

美洲蟑螂第六腹神經節之研究

張穎文 張永達 林金盾

國立臺灣師範大學生物學系所

摘 要

本實驗使用染色法和生理實驗法，探討美洲蟑螂(*Periplaneta americana*)第六腹神經節的結構與功能。結果得知此神經節中的細胞體，共約有1000個，位置多偏於腹面和側面的表層，呈兩側對稱。由一束腹神經索進入神經節的神經之細胞體，約有20-25個，直徑差異大，多分散於對側周圍；其纖維分枝多且複雜，主要集中在神經節的中央部位。尾毛受空氣流動的刺激時，從腹神經索和尾毛神經可同時紀錄誘發的神經衝動。生理實驗證明尾毛外側神經司運動，細胞體分佈於神經節中，每束約有5-10個。尾毛內側神經司感覺，其細胞體不在神經節中。本實驗證明第六腹神經節具有轉運尾毛興奮的生理功能。

關鍵詞：美洲蟑螂、第六腹神經節、尾毛神經、細胞體

緒 言

蟑螂在地球上存活的年代，遠早於任何哺乳動物，而且，始終扮演著被捕食者的角色，但是幾億年以來，仍然沒有滅絕的危機，這可能與其擅長逃避有關。蟑螂具有兩種逃生本能，一種是光刺激引起的避光反應，接受器在複眼及單眼，讓蟑螂能夠反應瞬間的微弱光度變化，而逃過來自前方的敵人；另一種是對空氣流動引起的逃亡反應，其接受器在腹部的尾毛，讓蟑螂能夠反應瞬間的氣流加速度變化，而逃過來自後方的敵人。美洲蟑螂屬

於大型的昆蟲之一，繁殖快速且容易飼養，是研究神經與行為關係的好材料。其中樞神經系統是由腦，三個胸神經節和六個腹神經節所組成。腦與神經節之間則靠兩束腹神經索縱行連接著。尾端有一對尾毛是蟑螂感受空氣流動的機械性感官，尾毛各以兩束神經纖維與第六腹神經節相連，靠內側之神經纖維束，其直徑較粗，外側則較細(Bell and Adiyodi, 1982)。Camhi 等人(1978; 1984)研究空氣的流動刺激尾毛，引起蟑螂逃亡的報告指出，蟑螂腹部末梢的尾毛，每支尾毛具有200個以上的氣流接受器，此接受器興奮時，在腹部神經索中的巨大神

經，可以紀錄到活動電位。在1988年Ritzmann和Pollack用直流電直接刺激神經索中的巨大神經元時，可引起胸部神經節中的一群中間神經元和支配腳部的運動神經元興奮。最近，有報告指出dopamine和serotonin可能是後胸神經節內某種中間神經元的神經傳遞物質，可影響支配腳部之運動神經元的興奮性。而octopamine可能是腹部神經節內某種中間神經元的神經調節物質(neuromodulator)，可影響氣流刺激尾毛所誘發神經索中巨大神經元的興奮性(Goldstein and Camhi, 1991)。由這些實驗的結果可以推測，蟑螂的尾毛受空氣的流動刺激，而激發胸神經節內之中間神經元和運動神經元興奮，才有逃亡的反應。可是，蟑螂受攻擊或追打時，能感受並察覺到空氣流動的方向，再快速轉向而逃的真正神經機制，仍未獲得圓滿的答案，卻是個有趣的研究主題。

在前一篇報告(張和林, 1992)中，我們用染色法證得支配腿部活動之運動神經元的細胞體，均分佈於各個胸部神經節內。蟑螂的六支腳均長在胸部，其運動神經纖維與細胞體的數量多，直徑粗，才有利於操縱腿部的活動，因此，三個胸部神經節都較腹部神經節大。在六個腹神經節中，以第六腹神經節最大，這必定與其生理功能有關。爲了探討其功能，我們先觀察此神經節的結構，再測試其生理反應。

甲苯胺藍染色法(Toluidine Blue Method)適用於染神經元的細胞體，而不染神經纖維，故可以看出神經節中的所有神經細胞體，不受神經纖維干擾而影響觀察。用這種方法容易觀察神經節中所有神經細胞體的數量和相對位置(Altman and Bell, 1973)；鈷離胺酸染色法(Cobaltic Lysine Method)是利用毒性較小的鈷離胺酸，可以沿著神經之軸突逆行性滲入纖維及細胞體內的特性，適宜同時染神經纖維及細胞體。用這種方法容易確認具有某種生理功能的神經元，其細胞體在神經節中的位置及其神經纖維在神經節中的分佈情形(Bacon and Altman, 1977)。

本實驗之目的在探討美洲蟑螂第六腹神經節的結構與功能。我們先用甲苯胺藍染色法定出第六腹神經節中的所有神經細胞體總個數，再用鈷離胺酸染色法來定出由腹神經索和尾毛而來的神經，其細胞體在神經節中的位置及其神經纖維在神經節中的分佈情形，最後用生理實驗法探討這些由腹神經索和尾毛而來的神經之生理特性，以瞭解美洲蟑螂第六腹神經節的生理功能。

材料與方法

實驗動物爲美洲蟑螂(*Periplaneta americana*)飼養在恆溫(25-27°C)，12小時照光12小時黑暗等自動控制的動物房內，定時餵以清水及人工飼料。

甲苯胺藍染色法

解剖麻醉中的蟑螂，滴些生理鹽水(林, 1992)小心去掉脂肪和結締組織，並分離出第六腹神經節，再移入甲苯胺藍液(Altman and Bell, 1973; 張和林, 1992)中 50°C 30 分鐘染色後，用 Carnoy 溶液退去染料，並固定組織數次，經由一系列酒精各十分鐘連續脫水，最後使之透明化，作成永久玻片，以備顯微照像。

鈷離胺酸染色法

將第六腹神經節取出置於壓克力染色槽內，塗上凡士林只露出待染之神經(圖二，三插圖)。用滴管吸 Co^{3+} -lysine(註一)注入槽中，讓 Co^{3+} -lysine 沿著神經的缺口，進入神經節中。壓克力染色槽加蓋以防止染料乾掉，靜置冷藏箱(4°C)中4小時後，吸掉染料並移入另一個培養皿中，加幾滴 ammonium sulphide 於神經節，即可在解剖顯微鏡下看到染成黑色的神經纖維及球狀的細胞體。用生理鹽水洗過，再以 Carnoy 溶液固定，加呈色對比增強溶液呈色對比增強後(林, 1992; 張和林, 1992; Chang *et al.*, 1994) 連續脫水，作成永久玻片。

[註一]: Co^{3+} -lysine 的配方及製法:

$\text{Co}(\text{HNO}_3)_6\text{H}_2\text{O}$	2.91 (g)
NaOH	1.00 (g)
Lysine(free base)	4.39 (g)
H_2O_2 (30%)	2.27 (ml)
HNO_3 (2N)	調pH:7.2-7.4

將 $\text{Co}(\text{HNO}_3)_6\text{H}_2\text{O}$ 和 NaOH 混合並加少量蒸餾水(40°C)溶解之，離心(1000rpm, 5分鐘)，去上層液並加少量蒸餾水，再離心。去上層液並加少量蒸餾水，再離心(約重複5-6次)直到pH=8.0，去上層液加少量蒸餾水及Lysine，連續攪拌3小時，使呈紫色。徐徐加入 H_2O_2 靜置12小時後，離心(2000rpm, 20分鐘)，取去上層液用 HNO_3 (2N)調pH=7.2-7.4，即製成 Co^{3+} -lysine，冷藏之。

生理實驗法

實驗時，用冷卻法麻醉成蟲蟑螂，再以蜜蠟固定蟑螂的頭部和胸部，使之不能動彈。解剖並使第六腹神經節，尾毛神經和腹部神經索裸露出來，滴些液態蠟防止組織乾涸。用刺激器(Nihon Kohden SEN-7203)控制打氣之電磁閥開關，每隔1分鐘一次，每次100msec，使空氣流動(風速3m/sec)刺激尾毛。用細銀絲當電極分別鉤住尾毛神經和腹神經索，經由前置放大器(Grass P511K, filter 0.1-10KHz)再接至直讀式紀錄示波儀(Gould 1604)上觀察並紀錄其神經反應。

結 果

第六腹神經節中神經纖維與細胞體

從解剖美洲蟑螂的神經系統知道，美洲蟑螂的腹神經節中，第六神經節(最後一個)最大。以一對腹神經索與第五神經節相連，並以兩束神經與尾毛相接，直徑較粗的一束靠內側，較細的靠外側(圖二、三)。用甲苯胺藍染色可以觀察到

第六腹神經節內，總共約有1000個細胞體(圖一)。分佈情形與胸部神經節相似，為左右兩側對稱，位置則多偏於表層。但是，細胞體的直徑都較小，沒有類似胸神經節中的巨大細胞體(直徑超過 $60\mu\text{m}$)。

利用鈷離胺酸染色法沿著左側第五，六腹神經節間的神經索染色(圖二)，在此神經節中可以觀察到約有20-25個不同直徑的細胞體，絕大多數位於神經索對側的神經節中，且分散在神經節的外圍區域。其神經纖維分枝多且密，形成十分複雜的網路，佔去此神經節的中央空間。由右側尾毛神經染色時，只有靠外側直徑較細的神經束，其細胞體才可以在此神經節中觀察到(圖三)，這些細胞體多聚集在尾毛神經的入口處，也分佈於神經節的表層中。但是，尾毛神經中靠內側且直徑較粗的另一束，只能染出神經纖維而已。十餘次重複染色結果，在神經節中均未發現此束神經之細胞體。

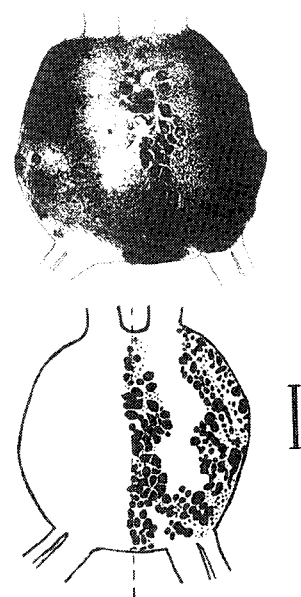
第六腹神經節與尾毛神經之生理功能

為瞭解腹神經索，第六腹神經節，尾毛神經與尾毛在生理上的關係，進行下列實驗。

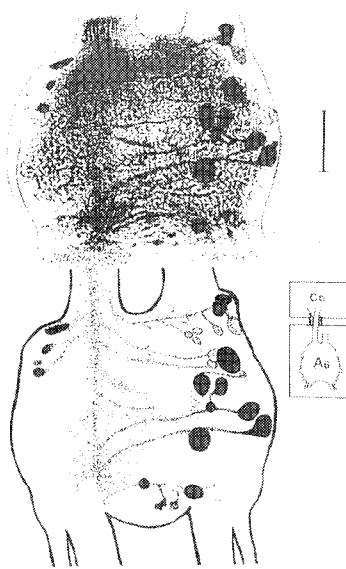
(1)切除法：只由腹部第五，六神經節間的神經索作紀錄，就可以觀察尾毛受氣流刺激引起的神經衝動(圖四A)。若只切斷尾毛外側神經時，此神經衝動之紀錄不受影響(圖四B)。若只切斷尾毛內側神經或切

斷整束尾毛神經時，此神經衝動立即消失(圖四C)。結果證明尾毛外側神經與尾毛受刺激訊息的傳導無直接關係，尾毛內側神經才是訊息傳導的主要路徑。

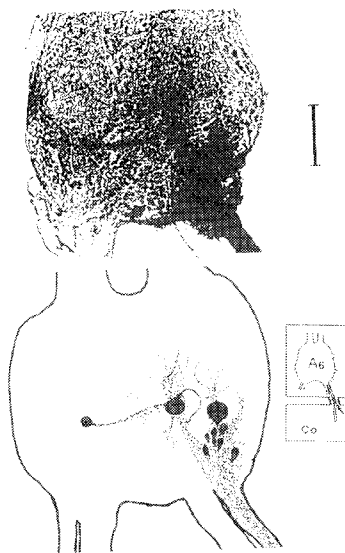
(2)同時紀錄法：在第五，六腹神經節間的神經索及尾毛神經同時作細胞外紀錄，則二處均可得尾毛受氣流刺激時，誘發的神經衝動(圖五A)。若只在神經索及尾毛外側神經作同時紀錄時，只有神經索可得神經衝動(圖五B)。若只在神經索及尾毛內側神經作同時紀錄時，二處均可得神經衝動(圖五C)。結果證明尾毛受刺激的訊息，是經由尾毛內側神經進入第六腹神經節，再由神經索向上傳達至胸部或腦部。



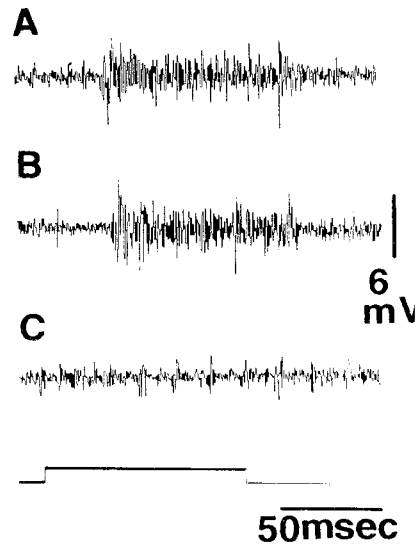
圖一、美洲蟑螂第六腹神經節中的所有神經細胞體。甲苯胺藍染色法顯示第六腹神經節中，約有1000個細胞體。因為細胞體的分佈，為兩側對稱，而且不在同一平面上，部分細胞體在照片中顯現不出，故描繪單側神經節於下圖。比例尺的長度為 $100\mu\text{m}$ 。



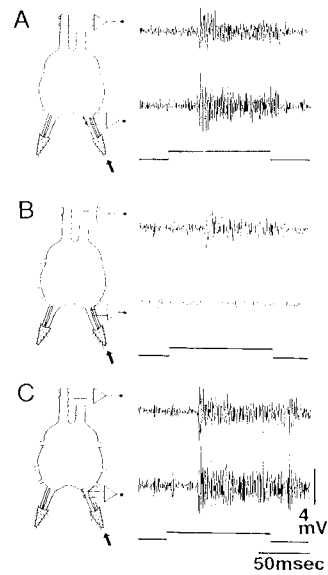
圖二、由腹神經索染色，觀察在第六腹神經節中的纖維和細胞體。鉻離胺酸染色法顯示由神經索而來之神經，其細胞體的直徑差異大，但是大多分佈於對側的周邊區域，纖維則在中央部位。下圖為其描繪圖。比例尺的長度為 $100\mu m$ 。插圖表示染色裝置。A₆：六腹神經節，Co：鉻離胺酸，箭頭所指為凡士林。



圖三、由尾毛神經用鉻離胺酸染色，觀察在第六腹神經節中的纖維和細胞體。下圖為其描繪圖。比例尺的長度為 $100\mu m$ 。插圖表示染色裝置。A₆：第六腹神經節，Co：鉻離胺酸，箭頭所指為凡士林。



圖四、切斷尾毛外側神經與內側神經對神經索紀錄的影響。A尾毛神經完整時的神經索紀錄，B切斷尾毛外側神經時的神經索紀錄，C切斷尾毛內側神經時的神經索紀錄。下方之橫線表示氣流刺激的時間(100 msec)。刺激尾毛之裝置同圖五。



圖五、同時紀錄法顯示神經索，第六腹神經節，尾毛神經及尾毛的關係。A為神經索(上)與尾毛神經(下)的同時紀錄，B為神經索(上)與尾毛外側神經(下)的同時紀錄，C為神經索(上)與尾毛內側神經(下)的同時紀錄。左側為裝置，箭頭代表刺激尾毛的氣流，右側為結果。

討 論

本實驗證明美洲蟑螂第六腹神經節，具有轉運(relay)尾毛興奮訊息的生理任務。蟑螂受攻擊(拍打)時，流動的空氣刺激尾毛興奮，經尾毛內側神經傳入第六腹神經節，再由腹神經索將神經衝動送到胸部與腦部，引起快速轉向而逃亡的行為。

第六腹神經節內的細胞體，雖然在數量上比任何胸神經節少(張和林, 1992)，但分佈情形與胸部神經節相同，位置則多偏於腹面表層及側面表層。神經纖維則集中在神經節的中央部位。這種情形，對照甲苯胺藍染色法和鈷離胺酸染色法所得之結果，十分一致。美洲蟑螂神經節中的細胞體分散在表層，而纖維則集中在中央部位，便於與中間神經元連接。這種排列，類似脊椎動物腦部的結構，而與脊髓相反。

本實驗結果顯示蟑螂第六腹神經節中，雖有一千個左右的神經元，可是經由尾毛神經染色所得之細胞體，卻不到十個，這不是染色實術不良的結果。由解剖和生理實驗結果得知，尾毛內側神經才是接毛器訊息傳入的感覺部位，是尾毛中重要的部份。故纖維多，構成粗的尾毛內側神經。可是，其細胞體存在於接受器內，不在第六腹神經節中。尾毛外側神經受直流電刺激時尾毛會振動，可見它是訊息傳出的運動神經，不是尾毛的重要部份，故纖維少，構成細的外側神

經。而其細胞體存在於神經節中，所以，經由尾毛神經染色所得之細胞體，只代表支配尾毛移位的運動神經而已，數量不多是合理的。

本實驗結果也支持Camhi等人(Westin *et al.*, 1977; Camhi and Tom, 1978; Camhi, 1984)的推論：蟑螂尾毛的氣流接受器受刺激後，經由尾毛神經在第六個腹部神經節內與腹神經索中的巨大神經相接，引起胸部神經節中間神經元和支配腳部的運動神經元興奮，才可能完成快速轉向逃亡的反應。然而尾毛神經可分為粗細兩束，由切除實驗及同時紀錄結果，證得只有內側較粗的神經才是參與此種行為的重要部份。當尾毛神經全部或只要尾毛內側神經被切斷，在腹神經索所紀錄的神經訊息立刻消失，必然無法將神經衝動送到胸部與腦部，引起逃亡的行為。

總之，本實驗綜合染色法和生理實驗法，證得美洲蟑螂第六腹神經節具有轉運尾毛興奮的生理功能。其傳入路徑為尾毛內側神經束，傳出路徑為腹神經索，最後可能到達胸部神經節或腦部。

誌 謝

感謝本系黃主任基礎的鼓勵和支援學生作專題研究，借用本系部份器材。行政院國家科學委員會補助部份經費(NSC 81-0211-B-003-502)，使本實驗得以順利完成，謹此誌謝。本論文為張穎文同學之學士論文的一部份。

參 考 文 獻

- Altman, J. S. and E. M. Bell. 1973. A rapid method for the demonstration of nerve cell bodies in the vertebrate and invertebrate central nervous system. *Brain Res.* **63**:487-489.
- Bacon, J. P. and J. S. Altman. 1977. A silver intensification method for cobalt-filled neurones in whole mount preparations. *Brain Res.* **138**:359-363.
- Bell, W. J. and K. G. Adiyodi. 1982. the American cockroach. ed. by Chapman and Hall Ltd, New York. pp. 520.
- Camhi, J. M. and W. Tom. 1978. The escape behavior of the cockroach *Periplaneta americana*. I. Turning response to wind puffs. *J. Comp. Physiol. A* **128**:193-201.
- Camhi, J. M. 1984. Neuroethology: Nerve cells and the natural behavior of animals. Sinauer associates Inc. publishers Sunderland, Massachusetts. pp.416.
- Chang, J. L., J. T. Lin, T. S. Tsai, and C. Y. Wu. 1994. Studies on the development of the ocellar L-neurons of cockroach *Periplaneta americana*. *Bull. Inst. Zool. Academia Sinica* **33**:(in press).
- Goldstein, R. S. and J. M. Camhi. 1991. Different effects of the biogenic amines dopamine, serotonin and octopamine on the thoracic and abdominal portions of the escape circuit in the cockroach. *J. Comp. Physiol. A* **168**:103-112.
- Ritzmann R. E. and A. J. Pollack. 1988. Wind-activated thoracic interneurons of the cockroach: II. patterns of connection from central giant interneurons. *J. Neurobiol.* **19**:589-611.
- Westin, J., J. J. Langberg, and J. M. Camhi. 1977. Responses of giant interneurons of the cockroach *Periplaneta americana* to wind puffs of different directions and velocities. *J. Comp. Physiol.* **121**: 307-324.
- 林金盾, 1992. 昆蟲單極神經元之染色和觀察方法. 中等教育雙月刊(生物專刊) **43(2)**:31-35.
- 張佳鈴、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.

Study on the Sixth Abdominal Ganglion of American Cockroach

Yin-Wen Chang, Yung-Ta Chang, and Jin-Tun Lin

Department of Biology
National Taiwan Normal University

ABSTRACT

The structure and function of the sixth abdominal ganglion of American cockroach *Periplaneta americana* were investigated by the staining and physiological methods. Results showed that the total number of stomata in this ganglion are about 1000. Their distributions are bilateral, symmetrical and mainly in the ventral and lateral cortex of the ganglion. The number of stomata of each ventral nerve cord into the sixth ganglion are about 20-25; their diameters are very various and located on the opposite site of the ganglionic periphery. Their fibers are complicatedly ramified and concentrated in the central area of the ganglion. When the air puff stimulated the cerci, the nervous responses were recorded from both the ventral nerve cord and the cercal nerves. Physiological results showed that the lateral cercal nerve are efferent; their stomata, about 5-10, are located in the ganglion. The medial cercal nerves is afferent; their stomata are not found in the ganglion. The present study shows that the sixth abdominal ganglion of American cockroach is able to relay the signals from the cerci.

key words: *Periplaneta americana*, the sixth abdominal ganglion, cercal nerve, stomata.