館訊第 358 期

照亮生命科學的地球微光(一)

生物發光

文／鄭明倫・圖／Google images CC, Flickr CC

摘要

本屆野望影展開幕片：「地球微光」介紹了各類海洋與陸地的發光生物，並探討其發光機制。這兩期館訊將藉此補充介紹相關知識。廣義的生物發光包含化學反應產生的生物發光與物理性的生物螢光。前者主要爲發光物質氧化，以光的型式釋放能量所產生的副產物，後者則是某些生物物質照射高階能量的光之後將之轉換爲低階能量的光釋放，屬於光致發光。生物發光現象主要發生在海洋生物，其發光物質可分爲四大類：細菌發光素、甲藻發光素、腔腸素與介形蟲發光素，其化學結構與作用條件各有不同，但作用原理基本上相同。雖然多數的類群自身能合成發光素，但有些則依賴共生的細菌發光，甚至由獵物身上獲取發光素。陸地的發光生物遠較海生的少，昆蟲是最主要的類群，當中又以螢火蟲等甲蟲最常見。另有一些昆蟲曾被誤認爲會發光，但多半已被證實是以訛傳訛或其實是生物螢光現象。

關鍵詞：野望影展、地球微光、生物發光、生物螢光

本年度野望影展的開幕影片是由奧地利的地球母親真實工作室(Terra Mater Factual Studios, TMFS)所拍攝製作的「地球微光」(Light on Earth)。這支 52 分鐘長的影片上山下海地拍攝地球上各類發光生物，以獨步的攝影設備與技術達到過去夜視攝影難以企及的 4K 畫質，並由大衛艾登堡爵士(Sir David Attenborough)以敘事的方式，深入探討各類生物的發光功能（作用），是針對發光生物的紀錄片中突出的佳作。趁此機會，我們也藉館訊來談談相關主題，本期先談生物發光(bioluminescence)，次期再談常與之混淆的生物螢光(biofluorescence)。

過去幾十萬年以來，人類能看到的發光現象並不多。仰望天空有太陽、星辰、彗星和隕石；雷雨時會見到閃電；住在高緯度的人看得到極光；地表有火和火山；在一些池沼地或墓地可能會見到也被稱爲鬼火的磷火。火是第一個能被人控制和利用的發光現象，跟人類的演化與文明發展息息相關，甚至改變了區域的自然環境和生物組成；至於電燈的發明已經是近 150 年的事，而由下往上打的高空閃電（如紅色精靈與藍色噴流等）這類傳說中的現象，更是近 30 年才被紀錄到影像而證實其存在。除此之外，漫漫歷史裡出現在人的眼界中最常見的就屬生物發光了。

簡單說，生物發光就是生物本身製造和發散出可見光。但是科學上什麼是「發光」？對大眾來說也許並不那麼清楚，也因此常與反射、折射、繞射等概念混淆，後三者各自對應如月光、彩虹、虹彩(iridescence)，都不是發光。發光的基本原理是：當原子的電子接收到額外能量後轉變爲不穩定的激發態，透過向外輻射光子(photon)釋放能量以回復到穩定的基態時所產生的現象，若此光在可見光譜範圍內，便是發光。至於如何讓電子變成激發態，則可藉由物理（光、熱、電、撞擊、摩擦等）或化學方式達成。狹義的生物發光是透過化學反應產生，大多數的能量以光的型式釋放，只有很少的熱能。生物螢光則是物理反應，因爲照光而發光（光致發光），但過程中會損失部分能量，所以產生不同於光源的光譜。廣義上兩者皆屬於生物的發光。不論生物發光或是螢光，都是屬於冷光(luminescence)，跟產生火與煙的燃燒(combustion)或加熱物質讓它發出光的白幟(incandescence)不同。

生物發光的化學反應過程和需求條件在各類生物或多或少有些不同，但是大抵上原理相同，以螢火蟲爲例，是發光物質（通常稱爲發光素 luciferin）與高能的分子（例如被稱爲細胞能量現金的三磷酸腺苷 ATP）結合後變成激發狀態，在特定的酶（通常稱爲發光酵素，luciferase）催化下，與氧分子產生氧化反應，過程中 ATP 的兩個高能磷酸鍵被打斷，其能量以光的型式被釋放出來，同時產生氧化發光素、二氧化碳、無機焦磷酸鹽與單磷酸腺苷 AMP。在螢火蟲，發光是由

神經傳導訊號所控制，但如被稱爲「藍眼淚」的甲藻/雙鞭毛蟲(dinoflagellate)隨浪潮發光，則是海水擾動時產生的動能便能使得細胞內的物質相遇、作用而發光。發光細菌則可能是藉由化學傳導而開啓反應。

在臺灣，最知名的三種生物發光當屬陸地上的螢火蟲、發光蕈和海裡的「藍眼淚」（圖 1）：在某些海域甚至魚塭偶爾可見的浪潮發光。其實會發光的生物遠不止於此，至少有十幾個動物門(phylum)、細菌、真菌和雙鞭毛蟲都會發光，但是到目前爲止並未發現發光植物。

海裡會發光的生物不論在類群多樣性、生態多樣性和發光樣式的多樣性上都非常高。據估計，已知包含能發光物種的 700 多屬的生物中，海生者便占了 80%，棲息的環境從大洋到近海，淺海海底到上千公尺深海都有。雖然牠們發出來的光橫跨可見光光譜，但是在大洋中以發出藍光爲主，淺海的底棲生物有些則發綠光，這跟牠們的生存環境密切相關：大洋中藍光能穿透到最深，而淺海因混有許多雜質讓波長較長的綠光有較好的穿透性。很少有海生生物會發出紅、橙、黃、紫等色的光，即使有，牠們的化學反應和功能作用也多半未知。知名度較高的海洋發光生物如甲藻（圖 2）、櫛水母（圖 3）、螢火魷、鮟鱇魚等之外，還有許多大洋魚類（圖 4）、頭足類、甲殼類也能發光。發光的型式不一而足，有的如七彩跑馬燈（如櫛水母），有的如手電筒（如鮟鱇魚）、還有像閃電（陽隧足）、舞池燈光秀（螢火魷）、觔斗雲（如介形蟲或蝦等甲殼類）或如電影阿凡達(Avatar)的場景（水母、水螅等刺絲胞動物、多毛類環節動物），在「地球微光」一片中都可見到。

科學家估計生物發光在生物演化史上至少獨立發生了 40 次，因此不論在發光物質或是催化用的發光酵素，都有不少差異。以發光物質來說，在海生生物大致可分爲四類：細菌發光素、甲藻發光素、腔腸素(coelenterazine)和介形蟲發光素(vargulin)，分布最普遍的是腔腸素，橫跨大部分的海生動物門；細菌發光素除了細菌以外，也與一些動物共生，如某些烏賊和鮟鱇魚；甲藻發光素除了甲藻，還有一些磷蝦；介形蟲發光素則來自某些介形蟲本身和可能藉由捕食蟾魚科(Batrachoididae)的魚而獲得發光能力的。即使在同一類，甚至同一種生物中，其生物發光來源與機制也可能很多樣，例如有些海生動物自己便有兩套發光系統或發光物質。節肢動物門的某些介形蟲便有兩種發光素：腔腸素和介形蟲發光素。深海的球狀樹鬚魚(*Linophryne coronata*)雌魚由前背鰭演化成發光釣竿，是由發光菌發光來吸引獵物，但是其頦鬚(chin barbell)裡頭又是另一類尚未知曉的發光物質。某些水母的腔腸素被發現是來自於其獵物（甲殼類）而非自身合成。

陸地上會發光的生物遠比海裡的少，較常見的主要發生在節肢動物和真菌，還有很少數的軟體動物（如蝸牛，見館訊 324 期「前進沙巴」一文）、環節動物

（如蚯蚓）和線蟲動物（線蟲）。節肢動物中會發光的又以昆蟲最常見，螢火蟲是當中種類最多的一個科（螢科 Lampyridae），全球有 2000 餘種，目前已知的幼蟲皆會發光，但成蟲則未必。以臺灣將近 70 種（包含已命名與未命名）螢火蟲來說，成蟲被確認能發光（不論性別、強弱與型式）的種類約 44 種，約佔總數 2/3。其他會發光的甲蟲尚有分布在亞洲的雌光螢科(Rhagophthalmidae)和分布在美洲的捕蜈螢科(Phengodidae)（圖 5），這兩個科很可能其幼蟲都會發光，而捕蜈螢科的實際多樣性可能遠高於目前所知。叩頭蟲科(Elateridae)也有部分種類會發光（圖 6），過去文獻皆記錄在美洲，但是我們這幾年在東南亞與中國的探查也發現會發光的種類（見館訊 303 期「三度菲行(二)」）。其他比較為人知的發光昆蟲有澳洲與紐西蘭的穴居發光蕈蠅（幼蟲被稱為 glowworms，圖 7），這類蕈蠅實際上廣泛分布在亞洲各地，我們也曾在菲律賓看過非穴居的發光幼蟲。過去曾有「鄉野奇譚」說南美洲的燈籠蟬（非真正的蟬，而是某種大型的蠟蟬，*Fulgora laternaria*，圖 8）其巨大如鱷魚頭的膨大部位會發光，實乃以訛傳訛。近年被傳得沸沸揚揚的南美洲發光蟑螂(*Lucihormetica* spp.，圖 9)後來也被證實並非生物發光，而是生物螢光現象。

下期我們將從生物發光的作用談起，衍伸至生物螢光現象。（待續）

圖 1. 馬祖海域的「藍眼淚」：甲藻/雙鞭毛蟲潮發光(ynes95，Flickr CC)

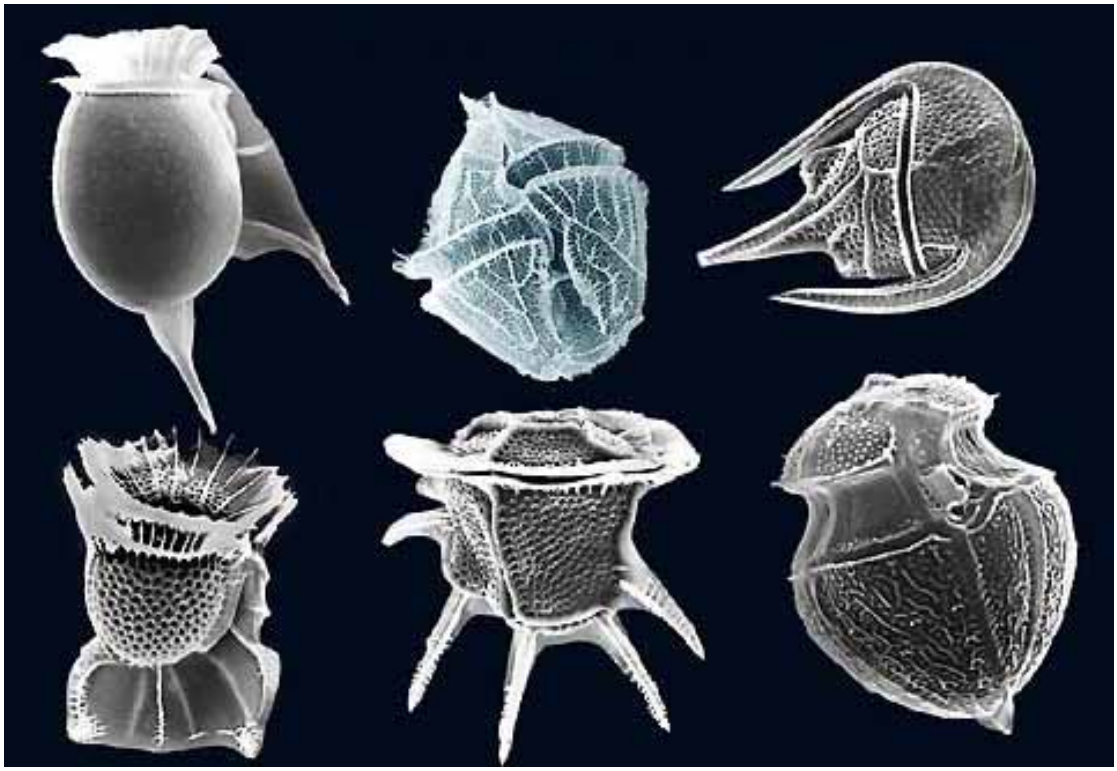

圖 2. 電子顯微鏡底下的甲藻/雙鞭毛蟲，他們並非植物，而是自成一界(fickleandfreckled，Flickr CC)

圖 3. 如七彩跑馬燈般發光的櫛水母(Vidar A, Google Images CC)

圖 4. 燈頰鯛，眼下的發光器內飽含共生的發光細菌，可以利用眨眼控制明滅。(California Academy of Sciences，Flickr CC)

圖 5. 發光叩頭蟲的發光器位於前胸背板與後胸腹板與腹部間(SantaRosa OLD SKOOL，Flickr CC)

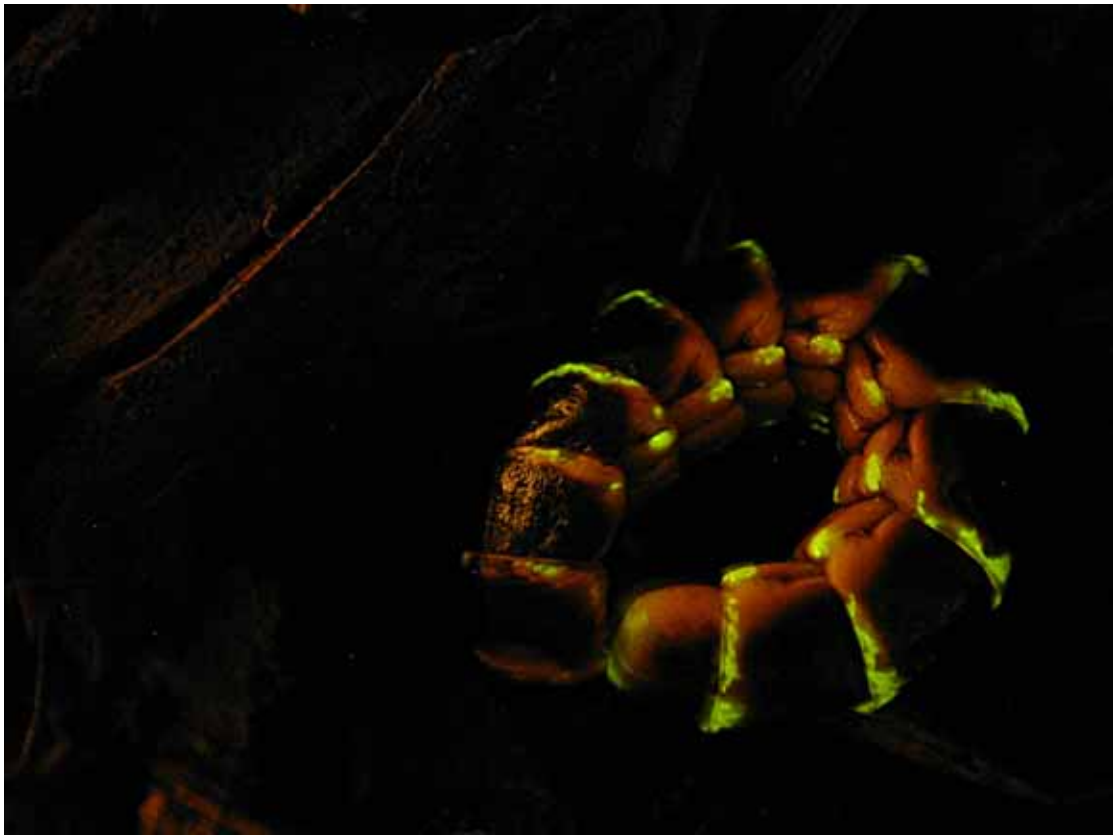

圖 6. 某種捕蜈螢雌成蟲發光(nancybeetoo，Flickr CC)

圖 7. 澳洲 Waitomo 洞穴中發光的發光蕈蠅幼蟲(Lance Johnson，Flickr CC)

圖 8. 燈籠蟬名不符實，膨大的頭部並不發光。(Hectonichus，Google Images CC)

圖 9. 發光蟑螂被證實是生物螢光而非生物發光現象(Peter Vršanský and Dušan Chorvát，Google Images CC)