

• 综 述 •

性选择中的奔离过程与障碍原理^①

周 波

(同济医科大学生物教研室, 武汉 430030)

Runaway Process and Handicap Principle on Sexual Selection

Zhou Bo

(Biology Department of Tongji Medical University, Wuhan 430030)

性选择最初是达尔文⁽¹⁾提出的,以解释某一性别(一般为♂)第二性征的进化。第二性征如雄鹿夸张的角、雄鸟鲜艳的羽毛,对其个体的生存不但无益反而有害,由于异性(一般为♀)偏爱才使得此类特征没有被自然选择所淘汰。异性偏爱具有此类特征的个体并与之交配,进而繁殖更多具有同样特征的后代,这一机制称为性选择(sexual selection)。Fisher⁽²⁾更推进了一步:异性偏爱极端表型特征,如具有长尾个体交配机会多,留下的后代也多,下一代又偏爱长尾的个体,群体的尾越来越长,直到自然选择发挥反向选择作用,如尾过长容易被天敌捕食,才停止增长。这就是奔离(runaway)过程。但达尔文及Fisher均没有解释性选择中异性偏爱是如何起源和进化的,为何不偏爱对生存有利而是不利的特征?为此,Zahavi⁽¹⁰⁾提出了障碍原理(handicap principle):具有无用的第二性征是生存的累赘,具有者比不具有者必须有更大的生存能力才能抵偿这一损失,等于向对手发出信号:“我是非常强健的,否则不能负担这样多余的包袱。”生存能力与第二性征均能遗传给后代,此种偏爱能在群体中扩散开来。从这个意义上说,第二性征相当于一个障碍,越过障碍即具有更高适合度的个体才能进行交配。障碍原理引起了许多争论,还将详尽讨论,本文在此先论述其与奔离过程的关系。

1 两者的关系

Fisher认为⁽³⁾,性选择开始时第二性征对生存是有利的,选择与此交配的♀也有较大的适合度。进化中即使第二性征对生存无用甚至不利,行性选择的♀也比随机交配的♀繁殖的后代具有更明显的第二性征。其后代的♂又再吸引♀,这样奔离过程开始了。此过程必须有第二性征的加性遗传方差,否则,若第二性征的特征的方差是由环境决定的,群体内随机交配与行性选择♀的子代将有同样的第二性征,后者必须花费时间、能量去寻找配偶,必然会被淘汰。但随着奔离过程的进行,群体迟早会达到遗传平衡(如Hardy-Weinberg平衡),此时,加性遗传方差会消失,性选择也松弛下来,随机交配者侵蚀并占驻群体。这一点使许多进化论者和生态学家迷惑不解。

相反,障碍原理并不要求障碍物(即第二性征)具有加性遗传方差,但要求负担障碍物个体的存活能力即自然选择下该个体的达尔文适合度有加性遗传方差。否则,不同障碍物个体将留下同样适合度的后代,性选择纯粹是浪费时间和精力。如上所述:当障碍物具有加性遗传方差时,奔离过程发生作用,适合度存在着加性遗传方差,障碍原理起作用。Dominey⁽²⁾考虑了两者的关系:性选择的第一阶段存在着障碍物的加性遗传方差,性选

^①方思鸣、云永龄、栗钦汉女士在本文写作过程中提供帮助,作者表示感谢。

择机制为奔离过程。随着选择的进行，群体逐渐接近或达到遗传平衡，奔离过程所占比重渐渐减小，障碍原理成为主要机制。此时存在着适合度遗传方差。同时，这一过程又积累增加新的突变基因，产生新障碍物的加性遗传方差，启动新一轮奔离过程，如此不断交替直到自然选择的反向作用保持至平衡点为止。

2 奔离过程的基本模型⁽⁶⁾

设♂第二性征 z 在群体 δ 中呈正态分布，均值为 \bar{z} ，方差为 σ^2 ，即

$$p(z) = n(\bar{z}, \sigma^2) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} \exp\left\{-\frac{(z-\bar{z})^2}{2\sigma^2}\right\}.$$

同样，♀偏爱 y 为 $p(y) = n(\bar{y}, \tau^2)$ ，其加性遗传方差分别为 G 、 H 。两者的加性遗传协方差为 B 。由基因连锁维持。假设自然选择仅对♂特征而不对♀偏爱起作用，而且♀生殖率是恒定的，与其交配的♂特征无关。 S 为选择强度。经自然选择和性选择后，下一代♀♂特征均值的变化量为：

$$\Delta\bar{z} = \frac{1}{2}SG/\sigma^2 \qquad \Delta\bar{y} = \frac{1}{2}SB/\sigma^2 \dots\dots \tag{1}$$

其中的 $1/2$ 是因为选择仅作用于♂。♂的自然选择表现为不同特征者存活至繁殖期的概率 $\omega^*(z)$ ，可以用 Gauss 函数逼近：

$$\omega^*(z) = \exp\left\{-\frac{(z-\theta)^2}{2\omega^2}\right\}$$

θ 处为最大值，在繁殖期♂ z 分布为：

$$p^*(z) = \omega^*(z)p(z) / \int \omega^*(z)p(z)dz = n(\bar{z}^*, \sigma^{2*})$$

此处 $\bar{z}^* = (\bar{z}\omega^2 + \theta\sigma^2) / (\omega^2 + \sigma^2)$ ， $\sigma^{2*} = \omega^2\sigma^2 / (\omega^2 + \sigma^2)$ ，具有偏爱 y 的♀与 z ♂交配的概率为 $\varphi(z/y)$ ，那么

$$\varphi^*(z/y) = \varphi(z/y) / \int p^*(z)\varphi(z/y) dz$$

为 z ♂(与 y ♀的)相对交配机会。 z ♂总适合度为

$$W(z) = \omega^*(z) \int \varphi(y)\varphi^*(z/y) dy$$

群体的平均适合度为

$$\bar{W} = \int p(z)W(z) dz = \int p(z)\omega^*(z) dz$$

选择强度

$$S = \bar{W}^{-1} \int z p(z)W(z) dz - \bar{z} = \int \varphi(y) \int z p^*(z)\varphi^*(z/y) dz dy - \bar{z} \dots\dots \tag{2}$$

♀偏爱 $\varphi(z/y)$ 的具体形式可与自然择类似：在♂特征 $z=y$ 处交配概率最大，并且 y 偏爱的♀与 $z \pm y$ 范围内的♂交配概率用 Gauss 函数逼近，即

$$\varphi(z/y) \propto \exp\left\{-\frac{(z-y)^2}{2v^2}\right\} \dots\dots \tag{3}$$

此为绝对偏爱。但♀如能根据自然选择后的♂特征平均值 \bar{z}^* 调整自己偏爱最大值至 $\bar{z}^* + y$ ，即

$$\varphi(z/y) \propto \exp\left\{-\frac{[z - (\bar{z}^* + y)]^2}{2v^2}\right\} \dots\dots \tag{4}$$

此为相对偏爱，说明♀具有一定的“学习”功能。将 (3) (4) 代入 (2) 并假定自然选择和性选择均很弱，即选择方差远大于♂特征方差 ω^2 ， $v^2 \gg \sigma^2$ 有

$$S = \frac{\sigma^2}{\omega^2} \left[\bar{y} / \alpha - \left(1 + \frac{\epsilon}{\alpha}\right) \bar{z} + \theta \right] \dots\dots \tag{5}$$

当 $\varepsilon = 1, \alpha = \frac{v^2}{\omega^2}$ 时为绝对偏爱, $\varepsilon = 0, \alpha = 1/\omega^2$ 时为相对偏爱. 从 (1) 可知, δ 特征 z 与 φ 偏爱 y 处于平衡时,

$$\Delta \bar{z} = \Delta \bar{y} = 0,$$

即

$$\bar{y} = (\alpha + \varepsilon)\bar{z} - \alpha\theta \dots\dots (6)$$

将(5)代入(1)

$$\Delta \bar{z} = \frac{G}{2\omega^2} [\bar{y}/\alpha - (1 + \varepsilon/\alpha)\bar{z} + \theta] \dots\dots (7a)$$

$$\Delta \bar{y} = \frac{B}{2\omega^2} [\bar{y}/\alpha - (1 + \varepsilon/\alpha)\bar{z} + \theta] \dots\dots (7b)$$

变换座标

$\bar{z} = \bar{z} - \theta / (1 + \varepsilon / \alpha), \bar{y} = \bar{y}, \gamma(a, b)$ 变为

$$\Delta \begin{bmatrix} \bar{z} \\ \bar{y} \end{bmatrix} = \frac{1}{2\alpha\omega^2} \begin{bmatrix} -(\alpha + \varepsilon)G & G \\ -(\alpha + \varepsilon)B & B \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \bar{z} \\ \bar{y} \end{bmatrix} \dots\dots (8)$$

其特征值 $\lambda_0 = 0$ 时在平衡方程(6)附近缺乏确定性行为. 另一特征值

$$\lambda_1 = \frac{1}{2\alpha\omega^2} [B - (\alpha + \varepsilon)G],$$

在弱选择条件下, $|\lambda_1| < 1, \varphi \delta$ 特征的增长近似为

$$(1 + \lambda)^t \approx e^{\lambda t},$$

t 为时间, $\lambda < 0$ 即 $B/G < (\alpha + \varepsilon)$, (6) 为稳定平衡线. 任何偏离(6)的扰动仍将回到(6). 反之, $\lambda > 0, B/G > (\alpha + \varepsilon)$, (6) 为不稳定, 小扰动会使 δ 特征无限增长(这样会导至种群灭绝)或消失(丧失性选择). 由(1)知

$$\frac{\Delta \bar{y}}{\Delta \bar{z}} = B/G$$

即 \bar{y} 对 \bar{z} 的斜率大于平衡方程(6)的斜率 $(\alpha + \varepsilon)$ 时为不稳定平衡, 反之为稳定平衡 (图 1).

当实际进化线的斜率小于平衡线的斜率时为稳定平衡, 任何扰动后群体仍会回到平衡线(图中实线)反之为不稳定, 扰动后群体远离平衡线 (虚线).

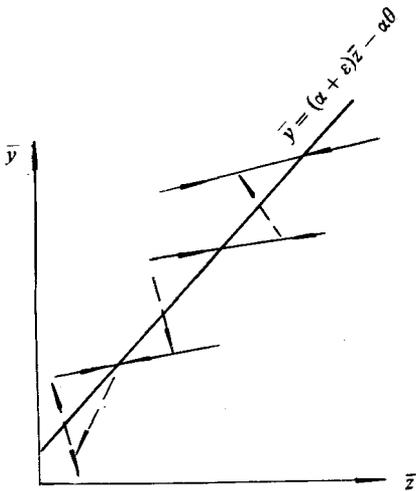


图 1 稳定平衡与不稳定平衡

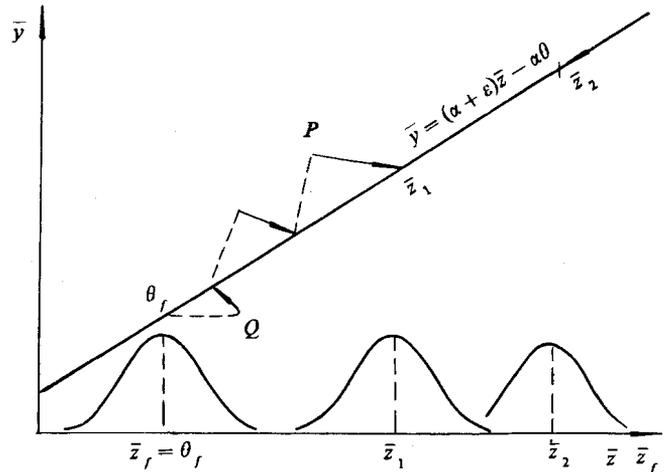


图 2 $\varphi \delta$ 异态的进化

3 奔离过程与 ♀♂ 异态的进化⁽⁸⁾

达尔文⁽¹⁾注意到高等动物亲缘种之间成年 ♂ 第二性征常呈现很大的差异，而成年的 ♀ 及两性幼体间则很相似，成年的 ♀ 也常表现出该种 ♂ 发育不完全的形态特征。达尔文认为种 ♀ ♂ 二态是由于性选择：同样特征出现于 ♀ 是有害的，被自然选择所淘汰，而出现于 ♂ 则被性选择所保留。这里推广上节的模型说明这一过程。

设 z_f 为表现于 ♀ 的 ♂ z 特征的平均值，方差为 σ_f^2 ，于 ♀ 中分布为 $p_f(z_f) = n(\bar{z}_f, \sigma_f^2)$ ，其加性遗传方差为 G_f ，同 ♂ 特征一样， z_f 受自然选择等于群体接受 Gauss 分布的生存概率：

$$W^*(z_f) \propto \exp\{-(z_f - \theta_f)^2 / 2\omega_f^2\}$$

自然选择后， z_f 为正态分布， $p_f^*(z_f) = n(\bar{z}_f^*, \sigma_f^{2*})$ ，其中，

$$\bar{z}_f^* = (\bar{z}_f \omega_f^2 + \theta_f \sigma_f^2) / (\omega_f^2 + \sigma_f^2), \quad \sigma_f^{2*} = \omega_f^2 \sigma_f^2 / (\omega_f^2 + \sigma_f^2)$$

选择很弱， $\omega_f^2 \gg \sigma_f^2$ 时，

$$\text{选择强度 } S_f = \bar{z}_f^* - \bar{z}_f \approx -\frac{\sigma_f^2}{\omega_f^2} (\bar{z}_f - \theta_f).$$

♀ z_f 与 ♀ 偏爱 y 、♂ z 之间加性遗传协方差分别为 B_y 、 B_z ^①， y 本身不发生任何选择，故其选择强度 $S_y = 0$ ，扩展(1)至三变量 z, z_f, y 系统：

$$\begin{bmatrix} \Delta z \\ \Delta z_f \\ \Delta y \end{bmatrix} = \frac{1}{2} \begin{bmatrix} G & B_z & B \\ B_z & G_f & B_y \\ B & B_y & H \end{bmatrix} \begin{bmatrix} S / \sigma^2 \\ S_f / \sigma_f^2 \\ 0 \end{bmatrix} \dots\dots \quad (9)$$

在平衡条件 $S = S_f = 0$ ，平衡方程为：

$$\bar{z}_f = \theta_f \dots\dots \quad (10a)$$

$$\bar{y} = (\alpha + \epsilon)\bar{z} - \alpha\theta \dots\dots \quad (10b)$$

行坐标变换： $\bar{y} = \bar{y}$ ， $\bar{z}_f = \bar{z}_f - \theta_f$ ， $\bar{z} = \bar{z} - \theta / (1 + \epsilon / \alpha)$ 后可进行稳定性分析，寻找特征值， $\lambda_0 = 0$ ，无定性行为，另外， $\lambda_{1,2} = \frac{1}{2}(C \pm \sqrt{C^2 - 4A})$ ，此处

$$A = \frac{1}{4\alpha\omega_f^2} [(\alpha + \epsilon)(GG_f - B_z^2) - G_f B - B_z B_y] \dots\dots \quad (11)$$

$$C = \frac{1}{2\alpha\omega_f^2} [B - (\alpha + \epsilon)G - \frac{\alpha\omega_f^2}{\omega_f^2} G_f] \dots\dots \quad (12)$$

如果平衡方程 (10a、b) 是稳定的，特征值 $\lambda_1, \lambda_2 < 0$ 等价于 $A = \lambda_1 \cdot \lambda_2 > 0$ ， $C = \lambda_1 + \lambda_2 < 0$ 。♀ 偏爱 y 是心理生理特征(如视觉)，♂ 和 ♀ 特征 z, z_f 性质相同且为形态特征。 y 与 z 的加性遗传协方差假定是由不同基因(作用于心理生理特征和形态特征的基因)连锁引起的。而 ♂ ♀ 相同形态特征的协方差是由基因多效性引起的。设 $\gamma_f, \gamma_r, \gamma_y$ 分别为 ♀ 特征 z_f 与 ♀ y 、♂ z 与 ♀ z_f 、♂ z 与 ♀ y 之间的通径系数。 y 与 z_f 之间不存在另外的遗传关联。 $\gamma_{ff} = \gamma_f \cdot \gamma_y$ ，而 $\gamma_{fr} = B_y / \sqrt{G \cdot G_z}$ ，故 $B_y = B \cdot B_z / G$ ，代入(9)， $\Delta \bar{y} / \Delta \bar{z} = B / G$ ，同样代入(11)

$$A = \frac{1}{4\alpha\omega_f^2} (GG_z - B_z^2)(\alpha + \epsilon - B / G)$$

要 $A > 0$ ，必须 $B / G < (\alpha + \epsilon)$ 。此关系也满足 $C < 0$ 。这样 (10a、b) 的稳定性与 ♀ z_f 选择无关，而取决于 \bar{y} 对 \bar{z} 的斜率。(10b) 上各点在进化上是中性的，进化的压力不能使其一点沿直线至另一点。但偶然偏离 (10b) 时(比如说由遗传漂变) 选择压力又使之回到该线上，但一般是另一点，新点 \bar{z} 与 \bar{z}_f 不同，即 ♂ ♀ 形态特征 z, z_f 均

① 为了方便起见，设非加性表型协方差为 0，但非 0 的协方差与加性协方差符号相同，仍不影响本文的结论⁽⁸⁾。

值不同表现的♀♂异态。亲缘物种♂第二性征差异很大，♀和幼体相类似（且类似于祖先种）也可解释，因为♀特征 z_f 有相同的 θ_f ，不同物种的♂ z 停留在不同的 \bar{z} 处（图2）。

图2中， θ_f 不可能在选择压力下沿直线进化至另一点 \bar{z}_1 （或 \bar{z}_2 ），但随机漂移至 Q （虚线）后仍能回到平衡线。 \bar{z}_1 为一物♂特征的均值， \bar{z}_2 为另一物种的均值。 $\bar{z}_1 \neq \bar{z}_f$ ，即♀♂异态。 $\bar{z}_1 \neq \bar{z}_2$ 两物种♂物征不同，但♀分布是相同的。

4 奔离过种与种群分化⁽⁹⁾

♂ z 与♀ z_f 在自然选择下的适合度 $\omega^*(z)$ 和 $\omega^*(z_f)$ 并非只有一个峰值，而是如图3所示，在 θ_1 、 θ_2 处有两个适应峰，这可以解释为不同形态的个体占据不同的生态位。 θ_u 为适应谷。（1）、（9）在此情景下仍然有效。选择很弱时， S 近似分为“纯自然”选择强度 S^N 和“纯”性选择强度 S^S ， $S = S^N + S^S$ ，其中

$$\frac{S^N}{\sigma^2} \approx \omega^* \cdot -1 \frac{\partial \omega^*}{\partial \bar{z}} = \frac{\partial (\ln \omega^*)}{\partial \bar{z}},$$

而

$$S^S = \iint q(y) \varphi^*(z/y) p^*(z) z dz dy - \bar{z}^*$$

在平衡条件下：

$$S / \sigma^2 \approx \alpha^{-1} (\bar{y} - \epsilon \bar{z}) + \frac{\partial \ln \omega^*}{\partial \bar{z}} = 0 \dots \dots \quad (13a)$$

$$S_f / \sigma_f^2 \approx \frac{\partial \ln \omega_f^*}{\partial \bar{z}_f} = 0 \dots \dots \quad (13b)$$

稳定性问题可归结为对（13a）微小的偏离时的进化轨迹，解出（13a），考虑变分，略去高次项

$$\bar{y} + \delta \bar{y} = \epsilon \bar{z} + \epsilon \delta \bar{z} - \alpha \frac{\partial \ln \omega^*}{\partial \bar{z}} - \alpha \frac{\partial^2 \ln \omega^*}{\partial \bar{z}^2} \delta \bar{z}$$

将此式和 S / σ^2 代入（1）仿（8）同样分析可知（13a）的斜率

$$\left(\epsilon - \alpha \frac{\partial^2 \ln \omega^*}{\partial \bar{z}^2} \right)$$

大于 B / G 是则为稳定平衡线。通常 $B > 0$ ， ω^* 在 θ_u 为极小值

$$\left. \frac{\partial^2 \ln \omega^*}{\partial \bar{z}^2} \right|_{\theta_u} > 0.$$

♀为相对偏爱时 $\epsilon = 0$ 。（13a）在 θ_u 附近斜率 $< 0 < B / C$ ，为不稳定平衡，而在 θ_1 、 θ_2 处为稳定平衡，当群体达到平衡线顶点时可突然滑向另一平衡线，意味着从一个生态位进入另一生态位。绝对偏爱时存在不稳定片段的条件为：

$$B / C > 1 - \alpha \left(\frac{\partial^2 \ln \omega^*}{\partial \bar{z}^2} \right)_{\theta_u}$$

相反的不等式成立时整个平衡线都是稳定的（图4，点线表示绝对偏爱时全部稳定的情景）。

类似分析推广到 z 、 z_f 、 y 三特征体系，得到（13a、b）不稳定条件为

$$\left(\alpha \frac{\partial^2 \ln \omega^*}{\partial \bar{z}^2} - \epsilon + B / G \right) \frac{\partial^2 \ln \omega_f^*}{\partial \bar{z}_f^2} > 0, \quad B + \left(\alpha \frac{\partial^2 \ln \omega^*}{\partial \bar{z}^2} - \epsilon \right) G + \alpha G_f \frac{\partial^2 \ln \omega_f^*}{\partial \bar{z}_f^2} < 0.$$

实际上将 θ_u 排斥在稳定条件之外。图 5 中, 群体两性起源于平衡点 A, 由遗传漂变或另外扰动越过不稳定片段 (虚线) 进入另一生态位 θ_2 。如 $\text{♀} \delta$ 同类特征的遗传相关系数很大, 将 ♀ 也带入此生态位即停留于 C 点。反之, ♀ 仍在原生态位, 群体停留于 B 点。祖先群体停留于 A, 女儿群体停于 C (或 B), 可以认为是种分化的过程。此处群体不同的特征分化与上节 (图 2) 不同种 δ 特征 \bar{z}_1, \bar{z}_2 分化是不同的, 前者是在性选择作用下占据不同的生态位, 后者是由遗传漂变等偶然因素使不同种群 (或亚群) 的 δz 在中性稳定平衡线上占据不同的位置。

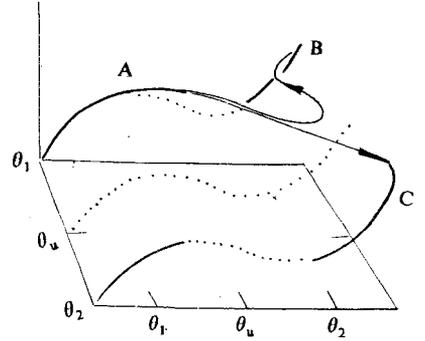
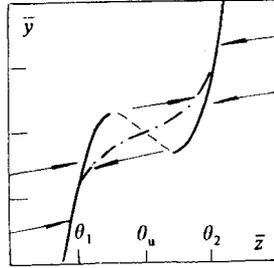
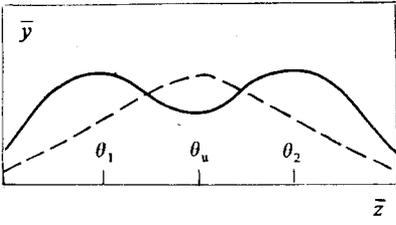


图 3 形态特征有两个适应峰(实线)

图 4 点线示绝对偏爱时全部稳定

图 5 B、C 为两个生态位

图 4、5 中的实线和虚线表示稳定和 不稳定片段

5 讨 论

本文所有特征都假定是多基因遗传的。但 Kirkpatrick⁽⁵⁾ 用单基因遗传模型也得到相似的结论。文中引用了一些较为复杂的假设, 如形态特征的正态分布, 适合度的 Gauss 函数逼近等等, 看来也是合理的。但性选择起源仍然是一个谜。因为性选择会消耗本来用于自然选择的能量和精力, 理论上自然选择会抹去任何性选择的萌芽, 障碍原理将 δ 在自然选择下的可靠性与第二性征联系起来, 但计算机模拟表明, 只有当第二性征达到一定临界阈值时障碍原理才起作用。它是如何积累到此阈值的? 达到阈值以前为何没有被自然选择所淘汰? 这又回到了奔离过程与障碍原理的关系问题。就奔离过程而言, 仍假定第二性征在性选择起源阶段是具有一定功能的, 只是后来才变为性选择的装饰物。具有何种功能? 何时、何种情况下, 为什么会丧失这些功能? 这些极为重要的问题仍然含糊不清, 有待于进一步研究。

参 考 文 献

- (1) 达尔文著 (叶笃庄、杨乃之译), 1980. 人类的由来及性选择, 北京: 科学出版社.
- (2) Dominey W J, 1983. J. Theor. Biol., 101: 495.
- (3) Fisher R A, 1930. In: The Genetical Theory of Nature Selection, Oxford Uni. Press.
- (4) Kimura M, 1965. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 54: 731.
- (5) Kirkpatrick M, 1982. Evolution, 36: 1.
- (6) Lande R, 1981. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 78: 3721.
- (7) Lande R, 1977. Genetics, 86: 485.
- (8) Lande R, and Arnold S J, 1985. J. Theor Biol., 117: 651.
- (9) Lande R, and Kirkpatrick M, 1988. J. Theor. Biol., 133: 85.
- (10) Zahavi A, 1975. J. Theor. Biol., 53: 205.

本文于 1992 年 5 月 14 日收到。