

中華民國第 63 屆中小學科學展覽會 作品說明書

高中組 動物與醫學科

第二名

052001

消化或循環？扁蟲往復式消化道之發現

學校名稱：國立新竹科學園區實驗高級中等學校

作者： 高二 邱于寧 高二 許博鈞 高二 張祐薰	指導老師： 揭維邦
---	------------------

關鍵詞：多歧腸目、分節與蠕動、消化循環腔

摘要

扁形動物蚵蛭已知有捕食消化的描述，但對研究價值更高的野生扁蟲相關文獻卻極為稀少。本研究以台灣近水域常見的網平扁蟲 (*Paraplanocera oligoglena*) 為對象，探討其捕食與消化行為。確認網平扁蟲為廣食性礁岸海域石下多種腹足類物種掠食者，覓食分攻擊、捕食和消化三階段，且僅捕食活體，為非腐食性生物。首創活體動物消化道觀測技術，以染色手法觀察網平扁蟲高迴數分枝的消化道，發現三種類別：枝狀管、盲管與循環管。藉動態影片追蹤食物進入扁蟲消化道後的移動，發現分節運動與蠕動現象，進一步分析其收縮頻率與運動方向，觀察到未曾報導過的雙向蠕動現象，確認消化道運輸模式為非循環的往復式蠕動。期望未來持續了解更多物種的消化腔，並提供野外族群追蹤的可能性。

壹、研究動機

一、動機

扁形動物的攝食與消化行為一直是極為重要的研究議題，藉由探討此類最初的兩側對稱生物，可揭示低等生物演化為高等生物的過程。目前針對危害牡蠣養殖的扁形動物「蚵蛭」已有相關探討，但對於研究價值更高的野生扁蟲之攝食與消化行為，相關研究資料卻寥寥無幾。尤其因扁蟲的消化期難以追蹤觀察，故扁形動物門的消化構造與模式幾乎未曾被深入探討，多數文獻也僅以「消化循環腔」一詞帶過。然而，我們對其運送與消化食物的實際方式極度好奇，希望了解低階動物的消化作用和高等動物有何相似或相異之處。因此，為了探討野生扁蟲的捕食機制與消化模式，我們採集台灣周遭海域的常見扁蟲，進行其分布、環境與形態等觀察，研究多岐腸目扁蟲分布廣泛的原因是否與其消化循環腔的複雜性有關，以及其消化循環腔的運作模式。

二、文獻回顧

(一) 台灣扁蟲的選擇與採集

台灣周遭海域擁有約五十種野生扁蟲 (Jie, 2017)，生活在潮間帶、珊瑚礁等的礁岩海域。本研究比對過往本土 (Jie, 2017) 與國外 (Kato, 1943) 文獻，認識扁蟲的生存環境、過往採集地點及樣本數量，以了解台灣海扁蟲是否存在優勢種。

(二) 日本海扁蟲已知食性紀錄

日本曾於 1943 針對台灣海扁蟲進行調查 (Kato, 1943)，發現網平扁蟲在內共六種海扁蟲，為台灣最早紀錄的研究文獻。然此份研究中並未探討海扁蟲的食性問題，僅對其構造、分布範圍作出論述。根據文獻 (Ritson-Williams, 2006) 可整理出與網平扁蟲同科不同屬的海扁蟲 (*Planocera* sp.) 的已知食用物種，其多為腹足綱之螺貝類。然此文獻亦僅做初步調查，並未深入探討其食性，也未提出有力證據說明如何確認海扁蟲已食用此物種。此外，雖然此海扁蟲與網平扁蟲屬同科，但非同屬，因此食用物種理應有所區別。基於以上幾點緣由，我們預期在本研究中擴大食性的探討範圍，若能研究出台灣扁蟲優勢種的詳細食性，即能了解礁岸潮間帶的食物鏈，也能貢獻一定鄉土科學價值。

(三) 蚵蛭捕食牡蠣階段分期

鄧等首次於 2022 確認危害牡蠣養殖的扁形動物「蚵蛭」的捕食階段可分為攻擊期、捕食期和消化期，較以往研究新增了攻擊期，並於此時期內新發現蚵蛭的攻擊構造——離體咽。根據此研究，蚵蛭於攻擊期時會分泌離體咽至獵物體內，迫使牡蠣張開雙殼；於捕食期時，則會爬入牡蠣殼中，並包覆其組織形成球體；最終於消化期，蚵蛭完全覆蓋牡蠣組織，並利用腹側腺體進行消化。本研究希望觀察台灣野生環境中的海扁蟲是否也具有此三種捕食階段，並針對各分期進行更詳盡的調查與實驗 (Teng et.al, 2022)。

(四) 染色追蹤

Wells et.al (2017) 曾發表關於巨型羽狀海葵 (*Metridium farcimen*) 染色的論文，說明以亞甲藍 (methylene blue)、螢光素 (fluorescein) 及中性紅 (neutral red) 等三種染劑分別對海葵進行染色，藉此改善追蹤與識別無脊椎動物的方法。此舉給了本研究全新的應用靈感，希望透過改良此技術，追蹤食物在扁蟲消化道中的運輸與分布情況，了解扁蟲的消化行為。

(五) 扁蟲消化循環腔探討

扁蟲消化腔現今缺乏研究。「食物進入扁蟲咽部後便會通向主要的消化循環腔 (gastrovascular cavity) 裡面的分支系統可能得到沿分支的小肌肉瓣膜 (括約肌) 的幫助，進而調節分枝的流量，從而提供收縮波來填充或清空腸道。」 (Newman and Cannon, 2003) 此段為僅有的相關推論。作者推測海扁蟲消化道各分枝內的括約肌會產生收縮以進行消化行為，但並未提出證據。因此本研究極欲針對扁蟲的消化構造「消化循環腔」(gastrovascular

cavity) 進行詳細觀察，希望深入探討扁形動物的消化模式。消化期的觀察具一定困難且時間冗長 (Teng et.al, 2022)，故針對消化期的相關研究極度稀少，大多研究關注攻擊與捕食期，因此本研究希望能著重探討扁形動物的消化期。

(六) 水螅消化道中的三種運動模式

Shimizu et al. (2004) 提出水螅消化道中的三種運動模式：類分節運動 (segmentation movement-like movement)、類食道反射 (esophageal reflex-like movement) 與類排便反射 (defecation reflex-like movement)。水螅會以類分節運動來運送食團，然也不排除蠕動運動在其中的影響。蠕動運動會將食團在消化道中往前行單向運送，而分節運動則是將食物團在消化道中來回運送，此為二者之差異。「由於消化道盲管中的消化行為從未被研究報導與廣泛分析過，需要未來的研究針對此二種（蠕動與分節）運動的可能性進行區分。」此段敘述提供了我們對扁蟲消化模式的重要研究動機與理由，希望了解扁蟲是否也具有上述三種行為。

貳、研究目的

- 一、研究台灣優勢種扁蟲捕食軟體動物之攻擊、捕食與消化期。
- 二、研究網平扁蟲之餵食模式與活體動物消化道觀測技術開發。
- 三、分析網平扁蟲消化之分節與蠕動。
- 四、探討網平扁蟲消化蠕動之方向與運輸效能。
- 五、確定扁形動物之消化道是否具循環功能。

參、研究設備及器材

一、網平扁蟲的飼養與拍攝

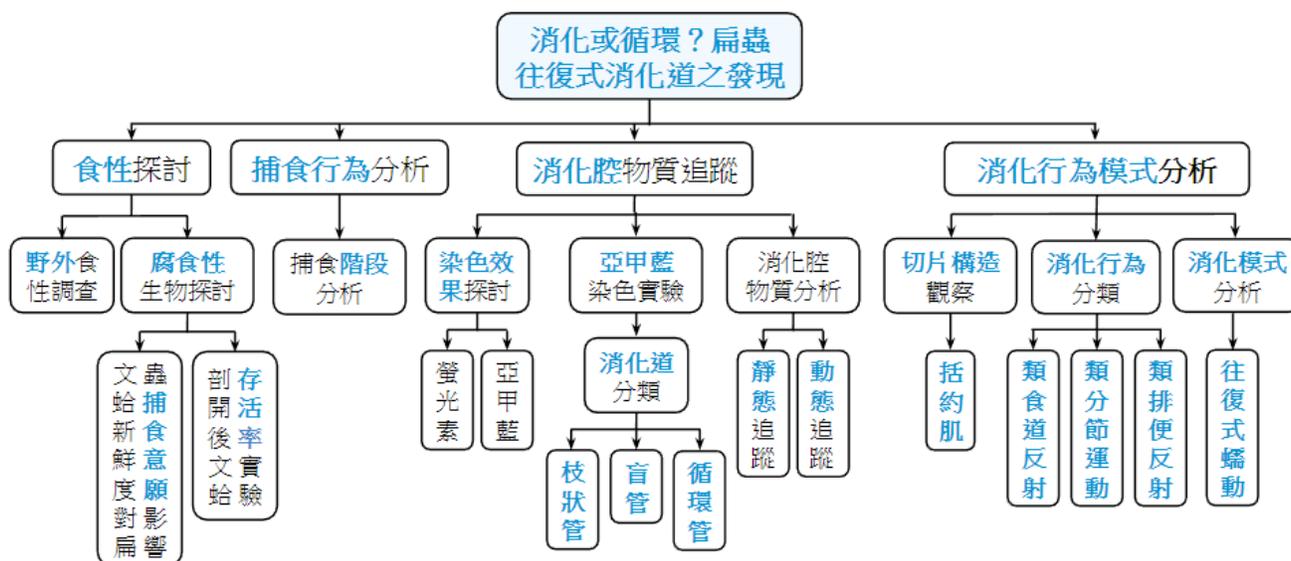
名稱	用途
海水缸系統	飼養網平扁蟲、螺貝類
隔離盒（每格長 10 cm 寬 10 cm 高 10 cm）	分隔單一網平扁蟲
水彩筆	移動網平扁蟲
檯燈	確保夜間拍攝光線充足
JVC 錄影機（型號：GZ-RX500BTW）	錄製網平扁蟲之捕食過程
數位相機（型號：Tough TG-6）	錄製網平扁蟲消化過程之細節

二、文蛤解剖、染色與存活率實驗

名稱	用途
解剖工具（解剖刀、鑷子）	解剖文蛤，取下斧足、外套膜等特定部位
亞甲藍 (methylene blue)	文蛤染色之染劑
螢光素 (fluorescein)	文蛤染色之染劑
注射器材（針筒、0.7*32mm 針頭）	將染劑注入文蛤內部
玻片	放置鰓部片段以利顯微觀察
複式顯微鏡	觀察鰓部之纖毛擺動

肆、研究過程或方法

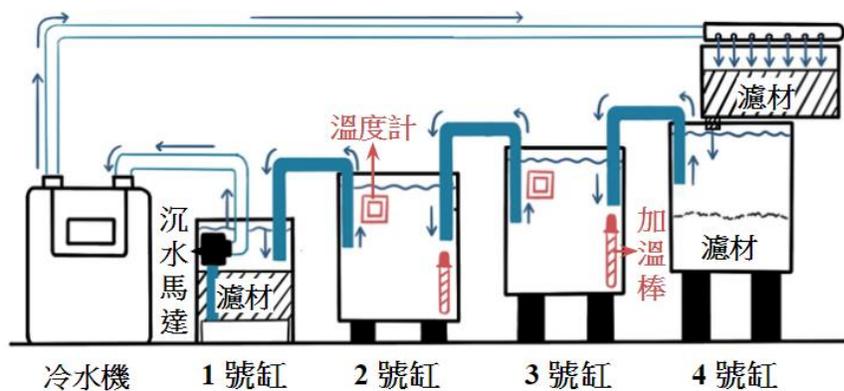
一、實驗架構圖



圖一 實驗架構圖（研究者自行繪製）

二、網平扁蟲 (*Paraplanocera oligoglana*) 的採集、飼養與觀察

(一) 方法：本實驗以浮潛方式從野生環境採集網平扁蟲，選擇礁岩海域並翻動石頭尋找，並養殖於自行設計的飼養缸內（圖二）。飼養缸以連通管相連，1 號缸、4 號缸裝有過濾器材過濾水質，並藉沉水馬達將水打入冷水機，維持循環。海水鹽度維持在 32‰ ~ 34‰，溫度控制在 24 ~ 26 度，定期清理排泄物、食物殘渣及加入硝化菌維持水質。2 號缸飼養扁蟲，為避免網平扁蟲進入繁殖期影響食慾，將其個別飼養於加裝在缸內的透明隔離盒中。3 號缸飼養扁蟲可能食物，諸如螺貝類、海天牛等。



圖二 飼養缸設計圖（研究者自行繪製）

三、探討網平扁蟲之食性

(一) 對象：

1. 掠食者：網平扁蟲。
2. 可能食物：螺貝類、其他與網平扁蟲生活環境相同之物種。

(二) 方法：將扁蟲放置於隔離盒中 24 小時以上，確保其呈現空腹狀態。接著投餵一種扁蟲之可能食物至隔離盒中，間隔一天後觀察其是否食用。

1. 若食用，則紀錄「食用」。
3. 若未食用，則改投餵扁蟲已知食物。若扁蟲吃下已知食物，表示先前投餵食物非扁蟲食用物種，紀錄「未食用」。若扁蟲未吃下已知食物，則不予紀錄，代表扁蟲可能不餓或受其他因素降低食慾。

四、探討網平扁蟲是否為腐食性生物

(一) 文蛤新鮮度對網平扁蟲進食意願之影響

1. 對象：網平扁蟲、文蛤。
2. 方法：將文蛤置於培養皿中，以解剖刀割斷其閉殼肌取一小塊斧足作為扁蟲食物。將文蛤肉塊放置於空隔離盒中不同時間後（0、1、2、3 小時……），再分別投餵給扁蟲，觀察其進食與否。實驗後繪製文蛤解剖後放置時長與扁蟲捕食機率之關係圖。

(二) 解剖後時長對文蛤存活率之影響

1. 對象：文蛤。

2. 方法：將文蛤置於培養皿中，以解剖刀割斷其閉殼肌，取一小片鰓部做成玻片標本。將玻片置於顯微鏡下，固定於不同時間後（0、1、2、3 小時.....），觀察鰓上的纖毛是否擺動。若有，則紀錄文蛤「存活」；若無，則紀錄其「死亡」。實驗後繪製解剖後時長與文蛤存活率之關係圖。

五、探討網平扁蟲之捕食行為

(一) 觀察網平扁蟲是否具捕食的三階段分期

1. 對象：網平扁蟲、螺貝類、條紋柱唇海兔、文蛤。
2. 方法：在飼養缸周圍裝設檯燈並架設 JVC 錄影機。投餵扁蟲各類食物後錄影紀錄扁蟲的捕食行為。

六、消化腔染色追蹤與分析

(一) 不同染劑之染色效果比較

1. 對象：網平扁蟲、文蛤。
2. 步驟：先調配 0.1% 亞甲藍液與 0.015% 螢光素。用注射器材將染劑分別注射進文蛤內，並將其以染劑完全浸泡 3 小時。以解剖刀剖開文蛤後將螢光素染色的文蛤置於藍光下、亞甲藍液染色過的文蛤置於白光下，以數位相機拍照，再比對未染色前照片，觀察何者染色效果較佳。

(二) 亞甲藍液染色實驗

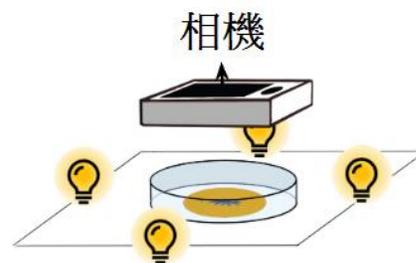
1. 對象：網平扁蟲、文蛤。
2. 方法：調配 0.1% 亞甲藍液，再重複實驗 (一) 之步驟 (2)。將文蛤取出後以解剖刀割斷其閉殼肌，取一小塊染色斧足餵食扁蟲；再取一未染色的斧足餵食另一隻扁蟲，作為對照組。每隔 1 小時以數位相機分別拍攝兩隻扁蟲的腹面，觀察扁蟲體內的運輸狀況。

(三) 染色後影像處理

1. 對象：食用染色文蛤後的網平扁蟲。
2. 使用軟體：編程軟體 Visual Studio Code 中的 OpenCV 電腦視覺庫套件、Python。
3. 方法：

(1) 靜態追蹤

- a. 攝影：將進入消化期的扁蟲移至培養皿，並於底部墊上白紙，確保背景顏色平均。接著於四周打上白光，確保光源均勻。在培養皿頂部以數位相機拍攝扁蟲（圖三）。拍攝扁蟲在食用有無染色之文蛤後的照片，以作對照。

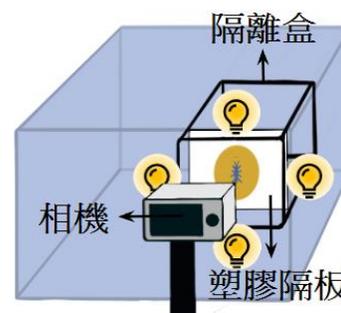


圖三 扁蟲拍攝示意圖

- b. 圖像處理：先將定期拍攝的扁蟲腹面照片去背，將其轉成 8-bit 灰階進行自適應二值化 (adaptive thresholding)，再搭配高斯模糊降噪 (Gaussian blur)，生成已進行標記之染色消化道的完圖。
- c. 圖像分析：計算染色消化道佔扁蟲整體像素總數（全身面積）比例。

(2) 動態追蹤

- a. 錄影：將進入消化期的扁蟲移至透明隔離盒側邊，並於後方放上白色塑膠隔板，確保背景顏色平均。接著於附著側四周打上白光，確保光源均勻。在附著側前以數位相機錄下扁蟲消化期畫面（圖四）。



圖四 扁蟲錄影示意圖

- b. 影像處理：在影像分析的程式中，我們抓取畫面中消化管的 HSV 色彩範圍，並選定追蹤範圍且建立遮罩以方便計算染色面積。同時我們也寫入 tracker 的套件（OpenCV 內建），克服扁蟲因肌肉伸縮導致的移動，使得追蹤更加精準。
- c. 影像分析：使用 Matplotlib（Python 語言及其數值計算庫 NumPy 的繪圖庫）套件將每一幀內選定範圍的染色面積佔比對時間作圖並匯出。

伍、研究結果

一、台灣海扁蟲的文獻整理與採集

(一) 海扁蟲相關文獻整理

為了解台灣海扁蟲是否有優勢種，本研究比對過往本土相關文獻 (Jie, 2017) 與日本針對台灣海扁蟲的調查研究 (Kato, 1943)，整理已發表文獻、分布廣泛且數量眾多的海扁蟲。Kato 於研究中共計錄 6 種海扁蟲，其中首頁特別提及：「網平扁蟲是世界上分布最廣泛的扁蟲之一，且已被日本妥善記錄。」可見網平扁蟲的數量與分布範圍受到研究肯定，且記錄時間足夠久遠，極有可能為台灣的海扁蟲優勢種。

(二) 扁蟲的採集地選擇與優勢物種確認

因海扁蟲多生活在海洋潮間帶與珊瑚礁區，本研究選擇的採集地點為：潮間帶的馬崗與後壁湖，以及為珊瑚礁海域的鼻頭角公園與龍洞灣。進行採集時，我們同步採集並觀察當地的螺貝類，了解扁蟲可能的捕食對象，同時作為飼養扁蟲的食物。藉由文獻比對、整理，以及本研究實際採集成果，可確定網平扁蟲 (*Paraplanocera oligoglana*) 為台灣最早發表的紀錄種，且在鄰近海域分布廣泛、數量眾多。最終確認網平扁蟲多生活於礁石海域及潮間帶，為台灣的優勢物種代表，並於後續研究使用此物種進行觀察與實驗。

二、台灣優勢扁蟲的分布、環境與形態觀察

(一) 台灣網平扁蟲的分布與環境

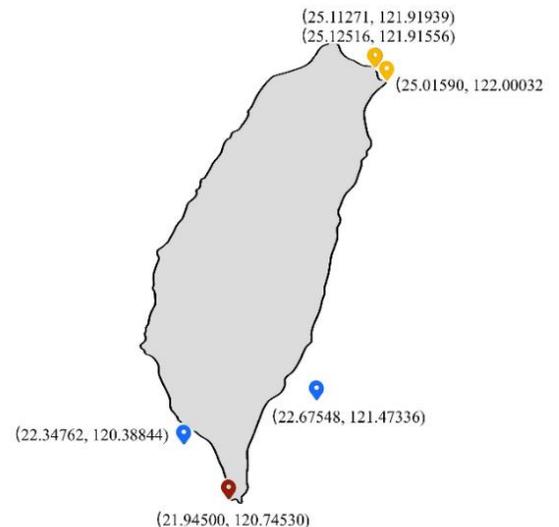
網平扁蟲在台灣海域分布廣泛，卻因身形扁平善於躲藏於石縫間隙，平時不易採集。本研究以浮潛方式，於台灣東北角的馬崗、龍洞灣等地點採集野生網平扁蟲以進行實驗觀察，累積數量共 17 隻 (圖五、表一)。

圖五 網平扁蟲採集地點：

紅標為本研究採集地點，

藍標為文獻 (Jie, 2017) 中的採集地點，

黃標則為本研究與文獻 (Jie, 2017) 的共同採集地點



表一 網平扁蟲編號、採集地點、地理與日期

扁蟲編號	採集地點	採集座標	採集日期	資料來源
#Po1、#Po2	東北角馬崗	(25.0159, 122.00032)	2022/07/07	本篇
#Po3	東北角龍洞灣	(25.11271, 121.91939)	2022/07/07	本篇
#Po4	東北角 鼻頭角公園	(25.12516, 121.91556)	2022/07/29	本篇
#Po5、#Po6	東北角龍洞灣	(25.11271, 121.91939)	2022/08/05	本篇
#Po7、#Po8	墾丁後壁湖	(21.945, 120.7453)	2022/11/23	本篇
#Po9	墾丁後壁湖	(21.945, 120.7453)	2022/12/02	本篇
#Po10、#Po11、 #Po12、#Po13	墾丁後壁湖	(21.945, 120.7453)	2023/01/14	本篇
#Po14、#Po15、 #Po16、#Po17	東北角馬崗	(25.0159, 122.00032)	2023/04/04	本篇

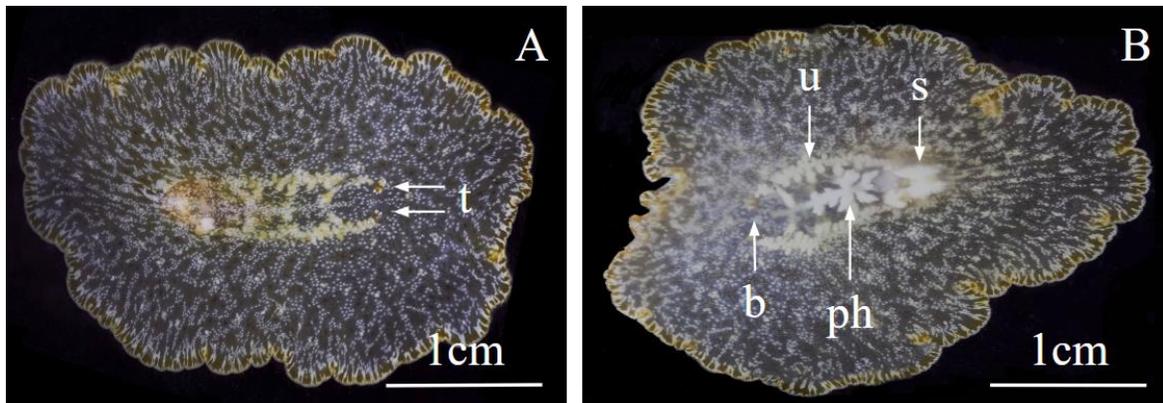
(二) 網平扁蟲 (*Paraplanocera oligoglana*) 的型態觀察

1. 外形描述

身形扁平，多為橢圓狀，自由伸縮時則呈不規則狀。體長約 3 至 7 公分，寬約 1 至 4 公分。背面多呈透明土黃色或褐色，布有深褐色及棕色的細長斑點，全身則布滿白色小圓點。體表最外緣為白色，亞外緣為黃色色帶（圖六 A）。

2. 生理構造

背面觸角端為頭側，觸角連線中間為腦部，具有神經結。腹部正中央偏下為口，口後方有雄孔，雄孔後方緊連雌孔。咽部為分枝摺疊構造，可運送食物至全身各處（圖六 B）。



圖六 A 網平扁蟲背面觀：觸角 (t)；B 網平扁蟲腹面觀：咽部 (ph)、腦 (b)、性腺 (s)、子宮 (u)

三、網平扁蟲捕食軟體動物之捕食行為

(一) 食性探討

本實驗除餵食腹足綱的螺貝類外，亦嘗試餵食其他野生環境中會出現的物種，包含海蛞蝓、海天牛與海兔等。此外，我們也藉長時間錄影觀察網平扁蟲對有無口蓋的螺貝類是否會產生不同捕食行為，再彙整為食性表格（表二）。經實驗，我們得知網平扁蟲至少會食用 8 科以上的生物，其中四種為全新紀錄。除螺貝類外，本研究首次發現網平扁蟲會食用腹足綱海兔目的條紋柱唇海兔（圖七），並會對華麗多彩海蛞蝓產生攻擊行為（圖八），進一步擴大其食性範圍與捕食行為的觀察。

表二 網平扁蟲食用物種記錄

科	種名	食物狀態	進行實驗之扁蟲	捕食次數	是否為新紀錄科別
海鹿科 (Aplysiidae)	<i>Stylocheilus striatus</i>	活體	4	4	○
擬海牛科 (Aglajidae)	<i>Melanochlamys sp.</i>	活體	1	1	○
峨螺科 (Buccinidae)	<i>Enzinopsis lineata</i>	活體	3	3	×
麥螺科 (Columbellidae)	<i>Euplica scripta</i>	活體	1	1	×
玉黍螺科 (Littorinidae)	<i>Echinolittorina radiata</i>	活體	1	1	○
骨螺科 (Muricidae)	<i>Reishia clavigera</i>	活體	4	4	×
鐘螺科 (Trochoidea)	<i>Monodonta labio</i>	活體	2	2	×
蝾螺科 (Turbinidae)	<i>Lunella granulata</i>	活體	8	8	○

「捕食次數」欄位中的數值代表進行實驗的扁蟲中，食用此物種的扁蟲數目。

「○」為新紀錄科別；「×」為已記錄科別。

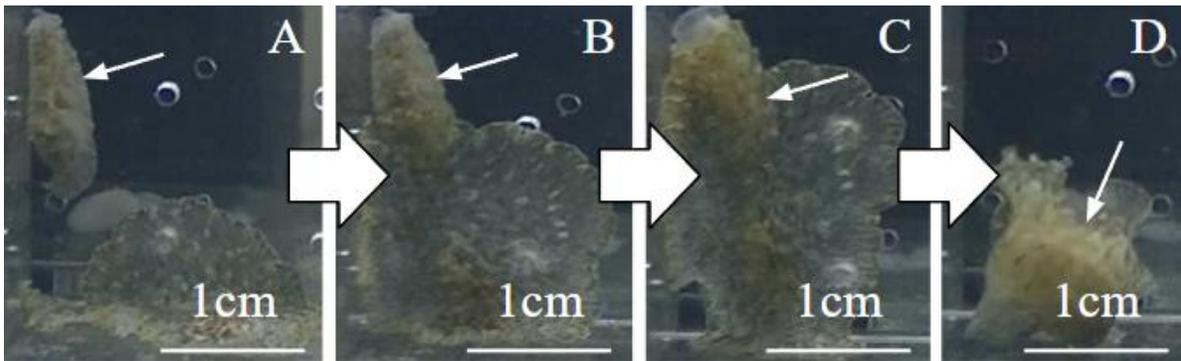
(二) 捕食行為紀錄與分期

本研究經長時間錄影觀察，發現網平扁蟲的捕食行為亦可區分成三階段：攻擊期、入侵（捕食）期與消化期。

1. 攻擊期

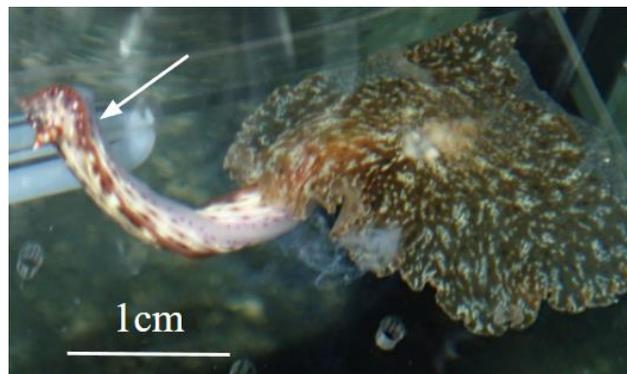
網平扁蟲捕食能迅速移動的獵物（例：海兔）時的攻擊期較明顯（圖七）。扁蟲一但感知到獵物，即會迅速展開追擊，並將身體展開藉此緊緊纏繞獵物，直至獵物被完全包覆且無力逃脫，便準備移送至咽部。

對於移動緩慢或不移動的獵物，網平扁蟲的攻擊期表現即為觸碰到獵物並開始將其捲入體內，準備移送至咽部所在處的過程。若餵食已死亡或腐敗的食物，則扁蟲不會選擇進食，顯示其有可能為非腐食性動物。



圖七 網平扁蟲攻擊條紋柱唇海兔：A-D 按時間順序拍攝（白色箭頭處為海兔位置）

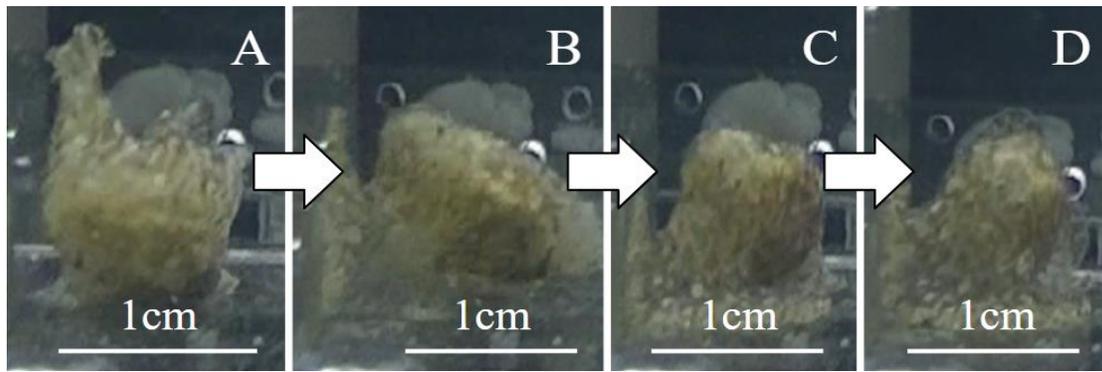
然而，網平扁蟲的攻擊亦會失敗。攝影觀察到網平扁蟲對華麗多彩海蛞蝓 (*Chromodoris magnifica*) 展現強力的攻擊行為（圖八），雙方纏鬥近二十分鐘。直到海蛞蝓釋放一種未知化學物質，網平扁蟲才放棄捕食海蛞蝓，隨即離開。



圖八 網平扁蟲攻擊華麗多彩海蛞蝓（白色箭頭處），隨後失敗離開

2. 捕食 / 入侵期

- (1) 捕食期：捕食無殼獵物時，扁蟲會以身體覆蓋獵物，並扭動身體使獵物移送至咽部處，再伸出咽部組織將獵物包裹至咽部內（圖九）。

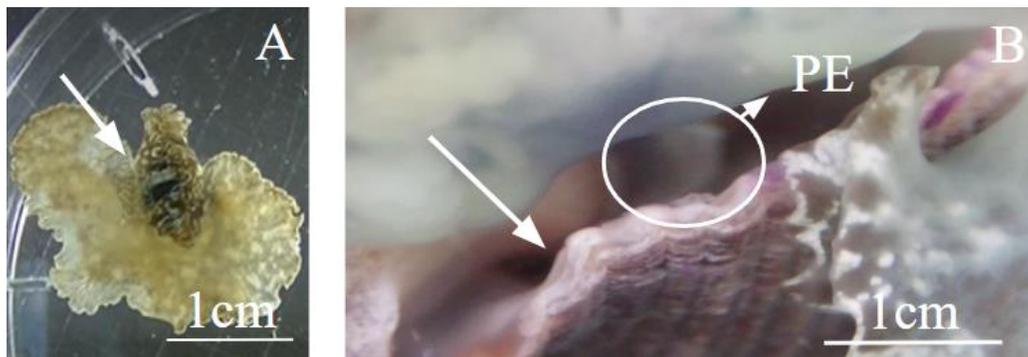


圖九 網平扁蟲捕食無殼動物（海兔）：A-D 按時間順序拍攝

(2) 入侵期：捕食有殼螺類時，扁蟲大幅度扭轉身體，將螺殼翻轉，咽部組織伸入螺殼內將螺肉與螺殼分離，再包裹至咽部處（圖十）。其中，我們將扁蟲捕食的螺類區分為有口蓋及無口蓋。入侵有口蓋者時，扁蟲需先將其口蓋拆除，才能挖出螺肉，因此時長較長，約 8 ~ 24 小時不等。

a. 有口蓋：蚵岩螺、瘤珠螺

b. 無口蓋：小斑馬峨螺、花麥螺、輻射玉黍螺、草蓆鐘螺



圖十 A 網平扁蟲入侵小斑馬峨螺（無口蓋）；

B 網平扁蟲入侵蚵岩螺（有口蓋）：(PE) 咽部延伸組織

3. 消化期

網平扁蟲以咽部包裹獵物進行分解消化（圖十一）。由腹側至背側觀察時可看見此時身體外側會形成許多左右對稱的附著點，可協助扁蟲平貼於地、固定不動消化食物。當消化期結束時，扁蟲會將剩餘廢物由咽部吐出，重新開始移動。



圖十一 消化期扁蟲平貼於地且固定不動約 8 ~ 12 小時：a 附著點

(三) 比較蚵蛭與網平扁蟲的捕食階段

比較網平扁蟲與澎湖蚵蛭 (*Cryptostylochus sp.*) 等臺灣常見扁蟲的捕食行為 (表三)，發現二種生物皆有三階段分期，但未觀察到網平扁蟲有離體咽構造。

表三 蚵蛭與網平扁蟲之捕食階段比較

捕食階段	比較項目	蚵蛭	網平扁蟲
攻擊期	攻擊構造	離體咽	無離體咽 (未觀察到)
	捕食物種	雙殼貝類	雙殼貝類、海兔、螺貝類
	攻擊方式	分泌離體咽至獵物體內，使其殼無法緊閉	以身體緊包獵物
	攻擊時長	約 4~8 小時	約 5~10 分鐘，視獵物的掙扎情況決定
捕食期 / 入侵期	捕食行為	捕食期： 爬入牡蠣殼中，並包覆組織，形成球體	捕食期： 捕食無殼獵物時，身體大幅扭轉，以咽部組織包裹獵物
			入侵期： 捕食有殼螺類時，將螺殼翻轉，咽部組織伸入螺殼，將螺肉分離
消化期	消化構造	腹部腺體	咽部
	消化期狀態	完全覆蓋牡蠣或文蛤組織，以腹側腺體進行消化	平貼於地且停止不動，於身體外側產生附著點。結束時將廢物吐出
	消化時長	N/A	約 8~12 小時

四、網平扁蟲的餵食模式與活體動物消化道觀測技術開發

(一) 文蛤 (*Meretrix lusoria*) 替代食餌

在食性實驗中，我們嘗試將文蛤解剖後投餵網平扁蟲，發現無論餵食斧足、外套膜或內臟，網平扁蟲皆會食用（表四），是前所未有的發現。雖然文蛤並非網平扁蟲在野生環境中能夠捕食的獵物，但此替代食餌的發現卻有助於我們在實驗室中成功飼養野生扁蟲，同時啟發我們後續開發出活體動物消化道染色追蹤與觀測之技術。

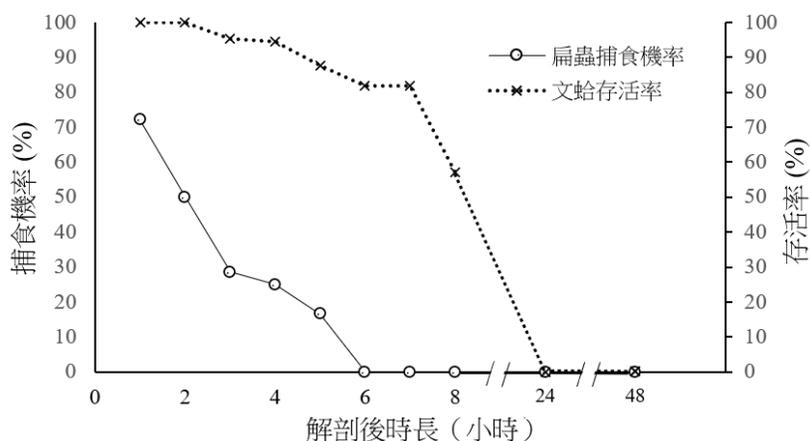
表四 文蛤投餵狀況

食物狀態	進行實驗之扁蟲	捕食次數
解剖（斧足）	12	12
解剖（外套膜）	9	9
解剖（內臟）	2	2

(二) 探討網平扁蟲是否為腐食性生物

在反覆餵食網平扁蟲文蛤後，我們發現扁蟲並非對所有文蛤展現進食意願，最顯著的原因似乎與文蛤新鮮度有關，因此我們推測網平扁蟲或許為非腐食性生物。此實驗中，我們將文蛤解剖後放置不同時長再分別投餵扁蟲，觀察其捕食意願。此外，我們也同步進行實驗，探討解剖後不同時長對文蛤存活率的影響。

從圖十二可知，扁蟲捕食文蛤的機率隨時間大幅下降，文蛤剖開後六小時已無進食意願。若對應文蛤死亡率曲線，即可觀察出當文蛤有死亡可能性時，扁蟲便有高機率選擇不捕食。透過此實驗，可清楚證明網平扁蟲為非腐食性生物。



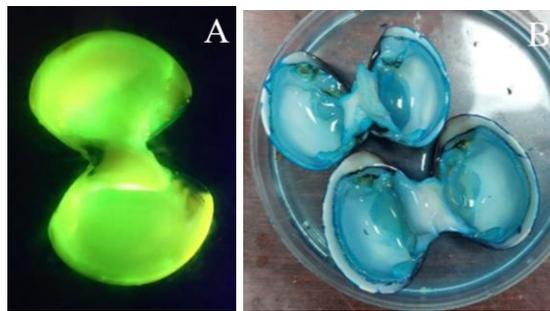
圖十二 解剖後不同時長下文蛤存活率與扁蟲捕食機率 (%)

(三) 開發活體動物內部消化道觀測技術

扁形動物的消化期一直以來難以觀測即是因其消化道為透明分枝，無法追蹤食物的運送途徑或進行相關實驗。因此，為了順利觀測扁蟲的消化道，我們從 Wells et.al (2017) 的實驗中獲取靈感，開發出獨創的活體消化道觀測技術——藉餵食染色食物將扁蟲消化道染色。

1. 染劑與染色對象

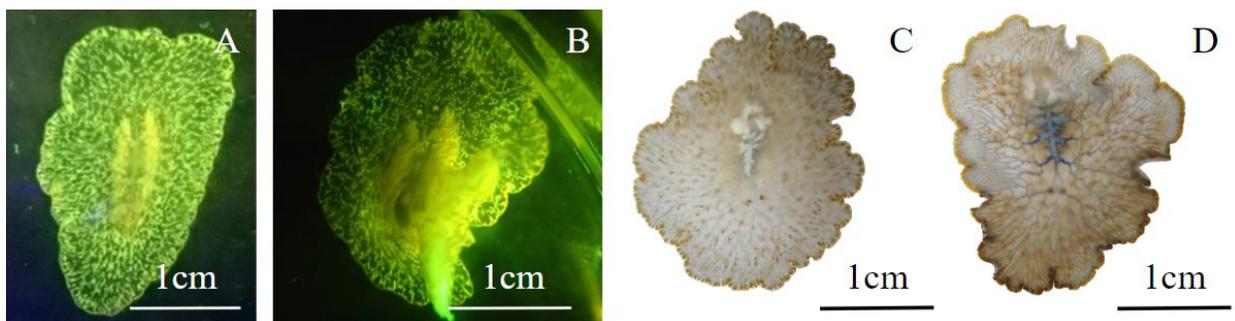
我們最初選擇以 0.015% 螢光素 (fluorescein) 和 0.1% 亞甲藍液 (methylene blue) 來進行染色實驗，主要染色對象為網平扁蟲的替代食餌文蛤（圖十三），藉此將染色送入扁蟲的消化道。



圖十三 染色實驗：A 螢光素染色後的文蛤；B 亞甲藍染色後的文蛤

2. 染色效果比較

為找出最適合用於觀測消化道的染劑，我們比較螢光素與亞甲藍的染色效果。網平扁蟲食用以螢光素染色過的文蛤後，將其置於暗室中照射藍光，可看見扁蟲產生螢光反應，但微弱難以辨識（圖十四 A、B）。而食用經亞甲藍染色的文蛤後，隨時間變化，可明顯觀察到染色範圍沿扁蟲消化道擴增，最終完整呈現其消化道從咽部到體側各迴數的分布情況（圖十四 C、D），染色效果明顯優於螢光（表五），後續實驗染劑皆選擇亞甲藍。



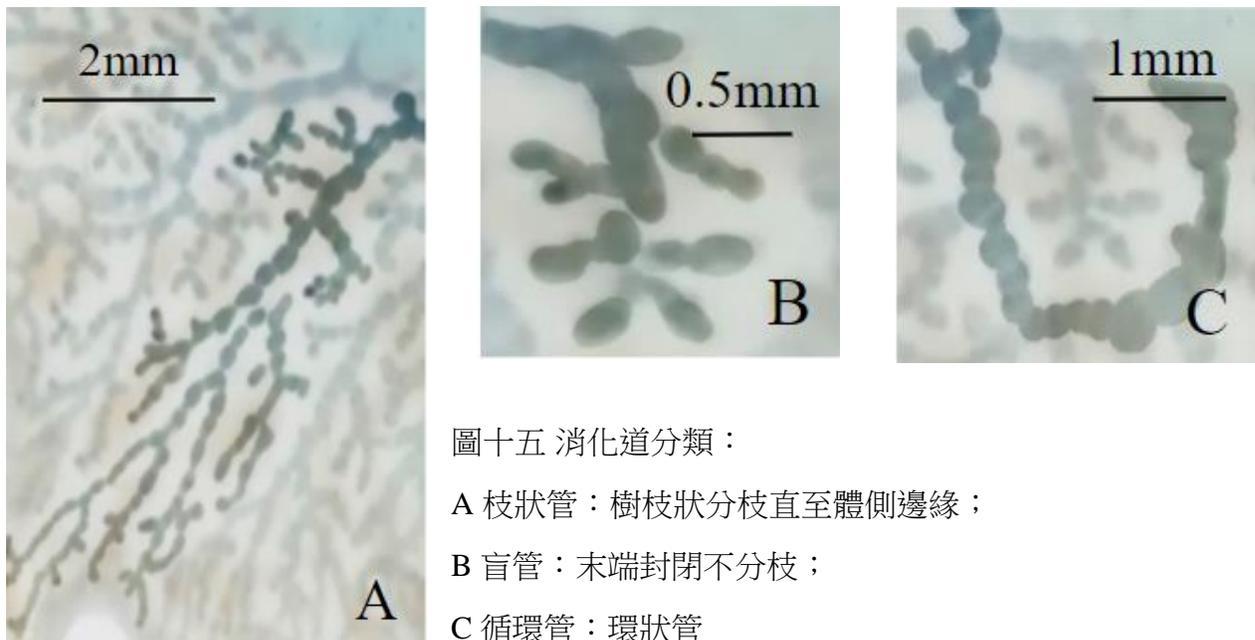
圖十四 染劑染色效果：A 藍光照射下之正常網平扁蟲；B 藍光照射下食用染螢光素文蛤之網平扁蟲；C 自然光照射下之正常網平扁蟲；D 自然光照射下食用染亞甲藍文蛤之網平扁蟲

表五 亞甲藍與螢光素優缺點比較

染劑名稱	螢光素	亞甲藍液
濃度	0.015%	0.1%
優點	不受可見光影響，脫色時間短 (約數小時)	可直接以肉眼觀察，呈色效果明顯，方便影像處理
缺點	染色反應不明顯	脫色時間稍久(約一星期)

(四) 扁蟲的消化管分類

染色後即可清楚觀察網平扁蟲的消化道，進行深入研究。本研究將其消化管依形狀、運輸方式分為三類：枝狀管、循環管和盲管（圖十五）。枝狀管為扁蟲主要消化道構造，其自咽部起始，以樹狀方式分枝直至扁蟲體緣。循環管以垂直枝狀管方式分枝，連接相鄰枝狀管，形成環狀構造。盲管則為枝狀管分出的管狀構造，末端封閉而不繼續分枝。



圖十五 消化道分類：

A 枝狀管：樹枝狀分枝直至體側邊緣；

B 盲管：末端封閉不分枝；

C 循環管：環狀管

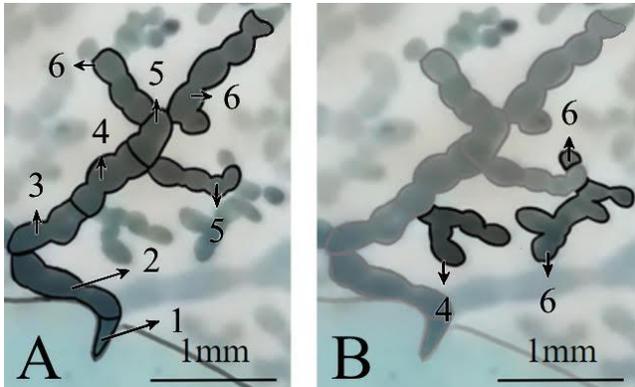
(五) 消化管迴數計算

扁蟲的消化管具有極多分枝，為方便後續研究與定義其複雜度，本研究將不同層級的分枝以「迴」稱呼，並進行計算。其中因循環管可能同時相連不同迴數的消化管，在計算上無實際意義，因此僅以枝狀管與盲管來進行計算（圖十六、表六）。經計算，扁蟲體內的消化道迴數基本上皆高達六迴以上，因部分分枝可能被咽部或性腺遮擋，因此不排除更高迴數的

可能，證明網平扁蟲的消化腔具一定的複雜程度。而在後續動態追蹤的分析中，為降低分析的困難度，以 n 、 $n+1$ 、 $n+2$ 的方式依序表示低迴數到高迴數的消化道。

表六 枝狀管與盲管迴數計算方式

消化管名稱	枝狀管	盲管
計算方式	以從咽部分枝出的為第一迴，若遇到分岔，則迴數加一，直至枝狀管末端	與從同一條枝狀管分枝出的枝狀管為相同迴數



圖十六：A 枝狀管迴數計算：1 一迴枝狀管、2 二迴枝狀管、以此類推到 6；B 盲管迴數計算：4 到四迴枝狀管即停止的盲管、6 到六迴枝狀管即停止的盲管

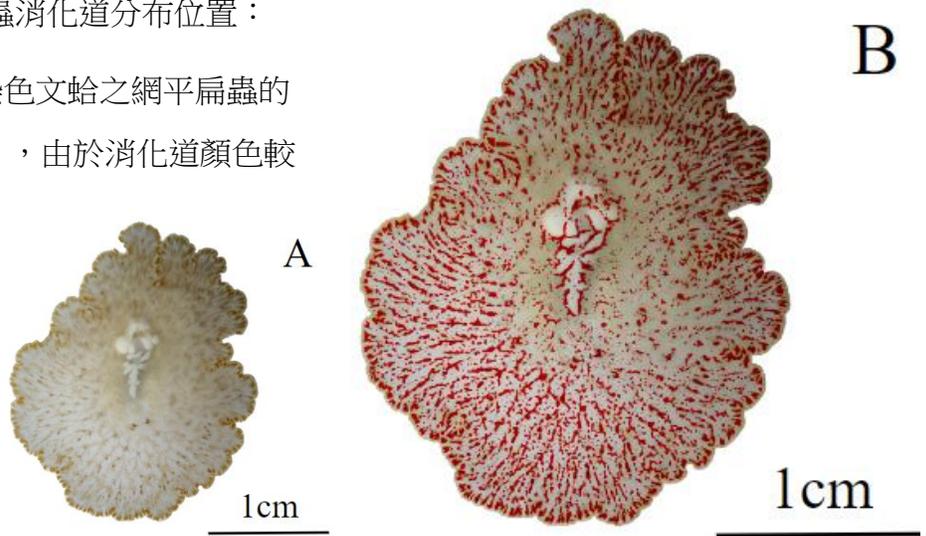
五、探討扁蟲的消化模式與運輸效能

為追蹤食物在網平扁蟲體內的運輸，我們配合消化道染色追蹤實驗，透過編程軟體與自撰程式追蹤扁蟲體腔內染色區域的變化，分為以照片為主的靜態追蹤與以影片為主的動態追蹤。

(一) 靜態追蹤

1. 追蹤食用未染色文蛤之扁蟲消化道分布位置：

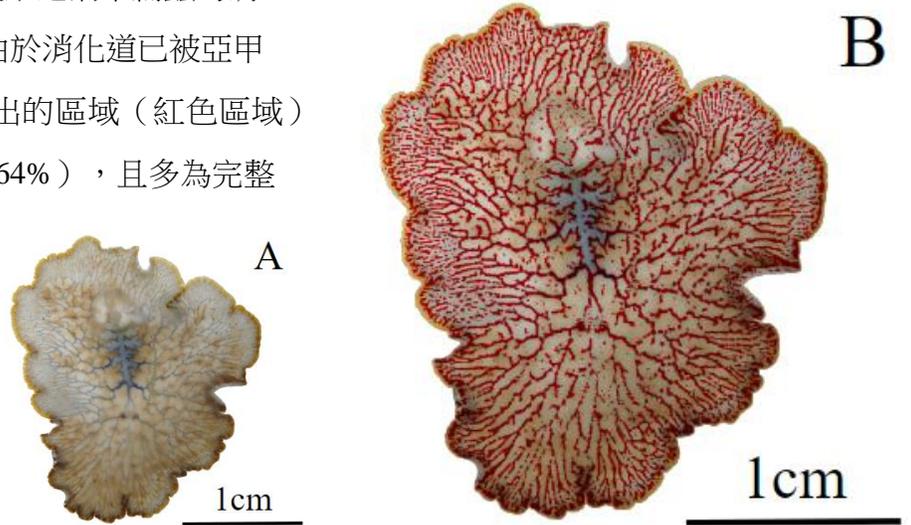
以 OpenCV 分析食用未染色文蛤之網平扁蟲的消化道分布位置時（圖十七），由於消化道顏色較淺，難以辨識確切位置，因此被分析出的部分（紅色區域）較少（僅佔扁蟲全身面積 13.53%），且無法見到完整連續之分枝。



圖十七 A 扁蟲食用未染色文蛤 8 小時後的扁蟲腹面照；B 以 OpenCV 分析圖 A 消化道分布位置

2. 追蹤食用染色文蛤之扁蟲：

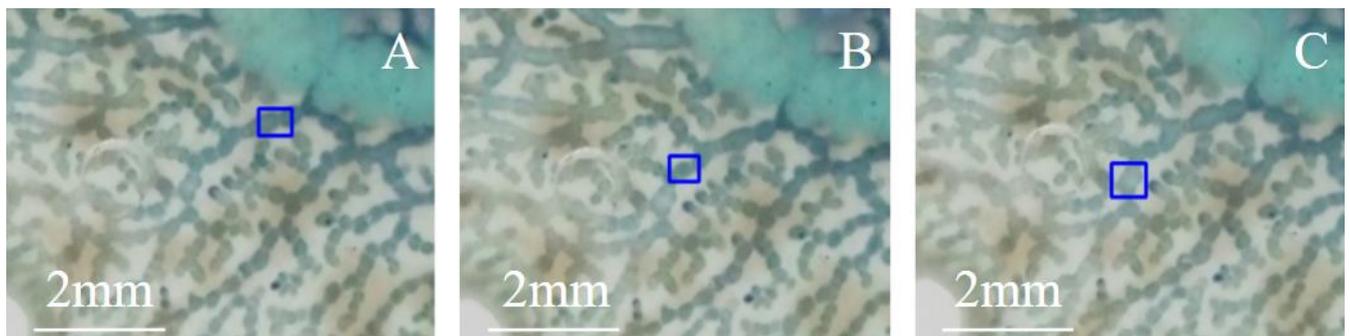
以 OpenCV 分析食用染色文蛤之網平扁蟲的消化道分布位置時（圖十八），由於消化道已被亞甲藍染成明顯的藍色，故被分析出的區域（紅色區域）大幅增加（佔扁蟲全身面積 20.64%），且多為完整連續的消化道分枝，可觀察細小的高迴數消化管。此結果證明本研究開發出之消化道染色追蹤技術有助於分析扁蟲消化道食物的運送過程。



圖十八 A 扁蟲食用染色文蛤 8 小時後的扁蟲腹面照；B 以 OpenCV 分析圖 A 消化道位置

(二) 動態追蹤

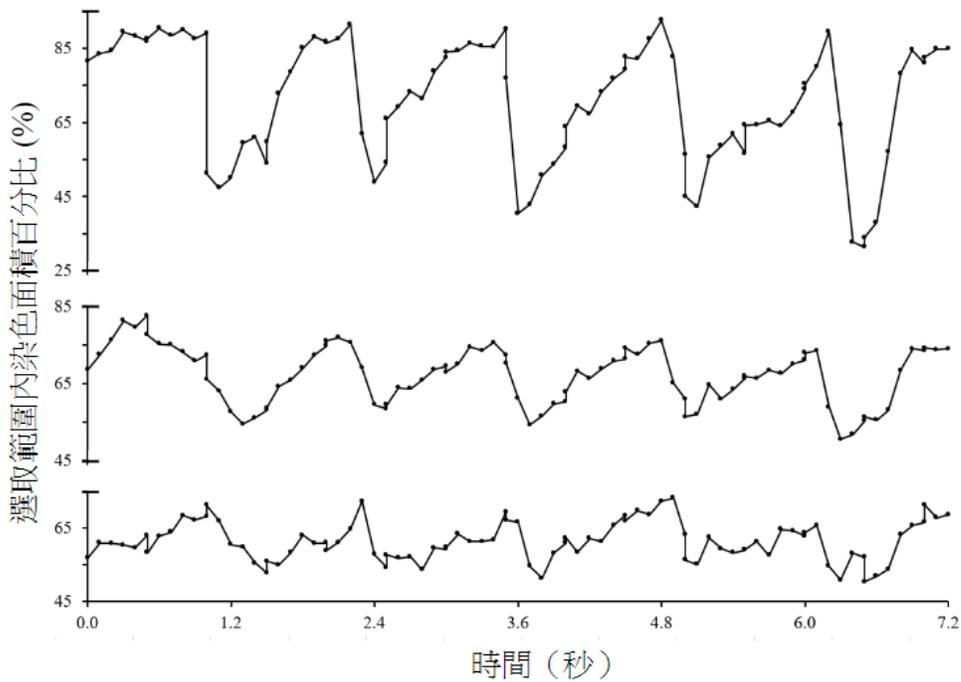
動態追蹤中，我們以 OpenCV 及其 tracker 套件追蹤連續消化道內的 n 、 $n+1$ 、 $n+2$ 迴運輸的枝狀管，並配合 Matplotlib 使選取範圍內的染色面積佔比對時間作圖（圖十九）。從先前的染色實驗，可得知被染色面積即為消化道位置，因此其佔比變化即可代表消化道的收縮與舒張。而消化期影片中也能觀察到網平扁蟲消化道收縮時管道變窄的現象，因此推得圖中的區段峰谷代表急劇收縮的瞬間，兩個峰谷之間為一個週期。為方便觀察消化道收縮及選取範圍，影片皆以十倍速播放與分析，因此圖表中的時間皆為縮時後的秒數。



圖十九 染色食團動態追蹤位置選取示意圖（藍框）：A 第 n 迴；B 第 $n+1$ 迴；C 第 $n+2$ 迴

1. 追蹤連續消化道離心運輸時染色面積百分比變化

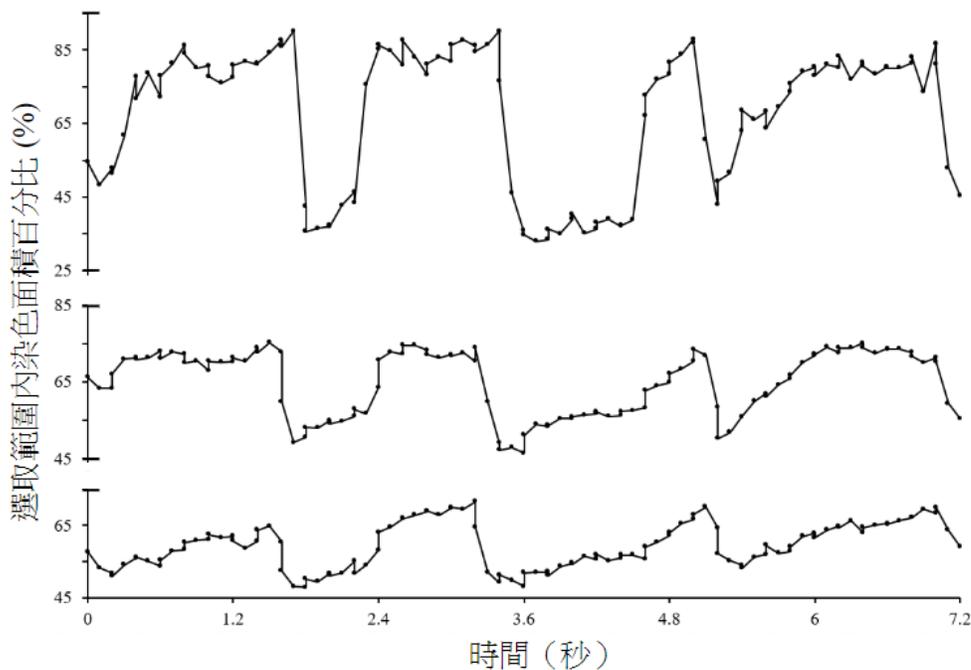
從圖二十可發現離心運輸時 n 、 $n+1$ 、 $n+2$ 迴消化道的收縮週期相近。



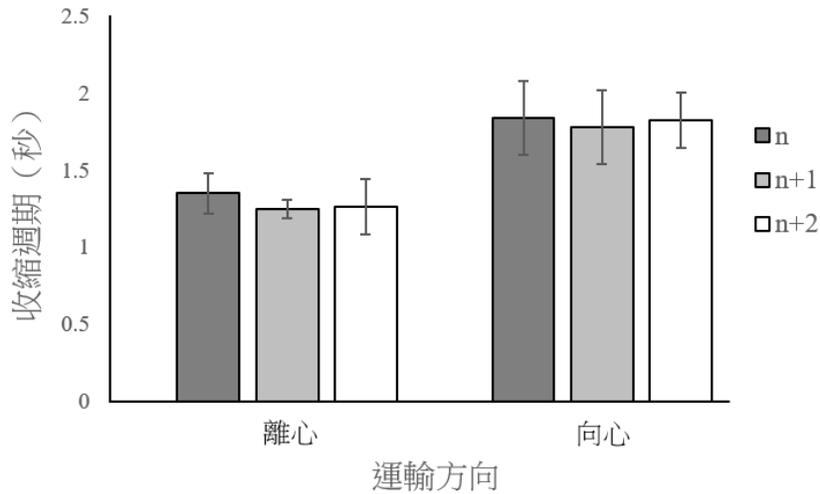
圖二十 離心運輸染色面積百分比變化對時間：上第 n 迴；中第 $n+1$ 迴；下第 $n+2$ 迴

2. 追蹤連續消化道向心運輸時染色面積百分比變化

由圖二十一可發現向心運輸時 n 、 $n+1$ 、 $n+2$ 迴的收縮週期相近。且相較於離心運送，向心運送的消化道平均收縮週期較長（圖二十二）。

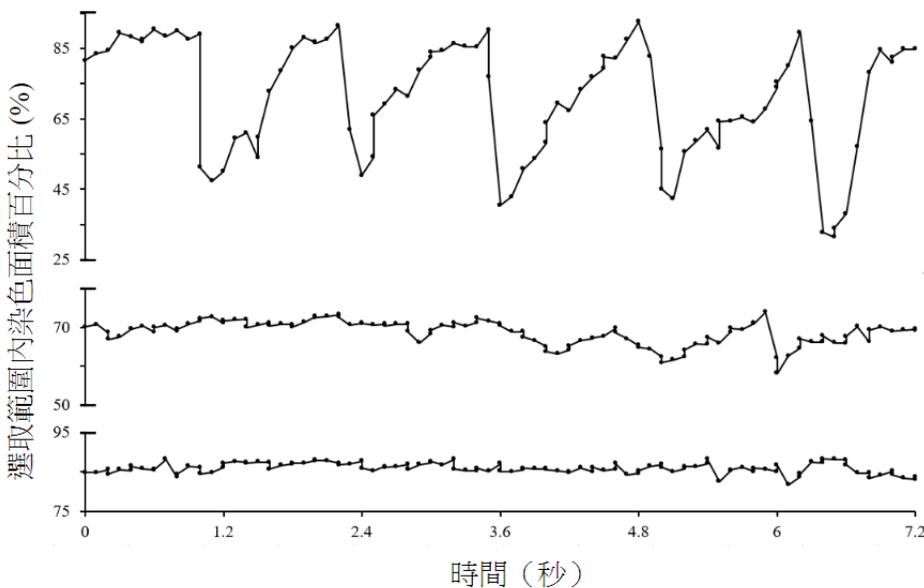


圖二十一 向心運輸染色面積百分比變化對時間：上第 n 迴；中第 $n+1$ 迴；下第 $n+2$ 迴



圖二十二 離心與向心運輸各迴數收縮週期（圖中的秒數為縮時後計算獲得，尚未還原）

為了觀察扁蟲消化道收縮的持續時間，我們同樣以程式分析扁蟲進食後一天、兩天和三天時消化道選取範圍內的染色面積佔比變化（圖二十三），發現只有在第一天時扁蟲的消化道會有明顯的收縮頻率與週期，當進入第二天及第三天時，扁蟲的消化運動幾乎完全停止，顯示扁蟲在進入消化期大約一天後消化道便會停止收縮。



圖二十三
扁蟲進食後一天、兩天和三天染色面積百分比變化
對時間：上 第一天；中 第二天；下 第三天

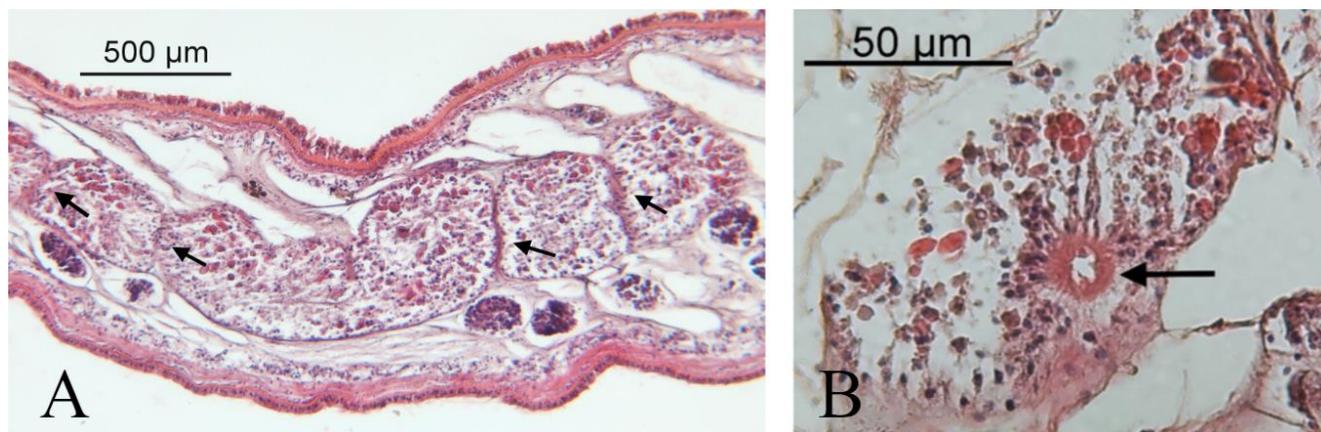
經動態追蹤分析，發現無論離心或向心運輸，同方向間消化道的收縮頻率與週期皆未有明顯差異，維持等速運送食團。此結果證明扁蟲並非僅依靠咽部的收縮獲得運送食物的動力，而是以需神經網路調控的蠕動現象來進行消化行為，才能使末端消化道的運送速度與較低迴數保持一致。若僅依靠中心提供動力，運送速度應會大幅下降。此外，結果亦顯示離心的平

均收縮週期較向心的平均收縮週期短（圖二十二），且扁蟲在進入消化期約一天後消化運動便會停止（圖二十三）。此實驗結果為低階生物的消化行為是否存在蠕動運動及是否具循環功能提供了相當重要的資訊。

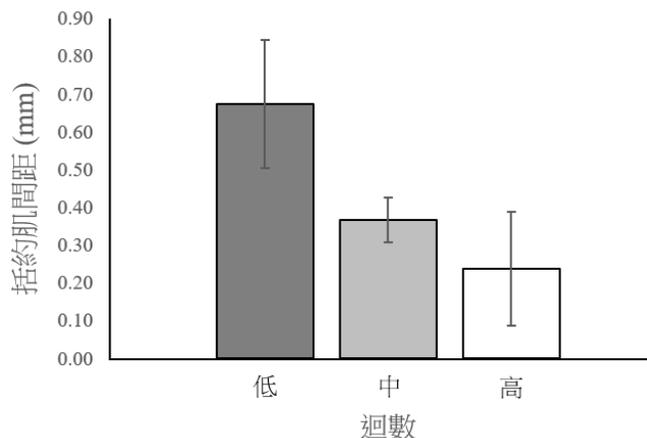
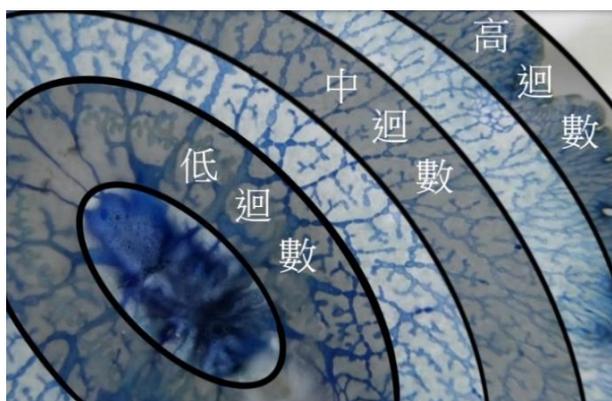
六、探討網平扁蟲的消化構造與運動模式

(一) 消化構造分析

為了解扁蟲消化道構造，我們以顯微鏡觀察實驗室既有的網平扁蟲消化道連續切片，發現每間隔固定距離即可看見環狀括約肌（圖二十四）。結合攝影觀察及動態分析的消化道規律運送模式，此切片可輔助證明網平扁蟲會以括約肌收縮來推送食物。此外，我們也分別計算低、中、高迴數消化道（圖二十五）中括約肌的平均間距（圖二十六），發現低迴數的括約肌平均間距最大，高迴數則最小。



圖二十四 網平扁蟲消化道切片圖：A 側視圖；B 橫切圖。箭頭處為括約肌



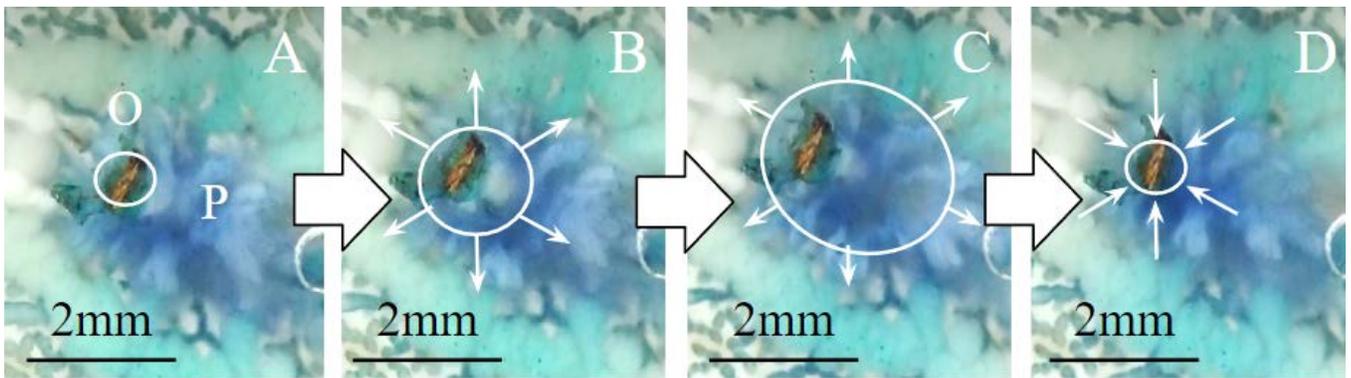
圖二十五 低、中、高迴數消化道取樣示意圖 圖二十六 低、中、高迴數消化道平均括約肌間距

(四) 三種消化運動

根據文獻(Shimizu et al. 2004)，水螅的消化行為包含類食道反射、類排便反射與類分節運動，而我們在網平扁蟲身上亦觀察到相似的三種行為。

1. 類食道反射(esophageal reflex-like movement)

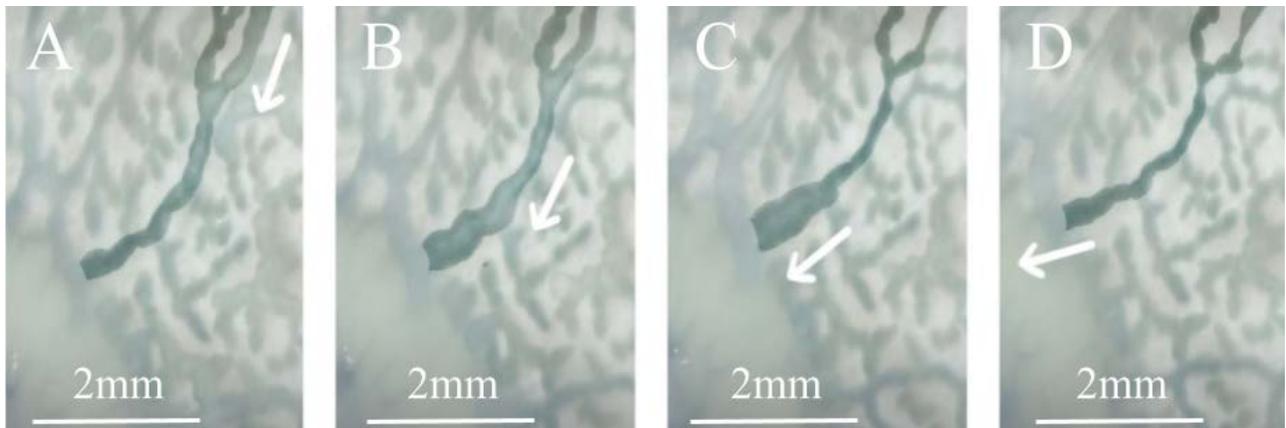
當食物被送至咽部時，網平扁蟲的咽部會開始自發性收縮，將食物逐漸推送進消化道中（圖二十七），此現象和 Shimizu et al. (2004) 中描述水螅的類食道反射行為極度相近。



圖二十七 網平扁蟲的類食道反射：A 到 D 按時間順序拍攝

2. 分節運動(segmentation movement)

透過消化道切片與消化期影片分析，我們發現除蠕動現象外，網平扁蟲的食物運送方式亦含有明顯的分節運動。相較水螅，網平扁蟲的消化道收縮更完全，且有固定分節位置。其分節位置會有環狀括約肌規律地依序收縮，藉此混合、推送食團，產生節律性的運動方式（圖二十八）。



圖二十八 網平扁蟲消化管的分節運動：A 到 D 按時間順序拍攝

3. 類排便反射(defecation reflex-like movement)

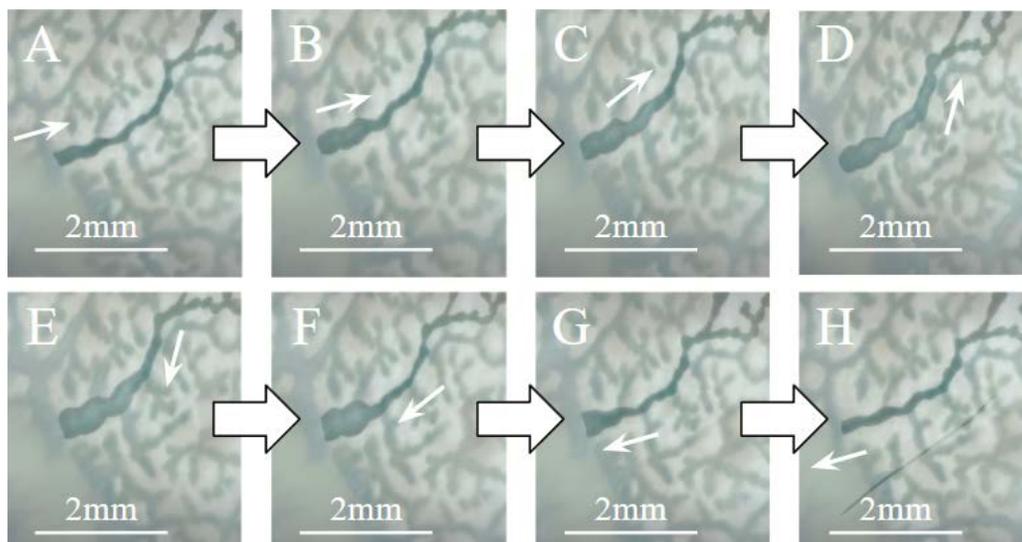
攝影觀察發現網平扁蟲會在消化期結束時，將剩餘的食物殘渣送回咽部吐出（圖二十九）。此行為和排便反射非常相近，因此我們沿用 Shimizu et al. (2004) 文獻中針對水螅會將排泄物從嘴吐出的描述，亦將其稱為類排便反射。



圖二十九網平扁蟲的類排便反射

(五) 消化模式的重新定義——往復式蠕動 (reciprocating peristalsis)

扁形動物的消化模式長期被稱為「消化循環」，然本研究從扁蟲的消化構造、消化期影片分析和食物於消化道中的運送方向等方面進行深度探討後，發現以「循環」來形容扁形動物的消化模式是易產生誤解的方式。扁蟲是以消化道中間隔固定的括約肌來進行分節與蠕動運動，將食物在消化道內等速來回運送。而其蠕動運動也不同于以往認定的單向蠕動，而是以「往復」蠕動為主的全新消化模式（圖三十）。因此本研究認為應以「往復式蠕動」代替原先稱呼扁形動物消化模式的「消化循環」一詞。



圖三十往復式蠕動：A 到 D 為離心方向的蠕動；E 到 H 為向心方向的蠕動

陸、討論

一、首次確認台灣海扁蟲優勢種

台灣鄰近海域擁有五十種以上的海扁蟲，然卻未有研究調查過其中是否存有優勢種。本研究比對本土海扁蟲相關文獻 (Jie, 2017) 與日本對台灣海扁蟲的調查研究 (Kato, 1943)，同時自新北市馬崗、龍洞灣與屏東後壁湖（國家公園採集證申請）等地進行野生扁蟲採集，確認網平扁蟲為台灣最早發表的海扁蟲紀錄種，同時為台灣的海扁蟲優勢種（表一）。此發現為台灣的鄉土科學貢獻一筆重要的資料。其分布廣泛的原因可透過本研究之食性實驗結果解釋。藉食性實驗，我們確認網平扁蟲食性廣泛、食物來源充足。此外，網平扁蟲身形扁平，善於藏匿，因而不易遭受攻擊，使其生存不會受到過大威脅，得以持續繁衍。根據文獻 (Kato, 1943) 可知網平扁蟲分布於世界各地，因此合理推斷其可能也為印太平洋熱帶地區礁石海域與潮間帶的優勢種，不僅限於台灣。

二、確認臺灣野外網平扁蟲食性為多種軟體腹足動物掠食者

網平扁蟲身為台灣的優勢物種及潮間帶的重要掠食者，其食性對礁岩海域之食物鏈必具有一定影響。然因野生扁蟲難以飼養於實驗室，導致過往鮮少有研究詳細調查其食性範圍，也無法長時間觀察捕食過程或研究其攻擊、捕食行為甚至消化方式，使我們對本土潮間帶扁蟲的相關食性缺乏研究資料。身為重要掠食者，網平扁蟲的食性值得探討。本實驗投餵扁蟲各種可能食物，發現其至少會捕食 7 科以上的物種。而雖然也發現網平扁蟲會食用斧足綱的文蛤，但因非扁蟲野外可獲得之食物，故不納入本研究彙整的食性表格。經長時間攝影，觀察其會捕食條紋柱唇海兔，為從未被描述過的紀錄，對網平扁蟲捕食的相關研究提供一筆重要資料（表二）。

本研究成功確認野生網平扁蟲的食性，可為扁蟲體內的毒素來源提供嶄新的假說論點。長時間錄影首次證實網平扁蟲會捕食腹足綱的海兔 (*Stylocheilus striatus*)。過往文獻研究 (Ritson-Williams, 2005) 即發現扁蟲 (planocericid sp.1) 體內含有高濃度的河豚毒素 (Tetrodotoxin, TTX)，卻無法得知毒素來源。而海兔體內經過證實含有一定成分的 TTX (Paul et.al, 1991)，被認為是抵禦天敵的手段。因此，從網平扁蟲會捕食海兔的現象來看，我們合理推測體內含有 TTX 的扁蟲，其毒素來源或許有可能是捕食本身含有 TTX 的海兔後經生物放大作用累積而成。

本實驗開啟臺灣礁岩海域的全新食物鏈，首次發現網平扁蟲會捕食海兔。除擴大扁蟲原有的食性範圍，對本土潮間帶生物的掠食者有更詳細的研究，更有望解答扁蟲體內 TTX 的來源。

三、文蛤替代食餌的成功使長期飼養與觀察網平扁蟲成為可能

由於網平扁蟲為腹足綱軟體動物的主要掠食者，故本研究嘗試使用文蛤餵食扁蟲，獲得成功。因此後續大量使用雙殼貝類文蛤來飼養網平扁蟲。將文蛤剖開後以解剖刀取其外套膜、斧足或內臟，投餵給網平扁蟲。經長時間攝影與實驗，確認扁蟲對文蛤的捕食行為同樣具捕食螺貝類時的三階段分期，且捕食對象僅限新鮮文蛤，證實網平扁蟲為非腐食性動物（圖十二）。

本研究以文蛤替代螺貝類進行扁蟲的飼養，除了具降低實驗成本，得以用價格低的文蛤代替需耗時至野外捕捉的螺貝類的優點，也因網平扁蟲可以只靠捕食文蛤存活，能提高室內養殖成功率，更有利於扁蟲相關的實驗設計。網平扁蟲會食用非存在其野生環境中的文蛤，此發現具有重要的意義。由於野生螺貝類無法進行染色，因此餵食後難以觀察扁蟲的消化期過程，更無法進行多樣的實驗設計。然而，文蛤替代食餌的成功使我們得以運用染色技術，以亞甲藍將文蛤染色後投餵扁蟲，清楚觀察扁蟲消化期時食物的運送、分布與消化構造的收縮蠕動，開發出活體動物消化道之追蹤技術，為原先難以研究的扁形動物消化行為開啟全新的實驗範例（圖十五）。亦可從本研究中推知 Newman et al. (2003) 當年無法對扁蟲的食物運送模式提出證據的原因，可能即是無法清楚觀察消化道並進行實驗。

建議未來若有網平扁蟲相關研究，可參考本實驗以文蛤作為食餌進行實驗設計，不但能針對扁蟲的消化期做更詳盡的觀察，更有利於實驗的重複性與簡便性。文蛤替代食餌的成功擴大對網平扁蟲的食性、捕食與消化行為的探討，未來必能在相關領域提供豐富的科學價值。

四、食物染色技術運用於消化道的觀察與分析

生物染色技術原先多運用於標記、識別等功能，多針對完整個體進行染色 (Well et al., 2017)。然而，本研究將文蛤染色後並非用於識別，而是藉此將染劑送入扁蟲消化道，觀測消化道分枝並追蹤被染色食物分子在其中的運送途徑，從而研究扁蟲消化腔的構造與功能。透過開發出此全新的食物染色技術應用，本實驗得以清楚觀察到原先近乎透明的消化道各迴分枝及食物擴散方向，再搭配顯微攝影，即可對消化期的扁蟲進行更為詳細的追蹤研究（圖二十、二十一）。

本研究首次將染色技術應用於追蹤扁形動物消化道的食物運送，開發出活體動物內部消化道的觀測技術，為極具創新的實驗手法。此外，我們將此技術結合影像處理，使用編程軟體並自行撰寫程式，追蹤扁蟲體腔內染色區域的變化，並觀察消化構造的收縮情形與運輸效能。雖因拍攝器材等因素，分析中會有部分雜訊，但並不影響消化道收縮的趨勢與分析結果。此實驗

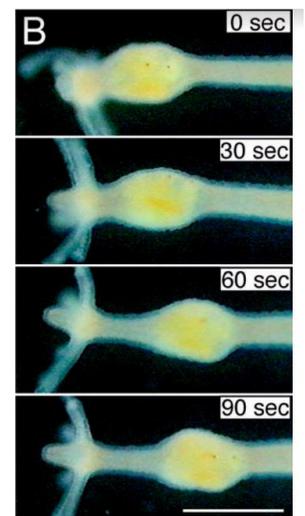
方法為本研究首創，對扁形動物的消化行為研究具重大價值。建議未來若有與扁形動物消化行為的相關實驗，可參考本實驗運用的染色、影像處理技術及程式撰寫。利於在不影響扁蟲食慾的情況下，針對原先難以追蹤觀察的消化期進行更深入的研究。

五、重新定義低階生物的消化模式與構造 —— 往復式蠕動 (reciprocating peristalsis) 與往復式消化道 (reciprocating digestive tract)

「消化循環」(gastrovascular) 是長期用來稱呼腔腸動物門與刺絲胞動物門等低階生物消化模式的名稱，扁形動物門也常使用這個名詞 (Urry et.al, 2021)，而其消化構造即被稱為「消化循環腔」。消化兼任循環功能的論點似乎已經習以為常，從未曾被正式文獻質疑過。然而，本研究發現使用“vascular” —— 以血液循環來形容扁形動物的消化模式 —— 是容易有誤解的形容詞。

對於扁形動物的消化模式是否和循環相同，Newman & Cannon (2003) 在扁形動物專書中描述 *Planocera* 屬的不知名海扁蟲，曾提及其消化行為可能是由括約肌進行蠕動運動 (Newman et.al, 2003)。此種食物運送的現象非常接近高等生物的消化道運動模式，雖然其無法提供明確的證據說明，但此種特別的消化道運動模式與循環作用無任何關連性。本研究觀察網平扁蟲消化道連續切片，發現消化道分節位置會有環狀括約肌會固定間格節節出現 (圖二十四)，此發現不但證明 Newman & Cannon (2003) 的推論，同時也符合 Shimizu et al. (2004) 觀察水螅消化管運送食物後，發現食團會在水螅的消化管中被來回運送的分節運動現象，因此本研究認為網平扁蟲的消化方式具有類似於水螅的分節運動，且分節運動由固定位置的括約肌依順序收縮來混和、推送食團。

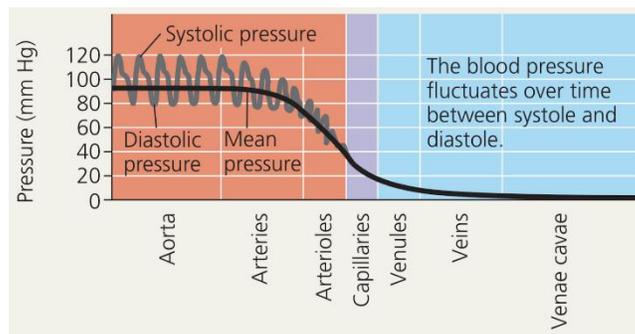
Shimizu et al. (2004) 觀察水螅消化管運送食物，認為其可能具有網狀神經所控制的蠕動現象 (圖三十一)，並推論此種蠕動運動的神經控制可能和高等動物的消化道類似，但需進一步研究以確認此論點。本研究分析消化期影片後除了確認食物運送的分節運動，也發現染色食物送至網平扁蟲盲管時並不會立即自行回送，明確顯示是等到更高迴數的枝狀管或盲管中的食物也送達後才一併往回運送，此與水螅具極大差異，推論是因扁蟲具更複雜的消化道分枝。而此現象較可能發生於需神經調控的蠕動運動中，因此本研究進行後續分析以便了解蠕動現象是否也可以存在於低階的消化腔動物中。透過顯微攝影，可發現網平扁蟲在較低迴數的粗分枝與高迴



圖三十一 水螅蠕動現象 (Shimizu et al. (2004))

數的細分枝運送食物的頻率並無明顯差異（圖二十二）。由此可推論扁蟲具蠕動現象，才能使末端消化道的運送速度與較低迴數保持一致而不減速。

若比較血液循環與扁蟲的消化模式，也可發現諸多差異。其一，二者動力來源不同，血液循環依靠心臟做為提供外力的幫浦，然扁蟲的消化是以固定位置的括約肌收縮（圖二十四），搭配神經系統的調節，使食物向前運送，並非依靠外加的單一動力。其二，時長的差異也十分顯著，循環並不會停止，但本研究觀察到在扁蟲進食後一天左右消化行為就會完全停止（圖二十三）。其三，兩者最大的不同便是流速的變化與否，當血液從管徑較粗的動脈流至管徑細小的微血管時，流速與血壓皆會大幅下降（圖三十二），顯示其有單一動力來源，但在扁蟲的多迴消化道中，透過程式分析，可得知無論迴數高低或分枝粗細，在同方向的運輸中，扁蟲皆是以相同的收縮頻率在運送食團，代表並無速度上的顯著改變（圖二十二）。綜上所述，海扁蟲所表現出的分節運動與蠕動現象等消化行為皆和循環不同，因此若持續以血液循環來形容其消化模式，恐造成誤解。



圖三十二 血壓於循環系統不同位置之變化
（圖源：Campbell Biology）

本研究發現扁蟲的蠕動運動與高等動物的消化管蠕動仍具有很大的差異。海扁蟲攝食後進入消化期 (Gammoudi et.al, 2009)，食物可在複雜的消化分枝管道中不停地往復運送，有別於 Newman & Cannon (2003) 原先設想的單方向蠕動，其可進行反向蠕動，形成一種未曾被文獻報導過的消化道運動模式——「往復式蠕動」(reciprocating peristalsis)，為本研究最重要的發現。而藉動態追蹤與食物染色技術，本研究成功以染色範圍的面積變化，分析向心與離心兩種蠕動方向的收縮頻率，確認在同方向的運輸時，高低迴數的分枝會保持近乎相同的收縮頻率（圖二十二）。此外，經比較後，發現離心的平均收縮週期較向心的收縮週期短，顯示離心收縮頻率較高。對此我們提出兩項假設，第一是近咽部的括約肌較大且有力，而遠咽的括約肌則較小且收縮力較差，因此向心的收縮週期較長、頻率較慢；而另一假設則是向心運輸是由細小的高迴數分枝回流至較粗的低迴數分枝，因此當許多分枝同時回流時，容易造成堵塞而導致運輸速度較緩。然實際原因仍有待進一步實驗證明。

本研究的意義在於首次確認扁形動物的消化模式僅具有消化功能而無循環功能，由分節運動與蠕動現象共同進行，且不同於過往定義的「消化循環」，發現了扁形動物全新的消化道運

動模式——「往復式蠕動」，重新定義扁形動物的消化方式。此發現或許可以解釋多岐腸目的海扁蟲為何往往較其他扁形動物體型較大、活動力更強的原因 (Newman et.al, 2003)，更代表扁蟲的消化行為並非如前人所設想，而已經開始朝高等動物的消化方式演化。另外，Harmata et al. (2013) 曾在其研究中提及水螅的消化循環腔，可觀察到雙向流動的現象，但因其消化腔無任何分枝，故作者亦承認無法討論此現象到底為循環還是消化。這說明了循環與否的結論唯有在具高迴分枝的扁蟲身上才能獲得準確的判斷，也代表了本研究使用海扁蟲作為研究對象的意義。綜上所述，本研究希望以更適合扁蟲消化模式的「往復式消化道」(reciprocating digestive tract) 取代「消化循環腔」(gastrovascular cavity)，旨在提供扁形動物的消化構造一個全新的定義與命名方式。

六、提供扁蟲野外追蹤之可能性

本研究試驗後發現文蛤能被亞甲藍染色。藉由注射與浸泡兩步驟，可將文蛤染成深藍色，有利後續實驗設計與分析。網平扁蟲食用染色文蛤後，其消化道會被染成明顯的藍色，可清楚觀察其分布位置與食物分子運送途徑，也可作為扁蟲已食用此物種的有力證據。然文蛤非網平扁蟲野生環境下會捕食的獵物，因此未來若能將礁石海域與潮間帶螺貝類先進行染色，再放生回海裡，只需追蹤扁蟲的消化道是否被染色，即可了解野生扁蟲是否有捕食此螺貝類的傾向。若加以改良，有望對野生扁蟲的食性進行更深入的觀察研究。

柒、結論

- 一、確認台灣的海扁蟲優勢種為網平扁蟲。
- 二、確認網平扁蟲為礁岸海域石下多種腹足類螺貝、海兔的掠食性動物。
- 三、確認網平扁蟲之捕食行為可分為攻擊、捕食與消化期。
- 四、成功以文蛤替代食餌證明網平扁蟲為非腐食性生物。
- 五、應用食物染色技術開發出活體動物內部消化道觀測技術。
- 六、藉染色觀測技術發現扁蟲的三種消化管：枝狀管、盲管與循環管。
- 七、藉分析染色餵食影片發現扁蟲消化道的分節運動與雙向蠕動。
- 八、重新定義扁形動物的消化模式應僅具消化功能而不具循環功能，且為往復式蠕動 (reciprocating peristalsis)，其構造應稱為往復式消化道 (reciprocating digestive tract)。

捌、參考資料及其他

一、中文部分

【書籍】

揭維邦、郭世杰 (2014)。海洋舞者：臺灣的多岐腸海扁蟲。屏東縣：國立海洋生物博物館。

二、英文部分

【書籍】

Leslie L. Newman, Lester L. Cannon (2003). *Marine Flatworms: The World of Polyclads*. Clayton, Australia: CSIRO PUBLISHING.

Lisa A. Urry, Michael L. Cain, Steven A. Wasserman, Peter V. Minorsky; Rebecca Orr (2021). *Campbell Biology 12th Edition*. London, United Kingdom: Pearson.

【期刊文章】

Gammoudi, M., Tekaya, S., & Norena, C. (2009). Contribution to the knowledge of acotylean polyclads (Platyhelminthes, Polycladida) from Tunisian coasts. *Zootaxa*, 2195(1), 43-60.

Harmata, K. L., Parrin, A. P., Morrison, P. R., McConnell, K. K., Bross, L. S., & Blackstone, N. W. (2013). Quantitative measures of gastrovascular flow in octocorals and hydroids: toward a comparative biology of transport systems in cnidarians. *Invertebrate Biology*, 132(4), 291-304.

Jennings, J. B. (1957). Studies on feeding, digestion, and food storage in free-living flatworms (Platyhelminthes: Turbellaria). *The Biological Bulletin*, 112(1), 63-80.

Paul, V. J., & Pennings, S. C. (1991). Diet-derived chemical defenses in the sea hare *Stylocheilus longicauda* (Quoy et Gaimard 1824). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 151(2), 227-243.

Ritson-Williams, R., Yotsu-Yamashita, M., & Paul, V. J. (2006). Ecological functions of tetrodotoxin in a deadly polyclad flatworm. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(9), 3176-3179.

Shimizu, H., Koizumi, O., & Fujisawa, T. (2004). Three digestive movements in *Hydra* regulated by the diffuse nerve net in the body column. *Journal of Comparative Physiology A*, 190, 623-630.

Teng, C. J., Su, Y. J., Yeh, C. Y., & Jie, W. B. (2022). Predation of Oysters Using an Autonomic Pharynx in the Oyster Leech *Cryptostylochus* sp. (Polycladida: Stylochidae). *Zoological Studies*, 60.

Wells, C. D., & Sebens, K. P. (2017). Individual marking of soft-bodied subtidal invertebrates in situ—A novel staining technique applied to the giant plumose anemone *Metridium farcimen* (Tilesius, 1809). *Plos one*, 12(11), e0188263.

【學位論文】

Jie W. B. (2017). *Taxonomy and Phylogeny of Polyclad Flatworms (Platyhelminthes) of Taiwan..* National Sun Yat-sen University.

【評語】 052001

探討野生扁蟲的捕食機制與消化模式。

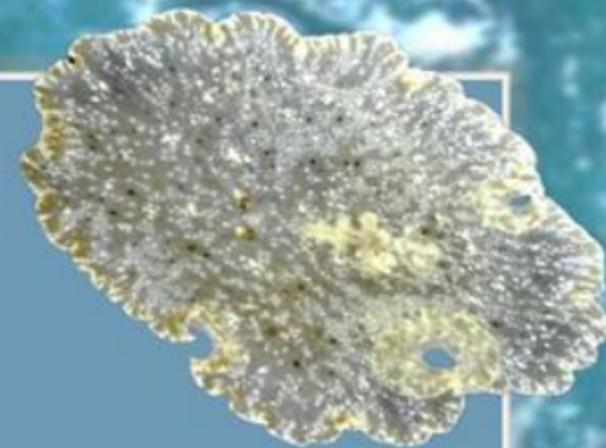
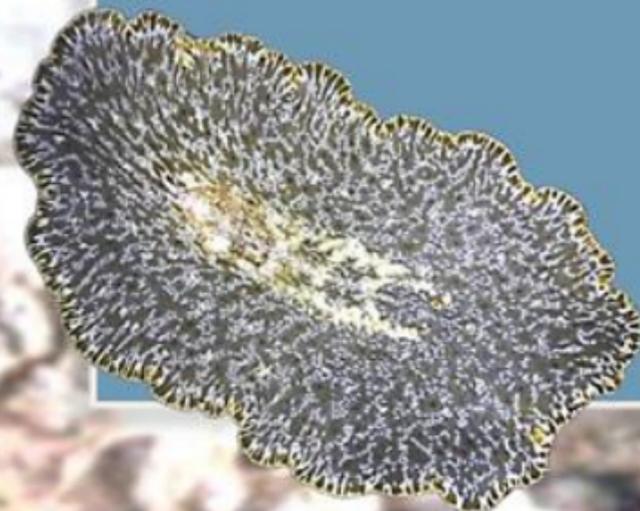
1. 比較網平扁蟲與澎湖蚵蛭 (*Cryptostylochus* sp.) 等臺灣常見扁蟲的捕食行為，具考價值。
2. 用文蛤做為替代食餌有助於在實驗室中飼養野生扁蟲，可應用於日後實驗室長期觀察使用。
3. 經由靜態追蹤與以影片為主的動態追蹤重新定義扁形動物的消化模式以「往復式蠕動」代替原先稱呼扁形動物消化模式的「消化循環」，具創意。
4. 觀察詳細，結果有助於了解台灣扁蟲生態與消化模式。
5. 應集中討論扁蟲往復式消化道及染色觀察技術，尤其樣本採集非親身執行時，這點在壁報的呈現上比作品說明書來的佳，實驗記錄本應再詳實記錄。
6. 本研究利用活體動物消化道觀測技術，以染色手法觀察網平扁蟲高迴數分枝的消化道，開發出以亞甲藍的染色技術清楚觀察網平

扁蟲的消化道，實驗方法技術值得肯定，可再加以優化，發展出標準觀測方法，用以觀測類似物種。

作品海報

消化或循環？

扁蟲往復式消化道之發現



壹、摘要

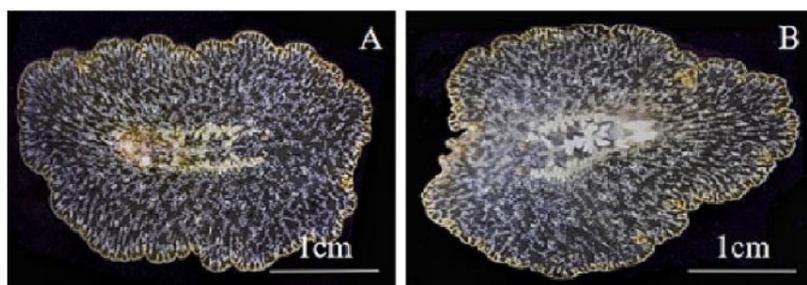
扁形動物蛭類已知有捕食消化的描述，但對研究價值更高的野生扁蟲相關文獻卻極為稀少。本研究以台灣近海水域常見的網平扁蟲 (*Paraplanocera oligoglana*) 為對象，探討其捕食與消化行為。確認網平扁蟲為廣食性礁岸海域石下多種腹足類物種掠食者，覓食分攻擊、捕食和消化三階段，且僅捕食活體，為非腐食性生物。首創活體動物消化道觀測技術，以染色手法觀察網平扁蟲高迴數分枝的消化道，發現三種類別：枝狀管、盲管與循環管。藉動態影片追蹤食物進入扁蟲消化道後的移動，發現分節運動與蠕動現象，進一步分析其收縮頻率與運動方向，觀察到未曾報導過的雙向蠕動現象，確認消化道運輸模式為非循環的往復式蠕動。期望未來持續了解更多物種的消化腔，並提供野外族群追蹤的可能性。

貳、研究動機

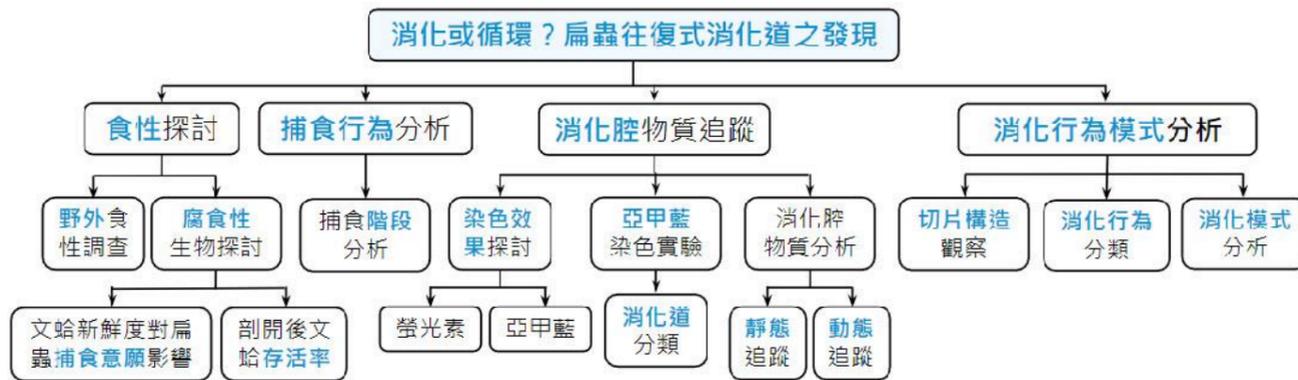
扁形動物的攝食與消化行為一直是極為重要的研究議題，藉由探討此類最初的兩側對稱生物，可揭示低等生物演化為高等生物的過程。目前對於研究價值更高的野生扁蟲之攝食與消化行為資料極少。尤其因其消化期難以觀察，故其消化構造與模式未曾被深入探討，多數文獻僅以「消化循環腔」一詞帶過。然而，我們對其運送與消化食物的方式極度好奇，希望了解低階動物的消化作用和高等動物有何相似或相異之處。因此為了探討野生扁蟲的捕食機制與消化模式，本研究採集台灣周遭海域的常見扁蟲，研究多岐腸目扁蟲消化循環腔的運作模式。

參、研究目的

- 一、研究台灣優勢種扁蟲捕食軟體動物之攻擊、捕食與消化期。
- 二、研究網平扁蟲之覓食模式與活體動物消化道觀測技術開發。
- 三、分析網平扁蟲消化之分節與蠕動。
- 四、探討網平扁蟲消化蠕動之方向與運輸效能。
- 五、確定扁形動物之消化道是否具循環功能。



肆、研究架構



伍、研究過程及方法

一、網平扁蟲的採集、飼養與觀察

從野生環境採集大盤扁蟲，並養殖於自行設計的飼養缸內。

二、探討網平扁蟲之食性

投餵一種扁蟲之可能食物至隔離盒中，間隔一天後觀察其是否食用。

三、探討網平扁蟲是否為腐食性生物

(一) 文蛤新鮮度對網平扁蟲進食意願之影響

將文蛤肉塊放置於空隔離盒中不同時間後，分別投餵給扁蟲，觀察其進食與否。

(二) 解剖後時長對文蛤存活率之影響

置於顯微鏡下，固定時間觀察鰓上的纖毛是否擺動。

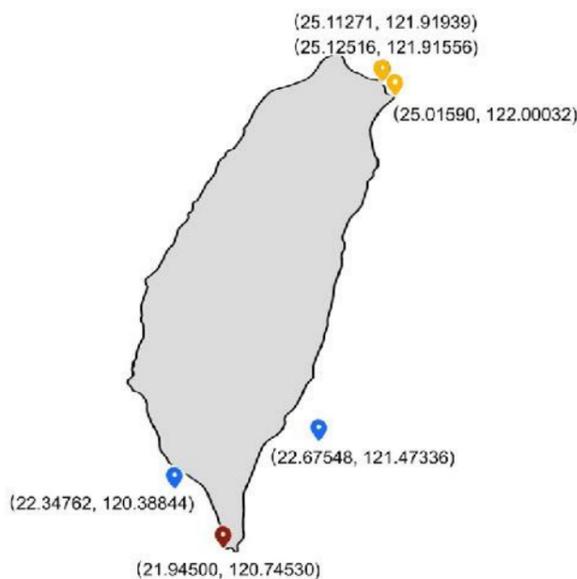


圖 網平扁蟲採集地點

四、觀察網平扁蟲是否具捕食的三階段分期

在飼養缸周圍裝設檯燈並架設 JVC 錄影機紀錄扁蟲的捕食行為。

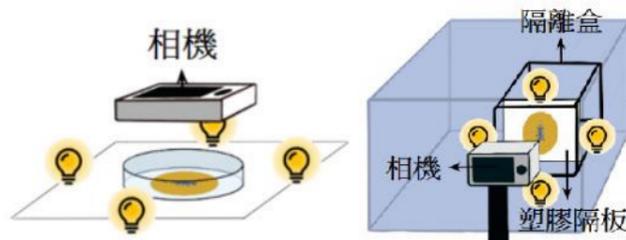


圖 扁蟲拍攝、錄影示意圖

五、探消化腔染色追蹤與分析

(一) 不同染劑之染色效果比較

調配 0.1% 亞甲藍液與 0.015% 螢光素。將染劑分別注射進文蛤內，再浸泡 3 小時。剖開後觀察何者染色效果較佳。

(二) 亞甲藍液染色實驗

分別餵食兩隻扁蟲經亞甲藍染色與未染色的斧足。每小時分別拍攝兩隻扁蟲的腹面，觀察食物運輸狀況。

(三) 染色後影像處理

1. 靜態追蹤方法：計算染色消化道佔扁蟲整體像素總數 (全身面積) 比例。
2. 動態追蹤方法：錄製扁蟲消化期影片，再使用 Matplotlib 套件將時間對每一幀內選定範圍的染色面積佔比作圖並匯出。

陸、實驗結果

一、網平扁蟲捕食軟體動物之捕食行為

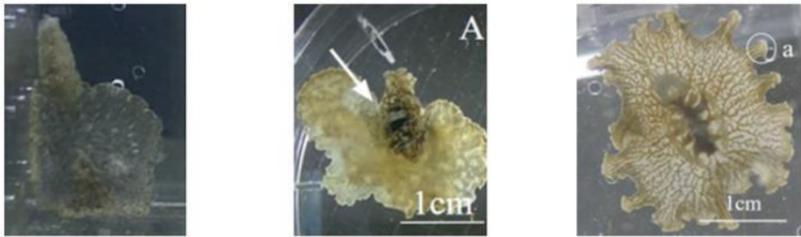
(一) 食性探討

科	種名	食物狀態	進行實驗之扁蟲	捕食次數	是否為新紀錄科別
海鹿科 (Aplysiidae)	<i>Stylocheilus striatus</i>	活體	4	4	○
擬海牛科 (Aglajidae)	<i>Melanochlamys sp.</i>	活體	1	1	○
峨螺科 (Buccinidae)	<i>Enzinopsis lineata</i>	活體	3	3	×
麥螺科 (Columbellidae)	<i>Euplica scripta</i>	活體	1	1	×
玉黍螺科 (Littorinidae)	<i>Echinolittorina radiata</i>	活體	1	1	○
骨螺科 (Muricidae)	<i>Reishia clavigera</i>	活體	4	4	×
鐘螺科 (Trochoidea)	<i>Monodonta labio</i>	活體	2	2	×
螺螺科 (Turbinidae)	<i>Lunella granulata</i>	活體	8	8	○

「捕食次數」欄位中的數值代表進行實驗的扁蟲中，食用此物種的扁蟲數目。

表一 網平扁蟲食用物種記錄

(二) 捕食行為紀錄與分期



圖一 攻擊期

圖二 捕食/入侵期

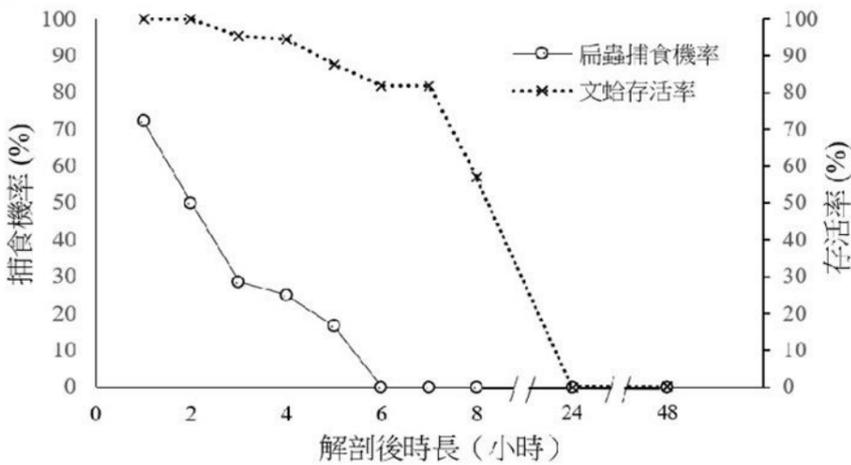
圖三 消化期

追擊並包覆條紋柱唇海兔 入侵小斑馬峨螺 (無口蓋) 平貼於地且固定不動

二、網平扁蟲的餵食模式與活體動物消化道觀測技術開發

(一) 文蛤替代食餌

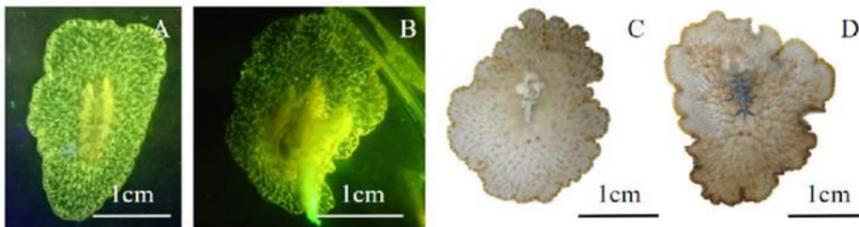
(二) 探討網平扁蟲是否為腐食性生物



圖四 解剖後不同時長下文蛤存活率與扁蟲捕食機率 (%)

觀察出當文蛤有死亡可能性時，扁蟲便具有高機率選擇不捕食。證明網平扁蟲為**非腐食性生物**。

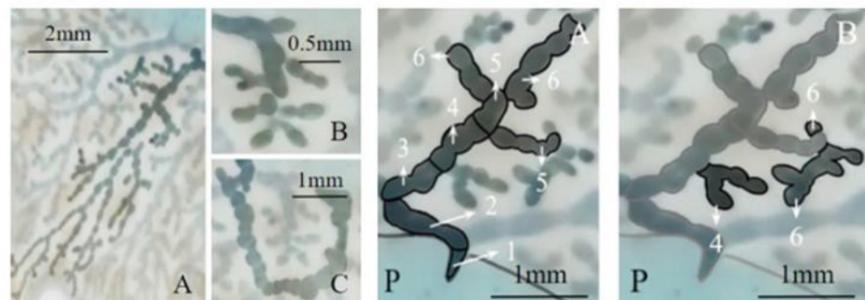
(三) 開發活體動物內部消化道觀測技術



圖五 染劑染色效果：A 藍光照射下之網平扁蟲；B 藍光照射下食用染螢光素文蛤之網平扁蟲；C 自然光照射下之網平扁蟲；D 自然光照射下食用染亞甲藍文蛤之網平扁蟲

比較螢光素與亞甲藍的染色效果，發現亞甲藍可完整呈現消化道各迴數的分布情況，染色效果明顯優於螢光素，因此後續實驗染劑皆選擇亞甲藍。

(四) 扁蟲的消化管分類與迴數計算方式



圖六 消化管分類：

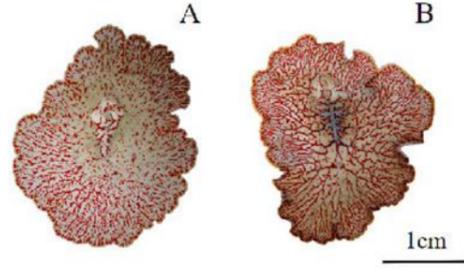
圖七 A 枝狀管迴數計算：

A 枝狀管；樹枝狀分枝直至體側邊緣；B 盲管：末端封閉不分枝；C 循環管：環狀管

(P) 咽部、(1) 一迴枝狀管、(2) 二迴枝狀管、以此類推；B 盲管迴數計算：(P) 咽部、盲管計算方式同圖 A

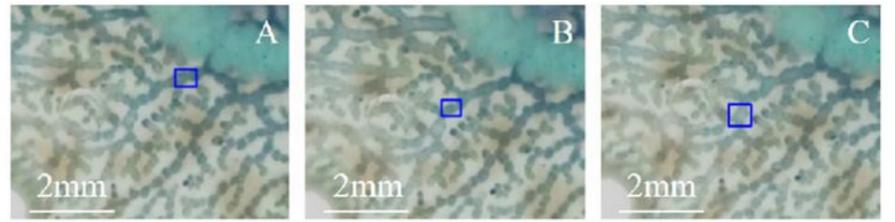
四、探討扁蟲的消化模式與運輸效能

(一) 靜態追蹤

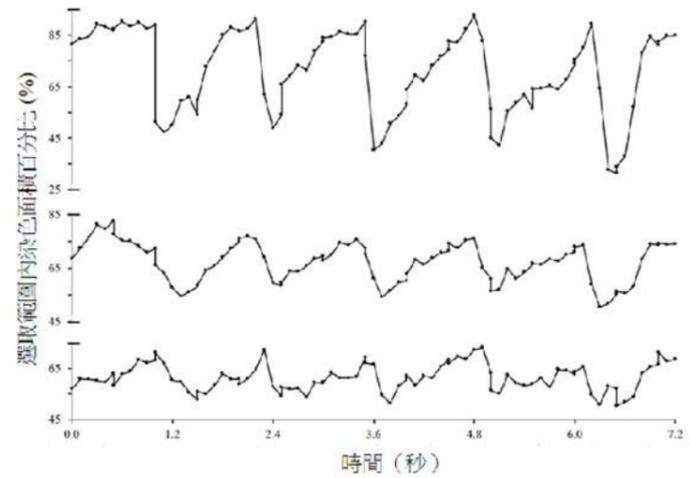


圖八 以 OpenCV 分析網平扁蟲腹面照中消化道分布位置：A 食用未染色文蛤 8 小時後；B 食用染色文蛤 8 小時後

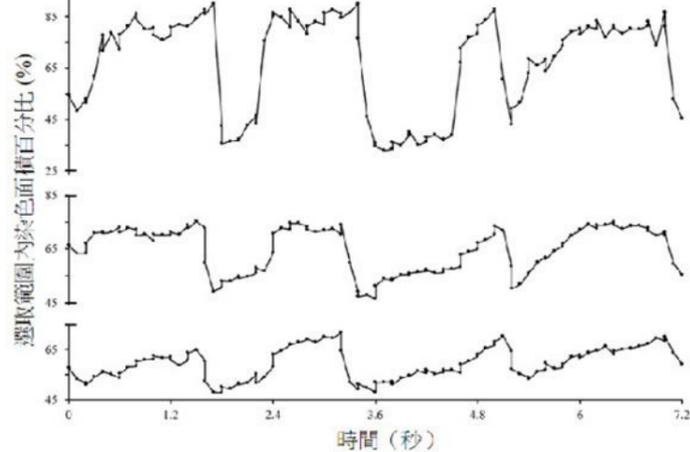
(二) 動態追蹤



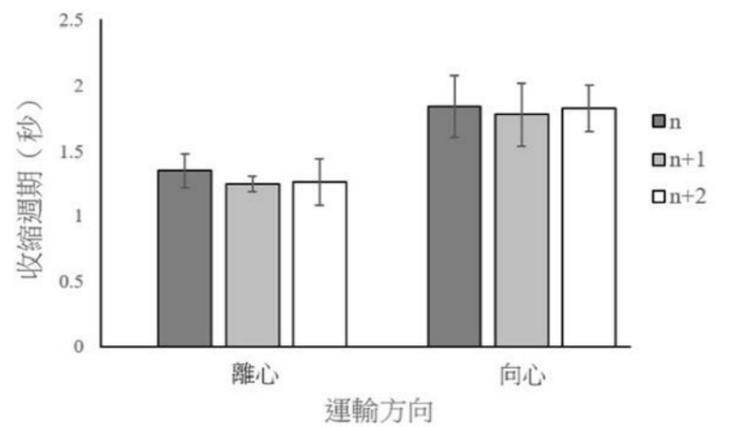
圖九 染色食團動態追蹤位置選取 (藍框)：A 第 n 迴；B 第 n+1 迴；C 第 n+2 迴



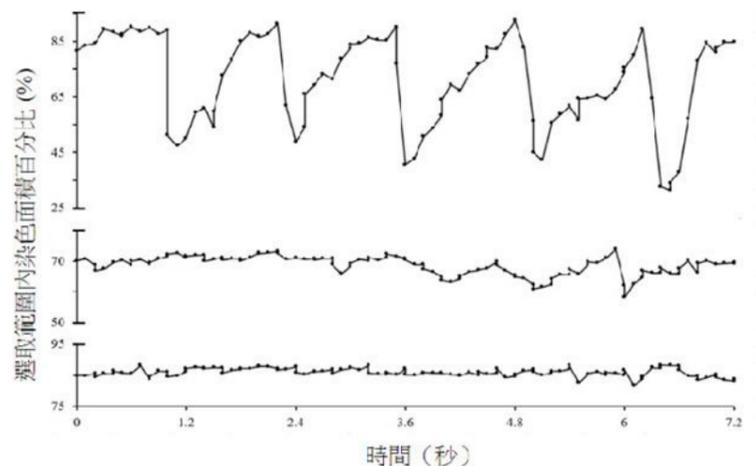
圖十 離心運輸染色面積百分比變化對時間：上 第 n 迴；中 第 n+1 迴；下 第 n+2 迴



圖十一 向心運輸染色面積百分比變化對時間：上 第 n 迴；中 第 n+1 迴；下 第 n+2 迴



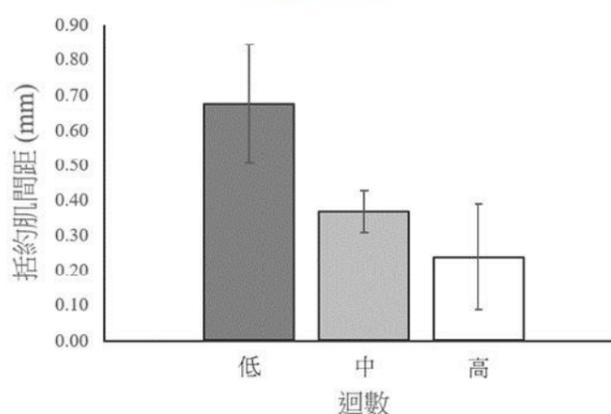
圖十二 離心與向心運輸各迴數收縮週期 (圖中的秒數為縮時後計算獲得，尚未還原)



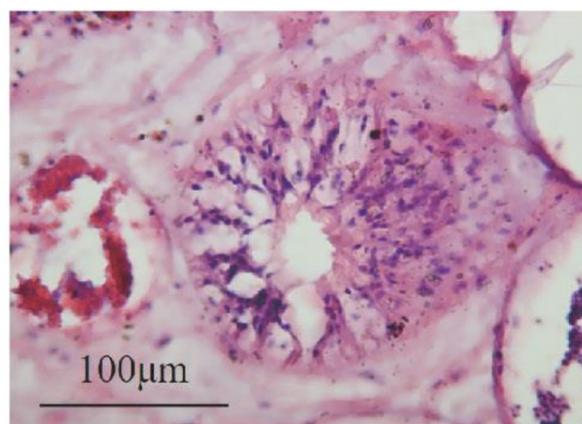
圖十三 進食後染色面積百分比變化對時間：上 第一天；中 第二天；下 第三天
分析發現無論離心或向心運輸，消化道的收縮頻率與週期皆未有明顯差異。證明扁蟲會以需神經網路調控的蠕動現象來進行消化行為。

五、消化模式的重新定義——往復式蠕動 (reciprocating peristalsis)

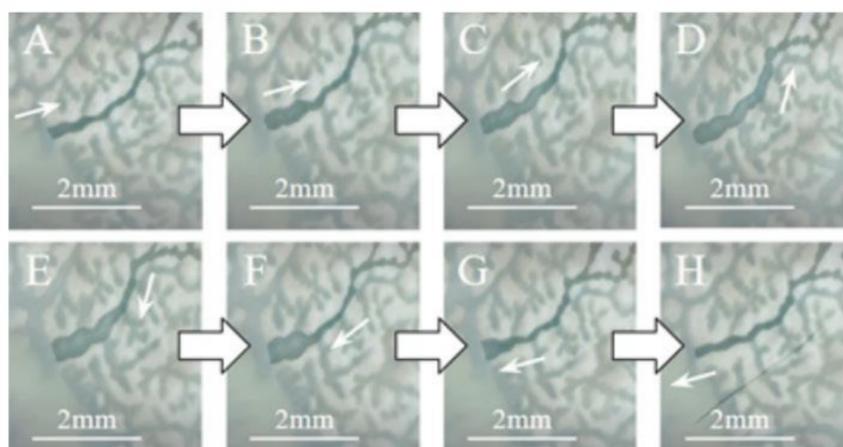
扁蟲是以消化道中的括約肌來進行分節與蠕動運動，將食物在消化道內來回運送。特別的是，網平扁蟲的蠕動運動不同於以往認定的單向蠕動，是以「往復」蠕動為主的全新消化模式。



圖十四低、中、高迴數消化道平均括約肌間距



圖十五 網平扁蟲消化道之括約肌 (放大倍率: 400 倍)



圖十六 往復式蠕動: A 到 D 為離心方向的蠕動; E 到 H 為向心方向的蠕動

柒、討論

一、首次確認台灣海扁蟲優勢種

本研究比對過往文獻並實際採集，確認網平扁蟲為台灣最早、以及最常見的物種。並根據 Kato (1943) 調查網平扁蟲遍佈印度、太平洋熱帶地區礁石海域與潮間帶，其優勢分布原因可能與食性有關。

二、確認臺灣野外網平扁蟲食性為多種軟體腹足動物掠食者

本實驗投餵扁蟲，發現其至少會捕食 8 科以上的軟體腹足動物。其中包括條紋海兔 (*Stylocheilus striatus*)。推測扁蟲其毒素來源或許是因捕食含有 TTX 的海兔後，經食物鏈生物放大作用累積而成。

三、文蛤替代食餌的成功使長期飼養與觀察網平扁蟲成為可能

研究以文蛤替代螺貝類飼養扁蟲，開發出活體動物消化道追蹤技術，清楚觀察扁蟲消化期時食物的運送、分布與消化構造的收縮蠕動。

四、食物染色技術運用於消化道的觀察與分析

本研究透過將文蛤染色並餵食扁蟲，開發出全新的食餌染色技術。清楚觀察透明的消化道各迴分枝及食物擴散方向，再搭配影像與程式處理，追蹤扁蟲體腔內染色區域的變化，分析消化構造的收縮情形與運輸效能。此方法為本研究首創的實驗方法，對扁形動物的消化行為研究具重大價值。

五、重新定義低階生物的消化模式與構造——往復式蠕動 (reciprocating peristalsis) 與往復式消化道

扁形動物消化構造被稱為「消化循環腔」(gastrovascular cavity)。消化兼任循環功能的論點似乎已習以為常，然而本研究發現使用“vascular”——以血液循環形容扁形動物的消化模式——是容易有誤解的形容詞。透過圖像分析，確認網平扁蟲的消化方式具分節運動，由固定位置的括約肌依序收縮來混和、推送食團。同時具蠕動現象，亦可進行反向蠕動，形成未曾被報導過的消化道運動模式——「往復式蠕動」。本研究希望以更適合扁蟲消化模式的「往復式消化道」取代「消化循環腔」，旨在提供扁形動物的消化構造一個全新的定義與命名方式。

六、提供扁蟲野外追蹤之可能性

本研究發現文蛤能被亞甲藍染色，並有望應用於野生環境中扁蟲的食性追蹤。

捌、結論

- 一、確認台灣的海扁蟲優勢種為網平扁蟲。
- 二、確認網平扁蟲為礁岸海域石下多種腹足類螺貝、海兔的掠食性動物。
- 三、確認網平扁蟲之捕食行為可分為攻擊、捕食與消化期。
- 四、成功以文蛤替代食餌證明網平扁蟲為非腐食性生物。
- 五、應用食物染色技術開發出活體動物內部消化道觀測技術。

- 六、藉染色觀測技術發現扁蟲的三種消化管：枝狀管、盲管與循環管。
- 七、藉分析染色餵食影片發現扁蟲消化道的分節運動與雙向蠕動。
- 八、重新定義扁行動物的消化模式應僅具消化功能而不具循環功能，且為往復式蠕動 (reciprocating peristalsis)，其構造應稱為往復式消化道 (reciprocating digestive tract)。

玖、參考資料

Leslie L. Newman, Lester L. Cannon (2003). Marine Flatworms: The World of Polyclads. Clayton, Australia: CSIRO PUBLISHING.

Teng C. J., Su Y. J., Yeh C. Y., and Jie W. B. (2022). Predation of Oysters Using an Autonomic Pharynx in the Oyster Leech *Cryptostylochus* sp. (Polycladida: Stylochidae). Zoological Studies.

Wells, C. D., & Sebens, K. P. (2017). Individual marking of soft-bodied subtidal invertebrates in situ—A novel staining technique applied to the giant plumose anemone *Metridium farcimen* (Tilesius, 1809). Plos one, 12(11), e0188263.