



Formosan Entomologist

Journal Homepage: entsocjournal.yabee.com.tw

Effects on the Transmission of Ocellar L-neurons by Swinging the Antennae of American Cockroach *Periplaneta americana* 【Research report】

擺動美洲蟑螂觸角對其單眼神經巨大神經元訊息傳遞的影響【研究報告】

Ming-Chung Lee¹, Chi-Mei Lee¹, Meng-Chang Ko¹, Jin-Tun Lin¹, and Li-Chu Tung^{1*}
李明忠¹、李琦玫¹、柯孟昌¹、林金盾¹、童麗珠^{1*}

*通訊作者E-mail: tlc@ntnu.edu.tw

Received: 2008/02/08 Accepted: 2008/09/16 Available online: 2008/10/01

Abstract

The antennae, ocelli and compound eyes are all important sensors in the head of American cockroaches. Ocelli and compound eyes both react to illumination, but the ocelli are more sensitive than the compound eyes. Antennae are the main structures reacting to the stimulation of touch and smell, and there are many sensilla distributed on the surface of the antennae.

When the ocellus is being illuminated, it will induce a hyperpolarized membrane potential in the L-neuron of the ocellar nerves and sends a message from the ocellus to the brain. A swing of the antennae at that moment will induce another obviously depolarized membrane potential in the L-neurons. This depolarization will be inhibited by the perfusion of picrotoxin, and will be even more effective if perfused with a high concentration of picrotoxin. In addition, the delay in response time is prolonged according to the increase in concentration of the perfusion with picrotoxin. The depolarization will also be inhibited by perfusion with a high concentration of strychnine, but it is less effective than perfusion with picrotoxin and has no effect on the delaying time. There are no effects on the depolarization of the membrane potentials in the L-neurons induced by swinging the antennae after perfusion with other chemicals such as bicucullin, bicucullin methiodide, beclofen and phaclofen.

We conclude that besides sending messages to the brain, it induces another reaction to inhibit the message derived from the ocelli after the antennae are stimulated. This inhibited depolarization of the membrane potential might be induced by activating the GABA receptors in the ocellar L-neurons. The characters of these GABA receptors are similar to those of the GABAA receptors in vertebrates, but both of them are not exactly the same. These GABA receptors might be peculiar to insects.

摘要

觸角、單眼及複眼都是美洲蟑螂頭部重要的感覺器官。單眼及複眼都會對光照刺激產生反應，但就敏感度而言，單眼是複眼的數百倍。觸角則是頭部感受觸覺和嗅覺最主要的構造，表面分佈著許多形態各異的感覺毛。

單眼照光後，會產生一個過極化反應，藉由單眼神經內的巨大神經元將訊息從單眼傳入腦部；此時若再擺動蟑螂的觸角，則會誘發另一個明顯的去極化反應。此去極化反應會因灌流木防己苦毒素而受到抑制，且灌流濃度愈高，抑制的效果愈明顯；除此之外，產生反應所需的延遲時間也會隨著灌流藥物濃度的提高而逐漸增長。灌流高濃度的番木鱉鹼也會抑制上述去極化反應，但效果比灌流木防己苦毒素差，產生反應所需的延遲時間也沒有增長的現象。灌流其他化學藥品如 bicuculline、bicucullin methiodide、beclofen、phaclofen 等，則對此因觸角擺動所引起的去極化反應無任何影響。

由上述結果可推測當觸角接受刺激後，除了將訊息送入中樞之外，還會另外再送一個訊息去抑制單眼訊息的輸入。這種抑制性的去極化反應可能是藉由活化單眼神經內巨大神經元上的伽馬氨基丁酸受器所產生；此種伽馬氨基丁酸受器的特性雖然較類似脊椎動物的伽馬氨基丁酸A型受器，但又不完全相同，可能是昆蟲所特有的一種受器。

Key words: antenna, ocellus, picrotoxin, strychnine, GABA receptor

關鍵詞: 觸角、單眼、木防己苦毒素、番木鱉鹼、伽馬氨基丁酸受器。

Full Text: [PDF \(0.63 MB\)](#)

下載其它卷期全文 Browse all articles in archive: <http://entsocjournal.yabee.com.tw>

擺動美洲蟑螂觸角對其單眼神經巨大神經元訊息傳遞的影響

李明忠¹、李琦玫¹、柯孟昌¹、林金盾¹、童麗珠^{1*}

¹ 國立臺灣師範大學生命科學系 臺北市文山區汀州路四段 88 號

摘要

觸角、單眼及複眼都是美洲蟑螂頭部重要的感覺器官。單眼及複眼都會對光照刺激產生反應，但就敏感度而言，單眼是複眼的數百倍。觸角則是頭部感受觸覺和嗅覺最主要的構造，表面分佈著許多形態各異的感覺毛。

單眼照光後，會產生一個過極化反應，藉由單眼神經內的巨大神經元將訊息從單眼傳入腦部；此時若再擺動蟑螂的觸角，則會誘發另一個明顯的去極化反應。此去極化反應會因灌流木防己苦毒素而受到抑制，且灌流濃度愈高，抑制的效果愈明顯；除此之外，產生反應所需的延遲時間也會隨著灌流藥物濃度的提高而逐漸增長。灌流高濃度的番木鱉鹼也會抑制上述去極化反應，但效果比灌流木防己苦毒素差，產生反應所需的延遲時間也沒有增長的現象。灌流其他化學藥品如 bicuculline、bicucullin methiodide、beclofen、phaclofen 等，則對此因觸角擺動所引起的去極化反應無任何影響。

由上述結果可推測當觸角接受刺激後，除了將訊息送入中樞之外，還會另外再送一個訊息去抑制單眼訊息的輸入。這種抑制性的去極化反應可能是藉由活化單眼神經內巨大神經元上的伽馬氨基丁酸受器所產生；此種伽馬氨基丁酸受器的特性雖然較類似脊椎動物的伽馬氨基丁酸 A 型受器，但又不完全相同，可能是昆蟲所特有的一種受器。

關鍵詞：觸角、單眼、木防己苦毒素、番木鱉鹼、伽馬氨基丁酸受器。

前言

美洲蟑螂成蟲頭部除了一對大而明顯的黑色複眼外，還長了一對細長的絲狀觸角。目

前已知觸角長度約 50~60 mm，約分為 150~170 節 (Okada and Toh, 2004)，表面上密佈著許多感覺毛。若再進一步研究，則可歸納出蟑螂觸角上約有七種不同形態的感覺毛，分

*論文聯繫人
e-mail: tlc@ntnu.edu.tw

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)。雖然各種感覺毛的形態及數量各異，但觸覺及嗅覺應該算是一般昆蟲觸角最主要的功能 (Schaller, 1978; Boeckh *et al.*, 1984; Okada and Toh, 2004)。

除此之外，在頭部前額觸角基部附近另外還有一對白色扁平的單眼。每個單眼約含有 10,000 個視細胞；當單眼受到光照刺激時，所產生的反應會經由一束單眼神經傳入腦部。根據鈷離子染色追蹤的結果可知，此束單眼神經是由四條直徑約 30 μm 的巨大神經元及數十條直徑較細小的神經元所組成 (Chang *et al.*, 1994)。

早期學者認為單眼是昆蟲在演化的過程中，尚未完全消失的痕跡器官，近來有些學者發現夜行性的蜂類，其單眼通常較日行性的蜂類大而明顯 (Warrant *et al.*, 2006)；而單眼除了和複眼一般會對光線刺激產生反應之外，其功能的正常與否將會直接影響個體的行為表現，例如：將蜜蜂的單眼用黑漆塗黑，其飛行的穩定性和平時正常的採蜜行為規律都會受到影響 (Kastberger, 1990; Kastberger and Schuhmann, 1993)；破壞蜻蜓背側單眼，將導致其無法飛行或飛行時無法保持身體的平衡 (Stange, 1981)；破壞吸血椿象 *Triatoma infestans* 的單眼，其避光行為會明顯減弱 (Lazzari *et al.*, 1998)。由此可知，昆蟲單眼除了具有察覺光線存在與否的基本視覺功能之外，對整個身體的協調性應該也有一定程度的影響。

有鑑於此，已有學者針對蝗蟲與蜻蜓的單眼構造，及單眼神經內巨大神經元的分佈狀況及特性，進行深入的探討 (Berry *et al.*, 2006, 2007a, b, c)。本文作者亦針對連接美洲蟑螂單眼與腦部的巨大神經元進行研究，發現不僅是

利用光照單眼時，可在此記錄到過極化反應；使用不同的方法去刺激蟑螂身體的其他部分 (例如：光照複眼、擺動觸角、拍動翅膀、抬動後腳等)，都可以在巨大神經元處記錄到去極化反應 (結果尚未發表)。由上述實驗結果可知，美洲蟑螂的頭、胸等部位受到刺激後，都將進一步影響單眼神經內巨大神經元的活性。

根據林等人在 1990 年的研究，發現巨大神經上確實存在著組織胺 (histamine) 和伽馬氨基丁酸 (γ -aminobutyric acid, GABA) 兩種受器 (Lin *et al.*, 1990)，受活化後分別會使神經元產生過極化和去極化反應 (Lee *et al.*, 2007)；Sattelle 等人針對美洲蟑螂的中樞神經進行免疫化學染色研究後，也認為伽馬氨基丁酸受器普遍存在於與視覺、嗅覺及機械感覺相關的區域 (Sattelle *et al.*, 2000)。由於在進行上述光照複眼等刺激後，巨大神經元都會產生去極化反應，其中又以擺動觸角所引起的反應最大且最明顯，因此作者假設這些反應都是透過以伽馬氨基丁酸做為傳導物質的神經徑路來進行，所以再利用數種伽馬氨基丁酸拮抗劑進行灌流測試，以期能驗證假設的正確性，並希望能瞭解蟑螂巨大神經元上伽馬氨基丁酸受器的特性及觸角與單眼之間的互動關係。

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 25-28°C，相對濕度維持在 60-70%，並固定每日的光照週期為 L:D=12:12。同時供應充分的飼料與飲水，以維持其正常的生理狀態。

實驗時先選取健康的雄性蟑螂，將其低

溫麻醉之後，利用蜂蠟把蟑螂身體固定在自製的解剖台上，頭部則另行固定於灌流槽，槽內含有生理食鹽水（其成分包含：214 mM NaCl, 3.1 mM KCl, 1.8 mM CaCl₂和 Tris 10 mM）。實驗一開始，首先利用刀片割開頭部背面的幾丁質外殼，清除部分脂肪等組織，讓內部的腦及單眼神經露出。再利用蛋白酶素 (Sigma protease XIV, Sigma, St. Louis, MO, USA) 軟化單眼神經周圍的結締組織以方便玻璃電極插入。另準備一條直徑約 0.5 mm 的導光管，一端延伸至蟑螂右側單眼正上方，另一端連接至 60W 鎢絲燈泡 (Philips Electronics N.V.) 正下方，以便進行單眼光照刺激。光照強度則藉由濾鏡控制在 10-20 Lux 之間。再利用蜂蠟將蟑螂右側觸角固定在由電磁鐵控制的細長導桿上，以便進行右側觸角上下擺動的刺激。

細胞內記錄裝置

首先利用微細玻璃電極製作器 (Narishige, PD-5) 將直徑約 1 mm 的玻璃毛細管 (with filament, Sutter Instrument Co.)，抽成尖端口徑約為 0.1 μm 的微細玻璃電極 (Lin, 1993)。微細同心玻璃電極內灌滿 2.5M Potassium acetate，電阻值約為 70-100 MΩ。控制三向立體微調儀 (Narishige, MO-103)，先在低倍鏡觀察下使電極接近單眼神經，再用高倍鏡專注觀察此微細玻璃電極尖端，小心將其插入單眼神經細胞內。所得到的細胞膜電位或尖峰電位訊號，經由微電極前置放大器 (Nihon Kohden, MEZ-8301) 放大後，即可直接在示波儀 (Gould, 1604) 上觀察 (Lin *et al.*, 1990)。利用與多頻道刺激器 (Nihon Kohden, SEN 7203) 連接的遮光器，控制每隔 3 sec 閃光刺激蟑螂右側

單眼一次，每次光照時間持續 800 msec，所誘發的過極化膜電位變化亦可由示波儀來觀察，並由數位訊號擷取裝置 (ADInstrument, SP4) 將實驗結果輸入電腦內記錄。

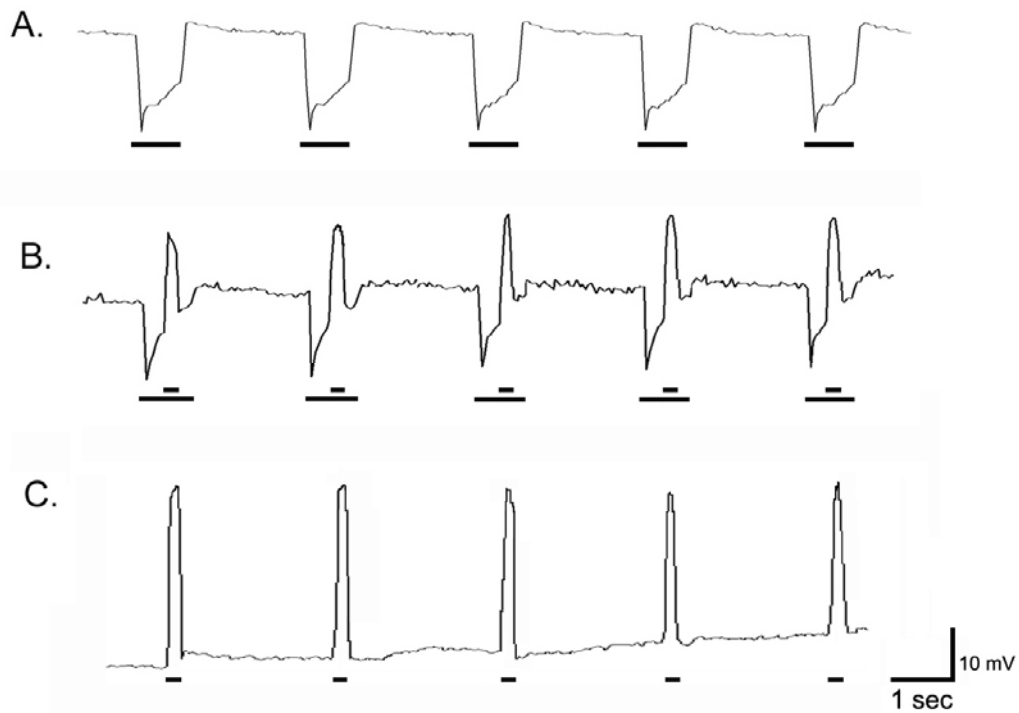
灌流裝置

利用口徑約 2 mm 的導管控制，讓含定量濃度化學藥物的生理食鹽水，以灌流通過單眼神經 (流量為 0.05 ml/sec)，透過示波儀觀察巨大神經元活性是否受到影響；然後再用不含藥物的生理食鹽水灌流清洗，繼續觀察神經元活性恢復的狀況。所有的實驗結果皆由數位訊號擷取裝置 (ADInstrument, SP4) 記錄，並輸入電腦儲存。

結 果

利用光照刺激美洲蟑螂的右側單眼，即可經由玻璃電極在右側單眼神經內的巨大神經元上，記錄到過極化反應 (圖一 A)。在此光照刺激過程中，若同時再擺動美洲蟑螂右側觸角，則由示波儀螢幕上可清楚觀察到在過極化反應中，會出現一個去極化反應 (圖一 B)。若不先用光照刺激單眼，而直接擺動美洲蟑螂的觸角，則在單眼神經處只會記錄到一個去極化反應，而此反應也將會更大且更明顯 (圖一 C)。

利用灌流的方式，將 10^{-7} M、 10^{-5} M 及 10^{-3} M 等三種不同濃度的番木鱉鹼 (strychnine) 溶液，分別導入蟑螂頭部所在的灌流槽內進行測試，結果發現擺動觸角所引起的去極化反應會受到些許的影響 (圖二)。由圖二得知，利用 10^{-7} M 番木鱉鹼溶液灌流後，擺動觸角所產生的去極化電位幾乎不受影響，但將番木鱉鹼濃度分別提高至 10^{-5} M 及 10^{-3} M 後，去極化電位則會受到抑制而稍稍下



圖一 利用細胞內記錄法，記錄美洲蟑螂右側單眼神經內巨大神經元的膜電位變化。A. 單眼受到光照刺激後，會在巨大神經元處誘發一個過極化的電位變化。B. 在光照刺激單眼的過程中，同時擺動美洲蟑螂右側觸角，則可記錄到一個合併的電位變化。C. 只擺動觸角而不照光，則在巨大神經元處僅會記錄到一個去極化反應。圖下方橫線代表刺激時間，較長者為光照刺激單眼的時間，較短者為擺動觸角的時間。

Fig. 1. The membrane potential recorded from the L-neurons in the right ocellus of the American cockroach by intracellular recording. A. It induces a hyperpolarized potential in the L-neuron after the ocellus is stimulated by illumination. B. It records a combined membrane potential to swing the antenna during the process of stimulating the ocellus when illuminated. C. It only induces a depolarized potential in the L-neuron to swing the antenna and not to illuminate the ocellus. The horizontal bars below the kymogram indicate the continuous stimulation time. The longer bars indicate the ocellar illumination, and the shorter ones indicate the swing of the antenna.

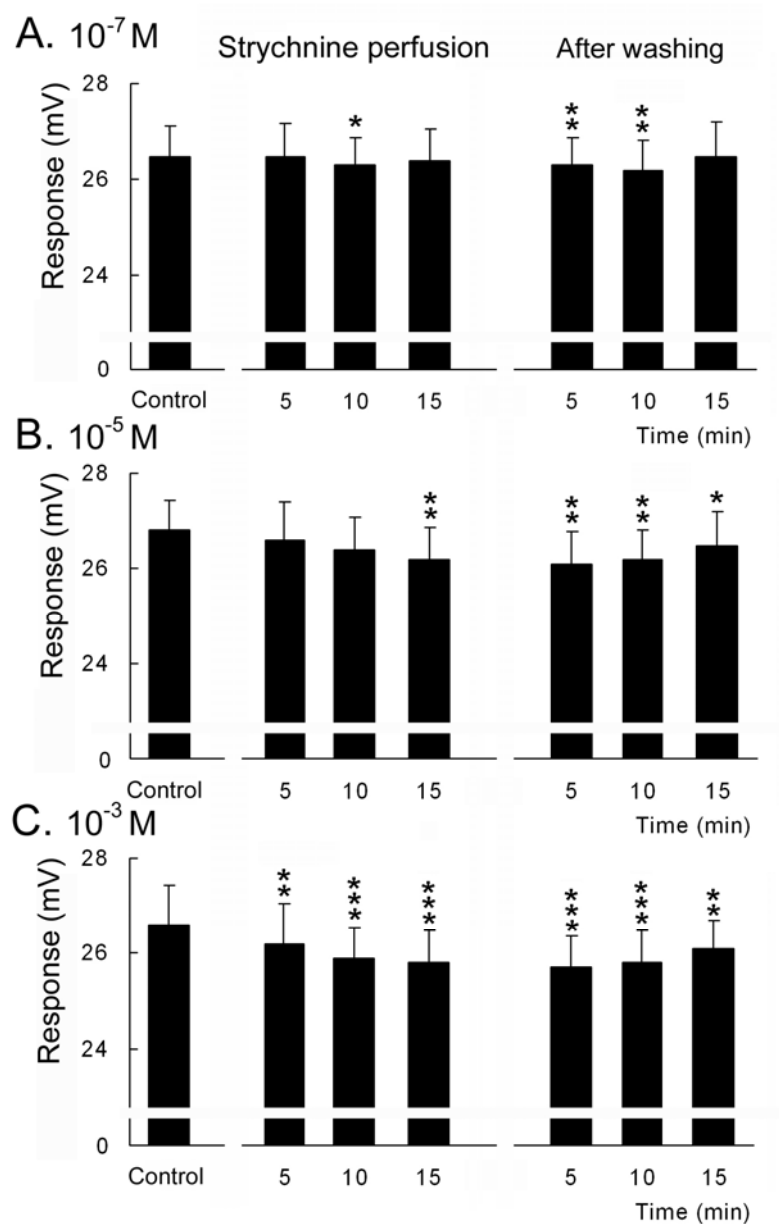
降。重新再用正常不含番木鱉鹼的生理食鹽水灌流後，其單眼神經的去極化反應幾乎都會恢復至原來的大小。

至於產生反應所需的時間，利用含各種濃度番木鱉鹼的生理食鹽水灌流後，都未產生明顯的延遲現象（圖三），經由統計分析後，和之前未加入番木鱉鹼時相比較，也無明顯的差異。

將生理食鹽水內的藥品由原來的番木鱉

鹼換成木防己苦毒素 (picrotoxin) 後，所得到的實驗結果卻大不相同，擺動觸角所引起的去極化反應會隨著藥品濃度的提高而受到明顯的抑制，反應產生的時間也會隨之出現大幅度的延遲（圖四）。

由圖五可知，利用 10^{-7} M 木防己苦毒素溶液灌流後，擺動觸角所產生的去極化電位會受抑制而下降。灌流 10 分鐘後，雖然僅降至原來的 96%，但將木防己苦毒素的灌流濃度提

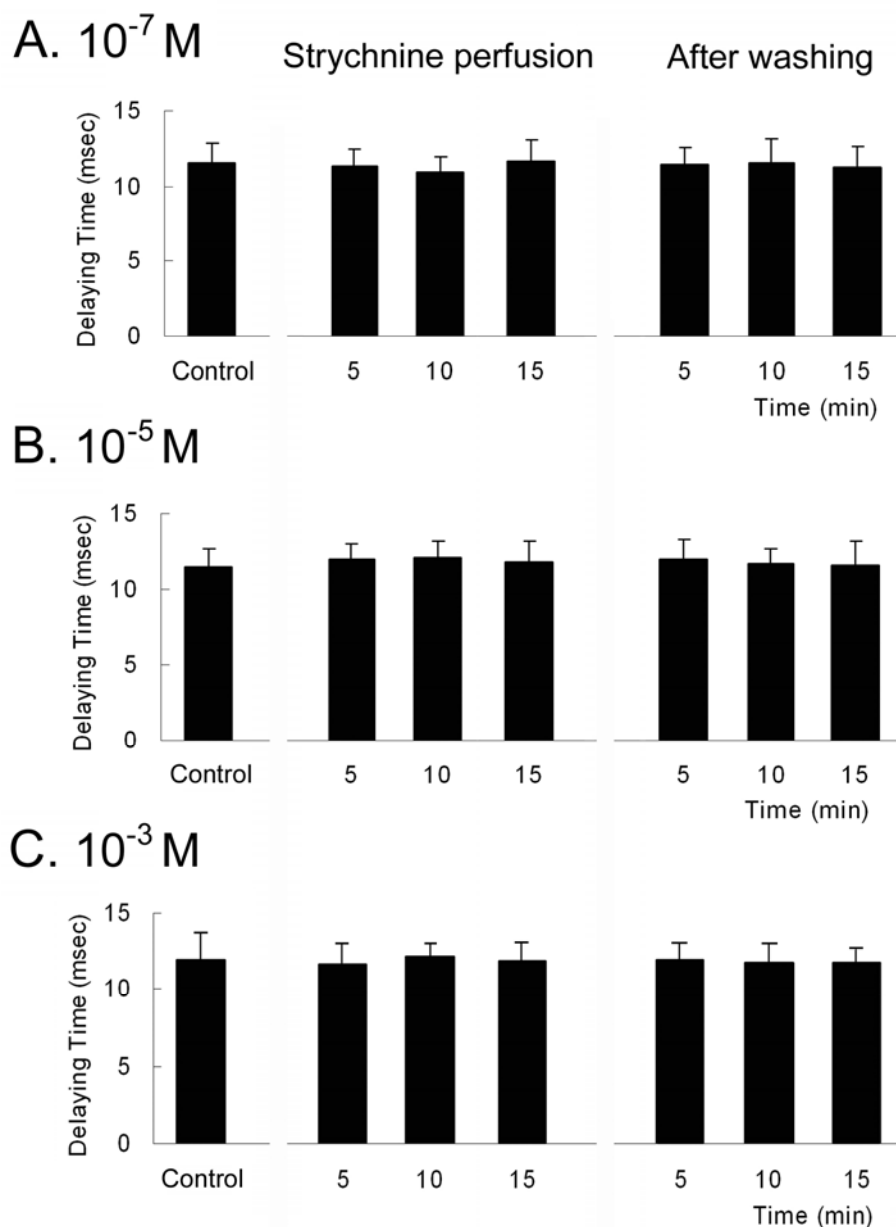


圖二 利用含不同濃度番木鱉鹼的生理鹽水溶液灌流後，對擺動觸角刺激所誘發之膜電位變化的影響。番木鱉鹼的灌流濃度依序為：A. 10^{-7} M，B. 10^{-5} M，C. 10^{-3} M。（*： $p < 0.05$ ，**： $p < 0.01$ ，***： $p < 0.001$ ）。

Fig. 2. The effects of perfusion with strychnine on the variation of membrane potentials induced by swinging the antenna. The perfused concentrations of strychnine were: A. 10^{-7} M, B. 10^{-5} M, and C. 10^{-3} M. (*: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$).

高至 10^{-5} M 之後，去極化電位則會明顯下降至原來的 80%；再進一步將濃度提高至 10^{-3} M

後，去極化電位強度則僅剩原來的 45%。其後再用正常的生理食鹽水灌流，單眼神經的去極



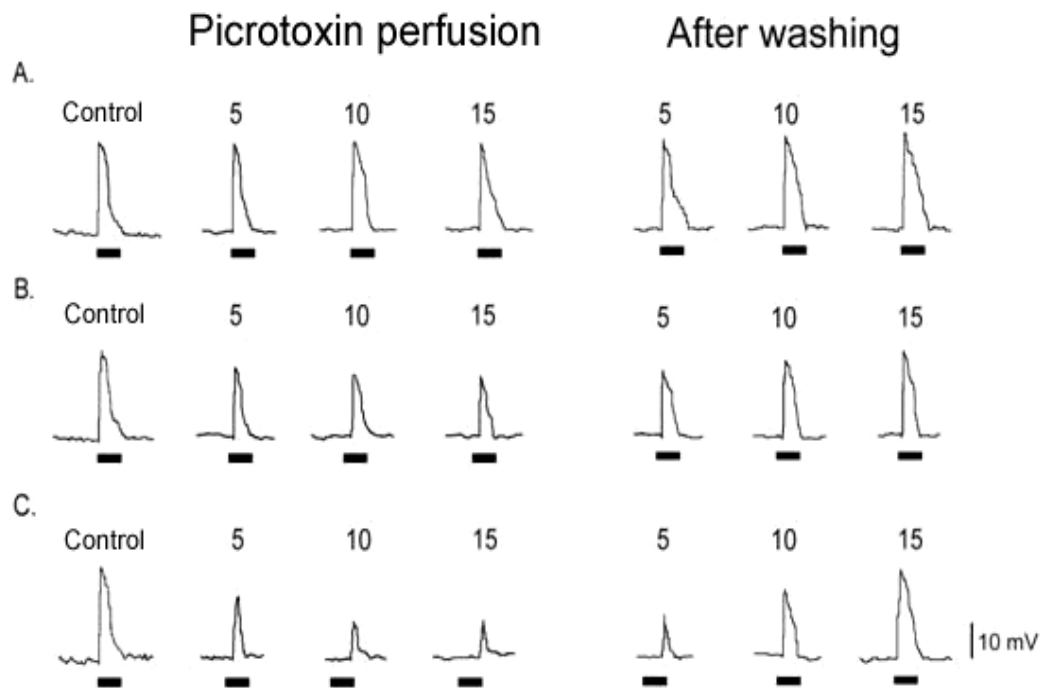
圖三 利用含不同濃度番木鱉鹼的生理鹽水溶液灌流後，對擺動觸角刺激的反應延遲時間所產生之影響。番木鱉鹼的灌流濃度依序為：A. 10^{-7} M, B. 10^{-5} M, C. 10^{-3} M。

Fig. 3. The effects of perfusion with strychnine on the delaying time of responses induced by swinging the antenna. The perfused concentrations of picrotoxin were: A. 10^{-7} M, B. 10^{-5} M, and C. 10^{-3} M.

化反應會隨著時間而逐漸恢復，但卻無法再回到用藥刺激前的狀態。

至於產生反應所需的時間，在利用含木防

己苦毒素的生理食鹽水灌流後，也會出現延遲的現象（圖六）。一開始用 10^{-7} M 木防己苦毒素溶液灌流時，反應時間延遲的現象還不是很



圖四 利用含不同濃度木防己苦毒素的生理鹽水溶液灌流，再施以擺動觸角的刺激後，在單眼神經內巨大神經元處所記錄到的膜電位變化情形。木防己苦毒素的灌流濃度依序為：A. 10^{-7} M, B. 10^{-5} M, C. 10^{-3} M。記錄圖下方橫線代表刺激時間 (200 msec)。

Fig. 4. The effects of perfusion with picrotoxin on the variation of membrane potentials in the ocellar L-neurons induced by swinging the antenna. The perfused concentrations of picrotoxin were: A. 10^{-7} M, B. 10^{-5} M, and C. 10^{-3} M. The horizontal bars below the kymogram indicate the continuous stimulation time (200 msec).

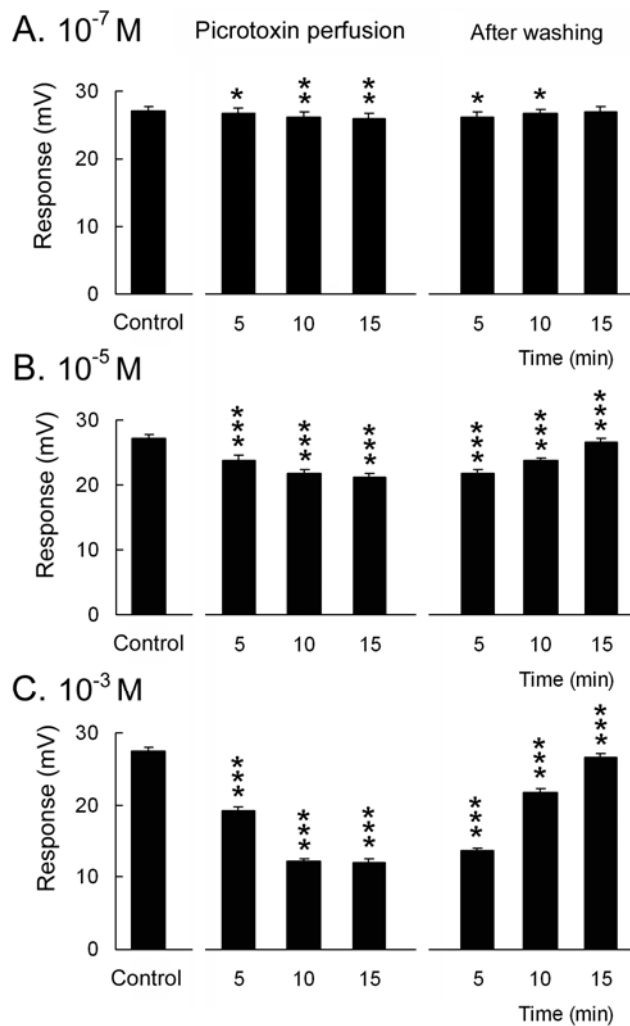
明顯，但將濃度提高至 10^{-5} M 灌流 10 分鐘之後，反應所需時間由原來的 10 msec 左右延遲至 70 msec；再進一步將濃度提高至 10^{-3} M 後，反應所需時間則會更明顯的延遲至 180 msec 左右。隨後再用正常的生理食鹽水灌流，單眼神經內巨大神經元產生反應所需的時間也會逐漸縮短，但還是無法回到用藥刺激前的狀態。上述結果利用統計分析後，無論是去極化反應的大小或是反應產生的時間，都會有明顯的差異，且隨著木防己苦毒素的濃度越高，差異越明顯。

本實驗另外也利用不同濃度的 bicuculine、bicucullin methiodide、

beclofen、phaclofen 等藥品做灌流測試，結果發現其對擺動觸角所產生的去極化反應並無任何影響 (表一)。

討 論

對昆蟲而言，觸角是一對位於身體前方非常重要的感覺構造。蟑螂的觸角上大約有二十七萬個感覺細胞，其中大多數是嗅覺與機械受器 (Schaller, 1978; Boeckh *et al.*, 1984)，對周圍環境變化的偵測效率極高；吸血椿象 *Triatoma infestans* 也會利用擺動觸角的方式來偵測獵物的氣味或體熱，並藉此推估獵物所

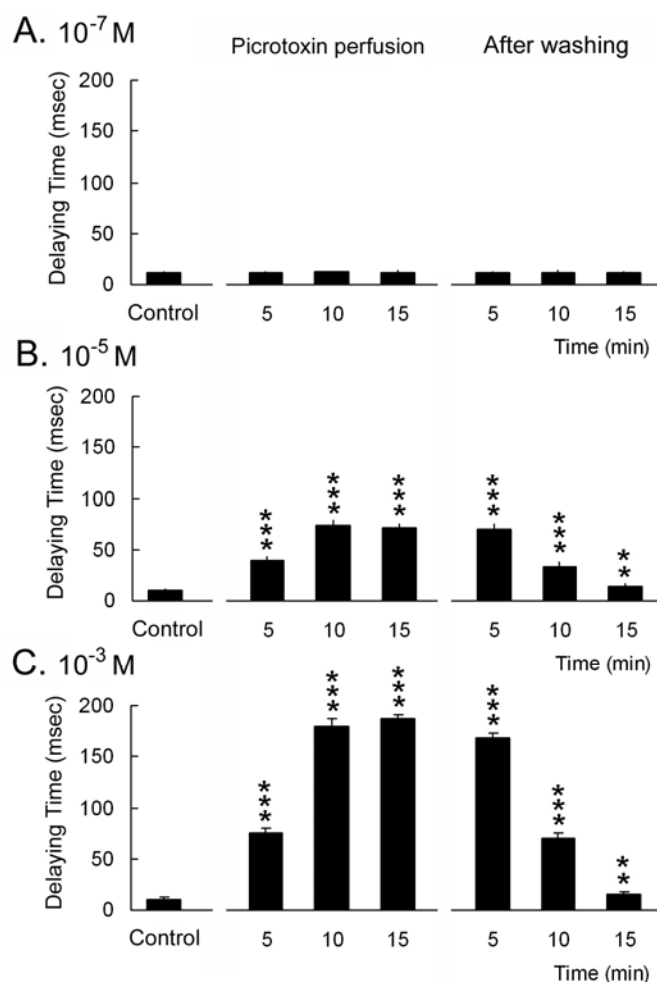


圖五 利用含不同濃度木防己苦毒素的生理鹽水溶液灌流後，對擺動觸角刺激所誘發之膜電位變化的影響。木防己苦毒素的灌流濃度依序為：A. 10^{-7} M, B. 10^{-5} M, C. 10^{-3} M。(*: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$)。

Fig. 5. The effects of perfusion with picrotoxin on the variation of membrane potentials induced by swinging the antenna. The perfused concentrations of picrotoxin were: A. 10^{-7} M, B. 10^{-5} M, and C. 10^{-3} M. (*: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$).

在的位置 (Taneja and Guerin, 1995; Flores and Lazzari, 1996)。由於觸角上具有多種受器，一旦受到刺激後所產生的訊息，將可送至腦內各個不同的區域，進而影響昆蟲的生理及行為 (Boeckh *et al.*, 1984)。以美洲蟑螂為例，觸角是其最主要的觸覺感應器 (Okada and Toh, 2004)，當觸角感覺到機械刺激時，

其對嗅覺刺激的反應也將隨之提高 (Zeiner and Tichy, 1998)。由上可知，一般昆蟲在移動身體前都會先揮動觸角 (Horseman *et al.*, 1997)，美洲蟑螂是一種夜行性的生物，在無光的夜晚活動前也會先藉由觸角的擺動來偵測周圍的狀況。由上述這些研究結果，我們推測為避免受到干擾，當觸角擺動時，一方面會



圖六 利用含不同濃度木防己苦毒素的生理鹽水溶液灌流後，對擺動觸角刺激的反應延遲時間所產生之影響。木防己苦毒素的灌流濃度依序為：A. 10^{-7} M，B. 10^{-5} M，C. 10^{-3} M。（*： $p < 0.05$ ，**： $p < 0.01$ ，***： $p < 0.001$ ）。

Fig. 6. The effects of perfusion with picrotoxin on the delaying time of the responses induced by swinging the antenna. The perfused concentrations of picrotoxin were: A. 10^{-7} M, B. 10^{-5} M, and C. 10^{-3} M. (*: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$).

將收集到的訊息傳入中樞，同時也會抑制單眼訊息的傳入，以期腦部能優先處理來自觸角的各項訊息。

由本實驗的結果可合理推測，擺動觸角這類的刺激，應是藉由活化巨大神經元上的伽馬氨基丁酸受器，進而引起去極化反應來抑制單眼訊息的輸入。關於伽馬氨基丁酸受器的研究，目前大多數都集中在脊椎動物，利用無脊

椎動物做為材料的研究則較少見。脊椎動物的伽馬氨基丁酸受器一般可分為 $GABA_A$ 、 $GABA_B$ 和 $GABA_C$ 三型。 $GABA_A$ 受器的反應機制與氯離子通道有關 (Wisden and Seeburg, 1992)，一旦被活化，會誘發膜電位產生去極化反應； $GABA_B$ 受器的反應機制則與鉀離子或鈣離子通道有關 (Bowery *et al.*, 1984; Slaughter, 1995)，被活化後會產生過

表一 灌流化學藥品對巨大神經元膜電位變化所產生的影響

Table 1. Effects of perfusion with chemicals on the membrane potentials of L-neurons

Chemicals	Specificity	Membrane potential	Delaying time
Picrotoxin	GABA _A antagonist	inhibited	increased
Strychnine	Glycine antagonist	inhibited	---
Bicuculline	GABA _A antagonist	---	---
Bicuculline methiodide	GABA _A antagonist	---	---
Baclofen	GABA _B agonist	---	---
Phaclofen	GABA _B antagonist	---	---

---: no effects

極化反應；GABA_C 受器雖然也和氯離子通道相連，但和 GABA_A 受器的不同處在於其不受 benzodiazepines 和 barbiturates 的影響 (Woodward *et al.*, 1991; Shimada *et al.*, 1992)。

至於昆蟲伽馬氨基丁酸受器特性的相關研究，雖然大多是以果蠅 *Drosophila melanogaster* 做為實驗材料 (Aronstein and French-Constant, 1995; Hosie *et al.*, 1997)，但若將以果蠅伽馬氨基丁酸受器為目標所做出的免疫抗體，注入美洲蟑螂的中樞神經後，一樣可在蟑螂體內找到類似的伽馬氨基丁酸受器 (Blechsmidt *et al.*, 1990; Sattelle *et al.*, 2000)。除了中樞神經外，在美洲蟑螂運動神經節發現的伽馬氨基丁酸受器，也和存在於脊椎動物體內的伽馬氨基丁酸受器不同，研究發現 bicuculline、bicuculline methiod 和 picrotoxin 等伽馬氨基丁酸拮抗劑都對其無影響，只有木防己苦毒素會抑制其反應 (Lummis and Sattelle, 1985; Sattelle *et al.*, 1988)。在美洲蟑螂 DPM (Dorsal Paired Median) 處所發現的伽馬氨基丁酸受器則有兩種類型，其中一種與氯離子通透性的調節有關，其作用會受到木防己苦毒素的抑制；另一類雖然有點類似脊椎動物的 GABA_B 型受器，但卻不受木防己苦毒素的影響，對擬似劑 baclofen 也無反應 (Amat and Hue,

1997)。1999 年 Aydar 和 Beadle 利用離體培養的蟑螂腦細胞做實驗，確定其上具有與氯離子通道相連的伽馬氨基丁酸受器，且根據其藥理特性來判斷，不完全像脊椎動物的 GABA_A 受器，也不屬於 GABA_C 受器 (Aydar and Beadle, 1999)。根據本研究的實驗結果推測，在單眼神經巨大神經元處應該也有此種伽馬氨基丁酸受器。利用木防己苦毒素灌流後，擺動觸角所引起的去極化反應會受到明顯的抑制，反應產生的時間也會明顯的延遲；將灌流藥品改成 bicuculline 時，則不影響原本的電位變化。其藥理特性雖然較接近脊椎動物的 GABA_A 受器，但實際上應算是昆蟲所特有的一種受器 (Lee *et al.*, 2007)。

雖然一般認為番木鱉鹼是氨基乙酸 (glycine) 受器的拮抗劑之一，但有些研究報告發現番木鱉鹼對伽馬氨基丁酸受器也會有影響。1977 年 Piggott 等人發現低濃度的番木鱉鹼可抑制蝸牛神經上乙醯膽鹼受器的反應；若將濃度提高至 80 nM 時，還可抑制其伽馬氨基丁酸受器的作用 (Piggott *et al.*, 1977)。1982 年 Scholfield 也發現在白鼠嗅覺皮層神經細胞上，由伽馬氨基丁酸所引起的去極化反應會受到木防己苦毒素、番木鱉鹼等拮抗劑的抑制 (Scholfield, 1982)。隨後在 1983 年 Hamill 等人發現伽馬氨基丁酸受器和氨基乙酸受器二者的離子孔道都對帶負電的離子

具有較高的選擇性，且二者的一級構造中有極為類似的部分，故推測此二種受器可能共用氯離子通道 (Hamill *et al.*, 1983)。爲了更加瞭解此種存在於巨大神經元上受器的特性，因此在本實驗中也選擇了一般認爲是氨基乙酸受器拮抗劑的番木鱉鹼來做測試，結果發現雖然在低濃度 (10^{-7} M) 灌流下沒有影響，但將濃度提高至 10^{-3} M 時，即可對擺動觸角所引起的去極化反應有較明顯的抑制效果。

由上可知，擺動美洲蟑螂觸角時，的確會影響單眼訊息的傳導。經由此種刺激後，傳入單眼神經內的訊息應是屬於抑制性的，會使巨大神經元產生去極化反應，和一般單眼照光後所引起的過極化反應不同。藉由化學藥物灌流的結果可知，此種去極化反應極可能是經由活化伽馬氨基丁酸受器所產生，而此種受器會受到木防己苦毒素和番木鱉鹼的抑制，卻不受 bicuculine 的影響，其藥理特性雖然較類似脊椎動物體內的 $GABA_A$ 型受器，但也不盡相同，應算是昆蟲所特有的一種受器。

引用文獻

- 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.
- Amat, C., and B. Hue. 1997. Activation of picrotoxin-resistant GABA receptors by GABA and related compounds induces modulation of cockroach dorsal paired median (DPM) neuron firing. *J. Insect Physiol.* 43: 1125-1131.
- Aronstein, K., and R. H. French-Constant. 1995. Immunocytochemistry of a novel GABA receptor subunit Rdl in *Drosophila melanogaster*. *Invert. Neurosci.* 1: 25-31.
- Aydar, E., and D. J. Beadle. 1999. The pharmacological profile of GABA receptors on cultured insect neurons. *J. Insect Physiol.* 45: 213-219.
- Berry, R. P., J. van Kleef, and G. Stange. 2007a. The mapping of visual space by dragonfly lateral ocelli. *J. Comp. Physiol. A* 193: 495-513.
- Berry, R. P., G. Stange, and E. J. Warrant. 2007b. Form vision in the insect dorsal ocelli: an anatomical and optical analysis of the dragonfly median ocellus. *Vis. Res.* 47: 1394-1409.
- Berry, R. P., E. J. Warrant, and G. Stange. 2007c. Form vision in the insect dorsal ocelli: an anatomical and optical analysis of the locust ocelli. *Vis. Res.* 47: 1382-1393.
- Berry, R. P., G. Stange, R. Olberg, and J. van Kleef. 2006. The mapping of visual space by identified large second-order neurons in the dragonfly median ocellus. *J. Comp. Physiol. A* 192: 1105-1123.
- Blechsmidt, K., M. Eckert, and H. J. Penzlin. 1990. Distribution of GABA-like immunoreactivity in the central nervous system of the cockroach *Periplaneta americana*. *Chem. Neuroanat.* 3: 323-336.
- Boeckh, J., K. D. Ernst, H. Sass, and U. Waldow. 1984. Anatomical and

- physiological characteristics of individual neurons in the central antennal pathway of insect. *J. Insect Physiol.* 30: 15-26.
- Bowery, N. G., G. W. Price, A. T. Hudson, D. R. Hill, G. P. Wilkin, and M. J. Turnbull.** 1984. GABA receptor multiplicity visualization of different receptor types in mammalian CNS. *Neuroscience Letters* 181: 137-140.
- Chang, J. L., J. T. Lin, T. S. Tsai, and C. Y. Wu.** 1994. Study on the development of the ocellar L-neurons of cockroach *Periplaneta Americana*. *Zool. Stud.* 33: 310-313.
- Flores, G. B., and C. R. Lazzari.** 1996. The role of the antennae in *Triatoma infestans*: Orientation towards thermal sources. *J. Insect Physiol.* 42: 433-440.
- Hamill, O. P., J. Bormann, and B. Sakmann.** 1983. Activation of multiple conductance state chloride channels in spinal neurons by glycine and GABA. *Nature* 305: 805-808.
- Horseman, B. G., M. J. Gebhardt, and H. W. Honegger.** 1997. Involvement of the suboesophageal and thoracic ganglia in the control of antennal movements in crickets. *J. Comp. Physiol.* 181: 195-204.
- Hosie, A. M., K. Aronstein, D. B. Sattelle, and R. H. French-Constant.** 1997. Molecular biology of insect neuronal GABA receptors. *Trends Neurosci.* 20: 578-583.
- Kastberger, G.** 1990. The ocelli control the flight course in honeybees. *Physiol. Entomol.* 15: 337-346.
- Kastberger, G., and K. Schuhmann.** 1993. Ocellar occlusion effect on the flight behavior of homing honeybee. *J. Insect Physiol.* 39: 589-600.
- Lazzari, C. R., C. E. Reisman, and T. C. Insausti.** 1998. The role of the ocelli in the phototactic behavior of the haematophagous bug *Triatoma infestans*. *J. Insect Physiol.* 44: 1159-1162.
- Lee M. C., J. C. Hwang, J. T. Lin, and L. C. Tung.** 2007. Characteristics of GABA Receptors on the Ocellar L-Neurons of American Cockroach *Periplaneta americana*. *Chinese J. Physiol.* 50: 178-186.
- Lin J. T.** 1993. Identification of photoreceptor locations in the compound eye of *Coccinella septempunctata* Linnaeus (Coleoptera, Coccinellidae). *J. Insect Physiol.* 39: 555-562.
- Lin, J. T., Y. Toh, M. Mizunami, and H. Tateda.** 1990. Putative neurotransmitter in the ocellar neuropil of American cockroaches. *Zool. Sci.* 7: 593-603.
- Lummis, S. C. R., and D. B. Sattelle.** 1985. Insect central nervous system γ -aminobutyric acid. *Neuroscience Letters* 60: 13-18.
- Okada, J., and Y. Toh.** 2004. Antennal system in cockroach: a biological model of active tactile sensing. *International Congress Series* 1269: 57-60.
- Piggot, S. M., G. A. Kerkut, and R. J. Walker.** 1977. The actions of picrotoxin,

- strychnine, bicuculline and other convulsants and antagonists on the responses to acetylcholine, glutamic acid and gamma-aminobutyric acid on *Helix* neurons. *Comp. Biochem. Physiol.* 57C: 107-116.
- Sattelle, D. B., R. D. Pinnock, K. A. Wafford, and J. A. David.** 1988. GABA receptors on the cell-body membrane of an identified insect motor neuron. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 232: 443-456.
- Sattelle, D. B., J. B. Harrison, H. H. Chen, D. Bai, and M. Takeda.** 2000. Immunocytochemical localization of putative γ -aminobutyric acid receptor subunits in the head ganglia of *Periplaneta americana* using an anti-RDL C-terminal antibody. *Neuroscience Letters* 289: 197-200.
- Schaller, D.** 1978. Antennal sensory system of *Periplaneta Americana* L. *Cell Tissue Res.* 191: 121-139.
- Scholfield, C. N.** 1982. Antagonism of γ -aminobutyric acid and muscimol by picrotoxin, bicuculline, strychnine, bemegride, leptazol, D-tubocurarine and theophylline in the isolated olfactory cortex. *Archives Pharmacol.* 318(4): 274-280.
- Shimada S., G. Cutting, and G. R. Uhl.** 1992. GABA_A or GABA_C receptor? GABA ρ 1 receptor RNA induces bicuculline, barbiturate and benzodiazepine insensitive GABA receptors in *Xenopus* oocytes. *Mol. Pharmacol.* 41: 683-687.
- Slaughter M. M.** 1995. GABA_b receptors in the vertebrate retina. *Progress in Retina and Eye Res.* 14: 293-312.
- Stange, G.** 1981. The ocellar component of flight equilibrium control in dragonflies. *J. Comp. Physiol.* 141: 335-347.
- Taneja, J., and P. M. Guerin.** 1995. Oriented responses of the triatoino bugs *Rhodnius prolixus* and *Triatoma infestans* to vertebrate odours on a servosphere. *J. Comp. Physiol.* 176: 455-464.
- Warrant, E. J., A. Kelber, R. Wallén, and W. T. Wcislo.** 2006. Ocellar optics in nocturnal and diurnal bees and wasps. *Arthro. Struc. Develop.* 35: 293-305.
- Wisden, W., and P. H. Seeburg.** 1992. GABA_A receptor channels: from subunits to functional entities, *Curr. Opin. Neurobiol.* 2: 263-269.
- Woodward, R. M., L. Polenzani, and R. Miledi.** 1991. Effects of steroids on γ -aminobutyric acid receptors expressed in *Xenopus* oocytes by poly (A) + RNA from mammalian brain and retina. *Mol. Pharmacol.* 41: 89-103.
- Zeiner R., and H. Tichy.** 1998. Combined effects of olfactory and mechanical inputs in antennal lobe neurons of the cockroach. *J. Comp. Physiol.* 182: 467-473.

收件日期：2008年2月8日

接受日期：2008年9月16日

Effects on the Transmission of Ocellar L-neurons by Swinging the Antennae of American Cockroach *Periplaneta americana*

Ming-Chung Lee¹, Chi-Mei Lee¹, Meng-Chang Ko¹, Jin-Tun Lin¹, and Li-Chu Tung^{1*}

¹ Department of Life Science, National Taiwan Normal University, 88 section 4, Ting Chou Road, Taipei, Taiwan 11617, ROC

ABSTRACT

The antennae, ocelli and compound eyes are all important sensors in the head of American cockroaches. Ocelli and compound eyes both react to illumination, but the ocelli are more sensitive than the compound eyes. Antennae are the main structures reacting to the stimulation of touch and smell, and there are many sensilla distributed on the surface of the antennae.

When the ocellus is being illuminated, it will induce a hyperpolarized membrane potential in the L-neuron of the ocellar nerves and sends a message from the ocellus to the brain. A swing of the antennae at that moment will induce another obviously depolarized membrane potential in the L-neurons. This depolarization will be inhibited by the perfusion of picrotoxin, and will be even more effective if perfused with a high concentration of picrotoxin. In addition, the delay in response time is prolonged according to the increase in concentration of the perfusion with picrotoxin. The depolarization will also be inhibited by perfusion with a high concentration of strychnine, but it is less effective than perfusion with picrotoxin and has no effect on the delaying time. There are no effects on the depolarization of the membrane potentials in the L-neurons induced by swinging the antennae after perfusion with other chemicals such as bicucullin, bicucullin methiodide, beclofen and phaclofen.

We conclude that besides sending messages to the brain, it induces another reaction to inhibit the message derived from the ocelli after the antennae are stimulated. This inhibited depolarization of the membrane potential might be induced by activating the GABA receptors in the ocellar L-neurons. The characters of these GABA receptors are similar to those of the GABA_A receptors in vertebrates, but both of them are not exactly the same. These GABA receptors might be peculiar to insects.

Key words: antenna, ocellus, picrotoxin, strychnine, GABA receptor