

美洲蟑螂翅上感覺毛和感覺神經元的形態及其分佈情形

李明忠 李琦玫 林金盾 童麗珠*

國立臺灣師範大學生命科學系

(收稿日期：2007.4.3，接受日期：2007.4.25)

摘 要

本文證明美洲蟑螂的雙翅表面分佈著許多感覺毛。由掃描式電子顯微鏡觀察結果，我們發現美洲蟑螂翅膀上共有硬棘型、剛毛型、細毛型、短毛型、短錐型、長錐型及腔錘型等七種感覺毛。各感覺毛在翅上的分佈不盡相同，其中五種分佈在前翅的背面，三種分佈在前翅的腹面，六種分佈在後翅的背面，而在後翅腹面則幾乎沒有感覺毛。各感覺毛的數量也有差異，前翅背面以剛毛型最多，前翅腹面以短毛型較多，而後翅背面以長錐型最普遍。此外，利用甲基藍對翅膀染色，發現前、後翅內散佈著許多感覺神經元，依外型分為單極、雙極和多極等三類。由此可推測，美洲蟑螂的翅膀不單只有飛行的功能，可能還可藉由翅膀上的感覺毛來感受周遭環境的變化，並經由感覺神經元將訊息傳入中樞以調控行為。

關鍵詞：美洲蟑螂、翅膀、感覺毛、感覺神經元、甲基藍、掃描式電子顯微鏡

緒 言

對昆蟲而言，感覺毛是一種很重要的感覺構造，幾乎遍佈全身。感覺毛有許多種不同的形態，分別用來偵測環境中各種不同的變化。目前對感覺毛的研究大多集中在鱗翅目 (Hallberg *et al.*, 1994b; Hansson *et al.*, 1995)、膜翅目 (Norton and Vinson, 1974b; Ochieng *et al.*, 2000; Wcislo, 1995) 和直翅目 (Alber *et al.*, 1976; Fudalewicz-Niemczyk and Rosciszewska, 1972a; b) 昆蟲，並且研究部位大多集中在觸角 (Altner *et al.*, 1977; Hallberg *et al.*, 1994b; Norton and Vinson, 1974b; Wcislo, 1995)、口器 (Altner and Stetter, 1980) 及足 (Zill and Moran, 1981; Zill *et al.*, 1999) 等部位。

美洲蟑螂是一種相當常見的昆蟲，其觸角上共有七種不同形態的感覺毛，分別作為位移訊息、化學訊息、相對溫、濕度等的感覺接受器 (Altner *et al.*, 1977)；其口器上也有許多感覺毛，用來感覺化學物質的刺激 (Altner and Stetter, 1980; Seelinger, 1990)；其足上亦有一些感覺毛，對其身體位置與動作產生的協調有一定的貢獻 (Zill and Moran, 1981; Zill *et al.*, 1999)；至於其翅上是否有感覺毛或是感覺神經元？則還未有任何相關的研究報導。

翅膀是昆蟲身體另一個重要的構造，目前大

多數對翅膀的研究都集中在飛行 (Gettrup, 1965; Kuyazeva, 1970) 和發聲 (Fudalewicz-Niemczyk and Rosciszewska, 1972a; b) 等方面，一般人認為翅上感覺毛僅用於偵測空氣流動的變化。美洲蟑螂雖然和蝗蟲、蟋蟀等昆蟲一樣，前翅都已特化成較厚重的翅覆，但其飛行能力比不上蝗蟲，也無法像蟋蟀一般能藉由翅膀發出特定頻率的聲音，因此，其翅膀上的感覺毛是否和蝗蟲、蟋蟀類似呢？目前也尚未見到任何相關的研究報告。

為了回答上述問題，我們利用掃描式電子顯微鏡的觀察，來探討美洲蟑螂翅上感覺毛的形態和分佈情形，並進而藉由甲基藍溶液染色法，探究翅上感覺神經元的形態。

材料與方法

實驗動物的準備

本實驗所用之美洲蟑螂 (*Periplaneta americana*) 是飼養在本系專屬動物房內，溫度維持在 25°C 左右，濕度則維持在 70% 左右，並固定光照週期為 12 小時照光，12 小時黑暗。飼養時供應充分的飼料與飲水，並定期清潔飼養環境，以維持其正常的生理狀態。

掃描式電子顯微鏡觀察 (SEM)

選取翅膀完整的雄性美洲蟑螂成蟲，經低溫

*通訊作者：童麗珠 (Li-Chu Tung)；FAX：886-2-29312904；E-mail：tlc@ntnu.edu.tw

麻醉後，分別切除其前、後右翅，將切下的翅膀經由一系列濃度逐漸提高的酒精脫水後，先在翅膀表面鍍上一層金膜，再利用掃描式電子顯微鏡 (ABT ISI DS-130S) 觀察分佈於翅膀表面的感覺毛。選出各種形態不同的感覺毛後，利用與顯微鏡連接的相機拍照存檔。

甲基藍染色法

選用剛蛻完皮變為成蟲的雄性美洲蟑螂，待其翅膀完全展開約 1 個小時後，進行低溫麻醉，再用蜜蠟固定蟑螂的頭部、胸部和三對足，使之不能亂動。由胸部背側注射 0.1% 甲基藍溶液，待其擴散至翅內後，分別切除右前翅與右後翅，置於光學顯微鏡 (Leitz Aristoplan) 下觀察翅內各種不同形態的神經元，並利用數位相機 (Nikon D100) 拍照存檔。

結 果

翅表感覺毛的形態

雄性美洲蟑螂的翅膀表面，並不像一般肉眼所見的那麼光滑，利用掃描式電子顯微鏡觀察後，我們發現有許多種感覺毛分佈其上，而且背面與腹面不同，前翅與後翅亦有差異 (表一)。

根據我們的研究結果，前翅背面 (圖一)、腹面 (圖二) 及後翅背面 (圖三) 分別有五種、三種及六種形態不同的感覺毛，數量分別如表一所示。後翅腹面則未見有任何感覺毛分佈。各種形態不同的感覺毛特徵描述如下：

硬棘型 (short-trichodeum)：分佈於前翅與後翅的外緣，表面光滑或有淺溝槽，基部凹陷。長度平均為 42.3 μm ，基部寬度平均為 8.3 μm 。

剛毛型 (long-trichodeum)：散佈於前、後翅

的背面及前翅的腹面，表面有縱向的溝槽，基部稍凹陷或有不規則的圓形花紋。長度平均為 83.4 μm ，基部寬度平均為 7.2 μm 。

細毛型 (fine-trichodeum)：僅分佈於前翅背面外緣區，表面光滑，基部凹陷，長度平均為 41.9 μm ，基部寬度平均為 2.8 μm 。

短毛型 (chaeticum)：散佈於前、後翅的背面及前翅的腹面，表面光滑或有淺縱向溝槽，基部有救生圈狀的隆起。長度平均為 26.3 μm ，基部寬度平均為 10.9 μm 。

短錐型 (short-basiconicum)：散佈於前、後翅的背面及前翅的腹面，表面光滑，基部有救生圈狀的隆起。長度平均為 71.0 μm ，基部寬度平均為 6.2 μm 。

長錐型 (long-basiconicum)：僅分佈於後翅背面較粗大的翅脈上，表面有縱向的溝槽，基部隆起呈半球型，長度平均為 138.5 μm ，基部寬度平均為 5.4 μm 。

腔錘型 (coeloconicum)：僅分佈於後翅背面靠近翅基部的粗大中脈上，中央為錘狀突起，長度約為 11.2 μm ，基部寬度約為 5.4 μm 。基部周圍有救生圈狀的隆起。

翅內感覺神經元的種類

根據甲基藍染色的結果，我們發現前、後翅內有許多感覺神經元分佈，根據外型可分為單極、雙極和多極等三種類型 (圖四)。這些感覺神經元的樹突直接連到感覺毛的基部，軸突則沿著翅脈匯集成束，最後進入胸部神經結中。

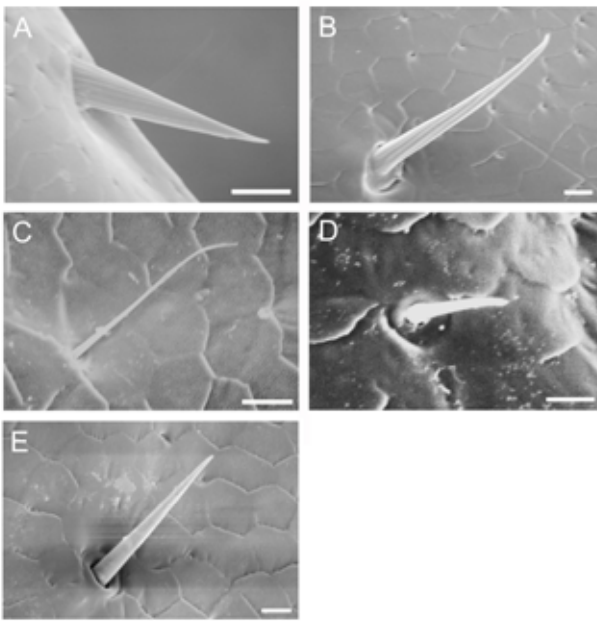
討 論

表一、雄性美洲蟑螂翅膀表面感覺毛的種類、數量及分佈情形。ST：硬棘型；LT：剛毛型；FT：細毛型；CH：短毛型；SB：短錐型；LB：尖錐型；CO：腔錘型；DF：前翅背面；VF：前翅腹面；DH：後翅背面；VH：後翅腹面

Table 1. Quantity and types of sensilla distributed on the surface of wings in male *Periplaneta americana*. ST: short-trichodeum; LT: long-trichodeum; FT: fine-trichodeum; CH: chaeticum; SB: short-basiconicum; LB: long-basiconicum; CO: coeloconicum; DF: dorsal surface of forewing; VF: ventral surface of forewing; DH: dorsal surface of hindwing.

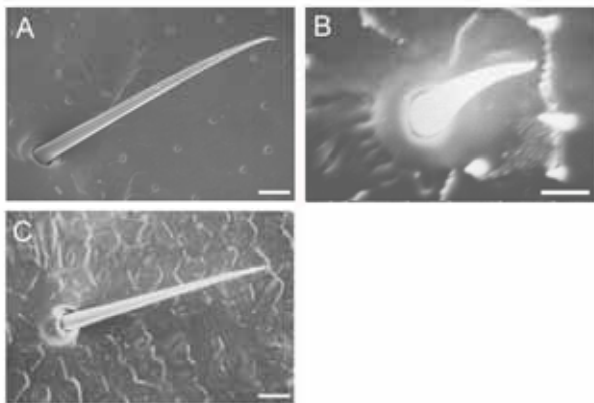
	ST	LT	FT	CH	SB	LB	CO
DF	61±10.1	261±24.3	12±3.1	37±7.2	226±17.1	--	--
VF	--	44±10.1	--	110±14.7	52±13.5	--	--
DH	53±13.6	67±18.2	--	88±11.5	98±8.5	151±16.7	1

--: without sensilla



圖一、美洲蟑螂前翅背面的感覺毛。A. 硬棘型；B. 剛毛型；C. 細毛型；D. 短毛型；E. 短錐型。各圖右下方白色短線的長度為 10 μm 。

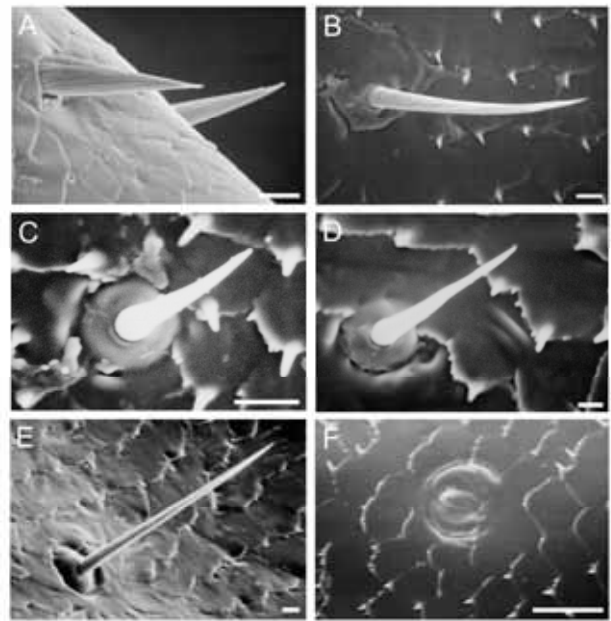
Figure 1. The sensilla distributed on the dorsal surface of forewings in american cockroach. A. short-trichodeum; B. long-trichodeum; C. fine-trichodeum; D. chaeticum; E. short-basiconicum. Scale bar = 10 μm .



圖二、美洲蟑螂前翅腹面的感覺毛。A. 剛毛型；B. 短毛型；C. 短錐型。各圖右下方白色短線的長度為 10 μm 。

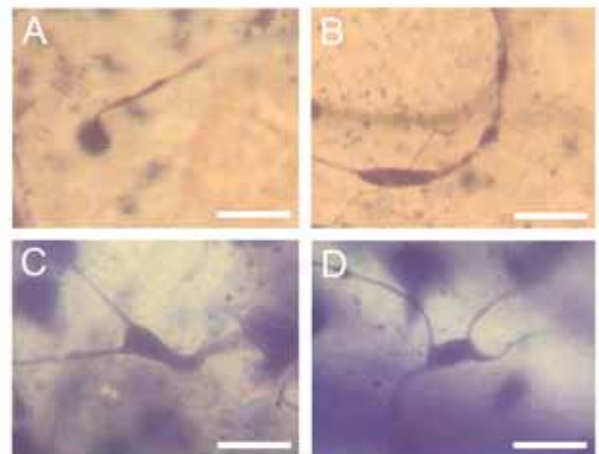
Figure 2. The sensilla distributed on the ventral surface of forewings in american cockroach. A. short-trichodeum; B. chaeticum; C. short-basiconicum. Scale bar = 10 μm .

Albert 等人於 1976 年研究發現蝗蟲翅上分佈著許多種感覺毛，進一步利用甲基藍及結晶紫染色法證實翅內有許多感覺神經元分佈 (Albert *et al.*, 1976)。在本研究中，我們也發現美洲蟑螂翅膀表面並不像肉眼看到的那麼光滑，而是有許多



圖三、美洲蟑螂後翅背面的感覺毛。A. 硬棘型；B. 剛毛型；C. 短毛型；D. 短錐型；E. 尖錐型；F. 腔錘型。各圖右下方白色短線的長度為 10 μm 。

Figure 3. The sensilla distributed on the dorsal surface of hindwings in american cockroach. A. short-trichodeum; B. long-trichodeum; C. chaeticum; D. short-basiconicum; E. long-basiconicum; F. coeloconicum. Scale bar = 10 μm .



圖四、美洲蟑螂翅內的感覺神經元。A. 單極神經元；B. 雙極神經元；C、D. 多極神經元。各圖右下方白色短線的長度為 10 μm 。

Figure 4. The sensory neurons distributed within the wings of american cockroach. A. monopolar neuron; B. bipolar neuron; C, D. multipolar neuron. Scale bar = 10 μm .

種不同形態的感覺毛分佈其上。經由掃描式電子顯微鏡的觀察，除了長度之外，我們可以更進一

步根據外部形態的不同，將這些分佈於翅上的感覺毛分為硬棘型、剛毛型、細毛型、短毛型、短錐型、長錐型、腔錘型等七類。

硬棘、剛毛、細毛、短毛等這類的毛型感覺毛外表通常比較光滑，或是表面會有些淺淺的縱向溝槽；長度方面的差異頗大，一般約在 30~100 μm 之間；本體的基部常埋在一個凹陷內，或是會有一個救生圈狀的隆起。這類感覺毛普遍分佈於多種昆蟲的觸角上，先前在寄生蜂的觸角（Norton and Vinson, 1974b; Ochieng *et al.*, 2000）、蛾類的觸角（Hallberg *et al.*, 1994b; Hansson *et al.*, 1995）及美洲蟑螂的觸角（Altner *et al.*, 1977; Toh, 1977）上都曾有發現的報導。在本研究中，透過掃描式電子顯微鏡的觀察，我們在南美洲蟑螂的翅膀上也找到了相當類似的毛型感覺毛，其中硬棘型感覺毛分佈於前、後翅的前緣處，外型比較粗短；剛毛型感覺毛外型較前者細長，分佈也較為普遍，在前、後翅的背面及前翅的腹面都可以找到，數量則以前翅背面最多；細毛型感覺毛僅分佈於前翅背面外緣區，外型類似毛髮般細而長；短毛型感覺毛基部最寬，長度反而比前三種都短，表面通常是光滑的。就生理功能言，毛型感覺毛大多屬於機械感覺接受器（Toh, 1981），因此我們可合理的推測這些分佈於翅上的毛型感覺毛可能用於偵測翅膀拍動時的位移變化訊息，或是與休息時前、後翅擺放的相對位置訊息傳遞有關。

錐型感覺毛大多屬於化學感覺接受器，美洲蟑螂觸角藉其來探測性費洛蒙（Schafer and Sanchez, 1973），某類寄生蜂（如 *Microplitis croceipes*）觸角也靠其來搜尋寄主所在的位置（Ochieng *et al.*, 2000）。藉由掃描式電子顯微鏡的研究，我們在南美洲蟑螂的翅膀上也發現有外型極為相似的錐型感覺毛分佈，其中短錐型感覺毛基部周圍有一圈隆起，表面光滑沒有凹陷的溝槽，很像美洲蟑螂觸角上的第一類錐型感覺毛（*basiconicum I*）（Altner *et al.*, 1977），也很像寄生蜂（*Microplitis croceipes*）觸角上的第二類錐型感覺毛（*basiconicum type II*）（Ochieng *et al.*, 2000）；長錐型感覺毛表面則有縱向的溝槽，外型類似美洲蟑螂觸角上的第二類錐型感覺毛（*basiconicum II*），也很類似寄生蜂（*Microplitis croceipes*）觸角上的第一類錐型感覺毛（*basiconicum type I*）。由上可知，美洲蟑螂翅膀上的錐型感覺毛很可能也是一種化學感覺接受器，至於這些毛是否能如同觸角上的感覺毛一般

會對食物、性費洛蒙或其他化學物質有反應，則需要更進一步藉由電生理或其他研究來加以證實。

腔錘型感覺毛的形態比較特殊，學者對其生理功能的看法也不太一致。Altner 等人推測這種感覺毛和溫度及濕度的感覺有關（Altner *et al.*, 1977; Altner and Loftus, 1985）；另有些學者則認為這種感覺毛與昆蟲的嗅覺有關（Meinecke, 1975; Hunger and Steinbrecht, 1998）。

一般昆蟲的感覺神經元大多為單極和雙極神經元。經由甲基藍染色研究後，我們發現美洲蟑螂翅膀裡除了單極和雙極神經元外，還有多極神經元。如同蝗蟲體內的感覺神經元一般，這些神經元的樹突也會伸入感覺毛的基部（Altner *et al.*, 1977），軸突則會匯集成束，沿著翅膀上較粗大的翅脈分佈，將從翅上收集到的訊息傳入中樞胸部神經結內。

美洲蟑螂的飛行能力並不強，大多數時間都停留在地面上活動，但翅膀所佔的面積並未因此而縮小，是故對這類昆蟲而言，翅膀除了飛行之外，可能兼具其他方面的功能。此外，蟑螂的求偶行為非常複雜（Barth, 1970; Sreng, 1993），有些種類的雌蟑螂還有特殊的呼喚行為（calling behavior）（Abed, 1993b; Gemeno *et al.*, 2003; Liang and Schal, 1993a; Smith and Schal, 1991），利用分泌雌性費洛蒙的方式來吸引雄蟑螂。而雄蟑螂對雌性個體所分泌的性費洛蒙非常敏感，通常只要微量即會促使雄性產生振翅反應（Seelinger, 1985）。之前的研究認為性費洛蒙的接受器主要分佈在觸角上（Schafer and Sanchez, 1973），如今我們也在翅膀上發現形態類似化學感覺接受器的感覺毛，而這些毛是否在雄蟑螂的振翅反應過程中，扮演著性費洛蒙接受器的角色？則有待進一步利用生理實驗的方法來繼續探討。

參考資料

- Abed, D., P. Chevied, J. P. Farine, O. Bonnard, J. L. LE QUÉRE, and R. Brossut. 1993b. Calling behaviour of female *Periplaneta americana*: behavioural analysis and identification of the pheromone source. *J. Insect Physiol.* 39: 709-720.
- Albert, P. J., R. Y. Zacharuk, and L. Wong. 1976. Structure, innervation, and distribution of sensilla on the wings of a grasshopper. *Can. J.*

- Zool. 54: 1542-1553.
- Altner, H. and H. Stetter. 1980. Olfactory input from the maxillary palps in the cockroach as compared with the antennal input. Joint Cong. Chemoreception. ECRO IV / ISOT VII, Noordwijckeshout, Holland.
- Altner, H., H. Sass and I. Altner. 1977. Relationship between structure and function of antennal chemo-, hygro-, and thermoreceptive sensilla in *Periplaneta Americana*. Cell Tissue Res. 17: 389-395.
- Altner, H. and R. Loftus. 1985. Ultrastructure and function of insect thermo- and hydroreceptors. Ann. Rev. Entomol. 30: 273-295.
- Barth, R. H. 1970. The mating behavior of *Periplaneta americana* and *Blatta orientalis* (Blattaria, Blattinae) with notes on 3 additional species of *Periplaneta* and interspecification of female sex pheromones. Z. Tierpsychol. 27: 722-748.
- Fudalewicz-Niemczyk, W. and M. Rosciszewska. 1972a. The innervation and sense organs of the wings of *Gryllus domesticus* L. (Orthoptera). Acta Biol. Cracov. Ser. Zool. 15: 36-51.
- Fudalewicz-Niemczyk, W. and M. Rosciszewska. 1972b. Organogenesis of the nerves and sense organs in the wings of *Gryllus domesticus* L. (Orthoptera). Acta Biol. Cracov. Ser. Zool. 15: 73-85.
- Gemeno, C. K. Snook, N. Benda, and C. Schal. 2003. Behavioral and electrophysiological evidence for volatile sex pheromones in *Parcoblatta* wood cockroaches. J. Chem. Ecol. 29(1): 37-54.
- Gettrup, E. 1965. Sensory mechanisms in locomotion: the companiform sensilla of the insect wing and their function during flight. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 30: 615-622.
- Hallberg, E., B. S. Hansson, and R. A. Steinbrecht. 1994b. Morphological characteristics of antennal sensilla in the European cornborer *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Pyralidae). Tiss. Cell 26: 489-502.
- Hansson, B. S., A. Blackwell, E. Hallberg, and J. Löfqvist. 1995. Physiology and morphological characteristics of the sex pheromone detecting system in male corn stemborers, *Chilo partellus* (Lepidoptera: Pyralidae). J. Insect Physiol. 41(2): 171-178.
- Hunger, T. and R. A. Steinbrecht. 1998. Functional morphology of a double-walled multiporous olfactory sensillum: the sensillum coeloconicum of *Bombyx mori* (Insecta, Lepidoptera). Tiss. Cell 30(1): 14-29.
- Kuyazeva, N. I. 1970. Receptors of the wing apparatus regulating the flight of the migratory locust, *Locusta migratoria* L. (Orthoptera, Acrididae). Entomol. Rev. 49:311-317.
- Liang, D. and C. Schal. 1993a. Calling behavior of the female German cockroach, *Blattella germanica* (Dictyoptera: Blattellidae). J. Insect Behav. 6: 603-614.
- Meinecke, C. C. 1975. Riechsensillen und systematik der lamellicornia (Insecta, Coleoptera). Zoomorphol. 82(1): 1-42.
- Norton, W. N. and S. B. Vinson. 1974b. A comparative ultrastructural and behavioral study of the antennal sensory sensilla of the parasitoid *Cardiochiles nigriceps* (Hymenoptera: Braconidae). J. Morphol. 142: 329-349.
- Ochieng, S. A., K. C. Park, J. W. Zhu, and T. C. Baker. 2000. Functional morphology of antennal chemoreceptors of the parasitoid *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae). Arthropod Structure & Development 29: 231-240.
- Schafer, R. and T. V. Sanchez. 1973. Antennal sensory system of the cockroach *Periplaneta americana*: Postembryonic development and morphology of the sense organs. J. Comp. Neurol. 149: 335-354.
- Seelinger, G. 1985. Interspecific attractivity of female sex pheromone components of *Periplaneta Americana*. J. Chem. Ecol. 11: 137-142.
- Smith, A. F. and C. Schal. 1991. Circadian calling behavior in the adult female brown-banded cockroach, *Supella longipalpa* (F.). J. Insect Behav. 4: 1-14.
- Sreng, L. 1993. Cockroach mating behaviors, sex pheromones, and abdominal glands (Dictyoptera: Blaberidae). J. Insect Behav. 6: 715-735.
- Toh, Y. 1977. Fine structure of antennal sense organs of the male cockroach, *Periplaneta Americana*. J. Ultrastruct. Res. 60: 373-394.
- Toh, Y. 1981. Fine structure of sense organs on the antennal pedicel and scape of the male cockroach, *Periplaneta Americana*. J. Ultrastruct. Res. 77: 119-132.

- Wcislo, W. T. 1995. Sensilla numbers and antennal morphology of parasitic and non-parasitic bees (Hymenoptera: Apoidea). *Im. J. Insect Morphol. & Embryol.* 24(1): 63-81.
- Zacharuk, R. Y. 1962. Sense organs of the head of larvae of some Elateridae (Coleoptera): their distribution, structure and innervation. *J. Morphol.* 111: 1-33.
- Zill, S. N. and D. T. Moran. 1981. The exoskeleton and insect proprioception: I. Responses of tibial campaniform sensilla to external and muscle regenerated forces in the American cockroach, *Periplaneta americana*. *J. Exp. Biol.* 91: 1-24.
- Zill, S. N., A. L. Ridgel, R. A. DiCaprio, and S. F. Frazier. 1999. Load signalling by cockroach trochanteral campaniform sensilla. *Brain Res.* 822: 271-275.

The Morphology and Distribution of Sensillae and Sensory Neurons Distributed on the Wings of American Cockroach (*Periplanta americana*)

Ming-Chung Lee, Chyi-May Lee, Jin-Tun Lin, Li-Chu Tung*
Department of Life Science, National Taiwan Normal University
Taipei, Taiwan

(Received: 3 April 2007, accepted: 24 April 2007)

ABSTRACT

There are many different types of sensillae distributed on the surface of wings in american cockroach. According to the research investigated using a scanning electron microscope, we have found seven types of sensillae on the dorsal and ventral surface of wings. These sensillae might be termed short-trichodeum, long-trichodeum, fine-trichodeum, chaeticum, short-basiconicum, long-basiconicum and coeloconicum. Each type of sensilla has a specific distribution pattern. There are five types of sensilla distributed on the dorsal surface and three types on the ventral surface of forewings. There are six types of sensillae distributed on the dorsal surface of hindwings, but we have found few or no sensilla on the ventral surface of hindwings. The quantity of long-trichodeum sensilla was more abundant than any other types on the dorsal surface of forewings, the chaeticum sensilla was more abundant on the ventral surface of forewings, whereas the long-basiconicum sensilla was the most abundant on the dorsal surface of hindwings. In addition, we used methylene blue to dye the wings and found that there were many sensory neurons distributed within fore- and hindwings. By their appearances, the sensory neurons could be divided into three types: monopolar, bipolar and multipolar neurons. We suggested that the wings of american cockroach might not only function in flying, but also could detect the changes of surrounding environment using sensillae. The messages collected from sensillae may deliver to central nervous system by the sensory neurons distributed within wings, and subsequently modulate behaviors.

Key words: *Periplaneta americana*, wings, sensilla, sensory neuron, methylene blue, SEM