

2014 年臺灣國際科學展覽會 優勝作品專輯

作品編號 050011

參展科別 動物學

作品名稱 公雄交錯-探討雄果蠅之同性求偶行為

得獎獎項 大會獎：四等獎

就讀學校 國立新竹女子高級中學

指導教師 許庭嘉、廖美齡

作者姓名 陳子勤、鄭雅文、張梓裕

關鍵字 果蠅、性成熟、同性求偶

作者簡介



我是陳子勤，高三生，就讀滿溢著青春活力的女校。我的興趣是繪畫和旅遊，期待有一天能踏遍世界各個角落。在奇妙的機緣下我投入了專題研究，成天和如天使一般的白眼果蠅們相處，那段時光很充實，也很難忘，藉由這次的經驗，讓我更熱愛科學，也讓我見識到屬於科學領域的大千世界。



我是鄭雅文，目前就讀女校，高三生。國中時開始對自然科有了更深一步的認識，而研究與做實驗開發了我對科學領域的興趣，因此上高中後，便參加了科展，希望能進行更深入的實驗。很開心實驗室提供我們絕佳的環境，讓我們可以完成果蠅同性求偶的研究。雖然，這兩年來頗辛苦，但也學習到不少，讓我在高中三年留下充實的回憶！



大家好，我是張梓裕，目前高三，就讀女校。平時除了喜歡閱讀各類書籍，也喜歡穿梭於大自然之中，探索造物者的奧秘。升上高中，我不僅能接觸更多生物的相關資訊，還能遇見許多擁有豐富知識的同學們，可以為我解決學業上的問題或科展上的難關。經過科展磨礪的這兩年，我的心智或許稍有成長，希望將來不論遇到什麼困難，我都能想起這次的經歷，繼續勇往直前。

摘要

近年來，國內外皆有科學團隊投入果蠅同性求偶行為的研究，進而發現影響求偶行為的相關基因，以及此類基因的作用機制。本研究主要探討：除了基因變異外，是否有其他因素對同性求偶造成影響。透過實驗我們發現，性成熟雄果蠅偏好對未性成熟的果蠅進行同性求偶；而曾與雌性交尾過的雄果蠅，較容易發生「試圖交尾」的行為。若加入酒精作為變因，則會催化雄果蠅進行同性求偶的頻率，其中以濃度 30% 的影響最為顯著。此外，在同性求偶行為中，聽覺亦扮演了重要的角色，聲波會對果蠅的同性求偶造成影響，其中低頻率聲波會使果蠅同性求偶的次數明顯降低。

本研究顯示性成熟與否、求偶經驗、酒精濃度與聽覺，是除了基因變異外，探討雄果蠅同性求偶時所需考量的變因。

Abstract

In recent years, research on homosexual courtship behavior of *Drosophila* has been reported to discover the related genes that affect courtship behavior, as well as the mechanism of how these genes work. To assay the role of different sensation system and sex experience of *Drosophila* on male–male interaction, we set up a courtship arena to monitor their specific courtship behavior. Through our experiments, we found that sexually mature male flies prefer to pursue sexually immature male flies with homosexual courtship, while male flies that have mated with female ones are more prone to display “attempt copulation” behavior. Besides, when alcohol is added as one of the variables, it enhances the frequency of male flie’s homosexual courtship. Alcohol with 30% concentration causes the most significant impact on the frequency. Moreover, in same-sex courtship behavior, hearing also plays an important role. We find out the low-frequency sound waves inhibit the *Drosophila* sex courtship significantly.

Besides genetic variation, our study indicates that the maturity, courtship experience, alcohol concentration, and hearing have physiology effects on *Drosophila* homosexual courtship.

壹、前言

一、研究動機

果蠅的繁殖力強、生物潛能高、生命週期短，是很合適的模式生物。2008 年，美國的神經科學研究組織在《科學人》(Scientific America) 上發表了一篇有關雄果蠅同性求偶的研究。他們以基因轉殖技術，將對熱敏感的突變基因植入果蠅體內的特定神經細胞，發現溫度的升降會改變神經傳遞物的活性，使果蠅開始進行同性求偶行為。這篇報導引起我們對果蠅同性求偶的興趣。此外，高中生物課程曾提到動物的求偶行為，在考慮到果蠅異性求偶並不太受到外在變因影響的層面下，我們決定研究果蠅的同性求偶。

根據文獻(黃鈞源，2010)指出，將果蠅暴露在酒精蒸氣中，會使雄果蠅追求同性的比例提高，但此現象在雌性果蠅身上並不顯著。我們推測，雄果蠅會比雌果蠅更容易產生同性求偶的行為，因此將雄果蠅設定為實驗目標，探討不同變因對雄果蠅同性求偶造成的影響。

二、研究目的

1. 探討同性求偶中，成熟雄果蠅辨識配偶性成熟的能力。
2. 探討成熟雄果蠅辨識配偶性別的能力。
3. 探討異性的求偶經驗對雄果蠅同性求偶的影響。
4. 探討不同濃度的酒精對雄果蠅同性求偶的影響。
5. 探討聽覺與雄果蠅同性求偶的關係。
6. 探討不同頻率對雄果蠅同性求偶影響的程度。

貳、 研究方法與過程

一、研究設備及器材

1. 野生型 (2u) Canton-S 品系果蠅的基本認識

學名：Drosophila melanogaster

根據文獻 (駱韻文, 2005)，野生型的果蠅有完整翅緣 (無缺刻) 的直翅、長而直的整齊背毛、複眼完整的紅眼。唯實驗用途之 wild type 因篩選轉殖實驗的需求，為複眼完整的白眼。本次實驗採用野生型 (2u) Canton-S 品系，其特徵為白眼，直翅，具有完整而略大的複眼。

根據先前的研究報告 (Burtis, 1993; Cline and Meyer, 1996) 指出，控制果蠅求偶行為的三個主要基因為 transformer (tra)、fruitless (fru) 和 doublesex (dsx)，上述基因均可調控果蠅性別及求偶行為上的差異性。而本實驗所使用的果蠅並無上述三種基因變異，以確保本次同性求偶之研究與先天基因的影響無關。



圖一：雄性野生型 Canton-S 品系果蠅

2. 實驗器材

名稱	備註	數量 (單位)
純品系果蠅	野生型 Canton-S 品系，清華大學生命科學系提供，培養於 25°C 恆溫生長箱，如圖二。	數隻
果蠅培養基	將洋菜粉 10 公克、紅糖 30 公克、玉米粉 50 公克、酵母粉 30 公克溶於蒸餾水 600 毫升，並加入丙酸 10 毫升、乙醇 10 毫升，分裝於各果蠅試管中，於管口塞入棉花球。	若干公升
果蠅試管	如圖三。	數罐
微量離心管	如圖四。	數管
恆溫生長箱	維持溫度 25°C、濕度 60%、12hr 光週期，如圖五。	1 台
紗布	浸泡於不同濃度酒精。	40 片
解剖顯微鏡		1 台
數位相機		6 台
手電筒	提供實驗光源。	6 支
蛇管燈	提供實驗光源。	2 台
調頻程式	Adobe_Audition_1.5 與 Audacity。	2 項
小型培養皿	製作求偶平台，如圖六。	8 個
泡棉	製作求偶平台，如圖六。	數包
自製腳架	在透明塑膠杯底部鑿出洞口，固定數位相機的鏡頭，如圖七。	6 個
毛筆	挑蛹。	2 支
音箱	播放不同頻率聲波。	3 組
保麗龍箱	隔音。	4 個



圖二：野生型 Canton-S 品系果蠅



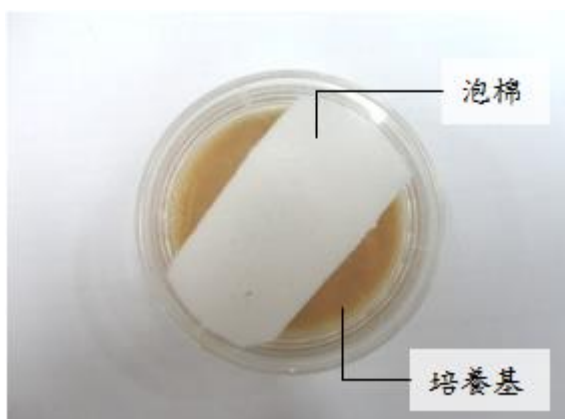
圖三：果蠅試管



圖四：微量離心管



圖五：恆溫生長箱內部



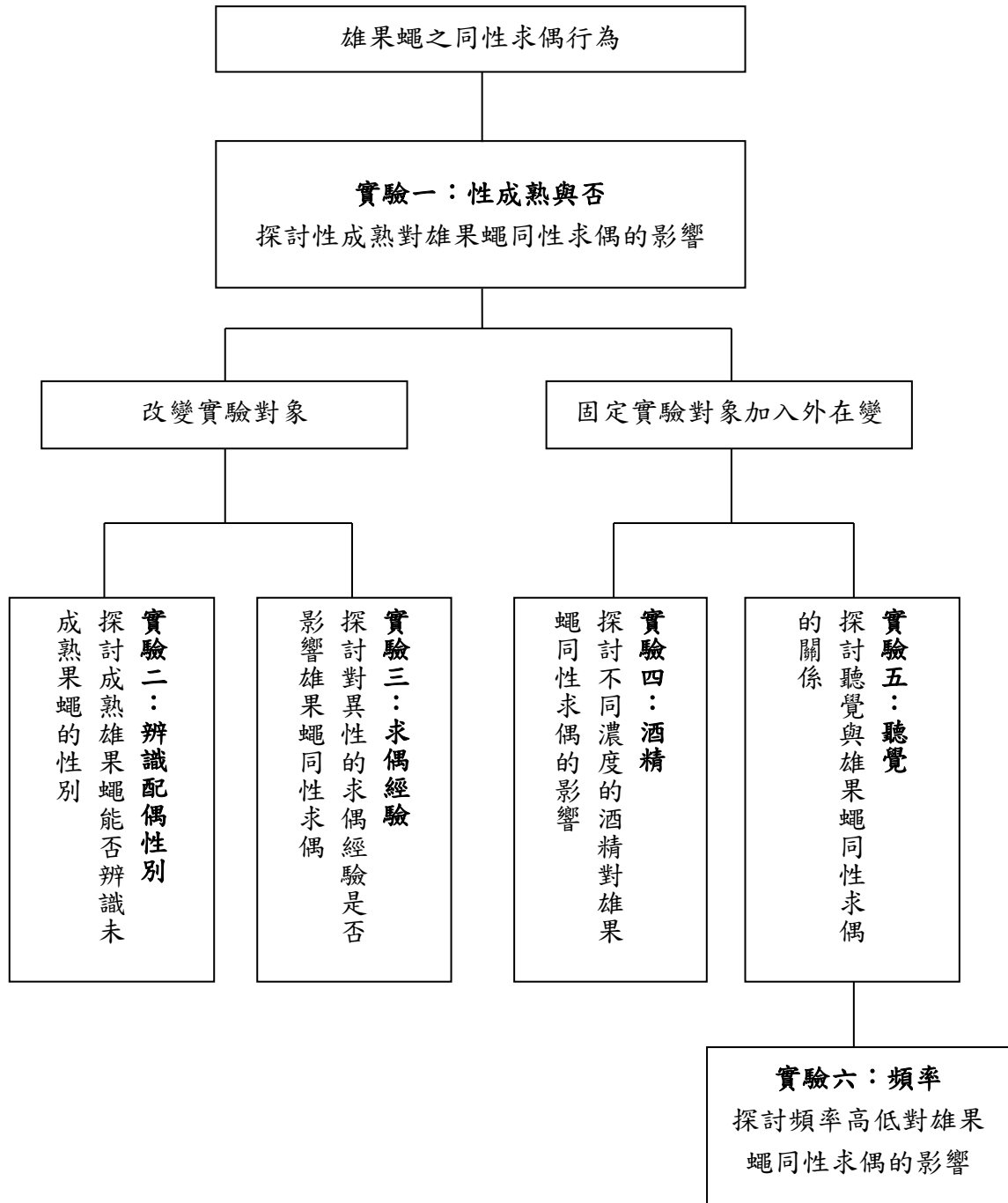
圖六：求偶平台（直徑 4 公分）



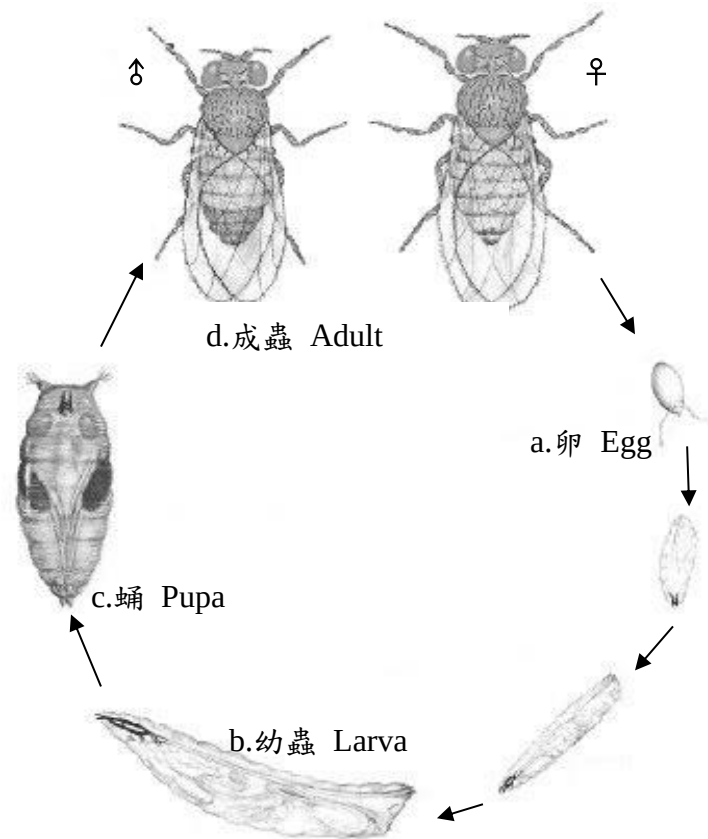
圖七：自製腳架

二、實驗流程及方法

1. 實驗架構



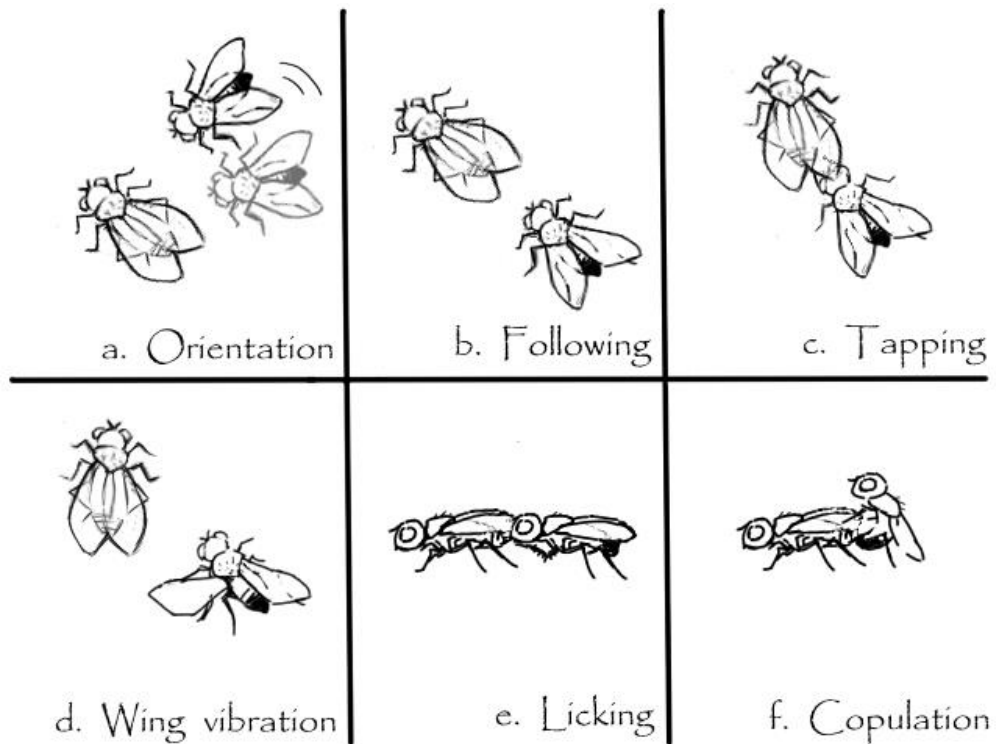
2. 果蠅生活史（圖片來源：Drosophila as a Model Organism）



圖八：果蠅生活史

- a. 卵 (Egg)：橢圓形，長約 0.5 mm，腹面較為扁平，前端有觸絲可使卵附著於培養基表面而不會陷於深層。
- b. 幼蟲 (Larva)：從一齡幼蟲經過兩次蛻皮，形成二齡及三齡幼蟲，體型隨著發育逐漸增大。幼蟲頭部具有口器。
- c. 蛹 (Pupa)：一般三齡幼蟲會爬至管壁上化蛹，體長可至 5 mm。蛹的顏色會隨著時間逐漸加深，最後變為深褐色。羽化後，其空殼為近乎透明的咖啡色。
- d. 成蟲 (Adult)：剛破蛹的果蠅體型較長，翅膀捲曲，為乳白色。體色會隨著時間逐漸加深，翅膀會完全張開。在 25°C 的環境下，破蛹 8 小時即性成熟。

3. 定義求偶行為（黃鈞源，2010）



圖九：果蠅的求偶步驟（Courtship steps）

- a. Orientation：雄果蠅的身體會直接朝向目標雌果蠅，有時會進行環繞的行為。
- b. Following：雄果蠅對目標雌果蠅進行追逐。
- c. Tapping：使用前腳拍打目標雌果蠅的腹部或尾部。
- d. Wing vibration（或稱 Singing）：單邊振翅，產生具同物種間特異性的頻率，是求偶過程中最具代表性的步驟。
- e. Licking：雄果蠅用口器舔舐雌果蠅的生殖器官。
- f. Copulation：若目標雌果蠅接受了雄果蠅的求偶，便會進入交尾階段。

果蠅的求偶步驟並不一定會照著順序進行，有可能會跳過部分步驟，亦可能重複出現某些步驟。由於本實驗主要是探討雄果蠅的同性求偶，故不會

有完整 Copulation 的行為出現，以下實驗記錄以試圖交尾（Attempting Copulation）代替之。

4. 實驗前置處理

(1) 隔離破蛹個體

將即將破蛹出成蟲的蛹（顏色偏黑）以毛筆挑出，個別置入裝有培養基的微量離心管內，使其單獨破蛹。

(2) 挑選未性成熟的果蠅

從破蛹的果蠅中挑選出同時符合下列四點者作為實驗對象

- i. 在 25°C 下，破蛹未超過 8 小時
- ii. 顏色偏白
- iii. 尚未長出短硬毛
- iv. 翅膀已展開

(3) 分辦公母

將特定時間內破蛹的果蠅，置於微量離心管內，並放入冰塊中待其昏迷，在解剖顯微鏡下分辦公母，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微量離心管中使其隔離，另一部分則置入果蠅試管中使其集體生長。

5. 研究方法

實驗一 同性求偶中，成熟雄果蠅辨識配偶性成熟的能力

對照組	性成熟 ♂ × 性成熟 ♂
-----	---------------

- (1) 維持室內恆溫（23~25°C）。

- (2) 自離心管中取出一隻已性成熟（破蛹超過 8 小時）的雄果蠅。
- (3) 另取一隻在果蠅試管中集體生長的性成熟雄果蠅。
- (4) 將上述 2 隻果蠅置入求偶平台，用相機錄下 1 小時的實驗過程。
- (5) 重複步驟（1）到（4）共八次，記錄其結果。

實驗組 性成熟 ♂ × 未性成熟 ♂

- (1) 維持室內恆溫（23~25℃）。
- (2) 自離心管中取出一隻破蛹未超過 8 小時的雄果蠅。
- (3) 另取一隻在果蠅試管中集體生長的性成熟雄果蠅。
- (4) 將上述 2 隻果蠅置入求偶平台，用相機錄下 1 小時的實驗過程。
- (5) 重複步驟（1）到（4）共八次，記錄其結果。

實驗二 成熟雄果蠅辨識配偶性別的能力

對照組 性成熟 ♂ × 未性成熟 ♀

- (1) 維持室內恆溫（23~25℃）。
- (2) 自離心管中取出一隻破蛹未超過 8 小時的雌果蠅。
- (3) 另取一隻在果蠅試管中集體生長的性成熟雄果蠅。
- (4) 將上述 2 隻果蠅置入求偶平台，用相機錄下 1 小時的實驗過程。
- (5) 重複步驟（1）到（4）共八次，記錄其結果。

實驗組 性成熟 ♂ × 未性成熟 ♂

- (1) 維持室內恆溫（23~25℃）。

- (2) 自離心管中取出一隻破蛹未超過 8 小時的雄果蠅。
- (3) 另取一隻在果蠅試管中集體生長的性成熟雄果蠅。
- (4) 將上述 2 隻果蠅置入求偶平台，用相機錄下 1 小時的實驗過程。
- (5) 重複步驟 (1) 到 (4) 共八次，記錄其結果。

實驗三 異性的求偶經驗對雄果蠅同性求偶的影響

對照組 不曾與異性交尾過的 ♂×未性成熟 ♂

- (1) 維持室內恆溫 (23~25°C)。
- (2) 自離心管中取出一隻破蛹未超過 8 小時的雄果蠅。
- (3) 另取一隻在果蠅試管中集體生長的性成熟雄果蠅。
- (4) 將上述 2 隻果蠅置入求偶平台，用相機錄下 1 小時的實驗過程。
- (5) 重複步驟 (1) 到 (4) 共八次，記錄其結果。

實驗組 曾與異性交尾過的 ♂×未性成熟 ♂

- (1) 維持室內恆溫 (23~25°C)。
- (2) 自離心管中取出一隻破蛹未超過 8 小時的雄果蠅。
- (3) 另取一隻曾經與雌果蠅交尾過的性成熟雄果蠅。
- (4) 將上述 2 隻果蠅置入求偶平台，用相機錄下 1 小時的實驗過程。
- (5) 重複步驟 (1) 到 (4) 共八次，記錄其結果。

實驗四 不同酒精濃度對雄果蠅同性求偶的影響

對照組 酒精 0%

- (1) 維持室內恆溫（23～25℃）。
- (2) 自離心管中取出一隻破蛹未超過 8 小時的雄果蠅。
- (3) 另取一隻在果蠅試管中集體生長的性成熟雄果蠅。
- (4) 將未沾有酒精的紗布置入求偶平台中央。
- (5) 將上述 2 隻果蠅置入求偶平台，用相機錄下 1 小時的實驗過程。
- (6) 重複步驟（1）到（5）共八次，記錄其結果。

實驗組一 酒精 15%

- (1) 維持室內恆溫（23～25℃）。
- (2) 自離心管中取出一隻破蛹未超過 8 小時的雄果蠅。
- (3) 另取一隻在果蠅試管中集體生長的性成熟雄果蠅。
- (4) 將一塊浸泡 15%酒精的紗布置入求偶平台中央。
- (5) 將上述 2 隻果蠅置入求偶平台，用相機錄下 1 小時的實驗過程。
- (6) 重複步驟（1）到（5）共八次，記錄其結果。

實驗組二 酒精 30%

- (1) 維持室內恆溫（23～25℃）。
- (2) 自離心管中取出一隻破蛹未超過 8 小時的雄果蠅。
- (3) 另取一隻在果蠅試管中集體生長的性成熟雄果蠅。
- (4) 將一塊浸泡 30%酒精的紗布置入求偶平台中央。
- (5) 將上述 2 隻果蠅置入求偶平台，用相機錄下 1 小時的實驗過程。

(6) 重複步驟 (1) 到 (5) 共八次，記錄其結果。

實驗組三 酒精 45%

(1) 維持室內恆溫 (23~25°C)。

(2) 自離心管中取出一隻破蛹未超過 8 小時的雄果蠅。

(3) 另取一隻在果蠅試管中集體生長的性成熟雄果蠅。

(4) 將一塊浸泡 30%酒精的紗布置入求偶平台中央。

(5) 將上述 2 隻果蠅置入求偶平台，用相機錄下 1 小時的實驗過程。

(6) 重複步驟 (1) 到 (5) 共八次，記錄其結果。

實驗五 聽覺與果蠅同性求偶的關係

(1) 高頻率聲波對同性求偶的影響

對照組 無音源干擾

i. 維持室內恆溫 (23~25°C)。

ii. 自離心管中取出一隻破蛹未超過 8 小時的雄果蠅。

iii. 另取一隻在果蠅試管中集體生長的性成熟雄果蠅。

iv. 將上述 2 隻果蠅置入求偶平台，用相機錄下 1 小時的實驗過程。

v. 重複步驟 i.到 iv.共八次，記錄其結果。

實驗組 高頻率聲波

i. 維持室內恆溫 (23~25°C)。

ii. 自離心管中取出一隻破蛹未超過 8 小時的雄果蠅。

iii. 另取一隻在果蠅試管中集體生長的性成熟雄果蠅。

iv. 將上述 2 隻果蠅置入求偶平台。

- v. 播放高頻率 (227.320Hz) 聲波，用相機錄下 1 小時的實驗過程。
- vi. 重複步驟 i.到 v.共八次，記錄其結果。

(2) 中頻率聲波對同性求偶的影響

對照組 無音源干擾

- i. 維持室內恆溫 (23~25℃)。
- ii. 自離心管中取出一隻破蛹未超過 8 小時的雄果蠅。
- iii. 另取一隻在果蠅試管中集體生長的性成熟雄果蠅。
- iv. 將上述 2 隻果蠅置入求偶平台，用相機錄下 1 小時的實驗過程。
- v. 重複步驟 i.到 iv.共八次，記錄其結果。

實驗組 中頻率聲波

- i. 維持室內恆溫 (23~25℃)。
- ii. 自離心管中取出一隻破蛹未超過 8 小時的雄果蠅。
- iii. 另取一隻在果蠅試管中集體生長的性成熟雄果蠅。
- iv. 將上述 2 隻果蠅置入求偶平台。
- v. 播放中頻率 (144.590Hz) 聲波，用相機錄下 1 小時的實驗過程。
- vi. 重複步驟 i.到 v.共八次，記錄其結果。

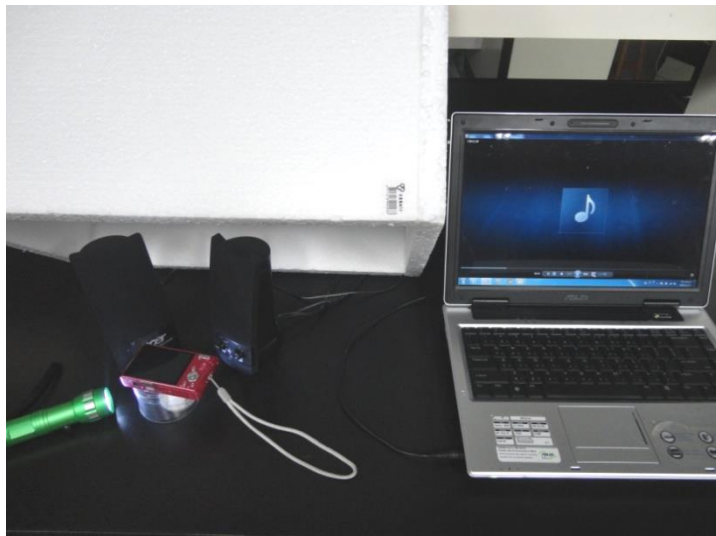
(3) 低頻率聲波對同性求偶的影響

對照組 無音源干擾

- i. 維持室內恆溫 (23~25℃)。
- ii. 自離心管中取出一隻破蛹未超過 8 小時的雄果蠅。
- iii. 另取一隻在果蠅試管中集體生長的性成熟雄果蠅。
- iv. 將上述 2 隻果蠅置入求偶平台，用相機錄下 1 小時的實驗過程。
- v. 重複步驟 i.到 iv.共八次，記錄其結果。

實驗組 低頻率聲波

- i. 維持室內恆溫（23～25℃）。
- ii. 自離心管中取出一隻破蛹未超過 8 小時的雄果蠅。
- iii. 另取一隻在果蠅試管中集體生長的性成熟雄果蠅。
- iv. 將上述 2 隻果蠅置入求偶平台。
- v. 播放低頻率（108.354Hz）聲波，用相機錄下 1 小時的實驗過程。
- vi. 重複步驟 i.到 v.共八次，記錄其結果。



圖十：聽覺實驗裝置

實驗六 不同頻率對雄果蠅同性求偶影響的程度

對照組 無音源干擾

- (1) 維持室內恆溫（23～25℃）。
- (2) 自離心管中取出一隻破蛹未超過 8 小時的雄果蠅。
- (3) 另取一隻在果蠅試管中集體生長的性成熟雄果蠅。
- (4) 將上述 2 隻果蠅置入求偶平台，用相機錄下 1 小時的實驗過程。
- (5) 重複步驟（1）到（4）共八次，記錄其結果。

實驗組一 中頻率聲波

- (1) 維持室內恆溫（23～25℃）。
- (2) 自離心管中取出一隻破蛹未超過 8 小時的雄果蠅。
- (3) 另取一隻在果蠅試管中集體生長的性成熟雄果蠅。
- (4) 將上述 2 隻果蠅置入求偶平台。
- (5) 播放中頻率（144.590Hz）聲波，用相機錄下 1 小時的實驗過程。
- (6) 重複步驟（1）到（5）共八次，記錄其結果。

實驗組二 高頻率聲波

- (1) 維持室內恆溫（23～25℃）。
- (2) 自離心管中取出一隻破蛹未超過 8 小時的雄果蠅。
- (3) 另取一隻在果蠅試管中集體生長的性成熟雄果蠅。
- (4) 將上述 2 隻果蠅置入求偶平台。
- (5) 播放高頻率（227.320Hz）聲波，用相機錄下 1 小時的實驗過程。
- (6) 重複步驟（1）到（5）共八次，記錄其結果。

實驗組三 低頻率聲波

- (1) 維持室內恆溫（23～25℃）。
- (2) 自離心管中取出一隻破蛹未超過 8 小時的雄果蠅。
- (3) 另取一隻在果蠅試管中集體生長的性成熟雄果蠅。
- (4) 將上述 2 隻果蠅置入求偶平台。

(5) 播放低頻率 (108.354Hz) 聲波，用相機錄下 1 小時的實驗過程。

(6) 重複步驟 (1) 到 (5) 共八次，記錄其結果。

6. 計算分數

(1) 複迴歸分析及加權方式

我們先將 Orientation、Following、Tapping、Wing vibration 與 Licking 對 Attempting Copulation 做複迴歸分析，得到這 5 項步驟的發生對 Attempting Copulation 所造成的影響顯著程度，再來加權其步驟發生次數所代表的成績。

依 p 值的大小來評斷其步驟的影響，得到的結果為：

Wing vibration > Orientation > Licking > Following > Tapping

其中 Wing vibration 對 Attempting Copulation 的影響最為顯著 ($p < 0.001$) Orientation 與 Licking 其次 ($p < 0.05$)，Following 與 Tapping 則無顯著影響。

依照複迴歸分析結果，我們的加權方式如下：

Attempting Copulation 發生一次計為 10 分，得到單獨成績 A。

Wing vibration 發生一次計為 5 分，得到單獨成績 W。

Orientation 發生一次計為 4 分，得到單獨成績 O。

Licking 發生一次計為 2 分，得到單獨成績 L。

Following 與 Tapping 發生一次皆計為 1 分，得到單獨成績 F 與 T。

(2) 預設分數 (Courtship index, CI)

CI 為各行為發生次數的加權分數總和，即 $CI = A + W + O + L + F + T$ 。

7. 統計分析

進行 CI 資料分析時，實驗一、二、三、五我們用 T test（假設母體變異數相等）來比較對照組與實驗組之間的差異。實驗四、六、七我們用單因子變異數分析（ANOVA, Analysis of Variation）來比較多組結果之間的差異。繪製圖表時，以英文字母表示各組之間有無顯著差異，若不同組別之間沒有顯著差異，則以相同的字母標示之；若不同組別之間具有顯著差異，則以相異的字母表示之。

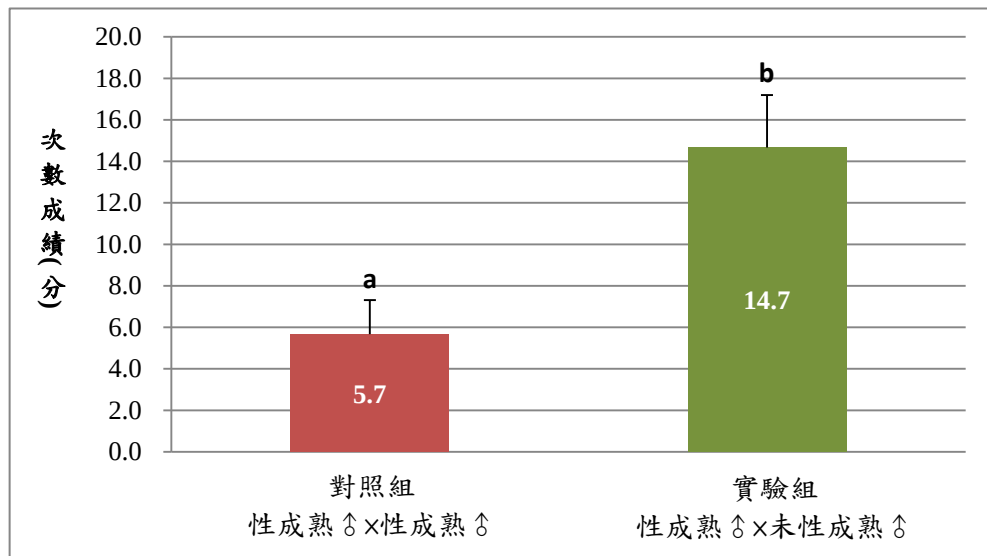
參、 研究結果與討論

一、研究結果

1. 實驗一 同性求偶中，成熟雄果蠅辨識配偶性成熟的能力

圖十一指出，2 隻皆為性成熟之雄果蠅的次數成績偏低，實驗組（性成熟♂×未性成熟♂）的 CI 平均數明顯比對照組（性成熟♂×性成熟♂）高，且二者在統計上具有顯著差異($p < 0.05$)。由表一可知，對照組並無發生 Attempting Copulation，表示求偶對象性成熟與否會影響雄果蠅的交尾意願。結果更明顯指出，在同性求偶的行為中，成熟雄果蠅偏好對未性成熟的雄果蠅進行求偶。

故在後續實驗，我們以「性成熟雄果蠅與未性成熟雄果蠅」作為實驗對象，繼續比較不同變因對同性求偶行為造成的影響。



圖十一：性成熟變因下的 CI 平均數（N=6）

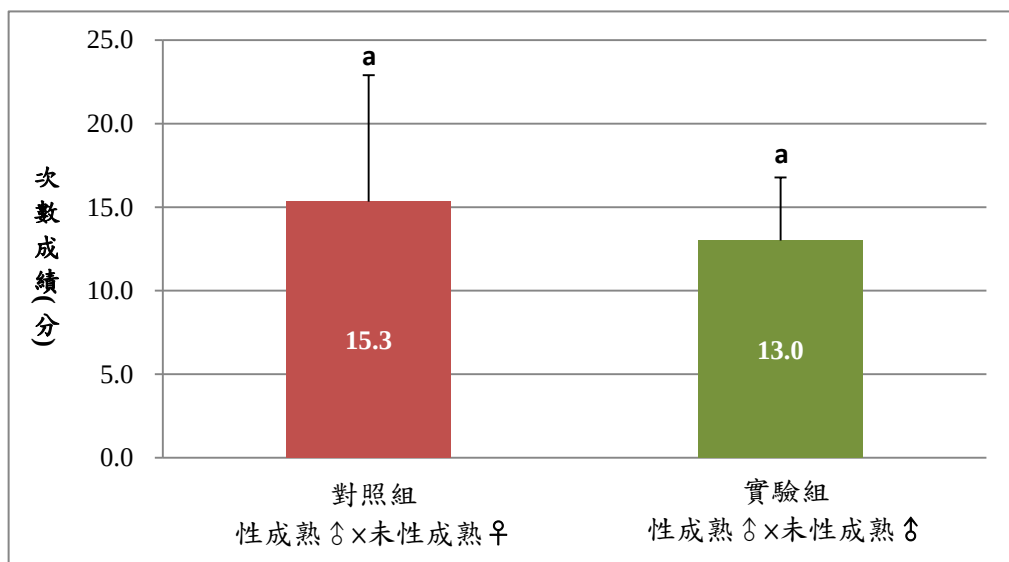
表一：性成熟變因下的求偶成績

	Orientation	Following	Tapping	Wing vibration	Licking	Attempting Copulation	平均 (分)
對照組	0	1	17	10	6	0	5.7
實驗組	4	8	29	5	22	20	14.7

2. 實驗二 成熟雄果蠅辨識配偶性別的能力

根據 T test 分析，對照組（性成熟♂×未性成熟♀）與實驗組（性成熟♂×未性成熟♂）之間無顯著差異。從圖十二可知，性成熟雄果蠅不論性別，皆會對未成熟果蠅進行求偶；由表二可看出，Attempting Copulation 發生的次數差距小，即無論未性成熟果蠅的性別，性成熟雄果蠅皆會試圖交尾。

另一方面，由表二的數據顯示出，性成熟果蠅對未性成熟雄果蠅的 Tapping 次數明顯大於對照組（未性成熟♀），推論雄果蠅想藉觸覺來確定配偶的性別。由結果可證明，性成熟雄果蠅在配偶未性成熟的情況下，無法辨識配偶的性別。



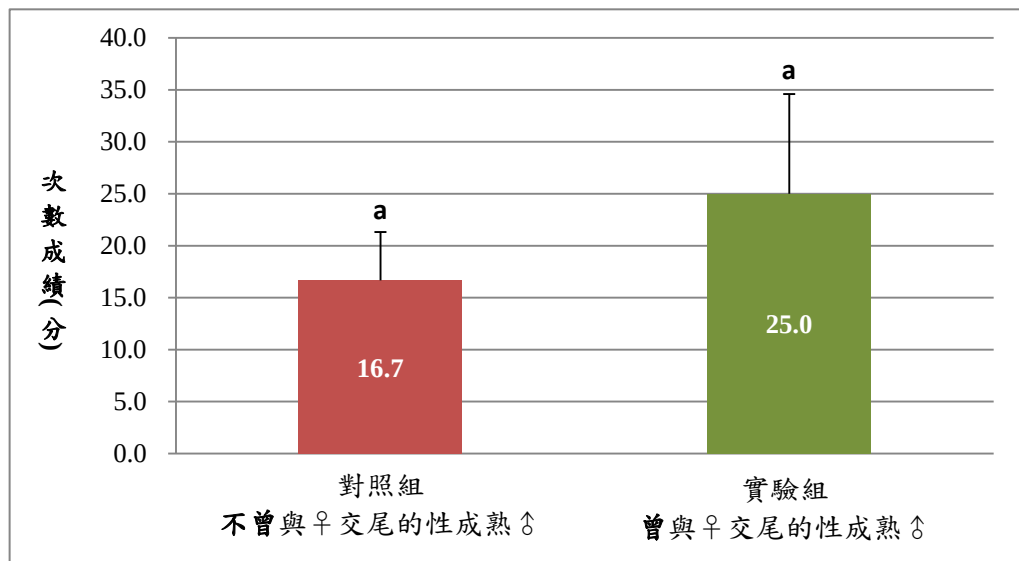
圖十二：性別變因下的 CI 平均數 (N=6)

表二：性別變因下的求偶成績

	Orientation	Following	Tapping	Wing vibration	Licking	Attempting Copulation	平均 (分)
對照組	4	7	13	50	8	10	15.3
實驗組	0	7	24	15	12	20	13.0

3. 實驗三 異性的求偶經驗對雄果蠅同性求偶的影響

由圖十三可發現，實驗組的 CI 平均數較高。雖然對照組（性成熟♂不曾與♀交尾）與實驗組（性成熟♂曾與♀交尾）之間無顯著差異，但在求偶步驟發生次數的記錄中仍有明顯的不同。從表三可看出，實驗組的 Tapping、Licking 與 Wing vibration 的發生次數皆超過對照組，且只有實驗組發生試圖交尾的情形，我們推論，曾與雌果蠅交尾過的雄果蠅較容易產生同性求偶行為。



圖十三：經驗變因下的 CI 平均數 (N=6)

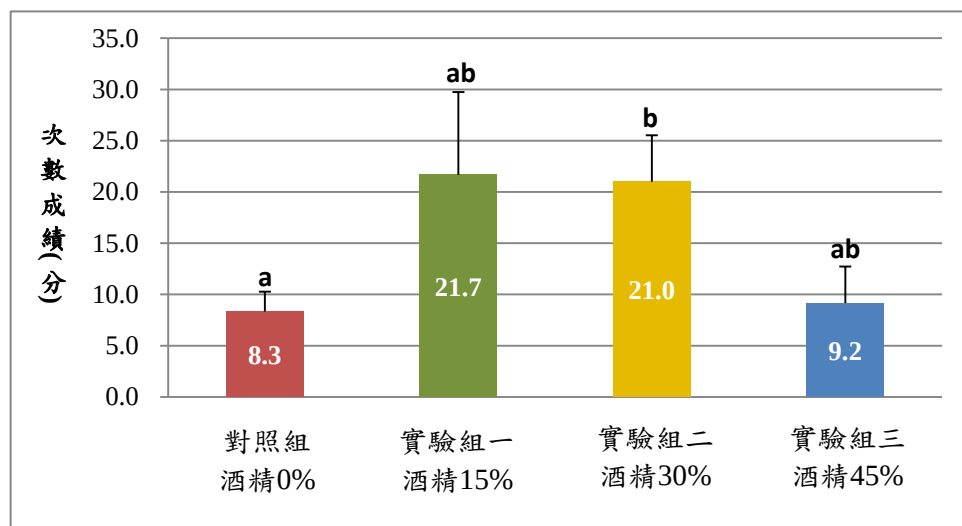
表三：經驗變因下的求偶成績

	Orientation	Following	Tapping	Wing vibration	Licking	Attempting Copulation	平均 (分)
對照組	4	5	28	35	28	0	16.7
實驗組	0	10	34	40	46	20	25.0

4. 實驗四 不同酒精濃度對雄果蠅同性求偶的影響

由圖十四可看出，酒精 0% 的 CI 平均數最低，且其與酒精 30% 具有顯著差異 ($p < 0.05$)，故推論 30% 對果蠅同性求偶的影響較為明顯。由表四可知，酒精 15% 發生 Wing vibration 與 Attempting Copulation 的次數最多，顯示酒精 15% 可促進特定步驟的求偶行為。爾後，果蠅的求偶次數隨著濃度上升而下降。酒精 45% 分數較低，推測是酒精吸入過多導致其意識不清，同時也降低了果蠅的活動力。酒精的吸收是藉由嗅覺和味覺，可更進一步推論求偶過程中，嗅覺與味覺扮演著重要角色。

由此證明，適當的酒精濃度會促進雄果蠅的同性求偶。



圖十四：酒精變因下的 CI 平均數 (N=6)

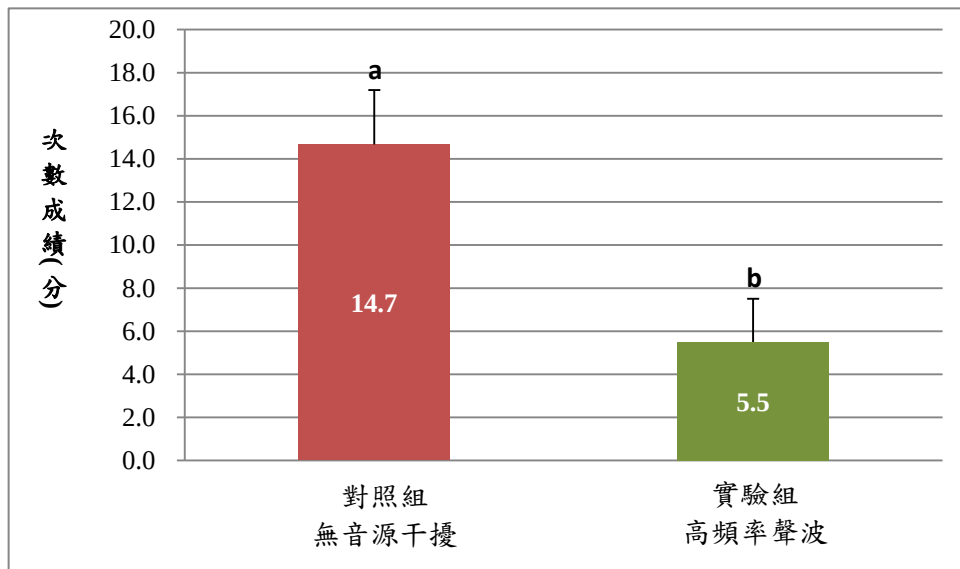
表四：酒精變因下的求偶成績

	Orientation	Following	Tapping	Wing vibration	Licking	Attempting Copulation	平均 (分)
0%	0	7	23	5	12	0	8.3
15%	4	3	37	40	16	30	21.7
30%	8	13	56	25	12	0	21.0
45%	0	10	24	5	16	0	9.2

5. 實驗五 聽覺與雄果蠅同性求偶的關係

(1) 高頻率聲波對同性求偶的影響

由圖十五可發現，對照組的 CI 平均數明顯大於實驗組，再藉由 T test 分析，我們得知對照組（無音源干擾）與實驗組（高頻率聲波）之間具有顯著差異（ $p < 0.05$ ）。由表五來判斷 2 組之間的求偶次數差異，可發現實驗組大多數步驟的發生次數皆低於對照組。藉此可證明高頻率聲波會導致果蠅同性求偶意願降低。



圖十五：聽覺變因下的 CI 平均數（高頻率）（N=6）

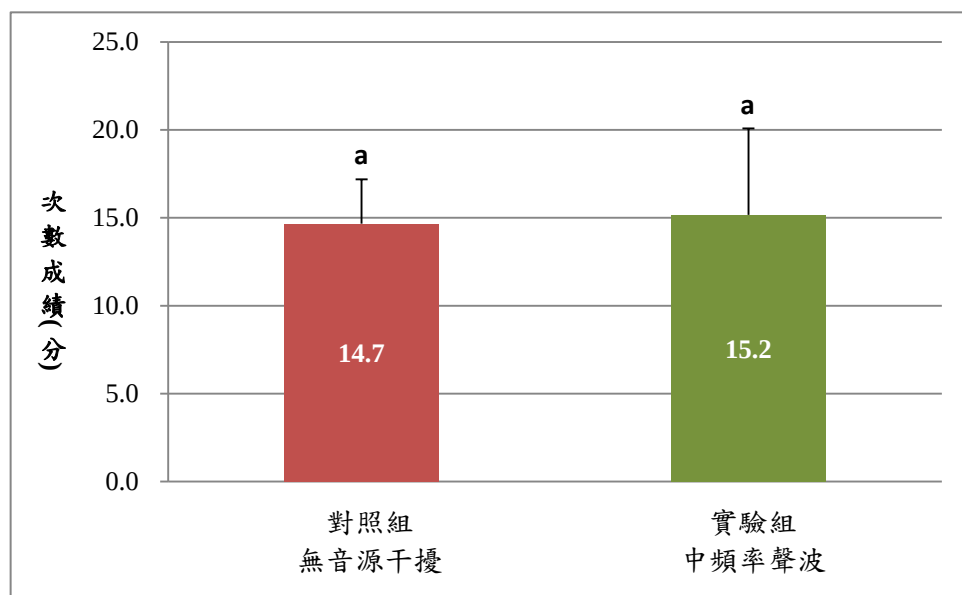
表五：聽覺變因下的求偶成績（高頻率）

	Orientation	Following	Tapping	Wing vibration	Licking	Attempting Copulation	平均 (分)
對照組	4	8	29	5	22	20	14.7
實驗組	0	3	15	5	6	0	5.5

(2) 中頻率聲波對同性求偶的影響

由圖十六可看出，對照組（無音源）與實驗組（中頻率聲波）的 CI 平均數差異不大。但從表六可看出，實驗組發生 Wing vibration 的次數遠大於對照組，卻無 Attempting Copulation 的行為出現。

由此可推論，中頻率聲波會對果蠅同性求偶中的特定行為造成影響。



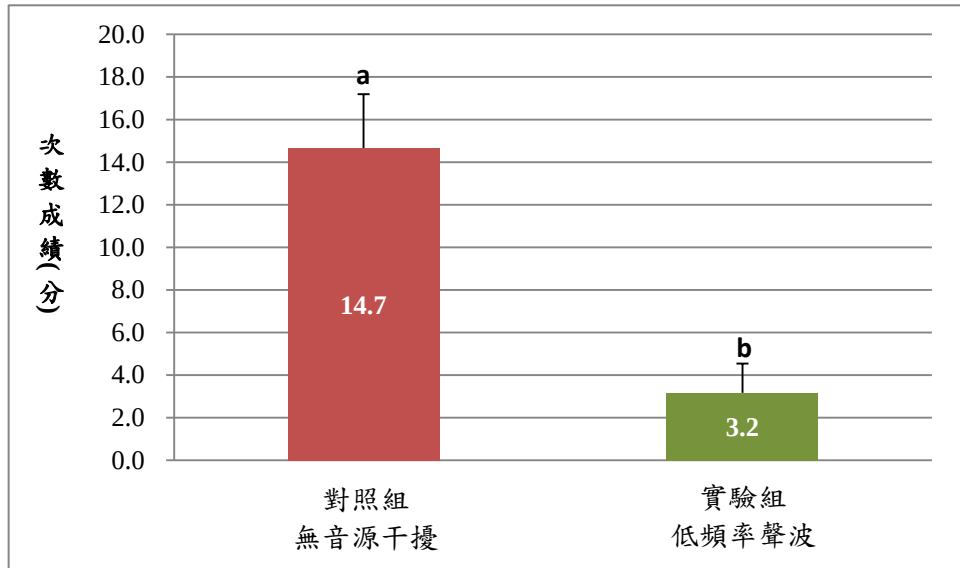
圖十六：聽覺變因下的 CI 平均數（中頻率）（N=6）

表六：聽覺變因下的求偶成績（中頻率）

	Orientation	Following	Tapping	Wing vibration	Licking	Attempting Copulation	平均 (分)
對照組	4	8	29	5	22	20	14.7
實驗組	4	1	26	55	12	0	15.2

(3) 低頻率聲波對同性求偶的影響

由圖十七與 T test 分析可發現，低頻率聲波對果蠅同性求偶造成的影響極為顯著 ($p < 0.01$)。由表七可知，低頻率聲波下的求偶行為發生率極低，由此可證明，低頻率聲波會導致果蠅同性求偶意願降低。同時也再一次證明，在同性求偶行為中，果蠅的聽覺扮演重要的角色。



圖十七：聽覺變因下的 CI 平均數（低頻率）(N=6)

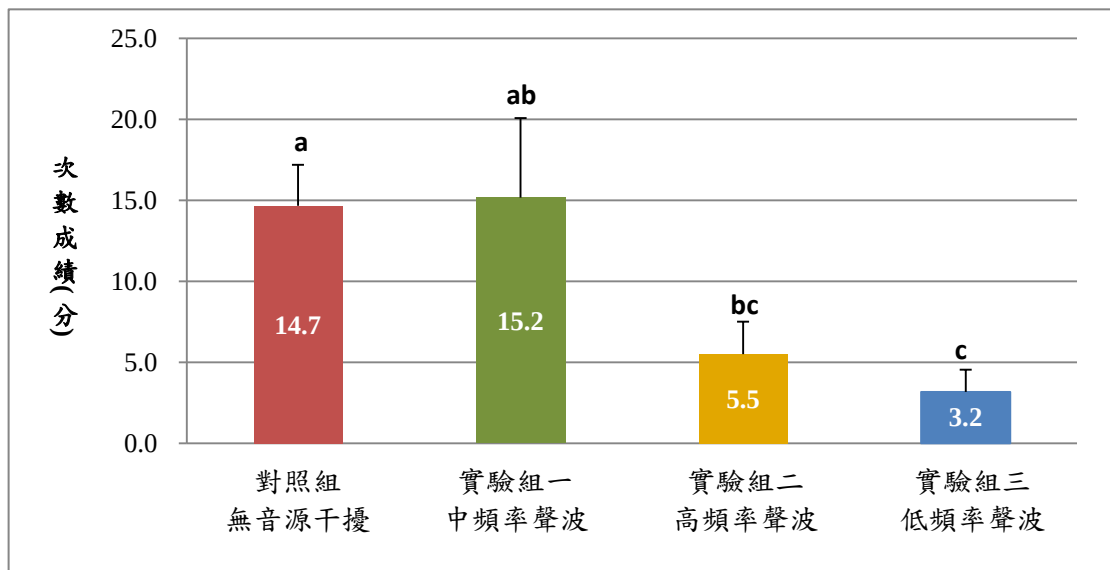
表七：聽覺變因下的求偶成績（低頻率）

	Orientation	Following	Tapping	Wing vibration	Licking	Attempting Copulation	平均 (分)
對照組	4	8	29	5	22	20	14.7
實驗組	0	2	11	0	6	0	3.2

6. 實驗六 不同頻率對雄果蠅同性求偶影響的程度

由圖十八可以發現，與其他組別相比，低頻率相對較低。經過分析，可得知對照組與中頻率對低頻率皆具有顯著差異 ($p < 0.05$)，而高頻率與中頻率之間無顯著差異。如此可證明，低頻率聲波抑制果蠅同性求偶最為顯著。

在三種狀態下都沒有進行 Attempting Copulation，可以推論聲波干擾可能會抑制交尾的發生。



圖十八：頻率變因下的 CI 平均數 (N=6)

表八：頻率變因下的求偶成績

	Orientation	Following	Tapping	Wing vibration	Licking	Attempting Copulation	平均 (分)
對照組	4	8	29	5	22	20	14.7
中頻率	4	1	26	55	12	0	15.2
高頻率	0	3	15	5	6	0	5.5
低頻率	0	2	11	0	6	0	3.2

二、討論

1. 性成熟與未性成熟的差別

性成熟與未性成熟之間存在費洛蒙的差異。由文獻（Donald A. Gailey, F. Rob Jackson and Richard W. Siegel, 1982）得知，未性成熟的雄果蠅會分泌一種化學物質，促進雄果蠅間的同性求偶。由實驗一發現，2 隻性成熟雄果蠅之間並無發生 Attempting Copulation 的情形，且對照組（性成熟 ♂×性成熟 ♂）發生 Licking 的次數亦遠小於實驗組（性成熟 ♂×未性成熟 ♂），我們推測是未性成熟的雄果蠅分泌了某種不同於性成熟雄果蠅的費洛蒙，影響「試圖交尾」的發生，而雄果蠅在舔舐配偶的生殖器官（Licking）時，可藉由嗅覺與味覺來得知配偶是否性成熟。由實驗結果證明，性成熟雄果蠅偏好對未性成熟之果蠅進行同性求偶，且推測性成熟雄果蠅具有分辨「性成熟雄果蠅和未性成熟雄果蠅之間差異」的能力。

2. 異性求偶經驗對果蠅同性求偶造成的影響

由實驗三可看出，實驗組（曾與雌果蠅交尾）多種求偶行為的發生次數皆比對照組多。故我們推論，曾與雌果蠅交尾過的雄果蠅較容易產生同性求偶行為。

文獻（Michelle Kodis, 1998）指出，雄果蠅精液裡的費洛蒙能以多種方式影響甚至控制雌果蠅的繁殖，包括刺激排卵、抑制雌蠅的交尾欲望，來阻卻其他雄果蠅求偶。從實驗二可得知，性成熟雄果蠅無法辨識未性成熟果蠅的性別，無論求偶對象是雄性或雌性，皆會進行求偶，而由實驗三可發現，實驗組（曾與異性交尾過的 ♂×未性成熟 ♂）發生 Licking 的次數明顯較高，我們推測是雄果蠅會藉由舔舐求偶對象生殖器官上的費洛蒙，來辨識其是否有和其他果蠅交尾過。

3. 酒精變因對果蠅個體造成的影響

(1) 酒精與多巴胺 (Dopamine) 的關係

近期的文獻 (Hyun-Gwan Lee, 2008) 提出，酒精會促進果蠅的同性求偶，卻也會使果蠅交尾時出現「無力」的情形。

酒精已被證實會抑制果蠅腦內多巴胺的分泌，多巴胺不足可能引起「男男果蠅」的行為。我們更進一步證實**特定濃度的酒精會促進同性求偶，但濃度過高後反而有抑制現象出現。**

(2) 果蠅對酒精的依賴

美國《科學》雜誌 (Science, 2012) 曾提到，雄性果蠅在求愛遭到拒絕後會較青睞含有酒精的食物。這是科學家第一次發現，社交活動能夠影響果蠅未來的行為。研究人員表示，求偶不成的果蠅腦中的神經胜肽 (neuropeptide F) F 分子較少，促使他們轉向酒精尋求慰藉。此創新的研究報導可結合果蠅與酒精的關連性，進而從異性求偶實驗推展至同性求偶的範疇。

(3) 酒精耐受力的差異

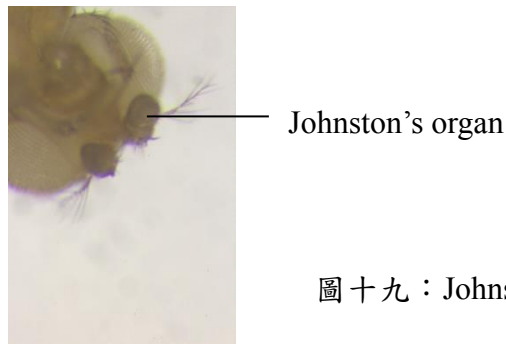
經實驗過後，我們發現每隻果蠅對酒精的耐受力不同。少數果蠅在酒精濃度 45% 的環境下，會有行動力下降甚至昏厥的情形出現；另一方面，少數果蠅則會變得異常興奮，身軀顫抖且不停地環繞著求偶平台。酒精耐受力的個體差異可能導致研究有些微誤差，本實驗去除了酒精濃度 45% 的極端值以減少過大的誤差。

(4) 高濃度的酒精易導致果蠅的死亡

在酒精的實驗中（實驗四），我們曾加入酒精濃度 60% 進行比較，但經過六次實驗後，我們發現暴露在濃度 60% 環境下的果蠅死亡率遠高於其他濃度的酒精，考量酒精耐受力的因素，推論高濃度酒精易導致果蠅的死亡。

4. 聽覺對果蠅求偶的重要性

根據文獻（黎思宇，2012），果蠅接收聲音的方式是藉由觸角第二節的聽覺器官（Johnston's organ）神經接收訊息。



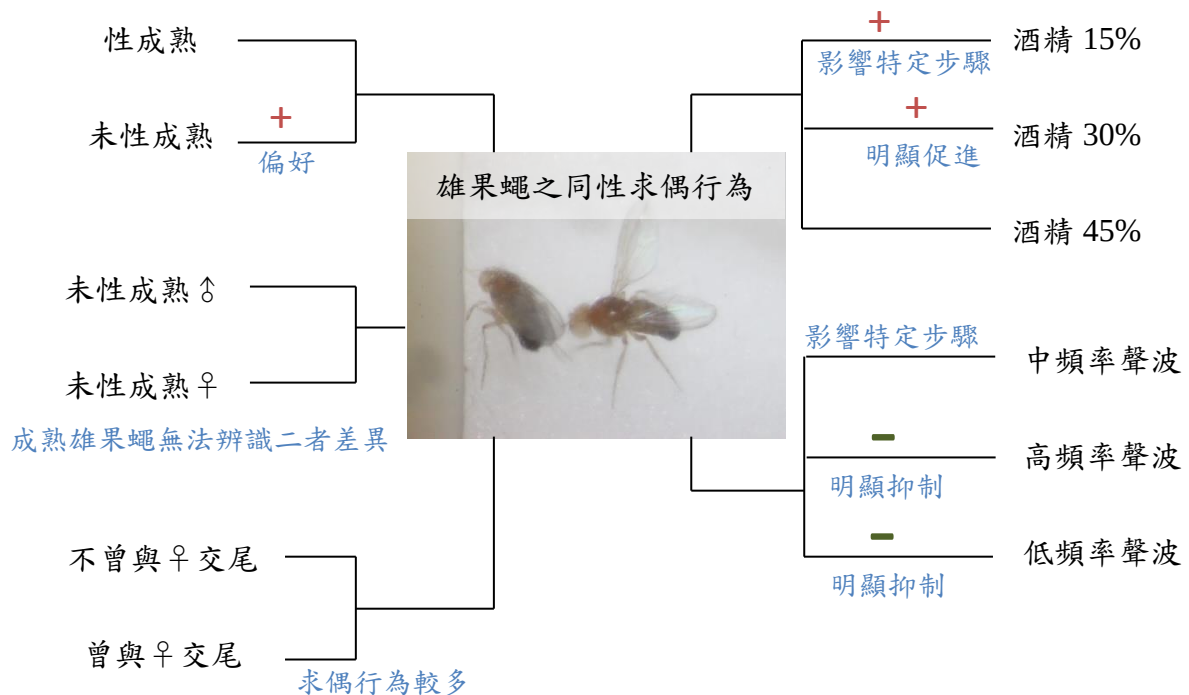
圖十九：Johnston's organ

由實驗五之二（中頻率）可得知，中頻率會對果蠅的部分行為造成影響；從實驗五之三（低頻率）可發現，低頻率環境下的果蠅，大部分的求偶行為皆遭到抑制。由此可推論，中頻率聲波會對果蠅同性求偶中的特定行為造成影響，而低頻率聲波則會大幅降低果蠅同性求偶行為的發生次數。然而，中頻率（144.590Hz）與低頻率（108.354Hz）之間僅差距 36Hz，實驗結果卻有如此顯著的差異存在，故推測果蠅具有聽覺敏感度，其可發現聲波的頻率差異。

肆、 結論與應用

一、結論

1. 性成熟雄果蠅偏好對未性成熟之果蠅進行同性求偶。
2. 性成熟雄果蠅在配偶未性成熟的情況下，無法辨識配偶的性別。
3. 相較於其他濃度的酒精，30%對雄果蠅同性求偶的促進最為顯著。
4. 嗅覺與味覺在雄果蠅同性求偶行為中扮演著重要的角色。
5. 高頻率與低頻率聲波皆會導致雄果蠅同性求偶意願降低。
6. 聽覺是雄果蠅在同性求偶行為中的重要感官。



圖二十：研究結果示意圖

二、未來展望與應用

在果蠅的 1.3 萬個基因中，有 60%與人的基因相似或相近，且目前已證實，我們和果蠅記憶形成、學習等機制很相似，那麼人類性反應的運作機制跟果蠅應該也有一定程度的相關性。

雄果蠅之同性求偶行為，使許多科學家探討行為學與基因變異的交互影響。為何帶有「控制果蠅求偶之基因」(tra、fru 與 dsx) 的果蠅，在自然環境中會進行同性求偶而無意繁衍後代，此基因卻依然沒有被天擇所淘汰？我們對果蠅之同性求偶行為尚有許多未知的領域，包括基因層面的變異與果蠅的求偶機制等，以下幾點值得我們繼續探討：

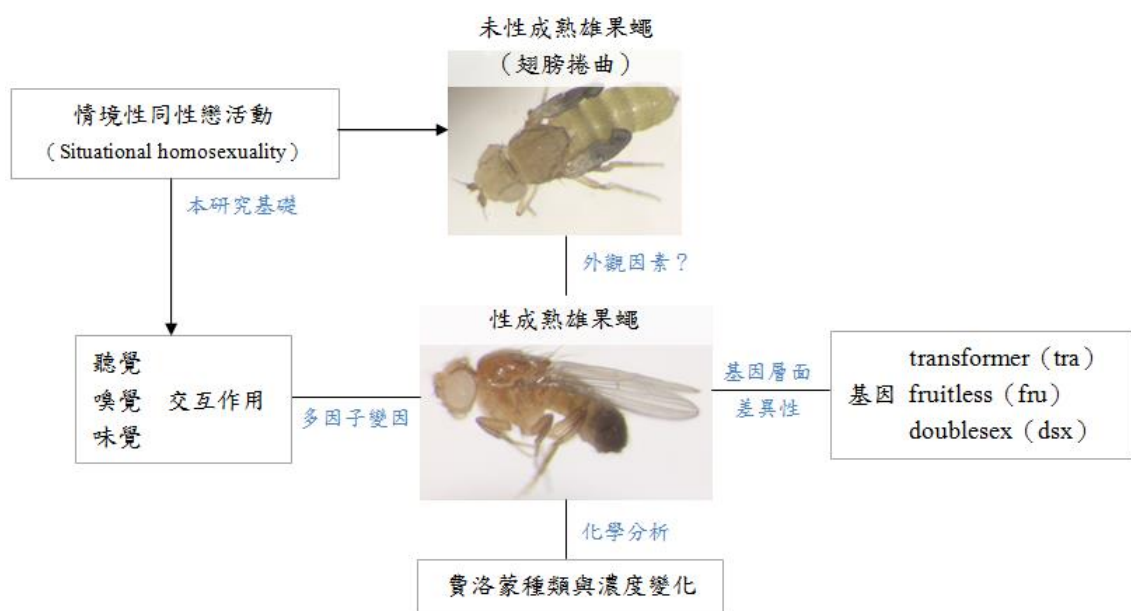
1. 未性成熟的程度定義

剛破蛹的果蠅翅膀尚未展開，故我們將「未性成熟」分為兩類，一為翅膀處於捲曲狀態，另一為翅膀開展。我們曾採用翅膀未展開的果蠅作為實驗對象，但實驗過程發現，性成熟雄果蠅不會對翅膀捲曲的未性成熟果蠅進行求偶，反而會排斥牠們的接近，我們推論未性成熟果蠅的外觀會影響性成熟雄果蠅的求偶行為，但需要進行更多的實驗來證明。

2. 本實驗主要在研究果蠅的同性求偶，希望能再加入更多不同的變因交互作用，探討各項感官對雄果蠅同性求偶造成影響的實際比例。本研究以單因子變因為主，證實了聽覺、嗅覺與味覺皆會對雄果蠅的同性求偶造成影響。若要探討各項感官實際影響比例，需要加入多因子變因進行實驗與討論。

3. 本實驗採用求偶基因未受影響的純品系果蠅，若再更為深入探究果蠅的同性求偶，宜實際檢測基因層面的差異性與 transformer (tra)、fruitless (fru) 和 doublesex (dsx) 基因影響同性求偶的機制。

4. 本實驗所探討的同性求偶行為，大多屬於情境性同性戀活動（Situational homosexuality），也就是在缺乏雌性的狀態下所產生的反應，未來可轉而研究「真正具有控制果蠅求偶的轉殖基因」與「不帶有此類基因」的果蠅同性求偶之間的差異。
5. 探討異性求偶與同性求偶機制上的差異。利用化學分析性成熟雄果蠅、未成熟雄果蠅、和異性有過交尾經驗的雄果蠅，其身上費洛蒙的種類或濃度變化。



圖二十一：未來展望示意圖

伍、 參考文獻

1. Donald A. Gailey, F. Rob Jackson and Richard W. Siegel, 1982 Male Courtship in *Drosophila*: The Conditioned Response to Immature Males and Its Genetic
2. Hyun-Gwan Lee, Young-Cho Kim, Jennifer S. Dunning and Kyung-An Han, 2008 Recurring Ethanol Exposure Induces Disinhibited Courtship in *Drosophila*
3. Michelle Kodis, 1998 Love Scents : How Your Natural Pheromones Influence Your Relationships, Your Moods, and Who You Love
4. Nicolas Svetec and Jean-Francois Ferveur, 2004 Social experience and pheromonal perception can change male-male interactions in *Drosophila melanogaster*
5. 黃鈞源，2010 探討調控果蠅雄性間求偶行為之多巴胺神經網路
6. 黎思宇，2012 果蠅腦內聽覺神經網路圖譜
7. 駱韻文，2005 用異位表現法篩選與果蠅發育相關基因 *eyg*, *Dip3*, *Draf* 功能相關的基因

評語

研究主題有趣而在生態、演化及行為學上很有價值。建議進一步深入探討研究物種求偶行為及發生同性求偶現象的原因(找出誘發對同性個體作出 courtship 行為的因子)。