

國立臺灣師範大學生命科學系 碩士論文

測試不同打鬥經驗間之互相干擾效應

**Do Different Prior Contest Experiences  
Interference with Each Other?**

研究生：陳孟馨

Meng-Hsin Chen

指導教授：許鈺鸚博士

Yuying Hsu

中華民國九十七年八月

# 目次

中文摘要.....	01
英文摘要.....	03
緒論.....	05
材料與方法.....	15
結果.....	24
討論.....	28
參考文獻.....	35
表.....	44
圖.....	54

## 摘要

過去打鬥輸贏經驗被觀察到會影響個體下一次的打鬥行為：曾經贏過的個體再打鬥時獲勝機率會增高，而曾輸過的個體再打鬥時獲勝機率會降低。過去的輸贏經驗被認為是經由提供有關一個體自身打鬥能力的資訊而改變此個體再次打鬥時的行為決策與獲勝機率。過去打鬥經驗之影響力長久以來就被發現會隨著時間而衰退，但是一直沒有研究測試新舊打鬥經驗之間是否會互相干擾而造成彼此效應減弱。本研究使用紅樹林鱗作為實驗物種以了解新舊輸的經驗效應間是否互相干擾。本研究以輸的經驗來偵測干擾效應，因為過去研究顯示敗者效應比勝者效應易偵測，並且敗者效應維持時間較長。如果不同經驗的影響會相互干擾，此干擾應較易由輸經驗間的交互作用偵測出來。我進行了兩組打鬥實驗(LL\_NL 打鬥組和 LN\_NN 打鬥組；L 表示輸的經驗、N 表示無經驗；NL 個體表示第一天不給予經驗、第二天給予輸的經驗；LN 個體表示第一天給予輸的經驗、第二天不給予經驗，LL 個體和 NN 個體以此類推)。此兩組打鬥組，LL 個體比其對手 NL 個體多一個(第一天的)輸經驗，而 LN 個體也比其對手 NN 個體多一個(第一天的)輸經驗。因此若 LL 個體之兩個輸的經驗間沒有任何干擾作用，LL 個體(與 NL 個體對打)之獲勝機率應與 LN 個體(與 NN 個體對打)之獲勝機率相當。但若兩個新舊輸的經驗間互相干擾而使其

效應總和減小，則 LL 個體(與 NL 個體對打)之獲勝機率應大於 LN 個體(與 NN 個體對打)。本研究結果顯示 LL 個體(與 NL 個體打鬥時)的獲勝機率顯著地比 LN 個體(與 NN 個體打鬥時)的獲勝機率來的高。此結果應來自於 LL 個體之兩個輸經驗間互相干擾，造成 LL 經驗效應顯著低於此二經驗單獨作用時之各自效應的總和。然而此干擾效應只被發現於一個月前兩個競爭者皆曾落敗之配對。在一個月前皆獲勝之配對中，LL 個體(與 NL 個體打鬥時)獲勝的機率和 LN 個體(與 NN 個體打鬥時)獲勝機率沒有顯著差異，新舊經驗間未見明顯干擾效應。此外本實驗亦發現有敗者效應的存在，LL\_NL 打鬥組的打鬥時間較 LN\_NN 打鬥組短，其發生激烈打鬥的機率較低而且組中競爭者提早認輸的機率較高，以上的結果都顯示競爭者有較多輸經驗時，其行為表現較為消極被動。

關鍵字：打鬥經驗、勝者效應、敗者效應、經驗衰退、獲勝機率、打鬥行為、紅樹林鱒。

## Abstract

Considerable evidence indicates that experience in prior contests influences how individuals interact with each other in subsequent contests: a previous loss causes an individual to behave more submissively, while a previous win causes an individual to behave more aggressively. These experience effects are thought to be caused by individuals altering their estimated fighting ability and costs of fighting after wins and losses. The value of information from past experiences should be affected by the reliability of the information, which could decrease with the passage of time (time-driven decay) or with the occurrence of new events (event-driven decay). Although the time-driven decay of experience effects on contest behavior has been studied, the event-driven decay has never been addressed. Using *Kryptolebias marmoratus* as the study animal, I tested whether a new experience causes the effect of a previous losing experience to decay. I gave each individual two experiences and staged 2 different types of contests: LL-NL (LL individuals fighting against NL individuals) and LN-NN. If the second losing experience causes the effect of the first losing experience to decay, I would expect the LL individuals in the LL-NL contests to be more aggressive and win more contests against their opponents than the LN individuals in the LN-NN contests. A total of 195 LL-NL and 194 LN-NN contests were staged and LL individuals (in LL\_NL contests) won significant more contests than the LN individuals (in LN\_NN contests). This result suggests that the two losing experiences of the LL individuals interfere with each other such that the effect of the LL treatment appears to be

smaller than the summed effect of a penultimate and a recent losing experience. Nonetheless, this interference effect was only observed in contests between contestants that had lost their last fight (more than a month ago) before being used for this experiment. The results also showed that there are loser effects in the LL\_NL and LN\_NN contests. The duration of LL\_NL contests was shorter than that of LN\_NN contests. Escalation rate was lower in LL\_NL contests than in LN\_NN contests. Besides, probability of early retreat in LL\_NL contests was higher than in LN\_NN contests. Individuals with more recent losing experiences tended to behave more submissively and retreat sooner.

**Key words:** Contest experience, winner effect, loser effect, experience decay, event driven decay, probability of winning, contest behavior, fish fighting, fighting behavior, *Kryptolebias marmoratus*

## 緒論

本研究之主要目的在探討新舊打鬥經驗之間是否會互相干擾而減弱彼此的影響力。本緒論將先簡述動物間之競爭行爲，再介紹過去的打鬥經驗如何影響個體之打鬥行爲，進行探討多次經驗間資訊如何被整合，以漸序說明本實驗之理論背景與重要性。

### 1. 動物競爭概論

自然界中個體所需之生存(食物、遮蔽空間等)及生殖(配偶、巢位等)相關的資源是有限的，因此個體之間往往以互相打鬥的方式來競爭資源(Chapman & Kramer, 1996)。但打鬥可能會付出昂貴的代價，例如：造成個體的時間和能量的消耗(Thorpe *et al.*, 1995)；與競爭者打鬥時會降低對週遭環境的警戒，個體被掠食者發現的機率會增高(Jakobsson *et al.*, 1995)；甚至，打鬥可能造成身體上的傷害或死亡(Neat *et al.*, 1998)。因此，我們預期個體會根據競爭的資源多寡(利益)以及打鬥過程中可能付出代價的高低，來決定是否要參與打鬥以及應採取何種打鬥策略。

博弈理論(Game theory)提出個體對打鬥行爲的投資(例如打鬥時間與強度)，應與所競爭資源的價值(resource value)成正比(Dearborn, 1998；Lindström & Pampoulie, 2005；Gherardi, 2006)。當資源的價值

比較高時，個體會比較願意與其他個體競爭，甚至發生激烈的打鬥。例如，若與雌性個體交配的機會是有限的，雌性會被視為高價值的資源，造成雄性之間會發生激烈的打鬥。前人使用跳蛛(*Jumping spider, Euophrys parvula*)為研究材料，發現有雌性蜘蛛在打鬥缸中時，兩隻公蜘蛛發生激烈打鬥的機率高於沒有雌性蜘蛛的狀況(Wells, 1988)。除此之外，同一項資源對相同個體在不同的狀況下，其價值也會有所改變。例如，如果一個體的飢餓程度較高，食物資源對牠而言就會變得更為重要，因此牠在饑餓狀況下競爭食物時打鬥的強度就會提高(Riechert, 1998)。

當資源的價值對於兩個競爭者一樣重要時，此二個體之打鬥能力往往就會成為影響打鬥過程和結果的主要決定因子，因為打鬥能力會影響個體打鬥時可能要付出的代價(Parker, 1974)。許多研究都發現打鬥能力和個體的體型大小(Beaugrand *et al.*, 1991; Schuett, 1997)、體重(Andersen *et al.*, 2000)、或是武器的大小(Barki, 1997; Dugatkin, 1998; Schroeder & Huber, 2001)有關；一般而言體型或武器較大的個體獲勝的機率較高(Wells, 1988; Schuett, 1997)。體型相似的競爭者，若發生打鬥的話，個體往往會得付出相當高的代價。因此，許多科學家提出不同的模式來解釋當雙方發生打鬥時，兩個競爭者的打鬥能力如何影響彼此的行為決策。這些模式原則上可以分成兩大類：一個是相互評



估模式(mutual assessment model)，而另一個是自我評估模式(self assessment model)。相互評估模式主張競爭者會互相評估彼此的打鬥能力，因此預測雙方打鬥能力的差異會影響到打鬥的過程和結果。例如：Sequential assessment model (mutual assessment model) (Enquist *et al.*, 1990)認為打鬥是兩個競爭者互相評估彼此打鬥能力的過程。兩個競爭對手在整個打鬥中會有一連串的互動，而且會優先使用較沒有危險性的行為(例如：展示-沒有身體上的接觸)來彼此較量。如果互相展示之後，仍沒有任何一方認輸的話，牠們便會使用較危險的行為(例如：攻擊-有肢體上的接觸)來較量，如此逐步地互相評估彼此的打鬥能力，直到有一方認輸為止。若雙方之間的打鬥能力差異很大時，其中一方很快的確認自己的打鬥能力較弱，較容易在展示之後便認輸及撤退。反之，當兩個競爭者的打鬥能力差異很小時，雙方都無法確認彼此打鬥能力的高低，因此須以較激烈的打鬥方式來分出勝負甚至造成傷亡。此模式預期打鬥的時間或是激烈程度與個體之間的體型差異成反比關係。

自我評估模式(self-assessment model)則主張競爭者並不互相評估彼此的打鬥能力，個體根據自身的打鬥能力來決定要持續多久，當打鬥中付出的代價超過個體本身可以忍受的臨界值時會就應該認輸。在自我評估模式中，個體的打鬥行為只與自身的打鬥能力相關，而與對

手的打鬥能力無關。自我評估模式包括能量的消耗戰(energetic war of attrition)(Payne & Pagel, 1997)和累積的評估(cumulative assessment ; CAM)(Payne, 1998)等。前者(能量的消耗戰)認為一個個體可以持續打鬥的時間與牠本身的能量儲備相關，因為較弱的一方會先耗盡能量而認輸，因此打鬥的時間只應與較弱一方的能量儲存有關。若體型的大小和能量的儲存成正相關，則打鬥的時間會與較小一方的體型成正比，而與較大一方的體型無顯著關係。後者(累積的評估)除了能量的消耗之外，還考慮了競爭者可能會對彼此所造成的傷害。因此即使競爭者不互相評估彼此的打鬥能力，牠們受傷的程度會與對手的體型大小成正相關。因而推論一場打鬥的時間除了與較小一方的體型成正比之外，並且與較大一方的體型成反比。

長久以來許多研究都認為動物的打鬥行為模式應為相互評估模式，例如：石蠶幼蟲(caddis, *Arctopsuche ladogensis*; Englund & Olsson, 1990)、金眼短鯛(cichlid fish, *Nannacara anomala*; Enquist *et al.*, 1990)、蟋蟀(cricket, *Acheta domesticus*; Hack, 1997)。然而近期的研究則大多認為動物的打鬥行為應為自我評估模式，例如：端足類鉤蝦(amphipod, *Gammarus pulex*; Prenter, 2006)打鬥的時間與體型小的個體成正相關與體型大的個體無關，符合能量消耗戰的預測。而一份紅樹林鱗魚的打鬥實驗則指出個體在同一場打鬥中可以改變策略：未發

生激烈打鬥(肢體上的接觸)之前此魚採取相互評估模式，而進入激烈打鬥階段時轉為自我評估模式(Hsu, *et al.*, 2008)。

## 2.勝者效應與敗者效應

除了資源的價值與打鬥能力之外，研究者也發現過去打鬥之輸贏結果會影響個體下次打鬥的行為和獲勝機率(Otronen, 1990；Chase *et al.*, 1994；Schuett, 1997；Whitehouse, 1997；Hsu & Wolf, 1999；Dodson & Schwaab, 2001；Shanks, 2002；Jennings *et al.*, 2004；Hsu *et al.*, 2006)。如果一個個體曾經獲得贏的經驗，那麼在下一次的打鬥，此個體會較主動攻擊且獲勝的機率增高；反之，若個體曾經輸過，則在下一次的打鬥中會表現的比較屈服且容易認輸。上述中過去的勝負經驗對於獲勝機率的影響各自被稱為勝者效應(winner effect)與敗者效應(loser effect)(Bakker *et al.*, 1989；Chase *et al.*, 1994；Schuett, 1997；Whitehouse, 1997；Hsu & Wolf, 1999, 2001；Jennings *et al.*, 2004；Hsu *et al.*, 2006；Rutte *et al.*, 2006)。研究者提出勝者效應和敗者效應之產生可能是因為過去的輸贏經驗影響個體對自身打鬥能力以及之後發生打鬥時可能付出的代價大小的評估(Whitehouse, 1997；Hsu & Wolf, 2001)。例如：近期贏過的個體覺得自身的打鬥能力較強，進而評估下次再打鬥時所須付出的代價(時間、能量、受傷的機率...等)並不會

很大。而曾經輸過的個體則覺得自身的打鬥能力較弱，而評估下次再打鬥時會付出很大的代價。因此，再度遇到競爭對手時，曾經贏過或是輸過的個體會採取不同的策略，例如：是否要進行打鬥；若要打鬥，應該要持續多久等。

對於勝者效應和敗者效應的研究，多數物種被發現輸贏經驗的持續時間不同，勝者效應持續的時間比敗者效應短，有些種類的勝者效應甚至不存在。例如：Beacham 和 Newman(1987) 的研究，給予隆背藍鰾魚(Pumpkinseed sunfish, *Lepomis gibbosus*)贏或輸的經驗，1.5 小時之後再檢測勝者效應和敗者效應，發現勝者效應已衰退，而敗者效應仍然存在。Bakker(1989)研究以三棘刺魚(Sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*)作為實驗物種，發現勝者效應約於三小時之內衰退，而敗者效應可以持續六小時以上。Schuett(1997)則發現銅頭蛇(copperheads, *Agkistrodon contortrix*)之敗者效應持續七天以上，而勝者效應不顯著。Drummond 和 Canales(1998)發現藍腳鰹鳥(blue-footed booby, *Sula nebouxii*)之勝者效應大約六天衰退，而敗者效應可以持續十天以上。然而與前述實驗不同，Hsu 和 Wolf(1999)則發現紅樹林鱗魚(mangrove killifish, *Kryptolebias marmoratus*)之先前的輸與贏經驗對下次打鬥時之獲勝機率影響的程度相當而且都可以持續兩天以上。在大多數物種中敗者效應比勝者效應明顯以及效應持續較長的原因可能是輸贏經

驗所提供的訊息重要程度不同，而此訊息對於輸的個體影響較大。例如，兩個競爭者在打鬥過程中，如果發生激烈的打鬥，輸的一方可能要付出相當大的代價(例如：可能會受傷或死亡)，因此造成敗者效應較顯著並且持續較久。而另一個因子可能是曾經輸過的個體在下一次的打鬥中，可能一遭對手挑釁時便逃跑認輸，因此造成獲勝機率明顯下降。然而曾經贏過的個體，即使變得攻擊性較強，若對手不退讓的話，也不見得獲勝機率可以提升。所以只用輸贏結果檢測勝者效應，可能不容易偵測到是否有勝者效應的存在。

### 3.經驗的重要性與多次打鬥經驗間之互相影響

資訊的重要性受到此資訊之可信度的影響(Killeen, 1994)，然而一資訊的可信度受到時間和是否獲得更新資訊的影響。隨著時間的流逝環境與個體的狀況都可能會發生改變，而降低此資訊的可信度。除此之外，新經驗因為可以提供較符合現狀的資訊，可能造成舊經驗的價值降低。文獻甚少著墨於多次打鬥經驗對彼此效應的相互影響。然而，覓食行為研究對於多次覓食經驗間相互影響則有相當多的討論(Woodwaed & Laverty, 1992；Dukas, 1995；Fauria *et al.*, 2002；Koops, 2003; Cheng, 2005；Sanderson *et al.*, 2006)。覓食經驗可以提供有用的資訊，像是覓食地資源的多寡，以及個體到不同的覓食棲地可能要付

出的代價（譬如：個體互相競爭時可能造成的傷害；被天敵捕食；移動時能量上的損耗）。動物利用這些資訊改變覓食策略以達到最大的覓食效率。Devenport 和 Devenport (1994)認為過去覓食經驗的重要性與經驗發生之後所過去的時間成反比。因為時間的累積所造成經驗效應的衰退，被稱之為時間驅使的衰退(time driven decay)。有關打鬥經驗的影響力隨著時間而衰退的現象，在許多研究都有發現(Beacham & Newman, 1987； Bakker *et al.* 1989； Chase *et al.* 1994； Schuett, 1997； Hsu & Wolf, 1999)，且如前段所討論，勝者效應往往比敗者效應衰退的快。經驗的效應除了會隨時間而衰退之外，也可能因為獲得更新的經驗而減弱，因為新的經驗可以提供更新、更可靠的資訊。由於新經驗的獲得而使得舊經驗的影響力變弱的現象，稱為事件驅使的衰退(event driven decay)又稱為干擾效應(interference)(Lewis, 1986； Woodwaed & Laverty, 1992； Bouton, 1993； Dukas, 1995)。干擾效應的現象曾經被記載於紋白蝶的覓食行爲上。達爾文發現覓食時往往對覓食的對象（植物）有專一性，他提出一假設：昆蟲可能需要學習如何從不同植物種類吸取花蜜，假若讓昆蟲學習另外一種植物吸取花蜜的方法，新的覓食經驗會干擾舊的覓食經驗，造成昆蟲吸取舊物種花蜜的效率降低(Lewis, 1986)。為了驗證達爾文假說，Lewis(1986)以紋白蝶(*Pieris rapae*)作為實驗物種，發現新舊覓食經驗間有干擾效應的存

在。研究者將紋白蝶分為兩群，一群先學習如何吸取蠶豆(*Vicia Cracca*)的花蜜，然後再學習如何吸取三葉草(*Lotus corniculatus*)的花蜜；另外一群只學習如何覓食蠶豆的花蜜；之後讓這兩群紋白蝶再一次覓食蠶豆的花蜜，以比較這兩群蝴蝶的覓食時間是否有差異。結果發現學習吸取第二種花蜜的紋白蝶，再度覓食蠶豆花蜜時的覓食時間顯著較另一群紋白蝶來的長。此實驗結果顯示學習三葉草花蜜的取食會讓蝴蝶對蠶豆花蜜的覓食效率減低。

在心理學的理論中也有提出干擾效應的假說，並將干擾效應分為兩類：一類為逆向干擾(*retroactive interference*)和另一類為順向干擾(*proactive interference*)(Bouton, 1993)。逆向干擾為新的經驗會影響到舊經驗的效應，造成舊經驗的效應衰退。逆向干擾的假說在覓食行為上多有驗證(Lewis, 1986；Woodwaed & Laverty, 1992；Dukas, 1995)，如先前提到紋白蝶覓食行為。順向干擾為舊經驗會影響新經驗的效應，造成新經驗效應的減弱。Hampton(1998)發現黑頂山雀(*black-capped chickadees, Parus atricapillus*)之記憶學習有順向干擾的現象；他首先訓練山雀學習啄螢幕上目標圖形(*target stimulus*)並以食物作為獎勵誘因(*reward*)。但是經過訓練後，若在測試時螢幕上先出現另一圖形再出現目標圖形，山雀正確選擇的機率就會降低。此結果可能是山雀受到先出現圖形的影響而造成選擇目標圖形正確性的降

低。

不同打鬥經驗間之如何相互影響到目前為止尙未有相關的文獻探討。Hsu 和 Wolf(1999)使用紅樹林鱗，探討兩次的經驗如何影響打鬥結果。此實驗給予每一個體兩個不同的打鬥經驗：第一天給予第一個打鬥經驗，第二天給予第二個打鬥經驗，第三天則進行打鬥測試。結果發現第一天經驗(較舊的經驗)的效應是第二天經驗(較新的經驗)效應的一半；亦即於相隔二十四小時之後，第一天經驗效應衰退百分之五十。但是此實驗之結果無法得知打鬥經驗衰退的原因是時間或是新的經驗所造成，甚至是兩個因素同時造成經驗效應的衰退。本研究欲使用紅樹林鱗作為實驗物種，來測試新舊經驗間是否有干擾效應的存在。Hsu 和 Wolf(1999, 2001)的研究，發現此魚近期的輸贏經驗對打鬥行為有顯著的影響，而且不論是敗者效應或是勝者效應都維持至少四十八小時以上。然而我們研究室之近期研究則顯示敗者效應可能比勝者效應明顯，且效應維持的時間較長，因此本實驗以輸的經驗進行測試；若干擾效應存在的話，我們應該比較容易由輸的經驗偵測到。此研究之結果應可以讓我們初步了解動物如何整合從多次打鬥經驗中所獲得的資訊。



## 研究材料與方法

### 1. 實驗物種

本實驗使用紅樹林鱗(*Kryptolebias marmoratus*)做為實驗動物。紅樹林溪鱗之原名為 *Rivulus marmoratus*，於 2004 年被分類到不同的屬而更改學名(Costa, 2004)。在野外以及實驗室時都會展現明顯的打鬥行爲(Hsu & Wolf, 1999)。紅樹林溪鱗為雌雄同體、自體受精(Harrington, 1961)，至少具有 31 個基因座的完全同型合子(Homozygous)，且單一的去氧核糖核酸序列證明能穩定地無性繁殖至少三個世代(Vrijenhoek, 1985)。此魚可有三種不同的形態：(1) 雌雄同體(Hermaphrodites)：雌雄同體的魚具有特殊的生殖構造(ovotestis)，包含卵巢組織和睪丸組織，可以產生卵子和精子；(2) 原生公魚(primary males)：個體成熟後就只具睪丸組織只能產生精子；以及(3) 次生公魚(secondary males)：原本是雌雄同體的魚，因為卵巢組織退化而只剩下睪丸組織(Taylor *et al.*, 2001)。誘發成為原生公魚和次生公魚的因子不同，當受精卵於低水溫(18-20°C)孵化可能會發育為原生公魚的比例增加。而雌雄同體的魚則會因為特定的環境(像是飼養溫度過高(31°C)或是光照時間太短)而轉變為次生公魚(Harrington, 1967, 1975)。雌雄同體的魚，體表紋路類似大理石花紋，體色呈現褐色，尾巴的基部有一眼點；原生與次生公魚體色皆為橘

色，尾巴基部無眼點(Grageda *et al.*, 2005)。成魚(開始可以產蛋)的體長(從吻部至尾鰭末端)約二至三公分。在野外，此魚絕大部分是以雌雄同體的形態存在且其基因型為同型合子。只有在貝里茲(Belize)被發現，族群中有四分之一的個體為公魚(Taylor *et al.*, 2001)。透過 DNA 指紋鑑定技術(DNA fingerprinting)檢測，證實來自於貝里茲的標本是異型合子(Heterozygous)。這些異型合子的個體被認為是雌雄同體的魚和公魚雜交(outcrossing)的後代(Lubinski *et al.*, 1995)。

紅樹林鱗主要分布於美國南部東岸和北岸的紅樹林，遍及加勒比海地區、巴哈馬、以及美國的佛羅里達州(Mackiewicz *et al.*, 2006)，經常被發現棲息於紅樹林區的蟹穴和坑洞中(Davis *et al.*, 1990; Taylor *et al.*, 2003)。紅樹林鱗能夠容忍相當高的鹽度(最大值：70-80 ppt)和硫化氫的濃度(H<sub>2</sub>S)，面對環境變化快速的紅樹棲息地，此魚適應環境的方法是利用身體的扭動跳出水面(Taylor *et al.*, 2008)。除此之外，在實驗室中此魚離水後至少可存活六十六天(Taylor, 1999)。當此魚跳出水面時，許多獨特的生理反應會開始啟動，像是鰓蓋開閉會停止，改成藉由皮膚上微血管網的擴張交換氣體。當魚鰓接觸空氣之後，鰓的構造會改變，鰓薄板間的細胞會嵌入，使得薄板之間的距離縮短。以避免薄板塌陷或是防止水分快速散失。然而當鰓再次接觸水時，鰓的構造又會恢復成原來水中的狀態(Ong *et al.*, 2007)。

紅樹林鱗在2002年10至12月進口至本實驗室(防疫二字第091414621號)。此魚從美國送達實驗室時，年齡大約介於兩週至一個月。本實驗是共引進五個來自不同地理區域的品系(strain)，分別是DAN2K、HON9、VOL、SLC8E、RHL。HON9是源於宏都拉斯Utila島的品種為第四代個體；VOL為美國佛羅里達州東海岸Volusia郡Daytona海灘南端的品系為第五代個體；RHL是來自巴哈馬聖薩爾瓦多島Reckly Hill湖的品系為第二代個體；DAN2K取自於貝里斯香格里拉鎮的品系為第四代個體；SLC8E則源自美國佛羅里達州St. Lucie郡Ft. Pierce鎮東海岸的品系為第三和第四代之個體。當紅樹林鱗到達時，就將每隻個體分開隔離，裝於半透明P.P.塑膠盒(10\*10\*10公分)，避免彼此之間相互打鬥。每個塑膠盒裝大約400-500毫升的人工合成鹽水約25ppt(Instant Ocean™ powder)。飼養室溫維持於攝氏25-27度，光週期和暗週期分別為十四小時和十小時。這些魚每天餵食新鮮孵出的豐年蝦(brine shrimp)，並每週清潔其飼養盒，更換乾淨的鹽水以及檢查是否有卵。紅樹林鱗從魚卵孵化後大約3至6個月之後開始下蛋。五個品系在實驗室都繁殖成功，而且一年四季都有收集到受精卵，因此此魚於實驗室中沒有特定的排卵週期。本實驗使用2002年所引進之個體的下一代作為實驗個體。

## 2. 實驗設計

本實驗之主要目的在測試兩個輸的經驗之間是否會互相干擾而減弱彼此的效應，造成此二經驗之整合效應低於此二經驗單獨作用時之各自效應的總和。若偵測到干擾效應，本研究中的實驗無法分辨此干擾效應是自新的經驗減弱了舊的經驗的效應，還是舊的經驗減弱了新的經驗，或者兩者互相干擾。若要分辨這些不同的機制將需要更多的實驗及更大的樣本數。本研究有兩組打鬥實驗，LL-NL打鬥和LN-NN打鬥。LL-NL打鬥組中，兩隻被配對(請見下列實驗方法)的實驗魚隨機選取給予經驗：一隻被給予LL經驗另一隻被給予NL經驗。LL經驗代表一個體分別於第一天和第二天各被給予一次輸的經驗；而NL經驗則第一天不被給予經驗，第二天被給予一次輸的經驗。相同地，LN-NN打鬥組的LN與NN個體：LN經驗在第一天被給予一個輸的經驗，第二天不被給予經驗；NN經驗第一天和第二天都不被給予經驗。最後，在第三天的時候分別讓LL個體和NL個體打鬥(LL-NL打鬥組)以及讓LN個體和NN個體打鬥(LN-NN打鬥組)，並比較LL-NL打鬥組中之LL個體和LN-NN打鬥組中之LN個體各種打鬥行為的機率。

## 3. 預期結果

LL-NL 打鬥組中的兩個個體之主要差異在於 LL 比其對手 NL 個體多了一個第一天輸的經驗。相同地，LN-NN 打鬥組中的兩個個體，LN 比其對手 NN 多了第一天的輸的經驗。因此，若新舊經驗之效應不會互相干擾則 LL(與 NL 打鬥時)以及 LN(與 NN 打鬥時)之獲勝機率應相同。然而，如果第一次與第二次的經驗之間有干擾效應的存在，則 LL 經驗之效應會比沒干擾效應時來的小(有較小的輸的經驗效應)，因此 LL 個體(與 NL 個體打鬥)的獲勝機率應大於 LN 個體(與 NN 個體打鬥)之獲勝機率。

#### 4. 實驗方法

爲了避免先前實驗的打鬥經驗影響此實驗的結果，本實驗只使用至少已有一個月沒有被使用於其他實驗的個體。並且，爲了減少兩個競爭者之間的差異，我將相同品系的魚互相配對，其兩個個體之間的體長差異要小於一公釐，而且其最後一次的打鬥經驗(一個月前之經驗)必須要相同：兩者都獲勝(W)或是都落敗(L)。實驗魚之全長(從吻端到尾鰭末端)要大於 25 公釐且體長(從吻端至身體的末端)要大於 20 公釐，以便於實驗的操作。做實驗時爲了方便辨認兩隻相似的個體，在開始做實驗的前一天，使用縫衣針小心地將魚的尾鰭上薄膜劃開，隨機選擇其中一隻個體標記於尾鰭的上端，另一隻個體則標記於尾鰭

的下端。此方法不會對魚造成傷害，標記大約二至三天之內就會癒合消失。所有的實驗都是在打鬥缸(12\*8\*20 立方公分)中進行，打鬥缸的底部鋪約兩公分的碎石子，水深約 16 公分。第三天的打鬥實驗會用攝影機錄下來，並且在現場觀看及紀錄打鬥的行為和結果。打鬥實驗中，若其中一方認輸(出現竄逃的行為)，表示打鬥實驗有結果(分出勝負)，分出勝負之後我會再多觀察五分鐘，以確定實驗的結果沒有逆轉，之後便將兩隻實驗魚放回飼養盒。若是雙方一直都沒有認輸的行為表現，我則於一個小時之後終止實驗，將兩個個體隔開並放回飼養盒。

## 5. 經驗的給予

給予實驗魚輸的經驗時，我挑選體型較強壯的魚(standard winner; SW)與實驗魚進行打鬥。SW 至少要比實驗魚大於 2 公釐，以確保 SW 和實驗魚打鬥時，實驗魚一定會輸。我讓實驗魚與 SW 個體相處一個小時。LL 個體於第一天和第二天時分別都被給予一個輸的經驗，而且第一天和第二天使用不同的“SW”個體，以確認所給予的經驗不會受到認知效應(Individual Recognition)影響。當要給予個體“N”的經驗時，要將實驗魚從飼養盒拿出，單獨放置於打鬥缸中，任其自由游動一個小時。

第一天訓練結束之後，會將所有的魚放回原飼養盒中，並且餵食豐年蝦。第二天再將實驗魚從飼養盒取出，接受第二次的經驗訓練。第二天訓練結束之後，將兩隻預定要進行打鬥的魚(例如 LL 與 NL 個體)，放入新的打鬥缸中。打鬥缸的中間會使用黑色的不透明板子隔成兩個大小相似的空間，每個空間各放置一條預定要參與打鬥的個體。第三天時，我將黑色隔板抽離後，此兩個有不同經驗的個體便開始進行打鬥。

## 6. 行為的定義

在第三天的打鬥實驗，我觀察記錄下列的打鬥行為：(1)何者先移動(move)、(2)何者先展示(display)、(3)何者先攻擊(attack)、(4)何者先認輸逃跑(retreat)、(5)是否發生激烈打鬥(escalation)。當將打鬥缸之黑色隔板拿開後，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。一般先是做些低危險性的展示行為(無肢體接觸)，展示的行為包括：互相繞圈、側面的展示、頭對頭的展示等。若展示一陣子之後雙方都不認輸，接下來往往會發生攻擊行為(有肢體接觸)，其中一方會快速地游向對手並衝撞或咬對方的身體。如果被攻擊者不認輸而反擊，雙方會互咬，便進入了激烈打鬥(escalation)的階段，在激烈打鬥的過程中，有時兩方互咬上下顎

(mouth lock)。若展示、攻擊或激烈打鬥之後，當其中一方有逃跑的行為並且不再攻擊，我們就判定逃跑者已認輸。打鬥時間為其中一方個體開始展示直到有一方認輸的這段時間；發生激烈打鬥是指其中一方發動攻擊而另一方不願認輸，雙方進入互相攻擊的階段；提早認輸則是指其中一個體向對手展示(例如：腮蓋張開，無肢體接觸)，對手便認輸逃跑。

## 7. 統計方法的分析

我先檢測本研究中所給予個體之輸的經驗是否造成明顯的敗者效應。輸的經驗效應以兩種分析檢測：(1)組內具不同經驗的競爭者先移動、先展示、先攻擊及獲勝機率－測試輸的經驗經過兩天之後對打鬥行為的影響；(2)組間不同打鬥行為的比較－測試輸的經驗經過一天之後對打鬥行為的影響。LL-NL打鬥組中LL比NL個體多了一個第一天輸的經驗；相同地，LN-NN打鬥組中LN比NN多了一個第一天輸的經驗。而此第一個輸經驗至打鬥測試時已經過兩天的時間，因此組內不同經驗競爭者之先移動、先展示、先攻擊及獲勝機率的差異可測試輸的經驗經過兩天之後對這些打鬥行為所具有的影響力。這些行為皆以log-likelihood ratio Goodness of Fit test檢測。此外，LL-NL打鬥組中的競爭者與LN-NN打鬥組相比多了一個第二天的輸的經驗，而此輸經



驗到打鬥測試時已經過了一天的時間，因此組間之打鬥行爲(打鬥時間長短、發生激烈打鬥、提早認輸的機率)上的差異可測試輸的經驗經過一天之後對這些打鬥行爲之影響力。激烈打鬥與提早認輸的機率以多元邏輯回歸(multiple logistic regression)分析；打鬥時間則以多元線性迴歸進行分析(multiple linear regression analysis)，爲了符合常態分布，將打鬥時間作自然對數(natural Log)的轉換。

新舊輸的經驗間是否有干擾效應的存在以多元邏輯迴歸(multiple logistic regression)分析；此分析以LN-NN打鬥組爲基準(baseline)組與LL-NL打鬥組比較以檢測LL個體(LL-NL打鬥組)與LN個體(LN-NN打鬥組)之各項打鬥行爲(先移動、先展示、先攻擊、獲勝機率)是否有差異。

所有的迴歸分析皆包含配對的標準長(standard length)(從吻端到身體末端)、一個月前之勝負經驗(last outcome)以及品系(strain)。由於本實驗室先前之研究發現一個月前之勝負經驗會影響到近期勝負經驗的效應，因此所有的迴歸分析皆加入了近期經驗與一個月前勝負經驗之交互作用。本研究使用JMP(v.5.0.1 SAS Institute Inc., Cary NC, U.S.A.)進行統計分析。

## 結果

### 1. 樣本數

本研究的總樣本數為414組，其中有24組沒有結果(LL-NL打鬥組有13組，LN-NN打鬥組有11組； $\chi^2_1=0.97$ ， $P=0.32$ )。以下的資料分析只採用有分出勝負的樣本數。本研究所使用配對的平均標準體長為 $22.90\pm 1.25$ (標準差)公釐，標準體長範圍介於20.09-26.85公釐；配對的平均全長為 $27.02\pm 1.43$ (標準差)公釐，全長範圍介於23.98-31.40公釐。兩種打鬥組(195LL-NL、194LN-NN)間配對的平均標準體長沒有顯著差異( $t_{1,387}=0.278$ ， $P=0.78$ )。

### 2. 敗者效應

2.1 組內具不同經驗競爭者先移動、先展示、先攻擊及獲勝之機率(測試輸的經驗過兩天之後對打鬥行爲的影響)

LL-NL 打鬥組中，LL 個體和 NL 個體的先移動、先展示，以及獲勝的機率皆無顯著的差異，而先攻擊的機率則 NL 個體略高於 LL 個體( $G_1=4.37$ ， $P=0.04$ )(表一)。於 LN-NN 打鬥組中，LN 個體和 NN 個體的先移動、先展示，以及先攻擊的機率皆無顯著的差異，然而獲勝的機率則 NN 個體顯著高於 LN 個體( $G_1=6.72$ ， $P=0.009$ )(表二)。這些結果顯示過了兩天之後，輸的經驗只對少數打鬥行爲(先攻擊或獲勝機率)有影響。

## 2.2 組間不同打鬥行爲的比較(測試輸的經驗經過一天之後對打鬥行爲的影響)

### (a) 打鬥持續的時間

LL-NL打鬥組與LN-NN打鬥組之打鬥時間有顯著的差異( $F_{1,379} = 9.74, P = 0.001$ )(表三和圖一), LL-NL打鬥組的打鬥持續時間較LN-NN打鬥組短。不同品系個體之打鬥持續時間也有顯著的差異( $F_{1,379} = 5.72, P = 0.002$ ), 其中RHL品系個體之打鬥持續時間比其他品系的時間短, 而DAN2K品系個體之打鬥持續時間比其他品系的時間長。

### (b) 發生激烈打鬥的機率

LL-NL打鬥組與LN-NN打鬥組發生激烈打鬥的機率有顯著的差異( $\chi^2_1 = 23.95, P < 0.0001$ )(表四), LN-NN打鬥組發生激烈打鬥的機率比LL-NL打鬥組高出0.2(LL-NL: 20%; LN-NN: 43%)(圖二)。不同品系之個體其發生激烈打鬥的機率有顯著的差異( $\chi^2_1 = 11.69, P = 0.002$ ), 其中RHL品系之個體其發生激烈打鬥的機率低於其他品系。

### (c) 提早認輸的機率

LL-NL打鬥組與LN-NN打鬥組提早認輸的機率有顯著的差異( $\chi^2_1 = 27.16, P < 0.0001$ )(表五), LL-NL打鬥組提早認輸的機率比LN-NN打鬥組高出0.2(LL-NL: 45%; LN-NN: 21%)(圖三)。不同品

系之個體其發生激烈打鬥的機率亦有顯著的差異( $\chi^2_1 = 14.80$ ,  $P = 0.006$ )，其中 RHL 品系之個體其提早認輸的機率高於其他品系，而 SLC8E 品系之個體提早認輸的機率低於其他。一個月前有輸的經驗之配對提早認輸的機率高於贏的經驗之配對( $\chi^2_1 = 5.08$ ,  $P = 0.002$ )。

這些分析結果顯示經過一天之後的輸的經驗對打鬥時間、發生激烈打鬥機率與提早認輸機率皆有相當顯著的影響。

### 3. 干擾效應

LL 個體(LL-NL 打鬥組)和 LN 個體(LN-NN 打鬥組)之先移動(表六)，先展示(表七)，以及先攻擊(表八)的機率皆無顯著差異。這些結果顯示新舊輸的經驗對於這些行為之效應並未顯示出顯著的干擾現象。

檢測 LL 個體(LL-NL 打鬥組)與 LN 個體(LN-NN 打鬥組)之獲勝機率上的差異時，配對一個月前的勝負經驗與配對的近期經驗處理對獲勝機率有顯著的交互作用(表九)。因此將打鬥組根據配對一個月前之勝負經驗分為勝者配對(winner pairs)與敗者配對(loser pairs)兩群來比較獲勝機率的差異(表十)。勝者配對之 LL 個體(LL-NL 打鬥組)和 LN 個體(LN-NN 打鬥組)獲勝機率無顯著的差異(Fisher's exact test,  $P = 0.19$ )。而敗者配對之 LL 個體(LL-NL 打鬥組)獲勝機率則顯著高於

LN 個體(LN-NN 打鬥組) (Fisher's exact test,  $P=0.03$ )。此結果顯示在敗者配對中之多次近期輸的經驗之間應有干擾效應的存在。

## 討論

### 1. 干擾效應

一個月前的勝負經驗會影響近期兩個輸的經驗效應之整合。在敗者配對間 LL 個體(與 NL 個體打鬥)之獲勝機率高出 LN 個體(與 NN 個體打鬥)獲勝機率約 0.16。其餘各項打鬥行為的差異則不顯著，但是可以發現 LL 個體(與 NL 個體打鬥)先展示的機率比 LN 個體(與 NN 個體打鬥)高 0.11 以及先攻擊的機率 LL 個體比 LN 個體高 0.03。本實驗結果顯示多次的打鬥經驗間會互相干擾，新舊經驗間會互相影響造成經驗效應的衰退使得多次經驗的總和效應比預期的小。雖然結果顯示有干擾效應的現象，但無法得知為順向干擾效應(舊的經驗使新的經驗效應減弱)或是逆向干擾效應(新的經驗造成舊的經驗效應的衰退)。

本實驗只在一個月前輸的經驗配對中發現有干擾效應的現象而使得兩個輸的經驗的共同效應低於兩個單獨的輸的經驗效應的加總值。然而此魚的經驗效應被發現在四天之後就會衰退至與無經驗個體無顯著差異的狀態(Yang, unpublished)，因此不論是輸或贏的經驗於一個月後都不應該再影響個體的打鬥行為和獲勝機率。在此前提下，我對本實驗之輸贏配對之行為差異提出兩個解釋。第一個可能是有贏的經驗之個體認為自身的打鬥能力比較好，較願意和對方發生打鬥，但

當雙方發生激烈打鬥時，其勝負是由自身的打鬥能力之強弱所決定，而造成經驗效應對獲勝機率的影響力減弱(Hsu & Wolf, 2001)。本實驗的結果顯示贏經驗的配對發生激烈打鬥的機率為 35%，而輸經驗的配對發生激烈打鬥的機率是 28%。一個月前有贏的經驗之配對可能較沒有經驗效應的存在，而造成這些配對沒有干擾效應的現象。

另一個可能性是早期的經驗會影響近期的經驗整合。在心理學的研究中提出記憶會有自發性恢復(spontaneous recovery)的情況，最早是在 Pavlov 實驗中發現當制約反應形成之後(例如：搖鈴則狗會流口水)，如果只單獨重複制約刺激(搖鈴)，而不呈現非制約刺激(食物)，那麼原來形成的制約反應，將會逐漸減弱最後終於消失。可是經過一段時間之後，制約反應即又會逐漸恢復，此一現象稱為「自發性的恢復」，不過經自發性恢復後的制約反應強度較弱(Bouton, 1993；Goodenough, *et al.*, 2000；Rescorla, 2004)。若本研究中早期的經驗有自發性的恢復現象，則早期經驗(效應較小)可能會和近期經驗的效應一起整合而影響個體的行爲表現。本研究顯示在早期輸的經驗配對中之近期兩次輸的經驗間有干擾效應的現象，而早期贏的經驗配對中之近期兩次輸的經驗間則無干擾效應的現象，這些結果或許顯示多次的相同經驗間較容易彼此干擾。然而由於本實驗只測試了多次輸的經驗的效應，因而無法知道不同經驗(例如輸與贏)間是否也會產生干擾作

用。

若將本實驗與 Hsu 和 Wolf(1999)之結果相互比較，其中本研究之 LL-NL 打鬥組與前人實驗 LL-WL 打鬥組比較差別在於 WL 個體 (LL-WL)比 NL 個體(LL-NL)多一個第一天贏的經驗。在前人的研究結果發現第一天贏的經驗之效應為 0.1，而本研究中之 NL 個體(LL-NL) (0.56)獲勝機率比前人研究之 WL 個體(LL-WL)(0.68)低了 0.12，推測可能 WL 個體的兩個(W 與 L)打鬥經驗彼此之間有干擾效應的現象並且可能是順向干擾效應，第一天贏的經驗之效應造成第二天輸的經驗之效應衰退，使得獲勝機率提高 0.02。除此之外，將本研究之 LN-NN 打鬥組與前人實驗 LW-NN 打鬥組互相比較，兩組差別在 LW 個體 (LW-NN)比 LN 個體(LN-NN)多一個第二天的贏的經驗，結果顯示 LN 個體(LN-NN)(0.41)獲勝機率比 LW 個體(LW-NN)(0.59)低了 0.18，而在前人的研究也是發現第二天贏的經驗效應為 0.2，此 0.2 與 0.18 之間的差異可能源自 LW 個體之兩個經驗(L 與 W)間的互相干擾的現象，而且應為順向干擾效應，第一天輸的經驗之效應影響第二天贏的經驗的效應造成贏的經驗效應的衰退，而使得獲勝的機率降低 0.02。雖然在統計上 0.02 的差異並不會到達顯著的程度，但是這兩個比較皆顯示新舊打鬥經驗間的干擾作用可能為順向干擾。



## 2. 敗者效應

打鬥組內(LL 和 NL 個體；LN 和 NN 個體)競爭者打鬥行爲之比較顯示經過四十八小時之後，輸的經驗只對先攻擊或獲勝機率的行爲有顯著的影響。而打鬥組間(LL-NL 和 LN-NN 打鬥組)之打鬥行爲上的差異則顯示經過二十四小時之後，輸的經驗對打鬥時間、發生激烈打鬥和提早認輸的機率都有顯著的影響；相較於 LN-NN 打鬥組，打鬥組的打鬥時間較長，發生激烈打鬥的機率較高，而提早認輸的機率則較低。輸經驗對紅樹林鱈魚打鬥行爲的影響亦可用本研究之 LN-NN 打鬥組與本實驗室其他研究生實驗中的 LL-NN 打鬥組的打鬥時間、發生激烈打鬥機率和提早認輸機率的比較來驗證。此二打鬥組差別在 LL 個體(LL-NN 打鬥組)比 LN 個體(LN-NN 打鬥組)多了一個第二天輸的經驗，而結果顯示兩組的打鬥時間沒有顯著差異，但相較於 LL-NN 打鬥組，LN-NN 打鬥組發生激烈打鬥的機率顯著高(0.43 比 0.26)，而提早認輸的機率則顯著較低(0.31 比 0.21)。這些結果皆顯示被給予較多輸經驗之個體，在往後的打鬥中的行爲表現比較屈服和被動，當對手(輸的經驗較少的一方)先攻擊時就比較容易逃竄認輸。這些行爲趨勢與許多其他研究之結果類似，亦即曾經輸過的個體在之後的打鬥中獲勝的機率會降低(Beacham & Newman, 1987；Bakker et al., 1989；Otronen, 1990；Beaugrand *et al.*, 1991, 1996；Bégin *et al.*,

1996；Whitehouse, 1997)。

### 3. 其他的因子對於打鬥行爲的影響

本實驗使用來自五個不同地理區域的魚種，結果發現 RHL 品系的行爲表現顯著與其他品系不同，RHL 品系的打鬥時間較短於其他品系，相對地發生激烈的打鬥機率也是比較低而提早認輸的機率則高於其他品系。且 DAN2K 品系個體的打鬥時間比其他品系長，SLC8E 品系之個體提早認輸的機率較其他品系低。本實驗室未發表的其他研究資料中也發現 RHL 品系的打鬥時間皆明顯短於其他品系之配對 (Cheng, unpublished)。這些不同品系間行爲上的差異，可能是源自於不同的品系個體間生理上的差異所造成。Earley 和 Hsu(2008)發現 RHL 品系的 cortisol 與 testosterone 皆比其他品系來的低。這些資料建議打鬥行爲與 cortisol 與 testosterone 可能有關，此外也指出打鬥行爲與賀爾蒙於此物種中可能有基因上的連結，值得更進一步的研究與探討。

實驗配對魚的體長範圍介於20-27mm，結果顯示於此範圍內體型的大小不影響個體打鬥行爲的表現，打鬥時間的長短不受到體型的大小所影響(表三)。反之，先前其他動物的打鬥研究發現體型的大小會造成打鬥行爲表現上的差異；例如，Schroeder和Huber(2001)的研究

中發現螯蝦(*crayfish, Orconectes rusticus*)在體型較大的配對打鬥時間較長，打鬥的強度也較強。

#### 4. 結論

本實驗的結果顯示新舊輸的經驗對打鬥行為的影響會互相干擾，但此現象只顯示於一個月前有輸經驗配對(loser pairs)之打鬥行為上，而未表現於一個月前有贏經驗配對(winner pairs)之行為上。若想要進一步了解是何種干擾的現象以及是否在多次相同經驗才有干擾效應的現象，建議未來的研究應將實驗設計為五種打鬥組，分別為 LL-NL 打鬥組、LN-NN 打鬥組、LW-NW 打鬥組、WW-NW 以及 WN-NN 打鬥組。

LL-NL、LN-NN 和 LW-NW 打鬥組可檢測干擾效應是順向干擾還是逆向干擾。假若為順向干擾(第一天的經驗效應會造成第二天經驗效應的衰退)則三種的獲勝機率應為： $LL(LL-NL) > LN(LN-NN) > LW(LW-NW)$ 。假若為逆向干擾(第二天的經驗效應會造成第一天經驗效應的衰退)則三種的獲勝機率為： $LW(LW-NW) = LL(LL-NL) > LN(LN-NN)$ 。

本研究發現在一個月前有輸的經驗時的近期兩次輸的經驗才有干擾效應的現象。想要進一步探討是否只在相同的多次經驗中才會有

干擾效應的存在，可將一個月前有輸或贏經驗之配對各自進行 WW-NW、WN-NN、LL-NL 和 LN-NN 四種打鬥並比較其行爲。例如：是否在一個月前有贏的經驗之近期兩次贏的經驗（一個月前贏經驗配對的 WW-NW 和 WN-NN 打鬥組），以及一個月前有輸的經驗之近期兩次輸的經驗（一個月前輸經驗配對的 LL-NL 和 LN-NN 打鬥組）才會有干擾效應的現象。這些實驗將可增進我們對多次輸贏經驗經間的交互作用的了解。

## 參考文獻

- Anderson, I. L., Andenæs, H., Bøe, K. E., Jensen, P., Bakken, M. (2000). The effects of weight asymmetry and resource distribution on aggression in groups of unacquainted pigs. *Animal Behaviour*, 68, 107-120.
- Bakker, T. 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.
- Beacham, J. L. & Newman, J. A. (1987). Social experience and the formation of dominance relationships in the pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). *Animal Behaviour*, 35, 1560-1563.
- 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.
- Bouton, M. E. (1993). Context, time, and memory retrieved in the interference paradigms of Pavlovian learning. *Psychological Bulletin*, 114, 80-99.
- Chapman, M. R., & Kramer, D. L. (1996). Guarded resources: the effect of intruder number on the tactics and success of defenders and intruders. *Animal Behaviour*, 52, 83-94.

- Chase, I. D., Bartolomeo, C., & Dugatkin, L. A. (1994). Aggressive interactions and inter-contest interval: how long do winners keep winning? *Animal Behaviour*, 48, 393-400.
- Cheng, K. (2005). Context cues eliminate retroactive interference effects in honeybees *Apis mellifera*. *The journal of experimental Biology*, 208, 1019-1024.
- Cheng, K., & Wignall, A. E. (2006). Honeybees (*Apis mellifera*) holding on to memories: response competition causes retroactive interference effects. *Animal cognition*, 9, 141-150.
- Cheng, K.-C. (2008). The effect of multiple winning and losing experiences in *Kryptolebias marmoratus*. Unpublished master's thesis, National Taiwan Normal University, Taiwan.
- Costa, W. J. E. M. (2004). *Kryptolebias*, a substitute name for *Cryptolebias* Costa, 2004 and *Kryptolebiatinae*, a substitute name for *Cryptolebiatinae* Costa, 2004 (Cyprinodontiformes: Rivulidae). *Neotropical Ichthyology*, 2, 107-108.
- Dearborn, D. C. (1998). Interspecific territoriality by a rufous-tailed hummingbird (*Amazilia tzacatl*): effects of intruder size and resource value. *Biotropica*, 30, 306-313.
- 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, 841-855.

Drummond, H., & Canales, C. (1998). Dominance between booby nestlings involves winner and loser effects. *Animal Behaviour*, 55, 1669–1676.

Dukas, R. (1995). Transfer and interference in bumblebee learning. *Animal Behaviour*, 49, 1481-1490.

Dukas, R. (1999). Costs of memory: ideas and predictions. *Journal of Theoretical Biology*. 197, 41-50.

Earley, R.L. & Hsu, Y. (2008). Reciprocity between endocrine state and contest behavior in the killifish, *Kryptolebias marmoratus*. *Hormones and Behavior*. 53, 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., Ljungberg, T., Mallner, Y., & Segerdahl, N. (1990). A test of the sequential assessment game: fighting in the cichlid fish *Nannacara anomala*. *Animal Behaviour*, *40*, 1-14.
- Goodenough, J., McGuire, B., & Wallace, R. A., (2000). Perspectives on animal behavior, 2<sup>nd</sup> ed., New York, John Wiley & Son.
- Grageda, M. V. C., Sakakura, Y., Minamimoto, M., & Hagiwara, A. (2005). Differences in life-history traits in two clonal strains of the self-fertilizing fish, *Rivulus marmoratus*. *Environmental Biology of Fishes*, *73*, 427-436.
- Gherardi, F. (2006). Fighting behavior in hermit crabs: the combined effect of resource-holding potential and resource value in *Pagurus Longicarpus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *59*, 500-510.
- Hack, M. A. (1997). Assessment strategies in the contests of male crickets, *Acheta domesticus*(L.). *Animal Behaviour*, *53*, 733-747.
- Hampton, R. R., Shettleworth, S. J., & Westwood, R. P. (1998). Proactive interference, recency, and associative strength: Comparisons of black-capped chickadees and dark-eyed juncos. *Animal Learning & Behavior*, *26*, 475-485.
- Harrington, R. W., Jr. (1961). Oviparous Hermaphroditic Fish with Internal Self-Fertilization. *Science*, *134*, 1749-1750.



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. (1975). Sex determination and differentiation among uniparental homozygotes of the hermaphroditic fish *Rivulus marmoratus* (Cyprinodontidae: Atheriniformes). In R. Reinboth (Ed.), *Intersexuality in the Animal Kingdom* (pp. 249-262). New York: Springer.

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 behaviour by fighting experience: mechanisms and contest outcomes. *Biological Reviews*, 61, 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.

- Jakobsson, S., Brick, O., & Kullberg, C. (1995). Escalated fighting behaviour incurs increased predation risk. *Animal Behaviour*, *49*, 235-239.
- Jennings, D. J., Gammell, M. P., Carlin, C. M., & Hayden, T. J. (2004). Effect of body weight, antler length, resource value and experience on fight duration and intensity in fallow deer. *Animal Behaviour*, *68*, 213-221.
- Koops, M. A. & Abrahams, M. V. (2003). Integrating the roles of information and competitive ability on the spatial distribution of social foragers. *American Naturalist*, *161*, 586-600.
- Lewis, A. C. (1986). Memory constraints and flower choice in *Pieris rapae*. *Science*, *232*, 863-864.
- Lindström, K. & Pampoulie, C. (2005). Effects of resource holding potential and resource value on tenure at nest sites in sand gobies. *Behavioral Ecology*, *16*, 70-74.
- 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*. *273*, 2449-2452.
- Neat, F. C., Huntingford, F. A., & Beveridge, M. M. C. (1998). Fighting and assessment in male cichlid fish: the effects of asymmetries in

gonadal state and body size. *Animal Behaviour*, 55, 883-891.

Otronen, M. (1990). The effect of prior experience on the outcome of fights in the burying beetle, *Nicrophorus humatio*. *Animal Behaviour*, 40, 980-1004.

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

Payne, R. & 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.

Prenter, J., Elwood, R.W., Taylor, P. W. (2006). Self-assessment by males during energetically costly contests over precopula females in amphipods. *Animal Behaviour*, 72, 861-868.

Riechert, S. E. (1998). Game theory and animal conflict. In: *Game Theory and Animal Behavior* (Ed. by L. A. Dugatkin & H. K. Reeve), pp. 64-93. New York: Oxford University Press.

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

- 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.
- Sanderson, C. E., Orozco, B. S., Hill, P. S. M. & Wells, H. (2006). Honeybee (*Apis mellifera ligustica*) response to differences in handling time, rewards and flower colours. *Ethology*, *112*, 937-946.
- Schroeder, L., & Huber, R. (2001). Fight strategies differ with size and allometric growth of claws in crayfish, *Orconectes rusticus*. *Behaviour*, *138*, 1437-1449.
- 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). *Behavioral Ecology*, *13*, 467-471.
- Taylor, D. S., Fisher, M. T., & Turner, B. J. (2001). Homozygosity and Heterozygosity in three Populations of *Rivulus marmoratus*. *Environmental Biology of Fishes*, *61*, 455-459.
- Taylor, P. W., & Elwood, R. W. (2003). The mismeasure of animal

contests. *Animal Behaviour*, 65, 1195-1202.

Thorpe, K. E., Taylor, A. C., & Huntingford, F. A. (1995). How costly is fighting? Physiological effects of sustained exercise and fighting in swimming crabs, *Necora puber* (L.) (Brachyura, Portunidae). *Animal Behaviour*, 50, 1657-1666.

Vrijenhoek, R. C. (1985). Homozygosity and interstrain variation in the self-fertilizing hermaphroditic fish, *Rivulus marmoratus*. *Journal of Heredity*, 76, 82-84.

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, 913-923.

Woodward, G. L. & Lavery, T. M. (1992). Recall of flower handling skills by bumble bees: a test of Darwin's interference hypothesis. *Animal Behaviour*, 44, 1045-1051.

Yang, S.-Y. (2008). The decay function of experience effects in the contest of *Kryptolebias marmoratus*. Unpublished master's thesis, National Taiwan Normal University, Taiwan.

表一、比較 LL-NL 組中之 LL 個體和 NL 個體之各項行爲（先移動、先展示、先攻擊以及獲勝次數）；LL 個體第一天和第二天都被給予輸的經驗，NL 個體第一天不給予經驗和第二天被給予輸的經驗（樣本數=195）。

Individual	LL	NL	G <sub>1</sub>	P
Moved first	99 (51%)	96 (49%)	0.05	0.83
Displayed first	106 (54%)	90 (46%)	1.16	0.28
Attacked first	82 (42%)	111 (58%)	4.37	0.04*
Contests won	85 (44%)	110 (56%)	3.21	0.07

表二、比較 LN-NN 打鬥組中之 LN 個體和 NN 個體之各項行爲（先移動、先展示、先攻擊以及獲勝次數）；LN 個體第一天給予輸的經驗而第二天不給予經驗，NN 個體第一天和第二天都不給予經驗（樣本數 = 194）。

Individual	LL	NL	G <sub>1</sub>	P
Moved first	103 (51%)	91 (47%)	0.74	0.39
Displayed first	94 (48%)	100 (51%)	0.19	0.67
Attacked first	92 (48%)	101 (52%)	0.42	0.52
Contests won	79 (41%)	115 (59%)	6.72	0.009*

表三、多元線性迴歸分析 LL-NL 與 LN-NN 打鬥組在打鬥持續時間上的差異(overall model fit:  $F_{8,379}=4.92$ ,  $P<0.0001$ ,  $N=389$ )。

Variable	$b \pm SE$	$F$	$df$	$P$
LL-NL (base line: LN-NN)	-0.42±0.14	9.74	1,380	0.001*
Last outcome “W” (base line: L)	0.08±0.14	0.37	1,380	0.54
Contest type* Last outcome	-0.29±0.27	1.12	1,380	0.29
Strain		5.72	4,380	0.002*
Standard length	-0.06±0.06	0.97	1,380	0.33



表四、多元邏輯回歸分析 LL-NL 與 LN-NN 打鬥組中個體發生激烈打鬥機率的差異(overall model fit:  $\chi^2_8=41.67$ ,  $P<0.0001$ ,  $N=389$ )。

Variable	$b \pm SE$	Likelihood ratio $\chi^2$	$df$	$P$
LL-NL (base line: LN-NN)	-1.16±0.24	23.95	1	< 0.0001*
Last outcome “W” (base line: L)	0.34±0.24	2.11	1	0.15
Contest type* Last outcome	0.07±0.47	0.02	1	0.89
Strain		11.69	4	0.02*
Standard length	0.11±0.10	1.21	1	0.27

表五、多元邏輯回歸分析 LL-NL 與 LN-NN 打鬥組中個體提早認輸機率的差異(overall model fit:  $\chi^2_8=44.87$ ,  $P<0.0001$ ,  $N=389$ )。

Variable	$b \pm SE$	Likelihood ratio $\chi^2$	$df$	$P$
LL-NL (base line: LN-NN)	1.21±0.24	27.16	1	< 0.0001*
Last outcome “W” (base line: L)	-0.53±0.24	5.08	1	0.02*
Contest type* Last outcome	0.46±0.48	0.94	1	0.33
Strain		14.80	4	0.005*
Standard length	-0.005±0.10	0.002	1	0.96

表六、多元邏輯回歸分析 LL-NL 和 LN-NN 打鬥處理對有較多輸的經驗之一方(LL-NL 中之 LL 個體與 LN-NN 中之 LN 個體)先移動機率的影響(overall model fit:  $\chi^2_8=6.48$ ,  $P=0.59$ ,  $N=389$ )。

Variable	$b \pm SE$	Likelihood ratio $\chi^2$	$df$	$P$
LL-NL (base line: LN-NN)	-0.09±0.20	0.20	1	0.65
Last outcome “W” (base line: L)	-0.28±0.21	1.87	1	0.17
Contest type* Last outcome	-0.64±0.41	2.42	1	0.12
Strain		1.10	4	0.89
Standard length	0.06±0.09	0.46	1	0.50

表七、多元邏輯回歸分析 LL-NL 和 LN-NN 打鬥處理對有較多輸的經驗之一方(LL-NL 中之 LL 個體與 LN-NN 中之 LN 個體)先展示機率的影響(overall model fit:  $\chi^2_8=7.86$ ,  $P=0.45$ ,  $N=389$ )。

Variable	$b \pm SE$	Likelihood ratio $\chi^2$	$df$	$P$
LL-NL (base line: LN-NN)	0.22±0.20	1.11	1	0.29
Last outcome “W” (base line: L)	-0.28±0.21	1.92	1	0.17
Contest type* Last outcome	-0.44±0.41	1.15	1	0.28
Strain		2.26	4	0.69
Standard length	-0.07±0.09	0.55	1	0.46

表八、多元邏輯回歸分析 LL-NL 和 LN-NN 打鬥處理對有較多輸的經驗之一方(LL-NL 中之 LL 個體與 LN-NN 中之 LN 個體)先攻擊機率的影響(overall model fit:  $\chi^2_8=10.97$ ,  $P=0.20$ ,  $N=386$ )。

Variable	$b \pm SE$	Likelihood ratio $\chi^2$	$df$	$P$
LL-NL (base line: LN-NN)	-0.22±0.21	1.12	1	0.29
Last outcome “W” (base line: L)	-0.19±0.21	0.86	1	0.36
Contest type* Last outcome	-0.69±0.42	2.73	1	0.10
Strain		6.00	4	0.20
Standard length	0.03±0.09	0.11	1	0.74

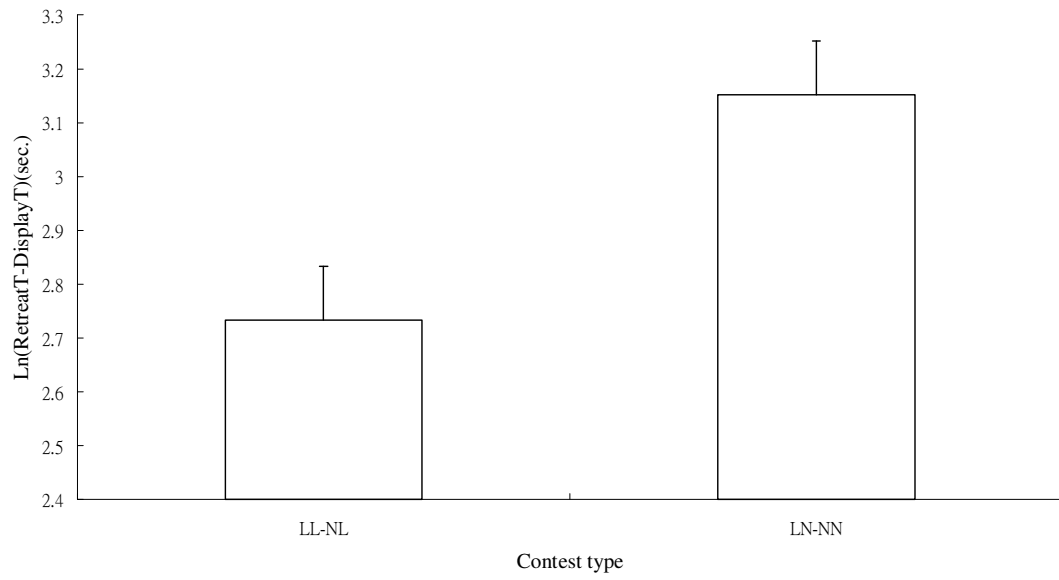
表九、多元邏輯回歸分析 LL-NL 和 LN-NN 打鬥處理對有較多輸的經驗之一方(LL-NL 中之 LL 個體與 LN-NN 中之 LN 個體)獲勝機率的影響(overall model fit:  $\chi^2_8=11.03$ ,  $P=0.20$ ,  $N=389$ )。

Variable	$b \pm SE$	Likelihood ratio $\chi^2$	$df$	$P$
LL-NL (base line: LN-NN)	-0.13±0.21	0.37	1	0.55
Last outcome “W” (base line: L)	-0.10±0.21	0.22	1	0.64
Contest type* Last outcome	1.08±0.42	6.71	1	0.01*
Strain		3.17	4	0.53
Standard length	-0.08±0.09	0.88	1	0.35

表十、勝者與敗者配對之 LL 個體和 LN 個體之獲勝機率（分子為個體獲勝的次數，分母為樣本數）。

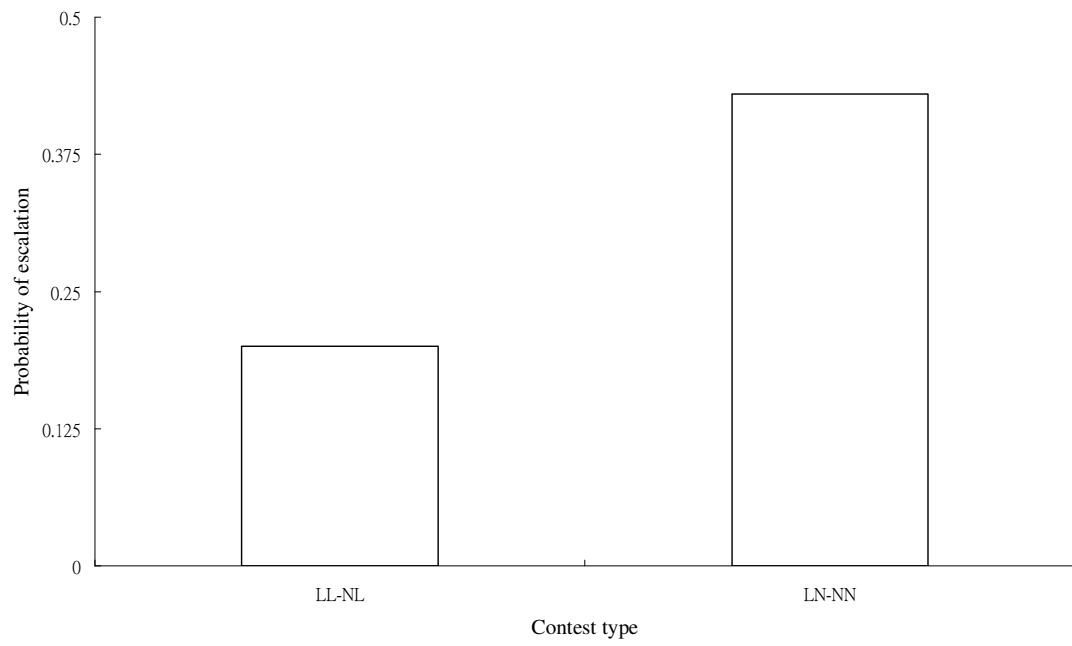
Individual (contest type)	LL (LL-NL)	LN (LN-NN)	Fisher's exact test P value
Winner pairs	$\frac{36}{95}$ (38%)	$\frac{46}{95}$ (48%)	0.19
Loser pairs	$\frac{49}{100}$ (49%)	$\frac{33}{99}$ (33%)	0.03*

圖一、兩種打鬥組(LL-NL 與 LN-NN)之打鬥持續的時間。





圖二、兩種打鬥組(LL-NL 與 LN-NN)發生激烈打鬥的機率。



圖三、兩種打鬥組(LL-NL 與 LN-NN)提早認輸的機率。

