

行政院國家科學委員會專題研究計畫成果報告
德國蜚蠊及雙紋姬蠊活動行為日週律動比較研究
Comparative study of locomotor circadian rhythm between
Blattella germanica and *B. bisignata*

計畫編號：NSC87-2313-B-002-045-

NSC88-2313-B-002-002-

NSC89-2313-B-002-015-

執行期限：86年8月1日至89年7月31日

主持人：李後晶 國立臺灣大學昆蟲學系

一、中文摘要

德國蜚蠊與雙紋姬蠊雖然親源相近、形態相似，但是兩者的生活環境卻有很大的差異：雙紋姬蠊是野外的種類，德國蜚蠊是居家害蟲。兩者在日週律動的表現有很大的差異，比較兩者日週律動的表現，是探討「日週律動在生態上的意義」很好的材料。因此本研究在建立雙紋姬蠊基本資料之後，藉雙紋姬蠊獨居或群居性試驗，探討其兩種蜚蠊生態上的差異；並針對雙紋姬蠊之生態特性，探討日週律動對雙紋姬蠊的配偶找尋行為的影響；另外由相反應曲線的研究，瞭解計時器如何因應環境的變化而調整其相位；藉由腦部顯微手術及組織切片的方法，證實了德國蜚蠊活動行為日週律動的調律器位於視葉；而聲音的干擾，對德國蜚蠊活動行為日週律動的表現，影響不大，對雙紋姬蠊影響則較明顯。

關鍵詞：德國蜚蠊、雙紋姬蠊、活動行為、日週律動、調律器、人類干擾

Abstract

Although German cockroach and *Blattella bisignata* are close-related species, their habitats are extremely different: *B. bisignata* is a feral species, whereas *B. germanica* is a strictly domicile species. There are large differences between the expression of circadian rhythm of the two

species. The comparative study of the expression of circadian rhythm, is a good theme in the investigation of ecological significance of circadian rhythm. Hence, after constructing the basic data of *Blattella bisignata*, by the solitary or aggregating experiments of *Blattella bisignata*, investigated the ecological differences between the two cockroaches. We also investigated the effect of the expression of circadian rhythm on mate searching behavior of *Blattella bisignata*, based on its ecological characteristics. In addition, by constructing of phase response curves of both species, we can understand how the pacemakers adjust their phase according to the environmental changes. Using brain microsurgery and tissue sectioning, we demonstrated the exact location of pacemaker of locomotion circadian rhythm of German cockroach is in its optic lobes. There is little effect on the expression of locomotor circadian rhythm of German cockroach caused by sound interference, but it seemed more effects on *Blattella bisignata*.

Keywords: German cockroach, *Blattella bisignata*, locomotor behavior, circadian rhythm, pacemaker, human interference

二、緣由與目的

德國蜚蠊是完全家居的種類，但是其親緣相近的雙紋姬蠊卻是野外的種類。兩者在日週律動的表現有很大的差異，比較

兩者日週律動的表現，是探討「日週律動在生態上的意義」很好的材料。近年來有報導雙紋姬蠅曾經於台北近郊的家居中被捕獲(吳與蕭, 1994)，因此探討雙紋姬蠅與德國蜚蠊的生活史特性、生殖策略與聚集性等差異，以及這些差異對兩者在居家環境互相競爭的影響，是本研究的另一個目的。

由相反應曲線(phase response curve)的研究中，可以瞭解計時器如何因應環境的變化而調整其相位(phase)(Brady, 1982; Moore-Ede *et al.*, 1982)。而在日週律動的整個系統中，找出調律器(pacemaker)的位置及控制訊息的傳遞機制(Colwell and Page, 1990)是明白日週律動系統運作的基本要素，因此除了對相反應曲線進行探討外，亦利用腦部顯微手術及組織切片的方法，尋找調律器的精確位置。

人類活動的干擾可能是影響這二種蜚蠊在家居環境生存的主因，我們利開燈及聲的干擾，來探討德國蜚蠊及雙紋姬蠅活動行為日週律動的表現，藉此判定那種蜚蠊對人為環境的適應性較高。

三、結果與討論

(一)、雙紋姬蠅之壽命及生殖週期

雙紋姬蠅成蟲壽命以交尾雌蟲最長，處女雌蟲次之，而雄蟲最短。以一般昆蟲而言，交尾雌蟲在生殖上花費了許多能量與營養，所以交尾雌蟲的壽命明顯地比處女雌蟲短(Lessells, 1991)。但是雙紋姬蠅的生殖週期對雌成蟲的壽命卻有相反的效應。因為雙紋姬蠅不論處女或交尾雌蟲皆有週期性的排卵和懷孕，而且處女和交尾雌蟲一生平均都可產9個卵鞘。雌蟲在生殖方面的營養投資相當大，在相同的生殖週期中，處女雌蟲的活動量顯著地較交尾雌蟲活動量高，加上處女雌蟲的生殖週期較短，所以當處女雌蟲很快地產完9個卵鞘後，可能因養份與體力已消耗殆盡而死亡，因此處女雌蟲壽命顯著地較交尾雌蟲短。同樣地，德國蜚蠊也由於處女雌蟲生殖週期短，活動量高，養分及體力消耗較快而壽命比交尾雌蟲來得短(Lee and Wu, 1994)。而雄蟲的活動量又較處女雌蟲與交

尾雌蟲高，所以體力消耗最快，壽命最短。

德國蜚蠊處女雌蟲的性接受程度是受到青春激素與交尾兩個因子所調控(Lin and Lee, 1998)。卵巢對性接受程度沒有直接的影響。至於雙紋姬蠅性接受程度的研究缺乏，其調控因子尚未瞭解清楚，僅知其性接受程度也具有週期性。

(二)、雙紋姬蠅與德國蜚蠊活動行為規律性之比較

1、亮暗週期下的晝夜律動

在 28°C，光週期 16L:8D 的環境條件下，雙紋姬蠅的雌雄成蟲都表現出明顯的晝夜律動，並且活動都侷限於夜晚。同樣地，德國蜚蠊的雌雄成蟲大致上也表現出晝夜律動，大部份的活動也都侷限於夜晚(Dreisig and Nielsen, 1971; Sommer, 1975; Leppla *et al.*, 1989; Lee and Wu, 1994)。而雌蟲在一般時期是有晝夜律動的，但是在性接受期及懷孕期間則沒有晝夜律動(Sommer, 1975; Lee and Wu, 1994)。德國蜚蠊在性接受期間，不僅夜晚的活動量高，白天的活動量亦很高；而在懷孕期間，反而因為日夜的活動量都很低，沒有表現出明顯的晝夜律動(Lee and Wu, 1994)。雙紋姬蠅雌蟲的活動模式則顯然與德國蜚蠊不同：雙紋姬蠅在性接受期間活動量也會增高，但大部份的活動仍侷限於夜晚；懷孕期間雖然活動量低，但亦僅侷限於夜晚活動。

在 28°C，光週期 16L:8D 的環境條件下，雙紋姬蠅與德國蜚蠊 1-4 齡若蟲皆因活動量太低，而沒有表現出晝夜律動。直到 5 齡以後活動量才漸增，呈現晝夜律動的現象。雙紋姬蠅有 67% 的老熟若蟲可以表現出晝夜律動，但是德國蜚蠊卻只有 29% 的老熟若蟲表現出晝夜律動。Sommer (1975) 也曾指出德國蜚蠊若蟲並沒有晝夜律動的表現。推測可能與生活環境穩定性有關，在較少天敵的居家環境，沒有晝夜律動的德國蜚蠊若蟲，對其生存不致造成太大的為害。

2、全暗環境下的日週律動

在 28°C，完全黑暗的環境條件下，雙紋姬蠅雄成蟲與處女雌蟲皆可以表現日週律動，並且活動都侷限於相對夜晚。但是在相同的環境條件下，德國蜚蠊卻只有雄成蟲表現出日週律動，活動也都侷限於相

對夜晚(Dreisig and Nielsen, 1971; Sommer, 1975; Leppla *et al.*, 1989), 處女與懷孕雌蟲則不表現日週律動(Lin and Lee, 1996)。雖然雙紋姬蠐處女雌蟲可以表現日週律動, 但是懷孕的雌蟲卻與德國蜚蠊懷孕雌蟲一樣, 無法表現出日週律動。因為懷孕期間不需覓食及尋找配偶, 所以活動量非常少, 因此大部份雙紋姬蠐懷孕雌蟲(67%)無法表現活動行為的日週律動。這種只在懷孕期間日週律動無法表現的現象, 就是掩蓋作用。根據掩蓋作用的定義(Page, 1989; Rietveld *et al.*, 1993), 雌蟲攜帶卵鞘是一個負向的掩蓋因子, 不但使懷孕雌蟲的活動量降低, 也掩蓋住日週律動的表現。而德國蜚蠊處女雌蟲在性接受期間, 不論相對夜晚或白天, 活動量都很高, 導致日週律動無法表現, 這也是一種負向的掩蓋作用, 是由卵巢發育引發性接受程度改變所造成的(Lin and Lee, 1996)。因此雙紋姬蠐雌蟲只具有懷孕的負向掩蓋因子, 而德國蜚蠊雌蟲則具有懷孕和性接受期的雙重負向掩蓋因子。

在 28°C, 完全黑暗的環境條件下, 雙紋姬蠐與德國蜚蠊 1-4 齡的若蟲皆因為活動量低, 而沒有表現出日週律動。直到 5 齡以後活動量漸增, 才有日週律動的表現。雙紋姬蠐有 86% 的老熟若蟲可以表現日週律動, 但是德國蜚蠊卻只有 14% 的老熟若蟲表現出日週律動。推測可能也與環境穩定性有關, 雙紋姬蠐生活在野外, 日夜變化明顯, 天敵多, 所以在適當時間出沒對其生存是很重要的。

(三)、雙紋姬蠐的配偶找尋行為

雙紋姬蠐與德國蜚蠊的若蟲不論在亮暗週期或是全暗的環境下, 平均每日活動量隨著日齡增加而增高, 而在末齡若蟲期達到最高峰。由於兩種蜚蠊的聚集性大不相同, 所以末齡若蟲的日活動量增加所造成成蟲對空間分佈的結果, 也有很大的差異。雙紋姬蠐並沒有聚集費洛蒙, 聚集性低, 末齡若蟲活動量增加將導致個體之間更為分散。若蟲羽化為成蟲之後, 在找尋配偶方面, 必須利用更有效率的方式, 在時間的配合上需更為準確。而德國蜚蠊因為具有聚集費洛蒙, 而且聚集性高, 末齡若蟲活動量的增加, 可以使近親個體分散

開來, 至其他聚落再聚集在一起。所以若蟲在羽化為成蟲之後, 並不需要長距離的找尋配偶, 雌、雄蟲很容易相遇而交尾(Brossut and Roth, 1977; Schal *et al.*, 1983)。

雙紋姬蠐若蟲羽化為成蟲之後, 因為雌雄蟲空間的隔離, 相遇不易, 所以雌蟲必須利用呼喚行為, 釋放揮發性費洛蒙, 誘引雄蟲前來交尾, 而這兩種行為(雌蟲的呼喚行為與雄蟲的活動行為)可由日週律動系統來控制, 達到很緊密的時機配合性。這種配偶找尋策略與德國蜚蠊有所不同, 因為德國蜚蠊雌蟲是利用聚集性與時機相遇當作主要策略, 並利用增加活動與呼喚行為當作次要策略(Lin and Lee, 1996; Tsai and Lee, 1997), 而雙紋姬蠐則是利用呼喚行為當作配偶找尋的主要策略。

(四)、雙紋姬蠐與德國蜚蠊相互競爭之可能性

在 28°C, 光週期 16L:8D 的環境條件下, 雙紋姬蠐的卵期約 20 天, 而德國蜚蠊的卵期約 17 天(吳, 1992)。在相同的環境條件下, 雙紋姬蠐的卵期較長, 使得雙紋姬蠐在競爭上稍處於劣勢。又雖然雙紋姬蠐的雌蟲壽命較長, 一生所能產生的卵鞘數較德國蜚蠊為多, 但是雙紋姬蠐交尾一次只能產生 2.7 ± 1.8 個有效卵鞘, 而德國蜚蠊交尾一次則能產生 3.4 ± 1.6 個有效卵鞘(吳, 1992), 所以在穩定的環境條件下, 由兩者生活史特性所推論出之生殖策略上, 雙紋姬蠐是略遜一籌的。而將兩種蜚蠊各 10 對成蟲, 在兩公升的透明塑膠桶內一起飼養, 經過三個月的競爭結果, 亦符合從兩者生殖策略上的差異所作的推論。

在穩定的環境條件下, 雙紋姬蠐與德國蜚蠊兩者競爭的結果是德國蜚蠊會完全取代雙紋姬蠐。由於雙紋姬蠐與德國蜚蠊兩者的聚集性不同, 所以在聚落密度很高的情形下, 德國蜚蠊在攝食方面受到干擾的情況比雙紋姬蠐小, 使德國蜚蠊在競爭上取得優勢。所以雙紋姬蠐與德國蜚蠊在競爭資源時, 雙紋姬蠐因為攝食干擾與空間不足的雙重限制, 而在環境穩定而空間狹小的環境中, 處於不利的地位, 而在短時間內(小於三個月)就被德國蜚蠊完全取代。

(五)、相反應曲線

在德國蜚蠊與雙紋姬蠊雄蟲對短暫光線刺激(2小時)的相反應曲線方面的研究發現，於 16L:8D 持續 5 天再改為 DD 的試驗環境下，不同的日週時刻曝光會造成不同的相移位：在相對白晝晚期至相對夜晚中期(CT 14 至 CT 20)曝光，會造成相位延後(phase delay)；在相對夜晚末期至相對白晝早期(CT 21 至 CT 3)曝光，相位提前(phase advance)；其餘時間(CT 4 至 CT 13)對相位的影響則較不明顯。與其他動物在 12L:12D 再改為 DD 的試驗環境下，呈現相同的趨勢(Brady, 1982; Moore-Ede *et al.*, 1982; Page, 1987; Cymborowski *et al.*, 1993)。而由於兩種蜚蠊相位提前的幅度皆小於相位延後的幅度，顯示相位提前的調整較相位延後困難。

在本試驗中發現，德國蜚蠊相位移的幅度遠小於雙紋姬蠊，顯示雙紋姬蠊生物時鐘的調整能力高於德國蜚蠊。此外，相位移與自由律動週期變化之間的關係並不顯著，其原因則有待進一步探討。

(六)、德國蜚蠊的調律器的精確位置

德國蜚蠊雄成蟲在二側視神經幹皆切斷後，不再表現活動行為的日週律動，而手術對照組的雄蟲活動行為仍可表現出日週律動。這個結果與前人的發現相同，可以證明德國蜚蠊控制活動行為日週律動表現的調律器是位於視葉，而且其訊息是透過前大腦視葉與中腦之間的神經聯結來傳遞。

在德國蜚蠊兩側視神經幹切割手術中，有 26.9% 在術後 4 週可重新表現日週律動，而存活超過 6 週的雄蟲中，表現出日週律動者，甚至可達 50%。此結果證明視神經幹在活動行為日週律動的表現上的重要性，也顯示了日週系統從切斷視神經幹的手術中，恢復活動行為的時間分布的控制的能力。

在德國蜚蠊活動行為日週律動回復試驗中，我們也發現有視神經幹切割手術再生後之自由律動週期較手術前週期長或短的情形都有(Stengl and Homberg, 1994)，我們的研究結果證實了德國蜚蠊活動行為日週律動的調律器位於視葉。

德國蜚蠊在切斷一側視神經幹後，仍能在另一側視神經幹完好的情形下，表現

出活動行為的日週律動，顯示左右兩側的視葉皆擁有一個日週律動的調律器，而且任何一個都能獨力維持活動行為的週期。許多研究顯示，在成對的神經系統中，日週律動的調律器呈兩側對稱(Nishiitsutsuji-Uwo and Pittendrigh, 1968; Page *et al.*, 1977; Pittendrigh, 1981)，雖然在一隻蜚蠊體內具有二個調律器似屬多餘，但這可能是身體組織兩側對稱的演化結果。若兩個調律器的作用是緊密結合的，則它們的存在，並不違背天擇的作用。惟仍有待進一步的探討。

四、計畫成果自評

本計畫為三年期計畫，研究內容皆依原計畫期程分年執行，與原計畫大致相符。在計畫執行期間，我們達成了下列預期目標：

- (一)、完成了雙紋姬蠊的生活史、生殖週期和性接受期等基本生態資料。
- (二)、找出雙紋姬蠊若蟲、雌成蟲和雄成蟲在 16L:8D 及全暗的光週期下之活動模式。以及若蟲活動量與齡期之關係、成蟲活動量與生殖週期之關係。並將上述試驗所得到的雙紋姬蠊生態資料與已有的德國蜚蠊生態資料進行比較，探討兩者日週律動的作用與掩蓋機制之異同。
- (三)、利用試驗確定雙紋姬蠊是獨居性種類，其配偶找尋的時機對其生殖成功率有決定性的影響，所以導致其日週律動模式與德國蜚蠊有相當大的差異。
- (四)、德國蜚蠊與雙紋姬蠊雄蟲之活動行為相反應曲線皆有相同的變化趨勢。
- (五)、利用破壞視葉特定部位及組織切片的方法，找出調律器的精確位置。
- (六)、比較兩種蜚蠊對人類活動的敏感性，探究雙紋姬蠊侵入室內的可能性。
- (七)、具掩蓋作用與不具此作用的個體所產的後代其掩蓋作用的比例並無明顯差異，表示有其他因子在影響掩蓋作用的表現。

五、參考文獻

吳文哲、蕭旭峰。1994。雙紋姬蜚蠊(*Blattella*

bisignata (D. S. 1859)) 的

expression of locomotor circadian
rhythm in f m l C m n centre ab

germanica L. (Dictyoptera: Blattellidae). Biol. Zentralbl. 94: 455-467.

Stengl, M. and U. Homberg, 1994. Pigment-dispersing hormone-immunoreactive neurons in the cockroach *Leucophaea maderae* share properties with circadian pacemaker neurons. J. Comp. Physiol. A. 175 (2): 203-213.

Tsai, C. W., and H. J. Lee. 1997. Volatile pheromone detection and calling behavior exhibition: secondary mate-finding strategy of the German cockroach, *Blattella germanica* (L.). Zool. Stud. 36:325-332.

行政院國家科學委員會補助國內專家學者出席國際學術會議報告

89年4月 日

報告人姓名	李從昭	服務機構及職稱	台大昆蟲學系教授
會議時間地點	89年4月4日至8日 悉尼西亞	本會核定補助文號	德國蜚蠊及雙紋姬蠊活動行為日週律動比較研究(3/3) NSC 89-2313-B-002-015
會議名稱	(中文) 國際時間會議 (英文) International Symposium "Time"		
發表論文題目	(中文) 德國蜚蠊如何計時? (英文) How the German Cockroach tells time?		
<p>報告內容應包括下列各項：</p> <p>一、參加會議經過</p> <p>二、與會心得</p> <p>三、考察參觀活動（無是項活動者省略）</p> <p>四、建議</p> <p>五、攜回資料名稱及內容</p> <p>六、其他</p>			