

壹、前言

動物為了要能夠長久生存在地球上，必須要具備找尋食物、配偶，躲避天敵以及選擇適合自己生存的環境等等基本能力，這些能力必須依賴感覺器官與運動器官彼此間的合作以及神經系統的協調與整合才能達成。神經系統依據感覺器官所察覺訊息的種類和對生存有利與否，發出不同訊息給不同的運動器官，產生不同的行為反應，使個體遠離有害的訊息，如天敵的影像或聲音，以減少被捕食的機會；或是接近有利的訊息，如食物或異性費洛蒙的氣味，以利獲得能量或繁衍後代。

昆蟲在地球上可算是演化最成功的一群生物，動物界中有超過 75% 生物屬於昆蟲，廣泛分布於陸地、空中與水域(Romoser and Stoffolano, 1994)。昆蟲為何有如此眾多的種類？又為何能夠棲息於各類環境？究其原因，在於昆蟲具有高度的歧異性。不同種類昆蟲間的歧異性表現除了外部形態、食性、棲地之外，還有許多方面，如日律周期：有些在白晝活動，有些則是偏好夜間活動。白晝活動光線充足，複眼可產生高解析力的影像，即時且精確地偵察環境變化；相對地，夜間活動的昆蟲因光線不足甚至於完全無光，此時對光敏感但解像力差的單眼與不須光線的觸角成了偵測狀況主要的感覺器官。因此，夜行性昆蟲常具有較大的單眼與發達的觸角(如蟑螂、蟋蟀)。

美洲蟑螂(*Periplaneta americana*，以下簡稱蟑螂)是典型「具有較大單眼與發達觸角的夜行性昆蟲」，其觸角長度為體長的 1.3 倍，觸角幾乎無時不在擺動，極適合於用來探討觸角擺動模式。本論文以蟑螂為研究動物，希望能從擺動模式探討靜止與運動中蟑螂觸角的角色。

一、觸角的類別

除原尾目(order PROTURA)外，幾乎所有的昆蟲都具有觸角。昆蟲的觸角依據基本結構可分為二大類(Schneider, 1964)：第一類的觸角除了最末端的一節外，其餘各節外部形態均類似且內部均具有肌肉，這類觸角只出現在黏管目(order COLLEMBOLA)和雙尾目(order DIPLURA)的種類(以上三目均屬無翅亞綱)；另一類的觸角可分柄節(scape, 觸角的第一節)、梗節(pedicel, 觸角的第二節)和鞭節

(flagellum, 觸角的第三節以後直到觸角末端)三部分。此類昆蟲控制觸角擺動的肌肉僅分佈在頭部內與柄節內。包括蟑螂等有翅亞綱昆蟲觸角多屬這種類型(圖一)。

二、觸角的機械感覺功能

昆蟲觸角是屬於多功能(multimodal)的器官。目前已知觸角可偵測化學刺激(包括嗅覺及味覺)(Suzuki, 1975; Elisabeth, 1992; Hansson, 1999)、濕度(Doi and Toh, 1992)、溫度(Flores and Lazzari, 1996)與機械刺激(Schneider, 1964; Homberg *et al.*, 1989)等等。

觸角的機械受器分布於柄節、梗節和鞭節，其功能各不同。位於觸角基部的機械受器主要負責本體感覺，可使昆蟲了解觸角目前的方向(Ehmer and Gronenberg, 1997b; Okada and Toh, 2001)有利於觸覺定向(tactile orientation)(Okada and Toh, 2000)；飛行中的昆蟲利用鞭節受風力而彎曲，壓迫基部機械受器的程度偵測飛行速度，若切短(或從基部切斷)其鞭節，觸角因受風力而彎曲度減少時，其飛行速度會增加(Niehaus, 1981)。位於觸角遠端的機械受器主要為觸覺功能，可分辨天敵與同類外骨骼結構(texture)上的差異(Comer *et al.*, 2003)。觸角與天敵接觸的部分雖然在鞭節(Comer *et al.* 1994; Ye and Comer, 1996)，但誘發逃亡行為的關鍵卻是在柄節的機械受器(Comer *et al.*, 2003)。

三、昆蟲行為的研究

昆蟲行為的研究可依實驗動物是否被固定，分為固定蟲體(Delcomyn, 1973; Kramer, 1976; Kien and Altman, 1984; Doherty and Pires, 1987; Böhm *et al.*, 1991; Gras and Höner, 1992; Ye *et al.*, 1995; Ye *et al.*, 1996; 李等, 1996)和非固定蟲體(Comer *et al.*, 1994; Kram *et al.*, 1997; Okada and Toh, 1998; Camhi and Johnson, 1999; Watson *et al.*, 2002; Comer *et al.*, 2003)二大主流，各有優缺點。固定蟲體的研究方法是將昆蟲背部固定於支架上，使其六足站立於可自由轉動的圓球上，如此模擬出無邊界的實驗環境。此方法優點為實驗者可完全掌握實驗動物的狀態，可加上細胞外(Horseman *et al.* 1997)甚至細胞內電生理紀錄(Kien and Altman, 1984; Ye and Comer, 1996)，然而昆蟲被固定對其行為造成影響無法估算。非固定蟲體的研究方法則是在有限的範圍內讓昆蟲自由活動，利用高速攝影機拍攝，

實驗完畢後再將拍攝結果逐張(frame by frame)分析，這種模式的優點是可以獲得昆蟲自然狀態下的行為，但蟲體無法完全掌握、僅可進行細胞外紀錄為其缺點，且高速攝影機價格昂貴，非一般實驗室所能負擔。

四、觸角擺動的研究

大部分觸角擺動的報導多半侷限於水平擺動，也就是利用攝影機(或其他記錄裝置)由實驗動物的正上方觀察記錄 (Sandeman and Wilkens, 1983; Kammerer *et al.* 1987; Saager and Gewecke, 1989; Doi and Toh, 1992; Ehmer and Gronenberg, 1997a,b; Camhi and Johnson, 1999)。也有學者對觸角進行三度空間的擺動觀察 (Flores and Lazzari, 1996; Bartos and Honegger, 1997; Horseman *et al.*, 1997; Dürre *et al.*, 2001)。然而如何將攝影機所記錄的畫面作後續處理，以分析觸角的擺動結果，各研究者使用不同的方法，但多半利用逐張(frame by frame)放映所記錄的影像，再從螢幕記錄觸角位置。比較特別的是 Kammerer 等(1987)所發展出的即時分析(on-line analysis)觸角水平位置的實驗裝置，可每 20ms 取樣一次並將資料直接輸入電腦；但令人不解的是雖然 90 年代電腦科技快速地發展，同一團隊 Horseman 等(1997)卻仍使用逐張分析的方法來分析觸角擺動的角度，不知其中遭遇問題為何。

五、三度空間運動的研究方法

從巨觀的角度來看，鳥類的飛行或魚類在水中活動均是屬於三度空間的運動行為；若以微觀的角度，即使在地面活動的昆蟲，整個蟲體雖然是屬於二度空間的運動(缺乏向下的活動)，但其附肢的活動卻是包含了三度空間範圍，觸角也不例外，因此在探討觸角的擺動現象前，有必要探討三度空間研究的方法。

人類視覺系統三度空間影像的形成，在於因為有雙眼能夠產生兩個重疊的視覺影像，大腦根據物體到兩眼所形成的視角來判斷物體的遠近關係。三度空間研究的原則也是如此，單一方向的視野只能觀察一個平面，增加一個方向的視野就可多增加一個平面，將這兩個平面整合在一起就可以得到三度空間的資訊。從兩個方向觀察再描述成三度空間的情形，已成為探討三度空間運動研究普遍採用的方法(Ferry and Lauder, 1996; Kram *et al.*, 1997; Ramamurti *et al.*, 2002; Watson *et al.*, 2002)。對於活動幅度較大的運動則需要從多角度觀察以避免死角，如 Hedrick

等(2002)同時使用四台高速攝影機分析兩種鳥類的飛行。此外，從一個方向觀察分析三度空間運動並非不可能(van der Berg, 1994)，但這種模式不適合小型實驗動物(如昆蟲)。

六、觸角擺動與昆蟲行為的研究

在特定行為下，昆蟲觸角的擺動具有固定的模式。竹節蟲在走路時，兩觸角垂直擺動與步足有交互性的協調(Dürr *et al.*, 2001)，由於竹節蟲觸角長度與前肢相仿，因此經由觸角探測可預知前肢下一步地面的狀況；螞蟻在大顎咬合時，觸角柄節有快速後縮的反射(Ehmer and Gronenberg, 1997a)，推測這個反射行為，可避免觸角被自己的大顎咬傷；金花蟲走路時，觸角會在頭部前方擺動，當前方有障礙物時，可偵測其高度以利個體能夠順利爬越(Pelletier and McLeod, 1994)。飛行中的昆蟲，觸角通常朝向前方且上舉，有利偵測飛行的速度(Saager and Gewecke, 1989； Horseman *et al.*, 1997)；在實驗室觀察得知，飛行中蟑螂的觸角也是朝向前方且向上舉，將蟑螂前胸背板固定並在誘發飛行行為後，用物品觸碰其觸角時，可觀察到六支步足同時有外張的反射動作，由此推測此時的觸角向前上舉動作，應該具有偵測障礙物有利個體準備降落的功用。由前述的研究結果可知，昆蟲的觸角並非漫無目的的擺動，而是有計畫性、依據行為的需求產生不同的擺動模式。

七、探討昆蟲行為的意義

研究節肢動物運動模式及調控，除了可以滿足人類探索知識的慾望之外，更重要的價值是這些機制可應用在工業上如機器人或機械手臂的研發(Beer *et al.*, 1993； Webb, 1996)；節肢動物運動時步足受本體受器精密的回饋，使個體不靠視覺系統而能夠在崎嶇不平的地面行走，並維持身體平衡的機制甚至應用到對宇宙探索的無人登陸小艇(Zill and Seyfarth, 1996)；在航空科技的研發方面，一部分研究人員更是積極地探討昆蟲與鳥類翅膀的結構與飛行效能，期望能將這些應用在航空飛行器上(Shyy *et al.*, 1999)。

八、本論文所要解決的問題

- (一) 如何建立探討昆蟲觸角三度空間擺動的實驗模式？
- (二) 如何對運動中蟑螂的觸角定位及量化？
- (三) 和竹節蟲相比，蟑螂屬於快速運動的昆蟲，其觸角的擺動是否具有特殊的模式，以因應個體快速的運動？
- (四) 蟑螂觸角的擺動和觸角上的關節活動有何關聯性？