

第九屆旺宏科學獎

成果報告書

參賽編號：SA9-238

作品名稱：為何蟋蟀總是右翅在上？

姓名：李俊康

關鍵字：蟋蟀、聲音行為、前翅位置演化

研究題目：爲何蟋蟀總是右翅在上？

目錄

摘要.....	2
壹、研究動機.....	3
貳、研究目的.....	3
參、研究設備及器材.....	4
肆、研究方法.....	5
伍、研究結果.....	10
陸、討論.....	23
柒、結論.....	27
捌、參考文獻.....	27
玖、未來展望.....	28

摘要

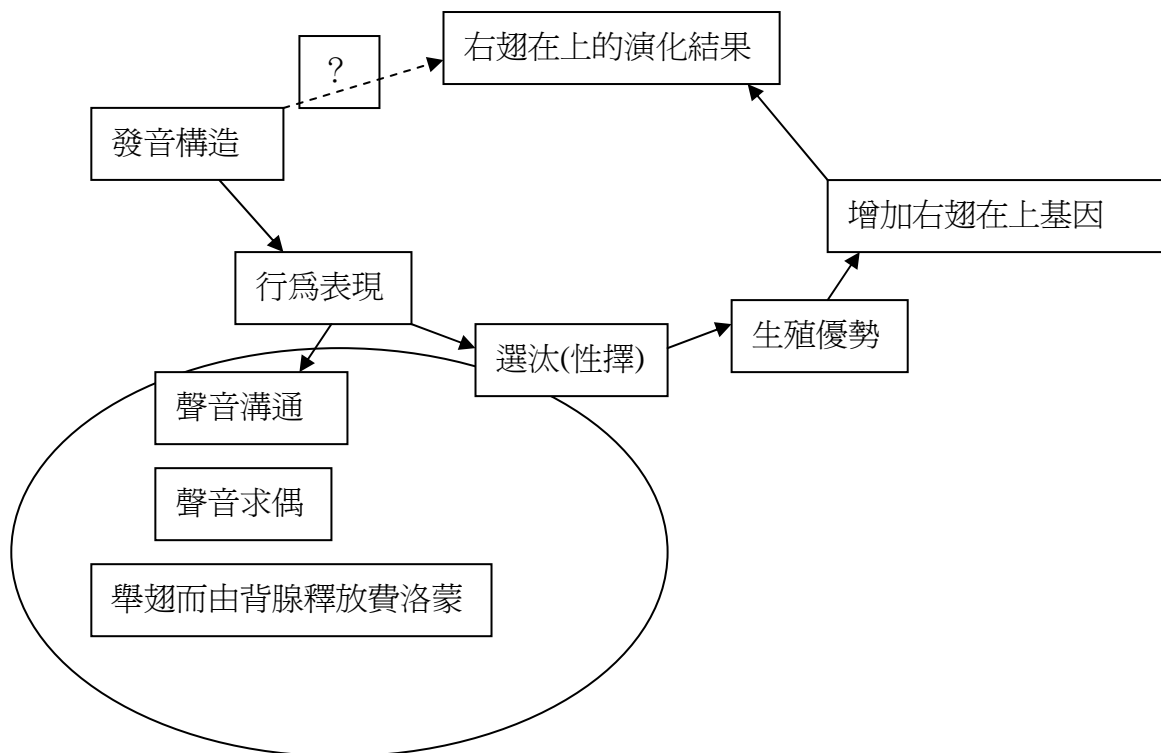
蟋蟀休息或摩擦前翅鳴叫時總是右翅在上，為瞭解這個原因，檢查 536 隻蟋蟀標本，統計出蟋蟀科右翅在上者約有 85%，在蟋蟀科雄蟲中更是高達 96%，證實極大比例為右翅在上。然而左翅在上是否曾出現在族群中？或行為過程中會出現調整的動作？綜合拋接實驗與調置實驗，發現蟋蟀會在拋接過程中會張開前翅等行為，每次掉落後有 2.05 %機會變為左翅在上。調置實驗觀察到蟋蟀最快會在 20 秒內調回右翅在上，同時發現左翅在上時也可以摩擦前翅鳴叫，與右翅在上的聲音分析比較，結果發現呼喚聲在啣聲率以及脈衝特性的主頻率相對能量強度都存在顯著差異，而右翅在上與左翅在上的求偶聲更存在脈衝數分別為 1、2 個的明顯不同。性擇實驗結果顯示，雌蟲較偏好右翅在上的求偶聲，推測性擇很可能是問題的答案。

壹、研究動機

隨意翻閱昆蟲圖鑑，各式美麗型態令我著迷，但在翻閱到直翅目昆蟲時，卻突然湧現難道昆蟲的前翅交疊也會像人的雙手交握時，哪隻手的拇指在上一樣，是固定的性狀嗎？隨即比較了圖鑑中螳螂、蟑螂、蟋蟀、螽斯等前翅會左右相疊的昆蟲，但左翅在上與右翅在上似乎各參半，沒什麼規則可言，但還是向中興大學昆蟲學系楊正澤教授提出了我的疑問，想不到教授卻告訴我蟋蟀是右翅在上而螽斯是左翅在上這個有趣的現象，讓我的漫天發想，找到了付諸實現的對象。

貳、研究目的

- 一、解釋蟋蟀為何總是右翅在上與其演化成因？
- 二、找出因何種原因會變為左翅在上，及其比例。
- 三、找出前翅的調置方法及比例。
- 四、探討左翅在上與右翅在上鳴叫聲之異同。



圖(一)蟋蟀為什麼總是右翅在上?圖為本研究之思考流程，是供討論時依循之思考主軸，也是設計實驗建立方法論的基礎。

參、研究設備及器材

一、蟋蟀標本與活體檢查

- (一)、各種蟋蟀標本(黃斑黑蟋蟀 *Gryllus bimaculatus*、扁頭蟋蟀 *Loxoblemmus* spp. 眉紋蟋蟀 *Teleugryllus* spp. 等蟋蟀科(Gryllidae)、鉦蟋蟀科(Mogoplistidae)、叢蟋科(Eneopterinae)、草蟋科(Trigonidiidae)、地蟋科(Nemobiidae)等)(由中興大學昆蟲分類研究室提供)
- (二)、解剖顯微鏡
- (三)、鑷子

二、拋接實驗

- (一)、黃斑黑蟋蟀雄蟲 200 隻
- (二)、相機(CASIO,EX-S770)
- (三)、攝影機(SONY,HDR-SR12)
- (四)、蟋蟀飼養箱



三、調置實驗

- (一)、黃斑黑蟋蟀雄蟲28隻
- (二)、攝影機(SONY,HDR-SR12)
- (三)、觀察箱(長 55cm 寬 16cm 高 25cm)

圖(二)錄音與性擇實驗器材

四、左翅在上與右翅在上之聲音差異

- (一)、cool edit pro 2.0(於網路下載試用版)
- (二)、黃斑黑蟋蟀雄蟲
- (三)、攝影機(SONY,HDR-SR12)
- (四)、貓拚(逗弄蟋蟀用)
- (五)、觀察箱(長 19cm 寬 12cm 高 10cm)



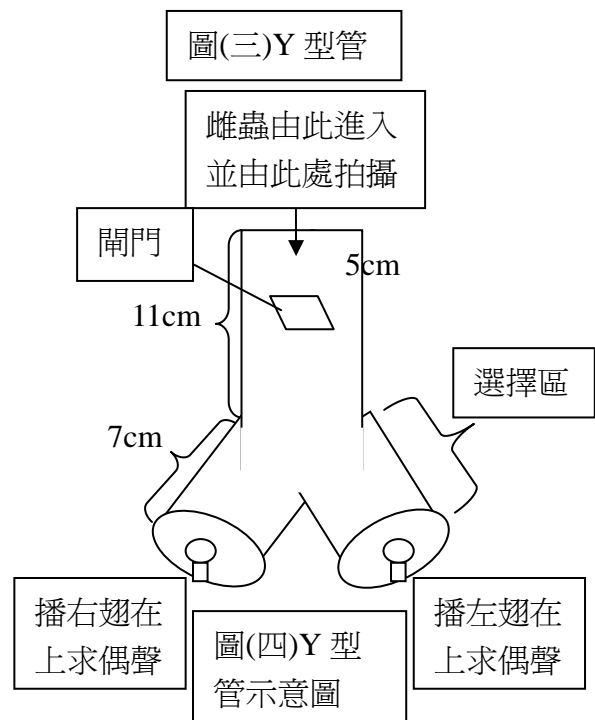
圖(三)Y 型管

五、初步性擇實驗

- (一)、黃斑黑蟋蟀雌蟲 25 隻
- (二)、電腦
- (三)、求偶聲檔案
- (四)、實驗箱(直徑 21cm、高 25cm)
- (五)、攝影機(SONY,HDR-SR12)

六、Y 型管性擇實驗

- (一)、黃斑黑蟋蟀雌蟲 37 隻
- (二)、電腦
- (三)、求偶聲檔案
- (四)、Y 型管



圖(四)Y 型管示意圖

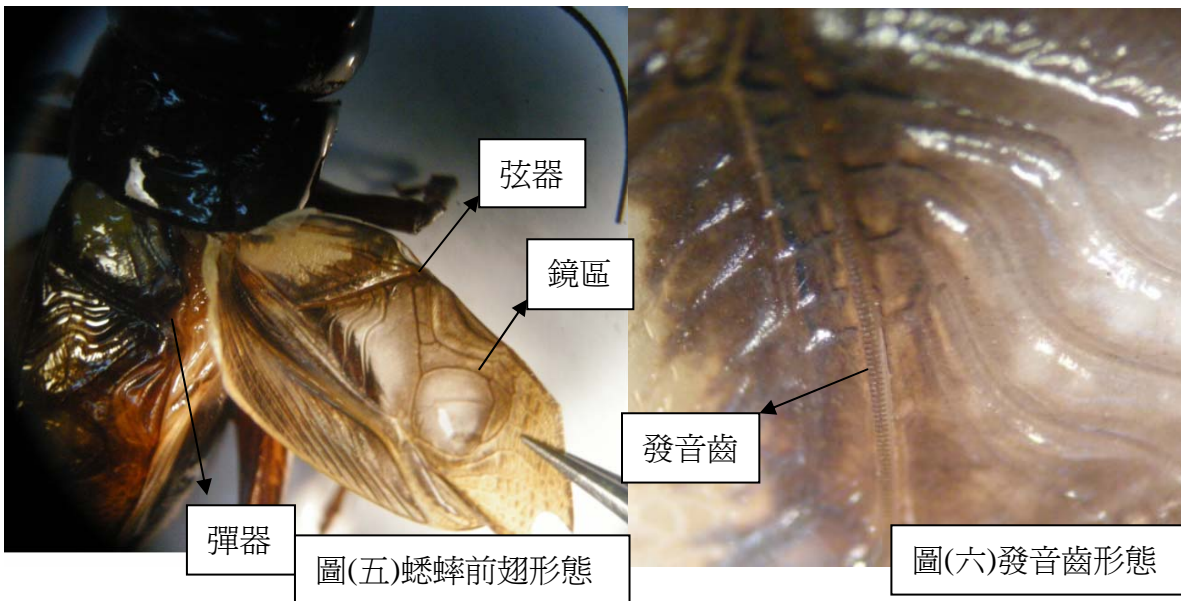
(五)、攝影機(SONY,HDR-SR12)

肆、研究方法

一、前言

(一)、蟋蟀的發音構造

昆蟲羽化的過程中翅脈皆向末端延伸，在直翅目中，縱脈皆向末端生長，只有少數橫脈分佈於其間，形成網狀構造，此現象尤其發生在翅的末端，而蟋蟀與螞蚱的翅脈更特化出發音器，在羽化過程中期第二翅脈(Cu₂)彎曲特化為弦器(file)，其臀脈(A 脈)在邊緣會合強化成為彈器(scraper)，在發音翅舉起，一張一合之際，彈器可經與右翅腹面第二肘脈齒狀突起摩擦產生聲音，稱摩擦發聲(stridulation)，所以這些稱為發聲構造(stridulatory organ) 是昆蟲前翅的一種特化構造(楊，1999)，而這些發聲構造只有雄蟲具有，意即只有雄蟲能鳴叫，且左右兩翅皆具有彈器與弦器。



(二)、蟋蟀之右前翅疊在左翅之上情形

一般所見蟋蟀右前翅放在左前翅上，極為常見，幾乎不曾見到例外，但前翅位置的必然現象，到底是怎麼發生？是否永遠如此？又左右翅形態，看似相同實則相嵌對稱。而左翅在上的情形在雄蟋蟀非常少見，在雌蟋蟀稍微多一些，而長期的不使用左翅發音齒，甚至造成大部份蟋蟀左翅的發音齒的數目只有右翅的 75%，而相對於蟋蟀的右翅在上，相反的螞蚱則左翅在上的情形較多(Masaki,1987)。但是，到底在各種間及種內個體間有多普遍？左翅在上的比例極為懸殊，又不對稱是否造成功能上的的不對稱，將在後面討論。

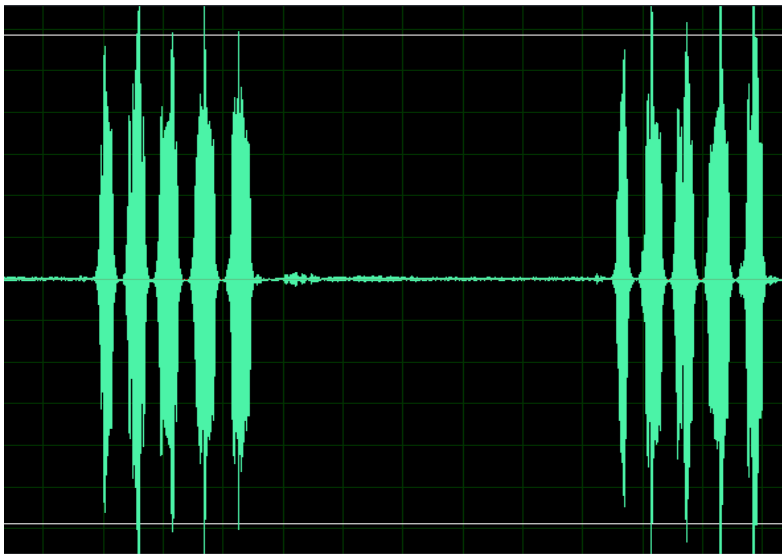
(三)、蟋蟀聲音分析

聲學描述的方式，據楊正澤(1999)指出較為常用又明確的特徵通常用頻譜圖、波形圖及聲紋圖三種圖示表示。描述聲學的特徵及其測量量化參數包括下列各項：

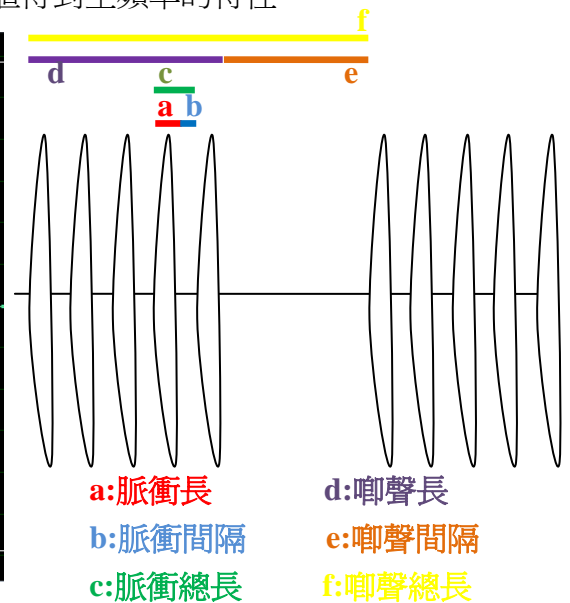
1、時間特性：唧聲(chirp)由數個脈衝(pulse)組成的一段聲音，兩個脈衝間為脈衝間隔(pulse interval)在兩個唧聲間為唧聲間隔(chirp interval)，而唧聲長度稱為唧聲長(chirp length)，一段唧聲長與其後唧聲間隔長之和稱為唧聲總長，一段時間內唧聲出現的次數則稱為唧聲率(chirp rate)。

2、頻率特性：主頻率(main frequency)之最高點(B 點)為頻譜中頻率最高點，由於聲音強度越強能量越高；而這個聲音的能量分布，由頻寬最強之處，該處最大頻率範圍為主頻寬(main frequency range)。

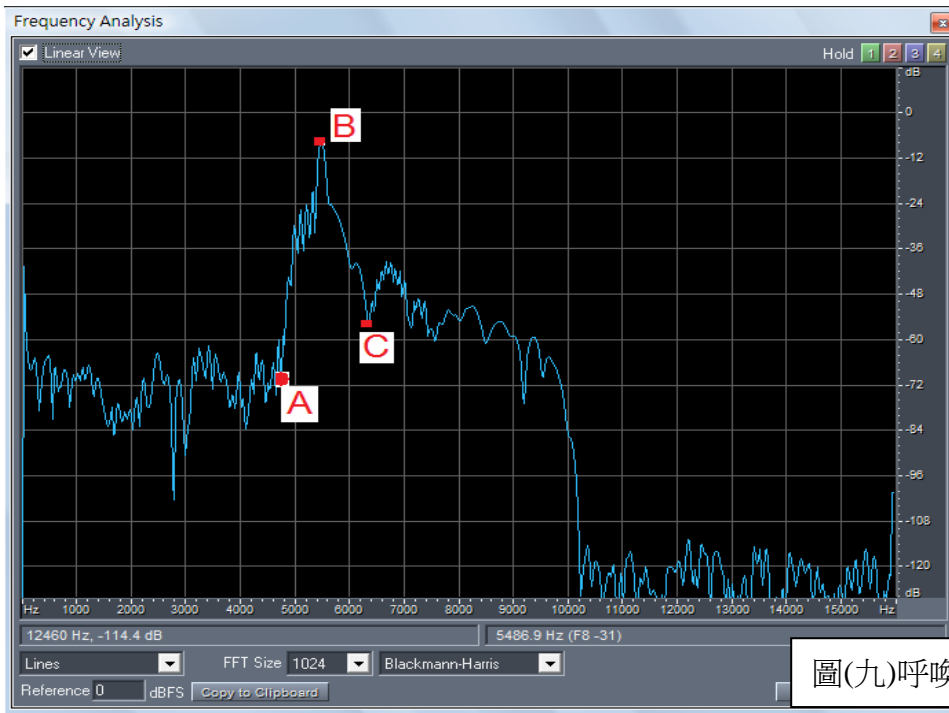
另外，對於脈衝特性的描述，更可藉由定出頻譜圖中的 A、B、C 三點界定的主頻率之 頻率及強度加以比較，其中 B 為頻譜圖中強度最大且為主頻率所在之點，A 為主頻率急速上升到 B 前的起點，C 則為經 B 後第一個強度衰退的谷點，當成終點，由 A、B、C 形成的拋物線代表主頻率的能量分佈，用以比較聲音的異同，右翅在上以及左翅在上的蟋蟀聲音可以藉由分析 AB、BC、AC 之間的頻率變化及聲音相對強度之分貝數差值得到主頻率的特性。



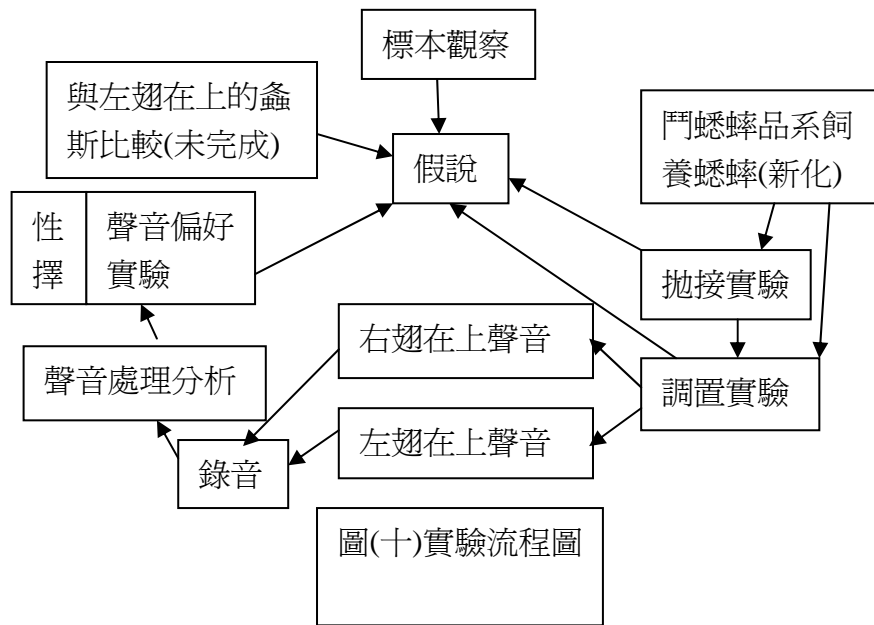
圖(七)呼喚聲波形圖



圖(八)呼喚聲波形示意圖



圖(九)呼喚聲單一脈衝頻譜圖



圖(十)實驗流程圖

二、 蟋蟀標本與活體檢查

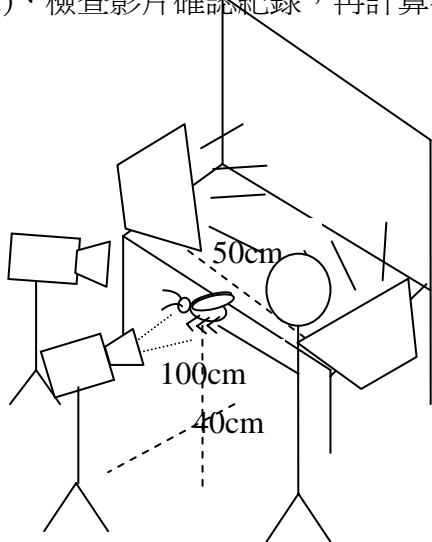
爲了找出右翅在上及左翅在上所存在的比例，以及在各種蟋蟀間是否存在差異，利用中興大學昆蟲分類研究室採集自台灣各地的各種蟋蟀蒐藏之標本，記錄各類蟋蟀左右前翅的疊置情形同時紀錄其他基本資料包括性別，發育期及標本來源等，若蟲體過小，則以解剖顯微鏡輔助觀察，以確保紀錄正確。

另外，從拋接實驗中所使用的 200 隻黃斑黑蟋蟀雄蟲，取得活體中左右翅在上所佔的比例。

三、拋接實驗

在 2009 年 6 月時，爲了更了解我所要研究的材料，教授帶我到新化的蟋蟀養殖場參與了學長們正在進行的鬥蟋蟀(黃斑黑蟋蟀)實驗，一般來說，打輸的蟋蟀再遇到打贏牠的蟋蟀會立刻躲避而不產生打鬥行爲，而當時正在進行 Hofmann 所提出蟋蟀的打鬥失敗者會在進行拋接後，而忘記打輸的經驗，而與獲勝者再次發生打鬥行爲，剛好就被我發現了有些蟋蟀會在被拋接後從右翅在上變爲左翅在上，且其變爲左翅在上後的鳴叫聲明顯異於右翅在上時，與教授多次討論後，設計出拋接實驗與調置實驗的實驗設計，利用攝影記錄實驗過程及結果，步驟如下：

- (一)、架設攝影器材(如圖(十一))利用一台相機(CASIO,EX-S770)拍攝全景，以另一台攝影機(SONY,HDR-SR12)拍攝蟋蟀，配合兩組加上燈罩的光源打光。
- (二)、將蟋蟀從飼養箱中各自的隔間(如圖(十二))(長7cm寬7cm高8cm)取出置於左手，若蟋蟀四處爬行，則以右手蓋住左手，製造黑暗環境，使蟋蟀安靜。
- (三)、以右手手腕敲擊左手手腕而將蟋蟀拋起50~70公分高(約頭頂)後接住。
- (四)、重複此動作10次，每次動作完皆說出蟋蟀爲左翅在上或右翅在上以及當下判定有出現之行爲，以便攝影記錄。
- (五)、以10隻蟋蟀爲一拍攝片段。
- (六)、以聲音記錄當下判斷的左右翅疊置情形及拋接時蟋蟀出現之行爲。
- (七)、檢查影片確認紀錄，再計算各種現象供分析之用。



圖(十一)拋接實驗器材佈置



圖(十二)蟋蟀飼養箱

四、調置實驗

在證明了蟋蟀有機會在飛行過程發生展翅後誤將左翅擺在上面，接著我更想了解蟋蟀將如何修正此一錯誤，設計實驗觀察蟋蟀如何調整前翅位置，操作步驟如下：

- (一)、架設攝影機(SONY,HDR-SR12)。
- (二)、以右手輕捏住蟋蟀前胸背板，左手輕拉開左邊前翅，將其調整爲左邊前翅在上。
- (三)、將調整過後同生理狀態的蟋蟀置於觀察箱(長55cm寬16cm高25cm)中。
- (四)、以攝影機拍攝10分鐘同時紀錄影像及聲音。

- (五)、將所有蟋蟀放入另一觀察箱中，一小時後再度紀錄各蟋蟀前翅相疊情形。
- (六)、以此法分別處理三組蟋蟀：羽化未滿10天、羽化滿10~20天、羽化滿20~30天的黃斑黑蟋蟀雄蟲各三次。

五、左翅在上右翅在上之聲音差異

爲了解釋爲何左翅在上對蟋蟀來說是不正常，或錯誤情形，需要分析左翅在上與右翅在上時所發出的聲音差異。利用兩種形式的鬥蟋蟀處理。

- (一)、第一型、將黃斑黑蟋蟀雄蟲單獨置於半開放式(鬥王儲用)竹筒中，蟋蟀進入一端的筒內，待其發出呼喚聲(calling)，以攝影機拍攝並錄取聲音。
- (二)、第二型、將黃斑黑蟋蟀雄蟲置於打鬥觀察箱中，以貓拏不斷逗弄其觸鬚，直至蟋蟀張開大顎並發出威嚇聲，拍攝整個過程進行，錄取聲音供分析。
- (三)、再將兩隻已發出威嚇聲的蟋蟀以貓拏導引向對方，發生打鬥，拍攝整個打鬥過程及打鬥進行中的鳴叫聲。
- (四)、打鬥獲勝的蟋蟀發出獲勝鳴叫聲，拍攝紀錄。
- (五)、同理進行左翅在上的測試。
- (六)、第三型、將黃斑黑蟋蟀雄蟲與雌蟲一同放入錄影箱中，錄下求偶的整個過程，隔一段時間後，再將雄蟲調爲左翅在上並記錄與同一隻雌蟲求偶的過程。
- (七)、以聲音分析軟體進行分析，分析方法如下：
 - 1、以 cool edit pro 2.0 開啓錄音檔並呈現其波形圖。
 - 2、取一段較穩定的波形當作分析目標。
 - 3、從分析目標分析此段聲音的各種時間軸特性，並開啓頻譜圖做頻率特性分析。
 - 4、將呼喚聲與打鬥聲取各啣聲中前、中、後各一脈衝，並定出脈衝頻譜圖中的 a、b、c 三點作爲此脈衝特性代表。
 - 5、統計分析並繪圖比較。

六、初步性擇實驗

從右翅在上與左翅在上會發出不同的鳴叫聲，進一步聯想很可能對求偶造成影響，所以進行此實驗。

- (一)、架設實驗器材。
- (二)、將黃斑黑蟋蟀雌蟲放入器材中並待其靜止。
- (三)、在右方的播音器播出右翅在上的求偶聲，左方反之。
- (四)、錄影，直到蟋蟀爬上魔鬼氈並接觸播音器判定爲選擇。
- (五)、每隻蟋蟀經過一天以上後重複此實驗。

七、Y型管性擇實驗

由於初步性擇實驗的結果不夠顯著，檢討後改進此實驗器材設計。

- (一)、架設實驗器材。
- (二)、以電腦播出黃斑黑蟋蟀雄蟲呼喚聲給所有雌蟲聽。

- (三)、將黃斑黑蟋蟀雌蟲放入器材中，藉閘門使其置於定位，並待其靜止。
- (四)、在Y型管右方的播音器播出右翅在上的求偶聲，左方反之。
- (五)、錄影，並打開閘門。
- (六)、待蟋蟀進入選擇區，超過 20 秒且未出現轉向，則判定為選擇。
- (七)、實驗時間超過十分鐘而未選擇，則暫判為不選擇。
- (八)、每隻隔一天重複實驗。

伍、研究結果

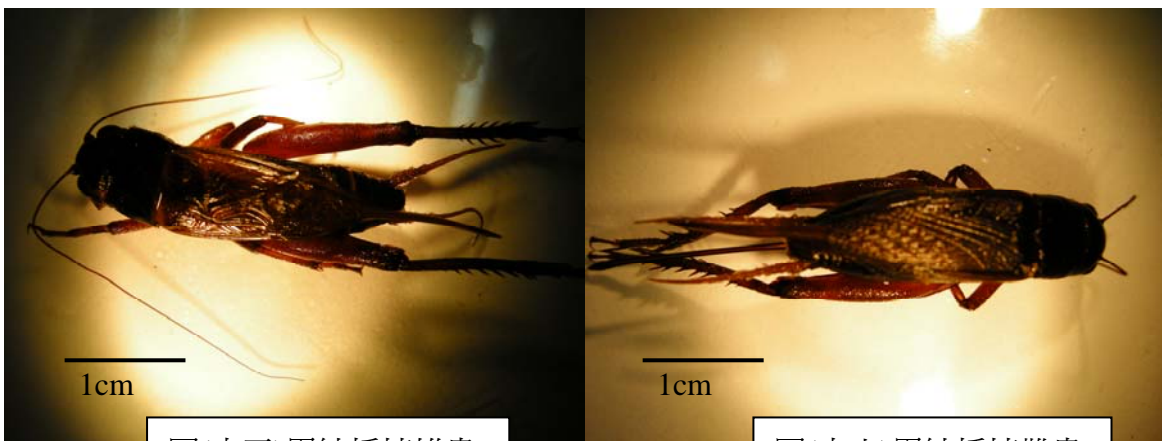
一、蟋蟀標本觀察

(一)、標本圖片



圖(十三)扁頭蟋蟀雄蟲

圖(十四)扁頭蟋蟀雌蟲



圖(十五)眉紋蟋蟀雄蟲

圖(十六)眉紋蟋蟀雌蟲



圖(十七)黃斑黑蟋蟀雄蟲

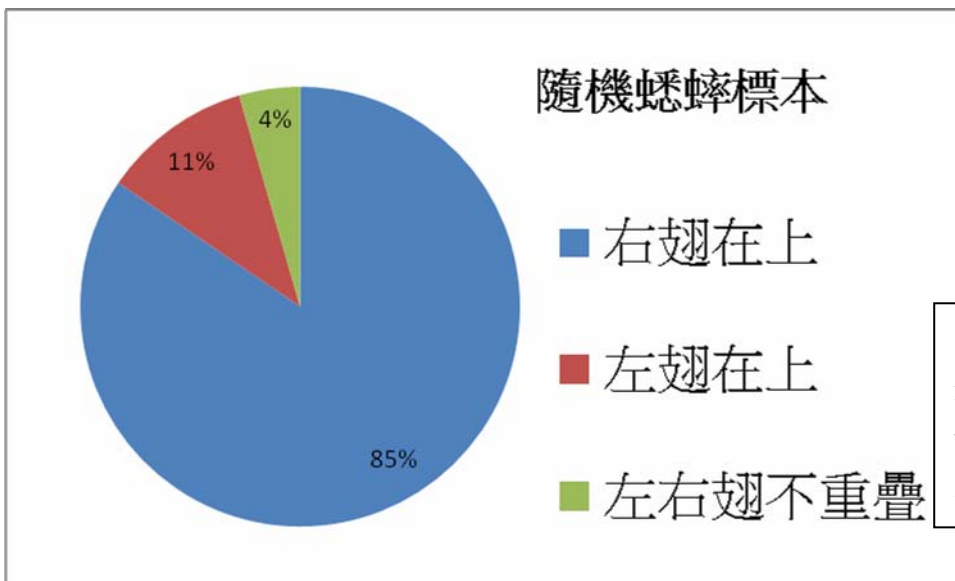


圖(十八)黃斑黑蟋蟀雌蟲(左翅在上)

(二)、隨機蟋蟀標本左右翅在上比例

總樣本數	雄蟲	雌蟲	右翅在上	左翅在上	左右翅不重疊
536	266	270	453	59	24

表(一)

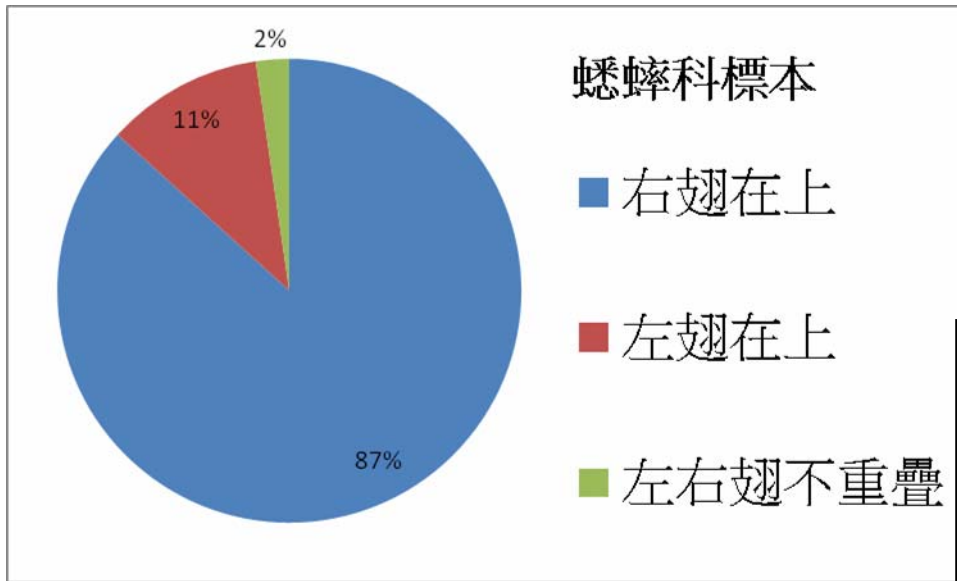


圖(十九)利用中興大學昆蟲分類研究室蒐藏標本，共計 536 件各科蟋蟀，統計結果，左右翅構造位置之比例。

(三)、蟋蟀科標本左右翅在上比例

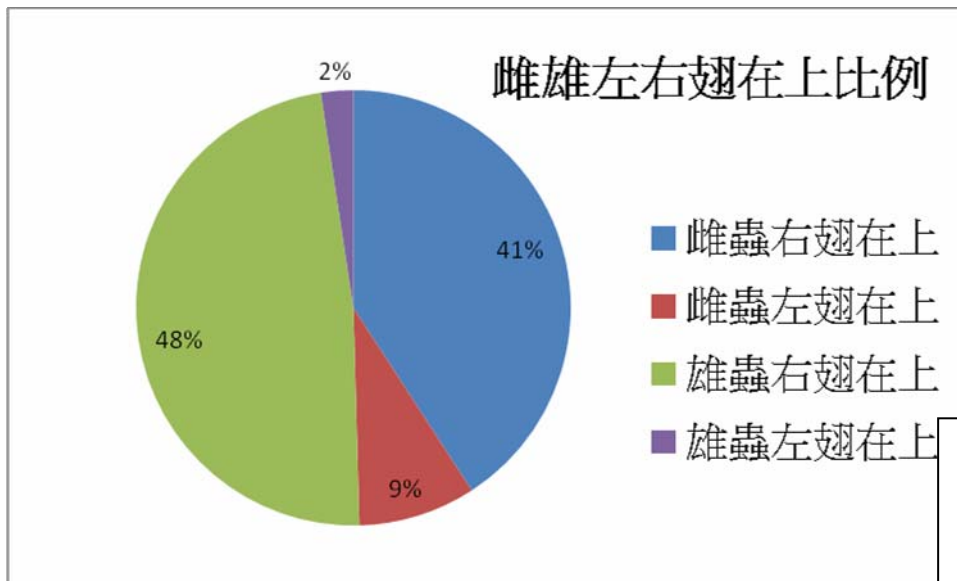
總樣本數	雄蟲	雌蟲	右翅	左翅	翅無重疊
475	238	237	412	52	11

表(二)



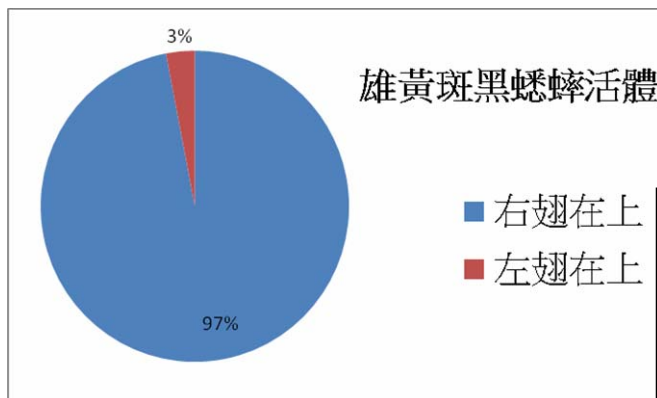
圖(二十)利用中興大學昆蟲分類研究室蒐藏標本，共計 475 件蟋蟀科標本，統計結果，左右翅構造位置之比例。

雌蟲右翅在上	雌蟲左翅在上	雄蟲右翅在上	雄蟲左翅在上	表(三)
187	40	220	11	



圖(二十一)進一步統計蟋蟀科雌雄蟲中左右翅在上比例。

(四)、雄黃斑黑蟋蟀活體左右翅在上比例



右翅在上	左翅在上	表(四)
194	6	

圖(二十二) 利用研究用活蟲為標本，共計 200 隻黃斑黑蟋蟀標本，統計結果，左右翅位置之比例。

二、拋接實驗

(一)、拋接時的行爲

1、開翅

指拋起之蟋蟀兩前翅上舉，與蟲體夾一角度

2、左右開翅

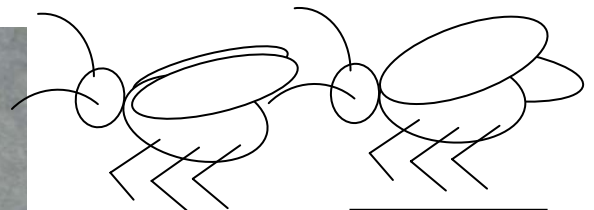
兩前翅水平張開後上舉，類似飛行時狀況，差別在於其後翅無擺動

3、水平飛行

前翅張開後，後翅擺動，造成一水平方向位移

4、脫臼

蟋蟀前翅張開落下後，短暫無法收回前翅，此狀態是左右開翅或水平飛行造成之結果



圖(二十三)
開翅

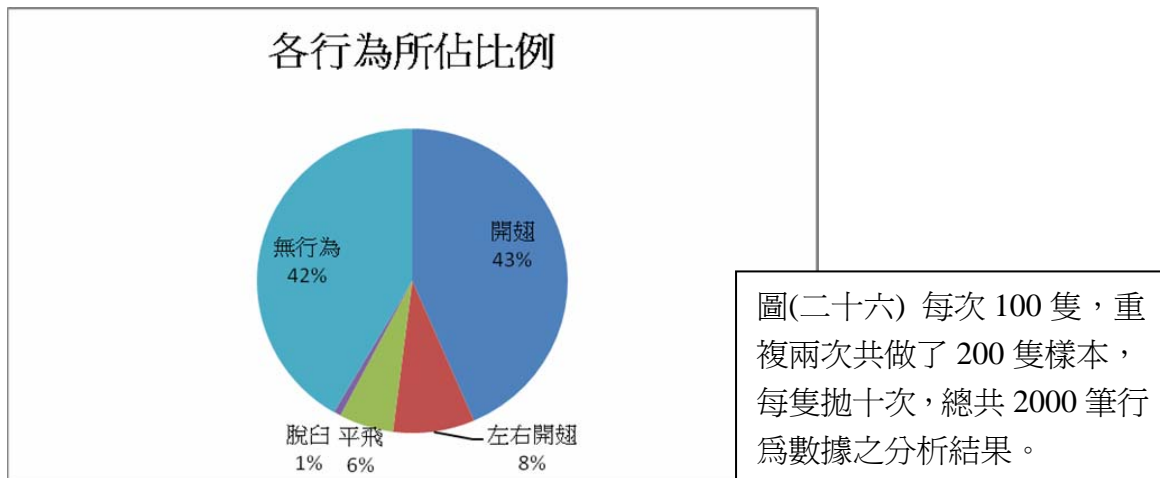
圖(二十四)
左右開翅

圖(二十五) 蟋蟀前翅張開過度脫臼貌。

5、前翅調整位置

蟋蟀由右翅在上經人為調整，或前述類似飛行的拋接行爲之後，翅的位置變爲左翅在上或由左翅在上變爲右翅在上的行爲，存在的原因，可能是因爲前翅有機會發生錯置，因而調整位置變成必然的動作。

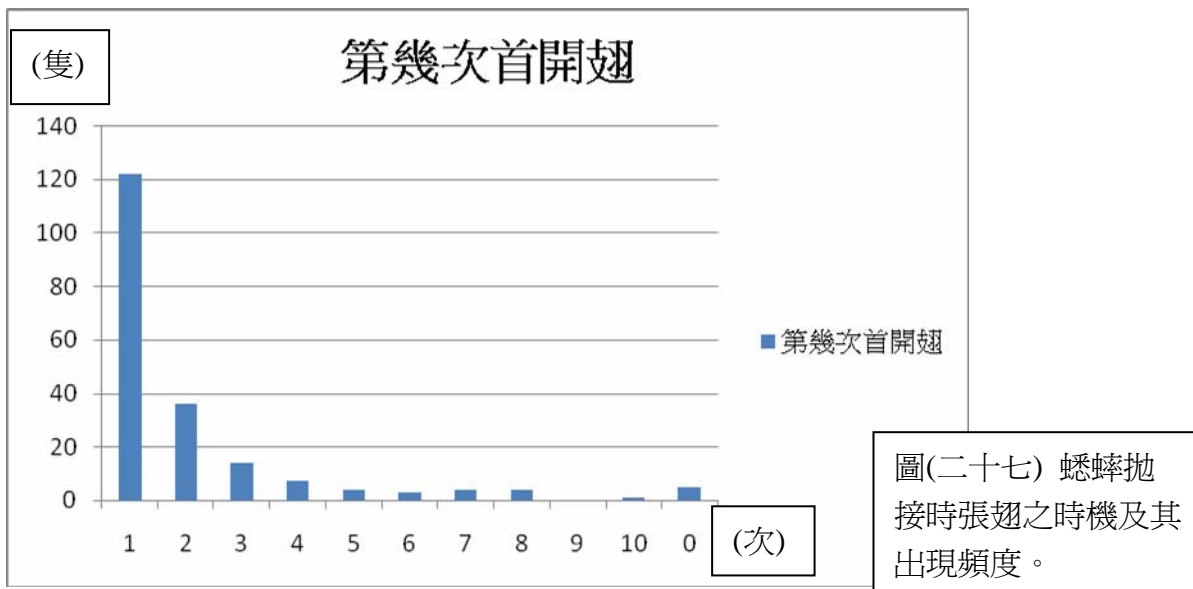
(二)、各行爲所佔比例



每次 100 隻，重複兩次共做了 200 隻樣本，每隻拋十次，總共 2000 筆行爲數據之分

析結果如圖(二十三)，拋接過程蟋蟀發生之各行為中會張開前翅共有 875 次，佔全部的 43%，左右翅皆張開者共有 170 次，佔 8%，顯示兩翅要一起張開的比例遠少於張開任意一翅的比例；而後翅張開作飛行狀者(6%)之比例與兩前翅張開者相近(7%)，此兩個動作均與飛行所需條件相符，兩者同時發生的比例雖未分析，但是兩種情形只要發生其中之一，極可能引發飛行；至於有過度張翅而造成脫臼無法調整者佔極少數，共有 15 次，佔 1%。然而有 836 次，佔 42%的拋接次數是毫無上述任何行為。

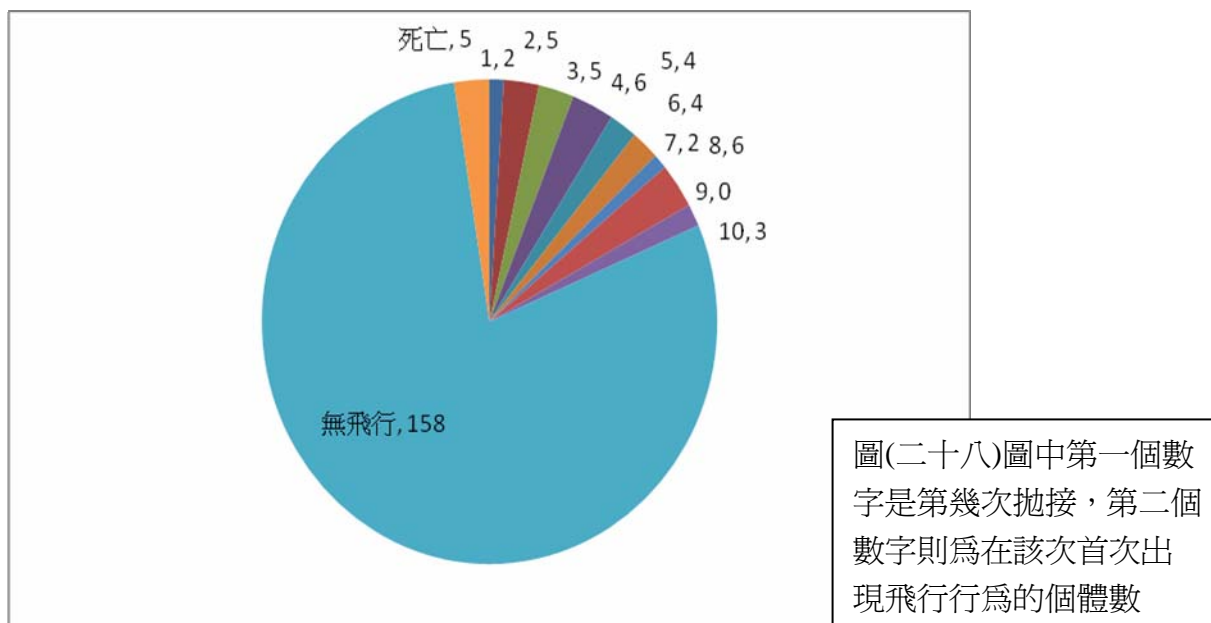
(三)、蟋蟀感知表現速度



圖(二十七) 蟋蟀拋接時張翅之時機及其出現頻度。

第一次拋起就張開雙翅者，共計 122 隻，61%。其次為第二次表現張開雙翅之行爲共計 36 隻，18%。

(四)、蟋蟀會在第一次就表現水平飛行的比例

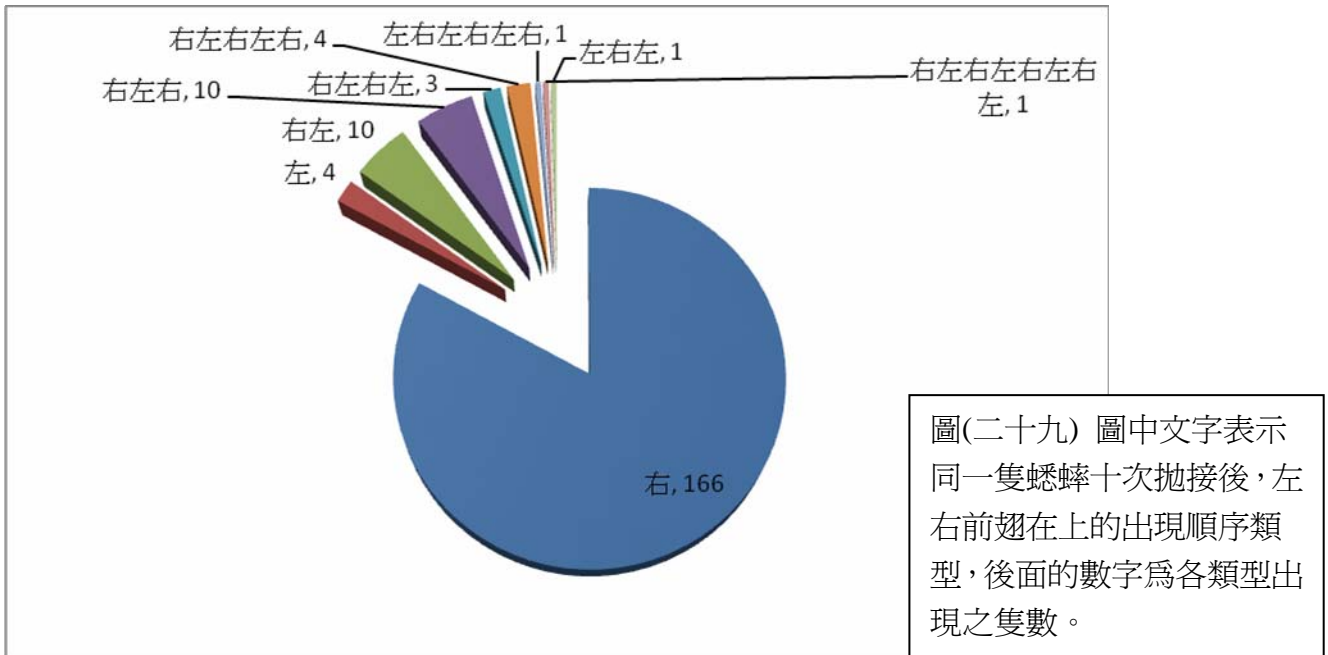


圖(二十八)圖中第一個數字是第幾次拋接，第二個數字則爲在該次首次出現飛行行爲的個體數

所有 200 隻蟋蟀中有 79%的蟋蟀在全部 10 次的拋接中，都是不飛行的，會飛行的蟋蟀，在第幾次開始有飛行表現？並無規律性。由此得知，蟋蟀之張翅雖和墜落時的重

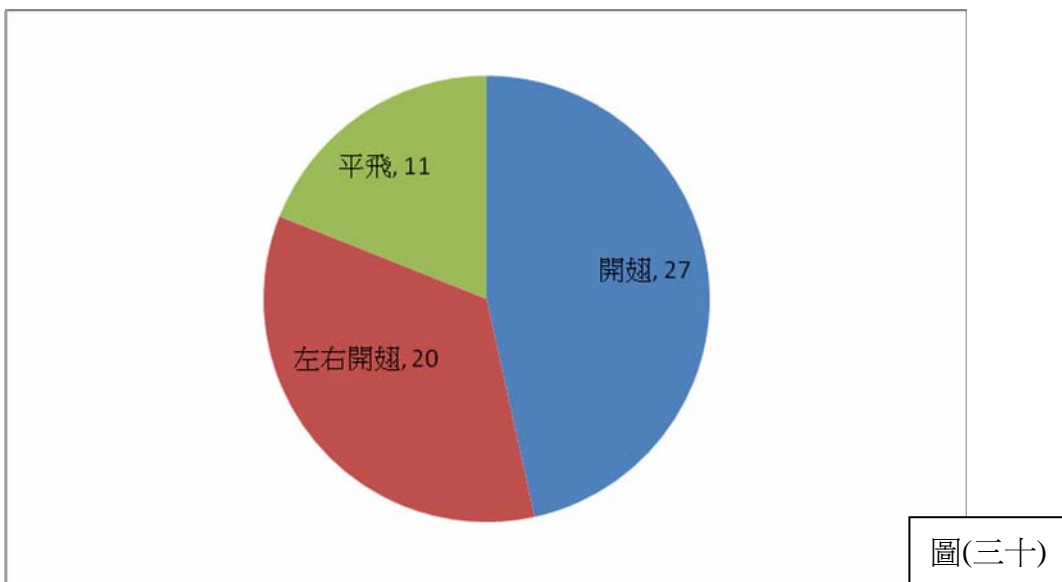
力加速度的感受性可能有關，然而蟋蟀的生理狀態及其飛行經驗可能相關，將再深入研究。

(五)、拋接中前翅錯置之情形



在上述 2000 次的拋接中，誤置成爲左翅在上的行爲共有 41 次佔 2.05%

(六)、調置前翅位置之各種方式比例



在上述 2000 次的拋接後之結果，不計順序類型，而有調整行爲者共有 58 次，顯示每次拋接時發生張翅行爲者 5.58%有調整行爲。調整的之比例以水平飛行者 11 次佔有調整行爲者之 19%；左右開翅者 20 次佔 34%；任一翅張開者 27 次佔 47%。這樣的行爲動作存在於翅之位置演化過程中，左翅在上的情形也是必然發生於蟋蟀下墜時，或感知重力加速度之狀態，前翅甚至後翅因而張開或至少上舉。這樣的行爲發生在蟋蟀極可能

也發生在螞蟥，然而錯誤的位置，不是慣用的鳴叫姿勢，產生的聲音特性不同於常態，難以發揮溝通的功能，但經雌性選擇結果，這樣的錯置與非常態聲音，在種內溝通時將被淘汰，因此，這類左翅在上而不調整的個體，在本研究 200 隻中只有 4 隻(2%)。這些少數不調整的個體其基因組成也無法透過成功的生殖而存留下來。所以最後只有右翅在上的個體成爲螞蟥發音時翅的正確位置類型。

三、調置實驗

(一)、調置時之行爲

螞蟥在發生左翅在上的位置時，會表現各種行爲，可能和正常的右翅在上時一樣，有些行爲異於常態，也有些平常不會出現的行爲。因此，爲了觀察方便也爲了敘述及比較時之標準，對於各行爲特別分別定義如下。

1、伸展調整

螞蟥在調整左翅在上的錯誤時所表現，螞蟥會先以六足將身體拱起，同時前翅向兩側開合，經常伴隨後翅稍微向兩側伸展，左右翅摩擦出聲音，Masaki(1987)指出即便是正常的右翅在上的情況下也會發生張翅調整的行爲

2、鳴叫

螞蟥舉翅摩擦，右翅在上或左翅在上，也不論舉翅的角度，均適用此定義。

3、打鬥

此實驗中的打鬥指螞蟥正面對立，舉翅鳴叫並開大顎威嚇對方即結束，並未有大大顎互相咬住的進一步行爲。

4、清理行爲 (以後足摩擦腹部或尾毛)

此行爲在觀察過程中頻繁發生，有時螞蟥以單一側後足的脛刺摩擦腹部或尾毛，有時則將雙後足同時舉起梳理尾毛，此行爲常在伸展調整與鳴叫之前、之後或同時進行。

5、開翅

螞蟥爬上觀察箱之壁，將前翅舉起，其樣貌與拋接實驗中的開翅極爲相似

(二)、實驗結果

1、羽化後未滿10天的黃斑黑蟋蟀雄蟲

編號	樣本數	伸展次數	鳴叫次數	調回個體數	第一隻調回時間(min)	一小時後調回隻數	拍攝時間(min)
第一次	5	16	18	1	1:38	2	10:00
第二次	5	2	0	1	0:20		10:00
第三次	5	3	0	1	0:24		10:00
平均	5	7	6	1	0:47		10:00

表(五)羽化後未滿 10 天之蟋蟀的調置情形

2、羽化後 10~20 天的黃斑黑蟋蟀雄蟲

編號	樣本數	伸展次數	鳴叫次數	調回個體數	第一隻調回時間(min)	一小時後調回隻數	拍攝時間(min)
第一次	10	24	6	6	3:22	9	10:00
第二次	5	14	0	4	0:27		10:00
第三次	5	14	0	4	0:56		10:00
平均	6.7	17.3	2	4.7	1:35		10:00

表(六)羽化後 10~20 天之蟋蟀的調置情形

3、羽化後 20~30 天的黃斑黑蟋蟀雄蟲

編號	樣本數	伸展次數	鳴叫次數	調回個體數	第一隻調回時間(min)	一小時後調回隻數	拍攝時間(min)
第一次	13	4	0	2	0:47	10	10:00
第二次	5	2	0	1	3:30		10:00
第三次	5	15	0	1	2:40		10:00
平均	7.7	7.3	0	1.3	2:19		10:00

表(七)羽化後 20~30 天之蟋蟀的調置情形

四、左翅與右翅在上鳴叫聲音差異分析

(一)、非求偶聲頻率特性與時間軸特性

1、右翅在上呼喚聲

主頻率(Hz)	唧聲率(次/秒)	唧聲長(秒)	唧聲間隔(秒)	脈衝比(脈衝數/唧聲)	脈衝長(秒)	脈衝間隔(秒)
5671.6	3.21	0.103± 0.0035	0.254± 0.0121	4	0.015± 0.0036	0.0126± 0.0020

表(八)右翅在上呼喚聲的時間軸與頻率分析

2、右翅在上打鬥中聲

主頻率(Hz)	唧聲率 (次/秒)	唧聲長(秒)	唧聲間隔 (秒)	脈衝比(脈 衝數/唧聲)	脈衝長(秒)	脈衝間隔 (秒)
5390.8	3.05	0.105± 0.0154	0.277± 0.0924	4	0.012± 0.0022	0.0141± 0.0069

表(九)右翅在上打鬥中聲的時間軸與頻率分析

3、右翅在上打鬥獲勝聲

主頻率(Hz)	唧聲率 (次/秒)	唧聲長(秒)	唧聲間隔 (秒)	脈衝比(脈 衝數/唧聲)	脈衝長(秒)	脈衝間隔 (秒)
5387.6	3.2	0.169± 0.0469	0.176± 0.0244	5	0.020± 0.0070	0.0822± 0.0045

表(十)右翅在上打鬥獲勝聲的時間軸與頻率分析

4、右翅在上操弄聲

主頻率(Hz)	唧聲率 (次/秒)	唧聲長(秒)	唧聲間隔 (秒)	脈衝比(脈 衝數/唧聲)	脈衝長(秒)	脈衝間隔 (秒)
5483	3.07	0.169± 0.0129	0.196± 0.052	6	0.019± 0.0023	0.0101± 0.0028

表(十一)右翅在上操弄聲的時間軸與頻率分析

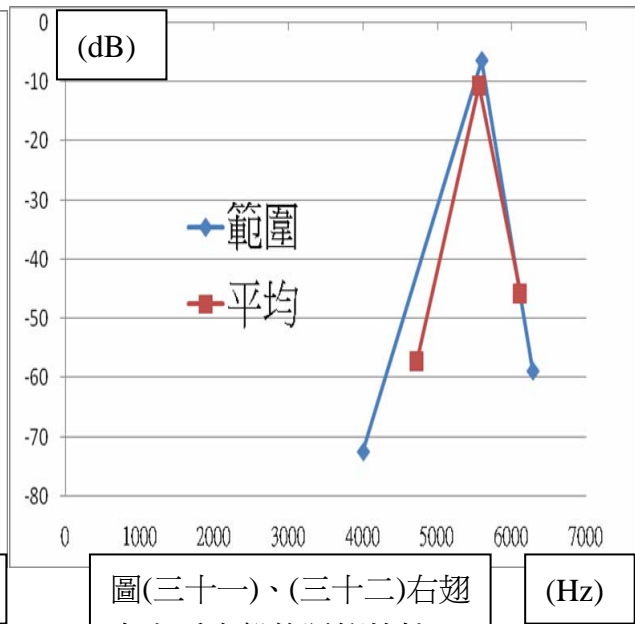
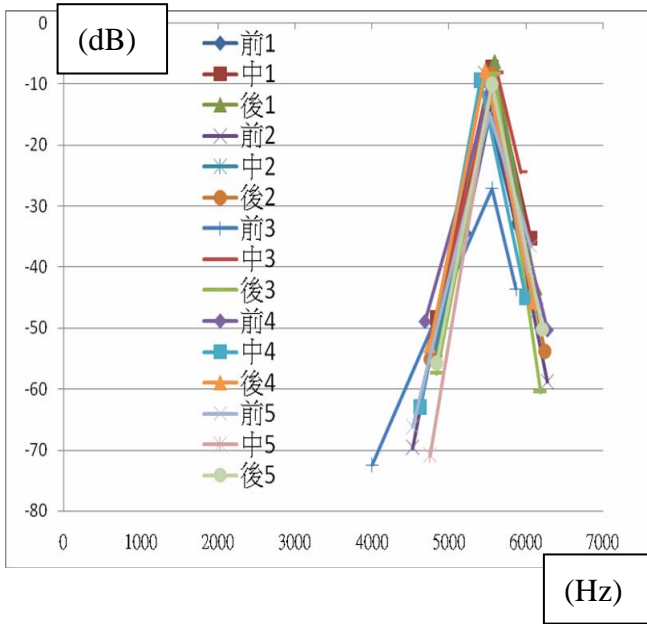
5、左翅在上操弄聲

主頻率(Hz)	唧聲率 (次/秒)	唧聲長(秒)	唧聲間隔 (秒)	脈衝比(脈 衝數/唧聲)	脈衝長(秒)	脈衝間隔 (秒)
5486	3.68	0.143± 0.0139	0.136± 0.017	5	0.015± 0.0070	0.0118± 0.0029

表(十二)左翅在上操弄聲的時間軸與頻率分析

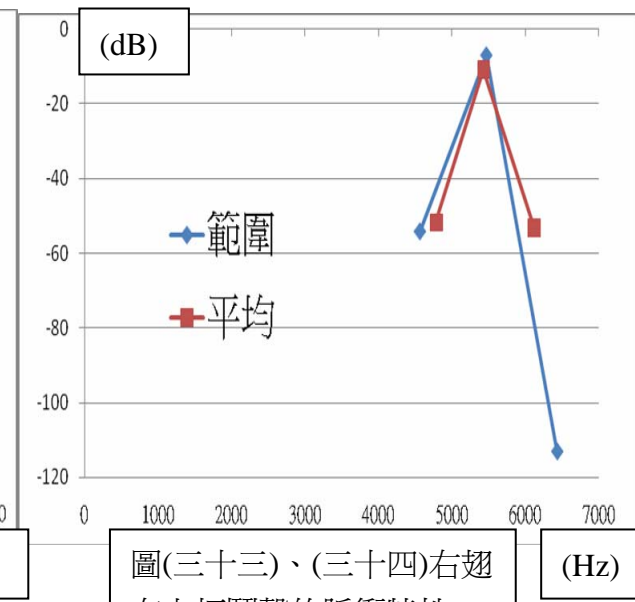
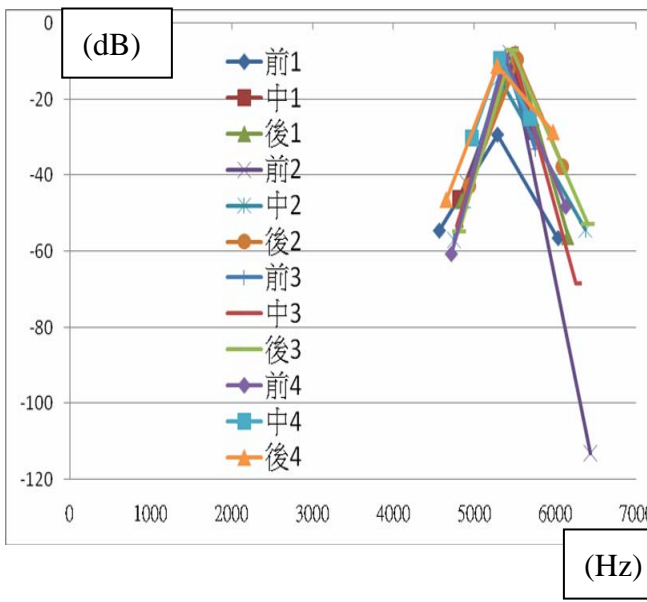
(二)、非求偶聲單一脈衝特性分析

1、右翅在上呼喚聲(calling) 之主頻率



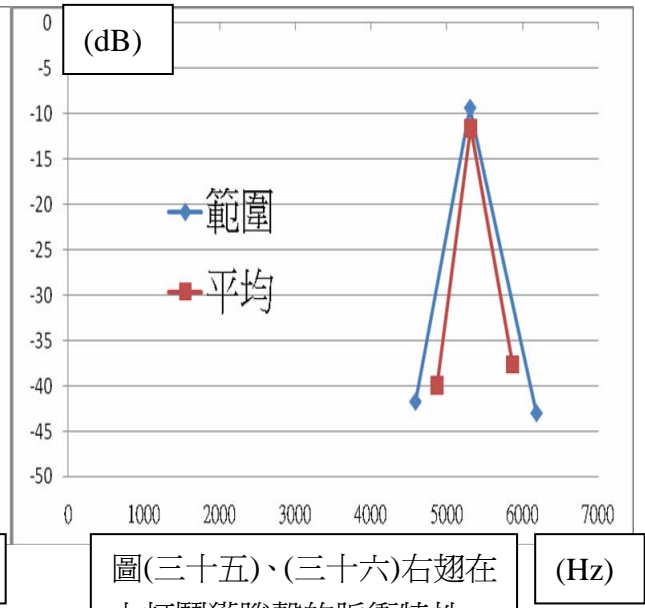
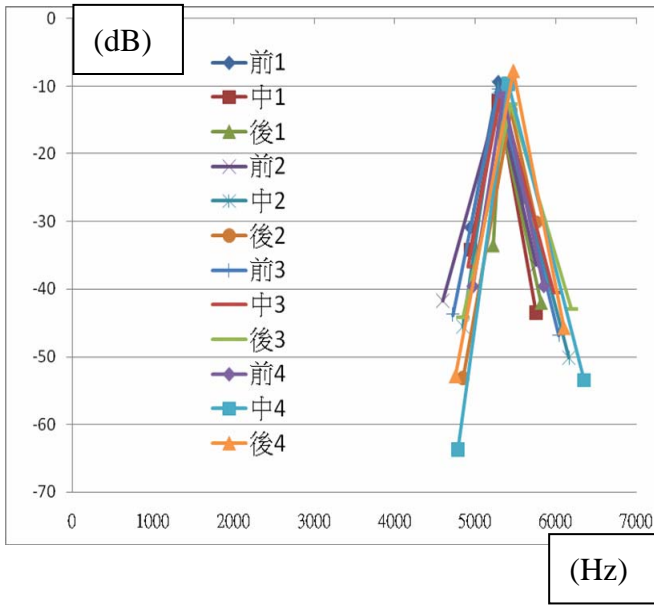
圖(三十一)、(三十二)右翅
在上呼喚聲的脈衝特性

2、右翅在上打鬥中聲之主頻率



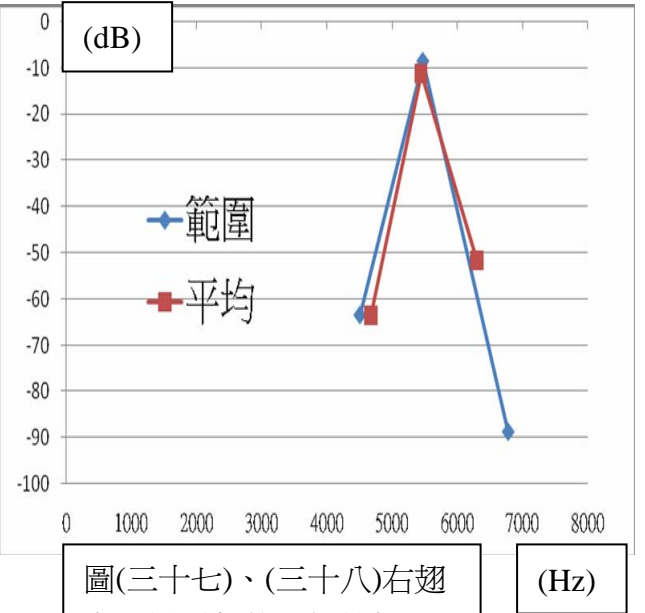
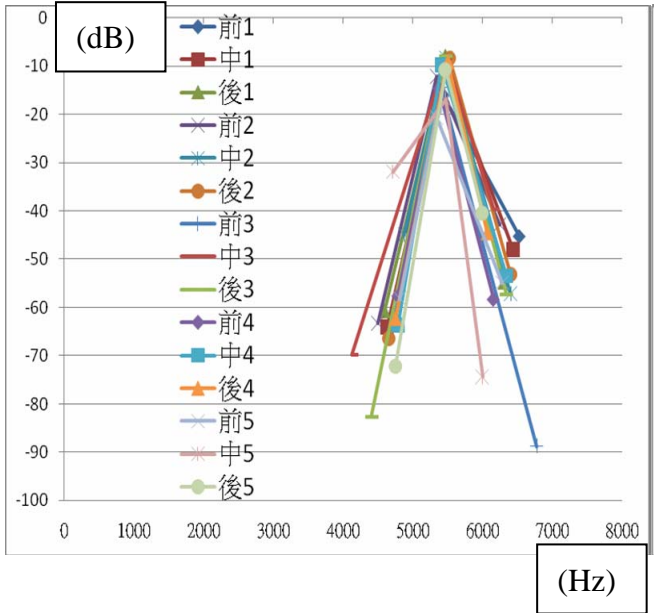
圖(三十三)、(三十四)右翅
在上打鬥聲的脈衝特性

3、右翅在上打鬥獲勝聲之主頻率



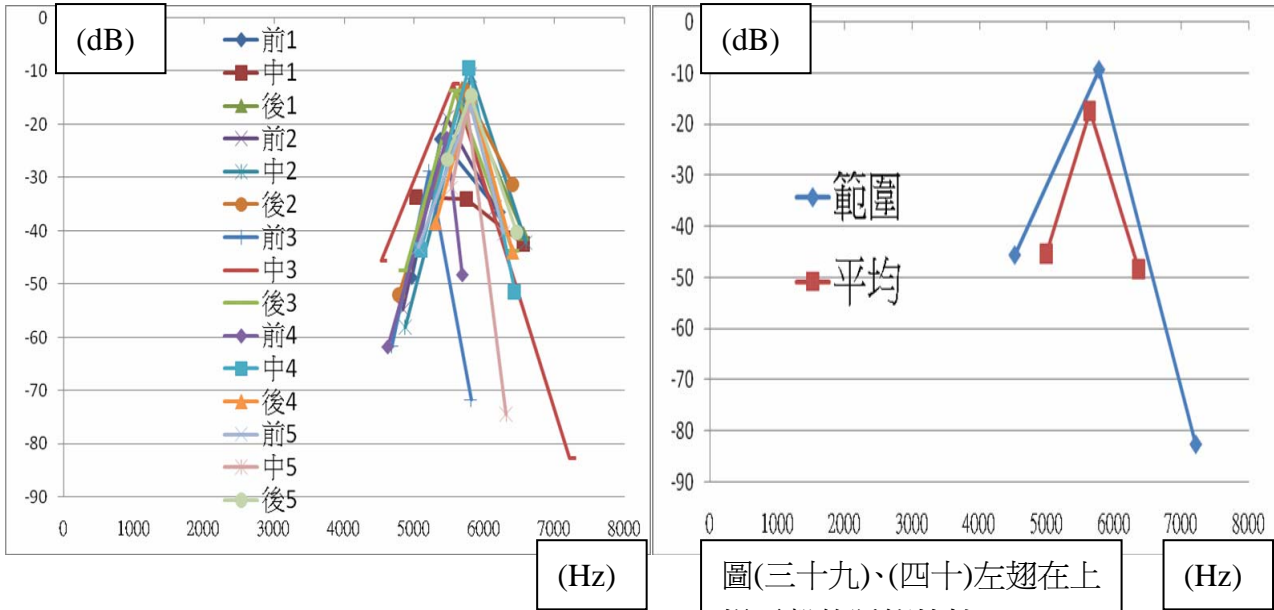
圖(三十五)、(三十六)右翅在上打鬥獲勝聲的脈衝特性

4、右翅在上操弄聲之主頻率



圖(三十七)、(三十八)右翅在上操弄聲的脈衝特性

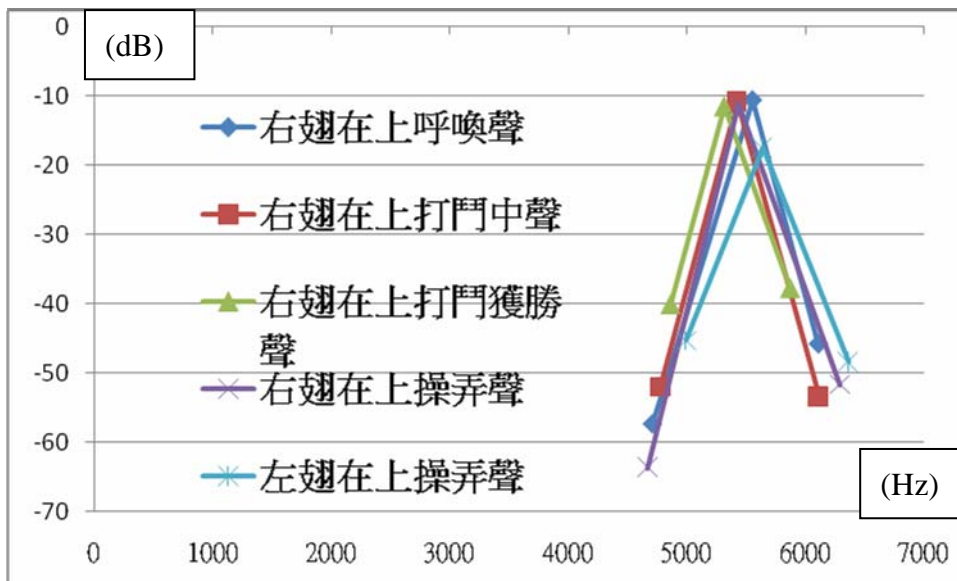
5、左翅在上操弄聲之主頻率



6、脈衝能量分析

	右翅在上呼喚聲	右翅在上打鬥中聲	右翅在上打鬥獲勝聲	右翅在上操弄聲	左翅在上操弄聲
abc 所圍面積	27797.1	28017.231	13771.175	38117.178	20010.943

表(十三)



圖(四十一)各種行為背景的鳴叫脈衝特性比較

7、各種處理黃斑黑蟋蟀不同行為背景發出之聲音主頻率上升與下降率之比較

	呼喚聲(右上)	打鬥中聲(右上)	打鬥獲勝聲(右上)	操弄聲(右上)	操弄聲(左上)
b-a(Hz)/c-a(Hz)	0.603	0.482	0.448	0.474	0.469
c-b(Hz)/c-a(Hz)	0.397	0.518	0.552	0.526	0.531

表(十四)

8、各種處理黃斑黑蟋蟀不同行為背景發出之聲音主頻率強度上升與下降率(強度差/頻率差) 之比較

	呼喚聲(右上)	打鬥中聲(右上)	打鬥獲勝聲(右上)	操弄聲(右上)	操弄聲(左上)
ab 間上升率 (dB/Hz)	0.055	0.064	0.063	0.068	0.043
bc 間下降率(dB/Hz)	-0.06	-0.06	-0.047	-0.05	-0.04

表(十五)

(三)、求偶聲分析

1、求偶聲波形圖

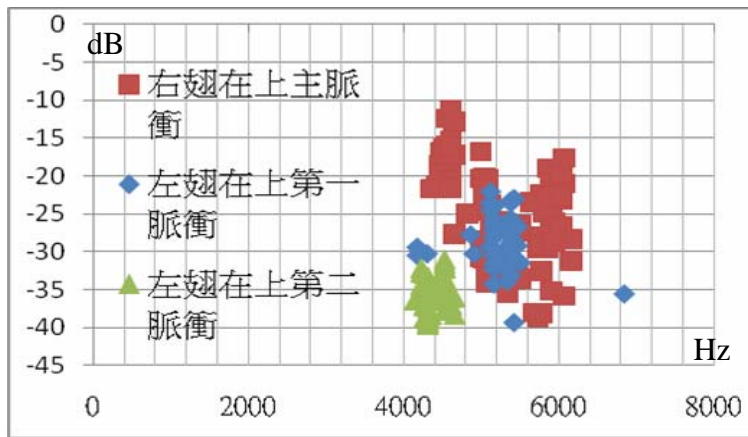


圖(四十二)右翅在上求偶聲波形圖



圖(四十三)左翅在上求偶聲波形圖

2、求偶聲頻率特性與時間軸特性



圖(四十四)脈衝主頻率散佈圖

唧聲率 (次/秒)	唧聲間隔 (秒)	脈衝比(脈衝數/唧聲)	脈衝長(秒)
3.76	0.226±0.023	1	0.020±0.0034

表(十六)右翅在上求偶聲的時間軸與頻率分析

唧聲率 (次/秒)	唧聲間隔 (秒)	脈衝比(脈衝數/唧聲)	脈衝長(秒)	脈衝間隔 (秒)
4.23	0.188±0.011	2	0.008±0.0014	0.028±0.0037

表(十七)左翅在上求偶聲的時間軸與頻率分析

五、性擇實驗

	選擇右翅在上聲	選擇左翅在上聲	總樣本數
第一次	17(68%)	8(32%)	25
第二次	12(60%)	8(40%)	20

表(十八)雌蟲對左、右翅在上的求偶聲偏好

Y型管性擇實驗

	選擇右翅在上聲	選擇左翅在上聲	判定不選擇	總樣本數
第一次	16(73%)	6(27%)	15	37
第二次	13(87%)	2(13%)	6	21

表(十九)改進後雌蟲對左、右翅在上的求偶聲偏好

陸、討論

一、蟋蟀中左翅在上的比例與其可能成因

由圖(十九)與圖(二十)可看出所有檢查的 536 件標本中，右翅在上的蟋蟀比例高達 85%，僅就蟋蟀科而言更高達 87%，而從圖(二十)中更可看出左翅在上的 51 個體(11%) 中就有 9%是來自雌蟲的數據，證實了 Masaki 所說的，左翅在上在雄蟲極為罕見，在雌蟲較為常見，雌雄間比例的差異可以推測對雄蟋蟀而言右翅在上應是有著相當重要的意義。

再進一步調查黃斑黑蟋蟀活體中雄蟲左右翅在上的比例，得到圖(二十二)，可以確定與標本觀察結果極為相符。

二、拋接實驗

由圖(二十九)中可看出 15%的蟋蟀 (30 隻)在 10 次拋接中，翅的交疊情況也是多變的，而且拋接後變為左翅在上的行為比例是 2.05%，這比例對蟋蟀中較善於飛行的黃斑黑蟋蟀來說，勢必造成自然產生一些左翅在上的情形，這一點可以提供檢查活體標本時雄蟲中 3%的左翅在上個體出現的可能原因(圖(二十二))。

由圖(二十七)可看出絕大數的蟋蟀在前兩次拋接時就能表現出開翅的行為，據此推測這可能是蟋蟀的重力感覺器，在感受到身體位置變化後，能夠立刻依據訊號傳遞之內容，刺激產生修正前翅位置的行為，這也說明了蟋蟀很可能因為一次掉落就將右翅在上錯置為左翅在上，而與圖(二十八)比較可發現蟋蟀的平飛行為之後的調整行為則是呈現隨機表現的狀況，且 79%的蟋蟀在 10 次拋接中是不飛行的。

三、調置實驗

此實驗證實了蟋蟀對在異常狀況發生下(實驗中是人為操作調整)產生的左翅在上，存在調整回右翅在上的行為，推測蟋蟀是藉由前翅上的感覺毛偵測到翅的異位，進而產生調整行為，由表(五)可見到蟋蟀最快可在 20 秒鐘就調整成功。

比較表(五)(六)(七)可以發現到第一隻蟋蟀將左翅在上調回右翅在上所須的時間平均與羽化後日齡(day after emergency, DAE)有關，日齡越高調回翅位置的時間越晚，但在十分鐘的時間內翅位置調回的隻數 20 日齡以上者是 10~20 天日齡的蟋蟀前翅位置調回比例較高，且伸展次數也較多。

實驗中觀察到在左翅在上的狀態下，蟋蟀也能鳴叫，可以衍生出兩種可能說法：一是如果傳入的訊號是相同的，那竟然可以產生左翅在上鳴叫和右翅在上鳴較兩種不同的行為結果，另一是如果傳入的訊號是不同的，在相同的結構下，產生了不同的聲音溝通功能。

另外，在實驗過程中觀察到蟋蟀用後足脛節側或端刺摩擦腹部與尾毛的行爲，應該是一種清理行爲(grooming)，自潔的行爲常與伸展翅的行爲一起出現，推測可能是有感覺器感受到異常訊號狀況，排除異常行爲所產生，而實驗中也觀察到蟋蟀因爬牆而開翅的行爲，推測在自然情形下蟋蟀攀爬斜面也有可能出現此行爲，所以更增加了一種左翅在上發生的可能原因。

四、聲音分析

比較表(八)(九)(十)(十一)(十二)五種情況下的主頻率，可發現在無任何刺激下的自然呼喚聲較其餘四者高，在打鬥中及打鬥獲勝後產生的聲音主頻率極爲相似，分別爲 5390.8 及 5387.6(Hz)，同樣操弄的聲音主頻率也幾乎相同。

比較表(八)(十一)可發現蟋蟀在操弄前後唧聲長、唧聲間隔之和與脈衝長、脈衝間隔之和皆近乎相同，但唧聲長與脈衝長都是操弄的較長，所以在時間軸特性上此二者的比例都是操弄的較大，而且操弄的脈衝比也較自然呼喚的大，推測可能與翅舉起的角度有關進而影響到彈器、弦器的摩擦方式。

比較表(十一)(十二)同樣受到操弄的左翅在上與右翅在上的唧聲率，可發現左翅在上的唧聲較爲短促，而脈衝的時間特性則與右翅在上無太大差異，推測是連接蟋蟀前翅的肌肉應用不同所造成。

由圖(三十九)與圖(三十一)(三十三)(三十五)(三十七)比較可大略看出左翅在上單一脈衝頻譜較其他右翅在上的頻譜凌亂，推測可能是左翅在上時彈器摩擦位置不斷受翅的上舉角度或翅的彎曲弧度改變而改變，可以說其脈衝特性是較右翅在上的不穩定。

表(十三)爲圖(四十一)的 a、b、c 三點所圍出的面積，可以顯示主頻率(b 點)的相對能量強度，由表中可看出以呼喚聲爲對照下，右翅在上操弄聲的主頻率相對能量較強，右翅在上打鬥聲的主頻率相對能量相差不遠，右翅在上打鬥獲勝聲的主頻率相對能量較弱，在比較同樣操弄條件下，右翅在上主頻率相對能量較左翅在上大。

在表(十四)黃斑黑蟋蟀不同行爲背景下，各種處理發出之聲音主頻率上升與下降率，比較結果雄蟋蟀呼喚聲上升比下降之差值高許多，而其他與打鬥有關的聲音無論左翅在上，或右翅在上，差值均不大。但顯然，右翅在上與左翅在上的差異似乎沒有相關性。

表(十五)則顯示聲音主頻率能量變化以聲音強度上升差值比頻率之差值爲上升率同理算出下降率，比較結果發現，右翅在上之打鬥勝利振翅發聲的主頻率能量分佈方式與人爲操弄之雄蟋蟀聲音相似，而其他右翅在上之打鬥相關聲音與呼喚聲音之特性衰退率

比上升率高情形顯然不同。然而，這樣的研究結果尚屬初步，需要再加強分析。

爲了確定實驗中所錄到的左翅在上聲，真的是蟋蟀爲了求偶所發出的聲音，比較了其與正常右翅在上的呼喚聲、人爲操弄聲、打鬥聲、求偶聲的相似性，在加上鳴叫時伴隨的行爲，認定其應屬於求偶聲。而左翅在上與右翅在上的求偶聲的差異，以人耳即可聽出，更可由圖(四十二)(四十三)(四十四)看出右翅在上的求偶聲其唧聲由一個主脈衝及偶爾幾個細小的脈衝組成，而左翅在上的則穩定由兩個脈衝組成，相較之下，右翅在上的主脈衝頻率及強度分佈範圍較廣，左翅在上的第一脈衝則多比第二脈衝較強且高頻。

關於左翅在上與右翅在上鳴叫聲不同的可能原因如下：

- (一)、摩擦所使用的發音齒或發音齒數不同。
- (二)、揮動前翅的速度不同。
- (三)、翅的彎曲弧度不同，而影響共振出的聲音。

五、初步性擇實驗

假說：蟋蟀與螽斯同屬直翅目，而分別擁有右翅在上與左翅在上(至少在摩擦發聲的部位)的普遍性狀，他們祖先性狀則可能爲其一，若在演化過程中出現雄蟲翅的錯置，而又不曾調整，則會被性擇的壓力淘汰，但若有雌蟲剛好偏好這種變異的聲音，久而久之，演化的分期就可能因爲這樣的生殖隔離而產生。

雖然表(十八)大略顯示雌蟲較偏好右翅在上的求偶聲，但比例沒有預期的顯著，檢討的結果爲聲源相對，而蟋蟀的聽器只能朝一個方向，改進後進一步採用 Y 型管進行性擇實驗，以確保雌蟲能同時聽到兩個聲源。

六、Y 型管性擇實驗

在實驗中有一定數量的雌蟲是判定不選擇的，推測原因如下：

- (一)、雌蟲可能尚未成熟到能進行交配，所以對求偶聲無反應。
- (二)、雌蟲已交配過，而對求偶聲無反應。
- (三)、雌蟲對兩中聲音的分辨能力不佳，十分鐘的實驗時間仍不足其做出選擇。

所以在數據統計分析時，先排除不選擇的雌蟲，並進行卡方分析。

先做兩種假設

H_0 ：雌蟲對兩種聲音沒有偏好

H_a ：雌蟲對兩種聲音有偏好

並選定顯著水準 $\alpha = 0.05$

分析資料的自由度爲 1，則臨界值爲 3.841，意即 X^2 小於 3.841， H_0 成立， X^2 大於 3.841， H_a 成立。

	選擇右翅 在上聲	選擇左翅 在上聲	總數
第一次	16	6	22
預期	11	11	22

$$X_1^2=5.730$$

	選擇右翅 在上聲	選擇左翅 在上聲	總數
第二次	13	2	15
預期	7.5	7.5	15

$$X_2^2=17.452$$

兩次分析結果皆顯示雌蟲對右翅在上的求偶聲有顯著偏好，可以推測右翅在上的雄蟲有相對較大的機會吸引雌蟲完成求偶，可能因此較易繁殖成功。

柒、結論

- 一、蟋蟀科的雄蟲右翅在上比例高達 96%，而雌蟲的左翅在上比例偏高些，可知右翅在上的翅位置類型可能是演化過程中蟋蟀雄蟲的關鍵適應特徵。
- 二、黃斑黑蟋蟀會因拋接時發生之水平飛行、開翅、左右開翅等行爲，而使左翅在上個體出現，這也爲蟋蟀左翅在上個體的存在提供一個可能的行爲機制。
- 三、黃斑黑蟋蟀調整行爲存在，使得蟋蟀能夠將翅位置出現異常的左翅在上情形調成右翅在上。
- 四、黃斑黑蟋蟀左翅在上的鳴叫聲的時間軸特性與脈衝特性顯然與右翅在上的鳴叫聲有些微差異，在頻率特性上則是無顯著差異。
- 五、黃斑黑蟋蟀雄蟲在求偶前，若感知左翅在上的錯誤，大都會先進行調整，但亦有例外，而左翅在上的求偶聲的脈衝比爲 2 異於右翅在上的 1。
- 六、黃斑黑蟋蟀雌蟲對右翅在上求偶聲的偏好顯著高於左翅在上的求偶聲，可支持性擇是蟋蟀演化成右翅在上的動力。

捌、參考文獻

- 1.吳哲榕，2005，蟋蟀聲音分析與聲音行爲探討，台灣 2005 年國際科學展覽會，11-15
- 2.楊正澤，1999，蟋蟀聲學特徵分析，昆蟲分類及進化研討會專刊，175-197
- 3.郭寶錚、陳玉敏(民93)。生物統計學(2版)。臺北市：五南。
4. Dumortier, B.1963. The physical characteristics of sound emission apparatus in Athropoda. R. G. Busnel, ed. Acoustic Behavior of Animals. 933. 346-373.
- 4.Otte ,D. 1992. Evolution of cricket songs. Academy of Natural Sciences, Philadelphia, Pensiylvania, 19103. 25-49.
5. Paul A. Stevenson, Hans A. Hofmann,* Korinna Schoch, and Klaus Schildberger. 2000. The Fight and Flight Responses of Crickets Depleted of Biogenic Amines. Institut fu" r Zoologie, Universita" t Leipzig,

Talstrasse 33, D-04103 Leipzig, Germany. 112-118.

6. Sinzo Masaki, Mitsuko Kayaoka, Kazuya Shirato, and Masahide Nakagahara. 1987. Evolutionary differentiation of right and left tegmina in crickets. *Insect evolution*. 311-318.

玖、未來展望

- 一、將前翅疊置情形的研究擴展到直翅目其他昆蟲，尤其是螞蟻，以完成更完整的演化推論。
- 二、分析更多行為背景下，左翅在上的鳴叫聲與右翅在上的差異。
- 三、找出左翅在上發音齒磨擦位置與右翅在上的異同。
- 四、完成實驗流程圖中未完成的與螞蟻的比較。
- 五、找出左翅在上與右翅在上的性狀遺傳模式。