
認識身旁的小傢伙(20)--警告費洛蒙可否引發蟑螂戰或逃之生理反應的探討

鄧年芮 留詩暉 蔡任圃*

臺北市立中山女子高級中學

一、蟑螂的警告費洛蒙

毛等人(民 105a、b)發現蟑螂可分泌警告費洛蒙，並在不同性別與年齡(若蟲與成蟲)間皆具有「驅離其他個體」的作用。毛等人(民 105a、b)也發現蟑螂受到刺激時，常口吐唾液、肛門流出軟便，而唾液和軟便都含有警告費洛蒙，其中軟便的驅離效果較強。透過觸角電位(electro-antennography, EAG)的記錄，也證實警告費洛蒙的受器為觸角。但在前人的研究中，對警告費洛蒙的研究，多在探討並比較不同昆蟲之警告費洛蒙的化學成份，對生理作用著墨極少。

二、什麼是「戰或逃反應」？

戰或逃(fight-or-flight)反應是指當動物受強烈刺激或突遇危險時，會產生相對應之生理反應，以應付危急狀態。人體的戰或逃反應，可適時調節呼吸、心搏周期、代謝率、消化道、免疫系統等生理表徵。其生理作用可分為兩支：由交感神經或腎上腺髓質，釋放腎上腺素與正腎上腺素，

調節血壓、心動周期等生理反應；另一支的反應較緩慢，透過腎上腺皮質釋放葡萄糖皮質素，調節血糖、免疫反應等生理反應(表 1)。

昆蟲亦可表現戰或逃反應，可分為兩類(Adamo, 2014)：較快的反應由章魚涎胺(octopamine)引起，較慢的反應由脂質動態激素(adipokinetic hormone, AKH)執行。昆蟲受到強烈的刺激後，可立即引發血淋巴中章魚涎胺的濃度增加。例如：沙漠蝗蟲(*Schistocerca gregaria*)與美洲蟑螂(*Periplaneta americana*)受到機械性刺激後，兩者的章魚涎胺的濃度皆在 1 分鐘內增加(蝗蟲增加 10 倍，蟑螂增加 3 倍)，而蝗蟲於刺激結束後 30 分鐘內，章魚涎胺回復至正常濃度，而蟑螂的濃度至少可持續 1 小時(Davenport and Evans, 1984)。章魚涎胺可促進血糖增加、調節代謝物質、增加肌肉張力、增加心跳率等(表 2)，而脂質動態激素可增加血淋巴中的脂質濃度(表 3)。昆蟲的逆境激素(章魚涎胺與脂質動態激素)生理效應，與人體的戰或逃反應類似，可幫助昆蟲應付危急狀況。

*為本文通訊作者

表 1、人體戰或逃反應中，腎上腺髓質與腎上腺皮質的生理作用

(整理自 Everly, Jr. and Lating, 2013)

腺體	腎上腺髓質	腎上腺皮質
激素	腎上腺素與正腎上腺素	葡萄糖皮質素
生理 效應	<ol style="list-style-type: none"> 1. 增加動脈血壓 2. 增加腦部的供血 3. 增加心跳率與心輸出量 4. 增加骨骼肌張力 5. 增加血中脂肪酸、甘油、三酸甘油酯、膽固醇量 6. 增加內生性鴉片類物質(opioids)的釋放 7. 減少腎臟血流 8. 減少消化道血流 9. 減少皮膚血流 10. 增加高血壓的風險 11. 增加血栓形成的風險 12. 增加心絞痛、心肌梗塞風險 13. 增加心律不整的風險 	<ol style="list-style-type: none"> 1. 增加血糖(透過糖質新生) 2. 抑制免疫反應 3. 增加胃的刺激 4. 增加尿素的產生 5. 增加血液中脂肪酸 6. 增加動脈硬化風險 7. 增加非血栓心肌壞死的風險 8. 增加酮體生成 9. 抑制食慾 10. 增加抑鬱症風險 11. 增加絕望，無助的相關感覺

表 2、章魚涎胺引發昆蟲戰或逃的生理效應

生理效應	文獻
促進脂肪體的肝醣分解 增加血淋巴中的藻糖(trehalose)濃度	Downer, 1979 Matthews and Downer, 1974 蔡，民 92a
將代謝活動由消耗醣類為主轉至以脂質為主 由短期快速獲能狀態轉變成長期持續獲能狀態	蔡，民 92b
促進呼吸運動	Hunt, 2007
刺激蝗蟲飛行肌增加醣類與脂質的氧化代謝	Candy, 1978 Goosey and Candy, 1980
增加蝗蟲肌肉的收縮張力 增加肌肉舒張的速度 增加肌肉電位的強度	Candy, 1978 O'Shea and Evans, 1979
增加蟑螂與果蠅心跳率 減少蟑螂的心搏量	Collins and Miller, 1977 Johnson, <i>et al.</i> , 1997 Miller, 1979 Tsai, <i>et al.</i> , 2004
降低免疫系統的能量供應 降低對疾病的抵抗能力	Adamo, 2014 Demas, <i>et al.</i> , 2011
增加免疫細胞的吞噬作用、包囊作用、運動能力	Adamo, 2008

表 3、脂質動態激素引發昆蟲戰或逃的生理效應

生理效應	文獻
促進脂肪體的脂質釋放，增加血淋巴中脂質濃度	Mayer and Candy, 1969 Even, <i>et al.</i> , 2012
促進由醣類代謝轉變成脂質代謝	Jutsum and Goldsworthy, 1976

三、警告費洛蒙可引發「戰或逃反應」嗎？

蟑螂的警告費洛蒙可驅離其他個體，使之免於危險。當蟑螂接收警告費洛蒙後，是否也可引發戰或逃反應，調節那些生理狀態以應付危急狀況？本文以此為題，透過建立蟑螂作為動物模式，探討警告費洛蒙對呼吸運動、代謝生理、心臟活動、免疫反應、消化道電生理活性的生理效應，有利推廣作為中學生物課程的探討活動。

四、研究方法與過程

(一) 本文所使用的器材與設備如表 4。

表 4、實驗設備與器材

編號	名稱	型號及規格	備註
1	氫氧化鈉	2 至 3 錠，以紗布包裹備用	吸收水分和二氧化碳
2	透氣紗布	紗布兩張一組，交疊成十字狀	包裹氫氧化鈉並綁緊
3	電子磅秤/秤量紙	BBAH-600	電子磅秤準確至小數點後兩位
4	中/小培養皿	直徑 9 公分/6 公分	玻璃製
5	蟑螂屋貼紙	剪成 2.5cm x 4.5cm 的小紙片	蟑螂上黏蟑螂屋
6	微量滴定管	最小刻度為 0.01 毫升	
7	針筒	50 毫升	
8	橡皮管	4 公分長	呼吸速率檢測器材
9	複式光學顯微鏡與顯微測微器	ZEISS(Primo Star)	觀察、測量包囊及觸角寬度
10	生理訊號記錄儀	PowerLab (26T)	ADInstrument (USA)
11	銅絲	125 微米	

編號	名稱	型號及規格	備註
12	照相機/攝影機	Sony、JVC	
13	二氧化碳鋼瓶		用於麻醉蟑螂
14	鑷子/剪刀		將蟑螂固定於蟑螂屋貼紙
15	LED 燈		LED 燈可以幫助讓動物體由側面透光
16	透明膠帶		固定蟑螂翅膀用
17	麩胺酸水溶液	調為飽和水溶液使用	

(二) 實驗動物

美洲蟑螂 (*Periplaneta americana*) 成蟲，為本校自行飼養繁殖。飼養方式與實驗動物篩選參考自蔡(民 103)。

(三) 建立收集警告費洛蒙與探討其生理效應的動物模式

蟑螂受刺激時，可藉由唾液與軟便分泌警告費洛蒙，而軟便中的警告費洛蒙對行為的調節效應較唾液明顯。蟑螂接收警告費洛蒙的受器在觸角(毛等人，民 105a、b)，故可透過刺激、擠壓蟑螂腹部，收集其排出的軟便，作為含有警告費洛蒙的刺激物，塗抹於蟑螂觸角上使其引發生理表徵的變化，探討警告費洛蒙對蟑螂生理反應

的效應。塗抹有警告費洛蒙軟便的個體稱為警告性軟便組；以飼養箱底收集的一般糞便加水磨成泥狀，塗抹於觸角作為對照組，稱為一般糞便組；另也以未處理的蟲體作為對照組。警告性軟便組的取得方式如下：將蟑螂以二氧化碳麻醉後，背部朝上固定於貼紙，待其甦醒，再使用棉花棒擠壓其腹部，使其受驚嚇將軟便排出(圖 1)。以另一棉花棒沾取軟便塗抹於另一隻蟑螂的觸角上(圖 2)。一般糞便組則是以棉花棒沾抹一般乾燥糞便加水磨成後的泥狀糞便，塗抹於觸角上。各組於塗抹刺激物一分鐘後，再進行生理效應的觀察與記錄。



圖 1、收集軟便的方法：以棉花棒擠壓蟑螂腹部，引發含警告物質的軟便排出。



圖 2、刺激物塗觸角的方法：將刺激物塗於蟑螂觸角上(圖中刺激物為含警告物質的軟便)

(四) 對呼吸運動與代謝生理的效應

我們改良蔡等人(民 93)、高與胡(民 104)測量蟑螂呼吸的方法。將 50 毫升的針筒與微量滴定管(最小刻度為 0.01 毫升)以橡皮管連接，針筒中放入實驗動物與滴一小滴水的氫氧化鈉(包裹於紗布中)，微量滴定管吸入一小滴清水，橫放靜置於桌面上(圖 3)。蟑螂的呼吸運動會吸氧而排二氧化碳，二氧化碳經氫氧化鈉吸收而造成針筒內氣體體積減少，可牽引微量滴定管內之水滴的移動。透過微量滴定管內之水滴的移動情形，即測量針筒內氣體體積隨時間所發生的微量變化，轉而計算蟑螂的呼吸週期。我們發現蟑螂的呼吸運動並非連續的，換氣後會有一段不換氣的時間，因此定義蟑螂的一次呼吸週期 = 1 個換氣期 + 1 個非換氣期。我們以此裝置分別測量未處理、一般糞便組與警告軟便組的呼吸週期。

若針筒內無放置氫氧化鈉，則因蟑螂呼吸時消耗的氧與產生的二氧化碳，讓筒內氣體總體積的變化帶動滴定管內的水

滴，可藉此測量其移動速率(此時的氣體總體積變化速率 = 產生二氧化碳速率 - 消耗氧速率)。隨後將針筒打開一段時間(約 30 秒至 1 分鐘)，再將氫氧化鈉包裹球放入針筒中，在不移出蟑螂的狀態下，重新測量一次。此時因氫氧化鈉吸收二氧化碳，此總體積的變化速率除以蟑螂體重，即可得每公克蟑螂組織的耗氧速率(單位：毫升/公克·小時)。再將前兩項氣體總體積的變化速率，計算可得產生二氧化碳的速率(單位：毫升/公克·小時)。

將產生二氧化碳速率除以耗氧速率，所得數值定義為呼吸商(respiratory quotient, RQ)。呼吸商的大小可推論動物代謝的主要物質。當呼吸商接近於 1 時，代表以醣類為主要代謝物；當呼吸商的接近於 0.7 時，代表以脂質為主要代謝物；若介於 0.7 至 1 之間，則可能同時代謝醣類與脂質(蔡等人，民 93)。

(五) 對心臟搏動的效應

參考蔡(民 105)的實驗操作方法，將蟑

螂固定於複式光學顯微鏡下，使光線穿透其胸、腹部交接處之心臟處，即可觀察蟑螂的心臟搏動。挑選心臟搏動影像清楚的位置進行錄影，記錄未處理時的心臟搏動。隨後再分別於觸角塗抹一般糞便或警告性軟便，再進行心臟搏動的錄影。過程中，同一隻蟑螂固定於顯微鏡下，以確保錄影的心臟位置不變，以方便比較塗抹刺激物前後的心臟搏動變化。

心臟活動的影片以軟體(Tracker, 屬自由軟體)逐格播放並記錄座標，分別測量、計算心臟收縮與舒張時的內徑，同時記錄其時間，計算心臟舒張與收縮時距(duration)。以舒張時內徑平方減收縮時內徑平方所得數值，作為心搏量的指標(參考 Tsai, *et al.*, 2004)。

(六) 對免疫反應的效應

參考吳與蔡(民 106)對蟑螂免疫系統的觀察與量化方法，將實驗蟑螂之觸角自基部剪下，其中一根觸角插入其腹部，作為自體植入物。另取別隻蟑螂的觸角作為

異體植入物，使每隻實驗蟑螂的腹部都插入兩根觸角(一為自體植入物，一為異體植入物)。美洲蟑螂的腹部背板骨片共有 8 片，本研究將觸角植入體腔的位置是第 4 與第 5 片之間的縫隙內。

待觸角植入蟲體 15 分鐘後，以剪刀剪開背板取出經包囊作用後的觸角，放置於載玻片上，過程中不以蓋玻片覆蓋，以避免觸角被壓迫變形而造成的誤差。利用複式光學顯微鏡的目鏡側微器，測量觸角鞭節上包囊的最大直徑寬度(單位為 μm)，以比較包囊作用的程度。

(七) 對消化道電生理活性的效應

何等人(民 101)與林(民 104)發現蟑螂受麩胺酸水溶液刺激口器時，口器與消化道可引發反射，且當麩胺酸水溶液為飽和濃度時，反應最明顯。故本研究以飽和麩胺酸水溶液刺激蟑螂口器，觀察對消化道的反射。

將蟑螂麻醉後腹面朝下黏於貼紙，在口器下方的貼紙剪開一小缺口，以方便餵

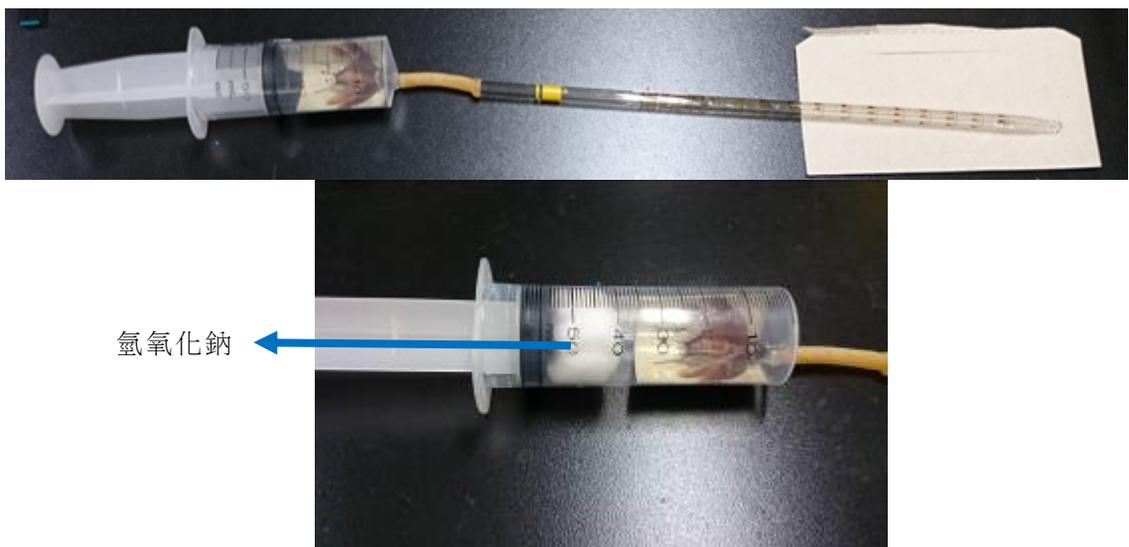


圖 3、測量蟑螂呼吸運動的實驗裝置。

食。將前胸背板移除、找出唾腺，並解剖腹部找出砂囊與中腸(圖 4)。唾腺、砂囊、中腸各插入兩根銅絲做為記錄電極，參考電極插於腹部。利用生理訊號紀錄儀 (Power Lab, ADInstrument, USA)，分別記

錄蟑螂唾腺的電位變化，及砂囊與中腸的肌肉電位圖 (electromyography, EMG)。利用此裝置，觀察消化道於警告性軟便或一般糞便刺激前後的電位變化。

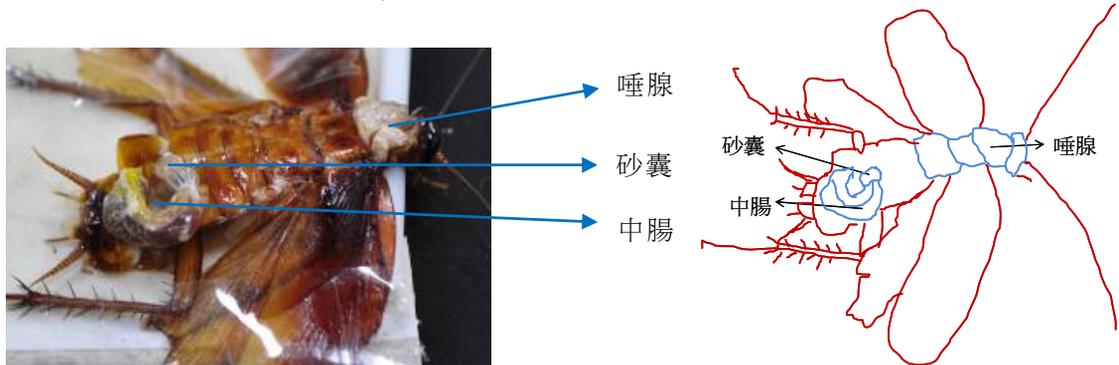


圖 4、照像圖與手繪圖對照，顯示蟑螂唾腺、砂囊、中腸的位置。

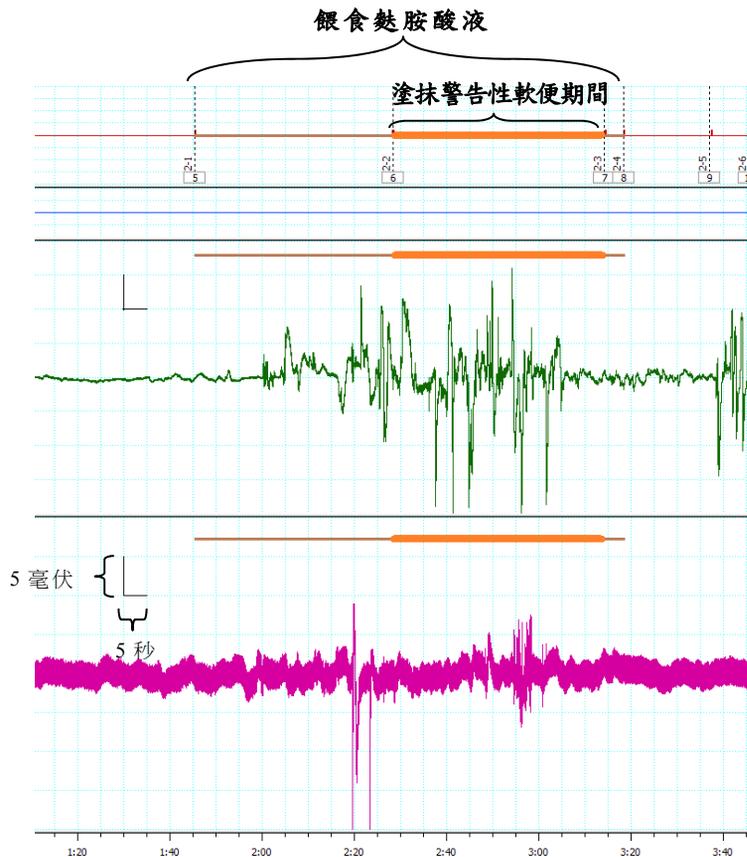


圖 5、以飽和麩胺酸水溶液刺激口器，引發消化道反射，再以刺激物塗抹觸角之實驗流程。(此圖中上方為唾腺電位記錄，下方為中腸肌肉電位記錄)

五、研究結果

(一) 警告費洛蒙對蟑螂呼吸運動的效應

一般糞便和警告性軟便的刺激，對蟑螂的呼吸週期時距(耗時)沒有影響(圖 6)，但蟑螂接觸一般糞便後，其換氣期耗時減少，但接觸警告軟便的蟑螂，其非換氣期耗時減少，換氣期耗時增加(圖 7)。

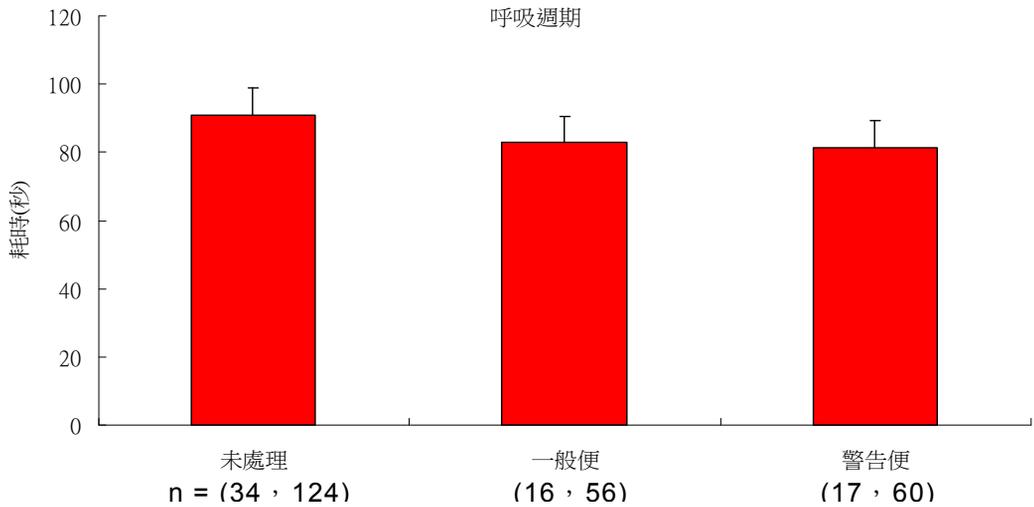


圖 6、未處理、接觸一般糞便與接觸警告訊息軟便三組蟑螂的呼吸週期耗時(平均 ± 標準誤，n = 取樣個體數，呼吸週期數)。

與未處理組相比(單尾 t 檢定)：皆未達統計的顯著標準。

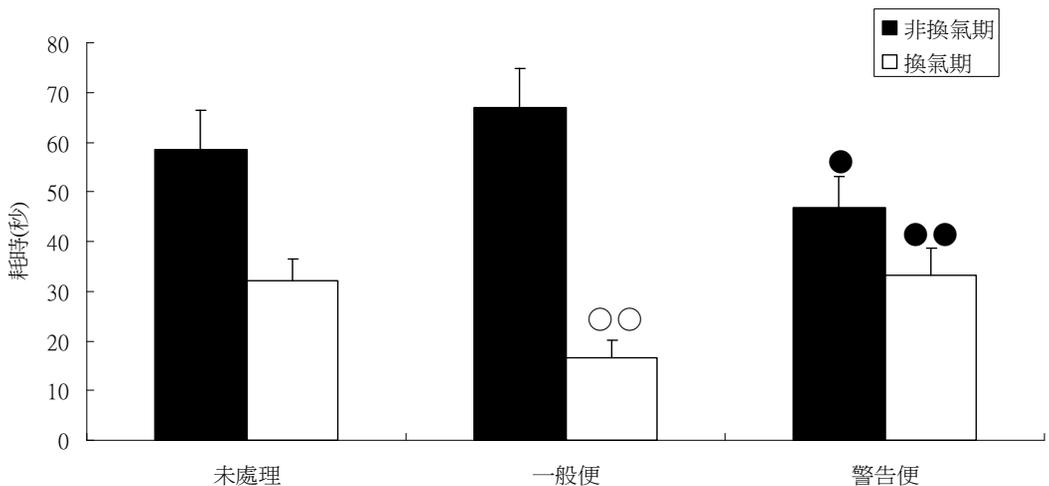


圖 7、未處理、接觸一般糞便與接觸警告訊息軟便三組蟑螂的非換氣期與換氣期耗時

(平均 ± 標準誤，取樣數如圖 6)。與未處理組相比(單尾 t 檢定)：○ ○：p < 0.01。與接觸一般糞便組相比(單尾 t 檢定)：●：p < 0.05；● ●：p < 0.01。

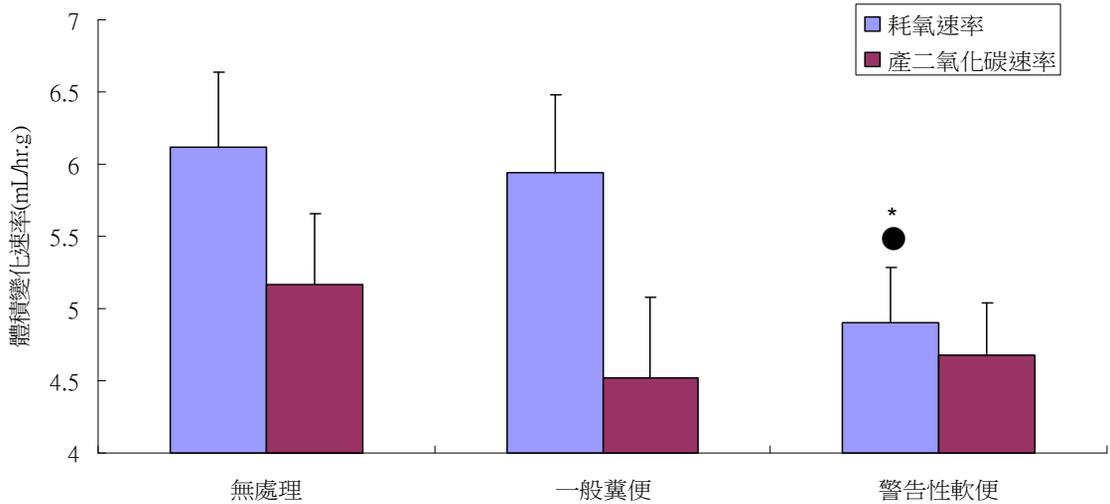


圖 8、未處理、接觸一般糞便與接觸警告訊息軟便三組蟑螂的耗氧與產二氧化碳速率(平均 ± 標準誤，取樣數如圖 6)。與未處理組相比(單尾 t 檢定)：*： $p = 0.068$ 。與接觸一般糞便組相比(單尾 t 檢定)：●： $p < 0.05$ 。

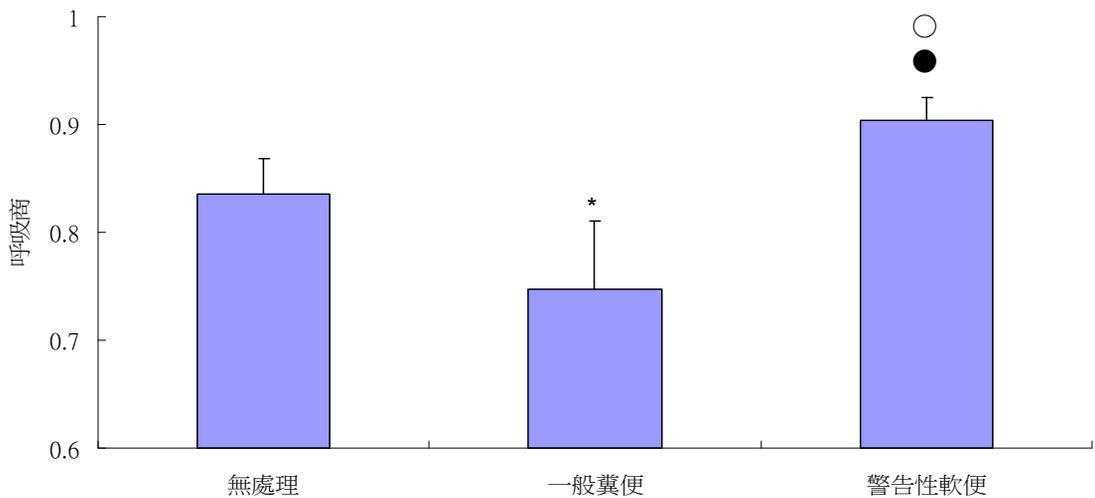


圖 9、未處理、接觸一般糞便與接觸警告訊息軟便三組蟑螂的呼吸商(平均 ± 標準誤，取樣數圖 6)。與未處理組相比(單尾 t 檢定)：*： $p = 0.085$ ；○： $p < 0.05$ 。與接觸一般糞便組相比(單尾 t 檢定)：●： $p < 0.05$ 。

(三) 警告費洛蒙對蟑螂心臟搏動的 影響

接觸一般糞便後對蟑螂的各項心臟運動參數皆無影響，但接觸警告性軟便後，使蟑螂心臟收縮及舒張所耗費的時間增加

(圖 10)，因而使心動周期增加，心跳率下降(圖 11)，心臟於收縮時與舒張時的內徑皆增加(圖 12)，進而增加心搏量(圖 13)及心輸出量(圖 14)。

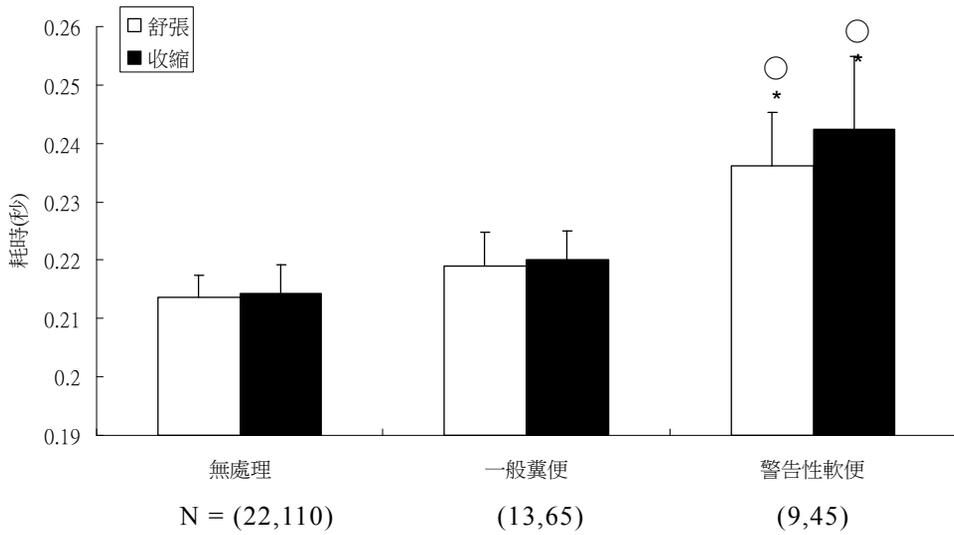


圖 10、未處理、接觸一般糞便與接觸警告訊息軟便三組蟑螂的心臟收縮與舒張耗時(平均 ± 標準誤, n = 取樣個體數, 心跳週期數)。
 與未處理組相比(單尾 t 檢定)：○：p < 0.05。
 與接觸一般糞便組相比(單尾 t 檢定)：*：p = 0.05。

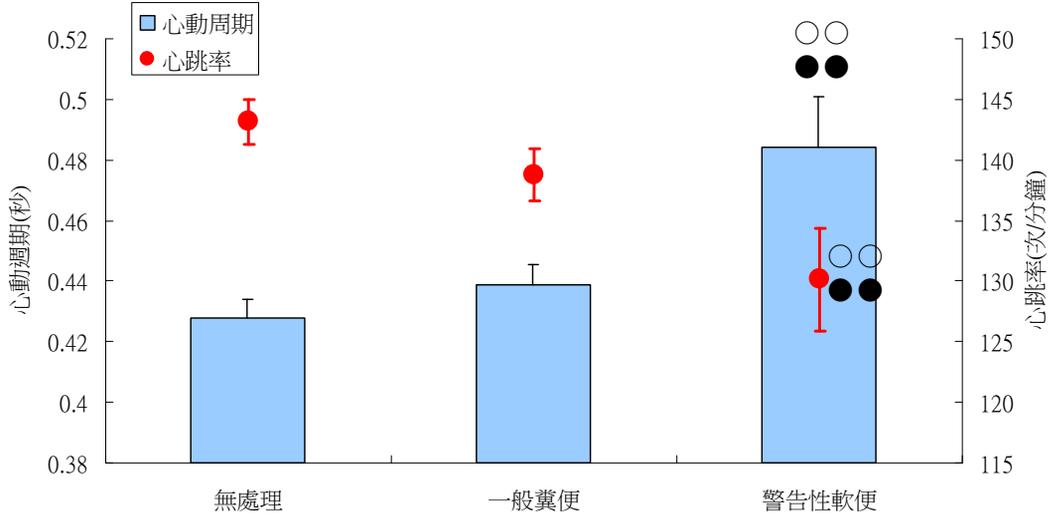


圖 11、未處理、接觸一般糞便與接觸警告訊息軟便三組蟑螂的心動週期與心跳率(平均 ± 標準誤, 取樣數如圖 10)。
 與未處理組相比(單尾 t 檢定)：○○：p < 0.01。
 與接觸一般糞便組相比(單尾 t 檢定)：●●：p < 0.01。

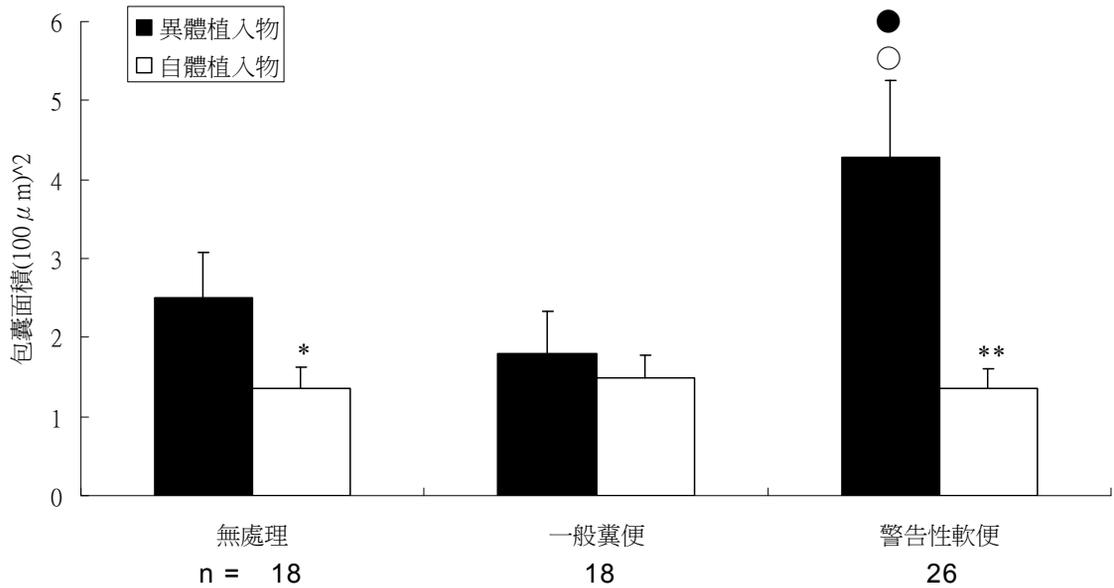


圖 12、未處理、接觸一般糞便與接觸警告訊息軟便三組蟑螂的心動收縮與舒張內徑 (平均 ± 標準誤，取樣數如圖 10)。

與未處理組相比(單尾 t 檢定)：○：p < 0.05；○○：p < 0.01。

與接觸一般糞便組相比(單尾 t 檢定)：*：p = 0.063；●●：p < 0.01。

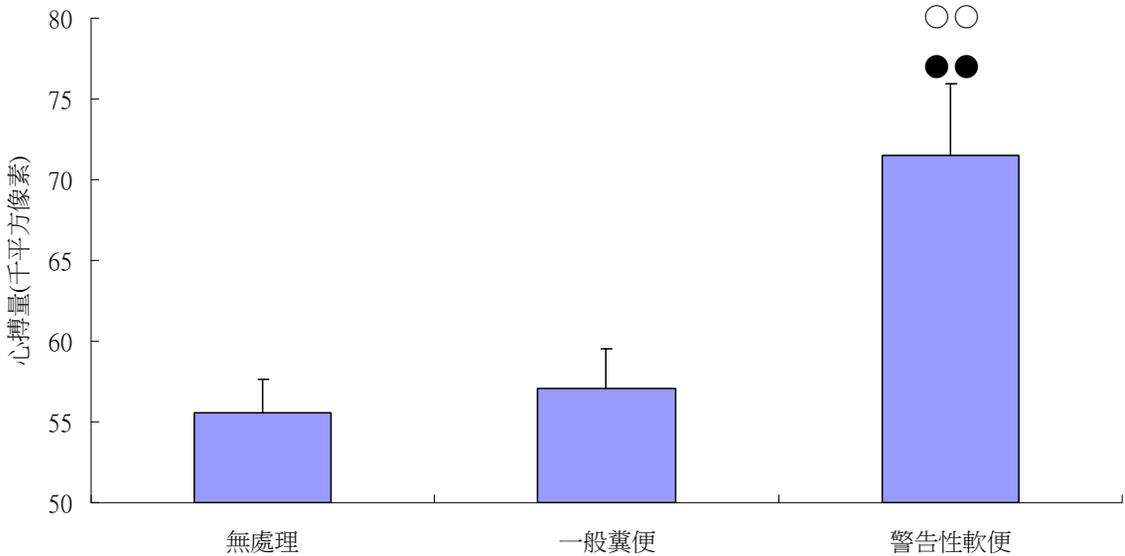


圖 13、未處理、接觸一般糞便與接觸警告訊息軟便三組蟑螂的心搏量(平均 ± 標準誤，取樣數如圖 10)。

與未處理組相比(單尾 t 檢定)：○○：p < 0.01。

與接觸一般糞便組相比(單尾 t 檢定)：●●：p < 0.01。

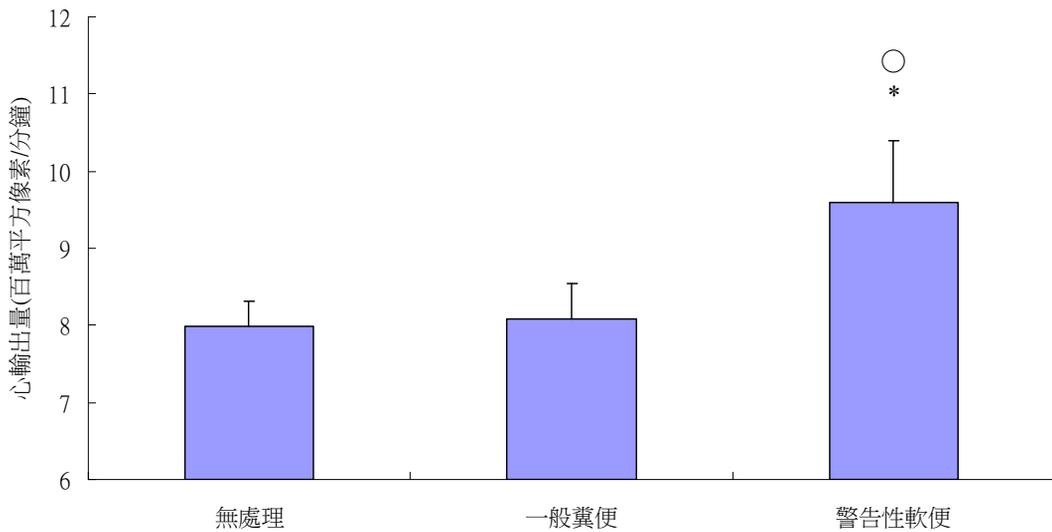


圖 14、未處理、接觸一般糞便與接觸警告訊息軟便三組蟑螂的心輸出量(平均±標準誤，取樣數如圖 10)。

與未處理組相比(單尾 t 檢定)：○： $p < 0.05$ 。

與接觸一般糞便組相比(單尾 t 檢定)：*： $p = 0.054$ 。

(四) 警告費洛蒙對蟑螂免疫反應的影響

正常蟑螂對異體植入物產生的包囊大於對自體植入物，顯現了辨識敵我(self or non-self) 免疫特性；接觸一般糞便後，雖然對自體與異體植入物的包囊大小，皆與對照組(無處理)沒有統計上的差異，但自體與異體植入物引發的包囊大小之間也沒有差異(敵我辨識的能力下降)。接觸警告性軟便後，對異體植入物的包囊作用明顯增加，對自體植入物則不變，代表敵我辨識的能力增加(圖 15)。

(五) 探討警告費洛蒙對蟑螂消化道電生理活性的影響

比較蟑螂接觸一般糞便與警告性軟便後，對唾腺(圖 16、圖 17)、中腸(圖 18、

圖 19) 與砂囊(圖 20、圖 21)的電生理紀錄中，我們發現接觸警告性軟便時可增加這些消化道組織的放電頻率；而接觸警告性軟便時，唾腺、砂囊、中腸組織的電位幅度皆明顯高於一般糞便(圖 22)。

六、討論

本文介紹蟑螂警告費洛蒙的簡易收集方法，與測量各項生理表徵的動物模式，以探討警告費洛蒙對接收訊息之個體的生理效應。其操作過程簡易，實驗結果明顯，極適合做為中學生物課程探討活動的推廣實驗。我們證實了警告費洛蒙可調節許多蟑螂的生理表徵，部分表現出類似人體或昆蟲的戰或逃反應。例如：增加換氣期耗時、增加呼吸商、增加心搏量與心輸出量、

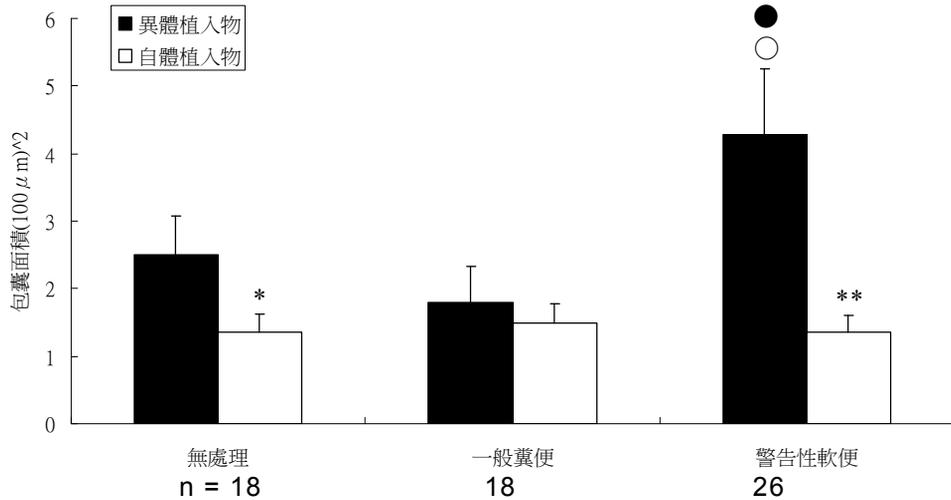


圖 15、無處理、接觸一般糞便與接觸警告訊息軟便三組蟑螂對異體與自體植入物的包囊作用(平均 ± 標準誤，n = 取樣數)。與異體植入物相比(配對單尾 t 檢定)：*： $p < 0.05$ ；**： $p < 0.01$ 。與無處理組相比(單尾 t 檢定)：○： $p = 0.061$ 。與接觸一般糞便組相比(單尾 t 檢定)：●： $p < 0.05$ 。

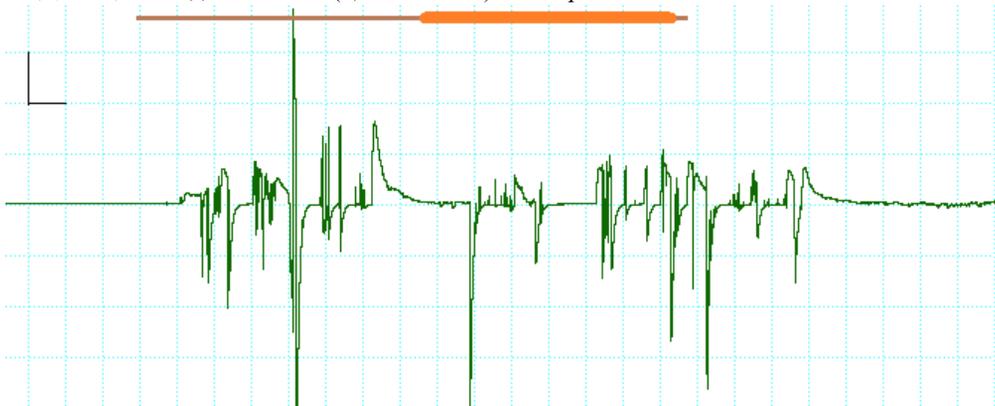


圖 16、一般糞便於麩胺酸溶液刺激口器期間，對唾腺電生理反應的效應。圖中橫細線代表麩胺酸刺激期間，橫粗線代表接觸一般糞便期間。L 型線段為比例尺，縱線代表 5 毫伏(mV)，橫線代表 5 秒。

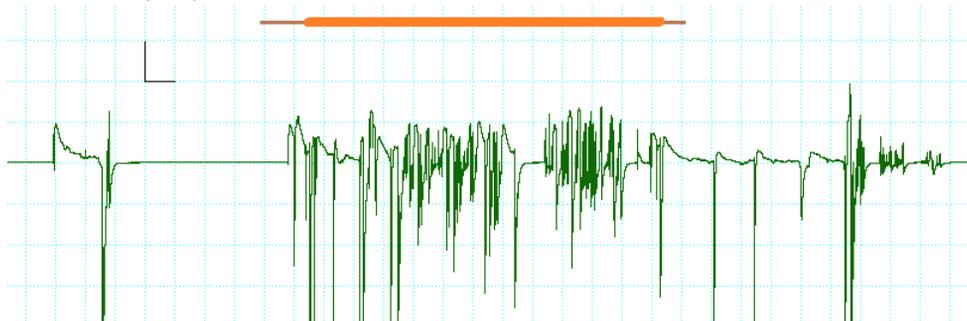


圖 17、警告性軟便於麩胺酸溶液刺激口器期間，對唾腺電生理反應的效應。圖中橫細線代表麩胺酸刺激期間，橫粗線代表接觸警告性軟便期間。L 型線段為比例尺，縱線代表 5 毫伏(mV)，橫線代表 5 秒。

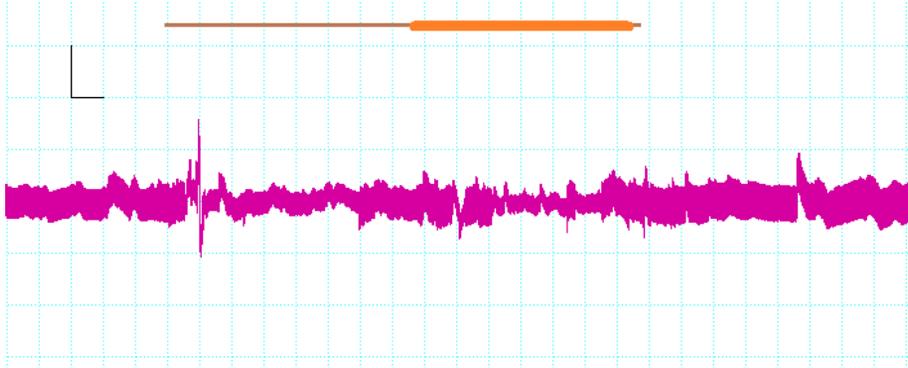


圖 18、一般糞便於麩胺酸溶液刺激口器期間，對中腸電生理反應的效應。圖中橫細線代表麩胺酸刺激期間，橫粗線代表接觸一般糞便期間。L 型線段為比例尺，縱線代表 5 毫伏(mV)，橫線代表 5 秒。

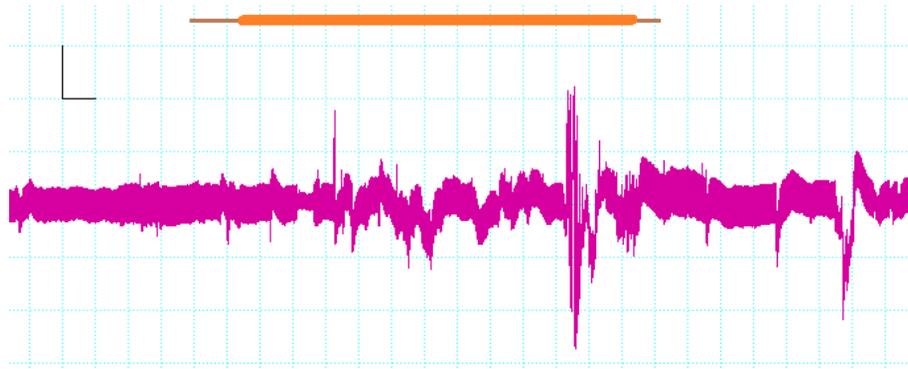


圖 19、警告性軟便於麩胺酸溶液刺激口器期間，對中腸電生理反應的效應。圖中橫細線代表麩胺酸刺激期間，橫粗線代表接觸警告性軟便期間。L 型線段為比例尺，縱線代表 5 毫伏(mV)，橫線代表 5 秒。



圖 20、一般糞便於麩胺酸溶液刺激口器期間，對砂囊電生理反應的效應。圖中橫細線代表麩胺酸刺激期間，橫粗線代表接觸一般糞便期間。L 型線段為比例尺，縱線代表 5 毫伏(mV)，橫線代表 5 秒。

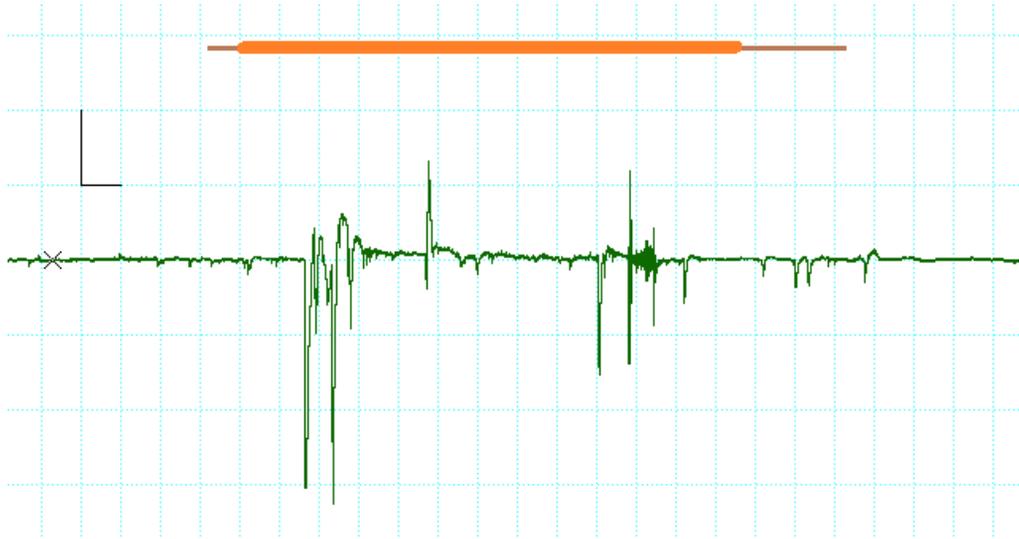


圖 21、警告性軟便於麩胺酸溶液刺激口器期間，對砂囊電生理反應的效應。圖中橫細線代表麩胺酸刺激期間，橫粗線代表接觸警告性軟便期間。L 型線段為比例尺，縱線代表 5 毫伏(mV)，橫線代表 5 秒。

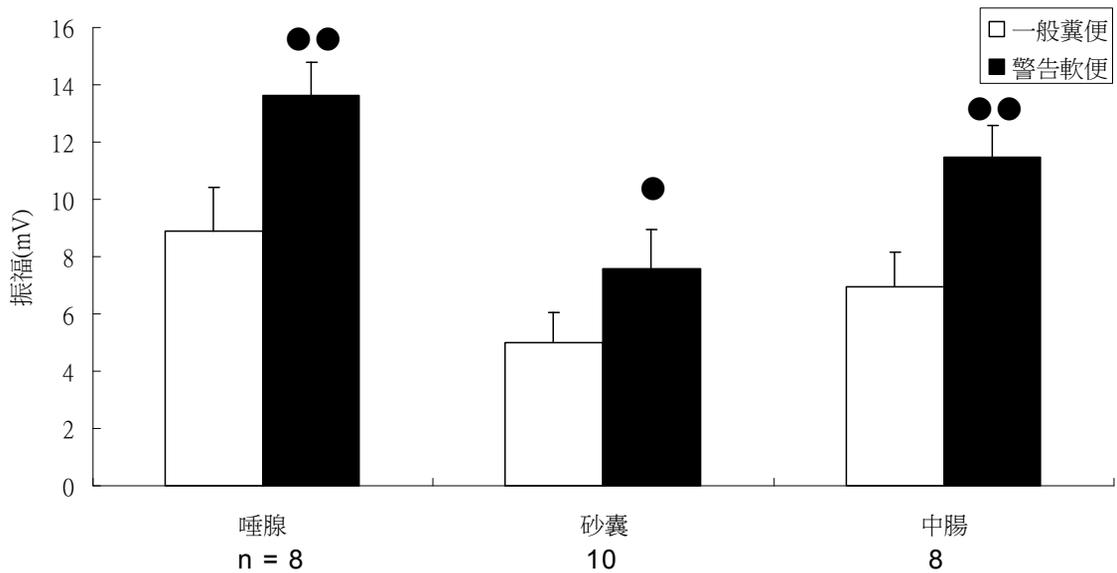


圖 22、接觸一般糞便或警告性軟便期間，唾腺、砂囊與中腸組織的電位幅度比較 (平均 ± 標準誤，n = 取樣數)。

與接觸一般糞便組相比(配對單尾 t 檢定)：●：p < 0.05；●●：p < 0.01。

增加包裹作用等，但大部分生理變化不同於一般的戰或逃反應。例如：減少耗氧速率、減少心跳率、增加消化道電生理活性

等(表 5)。我們認為警告費洛蒙引發的不完全是戰或逃反應，推測可能為戰或逃反應前的預備反應。

動物面臨危險與強烈刺激時，體內的壓力激素濃度會增加，引發戰或逃反應應付緊急狀況。章魚涎胺是昆蟲常見的短期逆境激素，可提高昆蟲呼吸運動(Hunt, 2007)與代謝速率(Candy, 1978；Goosey and Candy, 1980)、增加血淋巴中單醣濃度(例如藻糖)(Downer, 1979；Matthews and Downer, 1974；蔡，民 92a)、增加心跳率與減少心搏量(Collins and Miller, 1977；Johnson, *et al.*, 1997；Miller, 1979；Tsai, *et al.*, 2004)、增加昆蟲的包囊作用(Adamo, 2008)；另一種反應較遲緩的逆境激素為脂質動態激素，可增加血淋巴中脂質濃度(Mayer and Candy, 1969；Even, *et al.*, 2012)與促進脂質代謝(Jutsum and Goldsworthy, 1976)。將前述逆境激素對生理表徵的效應與本研究

的實驗結果比對，發現警告費洛蒙對生理表徵的效應不完全與逆境激素的效應一致。例如：警告費洛蒙並無增加呼吸運動的頻率，但增加了換氣期的耗時；警告費洛蒙並無增加代謝率，反而降低了耗氧速率；警告費洛蒙並無增加心跳率與減少心搏量，反而降低心跳率與增加心搏量。代表警告費洛蒙的生理效應不完全等同於由逆境激素主導的戰或逃反應。

我們整理歸納、比較警告費洛蒙的生理效應與由逆境激素主導的戰或逃反應的差別，提出以下的假說(圖 23)：蟑螂警告費洛蒙的生理效應，可以解釋為正常時期與逆境激素主導的戰或逃反應間的過渡期，我們稱之為「低調與供應(Quiet & Supply)」。

表 5、警告費洛蒙對蟑螂生理效應，與人體及昆蟲的戰或逃反應之比較
(↑：代表促進；↓：代表抑制；—：代表無影響)

生理表徵		戰或逃反應		警告費洛蒙的生理效應
		人體	昆蟲	
呼吸	呼吸週期	↑	↓	—
	非換氣期		未知	↓
	換氣期		未知	↑
代謝	耗氧速率	↑	↑	↓
	產二氧化碳速率			—
	呼吸商			↑
循環	心跳率	↑	↑	↓
	心搏量	↑	↓	↑
	心輸出量	↑	↓	↑
免疫 (包囊作用)	自體植入物	↓	↑	—
	異體植入物			↑
消化道	唾腺	↓	未知	↑
	砂囊			↑
	中腸			↑

昆蟲的戰或逃的反應中，章魚涎胺雖會抑制免疫反應(Adamo, 2014; Demas, *et al.*, 2011)，但會增加血淋巴細胞的吞噬作用與包囊作用(Adamo, 2008)。本研究發現警告費洛蒙可引發包囊作用的強度，符合戰或逃反應的趨勢，可能由於警告費洛蒙引發蟑螂體內的章魚涎胺分泌而促進包囊作用；我們也進一步發現，警告費洛蒙促進包囊作用主要是針對異體入侵物，而對自體植入物的包囊作用，則不改變。Adamo(2014)認為昆蟲在戰或逃反應期間，會減少免疫系統的能量供應，此時會降低疾病防禦力。為了減少免疫系統缺乏資源所造成的衝擊，部分免疫作用的活性(如吞噬作用與包囊作用)會增加以補償免疫功能，此為昆蟲於戰或逃反應時對免疫系統的重新配置(reconfigure)。我們推論：蟑螂受警告費洛蒙刺激後，增加對外來入侵物(包含病原體)的包囊作用，以限制原先已在體內的入侵生物，防制隨後面臨逆境壓力時，因養份的重新配置而抑制免疫活性，預先限制了病原體的可能侵害與擴張。

接觸警告費洛蒙後，蟑螂單次呼吸週期所需時間不變，而呼吸週期由會打開氣門與外界進行氣體交換的換氣期，和氣門關閉階段的非換氣期組成。我們發現呼吸週期雖不變，但其換氣期耗時增加、非換氣期耗時減少，代表氣門打開的時間較久。我們推論：當交換一定的氣體量時，打開氣門的時間較久可降低氣體流動速率，對於處在受警告費洛蒙刺激所代表的潛在危

險狀態下，可降低被天敵透過偵測氣流變化而發現的機率。如此而言，對蟑螂是有助於生存的。上述免疫與呼吸的效應，我們歸類為蟑螂運用「低調(Quiet)」的方式(圖 23)求生存。

我們也發現，蟑螂接觸警告費洛蒙後，耗氧速率下降，使呼吸商的值上升而接近於 1。這代表著，蟑螂在感應警告費洛蒙而偵測到潛在逆境，其能量代謝轉變成以消耗醣類為主。一般而言，醣類的代謝速率快於脂質，可在危急的情況下，快速產生足夠的能量以應付逆境，增加生存的機會。

人體在逆境時所引發的戰或逃反應，包括心跳率上升、心搏量增加，進而增加心輸出量，以快速運輸養分與氧至應急器官或組織。在昆蟲方面戰或逃反應亦可增加心跳率，但可能因收縮與舒張耗時縮短，導致心臟搏動幅度不足而使心搏量減少(Tsai, *et al.*, 2004)。但我們發現警告費洛蒙對蟑螂心臟活動的效應，與人體或昆蟲的戰與逃反應不相同：蟑螂心臟收縮及舒張的時間皆增加，使得心跳率下降但心搏量增加。我們認為，蟑螂的血淋巴無攜帶氧的功能(氣體運輸由氣管系統執行)，而有運輸養分與執行免疫的功能。在警告費洛蒙的作用下，代表潛在的逆境或即將發生警急狀態。也就是說，即將需要引發戰或逃反應，此時的生理狀態屬於戰與逃反應的準備期。蟑螂心跳率下降而心搏量增加，代表循環系統處於養分運輸頻率較慢，但輸運壓力較強的狀態。也就是說，運輸

養份的血淋巴脈衝變強而慢，使得屬於開放式循環的蟑螂，在血壓較低的生理條件限制下，也可將血淋巴送達全身各組織。因為心跳率下降，使流速較慢，讓組織細胞有較多時間吸收養分，為可能發生的逆境壓力狀態預做準備。

人體處於戰或逃反應時，會降低消化道的活性，包含降低腸胃蠕動與消化腺的分泌，將能量轉移至應急的器官或組織。本研究發現蟑螂受到警告費洛蒙刺激後，則是促進消化道生理活動，無論是唾腺、砂囊或中腸等部位，其電生理活性與電位振幅皆明顯增加。我們推論警告費洛蒙對蟑螂而言，代表即將可能發生危急狀態與逆境的訊息，故此時先增加消化道活性吸收大量養分，以因應接下來戰或逃反應所需的養分供應。藉由減少有機養份的消耗(代謝率下降)，並且可以吸收、運送更多養分到目的地累積，我們可以歸類為蟑螂運用「供應(Supply)」的方式(圖 23)求生存。

總之，我們認為警告費洛蒙引發的效應，不完全是戰或逃反應，可能屬於戰或逃反應的預備反應，而使得在某些生理反應的變化上，與戰或逃反應有類似之處，但部分反應則非。

七、參考資料

毛靖雯、姚乃筠、蔡任圃，民 105a。認識身旁的小傢伙(16)－美洲蟑螂分泌警告物質之研究(I)。科學教育月刊，385，48-58。

毛靖雯、姚乃筠、蔡任圃，民 105b。認識身旁的小傢伙(16)－美洲蟑螂分泌警告物質之研究(II)。科學教育月刊，386，49-58。

何孟寬、李忻、蔡任圃，民 101。認識身旁的小傢伙(十一)－味覺刺激對蟑螂口器的影響與前腸的前饋作用。科學教育月刊，352，42-54。

吳季昀、蔡任圃，民 106。探討昆蟲免疫系統之敵我辨識與記憶效應等性質的實驗方法。科學教育月刊，398，25-38。

林沂萱，民 104。螂吞虎嚥－探討嗅覺及味覺刺激對蜚蠊口器、唾腺及砂囊的影響。2015 台灣國際科學展覽會動物學四等獎作品。

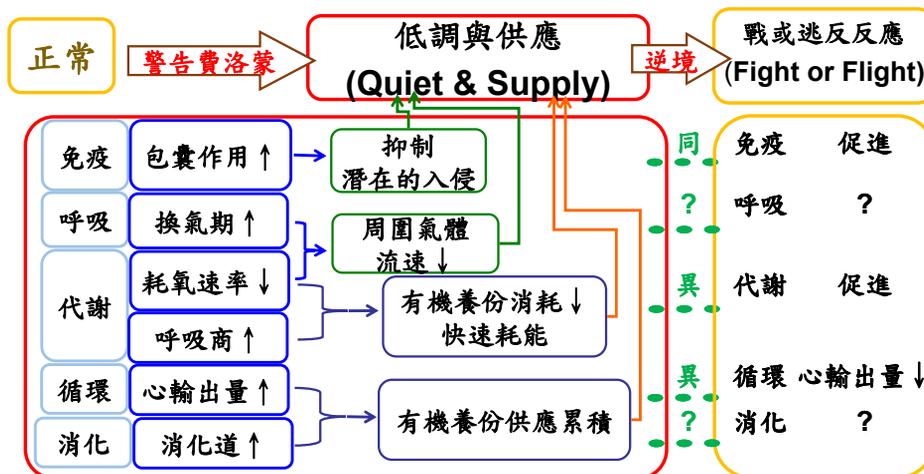


圖 23、警告費洛蒙的生理效應與逆境激素主導的戰或逃反應假說圖。

- 高榆婷、胡品嫻，民 104。無頭殭屍大解密-失去頭部對蟑螂循環、呼吸與代謝生理功能的效應。第 48 屆臺北市中小學科展高中組生物科優等作品。蔡任圃，民 92a。章魚涎胺。科學月刊，407，971。
- 蔡任圃，民 92b。人類 V.S.昆蟲 大不同？科學新天地，6，32-37。
- 蔡任圃，民 103。認識身旁的小傢伙(14)－昆蟲包囊作用的觀察。科學教育月刊，371，41-47。
- 蔡任圃，民 105。以昆蟲為實驗動物的推廣實驗。生物搜查線(龍騰文化)，17，10-14。
- 蔡任圃、張凱淳、李彥翰、陳柏妮、陳曄瀚、林金盾，民 93。缺氧對美洲蟑螂代謝的影響。師大生物學報，39(1)，41-48。
- Adamo, S. A. 2008. Norepinephrine and octopamine: linking stress and immune function across phyla. *Invert. Surviv. J.* 5: 12-19.
- Adamo, S. A. 2014. The effects of stress hormones on immune function may be vital for the adaptive reconfiguration of the immune system during fight-or-flight behavior. *Integr Comp Biol.* 54(3): 419-426.
- Candy, D. J. 1978. The regulation of locust flight muscle metabolism by octopamine and other compounds. *Insect. Biochem.* 8: 177-181.
- Collins, C., and T. Miller. 1977. Studies on the action of biogenic amines on cockroach heart. *J. Exp. Biol.* 67:1-15.
- Davenport, A. P. and Evans, P. D. 1984. Stress-induced changes in the octopamine levels of insect haemolymph. *Insect Biochem.* 14: 135-143.
- Demas, G. E., Adamo, S. A. and French, S. S. 2011. Neuroendocrine-immune crosstalk in vertebrates and invertebrates: implications for host defence. *Funct. Ecol.* 25(1): 29-39.
- Downer, R. G. H. 1979. Induction of hypertrehalosaemia by excitation in *Periplaneta americana*. *J. Insect Physiol.* 25: 59-63.
- Even, N., Devaud, J-M. And Barron, A. B. 2012. General Stress Responses in the Honey Bee. *Insects*, 3, 1271-1298
- Everly, Jr., G. S. and Lating, J. M. 2013. Chapter 2 The Anatomy and Physiology of the Human Stress Response. In: *A Clinical Guide to the Treatment of the Human Stress Response.* pp 15-48. Springer.
- Goosey, M. W. and Candy, D. J. 1980. The effects of D- and L-isomers of octopamine and pharmacological agents on the metabolism of locust flight muscle. *Biochem. Soc. Trans.* 8: 532-533.
- Hunt, G. J. 2007. Flight and fight: a comparative view of the neurophysiology and genetics of honey bee defensive behavior. *J. Insect Physiol.* 53(5): 399-410.
- Johnson, F., Ringo, J. and Dowse, H. 1997. Modulation of *Drosophila* heartbeat by neurotransmitters. *J. Com. Physiol. B.* 167(2): 89-97.
- Jutsum, A. R. and Goldsworthy, G. J. 1976. Fuels for flight in *Locusta*. *J. Insect Physiol.* 22: 243-249.
- Matthews, J. R. and Downer, R. G. H. 1974. Origin of stress induced hyperglycaemia in the American cockroach, *Periplaneta americana*. *Can. J. Zool.* 52: 1005-1010.
- Mayer, R. J. and Candy, D. J. 1969. Control of haemolymph lipid concentrations during locust flight: An adipokinetic hormone from the corpora cardiaca. *J. Insect Physiol.* 15: 611-620.
- Miller, T. A. 1979. Nervous versus neurohormonal control of insect heartbeat. *Am. Zool.* 19: 77-86.
- O'Shea, M. and Evans, P. D. 1979. Potentiation of neuromuscular transmission by an octopaminergic neurone in the locust. *J. exp. Biol.* 79: 169-190.
- Tsai, J. P., Tung, L. J., Lee, M. C. and Lin, J. T. 2004. The effect of octopamine on the Cardiac Output of Cockroach by Using Computer-based Video Analysis On Measuring Stroke Volume. *Taiwania* 49(1): 7-15.