
認識身旁的小傢伙(十)

—蜚蠊瘦蜂步足動態與相位的探討

蔡佳勳 范晴雯 蔡任圃*

臺北市立中山女子高級中學

壹、前言

本校因飼養蟑螂進行教學與研究，在飼養箱內常可觀察到瘦蜂，瘦蜂的後腳明顯比另外兩對腳還長。已知蝗蟲、蟑螂也有後腳長於前腳與中腳的特點，以助跳躍、逃亡，但瘦蜂並不擅於跳躍、逃亡，而常在地面與牆縫中爬行尋找蟑螂卵鞘。瘦蜂擅長在水平面或是垂直面上的爬行運動，其後腳在爬行過程是否也有特別作用？

蜚蠊瘦蜂(ensign wasps, *Evania appendigaster*)又名「旗蜂」，屬於節肢動物門(Arthropoda)、昆蟲綱(Insecta)、有翅亞綱(Pterygota)、膜翅目(Hymenoptera)、細腰亞目(Apocrita)、瘦蜂總科(Evanioidea)、瘦蜂科(Evaniidae)，是一種獨居性的寄生蜂。體色為黑色，具有藍色的複眼，外形酷似蜘蛛(圖一)。蜚蠊瘦蜂產卵於蜚蠊(蟑螂)的卵鞘中，每次僅產一顆，其幼蟲食蜚蠊卵。葉與穆(1994)曾研究瘦蜂產卵的行為，將其行為分為七個步驟—接觸寄主、伸出產卵管輕觸、產卵前靜止、鑽刺、產卵、抽出產卵管、離去，並且發現當寄主密度過低時，瘦蜂會有過度寄生的情況，使得子代死亡率增加。



圖一、蜚蠊瘦蜂的外形(♀)

*為本文通訊作者

前人研究動物行走時的腳間整合，常以步足相位(step phase)作為比較的參數，並且常以蟑螂等擅行走、逃亡的昆蟲作為實驗動物，針對其直線爬行、球體爬行以及斜面爬行，探討其行走速率和步足相位的關係(Spirito and Mushrush, 1979)，但對於瘦蜂運動相關的研究資料則十分缺乏。

本研究進行基本測量，比較雌、雄瘦蜂的後腳長度，並透過運動行為的測量與步足相位的比較，探討瘦蜂在水平面與垂直面爬行時的步足運動，比較不同姿勢與載重方向對於腳間運動的整合作用，以探討昆蟲爬行的運動調節機制。

貳、研究過程與方法

一、基本測量

取出浸置於 70%酒精的雌雄瘦蜂(圖二)標本各十隻，於解剖顯微鏡下使用目鏡測微器測量瘦蜂頭、胸、腹長度與前、中、後腳的基、轉、腿、脛、跗各節的長度，並計算體長與腳長，以比較雌雄的差異。



圖二、雄、雌瘦蜂外形的比較。雄蟲腹部為圓柱狀；雌蟲腹部較為垂直扁平，具產卵管。

二、拍攝爬行行為及靜止時的姿勢

抓取雌雄瘦蜂各五隻，分別置於培養皿內並編號。架設數位攝影機(Sony HDR-SR12)，分別於水平面與垂直面爬行等兩種方式，以每秒擷取 120 張畫面(120 fps)的解析度拍攝瘦蜂爬行的行為，其中垂直爬行的紀錄為向上爬行。每隻拍攝五次以上。隨後麻醉再剪去一隻後腳，待恢復後重複操作上述實驗。

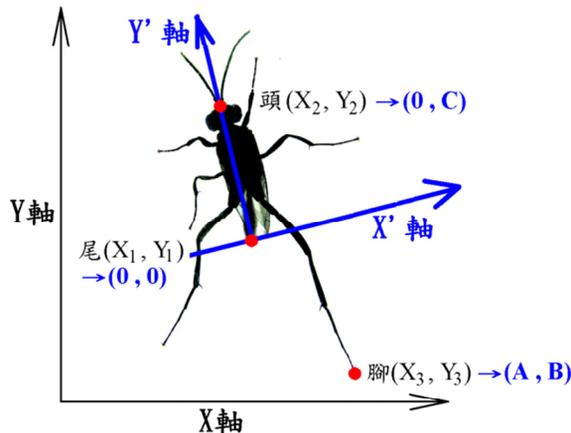
以同樣的方式，拍攝瘦蜂靜止於水平面與垂直面時的姿勢。

三、數據測量與分析

瘦蜂爬行的錄影畫面，使用 KMPlayer(免費播放軟體，下載網址：

<http://www.kmplayer.tw/>)將畫面擷取成數張圖片，於圖片中測量每隻腳前伸與後伸時，頭部、尾部與腳部的座標，同時記錄時間參數。所得的座標經過校正(圖三，參考自鄭等人，2007)：使瘦蜂的尾部位於座標系統中的原點(0,0)，頭部位於正值 Y 軸上，座標為(0,體長)，所記錄的腳部座標亦經校正得到新座標點(見下述)。透過座標校正，可消除瘦蜂爬行期間，身體軸線並非維持一定位置與角度的因子，以建立統一的座標系統，亦可進行個體間的比較。測量、校正六足座標後，以右後腳為基準，比較與左前、右前、左中、右中、左後腳的相位，以進行比較。

為比較水平面與垂直面上靜止時的姿勢，可測量照片中瘦蜂的頭、尾與各步足的座標，其中步足測量其基節-轉節、轉節-腿節、腿節-脛節與脛節-跗節等關節的座標。經座標校正後繪出三對步足中，各關節的在 2D 影像中的分布狀態，以比較停棲於平面及垂直面時的差異。



圖三、瘦蜂頭、尾、腳部座標校正成新座標系統(X'與 Y'軸)示意圖。

$$\text{尾部座標} = (X_1, Y_1) \rightarrow \text{校正成} \rightarrow (0, 0)$$

$$\text{頭部座標} = (X_2, Y_2) \rightarrow \text{校正成} \rightarrow (0, \sqrt{(X_2 - X_1)^2 + (Y_2 - Y_1)^2})$$

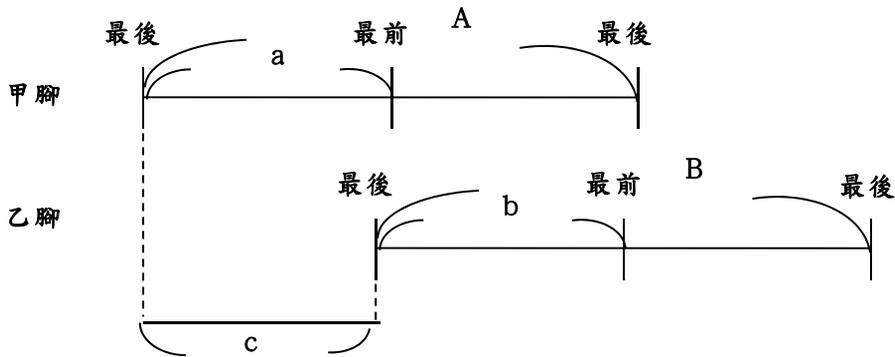
$$\text{腳部座標} = (X_3, Y_3) \rightarrow \text{校正成} \rightarrow \left(\frac{X_3(Y_2 - Y_1) - Y_3(X_2 - X_1) + (X_2 Y_1 - X_1 Y_2)}{\sqrt{(Y_2 - Y_1)^2 + (X_2 - X_1)^2}}, \frac{(X_3 - X_1) + \frac{Y_2 - Y_1}{X_2 - X_1}(Y_3 - Y_1)}{\sqrt{1 + \left(\frac{Y_2 - Y_1}{X_2 - X_1}\right)^2}} \right)$$

四、測量之參數

在蟲體爬行過程中，若一對步足為甲腳與乙腳(圖四)，令甲腳由最後端移動到最前端之時間為 a，而一次跨步周期(腳部位置由最後→最前→最後)之時間為 A；乙腳由最後端移動到最前端之時間為 b，跨步周期之時間為 B；甲乙兩腳的跨步時間間隔為 c。

本研究所測量參數如下：

- (一)、前伸時間比率：甲腳為 a/A ，乙腳為 b/B
- (二)、前伸時間：甲腳為 a ；乙腳為 b ，單位為秒
- (三)、後伸時間：甲腳為 $A-a$ ；乙腳為 $B-b$ ，單位為秒
- (四)、前伸距離：腳間位置由最後至最前之間的直線距離，單位為體長
- (五)、後伸距離：腳間位置由最前至最後之間的直線距離，單位為體長
- (六)、相位：相對於甲腳，乙腳的相位為 c/A



圖四、甲、乙兩腳運動示意圖。

參、實驗結果

一、基本測量

雌、雄瘦蜂身體與腳部的長度如表一所示，其中頭、胸、腹、腰部長度之和定義為體長。雌蟲的前腳與中腳略長於雄蟲，但後腳的長度一致。

表一、雌雄瘦蜂成蟲的頭、胸、腰、腹部、翅膀與各對步足長度之比較(mean ± SD，單位為 mm)與統計結果(單尾 t 檢定，*代表具統計上的差異， $\alpha=0.05$)。

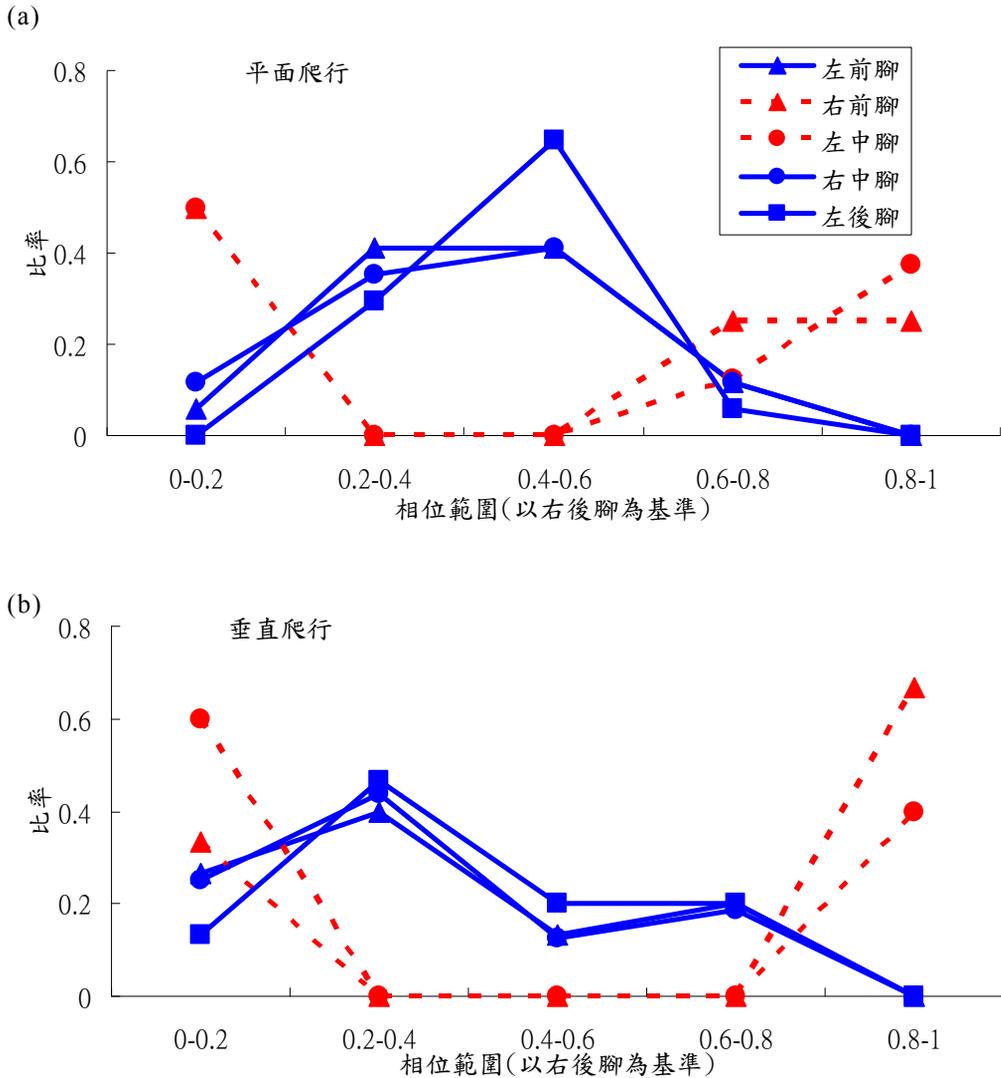
	頭部	胸部*	腰部	腹部	體長	翅膀	前腳*	中腳*	後腳
雄蟲	2.06±0.20	3.23±0.39	1.2±0.10	2.48±0.24	8.96±0.69	5.43±0.26	6.06±0.37	7.10±0.48	12.41±0.50
雌蟲	2.18±0.18	3.46±0.18	1.12±0.14	2.45±0.23	9.21±0.47	5.3±0.19	6.61±0.63	7.72±0.39	12.28±0.73

二、步足相位變化

瘦蜂於平面爬行時，各步足相對於右後腳的相位(圖五)，略可分兩群：右前腳、左中腳皆接近 1 或 0，代表其跨步行為與右後腳近乎同步；而左前腳、右中腳與左後腳的

相位則接近 0.5，代表其跨步時程與右後腳近乎相反。以上數據顯示，瘦蜂的六足爬行運動，符合一般昆蟲的三腳步態模式(tripod gait)，即六隻步足中其中三隻(左前、右中、左後腳)為一組，另外三隻(右前、左中、右後腳)為一組，分別參與爬行運動。

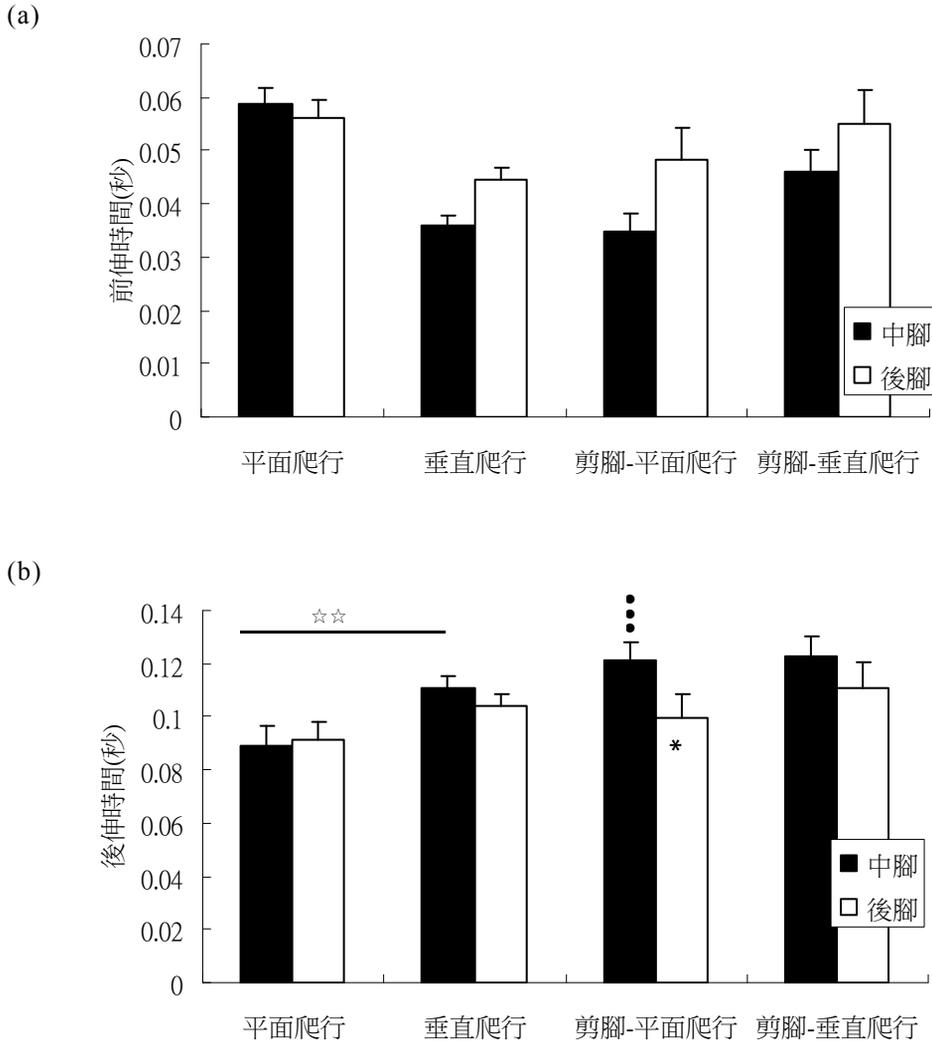
在垂直爬行時，各步足的相位趨勢與平面爬行時類似，但左前腳、右中腳與左後腳的相位有下降的情形，代表其三腳步態模式中，兩組步足的跨步時間差縮短了。



圖五、相對右後腳，瘦蜂其餘各步足在爬行期間的相位比較。(a)平面爬行。(b)垂直爬行。

三、步足的前伸時間與前伸時間

垂直爬行時，中腳與後腳的前伸時間皆小於平面爬行時，且中腳的前伸時間減少的程度大於後腳(圖六)。除了中腳在垂直爬行時，後伸時間略大於平面爬行時，中、後腳之間水平、垂直爬行的後伸時間皆一致。剪去一側後腳後，另一側後腳的前伸與後伸時間，在平面爬行與垂直爬行皆與正常時無異，但中腳在平面爬行時的前伸時間減少，而垂直爬行的前伸時間與平面爬行的後伸時間增加。



圖六、瘦蜂平面爬行與垂直爬行時的跨步時間。(a)前伸時間。(b)後伸時間。
中腳與後腳比較(單尾 t 檢定) * : $p < 0.05$; **** : $p < 0.001$ 。

平面與垂直爬行比較(單尾 t 檢定)

☆ : $p < 0.05$; ☆☆ : $p < 0.01$; ☆☆☆ : $p < 0.005$; ☆☆☆☆ : $p < 0.001$ 。

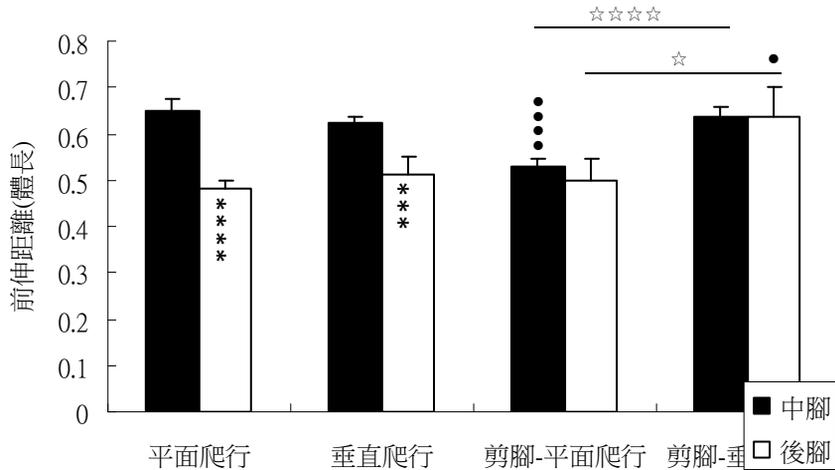
正常與剪腳個體比較(單尾 t 檢定)

● : $p < 0.05$; ●●● : $p < 0.005$; ●●●● : $p < 0.001$ 。

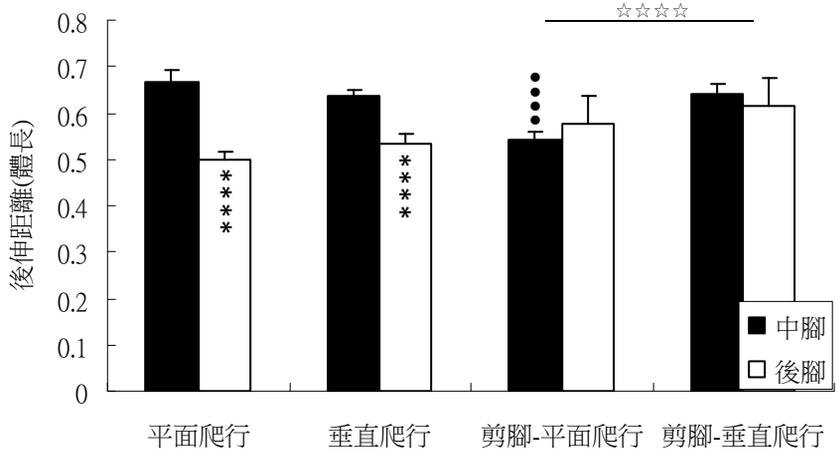
四、步足的後伸距離與前伸距離

無論是中腳或後腳，在平面爬行和垂直爬行時的跨步距離差異不大(圖七)。雖然後腳的長度大於中腳，但後腳的前伸距離與後伸距離皆小於中腳，無論在平面或垂直爬行時皆然。剪去一側後腳後，中腳於平面爬行時的前伸與後伸距離皆縮短，但另一側後腳於垂直爬行時後腳的前後伸距離增加。

(a)



(b)

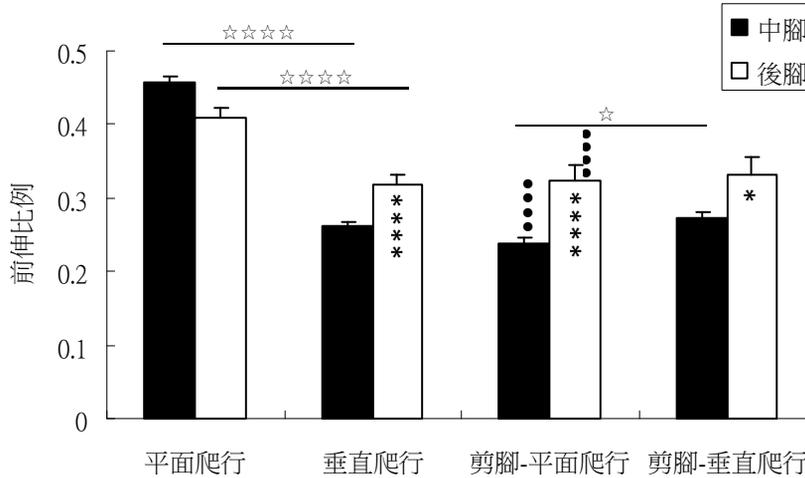


圖七、瘦蜂平面爬行與垂直爬行時的跨步距離。(a)前伸距離。(b)後伸距離。
 中腳與後腳比較(單尾 t 檢定) ***: $p < 0.005$; ****: $p < 0.001$ 。
 平面與垂直爬行比較(單尾 t 檢定) ☆: $p < 0.05$; ☆☆☆: $p < 0.001$ 。
 正常與剪腳個體比較(單尾 t 檢定) ●: $p < 0.05$; ●●●: $p < 0.001$ 。

五、步足的前伸時間比率

在平面爬行時，中腳的前伸比率接近 0.5，與垂直爬行差異頗大(圖八)，在垂直爬行時前伸比率較小，此觀察與相位的測量吻合(圖七)；後腳亦有相似的趨勢，但差距不如

中腳那麼大，因此造成平面爬行時中腳的前伸比率大於後腳，但在垂直爬行時則後腳的前伸比率略大於中腳。剪去一側後腳後，可使平面爬行時中腳與後腳的前伸比率皆下降，但對垂直爬行無顯著影響。



圖八、瘦蜂平面爬行與垂直爬行時腳步運動週期中的前伸比率比較。
 中腳與後腳比較(單尾 t 檢定) * : $p < 0.05$; ; **** : $p < 0.001$ 。
 平面與垂直爬行比較(單尾 t 檢定) ☆ : $p < 0.05$; ☆☆☆☆ : $p < 0.001$ 。
 正常與剪腳個體比較(單尾 t 檢定) ●●●● : $p < 0.001$ 。

六、爬行速度

瘦蜂於平面爬行的速度大於垂直爬行時，但剪去一側後腳後，無論在平面爬行時或是垂時爬行時，其爬行速度皆與垂直爬行時一致(表二)。

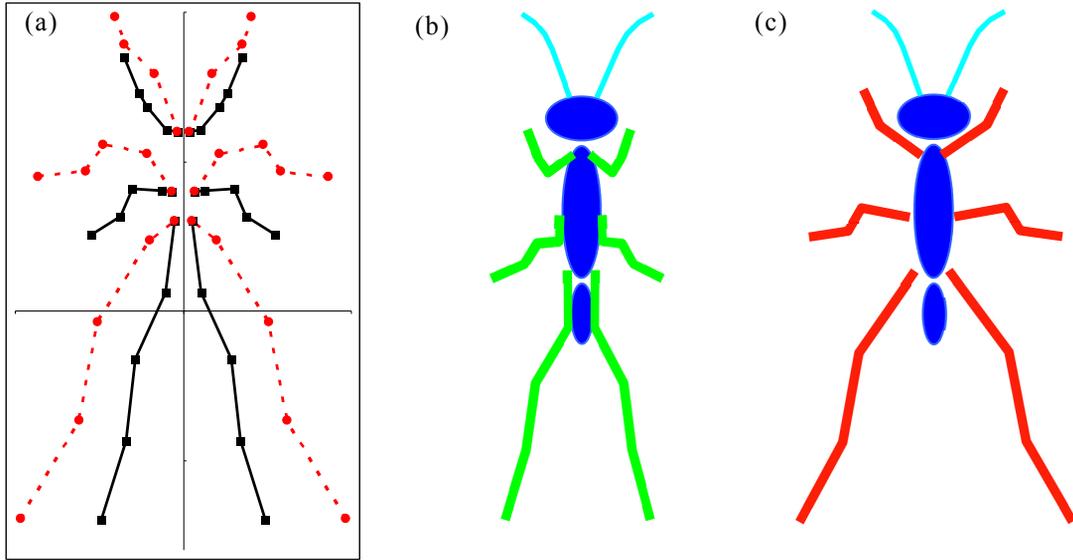
表二、瘦蜂的爬行速度之比較(mean ± SE; 10 隻個體，單位：體長/秒)。

正常蟲體		剪去一側後腳	
平面爬行	垂直爬行	平面爬行	垂直爬行
10.69* ± 0.38	7.12 ± 0.21	6.14 ± 0.30	6.87 ± 0.33

單尾 t 檢定，*：達統計上顯著差異($\alpha=0.05$)

七、停棲姿勢與步足各關節位置的分析

瘦蜂停棲於水平面與垂直面時，其步足姿勢具有明顯的差異(圖九)。靜止於平面時，其腳的分布較靠近身體，但於垂直牆面時，瘦蜂的步足接觸地面的位置卻會往外擴張。

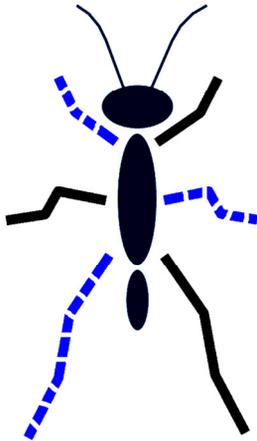


圖九、瘦蜂於平面及垂直時步足各關節的分布。

- (a) 以每個關節座標的平均座標表示三對步足的空間分布與姿勢(實線代表瘦蜂位於水平表面時；虛線代表瘦蜂位於垂直牆面時)，停棲水平表面的取樣數=30，停棲垂直表面的取樣數=18。
- (b) 瘦蜂停棲於水平表面時的姿勢與步足各關節位置示意圖。
- (c) 瘦蜂停棲於垂直表面時的姿勢與步足各關節位置示意圖。

肆、討論

瘦蜂爬行時，當其中一足相位接近 0 或 1 時，表示其足與右後腳有同步行走的趨勢。而當相位接近 0.5 時，則代表其足與右後腳交錯行走(非同步)，所以瘦蜂在平面爬行時，有明顯的三腳步態模式(tripod gait)，即左前-右中-左後腳一組，右前-左中-右後腳為另一組產生交互跨步行為(如圖十)；而在垂直爬行時，瘦蜂的爬行仍是三腳步態模式，但左前-右中-左後腳這組的相位有明顯下降的現象，代表其跨步的時間提早、減少，這個現象可於垂直爬行時，步足的前跨時間(圖六 a)與前伸比率(圖八)皆下降而證實。

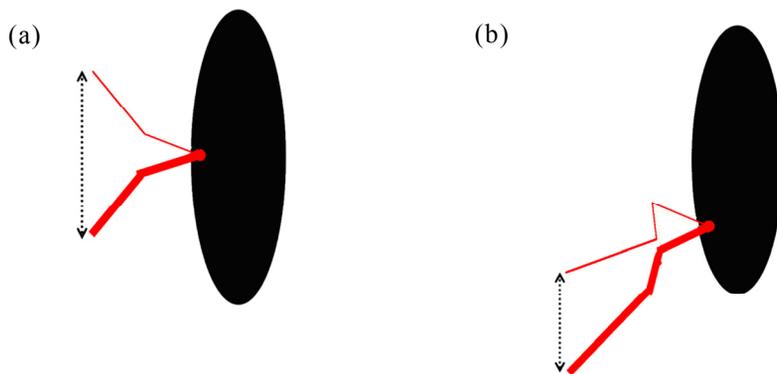


圖十、瘦蜂三腳步態模式示意圖。實線為一組，虛線為另一組。

瘦蜂在垂直爬行時，中腳與後腳的前伸時間皆小於平面爬行，而中腳減少程度大於後腳。可能是因為在垂直爬行時，每隻腳皆須負荷較多向尾端的重力方向，因此主要負責往前進的中腳會因為身體的重量而減少往前伸的時間，因為步足往前伸時代表腳部處於懸空狀態，若前伸(腳離地)時間過長會造成其他腳的負擔，相對的，後伸時間(代表腳部停留在平面上的時間)有增加的現象。而中腳前伸時間減少的程度大於後腳，可能是因為中腳的基部距離蟲體重心較近，故重力方向對中腳行為的調節較大。同樣的關係亦可由腳部跨步週期的前伸比率(圖八)的變化中觀察到。

剪去一側後腳後，平面爬行時，中腳與後腳的前伸比率皆比正常蟲體降低許多(圖八)。我們認為這是因為每隻腳須承受的負重皆增加，因此需減少腳部懸空(前伸)的時間來減輕其他步足的負擔。

瘦蜂的中腳或後腳無論在平面或垂直爬行時，跨步距離差異皆不大，雖然後腳長度大於中腳，但其前伸與後伸距離不管是在平面或垂直爬行時皆小於中腳，可能是因為其中腳需要帶動身體往前，所以跨步距離較大。而後腳與蟲體移動或重心維持的關係較小，所以在蟲體移動時，跨步的程度小於中腳。在觀察拍攝的影片後，我們發現中腳跨步時，是利用整隻腳所有關節向前或向後跨步，但後腳跨步時，只利用後腳的部分關節(圖十一)。剪去一側後腳後，中腳於平面爬行時的前伸與後伸距離皆縮短，而垂直爬行時中、後腳的前、後伸距離都略比平面爬行時長。綜合這些發現，我們得知：剪去一側後腳後，前伸時間變長，但距離卻縮短，因此瘦蜂的行動速度變得比剪腳前緩慢(表二)，但在平行面和垂直面的爬行速度卻沒明顯差異。



圖十一、瘦蜂腳步行走模擬圖。粗線為最後端，細線為最前端。(a)為中腳，(b)為後腳。

若比較瘦蜂靜止時其步足關節的分布與姿勢，可發現當其靜止於垂直牆面時，腳的分布比平面時擴大許多，我們認為這是為了降低重心位置(更靠近牆面)以減輕其負擔。

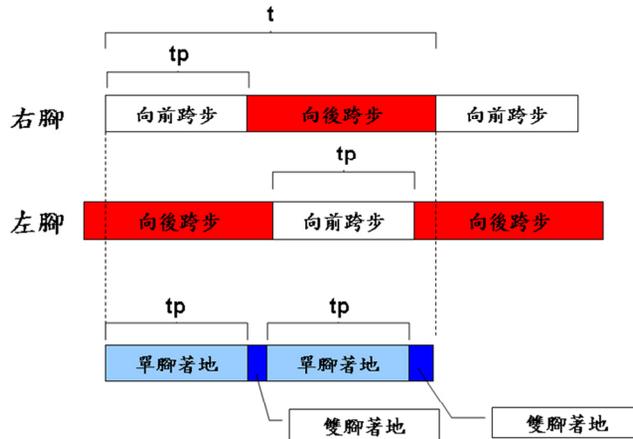
然而，我們好奇瘦蜂在垂直平面上減少前伸時間是否真的可以減輕每隻腳的負擔？於是，我們以生物運動力學(Biomechanics)的角度來驗證我們發現是否合理。

假設步足跨步(前跨+後伸)期間為 t (圖十二)，其中步足前伸的時間比率為 p 。若計算在某一對步足中，其中一隻步足跨步(前跨+後伸)期間，該對步足平均步足著地數量(後伸步足平均數量)，可得：

每一對步足中，單一步足著地時間= $2tp$

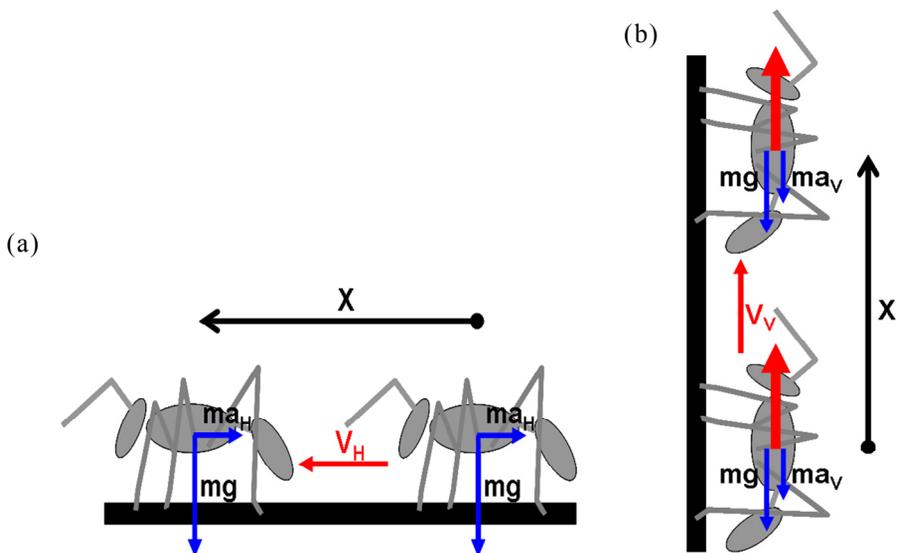
每一對步足中，兩步足皆著地時間= $t-2tp$

每一對步足中，平均步足著地數量= $\frac{2tp+2(t-2tp)}{t} = 2(1-p)$



圖十二、一對步足產生跨步運動時的示意圖。

假設瘦蜂體重為 m ，重力加速度為 g ，水面爬行時的阻力加速度為 a_H (圖十三 a)，垂直爬行時的阻力加速度為 a_V (圖十三 b)，水面爬行時的速度為 V_H ，垂直爬行時的速度為 V_V ，爬行的距離為 X 。

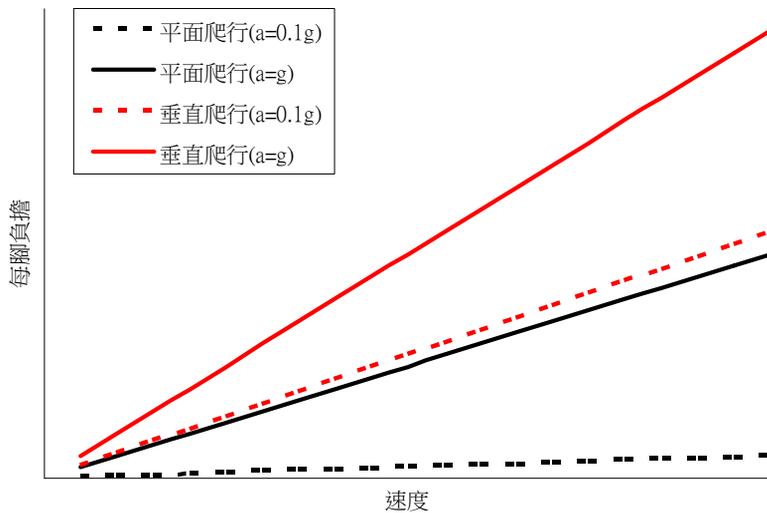


圖十三、蟲體於(a)水平爬行與(b)垂直爬行時，所承受之力的示意圖。

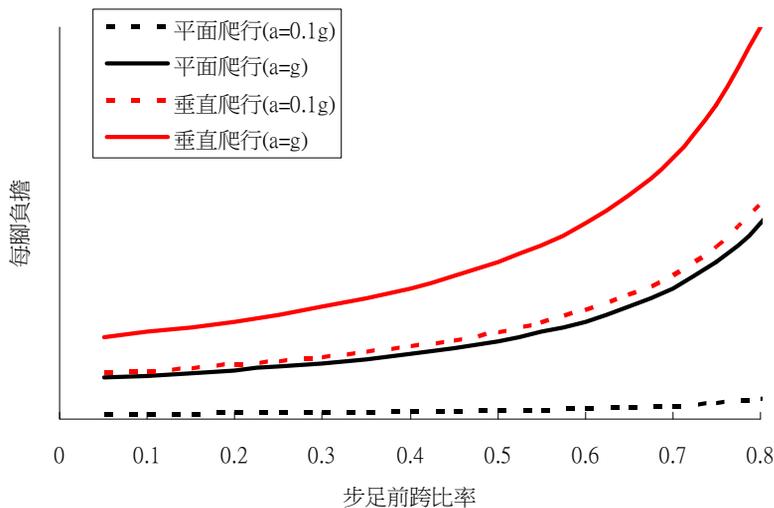
在水平面爬行時，平均每隻步足承受的力 = $\frac{ma_H \times X}{2(1-p) \times 3} = \frac{ma_H \times (V_H \times t)}{(1-p) \times 6}$

在垂直面爬行時，平均每隻步足承受的力 = $\frac{(ma_H + mg) \times X}{2(1-p) \times 3} = \frac{m(a_V + g) \times (V_V \times t)}{(1-p) \times 6}$

以上述導出之方程式，計算在水平面與垂直面爬行時，蟲體運動速度對其每隻步足負擔(每隻步足承受的力)的影響，可發現垂直爬行的蟲體，每隻步足負擔增加的程度大於水平爬行，尤其是行進阻力較大時(圖十四)。而前跨比率增加時，也有類似的趨勢(圖十五)，但並非呈線性關係，可見前跨比率的增加，會對蟲體造成較大的負擔。



圖十四、不同行進阻力(a = g 或 a = 0.1g)與「爬行速度」對蟲體每隻步足承受的力的影響。



圖十五、不同行進阻力與「步足前跨比率」對蟲體每隻步足承受的力的影響。

伍、結論

- 一、不論爬行於水平平面或垂直平面時，瘦蜂六足的運動皆為三腳步態模式。雖然瘦蜂的後腳比中腳長，但是中腳的跨步距離卻大於後腳。
- 二、垂直爬行時，瘦蜂會減少前伸時間以減輕腳的負擔，且瘦蜂停棲於水平面與垂直面時，其步足姿勢具有明顯的差異。在垂直平面時，會延展、伸直步足，改變步足施力方向，降低重心位置以減輕其負荷。
- 三、綜合以上所述，瘦蜂在載重方向改變後，會調節腳部的步態與姿勢以達成最佳的效率。我們也以運動力學的理论運算，驗證瘦蜂降低前伸時間確實有助於減輕每隻步足的負擔。

陸、致謝

本文部分實驗由國立臺灣科學教育館 99 年度青少年科學人才培育計畫(專題組)(動物學科編號 050009)支持經費，謹此致謝。

參考文獻

- 葉金彰、穆傳綦(1994)。蜚蠊瘦蜂(*Evania appendigaster*(L.))(Hymenoptera: Evaniidae)之產卵行為觀察。《中華昆蟲》，14，463-470。
- 鄭婉蓉、梁勻慈、鄭佳怡、蔡任圃(2007)。認識身旁的小傢伙(三)－蟑螂翻正反射的觀察與探討頭、尾訊息輸入的調節作用。《科學教育月刊》，297，23-33。
- Spirito, C. P. and Mushrush., D. L. (1979). Interlimb coordination during slow walking in the cockroach. I. Effect of substrate alteration. *J. Exp. Biol.* 78, 233-243.