

國立臺灣師範大學生命科學系 碩士論文

Kryptolebias marmoratus 之打鬥經驗

效應如何隨著時間而消退

The decay of winner and loser effect

in *Kryptolebias marmoratus*

研究生：楊時懿

Shih-yi Yang

指導教授：許鈺鸚 博士

Yuying Hsu

中華民國九十七年七月

摘要

這份研究中，以來自中美洲的鱒魚 *Kryptolebias marmoratus* 做測試，探討打鬥經驗效應的消退。在動物打鬥行為的研究中，發現曾經贏過的個體，在之後的打鬥獲勝的機率就會增高，稱之「勝者效應」；而之前曾經落敗的個體，在之後的打鬥獲勝的機率就會降低，稱之「敗者效應」。前人研究發現打鬥經驗之效應在一段時間之後消失，而本實驗以系統化的方式，測量在獲得打鬥經驗過後，經過不同的時間長度(分別是給予經驗當天、隔 1 天、2 天、4 天及 7 天)，分別與無近期打鬥經驗的個體對打，以偵測當時的經驗效應。觀察的行為包含有近期輸或贏的個體與近期無打鬥經驗個體對打時先展示、先攻擊、發生互鬥以及獲勝的機率。本研究結果發現，贏的經驗(1)提高個體的互鬥機率，此效應在 2 至 4 天時消退；(2)提高為發生互鬥時的獲勝機率，此效應在 0 至 1 天時消退。而輸的經驗(1)降低個體先攻擊的機率，此效應在 0 至 1 天時消退；(2)降低發生互鬥的機率，此效應在 1 至 2 天時消退；以及(3)降低為發生互鬥時的獲勝機率，此效應在 1 至 2 天時消退。由此研究得知，不論是勝者效應或是敗者效應，*K. marmoratus* 的輸贏經驗效應在 4 天內就會消退。

關鍵字: 打鬥、*Kryptolebias marmoratus*、勝者效應、敗者效應、經驗效應消退。

目錄

摘要.....	2
目錄.....	3
前言.....	5
一、動物的競爭	5
二、影響打鬥策略的因素	6
1. 利益對打鬥行爲的影響	6
2. 代價對打鬥行爲的影響	6
三、勝者效應與敗者效應	9
四、經驗效應的消退	9
五、本研究之主要目的	13
材料與方法.....	15
一、實驗物種	15
二、實驗設計	18
三、打鬥經驗的給予	20
四、打鬥行爲定義	22
統計分析.....	24
結果.....	26
一、配對品系、一個月前的勝負及體長對經驗效應的影響....	26

二、經驗效應消退	27
1.贏的經驗與輸的經驗對先展示的機率的影響及其 消退狀況.....	27
2.贏的經驗與輸的經驗對先攻擊的機率的影響及其 消退狀況.....	27
3.贏的經驗與輸的經驗對發生互鬥的機率的影響 及其消退狀況.....	27
4.贏的經驗與輸的經驗在發生互鬥時對獲勝機率的 影響及消退狀況.....	27
5. 贏的經驗與輸的經驗在未發生互鬥時 對獲勝機率的影響及其消退狀況.....	28
討論.....	29
一、贏的經驗與輸的經驗對打鬥行為的影響	29
二、勝者效應與敗者效應的消退	32
1.勝者效應與敗者效應消退的速度差異	32
2.勝者效應與敗者效應在不同物種間消退速度的差異..	34
結語.....	36
參考文獻.....	37
圖表.....	47

前言

在許多打鬥研究中，均發現勝者效應及敗者效應的存在，而也有許多研究顯示勝者效應與敗者效應在一段時間之後就會消失，然而，大多數的實驗並不是很確切的知道經驗效應消失的時間點。本研究用更多的時間點來測試經驗消退的狀況。

一、動物的競爭

動物爲了生存與延續，彼此間會互相競爭有限的資源，例如棲地(habitat)、配偶(mate)、食物(food, forage)、以及居所(refuge)等等。動物往往會使用打鬥的方式來決定資源的擁有權(Schuett, 1997; Hsu *et al.*, 2006)。然而，打鬥行爲可能會伴隨著一些代價，例如(1)時間及能量的消耗：動物無法在打鬥的時候，同時覓食或尋找配偶等其他行爲(Haller & Wittenberger, 1988; Haller, 1992; Neat *et al.*, 1998)；(2)被捕食機率升高：動物在打鬥時會暴露行蹤、警戒程度降低而無法專注躲避天敵，會提高被天敵捕食的機率(Brick, 1999)；(3)造成傷害或死亡：激烈打鬥常常會受傷，甚至較嚴重的傷害可能導致死亡(Robertson *et al.*, 1986; McPeck & Crowley, 1987; Marler & Moore, 1988; Neat *et al.*, 1998)等。由此可知，競爭資源對動物來說，除了可能獲得利益(benefits)外，也存在高度的風險。

在打鬥過程中，個體所付出的代價會不斷地累積，當代價超過預

期能獲得的利益時，個體就應該選擇撤退逃離，以避免產生更多的損害(Hammerstein & Parker, 1982)。基於天擇，動物應該會演化出依據競爭資源可帶來的利益以及打鬥可能付出的代價(Englund & Olsson, 1990 ; Hsu *et al.*, 2006)來決定競爭策略、調整其打鬥行爲，以避免無謂的風險(Mayard Smith & Price, 1973; Mayard Smith, 1974; Mayard Smith & Parker, 1976)。

二、影響打鬥策略的因素

1.利益對打鬥行爲的影響

在動物的打鬥行爲中，利益就是所競爭的資源。而動物對資源的需求程度(資源價值；resource value)會影響到這個個體的打鬥策略。當個體競爭質量較佳的資源時，打鬥會比較激烈(Well, 1988; Bryant & Grant, 1995)；即使雙方面對同樣的資源，當其中一個個體對某個資源的需求程度較高時，此個體會傾向主動且激烈的打鬥，反之則較不激烈(Well, 1988; Olsson, 1993; Nosil, 2002)，例如有研究指出，較飢餓的蟋蟀在競爭食物時攻擊性會上升，以至於打贏的比例高於較不飢餓的蟋蟀(Nosil, 2002)。

2.代價對打鬥行爲的影響

對打鬥雙方而言，若資源的重要性相當時，打鬥的策略則取決於雙方之打鬥能力(resource-holding potential; RHP, Parker, 1974)。到目前為止，許多研究發現打鬥的獲勝機率與許多因子有關，包括體型大小(body size; Earley *et al.*, 2002; Jenssen *et al.*, 2005)、武器大小(weapon size; Lailvaux *et al.*, 2004; Murai & Blackwell, 2005)、體溫(body temperature; Stutt & Willmer, 1998)或脂肪儲量(fat reserves; Marden & Waage, 1990)等。因而這些因子經常被作為個體評估打鬥能力的依據(Schuett, 1997; Young, 2003; Briffa & Sneddon, 2007)。

前人觀察到，有時競爭者雙方的打鬥能力會影響到兩者打鬥的模式進而影響到競爭的結果。而基於個體之打鬥策略是受到雙方的打鬥能力同時影響，或是僅受到個體自身的打鬥能力影響，研究者提出了相互評估(mutual assessment)以及自我評估模式(self assessment)，來解釋競爭者在打鬥中的行為策略。

根據相互評估的理論，有研究者提出順序性評估模式(sequential assessment model; SAM; Enquist & Leimar, 1983)，認為動物在打鬥過程中，透過一連串的互動來得知彼此打鬥能力的差異；而這些互動行為往往先以低風險的展示行為(displays)呈現，後進入較激烈、較高風險的肢體攻擊行為。如果雙方的打鬥能力相近，於展示行為階段未能分出勝負，會進入肢體攻擊行為的階段，直到有一方認輸為止。但如

果雙方的打鬥能力差異很大，通常在展示的階段，弱的一方就會認輸逃跑，避免進入激烈打鬥而使較弱的自己受傷或死亡。

相較於相互評估，有些研究則指出，動物在打鬥時並不會互相評估彼此的打鬥能力，而是僅根據自己的打鬥能力來決定打鬥的策略(自我評估，self assessment)；亦即動物根據自己的能力來決定要做哪些打鬥行爲、或者要持續多久。研究者提出兩個自我評估的模式：能量消耗戰(energetic war of attrition; EWOA; Mesterton-Gibbons *et al.*, 1996; Payne & Pagel, 1997)與累積傷害戰(cumulative assessment model; CAM; Payne, 1998)。能量消耗戰(EWOA)認為動物打鬥的時間，是由自身能量的多寡來決定的，打鬥過程中漸漸消耗自己的能量，當自己的能量消耗到一定程度時，就會放棄並認輸。由於較弱者會先到達能量的閾值，因此打鬥的持續時間受到較弱一方的能力影響，而與較強一方的能力無關。累積傷害戰(CAM)模式認為除了能量的消耗之外，需再考慮肢體上的傷害(costs of physical injuries)，當一個個體與較強的對手打鬥時，容易受到較強者的攻擊而產生肢體上的傷害，被迫提早認輸。因此，雖然競爭者並不相互評估彼此的打鬥能力，但是弱者能夠在一場打鬥中支撐多久，卻與強者的攻擊能力成負相關。因此，此模式預測弱者與強者的打鬥能力各自會對打鬥時間造成正面與負面的影響。

三、勝者效應與敗者效應

許多研究發現，除了資源價值、打鬥能力之外，過去打鬥的勝負經驗也會影響到動物下次遇到競爭對手時的打鬥行為和結果(Chase *et al.*, 1994; Schuett, 1997; Whitehouse, 1997; Hsu & Wolf, 1999; Dodson & Schwaab, 2001; Shanks, 2002; Jennings *et al.*, 2004; 參見 Hsu *et al.*, 2006)。動物在前一次打鬥若取得勝利，在下一場打鬥往往會主動攻擊且獲勝機率較高，稱為「勝者效應」(winner effect)；相反地，若動物在上一場打鬥中落敗，在下一場打鬥中則表現地較退縮而且獲勝機率較低，稱為「敗者效應」(loser effect)(Beacham, 1988; Beaugrand *et al.*, 1991, 1996; Chase *et al.*, 1994; Parker, 1974; Schuett, 1997; Whitehouse, 1997; Hsu & Wolf, 1999, 2001)。一般認為，經驗的影響在於其改變了個體對自己打鬥能力的評估(Whitehouse, 1997; Hsu *et al.*, 2006)：贏的經驗會提升、輸的經驗會降低個體對自己打鬥能力的評估。個體若能藉由不同的打鬥經驗及結果來調整對自己的評估，應可使自己的評估越來越符合自己真正的打鬥能力，如此一來，在下一場的競爭打鬥中，較不會因為高估或低估自己的打鬥能力，而付出不必要的代價或錯失得到重要資源的機會。

四、經驗效應的消退

許多研究發現，過去的經驗對當下行爲的影響力會隨著時間過去而逐漸消退(Devenport & Devenport, 1994; Mackney & Hughes, 1995; Hsu & Wolf, 2001)。經驗的價值應受限於所提供資訊的可靠程度：當經驗能夠提供較可靠的資訊時，該經驗的價值就較高。任何會影響資訊可靠性的因素都有可能造成經驗價值的改變，例如隨著時間過去，外在的環境可能會變動或者個體本身狀況也可能會改變；而在一個經驗發生之後，經過的時間越久，環境變動的幅度或動物本身狀況的差異應該會越來越大，因此越久遠之前的經驗對當下的行爲決策，影響程度應該就會越低(Dvenport & Devenport, 1994)，因此較舊的經驗效應就會漸漸消退。

如前述，打鬥經驗的價值一般被認為在於提供個體評估自身打鬥能力的資訊，因此我們預期動物的打鬥經驗的效應也會隨著時間過去而消退(Hsu *et al.*, 2006)。前人的實驗不但驗證了打鬥經驗效應會隨著時間而消退，並同時發現勝者效應與敗者效應似乎有不同的消退速度，例如在藍腳鰐鳥(blue-footed booby, *Sula nebouxii*)的研究中，發現在第6天已經偵測不到勝者效應，而在第20天仍可偵測到敗者效應(Drummond & Canales, 1998)；一份對北美銅頭蛇(copperhead snake, *Agkistrodon contortrix*) 的打鬥行爲研究中，研究人員選取1天及7天偵測打鬥經驗效應，1天與7天均未發現勝者效應，而敗者效應可在第

1天偵測到、第7天無法偵測到(Schuett, 1997);在蓋斑鬥魚(paradise fish, *Macropodus opercularis*)的研究中，選擇1天至28天等不同時間點偵測效應的狀況，結果未發現勝者效應、而敗者效應在第7天時就無法偵測到(Frances, 1983)。一般認為勝者效應會使動物提高打鬥的意願，好處在於動物能夠獲得資源的機會增加，但是卻也面臨高風險的打鬥。有研究者認為，當動物在面臨高風險的代價時，會採取比較保守的策略(Neat *et al.*, 1998)，因為輸的個體在之後不願意參與打鬥，雖無法獲得資源，但卻可以避免致命的危險，而當動物採取較保守的策略時，敗者效應消退的速度會較慢而勝者效應消退地較快。

也有研究認為，個體成長變化的速度及社會結構也會影響到打鬥經驗效應消退的速度(Schuett, 1997; Wootton, 1976; Rowland, 1989)。由於個體會透過勝敗經驗來評估自身的打鬥能力，而成長的速度較快的物種，個體打鬥能力也改變得較快，因此打鬥經驗效應消退的速度可能也會較快；反之，成長速度較慢的物種，打鬥經驗效應消退的速度可能會較慢。而在社會結構方面，與獨居性的物種相比，群居性的物種個體間互動較密切、打鬥的機會較多，而較新的經驗比舊的經驗能夠提供更正確的打鬥能力的資訊，因此預期在群居性的物種中，經驗效應消退的速度會比獨居者快。

除了直接競爭資源之外，在許多群居的物種中，動物打鬥也可能

是爲了競爭位階(hierarchies)，通常位階越高的個體，能夠獲得配偶及食物等資源的機會就比較高。通常動物建立位階的方法是在打鬥之後，勝者取得較高位階、敗者落至較低位階(參見 Hsu *et al.*,2006)。在前人研究中，發現動物在不同密度的群體中，位階變化速度也不相同，密度越高的群體，位階變化的速度也較快(Hemelrijk, 1999)。而勝敗效應持續的時間，可能會影響到低位階者向高位者挑戰的時機與頻度，進而影響位階的穩定性。

另外從神經生理學的研究來探討勝敗效應，目前得知在金魚(goldfish)、斑馬魚(zebra fish)以及多種生物的研究中，發現與記憶相關的部位包含大腦皮質(cortex)、前額葉皮質(prefrontal cortex)、海馬迴(hippocampus)、杏仁體(amygdaloidal body;又稱恐懼中樞)、以及其他邊緣系統(limbic system)的結構等等。然而在與打鬥經驗相關的研究中，目前尚無針對腦部作用區域的實驗，因此我們無法確認勝者效應與敗者效應是否作用於相同的區域。但由於個體打鬥落敗之後，可能使動物發生恐懼反應(Beaugrand & Goulet, 2000)，而恐懼反應主要與海馬迴與杏仁體相關，因此初步推測，敗者效應可能與此二部位有關。另外也已經知道有許多蛋白質、神經傳導物質與激素都與動物的學習記憶相關(參見 Martin, 1997; Asraf *et al.*, 2002; Lattal & Abel, 2004)。在以紅樹林鱗魚(*Kryptolebias marmoratus*)爲物種的一份激素

研究中，發現睪固酮(testosterone)含量較高的個體，先發動攻擊的機率也較高，但在打鬥過後，睪固酮的含量卻無顯著改變(Earley & Hsu, 2007)，因此激素在個體的勝負經驗效應中是扮演何種角色，目前尚無定論。但打鬥行為的改變必定是經由生理機制的調控，因此蛋白質、激素等因子在生物體內的變化量與變化速度可能與勝敗效應的消退速率息息相關。

五、本研究之主要目的

前人的實驗多在於探討是否有打鬥經驗效應，以及經驗效應是否有消退，但對於打鬥經驗如何消退的過程(例如較精確的經驗效應消退時間點)卻甚少著墨。前人的實驗方法通常是在給予打鬥經驗之後，選取兩個時間點(短時間點為數分鐘至數小時，長時間點則常為數天甚至數週)進行打鬥測試，根據個體獲勝機率來判定打鬥經驗效應是否有消退(Van de Poll *et al.*, 1982; Francis, 1983; Chase *et al.*, 1994; Schuett, 1997; Adamo & Hoy, 1995; Whitehouse, 1997; Bolyard & Rowland, 2000)。但是這種研究方法通常無法精確的指出打鬥經驗效應消失的時間點，亦無法預測輸與贏的經驗對不同行為的影響之消退模式。

因此，本實驗主要經由在給予個體打鬥輸贏經驗後，於較多的時間點測量輸贏經驗之剩餘效應，以期能對(1)經驗效應消退之過程以

及(2)勝者效應與敗者效應是否有不同消退速率，有更進一步的了解。一般研究多以獲勝機率來測量輸贏效應，然而經驗效應也可能作用於其他的行為上面，例如先展示、先攻擊的機率、互相激烈打鬥的機率等行為。因此本研究亦將這些行為納入分析討論。

本實驗以紅樹林鱒魚(*Kryptolebias marmoratus*)作為實驗物種的原因有幾項因素：(一)此魚的打鬥行為會受到近期內打鬥輸贏經驗的影響，有獲勝經驗的個體在下次打鬥中獲勝機率較高，而有落敗經驗的個體在下次打鬥中獲勝機率較低；(二)勝者效應及敗者效應在48小時之後仍有影響力，但較24小時後所測量到的影響力來的弱(Hsu & Wolf, 1999)。這些結果顯示，過去的打鬥經驗對此魚之後的打鬥行為有顯著的影響，並且這些效應可能會隨著時間而消退。再者，此種魚在實驗室中容易大量繁殖，因此適合被用來探討輸贏經驗之消退過程。

材料與方法

一、實驗物種

紅樹林鱗魚 *Kryptolebias marmoratus* 在分類位階上屬於條鰭魚綱 (Actinopterygii)、鱗目 (Cyprinodontiformes; 即 killifishes)、溪鱗科 (Rivulidae)，原本歸類在 *Rivulus* 屬，於2004年被改為 *Kryptolebias* 屬 (Costa, 2004)。這是一種廣鹽性的海水鱗魚，並且也是目前發現唯一雌雄同體、自體受精的脊椎動物 (Harrington, 1961; Warner, 1978)。在野外，此魚大部分是以雌雄同體且染色體為同型合子的形態存在 (見圖1)，僅在貝里斯 (Two Cays, Belize) 發現有一個野生族群有25% 公魚，且這些公魚具有異型合子，另在宏都拉斯也發現少數雌雄同體的個體具有異形合子的型態 (Taylor *et al.*, 2001)。此魚可有三種不同的性別形態：一、雌雄同體 (hermaphrodite)：雌雄同體的魚兼具卵巢組織和睪丸組織，可以分別產生成熟卵子和成熟精子 (Taylor *et al.* 2001)，並且自體受精繁衍後代，體表有不規則花紋，正常個體尾基部有眼點圖案。二、原生公魚 (primary male)：僅有睪丸組織，只能產生精子，體色較淡，尾部無眼點，尾鰭及頭胸等處略呈橘色；三、次生公魚 (secondary male)：原為雌雄同體，因卵巢組織退化而只剩下睪丸組織，外觀與原生公魚相同。原生公魚與次生公魚發生的原因不同，在

實驗室研究發現，在胚胎形成期間，給予低溫(18-20°C)處理能夠誘導其成爲原生公魚，但成功率會因實驗操作而有所不同(Harrington, 1967, 1968);而在胚胎形成晚期，給予甲基睪固酮(methyl- testosterone, MT) 處理，同樣能夠誘導成爲原生公魚，且成功率高達97% (Sakakura *et al.* 2006)。雌雄同體的個體則會因爲特定的環境因子而變爲次生公魚，像是高溫(31°C) 的飼養環境(Taylor, 2001) 以及光照時間太短(Sakakura *et al.*, 2006) 都有可能使其轉成次生公魚。在本實驗中，使用的全部都是雌雄同體的健康成魚。

*K. marmoratus*可以透過表皮的毛細血管層(epidermal capillary bed)呼吸，因此能夠進行半陸生的活動，例如彈跳、滑行越過潮濕的卵石和泥濘(Davis *et al.*, 1990; Taylor, 1990)。在自然環境中，可發現牠們藏匿於覆蓋著潮濕的樹枝、紅樹林葉的下方，或是在陸生蟹的巢洞裡(Davis *et al.*, 1990; Taylor, 1990)。 *K. marmoratus*在野外以及實驗室裡都會表現明顯的攻擊性(Kristensen, 1970; Huehner *et al.*, 1985; Taylor, 1990)。

本實驗使用五個來自不同地理區域的品系(strain)，分別是 DAN2K、HON9、RHL、SLC8E和VOL。DAN2K在西元2000年取自貝里斯的丹格亞(Dangria, Belize)；HON9於西元1997年取自宏都拉斯的烏蒂拉(Utila, Honduras)；RHL在西元2001年取自巴哈馬的聖薩爾瓦

多(San Salvador, Bahamas); SLC8E和VOL在西元1995年取自美國佛羅里達州的聖露西郡(St. Lucie County, Florida, USA)和德通海灘市(Daytona Beach, Florida, USA), *K. marmoratus* 個體由 Dr. D. Scott Taylor從野外收集, 本實驗室於西元2002年10至12月引進(防疫二字第091414621號), 為野外採集到個體的第二到第五世代後代(年齡大約介於兩週到一個月), 當*K. marmoratus*到達實驗室時, 我們將每隻個體分開隔離, 裝於半透明的聚丙烯(polypropylene, PP)塑膠的飼養盒中(10×10×10cm³), 避免彼此間互相打鬥。每個飼養盒內裝400—500 c.c、約25ppt的人工合成鹽水(Instant Ocean™ powder)。飼養溫度維持在25—27°C, 光:暗週期為14h:10h。每日餵食新鮮孵出的豐年蝦(brine shrimp) 無節幼蟲, 每兩週清潔飼養盒、更換乾淨的鹽水並檢查是否產卵。此五個品系的*K. marmoratus*在實驗室裡都成功繁殖, 該魚孵化後約3—6個月齡會開始產卵, 終年皆會產卵, 並沒有明顯的產卵週期(Harrington, 1963)。本實驗所用的魚皆為在本實驗室出生、孵化的健康雌雄同體的成體, 並非當初進口的個體。

二、實驗設計

根據前人的實驗結果(Backer *et al*, 1989; Schuett, 1997; Hsu & Wolf, 1999), 預期先前打鬥經驗的效應會在2到7天內消失, 因此本實

驗以7天為最長的時間。給予個體贏或輸的打鬥經驗，經過0天(3小時)、1天、2天、4天及7天之後，檢視其打鬥行為，藉以判斷勝者效應與敗者效應是否發生消退的現象。0到2天之間測試得較密集，是因為這段期間經驗消退的速度可能較快。一共設計了10組打鬥實驗(見表1)，以測驗勝者效應(0dW-N, 1dW-N, 2dW-N, 4dW-N, 7dW-N)與敗者效應(0dL-N, 1dL-N, 2dL-N, 4dL-N, 7dL-N)的消退狀況。實驗代碼(例如：4dW-N)，前2碼(4d) 代表經驗消退的時間處理，後3碼(W-N)代表經驗處理。時間處理以4d為例，是代表在得到特定打鬥經驗之後，隔4天再與事先預定的對手進行打鬥測試，其他組別依此類推。而經驗處理以W-N類為例，兩隻配對的魚(請參照實驗方法)隨機挑選給予經驗，一隻給予贏的經驗(W)，另一隻不給予打鬥經驗(N)：例如4dW-N是代表得到獲勝經驗的個體(W)，在4天之後再與最近無打鬥經驗的個體(N)進行打鬥，以偵測經驗的效應。此外，此實驗每一部份的處理之樣本數皆為50組。我利用這些實驗來檢驗勝者效應與敗者效應對個體率先展示、率先攻擊、以及獲勝機率影響的消退情形。由於經驗的影響力，對未發生互鬥時之獲勝機率影響較大(參見Hsu *et al.*, 2006)，而對發生互鬥後的獲勝機率較無影響，因此在分析獲勝機率時，會將根據是否有發生互鬥分開來分析。

另外並設計了無近期打鬥經驗的配對(N-N; 即一個月以上均無任

何打鬥經驗的魚，依配對進行打鬥測試) 作為對照組，以檢驗近期輸贏經驗對發生互鬥機率的影響。由於沒有打鬥經驗的魚不會受到勝者效應與敗者效應的影響，因此可做為沒有打鬥經驗時的打鬥行為期望值，又因作為期望值，樣本數較實驗組多，是為 150 組。

本研究使用的魚在之前有做過其他的打鬥實驗，為避免之前的打鬥經驗影響本次實驗的結果，我們僅選取至少一個月以上沒有被使用於任何打鬥實驗的個體，根據品系、體長、以及前次打鬥結果作為配對的依據。前人研究發現不同的品系之間，生長速度及外型有些微的差異(Lin & Dunson, 1999)，為了減少個體間的差異，配對時需將同品系的魚互相配對。另有研究發現，當個體的體長差異少於 1 公釐時，體長的差異對獲勝機率無顯著影響(Hsu *et al.*, 2008)，因此配對時限制兩者的標準體長(standard length; 吻端到尾柄，不含尾鰭)的差異及全長(吻端到尾鰭後緣)的差異均須小於 1 公釐。且兩者最近一次一個月前的打鬥結果必須要相同(都獲勝或是都落敗)。

實驗魚的全長皆要大於25公釐，以便於實驗的操作。為辨認兩隻體型相似的個體，我們使用縫衣針將魚尾鰭上的薄膜輕輕劃開，一隻個體標記在尾鰭的上端，另一隻個體的標記在尾鰭的下端，此方法未對魚造成傷害，且不影響魚的泳動能力，該劃記大約二至三天內就會癒合。

所有的打鬥過程(給予經驗的打鬥及測試效應的打鬥)都是在打鬥缸(12×8×20cm³; 見圖2)中進行，打鬥缸的底部鋪滿約2公分的碎石子，水深約16公分，打鬥缸中間會使用黑色的不透明隔板分成兩個大小相似的空間，每個空間可放入一隻進行打鬥的實驗魚。

建立打鬥經驗時，會在一旁觀看過程及結果；個體獲得勝(W)或敗(L)的經驗後，於不同消退時間之處理後，與無經驗個體(N)打鬥時，會在一旁觀看並使用攝影機全程紀錄打鬥的過程及結果。

三、打鬥經驗的給予

在前人的打鬥實驗中，令動物獲得打鬥經驗的方法分為兩種，一為自我選擇(self-selection)，二為隨機選擇(random-selection)(Chase *et al.*, 1994; Beaugrand & Goulet, 2000)。自我選擇是指讓配對的個體相互打鬥，由個體的能力自行分出勝負，研究者不干涉輸贏勝負的過程(Daws *et al.*, 2002; Bolyard & Rowland, 2000)；隨機選擇是在配對時，研究人員隨機選定要讓特定個體獲得特定經驗，再經由強制給予輸贏經驗的方式建立打鬥經驗(Schuett, 1997; Hsu & Wolf, 1999, 2001)。在自然界中，自由打鬥的模式比較符合實際狀況，亦即打鬥能力較強的個體通常會獲勝，而打鬥能力較弱的個體通常會落敗(Beaugrand *et al.*, 1991)。但是研究勝者效應及敗者效應時，若使用自我選擇，研究

者無法將個體自身打鬥能力與經驗效應的影響分開。因此，若要探討經驗效應時，必須以隨機指定的方式進行實驗，以確保打鬥經驗的效應不是來自於個體打鬥能力的差異所造成。因此，在本實驗中採用隨機選擇的方式建立打鬥經驗。

本研究給予實驗個體三種不同的打鬥經驗：贏的經驗(W)、輸的經驗(L)或不給予經驗(N)。給予贏的經驗的方法是挑選一隻體型較小的魚作為經驗之給予者(必敗者; **standard loser**; **STL**; 至少比實驗魚小2公釐)和實驗魚進行打鬥，確保在打鬥過程中，實驗魚一定會得到贏的經驗；給予輸的經驗的方法是挑選一隻體型較大、較強壯的魚作為經驗之給予者(必勝者; **standard winner**, **STW**；至少比實驗魚大2公釐)和實驗魚進行打鬥，確保在打鬥過程中實驗魚一定會得到輸的經驗；不給予打鬥經驗則是將實驗魚單獨放置於打鬥缸中，沒有給予打鬥對手，任其自由活動。

我們在確定實驗魚得到預定的打鬥經驗後繼續放置一小時，使其與對手(STW或STL)繼續互動，確保打鬥經驗無誤。經驗消退時間為0d的實驗組別中，給予經驗結束之後，兩隻根據體長、品系及前次經驗而配對的實驗魚會被放入打鬥缸的兩端，並餵食少許豐年蝦，在3小時之後進行打鬥測試。其他組別(1d, 2d, 4d, 7d)給予經驗結束後，兩隻實驗魚會餵食豐年蝦並各自放回飼養盒中，在預備打鬥測試的前

一天，再將以配對好的魚放入打鬥缸中靜置約24小時後，隔天進行打鬥測試。

四、打鬥行爲定義

打鬥測試從黑色隔板抽起，至有一方表現明顯的竄逃行爲後，再持續觀察五分鐘，確定認輸者沒有反擊爲止。通常在黑色隔板抽起後，其中一方會開始游動(move)，另一方通常也會跟著開始游動，之後雙方便展開一連串的互動。一般競爭者會先做些危險性較低的展示行爲(display)，此時其中一隻可能會認輸(retreat)，但若展示階段未能分出勝負，接下來往往會發生攻擊行爲(attack)。如果被攻擊者不認輸而反擊，雙方就會進入了互鬥(escalation)的階段，通常互鬥持續數分鐘會結束，會有一方竄逃認輸而分出勝負。若隔板抽起後，雙方在互動過程中僅各自游動無任何展示行爲(或雖有展示行爲，但對手仍不理睬、不攻擊也不認輸)，則持續觀察一小時，若一小時內皆如此，沒有進一步的互動，我們便終止該打鬥測試並紀錄「沒有結果」。

在打鬥測試中，會觀察記錄下列的打鬥行爲，並記錄發生的時間：

1. 何者先展示(initiating display)：個體開始游動後，率先朝著對手進行正面或側向的展示行爲的個體，進行展示行爲時，兩競爭者不會有肢體接觸；行爲包含朝對手游過去、互相繞圈(circling)、鰭展

開(fin spread)、鰓蓋豎起(gill cover erection)等。

2. 何者先攻擊(initiating attack)：率先向對手進行攻擊，像是咬(bite)或撞擊等有肢體接觸行為的個體。
3. 何者認輸(retreat)：先表現明顯的逃竄和閃躲攻擊的行為之個體。而另一方則為獲勝(win)的個體。
4. 是否有互鬥(escalation)：雙方是否互相攻擊或持續纏鬥。

統計分析

由於本實驗所使用的個體配對來自於五個品系，除了體長不同之外，在一個月前使用於其他實驗時的勝負結果也不相同，因此先測試品系、體長及一個月前的勝負結果是否會對經驗效應造成任何影響，以決定這些不同品系(strain)、一個月前勝負結果(last fighting outcome)及體長(body size)配對之資料是否可以一起分析。品系及一個月前的勝負經驗對於先展示的機率、先攻擊的機率、發生互鬥的機率、未發生互鬥時的獲勝機率、以及發生互鬥時的獲勝機率是否有影響，皆使用 contingency table G test 檢測。而體長對上述行為之影響則使用一元邏輯回歸(one factor logistic regression)檢測之。由於總共有十個實驗處理組，我們對這些不同處理之經驗效應是否應受到不同配對間之差異的影響並無特定預期，因此每項分析的 α 值以巴式校正(Bonferroni adjustment)調整為 0.005。

在勝者效應與敗者效應的分析中，如果沒有經驗效應時，兩個競爭者(W 個體與 N 個體比、L 個體與 N 個體比)先展示、先攻擊、獲勝的機率皆應為 0.5。所以此部份的分析與 0.5 相比，以 Goodness of fit G test(log-likelihood ratio)檢測是否有經驗效應的存在。而輸贏經驗對發生互鬥機率之影響，則將 10 個時間及經驗處理的互鬥的機率分別與對照組(N-N; n=150)的互鬥機率相比，以 Fisher's Exact test 作測試。

本研究的數據皆使用 JMP(v.5.0.1; SAS Institute Inc., Cary, NC, U.S.A)進行統計分析。

結果

一、 配對之品系、一個月前的勝負及體長對經驗效應的影響

我先測試品系、一個月前的的勝負結果以及體長是否會對經驗效應造成任何影響，以決定這些不同品系、體長一個月前的的勝負結果及體長配對之資料是否可以一起分析。

分析結果顯示，對本實驗所檢測之各種打鬥行爲(先展示、先攻擊、發生互鬥，以及發生互鬥與否的獲勝機率) 而言，品系(表 2)、一個月前的勝負(表 3)及體長(表 4) 皆未對經驗效應的大小造成顯著影響。由於所有配對條件對所有打鬥行爲的經驗效應均無顯著影響，因此於下列檢測勝者效應及敗者效應的顯著性與消退時，不再討論這些因子。

二、 經驗效應消退

贏的經驗與輸的經驗對各種打鬥行爲的影響。

1. 贏的經驗與輸的經驗對先展示的機率的影響及其消退狀況

個體獲得近期贏的經驗與輸的經驗在不同時間處理後，與近期無經驗者打鬥時先展示的機率整理於圖 3。有贏的經驗對先展示的機率與 0.5 相比無顯著差異(圖 3a 之 0d, $p=0.396$)；有輸的經驗之個體對先展

示的機率與 0.5 相比亦無顯著差異(圖 3b 之 0d, $p=0.571$)。由於輸贏經驗對此行為一開始就沒顯著影響，便不再探討這些影響之消退情形。

2. 贏的經驗與輸的經驗對先攻擊的機率的影響及其消退狀況

個體獲得近期贏的經驗與輸的經驗在不同時間處理後，與近期無經驗者打鬥時先攻擊的機率整理於圖 4。贏的經驗對先攻擊(圖 4a 之 0d, $p=0.257$)的機率無顯著影響。輸的經驗則顯著地降低了先攻擊的機率(圖 4b 之 0d, $G_1=8.23$, $p=0.005$)；而此影響在第 1 天時便已消退至不顯著的程度(圖 4b 之 1d, $p=1.000$)。

3. 贏的經驗與輸的經驗對發生互鬥的機率的影響及其消退狀況

與近期無打鬥經驗組(N-N)相比，個體近期獲得贏的經驗後與無經驗者打鬥(W-N)時，發生互鬥的機率顯著上升(圖 5a 之 0d, $p=0.021$)，而此影響在第 4 天時消退至不顯著的程度(圖 5a 之 4d, $p=1.000$)。近期有輸的經驗的個體與無經驗者打鬥(L-N)時，會降低發生互鬥的機率(圖 5b 之 0d, $p<0.0001$)，而此效應在第 2 天時已消退至不顯著的程度(圖 5b 之 2d, $p=0.514$)。

4. 贏的經驗與輸的經驗在發生互鬥時對獲勝機率的影響及消退狀況

近期有贏的經驗的個體(W)於發生互鬥時打贏無經驗個體(N)的機

率與 0.5 相比無顯著差異(圖 6a, $p=0.612$)。而近期有輸的經驗的個體(L)於發生互鬥時打贏無經驗個體(N)的機率在 0d 時與 0.5 相比亦無顯著差異(圖 6b, $p=0.200$)。

5. 贏的經驗與輸的經驗在未發生互鬥時對獲勝機率的影響及其消退狀況

近期有贏的經驗的個體(W)於未發生互鬥時打贏無經驗個體(N)的機率在 0d 時顯著高於 0.5(圖 7a, $G_1=5.78$, $p=0.016$)，此機率一天之後(1d)就與期望值 0.5 無顯著差異($G_1=2.64$, $p=0.104$)。而近期有輸的經驗的個體(L)於未發生互鬥時打贏無經驗個體(N)的機率在 0d 時顯著低於 0.5(圖 7b, $G_1=18.35$, $p<0.0001$)，而此影響力在 2d 時已不顯著($G_1=3.65$, $p=0.056$)。

由上述結果得知，在本次實驗中，贏的經驗與輸的經驗同時對互鬥機率與未發生互鬥時獲勝的機率有顯著影響，而輸的經驗亦對先攻擊機率有顯著影響，對其他的行為發生機率無顯著影響(表 5)，此外輸贏經驗對互鬥機率與未發生互鬥時獲勝機率之影響的消退時間不盡相同。

討論

在本研究中，發現 *K. marmoratus* 的打鬥行為會受到近期輸贏經驗的影響，而且這些影響會隨著時間而消退。與前人之研究相比，前人多使用獲勝機率來判斷效應是否存在，而在本研究中觀察了五種行為表現，以偵測輸贏經驗對不同行為的影響，以及這些影響消退的情形。

以下就本實驗中發現的勝者效應及敗者效應以及經驗效應消退的狀況與相關研究相互比較討論之。

一、贏的經驗與輸的經驗對打鬥行為的影響

當近期有贏的經驗的個體(W)與無近期打鬥經驗的個體(N)對打時，較容易發生互鬥、且獲勝機率較高；而近期有輸的經驗(L)的個體與無近期打鬥經驗的個體(N)對打時，先攻擊的機率、發生互鬥的機率、以及獲勝的機率也都較低，這些結果符合前人研究中，對勝者效應與敗者效應的預期(Chase *et al.*, 1994; Schuett, 1997; Whitehouse, 1997; Hsu & Wolf; 1999, 2001)。

在先攻擊的行為方面，第 0 天時，輸的經驗效應比贏的經驗效應明顯，有輸的經驗的個體(L)先攻擊的比例顯著低於期望值(0.5)；此結果可能來自於敗者效應，也有可能是給予經驗訓練時，經驗給予者

(STW)會追打實驗個體，造成此個體可能會不斷逃竄或是跳出水面以
避免被攻擊而喪失許多體力。而有贏的經驗的個體(W)也可能會因為
不斷追打經驗給予者(STL)，而花費許多體力。我們無法確定實驗動
物休息 3 小時是否足夠恢復體力，若動物因為精疲力竭而無力參與打
鬥，無法展現出經驗效應的話，那可能會在此時間點(0d)低估勝者效
應並高估敗者效應。

在所有的行爲中，互鬥機率最容易受到經驗的影響。在其他同樣
以此種魚爲物種的打鬥研究中，研究者發現贏的經驗會提高互鬥機
率，而輸的經驗會降低互鬥機率(Cheng, unpublished)，但由於 Cheng
的研究並無使用對照組，因此只能顯現出有差異，卻不清楚經驗效應
提高或降低的程度爲何。然而，討論經驗效應的消退，須考慮一開始
的影響力大小。在本實驗中，與對照組(N-N)的資料作比較，發現贏
的經驗提高互鬥機率的程度爲 0.19，輸的經驗降低的程度則爲 0.31，
就互鬥機率而言，輸的經驗的初始影響力比贏的經驗的初始影響力
大，這個結論與許多打鬥研究的結論相同(Bakker *et al.*, 1989; Chase *et*
al., 1994; Schuett, 1997)，因此若效應消退的速率相同時，輸經驗之效
應可以持續的時間比較久。

同樣地，在未發生互鬥的獲勝機率中，亦須考慮初始輸贏經驗效
應的大小，贏的經驗將獲勝機率由 0.5 提高至 0.8(上升了 0.3, n=15)；

輸的經驗則使此機率降低至 0.28(下降了 0.32, n=40), 顯示輸贏經驗對此行爲的影響力相近, 此結果和其他相關的研究結果相同(Hsu & Wolf, 1999; Cheng, unpublished), Cheng 偵測出未發生互鬥的組別中, 贏的經驗效應使獲勝機率提高 0.16(n=87)、輸的經驗效應降低 0.17(n=112)。

本實驗判定勝負的方法是根據其中一個個體有認輸的行爲出現, 個體認輸的一方被判定爲落敗者, 另一方則爲獲勝者。根據獲勝與否的這種方法來判斷的話, 當有獲得打鬥經驗的個體在與無經驗者打鬥時, 容易使敗者效應較明顯, 因獲得經驗的個體(L)一旦決定認輸時打鬥就結束; 而勝者效應較不明顯, 因爲獲得經驗的個體(W)即使改變行爲而變得較有攻擊性, 仍無法決定對方(N)是否認輸或認輸的時機。在部份打鬥行爲研究中, 判定勝敗經驗效應的方法是以攻擊鏡像的次數或是展示的次數多寡(沒有實際肢體接觸的攻擊): 獲得經驗的個體在後續偵測時, 攻擊鏡像的次數較多, 則判定爲有勝者效應, 反之則爲敗者效應(Baenninger, 1970; Franck & Ribowski, 1987), 這種勝敗者效應的評估法, 其效應大小較不易受到對手的影響, 因此, 相較於由獲勝機率所測得之勝敗效應, 此種方法較容易得到勝敗效應大小相同的結論。然而, 本實驗由真實打鬥行爲判定勝負的方法是比較符合自然界中動物打鬥的模式, 而以本實驗方法獲得打鬥經驗

影響行為的結論也支持前人研究的結果。

二、 勝者效應與敗者效應的消退

1. 勝者效應與敗者效應消退的速度差異

本研究證實除了勝者效應與敗者效應確實存在之外，也發現這兩種效應都會在 4 天內消失，但是兩者表現出的消退速度卻不相同。以互鬥機率來看，贏的經驗在第 2 天仍有顯著影響力(見圖 5a)，但是輸的經驗在第 2 天已經無顯著影響力(見圖 5b)，因此以互鬥機率而言，贏的經驗效應消退的速度比輸的經驗效應慢。但在先攻擊的機率及獲勝機率中，贏的經驗效應消退的速度卻是比輸的經驗效應快(圖 4、圖 7)、甚至是沒有勝者效應的存在(圖 3、圖 6)。

在許多前人的打鬥實驗中，若以打鬥的輸贏來判斷是否有勝者效應或敗者效應，都發現的經驗效應消退的速度比輸的經驗效應快，與本研究結果相似。例如在三棘魚(*Gasterosteus aculeatus*)的研究中，以獲勝機率來判斷，發現輸的經驗效應可以持續 6 小時以上，而贏的經驗效應在第 3 小時就偵測不到了(Bakker *et al.*, 1989)。

Lee 與 Lu 研究此種魚獲得打鬥經驗後，分泌至水中的睪固酮等激素如何隨著時間過去而變化，同時也偵測第 0 天及第 7 天時的打鬥行為(Lee & Lu, unpublished)；該研究發現近期有贏的經驗的個體在與沒

有近期打鬥經驗的個體對打時，未發生互鬥的獲勝機率由 0 天的 0.85 到第 7 天降為 0.63(降低了 0.22)。在本份研究的結果是由 0 天的 0.80 到第 7 天降為 0.65(降低了 0.15)；近期有輸的經驗的個體與無近期打鬥經驗個體對打時，發生互鬥的機率由 0 天時 0.19 提高為 0.41(增加了 0.22)；在本研究中則由 0 天為 0.20 到第 7 天提高至 0.58(增加了 0.38)。這兩部份結果與本研究的結果均相符：輸贏經驗效應在 7 天內均已消退。

Hsu 與 Wolf 的研究中(1999)發現，給予同一個個體連續兩個不同的打鬥經驗之後(一次獲勝一次落敗)，經過 24 小時偵測獲勝機率(包含發生互鬥及未發生互鬥的組別)，發現贏的經驗的影響力與輸的經驗的影響力大小相當，但是作用的方向相反；經過 48 小時後偵測獲勝機率，亦發現輸贏經驗對獲勝機率的影響力仍相當但方向相反。在本實驗中，將發生互鬥及未發生互鬥的組別加總來看，有贏的經驗的個體在第 24 小時的獲勝機率為 0.50，有輸的經驗的個體則為 0.32(降低了 0.18)；此外，有贏的經驗的個體在第 48 小時的獲勝機率為 0.58(升高了 0.08)，有輸的經驗的個體為 0.26(降低了 0.24)。以加總的獲勝機率來看，在本份研究中獲得的結果，不論在 24 小時或 48 小時候偵測，輸的經驗效應較贏的經驗效應大，與 Hsu 與 Wolf 的研究(1999)結果不同。這兩份研究結果之差異可能來自本實驗只給予實驗

個體一個經驗而 Hsu 與 Wolf 給予個體兩個經驗；而且 Hsu 與 Wolf 之研究中發生的互鬥機率（Hsu & Wolf, 2001）較本研究來的小。

在剛獲得打鬥經驗時，獲勝經驗與落敗經驗的初始影響力是否相同，對於探討效應消退的速度是很重要的(見 Hsu *et al.*, 2006)，但是在前人的研究中，僅有少數實驗是在打鬥經驗過後立即偵測(Abbott *et al.*, 1985; Alexander, 1961; Frey & Miller, 1972; Bakker & Sevenster, 1983; Chase *et al.*, 1994; McDonald *et al.*, 1968)；而在這些實驗中，有部分實驗讓有贏的經驗的個體(W)與有輸的經驗的個體(L)互打(Alexander, 1961; Abbott *et al.*, 1985; Khazraie & campan, 1999)，並非讓兩者各自與無經驗者(N)打鬥。因此目前對於初始輸贏經驗效應影響力大小如何影響到經驗消退的速度仍不瞭解。

2. 勝者效應與敗者效應在不同物種間消退速度的差異

在對北美銅頭蛇(copperhead snake)的研究中，雖未發現贏的經驗效應，但是輸的經驗會降低獲勝機率，而此效應持續時間超過 7 天(Schuett, 1997; Wootton, 1976; Rowland, 1989)；在三棘魚(stickleback)的研究中發現，贏的經驗會高獲勝機率，此效應在 3 小時之內會消失；而輸的經驗對獲勝機率的負向影響力卻可以持續 6 個小時(Bakker *et al.*, 1989)；在本實驗中發現贏的經驗對獲勝機率的影響在 0 至 1 天間消失；而輸的經驗對獲勝機率的影響在 1 至 2 天間消失。根據物種

的生長速度及是否群居可能對其勝敗經驗所造成的影響之持久性來探討，本研究所使用的獨居性紅樹林鱗魚的經驗效應消退的狀況剛好介於群居的三棘魚及獨居的北美銅頭蛇之間，符合群居模式對經驗效應消退速度的預期。然而，在研究不同物種間的差異時，我們不容易排除種化初期時遺傳漂變(genetic drift)的影響，而物種的遺傳基因差異越大的時候，隨機的遺傳漂變的影響也會越大(Lande, 1976)。以此實驗為例，若能使用近源但群居的物種(例如同科的其他群居型魚種)來偵測勝敗效應的消退是否(及如何消退)是否因物種的生長速率以及群居與否的差異而有所不同，更能了解這些因子與經驗效應持續時間與消退模式之關聯性。

結語

本實驗中，發現贏的經驗的個體在與無經驗個體對打時，互鬥機率提高的現象之消退時間介於 2 至 4 天，因此建議以後的研究可以加入 3 天的時間點觀察打鬥行爲，將互鬥機率消退的時間點偵測出來。

本實驗室其他研究者進行的相關實驗中，給予經驗的時間約爲 5 分鐘，仍獲得與本研究相似的結論，因此建議將來的實驗可縮短訓練的時間。

在生理機制方面，也期待能探討與打鬥經驗效應消退相關的體內機制，例如各種蛋白質、神經調控物質、激素的變化以及與其相關的腦部功能，使此領域的研究更加完善。

參考文獻

- Abbott, D.H., Keverne, E.B., Bercovitch, F.B., Shively, C.A., Mendoza, S.P., Saltzman, W., Snowdon, C.T., Ziegler, T.E., Banjevic, M., Garland Jr., T., & Sapolsky, R.M.(2003) . Are subordinates always stressed? A comparative analysis of rank differences in cortisol levels among primates. *Hormones and Behavior* 43. 67-82.
- Adamo, S.A. & Hoy, R.R.(1995). Agonistic behaviour in male and female field crickets, *Gryllus bimaculatus*, and how behavioural context influences its expression. *Animal Behaviour* 49, 1491-1501.
- Ashraf, S. I., Alonso, M., Vianna, M.R.M., Depino, A.M., Souza T.M., Pereira P., Szapiro G., Viola H., Pitossi F., Izquierdo I., Medina, J.H.(2002). BDNF-triggered events in the rat hippocampus are required for both short- and long-term memory formations. *Hippocampus* 12(4), 551-560.
- Alexander, R. D.(1961). Aggressive territoriality and sexual behaviour in field crickets (Orthoptera: Gryllidae). *Behaviour* 17, 130-223.
- Bakker, T. C. M., Bruijn, E. & Sevenster, P.(1989). Asymmetrical effects of prior winning and losing on dominance in sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Ethology* 82, 224-229.
- Bakker, T. C. M. & Sevenster, P.(1983). Determinants of dominance in male stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Behaviour* 86, 55-71.
- Baenninger, R.(1970). Visual reinforcement, habituation, and prior social experience of Siamese fighting fish. *Journal of Comparative Physiology and Psychology* 71, 1-5.
- Beacham, J.L.(1988). The relative importance of body size and

- aggressive experience as determinants of dominance in pumpkinseed sunfish, *Lepomis gibbosus*. *Animal Behaviour* 36, 621-623.
- Beaugrand, J., Goulet, C. & Payette, D.(1991). Outcome of dyadic conflict in male green swordtail fish, *Xiphophorus helleri* : effects of body size and prior dominance. *Animal Behaviour* 41, 417-424.
- Beaugrand, J.P. & Goulet, C.(2000). Distinguishing kinds of prior dominance and subordination experiences in males of green swordtail fish (*Xiphophorus helleri*). *Behavioural Processes* 50(2-3). 131-142.
- Beaugrand, J., Payette, D. & Goulet, C.(1996). Conflict outcome in male green swordtail fish dyads (*Xiphophorus helleri*) :interaction of body size, prior dominance/subordination experience, and prior residency. *Behaviour* 133, 303–319.
- Brick, O.(1999). A test of the sequential assessment game: the effect of increased cost of sampling. *Behavioral Ecology* 10, 726-732.
- Briffa, M. & Sneddon L.U.(2007). Physiological constraints on contest behaviour. *Functional Ecology* 21, 627-637.
- Bolyard, K.J. & Rowland, W.J.(2000). The effects of spatial context and social experience on the territorial aggression of male threespine stickleback. *Behaviour* 137, 845–864.
- Bryant, M. J. & Grant, J. W.A.(1995). Resource defence, monopolization and variation of fitness in groups of female Japanese medaka depend on the synchrony of food arrival. *Animal behaviour* 49, 1469-1479.
- Chase, I.D., Bartolomeo, C., & Dugatkin, L.A.(1994). Aggressive interactions and inter-contest interval: how long do winners keep winning? *Animal Behaviour* 48(2), 393-400.

- Costa, W.J.E.M.(2004). *Kryptolebias*, a substitute name for *Cryptolebias*, Kryptolebiatinae (Cyprinodontiformes: Rivulidae). *Neotropical Ichthyology* 2, 107-108.
- 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.
- Daws, A.G, Grills, J., Konzen, K. & Moore, P.A.(2002). Previous experiences alter the outcome of aggressive interactions between males in the crayfish, *Procambrus clarkii*. *Marine and Freshwater Behavior and Physiology* 35, 139–148.
- 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.
- Dodson, G. N., & Schwaab, A.T.(2001). Body size, leg autotomy, and prior experience as factors in the fighting success of male crab spiders, *Misumenoides formosipes*. *Journal of Insect Behavior* 14(6), 841-855.
- Drummond, H. & Canales, C.(1998). Dominance between booby nestlings involves winner and loser effects. *Animal Behaviour* 55, 1669-1676.
- Earley, R.L., Attum, O. & Eason, P.(2002). Varanid combat: perspectives from game theory. *Amphibia-Reptilia* 23, 469-485.
- Earley, R.L. & Hsu, Y.(2007). Reciprocity between endocrine state and contest behavior in the killifish, *Kryptolebias marmoratus*. *Hormones and Behavior* 53(3), 442-451.

- Englund, G. & Olsson, T.I.(1990). Fighting and assessment in the net-spinning caddis larva. *Arctopsyche ladogensis*: a test of the sequential assessment game. *Animal Behaviour* 39, 55-62.
- Enquist, M. & Leimar, O.(1983). Evolution of fighting behaviour: decision rules and assessment of relative strength. *Journal of theoretical Biology* 102, 387-410.
- Francis, R.C.(1983). Experiential effects on agnostic behavior in the paradise fish, *Macropodus opercularis*. *Behaviour* 85, 292-313.
- Franck, D. & Ribowski, A.(1987). Influences of prior agonistic experiences on aggression measures in the male swordtail (*Xiphorus helleri*). *Behaviour* 103, 217-240.
- Frey, D.F. & Miller, R.J.(1972). The establishment of dominance relationships in the blue gourami *Trichogaster trichopterus* (Pallus). *Behaviour* 42, 8-62.
- Haller, J.(1992). Group size modifies the patterns and muscle carbohydrate effects of aggression in *Betta splendens*. *Physiology and Behavior* 52, 287-290.
- Haller, J. & Wittenberger, C.(1988) Biochemical energetics of hierarchy formation in *Betta splendens*. *Physiology & Behavior* 43(4), 447-450.
- Hammerstein, P. & Parker, G.A.(1982). The asymmetric war of attrition. *Journal of Theoretical Biology* 96, 647-682.
- 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* 36, 325-6341.
- Harrington, R.W., Jr.(1967). Environmentally controlled induction of primary male gonochorists from eggs of the self-fertilizing hermaphroditic fish, *Rivulus marmoratus*. *Biological Bulletin* 132, 174-199.
- Harrington, R.W., Jr.(1968). Delimitation of the thermolabile phenol-critical period of sex determination and sex differentiation in the ontogeny of the normally hermaphroditic fish *Rivulus marmoratus*. *Physiological Zoology* 41, 447-460.
- Hemelrijk, C. K.(1999). An individual-oriented model of the emergence of despotic and egalitarian societies. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 166, 361–369.
- 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.
- Hsu, Y., Earley, R.L., & Wolf, L.L.(2006). Modulation of aggressive behavior by fighting experience: Mechanisms and contest outcomes. *Biology review* 80, 1-42.
- 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.
- Huehner, M.K., Schramm, M.E. & Hens, M.D.(1985). Notes on the behavior and ecology of the killifish *Rivulus marmoratus* poey 1880 (Cyprinodontidae). *Florida Scientist* 48, 1-7.
- Jennings, D.J., Gammell, M.P., Carlin, C.M. & Hayden, T.J.(2004). Effect

- of bodyweight, antler length, resource value and experience on fight duration and intensity in fallow deer. *Animal Behaviour* 68, 213-221.
- Jenssen, T.A., Decourcy, K.R. & Congdon, J.D.(2005). Assessment in contests of male lizards (*Anolis carolinensis*): how smaller males should respond when size matters? *Animal Behaviour* 69, 1325-1336.
- Khazraie, K. & Campan, M.(1999). The role of prior agonistic experience in dominance relationships in male crickets *Gryllus bimaculatus* (Orthoptera: Gryllidae). *Behavioural Processes* 44, 341-348.
- Kristensen, I.(1970). Competition in three cyprinodont fish species in the Netherlands Antilles. *Studies of the Fauna of Curacao and other Caribbean Islands* 119, 82-101.
- Lailvaux, S.P., Herrel, A., Vanhooydonck, B., Meyers, J.J. & Irschick, D.J.(2004). Performance capacity, fighting tactics and the evolution of life-stage male morphs in the green anole lizard (*Anolis carolinensis*). *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biology Sciences* 271, 2501- 2508.
- Lande, R.(1976). Natural selection and random genetic drift in phenotypic evolution. *Evolution* 30(2), 314-334.
- Lattal, K.M. & Abel, T.(2004). Behavioral impairments caused by injections of the protein synthesis inhibitor anisomycin after contextual retrieval reverse with time. *National Acad Sciences* 101(13), 4668- 4671.
- Lin, H. C. & Dunson, W. A.(1999). Phenotypic plasticity in the growth of the self-fertilizing hermaphroditic fish *Rivulus marmoratus*. *Journal of Fish Biology* 54, 250–266.

- Mackney, P.A. & Hughes, R.N.(1995). Foraging behaviour and memory window in sticklebacks. *Behaviour* 132, 1241-1253.
- Marden, J. H. & Waage, J.(1990). Escalated damselfly territorial contests are energetic wars of attrition. *Animal Behaviour* 39, 954-959.
- Maren, S. & Fanselow, M.S.(1996). The amygdala and fear conditioning: has the nut been cracked? *Neuron* 16(2), 237-40.
- Marler, C.A. & Moore. M.C.(1988). Evolutionary costs of aggression revealed by testosterone manipulations in free-living male lizards. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 23(1), 21-26.
- Martin, K.C., Casadio, A., Zhu, X., Rose, Y.E.J.C., Chen, M., Bailey, C.H. & Kandel, E.R.(1997) Synapse-specific, long-term facilitation of aplysia sensory to motor synapses: a function for local protein synthesis in memory storage. *Cell* 91, 927-938.
- Maynard Smith, J.(1974). The theory of games and the evolution of animal conflicts. *Journal of Theoretical Biology* 47, 209-221.
- Maynard Smith, J. & Parker, G.A.(1976). The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour* 24, 159-175.
- Maynard Smith, J. & Price, G.R.(1973). The logic of animal conflict. *Nature* 246, 15-18.
- McDonal, A. L., Heimstra, N. W. & Damkot, D. K.(1968). Social modification of agonistic behaviour in fish. *Animal Behaviour* 16, 437-441.
- McPeck, M.A. & Crowley, P.H.(1987). The effects of density and relative size on the aggressive behaviour, movement and feeding of damselfly larvae (Odonata: Coenagrionidae). *Animal Behaviour* 35(4), 1051-1061.

- Mesterton-Gibbons, M., Marden, J.H. & Dugatkin, L.A.(1996). On wars of attrition without assessment. *Journal of Theoretical Biology* 181, 65-83.
- Murai, M. & Blackwell, P.R.(2005). More signaling for earlier mating: conspicuous male claw waving in the fiddler crab, *Uca perplexa*. *Animal behaviour* 70, 1093-1097.
- 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.
- Nosil, P.(2002). Food fights in house crickets, *Acheta domesticus*, and the effects of body size and hunger level. *Canadian Journal of Zoology* 80, 409-417.
- Olsson M.(1993). Contests success and mate guarding in male sand lizards, *Lacerta agilis*. *Animal Behaviour* 46, 408-409.
- Parker G.A.(1974). Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *Theory Biology* 47, 223-243.
- Payne, R.J.H. & Pagel, M.(1997). Why do animals repeat displays? *Animal Behaviour* 54, 109-119.
- Payne, R.J.H.(1998). Gradually escalating fights and displays: the cumulative assessment model. *Animal Behaviour* 56, 651-662.
- Robertson, C.S., Foltz, R., Grossman, R.G. & Goodman, J.C.(1986). Protection against experimental is chemically spinal cord injury. *Journal of Neurosurgery*, 64(4), 633-42.
- Rowland, W. J.(1989). The ethological basis of mate choice in male threespine sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Animal Behaviour* 38, 112–120.

- Sakakura, Y., Soyano, K., Noakes, D.L.G., & Hagiwara, A.(2006). Gonadal morphology in the self-fertilizing mangrove killifish, *Kryptolebias marmoratus*. *Ichthyological Research* 53, 427-430.
- Schuett, G.W.(1997). Body size and agonistic experience affect dominance and mating success in male copperheads. *Animal Behaviour* 54, 213-224.
- Shanks, A.L.(2002). Previous agonistic experience determines both foraging behavior and territoriality in the limpet *Lottia gigantea* (Sowerby). *Behaviour Ecology* 13(4), 467-471.
- Stutt, A.D. & Willmer, P.(1998). Territorial defense in speckled wood butterflies: do the hottest males always win? *Animal Behaviour* 55, 1341-1347.
- Taylor, D.S.(1990). Adaptive specializations of the cyprinodont fish *Rivulus marmoratus*. *Florida Scientist* 53, 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(4), 455-459.
- Van De Poll, N. E., De Jonge, F., Van Oyen, H.G. & Van Pelt,J.(1982). Aggressive behaviour in rats: effects of winning orlosing on subsequent aggressive interactions. *Behavioural Processes* 7, 143–155.,
- Warner, R.R.(1978). The evolution of hermaphroditism and unisexuality in aquatic and terrestrial vertebrates. *In Contrasts in behavior*.(Eds. E. Reese and F. J. Lighter), 77-101. Wiley Interscience, New York, New York, USA.
- Wells, M.S.(1988). Effects of body size and resource value on fighting

- behaviour in a jumping spider. *Animal Behaviour* 36, 321-326.
- Whitehouse, M.E.A.(1997). Experience influences male-male contests in the spider *Argyrodes antipodiana* (Theridiidae: Araneae). *Animal Behaviour* 53(5), 913-923.
- Wootton, R.J.(1976). The biology of sticklebacks. *Academic Press*, New York.
- Young, K.A.(2003). Evolution of fighting behavior under asymmetric competition: an experimental test with juvenile salmonids. *Behavioral Ecology* 14, 127-134.

圖表

表 1 十個實驗組

	Winner effect (W-N)	Loser effect (L-N)
0d	0dW-N	0dL-N
1d	1dW-N	1dL-N
2d	2dW-N	2dL-N
4d	4dW-N	4dL-N
7d	7dW-N	7dL-N

表 2 不同品系是否造成各攻擊性行爲上之勝者效應與敗者效應程度上的差異(Bonferroni adjusted $\alpha=0.005$)

			Experience effect									
			0d WN	1d WN	2d WN	4d WN	7d WN	0d LN	1d LN	2d LN	4d LN	7d LN
Initiating display		G ₄	5.59	0.84	3.17	2.45	1.13	4.47	8.84	8.69	4.74	3.00
		P*	(0.232)	(0.933)	(0.529)	(0.653)	(0.890)	(0.315)	(0.065)	(0.069)	(0.315)	(0.559)
Initiating attack		G ₄	2.97	5.94	4.10	5.72	4.10	4.20	5.90	1.33	4.97	3.61
		P	(0.563)	(0.204)	(0.393)	(0.221)	(0.393)	(0.380)	(0.207)	(0.857)	(0.290)	(0.461)
Escalation rate		G ₄	2.77	1.19	1.93	13.27	5.42	3.56	12.30	0.49	5.94	1.17
		P	(0.597)	(0.880)	(0.748)	(0.010)	(0.247)	(0.469)	(0.015)	(0.975)	(0.204)	(0.884)
The probability of W or L individual winning against a naive opponent	Escalated contest	G ₄	1.24	8.54	2.48	0.25	4.69	9.45	8.07	9.63	0.48	2.92
		P	(0.871)	(0.074)	(0.649)	(0.993)	(0.321)	(0.051)	(0.045)	(0.047)	(0.976)	(0.572)
	Non-escalated contest	G ₄	2.37	4.83	0.78	9.47	5.39	1.88	1.16	12.48	4.86	3.09
		P	(0.668)	(0.305)	(0.941)	(0.050)	(0.250)	(0.759)	(0.884)	(0.014)	(0.302)	(0.544)

*P-value

表 3 一個月前的勝敗經驗是否造成各攻擊性行爲上之勝者效應與敗者效應程度上的差異
(Bonferroni adjusted $\alpha=0.005$)

			Experience effect									
			0d WN	1d WN	2d WN	4d WN	7d WN	0d LN	1d LN	2d LN	4d LN	7d LN
Initiating display		G ₁	2.95	0.49	6.70	0.08	1.29	0.11	1.29	0.33	0.00	4.24
		P*	(0.154)	(0.569)	(0.018)	(1.000)	(0.396)	(0.783)	(0.396)	(0.776)	(1.000)	(0.079)
Initiating attack		G ₁	0.74	6.12	4.00	0.50	0.08	0.31	2.01	1.31	0.33	0.00
		P	(0.567)	(0.021)	(0.088)	(0.571)	(1.000)	(0.758)	(0.258)	(0.393)	(0.773)	(1.000)
Escalation rate		G ₁	0.33	3.66	0.00	3.97	0.73	0.08	3.37	2.95	0.00	4.09
		P	(0.776)	(0.081)	(1.000)	(0.089)	(0.571)	(1.000)	(0.128)	(0.153)	(1.000)	(0.085)
The probability of W or L individual winning against a naive opponent	Escalated contest	G ₁	0.17	1.79	0.01	0.04	3.02	0.48	0.04	0.29	1.85	0.28
		P	(0.739)	(0.255)	(1.000)	(1.000)	(0.128)	(1.000)	(1.000)	(1.000)	(0.370)	(0.710)
	Non-escalated contest	G ₁	2.12	3.33	3.86	0.07	0.21	0.50	1.03	0.20	0.14	3.82
		P	(0.517)	(0.129)	(0.119)	(1.000)	(0.685)	(0.679)	(0.435)	(1.000)	(1.000)	(0.159)

*P-value

表 4 體長是否造成各攻擊性行爲上之勝者效應與敗者效應程度上的差異(Bonferroni adjusted $\alpha=0.005$)

			Experience effect									
			0d WN	1d WN	2d WN	4d WN	7d WN	0d LN	1d LN	2d LN	4d LN	7d LN
Initiating display	L-R	χ^2	1.18	0.43	2.22	0.05	0.28	0.06	1.38	1.22	0.58	2.50
		p*	(0.277)	(0.510)	(0.136)	(0.815)	(0.596)	(0.804)	(0.240)	(0.270)	(0.446)	(0.114)
Initiating attack	L-R	χ^2	2.48	0.95	0.60	0.19	0.66	0.41	0.86	0.17	2.46	0.03
		p	(0.115)	(0.330)	(0.437)	(0.661)	(0.418)	(0.521)	(0.354)	(0.677)	(0.117)	(0.864)
Escalation rate	L-R	χ^2	0.43	0.00	0.13	1.50	0.01	3.83	2.33	1.07	2.40	1.46
		p	(0.514)	(0.947)	(0.721)	(0.220)	(0.908)	(0.051)	(0.127)	(0.301)	(0.122)	(0.227)
The probability of W or L individual winning against a naive opponent	Escalated contest	L-R	1.07	0.39	2.81	0.02	2.05	0.69	0.28	0.33	0.11	1.48
		p	(0.300)	(0.535)	(0.093)	(0.892)	(0.152)	(0.405)	(0.595)	(0.568)	(0.741)	(0.223)
	Non-escalated contest	L-R	0.69	5.06	0.23	0.30	0.36	0.93	0.11	3.71	0.27	0.14
		p	(0.405)	(0.025)	(0.634)	(0.584)	(0.550)	(0.334)	(0.742)	(0.054)	(0.601)	(0.708)

*P-value

表 5 本研究結果所顯示出近期輸贏經驗對各打鬥行為的影響

		Winner effect	Loser effect
Initiating display			
Initiating attack			—
Escalation rate		+	—
The probability of W or L individual winning against a naive opponent	Escalated contest		
	Non-escalated contest	+	—
+ : positive effect — : negative effect			



圖 1 *Kryptolebias marmoratus* 雌雄同體的型態，尾基部有眼點，身體呈現波浪狀紋路，根據不同品系，外觀及紋路深淺略有差異。(圖片採自 <http://animaldiversity.ummz.umich.edu/>)



圖 2 做實驗時所使用的打鬥缸

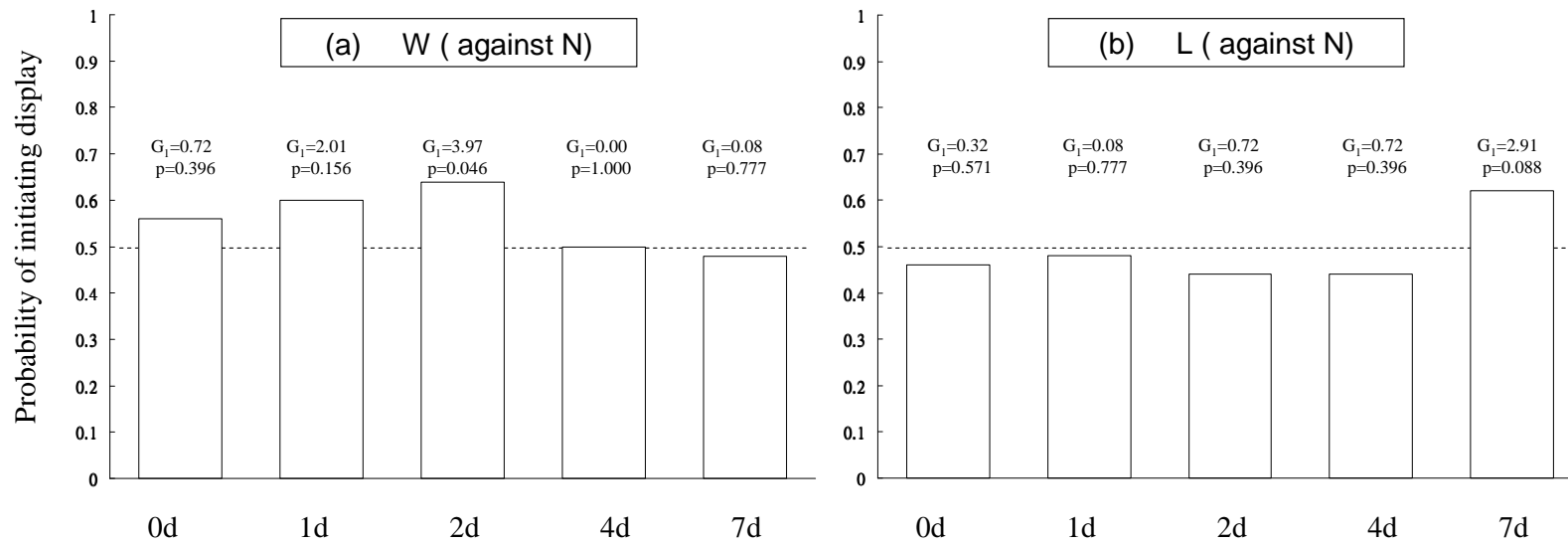


圖 3 有近期打鬥經驗的個體與無經驗的個體打鬥時先展示的機率 (a)個體給予贏的經驗後，在不同時間處理中，與無經驗個體打鬥時先展示的機率。(b)個體給予輸的經驗後，在不同時間處理中，與無經驗個體打鬥時先展示的機率。

以 goodness of fit, G test 檢測，每個長條圖的樣本數皆為 50， $\alpha=0.05$ 。

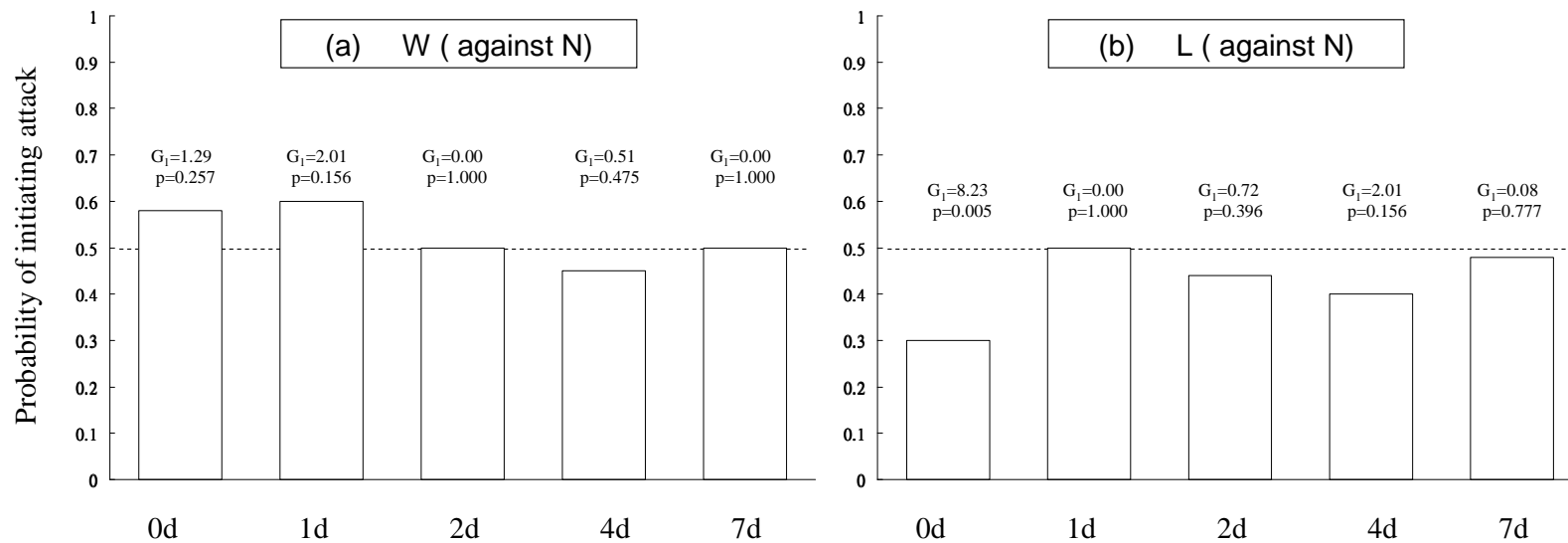


圖 4 有近期打鬥經驗的個體與無經驗的個體打鬥時先攻擊的機率 (a)個體給予贏的經驗後，在不同時間處理中，與無經驗個體打鬥時先攻擊的機率。(b)個體給予輸的經驗後，在不同時間處理中，與無經驗個體打鬥時先攻擊的機率。

以 goodness of fit, G test 檢測，每個長條圖的樣本數皆為 50， $\alpha=0.05$ 。

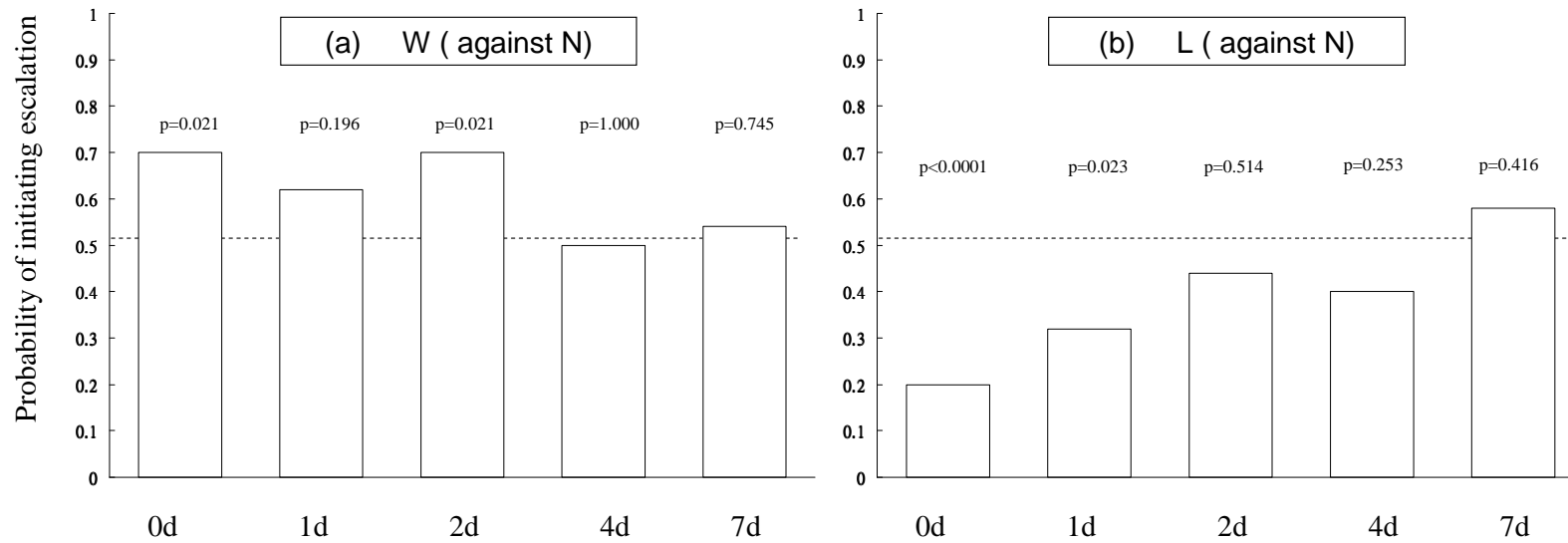


圖 5 有近期打鬥經驗的個體對無經驗的個體打鬥時發生互鬥的機率(a)個體給予贏的經驗後，在不同時間處理中，與對無經驗個體打鬥時發生互鬥的機率。(b)個體給予輸的經驗後，在不同時間處理中，與對無經驗個體打鬥時發生互鬥的機率。對照組之互鬥機率為 76/150，以 fisher's exact test 檢測。每個長條圖的樣本數皆為 50， $\alpha=0.05$ 。

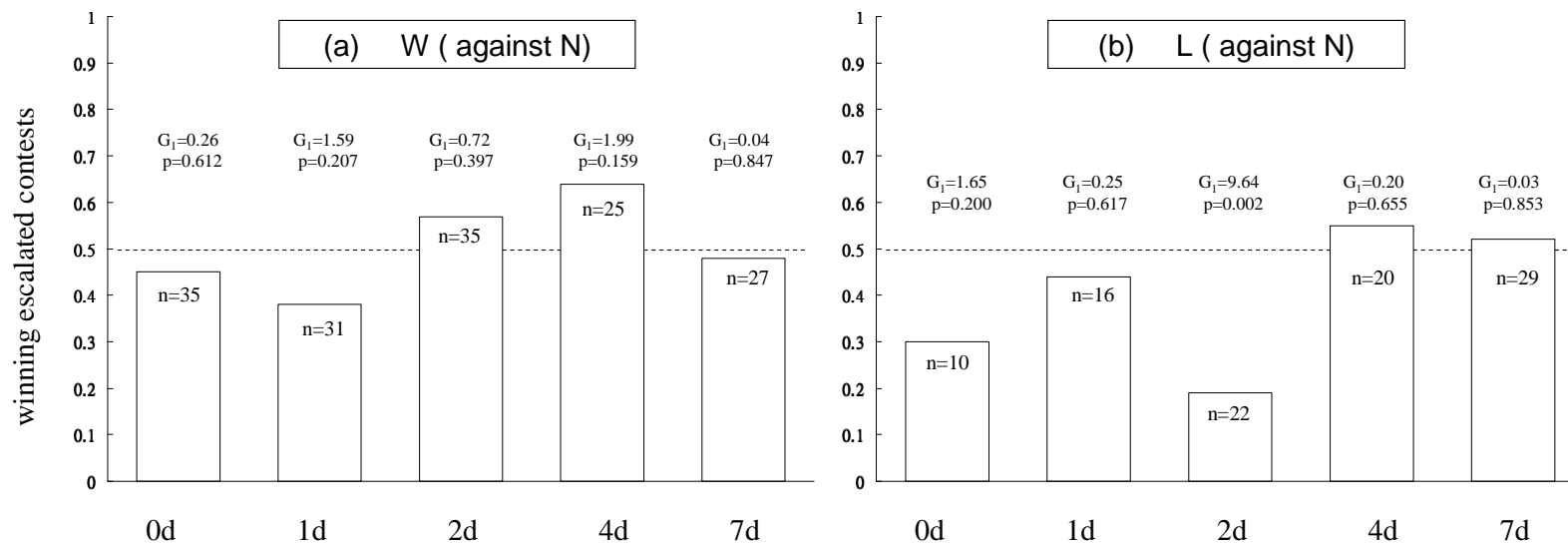


圖 6 有近期打鬥經驗的個體對無經驗的個體在發生互鬥的組別中獲勝的機率(a)個體給予贏的經驗後，經過不同時間處理，有發生互鬥的組別中與對無經驗個體打鬥時獲勝的機率。(b)個體給予贏的經驗後，經過不同時間處理，有發生互鬥的組別中與對無經驗個體打鬥時獲勝的機率。以 goodness of fit, G test 檢測，樣本數如圖示， $\alpha=0.05$ 。

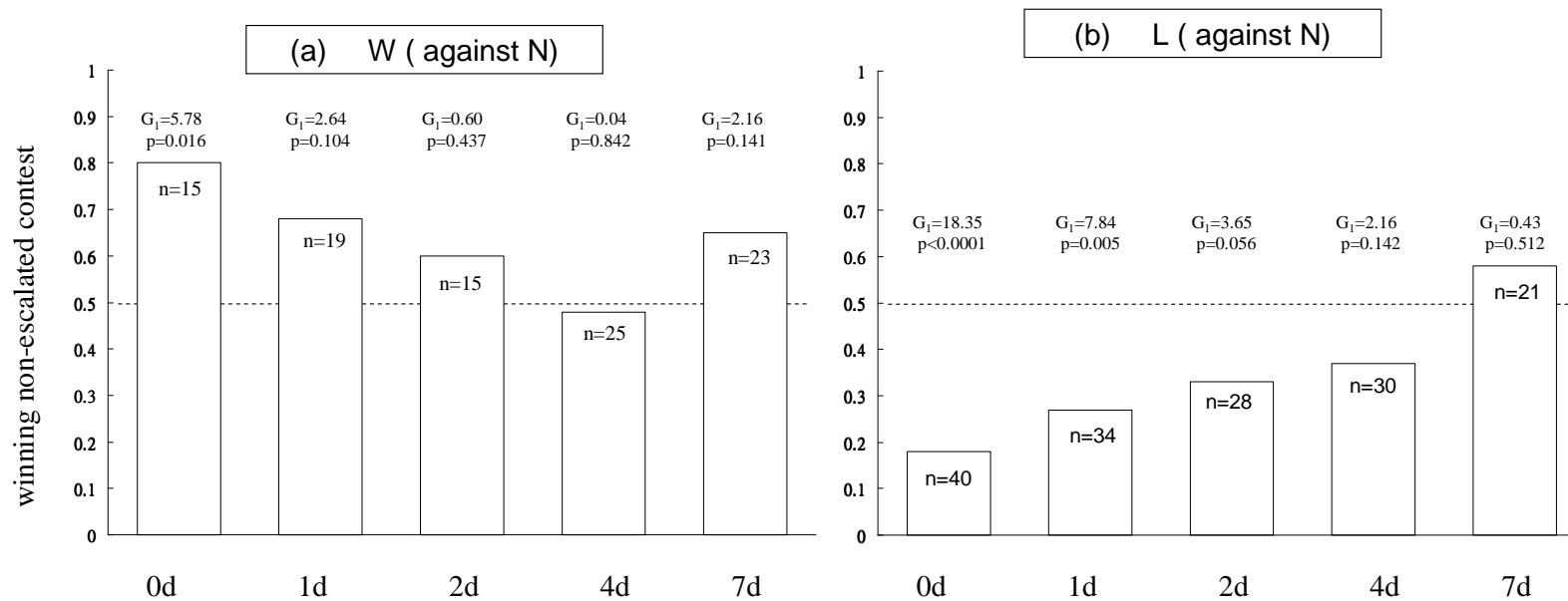


圖 7 有近期打鬥經驗的個體與無經驗的個體在未發生互鬥的組別中獲勝的機率 (a)個體給予贏的經驗後，經過不同時間處理，未發生互鬥的組別中與無經驗個體打鬥時獲勝的機率。(b)個體給予贏的經驗後，經過不同時間處理，未發生互鬥的組別中與無經驗個體打鬥時獲勝的機率。以 goodness of fit, G test 檢測，樣本數如圖示， $\alpha=0.05$ 。

