

第二十二屆旺宏科學獎

成果報告書

參賽編號：SA22-168

作品名稱：探討社會經驗對於雄性果蠅攻擊力之影響

姓名：黃語柔

關鍵詞：攻擊性、社會環境、失敗者效應

目錄

| | |
|----------------|----|
| 摘要..... | 1 |
| 壹、研究動機..... | 1 |
| 貳、研究目的..... | 1 |
| 參、研究設備及器材..... | 2 |
| 肆、研究過程或方法..... | 5 |
| 伍、研究結果..... | 11 |
| 陸、討論..... | 22 |
| 柒、結論..... | 25 |
| 捌、未來展望..... | 27 |
| 玖、參考資料及其他..... | 27 |

摘要

社交活動在人類社會中扮演重要的角色，但動物的社會環境和階級對攻擊性和打鬥行為是否有影響仍是一個有趣的問題。本研究中，我們選擇黑腹果蠅作為模式生物，並發現雄性果蠅比雌性果蠅具更高的攻擊性。隨後，我們以獨居和群居作為操縱變因，發現獨居雄性果蠅對群居雄性果蠅的攻擊次數、反擊機率、攻擊週期顯示攻擊性明顯較高。然而，當獨居雄性果蠅對抗其他獨居雄性果蠅時，攻擊性較低，但當它遇到群居雄性果蠅時，攻擊性明顯增加。在探討雄性果蠅的社會階級現象時，發現失敗者效應確實存在，且勝率隨失敗經驗增加而降低，但勝利者效應未出現。根據獨居果蠅遇群居果蠅時可提高攻擊性之現象，我們藉此提高輸家果蠅的攻擊性，以此減緩失敗者效應。

壹、研究動機

近年來，新冠肺炎的爆發讓人們為了保護自己和家人的健康，不得不遵守隔離措施。然而，長期社交孤立可能會對人的心理和生理健康產生負面影響。由於社交經驗和環境對攻擊性有顯著影響，我們想透過操縱社會經驗來探討其對攻擊性的影響，其中社會經驗可分為社會環境和社會階級。考慮到黑腹果蠅具有生長週期短、繁殖能力強以及基因結構簡單等優勢，我們選擇以黑腹果蠅作為模式生物，探討其獨居或群居環境以及社會階級對果蠅打鬥行為的影響。

貳、研究目的

- 一、探討雄性果蠅與雌性果蠅之打鬥模式與攻擊性差異。
- 二、探討社會環境對於雄性果蠅打鬥模式與攻擊性之影響。
 - (一) 探討群居與獨居雄性果蠅之打鬥勝率。
 - (二) 探討群居與獨居雄性果蠅反擊機率。
 - (三) 探討群居與獨居雄性果蠅攻擊總次數差異。

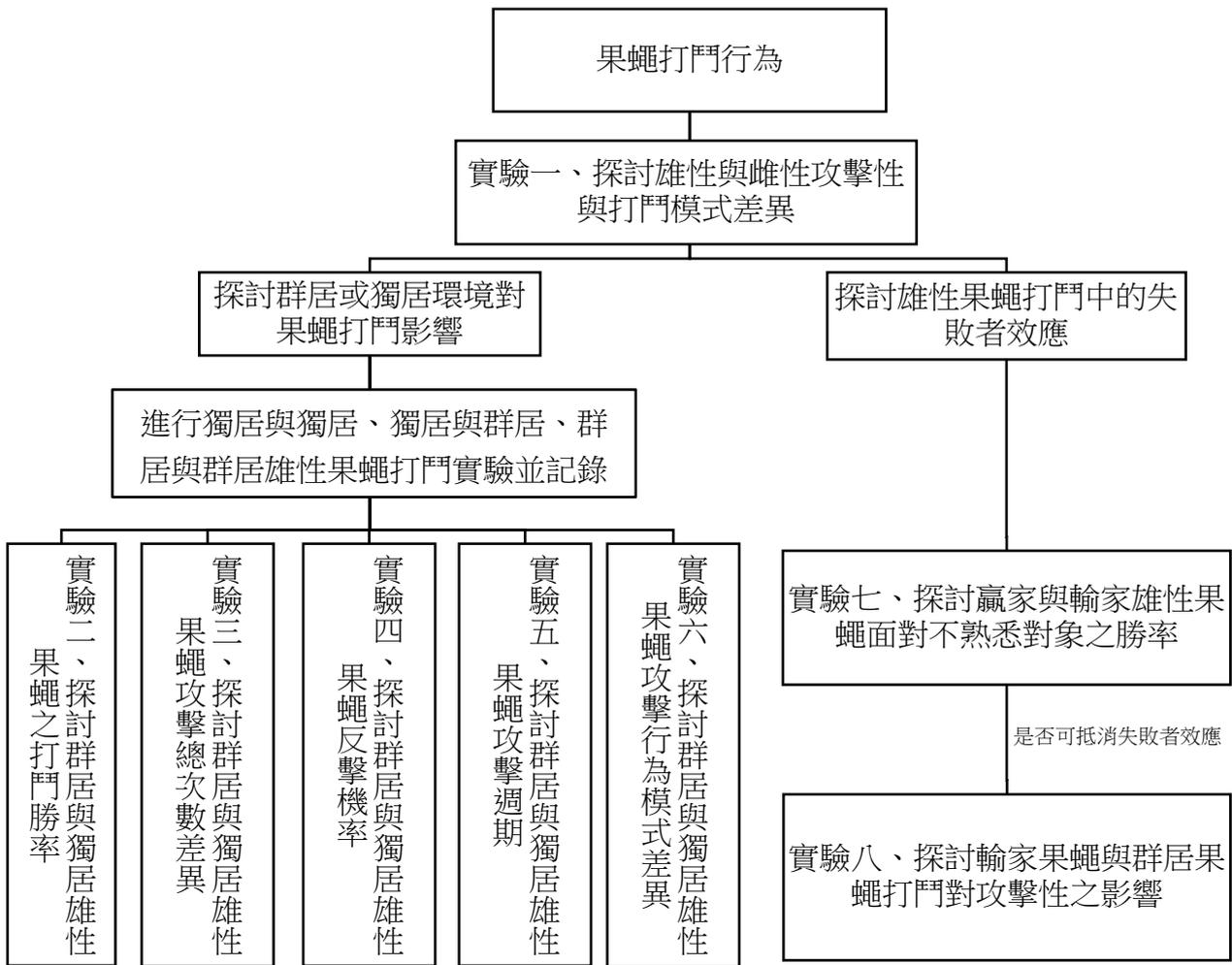
(四) 探討群居與獨居雄性果蠅攻擊頻率。

(五) 探討群居與獨居雄性果蠅攻擊行為模式差異。

三、探討雄性果蠅打鬥中的失敗者效應。

(一) 探討贏家與輸家果蠅面對不熟悉對象之勝率。

(二) 探討輸家果蠅面對獨居與群居對象之勝率。



圖一：實驗架構圖（來源：研究者繪製）

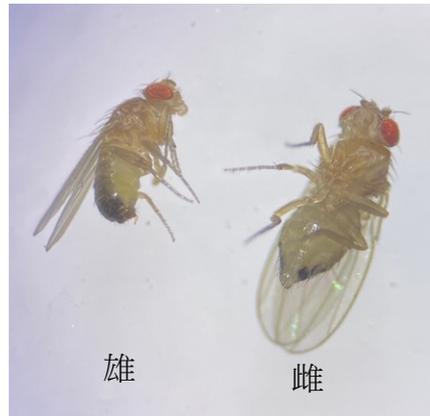
參、研究設備及器材

一、研究設備及器材

(一) 選用之模式生物：野生型黑腹果蠅

學名：*Drosophila melanogaster*

黑腹果蠅特徵為具有紅色複眼、直翅，而雄性果蠅於前肢先端第 4 節處具有黑色性梳。黑腹果蠅在生物研究上的應用非常廣泛，由於其較短的生長週期、低成本的養殖、強大的基因系統、明確的器官系統與保守的演化都是其作為模式生物的優勢。



圖二：黑腹果蠅（來源：研究者自行拍攝）

（二）研究器材

表一：研究器材表

| 器材 | 數量 | 器材 | 數量 |
|----------|----|---------|----|
| fly trap | 三個 | 量筒 | 一個 |
| 培養基 | 足量 | 自製果蠅集屍瓶 | 一個 |
| 自製競技場 | 十個 | 攝影器材 | 一個 |
| 平底試管 | 足量 | 生長培養箱 | 一個 |
| 棉花 | 足量 | 解剖顯微鏡 | 兩台 |
| 漏斗 | 一個 | 蛇燈 | 三台 |

二、自製實驗器材之製作方法

（一）Fly Trap

- 1、切一個水瓶或汽水瓶，使下半部分比上半部分略高。
- 2、取下瓶蓋，將廢紙捲起，使其看起來像一個漏斗。並將其用膠帶固定在瓶口。
- 3、在瓶內塗抹蜂蜜、糖漿或糖水，或裝滿腐爛的水果。
- 4、避免放置在陽光直射之處。

(二) 培養基

- 1、配方：玉米粉 25g、紅糖 10g、乾燥酵母粉 7.5g、洋菜/agar 5g、ddH₂O 300 ml、10%丙酸 3 ml。

2、調配方式

- (1) 將所有固體材料加入鍋中。
- (2) 加入 ddH₂O。
- (3) 在加熱板上加熱並持續攪拌，直到沸騰溶解。
- (4) 加熱結束後加入 10%丙酸。
- (5) 將培養基等量分裝至多個瓶底試管。
- (6) 冷卻凝固，低溫保存。

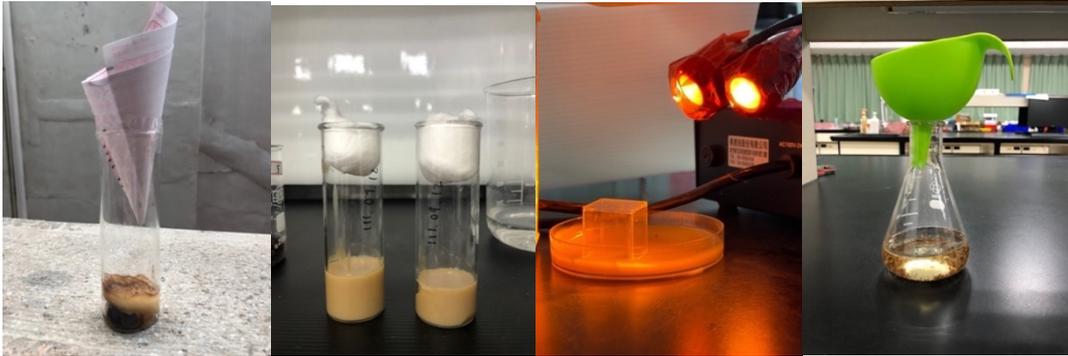
(三) 果蠅競技場

- 1、利用壓克力有開口之立方體製造出透明腔室。
- 2、將已交配斷頭雌果蠅放置在含有培養基的培養皿正中央作為打鬥誘因（若為欲打鬥者為雌性果蠅則放置酵母粒）。
- 3、將兩隻欲打鬥之果蠅置入含誘因的培養基上，用方形腔室圍繞。
- 4、溫度控制在（18~20 °C），這也是飼養果蠅的溫度。
- 5、與用紅色玻璃紙包覆的蛇燈配合架設如下圖三（果蠅無法辨識紅色，故使用紅色玻璃紙包覆蛇燈提升競技場亮度）。

(四) 果蠅集屍瓶

- 1、取一錐形瓶洗淨後，裝入約四分之一高的 75%酒精。
- 2、集中實驗所產生的變異種，以免損害環境。

3、使用後用適量棉花堵著瓶口保存。



由左至右為圖三：自製 fly trap、圖四：果蠅培養基、圖五：果蠅競技場架設、圖六：果蠅集屍瓶

肆、 研究過程或方法

一、實驗前置處理

- (一) 性成熟與否：18°C，破蛹 18 小時以內
- (二) 控制變因：破蛹時間、性別、大小長短、性成熟與否、翅膀是否展開。
- (三) 確保個體未交配：將試管內所有成蟲轉管，確保此試管內只剩下蛹，並將試管放入 18°C 的生長箱，便可確保 18 小時內所破蛹的果蠅皆未交配。
- (四) 分辨公母：將特定時間內破蛹的果蠅，分別置於平底試管，並放入冰塊中待其昏迷，在解剖顯微鏡下分辨公母，之後將雌果蠅統一集中至一瓶果蠅試管；一部分雄果蠅個別分裝於平底試管使其隔離，另一部分則置入果蠅試管中使其集體生長(10 隻)；雌果蠅同上處理。
 - 1、體型：雌果蠅的體型(左) > 雄果蠅的體型(右)
 - 2、腹部體節數目：雌果蠅的體節數(左) > 雄果蠅的體節數(右)
 - 3、腳：雄果蠅在前肢先端第 4 節處具有黑色性梳。



圖七：雄性與雌性果蠅（來源：研究者自行拍攝）

（五）標記雄蠅：將一部分獨居雄蠅及群居雄蠅使用牙籤於其後背胸處打點方便辨別。

（六）了解雄果蠅打鬥模式：果蠅的打鬥行為主要分為攻擊及防禦行為，

攻擊的有 Approach（緩慢靠近）、Fencing（輕拍前腿）、Offensive wing threat（攻擊型振翅）、Chasing（追逐）、Lunging（猛衝）、Holding（前腳固定）、Boxing（拳擊）、Tussling（扭打），後四者屬於高級攻擊行為幾乎沒有出現，因此我們將這些行為歸類為高等打鬥行為 Advance fighting；防禦行為則有 Defensive wing threat（防禦性翼振翅）與 walk away（逃走）(Steven P., 2004)。圖示如下圖八。

1、Approach（緩慢接近）：兩方相遇並緩慢接近。

2、Fencing（拍前腿）：用前腿輕拍或推另一方的前腿。

3、Offensive wing threat（攻擊性翼威脅）：主動向另一方靠近並將翅膀抬起約 45 度角上下振動。

4、Chasing（追逐）：一方追逐另一方，兩方皆有向前移動。

5、Lunging（猛衝）：站起來並快速移動到對手身上。

6、Holding（前腿固定）：用前腿固定住另一方的頭部。

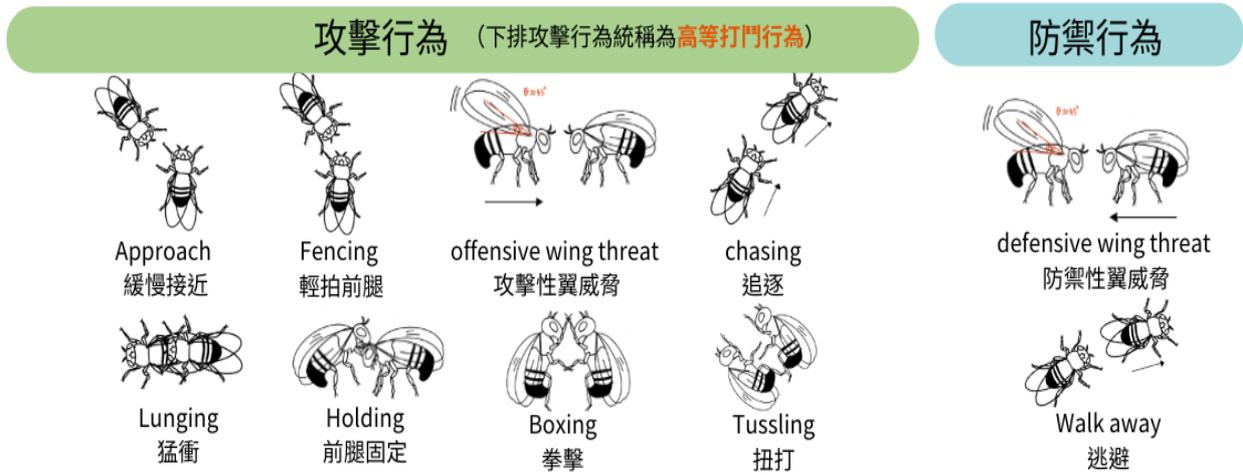
7、Boxing（拳擊）：兩方直立站起並用前腿攻擊對方。

8、Tussling（扭打）：激烈翻滾扭打。

9、Defensive wing threat（防禦性翼威脅）：當對方靠近時，將翅膀抬

起約 45 度角上下振動。

10、Walk away（逃避）：當一方未移動時，另一方逃避。



圖八：果蠅打鬥模式圖（來源：研究者自行繪製）

（攻擊行為參考資料：Alexandra Yurkovic, 2006）

（七）勝負情形定義：

- 1、根據文獻（Alexandra Yurkovic, 2006）其中一隻雄性果蠅連續靠近或攻擊三次，另一隻果蠅也同時連續三次逃避。則判斷果蠅此時已形成社會階級，定義連續靠近者為贏家，連續逃避者為輸家。
- 2、若打鬥期間（1 小時）完全沒有觀察到上述行為，則觀察雄性果蠅的「地域性」。根據文獻（Alexandra Yurkovic, 2006）得知，雄性果蠅的地盤佔領範圍為以斷頭母果蠅為中心的 2 公分方圓。因此在打鬥期間，其中一隻雄性果蠅若持續將另外一隻果蠅驅逐出上述範圍，則驅逐者則定義為勝利者；被驅逐者則被判斷為無法獲得與雌性果蠅交配權，定義為輸家。
- 3、若在打鬥期間內無法觀察到上述兩點行為，則定義此打鬥結果為平手。

二、社會環境對於雄性果蠅攻擊性的影響

註：若將果蠅置入競技場前 30 分鐘內並無觀察到 2 果蠅間互動，則不取此次實驗結果。

(一) 獨居與獨居

操縱變因：2 隻獨居的雄蠅

控制變因：未交配雄蠅、室溫（18~20°C）、競技場規格、打鬥時間 1 小時。

應變變因：勝率、攻擊總次數、反擊機率、攻擊週期、打鬥模式

實驗步驟：

- 1、維持室內恆溫（18~20°C）
- 2、自平底試管各取兩隻獨居與群居的雄蠅
- 3、取一隻無頭未交配雌蠅放在競技場中央
- 4、用相機錄下 1 小時的實驗過程
- 5、重複步驟 1、到 4、共八次(組)，記錄其結果

(二) 群居與群居

操縱變因：2 隻群居的雄蠅

控制變因：未交配居群居雄蠅、室溫（18~20°C）、競技場規格、打鬥時間 1 小時。

應變變因：勝率、攻擊總次數、反擊機率、攻擊週期、打鬥模式

實驗步驟

- 1、維持室內恆溫（18~20°C）
- 2、自平底試管各取一隻獨居與群居的雄蠅
- 3、取一隻無頭已交配雌蠅放在競技場中央
- 4、用相機錄下 1 小時的實驗過程
- 5、重複步驟（1）到（4）共八次（組），記錄其結果

(三) 獨居與群居

操縱變因：獨居的雄蠅一隻、群居的雄蠅一隻

控制變因：未交配雄蠅、室溫（18~20°C）、競技場規格、打鬥時間 1 小時。

應變變因：勝率、攻擊總次數、反擊機率、攻擊週期、打鬥模式

實驗步驟：

- 1、維持室內恆溫（18~20°C）
- 2、自平底試管各取一隻獨居與群居的雄蠅
- 3、取一隻無頭已交配雌蠅放在競技場中央
- 4、用相機錄下 1 小時的實驗過程
- 5、重複步驟（1）到（4）共八次（組），記錄其結果

三、社會階級地位對雄性果蠅打鬥勝率之影響

（一）與熟悉對象之打鬥

實驗步驟：

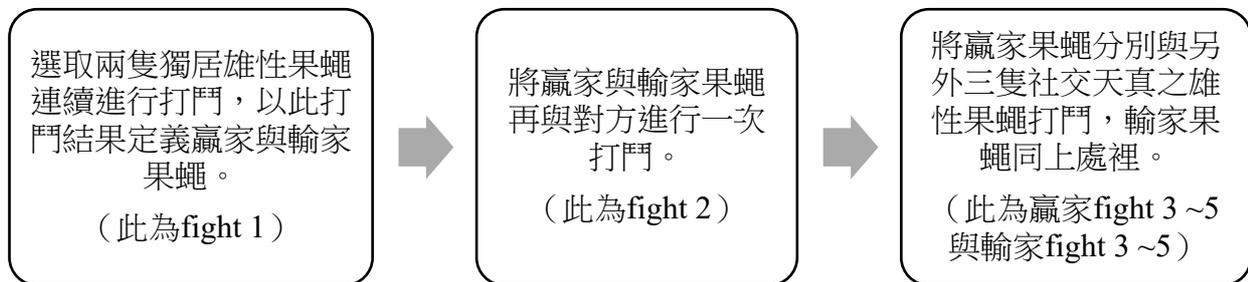
- 1、維持室內恆溫（18~20°C）
- 2、自平底試管取兩隻獨居的雄蠅(A、B)放入競技場中
- 3、取一隻無頭已交配雌蠅放在競技場中央
- 4、用相機錄下 1 小時的實驗過程
- 5、辨別兩隻雄蠅中的勝負
- 6、隔 20 分鐘再次將同兩隻雄蠅放入競技場
- 7、重複步驟（1）到（6）共 2 次，記錄其結果

（二）與不熟悉對象之打鬥

實驗步驟：

- 1、維持室內恆溫（18~20°C）
- 2、取 4-1 實驗之輸家(B)
- 3、自平底試管取一隻獨居的雄蠅(分別 C、D、E)與(B)放入競技場
- 4、取一隻無頭已交配雌蠅放在競技場中央
- 5、用相機錄下 1 小時的實驗過程
- 6、辨別兩隻雄蠅中的勝負

7、隔 20 分鐘再次將輸家(B)重複 3、~6、兩次
重複步驟（一）、（二）共八次，記錄其結果



圖九：社會階級實驗流程圖

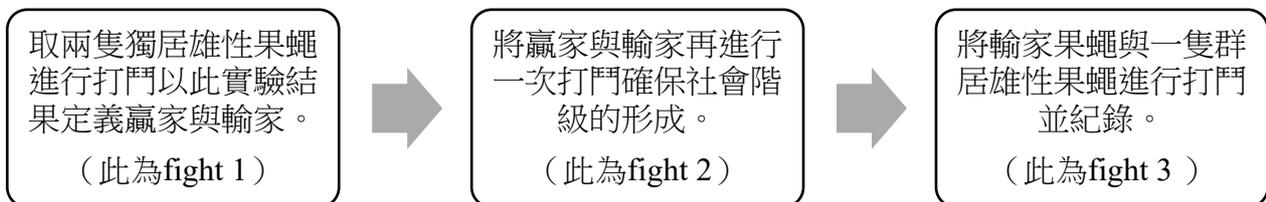
四、輸家果蠅與群居果蠅打鬥對攻擊性之影響

操縱變因：輸家果蠅與群居果蠅打鬥

控制變因：未交配雄蠅、室溫（18~20°C）、競技場規格、打鬥 1 小時

應變變因：勝率、打鬥總次數

實驗步驟：重複以下步驟八次



圖十：抵銷失敗者效應實驗流程圖

五、實驗數據分析方法

（一）盲法測試

在進行雄性與雌性攻擊性實驗（實驗一）與社會環境的實驗（實驗二~實驗六）中使用雙盲測試。雙盲測試中，在進行實驗與分析數據的研究者皆不知道果蠅的類別，只有第三者，也就是替果蠅打點的研究者知道，並在最後公開果蠅類別。而在實驗流程較複雜的社會階級實驗（實驗七~實驗八）中為了避免實驗失誤而使用單盲測試。

(二) T 檢定：成對母體平均數差異檢定

本研究使用 T 檢定去比較實驗中不同數據間是否有顯著差異。

伍、研究結果

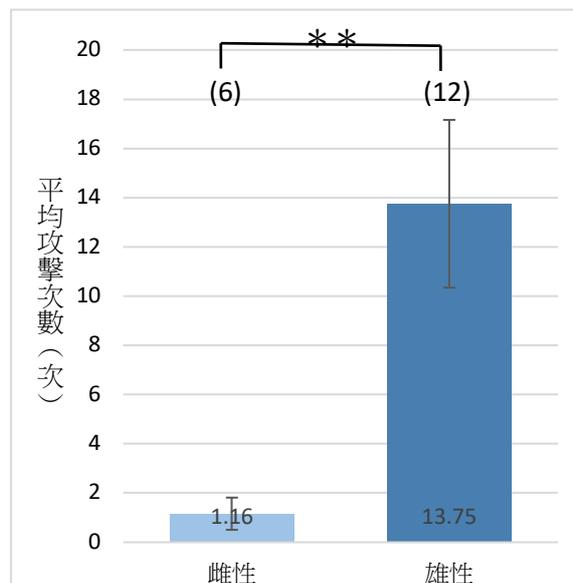
名詞解釋：S (social 群居)、I (isolate 獨居)、W (winner 贏家)、L (loser 輸家)、N (naïve 社交天真)

反擊機率： $\frac{\text{反擊次數}}{\text{共被對方攻擊次數}} \times 100\%$

攻擊週期：在一場果蠅打鬥中，一隻果蠅平均 encounter (遇見) 彼此 n 次，才會進行一次 fencing (輕拍前腿)。則定義攻擊週期為 n。

一、雄性果蠅與雌性果蠅之打鬥模式與攻擊性差異

圖十一顯示，在兩隻雄性果蠅之間的打鬥中，平均每一隻雄性果蠅表現出 13.75 次的攻擊行為，而在雌性果蠅之間的打鬥中，平均每一隻雌性果蠅表現出 1.16 次的攻擊行為。這兩者之間的統計差異非常顯著($p < 0.01$)，顯示雄性果蠅的攻擊性明顯高於雌性果蠅。因此，在後續實驗中，我們選擇使用雄性果蠅作為實驗對象，以繼續探討不同變因對果蠅攻擊性的影響。



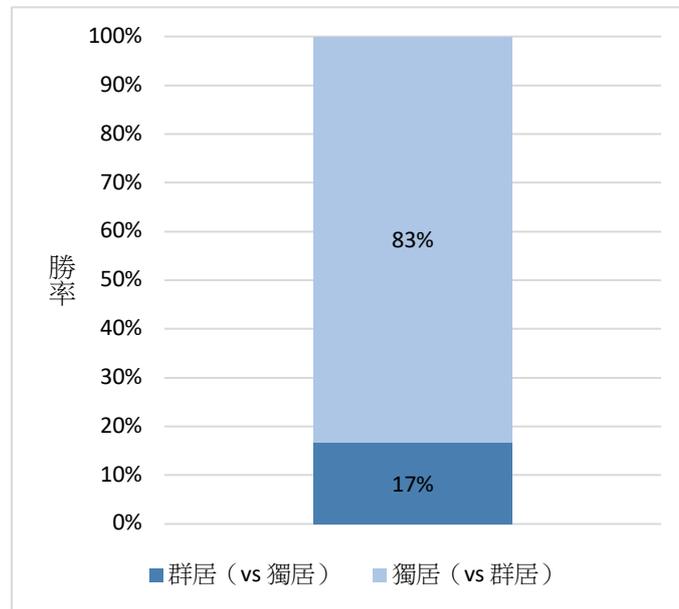
圖十一：雄果蠅與雌果蠅平均攻擊總次數 (n = 12)

(* : p<0.05 , ** : p<0.01 , *** : p<0.001)

二、社會環境對於雄性果蠅打鬥模式與攻擊性之影響

(一) 群居與獨居雄性果蠅對打之打鬥勝率

圖十二顯示當獨居與群居的雄性果蠅對打時，平均每隻獨居雄性果蠅贏的機率為 83%，相對地群居雄性果蠅贏的機率為 17%。兩者之間的統計差異顯著 (p<0.05)，顯示獨居雄性果蠅對上群居雄性果蠅時，有極高的機率會獲勝。

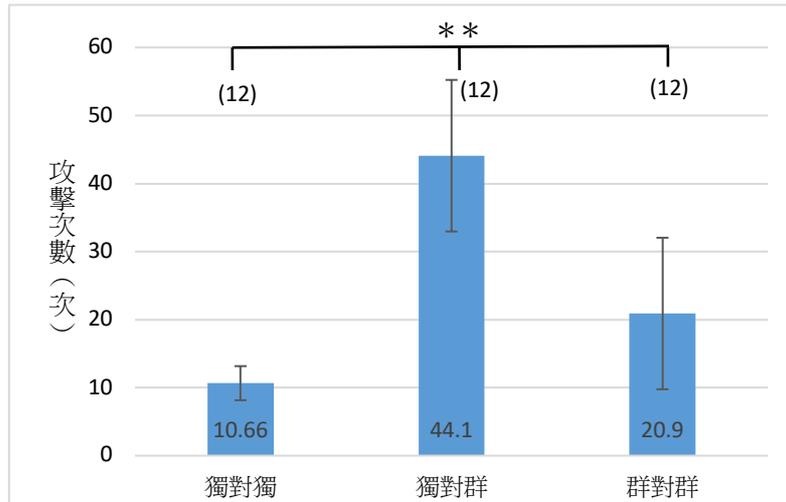


圖十二：群居與獨居果蠅對打之打鬥勝率 (n = 6)

(* : p<0.05 , ** : p<0.01 , *** : p<0.001)

(二) 群居與獨居雄性果蠅攻擊總次數差異

圖十三指出在兩隻雄性果蠅的打鬥中，獨居果蠅對上另一隻獨居果蠅時，平均每隻會有 10.66 次的打鬥行為；獨居果蠅對上群居果蠅時，平均每隻果蠅會有 44.1 次打鬥行為；而群居果蠅對上另一隻群居果蠅時，平均每隻會有 20.9 次打鬥行為，三者之間在統計上有非常顯著差異 (p<0.01)。結果顯示，當獨居對上群居時，會有最高的攻擊性，群居對群居次之，獨居對獨居則具有最低的攻擊性。



圖十三：群居與獨居雄性果蠅攻擊總次(n = 12)

(* : $p < 0.05$, * * : $p < 0.01$, * * * : $p < 0.001$)

由於在獨居雄性果蠅與群居雄性果蠅的打鬥中，獨居雄性果蠅高機率为贏家，群居雄性果蠅為輸家。因此，我們選擇使用獨居贏家與群居輸家為固定比較對象。

根據圖十四（可搭配表二），兩隻雄性果蠅進行打鬥時，贏家方果蠅的攻擊次數會受到對手身份的影響。當對手是獨居果蠅時，贏家方獨居果蠅平均攻擊次數為 14.83 次；當對手是群居果蠅時，獨居贏家平均攻擊次數則為 64.2 次。兩者間有非常顯著的差異 ($p < 0.01$)。換句話說，在獨居與群居的打鬥中，獨居贏家比兩隻獨居間的打鬥更具有攻擊性。

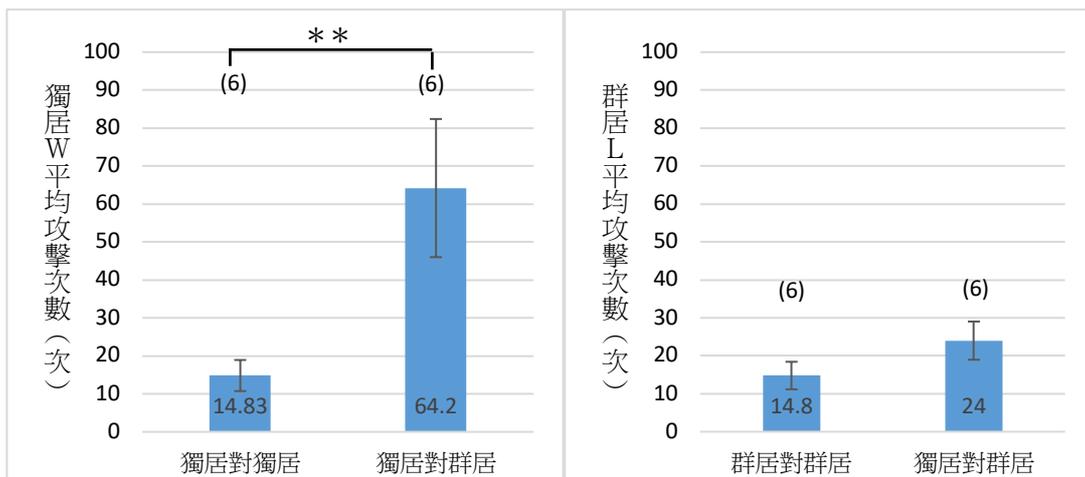
表二：獨居贏家對獨居輸家、群居輸家分別平均攻擊次數

| 對手 | 平均攻擊次數 | 獨居贏家 |
|------|--------|---------|
| 獨居輸家 | 14.83 | (攻擊性較低) |
| 群居輸家 | 64.2 | (攻擊性較高) |

根據圖十五（可搭配表三），兩隻雄性果蠅進行打鬥中，輸家方果蠅的攻擊次數會受到對手身份影響。若對手為群居果蠅，輸家方的群居果蠅平均攻擊次數為 14.8 次；當對手是獨居果蠅時，群居輸家平均攻擊次數為 24 次。因此可以推論在獨居與群居打鬥中，群居輸家比起兩隻群居間打鬥的輸家有更高的攻擊性。

表三：群居輸家對獨居贏家、群居贏家分別平均攻擊次數

| 對手 | 平均攻擊次數 | 群居輸家 |
|------|--------|-------------|
| 群居贏家 | | 14.8（攻擊性較低） |
| 獨居贏家 | | 24（攻擊性較高） |



圖十四（左）：獨居對獨居與獨居對群居中的獨居W平均攻擊總次數(n = 6)

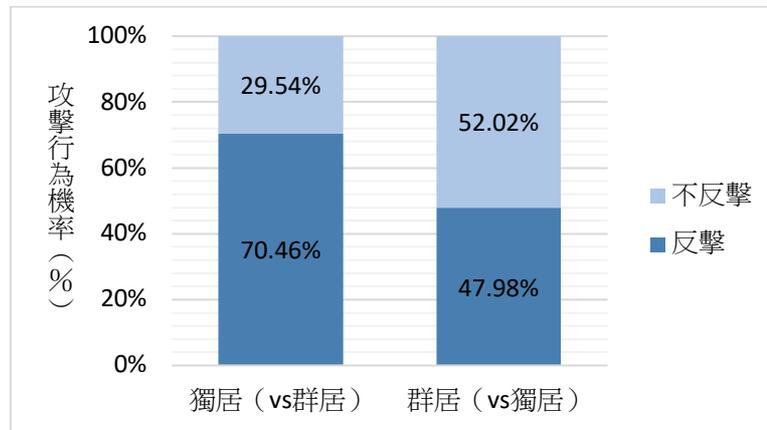
圖十五（右）：群居對群居與獨居對群居中的群居L平均攻擊總次數(n = 6)

（*：p < 0.05，**：p < 0.01，***：p < 0.001）

（三）群居與獨居雄性果蠅反擊機率

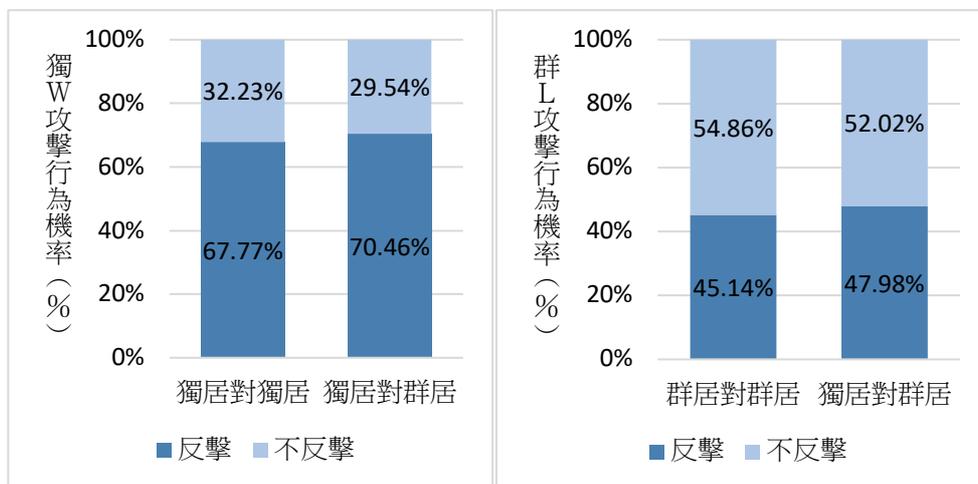
根據圖十六的數據，可以發現在雄性果蠅群居與獨居的打鬥中，獨居果蠅反擊機率達到了 70.46%，而群居果蠅的反擊機率則為 47.98%。雖然獨居果蠅的反擊

機率高於群居果蠅，但是統計結果顯示，兩者之並無顯著差異 ($p>0.05$)，故可得知獨居與群居果蠅在反擊行為上的差異不太明顯。



圖十六：獨居與群居對打分別反擊機率(n = 6)

由於在獨居雄性果蠅與群居雄性果蠅的打鬥中，獨居雄性果蠅高機率为贏家，群居雄性果蠅為輸家。因此，我們選擇使用獨居贏家與群居輸家為固定比較對象。根據圖十七所示，在兩隻獨居雄性的打鬥中，贏家反擊的機率为 67.77%；而在獨居與群居雄性的打鬥中，獨居贏家的反擊機率为 70.46%。統計結果顯示，兩者之間的差異不具有顯著性 ($p > 0.05$)。圖十八顯示，在兩隻群居雄性的打鬥中，輸家反擊的機率为 45.14%；而在獨居與群居雄性的打鬥中，群居輸家的反擊機率为 47.98%。統計結果顯示，兩者之間的差異不具有顯著性 ($p > 0.05$)。

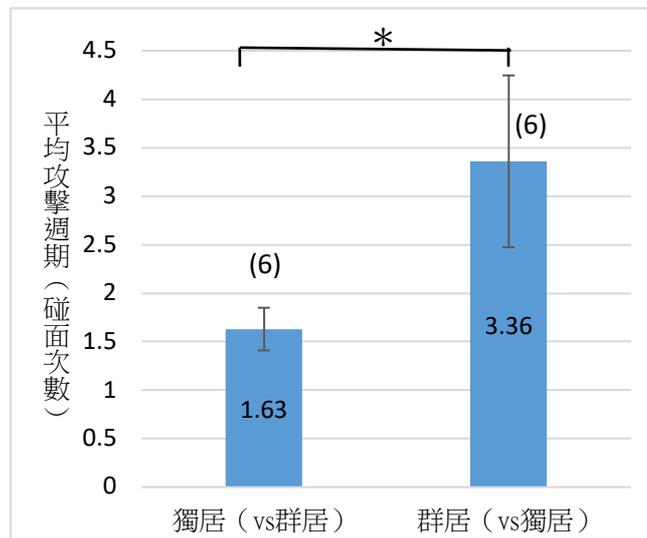


圖十七（左）：獨居對獨居與獨居對群居中的獨居 W 平均反擊機率(n = 6)

圖十八（右）：群居對群居與獨居對群居中的群居 L 平均反擊機率(n = 6)

(四) 群居與獨居雄性果蠅平均攻擊週期

圖十九指出在雄性果蠅獨居與群居的打鬥中，獨居果蠅平均每與對手碰面 1.63 次，會發動一次攻擊；群居果蠅則是平均每碰面 3.36 次，發動一次攻擊，兩者間在統計上有顯著差異($p < 0.05$)。由此可知，同場打鬥中，獨居果蠅較群居果蠅更頻繁地發動攻擊。



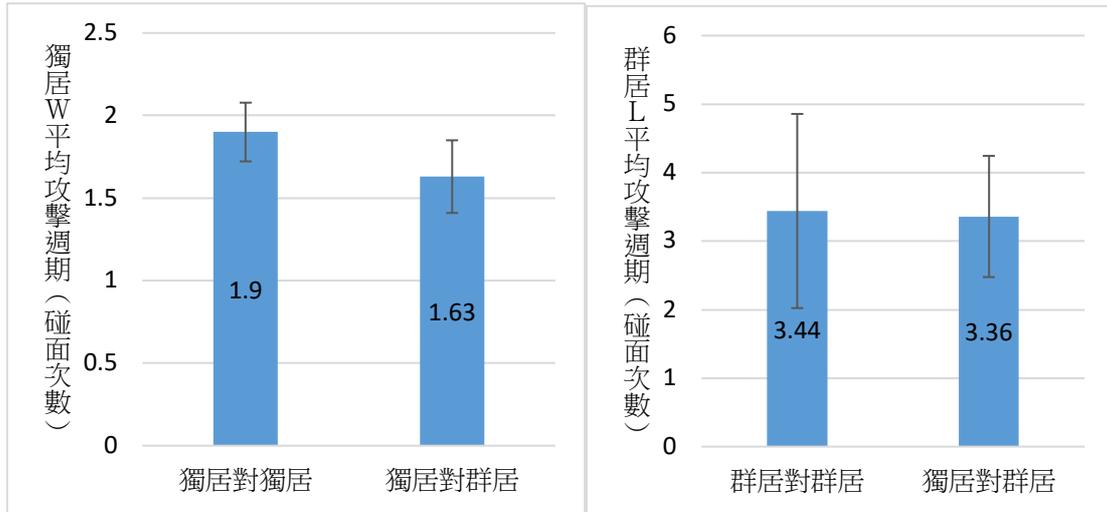
圖十九：獨居與群居的攻擊週期

(* : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$, *** : $p < 0.001$)

圖二十指出在雄性果蠅獨居與群居的打鬥中，對手是獨居果蠅時，獨居贏家平均每碰面 1.9 次會發動攻擊；而對手是群居果蠅時，獨居贏家平均每碰面 1.63 次會發動攻擊。統計結果上 $p > 0.05$ ，這說明獨居贏家果蠅在面對獨居與群居的輸家時，攻擊週期並無顯著的差異。

圖二十一指出在雄性果蠅獨居與群居的打鬥中，對手是群居果蠅時，群居輸家平均每碰面 3.44 次會發動攻擊；而對手是獨居果蠅時，群居輸家平均每碰面 3.36 次會發動攻擊。統計結果上 $p > 0.05$ ，這說明群居輸家果蠅在面對獨居與群

居的輸家時，攻擊週期並無顯著的差異。



圖二十（左）：獨居對獨居與獨居對群居的獨居 W 平均攻擊週期

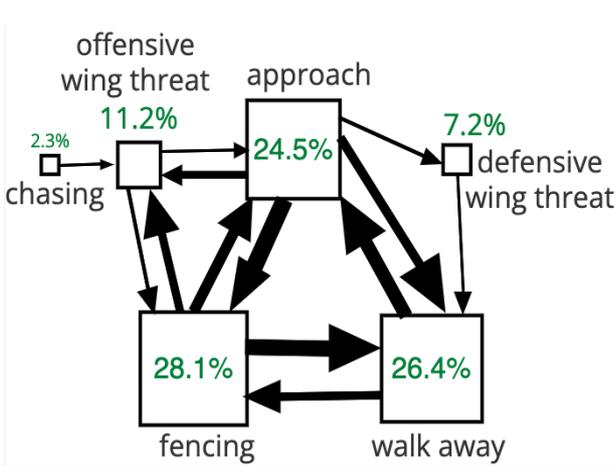
圖二十一（右）：群居對群居與獨居對群居的群居 L 平均攻擊週期

（五）群居間與獨居間雄性果蠅攻擊行為模式差異與類似過度循環

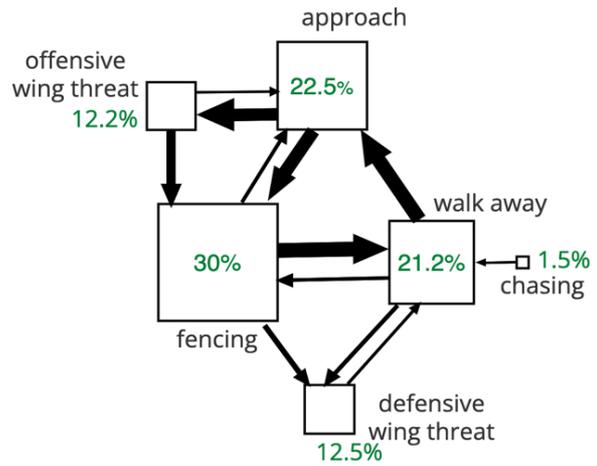
如圖二十二、圖二十三，方匡大小表示各行為的相對頻率，邊長越大則此行為越常見，而綠字為其行為發生次數佔總行為次數的百分比。方匡間的箭頭表示各行為轉變的可能性，箭頭粗細則代表行為間轉換的次數比率，箭頭越粗則此轉變越有機會發生。

註：若該行為轉變次數佔總行為轉變次數之百分比<2%，則示意圖不標記該行為轉變箭頭。

其中獨居雄性間與群居雄性間都遵循著類似的過渡循環：一果蠅緩慢接近 (approach)，表現攻擊性翼威脅(offensive wing threat)、拍前腿(fencing)，最後逃避 (walk away)，進行下一輪的循環。此外，各行為組成的比例也約略相同，說明兩者間的戰鬥行為模式差異很小。



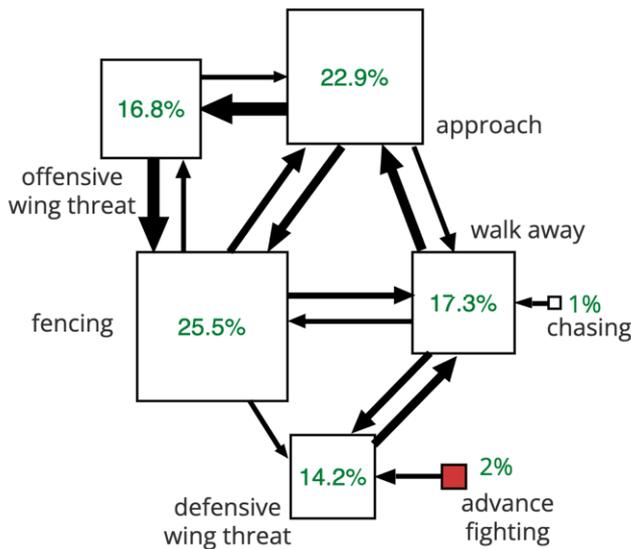
圖二十二（左）：獨居雄性果蠅間打鬥示意圖



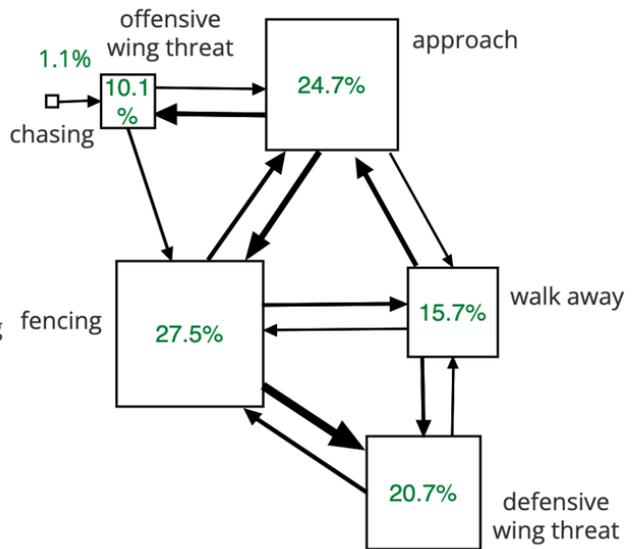
圖二十三（右）：群居雄性果蠅間打鬥示意圖

(六) 獨居對上群居時雄性果蠅攻擊行為模式變化

由圖二十四、圖二十五可知，與群居雄性間及獨居雄性間不同，同一場打鬥中的獨居與群居雄性果蠅較難發現常見的過渡循環。而其中獨居雄性果蠅，相較於群居雄性果蠅卻多出了高等打鬥行為 **advanced fighting**（紅色方匡）。此外，也可以發現獨居雄性更頻繁地出現攻擊性翼威脅的行為（獨居：16.8% > 群居：10.1%），而群居雄性間則常出現防禦性翼威脅（群居：20.7% > 獨居：14.2%）。



圖二十四（左）：獨對群（獨）雄性果蠅打鬥示意圖

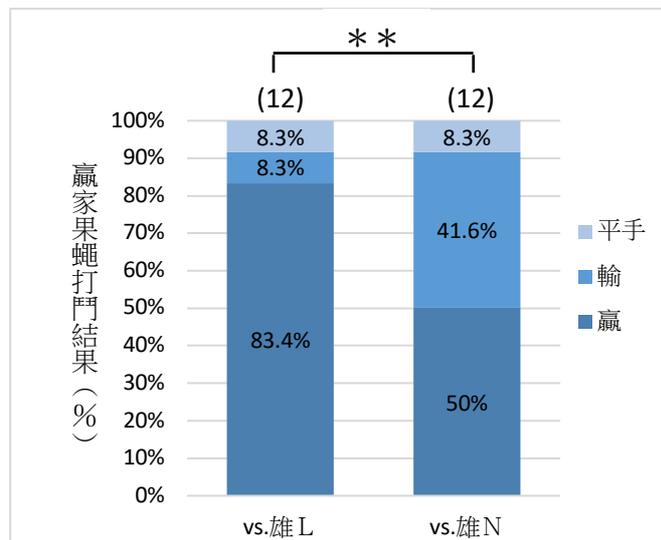


圖二十五（右）：獨對群（群）雄性果蠅打鬥示意圖

二、社會階級對雄性果蠅打鬥勝率之影響

(一) 勝利者效應之探討

根據圖二十六可知，雄 W 在與熟悉的對手雄 L(fight 2)打鬥時有 83.4%的機率贏，8.3%的機率會輸，8.3%的機率平手。而雄 L 在與不熟悉的對手雄 N(fight 3~5)打鬥時有 50%的機率贏，41.6%的機率會輸，8.3%的機率平手。表示雄 W 在面對曾經與之打鬥過的對象（雄 L）時，有高機率會保持勝利。然而當其面對未與之打鬥過的對象時（雄 N）勝率降低至 50%，落敗的機率卻大幅提高至 41.6%，無法說明果蠅具有勝利者效應。

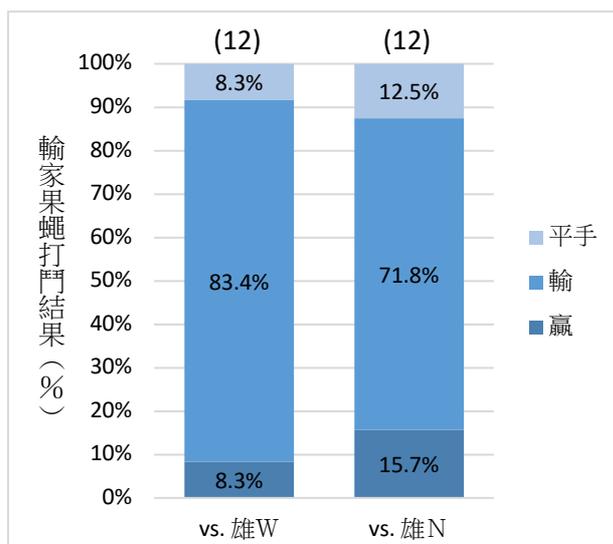


圖二十六：雄 W 面對雄 L 與雄 N 的打鬥勝率

(* : $p < 0.05$, * * : $p < 0.01$, * * * : $p < 0.001$)

(二) 失敗者效應之探討

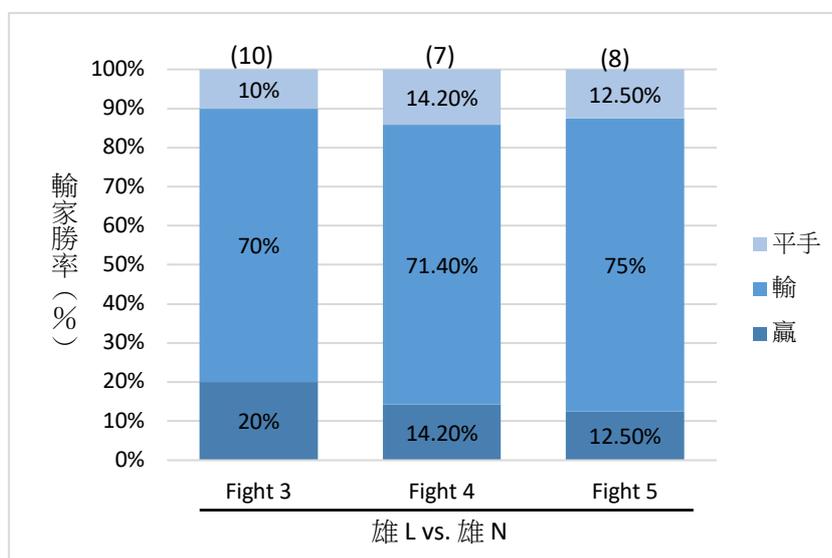
根據圖二十七可知，雄 L 在與熟悉的對手雄 W(fight 2)打鬥時有 8.3%的機率贏，83.4%的機率會輸，8.3%的機率平手。而雄 L 在與不熟悉的對手雄 N(fight 3~5)打鬥時有 15.7%的機率贏，71.8%的機率會輸，12.5%的機率平手。即可推論雄 L 無論是在面對曾經打鬥過的對象（雄 W），或面對未曾與之打鬥過的對象（雄 N），都有相當高的機率會落敗，表現出了果蠅的失敗者效應。



圖二十七：雄 L 面對雄 W 與雄 N 的打鬥勝率

(三) 失敗者效應

圖二十八指出輸家果蠅在接下來與三隻不同的雄 N 打鬥時，仍然有相當高的機率會輸，失敗的機率依序為 70%、71.4%、75%。這表明了雄性果蠅的社會階級確立和失敗者效應的存在。

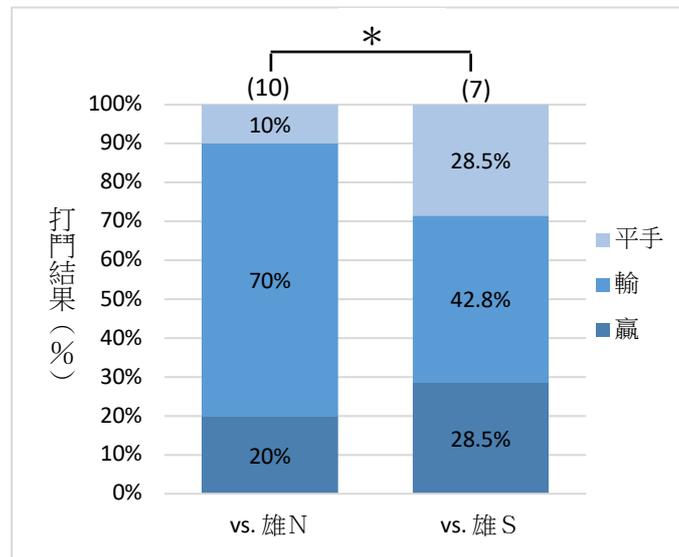


圖二十八：雄 L 分別面對接下來三個雄 N 時的勝率

三、抵銷失敗者效應

圖二十九指出，輸家果蠅在與贏家果蠅打鬥兩場之後再與雄 N 的一場打鬥中，贏的機率為 20%，輸的機率 70%，平手的機率為 10%；輸家果蠅在與贏家果蠅打鬥兩場

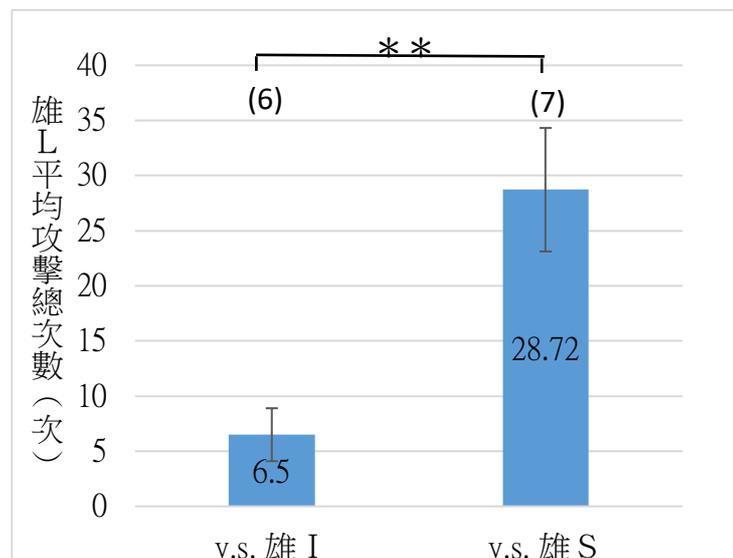
之後再與一隻雄 S（群居）的打鬥中，贏的機率為 28.5%，輸的機率為 42.8%，平手的機率為 28.5%。雖然輸家果蠅的勝率並無增加太多，但失敗機率已大幅下降，平手機率也大幅上升。這表明了輸家果蠅在面對群居果蠅能有效減緩失敗者效應並提高攻擊性。



圖二十九：輸家雄 L 果蠅面對雄 N 與雄 S 的勝率

(* : $p < 0.05$, * * : $p < 0.01$, * * * : $p < 0.001$)

圖三十指出，輸家雄果蠅在在面對雄 I（獨居）時平均攻擊總次數只有 6.5 次，而在對上雄 S（群居）時為 28.72 次，顯示相較於面對另一隻同為獨居且未接觸的雄果蠅，輸家雄果蠅在面對未接觸過的群居大幅提升其攻擊性。



圖三十：輸家雄果蠅面對雄 I 與雄 S 的攻擊總次數

(* : $p < 0.05$, * * : $p < 0.01$, * * * : $p < 0.001$)

陸、討論

一、果蠅領地性與輸贏定義

雄性果蠅可於約 2 公的範圍內建立領地性(Ary A. Hoffmann, 1990)；而在打鬥中建立明確社會地位後，輸家在贏家表現出攻擊行為時會有撤退的行為(Tim W. Fawcett, 2010)。因此我們對輸家與贏家定義是：「當對手接近一果蠅，此果蠅有逃走的行為，且這個現象持續三次不中斷，則此果蠅為輸家。」。若未觀察到此現象，則用地域性定義：「一方持續待在母果蠅方圓一公分內，時長遠大於另一方，則此果蠅為贏家。」且若在打鬥開始的三十分鐘內，沒有顯著建立起關係者，則歸類為平手。

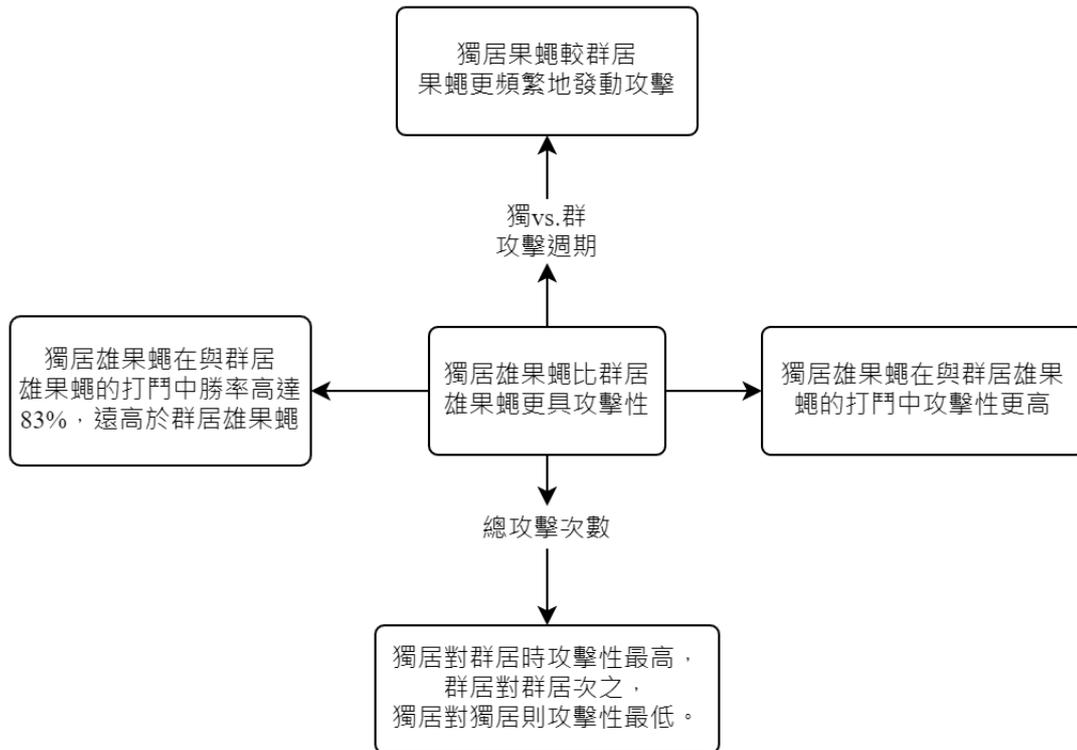
二、雄性果蠅與雌性果蠅打鬥差異與打鬥誘因選擇

根據文獻 (Atsushi Ueda, 2002)，雄果蠅的打鬥行為主要為了爭奪與雌果蠅的交配權，而雌果蠅則在爭奪食物資源（如酵母）或產卵地時才會打鬥。然而，當食物充足或缺乏產卵地點時，雌果蠅的打鬥行為並不明顯。此外，**雄果蠅的打鬥行為較雌果蠅更容易形成明顯的階級關係**，一般在 30 分鐘內就能分出勝負。並且基於我們的實驗一的結果，雄果蠅間的打鬥行為次數遠大於雌果蠅，因此我們選擇雄果蠅為後續打鬥實驗的對象。

三、社會孤立與攻擊行為的影響

果蠅為群居生物，獨居的果蠅表現出較群居果蠅更多的攻擊性行為，並且可花費較少的時間建立領地，這表明社會經驗抑制了果蠅的攻擊性(Atsushi Ueda, 2002)。細胞色素 P450 基因 Cyp6a20 會抑制攻擊行為，而隨著社會經驗的增加 Cyp6a20 也隨之上調，因此群居的果蠅較獨居的果蠅表現出較低的攻擊行為(Liming Wang, 2008)；另外一個影響果蠅社會行為及攻擊性的編碼神經肽 Drosulfakinin(Dsk)基因，其神經元的激活

和沈默皆會增加攻擊性，而獨居會導致果蠅下調 *Dsk* 基因的表達，也因此獨居果蠅表現出較強的攻擊性(Pavan Agrawal, 2020)。上述文獻均可佐證我們的實驗中與攻擊性相關的實驗結果，如圖三十一。



圖三十一：本研究之攻擊性相關實驗結果架構圖

四、群居與獨居果蠅攻擊行為模式差異

獨居雄性果蠅間及群居雄性果蠅間打鬥模式中，兩者常見的打鬥模式並無明顯差異。皆有類似過渡循環：一果蠅先緩慢接近(approach)，接著表現攻擊性翼威脅(offensive wing threat)、拍前腿(fencing)，最後逃避(walk away)。

在同場獨居與群居雄性果蠅的打鬥中並未發現類似的過渡循環。其中獨居雄性果蠅，相較於群居雄性果蠅卻多出了高等打鬥行為(advanced fighting)，而群居雄性果蠅則更頻繁地出現防禦性翼威脅的行為。

五、果蠅的失敗者效應

果蠅的攻擊行為主要與領土性及支配性有關 (Liesbeth zwarts, 2012)。其中，擁有支配性的個體往往在打鬥中取得優先權，為群體中社會階級地位較高的個體。雄果蠅與雌果蠅打鬥行為的最大差異在於雌果蠅不會在打鬥中形成持續的階級關係，雄果蠅則相反。在面對不同情況下雄果蠅會改變其打鬥策略，並在與對手分開後約 30 分鐘內仍保留此打鬥策略記憶並維持其支配權、建立等級關係(Steven P. Nilsen, 2004)。

此外，勝利者效應是指獲勝會增加後續獲勝的機率(Robert M. Sapolsky, 2017)。勝利者在取得勝利後生理機制會提高睪丸激素水平(Hsu, 2001)，增加瘦肌肉質量、血紅蛋白以及血液攜氧能力 (Boissy & Bouissou, 1994)，並且調整其對自身力量的認知。因此獲勝者往往在之後的打鬥中取得勝利。而從我們實驗八結果中分析，我們發現**果蠅並沒有明顯的勝利者效應**。贏家果蠅分別在接下來與三隻未接觸過的雄性果蠅打鬥中，只有 50%的機率會取得勝利，41.6%會輸，而平手的機率為 8.3%，其輸贏機率較偏向平均分布，亦可由贏家沒有增加落敗機率的情況得知，進行連續打鬥的果蠅不會受到體力受損而影響戰鬥力。

反之，打鬥中的輸家則有失敗者效應，文獻中我們發現果蠅正是符合失敗者效應的生物(Jill KM Penn, 2010)，也就是在第一場打鬥失敗的果蠅，在後續打鬥大機率會持續成為輸家，其中**獨居的果蠅失敗者效應尤為顯著**。從我們的實驗七及實驗八的結果中也證實了**果蠅有失敗者效應**，在與熟悉對象打鬥中連續輸兩次後，輸家果蠅分別在接下來與三隻未接觸過的雄性果蠅打鬥中，其總獲勝機率只有 15.7%，且在三次打鬥中獲勝機率有下降的趨勢，分別是 20%、14.2%、12.5%。

六、輸家果蠅與群居果蠅打鬥對攻擊性之影響

根據上述的實驗結果，果蠅有明顯的失敗者效應，而獨居雄性果蠅在面對群居雄性果蠅時會有較高的攻擊性，因此我們取獨居與獨居雄果蠅打鬥中的輸家與一隻群居雄果蠅打鬥，希望可藉此抵銷失敗者效應。結果顯示，原輸家果蠅與一隻未接觸過的獨居雄果蠅打鬥，和將原輸家果蠅與一隻群居雄果蠅的打鬥結果相比，原輸家果蠅在這場戰鬥中，勝率由 20%上升到 28.5%，上升了 7.5%；而輸的機率由 70%降低為 42.8%，降低

了 26.2%；平手機率則是由 10% 上升到 28.5%，上升了 18.5%。原輸家果蠅在此打鬥中輸的機率大幅下降，且其勝率有略微提升，這表明輸家果蠅在面對群居果蠅能大幅減緩失敗者效應並提高攻擊性，但無法完全抵消。

七、神經層次的影響因素

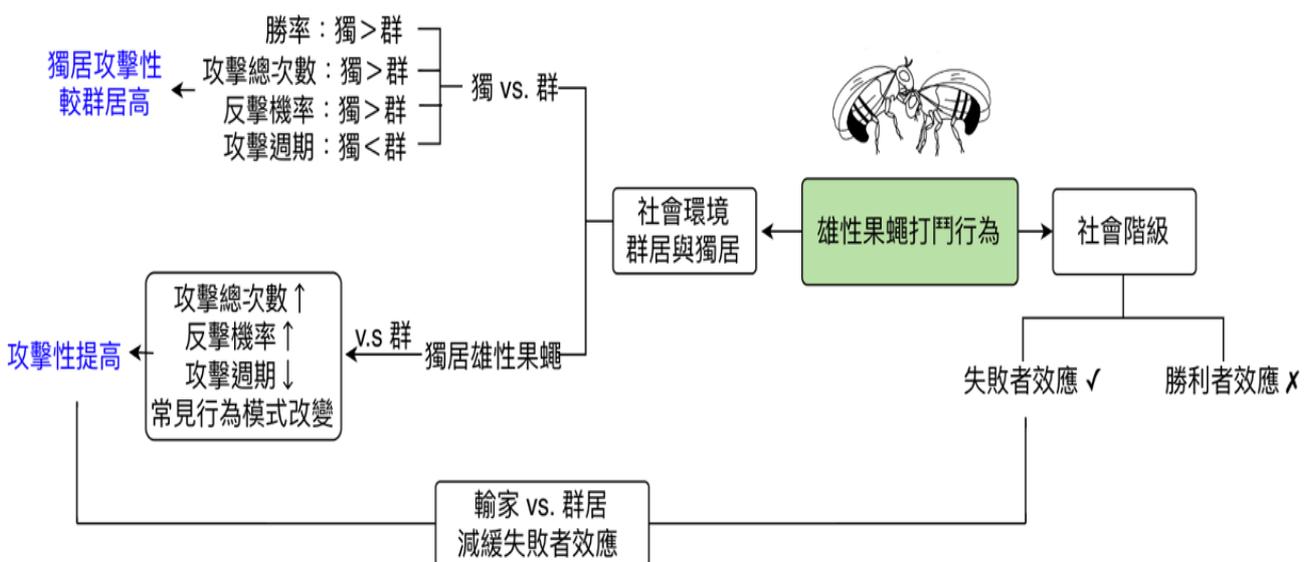
生物體存在的複雜環境中，外界的資訊常常需要透過特定感覺器官轉化成神經活動。其中我們研究的攻擊行為通常用作嗅覺或接觸訊號的資訊素提供了有關性別、接受性或特異性的資訊(Jonathan C. Andrews, 2014)。這些化學感官訊號檢測系統由生物胺調節，包括多巴胺、血清素和章魚涎胺（一種存在於章魚唾液中的生物胺）。

果蠅的失敗者效應應是受神經元調節。一種可在大腦神經細胞及全身神經細胞中傳遞訊息的神經傳遞物質——血清素，與動物的攻擊性有很大的關連。研究證明增強血清素信號激活 5-HT1B 神經元可以促使輸家果蠅再次戰鬥，在與熟悉的贏家對手再次打鬥時，大約有 30% 5-HT 神經元被激活的第一輪輸家會在第二輪中反敗為勝，並於第一輪輸家之前發起第一次攻擊。我們認為將血清素給第一輪的輸家使用，或許可以作為抵銷失敗者效應的方法，進而使輸家擺脫失敗者效應，這類分子階層的實驗，或許這能成為我們後續的研究。

柒、結論

- 一、雄性果蠅攻擊性較雌性果蠅顯著。
- 二、群居與獨居雄性果蠅對打之打鬥勝率中獨居雄果蠅遠高於群居雄果蠅。
- 三、獨居雄性果蠅對群居雄性果蠅的攻擊總次數平均最高，群居對群居的攻擊總次數次之，而獨居對獨居的攻擊總次數最低。此外，當獨居雄性果蠅對群居雄性果蠅進行攻擊時，相較於攻擊另一隻獨居果蠅，平均攻擊總次數會顯著提高；當群居雄性果蠅在對上獨居雄性果蠅時，比起對上群居果蠅，也有提高但較不顯著。

- 四、獨居雄性果蠅的反擊機率較群居雄性果蠅高，但較不顯著。當獨居雄性果蠅在面對群居雄性果蠅時的反擊機率比面對獨居雄性果蠅時些微提高。群居雄性果蠅面對獨居雄性時的反擊機率比面對群居雄性果蠅時些微提高。
- 五、在獨居雄性果蠅與群居雄性果蠅的打鬥中，獨居果蠅較群居果蠅的攻擊週期較短，更頻繁地發動攻擊。獨居雄性果蠅在面對另一隻獨居雄果蠅與另一隻群居雄果蠅時的攻擊週期間並無顯著差異；群居雄性果蠅在面對另一隻群居雄果蠅與另一隻獨居雄果蠅時的攻擊週期間並無顯著差異。
- 六、獨居雄性果蠅間及群居雄性果蠅間的打鬥行為差異很小，皆為一果蠅緩慢接近，表現攻擊性翼威脅、拍前腿，最後逃避。而在同一場群居對獨居的雄性果蠅打鬥中，未發現類似的過渡循環。但獨居雄性果蠅較群居雄性果蠅較常出現高等打鬥行為，而群居雄性果蠅更頻繁地出現防禦性翼威脅的行為。
- 七、輸家雄果蠅的失敗者效應確實存在，無論是面對熟悉或不熟悉對象皆高機率落敗且在分別面對接下來三個不熟悉對象時，其輸的機率會隨著打輸的經驗而增加；贏家雄果蠅雖然在面對熟悉對象時有高機率保持勝利但在分別面對接下來三個不熟悉對象時，贏與輸的機率平均分佈，並無勝利者效應。
- 八、輸家雄果蠅與群居雄果蠅打鬥能提升其攻擊性以及勝率，但並無法抵消。



圖三十二：結論架構圖

捌、未來展望

- 一、希望未來能夠繼續完成的實驗：
 - (一) 利用含有血清素的培養基培養果蠅，探討血清素濃度的提高是否有助於輸家果蠅脫離失敗者效應。
 - (二) 加入已交配作為實驗變因探討交配與否是否對於攻擊性有影響。
- 二、探討群居雄性果蠅是否帶有特殊費洛蒙影響獨居雄性果蠅攻擊性。
- 三、希望未來能夠進一步探討果蠅傳遞訊息與互動的方式。
- 四、希望未來能夠利用更複雜的生物進行本研究，以間接探討人類社會行為。

玖、參考資料及其他

- 一、Oxygen. (2019, August 30). 果蠅培養基製備法. O2range.
<https://oxygentw.net/blog/notes/fruit-fly-medium/>
- 二、Steven p. nilsen, yick-bun chan, robert huber, and edward a. kravitz. (2004, August 9). *Gender-Selective Patterns of Aggressive Behavior in Drosophila Melanogaster*. PNAS.
<https://www.pnas.org/doi/full/10.1073/pnas.0404693101>
- 三、Alexandra yurkovic, oulu wang, alo c. basu, and edward a. kravitz . (2006, November 18). *Learning and Memory Associated with Aggression in Drosophila Melanogaster*. PNAS. <https://www.pnas.org/doi/full/10.1073/pnas.0608211103>
- 四、Atsushi ueda,yoshiaki kidokoro. (2002, March 20). *Aggressive Behaviours of Female Drosophila Melanogaster Are Influenced by Their Social Experience and Food Resources*. Royal Entomological Society.
<https://resjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1046/j.1365-3032.2002.00262.x>
- 五、Jill k. m. penn, michael f. zito, and edward a. kravitz . (2010, June 28).

A Single Social Defeat Reduces Aggression in a Highly Aggressive Strain of Drosophila.
PNAS.

<https://www.pnas.org/doi/full/10.1073/pnas.1007016107>

六、 Selby chen, ann yeelin lee, nina m. bowens, and edward a.

kravitz. (2002, April 16). *Fighting Fruit Flies: A Model System for the Study of Aggression.*
PNAS.

<https://www.pnas.org/doi/10.1073/pnas.082102599>

七、 Dona a.m. lerena, diogo f. antunes, barbara taborsky. (2021, July). *The Interplay*

between Winner–Loser Effects and Social Rank in Cooperatively Breeding Vertebrates.

ScienceDirect. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S000334722100110X>

八、 Jonathan c. andrews, & María paz fernández. (2014, May 22). Octopamine

Neuromodulation Regulates Gr32a-Linked Aggression and Courtship Pathways in *Drosophila*
Males. Plos Genetics.

<https://journals.plos.org/plosgenetics/article?id=10.1371/journal.pgen.1004356>

九、 Liesbeth zwarts, marijke versteven and patrick callaerts.(2012,March1). *Genetics*

and Neurobiology of Aggression in Drosophila. Taylor & rancis Online.

<https://www.tandfonline.com/doi/full/10.4161/fly.19249>

十、 Liming wang, Heiko dankert, Pietro perona, & David j. anderson. (2008, April

15). A Common Genetic Target for Environmental and Heritable Influences on Aggressiveness
in *Drosophila*. PANS.

<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2311352/>

十一、 Tim w. fawcett, & Rufus a. johnstone. (2010, May 7). *Learning Your*

Own Strength: Winner and Loser Effects Should Change with Age and Experience. PubMed

Central. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2871944/>

十二、 Pavan agrawal,damian kao, phuong chung, and loren l. looger. (2020, January 29). *The*

Neuropeptide Drosulfakinin Regulates Social Isolation-Induced Aggression in Drosophila.

PubMed Central. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC7033730/>