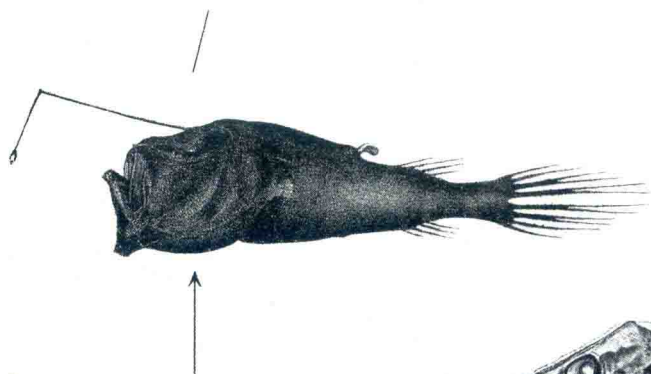


不匹配的一对

动物王国的性别文化



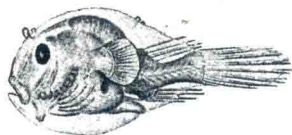
Daphne J. Fairbairn
[美] 达芙妮·费尔贝恩 著
徐洛浩 李芳 译

ODD
COUPLES

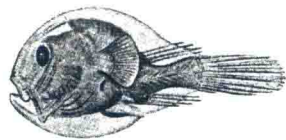


Extraordinary Differences
Between the Sexes
in the Animal Kingdom

♀



♂



ODD COUPLES

Extraordinary Differences
Between the Sexes
in the Animal Kingdom

不匹配的一对 动物王国的性别文化

Daphne J. Fairbairn

[美] 达芙妮·费尔贝恩 著
徐洛浩 李芳 译

图书在版编目 (CIP) 数据

不匹配的一对: 动物王国的性别文化 / (美) 达芙妮·费尔贝恩著; 徐洛浩, 李芳译. —上海: 上海文化出版社, 2019.4

ISBN 978-7-5535-1541-0

I. ①不… II. ①达… ②徐… ③李… III. ①动物—普及读物 IV. ①Q95-49

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2019) 第 060799 号

出版人: 姜逸青
策划人: 贺鹏飞
责任编辑: 何智明
特约编辑: 杨红丹
装帧设计: 灵动视线

书名: 不匹配的一对——动物王国的性别文化
作者: (美) 达芙妮·费尔贝恩
译者: 徐洛浩 李芳
出版: 上海世纪出版集团 上海文化出版社
地址: 上海市绍兴路7号 200020
发行: 上海文艺出版社发行中心
上海福建中路193号 200001 www.ewen.co
印刷: 三河市中晟雅豪印务有限公司
开本: 960×640 1/16
印张: 22
印次: 2019年6月第一版 2019年6月第一次印刷
国际书号: ISBN 978-7-5535-1541-0/Q.004
定价: 42.80元
告读者: 如发现本书有质量问题请与印刷厂质量科联系 T: 010-85376178

此为试读, 需要完整PDF请访问: www.ertongbook.com

目 录

第一章	引言	1
第二章	性别差异的根源	10
第三章	象海豹	27
第四章	大鸨	56
第五章	美鳍亮丽鲷	77
第六章	黄金花园蛛	96
第七章	毯子章鱼	121
第八章	巨型海鬼鱼	134
第九章	食骨蠕虫	153
第十章	掘穴藤壶	168
第十一章	性别差异的多样性	183
第十二章	结语	215
	致 谢	223

附录 A 与俗名相对应的学名	225
附录 B 以门为单位对性别二态性的总结	234
注释	239
术语	285
参考资料	294

引言

作为生物学家，我早年的研究时光是在加拿大南部的森林里度过的。在那里，我愉快地游荡，观察那些生活在森林底层碎石间的小型鼠，记录它们生存、繁殖以及活动的特征。我的研究对象是大耳朵、黑眼睛的鹿鼠，它们经常在乡村小屋中捣乱，因为比起在野外冒险，它们显然更乐意于居住在相对安全、能够持续获得食物并且有人气的地方。我之所以从事这样的研究主要动机是想确定，在一个特定群体中造成鹿鼠的个体数量一段时间内波动的原因是什么，或者从更一般的含义上说，是想回答是什么决定一个动物群体大小变化的这样一个问题。这是（并依然是）一个美好的目标，我满怀信心开始这项研究。因为我相信，在学术逻辑上这是合理的。尽管如此，正如大部分的野外生物学家一样，我之所以选择这种类型的研究，部分原因是大部分时间我能够在大自然中度过，而不是站在实验台前，或是弯着腰看显微镜。我总是对野外的生命分外着迷，而我在树林间观察鹿鼠如何度过一生的研究，便如同一张通行证。

我用小金属盒子捕获了我的实验对象，这些小金属盒子是我和助手特意沿着鹿鼠常走的路径，或靠近它们巢穴的地方设置的。为了引诱鹿鼠进入盒子，我们在每一个盒子里放入了一把营养丰富的种子、一大份花生酱和一大团棉絮，使鹿鼠难以抗拒地溜入这个暖和的巢穴。这些盒子都安装了活动门，一旦有鹿鼠进入，门就会关上，这样我们就能够活捉鹿鼠，直到再次释放都不会对其造成伤害。当我们第一次捕捉到一只鹿鼠的时候，我们会将一个带有数字的金属标签戴在它的耳朵上（类似一种个性化耳环），这样当我们再次捕捉到它时便能认出它。我们的盒子对鹿鼠是有“磁性”的，我们捉了上百只鹿鼠，还能对其中的许多进行终生追踪。为了获取更多关于它们的个体信息，我还将它们带回实验室，待上数个夜晚（它们是夜行鼠），对它们进行一系列的行为测试，然后才放回野外的捕捉处。通过这些，我得以熟识它们中的许多个体，而每当我在凉爽的早晨看到我的老朋友从捕捉盒中一跃而出时，总是感到分外欣喜。一旦一只鹿鼠从我的研究区域消失，我将回过头来翻阅所有的捕获记录，以勾画出其一生的历程。我能够推断它大概是在哪里出生的，在它的一生中去过哪些地方，以及它活了多久。假如这只鹿鼠是雌性，我还能说出她什么时候做好了交配的准备，她怀孕及分娩的时间和频率，以及她照料幼崽的时间长短。关于雄鼠的繁殖信息，我记录得比较粗略，但我至少能够判断它们什么时候准备交配。

尽管我的研究表面上看是为了预测群体数量，但当我真正了解我研究的鹿鼠后，我越来越被鹿鼠个体间的显著差异所吸引——特别是群体中雄性和雌性在生存方式上的差异。比如，雌性面临着许

多与怀胎及泌乳有关的风险，许多雌性个体还会因为寒冷、降雨天气或食物匮乏等原因死亡或失去幼崽。相比之下，雄性往往忽略他们的后代，交配季节则用于寻找潜在的配偶，并对其他雄性做出具有攻击性的行为。它们最大的危险大概就是被更强大的竞争对手所取代吧。尽管雌雄两性的个体数量有着相似的季节性浮动，但对我来说十分明确的是，这种群体大小变化的相似性掩盖了两性之间深刻而有趣的差异。于是，这一发现为我指明了未来的科研方向，也是这本书的写作动机之所在。

自鹿鼠的研究之后，我走上了一条漫长的科研道路。我现在所提出的问题，是关于动物特性的进化及其适应意义，而不是关于群体的大小及其个体数量。在我成为鱼类生物学家多年之后，又用了几十年的时间研究各种昆虫、蜘蛛，这些经历拓展了我对温血哺乳动物之外的动物界的认识。尽管如此，雄性和雌性鹿鼠间的显著差异依然是一个永恒的主题。在自然界中，我已多次发现雄性和雌性的生活是如此不同。动物的性别影响它们的形态、生活史、行为与生态环境，并且这个准则放在整个动物界均成立。我在鹿鼠那里所观察到的雄性与雌性的差异，比起许多其他分支中两性差异更加明显的物种来说，逊色不少。事实上，在那些物种里，若不是观察到雄性和雌性正在交配，或是从同一窝卵里孵化出来，你永远都不会认出它们属于同一个物种。在这本书里，我将探讨为什么性别差异在动物中是如此普遍与重要，特别是，为什么在某些分支中，雄性与雌性表现出超乎寻常的差异。

我将对动物界中存在的性别差异进行审视，以此来回答这个问

题，特别是针对那些具有极端两性差异的物种。这些超乎寻常的物种是极佳的例子，因为它们清楚地表明了两性繁殖功能的分化，而雌性和雄性都将这种分化发展到了极致。其中的一个极端是，雄性**是强壮的独裁者，守护由体形小得多的配偶组成的雌群，并对抗来自雄性竞争对手的持续挑战；而另一个极端是，雌性是体形巨大的凶猛独居者，而它们的配偶是几乎只能够产生精子的雄性寄生者。**我的目的就是揭示处于这两个极端的物种中雌雄两性的生活方式，并解释这种极端的差异是如何进化的¹。

作为一名进化生物学家，我将自然地运用达尔文的方法论以理解性别差异。这种方法论的基本假设是，性别差异是一种适应，而这种适应将提高雌雄两性各自的繁殖成功率。进化性适应的衡量标准是达尔文适合度，在此则意味着所产生的后代的数量，抑或说传递给后代的基因的数量。因此，当我在问为什么雌雄有别时，我其实是在问，两性的达尔文适合度是如何因性别差异而各自提高的。存活，特别是存活到性成熟，对两性来说都是适合度的一个重要因素，但这并不是能留下后代的唯一决定因素。卵或后代的数量与质量，是雌性适合度的关键因素，而对雄性来说，则相应为受精的卵或所产下的后代的数量与质量。这些主要的适合度因素可以细分到更加具体的方面，比如在生命周期中度过某一段特别困难的时期，躲避某一捕猎者，或是成功地捕到某一种猎物。显而易见，假如某些性状是适应性的，那么至少它将提高物种某些方面的适合度。正是这个性状，或至少是这个性状的特定价值，是自然选择²所青睐的一个信号。而这里与主题有关的推论是，我们预期雄性典型的性

状，将提高雄性的适合度。同样，雌性典型的性状，也应当提高其适合度。换句话说，我们能够预期，性状的两性分化是分别适应于两个性别的。

在性别差异的研究中，有一种类型的（自然）选择获得了特别的关注，那就是对获取配偶的成功率的选择。达尔文将这种选择称为性选择，并且论证了次级性别特征——尤其是在雄性中——的进化意义^{3, 4}。他运用大量证据说明，在许多物种里，雄性为了成功获得交配机会而演化出适应性，并且雄性许多夸大的性状，例如惊艳的羽毛、强壮的角、求偶的鸣叫与行为等，都可以理解为性选择的结果。与此相反，他认为对于雌性而言，性选择的重要性可能要小得多，尽管他揣测雄性的配偶选择可能已经影响了人类女性的次级性别特征。

达尔文在《人类的由来及性选择》一书中详尽地讨论了性别差异的进化，而之后 140 多年的时间里，大批的行为生态学家和进化生物学家为此补充了证据，明确了性别特异的选择在产生性别差异上的重要性。如今，性选择的概念已经扩展到雄性在交配时及交配之后为获得受精成功的竞争（比如，在交配期间的求偶行为，在雌性生殖道中不同雄性精子的竞争，以及雌性对精子使用的优先选择）。另外，也有不断增加的证据表明，作用于雌性的性选择，比达尔文所设想的要更为重要⁵。不过，这些扩展都是建立在达尔文的原始概念之上。他认为性别差异是适应性的，并且是由雌雄两套性状的不同选择而造成，这一观点已被大量的理论与实际研究⁶所支持，并且成了我在下面章节所做的探索的理论基础。

透过达尔文的视角，我将探讨为什么动物的雄性与雌性在多个方面表现出差异：在形态性状上，包括体形大小、形状和颜色；在行为性状上，包括攻击性、迁徙与扩散的特征；在生态学性状上，包括食物、栖息的地点和时间；在生活史上，包括成熟的年龄与获得的配偶数量。在下一章，我将总结性地描述动物界雌性与雄性繁殖角色的本质，并以此来回答这个问题。这样的概述，将为第三章到第十章中关于具有极端两性差异的物种的探讨奠定基础。我将举证的例子涵盖了从象海豹和美鳍亮丽鲷（它们硕大而好斗的雄性，守护体形相对较小的雌群）到深海鮫鰈鱼（其雌性为硕大而凶猛的捕猎者，而雄性则为永久性定居于配偶腹部的微型寄居者）。我还将描述圆状网蜘蛛，其小个雄性在与巨型配偶交配时当场身亡；以及远海章鱼，其微小的雄性附着于漂游的水母上，寻找比自己大4万倍的配偶。我所举出的最极端的例子是海洋管状蠕虫和掘穴藤壶，其成体雌性固定地附着于某处，而成群的侏儒雄性则永久地居住于配偶体内和体表。

在每一章，我将探讨为何雌性与雄性如此迥然相异，而两性之间的巨大差距如何可能是有益的。在第十一章，我将以更广的视角，考察在整个动物界中性别差异的模式。我将探讨为什么这些特征会存在。例如，为什么我们总是能通过体形大小和外形差异区分出性别？为什么雌性通常更大，并且巨型雌性与侏儒雄性的组合要普遍得多，而不是相反？为什么身体颜色的差异只局限于极少数的动物分支，为何以及何时发生？是否雄性更可能拥有亮丽色彩，而雌性则色彩暗淡而更具保护性？在所有这些章节，我的焦点将不限于性

选择、动物性交，以及为什么雄性经常拥有雌性所没有的装饰和武器（尽管所有这些肯定会被讨论到）。我将描述动物界超乎寻常的物种，并调研其多样化。这样，我将在最广的含义上，探讨成为雄性或者雌性到底意味着什么，并且将尽可能生动地说明，繁殖功能的分工对动物生活几乎所有方面的影响到底有多大。

第二章和第十一章为我在性别差异方面的探究提供了重要的背景知识，但这本书的主体是从第三章到第十章，对 8 个物种（有时是亲缘相近的物种的集合）的描述。每一章都提供了性别角色明显分化的独特而精妙的例子，而这 8 个例子一起，则形成了动物极端性别差异的全面概观。当然，这也不过是有限的例子而已。在性别差异的极端现象中，雌性和雄性几乎到了很难被认作同一个物种的程度。人们可以在至少 11 个门⁷中的许多物种中发现性别差异。从如此海量的候选者中挑选出 8 个例子是一项艰巨的任务。虽然我承认在我的选择过程中有一些偏好，甚至有一些主观的冲动（我发现有些物种更加有趣而已），但我确实使用了一套客观的标准以缩小选择范围。我的首要标准是，两个性别必须呈现体重上的极端差异。这是因为体重是所有动物都具备的属性，因此我可以利用雌雄体重的比率客观地衡量性别二态性⁸的程度，比如象海豹和章鱼的分化程度就很高。并且体重与动物的许多生物学及生态学的性状紧密相关，包括生理（代谢速率，体温的产生与耗散，运动的能耗）、形态（支撑骨的强度，头角的相对大小）、行为（最大速度与加速度）、生活史（成熟年龄，寿命，后代的数量）及生态学（巢区大小，扩散距离，群体密度）等方面的性状⁹。于是，两性显著的体重分化（体

形的性别二态性)一致性地反映出其他许多方面的性别差异¹⁰。反过来说,生活史、行为、生态学性状或形态上的巨大性别差异,极少出现于体重没有两性分化的物种里。这样,极端的体形大小二态性提供了一个客观的、可量化的、通用的指标,可以反映雌雄生活的多方面,甚至可能是所有方面的、类似的极端差异。

搜寻最大的体形大小性别二态性,并以此来缩小候选范围之后,我将候选物种进一步限定于那些在科学文献中对两性的生态学性状、生活史及行为具有完备记录的物种。有可能的话,那些记录是从出生一直追踪到死亡的,并对两性皆如此。这样我便能够追溯两性完整的生命周期,并且能够将成体迥然相异的特征差异与早期发育的历程相联系起来。

我的最后一个限定是,我所选择的例子应当能反映尽可能多的动物多样性。而8个名额的限制使之成为一个过高的要求。虽然只有不到4%的现存动物是脊椎类,但我们对脊椎动物性别差异的认识远超过千姿百态的无脊椎动物,因此我可以轻易地只围绕脊椎动物进行论述。而事实上,我选择的物种涵盖了1种哺乳类、1种鸟类、2种鱼类,以及4种无脊椎动物,而后者(所选的4种无脊椎动物)只代表了30个门中的3个:软体动物、环节动物和节肢动物。鉴于节肢动物囊括了超过78%的现存动物,我选取了其中两个纲的物种应该是合理的:蛛形纲的蜘蛛和颚足纲的藤壶。虽然这8个物种无法涵盖性别差异的全部类型,但它们确实代表了两个极端:从雄性的平均体重是雌性的13倍,到雌性的体重是雄性的50万倍。

这本书提供了许多信息,那些已经掌握我所表述的概念的生物

学家，对此是感兴趣的。然而，我希望我对超乎寻常的动物的描述，以及对动物界性别差异的特征的总结，也能被那些非生物学家所阅读和玩味，他们可能仅仅对动物多样性或是人类性别差异的生物学根源感兴趣（我将只在本书的最后简要地讨论人类的性别差异，但我所描述的主要原理与趋势，在人类中与在动物中同样适用）。为了更好地服务于知识背景与兴趣方向迥异的潜在读者，对文中有上标符号的词句，我将在本书的后面附上注释。这些注释包括支持文中各种陈述的科学文献的索引、技术性数据的来源，以及额外的解释、细节信息或是超出本书主题的说明。为了迁就非专家的读者，我尽可能地避免使用生物学术语。文中第一次出现的术语将以粗体的形式呈现，并列在本书后面的术语表中以便查阅。为了使正文保持叙述的风格，同时为了让普通读者更为顺畅地阅读，除书中的主要角色外，我将以俗名取代拉丁名。相应的拉丁名可以在附录 A 中找到，以俗名的首字母的顺利排列。另外我将罗列主要的动物分支（门及其包括的纲）于表格中，并以首字母的顺序而不是根据它们的进化亲缘关系排序。这样可以使读者更容易地检索到某一个门或纲，即便他们并不了解那个分支的进化历史。对于这样的学术上的离经叛道的做法，我将向对此感到不适的业内同行表示歉意。

性别差异的根源

为何雌雄有别

对动物来说，两性分化似乎是成功的，而要了解其所以然，我们需要知道什么是神奇的性别两极分化，即将生殖的功能分化成雄性的与雌性的。有一些动物可以进行无性生殖，并且许多是雌雄同体，即同一种个体既有雄性功能又有雌性功能；但绝大部分的动物个体都只有一种生殖功能。生殖功能的这种分工，称作雌雄异体，在不同的动物，比如哺乳类、昆虫、蛔虫和蛤类中占主导地位，并且明显是大部分动物生殖功能分工的普遍模式。这发生于动物 31 个门中的 26 个中，并且在其中的 17 个门中是主要或是仅有的生殖策略，其中包括节肢动物门（目前为止最大的门，包含昆虫、蜘蛛、甲壳动物及其近亲）和我们所归属的脊索动物门¹。相比之下，5 个非雌雄异体的门都很小，在现存动物物种中总共只占不到 0.16%。这种对雌雄异体的普遍性估算无疑是比较粗略的，但这已经足以说明，

对大部分动物类群而言，性别的分离是最主要的生殖策略。简言之，绝大部分的动物要么是雄性，要么是雌性，至少在成体阶段如此。

令人称奇的是，尽管雌雄异体是大多数动物的特征，决定性别的生物学机制却是多种多样的²。举一个简单的例子，看看人类的性别是怎么决定的。我们的性别在母亲怀孕的瞬间便已经决定了，即精子和卵子结合形成胚胎第一个细胞的时候。影响新生命性别的基因遍布于人类的23对染色体上，然而其中的一对被形象地称作“性染色体”，是性别决定的关键。组成“这对”的染色体有两种形式，称作X和Y。女性拥有两条X染色体，而男性拥有一条X染色体和一条Y染色体。这意味着，我们生物学意义上的性别取决于由父亲遗传而来的性染色是哪一条。如果使卵子受精的精子带有Y染色体，胚胎将在受精大约7周后开始向雄性分化，那时Y染色体上的一个基因（叫作“SRY”——Y染色体性别决定基因）将激发睾丸组织发育的生化反应链。在没有Y染色体性别决定基因的情况下，卵巢组织将在受精后的大约第12周开始分化，而胎儿将发育成女性³。

类似于我们的XX/XY性染色体的这种系统，也存在于许多其他的动物分支中，包括许多蠕虫⁴、昆虫、甲壳动物及除鸟类之外的大部分脊椎动物。不过，非常清楚的是，Y染色体并非总是必要的，因为在这些类群里的某些物种完全缺失Y染色体。在这些系统中，性染色体记为XX/XO，性别是由X染色体的数量决定的：两条X染色体决定雌性，而一条X染色体决定雄性。而在其他的分支，性染色体的机制是相反的，即两条相同的性染色体形成雄性，若不同则为雌性。这被称为ZZ/ZW系统，见于大部分鸟类、蝴蝶、蜗牛和蛙

螭，也偶尔见于鱼类和爬行类。如同 Y 染色体，W 染色体有时缺失，这样导致雌性只有一条 Z 染色体，而雄性有两条⁵。还有些动物缺少性染色体，而使用其他的遗传信号决定性别。例如，在蚂蚁、蜜蜂、黄蜂，以及一些甲虫和轮虫中，未受精的卵子发育成雄性，而受精的卵子发育成雌性⁶。甚至在一些物种中，性别是由在不同染色体上的一系列不同基因决定的⁷。

比遗传机制多样性更神奇的是，一些具有极端性别差异的物种，实际上并没有两性间的明显的遗传差异。在这些物种中，性别特异的发育途径，显然是在某个关键的发育阶段由环境或社会因素引发的⁸。一种栖息海底的蠕虫，叫作绿匙蠕虫，便是一个很好的例子。绿匙蠕虫的性别取决于幼虫刚要开始成熟时其所栖息的基质。假如一个幼虫栖息于海底的一片空地，那它将变态发育成一个雌性，并且成长为一个巨大的囊状的固着不动的蠕虫，长有一个细细的管状长嘴以捕获食物。而在另一种情况下，假如这个幼虫刚好落于一个雌性上，那么它基本总是变态发育成一个体形微小的雄性，并由雌性的管状长嘴进入其体内，在雌性的子宫里设立一个车间，自此在车间里不停地生产精子以度过剩下的短暂生命。神奇的是，雄性和雌雄具有相同的一套基因，却发展成了动物界性别两极分化最极端的例子之一。

从这个简要的回顾中，我们可以明显地发现，动物已经进化出许多不同的方式以产生其物种的雄性和雌性。在其中的一些物种中，有一系列的基因只见于一种性别，而不存在于另一个性别；而在另外的一些物种中，雄性和雌性拥有相同的基因组。假如说存在一种