



徐秀文, 张秀梅. 鱼类社群等级的生物学基础: 激素、基因与行为的交互作用机制 [J]. 水产学报, 2026, 50(5): 059103.
Xu X W, Zhang X M. Biological basis of social hierarchy in fish: hormones, genes, and behavioral interaction mechanism [J].
Journal of Fisheries of China, 2026, 50(5): 059103 (in Chinese).

· 综述 ·

鱼类社群等级的生物学基础: 激素、基因与行为的交互作用机制

徐秀文¹, 张秀梅^{2*}

(1. 浙江海洋大学海洋科学与技术学院, 浙江 舟山 316022;

2. 浙江海洋大学水产学院, 浙江 舟山 316022)

摘要: 鱼类社群等级是生态系统中广泛存在且对个体适应性具有重要意义的社群结构。近年来, 神经内分泌机制在调控鱼类社群行为中的作用逐渐受到关注。本文通过整合神经内分泌学、行为学与分子遗传学研究成果, 系统综述了鱼类社群等级的生物学机制。首先梳理应激激素、性激素、社群性激素(神经肽及神经递质)等关键信号分子在社群等级建立与维持中的调控作用; 其次探讨行为与激素间的双向反馈机制, 解析“胜者效应”与“败者效应”的神经内分泌基础; 最后从遗传与表观遗传层面揭示社群行为的先天遗传基础及其可塑性机制。通过构建“激素-基因-行为”复杂交互关系框架, 旨在深化对鱼类社群等级神经内分泌调控机制的理解, 为鱼类养殖生产中规避社群等级带来的负面效应、改善鱼类福利及优化养殖技术提供理论指导。

关键词: 鱼类; 社群等级; 神经内分泌; 激素; 基因; 社群行为

中图分类号: S 917.4

文献标志码: A

动物社群复杂性的核心表现之一在于其高度组织化的社群等级。这种基于优势-劣势关系构建的社群结构, 作为一种进化稳定策略, 能够有效减少群体内耗, 优化资源分配、繁殖机会与生存概率^[1-2]。在脊椎动物中, 鱼类凭借其丰富的物种多样性、多样的社群行为模式以及便于实验观测的特性, 已成为研究社群等级进化起源与内在机制的理想模型^[3]。从展现复杂求偶与领地行为的慈鲷(Cichlidae), 到作为遗传学模式生物的斑马鱼(*Danio rerio*), 其清晰的等级制度为探究社群行

为的普适性规律提供了宝贵窗口^[4]。

行为生态学家对鱼类社群等级的形成、维持及动态变化已进行了深入观察, 明确了优势个体通过威慑和好斗行为巩固自身地位, 而劣势个体则依靠顺从和回避等行为策略求得生存^[5-6]。然而, 尽管在行为学层面的描述已相当完善, 其背后的生物学机制, 即从基因到激素再到复杂社群行为的完整调控路径, 仍未得到系统阐明。传统研究往往局限于单一层面: 或仅测量激素浓度的瞬时变化, 或仅关注特定基因的表达差异, 或将行为

收稿日期: 2025-12-05 修回日期: 2025-12-30

资助项目: 国家自然科学基金(32072966); 舟山市科技计划项目(2022C41016)

第一作者: 徐秀文, 从事养殖鱼类行为生态学研究, E-mail: xiuwenxu1207@zjou.edu.cn

通信作者: 张秀梅, 从事鱼类行为生态学、资源增殖生态学研究, E-mail: xiumei1227@163.com



观察孤立于其生理基础之外。这种碎片化的研究模式难以揭示各因素间复杂的因果联系和动态反馈,使得学界对“社群等级如何在生物学上被编码和维持”这一核心问题的理解仍显不足^[7-9]。鉴于此,本文旨在打破学科壁垒,整合了神经内分泌学、行为学与分子遗传学的研究成果,重点阐释“激素-基因-行为”之间的双向交互与动态反馈回路。本文强调社群环境(如社群等级的改变)能够通过特定神经通路反向调控激素的合成与释放,并进一步借助表观遗传等机制重塑基因表达模式,最终导致个体行为的长期可塑性改变^[10-12]。通过这一整合性框架,期望为理解鱼类社群行为的生物学基础提供更为动态和系统的理论视角。

本综述将从三个层面展开:首先,系统梳理调控社群等级的关键信号分子,包括应激激素、性激素、神经肽及神经递质的作用机制;其次,深入探讨行为与激素间的动态反馈机制,解析“胜者效应”与“败者效应”的神经内分泌基础,以及激素如何通过影响神经可塑性实现对行为的长期调控;最后,从遗传与表观遗传层面,揭示社群行为的先天遗传基础,并论述社群等级如何重塑基因表达模式,构建连接环境、基因与行为之间的调控桥梁。本综述旨在构建一个整合性的调控模型,为未来研究提供理论指引。

1 关键激素在社群等级调控中的作用

1.1 应激激素:皮质醇

皮质醇是鱼类面对环境或社群压力时,由下丘脑-垂体-肾间组织轴(HPI轴)释放的糖皮质激素,在鱼类社群等级形成过程中扮演关键角色^[13-15]。研究指出,劣势个体在社群互动中通常表现出更高的基础皮质醇和应激反应水平。例如,在虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)的配对打斗实验中,劣势个体在社群互动1 d和7 d后均显示血浆皮质醇浓度显著升高,同时伴随垂体POMC mRNA上调表达,表明其处于慢性应激状态^[16]。这种皮质醇的持续升高与社交威胁(如优势个体的存在)密切相关,而非仅由打斗行为本身引起^[17]。而优势个体的皮质醇水平在社群互动期间短暂升高,甚至高于劣势个体,以支持能量需求,但一旦社群地位确立,其皮质醇水平迅速降至较低水平^[18]。因此,皮质醇水平和社群等级的关系并非简单的

正相关或负相关,而是高度依赖于时间点以及社群等级性质。

皮质醇在鱼类社群等级确立过程中不仅作为压力的生物标志物,还参与行为策略的调节。多项研究表明,高皮质醇水平会触发保守的行为策略,劣势个体会减少好斗性,增加逃避和冻结行为反应,从而保持社群等级稳定^[19-20]。慢性高皮质醇水平还通过抑制下丘脑-垂体-性腺轴(HPG轴)来强烈抑制劣势个体的性腺发育和繁殖行为。例如,在驼背大麻哈鱼(*Oncorhynchus gorbuscha*)的研究中,劣势个体内较高的皮质醇浓度,与减少的伴侣互动时间和打斗行为频率呈负相关性,这直接导致其生存和繁殖成功率下降^[21]。类似地,在拉利丝足鲈(*Colisa lalia*)中,雄性劣势个体的性腺指数较低,精子生成模式与优势个体不同^[22]。从进化角度看,在资源受限和高压环境中,鱼类劣势等级抑制打斗、繁殖等社群行为的现象可视为一种优化生存和资源分配的适应策略^[23]。

1.2 性激素:睾酮与11-酮基睾酮

睾酮(T)的作用远超生殖范畴,它是雄性社群行为的关键调节者,但在鱼类中,其主要功能常通过其代谢产物实现^[24-25]。在鱼类体内,睾酮常被视为一个高效的生物合成前体,而非终效分子。T通过11 β -羟化酶在体内转化为效力更强的11-酮基睾酮(11-KT),后者是直接驱动雄性好斗行为、优势等级确立和第二性征发育的主要激素^[26-27]。

大量证据表明,雄激素水平与鱼类的好斗行为和社群等级建立密切相关。在背纹双锯鱼(*Amphiprion akallopisos*)中,优势雄性个体的血浆11-KT水平显著高于劣势个体,且11-KT浓度随社群等级下降而降低^[28]。类似地,在眼斑双锯鱼(*Amphiprion ocellaris*)中,优势个体的11-KT浓度也显著更高,这与它们在群体中表现出的好斗行为直接相关^[29]。在伯氏妊丽鱼(*Astatotilapia burtoni*)中,优势雄性个体的T水平高于劣势雄性个体,且这种差异在社群等级稳定的群体中更为明显^[30-31]。实验研究进一步证实了雄激素水平与好斗行为之间的因果关系。例如,对蓝鳃太阳鱼(*Lepomis macrochirus*)的研究显示,补充11-KT可使雄性好斗行为增加64%,而使用雄激素受体拮抗剂氟他胺则使好斗行为减少7%^[32]。在小口黑鲈(*Micropterus dolomieu*)的实验中,模拟巢入侵后实验鱼血浆T水平上升,且T浓度与个体对巢

捕食者的好斗性水平呈正相关^[33]。此外, 对慈鲷的研究还揭示了遗传层面的调控, 雄激素受体 (*ar*) 基因的突变会影响好斗行为和社群地位, 而且 *ara* 和 *arβ* 受体在其中扮演了不同角色^[34]。

然而, 维持高雄激素状态并非没有生理代价。在哺乳动物中, T 等高水平的雄激素在催化第二性征 (如鲜艳体色或夸张行为) 的同时, 会降低免疫系统功能, 只有健康状况良好的个体才能承受这种代价并成功展示这些特征^[35-36]。在鱼类中, 以非洲慈鲷为例, 优势雄性具有显著更高的循环 T 和 11-KT 水平, 这与其好斗性、体色鲜艳度和繁殖行为直接相关^[37]。尽管该研究未直接报道具体免疫数据, 但基于免疫能力代价假说 (ICHH), 可推断维持优势地位可能伴随着能量投入和免疫功能的权衡^[38]。另一项对玉丽体鱼 (*Cichlasoma dimerus*) 的研究显示, 在稳定的社群等级中, 虽然优势个体 (无论性别) 的皮质醇水平较低, 但其雄激素水平与劣势个体无显著性差异。这表明优势个体的雄激素分泌可能受到主动抑制, 这或许是一种能量节约策略, 旨在减少社群竞争中的过度消耗和潜在的免疫代价^[39]。

1.3 神经肽: 精氨酸加压素与催产素

精氨酸加压素 (AVT) 和催产素 (IT) 是硬骨鱼类重要的神经肽, 分别作为哺乳动物血管加压素 (VP) 和催产素 (OT) 的同源物, 它们在鱼类的社群行为控制中发挥关键作用^[40]。

AVT 通过增强好斗性、领域行为和冒险行为, 帮助个体建立和维持优势等级。例如, 在黄金燕尾鱼 (*Neolamprologus pulcher*) 中, 优势个体的视前区小细胞 AVT 神经元数量显著多于劣势个体, 且该神经元数量与优势个体的好斗行为呈正相关^[41]。在双带锦鱼 (*Thalassoma bifasciatum*) 中, 外源性 AVT 注射能诱导劣势雄性表现出优势行为, 而 AVT V1a 受体拮抗剂则减少优势雄性的相关社群行为^[42]。在三棘刺鱼 (*Gasterosteus aculeatus*) 中, 脑内 AVT 水平在好斗性强的优势雄性中最高, 表明 AVT 与好斗性和社群等级竞争密切相关^[43]。

然而, AVT 的作用并非单一, 其在特定物种或社群背景下可能表现出相反的效应, 即抑制好斗性并促进顺从行为。在虹鳟中, 高剂量 AVT 注射使个体在社群互动中更易变为劣势等级^[44]。在非洲慈鲷中, 外源性 AVT 会引起应激反应, 而其拮抗剂在处理社群等级上升的雄性时, 会减少其

好斗行为。这种效应的多样性源于社群背景与受体类型的精细调控^[45]。在双带锦鱼中, AVT 对社群行为的影响取决于个体的社群等级^[46]。而在阿马戈萨鲈 (*Cyprinodon nevadensis amargosae*) 中, 不同 AVT 受体 (V1a1、V1a2) 的表达模式与社群等级相关, 优势雄性下丘脑 V1a2 转录水平更高且与好斗性正相关, 而劣势雄性端脑 V1a1 转录水平更高, 提示不同受体可能介导相反的行为效应^[47]。

相较于 AVT, 硬骨鱼催产素 (IT) 在鱼类社群行为中的研究尚不充分, 但跨物种的比较研究提供了重要启示。哺乳动物的研究表明, 催产素系统与社群等级和压力调节存在复杂的关联。例如, 雄性小鼠中, 劣势个体的下丘脑内侧视前区 (MPA) 表现出更高的催产素基因表达, 这可能与好斗性下降和顺从行为增强有关^[48]。相反, 在母猴中, 优势个体的脑脊液催产素水平较高, 可能作为“稳态缓冲剂”帮助其应对压力。在鱼类中, 相关研究也揭示了其独特作用^[49]。在群居的黄金燕尾鱼中, 优势雄性视前区的 IT 受体表达与亲代照顾行为呈负相关, 表明 IT 系统可能调节雄性的社群角色分配, 例如 IT 信号受到抑制可能促进亲代投资行为, 而 IT 信号增强则可能提升攻击性表现, 从而影响群体内的社群互动和等级维持^[50]。

1.4 神经递质: 5-羟色胺与多巴胺

劣势等级形成与脑 5-羟色胺 (5-HT) 代谢活动增强相关, 表现为 5-羟色胺代谢物 5-HIAA 与 5-HT 的比率 (5-HIAA/5-HT) 升高^[51]。例如, 在大西洋鲑 (*Salmo salar*) 中, 劣势个体显示脑组织中 5-HIAA/5-HT 比率升高, 这反映了 5-HT 周转增加, 且这种效应在食物资源丰富时减弱, 但部分劣势个体仍表现出生长抑制和 5-HT 活性改变^[52]。类似地, 在虹鳟中, 劣势个体在社群互动后脑干和端脑的 5-HIAA/5-HT 比率显著升高, 同时伴随血浆皮质醇水平上升和垂体 POMC mRNA 表达增加, 表明 5-HT 系统与下丘脑-垂体-肾间轴 (HPI 轴) 的应激反应密切相关^[53]。在北极红点鲑 (*Salvelinus alpinus*) 中, 脑 5-HIAA/5-HT 比率与个体近期的社群等级经历密切相关, 表明社群互动可直接引起 5-HT 系统的变化, 这种神经化学变化可能通过抑制好斗行为, 进而促进当前社群等级适应^[54]。也有研究表明, 5-HT 受体亚型在特定脑区的表达变化对社群等级的形成和维持有重要影响。在非洲慈鲷中, 劣势雄性在缝背核 (DRN) 和视前区 (POA)

显示更高的 5-HT 周转率, 同时端脑中 5-HT 受体亚型 5-HTR1a 和 5-HTR2a 的 mRNA 表达增加, 这些变化与性腺大小和 11-酮睾酮水平负相关, 提示 5-HT 系统通过调节生殖状态来影响社群地位^[55]。

与劣势等级形成相关的 5-HT 系统相比, 多巴胺 (DA) 系统与优势等级、动机和奖赏的关联更为紧密。研究发现, 非洲慈鲷多巴胺受体 (如 D1a 和 D2 亚型) 在前脑中脑的多个区域表达, 包括视前区、前下丘脑、腹内侧下丘脑以及腹侧被盖区/黑质致密部^[56]。视前区和下丘脑区域与生殖行为和社群互动 (如求偶和等级形成) 相关, 而腹侧被盖区/黑质致密部作为多巴胺能神经元的主要来源, 涉及奖励通路和社群行为的强化学习^[57-58]。两者通过复杂的交互作用, 共同塑造鱼类的社群行为模式。此外, 神经系统中的特定酶类也参与了社群等级的形成与维持。研究发现, 非洲慈鲷脑与感官组织中神经性一氧化氮合酶的表达随其社群等级动态变化, 这一现象提示一氧化氮合酶信号通路在感知社群信号并触发相应行为调整中扮演重要角色^[59]。综上所述, 鱼类社群等级的神经内分泌调控是一个由不同化学信号系统协同作用的复杂网络, 激素和神经递质相互交织, 共同决定了个体的社群等级与行为表现。

2 行为与激素的动态反馈

2.1 挑战假说

挑战假说由 Wingfield 等^[60]在 1990 年首次提出, 该假说构建了一个社群性挑战与激素响应之间的动态反馈循环。动物打斗等社群性挑战会触发激素 (如睾酮) 水平变化, 进而调节个体的行为策略; 而行为表现又反作用于激素分泌, 形成双向调控机制^[61]。这一机制使个体能根据社群环境灵活调整自身状态, 例如在打斗时增强好斗性以获取较高的社群等级, 或在处于劣势等级时抑制繁殖行为以保存能量, 最终促进社群等级的建立与稳定^[62]。

该假说的核心原则也在鱼类中得到广泛验证。以非洲慈鲷为例, 社群等级显著重塑了激素与生理状态的关联。优势个体的高睾酮水平与低氧化应激相关, 这有助于维持其好斗性与繁殖优势; 而劣势个体持续升高的皮质醇水平则与高氧化应激伴随, 这既是应对慢性应激的生理反应, 也通过抑制过度打斗行为来稳定社群等级结构^[63]。在

合作育幼的慈鲷中, 神经肽系统也深度参与此过程, 如劣势个体较高的精氨酸加压素 (AVT) 水平与其亲密行为的增加相关, 而优势个体则通过调节激素排泄来巩固其社群等级^[64]。这些研究表明, 鱼类通过复杂的神经内分泌通路实现激素与行为的双向调控, 从而优化生存与繁殖成功率。随着挑战假说应用的深入, 研究发现, 急性社群性挑战可同时激活下丘脑-垂体-肾间轴 (HPI 轴) 和下丘脑-垂体-性腺轴 (HPG 轴), 引发皮质醇与雄激素水平的协同变化^[65-66]。此外, 精氨酸加压素/异催产素 (AVT/IT) 等神经肽系统亦可通过调节 GnRH 神经元的活性, 影响社群性挑战相关的激素响应模式^[67]。

虽然挑战假说为理解社群行为提供了核心框架, 但其结论多源自少数模式物种, 缺少跨生态类型与社群结构的系统性比较。同时, 研究焦点过度局限于睾酮等性激素, 而对社群挑战中同样关键的应激轴 (皮质醇) 与代谢轴 (甲状腺激素) 等系统的功能了解不足。这些知识缺口, 限制了对鱼类社群行为内分泌调控机制的全面理解。

2.2 “胜者效应”和“败者效应”的机制解析

胜者效应与败者效应是指先前的行为互动经验对后续打斗行为的持续性影响^[68]。胜者效应指个体赢得一次打斗后, 后续获胜概率显著增加, 可进一步巩固其优势等级; 败者效应则指打斗失败的个体, 后续失败概率上升, 并可能诱发回避行为^[69]。这些效应在鱼类中已被广泛证实, 相关机制研究正在不断深入。

胜者效应的生理机制主要涉及雄激素系统的快速激活与正反馈。胜利经历可迅速提升个体雄激素水平, 并上调大脑特定区域的雄激素受体 (*ar*) 基因表达, 从而增强打斗动机与自信心^[70]。在莫桑比克罗非鱼 (*Oreochromis mossambicus*) 中, 当使用抗雄激素醋酸环丙孕酮处理胜者后, 其胜者效应被完全阻断, 胜率降至随机水平 (44%), 雄激素在维持胜者优势中的核心作用也因此得以证实^[71]。此外, 多巴胺奖赏系统可能通过正反馈机制强化打斗行为, 尽管其在鱼类中的直接证据尚待补充。与胜者效应相对, 败者效应则与应激抑制系统的激活密切相关。打斗失败会导致 5-羟色胺 (5-HT) 系统, 特别是 5-HT1A 受体基因表达上调, 同时伴随皮质醇水平升高, 这些变化共同导致焦虑、行为抑制和顺从等症状。同时, 雄激

素水平的下降及 *ar* 基因表达的抑制, 进一步削弱了个体的打斗动机与社群互动意愿^[70]。例如, 在花斑隐小鲮 (*Kryptolebias marmoratus*) 中, 重复失败会降低 *ar* 基因表达, 尤其是在低睾酮个体中更为明显, 从而削弱其好斗性; 同时, 5-HT_{1A} 受体和糖皮质激素受体 (*gr*) 基因的表达变化也与打斗行为的抑制相关^[72]。这些激素与受体水平的快速改变, 构成了胜败效应的分子基础, 可能通过调节突触传递效率或神经元兴奋性, 实现行为的短期固化^[70]。

已有研究初步揭示了胜败效应的激素与受体机制, 但仍有明显局限。相关研究大多集中于少数模式物种, 缺乏对更广泛类群的探讨; 对胜败效应引发的长期神经可塑性变化追踪不足。此外, 在关键脑区 (如奖赏回路、决策相关脑区) 的因果性实验证据依然薄弱。

2.3 激素反馈与神经可塑性

胜败效应要从短期行为固化发展为长期稳定的社群性策略, 必须依赖于更深层次的生物学基础, 即神经可塑性^[73]。神经可塑性是指大脑为适应环境而在结构和功能上发生持久改变的能力, 包括结构可塑性 (如神经元再生) 和功能可塑性 (如受体表达与突触效率的调整)^[73]。在鱼类中, 社群等级的变化能显著驱动神经可塑性。例如, 在斑马鱼中, 胜者和败者在大脑社群决策网络 (SDMN) 中表现出神经可塑性相关基因 (如脑源性神经营养因子 *bdnf* 和神经元 PAS 结构域蛋白 4 *npas4*) 的差异表达, 这种差异直接影响了个体的社群行为和应激反应模式, 从而为胜败行为策略的长期维持奠定了分子基础^[73-74]。

激素介导的神经可塑性是实现这种长期调控的核心机制。雄激素是驱动与优势等级相关的结构可塑性的关键介质。在莫桑比克罗非鱼中, 实验证据尤为直接: 成年雌性经 11-酮睾酮 (11-KT) 处理 28 d 后, 其视前区 (POA) 和端脑的细胞增殖 (PCNA 阳性细胞) 显著增加, 新生神经元数量上升, 并导致促性腺激素释放激素 (GnRH3) 神经元数量增加约 30%, 达到与成熟雄性相似的水平^[75]。这表明高水平雄激素状态直接重塑了与生殖和好斗行为相关的脑区结构。与雄激素的促进作用相反, 长期应激暴露和由此产生的皮质醇升高会抑制神经发生, 这种抑制作用在与认知及应激反应密切相关的脑区中尤为显著。在大西洋鲑中, 劣

势等级个体在经历急性应激后, 其血浆皮质醇水平倍增, 同时海马体同源区 (端脑 DI 区) 的脑源性神经营养因子 (*bdnf*) 表达受到抑制, 这与认知功能下降和应激敏感性增加密切相关^[76]。对野生与养殖鲑类的比较研究进一步证实, 长期处于高应激环境的养殖鱼类, 其海马体同源区的神经可塑性标记物表达降低, 表明慢性应激会损害学习与适应能力^[77]。社群性神经肽系统可通过调节突触重塑, 精细调控动物的长期社群行为。例如, 斑马鱼中, 败者的背侧端脑区域表现出突触相关基因 *nlg2* 的更高表达, 直接反映出失败经历对突触强度和连接模式的结构重塑^[73,78]。类似地, 在许氏平鲈 (*Sebastes schlegelii*) 中, 通过激活与神经肽系统交互的 BDNF 信号通路, 能够剂量依赖性地降低好斗行为, 同时引起脑内 *bdnf* 及其受体 *trkB* mRNA 水平的变化, 由此明确了突触重塑在行为调控中的因果作用^[79]。

3 社群行为的遗传与表观遗传基础

3.1 基因多态性对社群行为的影响

基因多态性 (如单核苷酸多态性 SNPs、可变量数串联重复 VNTR 等) 是群体内遗传变异的重要来源之一。特定基因的序列变异可通过影响神经内分泌系统的功能, 塑造个体在社群行为 (如好斗性、亲和性和顺从性) 上的先天倾向, 即行为谱^[80]。尽管在鱼类中尚需更多直接证据的支持, 但基于人类及其他模式动物的研究, 已为理解这一复杂过程提供了关键的理论框架和进化视角。

在人类遗传学中, 单胺氧化酶 A (MAOA) 基因的“战士基因”假说是基因-环境交互作用的经典例证^[81]。MAOA 基因启动子区的 VNTR 多态性决定了其转录活性的高低。携带低活性 MAOA 等位基因的个体, 其大脑中血清素、多巴胺等神经递质的降解效率降低, 从而削弱了冲动控制与情绪调节能力^[82]。大量研究表明, 携带此类遗传倾向的个体在遭遇童年期虐待或重大逆境等环境压力时, 会显著增加其反社群行为和暴力倾向的风险, 这揭示了遗传背景与环境压力共同塑造行为表型的交互作用模式^[83-84]。类似地, 对其他关键神经通路基因多态性的研究进一步证实了这种遗传机制的影响具有广泛性。例如, 催产素受体基因 (OXTR) 的特定 SNPs 被发现与情感退缩和孤独症谱系障碍 (ASD) 中的社交沟通缺陷相关。这些变

异可能通过干扰催产素信号通路的正常功能,进而影响杏仁核和前额叶皮层等关键脑区的功能^[85]。多巴胺系统基因的多态性则通过调节奖励和动机通路,影响好斗性和社群探索行为。例如,在好斗性较高的狒狒 (*Papio sp.*) 物种中,多巴胺相关基因显示出高度分化,提示这些变异可能通过增强个体的冲动性和社群竞争行为来影响群体动态^[86]。更深入的机制研究则聚焦于突触功能和转录调控层面。在鼠类 (*Mus sp.*) 模型中,SHANK3 基因的致病变异与孤独症及好斗行为相关,其机制不仅涉及突触功能异常,甚至与胃肠道微生物组的改变存在关联,这暗示基因多态性可通过神经系统与肠-脑轴等多系统间的交互作用,最终影响行为表型^[87]。另一个关键基因 MECP2 作为转录调控因子,其多态性在不同遗传背景下的小鼠品系中产生了截然相反的好斗性效应,从而有力地证明了基因效应的背景依赖性,即一个多态性的最终行为输出受到整个基因组环境的深刻影响^[88]。研究发现,基因多态性的影响甚至超越了个体本身,通过社群互动网络动态地塑造群体行为。在果蝇 (*Drosophila sp.*) 模型中,研究揭示了“间接遗传效应”(IGEs)在调节雄性好斗行为中的关键作用。实验表明,个体的好斗性不仅取决于自身基因型,还受到其对手基因型的显著影响^[89]。这证明,基因多态性通过社群互动和发育可塑性机制动态地塑造行为模式,而非由简单的静态遗传效应决定。

3.2 社群等级对基因表达的重塑

社群等级(如优势或劣势地位)并非静态的行为标签,而是能系统性重塑大脑基因表达图谱的强大环境刺激。这种重塑是动物适应其社群角色、维持群体等级稳定的分子基础^[90]。通过高通量转录组学等研究发现,社群等级的获得与维持伴随着大脑特定区域,尤其是社群决策网络(SDMN)中数百个基因的差异化表达,形成与当前社群角色相匹配的“社群转录组”特征^[91]。

这种基因表达的重塑首先体现在经典神经内分泌通路的系统性调节上。优势个体通常在多巴胺和5-羟色胺通路中有更高的表达活性。例如,在斑马鱼中,无论是雄性还是雌性优势个体,其下丘脑中编码多巴胺合成酶的基因(*th*)和端脑中编码多巴胺转运体的基因(*slc6a3*)均显著上调,这可能与优势个体更强的动机和奖赏寻求行为相关。同时,5-羟色胺合成与受体相关基因(如*tph*,

htr1a) 在优势个体中也表现出特定脑区的上调,反映了其在情绪调节和冲动控制中的复杂作用^[91-93]。下丘脑-垂体-肾间(HPI)轴和下丘脑-垂体-性腺(HPG)轴作为核心的应激与生殖内分泌轴,其基因表达也受到社群等级的深刻影响。在HPI轴中,优势个体下丘脑的促肾上腺皮质激素释放激素(*crh*)基因表达上调,而劣势个体则在端脑表现出下调趋势,这揭示了不同社群角色下应激反应策略的分子差异^[91]。在HPG轴中,优势个体普遍表现出雄激素受体(*ar*)、雌激素受体(*esr*)和促性腺激素释放激素(*gnrh3*)等基因的过表达,表明其大脑对性类固醇激素更为敏感,从而将优势等级与生殖优势紧密关联^[91]。

更重要的是,社群等级的重塑超越了这些经典通路,直接触及了神经可塑性与细胞激活的核心机制。立早基因,如*c-fos*、*egr*家族和*bdnf*,在经历社群互动后的优势与劣势个体大脑中均被强烈激活^[94]。这些基因作为神经活动的快速标记物,其广泛上调表明社群竞争本身是一种强烈的认知刺激,可激活大脑社群决策网络(SDMN)中广泛的神经元集群,用以评估胜负结果和调整后续行为策略^[95]。更深层次的调控则体现在神经可塑性与表观遗传修饰相关基因的表达变化上。研究发现,在优势个体中,与突触功能(如神经连接蛋白*nlgna4a*)和神经可塑性(如*caprin1b*)相关的基因表达发生改变,这些改变可能通过调节突触结构与功能,为其长期、稳定的优势行为模式提供分子与细胞层面的基础。同时,表观遗传相关基因(如*epc1*、*jdkp2*)的差异表达,揭示了社群地位如何通过改变染色质状态和基因转录活性,实现更为持久的“分子记忆”^[94]。

值得注意的是,社群等级所触发的基因表达重塑具有高度的情境依赖性。这种依赖首先体现在显著的性别差异上,部分基因仅在雄性或雌性中表现出特异性表达变化;其次,实验方法也深刻影响观测结果,例如互作时长(30 min vs. 1 d)以及分析尺度(全脑 vs. 特定脑区)的不同,都会导致检测到的差异基因谱截然不同^[91, 94]。这些发现共同表明,社群等级对基因表达的重塑是一个动态、复杂且高度精细的调控过程,它终将短暂的社群经历转化为稳定持久的神经与行为表型。

3.3 表观遗传调控机制

表观遗传调控机制(如DNA甲基化和组蛋白

修饰)能够动态调节基因表达,已成为解释社群行为可塑性的关键分子基础^[96]。它揭示了社群环境如何在不改变 DNA 序列的前提下,通过可逆的化学修饰持续塑造个体的社群行为表型^[97]。尽管目前针对鱼类社群行为领域直接的表观遗传研究仍相对有限,但现有证据已清晰描绘出其在调控中的核心作用和潜在路径。

一项针对斑马鱼的研究发现,经历社群环境刺激后,其大脑中大量与组蛋白和染色质互作的基因表达水平发生了显著变化,包括编码多梳同源物增强子(*epc1*)、Jun 二聚蛋白(*jdp2*)及雄性特异性致死基因同源物(*msl1b*, *msl2a*)等^[94]。这些基因直接参与染色质状态的调控,其表达变化表明,社群经历可主动诱导染色质结构的重塑,从而为与学习和记忆相关的神经可塑性提供关键分子基础^[91]。这意味着,复杂的社群经历能够通过表观遗传机制被“编码”为长期的神经与行为表型,进而支撑社群等级的长期稳定。这一发现为理解鱼类社群行为的快速可塑性提供了坚实的分子证据。这一调控模式在其他物种中也得到了广泛验证。例如,小鼠(*M. musculus*)的社群隔离能通过诱导

特定基因启动子的甲基化,增强神经炎症和好斗行为^[98];而在社群性昆虫和人类中,组蛋白修饰、非编码 RNA 以及特定基因(如催产素受体基因 *oxtr*)的 DNA 甲基化,也被证实与社群分工、社群认知等复杂行为的形成密切相关^[99]。这些跨物种的证据共同表明,表观遗传是连接环境、基因与行为的核心桥梁。

除了对社群行为的直接调控,表观遗传机制还可能通过更间接的途径影响鱼类的社群生态。环境胁迫(如温度、拥挤)可通过表观遗传机制影响尼罗罗非鱼(*O. niloticus*)的性别分化和性腺发育,进而改变群体性别比例与社群结构^[100]。此外,线粒体 DNA 甲基化对代谢的调控,以及表观修饰在免疫记忆中的作用,也可能通过神经免疫交叉对话等途径,间接影响求偶、竞争等社群行为^[101-102]。更有趣的是,表观遗传修饰在跨代遗传中的角色提示,亲代的环境经历可能通过精子等媒介传递给子代,影响其社群行为表型^[103]。

综上,鱼类社群等级的神经内分泌调控是一个涉及多物种、多层次的复杂系统。为更清晰地呈现当前研究的主要模型与关键发现,表 1 总结

表 1 鱼类社群等级研究的代表性模式物种及其主要发现

Tab. 1 Representative model species in fish social hierarchy research and their key findings

物种 species	等级类型/行为焦点 hierarchy type / behavioral focus	关键神经内分泌因子 key neuroendocrine factor	主要研究技术 major techniques	参考文献 reference
斑马鱼 <i>D. rerio</i>	线性等级、胜者/败者效应、表观遗传 linear hierarchy, winner/loser effects, epigenetic regulation	多巴胺、5-羟色胺、脑源性神经营 养因子、雄激素 dopamine, serotonin (5-HT), brain- derived neurotrophic factor (BDNF), androgens (AR)	基因编辑、转基因品系、全脑成像、 转录组学 CRISPR/Cas9, transgenic lines, whole- brain imaging, transcriptomics	[65,94]
非洲慈鲷 <i>A. burtoni</i>	雄性优势等级、可逆的社群地位变化 male dominance hierarchy, reversible social status change	11-酮基睾酮、精氨酸加压素、皮质 醇、雄激素受体 11-ketotestosterone (11-KT), arginine vasotocin (AVT), cortisol, androgen receptor (AR)	行为药理学、脑区显微注射、基因 表达分析 behavioral pharmacology, brain microinjection, gene expression analysis	[34,37]
虹鳟 <i>O. mykiss</i>	优势-从属关系、慢性应激效应 dominant-subordinate relationship, chronic stress effects	皮质醇、5-羟色胺、阿黑皮素原 cortisol, serotonin (5-HT), proopiomelanocortin (POMC)	血浆激素测定、神经化学分析、应 激暴露实验 plasma hormone assay, neurochemical analysis, stress exposure experiments	[16,18]
三棘刺鱼 <i>G. aculeatus</i>	领域行为、雄性求偶与好斗 territoriality, male courtship and aggression	精氨酸加压素、11-酮基睾酮 arginine vasotocin (AVT), 11- ketotestosterone (11-KT)	行为观察、脑组织激素测定 behavioral observation, brain tissue hormone measurement	[43]
莫桑比克罗非鱼 <i>O. mossambicus</i>	胜者效应、神经可塑性、雄激素作用 winner effect, neuroplasticity, androgen action	11-酮基睾酮、促性腺激素释放激素 11-ketotestosterone (11-KT), gonadotropin-releasing hormone (GnRH)	激素埋植、免疫组化(检测细胞增 殖) hormone implant, immunohistochemistry (cell proliferation)	[71,75]
双锯鱼属 <i>Amphiprion</i> spp.	基于体型的线性等级、性腺抑制 size-based linear hierarchy, gonadal suppression	11-酮基睾酮、皮质醇 11-ketotestosterone (11-KT), cortisol	野外采样与激素关联分析 field sampling and hormonal correlation analysis	[28-29]
大西洋鲑 <i>S. salar</i>	摄食等级、生长离散、应激 feeding hierarchy, growth dispersion, stress	皮质醇、5-羟色胺 cortisol, serotonin (5-HT)	商业养殖环境研究、脑单胺类测定 commercial aquaculture studies, brain monoamine assay	[52]

了几类代表性鱼类的社群等级类型、起核心调控作用的神经内分泌因子、常用研究手段及相关文献。这些研究共同构成了理解“激素-基因-行为”交互网络的经验基础，也为探讨其理论整合与应用启示提供了依据。

4 总结

鱼类社群等级的形成与维持，集中体现了神经内分泌系统的动态性与复杂性。研究表明，激素、基因与行为三者之间构成了一个精密的动态反馈网络，成为鱼类社群行为的神经内分泌基础。在该系统中，个体的遗传背景设定了其行为的初始倾向；社群互动作为输入信号，快速触发激素

与神经递质的显著变化，进而产生“胜者效应”或“败者效应”；持续的激素状态通过调控基因表达，重塑神经环路，最终推动行为的长期可塑性改变；而这些重塑的结果又进一步反馈至个体的基因表达谱和后续行为倾向。本综述构建了一个跨多时间尺度的动态系统框架(图 1)：从秒级的神经递质释放、分钟至小时的激素信号响应，到天至周的基因表达与表观遗传重塑，乃至进化时间尺度上的基因多态性积累。这一框架解释了鱼类社群等级的两个关键特征：其短期动态可塑性主要由即时的神经内分泌反馈循环驱动，长期的个体差异与等级稳定性则由遗传背景和长期适应过程共同奠定基础。

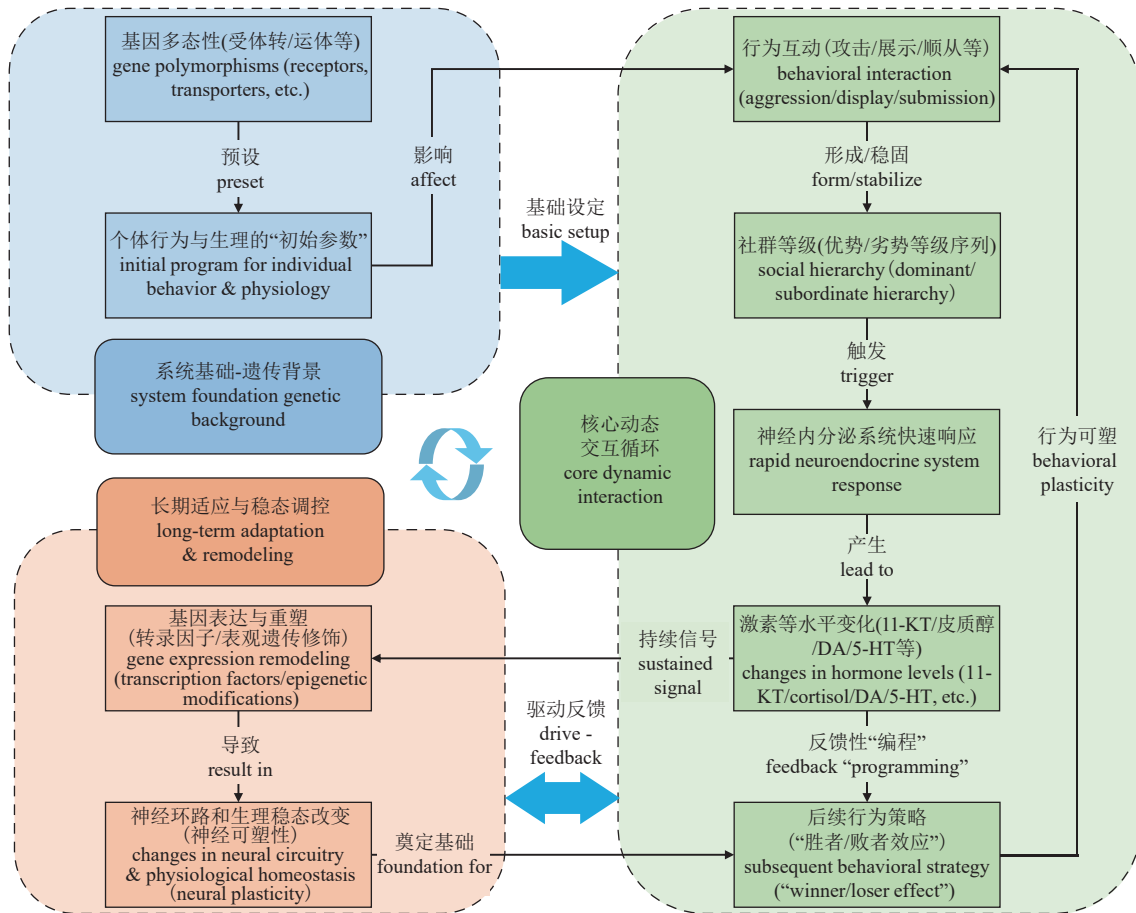


图 1 鱼类社群等级的“激素-基因-行为”动态交互系统框架

Fig. 1 A framework for the dynamic “Hormone-Gene-Behavior” interaction system in fish social hierarchy

尽管如此，当前的研究视野仍存在明显局限。研究焦点过度集中于雄性及少数模式物种，这限制了学界对于鱼类社群等级多样性及其演化机制的全面认知。因此，未来研究必须突破现有框架。首先，应将视野拓展至雌性鱼类及更具生态多样

性的物种，并结合基因编辑、体脑成像等前沿技术，从分子机制到神经环路进行深度解析。其次，需融合环境生态学视角，探讨环境变化如何重塑神经内分泌调控网络，以更好地解析行为可塑性的环境驱动机制。随着神经科学、分子生物学与

行为生态学的不断交叉融合, 通过持续深入的研究, 不仅有望揭开社群地位编码的生物学本质, 深化对生命复杂性的根本理解, 也将为可持续水产养殖、动物福利优化和生物多样性保护提供更为精准的科学依据与实践指导。

5 水产应用展望

基于前述鱼类社群等级的神经内分泌调控机制, 未来水产养殖应超越单纯的物理环境优化, 转向兼顾鱼类生物学特性的“等级友好型”养殖模式。传统养殖常忽视因社群等级引发的慢性应激与生长离散, 导致弱势个体福利下降、饲料转化效率降低^[104-105]。为缓解这些负面效应, 可从以下两方面构建基于生理与行为机制的养殖策略: 其一, 推行基于环境丰容与空间结构优化的养殖模式。硬骨鱼类具有天然的领域行为(如精氨酸加压素 AVP/AVT 调控的领地性)^[40,43], 通过在养殖环境中合理布置人工水草、遮蔽物或立体架构, 可增强空间异质性^[106]。这既有助于分散优势个体的好斗行为, 通过视觉隔离减少直接冲突, 又能为弱势个体提供逃避空间, 从而降低因持续社会胁迫导致的皮质醇水平上升及机体损伤^[107]。其二, 发展基于生理行为表型分选的同质化群体构建策略。依托“胜者效应”与“败者效应”的神经内分泌基础, 在苗种投放或分池管理时, 可依据行为表型(如攻击性、逃避倾向)或生理指标(如基础皮质醇浓度、雄激素受体表达量)进行个体分选, 组建生理状态相近的群体^[105, 108]。该策略有助于减少群体内因等级竞争引起的持续应激与行为抑制, 促进社群结构快速稳定, 进而提升整体生长性能与饲料利用效率。

上述模式通过调控养殖环境与群体结构, 将鱼类社群等级的神经内分泌调控理论转化为实际生产中的管理手段, 可为实现“减少应激、提升福利”的养殖目标探索具体可行的生物学路径。

(作者声明本文无利益冲突)

参考文献 (References):

- [1] 柏青青, 李江涛, 徐秀文, 等. 社群等级对金乌贼行为表型及能量代谢的影响 [J]. *生态学报*, 2020, 40(15): 5408-5417.
- Bai Q Q, Li J T, Xu X W, *et al.* Effects of social hierarchy on the behavioral phenotype and energy metabolism of *Sepia esculenta* in the reproductive period[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(15): 5408-5417 (in Chinese).
- [2] 徐秀文, 张秀梅. 鱼类好斗性分子调控机制的研究进展 [J]. *中国水产科学*, 2018, 25(5): 1137-1150.
- Xu X W, Zhang X M. Recent progress in the molecular regulation mechanism of aggression in fish[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2018, 25(5): 1137-1150 (in Chinese).
- [3] 张宗航, 郭浩宇, 张雪梅, 等. 鱼类社群等级及其在水产增殖中的应用 [J]. *生态学杂志*, 2018, 37(4): 1257-1264.
- Zhang Z H, Guo H Y, Zhang X M, *et al.* Fish social hierarchy and its application in aquaculture and stock enhancement[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2018, 37(4): 1257-1264 (in Chinese).
- [4] Dwartz M F, Curley J P, Tye K M, *et al.* Neural systems that facilitate the representation of social rank[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 2022, 377(1845): 20200444.
- [5] Perrone R, Silva A. Vasotocin increases dominance in the weakly electric fish *Brachyhyppopomus gauderio*[J]. *Journal of Physiology - Paris*, 2016, 110(3): 119-126.
- [6] Ruberto T, Swaney W T, Reddon A R. Submissive behavior is affected by territory structure in a social fish[J]. *Current Zoology*, 2024, 70(6): 803-809.
- [7] Zhang Q, Haruno M. Social dominance orientation underlies social valuation in a competitive social hierarchy[J]. *Frontiers in Psychology*, 2025, 16: 1615364.
- [8] Zheng H, Chen D T, Zhong Z L, *et al.* Behavioral tests for the assessment of social hierarchy in mice[J]. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 2025, 19: 1549666.
- [9] Thönnies M, Prause R, Levavi-Sivan B, *et al.* Transcriptomes of testis and pituitary from male Nile tilapia (*O. niloticus* L.) in the context of social status[J]. *PLoS One*, 2022, 17(5): e0268140.
- [10] Dai W L, Qiao X B, Fang Y Y, *et al.* Epigenetics-targeted drugs: current paradigms and future challenges[J]. *Signal Transduction and Targeted Therapy*, 2024, 9(1): 332.
- [11] Curley J P, Jensen C L, Mashoodh R, *et al.* Social influences on neurobiology and behavior: epigenetic effects during development[J]. *Psychoneuroendocrinology*, 2011, 36(3): 352-371.
- [12] Tung J, Barreiro L B, Johnson Z P, *et al.* Social environment is associated with gene regulatory variation in the rhesus macaque immune system[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(17): 6490-6495.
- [13] Saleh S Y, Younis N A, Sherif A H, *et al.* The role of *Moringa oleifera* in enhancing fish performance and health: a comprehensive review of sustainable aquaculture applications[J].

- Veterinary Research Communications*, 2025, 49(6): 308.
- [14] Solomon-Lane T K, Crespi E J, Grober M S. Stress and serial adult metamorphosis: multiple roles for the stress axis in socially regulated sex change[J]. *Frontiers in Neuroscience*, 2013, 7: 210.
- [15] Culbert B M, Gilmour K M. Rapid recovery of the cortisol response following social subordination in rainbow trout[J]. *Physiology & Behavior*, 2016, 164: 306-313.
- [16] Winberg S, Lepage O. Elevation of brain 5-HT activity, POMC expression, and plasma cortisol in socially subordinate rainbow trout[J]. *American Journal of Physiology*, 1998, 274(3): R645-R654.
- [17] Papilloud A, Weger M, Bacq A, *et al.* The glucocorticoid receptor in the nucleus accumbens plays a crucial role in social rank attainment in rodents[J]. *Psychoneuroendocrinology*, 2020, 112: 104538.
- [18] Øverli Ø, Harris C A, Winberg S. Short-term effects of fights for social dominance and the establishment of dominant-subordinate relationships on brain monoamines and cortisol in rainbow trout[J]. *Brain, Behavior and Evolution*, 1999, 54(5): 263-275.
- [19] Bessa E, Sadoul B, Mckenzie D J, *et al.* Group size, temperature and body size modulate the effects of social hierarchy on basal cortisol levels in fishes[J]. *Hormones and Behavior*, 2021, 136: 105077.
- [20] Gilmour K M, Dibattista J D, Thomas J B. Physiological causes and consequences of social status in salmonid fish[J]. *Integrative and Comparative Biology*, 2005, 45(2): 263-273.
- [21] Cook K V, McConnachie S H, Gilmour K M, *et al.* Fitness and behavioral correlates of pre-stress and stress-induced plasma cortisol titers in pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) upon arrival at spawning grounds[J]. *Hormones and Behavior*, 2011, 60(5): 489-497.
- [22] Hayakawa Y, Kobayashi M. Influences of establishment and maintenance of territory on reproductive activity in the male dwarf gourami *Colisa lalia*[J]. *Zoological Science*, 2012, 29(3): 141-146.
- [23] Lam S M, Li J, Sun H, *et al.* Quantitative lipidomics and spatial MS-imaging uncovered neurological and systemic lipid metabolic pathways underlying troglomorphic adaptations in cave-dwelling fish[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2022, 39(4): msac050.
- [24] Yamaguchi Y, Nagata J, Kawasaki T, *et al.* Androgens induce renal synthesis of urinary lipocalin-family protein, a potential inter-sexual transmitter in viviparous rockfish[J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - General Subjects*, 2025, 1869(3): 130756.
- [25] Fusani B, Ramos A, Cardoso S D, *et al.* Vasotocin and oxytocin modulation of the endocrine and behavioral response to an aggressive challenge in male Siamese fighting fish[J]. *Hormones and Behavior*, 2025, 171: 105728.
- [26] Quirino P P, Delgado M L R, Gomes-Silva L, *et al.* Ultrastructure and androgen analysis during sex inversion of *Brycon orbignyanus* reared in captivity[J]. *Fish Physiology and Biochemistry*, 2025, 51(3): 104.
- [27] Bezabhe Y H, Paylar B, Seyoum A, *et al.* Functional transposition of renal functions to the posterior intestine during maturation in male three-spined stickleback[J]. *Scientific Reports*, 2025, 15(1): 20164.
- [28] Mills S C, O'Donnell J L, Bernardi G, *et al.* Natural endocrine profiles of the group-living skunk anemonefish *Amphiprion akallopisos* in relation to their size-based dominance hierarchy[J]. *Journal of Fish Biology*, 2018, 92(3): 773-789.
- [29] Gonzalez J A, Histed A R, Nowak E, *et al.* Impact of bisphenol-A and synthetic estradiol on brain, behavior, gonads and sex hormones in a sexually labile coral reef fish[J]. *Hormones and Behavior*, 2021, 136: 105043.
- [30] Maguire S M, DeAngelis R, Dijkstra P D, *et al.* Social network dynamics predict hormone levels and behavior in a highly social cichlid fish[J]. *Hormones and Behavior*, 2021, 132: 104994.
- [31] Parikh V N, Clement T S, Fernald R D. Androgen level and male social status in the African cichlid, *Astatotilapia burtoni*[J]. *Behavioural Brain Research*, 2006, 166(2): 291-295.
- [32] Rodgers C M C, Neff B D, Knapp R. Androgen-mediated nurturing and aggressive behaviors during paternal care in bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*)[J]. *Hormones and Behavior*, 2013, 63(3): 454-461.
- [33] O'Connor C M, Gilmour K M, Van Der Kraak G, *et al.* Circulating androgens are influenced by parental nest defense in a wild teleost fish[J]. *Journal of Comparative Physiology A*, 2011, 197(6): 711-715.
- [34] Alward B A, Laud V A, Skalnik C J, *et al.* Modular genetic control of social status in a cichlid fish[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2020, 117(45): 28167-28174.
- [35] Eens M, Van Duyse E, Berghman L, *et al.* Shield characteristics are testosterone-dependent in both male and female moorhens[J]. *Hormones and Behavior*, 2000, 37(2): 126-134.
- [36] Roberts M L, Buchanan K L, Evans M R, *et al.* The effects of testosterone on immune function in quail selected for diver-

- gent plasma corticosterone response[J]. *Journal of Experimental Biology*, 2009, 212(19): 3125-3131.
- [37] Maruska K P, Fernald R D. Behavioral and physiological plasticity: rapid changes during social ascent in an African cichlid fish[J]. *Hormones and Behavior*, 2010, 58(2): 230-240.
- [38] Olsson M, Wapstra E, Madsen T, *et al.* Testosterone, ticks and travels: a test of the immunocompetence-handicap hypothesis in free-ranging male sand lizards[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2000, 267(1459): 2339-2343.
- [39] Alonso F, Honji R M, Guimarães Moreira R, *et al.* Dominance hierarchies and social status ascent opportunity: anticipatory behavioral and physiological adjustments in a Neotropical cichlid fish[J]. *Physiology & Behavior*, 2012, 106(5): 612-618.
- [40] Chivite-Alcalde M, Culbert B M, Larson-Hossack S, *et al.* Regulation of the neuroendocrine stress axis in response to ammonia exposure in rainbow trout: pharmacological and transcriptional evidence implicating serotonin and multiple hypophysiotropic peptides[J]. *General and Comparative Endocrinology*, 2025, 371: 114773.
- [41] Ruberto T, Swaney W T, Reddon A R. Dominance and aggressiveness are associated with vasotocin neuron numbers in a cooperatively breeding cichlid fish[J]. *Hormones and Behavior*, 2025, 168: 105677.
- [42] Huffman L S, Hinz F I, Wojcik S, *et al.* Arginine vasotocin regulates social ascent in the African cichlid fish *Astatotilapia burtoni*[J]. *General and Comparative Endocrinology*, 2015, 212: 106-113.
- [43] Kleszczyńska A, Sokołowska E, Kulczykowska E. Variation in brain arginine vasotocin (AVT) and isotocin (IT) levels with reproductive stage and social status in males of three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*)[J]. *General and Comparative Endocrinology*, 2012, 175(2): 290-296.
- [44] Backström T, Winberg S. Arginine-vasotocin influence on aggressive behavior and dominance in rainbow trout[J]. *Physiology & Behavior*, 2009, 96(3): 470-475.
- [45] Butler J M, Anselmo C M, Maruska K P. Female reproductive state is associated with changes in distinct arginine vasotocin cell types in the preoptic area of *Astatotilapia burtoni*[J]. *Journal of Comparative Neurology*, 2021, 529(5): 987-1003.
- [46] Semsar K, Kandel F L M, Godwin J. Manipulations of the AVT system shift social status and related courtship and aggressive behavior in the bluehead wrasse[J]. *Hormones and Behavior*, 2001, 40(1): 21-31.
- [47] Lema S C, Sanders K E, Walti K A. Arginine vasotocin, isotocin and nonapeptide receptor gene expression link to social status and aggression in sex-dependent patterns[J]. *Journal of Neuroendocrinology*, 2015, 27(2): 142-157.
- [48] Lee W, Dworz M F, Milewski T M, *et al.* Social status mediated variation in hypothalamic transcriptional profiles of male mice[J]. *Hormones and Behavior*, 2022, 142: 105176.
- [49] Wilson L C, Riordan A, Nussbaum A, *et al.* Heart and shoal: social cues and oxytocin receptors impact stress recovery in the zebrafish[J]. *Physiology & Behavior*, 2024, 283: 114613.
- [50] Reddon A R, O'Connor C M, Marsh-Rollo S E, *et al.* Brain nonapeptide levels are related to social status and affiliative behaviour in a cooperatively breeding cichlid fish[J]. *Royal Society Open Science*, 2015, 2(2): 140072.
- [51] Fox S N, Kashyap S N, Murchison C F, *et al.* Assessing social dominance in mouse models using the tube test[J]. *Journal of Visualized Experiments*, 2025(220): e63998.
- [52] Cubitt K F, Winberg S, Huntingford F A, *et al.* Social hierarchies, growth and brain serotonin metabolism in Atlantic salmon (*Salmo salar*) kept under commercial rearing conditions[J]. *Physiology & Behavior*, 2008, 94(4): 529-535.
- [53] Best C, Faught E, Vijayan M M, *et al.* Negative feedback regulation in the hypothalamic-pituitary-interrenal axis of rainbow trout subjected to chronic social stress[J]. *General and Comparative Endocrinology*, 2023, 341: 114332.
- [54] Winberg S, Nilsson G E, Olsén K H. Changes in brain serotonergic activity during hierarchic behavior in Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) are socially induced[J]. *Journal of Comparative Physiology A*, 1992, 170(1): 93-99.
- [55] Loveland J L, Uy N, Maruska K P, *et al.* Social status differences regulate the serotonergic system of a cichlid fish, *Astatotilapia burtoni*[J]. *Journal of Experimental Biology*, 2014, 217(15): 2680-2690.
- [56] Weiner D M, Brann M R. The distribution of a dopamine D2 receptor mRNA in rat brain[J]. *FEBS Letters*, 1989, 253(1-2): 207-213.
- [57] Marsh K E, Creutz L M, Hawkins M B, *et al.* Aromatase immunoreactivity in the bluehead wrasse brain, *Thalassoma bifasciatum*: immunolocalization and co-regionalization with arginine vasotocin and tyrosine hydroxylase[J]. *Brain Research*, 2006, 1126(1): 91-101.
- [58] Adam N, Desroziers E, Hanine R, *et al.* Developmental exposure to environmentally relevant doses of phthalates alters the neural control of male and female reproduction in mice[J]. *Environmental Research*, 2024, 258: 119476.
- [59] Mobley R B, Ray E J, Maruska K P. Expression and localization of neuronal nitric oxide synthase in the brain and sensory tissues of the African cichlid fish *Astatotilapia burtoni*[J].

- Journal of Comparative Neurology*, 2022, 530(16): 2901-2917.
- [60] Wingfield J C, Ramenofsky M, Hegner R E, *et al.* Whither the challenge hypothesis?[J]. *Hormones and Behavior*, 2020, 123: 104588.
- [61] Wingfield J C, Goymann W, Jalabert C, *et al.* Concepts derived from the Challenge Hypothesis[J]. *Hormones and Behavior*, 2019, 115: 104550.
- [62] Rincon A V, Maréchal L, Semple S, *et al.* Correlates of androgens in wild male Barbary macaques: testing the challenge hypothesis[J]. *American Journal of Primatology*, 2017, 79(10): e22689.
- [63] Culbert B M, Border S E, Fialkowski R J, *et al.* Social status influences relationships between hormones and oxidative stress in a cichlid fish[J]. *Hormones and Behavior*, 2023, 152: 105365.
- [64] Aubin-Horth N, Desjardins J K, Martei Y M, *et al.* Masculinized dominant females in a cooperatively breeding species[J]. *Molecular Ecology*, 2007, 16(7): 1349-1358.
- [65] Teles M C, Oliveira R F. Androgen response to social competition in a shoaling fish[J]. *Hormones and Behavior*, 2016, 78: 8-12.
- [66] Lennartsson A K, Kushnir M M, Bergquist J, *et al.* Sex steroid levels temporarily increase in response to acute psychosocial stress in healthy men and women[J]. *International Journal of Psychophysiology*, 2012, 84(3): 246-253.
- [67] Godwin J, Thompson R. Nonapeptides and social behavior in fishes[J]. *Hormones and Behavior*, 2012, 61(3): 230-238.
- [68] Oldham L, Camerlink I, Arnott G, *et al.* Winner-loser effects overrule aggressiveness during the early stages of contests between pigs[J]. *Scientific Reports*, 2020, 10(1): 13338.
- [69] Prunier A, Trannoy S. Learning from fights: Males' social dominance status impact reproductive success in *Drosophila melanogaster*[J]. *PLoS One*, 2024, 19(3): e0299839.
- [70] Li C Y, Earley R L, Huang S P, *et al.* Fighting experience alters brain androgen receptor expression dependent on testosterone status[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2014, 281(1796): 20141532.
- [71] Oliveira R F, Silva A, Canário A V M. Why do winners keep winning? Androgen mediation of winner but not loser effects in cichlid fish[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2009, 276(1665): 2249-2256.
- [72] Li C Y, Pan C Y, Hsu Y. Age-dependent winner-loser effects in a mangrove rivulus fish, *Kryptolebias marmoratus*[J]. *Animal Cognition*, 2023, 26(5): 1477-1488.
- [73] Teles M C, Cardoso S D, Oliveira R F. Social plasticity relies on different neuroplasticity mechanisms across the brain social decision-making network in zebrafish[J]. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 2016, 10: 16.
- [74] Malleret C, Blanc-Legendre M, Guillot L, *et al.* Mutation of brain aromatase impairs behavior and neuroplasticity in adult zebrafish[J]. *Journal of Neurochemistry*, 2025, 169(8): e70202.
- [75] Narita Y, Tsutiya A, Nakano Y, *et al.* Androgen induced cellular proliferation, neurogenesis, and generation of GnRH3 neurons in the brain of mature female Mozambique tilapia[J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 16855.
- [76] Vindas M A, Gorissen M, Höglund E, *et al.* How do individuals cope with stress? Behavioural, physiological and neuronal differences between proactive and reactive coping styles in fish[J]. *Journal of Experimental Biology*, 2017, 220(8): 1524-1532.
- [77] Mes D, von Krogh K, Gorissen M, *et al.* Neurobiology of wild and hatchery-reared Atlantic salmon: how nurture drives neuroplasticity[J]. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 2018, 12: 210.
- [78] Todd E V, Liu H, Lamm M S, *et al.* Female mimicry by sneaker males has a transcriptomic signature in both the brain and the gonad in a sex-changing fish[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2018, 35(1): 225-241.
- [79] Xu S F, Ma X N, Xiao Y, *et al.* 7, 8-DHF modulates aggressive behavior in *Sebastes schlegelii*: phenotype-dependent responses in aggression-dimorphic individuals[J]. *Animals*, 2025, 15(10): 1463.
- [80] Cao Y P, Li X X, Song H, *et al.* Editorial: multi-omics and computational biology in horticultural plants: from genotype to phenotype, volume II[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2024, 15: 1368909.
- [81] Chen R N, Chu Q P, Shen C Y, *et al.* Identification of single nucleotide polymorphisms in porcine *MAOA* gene associated with aggressive behavior of weaned pigs after group mixing[J]. *Animals*, 2019, 9(11): 952.
- [82] Wu Y H, Fischer D F, Swaab D F. A promoter polymorphism in the monoamine oxidase A gene is associated with the pineal MAOA activity in Alzheimer's disease patients[J]. *Brain Research*, 2007, 1167: 13-19.
- [83] Frazzetto G, Di Lorenzo G, Carola V, *et al.* Early trauma and increased risk for physical aggression during adulthood: the moderating role of MAOA genotype[J]. *PLoS One*, 2007, 2(5): e486.
- [84] Gutiérrez B, Arias B, Gastó C, *et al.* Association analysis between a functional polymorphism in the monoamine oxi-

- dase A gene promoter and severe mood disorders[J]. *Psychiatric Genetics*, 2004, 14(4): 203-208.
- [85] Haram M, Tesli M, Bettella F, *et al.* Association between genetic variation in the oxytocin receptor gene and emotional withdrawal, but not between oxytocin pathway genes and diagnosis in psychotic disorders[J]. *Frontiers in Human Neuroscience*, 2015, 9: 9.
- [86] Bergey C M, Phillips-Conroy J E, Disotell T R, *et al.* Dopamine pathway is highly diverged in primate species that differ markedly in social behavior[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113(22): 6178-6181.
- [87] Lin V, Matta S M, Dallman J E, *et al.* A frank assessment of SHANK: impacts of pathogenic variations in SHANK3 on preclinical models of Phelan McDermid syndrome[J]. *Autism Research*, 2025, 18(10): 1935-1964.
- [88] Tantra M, Hammer C, Kästner A, *et al.* Mild expression differences of *MECP2* influencing aggressive social behavior[J]. *EMBO Molecular Medicine*, 2014, 6(5): 662-684.
- [89] Hutchins M, Douglas T, Pollack L, *et al.* Genetic variation in male aggression is influenced by genotype of prior social partners in *Drosophila melanogaster*[J]. *The American Naturalist*, 2024, 203(5): 551-561.
- [90] Freudenberg F, Gutierrez H C, Post A M, *et al.* Aggression in nonhuman vertebrates: genetic mechanisms and molecular pathways[J]. *American Journal of Medical Genetics-Part B: Neuropsychiatric Genetics*, 2016, 171(5): 603-640.
- [91] Filby A L, Paull G C, Hickmore T F A, *et al.* Unravelling the neurophysiological basis of aggression in a fish model[J]. *BMC Genomics*, 2010, 11(1): 498.
- [92] Pavlidis M, Sundvik M, Chen Y C, *et al.* Adaptive changes in zebrafish brain in dominant-subordinate behavioral context[J]. *Behavioural Brain Research*, 2011, 225(2): 529-537.
- [93] Norton W, Bally-Cuif L. Adult zebrafish as a model organism for behavioural genetics[J]. *BMC Neuroscience*, 2010, 11(1): 90.
- [94] Oliveira R F, Simões J M, Teles M C, *et al.* Assessment of fight outcome is needed to activate socially driven transcriptional changes in the zebrafish brain[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113(5): E654-E661.
- [95] Anholt R R H, Mackay T F C. Genetics of aggression[J]. *Annual Review of Genetics*, 2012, 46: 145-164.
- [96] Wu Y L, Lin Z J, Li C C, *et al.* Epigenetic regulation in metabolic diseases: mechanisms and advances in clinical study[J]. *Signal Transduction and Targeted Therapy*, 2023, 8(1): 98.
- [97] Wang Y K, Sun X Y, Peng J, *et al.* Regulation of seed germination: ROS, epigenetic, and hormonal aspects[J]. *Journal of Advanced Research*, 2025, 71: 107-125.
- [98] Matrisciano F, Pinna G. PPAR- α hypermethylation in the hippocampus of mice exposed to social isolation stress is associated with enhanced neuroinflammation and aggressive behavior[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(19): 10678.
- [99] Puglia M H, Lillard T S, Morris J P, *et al.* Epigenetic modification of the oxytocin receptor gene influences the perception of anger and fear in the human brain[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(11): 3308-3313.
- [100] Yu Y, Chen M, Shen Z G. Molecular biological, physiological, cytological, and epigenetic mechanisms of environmental sex differentiation in teleosts: a systematic review[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2023, 267: 115654.
- [101] Wang W, Liu X X, Wang X D. How to breakthrough mitochondrial DNA methylation-associated networks[J]. *Cell Biology and Toxicology*, 2020, 36(3): 195-198.
- [102] Stosik M, Tokarz-Deptuła B, Deptuła W. Immunological memory in teleost fish[J]. *Fish & Shellfish Immunology*, 2021, 115: 95-103.
- [103] Brionne A, Goupil A S, Kica S, *et al.* Spermatozoa methylome and its sensitivity to water temperature in a teleost fish[J]. *Science of the Total Environment*, 2023, 892: 164077.
- [104] Nardocci G, Navarro C, Cortés P P, *et al.* Neuroendocrine mechanisms for immune system regulation during stress in fish[J]. *Fish & Shellfish Immunology*, 2014, 40(2): 531-538.
- [105] Axling J, Vossen L E, Peterson E, *et al.* Boldness, activity, and aggression: Insights from a large-scale study in Baltic salmon (*Salmo salar* L.)[J]. *PLoS One*, 2023, 18(7): e0287836.
- [106] Zhang Z H, Gao L J, Zhang X M. Environmental enrichment increases aquatic animal welfare: a systematic review and meta-analysis[J]. *Reviews in Aquaculture*, 2022, 14(3): 1120-1135.
- [107] Zhang Z H, He Y J, Wang J J, *et al.* A global synthesis of environmental enrichment effect on fish stress[J]. *Fish and Fisheries*, 2025, 26(1): 131-154.
- [108] Bertucci J I, Blanco A M, Navarro J C, *et al.* Dietary protein: lipid ratio modulates somatic growth and expression of genes involved in somatic growth, lipid metabolism and food intake in Pejerrey fry (*Odontesthes bonariensis*)[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology-Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 2022, 270: 111231.

Biological basis of social hierarchy in fish: hormones, genes, and behavioral interaction mechanism

XU Xiuwen¹, ZHANG Xiumei^{2*}

(1. Marine Science and Technology College, Zhejiang Ocean University, Zhoushan 316022, China;

2. Fisheries College, Zhejiang Ocean University, Zhoushan 316022, China)

Abstract: Social hierarchy, a widespread social structure in aquatic ecosystems, plays a crucial role in optimizing resource allocation and individual fitness. In vertebrates, fish serve as ideal models for investigating the evolutionary origins and internal mechanisms of social behavior due to their rich species diversity and clear dominance structures. However, while behavioral descriptions of dominance-subordination relationships are well established, the complete regulatory pathway from genes to hormones and complex social behaviors remains fragmented. This review integrates findings from neuroendocrinology, behavioral ecology, and molecular genetics to systematically elucidate the biological mechanisms governing fish social hierarchy. The objective of this study is to construct a comprehensive “hormone-gene-behavior” interaction framework, aiming to clarify the bidirectional feedback loops that regulate social rank and behavioral plasticity. By synthesizing literature across disciplines, the review analyzes key signaling molecules, dynamic feedback mechanisms, and genetic bases. The results reveal a complex interplay of regulatory factors. Stress hormones are critical markers: subordinate rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) show significantly elevated plasma cortisol and POMC mRNA expression, indicating chronic stress, whereas dominant individuals exhibit transient spikes that stabilize at low levels once status is established. Sex hormones are pivotal for dominance; plasma 11-ketotestosterone (11-KT) in dominant *Amphiprion* species is significantly higher than in subordinates and decreases with rank. Experimental evidence confirms this causality: 11-KT supplementation increased aggressive behavior in bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*) by 64%, while flutamide (an androgen receptor antagonist) decreased it by 7%. Furthermore, the “winner effect” is mediated by androgens; treatment with the anti-androgen cyproterone acetate in tilapia completely blocked this effect, reducing win rates to 44% (random levels). Neurotransmitters also modulate status, with subordinate salmonids exhibiting elevated serotonin metabolism ratios (5-HIAA/5-HT). Neuroplasticity provides a structural basis for long-term strategies; 28 days of 11-KT treatment in female tilapia increased GnRH3 neuron numbers by approximately 30%. Social status also remodels gene expression, with hundreds of genes in the social decision-making network showing differential expression, including upregulation of dopamine synthesis genes (*th*) in dominants. Additionally, social experiences induce epigenetic changes in chromatin modification genes (*epc1*, *mdp2*), facilitating long-term behavioral adaptation. In conclusion, fish social hierarchy is governed by a precise dynamic feedback network involving hormones, genes, and behavior. This review emphasizes that behavioral strategies are flexible adaptations driven by neuroendocrine states and genetic backgrounds. These insights provide theoretical guidance for aquaculture, advocating for “hierarchy-friendly” strategies such as environmental enrichment to provide visual barriers and physiological phenotype selection to mitigate chronic stress, thereby improving fish welfare and production efficiency.

Key words: fish; social hierarchy; neuroendocrine; hormone; gene; social behavior

Corresponding author: ZHANG Xiumei. E-mail: xiumei1227@163.com

Funding projects: National Natural Science Foundation of China (32072966); Zhoushan Science and Technology Program (2022C41016)