

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

鄭琬蓉、梁勻慈、鄭佳怡、蔡任圃*

臺北市立中山女子高級中學

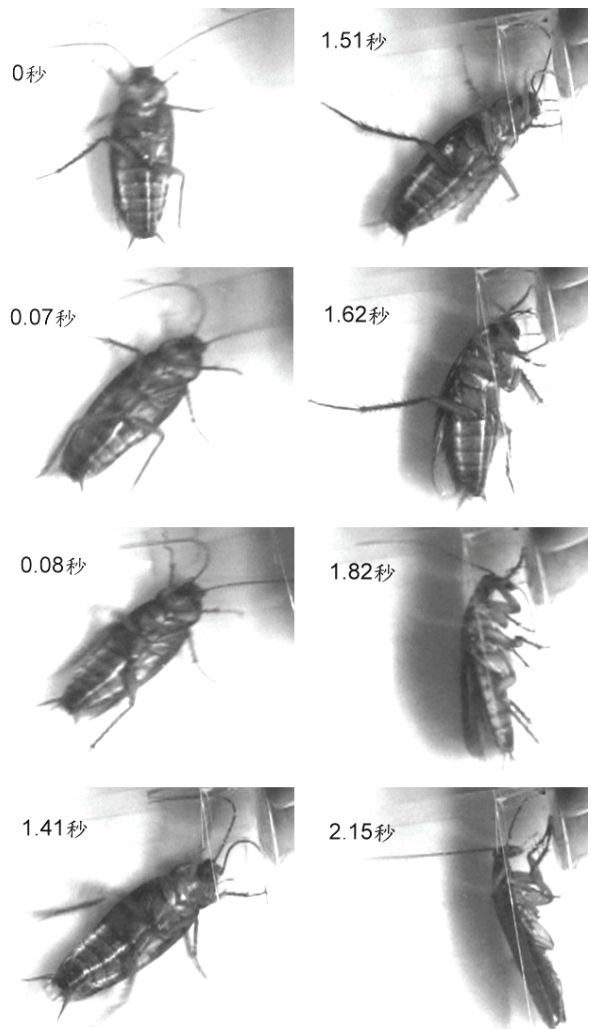
壹、前言

高中課程中，有一個觀察動物反射行為的探討活動(高三第九章神經系統與行為)，觀察青蛙背部著地四腳朝天時，會突然翻正身體使四肢著地的「翻正反射行為(Righting behavior)」¹。基於尊重生命，愛護生命的原則，大部分學校在安排實驗課程時，只會安排一次青蛙相關的實驗，希望能犧牲越少的生命，得到越大的教育效能，所以須於同一實驗活動中，觀察青蛙外型、翻正反射、解剖後觀察器官特徵、操作心臟實驗、取青蛙的組織觀察血液、肌肉、肝臟、軟骨、精子等，在有限的時數中填塞這麼多的探討活動，限制了觀察翻正反射行為的時間，造成學生無法仔細觀察翻正行為的過程，也無法探討影響翻正行為的因子。

若能找尋替代生物，具有容易取得、容易飼養、容易觀察等特性，就不受青蛙實驗的限制，而可達較佳的教學效果，未嘗不是一個觀察、操作翻正反射實驗的替代方案。

美洲蟑螂(*Periplaneta americana*)為常見的昆蟲之一，體型大(約 3.5 至 4 公分長)，易操作，行為容易觀察記錄，是適合觀察翻正反射行為的實驗動物(圖一)。

* 為本文通訊作者



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。

貳、以蟑螂作為觀察、研究翻正反射行為的模式生物

實驗研究常常以構造或操作簡單的模式生物做為研究主角。例如 2000 年與 2002 年諾貝爾生理及醫學獎，就分別以海螵蛸與線蟲研究學習、記憶的機制，與器官發育和細胞死亡過程的基因調節角色。在高中生物課程中，學生接觸到一些與行為有關的章節，如反射、反射弧、天生行為、試誤行為、習慣化、海兔的縮回反射和制約反射等，這些課程的例子鮮明，容易引發學生興趣。但若想觀察上述行為，在高中生物實驗室中有其限制，需找尋適合的模式生物，作為行為觀察的實驗動物。昆蟲的翻正反射是容易觀察、測量的常見行為，適合用來研究神經系統對行為的調節作用，特別是蟑螂的步足較細長，動作明顯易測量，適合研究昆蟲腳部行為的調節作用。本文擬以蟑螂的翻正反射為例，作為研究中樞神經調控行為的動物模式，以探討神經訊息的輸入對蟑螂翻正反射的影響。

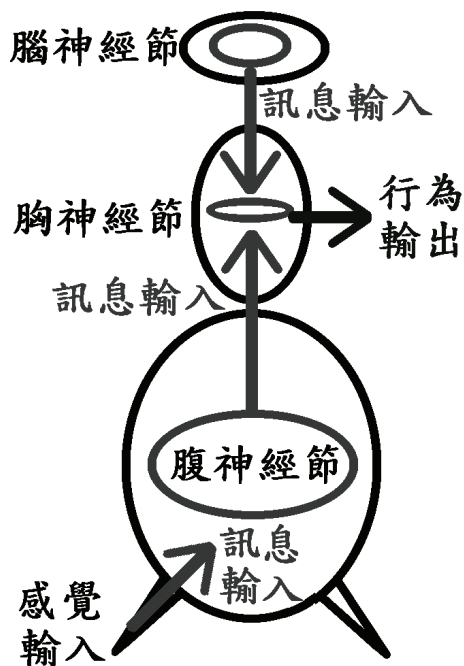
蟑螂胸神經節的功能，為控制腳部與翅膀的行為表現，也就是負責腳與翅的行為輸出。腦的功能為訊息的整合，而尾毛為尾部重要感覺器官，因此腦神經節與末端神經節(第六腹神經節)皆是調節蟑螂行為的重要中樞，胸神經節的生理行為表現，應與腦與尾毛的訊息輸入有關。換句話說，胸神經節受前、後神經索訊息輸入的調節。蟑螂神經系統的運作方式可用圖二表示。為了證明與瞭解以上的行為調節

模式，我們擬出研究的主題如下：

- 一、瞭解蟑螂的神經系統型態。
- 二、建立蟑螂翻正反射動物模式，瞭解翻正反射時腳部運動的特性。
- 三、探討腦神經節訊息輸入阻斷後，對翻正反射的影響。
- 四、探討尾部訊息輸入阻斷後，對翻正反射的影響。
- 五、翻正反射期間的振翅行為，對蟑螂足部運動的影響。

參、研究設備及器材

- 一、實驗材料：透明塑膠盒、牛奶盒、塑膠盤、蠟盤、昆蟲箱、冰箱、培養皿、燒杯、鑷子、剪刀、魚線、解剖顯微鏡、數位攝影機(DV)、數位相機、電腦。



圖二、蟑螂胸部神經節的行為輸出，受前、後神經節訊息輸入的調節模式。

二、實驗動物：美洲蟑螂 (*Periplaneta americana*) 飼養於室內昆蟲箱，環境溫度約 15~20℃，定期換水，提供充足飼料，本研究所使用的實驗動物，皆為本校繁殖培養。實驗的進行皆以雄性成蟲作為實驗動物，以避免母蟲生殖週期或攜夾卵鞘的干擾。

肆、研究過程或方法

一、蟑螂神經系統的觀察

將蟑螂悶入水中使其昏迷後，用大頭針固定於臘盤上，背部朝上。利用解剖剪刀將蟑螂背部兩側體壁剪開，以兩個細小鑷子小心逐一撕去外殼表皮，再將其內臟與脂肪逐一清除，直至體腔內可清楚觀察到神經索，再放置於解剖顯微鏡底下，進一步去除腹神經索附近的氣管、脂肪體，將不要的組織去除乾淨。將神經索離體，置於盛水的培養皿中，於解剖顯微鏡下仔細清除附著於神經索上的脂肪體，最後將完整的神經索拍照並繪製紀錄。

二、翻正反射行為的觀察與記錄

將蟑螂置於透明的盒子中，置於數位錄影機(DV)鏡頭範圍內全程錄影，待蟑螂爬到適當位置時，將盒子倒置並輕拍，使蟑螂以腹面朝上的姿勢跌落於地面，呈翻身狀態，直至翻身成功。若翻身花費時間超過 15 秒，即定義為未成功翻身，此時將盒子翻正，再進行下一次輕拍、跌落的觀察。每隻蟲體至多翻身十次即換下一隻。

三、翻正反射行為的數據測量與分析

蟑螂行為的錄影畫面，使用 QuickTime Player 播放每格畫面，將所需畫面貼於繪圖軟體(小畫家)，取得蟑螂腳部、頭部與尾部的座標(圖三)，輸入 Microsoft Office Excel 自製的表格中，同時記錄時間點與其他相關的運動狀態資料。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(校正公式推導請見附錄一)。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，可進行個體間的比較。

蟑螂尾部座標 = (X_1, Y_1)

→校正成 $\rightarrow (0, 0)$

蟑螂頭部座標 = (X_2, Y_2)

→校正成 $(0, Y'_2) = (0, \sqrt{(X_2 - X_1)^2 + (Y_2 - Y_1)^2})$

蟑螂腳部座標 = (X_3, Y_3)

→校正成 $(X'_3, Y'_3) =$

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

四、蟑螂腦神經節與尾毛神經訊息的阻斷

(一)、阻斷腦神經節的訊息輸入：固定蟑螂身體之後，將釣魚線綁在其脖子上並拉緊，此時蟑螂脖子神經因外

力擠壓而阻斷，將魚線做適當修剪，以避免阻礙前腳的運動，經過處理的蟑螂於適應 30 分鐘後，進行翻正反射的實驗與錄影，實驗期間保持其脖子綁緊的狀態。

- (二)、阻斷尾毛的訊息輸入：固定蟑螂身體後，將一對尾毛剪去，於適應 30 分鐘後，進行翻正反射的實驗與錄影。

五、測量之參數

蟑螂翻正反射的行為，經 DV 錄影、播放、分析測量，測量項目如下：

- (一)、成功率：翻正反射後若能六足著地，則定義該次翻正反射成功，翻正反射成功次數佔該個體所有翻正反射事件的比率，定義為成功率。
- (二)、振翅率：翻正反射期間若有振翅行為，則定義該次翻正反射有振翅，具振翅的翻正反射次數佔該個體所有翻正反射事件的比率，定義為振翅率。

- (三)、腳部移動路徑：腳部運動時，每 1/30 秒畫出腳的位置，可得腳部行經的路徑。

- (四)、跨步頻率：腳部每秒的伸縮次數(單位：次/秒)。

- (五)、跨步時間：腳部每次伸縮所花費的時間(單位：秒)。

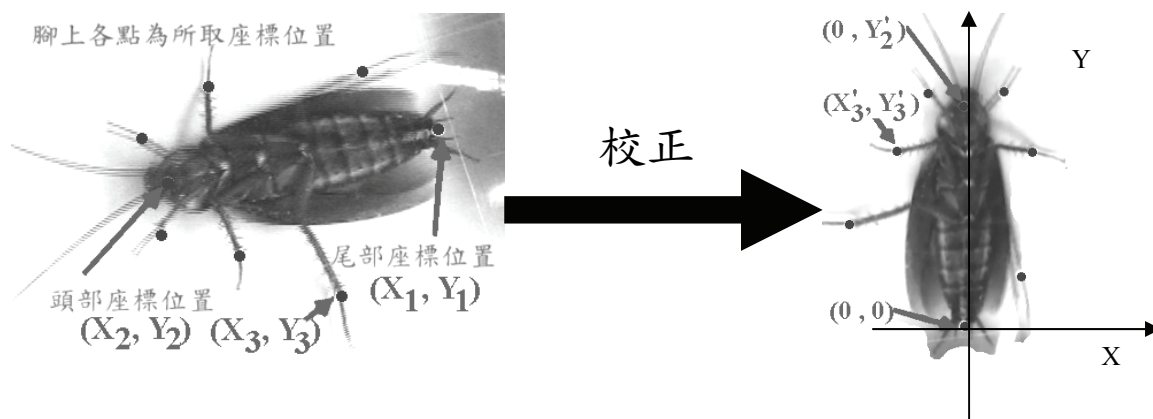
- (六)、跨步距離：腳部每次伸縮所移動的距離(單位：體長)。

- (七)、跨步速度：腳部每次伸縮的移動速度，等於跨步距離/跨步耗時(單位：體長/秒)。

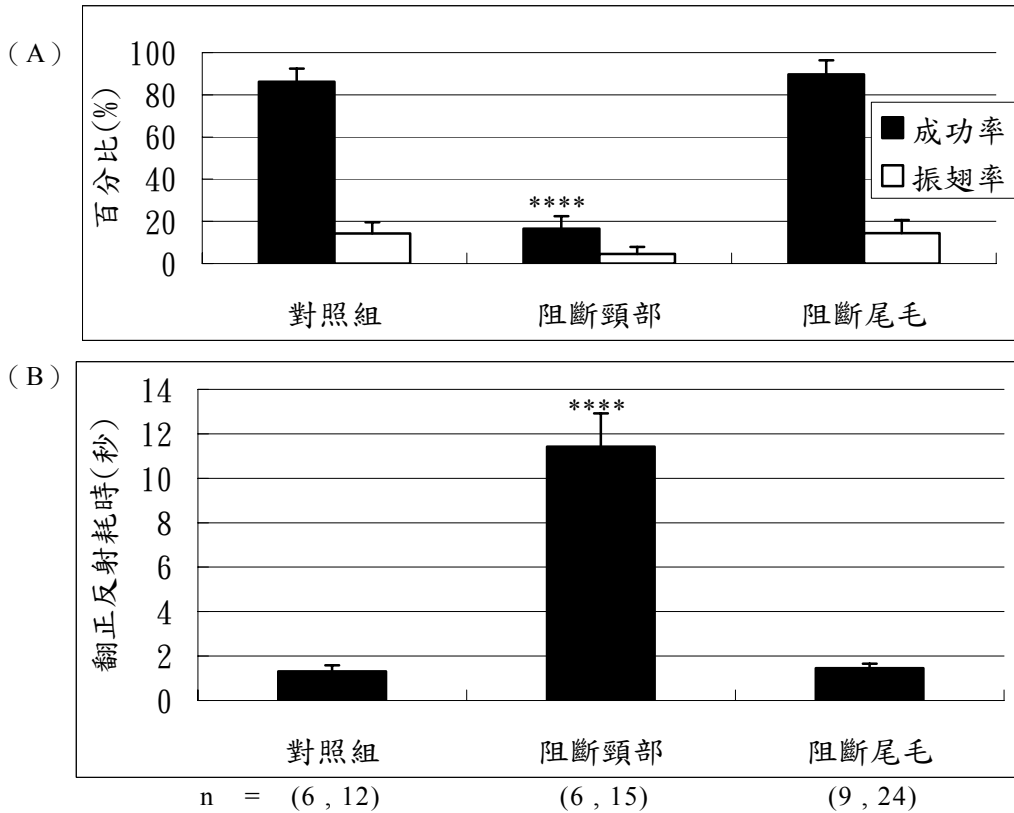
伍、研究結果

一、蟑螂神經系統的觀察

美洲蟑螂具一個腦神經節、一個食道下神經節、三個胸神經節，與六個腹神經節(圖四，見封底)，其中第六腹神經節負責接收尾毛的訊息，整合蟲體後方的感覺訊息。



圖三、測量蟑螂頭部、尾部與腳部座標點的測量位置(圖中圓點處)。



圖五、各處理組各項參數的比較(平均 $\pm$ 標準誤, one-tailed t test, ****: $p < 0.001$), n = (個體數, 觀察翻身事件次數)。

(A). 翻正成功率與振翅率。 (B). 翻正反射所耗費時間。

二、蟑螂翻正反射的成功率與耗費時間

阻斷頭部神經訊息輸入的蟑螂, 其翻正成功率較低(圖五 A), 而阻斷尾毛訊息的蟑螂, 成功率與對照組一致(未達統計的顯著差異)。蟑螂在翻正成功之前所經歷的時間, 阻斷頭部神經訊息輸入的蟑螂較長, 而阻斷尾毛神經訊息輸入的蟑螂, 與對照組一致(未達統計的顯著差異)(圖五 B)。

三、蟑螂翻正反射期間的步足運動模式

(一) 步足運動路徑圖

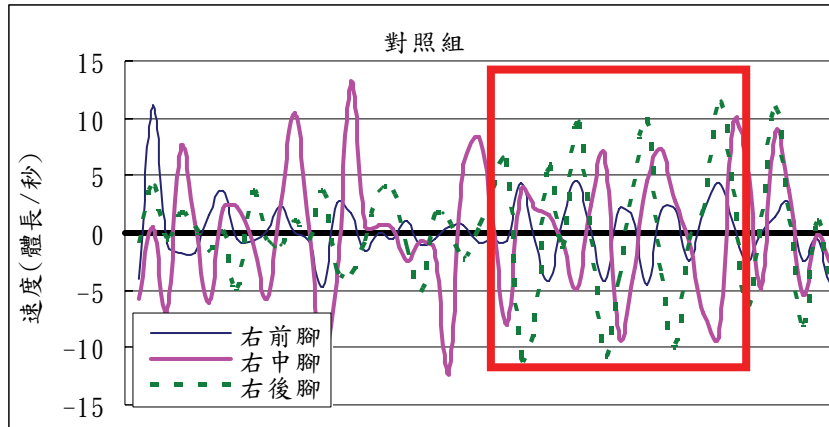
蟑螂翻身反射期間(劇烈腳部掙扎期間), 腿部的運動路徑和其腿部運動狀態為左右對稱(圖六 A, 見封底), 且後足運動範圍最

大、最明顯, 而前足和中足擺動範圍較小, 運動狀態較不明顯, 且阻斷腦部訊息或尾毛訊息輸入(圖六 B、C, 見封底)的蟑螂與對照組一致, 故本研究測量蟑螂的足部運動, 選用右後腳作為測量對象。

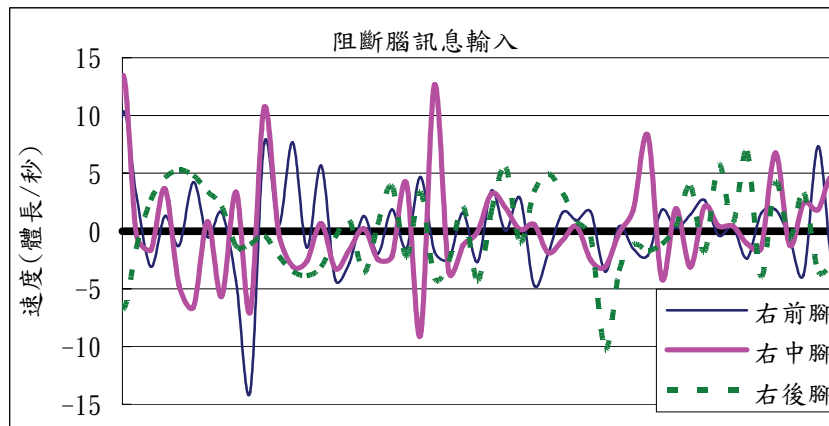
(二) 前、中、後腳運動模式

正常蟑螂三對步足的運動與其他昆蟲之模式相同: 前足和後足運動方向相同, 而中足與二者相反(圖七 A), 形成規律的運動模式。阻斷頭部訊息輸入的蟑螂, 其六足運動模式較不規則(圖七 B), 運動狀態較為紊亂。阻斷尾部訊息輸入的蟑螂則仍具規律的運動模式(圖七 C)。

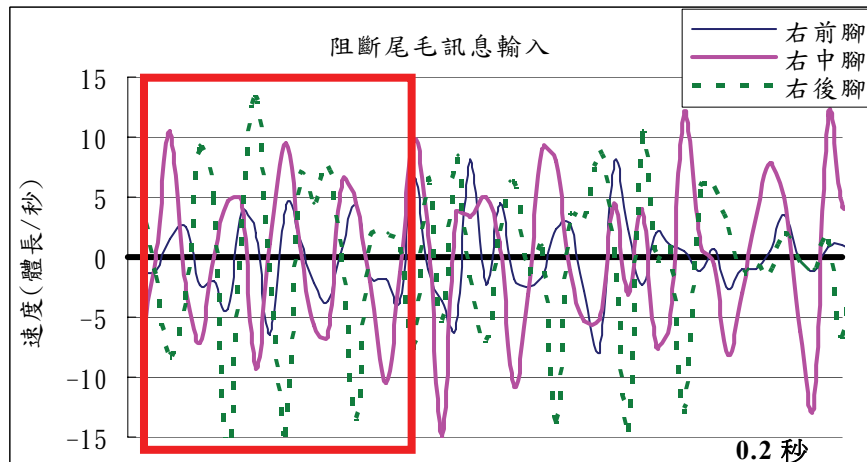
(A)



(B)



(C)



圖七、蟑螂右側前、中、後腳於翻正反射期間(劇烈腳部掙扎期間)跨步的相互關係。正值代表腳部向後伸推，負值代表腳部向前屈跨。

(A). 正常蟑螂前、中、後腳跨步的相互關係。

(B). 阻斷腦神經節訊息輸入後，蟑螂前、中、後腳跨步的相互關係。

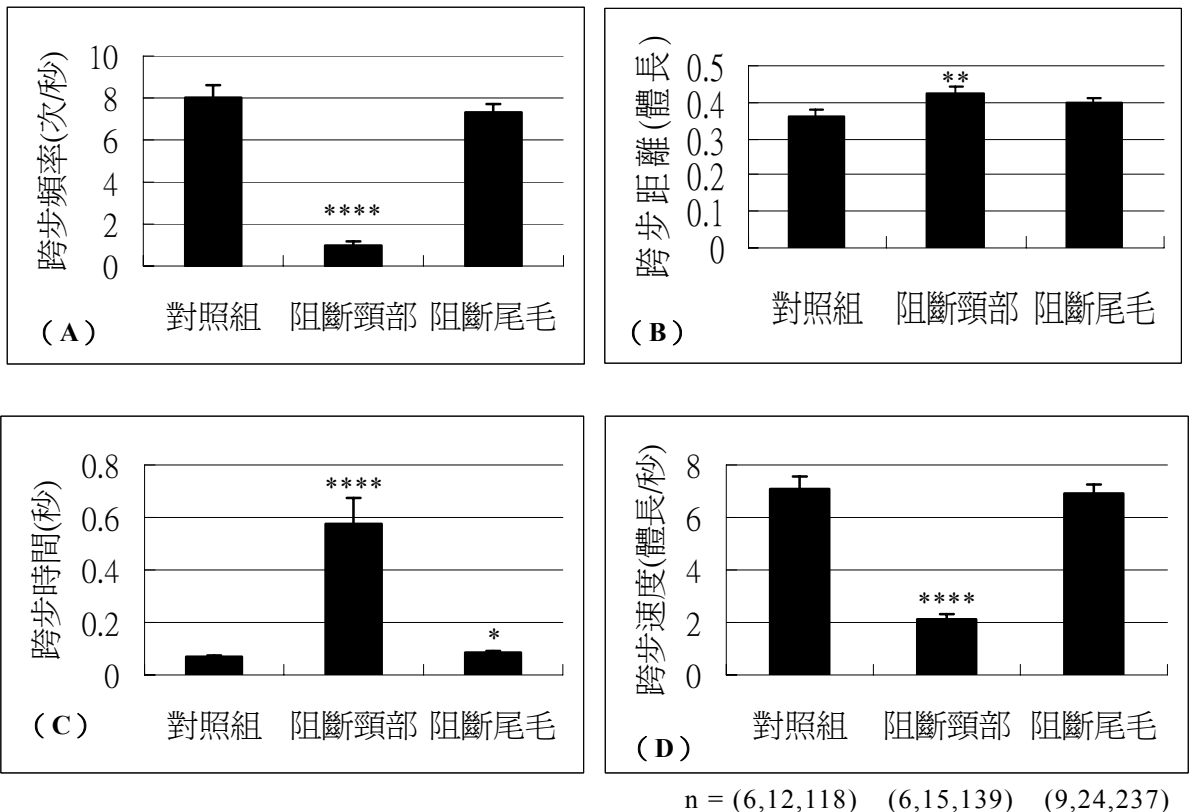
(C). 阻斷尾毛訊息輸入後，蟑螂前、中、後腳跨步的相互關係。

四、蟑螂翻正反射期間，右後腳的跨步頻率、跨步距離、跨步時間、跨步速度

阻斷頭部神經訊息輸入的蟑螂，其右後腳的跨步頻率、跨步速度減少(圖八 A、D)，但其跨步距離與跨時間增加(圖八 B、C)。阻斷尾毛神經訊息輸入的蟑螂，其右後腳的跨步距離增加(圖八 B)，而跨步頻率、跨步時間、跨步速度皆與對照組一致(圖八 A、C、D)。

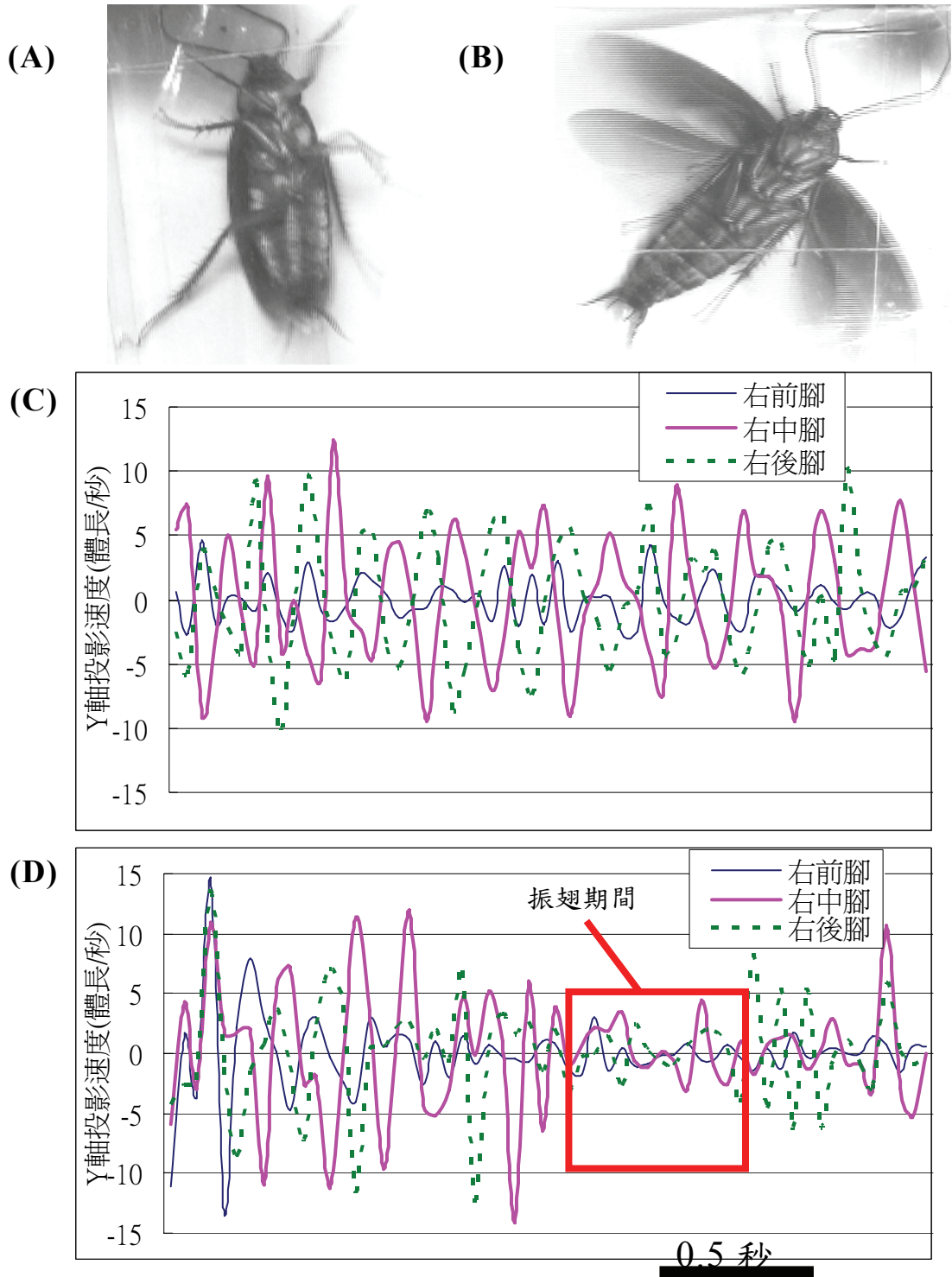
五、翻正反射期間，振翅行為對步足運動行為的影響

當蟑螂翻身耗時太久，可能導致蟑螂產生振翅行為以幫助翻身，但我們發現振翅並無法使翻身成功率提高。蟑螂於翻正反射期間，若出現振翅行為，腳部常出現固定姿勢與角度的狀態(圖九 B、D)，該姿勢與飛行期間的步足姿勢類似。



圖八、蟑螂翻正反射期間，右後腳運動參數(平均 $\pm$ 標準誤，*： $p < 0.05$ ，**： $p < 0.01$ ，****： $p < 0.001$ ，one-tailed t test)，n = (個體數，觀察翻身事件次數，觀察跨步的總次數)。

(A) 各實驗組與對照組右後腳跨步頻率 (B) 各實驗組與對照組右後腳跨步距離
(C) 各實驗組與對照組右後腳跨步時間 (D) 各實驗組與對照組右後腳跨步速度



圖九、未振翅(A、C)與振翅(B、D之方框內)蟑螂，翻正反射的照片與步足的運動模式。

陸、討論

一、蟑螂神經索之探討

蟑螂神經索呈前後方向的索狀(圖四)，頭部有一腦神經節，胸神經節共三個，位於胸部。阻斷腦神經節訊息輸入的蟑螂，可使用魚線在蟑螂脖子處擠壓其頸部神經索，使腦部訊息無法傳遞到胸神經節，阻斷頭部對胸部行為輸出的調節作用。實驗中發現其足部運動狀態和正常蟑螂確實有很明顯的不同，故此處理確實已影響蟑螂的神經訊息傳導，也顯示出腦部訊息輸入對其六足有明顯影響，進而影響其翻正反射的運作。

阻斷尾部訊息輸入的方法為剪掉蟑螂之尾毛受器，使蟑螂缺少尾毛對外界的感覺能力，進而觀察尾毛訊息對翻正反射的作用模式。阻斷尾部訊息輸入後的蟑螂，其運動狀況和正常蟑螂比較起來改變並不大，故阻斷尾毛訊息輸入對其翻正的影響不大，但值得注意的是，此處理組的蟑螂於翻正反射期間，足部的跨步時間有增加的趨勢，尾毛對翻正反射的影響仍有待研究。

二、足部運動狀況

比較蟑螂翻正反射期間的六足運動模式(圖六)，由正常蟑螂(圖六 A)和阻斷尾毛訊息輸入之蟑螂(圖六 C)，可以看出蟑螂六足的運動路徑呈左、右對稱的狀態，且此兩組足部運動狀況差異不大，而阻斷腦神經節訊息輸入後的蟑螂(圖六 B)，足部運動較紊亂、緩慢、無固定規律，和正常蟑螂有明顯的不同。

圖六 B 和圖六 A、C 比較起來較為複雜的原因，為此組蟑螂翻身耗時較久，故處理數據時所紀錄的座標點較多，並非此組蟑螂腿部運動狀態較另兩組活潑。

比較前、中、後足跨步的相互關係(圖七)，如同一般昆蟲前、後足運動模式相同而中足與其相反的運動狀態，從對照組可以看出蟑螂也具有此特性，而阻斷頭部神經節訊息輸入後，此種運動模式消失，而阻斷尾毛訊息輸入後的蟑螂仍舊保有此特性，可見腦部神經節對蟑螂足部協調運動的控制，有明顯影響。而尾部訊息輸入和足部的運動協調較無明顯的關係。

三、各處理組之蟑螂的運動表現

蟑螂三對步足的運動模式(圖六)中，顯示後足為三對步足中擺動範圍最大、運動狀態最明顯的附肢。由於左右足運動模式對稱，故本研究以右後足的運動狀態為三對步足中的代表，在探討不同因子對步足運動的影響時，僅針對後足紀錄數據。

四、阻斷頭部神經節訊息輸入的探討

阻斷頭部神經節訊息輸入後之蟑螂，跨步頻率、距離、時間、速度與對照組(圖八)具有明顯的差異，跨步頻率與對照組比較起來較小，跨步的距離增長，耗時增加。是什麼導致這樣的結果呢？我們推測：以釣魚線阻斷脖子的神經後，使腦部神經無法控制足部的運動，以致於蟑螂只剩下反射動作。在實驗中發現，此組蟑螂的腳無法像正常蟑螂一樣運動，呈現伸直狀態，且大多只有大幅度而緩慢的擺

動。因此，我們得知阻斷頭部神經訊息輸入之蟑螂，對其腿部的整合能力變差，使腿部運動狀態變的不協調，進而影響其翻正反射，甚或導致其無法順利翻身成功(成功率下降)。

五、阻斷尾部訊息輸入的探討

阻斷尾部訊息輸入的研究結果與對照組比較，發現其數據差異並不大，但其中發現跨步時間增加。我們推測原因可能為：蟑螂的尾毛是一對相當敏感的受器，外界有任何風吹草動，尾毛都能靈敏的接受，使蟑螂對外界保持著高度的警覺性，而使行動受到影響，但是阻斷尾部訊息輸入後，蟑螂缺乏尾毛對外界的感應，可能使蟑螂認為外界沒有威脅而使動作更慢(跨步時間增加)。

六、振翅與翻身的影響

雖然數據顯示，對照組和阻斷尾部訊息輸入組的振翅率並無顯著差異，但觀察發現，對照組蟑螂震動翅膀的舉動大多發生在翻身耗時較久的時候，阻斷頭部訊息的蟑螂輸入亦然，而阻斷尾毛訊息輸入的蟑螂，震動翅膀的舉動大多發生在使身體靠近盒壁以幫助翻身，這點顯示出阻斷尾毛訊息輸入後的蟑螂，會對翅膀做更有效的運用。我們推測：尾毛對蟑螂翻身有抑制的作用，因為像蟑螂這樣的昆蟲會避免做出太大的舉動，以免被掠食者發現。尾毛沒被剪掉的對照組和阻斷頭部訊息輸入的蟑螂，因為有尾毛的抑制，所以只有在翻身耗時過久才做出振動翅膀的舉動。而

阻斷尾部訊息輸入的蟑螂，尾毛已被剪掉，因為少了尾毛的抑制作用所以才把翅膀做更有效率的運用。

柒、結論

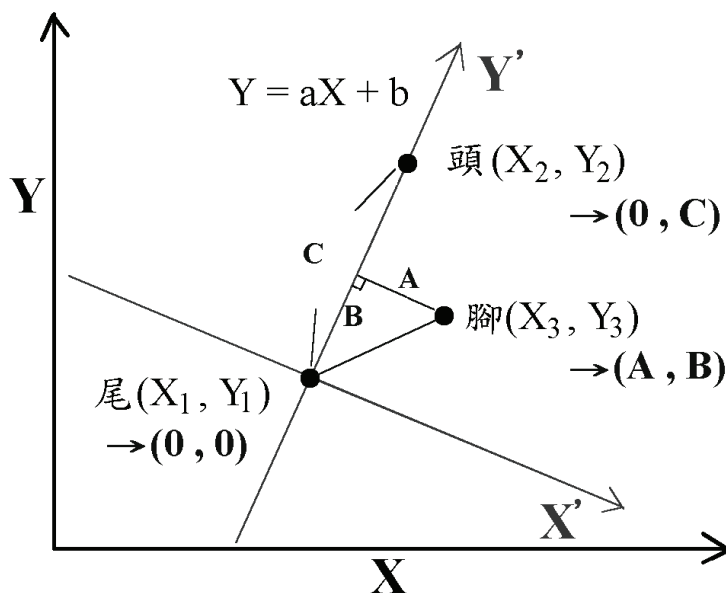
- 一、蟑螂為觀察、研究動物翻正反射行為的最佳模式動物，其具有易收集、易飼養、易觀察、易記錄、易分析的特點。
- 二、蟑螂在阻斷腦神經節訊息輸入後，足部的運動模式遭破壞，成為紊亂、緩慢、無固定規律的運動模式。步足無法像正常蟑螂一樣運動，而是呈現伸直狀態，且大多只有大幅度而緩慢的擺動。
- 三、阻斷腦神經節的訊息傳遞所照成的影響是直接的，它所有的動作幾乎都是由反射來做表達，呈現機械式與行動遲緩的行為，同時跨步頻率減小，跨步的距離增長，耗時增加，跨步速度變慢。
- 四、阻斷尾毛訊息輸入對蟑螂翻正反射的影響較小，對跨步頻率、跨步距離、跨步速度皆無影響，而跨步時間增加。
- 五、蟑螂於一段時間內仍無法成功翻身，和感受到外界有物體可供施力以助其翻身時，容易以振翅取代足部的活動。這現象在阻斷尾部訊息輸入的蟑螂最顯而易見，顯示尾毛的訊息輸入，對調節翅膀運動具有調節的角色。

捌、參考資料

- ## 捌、參考資料
- Fulla, R. J., Yamauchi, A. & Jindrich, D. L. (1995). Maximum single leg force production: cockroaches righting on photolastic gelatin. *J. Exp. Biol.* 198, 2441-2452.
- Ridgel, A. L. & Ritzmann, R. E. (2005). Effects of neck and circumoesophageal connective lesions on posture and locomotion in the cockroach. *J Comp. Physiol. A* 191, 559-573.
- 余長卿主編(民 94)。數學 3(高二教科書)。龍騰股份有限公司。台北。
- 陳永松(2004)。模式生物 — 科學發展的幕後英雄。《科學發展》，381，48-53。
- 劉淑瓊(2005)。諾貝爾的榮耀 — 生理醫學桂冠(近五年得獎論文簡介)。《科學新天地》，第 11 期，51-56。
- 鄭湧涇主編(民 94)。高級中學生物(高三教科書)。康熙圖書網路股份有限公司。台中。

附錄一

如下圖，若蟑螂頭部的座標為 (X_2, Y_2) ，蟑螂蟑螂尾部座標為 (X_l, Y_l) ，所量測的腳部座標為 (X_3, Y_3) 。



若將尾部座標校正成新的原點($0, 0$)，頭部座標校正成位於正值 Y 軸的一點，與原點距離為蟲體體長(圖中的距離 C)，故其座標可校正成($0, C$)，

其中 $C = \text{體長} = \sqrt{(X_2 - X_1)^2 + (Y_2 - Y_1)^2}$

故蟑螂頭部座標 (X_2, Y_2) 可校正成 $(0, \sqrt{(X_2 - X_1)^2 + (Y_2 - Y_1)^2})$

假設通過蟑螂頭部與尾部的直線，其方程式為 $Y = aX + b$

其中， $a = \frac{Y_2 - Y_1}{X_2 - X_1}$ = 斜率，以 (X_1, Y_1) 帶入可得

$$Y_1 = \frac{X_1(Y_2 - Y_1)}{X_2 - X_1} + b, \text{ 故 } b = \frac{Y_1(X_2 - X_1) - X_1(Y_2 - Y_1)}{X_2 - X_1} = \frac{X_2Y_1 - X_1Y_2}{X_2 - X_1}$$

腳部座標 (X_3, Y_3) 與直線 $Y = aX + b$ 的距離為 A ：

$$\text{距離} A = \frac{aX_3 - Y_3 + b}{\sqrt{a^2 + 1}} = \frac{X_3(Y_2 - Y_1) - Y_3(X_2 - X_1) + (X_2Y_1 - X_1Y_2)}{\sqrt{(Y_2 - Y_1)^2 + (X_2 - X_1)^2}}$$

利用投影公式，計算圖中 B 的距離：

$$\text{距離} B = \frac{(X_3 - X_1) + a(Y_3 - Y_1)}{\sqrt{1 + a^2}} = \frac{(X_3 - X_1) + \frac{Y_2 - Y_1}{X_2 - X_1}(Y_3 - Y_1)}{\sqrt{1 + \left(\frac{Y_2 - Y_1}{X_2 - X_1}\right)^2}}$$

故腳部的座標 (X_3, Y_3) ，可校正成 (A, B)

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