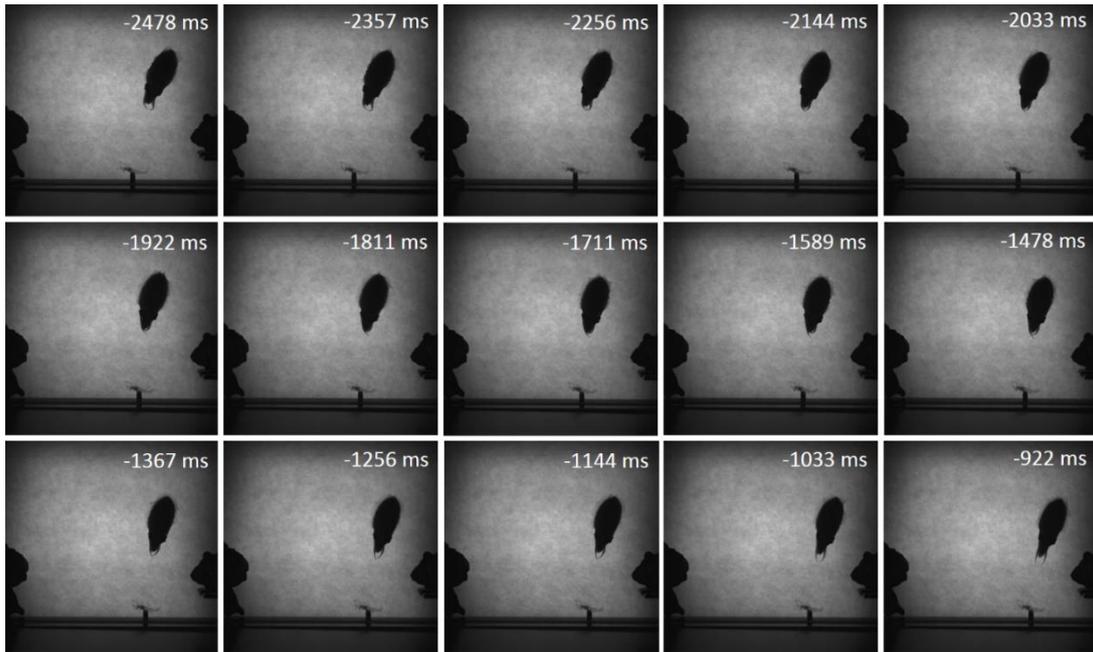
圖六之六：實驗C1T3裡烏賊捕抓移動蝦子過程中，烏賊與蝦子的水平(左圖)與垂直(右圖)移動速率與時間的關係。紅線是烏賊攻擊腕觸碰到蝦子的瞬間，即  $t=0$ 。



圖六之七：實驗C1T4裡烏賊捕抓移動蝦子過程中，烏賊與蝦子的水平(左圖)與垂直(右圖)移動速率與時間的關係。紅線是烏賊攻擊腕觸碰到蝦子的瞬間，即  $t=0$ 。

三、即使烏賊已經進入約一個烏賊體長的攻擊半徑，即攻擊腕可達的距離，但烏賊仍維持只突出第I與第II對觸腕，持續注視獵物，卻不立即射出攻擊腕，因為烏賊還沒有找到最佳的捕抓時機。烏賊的表皮具有變色偽裝能力，能讓自己與環境融成一體。烏賊發現獵物後會突出第I與第II對觸腕，可能是烏賊想分散獵物注意或將觸手當成餌[15]，以引誘獵物

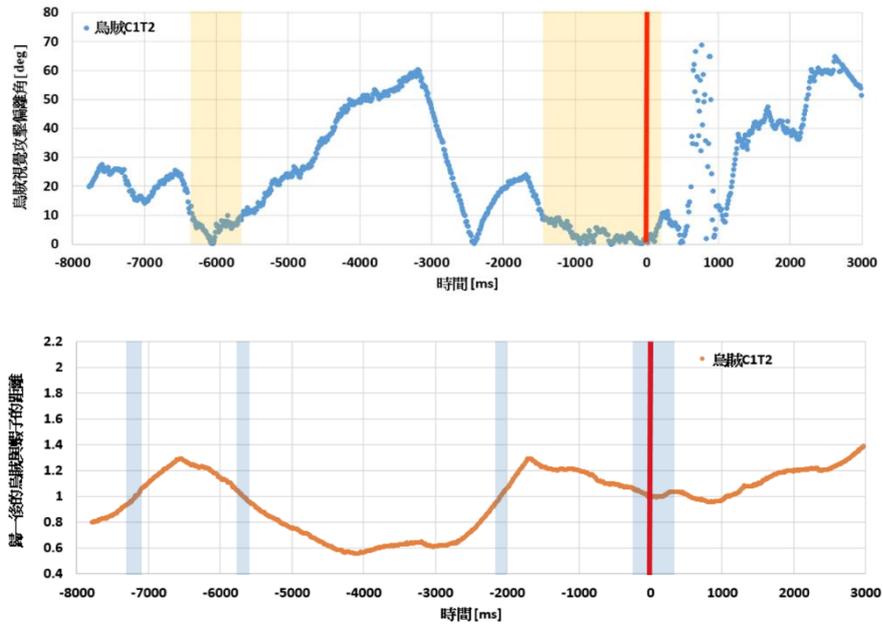
前來獵食，如圖六之八的拍攝時刻為-1367 ms的照片示。



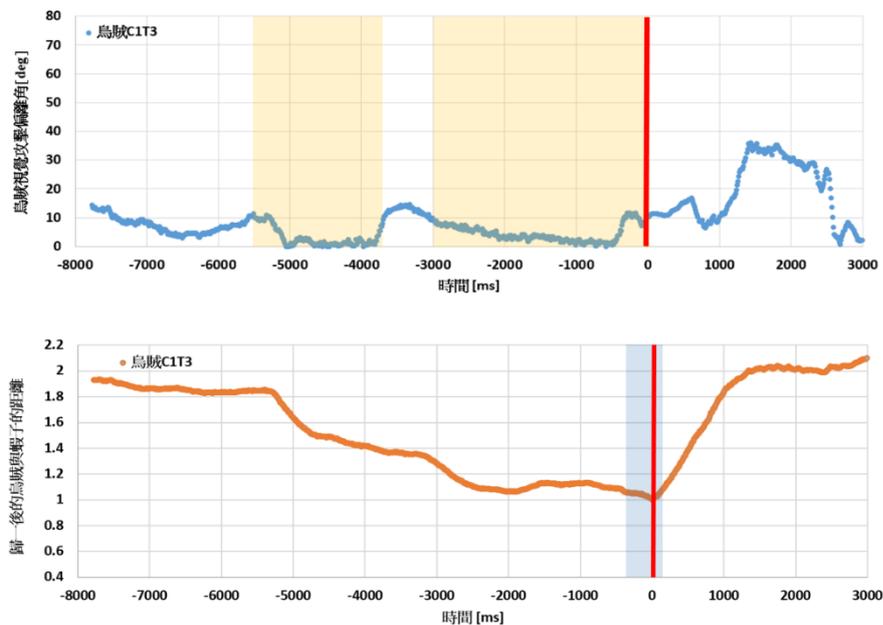
圖六之八：如實驗C1-1拍攝的照片，烏賊發現獵物後會突出第I與第II對觸腕，如拍攝時刻為-1367 ms的照片。雖然烏賊已進入約一個烏賊體長的攻擊半徑，即攻擊腕可達的距離，但烏賊卻仍維持只突出第I與第II對觸腕，不立即射出攻擊腕。

四、烏賊發動攻擊腕捕抓動態獵物前，會持續注視動態獵物，縮小視覺攻擊偏離角 $\alpha$ 。烏賊兩眼中垂線(即烏賊的注視方向)與兩眼中點和蝦子掛勾中點連線(烏賊應該瞄準獵物的方向)的夾角是烏賊視覺攻擊偏離角 $\alpha$ ，如圖五之二所標示。理想的視覺攻擊偏離角是 $0^\circ$ 角，也就是蝦子位於烏賊的兩眼中垂線上。三組烏賊的視覺攻擊偏離角隨時間改變的關係，如實驗C1T2的圖六之九之上圖，實驗C1T3的圖六之十之上圖，與實驗C1T4的圖六之十一之上圖所示。在這三組數據裡，烏賊的攻擊腕觸碰到獵物的瞬間，它的視覺攻擊偏離角均小於 $10^\circ$ 。

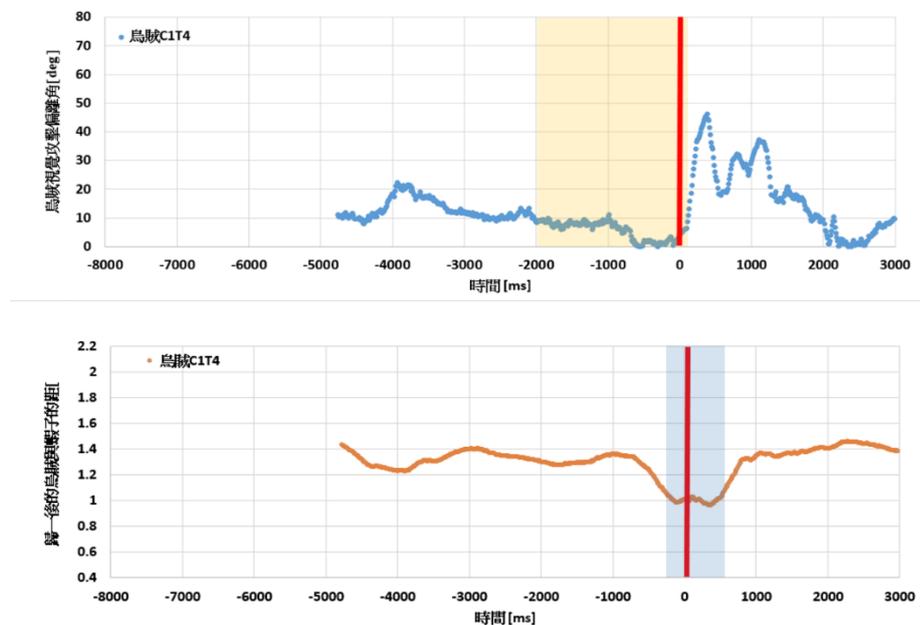
五、烏賊發動攻擊腕捕抓動態獵物前，會逐步靠近獵物，並嘗試與動態獵物維持在約一個烏賊體長的距離。實驗裡烏賊捕抓蝦子的過程中烏賊雙眼中點與蝦子的距離與時間的關係，如實驗C1T2的圖六之九之下圖，實驗C1T3的圖六之十之下圖，與實驗C1T4的圖六之十一之下圖所示。



圖六之九：實驗C1T2裡烏賊捕抓蝦子過程中，上圖為烏賊的視覺攻擊偏離角  $\alpha$ ，即烏賊兩眼中垂線與兩眼中點和蝦子掛勾中點連線的夾角與時間的關係，烏賊在米黃色區塊的時段裡的視覺攻擊偏離角小於 $10^\circ$ ，已經滿足注視階段的捕食條件；下圖為烏賊的雙眼中點與蝦子身上左右勾中點的直線距離d對烏賊體長的歸一值與時間的關係，烏賊在青灰色區塊的時段裡與蝦子的距離約等長於烏賊的體長，已經滿足定位階段的捕食條件。烏賊射出攻擊腕時離蝦子的距離約為82 mm，相當於烏賊的體長(mantle length)。紅線是烏賊攻擊腕觸碰到蝦子的瞬間，即  $t=0$ 。



圖六之十：實驗C1T3裡烏賊捕抓蝦子過程中，上圖為烏賊的視覺攻擊偏離角 $\alpha$ ，即烏賊兩眼中垂線與兩眼中點和蝦子掛勾中點連線的夾角與時間的關係，烏賊在米黃色區塊的時段裡的視覺攻擊偏離角小於 $10^\circ$ ，已經滿足注視階段的捕食條件；下圖為烏賊的雙眼中點與蝦子身上左右勾中點的直線距離d對烏賊體長的歸一值與時間的關係，烏賊在青灰色區塊的時段裡與蝦子的距離約等長於烏賊的體長，已經滿足定位階段的捕食條件。烏賊射出攻擊腕時離蝦子的距離約為74 mm，相當於烏賊的體長(mantle length)。紅線是烏賊攻擊腕觸碰到蝦子的瞬間，即  $t=0$ 。

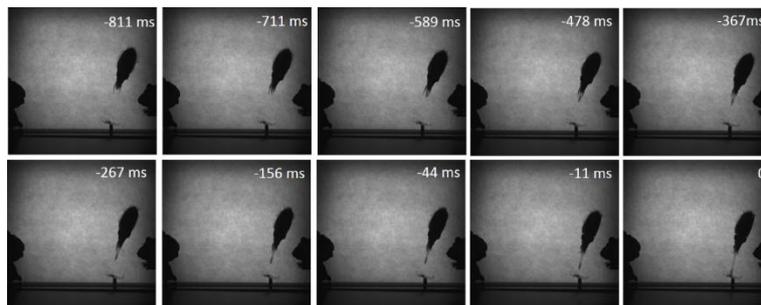


圖六之十一：實驗C1T4裡烏賊捕抓蝦子過程中，上圖為烏賊的視覺攻擊偏離角 $\alpha$ ，即烏賊兩眼中垂線與兩眼中點和蝦子掛勾中點連線的夾角與時間的關係，烏賊在米黃色區塊的時段裡的視覺攻擊偏離角小於 $10^\circ$ ，已經滿足注視階段的捕食條件；下圖為烏賊的雙眼中點與蝦子身上左右勾中點的直線距離d對烏賊體長的歸一值與時間的關係，烏賊在青灰色區塊的時段裡與蝦子的距離約等長於烏賊的體長，已經滿足定位階段的捕食條件。烏賊射出攻擊腕時離蝦子的距離約為77 mm，相當於烏賊的體長(mantle length)。紅線是烏賊攻擊腕觸碰到蝦子的瞬間，即  $t=0$ 。

六、**烏賊捕食獵物的最佳捕抓時機**。仔細觀察實驗C1T2，C1T3，C1T4裡烏賊捕食動態獵物的過程，即實驗C1T2的圖六之九，實驗C1T3的圖六之十，與實驗C1T4的圖六之十一裡烏賊的視覺攻擊偏離角(上圖)與烏賊和獵物距離(下圖)隨時間的關係，我們發現在烏賊捕食過

程中，因為獵物的移動，烏賊無法如同捕食靜態獵物般，可以一直滿足注視階段的條件-很小的視覺攻擊偏離角，如圖中米黃色區塊。當烏賊游到距離獵物一個體長距離時，如圖中青灰色區塊，烏賊的視覺攻擊偏離角又偏大了。這將導致烏賊在捕食過程中，兩個捕食階段的條件有時只有一個滿足，卻無法兩個條件同時滿足。當兩個條件不能同時滿足時，烏賊嘗試再建立條件，因此注視與定位獵物兩個階段多次交替進行，但烏賊會耐心等待到當注視階段與定位階段的兩個捕食條件都滿足時，烏賊才進入捕抓階段，發射攻擊腕捕抓獵物。烏賊的最佳捕抓時機就是注視階段與定位階段的兩個捕食條件同時滿足的當下。烏賊等待最佳捕抓時機的時間可以遠長於烏賊捕抓靜態獵物所需的時間。

七、烏賊捕食階段的行為表徵。圖六之十二所示為一組典型的烏賊射出攻擊腕的過程照片。0 ms是烏賊攻擊腕觸碰到蝦子的瞬間。表六之一整理11次實驗數據裡的10次烏賊射出攻擊腕到觸碰到獵物的時間，即攻擊腕射出時間。我們扣除一次極端的攻擊腕射出時間(44 ms)，應用統計方法分析剩餘六次烏賊成功捕捉蝦子的射出攻擊腕時間，假設母體是變異數未知常態分配，六組有效樣本，以自由度5的學生t分配進行統計估計。支持烏賊成功捕食動態獵物需要的射出攻擊腕時間需超過450 ms的統計推論，p值是0.037。三次烏賊捕捉動態獵物失敗的射出攻擊腕時間分別為44 ms(C1T1)，111 ms(C4-1)，378 ms(C430a)，均短於450 ms，支持我們的統計推論。烏賊想要成功捕食動態獵物，在捕抓階段仍然需有視覺回饋，這暗示加快動態獵物的移動速率，烏賊捕食成功率將會下降。



圖六之十二：烏賊射出攻擊腕的典型過程。0 ms是烏賊攻擊腕觸碰到獵物的瞬間。

表六之一：烏賊捕抓動態蝦子的射出攻擊腕時間。

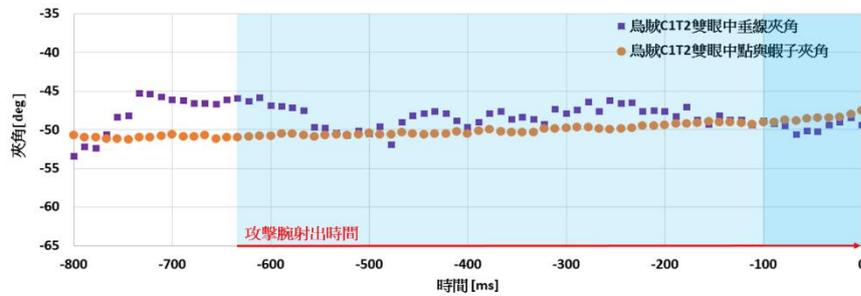
實驗	C1-1	C1T1	C1T2	C1T3	C1T4	C1T5	C4-1	C4T2	C530a	C530b
時間 (ms)	811	44	578	1100	311	689	111	711	378	89

捕抓	成功	失敗	成功	成功	成功	成功	失敗	成功	失敗	成功
----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----

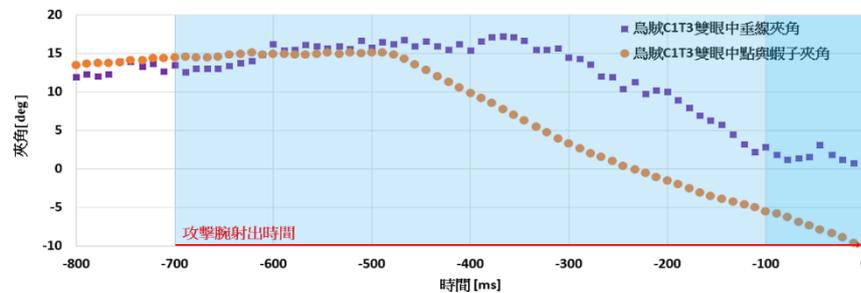
八、**烏賊捕食行為與視覺回饋**。當烏賊找到同時滿足注視與定位兩階段所需達成的捕食條件，烏賊立即進入捕抓階段，射出攻擊腕，對於動態獵物整個射出過程可以費時數百毫秒，遠長於捕抓靜態獵物時的捕抓時間，也可以只費時數十毫秒，與文獻[1]記載的捕抓階段時間相當。烏賊射出攻擊腕的過程，即實驗C1T2的圖六之十三，實驗C1T3的圖六之十四，與實驗C1T4的圖六之十五中塗有淺青色背景的區塊時段所示，給出烏賊的注視方向(即烏賊雙眼中垂線的角度， $\theta$ ，見圖五之二右圖)，及烏賊應該瞄準獵物的方向(即烏賊雙眼中點與獵物連線的角度， $\gamma$ ，見圖五之二右圖)與時間的關係。視覺攻擊偏離角即為上述兩個方向角度差的絕對值。從這三張圖中，我們①清楚看出烏賊射出攻擊腕時常具有很小的視覺攻擊偏離角，顯示烏賊已經滿足注視階段的捕食條件，但是隨著攻擊腕射出的幾百毫秒過程中獵物的持續移動，烏賊不必然可以一直保持接近 $0^\circ$ 的視覺攻擊偏離角，但是烏賊的注視方向會隨著獵物的移動而改變，顯示**烏賊在射出攻擊腕的過程中還是有視覺回饋的**。②生物的視覺神經延遲可以影響到捕食快速移動獵物的準確性，如爬蟲類蠓螈的神經系統可以藉由取前置瞄準方向彈射舌頭捕食獵物，補償動態獵物持續移動所造成的偏差<sup>7</sup>，也就是蠓螈在吐出舌頭捕食的瞬間，已經自動"估算"舌頭接觸獵物時獵物可能的位置，並預先將舌頭吐向那個位置，讓射出的舌頭剛好捕抓到獵物[16]。對於烏賊，如實驗C1T2的圖六之十三，實驗C1T3的圖六之十四，與實驗C1T4的圖六之十五所示，**我們舉證烏賊不具有這種自動補償視覺神經延遲的特異功能**。③在實驗C1T2裡蝦子的移動速率是緩慢的( $\sim 20$  mm/s)，在C1T3與C1T4裡蝦子的移動速率是快速的( $\sim 70$  mm/s)，顯然當獵物移動速率變快時，烏賊射出攻擊腕捕抓獵物的過程中更需要視覺回饋的輔助，因為烏賊在捕抓階段，還是無法持續維持注視階段的捕食條件。④在烏賊的攻擊腕觸碰到獵物前100 ms間(圖中塗有淺青色背景的區塊)，烏賊的注視方向，不論是否精確瞄準獵物，幾乎都不再變化。這顯示在這段時間內烏賊是沒有視覺回饋的，這一部分與烏賊捕食靜態

<sup>7</sup> 因為獵物的持續移動，蠓螈的舌頭碰到移動獵物時，獵物的位置不會等同於它吐出舌頭時獵物的位置，甚至於蠓螈的眼睛，也因為神經延遲時間，在它吐出舌頭捕食的瞬間，還"看"不當獵物的位置。

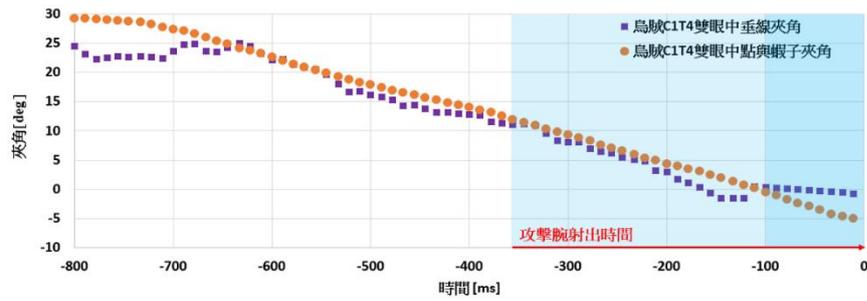
獵物的整個捕抓階段類似。⑤在烏賊的攻擊腕觸碰到獵物前約30 ms間(圖中塗有青色背景區塊), 烏賊攻擊腕單位時間的伸長量, 即攻擊腕射出速率, 較之前快過數倍, 如圖六之十六所示。⑥烏賊捕食動態獵物時放慢了射出攻擊腕的時間到數百毫秒, 獲得視覺回饋來提高捕食的成功率。這很可能是首次發現的烏賊捕食特徵。



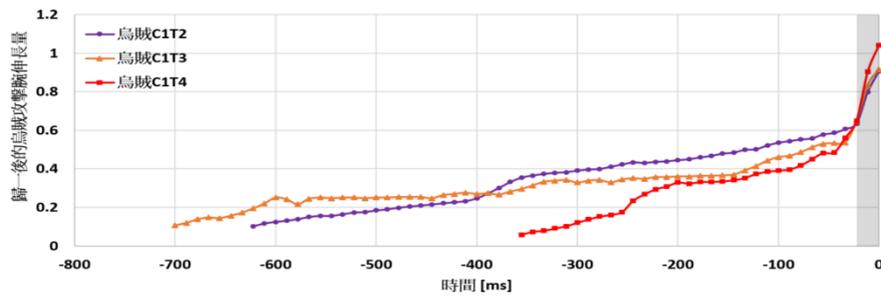
圖六之十三：烏賊在捕抓階段的視覺回饋，以實驗C1T2裡的烏賊為例，獵物的移動速率約20 mm/sec。紫色實心方塊點線是烏賊注視方向的角度(即烏賊雙眼中垂線的角度， $\theta$ )與時間的關係；棕色實心圓形點線是烏賊應該瞄準獵物的方向(即烏賊雙眼中點與獵物連線的角度， $\gamma$ )與時間的關係。烏賊射出攻擊腕的過程在圖中以淺青色背景標記。t=0是烏賊攻擊腕觸碰到蝦子的瞬間，觸碰前的100毫秒內，視覺回饋不再作用。



圖六之十四：烏賊在捕抓階段的視覺回饋，以實驗C1T3裡的烏賊為例，獵物的移動速率約20 mm/sec。紫色實心方塊點線是烏賊注視方向的角度(即烏賊雙眼中垂線的角度， $\theta$ )與時間的關係；棕色實心圓形點線是烏賊應該瞄準獵物的方向(即烏賊雙眼中點與獵物連線的角度， $\gamma$ )與時間的關係。烏賊射出攻擊腕的過程在圖中以淺青色背景標記。t=0是烏賊攻擊腕觸碰到蝦子的瞬間，觸碰前的100毫秒內，視覺回饋不再作用。

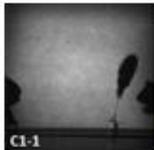
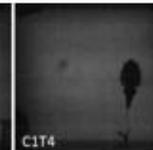
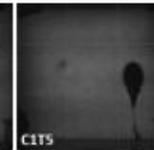


圖六之十五：烏賊在捕抓階段的視覺回饋，以實驗C1T4裡的烏賊為例，獵物的移動速率約20 mm/sec。紫色實心方塊點線是烏賊注視方向的角度(即烏賊雙眼中垂線的角度， $\theta$ )與時間的關係；棕色實心圓形點線是烏賊應該瞄準獵物的方向(即烏賊雙眼中點與獵物連線的角度， $\gamma$ )與時間的關係。烏賊射出攻擊腕的過程在圖中以淺青色背景標記。t=0是烏賊攻擊腕觸碰到蝦子的瞬間，觸碰前的100毫秒內，視覺回饋不再作用。

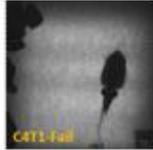
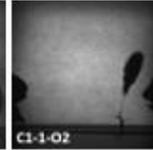


圖六之十六：實驗C1T2，C1T3與C1T4裡的烏賊在捕抓階段射出攻擊腕的歸一後長度與時間的關係。歸一是指將攻擊腕的長度除以烏賊的體長。t=0是烏賊攻擊腕觸碰到蝦子的瞬間。曲線的斜率為烏賊射出攻擊腕的速率。烏賊射出攻擊腕的速率在觸碰到獵物的前約30毫秒(圖中塗有灰色背景的區塊)會突然變快數倍，相較於之前的緩慢射出攻擊腕。

九、**烏賊的最佳捕食攻擊距離**。我們藉助統計方法，評估我們實驗的虎斑烏賊的攻擊腕伸長距離與其體長的關係。令母體是烏賊的攻擊腕長度與其體長的比值，假設此比值遵守一標準差未知的常態分佈，在十一組烏賊捕食動態獵物實驗裡，去除極端例子(C530b)，以烏賊與蝦子的距離近似烏賊攻擊腕的伸長長度，其與體長的比值如圖六之十七所示。採用自由度9的學生t分配，可以推算比值期望值的95%信賴區間範圍是(0.87, 1.09)，我們據此推論烏賊的攻擊腕長度約相當接近烏賊的體長，這與文獻觀點一致。

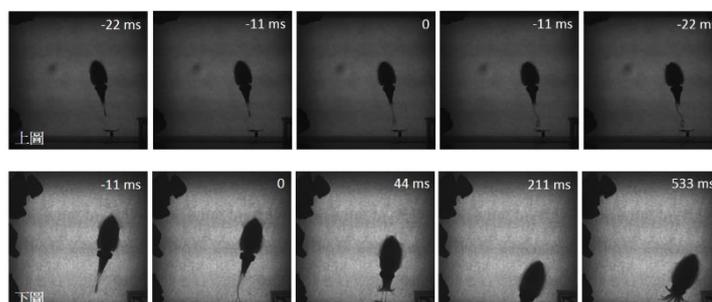
					
實驗： C1-1	C1T1	C1T2	C1T3	C1T4	C1T5
距離： 83 mm	93	82	74	77	90
觸腕比值1.05	1.19	0.89	0.88	1.08	1.16
捕抓成功	捕抓失敗	捕抓成功	捕抓成功	捕抓成功	捕抓成功

				
C4-1	C4T2	C530a	C530b	C1-1-O2
114	58	109	47	83
0.93	0.72	0.83	0.21	1.06
捕抓失敗	捕抓成功	捕抓失敗	捕抓成功	捕抓成功

圖六之十七：七組烏賊成功捕食動態獵物的實驗裡烏賊與蝦子的距離，約為烏賊的一個體長(mantle length)。

十、烏賊使用雙眼目測獵物距離，錯誤估算獵物距離將導致捕捉獵物失敗。在烏賊捕抓獵物失敗的三組中，烏賊的攻擊腕在其中一組C1T1，烏賊的目測獵物距離短於獵物實際距離，攻擊腕沒能觸碰到蝦子；另兩組裡烏賊(C4-1與C530a)實驗裡，烏賊的目測獵物距離長於獵物實際距離，垂直射出的攻擊腕有碰到獵物，但它的觸腕穗卻沒能恰好抓到獵物。分別如圖六之十八的照片所示。比對失敗三組的攻擊腕射出時間，如前述分別為44 ms，111 ms，378 ms，明顯短於統計推論的成功捕食動態獵物所需的攻擊腕射出時間450 ms。實驗觀察暗示烏賊的攻擊腕射出時間太短，容易造成獵物距離的估算錯誤。



圖六之十八：實驗C1T1與C4-1裡的烏賊的目測獵物距離分別短(上圖)與長(下圖)於獵物實際距離，都造成捕食失敗。烏賊捕食成功與否仰賴烏賊雙眼目測獵物距離的準確性。

十一、可見光照明亮度對捕食行為的影響。在第二階段的烏賊捕食實驗裡，我們調整烏賊捕食環境的可見光亮度。在貼近水面位置量測光強，光強範圍是從0流明(全暗)到680流明逐

步變強。我們發現過度的可見光強度，讓烏賊變的不容易精確估算獵物的位置，降低烏賊的捕食成功率，烏賊也會減少捕食動機。

## 柒、討論

- 一、**烏賊捕食動態獵物的行為模式，不同於捕食靜態獵物。**烏賊一但發現動態獵物，①注視獵物，②隨著獵物的移動而移動；③緩慢接近動態獵物，嘗試與獵物在移動速率上同步；④縮小視覺攻擊偏離角 $\alpha$ ；⑤徘徊在離獵物約一個體長的距離；⑥相對慢長的等待最佳捕抓時機，期間多次嘗試縮小視覺攻擊偏離角，多次嘗試保持與獵物恰約一個體長的距離；⑦當烏賊發現同時滿足視覺攻擊偏離角 $\alpha$ 夠小的獵物注視階段條件，與距離獵物約一個體長的距離的獵物定位階段條件，烏賊立即射出攻擊腕捕食獵物。⑧烏賊調慢攻擊腕伸長速率，得以在捕抓階段藉助視覺回饋，讓注視階段的捕食條件盡可能維持。
- 二、**烏賊在最佳捕抓時機，射出攻擊腕。**在最佳捕抓時機之前，因為動態獵物的移動，烏賊的視覺攻擊偏離角與攻擊距離無法一直保持最佳的狀況，注視與定位兩個階段常交替進行。烏賊發動攻擊腕捕抓獵物的最佳時刻，一定是同時滿足視覺攻擊偏離角夠小，攻擊距離接近一個體長的兩個條件。也就是說，烏賊捕食動態獵物的過程中會尋找兩個條件都滿足的最佳時機才進入捕抓階段。反之，烏賊捕食靜態獵物的過程中，注視，定位與捕食三個階段是依次進行，之前階段的捕食條件可以持續維持。烏賊捕捉動態獵物通常需要較長的捕捉等待時間，可以遠長於其捕抓靜態獵物的時間。太短的射出攻擊腕時間也會導致獵物距離的估算錯誤，並因此捕抓獵物失敗。
- 三、**烏賊等待最佳捕抓時機的行為是智力的表現。**烏賊是謀定而後動：當烏賊在追蹤一快速移動獵物時，先緩慢逼近移動獵物，然後跟隨獵物，耐心等待最佳時機發動捕抓。我們認為烏賊接近攻擊距離後，等待的時間愈久，表示該烏賊愈有耐心，智商愈高，因為烏賊感知捕食獵物的困難度，而不急於出手。
- 四、**烏賊捕食行為與感知反應。**前人的研究認為烏賊捕食靜態獵物的捕抓階段，由於時間倉促並沒有視覺回饋[1]。我們的實驗數據顯示烏賊在捕抓階段是可以利用視覺回饋來提高捕食成功率的，只要烏賊拉長攻擊腕射出的時間超過100毫秒。當獵物的移動速率變快時，烏賊捕抓階段的視覺回饋變的更明顯。另外，經由審視錄下的捕食影片，我們發現

烏賊較容易發現移動中的獵物，反而不容易發現靜止的獵物。一種可能是烏賊的捕食行為受到視覺刺激的強化；另一種可能是烏賊藉由它的機械感官，一對平衡囊(statocysts)裡的毛細胞(hair cell)，類似魚類或水生兩棲類特有的側線(Lateral Line)器官，感受到獵物移動引起的水波振動或聲音而發現到獵物的存在。

五、**烏賊目測獵物距離的能力。**烏賊使用雙眼目測獵物距離。烏賊估算錯誤獵物距離將造成捕食失敗。當烏賊的攻擊腕觸碰到獵物的瞬間，烏賊與獵物的距離即為攻擊腕可伸長的長度。雖然烏賊的攻擊腕是可以伸縮的，直覺上會以為烏賊的捕食攻擊距離具有相當的彈性，然而烏賊無法在半伸出攻擊腕的條件下捕捉獵物，因此需要精確的目測距離能力，這又有賴於將攻擊腕的射出時間拉長。在既有的十一組烏賊捕食實驗數據中，有八組實驗裡的烏賊成功捕獲移動獵物，這驗證烏賊具有相當精確的目測距離能力。

六、**烏賊捕食行為的複雜性。**當烏賊因為目測獵物距離的失誤，導致應用攻擊腕捕食失敗，此時烏賊距離獵物已經相當接近，但烏賊卻很少展現持續捕抓獵物的企圖，多的是停止捕抓獵物，並游離獵物，幾分鐘後，重新跑一次完整的捕抓程序。這與哺乳類動物慣常的窮追猛咬捕食模式不同。理論上，烏賊可以立即轉換攻擊模式，改為將整個身體撲跳到獵物身上，並使用眾多觸腕環抱獵物的模式繼續捕抓獵物。但我們沒有看過烏賊因連續捕抓獵物而成功捕獲獵物的例子，雖然曾經看到烏賊在捕食失敗後，有短暫衝向獵物的舉動，應該是慣性運動的結果。

七、**應用DeepLabCut的難度。**首先，烏賊生活在水裡，穿過水面拍攝水裡的動物移動，無法避免光線碰到水面激起光線的反射與漫射，尤其是可見光，將嚴重惡化照片的清晰度，增加辨識的難度。我們雖然使用紅外線高速攝影機並濾除進入鏡頭的可見光來減少反射與漫射帶來的陰影，但紅外線照片的色彩對比相對也變差，這也增加影像辨識的難度。其次，我們只有一台快速攝影機，只能獲得二維投影的資訊，如果能同時架設多台攝影機，建構立體資訊，可以更清楚分析烏賊的捕食行為。最後，烏賊是柔性軟體動物，雖然擁有骨板(cuttlebone)硬組織，身體還是容易變形，相對於脊索動物門動物擁有骨架，在影像的辨識上難度高很多，影響DeepLabCut的辨識準確度，雖然藉由我們的數據修飾演算法，大幅度改善了圖像的辨識準確度，如果能再提高攝影機單位時間的影格數，能夠

增加影像的解析度，也可以減輕照片辨識的難度。這些改進，都有助於提高DeepLabCut輸出的準確性。

八、 **DeepLabCut在其他頭足綱生物的研究**。雖然權威期刊Nature提到科學家應用DeepLabCut辨識章魚姿勢[17]，但卻沒有註明出處。我們應用google找尋相關文獻，只發現一篇葡萄牙Lisboa大學的碩士論文[18]嘗試應用DeepLabCut，建立一套追蹤章魚在其天然棲息地的行為辨識系統，方法為使用嘗試錯誤的方法，改善DeepLabCut的辨識正確性。他的方法是在更多的照片上做標記，並減少在錄像時常看不到的章魚身體部位放置虛擬標記。顯然，應用DeepLabCut分析頭足綱生物的姿勢變化，大家都碰到類似的難處。最後，帶領我們做烏賊捕食實驗的博士後，近日發表應用DeepLabCut研究烏賊視覺攻擊移動獵物的論文[19]，已被接受。本科展報告的圖表資料整理(使用我們撰寫的DeepLabCut修飾程式)，繪製，分析，與結果的解釋均與該論文內容無關。

## 捌、結論

我們控制蝦子的移動速率，高速測影機拍攝烏賊捕食過程，機器學習軟體DeepLabCut辨識烏賊捕食姿勢，發展修飾DeepLabCut辨識輸出的演算法來修正DeepLabCut輸出缺陷。這些努力不僅成功地提高DeepLabCut的辨識率，更讓DeepLabCut分析身體可大幅度變形的軟體動物-烏賊的捕食動態獵物的細微行為變化成為可能。這在之前幾乎是不可能的事。

烏賊是視覺動物，依賴視覺捕食，受限於視覺與運動神經延遲時間的限制，喜歡捕食靜態的獵物。烏賊捕食靜態獵物的過程有三個清楚分明的階段，即注視獵物，定位獵物，與短促的捕食獵物。然而我們的實驗驗證，烏賊也捕食快速移動的獵物，而且更容易感知動態獵物的存在。我們發現，烏賊捕食動態獵物的行為模式不同於捕食靜態獵物。烏賊捕食動態獵物的過程中，注視與定位獵物兩個階段多次交替進行，再歷經漫長的捕捉等待時間，尋找最佳捕抓時機，也就是同時滿足注視與定位獵物兩個階段捕食條件的最佳時機，才射出攻擊腕捕抓動態獵物。神經延遲時間讓烏賊的捕食快速移動獵物變的困難，因此尋求最佳攻擊腕出手時機的能力變的非常關鍵。烏賊針對捕食最佳時機的等待，顯示了烏賊智商發展的一面。另外，屋賊也拉長了射出攻擊腕的時間讓視覺回饋提高捕食成功率。

經由應用DeepLabCut成功地辨識虎斑烏賊身上虛擬標記的經驗，我們認識深度學習演算法

的驚人能力與其不足之處。人工智慧的蓬勃發展與廣泛應用指日可待，將影響我們未來的每一天的生活。應用上，我們始終需要一個介於多功能的機器學習導向軟體與一特殊應用實例間的修飾工具，提高成功辨識率。我們發展了自己的修飾軟體，也獲得滿意的結果。

## 玖、未來展望與可能的應用

我們對於頭足綱動物的瞭解還是非常的侷限。深入瞭解頭足綱動物的腦神經功能，將提供我們探索腦神經科學新的角度與工具，將帶給我們新的想像與認識，與可能新的應用。這是一個值得繼續深耕的研究題材。譬如說，學習在烏賊捕食行為扮演的角色，或者烏賊接受視覺刺激與機械感官刺激在捕食行為扮演的角色，都是我們下一步想探索的題材。

應用類似DeepLabCut這種3D無實體標記的動態姿勢估計軟體，可以讓量化運動姿勢這種艱難耗時耗力的純手工工作，轉變成為一項在日常生活中就能應用的工具。這種軟體可能的應用是多方面的，並不侷限於神經或生物行為科學家的實驗室研究工作。我們不僅可以用DeepLabCut來量化動物的動態行為姿勢，也可以糾正舞者的跳舞姿勢是否到位，校正短跑運動選手的起跑姿勢是否正確，更可即時提醒復健的病人的復健動作是否精準，應用不勝枚舉。它的應用是廣泛的，隨之而來的是修飾/偵錯軟體的需求與發展。

## 參考資料

- [1] Messenger JB (1968) The visual attack of the cuttlefish, *Sepia officinalis*. *Animal Behaviour* 16: 342-357.
- [2] Dubal P *et al.* (1984) Prey capture by the cuttlefish (*Sepia officinalis* L): An experimental study of two strategies, *Behavior Process*, 9:13-21.
- [3] 焦傳金、楊璨伊，烏賊也知 1、2、3，*科學人雜誌* 2017 年 5 月 183 期，第 72-76 頁。
- [4] Yang YI and Chiao CC (2016), Number sense and state-dependent valuation in cuttlefish, *Proc. R. Soc B* 283: 20161379.
- [5] Billard P *et al.* (2020), Cuttlefish show flexible and future-dependent foraging cognition, *Bio. Lett.* 16: 20190743.
- [6] Mathis A, Mamidanna *et al.* (2018) DeepLabCut: markerless pose estimation of user-defined

body parts with deep learning, Nat Neurosci 21:1281-1289.

- [7] 頭足類の分類世界(世界魷魚圖鑑), <http://www.zen-ika.com/zukan/index.html>.
- [8] 台灣常見經濟性水產動植物圖鑑, 98 頁, 行政院農業委員會漁業署印行, <http://fisheasy.fa.gov.tw/ebook/fishlibrary/files/assets/basic-html/page-I.html>.
- [9] 維基百科Wikipedia-Cephalopod eye, [https://en.wikipedia.org/wiki/Cephalopod\\_eye](https://en.wikipedia.org/wiki/Cephalopod_eye).
- [10] Chang S (2017) How squid build their graded-index spherical lenses, Physics Today 70(10):26-28 (中譯: 烏賊球狀水晶體中的漸進式折射率是怎麼變出來的, 台灣物理學會-物理雙月刊。)
- [11] Maethger et al. (2013) The W-shaped pupil in cuttlefish (*Sepia officinalis*): Functions for improving horizontal vision, Vision Research 83:19-24.
- [12] Feord RC et al. (2020) Cuttlefish use stereopsis to strike at prey, Sci. Adv. 6: eaay6036.
- [13] Moura E et al. (2019) Cuttlefish Early Development and Behavior Under Future High CO2 Conditions, Front. Physiol. 10:975, doi: 10.3389/fphys.2019.00975.
- [14] Nath T et al. (2019) Using DeepLabCut for 3D markerless pose estimation across species and behaviors, Nature Protocols, 14:P2152-2176.
- [15] Boal J et al. (2000) Observational learning does not explain improvement in predation tactics by cuttlefish (Mollusca: Cephalopoda), Behavioural Processes, 52(2-3): 141-153.
- [16] Borghuis BG, Leonardo A (2015) The role of motion extrapolation in amphibian prey capture. J Neurosci 35:15430-15441.
- [17] Kwok R (2019) Motion tracking takes off, Nature 574: 137-138.
- [18] da Costa Seco MD (2019) Towards identification of Octopus cyanea behaviour in its natural habitat, Master thesis, Universidade de Lisboa.
- [19] Wu J et al. (2020) Visual attack on the moving prey by cuttlefish, Front. Physiol. | doi: 10.3389/fphys.2020.00648 (Accepted on 20 May 2020).

## 【評語】 052001

本研究探索虎斑烏賊捕食動態獵物行為，分析捕食策略，建立捕食行為模型。結合程式控制機械手臂帶動蝦子移動，高速攝影機連續拍攝烏賊細微行為變化，再藉助新近問世機器學習軟體 DeepLabCut 快速量化烏賊姿勢變化，並發展修飾演算法修正 DeepLabCut 輸出缺陷，提高辨識率，讓軟體動物烏賊的姿勢辨識首次成為可能，從而建立分析捕食行為的大數據。探討捕食行為有助於瞭解大腦是如何因應它的內在生理需要與外界刺激，也可以利用捕食行為研究生物的學習與記憶機制，幫助我們了解腦神經的生理機制。我們對捕食行為的理解，如捕食行為是如何被誘發的，還是非常侷限。探討捕食行為有助於瞭解大腦是如何因應它的內在生理需要與外界刺激，也可以利用捕食行為研究生物的學習與記憶機制，幫助我們了解腦神經的生理機制。

1. 作者對於前人的實驗成果，與自己的研究結果，區分並不清楚。必須學習如何恰當引用前人工作，並明白了解自己的成果，了解中間的區分，這是很重要的學習。
2. 作者認為視覺影響捕食行為。但是這資訊大部分是從文獻得來，而不是從作者的實驗結果得來。作者需要將這些狀況區分清楚。
3. 數據的整理有待加強，要比較容易理解的方式

## 作品海報

# 摘要

我們探索虎斑烏賊捕食動態獵物的行為。結合①程式控制機械手臂帶動蝦子移動，②高速攝影機連續拍攝烏賊細微行為變化，藉助新近問世③機器學習軟體DeepLabCut快速量化烏賊姿勢變化，並發展④修飾演算法修正DeepLabCut輸出缺陷，提高辨識率，讓辨識<軟體動物>烏賊的姿勢變化**首次成為可能**，並獲得分析捕食行為的**大數據**。烏賊捕食動態獵物時嘗試與獵物同步行進，即使烏賊已游進攻擊腕可觸及距離，仍有漫長的捕捉等待時間，試圖創造同時滿足(1)注視與(2)定位獵物條件的最佳捕抓時機，並放慢攻擊腕射出速率下(3)捕捉獵物。我們提出新的烏賊捕食行為模型-不是傳統認知的**三階段說**，是**滿足兩先決條件說**，可以同時解釋烏賊捕食靜/動態獵物的行為。我們認為烏賊(1)等待最佳捕抓獵物時機與(ii)放慢攻擊腕射出速率讓視覺回饋參與捕捉獵物的策略是**智力的表現**。

## 壹、研究動機

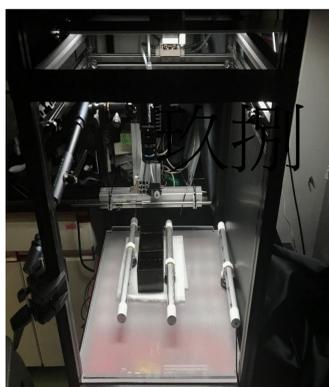
- 一、捕食行為提供我們探索腦神經生理機制的重要線索。捕食行為雖然是基礎又普遍的生物行為，我們卻**知之有限，瞭解不多**。
- 二、我們選擇虎斑烏賊作為探索捕食行為的實驗生物。從一個不同於哺乳綱動物的角度探索腦神經科學，容易帶來新的啟發與認識，**可能創造新的應用**。
- 三、烏賊是**視覺動物**，仰賴視覺神經捕食，受限於視覺與運動神經延遲時間的限制。烏賊喜歡捕食靜態獵物。對於動態獵物，烏賊喜歡等待獵物靜止下來再捕食。
  - (一)、烏賊是否**直接捕食快速移動的獵物**呢？是**如何捕抓**動態獵物呢？
  - (一)、烏賊捕食**動態獵物**的行為模式是否**不同於其捕食靜態獵物**？

## 貳、研究目的

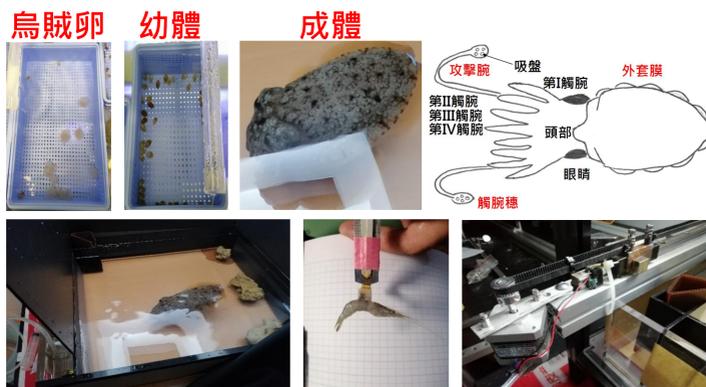
- 文獻論點：
- 一、提出烏賊捕食靜態獵物的**三階段**行為模型：捕食過程分(1)注視、(2)定位、與(3)捕捉等涇渭分明的三階段。
  - 二、烏賊的**捕食攻擊距離**約一個烏賊體長。
  - 三、雖然烏賊是**視覺動物**，但在**捕捉**階段，**視覺回饋並不參與**。
- 我們的研究目的：
- 一、觀察烏賊捕食動態獵物的行為與策略：既觀察烏賊的**全程捕食行為**，也觀察捕食過程中的**細微行為變化**。
  - 二、**模式化**烏賊捕食動態獵物的行為。
  - 三、討論烏賊身體構造與捕食行為的關聯。
  - 四、操控實驗變因，影響烏賊捕食行為。

## 參、研究設備

- 一、實驗動物-虎斑烏賊
- 二、飼養用水箱四座
- 三、壓克力實驗槽乙座
- 四、**高速攝影機**(90 f/s)
- 五、LED近紅外線光源
- 六、LED可見光光源
- 七、影像處理電腦
- 八、**可程式控制機械手臂**
- 九、人工智慧軟體**DeepLabCut**



實驗設備



烏賊卵

幼體

成體

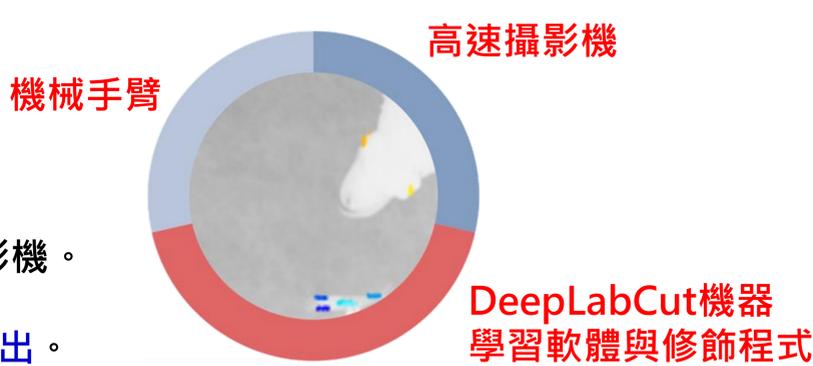
壓克力實驗槽

吊鉤

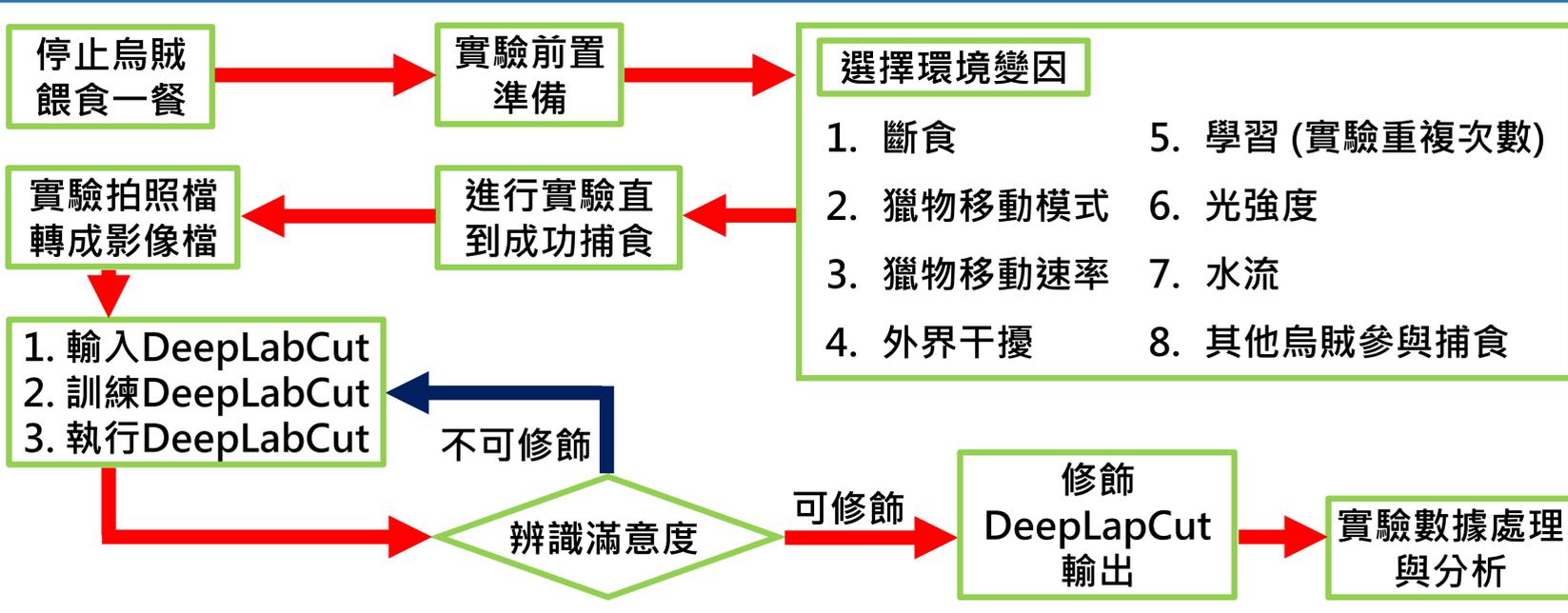
機械手臂

## 肆、實驗設計

- 一、確保**動態獵物運動軌跡的可重複性**。
- 二、確保**快速攝影的可行性**：
  - (一)、提供快速攝影所需的曝光光強。
  - (二)、不影響烏賊行為。
  - (三)、不犧牲攝影品質。選擇使用近紅外線(約940 nm)光源的高速攝影機。
- 三、避免烏賊分心(環境，噪音等)。
- 四、精熟DeepLabCut，**修飾DeepLabCut不當輸出**。



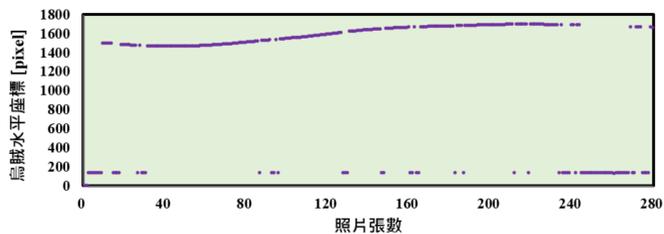
## 伍、研究步驟



# 陸、實驗數據的處理

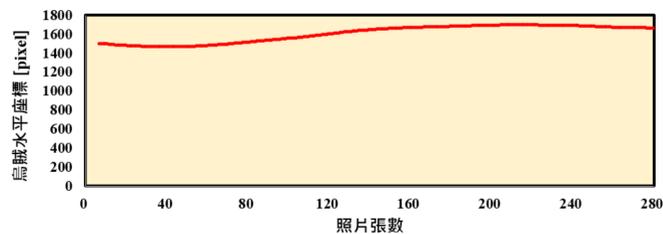
## 一、利用DeepLabCut辨識姿勢變化

- (一)、快速處理巨量姿勢辨識工作
- (二)、辨識結果對錯參半，無法直接使用。



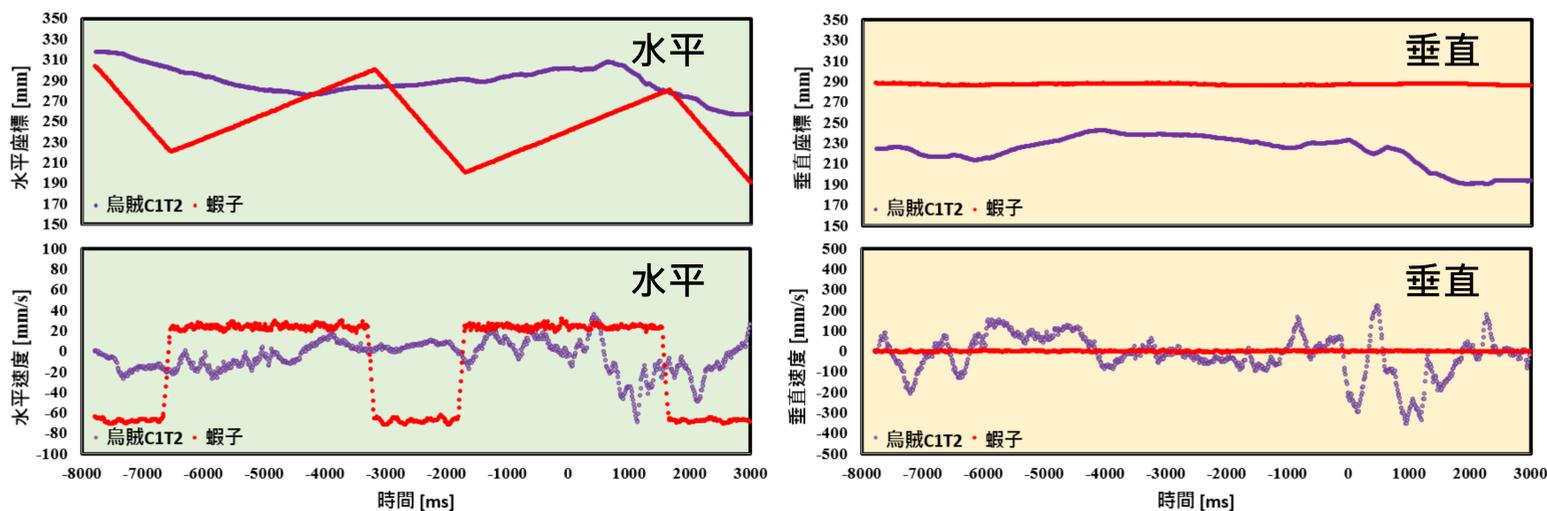
## 二、發展演算法修飾後的數據

- (一)、烏賊游不快，遠慢於360 mm/s
- (二)、內插法取代DeepLabCut錯誤辨識結果。



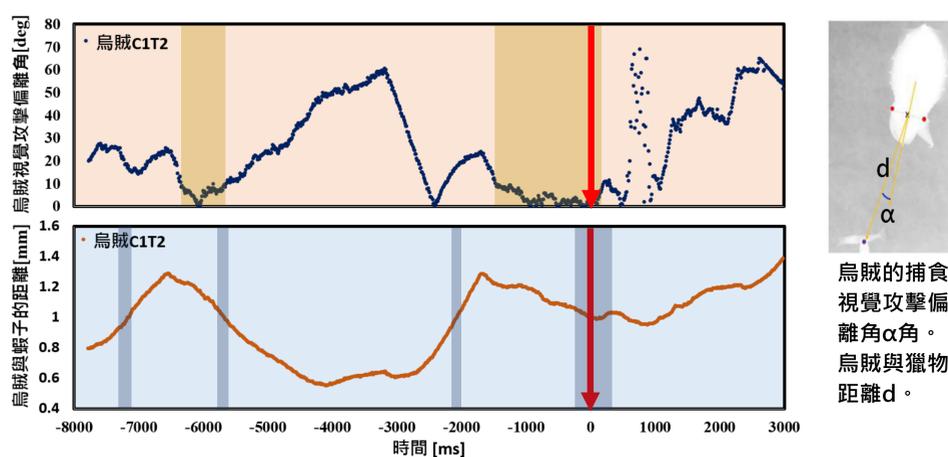
# 柒、研究結果

## 一、烏賊發現動態獵物之後會持續追蹤獵物。會隨著獵物的水平方向移動而橫向移動，調整自己的速率，嘗試與移動的獵物同步；同時在垂直方向緩慢趨向獵物，縮短到約一個體長的距離。



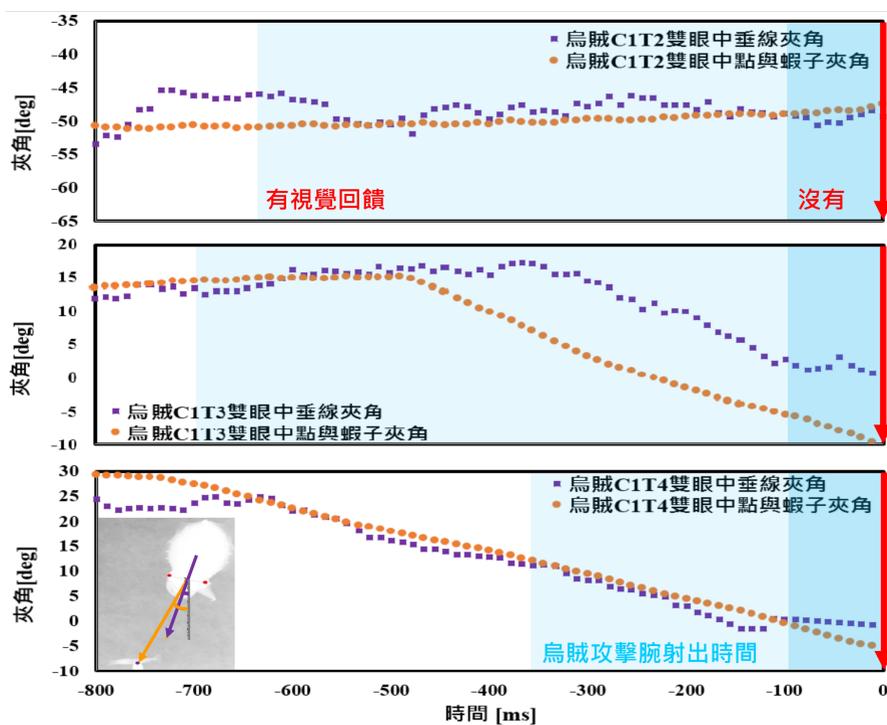
## 二、烏賊不停地注視獵物，定位獵物。

- (一)、即使烏賊已經進入攻擊腕可達的距離，卻仍只持續注視獵物，不立即射出攻擊腕，因為烏賊還沒有找到最佳的捕抓時機。
- (二)、由於獵物的移動，烏賊無法如同捕食靜態獵物般，當游到距離獵物一個體長距離時，仍然保持有很小的視覺攻擊偏離角。
- (三)、注視與定位獵物兩個階段歷經多次交替進行，但烏賊會耐心等待到當注視階段與定位階段的兩個捕食條件都滿足時，烏賊才進入捕抓階段，發射攻擊腕捕抓獵物。

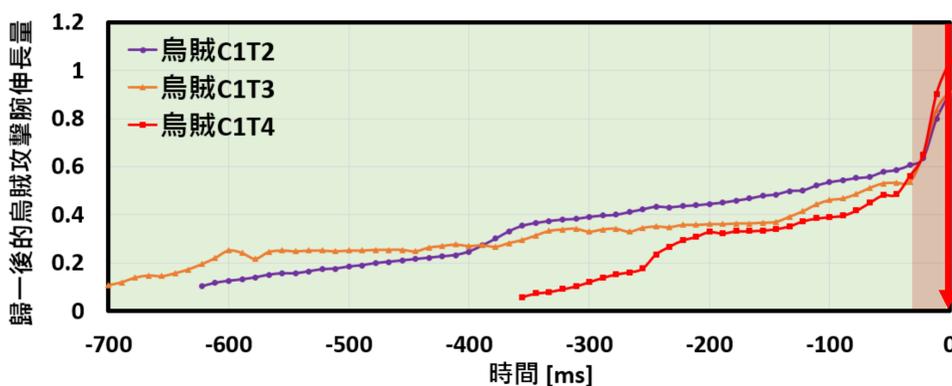
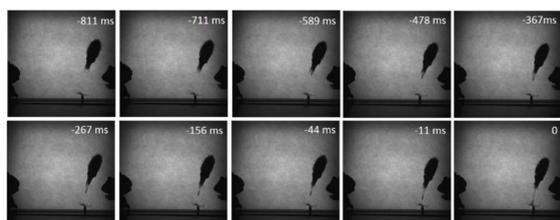


## 三、烏賊在捕抓獵物階段，放慢完全射出攻擊腕的時間，獲得視覺回饋，協助注視與定位獵物。

- (一)、烏賊射出攻擊腕時常具有很小的視覺攻擊偏離角，但是隨著攻擊腕射出的幾百毫秒過程中獵物的持續移動，烏賊無法一直保持接近0°的視覺攻擊偏離角。但是烏賊的注視方向會隨著獵物的移動而改變，顯示烏賊在射出攻擊腕的前段過程中還是有視覺回饋的。
- (二)、在烏賊的攻擊腕觸碰到獵物前100 ms間，烏賊的注視方向，不論是否精確瞄準獵物，幾乎都不再變化。這顯示在這段時間內烏賊的捕食是沒有視覺回饋的。



## 四、烏賊攻擊腕觸碰到獵物前約30 ms 進行的最後衝刺，即攻擊腕的射出速率，較之前的快過數倍。



## 柒、研究結果(續)

五、烏賊放慢完全射出攻擊腕的時間。統計分析推論**成功**捕食動態獵物需要的完全射出攻擊腕時間長於**450 ms**，**p**值是**0.037**。

實驗	C1-1	C1T1	C1T2	C1T3	C1T4	C1T5	C4-1	C4T2	C530a	C530b
射出時間 (ms)	811	44	578	1100	311	689	111	711	378	89
捕抓成敗	成功	失敗	成功	成功	成功	成功	失敗	成功	失敗	成功

六、統計推論烏賊的**攻擊腕長度**約為一個烏賊體長。

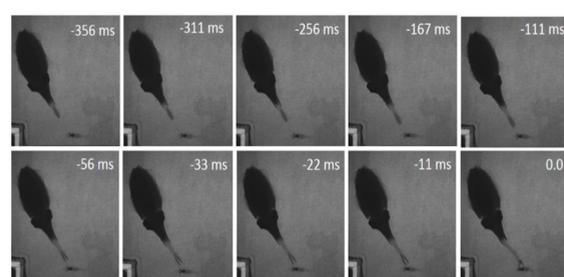
實驗	C1-1	C1T1	C1T2	C1T3	C1T4	C1T5	C4-1	C4T2	C530a	C530b	C1-1-O2
距離83mm		93	82	74	77	90	114	58	109	47	83
捕抓成敗	成功	失敗	成功	成功	成功	成功	失敗	成功	失敗	成功	成功

依據11組烏賊捕食動態獵物的實驗數據，藉由量測“烏賊攻擊腕長度與其體長的比值”，量化“烏賊的攻擊距離”。假設比值的母體遵守常態分佈，但是標準差未知，去除極端數據(C530b)，採用自由度9的學生t分配，可以推算出比值期望值的95%信賴區間範圍是(0.87, 1.09)。即烏賊的攻擊距離約為烏賊的體長，此與文獻說法一致。

## 捌、討論

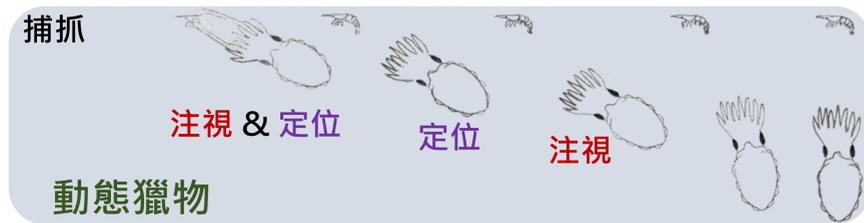
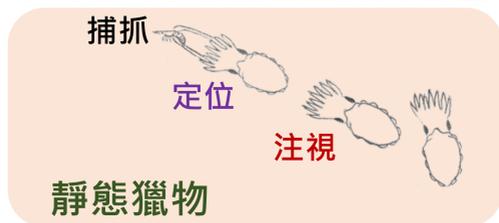
虎斑烏賊捕食靜態獵物的行為模式：三階段說

- 捕食過程首先為<sup>(1)</sup>注視階段-即有小的視覺攻擊偏離角、然後<sup>(2)</sup>定位階段-即烏賊與獵物的距離約為烏賊的一個體長，與最後<sup>(3)</sup>捕抓階段-即烏賊射出攻擊腕捕抓獵物。捕食過程是三個順序分明的捕食階段。
- 因為獵物不會移動，烏賊從<sup>(1)</sup>注視到<sup>(2)</sup>定位，再到<sup>(3)</sup>捕抓階段的整個過程中，可以一直滿足<sup>(1)</sup>注視與<sup>(2)</sup>定位階段的條件。



虎斑烏賊捕食動態獵物的行為模式：兩先決條件說

- 烏賊捕食動態獵物的行為模式不同於傳統認知的三階段捕食獵物行為模式。
  - 由於動態獵物的持續移動，烏賊無法長時間同時維持在<sup>(1)</sup>注視與<sup>(2)</sup>定位的捕食條件。
  - 烏賊會持續追蹤獵物，其間<sup>(1)</sup>注視與<sup>(2)</sup>定位獵物兩個特徵多次交替進行，烏賊等待最佳攻擊時機-同時滿足注視與定位條件的剎那-才射出攻擊腕<sup>(3)</sup>捕抓獵物。



- 烏賊是視覺動物，仰賴視覺神經捕食。烏賊射出攻擊腕的前段過程仍仰賴視覺回饋，維持注視與定位捕食條件的滿足。這與前人的認知不同。
- 烏賊使用雙眼目測獵物距離，太倉促地射出攻擊腕，容易錯誤估算獵物距離，導致捕捉獵物的失敗。烏賊因此刻意放慢完全射出攻擊腕的需要時間，提高捕捉動態獵物的成功率。

## 玖、結論

- 我們結合①機械手臂、②高速攝影機、③機器學習軟體DeepLabCut、與④修飾演算法，既觀察烏賊捕食動態獵物的全程行為，也觀察捕食過程中的細微行為變化，建立大數據資料庫。
- 我們提出更精確的烏賊捕食行為模型，可以同時解釋烏賊捕食靜態與動態獵物的捕食行為：
  - 不是按照順序的三階段行為捕食說，而是烏賊只有在同時滿足<sup>(1)</sup>注視與<sup>(2)</sup>定位捕食條件後才展開<sup>(3)</sup>捕捉獵物的滿足先決條件說。
  - 烏賊射出攻擊腕的大部份過程仍利用視覺回饋輔助捕食。烏賊在太倉促的時間內(約少於450 ms)完全射出攻擊腕，容易造成捕捉獵物失敗，因為無法獲得視覺回饋的輔助。
  - 攻擊腕射出過程的最後100 ms不再利用視覺回饋，在最後30 ms加快衝刺-快速射出剩餘的攻擊腕，捕抓捕食。
- 烏賊採用<sup>(i)</sup>等待最佳捕抓時機與<sup>(ii)</sup>刻意放慢完全射出攻擊腕的需要時間的策略是智力的表現。
- 認識深度學習演算法的驚人能力與其不足之處，我們發展自己的修飾演算法與程式可以有效修正DeepLabCut的輸出缺陷，成功地提高DeepLabCut的辨識率，讓DeepLabCut辨識身體可大幅度變形的軟體動物烏賊的姿勢變化首次成為可能。
- 烏賊是否比較容易發現移動的獵物呢？設計實驗探討烏賊是否/如何利用機械感官器官(hair cell)發現獵物，進行中。

## 參考資料

- Mathis A, Mamidanna et al. (2018) DeepLabCut: markerless pose estimation of user-defined body parts with deep learning. *Nature Neurosci* 21:1281-1289.
- Messenger JB (1968) The visual attack of the cuttlefish, *Sepia officinalis*. *Animal Behaviour* 16:342-357.