

不同地位克氏原螯虾胜利者-失败者效应的稳定性

王陈路^① 田捷^① 陈友明^② 黄成^{①*}

① 南京大学生命科学院 南京 210023; ② 江苏省淡水水产研究所 南京 210017

摘要: 为探究不同地位的克氏原螯虾 (*Procambarus clakii*) 胜利者-失败者效应的稳定性。通过视频拍摄优势者和从属者在新的领域中各自与等重量级雄性螯虾连续遭遇战, 统计胜负场数、格斗次数、时间、优势指数等多个参数。在与陌生对手的首次交战中, 40 个优势者中有 23 只螯虾取得了胜利, 17 只失败, 胜负比例之间差异不显著; 而从属者中获胜比例为 18/40, 与失败者的比例之间也没有差异, 说明优势者和从属者之间原有的等级地位并不被陌生对手识别。在与陌生对手的第二交战中, 获胜的优势者中 18/23 的螯虾再次胜利, 极显著高于失败的螯虾比例; 获胜的从属者中, 仅 11/18 的螯虾再次胜利, 与失败者的比例之间不显著; 而失败的优势者中, 13/17 的螯虾持续失败, 失败的从属者中, 17/22 的螯虾持续失败, 均显著高于获胜的比例, 说明不同地位的螯虾胜利者-失败者效应稳定性不同, 优势者的胜利者-失败者效应均比较稳定, 而从属者的失败者效应稳定, 胜利者效应并不稳定, 一胜之后不能获得稳定、完全的二胜。对格斗次数、时间、优势指数等参数统计分析发现, 胜利或失败的优势者以及从属者在格斗策略上有较大的差异。

关键词: 克氏原螯虾; 等级秩序; 胜利者-失败者效应

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2016) 05-799-07

Stability of Winner-loser Effect in Dominants and Subordinates Crayfish

Procambarus clakii

WANG Chen-Lu^① TIAN Jie^① CHEN You-Ming^② HUANG Cheng^{①*}

① School of Life Science, Nanjing University, Nanjing 210023; ② Freshwater Fisheries Research Institute of Jiangsu Province, Nanjing 210017, China

Abstract: In order to study the stability of winner-loser effect of dominant and subordinate crayfish *Procambarus clakii*, and discuss the agonistic strategy when they face new opponent in the same size, we first put two individual of crayfish marked with different colors together for 3 days and recorded the winner and loser for each pair. We separated the pair for 3 h, then provided a new crayfish for both of them to made two

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. NSFCJ1103512), 江苏省农业科技自主创新资金项目[No. CX (14) 2077];

* 通讯作者, E-mail: huangcheng@nju.edu.cn.

第一作者介绍 王陈路, 女, 硕士研究生; 研究方向: 动物学; E-mail: dlctwcl@163.com.

收稿日期: 2015-12-21, 修回日期: 2016-04-11 DOI: 10.13859/j.cjz.201605009

new pairs for 30 min and taped the fighting results for both winners and losers. Among the 40 winners, 23 individuals won the fight with the new crayfish at first time they encountered and the rest was loser. There was no any difference between percent of winner and loser for the dominant crayfish; for the subordinate group, 18 out of 40 won the first fight, no difference between the percent of winner and loser ($\alpha \leq 0.05$, Table 1). The level of significance under which the null hypothesis was rejected is $\alpha 0.05$. We found that (Table 1): 23/40 the origin social status of the crayfish cannot be recognized by the stranger. In the second fight, 18 out of 23 crayfish who won the first game were the winner in the dominant group, the individuals won twice was significant more than that won the first game and lose the second fight. While in the subordinate group, only 11/18 of them won again. In contrast, 13 out of 17 losers for the dominant group and 17 out of 22 losers for the subordinate for the subordinate group lose again in the second fight. No matter crayfish whether dominant nor the subordinate, the number of crayfish who lose twice were significant more than that lose in the first encounter and won the second. That suggested the winner effect was stable for dominant crayfish, while the loser effect is stable for subordinate one. However winner effect is not stable in subordinate crayfish. In addition, we used *t*-test to analyze the times of fighting, duration of fighting, and dominant index (Table 2 - 5) and found out that the agonistic strategy between the dominant crayfish (no matter they were winner or loser) and subordinate ones was difference that would cause different result of the fight.

Key words: *Procambarus clarkii*; Social status; Winner-loser effect

鉴于攻击或格斗行为对动物社会等级形成的重要作用, 很多动物行为学者开始通过攻击和格斗取胜研究动物社会等级形成因素, 这些因素可分为两大类: 内因和外因(Dugatkin et al. 2004)。内因指个体本身的性状, 如年龄(Fawcett et al. 2010)、性别(Warren et al. 2009)和体型大小(Ranta et al. 1992, Pavey et al. 1996), 即关系到动物的力量和体能性状方面的作用。外因一般有领域所有权(Alcock et al. 1997, Klar et al. 2012)、胜利者-失败者效应(Hsu et al. 1999)以及旁观者效应(Aquiloni et al. 2012), 即经验和“策略”方面的作用。

胜利者-失败者效应是指动物先前一场战斗胜利或失败的经历会影响到后面一场战斗的胜负结果, 即胜利者遇到新对手时胜利的可能性更高, 失败者则更容易失败。Bergman 等(2003)研究了格斗间隔时间对螯虾(*Orconectes rusticus*)胜利者效应的影响。在量化了胜利者-失败者效应对格斗胜负影响的前提下, 建立了一系列模型来推演种群的社会等级序列形成,

发现如果只有胜利者效应起作用时, 所有受试个体的社会等级序列均很清晰, 当只有失败者效应起作用时, 只有一个“老大”的序列是清楚的, 其他的都不明确(Dugatkin 1997, Dugakin et al. 2004, Hock et al. 2006, 2009)。

克氏原螯虾(*Procambarus clarkii*)是研究格斗行为和等级秩序的模式动物, 两只螯虾通过格斗形成优势等级序列, 胜者为优势者, 长时间占有隐蔽所, 对触觉刺激反应敏感, 主动攻击次数较多, 具有优先占有资源的权利; 从属者呈现臣服的姿势, 很少探索, 回避触觉刺激和优势者的攻击, 占有甚少的资源(Gherardi et al. 2003, Graham et al. 2009)。等级地位的不同, 导致螯虾对资源、环境改变、繁殖等各方面的反应也不同。目前有关螯虾胜利者-失败者效应的研究都集中在其如何影响优势等级序列的形成, 但优势者的失败者效应如何体现, 从属者的胜利者效应是否稳定, 至今尚缺少相关研究。通过观察统计优势者克氏原螯虾和从属者克氏原螯虾连续作战的胜负比例和各场战斗

的格斗行为, 研究不同社会等级的克氏原螯虾的胜利者-失败者效应稳定性。

1 材料与方法

1.1 实验动物

将实验室中附肢健全、体重在 1 ~ 10 g 范围内的雄性螯虾挑出, 称重, 编号, 共 450 只, 体重 (5.21 ± 1.90) g。单养在底直径为 10.5 cm 的塑料盒中, 水深约 5 cm, 每天投喂一粒商品化饲料 (约 40 mg, 为江苏省淡水水产研究所提供的嘉吉虾蟹饲料)。

成对螯虾的饲养盒为长 × 宽 × 高 23.0 cm × 15.0 cm × 8.5 cm 的塑料盒, 隐蔽所为百洁布制成的洞穴 (王陈路等 2015); 格斗盒为长 × 宽 × 高 28.5 cm × 17.2 cm × 18.0 cm 的塑料盒。

1.2 等级地位的确立

挑选体重差异在 0.5 g 范围以内的螯虾进行两两配对, 共 70 对。用红蓝两种颜色的指甲油标记在螯虾的头胸甲背面, 晾干后放回单养饲养盒中, 驯养 2 d 以消除干扰。2 d 后将配对的螯虾放进饲养盒中, 同时加一个合适大小的隐蔽所, 加水饲养 3 d 以确定胜负。3 d 后, 观察隐蔽所占有情况, 每隔 2 min 观察一次, 观察 5 次以上, 初步判定螯虾的等级地位, 持续占有隐蔽所的为优势者, 缩在角落的为从属者 (王陈路等 2015), 再结合 1.3 战斗中的表现, 如果出现表现与按照隐蔽所判断出的身份不符的螯虾 (“优势者” 螯虾一直缩居角落, 不主动攻击, 也不还击), 则将其与原有配对者放置于原盒中, 观察其行为, 根据两者遭遇判定其等级地位判断是否准确, 若不准确, 剔除该配对。

1.3 持续战斗: 首次遭遇战和二次遭遇战

将优势者和从属者分开放置于两个格斗盒中, 各配对体重差异在 0.5 g 范围以内的螯虾 1 只, 分别用两个罩子隔开格斗盒中的两只螯虾, 待螯虾适应格斗盒环境 5 min 后, 拿开罩子, 让其接触, 通过摄像监控设备录制视频 30 min, 为首次遭遇战, 录制结束后, 将螯虾分开放回

原来的单养盒中, 投喂一粒饲料。原来的优势者和从属者休息 3 h 以后, 分别被放到两个格斗盒中, 并重新各配新的体重差异在 0.5 g 范围以内的螯虾 1 只, 用罩子罩住螯虾, 5 min 后, 拿开罩子, 开始录制视频 30 min, 为二次遭遇战。整个实验过程中若发生螯虾蜕壳、逃离饲养盒、死亡或视频拍摄过程中两只螯虾都不动的情况, 则将该配对从实验结果中剔除。最终得到 40 组合格的格斗实验结果, 共 160 个视频。

1.4 数据处理

据视频记录的相关参数: 实验虾 (即原有的优势者和从属者) 靠近、格斗、离开、逃离配对虾的次数, 格斗的持续时间, 计算其每次战斗的优势指数。优势指数 (dominant index, I_D) 计算公式为 $I_D = (2N_2 + N_1) / (2N_2 + N_1 + 2N_4 + N_3)$, 式中, N_1 为靠近 (approach), 指放低大螯接近对手; N_2 为格斗 (attack), 指螯张开且以高抬的姿势快速接近对手; N_3 为离开 (retreat), 指缓步离开正在靠近或攻击的对手; N_4 为逃离 (escape), 指使用弹尾离开正在靠近或攻击的对手 (Graham et al. 2009)。

判断实验虾在每场格斗中的胜负情况, 若整场打斗中实验虾多次弹尾逃离对手, 为失败者, 反之, 若整场打斗中实验虾多次主动攻击, 使对手弹尾逃离, 则为胜利者; 若整场打斗中双方均未弹尾, 要使用视频数据来确定胜负, 较多躲避对手的个体, 为失败者, 反之为胜利者 (Daws et al. 2002)。

利用 SPSS 18.0 进行配对 t 检验, 比较不同胜负结局的螯虾配对前后两场战斗的格斗次数、时间以及优势指数, 个体胜负数的比较分析采用百分数检验, 显著水平为小于 0.05, 极显著水平为小于 0.01。

2 结果

2.1 两次打斗胜负情况统计

统计 40 组视频, 根据胜负判断标准, 记录每一只实验虾在两次遭遇战中的胜负情况, 最终汇总首次遭遇战中 40 只优势者和 40 只从属

者分别有多少螯虾获得了胜利，多少只失败，第二次遭遇战也同样统计。使用百分数检验比较优势者和从属者在连续两次格斗中的胜负场数（表 1）。

无论优势者还是从属者，在首次遭遇战中获胜与失败的个数之间均没有差异。而第二次遭遇战中：首次遭遇战获胜第二次遭遇战也获胜的优势者的数量极显著高于首次遭遇战获胜第二次遭遇战失败的优势者的数量；首次遭遇战失败第二次遭遇战失败的优势者的数量也显著高于首次遭遇战失败第二次遭遇战获胜的优势者数量；而首次遭遇战获胜第二次遭遇战也获胜的从属者的数量与首次遭遇战获胜第二次遭遇战失败的从属者的数量之间差异不显著，首次遭遇战失败第二次遭遇战失败的从属者数

量显著高于首次遭遇战失败第二次遭遇战获胜的从属者数量。

2.2 优势者两次格斗参数统计

分析 4 种不同胜负结局的优势者两次格斗中的行为参数，比较首场遭遇战胜利和失败的优势者前后两场战斗格斗次数、时间以及优势指数（表 2）。

在首次遭遇战获胜的优势者中，首次遭遇战获胜第二次遭遇战也获胜的优势者二次遭遇战的格斗次数、时间及优势指数与首次遭遇战相应参数之间均没有显著差异 ($P > 0.05$)。首次遭遇战获胜第二次遭遇战失败的优势者首次遭遇战的格斗次数 ($P < 0.05$) 和优势指数 ($P < 0.01$) 都显著高于二次遭遇战的相应参数。

首次遭遇战失败第二次遭遇战获胜的优势

表 1 优势者和从属者在连续两次格斗中的胜负场数

Table 1 Number winner or failure in the two encounters for the dominant and subordinate crayfish

首次遭遇战格局 Result of first encounter	优势者 Dominant				从属者 Subordinate			
	胜 Winner		负 Loser		胜 Winner		负 Loser	
个数 Individuals	23		17		18		22	
<i>P</i>	0.43				0.64			
第二次遭遇战格局 Result of second encounter	胜 Winner	负 Loser	胜 Winner	负 Loser	胜 Winner	负 Loser	胜 Winner	负 Loser
	个数 Individuals	18	5	4	13	11	7	5
<i>P</i>	0.01		0.049		0.48		0.02	

表 2 优势者的格斗次数、时间以及优势指数

Table 2 Agonistic times, duration and dominant index of dominant crayfishes

第一次遭遇战格局 Result of first encounter	第二次遭遇战格局 Result of second encounter	格斗次数 Agonistic number		格斗时间 Agonistic time (s)		优势指数 Dominant index	
		首次遭遇战 First encounter	二次遭遇战 Second encounter	首次遭遇战 First encounter	二次遭遇战 Second encounter	首次遭遇战 First encounter	二次遭遇战 Second encounter
胜 Winner	胜 Winner	7.50 ± 9.03	7.44 ± 6.90	93.61 ± 90.01	116.89 ± 160.00	99.28 ± 2.55	99.55 ± 1.92
	负 Loser	15.60 ± 7.67*	5.00 ± 4.30	114.60 ± 67.68	357.80 ± 269.14	100.00 ± 0.00**	38.21 ± 30.28
负 Loser	胜 Winner	2.00 ± 2.83	11.50 ± 7.94*	123.50 ± 155.85	360.25 ± 234.57	89.62 ± 16.86	99.23 ± 1.54
	负 Loser	5.15 ± 4.12*	2.85 ± 2.48	444.30 ± 424.44*	185.69 ± 275.65	54.45 ± 31.74	44.44 ± 33.27

配对 *t* 检验比较各个参数首次和二次遭遇战之间的差异显著性，表中标注*号表示二者间差异显著 ($P < 0.05$)，**为二者间差异极显著 ($P < 0.01$)。

Paired-samples *t* test was used for analysis of significance between the first and second encounter. * denote significant differences in responses to first and second encounter at $P < 0.05$, ** represent for differences at $P < 0.01$.

者二次遭遇战的格斗次数显著高于首次遭遇战的 ($P < 0.05$), 格斗时间及优势指数和首次遭遇战的参数之间均没有显著差异 ($P > 0.05$)。首次遭遇战失败第二次遭遇战失败的优势者二次遭遇战的格斗次数 ($P < 0.05$) 和格斗时间 ($P < 0.05$) 都显著低于首次遭遇战的相应参数。

2.3 从属者两次格斗参数的统计

同 2.2 分析从属者两次格斗中的行为参数, 结果见表 3。

首次遭遇战获胜第二次遭遇战也获胜的从属者二次遭遇战的格斗次数、时间及优势指数和首次遭遇战的参数之间均没有显著差异 ($P > 0.05$)。首次遭遇战获胜第二次遭遇战失败的从属者二次遭遇战的格斗时间显著大于首次遭遇战的时间 ($P < 0.05$), 优势指数则极显著低于自身首次遭遇战的优势指数 ($P < 0.01$)。

首次遭遇战失败第二次遭遇战获胜的从属者二次遭遇战的格斗次数、时间及优势指数和首次遭遇战的参数之间均没有显著差异 ($P > 0.05$)。首次遭遇战失败第二次遭遇战也失败的从属者二次遭遇战的格斗时间极显著低于首次遭遇战的时间 ($P < 0.01$)。

3 讨论

3.1 等级识别

在一个稳定的优势等级序列形成过程中, 第一场确定等级的攻击结束后, 每个个体都“清晰自己的地位”, 优势者显示高昂的姿势, 从属者呈现臣服的姿势, 并且后期很少发生战斗。有两种识别假说, 个体识别和地位识别, 可以解释上述现象。地位识别, 指动物可以识别对方获得的地位信息, 如淡水螯虾 (*Procambarus acutus acutus*, Gherardi et al. 2003) 和枪虾 (*Alpheus heterochaelis*, Obermeier et al. 2003)。而个体识别则表示, 动物并不能识别地位信息, 仅可以识别和自己战斗过并确立过地位的个体, 如口足类 *Gonadactylus festa*, (Caldwell 1992) 及寄居蟹 (*Pagurus longicarp*, Gherardi et al. 2005) 和美洲龙虾 (*Homarus americanus*, Karavanich et al. 1998)。

Skog (2009) 研究发现雄性欧洲龙虾 (*H. gammarus*) 再次遇见之前打过架的龙虾, 则维持之前的等级序列, 如果遇到新的从未打过架的龙虾, 则提高格斗时间和攻击等级, 即雄性欧洲龙虾靠识别个体来确定等级地位。本实验中, 首次遭遇战中优势者和从属者与新的等重量级对手格斗时, 胜利的场数与失败的场数基本相同, 说明陌生对手无法识别实验虾的优势等级地位, 也就是说实验虾并不释放可使对方螯虾识别等级地位的气息。无论优势者、从属

表 3 从属者的格斗次数、时间以及优势指数

Table 3 Agonistic times, duration and dominant index of subordinate crayfishes

第一次遭遇战格局 Result of first encounter	第二次遭遇战格局 Result of second encounter	格斗次数 Agonistic number		格斗时间 Agonistic time (s)		优势指数 Dominant index	
		首次遭遇战 First encounter	二次遭遇战 Second encounter	首次遭遇战 First encounter	二次遭遇战 Second encounter	首次遭遇战 First encounter	二次遭遇战 Second encounter
胜 Winner	胜 Winner	12.09 ± 7.94	7.73 ± 7.70	333.00 ± 319.62	164.27 ± 225.34	90.99 ± 29.88	98.99 ± 3.35
	负 Loser	12.00 ± 10.00	5.43 ± 2.82	64.29 ± 53.07	166.71 ± 66.27*	97.72 ± 3.27**	27.28 ± 29.17
负 Loser	胜 Winner	2.00 ± 3.08	6.00 ± 7.14	286.80 ± 422.93	36.60 ± 30.53	95.76 ± 7.91	100.00 ± 0.00
	负 Loser	3.76 ± 2.73	2.82 ± 2.88	336.24 ± 381.9**	97.59 ± 105.48	43.52 ± 30.18	63.79 ± 36.44

配对 t 检验比较各个参数首次和二次遭遇战之间的差异显著性, 表中标注*号表示二者间差异显著 ($P < 0.05$), **为二者间差异极显著 ($P < 0.01$)。

Paired-samples t test was used to analyze the significance between the first and second encounter fight. * a significant difference in responses to first and second encounter at $P < 0.05$, ** difference at level $P < 0.01$.

者遇到新对手就要一分高下, 与 Skog (2009) 的结果一致, 说明雄性克氏原螯虾也是靠个体识别来确定优势等级地位的。

3.2 胜利者-失败者效应稳定性

胜利者效应和失败者效应并不总是同时出现, Beacham 和 Newman (1987) 有关太阳鱼 (*Lepomis gibbosus*) 的研究中只报道了失败者效应, Francis (1983) 对天堂鱼 (*Macropodus opercularis*) 的研究中也只有失败者效应, 有些动物中两种效应都有 (Beaugrand et al. 1991, Chase et al. 1994, Hsu et al. 1999), 还有一种鸟类只存在胜利者效应 (Jackson 1991)。

Daws 等 (2003) 认为胜利者效应和失败者效应之间的关系并不是量化的等值相反的关系, 提出对克氏原螯虾而言, 失败者效应比胜利者效应更难逆转的假设, 但由于存在体型大小因素的干扰, 并不能确定该假设。本实验螯虾体型相同, 性别相同, 相等体型对手随机选取, 领域相同, 基本排除了目前已发现的除胜利者-失败者效应以外所有影响格斗的因素, 优势者连败的比例显著高于失败后获胜的比例, 从属者连胜的比例与胜利后失败的比例无差异, 说明不同地位的螯虾胜利者-失败者效应稳定性不同, 优势者的胜利者-失败者效应均比较稳定, 而从属者的失败者效应稳定, 胜利者效应不稳定, 可以证明 Daws 等 (2003) 的假设, 对雄性克氏原螯虾而言失败者效应比胜利者效应更难逆转。

3.3 格斗策略

有关动物格斗策略的研究不多, Guiaşu 和 Dunham (1997 a, b) 研究了大小匹配的成对螯虾 (*Cambarus robustus*) 格斗时具体的格斗行为策略, 发现胜利的螯虾往往在一开始就极富攻击性, 多为格斗动作, 大螯张开且以高抬的姿势快速接近对手, 而最终失败的螯虾多以靠近, 或犹豫不确定的接触行为开始战斗。本实验增加了一场格斗, 确保格斗策略的延续性是螯虾自身具有的而非受对手影响而产生的, 并且使用格斗次数、时间和优势指数量化螯虾

格斗行为, 分优势者和从属者进行比较。发现连胜的优势者参数都比较平均, 首次遭遇战获胜第二次遭遇战失败的优势者首次遭遇战时格斗次数较高, 结合视频观察, 发现实验虾采用的格斗策略为高强度的攻击, 并对对手穷追不舍, 即使对方弹尾认输, 依旧在场中追打对手, 消耗了大量的体力, 在二次遭遇战时长时间格斗也难以取胜后, 落败, 离开、逃离的动作增多, 导致优势指数降低, 而首次遭遇战获胜第二次遭遇战失败的从属者第二次遭遇战格斗时间升高, 说明有过获胜经历的从属者在下一场战斗中不甘落败。首次遭遇战失败的优势者和从属者在格斗参数上有共通之处, 第二次遭遇战获胜的个体是由于首次遭遇战攻击行为较少, 大部分螯虾第一次没有参加战斗, 格斗时间为 0, 以逸待劳。而连败的个体第二次遭遇战格斗次数和时间都降低了, 说明失败者效应降低螯虾格斗的动机与能力。

参 考 文 献

- Alcock J, Bailey W J. 1997. Success in territorial defense by male tarantula hawk wasps *Hemipepsis ustulata*: the role of residency. *Ecological Entomology*, 22(4): 377-383.
- Aquiloni L, Gonçalves V, Inghilesi A F, et al. 2012. Who's what? Prompt recognition of social status in crayfish. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66(5): 785-790.
- Beacham J L, Newman J A. 1987. Social experience and the formation of dominance relationships in the pumpkinseed sunfish, *Lepomis gibbosus*. *Animal Behaviour*, 35(5): 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(3): 417-424.
- Bergman D A, Kozłowski C P, McIntyre J C, et al. 2003. Temporal dynamics and communication of winner-effects in the crayfish, *Orconectes rusticus*. *Behaviour*, 140(6): 805-825.
- Caldwell R L. 1992. Recognition, signalling and reduced aggression between former mates in a stomatopod. *Animal Behavior*, 44(1):

- 11–19.
- Chase I D, Bartolomeo C, Dugatkin L A. 1994. Aggressive interactions and inter-contest interval: how long to winners keep winning? *Animal Behaviour*, 48(2): 393–400.
- Daws A G, Grills J, Konzen K, et al. 2002. Previous experiences alter the outcome of aggressive interactions between males in the crayfish, *Procambarus Clarkii*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 35(3): 139–148.
- Dugatkin L A. 1997. Winner effects, loser effects and the structure of dominance hierarchies. *Behavioral Ecology*, 8(8): 583–587.
- Dugatkin L A, Earley R L. 2004. Individual recognition, dominance hierarchies and winner and loser effects. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(1547): 1537–1540.
- Fawcett T W, Johnstone R A. 2010. Learning your own strength: winner and loser effects should change with age and experience. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1686): 1427–1434.
- Francis R C. 1983. Experiential effects on agonistic behavior in the paradise fish, *Macropodus opercularis*. *Behaviour*, 85(3/4): 292–313.
- Gherardi F, Daniels W H. 2003. Dominance hierarchies and status recognition in the crayfish *Procambarus acutus acutus*. *Canadian Journal of Zoology*, 81(7): 1269–1281.
- Gherardi F, Tricarico E, Atema J. 2005. Unraveling the nature of individual recognition by odor in hermit crabs. *Journal of Chemical Ecology*, 31(12): 2877–2896.
- Graham M E, Herberholz J. 2009. Stability of dominance relationships in crayfish depends on social context. *Animal Behavior*, 77(1): 195–199.
- Guiasu R C, Dunham D W. 1997a. Agonistic interactions in male Form II *Cambarus robustus* Girard, 1852 crayfish (Decapoda, Cambaridae) and a comparison between male Form I and Form II intra-form contests. *Crustaceana*, 70(6): 720–736.
- Guiasu R C, Dunham D W. 1997b. Initiation and outcome of agonistic contests in male Form I *Cambarus robustus* Girard, 1852 crayfish (Decapoda, Cambaridae). *Crustaceana*, 70(4): 480–496.
- Hock K, Huber R. 2006. Modeling the acquisition of social rank in crayfish: winner and loser effects and self-structuring properties. *Behaviour*, 143(3): 325–346.
- Hock K, Huber R. 2009. Models of winner and loser effects: a cost-benefit analysis. *Behaviour*, 146(1): 69–87.
- Hsu Y, Wolf L L. 1999. The winner and loser effect: integrating multiple experiences. *Animal Behaviour*, 57(4): 903–910.
- Jackson W M. 1991. Why do winners keep winning? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 28(4): 271–276.
- Karavanich C, Atema J. 1998. Individual recognition and memory in lobster dominance. *Animal Behavior*, 56(6): 1553–1560.
- Klar N M, Crowley P H. 2012. Shelter availability, occupancy, and residency in size-asymmetric contests between rusty crayfish, *Orconectes rusticus*. *Ethology*, 118(2): 118–126.
- Obermeier M, Schmitz B. 2003. Recognition of dominance in the big-clawed snapping shrimp (*Alpheus heterochaelis* Say 1818). Part I: individual or group recognition? *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 36(1): 1–16.
- Pavey C R, Fielder D R. 1996. The influence of size differential on agonistic behavior in the freshwater crayfish, *Cherax cuspidatus* (Decapoda: Parastacidae). *Journal of Zoology*, 238(3): 445–457.
- Ranta E, Lindström K. 1992. Power to hold sheltering burrows by juveniles of the signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus*. *Ethology*, 92(3): 217–226.
- Skog M. 2009. Intersexual differences in european lobster (*Homarus gammarus*): recognition mechanisms and agonistic behaviours. *Behaviour*, 146(8): 1071–1091.
- Warren A H, Saltzman L, Buckholt M A, et al. 2009. Agonistic interactions differ by sex and season in the crayfish *Orconectes quinebaugensis*. *Journal of Crustacean Biology*, 29(4): 484–490.
- 王陈路, 曾小翠, 沈佳琰, 等. 2015. 不同地位克氏原螯虾对社会环境改变的行为反应. *动物学杂志*, 50(4): 555–562.