

文章编号:1000-0615(2009)04-0704-09

· 综述 ·

## 水生生物的性选择

高 焕<sup>1</sup>, 阎斌伦<sup>1</sup>, 蔡生力<sup>2</sup>

(1. 淮海工学院江苏省海洋生物技术重点建设实验室, 江苏 连云港 222005;

2. 上海海洋大学水产与生命学院, 上海 201306)

**摘要:**性选择作为生物进化的原动力,在物种形成和进化过程中具有重要作用,也是动物行为学的研究热点之一。目前,水生生物中性选择相关的研究逐渐增多。水生生物复杂的性选择行为,不仅体现在交配前选择,还体现在配子水平上的选择,同时,鱼类还有性角色反转等现象。性选择依据一定的内在生理生化机制发生,相关研究显示,性选择行为与基因决定的遗传因素和环境等非遗传因素有关。这些非遗传因素包括了雌雄个体所处的时间和空间因素、人类活动和其它诸如捕食者和“偷情者”等生物因素等等。水生生物的性选择研究侧重点集中在鱼类上,还有待更多的研究发现来揭示水生生物复杂的性选择行为及其机制。

**关键词:**水生生物;性选择;进化;性角色反转

**中图分类号:**S 917; Q 178.1

**文献标识码:**A

性选择最早由达尔文<sup>[1]</sup>提出,是指雌雄个体间根据第二性征(如雄鹿夸张的角、雄鸟鲜艳的羽毛)进行选择性交配的一种婚配现象<sup>[2]</sup>。性选择研究一直是动物行为进化和物种形成机制研究中的热点,其重要的研究价值体现在:(1)性选择是生物进化的原动力<sup>[3]</sup>。通过性选择可以使那些具有特殊特征的个体通过竞争到异性交配权而繁衍自己的后代,因此促进了生物个体对进化的“渴望”;而没有被雌性选择的雄性,其基因会明显发生突变衰退<sup>[4]</sup>。(2)性选择在物种形成中具有重要的作用<sup>[5]</sup>,当同一个物种不同地理群体个体间所羡慕的“第二性征”存在差异时,则此时的性选择可以引起不同地理群体间的差异进化,进而加速新物种的形成。

目前,陆生生物性选择研究较多,近年来水生生物(主要是鱼类)相关研究也逐渐增多。由于陆生生物和水生生物生活环境有很大差别,因此二者在性选择发生的时间和空间上也存在一定差异:(1)陆生生物具有完善的感官系统,听觉、视

觉、嗅觉都比水生生物发达,性选择时评判配偶素质的方式更多样,因此陆生生物首先注重交配前选择,而水生生物中很多种类几乎完全是交配后精卵之间的选择,比如行体外受精的海胆和牡蛎等生物<sup>[6-7]</sup>;(2)陆生生物交配器官更发达,交配行为更复杂,如一些动物交配完毕后,雌性的阴道内可以形成交配栓,这不仅可以阻止精液倒流,同时也阻止雌性与其它雄性进一步交配<sup>[8]</sup>,而水生生物则缺少相应的机制;(3)在婚配制度和双亲对子代的贡献上也存在差别,陆生生物多是一夫一妻制或者一夫多妻制,而水生生物除了一夫多妻制外,还普遍存在一妻多夫制,鲜见一夫一妻制,另外,水生生物在子代繁育上大多没有双亲行为<sup>[9]</sup>。

由于存在以上的差异,在长期进化过程中,水生生物演化出许多特有的性选择方式和机制,相关研究成果也不断更新着我们已有的生物进化知识。我国在水生生物性选择方面的研究目前几乎处于空白状态,鉴于性选择在种质资源和生物进

收稿日期:2008-10-06 修回日期:2009-04-14

资助项目:“十一五”国家科技支撑计划重大项目(2006BAD09A01, 2006BAD09A06);上海市教育委员会重点学科建设项目(J50701);江苏省海洋生物技术重点建设实验室开放基金(2008HS003)

通讯作者:蔡生力, E-mail: slcai@shou.edu.cn

化机制等研究中的重要作用,因而有必要了解目前国际上水生生物性选择的进展情况,希望引起国内学者在这方面的关注。

## 1 水生生物性选择的多样性

水生生物性选择研究主要集中在鱼类、海胆、牡蛎和蟹类一些物种的研究上,其中以鱼类为主,海胆次之,牡蛎和蟹类只有少数报道。目前,从参与选择的单位水平上,性选择可以分为两类:一是形态个体水平的性选择,二是细胞水平的性选择;从参与性选择的主动权角度可分为雌性为主动方的性选择和雄性为主动方的性角色反转两种类型;从性别角度上性选择又可以分为性内选择和性间选择。这些分类相互交叉融合,从不同层面展示了性选择的多样性。

### 1.1 形态个体水平的性选择

从达尔文首次提出生物进化论到上个世纪 80

年代,国内外关于性选择的研究主要集中在雄性外部形态与雌性性选择偏爱之间的经验研究,研究对象也多集中在陆生生物种类上。在水生生物方面,性选择的研究相对较少,且几乎都集中在鱼类研究上。这些研究结果表明,雌雄形体外貌特征的差异和体色是鱼类婚配选择中最重要的影响因素,另外形体大小、气味等也对性选择的方向产生影响。

很多鱼类雌雄个体间存在性二态性,既存在明显的第二性征,这是雌雄个体间(主要是雌性对雄性)婚配选择时最重要的选择特征。在一种称为剑尾鱼的 *Xiphophorus* 属中,雄鱼尾鳍下部长出一个细长形似剑的棘刺,而且常伴生有醒目的颜色,这是该属鱼类进行性选择的一个重要第二性征(图 1-a)<sup>[10]</sup>。在背鳍和腹鳍等处,墨西哥蝴蝶蝶鱼(*Goodea atripinnis*)则通过具有不同的长刺展示出不同的性两型性(图 1-b,c)<sup>[11]</sup>。

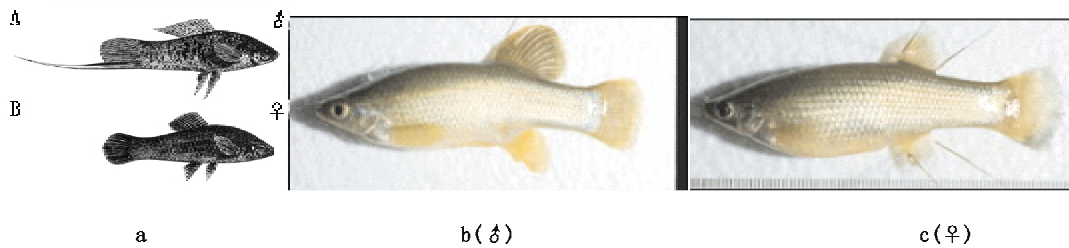


图 1 不同鱼类所展示的第二性征

a 为剑尾鱼(*Xiphophorus helleri*)尾鳍的差异;b 和 c 分别为墨西哥蝴蝶蝶鱼雄性和雌性的差异

Fig. 1 Differences of second sex traits in fishes

a is the fin modifications in *Xiphophorus helleri*; b and c showed the differences of second sex traits between male and female in *Goodea atripinnis*

除了雄性突出的外部第二性征作为雌性婚配选择的依据外,体色在性选择中也扮演着至关重要的作用,而且不同鱼类选择的颜色也是不同的。古比鱼倾向于选择身体和尾鳍上具有桔黄色斑点的雄性进行交配<sup>[12]</sup>,在三刺鱼(*Gasterosteus aculeatus*)中,雌性偏爱具有红色“咽喉”的雄性进行交配<sup>[13]</sup>,在棘鳍类热带淡水鱼火狐狸(*Tropheus moorii*)中,通过以体色为特征的表型和基因型(线粒体控制区和微卫星位点)的系统发育分析也验证了该鱼的婚配选择是以体色作为选择特征的<sup>[14]</sup>。

从以上鱼类性选择的例子中可以看出不同鱼类对于婚配选择的标准不是一样的,就形态大小

和体色而言,Puebla 等<sup>[15]</sup>的研究证明,在珊瑚礁鱼类 *Hypoplectrus* 属中,体色模式是鱼类选择交配的唯一依据,因此体色是驱动同区域该属鱼类早期进化的最重要因素。Roy 等<sup>[16]</sup>利用线粒体标记研究了沼银汉鱼属几个近源物种在形态大小和体色之间对比上的系统发生关系,其结果却表明形态上的分化是比体色在该属鱼类早期分化中更重要的一个选择目标。

除了以上体色和外貌形态特征外,雄性个体的大小和攻击性<sup>[17]</sup>以及雄鱼的气味<sup>[18]</sup>等也是一些鱼类中雌性在婚配选择时的选择特征。

### 1.2 细胞水平的性选择

从上个世纪 90 年代至今,伴随着分子生物学

技术的发展,性选择的研究开始从个体水平深入到细胞水平,由此可将性选择分成两个阶段,一是交配前选择,二是交配后选择。交配前选择主要依靠个体间的第二性征进行选择,交配后选择则主要体现在精子和卵子之间的选择。由于后代的产生最终需要有效精子和卵子的成功结合并发育,因此精子和卵子间的性选择成为目前研究焦点。

在果蝇中的研究表明,精液流动蛋白酶可能是参与在雌性体内进行精液储存和精子竞争的一个正向选择性征<sup>[19]</sup>,而对于多数体外受精的水生生物而言,精子和卵子在受精时相互选择则主要依靠配子识别蛋白来完成,这在海胆中研究比较透彻。大多数海胆在交配时,雌性和雄性个体分别把卵子和精子排到海水中让它们互相结合完成“交配”过程,因此这些海胆的性选择是在精子和卵子之间进行的,其主要的选择手段是通过海胆精液细胞中的精子结合素蛋白和卵子表面的相应受体蛋白相互识别完成的<sup>[6]</sup>,相应的精子结合素基因序列<sup>[20]</sup>和精子受体基因序列<sup>[21]</sup>已经被克隆出来。McCartney 和 Lessios<sup>[6]</sup>的研究表明,精子结合素序列具有很高的多态性,这种多态性与卵子对精子的正向选择密切相关,且这种正向选择具有物种特异性,如利用海胆 *Echinometra viridis* 精子去孵育 *Echinometra lucunter* 的卵子需要比 *E. lucunter* 自己精子数量多 60 倍左右才能使一个 *E. lucunter* 卵子受精,而用 *E. lucunter* 的精子去孵育 *E. viridis* 所需的精子数量只是 *E. viridis* 自己精子数量的 2 倍。Levitan 等<sup>[22]</sup>进一步认为,基因型频率和卵子浓度间的相互关系决定了海胆中精子结合素基因类型对育性成功的影响。最近, Moy 等<sup>[7]</sup>的研究也表明,在太平洋牡蛎 (*Crassostrea gigas*) 种内,精子结合素基因也存在很高的遗传多态性,而且这与卵子对精子的正向选择有关。除了以上精子基因型决定了精子的质量外,在精子的数量、游动速度、存活时间和总长度几个指标中,游动速度是决定交配成功最关键的因素,因此构成了交配后选择的一个重要事件<sup>[23]</sup>。

精子和卵子之间在性选择方面研究目前仅在以上海胆和太平洋牡蛎中进行,在鱼类、甲壳类等众多水生生物中的研究还处于空白状态,因此开展更多相关的研究是非常必要的。

### 1.3 雌性选择与性角色反转

在性选择中,一般都是雄性展示自己的第二性征以便让雌性选择,这是因为雄性可以产生大量的精子,而雌性的卵子数量较少,同时雌性在繁殖过程中要比雄性付出更大投资,如具有比精子大很多的卵子细胞,较长的育幼时间等,所以雌性需要精心选择自己的“对象”<sup>[24]</sup>。然而自然世界中并不总是雄性被雌性选择这种婚配形式,有时会出现性选择角色的反转。在螽斯类昆虫中,雄性同样具有较大的父方投资,在繁殖期间,雄性螽斯争相鸣叫,求偶,且在交配后要给予雌性特殊的营养物质——精包,供雌性取食<sup>[25]</sup>。在这种情况下,雌性之间将进行竞争以获取雄性配偶,雄性变得更具有选择性。目前水生生物中已发现的几个典型性反转的例子都集中在海洋生物海龙科 (*Syngnathidae*) 中,如尖嘴鱼 (*Syngnathus scovelli*)、海马和海龙等<sup>[26]</sup>。

在每年 5-8 月的交配期,雌性海马把卵产在雄性海马腹部的育儿囊中,随后经过 50~60 d 的孵化,幼鱼就会从雄性海马的育儿囊中放出,表面上幼鱼是雄性海马生出来的,实际上只是雄性海马负责育儿。在这里雄性海马的育儿囊只是起到了孵化器的作用,卵还是来源于雌性海马<sup>[27-28]</sup>。由于父本在后代培育中付出的更多,因此,在此类物种中性选择的主动权为雄性所掌握。在尖嘴鱼中,雌性具有显著的第二性征,如显著的斑纹等以供雄性选择<sup>[29]</sup>。雌性在婚配选择中经受过很强的雄性选择压力,雌性可以平均交配 2.2 次,而雄性只有 1 次,另外交配的成功与否与雌鱼的个体尺寸大小也密切相关<sup>[26]</sup>。

除了海马和尖嘴鱼外,海洋中生活的海龙也是一个特例,生育后代的任务是由雄性来完成的。雄性海龙绰号“大奶爸”,外型看起来和雌性几乎一样,但它的确是雄性,而且和它的绰号名副其实。生活在海洋里的海龙只有在周围环境完全符合特定栖息条件时,才会生育后代,且其交配行为十分隐秘,几乎没有人亲眼目睹雌雄海龙交配的过程。雌性海龙将卵产入雄性海龙腹下的育儿袋里,由雄性海龙完成孵化过程。受精卵经 4 至 6 星期的孵化后,小海龙就会从雄性海龙的体内“生”出来。

## 2 性选择内在的生理生化机制

雌雄双方在婚配选择中为什么会选具有一定

特征的交配对象,这种选择的内在机理是什么呢?这个问题一直困扰着生物进化学家和生态行为学家。就雌性选择为主的婚配体系而言,一些雄性个体能够提供给雌性更好的生活保障,如食物、隐蔽住所等,即在婚配中能比其它雄性提供给雌性更多的资源。这种婚配选择行为是很好理解的,但在一些婚配过程中,雄性除了提供精子以外,对雌性和子代几乎“毫无益处”。传统的观点认为,在后者中雄性将提供“优良”基因以提高子代生存的适合度,即在交配过程中雌性将获得加性遗传利益(additive genetic benefits),而一些学者认为雌性在婚配选择中的行为应该用“加性遗传利益”和遗传变异的非加性效应共同解释<sup>[30]</sup>。目前的研究结果更多的支持了后者的结论,既遗传因素和非遗传因素共同决定了性选择的方向。

目前已经有证据显示,在剑尾鱼(*Xiphophorus nigrensis*)中决定雌性对雄性喜好的机制是由一些特定基因控制<sup>[31]</sup>。对于剑尾鱼而言,雄性尾鳍底部有一个长长的棘刺,这是雄鱼重要的第二性征,雌鱼不具有,但是雄性幼鱼也没有这个棘刺的,只是伴随着性成熟,雄性中才出现这个特征。Zauner 等<sup>[10]</sup>的研究表明,在棘刺的发生过程中,*msx* 基因家族中的 *msxC* 基因参与调节控制棘刺的发育,该基因在尾鳍处呈显著地上调表达。

更多的研究则支持性选择是由遗传和非遗传因素共同决定的假设。Smith 等<sup>[13]</sup>的研究表明,雌性棘鱼喜欢红色个体的雄性并非完全由性选择造成,而是雌棘鱼视觉认知系统偏好红色的结果。在雌性对雄性选择为主的婚配选择模式中,性选择的偏好必然造成雄性在某第二性征上自然选择加强,那么雄性第二性征仅仅是一种外在装饰吗?目前研究显示,雄性第二性征往往是与雄性某方面生存能力的强弱相关的。在古比鱼(*Poecilia reticulata*)婚配选择中,雌性偏向选择身体上具有桔黄色斑点的雄性<sup>[32-33]</sup>,究其原因至少有两点,一是类胡萝卜素增加了雄性对雌性的吸引力<sup>[32-33]</sup>,二是摄食类胡萝卜素对于提高雄性个体的免疫力具有积极的效果<sup>[34]</sup>。另外,在古比鱼性选择机理研究中还表明,雌性偏向选择具有较高类胡萝卜素(桔黄色)的雄性个体是与雄性精子的质量有关:通过分析该种体色雄性个体精子质量表明,其精子具有较高的活性,游泳速度、可育性和精子长度方面比浅颜色个体优越<sup>[35]</sup>。

性选择的结果大多数是对生物有益的,如提高生长速度,增加生育能力和生存能力,以及增加后代在性选择中的吸引力等,但有时候性选择的结果却是有害的,比如在古比鱼中,对雌性具有吸引力的雄性所产生子代的生存力是降低的,这可能是由于存在具有敌对作用的多基因效应或者是由于与雄性对雌性吸引力相关的基因和有害基因之间的连锁不平衡造成的<sup>[36]</sup>。在鳕鱼(*Gadus morhua* L.)性选择的研究中也得到了类似的结论:经过体外受精,Rudolfsen 等<sup>[37]</sup>通过 8 个雌性和 9 个雄性建立了 72 个半同胞家系,对子代的存活率研究表明,虽然子代的存活率与雌性对雄性的选择有关,但雄性性装饰品的大小和精子质量(精子游动速度和精子浓度)与存活率的大小没有必然的联系。

由此可见,性选择的机理是非常复杂的,这种复杂性还体现在雄性的第二性征有时候并非完全是雌性单向选择造成的结果,可能与雄性性内竞争密切相关。在北方剑尾鱼(*Xiphophorus birchmanni*)中,雄性求爱时会游近雌性和雌鱼并行,此时雄性会抬高它们大的背鳍,并且通过短暂颤抖的方式求爱。但是这种求爱方式并不是雌性所喜欢的,相反雌性更喜欢小背鳍的雄性,背鳍的展示主要是雄性向竞争者示威的手段<sup>[38]</sup>。

### 3 影响性选择的因素

雌性对雄性婚配选择的过程也是自然选择和人类活动交织进行的过程,因此受到很多因素的影响。从自然选择的角度看,“适者生存”,生物性选择会产生有竞争力的后代,在不同的自然环境中,生物会表现得非常“势利”,交配成功且产生能存活下来的子代是首要问题。

首先,时间和空间等因素会使性选择的强度和方向发生改变。当丝状藻类生长时,对于生活在此环境下的棘鱼来说,藻类的阻碍增加了它们在求偶上的时间和能量花费,降低了婚配选择的门槛<sup>[39]</sup>。环境的改变对以体色为识别特征的性选择而言,不同鱼类所表现的特征不一样,在雄性鱼对红色的识别上,淡水鱼类特别依赖环境,深海鱼类没有或者只有微弱的依赖性,而溯河产卵的雄鱼则对环境毫无依赖性<sup>[40]</sup>。另外,种群所处的纬度<sup>[41]</sup>、所具有的领地面积<sup>[42]</sup>和洞穴数量<sup>[43]</sup>以及季节变化<sup>[44]</sup>等也会对鱼类的性选择产生影响。

在水生生物中,人类活动也通过影响性选择进而影响生物进化的方式和速度。对太平洋鲑鱼的研究表明,在人类修建了大量的水库以至于影响该鱼的洄游时,此时性选择的方式也会发生改变<sup>[46]</sup>。

其次,体色的强度和对比度也是影响性选择的重要因素。Pauers等<sup>[46]</sup>通过设置1尾雌鱼对应2尾雄鱼,并对婚配选择后雄鱼的体色强度和对比度进行了分析,结果表明在棘鳍类热带淡水鱼花小丑(*Labeotropheus fuelleborni*)中,雌性鱼显著倾向于选择在体色方面具有较高强度和对比度的雄性鱼。古比鱼也倾向于选择身体和尾鳍上具有突出桔黄色斑点的雄性进行交配<sup>[12]</sup>。

再次,生物活动也对性选择的强度和方向产生影响,如捕食者和“偷情者”就可以对性选择产生影响。通常认为,在捕食者出现频率比较多的捕食压力下,雌性鉴于被捕食的风险应该放松性选择的“标准”,但是在一种招潮蟹 *Uca terpsichores* 中,雌性却相反地加强了对雄性的婚配选择标准。这种加强选择的原因在于,生存力强的雄性通过构筑巢穴可以提供给雌蟹更好的安全庇护,因此,雌蟹将在生存几率上直接受益<sup>[47]</sup>。有趣的是,在虾虎鱼(*Pomatoschistus minutus*)中“偷情”的交配策略也是影响性选择的一个因素。雄性虾虎鱼可以和多个雌性鱼交配,是一种一夫多妻制,一个雄性平均可以与3.4个雌性成功交配。在浅滩沙地区域,雄性以贝壳为巢,雌性则把卵产在贝壳上面,雄性负责保护和照顾卵的孵化。Jones等<sup>[48]</sup>通过微卫星家系识别的方法对雄鱼巢穴中卵的系谱关系进行了研究,结果表明雌性鱼经常与其它雄性发生“偷情”事件。由于“偷情”事件的发生使那些不拥有巢穴的雄鱼也获得了交配的机会,因此从一定程度上降低了性选择的强度。

值得一提的是,对某一特定生物而言,性选择的形态等特征可能是多方面的,因而影响同一种生物性选择的因素也是多方面的。在古比鱼中,雄鱼尾部橙黄色区域及其色度,整个体色的对比度等特征对雌性的吸引力和交配成功率都有着相关性<sup>[49]</sup>。

#### 4 问题与展望

水生生物性选择研究已经逐步从宏观研究深

入到微观研究,从经验认知深入到系统的实验研究,虽然总体上已经取得了很多的成果,但是仍然还有很多相关研究有待加强,主要集中于以下5个方面:

(1)性选择在推动水生生物物种进化中的作用和机制需要更多的研究。在过去100万年中,在棘鳍类热带淡水鱼中演化出了1000多个种,虽然其中一些是通过进化出类似颌的结构产生地理隔离而形成独立物种,但很多关系密切的近源种除了在体色上有所差异外,其它方面几乎无差异<sup>[50]</sup>,因此推测该种鱼主要是以体色为性选择特征的机制进行物种进化的。但对于众多的水生生物,尤其是在广袤海洋中生存的海洋生物而言,我们对性选择在生物进化中作用的认识还远远不够。

(2)性选择多样性的遗传机制。性选择的多样性体现在不同生物婚配选择所依据的特征是多种多样的,这种多样性的基础除了环境因素外,很大一部分是由遗传因素决定的。比如视觉在性选择中占有重要的位置,因为在大多数物种中性选择最直接的推动力量是雌雄间的视觉感观。在古比鱼中的研究已经表明,编码控制视觉的视色素蛋白基因序列存在高度的多态性,这种多态性是视蛋白多态性的基础,而且视蛋白的多态性又与雄性颜色多样性呈平行关系<sup>[51]</sup>。在太平洋牡蛎<sup>[7]</sup>和海胆<sup>[6]</sup>中的研究也表明,在精子和卵子的识别过程中,精子结合素基因序列也存在高度的遗传多态性,这种遗传多态性也与性选择存在密切的关系。

(3)自然选择与性选择的辩证关系。性选择与自然选择是相辅相成的,它们之间存在着相互制约和平衡的关系。对于某些生物而言,并非第二性征越突出,越能得到与配偶的交配机会。在古比鱼中,虽然雄鱼尾巴的长短是雌性选择作为婚配对象的一个重要标志,但是过长的尾巴将影响雄鱼的游泳能力,进而加强了自然选择对其淘汰的作用<sup>[52]</sup>。

(4)雌性对性选择反应的行为和机制。性选择研究目前主要集中在雄性特征变化对雌性的选择有何影响等方面的研究上,而对于雌性为什么偏好这种变化的内在机理还知之甚少。对淡水鲷科鱼类的雌性而言,其只对同物种的雄性感兴趣,而对近源物种的雄性不感兴趣,但雄性却对此不

做严格的分析<sup>[53]</sup>。这说明雌性的选择方向可能是单向的。但是一些研究又表明雌性选择的方向并非保持固定不变,有时候雌性反而不会选择那些具有突出性征的雄性<sup>[54]</sup>。因此,关于雌性自身在性选择上的选择行为有待更深入的研究。

(5)性选择和种质资源保护的关系。提到种质资源保护,首先想到的是种质资源的调查和保护区划定等措施,而对于性选择在其中的作用长期以来一直没有被重视。事实上,一个物种或者物种中的一个种群之所以能世代地繁衍生息,性选择在其中充当着重要的作用,性选择所依据的标准直接决定了物种的种质资源状况。近年来,我们发现在三疣梭子蟹的野生群体中出现了一类与原来体色(茶绿色)差异较大的紫色个体,且数量呈增长趋势,据初步推测这与体色参与性选择有密切的关系,相关的研究正在进行中。

除了以上一些问题有待进一步加强研究外,性选择理论本身也正面临着许多挑战,如 Roughgarden 等<sup>[55]</sup>在 *Science* 杂志上提出了一个基于合作动物之间直接交换生态效益、不考虑遗传效益的新方法用以替代传统的性选择模型,并用一个很少用的、与交易和单方支付(side payments)有关的博弈论给出了一个数学框架,并且认为生存于地中海科西嘉海岸浅水岩石中的孔雀濼鱼(*Symphodus tinca*)雄性和雌性结对组成的合作游戏可能是支持这个模型的实际例子。

以上对水生生物性选择的方式和机制进行了介绍和分析,从一定程度上说,陆生生物的性选择,尤其是高等动物的性选择,在性选择的方式和其所具有社会性上要比水生生物更完善和先进,但是越来越多的研究展示了水生生物所具有的一些独特性选择方式,如海胆中通过精卵之间精子结合素和卵子受体之间的选择,目前在陆生生物中还未见研究证实<sup>[56]</sup>。但是总体上二者又都遵循着一个原则,即性选择总是尽量避免同种内的近亲交配,同时也避免不同物种之间的杂交。这是一个矛盾而又统一的过程,避免同种内近亲交配是为了防止近交衰退,保持物种的遗传多样性;避免不同物种间的杂交,是为提高有效繁育后代的机会,因为种间杂交子代多是不育的。

#### 参考文献:

[1] Darwin C. The descent of man, and selection in relation

to sex[M]. London: Murray, 1871.

- [2] 周 波. 性选择中的奔离过程与障碍原理[J]. 遗传, 1995, 17(4): 43-48.
- [3] 蒋志刚. 生物进化的原动力——性选择[J]. 科学中国人, 2002, 6: 54-56.
- [4] Brisson J A, Nuzhdin S V. Rarity of males in pea aphids results in mutational decay[J]. *Science*, 2008, 319(5859): 58.
- [5] West-Eberhard M J. Sexual selection, social competition, and speciation[J]. *Quarterly Review of Biology*, 1983, 58: 155-183.
- [6] McCartney M A, Lessios H A. Adaptive evolution of sperm bindin tracks egg incompatibility in Neotropical Sea Urchins of the genus *echinometra* [J]. *Mol Biol Evol*, 2004, 21(4): 732-745.
- [7] Moy G W, Springer S A, Adams S L, et al. Extraordinary intraspecific diversity in oyster sperm bindin[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105(6): 1993-1998.
- [8] Dixson A F. Primate sexuality[M]. Oxford: Oxford University Press, 1998.
- [9] 房继明. 动物行为学知识简介——性、双亲行为和婚配制度[J]. *生物学通报*, 1992, 2: 31-32.
- [10] Zauner H, Begemann G, Mari-Beffa M, et al. Differential regulation of *msx* genes in the development of the gonopodium, an intromittent organ, and of the "sword", a sexually selected trait of swordtail fishes (*Xiphophorus*) [J]. *Evol Dev*, 2003, 5(5): 466-477.
- [11] Ritchie M G, Hamill R M, Graves J A, et al. Sex and differentiation: population genetic divergence and sexual dimorphism in Mexican goodeid fish [J]. *J Evol Biol*, 2007, 20(5): 2048-2055.
- [12] Houde A E. Sex, color and mate choice in guppies [M]. Princeton: Princeton University Press, 1997.
- [13] Smith C, Barber I, Wootton R J, et al. A receiver bias in the origin of three-spined stickleback mate choice[J]. *Proc R Soc Lond B*, 2004, 271: 949-955.
- [14] Salzburger W, Niederstätter H, Brandstätter A, et al. Colour-assortative mating among populations of *Tropheus moorii*, a cichlid fish from Lake Tanganyika, East Africa[J]. *Proc Biol Sci*, 2006, 273(1584): 257-266.
- [15] Puebla O, Bermingham E, Guichard F, et al. Colour pattern as a single trait driving speciation in *Hypoplectrus* coral reef fishes[J]. *Proc Biol Sci*, 2007, 274(1615): 1265-1271.

- [16] Roy D, Docker M F, Haffner G D, *et al.* Body shape vs colour associated initial divergence in the *Telmatherina* radiation in Lake Matano, Sulawesi, Indonesia[J]. *J Evol Biol*, 2007, 20(3): 1126 – 1137.
- [17] Cacho M S, Yamamoto M E, Chellappa S. Mating system of the Amazonian cichlid angel fish, *Pterophyllum scalare* [J]. *Braz J Biol*, 2007, 67(1): 161 – 165.
- [18] Reusch T B, Häberli M A, Aeschlimann P B, *et al.* Female sticklebacks count alleles in a strategy of sexual selection explaining MHC polymorphism [J]. *Nature*, 2001, 414(6861): 300 – 302.
- [19] Wong A, Turchin M C, Wolfner M F, *et al.* Evidence for positive selection on *Drosophila* 7 melanogaster seminal fluid protease homologs [J]. *Mol Biol Evol*, 2008, 25(3): 497 – 506.
- [20] Gao B, Klein L E, Britten R J, *et al.* Sequence of mRNA coding for bindin, a species-specific sea urchin sperm protein required for fertilization [J]. *Proc Natl Acad Sci*, 1986, 83(22): 8634 – 8638.
- [21] Hirohashi N, Lennarz W J. The 350-kDa sea urchin egg receptor for sperm is localized in the Vitelline Layer [J]. *Developmental biology*, 1998, 204: 305 – 315.
- [22] Levitan D R, Ferrell D L. Selection on gamete recognition proteins depends on sex, density, and genotype frequency [J]. *Science*, 2006, 312: 267 – 296.
- [23] Gage M J, Macfarlane C P, Yeates S, *et al.* Spermatozoal traits and sperm competition in Atlantic salmon: relative sperm velocity is the primary determinant of fertilization success [J]. *Curr Biol*, 2004, 14(1): 44 – 47.
- [24] Chapman T. Evolutionary conflicts of interest between males and females [J]. *Current Biology*, 2006, 16: 744 – 754.
- [25] 高勇, 康乐. 父方投资与性角色逆转现象: 螽斯类昆虫的婚礼食物及对性选择方向的影响 [J]. *昆虫学报*, 2002, 45(3): 397 – 400.
- [26] Jones A G, Walker D, Avise J C. Genetic evidence for extreme polyandry and extraordinary sex-role reversal in a pipefish [J]. *Proc Biol Sci*, 2001, 268(1485): 2531 – 2535.
- [27] Bergland A, Rosenqvist G, Svensson I. Reversed sex roles and parental energy investment in zygotes of two pipefish (*Syngnathidae*) species [J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 1986, 29: 209 – 215.
- [28] Bergland A, Rosenqvist G, Svensson I. Mate choice, fecundity and sexual dimorphism in two pipefish species (*Syngnathidae*) [J]. *Behav Ecol Sociobiol*, 1986, 19: 301 – 307.
- [29] Jones A G, Avise J G. Microsatellite analysis of maternity and the mating system in the Gulf pipefish *Syngnathus scovelli*, a species with male pregnancy and sex-role reversal [J]. *Mol Ecol*, 1997, 6: 203 – 213.
- [30] Neff B D, Pitcher T E. Genetic quality and sexual selection: an integrated framework for good genes and compatible genes [J]. *Mol Ecol*, 2005, 14(1): 19 – 38.
- [31] Cummings M E, Larkins-Ford J, Reilly C R, *et al.* Sexual and social stimuli elicit rapid and contrasting genomic responses [J]. *Proc Biol Sci*, 2008, 275(1633): 393 – 402.
- [32] Kodric-Brown A. Dietary carotenoids and male mating success in the guppy: an environmental component to female choice [J]. *Behav Ecol Sociobiol*, 1989, 25: 393 – 401.
- [33] Grether G F. Carotenoid limitation and mate preference evolution: a test of the indicator hypothesis in guppies (*Poecilia reticulata*) [J]. *Evolution*, 2000, 54: 1712 – 1724.
- [34] Grether G F, Kasahara S, Kolluru G R, *et al.* Sex-specific effects of carotenoid intake on the immunological response to allografts in guppies (*Poecilia reticulata*) [J]. *Proc R Soc B*, 2004, 271: 45 – 49.
- [35] Locatello L, Rasotto M B, Evans J P, *et al.* Colourful male guppies produce faster and more viable sperm [J]. *J Evol Biol*, 2006, 19(5): 1595 – 1602.
- [36] Brooks R. Negative genetic correlation between male sexual attractiveness and survival [J]. *Nature*, 2000, 406(6791): 67 – 70.
- [37] Rudolfson G, Figenschou L, Folstad I, *et al.* Potential fitness benefits from mate selection in the Atlantic cod (*Gadus morhua*) [J]. *J Evol Biol*, 2005, 18(1): 172 – 179.
- [38] Fisher H S, Rosenthal G G. Male swordtails court with an audience in mind [J]. *Biol Lett*, 2007, 3(1): 5 – 7.
- [39] Candolin U, Salesto T, Evers M. Changed environmental conditions weaken sexual selection in sticklebacks [J]. *J Evol Biol*, 2007, 20(1): 233 – 239.

- [40] Boughman J W. Condition-dependent expression of red colour differs between stickleback species[J]. *J Evol Biol*, 2007, 20(4): 1577–1590.
- [41] Tamate T, Maekawa K. Latitudinal variation in sexual size dimorphism of sea-run masu salmon, *Oncorhynchus masou*[J]. *Evolution*, 2006, 60(1): 196–201.
- [42] Maan M E, Seehausen O, Söderberg L, *et al.* Intraspecific sexual selection on a speciation trait, male coloration, in the Lake Victoria cichlid *Pundamilia nyererei*[J]. *Proc Biol Sci*, 2004, 271(1556): 2445–2452.
- [43] Markert J A, Arnegard M E. Size-dependent use of territorial space by a rock-dwelling cichlid fish[J]. *Oecologia*, 2007, 154(3): 611–621.
- [44] Reichard M, Smith C, Bryja J. Seasonal change in the opportunity for sexual selection[J]. *Mol Ecol*, 2008, 17(2): 642–651.
- [45] Waples R S, Zabel R W, Scheuerell M D, *et al.* Evolutionary responses by native species to major anthropogenic changes to their ecosystems: Pacific salmon in the Columbia River hydropower system [J]. *Mol Ecol*, 2008, 17(1): 84–96.
- [46] Pauers M J, McKinnon J S, Ehlinger T J. Directional sexual selection on chroma and within-pattern colour contrast in *Labeotropheus fuelleborni* [J]. *Pro R Soc Lond B*, 2004 (Suppl.): 444–447.
- [47] Kim T W, Christy J H, Choe J C. A preference for a sexual signal keeps females safe[J]. *PLoS ONE*, 2007, 2(5): 422.
- [48] Jones A G, Walker D, Kvarnemo C, *et al.* How cuckoldry can decrease the opportunity for sexual selection: data and theory from a genetic parentage analysis of the sand goby, *Pomatoschistus minutus* [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98(16): 9151–9156.
- [49] Brooks R, Endler J A. Direct and indirect sexual selection and quantitative genetics of male traits in guppies (*Poecilia reticulata*) [J]. *Evolution*, 2001, 55(5): 1002–1015.
- [50] Kraaijeveld K, Pomiankowski A. Evolution: love thy neighbour [J]. *Current Biology*, 2004, 14: R419–R421.
- [51] Hoffmann M, Tripathi N, Henz S R, *et al.* Opsin gene duplication and diversification in the guppy, a model for sexual selection [J]. *Proc Biol Sci*, 2007, 274(1606): 33–42.
- [52] Karino K, Orita K, Sato A. Long tails affect swimming performance and habitat choice in the male guppy[J]. *Zoology Sci*, 2006, 23(3): 255–260.
- [53] Kullmann H, Klemme B. Female mating preference for own males on species and population level in Chromaphyosemion killifishes (Cyprinodontiformes, Nothobranchiidae) [J]. *Zoology (Jena)*, 2007, 110(5): 377–386.
- [54] Wong B B, Rosenthal G G. Female disdain for swords in a swordtail fish[J]. *Am Nat*, 2006, 167(1): 136–140.
- [55] Roughgarden J, Oishi M, Akcay E. Reproductive social behavior: cooperative games to replace sexual selection[J]. *Science*, 2006, 311(5763): 965–969.
- [56] Zigler K S. The evolution of sea urchin sperm binding[J]. *Int J Dev Biol*, 2008, 52(5–6): 791–796.



## Progress on sexual selection researches of aquatic animals

GAO Huan<sup>1</sup>, YAN Bin-lun<sup>1</sup>, CAI Sheng-li<sup>2</sup>

(1. Jiangsu Key Laboratory of Marine Biotechnology, Huaihai Institute of Technology, Lianyungang 222005, China;

2. College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China)

**Abstract:** Sexual selection was referred to as the mate choice between males and females, and played an important role in the process of speciation and species evolution. The past two decades have seen extensive growth of sexual selection researches. Though most of these researches were focused on terranean animals, studies on aquatic animals were gradually increasing, especially for fishes, sea urchins, and oysters, etc. Unlike most of terranean animals, the sexual selection of aquatic animals is original and conservative, for example, no perfect sense organs, no remarkable genitalia and nearly no parent behavior. However, through a long time evolution process, the mode of sexual selection in some aquatic animals is also unique. To summarize recent research results and enlighten novel research ideas of sexual selection, here, we have a review on hydrobios sexual selection. The sexual selection modes are various in aquatic animals, and change from individual to cell levels. Like high terranean animals, there are conspicuous sexual dimorphism between male and female in some fishes, such as *Xiphophorus helleri* and *Goodea atripinnis*. Additionally, body color, body size and even aggressive reaction of males are all selective objects for females in the mate choice. However, unlike terranean animals, quite a number of sexual selection exist between sperms and eggs, such as sea urchins and oysters. The genes coding bindins and bindin receptors are high polymorphism in sea urchins, and it was believed that the polymorphism was the selection basis of eggs for sperms. Additionally, there is the phenomenon of sex role reverse in some fishes, such as pipefish and sea horse, which is similar to some insects.

What is the mechanism of sexual selection in aquatic animals? At present, many researches have given stronger supports that the mating selections were mainly based on both of additive genetic benefits and nonadditive genetic benefits. It is worth noting though most of sexual selection is beneficial to the fitness of aquatic animals, some mating choices are deleterious, for example, the males attracted to females yielded more low viability offspring than other males in *Poecilia reticulata*. So, the mechanism of sexual selection in aquatic animals is also complicated, which includes not only the single direction selection of female for male or male for female, but inner-sex competition. In this review, we also summarized the influence factors to sexual selection, which include the time and space of mate choice, human activity, other organism's activity, the intensity and contrast of body color, predators, even adulterer, etc.

Today, the existing sexual selection studies of aquatic animals mainly are focused on the fishes, sea urchins, and oysters, but little on the other aquatic animals. Thus, more studies are still needed in order to clarify the complicated behaviors and mechanisms of sexual selection in all kinds of hydrobios. The following problems are interesting for us to have further researches: (1) How do the sexual selection drive speciation of aquatic animals? (2) The genetic mechanism of diversity in sexual selection; (3) The relationship between nature selection and sexual selection; (4) The mechanism of female making choice; (5) The action of sexual selection in the germplasm protection. In addition, the classical theory of sexual selection is enduring new kind of trial, and new theory has been put forward in the fish, *Symphodus tinca*.

**Key words:** aquatic animal; sexual selection; evolution; sexual role reverse