

國立臺灣師範大學生命科學系碩士論文

過去的打鬥互動如何影響

個體後續打鬥策略

**What types of contest interaction modify a
contestant's behavior in a subsequent fight?**

研究生：郭倣寰

Jing-Huan Kuo

指導教授：許鈺鸚博士

Yuying Hsu

中華民國一百零二年八月

致謝

從設計實驗、架構實驗設施、收集資料、直到資料分析並完成論文，在整個過程中我逐漸培養出過去的我所沒有的邏輯反思能力，並且我也學會用更客觀的角度來看待科學研究及論證。然而我所學習到的並不止於科學研究，對於身邊的人事物，我也變得更能深入反思，更客觀並謙卑的聆聽其他人正在陳述的意見、修改我過去所認為”正確”的想法。

在這個過程中，有許許多多人提供意見、教導以及實際參與實驗操作的過程。我感謝李依涵學姊在我剛進入實驗室時帶著我熟悉實驗室、感謝藍怡婷及張靖學姊在實驗室中設立的榜樣，我實在覺得妳們很了不起，投資了那麼多心力在自己的研究之餘，還能不斷地在臉上展示笑容，並給予學弟妹意見。感謝李誠裕學長處理實驗室內許多繁雜的事物，沒有你，實驗室會陷入一片混亂而無法正常運作。感謝胡家怡學姐，因為有妳，實驗室裡才有不同的風情(蓋斑鬥魚)，妳在實驗上的堅持也確實鼓勵了學弟妹們。此外，感謝黃郁雲學姊，妳傳授了我所有基礎實驗操作的技巧、督促我對於分析資料更加小心，也提供了許多實驗設計上的意見。感謝陳昱儒、黃暉霖以及吳雅婷及利貞學姊，你們是我的好戰友及好餐友！感謝你們與我共享生活、共享經驗、共享實驗室的每個點滴，有了你們讓實驗室的生活多了更多的期待及歡笑。感謝師丈 Alan Watson，每個禮拜都為了教導我們英文花上許多心力準備教材，耐心矯正每一個發音以及每一份英文寫作及報告上，不只如此，還時不時的為了聚餐內容傷腦筋！

感謝許鈺鸚老師，妳存在於致謝中完全獨立的一個類別，因為有妳，我才能完成這個實驗以及碩士學位。謝謝妳教導我如何獨立思考、釐清我許多科學相關的觀念、謝謝妳與我分享許多事物其實可以有不同的看法、謝謝妳鼓勵我向外發展並培養實力，實際上妳也已經給了我許多機會體驗不同的文化。希望這份感恩妳可以真實的體會到。

最後，再次感謝你們以及感謝在此致謝中沒有提及但卻曾參與在實驗室中的每個人，祝福你們未來都能夠開心、滿足、健康平安。

摘要

一場打鬥可被視為打鬥雙方獲得彼此打鬥能力資訊的過程。打鬥中任何階段，較弱個體都可能因獲得足夠資訊確認自身打鬥能力較差而撤退。在打鬥後，獲勝/落敗個體常會於後續打鬥中展現出攻擊性及獲勝機率上升/下降的現象(勝/敗者效應)。而勝/敗者效應被認為是個體因於先前打鬥中獲得自身打鬥能力較好/差的資訊以致在未來較願意/較不願意參與打鬥。然而，目前並不清楚勝/敗者效應是否僅於先前打鬥結束後發生，或者在打鬥結束前，雙方便可以由打鬥互動中獲得部份打鬥能力資訊並用以調整後續打鬥策略。打鬥雙方若可由打鬥互動中獲得部份打鬥能力資訊，較激烈互動應可提供較精確的打鬥能力資訊因而對後續打鬥決策產生較大影響力。本研究使用 *Kryptolebias marmoratus*，一種紅樹林鱗魚，來檢測此假說。本研究將打鬥互動方式以激烈程度由低到高分為下列四級：目標個體可 1.單向觀察訓練對手(單面鏡處理)；2.隔著透明隔板與訓練對手相互展示(透明隔板處理)；3.自由地與訓練對手互動至分出勝負(無隔板處理)；4.自由地與訓練對手互動至分出勝負，並且勝者可繼續追趕、攻擊敗者五分鐘(額外互動處理)。本研究並使用兩種訓練對手處理：打鬥能力分別較目標個體好/差之標準勝/敗者；一共八種互動處理(四級激烈程度×兩種訓練對手)。在互動處理後，給予目標個體一個體型相近的控制對手進行打鬥測試。結果顯示，互動處理進行時，處理激烈程度若越高，目標個體或標準敗者在當下展現出認輸撤退行為的比例也會越高。打鬥測試時，目標個體若與標準勝者進行過無隔板或額外互動，其之後與體型相近的控制對手打鬥時獲勝機率會顯著下降，且打鬥之纏鬥機率及打鬥持續時間較經歷過單面鏡處理的組別低/短；目標個體與標準敗者進行過無隔板處理後，打鬥測試時其率先攻擊、獲勝機率顯著上升，且此組別打鬥纏鬥機率也較單面鏡處理後的組別高。這顯示出：1.個體於激烈程度越高的打鬥互動中所能獲得的打鬥能力資訊也越多且對打鬥當下的決策有較顯著的影響、2.紅樹林鱗魚個體唯有於允許肢體互動的打鬥後，其後續的打鬥行為才會有顯著的改變。

關鍵字：動物打鬥、勝/敗者效應、紅樹林鱗魚

Abstract

A contest can be viewed as a process for two contestants to assess each other's fighting ability (FA). At any stage of a contest, the weaker opponent may decide that it has gathered enough information through fighting interactions to confirm its inferior FA, and retreat. Comparing to low intensity interactions (ex: aggressive displays), high intensity interactions (ex: physical interactions) demand higher energy/ability and may reveal more FA information. After a contest is resolved, the winner/loser may raise/lower the evaluation of its FA relative to the population, resulting in a higher/lower aggression and winning probability in future (winner/loser effects). It's not known whether winner/loser effects form only after fights are resolved, although. One might expect that interactions with higher intensity to reveal more FA information and to have larger impact on contestants' future contest decisions. I tested this hypothesis by allowing focal individuals of a mangrove killifish, *Kryptolebias marmoratus*, to have one of four different-intensity interactions (I. one way mirror partition, II. clear partition, III. no partition, and IV. no partition plus 5-minute post-retreat interaction) with either a much stronger/weaker trainer (standard winner/loser respectively). After the interaction treatments, fights were staged between each focal individual and a size-matched opponent to test the effect of different training interactions. The results show that while in the training period, the retreat probabilities of focal individuals/standard losers were higher as the treatment intensity got higher. After interacting with a standard winner, focal individual in one of the more intense treatments (III and IV), (1) were less likely to win than their opponents; and (2) were less likely to escalate contests and retreated sooner than individuals in treatment I. However, after interacting with a standard loser, only individuals in treatment III were (1) significantly more likely to initiate attacks and to win than their opponents; and (2) were also more likely to escalate contests than those in treatment I. Overall, these results indicate that more intense contest interactions tend to reveal more FA information to focal individuals and focal individuals' contest behaviors could only be significantly changed while they had a opportunity to fight physically in training period.

Keywords: animal fight; winner/loser effect; *Kryptolebias marmoratus*

目錄

摘要.....	I
目錄.....	III
第一章 前言.....	01
第二章 實驗材料及方法.....	04
第一節 實驗物種.....	04
第二節 實驗設計.....	05
第三節 實驗流程及實驗設施.....	06
第四節 行為定義.....	08
第五節 統計分析.....	08
第三章 結果.....	11
第一節 目標個體與標準勝者互動後打鬥策略的改變.....	11
第二節 目標個體與標準敗者互動後打鬥策略的改變.....	12
第四章 討論.....	13
第一節 互動激烈程度對目標個體於互動處理時行為的影響.....	13
第二節 互動激烈程度對目標個體於打鬥測試時行為的影響.....	14
第三節 無隔板及額外互動處理對打鬥行為影響的差異.....	15
第四節 動物過去經驗對行為決策的影響.....	16
第五節 結論.....	17
參考文獻.....	18
表.....	22
圖.....	24

第一章前言

動物常為了有限的資源而打鬥，例如，食物(Janson 1985)、配偶(Clutton-Brock & Albon 1979)、或繁殖地(Marden & Waage 1990)。然而，參與一場打鬥往往需要付出一些代價，如打鬥耗費的能量(Briffa & Elwood 2004)及時間(Payne 1998)、打鬥導致的傷害(Neat et al. 1998)以及因打鬥降低警戒而增加的被掠食機率(Jakobsson *et al.* 1995)。因此，打鬥可能付出代價的高低往往會影響動物的打鬥決策。例如，在矮麗魚(*Nannacara anomala*)的打鬥中，若利用天敵模型模擬掠食壓力，與沒有使用天敵模型的狀況下比較，個體的警戒程度(打鬥中斷次數)顯著較高且打鬥激烈程度較低(Brick 1998)。在一場打鬥中，個體面對的對手打鬥能力若越好，其於打鬥時所須付出的代價可能也越大，因此個體若可以評估自身打鬥能力比對手來的好或不好(相對打鬥能力)，可能可做出較有利的決策，例如：面對一個打鬥能力高出自己很多的對手時，因為打鬥不易獲勝，個體若直接撤退不參與打鬥，便可減少付出不必要的代價(Parker 1974)。

在一場打鬥中，打鬥雙方可以利用打鬥互動來評估彼此相對打鬥能力。根據「次序性評估假說」(sequential assessment hypothesis)，動物若可以對於彼此相對打鬥能力進行評估，打鬥過程可能便是動物逐步獲得對手打鬥能力資訊的方式。更仔細地來說，打鬥過程中，雙方一開始通常是以激烈程度較低的行為(例如：無肢體接觸的展示行為)進行互動，接著再漸漸進入激烈程度較高的互動(例如：相互拉扯、肢體碰撞攻擊)。透過與對手的打鬥互動，個體可逐漸獲得並累積與彼此相對打鬥能力有關的資訊。低激烈程度的互動因為較不危險，且所消耗的能量較低，個體由這類互動中可獲得的打鬥能力資訊精確度可能較低，但如果雙方打鬥能力差距懸殊，低激烈程度互動可能便已經足夠使較弱的一方判定自己具有較差的打鬥能力而認輸。然而，在雙方打鬥能力相當的情況下，打鬥往往就得進展至激烈程度較高(危險性及能量需求較高)的互動，才能讓較弱的一方獲得足夠的資訊來判定自己的打鬥能力較差而終於認輸。因此，打鬥雙方能力差距若越大，較弱的個體應越容易於低激烈程度互動後即認輸，打鬥持續時間會較短；相反地，雙方打鬥能力差距若較小，打鬥持續時間則較長(Enquist & Leimar 1983)。

打鬥進展至較激烈的互動(例如：相互拉扯、肢體碰撞攻擊)之前，個體可能可以透過對手的形態外觀及展示行為來獲得打鬥能力資訊。以形態外觀而言，舉黃蜂(*Polistes dominulus*)為例，個體臉上黑斑若越多，其打鬥能力通常也較好。實驗發現，個體在面對黑斑數較多/少的兩對手時，選擇與較少黑斑數對手競爭的機率較高(Tibbetts et al. 2010)。此外，三棘刺魚(*Gasterosteus aculeatus*)雄性於繁殖季時，常彼此競爭打鬥以爭取交配機會，而喉、腹部紅色區塊較鮮明(bright)的雄性個體在打鬥時獲勝的機率往往也較高(Bakker & Sevenster 1983)。就展示行為來說，非洲口孵鯽魚(*Oreochromis mossambicus*)在打鬥過程中，向對手甩動身體頻率越高的個體獲勝機率較高(Turner & Huntingford 1986)。雄性泰國鬥魚(*Betta splendens*)在打鬥中，常向著對手張開鰓蓋以展示打鬥能力，打鬥中鰓蓋展示時間越長的泰國鬥魚個體獲勝機率也較高(Evans 1985)。此外在其他研究中也指出，若將個體置於溶氧量較低的水體中，其使用鰓蓋展示的時間顯著較短，這證實鰓蓋展示行為與個體身體狀況有高度的相關性，也代表著較強壯的個體可能有能力進行較長時間的鰓蓋展示行為(Abrahams et al. 2005)。由於打鬥能力較強/弱的個體往往會在型態或行為上有所差異，這些性狀便可能被個體用來評估其競爭對手之打鬥能力。

個體於打鬥時獲得的打鬥能力資訊可能會被其用以調整打鬥當下的決策，不僅如此，打鬥中獲得的資訊還可能更進一步地被個體用來調整後續打鬥行為。過去已有許多文獻指出，打鬥的結果(獲勝或落敗)可能會改變個體下次打鬥的行為策略。獲勝經驗(winning experiences)可能會導致個體在後續打鬥時攻擊性及獲勝機率上升(勝者效應，winner effect)；相反地，落敗經驗(losing experiences)則可能導致個體在後續打鬥時的攻擊性及獲勝機率下降(敗者效應，loser effect)(Hsu et al. 2006)。獲勝/落敗經驗之所以會對個體後續打鬥行為有影響，可能源於個體於打鬥時獲得與自身打鬥能力有關的資訊，並因此改變了其對自身打鬥能力及後續打鬥代價的評估。獲勝之後，個體可能獲得自身打鬥能力較好的資訊，並評估自己於族群中擁有相對較強的打鬥能力，預期下次遇到的對手打鬥能力較自己差的機率上升、打鬥須付出的代價較低。因此獲勝後個體較願意參與下場打鬥，展現出較高攻擊性，並導致獲勝機率上升。相反地，落敗個體可能獲得自身打鬥能力較差的資訊，並評估自己於族群中擁有相對較弱的打鬥能力，且預期下次遇到的對手打鬥能力較自己來得強、打鬥須付出的

代價較高。落敗個體因而較不願意再參與打鬥，導致獲勝機率降低(Whitehouse 1997；Hsu *et al.* 2009)。過去，探討勝者/敗者效應的研究一般都著重於前次打鬥的結果如何影響個體後續打鬥行為，然而，我們並不知道個體後續打鬥行為的改變是否必須於前一場打鬥分出勝負後才會發生，或者，在打鬥過程中，個體可藉由觀察對手的外觀、行為、或與對手的某些互動獲得部份打鬥能力資訊，並在互動之後即改變其後續打鬥決策。此外，若動物可經由與對手的打鬥互動獲得自己較對手來得強/弱的部份資訊，不同激烈程度的打鬥互動可能會因所提供給個體的打鬥能力資訊精確度不同，而對個體後續打鬥策略有著不同程度的影響；打鬥互動激烈程度若越高/低，此互動所提供之資訊的精確度可能即越高/低，此互動對個體後續打鬥行為的影響也就可能越大/小。

為了探討上述的可能性，本研究利用 *Kryptolebias marmoratus*，一種紅樹林鱗魚，來測試不同激烈程度的打鬥互動後，個體後續打鬥行為是否有不同程度的改變。過去的文獻曾描述過此魚漸進式的打鬥行為，打鬥一開始，個體會朝著對方移動，靠近的同時也常伴隨著向對手展示腮蓋的行為。接著，個體可能會開始向對手甩動尾鰭(可能是用以展示力道)或者彼此相繞游動(可能用以展示體型大小)。一段時間的展示過後，較弱一方可能會放棄打鬥並認輸。但若相互展示後仍然沒有個體放棄打鬥，則打鬥其中一方可能會率先攻擊或啄咬對手(較激烈的肢體接觸)，第一次肢體攻擊後，較弱一方可能即會撤退認輸並結束打鬥。但也有可能雙方都沒有撤退，開始相互攻擊進入纏鬥(escalation)，此階段的激烈程度最高且會持續直到一方撤退為止(Hsu & Wolf 1999)。個體可能是由此漸進式的打鬥中逐步累積打鬥能力資訊。先前研究也已證實此物種個體會透過對手的外觀或展示行為來評估自己與對手的相對打鬥能力；在雙方還未進行肢體接觸，對手體長若越長，打鬥能力較弱的一方會越早認輸撤退(Hsu *et al.* 2008)。打鬥結束後，*K. marmoratus* 會展現出勝者及敗者效應，獲勝個體在後續打鬥時與對手發生纏鬥的機率及打鬥獲勝機率會顯著上升、打鬥持續時間也會顯著較長；落敗個體於後續打鬥時的纏鬥及獲勝機率則會顯著下降(Hsu & Wolf 1999；Huang *et al.* 2011)。因為 *K. marmoratus* 的行為會隨著對手打鬥能力改變，且其會展現出勝者與敗者效應，因此此物種很適合被用來探討我的假說。

第二章實驗材料及方法

第一節實驗動物

Kryptolebias marmoratus 棲息於中南美洲一帶的紅樹林地區，分布範圍包含美國佛羅里達州、往南沿著巴哈馬、大小安第列斯群島到巴西(Tatarenkov *et al.* 2012)。*K. marmoratus* 具有高度攻擊性(Taylor 1990)，當一個體遇到其他個體時，常會展現出相互攻擊等打鬥行為(個人觀察)。體型越大的紅樹林鱗魚個體於打鬥時獲勝機率越高，過去曾有研究指出，當打鬥雙方體長差異超過 2mm 時，較大個體的獲勝機率可高達 93% (77/83, Hsu *et al.* 2008)。因此，體長可被用來作為此魚打鬥能力的指標。

到目前為止，*K. marmoratus* 僅被發現到有兩種生殖形態：雌雄同體(hermaphrodite)及雄性個體(Harrington 1961)，還沒有記錄過只有雌性生殖器的個體(Mackiewicz *et al.* 2006b)。個體的基因異質性(heterozygosity)與族群的性別比有著高度的關係。藉由檢測 36 個微衛星基因(Microsatellite DNA)可發現，雌雄同體的個體若僅利用自體授精(self-fertilizing)繁殖，經歷過數個世代後，子代基因型會呈現同型合子(homozygous)的形式(Mackiewicz *et al.* 2006a)。此外，若更深入探討不同族群間雄性個體佔族群比例與個體基因異質性的關係，可以發現到族群中雄性個體數的比例若越高，個體基因異質性也會越高。過去也曾有研究發現，藉由基因指紋(DNA fingerprint)分析子代基因型，並用以推算親代的基因異質性(heterozygosity)，在雄性個體比例較低(1-2%)的宏都拉斯(Utila, Bay Islands, Honduras.)及巴哈馬(Norman's Pond Cay, Exuma, Bahamas.)等區域，且個體的基因型多為同型合子(約為 97%)，顯示個體間不常有異型雜交(outcrossing)；而在雄性個體的比例較高(約為 20%)的貝里斯(Twin Cays, Belize.)，個體基因型為同型合子基因型減少至 0%，顯示出此地區內異型雜交的比例較高(Taylor *et al.* 2001)。

本研究僅使用雌雄同體個體。雌雄同體個體於孵化後約三到六個月即達到性成熟並開始產卵，沒有明顯生殖週期，全年皆可觀察到產卵行為(Harrington 1963; Hsu & Wolf 1999)。本研究共使用五個品系(strain)，為 D. Scott Taylor 博士於不同的地點採集而得，DAN2K 於 2000 年取自貝里斯的香格里拉鎮(Dangria, Belize.)、HON9 於 1997 年取自宏都拉斯的烏蒂拉島(Utila,

Honduras.)、RHL 於 2001 年取自巴哈馬的聖薩爾瓦多島(San Salvador, Bahamas.)、SLC8E 於 1995 年取自美國佛羅里達州的聖露西郡(St. Lucie County, Florida, USA.)、VOL 於 1995 年取自美國佛羅里達州的德通市海灘(Daytona Beach, Florida, USA.)。本實驗室的個體乃於 2002 年 10 到 12 月間引進臺灣並繁殖飼養(防疫二字第 091414621 號)。

在本實驗室，每隻個體於孵化後一個月左右即被分別單獨飼養於聚丙烯(polypropylene P.P.)製成的半透明飼養盒中(12×12×10 cm)，內含約 600-700 毫升 25ppt 的人工海水(以 Coral Life® Salt 或 Instant Ocean® Sea Salt 配製而成)。每個飼養盒上都標記著個體的識別號碼。飼養盒約每三個禮拜即進行一次清洗並換水。本實驗室於每日早晨 10-12 點間以新鮮孵化的豐年蝦(brine shrimp)餵食每隻個體。實驗室內溫度維持在攝氏 25±2°C，光週期為 14：10 h (light/dark)。

第二節實驗設計

本研究的目的是在於測試 *K. marmoratus* 個體是否在於與打鬥能力明顯較強/弱的對手有過不同激烈程度打鬥互動後，其下一場打鬥之行為便會隨著先前對手類型與互動激烈程度的不同而改變。訓練對手類型分成兩種處理，1.打鬥能力較強(標準勝者)：體型比與其互動的個體大至少 2mm，在本實驗前有數次獲勝經驗，攻擊性較高；2.打鬥能力較弱(標準敗者)：體型比與其互動的個體小至少 2mm，而且在本實驗前有數次落敗經驗，攻擊性較低。此外，實驗個體與訓練對手間的打鬥互動處理依激烈程度由低到高可分為下列四級，目標個體可：1.單向觀察訓練對手、2.與訓練對手進行無肢體接觸之相互展示、3.與訓練對手自由互動至分出勝負、4.與訓練對手自由互動至分出勝負後，再持續互動五分鐘。因此，本實驗共分為八個處理組(兩種訓練對手×四級互動激烈程度)，互動處理後，我使目標個體與一體型相當之對手進行「打鬥測試」，並藉由此打鬥測量接受過互動處理的個體之攻擊性及獲勝機率是否有顯著改變。每個處理組樣本數為 40，一共記錄了 320 場打鬥測試(640 隻個體)。

第三節實驗流程及實驗設施

一、實驗個體配對與標記

本研究使用的所有個體先前皆曾被使用於其他打鬥研究，過去曾有研究指出，*K. marmoratus* 個體的打鬥經驗於一個月後還是會對其打鬥行為造成影響 (Lan & Hsu 2011)，為了避免個體使用過度頻繁以及為了減少先前經驗對打鬥行為的影響力，本實驗使用至少已經一個月沒有打鬥過的個體，並在實驗進行時，依照一個月前的打鬥勝敗結果進行配對。此外，配對的兩個體取自相同的品系，且擁有類似的體長(上顎到尾鰭基部，相差 $<0.1\text{mm}$)。配對後，各個配對被隨機分配到本實驗的八個處理組之一。在每個配對中，我隨機選擇一個體作為「目標個體」(接受實驗處理)，另一個體則為「控制對手」(接受控制處理)；控制對手乃目標個體在獲得實驗處理後之打鬥測試時的打鬥對手。我在給予配對實驗處理的前一天，將兩個體分別於尾鰭上半部或下半部(隨機決定)以針劃破鰭鰓間無血管薄膜作為標記。標記後的實驗個體皆立即被放回其原本的飼養盒中休息，所有個體於標記後皆可正常游動，且尾鰭薄膜在約莫三天左右之後即可完全癒合。在本實驗中，每個個體只會被使用一次。

二、給予目標個體「訓練對手×互動程度」處理

互動處理時，目標個體與訓練對手所有的互動都在「訓練缸」(長 15cm、寬 10.5cm、高 19.5cm)內進行，訓練缸有三面被設置了不透明黑色瓦楞板，保留一面(15×19.5cm)觀察並攝影，缸內設置約 2cm 的底砂並加水至 12cm 的高度。每個訓練缸皆以黑色瓦楞板分隔為大小相同的兩個隔間(長 7.5cm、寬 10.5cm、高 19.5cm)。除黑色隔板外，依照互動處理的不同，可能會緊鄰此隔板再放入另一面隔板(詳述於各互動處理操作流程)。

在標記完並放回飼養盒中休息一小時之後，目標個體與控制對手便被移出飼養盒，並分別被放入兩訓練缸中的隔間。目標個體(與控制對手)被放入於訓練缸中哪個隔間的決定方式描述於下方之各互動處理說明中。兩個體可於各別訓練缸中適應至隔日(定義為實驗第一天)早晨十點，此後便進行互動處理。互動處理設施及操作流程說明如下：

(一) 單面鏡處理(圖一 a)

於此處理，緊鄰訓練缸中央黑色隔板旁插入了一面單面鏡隔板，非鏡面一側面向黑色隔板。非鏡面一側(可看穿)之隔間為「目標個體(或控制對手)隔

間」；單面鏡鏡面(無法看穿)的一側為「訓練對手隔間」。我於單面鏡鏡面上放置一透明尼龍網並減弱光源的強度，以減少單面鏡的鏡像反射。實驗第一天早上十點左右，我將一標準勝者或標準敗者放至目標個體所在之訓練缸的「訓練對手隔間」中，並讓其適應 10 到 30 分鐘。接著，我將黑色隔板移開，目標個體可隔著單面鏡觀察訓練對手 20 分鐘。與目標個體配對之控制對手的處理步驟與目標個體相同，唯一的差別是控制對手缸中的「訓練對手隔間」沒有放入任何訓練對手。

(二) 透明隔板處理(圖一 b)

於此處理，緊鄰訓練缸中央黑色隔板旁插入了一片透明玻璃隔板。黑色隔板一側之隔間為「目標個體(或控制對手)隔間」；透明隔板一側為「訓練對手隔間」。實驗第一天之步驟與(一)相同，在黑色隔板移開後，目標個體可隔著透明隔板與訓練對手互動 20 分鐘。

(三) 無隔板處理(圖一 c)

於此處理，訓練缸中僅有中央一面黑色隔板，缸中之兩個隔間被隨機訂為「實驗個體(與控制對手)隔間」與「訓練對手隔間」。實驗第一天之步驟與(一)相同，但黑色隔板移開後目標個體可與訓練對手進行沒有阻隔的互動直到一方認輸撤退。當目標個體(與標準勝者互動時)或標準敗者認輸後，我便以黑色隔板再次把互動雙方隔開。互動期間，若一小時內沒有攻擊行為出現，我會以黑色隔板將兩個體隔開，休息一小時之後，再次移開黑色隔板讓目標個體與訓練對手互動直到一方認輸撤退。但若再次移開黑色隔板後，一小時內仍然沒有個體進行攻擊，我就中止此訓練步驟並繼續後續的實驗流程。控制對手缸內黑色隔板移開/移入的時間皆與目標個體的訓練缸同步。

(四) 額外互動處理(圖一 d)

此處理之設置與步驟與處理(三)相同，然而在其中一方(目標個體或標準敗者)認輸撤退後，目標個體與訓練對手可再互動五分鐘。在這五分鐘內，獲勝一方經常追逐並攻擊落敗一方。

互動處理後，目標個體及控制對手會被放回各自的飼養盒中進行餵食。

三、打鬥測試

打鬥測試皆於「打鬥缸」(長 10.5cm、寬 7.5cm、高 19.5cm)中進行，打鬥缸之設置(底砂與水位高度)與訓練缸相同，並以黑色瓦楞板隔出等大小的兩隔

間。實驗第一天，互動處理結束且實驗個體進食了一小時之後，我將目標個體與控制對手分別放入同一打鬥缸的兩隔間中適應，直到隔日(實驗的二天)早上十點。適應期後，我便拉開黑色隔板，進行打鬥測試，直至一方認輸撤退。然而，若於一個小時之後，雙方沒有相互攻擊且仍無法分出明顯勝負結果，則此打鬥即被中止並記錄為「沒有勝負結果」。打鬥測試結束後，我將隔板插回缸中隔開雙方以中止打鬥，並將實驗個體放回原本的飼養盒內。打鬥測試全程以錄影機記錄。

第四節行為定義

通常在缸中黑色隔板被抽開時，實驗個體會因為受到干擾而竄游於缸中數秒，個體冷靜下來之後，便會開始轉向或靠近其對手，定義為「展示」行為，第一次展示行為的出現也被定義為打鬥的開始。打鬥過程中個體常將其鰓蓋撐開(非一般呼吸的律動)向對手威嚇，定義為「鰓蓋展示」。當一方碰撞或咬到對手，定義為「攻擊」。雙方若有互相攻擊的情況，則稱此打鬥有發生「纏鬥」。當一方閃避對手的接近，並於被追逐、攻擊時不反擊，便被視為「認輸撤退」，認輸撤退的一方為落敗者，而其對手則為獲勝者(與標準勝/敗者互動時，若打鬥雙方中間有隔板時，有明顯閃避對手的個體也會被記錄為「認輸撤退」)。第一次展示行為的時間點到一方認輸撤退的時間點被定義為「打鬥持續時間」。

第五節統計分析

本研究使用兩種(標準勝者與標準敗者)訓練對手以及四級打鬥互動激烈程度與(共八種處理)來瞭解實驗個體是否可由與先前對手的打鬥互動中獲得打鬥能力資訊，並因此調整其對自己打鬥能力的評估及其後續打鬥行為。

首先測試不同互動處理的過程中，實驗個體的打鬥策略是否會受到互動激烈程度的影響。在本實驗中，目標個體與訓練對手的打鬥能力差距很大，個體應於低激烈程度的互動中便能獲得打鬥能力資訊，然而，隨著互動激烈程度增加，實驗個體可獲得的資訊可能更精確，目標個體/標準敗者認輸撤退行為出現的比例應隨激烈程度而呈遞增趨勢。我利用 Cochran-Armitage trend test 檢測在

標準勝者/標準敗者處理中，目標個體/標準敗者展現認輸撤退行為的比例是否會隨著互動激烈程度增加而遞增。

為了測試互動處理激烈程度越高，是否對目標個體的後續打鬥行為的影響也越大。我由打鬥測試的資料中統計了四個攻擊性指標：率先攻擊機率、獲勝機率、纏鬥機率及打鬥持續時間，在過去研究 *K. marmoratus* 打鬥行為的文獻中，已顯示這些攻擊性指標會受到個體過去勝敗結果的影響(Hsu *et al.* 2009；Huang *et al.* 2011)。在不同訓練對手(標準勝者與標準敗者)處理中，目標個體打鬥行為被影響的方向不同(與標準勝/敗者互動後，目標個體的攻擊性應下降/上升)，因此，此二處理之資料被分開分析。

在「標準勝/敗者處理」的組別中，我先分析打鬥測試時目標個體率先攻擊機率及獲勝機率是否隨著互動處理激烈程度呈現遞減或遞增的趨勢(Cochran-Armitage trend test)。接著再使用單尾二項式檢定法(exact one-tailed binomial test)測試各個組別中目標個體的攻擊性是否有受到處理影響，我比較打鬥測試時目標個體攻擊性在各個處理組中是否比沒有與訓練對手互動過的控制對手高/低，亦即目標個體率先攻擊機率及獲勝機率是否顯著高/低於 0.5。在進行檢定時，因為互動處理分為單面鏡、透明隔板、無隔板及額外互動處理共四種，所以 α 值調整為 $0.05/4=0.0125$ 。

在分析打鬥測試纏鬥機率以及打鬥持續時間時，由於這兩個行為是由目標個體與控制對手共同決定，我利用多元邏輯/線性迴歸分析不同激烈互動處理是否對纏鬥機率/打鬥持續時間有不同程度的影響(以單面鏡處理為基礎值，baseline group)。打鬥持續時間(以秒計算)以 $\ln[\text{打鬥持續時間觀察值(秒)}+1]$ 進行轉換以符合常態分布假設。在所有的迴歸模式中，我皆加入了打鬥配對的品系與一個月之前之打鬥勝敗結果、目標個體體長與目標個體於互動處理時所展現的攻擊性為控制因子。互動處理時目標個體攻擊性是高或低的定義如下：在單面鏡、透明隔板處理中，目標個體若總蓋展示時間低/高於其處理組的平均值，定義其攻擊性較高/低；在無隔板及額外互動處理中，與標準敗者互動時，目標個體率先攻擊的時間若低/高於其處理組的平均值，則定義其攻擊性較高/低；無隔板及額外互動處理中，與標準勝者互動時，目標個體與標準勝者間若有/無纏鬥，則定義其攻擊性較高/低。

本研究所有分析皆使用 JMP 統計軟體(v.9.0.0 SAS Institute Inc., Cary, NC, U.S.A.)。

第三章結果

本研究所使用實驗個體配對的平均體長為 $27.9 \pm 3.9\text{mm}$ ，八個處理組間配對的平均體長沒有顯著差異($F_{7,312}=0.541$ ， $P=0.803$)；標準勝者的平均體長為 $36.3 \pm 0.2\text{mm}$ ；標準敗者的平均體長為 $21.5 \pm 0.2\text{mm}$ 。在互動處理的過程中，標準勝者處理組內的目標個體展現出認輸撤退的比例在單面鏡、透明隔板、無隔板及額外互動處理間分別為 1/40、12/40、39/40 及 39/40，此遞增趨勢達到顯著標準($Z=-10.07$ ， $P<0.001$)；而標準敗者處理組中的標準敗者展現出認輸撤退的比例則分別為 0/40、21/40、36/40、40/40，亦呈現顯著的遞增趨勢($Z=-9.77$ ， $P<0.001$)。320 組的打鬥測試中，有 10 組個體未於一小時內分出勝負而被紀錄為「沒有勝負結果」(標準勝者互動處理中，單面鏡、透明隔板、無隔板、額外互動處理各有 2、1、1、2 組；標準敗者互動處理中，單面鏡、透明隔板、無隔板、額外互動處理各有 0、1、2、1 組)。

第一節 目標個體與標準勝者互動後打鬥策略的改變

與標準勝者互動後，目標個體於打鬥測試時的攻擊性被預期應隨著互動處理的激烈程度增高而遞減。此外，若目標個體可以在與標準勝者互動後評估自己有較弱的打鬥能力，則打鬥測試時，率先攻擊機率與獲勝機率應低於控制對手(體型相似，沒有與訓練對手互動過)，亦即低於 0.5(One-tailed binomial test, bonferroni adjusted $\alpha=0.05/4=0.0125$)。結果顯示，目標個體率先攻擊機率(圖二 a)在單面鏡、透明隔板、無隔板及額外互動處理後雖然呈現遞減趨勢，但此趨勢並不顯著($Z=-1.49$ ， $P=0.068$)。目標個體率先攻擊機率在此四個互動處理後皆未顯著低於 0.5。目標個體獲勝機率(圖二 b)隨著互動激烈程度增加有顯著的遞減趨勢($Z=-1.92$ ， $P=0.027$)。若分開檢視各個處理組，在單面鏡及透明隔板處理中目標個體的獲勝機率雖低於 0.5 但差異皆未達顯著標準，在無隔板處理($P=0.005$)及額外互動處理($P<0.001$)中則顯著低於 0.5。

接著我比較標準勝者處理組中，打鬥測試的纏鬥機率及打鬥持續時間在較高激烈程度互動處理後是否比單面鏡處理組來的低/短。結果顯示，經歷過無隔板($P=0.003$)及額外互動處理($P<0.001$)組別之纏鬥機率(表一；圖三 a)顯著低於經歷過單面鏡處理的組別，經歷過透明隔板處理的組別與單面鏡處理組則沒有顯

著差異。此外，經歷過無隔板($P=0.004$)及額外互動處理($P<0.001$)的組別打鬥持續時間(表一；圖三 b)顯著地較經歷過單面鏡處理的組別來得短，透明隔板處理組與單面鏡處理組則沒有顯著差異。

本節結果顯示，目標個體唯有在經過與標準勝者互動到認輸撤退的處理(無隔板及額外互動處理)後，其後續打鬥的攻擊性才會顯著降低。經過低激烈程度互動(單面鏡及透明隔板處理)後的目標個體，其攻擊性雖然也有降低的現象(如圖二)，但由於下降幅度相當少而未達到顯著水準。

第二節 目標個體與標準敗者互動後打鬥策略的改變

與標準敗者互動後，目標個體於打鬥測試時的攻擊性被預期應隨著互動處理的激烈程度增高而遞增。此外，若目標個體可以在與標準勝者互動後評估自己有較強的打鬥能力，則打鬥測試時，率先攻擊機率與獲勝機率應高於控制對手(體型相似，沒有與訓練對手互動過)，亦即高於 0.5(One-tailed binomial test, bonferroni adjusted $\alpha=0.05/4=0.0125$)。結果顯示，目標個體率先攻擊機率(圖四 a)隨著互動激烈程度增加而遞增趨勢並不顯著($Z=1.18$, $P=0.119$)；在分開檢視各處理組後此機率也僅於無隔板處理後($P=0.003$)顯著高於 0.5；於單面鏡、透明隔板及額外互動處理後雖然亦有高於 0.5 的趨勢，但皆未達顯著標準。目標個體獲勝機率(圖四 b)隨著互動激烈程度增加而遞增趨勢並不顯著($Z=1.53$, $P=0.063$)且在分開檢視各處理組後亦僅在無隔板處理($P=0.003$)中顯著高於 0.5；在單面鏡、透明隔板及額外互動處理後則未顯著高於 0.5。

接著我比較標準敗者處理組中，打鬥測試的纏鬥機率及打鬥持續時間在較高激烈程度互動處理後是否比基礎值單面鏡處理組來的高/長。結果顯示，經歷過無隔板($P=0.020$)處理的組別纏鬥機率(表二；圖五 a)顯著高於經歷過單面鏡處理的組別，透明隔板、額外互動處理組與單面鏡處理組則沒有顯著差異。在打鬥持續時間上(表二；圖五 b)，透明隔板、無隔板及額外互動處理組別皆未與單面鏡處理組有顯著差異。

本節結果顯示，雖然目標個體與標準敗者互動的激烈程度確實會影響到其後續打鬥攻擊性上升與否，但只有接受無隔板處理(直接與標準敗者互動至標準敗者認輸撤退)的目標個體攻擊性顯著上升，接受單面鏡、透明隔板及額外互動處理的目標個體攻擊性則未顯著上升。

第四章討論

第一節 互動激烈程度對目標個體於互動處理時行為的影響

在本研究中，當目標個體與標準勝者(體型較目標個體大，且攻擊性高)進行互動時，隨著互動激烈程度增加，目標個體展現出認輸撤退行為的比例也增高。此結果顯示目標個體可能由不同激烈程度的打鬥互動中獲得不同精確程度的資訊，而經由較激烈互動所獲得的資訊較能幫助目標個體判斷本身具有較差的打鬥能力而認輸。在單面鏡處理(打鬥雙方無互動)中，目標個體與標準勝者互動時展現出撤退的比例極低(1/40 組)；在透明隔板處理中，目標個體於標準勝者靠近時撤退的比例提高至 12/40 組；若雙方中間沒有隔板，目標個體撤退的比例高達 39/40 組。這顯示出在隔著透明隔板的情況下，*K. marmoratus* 即可獲得足夠相對打鬥能力資訊並決定認輸，不僅如此，也證實在透明隔板或無隔板處理中的個體所能獲得的相對打鬥能力資訊確實比單純觀察對手形態及無攻擊性行為來得多。這些結果符合次序性評估假說(Enquist & Leimar 1983)，顯示 *K. marmoratus* 會經由打鬥互動獲得彼此相對打鬥能力的資訊。

類似的結果在其他物種的研究中也曾被發現。例如，在矮麗魚(*Nannacara anomala*)的研究中，實驗者讓目標個體隔著透明隔板與一體型較大的訓練對手(打鬥能力較好)互動，當目標個體體重低於對手體重的 40% 時，目標個體在一看到對手或與對手互動一段時間後便皆會展現出落敗體色(Enquist *et al.* 1987)。

在本研究中，雖然單面鏡及透明隔板處理中有部份目標個體在與標準勝者互動當下即展現出認輸撤退的行為，但是我並沒有辦法確定若將雙方中間的隔板抽開，目標個體是否會在沒有隔板的情況下依然對標準勝者認輸。或是，因為有隔板存在，目標個體在不斷被對手威嚇的狀態下暫時表現出弱勢行為，一旦將隔板挪開，目標個體仍然會嘗試與標準勝者打鬥。舉雄性綠劍尾魚(*Xiphophorus helleri*)為例，作者嘗試瞭解在打鬥前，實驗個體若有機會隔著透明隔板與對手互動，這些互動如何影響隔板抽開後雙方正式打鬥的打鬥行為。實驗者發現，隔著透明隔板互動的處理組中，73%的組別(22/30 組)可藉由雙方表現出的攻擊性/弱勢行為來判別正式打鬥時雙方的勝負關係。然而，透明隔板挪開後，在此 22 組中僅有 18 組個體維持透明隔板存在時的勝負關係。也就是

說，並非所有透過透明隔板展現出弱勢行為的個體在正式打鬥中都會直接認輸，部份展現出弱勢個體在隔板挪開後會嘗試打鬥並獲勝(Earley *et al.* 2003)。

第二節 互動激烈程度對目標個體於打鬥測試時行為的影響

本研究主要在測試目標個體在面對一個打鬥能力與其相差很多的訓練對手並與其互動後，低激烈程度互動是否就足以使目標個體改變後續打鬥策略。此外也測試互動激烈程度若越高，此互動對於目標個體後續打鬥策略的影響是否也越大。研究結果顯示，*K. marmoratus* 個體於打鬥測試時的打鬥行為只有在經過無隔板處理或額外互動處理後才有顯著改變，而在經過互動激烈程度較低的單面鏡及透明隔板處理後則並未顯著改變。

低激烈程度的不顯著結果，可能是因為樣本數不足所造成；在標準勝者處理組中，目標個體率先攻擊與獲勝機率在單面鏡及無透明隔板處理組中皆有下降的趨勢(圖二)，顯示部份目標個體在這些處理中獲得自身打鬥能力較弱的資訊且也已經調整後續打鬥策略，不過這些改變還需要再累積更多的樣本數才能達到顯著標準。

在本研究中，高激烈程度之額外互動、無隔板處理組與低激烈程度的透明隔板、單面鏡處理組間，最主要的差異乃在於高激烈互動處理組中的目標個體皆與訓練對手有機會進行實際的肢體接觸。這可能是導致高激烈程度處理後發現顯著勝/敗者效應的原因。經歷單面鏡及透明隔板處理的目標個體可能是因無法獲得肢體接觸打鬥等行為所提供之較精確的相對打鬥能力資訊，因而未改變其對自身打鬥能力的評估及後續的打鬥策略。動物在展示打鬥能力時，不同行為傳遞的打鬥能力資訊可能也不同，例：九間麗體魚(*Cichlasoma nigrofasciatum*)的實驗的兩種處理中，目標個體分別可與一體重相當的對手在正式打鬥前：1. 隔著透明隔板進行互動或 2. 隔著不透明隔板，沒有互動。結果顯示，正式打鬥時，透明隔板處理中的目標個體側向展示(lateral display)的時間會較不透明隔板處理短；但在比較激烈的打鬥行為如啄咬(biting)、咬顎(mouth wrestling)及繞圈攻擊對手尾部(circling)的時間上，在兩個處理中則沒有差異。這樣的結果顯示，透明隔板處理中的目標個體僅能獲得側向展示所提供的打鬥能力資訊(例如：對手體型大小)，無法獲得激烈打鬥行為提供的資訊(例如：對手實際的力

量)，因此，僅有透過隔板即能觀察到的側向展示行為在實際打鬥時之時間顯著較短(Keeley & Grant 1993)。

由本研究結果得知，過去的打鬥中有無肢體接觸對於 *K. marmoratus* 之勝/敗者效應是否形成有很顯著的影響。在其他物種中，個體也常以肢體攻擊試圖分出勝負，例如：三棘刺魚(*Gasterosteus aculeatus*)(Bakker et al. 1989)、埋葬蟲(*Nicrophorus humator*) (Otronen 1990)、太陽魚(*Lepomis gibbosus*)(Chase et al. 1994)、家雞(*Gallus gallus domesticus*)(Martin et al. 1997)以及倉鼠(*Mesocricetus auratus*)(Huhman et al. 2003)。目前尚不清楚在這些物種中，打鬥肢體接觸互動的有無是否會對勝/敗者效應有所影響。此外，不同物種獲得打鬥能力資訊的方式可能有所差異，因此影響勝/敗者效應形成的要素便可能不同。舉例來說，已有研究發現某些蟋蟀(*Acheta pennsylvanicus*)會展現出勝/敗者效應(Alexander 1961)；然而在蟋蟀的打鬥中，常可聽見個體發出聲音訊號(sound signals)，並可能為其展示打鬥能力的方式之一(Alexander 1961)，因此聲音訊號交換與否便可能會影響蟋蟀勝/敗者效應之形成。

在 *K. marmoratus* 中，經歷單面鏡及透明隔板處理的目標個體可能因為打鬥中缺乏肢體攻擊，進而導致造成勝/敗者效應的相關生理因子沒有改變。然而，勝者/敗者效應究竟是透過何種生理途徑目前仍然不清楚。過去已有研究指出 *K. marmoratus* 的勝/敗者效應主要並非透過賀爾蒙(包含睪固酮、睪丸硬甾酮、腎上腺皮質醇、雌二醇)所調控，因為打鬥獲勝或落敗後的個體於這些賀爾蒙的表現量並沒有受到打鬥經驗的影響；其他可能造成勝/敗者效應的生理因子還包含了賀爾蒙受器、神經傳導物質及與攻擊性有關的基因表現量(Earley et al. 2013)。

第三節 無隔板及額外互動處理對打鬥行為影響的差異

本研究顯示，與標準勝/敗者互動後，無隔板處理或額外互動處理後的目標個體攻擊性分別會下降/上升，這樣的攻擊性改變與 *K. marmoratus* 過去研究勝/敗者效應的文獻相吻合(Huang et al. 2011)。然而，在標準敗者處理組中，目標個體僅於無隔板處理後展現出顯著的勝者效應，在額外互動處理後卻無顯著效應，並不符合原先的預期。

在此，打鬥雙方可以直接確認誰的打鬥能力較好，而打鬥之後個體若有一段時間繼續與對手互動，應可使個體獲得勝負結果的資訊並更確認誰是獲勝的個體。勝負結果的資訊可能會展現於個體之外觀或行為的改變上(Casterlin & Reynolds 1979；Chellappa 1999)，以大西洋鮭魚(*Salmo salar*)為例，打鬥落敗的個體體色常會變深，研究者發現，體色改變越明顯的落敗個體受到獲勝個體攻擊的頻率也會越低，顯示展現弱勢體色確實可能提供獲勝的對手自己已認輸且不願意再進行打鬥的資訊(O’Conner *et al.* 1999)。在本研究中，目標個體與標準敗者於互動處理分出勝負(標準敗者認輸撤退)後，目標個體常於缸中自由游動或追擊標準敗者，而標準敗者則常會沉於缸底並減少游動，但這些額外的互動卻沒有導致勝者效應更強。

在額外互動處理中，與標準敗者互動的目標個體雖然可能獲得了更精確的資訊，但他們卻也可能在這樣的過程中花費了更多的能量來追逐、攻擊標準敗者。先前研究顯示，動物的打鬥強度若越高，參與打鬥的個體需付出的能量往往越多且也會累積較多的乳酸於肌肉中(Copeland *et al.* 2011)。體內儲存的能量下降可能是導致額外互動處理組中的目標個體在後續與同體型對手的打鬥中無法展現出較高攻擊性的原因。

第四節 動物過去經驗對行為決策的影響

動物過去的經驗常會改變其未來行為決策。打鬥經驗對個體後續打鬥行為的影響，被認為是個體在打鬥中獲得打鬥能力的資訊後，改變了其對自身打鬥能力的評估所導致(Whitehouse 1997)。然而，若探討其他的動物行為領域，例如動物的擇偶行為，也可發現個體的擇偶策略會受到其過去所遇過的異性品質所影響。在三棘刺魚(*Gasterosteus aculeatus*)中，雄性體色若越鮮紅代表其品質越好；雌性個體對有興趣交配的雄性個體會展示抬頭行為(head-up behavior)，此行為頻率若越高，代表其願意與此雄性產卵意願也越高。曾有研究(Bakker & Milinski 1991)指出，三棘刺魚雌性個體先前若與體色較鮮紅的雄性個體互動過，雌性個體對後續雄性個體展現抬頭行為的頻率會降低；相反地，若雌性先前互動的雄性體色較不鮮艷，其對於後續雄性展現抬頭行為的頻率則會上升(previous male effect)。這顯示出雌性可能於與先前雄性的互動中獲得了族群中

雄性品質的資訊。在與較好品質的雄性互動後，雌性可能因預期族群中有高比例的好品質雄性個體，因此對後續雄性品質的評估便會下降。

動物向異性展示自身品質時可能會同時使用多種性狀以傳遞自身品質相關的不同資訊(Candolin 2003)，且其展示的對象可能唯有在同時接收到不同性狀所傳遞的資訊後才會對求偶行為做出反應 (Uetz et al.2009)；過去與異性互動中獲得的異性品質資訊還可能會進一步地影響個體後續擇偶的行為(Bakker & Milinski 1991)。根據我的研究結果，打鬥互動中某些行為元素可能是造成個體後續打鬥行為是否改變的關鍵，或許我們也可以依此更進一步探討三棘刺魚雌性個體與先前雄性互動時，僅讓雌性個體觀察雄性外觀(無求偶行為展示)或者讓互動中加入肢體接觸互動，是否會對先前雄性對雌性後續擇偶的行為有不同的影響。

第五節 結論

本研究發現動物的打鬥互動若越激烈，較弱勢的個體可於打鬥互動中獲得越多資訊並展現出認輸撤退的反應。此外，在 *K. marmoratus* 中，唯有允許經歷肢體互動並分出勝負之個體才會展現出顯著的勝/敗者效應；這顯示出 *K. marmoratus* 個體雖然可由對手的打鬥行為獲得打鬥能力資訊，但肢體互動所提供的資訊可能才是導致勝/敗者效應是否形成的關鍵因素，唯有獲得肢體互動所傳遞的打鬥能力資訊並分出勝負後才足以使個體改變後續打鬥決策。透過本研究之研究結果，我們更深入地瞭解到過去的打鬥如何對動物後續打鬥行為造成影響。

參考文獻

- Abrahams, M. V., Robb, T. L. & Hare, J. F.** 2005. Effect of hypoxia on opercular displays: evidence for an honest signal? *Animal Behaviour*, **70**, 427-432.
- Alexander, R. D.** 1961. Aggressiveness, territoriality, and sexual behavior in field crickets (Orthoptera: Gryllidae). *Behaviour*, **17**, 130-223.
- Bakker, Th. C. M., Bruijn, E. F. & Sevenster, P.** 1989. Asymmetrical effects of prior winning and losing on dominance in sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Ethology*, **82**, 224-229.
- Bakker, Th. C. M. & Milinski, M.** 1991. Sequential female choice and the previous male effect in sticklebacks. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **29**, 205-210.
- Bakker, Th. C. M. & Sevenster, P.** 1983. Determinants of dominance in male sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.). *Behaviour*, **86**, 55-71.
- Brick, O.** 1998. Fighting behaviour, vigilance and predation risk in the cichlid fish *Nannacara anomala*. *Animal Behaviour*, **56**, 309-317.
- Briffa, M. & Elwood, R. W.** 2004. Use of energy reserves in fighting hermit crabs. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **271**, 373-379.
- Casterlin, M. E. & Reynolds, W. W.** 1979. Agonistic displays in the rock bass, *Ambloplites rupestris*. *Hydrobiologia*, **65**, 19-21.
- Candolin, U.** 2003. The use of multiple cues in mate choice. *Biological Reviews*, **78**, 575-595.
- Chase, I. D., Bartolomeo, C. & Lee, A. D.** 1994. Aggressive interactions and inter-contest interval: how long do winners keep winning? *Animal Behaviour*, **48**, 393-400.
- Chellappa, S., Yamamoto, M. E., Cacho, M. & Huntingford, F. A.** 1999. Prior residence, body size and the dynamics of territorial disputes between male freshwater angelfish. *Journal of Fish Biology*, **55**, 1163-1170.
- Clutton-Brock, T. H. & Albon, S. D.** 1979. Roaring of red deer and the evolution of honest advertisement. *Behaviour*, **69**, 145.
- Copeland, D. L., Levay, B., Sivaraman, B., Beebe-Fugloni, C. & Earley, R. L.** 2011. Metabolic costs of fighting are driven by contest performance in male convict cichlid fish. *Animal Behaviour*, **82**, 271-280.
- Earley, R. L., Tinsley, M., Dugatkin, L. A.** 2003. To see or not to see: does

- previewing a future opponent affect the contest behavior of green swordtail males (*Xiphophorus helleri*)? *Naturwissenschaften*, **90**, 226-230.
- Earley, R. L., Lu, C. K., Lee, I. H., Wong, S. C. & Hsu, Y.** 2013. Winner and loser effects are modulated by hormonal states. *Frontiers in Zoology*, **10**, 6.
- Enquist, M. & Leimar, O.** 1983. Evolution of fighting behaviour: decision rules and assessment of relative strength. *Journal of theoretical Biology*, **102**, 387-410.
- Enquist, M., Ljungberg, T. & Zandor, A.** 1987. Visual Assessment of Fighting Ability in the Cichlid Fish *Nannacara anomala*. *Animal Behaviour*, **35**, 1262-1264.
- Evans, C. S.** 1985. Display vigour and subsequent fight performance in the Siamese fighting fish, *Betta Splendens*. *Behavioural Processes*, **11**, 113-121.
- Harrington, R. W. Jr.** 1961. Oviparous hermaphroditic fish with internal self-fertilization. *Science*, **134**, 1749-1750.
- Harrington, R. W. Jr.** 1963. Twenty-four-hour rhythms of internal self-fertilization and of oviposition by hermaphrodites of *Rivulus marmoratus*. *Physiological Zoology*, **26**, 325-341.
- 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.
- Huang, S. P., Yang, S. Y. & Hsu, Y.** 2011. Persistence of winner and loser effects depends on the behaviour measured. *Ethology*, **117**, 171-180.
- Huhman, K. L., Solomon, M. B., Janicki, M., Harmon, A. C., Lin, S. M., Israel, J. E. & Jasnow, A. M.** 2003. Conditioned defeat in male and female Syrian hamsters. *Hormones and Behavior*, **44**, 293-299.
- Jakobsson, S., Brick, O. & Kullberg, C.** 1995. Escalated fighting behaviour incurs increased predation risk. *Animal Behaviour*, **49**, 235-239.

- Janson, C.** 1985. Aggressive competition and individual food-consumption in wild brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **18**, 125-138.
- Keeley, E. R. & Grant, J. W. A.** 1993. Visual information, resource value, and sequential assessment in convict cichlid (*Cichlasoma nigrofasciatum*) contests. *Behavioral Ecology*, **4**, 345-349.
- Lan, Y. & Hsu, Y.** 2011. Prior contest experience exerts a long-term influence on subsequent winner and loser effects. *Frontiers in Zoology*, **8**, 28.
- Mackiewicz, M., Tatarenkov, A., Perry, A., Martin, J. R., Elder, J. F., Bechler, D. L. & Avise, J. C.** 2006. Microsatellite documentation of male-mediated outcrossing between inbred laboratory strains of the self-fertilizing mangrove killifish (*Kryptolebias marmoratus*). *Journal of Heredity*, **97**, 508-513.
- Mackiewicz, M., Tatarenkov, A., Turner, B. J. & Avise, J. C.** 2006. A mixed-mating strategy in a hermaphroditic vertebrate. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **273**, 2449-2452.
- Marden, J. H. & Waage, J. K.** 1990. Escalated damselfly territorial contests are energetic war of attrition. *Animal Behaviour*, **39**, 954-959.
- Martin, F., Beaugrand, J. P. & Lague, P. C.** 1997. The role of hen's weight and recent experience on dyadic conflict outcome. *Behavioural Processes*, **41**, 139-150.
- 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.
- O'Connor, K. L., Metcalfe, N. B. & Taylor, A. C.** 1999. Does darkening signal submission in territorial contests between juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*? *Animal Behaviour*, **58**, 1269-1276.
- Otronen, M.** 1990. The effect of prior experience on the outcome of fights in the burying beetle, *Nicrophorus humator*. *Animal Behaviour*, **40**, 980-982.
- Parker, G. A.** 1974. Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *Journal of theoretical Biology*, **47**, 223-243.
- Payne, R. J. H.** 1998. Gradually escalating fights and displays: the cumulative assessment model. *Animal Behaviour*, **56**, 651-662.
- Tatarenkov, A., Earley, R. L., Taylor, D. S. & Avise, J. C.** 2012. Microevolutionary distribution of isogenicity in a self-fertilizing fish

- (*Kryptolebias marmoratus*) in the Florida Keys. *Integrative and Comparative Biology*, **52**, 743-752.
- Taylor, D. S.** 1990. Adaptive specializations of the Cyprinodont fish *Rivulus marmoratus*. *Florida Scientist*, **53**, 239-248.
- Taylor, D. S., Fisher, M. & Turner, B.** 2001. Homozygosity and heterozygosity in three populations of *Rivulus marmoratus*. *Environmental Biology of Fishes*, **61**, 455-459.
- Tibbetts, E. A., Mettler, A. & Levy, S.** 2010. Mutual assessment via visual status signals in *Polistes dominulus* wasps. *Biology Letters*, **6**, 10-13.
- Turner, G. F. & Huntingford, F. A.** 1986. A problem for game theory analysis: assessment and intention in male mouthbrooder contest. *Animal Behaviour*, **34**, 961-970.
- Uetz, G. W., Roberts, J. A. & Taylor, P. W.** 2009. Multimodal communication and mate choice in wolf spiders: female response to multimodal versus unimodal signals. *Animal Behaviour*, **78**, 299-305.
- 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、標準勝者處理中(測試目標個體是否得到自己打鬥能力較弱的資訊)，多元邏輯與線性迴歸分析顯示不同激烈程度之互動處理對打鬥測試之纏鬥機率或打鬥持續時間造成的影響。打鬥持續時間以 $\ln(\text{打鬥持續時間觀察值}(\text{秒})+1)$ 進行轉換以符合常態分布。迴歸模式中加入品系、目標個體體長、實驗配對組一個月前打鬥勝敗結果及目標個體攻擊性作為控制因子。 $*P \leq 0.05$ 。

	df	纏鬥機率(N=160)			打鬥持續時間(N=154)		
		b±SE	χ^2	P	b±SE	F	P
互動處理	3		25.66	<0.001 *		7.07	<0.001 *
- 透明隔板 ¹	1	-0.20±0.53	0.14	0.707	-0.32±0.33	0.97	0.327
- 無隔板 ¹	1	-1.65±0.58	9.03	0.003 *	-0.94±0.32	8.31	0.004 *
- 額外互動 ¹	1	-2.42±0.62	18.06	<0.001 *	-1.36±0.33	17.24	<0.001 *
品系	4		13.54	0.009 *		2.01	0.096
體長	1	-0.05±0.05	0.94	0.332	-0.01±0.03	0.07	0.786
獲勝配對 ²	1	1.57±0.41	15.98	<0.001 *	0.40±0.23	3.05	0.083
攻擊性較高 ³	1	1.32±0.42	10.59	0.001 *	-0.20±0.23	0.72	0.399

¹ 不同的互動處理組(包含透明隔板、無隔板及額外互動處理，以接受單面鏡處理為基礎值)

² 打鬥配對一個月前的打鬥結果(以落敗配對為基礎值)

³ 目標個體於互動處理時展現的攻擊性(以攻擊性較低為基礎值)

表二、標準敗者處理中(測試目標個體是否得到自己打鬥能力較強的資訊)，多元邏輯與線性迴歸分析顯示不同激烈程度之互動處理對打鬥測試之纏鬥機率或打鬥持續時間造成的影響。打鬥持續時間以 $\ln(\text{打鬥持續時間觀察值}(\text{秒})+1)$ 進行轉換以符合常態分布。迴歸模式中加入品系、目標個體體長、實驗配對組一個月前打鬥勝敗結果及目標個體攻擊性作為控制因子。 $*P \leq 0.05$ 。

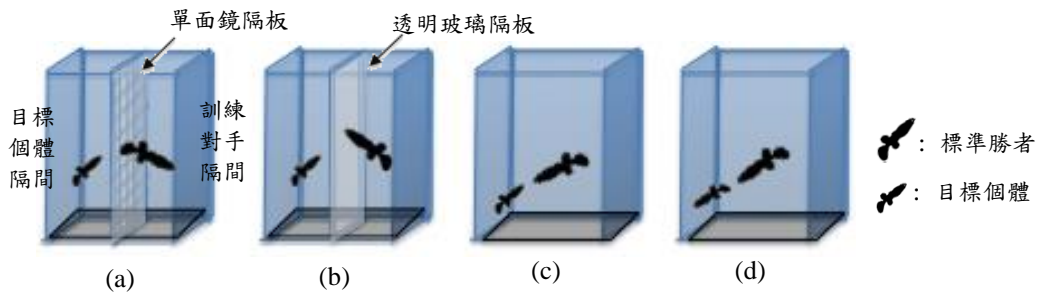
	df	纏鬥機率(N=160)			打鬥持續時間(N=156)		
		b±SE	χ^2	P	b±SE	F	P
互動處理	3		5.91	0.116		0.47	0.703
- 透明隔板 ¹	1	0.53±0.55	0.93	0.334	0.22±0.32	0.45	0.502
- 無隔板 ¹	1	1.31±0.58	5.43	0.020 *	0.27±0.33	0.58	0.422
- 額外互動 ¹	1	0.29±0.55	0.28	0.598	-0.06±0.33	0.06	0.861
品系	4		40.61	<0.001 *		1.53	0.197
體長	1	0.13±0.05	6.41	0.011 *	0.06±0.03	4.13	0.044 *
獲勝組 ²	1	1.06±0.40	7.25	0.007 *	0.17±0.23	0.56	0.457
攻擊性(較高) ³	1	0.47±0.46	1.03	0.310	0.19±0.26	0.58	0.449

¹ 不同的互動處理組(包含透明隔板、無隔板及額外互動處理，以接受單面鏡處理為基礎值)

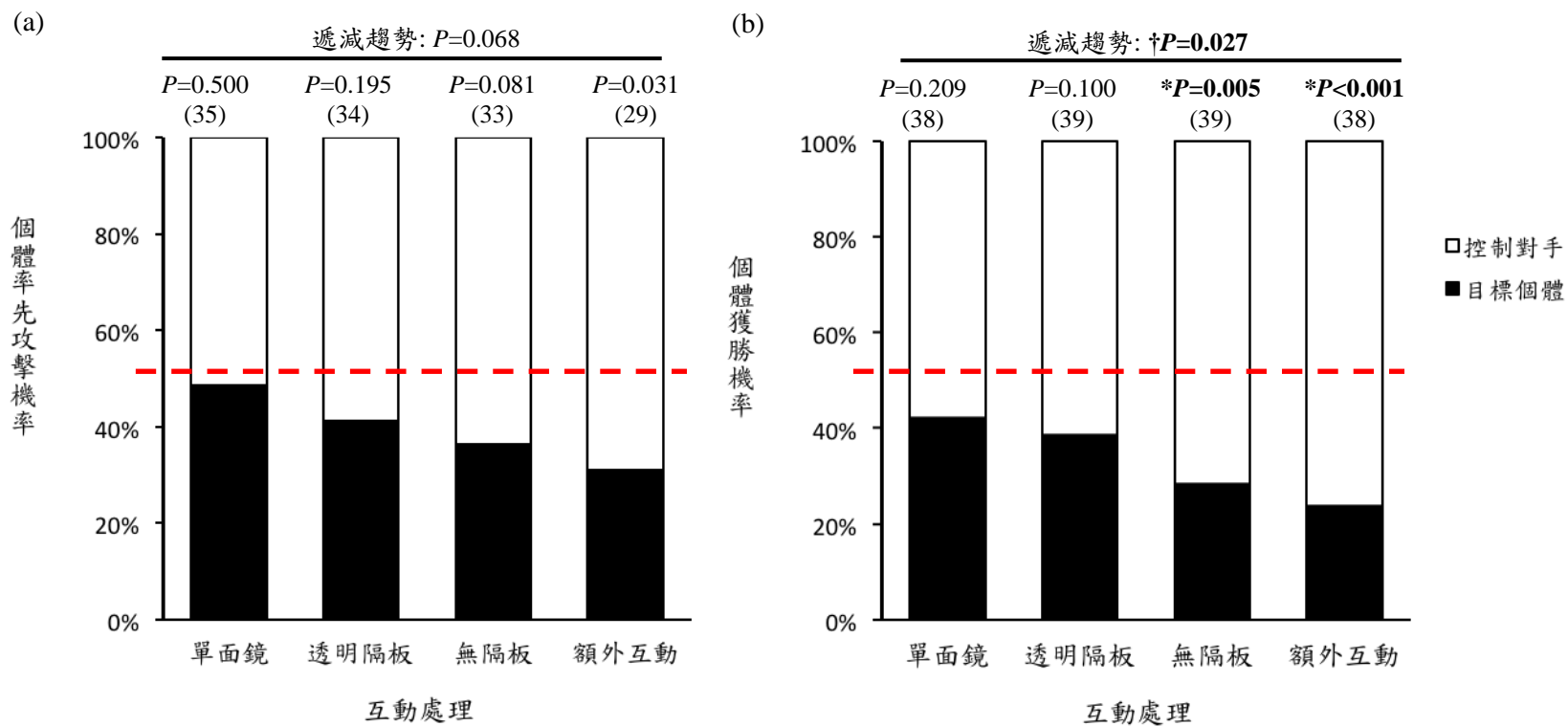
² 打鬥配對一個月前的打鬥結果(以落敗配對為基礎值)

³ 目標個體於互動處理時展現的攻擊性(以攻擊性較低為基礎值)

圖

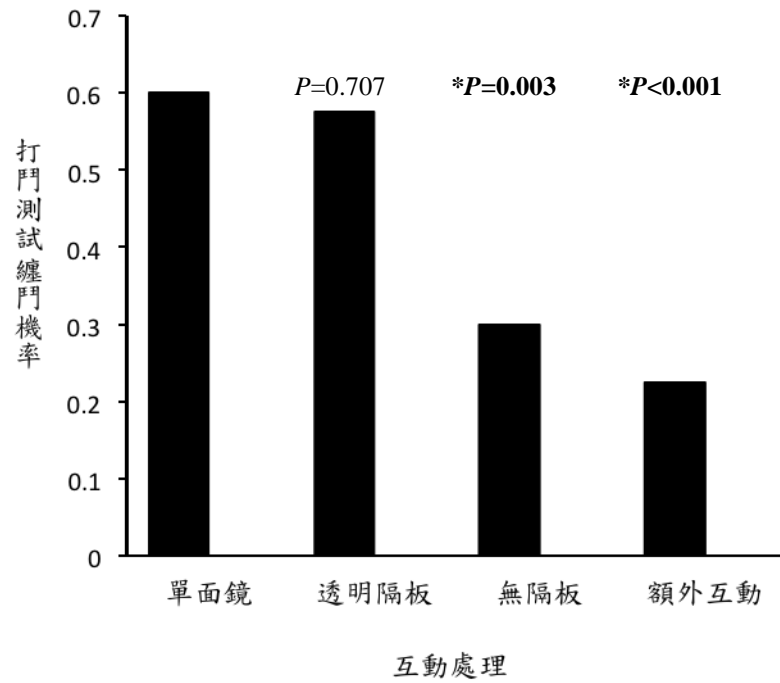


圖一、互動處理設施(以目標個體與標準勝者互動為例)。(a)到(e)的互動激烈程度由低至高(可能獲得的資訊精確度由低至高)為：(a)單面鏡處理，允許目標個體於目標個體隔間中觀察訓練對手、(b)透明隔板處理，雙方可隔著透明隔板相互展示、(c)無隔板處理，打鬥雙方可自由互動攻擊至一方認輸撤退、(d)額外互動處理，打鬥雙方自由互動至一方認輸撤退後有額外五分鐘互動。控制對手的處理與其配對的目標個體一樣，但未給予訓練對手。

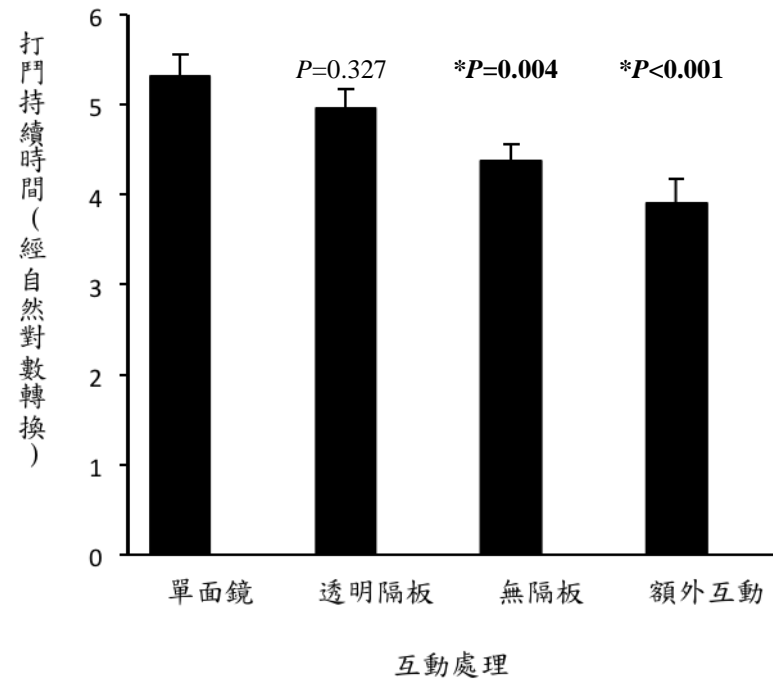


圖二、標準勝者處理(目標個體之相對打鬥能力較弱)中，打鬥測試時目標個體(■)及其相對應控制對手(□)的(a)率先攻擊機率及(b)獲勝機率。括弧內數字為各處理組樣本數，十字†代表有顯著的遞減趨勢(Cochran-Armitage trend test)，星號*代表經Bonferroni adjustment調整 α 值(0.0125)後，目標個體之率先攻擊及獲勝機率仍顯著低於0.5(one-tailed binomial test)。

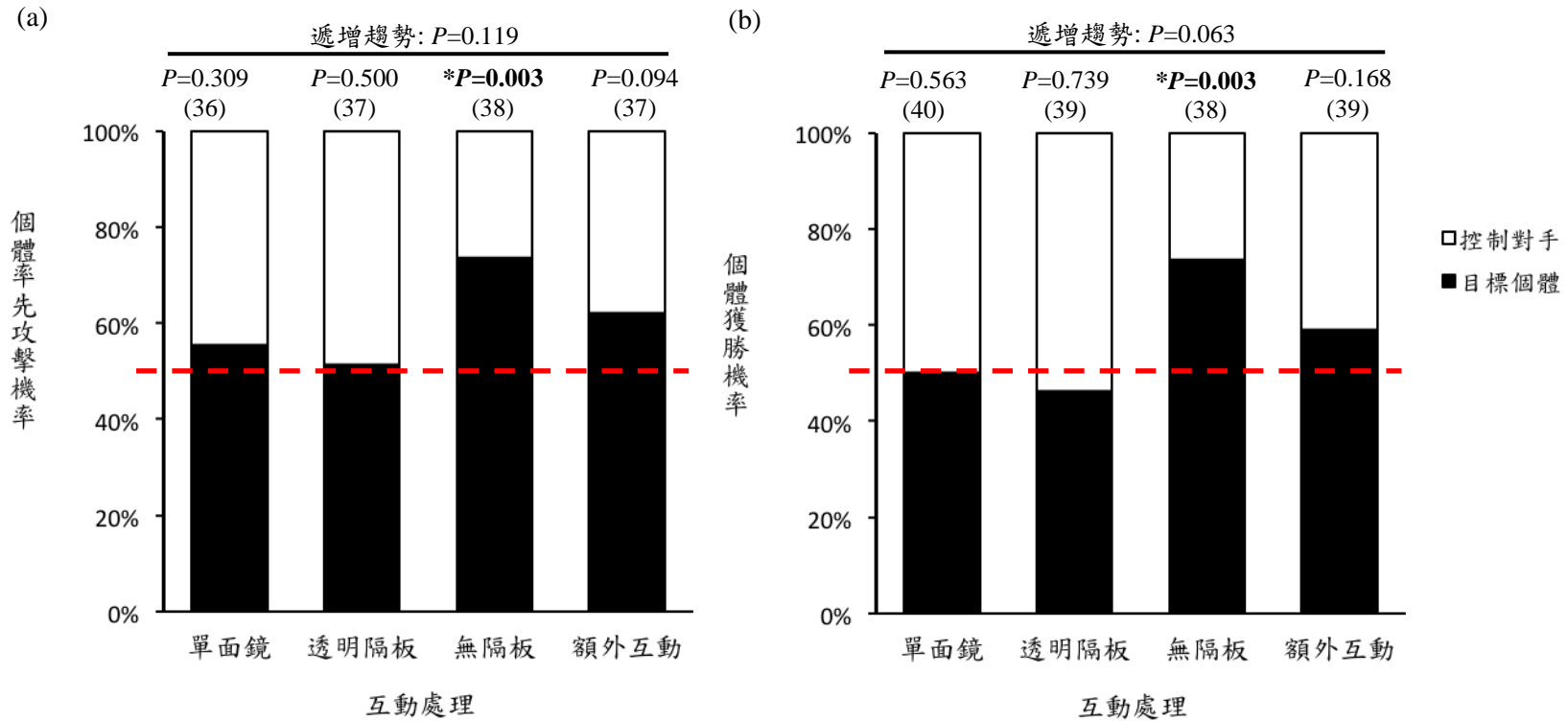
(a)



(b)

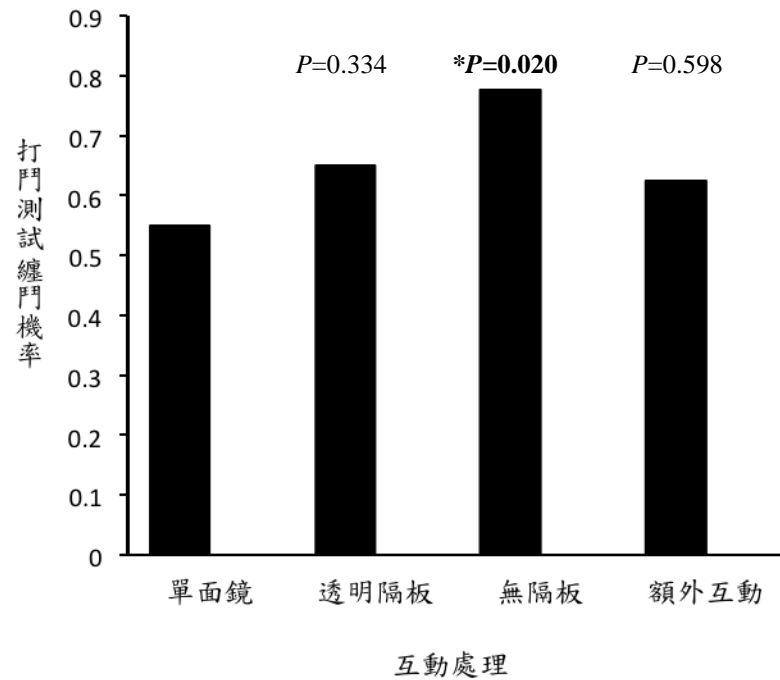


圖三、(a)標準勝者處理中，打鬥測試的打鬥纏鬥機率，打鬥測試時纏鬥發生的機率。(b)標準勝者處理中，打鬥測試打鬥持續時間，打鬥持續時間以 $\ln(\text{打鬥持續時間觀察值}(\text{秒})+1)$ 進行轉換。星號*代表迴歸分析中與單面鏡處理有顯著差異。

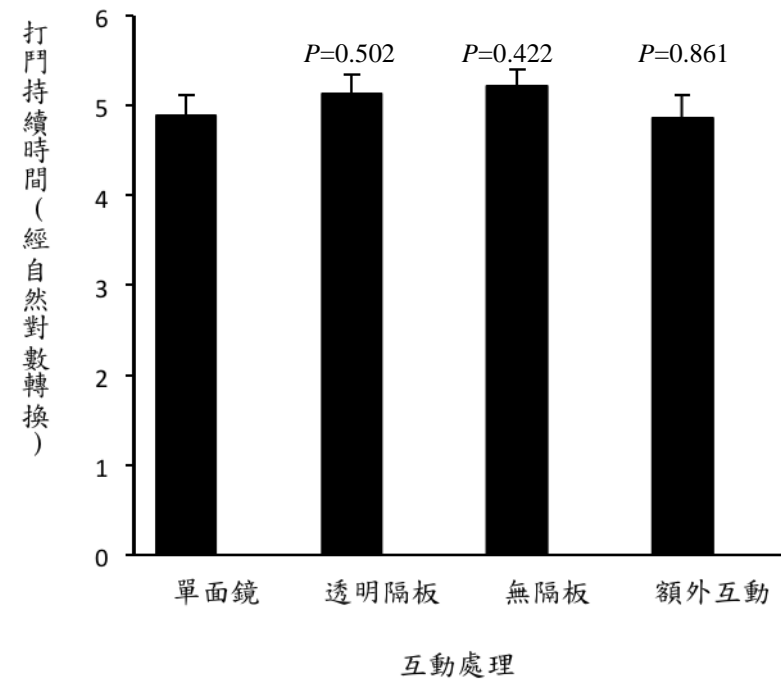


圖四、標準敗者處理(目標個體之相對打鬥能力較強)中，打鬥測試時目標個體(■)及其相對應控制對手(□)的(a)率先攻擊機率及(b)獲勝機率。括弧內數字為各處理組樣本數，率先攻擊及獲勝機率皆無顯著的遞增趨勢(Cochran-Armitage trend test)，星號*代表經Bonferroni adjustment調整 α 值(0.0125)後，目標個體之率先攻擊及獲勝機率仍顯著高於0.5(one-tailed binomial test)。

(a)



(b)



圖五、(a)標準敗者處理中，打鬥測試的打鬥纏鬥機率，打鬥測試時纏鬥發生的機率。(b)標準敗者處理中，打鬥測試打鬥持續時間，打鬥持續時間以 $\ln(\text{打鬥持續時間觀察值}(\text{秒})+1)$ 進行轉換。星號*代表迴歸分析中與單面鏡處理有顯著差異。