
認識身旁的小傢伙（八）--以翻正反射模式 探討阻斷蟑螂單側附肢的側化現象

蔡宜庭 蔡任圃*

臺北市立中山女子高級中學

壹、前言

將貓或狗四腳朝天躺於地面，沒多久牠會迅速地翻轉成正常姿勢，這個行為稱為翻正反射(righting reflex)。在高中課程的青蛙實驗中，也可觀察到這個普遍的動物行為。昆蟲一直是研究肢體反射與運動輸出最適合的實驗動物，常應用於探討逃亡(Jeffrey, *et al.* 1988; Delcomyn, 1971; Watson and Ritzmann, 1998b)、搜索與行走(Belanger and Trimmer, 2000; Pearson, 1972; Watson and Ritzmann, 1998a; Delcomyn, 1987)、觸角擺動(Pearson and Iles, 1971; 柯等人, 2008)、神經肌肉協調(Okada and Toh, 2000; Zeiner and Tichy, 1998)、振翅反射(周與蔡, 2008; 周等人, 2008)等研究領域。此外，曾有學者探討蟑螂翻正反射過程中，身體運動與腳部的施力情形(Camhi, 1977; Full, *et al.*, 1995)。本研究團隊過去也曾利用蟑螂作為實驗動物，探討翻正反射的相關性質與調節作用(鄭等人, 2007)。



圖一、蟑螂翻正反射的行為觀察。於蟑螂翻正成功前，會先經歷一段劇烈的腳部掙扎。

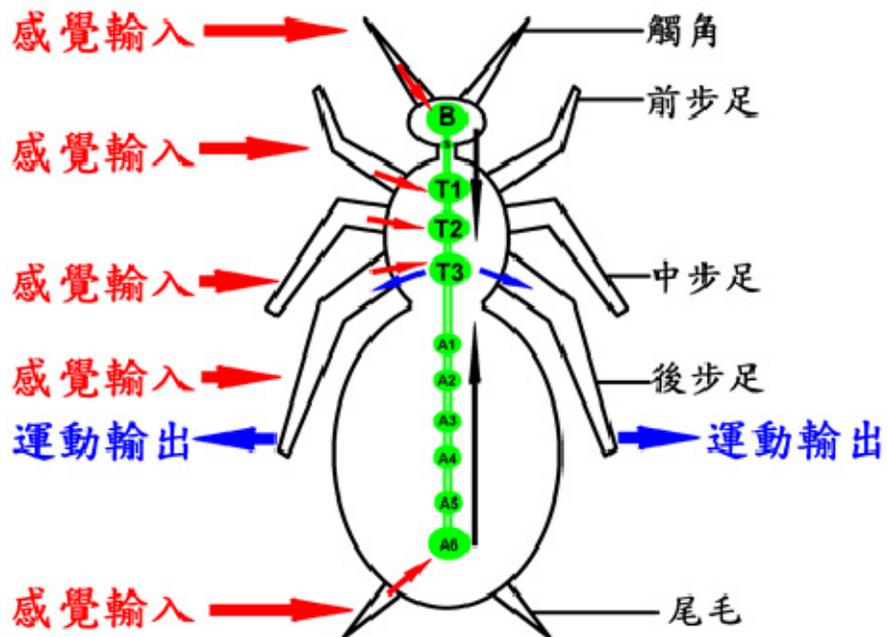
Mizunami 等人(1999; 2004)曾提出，地球上演化策略最成功的兩群生物，分別是脊椎動物與節肢動物，前者神經系統具有極大量的神經細胞，功能階層較為複雜，參與單一行為的神經細胞較多，具有極大的可塑性，因此其感覺系統較精緻但反應慢，記憶與學習能力較佳。而在運動方面，具有較多比例的神經細胞參與決策、調節、動作學習等，

*為本文通訊作者

而執行運動的神經細胞比例很低。另一方面，節肢動物(尤其是昆蟲)的腦(神經節)中，神經細胞數量較少，功能階層較為單純，許多行為的調控與引發，是來自少數神經細胞的訊息，行為多為不具可塑性的反射，因此其感覺系統較快速而簡單，記憶與學習能力較差。參與決策、調節、動作學習等作用的細胞較少，且常常是由執行運動指令的神經細胞擔任。即使如此，許多昆蟲在生存有關的行為方面仍展現有效的學習、記憶能力(Sakura and Mizunami, 2001; Decker, *et al.*, 2007; Watanabe and Mizunami, 2007)。

本文以美洲蟑螂作為動物模式(圖二)，針對翻正反射調控的可塑性，探討阻斷訊息的輸入，對於翻正反射的調節機制是否會因時間延續而發生改變？阻斷單側訊息對兩側步足的運動輸出是否具有一樣的效果？本研究的目的如下：

- (一) 建立蟑螂翻正反射的動物模式。
- (二) 探討阻斷單側尾毛、觸角及六足訊息輸入後，對翻正反射的影響。
- (三) 探討阻斷附肢一段時間後，對翻正反射的調節與恢復機制。
- (四) 阻斷單側附肢後，比較兩側步足運動輸出的差異。



圖二、蟑螂單側訊息輸入對兩側後腳運動輸出的調節模式圖。

A：腹神經節、B：腦神經節、S：食道下神經節、T：胸神經節。

貳、研究方法

本節擬從兩份國科會研究計畫中(研究 A 為「九年一貫數學領域分數與小數能力指標的詮釋」。

一、實驗動物

美洲蟑螂(*Periplaneta americana*)飼養於室內昆蟲箱,環境溫度約 15~25°C,定期換飲用水,提供充足的雞飼料(成分為大麥、玉米)做為食物。本實驗皆以雄性成蟲作為實驗動物,以免受母蟲生殖週期或攜夾卵鞘的干擾。

二、研究過程

(一) 翻正反射的觀察

依鄭等人(2007)的方式,將蟑螂置於塑膠盒中,待蟑螂爬到適當位置時,將盒子倒置並輕拍,使蟑螂以腹部向上姿勢跌落於地面,呈翻身狀態。約觀察 5 秒後再將盒子翻正。此動作操作數次,且全程用數位相機(CASIO EX-P505)攝影記錄。

(二) 阻斷訊息輸入的翻正反射

將蟑螂放入網袋固定,以剪刀剪去身體附肢。剪去的附肢依組別有:左、右尾毛,左、右觸角,左前、中、後腳,右前、中、後腳。每隻蟲體只剪除單側的其中一個附肢,其中觸角由梗節(pedicel)剪除,步足由轉節(trochanter)剪除。剪除附肢後,置入塑膠盒中,進行數次翻正反射的觀察及錄影,觀察後的蟲體置入錐形瓶,供以適當的飲水與食物。

(三) 阻斷訊息輸入一段時間後的翻正反射

研究過程(二)完成後,於 7 日後再將在錐形瓶中的蟑螂置入塑膠盒,進行數次翻正反射的觀察及錄影,以探討其恢復情形。

(四) 翻正反射的數據測量與分析

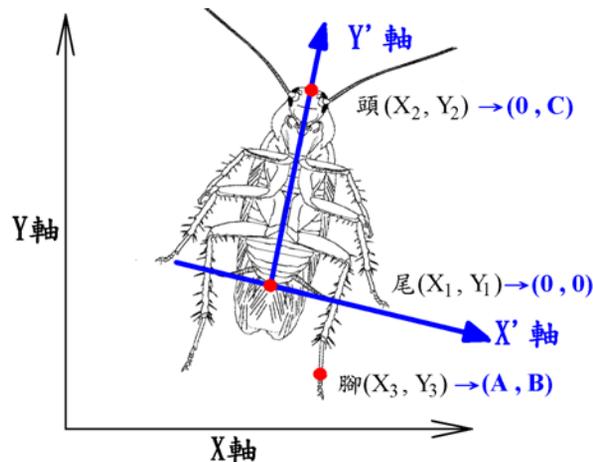
上述記錄的影片皆以多媒體播放器軟體(KM player)進行播放、擷取圖片,並取得頭、尾及左右後腳前伸、後伸的位置座標(圖三),同時記錄時間參數。後腳前伸是指後腳末梢離頭部最近距離的時候;後腳後伸則相反。所得的座標經過校正:使蟑螂的尾部位於座標系統中的原點(0,0),頭部位於正值 Y 軸上,座標為(0,體長),所記錄的腳部座標經下列方式校正成新座標點(校正公式推導請見鄭等人,2007)。透過座標校正,可消除蟑螂翻正反射期間,身體軸線並非維持一定位置與角度的因子,以建立統一的座標系統,進行個體間的比較。

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

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

腳部座標 = $(X_3, Y_3) \rightarrow$ 校正成 $\rightarrow (A, B) \rightarrow$

$$\left(\frac{X_3(Y_2-Y_1)-Y_3(X_2-X_1)+(X_2Y_1-X_1Y_2)}{\sqrt{(Y_2-Y_1)^2+(X_2-X_1)^2}}, \frac{(X_3-X_1)+\frac{Y_2-Y_1}{X_2-X_1}(Y_3-Y_1)}{\sqrt{1+(\frac{Y_2-Y_1}{X_2-X_1})^2}} \right)$$



圖三、測量蟑螂頭部、尾部與腳部座標點的測量位置。
圖中 A, B, C 公式請見上文。

(五) 測量之參數

蟑螂翻正反射的行為，經數位相機錄影、播放、分析測量，測量項目如下：腳部移動路徑、跨步耗時、跨步距離、跨步速度等。

參、研究結果

本實驗探討阻斷單側附肢(觸角、步足、尾毛)訊息輸入後，左右後腳在翻正反射過程的運動表現，並探討阻斷 7 日後的恢復情形。

為了數據判讀上的方便，我們將「當日阻斷訊息輸入」以及「阻斷訊息輸入 7 日後」的兩側後腳各項參數的平均數據，除以正常時後腳各項參數的平均數據，換算成改變百分比，並統計、整理成表一，以方便探討各項參數的變化。其取樣數請見表二。

表一、阻斷訊息輸入與正常時相比，對蟑螂翻正反射後腳的跨步時間、跨步距離與跨步速度的影響(以百分比表示，正值代表增加，負值代表減少，"—"代表在統計上不具差異，one-tailed t test : $\alpha=0.05$)。

阻斷附肢種類	後腳跨步時間(秒)		後腳跨步距離(體長)		後腳跨步速度(體長/秒)		
	異側	同側	異側	同側	異側	同側	
阻斷當日 (立即性)	觸角	0.221	0.177	-0.105	—	-0.168	-0.151
	前腳	—	—	0.092	-0.188	—	-0.144
	中腳	—	—	—	-0.282	—	-0.286
	後腳	0.167	X	0.254	X	—	X
	尾毛	-0.119	—	—	—	0.143	0.191
阻斷七日後 (延遲性)	觸角	0.125	0.099	-0.158	-0.198	-0.184	-0.235
	前腳	-0.075	—	0.343	—	0.429	—
	中腳	0.238	0.185	0.474	—	0.456	-0.159
	後腳	0.176	X	0.129	X	—	X
	尾毛	0.111	0.253	-0.102	—	-0.126	—

表一之「當日阻斷前腳訊息輸入」一列中，跨步時間和正常時相比沒有顯著差異；異側後腳跨步距離和正常時相比，增加了 9%的體長(正值 0.092)，同側後腳跨步距離和正常時相比減少 18%的體長(負值 0.188)；異側後腳的跨步速度和正常時相比沒有顯著差異，同側後腳的跨步速度和正常時相比則減少 14%。

於「當日阻斷後腳訊息輸入」一列中，異側後腳的跨步時間比正常時增加 16%；由於阻斷單側後腳，故同側後腳無法測出數據，於是我們用「X」表示無數據。表一中其他阻斷單側訊息輸入的實驗結果，其數據的呈現如同上述的方式。

從實驗結果中可發現阻斷附肢後，對後腳翻正運動的調節隨著時間的延續而改變。例如：剪除單側前腳或中腳七日後，後腳的跨步距離較剪除當日大。而阻斷單側訊息輸入，對兩側後腳的調節作用是不同的，我們稱這個現象為「側化現象(lateralization)」。

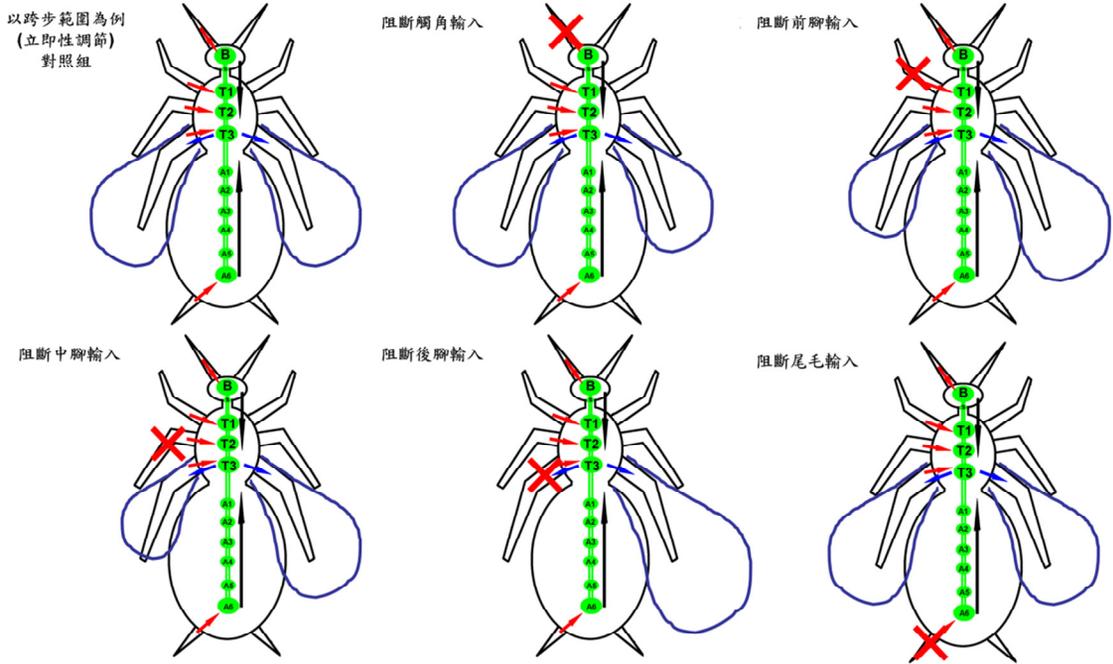
例如：阻斷前腳與後腳單側訊息輸入，對同側後腳的跨步距離皆有減弱的效應，而對異

側後腳則為增強或無影響。且側化現象在 7 日後亦有不同的表現，成為大幅增強異側後腳的跨步距離，而對同側後腳不具調節作用，顯示側化現象亦會隨傷後修復的歷程而具不同的調節作用。

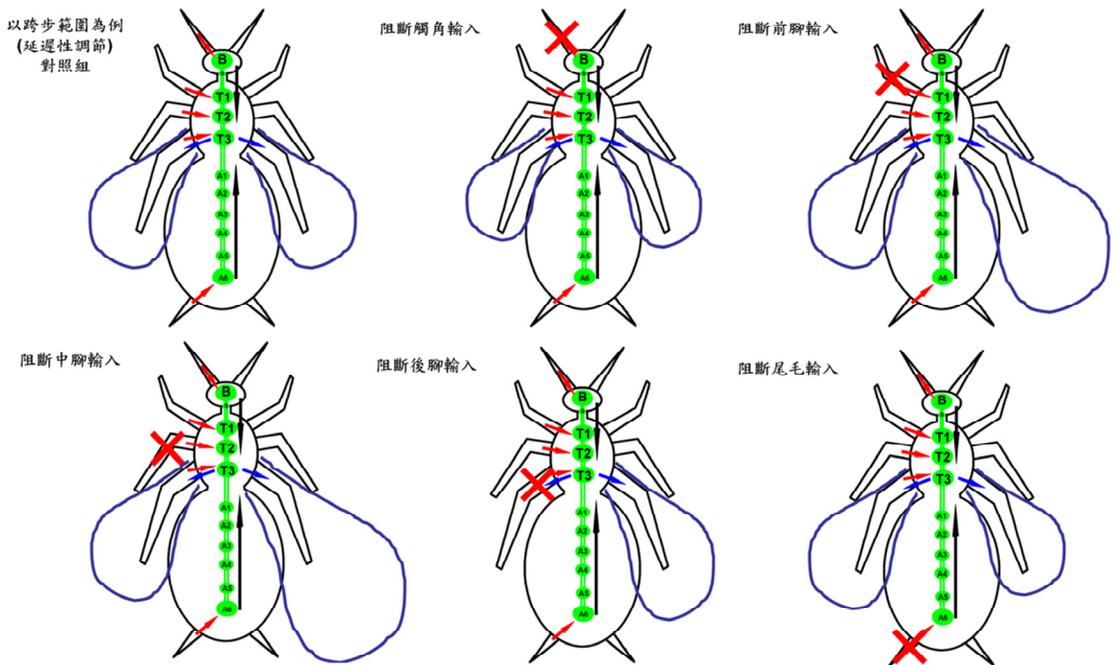
表二、本研究各實驗組的取樣數

各處理組	隻數	翻正次數	跨步數		
			異側後腳	同側後腳	
觸角組	正常		419	457	
	阻斷	5	11	344	326
	7 日後			325	329
前腳組	正常		298	309	
	阻斷	4	10	280	319
	7 日後			318	315
中腳組	正常		310	307	
	阻斷	4	10	323	311
	7 日後			265	272
後腳組	正常		310	376	
	阻斷	4	10	245	
	7 日後			193	
尾毛組	正常		358	336	
	阻斷	6	13	429	438
	7 日後			352	330

我們以阻斷各單側附肢的訊息輸入，對後腳跨步範圍的立即性調節(圖四)及延遲性調節(圖五)為例，可比較出各種調節作用。例如：在立即性調節中，阻斷觸角可減少異側後腳的跨步範圍。阻斷前腳可減少同側後腳的跨步範圍。阻斷尾毛對同側及異側後腳的跨步範圍無明顯調節作用。另外，傷後的立即性及延遲性的影響也互不相同。例如：阻斷觸角在立即性調節中，減少了異側後腳的跨步範圍，而在延遲性調節中，可使同側及異側後腳跨步範圍更加減小。又如：阻斷單側前腳在立即性調節中，可減少同側後腳的跨步範圍，但在延遲性調節中，異側後腳的跨步範圍反而比平時增大。



圖四、阻斷單側附肢後，對蟑螂兩側後腳跨步範圍的立即性調節示意圖。藍色線條面積越大代表該側後腳跨步範圍越大。紅色 X 代表阻斷的附肢。



圖五、阻斷單側附肢後，對蟑螂兩側後腳跨步範圍的延遲性調節示意圖。

肆、討論與結論

本研究發現，阻斷單側附肢訊息後，對翻正反射的立即性(當日)及延遲性(7日後)影響有不同的調節作用，不僅代表蟑螂的神經系統在不同的時間具有不同的可塑性，也可反映出阻斷不同單側附肢對翻正反射有不同程度的影響。本實驗也證明本團隊所開發的小動物行為量化與座標校正方法(鄭等人，2007)具實用性，可推廣用於其他動物體或附肢運動的量化分析。

蟑螂在進行翻正反射時，會運用觸角、尾毛、足上的感覺毛來感測周遭環境的變化，藉以掌握環境形勢，也可感測天敵的攻擊動作(Camhi, *et al.*, 1978)。本研究發現在阻斷單側附肢對翻正反射的立即性影響中，阻斷觸角、前腳、中腳等身體前側的附肢，對後腳的跨步距離、跨步速度皆有降低的調節，可能是神經系統對翻正反射的調節，採取了降低運動程度的方式。我們認為可能是因為蟑螂剛損失了感應外界的訊息輸入，運動輸出較正常時下降，可避免過大的肢體動作引發天敵的注意。我們也發現，阻斷後腳對異側後腳的跨步距離、阻斷尾毛對後腳的跨步速度有增加的調節。我們推測，蟑螂藉由增加異側後腳的跨步距離來補償失去的單側後腳，加快其跨步速度以盡速翻正。或是透過增加後腳的跨步距離來增加對外界感應的範圍。

阻斷單側觸角和尾毛，經過一段時間後其翻正反射皆有下降的趨勢。由於觸角是蟑螂重要的感覺器官，包含味覺、觸覺、溫覺、嗅覺等重要的感覺功能，都屬觸角的生理角色；另一方面，蟑螂也利用尾毛偵測周遭氣流的變化以降低天敵的掠食機會。因此阻斷單側觸角、尾毛後經過一段時間，蟑螂可能由於對周遭環境的偵測能力下降，而藉由神經系統的調節作用，使其翻正反射程度變小，以降低被天敵發現的風險。另外，阻斷單側前腳、中腳經過一段時間後，對於翻正反射有補強的現象，可能藉由增強後腳的運動表現以彌補失去前腳、中腳兩個動器的不足功能，或可增加對環境的偵測範圍。阻斷單側後腳經過一段時間後，雖對於翻正反射的跨步距離仍較正常時候為長，但相較於當日阻斷單側後腳的行為表現，仍有下降的趨勢。綜上所述，我們認為蟑螂的附肢運動除了執行環境偵測的功能外，也隱含著避開被天敵發現的機會。

本研究也發現，當日阻斷單側前腳、中腳，以及阻斷單側前腳、中腳訊息一段時間後，對於翻正反射有明顯的側化現象。由於前腳、中腳除了可藉由其附肢上的感覺毛來感測環境變化，也是行為上重要的動器。因此我們認為，失去前腳、中腳這兩個動器，對翻正反射的影響會較失去觸角、尾毛這兩項受器更為明顯。

綜觀而言，在當日阻斷附肢以及阻斷附肢一段時間後，蟑螂會採取兩種方式來維持自己的生存。一種是降低運動表現的程度，以避開天敵發現而被掠食的機會；另一種是增加運動表現的程度，在翻正反射中可讓蟲體儘速恢復到正常的姿勢。兩種調節方式都可能增加蟑螂的生存機會。

參考文獻

- 周心慈、劉奕伶、蔡任圃(2008)。認識身旁的小傢伙(七)—美洲蟑螂振翅行為的觀察與量化方法。 *科學教育月刊*， **313**， 32-40。
- 周心慈、蔡任圃(2008)。認識身旁的小傢伙(六)—美洲蟑螂滑翔路徑的定位方法與降落行為的觀察。 *科學教育月刊*， **312**， 18-24。
- 柯庭晴、陳映綺、蔡任圃(2008)。認識身旁的小傢伙(五)—探討蟑螂觸角擺動模式的量化方法。 *科學教育月刊*， **309**， 14-23。
- 鄭琬蓉、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**， 22-33。
- Belanger, J. H. and Trimmer, B. A. (2000). Combined kinematic and electromyographic analyses of proleg function during crawling by caterpillar *Manduca sexta*. *J. Comp. Physiol. A* 186: 1031-1039.
- Camhi, J. M. (1977). Behavioral switching in cockroaches: Transformations of tactile reflexes during righting behavior. *J. comp. Physiol.* 113: 283-301.
- Camhi, J. M., Tom, W. and Volman, S. (1978). The escape behavior of the cockroach *Periplaneta americana*. II. Detection of natural predators by air displacement. *J. Comp. Physiol.* 128: 203-212.
- Decker, S., McConaughy, S. and Page, T. L. (2007). Circadian regulation of insect olfactory learning. *PNAS*. 104(40): 15905 - 15910.
- Delcomyn, F. (1971). The locomotion of the cockroach *Periplaneta americana*. *J. Exp. Biol.* 54: 443-452.
- Delcomyn, F. (1987). Motor activity during searching and walking movements of cockroach legs. *J. Exp. Biol.* 133, 111-120.
- Full, R. J. and Tu, M. S. (1991). Mechanics of a rapid running insect: two-, four- and six-legged locomotion. *J. Exp. Biol.* 156: 215-231.
- Full, R. J., Yamauchi, A. and Jindrich, D. L. (1995). Maximum single leg force production: cockroaches righting on photolastic gelatin. *J. Exp. Biol.* 198: 2441-2452.
- Jeffrey, M., Camhi, J. M. and Levy, A. (1988). Organization of a complex movement: Fixed and variable components of the cockroach escape behavior. *J. Comp. Physiol.* 163: 317-328.
- Mizunami, M., Yokohari, F. and Takahata, M. (1999). Exploration into the adaptive design of the arthropod "microbrain". *Zool. Sci.* 16: 703-709.
- Mizunami, M., Yokohari, F. and Takahata, M. (2004). Further exploration into the adaptive design of the arthropod "Microbrain": I. Sensory and memory-processing systems. *Zool. Sci.* 21: 1141-1151.
- Okada, J. and Toh, Y. (2000). The role of antennal hair plates in object-guided tactile orientation of the cockroach (*Periplaneta americana*). *J. Comp. Physiol.* 186: 849-857.
- Pearson, K. G. (1972). Central programming and reflex control of walking in the cockroach. *J. Exp. Biol.* 56: 173-193.
- Pearson, K. G. and Iles, I. F. (1971). Innervation of coxal depressor muscle in the cockroach, *Periplaneta americana*. *J. Exp. Biol.* 54: 215-232.
- Sakura, M and Mizunami, M. (2001). Olfactory learning and memory in the cockroach *Periplaneta Americana*. *Zool. Sci.* 18: 21-28.
- Watanabe H, Mizunami M. (2007). Pavlov' s cockroach: Classical conditioning of salivation in an insect. *PLoS ONE* 2(6): e529.
- Watson, J. T. and Ritzmann, R. E. (1998a). Leg Kinematics and muscle activity during treadmill running in the cockroach, *Blaberus discoidalis*. I. Slow running. *J. Comp. Physiol.* 182: 11-22.
- Watson, J. T. and Ritzmann, R. E. (1998b). Leg kinematics and muscle activity during treadmill running in the cockroach, *Blaberus discoidalis*: II. fast running. *J. Comp. Physiol.* 182: 23-33.
- Zeiner R. and Tichy H. (1998). Combined effects of olfactory and mechanical inputs in antennal lobe neurons of the cockroach. *J. Comp. Physiol.* 182: 467-473.