

草木土石皆是傳聲筒： 動物的震動覺感官世界

Vibratory Sensation in Animals

吳忠慧 國立臺灣大學生態學與演化生物學研究所

Wu, Chung-Huey Institute of Ecology and Evolutionary Biology, National Taiwan University

68

整張蜘蛛網在實驗室震盪器的控制下微微震動著，一隻歐洲花園蜘蛛(European garden spider)守在網中央，前肢緊握向外延伸的蜘蛛絲，像專心等待著什麼；突然一波震動傳至，只見牠用力拉扯幾下絲線，迅速撲往那落在網上的震動來源，大口一咬並用黏絲網綁住這個「獵物」後，這才發現所抓住的，只是一根模擬著落網昆蟲震動的實驗用吸管頭。

動物求生存，需要可靠的感官能力，方能聽見機會、看見危險，與外界交流溝通；近代科學的進步，也揭露了電磁、熱、化學等非人類感官對許多動物的重要性。不過對那隻鍛羽而歸的花園蜘蛛來說，至關重要的卻是一個截然不同的感官機制：傳遞於固體中的震動。那是一個在自然中無所不在，但社會大眾對其十分陌生的感官系統——固體源震動覺(substrate-borne vibratory sensation)，一個在空氣中聽不見、卻透過草木土石等固體中的震動來「聆聽」外界、進行溝通的奇妙感官世界。

古老又廣佈的震動覺

廣義來說，利用「震動」作為溝通管道並不是件新鮮事——一人耳所能聽見的各式聲

音，其實就是空氣分子傳遞的震動波，被我們的聽覺器官所偵測、捕捉。然而震動覺所針對的，則是那些穿梭傳遞在岩石、土地、建物等固體物之中的震動，例如風吹雨打、行走踱步，乃至於地震所產生的震盪波動。這些看似隱晦的、無法被耳朵聽見的大地低喃，就成了人們難以體會的一個感官領域。不過自然中許多生物，卻具備了接收並解析固體中震動的感官能力，因此得以敏銳、細緻的「聽懂」大地中的震動聲響，並透過震動來「說話」。對許多生物而言，地面之下比地面之上充滿更多多采多姿的訊息，而大地土石與植物枝幹，就是牠們暢所欲言的媒體管道。

震動覺這乍聽之下冷僻的感官能力，其實早在上億年前就已存在，且至今相當廣泛的存在於動物界中，甚至受到許多物種的深度依賴。人們在歷史上對於動物震動覺的臆測與觀察記錄相當久遠但零散，例如發現動物對地震的奇特反應、昆蟲敲擊地面的舞蹈行為等。然而直至1970年代，主流學界都還認為固體上所傳遞的震動只不過是單純的物理性刺激，雖然動物能感受到，但難以傳遞有意義的生物訊號、



圖1 一隻花園蜘蛛感受到網上傳來的震動，即將要撲向來源處。(Photo credit: You As A Machine (Flickr account name))(CC BY-SA 2.0)(連結：<https://www.flickr.com/photos/youasamachine/8013492462/sizes/o/>)(圖片經過裁減)

作為溝通之用。直到二十世紀末，當震動偵測器、震動產生器、電腦等儀器變得普及，且價格為一般研究室可負擔後，科學家才得以利用實證實驗去分析固體震動訊號的內容，觀察並證實了震動覺對許多動物偵測環境、溝通互動的重要性，同時也透過解剖學、古生物學的證據累積，揭露了它在演化上的悠久歷史。

震動覺在生物演化歷史上的發生時間，幾乎和兩棲類從海洋登陸的時期相同。最初登陸的兩棲類生物，在演化出聽覺器官之前，很可能就是透過牠們接觸地面的下顎，去接收地面震動聲響以「聆聽」外界。這樣的原始震動覺機制，其實依舊存在於現在的兩棲、爬蟲類身上，例如蛙類便具有對固體震動極度敏感的內耳前庭小囊。而後進一步將震動覺發揚光大的，則是世上物種數最多的節肢動物們，包含蠍子、蜘蛛、昆蟲等。以昆蟲為例，在所有使用廣義震動作為溝通管道的物種中(包含空氣、水、與固體震動)，有92%、大約二十萬種的物種具備了針對固體震動的震動覺能力，而更有71%、大約十五萬種的物種完全只仰賴固體源震動覺作為對外溝通管道

(Cocroft, R. B., & Rodriguez, R. L., 2005)。在哺乳類、鳥類中，也不乏使用震動覺的物種案例。自古至今，這些形形色色的生物們早已使用著各種接收、發送固體震動的器官與機制，聆聽並敲打、摩擦、撞擊著植被與大地，熱絡的在固體震動覺的頻道上喋喋不休。

動物中的震動覺好手

使用震動覺的動物種類如此之多，各自的運用方式與目的也相當多樣。在地表與樹叢之間，蜘蛛即是一群使用震動訊號的佼佼者。許多結網型的蜘蛛懂得使用震動來分辨落網獵物的種類、大小、威脅性，來決定是否該撲擊而出；對於樹葉枯枝等意外落網的雜物，牠們不僅不會誤判，還會知道該馬上清除並修補蜘蛛網的破損。震動在蜘蛛求偶行為中扮演的角色，更是讓人歎為觀止。以許多常見的結網蜘蛛為例，雄蛛在求偶時必須小心翼翼的爬上雌蛛的網，用前肢輕觸網絲，「彈奏」出表明其追求者身分的震動歌曲，待成功吸引雌蛛注意並得以接近後，才能獲得交配的機會；所彈的震動訊號若出了差錯，

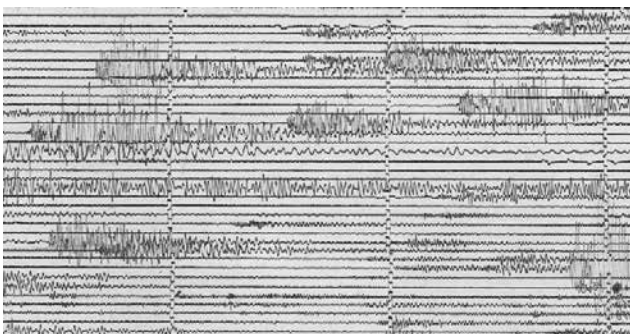


圖2 傳遞於固體表面的震動波，具有各種頻率、振幅等特徵，有些能攜帶有意義的生物訊息。(Photo credit: United States Forest Service)(Public domain)(連結：<https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Harmonic—tremor.jpg>)



圖3 一對尖尾銀腹蛛的求偶儀式，左方雄蛛邊彈奏著震動訊號，邊逐步靠近雌蛛。(Photo credit: Vipin Baliga)(CC BY 2.0)(連結：<https://www.flickr.com/photos/vipinbaliga/10774869516/sizes/o/>)(圖片經過裁減)

雄蛛甚至一開始就會被視作獵物而被雌蛛捕食呢！其他的遊走型蜘蛛如跳蛛、狼蛛等，往往也都擅於使用震動來探測環境、求偶傳情。

震動覺並不是小型無脊椎動物的專利。對大型哺乳類而言震動覺可作為溝通及環境探測的有用工具。以大象為例，牠們能夠用腳掌的肉墊接收相當距離外傳來的地表震動，並辨識出熟悉與陌生同伴的震動聲響、分辨出背景雜訊以及有意義的危險警告震動(alarm call)，以得知同伴位置、危險威脅、乃至遠方天候等重要資訊。研究更發現，牠們透過低鳴、踩踏所產生的這些地面低頻震波，傳遞的距離可能遠達三十多公里，是鳴叫聲在空氣中所能傳遞距離的三倍多，而且較不容易受到環境阻礙物的干擾。如此好用的遠距傳訊管道，無論在偵測同伴、提醒警戒、乃至尋覓求偶對象上，都是一大利器。

生物使用震動覺的方式，也可以複雜且充滿謀略的令人瞠目結舌。其中一個經典的例子，主角是獵蝽(assassin bug)和數種遊走掠食性蜘蛛。這些掠食者喜愛捕食結網型的蜘蛛，但又很難偷偷接近那些坐落在蜘蛛網中央、隨時保持警戒的狩獵對象——因為蜘蛛網是很好的「震動保全系統」，任何輕微的擾動都會引起主人的注意，更不用說是偷渡其上的入侵

者的腳步震動。然而獵蝽這些精明的掠食者，卻具備了破解這套保全措施的陰險手段：牠們能在蜘蛛網上彈奏出模擬落網獵物的震動，甚至模仿出異性求偶的震動歌曲，使得網主人受騙前來，在毫無防備之下被偷襲捕食！如此精采的謀對謀攻防，可說是震動覺演化上的一個極致產物。上述這些案例，都反應出震動覺強而有力的形塑了許多生物的行為方式、感官器官和生活史，證明了震動覺在生物學、生態學上是不容忽視的一個環節。

震動覺也有噪音問題

震動覺是種感官系統，也像視覺和聽覺一樣會受到噪音、雜訊的干擾。例如身處噪音環境的我們，不僅會因為嘈雜環境而聽不清楚彼此的話，同時也可能難以集中注意力，乃至忽略周遭重要的事物(並因此遭遇危險或錯過機會)。使用震動覺的生物也會面臨類似的考驗。有些生物對震動噪音的分辨能力相當出色，能夠區分雜訊和有意義的震動訊號，即使身處噪音環境之中，也能掌握狀況、做出正確反應。一個有趣的案例是熱帶雨林中紅眼樹蛙(red-eyed treefrog)蝌蚪孵化的過程：被產在池塘旁枝葉上的卵囊裡的蝌蚪，為了避免被天敵捕食，會在偵



圖4 大象的足底肉墊能夠用來偵測地表震動，獲知環境或同伴訊息。(Photo credit: mliu92 (Flickr account name))(CC BY-SA 2.0)(連結：<https://www.flickr.com/photos/mliu92/3478822850/sizes/o/>)

測到天敵逼近的震動時，提前破卵而出逃入水中。重要的是，牠們也能分辨出日常降雨造成的震動「假警報」，避免把雨滴噪音錯認成來襲的天敵，而過早孵化破卵，白白浪費了繼續發育成長的機會。不少生物就和紅眼樹蛙卵一樣，即使在重要震動訊號與噪音十分相似時，還是能明察秋毫，不迷失在嘈雜雜訊裏。

但是也有生物會受到震動噪音雜訊的負面影響，使得行為表現變差、甚至因此有生命危險。例如綠蝽 (green stink bug) 一類昆蟲的求偶行為，常包含雌雄間在植物上一連串的震動情歌互動。近年的研究發現，在周遭充斥著風的震動噪音時，牠們的震動歌曲會被干擾，使得聆聽者對追求者失去興趣，導致求偶失敗率上升。因此綠蝽自己也懂得避開風大嘈雜的時段，等待風勢稍歇的空檔再繼續展開求偶行為 (想必那些不懂得掌握良辰吉時的個體都早早被淘汰了)。除了風吹草動之外，綠蝽也會受到其他昆蟲的震動訊號影響，如果同時有別的物種也在傳送震動歌曲，雄蟲對雌蟲的震動情歌就會較沒有反應，進而影響求愛的結局。

如果說求偶失敗尚有挽救的機會，獵蝽的蜘蛛獵物們可是會因為震動噪音而丟掉性命。先前我們提到的獵蝽具備模擬獵物震動的能力，而有些獵蝽



圖5 紅眼樹蛙卵囊中的未成熟蝌蚪，能夠分辨雨和天敵造成的震動，以在正確的時機破卵逃離危險。(Photo credit: Geoff Gallice)(CC BY 2.0)(連結：https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Tadpoles_-_Agalychnis_callidryas.jpg)

卻是採取另一種策略來入侵蜘蛛網：利用風造成的震動噪音作為「煙霧彈」，趁網的主人被噪音干擾注意力時，如一二三木頭人般一步步逼近，最後一舉攻擊得手。這些生物間的競賽、求偶技巧的比拼，所比的就是誰能避免被噪音干擾、誰能細心察覺嘈雜雜訊中的重要訊號。唯有克服噪音的考驗，生物才得以生存延續下去。

人類活動對震動覺的干涉與「污染」

如果說震動噪音是大自然帶給震動覺生物的挑戰，那麼近代人類活動對震動覺管道的干涉，就是一個潛在的全新威脅。人為環境變遷對野生生物的負面衝擊，在聽覺、視覺、化學覺等廣泛被研究的感官管道上幾乎無所不在：交通噪音逼迫鳥類改變鳴唱的頻率、廢水化合物干擾了生物的費洛蒙溝通、大樓玻璃造成的視覺誤判使無數飛鳥誤撞而死；然而震動覺的相關研究卻極為稀少，相關證據也是直到近年才逐漸被提出。人類大興土木造成的環境開發，使許多生物被迫得在城鎮中求生存，像是屋簷下的蜘蛛網、花盆裡的葉蟬、廢水管中的跳蛛。這些城鎮生物時常得使用我們創造的建築結構或物品作為棲身之所，然而這些水泥、玻璃、金屬、塑膠等物質，往往和大自然裏的土壤、植株、石頭有相當不同的

震動性質與抗震性；這是否會使震動的傳遞受到影響？生活在這樣的「人工」震動覺環境之中，仰賴震動覺的生物會不會因此感到不自然，乃至於使溝通、偵測等行為表現變差、受到負面影響？

72

這問題的答案可能是肯定的。筆者在加州柏克萊大學一份針對歐洲花園蜘蛛 (European garden spider) 的研究中，實地走訪柏克萊城鎮各個角落，使用移動式的震動量測儀 (vibrometer) 去量測各種天然與人造物體的震動噪音強度，希望了解結網在兩類物質上的花園蜘蛛，是否身處於不一樣的震動環境。結果發現，水泥牆、落地玻璃、金屬路燈、消防栓等花園蜘蛛常使用的人造建物，明顯較為「安靜」，即使在風吹雨打之下都只有較弱的震動噪音，不像植物枝幹、葉面等自然物體那麼嘈雜而充滿各式震動聲響。因此人類的開發與建設，確實創造出了一個特殊的低噪音震動覺環境，而城鎮中數量眾多的花園蜘蛛，也長久以來生活在這樣的人工環境之中。

那麼對結網在各種人造物體上的花園蜘蛛而言，「安靜」的人造低噪音環境究竟是好是壞、會不會影響牠們對於震動訊號的感知能力呢？為了驗證這點，筆者進一步將蜘蛛帶回實驗室中，讓牠們在塑膠方框中結網，然後使用震動產生器 (surface transducer) 對整個方框施

加電腦精確調控過的震動噪音，營造出不同強度的噪音環境，並觀察這些蜘蛛對「落網獵物」的反應敏感度 (即為本文開頭提及的吸管頭，在儀器控制下，由弱漸強去模擬真實落網昆蟲的震動)，會不會受到震動噪音強度的影響。有趣的是，在模擬人造物體環境的低噪音環境下，蜘蛛對獵物震動訊號的反應敏感度卻不是很好，需要有夠強的吸管頭震動才能引起牠的注意及捕食行為。反而在模擬自然物體環境的中度噪音環境下，花園蜘蛛表現的較為靈敏、迅速。這暗示了生活在人造物體上的花園蜘蛛，在偵測、捕獲獵物的表現上，可能反倒不如結網在植株葉片等天然物上的同伴們。雖然背後詳細的機制還有待研究 (我們推測適度的背景噪音或許有助於維持蜘蛛的感官專注力)，這些實驗證據已明確指出，人類造成的環境改變確實可能影響生物的震動覺表現，而人們長久以來都沒有意識到這點。所幸近年來，已有學者開始提倡震動覺在人為環境變遷中應受到更多重視，並著手檢視各類生物中，是不是有潛在的「震動覺受災戶」需要我們的關注。

來，已有學者開始提倡震動覺在人為環境變遷中應受到更多重視，並著手檢視各類生物中，是不是有潛在的「震動覺受災戶」需要我們的關注。

古老感官的年輕啟程

上述對於震動覺的介紹，希望能讓讀者們對這個迷人但低調的感官世界有初步的認識。震動覺作為生



圖6 城鎮中四處可見的金屬路標，是蜘蛛時常使用的結網場所。(吳忠慧攝影)

物一大重要感官的歷史已相當久遠，但至今仍然是個相當年輕的科學研究領域。文中提及的震動覺運用案例，幾乎都是在近二十年才如雨後春筍般被實驗加以證實，且至今仍不斷有新的進展，為動物學、生態學、演化生物學帶來啟發與靈

感。一方面我們透過認識生物各式各樣的震動覺行為，增進對生物感官世界的理解、奠定基礎知識；另一方面也藉由瞭解震動覺生物的環境需求，思考它在生態保育上的意義及潛在應用（一個針對病蟲害防治的研究團隊，甚至提出了用震動噪音阻撓害蟲



圖7 攜帶式雷射都普勒測震儀，讓生物學家能在野外實地量測並記錄震動訊號與噪音。(吳忠慧攝影)

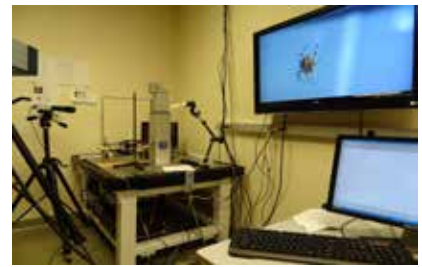


圖8 測試花園蜘蛛在震動噪音下反應靈敏度之實驗。(吳忠慧攝影)

繁殖的技術)。隨著人們對震動覺的認知與時俱進、研究技術儀器持續創新，新的震動覺運用方式可能被發現、其重要性可能在意想不到的物種上被證實，人們也可能從中學習到更多可應用之處，

這些都是相當有趣並令人期待的未來展望。所以下一次遇見這些聆聽著大地、用大地說話歌唱的生物時，試著想像看看牠們的震動覺世界吧；大自然中隱藏著的有趣事物，遠比我們所能看見、所能聽到的還要多樣、豐富得多。

參考文獻

- Caldwell, M. S., McDaniel, J. G., & Warkentin, K. M.(2010). Is it safe? Red-eyed treefrog embryos assessing predation risk use two features of rain vibrations to avoid false alarms. *Animal Behaviour*, 79(2), 255-260. doi:10.1016/j.anbehav.2009.11.005
- Cocroft, R. B., & Rodriguez, R. L.(2005). The behavioral ecology of insect vibrational communication. *Bioscience*, 55(4), 323-334. doi:10.1641/0006-3568(2005)055[0323:Tbeoiv]2.0.Co;2
- Hill, P. S. M.(2008). *Vibrational communication in animals*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- McNett, G. D., Luan, L. H., & Cocroft, R. B.(2010). Wind-induced noise alters signaler and receiver behavior in vibrational communication. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64(12), 2043-2051. doi:10.1007/s00265-010-1018-9
- O'Connell-Rodwell, C. E., Arnason, B. T., & Hart, L. A.(2000). Seismic properties of Asian elephant(*Elephas maximus*) vocalizations and locomotion. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 108(6), 3066-3072. doi:10.1121/1.1323460
- O'Connell-Rodwell, C. E., Wood, J. D., Kinzley, C., Rodwell, T. C., Poole, J. H., & Puria, S.(2007). Wild African elephants(*Loxodonta africana*) discriminate between familiar and unfamiliar conspecific seismic alarm calls. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 122(2), 823-830. doi:10.1121/1.2747161
- O'Connell-Rodwell, C. E., Wood, J. D., Rodwell, T. C., Puria, S., Partan, S. R., Keefe, R., . . . Hart, L. A.(2006). Wild elephant(*Loxodonta africana*) breeding herds respond to artificially transmitted seismic stimuli. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59(6), 842-850. doi:10.1007/s00265-005-0136-2
- Polajnar, J., Eriksson, A., Lucchi, A., Anfora, G., Virant-Doberlet, M., & Mazzoni, V.(2015). Manipulating behaviour with substrate-borne vibrations – potential for insect pest control. *Pest Management Science*, 71(1), 15-23. doi:10.1002/ps.3848
- Randall, J. A., & Matocq, M. D.(1997). Why do kangaroo rats(*Dipodomys spectabilis*) footdrum at snakes? *Behavioral Ecology*, 8(4), 404-413. doi:10.1093/beheco/8.4.404
- Wignall, A. E., Jackson, R. R., Wilcox, R. S., & Taylor, P. W.(2011). Exploitation of environmental noise by an araneophagous assassin bug. *Animal Behaviour*, 82(5), 1037-1042. doi:10.1016/j.anbehav.2011.07.038
- Wignall, A. E., & Taylor, P. W.(2011). Assassin bug uses aggressive mimicry to lure spider prey. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 278(1710), 1427-1433. doi:10.1098/rspb.2010.2060
- Wu, C.-H., & Elias, D. O. (2014). Vibratory noise in anthropogenic habitats and its effect on prey detection in a web-building spider. *Animal Behaviour*, 90, 47-56. doi:10.1016/j.anbehav.2014.01.006

延伸閱讀

Hill, P. S. M.(2008). *Vibrational communication in animals*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.