

國立臺灣師範大學生命科學系碩士論文

新、舊打鬥經驗是否會改變彼此對後續
打鬥行為的影響

**How does a new contest experience interact
with an old one to influence subsequent
contest behavior?**

研 究 生：黃郁雲
Yu-Yun Huang

指 導 教 授：許鈺鸚 博士
Yuying Hsu

中華民國一百年十二月

謝辭

本研究能夠順利完成，首先我要感謝我的指導教授 許鈺鸚博士。三年半的碩士學習研究中，感謝老師對我的教導，讓我學習到邏輯性的思考與表達，分析事物的結構以及如何回答科學性的問題，並且幫助我完成這份論文。也很感謝老師給予我許多機會，讓我學習如何管理實驗室，鼓勵我出國進修、參與國際研討會，讓我認識許多外國學者。跟著老師學習的這幾年，讓我有更寬廣的視野和多元的思維，謝謝老師。其次，我要感謝兩位論文口試委員，台灣師範大學杜銘章博士以及東海大學卓逸民博士，對我的論文提出重要的建議與指教。接著我要感謝參與實驗資料收集的所有人：李依涵、陳昱儒、郭傲寰、黃暉霖、葉韋稔和高緯，你們的協助讓我可以加快速度完成實驗的部分；也要感謝吳雅婷仍持續在為這份研究收集資料中。另外，我也要感謝 Alan Watson 在英文上的指導和修飾。以上所有人的貢獻讓這份研究更加完整，謝謝大家。另外，也要感謝行政院國家科學委員會補助研究經費（計畫編號：NSC 100-2621-B-003-004-MY3）。

在做為研究生的日子裡，感謝實驗室的夥伴們：共同奮鬥的家怡，與你共事讓我學到積極和效率，謝謝你陪我面對許多研究或生活中的大小事物；冷靜沉穩的誠裕，謝謝你在我緊張或情緒低落時給予安定的力量；帶領、教導我許多的怡婷，你是個好姊姊；一起在國外生活半年的張靖，那真是歡樂的時光啊；才華洋溢的明義，美術、音樂和搞笑你每樣都很厲害耶！感謝學長姐宗楷、依涵和利貞，學弟妹昱儒、傲寰和暉霖，助理雅婷對這份研究提出的寶貴意見，以及陪我度過研究生的日子。最後，我要感謝我的家人容忍我的任性，讓我無後顧之憂的完成學業。

摘要

近期打鬥的勝負結果會影響到個體後續的打鬥行為：有過獲勝/落敗經驗的個體，再次遇到競爭對手時，其攻擊性及打鬥獲勝機率往往會提高/降低（勝者/敗者效應）。打鬥經驗對個體的影響力可能隨著時間的過去或是因為獲得其他打鬥經驗而改變。打鬥經驗的影響力隨著時間的過去而衰退在許多的研究中都有發現；然而，雖然在野外動物可能短時間內經歷多次的打鬥，卻很少有研究去探討不同的打鬥經驗是否會改變彼此的影響力，而影響到不同經驗間效應的整合。本研究藉由給予紅樹林鱗魚 *Kryptolebias marmoratus* 兩次打鬥經驗（在打鬥測試的前兩天與前一天各給予一次打鬥經驗），檢測此兩次經驗是否會互相影響彼此的效應，如果經驗間會互相作用，則兩次經驗之效應的總和會高於或低於累加總和；如果經驗間不會互相作用，則兩次經驗以簡單的累加方式影響個體後續的打鬥行為。由於此魚的經驗效應會受到一個月前勝敗結果的影響，因此實驗時將最近一次打鬥（一個月前）之獲勝和落敗的個體分開測試；同一打鬥配對的個體具有相同之一個月前的勝敗結果（勝者或敗者配對）。結果顯示（1）不論是勝者或敗者配對，個體的打鬥行為明顯的受到兩天前落敗經驗的影響，表現出敗者效應；而兩天前之獲勝經驗所造成之勝者效應則幾乎偵測不到；（2）一個月前的勝敗結果會影響到近期兩次打鬥經驗的整合：敗者配對之個體，若連續獲得兩次獲勝經驗，其率先鯰蓋展示的機率會高於簡單累加效應的預期值，顯示此連續兩次的獲勝經驗所造成的效應總和高於兩個經驗之個別效應的加總；而勝者配對之個體，若連續獲得兩次落敗經驗，其率先鯰蓋展示、率先攻擊和獲勝機率皆低於簡單累加效應的預期值，表示連續兩次的落敗經驗所造成的效應總和高於兩個經驗之個別效應的加總。由本研究得知，連續兩次打鬥經驗之效應的整合不都只是簡單地累加其影響力，連續兩次的獲勝或落敗經驗可能會互相作用增強彼此的影響力。

關鍵字：勝者效應、敗者效應、經驗整合、*Kryptolebias marmoratus*

Abstract

The outcomes of recent contests are known to influence an individual's behavior in subsequent contests: a winning/losing experience increases/decreases an individual's aggressiveness and probability of winning a subsequent contest (winner/loser effect). Animals in the field are likely to have frequent contest encounters, but how these multiple experiences combine to influence an individual's subsequent contest behavior is rarely explored. In this study, I gave individuals of *Kryptolebias marmoratus*, a mangrove killifish, two contest experiences (2 days and 1 day prior to a staged contest) to examine whether the effects of these two experiences were additive or whether the effect of one experience was changed by interaction with the other. Because contest decision in this fish is influenced by experience acquired as long as one month previously, individuals that had won their last contest (about one month before this study) were paired up among themselves, as were those that had lost, and tested separately as winner and loser pairs. The results showed that a losing experience received two days previously significantly influenced fighting behavior in contests staged and caused detectable loser effects in both winner and loser pairs. A winning experience received two days previously, on the other hand, had no significant effect on the fighting behavior in contests. More interestingly, the results also showed that the way in which the two recent contest experiences combined depended on the outcome of the contest that the fish participated in one month before this study. In loser pairs, two recent consecutive winning experiences increased an individual's probability of initiating gill displays more than if the effects of the two experiences had been additive. By contrast, in winner pairs, two consecutive losing experiences reduced an individual's probability of initiating gill displays, initiating attacks and winning more than if the effects of the two experiences had been additive.

This result may indicate that two consecutive winning or losing experiences enhance each other such that their combined effect is more than the additive.

Keywords: Winner effect, Loser effect, Experience integration, *Kryptolebias marmoratus*

目錄

第一章 前言.....	01
第一節 動物打鬥.....	01
第二節 打鬥經驗.....	02
第三節 經驗的影響力與資訊的可信度.....	02
第四節 <i>Kryptolebias marmoratus</i> 的打鬥行為.....	04
第五節 研究目的.....	05
第二章 研究方法與材料.....	08
第一節 實驗物種.....	08
第二節 實驗設計.....	09
第三節 實驗方法.....	14
第四節 行為定義.....	16
第五節 統計分析.....	16
第三章 結果.....	18
第一節 第一天舊經驗所造成之敗者和勝者效應.....	18
第二節 新、舊經驗效應之整合.....	20
第四章 討論.....	23
第一節 兩個打鬥經驗間的交互作用.....	23
第二節 勝、敗者效應的持久性.....	25
第三節 結論.....	26
第五章 參考文獻.....	28
表.....	34
圖.....	36

第一章 前言

本研究探討多次打鬥經驗間是否會有交互作用而改變彼此對後續打鬥行為的影響。首先，我會闡述動物的競爭以及個體的打鬥行為是如何受到先前打鬥經驗的影響，接著敘述先前經驗的影響力如何因為時間的過去或是其他經驗而改變，最後說明我的研究目的。

第一節 動物打鬥

動物往往會經由打鬥的方式來競爭有限的資源（例如：食物 Chapman & Kramer 1996; 配偶 Austad 1983; 繁殖地 Eckert & Weatherhead 1987; 遮蔽物 Martin & Moore 2008）。然而，在打鬥過程中，個體可能需要付出代價。打鬥的代價包括時間和能量的消耗（Elaine Thorpe *et al.* 1995）、身體的損傷（Neat *et al.* 1998）以及被捕食風險的提升（Brick 1999）等。因此，個體的打鬥策略可能會受到資源的價值和打鬥時可能需付出的代價的影響（Maynard Smith 1974; Parker 1974）。許多研究發現，隨者資源價值的增加，個體會更願意參與打鬥，並且打鬥的激烈程度會提升（Johnsson & Forser 2002; Buena & Walker 2008; Elias *et al.* 2010）。例如，雄性皿網蛛 *Frontinella pyramitela* 會為了爭奪雌蛛而打鬥，並且雄蛛會評估雌蛛的生殖價值（未受精卵數量），當雌蛛體內的未受精卵的數量較高時，雄蛛的打鬥意願也較高，打鬥時間較長（Austad 1983）。另外，前人研究亦發現，當個體相對打鬥能力降低（Enquist & Leimar 1983; Arnott & Elwood 2009）或者被捕食風險較高時（Brick 1999），而造成打鬥代價提升時，個體的打鬥策略會改變，提早放棄打鬥或是使用較不激烈的打鬥行為，以避免代價增加。例如：Morrell *et al.* (2005) 發現當招潮蟹 *Uca mjoebergi* 打鬥雙方的體型差異愈大時，其打鬥時間會縮短。另外，Brick (1999) 的實驗顯示當雄性慈鯛魚 *Nannacara anomala* 打鬥中有天敵的模型出現時，個體會維持在低激烈程度的打鬥行為較久之後才會進入激烈互咬的階段。

第二節 打鬥經驗

除了資源價值與打鬥代價的大小之外，先前的打鬥經驗也會影響到個體後續的打鬥行為 (Schuett 1997; Drummond & Canales 1998; Bergman *et al.* 2003；並參考 Hsu *et al.* 2006)：獲得贏的經驗後，個體在後續打鬥時會表現的較積極主動，並且獲勝機率會提高，稱為勝者效應 (winner effect)；反之，獲得輸的經驗後，個體在下一次打鬥時會表現的較為退卻，並且獲勝機率會降低，稱為敗者效應 (loser effect)。一般認為 (Whitehouse 1997; Hsu *et al.* 2006; Rutte *et al.* 2006) 個體可能藉由過去的打鬥經驗來評估自身的打鬥能力，於獲勝/落敗後提升/降低對自身打鬥能力之評估，進而降低/提升對在打鬥時可能需要付出的代價之預期，而改變打鬥策略。

獲勝和落敗經驗對打鬥行為影響的程度以及持久度往往有所差異 (Hsu *et al.* 2006；另外參考 Huang *et al.* 2011)，許多研究指出落敗經驗的影響程度比獲勝經驗來的高、而且持續的更久。例如，一個三棘刺魚 *Gasterosteus aculeatus* 的研究 (Bakker *et al.* 1989) 顯示其勝者效應會在三個小時內消退，而敗者效應卻可持續超過六個小時。一個使用銅頭蛇 *Agkistrodon contortrix* 所進行的研究 (Schuett 1997)，則發現此物種沒有勝者效應，可是有顯著的敗者效應，並且此敗者效應可持續至七天以上。另外，在使用藍腳鰹鳥 *Sula nebouxii* 的一項研究 (Drummond & Canales 1998) 中則發現勝者效應大約在六天內消退，而敗者效應可持續至少十天以上。勝者和敗者效應的持續時間不同，可能與獲勝、落敗經驗之資訊的重要性有關 (Hsu *et al.* 2006)，由於落敗時個體不但得不到資源並且可能會付出很大的代價，像是受傷甚至死亡，因此個體較重視落敗經驗的資訊，導致敗者效應的持續時間較久。

第三節 經驗的影響力與資訊的可信度

除了打鬥行為之外，其他方面的行為研究也發現個體會利用先前的相關經驗

來調整後續的行為決策 (Cuthill *et al.* 1990; Hebets 2003; Fraker 2009)。例如，雌性狼蛛 *Schizocosa uetzi* 在性成熟前若曾經被特定表現型(步足之膝節與脛節顏色為黑色或褐色)的雄蛛求偶過，其性成熟後會選擇與相同表現型之雄蛛交配 (Hebets 2003)。另外，孔雀魚 *Poecilia reticulata* 的覓食地點選擇會受到過去經驗的影響 (Kendal *et al.* 2004)，沒有自行探索過覓食棲地的個體會跟隨著其他個體去覓食 (social information)，而有過覓食經驗的個體則會利用自己過去的經驗來選擇覓食的地點。

一個資訊對個體行為決策的影響程度，應會與此資訊之可信度成正相關 (McNamara & Houston 1987)。資訊的可信度指的是此資訊能多準確地反應出與當下行為決策相關之環境或個體的狀態。資訊的可信度可能會受到許多因子的影響 (McNamara & Houston 1987; Koops 2004; Dall *et al.* 2005)，其中之一為時間 (McNamara & Houston 1987)：由於環境與個體狀態往往會隨著時間而改變，因此過去經驗所提供之資訊的可信度也可能會隨著時間的過去而下降，所以大部分的研究預期過去經驗對個體行為的影響程度也會隨著時間的過去而減弱。像是，Devenport & Devenport (1994) 發現花栗鼠 (*Tamias minimus*) 和金背地松鼠 (*Spermophilus lateralis*) 的覓食地選擇會受到個體先前之覓食經驗的影響，然而隨著時間的過去，先前覓食經驗的影響會減弱。在打鬥行為的研究中也發現，先前勝敗經驗的影響力會隨著時間的過去而減弱，例如，在紅樹林鱗魚 *Kryptolebias marmoratus* 的研究中發現勝者和敗者效應皆在四天內消退 (Huang *et al.* 2011) (並參考第一章之第二節「打鬥經驗」)。

除了時間因子之外，當個體有過多次經驗後，來自這些不同經驗之資訊可能會互相作用而造成不同資訊之可信度的改變 (McNamara & Houston 1987; Dukas 1995)。不同的資訊之間可能會干擾彼此的影響力 (干擾理論 interference theory, Bouton 1993)，比如當新的資訊建立時，舊的資訊的相對可信度會下降，造成舊資訊對個體後續行為的影響降低，此稱為逆向干擾 (retroactive interference)。逆

向干擾的產生可能是由於個體及環境的狀態可能隨著時間而變化，新的經驗較接近現狀而使得所提供的資訊的可信度會高於舊經驗的資訊，造成新資訊取代或是抑制舊資訊。像是在紋白蝶 (*Pieris rapae*) 的覓食學習中，當個體學會如何在新的花種覓食時，此資訊會干擾之前所學習過如何於舊的花種覓食之資訊，產生逆向干擾，導致個體在舊的花種覓食的效率降低 (Lewis 1986)。

資訊間除了發生逆向干擾之外，還有可能產生順向干擾 (proactive interference, Bouton 1993)。順向干擾指的是舊資訊妨礙個體吸收或運用新資訊，而減弱了新資訊對個體行為的影響。發生順向干擾的現象可能是由於個體處理或儲藏記憶資訊的能力有限 (Meck & Williams 1999)，使得個體在已有舊資訊的情況下無法有效的處理、儲藏或是運用新的資訊來做行為決策。例如，以藍山雀 *Cyanistes caeruleus* 和寒鴉 *Corvus monedula* 這類型不會儲藏食物的鳥類所進行的研究中，發現個體之覓食地點並未受到較新的覓食經驗的影響，反而是受到更早之覓食經驗所影響，顯示出順向干擾的現象 (Clayton & Krebs 1994)。

多次經驗之資訊間的交互作用雖然在覓食行為上已經有許多相關研究 (Lewis 1986; Clayton & Krebs 1994)，但是在打鬥行為上卻很少被探討。本研究主要目標即於探討新、舊打鬥經驗間是否會有交互作用，而改變彼此對打鬥行為的影響程度。以及，如果交互作用存在的話，新、舊打鬥經驗會如何改變彼此對後續打鬥行為的影響。

第四節 *Kryptolebias marmoratus* 的打鬥行為

紅樹林鱗魚 *K. marmoratus* 的打鬥行為被發現會受到最近兩次 (48 小時前與 24 小時前) 打鬥勝負結果的影響，而且雖然這兩次經驗都會影響後續的打鬥行為，新經驗 (24 小時前) 之影響力會大於舊經驗 (48 小時前) 之影響力 (Hsu & Wolf 1999, 2001)；不過此研究並未探討新、舊經驗間是否有交互作用而改變彼此之影響力。Chen (2008) 曾給予 *K. marmoratus* 個體多次落敗的經驗，其結

果顯示，連續兩次落敗的經驗間可能會互相干擾，而使得此兩個經驗之效應的總和有比預期的（簡單的累加）來得小之傾向。但是，此研究無法指出是新的經驗造成舊經驗之效應減弱（逆向干擾）或者舊經驗造成新經驗的影響力降低（順向干擾）。

除此之外，雖然 Huang *et al.* (2011) 的結果顯示 *K. marmoratus* 之獲勝或落敗經驗的影響皆在經驗獲得四天後便偵測不到；然而使用不同的實驗方法 Lan & Hsu (2011) 卻發現，獲勝、落敗經驗對 *K. marmoratus* 的打鬥行為的影響可能超過一個月。Huang *et al.* (2011) 給予個體獲勝或落敗經驗後，在不同時間後使其與沒有經驗的個體對打，發現個體的打鬥行為受到經驗的影響會在四天後消退。Lan & Hsu (2011) 則是讓兩個具有相同的一個月前打鬥經驗的個體對打（皆具獲勝經驗：勝者配對；皆具落敗經驗：敗者配對），發現一個月前的經驗仍會造成勝者配對與敗者配對之打鬥行為不同。這些結果除了顯示勝敗經驗對打鬥行為有長時間的影響之外，也顯示不同實驗方法在偵測勝敗經驗效應上有不同的靈敏度。

第五節 研究目的

本研究使用 *K. marmoratus* 魚類個體探討新、舊打鬥經驗之間是否會有交互作用以及如果會的話是以何種形式改變彼此對個體後續打鬥行為的影響程度。除了新、舊經驗間不會互相影響之累加假說以及先前所提到的逆向干擾和順向干擾之外，本研究提出另外兩種新、舊經驗間可能互相作用的形式：相似經驗增強彼此效應以及相似經驗減弱彼此效應（解釋如下），總共五個假說。我檢測 *K. marmoratus* 之新、舊打鬥經驗整合方式是否符合這五個假說的其中一個。這五個假說整理如下：

1. 累加假說 (Additive hypothesis ; Hsu *et al.* 2006) — 新、舊經驗間不會互相作用，而僅以簡單的累加方式整合後影響個體的打鬥行為（虛無假說 Null

hypothesis)。

2. 逆向干擾假說 (Retroactive interference hypothesis)：新的打鬥經驗造成舊的經驗之影響降低 (Bouton 1993)。由於近期的打鬥經驗可以提供最接近個體當下的打鬥能力之評估資訊，因此預期當新的打鬥經驗發生後，舊經驗對個體後續打鬥行為的影響會減弱，導致這兩個打鬥經驗的效應總和會小於經驗累加的總和。
3. 順向干擾假說 (Proactive interference hypothesis)：舊的打鬥經驗造成新的打鬥經驗之影響降低 (Bouton 1993)。如果新、舊打鬥經驗之間有順向干擾現象的話，我會預期舊的打鬥經驗會抑制或者降低新的打鬥經驗對個體後續打鬥行為之影響力，而導致這兩個打鬥經驗的效應總和會小於經驗累加的總和。
4. 增強效應假說 (Amplifying effect hypothesis)：連續相同的兩次打鬥經驗（例如：連贏兩次或連輸兩次）所造成的效應總和會大於累加總和。由於相同事件連續發生的機率不高，因此可能會提升資訊的可信度，像是打鬥經驗被認為會影響個體評估自己的打鬥能力（參考第一章之第二節「打鬥經驗」），當個體連續獲得兩次的獲勝或落敗經驗時，會更加確認自己有較好的或者較差的打鬥能力，造成這兩個打鬥經驗的效應總和會高於經驗累加的總和。
5. 減弱效應假說 (Diminishing effect hypothesis)：連續相同的兩次打鬥經驗（例如：連贏兩次或連輸兩次）所造成的效應總和小於兩個經驗累加總和。根據韋伯氏定律 (Weber's law, Deco & Rolls 2006)，個體要區別兩個相似的刺激時，這兩個刺激間強度的差異和第一個刺激的強度會影響個體辨識第二個刺激的結果，當兩個刺激差異很大時，個體較容易辨識出第二個刺激；或者，當兩個刺激強度的差異固定時，在第一個刺激的強度愈強的情況下，個體較難辨識出第二個刺激。因此，連續相同經驗的發生，由於舊的經驗和新的經驗之間差異不大，使得個體對於新經驗的辨識力下降，導致新經驗對個體的

影響減弱。假如打鬥經驗會改變個體對自己打鬥能力的評估，連續獲得兩個相同的（獲勝或落敗）經驗時，第二個同樣的經驗對個體打鬥能力評估的影響力會降低，造成這兩個打鬥經驗的效應總和會小於經驗累加的總和。



第二章 研究方法與材料

第一節 實驗物種

本研究使用紅樹林鱗魚 *Kryptolebias marmoratus* (Cyprinodontiformes 鱗形目、Rivulidae 溪鱗科) 做為實驗物種。*K. marmoratus* 原名為 *Rivulus marmoratus*，在 2004 年因分類變更而被更改學名 (Costa 2004)。該魚主要棲息於中南美洲的紅樹林沼澤地區，分佈範圍由美國佛羅里達州至巴西等地 (Taylor *et al.* 2008)。

K. marmoratus 具有兩種生殖形態的個體：雌雄同體 (hermaphrodite) 和雄性 (male) 個體。從野外被捕捉到的 *K. marmoratus* 大多 (98-99 %，Taylor *et al.* 2001) 為雌雄同體 (具有特殊生殖構造—ovotestis，同時擁有卵巢及睪丸組織)，而這些個體在實驗室中以自體受精的方式繁殖後代 (Harrington 1961)，並且其子代的基因型呈同型核子 (homozygous) 表現 (Taylor *et al.* 2001)，此魚是自然界中目前發現少數可以以此種生殖型式 (androdioecy) 繁殖的脊椎動物 (Costa *et al.* 2010)。除了雌雄同體的個體之外，野外族群也具有少數 (1-2 %，Taylor *et al.* 2001) 的公魚，但是在貝里斯 (Twin cays, Belize) 發現到較高比例的公魚，約占族群的 20-25 % (Taylor *et al.* 2001)，並且此區也有發現具有異型核子 (heterozygous) 的個體存在，表示不同個體間可能出現基因交流的現象。

K. marmoratus 能適應廣泛的物理環境，可以存活於鹽度範圍 0-80 ppt，水溫 7-38 °C 的環境下 (Taylor 2000)。此外，此魚可以離開水體，利用表皮的毛細血管層 (epidermal capillary bed) 進行氣體交換 (Davis *et al.* 1990; Taylor *et al.* 2008)。由於此魚居住在紅樹林隱蔽的環境中，並且會利用微棲地像是螃蟹洞穴或腐爛的倒木 (Davis *et al.* 1990; Taylor *et al.* 2008)，在野外很難觀察個體間互動的行為 (個人觀察)。在實驗室中，當兩個體相遇時，此魚展現出明顯的攻擊性及打鬥行為 (Hsu & Wolf 1999，並參考第一章之第四節「*Kryptolebias marmoratus* 的打鬥行為」敘述)。

本實驗使用五種來自於不同地理區域的品系 (strain)：DAN2K 來自於貝里

斯香格里拉鎮 (Dangria, Belize)；HON9 來自於宏都拉斯烏蒂拉島 (Utila, Honduras)；RHL 來自於巴哈馬聖薩爾瓦多島 (San Salvador, Bahamas)；SLC8E 來自於美國佛羅里達州聖露西郡 (St. Lucie County, Florida, USA)；VOL 來自於美國佛羅里達州德通海灘市南端 (Daytona Beach, Florida, USA)。這五種品系由 Dr. D. Scott Taylor 從野外採集，本實驗室在 2002 年 10 月到 12 月間引進野外個體的第二到第五子代 (防疫二字第 091414621 號)，並且這五個品系皆穩定於本實驗室繁殖。每隻個體單獨飼養於半透明聚丙烯 (polypropylene, P.P.) 塑膠盒 (12×12×8.5 cm³) 中以 500 毫升、濃度為 25 ppt 的人工海水 (以海水素 Coralife® Salt、Instant Ocean® Sea Salt 配製) 飼養，每二~三周換水一次。飼養環境溫度維持在 25±2 °C 且日夜周期比例為 14 : 10 h。每天餵食每個個體新鮮孵化的豐年蝦 (brine shrimp, *Artemia salina*)。

第二節 實驗設計

本研究以六種新、舊打鬥經驗的組合來探討個體如何整合這兩個經驗。此六種不同的打鬥組合為：LL-NL、LW-NW、LN-NN、WL-NL、WW-NW 及 WN-NN (劃底線的為目標個體，沒劃底線的為其打鬥對手；表一)。以 LW-NW 為例：LW 為目標個體所獲得的經驗處理，在實驗的第一天強制給予一次落敗 (L) 的經驗 (舊經驗)，在第二天強制給予一次獲勝 (W) 的經驗 (新經驗；詳細過程在第二章之第三節「實驗方法」敘述)；NW 則為打鬥對手所獲得的經驗處理，在實驗的第一天不被給予打鬥經驗 (N；舊經驗)，在第二天被強制給予獲勝 (W) 的經驗 (新經驗)。實驗的第三天則安排 LW 目標個體與其 NW 打鬥對手進行對打 (打鬥測試)。本實驗之六種不同的打鬥組合中，前三組 (LL-NL、LW-NW、LN-NN) 之目標個體的舊經驗皆為落敗 (L) 經驗；而後三組 (WL-NL、WW-NW 及 WN-NN) 之目標個體的舊經驗則皆為獲勝 (W) 經驗。每一組之目標個體和打鬥對手的經驗差別僅在實驗第一天所獲得之舊經驗 (亦即目標個體與其打鬥對

手於第二天會獲得相同之新經驗)。我藉由比較這六種打鬥組合中之目標個體的獲勝機率及攻擊性(以率先進行鯰蓋展示和攻擊的機率來評量;在第二章之第四節「行為定義」敘述)來檢測本研究所提出的有關新、舊打鬥經驗整合方式之五個假說,各假說之預期結果說明如下(另整理於表一):

1. 累加假說(Additive hypothesis) — 新、舊打鬥經驗不會互相干擾、改變彼此對打鬥行為的影響,而是以累加方式共同影響打鬥行為。由於每個打鬥組中的目標個體都比其打鬥對手多了第一天的(落敗或獲勝)經驗,因此,在此假說之下,會預期各打鬥組中具有相同的第一天經驗之目標個體會有相同的率先展現打鬥行為及獲勝的機率。LL-NL組之LL個體、LW-NW組之LW個體與LN-NN組之LN個體,與其對手皆相差在第一天的落敗經驗,因此LL、LW和LN個體會有相同之率先展現打鬥行為的傾向(以行為表現來量化,詳細描述於第二章之第四節「行為定義」)以及獲勝的機率($\underline{LL}_{(vs. NL)} = \underline{LW}_{(vs. NW)} = \underline{LN}_{(vs. NN)}$);而WL-NL組之WL個體、WW-NW組之WW個體與WN-NN組之WN個體,與其對手皆相差在第一天的獲勝經驗,因此WL、WW和WN個體會有相同之率先展現打鬥行為的傾向以及獲勝的機率($\underline{WL}_{(vs. NL)} = \underline{WW}_{(vs. NW)} = \underline{WN}_{(vs. NN)}$)。
2. 逆向干擾假說(Retroactive interference hypothesis):新獲得之經驗造成舊經驗之影響力降低。以第一天(亦即舊經驗)為落敗經驗之三個打鬥組(LL-NL、LW-NW、LN-NN)進行說明:LL目標個體的第一天之落敗經驗的影響力會因為第二天之新的落敗經驗而減弱;因此,第一天與第二天之兩個落敗的經驗影響力之總和會比在累加假說(新、舊經驗間不會互相干擾)中所預期的來得低,而使得此目標個體在與其對手對打時比在累加假說狀況下較具率先展現打鬥行為的傾向,並且獲勝機率較高。同理,LW目標個體,其第一天之落敗經驗的影響力會因為第二天獲得獲勝的經驗而減弱;因此,目標個體在打鬥時會比在累加假說狀況下較具率先展現打鬥行為的傾向,並且獲勝機

率比在累加假說狀況下來的高。然而，LN 目標個體於第二天時不會有新的經驗，因此其第一天之落敗經驗的影響力將維持與累加假說狀況下相同。因此 LL-NL、LW-NW 與 LN-NN 三組打鬥中，目標個體在打鬥時的率先展現打鬥行為的傾向以及獲勝機率關係預期如下： $\underline{LL}_{(vs. NL)} = \underline{LW}_{(vs. NW)} > \underline{LN}_{(vs. NN)}$ （亦即於 LL-NL 打鬥配對中之 LL 個體之率先展現打鬥行為的傾向及獲勝機率與在 LW-NW 打鬥配對中之 LW 個體相同，而此二者之率先展現打鬥行為的傾向及獲勝機率皆大於在 LN-NN 打鬥配對中之 LN 個體）。同理，於 WL-NL、WW-NW 及 WN-NN 三組打鬥中，目標個體之率先展現打鬥行為的傾向及獲勝機率關係預期如下： $\underline{WL}_{(vs. NL)} = \underline{WW}_{(vs. NW)} < \underline{WN}_{(vs. NN)}$ （亦即於 WL-NL 打鬥配對中之 WL 個體之率先展現打鬥行為的傾向及獲勝機率與在 WW-NW 打鬥配對中之 WW 個體相同，而此二者之率先展現打鬥行為的傾向及獲勝機率皆小於在 WN-NN 打鬥配對中之 WN 個體）。

3. 順向干擾假說 (Proactive interference hypothesis)：舊經驗造成新經驗之影響力降低。以第一天為落敗經驗之打鬥組 (LL-NL、LW-NW、LN-NN) 進行說明：LL 目標個體的第二天之落敗經驗會因為第一天已有一個落敗經驗而影響程度降低；因此，其第一天與第二天之兩個落敗經驗影響力的總和會比在累加假說中所預期的來得低，因而打鬥時率先展現打鬥行為的傾向以及獲勝機率會比在累加假說狀況下來得高。LW 目標個體的第二天之獲勝經驗會因為第一天已有一個落敗經驗而影響程度降低；因此，此目標個體打鬥時率先展現打鬥行為的傾向以及獲勝機率將比在累加假說狀況下低。而 LN 目標個體於第二天時不會得到新的經驗，因此其第一天之落敗經驗的影響力將維持與累加假說狀況下相同。因此於 LL-NL、LW-NW 與 LN-NN 三組打鬥中，目標個體打鬥時率先展現打鬥行為的傾向及獲勝機率的關係預期如下： $\underline{LL}_{(vs. NL)} > \underline{LN}_{(vs. NN)} > \underline{LW}_{(vs. NW)}$ （亦即於 LL-NL 打鬥配對中之 LL 個體的率先展現打鬥行為的傾向及獲勝機率大於在 LN-NN 打鬥配對中之 LN 個體，而此二者之率

先展現打鬥行為的傾向及獲勝機率皆大於在 LW-NW 打鬥配對中之 LW 個體)。同理，於 WL-NL、WW-NW 及 WN-NN 三組打鬥中，目標個體之率先展現打鬥行為的傾向及獲勝機率關係預期如下： $WL_{(vs. NL)} > WN_{(vs. NN)} > WW_{(vs. NW)}$ (亦即於 WL-NL 打鬥配對中之 WL 個體的率先展現打鬥行為的傾向及獲勝機率大於在 WN-NN 打鬥配對中之 WN 個體，而此二者之率先展現打鬥行為的傾向及獲勝機率皆大於在 WW-NW 打鬥配對中之 WW 個體)。

4. 增強效應假說 (Amplifying effect hypothesis)：連續兩次相同的打鬥經驗 (例如：連贏兩次或連輸兩次) 所造成的經驗效應總和大於兩個經驗之個別效應的加總。例如，LL 目標個體於第一天及第二天都得到一次落敗的經驗而造成這兩個經驗影響力之總和高於在累加假說狀況下之預期，而使得此目標個體打鬥時之率先展現打鬥行為的傾向以及獲勝機率比在累加假說狀況下來的低。因此依據此假說，於 LL-NL、LW-NW 與 LN-NN 三組打鬥組，目標個體打鬥時率先展現打鬥行為的傾向以及獲勝機率關係預期如下： $LL_{(vs. NL)} < LN_{(vs. NN)} = LW_{(vs. NW)}$ (亦即於 LL-NL 打鬥配對中之 LL 個體的率先展現打鬥行為的傾向及獲勝機率皆小於在 LN-NN 打鬥配對中之 LN 個體和 LW-NW 打鬥配對中之 LW 個體，而 LN-NN 打鬥配對中之 LN 個體的率先展現打鬥行為的傾向及獲勝機率與在 LW-NW 打鬥配對中之 LW 個體相同)。同理，於 WL-NL、WW-NW 及 WN-NN 三組打鬥組中，目標個體打鬥時的率先展現打鬥行為的傾向以及獲勝機率關係預期如下： $WW_{(vs. NW)} > WN_{(vs. NN)} = WL_{(vs. NL)}$ (亦即於 WW-NW 打鬥配對中之 WW 個體的率先展現打鬥行為的傾向及獲勝機率皆大於在 WN-NN 打鬥配對中之 WN 個體和 WL-NL 打鬥配對中之 WL 個體，而 WN-NN 打鬥配對中之 WN 個體的率先展現打鬥行為的傾向及獲勝機率與在 WL-NL 打鬥配對中之 WL 個體相同)。
5. 減弱效應假說 (Diminishing effect hypothesis)：連續兩次相同的打鬥經驗 (例如：連贏兩次或連輸兩次) 所造成的效應總和小於兩個經驗之個別效應的加

總。例如，LL 目標個體於第一天及第二天都得到一次落敗的經驗而造成這兩個經驗影響力之總和比在累加假說狀況下來的低，而使得此目標個體在打鬥時的率先展現打鬥行為的傾向以及獲勝機率比在累加假說狀況下來的高。因此根據此假說，於 LL-NL、LW-NW 與 LN-NN 三組打鬥組，目標個體打鬥時的率先展現打鬥行為的傾向及獲勝機率關係預期如下： $LL_{(vs. NL)} > LN_{(vs. NN)} = LW_{(vs. NW)}$ （亦即於 LL-NL 打鬥配對中之 LL 個體的率先展現打鬥行為的傾向及獲勝機率皆大於在 LN-NN 打鬥配對中之 LN 個體和 LW-NW 打鬥配對中之 LW 個體，而 LN-NN 打鬥配對中之 LN 個體的率先展現打鬥行為的傾向及獲勝機率與在 LW-NW 打鬥配對中之 LW 個體相同）。同理，於 WL-NL、WW-NW 及 WN-NN 三組打鬥組，目標個體打鬥時的率先展現打鬥行為的傾向以及獲勝機率關係預期如下： $WW_{(vs. NW)} < WN_{(vs. NN)} = WL_{(vs. NL)}$ （亦即於 WW-NW 打鬥配對中之 WW 個體的率先展現打鬥行為的傾向及獲勝機率皆小於在 WN-NN 打鬥配對中之 WN 個體和 WL-NL 打鬥配對中之 WL 個體，而 WN-NN 打鬥配對中之 WN 個體的率先展現打鬥行為的傾向及獲勝機率與在 WL-NL 打鬥配對中之 WL 個體相同）。

本研究的實驗流程描述如下。首先，以鏡像測驗（mirror test）將完全無攻擊性之個體排除。通過鏡像測驗的個體經過配對，之後被隨機分配到不同的打鬥組中。同一組之兩個個體，其中一個隨機被挑選為目標個體，另一個即為其打鬥對手，並於實驗前一日在兩個個體的尾鰭上給予標記，以區別此二個體。實驗之第一日與第二日給予各實驗個體所分配到的經驗處理，於第三日進行打鬥測試。打鬥測試以數位式攝影機記錄完整打鬥過程。上述之鏡像測試、配對、標示、打鬥經驗給予以及打鬥測試之詳細實驗步驟皆於第二章之第三節「實驗方法」中進一步說明。

第三節 實驗方法

一、鏡像測驗

於一玻璃缸（長 10.5 公分、寬 7.5 公分、高 19.5 公分，底層鋪設約 2 公分碎石子，水層高度約 13 公分左右，圖一）寬面之一側放置鏡子。鏡像打鬥缸的周圍用黑色塑膠板做為背景（除了較長面之一側保持透明以供觀察用），玻璃缸中間以不透明黑色隔板分隔成左右兩個大小相同之有鏡子與無鏡子的空間。進行測試時將測試個體放入此魚缸無鏡子之隔間並讓魚適應 1 小時，之後抽開隔板，觀察此個體是否會於 20 分鐘內攻擊鏡像。未於 20 分鐘內攻擊鏡像之個體不被用於本實驗；然而這些個體會被重覆進行鏡像測試，只要通過鏡像測試就會被用來進行本實驗。

二、打鬥對手配對

同一配對之目標個體與打鬥對手之體型相當（標準體長差異小於 1 mm）並且屬於相同品系。由於本研究所使用的魚先前皆曾經被用於其他的研究，為避免個體使用過度頻繁，本研究僅使用已經一個月以上未被用於其他研究之個體。兩個個體一個月之前的最後打鬥結果（獲勝或落敗）必須相同才會被配在同一對（勝者配對與敗者配對）。所有個體在本研究中只會被使用一次。

三、魚體標記

同一組的兩個個體分別於尾鰭之上半部或下半部（隨機決定）以針劃破鰭間的薄膜做為標記，此標記方法不會傷到魚體本身，而劃破的薄膜約在 3-4 天內完全癒合。

四、給予獲勝（W）、落敗（L）、以及控制（N）經驗

所有經驗給予皆在打鬥缸（長 10.5 公分、寬 7.5 公分、高 19.5 公分，底層

鋪設約 2 公分碎石子，水層高度約 13 公分左右，圖二) 中進行。打鬥缸的周圍用黑色塑膠板做為背景 (除了較長面之一側保持透明以供觀察用以外)，中間以不透明黑色隔板分隔成左右兩個大小相同的空間。

給予一個體獲勝 (W) 的經驗時，我會選用一隻體型較小 (標準體長至少比實驗魚小超過 2 mm 以上)、低攻擊性，並且有過多次落敗經驗的魚 (標準敗者，standard loser) 和實驗魚對打，以確保實驗魚在打鬥中一定會贏，得到獲勝的經驗。給予一個體落敗 (L) 的經驗時，我會選用一隻體型較大 (標準體長至少比實驗魚大超過 2 mm 以上)、具有高度攻擊性，並且有過多次獲勝經驗的魚 (標準勝者，standard winner) 和實驗魚對打，以確保實驗魚在打鬥中一定會輸，得到落敗的經驗。我確認實驗魚獲得預定之經驗後便以隔板將其與其訓練者 (標準勝/敗者) 隔離。給予控制 (N) 經驗則是將實驗魚放入打鬥缸，但是沒有對手在打鬥缸的另一側，抽開中間隔板使得實驗魚可以自由地在打鬥缸中游動至其配對個體完成經驗訓練。此外，LN-NN 和 WN-NN 打鬥組中的實驗魚其第二天的控制經驗則是讓實驗魚在打鬥缸中游動 1 分鐘。若是實驗魚預定得到兩次落敗或兩次獲勝的經驗訓練時，我會使用不同的標準勝者或標準敗者來給予這兩次的經驗，以避免個體認知 (individual recognition) 的影響。給予經驗結束後將個體移回飼養盒中，並且餵食豐年蝦。

五、打鬥測試

打鬥測試於實驗第三日 (亦即經驗訓練完成之隔日) 上午進行，目標個體以及與其配對之打鬥對手在前一日下午 (經驗訓練完成後) 被放入打鬥缸中並以黑色隔板隔開。第三日打鬥測試 30 分鐘前會先餵食實驗個體少量豐年蝦。打鬥測試於黑色隔板被抽開後開始，當有一方撤退表現出認輸行為，即判定個體勝負結果，並且於分出勝負結果 5 分鐘後將黑色隔板插回以將此兩隻魚隔開。若雙方於隔板抽開之後 60 分鐘都沒有展現出認輸行為時，則亦將黑色隔板插回以分隔此

兩隻魚。所有打鬥過程以數位式攝影機記錄。

第四節 行為定義

K. marmoratus 打鬥時，一開始兩個個體可能會先互相展示，並且藉由張開鰓蓋 (gill display) 的方式來威嚇對方。接著，其中一方快速游向對手，以衝撞或咬的方式 (有肢體上的接觸) 攻擊 (attack) 對方。若是在展示或攻擊後，其中一個個體快速游離對手而且不再反擊，即判定此個體認輸 (retreat)。個體是否率先展現上述之打鬥行為 (張開鰓蓋展示、攻擊和認輸) 則被用來測量個體的攻擊性：當個體具有高攻擊性時，它應該有較高的機率率先展示鰓蓋及攻擊行為；反之，當個體具有低攻擊性時，他應該會較容易認輸，有較低的獲勝機率。在打鬥實驗的過程中我會觀察記錄 (一) 率先使用鰓蓋展示的個體、(二) 率先攻擊的個體、以及 (三) 率先撤退的個體，來量化個體的打鬥攻擊傾向以及獲勝機率。

第五節 統計分析

在測試新、舊經驗間是否會互相影響的五個假說前，我先檢驗目標個體是否因為比打鬥對手多了舊的落敗或獲勝經驗 (第一天) 而展現出顯著的敗者、勝者效應。我將打鬥測試時目標個體的率先鰓蓋展示、率先攻擊及打鬥獲勝機率與 0.5 進行比較 (Binomial test)，如果 LL-NL、LW-NW 與 LN-NN 打鬥組中之目標個體的上述行為機率顯著地小於 0.5，代表有顯著的敗者效應；如果 WL-NL、WW-NW 及 WN-NN 打鬥組中之目標個體的上述行為機率顯著地大於 0.5，則有顯著的勝者效應。

接著，我以卡方檢定 (chi-square test) 分別分析 LL-NL、LW-NW 與 LN-NN 打鬥組中之目標個體的打鬥行為 (率先鰓蓋展示、率先攻擊以及打鬥獲勝機率) 是否有差異，以及 WL-NL、WW-NW 和 WN-NN 打鬥組中之目標個體的打鬥行為是否有差異。如果目標個體間的打鬥行為有差異，我則會兩兩比較不同目標個

體的打鬥行為，以得到目標個體間率先鯰蓋展示、率先攻擊以及打鬥獲勝機率的關係，並且檢驗此關係是否符合任何一個假說之預期。

由於所有實驗個體在被用於本研究之前都曾有過其它的打鬥經驗（敘述於「第三節」下之「二、打鬥對手配對」），並且此魚的一個月前勝敗結果會影響到個體近期的打鬥行為(Earley & Hsu 2008; Hsu et al. 2008, 2009; Lan & Hsu 2011)，因此根據一個月前勝敗結果，我各別分析敗者配對與勝者配對的打鬥行為。



第三章 結果

本研究總樣本數為 660 組 (共 1320 條魚)，平均分配於六種打鬥組、五個品系，以及不同的一個月前之打鬥結果 (勝者配對或敗者配對，參考「第二章 第三節」中之「二、打鬥對手配對」)。由於個體的打鬥行為沒有因為品系的不同而有顯著地差異 (敗者配對：率先鯰蓋展示 $\chi^2_4=3.59, P=0.464$ 、率先攻擊 $\chi^2_4=0.18, P=0.996$ 及獲勝機率 $\chi^2_4=1.35, P=0.854$ ；勝者配對：率先鯰蓋展示 $\chi^2_4=3.24, P=0.519$ 、率先攻擊 $\chi^2_4=0.44, P=0.979$ 及獲勝機率 $\chi^2_4=3.53, P=0.474$)，因此不同品系的個體將合併一起分析打鬥行為。本研究使用魚隻的平均標準體長在敗者配對為 29.27 ± 2.36 (標準差) 公厘 (範圍 23.76-35.90 公厘)，在勝者配對為 29.39 ± 2.36 (標準差) 公厘 (範圍 24.19-36.03 公厘)；敗者和勝者配對的標準體長沒有顯著的差異 ($F_{1,658}=0.45, P=0.505$)。六種打鬥組合間的標準體長亦無顯著差異 (敗者配對： $F_{5,324}=0.52, P=0.765$ ；勝者配對： $F_{5,324}=0.85, P=0.514$)。

第一節 第一天舊經驗所造成之敗者和勝者效應

本研究中之目標個體與其打鬥對手的打鬥經驗僅相差在第一天的舊經驗：目標個體得到獲勝 (W) 或落敗 (L) 經驗，打鬥對手為控制 (N) 經驗。我首先分析舊經驗在打鬥測試的當天是否仍影響目標個體的打鬥行為 (率先鯰蓋展示、率先攻擊) 及獲勝機率，而使之展現明顯的敗者或勝者效應。在六種不同的打鬥組合中，LL-NL、LW-NW 及 LN-NN 之目標個體的舊經驗皆為落敗經驗，WL-NL、WW-NW 及 WN-NN 之目標個體的舊經驗皆為獲勝經驗，因此我將前三組舊經驗皆為落敗經驗的打鬥組合併以分析目標個體是否展現出敗者效應，而後三組舊經驗皆為獲勝經驗的打鬥組合併以分析目標個體是否展現出勝者效應。

一、敗者配對

一個月前為落敗的個體，當舊經驗為落敗經驗時 (LL-NL、LW-NW 及

LN-NN)，目標個體率先總蓋展示 (39.39 %，binomial test, $p=0.004$)、率先攻擊 (24.85 %，binomial test, $p<0.001$) 及打鬥獲勝的機率 (27.27 %，binomial test, $p<0.001$) 皆顯著的低於 0.5 (Bonferroni adjusted $\alpha=0.008$)。此結果顯示，因為目標個體之落敗的舊經驗，使得目標個體的攻擊性較其對手來的低，而展現出敗者效應。

在目標個體之舊經驗為獲勝經驗的打鬥組中(WL-NL、WW-NW 及 WN-NN)，目標個體率先總蓋展示 (50.91 %，binomial test, $p=0.378$)、率先攻擊 (47.27 %，binomial test, $p=0.733$) 及打鬥獲勝的機率 (52.73 %，binomial test, $p=0.218$) 皆未顯著地高於 0.5 (Bonferroni adjusted $\alpha=0.008$)。此結果顯示，目標個體之獲勝的舊經驗在打鬥測試當天並沒有提升目標個體的攻擊性或使之展現出勝者效應。

二、勝者配對

一個月前為獲勝的個體，當舊經驗為落敗經驗時 (LL-NL、LW-NW 及 LN-NN)，目標個體率先總蓋展示 (46.06 %，binomial test, $p=0.175$) 的機率沒有顯著地低於 0.5，但是其率先攻擊 (34.55 %，binomial test, $p<0.001$) 及打鬥獲勝的機率 (38.18 %，binomial test, $p=0.002$) 皆顯著地低於 0.5 (Bonferroni adjusted $\alpha=0.008$)。此結果顯示，因為目標個體之落敗的舊經驗，使得目標個體的攻擊性傾向較其對手來的低，而展現出敗者效應。

在目標個體之舊經驗為獲勝經驗的打鬥組中(WL-NL、WW-NW 及 WN-NN)，目標個體率先總蓋展示 (55.15 %，binomial test, $p=0.081$)、率先攻擊 (57.58 %，binomial test, $p=0.021$) 及打鬥獲勝的機率 (51.52 %，binomial test, $p=0.320$) 皆未顯著地高於 0.5 (Bonferroni adjusted $\alpha=0.008$)。此結果顯示，目標個體之獲勝的舊經驗在打鬥測試當天並未顯著的提升目標個體的攻擊性或使之展現出勝者效應。

三、第一節結論

本節結果顯示，不論一個月前的打鬥結果為獲勝或落敗，個體在實驗第一天所獲得的落敗經驗在第三天的打鬥測試時仍會顯著地影響目標個體的行為(敗者效應)。然而，當個體的第一天舊經驗為獲勝經驗時，此經驗於第三天的打鬥測試時並未對目標個體的行為造成顯著的影響(無勝者效應)。

第二節 新、舊經驗效應之整合

此部分我藉由分析舊經驗為落敗的打鬥組間 (LL-NL、LW-NW 及 LN-NN) 以及舊經驗為獲勝的打鬥組間 (WL-NL、WW-NW 及 WN-NN) 之目標個體率先鯰蓋展示、率先攻擊及打鬥獲勝機率的關係，來檢測新、舊打鬥經驗間的交互作用是否符合五個假說的其中之一。此部分分析依舊將敗者配對 (loser pair) 和勝者配對 (winner pair) 分開探討。

一、敗者配對

1. 舊經驗為落敗的打鬥組：LL-NL、LW-NW 及 LN-NN

卡方檢定結果顯示在舊經驗為落敗的打鬥組間，目標個體間的率先鯰蓋展示 ($\chi^2_2=2.49, P=0.289$ ，圖三 a)、率先攻擊 ($\chi^2_2=0.83, P=0.659$ ，圖三 b) 和打鬥獲勝 ($\chi^2_2=4.65, P=0.098$ ，圖三 c) 的機率皆沒有顯著的差異，即目標個體間率先鯰蓋展示、率先攻擊和打鬥獲勝的機率關係皆為：LL_(vs. NL) = LW_(vs. NW) = LN_(vs. NN)。此關係符合累加假說之預測。

2. 舊經驗為獲勝的打鬥組：WL-NL、WW-NW 及 WN-NN

卡方檢定結果顯示在舊經驗為獲勝的打鬥組間，目標個體間的率先鯰蓋展示機率有顯著的差異 ($\chi^2_2=7.76, P=0.022$ ，圖三 a)：WW_(vs. NW) 目標個體的率先鯰蓋展示機率最高(0.65)，WL_(vs. NL)的機率其次(0.47)，WN_(vs. NN)的機率最低(0.40)，將這些機率兩兩相比：WW_(vs. NW) 和 WL_(vs. NL) 有接近顯著的差異 ($\chi^2_1=3.72, P=$

0.054)， $\underline{WW}_{(vs. NW)}$ 和 $\underline{WN}_{(vs. NN)}$ 有顯著差異 ($\chi^2_1=7.23, P=0.007$)， $\underline{WL}_{(vs. NL)}$ 和 $\underline{WN}_{(vs. NN)}$ 沒有顯著的差異 ($\chi^2_1=0.59, P=0.442$)，即目標個體間率先鯰蓋展示機率的關係為： $\underline{WW}_{(vs. NW)} > \underline{WL}_{(vs. NL)} = \underline{WN}_{(vs. NN)}$ 。此關係符合增強效應假說之預期。但是，若將 α 值做 Bonferroni adjustment ($\alpha=0.017$)，則這三個目標個體的率先鯰蓋展示機率之差異僅於 $\underline{WW}_{(vs. NW)}$ 和 $\underline{WN}_{(vs. NN)}$ 目標個體間達到顯著水準。另外，目標個體間的率先攻擊 ($\chi^2_2=1.32, P=0.518$ ，圖三 b) 和打鬥獲勝機率沒有顯著的差異 ($\chi^2_2=3.08, P=0.214$ ，圖三 c)，亦即目標個體間率先攻擊和打鬥獲勝的機率關係為： $\underline{WL}_{(vs. NL)} = \underline{WN}_{(vs. NN)} = \underline{WW}_{(vs. NW)}$ 。此關係符合累加假說之預測。

二、勝者配對

1. 舊經驗為落敗的打鬥組： $\underline{LL-NL}$ 、 $\underline{LW-NW}$ 及 $\underline{LN-NN}$

卡方檢定結果顯示在舊經驗為落敗的打鬥組間，目標個體間的率先鯰蓋展示機率有顯著的差異 ($\chi^2_2=8.11, P=0.017$ ，圖四 a)： $\underline{LW}_{(vs. NW)}$ 目標個體的率先鯰蓋展示機率最高 (0.56)， $\underline{LN}_{(vs. NN)}$ 的機率其次 (0.51)， $\underline{LL}_{(vs. NL)}$ 的機率最低 (0.31)，將這些機率兩兩相比： $\underline{LW}_{(vs. NW)}$ 和 $\underline{LN}_{(vs. NN)}$ 之差異不顯著 ($\chi^2_1=0.33, P=0.566$)，但 $\underline{LW}_{(vs. NW)}$ 和 $\underline{LL}_{(vs. NL)}$ ($\chi^2_1=7.33, P=0.007$) 以及 $\underline{LN}_{(vs. NN)}$ 和 $\underline{LL}_{(vs. NL)}$ ($\chi^2_1=4.59, P=0.032$) 間皆有顯著的差異，即目標個體間率先鯰蓋展示的機率關係為： $\underline{LW}_{(vs. NW)} = \underline{LN}_{(vs. NN)} > \underline{LL}_{(vs. NL)}$ 。此關係符合增強效應假說之預期。但是，若將 α 值做 Bonferroni adjustment ($\alpha=0.017$)，則這三個目標個體的率先鯰蓋展示機率之差異僅於 $\underline{LL}_{(vs. NL)}$ 和 $\underline{LW}_{(vs. NW)}$ 目標個體間達到顯著水準。

目標個體間的率先攻擊機率有顯著的差異 ($\chi^2_2=14.32, P<0.001$ ，圖四 b)： $\underline{LW}_{(vs. NW)}$ 目標個體的率先攻擊機率最高 (0.49)， $\underline{LN}_{(vs. NN)}$ 的機率其次 (0.38)， $\underline{LL}_{(vs. NL)}$ 的機率最低 (0.16)，將這些機率兩兩相比： $\underline{LW}_{(vs. NW)}$ 和 $\underline{LN}_{(vs. NN)}$ 之差異不顯著 ($\chi^2_1=1.33, P=0.248$)，但 $\underline{LW}_{(vs. NW)}$ 和 $\underline{LL}_{(vs. NL)}$ ($\chi^2_1=13.84, P<0.001$) 以及 $\underline{LN}_{(vs. NN)}$ 和 $\underline{LL}_{(vs. NL)}$ ($\chi^2_1=6.74, P=0.009$) 間皆有顯著的差異，即目標個體

間率先攻擊的機率關係為： $\underline{LW}_{(vs. NW)} = \underline{LN}_{(vs. NN)} > \underline{LL}_{(vs. NL)}$ 。此關係符合增強效應假說之預期。即便是將 α 值做 Bonferroni adjustment ($\alpha=0.017$)，這三個目標個體的率先攻擊機率的關係不變。

目標個體間的打鬥獲勝機率有顯著的差異 ($\chi^2_2=9.02, P=0.011$, 圖四 c)： $\underline{LW}_{(vs. NW)}$ 目標個體的獲勝機率最高 (0.51)， $\underline{LN}_{(vs. NN)}$ 的機率其次 (0.40)， $\underline{LL}_{(vs. NL)}$ 的機率最低 (0.24)。將這些機率兩兩相比： $\underline{LW}_{(vs. NW)}$ 和 $\underline{LN}_{(vs. NN)}$ 間之差異不顯著 ($\chi^2_1=1.32, P=0.250$)， $\underline{LN}_{(vs. NN)}$ 和 $\underline{LL}_{(vs. NL)}$ 間之差異接近顯著水準 ($\chi^2_1=3.42, P=0.064$)，而 $\underline{LW}_{(vs. NW)}$ 和 $\underline{LL}_{(vs. NL)}$ 間之差異則到達顯著水準 ($\chi^2_1=8.90, P=0.003$)，即目標個體間打鬥獲勝機率的關係為： $\underline{LW}_{(vs. NW)} = \underline{LN}_{(vs. NN)} > \underline{LL}_{(vs. NL)}$ 。此關係符合增強效應假說之預期。若是將 α 值做 Bonferroni adjustment ($\alpha=0.017$)，則僅 $\underline{LW}_{(vs. NW)}$ 與 $\underline{LL}_{(vs. NL)}$ 間之差異到達顯著水準。

2. 舊經驗為獲勝的打鬥組： $\underline{WL-NL}$ 、 $\underline{WW-NW}$ 及 $\underline{WN-NN}$

卡方檢定結果顯示在舊經驗為獲勝的打鬥組間，目標個體的率先總蓋展示 ($\chi^2_2=0.64, P=0.728$, 圖四 a)、率先攻擊 ($\chi^2_2=0.65, P=0.723$, 圖四 b) 和獲勝的機率 ($\chi^2_2=1.51, P=0.470$, 圖四 c) 皆沒有顯著的差異，即目標個體間率先攻擊和獲勝的機率關係為： $\underline{WL}_{(vs. NL)} = \underline{WN}_{(vs. NN)} = \underline{WW}_{(vs. NW)}$ 。此關係符合累加假說所預測的。

三、第二節結論

綜合敗者和勝者配對的結果 (表二)，對於一個月前落敗過的個體，連續兩次的獲勝經驗會互相作用增強彼此的影響力，而對於一個月前獲勝過的個體，連續兩次的落敗經驗會互相作用增強彼此的影響力，這樣的經驗間交互作用模式符合本研究所提出的增強效應假說。

第四章 討論

本研究發現不同的打鬥經驗間可能會互相作用而改變彼此對打鬥行為的影響力，而且此交互作用會受到一個月前打鬥勝敗結果的影響。除此之外，本研究顯示此物種的落敗經驗在 48 小時後對打鬥行為的影響仍然很顯著，可是卻偵測不到 48 小時前獲勝經驗的影響力。接下來，我將對這些結果加以討論。

第一節 兩個打鬥經驗間的交互作用

本研究發現多次打鬥經驗的效應並不一定是經由累加 (additive) 的方式來影響個體的行為表現。對於一個月前打鬥落敗之個體 (敗者配對) 的行為，連續的兩次獲勝經驗所造成的影響力高於此兩次經驗個別影響力的加總。相同的，對於一個月前打鬥獲勝之個體 (勝者配對) 的行為，連續兩次落敗經驗所造成的影響力高於此兩次經驗個別影響力的加總。這樣的新、舊經驗效應之總和符合增強效應假說的預期：連續相同的兩次打鬥經驗所造成的效應總和大於兩個經驗之個別效應的加總。

只有當個體獲得的兩次經驗與一個月前打鬥勝敗結果相反的情況下，兩次獲勝/落敗經驗才會增強彼此的影響力，使個體的率先展現打鬥行為或獲勝之機率高於/低於獲得其他打鬥經驗組合之目標個體。但是，當目標個體近期的兩次打鬥經驗與一個月前打鬥勝敗結果相同時，這些目標個體的打鬥行為則與獲得其他打鬥經驗組合之目標個體沒有差異。這樣的結果表示經驗效應的增強可能與資訊的衝突有關；近期的連續兩個相同打鬥經驗的影響力只有在一個月前獲得相反的打鬥經驗時才會增強。獲勝與落敗所造成的行為效應被認為可能是個體藉由這些事件獲得關於自身打鬥能力的資訊，進而改變了牠們對後續打鬥可能付出之代價的評估以及後續的打鬥策略 (Whitehouse 1997; Hsu *et al.* 2006; Rutte *et al.* 2006)。當個體近期的經驗與一個月前的經驗相反時，這些互相衝突的經驗可能提供個體其打鬥能力已經改變了的資訊。當個體連續獲得兩個相同的近期經驗時，個體更

確認其打鬥能力已經改變而更明顯的改變其打鬥行為。

Chen (2008) 使用 *K. marmoratus* 檢測新、舊兩次落敗經驗是否會互相干擾彼此的影響力，但是得到的結論卻與本研究不相同。她進行了 LL-NL 和 LN-NN 兩種打鬥測試，其結果顯示一個月前落敗過的個體之近期兩次落敗經驗可能會互相干擾，使得兩次落敗經驗之效應的總和小於經驗累加的表現，造成 LL (vs. NL) 個體的打鬥獲勝機率顯著大於 LN (vs. NN) 個體；然而，一個月前獲勝過的個體之近期兩次落敗經驗卻沒有互相干擾，LL (vs. NL) 個體的打鬥獲勝機率與 LN (vs. NN) 個體沒有顯著的差異。造成本研究的結果與 Chen (2008) 的結果不同的可能原因之一為實驗方法的差異，Chen (2008) 在強制給予個體落敗經驗時讓實驗個體與訓練個體互動一小時，而本研究讓實驗個體與訓練個體互動到勝負分出即結束，大約只有一分鐘的互動。Chen (2008) 的訓練方式可能讓落敗經驗的影響力大於本實驗落敗經驗的影響力，並且連續兩次認輸後仍被持續攻擊一小時的經驗可能讓個體認知到認輸會付出很高的代價；因此，連續二個落敗的經驗可能使 LL 個體產生 the Desperado effect (儘管自身的打鬥能力較差，個體仍要參與打鬥以獲得資源，Grafen 1987)，使得一個月前落敗過的 LL (vs. NL) 個體之打鬥獲勝機率顯著大於 LN (vs. NN) 個體。但是，一個月前獲勝過的 LL 個體之兩次落敗經驗有可能互相作用增強了彼此的效應；因此，連續兩個落敗經驗的影響力可能同時在相似經驗增強效應 (打鬥獲勝機率降低) 以及 the Desperado effect (打鬥獲勝機率提升) 共同作用下，互相抵消對 LL 個體後續打鬥行為的影響，使得一個月前獲勝過的 LL (vs. NL) 個體之打鬥獲勝機率與 LN (vs. NN) 個體沒有顯著的差異。本研究的經驗給予方式可能比較符合在野外的打鬥行為模式，一旦勝負分出後，敗者便逃離勝者以避免再次受到攻擊而增加代價的付出。然而，打鬥個體間互動時間長短對多次打鬥經驗效應整合的影響，仍有待進一步驗證。

雖然本研究的有些結果在經過 Bonferroni adjustment 後，有些打鬥行為的關係就會被判定為未達顯著標準，但這些行為的趨勢仍符合增強效應假說的預期。

本研究仍在持續收集樣本中，希望樣本數增加後不同處理組間之打鬥行為關係會更明確。

第二節 勝、敗者效應的持久性

本研究發現兩天前的落敗經驗會顯著地影響個體在打鬥測試時的率先鯁蓋展示、率先攻擊和打鬥獲勝的機率，使得個體展現出明顯的敗者效應。但是，兩天前獲勝經驗的影響力並不顯著。

許多物種的打鬥行為會受到先前打鬥經驗的影響而展現出勝者或敗者效應（昆蟲類 e.g., Okada & Miyatake 2010、蜘蛛 e.g., Kasumovic *et al.* 2009、甲殼類 e.g., Bergman *et al.* 2003、魚類 e.g., Bakker *et al.* 1989、爬蟲類 e.g., Schuett 1997、鳥類 e.g., Drummond & Canales 1998、哺乳類 e.g., Fuxjager *et al.* 2009，並參考 Hsu *et al.* 2006）。落敗經驗對打鬥行為的影響時間經常比獲勝經驗來的長（Bakker *et al.* 1989; Drummond & Canales 1998; Hsu *et al.* 2006），甚至有些物種只有顯現敗者效應而無勝者效應（Schuett 1997; Cook & Moore 2009）。勝者和敗者效應之強度的差異可能與打鬥的代價有關，Hock & Huber（2009）運用電腦程式模擬具有不同強度之勝者和敗者效應的四種族群：高強度的勝者和敗者效應、高強度的勝者效應和低強度的敗者效應、低強度的勝者效應和高強度的敗者效應、以及低強度的勝者和敗者效應；他們計算在社會位階形成時個體所要付出的代價，結果顯示只有在低強度的勝者效應和高強度的敗者效應的族群中，不同位階的個體打鬥時所要付出的代價都會降低。強度較高的敗者效應可能有益於某些物種之個體的生存以及族群的穩定。

本研究的實驗物種 *K. marmoratus* 在先前研究中已發現獲勝與落敗經驗會使其後續打鬥行為改變而有明顯的勝者/敗者效應，而且獲勝和落敗經驗對個體打鬥行為的影響程度相同：24 小時前的獲勝/落敗經驗使得個體的打鬥獲勝機率提升/降低約 0.2（Hsu & Wolf 1999, 2001），並且獲勝和落敗經驗的效應皆可以維持

至少二天 (Huang *et al.* 2011)。然而，本研究的結果僅顯示出明顯的敗者效應，而沒有明顯的勝者效應，獲勝和落敗經驗對個體的行為似乎有不一樣的影響程度或持久性。本研究沒有偵測到顯著的勝者效應之可能原因如下：1.勝者效應較快消失、2. 檢測的行為不適合偵測勝者效應，以下各別解釋。

1. 勝者效應較快消失

許多關於打鬥經驗的研究都指出獲勝和落敗經驗的影響力不同(參考第一章之第二節「打鬥經驗」)，落敗經驗對個體的影響強度較強、維持時間較久；相較之下，獲勝經驗對個體的影響較弱。由於我檢測的是舊經驗之勝者效應，在打鬥測試時此經驗已經過了 48 小時(兩天前的經驗)，其經驗的影響力會隨著時間的過去而減弱 (Huang *et al.* 2011)，導致偵測不到獲勝經驗的效應。

2. 檢測的行為不適合偵測勝者效應

根據 Huang *et al.* (2011)，以不同的行為來偵測勝者和敗者效應可能會得到不一樣的維持時效。她們發現 *K. marmoratus* 的經驗效應若是以率先攻擊的行為來檢測，則偵測不到勝者效應，並且敗者效應的維持時間小於一天；若是以發生肉搏戰(打鬥雙方互咬)的行為來檢測，則勝者效應可維持二到四天內，而敗者效應可維持一到二天；若是以非肉搏戰的打鬥獲勝機率來檢測，則勝者效應的維持時間小於一天，敗者效應可維持二到四天；若是以打鬥持續時間來檢測，則勝者效應可維持二到四天，但是偵測不到敗者效應。因此，Huang *et al.* (2011) 推論比較適合用來偵測 *K. marmoratus* 勝者效應的行為是肉搏戰的發生率以及打鬥持續時間。本研究測量率先鯰蓋展示、率先攻擊和打鬥獲勝機率，這些行為可能不適合用來偵測勝者效應，導致本研究無法偵測到兩天前獲勝經驗的勝者效應。

第三節 結論

本研究發現如果 *K. marmoratus* 近期連續兩次的打鬥經驗與一個月前的勝敗

結果相反時，這兩個相同的經驗會互相作用增強彼此的影響力，使得經驗效應的總和會大於經驗個別效應累加的總和，而這樣的經驗間互相作用的模式符合本研究所提出的增強效應假說。本研究的結果也顯示獲勝與落敗經驗的影響程度會受到其他打鬥經驗的影響，進而影響到多次打鬥經驗效應的整合。這些交互作用之生理與演化機制仍有待探討。



第五章 參考文獻

- Arnott, G. & Elwood, R. W.** 2009. Assessment of fighting ability in animal contests. *Animal Behaviour*, 77, 991-1004.
- Austad, S. N.** 1983. A game theoretical interpretation of male combat in the bowl and doily spider (*Frontinella pyramitela*). *Animal Behaviour*, 31, 59-73.
- Bakker, T. C. M., Bruijn, E. F.-D. & Sevenster, P.** 1989. Asymmetrical effects of prior winning and losing on dominance in sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Ethology*, 82, 224-229.
- Bergman, D. A., Kozlowski, C., McIntyre, J. C., Huber, R., Daws, A. G. & Moore, P. A.** 2003. Temporal dynamics and communication of winner-effects in the crayfish, *Orconectes rusticus*. *Behaviour*, 140, 805-825.
- Bouton, M. E.** 1993. Context, time and memory retrieval in the interference paradigms of pavlovian learning. *Psychological Bulletin*, 114, 80-99.
- Brick, O.** 1999. A test of the sequential assessment game: the effect of increased cost of sampling. *Behavioral Ecology*, 10, 726-732.
- Buena, L. J. & Walker, S. E.** 2008. Information asymmetry and aggressive behaviour in male house crickets, *Acheta domesticus*. *Animal Behaviour*, 75, 199-204.
- Chapman, M. R. & Kramer, D. L.** 1996. Guarded resources: The effect of intruder number on the tactics and success of defenders and intruders. *Animal Behaviour*, 52, 83-94.
- Chen, M.-H.** 2008. Do different prior contest experiences interference with each other? Master thesis, National Taiwan Normal University, Taiwan.
- Clayton, N. S. & Krebs, J. R.** 1994. One-trial associative memory: Comparison of food-storing and nonstoring species of birds. *Animal Learning & Behavior*, 22,

- Cook, M. E. & Moore, P. A.** 2009. Communication networks and loser effects interact to influence the outcome of aggressive interactions in the crayfish *Orconectes rusticus*. *Behaviour*, 146, 263-281.
- Costa, W. J. E. M.** 2004. *Kryptolebias*, a substitute name for *Cryptolebias* Costa, 2004 and *Kryptolebiatinae*, a substitute name for *Cryptolebiatinae* Costa, 2004 (Cyprinodontiformes: Rivulidae). *Neotropical Ichthyology*, 2, 107-108.
- Costa, W. J. E. M., Lima, S. M. Q. & Bartolette, R.** 2010. Androdioecy in *Kryptolebias* killifish and the evolution of self-fertilizing hermaphroditism. *Biological Journal of the Linnean Society*, 99, 344-349.
- Cuthill, I. C., Kacelnik, A., Krebs, J. R., Haccou, P. & Iwasa, Y.** 1990. Starlings exploiting patches: the effect of recent experience on foraging decisions. *Animal Behaviour*, 40, 625-640.
- Dall, S. R. X., Giraldeau, L.-A., Olsson, O., McNamara, J. M. & Stephens, D. W.** 2005. Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 187-193.
- Davis, W. P., Taylor, D. S. & Turner, B. J.** 1990. Field observations of the ecology and habits of mangrove rivulus (*Rivulus marmoratus*) in Belize and Florida (Teleostei: Cyprinodontiformes: Rivulidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 1, 123-134
- Deco, G. & Rolls, E. T.** 2006. Decision-making and Weber's law: a neurophysiological model. *European Journal of Neuroscience*, 24, 901-916.
- Devenport, L. D. & Devenport, J. A.** 1994. Time-dependent averaging of foraging information in least chipmunks and golden-mantled ground-squirrels. *Animal Behaviour*, 47, 787-802.
- Drummond, H. & Canales, C.** 1998. Dominance between booby nestlings involves

- winner and loser effects. *Animal Behaviour*, 55, 1669-1676.
- Dukas, R.** 1995. Transfer and interference in bumblebee learning. *Animal Behaviour*, 49, 1481-1490.
- Earley, R. L. & Hsu, Y.** 2008. Reciprocity between endocrine state and contest behavior in the killifish, *Kryptolebias marmoratus*. *Hormones and Behavior*, 53, 442-451.
- Eckert, C. G. & Weatherhead, P. J.** 1987. Owners, floaters and competitive asymmetries among territorial red-winged blackbirds. *Animal Behaviour*, 35, 1317-1323.
- Elaine Thorpe, K., Taylor, A. C. & Huntingford, F. A.** 1995. How costly is fighting? Physiological effects of sustained exercise and fighting in swimming crabs, *Necora puber* (L.) (Brachyura, Portunidae). *Animal Behaviour*, 50, 1657-1666.
- Elias, D. O., Botero, C. A., Andrade, M. C. B., Mason, A. C. & Kasumovic, M. M.** 2010. High resource valuation fuels “desperado” fighting tactics in female jumping spiders. *Behavioral Ecology*, 21, 868-875.
- Enquist, M. & Leimar, O.** 1983. Evolution of fighting behaviour: Decision rules and assessment of relative strength. *Journal of Theoretical Biology*, 102, 387-410.
- Fraker, M.** 2009. The effect of prior experience on a prey's current perceived risk. *Oecologia*, 158, 765-774.
- Fuxjager, M. J., Mast, G., Becker, E. A. & Marler, C. A.** 2009. The 'home advantage' is necessary for a full winner effect and changes in post-encounter testosterone. *Hormones and Behavior*, 56, 214-219.
- Grafen, A.** 1987. The logic of divisively asymmetric contests: respect for ownership and the desperado effect. *Animal Behaviour*, 35, 462-467.
- Harrington, R. W., Jr.** 1961. Oviparous hermaphroditic fish with internal

self-fertilization. *Science*, 134, 1749-1750.

Hebets, E. A. 2003. Subadult experience influences adult mate choice in an arthropod: exposed female wolf spiders prefer males of a familiar phenotype. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100, 13390-13395.

Hock, K. & Huber, R. 2009. Models of winner and loser effects: a cost-benefit analysis. *Behaviour*, 146, 69-87.

Hsu, Y., Earley, R. L. & Wolf, L. L. 2006. Modulation of aggressive behaviour by fighting experience: mechanisms and contest outcomes. *Biological Reviews*, 81, 33-74.

Hsu, Y., Lee, S. P., Chen, M.-H., Yang, S. Y. & Cheng, K. C. 2008. Switching assessment strategy during a contest: fighting in killifish *Kryptolebias marmoratus*. *Animal Behaviour*, 75, 1641-1649.

Hsu, Y., Lee, I. H. & Lu, C.-K. 2009. Prior contest information: mechanisms underlying winner and loser effects. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63, 1247-1257.

Hsu, Y. & Wolf, L. L. 1999. The winner and loser effect: integrating multiple experiences. *Animal Behaviour*, 57, 903-910.

Hsu, Y. & Wolf, L. L. 2001. The winner and loser effect: what fighting behaviours are influenced? *Animal Behaviour*, 61, 777-786.

Huang, S. P., Yang, S. Y. & Hsu, Y. 2011. Persistence of winner and loser effects depends on the behaviour measured. *Ethology*, 117, 171-180.

Johnsson, J. & Forser, A. 2002. Residence duration influences the outcome of territorial conflicts in brown trout (*Salmo trutta*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51, 282-286.

Kasumovic, M. M., Elias, D. O., Punzalan, D., Mason, A. C. & Andrade, M. C. B. 2009. Experience affects the outcome of agonistic contests without affecting the

selective advantage of size. *Animal Behaviour*, 77, 1533-1538.

Kendal, R. L., Coolen, I. & Laland, K. N. 2004. The role of conformity in foraging when personal and social information conflict. *Behavioral Ecology*, 15, 269-277.

Koops, M. A. 2004. Reliability and the value of information. *Animal Behaviour*, 67, 103-111.

Lan, YT. & Hsu, Y. 2011. Prior contest experience exerts a long-term influence on subsequent winner and loser effects. *Frontiers in Zoology*, 8:28

Lewis, A. C. 1986. Memory constraints and flower choice in *Pieris rapae*. *Science*, 232, 863-865.

Martin, A. L. & Moore, P. A. 2008. The influence of dominance on shelter preference and eviction rates in the crayfish, *Orconectes rusticus*. *Ethology*, 114, 351-360.

Maynard Smith, J. 1974. The theory of games and the evolution of animal conflicts. *Journal of Theoretical Biology*, 47, 209-221.

McNamara, J. M. & Houston, A. I. 1987. Memory and the efficient use of information. *Journal of Theoretical Biology*, 125, 385-395.

Meck, W. H. & Williams, C. L. 1999. Choline supplementation during prenatal development reduces proactive interference in spatial memory. *Developmental Brain Research*, 118, 51-59.

Morrell, L. J., Backwell, P. R. Y. & Metcalfe, N. B. 2005. Fighting in fiddler crabs *Uca mjoebergi*: what determines duration? *Animal Behaviour*, 70, 653-662.

Neat, F. C., Taylor, A. C. & Huntingford, F. A. 1998. Proximate costs of fighting in male cichlid fish: the role of injuries and energy metabolism. *Animal Behaviour*, 55, 875-882.

Okada, K. & Miyatake, T. 2010. Effect of losing on male fights of broad-horned

flour beetle, *Gnathocerus cornutus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64, 361-369.

Parker, G. A. 1974. Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, 47, 223-243.

Rutte, C., Taborsky, M. & Brinkhof, M. W. G. 2006. What sets the odds of winning and losing? *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 16-21.

Schuett, G. W. 1997. Body size and agonistic experience affect dominance and mating success in male copperheads. *Animal Behaviour*, 54, 213-224.

Taylor, D. S. 2000. Biology and ecology of *Rivulus marmoratus*: new insights and a review. *Florida Scientist*, 63, 239-248.

Taylor, D. S., Fisher, M. T. & Turner, B. J. 2001. Homozygosity and Heterozygosity in three Populations of *Rivulus marmoratus*. *Environmental Biology of Fishes*, 61, 455-459.

Taylor, D. S., Turner, B. J., Davis, W. P. & Chapman, B. B. 2008. A novel terrestrial fish habitat inside emergent logs. *American Naturalist*, 171, 263-266.

Whitehouse, M. E. A. 1997. Experience influences male-male contests in the spider *Argyrodes antipodiana*(Theridiidae: Araneae). *Animal Behaviour*, 53, 913-923.

表

表一

六種打鬥組合中之目標個體的攻擊性與打鬥獲勝機率於不同經驗整合假說下的
預期結果

		Treatment					
		I.	II.	III.	IV.	V.	VI.
<i>Focal</i>		LL	LW	LN	WL	WW	WN
<i>Opponent</i>		NL	NW	NN	NL	NW	NN

Predictions :

Additive hypothesis :

(1) $LL_{(vs. NL)} = LN_{(vs. NN)} = LW_{(vs. NW)}$ (2) $WL_{(vs. NL)} = WW_{(vs. NW)} = WN_{(vs. NN)}$

Retroactive interference hypothesis :

(1) $LL_{(vs. NL)} = LW_{(vs. NW)} > LN_{(vs. NN)}$ (2) $WL_{(vs. NL)} = WW_{(vs. NW)} < WN_{(vs. NN)}$

Proactive interference hypothesis

(1) $LL_{(vs. NL)} > LN_{(vs. NN)} > LW_{(vs. NW)}$ (2) $WL_{(vs. NL)} > WN_{(vs. NN)} > WW_{(vs. NW)}$

Amplifying effect hypothesis :

(1) $LL_{(vs. NL)} < LN_{(vs. NN)} = LW_{(vs. NW)}$ (2) $WW_{(vs. NW)} > WN_{(vs. NN)} = WL_{(vs. NL)}$

Diminishing effect hypothesis :

(1) $LL_{(vs. NL)} > LN_{(vs. NN)} = LW_{(vs. NW)}$ (2) $WW_{(vs. NW)} < WN_{(vs. NN)} = WL_{(vs. NL)}$

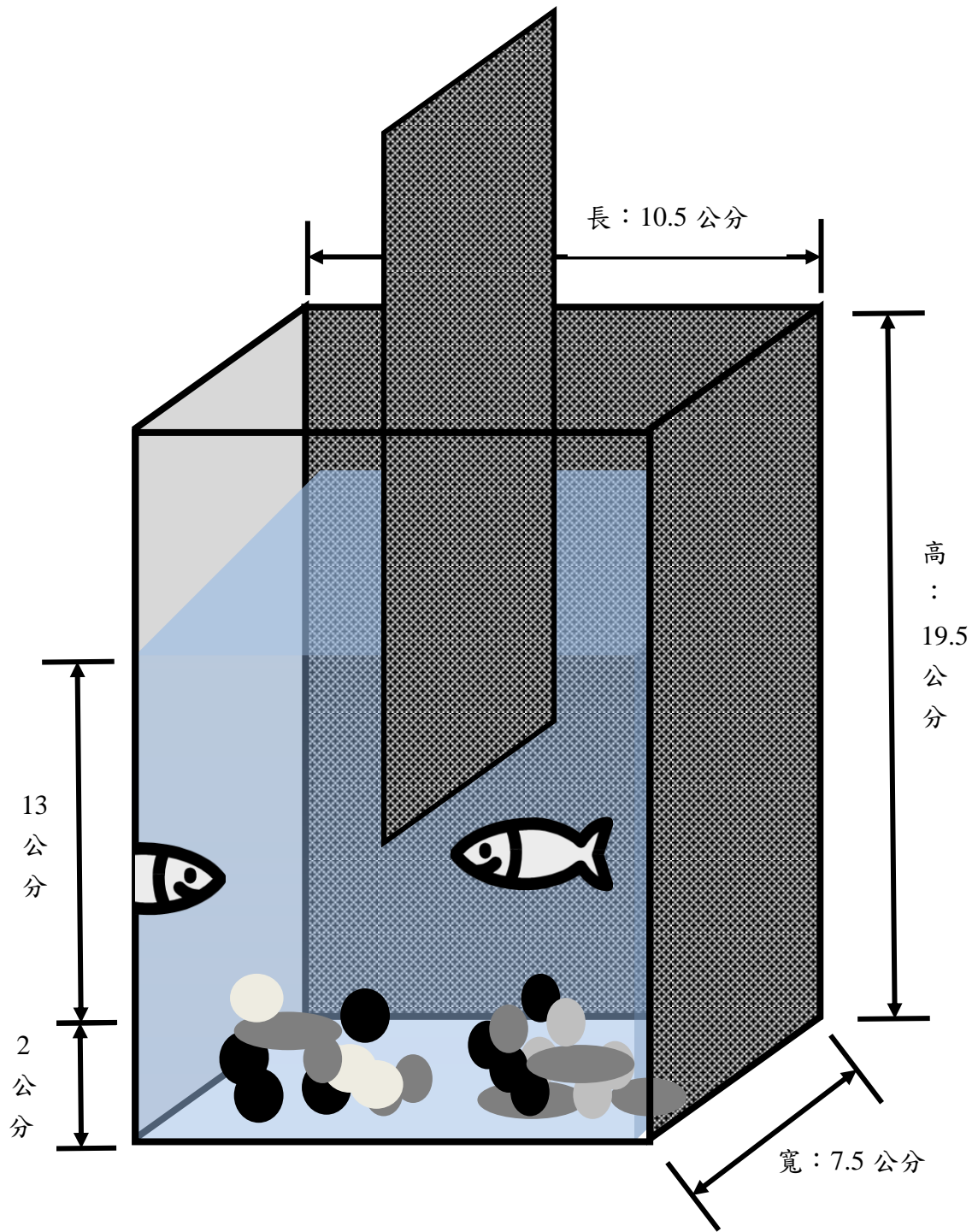
表二

打鬥組之目標個體間打鬥行為（率先鯰蓋展示、率先攻擊和打鬥獲勝的機率）的關係比較。根據一個月前的勝敗結果（Last outcome）以及近期舊經驗（Old exp.）為落敗或獲勝經驗分開呈現。

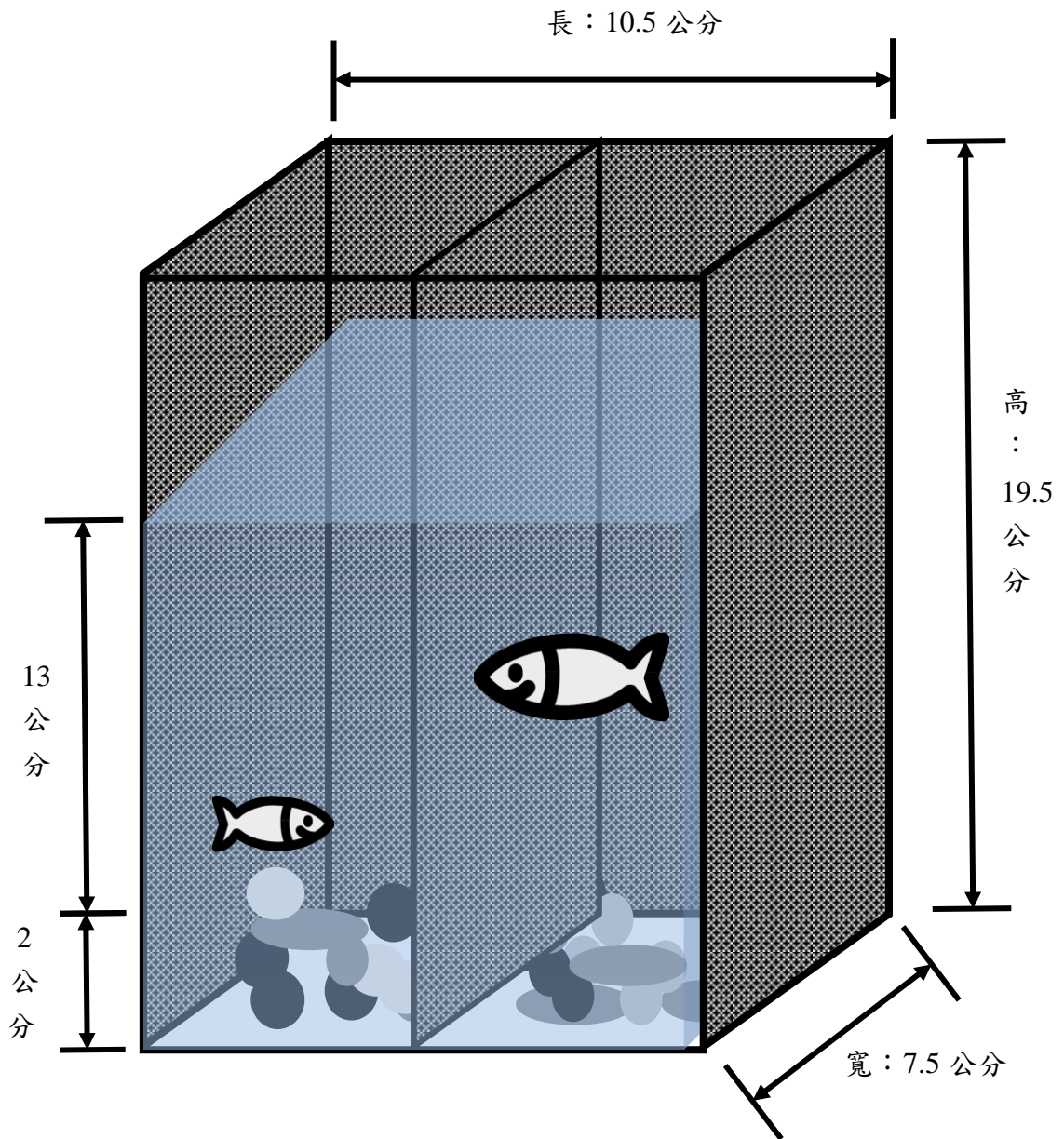
Last outcome		Old exp.			
		Losing		Winning	
		trend	p-value	trend	p-value
Loser pair	Initiating gill displays	$LL_{(vs. NL)} = LN_{(vs. NN)} = LW_{(vs. NW)}$	0.289	$WW_{(vs. NW)} > WL_{(vs. NL)} = WN_{(vs. NN)}$	0.022*
	Initiating attacks	$LL_{(vs. NL)} = LN_{(vs. NN)} = LW_{(vs. NW)}$	0.659	$WL_{(vs. NL)} = WW_{(vs. NW)} = WN_{(vs. NN)}$	0.518
	Winning probability	$LL_{(vs. NL)} = LW_{(vs. NW)} = LN_{(vs. NN)}$	0.098	$WL_{(vs. NL)} = WW_{(vs. NW)} = WN_{(vs. NN)}$	0.214
Winner pair	Initiating gill displays	$LL_{(vs. NL)} < LN_{(vs. NN)} = LW_{(vs. NW)}$	0.017*	$WL_{(vs. NL)} = WW_{(vs. NW)} = WN_{(vs. NN)}$	0.728
	Initiating attacks	$LL_{(vs. NL)} < LN_{(vs. NN)} = LW_{(vs. NW)}$	<0.001*	$WL_{(vs. NL)} = WW_{(vs. NW)} = WN_{(vs. NN)}$	0.723
	Winning probability	$LL_{(vs. NL)} < LN_{(vs. NN)} = LW_{(vs. NW)}$	0.011*	$WL_{(vs. NL)} = WW_{(vs. NW)} = WN_{(vs. NN)}$	0.470

*表示 p-value 小於 0.05

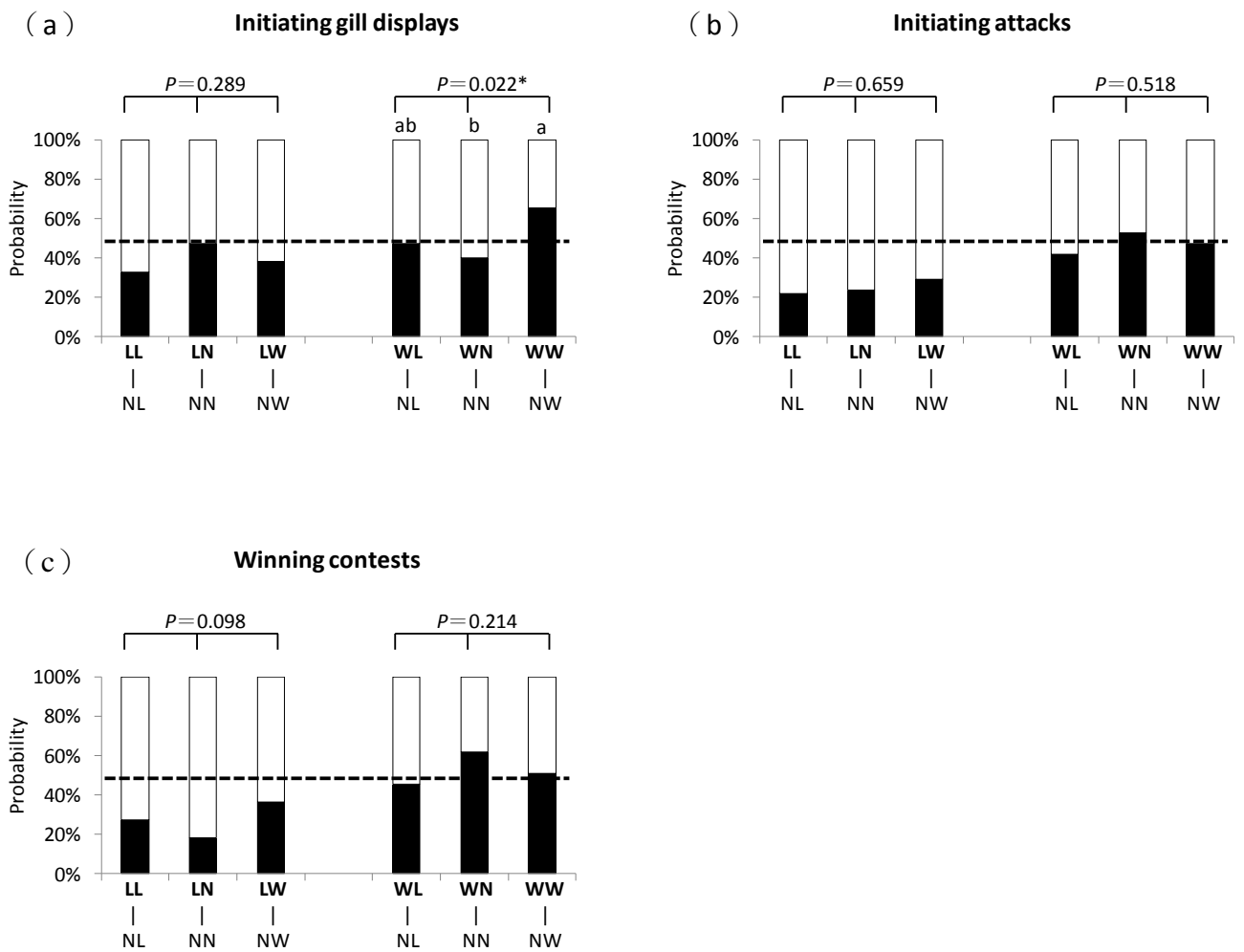
圖



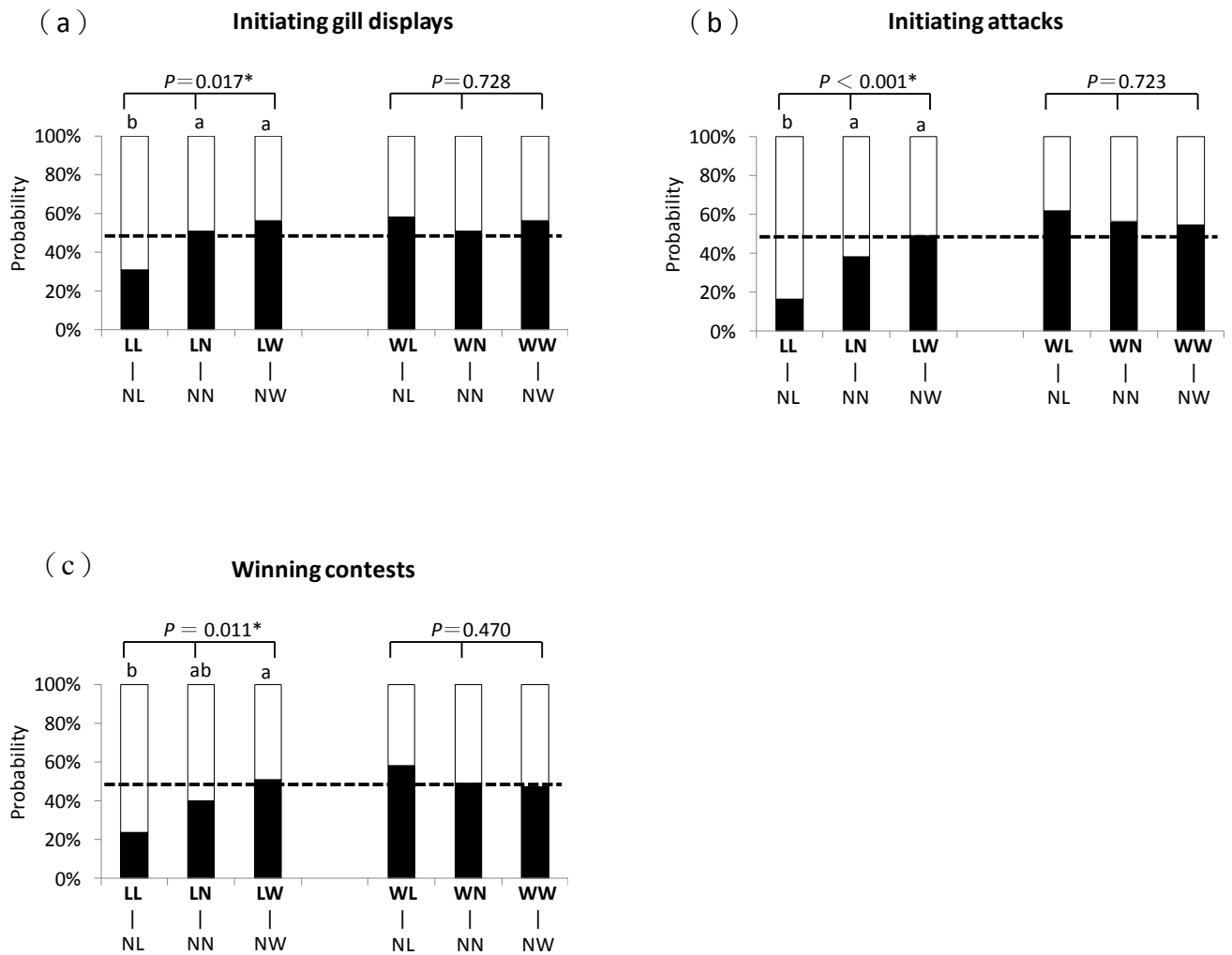
圖一 鏡像打鬥缸示意圖，缸子長 10.5 公分、寬 7.5 公分、高 19.5 公分，底層鋪設約 2 公分碎石子，水層高度約 13 公分左右，中間以不透明隔板分隔成兩個大小相同的區域。■表示黑色塑膠板，□表示鏡面。



圖二 打鬥缸示意圖，缸子長 10.5 公分、寬 7.5 公分、高 19.5 公分，底層鋪設約 2 公分碎石子，水層高度約 13 公分左右，中間以不透明隔板分隔成兩個大小相同的區域。 ▨ 表示黑色塑膠板。



圖三 敗者配對之六種打鬥組中目標個體的打鬥行為：(a) 率先鰓蓋展示、(b) 率先攻擊和 (c) 打鬥獲勝的機率。■代表目標個體，□代表打鬥對手，圖上標示不同的英文字母表示兩兩相比後具有顯著上的差異 ($P < 0.05$)。



圖四 勝者配對之六種打鬥組中目標個體的打鬥行為：(a) 率先鰓蓋展示、(b) 率先攻擊和 (c) 打鬥獲勝的機率。■代表目標個體，□代表打鬥對手，圖上標示不同的英文字母表示兩兩相比後具有顯著上的差異 ($P < 0.05$)。