

認識身旁的小傢伙(16)-- 美洲蟑螂分泌警告物質之研究(II)

毛靖雯 姚乃筠 蔡任圃*

臺北市立中山女子高級中學

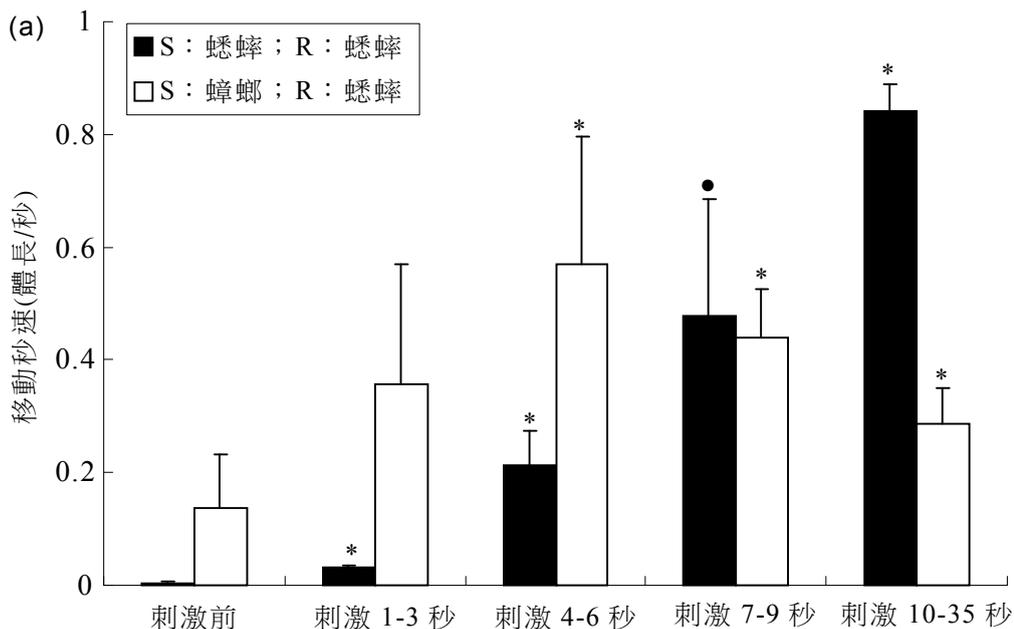
【(續)科學教育月刊第 385 期第 58 頁之後】

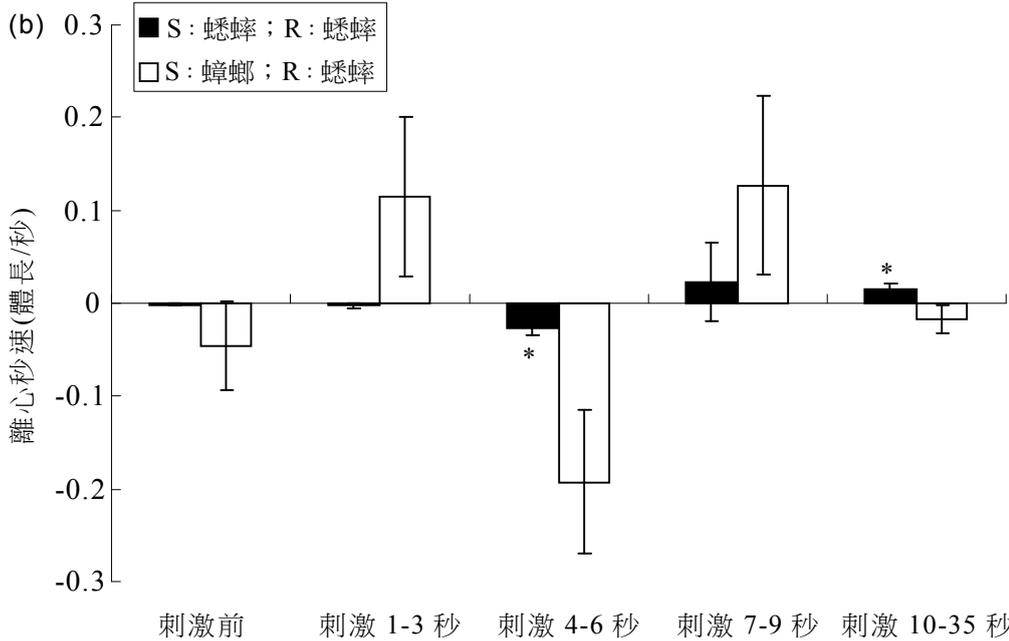
肆、探討警告物質作用的相關性質(續)

五、跨物種作用特性

實驗裝置如圖一，其中「警告物質釋放者/反應者」為雄蟑螂/雌蟋蟀、雌蟋蟀/雌蟋蟀的組合進行實驗，取用的蟋蟀為黃斑黑蟋蟀(*Gryllus bimaculatus*)，由於蟋蟀並無明顯的負趨光性，因此將蟋蟀的活動空間縮小至直徑 10 公分的培養皿，確保其活動範圍皆在能接收警告物質的區域。

若蟑螂釋放警告物質，亦能引發蟋蟀增加其移動速度(圖十三 a)，與美洲蟑螂接收警告物質的情況相似，但離心反應則較不明顯(圖十三 b)。在警告物質釋放者為蟋蟀的情況下，蟋蟀(反應者)的移動速度亦明顯增加，顯示蟋蟀亦有分泌警告物質的現象(圖十三 a)。由於蟋蟀(反應者)在接受警告訊息前，並無集中於中央的現象(不具正或負趨光性)，故不易呈現「離心運動」的現象。

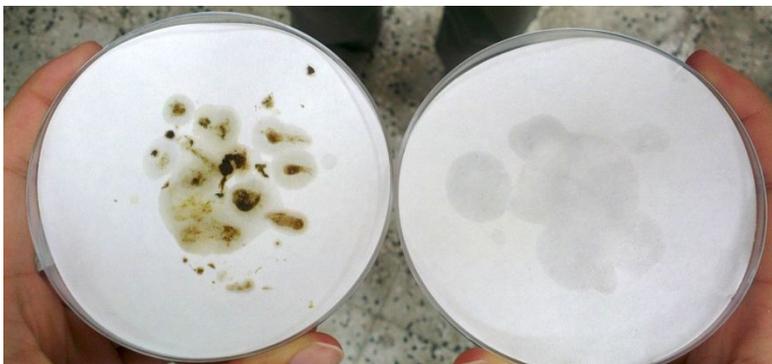




圖十三「蟋蟀(♀)-蟋蟀(♀)間」與「蟑螂(♂)-蟋蟀(♀)間」警告物質對移動速度(a)與離心速度(b)的影響(平均 ± 標準誤, S: 警告物質釋放者; R: 反應者; 蟋蟀-蟋蟀間: n = 4; 蟑螂-蟋蟀間: n = 8)。
 * : 與刺激前相比達統計差異(單尾配對 t 檢定, $p < 0.05$)。
 ● : 與刺激前相比接近統計差異(單尾配對 t 檢定, $0.05 < p < 0.08$)。

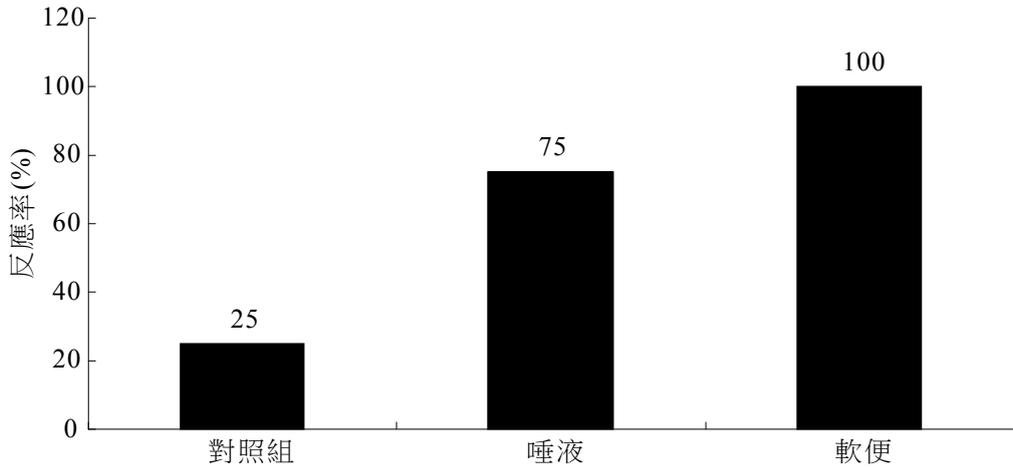
伍、警告物質可能的分泌位置

當蟑螂受到干擾時(例如：被物體壓迫或被鑷子夾起)，口器常吐出唾液，肛門常排出軟便。我們懷疑受干擾之個體所排出的唾液與軟便，可能為警告物質釋放的媒介。我們收集超過 10 隻個體因受刺激(由鑷子夾起)而自行排出的唾液及軟便，沾附於濾紙上(圖十四)作為刺激物。由於 Faulde 等人(1990)證明德國蟑螂的警告物質為高接觸性物質(contact pheromone)，必須在很近的距離內才有作用的效果，因此濾紙距離反應者的垂直距離為 1 公分內。

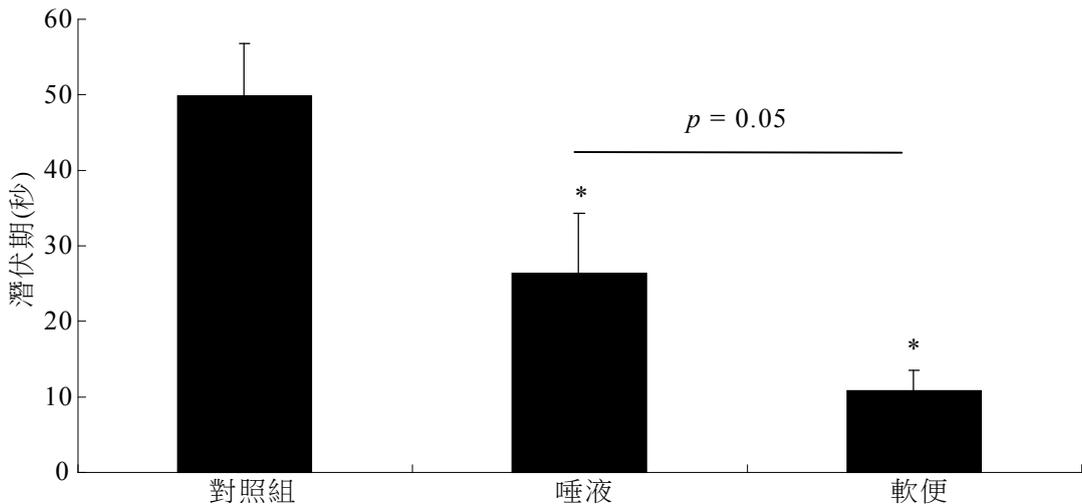


圖十四 沾附受侵犯蟲體之軟便或唾液的濾紙。左方濾紙沾附軟便，右方濾紙沾附唾液。

軟便引發個體的行為反應率高於以唾液刺激，而唾液的反應率大於對照組(圖十五)，對軟便反應的潛伏期亦短於唾液的刺激，對唾液的潛伏期短於對照組(圖十六)，且移動速度與離心速度明顯增加(圖十七)，與活體分泌之警告物質的效應有類似的趨勢，因此我們推測軟便與唾液皆含有警告訊息，且軟便較具驅散效果。

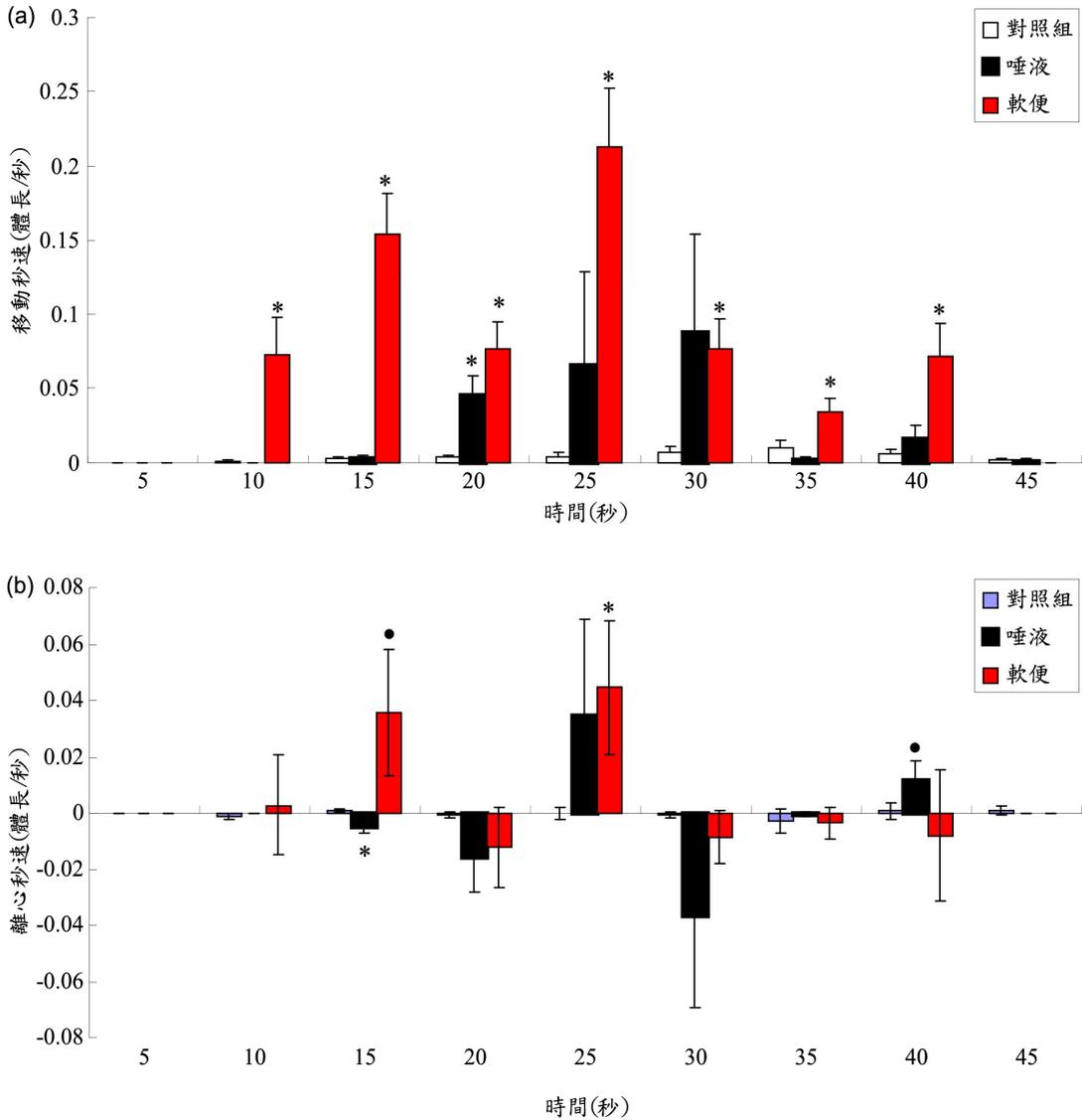


圖十五 蟑螂受刺激時所分泌的唾液與軟便，引發個體運動的反應率(n = 8)。



圖十六 蟑螂受刺激時所分泌的唾液與軟便，引發個體運動反應的潛伏期(n = 8，無反應者，潛伏期以 60 秒計算)。

*：與刺激前相比達統計差異(單尾配對 t 檢定， $p < 0.05$)。



圖十七 受刺激時所分泌的唾液與軟便，對其他蟑螂之移動速度(a)與離心速度(b)的影響(平均 ± 標準誤，n = 8)。

*：與刺激前相比達統計差異(單尾配對 t 檢定， $p < 0.05$)。

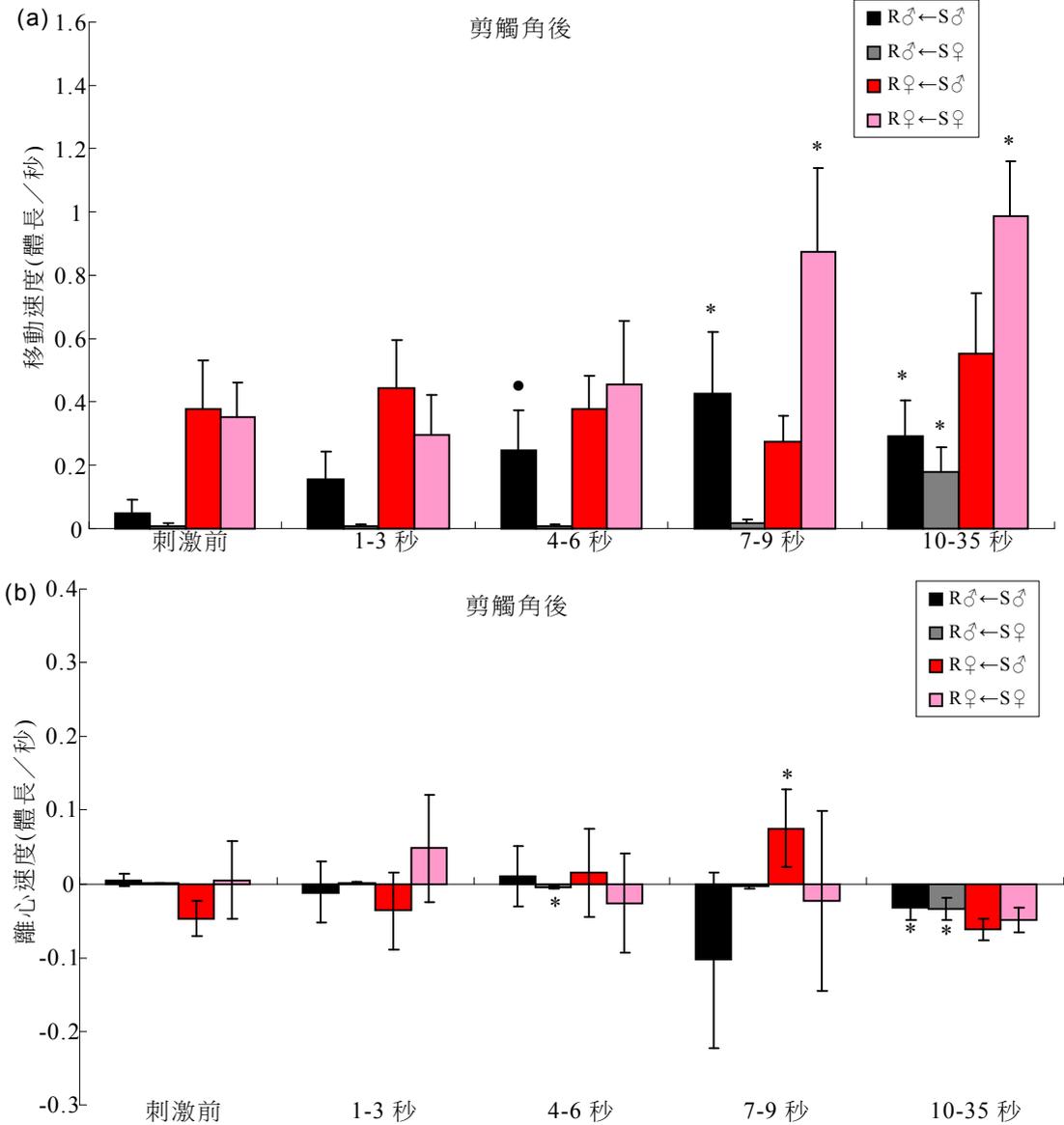
•：與刺激前相比接近統計差異(單尾配對 t 檢定， $0.05 < p < 0.08$)。

陸、警告物質的受器

一、去除觸角的效應

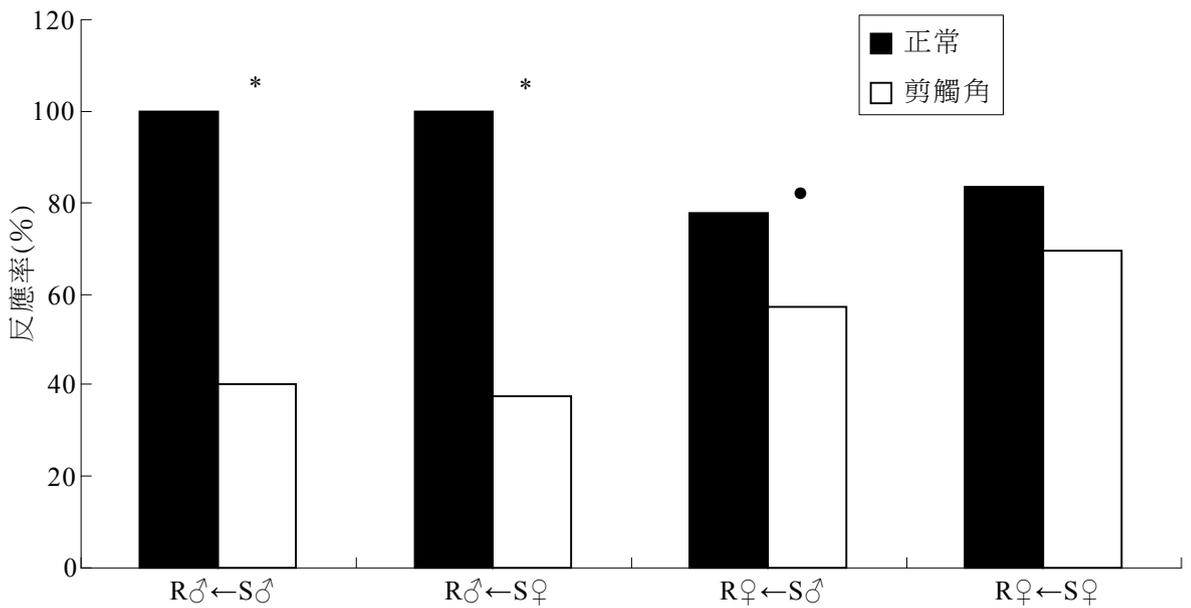
實驗裝置如圖一，以「警告物質釋放者/反應者」為雄/雄、雄/雌、雌/雄、雌/雌等性別配對進行實驗，實驗流程如上，但將反應者的觸角完全被剪除，並經 3 天適應、恢復後，再進行實驗記錄，實驗數據以未被剪觸角時的行為表現作為對照組，以測試觸角在接受警告訊息的過程中所扮演的角色。

無論何種性別組合，去除反應者的觸角後，對警告物質的反應皆減弱或消失，包含移動速度(圖十八 a)與離心速度(圖十八 b)。另一方面，反應者被剪去觸角後，對警告物質的反應率只有雄蟲下降(無論警告物質釋放者的性別)，而雌蟲下降的程度未達統計標準(圖十九)，同樣的現象亦可見於反應潛伏期，雄性反應者被剪去觸角後會增加對警告物質的反應潛伏期(無論警告物質釋放者的性別，圖二十)，但雌性反應者則沒改變。結果證明觸角是偵測警告物質的重要器官，且對雄蟲的重要性大於雌蟲。

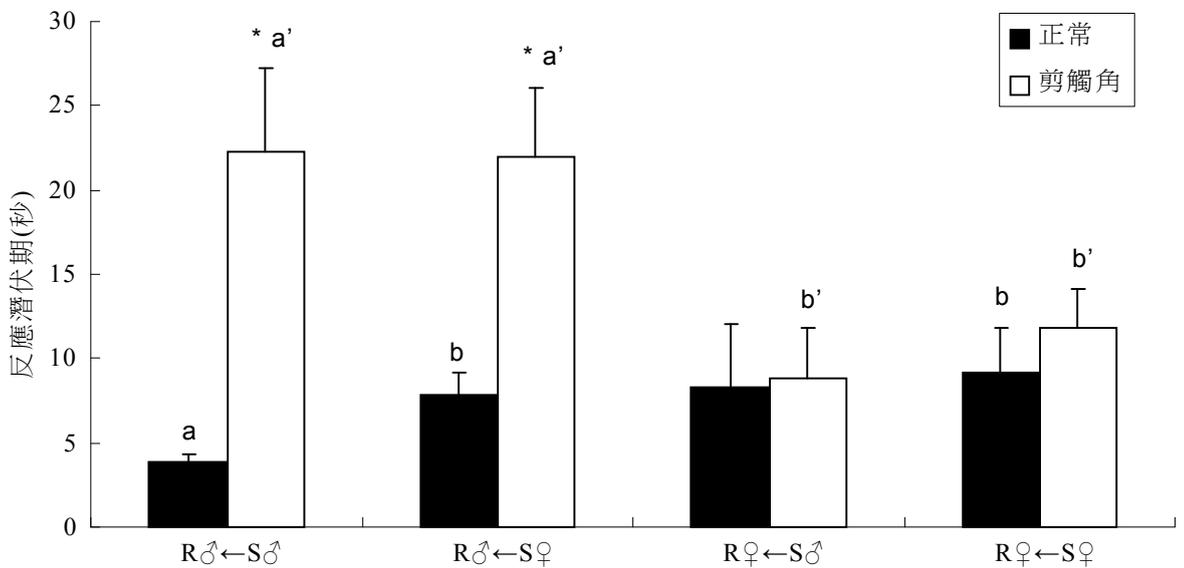


圖十八 警告物質對剪觸角後之蟑螂的移動速度(a)與離心速度(b)的影響。

R♂←S♂：刺激雄性個體，觀察雄性個體的反應(n=12)。R♂←S♀：刺激雄性個體，觀察雌性個體的反應(n=12)。
 R♀←S♂：刺激雌性個體，觀察雄性個體的反應(n=12)。R♀←S♀：刺激雌性個體，觀察雌性個體的反應(n=12)。
 *：與刺激前相比達統計差異(單尾配對 t 檢定, p < 0.05)。●：與刺激前相比接近統計差異(單尾配對 t 檢定, 0.05 < p < 0.08)。



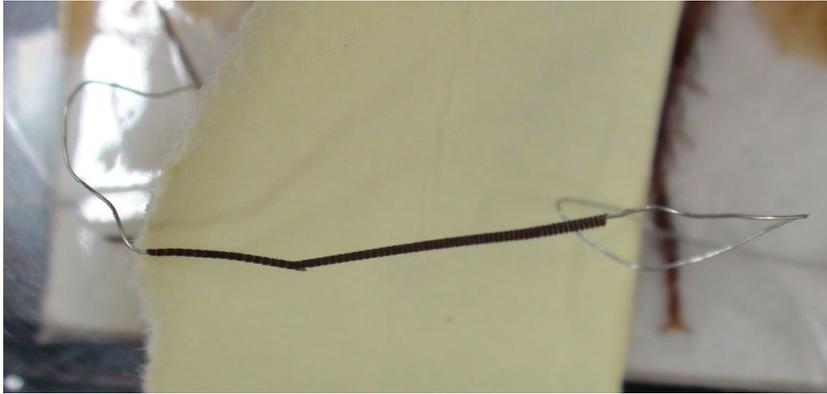
圖十九 警告物質對正常與剪觸角後之蟑螂「反應率」的影響。
 *：與正常組相比達統計差異(單尾配對 t 檢定, $p < 0.05$)。
 •：與正常組相比接近統計差異(單尾配對 t 檢定, $0.05 < p < 0.08$)。



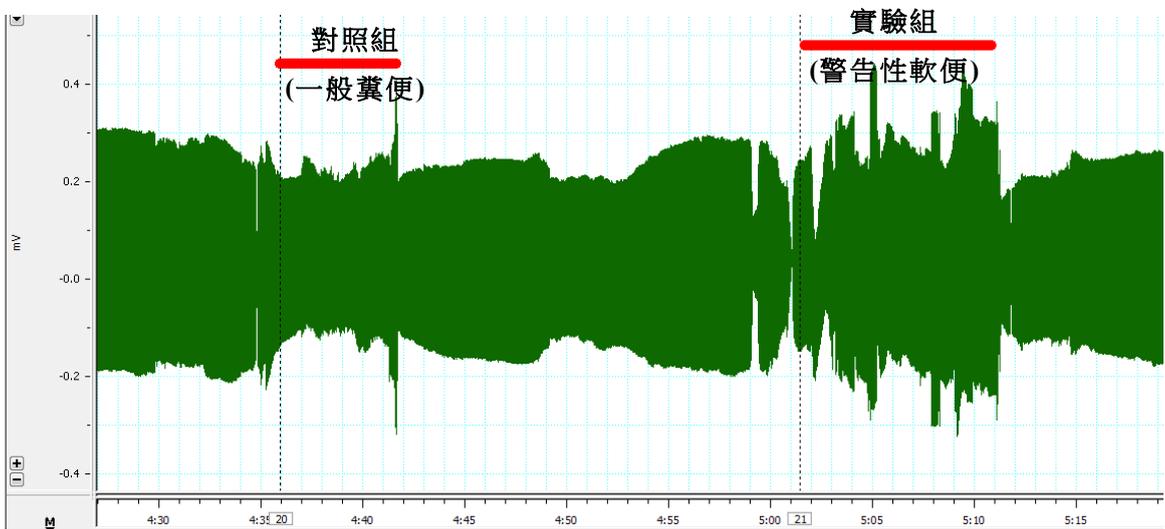
圖二十 警告物質對正常與剪觸角後之蟑螂「反應潛伏期」的影響(無反應者, 潛伏期以 35 秒計算)。
 *：與正常相比達統計差異(單尾 t 檢定, $p < 0.05$)。
 a、b：正常蟑螂於不同處理組之間達統計差異(單尾 t 檢定, $p < 0.05$)。
 a'、b'：剪觸角後之蟑螂於不同處理組之間達統計差異(單尾 t 檢定, $p < 0.05$)。

二、觸角電位(EAG)的紀錄

如圖二十一，將紀錄與參考電極插入觸角兩端，以多功能生理紀錄儀(PowerLab 26T)紀錄一般糞便與警告性軟便靠近觸角時的觸角電位圖(electroantennography, EAG)。在警告性軟便的刺激下，觸角放電頻率及幅度均增加(圖二十二)，直接證明觸角為警告物質之受器。



圖二十一 紀錄觸角電位圖(EAG)時電極紀錄的裝置。



圖二十二 美洲蟑螂觸角電位(EAG)變化。紅色線段為刺激期間

柒、討論

我們發現具群聚習性的美洲蟑螂，在遭受危險時可釋放警告物質驅離同種個體，以利族群的生存。蟑螂藉由擺動觸角增加搜索的範圍與效率，當蟑螂探知環境狀態時，觸角運動的程度與狀態會隨環境因子而改變，因此我們可能藉由觀察蟑螂觸角擺動狀態，推測蟑螂的生理狀態與所處的環境因子性質(蔡，2006)，從觸角接收警告物質的反應中，我們發現藉由警告物質的釋放，可增加反應者觸角的擺動範圍與速度，進而增加其對捕食者或其他環境因子的偵測，以做出適當的反應，增加其存活率。

由座標系統的紀錄，當蟑螂發出警告訊息，可促使同種其他個體增加移動速度與離心速度，但若這些個體去除觸角後，則移動速度與離心速度下降，其行為表現似個體的自發運動，而非偵測到警告訊息。另由觸角電位(EAG)的記錄，證實蟑螂的觸角可偵測警告物質。我們也嘗試記錄步足肌肉電位(electromyogram, EMG)，證實此警告物質能引起步足肌肉產生較高的放電頻率。

若利用酒精與濾紙收集警告物質，施測於反應者，其效果與警告物質釋放者的作用一致，代表確實有該物質的存在，而非警告物質釋放者的行為、聲音、震動等因子。此外，我們也發現美洲蟑螂之警告物質亦可作用於異種昆蟲，且當美洲蟑螂遭受刺激時(如：被鑷子夾起)，常會分泌唾液與軟便，經由探討唾液與軟便的驅散

效果後，我們發現美洲蟑螂的警告物質可能經由唾液與軟便分泌至體外，此項發現對於日後分析組成物質提供重要的萃取資訊。

美洲蟑螂的警告物質在不同性別間皆有作用，但當刺激雌性成蟲時雄性成蟲的反應比其他組合弱許多，此行為可被推測為雄性成蟲傾向於停留在原地，引起掠食者的注意，增加自己被捕食的機會，達到犧牲自己幫助雌蟲逃離危險的目的，原因在於雌蟲具有產卵與延續種族的功能，顯然對雄性成蟲而言，將 DNA 成功遺傳下去的重要性遠大於個體生存。但是雄性若蟲接收警告物質後的逃亡行為反應，是各年齡與性別組合的實驗中最明顯的，此現象與德國蟑螂的發現一致(Nakayama, *et al.*, 1987)，我們推論對於雄性若蟲，因還未性成熟，故需生存才有生殖的機會，逃亡所代表的生存機會就十分重要。

前人發現德國蟑螂的警告物質能持續 15 日的作用(Nakayama, *et al.*, 1987)，而我們發現美洲蟑螂的警告訊息僅能作用數分鐘，我們推論有兩種可能：美洲蟑螂的警告物質可能為易揮發性的物質，或是蟑螂對警告物質的作用具有習慣化的特性。本研究證實美洲蟑螂在警告物質的連續刺激下，可產生習慣化。其演化行為上的可能意義為：當掠食者進行第一次攻擊時，蟲體接收警告物質刺激後會快速從遮蔽物下方逃離，接著第二次攻擊出現，若持續逃亡則會暴露自己的所在位置，為了提高生存率，選擇減弱逃亡的速度。除了

逃亡速度隨刺激的次數增加而減弱，離心速度在第二次刺激時即已不明顯，這代表受警告物質第二次刺激後，運動路徑已非單純直線向外逃亡，而產生曲折路徑，如同若蟲逃亡的曲折路線(漩渦型的逃散方向)，以增加逃亡成功率。

科學家已發現美洲蟑螂雌蟲的性費洛蒙對同屬(家蠊屬, *Periplaneta*)的其他種蟑螂也具效果，具種間作用(Schafer, 1977)。我們發現美洲蟑螂的警告物質亦具有種間作用的性質，且作用對象可擴及親緣關係更遠的蟋蟀，我們推論此性質可同時引發其他物種一起逃離，混亂掠食者的視線與注意力，降低蟑螂族群被攻擊的危險，達到利他亦可利己的效果。就如同非洲草原中，由長頸鹿發現獵豹的存在，再警告身旁的動物遠離危險，造成混亂的場面，干擾獵豹的視線，減低獵豹只追逐長頸鹿的機會。這項例子與美洲蟑螂警告物質作用的效果相似。

若將觸角去除後，各種性別組合反應的程度皆下降，但雄蟲與雌蟲的減弱程度卻不相等。對雄蟲而言，損失觸角後便無法偵測危險環境，故無法做出逃亡行為；然而雌蟲在去除觸角後仍能保有對危險環境的偵測能力，代表除了觸角外，身體的其他部位亦可偵測警告物質，引發逃亡行為。雖然科學家已發現灰色蟑螂(*N. cinerea*)的雌蟲，年紀較大者其生殖能力較下降，使其交配的選擇現象較減弱(變成較不挑選交配對象，來者不拒)(Moore and Moore, 2001)，但仍具生殖能力。我們推

論在蟑螂晚年階段，蟲體常因相互攻擊而出現觸角嚴重受損的情形，依據我們飼養蟑螂的觀察，雄性成蟲的壽命明顯短於雌性成蟲，因此對雄性成蟲而言，在存活的期間只依賴觸角偵測警告物質已足夠，但雌性成蟲壽命較長，年紀雖老仍有生殖能力，但此時觸角常已受損，故不能只依賴觸角偵測警告物質。

雖然 Nakayama 等人(1987)發現德國蟑螂的警告物質由唾腺分泌，但我們發現美洲蟑螂之軟便的警告物質作用活性大於唾液。蟑螂的警告物質是由體內製造而成，並非從食物中得到，依據針對佛羅里達木蟑螂的研究(Farine, et al., 1997)，釋放一次後需間隔 30 天才能補充警告物質，但美洲蟑螂的警告機制並沒有這項限制，我們期望找出分泌的器官。若能藉由質譜分析等技術分析警告物質的主要成分，爾後就可能快速收集此警告物質或由人工方法大量生產，則未來可應用於蟑螂的防制，例如：於住家水管電線之管線、門窗等出入口噴灑此警告物質，則可驅離蟑螂，免於入侵住家。或是食品包裝盒含有此警告物質，可避免蟑螂前來取食，以達食品保存的功效。此是以自然界本來存在的方式達到與化學藥劑同樣的驅蟑效果，不僅給予環境較小的破壞，也解決藥劑汙染以及蟲體抗藥性等問題。

參考資料

蔡任圃，2006。認識身旁的小傢伙(一) 美洲蟑螂生態與行為的初步觀察。科學教育月刊，289，30-35。

- Brossut, R. 1983. Allomonal secretions in cockroaches. *J. Chem. Ecol.* 9(1): 143-158.
- Ca enne, J., Semon, C. E., Abed, D., Grandcolas, P. and Brossut, P. 2002. Defensive pinera, J. L. (ED.) 2008. Encyclopedia of Entomology. Springer Verlag.
- Eri secretion of *Therea petiveriana*: chemical identification and evidence of an alarm function. *J. Chem. Ecol.* 28(8): 1-10.
- Farine J.-P., Everaerts, C., Le Quere, J., Semon, E., Henry, R. and Brossut, R. 1997. The defensive secretion of *Eurycotis floridana* (Dictyoptera, Blattidae, Polyzosteriinae): Chemical identification and evidence of an alarm function. *Insect Biochem. Molec. Biol.* 27(6): 577-586.
- Faulde, M., Fuchs, M. E. A. and Nagl, W. 1990. Further characterization of a dispersion-inducing contact pheromone in the saliva of the German cockroach, *Blattella germanica* (Blattodea: Blattellidae). *J. insect Physiol.* 36(5): 353-359.
- Landolt, P. J., Reed, H. C. and Health, R. R. 1999. An alarm pheromone from heads of worker *Vespula squamosa* (Hymenoptera: Vespidae). *Florida Entomologist* 82(2): 356-359.
- Moore, P.J. and Moore, A. J. 2001. Reproductive aging and mating: the ticking of the biological clock in female cockroaches. *Proc Natl Acad Sci U. S. A.* 31: 98(16):9171-9176.
- Nakayama, Y. Suto, C. and Kumada, N. 1987. Further studies on dispersion-inducing substances of the German Cockroach, *Blattella germanica*. *Appl. Entomol. Zool.* 19(2): 227-236.
- Regnier, F. E. and Wilson, E. O. 1968. The alarm-defence system of the ant *Acanthomyops claviger*. *Great Britain* 14: 955-970.
- Rollo, C. D., Borden, J. H. and Casey, I. B. 1995. Endogenously produced repellent from American cockroach Blattaria: Blattidae: Function in death recognition. *Environ. Entomol.* 24(1): 116-124.
- Schafer, R. 1977. The nature and development of sex attractant specificity in cockroaches of the genus *Periplaneta*. III. Normal intra- and interspecific behavioral responses and responses of insects with juvenile hormone-altered antennae. *J. Exp. Zool.* 199(1): 73-84.
- Takahashi, S. and Kitamura, C. 1972. Occurrence of phenols in the ventral glands of the American cockroach *Periplaneta americana*. *Appl. Entomol. Zool.* 7:199-206.