

國立臺灣大學生命科學院生態學與演化生物學研究所

碩士論文



Institute of Ecology and Evolutionary Biology

College of life science

National Taiwan University

Master's Thesis

地區間尼泊爾埋葬蟲之偏好溫度與區域適應

Preferred temperature and local adaptation of burying  
beetles (*Nicrophorus nepalensis*)

劉蕙嘉

Hui-Chia Liu

指導教授：沈聖峰 博士

共同指導：柯柏如 博士

Advisor: Sheng-Feng Shen, Ph D.

Co-advisor: Po-Ju Ke, Ph D.

中華民國 114 年 6 月

June 2025

國立臺灣大學碩士學位論文  
口試委員會審定書



地區間尼泊爾埋葬蟲之溫度偏好與區域適應

Preferred temperature and local adaptation of  
burying beetles (*Nicrophorus nepalensis*)

本論文係劉蕙嘉君（學號R12B44003）在國立臺灣大學生態學與演化生物學研究所完成之碩士學位論文，於民國114年6月18日承下列考試委員審查通過及口試及格，特此證明

口試委員：

臺灣大學生態學與演化生物學研究所

沈聖峰 博士

沈聖峰

臺灣大學生態學與演化生物學研究所

柯柏如 博士

柯柏如

成功大學生命科學系生態組

陳一菁 博士

陳一菁

臺灣大學氣候變遷與永續發展國際學位學程

孫烜駿 博士

孫烜駿

所長 何傳權

(簽名)

## 誌謝



終於走到最後一步啦！研究所對我來說是一種不同於過往學習歷程的體驗，以往或許不需要有太好的搜尋能力，因為需要的都在課本裡、老師的講義裡。但是碩班不一樣，從實驗做下去的第一天開始，就有無數疑問跟自我質疑：是不是這樣設置實驗？這麼架設沒問題嗎？真的能得到我要的答案嗎？我要的答案是甚麼？最開始的半年有些恍惚，只知道埋頭做出多一點數據，但是同樣的疑問盤繞在心中，每一次拿出來思考卻往往得不到答案，挫敗的覺得自己在浪費時間，但也從每一次的討論中漸漸摸索出找尋答案的路，從只知道疑問，到建構找尋答案的方法，再到真正回答心中的疑問，這麼看來，我還是有所成長的。

這個過程中，十分感謝沈老師給我足夠的自由，讓我在學業跟實驗之間自由的平衡與發揮，跟老師的討論總是可以一針見血發現問題，讓我知道要及時調整實驗的方針；也很感謝柯老師總是很耐心的引導我講出我所構想的故事，讓我理解不是所以事實都是理所當然，需要足夠的鋪墊去讓人了解我的想法。

謝謝碩班天涯同命人劉宥羽讓我看到人間疾苦是甚麼樣子，進一步反思自己已經很幸福了。感謝梁小胖與鄭阿寶總是告訴我我是最棒的，讓我有力氣再繼續加油，同時十分感謝蕭鹽埔、楊龍井還有唯一不會罵我的謝西屯，經常性聽我發瘋，提出一些聽一次就要折壽的言論。謝謝實驗室的仕凡、袁子能、怡萱、詩萍、崇凡、伯飛、安娜，給我的各種碩班小妙招還有研究上的幫助。還有柯老師研究室的晉德、香之、孫誼、香綺、冠宇、Joe，會仔細聆聽我的題目並且一次次提出問題幫助我完整架構。

謝謝器官姨姨們，每一次都聚會都是一種充電，讓我看到研究外的各種風景跟人生，逐漸消除我對未來的不安，長大可能很辛苦但是也有很多不一樣的快樂，希望我們到 80 歲還是不無聊的大人。

謝謝我的家人，不遺餘力的支持我，超級遵守碩士班有禮貌運動，只給我正面的情緒價值，從來不質疑我甚麼時候要畢業等等尖銳的問題。主委每次語調自然地跟客人提起自己的孫子孫女在台大唸書的樣子，讓我感受到家人以你為榮是甚麼模樣，謝謝你們這麼相信我，讓我也能有勇氣相信我自己，這麼內耗的一個人，還是努力走到這一步，姑且要謝謝昨天的自己，即使很害怕，還是付諸行動了。

## 中文摘要



在氣候變遷加劇的背景下，物種如何選擇棲息環境並調整其分布，成為生態學的核心議題。然而，除了生理耐受性外，行為偏好是否也會隨環境而演化、進而影響物種分布，仍鮮少被實證探討。本研究聚焦於一個關鍵問題：環境如何影響物種溫度偏好的演化？本研究以尼泊爾埋葬蟲 (*Nicrophorus nepalensis*) 為模式物種，選取合歡山、陽明山與四川三地族群，透過運動表現、生殖表現與繁殖偏好溫度實驗，結合野外分布資料，探討溫度偏好的形成機制與族群間是否存在區域適應，以測試兩項假說：（1）生理表現優先假說：生物偏好其運動能力最佳之溫度；（2）生殖表現優先假說：生物偏好有利繁殖之溫度。研究結果顯示，三個族群在實驗室中繁殖出的個體，運動表現皆於低溫 (14°C) 下最佳，但偏好溫度不盡相同：合歡山族群偏好 14°C，四川與陽明山族群則偏好 17°C，且此偏好具有遺傳基礎。偏好差異可由各地族群在野外所面對之種間競爭壓力解釋：雖然三個族群在無競爭環境下的繁殖表現在溫度間沒有顯著差異，合歡山族群因在野外 17°C 時面臨高度種間競爭，繁殖成功主要集中於較低溫條件，進而偏好 14°C；相較之下，四川與陽明山族群在 17°C 時所受的種間競爭壓力相對較小，因此偏好此最適繁殖溫度。這些結果顯示，各族群的溫度偏好反映其在野外種間競爭下最佳的繁殖溫度，且此偏好具遺傳基礎，是反映其對當地環境的區域適應，支持生殖表現優先假說。本研究結果指出，行為偏好是連結生態互動與物種分布的重要機制，未來評估物種對氣候變遷的反應時，應將行為偏好與區域適應納入考量，以提升物種分布預測的準確性，並加強不同族群層級的保育規劃與管理效益。

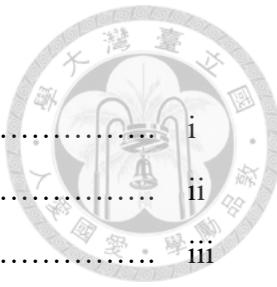
**關鍵字：**尼泊爾埋葬蟲、偏好、生理表現、生殖表現、區域適應、溫度

## 英文摘要

As climate change intensifies, uncovering the mechanisms that drive species distributions has become a central goal in ecology, especially for improving predictions of future range shifts. However, whether behavioral preferences evolve with environmental conditions and influence species distributions remains rarely tested. In this study, I investigated how environmental factors shape the evolution of thermal preferences in species. Using the burying beetle *Nicrophorus nepalensis*, I studied three populations from Hehuanshan (Taiwan), Yangmingshan (Taiwan), and Sichuan (China). Through experiments on locomotor performance, reproductive performance, and thermal preference, combined with field distribution data, I examined the mechanisms behind thermal preference and tested for local adaptation. I focused on two hypotheses: (1) the physiological performance priority hypothesis, where organisms prefer temperatures maximizing locomotor performance; and (2) the reproductive performance priority hypothesis, where organisms prefer temperatures enhancing reproduction. My results showed that although all populations performed best at low temperatures (14°C) in locomotion tests, their thermal preferences differed. The Hehuanshan population preferred 14°C, while the Sichuan and Yangmingshan populations preferred 17°C, with these preferences having a genetic basis. This difference reflects varying interspecific competition in the wild. While all populations shared similar performance of reproductive between temperatures under laboratory conditions, the Hehuanshan population experienced strong competition at this temperature in the wild and achieved higher reproductive success at lower temperatures. In contrast, the other two populations faced less competition at 17°C and maintained this preference. These findings demonstrate that thermal preferences reflect reproductive performance under natural competition and represent local adaptation, supporting the reproductive performance priority hypothesis. I highlight behavioral preference as a key mechanism linking ecological interactions to species distributions and emphasize its importance in predicting species' responses to climate change and improving conservation planning.

**Keyword :** *Nicrophorus nepalensis*, burying beetle, breeding preference, Physiological performance, Reproductive performance, local adaptation, temperatures

# 目次



口試委員會審定書.....	i
誌謝.....	ii
中文摘要.....	iii
英文摘要.....	iv
目次.....	v
圖次.....	vii
表次.....	viii
第一章 前言.....	1
第二章 材料與方法.....	3
2.1 研究物種.....	3
2.2 室內實驗設置.....	4
2.2.1 共用設備與實驗設施.....	4
2.2.2 生殖偏好溫度測試.....	4
2.2.3 運動表現測試.....	5
2.2.4 生殖表現測試.....	7
2.2.5 過往資料統整.....	8
2.3 資料分析.....	8
2.3.1 生殖偏好溫度測試.....	8
2.3.2 運動表現測試.....	8
2.3.3 生殖表現測試.....	9
2.3.4 野外分布資料.....	9
第三章 結果.....	9
3.1 生殖偏好溫度.....	9
3.2 運動表現.....	10
3.2.1 起飛率.....	10
3.2.2 行走時間.....	10
3.2.3 逃離溫差與逃離溫度.....	10
3.3 生殖表現.....	11

3.3.1 生殖成功率.....	11
3.3.2 子代表現.....	12
3.4 族群野外資料.....	12
第四章 討論.....	12
4.1 各地區生殖偏好溫度差異.....	13
4.2 不同族群均在低溫有較佳運動表現.....	13
4.3 種間競爭調節族群在不同溫度下的生殖表現.....	14
4.4 種間競爭影響分布機制與偏好.....	14
4.5 族群間生殖偏好溫度存在區域適應.....	15
4.6 結論.....	16
參考文獻 .....	17
附錄 .....	22

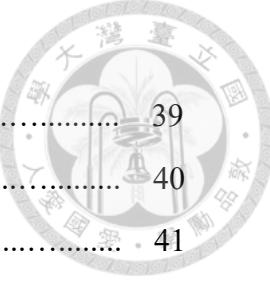
## 圖次

圖 1 生殖溫度偏好實驗冰箱架設.....	22
圖 2 運動表現測試之履帶裝置.....	23
圖 3 運動表現前測—運動表現下個體溫度變化折線圖.....	24
圖 4 生殖實驗巢箱展示.....	25
圖 5 各族群選擇偏好柱狀圖.....	26
圖 6 各族群選擇偏好實驗子代表現.....	27
圖 7 不同族群之起飛機率圖.....	28
圖 8 各溫度下不同族群之起飛機率圖.....	29
圖 9 不同族群之行走時間.....	30
圖 10 各溫度下不同族群之行走時間.....	31
圖 11 不同族群之逃離溫差與逃離溫度.....	32
圖 12 各溫度下不同族群之逃離溫差與逃離溫度.....	33
圖 13 不同族群之繁殖成成功率.....	34
圖 14 各溫度下不同族群之繁殖成成功率.....	35
圖 15 不同族群之繁殖結果.....	36
圖 16 各溫度下不同族群之繁殖結果.....	37
圖 17 各族群野外分布圖.....	38



## 表次

表 1 各族群之繁殖偏好溫度 Binomial test 分析結果.....	39
表 2 不同族群之起飛機率 Fisfer's exact test 分析結果.....	40
表 3 不同族群之行走時間 Dunn's test 分析結果.....	41
表 4 不同族群之逃離溫差 Dunn's test 分析結果.....	42
表 5 不同族群之逃離溫度 Dunn's test 分析結果.....	43
表 6 不同族群之繁殖成功率 Fisfer's exact test 分析結果.....	44
表 7 不同族群之子代數量表現 Dunn's test 分析結果.....	45
表 8 不同族群之子代重量表現 Dunn's test 分析結果.....	46
表 9 不同族群之子代總重表現 Dunn's test 分析結果.....	47
表 10 各地區尼泊爾埋葬蟲與麗蠅之野外分布 NB-GLM 檢定分析結果....	48



# 第一章 前言



近年來氣候變遷情況加劇 (IUCN, 2021; IPCC, 2023) , 對於不同物種也存在各式影響 , 其中生物的分布範圍的改變是廣受關注的議題之一 (Pecl *et al.*, 2017) 。過往研究多專注於生物的生理耐受範圍 , 亦即基礎生態棲 (Fundamental niche) (Hutchinson, 1957 ; Shelford, 1911) 對分布範圍的影響。然而 , 存在生物間交互作用的真實生態棲位 (Realized niche) 多小於實驗所測得的生理耐受範 (Escobar *et al.*, 2017 ; Sheil, 2016) , 此現象說明生物的生理耐受性只是初步的分布範圍篩選條件 , 生物因應環境中其他生物交互作用所造成的壓力 , 產生行為上的「偏好」可能更進一步限制了物種的分布 (Chen *et al.*, 2023 ; Soberón & Peterson, 2005) 。因此 , 探討環境如何影響物種偏好的演化 , 是在探討氣候變遷下物種分布變動至關重要的議題。

過往對於環境如何影響物種偏好的理論 , 可歸納成兩個主要的假說。第一個假說生物認為生物會偏好自身可以有相對優質生理表現的環境條件 , 在本文中稱之為「生理表現優先假說」 (Physiological performance priority hypothesis)。例如 : 水鼈 (*Ptilomera tigrina*) 偏好在中度流速的水域中生存 , 該水速可有效提高附肢的利用程度 (Kim *et al.*, 2022) ；果蠅屬昆蟲 (*Drosophila*) 傾向選擇遷移至最接近其生理最適溫度的環境生 (Kellermann *et al.*, 2009) ; 黑腿蝗蟲 (*Melanoplus sanguinipes*) 偏好在土壤溫度較高的草叢邊活動 , 使自己體表溫度可以維持在 38 ~ 42°C 以獲得最大跳躍距離 , 這可以確保其逃避捕食者時能發揮最佳跳躍能力 (Lactin & Johnson, 1996) 。過去在探討此類假說的實驗研究中 , 常常以物種的運動表現作為生理表現的替代測量值 (proxy) , 以透過實驗測試環境條件如何影響生物的運動表現 (Tsai *et al.*, 2020) 。

第二個類型的假說認為生物會優先選擇有利於其生殖表現的生活環境 , 在本文中稱之為「生殖表現優先假說」 (Reproductive performance priority hypothesis)。例如 : 多數兩棲類偏好於生活於高濕度之環境 , 保持卵泡的濕潤以確保子代存活率 (Dalpasso *et al.*, 2023 ; Mitchell & Bergmann, 2016) ；母龜會選擇既不會被海水淹沒、也不致過度乾燥的沙灘高度與傾斜度 , 以平衡孵化成功率與雌雄比等多重利益；在最佳位置 , 孵化率可提升至 80 ~ 95 % 以上 , 而次

佳位置則低於 50 %。這種對沙質、水分與海拔微環境的精準選擇，正是為了最大化後代生存與性比適宜性(Wood & Bjorndal, 2000)；梨小食心蟲 (*Grapholita molesta*) 之雌蟲會在溫度落於 25~28 °C、果實含水量與營養最適的果實表面產卵，其中 19°C 溫度可使幼蟲孵化後的生長速率與成齡率達到最高、子代數量最多，且產卵前所需時間最少(da Silva, Kuhn & Monteiro, 2011)。

除此之外，分布在不同區域之同一物種也可能因環境差異而衍生出相異之偏好 (Conover & Present, 1990；Kawecki & Ebert, 2004)。當不同的族群長期面臨不同的環境壓力，對於環境的偏好也可能產生適應性的演化(亦即「區域適應」)。因此，透過研究不同族群面臨的環境壓力是否以及如何影響其偏好，有助於我們回答「環境如何影響物種偏好的演化」這個重要的問題。

因此，我利用廣布亞洲的尼泊爾埋葬蟲 (*Nicrophorus nepalensis*) 作為實驗物種 (Sikes *et al.*, 2006) 來探討上述問題。尼泊爾埋葬蟲分布緯度雖廣，但卻是狹溫寒性昆蟲 (陳德沛, 2020)，並且在過去的研究發現，在不同緯度和山高的族群間繁殖光週期有區域適應 (Tsai *et al.*, 2020b)，說明不同地區之埋葬蟲所面對之環境條件不盡相同，也發展出相異於彼此的性狀條件。根據 Tsai *et al.*(2020a) 的研究，已經發現尼泊爾埋葬蟲在不同溫度下的生殖與生理表現差異，並且在存在種間競爭之壓力下，會使其最佳生殖溫度降低，然而，我們仍尚不了解這樣的環境壓力是否影響埋葬蟲之偏好溫度表現，本實驗以臺灣合歡山、陽明山以及四川之尼泊爾埋葬蟲族群進行以下三項實驗：

- (1) 繁殖偏好溫度實驗，用以確認各族群之偏好繁殖溫度是否存在差異。
- (2) 室內生理及生殖實驗，作為單純的非生物因子（溫度）下的發展極限測試。
- (3) 野外過往野外分布紀錄分析，了解各族群在真實條件下埋葬蟲之發展情況。

最後檢視其兩因子在實驗室之表現與偏好結果是否相符，結合其野外發展，確認分布與何項因子更相符合，並且對應偏好結果來確認埋葬蟲的選擇依據何者假說，是基於生殖還是生理表現而促使選擇，根據 (Kawecki & Ebert, 2004) 本實驗將以最接近族群分布高峰之溫度作為當地條件 (local)，其餘溫度則作為驗證其是否存在區域適應的外來環境條件 (foreign)，若是族群的表現在其當地條件下較好，且對該條件具備偏好，說明該偏好屬於區域適應之展現。

## 第二章 材料與方法

### 2.1 研究物種

本研究之實驗物種為尼泊爾埋葬蟲 (*Nicrophorus nepalensis*)，是隱翅蟲科 (Staphylinidae)、覆葬甲屬 (*Nicrophorus*) 下的一種食腐性昆蟲。本種分布於亞洲多地區，包括臺灣、日本、中國、馬來西亞等地 (Sikes *et al.*, 2006)。

於野外環境中，尼泊爾埋葬蟲會尋找小型脊椎動物之屍體，並將其防腐與掩埋，作為子代之營養來源。成蟲會在屍體周圍產卵，並於幼蟲孵化後持續進行育幼行為，直到子代蛻皮成 3 齡幼蟲，爬出屍體離巢並準備化蛹為止 (Potticary *et al.*, ; Scott, 1998 ; Trumbo 1992)。由於腐屍在自然環境中屬於稀缺資源，埋葬行為能協助該物種有效佔有與保留資源，提升其子代存活機率，並於與其他腐食性競爭者（如麗蠅）之交互關係中佔得優勢 (Sikes, 2005; Sun *et al.*, 2014)。

然而，在高溫環境中，麗蠅卵發育速率加快，經常於埋葬蟲完成掩埋前即孵化並佔用屍體，使埋葬蟲繁殖失敗，導致其競爭優勢顯著下降。即使該物種具備種內合作機制以抵禦外部競爭 (Sun *et al.*, 2014)，仍難以於高溫環境下維持族群穩定，故其為一狹溫性分布物種，分布主要受限於中低溫環境區域 (Tsai *et al.*, 2020a)，因溫度而改變的競爭模式也使的溫度成為影響該物種行為的重要因子。

本實驗所使用個體皆源自野外採集後於實驗室繁殖之族群，包含：

1. 於冬季繁殖之陽明山族群（短日照族群）；
2. 於夏季繁殖之四川族群（長日照族群）；
3. 全年皆可繁殖之合歡山族群（全年繁殖族群）。

## 2.2 室內實驗設置

### 2.2.1 共用設備與實驗設施

本研究之所有實驗皆使用統一規格之中型飼養箱（尺寸為  $21.5 \times 14 \times 13.5$  公分），以透明塑膠材質製成，並配有通氣孔之上蓋。各箱內填入 10–12 公分厚之培養土，提供個體進行埋葬行為與繁殖之所需基質。



實驗期間，使用 HOBO MX2301A 溫濕度資料記錄器（Onset Computer Corporation, USA）進行溫度監測，記錄間隔設定為每 30 分鐘一次，以掌握實驗期間箱體內之實際溫度變化。所有生長箱均預先進行溫度預熱與穩定設定，以確保溫控精準度維持於  $\pm 1^{\circ}\text{C}$  範圍內 (Tsai *et al.*, 2020a)。

繁殖實驗所使用之雌雄成蟲個體，均為野外採集回來的野外個體，經人工配對繁殖下的個體及其後代。合歡山及陽明山族群所使用世代不超過 6 代，四川族群則包含第 13 代及第 1~2 代個體。實驗均篩選自離巢時間介於 70~100 日之個體，以確保其達到性成熟狀態，於每次繁殖實驗前，皆量測個體之體重與前胸背板寬度 (pronotal width)，並將雌雄配對組合之背板寬度差異控制於 0.5 公釐以內，以降低體型差異對繁殖行為可能造成之影響 (Beeler, 2002; Hwang, Li, & Yang, 2024; Smith & Creighton, 2022; Suzuki, 2009)。

本研究針對合歡山、陽明山與四川三地區族群進行測試，配合三種溫度處理條件，形成三地區  $\times$  三溫度之共九種實驗處理組別。每組處理重複次數為十次以上 ( $n \geq 10$ )，以確保資料具統計解釋力。

### 2.2.2 生殖偏好溫度測試

本實驗使用水管連通之雙向冰箱系統進行（圖 1），兩側冰箱透過中央水管相連，其水管總長度約為 45 公分，可使埋葬蟲自由穿梭於兩個溫度環境間。根據 Tsai *et al.* (2020a) 針對各族群於單一溫度條件下埋葬行為之研究結果，並結合本研究設置之溫度範圍，實驗設計包含兩組溫差處理條件： $14^{\circ}\text{C}$  與  $17^{\circ}\text{C}$ 、以及  $17^{\circ}\text{C}$  與  $20^{\circ}\text{C}$ ，用以觀察個體於兩種溫度間選擇掩埋老鼠屍體之行為，作為其偏好繁殖溫度之指標。

於冰箱上下層分別放置前述之中型飼養箱作為繁殖場域，並於飼養箱一側鑽有直徑 4 公分之孔洞，供連接中央水管與冰箱內部空間，使成蟲可進出兩邊飼養箱。於冰箱兩層均設置前述 HOBO 溫濕度記錄器，以持續監測各層實際溫度。

考量屍體在高溫環境中腐爛速度較快，可能影響埋葬蟲選擇資源之行為，為降低氣味差異所導致之偏差，每次實驗除放置作為繁殖資源之冷凍大白鼠屍體外，亦於兩側冰箱各放置一個裝有定量腐肉（10 公克）之氣味罐（scent jar），模擬一致之氣味刺激，避免高溫側因腐敗速度較快而吸引個體之偏差結果。

此外，為確認埋葬行為具選擇性，本實驗亦針對巢箱配置對掩埋時程的影響進行前測。結果顯示：當實驗僅提供單一巢箱時，個體多於三個夜晚完成掩埋；但當提供兩個不同溫度的巢箱進行選擇時，掩埋完成的時間顯著延後。亦有一端掩埋一半以上；而另一端僅局部拔毛的情況，且兩隻成蟲都在已掩埋的巢箱內發現。此類現象說明個體在雙選擇情境下需耗費更多時間進行環境比較，推論其選擇行為並非隨機，而具備選擇偏好之過程。

實驗進行時，從中央水管釋放一對體型相近之雌雄成蟲個體，自由選擇進入任一冰箱進行掩埋與繁殖。經三夜後檢查並紀錄其實際掩埋位置，以判定個體偏好之繁殖溫度。之後將該飼養箱移置至對應之恆溫生長箱中，並依據溫度條件等待子代發育（約需 10~17 日）後進行離巢子代之數量與體重的測量紀錄（Scott, 1998）。

### 2.2.3 運動表現測試

依據先前研究與實地採集資料顯示，尼泊爾埋葬蟲可分布於約 10~25°C 範圍之環境中，並於 14~20°C 區間呈現野外族群較為密集之分布現象（Tsai *et al.*, 2020）。因此，本研究選用 14°C、17°C 與 20°C 作為運動與生殖實驗之溫度處理條件。

對昆蟲而言，飛行是逃離逆境的一大利器（Card, 2012），故而本實驗將個體於某一環境條件下活動的極限作為其對該環境的運動表現（Tsai *et al.*, 2020a），紀錄個體在環境下活動到想逃離時之時間長度作為其運動表現之指標，本實驗將以個體在指定位置上從行走至起飛所花時間作為該指標及實驗結束的信號，並記錄行走時間（walking-to-take-off time）及逃離時溫差（temperatures difference of escape）等變數，作為探討不同族群對環境的運動表現之變數。

實驗期間，為避免短期溫度改變所引發之應激行為偏差，實驗個體將於測試前一日置於各指定溫度條件下進行預馴化，使其充分適應環境條件。在測試當日，首先以紫外光固化膠將釣魚線黏附於個體前胸背板上，並以紫外線照射進行固定。標記完成後，將個體置於實驗設定之溫度條件下靜置至少 15 分鐘，使其活動量降低，並使胸部體溫趨近於環境溫度，以減少起始溫差對行為表現之干擾（陳德沛，2020）。

隨後，將個體置於輸送履帶裝置上進行測試（圖 2），履帶移動速度設定為 150 公釐/秒。該速度經前測驗證可有效誘發個體以步行方式移動，且不致造成因速度過快而跌落之現象（陳德沛，2020）。透過此裝置觀察並紀錄個體於特定溫度條件下之活動表現，若個體於履帶上持續行走達 10 分鐘且未出現起飛行為，則記錄為「持續行走」個體，表示該溫度條件下能維持穩定行為反應。反之，若個體於測試期間出現起飛行為，則視為個體已在該環境條件下感受到不適、刺激，並藉由飛行逃離該逆境。

為確定個體在低溫下行走時間較長是源於其耐受度，而非逃離環境所需要的加熱時間較長而造成，我於三個溫度處理下隨機挑選 2 至 4 隻實驗個體，記錄其行走時每 20 秒之胸部溫度變化（圖 3），確認不管在哪個溫度處理下，個體在行走前期維持穩定升溫速率，相對平緩，並且觀察上並無展翅飛行的企圖，在行走後期為加劇升溫最後展翅起飛，故此確認行走時間可作為埋葬蟲生理運動表現之依據。

測試全程以紅外線熱像儀 (SC305, FLIR Systems Inc.) 錄影記錄 (Stavenga *et al.*, 1994) , 觀察並紀錄以下指標：個體是否起飛 (take-off or not) 、自步行至起飛所需時間 (walking-to-take-off time) 、起始胸部溫度 (initial thoracic temperature) 及逃離瞬間胸部溫度 (thoracic temperature at escape) 等資訊 (Dudley, 2000; Kenna *et al.*, 2021) 。此實驗將於三種溫度條件 (14°C、17°C、20°C) 分別進行，作為評估族群各溫度下運動表現之依據。

#### 2.2.4 生殖表現測試

本實驗採用與運動表現實驗相同之溫度設定，設置三個恆溫條件 (14°C、17°C 與 20°C) 作為繁殖溫度，以評估不同溫度對各地族群之繁殖表現。於各溫度條件下，單獨設置繁殖巢箱 (圖 4) ，並放置一對體型相近 (前胸背板寬度差小於 0.5 公釐) 之雌雄成蟲個體進行繁殖，後續記錄子代數量與個體重量，以作為繁殖品質之指標。

繁殖資源使用體重介於 68.5 ~ 82.5 公克 (75 公克  $\pm 10\%$ ) 之冷凍大白鼠 (Burkepile *et al.*, 2006) ，置於中型飼養箱並填入適量培養土。繁殖對投入時間為入夜前，飼養箱則置於對應之溫控生長箱中。根據不同溫度條件，子代需約 10 ~ 17 日完成發育，待確認其進入三齡幼蟲階段並離開鼠體後，方記錄該離巢時間並進行子代收集與分析。所有子代以電子天平進行個別秤重 (單位：毫克)，並記錄總數。實驗結束後，為維持樣本之完整性並提升資料共享與研究延續性，會將親代成蟲依分子生物學標準保存，俾供未來相關研究使用。親代成蟲以 95% 酒精初步固定，後移至 -80°C 冷凍保存，供後續基因分析使用 (台灣醫事檢驗學會, 2009)。該實驗將記錄以下指標：成蟲重量與前胸背板寬度、子代離巢時間、生殖成功與否、子代數量及重量。

#### 2.2.5 過往資料統整

除了以室內進行之運動、生殖表現實驗了解埋葬蟲各溫度下之發展極限為何外，為確認種間競爭情況是否限制其生理及生殖之發展，進行不同族群所處環境因子之比較分析，本研究亦彙整過往實驗室所累積之野外觀察資料，資料包含尼

泊爾埋葬蟲及其種間競爭對手（麗蠅及衿覆葬甲）於不同溫度下之分布，以及存在種間競爭下之生殖表現紀錄。



野外分布資料上，埋葬蟲之收集是利用放置有腐肉之掛灌吸引個體，而麗蠅則以黏蟲紙進行抓捕，台灣地區族群，包括合歡山與陽明山兩地，所使用之資料來自於實驗室助理袁子能於 2022 至 2023 年間設置之野外誘捕裝置，該期間內所捕獲之個體數據進一步用於進行分布密度分析。四川族群則使用 2017 至 2019 年間於四川夾金山所收集之野外個體紀錄與當地氣候監測資料，作為其野外環境條件之分析基礎。

## 2.3 資料分析

所有資料分析均於 RStudio 軟體環境中進行。各項資料於統計分析前皆先行進行常態分布檢定，以判斷後續應採用之統計方法。每項實驗皆包含兩層比較：其一為不同溫度處理條件下，各族群內之表現差異；其二為相同溫度條件下，不同族群間之表現差異，整體顯著性水準訂為  $\alpha = 0.05$ 。

### 2.3.1 生殖偏好溫度測試

針對各族群在兩種成對溫度處理( $14\text{--}17^{\circ}\text{C}$  與  $17\text{--}20^{\circ}\text{C}$ )下之資源選擇行為，以二項檢定 (Binomial test) 分析個體於該對溫度組合中是否對其中一溫度表現出顯著偏好。該檢定係以選擇數量與理論機率 (50%) 進行比較，以評估是否存在偏向單一溫度之行為傾向。

### 2.3.2 運動表現測試

本試驗所紀錄之「步行至起飛時間」與「起始與逃離胸部溫度之溫差」等作為運動指標，若經常態性檢定符合常態分布，則採用單因子變異數分析(ANOVA)進行多組比較；若不符合常態，則改以非參數方法 Kruskal-Wallis 檢定進行分析，以 Dunn's test 作為成對檢定；起飛率則使用 Fisher's exact test 進行檢定。



### 2.3.3 生殖表現測試

繁殖表現包括子代數量、平均體重與總重量等指標，將分別進行常態檢定。若資料符合常態分布，則採用單因子變異數分析 (ANOVA) 進行比較；若不符合常態，則使用 Kruskal-Wallis 檢定進行替代分析，以 Dunn's test 作為成對檢定；繁殖成功率則使用 Fisher's exact test 進行檢定。

### 2.3.4 野外分布資料

為探討各族群於野外不同溫度條件下之分布變化情形及其所面臨之種間競爭狀況，本研究使用負二項式廣義線性模型 (Negative Binomial Generalized Linear Model, NB-GLM)，以「分布量」 (individual count) 為因變項，溫度與族群為自變項，檢測不同溫度條件下尼泊爾埋葬蟲與其競爭對手 (麗蠅與衿覆葬甲) 之分布趨勢是否具顯著差異。此外，為驗證分布是否呈現單一高峰型趨勢，模型中納入溫度之二次項作為預測變項，並針對埋葬蟲資料進一步比較三次式 (cubic) 與二次式模型之擬合效果，選擇擬合程度最佳之模型進行後續分析。

## 第三章 結果

### 3.1 生殖偏好溫度

為評估不同族群於各溫度條件下之繁殖偏好，本研究首先以二項檢定 (Binomial test) 針對  $14^{\circ}\text{C}$  與  $17^{\circ}\text{C}$ 、以及  $17^{\circ}\text{C}$  與  $20^{\circ}\text{C}$  兩組溫度配對進行分析。結果顯示，在  $14^{\circ}\text{C}$  與  $17^{\circ}\text{C}$  的比較中，僅合歡山族群呈現顯著偏好，其繁殖傾向明顯偏向於  $14^{\circ}\text{C}$  條件下 ( $n = 21, p = 0.0072$ ) (圖 5；表 1-a)，四川與陽明山族群在該配對下沒有顯著偏好，其中四川族群選擇兩溫度之次數持平，而陽明山族群則較經常選擇  $17^{\circ}\text{C}$ ，但統計結果未達顯著。而於  $17^{\circ}\text{C}$  與  $20^{\circ}\text{C}$  的比較中，多數族群呈現顯著差異，整體偏向於  $17^{\circ}\text{C}$  進行繁殖，其中合歡山族群 ( $n = 18, p < 0.001$ ) 與四川族群 ( $n = 21, p = 0.0015$ ) 達統計顯著，而陽明山族群則呈邊緣顯著 ( $n = 10, p = 0.0768$ ) (圖 5；表 1-b)。

子代表現方面，由於本次選擇繁殖實驗中，繁殖巢箱於三晚之放置選擇階段結束後，須移出冰箱並轉移至對應溫度之恆溫生長箱，在此過程中巢箱可能短暫

暴露於室溫環境（約 1~2 小時），因此不排除此操作過程中存在非預期之溫度變因，可能影響繁殖表現。故本研究將該組繁殖資料僅作為紀錄，並不納入後續分析與討論中（圖 6）。



### 3.2 運動表現

#### 3.2.1 起飛率

整體而言，起飛率在三個族群內部皆未呈現顯著差異（Fisher's exact test, Hehuanshan :  $n = 78, p = 0.9018$  ; Sichuan :  $n = 88, p = 0.066$  ; Yangmingshan :  $n = 71, p = 0.4185$ ）（圖 7；表 2-a），顯示大多數個體在  $14\text{--}20^\circ\text{C}$  溫度範圍內皆具備完成飛行反應的能力，同一溫度下，各族群之表現亦不存在顯著差異（Fisher's exact test,  $14^\circ\text{C}$  :  $n = 80, p = 0.3861$  ;  $17^\circ\text{C}$  :  $n = 74, p = 0.5784$  ;  $20^\circ\text{C}$  :  $n = 83, p = 0.3731$ ）（圖 8；表 2-b）。

#### 3.2.2 行走時間

行走時間整體而言，隨溫度降低而延長，且於三個族群中皆呈現顯著差異（Kruskal-Wallis test, Hehuanshan :  $n = 78, p = 0.0012$  ; Sichuan :  $n = 88, p < 0.001$  ; Yangmingshan :  $n = 71, p < 0.001$ ），顯示埋葬蟲於低溫環境下（ $14^\circ\text{C}$ ）展現出較高之耐受度表現（圖 9；表 3-a）。

族群間之差異則主要體現在低溫處理（ $14^\circ\text{C}$ ）下之耐受程度，陽明族群於該溫度下之平均行走時長最長，顯示其對低溫之耐受能力為三族群中最佳；而合歡與四川兩族群間則未觀察到顯著差異。在相對高溫之條件下（ $17^\circ\text{C}$ 、 $20^\circ\text{C}$ ），不同族間並未展現顯著差異性，顯示在該條件下，三個族群的耐受適存度是相近的（Kruskal-Wallis test,  $14^\circ\text{C}$  :  $n = 80, p < 0.001$  ;  $17^\circ\text{C}$  :  $n = 74, p = 0.0983$  ;  $20^\circ\text{C}$  :  $n = 83, p = 0.4919$ ）（圖 10；表 3-b）

#### 3.2.3 逃離溫差與逃離溫度

溫差來自於起始胸溫與起飛瞬間胸溫之差，差距越大說明個體在該環境可以承受的代謝產生的溫度差更大。於不同族群內，逃離溫差呈現由低溫至高溫遞減之趨勢。在低溫情況下（ $14^\circ\text{C}$ ）所可承受之溫度差較高（Kruskal-Wallis test,

Hehuanshan :  $n = 78, p < 0.001$  ; Sichuan :  $n = 88, p < 0.001$  ; Yangmingshan :  $n = 71, p < 0.001$  ) ( 圖 11-a ; 表 4-a ) 。



不同族群間，合歡族群在三個溫度下的起飛能量調節都相較陽明更少，在 20°C 情況下，所需付出之調節熱能最低；四川族群則是在 14°C、17°C 情況下有較陽明低的起飛溫差 ( Kruskal-Wallis test, 14°C :  $n = 80, p < 0.001$  ; 17°C :  $n = 74, p < 0.001$  ; 20°C :  $n = 83, p < 0.001$  ) ，對應其行走時間沒有顯著差異 ( Kruskal-Wallis test,  $n = 83, p = 0.398$  ) ，四川族群擁有較高生理適存度並且所需付出之調節熱能更少 ( 圖 12-a ; 表 4-b )

三個族群於不同溫度環境下之逃離溫度皆存在顯著差異，逃離溫度依環境溫度由低而高而增加 ( Kruskal-Wallis test, Hehuanshan :  $n = 78, p < 0.001$  ; Sichuan :  $n = 88, p < 0.001$  ; Yangmingshan :  $n = 71, p < 0.001$  ) ( 圖 11-b ; 表 5-a ) 。

而不同族群間在 17、20°C 時之逃離溫度存在顯著差異，在 14°C 則三族群逃離溫度不存在統計差異 ( Kruskal-Wallis test, 14°C :  $n = 80, p = 0.1671$  ; 17°C :  $n = 74, p < 0.001$  ; 20°C :  $n = 83, p < 0.001$  ) ( 圖 12-b ; 表 5-b ) 。

### 3.3 生殖表現

#### 3.3.1 生殖成功率

各族群內在不同溫度下的繁殖成功率無顯著差異 ( Fisher's exact test, Hehuanshan :  $n = 53, p = 0.1887$  ; Sichuan :  $n = 55, p = 0.4804$  ; Yangmingshan :  $n = 47, p = 0.623$  ) ( 圖 13 ; 表 6-a ) ，各溫度下合歡山族群之生殖成功略皆可達到 8 成以上；四川族群各溫度之成功率介於 6 至 7 成；陽明山族群則僅 17°C 下高於 5 成。

不同族群間於 14、20°C 生殖成功率存在顯著差異，合歡山族群最佳；四川族群次之，最低者為陽明山族群 ( Fisher's exact test, 14°C :  $n = 50, p = 0.0143$  ; 17°C :  $n = 52, p = 0.3241$  ; 20°C :  $n = 53, p < 0.001$  ) ( 圖 14 ; 表 6-b ) 。

### 3.3.2 子代表現

各族群內在不同溫度下的繁殖結果，根據 Kruskal–Wallis test 顯示，包含子代數量 (Hehuanshan : n = 53, p = 0.6273 ; Sichuan : n = 55, p = 0.2044 ; Yangmingshan : n = 47, p = 0.517) (圖 15–a；表 7–a) 、重量 (Hehuanshan : n = 53, p = 0.1294 ; Sichuan : n = 55, p = 0.4401 ; Yangmingshan : n = 47, p = 0.327) (圖 15–b；表 8–a) 及總重 (Hehuanshan : n = 53, p = 0.7496 ; Sichuan : n = 55, p = 0.2964 ; Yangmingshan : n = 47, p = 0.5745) (圖 15–c；表 9–a) ，皆無顯著差異。

在不同溫度下各族群的生殖數量上，合歡山族群在各溫度下表現皆優於四川及陽明山群 (Kruskal–Wallis test, 14°C : n = 50, p < 0.001 ; 17°C : n = 52, p = 0.0149 ; 20°C : n = 53, p = 0.0014) (圖 16–a；表 7–b) 。

不同族群在 17°C 的子代均重不存在顯著差異，在 14°C 下，合歡山族群之子代重量表現優於四川及陽明山族群；在 20°C 下，合歡山與四川族群之子代均重顯著優於陽明山族群 (Kruskal–Wallis test, 14°C : n = 50, p = 0.0265 ; 17°C : n = 52, p = 0.2898 ; 20°C : n = 53, p = 0.0249) (圖 16–b；表 8–b) 。

不同族群在各溫度下的子代總重上，存在顯著差異，合歡山族群在各溫度下表現皆優於四川及陽明山群 (Kruskal–Wallis test, 14°C : n = 50, p < 0.001 ; 17°C : n = 52, p = 0.0068 ; 20°C : n = 53, p = 0.0018) (圖 16–c；表 9–b) 。

### 3.4 族群野外資料

負二項式廣義線性模型結果顯示，地區間尼泊爾埋葬蟲於各溫度之分布趨勢存在顯著差異 (Temperatures × populations, p < 0.001) 。其中，合歡山與四川族群分布高峰區間相近 (約 16 ~ 17°C) ；陽明山族群之高分區則位於更高溫的區間 (約 18 ~ 20°C) (圖 17；表 10–a) ，分布量上，合歡山族群最多；陽明山族群次之，最後為四川族群。

在各地區間種間競爭對手麗蠅於不同溫度下之分布趨勢上存在顯著差異 (Temperatures  $\times$  populations,  $p < 0.001$ )，合歡山族群於  $14\sim16^\circ\text{C}$  區間分布量最多；四川族群於高溫下（大於  $18^\circ\text{C}$  後）分布量較多且變化趨於平緩；陽明山族群則是越熱越多麗蠅分布（圖 17；表 10-b）。四川地區除麗蠅外，高海拔亦分布衿覆葬甲；該物種與尼泊爾埋葬蟲的分布高峰時間／溫度亦相互錯開。

## 第四章 討論

### 4.1 各地區生殖偏好溫度差異

本研究測試了三個尼泊爾埋葬蟲族群的溫度偏好，結果顯示，四川與陽明山族群偏好  $17^\circ\text{C}$ ，合歡山族群則偏好  $14^\circ\text{C}$ 。由於實驗種皆為野外採集後，實驗室控制環境條件下配對所產出的埋葬蟲個體，並非每次實驗隨機於野外挑選個體，故而這個溫度偏好的結果具有遺傳基礎，而不是單純的行為可塑性。

### 4.2 不同族群均在低溫有較佳運動表現

本研究評估三個族群個體在  $14^\circ\text{C}$ 、 $17^\circ\text{C}$  與  $20^\circ\text{C}$  下的運動能力，以起飛率、行走持續時間與逃離溫差為指標；結果發現，各族群在所有溫度下起飛率均超過 70%，說明所設定的溫度範圍皆可完成起飛，因此起飛率在本研究中，無法作為區分族群間的運動表現差異的主要依據。相比之下，行走持續時間可反映個體運動的耐久性與穩定性，而逃離溫差則代表運動過程中代謝熱能的承受上限 (Colinet *et al.*, 2015；Glass *et al.*, 2024；Heinrich, 1974；Kenna *et al.*, 2021)。所有族群在  $14^\circ\text{C}$  環境中呈現最長的行走時間與最大的逃離溫差，顯示低溫可提升運動表現並擴大代謝耐受能力；隨著溫度升高至  $17^\circ\text{C}$  及  $20^\circ\text{C}$  時，由於耐受度下降，行走時間與逃離溫差皆明顯減少。此外，三個族群在不同溫度間的運動表現趨勢一致。

若結合偏好結果，僅合歡山族群之偏好與生理運動表現可相呼應，其在低溫環境可表現最好，且偏好溫度亦為  $14^\circ\text{C}$ ；而四川及陽明山族群則偏好  $17^\circ\text{C}$ ，與生理表現無法相應。

### 4.3 各族群基礎生殖表現之溫度反應差異

本研究也在實驗室裡測試了不同族群在不同溫度下的繁殖表現，雖然實驗中各族群於不同溫度下之繁殖結果（子代數量、體重與總重量）未呈現統計顯著差異，但觀察繁殖成果的穩定性可見，各族群仍具一定差異。合歡山族群在三種溫度條件下皆展現穩定且良好的繁殖成果，顯示其在不同環境下具備一致性之生殖能力。四川族群則於低溫條件（14°C）下繁殖品質較不穩定，常出現繁殖失敗；然而在 17°C 下，其繁殖表現相對穩定。而陽明山族群為三者中整體繁殖品質最低者，於三種溫度下的繁殖成果皆低於合歡族群，且穩定性不佳，僅於 17°C 條件下生殖成功率相對較高。

就基礎生殖表現而言，陽明山與四川族群雖在三個溫度皆可生殖但在 17°C 下之生殖表現較佳，而合歡山族群則在三個溫度都有穩定且良好的子代表現，說明三個溫度對各族群而言並非限制生殖發展的條件。若結合偏好結果，四川與陽明山族群較能解釋其偏好，合歡山族群則無法以基礎生殖表現解釋其偏好。

### 4.4 種間競爭影響分布機制與偏好

由野外種間競爭資料可知，三個族群的 local（當地條件）與 foreign（外來環境條件）溫度並不相同，合歡山族群最常分布溫度介於 14~17°C，20°C 對其而言屬於 foreign（外來環境條件）溫度；四川族群則為 17~18°C，14、20°C 屬於 foreign（外來環境條件）溫度；陽明山族群為 19°C，僅考慮生殖季之分布溫度，最高峰為 17°C，14°C、20°C 則屬於 foreign（外來環境條件）溫度。

綜合室內實驗表現與野外競爭情況可發現，限制埋葬蟲分布之條件並非各溫度下的生殖及生理發展極限不同，而是其所面對的種間競爭程度限制了其可分布極限。其中合歡山族群面對之種間競爭壓力最大，整年度之分布範圍皆與麗蠅重疊，即使在各溫度下皆可繁殖，但分布高峰區介於 14~17°C。根據 Tsai *et al.* (2020a) 的研究可知，合歡山族群在有麗蠅存在時，其繁殖成功率最高之溫度為 14°C。此外，低溫下的生理耐受性亦是最高的。故此在偏好溫度實驗上，可推測其為避免潛在種間競爭風險，並擁有更佳生理耐受性而偏好其 local（當地條件）的低溫環境。

四川族群在低溫下（14°C 以下）須面對衿覆葬甲之競爭；高溫下（20°C 以上）則須受麗蠅競爭所影響，其野外分布與兩種間競爭對手存在部分重疊，但分布高峰區則與之錯開介於 17~18°C 間，作為其 local (當地條件) 溫度。結合其室內生殖實驗在三個溫度下生殖成功率及表現不存在顯著差異，對比起低溫及高溫的 foreign (外來環境條件) 溫度，四川族群偏好溫度實驗卻顯著偏好 local (當地條件) 溫度的 17°C，推測其為避免高溫及低溫環境的潛在競爭風險而選擇該溫度。過往研究也發現，在存在衿覆葬甲的低溫環境（環境溫度小於 14°C）與存在麗蠅族群的高溫環境（環境最低溫度大於 18°C）時，尼泊爾埋葬蟲之生殖成功率都顯著降低（黃詩萍，2022）更是直接證實了種間競爭對埋葬蟲生殖表現之影響。該競爭壓力成為環境選擇力之一，促使四川族群形成該分布區間並產生溫度偏好。

陽明山族群為三族群中種間競爭壓力最低之族群，不僅分布溫度高峰相互錯開，麗蠅分布量亦是三族群中最低者，其分布高峰溫度約為 19°C，其中繁殖季分布高峰溫度為 17°C。根據過往研究（陳厚安，2024），陽明山族群與麗蠅分布之時空相互較不重疊，使得麗蠅對於埋葬蟲的影響相較其他族群更低，麗蠅之存在與否並不明顯影響埋葬蟲之合作行為與生殖成功率。由上述結果推測，陽明山族群競爭下之生殖表現可能相較其他族群更接近其基礎生殖表現，此外，對於對於低溫的敏感性可能較其他族群低，偏好於較高溫的 17°C 生殖。

#### 4.5 族群間生殖偏好溫度存在區域適應

根據上述研究結果，不同地區的尼泊爾埋葬蟲族群，其生存策略背後的形成機制可能是相似的。三族群在生理表現（如運動能力）上皆於低溫環境表現最佳，顯示該溫度區間在運動耐受上具普遍優勢。然而，野外分布並未完全對應於此一生理最佳區間，反而更貼近各族群在種間競爭情境下所展現的生殖表現最適溫度，支持「生殖表現優先假說」。然而，各族群之間的偏好溫度存在顯著差異，這些差異並非隨機形成，而是根據其實際分布地區當地的環境條件而調整出的行為策略。該偏好表現表示，種間競爭的壓力已經成為其決策準則（Decision rule）的

要素 (Bilu *et al.*, 2006 ; Di Giovanni *et al.*, 2023) 各族會因為真實面對的競爭條件不同而決定其可能分布的溫度。

在本研究中，我們將最接近各族群野外分布高峰的溫度視為其在地條件 (local conditions)，其他條件則為非在地條件 (foreign conditions)。實驗顯示，各族群在其在地條件下，面對種間壓力時，不僅展現出較佳的生殖表現，也表現出顯著偏好，反映其選擇行為與生殖表現在地化的趨同，說明此偏好具備遺傳基礎並對其環境具適應性。因此，不同族群的選擇差異可視為對其分布區域特有條件的區域適應 (local adaptation) 表現。

#### 4.6 結論

本研究顯示，不同地區的尼泊爾埋葬蟲族群因應不同的環境和種間競爭壓力而產生了溫度偏好上的明顯差異。這些差異並非僅源於短期行為可塑性，而是具備遺傳基礎，顯示族群間在長期環境條件與種間競爭壓力下，已發展出對應的行為適應策略。此結果提供了明確的區域適應證據。

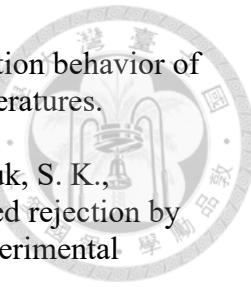
基於我們的結果，「行為溫度選擇」對理解物種分布有重要啟示。相較於過去研究僅利用臨界溫度來評估生物的受脅程度 (Buckley *et al.*, 2022 ; Sunday *et al.*, 2014)，我們提出應將「行為溫度選擇」視為一種反映生態互動背景的分布決定因子。尤其在氣候變遷情境下，即使某地區在氣候模型中被預測為適合棲息，若其環境條件或競爭格局無法提供族群偏好的繁殖條件，則該地實際上仍不利於該族群的存續。因此，在評估氣候變遷下物種的分布變動、族群趨勢以及受脅程度時，將種間互動與環境偏好納入考量，將有助於提升預測的準確性。

本研究強調，物種內部的地區性適應是影響保育策略的重要因素。將不同族群視為獨立的氣候應對單位，有助於辨識其繁殖與存續所依賴的關鍵環境條件。以本研究為例，合歡山族群偏好低溫，與偏好較高溫的陽明山與四川族群在氣候風險上呈現差異。若忽略這些族群間的繁殖條件與演化背景，可能導致脆弱性評估過度簡化 (Coulson *et al.*, 2001)。因此，保育策略應納入區域適應與族群層級的差異性，以提升應對氣候變遷的準確性與保育成效。

## 參考文獻



- Becher, P. G., Flick, G., Rozpędowska, E., Schmidt, A., Hagman, A., Lebreton, S., Larsson, M. C., Hansson, B. S., Piškur, J., Witzgall, P., & Bengtsson, M. (2012). Yeast, not fruit volatiles mediate *Drosophila melanogaster* attraction, oviposition and development. *Functional Ecology*, 26(4), 822–828.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02006.x>
- Beeler, A. E., Rauter, C. M., & Moore, A. J. (2002). Mate discrimination by females in the burying beetle *Nicrophorus orbicollis*: The influence of male size on attractiveness to females. *Ecological Entomology*, 27(1), 1–6.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2002.0371a.x>
- Bilu, E., Hopper, K. R., & Coll, M. (2006). Host choice by *Aphidius colemani*: Effects of plants, plant–aphid combinations and the presence of intra-guild predators. *Ecological Entomology*, 31(4), 331–336.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2006.00786.x>
- Burkepile, D. E., Parker, J. D., & Palmer, T. M. (2006). Chemically mediated competition between decomposing carrion and herbivores. *Ecology*, 87(10), 2513–2517. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[2513:CMCBDC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[2513:CMCBDC]2.0.CO;2)
- Card, G. M. (2012). Escape behaviors in insects. *Current Opinion in Neurobiology*, 22(2), 180–186. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2011.12.009>
- Chen, B.-F., Liu, M., Rubenstein, D. R., & Shen, S.-F. (2020). A chemically triggered transition from conflict to cooperation in burying beetles. *Ecology Letters*, 23(3), 588–596. <https://doi.org/10.1111/ele.13445>
- Chen, M., Zhang, C., Wang, J., Zhan, Z., Chen, J., & Luan, X. (2023). Distribution and niche overlap of American mink and Eurasian otter in Northeast China. *Biodiversity Science*, 31(1), 22289. <https://doi.org/xxxxx>
- Colinet, H., Sinclair, B. J., Vernon, P., & Renault, D. (2015). Insects in fluctuating thermal environments. *Annual Review of Entomology*, 60, 123–140.  
<https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010814-021017>
- Conover, D. O., & Present, T. M. C. (1990). Countergradient variation in growth rate: Compensation for length of the growing season among Atlantic silversides (*Menidia menidia*) from different latitudes. *Oecologia*, 83(3), 316–324.  
<https://doi.org/10.1007/BF00317846>
- Coulson, T., Mace, G. M., Hudson, E., & Possingham, H. (2001). The use and abuse of population viability analysis. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(5), 219 – 221.  
[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02137-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02137-5)
- Dalpasso, A., Seglie, D., Bergò, P. E., Giachello, S., & Romano, A. (2023). Effects of temperature and precipitation changes on shifts in breeding phenology of an endangered toad. *Scientific Reports*, 13, 14573.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-023-40568-w>



- da Silva, E. D. B., Kuhn, T. M. A., & Monteiro, L. B. (2011). Oviposition behavior of *Grapholita molesta* Busck (Lepidoptera: Tortricidae) at different temperatures. *Neotropical Entomology*, 40(4), 415–420.
- Di Giovanni, A. J., Villa, J., Stanback, M. T., Thompson, C. F., Sakaluk, S. K., Hauber, M. E., & Hanley, D. (2023). Decision rules for egg-color-based rejection by two cavity-nesting hosts of the brown-headed cowbird. *Journal of Experimental Biology*, 226(14), jeb245188. <https://doi.org/10.1242/jeb.245188>
- Dudley, R. (2000). Insect flight metabolism. In M. T. Brown & J. H. Brown (Eds.), *Advances in Insect Physiology* (Vol. 27, pp. 1–32). Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-2806\(08\)60266-0](https://doi.org/10.1016/S0065-2806(08)60266-0)
- Escobar, L. E., Qiao, H., Lee, C., & Phelps, N. B. D. (2017). Novel methods in disease biogeography: A case study with heterosporosis. *Frontiers in Veterinary Science*, 4, Article 105. <https://doi.org/10.3389/fvets.2017.00105>
- Glass, J. R., Burnett, N. P., Combes, S. A., & Harrison, J. F. (2024). Flying, nectar-loaded honey bees conserve water and improve heat tolerance by reducing wingbeat frequency and metabolic heat production. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 121(4), e2311025121. <https://doi.org/10.1073/pnas.2311025121>
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415–427. <https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>
- Hwang, W., Li, Y., & Yang, Y. L. (2024). Conditional reproductive strategy of male burying beetles, *Nicrophorus nepalensis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 78, 117. <https://doi.org/10.1007/s00265-024-03536-6>
- IUCN. (2021). Species and climate change: Issue brief. International Union for Conservation of Nature. <https://www.iucn.org/resources/issues-brief/species-and-climate-change>
- IPCC. (2023). AR6 Synthesis Report: Climate Change 2023 – Figures. Intergovernmental Panel on Climate Change. <https://www.ipcc.ch/report/ar6/syr/figures>
- Kawecki, T. J., & Ebert, D. (2004). Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, 7(12), 1225–1241. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00684.x>
- Coulson, T., Mace, G. M., Hudson, E., & Possingham, H. (2001). The use and abuse of population viability analysis. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(5), 219–221. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02137-1](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02137-1)
- Kellermann, V., van Heerwaarden, B., Sgrò, C. M., & Hoffmann, A. A. (2009). Fundamental evolutionary limits in ecological traits drive *Drosophila* species distributions. *Science*, 325(5945), 1244–1246. <https://doi.org/10.1126/science.1175443>

Kenna, D., Pawar, S., & Gill, R. J. (2021). Thermal flight performance reveals impact of warming on bumblebee foraging potential. *Functional Ecology*, 35(11), 2508–2522. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13887>

Kim, W., Pham, T. H., Nguyen, P. D., & Lee, W. (2022). Locomotion and flow speed preferences in natural habitats by large water striders, *Ptilomera tigrina*, with micro-morphological adaptations for rowing. *Journal of Ethology*, 40(3), 211–221. <https://doi.org/10.1007/s10164-022-00749-y>

Lactin, D. J., & Johnson, D. L. (1996). Behavioural optimization of body temperature by nymphal grasshoppers (*Melanoplus sanguinipes*, Orthoptera: Acrididae) in temperature gradients established using incandescent bulbs. *Journal of Thermal Biology*, 21, 231–238. [https://doi.org/10.1016/0306-4565\(96\)00007-1](https://doi.org/10.1016/0306-4565(96)00007-1)

Mitchell, A., & Bergmann, P. J. (2016). Thermal and moisture habitat preferences do not maximize jumping performance in frogs. *Functional Ecology*, 30(5), 733–742. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12535>

Pecl, G. T., Araújo, M. B., Bell, J. D., Blanchard, J., Bonebrake, T. C., Chen, I. C., ... & Williams, S. E. (2017). Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being. *Science*, 355(6332), eaai9214. <https://doi.org/10.1126/science.aai9214>

Potticary, A. L., Belk, M. C., Creighton, J. C., Ito, M., Kilner, R., Komdeur, J., Royle, N. J., Rubenstein, D. R., Schrader, M., Shen, S. F., Sikes, D. S., Smiseth, P. T., Smith, R., Steiger, S., Trumbo, S. T., & Moore, A. J. (2024). Revisiting the ecology and evolution of burying beetle behavior (Staphylinidae: Silphinae). *Ecology and Evolution*, 14(8), e70175. <https://doi.org/10.1002/ece3.70175>

Scott, M. P. (1998). The ecology and behavior of burying beetles. *Annual Review of Entomology*, 43, 595–618. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.43.1.595>

Shelford, V. E. (1911). Animal communities in temperate America as illustrated in the Chicago region: A study in animal ecology. University of Chicago Press.

Sheil, D. (2016). Disturbance and distributions: Avoiding exclusion in a warming world. *Ecology and Society*, 21(1), Article 10. <https://doi.org/10.5751/ES-07920-210110>

Sikes, D. S., Madge, R. B., & Trumbo, S. T. (2006). Revision of *Nicrophorus* in part: New species and inferred phylogeny of the nepalensis-group based on evidence from morphology and mitochondrial DNA (Coleoptera: Silphidae: Nicrophorinae). *Invertebrate Systematics*, 20(3), 305–365. <https://doi.org/10.1071/IS05020>

Smith, A. N., & Creighton, J. C. (2022). Bigger is better, sometimes: The interaction between body size and carcass size determines fitness, reproductive strategies, and senescence in two species of burying beetles. *Ecology and Evolution*, 12(2), e8572. <https://doi.org/10.1002/ece3.8572>

Soberón, J., & Peterson, A. T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2(0), 1–10. <https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>

Stavenga, D. G., Tinbergen, J., & Schwering, P. B. W. (1994). Non-invasive measurement of temperature changes in tethered flying blowflies by thermal imaging. In X. P. V. Maldague (Ed.), *Advances in signal processing for nondestructive evaluation of materials* (NATO Advanced Science Institutes Series, Series E: Applied Sciences, Vol. 262, pp. 459–467). Dordrecht, Netherlands: Kluwer Academic Publishers.

Sun, S.-J., Rubenstein, D. R., Chen, B.-F., Chan, S.-F., Liu, J.-N., Liu, M., Hwang, W., Yang, P.-S., & Shen, S.-F. (2014). Climate-mediated cooperation promotes niche expansion in burying beetles. *eLife*, 3, e02440. <https://doi.org/10.7554/eLife.02440>

Sun, S.-J., & Kilner, R. M. (2021). Parental care system and brood size drive sex difference in reproductive allocation: An experimental study on burying beetles. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 739396.

Sunday, J. M., Bates, A. E., Kearney, M. R., Colwell, R. K., Dulvy, N. K., Longino, J. T., & Huey, R. B. (2014). Thermal-safety margins and the necessity of thermoregulatory behavior across latitude and elevation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(15), 5610–5615. <https://doi.org/10.1073/pnas.1316145111>

Suzuki, S. (2009). Mate choice and copulation frequency in the burying beetle *Nicrophorus quadripunctatus* (Coleoptera: Silphidae): Effect of male body size and presence of a rival. *Psyche: A Journal of Entomology*, 2009, 1–7. <https://doi.org/10.1155/2009/394861>

Tsai, H.-Y., Rubenstein, D. R., Chen, B.-F., Liu, M., Chan, S.-F., Chen, D.-P., Sun, S.-J., Yuan, T.-N., & Shen, S.-F. (2020a). Antagonistic effects of intraspecific cooperation and interspecific competition on thermal performance. *eLife*, 12, e83830. <https://doi.org/10.7554/eLife.83830>

Tsai, H.-Y., Rubenstein, D. R., Fan, Y.-M., et al. (2020b). Locally-adapted reproductive photoperiodism determines population vulnerability to climate change in burying beetles. *Nature Communications*, 11, 1398. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-15208-w>

Trumbo, S. T. (1992). Evolution of parental care in insects. *Annual Review of Entomology*, 37, 163–186. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.37.010192.001115>

Wood, D. W., & Bjorndal, K. A. (2000). Relation of temperature, moisture, salinity, and slope to nest site selection in loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*). *Copeia*, 2000(1), 119–128. [https://doi.org/10.1643/0045-8511\(2000\)2000\[0119:ROTMSA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1643/0045-8511(2000)2000[0119:ROTMSA]2.0.CO;2)

陳德沛 (2020)。尼泊爾埋葬蟲不同溫度下的運動表現。〔碩士論文。國立臺灣大學〕臺灣博碩士論文知識加值系統。 <https://hdl.handle.net/11296/ruupfr>。

陳厚安（2024）。種間競爭壓力促進尼泊爾埋葬蟲合作行為的地區性適應。〔碩士論文。國立臺灣師範大學〕臺灣博碩士論文知識加值系統。  
<https://hdl.handle.net/11296/7whpx2>。

黃詩蘋（2022）。同屬物種間的競爭抑制尼泊爾埋葬蟲的合作行為〔碩士論文，國立臺灣大學〕。華藝線上圖書館。<https://doi.org/10.6342/NTU202203375>

黃文伯、葛兆年（2013）。台灣福山地區三種埋葬蟲的分布與尼泊爾埋葬蟲（Coleoptera: Silphidae）的族群動態。《生物學報》，48，1–11。

台灣醫事檢驗學會（編）（2009）。感染症分生檢驗檢體之收集、傳送、處理與儲存。台灣醫事檢驗學會。

[https://www.labmed.org.tw/Upfiles/Test\\_5A/2012928183644.pdf](https://www.labmed.org.tw/Upfiles/Test_5A/2012928183644.pdf)



## 附錄



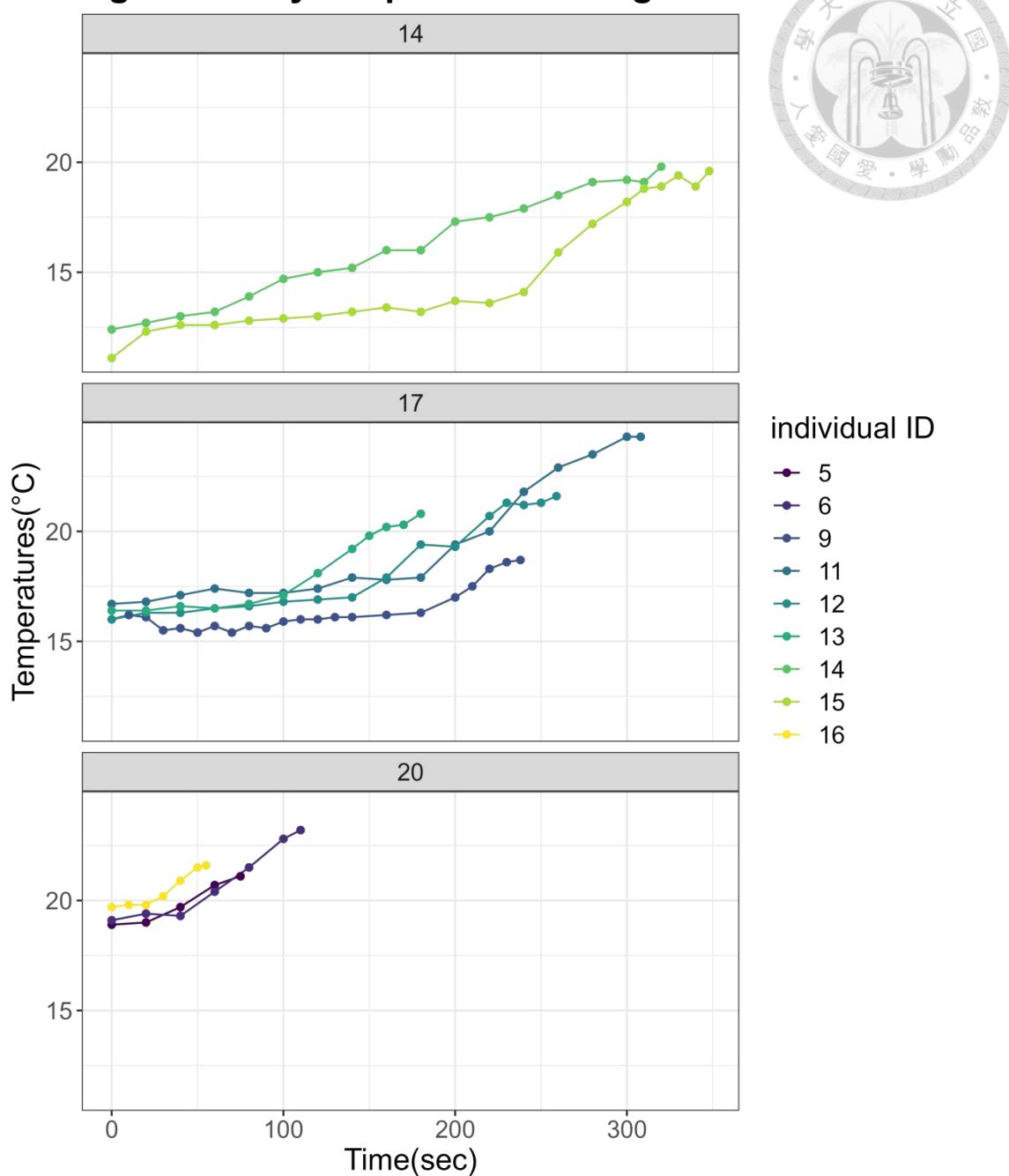
(圖 1) 生殖溫度偏好實驗冰箱架設

冰箱裡側為不同溫度設定，內放置生殖用巢箱並以中間水管連通，以供繁殖對在實驗時可於禮者間爬行，選擇偏好之環境。一對冰箱共有兩層，可放置兩組實驗。



(圖 2) 運動表現測試之履帶裝置  
(a) 實驗用電腦、履帶、發電機以及紀錄之紅線熱像儀；(b) 履帶運作及實驗個體展示。

## Changes in body temperature during treadmill test

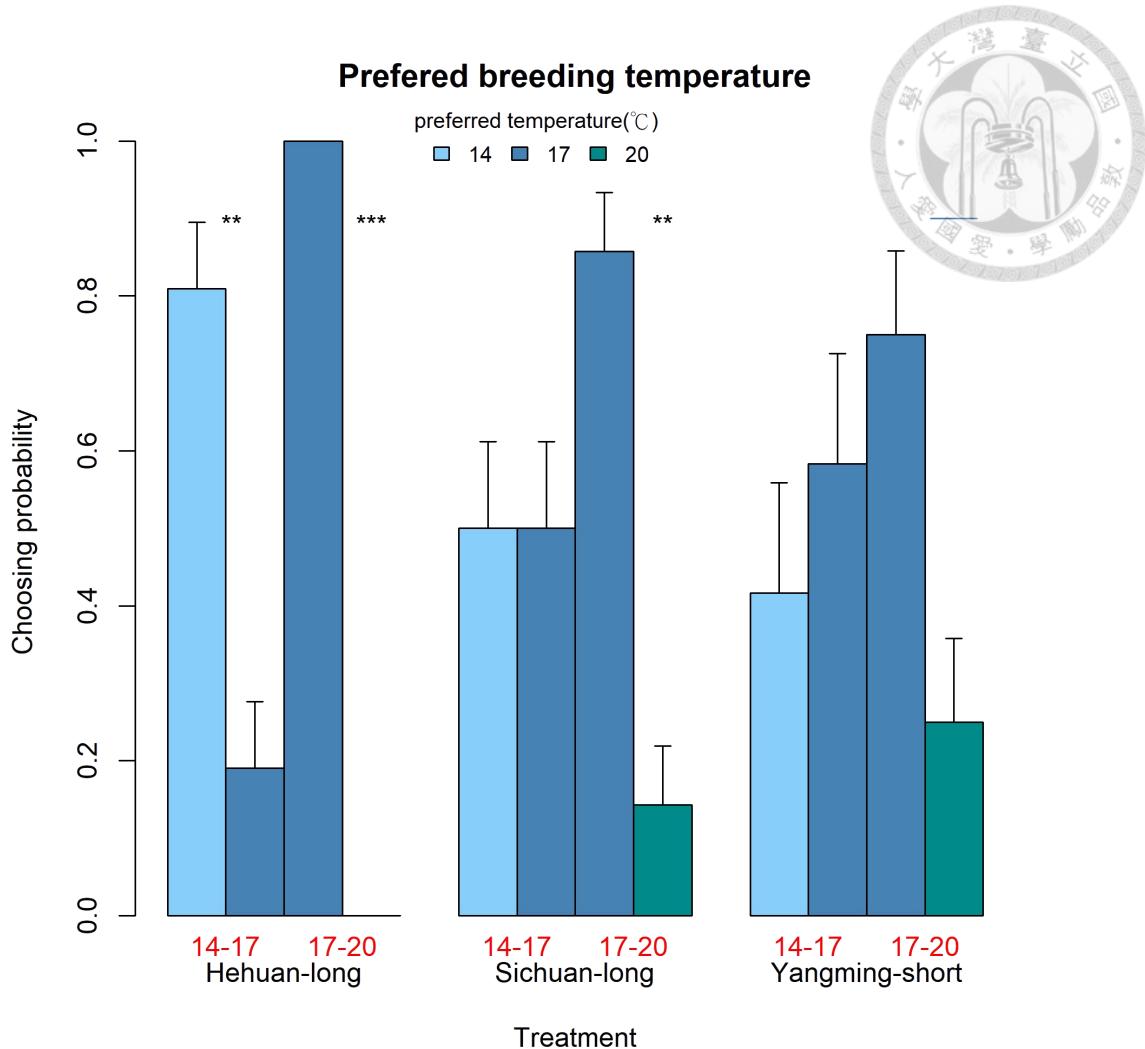


(圖 3) 不同溫度環境下之升溫狀況

不同溫度處理下之實驗個體在前期皆保持穩定的升溫速率，穩定行走，後期斜率增加，加速升溫達到起飛逃離之目的。



(圖 4) 生殖實驗巢箱展示  
每個巢箱放置大白鼠作為繁殖資源，實驗時投入一對繁殖對，將其放入對應溫度之生長箱等待繁殖結果。

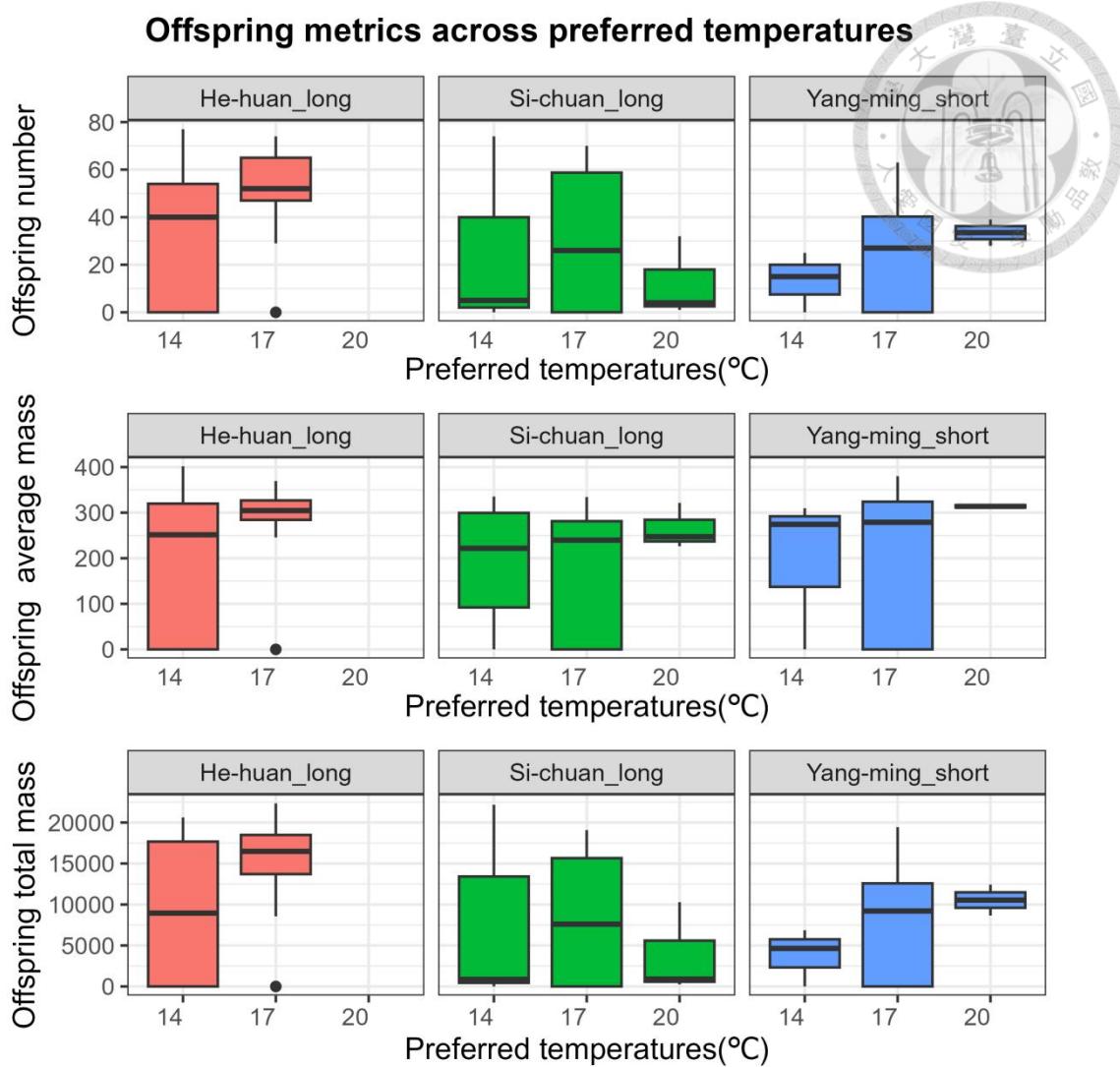


(圖 5) 各族群選擇偏好柱狀圖

14°C 與 17°C 之偏好溫度比較中，合歡山族群顯著偏好 14°C (Binomial test, n = 21, p = 0.0072)；四川與陽明山族群不存在顯著差異。

17°C 與 20°C 之偏好溫度比較中，三族群皆偏好 17°C (Binomial test, Hehuanshan : n = 18, p < 0.001 ; Sichuan : n = 21, p = 0.0015 ; Yangmingshan : n = 10, p = 0.0768)。

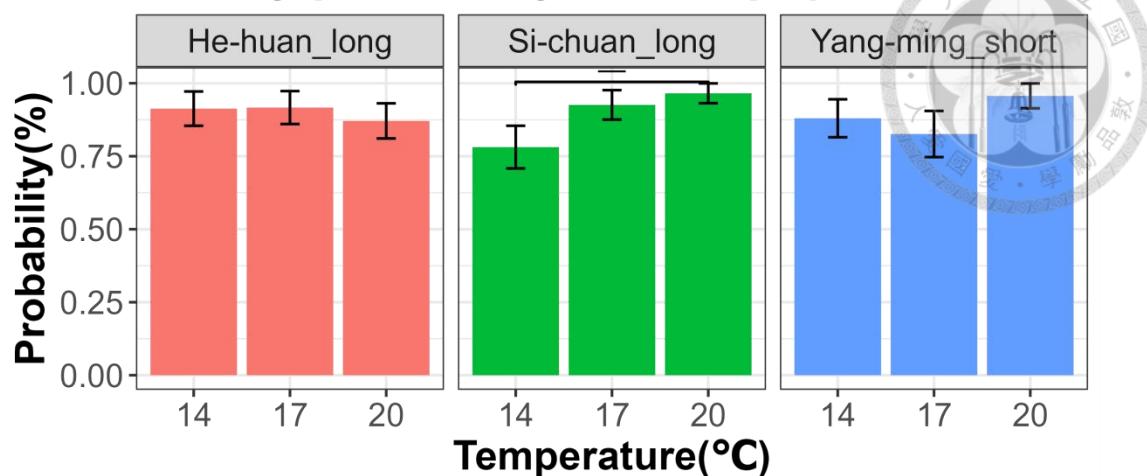
誤差棒為標準誤 (SE, 平均值標準差)



(圖 6) 偏好繁殖溫度實驗之子代表現

由於在偏好實驗結束後，為將生殖巢箱移出實驗冰箱轉移至對應溫度生長箱過程曾於室溫中暴露 1~2 小時，無法控制該便因之影響，故而子代表現僅做為紀錄呈現，不納入後續討論。

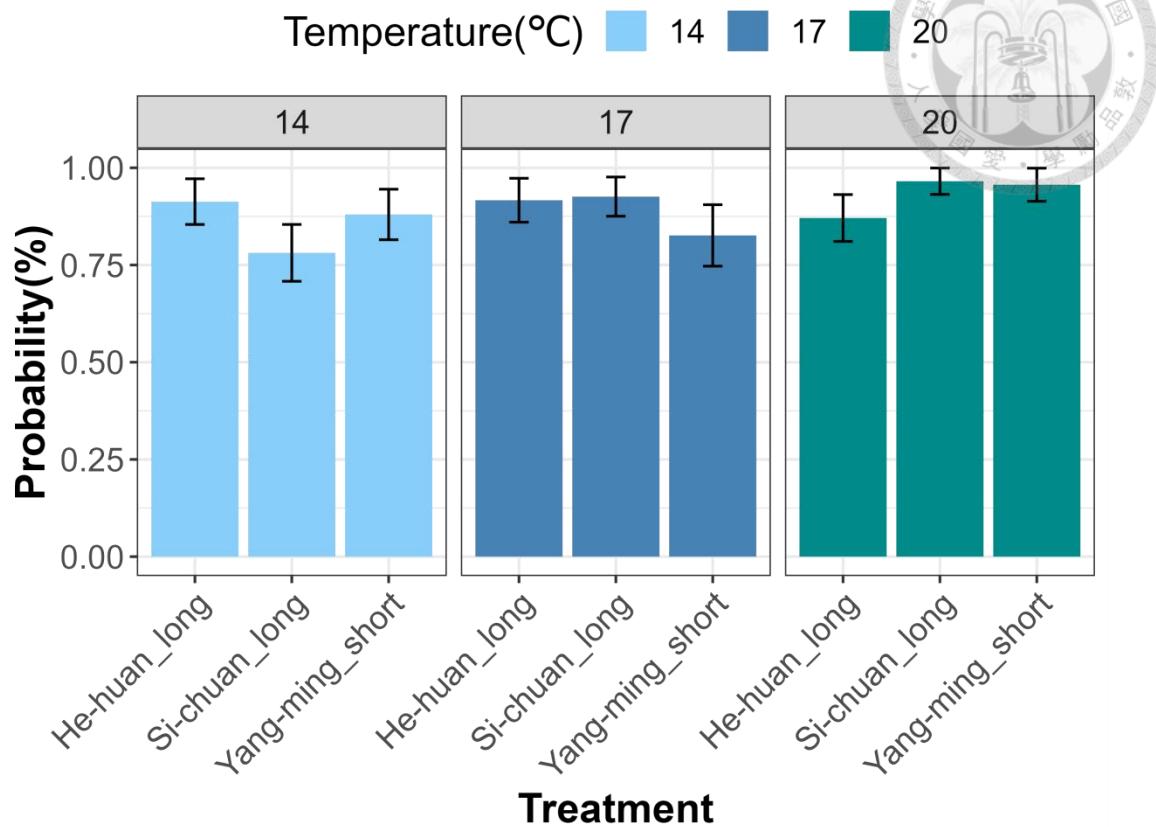
## Fly probability across population



(圖 7) 不同族群之起飛機率圖

各族群在不同溫度間的起飛率不存在顯著差異 (Fisher's test, Hehuanshan :  $n = 78$ ,  $p = 0.9018$  ; Sichuan :  $n = 88$ ,  $p = 0.066$  ; Yangmingshan :  $n = 71$ ,  $p = 0.4185$ ) 合歡山、陽明山以及四川三族群在各溫度下皆可達到起飛。  
誤差棒為標準誤 (SE，平均值標準差)

## Fly probability across population



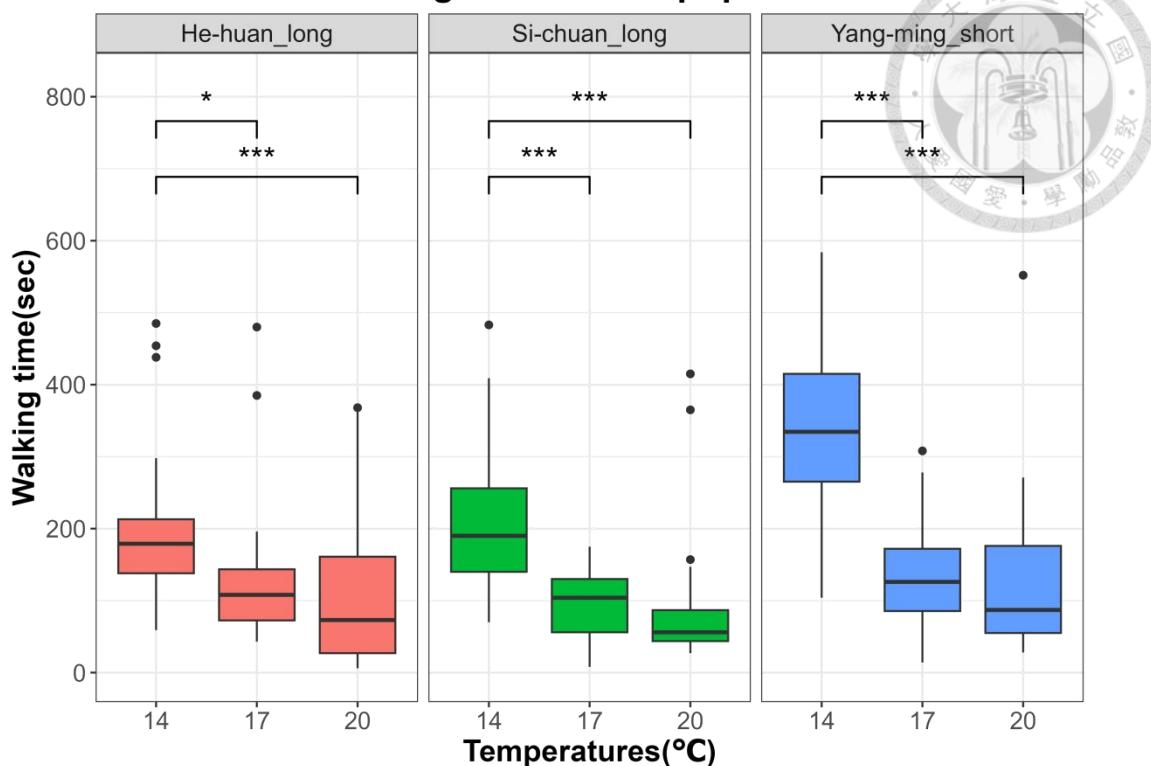
(圖 8) 各溫度下不同族群之起飛機率圖

同一溫度下各族群之起飛率不存在顯著差異 (Fisher's test, 14°C : n = 80, p = 0.386 ;

17°C : n = 74, p = 0.5784 ; 20°C : n = 83, p = 0.3731 )

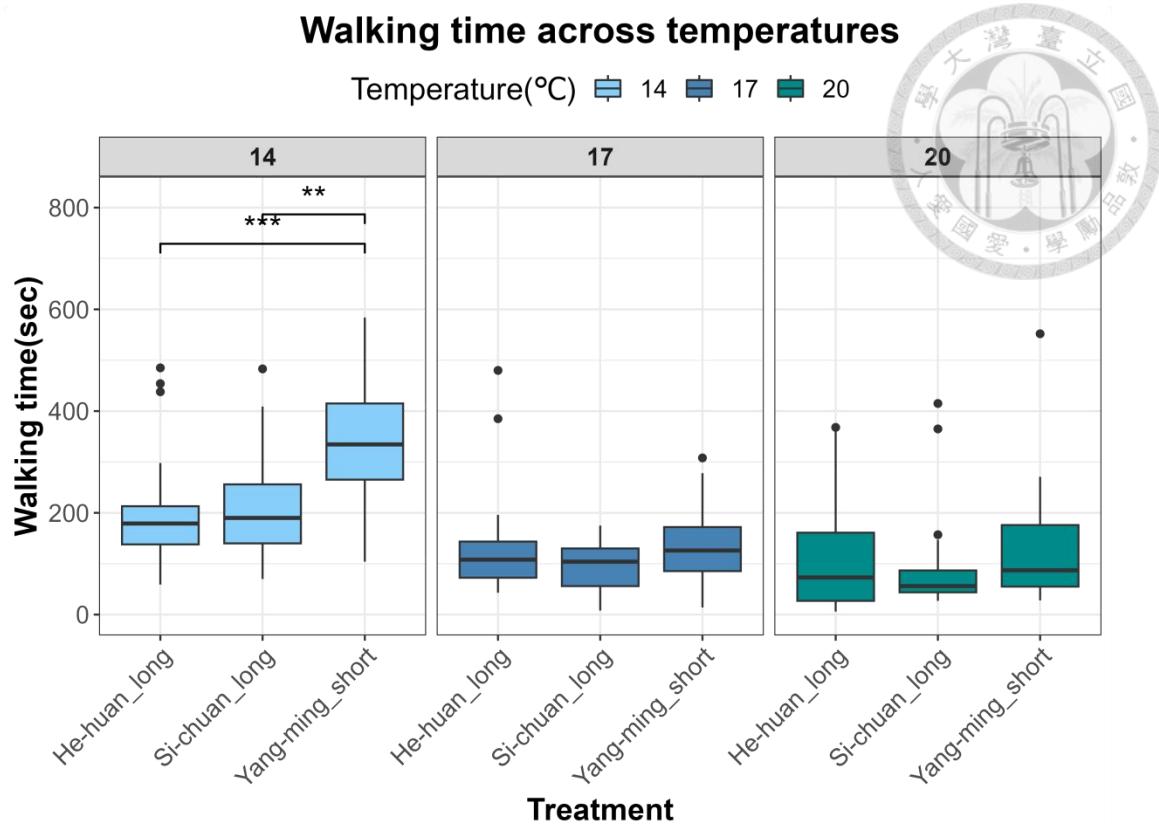
誤差棒為標準誤 (SE, 平均值標準差)

## Walking time across population



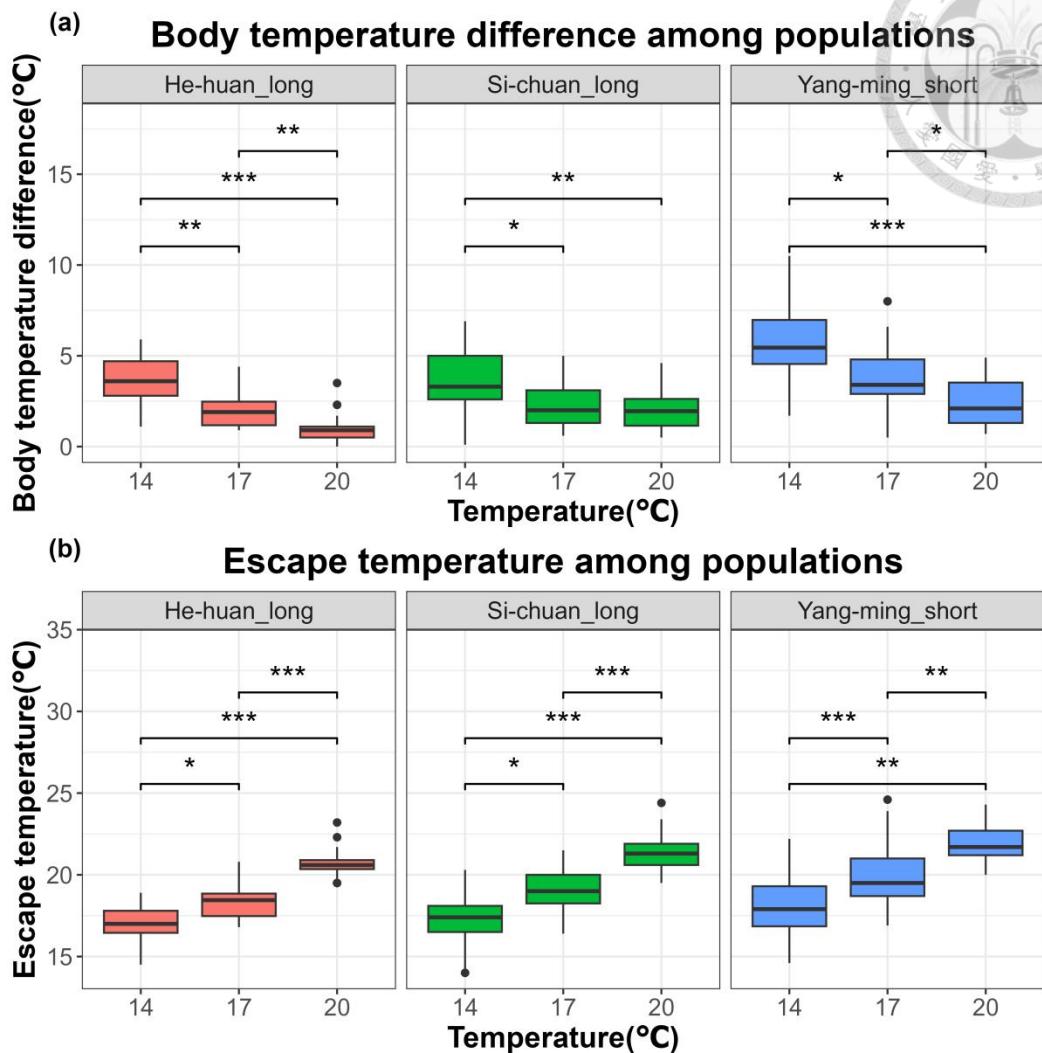
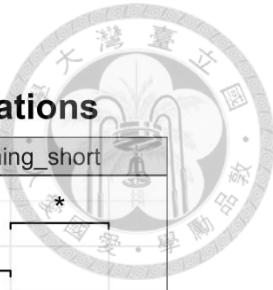
(圖 9) 不同族群之行走時間

各族群在不同溫度下之行走時間存在顯著差異 (Kruskal-Wallis test, Hehuanshan :  $n = 78, p = 0.0012$  ; Sichuan :  $n = 88, p < 0.001$  ; Yangmingshan :  $n = 71, p < 0.001$  )，三族群皆是溫度越低，行走時間越長。



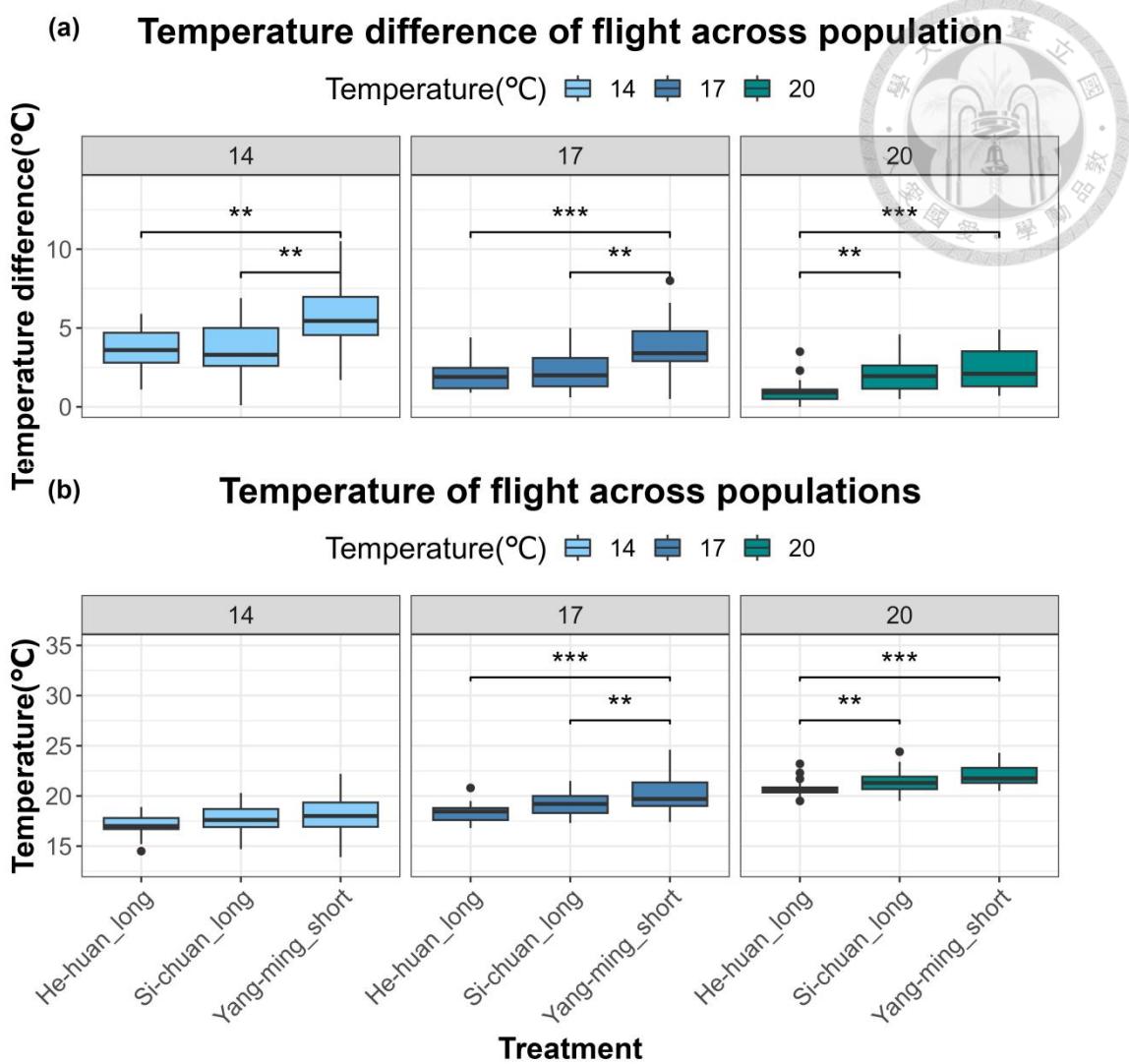
(圖 10) 各溫度下不同族群之行走時間

僅  $14^{\circ}\text{C}$  下三族群之行走時間存在顯著差異 (Kruskal-Wallis test,  $14^{\circ}\text{C}$  :  $n = 80$ ,  $p < 0.001$  ;  $17^{\circ}\text{C}$  :  $n = 74$ ,  $p = 0.198$  ;  $20^{\circ}\text{C}$  :  $n = 83$ ,  $p = 0.398$  )，於  $17^{\circ}\text{C}$  、  $20^{\circ}\text{C}$  下，三族群間行走時間不存在顯著差異。



(圖 11) 各族群不同溫度下之身體溫度變化 (a) 不同族群之逃離時溫差 (b) 不同族群之逃離溫度。

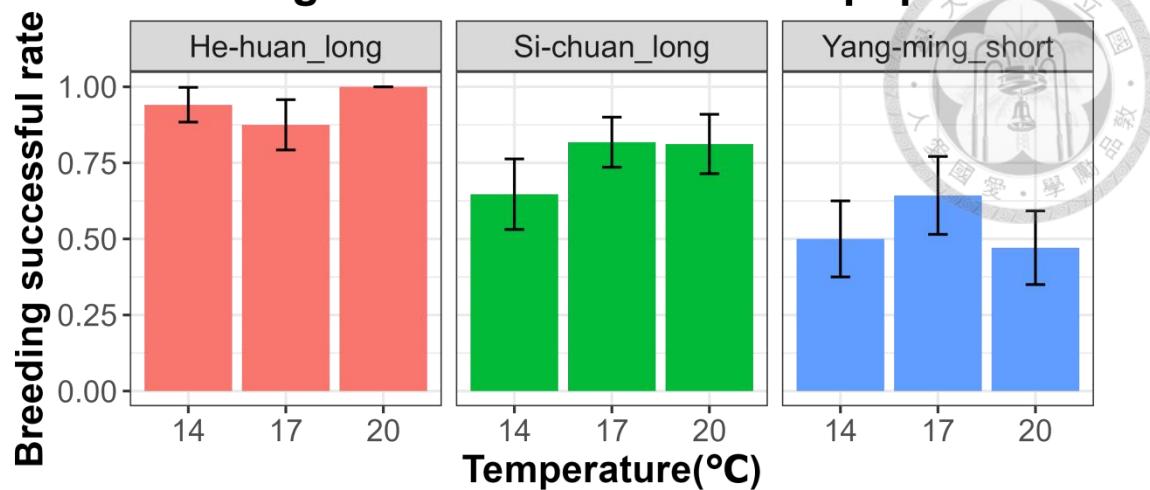
(a) 三族群在不同溫度下的逃離時的胸部溫差存在顯著差異 ( Kruskal-Wallis test, Hehuanshan :  $n = 78$ ,  $p < 0.001$  ; Sichuan :  $n = 88$ ,  $p < 0.001$  ; Yangmingshan :  $n = 71$ ,  $p < 0.001$  ) , 溫度越低，溫差越大。其中合歡山與陽明山族群在三溫度間表現皆存在差異；四川在  $17^{\circ}\text{C}$  與  $20^{\circ}\text{C}$  間表現不存在顯著差異。(b) 三族群於各溫度下逃離時胸部溫度存在顯著差異 ( Kruskal-Wallis test, Hehuanshan :  $n = 78$ ,  $p < 0.001$  ; Sichuan :  $n = 88$ ,  $p < 0.001$  ; Yangmingshan :  $n = 71$ ,  $p < 0.001$  ) , 環境溫度越高，逃離溫度時高。



(圖 12) 各溫度下不同族群之身體溫度變化 (a) 不同溫度之逃離時溫差 (b) 不同溫度之逃離溫度

(a) 同一溫度下各族群逃離時的胸部溫差存在顯著差異 (Kruskal–Wallis test,  $14^{\circ}\text{C} : n = 80, p < 0.001$  ;  $17^{\circ}\text{C} : n = 74, p < 0.001$  ;  $20^{\circ}\text{C} : n = 83, p < 0.001$  )。(b) 同一溫度下各族群逃離時胸部溫度在  $17 - 20^{\circ}\text{C}$  存在顯著差異 (Kruskal–Wallis test,  $14^{\circ}\text{C} : n = 80, p = 0.1671$  ;  $17^{\circ}\text{C} : n = 74, p < 0.001$  ;  $20^{\circ}\text{C} : n = 83, p < 0.001$  )。

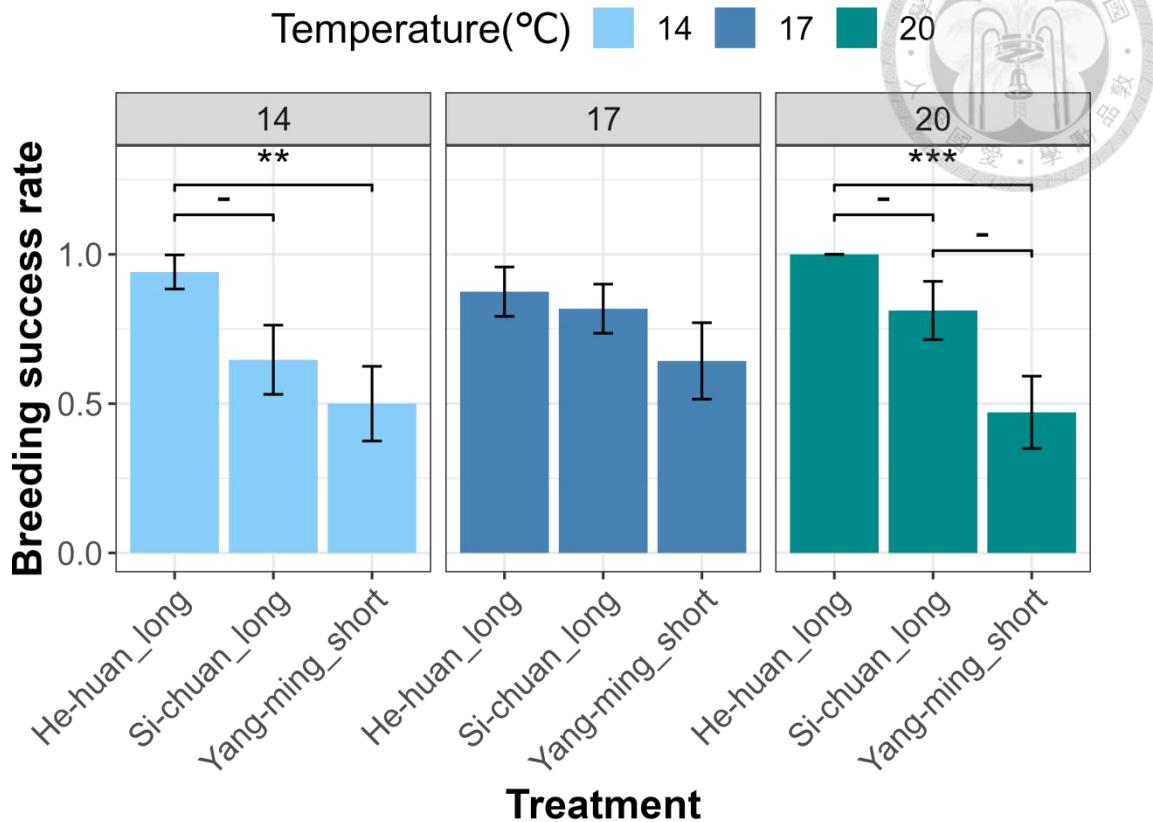
## Breeding successful rate across populations



(圖 13) 不同族群之繁殖成功率

各族群內在不同溫度下的繁殖成功率無顯著差異 (Fisher's exact test, Hehuanshan :  $n = 53, p = 0.1887$  ; Sichuan :  $n = 55, p = 0.4804$  ; Yangmingshan :  $n = 47, p = 0.623$  )。誤差棒為標準誤 (SE, 平均值標準差)

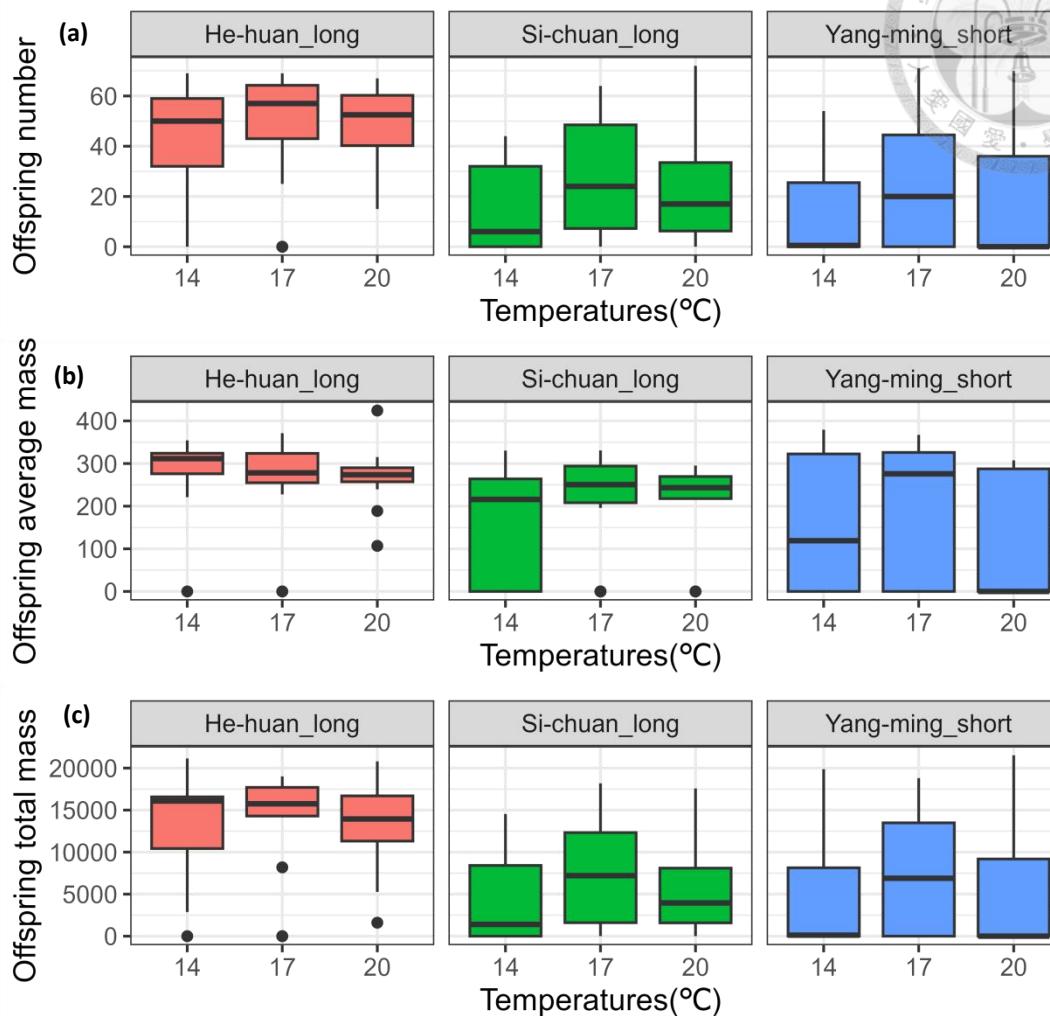
## Breeding success Rate across populations



(圖 14)各溫度下不同族群之繁殖成率

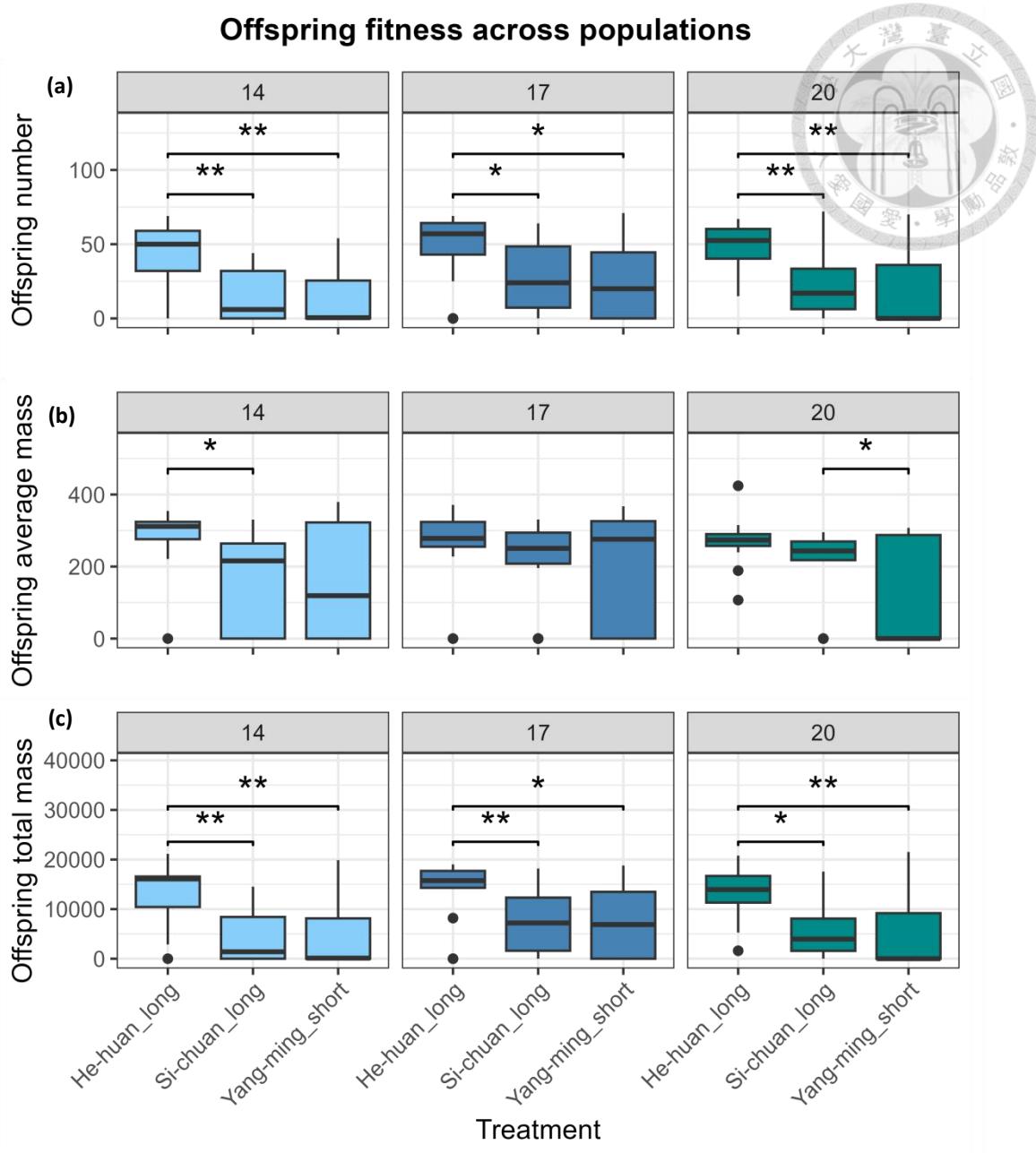
同一溫度下的不同族群的繁殖成功率則存在差異 (Fisher's exact test, 14 °C : n = 50, p = 0.0143 ; 17 °C : n = 52, p = 0.3241 ; 20 °C : n = 53, p < 0.001) , 14 °C 與 20 °C 下，合歡山族群之繁殖成功率顯著大於陽明山族群；14 °C 下四川之生殖成功率略小於合歡山族群，20 °C 下四川族群之表現略小於其他兩族群。  
誤差棒為標準誤 (SE，平均值標準差)

## Offspring metrics at different temperatures



(圖 15) 不同族群之繁殖結果

各族群於不同溫度下之 (a) 子代數量 (Hehuanshan :  $n = 53, p = 0.6273$  ; Sichuan :  $n = 55, p = 0.2044$  ; Yangmingshan :  $n = 47, p = 0.517$ ) ; (b) 子代重量 (Hehuanshan :  $n = 53, p = 0.1294$  ; Sichuan :  $n = 55, p = 0.4401$  ; Yangmingshan :  $n = 47, p = 0.327$ ) ; (c) (Hehuanshan :  $n = 53, p = 0.7496$  ; Sichuan :  $n = 55, p = 0.2964$  ; Yangmingshan :  $n = 47, p = 0.5745$ ) 子代總重，皆不存在顯著差異。



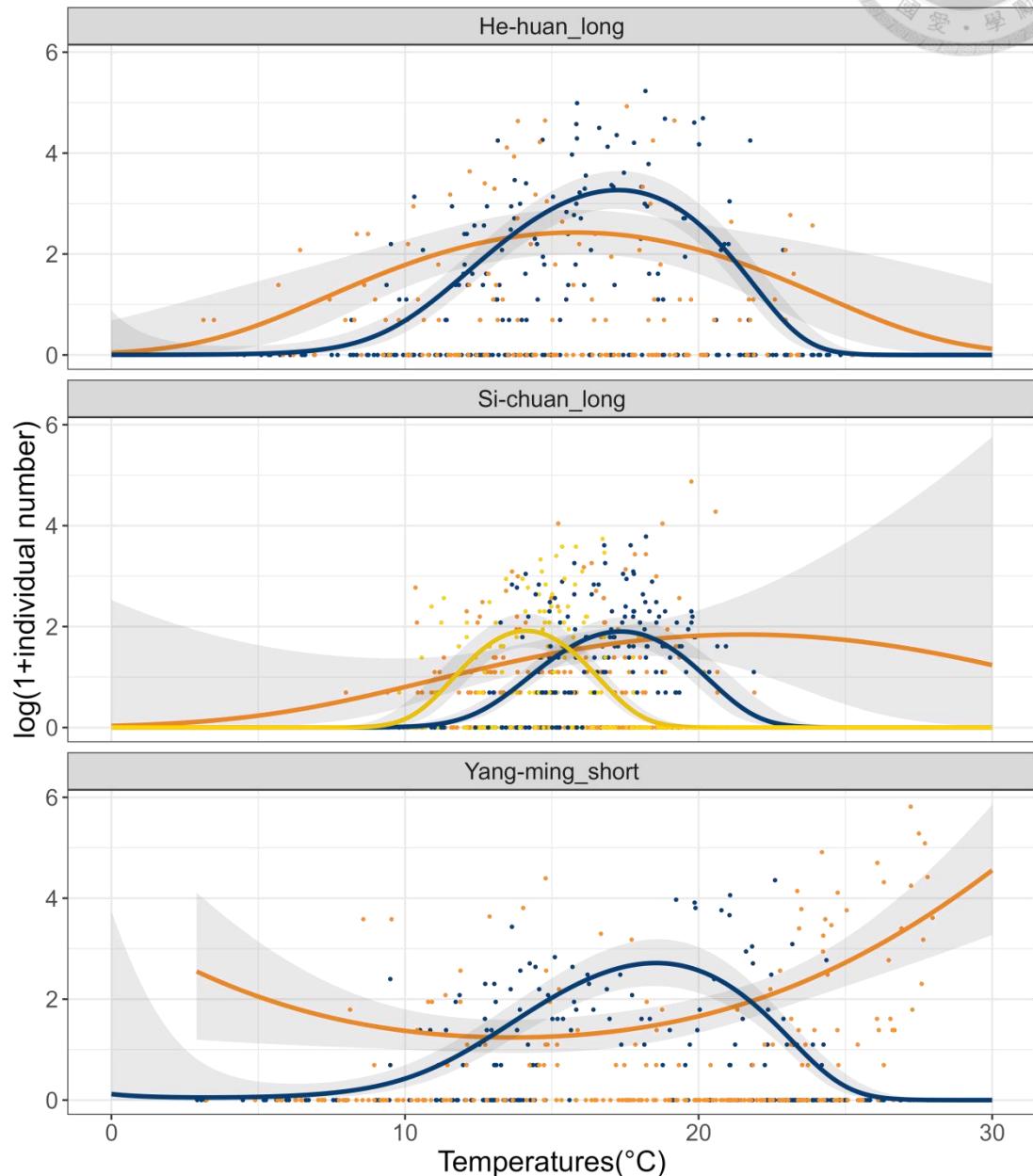
(圖 16) 各溫度下不同族群之繁殖結果

同一溫度下各族群之(a)子代數量(Kruskal - Wallis test, 14°C : n = 50, p < 0.001 ; 17°C : n = 52, p = 0.0149 ; 20°C : n = 53, p = 0.0014)；(b) 子代重量(Kruskal - Wallis test, 14°C : n = 50, p = 0.0265 ; 17°C : n = 52, p = 0.2898 ; 20°C : n = 53, p = 0.0249)；(c) 子代總重(Kruskal - Wallis test, 14°C : n = 50, p < 0.001 ; 17°C : n = 52, p = 0.0068 ; 20°C : n = 53, p = 0.0018)存在顯著差異。合歡山族群於各溫度下，子代數量及總重上皆優於四川及陽明山族群，於 14°C 下子代重量大於四川及陽明山族群；而陽明山族群於 20°C 下子代重量小於合歡山與四川族群。



## Field distribution across populations

Species — Blowfly — *Nicrophorus nepalensis* — *Nicrophorus schawalleri*



(圖 17) 各埋葬蟲族群與種間競爭對手之分布溫度圖

由上而下分別是合歡山族群、四川族群、陽明山族群之野外分布圖。藍色為尼泊爾埋葬蟲；橘色為麗蠅；黃色為衿覆葬甲。合歡山族群與四川族群之埋葬蟲分布高峰溫度相近，陽明山族群則分布較高溫之區間。合歡山族群之麗蠅與埋葬蟲存在分布重疊；四川族群則隨溫度升高而增多麗蠅，於 18°C 後分布變化趨於平緩，衿覆葬甲分布高峰溫度則較埋葬蟲更低，三者高峰位置相互錯開；陽明山族群則明顯隨溫度上升而增加麗蠅分布量。

(表 1) 各族群之繁殖偏好溫度。 (a) 14°C-17°C下各族群 Binomial test 之分析結果。 (b) 17°C-20°C下各族群 Binomial test 之分析結果。

(a)

Treatment	set_up_T	p_value	Odds_Ratio	Signif
Sichuan	14 vs 17	1.0000	0.50	ns
Hehuanshan	14 vs 17	0.0072	0.81	**
Yangmingshan	14 vs 17	0.7744	0.42	ns

(b)

Treatment	set_up_T	p_value	Odds_Ratio	Signif
Sichuan	17 vs 20	0.0015	0.14	**
Hehuanshan	17 vs 20	0.0000	0.00	***
Yangmingshan	17 vs 20	0.0768	0.25	~

(表 2) 以 Fisher's exact test 進行兩兩比對不同族群之起飛機率。(a) 各族群於不同溫度下之起飛率。(b) 同一溫度下各族群之起飛率。

(a)

Treatment	Temp1	Temp2	p_value	Odds_Ratio	Signif
Hehuanshan	20	17	0.6862	0.62	ns
Hehuanshan	20	14	1.0000	0.65	ns
Hehuanshan	17	14	1.0000	1.05	ns
Yangmingshan	20	14	0.6099	2.94	ns
Yangmingshan	20	17	0.3463	4.49	ns
Yangmingshan	14	17	0.6957	1.53	ns
Sichuan	17	14	0.1599	3.43	ns
Sichuan	17	20	0.6045	0.45	ns
Sichuan	14	20	0.0551	0.13	~

(b)

Treatment	Pop1	Pop2	p_value	Odds_Ratio	Signif
20	Hehuanshan	Yangmingshan	0.3800	0.31	ns
20	Hehuanshan	Sichuan	0.3547	0.25	ns
20	Yangmingshan	Sichuan	1.0000	0.79	ns
17	Hehuanshan	Sichuan	1.0000	0.88	ns
17	Hehuanshan	Yangmingshan	0.4158	2.28	ns
17	Sichuan	Yangmingshan	0.3946	2.58	ns
14	Sichuan	Hehuanshan	0.2769	0.35	ns
14	Sichuan	Yangmingshan	0.4868	0.49	ns
14	Hehuanshan	Yangmingshan	1.0000	1.42	ns

(表 3) 以 Dunn's test 進行不同族群之行走時間分析。(a) 各族群在不同溫度間的行走時間。(b) 不同溫度下各族群的行走時間。

(a)

group	Comparison	Z	P.adj	Signif
Hehuanshan	14 - 17	2.5267626	0.0230	*
Hehuanshan	14 - 20	3.5855483	0.0010	**
Hehuanshan	17 - 20	0.9483441	0.3429	ns
Yangmingshan	14 - 17	4.0890108	0.0000	***
Yangmingshan	14 - 20	5.1403710	0.0000	***
Yangmingshan	17 - 20	0.8597258	0.3899	ns
Sichuan	14 - 17	4.0882059	0.0000	***
Sichuan	14 - 20	5.3271360	0.0000	***
Sichuan	17 - 20	1.1248187	0.2606	ns

(b)

group	Comparison	Z	P.adj	Signif
20	Hehuanshan - Sichuan	0.04099668	0.9672	ns
20	Hehuanshan - Yangmingshan	-1.17889215	0.4768	ns
20	Sichuan - Yangmingshan	-1.22727187	0.6591	ns
17	Hehuanshan - Sichuan	1.00332168	0.6314	ns
17	Hehuanshan - Yangmingshan	-0.79886772	0.4243	ns
17	Sichuan - Yangmingshan	-1.78572148	0.2224	ns
14	Hehuanshan - Sichuan	-0.43206567	0.6656	ns
14	Hehuanshan - Yangmingshan	-3.58657283	0.0010	**
14	Sichuan - Yangmingshan	-3.30554385	0.0018	**

(表 4) 以 Dunn's test 進行不同族群之逃離溫差分析。(a) 各族群在不同溫度間的逃離溫差。(b) 不同溫度下各族群的逃離溫差。



(a)

group	Comparison	Z	P.adj	Signif
Hehuanshan	14 - 17	3.299481	0.0019	**
Hehuanshan	14 - 20	6.558694	0.0000	***
Hehuanshan	17 - 20	3.139458	0.0016	**
Yangmingshan	14 - 17	2.419921	0.0155	*
Yangmingshan	14 - 20	5.095442	0.0000	***
Yangmingshan	17 - 20	2.485561	0.0258	*
Sichuan	14 - 17	3.003414	0.0053	**
Sichuan	14 - 20	3.814358	0.0004	***
Sichuan	17 - 20	0.727112	0.4671	ns

(b)

group	Comparison	Z	P.adj	Signif
20	Hehuanshan - Sichuan	-3.79362102	0.0002	***
20	Hehuanshan - Yangmingshan	-4.46974662	0.0000	***
20	Sichuan - Yangmingshan	-0.91448757	0.3604	ns
17	Hehuanshan - Sichuan	-0.83459026	0.4039	ns
17	Hehuanshan - Yangmingshan	-3.99291914	0.0001	***
17	Sichuan - Yangmingshan	-3.30719105	0.0018	**
14	Hehuanshan - Sichuan	-0.08658662	0.9310	ns
14	Hehuanshan - Yangmingshan	-3.32125314	0.0017	**
14	Sichuan - Yangmingshan	-3.37847589	0.0021	**

(表 5) 以 Dunn's test 進行不同族群之逃離溫度分析。(a) 各族群在不同溫度間的逃離溫度。(b) 不同溫度下各族群的逃離溫度。



(a)

group	Comparison	Z	P.adj	Signif
Hehuanshan	14 - 17	-2.317312	0.0204	*
Hehuanshan	14 - 20	-6.947875	0.0000	***
Hehuanshan	17 - 20	-4.576977	0.0000	***
Yangmingshan	14 - 17	-2.798918	0.0051	**
Yangmingshan	14 - 20	-5.828244	0.0000	***
Yangmingshan	17 - 20	-2.812047	0.0098	**
Sichuan	14 - 17	-2.491003	0.0127	*
Sichuan	14 - 20	-6.714866	0.0000	***
Sichuan	17 - 20	-4.154334	0.0000	***

(b)

group	Comparison	Z	P.adj	Signif
14	Hehuanshan - Sichuan	-1.2967400	0.3894	ns
14	Hehuanshan - Yangmingshan	-1.8541346	0.1911	ns
14	Sichuan - Yangmingshan	-0.6219664	0.5339	ns
17	Hehuanshan - Sichuan	-2.2738017	0.0459	*
17	Hehuanshan - Yangmingshan	-4.0132624	0.0001	***
17	Sichuan - Yangmingshan	-1.9457918	0.0516	ns
20	Hehuanshan - Sichuan	-2.9657945	0.0060	**
20	Hehuanshan - Yangmingshan	-4.6844842	0.0000	***
20	Sichuan - Yangmingshan	-1.9146954	0.0555	ns

(表 6) 以 Fisfer's excat test 進行兩兩比對不同族群之繁殖成功率。(a) 各族群於不同溫度下之生殖成功率。(b) 不同溫度下各族群之生殖成功率。

(a)

Treatment	temp1	temp2	p_value	Odds_Ratio	Signif
Yangmingshan	14	17	0.4837	0.57	ns
Yangmingshan	14	20	1.0000	1.12	ns
Yangmingshan	17	20	0.4730	1.98	ns
Hehuanshan	14	17	0.6012	2.23	ns
Hehuanshan	14	20	0.4595	0.00	ns
Hehuanshan	17	20	0.1905	0.00	ns
Sichuan	14	17	0.2819	0.42	ns
Sichuan	14	20	0.4384	0.43	ns
Sichuan	17	20	1.0000	1.04	ns

(b)

Temperatures	treat1	treat2	p_value	Odds_Ratio	Signif
20	Hehuanshan	Sichuan	0.0784	Inf	~
20	Hehuanshan	Yangmingshan	0.0002	Inf	***
20	Sichuan	Yangmingshan	0.0707	4.63	~
17	Hehuanshan	Sichuan	1.0000	1.54	ns
17	Hehuanshan	Yangmingshan	0.2040	3.71	ns
17	Sichuan	Yangmingshan	0.2667	2.43	ns
14	Hehuanshan	Sichuan	0.0854	8.22	~
14	Hehuanshan	Yangmingshan	0.0066	14.66	**
14	Sichuan	Yangmingshan	0.4905	1.80	ns

(表 7) 以 Dunn's test 進行各族群之子代數量表現分析。(a) 各族群於不同溫度下的子代數量。(b) 不同溫度下各族群之子代數量



(a)

group	Comparison	Z	P.adj	Signif
Yangmingshan	14 - 17	-1.1485817	0.7521	ns
Yangmingshan	14 - 20	-0.5529766	1.0000	ns
Yangmingshan	17 - 20	0.6309914	1.0000	ns
Hehuanshan	14 - 17	-0.9380870	1.0000	ns
Hehuanshan	14 - 20	-0.6774251	1.0000	ns
Hehuanshan	17 - 20	0.3079163	1.0000	ns
Sichuan	14 - 17	-1.7700070	0.2301	ns
Sichuan	14 - 20	-1.1006302	0.8131	ns
Sichuan	17 - 20	0.5728144	1.0000	ns

(b)

group	Comparison	Z	P.adj	Signif
20	Hehuanshan - Sichuan	2.8160841	0.0145	*
20	Hehuanshan - Yangmingshan	3.3075566	0.0028	**
20	Sichuan - Yangmingshan	0.4207885	1.0000	ns
17	Hehuanshan - Sichuan	2.6059955	0.0274	*
17	Hehuanshan - Yangmingshan	2.4438187	0.0435	*
17	Sichuan - Yangmingshan	0.1114678	1.0000	ns
14	Hehuanshan - Sichuan	3.3398165	0.0025	**
14	Hehuanshan - Yangmingshan	3.5531045	0.0011	**
14	Sichuan - Yangmingshan	0.2642805	1.0000	ns

(表 8) 以 Dunn's test 進行各族群之子代重量表現分析。(a) 各族群於不同溫度下的子代重量。(b) 各溫度下不同族群之子代重量。

(a)

group	Comparison	Z	P.adj	Signif
Yangmingshan	14 - 17	-0.4864332	1.0000	ns
Yangmingshan	14 - 20	0.9937180	0.9610	ns
Yangmingshan	17 - 20	1.4523050	0.4392	ns
Hehuanshan	14 - 17	0.9593356	1.0000	ns
Hehuanshan	14 - 20	2.0202411	0.1300	ns
Hehuanshan	17 - 20	0.9907099	0.9654	ns
Sichuan	14 - 17	-1.2736111	0.6084	ns
Sichuan	14 - 20	-0.5468179	1.0000	ns
Sichuan	17 - 20	0.6720477	1.0000	ns

(b)

group	Comparison	Z	P.adj	Signif
20	Hehuanshan - Sichuan	2.0085188	0.1337	ns
20	Hehuanshan - Yangmingshan	2.5404572	0.0332	*
20	Sichuan - Yangmingshan	0.4719253	1.0000	ns
17	Hehuanshan - Sichuan	1.5672393	0.3511	ns
17	Hehuanshan - Yangmingshan	0.6906741	1.0000	ns
17	Sichuan - Yangmingshan	-0.7668680	1.0000	ns
14	Hehuanshan - Sichuan	2.6237530	0.0260	*
14	Hehuanshan - Yangmingshan	1.8239995	0.2044	ns
14	Sichuan - Yangmingshan	-0.7596939	1.0000	ns

(表 9) 以 Dunn's test 進行各族群之子代總重表現。(a) 各族群於不同溫度下的子代總重分析。(b) 各溫度下不同族群之子代總重。



(a)

group	Comparison	Z	P.adj	Signif
Yangmingshan	14 - 17	-1.0179413	0.9261	ns
Yangmingshan	14 - 20	-0.2648831	1.0000	ns
Yangmingshan	17 - 20	0.7765642	1.0000	ns
Hehuanshan	14 - 17	-0.3397080	1.0000	ns
Hehuanshan	14 - 20	0.4093518	1.0000	ns
Hehuanshan	17 - 20	0.7553860	1.0000	ns
Sichuan	14 - 17	-1.5524453	0.3616	ns
Sichuan	14 - 20	-0.9390904	1.0000	ns
Sichuan	17 - 20	0.5302397	1.0000	ns

(b)

group	Comparison	Z	P.adj	Signif
20	Hehuanshan - Sichuan	2.88959715	0.0115	*
20	Hehuanshan - Yangmingshan	3.14377952	0.0050	**
20	Sichuan - Yangmingshan	0.19488831	1.0000	ns
17	Hehuanshan - Sichuan	2.99231504	0.0083	**
17	Hehuanshan - Yangmingshan	2.42302064	0.0461	*
17	Sichuan - Yangmingshan	-0.28206639	1.0000	ns
14	Hehuanshan - Sichuan	3.37510051	0.0022	**
14	Hehuanshan - Yangmingshan	3.27659299	0.0031	**
14	Sichuan - Yangmingshan	-0.04697624	1.0000	ns

(表 10) 各地區尼泊爾埋葬蟲與麗蠅之野外分布。(a) 各地區尼泊爾埋葬蟲在不同溫度下之分布量分析。NB-GLM 回歸表。(b) 各地區麗蠅在不同溫度下之分布量分析。NB-GLM 回歸表。

(a)

Parameter	Coefficient	SE	CI	z	p_value	Signif
(Intercept)	3.1269072	0.19400657	0.95	16.117533	< .001	***
I(scale(Tmean)^3)	-0.3421726	0.08798214	0.95	-3.889114	< .001	***
I(scale(Tmean)^2)	-1.6964938	0.17735843	0.95	-9.565341	< .001	***
scale(Tmean)	0.8474904	0.22095127	0.95	3.835644	< .001	***
LocalitySichuan	-1.5758967	0.25357069	0.95	-6.214822	< .001	***
LocalityYangmingshan	-0.8540933	0.29860831	0.95	-2.860246	0.004	**
I(scale(Tmean)^2):Locality Sichuan	-1.0834996	0.46670308	0.95	-2.321604	0.020	*
I(scale(Tmean)^2):Locality Yangmingshan	0.5749057	0.22493478	0.95	2.555877	0.011	*
scale(Tmean):Locality Sichuan	0.6310077	0.32567047	0.95	1.937565	0.053	~
scale(Tmean):Locality Yangmingshan	0.5472030	0.23831315	0.95	2.296151	0.022	*

(b)

Parameter	Coefficient	SE	CI	z	p_value	Signif
(Intercept)	-3.10550492	1.576271234	0.95	-1.97015898	0.049	*
I(Tmean^2)	-0.02176782	0.007154134	0.95	-3.04269035	0.002	**
Tmean	0.68822745	0.216957225	0.95	3.17218038	0.002	**
LocalitySichuan	-0.30106900	3.377021088	0.95	-0.08915224	0.929	ns
LocalityYangmingshan	6.53516953	1.993579117	0.95	3.27810894	0.001	**
I(Tmean^2):Locality Sichuan	0.01085543	0.014046136	0.95	0.77284094	0.440	ns
I(Tmean^2):Locality Yangmingshan	0.03537380	0.008415980	0.95	4.20317057	< .001	***
Tmean:Locality Sichuan	-0.21750495	0.440269432	0.95	-0.49402691	0.621	ns
Tmean:Locality Yangmingshan	-1.05927010	0.265626093	0.95	-3.98782398	< .001	***