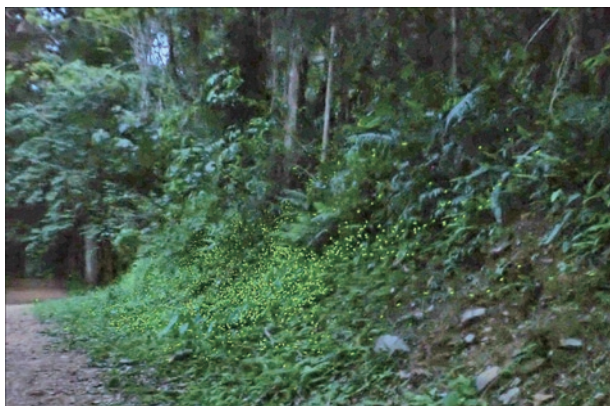


夜晚的神秘客：演化歷史下 螢火蟲的區域和平

王子元

在九零年代的臺灣，數個長期生態調查（Long Term Ecological Research, LTER）計畫被開始執行。其中，林曜松等老師召集多位研究陸域生態的專家及學生，定期在惠蓀林場舉辦小組研討會，這也是「動物行為與生態學研討會」的前身。當時還是新手的我也跟著學長進行關刀溪的魚類生態調查。在那時候，我被老師們對研究生態的熱情和對生態保育相關政策的看法所吸引，更被頭一次看到數之不盡的螢火蟲而感動不已！沒想到事隔多年後，我竟有機會接觸螢火蟲的研究！



圖一、惠蓀林場一隅的螢火蟲（王子元攝）

不懂昆蟲的我在翻閱螢火蟲圖鑑和拜讀幾位昆蟲大師的專書後，仍舊無法分辨長相類似的螢火蟲！很多前輩

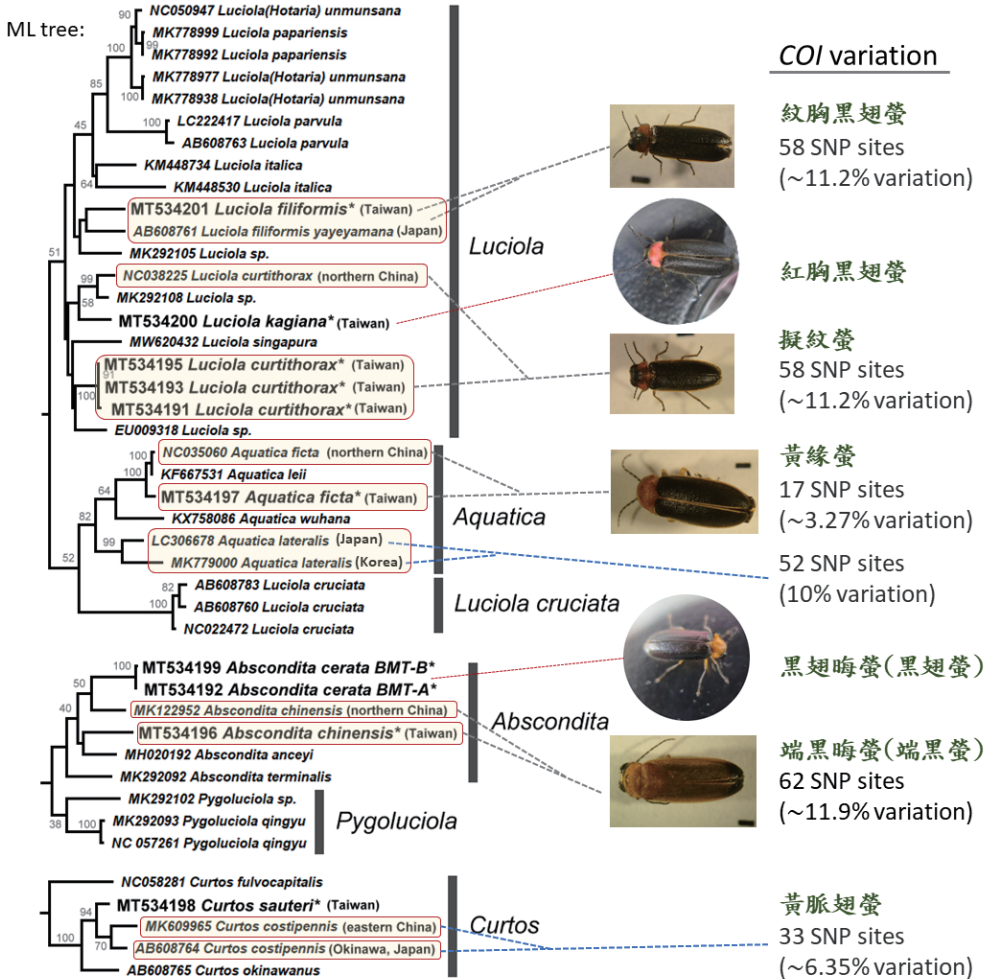
友人就跟我說：「做個『生命條碼』，然後比對基因資料庫的序列，這樣就可以知道物種名稱了！」。於是，我捕捉了螢火蟲，抽取牠們的DNA並進行PCR擴增，然後送去定序解碼。但當我比對生命條碼資料庫時，竟是「查無此蟲！」。

自從1983年PCR（polymerase chain reaction）方法問世，科學家可以從生物體中提取少量的DNA，在2~3個小時內擴增相同的DNA片段。2002年後，科學家提出使用一段基因序列來代表各物種的概念。粒線體的細胞色素c氧化酶亞基I（*COI*）基因是最被廣泛使用的動物界生命條碼。

雖然不像在超市結帳時，用讀碼機「逼」一下就能立即知道商品的信息，應用現今DNA專屬的讀碼機，還是可以在幾天內獲知生命條碼所提供的遺傳訊息。

不只螢火蟲，很多生物的專屬條碼尚未被發掘！這促使生物學家持續蒐集、鑑定、和分類這些生物，進一步研究牠們的DNA。每種生物的DNA序列組合獨特，就如同圖書館的書目號碼，圖書管理員可以根據書目的號碼將漫畫、傳記、及藝術等不同類型的書籍陳列在書架上。而存在於生物界的獨特生命條碼，也被發掘並紀錄在人類共享的「基因圖書館」中，提供人們快速辨認和分類不同生物種類的管道，也讓我們得以加速探索未知的物種。

在2017年，我們成功解碼了數種螢火蟲的生命條碼，並發現產於臺灣和其他地區的同種螢火蟲之間存在3%~12%遺傳差異（圖二）。一般來說，當兩隻昆蟲的生命條



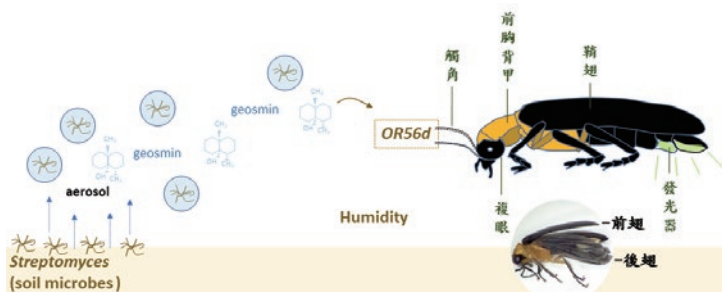
圖二、螢火蟲生命條碼所建構的分子親緣關係樹。螢火蟲產地標示在拉丁文學名後的括號內，不同產地的同種螢火蟲呈現高遺傳差異度，不排除新物種存在的可能性。(改自Goh et al. 2022b)

碼差異超過3%時，多半的分類專家就會將其劃分成不同的物種。遺傳差異大的這些螢火蟲可能是被地理隔離許久的物種，在獨自演化後，發展出些許不同的遺傳特性。然而，此推論尚待昆蟲專家進一步驗證，查明這些差異是否足以演化出新的螢火蟲物種。

在臺灣，約五十多種螢火蟲已被發現。牠們喜歡在晴朗的傍晚出現。若午後突然下起大雨，整個棲地充滿潮濕的水氣，其環境就像是三溫暖的湯屋，這種日子的傍晚通常就看不到螢火蟲。跟花園裡常見的瓢蟲一樣，螢火蟲的硬殼（前翅）下面有兩片像精靈仙子背上的薄翅，陣雨會淋溼螢火蟲，濕氣也會增加牠們的重量，螢火蟲就不容易飛起來。

螢火蟲頭頂上的觸角似乎具有「濕度感應器」（圖三）。牠們可能是通過感知濕泥土散發的氣味分子來判斷天氣情況！在大雨過後濕潤的泥土中，一些細菌會散發出特殊的氣味分子。有人形容這種氣味是「地球的味道」，是泥土的芬芳。在2022年的研究中，我們分析黑翅晦螢（又稱黑翅螢）的頭部轉錄體後，發現幾個與嗅覺受器（OR56d）相似的基因呈現高表現量，這些嗅覺基因可能與偵測氣味分子有關。然而，這個假說仍待進一步的研究確認。

陸生的黑翅螢和水生的黃緣螢是兩個最常見的遠房親戚。牠們住在同一個區域，但彼此不太會干擾。幼蟲期的黑翅螢喜歡棲息在林道旁邊濕潤的雜草裡，而黃緣螢的幼

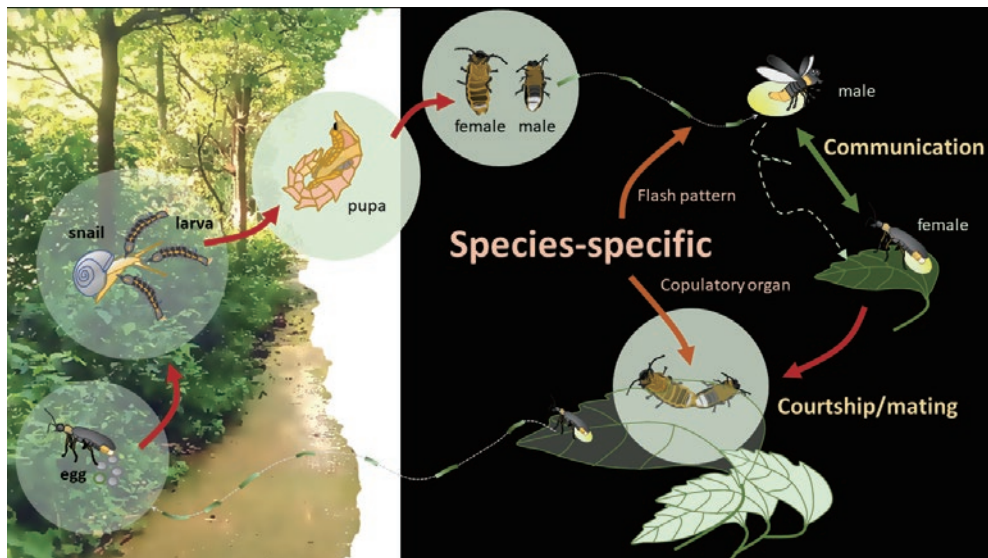


圖三、雨後濕潤泥土裡的鏈黴菌（*Streptomyces*）會釋出土臭素（geosmin）分子並隨著水蒸氣擴散至空氣中。黑翅晦螢頭頂上的觸角，疑似有偵測土臭素的接收器（OR56d），藉此判斷環境的濕度（Humidity）。（王子元、吳欽翔 攝繪）

蟲則喜歡棲息在溪水旁邊的淺泥灘上。牠們的成蟲都會發出黃綠色的螢光，有點神秘。為什麼牠們都用黃綠光來溝通，卻還能找到各自的配偶呢？該不會是牠倆的閃爍頻率不同？就像人們之間的溝通一樣，彼此必須用對方能聽懂的方式才可以相互交流。

的確，研究螢火蟲的專家已陸續證實了許多螢火蟲的雌蟲和雄蟲會用閃爍的頻率和變化來找到彼此，進而繁衍下一代（圖四）。這些閃爍信號就像是一首歌曲的五線譜，代表螢火蟲情感的樂章！這些信號對人類卻是難懂的「福爾摩斯密碼」，科學家至今也僅能解密隻字片語。

另兩種常見的擬紋螢和紅胸黑翅螢，牠們發出的螢光偏向黃橘色，和其他螢火蟲的黃綠光很不一樣；牠們的螢光也比黑翅螢要暗淡許多。幸好，黃橘光的波長較長，穿



圖四、螢火蟲需經過卵（egg）、幼蟲（larva）、及裸蛹（pupa）等不同時期，最終才能羽化成雌蟲（female）和雄蟲（male）。雄蟲會在夜裡尋找雌蟲的位置，牠們透過閃爍訊號（flash pattern）進行溝通（communication）。當雌蟲的位置被確認後，雄蟲會降落在其附近，以便交配繁衍（courtship/mating）下一代。完成交配的雌蟲會在下半夜找尋產卵地點，完成此生的最終任務。（王子元 繪製）

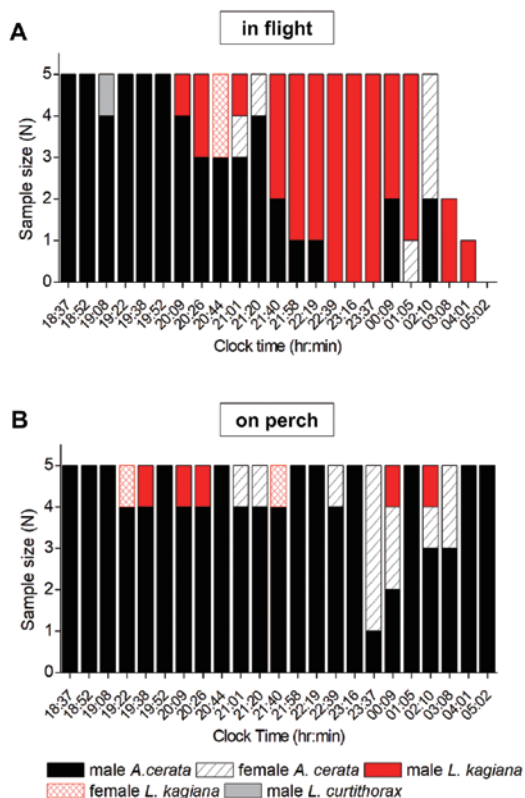
透空氣的能力比較好，就像是交通號誌的紅、黃燈，我們可以在距離遠一點的位置看到牠們。然而，不同的螢光顏色會與螢火蟲的夜間活動時間有關嗎？

為了找出答案，我們進行了24小時的觀察實驗。每隔15分鐘就用錄影機記錄螢火蟲發光的數量，然後用手抄網隨機捕抓5隻在空中飛行和5隻停留在草叢的螢火蟲。當場辨認是哪一種螢火蟲後，就把牠們釋放回林子，以此估算當時每種螢火蟲的比例（圖五）。我們在實驗室進一步分析了影片，再度證實黑翅螢、擬紋螢、和紅胸黑翅螢的夜間飛行活動時間的確不同。

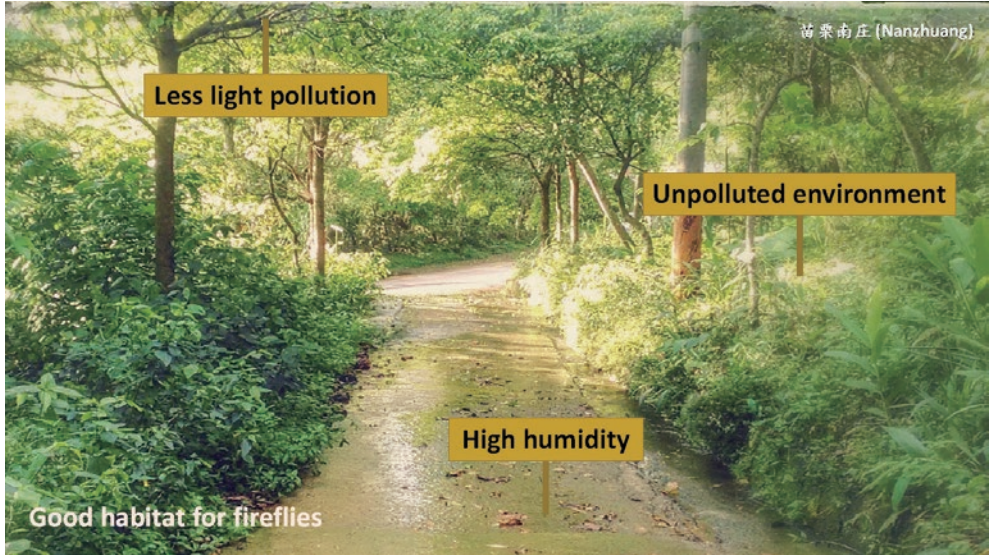
在約略六點半的黃昏時刻，黑翅螢開始閃爍螢光，並

陸續飛出草叢，佈滿在林道的月光下。多數黑翅螢的飛行活動會持續到七點半左右；擬紋螢和紅胸黑翅螢則是兩隻夜貓子，會在下半夜持續活動。因為黃橘光的微弱亮度，擬紋螢經常待在幽暗的森林裡；而紅胸黑翅螢則等待多數黑翅螢歇息後，在漆黑的下半夜才陸續出現在林道上。這些螢火蟲的活動像極了學校的課程表，有些班級下午第一節課是體育課，有些則是傍晚才上體育課。同時上體育課的班級，有的是去排球場，有的則去打籃球。沒想到螢火蟲們也有專屬的作息表呢！

螢火蟲通常出現在淺山地區的農地、樹林、和草叢等地方。只要在水汙染低且沒有太多光線干擾的潮濕環境，就有機會發現牠們（圖六）。讓螢火蟲有一個適



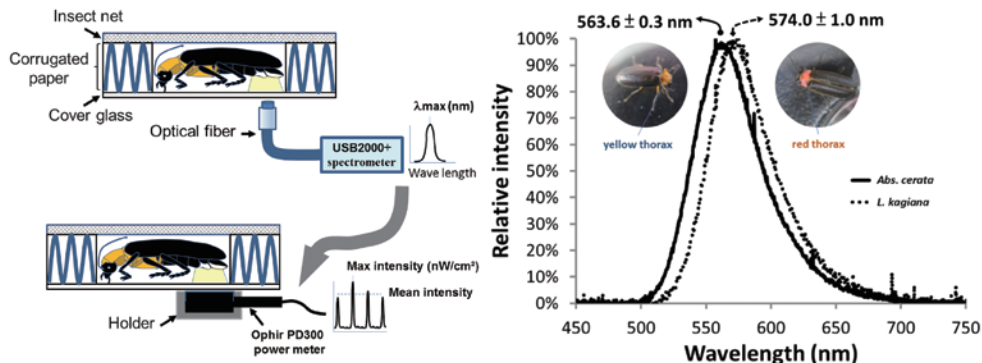
圖五、黑翅晦螢 (*A. cerata*)、擬紋螢 (*L. curtithorax*)、和紅胸黑翅螢 (*L. kagiana*) 的夜間活動時間。在樣區飛行 (in flight) 的螢火蟲中，前半夜多是黑翅晦螢 (黑色柱狀區)，後半夜則以紅胸黑翅螢 (紅色柱狀區) 為主。(擇自Goh et al. 2022a)



圖六、良好的螢火蟲棲地至少須滿足三個要素：乾淨的水、沒有光害、及保濕度高的低汙染環境。（王子元 攝製）

合居住的環境，能順利生活和繁殖，是過去保育的重點，牠們的出沒是判斷環境是否良好的指標。可是，螢火蟲發出的微弱光很難被偵測，這技術上的困難阻礙我們評估螢火蟲所需的生活環境。

如要解決這個技術問題，我們需要有一台高靈敏度的光譜偵測器，並搭配固定螢火蟲的裝置。在2016年的螢火蟲繁殖季，我們找到一種微型分光光譜儀（spectrometer）；這種儀器經常被用在物理光學實驗，但很少用於生物學研究。借到光譜儀後，我們興奮地從樣區帶回幾隻黑翅螢，在黑暗中嘗試將光纖頭對準閃爍的螢火蟲屁股；無奈在塑膠管裡的螢火蟲習慣往上爬行，所以很難捕捉到信號。經過十幾次的嘗試後，我們終於在連接光譜儀的電腦上看到了一閃即逝的「鐘形分布圖」！這足



圖七、測量螢火蟲所發出螢光的光波長 (Wavelength) 和光強度 (Intensity)。測量的裝置如圖左所示；右方的鐘形圖代表發光波長圖譜。一般會以鐘形圖的最高峰所在最強波長 (λ_{max}) 做為代表螢火蟲的發光波長。黑翅燐螢 (*Abs. cerata*) 的前胸背板 (thorax) 為黃色；紅胸黑翅螢 (*L. kagiana*) 的前胸背板則為紅色。(左圖改自Goh et al. 2022b、右圖為王子元 繪製)。

以令人亢奮到快睡不著。隔天，我們思索如何固定螢火蟲，讓牠對準一個方向持續發光。經過一星期的討論和改進，合作者吳欽翔博士用蓋玻片和紙板設計出固定螢火蟲的「櫥窗盒」。只要將螢火蟲放進盒子裡，再把光纖頭對準發光器，就可以順利取得螢光波長光譜（圖七）。我們終於測量到多種螢火蟲的發光波長，並驗證野外觀察的結果。後來，有昆蟲專家問我如何偵測螢火蟲發光，我才知道我們解決了這個多年的難題。

在2017年，我們繼續尋找測量發光強度的儀器，得知產業界已發展出許多測量不同光強度的光功率計 (power meter)。這些儀器主要是用於校正雷射光強度，對於測量螢火蟲的發光強度也相當實用。無奈，當時的螢火蟲繁殖熱季已結束，只能初步驗證儀器測量發光強度的可行性。我們必須等到隔年的繁殖季才能測量螢火蟲！這是研究野外生物繁殖會面臨的挑戰。每年只有1~3個月的時間可以

表一、九種在台灣常見的螢火蟲及其最強的發光波長 (λ_{\max}) 和發光強度 (nW/cm^2)。

學名 (中文名)	性別 (Sex)	測量個體數 (n)	最強發光波長 λ_{\max} (nm)	發光強度 (nW/cm^2)	
				Mean	Maximum
<i>Absccondita cerata</i> (黑翅晦螢)	雌蟲	17	562.2 ± 0.4	122.8 ± 19.3	282.2
	雄蟲	28	563.6 ± 0.3	406.6 ± 96.5	2,048
<i>Absccondita chinensis</i> (中華晦螢)	雌蟲	3	571.3 ± 0.3	245.7 ± 83.9	329.7
	雄蟲	2	572.0 ± 0.0	332.1	332.1
<i>Aquatica ficta</i> (黃緣螢)	雌蟲	5	564.0 ± 0.5	569.4 ± 101.1	850
	雄蟲	17	564.4 ± 0.3	525.7 ± 71.1	1,102
<i>Curtos costipennis</i> (黃脈翅螢)	雌蟲	1	554	462	ND
	雄蟲	-	-	-	-
<i>Curtos sauteri</i> (梭德氏脈翅螢)	雌蟲	5	554.0 ± 0.3	187.7 ± 55.7	349.3
	雄蟲	3	552.7 ± 0.9	347.3 ± 95.9	536.7
<i>Luciola curtithorax</i> (擬紋螢)	雌蟲	12	566.3 ± 0.4	157.9 ± 30.4	301.3
	雄蟲	26	572.5 ± 0.2	356.1 ± 48.0	814.1
<i>Luciola filiformis</i> (紋胸黑翅螢)	雌蟲	-	-	-	-
	雄蟲	12	567.3 ± 0.2	182.1 ± 31.2	323.8
<i>Luciola kagiana</i> (紅胸黑翅螢)	雌蟲	3	574.3 ± 0.3	ND	ND
	雄蟲	3	574.0 ± 1.0	5.4 ± 4.8	10.2
<i>Pyrocoelia praetexta</i> (山窗螢)	幼蟲	3	552.7 ± 0.9	ND	ND

「ND」係指未成功偵測；「-」係指未收集到個體。改自Goh et al. 2022b。

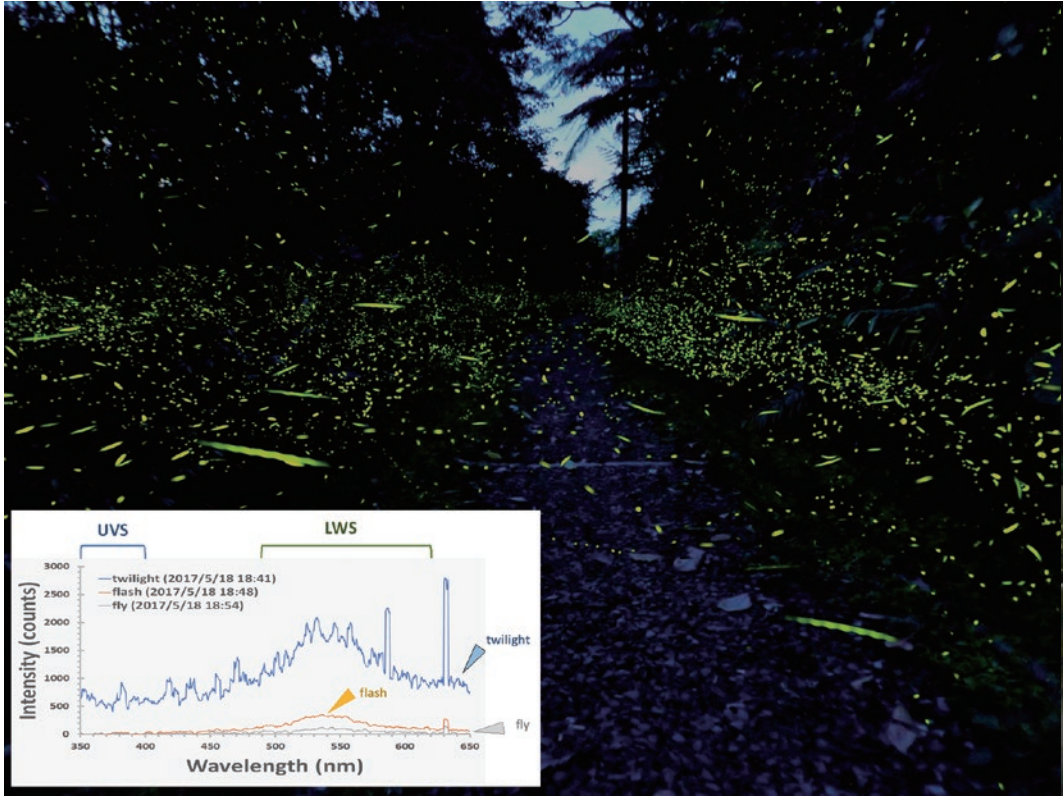
採集和觀察研究目標，一旦錯過，就得等到隔年再研究！也因此，多數學生不願意投入這種長期性的研究課題。

在兩年的繁殖熱季裡，我們成功測量到九種常見螢火蟲的光譜資料。牠們的光波長範圍從黃綠色的552奈米 (nm) 到黃橘色的575奈米，平均的光強度介於5.4~569 nW/cm^2 ，大約是低於5勒克司 (lux) 的亮度。其中以黑翅螢和黃緣螢所發出的螢光最亮，其最大光強度超過10勒克司！儘管這兩種螢火蟲發出的光點很小，其瞬間亮度卻比一般的路燈還強；這特性解釋了在有路燈或月光的情況

下，我們仍可觀察到牠們在路燈照射的邊緣活動。相比之下，擬紋螢和紅胸黑翅螢所發出的微光，其強度不到2勒克司，牠們因此就只會黑暗的林中或深夜活動。我們建立的量測方法能夠準確測量不同種螢火蟲的發光強度和波長，有助於開啟螢火蟲研究的新藍海，希望能吸引更多愛好者持續關注和整理螢火蟲的基礎資料。

為何螢火蟲會準時地在黃昏開始閃爍和飛行呢？螢火蟲透過尾部發光的閃爍訊號尋覓伴侶，而牠們的眼睛也得演化出足夠的靈敏度，方能判讀這些訊號，彼此才能溝通。這些特性提供了我們思考答案的起點。我們回到觀測現場，記錄螢火蟲閃爍和飛行的時刻，並即時測量環境光的亮度變化。結果顯示，當環境光的亮度降低到約6~28勒克司，也正是低於螢火蟲的最大發光強度，牠們才會開始閃爍或飛出草叢。

螢火蟲擁有兩種視蛋白，讓牠們感知周圍環境的光度變化。其中一個視蛋白可感知300~400奈米短波長的光線，由UVS基因所產生；另一個蛋白可以偵測480~600奈米中長波長的光線，由LWS基因所產生。螢火蟲的閃爍訊號會受到短波的藍光影響，而中長波的綠光更會影響牠們的行為。當我們使用光譜儀測量螢火蟲活動時的環境光譜，發現當環境只剩下500~700奈米的微弱光時，黑翅螢才會開始閃爍。當環境光變得更暗，直到光譜儀無法偵測到光波的黑暗時刻，多數黑翅螢才會在空中飛行（圖八）。換句話說，在黃昏時，藍光會迅速消失，而綠光和



圖八、傍晚時分（twilight）的南港更寮古道（王子元 攝）。左下圖為黑翅螢開始閃爍（flash）或飛行（fly）時的環境光譜。UVS和LWS是螢火蟲感知光線的波段。（擇自Wang et al. 2023）。

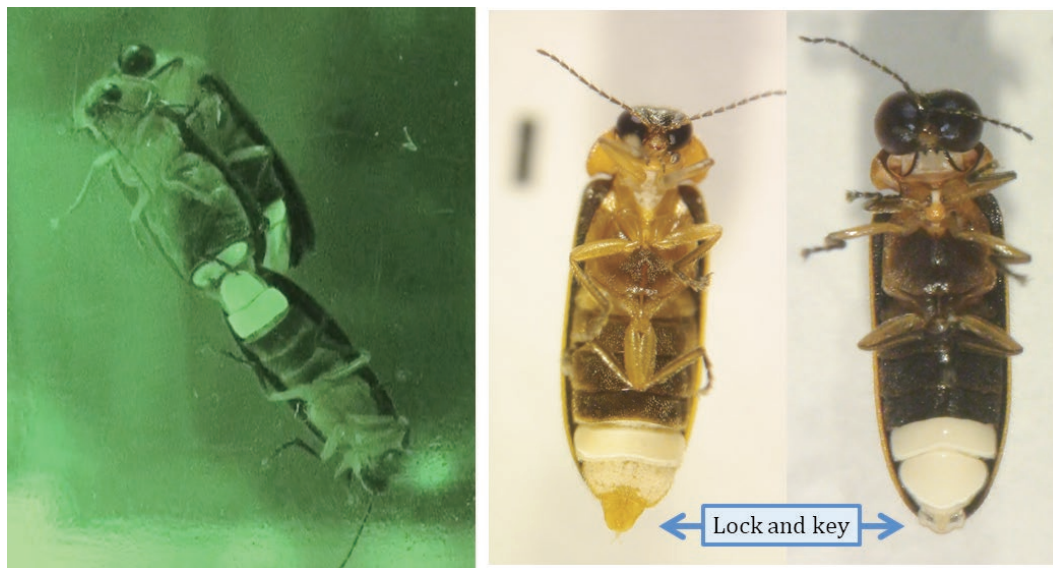
紅光則稍晚才會消失。當螢火蟲的視蛋白感知周圍環境光低於自身發光強度時，螢火蟲就會開始夜間活動。不只是螢火蟲，其他夜間活動的動物，也對紅光以外的光波有一定的敏感度。因此，人工照明設備通常也會影響牠們的繁殖和生長。近年來也出現了友善環境的路燈，降低光照對夜行動物的影響（圖九）。

在長期的演化歷史中，共同生活的各種螢火蟲，幾



圖九、中央研究院跨領域大樓旁的路燈光譜。低矮的紅光路燈避開了螢火蟲等昆蟲的光敏感波長區。（王子元 攝製）

乎都使用特定的閃爍訊號進行溝通。牠們或在不同的時間活動、或偏好在不同區域出沒、或是有不同的繁殖季節。這使牠們能夠避開互相競爭，以延續生命、共存共生。即便牠們的溝通訊號或散發的光波長相似，牠們還有各自特化的交接器，可以降低種間雜交的發生（圖十）。也許是黑翅螢和黃緣螢對光害的耐受性較高，讓牠們能夠在都市化的光害中，面臨棲地逐漸減少的情況下，還能維持相當多的種群數量。如果人類社會也能學習螢火蟲們的共存方



圖十、黑翅螢交配行為（左）與擬紋螢的交接器構造（右）。每種螢火蟲的交接器會有像門鎖（Lock）和鑰匙（key）的配對關係。（王子元、吳欽翔 攝）

式，地球母親一定會更快樂，而且也能減少災害和戰爭的發生。

隨著基因解碼技術的快速發展，地球生物基因體計劃（Earth BioGenome Project, EBP）是近年興起的大型國際合作研究。各國計劃建立一個共享的基因體資料庫平台，支持環境保護和科學研究。自2018年以來，數種螢火蟲的基因體也陸續被解碼。這不僅重建了螢火蟲的分類系統，牠們的發光機制和演化途徑也隨之被解鎖中。例如，黑翅螢的基因體分析中，我們推測牠們可能通過嗅覺受器來感知濕度變化，而視覺基因的表現也合理地說明牠們的夜間行為模式。螢火蟲的基因體還存在許多未解資訊，值得我們繼續發掘和譯讀。

註：2015年，我在清大參加校友返校活動時，遇見了醉心

於研究螢火蟲發光機制的吳欽翔博士，於是展開了這個專題。2017年，我們在中研院內巧遇剛回國的李佳銘博士，同年，靜宜大學的倪菁晗同學加入大專生暑期培育計畫，幾個勇者就這麼踏進新領域冒險。感謝農業部林業試驗所汪澤宏博士提供專業的昆蟲知識和分子親緣方面的見解、陽明交通大學吳莉玲老師提供的技術指導、以及台北醫學大學吳育瑋老師協助完成黑翅螢基因體的組裝。在此真心地向昆蟲專家致敬！研究昆蟲真的不容易！難怪Johnnie Walker的廣告裡會特別選昆蟲學家當橋段。

後 記

除了時間會解決一切問題外，懸而未決的議題，透過跨領域對話與歸零思考，即便是新手，也能找到新的出路——再出發。

作者簡介



王子元

中央研究院生物多樣性研究中心研究副技師，清華大學生命科學博士。專長為分子生態與演化、魚類基因體與奈米孔定序。主要研究微生物功能基因演化與應用、淡水魚類的親緣地理學、生殖行為與基因體研究。