
認識身旁的小傢伙(15)--美洲蟑螂飛行轉彎期間之振翅運動與生物運動力學的探討

盛怡樺 蔡任圃*

臺北市立中山女子高級中學

壹、前言

昆蟲是除了鳥類以外，另一群具高超飛行能力的生物，其所消耗的能量也相對較低。許多科學家觀察與研究昆蟲的飛行行為，例如：蝗蟲、蜜蜂、螳螂、火蟻等昆蟲(David and Michael, 1990；Gui, *et al.*, 2010；Hengstenberg, 1993；Michael and Wolfram, 1993；楊與陳，2010)，卻很少人研究擁有翅膀超過三億五千萬年的蟑螂。

許多研究探討昆蟲翅膀的振翅模式與生物力學(楊與陳，2010)，而探討環境因子影響昆蟲振翅運動的研究較少。在變動的環境中，各項因子的刺激應是十分常見的現象，例如：蝙蝠所發出的超音波可影響螳螂飛行時的振翅模式(David and Michael, 1990)。蟑螂具負趨光性，照光刺激會調節其逃亡運動(蔡，2002)。蟑螂並非擅長飛行的昆蟲，其振翅頻率較慢，適合進行振翅運動的分析與量化(周等人，2008)。經我們的測試，飛行中的蟑螂若經單側照光刺激，則蟲體會明顯旋轉遠離光源，例如：右側照光，飛行中的蟑螂會旋轉至左側。照光刺激是如何影響蟑螂的振

翅運動，進而改變其飛行方向呢？本文探討照光刺激對蟑螂飛行模式的調節作用。

貳、研究目的

本研究建立昆蟲飛行模式的二維影像分析方法，探討美洲蟑螂在單側接受照光刺激的前、中、後各時段對其翅膀運動的調節作用。

本研究的目的是如下：

- 一、建立二維影像分析系統，以研究蟑螂的振翅運動，及其飛行模式。
- 二、探討照光刺激對蟑螂振翅運動的效應。
- 三、了解蟑螂左前、左後、右前與右後翅膀的飛行功能。
- 四、利用生物力學的計算方式，驗證蟑螂翅膀的飛行功能與模式。

參、研究設備及器材

一、實驗器材與材料(表一)

表一 本研究所使用的實驗器材與材料

實驗材料	數量
鐵架	1 台
檯燈	1 台
鐵夾	數個
衛生紙球	數顆

*為本文通訊作者

實驗材料	數量
高速攝影機 (CASIO EXILIM PRO EX-F1)	1 台
普通剪刀	1 把
風扇(風速 1.1 至 1.3 m/s)	一個
培養皿	2 個
電線	數條
木製夾子	數個
電池	數個
白紙	1 張
電腦及其軟體	數套
直尺	1 把
蟑螂板(市售蟑螂屋貼紙)	數片
竹筷	數支
厚紙板	數片
標籤貼紙	數片
試管架	數個
LED 手電筒 (照度：9600 至 9800 lux) (實驗環境背景照度：330 lux)	一支
木椅	一張
膠帶	一卷

二、實驗動物

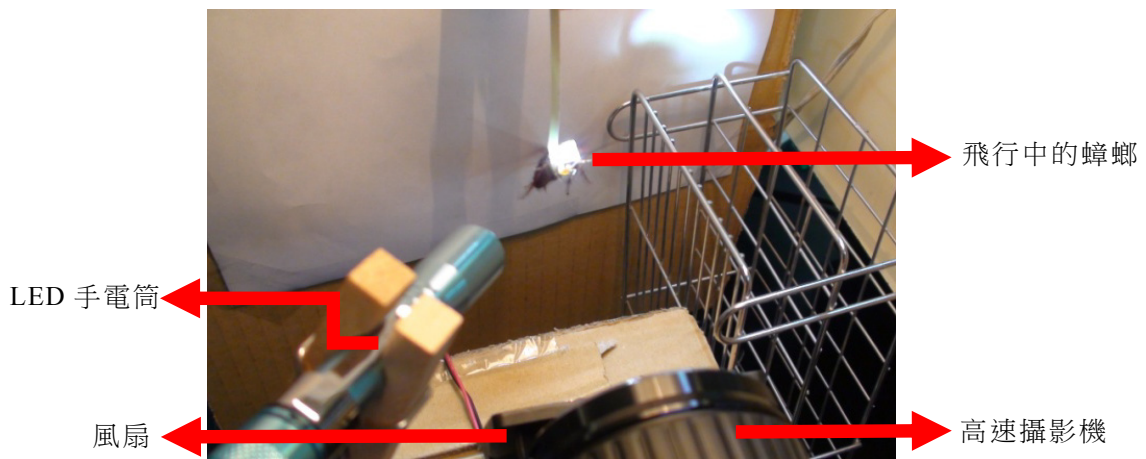
美洲蟑螂 (*Periplaneta americana*) 飼養於室內昆蟲箱，為本校自行繁殖飼養，飼養環境溫度約 20~30°C，定期換水，提供充足飼料(玉米與大麥製成)。雌蟲的飛行行為較不易引發亦不明顯，且雌蟲的生殖週期或攜夾卵鞘可能造成干擾，故本研究以雄性且翅膀完整的成蟲作為實驗動物。實驗過的動物不再重複實驗。

肆、研究過程及方法

一、探討照光刺激對蟑螂飛行的效應

(一) 實驗裝置建立(圖一)

1. 架立鐵架，並在直立的支架上橫放一個木夾。
2. 將一片厚紙板插入木架，並將一張白紙黏貼在厚紙板上作為背景。
3. 剪下一長條狀的貼紙，並將貼紙的前端折疊以黏住蟑螂的前胸背板。
4. 在蟑螂的正前方架設高速攝影機。



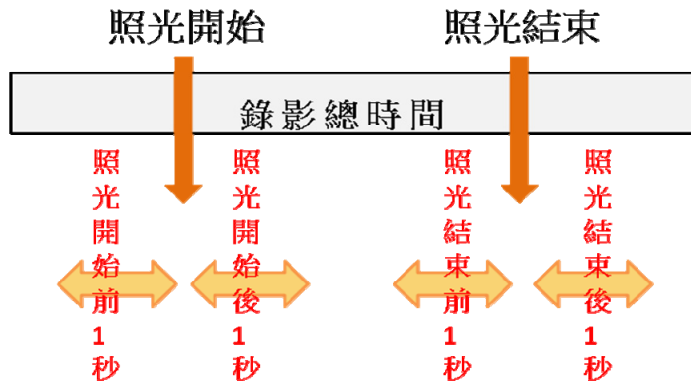
圖一 蟑螂右側照光刺激的實驗裝置。

5. 在相機的前方下側放置一風扇，製造一向上氣流刺激蟲體引發振翅運動。
6. 將小檯燈置於裝置的正上方以增加亮度，避免因高速攝影使得影片過暗。
7. 架設 LED 手電筒於蟑螂的右前方，朝向蟲體頭部，以作為照光刺激的燈源。

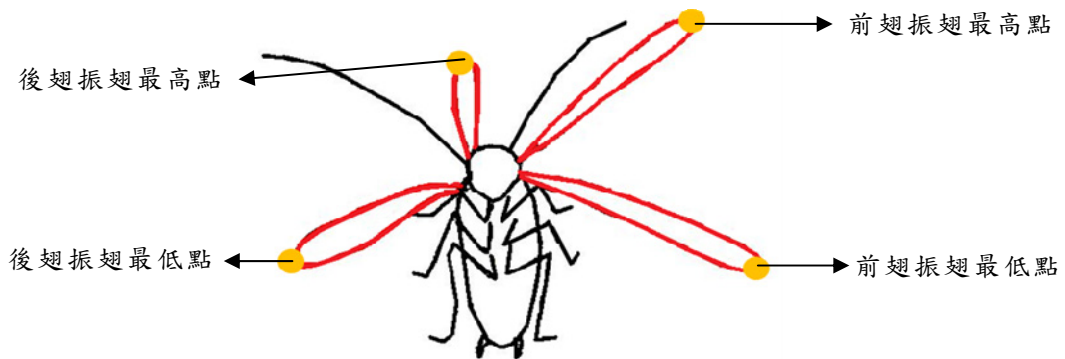
(二)分析方法

1. 記錄的影片以 QuickTime Player 進行播放與分析。

2. 在影片中，以照光開始的前後各一秒期間，與照光結束的前後各一秒期間(圖二)的影片進行分析。
3. 逐畫格(frame)播放，並分別測量前、後翅翅尖於振翅最高點和振翅最低點的座標(圖三)，記錄下時間和座標位置。
4. 計算振翅的時間、頻率、振幅等數值，並進行統計比較。



圖二、探討照光刺激對蟲體飛行的效應時，量化行為的時間範圍(雙箭頭之範圍)示意圖。



圖三 蟑螂翅膀座標分析示意圖(圖中左側代表後翅，右側代表前翅)。

二、測量蟑螂飛行時翅膀的角度及振翅動能

(一) 實驗裝置與實驗操作同上述實驗裝置

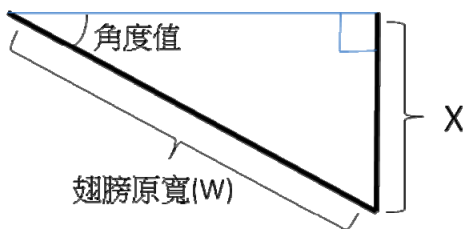
(二) 測量方法

1. 測量出前翅及後翅的寬度值(定義為：W)
2. 將方法一所記錄的影片逐畫格(frame)播放，測量每一畫格中的翅膀最上緣及最下緣座標，計算出翅膀最上緣及最下緣的距離(定義為：X)(如圖四)。



圖四 前翅高度示意圖。

3. 利用三角函數(式一)： $\sin(X/W)$ 的倒函數加以計算出翅膀與水平面所夾的角度(如圖五)。
 翅膀與水平面所夾的角度= $\sin^{-1}(X/W)$
式一



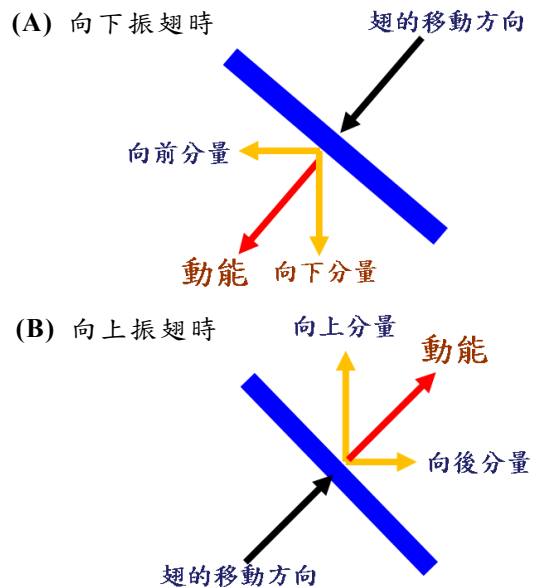
圖五 蟑螂翅膀角度分析示意圖。

4. 計算每畫格中翅膀最上緣座標及最下緣座標連線的中點座標，計算出此中點每 1/600 秒移動的瞬間速度(代表翅膀移動的瞬間速度)。

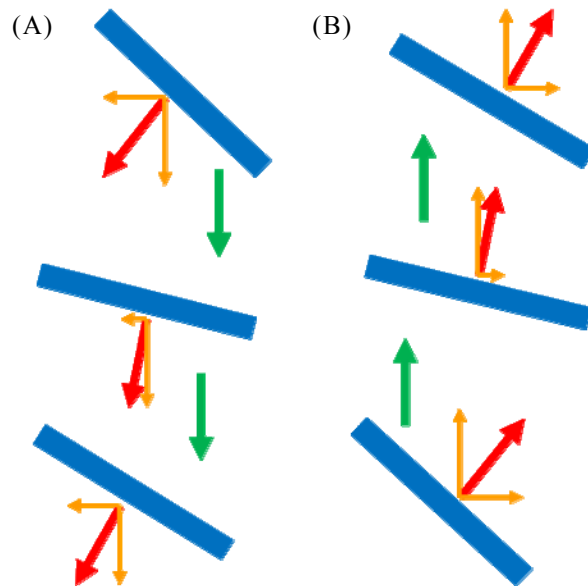
5. 算出各翅膀於振翅期間，每 1/600 秒推動氣體所產生的瞬間動能(式二)，其中振翅運動所推動的氣體質量，以翅膀所佔的面積百分率代入(若前翅與後翅的面積總和以 100%表示，則前翅佔 42.33%，後翅佔 57.67%)；瞬間速度則以步驟 4 所計算出的翅膀瞬間速度代入。

$$\text{瞬間動能} = \frac{1}{2} \times \text{推動氣體質量} \times \text{瞬間速度}^2 = \frac{1}{2} \times \text{翅膀所佔的面積百分率} \times \text{瞬間速度}^2 \dots \dots \dots \text{式二}$$

6. 利用式二所得振翅瞬間動能以及式一所得翅膀與水平面夾角，計算出振翅時所產生的瞬間動能在向前、向後、向下及向上的動能分量(圖六、圖七)。
7. 將各翅膀向下振翅與向上振翅期間，所產生的向前、向後、向下及向上的動能分量分別計算其平均，並進行統計比較。



圖六 蟑螂翅膀運動時所產生的動能與其分向量情形示意圖。



圖七 蟑螂振翅的向下(A)與向上(B)軌跡中，瞬間動能在水平面(向前或向後動能)與垂直面(向上或向下動能)的振翅動能分向量示意圖。

(三) 紙條驗證實驗—驗證左、右翅所產生的向後動能差異

1. 將蟑螂以貼紙固定，使其影像位於攝影機螢幕中央。
2. 在蟑螂後方左右各垂掛一白色細長紙條
3. 於蟑螂飛行期間給予蟑螂一右前方照光刺激，比較左、右紙條的揚起程度。

(四) 蟑螂振翅時的翅膀角度與蟲體旋轉角度的時間關係

1. 將蟑螂以貼紙固定，黏貼蟑螂的貼紙上端以釣魚線懸吊固定，使蟑螂可自由旋轉，以高速攝影機紀錄飛行過程
2. 逐畫格播放後，分別測量每畫格中貼紙左右兩側座標，利用三角函數計算蟲體旋轉的角度
3. 測量各翅膀最上緣與最下緣點座標，利用三角函數計算各翅膀與水平面的夾角

4. 比較蟲體旋轉角度與翅膀角度的改變是否具有時間上的關係

三、取樣數

本研究在共記錄 3 隻個體，每隻分析 3 次實驗流程(包含照光前、照光初期、照光末期、停止照光)，成功計算的振翅過程次數如表二。

伍、研究結果

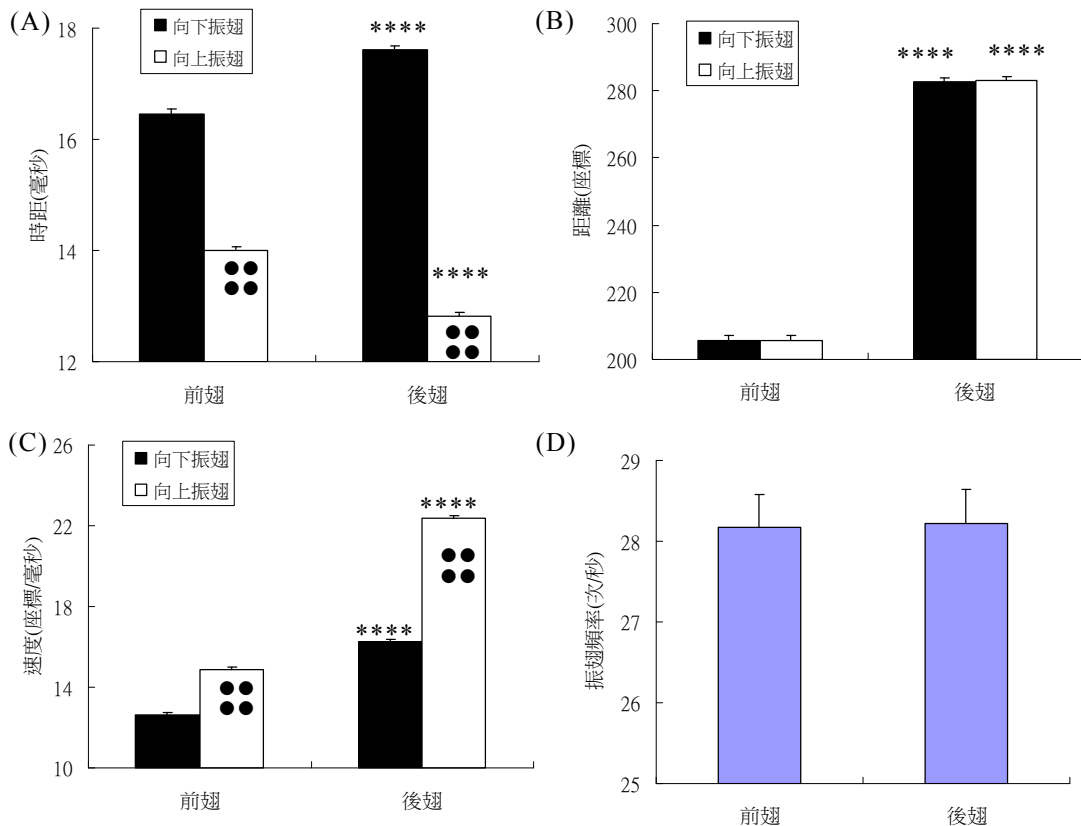
一、建立二維空間的定位系統，研究蟑螂的飛行模式

圖八為蟑螂處於正常狀況下(無照光刺激)的飛行參數，可發現前翅在向上振翅時的振翅時距較後翅長，在向下振翅的時距卻較後翅短。而前翅不管是向上還是向下振翅，振翅距離皆小於後翅。前翅或後翅的振翅距離在向上振翅和向下振翅時則相同。

表二 本研究所觀察的振翅運動過程取樣數(單位：振翅次數)。

	照光前				照光初期				照光末期				停止照光			
	左前翅	右前翅	左後翅	右後翅	左前翅	右前翅	左後翅	右後翅	左前翅	右前翅	左後翅	右後翅	左前翅	右前翅	左後翅	右後翅
向下振翅	303	305	305	305	309	310	309	309	268	268	266	266	314	313	312	314
向上振翅	295	296	296	296	300	301	300	300	258	258	256	256	305	304	304	305

前翅與後翅向上振翅速度均較向下振翅時快(圖八 C)，但前翅、後翅的向上及向下振翅距離並無差異，因此向上、向下振翅的速度差異應肇因於振翅時距。前翅及後翅振翅頻率則沒有差別(圖八 D)。



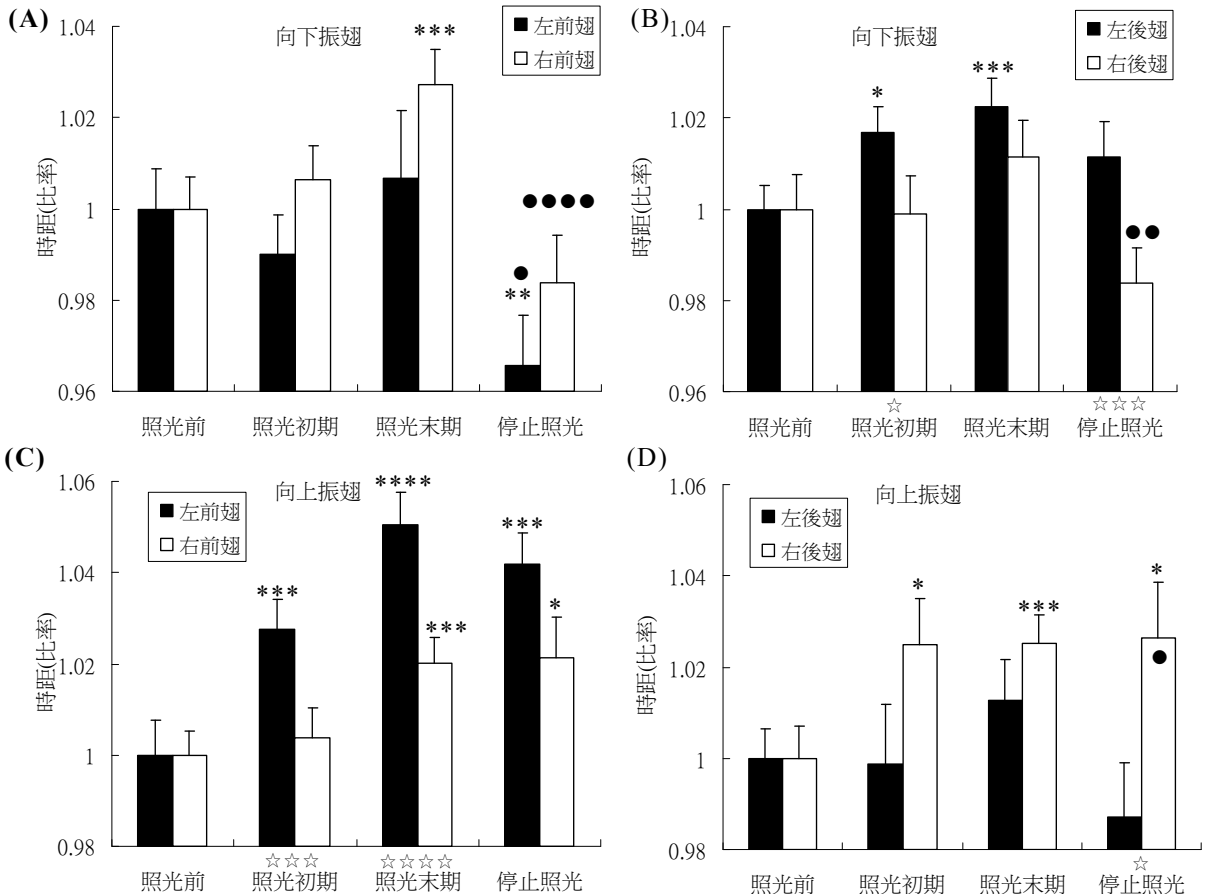
圖八 蟑螂正常飛行模式的各項參數(平均±標準誤)。(A)振翅時距。(B)振翅距離。(C)振翅速度。(D)振翅頻率。與前翅比較(單尾 *t* 檢定)：****： $p < 0.001$ 。與向下振翅比較(單尾 *t* 檢定)：●●●●： $p < 0.001$ 。

二、照光刺激對蟑螂振翅運動的效應

給予飛行中的蟑螂單側照光刺激(右側)，並分別記錄照光前、照光初期、照光末期及停止照光後的振翅運動，再分別計算出振翅時距、距離、速度、頻率等參數加以探討。為了方便比較，我們將照光初期、照光末期及停止照光後的數據，皆參照照光前的數據(設定為 1)，而換算成比率，以比較受照光刺激過程的變化。

(一)照光刺激對振翅時距的調節作用

照光初期，左後翅向下振翅的時距增加，其餘翅膀皆無改變；停止照光後，前翅的向下振翅時距皆下降，後翅中只有右後翅的振翅時距下降(圖九 A、B)。照光初期，左前翅與右後翅向上振翅時距增加；停止照光刺激後，只有左後翅的向上振翅時距下降，其餘翅膀皆無改變(圖九 C、D)。



圖九 照光刺激對蟑螂振翅時距的效應(平均±標準誤)。

(A)前翅的向下振翅時距。(B)後翅的向下振翅時距。

(C)前翅的向上振翅時距。(D)後翅的向上振翅時距。

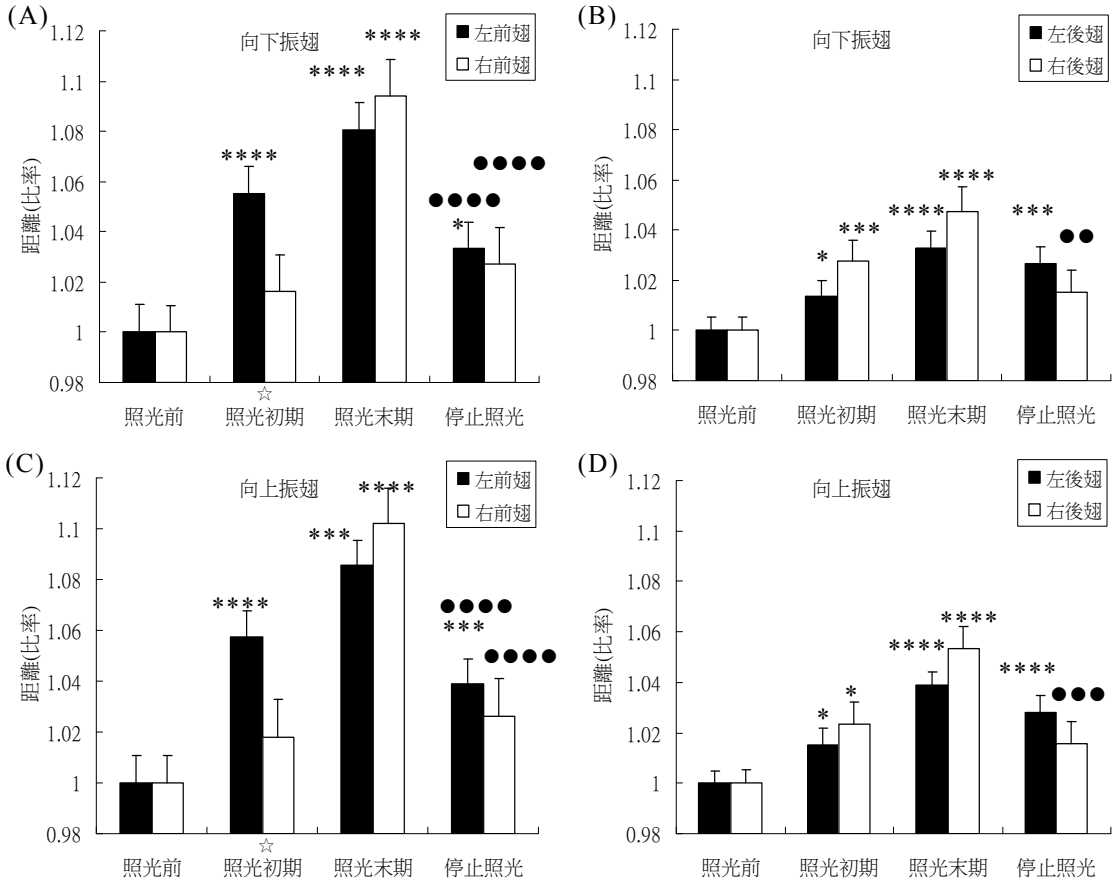
與「照光前」比較(單尾 t 檢定): * : $p < 0.05$; *** : $p < 0.005$; **** : $p < 0.001$ 。

與「照光末期」比較(單尾 t 檢定): ● : $p < 0.05$; ●● : $p < 0.01$; ●●● : $p < 0.001$ 。

左、右翅相比(單尾 t 檢定): ☆ : $p < 0.05$; ☆☆☆ : $p < 0.005$; ☆☆☆☆ : $p < 0.001$ 。

(二) 照光刺激對振翅距離的效應

照光初期，左前翅與兩側後翅向下振翅的距離增加；停止照光刺激後，兩側前翅與右後翅向下振翅的距離下降(圖十 A、B)。照光初期，左前翅與兩側後翅向上振翅的距離增加；停止照光刺激後，兩側前翅與右後翅向上振翅的距離下降(圖十 C、D)。



圖十 照光刺激對蟑螂振翅距離的效應(平均±標準誤)。

(A)前翅的向下振翅距離。(B)後翅的向下振翅距離。

(C)前翅的向上振翅距離。(D)後翅的向上振翅距離。

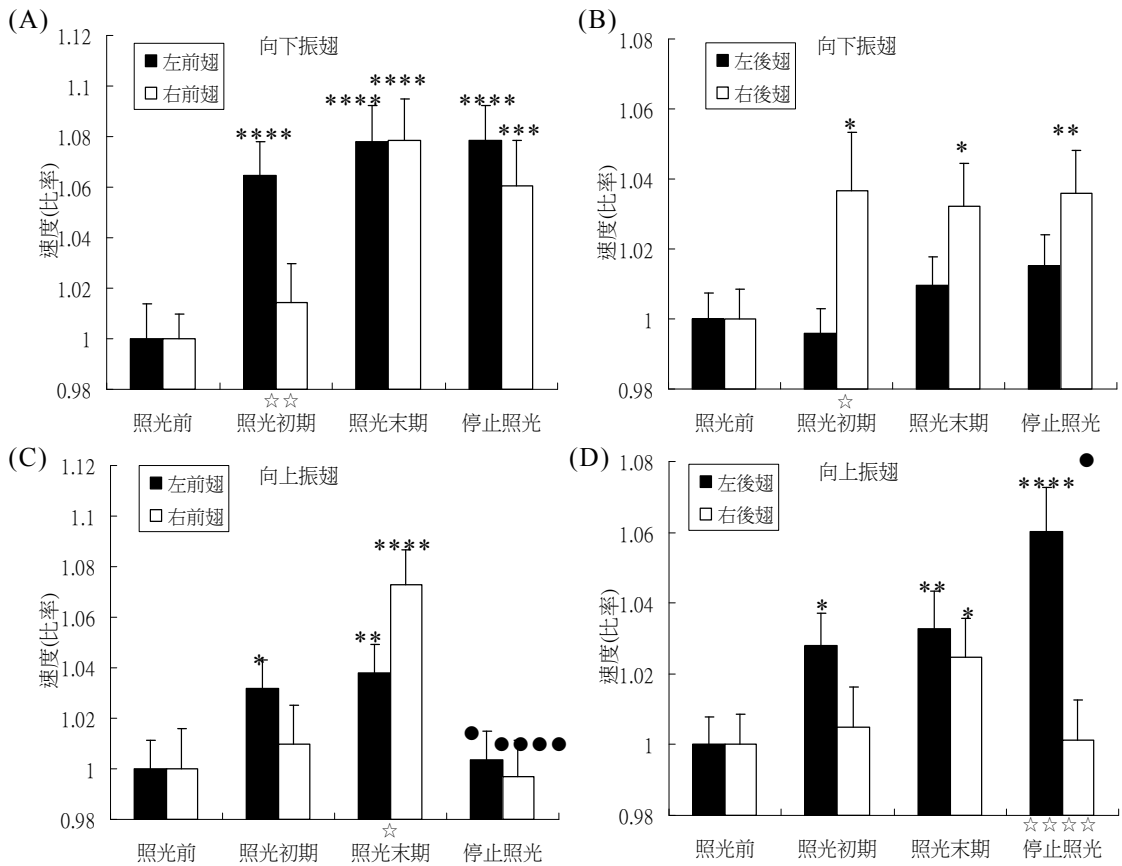
與「照光前」比較(單尾 t 檢定)：*： $p < 0.05$ ；***： $p < 0.005$ ；****： $p < 0.001$ 。

與「照光末期」比較(單尾 t 檢定)：●●： $p < 0.01$ ；●●●： $p < 0.005$ ；●●●●： $p < 0.001$ 。

左、右翅相比(單尾 t 檢定)：☆： $p < 0.05$ 。

(三) 照光刺激對振翅速度的效應

照光初期，左前翅與右後翅的向下振翅速度增加；停止照光刺激後，兩側翅膀向下振翅的速度皆無明顯改變(圖十一 A、B)。照光初期，左前翅與左後翅向上振翅的速度增加；停止照光刺激後，兩側前翅向上振翅的速度皆減少，但左後翅向下振翅的速度增加(圖十一 C、D)。



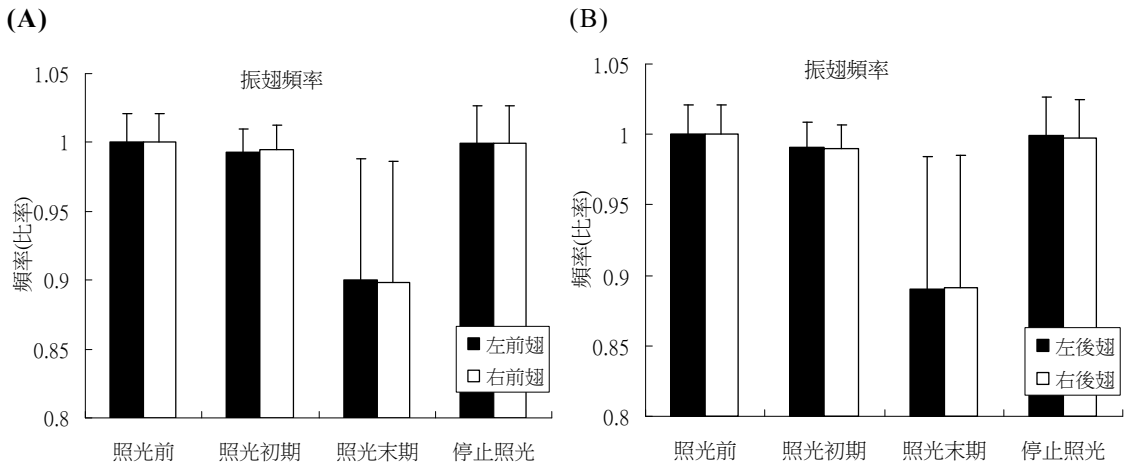
圖十一 照光刺激對蟑螂振翅速度的效應(平均 ± 標準誤)。
 (A)前翅的向下振翅速度。(B)後翅的向下振翅速度。
 (C)前翅的向上振翅速度。(D)後翅的向上振翅速度。
 與「照光前」比較(單尾 t 檢定)：*： $p < 0.05$ ；**： $p < 0.01$ ；
 ： $p < 0.005$ ；*： $p < 0.001$ 。
 與「照光末期」比較(單尾 t 檢定)：●： $p < 0.05$ ；●●●●： $p < 0.001$ 。
 左、右翅相比(單尾 t 檢定)：☆： $p < 0.05$ ；☆☆： $p < 0.01$ ；☆☆☆☆： $p < 0.001$ 。

(四) 照光刺激對振翅頻率的效應

照光初期、後期與停止照光後，兩對翅膀的振翅頻率皆無改變(圖十二)。

(五) 照光刺激對左、右翅及前、後翅之振翅時間差的效應

本研究發現蟑螂振翅時，右翅開始振翅的時間皆早於左翅；前翅開始振翅的時間皆早於後翅。而在蟑螂右前方給予照光刺激後，上述的翅間振翅週期的時間差會增加(圖十三)。



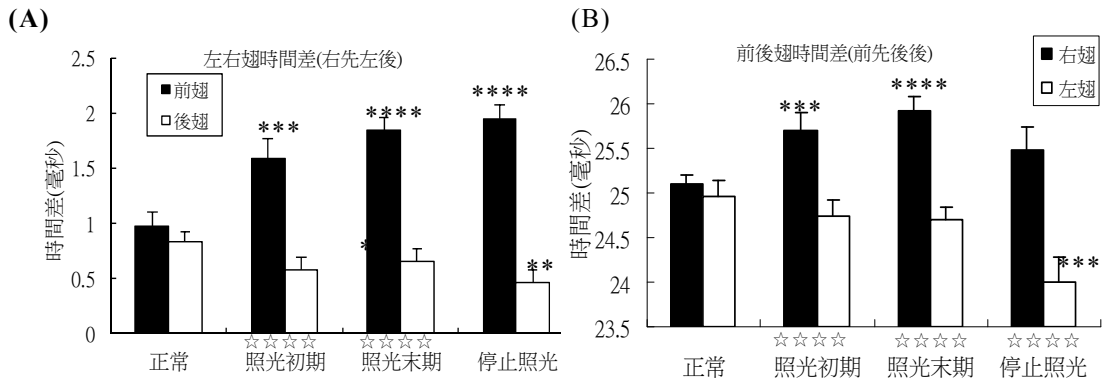
圖十二 照光刺激對蟑螂振翅頻率的調節作用(平均±標準誤)。

(A)前翅的振翅頻率。(B)後翅的振翅頻率。

與「照光前」比較(單尾 t 檢定): 皆未達顯著水準。

與「照光末期」比較(單尾 t 檢定): 皆未達顯著水準。

左、右翅相比(單尾 t 檢定): 皆未達顯著水準。



圖十三 照光刺激對蟑螂振翅時間差的效應(平均±標準誤)。Captain

(A)左、右翅的振翅時間差(右翅皆早於左翅)。

(B)前、後翅的振翅時間差(前翅皆早於後翅)。

與「照光前」比較(單尾 t 檢定): * : $p < 0.05$; ** : $p < 0.01$;

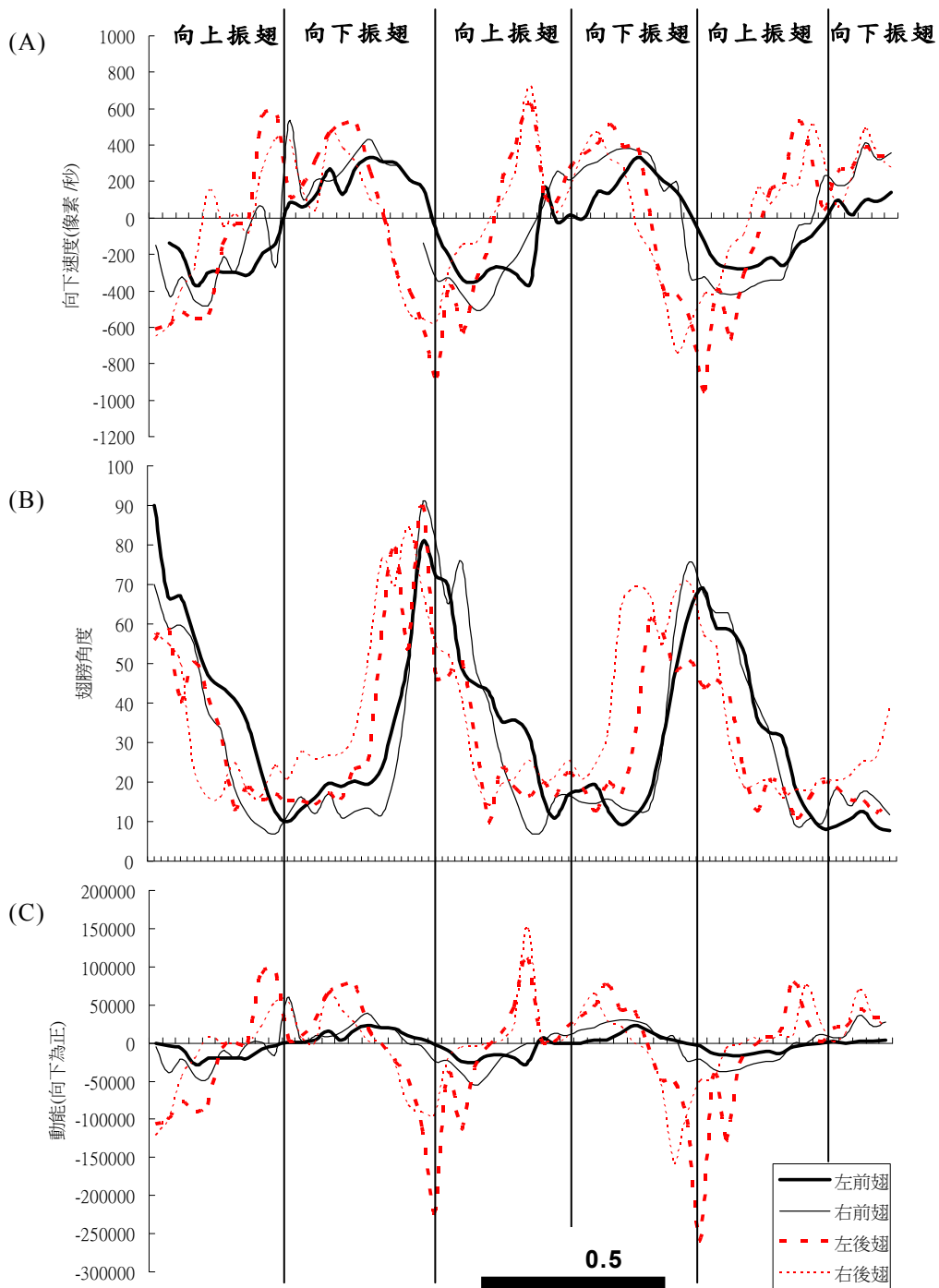
*** : $p < 0.005$; **** : $p < 0.001$ 。

左、右翅相比(單尾 t 檢定): ☆☆☆☆ : $p < 0.001$ 。

三、蟑螂振翅時的翅膀角度

(一)振翅過程翅膀角度的變化

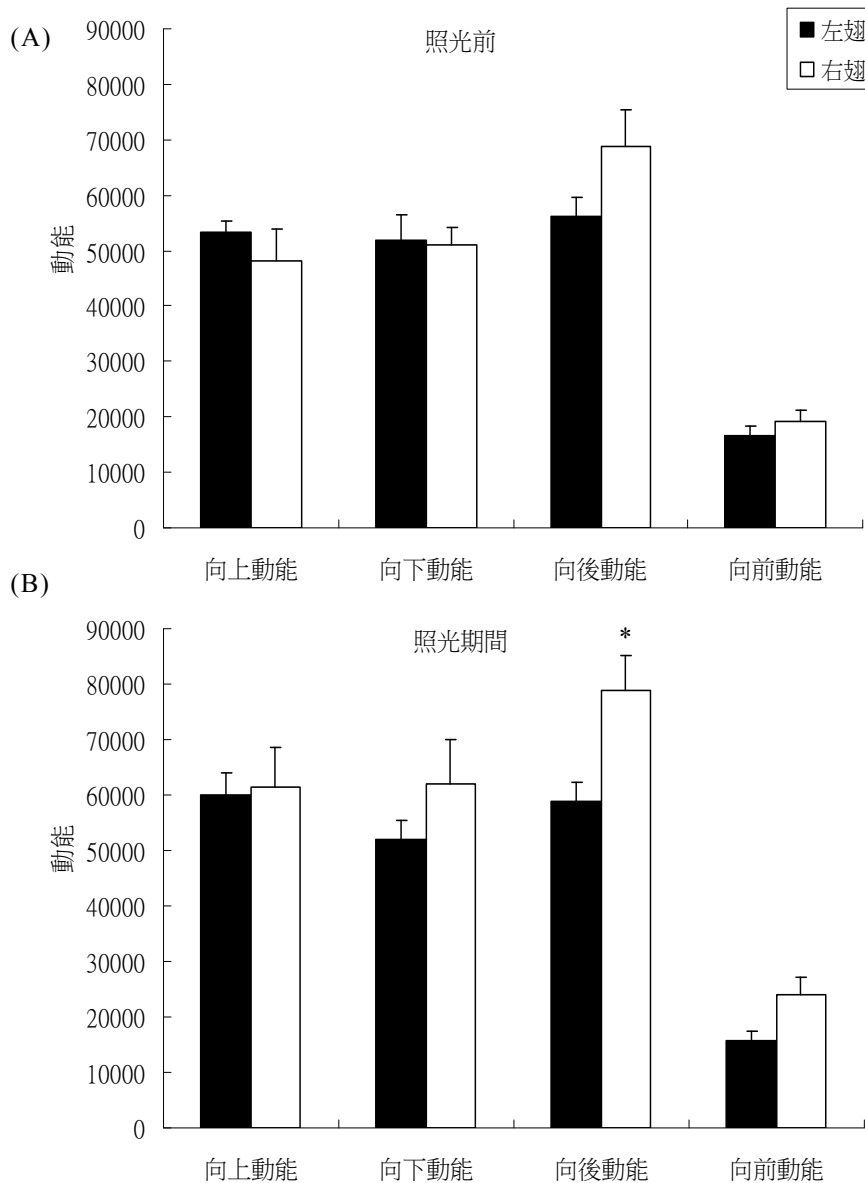
圖十四為飛行中的蟑螂各翅膀振翅瞬時速度、瞬時角度與瞬時動能隨時間變化之一例。蟑螂在振翅時，四片翅膀的角度變化具有相似的趨勢，但後翅的角度變化週期略早於前翅(圖十四 B)。振翅動能及速度變化圖中，後翅變化幅度均較前翅大。



圖十四 蟑螂振翅時，各翅膀振翅速度(A)、角度變化(B)與瞬時動能(C)隨時間變化之一例。此圖以左前翅為例劃分三次振翅週期。

(二) 利用生物力學推算各翅膀的施力情形

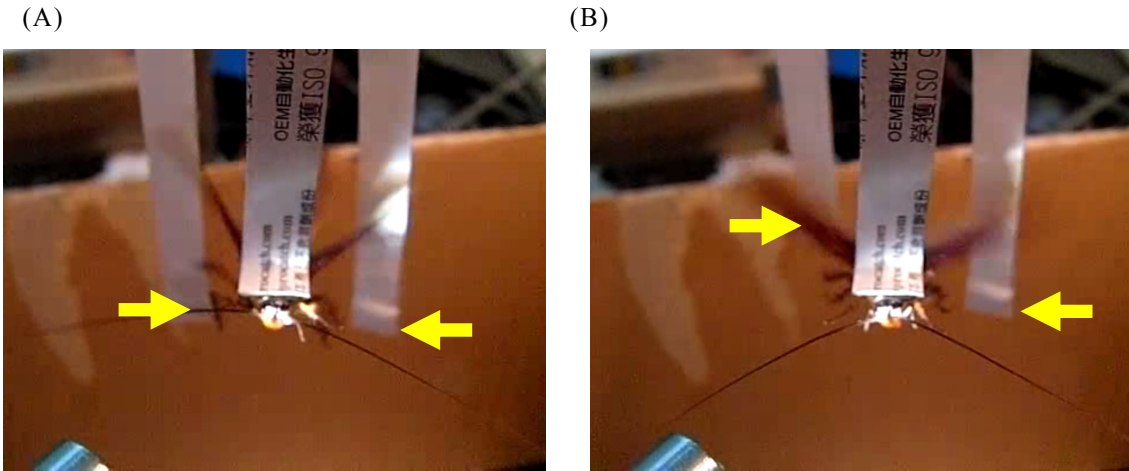
透過生物力學的計算，可求得蟑螂在照光前(圖十五 A)與照光期間(圖十五 B)左側與右側翅膀產生之各方向動能。以左翅表示左前翅與左後翅；右翅表示右前翅與右後翅。照光後，右翅相對於左翅所產生的向後動能明顯增加，是造成蟑螂飛行時受右側光照後向左旋轉的主要原因。



圖十五 蟑螂左、右側翅膀於照光前(A)與照光期間(B)，產生各方向的動能分量(平均±標準誤)。左、右側翅膀相比(單尾配對 t 檢定):*: $p < 0.05$ 。

(三) 紙條驗證實驗

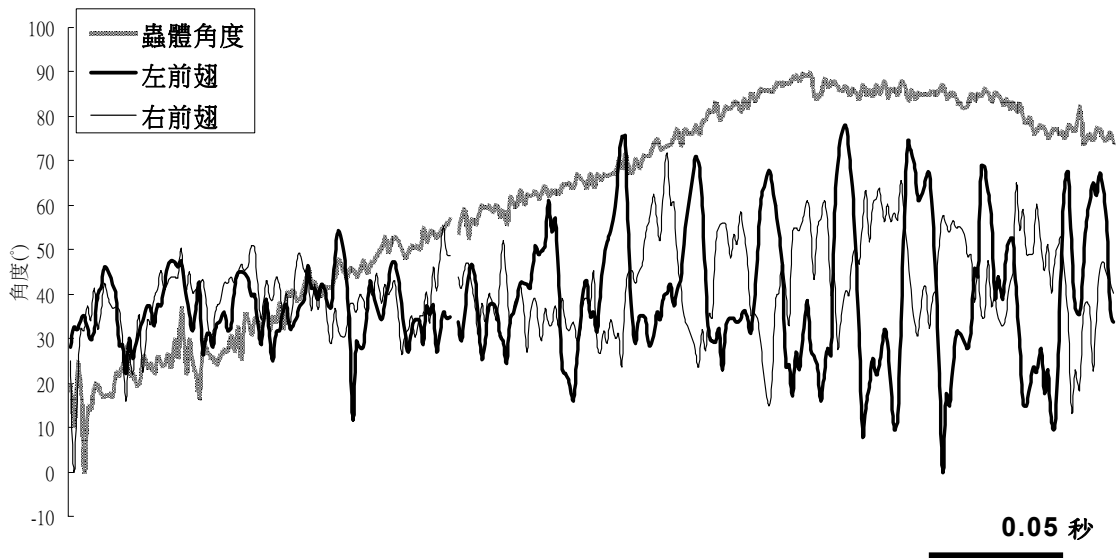
將飛行中的蟑螂給予右側照光刺激後，右翅後方的紙條明顯增加揚起幅度(圖十六)，符合上述實驗結果的推論。



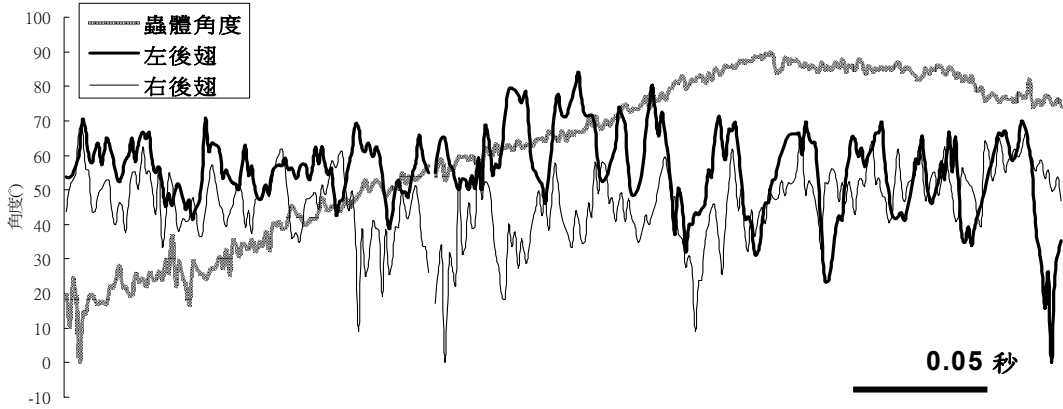
圖十六 紙條驗證實驗照片，圖中箭頭為紙條末端的位置。
(A)剛開始照光時。(B)照光後數秒。

(四) 蟑螂振翅時的翅膀角度與蟲體旋轉角度的時間關係

分析一段蟑螂在飛行過程中向右旋轉的影片，紀錄各翅膀角度與蟲體旋轉角度的時間關係。在蟲體旋轉的過程中，左前翅角度於中後期明顯大於右前翅(圖十七)，而左後翅的角度於中期明顯大於右後翅(圖十八)。



圖十七 蟑螂飛行時向右旋轉的過程中，蟲體角度與左、右前翅振翅角度的變化。



圖十八 蟑螂飛行時向右旋轉的過程中，蟲體角度與左、右後翅振翅角度的變化。

陸、討論

本研究透過測量蟑螂振翅過程中翅膀末梢(翅尖)的座標變化，並計算振翅時距、距離、速度及頻率等參數，建立偵測昆蟲受刺激而產生振翅反應的觀察模式。

蟑螂在一般狀態下飛行時，後翅的振翅速度較前翅快。前翅與後翅向上振翅速度均較向下振翅時快，但前翅、後翅的向上及向下振翅距離並無差異，因此向上、向下振翅速度差是異肇因於振翅時距的差異。另一方面，向下振翅時堆動氣流以產生抬昇力，需克服重力，故其振翅速度較慢。

當給予飛行中的蟑螂右側照光刺激，其振翅運動的各項參數變化整理成表三，可知蟑螂左前翅和右後翅向上振翅的時距會提高，而左後翅向下振翅的時距會提高。但振翅時距的變化幅度皆不大(小於3%)。單側照光時，除了右前翅外，其餘翅膀在向上與向下振翅的振翅距離皆增加，其中左前翅的變化幅度較大(大於5%)。在振翅速度的效應中，以左前翅與右

後翅的變化較明顯(大於3%)。換句話說，當右側照光時，左前翅與右後翅的振翅速度皆明顯增加，若比對前後翅的向下振翅角度(後翅大於前翅)，我們推論後翅面積較前翅大，除了產生抬昇力之外，也產生較多的向後氣流，進而影響飛行方向，若依據此論點，則右後翅的振翅速度增加實屬合理；而我們認為左前翅的振翅速度增加，是為了平衡右後翅的振翅速度增加所產生的抬昇力，使蟲體兩側的抬昇力一致，以免造成飛行時的身體翻滾。

表三 照光刺激對蟑螂振翅運動各項參數的效應。

運動參數	左前翅	右前翅	左後翅	右後翅
向下時距	—	—	+1.68%	—
向上時距	+2.77%	—	—	+2.50%
向下距離	+5.52%	—	+1.38%	+2.75%
向上距離	+5.76%	—	+1.53%	+2.35%
向下速度	+6.46%	—	—	+3.68%
向上速度	+3.18%	—	+2.79%	—

(改變量以百分比表示，—代表未達統計上之顯著水準， $\alpha=0.05$)

林等人(2005)發現屬於日行性昆蟲的蝴蝶拍翅時，會在翅上方及前方產生低壓帶，在後方產生高壓帶，以利蝴蝶向前方飛行。而屬於夜行性的蟑螂產生推進力量及控制方向部位也在後翅，可見在前翅與後翅的功能上，屬日行性的蝴蝶和屬夜行性的蟑螂具相似之處。

在一般狀態下飛行的蟑螂，前翅會比後翅先振翅；而右翅又會比左翅先振翅。所以四片翅膀中，右前翅的振翅會最先開始，我們推測這是受到蟑螂本身習性的影響，而非受環境因子影響。換句話說，蟑螂是否也和人類一樣，亦有「右撇子」特性的現象？值得繼續探討。而接受到右前方的照光刺激後，不管是前翅相對於後翅，或是右翅相對於左翅，其翅膀間的時間差均會增加，我們認為左右振翅時間間隔較大時，其飛行行為應更不穩定(飛行路徑紊亂)，以降低捕食者的攻擊成功率。

後翅所產生的後推力或抬昇力皆大於前翅。這是因為後翅面積大於前翅，其所推動之空氣也相對較多。在蟑螂飛行時轉彎的過程中，蟲體角度與左、右後翅振翅角度的變化具有時間上的相關性，且後翅的左右振翅角度差大於前翅，更支持後翅較前翅更能決定轉彎方向。

柒、致謝

本研究部分實驗由國立臺灣科學教育館 100 年度青少年科學人才培育計畫(專題組，動物學科編號 050011)支持經費，承蒙台大昆蟲系李後晶教授指導，謹此致謝。

參考資料

- 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。
- 林巧曦、游舒淳、呂雨蓉、陳盈如。2005。大自然的飛行家--蝴蝶飛行之初步探。中華民國第四十五屆中小學科學展覽會說明書。
- 楊恩誠、陳宏源。2010。昆蟲機師的完美著陸。*科學發展*，449，34-39。
- 蔡任圃。2002。單眼與複眼在蟑螂運動行為上的調控功能。*國立臺灣師範大學生物學系碩士論文*。
- David, D. and Michael, L. 1990. Ultrasound-triggered, flight-gated evasive maneuvers in the praying mantis *Parasphendale Agrionina*. *J. Exp. Biol.* 152, 41-58.
- Gui, L., Fink, T., Cao, Z., Sun, D., Seiner, J. M. and Streett, D. A. 2010. Fire ant alate wing motion data and numerical reconstruction. *J. Insect Sci.* 10, 9.
- Hengstenberg, R. 1993. Multisensory control in insect oculomotor systems. *Rev. Oculomot. Res.* 5, 285-298.
- Michael, W. and Wolfram, Z. 1993. Wing movements and lift regulation in the flight of desert locusts. *J. Exp. Biol.* 182, 57-69.