

生物发光与深海鱼类

赵亚辉¹ Danté Bruce Fenolio² 张媛媛³

(1 中国科学院动物研究所 北京 100101 2 美国亚特兰大植物园 美国亚特兰大 3 北京动物园 北京 100044)

摘要 结合生物发光现象与深海鱼类的关系,介绍了深海发光鱼类的多样性、发光的特点与作用机理,阐释了发光现象实际上是鱼类对于深海这一特殊生态环境的适应,对于鱼类的捕食、交配、自卫等都有重要的生物学意义,是漫长演化过程的结果。

关键词 生物发光 深海鱼类 适应 演化

中国图书分类号:Q178.53 文献标识码:A

发光是生物界普遍存在的生命现象,人们最常见、最熟悉的生物发光的例子可能就是萤火虫了。另外不少种类的蘑菇也会发光(图1,本文附图见封四),绿幽幽的光亮在夜晚的森林里,给人感觉不知是美丽来得多,还是恐怖来得多。其实能够发光的生物不胜枚举,从较低等的细菌到高等的脊椎动物,都可以观察到生物发光现象。

与陆地相比,海洋简直是发光生物的天堂,特别在大洋深处,生物光甚至是最重要的光源。阳光到了水面200 m以下,已经变得十分微弱;1 000 m以下的海洋,已经没有了一丝阳光。这时,可见光的唯一来源可能就是生物光了。有研究已经表明,发光生物在这样的环境中生机盎然,不断演化,多样性尤为丰富。这可能与以下这些原因有关:1)虽然在地球的历史中,沧海桑田演替繁复,但相对来讲,深海环境一直比较稳定,受到干扰比较少,

这有利于生物的长期演化;2)深海环境造就了长期无光的环境特点,这在淡水环境中很难达到;3)海洋容纳了大得多且十分复杂的生物群落,不同生物处在食物链的不同层级上。这些都是发光生物演化和多样化的基本条件(Haddock *et al.*, 2010)。

全世界80%的发光生物都生活于浩瀚的大海中(Widder, 2010)。从简单的细菌、渺小的腰鞭毛虫到身体结构复杂的鱼类,几乎每个门类都会有发光的成员。当然,最能表现生命奇迹并把发光发挥得淋漓尽致的类群要属鱼类,而且这些鱼类绝大部分是深海鱼类。

1 发光鱼类的物种多样性

根据不完整的统计,能够发光的鱼类超过500种(Haddock *et al.*, 2010),会发光的软骨鱼类较少,绝大部分都是硬骨鱼类(下表)。

深海发光鱼类的主要类群与代表物种

目别	科别	代表种类
软骨鱼纲(Chondrichthyes)	Squalidae角鲨科	<i>Isistius brasiliensis</i> (Quoy & Gaimard, 1824)巴西达摩鲨
Squaliformes 角鲨目		<i>Etmopterus spinax</i> (L. 1758)黑腹乌鲨
硬骨鱼纲(Osteichthyes)		
Anguilliformes 鳗鲡目	Nemichthyidae线口鳗科	<i>Nemichthys scolopaceus</i> (Richardson, 1848)线鳗
Beryciformes 金眼鲷目	Anomalopidae灯眼鱼科	<i>Photoblepharon palpebratum</i> (Boddaert, 1781)灯眼鱼
Gadiformes 鳕形目	Macrouridae长尾鳕科	<i>Caelorinchus anatirostris</i> (Jordan & Gilbert, 1904)鼠腔吻鳕
Lophiiformes 鮫鱈目	Melanocetidae黑角鮫鱈科	<i>Melanocetus johnsonii</i> (Günther, 1864)约氏黑角鮫鱈
	Diceratiidae双角鮫鱈科	<i>Bufozeratias wedli</i> (Pietschmann, 1926)背鞭蟾鮫鱈
Myctophiformes 灯笼鱼目	Myctophidae灯笼鱼科	<i>Diaphus chryso-rhynchus</i> (Gilbert & Cramer, 1897)金鼻眶灯笼鱼
Perciformes 鲈形目	Acropomatidae发光鲷科	<i>Acropoma japonicum</i> (Günther, 1859)日本发光鲷
Saccopharyngiformes 囊鳃鳗目	Eurypharyngidae宽咽鱼科	<i>Eurypharynx pelecanoi-des</i> (Vaillant, 1882)宽咽鱼
Stomiiformes 巨口鱼目	Gonostomatidae钻光鱼科	<i>Cyclothone acclinidens</i> (Garman, 1899)斜齿圆罩鱼
	Stomiidae巨口鱼科	<i>Chauliodus sloani</i> (Bloch & Schneider, 1801)鲱鱼
	Sternoptychidae褶胸鱼科	<i>Sternoptyx pseudobscura</i> (Baird, 1971)似低褶胸鱼

最具代表性的能发光的软骨鱼类就是巴西达摩鲨(*Isistius brasiliensis*)。它是一种小型鲨,从大西洋到太平洋的热带海域几乎都有其身影,甚至在被打捞起来后,其腹侧的发光器官发出的绿色光仍能维持3 h (Bright, 1999)。主要分布于西大西洋的黑腹乌鲨(*Etmopterus spinax*)腹侧也具有众多细小的发光器官,每平方米可达70多个,据推测,其作用主要是通过反向光遮蔽效应(counterillumination)而使其自身不易被天敌发现(孟庆闻等, 1987; 张义和伍玉明, 2006; Claes & Mallefet, 2008)。

硬骨鱼中能发光的当首推巨口鱼目(Stomiiformes)的鱼类。本目全世界共有5科53属391种,基本都生活在大洋的中层或下层,且几乎都具有发光器官(Nelson, 2006)。它们的发光器官主要分布在身体两侧的下部,有些种类眼眶周围和鳃盖膜上也有分布。发光机理从简单到复杂也不尽相同。总之,这个类群的鱼类由于长期适应深海生活,可以说把生物发光演绎得淋漓尽致。比较出名的有蝰鱼(*Chauliodus sloani*) (图5、图6)。这种鱼世界性广布,我国的东海和南海也有它们出没。蝰鱼拥有一副骇人的獠牙,身体下方两排发光器十分明显。似低褶胸鱼(*Sternoptyx pseudobscura*),其腹侧有数行发光器,身上的鳞片在有光照的时候还会显现出非常古怪的颜色。

鮫鱈目(Lophiiformes)中也有不少可以发光的种类。比较有代表性的,如约氏黑鮫鮫(*Melanocetus johnsonii*) (图2),这种鱼一般生活在2 000 m深的海洋里,在我国的东海和南海都能找到。因它的相貌丑陋恐怖,所以也有人称它为黑魔鬼鱼。其实,这种鱼身上有很多有意思的地方,比如说雌雄间的个体差别很大,雄鱼最多3 cm,而雌鱼则可长到20 cm左右。但最有意思的就是它的捕食方式,在深海里,四下望去,漆黑一片,这时要想依靠敏捷的身手抓到别的小鱼,几乎是不可完成的任务,而且从经济的角度来看,显然也是浪费能量的举动,最好能让食物自己送上门来。于是经过漫长的演化,雌性个体第1背鳍的一部分延长特化成细长的钓线,其末端膨大,里面共生一些发光细菌,看上去就象一个灯泡。别小看这个灯泡,在深海里这可是最好的钓饵,别的小鱼望见光亮,远远游过来,原以为可以饱餐一顿,不想却成为别人的美食了(孟庆闻等, 1987; Paxton & Eschmeyer, 1994)。其

实很多鮫鱈目鱼类都具有类似的适应性特化,但在钓丝的长短、钓饵的形态上差异比较大。

灯笼鱼目(Myctophiformes)更是因为其中有不少类群可以发光而得名。这个类群已知包括了2科35属246种(Nelson, 2006),我国有2科18属69种(陈素芝, 2002),发光器散布于身体各处,排列复杂,发光器的形态和在身体上的排列位置是本类群鱼类重要的分类特征之一。灯笼鱼科(Myctophidae)中的眶灯鱼属(*Diaphus*)是一个大家族,目前属内的有效种是78种(Froese & Pauly, 2010),我国至少有21种(陈素芝, 2002)。眶灯鱼顾名思义,在鼻孔和眼眶周围有发光器,推测这些发光器有2个作用:1)在捕食的时候可以象头灯一样照亮周围环境;2)这些光亮也具有引诱的作用。此外,眶灯鱼在胸部、腹部、尾部等多处也有发光器,可以说是一类不折不扣的发光鱼。另外,眶灯鱼一般都生活在1 000 m以下的深海中,到了晚上有洄游到水面附近的习性。比较有代表性的有加州眶灯鱼(*Diaphus theta*) (封面、图3)、金鼻眶灯鱼(*D. chryso-rhynchus*)、腺眶灯鱼(*D. adenomus*)等。

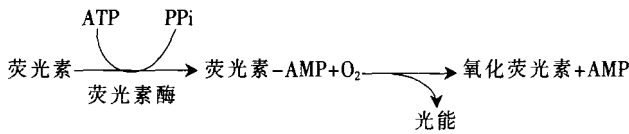
宽咽鱼(*Eurypharynx pelecanoides*)隶属于囊鳃鳗目(Saccopharyngiformes)宽咽鱼科(Eurypharyngidae)。其身形长得更是奇特,大大的嘴巴甚至超过了身体,显得很失调;长长的带状身体,反映出它与鳗鲡类的亲缘关系可能较近。它的嘴巴在需要的时候能吞下比口大得多的食物。由于其下颚外观与鹈鹕的喙很类似,体型又近鳗鱼,英语中也被称为鹈鹕鳗(pelican eel)或伞口吞噬鳗(umbrella mouth gulper)。这种鱼生活在深海里,但并不常见,它的尾末端具有发光器,可以发出粉色或亮红色的光,这样的光亮在深海里可以起到诱饵的作用。

2 深海生物发光的特点和机理

深海生物发光是在生物漫长的演化过程中形成的,是对深海环境的一种适应,因此,这些生物光与环境有着密切联系。深海生物所发出的光,主要以蓝光和绿光为主,且最多的是蓝光,因为蓝光波长大约是475 nm,可以迅速穿过海水。至于其他颜色的光,如紫光、红光等则都非常少见。

生物发光在本质上是一种化学发光,也就是说,整个发光过程要经过一系列化学反应才能实现。简单讲,就是荧光素在荧光素酶的催化下,通过ATP提供的能量与氧发生反应,进而释放出光

能。这个过程所释放的热能非常有限,因此,生物体所发出的光都是冷光。在这一过程中,作为底物的荧光素在不同生物有所不同,大致有5类,而深海鱼类涉及其中的3类。



3 发光的作用

浩瀚的大洋有2个鲜明的特点影响着海洋生物的生活:一是这里与近海不同,环境条件相对比较简单,对生活在这里的生物来说缺少隐蔽场所;二是随着水深的增加,光线也越来越弱,1 000 m以下完全没有可见光。在这样的环境条件下,很多海洋生物为了更好地隐蔽自己,白天一般都栖居在深水层,夜晚在夜幕的掩护下,上浮到食物丰富的海面觅食,由此构成了海洋中蔚为壮观的垂直洄游。这个过程当中,生物发光对于这些海洋生物,特别是深海鱼类,至少在3个方面发挥着至关重要的作用(Haddock *et al.*, 2010; Widder, 2010)。

1)捕食:发现和找到食物是生命延续的先决条件,而身体发光会给捕食带来不少帮助。首先就是照明,在漆黑的深海里,如果能给自己打个“手电”,对于游泳和捕食都会大有裨益。前面提到的带“头灯”的眶灯鱼,它的发光就有这样的功能(图3);真巨口鱼发光也有类似作用(图4)。另外,就是利用某些鱼类的趋光性来引诱它们,等待送上门来的猎物。鮟鱇是使用光诱饵的大师,也因此分化出很多不同的物种,鮟鱇的“光诱饵”是从背鳍特化而来的,形成了专门的“钓具”,通过“钓具”上共生的发光细菌来发光(图2);而多数巨口鱼目鱼类,在下巴上长有可发光的长须,它们不需要发光细菌来帮忙,也一样可以发出光来吸引食物上钩,例如单须刺巨口鱼(*Echiostoma barbatum*)(图7)。

2)吸引异性:在黑暗的大洋深处,能够找到同类而完成交配不是一件轻松的事情,在这里鱼体发光不仅仅是交配的信号,还是身份的标志,时刻提醒着同类不要搞错对象。这也是对环境适应的一种表现。例如雄性柔骨鱼(*Malacosteus* sp.)眼后的发光器,明显比雌性的大很多,因此有人认为发光器在柔骨鱼交配选择中发挥了重要作用(Widder, 2010)。

3)防卫:利用身体发光来进行自卫恐怕是深海里最常见的一种防卫形式。有些甲壳类、水母和鱼

类,在遭遇敌害时能够放射出一些光化学物质,产生光雾或光幕,达到迷惑或遮蔽天敌的目的,为自己赢得时间逃跑,可以把它称为“光雾弹”。在昏暗的环境下,如果从下往上,对着透射入水里的幽幽蓝光,猎物的轮廓显得十分清晰、易于捕捉,很多捕猎者由此也特化出向上的眼睛和嘴巴;而为了不让捕猎者轻易发现,有些鱼类会发出与背景光颜色密度相匹配的光来,这样从下面看上去就不易被发现,达到了隐蔽的作用,这一招可以被称作“反向光遮蔽”。具有这样本领的鱼类包括圆罩鱼(*Cyathone* sp.)、灯笼鱼等等很多种类。还有更聪明复杂的办法,在这个“大鱼吃小鱼”的复杂食物链中,有些被捕食者可以向其天敌释放发光的粘液等物质,天敌中招后浑身发光,很容易吸引来“天敌的天敌”,在自身难保的情况下恐怕也只好放弃猎物了,这可以被称作“标记天敌法”。

有了发光这个宝贝,聪明的深海鱼类当然要尽量发挥它的效力,所以光在鱼类身上的功能几乎都不是单一的,在鱼类捕食、逃避敌害甚至交配过程中,都发挥着多重效应。

主要参考文献

- Bright M. The Private Life of Sharks: The Truth Behind the Myth. Robson, London. 1999.
- Claes J.M., J. Mallefet. Early development of bioluminescence suggests camouflage by counter-illumination in the velvet belly lantern shark *Etmopterus spinax* (Squaloidea: Etmopteridae). *Journal of Fish Biology*, 2008, (73):1337-1350.
- Froese R., D. Pauly. FishBase, World Wide Web electronic publication. 2010.
- Haddock S.H. D., M.A. Moline J. F. Case. Bioluminescence in the Sea. *Annual Review of Marine Science*, 2010, 2:443-493.
- Nelson J. S. Fishes of the world. John Wiley Sons, Hoboken. 2006, 624.
- Paxton J.R. W.N. Eschmeyer. Encyclopedia of Fishes. University of New South Wales Press, Sydney. 1994, 240.
- Widder E.A. Bioluminescence in the Ocean: Origins of Biological, Chemical, and Ecological Diversity. *Science*, 2010, 328:704-708.
- 孟庆闻, 苏锦祥, 李婉端. 鱼类比较解剖. 北京: 科学出版社, 1987, 403.
- 张世义, 伍玉明. 发光鱼类. 生物学通报, 2006, 41(2): 20-21.
- 陈素芝. 中国动物志·硬骨鱼纲·灯笼鱼目、鲸口鱼目、骨舌鱼目. 北京: 科学出版社, 2002, 349.

(E-mail: zhaoyh@ioz.ac.cn)

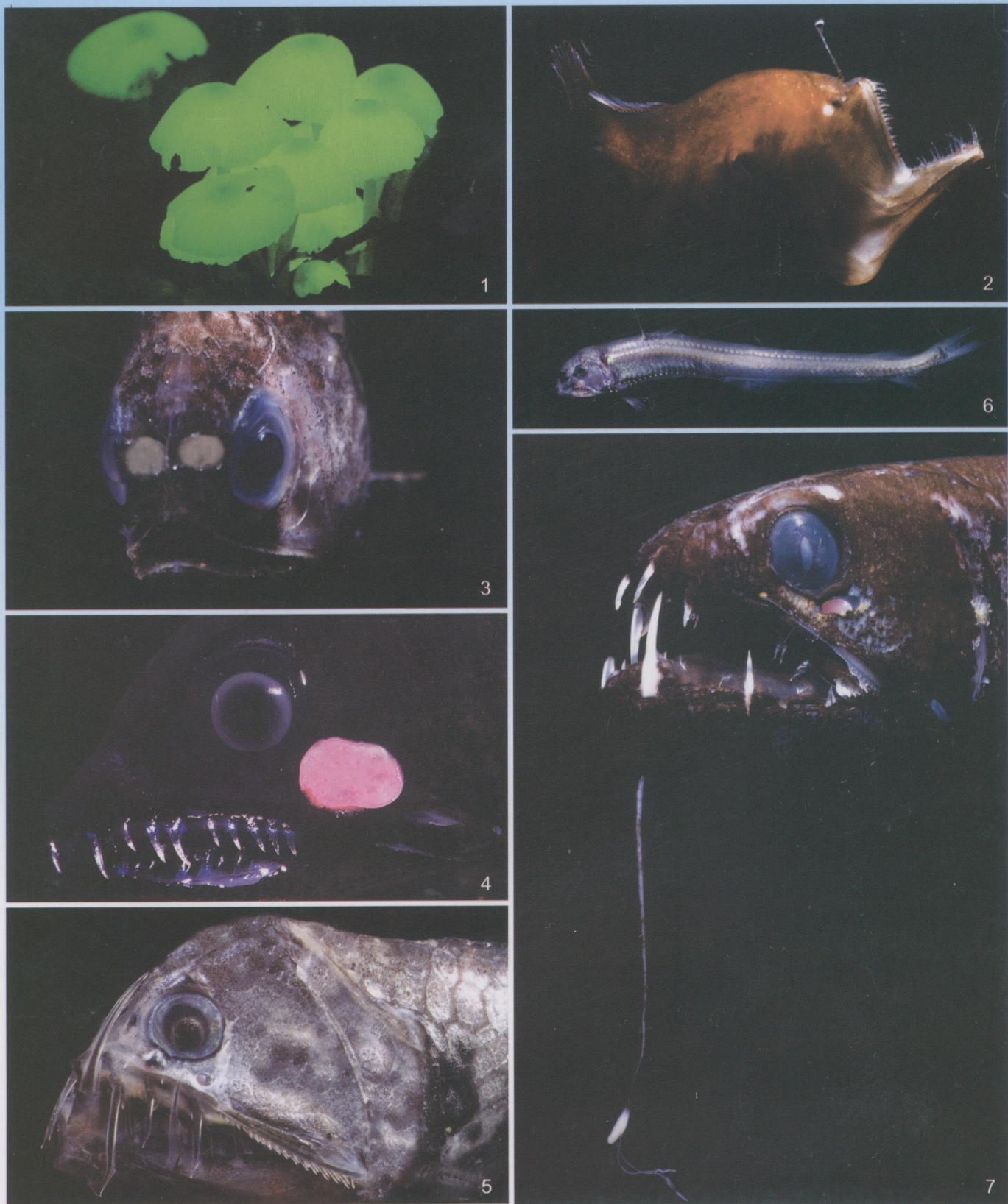


图1 发光的蘑菇 图2 约氏黑鲸𩚰 (*Melanocetus johnsonii*) 图3 加州眶灯鱼 (*Diaphus theta*) 图4 真巨口鱼 (*Eustomias* sp.)
图5 蝰鱼 (*Chauliodus sloani*) (头部特写) 图6 蝰鱼 (*Chauliodus sloani*) (整体) 图7 单须刺巨口鱼 (*Echiostoma barbatum*)

“生物发光与深海鱼类”一文附图

封面：加州眶灯鱼

ISSN 0006-3193

广告许可证：京海工商广字第0140号(1-1)

全年定价：96.00 元

每期定价：8.00 元

国内统一刊号：CN 11-2042/Q

国内邮发代号：2-506

国外代号：M320

公开发行