

萤火虫(鞘翅目: 萤科)两性交流中的闪光信号

付新华¹, 王俊刚^{1,2}, Ohba Nobuyoshi³, 雷朝亮^{1*}

(1. 华中农业大学昆虫资源研究所, 武汉, 430070; 2. 石河子大学, 新疆石河子, 832003; 3. Yokosuka City Museum, Yokosuka, 238, Japan)

摘要:对国内外萤火虫两性交流闪光信号的研究进行了综述, 萤火虫发光器因种而异, 多数发出黄绿色萤光, 闪光信号的频率、光谱、强度及其时空分布的闪光模式包含着两性交流信息。萤火虫闪光交流系统有两种分类方法, 其一是萤火虫具两个类型的闪光信号交流系统, 及系统 I 和系统 II, 前者多在旧大陆, 后者多在新大陆; 其二是萤火虫具 6 个类型闪光信号交流系统, 即 HP, LL, LC, PR, CR 和 LB 型, 其中 PR 型与系统 I 相对应, HP 型与系统 II 对应。萤火虫两性交流闪光信号常因时间和空间上的差异及外界物体的干扰使两性闪光交流的效率受到影响。萤火虫两性交流的闪光信号起源于鞘翅目的幼虫阶段, 并起警戒天敌的作用, 经过两性选择成为成虫两性交流的一种途径, 进而成为新大陆的一些萤火虫间捕食猎物 and 逃避天敌的生存策略。

关键词:萤火虫; 两性交流; 闪光信号; 闪光交流系统; 进化

文章编号:1000-0933(2005)06-1439-06 **中图分类号:**Q968 **文献标识码:**A

The signals of bioluminescent communication in fireflies (Coleoptera: Lampyridae)

FU Xin-Hua¹, WANG Jun-Gang^{1,2}, Ohba Nobuyoshi³, LEI Chao-Liang^{1*} (1. Institute of Insect Resources Research, College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China; 2. Shihezi University, Shihezi, 832003, China; 3 Yokosuka City Museum, Yokosuka, 238, Japan). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(6): 1439~1444.

Abstract: Bioluminescence is the phenomenon of light production by living organisms. Organisms that are bioluminescent include certain fungi and bacteria that emit light continuously. Organisms can emit light continuously parasitized by luminous bacteria. Other bioluminescent organisms have unique light organ and emit light regularly. Functions of bioluminescence include sexual communication, prey attraction, warning, intimidation of predators, illumination, camouflage and population regulation. Firefly (Coleoptera: Lampyridae) typically flashes from the species-specific light organs and larvae glow from a paired light organ. The luminous display of firefly adults serve to communicate an individual's sex, species and exact location. Secondary functions for luminescence of other new world *Photuris* fireflies is mimic other species of fireflies' sexual flash signal and prey on them, but the primary function of luminous behavior in adults is to facilitate pair formation. Some firefly species do not produce light as adults and may rely exclusively on pheromones for pair formation.

The sexual flash signal of fireflies normally consists of dependent elements to be considered as light organ shape, spectral composition, movement and time. The delivery, identification and female answer to male advertising signals appear in a variety of protocols or systems. Two different views about the classification of flash communication systems of fireflies are presented. According to the different male flash signals and female answer to male flash pattern of new world fireflies, the firefly flash communication systems are considered as two types, System I and System II. Firefly species in other parts of the world have mating systems that deviate from those of Signal system I and System II. According to the various male flash signals, female answer and sex pheromone of old world fireflies. One different classification scheme are designated as 6 types, System HP, LL, LC, PR, CR and LB. Though the use of light signals imposes certain restrictions upon fireflies, ecological adaptations can enhance flash communication in fireflies efficiently.

收稿日期:2004-04-01; **修订日期:**2004-10-27

作者简介:付新华(1978~), 男, 山东青岛市人, 博士生, 主要从事萤火虫生物学、生态学及行为学研究. E-mail: fu_e@21cn.com

* **通讯作者** Author for correspondence. E-mail: ioir@mail.hzau.edu

Received date:2004-04-01; **Accepted date:**2004-10-27

Biography: FU Xin-Hua, Ph. D. candidate, mainly engaged in biology, ecology and behavior of firefly. E-mail: fu_e@21cn.com

It's an established fact that the bioluminescent displays of adult fireflies are used as courtship signals; however, the survival value of the glowing behavior of their larvae is commonly considered as an aposematic signal upon predators. The latest hypotheses about the origin of photic behavior and evolution of sexual communication in fireflies is that the ability to produce and emit photic signals is first gained by larvae and appear to function as an aposematic warning display; it is subsequently gained in adults and is used as a sexual signal; the pheromonal sexual signal are used basically in Lapyridae, they are used in conjunction with and then subsequently replaced by photic signals in some Lapyrid lineages. In addition, some genus *Photuris* fireflies of new world appear to evolve from congeneric sexual signals to mimic the female sexual answer signals of other genus fireflies to prey on male fireflies, which called "aggressive mimicry or predation dialogue". The flash signals of old world fireflies evolve in different direction with new world fireflies for the absence of the pressure of "aggressive mimicry".

Key words: firefly; sexual communication; flash signals; flash communication system; evolution

自然界中许多植物和动物都具有发光的能力,这种生物体发光现象被称为生物发光(Bioluminescence)。生物发光可分为两种类型:一类是生物体本身具有特化的发光器,能自主控制发光;另一类是生物体没有特化的发光器,而是与发光细菌(luminous bacteria)共生或被寄生而发光,无控制发光的能力^[1]。在六足总纲(Hexapoda)中,能自主控制发光的昆虫分布在弹尾目跳虫科(Collembola: Poduridae)、双翅目蕈蚊科(Diptera: Mycetophilidae)、鞘翅目(Coleoptera)的萤科(Lampyridae)、叩甲科(Elateridae)、稚萤科(Drilidae)、花萤科(Cantharidae)、邻筒蠹科(Teleguesidae)和同翅目蜡蝉科(Homoptera: Fulgoridae)^[2];其中,萤火虫(鞘翅目:萤科)的发光最为独特,除一些昼行性的种类外,萤火虫的卵、幼虫、蛹、成虫均能发光^[3, 4]。萤火虫幼虫的发光被认为具有警戒、吓天敌的作用^[5~8],而成虫被认为利用闪光进行种的辨认、求偶及诱捕。通常,雄萤在空中飞行过程中发出特异性的闪光,雌萤发出回应信号,雄萤借此发现并定位雌萤。雌萤闪光的持续时间和间隔时间都具有物种特异性,因此可以向雄萤提供物种信息、性别信息和地点信息等^[9, 10]。而在同种萤火虫雄性竞争中,自然选择压力使雄性萤火虫在交配前的求偶仪式越来越复杂,持续的时间越来越长^[11]。雌萤并不是简单地选择闪光亮度最强的雄萤,雄性个体大小,移动速度及交配守卫姿势等因素也决定着雌萤对雄萤的选择^[12, 13]。*Photinus concimilis*的雌萤被多只雄萤竞争时,会选择那些闪光频率高于平均值,闪光时间近于平均值的雄萤^[14]。目前,国外对于萤火虫闪光交流信号方面研究较多,而国内除台湾地区外则研究较少^[4]。

1 萤火虫闪光信号的组成

光作为信息的载体,其中包含的信息量随光载体的修饰程度而变化。闪光信号所包含的信息、闪光信号的传递、接收都是影响萤火虫两性交流的因素。闪光信号的频率、光谱、强度及这些参数在时间和空间上的分布都可看成信号的编码。单一闪光信号包含以下参数:光谱组成、发光器的形状、闪光信号模式和光的运动^[9]。

1.1 发光器

发光器的形状及大小通常是萤火虫种间辨认的基础,不同萤火虫发光器的形态差异非常大(图1)。雄萤发光器一般2节,雌萤发光器1~3节,差异较大,如水栖萤火虫*Luciola substriata*雄萤发光器2节,第1节发光器位于第5腹节,呈带状,第2节发光器位于第6腹节,呈“V”字形,雌萤仅有1节发光器,带状,位于第5腹节^[4]。

1.2 光谱组成

萤火虫发出光的颜色是由其体内荧光素的结构及荧光素与荧光素酶相互作用的方式所决定的^[1],萤光光谱具有种特异性,不同种类萤火虫的光谱不同。大多数萤火虫发出黄绿色萤光,夜晚中黄绿光所包含的信息容易被同种萤火虫所接收。在信号传递中,黄绿光能尽量减少损耗从而提高信号接收的效率即信噪比^[15]。

1.3 光的运动

至今还未发现光的运动参与信息的编码,但在非生物发光的动物中,无论脊椎动物还是无脊椎动物,姿势是在行为接触中最为重要和最为直接的视觉信号^[9]。萤火虫雄萤通常在空中飞行,发出种特异性闪光进行求偶,其发光轨迹具有种特异性(图2)。雌萤并非根据雄萤的单个闪光脉冲进行种及性别的辨认,而是辨认雄萤飞行时发出的闪光信号序列及闪光轨迹^[10]。

1.4 闪光信号模式(Flash signal pattern)

萤火虫的闪光模式包含了许多子参数,如雄萤特异性闪光模式(Male flash-pattern)、雄萤特异性闪光间隔(Male flash-pattern interval)、雌萤回应时间(Female response delay time)和雌萤闪光时间(Female flash length)^[16]。不同萤火虫的闪光信号差异非常大(图3A),同种萤火虫不同行为具有不同的闪光信号^[17, 18](图3B)。研究发现只有在*Photinus pyralis*雄萤闪光2s时发出一个模拟的回应闪光,才能引诱到雄萤。*Photinus scintillans*的雌萤只对间隔为0.13~0.16s的闪光做出回应,而对间隔为0.20~0.34s的闪光并不回应^[16]。

2 萤火虫的闪光信号交流系统

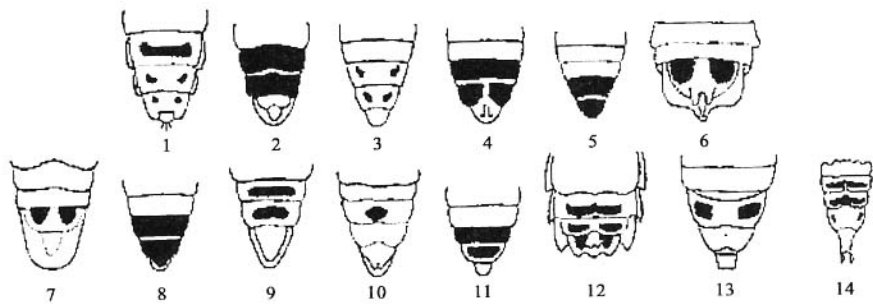


图 1 不同萤火虫的发光器形状^[9]

Fig. 1 Different light organs of fireflies^[9]

1. *Lychnuris rufa*, 雌萤; 2. *Photinus scintillans*, 雄萤; 3. *Pyractomena* sp., 雌萤; 4. *Luciola* sp., 雄萤; 5. *Luciola chinensis*, 雄萤; 6. *Callophisma* sp., 雌萤; 7. *Robopus montanus*, 雄萤; 8. *Luciola cruciata*, 雄萤; 9. *Photuris* sp., 雌萤; 10. *Photinus scintillans*, 雌萤; 11. *Luciola lateralis*, 雄萤; 12. *Pleotomus* sp., 雌萤; 13. *Luciola lusitanica*, 雌萤; 14. *Lampyrus noctiluca*, 雌萤; (黑暗区域为发光器)

1. *Lychnuris rufa*, female; 2. *Photinus scintillans*, male; 3. *Pyractomena* sp., female; 4. *Luciola* sp., male; 5. *Luciola chinensis*, male; 6. *Callophisma* sp., female; 7. *Robopus montanus*, male; 8. *Luciola cruciata*, male; 9. *Photuris* sp., female; 10. *Photinus scintillans*, female; 11. *Luciola lateralis*, male; 12. *Pleotomus* sp., female; 13. *Luciola lusitanica*, female; 14. *Lampyrus noctiluca*, female; (The dark areas show the shape of light organ)

雄萤的闪光求偶信号与雌萤的回应信号构成了闪光交流系统 (Flash communication system)^[9, 10]。目前,世界上有两种不同的萤火虫闪光交流系统分类方法。根据雄萤闪光信号及雌萤回应信号的特点,McDermott 和 Blair 将萤火虫的闪光信号交流系统分为两类:一类是系统 I (System I),某性别个体(通常是雌性)固定或很少活动,发出种特异性信号吸引异性趋向;系统 I 通常较简单,一般发生在“旧大陆”(Old World)。另一类是系统 II (System II),某性别个体(通常是飞行的雄性)发出种特异性的闪光信号,异性个体回应闪光信号,前者趋近后者;系统 II 较复杂,一般发生在“新大陆”(New World)^[19, 20]。现已证明,发出闪光信号的时间及回应信号的时间都含有特定的信息,有些萤火虫在辨认依赖于闪光的同步性。有些萤火虫的通信交流系统介于系统 I 和系统 II 之间,拥有更复杂的信号交流系统,在这个系统中,系统 I 和系统 II 都可能发生作用,如在“旧大陆”萤火虫中,东南亚地区 *Pteropteryx* 属的一些种类雄萤聚集在一棵“萤火虫树”(Firefly Tree)上一起同步闪光 (Synchronous flash),雌萤被这种同步闪光所吸引而趋近(system I),然后,一些种类的萤火虫采用系统 II 进行两性交流^[21~24]。在萤火虫 *Guireia pteropteryx* 中,系统 II 中的雌萤个体的交流模式完全颠倒,栖息的雄萤对飞舞的雌萤发出的信号做出回应。在萤火虫 *Luciola obsolata* 的交流系统中,雄萤对飞行的雌萤的回应变成了空中追逐,在日落后的最初 2h 里,雄性和雌性萤火虫从栖息地起飞,在飞行中,不同性别都有明显可区分的闪光,从而利于雌、雄萤的聚集和辨认,然后,雄萤和被追逐的雌萤着陆,并开始交配^[9]。

Ohba 在研究日本萤火虫的两性交流时,并不是简单根据雄萤的闪光信号及雌萤的回应信号特点进行闪光交流系统的划分,而是根据萤火虫闪光信号的特点及性信息素在闪光交流中的作用特点进行划分。Ohba 将日本萤火虫的闪光交流系统分为 6 种类型:①以萤火虫 *Hotaria parvula* 为代表的 HP 型,雌萤在雄萤闪光后的特定间隔发出回应信号。这个系统与美国 *Photinus* 属萤火虫所采用的闪光交流系统 II 相对应。②以萤火虫 *Luciola lateralis* 为代表的 LL 型,雄萤直接被雌萤的闪光信号所吸引,并趋向雌萤,雌萤无特定的回应信号。③以萤火虫 *Luciola cruciata* 为代表的 LC 型,雄萤通常发出各种闪光信号,并伴随行走闪光,静止闪光,追逐等行为;这种闪光交流系统类型与新几内亚萤火虫 *Luciola obsolata* 复杂的交流系统相对应。④以萤火虫 *Pyrocoelia rufu* 为代表的 PR 型,雄萤被雌萤持续的闪光信号所吸引,随后在性信息素的作用下,雌雄萤交配;这种闪光交流系统类型与欧洲萤火虫 *Lampyrus noctiluca* 所采用的闪光交流系统 I 所对应。⑤以萤火虫 *Cyphonocerus ruficollis* 为代表的 CR 型,雌雄萤都在白天活动,交配活动由性信息素所控制,微弱的闪光信号可能起辅助作用。⑥以萤火虫 *Lucidina biplagiata*

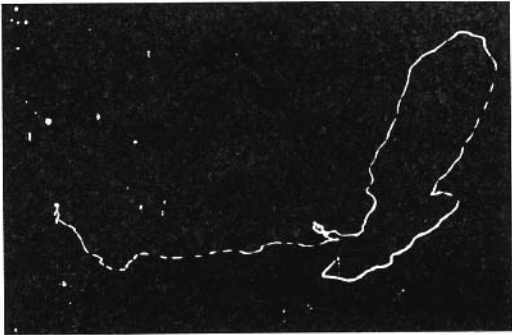


图 2 一种萤火虫 *Luciola* sp. 雄萤进行特异性飞行时的闪光轨迹 (付新华摄于湖北远安)

Fig. 2 The flash trace of male adult of *Luciola* sp. when engaged in special flying behavior (photographed by Fu X H in Yuan an of Hubei Province)

为代表的 LB 型,与 CR 型类似,但 LB 型中的闪光信号在雌、雄萤火虫的两性交流中不起任何作用^[10, 25]。

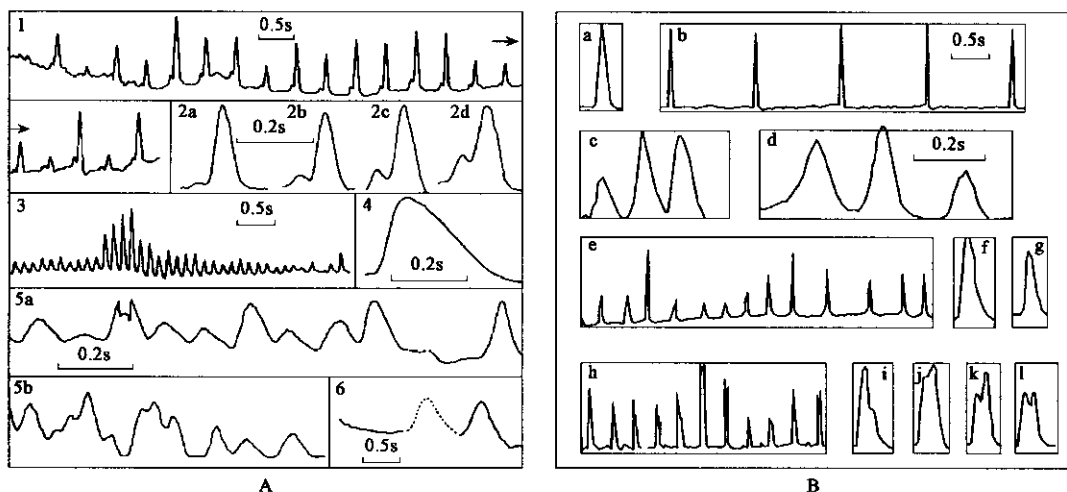


图 3 不同种类萤火虫的闪光信号

Fig. 3 Flash signals of different species of fireflies

A 泰国 *Luciola* 属萤火虫的闪光交流信号,横轴为时间,纵轴为相对光强;(1~3)萤火虫 *L. japonica* 闪光信号:(1) 频率快的雄萤闪光序列信号,(2) 不同的双脉冲闪光信号,(3) 雄萤着陆时的微跳闪光信号,(4~5) 萤火虫 *L. cingulata* 闪光信号,(4) 雄萤特异性闪光模式,(5) 雄萤接收到雌萤的回应信号时发出的两种急促微跳信号,(6) *L. nrcarinata* 雄萤的人工模拟闪光信号^[17]

B 萤火虫 *Photuris trivittata* 的闪光交流信号,“d”为 *Aspisoma* sp. 的闪光交流信号:(a) 雌萤的单脉冲闪光信号;(b) 栖息的雄萤发出具有 5 个单脉冲的闪光序列信号;(c) 频率为 8.3 赫兹的双脉冲闪光信号;(d) 萤火虫 *Aspisoma* sp. 的双脉冲闪光信号;(e) 雌萤发出具有快速闪光脉冲的短闪光序列信号;(f, g) 雌萤单脉冲闪光信号;(h) 栖息的雌萤发出双脉冲快速闪光序列信号;(i~l) 栖息的雄萤发出双脉冲快速闪光序列信号中的 4 种脉冲形式^[18]

A Chart traces of flash signals from Thai *Luciola* fireflies, Horizontal axis, time as indicated by time-lines; vertical axis, relative intensity; (1~3) *L. japonica*: (1) Train of male flashes, fast rate, (2) Sample of variation in bimodal flashes, (3) Flicker of landing male, (4~5) Flashes of *L. cingulata*: (4) Male flash pattern (advertising flash), (5) Two sections of a sputtery flicker emitted by a male after be received a response to his advertising flash, (6) Simulated flash pattern of male *L. nrcarinata*^[17]

B Chart traces of *Photuris trivittata* flashes, except for “d” an *Aspisoma* sp.; (a) Single flash of male; (b) five single flashes in sequence emitted by a perched male; (c) modulated flash of about 8.3 Hz; (d) modulated flash of *Aspisoma* sp.; (e) flashes of female with short train of rapid flashes; (f, g) individual female flashes; (h) train of bimodal rapid flashes of a perched male; (I~l) four types of male flashes form train from the train of bimodal rapid flashes of a perched male^[18]

3 闪光信号在两性交流中的效率

萤火虫利用闪光信号进行两性交流有着特定的限制。首先,周围光的干扰使得萤火虫在白昼的大部分时间里无法使用闪光信号进行两性交流,除非在一些特殊的生境,如洞穴、峡谷等。其次,低温限制了萤火虫夜晚的求偶活动,许多北美萤火虫在黄昏时特别活跃,而不像一些热带萤火虫种类在半夜活动。“假的”闪光信号、月光和星光的反射都可能干扰闪光信号的交流,因此很强的月光或满月会限制一些萤火虫的夜间交配活动^[4]。

光的方向是影响闪光交流的一个重要的因素。视觉上的确认可以导致精确定位,但在闪光信号的传播及搜索过程中,闪光信号的传播有着严重的缺陷。萤火虫有着自己独特的形态和行为适应方式,尽管闪光信号交流单位是单个脉冲,一些种类的萤火虫(system II)会连续发出几个脉冲,这种闪光信号的重复会增加雄萤被雌萤发现的机率。当视觉接触确认后,一些种类的雄萤会发出额外的脉冲。雄萤和雌萤会对不完整的或错误的闪光信号产生回应,因为一些关键的信号参数如脉冲长度或整个脉冲可能被植物所遮挡,所以一些额外的信号交流显得非常重要。新加坡及马来西亚的 *Pteropteryx* 属的萤火虫雄萤在“萤火虫树”聚集并同步闪光以提高闪光信号交流效率。这种上万只雄萤的聚集并同步闪光提高了雌萤发现雄萤的几率,增加了求偶、交配的成功率^[21~24]。

飞行中的雄萤朝前方的地面发出闪光,一些种类的雄萤遵循一种有规律的搜寻飞行闪光姿势,一些黄昏活动的雄萤将它们的闪光朝向容易被雌萤发现的地方。许多种类的雄萤在闪光时运用独特的飞行行为如转向、旋转、突然停下、升高来增加被雌萤发现的机率^[10]。大多数种类的雌萤在交配活动时,会从栖息地爬出,将它们的闪光信号暴露给搜寻的雄萤^[4, 16]。现已发现,雌萤

会避免闪光信号被身体或栖息地所遮挡,许多雌萤的发光器呈半透明状,以利于光的发出;雌萤会卷曲或转动它们的腹部让光指向一侧、前方、上方或将闪光指向应答的雄萤^[4, 10, 16]。

光和性信息素的结合有利于萤火虫种的辨认与交配^[26]。*Pyrocoelia* 属的一些萤火虫利用光和性信息素进行两性交流,闪光将远处的雄萤吸引至雌萤周围后,雌、雄萤利用性信息素求偶、交配^[10]。仅靠闪光信号进行两性交流的萤火虫复眼通常是雌雄二型性的,与雌萤相比,雄萤的复眼较大且小眼较多,这有助于雄萤寻找并定位雌萤。而仅利用性信息素或两者结合进行两性交流的萤火虫,其复眼相差不大。一些种类的萤火虫复眼上方正对前胸背板的区域是透明的,这有助于发现上方的异性。萤火虫在生态的适应也会提高闪光交流效率。如不同种类的萤火虫会选择不同的季节,不同时间及不同地点进行闪光交流及交配^[27]。

4 萤火虫闪光信号的起源及进化

关于萤火虫闪光信号起源的问题,Sivinski 最早提出了萤火虫光起源的假说,认为萤火虫成虫两性交流中的闪光信号起源于鞘翅目的幼虫阶段,最初起警戒天敌的作用^[28]。Branham 和 Wenzel 通过对萤科 85 个最具多样性特征的分类单元进行支序分类研究,提出萤火虫闪光信号起源及进化的新假说。在这个假说中,Branham 和 Wenzel 证实了 Sivinski 早期提出的萤火虫闪光信号起源的假说,认为这种原始的光信号后来被成虫作为两性交流的信号,并在进化过程中得到改良。由于萤科昆虫在幼虫阶段不能进行生殖,所以萤科幼虫发出的光信号并不是两性交流的信号,而是一种警戒潜在天敌的信号^[11]。Eisner 研究发现萤火虫幼虫本身具有一种类似于蟾蜍毒素(bufodienolides)的甾类吡喃酮化合物(LBG),这种低浓度的防卫物质可引起捕食者的恶心与呕吐^[29, 30]。De cock 研究发现蟾蜍作为萤火虫幼虫潜在的天敌能记忆萤火虫幼虫的发光与不适食性,从而避免捕食萤火虫幼虫。这进一步证实了萤火虫幼虫利用光信号作为警戒潜在天敌的信号^[5~8]。而“反射性出血(reflex bleeding)”则被认为是萤火虫成虫的防卫行为^[31],如吞食一只 *Photinus* 属的萤火虫成虫可导致蜥蜴的死亡^[32]。Branham 和 Wenzel 认为在萤火虫光信号的进化过程中,萤火虫交配行为由原先的昼行性进化到了夜行性。在进化中,最初全部种类(昼行性)均使用性信息素进行两性交流,逐渐部分种类(昼夜两行性)进化到性信息素与光信号结合作为两性交流的信号,最后有一部分种类萤火虫(夜行性)进化成使用单一的光信号。光信号则由原来原始粗糙的闪光信号(glow,无固定的闪光模式,持续时间超过 2s^[33])进化到精确的闪光信号(flash,有固定的闪光模式,持续时间不超过 2s^[33]),而萤火虫的两性选择是推动这种闪光信号进化的根本动力^[11]。

美洲 *Photuris* 属的萤火虫又进化了一步,*Photuris* 属一些种类的雌萤破译了某些异种萤火虫的种特异性闪光信号,进而模拟异种雌萤的回应信号来吸引并捕食雄萤。这种现象称为“侵略性拟态(Aggressive mimicry)”或“捕食应答(Predation dialogue)”^[34~38]。*Photuris* 属中的一些种类非常擅长于此,如 *Photuris versicolor* 至少捕食 11 种萤火虫。*Photuris* 属 12 种萤火虫至少捕食 2 种或更多的萤火虫。在美国佛罗里达州,一种萤火虫至少有 6 种捕食性天敌萤火虫^[34]。对具有“侵略性拟态”行为的萤火虫 *Photuris versicolor* 的研究发现:对同种或异种的雄萤,雌萤闪光回应模式及闪光应答时间完全相同,这表明萤火虫 *Photuris versicolor* 具有相同的求偶及捕食控制机制。这些具有“侵略性拟态”的萤火虫既利用闪光信号来进行两性交流,又进化出“捕食应答”来捕食它种萤火虫。*Photuris* 属萤火虫的“侵略性拟态”与被捕食的萤火虫闪光通讯之间形成永不休止的“军备竞赛”,最终导致“侵略性拟态”与“新大陆”萤火虫的闪光交流、新的求偶行为之间的协同进化^[36]。闪光信号作为生殖隔离的机制一直承受着进化压力。这种信号必须清晰、简明、准确和具种间特异性。而捕食,特别是“侵略性拟态”使闪光的两性交流上升到一个新的高度。一些种类的萤火虫改变了它们的求偶时间和地点以减少捕食压力,多数种类的萤火虫则利用改变自己的闪光信号避免被捕食,如采用一种独特的飞行闪光姿势,或改变一个特征性闪光时间、间隔时间、雌萤回应信号的时间。回应信号时间的改变有助于探测捕食性的雌性萤火虫,有时雄萤会发出一种独特的闪光来试探和迷惑一个潜在的捕食者^[38]。作为“侵略性拟态”萤火虫的猎物萤 *Photinus igniteus* 的闪光信号(雄性闪光 1 次,雌性回应信号时间较长)被认为是从与萤火虫 *Photinus macdermotti* 类似的闪光(雄性闪光两次,雌性回应信号时间短)进化而来^[39]。“新大陆”和“旧大陆”中的萤火虫两性交流闪光信号差异非常大,这是因为在“新大陆”中占主导地位的“侵略性拟态”产生巨大的捕食压力,从而推动“新大陆”萤火虫闪光信号的进化,而“旧大陆”中的萤火虫缺少这种捕食压力,导致“旧大陆”萤火虫闪光信号的进化沿着与“新大陆”不同的方向进行。

5 结语

萤火虫按其活动特点可分为 3 类:第 1 类是夜行性,仅利用闪光信号进行求偶,复眼发达;第 2 类是昼夜两行性,利用闪光信号及性信息素进行求偶,复眼与触角均比较发达;第 3 类是昼行性,利用性信息素进行求偶,触角发达。夜行性萤火虫拥有精确、复杂的闪光信号及交流系统,昼行性萤火虫则基本丧失了闪光交流能力,而昼夜两行性萤火虫则介于两者之间。萤火虫闪光信号起源于幼虫阶段,后进化为成虫的两性交流信号,及闪光信号在萤科中趋同进化了两次。部分萤火虫闪光信号独立进化了 3 次,即既利用闪光信号进行求偶,又模拟它种萤火虫的求偶信号进行捕食。

References:

[1] Robert A L. *Bioluminescence Methods and Protocols*, Totowa, New Jersey: Humana Press, 1998. 1~25.

- [2] Harvey E N. *Bioluminescence*. New York: Academic, 1952. 649.
- [3] Buschman L L. Larval development and its photoperiodic control in the firefly *Pyroctomena lucifera*. *Annals of the Entomological Society of America*, 1988, **81**(1):82~90.
- [4] Fu X H, Ohba N, *et al.* Morphological and biological observations on aquatic firefly *Luciola substriata* (Gorham) (Coleoptera: Lampyridae) in China. *Acta Entomol. Sin.*, 2004, **47**(3): 372~378.
- [5] De Cock R, Matthysen E. Aposematism and bioluminescence: experimental evidence from glow-worm larvae (Coleoptera: Lampyridae). *Evol. Ecol.*, 1999, **13**: 619~639.
- [6] De Cock R. Rare, or simply overlooked? Practical notes for survey and monitoring of the small glow-worm *Phosphaenus hemipterus* (Coleoptera: Lampyridae). *Belg. J. Zool.*, 2000, **130**: 93~101.
- [7] De Cock R, Matthysen E. Do glow-worm larvae (Coleoptera: Lampyridae) use warning coloration? *Ecology*, 2001, **107**: 1019~1033.
- [8] De Cock R, Matthysen E. Glow-worm larvae bioluminescence (Coleoptera: Lampyridae) operates as an aposematic signal upon toads (*Bufo bufo*). *Behavioral Ecology*, 2003, **14**: 103~108.
- [9] Lloyd J E. Bioluminescent communication in insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 1971, **16**: 97~122.
- [10] Ohba N. Studies on the communication system of Japanese fireflies. *Sci. Rept. Yokosuka City Mus.*, 1983, **3**: 1~62.
- [11] Branham M A, Wenzel J W. The origin of photic behavior and the evolution of sexual communication in fireflies (Coleoptera: Lampyridae). *Cladistics*, 2003, **19**: 1~22.
- [12] Vencl F V, Carlson A D. Proximate mechanisms of sexual selection in the firefly *Photinus pyralis* (Coleoptera: Lampyridae). *Journal of Insect Behavior*, 1998, **11** (2): 191~207.
- [13] Vencl F V. Allometry and proximate mechanisms of sexual selection in *Photinus* Fireflies, and Some Other Beetles. *Integr. Comp. Biol.*, 2004, **44**:46~53.
- [14] Branham M A, Greenfield M D. Flashing males win mate success. *Nature*, 1996, **381**: 745~746.
- [15] Lall A B. Ecology of colors of firefly bioluminescence. *Science*, 1980, **210**: 560~562.
- [16] Lloyd J E. *Studies on the Flash Communication System in Photinus fireflies*. University of Michigan Museum of Zoology, Miscellaneous Publication, 1966. 1~93.
- [17] Lloyd J E, Wing S R. Flash behavior and ecology of Thai *Luciola* fireflies (Coleoptera: Lampyridae). *Florida Entomologist*, 1989, **72** (1): 80~85.
- [18] Lloyd J E, Ballantyne L A. Taxonomy and behavior of *Photuris trivittata* sp. n. (Coleoptera: Lampyridae: Photurinae); redescription of *Aspsoma trilineata* (say) comb. N. (Coleoptera: Lampyridae: Cratomophini). *Florida Entomologist*, 2003, **86**(4): 464~473.
- [19] McDermott F A. The ecologic relations of the photogenic function among insects. *Z. Wiss. Insekt*, 1914, **10**:303~307.
- [20] Blair K G. Luminous insects. *Nature*, 1915, **96**:411~415.
- [21] Copeland J, Moiseff A. The occurrence of synchrony in the North American firefly *Photinus carolinus* (Coleoptera: Lampyridae). *Journal of Insect Behavior*, 1995, **8**(3): 381~394.
- [22] Ohba N, Wong CH. External morphology and ecological study of the firefly *Pteroptyx tener* at Kampong Kuantan, Selangor, Malaysia. *Sci. Rept. Yokosuka City Mus.*, 2004, **51**: 1~33.
- [23] Ohba N. *Firefly tree*. Doubutusha: Tokyo, 2003. 94.
- [24] Ohba N. Outline of investigation of ecology of firefly in Malaysia. *Ann. Rept. Yokosuka City Museum.*, 2001, **47**:44~49.
- [25] Ohba N. Flash communication system of Japanese fireflies. *Integr. Com. Biol.*, 2004, **44**: 225~233.
- [26] Lloyd J E. Chemical communication in fireflies (Coleoptera: Lampyridae). *Environ. Entomol.*, 1972, **1** (2): 265~266.
- [27] Lloyd J E. *On deception, a way of all flesh, and firefly signaling and systematics*. Oxford Surveys in Evolutionary Biology, London: Oxford University Press, 1984. 49~84.
- [28] Sivinski J. The nature and possible functions of luminescence in Coleoptera larvae. *Coleopt. Bull.*, 1981, **35**: 167~179.
- [29] Eisner T, Goetz M A, *et al.* Firefly “femmes fatales” acquire defensive steroid (lucibufagins) from their firefly prey. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1997, **94**: 9723~9728.
- [30] Eisner T, Wiemer D F, *et al.* Lucibufagins: defensive steroids from the fireflies. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1978, **75**: 905~908.
- [31] Ohba N, Hidaka T. Reflex bleeding of fireflies and pre-predator relationship. *Sci. Rept. Yokosuka City Mus.*, 2002, **49**: 1~12.
- [32] Knight M, Glor R, *et al.* Firefly toxics in lizards. *Chem. Ecol.*, 1999, **25**:1981~1986.
- [33] Hastings J W, Morin J G. Bioluminescence. Chap. 3. In: C. L. Prosser ed. *Neural and Integrative Animal Physiology*, New York: Wiley Interscience, 1991. 131~170.
- [34] Lloyd J E. Male *Photuris* fireflies mimic sexual signals of their females’ prey. *Science*, 1980, **210**: 669~671.
- [35] Lloyd J E. Occurance of aggressive mimicry in fireflies. *Florida Entomologist*, 1984, **67**:368~376.
- [36] Lloyd J E, Wing S R. Nocturnal aerial predation of fireflies by light-Seeking fireflies. *Science*, 1993, **222**: 634~635.
- [37] Lloyd J E. Firefly semiosystematics and predation: A History. *Florida Entomologist*, 1990, **73**(1): 51~66.
- [38] Vencl F V, Blasko B J, *et al.* Flash behavior of female *Photuris versicolor* fireflies in simulated courtship and predatory dialogues. *Journal of Insect Behavior*, 1994, **7**(6): 843~858.
- [39] Lloyd J E. Evolution of a firefly flash code. *Florida Entomologist*, 1984, **67**:228~239.

参考文献:

- [4] 付新华, Ohba N, 等. 条背萤的形态和生物学研究. *昆虫学报*, 2004, **47**(3): 372~378.