

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為鬼火的磷火。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為不穩定的激發態，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，因為照光而發光(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，皆屬於冷光(luminescence)，跟產生火與煙的燃燒(combustion)或加熱物質讓它發出光的白熾(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，以螢火蟲為例，是發光物質(通常稱為發光素luciferin)與高能的分子(例如被稱為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(通常稱為發光酵素，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、無機膠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，但如被稱為「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啟反應。

在臺灣，最知名的三種生物發光當屬陸地上的螢火蟲、發光草和海裡的「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，但是到目前為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%，棲息的环境從大洋到近海，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

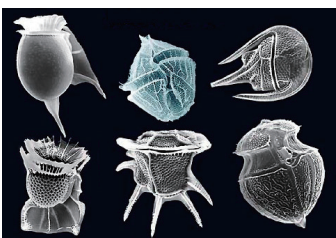


圖1 馬祖海域的「藍眼淚」：甲藻/雙鞭毛蟲潮發光(ynes95, Flickr CC)

在大洋中以發出藍光為主，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、鮫鰈魚等之外，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(如鮫鰈魚)、還有像閃電(陽隧足)、舞池燈光秀(螢火魷)、魴斗雲(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為四類：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，如某些烏賊和鮫鰈魚；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，蟾魚科(Batrachoididae)的魚也可能藉由捕食介形蟲而獲得發光能力。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



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)

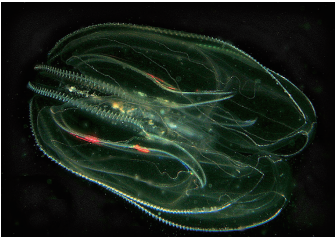


圖3 如七彩跑馬燈般發光的櫛水母(Vidar A. Google Images CC)



圖4 燈籠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)

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*)雌魚的前背鰭演化成發光釣竿，是由發光菌發光來吸引獵物，但是其頰鬚(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。



圖5 某種捕蠅螢雌成蟲發光(nancybeetoo, Flickr CC)

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)和分布在美洲的捕蠅螢科(Phengodidae)(圖5)，這兩個科很可能其幼蟲都會發光，而捕蠅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



圖6 燈籠蟬名不符實，膨大的頭部並不發光(Hectonichus, Google Images CC)

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蠅(幼蟲被稱為glowworms，圖7)，這類蠅實際上海泛分布在亞洲各地，我們也曾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，而是某種大型的蠅蟬，*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)

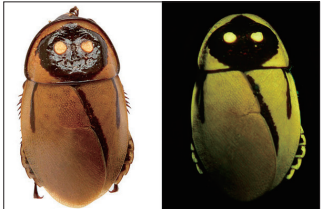


圖7 南美的發光蠅蟬被證實是生物螢光而非生物發光現象(Peter Vršanský and Dušan Chorvát, Google Images CC)