

黑白蛾 黑白講

施禮正

在提到演化的經典案例時，你會先想起猿猴漸成人形的示意圖？還是加拉巴哥島上喙喙各異的達爾文雀？不論是哪一個，同是課本上經典的黑白蛾例子也不讓人陌生。然而，你可知道它曾飽受攻擊，甚至一度被推翻？

黑白蛾的故事

工業革命前，科學家就注意到英國曼徹斯特的胡椒蛾主要有黑白兩型，且比例差距甚大，黑化型十分稀有。在 18 世紀末，有人注意到黑白蛾的數量依舊懸殊，但比例卻完全顛倒，黑蛾占了 98%。原來是因為工業革命前，英國的樹幹原本長有蘚苔與地衣，所以白蛾停在上面時有良好的隱蔽效果，不易被鳥發現。但工業革命後，空氣中充滿二氧化硫與煤煙並沾染到樹幹上，導致蘚苔與地衣死亡且顏色變黑，反而使黑蛾數量逐漸占優勢。

物競天擇是達爾文演化論的核心概念，一個物種的各種性狀會受天擇影響，淘汰不適合的表型，留下合適的。黑白蛾正常型、中間型、黑化型 3 種表型比例的期望值原是 1:2:1，經過選汰後，卻變成極度偏向正常型或黑化型。上述例子在短短 40 年間便能看出環境改變連帶影響鳥類的取食偏好，而為這一物種的表型帶來顯著轉變。因此，黑白蛾長期以來一直是解釋演化進行式的好例子。

這個現象最早是誰提出的？如何以科學方法證實鳥類在不同背景顏色下選汰了黑白蛾的表型？抑或這個案例根本只是一場美麗的誤會，完全沒有實證過？

誰開了第 1 槍

1896 年，鱗翅學家塔特 (J. W. Tutt) 在《英國的蛾》(*British Moths*) 一書中描述了黑白蛾的現象並提出假說：當樹幹受汙染變黑後，黑化型比起正常型來得隱蔽，正常型被鳥類捕食的比率高，導致黑化型的比率逐漸增加。



黑白蛾長期以來一直是解釋演化進行式的好例子（圖片來源：種子發）

這個假說很快就被鳥類學家與昆蟲學家反駁，他們懷疑鳥類不是黑白蛾的主要捕食者，因為黑白蛾是夜行性，很少在白天活動。

然而，孰是孰非卻一直沒能有個結果。直到約 60 年後另一位學者的出現。

首次驗證

1953 年，凱特威爾（H. B. D. Kettlewell）在英國伯明罕開始一系列實驗，驗證塔特的觀察與說法，並於 1955 和 1956 年發表，為黑白蛾做為經典演化案例打下重要的科學基礎。

首先測試的是三型黑白蛾在不同背景下的隱蔽效果。他分別用淺色樺木與深色櫟樹樹幹為背景，把蛾分別釋放其上，以自己與另一位友人為受試者，肉眼檢驗並量化蛾的隱蔽程度。實驗選在一般日照下的陰影處進行，受試者一開始站在位於蛾停棲位置 2 碼處，接著後退，直到看不見蛾為止。根據停止的距離，分級後給予不

同的分數，藉以評量各型在不同背景下的隱蔽程度。在對比明顯的背景上，例如正常型在淺色樹幹上，給予負分；在對比不明顯的背景上，例如正常型在深色樹幹上，則給予正分。

凱特威爾最後釋放了 651 隻黑白蛾進行測試，正常型、中間型與黑化型分別有 171、64 和 416 隻。結果顯示，在對比不明顯的背景上，三型都在 2 ~ 5 碼就看不見了。做為對照，他在德文郡一處未受污染的樹林再次實驗，得到相似的結果。在這個實驗裡，他用科學方法量化了隱蔽程度，並成為後續實驗的基礎。

接著，他測試塔特假說的核心：鳥類偏好捕捉較不隱蔽的蛾。實驗採用捉放法，在伯明罕這個污染區選一地點，把蛾類釋放到選定的樹幹上，由鳥類自由捕食。然後在當天夜間以水銀燈與以交配過雌蟲製成的費洛蒙陷阱重新捕捉，以確認還剩下多少被標記的蛾。考量記號可能被鳥類識別而影響隱蔽效果，因此標誌位在腹面而

Date (1953)	Releases			Totals	Catches			Totals	Recaptures			Totals
	C	T	I		C	T	I		C	T	I	
25.6	10	12	10	32	8	0	1	9
26.6	0	0	0	0	127	15	7	149	3	1	1	5
27.6	33	11	15	59	34	5	1	40	1	0	1	2
28.6	37	21	5	63	23	3	3	29	2	0	2	4
29.6	0	0	0	0	55	10	1	66	5	4	0	9
30.6	68	26	8	102	37	3	2	42	1	0	1	2
1.7	90	21	3	114	70	9	2	87	19	2	2	23
2.7	74	21	3	98	75	13	4	92	28	6	0	34
3.7	68	15	0	83	77	11	10	98	25	3	1	29
4.7	67	10	2	79	66	9	2	77	23	2	0	25
5.7	0	0	0	0	73	3	5	81	16	0	0	16
Totals	447	137	46	630	651	81	38	770	123	18	8	149

凱特威爾在 1955 年發表的結果，其中紅框部分後來曾被質疑不合乎科學過程。

非背面。另為了確認上述兩種方式是否能完全捕捉被標記的蛾，實驗期間有數日沒有釋放黑白蛾卻仍然在夜間捕捉蛾類。

實驗選在 6 月 25 日～7 月 5 日共 11 天，其中有 8 天釋放黑白蛾，共釋放 630 隻，被標記而又被捕捉的蛾共 149 隻，其中以黑化型的比率最高。顯示隱蔽效果較好的黑蛾明顯不易被取食，存活率較高。做為相反的例證，凱特威爾選擇在未受污染的多賽特郡重複上述實驗。實驗結果與前述相反，正常型在未污染區的淺色樹幹上隱蔽效果佳，有較高的存活率。總結上述實驗結果，恰好支持塔特當時提出的假說，此後不同學者做的研究也得到相似結果，使這個例子開始被廣為接受並運用。

質疑的聲浪

有了科學證據支持，黑白蛾的故事就告一段落了嗎？沒有。科學理論的成立都必須經過反覆的驗證，這個故事也是如此。雖然有數篇研究支持凱特威爾的結果，卻有更多的反面例證在 20 世紀末出現。馬傑

魯斯 (M. E. N. Majerus) 是眾多質疑者之一，他在 2009 年發表的論述裡把這些質疑歸納為 4 類：無視黑白蛾原本的生態與行為、過於人工或不嚴謹的實驗過程、操弄數據或造假、假科學議題。

第 1 類質疑主要有 3 點：停棲位置的選擇、夜間的捕食壓力與族群擴散的方式。在凱特威爾的實驗裡，黑白蛾停棲的位置未被檢查，因此他所釋放的地方未必與自然狀況相同，可能影響隱蔽效果。天敵從塔特提出假說後就一直備受爭議，包含凱特威爾自己也曾提及 90% 的黑白蛾是被夜間的蝙蝠而非日間的鳥捕食。黑白蛾的幼蟲也能進行擴散則是另一個可能影響的變數，如此會影響一地三型的基因頻率。

第 2 類質疑主要是試驗設計上的瑕疵，尤其是在凱特威爾的研究後才受到注意，最大問題就是飼鳥台效應。當他把大量的黑白蛾釋放進實驗地後，族群密度大量增加，對鳥類來說，多看幾次隱蔽的蛾之後就可能學會怎麼找到牠們，造成實驗結果的偏差。另外，黑白蛾是被放到樹幹上的，

由於釋放的時間是白天，牠們的活動力較低，一被放出就尋找最近的地方停棲，而非自由選擇。不同黑白蛾族群間可能有行為上的差異也未評估，使用外來族群或飼養個體成為未被控制的變數。

第3類則主要來自錯誤而非科學的指證。胡帕（J. Hooper）在2002年的著作裡具體質疑凱特威爾1953年7月1日的數據中，蛾的釋放量與再捕捉量不正常大量增加，然而文章中卻未做任何解釋。她提出了很多凱特威爾承認造假的論點，這些論點都因找不到實證而被拉奇（D. W. Rudge）的著述推翻。

第4類質疑主要來自對演化生物學或生態學的誤解所致。馬傑魯斯提到胡帕曾說明蝙蝠取食比率和鳥類選擇性取食，卻誤把鳥類與蝙蝠對黑白蛾造成的死亡率與天擇放在一起衡量。

另外，從視覺生理學的角度來看，以人類肉眼測量隱蔽色的結果套用在鳥類上，是十分不合理的做法。人眼與鳥眼的感光細胞不同，腦中對獵物的認知也未必相同，因此以人眼衡量鳥類眼中的隱蔽色使結果存在無可預期的變數。

從生物統計學的角度來看，凱特威爾的數據分析也不合乎現代的科學標準。在他的分析中，所有的顯著差異僅簡單比較數值上的不同，卻未以統計學的方式測試這些差異是否真的顯著。

克雷德（E. R. Creed）等人在1980年發表的研究結果則對黑化這件事有完全不同的詮釋，他們認為黑化與免疫力增加有關。後人進一步發現，異物入侵昆蟲體內後會形成包膜，以抵抗或中和毒性，並引發一連串反應和黑色素的沉積。

然而，無論如何，要推翻或支持黑白蛾的現象都需要更多的科學證據。



蝙蝠「聞蛾便食」以聽覺獵捕。（圖片來源：種子發）

蝙蝠的捕食性

看了上面的論述，大多數人一定以為馬傑魯斯是黑白蛾例子的反對派。事實正好相反，他還設計了一系列更為嚴謹的實驗，準備驗證塔特的假說。由於長期以來一直只提到蝙蝠的非選擇性捕食，卻沒有實證，因此他從這個論點下手，並於2008年發表。

實驗利用羅氏誘引器以燈光吸引蛾類至陷阱附近，進一步吸引蝙蝠前來覓食。接著，在連續5天的23:00至翌日3:00之間，以每小時4次、每次5隻的頻率釋放黑白蛾，然後以夜視鏡確認是否被蝙蝠捕食並記下其狀況：消失在視野、未飛走、被蝙蝠取食。考慮到雌蛾飛行力差，尤其已交配者幾乎不再飛行，因此實驗中使用了400隻雄蛾，正常型與黑化型各半。實驗地點挑選4個地方，包含工業區與鄉村，以確認結果是否有地域性的差異。

實驗所得的數據以 2×2 異質性卡方分析檢驗蝙蝠是否會選擇性取食正常型與黑化型的黑白蛾，結果顯示蝙蝠「聞蛾便食」（蝙蝠以聽覺獵捕），不會挑著吃，而且不同地點都得到相同的結果。

學習實事求是的科學精神、獨立的思考能力、縝密的研究過程，才是真正有助益的，黑白蛾的研究歷史正好提供了最佳例證。

鳥類選汰是主因

確認蝙蝠捕食無選擇性後，表示天敵可以重新聚焦回鳥類。然而在開始鳥類的捕食實驗前，必須先確定自然狀況下黑白蛾停在哪。因此，馬傑魯斯在野外實際觀察並記錄 135 隻次的黑白蛾停棲位置。結果顯示，52% 停於側枝，其中 89% 停於下半部；35% 停於樹幹，其中 87% 停於北面；雌雄蛾停棲位置無顯著差異；不同型的黑白蛾停棲位置無顯著差異。由此可知，當初凱特威爾選擇直接釋放於樹幹上，確實與野外狀況不完全相符。

接著，馬傑魯斯開始測試鳥類是否選汰了黑白蛾的表型。他的實驗選在英國斯普林菲爾德一處 1 公頃左右的庭園進行，6 年間（2001 ~ 2006 年）共釋放 4,846 隻蛾。為避免過去密度過高和人為操縱停棲位置的缺陷，蛾以接近自然密度的方式釋放，每晚只操作少於 10 隻蛾，並由牠們自由選擇停棲位置。停棲位置附近的其他蛾種被移除，以免干擾實驗結果。日出後便由鳥類自行取食蛾類，如此也去除了人眼測試隱蔽色的誤差，直接由鳥類決定。4 小時後若蛾消失在原位置，則推測為已被捕食，若蛾未消失，則記錄其位置以確認隱蔽狀況。

很不幸地，馬傑魯斯在分析完數據但未發表前就過世了。庫克（L. M. Cook）等人在重新分析他所留下的數據後，於 2012 年發表成果。實驗數據使用概似比檢定，檢驗鳥類的捕食是否具選擇性。結果顯示，當地的 9 種鳥類確實顯著地選擇取食黑化

型，保留下正常型。因此，鳥類是黑白蛾的主要捕食者，也是造成選汰的主要因子。

不只是演化的好案例

這個黑白蛾故事更重要的意涵，就是課本裡沒寫的科學過程。在這個例子裡，有許多對研究理念與設計的陳述，也有過程與結果正反兩方的詰辯。對於未來想從事科學研究的學生來說，學習實事求是的科學精神、獨立的思考能力、縝密的研究過程，才是真正有助益的，黑白蛾的研究歷史正好提供了最佳例證。

黑白蛾反應環境變化的速度非常快，可能具備成為環境監測因子的條件。黑化型的例子不只出現在本文的主角，英國當地也出現在多種蛾類身上，台灣也有相同的例子，如白波緣尺蛾、黑腰鋸尺蛾。若台灣的物種也能敏感地反應環境狀況，將有開發成為環境監測指標的潛力。

黑白蛾的故事就到此為止？那可不一定。也許某天，讀過本文的你發現了馬傑魯斯的漏洞，加以改善後卻得到完全不同的結果也說不定。這才是科學引人入勝的地方啊！

施禮正

農委會特有生物研究保育中心