

肆、討論

一、實驗裝置

固定實驗動物的昆蟲行為研究模式雖廣泛被應用，但記錄昆蟲運動的技術各不相同。早期學者在固定實驗動物的行為研究時雖然在下方放置圓球供實驗動物的步足附著，但未具備偵測個體運動狀態的功能(Delcomyn, 1973; Kien and Altman, 1984); Kramer (1976)設計了第一套自動記錄昆蟲運動的實驗裝置，可稱為這個實驗模式的始祖。後人參考並改良這項裝置；Böhm 等(1991)在圓球上標記並用攝影機記錄並供後續分析，Gras and Höner (1992)也是利用攝影機追蹤暗點的技術估算實驗動物的運動情形，但已可將所得資料直接輸入電腦，其原理類似今日的光學滑鼠；Doherty and Pires (1987)與李等(1996)將半光學式電腦滑鼠改裝，省去了電路設計的麻煩。但前者因每秒取樣 1 次只能分析慢速的定向行為，如蟋蟀的 phonotaxis 行為；後者因限於電腦運算速度也只能每秒取樣 10 次；Ye 等(1995)參照 Doherty and Pires (1987)的原理，但自行設計電路，使裝置能夠每秒鐘取樣 500 次，適合用來分析快速的行為，如蟑螂的逃亡行為。然而因為裝置需要靠摩擦力帶動感應器(sensor)，對實驗動物是個額外的負擔，因此尚有改進的空間。拜電腦科技發展之賜，光學滑鼠技術已達成熟階段，不必接觸圓球即可偵測轉動狀況，將可減少實驗誤差。

本實驗改良李等(1996)的裝置，將滑鼠改成光學滑鼠，目前受限於作業系統(Windows 98, Microsoft Co.)每秒最多取樣約 50 次，本實驗中每秒取樣約 30 次；根據微軟網站報導此滑鼠最高可偵測每秒 37 英吋(超過 90 公分)的移動量，而蟑螂運動速度除少數非固定蟲體實驗可達 100-150 cm/sec (Full and Tu, 1991)，大多數是以 2-80 cm/sec 的速度(Delcomyn, 1971)運動，本實驗蟑螂瞬間最大運動速度約 75-80 cm/sec，在實驗裝置可接受的範圍內。將圖四與 Delcomyn (1971)非固定蟲體實驗結果比較發現幾乎完全吻合，更加證明本實驗利用滑鼠偵測運動速度結果的可信度。

實驗用圓球大小與質量該如何決定？各學者所使用的圓球大小各不相同。從直徑 6 公分(Böhm *et al.*, 1991)、8 公分(李等,1996)、12 公分(Gras and Hörner, 1992; Yé *et al.*, 1995), 甚至於 30 公分(Kramer, 1976; Wendler *et al.*, 1980)或 50 公分(Weber *et al.*, 1981)。圓球的半徑越大, 球面的彎曲度就越小, 實驗動物越會有「站在平地」的感覺, 可減少球面造成實驗的影響; 且圓球越大越能減少圓球下方氣流的干擾。但隨著圓球半徑的增加, 圓球質量會以二次方的速度增加(因為圓球是空心的, 所以質量正比於表面積而非體積), 實驗動物的負擔也將加大。由前列文獻可見早期這類實驗的圓球都比較大, 晚近實驗的圓球較小, 似乎透露圓球直徑過大會影響實驗的訊息。該如何在半徑與質量取得平衡, 讓實驗動物轉動圓球所需的力和自由活動狀態下移動身體的力量相同? 在此以物理力學的觀點來探討:

假設實驗動物質量 m , 運動時腿部力量 F , 產生加速度 a ;

同樣的力量在圓球表面轉動圓球, 產生力矩 $\Gamma = F \cdot r$, 造成角加速度 ω ;

空心圓球質量為 M , 轉動慣量 $I = 2MR^2/3$ (Young, 1992);

$$F = ma$$

$$\Gamma = F \cdot r = I \cdot \omega$$

$$a = \omega \cdot r$$

將上三式整理得 $M = 3m/2$ 。

也就是說, 圓球的質量應該是實驗動物的 1.5 倍。以蟑螂為例, 蟑螂質量為 0.918 ± 0.12 公克($n=10$), 因此圓球質量應為 1.5-2.0 公克為宜。本實驗所使用圓球質量雖為最佳理論值的 3-4 倍, 但在實驗時卻不見蟑螂運動時有吃力的情形, 無論是自發性的行走或刺激誘發逃脫, 蟑螂總能無延遲地轉動圓球並再短時間內到達最高速度, 或許這和蟑螂運動時步足能夠產生體重數倍的力量(Full and Tu, 1991), 足以克服轉動圓球所須額外的力量。

二、觸角擺動與運動狀態

靜止狀態下觸角擺動

蟑螂在靜止狀態下，觸角的垂直擺動幅度非常大，垂直擺動高度也明顯比運動狀態高；此時觸角的水平擺動幅度也非常大，甚至擺動到對側。推測此時觸角應該是扮演嗅覺的角色，需要不時地不特定方向且大角度擺動。

運動狀態下觸角平均位置的變化

運動狀態下，觸角的垂直擺動高度下降，從影像觀察發現觸角尖端不時地接觸地面，可能和偵測地面狀態有關；在運動時，觸角的垂直擺動角度甚至出現負值，代表觸角是向下方擺動，這是因為蟑螂運動時身體是略微抬起的，運動速度越快，身體抬升的角度也越大(Full and Tu, 1991)，因此觸角需向下擺才能與地面接觸。觸角水平位置約保持在同側 40-50 度的位置，兩觸角構成約 90-100 度的夾角。理論上，快速運動時兩觸角若更向前擺動，觸角的尖端可以更向前，更能提早偵測到地面狀態，應該更有利生存，然而為何不是如此？這可能和蟑螂有沿著牆壁行走的行為有關。蟑螂在運動時，通常身體的一側會靠著牆壁，很少會到空曠處活動，蟑螂藉由觸角與牆壁觸碰的彎曲程度，以了解目前身體和牆壁位置，並可修正運動方向使身體與牆壁保持適當的距離(Camhi and Johnson, 1999)。實驗中蟑螂是模擬在空曠的環境，因此在運動時觸角除了探測路況之外，還多了要尋找是否有牆壁可供掩避的任務，觸角外張角度加大可增加水平探索的面積，觸角在運動時水平向外擺動約 40-50 度，雖會使向前伸展長度少了約 0.3 倍($1 - \sin 45^\circ$)的觸角長度，但可使單側水平探索面積增加 0.7 倍($\sin 45^\circ$)的觸角長度，或許運動時觸角水平位置為 40-50 度為天擇結果最佳的角度。觸角外張會使得複眼前方視野有一部分受觸角基部遮蔽，但單眼完全不受觸角遮蔽，此現象是巧合或是有特殊意義，值得今後進一步的探討。

觸角在運動時垂直擺動高度降低，甚至接近水平或水平以下的意義為何？可分為探索前方是否有障礙物突起和探索前方路面是否連續(有無大空洞會踩空而跌入)兩方面來討論。Watson 等(2002)對另一種蟑螂(*Blaberus discoidalis*)在運動時遇到前方有小型突起障礙物(5.5mm 和 11mm)的研究發現蟑螂均可以攀爬過去，但未提及觸角在此行為中角色為何。至於對於探索前方路面是否有空洞方面將於「觸角垂直擺動與步伐的協調」討論。

運動狀態下觸角擺動幅度的變化

無論是垂直擺動或水平擺動，觸角擺動幅度均隨運動速度的增加而減少。低速運動時觸角擺動幅度與靜止狀態相仿，高速運動時觸角擺動幅度僅約 5 度。推測觸角在運動時的角色兼具嗅覺與觸覺的角色，隨著運動速度的增加，嗅覺的重要性漸減，相對地觸覺的重要性漸增。由於本實驗蟑螂在運動時前胸及頭部可自由活動，因此無法斷定蟑螂在高速運動時，觸角小幅度水平擺動是觸角本身擺動的結果或是頭部和前胸轉動的結果？

Dürr 等(2001)探討竹節蟲慢速運動時觸角擺動模式也遇到相同的問題，但由於頭部擺動的幅度不大，且若固定頭部造成昆蟲處於極度不自然狀態而改變運動模式，因此忽略此問題。

觸角擺動角速度的變化

本實驗的結果分析得知蟑螂觸角擺動角速度與運動速度之間的關係雖然大致上成正比，但是彼此間相關性不高。在相同運動速度的狀況下，觸角擺動的角速度差異非常大，甚至於到達 3-4 倍，顯示運動速度並非決定觸角擺動角速度的唯一因素。在本實驗中，蟑螂不同的運動速度是由不同的實驗狀況(光照與否和觸碰蟑螂身體與否)所誘發，由於不同實驗狀況的運動速度彼此差異很大，故無法作「相同(類似)速度不同實驗狀況觸角擺動差異」的分析，因此無法在此推斷觸角是否會隨環境條件的不同而有不同的擺動速度。此外，蟑螂在運動時身體會

略微晃動，隨著運動速度的增加晃動的頻率也會增加，目前無法估算身體晃動對觸角擺動速度的影響，也因此無法進一步分析觸角擺動角速度與運動速度間的關係。

雖然本實驗裝置設計的因素無法精確地分析觸角擺動角速度的變化情形，蟑螂觸角能夠以不同的角速度擺動是不容置疑的。本實驗中蟑螂擺動角速度可從每秒 0 度到 750-900 度，這差異絕不是裝置誤差造成的。此外，蟑螂觸角能夠以不同角速度擺動，亦可從組織學的角度推論。目前雖然沒有專門針對蟑螂觸角運動神經的報導，但從 Baba (2000) 的初步探討可知控制觸角運動的每塊肌肉分別由 1-5 個運動神經元所支配。從昆蟲步足的神經-肌肉模式得知，支配同一塊肌肉的運動神經若有 3 個以上，功能將包括快速神經元(fast neuron)、慢速神經元(slow neuron)與抑制性神經元(inhibitor)(Burrows, 1996)。目前已有部分昆蟲與觸角擺動相關肌肉的運動神經元數量已被報導，包括蟋蟀(Honegger *et al.*, 1990; Allgäuer and Honegger, 1993; Horseman *et al.*, 1997)、蝗蟲(Bauer and Gewecke, 1991)、蜜蜂(Kloppenburger, 1995)、菸草天蛾(Kloppenburger *et al.* 1997)、竹節蟲(Dürr *et al.*, 2001) 等等，這些種類中所有的觸角肌肉均受 2 個以上的運動神經元支配。而在控制觸角擺動的肌肉方面，Ehmer and Gronenberg (1997a) 從觸角肌肉組織特性，包括肌纖維直徑、肌小節(sarcomere)長度與肌凝蛋白(myosin) ATP 活性的指標，探討不同種類螞蟻觸角擺動速度差異之成因，提出「觸角肌肉同時具有不同特性的肌肉組織」的結論。因為觸角肌肉的負擔是固定的(觸角的重量)，所以觸角肌肉同時具有不同收縮性質的部分，其目的就是使觸角能夠以不同的角速度擺動。

本實驗中蟑螂觸角擺動瞬時最高角速度可達每秒 900 度(資料未呈現)，和其他已被報導的昆蟲比較，可知略高於竹節蟲(750 度/秒) (Dürr *et al.*, 2001)，而低於觸角可快速擺動的螞蟻如 *Odontomachus bauri* (1200 度/秒)和 *Anochetus gladiator* (1320 度/秒) (Ehmer and Gronenberg, 1997a)。

三、觸角垂直擺動與步伐的協調

昆蟲運動時，三對步足是互相有協調性的呈三角形模式運動(tripod mode) (Full and Tu, 1991)，但是否和其他附肢具有協調則未被確定。除 Dürri 等(2001) 明確地報導竹節蟲觸角和步足有協調存在，其餘物種未有學者報導。本實驗結果證明蟑螂觸角垂直擺動的頻率雖和步足運動頻率有高度相關，但兩者間的協調並非一直維持。竹節蟲運動的速度緩慢(每分鐘約 53 步)，觸角隨步足的運動而協調性地擺動，可幫助其提早探測地面狀況並有充裕的時間反應；而蟑螂即使在慢速運動時，每秒大約是 1.5-3 步(相當於每分鐘 90-180 步)(Kozacik, 1981)，快速運動時，甚至每秒 23 步(相當於每分鐘 1380 步) (Delcomyn, 1971)，快速運動時觸角上下擺動頻率雖然增加，但蟑螂絲狀觸角末端因空氣阻力未必會隨基部上下擺動，即使順利探知地面狀態(在此指地面是否有空洞)，尚要考慮蟑螂運動速度快未必能夠減速或轉彎避免跌入。假設蟑螂觸角長度 50mm、以 700mm/sec 的速度運動，因運動時觸角向外擺動 45 度，故實際向前長度約為 35mm，不考慮觸角前端受風彎曲，其觸角探測到前方有空洞時最長也僅有 50 毫秒的反應時間。觸角從鞭節受到觸覺刺激，訊號傳入位於中大腦(deutocerebrum)的觸角葉(antenna lobe)(Rospars, 1988)，再下傳到胸神經節的運動神經元造成減速或轉向，這段時間可能需 20 - 40ms (Comer *et al.* 1994; Camhi and Johnson, 1999)，所以若依賴垂直擺動探測地面狀況似乎不妥。從實驗室的觀察，快速運動中的蟑螂跑到桌子邊緣時少有轉向，通常會繼續向前走甚至倒爬在桌面下方，而慢速運動的蟑螂則會轉向或爬到桌面下，從鞭節基部剪斷觸角的蟑螂亦是如此；此外，蟑螂即使墜落，也會在空中展翅滑翔。因此運動中的蟑螂觸角垂直擺動目的，可能不是為了探測前方是否有空洞。

四、觸角擺動與觸角的關節、肌肉之關係

經過測量所有可能影響觸角位置的因素並計算觸角各部位的相對運動後，發

現影響觸角位置的主要關鍵在於 HS 關節與 SP 關節，前者主要使觸角水平擺動，後者則使(右)觸角略微左上-右下的垂直擺動。從關節結構與肌肉分布來看，SP 關節有兩個關節突起(condyles)，內部有 2 組相互拮抗的肌肉(Guthrie and Tindall, 1968)，因此限制了關節只能在一個平面擺動；較為特殊的是 HS 關節只在中央下方有一個觸角墊(antennifer)支撐觸角基部，類似球狀關節(ball-joint)，內部有 3 組肌肉分別控制柄節向上舉、左下方與右下方擺動(以右觸角為例)，理論上應該可以向各個方向擺動，然而實驗結果顯示大部分的狀況下，HS 關節僅負責水平擺動的任務。

有翅亞綱中觸角的基本構造雖然相同(分柄節、梗節與鞭節三部分)，但是形態各異，觸角關節的構造與控制觸角擺動肌肉數目也各異。目前已知針對觸角各關節與觸角活動關係的研究，僅有竹節蟲(Dürr *et al.*, 2001)報導，其餘昆蟲均欠缺或只是由關節構造推論而已。竹節蟲在 HS 關節與 SP 關節都是有 2 個關節突起，即使內部分別有 3 組與 2 組肌肉，但也只能使柄節與鞭節分別在單一平面擺動。Dürr 等 (2001)分別限制竹節蟲 HS 關節與 SP 關節的活動，發現 HS 關節負責觸角略微左上-右下的平面擺動，而 SP 關節則負責右上-左下的平面擺動。直翅目的蝗蟲(*Locust migratoria*)和蟋蟀(*Gryllus bimaculatus* and *G. campestris*)雖 HS 關節與 SP 關節也是各有 2 個關節突起，但 HS 關節是負責垂直擺動，SP 關節是負責水平擺動(Honnegger *et al.*, 1990; Bauer and Gewecke, 1991)，與竹節蟲相反。鱗翅目煙草天蛾(*Manduca sexta*)與膜翅目蜜蜂(*Apis mellifera*)和螞蟻均是 SP 關節有兩個關節突起，與前述物種無異。但它們的 HS 關節均是 1 個關節突起，且由 4-5 條肌肉控制(Snodgrass, 1976; Kloppenburg, 1995; Ehmer and Gronenberg, 1997a; Kloppenburg *et al.* 1997)，部分學者描述至此會附帶一提「如此的構造可使該關節向各方向運動」。由本實驗結果延伸推論，這些關節雖可向各方向運動，但大部分的狀況下，應該仍是單方向運動居多。另外，從擺動效率的觀點來看，因為這類關節突起是頭部外骨骼向柄節基部突出所形成，觸角若要從關節突起的左側下方擺到右側下方必須先繞到關節突起的上方，其效率將不如將這個動作分

兩個關節完成的效率高(柄節僅在關節突起的一側單方向擺動，如蟑螂的柄節大部分都在關節突起的上方水平擺動；另一個方向的擺動則由另一個關節負責)。但這些昆蟲的柄節是否如此擺動，則有待進一步實驗的證明。

本論文在探討觸角擺動與關節活動的關係，是利用數學理論推算蟑螂各部位轉動對於觸角擺動影響的模式，由於不必額外固定蟑螂特定關節，因此對實驗動物的影響可減到最低。然而因實驗裝置解析度不足，未能探討頭部轉動對觸角的影響程度，非常可惜，也留待日後改進的空間。

五、在黑暗與光亮中個體運動速度差異可能原因

蟑螂在實驗中所設計的 4 種狀態(無照光、無照光+觸碰蟑螂身體、照光、照光+觸碰蟑螂身體)的運動速度各不相同，黑暗環境下運動速度明顯低於光亮環境，這和 Ye 等 (2003)報導蟑螂逃亡行為(evasive behavior)的運動距離與速度會受視覺影響的結果相同。黑暗中蟑螂的視覺系統無法發生作用，因此前方環境訊息必須靠觸角取得，然而從運動中擺動角速度的結果來看，黑暗環境下觸角擺動角速度並無明顯高於光亮環境下的擺動(由於數據太少，故未在文中呈現此部分結果)。因此黑暗中觸角能否替代視覺系統，即時將環境中的訊息反映給中樞神經，令人質疑。或許，黑暗中運動速度降低與運動距離縮短，是由於觸角無法即時反應環境訊息，為了避免盲目前進造成風險的結果。換言之，蟑螂在黑暗中並非靠增加觸角擺動角速度或頻率來維持運動速度，而是靠降低運動速度來確保自身安全。

六、不同感覺輸入對於觸角擺動模式是否有差異

以本論文目前的結果無法回答這個問題，但從組織學來看，觸角具有以不同角度速度擺動的能力。從運動速度與觸角擺動角速度關係圖來看，相同運動速度下的觸角擺動角速度差異非常大，此差異的成因是否僅單純是蟑螂隨機造成？或是

蟑螂在運動時有未知的因素同時在干擾？則是未知。蟑螂在靜止時，觸角同時兼具多種功能(如嗅覺、溫覺等等)，對於這些不同的感覺輸入是否會有不同擺動模式？或更進一步地問：不同氣味或不同溫度下，擺動模式是否會有差異？這些都是值得將來探討的問題。

七、未來展望

本研究建立了一套探討昆蟲觸角三度空間擺動的實驗裝置，並且對蟑螂運動時觸角擺動進行初步探討。由於觸角定位的工作非常繁瑣耗時，因此未來首要工作在於將觸角三度空間定位由目前半人工的方法改為電腦全自動即時分析(online analysis)，希望能建立世界第一套能夠即時分析觸角三度空間擺動的實驗裝置，如此方能夠致力於探討上述觸角在不同感覺輸入刺激下的擺動情形。

在建立自動分析觸角擺動的實驗裝置後，首先希望能探討「相同運動速度下，黑暗與光亮對觸角擺動的影響」，理論上，黑暗中視覺系統不發生作用，觸角擺動應該要有相對的調整才是，不應該只靠降低運動速度來應變，而不同感覺彼此特性並不相同，觸角應有不同的模式擺動，這也是有待探討的。

另外，許多昆蟲觸角的運動系統都已被探討，但最常被用來做實驗昆蟲的蟑螂卻尚未有學者發表，這個缺口似乎正在等待著有心人士來填補。