
認識身旁的小傢伙(V)

— 探討蟑螂觸角擺動模式的量化方法

柯庭晴 陳映綺 蔡任圃*

臺北市立中山女子高級中學

壹、前言

昆蟲的觸角是重要的感覺器官，能偵測環境因子以進行適當的反應。此外，觸角本身可運動，而其擺動模式與昆蟲的活動表徵有很大的關聯。對昆蟲而言，立即、準確地偵測四周環境極為重要，其觸角的擺動模式可反映出蟲體對環境探索的程度，與其生理的狀態。因此觀察與記錄昆蟲的觸角擺動，並探討不同因子的影響，比較觸角運動模式的差異，不但可以瞭解觸角對昆蟲生存的角色與意義，甚至可作為未來發展生物型環境探測器之應用。

本文以美洲蟑螂 (*Periplaneta americana*) 為例，介紹簡單的量化方法，以偵測觸角擺動的特性。此法適合於一般中學校內實驗室進行教學或科學研究。

貳、觸角擺動的觀察方法

觀察、記錄蟑螂的觸角擺動和觀察一般昆蟲行為的方式一樣，可分為固定蟲體與蟲體自由行動兩種。

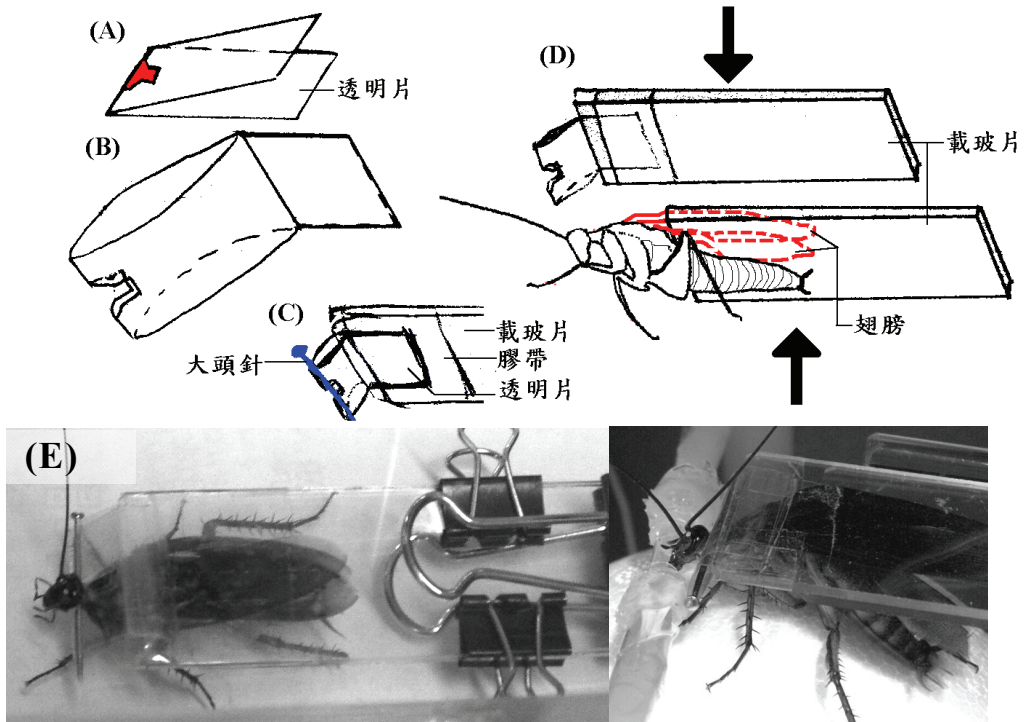
一、固定蟲體方式觀察觸角擺動：

以兩片載玻片與塑膠片將蟑螂固定於支架上(圖一)，並利用以下方式架設了一個觀察蟑螂行為的設備(圖二)：將固定於支架上的蟑螂置於一保麗龍球上，保麗龍球下方由一風扇透過漏斗向上吹風，使保麗龍球懸浮於空中，如此蟑螂可於保麗龍球上自由行走、運動。數位攝影機(DV)置於蟲體正上方，向下拍攝蟑螂的觸角運動過程。利用此裝置可保持蟲體於固定位置，同時觀察、紀錄各項環境因子對蟑螂觸角運動模式的調節作用。

將 LED 手電筒罩上紅色玻璃紙，作為紅色光的燈源(照度為 $3.8 \mu \text{mol/m}^2 \cdot \text{sec}$)。由於蟑螂眼睛不具接收紅光波長的感光細胞，故可將紅色光源作為暗適應期間攝影的照明。另外以白色 LED 燈作為光適應或照光刺激的光源(照度為 $12.46 \mu \text{mol/m}^2 \cdot \text{sec}$)。

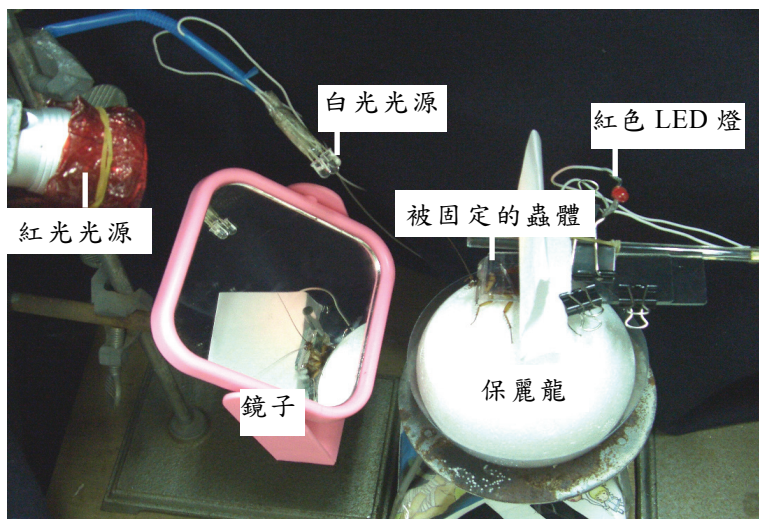
在固定蟲體的支架上以膠帶綁上一個小馬達，通電後可產生震動(原理為馬達旋轉銅柱之圓心並非其重心，震動頻率約為 81.2 次/秒)，於支架上安置一顆紅色 LED 燈。當馬達通電震動的同時該燈亮起，以判斷震動的刺激時間。

*為本文通訊作者



圖一、固定蟑螂的裝置。

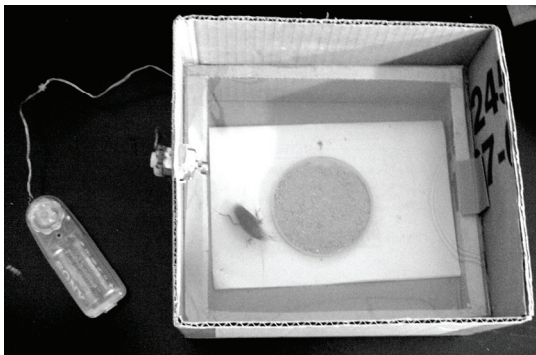
- (A). 取適當大小(約 4×1.5 公分) 透明片對折。
- (B). 折邊剪一缺口。
- (C). 將透明片以膠帶黏貼於載玻片上，並調整缺口的大小，使其寬度可使蟑螂的頸部穿過，且可以大頭針固定而不脫落。
- (D). 將蟑螂頸部套於透明片的缺口(以大頭針固定)，以另一片載玻片由下往上夾住翅膀，最後以長尾夾將兩片載玻片固定。
- (E). 固定蟑螂的裝置照片。



圖二、研究蟑螂觸角擺動模式的實驗設備。

二、蟲體自由行動方式觀察觸角擺動：

將厚紙板裁成適當的大小並組裝成無蓋的方盒(約 15 × 15 × 10 cm)。在上方蓋上透明的軟塑膠墊，讓蟑螂於方盒內自由運動，以觀察其觸角的擺動(圖三)。於方盒的壁上割一個洞將馬達卡入，通電產生震動。數位攝影機(DV)置於蟲體正上方，向下拍攝蟑螂的觸角擺動過程。以淺盤承裝飼料，飼料先以研鉢搗成粉狀防止蟑螂攜出攝影範圍。此裝置用於探討蟑螂進食或喝水期間，震動刺激對觸角擺動模式的影響。

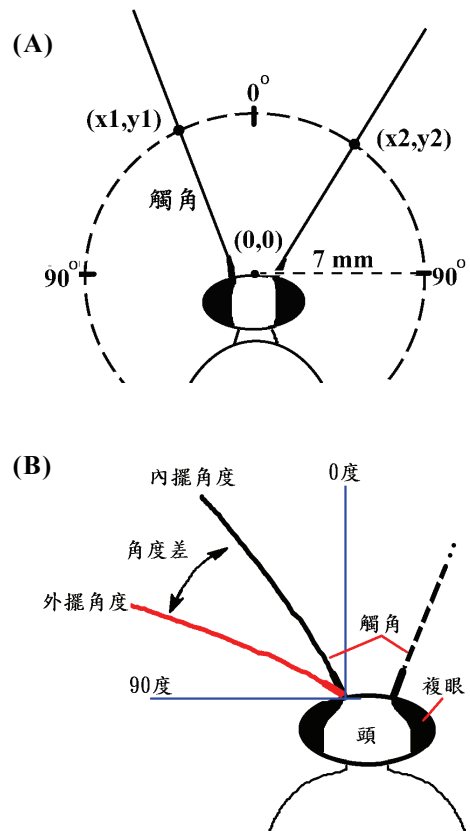


圖三、研究蟑螂進食或喝水期間觸角擺動模式的實驗設備。

三、影片的量化方法：

將 DV 的影片轉入電腦時，以 AVI 格式進行轉錄，或將光碟式 DV 或可錄影式數位相機的其他格式影片(如 dat、mpeg、wmv 等格式)轉檔成 AVI 格式，並利用 QuickTime 播放器，將所記錄的影片於個人電腦上逐張播放。觸角擺動的量化方式，可直接於螢幕上以量角器測量觸角在

不同時間的角度(圖四)，或將畫面貼上於繪圖軟體視窗內，並將一畫有已知直徑的圓貼於螢幕上，使圓心落於觸角基部，利用繪圖軟體的座標系統測量觸角與該圓交點的座標，最後利用座標換算觸角的角度，前者較為方便，而後者解析度較高，較為精準。一般數位攝影器材所錄製的影片，每秒由 30 格畫面組成，故每格畫面間距 1/30 秒，計算觸角擺動期間所經歷畫面的數量，可推算時間參數。



圖四、蟑螂觸角擺動的量化方法。

- (A). 測量觸角與圓相接點之座標的示意圖。
- (B). 蟑螂觸角內擺角度、外擺角度與角度差之示意圖。

四、進行觸角擺動的量化，可測量

以下參數：

- (一)、擺動頻率：在一完整擺動紀錄中，擺動總次數除以所經歷的時間，單位為「次/秒」。
- (二)、擺動角度：
 1. 內擺角度：觸角擺至最內側(即角度最小)時的角度，單位為「度」。
 2. 外擺角度：觸角擺至最外側(即角度最大)時的角度，單位為「度」。
- (三)、擺動角度差：
 1. 內擺角度差：觸角自最大角度擺至最小角度之角度差，單位為「度」。
 2. 外擺角度差：觸角自最小角度擺至最大角度之角度差，單位為「度」。
- (四)、擺動時間差
 1. 內擺時間差：每一次內擺(最大角度擺至最小角度)所經歷之時間，單位為「秒」。
 2. 外擺時間差：每一次外擺(最小角度擺至最大角度)所經歷之時間，單位為「秒」。
- (五)、擺動角速度
 1. 內擺角速度：內擺角度差除以內擺時間差，單位為「度/秒」。
 2. 外擺角速度：外擺角度差除以外擺時間差，單位為「度/秒」。

參、探討光照與震動對蟑螂觸角擺動模式的影響

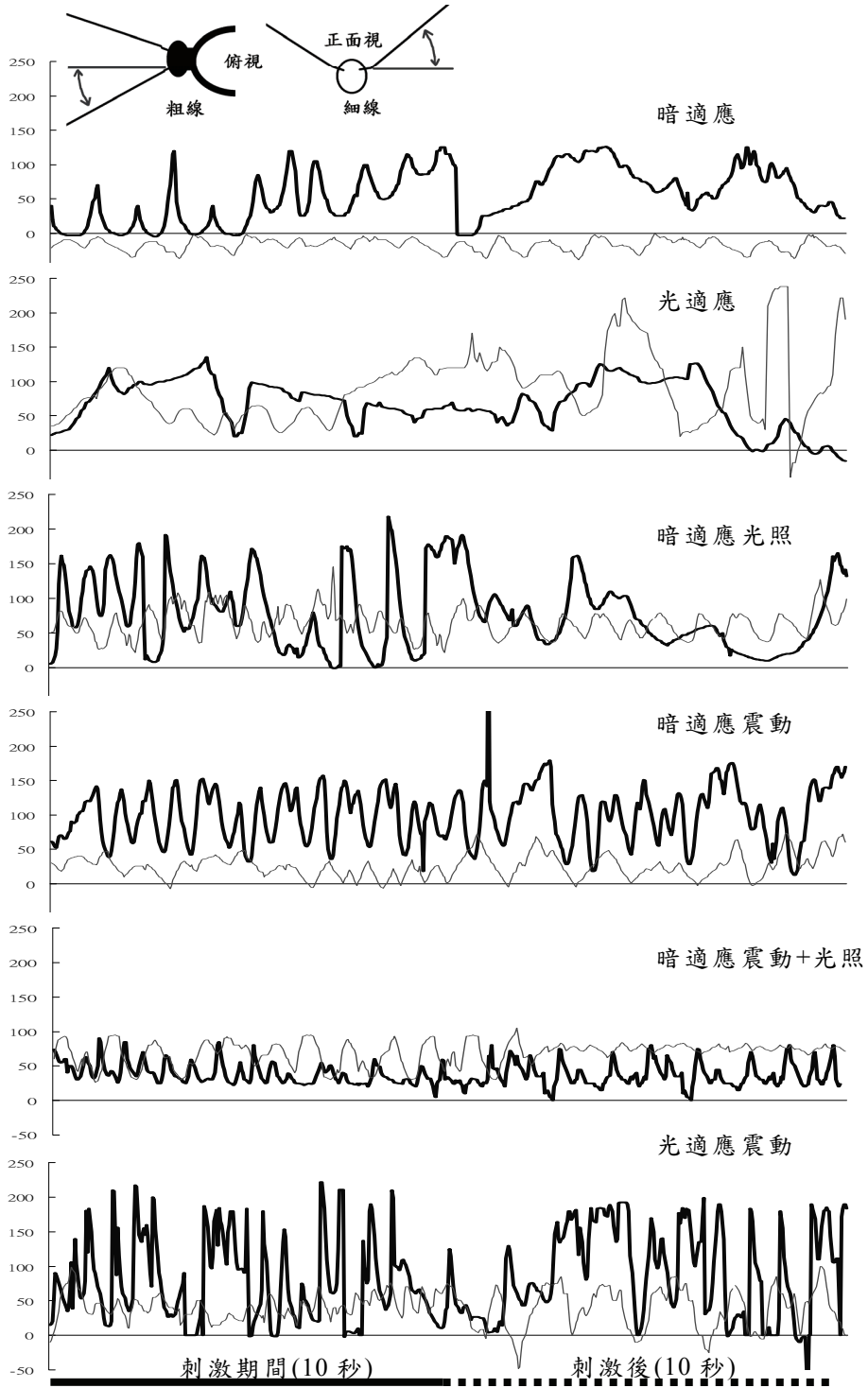
將蟑螂分為下列處理組，用固定法以探討光線與震動干擾對觸角擺動的影響，

並瞭解因子間的交互作用。

- (一)、暗適應：將蟲體置於暗適應的狀態中 15 分鐘以進行馴化，紀錄觸角的擺動，每次紀錄 1.5 分鐘。
- (二)、光適應：照光適應 15 分鐘後，紀錄蟲體觸角的擺動。
- (三)、暗適應期間震動刺激：暗適應 15 分鐘後，使馬達通電產生震動刺激。紀錄 10 秒鐘後停止震動刺激，共記錄 20 秒。
- (四)、暗適應期間照光刺激：暗適應 15 分鐘後，以白色 LED 照光刺激。紀錄 10 秒鐘後關掉光源，共記錄 20 秒。
- (五)、暗適應期間同時震動與照光刺激：暗適應 15 分鐘後，同時給予震動與照光刺激。紀錄 10 秒鐘後關掉光源與震動馬達，共記錄 20 秒。
- (六)、光適應期間震動刺激：光適應 15 分鐘後，使馬達通電產生震動刺激。紀錄 10 秒鐘後停止震動刺激，共記錄 20 秒。

將各處理組的觸角擺動角度變化繪製成圖五，比較不同刺激下，蟑螂觸角在俯視與正面視所觀察的擺動模式。

將所測量的參數整理成表一與表二，分別比較刺激期間與刺激結束後，不同刺激的調節作用，表三為這些數據的取樣數。



圖五、各處理組蟑螂於刺激期間與刺激後，左觸角在俯視(粗線)與正面視(細線)角度中的擺動模式之比較。縱軸單位為角度(°)。

表一、各處理組於刺激期間，各項參數與對照組之比較(平均值±標準誤)。

刺激期間	暗適應 ^a	光適應 ^b	暗適應照光 ^c	暗適應震動	暗適應 照光+震動	光適應震動	
擺動頻率(次/秒)	0.796±0.231	0.911±0.244	2.30±0.431 ^{>a}	1.30±0.122 ^{>c}	1.47±0.156 ^{>a, >c}	1.45±0.168 ^{>b}	
內擺角度(度)	41.8±1.4	47.0±2.5 ^{>a}	43.1±1.5	17.8±8.3 ^{<a, <c}	30.8±3.6 ^{<a, <c}	43.0±1.5	
外擺角度(度)	74.6±1.6	88.6±2.5 ^{>a}	84.0±4.6 ^{>a}	100.4±2.5 ^{>a, >c}	95.8±2.3 ^{>a, >c}	107.1±2.3 ^{>b}	
擺動角度差 (度)	內擺	32.8±1.2	41.3±2.3 ^{>a}	40.9±4.6 ^{>a}	84.8±9.5 ^{>a, >c}	65.6±4.5 ^{>a, >c}	65.0±2.2 ^{>b}
	外擺	32.5±1.2	41.3±2.3 ^{>a}	40.8±4.6 ^{>a}	84.0±8.7 ^{>a, >c}	65.0±4.2 ^{>a, >c}	64.1±2.2 ^{>b}
擺動時間差 (秒)	內擺	0.633±0.056	0.514±0.071	0.327±0.045 ^{<a}	0.505±0.038 ^{<a, >c}	0.447±0.029 ^{<a, >c}	0.414±0.022
	外擺	0.553±0.044	0.525±0.050	0.291±0.035 ^{<a}	0.388±0.044 ^{<a, >c}	0.311±0.018 ^{<a}	0.372±0.041 ^{<b}
擺動角速度 (度/秒)	內擺	73.2±2.5	127.6±10.5 ^{>a}	160.8±13.7 ^{>a}	237.9±17.1 ^{>a, >c}	192.5±8.7 ^{>a, >c}	228.0±12.1 ^{>b}
	外擺	80.1±2.8	127.1±6.1 ^{>a}	163.4±6.5	458.7±45.8 ^{>a, >c}	287.9±19.0 ^{>a, >c}	311.1±17.7 ^{>b}

註：與暗適應組相較：單尾 t 檢定；>a 或<a 代表具顯著差異($\alpha=0.05$)。
 與光適應組相較：單尾 t 檢定；>b 或<b 代表具顯著差異。
 與暗適應照光組相較：單尾 t 檢定；>c 或<c 代表具顯著差異。

表二、各處理組於刺激後，各項參數與對照組之比較(平均值±標準誤)。

刺激後	暗適應照光	暗適應震動	暗適應 照光+震動	光適應震動	
內擺角度(度)	33.4±2.2*	17.4±2.2	25.1±3.6	35.5±1.8*	
外擺角度(度)	87.3±2.4	101.2±2.4	105.1±3.1*	106.7±3.6	
擺動角度差 (度)	內擺	53.9±3.3*	84.1±3.3	77.6±3.8*	70.4±3.7
	外擺	53.3±3.4*	82.5±2.9	80.0±4.3*	70.6±3.7
擺動時間差 (秒)	內擺	0.565±0.120*	0.587±0.124	0.454±0.035	0.396±0.017
	外擺	0.369±0.064	0.346±0.022	0.383±0.040	0.389±0.043
擺動角速度 (度/秒)	內擺	176.7±9.5	236.0±27.6	231.9±13.4*	243.7±20.2
	外擺	262.1±15.8*	406.0±33.1	375.7±35.8*	283.4±21.5

註：與刺激期間相較：單尾 t 檢定；*代表具顯著差異($\alpha=0.05$)。

表三、測量各項參數的取樣數。

刺激期間	暗適應	光適應	暗適應照光	暗適應震動	暗適應 照光+震動	光適應震動
蟲體	5 隻	5 隻	6 隻	9 隻	9 隻	7 隻
觸角內擺 (刺激期間/刺激後)	327 次	267 次	353/316 次	292/408 次	319/333 次	252/363 次
觸角外擺 (刺激期間/刺激後)	324 次	266 次	354/314 次	300/412 次	328/336 次	254/362 次

由實驗結果發現，光適應可增加觸角內擺角度、外擺角度、擺動角度差與擺動角速度。照光刺激可增加觸角擺動頻率、外擺角度、擺動角度差與擺動角速度，減少擺動時間差。震動刺激可增加觸角外擺角度、擺動角度差與擺動角速度，減少內擺角度、擺動時間差。照光與震動刺激對各參數並無相反的作用，但若同時刺激，在擺動頻率、內擺角度、擺動角度差、擺動時間差、擺動角速度有整合而非加成的效果，也就是兩種刺激同時出現的觸角反應，介於兩種刺激單獨出現時的反應程度之間。在擺動頻率、內擺角度、擺動角度差、內擺時間差與擺動角速度，光適應與照光刺激對震動刺激具有相同的調節作用，而於外擺角度、外擺時間差則否。於刺激結束後，除了暗適應照光與暗適應震動組的內擺時間差，其餘參數不會立即恢復。

蟑螂在需要探索周遭環境時，會增加觸角的探索範圍，而光適應、照光刺激與震動刺激時，觸角擺動的角度差增加，代表此時蟲體處於探索環境的狀態，但兩種不同刺激因子同時發生時，對於觸角的探索行為並不具有加成的效應，反而會降低其探索的效率(仍比對照組高)，可能是因為美洲蟑螂的觸角比其體長還長，觸角的運動可能會因擺動幅度增加而容易被掠食者發現，故在多項環境因子同時刺激時，代表環境的變動與不確定性較大，故除了要偵測環境之外，亦要降低被捕食者發現的風險。而在刺激結束後，才需增加探索環境的效率，例如在照光與震動同時刺激

的情形下，蟑螂觸角的擺動角度差與擺動角速度在刺激結束後都有增加的情形，支持了「探索行為在多項因子同時刺激時被抑制」的假設，但此假設仍須更多的證據方能確立，我們曾研究蟑螂翻正反射時，去除尾毛的訊息接收，可增加其翻正反射的行為(鄭等，民 96)，顯示蟑螂感官的訊息輸入，確實可抑制某些行為的反應程度。

這些數據也顯示震動刺激對觸角擺動模式的改變，較照光刺激明顯，這可能是因為在有光的情形下，其觸角行為受到抑制，以避免觸角的行為增加被掠食者發現的機會。或震動刺激對於蟑螂的生存而言，為較重要的環境因子(如掠食者接近所產生的震動)，故需更加掌握環境的狀態。此外，震動刺激或照光與震動同時刺激，可同時減小內擺角度，與增加外擺角度，但照光刺激只增加外擺角度，甚至光適應處理組內擺角度增加。綜合而論，蟑螂接受刺激時，觸角的擺動皆會向外偏移，但內擺角度卻不一定向內延伸，特別是光適應與照光刺激，這可能反映出蟑螂偵測環境時，是以側面的偵測為主，而非蟲體前方，特別是在有光線的情形(光適應或照光刺激)，為了降低觸角擺動的幅度，以避免被掠食者發現，故在有光的情況下，觸角擺動只向外擴大，以增加探索、偵測的效率，但不向內(向前)擴大。

各處理組之觸角擺動角速度相較於暗適應組皆有增加，這是由於擺動角度差增加與擺動時間差減少所致。若仔細比較角度差與時間差對角速度的影響，發現照

光刺激時，擺動角速度的增加主要是透過擺動時間差的減小，而震動刺激時，擺動角速度的增加主要是透過擺動角度差的增加。光適應或照光與震動同時刺激處理，擺動時間差與擺動角度差對角速度的貢獻差不多。顯示不同性質的刺激，可引發蟑螂觸角不同性質的行為反應，證明蟑螂觸角的敏感性與複雜性。

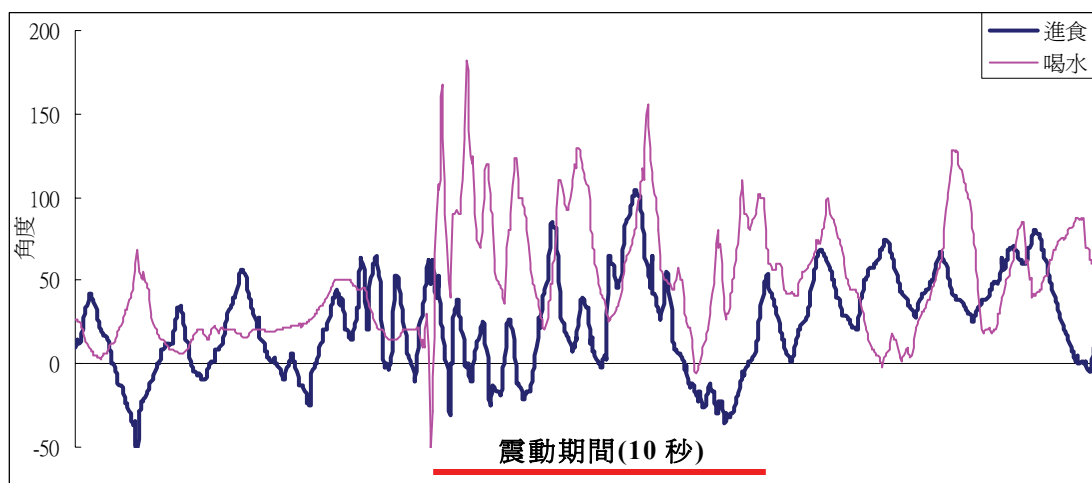
肆、探討喝水、進食與震動對美洲蟑螂觸角擺動的影響

利用圖三的實驗設備，可用以研究蟑螂於進食或喝水期間，遭受震動干擾時，對觸角行為的調節作用。先將蟑螂禁食或禁水一星期，再將蟑螂分為進食與喝水組兩個處理組，當蟑螂開始進食或喝水時進行攝影記錄，30 秒後進行 10 秒鐘的震動刺激，震動刺激停止後 20 秒停止攝影記錄，每次紀錄 60 秒鐘。

將蟑螂觸角隨時間的角度變化繪製

成圖六，可比較進食與喝水期間，觸角擺動的模式具明顯差異，且震動的影響亦不同。將所測量的參數整理成表四，比較進食與喝水期間，震動干擾的調節作用，表五為這些數據的取樣數。

數據顯示喝水狀態時，震動刺激較能改變原先的觸角擺動模式，而進食狀態時震動刺激的調節作用較弱。例如喝水與進食的內擺角度與進食的外擺角度於震動前、中、後皆不具差異，但喝水的外擺角度皆具顯著差異。喝水時的內擺角度差與外擺角度差於震動前、中、後皆具差異，而進食時的內擺角度差與外擺角度差於震動前、中、後皆不具差異。喝水與進食時的擺動時間差於震動前、中、後皆具差異，但進食的差異較喝水時差異大。喝水與進食時的擺動角速度於震動前、中、後皆具差異，但喝水時的差異較進食時差異大。以上現象證明蟑螂在不同生理狀態下，對相同的刺激亦可產生不同的反應。



圖六、蟑螂於進食與喝水期間，受震動刺激的擺動模式(俯視)。

表四、喝水與進食期間，震動刺激前、中、後，各項參數之比較(平均值±標準誤)。

震動刺激	震動前 ^a		震動期間 ^b		震動後		
蟲體狀態	喝水	進食	喝水	進食	喝水	進食	
擺動頻率(次/秒)	0.810±0.140	0.600±0.093	1.220±0.191 ^{>a}	1.163±0.159 ^{>a}	0.940±0.155 ^{<b}	0.800±0.107 ^{<b}	
內擺角度(度)	30.0±3.3	19.1±4.3*	29.5±2.9	18.6±2.8*	28.2±3.5	22.6±3.7	
外擺角度(度)	63.6±3.4	68.8±3.9	75.7±2.9 ^{>a}	65.7±3.4*	64.6±3.7 ^{<b}	69.9±4.0	
擺動角度差(度)	內擺	33.1±2.7	52.1±4.2*	45.9±2.9 ^{>a}	46.6±3.0	36.1±3.4 ^{<b}	45.5±3.4*
	外擺	33.0±3.5	49.9±3.8*	44.8±2.9 ^{>a}	48.1±2.9	36.1±3.0 ^{<b}	47.6±3.3*
擺動時間差(秒)	內擺	0.951±0.257	0.849±0.084	0.357±0.024 ^{<a}	0.407±0.029 ^{<a}	0.549±0.066 ^{>b}	0.680±0.070 ^{>b}
	外擺	0.668±0.070	0.884±0.079*	0.340±0.023 ^{<a}	0.460±0.041*, ^{<a}	0.458±0.045 ^{>b, <a}	0.750±0.076*, ^{>b}
擺動角速度(度/秒)	內擺	64.2±5.7	99.1±15.1*	160.9±12.4 ^{>a}	153.4±18.1 ^{>a}	84.0±10.1 ^{<b, >a}	102.6±13.3 ^{<b}
	外擺	56.5±4.9	96.1±22.9*	162.8±11.0 ^{>a}	136.9±10.2*	94.1±7.1 ^{<b, >a}	111.9±17.5

註：與震動前組相較：單尾 t 檢定；>a 或<a 代表具顯著差異 ($\alpha=0.05$)。
 與震動期間組相較：單尾 t 檢定；>b 或<b 代表具顯著差異。
 喝水與進食組相較：單尾 t 檢定；*代表具顯著差異。

表五、測量各項參數的取樣數。

震動刺激：	震動前		震動期間		震動後		蟲體	
蟲體狀態：	喝水	進食	喝水	進食	喝水	進食	喝水	進食
觸角內擺	68 次	46 次	119 次	84 次	84 次	56 次	10 隻	8 隻
觸角外擺	60 次	47 次	118 次	82 次	88 次	53 次		

伍、未來的可能應用

經由初步研究的結果，發現蟑螂的觸角在不同環境因子的影響下，呈現明顯不同的擺動模式，顯示蟑螂對環境因子敏感，且容易由觸角反應蟲體的状态，故蟑螂觸角的擺動模式，適合探討生物體與環境因子間的交互關係，甚至可發展成環境的探測器。

蟑螂的觸角擺動模式易觀察，亦容易受環境因子的影響，適合用於發展偵測環境因子的偵測器材，期望未來能利用蟑螂

感覺毛的高敏感性，與觸角運動模式的複雜性，使蟑螂的觸角能應用於環境因子偵測技術的仿生學上。

陸、致謝

本文部分實驗由臺北市 96 年度中等學校學生科學研究獎助計畫(生物科編號 B03)及 2007 年國立科學教育館中學生參與科學專題研究計畫(動物學科編號 050001)支持經費，謹此致謝。

柒、參考文獻

- 李星黎(2002)：美洲蟑螂運動中觸角的擺動模式之研究。師大生物所碩士論文。
- 房瓚、蘇嘉弘、蔡偉博(2005)：法天地之造化—仿生科技。科學發展，396，62-67。
- 許惠紋、童麗珠、林金盾(2003)：單眼在美洲蟑螂避光行為的角色。師大生物學報，38(2)，68-69。
- 蔡任圃(2001)：單眼與複眼在蟑螂運動行為上的調控功能。師大生物所碩士論文。
- 蔡任圃、黃璧祈、童麗珠、林金盾(2001)：影像分析探討餵食葡萄糖液對蟑螂心輸出量的效應。台灣昆蟲，21，133-145。
- 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。
- Lent, D. D. and Kwon, H-W. (2004). Antennal movements reveal associative learning in the American cockroach. *J Exp Biol.* 207, 369-75.
- 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.