

照亮生命科學的地球微光(二)

生物發光的功能，特別論及螢火蟲

文／鄭明倫、圖／Flickr CC、陳燦榮、方華德

摘要

生物發光作用可分為三大類，第一類是吸引蟲媒，第二類是求偶，第三類是捕食者/被捕食者間的對抗。第一類如真菌，發光可能為吸引昆蟲協助其傳播孢子。第二類如大家所熟知的螢火蟲等，利用發光作為種內辨識、定位、展示與性擇的訊號。第三類捕食者/被捕食者間的對抗則有很多複雜的形式，例如警戒、吸引天敵的天敵、偽裝、誘食、覓食、攻擊性擬態、追擊發光獵物等。

以發光做為求偶訊號的螢火蟲來說，其求偶型式在全球尺度下可以分為 4 大類：1)不發光的雄蟲飛行尋找發持續光但不能飛的雌蟲；2)發持續光的雄蟲飛行尋找同樣發持續光的雌蟲；3)雌雄蟲都能閃光，一般由雄蟲尋找雌蟲，配對前進行閃光訊號對話擇偶；4)雌雄蟲都能閃光，雄蟲具有聚集齊燦特性，雌蟲前來齊燦處尋找雄蟲，之後以追逐或舞蹈方式求偶。臺灣目前只發現第二與第三類，其他會發光的種類其相對微弱的光訊號至多僅有輔助而非主要為求偶功能，甚至並無明確功能而是幼期的殘存，還有許多是不發光的日行性螢火蟲。

螢火蟲的閃光訊號除了帶有物種辨識訊息，也被證實是性擇的特徵之一。至少在某些物種，雄蟲個體間發光訊號的細微差異反映雄蟲本身製造求偶禮物的能力，而雌蟲偏好能製造較重的求偶禮物的雄蟲的閃光訊號。但是不閃光(持續光)的螢火蟲(上述第一與第二類)則不依賴光訊號來性擇，牠們通常具有差異極大的性別雙態，雄蟲不製造求偶禮物，因為相對於肥大的雌蟲來說雄蟲所能提供的營養微不足道。

會閃光的螢火蟲在演化上是較晚演化出來的，在舊世界只有熠螢亞科為代表，在新世界則有數個類群獨立發生。雖然屬級的分類群不多，卻是很昌盛的一群，占螢科總種數 1/3 強，足見閃光訊號對促進螢火蟲演化的影響。

關鍵詞：生物發光作用、求偶、捕食者/被捕食者關係、螢火蟲、閃光、性擇

作為訊號，生物發光的功能可大致分為三大類：一是吸引蟲媒，二是求偶功能，三是捕食者與獵物間的抗衡。第一類如某些真菌發光（圖 1），可能可以吸引昆蟲前來協助傳布孢子，但此假說並無堅實的證據支持，有學者認為發光只是代謝過程的副產物；第二類如螢火蟲，光訊號用於種內辨識、定位、展示與性擇；第三類則有眾多形式，例如：1)直接警示，如螢火蟲幼蟲能分泌忌避物質，發光訊號警示天敵勿招惹；2)類似防盜警鈴功能，如某些陽隧足與介形蟲，在遭遇捕食者或被吞食時會發光或吐出發光物質，曝露捕食者蹤跡，讓捕食者（通常是魚類）趕緊將牠們吐出，或引來捕食者的天敵以趁隙逃脫；3)聲東擊西，如某些長額蝦(Pandalidae)（圖 2）在遭遇捕食者時瞬間吐出發光物質，迷惑捕食者或使其暫時失去視覺而脫逃；4)發光破壞自身輪廓以融入背景，此稱為反照明偽裝(counterillumination camouflage)（圖 3）。例如夏威夷耳烏賊棲息在水深較淺處，牠們活躍於夜間，會藉著共生的發光菌向下方發光，將自身剪影破碎化，使來自下方的捕食者誤以為是穿透海水的星光；5)發光吸引獵物，如鮫鱈魚、螢火蝸、居住在白蟻塚的南美洲叩頭蟲幼蟲等；6)發光搜尋獵物，如許多深海魚類；7)模擬他種發光訊號，引誘收訊物種前來而加以獵食，與 8)追擊發光的獵物。後面這兩項都發生在美洲的妖婦螢亞科(Photurinae)的螢火蟲（圖 4），1970 年代發現妖婦螢的雌蟲能「模擬」其他種類螢火蟲雌蟲的求偶訊號，不知情的他種雄蟲被引誘前來而慘遭毒手。此一現象被稱為攻擊性擬態(aggresive mimicry)，雌蟲也被戲稱為蛇蠍女(femmes fatales)。但是 80 年代發現牠們不論雄、雌蟲都會飛行追擊捕捉其他螢火蟲。盛行的假說是妖婦螢本身無法合成有毒物質（lucibufagin，類似蟾蜍毒素的類固醇），須藉由捕食其他螢火蟲以獲取此防禦物質。

在發光生物中，螢火蟲是大家最耳熟能詳的例子，古今中外也有許多相關的傳說、民俗或是文藝創作。例如中國有趙京娘魂魄化身螢火蟲幫趙匡胤照路的民間故事（千里送京娘），而日本最具代表性的兩種螢火蟲：源氏螢(ゲンジボタル)與平家螢(ヘイケボタル)其日文名稱便帶有歷史與文學色彩（12 世紀的「源平合戰」）。不過即使在科學昌明的今日，常讓螢火蟲仍被誤解，例如螢火蟲都是水生、會閃閃發光、在春夏出現、生活在好山好水的環境等迷思。首先，其實多數螢火蟲是陸生的，全球水生種類僅佔總數百分之一左右；再者，螢火蟲的棲地環境很多樣，共同點是有植被的潮濕環境，但未必是好山好水，例如檳榔園便是春季賞螢主角黑翅晦螢(*Absccondita cerata*)的常見棲地之一，春、秋兩季平地常見的大陸窗螢(=臺灣窗螢 *Pyrocoelia analis*)也常見於河灘高草地或市區荒地；至於在季節上，臺灣幾乎全年都有螢火蟲，只是比較集中在春末夏初和中秋到冬至間（參考館訊 348 期「秋冬賞螢正對時」）；此外，並非所有種類的螢火蟲成蟲都發光，

且會發光的種類也並非都能閃光。以全球尺度來看，螢火蟲的發光求偶行為大致上可分為 4 類：第一類是不發光的雄蟲飛行尋找不能飛行卻會發光的雌蟲，以歐洲夏天最常見的正螢(*Lampyrus noctiluca*)為典型(圖 5)，在臺灣並無此類螢火蟲，但雌光螢科乃屬此類；第二類是雄雌蟲都發持續光，雄蟲飛行尋找雌蟲，而當中許多類群的雌蟲是無飛行能力的，臺灣秋、冬出現的螢火蟲多屬此類(圖 6)；第三類是雄雌蟲都能閃光，多半由雄蟲飛行尋找雌蟲，雌蟲若接受則回應雄蟲的閃光(圖 7)。雌蟲多半具有飛行能力。臺灣春夏季出現的螢火蟲多半屬此類，也是各地賞螢的主要對象；第四類是雌雄蟲都閃光與飛行，但雄蟲具有同步閃光(synchronous flash)的能力，很多種類(以東南亞的褶翅螢 *Pteroptyx*(圖 8)、端鱗螢 *Cophophotia* 和角臀螢 *Pyrophanes* 為代表)會聚集在高樹上或紅樹林，雄蟲會同時或如波浪舞般明滅，吸引雌蟲前來，而後雄蟲脫離集團以追逐雌蟲或以儀式性的繞圈等方式求偶。臺灣有某些物種具有在飛行中小範圍的齊燦能力，也有喜歡聚集在樹梢的種類，但尚未發現停滯一處齊燦的物種。

1960 年代中期科學家開始以儀器測量螢火蟲的閃光訊號，以精確的參數描述訊號特徵，確認各物種具有獨特的閃光訊號(圖 9)，而且雌蟲也會以獨特的閃光模式回應雄蟲的閃光，但直到 1990 年代才以實驗證明雌蟲能偵測出不同雄蟲間發光訊號的微細差異(例如發光頻率較快或是較亮等)而做出擇偶選擇。又過了約 10 年，科學家才找到這些訊號差異所反映的雄蟲本身的優劣。原來在交配時，會閃光的螢火蟲類群的雄蟲多半都會合成某些營養物質當作求偶禮物(nuptial gift)，伴隨精莢(spermatophore)一併傳遞給雌蟲。至少有某些物種，其雄蟲發光訊號特性跟求偶禮物的重量呈現關聯性，而雌蟲會偏好能提供較重的求偶禮物的雄蟲的閃光訊號，由此證實閃光訊號是性擇特徵之一。值得一提的是，雌雄大小差異極大的類群，其雄蟲多半不製造求偶禮物，因為相對於肥大的雌蟲本身的營養來說微不足道。牠們幾乎都屬於前段所述的第一或第二類，其兩性間並無閃光對話，性擇是以雄蟲彼此爭奪或是雌蟲直接表現接受/拒絕行為來進行。

會閃光的螢火蟲在演化上是較晚演化出來的，類群不多，卻是螢科中最昌盛的一群，種類約占總數 1/3 強。熠螢亞科(*Luciolinae*)是舊世界(亞、歐、非、澳)唯一的閃光螢火蟲代表，在美洲則獨立發生數回，如核斑螢類(*Photinus* 與近緣的屬)、壘胸螢類(*Pyractomena* 與近緣的屬)、盾螢類(*Aspidosoma* 與近緣的屬)(圖 10)、妖婦螢亞科等，牠們也被稱為 true fireflies 或 lightning bugs。有趣的是，不論新舊世界，會閃光的螢火蟲都是發偏黃甚至偏橙光，發持續光者則是偏綠的黃綠光，雖然過去有些從環境選汰切入的解釋，但並不讓人滿意，尚待更多研究闡明。(待續)

• **更正啓事**：前期(358)中關於櫛水母如跑馬燈般發光乃不正確陳述，肉眼所見五顏六色的光其實是櫛水母游泳時纖毛快速擺動所導致的光的干涉現象，並非發光。一些深海的櫛水母能發出藍色光，但多數類群並不發光。



圖 1 發光蕈可能藉發光吸引蟲媒協助傳布孢子(lalaldfda, WCC)

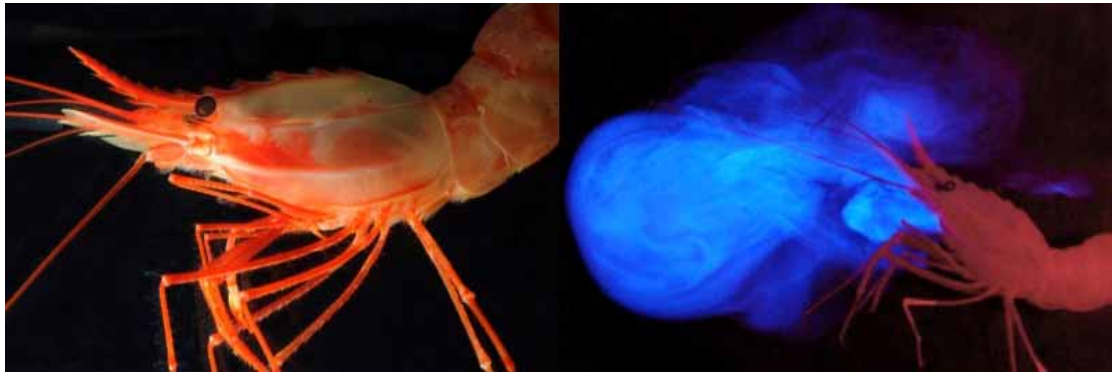


圖 2 某些深海長額蝦遇到天敵時會吐出藍光物質，聲東擊西(NOAA Ocean Exploration, Flickr CC)

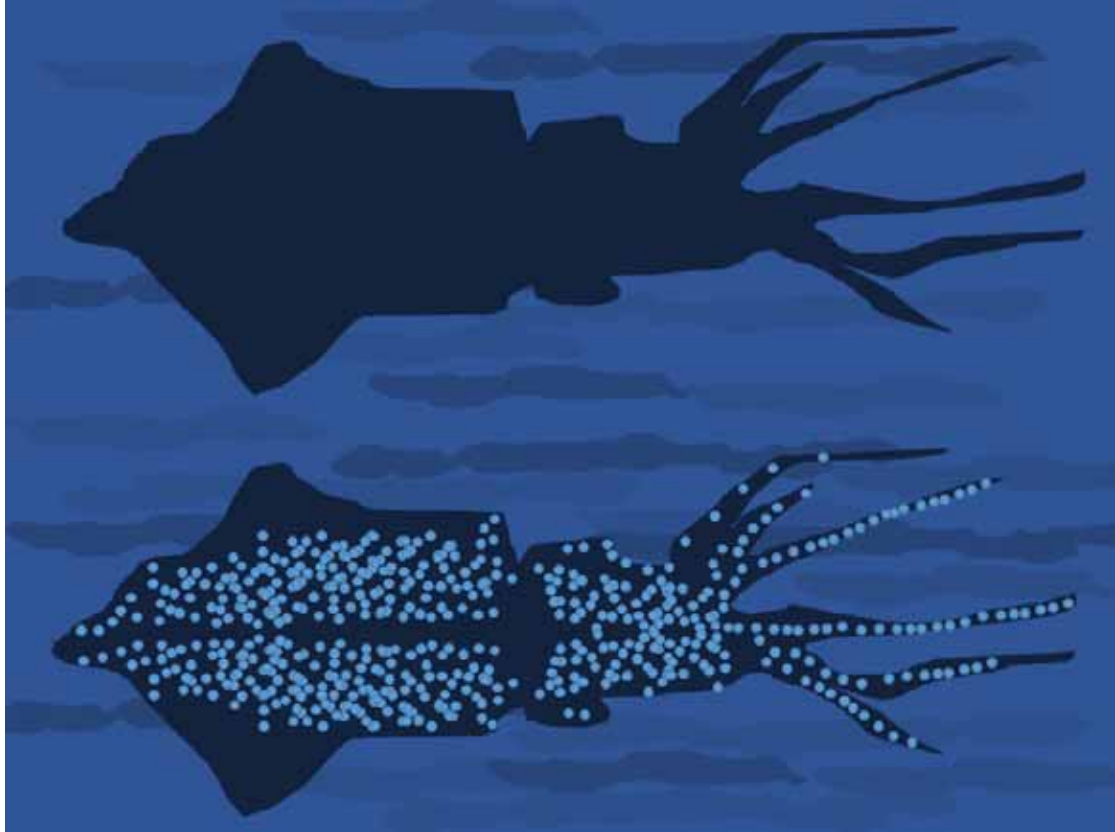


圖 3 反照明偽裝示意：耳烏賊向下發光改變身體剪影，讓下方的捕食者誤以為是星光(Chiswick Chap,



WCC)

圖 4 攻擊性擬態：妖婦螢能模擬他種螢火蟲雌蟲閃光訊號，獵食被誘來的他種雄蟲(方華德攝)



圖 5 第一類代表：正螢。不能飛的雌蟲發持續光吸引不發光的雄蟲飛行前來 (Tavo Romann, WCC)



圖 6 第二類代表：窗螢。不能飛的雌蟲發持續光吸引也是發持續光的雄蟲飛行前來 (陳燦榮攝)



圖 7 第三類代表：核斑螢。兩性皆具有大型發光器，能閃光對話(Terry Priest, Flickr CC)



圖 8 第四類代表：褶翅螢。兩性皆能閃光與飛行，雄蟲聚集齊燦吸引雌蟲前來(陳燦榮攝)

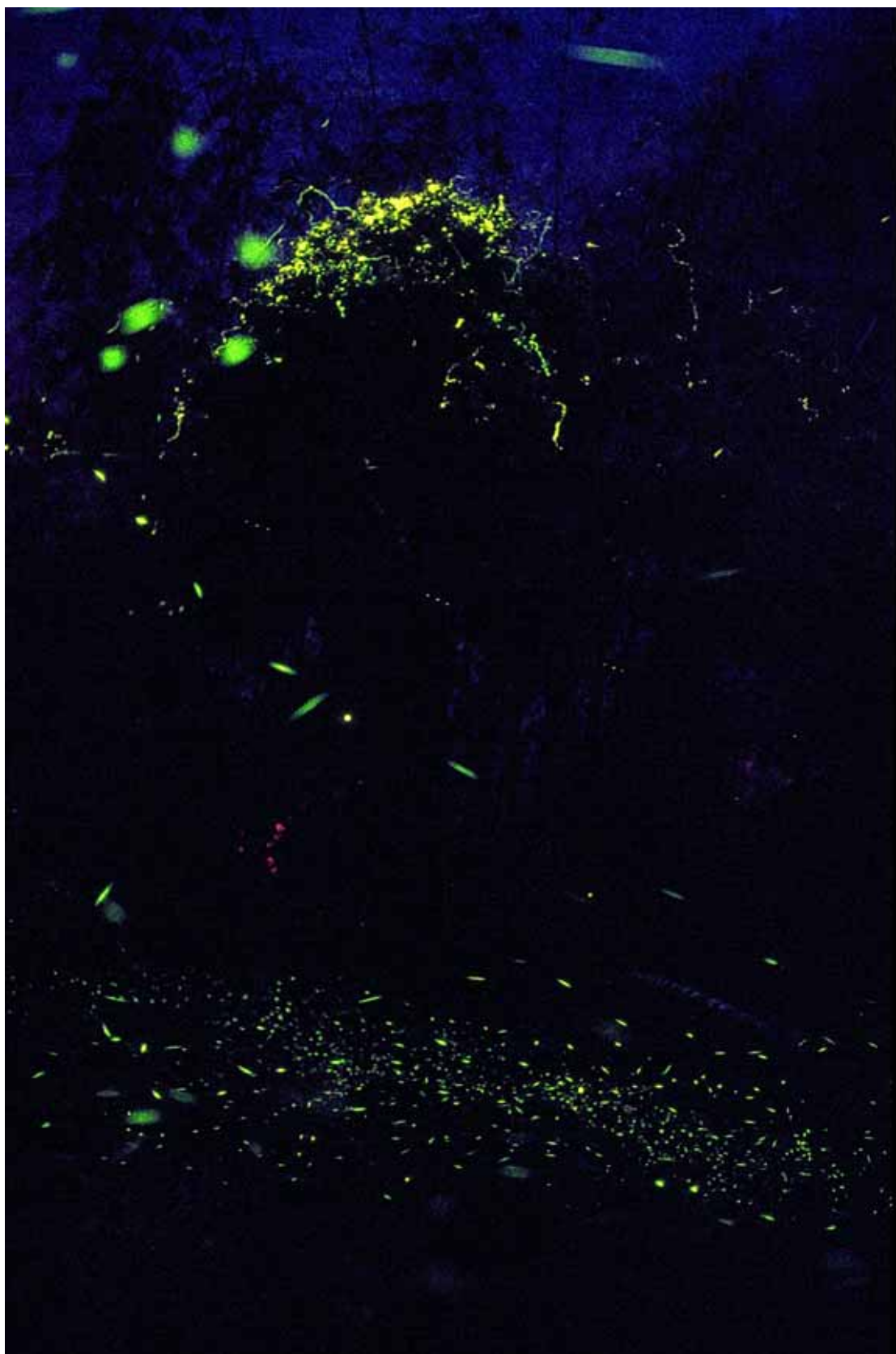


圖 9 螢火蟲的閃光訊號具有物種獨特性，加上空間與時間的區隔，求偶時不致混淆。圖中從地面到樹梢有 4 種螢火蟲同時出現(陳燦榮攝)



圖 10 美洲的閃光螢火蟲列舉：(左起)核斑螢、壘胸螢、盾螢與妖婦螢類(Judy Gallagher, gailhampshire, Flickr CC)