

---

# 認識身旁的小傢伙(18)

## ——蟑螂的平衡覺研究

陳韻安 李欣玟 蔡任圃\*

臺北市立中山女子高級中學

### 壹、前言

常常看到蟑螂在各種角度的壁面上爬行，引發我們的好奇心：蟑螂是否知道身體往上爬？還是往下爬呢？人體如果上下顛倒，除了視覺上的改變，前庭系統中的耳石也可因重力方向改變，引起毛細胞電位變化而產生神經訊息，傳入中樞產生知覺。但依據前人的研究(Hengstenberg, 1993)，許多飛行性的昆蟲(如：蒼蠅)，是藉由視覺來感知周遭環境，並保持身體與頭部的平衡。這些昆蟲的身體上並未發現重力感知的器官，在爬行時亦間接藉由本體感受器，利用重力方向改變時，身體各部位承受的壓力狀態的差異，調整重力方向並保持平衡。

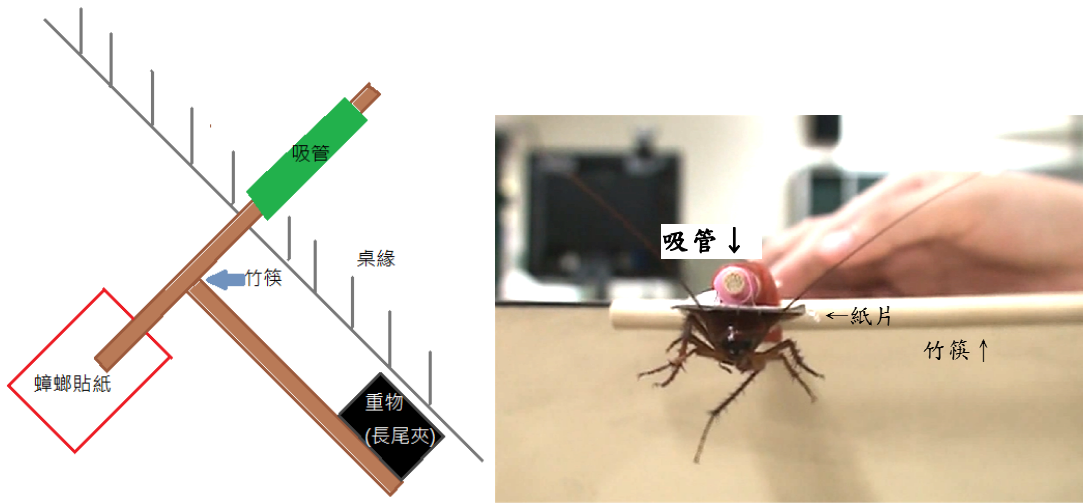
Hartman 等人(1979)在蟑螂(*Arenivaga*)腹部的神經索發現四個巨大中間神經，兩兩分布在左側與右側，且會在身體被旋轉時產生神經衝動。而後 Walthall 與 Hartman(1981)在同種蟑螂的尾毛上發現兩排球狀的構造，並透過切除實驗，證明這四排(兩邊尾毛)球狀構造分別影響四個巨大中間神經的放電情形；也證實尾毛為蟑螂的重力感受器。然而 Horn 與 Bischof(1983)研究蟋蟀平衡覺時，利用蟋蟀身體被旋轉時，頭部會往反方向轉動代償的特性，探討蟋蟀尾毛及觸角在平衡覺感應的角色，證明尾毛和觸角都是蟋蟀的重力感覺器官。在重力改變過程中，美洲蟑螂是否也有頭部轉動反射？其觸角與尾毛是否可感應重力改變？本文擬探討這些問題。

### 貳、頭部轉動反射的觀察

將蟑螂以貼紙與膠帶固定竹筴(轉軸)末端，使蟑螂身體平行於地面，在轉軸上垂直連接另一竹筴，該竹筴夾上重物。將轉軸套入吸管中，並將吸管黏置在桌緣(圖一)，使轉軸可以自由轉動。用夾有重物的竹筴舉起使其平行於地面，以攝影機(HDR-XR500, Sony)拍攝蟑螂頭部轉動變化的影像，紀錄快速放開竹筴使之自然垂落至垂直地面的過程中，期間蟑螂體軸旋轉 90 度。以此方法記錄正常、去除兩側尾毛、去除兩側觸角與同時去除兩側觸角與尾毛的蟑螂頭部轉動反應。

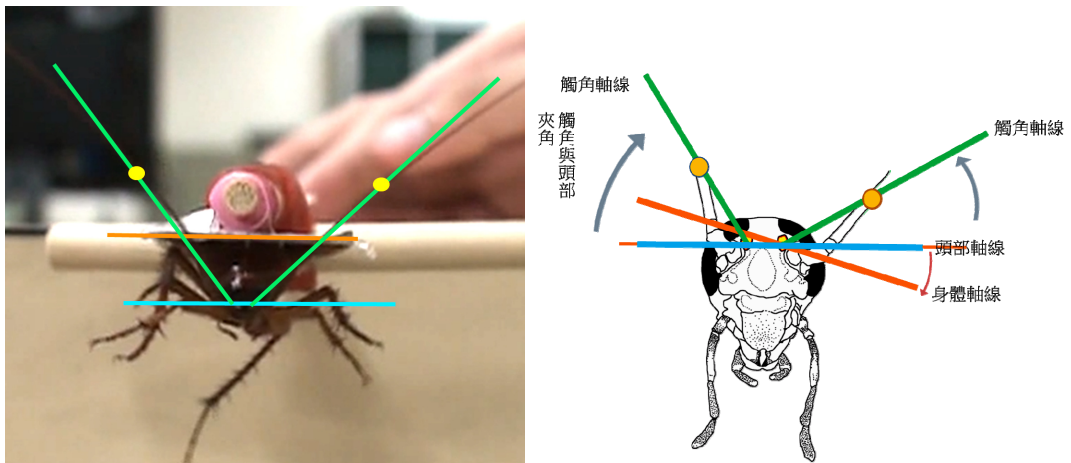
---

\*為本文通訊作者



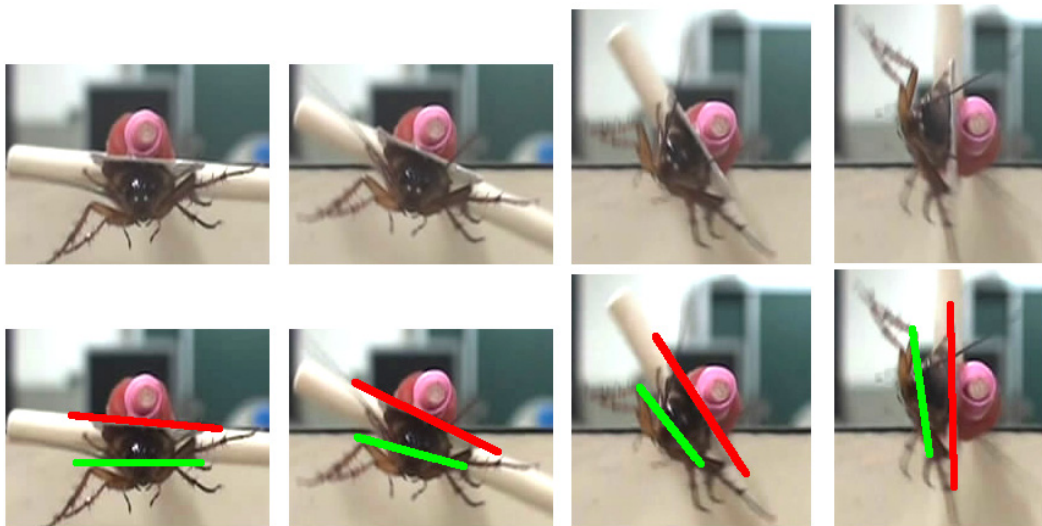
圖一 觀察蟑螂頭部轉動反射的實驗裝置示意圖(左)及照像圖(右)。

以自由軟體(Tracker)分析拍攝的影片(每秒 120 張畫面)，測量影片中左單眼、右單眼、貼紙左端、貼紙右端的座標。左右單眼連線設為頭部軸線(圖二)，計算頭部軸線與水平線之間的角度(角度 A)；又設貼紙左右端的連線為身體左右軸線(圖二)，計算身體軸線與水平線之間的角度(角度 B)，由角度 A 減去角度 B 可得蟑螂頭部與身體之間的角度差，經由實驗與計算此角度差的變化情形，即可推知截去觸角或尾毛對蟑螂頭部轉動的影響，進而判斷這兩個器官是否為重力感應受器。結果發現正常蟑螂在旋轉過程中，頭部與身體夾角隨時間變化有明顯增加的趨勢(圖三、四、五)，且角度變化的方向與身體旋轉方向相反。

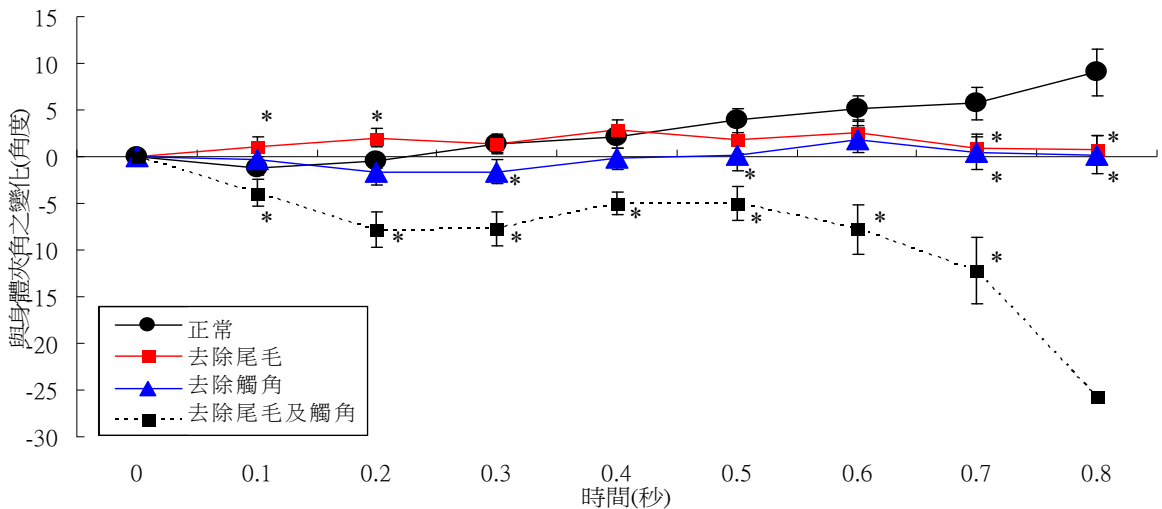


圖二 分析蟑螂頭部軸線、身體左右軸線與觸角軸線的照像圖(左)及示意圖(右)。

去除尾毛或去除觸角之蟑螂，頭部與身體夾角值在旋轉過程中僅有微小的變化(圖四、五)，且最終角度回歸至起始值。若同時去除觸角及尾毛之蟑螂於身體軸線轉動時，其頭部之轉動方向與身體旋轉方向相同，且增加幅度遠大於正常組蟑螂(圖四、五)。此結果有別於 Horn 與 Bischof(1983)的研究(蟋蟀去除觸角與尾毛後，頭部偏轉消失)，由此證明蟋蟀與蟑螂的重力感覺與平衡機制不盡相同，感覺器官間的協調模式也不相同。我們根據此結果也設計了探討頸部本體感受器之作用實驗(見下述)，以探討產生此種頭部轉動之原因。

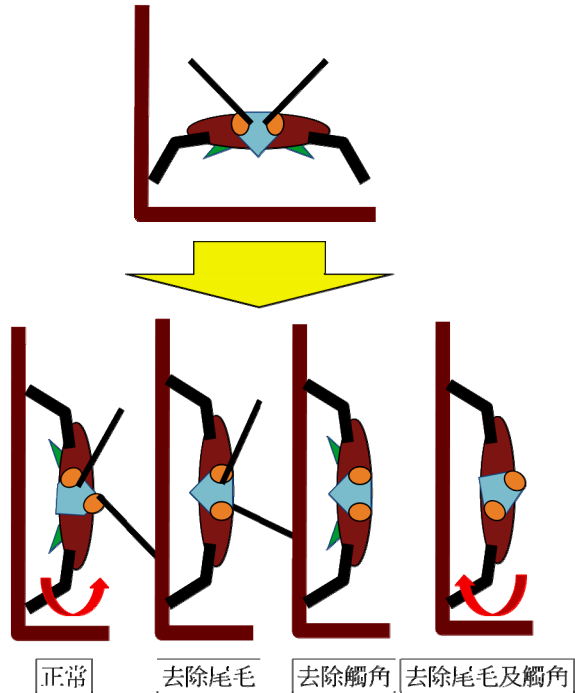


圖三 蟑螂身體軸線由水平(0°)轉換成垂直(90°)時，頭部軸線(短線)與身體軸線(長線)隨時間之變化照片(每張照片相隔 0.125 秒)。



圖四 正常、去除尾毛、去除觸角、去除尾毛及觸角之蟑螂，身體左右軸線由水平(0°)轉換成垂直(90°)時，頭部與身體的夾角差隨時間變化情形(平均 ± 標準誤, n = 15, 12, 11, 6)，定義一開始(0 秒時)頭部與身體的夾角變化為 0。

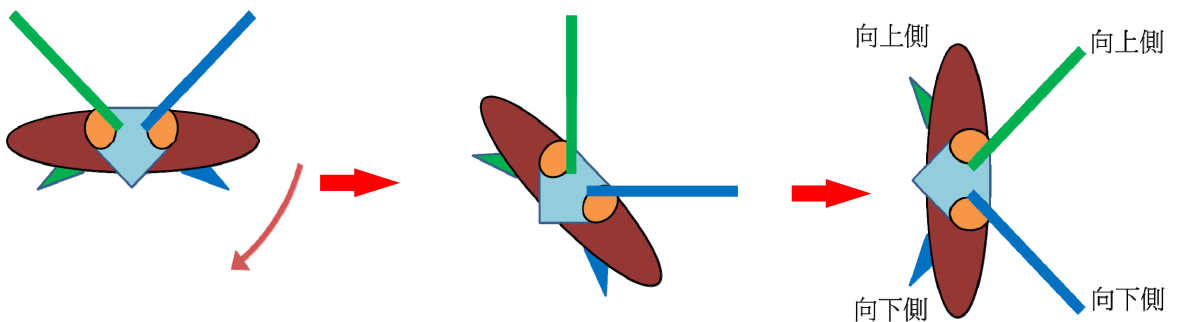
\*：與正常組相比達統計差異(單尾 t 檢定,  $p < 0.05$ )。



圖五 正常組、去除兩側尾毛組、去除兩側觸角組、去除兩側觸角及尾毛組之頭部轉動方向示意圖。

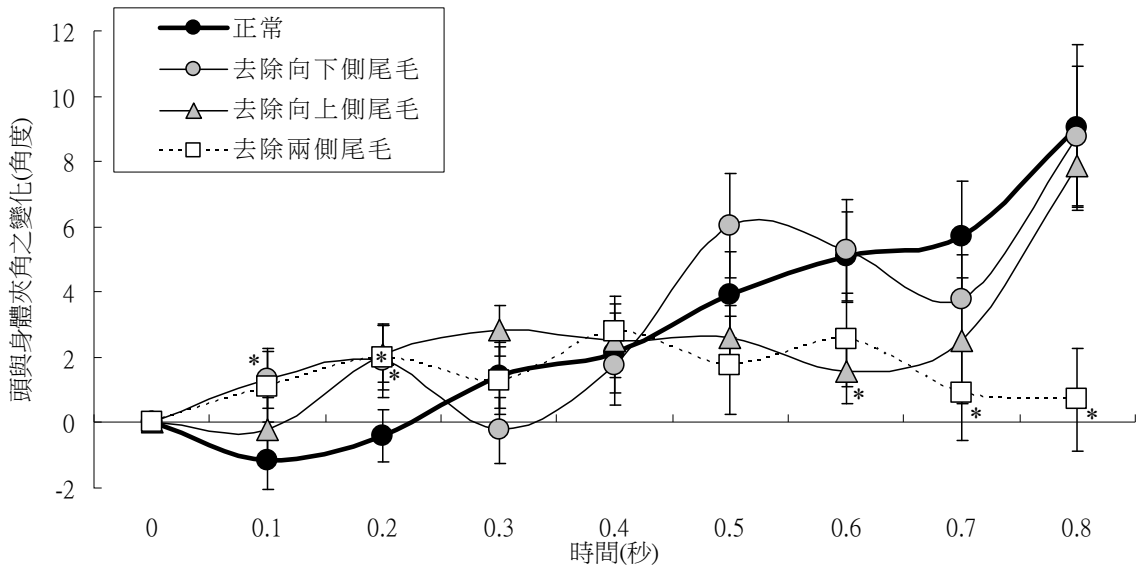
### 參、探討失去單側附肢對蟑螂重力感知的效應

將蟑螂固定於前述裝置中，分別去除其單側附肢，並觀察蟑螂身體軸線旋轉時，頭部軸線角度變化。為了區分兩側附肢，在旋轉過程中朝上(背離地面)旋轉的觸角及尾毛定義為「向上側」附肢，朝下(朝向地面)旋轉的則稱為「向下側」附肢(圖六)。

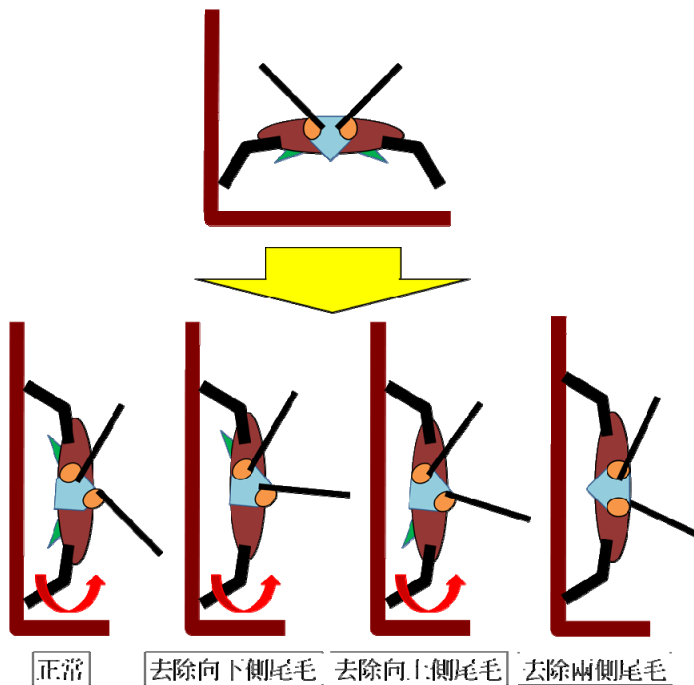


圖六 定義向上側與向下側附肢之圖示。

只去除向下側尾毛或只去除向上側尾毛之蟑螂，身體軸線轉動時，頭部與身體夾角之變化與正常組雷同(圖七、八)。由此判斷只去除向下側尾毛或只去除上向側尾毛對頭部轉動反射無明顯影響。

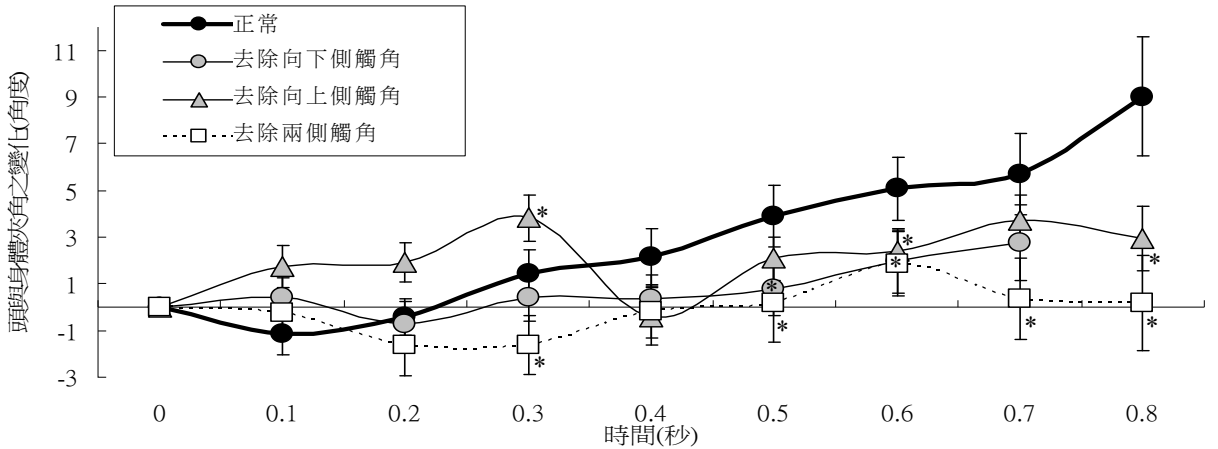


圖七 去除尾毛之蟑螂身體左右軸線由水平(0°)轉換成垂直(90°)時，頭部與身體的夾角差隨時間變化情形(平均 ± 標準誤, n = 15, 7, 11, 12)。  
\*：與正常組相比達統計差異(單尾 t 檢定,  $p < 0.05$ )。

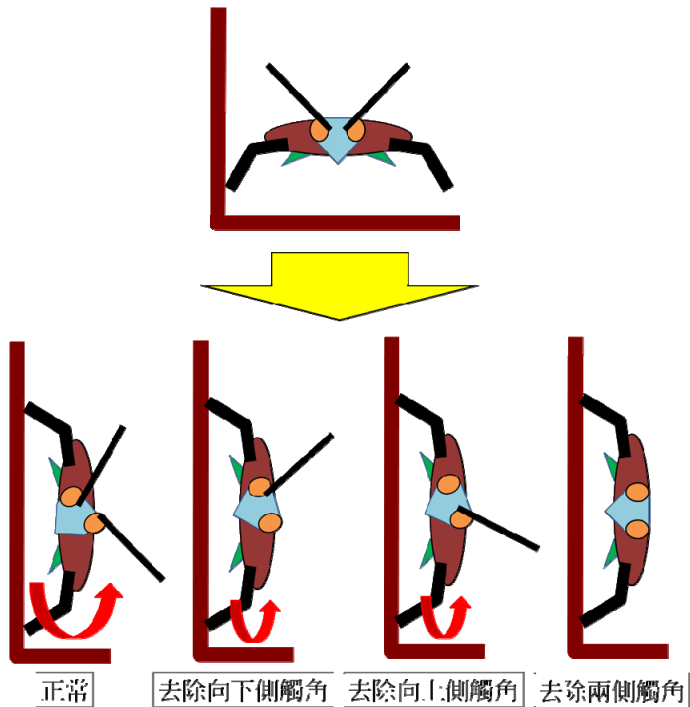


圖八 正常組、去除向下側尾毛組、去除向上側尾毛組、去除兩側尾毛組之頭部轉動方向示意圖。

只去除向下側觸角或只去除向上側觸角之蟑螂於旋轉過程中，頭部與身體夾角有增大趨勢，而角度增加幅度明顯較正常組小(圖九、十)。此結果顯示只去除單一測觸角會使頭部轉動減弱。



圖九 去除觸角之蟑螂身體左右軸線由水平(0°)轉換成垂直(90°)時，頭部與身體的夾角差隨時間變化情形(平均 ± 標準誤，n = 15, 7, 6, 11)。  
\*：與正常組相比達統計差異(單尾 t 檢定， $p < 0.05$ )。



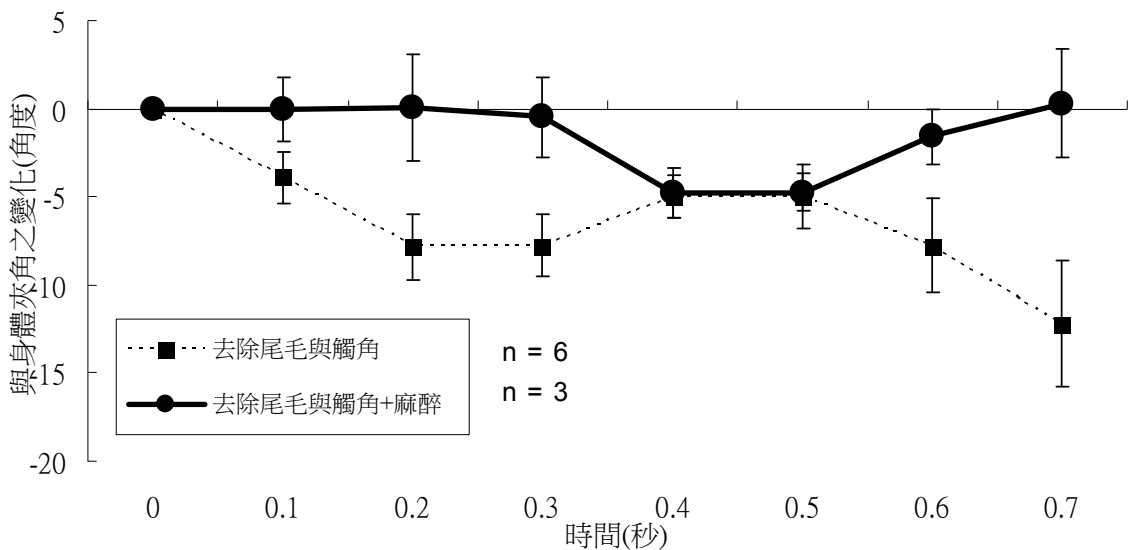
圖十 正常組、去除向下側觸角組、去除向上側觸角組、去除兩側觸角組之頭部轉動方向示意圖。

## 肆、探討頭部轉動受頸部本體感受器作用之情形

上述之頭部轉動的觀察中，同時去除兩側尾毛及兩側觸角組，頭部轉動方向與其他組之結果不同，且轉動角度也明顯增加。因此我們懷疑頸部的本體感受器亦可能參與相關反射，故設計以下實驗，以判斷頸部本體受器是否參與身體旋轉時的轉動作用。

### 一、以麻醉方式抑制頸部的張力受器反射

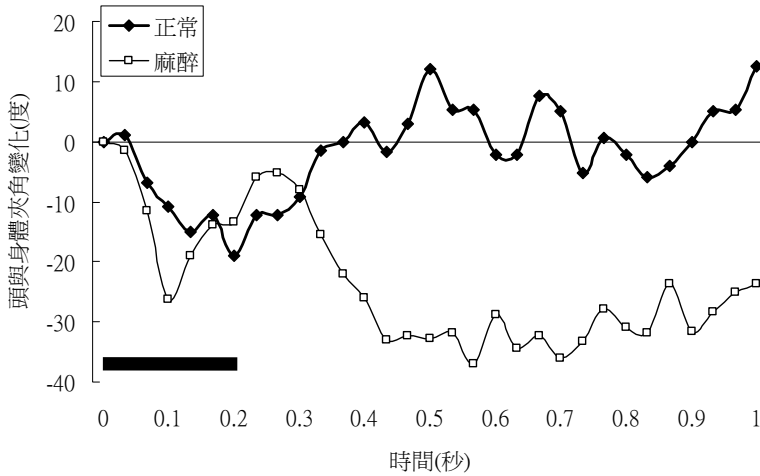
正常蟑螂於旋轉過程中，其頭部往身體旋轉相反之方向轉動，而同時去除尾毛與觸角之個體，則往身體旋轉之方向轉動。我們將同時去除兩側觸角及兩側尾毛的個體以二氧化碳麻醉後，發現其頭部往身體旋轉相反之方向轉動僅發生於初期，最後仍轉回到原始角度(圖十一)。這個現象代表不具尾毛與觸角之個體的頭部，往身體旋轉方向轉動的現象(圖四)，應為頸部張力受器的反射。上述觀察中，身體旋轉初期頭部往身體旋轉方向相反，應是慣性之故。



圖十一 去除兩側觸角及尾毛、去除兩側觸角與尾毛且麻醉之蟑螂，身體左右軸線由水平(0°)轉換成垂直(90°)時，頭部與身體的夾角差隨時間變化情形(平均±標準誤)。

### 二、以人為方式刺激頸部的張力受器

將蟑螂身體固定後使其身體保持水平。將高壓空氣罐的噴氣管管口對準蟑螂頭部左側下緣，藉空氣柱的推力使蟑螂頭部向右側轉動，並記錄正常蟑螂與麻醉之蟑螂的頭部轉動過程。兩組蟑螂的頭部都先因噴射氣流而轉動(圖十二中的負值方向)，但正常組蟑螂很快就將頭部轉回原先角度，但麻醉後的蟑螂則維持在負值方向，代表頸部的張力受器可於頭部劇烈旋轉時引發反方向的轉動反射。

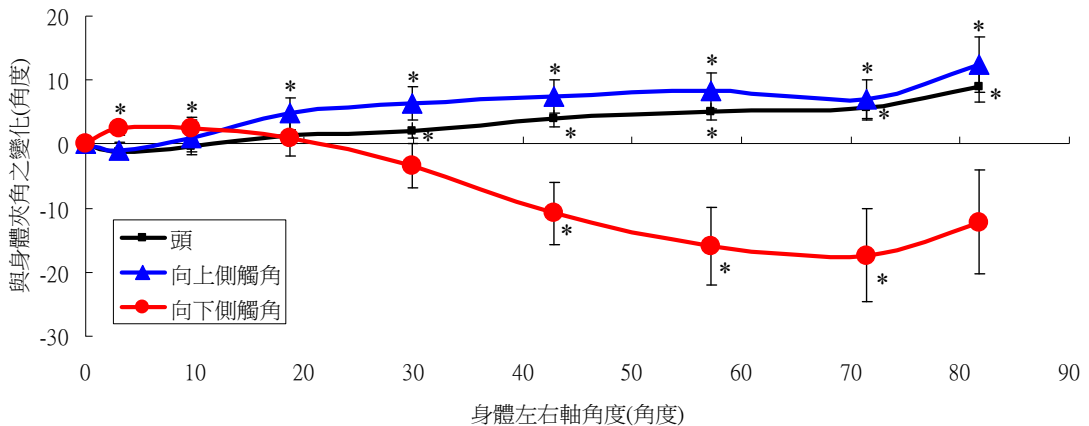


圖十二 噴射氣流(圖中粗黑線期間)推動正常與被麻醉蟑螂的頭部後，其頭部的轉動角度變化情形。

### 伍、觀察觸角於重力方向改變時之擺動情形

透過前述裝置與記錄流程，測量左、右單眼與左、右觸角(距基部約 1 公分)的座標。將左右單眼連線設為頭部水平軸線，計算頭部軸線與水平線間的角度(角度 A)；又設觸角點與同側單眼之連線為觸角軸線(圖二)，計算觸角軸線與水平線間的角度(角度 B)，由角度 A、B 的差值即為蟑螂觸角與頭部軸線之間的角度差。本研究定義觸角朝頭頂方向擺動之角度為正值，朝口器方向擺動之角度為負值。

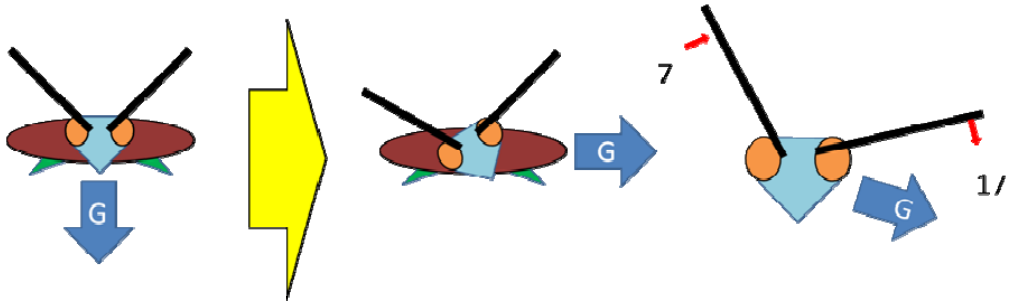
正常蟑螂於身體軸線旋轉時，其兩側觸角各自呈現不同轉動模式(圖十三)。向上側觸角變化趨勢為朝正方向(朝頭頂方向)擺動，向下側觸角變化趨勢則是朝負方向(往口器方向)擺動，且向下側觸角擺動角度較向上側觸角顯著(圖十三、十四)。兩觸角皆往重力方向擺動(圖十四)。



圖十三 蟑螂身體左右軸線由水平(0°)轉換成垂直(90°)時，頭部與左、右觸角與身體的夾角隨時間之變化(平均 ± 標準誤，n = 15)。

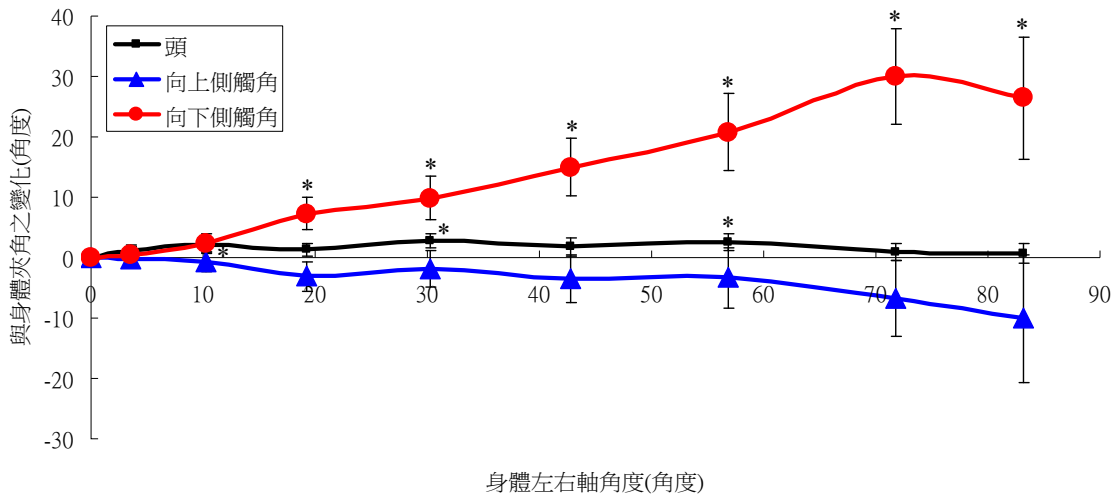
\*：與身體左右軸線水平(0°)時相比達統計差異(單尾配對 t 檢定， $p < 0.05$ )。





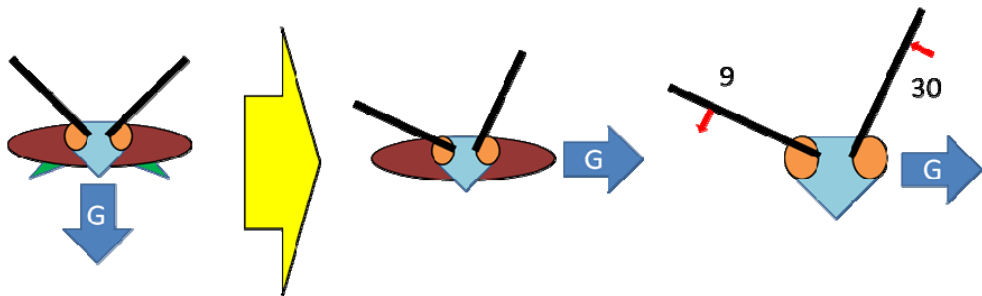
圖十四 蟑螂身體左右軸線由水平(0°)轉換成垂直(90°)時，左、右觸角與身體的夾角隨時間變化之圖示(G表示重力方向)。

去除兩側尾毛後，兩觸角各自呈現不同的轉動模式(圖十五)。向上側觸角角度變化趨勢為朝負方向(朝口器方向)偏轉，向下側觸角則是朝正方向(朝頭頂方向)偏轉，且向下側觸角的角度變化幅度較向上側觸角明顯(圖十五、十六)。兩觸角偏轉方向皆與正常組相反(圖十七)，皆往背離重力方向偏轉。



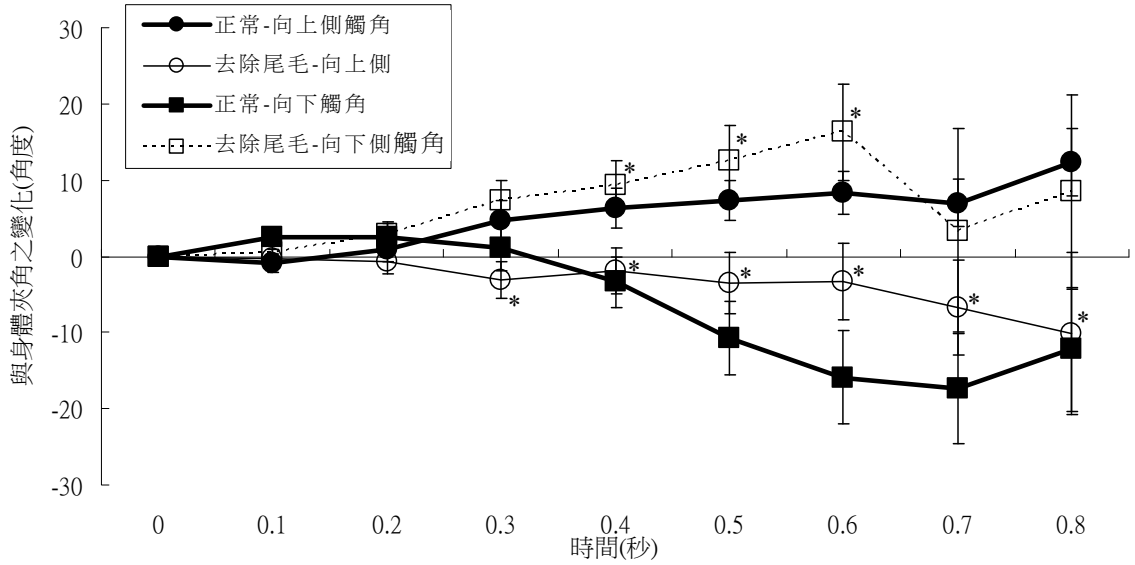
圖十五 去除尾毛之蟑螂身體左右軸線由水平(0°)轉換成垂直(90°)時，頭部與左、右觸角與身體的夾角隨時間之變化(平均 ± 標準誤，n = 12)。

\*：與身體左右軸線水平(0°)時相比達統計差異(單尾配對 t 檢定， $p < 0.05$ )。



圖十六 去除尾毛之蟑螂身體左右軸線由水平(0°)轉換成垂直(90°)時，左、右觸角與身體的夾角隨時間變化之圖示(G表示重力方向)。

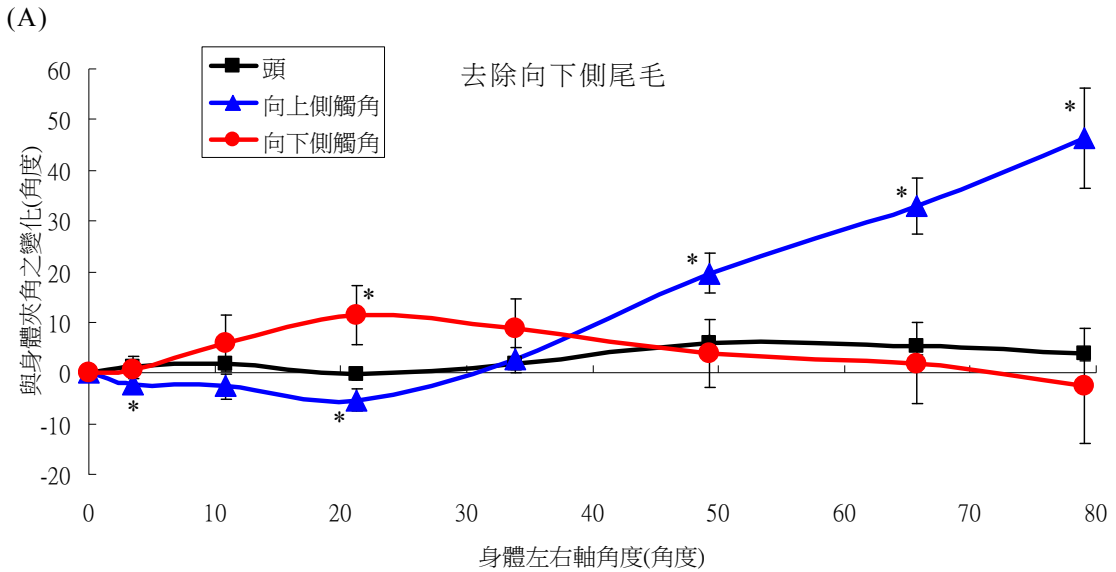
圖中箭頭與數字代表觸角轉動方向與平均轉動角度(單位：度)。



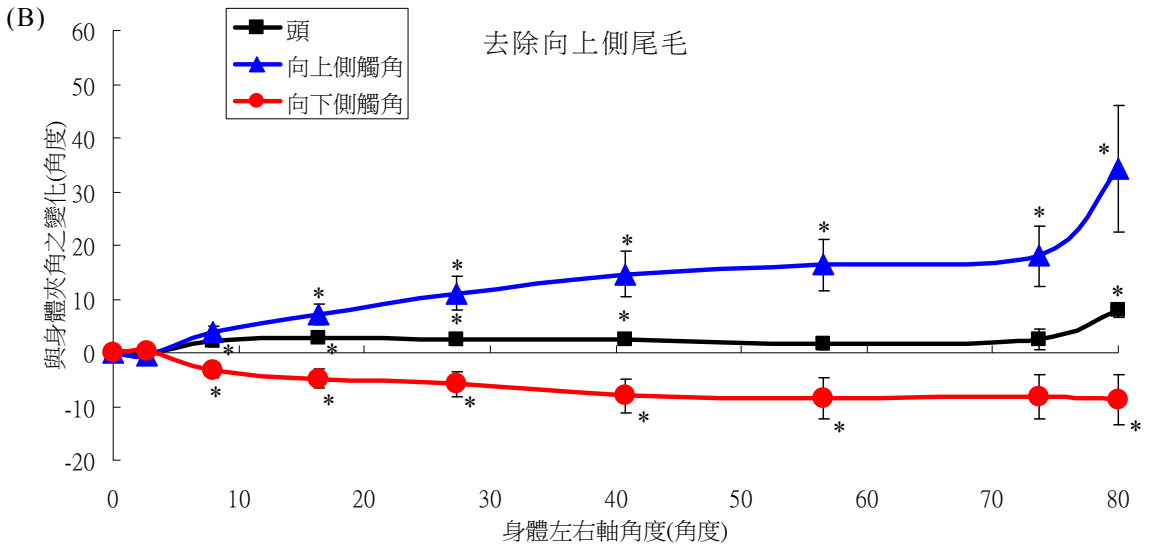
圖十七 正常與去除尾毛之蟑螂，身體左右軸線由水平(0°)轉換成垂直(90°)時，頭部與身體的夾角差隨時間變化情形(平均±標準誤，n=15,12)，定義一開始(0秒時)頭部與身體的夾角變化為0。

\*：與身體左右軸線水平(0°)時相比達統計差異(單尾 t 檢定， $p < 0.05$ )。

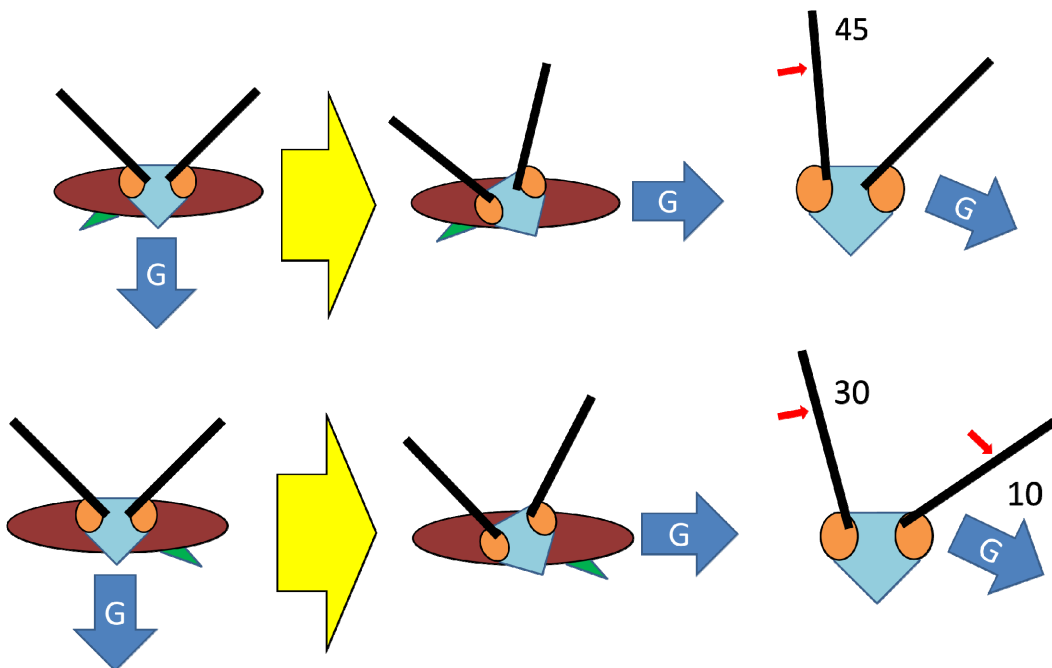
只去除向下側尾毛 (圖十八 A)與去除向上側尾毛(圖十八 B)之蟑螂，兩觸角之轉擺動的方向皆與正常組雷同，皆往重力方向轉擺動(圖十九)。



圖十八(A) 去除「向下側」尾毛(n = 7)。

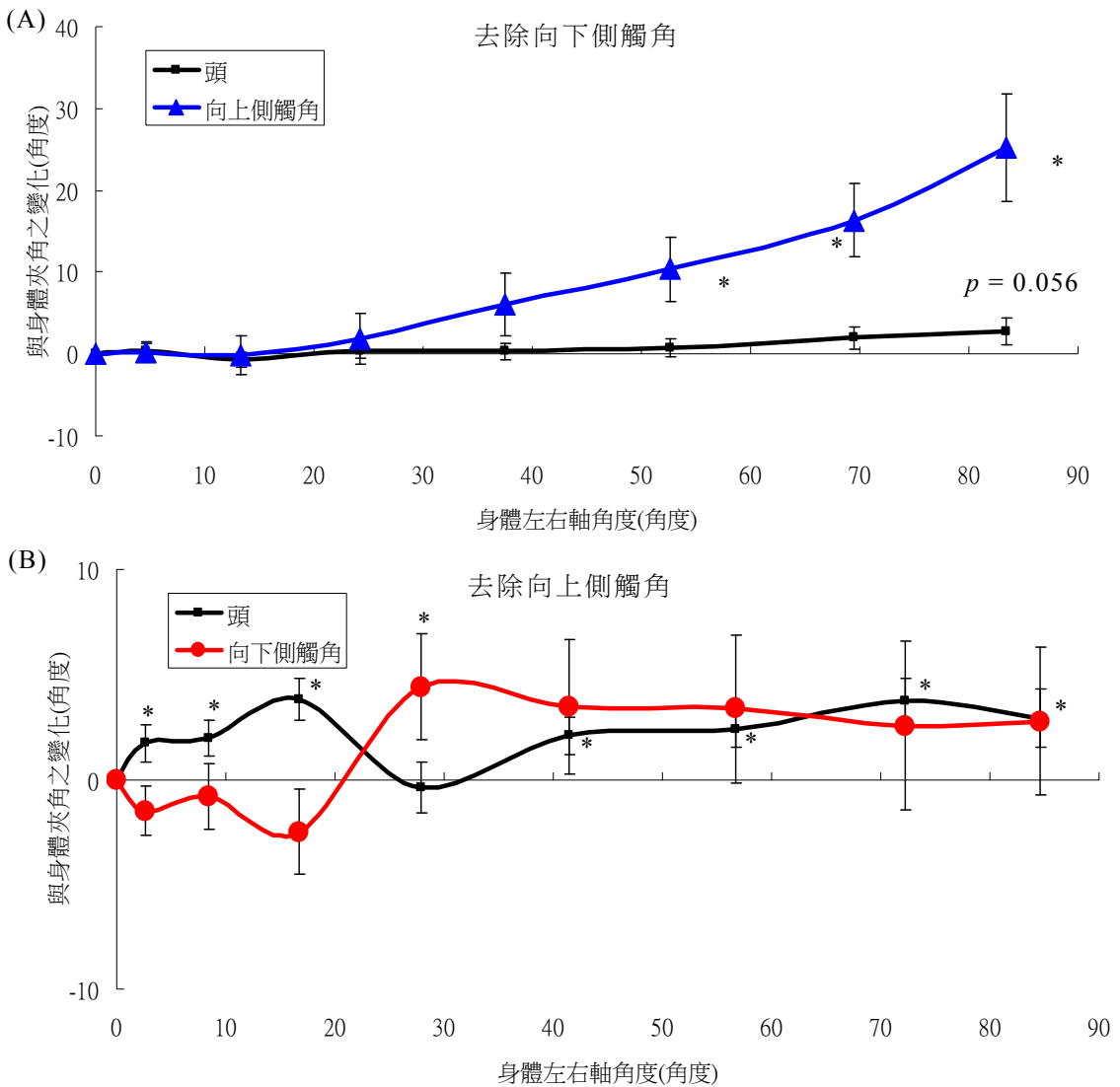


圖十八 (B) 去除「向上側」尾毛(n = 11)。  
 去除單側尾毛之蟑螂身體左右軸線由水平(0°)轉換成垂直(90°)時，頭部與身體的夾角差隨時間變化圖(平均 ± 標準誤)。  
 \*：與身體左右軸線水平(0°)時相比達統計差異(單尾 t 檢定， $p < 0.05$ )



圖十九 去除向上側尾毛(上圖)與去除向下側尾毛(下圖)之蟑螂身體左右軸線由水平(0°)轉換成垂直(90°)時，左、右觸角與身體的夾角隨時間變化之圖示。  
 圖中箭頭與數字代表觸角轉動方向與平均轉動角度(單位：度)。

去除向下側觸角之蟑螂於旋轉過程中，其向上側觸角朝正(頭頂)方向擺動(圖二十 A、二十一)，與正常組雷同(皆往重力方向擺動，但角度較大)。去除向上側觸角之蟑螂於旋轉過程中，其向下側觸角擺動則與正常組(往口器方向，圖十三)相反(朝頭頂方向，圖二十 B、二十一)。

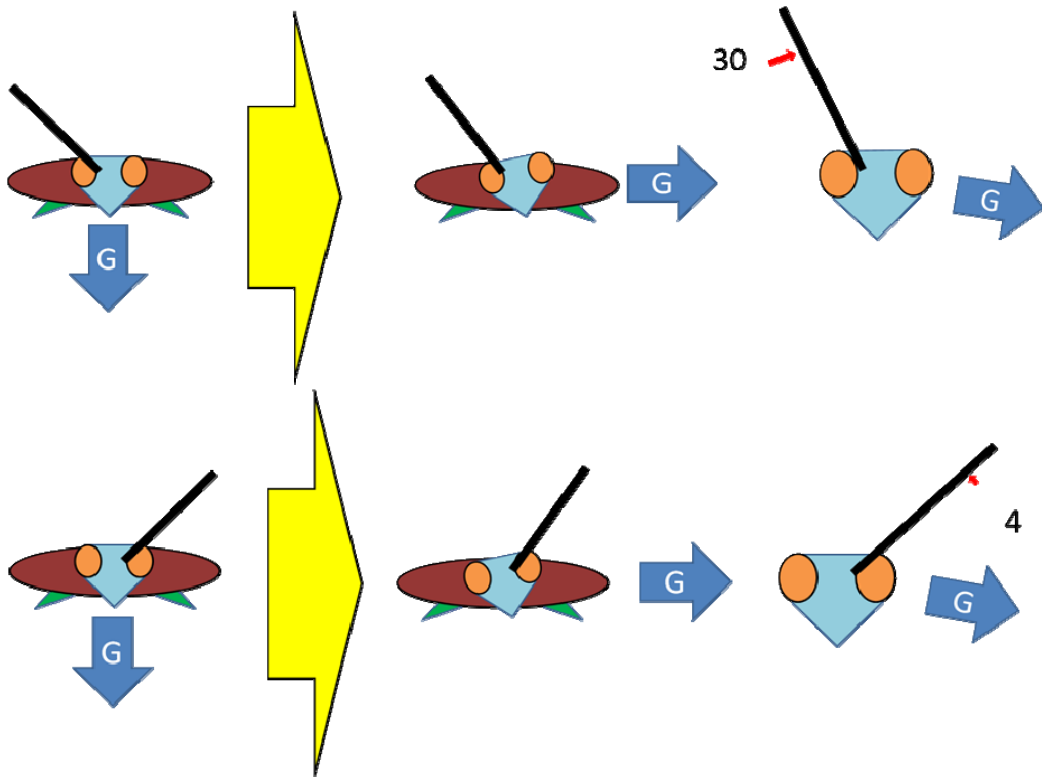


圖二十 去除單側觸角之蟑螂身體左右軸線由水平(0°)轉換成垂直(90°)時，觸角與身體的夾角差隨時間變化圖(平均 ± 標準誤，取樣數同前圖)。

\*：與身體左右軸線水平(0°)時相比達統計差異(單尾 t 檢定， $p < 0.05$ )

(A) 「向下側」觸角角度變化(n = 7)。

(B) 「向上側」觸角角度變化(n = 7)。



圖二十一 去除向下側觸角(上圖)與去除向上側觸角(下圖)之蟑螂，身體左右軸線由水平(0°)轉換成垂直(90°)時，向上側觸角與身體的夾角隨時間變化之圖示。圖中箭頭與數字代表觸角轉動方向與平均轉動角度(單位：度)。

## 陸、結論

本文探討蟑螂的重力感受器，以及其協調與平衡機制。利用重力方向改變時蟑螂頭部會產生偏轉的性質，作為其能否感測重力的標準，證實尾毛為重要的重力受器，而單側觸角只具有部分功能，且兩觸角之功能具有加成性。觸角擺動亦可在重力方向改變時產生反射行為，若去除重力受器可改變觸角的擺動反射。

## 參考文獻

- Hartman, H. B., Walthall, W. W., Bennett, L. P. and Stewart, R. R. 1979. Giant interneurons mediating equilibrium reception in an insect. *Science*. 205(4405): 503-505.
- Hengstenberg, R. 1993. Multisensory control in insect oculomotor systems. In: *Visual Motion and its Role in the Stabilization of Gaze*. Eds. F. A. Miles and J. Wallam. pp. 285-297.
- Horn, E. and Bischof, H.-J. 1983. Gravity Reception in Crickets. *J. Comp. Physiol. A* 150: 93-98.
- Walthall, W. and Hartman, H. B., 1981. Receptors and Giant Interneurons Signaling Gravity Orientation Information in the Cockroach *Arenivaga*. *J. Comp. Physiol. A* 142: 359-369.