

國立臺灣師範大學生命科學系 碩士論文



紅樹林鱗魚(*Kryptolebias marmoratus*)之勝
者效應與睪固酮、皮質醇之關係研究

Winner effect and its relationship with testosterone
and cortisol in *Kryptolebias marmoratus*

研究生：盧宗楷

Chung-Kai Lu

指導教授：許鈺鸚 博士

Yuying Hsu, Ph. D.

中華民國九十九年二月



謝辭

首先，我要感謝指導教授許鈺鸚博士。師者，所以傳道、授業、解惑也。身為研究者，您對於學術著作的嚴謹及道德感，一直是我所崇敬且冀望學習的，我要感謝您以身作則，為我示範了作為研究者應有的態度。當我閱讀文獻或是進行實驗時遇到困難與疑惑，謝謝您總是盡心回答，知無不言，言無不盡。此外，感謝您特地給我許多額外的機會認識更多其他的研究，像是果蠅的性擇、溪流魚類調查、分子技術等；也鼓勵我勇於發表，多參與研討會及各種不同主題的演講，開拓了我對生物研究的視野。最後，我要感謝您對於這本論文細心的修改與指教，也要感謝您構思設計這個實驗，讓我有機會完成它。

再來，我要感謝我的同窗好友，依涵。幾乎是與妳形影不離的碩士生涯，妳的陪伴與支持幫助我渡過了苦悶與疲累，妳的細心提醒我免於犯錯，妳的記憶力是我倚賴的好幫手，妳向我分享的生活點滴帶給我歡樂與活力。感謝妳，有妳真好！

我要感謝我的爸爸媽媽，花了三年半，謝謝你們的寬容與體諒。我付出的遠超過失去的時間，而我得到的遠多過這本論文與這紙文憑。這段時間，我得到許多寶貴的經驗及教訓，這本論文是結束，也是開始。

我要感謝富萍。當我因實驗室人際關係而混亂痛苦時，妳像是燈塔一般，平和堅定地指引我走下去，謝謝妳在我最脆弱不堪的時候仍然不離不棄，妳是我打從心底重新站起來的力量。

我要感謝筱函。與妳學琴，是我人生中另一次學習與反省的機會。透過學琴，妳讓我領悟到我在學校學不到的事情，在那之後，這本論文才有了重大進展乃至於順利完成。

謝謝 Dr. Ryan Earley 與 Stephanie Wang 對荷爾蒙分析部份的幫忙與指導。謝謝東海卓逸民教授、師大杜銘章教授、呂國棟教授對論文內容的建議。謝謝李壽先教授對實驗儀器的出借。謝謝陳孟馨、鄭光洲對實驗的協助。謝謝張靖、藍怡婷、陳韋侑、陳韻茹在碩士生涯中帶給我的幫助與歡笑。謝謝行政院國家科學委員補助研究經費（計畫編號: NSC97-2621-B-003-005-MY3）

民國 九十九年 二月 十九日

摘要

許多研究發現獲勝經驗使動物在後續打鬥時有較高的攻擊性及獲勝機率 (勝者效應, winner effect), 落敗經驗則有相反的影響 (敗者效應, loser effect)。相較於敗者效應, 勝者效應通常較不易偵測到, 使得研究勝者效應的生理機制較為困難。睪固酮 (testosterone) 及皮質醇 (cortisol) 是與打鬥行為有密切相關的固醇類荷爾蒙, 經常伴隨著動物的獲勝或落敗而變化, 因此被推測可能是獲勝經驗調控後續打鬥行為的生理機制之一。雌雄同體且行自體授精的紅樹林鱗魚 *Kryptolebias marmoratus* (former : *Rivulus marmoratus*) 具有顯著的勝者效應, 而且打鬥行為與體內的睪固酮及皮質醇濃度有關聯性, 是研究勝者效應與荷爾蒙關係的合適物種。本研究透過強制給予 *K. marmoratus* 個體連續三次的獲勝經驗, 探討獲勝經驗前後個體體內睪固酮及皮質醇濃度是否有顯著改變, 以及經驗後睪固酮及皮質醇濃度是否對後續打鬥的行為及勝率有顯著影響。此外, 本研究亦探討 *K. marmoratus* 個體得到獲勝經驗後, 再次參與打鬥時與對手的互動、打鬥結果以及經驗後荷爾蒙濃度, 是否影響其打鬥後的體內荷爾蒙濃度。結果顯示, 連續三次的獲勝經驗顯著地提高個體率先展示、率先攻擊、率先鯰蓋展示及獲勝的機率。然而, 獲勝經驗前後, *K. marmoratus* 體內睪固酮及皮質醇濃度沒有顯著的改變。經驗後睪固酮及皮質醇濃

度亦未對後續的打鬥行為造成顯著的影響。然而，打鬥後荷爾蒙濃度卻受到後續打鬥時與對手的互動及打鬥結果的影響：相較於在後續打鬥中落敗的個體，打鬥後獲勝個體有顯著較高的睪固酮及顯著較低的皮質醇濃度。根據本研究的結果，獲勝經驗應非透過改變 *K. marmoratus* 個體體內睪固酮及皮質醇的濃度以引發勝者效應。本論文並針對其他可能與勝者效應相關之生理機制如血清素 (serotonin)、或其他荷爾蒙等進行討論。

關鍵字：打鬥行為、勝者效應、類固醇荷爾蒙、皮質醇、睪固酮、挑戰者假說、*Kryptolebias marmoratus*

Abstract

Recent winning and losing experiences have been found to increase and decrease an individual's aggressiveness and probability of winning a subsequent contest, respectively (winner and loser effect). It is harder to find a suitable organism to investigate the physiological mechanisms of the winner effect because it is not as common as the loser effect. Testosterone and cortisol have been shown to correlate with contest behavior and outcome in many animal species and are thus considered possible candidates for the physiological mechanisms underlying winner and loser effect. *K. marmoratus* displays both winner and loser effects and its contest behaviors correlate with its testosterone and cortisol levels, which makes the fish ideal for investigating the relationship between the winner effect and the two hormones. I gave individuals of the fish three winning experiences to investigate whether testosterone and cortisol played important roles in mediating the winner effect in the fish. The results of the study showed that the winning experiences did not have significant effects on post-experience testosterone or

cortisol levels, and that post-experience testosterone and cortisol levels did not have significant relationships with the fish's subsequent contest behavior or outcome. Interestingly, the fish's subsequent contest behavior and outcome appeared to influence its post-contest testosterone and cortisol levels: winners of the subsequent contests had higher testosterone but lower cortisol levels than the losers. I concluded from these results that although these two hormones may have important relationships with the fish's contest behavior, they are not responsible for mediating the winner effect in the fish. Physiological mechanisms that might be important to the winner effect of the fish are discussed.

Key words: contest behaviors, winner effect, steroid hormones, cortisol, testosterone, the challenge hypothesis, *Kryptolebias marmoratus*

目次

謝辭	I
摘要	III
目次	VII
第一章 緒論	1
第一節 動物的打鬥	1
第二節 勝者效應/敗者效應	3
第三節 荷爾蒙與打鬥行爲	8
第四節 勝者效應與荷爾蒙	12
第五節 研究目的	13
第二章 研究材料與方法	15
第一節 實驗物種	15
第二節 實驗設計	17
第三節 實驗方法	18
第四節 統計分析	24
第三章 實驗結果	27
第一節 基礎荷爾蒙濃度	27
第二節 經驗後荷爾蒙濃度	28
第三節 獲勝經驗與荷爾蒙對打鬥行爲的影響	29
第四節 打鬥後荷爾蒙濃度	33
第四章 討論	35
第一節 獲勝經驗與勝者效應	35
第二節 經驗後荷爾蒙濃度與勝者效應	36
第三節 打鬥後荷爾蒙濃度	40
第四節 其他因子與荷爾蒙濃度	43
第五節 其他生理機制與勝者效應	45
參考文獻	50
圖表	60



第一章 緒論

第一節 動物的打鬥

動物為獲取自然界中有限的重要資源(resource)，例如食物 (Price & Ydenberg, 1995)、領域 (Stamps & Krishnan, 1997)、配偶 (Stockley, et al., 1997) 等，需與其他個體進行競爭 (competition)。競爭個體的直接互動可能使雙方獲取資源的效率降低，產生干擾性競爭 (interference competition)，其中打鬥 (fighting) 是較為激烈的競爭形式。參與打鬥可能付出的代價 (costs) 包括：時間及能量的損失 (Hack, 1997)、受傷或死亡的可能 (Adams et al., 1998)、被捕食風險的提高 (Diaz-Uriarte, 1999)等，這些可能的代價會影響動物打鬥時的決策 (Maynard Smith & Parker, 1976; Hammerstein & Parker, 1982)。

打鬥時可能付出的代價與打鬥能力 (fighting ability) 有關：個體的打鬥能力越好，自身承受的代價越低，使對手承受的代價越高 (Maynard Smith, 1974; Parker, 1974; Enquist, et al., 1990; Mesterton-Gibbons et al., 1996; Castro et al, 2006)。因此，動物若能評估 (assess) 敵我間打鬥能力之差異，便可迴避打鬥能力較好的對手，減少承受的代價 (Enquist & Leimar, 1983; Rutte et al., 2006)。

動物可藉由對手的特徵 (trait)，例如體重 (body mass in

white-tailed deer, *Odocoileus virginianus*, Taillon & Côté, 2006) 、武器特徵及大小 (weapon size and character in fiddler crabs, *Uca annulipes*, Jennions, 1996) 、表面積 (lateral surface in green swordtail fish, *Xiphophorus helleri*, Beaugrand et al., 1991) 、婚姻色 (nuptial coloration in sand lizard, *Lacerta agilis*, Olsson, 1994) 等，評估對手的打鬥能力。次序評估模式 (sequential assessment model, Enquist & Leimar, 1987; Enquist, et al., 1990) 即主張：「打鬥是動物互相評估打鬥能力的過程，判斷自身打鬥能力較弱的個體即會認輸；然而，評估值與實際的打鬥能力間存有誤差 (error)：越精確的評估方式產生的誤差越小，但伴隨的代價越大。」因此，次序評估模式預期：為了避免不必要的損失，只有因雙方打鬥能力近似，而需要極精確的評估方式以「正確」判斷敵我高下時，動物才願意承受最大的評估代價；在打鬥中，動物應以代價低 (精確度低) 的互動方式開始評估，依序進展至代價較高 (精確度高) 的互動方式，直到一方正確判斷自身較弱而認輸為止。舉例來說，金眼短鯛 (cichlid, *Nannacara anomala*, Enquist et al., 1990) 的體重是打鬥能力的指標；若打鬥雙方體重差異懸殊，藉著傷害性低 (代價低) 的展示 (如張鰭、側身展示) 即可分曉勝負；但若雙方體重類似，打鬥通常會由展示逐漸進展到傷害性高 (代價高) 的攻擊行為 (如咬、纏繞)，勝負才會明朗。

除了與當下對手的互動之外，動物亦可藉由過去的打鬥經驗 (fighting experience) 來評估自身的打鬥能力。舉例來說，雄性銀斑蜘蛛 (*Argyrodes antipodiana*) 的體重及體長是與生俱來的打鬥能力指標：體重越重則獲勝機率越大，體長越長則攻擊性越高。當體重及體長類似，過去打鬥經驗卻不相同的銀斑蜘蛛打鬥時，獲勝經驗 (winning experience) 會使個體展現較多的威嚇行爲並且有較高的獲勝機率，過去的落敗經驗 (losing experience) 則使蜘蛛展現較多的警戒與撤退行爲，類似於體長及體重不同者打鬥的過程與結果 (Whitehouse, 1997)。由於打鬥經驗不會改變銀斑蜘蛛自身或對手的體重及體長 (打鬥能力)，Whitehouse (1997) 推論獲勝/落敗經驗應是透過提高/降低動物對自身打鬥能力的評估，而影響個體後續打鬥的行爲及勝負：獲勝經驗提高個體的攻擊性及獲勝機率，落敗經驗則降低之。此類獲勝或落敗經驗影響未來打鬥行爲及勝負的現象，統稱為勝者效應 (winner effect) 或敗者效應 (loser effect)(Hsu et al., 2006)。

第二節 勝者效應/敗者效應

勝者效應/敗者效應普遍存在動物的打鬥行爲中 (Hsu et al., 2006; Rutte et al., 2006)。一般而言，檢測勝者/敗者效應的方法是先給予實驗個體獲勝/落敗的經驗，間隔一段特定時間後，(1) 讓實驗個體與打

鬥能力相近但近期沒有打鬥經驗的個體互相打鬥，或(2) 讓得到不同經驗（獲勝或落敗）的實驗個體互相打鬥；再檢測實驗個體的行爲及勝率差異。然而，不同研究對於於勝者效應/敗者效應是否存在以及其影響程度大小的結論不一，這些研究結果上的差異，可能部分源自於研究方法與物種的不同，以下詳細介紹之：

一、經驗的給予方式

一般而言，給予動物獲勝或落敗經驗的方法有二，分別是 (1) 隨機選擇 (random selection)：研究者隨機給予實驗個體強制獲勝（強制其與弱小個體打鬥）或強制落敗（強制其與強大個體打鬥）經驗 (Hsu & Wolf, 1999; Hsu & Wolf, 2001) 或 (2) 自我選擇 (self-selection)：研究者使實驗個體兩兩配對打鬥，勝者便得到獲勝經驗，敗者則得到落敗經驗 (Schuett, 1997)。自我選擇的方法，與動物在自然界中得到獲勝/落敗經驗的情景類似：善於打鬥者容易獲勝，拙於打鬥者容易落敗。因此雖然得到獲勝經驗的個體容易再度獲勝（勝者效應），得到落敗經驗的個體容易再度落敗（敗者效應），這些效應卻可能源自於獲勝與落敗個體本身打鬥能力的差異，而非源自經驗的不同 (Beaugrand & Goulet, 2000)。若使用隨機選擇，個體所獲得的經驗種類與打鬥能力無關，則能避免上述的質疑 (Chase et al., 1994;

Bégin et al., 1996)。

二、經驗效應的衰退時間

勝者/敗者效應會隨著時間而衰退 (decay)，在給予經驗後不同的時間點測試勝負經驗之效應，會得到不同的結果。舉例而言，螯蝦 (crayfish, *Orconectes rusticus*) 得到獲勝經驗 20 分鐘後，擊退打鬥能力近似之對手的機率是 80%，但 60 分鐘後則降為 50% (Bergman et al., 2003)。翻車魚 (Pumpkinseed sunfish, *Lepomis gibbosus*) 的勝者效應在得到獲勝經驗 15 分鐘內仍存在，60 分鐘後則消失 (Chase et al., 1994)。落敗經驗在 24 小時內會顯著降低紅樹林鱗魚 (*Kryptolebias marmoratus*) 於打鬥中先進行展示或攻擊的機率，但 48 小時後則無顯著影響 (Hsu & Wolf, 2001)。綜上所述，測量時間點的選擇，對是否能成功偵測到勝者/敗者效應具有重要的影響。

三、經驗的次數

獲勝/落敗經驗的次數會影響勝者/敗者效應的強弱，某些物種需要較多次的經驗才會引發顯著的經驗效應。舉例而言，加州小鼠 (California mouse, *Peromyscus californicus*) 得到的獲勝經驗越多，未來獲勝的機率越高：三次的獲勝經驗使個體未來的勝率提升至 100%，

但一次的獲勝經驗卻無法造成顯著的勝率改變 (Oyegbile & Marler, 2005)。兩次的獲勝經驗使紅樹林鱗魚 (*K. marmoratus*) 在後續打鬥中的勝率顯著提高，但一次獲勝經驗無此效應 (Hsu & Wolf, 1999)。因此，經驗給予次數的設計，也會影響勝者/敗者效應的偵測。

儘管，研究方法與物種的差異造成了勝者/敗者效應研究的多樣化結果，這些研究卻指出一項共通的現象：敗者效應較勝者效應更為顯著且持久 (Hsu et al., 2006)。顯著性部分，Hsu 等人回顧勝者/敗者效應的研究後發現：僅有 56% 關於獲勝經驗與打鬥行爲的研究成功偵測到勝者效應，卻有 93% 關於落敗經驗與打鬥行爲的研究成功偵測到敗者效應；即便是針對同一物種同時探討獲勝及落敗經驗，成功偵測到敗者效應的比例 (92%) 仍遠高於勝者效應 (54%) (Hsu et al., 2006)。持續時間部份，同時具有勝者及敗者效應的物種，例如藍腳鰹鳥 (Blue-footed goby, *Sula nebouxi*) 的敗者效應比勝者效應多延續至少 4 天 (勝者效應 < 6 天, 敗者效應 > 10 天) (Drummond & Canales, 1998)；翻車魚的敗者效應至少較勝者效應多維持半小時 (勝者效應 < 1 小時, 敗者效應 > 1.5 小時)(Chase et al., 1994; Beacham & Newman, 1987)。

敗者效應比勝者效應更為持久且常見可能有其適應上的理由：自

自然界中，打鬥能力較弱的個體若能行使較保守的打鬥策略（如避免參與打鬥或遇到衝突時提早撤退），便可減少參與打鬥卻落敗時所造成的損失（時間、能量、受傷等）；而落敗，通常代表著個體的打鬥能力較弱，因此落敗後的動物應該會行使較保守的打鬥策略，造成敗者效應（Hsu et al., 2006）。另一方面，雖然獲勝代表著個體應有較強的打鬥能力，但連續不斷的打鬥會導致疲累或受傷，這種額外的代價，可能會減弱獲勝經驗提高動物參與未來打鬥及提高攻擊性的效應，使得動物獲勝後的行為變化不比落敗後明顯（Hock & Huber, 2009）。

儘管如此，勝者效應仍存在於自然界中（Hsu et al., 2006），而關於勝者效應適應上的理由仍然不清楚（Rutte et al., 2006），此外，也並不了解勝者效應與敗者效應是否有共同的演化機制。過去有研究顯示，調控慈鯛魚（*Oreochromis mossambicus*）勝者效應的內在生理機制與調控敗者效應者不同（Oliveira et al., 2009），顯示勝者/敗者效應可能透過不同的演化途徑形成。因此，了解勝者效應的生理機制，有助於對勝者效應形成的探討；雖然目前這類的研究很少，但研究者普遍認為，有鑒於荷爾蒙（hormones）與打鬥行為的密切相關，勝者效應可能是經由荷爾蒙所調控的（Schuett et al., 1996; Trainor et al., 2004; Oyegbile & Marler, 2005; Oyegbile & Marler, 2006; Earley et al., 2006），下文將針對此論點進行探討。

第三節 荷爾蒙與打鬥行爲

荷爾蒙是細胞間溝通並引發反應的化學物質。動物腦內的下視丘 (hypothalamus) 接收來自身體各部位的神經訊息後，調控前腦下垂體 (anterior pituitary) 分泌促激素 (tropic hormone, 如促濾泡激素, FSH ; 促腎上腺皮質激素, ACTH 等), 引發內分泌腺體 (endocrine gland, 如腎上腺皮質, adrenal cortex 或睪丸, testis) 分泌各種荷爾蒙, 構成各類型的神經內分泌系統 (neuroendocrine system), 如下視丘 — 腦下垂體 — 性腺系統 (hypothalamus-pituitary-gonadal gland, HPG axis) 或下視丘 — 腦下垂體 — 腎上腺皮質系統 (hypothalamus-pituitary-adrenal cortex, HPA axis), 調控動物許多的行爲與特徵 (Consten et al, 2001; Trainor et al., 2004)。

荷爾蒙調控打鬥行爲的研究, 起源於十九世紀德國生理學家切除公雞睪丸的實驗 (Berthold, 1849; Soma, 2006): 公雞去勢後攻擊性會顯著降低, 若重新移植睪丸其攻擊性便會恢復; 當時認為, 睪丸會分泌某種物質影響公雞的打鬥行爲 (如今證實是睪固酮, testosterone)。

荷爾蒙調控打鬥行爲的研究由此發展, 至今主要可以分爲兩個類型 (Nelson, 2006): (1) 發育期調控 (organizational regulation) 及 (2) 促進型調控 (activational regulation) 或抑制型調控 (suppressional

regulation)。發育期調控是指荷爾蒙對發育期動物的長期影響，例如出生時體內睪固酮的含量，會影響老鼠成年後對外加睪固酮的敏感度 (Peters et al., 1972)；發育期間荷爾蒙影響其受器 (receptor) 數量與分佈的改變可能是造成此影響的原因 (Bentvelsen et al., 1995)。促進型/抑制型調控，是指荷爾蒙濃度的短暫變化促進或抑制打鬥行爲的表現；藉此，動物可隨外在的刺激展現不同程度的攻擊行爲。舉例來說，睪固酮濃度的上升會增強雄羔羊的攻擊行爲 (Ruiz-de-la-torre & Manteca, 1999)；而皮質酮 (corticosterone) 濃度的上升則抑制了綠變色蜥 (green anole lizard, *Anolis carolinensis*) 的攻擊行爲 (Yang & Wilczynski, 2003)。

由於勝者效應通常會隨著時間而衰退，若獲勝經驗是透過荷爾蒙調控打鬥行爲，應屬於促進或抑制型調控。而在過去，促進/抑制型調控的研究主要集中於雄性素 (Hirschenhauser et al., 2004; Wingfield, 2005; Hirschenhauser & Oliveira, 2006; Soma, 2006)。睪固酮是許多動物體內最重要的雄性素，經由 HPG axis 或 HPA axis 由性腺 (主要) 或腎上腺皮質 (極少量) 所分泌，影響生物肌肉的發育、第二性徵的成熟、精子的製造等等。睪固酮被發現與打鬥行爲有密切關係 (Wingfield et al., 2001; Soma, 2006)。因此挑戰者假說 (The challenge hypothesis, Wingfield et al., 1990)主張：「動物體內的睪固酮濃度會因

應其他個體的挑戰而顯著提升，促使動物展現較多（或較強烈）的領域或打鬥行爲；睪固酮濃度提升的程度越大，動物越容易取得勝利，因此獲勝個體的睪固酮濃度通常會較高」。挑戰者假說在鳥類研究中受到支持後 (Wingfield et al., 1999; Wingfield, 2005; Goymann et al., 2007) ，亦在一些魚類中獲得驗證 (Hirschenhauser et al., 2004)；除此之外，最近研究脊椎動物與挑戰者假說的文獻回顧顯示，有超過 75% 的研究符合此假說預測（優勢個體的睪固酮濃度較高，而睪固酮濃度提升會增加個體的攻擊性），顯示睪固酮會促進動物的打鬥行爲。

另外，由於打鬥被視爲一種社會壓力 (Kruk et al., 2004)，因此壓力荷爾蒙 (stress hormones) 亦被視爲調控打鬥行爲的可能因子。一般而言，動物面對壓力時體內有兩種壓力反應途徑：(1) 短期壓力反應 (short-term stress response)：神經訊號經由下視丘—脊椎—腎上腺髓質 (hypothalamus-spinal cord-adrenal medulla) 引發腎上腺皮質素 (epinephrine) 或副腎上腺皮質素 (norepinephrine) 的分泌，造成血糖、血壓的瞬間上升以應付緊急情況，以及(2) 長期壓力反應 (long-term stress response)：由前腦下垂體分泌的促腎上腺皮質激素，引發腎上腺皮質或間腎細胞 (interrenal cells, 魚類, Consten et al., 2001) 分泌糖皮質素 (glucocorticoid) 或礦物性皮質素 (mineralocorticoid)，以引發多種面對壓力的反應。

這些壓力荷爾蒙中，糖皮質素與打鬥行爲的關係最爲密切（魚類及靈長類主要是皮質醇 (cortisol)，其餘動物主要是皮質酮 (Consten et al., 2001))。舉例來說，北極紅點鮭 (arctic charr, *Salvelinus alpinus*) 建立位階時，體內的皮質醇濃度與遭受的攻擊次數成正比 (Elofsson et al., 2000)；落敗的慈鯛魚 (*Archocentrus nigrofasciatus*) 體內皮質醇濃度會隨著打鬥的激烈程度而顯著變化 (Earley et al., 2006)；黑猩猩 (chimpanzee, *Pan troglodytes*) 一天中進行攻擊行爲的次數越多，午後尿液中的皮質醇濃度越高 (Muller & Wrangham, 2004)。這些研究顯示，打鬥的內容會影響糖皮質素的濃度。

除此之外，糖皮質素亦會影響打鬥行爲。舉例而言，慈鯛魚在落敗前的皮質醇濃度越高，與對手進行互鬥的次數及時間就越多 (Earley et al., 2006)；紅樹林鱗魚 (*K. marmoratus*) 獲勝後追擊對手的次數，受到自身皮質醇濃度的顯著影響 (Earley & Hsu, 2008)。這些例子顯示，糖皮質可能調控著打鬥行爲的強度或形式。

睪固酮與糖皮質素可能同時影響打鬥行爲，例如紅樹林鱗魚率先挑釁與獲勝的機率，與體內的皮質醇濃度呈負相關，而與睪固酮濃度呈正相關 (Earley & Hsu, 2008)。此外，有文獻指出糖皮質素的提升會抑制睪固酮的分泌 (Consten et al., 2001; Pankhurst & Van Der Kraak, 2000; Popma et al., 2007)，表示兩種荷爾蒙可能會互相影響。因此，

雖然睪固酮與糖皮質素都可能影響打鬥行爲，進而成爲調控勝者效應的生理因子，但此過程可能是相當複雜的。

第四節 勝者效應與荷爾蒙

獲勝經驗可能透過動物體內短暫的荷爾蒙變化，促進個體的後續打鬥行爲 (Trainor et al., 2004) 之想法由來已久：1960年 Bevan 等人，主張雄鼠去勢後因無法製造睪固酮，獲勝經驗對行爲的影響應消失 (Bevan et al., 1960)；Leshner (1983) 主張得到獲勝經驗後，老鼠體內的 HPA axis 會被激活而造成皮質酮濃度的提升 (Leshner, 1983)。然而，獲勝經驗是否透過荷爾蒙變化促進打鬥行爲而造成勝者效應，目前仍不清楚。過去有研究者利用自我選擇方式使動物獲勝，再透過檢測動物的荷爾蒙及後續打鬥行爲，推論荷爾蒙與勝者效應的關係 (Schuett et al., 1996)；然而這些研究無法排除自我選擇的實驗方式下，獲勝個體（打鬥能力較好）本身的荷爾蒙狀況可能就與族群平均值不同的質疑。

一份加州小鼠的研究中發現：雄鼠得到的獲勝經驗越多，在後續打鬥中獲勝的機率就越高（勝者效應），而打鬥後睪固酮濃度也提升越多 (Oyegbile & Marler, 2005)。雖然此研究使用隨機選擇的方式，

但並未測量得到獲勝經驗後（打鬥開始前）的睪固酮量，因此無法得知獲勝經驗是否改變睪固酮濃度，亦無法得知經驗後睪固酮濃度是否與後續打鬥行為的變化有關聯性，因此，此研究並未直接證實睪固酮濃度的改變為勝者效應的生理機制。

另一方面，有研究嘗試透過強制給予動物獲勝經驗並控制其荷爾蒙變化，來建立勝者效應與荷爾蒙的關係：研究者將加州小鼠去勢，並透過隨機選擇給予其獲勝經驗，接著施打外加藥劑（實驗組：睪固酮；對照組：生理食鹽水），結果顯示實驗組有顯著的勝者效應，而對照組沒有（Trainor et al., 2004）。雖然，此研究證實獲勝經驗必須伴隨著睪固酮濃度的短暫提升，才能引發加州小鼠的勝者效應，但由於無法排除打鬥行為的改變可能單純源自於外加的睪固酮，因此亦未能建立荷爾蒙與勝者效應的關係。

第五節 研究目的

總結而論，雖然睪固酮、糖皮質素與打鬥行為有密切關聯，獲勝經驗是否透過睪固酮或糖皮質素的改變，調控後續的打鬥行為而引發勝者效應，至今則仍未明瞭，故本研究將針對此點加以探討。

我選擇使用紅樹林鱗魚 (*Kryptolebias marmoratus*) 作為實驗物

種，優點在於：(1) *K. marmoratus* 過去被證實有顯著的勝者效應，而此效應可延續至少 48 小時，此外，獲勝經驗越多，未來打鬥的勝率越高 (Hsu & Wolf, 1999; Hsu & Wolf, 2001) ；(2) 睪固酮、皮質醇被證實與 *K. marmoratus* 的打鬥行為相關：體型不等的 *K. marmoratus* 進行打鬥時，體型較大之個體打鬥前的睪固酮濃度越高，其率先攻擊的機率越高，獲勝後追擊對手的次數越多；此外，對手打鬥前的皮質醇濃度越高，體型較大之個體率先攻擊及獲勝的機率也越高；而經由激烈打鬥而落敗之個體，睪固酮及皮質醇濃度會顯著提升 (Earley & Hsu, 2008)。綜合這些優勢，*K. marmoratus* 是相當適合研究勝者效應與睪固酮、皮質醇關係的物種。

為瞭解勝者效應與睪固酮、皮質醇的關係，本研究 (1) 利用隨機選擇給予 *K. marmoratus* 連續三次的強制獲勝經驗，並檢測這些經驗對後續打鬥行為的影響；(2) 檢測獲勝經驗前後，*K. marmoratus* 個體之睪固酮及皮質醇濃度是否改變；(3) 檢測獲勝經驗後，睪固酮與皮質醇濃度對後續打鬥行為及勝率的影響。此外，由於前人研究證實 *K. marmoratus* 的勝者效應會隨著時間而衰退 (Hsu & Wolf, 1999)，本研究加入衰退時間的因子，若勝者效應是經由睪固酮、皮質醇所調控，勝者效應隨時間衰退的情形，應與睪固酮、皮質醇濃度隨時間衰退的情形類似。

第二章 研究材料與方法

第一節 實驗物種

Kryptolebias marmoratus (原名 *Rivulus marmoratus* , Costa, 2004) 是目前世界上發現唯一雌雄同體 (hermaphroditism) , 具有同型合子 (homogeneous , 但貝里斯 Belize 的族群具有高比例的異型合子) 且可行自體授精 (self-fertilizing) 的脊椎動物。主要分佈於大西洋/加勒比海盆西緣 , 範圍與紅樹林種 *Rhizophora mangle* 重疊 , 北起佛羅里達州 (Florida, USA) , 沿著巴哈馬 (Bahamas) 東岸往南延續至巴西 (Brazil) 北端 (Harrington, 1961) 。其適應力強 , 為廣鹽性 (10 ~ 80ppt) 之兩棲性鱗魚 (Taylor, 2000) , 離水或遇旱時可藉由暫時改變腮絲構造並降低整體代謝渡過 (Ong et al., 2007) , 常可在潮濕朽木的天然孔洞中發現其群聚的現象 (Taylor et al., 2008) 。

雌雄同體個體於實驗室中無明顯生殖週期 , 受精卵自魚體產出後約 3 ~ 5 天可孵化為幼魚 , 3 ~ 6 個月後幼魚達性成熟 (Harrington, 1963) , 絕大部分發育為雌雄同體 , 僅少數發育初級雄性 (primary male) ; 此外雌雄同體個體的卵巢退化則成為為次級雄性 (secondary male) (Sakakura & Noakes, 2000) , 雄性之精子可於實驗室中與未受精卵結合 , 保留了此物種進行有性生殖的可能性 (Mackiewicz et al.,

2006; Taylor et al., 2001)。

本研究使用由 Dr. D. Scott Taylor 提供之五個源自不同地理區的品系，分別為：RHL (巴哈馬聖薩爾瓦多島)、DAN2K (貝里斯)、SLC8E (美國佛羅里達州)、VOL (美國佛羅里達州)、HON9 (宏都拉斯)。本實驗室第一代個體於 2002 年 10 月到 12 月進口<防疫二字第 091414621 號>，而本研究使用本實驗室繁殖的第二代至第五代個體。飼養環境上，出生後的幼魚在一星期內會被單獨放置於裝有約 500ml 人工調製海水 (25ppt，海水素廠牌為 Instant Ocean® Sea Salt 及 Coralife® Salt) 的半透明聚丙烯 (pp) 容器 ($10 \times 10 \times 10 \text{ cm}^3$) 中，盒外貼有識別編碼 (根據個體的品系及出生日期編號)。實驗室光週期為 14(L):10(D)，溫度設定在攝氏 25 度 ($\pm 2^\circ\text{C}$)。餵食時間固定在 10:00 至 12:00，以新孵出的豐年蝦 (artemia) 幼蟲進行餵養，為保持水體受到排泄物污染，固定兩星期換水一次。

第二節 實驗設計

為探討勝者效應隨時間衰退的情形，本研究給予兩種實驗處理：

(1) 經驗處理：分別是三次獲勝經驗 (WWW) 或三次對照經驗 (NNN) 處理；(2) 衰退時間處理：分別是 0 小時 (0-hour delay)、或 24 小時 (24-hour delay)、或 7 天 (7-day delay) 處理。兩種處理將實驗區分為六個實驗組別 (2×3 ，表一)，每個實驗組別樣本數為 30，平均分散於五個品系中 (6 隻個體/品系)，總樣本數為 180。實驗處理完成後，使實驗個體 (focal individual) 參與打鬥，檢測其打鬥行為隨經驗及衰退時間處理變化的情形。

為探討睪固酮、皮質醇與勝者效應的關係，本研究檢測：(1) 實驗處理前，實驗個體的睪固酮、皮質醇濃度 (基礎荷爾蒙濃度 baseline hormone level)；(2) 實驗處理後，實驗個體的睪固酮、皮質醇濃度 (經驗後荷爾蒙濃度 post-experience hormone level)；以及 (3) 實驗處理完成而打鬥測試結束後，實驗個體的睪固酮、皮質醇濃度 (打鬥後荷爾蒙濃度 post-contest hormone level)。

本研究流程如 (圖一)：(1) Day 0，個體之選擇、配對實驗個體及隨機決定實驗處理；(2) Day 1，收集、萃取及保存基礎荷爾蒙樣本；(3) Day 2 ~ 4，給予實驗個體經驗處理；(4) Day 4、5、11，給予實驗

個體衰退時間處理；(5) Day 4、5、11，收集、萃取及保存經驗荷爾蒙樣本；(6) Day 4、5、11，進行打鬥以測試勝者效應並收集、萃取及保存打鬥後荷爾蒙樣本。以上步驟完成後，統一進行荷爾蒙的定量分析。各詳細方法於下節 (第三節 實驗方法)說明。

第三節 實驗方法

一、個體之挑選、配對及角色決定

本研究使用八個月大以上 (已達性成熟)，雌雄同體、外觀健康之個體。所有個體都曾有過打鬥經驗，為了控制最近一次打鬥勝負 (前次打鬥勝負，last outcome) 的影響，所有個體在最後一次打鬥後皆已獨自隔離至少一個月。研究開始前，依照品系、前次打鬥勝負結果、標準體長 (吻端至尾鰭軀幹連接點，差異 $< 1 \text{ mm}$) 將個體兩兩配對，將各配對隨機分配至六個實驗組別中，各實驗組別的配對平均標準體長及範圍見表二。各配對中，隨機選擇其一為實驗個體、另一為配對個體 (matched opponent)：實驗個體接受實驗處理，配對個體則為實驗個體打鬥測試時的對手，由於同一對之實驗個體與配對個體之品系與前次打鬥勝負結果相同而標準體長類似，本研究假設兩者的打鬥能力相似，因此打鬥時實驗個體與配對個體的行為差異被預期是

實驗處理造成的影響。

二、荷爾蒙收集、萃取及保存

個體的基礎荷爾蒙與經驗後荷爾蒙於 11:00 開始收集，打鬥後荷爾蒙則於打鬥結束後立即開始收集，所有收集皆持續一小時。

本研究以非侵入式 (non-invasive) 之方法收集魚體釋放於水中的荷爾蒙分子。睪固酮、皮質醇屬於自由類固醇 (free steroid)，會自魚鰓或皮膚自血液擴散至水中，其擴散速率與血液內的荷爾蒙濃度呈顯著的正相關 (Scott & Ellis, 2007)。本研究的收集容器是裝有 200 毫升乾淨人工海水的組合杯 (外層：玻璃燒杯；內層：玻璃漏杯)；收集荷爾蒙時，實驗個體被小心地從飼養盒中撈出並被置入組合杯中，靜置一小時後，實驗個體將與內層的玻璃漏杯一起被拿出，而含有荷爾蒙分子的水樣則留在玻璃燒杯中。此收集方法的優點是：(1) 減少麻醉、抽血等處理對實驗動物造成的壓力；(2) 能多次測量同一隻實驗動物的荷爾蒙狀態；(3) 能測量動物於一段時間內的平均荷爾蒙狀況；(4) 能藉著非犧牲的方式測量小體型生物 (如 *K. marmoratus*) 的內分泌狀態 (Scott & Ellis, 2007；Earley & Hsu, 2008)。

荷爾蒙收集結束後，利用固相萃取法 (solid phase extraction, Scott et al., 2001)，以 C18 固相萃尿管 (C18 solid phase extraction columns, Lichrolut RP-18, 500mg, 3.0ml, Merck) 萃取水樣中的荷爾蒙分子

(Earley & Hsu, 2008)。其步驟為：(1) 活化：利用空氣幫浦及真空裝置汲取試藥級甲醇 (methanol, MEOH, 99.9%) 2mm 通過萃尿管兩次 (2mm × 2 = 4mm)，再以 2mm 二次水 (ddH₂O) 通過萃尿管兩次；(2) 荷爾蒙抓取：將含有荷爾蒙之水樣通過萃尿管，萃尿管經活化步驟後，管內產生之凡德瓦力能抓取荷爾蒙分子；(3) 清洗萃尿管：以 2mm 二次水通過萃尿管兩次，以洗去殘留於萃尿管中的鹽類；(4) 保存：以封模蠟 (parafilm) 將萃尿管密封，保存入-80°C 冰箱保存。

三、經驗處理

經驗處理固定於 10:00 至 11:00 間完成。給予獲勝經驗處理時，本研究利用隨機選擇，讓實驗個體與同品系但體型較小 (差異 > 2mm)、且有多次落敗經驗 (>2 次) 的對手 (standard loser, STL) 打鬥，由於 STL 幾乎不主動攻擊且經常率先認輸，因此可強制使實驗個體得到獲勝經驗 (Hsu & Wolf, 1999; Hsu & Wolf, 2001)；另一方面，對照組的實驗個體在經驗處理時不會遭遇對手，因此可強制使其得到對照經驗。

本研究的經驗處理共持續三天，每天給予一次經驗，皆於打鬥缸中完成。打鬥缸為玻璃材質 (12 × 8 × 20 cm³)，三面覆蓋黑色的珍珠板或保麗龍板 (僅留一面觀察用)，上方照射日光燈，缸底鋪有 3 ~ 4 cm 高花色底質石，水深約 16 cm。打鬥缸中央，可移動的黑色隔板

將打鬥缸區隔為兩個大小相同的空間 ($6 \times 8 \times 20 \text{ cm}^3$)，每個隔間的水面浮有黑色保麗龍板 ($1.5 \times 2 \text{ cm}^2$) 提供陰影遮蔽。給予獲勝經驗時，實驗個體與 STL 被分別置於黑色隔板的兩側空間 (左右隨機)，餵食少許新鮮豐年蝦並等待 20 分鐘後 (使魚適應打鬥缸)，抽開隔板使兩者打鬥；滿足：(1) 實驗個體進行攻擊；(2) STL 認輸撤退且不再還擊兩條件後，定義實驗個體得到一次獲勝經驗，隨即隔開實驗個體與 STL，並紀錄從隔板抽開至得到獲勝經驗間經過的時間 (經驗訓練時間)。給予對照經驗時，實驗個體被隨機置於隔板的一側，餵食少許新鮮豐年蝦，等待 20 分鐘後抽開隔板，滿足：(1) 實驗個體進行自由游動；(2) 經過與實驗組相同的經驗訓練時間兩條件後，定義其得到一次對照經驗。

每次經驗給予完成，將實驗個體置回其飼養盒中，靜置至下次處理。過程中，沒有發生魚體外表明顯受傷的狀況。實驗個體與三個不同的 STL 打鬥而得到三次獲勝經驗，如此可避免其在得到第一次獲勝經驗時對 STL 建立個體認知而對第二、三次獲勝經驗造成影響。

四、衰退時間處理

經驗處理結束後，實驗個體被置於各自的飼養盒中，經過 0 小時 (0-hour delay)、或 24 小時 (24-hour delay)、或 7 天 (7-day delay) 後，

進行打鬥測試。靜置期間，每天固定於 10:00 餵食新鮮豐年蝦一次。

五、打鬥測試

打鬥測試固定於 14:00 開始進行。爲了避免經驗後荷爾蒙收集過程對實驗個體造成太大的壓力，過度影響其打鬥行爲；經驗後荷爾蒙收集完畢後 (12:00)，實驗個體與配對個體被分別置入打鬥缸中隔板的兩側空間 (左右隨機，打鬥缸設置如上文所述)，待其適應一個半小時後餵食少許豐年蝦 (約十隻)。14:00 時，將隔板抽開讓雙方打鬥，並記錄打鬥行爲及勝負 (現場紀錄及錄影)。勝負分曉五分鐘後，打鬥將強制結束 (以隔板區隔雙方)。若一個小時內沒有打鬥，亦將強制結束雙方互動，並將此類資料歸類於沒有結果 (no result)。

打鬥時，爲辨識實驗個體及配對個體，於打鬥前一天對配對個體進行標記 (mark)：利用消毒後的針，將配對個體的尾鰭薄膜組織劃開 (Hsu et al., 2008)。標記後，配對個體沒有異常狀況，而薄膜組織能兩至三天內再生。本研究從未發現魚體因標記而感染之情況。

打鬥行爲的定義如下 (Hsu et al., 2009) (表三)：(1) 率先展示者 (display initiator)：於打鬥中先轉向或游向對手的個體；(2) 率先鰓蓋展示者 (gill display initiator)：於展示時先將鰓蓋外擴的個體；(3) 率先攻擊者 (attack initiator)：先快速游向、咬擊或碰撞對手的個體；(4) 激烈打鬥 (escalation)：雙方互相攻擊；(5) 咬嘴 (mouthlock)：雙方

互咬上下顎並甩動身體；(6) 獲勝/落敗個體 (winner/loser)：持續追逐或攻擊對手五分鐘且未遭對手回擊者/上述個體的對手；(7) 撤退時間 (retreat time)：落敗者第一次快速游離獲勝者且從此不再回擊的時間點；(8) 打鬥持續時間 (contest duration)：初次展示至落敗者撤退時間經過的時間；(9) 打鬥後追擊次數 (post-contest attacks)：落敗者撤退後五分鐘內，獲勝者平均每分鐘對其攻擊的次數。

六、荷爾蒙定量分析

本研究採用酵素免疫分析套組 (Cayman Chemical; ACTTM EIA Kits)，此套組已證實能有效分析 *K. marmoratus* 的睪固酮及皮質酮含量 (Earley & Hsu, 2008)。步驟為：(1) 洗提 (elute)：先以 2mm 二次水通過冰封的萃取管兩次以解凍，隨後將 2mm 試藥級乙酸乙酯 (ethyl acetate, EAC) 通過萃取管兩次，透過乙酸乙酯將荷爾蒙分子溶出並收集至硼酸矽酸鹽玻璃管 (borosilicate vials, 6ml)；(2) 乾燥：利用離心濃縮機 (Savant SpeedVac system) 使乙酸乙酯溶液完全乾燥，留下玻璃管內荷爾蒙分子的固態萃取物粉末；(3) 將荷爾蒙的分子固態萃取物粉末溶於 800ml 的酵素免疫緩衝溶液 (EIA buffer)；(4) 根據酵素免疫分析法 (enzyme immunoassay) 的標準步驟，利用酵素免疫分析儀 (Bio-Tek ELx808TM series ultra microplate reader)，以 405nm 波長讀

取吸光值，計算荷爾蒙濃度。

本研究的各種荷爾蒙濃度範圍是：睪固酮 (8.38 ~ 164.53 ng/ml, 平均值 37.87 ~ 43.07 ng/ml, 中位數 32.63 ~ 39.31 ng/ml)；皮質醇 (1.70 ~ 1063.4 ng/ml, 平均值 70.73 ~ 87.43ng/ml, 中位數 40.4 ~ 50.23 ng/ml)。因不符合常態分布，分析時使用自然對數 (natural log) 轉換。荷爾蒙的分析間變異係數 (intra-assay coefficient) 的範圍是：睪固酮 (0.86% ~ 26.38%, 中位數 4.40%)；皮質醇 (2.17% ~ 5.33%, 中位數 3.77%)。分析內變異係數 (inter-assay coefficient) 的範圍是：睪固酮 (13.43%)；皮質醇 (7.87%)。靈敏度 (sensitivity) 的範圍是：睪固酮 (1.52 ~ 5.14 ng/ml)；皮質醇 (2.90~6.86 ng/ml)。

第四節 統計分析

本研究的統計分析可分為三大部分：(1) 實驗處理 (經驗處理 + 衰退時間處理) 對經驗後荷爾蒙濃度的影響；(2) 實驗處理、經驗後荷爾蒙濃度對後續打鬥行為及勝負的影響；(3) 實驗處理、經驗後荷爾蒙濃度、打鬥行為及勝負對打鬥後荷爾蒙濃度的影響。

依照應變數的性質 (數值或類別型資料)，使用多元線性迴歸分析 (multiple linear regression analysis) 或多元邏輯迴歸分析 (multiple logistic regression analysis)。所有迴歸分析中，皆加入「經驗處理」及

「衰退時間處理」作為變數，並加入兩者之交互作用因子以探究經驗處理的影響是否隨衰退時間而變化；此外，「標準體長」、「品系」、「前次打鬥勝負」皆作為控制變項。基礎荷爾蒙濃度、經驗後荷爾蒙濃度、打鬥後荷爾蒙濃度、打鬥持續時間之資料以自然對數轉換，使其符合常態分布假設。所有統計以 JMP 套裝統計軟體 (v.5.0.1; SAS Institute Inc., Cary, NC, USA) 分析完成。

一、 實驗處理對經驗後荷爾蒙濃度的影響

此部分使用多元線性迴歸分析，並加入「基礎荷爾蒙濃度」作為變項，以控制個體間基礎荷爾蒙分泌量的差異。此外，由於睪固酮與皮質醇間可能互相影響，加入「經驗後睪固酮濃度」或「經驗後皮質醇濃度」於彼此的迴歸模型中作為控制變項。

二、 實驗處理、經驗後荷爾蒙濃度對後續打鬥行為及勝負的影響

實驗個體率先展示、率先鯁蓋展示、率先攻擊、激烈打鬥、及獲勝的機率，以多元邏輯迴歸進行分析。打鬥持續時間、打鬥後追擊次數則以多元線性迴歸分析。所有的迴歸模式皆加入「經驗後睪固酮濃度」及「經驗後皮質醇濃度」作為變數，以探討經驗後荷爾蒙濃度對後續打鬥行為及勝負的影響。

「激烈打鬥」被加入於實驗個體獲勝機率、打鬥持續時間、打鬥

後追擊次數的迴歸模型中，因為過去研究顯示，激烈打鬥發生與否會影響這些行爲 (Hsu & Wolf 1999; Earley & Hsu, 2008)；此外，也加入「經驗處理」及「衰退時間處理」各自與「激烈打鬥」因子的交互作用於實驗個體獲勝機率的迴歸模型中，以探討激烈打鬥發生與否，是否會影響實驗處理對獲勝機率的影響。

打鬥後追擊次數的資料區分兩部分：(1) 實驗個體獲勝；(2) 實驗個體落敗，前者代表打鬥後，實驗個體追擊對手；後者代表打鬥後，實驗個體遭到對手追擊。

三、實驗處理、經驗後荷爾蒙濃度、打鬥行爲及勝負對打鬥後荷爾蒙濃度的影響

此部分以多元線性迴歸分析，所有的迴歸模式皆加入「經驗後睪固酮濃度」及「經驗後皮質醇濃度」作為變數。此外，由於打鬥時獲勝或落敗，可能會影響實驗處理對打鬥後荷爾蒙濃度的影響，加入「經驗處理」與「衰退時間處理」各自與「獲勝個體」因子的交互作用。實驗個體追擊或者被對手追擊，也可能影響打鬥後追擊次數對打鬥後荷爾蒙濃度的影響，因此加入「打鬥後追擊次數」與「獲勝個體」因子間的交互作用。最後，加入「打鬥後睪固酮濃度」或「打鬥後皮質醇濃度」至彼此的迴歸模式中，以控制兩者可能的相互影響。

第三章 實驗結果

第一節 基礎荷爾蒙濃度

實驗個體的基礎荷爾蒙濃度在六個處理組別間沒有顯著差異(基礎睪固酮濃度：表四，ANOVA, $F_{5,174} = 0.54$, $P = 0.746$ ；基礎皮質醇濃度：表五，ANOVA, $F_{5,174} = 0.44$, $P = 0.824$)，顯示本研究將實驗個體隨機分配到此六組處理中。

不同品系的 *K. marmoratus* 體內的基礎睪固酮濃度有顯著差異(表六 a, $P = 0.004$): HON9 顯著較 RHL 高 (Tukey multiple comparisons, $P < 0.05$)，其餘品系則介於兩者之間 (圖 3)。實驗個體標準體長 (standard length) 與其基礎睪固酮濃度呈顯著負相關 (表六 a, $P = 0.007$)。前次打鬥勝負 (last outcome) 對基礎睪固酮濃度的影響不顯著 (表六 a, $P = 0.345$)，表示至少一個月前的勝負結果對 *K. marmoratus* 體內睪固酮濃度沒有顯著不同的影響。

不同品系個體間之基礎皮質醇濃度亦有顯著差異(表六 b, $P < 0.0001$)：RHL 顯著較其他品系低 (Tukey multiple comparisons, $P < 0.05$, 圖 4)。前次打鬥勝負對基礎皮質醇濃度的影響不顯著 (表六 b, $P = 0.171$)，表示至少一個月前的勝負結果對 *K. marmoratus* 體內皮質醇濃度沒有顯著不同的影響。此外，實驗個體標準體長與基礎皮質醇濃

度無顯著相關 (表六 b, $P = 0.225$)。

第二節 經驗後荷爾蒙濃度

一、經驗後睪固酮濃度 (post-experience testosterone level) (表七)

經驗處理以及衰退時間處理對 *K. marmoratus* 的經驗後睪固酮濃度沒有顯著的影響 (經驗處理, $P = 0.403$; 衰退時間處理, $P = 0.203$)。實驗個體的標準體長越長, 經驗後睪固酮濃度越低 ($P = 0.003$), 但前次打鬥勝負 ($P = 0.146$) 及品系 ($P = 0.467$) 沒有顯著的影響。基礎睪固酮濃度越高, 經驗後睪固酮濃度就越高 ($P < 0.0001$)。此外, 經驗後皮質醇濃度越高, 經驗後睪固酮濃度也越高 ($P = 0.002$)。

二、經驗後皮質醇濃度 (post-experience cortisol level) (表八)

得到連續三次獲勝經驗的 *K. marmoratus*, 體內皮質醇濃度有較對照組低的趨勢 ($P = 0.0590$); 這個趨勢並不會隨著衰退時間而有明顯改變 (經驗處理 \times 衰退時間處理, $P = 0.193$)。此外, 衰退時間處理有顯著影響 ($P = 0.038$): 衰退時間為 24 小時的經驗後皮質醇濃度, 顯著較衰退時間為 0 小時低 (Tukey multiple comparisons, $P < 0.05$), 7 天則介於兩者之間 (圖 5)。實驗個體之標準體長 ($P = 0.189$)、前次打鬥勝負 ($P = 0.817$)、及品系 ($P = 0.121$) 對經驗後皮質醇濃度沒有

顯著的影響。基礎皮質醇濃度越高，經驗後皮質醇濃度就越高 ($P < 0.0001$)。

第三節 獲勝經驗與荷爾蒙對打鬥行為的影響

一、率先展示 (initiating displays) (表九)

連續三次的獲勝經驗顯著地提高 *K. marmoratus* 在後續打鬥時率先展示的機率 ($P = 0.003$)，但衰退時間並未顯著影響此行為 ($P = 0.691$)，經驗與衰退時間亦無顯著交互作用 ($P = 0.135$)。實驗個體的標準體長 ($P = 0.461$)、前次打鬥勝負 ($P = 0.096$)、及品系 ($P = 0.236$) 不會影響其率先展示的機率。經驗後睪固酮濃度 ($P = 0.677$) 及經驗後皮質醇濃度 ($P = 0.425$) 對實驗個體率先展示的機率亦無顯著影響。

二、率先攻擊 (initiating attacks) (表十)

連續三次的獲勝經驗顯著地提高 *K. marmoratus* 在後續打鬥中率先攻擊的機率 ($P = 0.036$)，但衰退時間並未顯著影響此行為 ($P = 0.432$)，經驗與衰退時間無顯著交互作用 ($P = 0.281$)。前次打鬥獲勝配對中的實驗個體，率先攻擊的機率顯著較前次打鬥落敗配對中的實驗個體低 ($P = 0.042$)。實驗個體的標準體長 ($P = 0.369$)、品系 ($P =$

0.618) 對率先攻擊的機率沒有顯著影響。經驗後睪固酮濃度 ($P = 0.465$) 及經驗後皮質醇濃度 ($P = 0.713$) 對實驗個體率先攻擊的機率沒有顯著影響。

三、激烈打鬥 (escalation) (表十一)

連續三次的獲勝經驗有提高 *K. marmoratus* 與對手進行激烈打鬥之機率的趨勢 ($P = 0.057$)，衰退時間則沒有顯著影響 ($P = 0.813$)，經驗與衰退時間無顯著交互作用 ($P = 0.673$)。實驗個體的標準體長越長，與對手進行激烈打鬥的機率就越高 ($P = 0.001$)。此外，品系有顯著影響 ($P = 0.043$)：RHL 發生激烈打鬥的機率顯著較 DAN2K 及 VOL 高 (圖 6)。前次打鬥勝負則沒有顯著的影響 ($P = 0.117$)。經驗後睪固酮濃度 ($P = 0.205$) 及經驗後皮質醇濃度 ($P = 0.393$) 對激烈打鬥發生機率沒有顯著的影響。

四、率先鰓蓋展示 (initiating gill displays) (表十二)

由於有部分打鬥 ($n = 19$) 沒有發生鰓蓋展示或無法清楚判斷先行展示鰓蓋的個體，故此分析樣本數減少為 161 組。

連續三次的獲勝經驗顯著地提高 *K. marmoratus* 在後續打鬥中率先鰓蓋展示的機率 ($P = 0.029$)，衰退時間則沒有顯著影響 ($P = 0.248$)，經驗與衰退時間無顯著交互作用 ($P = 0.969$)。實驗個體的標

標準體長 ($P = 0.565$)、前次打鬥勝負 ($P = 0.401$)、與品系 ($P = 0.382$) 皆無顯著影響。經驗後睪固酮濃度 ($P = 0.106$) 及經驗後皮質醇濃度 ($P = 0.805$) 對實驗個體率先鯰蓋展示的機率亦無顯著影響。

五、獲勝機率 (winning probability) (表十三)

連續三次的獲勝經驗顯著地提升 *K. marmoratus* 於後續打鬥中獲勝的機率 ($P = 0.044$)，衰退時間則沒有顯著影響 ($P = 0.587$)，經驗與衰退時間之交互作用不顯著 ($P = 0.735$)。激烈打鬥後，實驗個體獲勝的機率顯著較未發生激烈打鬥時低 ($P = 0.045$)。激烈打鬥與經驗處理的交互作用不顯著 ($P = 0.584$)，但與衰退時間有顯著的交互作用 ($P = 0.013$)：衰退時間為 0 小時及 7 天時，實驗個體在激烈打鬥中的勝率比在非激烈打鬥中的勝率低，但此趨勢在衰退時間為 24 小時之際則相反 (圖 7)。實驗個體的標準體長 ($P = 0.504$)、前次打鬥勝負 ($P = 0.585$)、及品系 ($P = 0.063$) 對實驗個體的獲勝機率皆沒有顯著影響。經驗後睪固酮濃度 ($P = 0.675$) 及經驗後皮質醇濃度 ($P = 0.254$) 對獲勝機率亦沒有顯著影響。

六、打鬥持續時間 (contest duration) (表十四)

連續三次的獲勝經驗對打鬥持續時間沒有顯著影響 ($P = 0.112$)，但衰退時間的影響顯著 ($P = 0.047$)：24 小時衰退時間的打鬥持續時

間，顯著較 7 天衰退時間來得短 (Tukey multiple comparisons, $P < 0.05$)，0 小時衰退時間則介於兩者之間 (圖 8)。經驗處理與衰退時間處理無顯著交互作用 ($P = 0.240$)。激烈打鬥會延長打鬥持續時間 ($P < 0.0001$)。實驗個體獲勝與否對打鬥持續時間沒有顯著的影響 ($P = 0.172$)，且其與經驗處理 ($P = 0.071$)、激烈打鬥 ($P = 0.460$) 間的交互作用都不顯著。實驗個體的標準體長越長，打鬥持續時間越短 ($P = 0.019$)。品系對打鬥持續時間有顯著的影響 ($P = 0.021$)：VOL 的打鬥持續時間顯著長於 HON9 及 RHL (Tukey multiple comparisons, $P < 0.05$, 圖 9)。前次打鬥勝負對此行為沒有顯著的影響 ($P = 0.800$)。經驗後睪固酮濃度 ($P = 0.219$)及經驗後皮質醇濃度 ($P = 0.597$) 亦未顯著影響打鬥持續時間。

七、追擊對手次數 (post-contest attacks delivered) (表十五)

180 組打鬥測試中，共有 92 組由實驗個體獲勝 ($n = 92$)。經驗處理 ($P = 0.264$) 及衰退時間處理 ($P = 0.066$) 以及兩者間之交互作用 ($P = 0.118$) 皆未顯著地影響實驗個體獲勝後追擊對手的次數。實驗個體的標準體長 ($P = 0.088$)、品系 ($P = 0.091$)、前次打鬥勝負 ($P = 0.930$)、及激烈打鬥發生與否 ($P = 0.223$)、經驗後睪固酮濃度 ($P = 0.570$) 及經驗後皮質醇濃度 ($P = 0.321$) 對此行為亦無顯著影響。

八、被對手追擊的次數 (post-contest attacks received) (表十六)

180 組打鬥測試中，共有 88 組實驗個體最後落敗 ($n = 88$)。經驗處理 ($P = 0.876$) 及衰退時間處理 ($P = 0.548$) 以及兩者間之交互作用 ($P = 0.475$) 皆未顯著地影響實驗個體落敗後，被對手追擊的次數。實驗個體的標準體長 ($P = 0.662$)、品系 ($P = 0.846$)、前次打鬥勝負 ($P = 0.438$)、及激烈打鬥 ($P = 0.130$)、經驗後睪固酮濃度 ($P = 0.227$) 及經驗後皮質醇濃度 ($P = 0.523$) 對此行為亦無顯著影響。

第四節 打鬥後荷爾蒙濃度

一、打鬥後睪固酮濃度 (post-contest testosterone level) (表十七)

連續三次的獲勝經驗 ($P = 0.424$)、衰退時間處理 ($P = 0.060$)、以及兩者的交互作用 ($P = 0.401$) 對打鬥後睪固酮濃度皆無顯著影響。然而，後續打鬥中獲勝的實驗個體，其打鬥後睪固酮濃度顯著較落敗個體為高 ($P = 0.011$)，此趨勢不受到經驗處理或激烈打鬥影響 (打鬥勝負 \times 經驗處理, $P = 0.931$; 打鬥勝負 \times 激烈打鬥, $P = 0.078$)。是否發生激烈打鬥 ($P = 0.953$) 對經驗後睪固酮濃度沒有顯著的影響。打鬥後追擊次數對經驗後睪固酮濃度沒有顯著的影響 ($P = 0.210$)，不論個體獲勝或落敗 (打鬥後追擊次數 \times 打鬥勝負, $P = 0.652$)。前次打鬥獲勝的實驗個體，打鬥後睪固酮濃度顯著較前次打

鬥落敗者低 ($P = 0.025$)。品系 ($P = 0.544$)、自身標準體長 ($P = 0.592$) 沒有顯著的影響。經驗後睪固酮濃度 ($P < 0.0001$) 及打鬥後皮質醇濃度越高 ($P = 0.003$)，打鬥後睪固酮濃度就越高。

二、打鬥後皮質醇濃度 (post-contest cortisol level) (表十八)

連續三次的獲勝經驗 ($P = 0.495$)、衰退時間處理 ($P = 0.580$)、以及兩者間之交互作用 ($P = 0.358$) 對打鬥後皮質醇濃度皆無顯著影響。然而，後續打鬥中獲勝的實驗個體，其打鬥後皮質醇濃度顯著較落敗個體為低 ($P < 0.0001$)，此趨勢不受到經驗處理或是激烈打鬥影響 (打鬥勝負 \times 經驗處理, $P = 0.543$; 打鬥勝負 \times 激烈打鬥, $P = 0.376$)。打鬥後追擊次數沒有顯著的影響 ($P = 0.745$)，但其與實驗個體是否獲勝有顯著的交互關係 ($P = 0.025$)：落敗後，實驗個體被追擊得越多，打鬥後皮質醇濃度越高 ($P = 0.0185$)，但獲勝後，其追擊對手的次數則不影響打鬥後皮質醇濃度 ($P = 0.143$)。激烈打鬥 ($P = 0.114$)、實驗個體的標準體長 ($P = 0.810$)、前次打鬥勝負 ($P = 0.692$)、品系 ($P = 0.072$) 對打鬥後皮質醇濃度皆無顯著的影響。實驗個體的與經驗後皮質醇濃度 ($P < 0.0001$) 及打鬥後睪固酮濃度越高 ($P = 0.002$)，打鬥後皮質醇濃度就越高。



第四章 討論

第一節 獲勝經驗與勝者效應

本研究再度證實獲勝經驗能引發 *K. marmoratus* 顯著的勝者效應。連續三次的獲勝經驗顯著提高實驗個體於後續打鬥中先進行展示、鯁蓋展示、攻擊等行為及獲勝的機率，且有提高其與對手進行激烈打鬥的趨勢，顯示獲勝經驗提升了 *K. marmoratus* 在打鬥中展現的攻擊性，與過去的研究結論吻合 (Hsu & Wolf, 2001)。連續三次獲勝經驗對激烈打鬥發生機率的影響未達顯著標準，這可能是因為配對個體並未得到任何經驗處理，因此其參與激烈打鬥之意願並未改變，使得必須由雙方參與的激烈打鬥並未有顯著提高的發生機率 (Hsu et al., 2009)。

本研究與前人研究結果顯示，獲勝經驗的次數會影響 *K. marmoratus* 勝者效應的可偵測性及持久性。前人研究發現，相較於僅有一次獲勝經驗，連續兩次的獲勝經驗 (WW) 顯著地提升個體於後續打鬥中的獲勝機率，但對其先進行展示或攻擊的機率沒有顯著影響 (Hsu & Wolf, 1999；Hsu & Wolf, 2001)；而本研究中，三次的獲勝經驗能顯著提升個體先進行展示、攻擊及獲勝的機率。綜合這些研究結果，顯示多次獲勝經驗的效應能彼此累積，而獲勝經驗次數越多，

K. marmoratus 的勝者效應就越顯著。此外，一次獲勝經驗對 *K. marmoratus* 造成的勝者效應，會在 4 天內完全衰退 (Yang, 2008)，但本研究發現三次獲勝經驗造成的勝者效應至少可以維持七天，顯示多次的獲勝經驗亦能延長 *K. marmoratus* 的勝者效應持續時間。

第二節 經驗後荷爾蒙濃度與勝者效應

一、經驗後睪固酮濃度與勝者效應

動物的攻擊性通常與睪固酮濃度呈正相關 (Woodley & Moore, 1999; Elofsson et al., 2000; Hirschenhauser & Oliveira, 2006; Parikh et al., 2006)，因此有研究者推論，獲勝經驗會透過提升睪固酮濃度而提高後續打鬥的攻擊性及勝率 (Yang & Wilczynski, 2002; Oyegbile & Marler, 2005; Wingfield, 2005)。 *K. marmoratus* 面對全長比自己小的對手時，打鬥前的睪固酮濃度越高，其率先攻擊的機率就越高 (Earley & Hsu, 2008)，顯示 *K. marmoratus* 的打鬥行為與睪固酮濃度呈正相關。但本研究的結果，並不支持獲勝經驗是透過睪固酮濃度的提高以引發勝者效應：雖然連續三次的獲勝經驗引發 *K. marmoratus* 顯著的勝者效應，但獲勝經驗後，睪固酮濃度沒有任何顯著的改變，且經驗後睪固酮濃度也不影響後續的任何打鬥行為及勝率，顯示睪固酮並非為調控 *K. marmoratus* 勝者效應的主要荷爾蒙。

挑戰者假說 (Wingfield et al, 1999) 主張：動物體內的睪固酮濃度會因其他個體的挑戰而顯著提升，在打鬥中獲勝的優勢個體應有較高的睪固酮濃度。然而，本研究發現連續三次的獲勝經驗不會造成 *K. marmoratus* 體內睪固酮濃度的顯著提升。一個的可能原因是：在得到獲勝經驗的過程中，實驗個體鮮少 (n = 5) 被體長較小且曾經落敗的 STL 挑戰 (STL 的各種打鬥行為及平均機率：率先展示，18.7%；率先攻擊，1.5%；激烈打鬥，2.3%)，因此實驗個體通常在主動攻擊且未遭受反擊的情況下得到獲勝經驗；由於實驗個體並沒有受到「挑戰」，睪固酮濃度可能因此未因獲勝經驗而提升。未來的研究可嘗試使用體長較小但曾經獲勝的個體作為 STL，藉此提升經驗訓練時，實驗個體受到挑戰及反擊的機率，以檢測對手的攻擊性是否影響獲勝經驗對 *K. marmoratus* 睪固酮濃度的影響。第二個可能原因是：當確定實驗個體進行攻擊且 STL 已撤退認輸時，本研究便定義獲勝經驗確立，並立即隔離打鬥雙方，因此實驗個體的攻擊次數通常只有一次，且無法在「獲勝」後進行追擊的行為。研究指出雄絨猴 (*marmoset, Callithrix kuhlii*) 攻擊入侵者的「次數」會影響 24 小時後其體內的睪固酮濃度 (Ross et al., 2004)，因此，可能因 *K. marmoratus* 無法在得到獲勝經驗時展現足夠量的攻擊行為，使得獲勝經驗後的睪固酮沒有顯著的改變。

挑戰者假說亦主張 (Wingfield et al., 1999; Hirschenhauser et al., 2004)：由於睪固酮濃度會減弱動物的父系親代照顧行爲，父系親代照顧重要的動物，其基礎睪固酮濃度應較低；一夫多妻或缺乏父系親代照顧的物種，其基礎睪固酮濃度被預期接近生理上能負荷的最大值；以上兩類動物，睪固酮濃度因其他個體挑戰而提升的趨勢應不明顯。本研究使用的 *K. marmoratus* 爲雌雄同體，並沒有親代照顧的行爲，若其體內睪固酮濃度已接近生理上所能負荷的最大值，個體在得到獲勝經驗後，打鬥行爲的變化就應由睪固酮濃度提升以外的生理機制調控。

二、經驗後皮質醇濃度與勝者效應

本研究中，得到三次獲勝經驗後 *K. marmoratus* 的皮質醇濃度有較低的趨勢，然而經驗後皮質醇濃度對打鬥行爲及勝率沒有顯著的影響。因此皮質醇亦非調控 *K. marmoratus* 勝者效應的主要機制。

一般而言，動物承受的壓力越高，糖皮質素濃度就越高 (Scott et al, 2001)，因此糖皮質素經常在研究上作爲動物壓力的指標。在打鬥中取得優勢的個體，承受的壓力程度可能隨物種而變，舉例來說，優勢北極紅點鮭的皮質醇濃度顯著較非優勢者低 (Elofsson, 2000)，但美洲腹蛇 (copperhead snake, Schuett et al., 1996) 與黑猩猩 (Muller &

Wrangham, 2004) 的研究卻呈現相反的趨勢。在本研究中，得到三次獲勝經驗的個體體內皮質醇濃度雖較控制組個體低但其差異不顯著，可能代表 *K. marmoratus* 優勢個體的壓力程度是稍小的。雖然前人研究發現，*K. marmoratus* 與和自己全長不同的個體打鬥獲勝後，體內皮質醇顯著的提升 (Earley & Hsu, 2008)。然而由於：(1) 前人研究僅對比「打鬥前」與「打鬥後」的皮質醇濃度，而本研究除了控制經驗訓練前的皮質醇濃度 (基礎皮質醇濃度)，更比較了「獲勝經驗」與「對照經驗」訓練後的皮質醇濃度差異 (經驗後皮質醇濃度)，因此可以控制將魚置入打鬥缸而造成的壓力，單純探討獲勝經驗對皮質醇濃度的影響；(2) 前人研究中，勝負分出後打鬥雙方仍持續互動至滿一小時，但本研究則在獲勝經驗確定後立即將打鬥雙方隔離。由於皮質醇能促進體內代謝作用的進行，當代謝需求提高時，體內皮質醇的分泌量亦會提高 (Mommsen et al., 1999)，前人研究中過長的互動時間除了可能導致魚體壓力程度增加外 (McEwen, 2000)，也可能引發更多的代謝需求 (Schuett & Graber, 2000)，使得獲勝個體的皮質醇濃度增高；本研究在獲勝經驗訓練後立即隔開打鬥雙方，有減少魚體壓力及代謝需求的優點，由於依此訓練方式形成的獲勝經驗，仍然造成了顯著的勝者效應，因此本研究中獲勝經驗對皮質醇濃度的影響受到壓力與代謝需求的干擾是較小的。然而，另一方面，本研究沒有檢測單

獨獲勝經驗對皮質醇濃度的影響，因此無法排除單一獲勝經驗造成皮質醇濃度提升（類似前人研究結果），三次獲勝經驗卻引發皮質醇自體負回饋，使實驗個體的經驗後皮質醇濃度較對照組低的可能性。

本研究中，打鬥前的皮質醇濃度（經驗後皮質醇濃度）不影響任何 *K. marmoratus* 的後續打鬥行爲，前人研究卻發現 *K. marmoratus* 打鬥前的皮質醇濃度會影響自己與對手的打鬥互動及勝率 (Earley & Hsu, 2008)：前人研究以不同體長的 *K. marmoratus* 進行打鬥測試，發現體型較大者率先攻擊及獲勝的機率，與對手打鬥前的皮質醇濃度呈正相關；體型較大者獲勝後追擊對手的次數，與其打鬥前的皮質醇濃度呈負相關，而體型較小者獲勝後追擊對手的次數則與自身打鬥前的皮質醇濃度呈正相關。由於本研究僅測量兩個打鬥對手中其中一方的皮質醇濃度，因此無法排除對手的皮質醇濃度對打鬥行爲及勝負產生影響的可能性，也因此無法將「對手的皮質醇濃度」因子放入迴歸模式中作為控制，可能因此導致「實驗個體的皮質醇濃度」對打鬥互動及獲勝機率的影響不顯著。

第三節 打鬥後荷爾蒙濃度

一、打鬥後睪固酮濃度

實驗個體，不論其得到獲勝經驗或對照經驗的處理，與體長相近

的對手打鬥獲勝後，體內睪固酮濃度顯著高於落敗時。此現象可能來自於：(1) 獲勝個體睪固酮濃度提升；或 (2) 落敗個體睪固酮濃度降低；或 (3) 獲勝個體提升睪固酮濃度而落敗個體降低之。然而，連續三次的獲勝經驗並未提升 *K. marmoratus* 的睪固酮濃度，前人研究亦發現連續三次的落敗經驗（強制實驗個體與體長較大且曾經獲勝的對手打鬥）不會降低 *K. marmoratus* 個體的睪固酮濃度 (Lee, 2009)。

此外，當全長較大 (> 26.5mm) 的 *K. marmoratus* 個體與全長較小 (< 26.5 mm) 的個體打鬥後，獲勝與落敗個體的體內睪固酮濃度皆沒有顯著的變化 (Earley & Hsu, 2008)。據此，*K. marmoratus* 的睪固酮濃度受獲勝/落敗的影響，可能隨對手間打鬥能力的差距而變化：對手間打鬥能力差距越大，獲勝/落敗後睪固酮濃度變化越小；未來研究可針對此假說進行探討。此外，不敏感假說 (insensitive hypothesis, Goymann et al., 2007) 提出當睪固酮濃度因重要原因(生殖、健康等)而必需維持極高值時，睪固酮濃度不會因打鬥勝負而變化。本實驗室 *K. marmoratus* 中午 (11:00–12:00) 體內的睪固酮濃度顯著較下午 (14:00–15:00) 為高 (unpublished data)。若中午時 *K. marmoratus* 的睪固酮濃度較接近極高值，那麼中午時打鬥勝負對睪固酮濃度的影響可能較下午小，未來研究可藉由：(1) 建立 *K. marmoratus* 睪固酮濃度的日週期；(2) 在一天中不同的時間點，測量

K. marmoratus 的勝者效應，來探討此假說。

本研究中，激烈打鬥與追擊次數皆不影響實驗個體打鬥後的睪固酮濃度，但前人研究則發現有顯著關係：對落敗個體而言，激烈打鬥後的睪固酮濃度顯著較不發生激烈打鬥時高，而其被追擊的次數越多，打鬥後睪固酮濃度則越低 (Earley & Hsu, 2008)。打鬥雙方體長的差異、勝負分曉後雙方互動的時間、以及測量單一或打鬥雙方的睪固酮濃度、都可能是造成本研究與前人研究結果差異的原因(見第四章討論，第二節之一，經驗後睪固酮濃度與勝者效應)。

二、打鬥後皮質醇濃度

實驗個體，不論得到的是獲勝經驗或對照經驗的處理，在後續打鬥中獲勝後，體內皮質醇濃度顯著較落敗時為低。由於本研究亦發現得到三次獲勝經驗後，實驗個體的經驗後皮質醇有較低的趨勢(但未達顯著標準)，而本實驗室另一份研究發現連續三次的落敗經驗並不會影響 *K. marmoratus* 的經驗後皮質醇濃度 (Lee, 2009)，綜合這些結果，我推論打鬥獲勝應有降低 *K. marmoratus* 體內皮質醇濃度的效應。有研究發現得到三次獲勝經驗的雄鼠 (*P. leucopus*) 若在後續的打鬥中獲勝，體內的皮質醇濃度會顯著降低，若在打鬥中落敗則皮質醇濃度則無顯著改變 (Oyegbile & Marler, 2006)。此外，*K. marmoratus* 體

內的皮質醇濃度因打鬥獲勝而變動的幅度，可能與打鬥雙方體長上的差異有關：體長差異越小，打鬥後皮質醇濃度的變動越明顯。未來研究可測試以上假說。

本研究發現，打鬥後被追擊的次數越多，落敗者的皮質醇濃度越高；另一方面，打鬥後追擊對手的次數卻不影響獲勝者的皮質醇濃度。北極紅點鮭弱勢個體被追擊的次數越多，體內皮質醇濃度越高，但追擊次數與優勢個體體內皮質醇濃度沒有顯著關係 (Elofsson et al., 2000)，與本實驗之結果相似，顯示落敗個體遭受追擊的次數，可能與其打鬥後承受的壓力成正比。然而，Earley & Hsu (2008) 的研究卻發現：體長大小不同的 *K. marmoratus* 個體打鬥後，落敗個體的皮質醇濃度與其被追擊的次數沒有顯著關係，但獲勝者的皮質醇濃度卻與其追擊對手的次數呈顯著正相關 (Earley & Hsu, 2008)，與本研究結果相反。可能的原因是：在本研究中，勝負分出後打鬥雙方僅有 5 分鐘的互動時間，而前人研究則有一小時的互動時間 (Earley & Hsu, 2008)，過長的互動時間使獲勝者必須持續追擊落敗者，造成其壓力或(與)代謝需求提升，進而提升了其皮質醇濃度；另一方面，過長的互動時間可能使落敗者習慣被追擊，不再因被追擊產生壓力反應。

第四節 其他因子與荷爾蒙濃度

本研究發現，不同品系的 *K. marmoratus* 個體之基礎睪固酮濃度及基礎皮質醇濃度有顯著差異：RHL 體內的基礎睪固酮濃度顯著低於 HON9，而其皮質醇濃度則顯著低於其他四種品系。雖然品系會影響激烈打鬥發生機率及打鬥持續時間，但由於此兩種行為與睪固酮、皮質醇濃度沒有顯著關聯，其存在於品系間的差異，並非源自於睪固酮、皮質醇與上述行為間存有關聯，而可能是因為各品系有不同的基因型 (genotype)，故荷爾蒙濃度與攻擊性本身就存在差異的緣故。

實驗個體的標準體長隨年齡而增，而體長越長，其基礎睪固酮濃度及經驗後睪固酮濃度越低，顯示 *K. marmoratus* 的睪固酮濃度可能隨著性成熟後經過的時間而下降。

一個月或更早之前的打鬥勝負會影響 *K. marmoratus* 的打鬥行為及荷爾蒙：前次打鬥獲勝的個體於打鬥中率先攻擊的機率較低，打鬥後的睪固酮濃度亦較低（相較於前次打鬥落敗者）。前次打鬥獲勝的個體，本身打鬥能力應較強，故可能因配對個體的攻擊性較高（較容易率先攻擊），因此降低了實驗個體率先攻擊的機率。另外，目前雖不清楚打鬥勝負對 *K. marmoratus* 的長期影響，但本研究顯示至少一個月前的打鬥勝負，會影響個體在與體長相近的個體打鬥後睪固酮濃度的變化。

經驗後皮質醇濃度雖然不因獲勝經驗而變化，卻是本研究中唯一

隨著衰退時間變化的荷爾蒙：經驗處理過後 0 小時的皮質醇濃度顯著較 24 小時後高，7 小時後則與前兩者無顯著差異。可能是因為經驗處理在 0 小時後對實驗個體造成額外的壓力或代謝需求尚未恢復，使皮質醇濃度較高；而 24 小時後，因為皮質醇本身的負回饋機制使其濃度下降。然而，確切的原因尚待後人探討。

出乎預期的，雖然前人研究指出睪固酮與皮質醇間存有互相抑制的關係 (Carp; Consten et al., 2001; Trout; Pottinger et al., 1996)，本研究卻發現睪固酮與皮質醇彼此存有顯著的正相關。腎上腺雖能同時分泌皮質醇及睪固酮，但後者分泌量極少（相較於性腺分泌量），因此，可能有其他的生理途徑同時激活著 *K. marmoratus* 睪固酮及皮質醇的分泌途徑，造成本研究的結果。

第五節 其他生理機制與勝者效應

獲勝經驗會造成 *K. marmoratus* 打鬥行為上的改變（勝者效應），這些改變並非透過睪固酮或皮質醇濃度的變化來調控，但可能由其他與打鬥行為相關的荷爾蒙所調控。睪丸硬甾酮（11-ketotestosterone），為硬骨魚類特有的雄性素，經酵素轉換睪固酮而產生 (Villars, 1983)，被認為與魚類打鬥或領域行為有密切關係 (Elofsson et al., 2000; Hirschenhauser et al., 2004; Rodgers et al., 2006; Parikh et al., 2006)。有

研究發現非洲慈鯛魚雖有顯著的勝者效應，但若在個體得到獲勝經驗後施打睪丸硬甾酮拮抗劑 (cyproterone acetate) 降低睪丸硬甾酮的影響，勝者效應則不再顯著；研究者推論，獲勝經驗是透過睪丸硬甾酮調控非洲慈鯛魚的勝者效應 (Oliveira et al., 2009)。雌雄同體的 *K. marmoratus* 個體同時具有濾泡及睪丸組織，兩者都可分泌睪丸硬甾酮 (Minamimoto et al., 2006)，且睪丸硬甾酮被證實與其打鬥行為有關 (Earley & Hsu, 2008)。綜合這些結果，顯示睪丸硬甾酮是調控 *K. marmoratus* 勝者效應的可能荷爾蒙之一。另一個可能調控的荷爾蒙為雌二醇 (17 β -estradiol)，由雌激素 (estrogen) 或睪固酮經酵素轉換產生，能增進或抑制動物的打鬥行為 (Nelson, 2006)。*K. marmoratus* 的濾泡及睪丸組織皆會製造雌二醇，其正常濃度甚至較睪丸硬甾酮為高 (Minamimoto et al., 2006)。因此，雌二醇也可能是調控其勝者效應的荷爾蒙之一。此外，雄稀二酮 (androstenedione) 及脫氫表雄甾酮 (dehydroepiandrosterone)，為製造睪固酮、雌二醇的上游原料，且有許多研究發現其與打鬥行為有密切相關 (Nelson et al., 2006; Soma, 2006)，亦可能成為勝者效應內在的調控荷爾蒙。

此外，由於荷爾蒙分子必須結合在對應的受器 (receptor) 上才能引發反應，故荷爾蒙受器的數量及型式會影響打鬥行為，舉例來說，雄性素受器 (androgen receptor) 基因的表現量與動物表現的攻擊性


呈正相關；而雌性素受器 (estrogen receptor, ER) 中，ER α 與提升雄鼠攻擊性有關，ER β 則與抑制攻擊性有關 (Nelson, 2006)。據此，獲勝經驗也可能透過受器的數量及形式來調控勝者效應。

除了荷爾蒙外，神經傳導物質 (neurotransmitter) 也影響著打鬥行為。關於血清素 (serotonin, 5-HT) 與攻擊行為的回顧研究發現，脊椎動物的血清素與其代謝物 (5-Hydroxyindoleacetic acid, 5-HIAA) 的比例 (5-HT/5-HIAA) 越高，個體的攻擊性就越低，但此關係在無脊椎動物中則相反 (Huber & Delago, 1998)。公蜥蜴成爲劣勢後，腦中的 5-HT/5-HIAA 比例明顯下降 (Summers et al., 1998)。北極紅點鮭的優勢個體，其下視丘中血清素的濃度顯著高於劣勢者 (Elofsson et al, 2000)。這些結果顯示，血清素對打鬥行為有顯著的影響，雖然此影響可能隨著物種而不同。體抑素 (somatostatin) 也會影響打鬥行為，有研究顯示：若阻止體抑素結合其受器，非洲慈鯛魚的領域行為會顯著增加；若增加體抑素受器的結合率，其領域行為則降低 (Trainor & Hofmann, 2006)。上述會影響打鬥行為的神經傳導物質，都有可能調控著勝者效應。

學習亦是勝者效應的可能機制。關於帕夫洛夫制約反應 (Pavlovian conditioning) 與打鬥行為的研究顯示：三星攀鱸 (blue gouramis, *Trichogaster trichopterus*) 能藉著學習連結入侵者出現及其

出現前的訊號 (signal)，在入侵者出現時表現地更具攻擊性，提高自己防禦領域的成功機率 (Hollis, 1984)。此外，有研究者給予三星攀鱸個體兩種不同制約條件的訓練 (CS+：閃燈號 A + 對手或 CS-：閃燈號 B + 無對手)，接著給予不同個體不同的燈號，再讓接受不同燈號的實驗個體打鬥，結果顯示，B 燈號使實驗個體的攻擊性降低，而 A 燈號則使之提高 (Hollis, 1999)。這些結果顯示，學習能改變動物在打鬥時展現的攻擊性，因此，勝者效應也可能透過學習而完成。舉例來說，加州小鼠在自己領域內成功擊退入侵者後，能在自己領域內展現顯著的勝者效應，若將其移至不熟悉的領域，勝者效應則消失 (Fuxjager et al., 2009)；研究者推論，雄鼠將自己的領域與擊退入侵者作出了學習連結，因而僅能在熟悉的領域中提高擊退入侵者的機率。在本研究中，由於 *K. marmoratus* 實驗個體在打鬥缸中擊退 STL 三次，實驗個體可能透過學習，將打鬥缸 (或隔板抽開) 視為對手即將出現的訊號，或者將打鬥缸中的對手連結為較弱的對手，因而提升了攻擊性並引發顯著的勝者效應。有研究認為，這類與地域有關的學習連結，應在端腦 (telencephalon) 內形成 (Vargas et al., 2000)，而可能透過腦內的多巴胺 (dopamine) 調控 (Farrell & Wilczynski, 2006)。然而，目前沒有任何研究探討 *K. marmoratus* 的學習與打鬥行為，及其內在的生理機制，未來可朝此方向進行研究。

總而言之，本研究顯示獲勝經驗並非透過體內血液中睪固酮或皮質醇濃度的變化來引發 *K. marmoratus* 的勝者效應。上述之其他生理機制與勝者效應間的關係則有待未來研究加以驗證。



參考文獻

- Adams, C. E., Huntingford, F. A., Turnbull, J. F. and Beattie, C.** 1998. Alternative competitive strategies and the cost of food acquisition in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* 167: 17-26
- Beacham, J. L. and Newman, J. A.** 1987. Social experience and the formation of dominance relationships in the pumpkinseed fish, *Lepomis gibbosus*. *Animal Behaviour* 35: 1560-1563
- Beacham, J. L.** 2003. Models of dominance hierarchy formation: Effects of prior experience and intrinsic traits. *Behaviour* 140: 1275-1303
- Beaugrand, J. P., Goulet, C. and 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. and Goulet, C.** 2000. Distinguishing kinds of prior dominance and subordination experiences in males of green swordtail fish (*Xiphophorus helleri*). *Behavioural Processes* 50: 131-142
- Bégin, J., Beaugrand, J. P. and Zayan, R.** 1996. Selecting dominants and subordinates at conflict outcome can confound the effects of prior dominance or subordination experience. *Behavioural Processes* 36: 219-226
- Bentvelsen, F. M., Brinkmann, A. O., Van der Schoot, P., Van der Linden, J. E. T. M., Van der Kwast, Th. H., Boersma, W. J. A., Schröder, F. H. and Nijman, J. M.** 1995. Developmental pattern and regulation by androgens of androgen receptor expression in the urogenital tract of the rat. *Molecular and Cellular Endocrinology* 113: 245-253
- Bergman, D. A., Kozlowski, C. P., McIntyre, J. C., Huber, R., Daws, A. G. and Moore, P. A.** 2003. Temporal dynamics and communication of winner-effects in the crayfish, *Orconectes rusticus*. *Behaviour* 140: 805-825
- Berthold, A. A.** 1849. Transplantation of testes. (English translation by D. P. Quiring,

1944) *Bulletin of the History of Medicine* 16: 399-401

- Bevan, W., Daves, W. F. and Levy, G. W.** 1960. The relation of castration, androgen therapy and pre-test fighting experience to competitive aggression in male C57 BL/10 mice. *Animal Behaviour* 8: 6-12
- Castro, N., Ros, A. F. H., Becker, K. and Oliveira, R. F.** 2006. Metabolic costs of aggressive behaviour in the Siamese fighting fish, *Betta splendens*. *Aggressive Behavior* 32: 474-480
- Chase, I. D., Bartolomeo, C. and Dugatkin, L. A.** 1994. Aggressive interactions and inter-contest interval: how long do winners keep winning. *Animal Behaviour* 48: 393-400
- Consten, D., Lambert, J. G. D. and Goos, H. J. Th.** 2001. Cortisol affects testicular development in male common carp, *Cyprinus carpio* L., but not via an effect on LH secretion. *Comparative Biochemistry and Physiology part B: Biochemistry and Molecular Biology* 129: 67-677
- 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
- Diaz-Uriarte, R.** 1999. Anti-predator behaviour changes following an aggressive encounter in the lizard *Tropidurus hispidus*. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 266: 2457-2464
- Drummond, H. and Canales, C.** 1998. Dominance between booby nestlings involves winner and loser effects. *Animal Behaviour* 55: 1669-1676
- Earley, R. L., Edwards, J. T., Asem, O., Felton, K., Blumer, L. S., Karom, M. and Grober, M. S.** 2006. Social interactions tune aggression and stress responsiveness in a territorial cichlid fish (*Archocentrus nigrofasciatus*). *Physiology & Behavior* 88: 353-363
- Earley, R. L. and Hsu, Y. Y.** 2008. Reciprocity between endocrine state and contest behavior in the killifish, *Kryptolebias marmoratus*. *Hormones and Behavior* 53: 442-451

- Elofsson, U. O., Mayer, I., Damsgård, B. and Winberg, S.** 2000. Intermale competition in sexually mature arctic charr: effects on brain monoamines, endocrine stress responses, sex hormone levels, and behavior. *General and Comparative Endocrinology* 118: 450-460
- Enquist, M. and Leimar, O.** 1983. Evolution of fighting behaviour: decision rules and assessment of relative strength. *Journal of Theoretical Biology* 102: 387-410
- Enquist, M. and Leimar, O.** 1987. Evolution of fighting behaviour: the effect of variation in resource value. *Journal of Theoretical Biology* 127: 187-205.
- Enquist, M., Leimar, O., Ljungberg, T., Mallner, Y. and Segerdahl, N.** 1990. A test of the sequential assessment game: fighting in the cichlid fish *Nannacara anomala*. *Animal Behaviour* 40: 1-14.
- Farrell, W. and Wilczynski, W.** 2006. Aggressive experience alters place preference in green anole lizards, *Anolis carolinensis*. *Animal Behaviour* 71:1155-1164
- Fuxjager, M. J., Mast, G., Becker, E. A. and Marler, C. A.** 2009. The 'home advantage' is necessary for a full winner effect and changes in post-encounter testosterone. *Hormones and Behavior* 56: 214-219
- Goymann, W., Landys, M. M. and Wingfield, J. C.** 2007. Distinguishing seasonal androgen responses from male-male androgen responsiveness— Revisiting the Challenge Hypothesis. *Hormones and Behavior* 51: 463-476
- Hack, M. A.** 1997. The energetic costs of fighting in the house cricket, *Acheta domesticus* L.. *Behavioral Ecology* 8: 28-36
- Hammerstein, P. and 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: 325-341

Hirschenhauser, K., Taborsky, M., Oliveira, T., Canário, A. V. M. and Oliveira, R. F. 2004. A test of the 'challenge hypothesis' in cichlid fish: simulated partner and territory intruder experiments. *Animal Behaviour* 68: 741-750

Hirschenhauser, K. and Oliveira, R. F. 2006. Social modulation of androgens in male vertebrates: Meta-analyses of the challenge hypothesis. *Animal Behaviour* 71: 265-277

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

Hollis, K. L. 1984. The biological function of Pavlovian conditioning: The best defense is a good offense. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes* 10: 413-425

Hollis, K. L. 1999. The role of learning in the aggressive and reproductive behavior of blue gouramis, *Trichogaster trichopterus*. *Environmental Biology of Fishes* 54: 355-369

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

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

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

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

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

- Huber, R. and Delago, A.** 1998. Serotonin alters decisions to withdraw in fighting crayfish, *Astacus astacus*: The motivational concept revisited. *Journal of Comparative Physiology A* 182: 573-583
- Jennions, M. D.** 1996. Residency and size affect fight duration and outcome in the fiddler crab *Uca annulipes*. *Biological Journal of the Linnean Society* 57: 293-306
- Kruk, M. R., Halász, J., Meelis, W. and Haller, J.** 2004. Fast positive feedback between the adrenocortical stress response and a brain mechanism involved in aggressive behavior. *Behavioral Neuroscience* 118: 1062-1070
- Lee, I. H.** 2009. *The hormonal mechanisms of the loser effect in Kryptolebias marmoratus*. Master's thesis. Taipei, Taiwan: National Taiwan Normal University
- Leshner, A. I.** 1983. The hormonal responses to competition and their behavioral significance. *Hormones and Aggressive Behaviour* (ed. by Svare, B. B.) New York Plenum press: 393-404
- Mackiewicz, M., Tatarenkov, A., Taylor, D. S., Turner, B. J. and Avise, J. C.** 2006. Extensive outcrossing and androdioecy in a vertebrate species that otherwise reproduces as a self-fertilizing hermaphrodite. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of the America* 103: 9924-9928
- Maynard Smith, J.** 1974. The theory of games and the evolution of animal conflicts. *Journal of Theoretical Biology* 47: 209-221
- Maynard Smith, J. and Parker, G. A.** 1976. The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour* 24: 159-175
- McEwen, B. S.** 2000. The neurobiology of stress: From serendipity to clinical relevance. *Brain Research* 886: 172-189
- Minamimoto, M., Sakakura, Y., Soyano, K., Akaba, Y. and Hagiwara, A.** 2006. Plasma sex steroid levels and steroidogenesis in the gonad of the

self-fertilizing fish *Rivulus marmoratus*. *Environmental Biology of Fishes* 75: 159-166

Mesterton-Gibbons, M., Marden, J. H. and Dugatkin, L. A. 1996. On wars of attrition without assessment. *Journal of Theoretical Biology* 181: 65-83

Mommsen, T. P., Vijayan, M. M. and Moon, T. W. 1999. Cortisol in teleosts: Dynamics, mechanisms of action, and metabolic regulation. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 9: 211-268

Muller, M. N. and Wrangham, R. W. 2004. Dominance, cortisol and stress in wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 55: 332-340.

Nelson, R. J. 2006. Contexts and ethology of vertebrate aggression: Implication for the evolution of hormone-behavior interactions. *Biology of Aggression*, Oxford University: 179-291

Oliveira, R. F., Silva, A. and Canário, A. V. M. 2009. Why do winners keep winning? Androgen mediation of winner but not loser effects in cichlid fish. *Proceedings of the Royal Society B* 276: 2249-2256

Olsson, M. 1994. Nuptial coloration in the sand lizard, *Lacerta agilis*: An intra-sexually selected cue to fighting ability. *Animal Behaviour* 48: 607-613

Ong, K. J., Stevens, E. D. and Wright, P. A. 2007. Gill morphology of the mangrove killifish (*Kryptolebias marmoratus*) is plastic and changes in response to terrestrial air exposure. *Journal of Experimental Biology* 210: 1109-1115

Oyegbile, T. O. and Marler, C. A. 2005. Winning fights elevates testosterone levels in California mice and enhances future ability to win fights. *Hormones and Behavior* 48: 259-267.

Oyegbile, T. O. and Marler, C. A. 2006. Weak winner effect in a less aggressive mammal: Correlations with corticosterone but not testosterone. *Physiology & Behavior* 89: 171-179

Pankhurst, N. W. and Van Der Kraak, G. 2000. Evidence that acute stress inhibits

ovarian steroidogenesis in rainbow trout *in vivo*, through the action of cortisol. *General and Comparative Endocrinology* 117: 225-237

Parikh, V. N., Clement, T. S. and Fernald, R. D. 2006. Androgen level and male social status in the African cichlid, *Astatotilapia burtoni*. *Behavioural Brain Research* 166: 291-295

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

Peters, P. J., Bronson, F. H. and Whitsett, J. M. 1972. Neonatal castration and intermale aggression in mice. *Physiology and Behavior* 8: 265-268

Popma, A., Vermeiren, R., Geluk, C. A. M. L., Rinne, T., Van den Brink, W., Knol, D. L., Jansen, L. M. C., Van Engeland, H. and Doreleijers, T. A. H. 2007. Cortisol moderates the relationship between testosterone and aggression in delinquent male adolescents. *Biological Psychiatry* 61: 405-411

Pottinger, T. G., Carrick, T. R., Hughes, S. E. and Balm, P. H. M. 1996. Testosterone, 11-ketotestosterone, and estradiol-17 β modify baseline and stress-induced interrenal and corticotropic activity in trout. *General and Comparative Endocrinology* 104: 284-295

Price, K. and Ydenberg, R. 1995. Begging and provisioning in broods of asynchronously-hatched yellow-headed blackbird nestlings. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37: 201-208

Rodgers, E. W., Earley, R. L. and Grober, M. S. 2006. Elevated 11-ketotestosterone during paternal behavior in the Bluebanded goby (*Lythrypnus dalli*). *Hormones and Behavior* 49: 610-614

Ross, C. N., French, J. A. and Patera, K. J. 2004. Intensity of aggressive interactions modulates testosterone in male marmosets. *Physiology & Behavior* 83: 437-445

Ruiz-de-la-torre, J. L. and Manteca, X. 1999. Effects of testosterone on aggressive behaviour after social mixing in male lambs. *Physiology & Behavior* 68: 109-113

- Rutte, C., Taborsky, M. and Brinkhof, M. W. G.** 2006. What sets the odds of winning and losing? *Trends in Ecology & Evolution* 21: 16-21
- Sakakura, Y. and Noakes, D. L. G.** 2000. Age, growth, and sexual development in the self-fertilizing hermaphroditic fish *Rivulus marmoratus*. *Environmental Biology of Fishes* 59: 309-317
- Schuett, G. W., Harlow, H. J., Rose, J. D., Van Kirk, E. A. and Murdoch, W. J.** 1996. Levels of plasma corticosterone and testosterone in male copperheads (*Agkistrodon contortrix*) following staged fights. *Hormones and Behavior* 30: 60-68
- Schuett, G. W.** 1997. Body size and agonistic experience affect dominance and mating success in male copperheads. *Animal Behaviour* 54: 213-224
- Schuett, G. W. and Grober, M. S.** 2000. Post-fight levels of plasma lactate and corticosterone in male copperheads, *Agkistrodon contortrix* (Serpentes, Viperidae): Differences between winners and losers. *Physiology & Behavior* 71: 335-341
- Scott, A.P., Pinilos, M. and Ellis T.** 2001. Why measure steroids in fish plasma when you can measure them in water? *Perspective in Comparative Endocrinology: Unity and Diversity* (Ed. by Goos, T. E., Rastogi, R. K., Vaudry, H. and Pieranton, R.), Monduzzi Editore, Bologna: 1291-1295
- Scott, A. P. and Ellis, T.** 2007. Measurement of fish steroids in water—a review. *General and Comparative Endocrinology* 153: 392-400
- Soma, K. K.** 2006. Testosterone and aggression: Berthold, birds and beyond. *Journal of Neuroendocrinology* 18: 543-551
- Stamps, J. A. and Krishnan, V. V.** 1997. Functions of fights in territory establishment. *The American Naturalist* 150: 393-405
- Stockley, P., Gage, M. J. G., Parker, G. A. and Møller, A. P.** 1997. Sperm competition in fishes: The evolution of testis size and ejaculate characteristics. *The American Naturalist* 149: 933-954

- Summers, C. H., Larson, E. T., Summers, T. R., Renner, K. J. and Greenberg, N.** 1998. Regional and temporal separation of serotonergic activity mediating social stress. *Neuroscience* 87: 489-496
- Taillon, J. and Côté, S. D.** 2006. The role of previous social encounters and body mass in determining social rank: An experiment with white-tailed deer. *Animal Behaviour* 72: 1103-1110
- Taylor, D. S.** 2000. Biology and ecology of *Rivulus marmoratus*: new insights and a review. *Florida Scientist* 63: 242-255
- Taylor, D. S., Fisher, M. T. and Turner, B. J.** 2001. Homozygosity and heterozygosity in three populations of *Rivulus marmoratus*. *Environmental Biology of Fishes* 61: 455-459
- Taylor, D. S., Turner, B. J., Davis, W. P. and Chapman, B. B.** 2008. A novel terrestrial fish habitat inside emergent logs. *The American Naturalist* 171: 263-266
- Trainor, B. C., Bird, I. M. and Marler, C. A.** 2004. Opposing hormonal mechanisms of aggression revealed through short-lived testosterone manipulations and multiple winning experiences. *Hormones and Behavior* 45: 115-121
- Trainor, B. C. and Hofmann, H. A.** 2006. Somatostatin regulates aggressive behavior in an African cichlid fish. *Endocrinology* 147: 5119-5125
- Vargas, J. P., Rodríguez, F., López, J. C., Arias, J. L. and Salas, C.** 2000. Spatial learning-induced increase in the argyrophilic nucleolar organizer region of dorsolateral telencephalic neurons in goldfish. *Brain Research* 865: 77-84
- Villars, T. A.** 1983. Hormones and aggressive behavior in teleost fishes. *Hormones and Aggressive Behavior* (Ed. by Svare, B. B.), New York: Plenum: 407-433
- Wingfield, J. C., Hegner, R. E., Dufty, A. M. Jr. and Ball, G. F.** 1990. The "Challenge Hypothesis": Theoretical implications for patterns of testosterone secretion, mating systems, and breeding strategies. *The American Naturalist* 136: 829-846

- Wingfield, J. C., Jacobs, J. D., Soma, K., Maney, D. L., Hunt, K., Deborah, W., Meddle, S., Ramenofsky, M. and Sullivan, K.** 1999. Testosterone, aggression, and communication: Ecological bases of endocrine phenomena. *The Design of Animal Communication* (Ed. by Hauser, M. D. and Konishi, M.), the University of California: 255-284
- Wingfield, J. C., Soma, K. K., Wikelski, M., Meddle, S. L. and Hau, M.** 2001. Life cycles, behavioural traits and endocrine mechanisms. *Avian Endocrinology* (Ed. by Dawson, A. and Chaturvedi, C. M.), New Delhi: Narosa Publishing House: 3-17
- Wingfield, J. C.** 2005. A continuing saga: The role of testosterone in aggression. *Hormones and Behavior* 48: 253-255
- Whitehouse, M. E. A.** 1997. Experience influences male-male contests in the spider *Argyrodus antipodiana* (Theridiidae: Araneae). *Animal Behaviour* 53: 913-923
- Woodley, S. K. and Moore, M. C.** 1999. Female territorial aggression and steroid hormones in mountain spiny lizards. *Animal Behaviour* 57: 1083-1089
- Yang, E. J. and Wilczynski, W.** 2002. Relationships between hormones and aggressive behavior in green Anole lizards: An analysis using structural equation modeling. *Hormones and Behavior* 42: 192-205
- Yang, E. J. and Wilczynski, W.** 2003. Interaction effects of corticosterone and experience on aggressive behavior in the green Anole lizard. *Hormones and Behavior* 44: 281-292
- Yang, S. Y.** 2008. *The decay function of experience effects in the contest of Kryptolebias marmoratus*. Master's thesis. Taipei, Taiwan: National Taiwan Normal University

圖表

表一

The experimental design and sample size of the study. The present study is a 2×3 (2 levels of contest experience and 3 levels of decay time) factorial design; a total of 6 treatment. The sample size is 30 for each of the treatments (total: $6 \times 3 = 180$). Focal individuals received either 3 forced winning (WWW) or 3 controlled experiences (NNN) and the winner effects were tested after 0 hour, 24 hours or 7 days later

		Decay time treatment		
		0-hour decay	24-hour decay	7-day decay
Experience treatment	WWW	0h-3W	24h-3W	7d-3W
	NNN	0h-3N	24h-3N	7d-3N

表二

Mean (\pm SD) and range of the focal individuals' standard lengths (mm) subject to the six treatments

Treatment		Standard length of focal individuals (mm)	
Experience	Decay time	Mean \pm SD	Range
WWW	0h	24.41 \pm 2.28	21.22 – 29.55
	24h	25.08 \pm 2.61	21.78 – 30.01
	7d	25.15 \pm 1.90	22.36 – 29.81
NNN	0h	25.01 \pm 2.06	22.05 – 29.94
	24h	24.90 \pm 2.03	22.37 – 29.30
	7d	25.05 \pm 2.21	22.06 – 29.53

表三

Definitions of contest behaviors measured

Behavior	Definition
Display initiator	The first contestant that turns or swims toward its opponent
Gill display initiator	The first contestant that erects its gill
Attack initiator	The first contestant that bites or pushes its opponent
Escalation	Contestants engage in mutual attacks
Mouthlock	Contestants grip each other's jaws and push or pull their opponents
Winner	The contestant that has chased and attacked its opponent for 5 min without retaliation
Loser	The opponent of the winner
Retreat time	The time at which the loser first swims quickly away from the winner
Contest duration	The time period between first display and retreat
Post-contest attacks	The average number of attacks per minute that the winner delivers to loser in 5 minutes

表四

Mean (\pm SD) and range of baseline testosterone levels (Ln transformed, ng/ml) of the focal individuals subject to the six treatments

Treatment		Baseline testosterone level (Ln transformed, ng/ml)	
Experience	Decay time	Mean \pm SD	Range
WWW	0h	3.778 \pm 0.449	2.954 – 5.103
	24h	3.612 \pm 0.458	2.811 – 4.770
	7d	3.687 \pm 0.389	3.030 – 4.527
NNN	0h	3.645 \pm 0.454	2.126 – 4.396
	24h	3.666 \pm 0.349	2.752 – 4.467
	7d	3.651 \pm 0.433	2.716 – 4.364

表五

Mean (\pm SD) and range of baseline cortisol levels (Ln transformed, ng/ml) of the focal individuals subject to the six treatments

Treatment		Baseline cortisol level (Ln transformed, ng/ml)	
Experience	Decay time	Mean \pm SD	Range
WWW	0h	3.652 \pm 1.361	1.467 – 6.514
	24h	3.859 \pm 1.127	1.993 – 5.717
	7d	3.744 \pm 1.170	1.228 – 5.625
NNN	0h	4.013 \pm 1.196	1.548 – 6.237
	24h	4.002 \pm 1.136	1.664 – 5.628
	7d	3.805 \pm 1.122	1.921– 6.581

表六

Multiple linear regression modeling the effect of standard length, clone, and last outcome on the level of (a) baseline testosterone (ng/ml) and (b) baseline cortisol (ng/ml)

a.

Variable	$b \pm SE$	F	df	P
Overall test		3.87	6,173	0.001
Standard length	-0.046±0.017	7.38	1,173	0.007
Clone		3.95	4,173	0.004
Last outcome : Win ¹	0.028±0.030	0.90	1,173	0.345

b.

Variable	$b \pm SE$	F	df	P
Overall test		7.85	6,163	<0.0001
Standard length	-0.054±0.045	1.49	1,163	0.225
Clone		11.27	4,163	<0.0001
Last outcome : Win ¹	0.109±0.079	1.89	1,163	0.171

¹ Baseline group were individuals that had lost their last fight prior to this experiment

表七

Multiple linear regression modeling the effect of experience type and temporal decay on post-experience testosterone level (ng/ml), controlling for standard length, clone and last outcome, baseline testosterone level and post-experience cortisol level

Variable	b ± SE	F	df	P
Overall test		11.79	13,166	<0.0001
Experience type : WWW ¹	-0.023±0.028	0.70	1,166	0.403
Temporal decay		1.61	2,166	0.203
Experience type × temporal decay		2.61	2,166	0.077
Standard length	-0.048±0.016	9.45	1,166	0.003
Clone		0.90	4,166	0.467
Last outcome : Win ²	0.040±0.027	2.13	1,166	0.146
Baseline testosterone level	0.638±0.069	85.03	1,166	<0.0001
Post-experience cortisol level	0.082±0.026	9.72	1,166	0.002

¹ Baseline group were individuals that received the controlled experiences treatment (NNN)

² Baseline group were individuals that had lost their last fight prior to this experiment

表八

Multiple linear regression modeling the effect of experience type and temporal decay on post-experience cortisol level (ng/ml), controlling for standard length, clone, last outcome, baseline cortisol level and post-experience testosterone level

Variable	$b \pm SE$	F	df	P
Overall test		11.79	13,166	<0.0001
Experience type : WWW ¹	-0.138±0.073	3.61	1,166	0.059
Temporal decay		3.34	2,166	0.038
Experience type × temporal decay		1.66	2,166	0.193
Standard length	0.057±0.043	1.74	1,166	0.189
Clone		1.86	4,166	0.121
Last outcome : Win ²	-0.017±0.073	0.05	1,166	0.817
Baseline cortisol level	0.374±0.071	27.94	1,166	<0.0001
Post-experience testosterone level	0.429±0.166	6.67	1,166	0.011

¹ Baseline group were individuals that received the controlled experiences treatment (NNN)

² Baseline group were individuals that had lost their last fight prior to this experiment

表九

Multiple logistic regression modeling the effect of experience type, temporal decay, post-experience testosterone level and post-experience cortisol level on the probability of the focal individuals initiating displays, controlling for standard length, clone and last outcome

Variable	b ± SE	L-R χ^2	df	P
Overall test		26.60	13,166	0.014
Experience type : WWW ¹	0.486±0.165	9.01	1,166	0.003
Temporal decay		0.74	2,166	0.691
Experience type × temporal decay		4.01	2,166	0.135
Post-experience testosterone level	-0.003±0.008	0.17	1,166	0.677
Post-experience cortisol level	-0.001±0.002	0.64	1,166	0.425
Standard length	0.070±0.096	0.54	1,166	0.461
Clone		5.54	4,166	0.236
Last outcome : Win ²	0.270±0.164	2.76	1,166	0.096

¹ Baseline group were individuals that received the controlled experiences treatment (NNN)

² Baseline group were individuals that had lost their last fight prior to this experiment

表十

Multiple logistic regression modeling the effect of experience type, temporal decay, post-experience testosterone level and post-experience cortisol level on the probability of the focal individuals initiating attacks, controlling for standard length, clone and last outcome

Variable	b ± SE	L-R χ^2	df	P
Overall test		19.59	13,166	0.106
Experience type : WWW ¹	0.337±0.162	4.42	1,166	0.036
Temporal decay		1.67	2,166	0.432
Experience type × temporal decay		2.54	2,166	0.281
Post-experience testosterone level	-0.271±0.372	0.53	1,166	0.465
Post-experience cortisol level	-0.057±0.156	0.14	1,166	0.713
Standard length	0.084±0.094	0.81	1,166	0.369
Clone		2.65	4,166	0.618
Last outcome : Win ²	-0.324±0.160	4.14	1,166	0.042

¹ Baseline group were individuals that received the controlled experiences treatment (NNN)

² Baseline group were individuals that had lost their last fight prior to this experiment

表十一

Multiple logistic regression modeling the effect of experience type, temporal decay, post-experience testosterone level and post-experience cortisol on the probability of escalation, controlling for standard length, clone and last outcome

Variable	b ± SE	L-R χ^2	df	P
Overall test		26.54	13,166	0.014
Experience type : WWW ¹	0.312±0.165	3.64	1,166	0.057
Temporal decay		0.41	2,166	0.813
Experience type × temporal decay		0.79	2,166	0.673
Post-experience testosterone level	-0.476±0.378	1.61	1,166	0.205
Post-experience cortisol level	0.136±0.159	0.73	1,166	0.393
Standard length	0.320±0.100	11.11	1,166	0.001
Clone		9.86	4,166	0.043
Last outcome : Win ²	0.255±0.163	2.46	1,166	0.117

¹ Baseline group were individuals that received the controlled experiences treatment (NNN)

² Baseline group were individuals that had lost their last fight prior to this experiment

表十二

Multiple logistic regression modeling the effect of experience type, temporal decay, post-experience testosterone level and post-experience cortisol level on the probability of the focal individuals initiating gill displays, controlling for standard length, clone and last outcome

Variable	b ± SE	L-R χ^2	df	P
Overall test		15.80	13,147	0.260
Experience type : WWW ¹	0.373±0.172	4.79	1,147	0.029
Temporal decay		2.79	2,147	0.248
Experience type × temporal decay		0.06	2,147	0.969
Post-experience testosterone level	-0.637±0.398	2.61	1,147	0.106
Post-experience cortisol level	-0.041±0.168	0.06	1,147	0.805
Standard length	-0.057±0.100	0.33	1,147	0.565
Clone		4.18	4,147	0.382
Last outcome : Win ²	-0.143±0.170	0.71	1,147	0.401

¹ Baseline group were individuals that received the controlled experiences treatment (NNN)

² Baseline group were individuals that had lost their last fight prior to this experiment

表十三

Multiple logistic regression modeling the effect of experience type, temporal decay, escalation mode, post-experience testosterone level and post-experience cortisol level on the probability of the focal individuals winning the contests, controlling for standard length, clone and last outcome

Variable	b ± SE	L-R χ^2	df	P
Overall test		32.41	17,162	0.013
Experience type : WWW ¹	0.340±0.171	4.04	1,162	0.044
Temporal decay		1.07	2,162	0.587
Experience type × temporal decay		0.62	2,162	0.735
Escalation ²	-0.355±0.179	4.03	1,162	0.045
Escalation × Experience type		0.30	1,162	0.584
Escalation × Temporal decay		8.63	2,162	0.013
Post-experience testosterone level	-0.162±0.387	0.17	1,162	0.675
Post-experience cortisol level	-0.187±0.165	1.30	1,162	0.254
Standard length	0.068±0.102	0.45	1,162	0.504
Clone		8.91	4,162	0.063
Last outcome : Win ³	-0.091±0.167	0.30	1,162	0.585

¹ Baseline group were individuals that received the controlled experiences treatment (NNN)

² Baseline group were contests settled without escalation

³ Baseline group were individuals that had lost their last fight prior to this experiment

表十四

Multiple linear regression modeling the effect of experience type, temporal decay, post-experience testosterone level and post-experience cortisol level on contest duration, controlling for whether or not the contest was escalated, whether or not the focal individual won the contest, standard length, clone and last outcome

Variable	b ± SE	F	df	P
Overall test		3.37	17,162	<0.0001
Experience type : WWW ¹	-0.148±0.092	2.56	1,162	0.112
Temporal decay		3.12	2,162	0.047
Experience type × temporal decay		1.44	2,162	0.240
Post-experience testosterone level	0.260±0.210	1.53	1,162	0.219
Post-experience cortisol level	0.047±0.089	0.28	1,162	0.597
Escalation ²	0.568±0.097	34.20	1,162	<0.0001
Winner : Focal ³	0.131±0.095	1.89	1,162	0.172
Winner × Experience type		3.30	1,162	0.071
Winner × Escalation		0.55	1,162	0.460
Standard length	-0.131±0.055	5.64	1,162	0.019
Clone		2.98	4,162	0.021
Last outcome : Win ⁴	-0.023±0.092	0.06	1,162	0.800

¹ Baseline group were individuals that received the controlled experiences treatment (NNN)

² Baseline group were contests settled without escalation

³ Baseline group were individuals that lost the contests

⁴ Baseline group were individuals that had lost their last fight prior to this experiment

表十五

Multiple linear regression modeling the effect of experience type, temporal decay, post-experience testosterone level and post-experience cortisol level on the average numbers of post-contest attack focal individual delivered to the loser (per minute) in contests they had won, controlling for whether or not the contest was escalated, standard length, clone and last outcome

Variable	b ± SE	F	Df	P
Overall test		1.67	14,77	0.080
Experience type : WWW ¹	0.806±0.716	1.28	1,77	0.264
Temporal decay		2.81	2,77	0.066
Experience type × temporal decay		2.20	2,77	0.118
Post-experience testosterone level	-0.870±1.525	0.33	1,77	0.570
Post-experience cortisol level	0.668±0.668	1.00	1,77	0.321
Escalation ²	0.903±0.735	1.51	1,77	0.223
Standard length	0.656±0.380	2.98	1,77	0.088
Clone		2.09	4,77	0.091
Last outcome : Win ³	-0.061±0.687	0.01	1,77	0.930

¹ Baseline group were individuals that received the controlled experiences treatment (NNN)

² Baseline group were contests settled without escalation

³ Baseline group were individuals that had lost their last fight prior to this experiment

表十六

Multiple linear regression modeling the effect of experience type, temporal decay, post-experience testosterone level and post-experience cortisol level on the average numbers of post-contest attack (per minute) focal individual received in contests that they had lost, controlling for whether or not the contest was escalated, standard length, clone and last outcome

Variable	b ± SE	F	df	P
Overall test		0.68	14,73	0.788
Experience type : WWW ¹	0.122±0.779	0.02	1,73	0.876
Temporal decay		0.61	2,73	0.548
Experience type × temporal decay		0.75	2,73	0.475
Post-experience testosterone level	-2.263±1.857	1.49	1,73	0.227
Post-experience cortisol level	0.477±0.743	0.41	1,73	0.523
Escalation ²	-1.232±0.805	2.35	1,73	0.130
Standard length	0.214±0.489	0.19	1,73	0.662
Clone		0.35	4,73	0.846
Last outcome : Win ³	-0.602±0.773	0.61	1,73	0.438

¹ Baseline group were individuals that received the controlled experiences treatment (NNN)

² Baseline group were contests settled without escalation

³ Baseline group were individuals that had lost their last fight prior to this experiment

表十七

Multiple linear regression modeling the effect of experience type, temporal decay, whether or not the contest was escalated, whether or not the focal individual won the contest and post-contest attacks on post-contest testosterone level, controlling for post-experience testosterone level, post-contest cortisol level, standard length, clone and last outcome

Variable	b ± SE	F	df	P
Overall test		12.16	19,158	<0.0001
Experience type : WWW ¹	-0.021±0.025	0.64	1,158	0.424
Temporal decay		2.87	2,158	0.060
Experience type × temporal decay		0.92	2,158	0.401
Escalation ²	-0.001±0.027	0.003	1,158	0.953
Winner : Focal ³	0.073±0.029	6.59	1,158	0.011
Winner × Experience type		0.01	1,158	0.931
Winner × Escalation		3.14	1,158	0.078
Winner × Post-contest attacks		0.20	1,158	0.652
Post-contest attacks	-0.017±0.013	1.58	1,158	0.210
Post-experience testosterone level	0.641±0.058	123.66	1,158	<0.0001
Post-contest cortisol level	0.090±0.029	9.47	1,158	0.003
Standard length	-0.008±0.016	0.29	1,158	0.592
Clone		0.77	4,158	0.544
Last outcome : Win ⁴	-0.058±0.026	5.11	1,158	0.025

¹ Baseline group were individuals that received the controlled experiences treatment (NNN)

² Baseline group were contests settled without escalation

³ Baseline group were individuals that lost the contests

⁴ Baseline group were individuals that had lost their last fight prior to this experiment

表十八

Multiple linear regression modeling the effect of experience type, temporal decay, whether or not the contest was escalated, whether or not the focal individual won the contest and post-contest attacks on post-contest cortisol level, controlling for post-contest testosterone level, post-experience cortisol level, standard length, clone, and last outcome

Variable	b ± SE	F	df	P
Overall test		5.34	18,158	<0.0001
Experience type : WWW ¹	0.044±0.065	0.47	1,158	0.495
Temporal decay		0.55	2,158	0.580
Experience type × temporal decay		1.03	2,158	0.358
Escalation ²	0.107±0.067	2.53	1,158	0.114
Winner : Focal ³	-0.352±0.067	27.95	1,158	<0.0001
Post-contest attacks	0.011±0.033	0.11	1,158	0.745
Winner × Experience type		0.37	1,158	0.543
Winner × Escalation		0.79	1,158	0.376
Winner × Post-contest attacks		5.10	1,158	0.025
Post-contest testosterone level	0.452±0.144	9.87	1,158	0.002
Post-experience cortisol level	0.286±0.062	21.37	1,158	<0.0001
Standard length	-0.001±0.039	0.06	1,158	0.810
Clone		2.19	4,158	0.072
Last outcome : Win ⁴	-0.025±0.063	0.16	1,158	0.692

¹ Baseline group were individuals that received the controlled experiences treatment (NNN)

² Baseline group were contests settled without escalation

³ Baseline group were individuals that lost the contests

⁴ Baseline group were individuals that had lost their last fight prior to this experiment

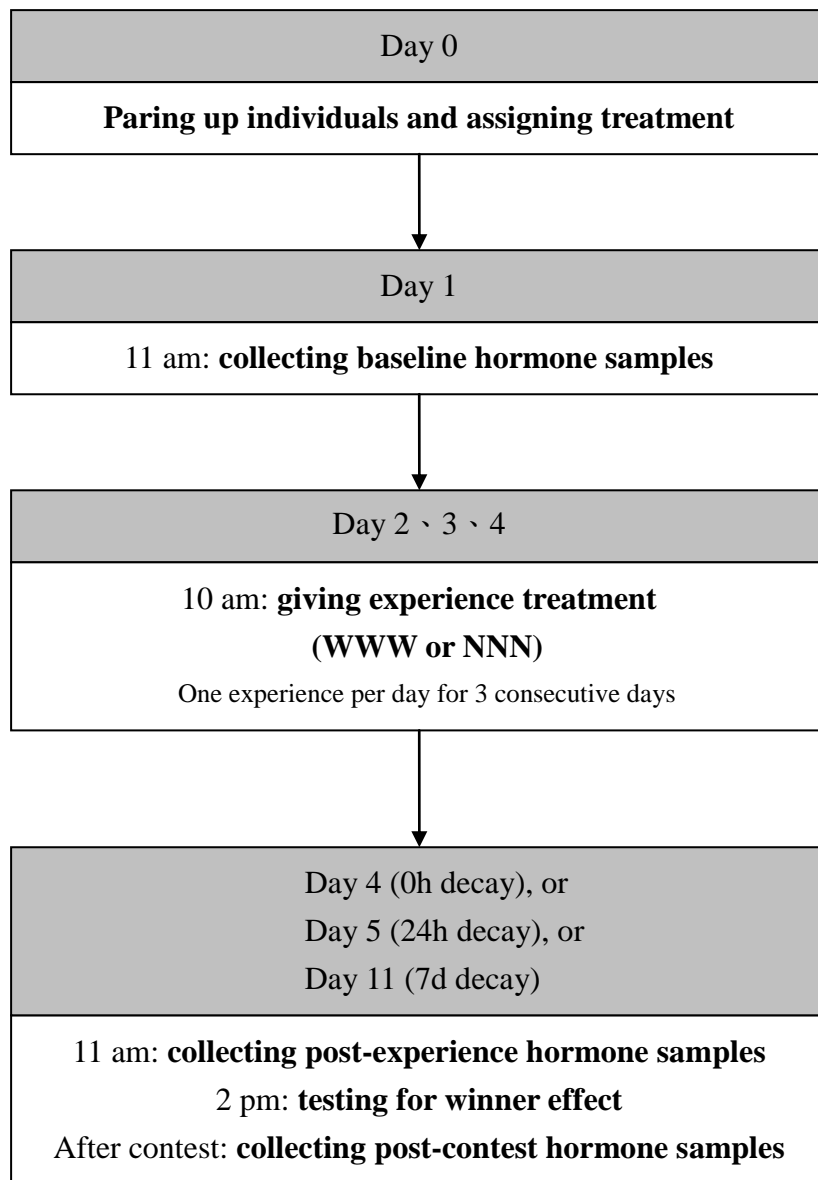


圖 1

Experimental procedures. Two individuals of a pair were first matched for age, size, clone and last outcome. One individual of each pair was then randomly selected to be the focal individual and received either 3 winning (WWW) or the controlled (NNN) experience treatment. The experience treatments were allowed to decay for various time periods (0h: 0-hour temporal decay; 24h: 24-hour temporal decay; 7d: 7-day temporal decay) before post-experience hormone levels, winner effects, and post-contest hormone levels were examined.

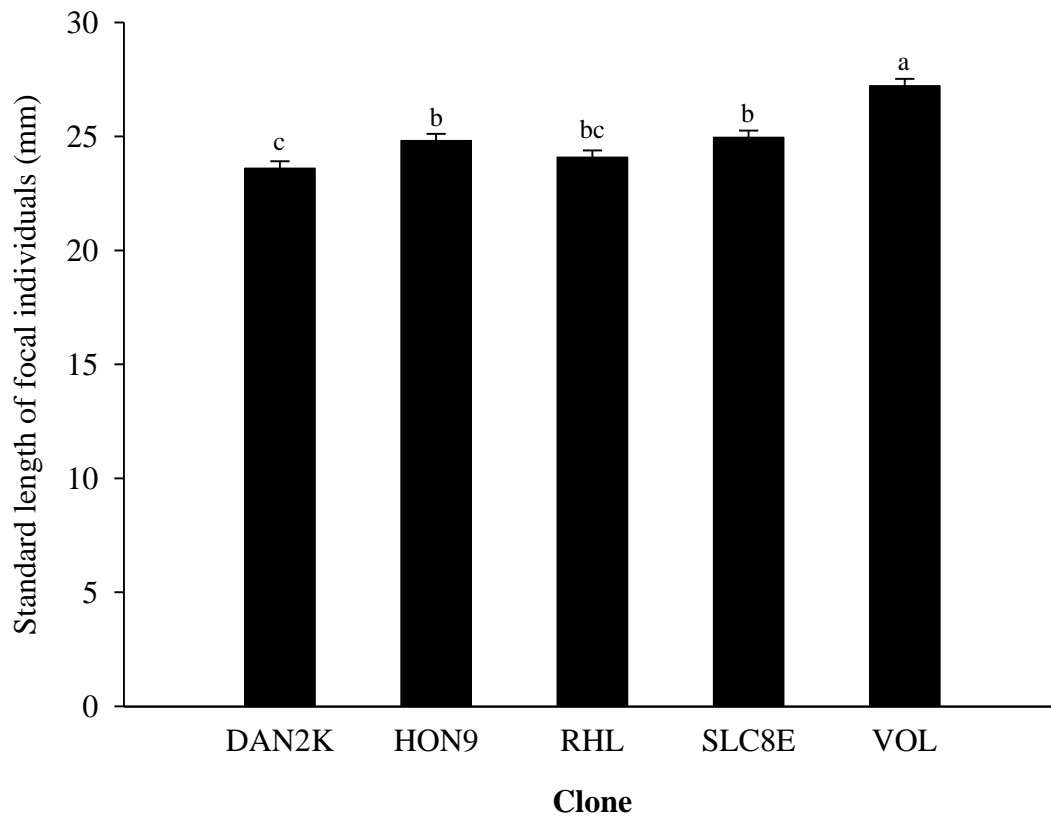


圖 2

The standard length (least squares means \pm SE) of the focal individuals of the five clones used in this study, controlled for experience type, temporal decay, and last outcome. Least square means labeled with different letters are significantly different at $P < 0.05$ (Tukey multiple comparisons)

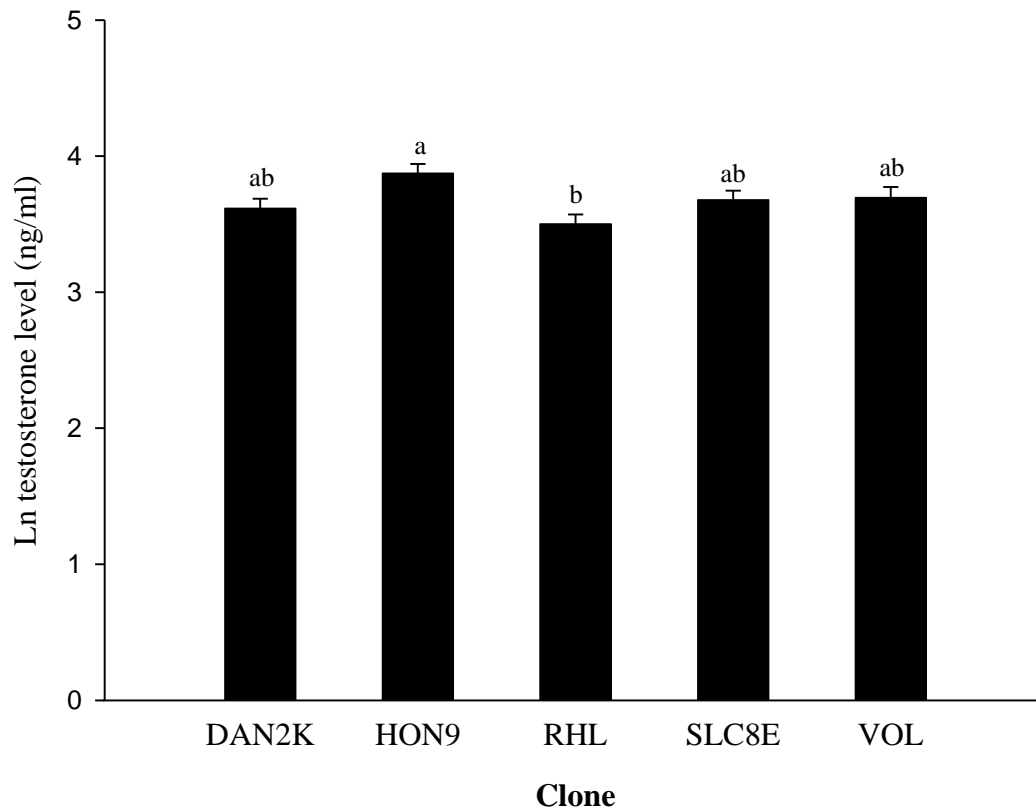


圖 3

Baseline testosterone levels (Ln transformed, least squares means \pm SE) of the focal individuals of the five clones used in this study, controlled for standard length, clone and last outcome. Least square means labeled with different letters are significantly different at $P < 0.05$ (Tukey multiple comparisons)

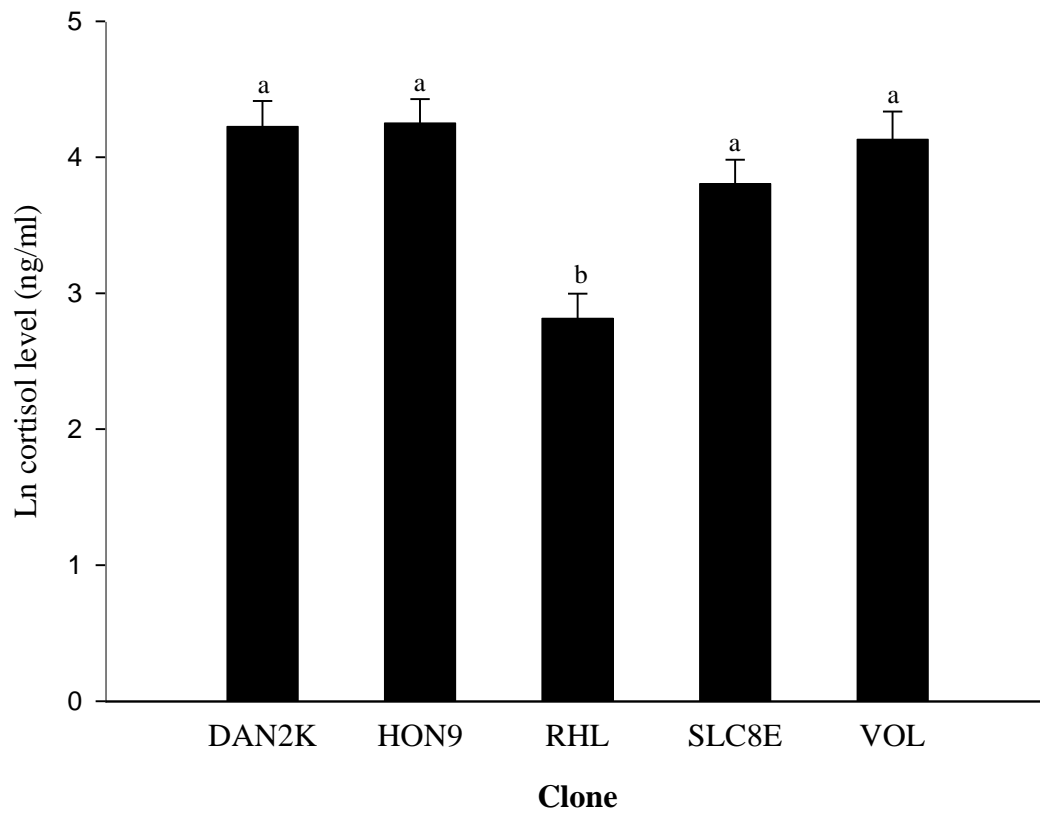


圖 4

Baseline cortisol level (Ln transformed, least squares means \pm SE) of the focal individuals of the five clones used in this study, controlled for standard length, clone and last outcome. Least square means labeled with different letters are significantly different at $P < 0.05$ (Tukey multiple comparisons)

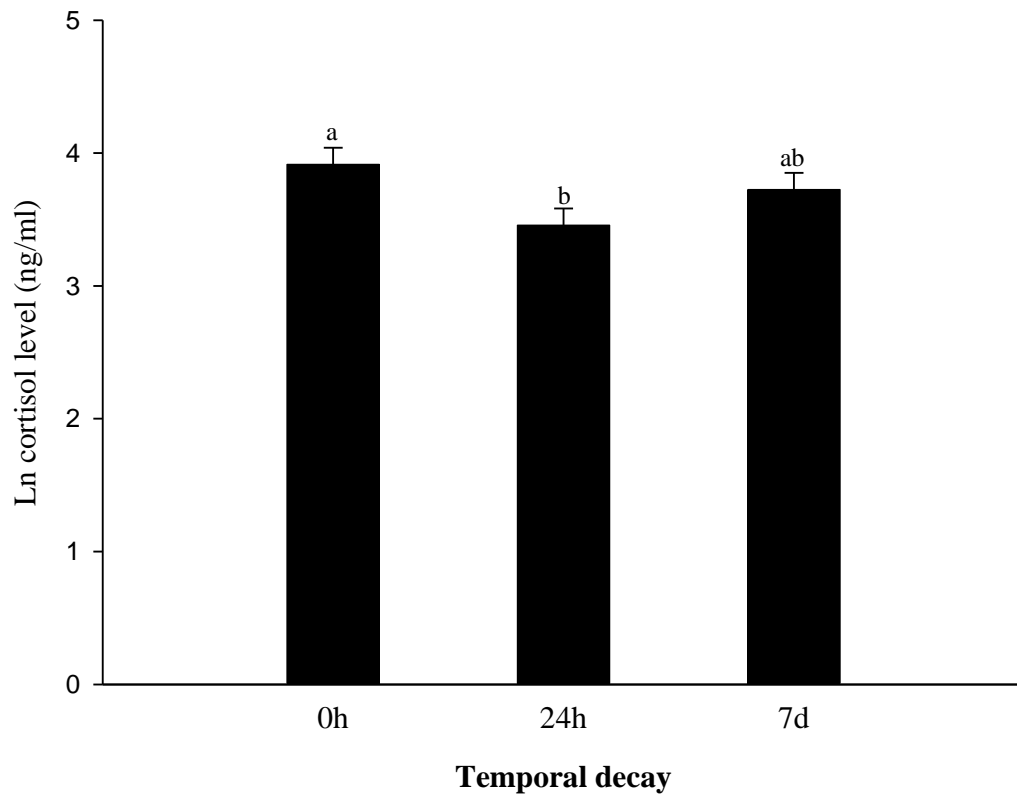


圖 5

Post-experience cortisol levels of the focal individuals (Ln transformed, least squares means \pm SE) of the focal individuals subject to different temporal decay treatments (0h: 0-hour temporal decay; 24h: 24-hour temporal decay; 7d: 7-day temporal decay). Least square means labeled with different letters are significantly different at $P < 0.05$ (Tukey multiple comparisons)

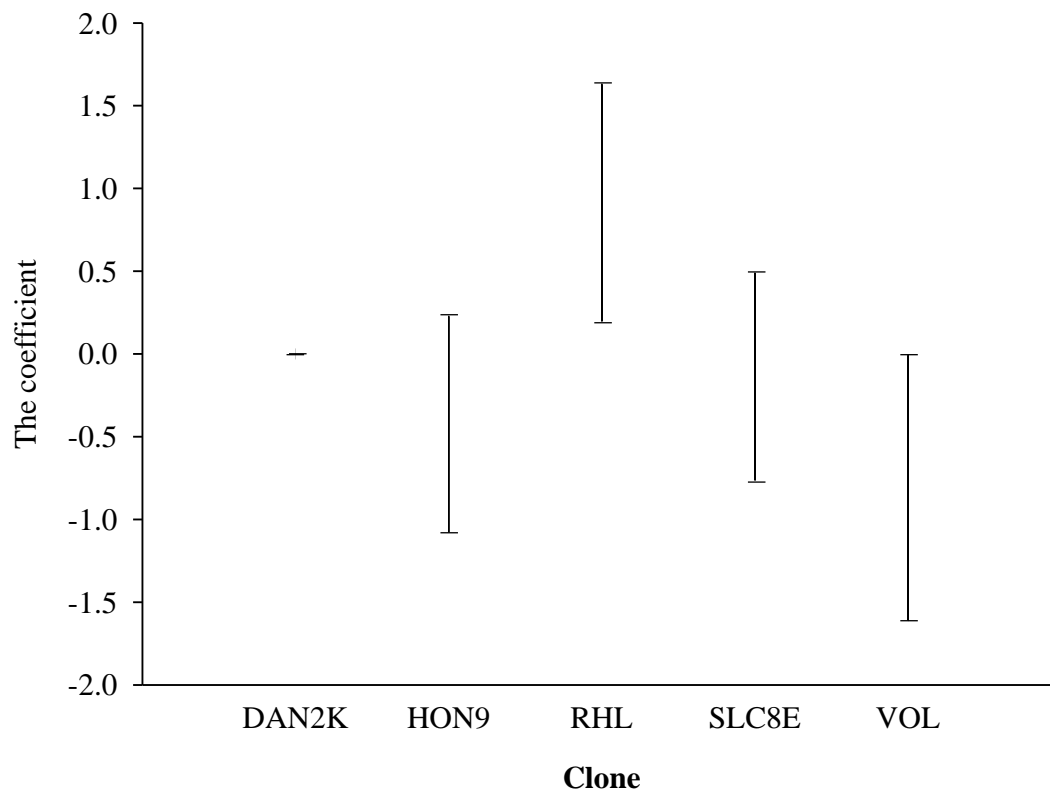


圖 6

Logistic regression coefficient ($\pm 95\%$ CI) for the probability of escalation of the five different clones (baseline group: DAN2K)

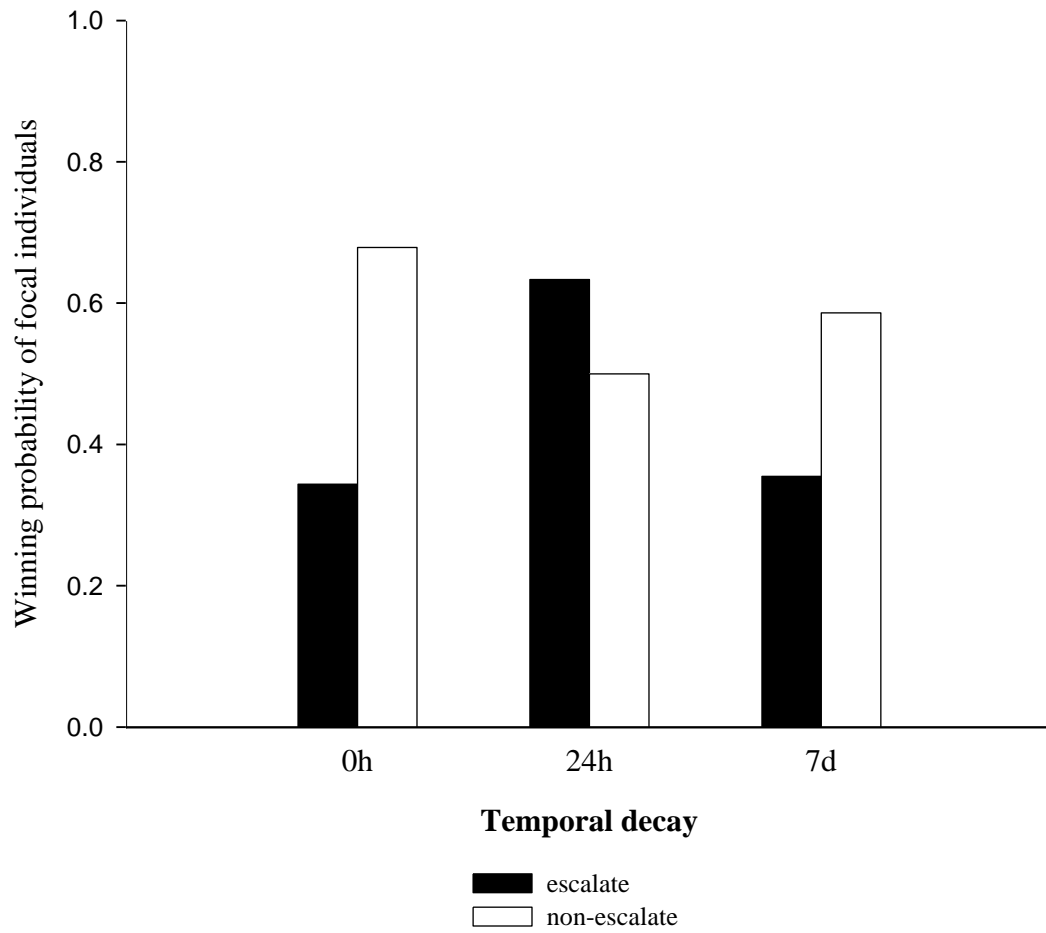


圖 7

The probability of the focal individuals winning escalated (■) and non-escalated (□) contests in temporal decay treatments (0h: 0-hour temporal decay; 24h: 24-hour temporal decay; 7d: 7-day temporal decay)

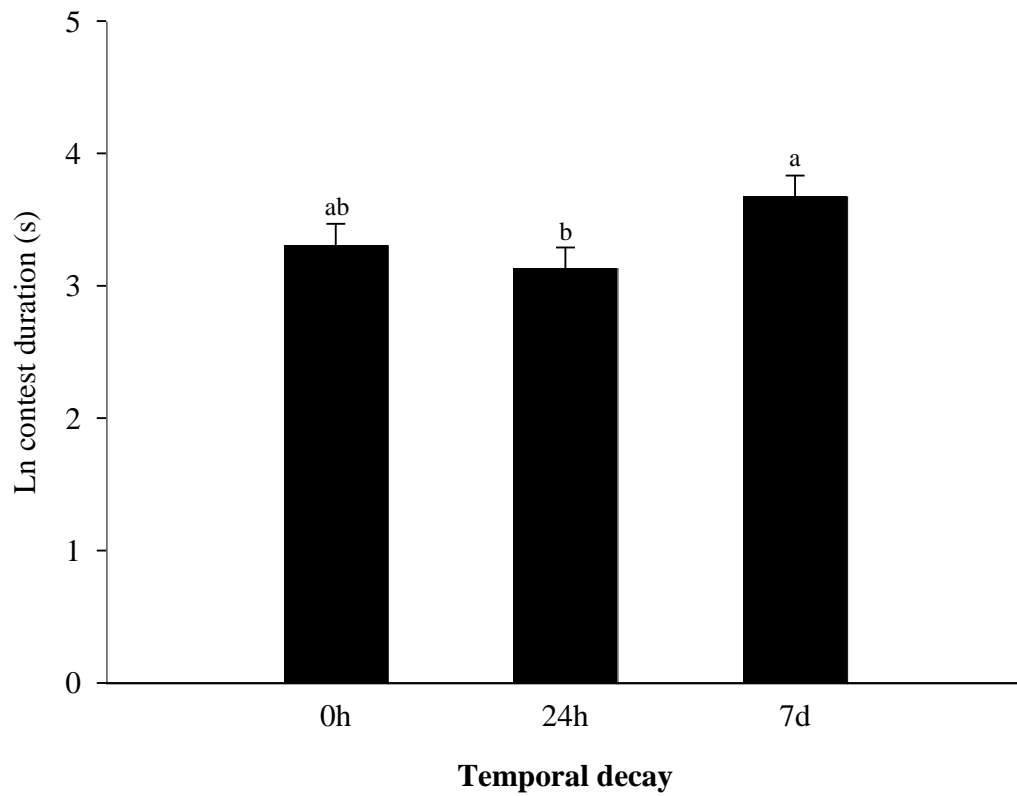


圖 8

Contest duration (Ln transformed, least squares means \pm SE) in different temporal decay treatments (0h: 0-hour temporal decay; 24h: 24-hour temporal decay; 7d: 7-day temporal decay). Least square means labeled with different letters are significantly different at $P < 0.05$ (Tukey multiple comparisons)

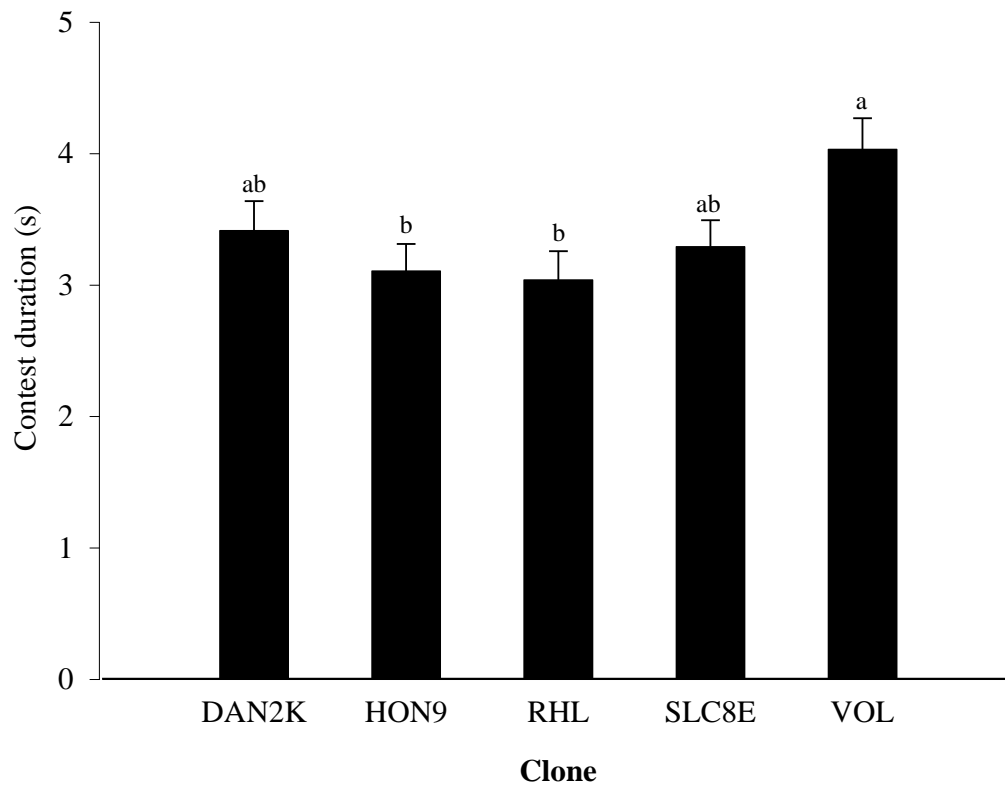


圖 9

Contest duration (Ln transformed, least squares means \pm SE) of the five different clones. Least square means labeled with different letters are significantly different at $P < 0.05$ (Tukey multiple comparisons)