

# 麗蠅生物學的多重宇宙

蕭旭峰<sup>1\*</sup>

麗蠅 (Calliphoridae, blow flies) 是雙翅目蠅類中的一個大家族，大多數的人都曾經看過，體表帶有藍綠金屬光澤、體型稍胖的蒼蠅。可是多數人不太喜歡靠近他們，因為通常出現在屍體、糞便等廢棄物上，令人嫌惡。不過從生態系統的食物鏈來看，其實像麗蠅這一類清除者或分解者，是將能源回收利用進入下一個循環的重要幫手之一。本文敘述以麗蠅為主的生物學相關研究，包括醫學、法醫學甚至農業等方面的應用探討。

## 一具屍體就像一個生態島嶼

環境中出現的遺體，包括動植物遺體，對一些清除者及分解者來說其實是很主要的能量來源。動物、特別是脊椎動物的屍體，則是品質較好的高含氮有機資源。我們常以屍體島嶼的方式來比擬這些資源，人或動物在死亡後，屍體就成為一個新生的資源，這個新生資源有不同於島嶼生態學的幾個特性，首先是它出現的時間地點並不大具有可預測性，而且這個島嶼的資源也很可能在較短的時間內被消耗殆盡。所以利用這些資源的生物就不得不爭先恐後的前來佔領並取用。這些生物運用各自獨特的本領來搶佔資源，有的靠的是地緣關係、有的是速度，更有些是靠優勢的數量。長時間演化下來，屍體上出現的生物，形成了特定規律，以腐生性昆蟲而言，最為人熟知的就是屍體昆蟲相的消長。

近年來萌生了一個新的學科稱為「屍體生態學」(Carrion Ecology)，研究屍體這類自然物質在環境中被分解處理的重要性。2016年密西根州立大學的E. Eric Benbow教授及德州農工大學的Jeffery K. Tomberlin及Aaron M. Tarone教授出版了標題為「屍體生態學、演化學及其應用」的專書，詳細探討了屍體分解的過程、機制、演化生態學及其可能的應用途徑。

## 麗蠅和他的朋友們

利用屍體上昆蟲發育與演替的規律性，發展了應用於解決刑事偵查上的「法醫昆蟲學」(Forensic Entomology) 領域，特別是應用昆蟲發育與溫度的關係，來推算死後間隔時間 (Postmortem Interval, PMI)。然而，真實的狀況是，屍體上常同時出現數種不同的麗蠅，我們一開始就留意到這個現象，也想要了解在不同物種間的交互關係，會不會影響到我們的估算？

大頭金蠅 (*Chrysomya megacephala*) 是臺灣地區平地最為常見的優勢麗蠅物種，而他身旁最常出現的則是另一種稱為紅顏金蠅 (*Chrysomya rufifacies*) 的種類。其實這兩個種類都是很早期就偵測到屍體並到達屍體的麗蠅，夏威夷大學的法醫昆蟲學家M. Lee Goff教授在其專書中就曾經提到關於這兩個種類的描述。他說紅顏金蠅甚至比大頭金蠅還稍早來到屍體，但是他並不會馬上產卵，而是

<sup>1</sup> 國立臺灣大學昆蟲學系

\* 通訊作者 (sfshiao@ntu.edu.tw)

會等到大頭金蠅到來才開始產卵。這種會延遲產卵的行為令我們非常驚訝，其背後到底是什麼特殊的緣故造成？令人非常好奇。紅顏金蠅後來被認為是一種兼捕食性 (facultative predation) 的麗蠅，也就是他的幼蟲除了取食屍體外，也可能有捕食其他蛆蟲的習性 (圖1)。這樣一來，似乎就為他延遲產卵現象找到了合理的解釋，因為產在別種麗蠅的旁邊，也提供了他下一代替代食物的選擇機會。不過後來我們的研究顯示，自然狀態下這種捕食他種蛆蟲的現象其實是相當罕見的，因為畢竟屍體資源相對充足，而且捕食行為本身其實也是相當耗能的，倒是這兩個種類競爭的交互關係是很有趣的。大頭金蠅的確會因為紅顏金蠅的出現而改變了一些行為，大頭金蠅似乎不很樂意與他共存，也會造成大頭金蠅幼蟲的發育時間縮短而提早離開屍體。這種物種共存下的交互作用，無可避免影響了其發育時間，而且會造就出一批體型較小的蛆提早進入下一階段，形成體型小一號的



圖1 紅顏金蠅 (*Chrysomya rufifacies*) 的兼捕食性行為。圖上方體色較深且體表有棘起的為紅顏金蠅幼蟲，正在捕食下方的大頭金蠅 (*Chrysomya megacephala*) (葉大詮 攝)

蛹及後續的成蟲，不過他們在下一代遇到合適的環境後，又會恢復之前大小的體型。在我們看來這是大頭金蠅能屈能伸的強大適應力，而這種能力在紅顏金蠅上是看不到的。

還有另外一種麗蠅也曾經困擾過我們，那就是肥軀金蠅 (*Chrysomya pinguis*)。臺灣的平地其實平常氣溫都是偏高的，一直到秋冬後氣溫才會稍稍降低。原先我們以為臺灣平地會出現的種類都是大頭金蠅，在一次冬天的調查中，我們才驚覺捕捉到的麗蠅竟然都是肥軀金蠅！而且在冬天的平地，我們竟然捉不到任何一隻平時隨手可得的大頭金蠅！為什麼我們這麼久才發現這個事實？原因是這兩個種類實在長得太像了，不管是在外部形態、內部解剖，分類上用以分種的雄蟲外生殖器甚至染色體及基因層次上都極為相似，活像是一對孿生兄弟 (圖2)。用簡單的說法來說明這個現象就是：原先在春夏季節非常活躍的大頭金蠅，到溫度較低的秋冬時，完全被肥軀金蠅所取代了。我們推測目前看到這兩個極為近緣物種的狀態，有可能是經歷了演化過程中生態棲位分化 (niche partitioning) 的效應所致。但是，秋冬時大頭金蠅快速地消失了，他們到底躲到哪裡了？而這種肥軀金蠅，到底在秋冬時又是從何而來？我們到現在也還沒有完整的答案。而對這一對失散多年的親兄弟來說，的確也提醒著我們，在法醫昆蟲應用前一定要先精確鑑定其種類。

## 淺眠的蒼蠅

包括麗蠅在內的許多蒼蠅都是日行性的，但至於麗蠅會不會睡覺？則一直眾說紛紜。特別是法醫昆蟲學關心的麗蠅夜間產卵



圖2 大頭金蠅(左)與肥軀金蠅 (*Chrysomya pinguis*) (右) 為外部形態與內部解剖甚至分子層次都極為相近的近緣種類(蕭旭峰 攝)

問題，在歷年的研究結果中也是各說各話，而麗蠅夜間會不會產卵，將直接影響我們在法醫昆蟲學估算死亡時間的準確度。

前幾年我們也開始探討這個議題，如果要知道麗蠅會不會睡覺，最好的辦法是以研究生理時鐘「日週律動」(circadian rhythms) 的控制條件來進行測試。當生物失去外界提供的時間線索如光線時，就只能表現出其內在的生理時鐘律動，所以用全暗及全亮的環境來測試，就可以直接觀察出是否有日週律動了。事實上，在全暗的環境下，麗蠅開始出現了典型的自由律動 (Free running) 現象，也就是每天會提早一點起床和提早一點就寢而出現活動和不活動的規律時間區段，而這兩者加成後的時間就約略為24小時 (圖3)。同時在其生理時鐘的夜間，麗蠅其實是不會產卵的。弔詭的是，當麗蠅在全亮的環境中，這個生理時鐘將會被

完全打破，這顯示麗蠅對於光線的反應極為敏感。如果有人問，在暗處麗蠅會不會產卵？答案是：如果其時間區段是落在他的生理白天時，麗蠅是有可能產卵的。而如果在自然的夜晚時出現足以打破其生理時鐘的光線，麗蠅還是有可能產卵的。這也是過去研究結果會呈現分歧的主要原因。

### 週年慶效應

百貨公司舉辦週年慶活動，限時搶購的促銷常吸引很多人的圍觀，這是一種群聚的效應。麗蠅在屍體上也常常出現這種群聚效應，是我們所知道的聚集產卵 (gregarious oviposition)。對於這種聚集效應的發生原因，有很多詮釋的方向，例如多隻麗蠅會藉由將卵產在一起，在孵化後提供幼蟲較大的數量優勢抵禦外來物種的侵略，又或者藉由高數

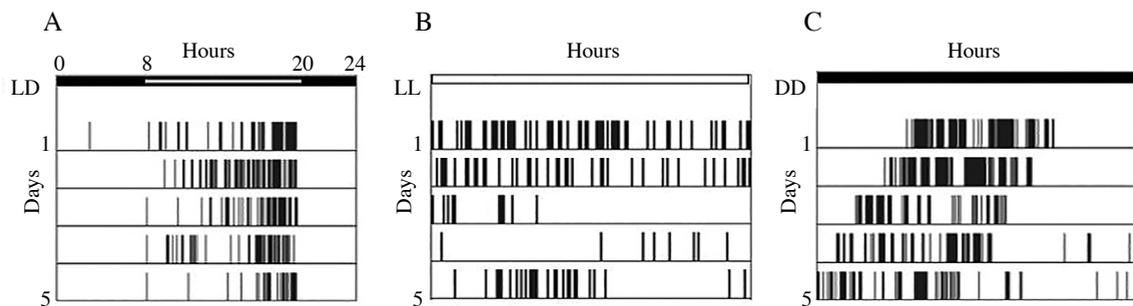


圖3 不同環境光週期下大頭金蠅的日週律動試驗紀錄結果，圖中黑色線段表示麗蠅活動時經過紅外線偵測器被紀錄的狀況。A：12小時光照與12小時黑暗中，麗蠅活動集中於光照期；B：24小時光照下，麗蠅的活動呈現不規律情形；C：24小時黑暗中，麗蠅出現自由律動狀況，每天會提早一點開始活動，並同時提早一點休息，表現出生理時鐘約一天的週期 (陳鳳軒 製)



圖4 麗蠅聚集產卵、所形成的卵塊及幼蟲聚集形成蛆團的現象 (吳士緯 攝)

量個體的協力取食，強化其幼蟲的取食效率 (圖4)。

有趣的是，我們在偶然的情況下發現，單隻待產的雌蟲其實是不願意產卵的！這是很奇怪的現象，正如先前所提的，屍體是較為稀有的資源，為何單一隻懷卵的雌蟲卻反而不願意產卵？有違我們之前認為要搶佔資源的認知。經過多次的試驗，我們確認了大頭金蠅單雌不產卵的現象，而唯有在他身旁添加了同伴之後，產卵的行為才會正常啟動。原先我們以為是因為有其他雌蟲存在時才會激起其競爭產卵的本能，後來發現即使添加的是雄蟲的同伴甚至是非生物物體時，也會激發其產卵行為。一連串添加不同類型同伴刺激單雌產卵的試驗，滿足了我們對麗蠅產卵的好奇心，單雌產卵於是逐漸成為我們了解麗蠅產卵機制的操作模式。有一次我們異想天開想要測試單一雌蟲到底可以忍耐多久堅持不產卵？這個試驗提供了她絕佳的生活與產卵的條件，一直撐到了第20幾天，也只有少數試驗的個體勉強產出個位數的蟲卵。要知道正常狀況下，單隻麗蠅雌蟲的單次產卵量是可達200多顆的，而這種極大的落差，也真正顛覆了我們傳統在昆蟲具載卵壓力 (egg load) 下表現的認知。

### 蛆團熱

因為麗蠅的聚集產卵，孵化出來的蠅蛆通常也是聚集一起，這種幼蟲聚集的現象，

我們稱作蛆團 (maggot mass)，是在腐敗物或糞便上常見的一種現象。緊聚的蛆團其實有許多功能上的優勢，其中最特殊的現象是蛆團聚集會產生的熱。大型動物或人類的屍體上，蛆團所聚集的幼蟲數量其實是非常驚人的，而且往往會產生微環境溫度的大幅上升，各國學者很早就觀察到這種現象。根據過去的研究，蛆團中心與環境的溫差有可能高達攝氏20度以上。不過，這卻導引出了一個很嚴重的問題，既然蛆團會產生如此高的溫度，那之前我們使用環境溫度來估算幼蟲發育再到推估PMI不就大錯特錯了？這一點其實相當困擾我們。

在我們自己的試驗中，依據使用不同數量大小的蛆團，的確也發現了這種巨大的溫差。令人訝異的是，整體而言在不同大小的蛆團試驗中，幼蟲在各齡期發育時間的改變其實是不顯著的 (我們知道像昆蟲這類變溫動物，溫度是會顯著改變其發育時間的，也是我們所熟知的有效積溫 (effective accumulated temperature) 效應)。但這是怎麼回事？直到後來，我們才真正察覺到蛆團中心的溫度其實是會依據外界環境溫度而調整的。簡單來說，蛆團具有自我調節微環境溫度的能力，當外界溫度較低時，藉由較為緊密的蛆團是可以提高溫度的，但在外界高溫的情況下，蛆團會轉為較鬆散的聚集來避免溫度不斷的上升 (圖5)。這也使得我們未來在估算幼蟲發育時間時，就約略可以使用其物種的最適發育溫度來估算

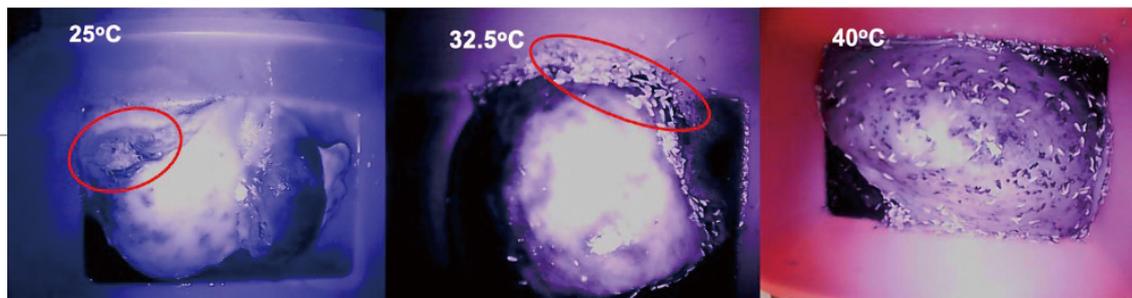


圖5 不同環境溫度下，蛆團會藉著個體間的聚集或分散來因應外界溫度的改變並調節其微環境的溫度 (莊懿倫 攝)

就好，省去了許多不必要的顧慮。目前這種造成溫差的特異功能，除了發現與發育直接相關外，也具有一些生態上的意義。例如大頭金蠅幼蟲由於自身耐熱能力較強，會藉由高度緊密的蛆團來提高溫度以驅逐其他較不耐熱的物種，是種間競爭的武器之一。

## 蒼蠅眼中的世界

長久以來有一個並不是很正確的觀念，認為蒼蠅是逐臭之夫嗅覺很好，以為蒼蠅是因為偵測到味道所以可以很早找到屍體。這個麗蠅搜尋目標的詳細機制，坦白說仍是目前學科裡最大的謎團。而我們也早已注意到了在接近目標時，麗蠅其實是非常依賴他的視覺做判斷的。不知道大家有沒有注意到蒼蠅頭上總是長著一對超大的眼睛，這似乎也可以作為他們依賴視覺的佐證。從剛剛說的麗蠅偵測同伴的能力開始，我們就很想了解他們到底能看到什麼？我們非常驚訝於麗蠅不只可以偵測身旁同伴的存在，還可以精確的判斷我們提供的同伴或物件的性質。如果體型太大於她的同類，她會選擇不產卵，因為有可能是他的競爭者或天敵。而在提供了與其體型差不多的二維剪紙，卻可以刺激其產卵。一連串後續的測試，我們逐漸發覺了他們視覺的能耐，在某些色彩波長不符或對比不足的狀況下，他們其實是無法正確判斷的。此外，對於形狀的準確區辨與三維的立體物件的判別，也只是差強人意。但毫無

懸念的，視覺絕對是麗蠅非常依賴的判斷依據，試想，在一個暗無天日的特殊情境下，麗蠅在到達屍體後會發生什麼有趣的現象？在視覺被完全阻斷之後，其實麗蠅的產卵與繁殖，就會完全脫離常軌。國外的案例已經顯示，此時屍體上麗蠅幼蟲發育的同步性會完全消失，出現非常多不同齡期的幼蟲同時共存，顯示一開始雌蟲產卵行為的紊亂，這會使得利用昆蟲估算刑案死者死亡時間的工作變得非常不容易。

## 麗蠅是上天賜給人類的寶貝

昆蟲作為地球上最繁盛、最成功的生物，其實有許多面向是可以被人類加以利用的。麗蠅作為地球上蠅類的主要類群之一，除了在法醫鑑識的應用領域外，我們逐漸清楚在包括授粉、醫學應用及循環農業上的特殊用途。像麗蠅是芒果授粉的主要媒介昆蟲，同時在醫學上也被發現在蛆療法 (maggot therapy) 上具有特殊療效，而且在發展為動物飼料甚至人類替代食物上也有無窮的潛力。本文透過我們近幾年研究麗蠅生物學的心得來一窺他們神秘且饒富趣味的一面，希望可以給讀者一些啟發。🌱