

單眼在美洲蟑螂避光行為的角色

許惠紋 童麗珠 林金盾*

國立臺灣師範大學 生命科學系

(收稿日期: 2003.7.12, 接受日期: 2003.8.15)

摘 要

美洲蟑螂 (*Periplaneta americana*) 為夜行性昆蟲, 具有二個複眼和二個單眼, 強光刺激會激發蟑螂產生避光的逃跑行為。本研究利用自行研發設計的紅外光閘結合自動記錄裝置, 以量化蟑螂避光反應的反應時間 (reaction time) 及運動速率, 比較切除蟑螂複眼或單眼對其避光行為的影響。結果證明切除兩個複眼時, 蟑螂完全喪失避光行為, 但只切除兩個單眼時, 強光誘發蟑螂逃跑的反應顯著變慢, 而且逃跑的運動速率也顯著變快, 但是遇暗停止反應 (shade response) 會延遲。此一結果證明複眼對蟑螂的避光行為有決定性的影響, 而單眼也具有調節性的效應, 單眼的訊息和複眼同樣有效, 可以影響調控避光行為的相關中樞。

關鍵詞: 美洲蟑螂, 單眼, 避光反應, 紅外光監測系統, 反應時間

緒 言

多數的昆蟲, 在成蟲時期同時具複眼和單眼 (Chang, 2002), 那麼「既生複眼, 何生單眼?」一般而言, 複眼具有多重辨識功能, 例如運動監測 (motion detection)、形態辨識 (pattern recognition) 或顏色辨識 (color vision) 等 (Laughlin, 1980; Goldsmith, 1989), 但在單眼的功能方面僅止於承認為對光十分敏感的感光器和複眼的輔助器, 其他具體的生理功能至今未明 (Goodman, 1970; 1981; Toh and Tateda, 1990; Mizunami, 1994)。

對善飛的昆蟲如蜜蜂、蜻蜓、蝗蟲而言, 有關單眼功能的研究較多, 一般認為單眼在飛行中具有協調穩定飛翔姿勢的作用。單眼協助複眼辨識天空的基準, 而調整飛行肌肉的張力, 穩定飛行中的姿勢, 以維持身體平衡 (Mizunami, 1995)。單眼在不善飛行的昆蟲行為中也扮演重要的角色, 例如肉蠅 (*Calliphora erythrocephala*) 的背部向光反射行為 (dorsal light response) 就非有單眼不可 (Schuppe and Hengstenberg, 1993)。在夜行性昆蟲的行為上已有報告證明, 單眼在某些夜行性昆蟲的避光反

應上, 具有調節的功能 (Lazzari *et al.*, 1998)。

美洲蟑螂為夜行性的昆蟲 (Kelly and Mote, 1990) 同時具有一對複眼和一對巨大的單眼, 其單眼在避光行為上, 是否也具有特定的影響力, 是個有趣的問題。美洲蟑螂的每個單眼內具有 10,000 個視細胞, 而投射於四條二級巨大神經元 (Large second order neurons, L-neurons) 上 (Chang *et al.*, 1994; Mizunami, 1995) 這可能是蟑螂單眼對光刺激比複眼敏感的主因。和複眼相比, 單眼視細胞對光刺激比複眼敏感, 而且具有較快的訊息傳遞速率 (Toh and Tateda, 1990), 所以單眼在蟑螂的避光反應過程中, 可能具有重要的調節任務。

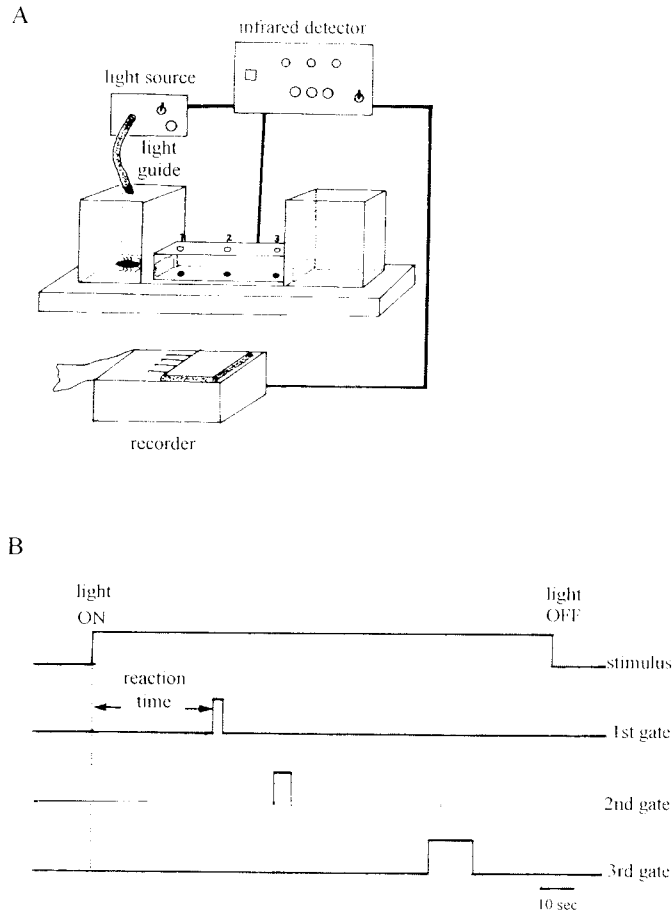
本文設計一套紅外光監測系統, 可以量化蟑螂避光反應的反應時間 (reaction time) 和逃跑的運動速率, 配合利用切除方式來阻斷單眼視細胞的訊息, 以探討單眼在蟑螂避光反應的可能角色。

材料與方法

研究材料

美洲蟑螂 (*Periplaneta americana*), 飼養於

*Correspondence author: 林金盾 (Jin-Tun Lin); FAX: 886-2-2931-2904; E-mail: t43004@cc.ntnu.edu.tw



圖一、量化蟑螂避光反應的實驗裝置示意圖。A：實驗裝置包括光源、紅外光監測系統、實驗槽和自動記錄器。實驗槽中的1、2、3為三道紅外光閘用於偵測蟑螂通過的時間。B：自動記錄器可以將照光的開始和結束，蟑螂通過各光閘的時間自動呈現在記錄紙上，以利量化反應時間和運動速率。

Figure 1. Schema of experimental arrangement used to test the light-avoiding response of the American cockroach. (A), experimental apparatus. There were three infrared gates (1, 2, 3) to detect the escape behavior of the insects when they ran through the gates. (B), the time (sec) for escape of animals through the gates was automatically recorded by a thermal recorder.

恆溫 (25~28°C)、恆溼 (60% RH)、光週期 (12 小時照光 12 小時黑暗) 的動物房，專供實驗使用。實驗時選擇觸角、附肢、翅膀皆完整且表皮光亮之成熟雄性個體為材料。為配合美洲蟑螂之夜間活動特性 (Bell and Adiyodi, 1982)，本實驗均固定於晚間六點半至九點半之間，於黑暗環境進行。

實驗設計

為避免照光刺激造成溫度的影響，本實驗採用導光管引入的冷光刺激，同時量化記錄蟑螂避光行為之反應時間、逃跑的運動速率，並藉由統計分析 (Student t-test)，歸納整理實驗數據。

本實驗特製一個蟑螂避光反應專用的紅外光監測系統 (圖一 A)，連接光源、感熱式記錄器 (thermal recorder; NEC SAN-EI 8k21)，同步記錄光刺激開始和結束的訊號及蟑螂通過光閘引起紅外光束阻隔的訊號 (圖一 B)。實驗動物在實驗槽內適應後，啟動冷光刺激使其逃離光源而通過 1、2、3 光閘，記錄紙上會顯示光照訊號、蟑螂通過第一光閘、第二光閘及第三光閘的訊號。依據訊號可以計算照光開始到第一光閘阻隔訊號出現之時間，為反應時間 (reaction time)、通過光閘的距離除以通過所需的時間，稱為逃跑的運動速率； V_{12} 代表通過第一、二光閘間； V_{23} 表通過第二、三光閘間的運動速率 (圖一 B)。

表一、切除蟑螂眼睛的手術對其體重(公克)的影響。

Table 1. Effects of eyes cut operation on the body weight (g) of cockroach.

days of operation	ocelli cut (n=3)	compound eyes cut		
		right eye (n=3)	left eye (n=3)	bilateral eyes (n=4)
0	1.07 ± 0.09	1.00 ± 0.08	1.20 ± 0.09	1.1 ± 0.17
1	1.07 ± 0.09	0.80 ± 0.09	1.00 ± 0.09	0.9 ± 0.17*
2	1.07 ± 0.09	1.00 ± 0.10	1.20 ± 0.10	0.9 ± 0.17*
3	1.20 ± 0.16	1.00 ± 0.08	1.20 ± 0.12	0.85 ± 0.17*
4	1.20 ± 0.16	1.00 ± 0.12	1.00 ± 0.09	0.85 ± 0.17*
5	1.13 ± 0.19	1.00 ± 0.09	1.20 ± 0.08	0.75 ± 0.09**
6	1.20 ± 0.16	1.00 ± 0.08	1.20 ± 0.09	0.75 ± 0.09**

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$, Student t - test

實驗方法

切除單眼或複眼的手術對蟑螂健康的影響

進行單眼或複眼之切除手術前，先秤得蟑螂體重。將蟑螂之單眼或複眼視細胞全數挖除，再以蜜蠟彌封因手術所造成之外骨骼傷口，手術後第一天只餵飲水，第二天恢復正常餵食，每天記錄其體重變化連續一個星期。

切除單眼或複眼對蟑螂避光反應的影響

對照組

將正常之蟑螂置放於實驗槽中 (圖一 A)，給予暗適應 (dark adaptation) 10 分鐘，之後以導光管 (light guide) 將強光導入實驗槽中，對蟑螂進行光刺激 (光強度為 8700 lux)，在感熱式記錄器上可自動記錄其反應時間，及蟑螂通過三道紅外光閘 (圖一 A 及 B 中 1、2、3) 所耗的時間 (圖一 B)。

實驗組

將切除單眼或複眼之蟑螂置入實驗槽中，先給予暗適應 10 分鐘，之後以導光管將刺激專用強光 (光強度為 8700 lux) 導入實驗槽中，對蟑螂進行光刺激產生避光反應，並記錄其反應時間，及通過三道紅外光閘所耗的時間。

結 果

切除單眼對蟑螂健康的影響

本實驗以體重變化做為蟑螂健康情況的指標。由結果 (表一) 可知，一隻雄性成蟲蟑螂在切除單眼之前的平均體重為 1.07 ± 0.09 公克 ($n=3$)。切除單眼後，蟑螂的體重並無顯著變化 ($p > 0.05$)。由此可知，實驗昆蟲的健康情況並不受切除單眼手術的影響。因此決定後續實驗中，切除單眼處理之蟑螂，均可在手術後四十八小時進行避光行為的實驗。

切除複眼對蟑螂健康的影響

切除複眼亦是以體重變化當作為健康變化指標。由結果 (表一) 可知，若只切除單一側複眼，手術對蟑螂體重並不會造成顯著的影響 ($p > 0.05$)。但若同時切除雙側複眼，則會造成明顯的影響，蟑螂之體重在手術後二十四小時就出現顯著性下降。可見不宜用兩側複眼切除手術來阻斷複眼訊息的輸入，因此本實驗中的複眼部份改為塗黑漆以遮蓋複眼。

切除單眼對蟑螂避光反應的影響 反應時間

正常蟑螂 ($n=14$) 與切除單眼 ($n=18$) 之平均反應時間，分別為 32.00 ± 18.06 秒和 55.28 ± 49.77 秒，經過統計分析，得知 $p < 0.05$ (表二)，證明單眼的切除阻斷單眼訊息的輸入，使得蟑螂對冷光刺激引起避光反應所需的時間顯著地增加。

表二、切除單眼對蟑螂避光反應之反應時間(秒)的影響

Table 2. Effects of ocelli cut on the reaction time (sec) of the light-avoiding response of cockroaches.

	control (n=14)	ocelli cut (n=18)
reaction time (sec)	32.00 ± 18.06	55.28 ± 49.77*

* $p < 0.05$, Student t-test

逃亡的運動速率

正常蟑螂 (n=14) 與切除單眼 (n=18) 通過第一、二光閘間的平均運動速率 (V_{12}), 分別為 0.72 ± 0.39 公分/秒和 1.23 ± 0.87 公分/秒; 通過第二、三光閘間的平均運動速率 (V_{23}), 分別為 0.47 ± 0.25 公分/秒和 1.11 ± 0.88 公分/秒 (表三), 顯示切除單眼後, 蟑螂避光逃跑的運動速率比正常的蟑螂快 ($p < 0.05$)。此外, 表三數據顯示蟑螂在切除單眼後通過第一、二光閘間之速率比通過第二、三光閘, 在數據上略微增加, 但統計上二組之間無顯著差異 ($p > 0.05$), 而正常蟑螂在通過第二、三光閘間的速率變化, 則具有顯著差異 ($p < 0.05$)。換言之, 由第二光閘向第三光閘前進時, 正常蟑螂逃跑的運動速率明顯變慢了, 表現明顯的遇暗停止反應 (shade-response) 的行為。

遮蓋複眼對蟑螂避光反應的影響

切除兩側複眼之蟑螂有體重下降的結果 (表一), 不宜用於本實驗, 故改以黑漆遮蓋兩側複眼, 待乾燥後進行光刺激。實驗結果發現用黑漆阻斷複眼訊息輸入的蟑螂, 在接受冷光刺激半小時之內, 完全沒有避光反應。此觀察結果證明, 蟑螂受光刺激而逃跑的避光行為與複眼有相當密切的決定性關係。

討 論

本實驗結果, 證明阻斷單眼訊息輸入確實能夠影響美洲蟑螂的避光行為, 顯著地延長避光反應所需的反應時間, 但加速其避光逃跑的運動速率。同時印證蟑螂具有遇暗停止反應

表三、切除單眼對蟑螂避光逃亡運動速率(公分/秒)的影響

Table 3. Effects of ocelli cut on the escape velocity (cm/sec) of the light-avoiding response of cockroaches.

velocity (cm/sec)	control (n=14)	ocelli cut (n=18)
V_{12}	0.72 ± 0.39	$1.23 \pm 0.87^*$
V_{23}	0.47 ± 0.25	$1.11 \pm 0.88^{**}$

V_{12} : velocity measured from gate 1 to gate 2

V_{23} : velocity measured from gate 2 to gate 3

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, Student t-test

(shade-response) 的行為, 而切除單眼會抑制這種行為的表現, 同時增加了蟑螂在黑暗環境下的運動速率。這些事實顯示蟑螂的單眼具有調節避光反應的生理功能, 這種現象和 Lazzari 等人 (1998) 對夜行性吸血椿象 (*Triatoma infestans*) 所觀察的結果一致, 認為夜行性昆蟲的避光行為主要受複眼控制, 但是單眼具有調節的功能, 所以遮蓋單眼時, 會顯著影響其避光行為。

昆蟲的單眼視細胞對光強度十分敏感, 對光刺激的訊息傳遞也比複眼快速 (Toh and Tateda, 1990), 而夜行性昆蟲, 如蟑螂等的單眼眼面很大且含有上萬個視細胞 (Chang *et al.*, 1994), 以組織胺為神經傳導物質 (Lin *et al.*, 1990; Lin and Wu, 1996) 導入單眼訊息至大腦。一旦視細胞切除而訊息阻斷, 勢必減少單眼輸入的視覺參考訊息, 而延遲避光的反應時間。這種現象和早期觀察遮蓋單眼的蜜蜂會「晚出早歸」的行為 (Toh and Tateda, 1990) 吻合。

Cooter (1973) 的研究報告指出, 美洲蟑螂的單眼訊息和其肢體運動神經活性的調節有關。在記錄美洲蟑螂胸節內腹神經索 (ventral nerve cord) 的神經衝動同時, 單眼受光刺激會抑制該神經衝動的產生。換言之, 單眼的視覺訊息輸入有抑制胸節內支配附肢運動神經活性的作用。因此切除或遮蓋單眼而阻斷訊息輸入, 能夠顯著增加蟑螂避光反應的運動速率 (表二)。此外, 比較正常蟑螂通過三個光閘的速率 (V_{12} , V_{23}), 可以發現單眼正常的蟑螂有遠離刺激光源而降低逃亡運動速率的趨勢 (表三), 這個現象說明正常情形下, 蟑螂由亮的環境進入暗的環境, 立即表現遇暗停止反應

(shade response) 而降低運動的速率 (Okada and Toh, 1998)和單眼的生理功能有關，所以切除或遮蓋單眼後，遇暗停止反應受到抑制而增強在黑暗環境的運動速率。本實驗發現切除單眼有延遲避光反應，而增加暗環境的運動速率，可能源自單眼具有抑制胸節內運動神經活性 (Cooter, 1973) 和降低蟑螂遇暗停止反應 (Okada and Toh, 1998) 的功能有密切關係。

美洲蟑螂有兩套視覺器官—複眼和單眼 (Bell and Adiyodi, 1982)，那麼「既生複眼，何生單眼？」二者之間對蟑螂的避光行為具有統整性的調節功能，由本研究結果可以獲得支持。前人的研究也顯示昆蟲的單眼對複眼的功能具有拮抗和統整的影響 (Lall and Trough, 1989; Tsai, 2002)，至於二者之間如何拮抗和協調的生理機制，至今不明，也是一個值得未來進一步深入探討的問題。

誌謝

本研究承國科會 (National Science Council, R.O.C)暑期大專學生參與專題研究計劃 編號 (NSC 89-2815-C-003-072-B) 補助部份經費，及本刊審者提供寶貴的修正意見，謹此致謝。

參考文獻

- Bell WJ and Adiyodi KG. 1982. The American cockroach. Chapman and Hall Ltd. pp.223-374
- Chang CL. 2002. Studies on the relationship between the adult ocelli and life-style of common insects in Taiwan. Master Thesis, National Taiwan Normal University (English abstract).
- Chang JL, Lin JT, Tsai TS and Wu CY. 1994. Study on the development of the ocellar L-neurons of cockroach *Periplaneta americana*. Zool. Stud. **33**:310-313.
- Cooter RJ. 1973. Visual and multimodal interneurons in the ventral nerve cord of the cockroach *Periplaneta americana*. J. Exp. Biol. **59**:675-696.
- Goldsmith YH. 1989. Compound eyes and the world of vision research. In Stavenga DG and Hardie RC (eds), Facet of vision. Springer-Verlag, Berlin, pp.1-14.
- Goodman LJ. 1970. The structure and function of the insect dorsal ocellus. Adv. Insect Physiol. **7**:97-195.
- Goodman LJ. 1981. Organisation and physiology of the insect dorsal ocellar system. In Autrum H, (ed). Handbook of sensory physiology. Vol. V II /6C Springer - Verlag, Berlin, pp.201-286.
- Kelly LM and Mote MI. 1990. Avoidance of monochromatic light by the cockroach *Periplaneta americana*. J. Insect Physiol. **36**:287-291.
- Lall AB and Trough CO. 1989. The spectral sensitivity of the ocellar system in the cricket *Gryllus firmus* (Orthoptera, Gryllidae). J. Insect Physiol. **35**:805-808.
- Laughlin SB. 1980. Neural principles in the visual system. In Autrum H (ed). Handbook of sensory physiology. Vol. VII /6B. Springer -Verlag, Berlin, pp.133-280.
- Lazzari CR, Reiseman CE and Insausti TC. 1998. The role of the ocelli in the phototactic behavior of the haematophagous bug *Triatoma infestans*. J. Insect Physiol. **44**:1159-1162
- Lin JT, Toh Y, Mizunami M and Tateda H. 1990. Putative neurotransmitter in the ocellar neuropile of American cockroach. Zool. Sci. **7**:593-603.
- Lin JT and Wu CY. 1996. Characteristics of histamine receptors on the ocellar L-neurons of American cockroach *Periplaneta americana*. J. Insect Physiol. **42**:843-849.
- Mizunami M. 1994. Information processing in the insect ocellar system: Comparative approaches to the evolution of visual processing and neural circuits. Adv. Insect Physiol. **25**:151-265.
- Mizunami M. 1995. Functional diversity of neural organization in insect ocellar systems. Vision Res. **35**:443-452.
- Okada J and Toh Y. 1998. Shade response in the escape behavior of the cockroach, *Periplaneta americana*. Zool. Sci. **15**:831-835.
- Schuppe H and Hengstenberg R. 1993. Optical properties of the ocelli of *Calliphora erythrocephala* and their role in the dorsal light response. J. Comp. Physiol. A. **173**:143-149.

- Toh Y and Tateda H. 1990. Structure and function of the insect ocellus. *Zool. Sci.* **8**:395-413.
- Tsai JP. 2002. The regulatory functions of ocelli and compound eyes in the locomotion behavior of American cockroaches. Master Thesis, National Taiwan Normal University (English abstract).

The Role of Ocelli in the Light –Avoiding Responses of American Cockroach

Faw-Wen Shu, Li-Chu Tung, Jin-Tun Lin*

Department of Life Science, National Taiwan Normal University
Taipei, Taiwan

(Received: 12 July 2003, accepted: 15 August 2003)

ABSTRACT

The American cockroach *Periplaneta americana* is a nocturnal insect having two compound eyes and two ocelli. The light-avoiding response of cockroach is always induced by illumination. In order to investigate the role of ocelli in the light-avoiding response of cockroach, we have occluded the ocelli or compound eyes to block the visual signals and measured quantitatively the light-avoiding response by using an infrared detector. We found that the light-avoiding response disappeared by occluding compound eyes, however, the reaction time of the treated groups (ocellar occlusion) were significantly longer than that of control groups. Furthermore, the speed of the treated groups through the infrared detector was always faster than that of the control groups. These results suggest the existence of parallel pathways each conveying information from illumination of compound eyes and ocelli that would converge in the same higher center.

Key words : *Periplaneta americana*, ocelli, light-avoiding responses, infrared detector, reaction time