

目錄

目錄	1
中文摘要	2
英文摘要	4
前言	6
材料方法	13
一、實驗地點介紹	13
二、對抗行為定義與分級	13
三、實驗設計	14
A. 個體面對鄰居與陌生者間的互動	14
B. 潮汐週期對個體間互動的影響	17
C. 潛在交配機會對鄰近領域擁有者間的互動影響.....	18
結果	21
一、定居者面對鄰居與陌生者間的互動	21
二、潮汐週期對個體間互動的影響.....	23
三、潛在交配機會對鄰近定居者間的互動影響.....	25
討論	27
結語	38
參考文獻	41
表與圖目	48

中文摘要

一些行群體生活且有領域性的動物往往會表現出 dear-enemy 現象。此現象是指相較於面對入侵者的情況，領域擁有者會對熟悉的鄰近個體表現出較低的攻擊性。目前有兩種假說試圖解釋此現象，一為個體間熟悉度不同的角色誤判假說和經打鬥學習假說統稱為熟悉度假說；二為個體間呈現不同威脅程度的相對威脅性假說。過去研究顯示，熟悉度假說無法解釋：(1) 某些領域性物種並無 dear-enemy 效應；(2) 鄰近個體間攻擊行為隨不同季節而變化。此外，由於在 dear-enemy 效應中所提及的“非鄰居”定義混淆不清，造成過去研究的實驗設計標準不一。本研究目的即為釐清以上三個問題。清白招潮蟹行群體生活且有領域性，其地表交配活動會隨潮汐週期變動，這些特點使其為一適宜的實驗物種。本研究分三個實驗進行，以分析：(1) 不同熟悉度對於對手間攻擊行為的影響；(2) 鄰近領域擁有者間，及入侵者和領域擁有者間之攻擊行為，是否會因環境中不同潮汐週期而變化；(3) 潛在交配機會是否改變鄰近領域擁有者間的攻擊性。結果顯示，當個體面對陌生者時，打鬥時間較長，並使用較強的攻擊行為，且相較於面對熟悉個體來說，花費較多時間在打鬥及威嚇，此部分支持清白招潮蟹有 dear-enemy 效應出現。在小潮時期，領域擁有者與入侵者間的打鬥時間及強度皆高於領域擁有者間的打鬥；而在大潮時期，領域擁有者間的打鬥頻率高於小潮時期。潛在交配

機會的出現，鄰近領域擁有者間的打鬥時間和頻率雖無差異，但卻顯著提升彼此的攻擊強度。上述結果支持相對威脅性假說。在 dear-enemy 效應中所指的”非鄰居”個體，應為沒有領域的入侵者，而非單指陌生個體，此原因使熟悉度假說無法對此效應做完全的解釋。

Abstract

Some of the territorial group-living animals present the dear-enemy phenomenon, in which residents respond less aggressively to their neighbors than to the intruders. There are two kinds of hypotheses aiming to explain this phenomenon. One is 'role mistake hypothesis' and 'fighting to learn hypothesis'. These emphasize the different levels of familiarity between contestants and is generally called the familiarity hypothesis. The other is 'relative threat hypothesis' and is based on the different threats posed by different individuals. Familiarity hypothesis can not fully explain many cases, including: 1) some territorial animals do not have dear-enemy effect and 2) aggressive behavior between neighboring residents can change seasonally. In addition, because the term 'non-neighbor' in studies of the dear-enemy effect are not clearly defined, the experimental design of early studies deserves further investigation. The purpose of the present study was to clarify these three problems of territorial behavior. *Uca lactea* is a group-living and territorial animal. Its surface mating activity fluctuates with tidal cycle. These properties make *U. lactea* ideal for this study. Three experiments were included to: 1) examine interactions between contestants with different levels of familiarity, 2) compare aggressive behavior between residents and neighbors and between residents and intruders during neap and spring tides, and 3) evaluate effects of potential mating opportunity on aggressive interactions among residents. My results showed that, individuals fought longer and more fiercely when encountering strangers than neighbors. It is an indication that there is dear-enemy effect in *Uca lactea*. Longer and more violent contests were found between intruders and residents than among residents during neap tide. Residents

fought more among themselves in spring tide than in neap tide. When there were potential mating opportunities, residents fought more aggressively, although fighting duration and frequency were not different among residents. These results supported the 'relative threat hypothesis'. Specifically, a 'non-neighbor' in the dear-enemy effect is an intruder that lacks a territory, not just a stranger. Providing a precise definition will help to clarify some of the controversy in the study of the dear-enemy effect.

前言

群體生活的同種個體會彼此競爭棲地內的有限資源，包括食物、空間、交配機會、避難所 (refuge) 等。因此，有些物種的個體會佔據某個特定區域，獨享區域內的資源，這個區域被稱作領域 (territory) (Wilson 1975)。佔有領域的個體能獲得利益，依著不同功能的領域，所獲得利益也不同 (Wilson 1975; Temeles 1994)。若僅在領域內取用食物資源，則領域屬於覓食領域 (feeding territory)；若動物在領域內求偶或交配，則屬於繁殖領域 (breeding territory)；如果所防禦的地區為巢穴地點 (nest site)，動物則會在領域內哺育後代，甚至也可作為避難所躲避天敵 (Temeles 1994)。但佔有領域是要付出一定的代價，定居者 (resident) 必須花費時間與能量驅趕企圖搶奪領域資源的其他個體，這勢必縮減其他活動的時間，例如覓食或求偶。當入侵個體並沒有因受驅趕而離開，定居者為防禦領域，需花費更多的能量與時間與入侵者打鬥，甚至會提高受傷的可能性 (Briffa and Sneddon 2007)。領域性對於有攻擊性動物的族群動態，有一定的影響 (Both and Visser 2003; Lopez-Sepulcre and Kokko 2005)。影響領域大小與形狀 (shape) 的成因與機制，過去有許多模型被提出來探討成因，大致可分為三方面 (Adams 2001)：(1) 針對單一個體在防禦領域之利益 (benefit) 和耗費 (cost) 所做的最適領域大小的決定，此面向為傳統的研究方向；(2) 針對個體與相鄰個體間的互動決定彼此領域大小與形狀 (3) 針對已建立領域的定居者與潛在企

圖奪取領域的其他個體的互動，以決定領域的大小。後兩者認為，由於族群中的個體勢必會與其他個體互動，因此經由這個面向探討領域大小的變化，應是較具說服力的。

有領域的鄰近個體間，彼此攻擊性低於與非鄰居間攻擊性的現象；此現象最早在 1954 年被 Fisher 描述並稱為 ‘dear-enemy’ 效應 (Fisher 1954)。此效應被認為，可藉由避免過於激烈的打鬥，進而提高已建立領域邊界的個體間的利益 (Ydenberg *et al.* 1988)。「Dear-enemy」效应在許多分類群 (taxa) 領域性的動物都曾被描述，包括鳥類 (alder flycatcher, *Empidonax alnorum* (Lovell and Lein 2004); audubon’s shearwater, *Puffinus l herminieri* (Mackin 2005); green woodhoopoe, *Phoeniculus purpureus* (Radford 2005))、兩棲類 (green frog, *Rana clamitans* (Owen and Perrill 1998))、爬蟲類 (augrabies flat lizard, *Platysaurus broadleyi* (Whiting 1999); lizard, *Liolaemus tenuis* (Trigosso-Venario *et al.* 2002))、哺乳類 (eurasian beaver, *Castor fiber* (Rosell and Bjørkøyli 2002))、魚類 (caribbean damselfish, *Stegastes diencaeus* (McDougall and Kramer 2006))、昆蟲 (termites, *Nasutitermes corniger* (Dunna and Messier 1999)) 以及甲殼類 (fiddler crab, *Uca pugilator* (Pratt and McLain 2006))。目前有兩類假說試圖解釋 ‘dear-enemy’ 效應的機制，一類是以個體間不同的熟悉程度為基礎的假說，分別為角色誤判假說 (‘role mistake hypothesis’，Ydenberg *et al.*

1988) 和經打鬥學習假說 (‘fighting to learn hypothesis’ ,Getty 1989) 。前者認為，在一場打鬥中，個體對於陌生對手的打鬥能力評估出錯的可能性較高，而對於熟悉對手出錯的可能性較低，因此，熟悉對手間的打鬥不容易提升至激烈的情況。後者的論點則是，熟悉的個體間打鬥較少是因為對彼此能力的資訊了解較多，因而針對與特定的陌生對手打鬥，來獲取對方的資訊。我將以上兩者統稱為熟悉度假說 (familiarity hypothesis) 。另一類假說是針對個體間呈現不同威脅程度的相對威脅性假說 (‘relative threat hypothesis’ ,Temeles 1994) ，即個體間熟悉程度的不同所造成，應該為個體在不同資源狀況下，利益 (benefit) 大小與耗費 (cost) 程度的不同，造成個體願意投資多少去競爭以獲得資源。

然而，並非所有領域性動物都表現 ‘dear-enemy’ 效應，亦即鄰居間並無降低彼此的攻擊性 (Temeles 1990 ; Bee 2003 ; Boulay *et al.* 2007) 。此外，‘dear-enemy’ 效應在一些物種並非持續存在，而會隨不同情況或季節改變，鄰居間的攻擊性會不同 (Leiser 2003 ; Hyman 2005 ; Lovell and Lein 2005) ；表示熟悉度假說並不適用於上述的情況。此外，過去的研究並沒有同時檢測兩群假說是否被支持，因此造成 ‘dear-enemy’ 效應的成因仍不清楚。而 Fisher (1954) 文中所提的 ‘非鄰居’ 個體定義模糊，造成過去研究 ‘dear-enemy’ 效應的實驗設計中，有些是指沒有領域的入侵者 (Temeles 1990 ; Whiting 1999 ; Pratt and McLain 2006) (intruder 或 floater) ，或有領域但為陌生的個體 (Trigosso-Venario 2002 ; McDougall

and Kramer 2006)。有些甚至只使用陌生的聲音 (Owen and Perrill 1998 ; Bee 2003 ; Lovella and Lein 2004 ; Lovella and Lein 2005 ; Mackin 2005 ; Radford 2005) 或氣味 (Rosell and Bjørkøyli 2002) ，而沒有實際的個體。例如：在鳥類 (Lovella and Lein 2004 ; Lovella and Lein 2005 ; Mackin 2005) 或青蛙 (Owen and Perrill 1998 ; Bee 2003) 的研究上，實驗前先行錄製陌生個體的聲音，在回播給受測對象，紀錄受測對象的聽到鄰居與陌生者聲音的攻擊反應。由於實驗設計中不同的準則，所得到的結果並無法進一步對 'dear-enemy' 效應做討論。而播放陌生者聲音的回播實驗中，由於缺乏真實個體的動作表現，因此無法看出個體雙方互動過程。

入侵者與陌生者並不相同，前者沒有領域資源，在棲地內遊走尋找棲所，對定居者來說，有潛在搶奪領域的威脅，同時相較於鄰近個體而言，熟悉度較低；然而後者僅強調個體間熟悉度低，但無特定指出是否擁有否領域。過去的研究指出，個體所掌握的打鬥能力 (resource-holding potential, RHP) 會影響打鬥的過程與結果 (Rutte *et al.* 2006)，包括體型或武器大小 (Jennions and Backwell 1996 ; Morrell *et al.* 2005) 、定居效應 (residency effect) (Jennions and Backwell 1996 ; Caballero an Castro 1999 ; Switzer 2004) 、年齡 (Kemp and Wiklund 2000) 和過去打鬥經驗 (Hsu *et al.* 2006) 等。因此，對 'dear-enemy' 效應中，'非鄰居' 個體所指稱的對象有必要釐清。

由於許多研究針對特定物種來檢測是否存在 'dear-enemy' 效應

(Owen and Perrill 1998 ; Dunn and Messier 1999 ; Rosell and Bjørkøyli 2002 ; Bee 2003 ; Lovell and Lein 2004 ; Radford 2005 ; Pratt and McLain 2006) ，或者僅單一針對熟悉度假說 (Trigosso-Venario *et al.* 2002) 或相對威脅性假說 (Hyman 2005 ; Leiser 2003) 作測試，如此無法釐清何者假說能完整解釋 ‘dear-enemy’ 效應。Pratt 和 McLain (2006) 在野外以直接觀察紀錄的方式，發現雄性招潮蟹 *Uca pugilator* 中，定居者-定居者間打鬥的攻擊性的確是低於與定居者-入侵者間的打鬥。由其實驗結果，作者支持 ‘dear-enemy’ 效應存在於 *Uca pugilator* 中。但是作者對於 ‘dear-enemy’ 效應是否固定出現，亦或會隨不同時間或環境有所變動並沒有清楚的描述；而此部分很可能會影響其結論。

招潮蟹棲息在開闊的泥質或沙質灘地上，灘地會因為潮汐漲退潮的影響，使招潮蟹的行為與潮水有密切的關係。招潮蟹在漲潮時躲在自己的洞內，待潮水退去後才出洞覓食，並與其他個體互動，包括打鬥、求偶及交配。雄性招潮蟹擁有不對等大小的螯，較小的螯用來刮取灘地上的有機碎屑 (organic debris) 進食；較大者作為武器，用以防禦其他個體或攻擊。招潮蟹有多種對抗行為 (Oliveira *et al.* 1998 ; Yamaguchi and Tabata 2005 ; Pratt and McLain 2006) ，包括大螯高舉或揮舞展示，作為威嚇驅趕，以及雙方大螯相互推擠、交錯滑動，甚至用大螯將對方拋開。

清白招潮蟹 (*Uca lactea*) 棲息於潮間帶，為日行性動物且具領域性 (Yamaguchi and Tabata 2005) ，在東亞地區廣泛分布 (Crane 1975) 。喜

性偏沙質的泥灘地，海水中的有機碎屑隨漲潮漂流，待退潮時留滯在灘地上，因此，同一區的食物量可視為一致。當族群密度高於 15 隻/m² 時，領域之間無空缺區域，而領域邊界距洞最遠距離，在野外的最遠紀錄為 30cm (Yamaguchi and Tabata 2005)。清白招潮蟹的背甲與螯腳呈乳白色，多數個體腹面螯肢呈橘紅色。外表具有雌雄二型性，雄性有不對等的大小螯，雌蟹為對等的兩小螯。不同的招潮蟹，其交配行為也不盡相同，可分為兩種，一種為地下交配，另一為地表交配。前者為雄蟹藉揮舞大螯，而吸引雌蟹進入洞內，封洞後雙方在洞內交配，例如 *Uca pugilator* (Crane 1975)；後者是雄蟹與鄰近雌蟹直接在地表交配，交配後雌蟹仍回自己洞中，例如 *Uca beebei* (Crane 1975)。清白招潮蟹同時存在兩種交配行為，在日本的族群，其地表交配行為活躍於夏季，而地下交配的行為頻率較低 (Yamaguchi 1971; Murai *et al.* 1987)；台灣中部族群則是以地表交配為主，而地下交配較罕見。Severinghaus 和 Lin (1990) 的野外觀察數據顯示，總共 91 筆的交配紀錄中，僅有 6 筆為地下交配，其他為地表交配且時間集中在大潮時期或豪雨後的隔天。清白招潮蟹的生態特性，使其成為非常適合研究 ‘dear-enemy’ 效應的實驗物種。

本研究針對兩類解釋 ‘dear-enemy’ 效應的假說作實驗設計。操控性實驗會控制體型與大螯大小，以及受測個體皆為定居者，打鬥的過程僅受不同熟悉度或不同威脅程度所影響。如果熟悉度假說成立，則陌生個

體間的打鬥會使用較多高強度的攻擊行為，且整體打鬥持續時間也較長；熟悉個體間因為領域邊界已界定，且誤判對手能力的可能性低，也不需透過打鬥來了解對手的資訊，因而預期不會有對抗行為出現，如果有也僅止於驅趕或威嚇的行為。此外，無論所處的環境狀況如何變化，個體間打鬥僅受熟悉度影響，並不會有所不同。若相對威脅性假說成立，環境中不同的資源價值 (resource value) 狀況會改變個體之間所呈現的威脅程度，尤其是當資源的量或是出現的時機是變動時，更能看出個體間為有限資源的競爭所呈現不同的威脅程度。交配機會並不是隨時都有，且根據過去的研究 (Severinghaus and Lin 1990) 以及我實際野外的觀察數據皆指出，清白招潮蟹在大潮時期的有較多交配機會，而小潮的交配機會較低；並且雌蟹對於交配的雄蟹有所選擇 (Severinghaus and Lin 1990)，因此本實驗選擇改變的資源為交配機會的有無，當資源價值高，或失去資源的損失大時，個體間所呈現的威脅度便升高，預期有較激烈的打鬥；當資源價值低，或失去資源的損失小時，個體間的威脅程度便降低，預期無激烈打鬥出現。

在以下文中，我統一將沒有領域且陌生的個體，稱為入侵者；有領域但陌生的個體，稱為陌生者；有領域且熟悉的個體，稱為鄰居。

材料方法

一、 實驗地點介紹

實驗地點為台中縣清水鎮，大甲溪出海口的高美溼地靠近清水大排旁區域，屬於泥質與沙質混合的灘地。實驗地一邊是有水流動的清水大排，另一邊是有被中華結縷草 (*Zoysia sinica*) 覆蓋的區域。灘地上的螃蟹物種有清白招潮蟹 (*Uca lactea*)、弧邊招潮蟹 (*Uca arcuata*)、台灣厚蟹 (*Helice formosensis*)、德氏仿厚蟹 (*Helicana doerjesi*)、萬歲大眼蟹 (*Macrophthalmus banzai*)、隆背張口蟹 (*Chasmagnathus convexus*) 等，清白招潮蟹為本研究物種且為最大族群，平均族群密度約 59.0 隻/m² (n=48, SE=2.97)。實驗進行的時間為 2006 年的 5 月至 9 月，及 2007 年的 6 月至 10 月。

二、 對抗行為定義與分級

所有的實驗皆以攝影機 (DV 與 D8 Sony, Japan) 拍攝的方式，記錄個體之間的打鬥過程，經由電視機觀看並紀錄所有對抗行為和打鬥持續的時間。先拍攝野外 247 對雄性清白招潮蟹的對抗行為，並做行為的定義與分級。對抗行為的描述，參考 Pratt and McLain (2006) 共定義為十二種對抗行為 (表一)。進一步將十二種對抗行為，依所耗費的相對能量，以及造成傷害的可能性 (Pratt and McLain 2006) 作為強度等級的依據，由小至大，共分為五級：第一級為低強度的威嚇或驅趕行為；第二

級為對手面對面，雙方大螯互呈平行的前後揮動；或者是以大螯攻擊對手的大螯或身體；第三級為雙方大螯交錯，相互摩擦、滑動及推擠；第四級為雙方大螯交錯，相互推擠並且伴隨螯尖的拍擊，或者是交錯的大螯間用力相互拉扯；第五級為雙方大螯交錯，其中一方以大螯將另一方舉起並拋開。

三、 實驗設計

A. 個體面對鄰居與陌生者間的互動

招潮蟹因為棲息於灘地的關係而呈現平面的活動空間，因而降低研究者觀察社會行為的困難度。本實驗目的在於測試‘dear-enemy’效應有無出現。為了單純測試不同熟悉程度間雄蟹的對抗行為，因此必須控制原本就會影響打鬥的因子。本實驗控制對手間的體型大小以，並且都佔有領域。除了分析不同熟悉度對手間的對抗行為之外，同時也比較熟悉程度是否會影響個體投資在不同行為的時間比例，以此代表個體所得到的利益與付出的代價有否不同。此部分的實驗並不受潮汐的影響，因此並無刻意選擇在大潮或小潮的時進行。在 2006 年 8 月至 10 月進行實驗。實驗設計為兩組：雙方為熟悉的鄰居處理組與雙方為不熟悉的陌生者處理組。

在拍攝前一個月，於灘地上設置 6 個不可自由進出樣區長×寬×高為 25×50×30 cm³ 的樣區（圖二），其中有 15 cm 埋在地表下。樣區主要由

四支寬 25mm 的木樁架構而成，周圍以網目 5mm 的 $150 \times 30 \text{ cm}^2$ 的塑膠網圍繞，以防止螃蟹進出樣區。另外，樣區不受圍網影響，同樣能受到潮汐漲退的變化。為了防止在漲退潮時可能會有其他螃蟹或垃圾隨潮水漂進樣區內的可能性，及降低樣區內螃蟹所受的干擾，在未進行實驗拍攝時，將樣區加蓋。上蓋是以塑膠瓦楞板製作，在中間挖空約 $20 \times 45 \text{ cm}^2$ ，以網目為 1mm 的塑膠網固定在挖空的區域，使樣區內能同樣受到日照及潮汐的變化。樣區的架設，是先於地表挖取 $25 \times 50 \times 15 \text{ cm}^3$ 的土，將上述樣區放入土中，樣區有一半 (15 cm) 埋於地表下。把挖出的土壤仔細篩選並移除裡面的任何螃蟹個體，並將已篩選的土放回樣區內填平，隨後將樣區加蓋，待兩個星期樣區恢復，再進行雄蟹處理。

雄蟹處理的部份，先於拍攝當天的前兩星期，在灘地上隨機抓取雄蟹個體，帶回實驗室以電子游標尺測量背甲寬及大螯長。隨後依相似體型配對，每對的背甲寬差距不超過 1mm。隔日將每對雄蟹置入樣區中，為了防止螃蟹因為沒有洞而無法定位，先在樣區內挖兩個小洞，洞口大小約直徑 1cm 左右，深度約 2 至 3cm。兩個洞之間的距離不超過 15cm，以確保兩個體出洞後能彼此互動。雄蟹置入洞內後，在兩洞之間插入塑膠隔板，除了能讓雙方各自挖洞外，同時也可避免雙方在這段期間有相遇的機會。所有的螃蟹都會在樣區內挖掘各自的洞。雙方個體在隔板阻隔至少兩天後，移除隔板，讓彼此互動，建立領域邊界及增加彼此熟悉度，以形成鄰居關係。陌生者實驗組則直至拍攝當天才移除隔板。

兩個實驗處理組各拍攝 10 對雄蟹的打鬥過程各 60 分鐘。在鄰居與陌生者處理組間，分別以 Mann-Whitney *U* test 和雙尾 T-test 分析個體的對抗行為，其平均最高打鬥強度及打鬥時間有否差異。此外，同樣以 Mann-Whitney *U* test 比較在鄰居處理組與陌生者處理組中的時間分配，有否不同。紀錄的行為類別共有五種：(1) 覓食 (2) 威嚇與驅趕，此為第一群的對抗行為；(3) 打鬥，此為第二至第五群的對抗行為；(4) 一邊威嚇或驅趕，一邊覓食；(5) 其它，包括清洞、待在洞內等行為。時間花費在覓食，代表能量攝取；時間花費在威嚇驅趕及打鬥，代表能量被消耗。而一邊威嚇驅趕一邊覓食，及其他的行為，在本研究來說無法確實評估能量的消耗程度，因此只將焦點放在前三類行為的時間分配上。

以下 B 與 C 兩個實驗是測試相對威脅性假說。先由不同時間點切入，觀測清白招潮蟹鄰近定居者間，以及定居者和入侵者間的互動，是否恆定不變，亦或隨時間有所不同。過去觀察顯示，清白招潮蟹的地表交配行為在大潮時期較為活躍（圖一），因此預期在非交配活躍的小潮時期，定居者彼此的攻擊性會低於定居者與入侵者之間；反之，在交配活躍的大潮時期，定居者彼此的攻擊性會同等於或甚至高於定居者與入侵者間的打鬥。若結果確實符合預期，則直接操控潛在交配機會的有無，來驗證個體間互動的差異，主要是競爭交配對象導致的結果，而非僅只

是潮汐的不同所造成。

B. 潮汐週期對個體間互動的影響

此部分的實驗探討在大潮與小潮兩種不同時期，鄰近的領域擁有者間，以及與入侵者間的對抗行為是否不同。實驗時間是由 2006 年 5 月至 8 月。打鬥類型分為兩個：領域擁有者間的打鬥、入侵者與領域擁有者間的打鬥。在大潮當天及前後一天，共計三天，和小潮當天及前後一天，共計三天，分別以攝影機拍攝記錄 90 分鐘，比較兩種打鬥類型在兩種潮汐狀況的打鬥強度及打鬥時間的差異。在拍攝當天退潮後兩個小時，隨機選定地點作為實驗樣區，以細棉線拉取 $60 \times 80 \text{cm}^2$ 的可自由進出樣區，此方式能直接觀察到野外自然情況的無領域入侵者。

在大潮與小潮時期，分別拍攝 23 個樣區，拍攝時間總長共為 4140 分鐘。在大潮時期總共紀錄到 719 對次的領域擁有者間的打鬥、31 對次的入侵者與領域擁有者間的打鬥；在小潮時期共紀錄到 352 對次的領域擁有者間的打鬥以及 68 對次的入侵者與領域擁有者間的打鬥。以 Mann-Whitney U test 分析分別在兩個潮汐時期，每次打鬥的最高強度在不同打鬥類型間是否不同；在打鬥時間的部分，由於數據呈非常態分布，因此同樣以 Mann-Whitney U test 分析不同打鬥類型間的打鬥，在大潮與小潮時期有否差異。此外，由於每次的打鬥並非使用單一種對抗行為，因此進一步使用 principal component analysis (PCA) 分析不同打鬥類

型間的對抗行為。總共有十一個變數，分別為每次打鬥中，第一級至第五級攻擊行為的各別使用次數，及第一級至第五級攻擊行為的行使時間，最後是整個打鬥的總時間長度。

C. 潛在交配機會對鄰近領域擁有者間的互動影響

本實驗的目的是利用直接操控不同生殖狀況的雌蟹，測試鄰近的雄性領域擁有者間的打鬥，是否會受到潛在交配的影響。實驗時間是由2007年8月至10月進行。實驗處理共有三種：成熟雌蟹、未成熟雌蟹、雌蟹模型。前兩組是主要測試的部分，而雌蟹模型是作為控制組，欲說明在沒有其他個體出現的情況下，兩鄰近領域擁有者間基本的互動情況。以上所有實驗組螃蟹個體的互動情況，皆在大潮的三天內，以錄影的方式記錄。

成熟與未成熟雌蟹的處理方式，是在拍攝的前一天先在灘地上隨機選取數隻雌蟹，帶回實驗室後，以電子游標尺 (Series 500, Mitutoyo, Japan) 測量背甲寬。依據 Severinghaus and Lin 在 1990 年觀察清白招潮蟹的交配行為，結果指出，並無觀察到背甲寬小於 7mm 者有交配行為出現。因此，本實驗的成熟雌蟹個體，選取背甲寬大於 8mm 者；未成熟雌蟹個體，選取背甲寬小於 7mm 者。隨後，利用棉線，一端綁在半徑 0.6 cm，長 10 cm 的竹筷上，另一端沾取少量瞬間膠 (Aron alpha, Toagosei Co., LTD., Japan) 黏貼在雌蟹背甲中間，棉線的長度為 3 cm。

上述作業完成後，將綁有棉線的螃蟹個體靜置在 25 ppt (parts per thousand) 的海水鹽度中，為隔天的拍攝作準備。此海水鹽度是由人工海鹽 (Coralife scientific grade marine salt, USA) 配製而成。雌蟹模型的部份，是在拍攝前一星期先行在灘地上隨機抓取數隻雌蟹個體，帶回實驗室測量背甲寬後，將螃蟹置於碎冰內 30 min，使其失去活動力，再置於保麗龍板上，以大頭針固定身體、步足與眼柄的位置與動作後，以烘箱 (6000 Furnace, Thermolyne, USA) 定溫 60°C 烘 12 小時以上，取出後待其冷卻，並將烘乾的螃蟹個體以瞬間膠固定於 5×3cm² 的木板上，待拍攝當天再將其置入樣區內。

鄰近雄性領域擁有者的設置是在拍攝前一個月，先在灘地上架設 15 個由圍籬所為成 25×50×30 cm³ 的不可自由進出樣區 (圖二)，設置方式與第一個實驗相同。雄蟹處理的部份，是在拍攝當天的前兩星期，於灘地上隨機抓取雄蟹個體，帶回實驗室依相似體型配對，每對的背甲寬差距不超過 1mm。一切設置方法同第一個實驗。雙方個體在隔板阻隔至少兩天後，移除隔板，讓彼此互動，建立領域邊界及增加彼此熟悉度，以形成鄰居關係。至拍攝當天，將已做好處理的雌蟹，依不同實驗處理組，放入兩雄蟹中間，成熟與未成熟雌蟹是將 10cm 竹筷插入土中，雌蟹個體的活動半徑被限制為 3cm；雌蟹模型同樣直接放置於兩雄蟹中間。以上作業是為確保各雌蟹皆有與雄蟹互動。

三個實驗處理組各拍攝 12 對鄰近雄性領域擁有者的打鬥，每對 60

分鐘。以 Kruskal-Wallis test 分別分析鄰近領域擁有者間的最高打鬥強度、打鬥時間和打鬥頻率，在面對 2 種不同生殖狀況的雌蟹下，是否不同。若呈顯著差異後，再以 Mann-Whitney *U* test 檢視在有無潛在交配機會的情況下（成熟雌蟹與未成熟雌蟹處理組比較），及皆無潛在交配機會的情況下（未成熟雌蟹與雌蟹模型處理組比較），上述的打鬥變數有否不同。所有 α 值會以 Bonferroni 的方法做校正。

所有結果的數據分析，除 PCA 的部份是由 Primer 5 for windows, version 5.2.9 進行外，其他皆以 SAS 9.1 版進行統計分析。

結果

一、定居者面對鄰居與陌生者間的互動

兩個實驗處理中的雄蟹，無論在背甲寬 (T-test, $t=0.59$, $df=38$, $P=0.558$) 或大螯長 (T-test, $t=0.00$, $df=38$, $P=0.998$)，皆無不同。雄蟹背甲寬平均值在鄰居處理組為 $\text{mean} \pm \text{SE}$, 12.17 ± 0.19 mm ($n=20$)、陌生者處理組為 11.98 ± 0.26 mm ($n=20$)；大螯長平均值分別為 17.06 ± 0.57 mm ($n=20$) 和 17.06 ± 0.53 mm ($n=20$)。

在鄰居處理組中，有 2 配對沒有出現對抗行為；陌生者處理組中，所有配對皆有打鬥。有打鬥的對手之間，都沒有使用到第五級的對抗行為。定居者面對陌生個體，比起面對鄰居而言，打鬥強度較高 (圖三 A、定居者與陌生者： 3.7 ± 0.2 ；定居者與鄰居： 1.0 ± 0.3 ；Mann-Whitney U test, $Z=3.81$, $n_1=10$, $n_2=10$, $P=0.0001$)，且打鬥時間 (圖三 B、定居者與陌生者： 118.1 ± 32.1 sec.；定居者與鄰居： 514.3 ± 110.6 sec.； t -test, $t=3.44$, $df=18$, $P<0.01$) 也較長。10 對定居者面對陌生個體打鬥中，行為間的轉換頻率與定居者面對鄰居的打鬥很不相同 (圖四)。所有打鬥皆起始於第一級的威嚇行為，定居者面對鄰居時，最強僅使用到第三級的對抗行為 (10 對中僅一對)，其他皆為低強度的打鬥 (第一級與第二級)，且攻擊行為的轉換頻率也很低 (圖四 A、G1 至 G2 的 transition rate $\alpha_{G1/G2} = (\text{G1 至 G2 的次數} / \text{G1 總次數}) \times (1 / \text{G1 的平均時間})$ (Haccou and Meelis 1994)； $\alpha_{G1/G2} = 0.001 \pm 0.0008$ 、 $\alpha_{G2/G1} = 0.0008 \pm 0.0008$)，或者完全沒有對

抗行為發生 (10 對中有兩對) 。定居者面對陌生者時，最強使用到第四級的對抗行為，且在第三和第四級對抗行為之間的轉換頻率很高 (圖四 B、 $\alpha_{G3/G4} = 0.026 \pm 0.011$ 、 $\alpha_{G4/G3} = 0.042 \pm 0.023$) 。同時也有較多的第二級與第三級對抗行為之間的轉換出現 (圖四) 。兩處理組之間的行為轉換頻率，只有由沒有打鬥轉換至第二級的行為，以及由第一級的行為轉換至沒有打鬥的部分，沒有統計上的差異 (圖四、Mann-Whitney *U* test； $\alpha_{NO/G2}$ ： $Z=1.57$ ， $P=0.12$ ； $\alpha_{G1/NO}$ ： $Z=0.88$ ， $P=0.38$)，其他行為間的轉換皆有顯著差異。此外，定居者面對陌生者時，雖然第三和第四級對抗行為間的轉換頻率很高 (圖四 B) ，但是其行為持續時間短暫 (174.9±32.72 sec.，佔總打鬥時間長度 22.1±4.48 %) 。並且，由雙方大鏖交錯且推擠的打鬥 (第四級) 轉換至威嚇行為 (第一級) 和停止打鬥的頻率很高 (圖四 B、 $\alpha_{G4/G1}=0.015 \pm 0.07$ ； $\alpha_{G4/NO}=0.031 \pm 0.02$) 。

與鄰居相比，面對陌生個體時，定居者投資顯著較少時間比例在覓食 (圖五、定居者與陌生者：47.1±5.6 %；定居者與鄰居：77.1±2.8 %；Mann-Whitney *U* test， $Z=3.87$ ， $n_1=18$ ， $n_2=20$ ， $P=0.0001$) ，較多時間比例在威嚇 (第一級攻擊行為) (圖五、定居者與陌生者：4.5±1.1 %；定居者與鄰居：0.2±0.1 %；Mann-Whitney *U* test， $Z=4.18$ ， $n_1=18$ ， $n_2=20$ ， $P<0.0001$) 及打鬥 (第二至第五級攻擊行為) (圖五、定居者與陌生者：9.5±1.3 %；定居者與鄰居：0.5±0.3 %；Mann-Whitney *U* test， $Z=5.08$ ， $n_1=18$ ， $n_2=20$ ， $P<0.0001$) ，而時間比例花費在一邊威嚇驅趕一邊覓食

(圖五、定居者與陌生者： $5.5 \pm 0.9\%$ ；定居者與鄰居： $5.1 \pm 1.3\%$ ；

Mann-Whitney U test, $Z=0.73$, $n_1=18$, $n_2=20$, $P=0.464$) 與其他的行為 (圖

五、定居者與陌生者： $30.7 \pm 5.1\%$ ；定居者與鄰居： $17.2 \pm 2.4\%$ ；

Mann-Whitney U test, $Z=1.81$, $n_1=18$, $n_2=20$, $P=0.07$) 上，並無不同。

二、潮汐週期對個體間互動的影響

打鬥強度部分，在小潮時期，定居者面對入侵者 (mean \pm SE, 1.4 ± 0.09 , 範圍由 1 至 5, $n=68$)，比起面對鄰近定居者 (1.2 ± 0.03 , 範圍由 1 至 4, $n=352$)，有較高強度的打鬥 (表二、Mann-Whitney U test, $Z=2.65$, $P=0.008$)；在大潮時期，入侵者與定居者間的強度 (1.3 ± 0.14 , 範圍由 1 至 4) 和定居者間相比 (1.2 ± 0.02 , 範圍由 1 至 5) 並無差異 (表二、Mann-Whitney U test, $Z=0.78$, $P=0.437$)。打鬥時間的比較，在小潮時期，與定居者面對入侵者 (33.5 ± 2.4 sec, $n=68$)，比起面對鄰近定居者 (48.4 ± 6.9 sec, $n=352$)，有較長的打鬥時間 (表二、Mann-Whitney U test, $Z=2.65$, $P=0.008$)；大潮時期，兩種打鬥類型的打鬥時間並無差異 (定居者間： 37.1 ± 2.1 sec, $n=719$ ；入侵者與定居者間： 34.5 ± 5.5 sec, $n=31$) (表二、Mann-Whitney U test, $Z=1.04$, $P=0.299$)。樣區內鄰近定居者間的打鬥頻率，在大潮時期 (4.8 ± 0.5 individual⁻¹hr⁻¹, $n=23$) 顯著高於小潮時期 (3.2 ± 0.3 individual⁻¹hr⁻¹, $n=23$) (圖六、T-test, $t=2.8$, $P=0.008$)。

以 PCA 進行整體對抗行為的數據分析結果，共得到四個特徵值 (eigenvalue) 大於 1.0 的主成份 (principal components)，可以解釋全部數據中 81.5% 的變異，而每個主成份的係數結果請見表三。係數大於絕對值 0.35 者視為有顯著者，選取的依據為參考 McGarifal 等人 (2000) 所提出的方法。Principal component 1 (PC1) 的係數中，顯著者為第一級和第二級攻擊行為的使用次數，以及第二級的攻擊時間和打鬥的總時間，可將 PC1 歸類為低強度的攻擊行為；PC2 係數顯著者為第五級攻擊行為的使用次數和行使時間，歸類為高強度的攻擊行為；PC3 係數顯著者為第三級攻擊行為的使用次數和行使時間；PC4 係數顯著者為第三級與第四級攻擊行為的使用次數和行使時間，可與 PC3 合併視為中強度的攻擊行為。每個主成份，在每次的打鬥會得到一個 principal component score。結果顯示，在小潮時期，所有主成分的 principal component score 皆為入侵者與定居者間的絕對值顯著高於定居者間 (圖七 B、Mann-Whitney U test, PC1, $Z=2.89$, $P=0.004$; PC2, $Z=2.38$, $P=0.017$; PC3, $Z=2.46$, $P=0.014$; PC4, $Z=2.36$, $P=0.018$)；在大潮時期，兩類型的打鬥，幾乎所有主成分之 principal component score 都無不同 (圖七 A、Mann-Whitney U test, PC1, $Z=0.91$, $P=0.37$; PC2, $Z=0.15$, $P=0.88$; PC3, $Z=0.20$, $P=0.84$)，只有 PC4 的值有呈顯著差異 ($Z=2.26$, $P=0.024$)。

三、潛在交配機會對鄰近定居者間的互動影響

三組實驗處理中雄蟹的背甲寬 (One-way ANOVA, $F_{2,69}=1.08$, $P=0.347$) 與大螯長 (One-way ANOVA, $F_{2,69}=2.03$, $P=0.14$) 皆無差異。三個處理組的雄蟹背甲寬平均值分別為，成熟雌蟹處理組 11.41 ± 0.20 mm ($n=24$)、未成熟雌蟹處理組 11.77 ± 0.17 mm ($n=24$) 和雌蟹模型處理組 11.69 ± 0.18 mm ($n=24$)；大螯長平均值分別為 15.68 ± 0.44 mm ($n=24$)、 16.25 ± 0.42 mm ($n=24$) 和 16.90 ± 0.43 mm ($n=24$)。成熟雌蟹平均背甲寬為 10.36 ± 0.38 mm ($n=12$)、未成熟雌蟹為 6.26 ± 0.17 mm ($n=12$)，雌蟹模型介於兩者之間，為 9.84 ± 0.36 mm ($n=12$)。

在不同雌蟹處理組中，雄性定居者間的打鬥強度 (圖八 A、成熟雌蟹組： 2.8 ± 0.4 ；未成熟雌蟹組： 1.5 ± 0.4 ；雌蟹模型組： 0.9 ± 0.3 ；Kruskal-Wallis test, $\chi^2=11.83$, $n=12$, $P=0.003$)、打鬥時間 (圖八 B、成熟雌蟹組： 167.9 ± 35.9 sec.；未成熟雌蟹組： 149.0 ± 42.1 sec.；雌蟹模型組： 77.1 ± 52.9 sec.；Kruskal-Wallis test, $\chi^2=9.19$, $n=12$, $P=0.01$) 和打鬥頻率 (圖八 C、成熟雌蟹組： 0.06 ± 0.01 次/min；未成熟雌蟹組： 0.04 ± 0.01 次/min；雌蟹模型組： 0.02 ± 0.01 次/min；Kruskal-Wallis test, $\chi^2=9.51$, $n=12$, $P=0.009$) 皆有顯著差異。當潛在交配機會出現時 (成熟雌蟹與未成熟雌蟹處理組相比)，雖然雄性定居者間的打鬥時間 (圖八 B、Mann-Whitney U test, $Z=0.61$, $n=12$, $P=0.54$, α 經由 Bonferroni 校正為 0.025) 及打鬥頻率並無不同 (圖八 C、Mann-Whitney U test,

$Z=1.21$ ， $n=12$ ， $P=0.23$ ， α 經由 Bonferroni 校正為 0.025) ，但卻顯著提升打鬥強度 (圖八 A、Mann-Whitney U test， $Z=2.31$ ， $n=12$ ， $P=0.021$ ， α 經由 Bonferroni 校正為 0.025) 。在沒有潛在交配機會的情況下 (未成熟雌蟹與雌蟹模型處理組相比) ，雄性定居者間無論在打鬥時間 (圖八 B、Mann-Whitney U test， $Z=2.11$ ， $n=12$ ， $P=0.035$ ， α 經由 Bonferroni 校正為 0.025) 、打鬥頻率 (圖八 C、Mann-Whitney U test， $Z=1.87$ ， $n=12$ ， $P=0.062$ ， α 經由 Bonferroni 校正為 0.025) 或打鬥強度 (圖八 A、Mann-Whitney U test， $Z=1.32$ ， $n=12$ ， $P=0.19$ ， α 經由 Bonferroni 校正為 0.025) ，皆無差異。

討論

本實驗結果顯示，定居者面對鄰居時的攻擊強度低於面對陌生者，且打鬥時間也較短，意即清白招潮蟹確實表現出 dear-enemy 效應。然而，定居者之間，以及定居者與入侵者間的攻擊強度與打鬥時間在不同潮汐狀況下有所不同。在小潮時期，攻擊強度在定居者之間低於定居者與入侵者之間的打鬥，且打鬥時間也較短；在大潮時期，攻擊強度與打鬥時間在定居者之間，以及定居者與入侵者之間並不同。推測可能是因為有交配機會的出現導致此現象的發生。進一步操控有無潛在交配機會的實驗結果顯示，雖然鄰居間的打鬥時間與頻率並不會因為有交配機會的出現而改變，但是個體卻顯著提高彼此攻擊強度。這些結果皆支持相對威脅性假說的論述。

群體生活且有領域性的個體間，彼此的關係多變且複雜 (Adams 2001)，簡單來說可以區分為三種：(1) 雙方都佔有領域且位處周邊的定居者，稱為鄰居 (neighbor)；(2) 雙方佔有領域，但一方為新進駐的個體，稱為陌生者 (stranger)；(3) 僅一方擁有領域，另一方為無領域者，無領域者有潛在搶奪領域的威脅性，稱入侵者 (intruder)。依據個體的熟悉程度和是否佔有領域的差異，可清楚區分三者 (表四)。過去解釋 'dear-enemy' 效應的三個假說，對於 '非鄰居' 的定義並無統一 (表五)，導致假說的解釋性降低，甚至影響到後續研究對於實驗結果的討論與結論。

‘Dear-enemy’ 效應中指稱的非鄰居，有必要清楚定義為是沒有領域，且又陌生的個體，也就是入侵者 (intruder)。而熟悉度假說的不適用性在於，除了無法解釋為何熟悉的鄰居間在某些物種中，並沒有降低攻擊性之外，對於兩個假說中所提出的角色誤判的可能性，以及經由打鬥過程學習對手的能力資訊，並無法以實驗驗證。以 Whiting (1999) 對蜥蜴 (*Platysaurus broadleyi*) 在野外進行兩個實驗為例；首先他以人為方式引誘遠處 (5-50m) 的非鄰居個體靠近實驗地，觀察定居者與鄰居，和定居者與非鄰居入侵者間的打鬥。結果顯示，定居者對非鄰居的攻擊反應較強烈，然而攻擊時間在不同類型對手間並無差異。第二個實驗，以塗色方式改變鄰居前腳的顏色，用以製造熟悉與陌生的對手，比較定居者在面對熟悉與陌生個體間的打鬥有否不同。結果顯示，無論在攻擊行為的次數、攻擊強度和打鬥時間，在有塗色和沒有塗色的處理組皆無差異，表示定居者在面對熟悉與陌生個體，並不會改變其攻擊行為。實際上這個結果並不支持熟悉度假說的論述，然而作者卻以定居者和非鄰居間打鬥的結果，說明其結果是支持熟悉度假說中的預期：個體間的攻擊程度和熟悉度成反比。我並不認同作者的論述，因為作者以食物引誘的方式，吸引遠處的個體入侵實驗地定居者的領域，此時被吸引而至的非鄰居除了是陌生個體之外，同時也沒有領域，因此無法釐清到底是何種因素造成的結果。

佔有領域的雄性清白招潮蟹，面對鄰居會降低彼此攻擊性，同時降

低耗費在打鬥的時間；但面對不熟悉的陌生者，除攻擊性顯著提升之外，同時也花較多時間在打鬥上。以上結果支持‘dear-enemy’效應確實出現於清白招潮蟹，但這並不代表支持熟悉度假說 (Ydenberg *et al.* 1988；Getty 1989)。因為在本研究的野外觀察中發現，對抗行為會隨不同潮汐與不同對象而改變。在小潮時期，定居個體面對無領域的入侵者，比起面對鄰近定居者有較高攻擊行為，打鬥時間也較長；在大潮時期，無論面對何類型個體，攻擊強度和打鬥時間上並無差異。由於地表交配活動在大潮較為活躍，因而推測是因為交配機會的出現，導致在大潮期間的攻擊行為與小潮期間不同。在操控潛在交配機會出現的實驗結果顯示，擁有領域的雄蟹之間，確實會因為成熟雌蟹的出現而提高攻擊強度。因此，個體間的攻擊互動過程，除了受到不同類型對手的影響外，也會受到潮汐及交配機會等不同條件情況的影響，表示本研究支持相對威脅性假說 (Temeles 1994) 所描述的情況。以上結果支持‘dear-enemy’效應確實出現於清白招潮蟹。而根據鄰居間的打鬥會因為不同交配狀況 (mating condition) 而改變的結果，因此排除熟悉度假說 (Ydenberg *et al.* 1988；Getty 1989)。

‘Dear-enemy’效應被發現的時間很晚，因此解釋其成因的假說發展時間並不長。‘Dear-enemy’效應是由 Fisher (1954) 觀察鳥類的社會行為所發現：定居者對於鄰居的入侵攻擊性較低，而對於非鄰居個體的入侵攻擊性較高的現象。鄰居間會彼此競爭空間及資源，應該視為敵人，但

是比起面對非鄰居個體時，卻會降低彼此的敵意，因此稱為‘dear-enemy’。此效應出現的原因並不清楚，一直到 1988 年，Ydenberg 等人首次提出角色誤判假說來作解釋，作者認為，個體間的打鬥程度，是與熟悉程度呈反比。角色誤判假說是建立在不平衡消耗戰 (WOA, asymmetric war of attrition) 模型之下，每個對手在一場打鬥中的演化穩定策略 (ESS, evolutionarily stable strategy) 是為決定該投資多少時間和能量，以及在這場打鬥可能會面對的危險(Ydenberg *et al.* 1988)。如果以 V 代表適存度的獲利，而 K 表示在一場打鬥中，適存度消失的速率，競爭者在打鬥一開始時，會先評估其 V/K 比值的高低。願意投資多少的範圍，可以由最輕微的威嚇至最高的攻擊。作者認為，這些可以視為典型 WOA 模式中所強調的個體投資在打鬥上的持續時間 (Ydenberg *et al.* 1988)。此論點的關鍵在於，競爭者對彼此的資訊了解有限，因此會有雙方都判斷自己為贏家的錯誤出現。當這種錯誤出現的機會越高時，就會導致有增強的 (escalated) 打鬥的發生 (Ydenberg *et al.* 1988)。然而，Getty (1989) 認為，WOA 模式並不能解釋 ‘dear-enemy’ 效應。WOA 模式其中一個前提為，競爭者在開始打鬥之前，是可以評估所要投資的 V/K 值，但是，一旦決定後，便必須完整表現，競爭者並不能在打鬥過程中改變其所願意投資的 V/K 值 (Getty 1989)。這個前提在以沒有肢體碰觸的打鬥中是合理的，個體並沒有藉由對手的動作來獲得對方能力的資訊。然而，這個前提在角色誤判假說 (Ydenberg *et al.* 1988) 中並不

符合。Parker 和 Rubenstein (1981) 提出一個想法，他們將每一次的打鬥切割成非常短的回合 (round)，每一回合皆為一小的 WOA 模式，競爭者可以藉由每回合的結果來決定下一回合所要投資的 V/K 值，因此，競爭者能夠在整個打鬥過程中藉由先前所得的資訊而不停改變願意投資的 V/K 值。Getty (1989) 認為，由於 Ydenberg 等人 (1988) 提出的假說有上述的瑕疵，此外，領域的紛爭 (dispute) 是屬於重複的打鬥 (Getty 1989)，因此典型 WOA 模式並無法成為解釋領域行為的架構。

Getty (1989) 以 Parker 和 Rubenstein (1981) 提出的 WOA 延伸模式，提出經打鬥學習假說來解釋 'dear-enemy' 效應，會比角色誤判假說更合適。熟悉的對手彼此打鬥較少，是由於已經不需要再透過打鬥來獲取對方資訊，而不熟悉的對手間，會藉由打鬥和學習來獲得資訊，以界定彼此領域邊界 (Getty 1989)。總結而言，上述兩個假說主要是建立在個體間熟悉程度的高低，會影響對抗行為之上，因此，熟悉的鄰居之間會降低攻擊性，而陌生的個體間則攻擊性提升。

Trigo-Venario (2002) 在實驗室內，利用樹棲型的蜥蜴 (*Liolaemus tenuis*) 測試熟悉度與攻擊行為之間的關係。每隻蜥蜴皆擁有的領域，僅操控個體間的熟悉程度。結果顯示，熟悉對手間比起陌生對手之間，使用較少的警告展示 (warning displays)，且延遲攻擊的時間較長，但在攻擊的行為部分並無差異。然而，在個體打鬥後，將雙方隔離，間隔 20 天後再次讓熟悉與陌生個體間互動。比較初次打鬥與 20 天後的打鬥結

果發現，熟悉的個體間在隔離 20 天後有較多警告展示，且延遲攻擊的時間較短。作者認為，這部份的結果支持 Ydenberg 等人 (1988) 的論點，也就是社交隔離 (social separation) 減低個體間的熟悉度，因而增加攻擊性。雖然 Trigozzo-Venario (2002) 的結果支持熟悉度確實會影響個體間的攻擊行為。

然而，在 1989 年之後，陸續有許多研究指出，鄰居之間的並沒有降低攻擊性 (Reviewed by Temeles 1994)，Temeles (1994) 因此提出新的假說，相對威脅性假說來解釋為何 'dear-enemy' 效應會隨不同物種而改變。個體之間是否表現出強烈的攻擊行為，取決於對方的威脅程度，而並不受對手之間熟悉度的影響。不同功能的領域，會影響 'dear-enemy' 效應能否表現 (Temeles 1994)。在繁殖 (breeding) 領域和多用途 (multi-purpose) 領域中，較傾向有 'dear-enemy' 效應的出現。因為這類型的領域，定居者面對入侵者時，潛在的失去 (交配和領域) 較面對鄰居時 (僅有交配) 較高，因此入侵者的相對威脅性較鄰居大；在覓食 (feeding) 領域較不傾向出現 'dear-enemy' 效應。由於食物供應量波動高的話，會促使鄰居間彼此奪取領域的可能性提高，在這個情況下，鄰居個體的相對威脅性便大於入侵者。而 'dear-enemy' 效應可能會在防禦地區為巢穴時消失，因為個體無法承擔當巢穴被奪取後的耗費，因為這對適存度的影響過甚 (Temeles 1994)。因此，不同動物對於領域的利用，會影響 'dear-enemy' 效應的表現。

群居且具領域性的定居個體間，彼此建立鄰居關係可藉此獲得利益。藉由控制清白招潮蟹的體型大小，以及定居性 (residency)，單純比較鄰居與陌生個體的打鬥結果顯示，擁有鄰居關係確實能增加個體雙方的獲利，包括不需使用高耗能的對抗行為，同時也能拉長攝食時間。擁有鄰居關係的另一個好處在於，當面對沒有領域的入侵者試圖搶奪領域時，鄰居可提供援手，與定居者合作擊退入侵個體 (Getty 1987)。當招潮蟹 *Uca mjoebergi* 的領域被無領域個體入侵時，鄰近定居者會幫忙抵禦，尤其是當被入侵個體小於入侵者時，出現聯合打鬥的機會更大，此外，幫手的體型通常大於入侵者 (Backwell and Jennions 2004)。因為能夠減少能量耗費並增加獲利，使得定居個體間形成鄰居的關係意願提高，此舉可進而提升個體的適存度。

在第一個實驗中，由直接操控個體間熟悉度的實驗顯示，陌生個體間的互動，確實有損耗出現，包括必須使用強度高的攻擊行為 (圖三 A)，以及花費較多時間在威嚇及打鬥 (圖三 B、圖五)。因此，個體更需要依照不同條件或情況，來決定該在何時將能量投資在主要的敵人上。大潮時期有高頻率的地表交配行為，擁有領域的雄蟹彼此競爭位處周圍的雌蟹。對定居者而言，遊蕩蟹僅搶奪領域，但是鄰近擁有領域的雄蟹除可能會競爭領域外，同時還會競爭雌蟹，因此，在大潮時期，定居者之間所呈現的相對威脅性高於無領域的入侵者，因而有較激烈的對抗行為出現 (表二、圖七 A)。相較之下，小潮時期地表交配並不活躍。

在此時段中，無領域遊蕩蟹的入侵，可能會使定居者失去領域。反觀鄰近擁有領域雄蟹的入侵，可能只會使領域範圍縮減，但並不會失去領域。因此，在小潮時期，定居者間所呈現的相對威脅性低於無領域的入侵者，進而降低對鄰近定居者的攻擊性，反而是針對無領域的入侵者展開較強烈的攻擊（表二、圖七 B）。

鱒魚 (*Cyprinodon variegates*) 也會受到潛在交配機會的影響，而改變定居者與鄰居的互動 (Leiser 2003)。在野外觀察發現，沒有雌魚出現的狀況下，定居者追趕入侵者的次數高於鄰居，但在展示與甩尾 (tailbeats) 的次數卻沒有差異；然而，雌魚一出現在定居者領域範圍，定居者便提升對鄰居的攻擊比例 ($52.89 \pm 9.23\%$ ，追趕+展示+甩尾的次數比例)，而對入侵者的攻擊比例較低 ($20.64 \pm 2.48\%$ ，追趕+展示+甩尾的次數比例) (Leiser 2003)。在野外，清白招潮蟹在低交配機會的小潮時期，定居者面對入侵者時顯著提升威嚇行為，同時也提昇大螯間交錯推擠的高強度攻擊行為 (圖七 B)。與清白招潮蟹不同的是，鱒魚在沒有雌魚的情況下，定居者面對入侵者時只顯著提升威嚇驅趕行為；但在較高強度的展示和追尾攻擊行為，和面對鄰居相比時並無差異 (Leiser 2003)。直接操控有無雌性出現的實驗顯示，沒有雌魚出現的狀況下，定居的鱒魚傾向攻擊入侵者而非攻擊鄰居，但此效應的顯著性較微弱 (Leiser 2003)。而當雌魚出現時，雖然定居者的攻擊行為傾向攻擊鄰居而非入侵者，但結果並不顯著。鄰居間的攻擊次數，在雌魚出現時顯著

增加，但是定居者與入侵者打鬥的攻擊次數並沒有因此而改變。在本研究中，當成熟與未成熟雌蟹出現在定居雄蟹的領域時，成熟雌蟹的出現會顯著提升鄰近定居雄蟹的攻擊強度，然而打鬥持續時間和打鬥頻率並無差異。雖然本實驗沒有設計無領域的入侵者，但是鄰居間的攻擊性隨交配機會狀況的不同而改變，和鱒魚的結果相同。

同樣的情況也出現於皇葦鷓鴣 (*Thryothorus ludovicianus*)，其屬於非遷移性的鳥類，雌雄鳥會共同捍衛領域。雄性皇葦鷓鴣在兩種不同社會環境 (social environment) 的季節中，對鄰居的攻擊反應不同 (Hyman 2005)。春季時，由於個體已於幾個月前建立領域，因此這期間的鄰居關係穩固，定居者間的攻擊性低，並轉而將攻擊焦點集中在入侵者上；而許多新個體會在秋季進駐，因此個體間的領域邊界需重新定義，這些新個體的入駐打破原本穩定的領域關係，使得定居者面對鄰居和入侵者時的攻擊反應沒有差異 (Hyman 2005)。以上三個研究的領域性動物皆表現 'dear-enemy' 效應，同時也顯示，此效應並非固定出現，而是隨個體間不同的威脅程度出現或消失，此結果支持相對威脅性假說所提出的論點 (Hyman 2005)。

個體在面對鄰居和陌生者，以及面對無領域的入侵個體時，確實能夠做出適切的行為反應。然而，個體之間是如何分辨何者為熟悉或陌生的個體，甚至於何者為沒有領域的入侵個體?種內個體間的辨識 (recognition)，在溝通中是很重要的一環，包括辨識交配對象

(Blumenrath *et al.* 2007) 、親屬關係 (Parr and Waal 1999 ; Sharp *et al.* 2005) 、競爭對手 (Lopez and Martín 2001) 等。不同物種所使用辨識的依據亦不相同，像是氣味或化學物質 (De Fanis and Jones 1995 ; Waldman and Bishop 2004) 、鳴叫聲 (Miller *et al.* 2005) 、顏色 (Detto *et al.* 2006) 等，正確的分辨能提高個體存活和交配機會，進而增加個體適存度。招潮蟹在社會互動 (social interaction) 中使用多種感官與行為的連結，例如根據對方不同角度的靠近來辨別是否為捕食者 (Layne *et al.* 1997) 、鄰居和物種的辨別 (Detto *et al.* 2006) 、揮螯或建造洞口堆積物來吸引異性 (Backwell *et al.* 1999 ; Christy *et al.* 2003 ; Kim *et al.* 2004) 等。*Uca mjoebergi*可透過大螯顏色來作為物種辨識的訊號，雄性*Uca capricornis*可以依雌蟹背甲花色，甚至顏色的深淺來區分鄰近或不熟悉的雌蟹 (Detto *et al.* 2006) 。而*Uca tangeri*雄性大螯受光照而反射出多變的明亮度顯示 (Cummings *et al.* 2008) ，支持過去以來一直認為大螯有訊號傳遞功能的想法 (Burford *et al.* 2000 ; Pope 2000a. ; Pope 2000b. ; McLain and Pratt 2007) 。在甲殼類的視覺研究顯示，招潮蟹有色覺，且能偵測紫外光。*Uca thayeri*擁有兩種敏感高峰位在430 nm和介於500至540 nm的視覺色素 (Horch *et al.* 2002) ；而根據四種不同招潮蟹的色覺研究也顯示，有兩種不同的敏感高峰的色覺細胞，包括508至530 nm的一種，依不同物種而定 (*Uca pugnax*、*Uca pugilator*、*Uca vomeris*和*Uca tangeri*) ，以及第二種屬於長波600 nm者 (Jordão *et al.* 2006) 。清白招潮蟹雖然全身

為乳白色，但深淺不一，此外，腹面螯腳多數呈現橘紅色，個體可能可依照背甲顏色的深淺，以及腹面螯腳的顏色來辨認鄰近定居者，或者依照不同角度來定位鄰近定居者，因此，在操控個體間熟悉度的實驗中，定居者可能依照上述的方式來區分鄰居和陌生個體，但到底是用何種方式做辨認，仍需要進一步實驗才能得知。此外，在野外時，沒有領域的遊蕩蟹在地表遊走，可能會因為無法到洞內補水、降溫的關係，使其背甲反射值較低，這部分和可能會和能夠隨時回洞補水的定居者不同而被區分出來。以上皆能使個體可針對沒有領域的特定對象，做領域上的防禦，減低不必要的能量消耗。

結語

領域性的群居動物，在個體一生中彼此的關係會在入侵者、陌生者和定居者之間作變換。本實驗透過野外觀察實際出現的入侵者與定居者的打鬥，結合人為操控個體間不同熟悉度的定居者與陌生者打鬥的結果，可合併解釋為，當入侵者出現時，會與定居者有激烈且較長時間的打鬥，而當鄰居的領域被入侵者搶奪成功後，原本入侵者的角色隨即變換為陌生者，陌生者與定居者之間，在經過激烈打鬥，重新談判領域邊界後，打鬥趨緩至威嚇的行為，陌生者則變成鄰居。因此，陌生者只是定居者之間形成鄰居的初始階段，熟悉程度會因為互動的增加而增加，越快成為彼此熟悉的鄰居關係，越能提高彼此的利益 (Griffiths *et al.* 2004)。在‘dear-enemy’效應中所指的‘非鄰居’應為沒有領域的入侵者，而不單只是不熟悉的陌生個體。熟悉度假說著重於個體間的熟悉程度不同，但許多例子都否定假說的預期，意即鄰居間的攻擊性並沒有降低，反而因為不同社會環境或條件下而提高攻擊性 (Hyman 2005; Leiser 2003)，因此否定熟悉度假說的論述。相對威脅性假說所著重個體間，在不同情況下所呈現的威脅性差異，導致個體會針對某個威脅性較大的對象進行攻擊。相對威脅性假說能夠完整說明為何‘dear-enemy’效應有時出現，但有時卻消失；有些領域性物種存在此效應，有些則無的現象。

即至目前為止，相關研究大多是針對雄性個體有否表現‘dear-enemy’效應，但有部分物種不只有雄性具領域性，雌性個體同樣

也會防禦領域。在不同的環境及社會狀況下，‘dear-enemy’效應是否會在性別間有所差異，是未來能夠探討的部份。此外，當入侵者在不同時機出現時，是否會改變定居者的反應，亦是可再進一步探討的方向。由於招潮蟹的一切活動皆受限於在退潮時進行，若在接近漲潮時刻出現入侵者，定居者可能會因為在此時失去洞，會帶來極大的損失，而使用更強烈的對抗行為來捍衛領域。由於本次野外實驗都是在剛退潮後兩個小時開始拍攝對抗行為，對招潮蟹來說，距離下一次漲潮的時間還很長，所以時間較為充裕。所記錄到的打鬥幾乎為一對一的類型，僅有三次為兩鄰近定居個體聯合驅趕一入侵者的情況。定居個體間可能會因為聯合驅趕入侵者的能量耗費，低於與新入駐個體重新定義領域邊界時打鬥的能量耗費，而選擇幫助驅趕入侵者，因此預期可觀察到較多鄰居聯合攻擊入侵者的情況。鄰居間彼此除了攻擊性降低之外，進而聯合防禦領域的行為，更能鞏固彼此的鄰居關係，強化‘dear-enemy’效應。

總結來說，本實驗結果排除熟悉度假說，而支持相對威脅性假說的論述，雄性清白招潮蟹會在有交配機會出現時，因為交配資源的出現而提高鄰居間的威脅程度，因此打鬥激烈；當沒有交配機會時，彼此降低攻擊性，是能夠減少能量耗費在不必要的競爭上。而‘dear-enemy’效應中所提及的‘非鄰居’個體的入侵，應是沒有領域的個體。未來在相關研究的實驗設計上，對於處理組的選擇要更為謹慎。‘Dear-enemy’效應是普遍存在於各個有領域性的動物中，只要符合鄰近個體間的威脅性

小於與入侵者間的威脅性時，即可觀察到此效應發生。

參考文獻

- Adams ES (2001) Approaches to the study of territory size and shape. *Annu Rev Ecol Syst* 32:277-303
- Backwell PRY, Jennions MD (2004) Coalition among male fiddler crabs. *Nature* 430:417
- Backwell PRY, Jennions MD, Christy JH, Passmore NI (1999) Female choice in the synchronously waving fiddler crab *Uca annulipes*. *Ethology* 105:415-421
- Bee MA (2003) A test of the 'dear enemy effect' in the strawberry dart-poison frog (*Dendrobates pumilio*). *Behav Ecol Sociobiol* 54:601-610
- Blumenrath SH, Dabelsteen T, Pedersen SB (2007) Vocal neighbour-mate discrimination in female great tits despite high son similarity. *Anim Behav* 73:789-796
- Both C, Visser ME (2003) Density dependence, territoriality, and divisibility of resources: from optimality models to population processes. *Am Nat* 161:326-336
- Boulay R, Cerdá X, Simon T, Roldan M, Hefetz A (2007) Intraspecific competition in the ant *Camponotus cruentatus*: should we expect the 'dear enemy effect'? *Anim Behav* 74:985-993
- Briffa M, Sneddon LU (2007) Physiological constraints on contest behaviour. *Funct Ecol* 27:627-637
- Burford FRL, McGregor PK, Oliveira RF (2000) Response of fiddler crabs (*Uca tangeri*) to video playback in the field. *Acta Ethol* 3:55-59
- Caballero C, Castro JJ (1999) Effect of residence and size asymmetries upon the agonistic interactions between juvenile white-seabream (*Diplodus*

- sargus cadenati* de la Paz, Bauchot and Daget, 1974) *Aggressive Behav* 25:297-303
- Christy JH, Baum JK, Backwell PRY (2003) Attractiveness of sand hoods built by courting male fiddler crabs, *Uca musica*: test of a sensory trap hypothesis. *Anim Behav* 66:89-94
- Crane J (1975) *Fiddler crabs of the world. Ocypodidae: genus Uca.* Princeton University Press. Princeton, New Jersey
- Cummings ME, Jordão JM, Cronin TW, Oliveira RF (2008) Visual ecology of the fiddler crab, *Uca tangeri*: effects of sex, viewer and background on conspicuousness. *Anim Behav* 75:175-188
- De Fanis E, Jones G (1995) The role of odour in the discrimination of conspecific by pipistrelle bats. *Anim Behav* 49:835-839
- Detto T, Backwell PRY, Hemmi JM, Zeil J (2006) Visually mediated species and neighbour recognition in fiddler crabs (*Uca mjoebergi* and *Uca capricornis*). *Proc R Soc B* 273:1661-1666
- Dunn R, Messier S (1999) Evidence for the opposite of the dear enemy phenomenon in termites. *J Insect Behav* 12:461-464
- Fisher JB (1954) Evolution and bird sociality. In: Huxley J, Hardy AC, Ford EB (eds) *Evolution as a Process*. Allen & Unwin, London, pp 71-83
- Getty T (1987) Dear enemies and the prisoner's dilemma: why should territorial neighbors form defensive coalitions? *Amer Zool* 27:327-336
- Getty T (1989) Are dear enemies in a war of attrition? *Anim Behav* 37:337-339
- Griffiths SW, Brockmark S, Höjesjö J, Johnsson JI (2004) Coping with divided attention: the advantage of familiarity. *Proc R Soc Lond B* 271:695-699

- Haccou P, Meelis E (1994) Statistical analysis of behavioural data: an approach based on time-structured models. Oxford University Press, New York, USA
- Horch K, Salmon M, Forward R (2002) Evidence for a two pigment visual system in the fiddler crab, *Uca thayeri*. J Comp Physiol A 188:493-499
- Hsu Y, Earley RL, Wolf LL (2006) Modulation of aggressive behavior by fighting experience: mechanisms and contest outcomes. Biol Rev 81:33-74
- Hyman J (2005) Seasonal variation in response to neighbors and strangers by a territorial songbird. Ethology 111:951-961
- Jennions MD, Backwell PRY (1996) Residency and size affect fight duration and outcome in the fiddler crab *Uca annulipes*. Biol J Linnean Soc 57:293-306
- Jordão JM, Cronin TW, Oliveira RF (2007) Spectral sensitivity of four species of fiddler crabs (*Uca pugnax*, *Uca pugilator*, *Uca vomeris* and *Uca tangeri*) measured by in situ microspectrophotometry. J Exp Biol 210:447-453
- Kemp DJ, Wiklund C (2004) Residency effects in animal contests. Proc R Soc Lond 271:1707-1711
- Kim TW, Christy JH, Choe JC (2004) Semidome building as sexual signaling in the fiddler crab *Uca lactea* (Brachyura: Ocypodidae). J Crust Biol 24:673-679
- Layne JE, Land MF, Zeil J (1997) Fiddler crabs use the visual horizon to distinguish predators from conspecifics: a review of the evidence. J Mar Biol Ass UK 77:43-54
- Leiser JK (2003) When are neighbors 'dear enemies' and when are they not?

- The responses of territorial male variegated pupfish, *Cyprinodon variegates*, to neighbors, strangers and heterospecifics. *Anim Behav* 65:453-462
- López P, Martín J (2001) Fighting rules and rival recognition reduce costs of aggression in male lizards, *Podarcis hispanica*. *Behav Ecol Sociobiol* 49:111-116
- Lopez-Sepulcre A, Kokko H (2005) Territorial defense, territory size, and population regulation. *Am Nat* 166:317-329
- Lovell SF, Lein MR (2004) Neighbor-stranger discrimination by song in a suboscine bird, the alder flycatcher, *Empidonax alnorum*. *Behav Ecol* 15:799-804
- Lovell SF, Lein MR (2005) Individual recognition of neighbors by song in a suboscine bird, the alder flycatcher *Empidonax alnorum*. *Behav Ecol Sociobiol* 57:623-630
- Mackin WA (2005) Neighbor-stranger discrimination in Audubon's shearwater (*Puffinus l. lherminieri*) explained by a "real enemy" effect. *Behav Ecol Sociobiol* 59:326-332
- McDougall PT, Kramer DL (2006) Short-term behavioral consequences of territory relocation in a Caribbean damselfish, *Stegastes diencaeus*. *Behav Ecol* 18:53-61
- McGarifal K, Cushman S, Stafford S (2000) Multivariate statistics for wildlife and ecology research. Springer-Verlag New York, Inc., New York, USA
- McLain DK, Pratt AE (2007) Approach of females to magnified reflections indicates that claw size of waving fiddler crabs correlates with signaling effectiveness. *J Exp Biol Ecol* 343:227-238

- Miller CT, Iguina CG, Hauser MD (2005) Processing vocal signals for recognition during antiphonal calling in tamarins. *Anim Behav* 69:1387-1398
- Morrell LJ, Backwell PRY, Metcalfe NB (2005) Fighting in fiddler crabs *Uca mjoebergi*: what determines duration? *Anim Behav* 70:653-662
- Murai M, Goshima S, Henmi Y (1987) Analysis of the mating system of the fiddler crab, *Uca lactea*. *Anim Behav* 35, 1334-1342
- Oliveira RF, McGregor PK, Burford FRL, Custódio MR, Latruffe C (1998) Functions of mudballing behaviour in the European fiddler crab *Uca tangeri*. *Anim Behav* 55:1299-1309
- Owen PC, Perrill SA (1998) Habituation in the green frog, *Rana clamitans*. *Behav Ecol Sociobiol* 44:209-213
- Parker GA, Rubenstein DI (1981) Role assessment, reserve strategy, and acquisition of information in asymmetric animal contests. *Anim Behav* 29:221-240
- Parr LA, De Waal FBM (1999) Visual kin recognition in chimpanzees. *Nature* 399:647
- Pope D (2000a) Video playback experiments testing the function of claw waving in the sand fiddler crab. *Behaviour* 137:1349-1360
- Pope D (2000b) Testing function of fiddler crab claw waving by manipulating social context. *Behav Ecol Sociobiol* 47:432-437
- Pratt AE, McLain DK (2006) How dear is my enemy: Intruder-resident and resident-resident encounters in male sand fiddler crabs (*Uca pugilator*). *Behaviour* 143:597-617
- Radford AN (2005) Group-specific vocal signatures and neighbour-stranger discrimination in the cooperatively breeding green woodhoopoe. *Anim*

Behav 70:1227-1234

- Rosell F, Bjørkøyli T (2002) A test of the dear-enemy phenomenon in the Eurasian beaver. *Anim Behav* 63:1073-1078
- Rutte C, Taborsky M, Brinkhof MWG (2006) What sets the odds of winning and losing? *TREE* 21:16-21
- Severinghaus LL, Lin HC (1990) The reproductive behaviour and mate choice of the fiddler crab (*Uca lactea lactea*) in mid-Taiwan. *Behaviour* 113:292-308
- Sharp SP, McGowan A, Wood MJ, Hatchwell BJ (2005) Learned kin recognition cues in a social bird. *Nature* 434:1127-1130
- Switzer PV (2004) Fighting behavior and prior residency advantage in the territorial dragonfly, *Perithemis tenera*. *Ethol Ecol Evol* 16: 71-89
- Temeles EJ (1990) Northern harriers on feeding territories respond more aggressively to neighbors than to floaters. *Behav Ecol Sociobiol* 26:57-63
- Temeles EJ (1994) The role of neighbors in territorial systems: when are they 'dear enemies'? *Anim Behav* 47:339-350
- Trigoso-Venario R, Labra A, Niemeyer HM (2002) Interactions between males of the lizard *Liolaemus tenuis*: roles of familiarity and memory. *Ethology* 108:1057-1064
- Waldman B, Bishop PJ (2004) Chemical communication in an archaic anuran amphibian. *Behav Ecol* 15:88-93
- Whiting MJ (1999) When to be neighbourly: differential agonistic responses in the lizard *Platysaurus broadleyi*. *Behav Ecol Sociobiol* 46:210-214
- Wilson EO (1975) *Sociobiology*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts
- Yamaguchi T (1971) Courtship behaviour of a fiddler crab, *Uca lactea*.

Kumamoto J Sci Biol 10:13-37

Yamaguchi T, Tabata S (2005) Territory usage and defence of the fiddler crab, *Uca lactea* (De Haan) (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae).
Crustaceana 77:1055-1080

Ydenberg RC, Giraldeau LA, Falls JB (1988) Neighbors, strangers, and the asymmetric war of attrition. Anim Behav 36:343-347

表與圖目

表一、清白招潮蟹十二種對抗行為描述	49
表二、不同潮汐時期之打鬥類型間的攻擊行為反應	50
表三、主成分分析不同打鬥類型在不同潮汐週期的行為表現	51
表四、以熟悉程度和有無領域定義並區分鄰居、陌生者與入侵者	52
表五、各假說對於‘非鄰居’個體在文中的稱謂與文中實際指稱意義	53
圖一、清白招潮蟹地表交配行為與潮汐週期關係圖	54
圖二、不可自由進出樣區的示意圖	55
圖三、定居者面對鄰居與陌生者的攻擊反應	56
圖四、定居者面對鄰居與面對陌生者時，在不同攻擊行為之間的轉換頻率示意圖	57
圖五、定居者面對鄰居與面對陌生者時，對於不同行為的時間投資	58
圖六、定居者-定居者間，在不同潮汐週期的打鬥頻率	59
圖七、定居者-定居者與定居者-入侵者的打鬥反應變數，在不同潮汐週期所得到的主成分平均值比較	60
圖八、雄性定居者面對不同潛在交配機會的情況下，彼此之間的攻擊互動	61

表一、清白招潮蟹十二種對抗行為描述

	行為描述	強度等級
1	舉起大螯慢慢靠近	一
2	大螯往對方伸展擺動	一
3	步足朝對方方向跳躍，同時伴隨大螯擺動	一
4	高舉大螯停滯不動	一
5	雙方面對面，大螯成水平前後擺動，但並無大螯間的碰觸	二
6	以大螯打擊對方大螯或身體	二
7	雙方面對面，大螯成水平前後推擠，大螯間有碰觸	二
8	雙方大螯交叉，往末端前後滑動	三
9	雙方大螯交叉，並相互推擠	三
10	雙方大螯交叉，相互推擠，同時伴隨螯指尖端的拍擊	四
11	雙方交叉的大螯夾的很緊，激烈的推擠拉扯	四
12	雙方大螯交錯，其中一方將對方舉起並扔開	五

表二、不同潮汐時期之打鬥類型間的攻擊行為反應

行為反應	打鬥類型	Mean	Z	P
小潮				
最強攻擊行為級數 (rank)	定居者-定居者	1.2 ± 0.03	2.65	0.008
	定居者-入侵者	1.4 ± 0.09		
打鬥時間 (sec.)	定居者-定居者	33.5 ± 2.36	2.65	0.008
	定居者-入侵者	48.4 ± 6.86		
大潮				
最強攻擊行為級數 (rank)	定居者-定居者	1.2 ± 0.02	0.78	0.437
	定居者-入侵者	1.3 ± 0.14		
打鬥時間 (sec.)	定居者-定居者	37.1 ± 2.05	1.04	0.299
	定居者-入侵者	34.5 ± 5.48		

表三、兩個潮汐週期中，以主成份分析定居者-定居者與定居者-入侵者間的攻擊反應。分析十一個行為變數後，得到四個特徵值大於 1.0 的主成份，共可解釋全部變數中 81.5% 的變異。每個變數在每個主成份都有一係數，絕對值大於 0.35 者以粗體表示，代表其為顯著有意義。

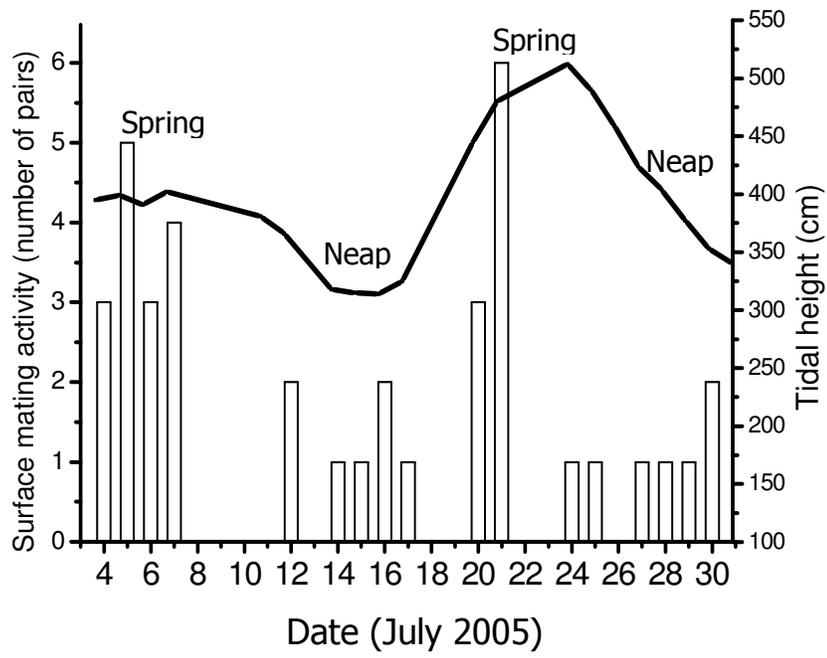
變數	相關係數			
	PC1	PC2	PC3	PC4
第一級行為的次數	0.351	0.138	-0.268	-0.152
第二級行為的次數	0.386	0.079	-0.073	0.033
第三級行為的次數	0.305	-0.069	0.412	0.390
第四級行為的次數	0.277	-0.326	0.275	-0.466
第五級行為的次數	0.033	-0.612	-0.308	0.154
第一級行為的時間	0.321	0.165	-0.350	0.015
第二級行為的時間	0.392	0.077	-0.076	-0.043
第三級行為的時間	0.246	-0.035	0.342	0.614
第四級行為的時間	0.263	-0.243	0.413	-0.421
第五級行為的時間	0.031	-0.611	-0.308	0.159
總打鬥時間	0.413	0.148	-0.269	0.031
可解釋的變異百分比 (%)	38.2	19.2	14.7	9.4

表四、以熟悉程度和有無領域定義並區分鄰居、陌生者與入侵者

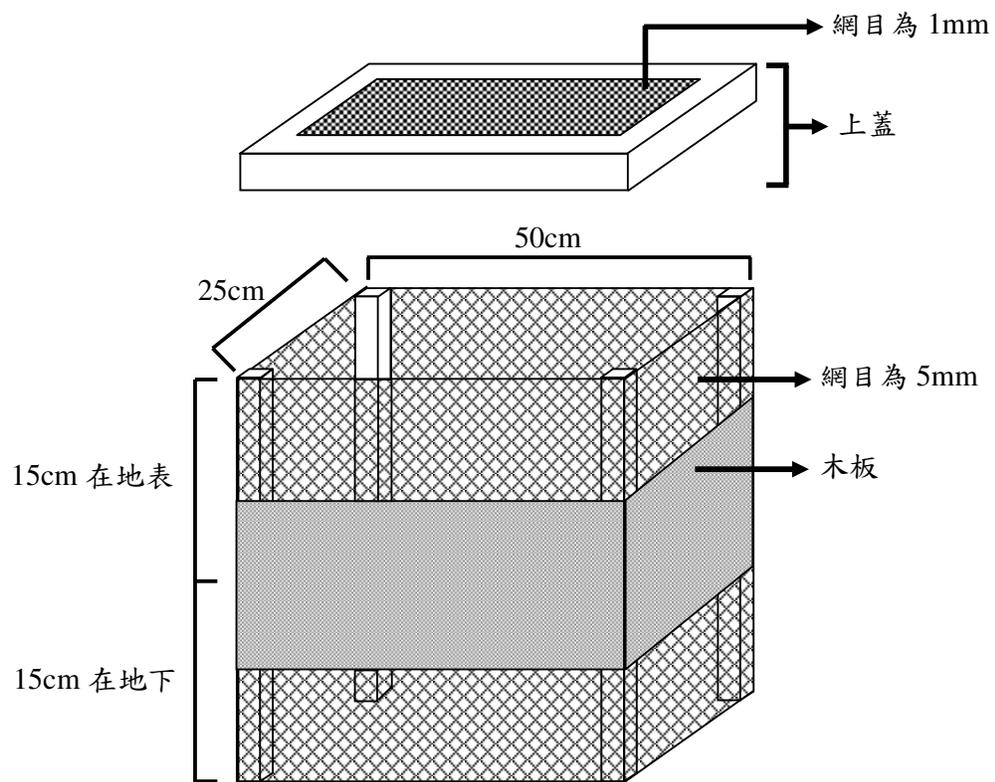
	與定居者熟悉程度	有無領域
鄰居 (neighbor)	熟悉	有
陌生者 (stranger)	陌生	有
入侵者 (intruder)	陌生	無

表五、三個解釋‘dear-enemy’效應的假說，對於‘非鄰居’個體各別在文中的稱謂與文中實際指稱意義。

假說	提及詞彙	實際指稱者
角色誤判假說 (Ydenberg <i>et al.</i> 1988)	stranger	stranger
經打鬥學習假說 (Getty 1989)	non-neighbor	stranger 與 intruder 混雜
相對威脅性假說 (Temeles 1994)	stranger、floater	intruder

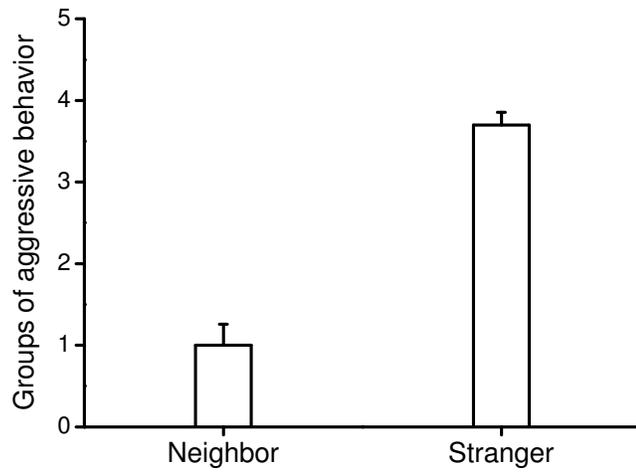


圖一、清白招潮蟹地表交配行為次數與潮汐週期關係圖

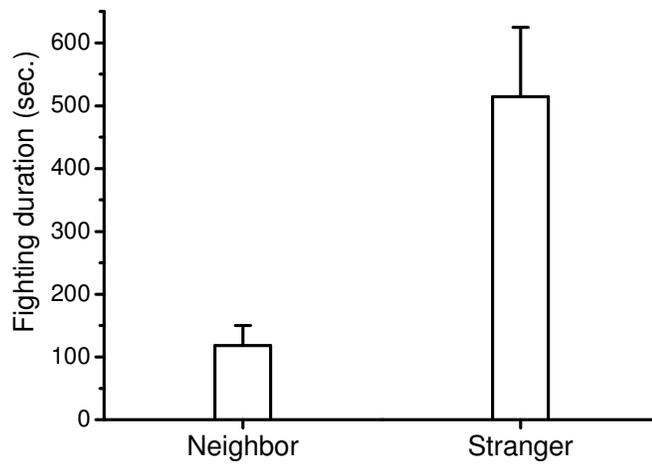


圖二、不可自由進出樣區的示意圖。

(A)



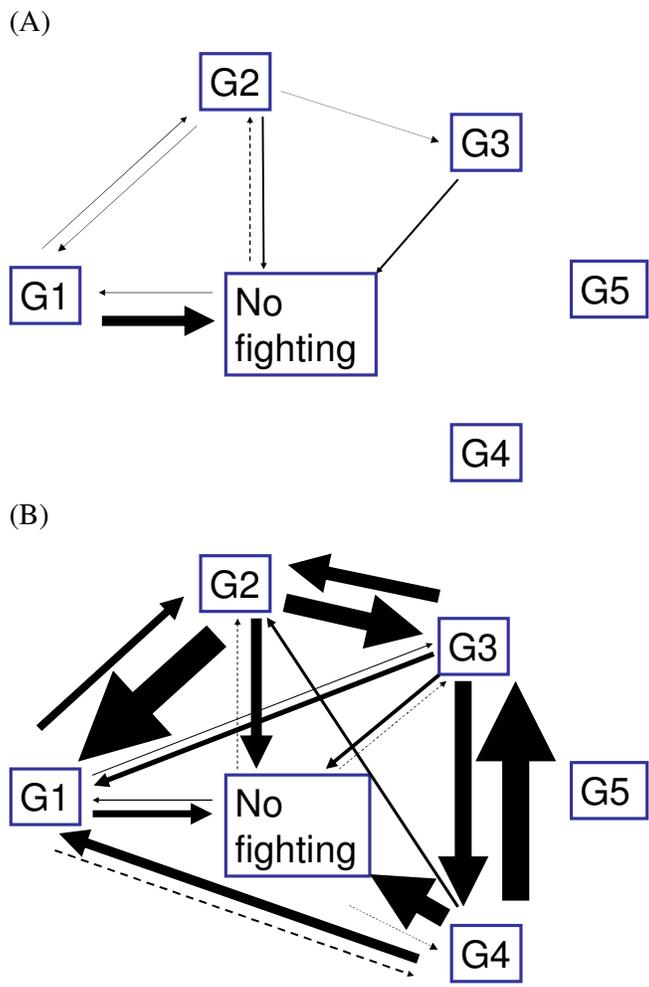
(B)



圖三、定居者面對鄰居與陌生者的攻擊反應。

A、定居者面對陌生者時，使用較強的攻擊行為 (Mann-Whitney U test, $Z=3.81$, $df=18$, $P=0.0001$)。

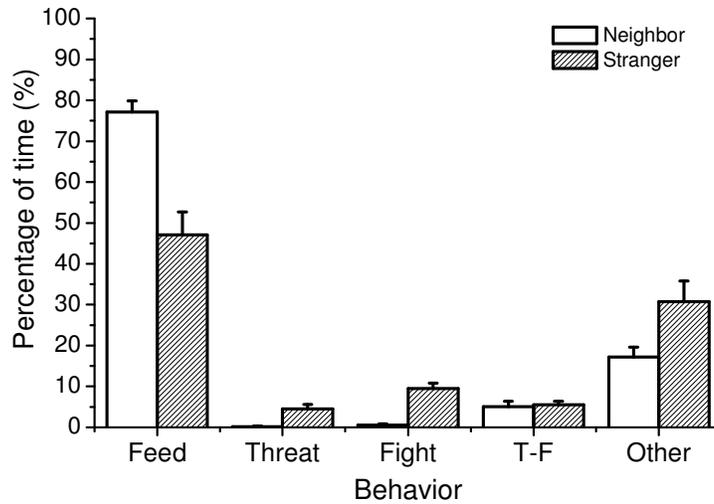
B、定居者面對陌生者時，打鬥時間較長 (T-test, $t=3.44$, $df=18$, $P<0.01$)。



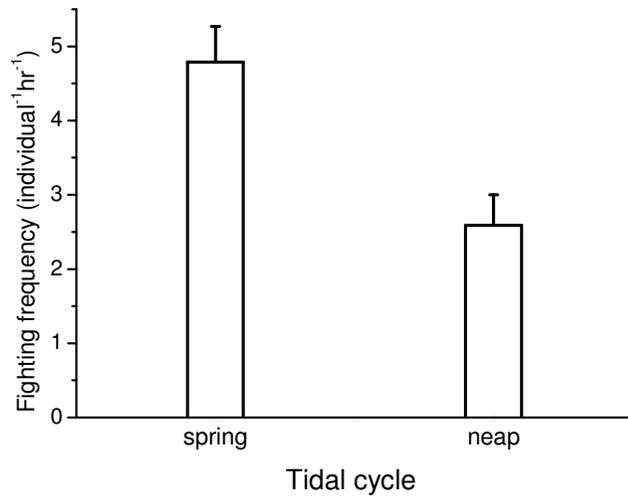
圖四、定居者面對鄰居與面對陌生者時，在不同攻擊行為之間的轉換頻率示意圖。箭頭表示有一個行為轉換至另一個行為的頻率；箭頭的粗細代表轉換頻率的高低：越粗者轉換頻率越高；轉換頻率小於 0.0003 者，以虛線表示。

A、定居者面對鄰居時，轉換頻率最高者出現在第一級對抗行為轉至停止打鬥的部份。且最高只使用至第三級的對抗行為。

B、定居者面對陌生者時，在第二級對抗行為轉至第一級對抗行為、第二級與第三級對抗行為之間的轉換、第三級與第四級對抗行為間的轉換，以及第四級對抗行為轉至停止打鬥的部份，轉換頻率都很高。

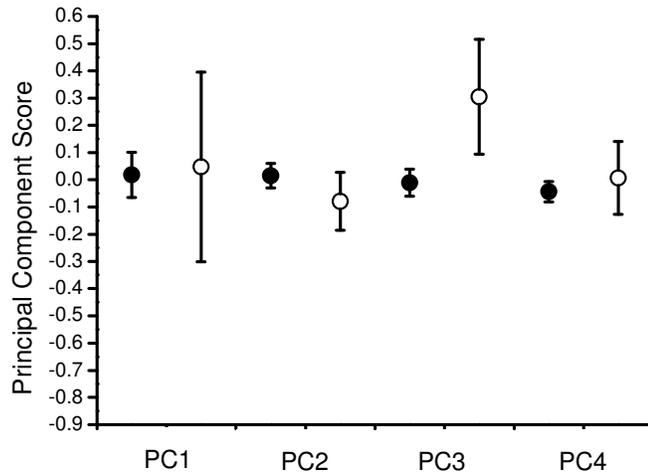


圖五、定居者面對鄰居與面對陌生者時，對於不同行為的時間投資。Threat 代表第一級的對抗行為；Fight 代表第二至第五級的對抗行為；T-F 代表一邊行使第一級對抗行為且一邊覓食。個體與鄰居互動時，比起與陌生者互動，投資較多時間在覓食 (Mann-Whitney U test, $Z=3.87$, $n_1=18$, $n_2=20$, $P=0.0001$)；同時，個體也花費較少時間在威嚇 (Mann-Whitney U test, $Z=4.18$, $n_1=18$, $n_2=20$, $P<0.0001$) 與對抗行為上 (Mann-Whitney U test, $Z=5.08$, $n_1=18$, $n_2=20$, $P<0.0001$)。在 T-F 以及其他行為的部分，無論是面對鄰居或陌生者，時間的投資上皆無顯著差異。

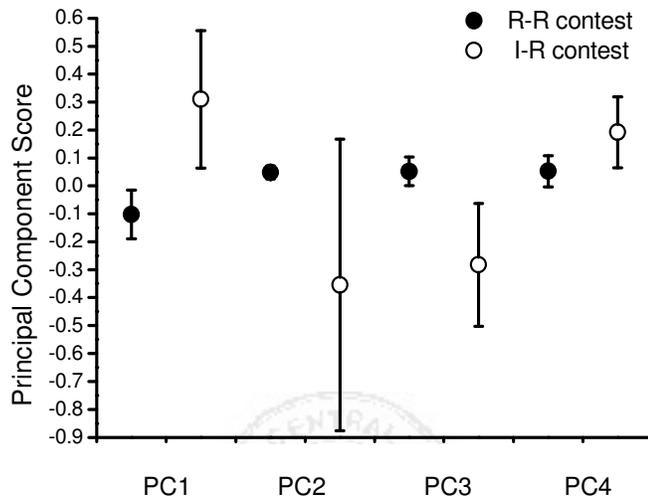


圖六、定居者-定居者間，在不同潮汐週期的打鬥頻率。定居者間的打鬥在大潮期間的打鬥頻率高於小潮時期 (T-test, $t=3.50$, $n=23$, $P=0.008$)。

(A)

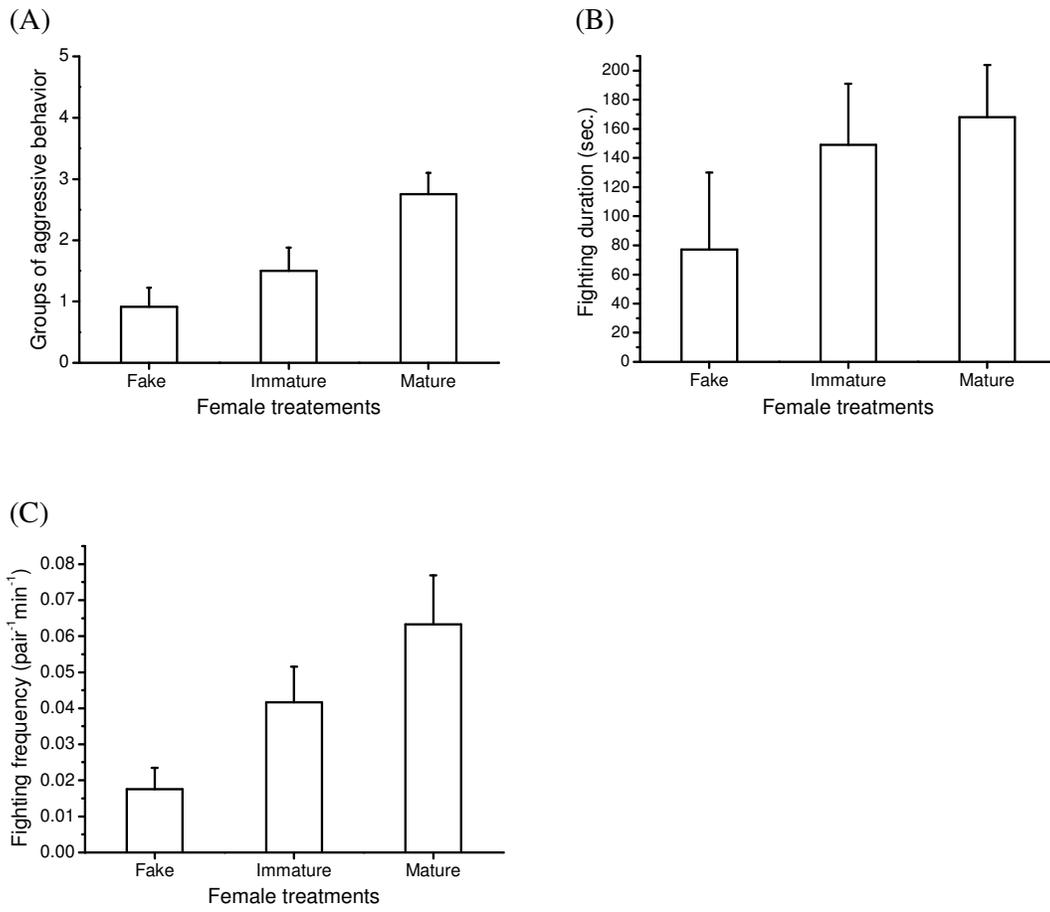


(B)



圖七、在不同潮汐週期，定居者-定居者與定居者-入侵者的打鬥反應變數，經由主成份分析所得四個主成份的平均值 (\pm SE)。

- A、大潮期間，幾乎所有主成份之 principal component score 都無不同 (Mann-Whitney U test, PC1, $Z=0.91$, $P=0.37$; PC2, $Z=0.15$, $P=0.88$; PC3, $Z=0.20$, $P=0.84$)，僅 PC4 的 值有呈顯著差異 ($Z=2.26$, $P=0.024$)。
- B、小潮期間，所有主成份的絕對值，皆為入侵者-定居者的絕對值顯著高於定居者-定居者 (Mann-Whitney U test, PC1, $Z=2.89$, $P=0.004$; PC2, $Z=2.38$, $P=0.017$; PC3, $Z=2.46$, $P=0.014$; PC4, $Z=2.36$, $P=0.018$)。



圖八、雄性定居者面對不同潛在交配機會的情況下，彼此之間的攻擊互動。

- A、定居者在成熟雌蟹出現時，會提高彼此攻擊強度 (Mann-Whitney U test, $Z=2.31$, $n=12$, $P=0.021$) ; 在面對未成熟雌蟹與模型雌蟹時，定居者間的打鬥強度沒有差異 (Mann-Whitney U test, $Z=1.32$, $n=12$, $P=0.19$) 。
- B、定居者在成熟雌蟹出現時，不會影響彼此的打鬥時間 (Mann-Whitney U test, $Z=0.61$, $n=12$, $P=0.54$) ; 在面對未成熟雌蟹與模型雌蟹時，定居者間的打鬥時間也無差異 (Mann-Whitney U test, $Z=2.11$, $n=12$, $P=0.035$) 。
- C、定居者在成熟雌蟹出現時，並不會增加打鬥頻率 (Mann-Whitney U test, $Z=1.21$, $n=12$, $P=0.23$) ; 在面對未成熟雌蟹與模型雌蟹時，定居者間的打鬥頻率亦無差異 (Mann-Whitney U test, $Z=1.87$, $n=12$, $P=0.062$) 。