

不同感覺輸入對蟑螂逃亡行爲的影響

李星黎 李琦玫 林金盾*

國立臺灣師範大學生物學系

摘要

本實驗利用滑鼠原理與電腦記錄，來量化和分析美洲蟑螂 *Periplaneta americana* 的逃亡行爲。成蟲雄蟑螂被固定於支架上，只有步足附著於空心保麗龍圓球上，可滾動圓球，但蟲體原地不動。由橫軸和縱軸偵測輪可偵測圓球的轉動，輸入電腦繪出蟲體運動的座標，再分析其運動方向、反應所需之潛伏時間(LP)和企圖逃亡時，運動的最大瞬時速率(Vmax)。上架的蟑螂適應 90 分鐘成安靜狀態後，分別遙控光照眼睛、空氣吹蟲體及碰觸腹部，以引起驚嚇的逃亡行爲。由結果知道：不同環境因子的變化，經過不同感覺器官的作用，所引起逃亡反應的潛伏時間和逃亡的運動速率不同。其中以碰觸刺激的 LP 最短，小於 0.1 秒，Vmax 為 12.43 ± 3.96 公尺/分；空氣刺激尾毛之 LP 為 0.62 ± 0.99 秒；Vmax 為 5.16 ± 2.06 公尺/分；光刺激的反應最慢，LP 為 25.36 ± 18.89 秒；Vmax 為 2.74 ± 1.89 公尺/分。不同感覺輸入引起蟑螂逃亡反應的神經肌肉機制與徑路，將在文中討論。

關鍵詞：美洲蟑螂、感覺輸入、逃亡行爲、個人電腦

緒言

昆蟲的行爲大多屬於簡單的「刺激與反應的連結 (stimulus-response connection)」模式，尤其是定型行爲 (stereotyped behavior) 更是典型。例如：工蜂的趨光特性 (Minnich, 1919)；蟑螂受性費洛蒙 (sexual pheromone) 誘導的交配行爲 (Roth and Willis, 1952; Chow and Wang, 1981)；家蠅受甜味食物的刺激而伸出口吻 (proboscis extension) 的取食行爲 (Dethier, 1955)，整個過程幾乎僅由一條反射徑路所完成。但是，逃亡的行爲並非如此的單純。

昆蟲在面臨捕食者的威脅時，都有試圖逃亡以求生的本能，這是天擇的結果 (Hoy, 1989)。基本上，昆蟲的逃亡運動均需依賴三對步足或二對翅來執行，而步足或翅均長在胸部，所以昆蟲是否能夠成功

的逃亡，與胸部中的神經肌肉系統有著密切關係，這是可以肯定而且是一致的 (Evans, 1984)，但是感覺的輸入則是多方面的。有些昆蟲的逃亡行爲靠視覺輸入的誘發。例如：家蠅 *Musca domestica* 對突然接近的小黑點會快速躍起而後飛離，這種行爲在塗去複眼後，就不會出現 (Holmqvist and Srinivasan, 1991)。有些則靠聽覺的輸入，尤其是夜行性的昆蟲最爲普遍。例如：夜蛾 *Heliothis virescens* 對超音波的刺激，立即產生迴避的反應 (negative phonotactic response) (Hoy, 1989; Hoy *et al.*, 1989; Yager and May, 1990; Libersat and Hoy, 1991)。甚至有些夜行性的昆蟲，在飛行中可因超音波的刺激而停止飛行，突然由空中下墜一段距離後再飛往他處，以逃避蝙蝠的捕食 (Forrest *et al.*, 1995)。有些昆蟲在腹部的尾端有一對尾毛 (cerci)，能感覺出瞬間的氣體流動，例如：螳

* 通信作者 (corresponding author)：林金盾 (Jin-Tun Lin)；FAX: 886-2-9312904; E-mail: t43004@cc.ntnu.edu.tw

螂、蟋蟀等都能感知捕食者由後方突然攻擊的威脅 (Camhi *et al.*, 1978; Gras *et al.*, 1994; Tauber and Camhi, 1995)。最近的研究報告指出：引起蟑螂逃自行爲的誘因是多方面的，而且與捕食者的體積有關 (Comer *et al.*, 1994; Stierle *et al.*, 1994)，激發逃自行爲之刺激也隨著捕食者的不同而異。體積較大的青蛙或螳螂捕食時，舌頭的動作較大，容易引起瞬間的空氣流動而足夠興奮蟑螂的特殊感覺毛，此時蟑螂是藉由直接的機械感覺而逃行的 (Camhi and Tom, 1978; Camhi *et al.*, 1978)。但是體積較小的長腳蜘蛛 (genus *Lycosa*) 和螳螂 (genus *Tenodera*) 捕食時，動作輕巧靈活，蟑螂受攻擊時能夠逃成功是觸覺的輸入 (Comer *et al.*, 1994)。昆蟲擁有較敏感的感覺器官，對環境因子的偵測較有利。但是，不同感覺輸入對同一個體的行爲是否有不同的影響呢？則鮮有報導。

一般而言，在實驗室內研究昆蟲行爲的方法，有兩種：(一)、自由活動式：在一定的空間裏，設計檢驗的刺激因子，任實驗動物在此空間內適應並自由活動，然後再檢驗此實驗動物對刺激因子的反應 (Camhi and Nolen, 1981; Tauber and Camhi, 1995; 林, 1995)。(二)、個體固定式：將昆蟲的背板黏在小木條上，只讓一對足是在輕巧的保麗龍圓球上運動，由球滾動的方向(其實蟲體不能移動)，鑑定環境刺激與昆蟲行爲間的關係 (Bell and Kramer, 1980; Bell and Tobin, 1981; Doi and Tob, 1992; Gras *et al.*, 1994)。

神經行爲學 (neuroethology) 對昆蟲逃自行爲的研究，在蟑螂、蟋蟀和蝗蟲的研究較普遍 (Gras *et al.*, 1994; Tauber and Camhi, 1995)。這些昆蟲受驚嚇而逃亡的方式，可因其後肢股節 (femur) 構造的差異而不同。靜止時，蝗蟲的後肢股節與地平面幾乎成垂直，使後肢縮藏著位能，受到突然的刺激而驚惶時，立即可激發後肢的能量引起跳躍而飛翔的逃亡反應。蟋蟀的後肢股節與地平面約成 45 度角，在受到驚嚇而逃亡時，可同時利用跳躍及爬行的方式。但是，蟑螂的後肢股節成屈平狀，而且在靜止狀態下幾乎與地平面平行，後肢沒有彈起個體所需的潛在能量，因此驚惶時只能用快速爬行方式逃亡 (Tauber and Camhi,

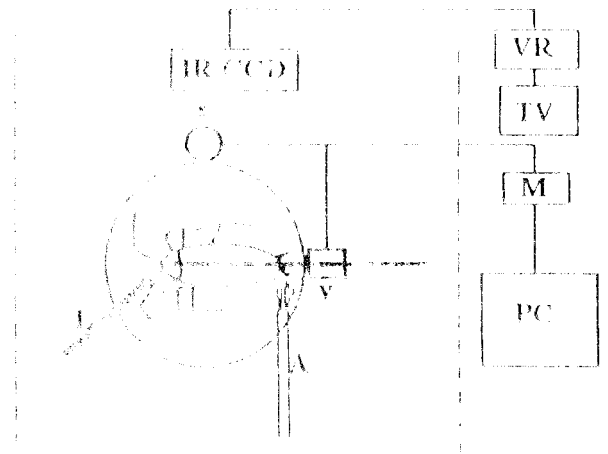


圖 1 實驗裝置。本設計用於偵測蟑螂在圓球上生活與逃自行爲。實驗用蟑螂在木架固定足跡在保麗龍球上，並利用鼠為記錄外在刺激因子的實驗裝置。X、Y 的兩個方向偵測昆蟲逃自行爲，X 為垂直方向，Y 為水平方向。A：空氣刺激，IR-CCD：紅外線攝影裝置，L：光刺激，M：滑鼠系統，PC：個人電腦，TV：電視機，VR：錄影機。

Figure 1. Diagram of the experimental set-up. The device monitored insect locomotion on a sphere. The experimental tethered insect stood on a styrofoam sphere. Dotted line represents the area without external stimuli. Sensor X, Y monitored the horizontal and vertical directions of insect locomotion, respectively. A: Air puff. IR-CCD: Infrared camera system, L: Light stimulus, M: Mouse system, PC: Personal computer, TV: Television, VR: Video recorder.

1995)。本實驗是引用美洲蟑螂後肢的特性(驚惶時，只能快速爬行而不會躍起而飛翔)，應用滑鼠的基本原理，設計一個輕巧而蟑螂能夠推動的圓球，以個體固定方式，來定量其運動行爲，再藉自行設計的軟體分析運動的速率並繪出其逃亡的軌跡，以比較不同感覺輸入對蟑螂逃自行爲潛伏時間和逃亡運動的瞬間最大速率之影響。

材料與方法

實驗動物之飼養

美洲蟑螂 *Periplaneta americana* 飼養在恆溫 (25-28°C)，恆定濕度 (60-70%)，定時光照週期 (12 小時光照，12 小時黑暗) 之動物房，並定時供給飲水與飼料，以維持其正常生理狀況。

實驗裝置

用空心保麗龍圓球 (內徑約 7.7 公分，外徑約 8.0 公分，重量小於 2 公克並浮於水面，以減輕重量) 取代電腦滑鼠小球。用無毒而快乾的強力膠，黏住雄蟑螂 (成蟲) 背板並懸掛在支架上。調整支架高度使三對步足正好觸及圓球，而能輕易的滾動圓球。圓球滾動經 X、Y 偵測輪感測，經由滑鼠電路板輸入電腦記錄滾動的座標。所得資料存入硬碟，供日後判定和分析逃亡的運動速率與方向(圖一)。

上架的蟑螂移入可以隔離外在刺激因子(光線、聲音、氣流等)干擾的封閉式黑色壓克力方形罩子內，操作者在罩外遙控操作各種刺激因子，不會干擾實驗動物。罩內上方附有紅外光攝影機，可接到錄影機及電視機上，以監視實驗動物的移動情況。

實驗步驟

蟑螂在罩內經過暗適應 90 分鐘後，分兩部份進行實驗。

(一) 無外在刺激因子下的反應：在黑暗的環境下，記錄蟑螂自發性活動情形，每 1 分鐘記錄一次，連續記錄 48 小時。

(二) 三種不同因子的刺激：照光刺激、空氣刺激和碰觸刺激。此實驗每 0.1 秒記錄一次，連續記錄全程。

照光刺激時，光源 (hydrogen lamp, 200 瓦特) 置於罩外可發出全波長之白光，藉刺激器 (Nihon Kohden, SEN 7203) 遙控電磁閥 (shutter)，以控制照光時間。光線由導光管 (直徑 0.5 公分) 引入罩中 (亮度約為 4,200lux)，從蟑螂的左或右前方照射眼睛 (複眼和單眼)，誘發逃亡行為。如果連續照一分鐘而無任何反應時，即放棄刺激。空氣刺激時，打氣機置於罩外可送出空氣，藉刺激器遙控電磁活瓣，以遙控氣流

通過 Y 型管 (直徑約為 0.2 公分)，引入罩中 (風速約為每秒 4.5 公尺) 刺激昆蟲前方或後方，誘導逃亡反應。如果連續刺激一分鐘而無任何反應時，即放棄刺激。碰觸刺激時，藉刺激器遙控電磁細棒接觸其腹部皮膚。

程式與結果分析

因為實驗過程需要精確的計時及記錄極短間隔的距離，所以電腦計時部分是用組合語言 (Masm 6.0, Microsoft Co.) 撰寫，直接呼叫 CMOS 的計時功能。再用 C 語言 (Turbo C 2.0, Borland Co.) 將整個程式聯結起來。整個程式包含儀器校準、啟動、終止及偵測系統的負載。分析程式乃依繪圖或計算速度等資料所需而分別設計，亦用 C 語言撰寫。實驗過程所獲資料先暫存入硬碟的記憶體內，以免磁碟存取時造成的時間誤差。

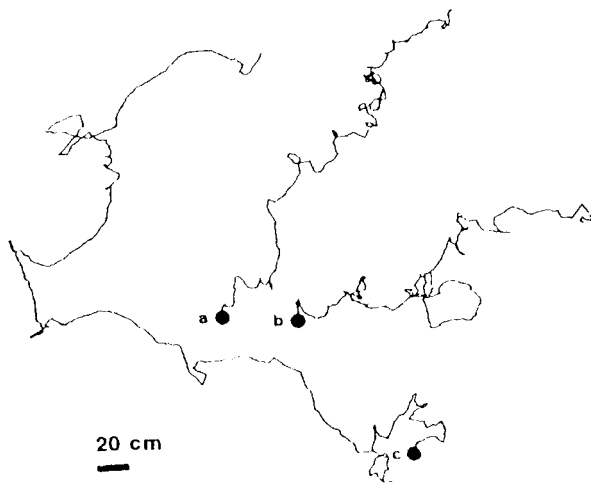
藉由電腦分析的程式，可算出啟動刺激到逃亡開始所需之時間 (latent period; 簡稱 LP) 及逃亡時之瞬間最大運動速度 (maximum velocity; 簡稱 Vmax)，再根據電腦記錄圓球滾動時，橫軸和縱軸偵測輪偵測的座標，可在螢幕上呈現逃亡時的運動方向與軌跡，最後從雷射印表機印出記錄圖。

為避免日律動週期 (circadian rhythm) 的影響，本實驗均在夜間進行，而且重複使用同一隻昆蟲時，其間隔均在 30 分鐘以上，以減少前後實驗之間的交互影響。

結 果

無外在刺激因素下的反應

當蟑螂移入實驗罩內時，從紅外光錄影監視系統可以看出，短時間內會出現不安而亂動的行為，大約 30 分鐘後即可安靜下來猶如在暗房中一樣自在，偶有清潔觸角的動作，也有慢速的運動。在運動之前，通常的反應是先揮動觸角，搖動頭部，然後才轉彎或前進。由長時間的記錄可知，其運動的軌跡與



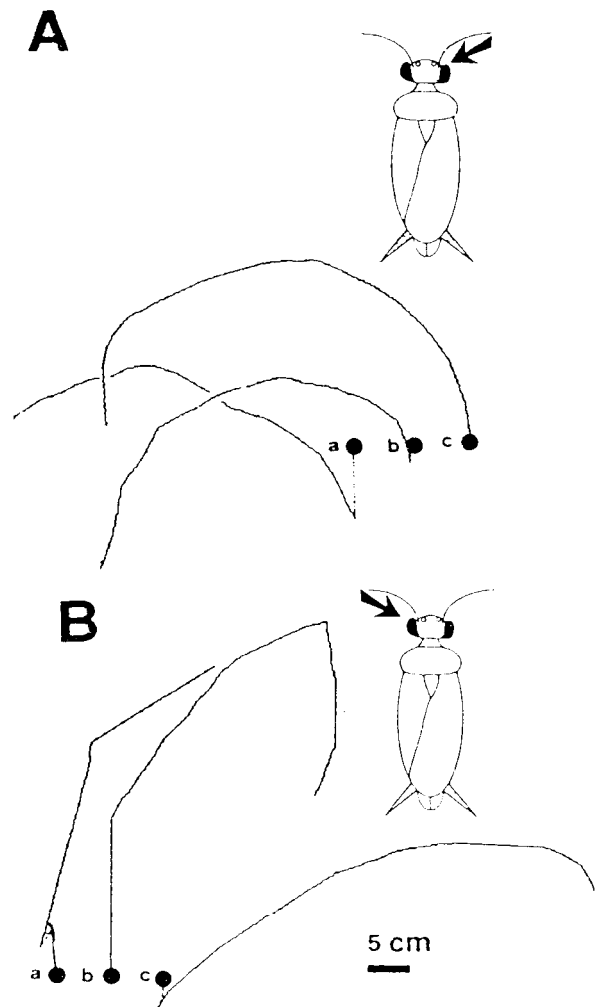
圖二、蟑螂自發性活動軌跡圖。暗適應90分鐘後，在無外在刺激因素下，蟑螂出現緩慢而無定向繞圈的搜尋行為。實心圓圈(●)代表運動的起點，a,b,c表示三個不同個體的48小時個別實驗記錄。

Figure 2. Spontaneous locomotion pathways of *P. americana*. After dark adaptation for 90 min, the experimental insects without external stimuli showed search behavior as characterized by slow locomotion and looping. Filled circle (●) signified starting points of records for 48 hrs from three different insects(a, b, c).

方向十分不規則(圖二)，有的原地繞圈，有的直線前進後再向某一側轉彎。在無外在因子刺激的情況下，蟑螂反應的個別差異很大，同一個體在不同時間內的活動量，也不一樣(比較圖二 a,b,c)，但是速度都很慢。由10隻實驗動物共37次的實驗結果，測出無外在因子刺激下的 $V_{max} = 0.99 \pm 0.70$ 公尺/分(表一)。

光照眼睛的反應

在靜止狀態下的蟑螂，雖然蟲體不活動，但觸角仍有固定角度擺動和固定頻率的揮動，此時突然由右前方照光(一分鐘)，先引起觸角的揮動頻率增加，揮動的角度加大，約在3-5秒後，頭部會轉動和搖擺，最後才快速的運動，運動方向多偏左側(圖三)。有些實驗動物在連續照光一分鐘也無任何反應，此個體即不被重複使用。如果將光源移到左前方，有反應的個體中，約有四分之三會直接向右方運動；四分之



圖三、蟑螂從右前方(A)及左前方(B)受光刺激時的逃亡軌跡圖。蟑螂的反應有後退(A之a和B之c)，一時停止(B之a和A之b)或直接奔跑(B之b和A之c)其方向均和光源相反。箭頭代表刺激部位。

Figure 3. Escape track of *P. americana* in light stimulus from front-right (A) and from front-left (B). Insects response by withdrawing route (a in A and c in B), pause (a in B and b in A) or directly turning (b in B and c in A) to the opposite directions of stimuli. Arrows show the site of stimulation.

一的個體會向前衝一段距離，再向左方移動。從光照眼睛(蟑螂同時具有兩個單眼和兩個複眼，實驗時並未遮去任何一個眼睛)到運動開始所需的時間(LP)之個別差異很大，從6隻共26次的實驗數據，求得 $LP = 25.36 \pm 18.89$ 秒， $V_{max} = 2.74 + 1.89$ 公尺/分

表一、不同感覺輸入對美洲蟑螂逃亡潛伏時間和瞬間最大運動速率的影響。

Table 1. Effects of different sensory input on the response latency and maximum velocity of the escape behavior of *P. americana*.

Sensory input	Response latency (sec)	Maximum velocity (M/min)	Trials/insects
Control	----	0.99±0.70*	37/10
Light	25.36±18.89	2.74±1.89	26/6
Wind	0.62±0.99	5.16±2.06	32/6
Touch	<0.1	12.43±3.96	6/2

* mean ±SE

(表一)。有些個體在照光一分鐘後仍在原地不動；少數個體在光照時，驚動一下然後在原地不動，這些異常的數據均不列入統計資料中。

空氣刺激的反應

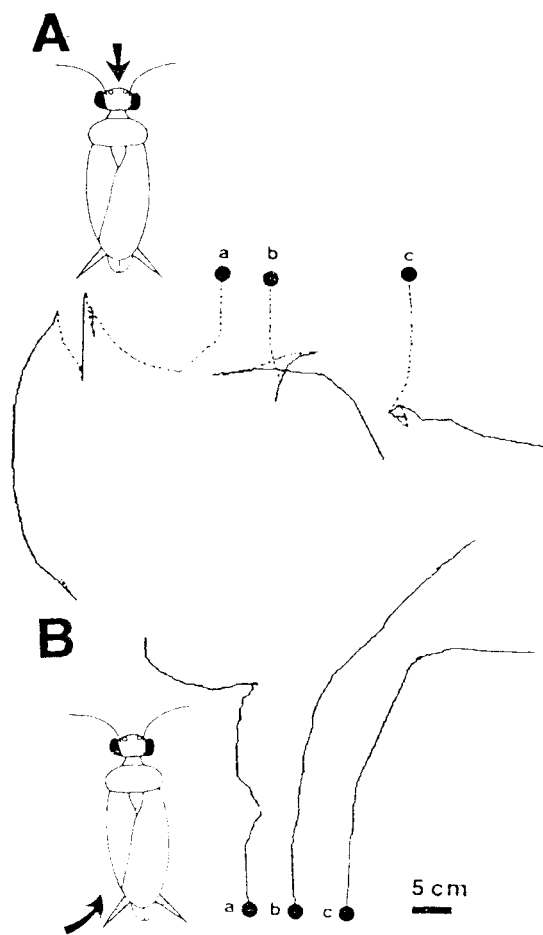
從蟲體的正前方突然吹氣，會引起後退的逃亡行為。由後方以氣流刺激其尾毛，也會引起驚嚇而向前衝的逃亡行為。其反應時間較光照眼睛短 (LP = 0.62 ± 0.99 秒；V_{max} = 5.16 ± 2.06 公尺/分)(表一)。多數受試的個體其逃亡反應具有方向性(圖四)，從左方吹氣則向右方轉向運動；從右方刺激則反之。但有部分個體受刺激時，只有全身微微一震，然後原地不動，這些數據均被捨棄。

碰觸腹部的反應

用細玻棒碰觸其腹部時，引起的驚嚇逃亡運動最為激烈，只有向前衝，沒有後退的現象(圖五)，也沒有在原地不動的情形。而且逃亡行為的LP最短，平均值小於0.1秒，其V_{max}平均值為12.43 ± 3.96公尺/分，較光刺激的結果大十倍(表一)。

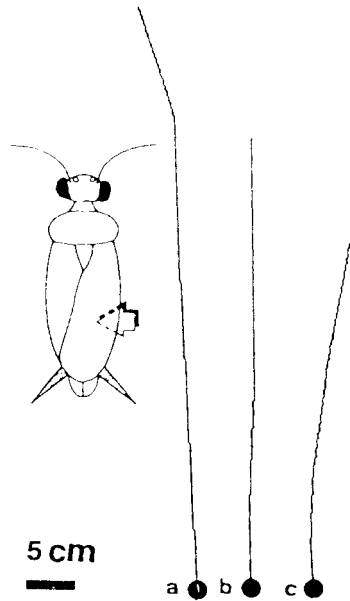
討論

昆蟲與多數的動物一樣，在無任何影響因子存在的環境中，會出現搜尋行為 (search behavior)，此種行為具有兩大特徵：不定向的漫步 (ranging behavior) 和繞



圖四、蟑螂受氣流刺激引起的逃亡軌跡圖。由正前方吹氣時(A)，蟑螂先後退(虛線部份)再轉向逃亡。由左後方吹氣時(B)，蟑螂直接向前逃亡。

Figure 4. Escape track of *P. americana* in wind-puff stimulation. Insects response by withdrawing route (dotted line) and turning locomotion upon the stimuli from front (A). Insects response by directly running upon the wind-puff from left-rear(B).



圖五、碰觸腹部引起蟑螂逃亡的軌跡圖。

Figure 5. Escape track of *P. americana* in touch stimulus on abdomen.

圈式的局部搜尋 (local search; convoluted search) (Jander, 1975)。美洲蟑螂剛剛被放入黑暗且無任何刺激因子的環境中，會有不安的行為表現。首先是向同一方向快跑，不久，速度漸漸減慢，方向也變為不規則，時左時右。適應期過後，才出現自發性的搜尋行為：多數時間在原地靜止不動，偶而有不定向的緩慢運動，有時在原地繞圈。但是，出現原地繞圈的頻率，不如德國蟑螂 *Blattella germanica* 或巨大蟑螂 *Blaberus craniifer* 頻繁 (Bell and Kramer, 1979)。這種現象說明了不同種類的蟑螂，具有不同的習性。可是刺激因子出現時，美洲蟑螂的運動軌跡幾乎成直線，而且，具有特定的方向，通常與刺激源的方向相反，如此才可能避開捕食者的攻擊。

對美洲蟑螂的逃亡而言，碰觸的刺激引起的逃亡潛伏期最短，逃亡運動速度最快；而照光刺激的結果，則相反。這些差異，可由已知的神經徑路來說明。在前言曾提過，蟑螂的逃亡需依賴三對步足的運動，而三對步足分別長在前胸、中胸和後胸，完全受胸神經節中的運動神經所支配。因此，任何刺激必須

足夠觸發運動神經的興奮，才可能引起逃亡行為，可是胸神經節中的運動神經元，及中間神經元的數量，均十分龐大。在美洲蟑螂之中胸神經節 (mesothoracic ganglion) 就有 300 個運動神經元，200 個節間中間神經元 (interganglionic interneurons) 及 1500 個節內中間神經元 (intraganglionic interneurons) (張和林, 1992)，這些神經元的存在，都可能影響行為發生的潛伏期。從前方照光是用於刺激眼睛先興奮視網膜內的視細胞，再引起視覺系統中視葉 (optic lobe) 的傳遞，刺激訊息才會到達腦部。蟑螂的視葉包括視葉板 (lamina)、視髓 (medulla) 和視小葉 (lobula) 三大部位 (Bell and Adiyodi, 1982)，而在視葉板和視髓之間有複雜的神經叢 (neuropil)，稱為「外視交叉 (external chiasma) 或第一視交叉」，視髓和視小葉之間有「內視交叉 (internal chiasma) 或第二視交叉」。信息在腦中綜合之後，經食道下神經節 (subesophageal ganglion) 沿著腹部神經索傳到胸部神經節。所以就蟑螂而言，從眼睛到胸部的距離比從尾毛到胸部短很多，但其神經徑路卻複雜很多，所以潛伏期比刺激尾毛的反應長。Comer 等人 (1994) 證明，不論從觸角、從背板或從後腳碰觸蟑螂，引起逃亡行為的潛伏期都比風吹尾毛短很多，而且不受腹部神經索中七對巨大神經的影響。可見二者的神經網路不同，但是由觸覺引起蟑螂逃亡的神經徑路，目前則尚未獲得肯定的證明。因此，本實驗用自行設計的裝置，測得美洲蟑螂逃亡行為潛伏時間，視覺大於氣流機械覺，也大於觸覺的結果，是可信的。

由昆蟲生理學的知識知道，氣流刺激蟑螂尾毛引起逃亡的神經徑路，至少要經過三條神經元及三個突觸，其中包括腹部神經索中的巨大中間神經元 (直徑約為 $30\mu\text{m}$) (Camhi, 1984)。因為神經衝動 (action potential) 在蟑螂巨大中間神經上的傳導速率為 6-7 公尺/秒，在理論上由尾毛到胸部只需 2.8 毫秒左右而已，再加上經過三個突觸所需的時間約為 1.5 毫秒，綜合由刺激尾毛的訊息經由尾毛神經的傳入 (張等 1993)，再由腹部巨大神經的傳送，傳到胸部所需時間，不應該超過 100 毫秒才對，何以本實驗實測的潛

伏期大於 500 毫秒？這可能與本實驗裝置的極限有關。Camhi and Levy (1988) 用快速攝影裝置研究氣流刺激尾毛的結果，發現美洲蟑螂的逃亡過程十分複雜，潛伏時間的個別差異很大。刺激開始的 32 毫秒內，以尾毛為軸心向刺激點的反方向旋轉，32-60 毫秒間身體才邊旋轉邊向前移動，60 毫秒後旋轉動作停止，只有單純的向前運動。整個過程的逃亡潛伏期通常只有 28-58 毫秒，這個實測值與理論值比較接近。本實驗中蟑螂逃亡的指標在圓球的滾動，磨擦垂直與水平偵測輪，才輸入電腦量化。如果蟑螂旋轉時的運動量不夠大，便無法轉動偵測輪，而延遲了反應所需的潛伏時間，這可能是誤差的最大原因，也是日後應該改進的地方。而本實驗主要目的是利用同一裝置，來比較不同的感覺輸入對逃亡行為的影響，結果證明逃亡反應的潛伏時間，因刺激輸入的差別而不同，其主要原因在神經網路的不同。最近 Stierle 等人 (1994) 發現美洲蟑螂的觸角，也能感知氣流的刺激而引起逃亡的行為。此行為的神經網路，與尾毛輸入徑路不同，而且已經被證明與腹神經索中的七對巨大神經無關。這兩種氣流感覺的輸入所引起的逃亡行為似乎有某種關連，當切斷頸部腹神經索時，由尾毛輸入的逃亡潛伏時間會縮短 (Keegan and Comer, 1993)，可能由頭部或觸角傳來的下行性訊息，有抑制向前運動的作用。這種推測，正好與本實驗的結果吻合：由頭部 (含觸角及頭部其他感覺毛) 吹氣引起後退而轉彎的反應；由後端吹氣則引起直線前進再轉彎的運動。

行為研究 (Evans, 1984) 指出：引起逃亡反應之行為閾值和刺激的種類、強度有關，但是在外在因子相同的條件下，行為閾值也常隨著個體的內在環境狀況的不同而異。例如：昆蟲對甜味刺激的反應閾值，受昆蟲本身的飽餓程度影響；也接受其他感覺輸入經由中樞神經調控改變的影響。本實驗的結果中，有部份實驗動物在相同刺激的條件下，有不同的反應，甚至沒有反應。這也可以印證昆蟲體內環境改變的結果，會影響中樞神經的調控而改變行為閾值。我們不難預測，這些在逃亡刺激的條件下沒有反應的個體，

更容易成為捕食者賴以維生的能源。

蟑螂是夜行性的昆蟲，具有避光的行為 (Kelly and Mote, 1990)。但是對光刺激的行為潛伏時間比氣流感覺或觸覺都長，可見視覺不是負責蟑螂逃亡最主要的感覺輸入。在黑暗的條件下，蟑螂更需要其他感覺的協助。本實驗的結果也證明蟑螂的逃亡，可由視覺、氣流和觸覺的輸入所誘發。在電生理學的實驗記錄 (Ritzmann *et al.*, 1991) 也證實蟑螂的逃亡運動，屬於多重感覺運動的整合 (multimodal sensorimotor integration)，其生理結果與本實驗量化分析的行為結論，頗為一致。

總之，本實驗證明由不同的感覺器官 (眼睛、皮膚和尾毛) 輸入的外在刺激，只要條件合適同樣會引起蟑螂快速逃亡的運動，但其潛伏時間與瞬間最大運動速率則不同，其原因與動物的神經傳導徑路有關。

誌 謝

本文承國科會生物處補助部份經費 (計畫編號 NSC 85-2815-C003-01-036B)，本系方剛教授潤飾英文及古立其同學協助電腦軟體的設計，宋怡音小姐協助打字，謹此致謝。

參 考 文 獻

- Bell, W. J. and K. G. Adiyodi. 1982. The American cockroach. Chapman and Hall Ltd. pp.768.
- Bell, W. J. and E. Kramer. 1979. Search and anemotactic orientation of cockroaches. *J. Insect Physiol.* 25:631-640.
- Bell, W. J. and E. Kramer. 1980. Sex pheromone-stimulated orientation of the American cockroach on a servosphere apparatus. *J. Chem. Ecol.* 6(2):287-295.
- Bell W. J. and T. R. Tobin. 1981. Orientation to sex pheromone in the American cockroach: analysis of chemo-orientation mechanisms. *J. Insect Physiol.* 27(8):501-508.
- Camhi, J. M. 1984. Neuroethology. Nerve cells and the natural behavior of animals. Sinauer associates Inc. publishers. pp.654.

- Camhi, J. M. and A. Levy. 1988. Organization of a complex movement: fixed and variable components of the cockroach escape behavior. *J. Comp. Physiol. A* 163:317-328.
- Camhi, J. M. and T. G. Nolen. 1981. Properties of the escape system of cockroaches during walking. *J. Comp. Physiol.* 142:339-346.
- Camhi, J. M. and W. Tom. 1978. The escape behavior of the cockroach *Periplaneta americana*. I. Turning response to wind puffs. *J. Comp. Physiol.* 128:193-201.
- Camhi, J. M., W. Tom, and S. Volman. 1978. The escape behavior of the cockroach *Periplaneta americana*. II. Detection of natural predators by air displacement. *J. Comp. Physiol.* 128:193-201.
- Chow, Y. S. and S. F. Wang. 1981. Attraction responses of the American cockroach to synthetic periplanone-B. *J. Chem. Eco.* 7:265-272.
- Comer, C. M., E. Mara, K. A. Murphy, M. Getman, and M. C. Mungy. 1994. Multi-sensory control of escape in the cockroach *Periplaneta americana*. II. Patterns of touch-evoked behavior. *J. Comp. Physiol. A* 174:13-26.
- Dethier, V. G. 1955. The physiology and histology of the contact chemoreceptors of the blowfly. *Q. Rev. Biol.* 30:348-371.
- Doi, N. and Y. Toh. 1992. Modification of cockroach behavior to environmental humidity change by dehydration (Dictyoptera: Blattidae). *J. Insect Behavior.* 5(4):479-490.
- Evans, H. E. 1984. Insect biology. Addison-Wesley publishing company.
- Forrest, T. G., H. E. Farris, and R. R. Hoy. 1995. Ultrasound acoustic startle response in scarab beetles. *J. Exp. Biol.* 198:2593-2598.
- Gras, H., M. Horner, and F. W. Schurmann. 1994. A comparison of spontaneous and wind-evoked running modes in crickets and cockroaches. *J. Insect Physiol.* 40:373-384.
- Holmqvist, M. H. and M. V. Srinivasan. 1991. A visually evoked escape response of the housefly. *J. Comp. Physiol. A* 169:451-459.
- Hoy, R. R. 1989. Startle categorical response and attention in acoustic behavior of insects. *Ann. Rev. Neurosci.* 12:355-375.
- Hoy, R. R., T. Nolen, and P. Brodfuehrer. 1989. The neuroethology of acoustic startle and escape in flying insects. *J. Exp. Biol.* 146:287-306.
- Jander, R. 1975. Ecological aspects of spatial orientation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6:171-182.
- Keegan, A. P. and C. M. Comer. 1993. The wind-elicited escape response of cockroaches *Periplaneta americana* is influenced by lesions rostral to the escape circuit. *Brain Res.* 620:310-316.
- Kelly, K. M. and M. I. Mote. 1990. Avoidance of monochromatic light by the cockroach *Periplaneta americana*. *J. Insect Physiol.* 36(4):287-291.
- Libersat, F. and R. R. Hoy. 1991. Ultrasonic startle behavior in bush-crickets (Orthoptera, Tettigoniidae). *J. Comp. Physiol. A* 169:507-514.
- Minnich, D. E. 1919. The photic reactions of the honeybee, *Apis mellifera* L. *J. Exp. Zool.* 29:343-425.
- Ritamann, R. E., A. J. Pollack, S. E. Hudson, and A. Hyvonen. 1991. Convergence of multimodal sensory signals at thoracic interneurons of the escape system of the cockroach, *Periplaneta americana*. *Brain Res.* 563:175-183.
- Roth, L. M. and E. R. Willis. 1952. A study of cockroach behavior. *Am. Midl. Nat.* 47:65-129.
- Stierle, I. E., M. Getman, and C. M. Comer. 1994. Multisensory control of escape in the cockroach *Periplaneta americana*. I. Initial evidence from patterns of wind-evoked behavior. *J. Comp. Physiol. A* 174:1-11.
- Tauber, E. and J. M. Camhi. 1995. The wind-evoked escape behavior of the cricket *Gryllus bimaculatus*: integration of behavior elements. *J. Exp. Biol.* 198:1895-1097.
- Yager, D. D. and M. L. May. 1990. Ultrasound-triggered flight-gated evasive maneuvers in the praying mantis *Parasphendale agrionina*. *J. Exp. Biol.* 152:17-39.
- 林金盾 1995. 蟑螂的空間偏好。中等教育 46(5):37-41.
- 張佳鈴和林金盾 1992. 美洲蟑螂中樞神經的初步探討。師大生物學報 27:21-33.
- 張穎文, 張永達和林金盾 1993. 美洲蟑螂第六腹神經節之研究。師大生物學報 28: 1-8.

(接受日期: 1996. 4. 16)

Effects of Different Sensory Input on the Escape Behavior of American Cockroach

Shing-Li Lee, Chi-Mei Lee and Jin-Tun Lin

Department of Biology, National Taiwan Normal University
Taipei, Taiwan 117, Republic of China

ABSTRACT

The escape tracks of American cockroach, *Periplaneta americana*, were studied via modified pointing mouse tracking ball. In this work the body of an adult male cockroach is tethered dorsally while keeping three pairs of legs on the surface of a free rotatable styrofoam ball. As the legs of the cockroach moved, the ball rotated accordingly. This device permits monitoring the locomotion of cockroaches moving on a servosphere. The moving direction, latent period (LP) and the maximum momentary velocity (V_{max}) of a startle insect can be estimated and analyzed. All experiments were performed in a dark container and the escape routes monitored by an IR camera from which the escape orientation of the cockroach can be recorded. Three kind of stimulations were performed including flash of light, puff of wind and touch on abdomen. Among the data obtained, the LP and V_{max} of touching stimulation are the most significant (LP < 0.1 sec and V_{max} is 12.43 ± 3.96 M/min). The LP and V_{max} of puff stimulation are 0.62 ± 0.99 sec and 5.16 ± 2.06 M/min, respectively. The LP and V_{max} of light stimulation are 25.36 ± 18.89 sec; 2.74 ± 1.89 M/min, respectively. Different values of LP and V_{max} can be explained by the different environmental factors which are processed by different sense organs. The neuromuscular mechanism and pathway of cockroaches escape behavior is discussed.

Key words: *Periplaneta americana*, sensory input, escape behavior, personal computer.