

Title	総説：社会性動物の優劣順位を支える行動・内分泌基盤：勝者・敗者効果に着目して
Sub Title	A review : behavioral and hormonal foundations of dominance hierarchy formation in social animals : with a focus on winner-loser effects
Author	青田, 伊莉安(Aota, Illia)
Publisher	慶應義塾大学大学院社会学研究科
Publication year	2025
Jtitle	慶應義塾大学大学院社会学研究科紀要：社会学心理学教育学：人間と社会の探究 (Studies in sociology, psychology and education : inquiries into humans and societies). No.99 (2025.) ,p.[19]- 34
JaLC DOI	
Abstract	Competition is an inevitable aspect of social living among animals and is closely linked to both survival and reproductive success. To mitigate the costs associated with direct conflict, such as injury and energy expenditure, many social species have evolved mechanisms like dominance hierarchies that help regulate aggressive encounters. The formation of dominance hierarchies is influenced by a combination of intrinsic individual attributes and self-organizing social dynamics. From both behavioral and endocrinological perspectives, this review explores how such hierarchies are established and maintained. We examine the role of hormones, particularly in mediating self-organizing social interactions, and emphasize the significance of winner and loser effects in shaping hierarchical structures. In addition, we discuss the hormonal underpinnings of these effects. Finally, we outline potential avenues for future research, including examining winner-loser dynamics during nonbreeding seasons and expanding investigations from dyadic interactions to more complex, group-level processes.
Notes	論文
Genre	Departmental Bulletin Paper
URL	https://koara.lib.keio.ac.jp/xoonips/modules/xoonips/detail.php?koara_id=AN0006957X-00000099-0019

慶應義塾大学学術情報リポジトリ(KOARA)に掲載されているコンテンツの著作権は、それぞれの著作者、学会または出版社/発行者に帰属し、その権利は著作権法によって保護されています。引用にあたっては、著作権法を遵守してご利用ください。

The copyrights of content available on the KeiO Associated Repository of Academic resources (KOARA) belong to the respective authors, academic societies, or publishers/issuers, and these rights are protected by the Japanese Copyright Act. When quoting the content, please follow the Japanese copyright act.

総説: 社会性動物の優劣順位を支える行動・内分泌基盤

—勝者・敗者効果に着目して—

A Review: Behavioral and Hormonal Foundations of Dominance Hierarchy Formation in Social Animals —With a Focus on Winner-Loser Effects

青 田 伊 莉 安*

Illia Aota

Competition is an inevitable aspect of social living among animals and is closely linked to both survival and reproductive success. To mitigate the costs associated with direct conflict, such as injury and energy expenditure, many social species have evolved mechanisms like dominance hierarchies that help regulate aggressive encounters. The formation of dominance hierarchies is influenced by a combination of intrinsic individual attributes and self-organizing social dynamics. From both behavioral and endocrinological perspectives, this review explores how such hierarchies are established and maintained. We examine the role of hormones, particularly in mediating self-organizing social interactions, and emphasize the significance of winner and loser effects in shaping hierarchical structures. In addition, we discuss the hormonal underpinnings of these effects. Finally, we outline potential avenues for future research, including examining winner-loser dynamics during nonbreeding seasons and expanding investigations from dyadic interactions to more complex, group-level processes.

Key words : dominance hierarchy, winner-loser effects, aggressive behavior, testosterone, animal competition

キーワード : 優劣順位, 勝者・敗者効果, 攻撃行動, テストステロン, 個体間競争

はじめに

個体間の競争は、生存や繁殖に直結する重要な社会的相互作用であり、種を超えた普遍的な現象として多くの研究が行われてきた (Nicholson, 1954; Trivers, 1972)。競争は必ずしも代償なしとは限らず、コストが伴う。競争が直接的な闘争に発展した場合、(1) 他の活動 (資源の探索など) に割く時間やエネルギーの消費 (Lehner et al., 2011), (2) 身体の怪我, (3) 捕食リスクの増大 (Baker et al., 1999; Jakobsson et al., 1995), さらに (4) 繁殖成功の低下 (Goncalves & Radford, 2022) などが起こりうる。また、群れにおいて、特にオス間の競争がエスカレートすると、群れ内の繁殖可能なメスや自分の子供への攻撃にもつながり、個体の利益を損なう可能性がある。

このため、多くの種では社会的な文脈に応じて競争を制御し、深刻な攻撃によるコストを抑制す

* グローバリサーチインスティテュート未来共生デザインセンター

る行動メカニズムが進化してきたと考えられる。その代表的な仕組みが、優劣順位構造（dominance hierarchy）である。優劣順位構造は単なる闘争回避の枠を超え、群れ生活の安定性や協力関係の維持においても重要な役割を果たしている。

本稿では、動物の社会生活における個体間の競争とその調整メカニズムに焦点を当て、特に優劣順位構造の形成とそれを支えるホルモンの役割について古典から最新研究までを引用しながら論じた上で、行動と生理メカニズムを統合する新たな研究視点を提案する。

個体間の競争と群れ生活

生態系において動物が利用できる資源には限りがある。同じ餌を利用し、限られた土地になわばり形成や営巣を行い、繁殖相手を争うといった状況では、個体間の利害の衝突が不可避である。同じ資源を利用する個体間では、資源の消費行動そのものが肉体的な闘争につながる（Austad, 1983; Dickinson, 1992）。特に同種の個体間では、配偶者などの資源の重複が多いことから、競争が頻繁に生じる傾向がある。動物は、競争によるエネルギー消費や傷害リスクなどの競争に伴う潜在的なコストと資源獲得や繁殖成功などの得られる利益を総合的に考慮し、行動を調整すると考えられる（Smith, 1974; Smith & Price, 1973）。

群れ生活によって個体は、採餌効率の上昇や捕食者からの防御といった利益を得ることができる（Krause & Ruxton, 2002）。一方で、群れの構成員同士で資源を共有する結果、個体間の衝突が生じる可能性がある。そのため、このような衝突を回避する行動調整が求められる。しかし、闘争そのものが完全に排除されるわけではなく、闘争を儀式化し、コストの伴う闘争を減らす仕組みが進化してきた。その一例が、個体間の優劣順位に基づく資源の分配である。優劣順位は、深刻な飢餓につながるような直接的な身体的衝突を避け、間接的かつ儀式化された社会交渉を通じて資源を分配する仕組みであり、闘争に伴うコストを低減させる。具体例として、アカシカ（*Cervus elaphus*）のオス間の優劣順位が挙げられる。この種では、繁殖期にオス同士がメスをめぐる激しい競争を繰り広げるが、争いは多くの場合、鳴き声や角を見せつける威嚇によって解決する（Malo et al., 2005）。これにより、直接的な身体的接触や傷害リスクを最小限に抑えられる。非繁殖期の雄鹿の群れでは、餌や休息場所をめぐる競争が主になるが、高順位個体が質の高い資源に優先的にアクセスする一方で、低順位個体は回避行動をとり、高順位個体とは別の場所へ移動して採餌を行い、資源が群れ内で効率的に分配される仕組みが維持されている（Appleby, 1980）。アカシカの行動は、競争によるコストを抑えながらも、群れ内での個体間の優劣や資源の利用状況を明確にするための調整メカニズムの一例といえる。

このような行動は「儀式化された攻撃（ritualized aggression）」と呼ばれ、物理的な損傷を最小限に抑えつつ、個体間で優位性を示すために進化したと考えられている（Fox, 1969）。儀式化とは、攻撃行動が進化や学習を通じて形式化され、闘争の激化を防ぎながら、個体間の優劣を決定するために用いられる仕組みを指す。アカシカの他にも、イヌ科の種が互いの顎やマズルを咥え合いながら優位性を確認する行動や、争いを激化させないための姿勢として頭を横に向ける行動が報告されている（Fox, 1969）。同様の行動はカリバチの屈み行動（Itô, 1985; O' Donnell, 1999）やトカゲ類の腕立て伏せ行動やゆっくりとした腕振り（Van Dyk & Evans, 2008）、霊長類の社会的な毛繕い行動（Lazaro-Perea et al., 2004）、カラス類の服従音声（Massen et al., 2014）など様々な系統で確認されている。これらの儀式化された行動は、系統的に離れた種でも観察されており、個体間の関係を確認し、優劣順位を維持する役割を果

たす。

二個体の対戦結果から優劣順位を予測することの困難さ

群れとは、複数の個体からなる、社会的なまとまりのことである。群れには、大きく分けて2つの側面がある (Hinde, 1970)。まず一つは、群れの成員間で比較的長期にわたって生じる個体間交渉によって形作られている点である。二つ目は、個体の特性の単純な総和ではない、独特の性質を持つ社会構造が生まれることである。優劣順位はそのような社会構造の一つである。

群れ形成の初期では、個体と個体の間に激しい攻撃行動が見られるものの、攻撃交渉回数を重ねるごとに怪我を伴うような激しい攻撃行動は見られなくなっていく。先述したように、儀式化された行動へと移行するからである。何度も負けた個体は勝った個体に対して服従姿勢や回避行動を取り、さらなる攻撃交渉が避けられる。このような状態になった2個体間には、優劣関係が形成されていると定義し、一貫して服従姿勢や回避行動をとる個体を劣位個体とし、もう一方を優位個体とするのが通例である (Drews, 1993)。これら2個体間の優劣関係の集積によって生まれる構造のことを、優劣順位と呼ぶ。

優劣順位は推移性によって特徴づけられる (McDonald & Shizuka, 2012)。推移性とは、個体 A が個体 B に対して優位であり、個体 B が個体 C に対して優位である場合、個体 A は個体 C に対しても優位となるという性質のことである。例えば、ニワトリ (*Gallus gallus domesticus*) では、個体 A が群れの全個体をつつき、個体 B は個体 A 以外の全個体をつつくが、個体 A にはつき返さない。また、個体 C は個体 A および B 以外の全個体をつつくが、個体 A と B にはつき返さない (Schjelderup-Ebbe, 1975)。このように、優劣関係が推移性に基づいて構造化されることで、群れ全体の順位が明確になる。順位構造は、この推移性をもってその形成を評価する。推移性の計算の際には、優劣関係が循環する「矛盾する関係 (三すくみ関係)」の割合を用いる。具体的には、群れ内で観察された三すくみ関係の数を、理論上その群れのサイズで発生し得る最大の三すくみ関係の数で割ることで、矛盾する関係の割合を算出する。この割合が小さいほど推移性が高いとみなされ、推移性は実質的に「矛盾の少なさ」を示す指標として機能する (Appleby, 1983; Landau, 1951)。矛盾のない関係は、哺乳類、鳥類、魚類を含む多くの動物で観察されている (Alexander, 1961; Archie et al., 2006; Franz et al., 2015; Goessmann et al., 2000; Schjelderup-Ebbe, 1975; Shizuka & McDonald, 2015)。高順位個体は通常、資源への優先権を持ち (Banks et al., 1979; D' Amato, 1988; King et al., 2008; Post, 1992; Rebout et al., 2017; Stahl et al., 2001)、低順位個体は高順位個体を避けることで、群れ内での資源を巡る闘争のコストを低減し、怪我や時間の浪費を最小限に抑えたとされている。このような社会構造により、資源分配の効率化と競争コストの低減が可能になる。

従来、そのような種において、個体の優劣順位におけるポジションを決定する主要な要因として挙げられてきたのは、個体の対戦能力に直結する内在的特性、例えば年齢、体格、攻撃性や性別である (Beacham, 2003; Parker, 1974)。個体に元々備わっている対戦能力に関わるこのような内在的特性の個体差によって、順位が決定されるというシナリオである。一方で、個体の内在的特性から個体の地位を予測することが難しいことは、優劣順位の研究の初期から理論研究によって指摘されてきた (Chase, 1974; Landau, 1951)。その後、鳥類や魚類を用いた実験研究においても、内在的特性のみに基づいて順位を予測することの難しさが報告されている。もし内在的特性が順位決定の唯一の要因であると仮定するならば、繰り返し実験を行っても、以前と同じ順位が再現され、順位の逆転はほとんど生じないこと

が予測される。しかし、たとえば、魚類のシュードトロフェウス・ゼブラ (*Pseudotropheus zebra*) の 4 個体を同居させ、安定した優劣順位構造を形成した後、個体を別々の水槽に隔離してから再集合させる実験では、2 回目に形成された順位が 1 回目と一致したグループは全体の 27% に過ぎなかった (Chase et al., 2002)。同様に、ニワトリの 4 個体間で優劣順位が形成されるまでの攻撃交渉を観察した研究では、社会構造が固定化される前には 2 個体間の勝敗が何度も逆転することが報告されている (Chase et al., 2022; Chase & Seitz, 2011)。これらの知見は、優劣順位の決定が個体の内在的特性だけに依存しないことを示唆している。したがって、内在的特性が優劣順位と正の関係を持つ場合であっても、これが因果的な関係であると単純に仮定することは適切でない可能性がある。

優劣順位を明確化する行動的フィードバックループ

個体の内在的特性による予測が困難であるにもかかわらず、多くの動物種において、特徴的な線形構造を持つ優劣順位構造が形成される。この現象は、単なる内在的特性の積み重ねでは説明できず、個体間の相互作用が繰り返される中で自然発生的に生じる創発現象として理解されている。創発現象とは、外部の指示や計画によるものではなく、個体間の相互作用から自律的に生じる構造やパターンを指す。魚や鳥の群れで観察される協調的な動きは創発現象の典型例である。魚や鳥の群れは、一見すると全体を統率するリーダーが存在するように見えるが、実際には各個体が周囲の仲間と相互作用しながら動いているだけで、リーダーは存在しない。このような群れの動きを説明するモデルとして「ボイドモデル (Boid model)」や「ビチェックモデル (Vicsek model)」が提案されている (Reynolds, 1987; Vicsek et al., 1995)。例えばボイドモデルは、群れを構成する個体が以下の三つの単純な規則に従って行動するシミュレーションモデルである。「分離」は、近くの個体にぶつからないように適切な距離を保つ規則である。「整列」は、近くの個体と移動速度や方向を揃える規則である。「結合」は、近くの個体に近づく規則である。つまり、各個体が自分の周辺の個体の距離情報に基づいて、近すぎたら離れ、離れすぎたら接近し、同じ方向に進むことで、指示を出すリーダーがいなくても、一見秩序だっているように見える群れ全体の運動方向が実現できることが示されている。

群れの動きのように、優劣順位もまた創発現象として形成されたと考えられている (Chase & Seitz, 2011)。このような形成においては、行動的フィードバックループが重要な役割を果たしている。行動的フィードバックループとは、攻撃交渉の結果が将来の攻撃交渉での個体の行動に影響を与え、その繰り返しが個体の順位や社会構造を形成していく動的なプロセスを指す。たとえば、初期の勝者が社会的優位性を獲得し、資源や行動面での利点を得ることでその地位をさらに強化する。また、敗者は攻撃性を抑制し、他個体との争いを避ける傾向を示す。このフィードバックにより、優劣順位は内在的特性のみに依存しない柔軟で適応的な構造として成立する。社会的相互作用が繰り返される中で個体の内部状態が更新され、個体の順位に関わる特性に大きな個体差が生まれ、安定した社会構造を構築する仕組みであると考えられている。

勝者効果と敗者効果

動物の社会的相互作用において、過去の攻撃交渉の経験が将来の交渉結果に影響を与える現象として、「勝者効果」と「敗者効果」が挙げられる (Hsu et al., 2006)。勝者効果 (winner effect) は、過去の勝利がその後の攻撃交渉における成功確率を高める現象を指し、敗者効果 (loser effect) はその逆で、

過去の敗北が次の攻撃交渉で不利になることを意味する。この効果は次の攻撃交渉の相手が誰であるかに依存せず、広範な影響を持つ点が特徴である。過去の勝利が個体の攻撃性を増加させ、勝利を促進し、あるいは敗北が攻撃性の低下や回避行動を促進する現象は、ザリガニ (Goessmann et al., 2000; Momohara et al., 2016) からヒト (Page & Coates, 2017) まで、多岐にわたる研究で確認されている (Rutte et al., 2006; Yan et al., 2024)。直近の攻撃交渉の結果に従って行動することで、行動する時間とエネルギーを節約し、相互作用を効率化できる可能性も報告されており、適応的意義を持つと考えられている (Lehner et al., 2011)。

勝者効果と敗者効果による行動変化は、優劣順位構造の形成と安定化に寄与することが理論的に示されてきた (Bonabeau, 1996; Dugatkin, 1997, 2001; Hemelrijk & Wantia, 2005; Hermanussen et al., 2023; Van Doorn et al., 2003; van Haeringen & Hemelrijk, 2022)。これらのモデルに共通するのは、攻撃交渉の勝敗に影響する「力」が変化するという仮定に基づき、勝者の「力」の増加と敗者の減少を組み込んだフィードバックメカニズムを用いることで、競争の結果が固定化し、群れ内に優劣順位が形成されることを示している点である。このメカニズムを想定することで、初期の「力」に差がない場合でも、高い推移性を持つ社会構造が生み出される。また、勝者効果または敗者効果のいずれか一方の存在のみでも優劣順位の形成は可能である。「力」とは、個体を持つ複数の内的要因を総合的に表した変動可能なパラメータであり、具体的に何を指しているのが明確に決められているわけではない。「力」の増減と行動変化の背景には、ホルモンの短期的・長期的な変動が重要な役割を果たしていると考えられる。特にアンドロゲンであるテストステロンや、グルコルチコイドであるコルチゾールやコルチコステロン、セロトニンが注目されている。

勝者効果を支える短期的なホルモン変動

アンドロゲンとは主に性腺から分泌されるホルモンである。その調節は、視床下部-下垂体-性腺軸 (HPG 軸) を介して行われる。視床下部から分泌される性腺刺激ホルモン放出ホルモン (GnRH) が下垂体前葉を刺激し、その結果分泌された性腺刺激ホルモンが性腺を刺激することでアンドロゲンが分泌される。アンドロゲンはヒトを含む動物全般で、攻撃性を促進し競争行動や順位変動を調整する因子となっている (Giammanco et al., 2005)。例えば、アフリカンシクリッド (*Astatotilapia burtoni*) では、群れ内の最上位個体が不在になると次位の個体が迅速に行動を変化させ、30 分以内にテストステロン濃度が上昇して優位個体としての振る舞いを示すようになる。この行動変化には体色の変化や攻撃行動の増加が含まれ、神経内分泌系の迅速な調整が関与しているとされる。具体的には、GnRH ニューロンの活性化や初期遺伝子の発現増加が確認され、同時に血中テストステロンおよび 11-ケトテストステロンの濃度も上昇する。さらに、テストステロンをエストロゲンに変換する酵素であるアロマターゼが視索前野で作用し、オスの攻撃性を促進する (詳しくは Maruska & Fernald, 2018)。

テストステロンが将来の対戦経験に影響を与えることも 2 個体の対戦実験と薬理操作実験によって調べられている。繁殖期にオスが密集した巣の集合体、アリーナを形成し、飼育下の観察では優劣順位構造を形成することが報告されているカワスズメ (*Oreochromis mossambicus*) の対戦実験では、勝利した個体はテストステロンレベルが上昇し、次の対戦でも高い勝率を示した (Oliveira et al., 2009; Oliveira & Almada, 1996)。さらに、テストステロンの阻害剤を投与された勝者は、次の対戦での勝率が低下した。勝利後のテストステロンの分泌が勝者効果を誘発することは、齧歯類においても報告され

ている (Fuxjager et al., 2011; Oyegbile & Marler, 2006)。この結果は、勝利後のテストステロンが勝者効果を媒介し、攻撃性の増加を通じて次の勝利につながることを示唆している。

敗者効果を支える短期的・長期的なホルモン変動

アンドロゲンは攻撃行動を促進するホルモンとして知られているが、敗者効果、つまり敗北後に攻撃行動が抑制される現象には必ずしも直接的に関与していない。たとえば、カワスズメ (*Oreochromis mossambicus*) の対戦実験では、敗北個体にテストステロンを投与しても、その後の対戦で勝率が上昇しなかったことが示されており (Oliveira et al., 2009)、敗者効果が単にアンドロゲン不足によるものではなく、他の調整機構が関与している可能性が示唆されている。

敗者効果の神経内分泌的基盤を理解する上で重要なのは、セロトニンの役割である。敗北後のセロトニン濃度の上昇は、攻撃性の抑制や回避行動を引き起こす。まず、直接的な抑制効果として、セロトニンは特に前頭前皮質や扁桃体などに作用することで、攻撃性を減少させることが知られている (Summers et al., 2005)。一方、セロトニンは間接的にも攻撃性を調整する。視床下部-下垂体-副腎系 (HPA 軸) を活性化させることで、セロトニンはグルコルチコイドの分泌を促進する。慢性的に高いグルコルチコイド濃度はセロトニン合成酵素の活性を高め、脳内セロトニン濃度を増加させることで攻撃性抑制の効果を長期化させる (Overli et al., 1999)。

HPA 軸の活性化に伴うグルコルチコイド分泌は、性腺機能や記憶形成にも影響を及ぼす。たとえば、ラット (*Rattus norvegicus*) では、対戦直後にコルチコステロンを投与された劣位個体が1週間後も勝利個体を回避する行動を示しており、グルコルチコイドが社会的敗北の記憶を強化し (Timmer & Sandi, 2010; Weger et al., 2018)、長期的な敗者効果を形成する要因である可能性が示唆されている。また、グルコルチコイドは視床下部および下垂体で GnRH の分泌を抑制し、ゴナドトロピン抑制ホルモン (GnIH) の発現を促進することが知られている (Attardi et al., 1997; Chandran et al., 1994; Kirby et al., 2009)。GnIH は性腺軸の調節のみならず、攻撃行動の抑制にも重要な役割を果たしている。たとえば、ウズラ (*Coturnix japonica*) では GnIH の脳室内投与が攻撃行動を抑制することが報告されており (Ubuka & Tsutsui, 2014)、これは GnIH が視床下部でエストロゲン合成を促進し、エストロゲン濃度を増加させることで攻撃性を抑制するためであると考えられている。このように、GnIH は神経内分泌系の複数の要因を統合する重要な神経伝達物質である。

さらにセロトニン自身が GnIH ニューロンに直接作用する可能性も示唆されている。GnIH ニューロンにはセロトニン受容体が存在し、この受容体を介したシグナル伝達により細胞内カルシウム濃度が増加することが確認されている (Soga et al., 2010; Teo et al., 2020)。このメカニズムが GnIH の活性化を通じて GnRH 分泌の抑制に関与する可能性があるが、具体的な生体内での作用機序や、グルコルチコイドを介した経路との統合についてはさらなる研究が必要である。

生態的背景に基づくホルモン分泌と作用の違い

勝者効果と敗者効果を支えるホルモン変動について主に一般的なメカニズムを論じてきたが、これらのホルモン作用は生態的背景や繁殖戦略によって大きく異なる可能性がある。アンドロゲンとグルコルチコイドは、動物の順位変動や競争行動を調整する神経内分泌的な基盤として機能するが、その作用は種や文脈によって大きく異なる。特に高いテストステロンレベルは繁殖行動や攻撃性を強化する一方

で、その役割は、種や生態的条件によって大きく異なることが知られている。

一夫一妻制かつなわばり制のカリフォルニアマウス (*Peromyscus californicus*) では、Resident-Intruder test を用いた研究から、勝利後のテストステロンの上昇が将来の対戦での勝率を高めることが示されている (Oyegbile & Marler, 2005)。この種は、一年を通じてなわばりを維持し、オスも育児にも関与する生態を持つ。このような条件下では、なわばり防衛のための攻撃行動と育児行動を同時に調整する必要があり、テストステロンがその重要な調整役として機能していると考えられる (Trainor & Marler, 2001)。勝者効果は「ホーム・アドバンテージ」や過去の勝利経験が揃った場合にのみ顕著であり、単なる勝利経験だけではテストステロンの上昇は起こらないとされる (Fuxjager et al., 2010)。一方、一夫多妻制かつなわばり行動の少ないシロアシマウス (*Peromyscus leucopus*) では、Resident-Intruder test で勝利後にテストステロンを投与することで、人工的に勝者効果を誘発できることが示されている (Fuxjager et al., 2011) もの、勝利経験による自然なテストステロンの上昇は起きない。シロアシマウスの生態では、なわばり防衛や配偶者防衛が必須ではないため、テストステロンの上昇による即時的な攻撃性の上昇や将来の勝率向上が、シロアシマウスの生態においては適応的な利益をもたらさない可能性が高い。両種を比較すると、カリフォルニアマウスでは、勝者効果がテストステロンの上昇と結びつき、なわばり防衛に寄与しているのに対し、シロアシマウスでは、これらの競争が重要でないため、テストステロンが上昇しない可能性がある。この違いは、それぞれの繁殖戦略や社会的文脈の違いを反映しており、テストステロンの分泌が生態的要因に強く依存することを示している。

一部の鳥類では、テストステロン分泌が社会的挑戦に対して直接的に反応しないという現象が報告されている。この現象は、特に父親の育児が子の生存にとって重要な種で顕著である。たとえば、一夫一妻制かつ繁殖期になわばり制をとるアカエリツメナガホオジロ (*Calcarius ornatus*) では、オスが給餌や巣の防衛など育児に積極的に関与する。この種では、Simulated territorial intrusion (STI) に対するテストステロンが上昇しない (Lynn & Wingfield, 2008)。STI は鳥類版 Resident-Intruder test であり、野外のなわばりにオスや模型を設置し、録音した鳴き声をスピーカーで再生して擬似的ななわばり侵入状況を作り出すテストである。さらに、この種では、繁殖期に実験的に血中テストステロンを上昇させても、歌などは増加するものの、父親の育児行動が低下しないことが報告されている (Lynn et al., 2002)。

他にも、年に一度繁殖する種は、複数回繁殖する種と比べて STI に対してテストステロンを上昇させない傾向があることが報告されている。このような種では、テストステロンの上昇よりもコルチコステロンが増加する (Landys et al., 2007; Pinxten et al., 2004)。グルココルチコイドは、糖新生や脂肪酸の放出を促すことから、なわばり争いのように急性のストレスを伴う状況でのエネルギー供給に寄与している可能性が考えられる (Landys et al., 2010)。これらの観察は、単一のホルモン応答では説明しきれない複雑な生理学的調整があることを示唆している。

これらの知見を総合すると、テストステロンの分泌される文脈とその作用は種間で大きく異なり、生態条件や繁殖戦略に依存している。カリフォルニアマウスのようななわばり制と育児を伴う生態では、なわばりにおける攻撃行動がテストステロンによって強化される一方、シロアシマウスのように非なわばり制の種ではテストステロンの影響が限定的である。さらに、鳥類の事例では、攻撃性よりも繁殖成功に寄与する行動が優先されている。このように、生態的背景や繁殖戦略によってホルモン分泌とその作用が異なることは、勝者・敗者効果におけるホルモンの役割が文脈に依存する可能性を示す。

結語

本総説では、社会性動物における優劣順位構造の形成および維持メカニズムについて、行動学および神経内分泌学的観点から既存の知見を整理した。これまでの研究蓄積は、各個体の内在的な特性だけでなく、勝者・敗者効果に代表される行動的フィードバックループが、集団内で創発的に順位構造を構築する基盤となっており、アンドロゲンやグルココルチコイドといったホルモン変動が勝者・敗者効果を支えていると示唆してきた。今後、このトピックに関する更なる研究の発展を目指すために、解決すべき3つの問題を以下にまとめ、本総説の結語としたい。

第一の問題は、生態的背景の多様性が十分に考慮されていない点である。今回、勝者効果に関わるホルモンとしてアンドロゲンを取り上げた。一般的に、攻撃交渉での勝利後にアンドロゲンが上昇するという比較的単純なパターンは多く見られる。このようなパターンは、理論研究で示されている順位形成モデルと整合しており、社会的地位の確立がホルモンフィードバックによって強化されることを意味する。一方、哺乳類や鳥類を対象とした動物行動学・生理学的研究からわかっているのは、生態的背景や繁殖戦略はホルモン分泌およびその作用に影響を及ぼすことである。このようなホルモン応答の多様性は、単純なモデルであらゆる動物種の順位形成メカニズムを説明することはできないと示唆する。例えば育児を行わない種では短期的かつ直接的な同性間競争への適応として単純なホルモン応答が進化したのに対し、育児を行う種では長期的な繁殖成功や集団生活の維持に適した戦略が採用され、より複雑なホルモン調整機構が働いている可能性が高い。今回紹介した動物の優劣順位構造の有無と繁殖生態については、Table 1 にまとめた。

第二の問題は、攻撃交渉を生理学的な検討した研究の多くが、2 個体対面場面に限られており、多数個体での順位形成現象との隔たりが大きいことである。継時的にホルモン変化を正確に記録するためには、少数の個体を用いた対面計測が必要不可欠である。そのため、攻撃性とホルモンの関係に関する研究の多くは、隔離された2 個体間の対戦実験に基づいて行われてきた。しかし、実際の群れ内では、対戦する2 個体のみならず、その他の個体の存在が対戦行動に対して影響を及ぼす可能性があると考えられる。この点を示唆する研究がいくつか報告されている。例えば、魚類のカワスズメ (*Oreochromis mossambicus*) においては、オス同士の闘争を観察している「観衆」オスのアンドロゲン濃度が上昇することが明らかにされている (Oliveira et al., 2001)。また、同じく魚類のベタ (*Betta splendens*) を対象とした研究では、異性の観衆が存在する場合、尾の振動や鰓蓋の拡張などの行動が顕著に増加する一方で、直接的な攻撃行動である噛みつきや近接行動が抑制されることが示され、観衆が個体間の行動調整に影響を与える可能性が示唆されている (Doutrelant et al., 2001)。さらに、ニホンズブラでは、ワイヤーメッシュ越しに第三者 (観衆) を提示した条件下で、対戦結果が群れ内の優劣関係に影響を与えることが報告されている (Hirschenhauser et al., 2013)。このような観衆効果を含む実験的検証は、2 個体間の関係性に限定された従来の研究から、群れ全体の社会構造、すなわち集団内の相互作用の連続性を明らかにする上で重要な示唆を提供する可能性があるものの、ほとんど行われていない。今後は様々な種において3 個体レベルでの実験が必要だろう。

第3の問題は、理論モデルやシミュレーション研究が順位形成過程の理解に貢献してきたものの、現実の生理的プロセスと乖離している点である。アンドロゲンやグルココルチコイドの分泌応答時間など、薬理実験の蓄積から基本的なパラメータが明らかになっているものの、これらのホルモンの存在そ

のものや分泌応答の時間的情報を理論モデルやシミュレーションに統合した試みは非常に限定的である。ホルモンの影響を検討した数少ないシミュレーション研究においても、ホルモン濃度が継続的に上昇し続けるという極端な仮定に基づいており、繁殖抑制を伴う真社会性の生物などにおいては一部妥当性が認められるかもしれないが、現実の生理的プロセスとは乖離している可能性が高い。また、本稿では特に敗者効果に注目しグルココルチコイドの役割を取り上げたが、それに関連する個体認知や敗北記憶の影響についての理論研究はほぼ存在せず、わずかに報告されている研究からは、対戦相手の勝敗を識別する能力、すなわち個体認知、が存在する場合、優劣順位形成が阻害される可能性が指摘されている (Camazine et al., 2001; Dugatkin & Druen, 2004)。しかし、これらの研究では、勝者・敗者効果と個体識別能力との関係を適切に統合できていない。例えば、勝者効果と敗者効果の違いを考慮しておらず、記憶の限界を無視して時間的な構造を省略したシミュレーションが行われている。こうしたシミュレーションから得られる仮想上の行動データと、実際の群れのデータを比較することにより、種ごとに順位形成に関与する内分泌および認知メカニズムを予測可能とする新たな枠組みが構築されることが待たれる (Hobson, Mønster, and DeDeo 2021)。

1922年に Schjelderup-Ebbe が優劣順位構造を報告して以来 100 年以上経過しているが、その形成および維持メカニズムについては、依然として未解明な点が多い。今後は、生態的文脈の考慮、従来の 2 個体レベルの実験から 3 個体以上の集団レベルへの検証の拡張、さらにはホルモン応答および個体認知の要素を統合したシミュレーション研究を通じて、種間の共通点と相違点を明確にするとともに、動的な集団動態の背後にあるメカニズムの解明に寄与する新たな理論枠組みの構築が望まれる。こうした統合的アプローチによって、群れ内で闘争が解決され、社会秩序が維持されるメカニズムについて理解を深めることが期待される。

表 1. 各種における社会的順位構造と繁殖戦略の概要

分類	種名	学名	優劣順位構造の有無	育児行動	繁殖システムと戦略
魚類	アフリカンシクリッド	<i>Astatotilapia burtoni</i>	テリトリーを持つ優位個体とその他、テリトリーを持たない劣位個体達が明瞭である。集団内のオスの約 10~30 % が支配的でテリトリーを持ち、残りのオスは非テリトリアルな劣位個体として行動する。劣位個体の一部は、優位個体の不在時に優位個体の振る舞いを見せる。(Maruska et al., 2012)	メスが口内保育	Polygyny. レック型繁殖に近いが、オスが縄張りをもつ。
魚類	シュードトロフエウス・ゼブラ	<i>Pseudotropheus zebra</i>	高い推移性の確認 (飼育下, Chase et al., 2002)	メスが口内保育	Polygynandry. オスが分散した縄張りを持つ。
魚類	カワスズメ	<i>Oreochromis mossambicus</i>	高い推移性の確認 (飼育下, Oliveira & Almada, 1996)	メスが口内保育	Polygyny. レック型繁殖に近いが、オスが縄張りをもつ。
鳥類	ワタリガラス	<i>Corvus corax</i>	高い推移性の確認 (野生下, Boucherie et al., 2022)	オスとメス両方が子育てに関与	Monogamy.
鳥類	ニワトリ	<i>Gallus gallus domesticus</i>	1,2,3. 位と各個体に順位を付与することができ、下位個体から上位個体への攻撃行動はみられなくなり報告されている。ただし群れによっては三すくみの関係が発生するという記述もある。(飼育下, Schjelderup-Ebbe., 1922 (訳 1975))	野生ではメスが子育てに関与、家畜化により消失。メスによる育児行動が見られる系統もある。	家畜化により変化
鳥類	ウズラ	<i>Coturnix japonica</i>	優劣順位の記述はあるが、推移性についての分析は行われていない。(Alcala et al., 2019)	野生ではメスが子育てに関与、家畜化により消失。	家畜化により変化
鳥類	アカエリツメナガホオジロ	<i>Calcaricus ornatus</i>	報告なし	オスとメス両方が子育てに関与	Monogamy だがつがい外交尾も生じる。オスが一時的な縄張りをもつ。

表 1. 各種における社会的順位構造と繁殖戦略の概要 (続き)

分類	種名	学名	優劣順位構造の有無	育児行動	繁殖システムと戦略
哺乳類	ニホンザル	<i>Macaca fuscata</i>	メスの間に高い推移性を持つ優劣順位構造が形成される。母親の順位と生まれた順番に基づく順位。順位の逆転はあまり見られない	主にメスが子育てに関与	研究によって Polygyny または Polygynandry と解釈されることがある。優位オスがメスと優先的に交尾する傾向があるが、低順位オスも交尾機会を持つことが報告されている。
哺乳類	シロアシマウス	<i>Peromyscus leucopus</i>	報告なし	オスとメス両方が子育てに関与	Polygyny. なわばり行動は少ない。
哺乳類	カリフォルニアマウス	<i>Peromyscus californicus</i>	報告なし	オスとメス両方が子育てに関与	Monogamy.
哺乳類	ラット	<i>Rattus norvegicus</i>	高い推移性が見られない (飼育下, Proops et al. 2021)。ただしラットの社会行動は飼育環境や実験デザインによって大きく異なるため、他の文献で異なる結論が報告されている可能性あり	主にメスが子育てに関与	Polygynandry に近い。
哺乳類	野犬	<i>Canis familiaris</i>	高い推移性の確認 (野生下, Silk et al. 2019)	主にメスが子育てに関与	Polygynandry に近い。
無脊椎動物	カリバチ類	<i>Mischocyttarus</i> 属と <i>Polistes</i> 属	各個体に順位を付与することができる。推移性についての直接的な言及はないが、論文の中で使用されている指標は間接的な勝敗関係を考慮しており、推移的な関係が順位付けに影響を与えていると考えられる。 (De Souza et al. 2011)	共同育児	真社会性の基準を一部満たしているが、生殖分業が完全でない。
無脊椎動物	ヨーロッパバザリガニ	<i>Astacus astacus</i>	高い推移性を持つ (飼育下, Goessman et al. 2000)	卵と幼生をメスが保護	Polygyny.

謝辞

本総説の執筆修正において、瀬口瑛子氏と査読者の2名には適切なご助言を賜りました。感謝申し上げます。

引用文献

- Alcala, R. S., Caliva, J. M., Flesia, A. G., Marin, R. H., & Kembro, J. M. (2019). Aggressive dominance can decrease behavioral complexity on subordinates through synchronization of locomotor activities. *Communications Biology*, 2(1), 1–14.
- Alexander, R. D. (1961). Aggressiveness, territoriality, and sexual behavior in field crickets (Orthoptera: Gryllidae). *Behaviour*, 17(2-3), 130–223.
- Appleby, M. C. (1980). Social rank and food access in Red Deer stags. *Behaviour*, 74(3-4), 294–309.
- Appleby, M. C. (1983). The probability of linearity in hierarchies. *Animal Behaviour*, 31(2), 600–608.
- Archie, E. A., Morrison, T. A., Foley, C. A. H., Moss, C. J., & Alberts, S. C. (2006). Dominance rank relationships among wild female African elephants, *Loxodonta africana*. *Animal Behaviour*, 71(1), 117–127.
- Attardi, B., Tsujii, T., Friedman, R., Zeng, Z., Roberts, J. L., Dellovade, T., Pfaff, D. W., Chandran, U. R., Sullivan, M. W., & DeFranco, D. B. (1997). Glucocorticoid repression of gonadotropin-releasing hormone gene expression and secretion in morphologically distinct subpopulations of GT1-7 cells. *Molecular and Cellular Endocrinology*, 131(2), 241–255.
- Austad, S. N. (1983). A game theoretical interpretation of male combat in the bowl and doily spider (*Frontinella pyramitela*). *Animal Behaviour*, 31(1), 59–73.
- Baker, R. L., Elkin, C. M., & Brennan, H. A. (1999). Aggressive Interactions and Risk of Fish Predation for Larval Damselflies. *Journal of Insect Behavior*, 12(2), 213–223.
- Banks, E. M., Wood-Gush, D. G., Hughes, B. O., & Mankovich, N. J. (1979). Social rank and priority of access to resources in domestic fowl. *Behavioural Processes*, 4(3), 197–209.
- Beacham, J. (2003). Models of dominance hierarchy formation: Effects of prior experience and intrinsic traits. *Behaviour*, 140(10), 1275–1303.
- Bonabeau, E. (1996). Mathematical model of self-organizing hierarchies in animal societies. *Bulletin of Mathematical Biology*, 58(4), 661–717.
- Boucherie, P. H., Gallego-Abenza, M., Massen, J. J. M., & Bugnyar, T. (2022). Dominance in a socially dynamic setting: Hierarchical structure and conflict dynamics in ravens' foraging groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 377(1845), 20200446.
- Camazine, S., Deneubourg, J.-L., Franks, N. R., Sneyd, J., Theraula, G., & Bonabeau, E. (Eds.). (2001). Dominance Hierarchies in Paper Wasps. In *Self-Organization in Biological Systems* (pp. 440–481). Princeton University Press.
- Chandran, U. R., Attardi, B., Friedman, R., Dong, K. W., Roberts, J. L., & DeFranco, D. B. (1994). Glucocorticoid receptor-mediated repression of gonadotropin-releasing hormone promoter activity in GT1 hypothalamic cell lines. *Endocrinology*, 134(3), 1467–1474.
- Chase, I. D. (1974). Models of hierarchy formation in animal societies. *Behavioral Science*, 19(6), 374–382.
- Chase, I. D., Coelho, D., Lee, W., Mueller, K., & Curley, J. P. (2022). Networks never rest: An investigation of network evolution in three species of animals. *Social Networks*, 68, 356–373.
- Chase, I. D., & Seitz, K. (2011). Self-structuring properties of dominance hierarchies a new perspective. *Advances in Genetics*, 75, 51–81.
- Chase, I. D., Tovey, C., Spangler-Martin, D., & Manfredonia, M. (2002). Individual differences versus social dynamics in the formation of animal dominance hierarchies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(8), 5744–5749.
- D' Amato, F. R. (1988). Effects of male social status on reproductive success and on behavior in mice (*Mus musculus*). *Journal of Comparative Psychology* (Washington, D. C.: 1983), 102(2), 146–151.
- de Souza, A. R., Figueiredo, B., Ribeiro, B., Pinheiro, R., Justino, L. L., Castro, M. M., & Prezoto, F. (2011). The performance of dominance indices for constructing dominance hierarchies in *Mischocyttarus* and *Polistes* wasps

- (Hymenoptera, Vespidae). *Florida Entomologist*, 94(4), 869–873.
- Dickinson, J. L. (1992). Scramble competition polygyny in the milkweed leaf beetle: combat, mobility, and the importance of being there. *Behavioral Ecology*, 3(1), 32–41.
- Drews, C. (1993). The concept and definition of dominance in animal behaviour. *Behaviour*, 125(3-4), 283–313.
- Dugatkin, L. A. (1997). Winner and loser effects and the structure of dominance hierarchies. *Behavioral Ecology*, 8(6), 583–587.
- Dugatkin, L. A. (2001). Bystander effects and the structure of dominance hierarchies. *Behavioral Ecology*, 12(3), 348–352.
- Dugatkin, L. A., & Druen, M. (2004). The social implications of winner and loser effects. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(suppl_6), S488–S489.
- Fox, M. W. (1969). The Anatomy of Aggression and Its Ritualization in Canidae: A Developmental and Comparative Study. *Behaviour*, 35(3/4), 242–258.
- Franz, M., McLean, E., Tung, J., Altmann, J., & Alberts, S. C. (2015). Self-organizing dominance hierarchies in a wild primate population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1814), 20151512.
- Fuxjager, M. J., Forbes-Lorman, R. M., Coss, D. J., Auger, C. J., Auger, A. P., & Marler, C. A. (2010). Winning territorial disputes selectively enhances androgen sensitivity in neural pathways related to motivation and social aggression. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(27), 12393–12398.
- Fuxjager, M. J., Oyegbile, T. O., & Marler, C. A. (2011). Independent and additive contributions of postvictory testosterone and social experience to the development of the winner effect. *Endocrinology*, 152(9), 3422–3429.
- Giammanco, M., Tabacchi, G., Giammanco, S., Di Majo, D., & La Guardia, M. (2005). Testosterone and aggressiveness. *Medical Science Monitor*, 11(4), RA136–RA145.
- Goessmann, C., Hemelrijk, C., & Huber, R. (2000). The formation and maintenance of crayfish hierarchies: Behavioral and self-structuring properties. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48(6), 418–428.
- Goncalves, I. B., & Radford, A. N. (2022). Experimental evidence that chronic outgroup conflict reduces reproductive success in a cooperatively breeding fish. *eLife*, 11, e72567.
- Hemelrijk, C. K., & Wantia, J. (2005). Individual variation by self-organisation. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 29(1), 125–136.
- Hermanussen, M., Dammhahn, M., Scheffler, C., & Groth, D. (2023). Winner-loser effects improve social network efficiency between competitors with equal resource holding power. *Scientific Reports*, 13. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-41225-y>
- Hinde, R. A. (1970). Social Groupings. *Nature*, 227(5263), 1168–1168.
- Hirschenhauser, K., Gahr, M., & Goymann, W. (2013). Winning and losing in public: Audiences direct future success in Japanese quail. *Hormones and Behavior*, 63(4), 625–633.
- Hobson, Elizabeth A., Dan Mønster, and Simon DeDeo. (2021). Aggression Heuristics Underlie Animal Dominance Hierarchies and Provide Evidence of Group-Level Social Information. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(10). <https://doi.org/10.1073/pnas.2022912118>.
- Hsu, Y., Earley, R. L., & Wolf, L. L. (2006). Modulation of aggressive behaviour by fighting experience: Mechanisms and contest outcomes. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 81(1), 33–74.
- Itô, Y. (1985). A comparison of frequency of intra-colony aggressive behaviours among five species of polistine wasps (Hymenoptera: Vespidae). *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 68(2), 152–167.
- Jakobsson, S., Brick, O., & Kullberg, C. (1995). Escalated fighting behaviour incurs increased predation risk. *Animal Behaviour*, 49(1), 235–239.
- Jameson, K. A., Appleby, M. C., & Freeman, L. C. (1999). Finding an appropriate order for a hierarchy based on probabilistic dominance. *Animal Behaviour*, 57(5), 991–998.
- King, A. J., Douglas, C. M. S., Huchard, E., Isaac, N. J. B., & Cowlishaw, G. (2008). Dominance and affiliation mediate despotism in a social primate. *Current Biology*, 18(23), 1833–1838.
- Kirby, E. D., Geraghty, A. C., Ubuka, T., Bentley, G. E., & Kaufer, D. (2009). Stress increases putative gonadotropin

- inhibitory hormone and decreases luteinizing hormone in male rats. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(27), 11324–11329.
- Krause, J., & Ruxton, G. D. (2002). *Living in Groups*. Oxford University Press.
- Landau, H. G. (1951). On dominance relations and the structure of animal societies: I. Effect of inherent characteristics. *The Bulletin of Mathematical Biophysics*, 13(1), 1–19.
- Landys, M. M., Goymann, W., Raess, M., & Slagsvold, T. (2007). Hormonal responses to male-male social challenge in the blue tit *Cyanistes caeruleus*: Single-broodedness as an explanatory variable. *Physiological and Biochemical Zoology*, 80(2), 228–240.
- Landys, M. M., Goymann, W., Schwabl, I., Trapschuh, M., & Slagsvold, T. (2010). Impact of season and social challenge on testosterone and corticosterone levels in a year-round territorial bird. *Hormones and Behavior*, 58(2), 317–325.
- Lazaro-Perea, C., DE Fátima Arruda, M., & Snowdon, C. T. (2004). Grooming as a reward? Social function of grooming between females in cooperatively breeding marmosets. *Animal Behaviour*, 67(4), 627–636.
- Lehner, S. R., Rutte, C., & Taborsky, M. (2011). Rats benefit from winner and loser effects. *Ethology*, 117(11), 949–960.
- Lynn, S. E., Hayward, L. S., Benowitz-Fredericks, Z. M., & Wingfield, J. C. (2002). Behavioural insensitivity to supplementary testosterone during the parental phase in the chestnut-collared longspur, *Calcarius ornatus*. *Animal Behaviour*, 63(4), 795–803.
- Lynn, S. E., & Wingfield, J. C. (2008). Dissociation of testosterone and aggressive behavior during the breeding season in male chestnut-collared longspurs, *Calcarius ornatus*. *General and Comparative Endocrinology*, 156(1), 181–189.
- Malo, A. F., Roldan, E. R. S., Garde, J., Soler, A. J., & Gomendio, M. (2005). Antlers honestly advertise sperm production and quality. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1559), 149–157.
- Maruska, K. P., & Fernald, R. D. (2018). *Astatotilapia burtoni*: A model system for analyzing the neurobiology of behavior. *ACS chemical neuroscience*, 9(8), 1951–1962.
- Maruska, K. P., Ung, U. S., & Fernald, R. D. (2012). The African cichlid fish *Astatotilapia burtoni* uses acoustic communication for reproduction: Sound production, hearing, and behavioral significance. *PloS One*, 7(5), e37612.
- Massen, J. J. M., Pašukonis, A., Schmidt, J., & Bugnyar, T. (2014). Ravens notice dominance reversals among conspecifics within and outside their social group. *Nature Communications*, 5(1), 3679.
- McDonald, D. B., & Shizuka, D. (2012). Comparative transitive and temporal orderliness in dominance networks. *Behavioral Ecology*, 24(2), 511–520.
- Momohara, Y., Minami, H., Kanai, A., & Nagayama, T. (2016). Role of cAMP signalling in winner and loser effects in crayfish agonistic encounters. *The European Journal of Neuroscience*, 44(2), 1886–1895.
- Nicholson, A. J. (1954). An outline of the dynamics of animal populations. *Australian Journal of Zoology*, 2(1), 9–65.
- O' Donnell, S. (1999). The function of male dominance in the eusocial wasp, *Mischocyttarus mastigophorus* (Hymenoptera: Vespidae). *Ethology*, 105(3), 273–282.
- Oliveira, R. F., & Almada, V. C. (1996). On the (in)stability of dominance hierarchies in the cichlid fish *Oreochromis mossambicus*. *Aggressive Behavior*, 22(1), 37–45.
- Oliveira, R. F., Silva, A., & 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: Biological Sciences*, 276(1665), 2249–2256.
- Overli, O., Harris, C. A., & Winberg, S. (1999). Short-term effects of fights for social dominance and the establishment of dominant-subordinate relationships on brain monoamines and cortisol in rainbow trout. *Brain, Behavior and Evolution*, 54(5), 263–275.
- Oyegbile, T. O., & Marler, C. A. (2005). Winning fights elevates testosterone levels in California mice and enhances future ability to win fights. *Hormones and Behavior*, 48(3), 259–267.
- Oyegbile, T. O., & Marler, C. A. (2006). Weak winner effect in a less aggressive mammal: Correlations with corticosterone but not testosterone. *Physiology & Behavior*, 89(2), 171–179.
- Page, L., & Coates, J. (2017). Winner and loser effects in human competitions. Evidence from equally matched tennis players. *Evolution and Human Behavior*, 38(4), 530–535.
- Parker, G. A. (1974). Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *Journal of Theoretical Biology*,

- 47(1), 223–243.
- Pinxten, R., Arckens, L., van Duyse, E., Eens, M., & Darras, V. (2004). Opposite changes in plasma testosterone and corticosterone levels following a simulated territorial challenge in male great tits. *Behaviour*, 141(4), 451–467.
- Post, W. (1992). Dominance and mating success in male boat-tailed grackles. *Animal Behaviour*, 44(5), 917–929.
- Proops, L., Troisi, C. A., Kleinhappel, T. K., & Romero, T. (2021). Non-random associations in group housed rats (*Rattus norvegicus*). *Scientific Reports*, 11(1), 15349.
- Rebout, N., Desportes, C., & Thierry, B. (2017). Resource partitioning in tolerant and intolerant macaques. *Aggressive Behavior*, 43(5), 513–520.
- Reynolds, C. W. (1987). Flocks, herds and schools: A distributed behavioral model. *ACM SIGGRAPH Computer Graphics*, 21(4), 25–34.
- Rutte, C., Taborsky, M., & Brinkhof, M. W. G. (2006). What sets the odds of winning and losing? *Trends in Ecology & Evolution*, 21(1), 16–21.
- Schjelderup-Ebbe, T. (1975). Contributions to the social psychology of the domestic chicken. (Transl. by M Schleidt and WM Schleidt). In M. W. Schein (Ed.), *Social Hierarchy and Dominance. Benchmark Papers in Animal Behavior* (pp. 35–49). Dowden, Hutchinson & Ross.
- Shizuka, D., & McDonald, D. B. (2015). The network motif architecture of dominance hierarchies. *Journal of the Royal Society Interface*, 12(105), 20150080.
- Silk, M. J., Cant, M. A., Cafazzo, S., Natoli, E., & McDonald, R. A. (2019). Elevated aggression is associated with uncertainty in a network of dog dominance interactions. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1906), 20190536.
- Smith, J. M. (1974). The theory of games and the evolution of animal conflicts. *Journal of Theoretical Biology*, 47(1), 209–221.
- Smith, J. M., & Price, G. R. (1973). The logic of animal conflict. *Nature*, 246(5427), 15–18.
- Soga, T., Wong, D. W., Clarke, I. J., & Parhar, I. S. (2010). Citalopram (antidepressant) administration causes sexual dysfunction in male mice through RF-amide related peptide in the dorsomedial hypothalamus. *Neuropharmacology*, 59(1-2), 77–85.
- Stahl, J., Tolsma, P. H., Loonen, M. J. J. E., & Drent, R. H. (2001). Subordinates explore but dominants profit: Resource competition in high Arctic barnacle goose flocks. *Animal Behaviour*, 61(1), 257–264.
- Summers, C. H., Korzan, W. J., Lukkes, J. L., Watt, M. J., Forster, G. L., Øverli, Ø., Höglund, E., Larson, E. T., Ronan, P. J., Matter, J. M., Summers, T. R., Renner, K. J., & Greenberg, N. (2005). Does serotonin influence aggression? Comparing regional activity before and during social interaction. *Physiological and Biochemical Zoology*, 78(5), 679–694.
- Teo, C. H., Soga, T., & Parhar, I. (2020). Lithium chloride enhances serotonin induced calcium activity in EGFP-GnIH neurons. *Scientific Reports*, 10(1), 13876.
- Timmer, M., & Sandi, C. (2010). A role for glucocorticoids in the long-term establishment of a social hierarchy. *Psychoneuroendocrinology*, 35(10), 1543–1552.
- Trainor, B. C., & Marler, C. A. (2001). Testosterone, paternal behavior, and aggression in the monogamous California mouse (*Peromyscus californicus*). *Hormones and Behavior*, 40(1), 32–42.
- Trivers, R. (1972). Parental investment and sexual selection. In B. Campbell (Ed.), *Sexual Selection and the Descent of Man* (pp. 136–179). Aldine Publishing Company.
- Ubuka, T., & Tsutsui, K. (2014). Gonadotropin-inhibitory hormone inhibits aggressive behavior of male quail by increasing neuroestrogen synthesis in the brain beyond its optimum concentration. *General and Comparative Endocrinology*, 205, 49–54.
- Van Doorn, G. S., Weissing, F., & Hengeveld, G. (2003). The evolution of social dominance II: Multi-player models. *Behaviour*, 140(10), 1333–1358.
- Van Dyk, D. A., & Evans, C. S. (2008). Opponent assessment in lizards: Examining the effect of aggressive and submissive signals. *Behavioral Ecology*, 19(4), 895–901.
- van Haeringen, E., & Hemelrijk, C. (2022). Hierarchical development of dominance through the winner-loser effect

- and socio-spatial structure. *PloS One*, 17(2), e0243877.
- Vicsek, T., Czirók, A., Ben-Jacob, E., Cohen, I. I., & Shochet, O. (1995). Novel type of phase transition in a system of self-driven particles. *Physical Review Letters*, 75(6), 1226–1229.
- Weger, M., Sevelinges, Y., Grosse, J., de Suduiraut, I. G., Zanoletti, O., & Sandi, C. (2018). Increased brain glucocorticoid actions following social defeat in rats facilitates the long-term establishment of social subordination. *Physiology & Behavior*, 186, 31–36.
- Yan, J. L., Smith, N. M. T., Filice, D. C. S., & Dukas, R. (2024). Winner and loser effects: A meta-analysis. *Animal Behaviour*, 216, 15–22.