



是什么让蝴蝶如此色彩斑斓？

作者：

樊尚·德巴（Vincent DEBAT），法国国家自然历史博物馆讲师，生物系统学、进化与多样性研究所（ISYEB），巴黎

玛丽安·埃利亚斯（Marianne ELIAS），法国国家科学研究中心（CNRS）研究员，法国国家自然历史博物馆生物系统学、进化与多样性研究所（ISYEB），巴黎

维奥莱娜·洛朗斯（Violaine LLAURENS），法国国家科学研究中心（CNRS）研究员，法兰西公学院跨学科生物学研究中心，巴黎



封面图片：蝴蝶翅膀的色彩多样性 [图片来源：© Vincent Debat 2023 及维基共享资源]

蝴蝶以其精致的斑纹和鲜艳的色彩成为最受喜爱的昆虫。但除了美丽之外，对它们色彩的研究又能揭示这些迷人昆虫怎样的生活习性与演化历程呢？它们翅膀上的色彩图案由微小的鳞片并置构成，展现出极丰富的多样性：有些蝴蝶颜色鲜艳夺目，有些则色泽较为暗淡。从人类肉眼可见到不可见的光谱中所有颜色，都能在它们的翅膀上找到，并组合成高度变化的图案。有些翅膀是单色的，另一

些则呈现出极为复杂的纹样。蝴蝶的色彩是如何产生的？而在这繁复色彩与图案的演化背后，又存在着怎样的自然选择压力呢？

目录

1. 色彩的产生：蝴蝶的物理学与化学	4
2. 生存与繁衍：翅膀的色彩密码.....	5
2.1 捕食压力：当色彩成为生死攸关的关键	6
2.1.1 无色之隐：当蝴蝶“消失”在环境中	6
2.1.2 隐蔽机制：降低被探测概率的图案策略.....	8
2.1.3 拟态伪装：具有迷惑性的色彩图案	9
2.1.4 暴露后的逃生策略：惊扰机制与诱偏效应	10
2.1.5 背腹色彩反差：当体色增加捕食难度时	11
2.1.6 警戒色：用色彩发出警告！	12
2.2 种间识别与性选择：偏好与色彩的博弈	13
2.2.1 色彩构筑物种界限	13
2.2.2 雌性的选择改变演化格局	14
2.2.3 两性差异化的生存策略	15
3. 演化综合征：色彩图案的协同演化.....	15
4. 总结	16
参考资料及说明	16

1. 色彩的产生：蝴蝶的物理学与化学

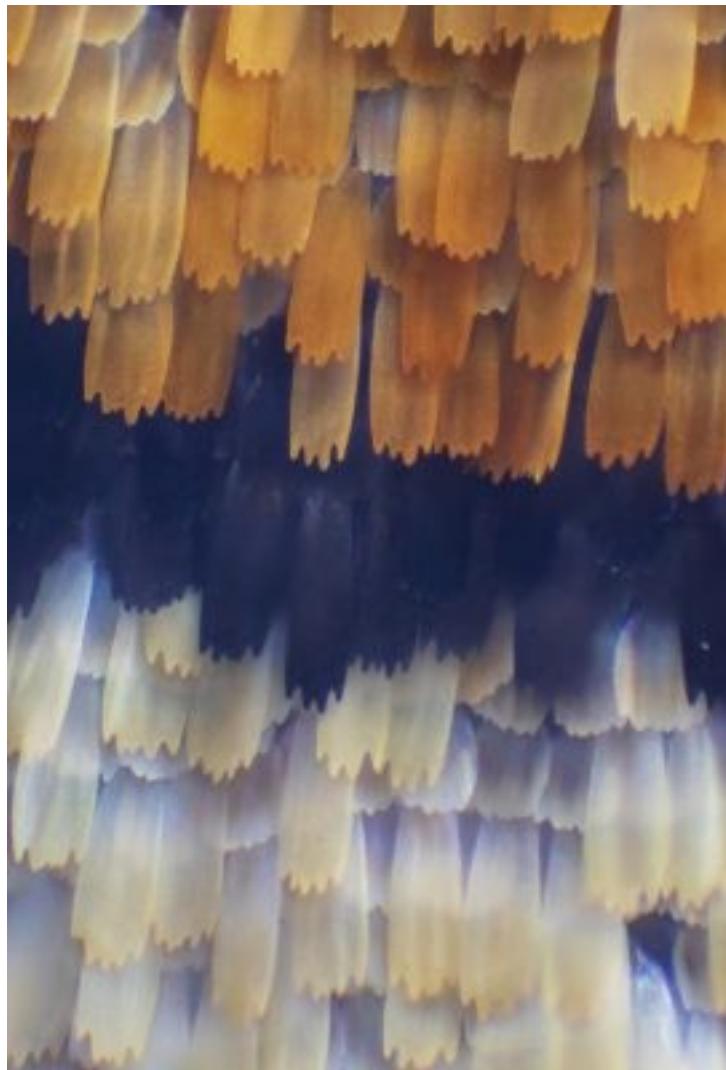


图 1. 覆盖蝴蝶翅膀的鳞片赋予其色彩。[图片来源：© Paweł Wałasiewicz，采用 CC BY-SA 4.0 许可，经由维基共享资源提供]

蝴蝶是完全变态昆虫，这意味着它们是由毛虫经过完全变态过程发育而成的成虫形态。它们的翅膀及其上的斑纹，都是在短暂的变态期内形成的。翅膀表面还覆盖着微小的鳞片，这也是鳞翅目（意为“带鳞片的翅膀”）名称的由来。正是这些鳞片，通过化学与物理过程，赋予了蝶翅绚丽的色彩。

在显微镜下，蝴蝶翅膀如同覆满瓦片的屋顶，每一片“瓦”就是一枚鳞片。尽管翅膀常呈现出细腻的色彩渐变，但每片鳞片本身只有单一颜色：正是这些单色鳞片的并置排列，形成了如同马赛克般的渐变效果（图 1）。

大多数蝴蝶的色彩源于鳞片内所含的色素。色素分子能够吸收部分光谱并反

射其余光线，其化学特性（特别是某些化学键的性质）决定了鳞片吸收的光波波长（从而决定反射的颜色）。不同鳞片合成不同的色素，因而呈现不同色彩：例如黑色素产生深褐色，蝶呤则形成浅色系。多数色素由蝴蝶自身合成，并不完全依赖其食性。

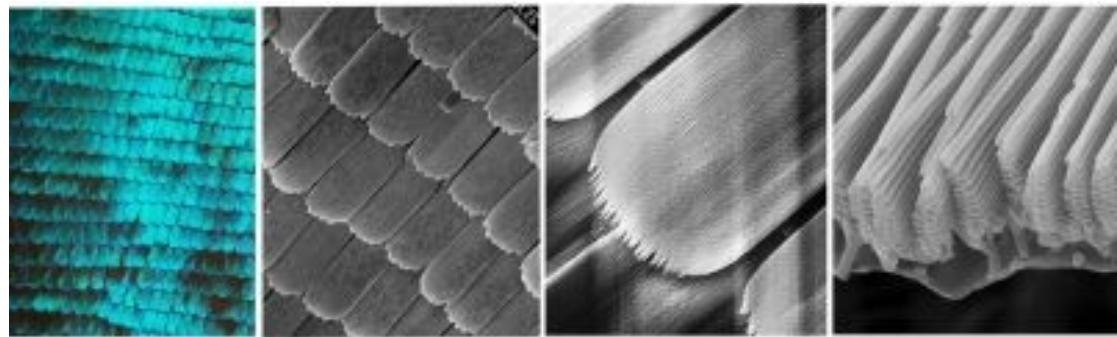


图 2. 在电子显微镜下观察的闪蝶鳞片，可以清晰地看到构成鳞片的纵向条纹与片层堆叠结构，其横截面呈现出圣诞树状形态，正是这些结构导致了某些光学现象的产生。[插图©
Serge Berthier, 经作者授权转载]

除了这种化学方式产生的色彩外，还存在着与鳞片结构相关的物理现象：色彩通过光干涉过程发生变化，某些波长的光被增强，而另一些则被抵消。在鳞片表面，可能存在由层叠片状结构构成的条纹网络，其数量、间距和倾斜度决定了反射的颜色（图 2）。

由这些物理结构产生的色彩，也称为结构色，且十分常见，多数蓝色蝴蝶的色彩即源于此。相比之下，蓝色色素在自然界中极为罕见，这尤其与其不稳定性有关。色素色彩呈哑光质感，而结构色则常具有虹彩效应，其色调与亮度会随观察角度和光照条件变化。当蝴蝶振翅时，这种虹彩效应会产生色彩变化。飞行过程中的色彩变化可能会影响捕食者或其他蝴蝶的视觉感知。那么，蝴蝶色彩图案究竟会产生怎样的视觉效果？这些图案如何影响蝴蝶的生存与繁殖？又是哪些选择压力驱动了蝶翅色彩与图案的多样性演化？

2. 生存与繁衍：翅膀的色彩密码

蝴蝶体色的演化高度依赖于它们的生活方式与环境因素。温度、湿度等环境条件在翅膀及其鳞片的演化过程中起着重要作用。

- 例如，**黑色素沉积有助于温度调节**：翅膀上的黑色素能增强吸热能力。具有较大黑色素区域的翅膀使蝴蝶能在清晨日出时更快升温并开始活动。因此，生活在较冷环境中的物种，蝴蝶翅膀的黑色素沉积可能随之演化。
- **鳞片还具有疏水效应**，能防止翅膀沾湿，使蝴蝶在潮湿环境中更易飞行。

这些调温或疏水特性通过提升蝴蝶的生存能力，可能促进了特定鳞片类型的演化，进而影响了体色的演变。但鳞片色彩图案产生的视觉效果很可能在其演化中同样扮演着关键角色。

事实上，翅膀图案既能被捕食者识别，也可被其他蝴蝶感知，因此图案变异很可能直接影响蝴蝶的生存与繁殖成功率。

2.1 捕食压力：当色彩成为生死攸关的关键

捕食行为，特别是鸟类的捕食，是影响蝴蝶色彩图案演化的关键选择因素。根据色彩图案对捕食者产生的不同影响，可将其分为以下几类[1]。

2.1.1 无色之隐：当蝴蝶“消失”在环境中



图 3. 安第斯山脉蝴蝶 *Ithomia diasia* 的翅膀具有大面积透明区域。[图片来源：© M. Elias, 经作者授权使用]

在某些蝴蝶物种中，翅膀部分或全部区域不具有自身色彩，这些部位呈现透明状态（图 3）或形成能反射周围环境的“镜面”效果。

透明现象的产生源于鳞片覆盖度的降低，这可能由于鳞片消失、尺寸与密度减小或鳞片排列方向改变所致。当翅膀膜表面存在数百纳米级的微小突起网络时，会进一步消除反射光，从而增强透明效果。



图 4. 蝴蝶 *Sesia apiformis* 外形酷似胡蜂，这种拟态能吓退潜在的捕食者。[图片来源：© jp Hamon，采用 CC BY-SA 3.0 许可，经由维基共享资源提供]

- 在部分情况下，透明特征无疑能降低蝴蝶被捕食者发现的概率——还有什么比融入任何环境更完美的伪装呢？
- 而在另一些情况下，透明结构能增强蝴蝶与环境中有机体或物体的相似性，例如模仿腐叶或胡蜂（图 4），这些对象不易引起捕食者兴趣甚至能使其畏惧。



图 5. 蝴蝶 *Issoria lathonia* 腹面的镜面反射区域 [图片来源: © Thomas Bresson, 采用 CC BY-2.0 许可, 经由维基共享资源提供]

翅膀上的镜面区域（图 5）所呈现的金属光泽源于鳞片的特殊结构（由多层无孔几丁质交替排列形成），镜面区域的具体功能尚存探讨空间。这些区域可能通过反射周围环境，为蝴蝶提供伪装效果。

2.1.2 隐蔽机制：降低被探测概率的图案策略



图 6. 草地褐蝶（*Hipparchia semele*）腹面隐蔽色示例。[图片来源: © Charles J. Sharp, 采用 CC BY-SA 4.0 许可, 经由维基共享资源提供]

隐蔽色（即与蝴蝶所处环境对比度较低的褐色、灰绿色或灰色色调），结合不规则斑点与条纹的图案，使蝴蝶难以从背景和自然表面中被分辨出来（图6）。大量蝴蝶具有此类隐蔽图案，表明捕食行为产生了显著的选择压力，倾向于演化出最不易被察觉的图案。

例如，许多蝴蝶物种翅膀的腹面往往比背面更具隐蔽性。这无疑与它们停息时采取的姿势有关：翅膀闭合会隐藏色彩鲜艳的背面，仅向饥饿的捕食者暴露其色调更暗淡的腹面。

2.1.3 拟态伪装：具有迷惑性的色彩图案



图 7. 亚洲蝴蝶 *Kallima inachus* (枯叶蝶) 在闭合翅膀停歇时形似枯叶。[图片来源：© Hsu Hong Lin 摄于中国台湾省南投县集集镇，采用 CC BY 2.0 许可，经由 Flickr 提供]

拟态伪装指蝴蝶翅膀模拟捕食者不感兴趣的物体（如树叶或树枝）；捕食者虽能看见蝴蝶，却不会将其识别为猎物，因而不会发起攻击。

与隐蔽色相似，拟态伪装通常出现在蝴蝶静止且闭合翅膀时：因此拟态图案主要分布于翅膀腹面，例如亚洲的枯叶蝶属 (*Kallima*) 或美洲的 *Zaretis* 属等叶状蝴蝶，其腹面有时与树叶的相似度令人惊叹（图 7）。相反，在停息时被隐藏的翅膀背面往往色彩鲜艳，这表明作用于蝴蝶腹面与背面的选择压力存在显著差异。

2.1.4 暴露后的逃生策略：惊扰机制与诱偏效应



图 8. 恐吓态现象：后翅的鲜艳色彩在突然暴露时可吓退捕食者，如图中 *Automeris amanda* (天蚕蛾科的一种) 所示。[图片来源：© M. Elias, 经作者授权使用]

当蝴蝶在静止状态下虽已难以被察觉，却仍被捕食者发现且攻击即将发生时，有两类体色模式能帮助它在暴露后提升生存几率：

- **恐吓态**——蝴蝶会突然展现鲜艳的图案（有时形似眼睛，称为眼状斑或眼斑）。这种突如其来的色彩信号可以惊吓捕食者，或至少使捕食者迟疑，从而为蝴蝶争取逃脱时间。例如许多蛾类便采用此策略：它们通常被隐蔽色前翅覆盖的后翅往往呈现红、橙、黄等鲜艳色彩（图 8），一旦捕食者靠近，便会突然展露后翅。
- **诱偏攻击**——另一些图案则可通过转移捕食者对蝴蝶要害部位的注意力来瓦解攻击。这种攻击偏转机制被认为存在于某些位于翅膀边缘的眼状斑，

或与部分蝴蝶尾部突饰相关的鲜艳斑纹中（视频 1）。这些吸引攻击的斑纹通常位于翅膀特别脆弱的区域，翅膀受损断裂后反而有助于蝴蝶逃脱。

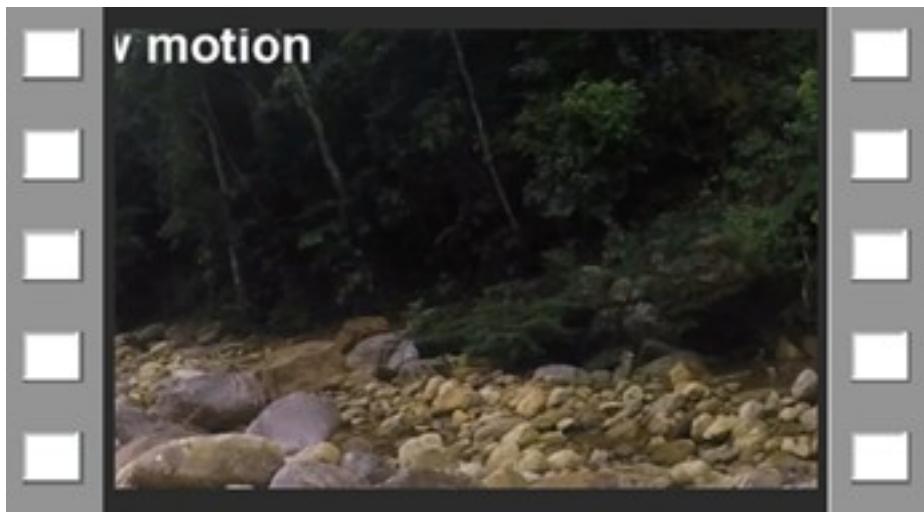


视频 1. 大山雀对被圈养的丝带凤蝶 (*Iphiclus podalirius*) 尾部及色斑的攻击行为。视频
© A. Chotard, 经授权使用

因此，这两类图案的演化往往取决于蝴蝶所遭遇的捕食者类型，以及不同物种所处生存环境的视觉特征。

2.1.5 背腹色彩反差：当体色增加捕食难度时

翅膀背腹面之间的强烈色彩反差会使飞行中蝴蝶的运动轨迹更难以预测，一只背面浅色、腹面深色的蝴蝶在飞行时会交替暴露两侧翅膀，产生闪烁的色彩变化。这种忽隐忽现的视觉效果会严重干扰空中捕食者的追踪。这一效应被认为与闪蝶（亚马逊流域的大型蝴蝶）背部的蓝色演化有关。事实上，它们的蓝色具有虹彩光泽，这进一步增强了色彩的动态变幻特性，使其更难以被捕捉！（视频 2）



视频 2. 这只曼纽阿闪蝶 (*Morpho menelaus*) 通过背腹色彩反差与蓝色虹彩结构，在飞行中产生眩目闪光，难以被捕捉。[视频 © C. Le Roy, 经授权使用]

除了难以捕捉之外，如果飞行中被发现的鲜艳蝴蝶突然降落，其原本被追踪的色彩信号骤然消失，可能导致捕食者放弃追逐。因此，蝴蝶背部与腹部色彩图案的演化，往往与行为模式和飞行能力密切相关——而这些特性在不同物种间可能存在显著差异。

2.1.6 警戒色：用色彩发出警告！



图 9. 君主斑蝶（黑橙色）的鲜艳色彩与高毒性及恶劣口感相关：鸟类会迅速学会避开它们。[图片来源：© Pearson Education, Inc, DR]

与那些善于隐蔽或快速飞行的蝴蝶不同，有些蝴蝶在充足光照下从容飞舞，毫不畏惧地展示着红、黄、黑等鲜艳色彩图案……这些身怀毒素且难以下咽的蝴蝶能被捕食者清晰察觉甚至准确识别。后者（捕食者）已付出代价学会了将这些

鲜艳色彩与蝴蝶的恶劣口感及毒性联系起来（图 9），因而避免攻击它们！这种现象被称为警戒色。

警戒图案提供的保护效果如此显著，以至于任何与这类蝴蝶相似的外形都会给模仿者带来生存优势，即被误认为有毒个体而幸免于难！这一效应催生了令人惊叹的拟态现象：不仅不同种类的有毒蝴蝶外观趋同，甚至完全可食的蝴蝶也与其他物种的有毒蝴蝶形成了惊人的相似性。然而，这种图案的相似性也给蝴蝶自身带来了识别困惑，尽管躲避捕食者至关重要，但首先吸引同种伴侣也同样关键。而在这方面，色彩同样发挥着决定性作用。

2.2 种间识别与性选择：偏好与色彩的博弈

2.2.1 色彩构筑物种界限

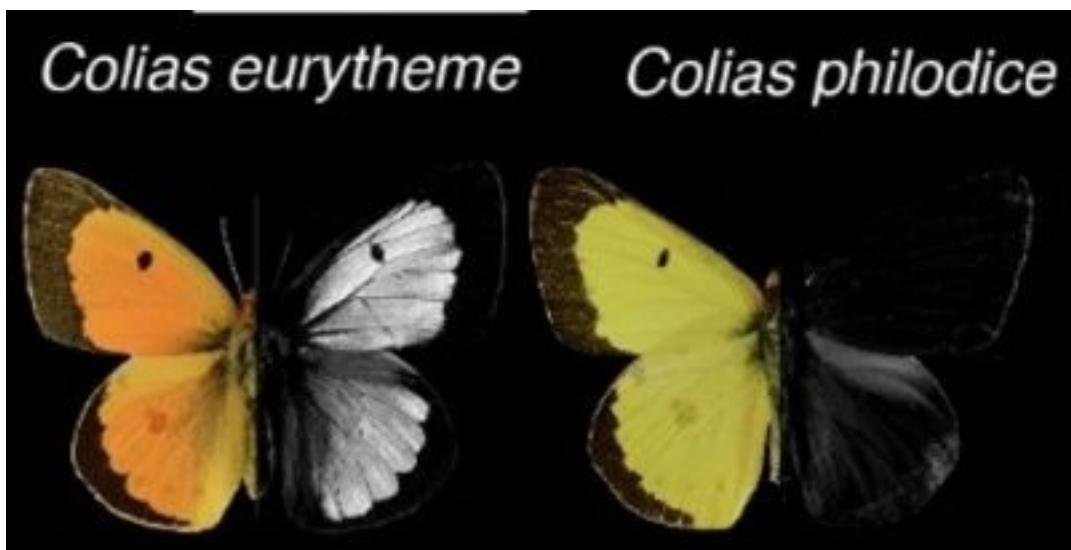


图 10. 两个近缘物种雄性个体在色彩（可见光/紫外光波段）上的差异。[图片来源：© Arnaud Martin, 经作者授权使用。]

尽管某些选择压力促使物种间演化出相似特征，但另一些压力却恰恰推动它们走向分化。对蝴蝶而言，尤其是雌蝶，选错配偶的代价极高，而雄蝶与异种个体争斗同样得不偿失。但如何识别途经蝴蝶的物种呢？虽然气味（或信息素）在近距离种间识别中起着重要作用，色彩图案（尤其是远距离时）同样被用作辨识依据。因此，蝴蝶若能通过视觉察觉相似个体间的细微色彩差异，将获得显著生存优势。这种与种间识别相关的选择压力，会促使生活在同一区域、特别是遗传关系相近的物种间产生色彩图案的分化。例如，在北美洲的黄缘豆粉蝶（*Colias eurytheme*）中，雄蝶翅膀对紫外线具有强烈反射，而其近缘物种科利豆粉蝶

(*Colias phylodice*) 的雄蝶则完全不反射紫外线（图 10）。这种色彩差异使雌蝶能轻松识别同种雄蝶，从而避免无法产生可育后代的无效交配。

由此可见，影响色彩图案演化的不同选择压力间可能存在矛盾，捕食压力可能促使物种间趋同演化，而种间识别选择则推动它们分化。因此，蝴蝶的色彩图案有时是不同选择压力间演化权衡的结果。

2.2.2 雌性的选择改变演化格局



图 11. 大蓝闪蝶 (*Morpho rhetenor*) 的性二态现象（雄蝶呈蓝色）。[图片来源：© Vincent Debat 2023]

蝴蝶的色彩演变同样受它们伴侣（尤其是雌性）在繁殖过程中的选择影响。雌性在选择配偶时发挥着重要作用，它们不仅承担着孕育和携带卵子的责任，还需寻找合适的寄主植物产卵。这需要消耗巨大的能量……因此，选择健壮且可能携带优良基因组合的雄蝶至关重要！雌蝶会通过细致审视雄蝶来判断其基因质量。如果某只雄蝶展现出吸引雌性的特征（例如特殊色彩），它往往会被选中，并将这一特征遗传给大量后代，而这些后代在繁殖竞争中也将获得优势。

这种性选择可导致雄蝶形态的快速演化，造成两性间的显著分化——即性二态现象。通常雄蝶的色彩比雌蝶更为鲜艳（图 11）。然而这些鲜艳色彩虽具吸引力，却未必有利于生存：过于醒目的体色可能增加被捕食者发现的风险……

因此，性选择对二态性演化的影响很可能在蝴蝶性二态现象的演变中起着关键作用。在这种选择压力下，雄蝶的斑纹模式似乎已与祖先形态产生了显著分歧。

2.2.3 两性差异化的生存策略

某些蝴蝶物种中雌雄个体呈现的图案差异，也可能源于两性间不同的生存方式。在许多蝴蝶物种中，因负载卵子而飞行较慢的雌蝶，面临着更强的捕食选择压力。这种增强的捕食压力可能促使雌蝶演化出隐蔽色，甚至模拟有毒物种的拟态图案。

关于自然选择与性选择在蝴蝶色彩图案性二态演化中的相对重要性，是一个历史悠久的科学议题，曾引发两位自然选择发现者的观点交锋。查尔斯·达尔文（Charles Darwin）认为性选择在雌雄分化演化中起主导作用，而阿尔弗雷德·华莱士（Alfred Wallace）则更强调两性间不同选择压力的影响。直至今日，关于自然选择与性选择在性二态演化中各自贡献的问题，仍在推动着进化生物学领域的大量研究。

3. 演化综合征：色彩图案的协同演化

性选择与自然选择之间的互动揭示了一个基本原理，蝴蝶翅膀色彩的演化依赖于其他性状的协同演变。就性选择而言，这涉及蝴蝶自身的视觉感知能力及其视觉偏好。事实上，若雌蝶无法察觉或不关注雄蝶间的色彩差异，这些差异便失去意义！要透彻理解蝴蝶色彩的演化，我们必须同时研究它们的视觉系统。谚语“美在观者眼中”在此获得了具象诠释。

在捕食关系中也同理，一切取决于捕食者的感知对于缺乏紫外视觉的捕食者而言，高对比度的紫外性信号可能无法被察觉，因而其生存代价也较低。这种色彩与其他性状的协同演化并不局限于视觉领域。色彩图案的演化很可能与蝴蝶的飞行行为紧密关联。例如，正是虹彩蓝与快速振翅飞行的结合使蓝闪蝶难以被捕获。以至于在某些飞行缓慢且以滑翔为主的闪蝶物种中，虹彩蓝色已经消失，因

为色彩鲜艳的滑翔蝴蝶会沦为过于明显的目标！而对有毒蝴蝶而言情况恰恰相反，它们缓慢安静的飞行模式可能更有利于捕食者识别其警戒图案。

因此，蝴蝶色彩图案的演化生动诠释了形态演变的两个基本层面：

(1) 性状演化常受多种选择压力同时作用，这些压力有时协同，有时拮抗，因此观察到的演化现象往往是进化权衡的结果。

(2) 色彩等形态性状并非孤立演化，而是常与其他性状密切关联，既影响其他性状的演变，也受其制约，这种现象被称为协同进化。

如果说我们因色彩之美而热爱蝴蝶，它们同样是揭示演化机制的理想模型。对这些精致图案的研究，未来必将带给我们更多惊喜。

4. 总结

- 蝴蝶属于鳞翅目昆虫，“鳞翅”即指其带鳞片的翅膀特征。
- 蝶翅色彩来源于鳞片所含的色素(化学色)和/或鳞片的微观结构(结构色)。
- 鳞片(及其色彩)对蝴蝶的生存适应与繁殖成效具有多重影响。
- 鳞片能帮助蝴蝶应对环境波动(如温度、湿度变化)。
- 蝴蝶的色彩可提供抵御天敌的保护功能(如伪装、警戒信号等)。
- 蝴蝶的色彩也参与繁殖过程(涉及物种识别与配偶选择)。

参考资料及说明

封面图片：蝴蝶翅膀的色彩多样性 [图片来源：© Vincent Debat 2023 及维基共享资源]

[1] Ruxton, G. D., Allen, W. L., Sherratt, T. N., & Speed, M. P. (2019). *Avoiding attack: the evolutionary ecology of crypsis, aposematism, and mimicry*. Oxford university press.