

DOI: 10.20103/j.stxb.202305080954

郑世龙, 周苛莹, 付世建, 王 兰, 蒲浩, 黄容容, 陈于思, 付成. 性别和个性影响高体鲮鱼 (*Rhodeus ocellatus*) 对同性及异性同类的偏好. 生态学报, 2024, 44(24): 11459-11471.

Zheng S L, Zhou K Y, Fu S J, Wang L, Pu H, Huang R R, Chen Y S, Fu C. The influence of gender and personality on the preference of *Rhodeus ocellatus* for same- and opposite-sex conspecifics. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(24): 11459-11471.

性别和个性影响高体鲮鱼 (*Rhodeus ocellatus*) 对同性及异性同类的偏好

郑世龙, 周苛莹, 付世建, 王 兰, 蒲 浩, 黄容容, 陈于思, 付 成*

重庆师范大学进化生理与行为学实验室, 淡水鱼类资源保护与利用重庆市重点实验室, 动物生物学重庆市高校重点实验室, 重庆 401331

摘要: 动物体型的大小和活跃性的高低与基因质量乃至后代的存活率密切相关, 因此是动物性选择的重要参考指标, 同时也可以作为性内竞争能力的重要参数。为研究个性的差异是否会影响鱼类对不同大小或活跃性个体 (包括同性和异性) 的偏好, 以繁殖期的高体鲮鱼 (*Rhodeus ocellatus*) 为对象, 测定了高体鲮鱼的活跃性、勇敢性和攻击性等 3 种个性行为, 在此基础上分析了高体鲮鱼偏好与个性行为之间的关联。结果发现 (1) 活跃性、勇敢性和攻击性彼此成正相关, 且雌鱼的勇敢性和攻击性均显著高于雄鱼; (2) 雌鱼对大个体以及活跃的雄鱼有着明显的偏好, 但未达到显著水平, 但雄鱼偏好小个体的雌性个体; (3) 胆大、攻击性高的雌性高体鲮鱼更偏好体型较大或较活跃的同性个体, 此外胆大的雌性高体鲮鱼也更偏好体型较大或较活跃的异性个体; 但雄鱼所有的个性指标均与偏好 (包括同性和异性) 不相关。雌鱼对体型较大或较活跃的雄性个体的偏好可能有利于提高后代的存活率以及竞争能力, 而雄鱼对体型较小雌鱼的偏好可能与雌鱼较强的攻击性有关。另外雌鱼对异性及同性个体的偏好行为与个性的关联均符合“行为相似性”原则, 即选择与自己行为接近的个体, 这无论对于与配偶协调完成繁殖活动还是与同伴 (同性) 合作完成其他日常活动都是十分有利的。

关键词: 偏好; 高体鲮鱼; 体型大小; 活跃性; 性别

The influence of gender and personality on the preference of *Rhodeus ocellatus* for same- and opposite-sex conspecifics

ZHENG Shilong, ZHOU Keying, FU Shijian, WANG Lan, PU Hao, HUANG Rongrong, CHEN Yusi, FU Cheng*

Laboratory of Evolutionary Physiology and Behavior, Chongqing Key Laboratory of Conservation and Utilization of Freshwater Fishes, Animal Biology Key Laboratory of Chongqing Education Commission, Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China

Abstract: In the process of sexual selection in animals, larger individuals typically occupy higher hierarchical positions, dominate more resources, and have higher offspring survival rates and better genes compared to smaller individuals. Thus, they may be preferentially selected by the opposite sex. Activity, as one of the important personality traits, has been shown to be related to offspring health and may serve as another important criterion for selection apart from size. However, it is still unclear how personality traits influence sexual selection in fish, given the complex nature of these traits and their interactions. Additionally, the impact of personality traits on same-sex individual preferences in fish has also been long overlooked, despite its potential significance in understanding social dynamics and mating systems within fish populations. To investigate whether the personality affect fish preferences for different-sized or active individuals (both of the same and

基金项目: 国家自然科学基金 (31700340); 重庆市自然科学基金 (cstc2021jcyj-msxmX0835)

收稿日期: 2023-05-08; **网络出版日期:** 2024-09-09

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chengfu@cqu.edu.cn

opposite sex), this study examined the behavioral preferences of rose bitterlings (*Rhodeus ocellatus*) during the breeding season and measured their activity, boldness, and aggression as personality traits. Based on these results, the associations between behavioral preferences and personality traits were analyzed. The results showed that (1) activity, boldness, and aggression were positively correlated, and female fish were significantly braver and more aggressive than male fish; (2) female fish showed a clear preference for larger and more active male individuals, but the preference was not statistically significant. In contrast, male fish preferred smaller female individuals; (3) brave and aggressive female rose bitterlings had a greater preference for larger or more active individuals of the same or opposite sex. However, none of the personality traits in male fish were related to their behavioral preferences for both the same and opposite sex. The preference of female fish for larger or more active male individuals may improve the survival rate and competitive ability of their offspring, while the preference of male fish for smaller female individuals may be related to the greater aggression of female fish. Additionally, the behavioral preference of female fish for both same-sex and opposite-sex individuals was consistent with the "behavioral similarity" principle, which suggests that individuals tend to choose partners with similar personalities. This similarity can facilitate coordination in reproductive activities with partners and cooperation with same-sex peers in daily activities, enhancing overall group cohesion and success. Understanding these dynamics is crucial for comprehending the broader implications of personality traits on social and reproductive behaviors in fish populations, shedding light on the evolutionary pressures shaping these traits.

Key Words: preference; *Rhodeus ocellatus*; body size; activity; gender

个性最早由人类心理学研究提出,用于描述人类行为出现的个体差异,也称人格^[1-2]。个性虽然首先用于表述人类的个体差异,但是也广泛用于其他动物。鱼类的个性包括活跃性、勇敢性和攻击性等^[3]。活跃性是指鱼类在不受外界环境刺激条件下,只由机体本身所引起的自发运动状态,与觅食、搜寻栖息地等密切相关^[4-5]。勇敢性是指鱼类对一些环境中潜在危险的反应,是评判鱼类是否为获取更多食物或繁殖机会等而愿意承担风险的个性行为^[6]。攻击性是指鱼类对其他个体的好斗或者竞争行为^[7],这一类行为在鱼类日常社交活动中普遍存在,如食物竞争、幼体保卫、领域竞争和配偶选择等^[8]。相关研究表明,不同的个性行为之间可能会相互关联,例如胆大的个体往往活跃性更高,同时探索性更强,但这类个体往往也需付出额外的能量代价,即更高的基础代谢消耗,如标准代谢率(Standard metabolic rate, SMR)^[9]。

动物个体对潜在交配对象特定表型特征的偏好构成了性选择的重要基础^[10]。这些表型特征包括个体大小、色彩装饰、声音信号和行为展示等^[11-13]。例如高体鲫(*Rhodeus ocellatus*)、斑马鱼(*Danio rerio*)和三刺鱼(*Gasterosteus aculeatus*)等鱼类均会选择体型较大的异性作为潜在交配对象^[14-16]。因为在自然界中,大的个体在群体中通常占据更高的等级地位,支配更多的资源,并且相对于小的个体后代存活率更高,基因更好。在行为方面,有研究者发现雌性的孔雀鱼(*Poecilia reticulata*)选择更胆大的雄性个体作为交配对象,因为勇敢性反映雄性个体的整体质量^[17]。然而,上述的各种选择为偏好的“平均水平”,对于不同个体而言,这种选择可能会存在较大的差异^[18]。例如较为胆小的雄性个体如果选择比自己更为胆大的雌性个体为配偶,可能会遭到雌性的攻击。因此,个性可能会对动物的性选择产生重要影响,但相关报道非常有限。此外,广大研究者普遍关注动物的性间选择,而忽略动物对同性个体的选择性问题。一方面,同性个体可能作为潜在的竞争者,那么这类个体的整体质量越差对自己越为有利;而另一方面,同性个体也可能成为自己的同伴,同伴较为强大或者与自身的竞争力相当可能有利于相互合作应对各种环境胁迫^[19]。然而,关于鱼类对同性个体的偏好及其与个性行为的关联仍不清楚。活跃性作为重要的个性行为之一,被证明与后代的健康有关,可能会作为除大小以外的另一种重要性选择标准^[20]。因此,本研究的主要目标为考查鱼类对不同大小或活跃性个体(同性及异性)偏好的个体间差异及其与个性的关联。

高体鲫为鲤形目鲤科的一种小型淡水鱼,具有观赏价值,杂食,栖息在低海拔缓流或静止湖沼水

域^[21-23],依靠淡水河蚌繁殖,活动范围小,寿命短,广泛分布于东亚、东南亚和欧洲。生殖期的雌鱼出现产卵管,雄鱼产生婚姻色或珠星^[16,24]。高体鲃的繁殖期较长,在繁殖期各类繁殖行为较为明显,且具有较大的个体间差异^[25]。本研究以正处于繁殖期的高体鲃为对象,考查了其对不同活跃性、大小个体(包括同性和异性)偏好的个体间差异以及性别和个性对这种偏好的影响。研究结果有望为鱼类行为学和鱼类生理生态学的相关研究提供基础资料。

1 材料和方法

1.1 实验鱼的来源与驯养

实验所用的正处于繁殖期的高体鲃使用虾笼从重庆市重庆师范大学三春湖捕捞获得。将高体鲃放于 1000L (2m×1m×0.5m) 的实验水槽里驯养 15d 以上。驯养过程中为确保水体氧气充足,使用充气泵不断的往水中注入空气使水中溶解氧水平维持在 8.0mg/L 左右。养殖水温控制在 (25±1)℃。每天上午 9 点使用商用饵料搭配解冻后的红线虫对高体鲃进行一次饱食投喂。待高体鲃进食完成以后使用渔网和虹吸管将剩余的食物残渣、粪便排出以保持水体的清洁。养殖水槽每天进行一次换水,日换水量大约为总体水量的 10%。

1.2 实验方案

驯养完成后挑选身体健康、大小均匀的雌鱼 40 尾 ((1.91±0.04)g; (4.34±0.03)cm), 雄鱼 38 尾 ((3.15±0.09)g; (5.26±0.06)cm), 用于正式的实验测定。将实验鱼麻醉 (MS-222; 80mg/L) 后使用荧光染料进行体外标记,用于实验鱼的识别。恢复 2d 后进行个性行为的测定。使用实验室自行设计的行为观察装置对高体鲃的个性行为依次进行测定,包括活跃性、勇敢性和攻击性。个性行为测定完成后即开始偏好实验,分别测定每尾实验鱼对不同大小或活跃性刺激鱼(视频动画,包括同性和异性)的偏好行为。为标准化刺激鱼的大小与活跃性,本研究使用的刺激鱼均为通过实验鱼照片制作而成的视频动画。

1.3 活跃性、勇敢性和攻击性的测定

本实验通过实验室自制的行为观察装置(图 1)测定高体鲃的个性行为:活跃性、勇敢性和攻击性。个性测定前实验鱼禁食 24h 以避免消化活动的影响。活跃性的装置(图 1)为透明的有机玻璃板组装而成的一

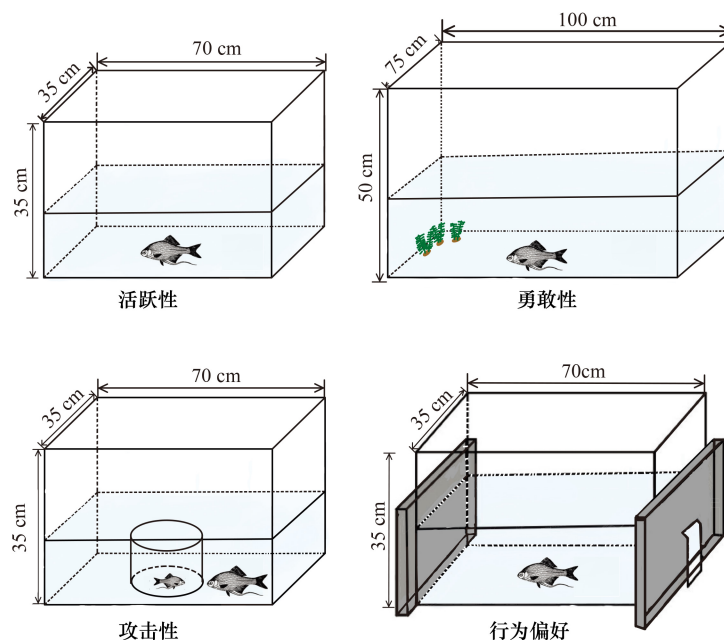


图 1 实验装置示意图

Fig.1 Schematic diagram of the experimental device

个矩形实验水槽(70cm×35cm×35cm),用白色广告纸在矩形水槽的底部和四周覆盖,以达到隔绝外界环境干扰的效果,同时还可增加实验鱼与背景环境的对比度,方便后续的视频分析。为拍摄记录实验鱼的活跃性,将一个与电脑相连的高清摄像头(罗技 Pro 9000)安装于水槽上方。实验装置内水深 10cm,将单尾实验鱼转移至装置中,进行 10min 的适应^[17,26]。适应完成后打开摄像头记录实验鱼的自发活跃性,持续拍摄 20min。通过动物运动轨迹跟踪软件 EthoVision XT 9.0(Noldus, 荷兰)对视频进行分析。活跃性的指标包括平均速度(cm/s)和运动时间比(%)。运动时间比是实验鱼运动的时间占整个拍摄时间的比值(运动状态的判断标准为实验鱼质心的移动速度大于 1.75cm/s^[27])。

勇敢性的装置(图 1)为长方形的实验水槽(100cm×75cm×50cm),在水槽的一侧放置有由仿真水草构成的隐蔽场所,可以为实验鱼提供隐蔽。将单尾实验鱼转移到仿真水草下方,适应 10min。此时水草外周罩有一个透明的有机玻璃管(直径 15cm)。10min 后小心取出有机玻璃管,随后通过摄像头(罗技 Pro 9000)对实验鱼的勇敢性进行连续 60min 的拍摄。通过软件 EthoVision XT 9.0 对勇敢性的指标进行分析,包括:实验鱼首次从隐蔽区域进入开阔区域所用的时间(s),实验鱼距离隐蔽区域的平均距离(cm)以及在开阔区域累计停留的时间(s)。如果实验鱼在 60min 之内都未曾进入过开阔区域,那么就记录为:实验鱼首次进入开阔区域的时间为 60min,距离隐蔽区域的平均距离为 0cm,在开阔区域累计停留时间为 0min^[28—30]。

攻击性的实验装置水槽(图 1)与活跃性的装置相同,但在装置中间位置放入一个透明的有机玻璃管(顶部开放,直径:12cm)。将单尾实验鱼转移至装置水槽中适应 10min,随后将一尾个体较小的同性鳊鱼(即作为刺激鱼。刺激鱼体型较小,且性别与待测实验鱼相同)转移至上述有机玻璃管中,并立刻通过高清摄像头进行持续 30min 的攻击性拍摄,以记录待测实验鱼对有机玻璃管中刺激鱼的攻击行为。攻击性的指标包括对透明有机玻璃管中刺激鱼的首次攻击(攻击定义为高体鳊鱼主动用头部快速撞击透明有机玻璃管)时间以及累计攻击次数。

1.4 偏好的测定

通过实验室自制的二元行为选择装置(图 1)测定高体鳊鱼的偏好。该实验装置(80cm×35cm×35cm)与活跃性、攻击性的实验装置类似,但是水槽的两端(35cm×35cm 面)没有白色广告纸覆盖,方便水槽中的待测实验鱼透过透明的有机玻璃板观察两侧的刺激鱼,并进行行为选择。装置中水深 10cm。由于刺激鱼的活跃性不易控制,且难以保证重复性,本实验使用电脑制作的实验鱼动画作为刺激鱼进行偏好的测定。研究表明由计算机制作的视频动画对实验鱼的刺激效果与真实的刺激鱼类似,且已经广泛的应用于鱼类的性选择偏好研究^[31—32]。首先拍摄实验鱼在水下的侧面照片,随后分别挑选较为理想的雌鱼和雄鱼照片各一张,导入 Flash(Macromedia Flash Professional 8)进行动画的制作。本研究采用的刺激鱼的视频动画具体标准如下,大个体刺激鱼:体长比平均体长大 30%;小个体刺激鱼:体长比平均体长小 30%;活跃刺激鱼:移动速度约 4cm/s;不活跃刺激鱼:0.1 倍速,即移动速度约 0.4cm/s。将两台液晶显示器分别放置在水槽的两端,用以播放视频动画。

实验时首先将待测实验鱼转移至装置水槽中适应 10min。适应完成后,打开上述两台显示器,并循环播放视频动画(刺激鱼),对待测实验鱼开展视觉刺激。如左侧显示器播放的是大个体(或活跃个体)的刺激鱼,右侧则为小个体(或不活跃个体)的刺激鱼。每侧定一组随即对左、右两侧对调,以避免方位对偏好的影响。实验装置上方安装有与计算机相连的高清摄像头(罗技 Pro 9000),用以拍摄待测实验鱼的偏好,连续拍摄 20min。偏好的视频使用软件 EthoVision XT 9.0 进行分析,具体指标包括待测实验鱼在偏好区域(靠近刺激鱼 10cm 的范围)的累计停留时间、实验鱼距离刺激鱼的平均距离(cm)。

1.5 数据统计与分析

原始数据首先用 Excel 2010 进行常规计算,然后再使用统计学软件 SPSS 26 进行统计分析,显著性水平 $P < 0.05$ 。统计分析前检查数据的正态性和方差齐性。个性行为在雌鱼与雄鱼之间的差异使用 Mann-Whitney U 检验;偏好行为(累计停留时间和平均距离)在雌鱼与雄鱼之间的差异也使用 Mann-Whitney U 检验;雌鱼或

雄鱼对不同大小或活跃性刺激鱼偏好(累计停留时间和平均距离)的差异使用 Wilcoxon 符号秩和检验。个性行为与偏好行为之间的关联使用 Pearson 相关性分析。为了更清晰的量化实验鱼对大(活跃)的个体的偏好程度,在相关性分析过程中,引入了偏好程度(SOP, Strength of preference)这一参数^[20]。

$$SOP = - (D_1 - D_2) / (D_1 + D_2)$$

(1)

式中, D_1 (cm)为实验鱼距离大(或活跃)的刺激鱼的平均距离; D_2 (cm)为实验鱼距离小(或不活跃)的刺激鱼的平均距离。SOP 的范围从+1(偏好体型较大或活跃的个体)到-1(偏好体型较小或不活跃的个体)。

2 结果与分析

2.1 高体鲮鱼个性特征的雌雄差异

雌鱼勇敢性指标中的开放区域累计停留时间显著高于雄鱼($P=0.002$;表 1);此外雌鱼攻击性指标中的攻击次数也显著高于雄鱼($P=0.019$)。其他个性特征指标在雌雄之间均没有显著差异。

表 1 高体鲮鱼个性行为的雌雄差异(雌鱼 $N=40$;雄鱼 $N=38$)

Table 1 The differences in personality between female and male rose bitterling (Female $N=40$; Male $N=38$)				
个性 Personality	参数 Parameters	雌性 Female	雄性 Male	显著性 Significance
活跃性 Activity	平均速度/(cm/s)	7.12±0.85	5.26±0.41	$Z=-1.477, P=0.140$
	运动时间比/%	67.67±4.29	65.71±3.34	$Z=-1.131, P=0.258$
勇敢性 Boldness	距隐蔽场所平均距离/cm	30.20±3.26	28.34±2.92	$Z=-0.274, P=0.784$
	开放区域累计停留时间/s	2069.43±301.02	895.35±176.67	$Z=-3.095, P=0.002$
	首次出隐蔽场所时间/s	1025.61±274.15	1044.28±215.22	$Z=-0.761, P=0.447$
攻击性 Aggression	攻击次数/次	51.13±7.23	26.74±3.90	$Z=-2.347, P=0.019$
	首次攻击时间/s	199.26±36.16	272.86±42.40	$Z=-1.426, P=0.154$

2.2 高体鲮鱼偏好的雌雄差异

雄性高体鲮鱼靠近同性小个体的累计时间显著高于雌性($P<0.001$;图 2);此外,雄性高体鲮鱼靠近同性小个体的累计时间显著高于靠近同性大个体的时间($P=0.016$;图 2);雄性高体鲮鱼距同性小个体的平均距离显著低于距同性大个体的平均距离($P=0.009$;图 2)。雄性高体鲮鱼靠近同性不活跃个体的累计时间显著高于雌性($P=0.003$;图 2);但雌鱼和雄鱼在累计时间、平均距离上均未表现出对同性活跃(或不活跃)个体显著的偏好(图 2)。

雌性高体鲮鱼靠近异性大个体的累计时间显著高于雄性($P=0.002$;图 3);此外,雄性高体鲮鱼靠近异性小个体的累计时间显著高于靠近异性大个体的时间($P=0.029$;图 3)。雄性高体鲮鱼距异性大个体的平均距离显著高于雌性($P=0.020$;图 3),且雄性距异性小个体的平均距离显著低于雌性($P=0.003$;图 3)。此外,雄性高体鲮鱼距异性小个体的平均距离显著低于距异性大个体的平均距离($P=0.003$;图 3)。雌性高体鲮鱼靠近异性活跃个体的累计时间显著高于雄性($P=0.014$;图 3)。但雌鱼和雄鱼在累计时间、平均距离上均未表现出对异性活跃(或不活跃)个体显著的偏好(图 3)。

2.3 雌性和雄性高体鲮鱼个性指标之间的关联

雌性高体鲮鱼活跃性指标的平均速度和运动时间比显著正相关($P<0.001$,表 2),且这两个指标均与攻击性指标中的攻击次数成正相关($P<0.05$),与首次攻击时间成负相关($P<0.05$),即活跃性越高,攻击性越强。雌性高体鲮鱼勇敢性指标中的距隐蔽场所平均距离、开放区域累计停留时间和首次出隐蔽所时间彼此显著相关($P<0.05$;表 2)。此外,勇敢性的上述三个指标均与攻击性指标中的攻击次数显著相关,即勇敢性越高,攻击性越强。雌性高体鲮鱼攻击性指标中的攻击次数和首次攻击时间成显著负相关($P=0.014$)。

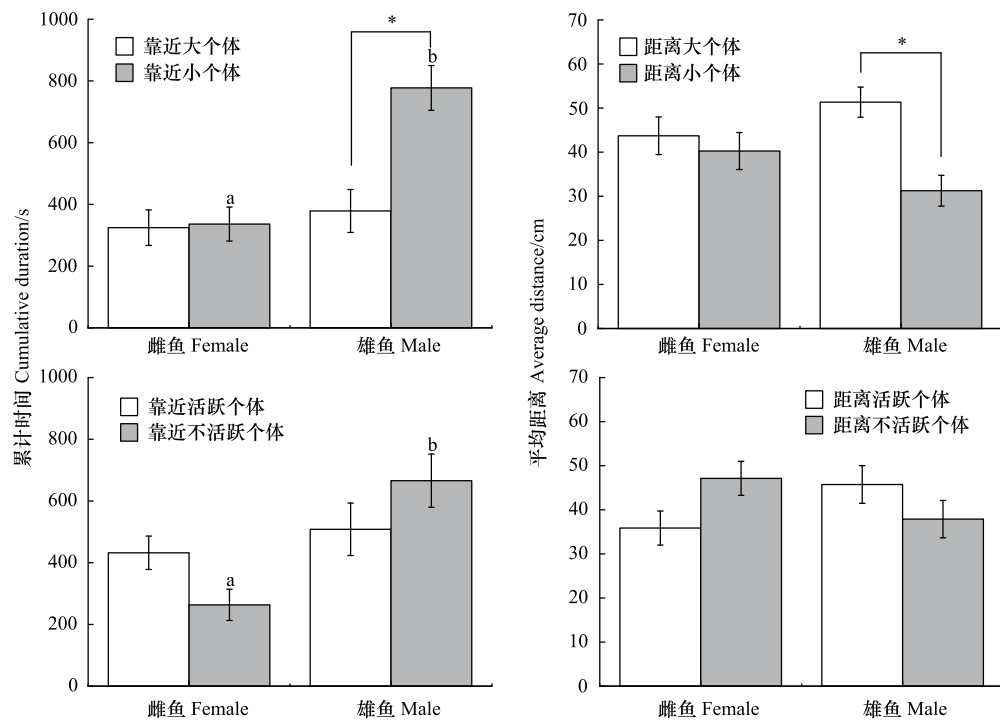


图2 高体鲮对同大小、活跃程度的同性个体的偏好行为(雌鱼 $N=40$; 雄鱼 $N=38$)

Fig.2 The preference for same-gender individuals with different size and activity in rose bitterling (Female $N=40$; Male $N=38$)

* 表示雄鱼对同性小个体刺激鱼的偏好(累计时间、平均距离)达到显著水平($P<0.05$); a, b 表示靠近同性小个体或不活跃刺激鱼的累计时间在雌鱼与雄鱼之间差异显著($P<0.05$)

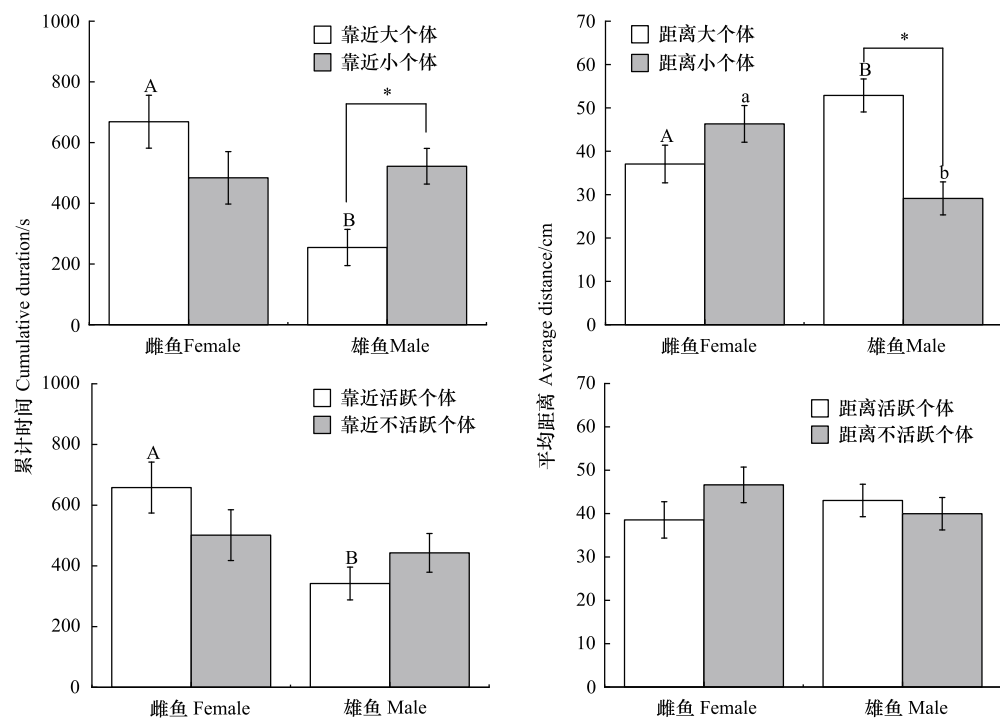


图3 高体鲮对不同大小、活跃程度的异性个体的偏好行为(雌鱼 $N=40$; 雄鱼 $N=38$)

Fig.3 The preference for opposite-gender individuals with different size and activity in rose bitterling (Female $N=40$; Male $N=38$)

* 表示雄鱼对异性小个体刺激鱼的偏好(累计时间、平均距离)达到显著水平($P<0.05$); a, b 表示距离异性小个体刺激鱼的平均距离在雌鱼与雄鱼之间差异显著($P<0.05$); A, B 表示靠近异性大个体(或活跃个体)的累计时间或距离异性大个体的平均距离在雌鱼与雄鱼之间差异显著($P<0.05$)

表 2 高体鲫个性指标之间的关联 (雌鱼 $N=40$; 雄鱼 $N=38$)Table 2 The relationships among different personality parameters in rose bitterling (Female $N=40$; Male $N=38$)

参数 Parameters	活跃性 Activity		勇敢性 Boldness			攻击性 Aggression	
	平均速度	运动 时间比	距隐蔽所 平均距离	开放区域累 计停留时间	首次出隐蔽 所时间	攻击次数	首次攻击 时间
雌鱼 Female							
活跃性 Activity							
平均速度/(cm/s)	/	$R=0.648$	$R=0.217$	$R=0.195$	$R=-0.181$	$R=0.681$	$R=-0.362$
Mean velocity	/	$P<0.001$	$P=0.278$	$P=0.329$	$P=0.366$	$P<0.001$	$P=0.028$
运动时间比/%			$R=0.310$	$R=0.202$	$R=-0.262$	$R=0.543$	$R=-0.646$
Percent time spent moving			$P=0.115$	$P=0.312$	$P=0.186$	$P=0.001$	$P<0.001$
勇敢性 Boldness							
距隐蔽场所平均距离/cm				$R=0.752$	$R=-0.921$	$R=0.431$	$R=-0.210$
Average distance from shelter				$P<0.001$	$P<0.001$	$P=0.028$	$P=0.302$
开放区域累计停留时间/s					$R=-0.788$	$R=0.527$	$R=-0.061$
Cumulative duration in open area					$P<0.001$	$P=0.006$	$P=0.766$
首次出隐蔽场所时间/s						$R=-0.521$	$R=0.156$
Latency to emerge						$P=0.006$	$P=0.447$
攻击性							
攻击次数/次							$R=-0.397$
Frequency of aggression							$P=0.014$
首次攻击时间/s							/
Latency to aggress							/
雄鱼 Male							
活跃性 Activity							
平均速度/(cm/s)	/	$R=0.853$	$R=0.155$	$R=0.359$	$R=0.019$	$R=0.306$	$R=-0.386$
Mean velocity	/	$P<0.001$	$P=0.354$	$P=0.029$	$P=0.910$	$P=0.073$	$P=0.022$
运动时间比/%			$R=0.084$	$R=0.327$	$R=0.041$	$R=0.243$	$R=-0.426$
Percent time spent moving			$P=0.615$	$P=0.048$	$P=0.806$	$P=0.159$	$P=0.011$
勇敢性 Boldness							
距隐蔽场所平均距离/cm				$R=0.606$	$R=-0.753$	$R=0.009$	$R=-0.090$
Average distance from shelter				$P<0.001$	$P<0.001$	$P=0.961$	$P=0.607$
开放区域累计停留时间/s					$R=-0.548$	$R=0.144$	$R=-0.271$
Cumulative duration in open area					$P<0.001$	$P=0.418$	$P=0.121$
首次出隐蔽场所时间/s						$R=-0.145$	$R=0.154$
Latency to emerge						$P=0.406$	$P=0.378$
攻击性 Aggression							
攻击次数/次							$R=-0.480$
Frequency of aggression							$P=0.005$
首次攻击时间/s							/
Latency to aggress							/

雄性高体鲫活跃性指标中的运动时间比和平均速度显著正相关 ($P<0.001$, 表 2), 此外, 活跃性的上述两个指标也均与勇敢性指标中的开放区域累计停留时间成正相关 ($P<0.05$, 表 2), 与攻击性指标中的首次攻击时间成显著负相关 ($P<0.05$, 表 2), 即活跃性越高的个体勇敢性和攻击性越强。雄性高体鲫勇敢性指标中的距隐蔽场所平均距离、开放区域累计停留时间和首次出隐蔽所时间彼此显著相关 ($P<0.05$, 表 2); 雄性高体鲫攻击性指标中的攻击次数和首次攻击时间成显著负相关 ($P=0.005$, 表 2)。

2.4 高体鲫的个性特征与偏好的关联

雌性高体鲫勇敢性指标中的距隐蔽所平均距离与其对同性活跃个体 ($P=0.004$; 图 4)、大个体 ($P=0.005$; 图 4) 的偏好程度均成正相关 (表 3); 该指标与对异性活跃个体 ($P<0.001$; 图 5)、大个体 ($P=0.003$; 图 5) 的偏好程度也均成正相关 (表 3)。此外, 雌性高体鲫勇敢性指标中的首次出隐蔽场所时间与其对同性活跃个体 ($P=0.007$; 图 4)、大个体 ($P=0.015$; 图 4) 的偏好程度均成负相关 (表 3); 该指标与对异性活跃个体 ($P=0.002$; 图 5)、大个体 ($P=0.008$; 图 5) 的偏好程度也均成负相关 (表 3)。

雌性高体鲫攻击性指标中的攻击次数与对同性活跃个体的偏好程度成显著正相关 ($P=0.042$; 图 6); 雄性高体鲫所有的个性参数均与偏好行为不相关 (表 3)。

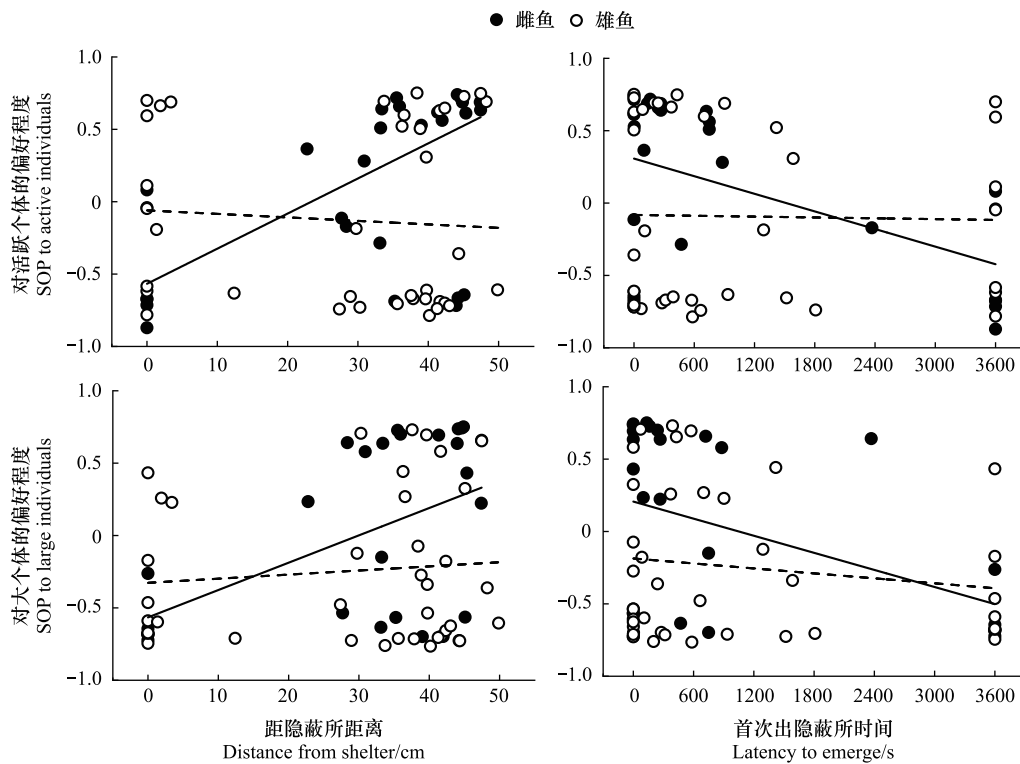


图 4 高体鲫对活跃 (大) 的同性个体的偏好程度与勇敢性的关联 (雌鱼 $N=40$; 雄鱼 $N=38$)

Fig. 4 Relationships between SOP to active (or large) same-gender individuals and boldness in rose bitterling (Female $N=40$; Male $N=38$)

SOP: 偏好程度 Strength of preference

3 讨论

3.1 高体鲫个性特征的雌雄差异

研究表明, 动物的个性跨越时间和场景, 维持相对的稳定, 即行为综合症^[33]; 此外, 不同的个性行为彼此之间也存在关联, 例如较为胆大的个体可能同时也比较活跃, 并且对同伴具有较高的攻击性, 并形成一系列从“积极”到“消极”的环境应对策略^[33-34]。本研究中无论雌性还是雄性的高体鲫, 活跃性、勇敢性和攻击性三者之间均表现出正相关, 与以往研究结果一致^[9, 35-36]。这种关联利于行为的个体差异的维持, 进而可能在促进栖息地选择、环境应对策略的种内分化以及削弱种内竞争等方面发挥重要作用^[37-38]。

雌雄两性在生理结构、社会等级、性选择压力等方面存在显著差异, 因此动物的学习、认知能力乃至个性行为在不同性别之间都可能存在不同^[39-42]。例如研究表明雄性西方食蚊鱼 (*Gambusia affinis*) 的勇敢性显著高于雌性^[39]。但雌性斑马鱼 (*Danio rerio*) 的活跃性和攻击性显著高于雄性^[43]。东方食蚊鱼 (*Gambusia holbrooki*) 的勇敢性在雌雄之间无显著性差异^[39]。此外最新的研究也未在大尺度的动物范围内发现个性行为

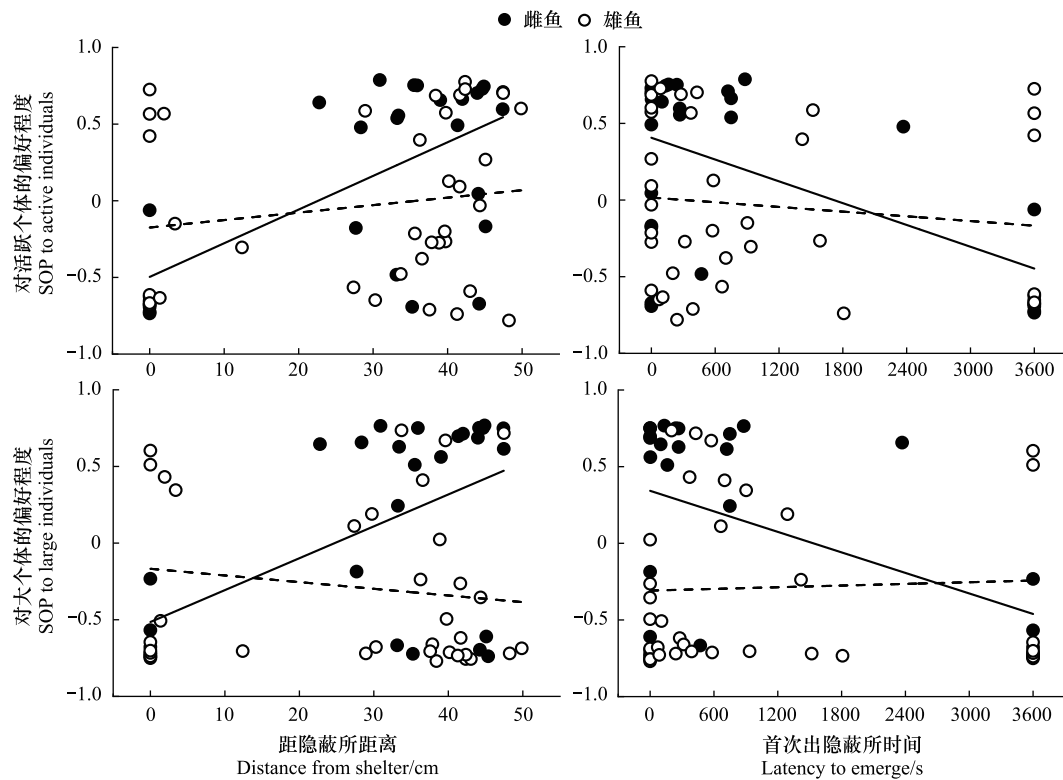


图5 高体鲫对活跃(大)的异性个体的偏好程度与勇敢性的关联(雌鱼 $N=40$; 雄鱼 $N=38$)

Fig.5 Relationships between SOP to active (or large) opposite-gender individuals and boldness in rose bitterling (Female $N=40$; Male $N=38$)

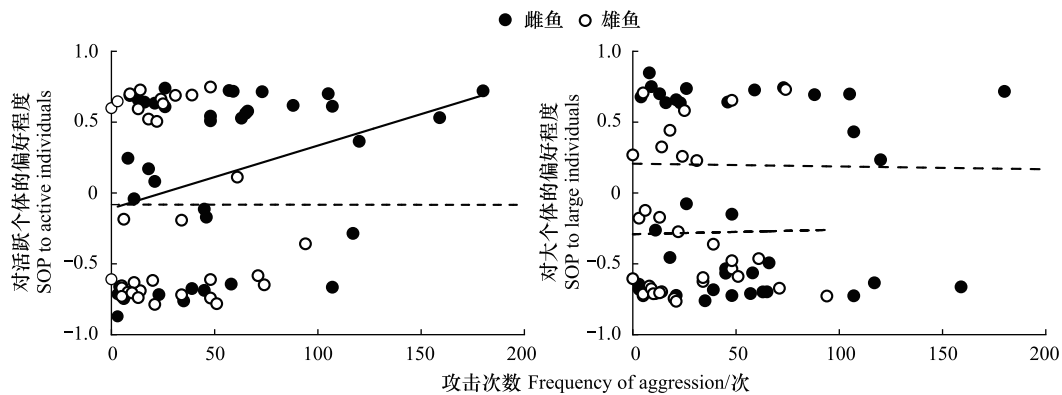


图6 高体鲫对活跃(大)的同性个体的偏好程度与攻击性的关联(雌鱼 $N=40$; 雄鱼 $N=38$)

Fig.6 Relationships between SOP to active (or large) same-gender individuals and aggression in rose bitterling (Female $N=40$; Male $N=38$)

显著的雌雄差异^[44]。因此个性行为在雌雄个体之间的差异可能具有显著的种间特异性。本研究中雌性高体鲫的勇敢性和攻击性均显著高于雄鱼,提示雌性高体鲫可能在繁殖过程中占据主导地位。此外,雌鱼相比雄鱼体型更小,其较高的勇敢性和攻击性也可能是对其体型的一种补偿。

3.2 高体鲫对同性及异性同类偏好行为的雌雄差异

较大的体型和较高的活跃性往往意味着更高的后代成活率甚至更好的基因质量^[20],因此预期雌雄个体都会选择更大和更活跃的异性作为潜在交配对象。本研究中雌鱼对体型较大以及活跃的雄鱼有着明显的偏好,但未达到显著水平,这可能与个体差异较大有关。令人意外的是雄鱼偏好小个体的雌鱼,这与以往的结果

不同^[16]。这一结果表明高体鲫的性选择策略可能存在种群间差异。因为不同种群从遗传、生活史经历再到栖息地环境差异巨大,可能导致不同种群采取截然不同的性选择策略。本研究中的雌性高体鲫攻击性较强,雄鱼选择小个体的雌性有利于降低被攻击的风险。近年来,研究者在攻击性较强的慈鲷(*Amatitlania siquia*)中也有类似的发现^[45]。

表 3 高体鲫个性行为与偏好的关联(雌鱼 $N=40$;雄鱼 $N=38$)

Table 3 The relationships between personality and preference in rose bitterling (Female $N=40$; Male $N=38$)

参数 Parameters	对同性个体的偏好程度 SOP to same-gender		对异性个体的偏好程度 SOP to opposite-gender	
	活跃个体 Active individual	大个体 Large individual	活跃个体 Active individual	大个体 Large individual
雌鱼 Female				
活跃性 Activity				
平均速度/(cm/s)	$R=0.185$	$R=-0.242$	$R=-0.035$	$R=-0.172$
Mean velocity	$P=0.259$	$P=0.139$	$P=0.836$	$P=0.296$
运动时间比/%	$R=0.274$	$R=0.001$	$R=0.189$	$R=0.048$
Percent time spent moving	$P=0.091$	$P=0.994$	$P=0.256$	$P=0.774$
勇敢性 Boldness				
距隐蔽场所平均距离/cm	$R=0.523$	$R=0.518$	$R=0.63$	$R=0.546$
Average distance from shelter	$P=0.004$	$P=0.005$	0.000	$P=0.003$
开放区域累计停留时间/s	$R=0.317$	$R=0.327$	$R=0.299$	$R=0.255$
Cumulative duration in open area	$P=0.101$	$P=0.090$	$P=0.130$	$P=0.190$
首次出隐蔽场所时间/s	$R=-0.497$	$R=-0.454$	$R=-0.574$	$R=-0.493$
Latency to emerge	$P=0.007$	$P=0.015$	$P=0.002$	$P=0.008$
攻击性 Aggression				
攻击次数/次	$R=0.332$	$R=0.027$	$R=0.198$	$R=0.058$
Frequency of aggression	$P=0.042$	$P=0.874$	$P=0.241$	$P=0.728$
首次攻击时间/s	$R=-0.051$	$R=0.022$	$R=-0.194$	$R=-0.062$
Latency to aggress	$P=0.763$	$P=0.895$	$P=0.251$	$P=0.714$
雄鱼 Male				
活跃性 Activity				
平均速度/(cm/s)	$R=-0.131$	$R=-0.255$	$R=0.019$	$R=-0.287$
Mean velocity	$P=0.433$	$P=0.122$	$P=0.909$	$P=0.1$
运动时间比/%	$R=-0.196$	$R=-0.232$	$R=0.015$	$R=-0.315$
Percent time spent moving	$P=0.237$	$P=0.161$	$P=0.932$	$P=0.07$
勇敢性 Boldness				
距隐蔽场所平均距离/cm	$R=-0.037$	$R=0.099$	$R=0.162$	$R=-0.145$
Average distance from shelter	$P=0.824$	$P=0.554$	$P=0.339$	$P=0.413$
开放区域累计停留时间/s	$R=-0.019$	$R=-0.092$	$R=0.216$	$R=-0.24$
Cumulative duration in open area	$P=0.912$	$P=0.589$	$P=0.205$	$P=0.172$
首次出隐蔽场所时间/s	$R=-0.02$	$R=-0.147$	$R=-0.125$	$R=0.044$
Latency to emerge	$P=0.903$	$P=0.379$	$P=0.461$	$P=0.805$
攻击性 Aggression				
攻击次数/次	$R=0.084$	$R=-0.094$	$R=0.036$	$R=0.074$
Frequency of aggression	$P=0.63$	$P=0.59$	$P=0.839$	$P=0.687$
首次攻击时间/s	$R=-0.235$	$R=0.015$	$R=-0.022$	$R=0.018$
Latency to aggress	$P=0.175$	$P=0.93$	$P=0.903$	$P=0.924$

SOP:偏好程度 Strength of preference

相比异性,同性个体对于喜好集群的繁殖期高体鲫而言既是同伴,又是繁殖竞争者。本研究发现,雌性

高体鳊鱼对不同大小和活跃程度的同性个体无显著性的偏好;而雄鱼对体型小的同性有明显的偏好行为($P < 0.05$)。雄鱼对不活跃个体的偏好程度未达到显著水平,但其靠近不活跃个体的累计时间显著高于雌鱼。这可能因为雄性的性内竞争较为激烈^[23],对于雄性鳊鱼来说,较大和较活跃的同性个体有可能成为自己强大的竞争对手,选择较小和不活跃的同性作为同伴更利于提高自身的相对繁殖竞争力,以获得自己在交配中的优先权^[25]。

整体上,高体鳊鱼对体型大小的偏好的反应程度明显高于活跃程度。这可能因为相比行为,体型大小作为形态学的信号可以更快、更容易的获得,真实性更高,且可塑性较低,很难发生难以预料的变化^[46]。另外,体型大小这一信号往往与领土保卫以及亲代抚育能力等直接关联^[47],使得鱼类乃至其他动物通过体型大小便可以直接获得对方质量好坏的重要信息。

3.3 高体鳊鱼对同性及异性同类的偏好行为与个性的关联

“一夫一妻制”的一些动物个体可能会选择与自身行为特征类似的配偶,而并非具有“最优”(或最为积极)行为特征的个体^[48]。因为这样更有利于配偶之间相互合作,提高繁殖成功率^[49]。例如在孔雀花鳉(*Poecilia reticulata*)中,具有相似勇敢性的个体交配会增加繁殖成功率^[50];害羞的雌性短鳍花鳉(*Poecilia mexicana*)更偏好与自己性格类似的雄性^[51]。在本研究中,发现高体鳊鱼个性行为与偏好之间的关联具有很大的性别差异,胆大的雌性高体鳊鱼更偏好体型较大或较活跃的异性个体,此外胆大、攻击性高的雌性高体鳊鱼也更偏好体型较大或较活跃性的同性个体;但雄鱼所有的个性指标均与偏好(包括同性和异性)不相关。

胆大的雌性高体鳊鱼更偏好体型较大或较活跃的异性个体较好理解,因为体型更大或活跃性更高可能意味着后代更高的存活率^[20],这类雄性也有更高的可能性会为雌性提供保护或资源^[52-54];同时因为这类雌性个体本身具有较高的攻击性(勇敢性与攻击性正相关),其选择体型较大或较活跃的异性个体后遭遇配偶攻击行为的几率较小。较为意外的是胆大、攻击性高的雌性高体鳊鱼同时也更偏好体型较大或较活跃性的同性个体,这可能因为鳊鱼本身为喜好集群的鱼类^[55],再加上雌性个体本身体型较小,选择与自己个性、大小接近的同伴合作共同完成各种生命活动时可能会具有更高的协调性^[46,48]。另外比较有意思的是与雌鱼不同,雄鱼所有的个性指标均与偏好不相关。综合雄鱼对刺激鱼偏好的整体水平,至少体型的大小是性选择或对同性同伴选择的重要依据。但可能雄鱼无论对异性还是同性个体的偏好都较为集中,即无论自身个性如何,均集中偏好小个体的同性或异性,进而导致了关联的丧失。这或许与雌鱼较强的攻击性以及雄鱼较强的性内竞争水平有关。至少根据“雄性更高标准”原则,小个体的雌性是较受雄性欢迎的类型^[56-58],但更多的内在机制有待深入研究。

参考文献(References):

- [1] Bouchard T J, Loehlin J C. Genes, evolution, and personality. *Behavior Genetics*, 2001, 31(3): 243-273.
- [2] Stamps J, Groothuis T G G. The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 2010, 85(2): 301-325.
- [3] 李秦蕾, 刘香, 张宁, 夏静怡, 郑雪丽, 夏继刚. 两种生态相关猎物鱼个性的种间差异及其捕食者效应. *水生生物学报*, 2022, 46(6): 788-795.
- [4] 曾令清, 付世建, 曹振东. 鲫幼鱼(*Carassius auratus*)标准代谢个体差异与力竭后代谢特征及行为的关联. *生态学报*, 2016, 36(6): 1746-1755.
- [5] Godin J G J, Valdron Clark K A. Risk-taking in stickleback fishes faced with different predatory threats. *Écoscience*, 1997, 4(2): 246-251.
- [6] 曾令清, 付成, 奚露, 彭姜岚, 付世建. 鳊幼鱼能量代谢和个性行为的个体变异及表型关联. *生态学报*, 2017, 37(14): 4807-4816.
- [7] Réale D, Reader S M, Sol D, McDougall P T, Dingemanse N J. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 2007, 82(2): 291-318.
- [8] 李武新, 孙春艳, 曾令清. 鱼类个性测定方法研究进展. *生态学杂志*, 2021, 40(2): 544-558.
- [9] Biro P A, Stamps J A. Do consistent individual differences in metabolic rate promote consistent individual differences in behavior? *Trends in Ecology & Evolution*, 2010, 25(11): 653-659.

- [10] Andersson M, Simmons L W. Sexual selection and mate choice. *Trends in Ecology & Evolution*, 2006, 21(6): 296-302.
- [11] Cornuau J H, Rat M, Schmeller D S, Loyau A. Multiple signals in the palmate newt: ornaments help when courting. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2012, 66(7): 1045-1055.
- [12] Gomez D, Richardson C, Lengagne T, Plenet S, Joly P, Léna J P, Théry M. The role of nocturnal vision in mate choice: females prefer conspicuous males in the European tree frog (*Hyla arborea*). *Proceedings Biological Sciences*, 2009, 276(1666): 2351-2358.
- [13] Richardson C, Lengagne T. Multiple signals and male spacing affect female preference at cocktail parties in treefrogs. *Proceedings Biological Sciences*, 2010, 277(1685): 1247-1252.
- [14] Santacà M, Devigili A, Gasparini C. Timing matters: female receptivity and mate choice in the zebrafish (*Danio rerio*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2022, 76(11): 1-10.
- [15] Sargent R C, Gross M R, Van Den Berghe E P. Male mate choice in fishes. *Animal Behaviour*, 1986, 34(2): 545-550.
- [16] 廖彩萍, 曾燊, 唐琼英, 刘焕章. 高体鲮的性选择问题研究. *水生生物学报*, 2013, 37(6): 1112-1117.
- [17] Bierbach D, Sommer-Trembo C, Hanisch J, Wolf M, Plath M. Personality affects mate choice: bolder males show stronger audience effects under high competition. *Behavioral Ecology*, 2015, 26(5): 1314-1325.
- [18] Godin J G, Dugatkin L A. Female mating preference for bold males in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1996, 93(19): 10262-10267.
- [19] Iglesias-Carrasco M, Brookes S, Kruuk L E B, Head M L. The effects of competition on fitness depend on the sex of both competitors. *Ecology and Evolution*, 2020, 10(18): 9808-9826.
- [20] Chen B J, Liu K, Zhou L J, Gomes-Silva G, Sommer-Trembo C, Plath M. Personality differentially affects individual mate choice decisions in female and male Western mosquitofish (*Gambusia affinis*). *PLoS One*, 2018, 13(5): e0197197.
- [21] 张宁, 夏继刚. 不同生活史阶段高体鲮化学预警通讯及其环境依赖性. *中国水产科学*, 2021, 28(10): 1303-1310.
- [22] 夏继刚, 刘香, 黄艳. 高体鲮化学预警响应与“个性”行为的关联. *生态学报*, 2019, 39(17): 6425-6432.
- [23] 高智晟, 赵文阁, 彭一良. 黑龙江省鲮属 (*Rhodeus*) 鱼类分布新记录——高体鲮. *哈尔滨师范大学自然科学学报*, 2019, 35(1): 84-86.
- [24] Lacasse J, Aubin-Horth N. A test of the coupling of predator defense morphology and behavior variation in two threespine stickleback populations. *Current Zoology*, 2012, 58(1): 53-65.
- [25] 廖彩萍, 陈宜瑜, 刘焕章. 有效性比对高体鲮领域鱼行为的影响. *中国鱼类学会 2008 学术研讨会论文摘要汇编*. 南昌, 2008: 162-163.
- [26] Archard G A, Braithwaite V A. Increased exposure to predators increases both exploration and activity level in *Brachyrhaphis episcopi*. *Journal of Fish Biology*, 2011, 78(2): 593-601.
- [27] Tang Z H, Huang Q, Wu H, Kuang L, Fu S J. The behavioral response of prey fish to predators: the role of predator size. *PeerJ*, 2017, 5: e3222.
- [28] Muraco J J, Aspbury A S, Gabor C R. Does male behavioral type correlate with species recognition and stress? *Behavioral Ecology*, 2014, 25(1): 200-205.
- [29] Harris S, Ramnarine I W, Smith H G, Pettersson L B. Picking personalities apart: estimating the influence of predation, sex and body size on boldness in the guppy *Poecilia reticulata*. *Oikos*, 2010, 119(11): 1711-1718.
- [30] Cote J, Fogarty S, Weinersmith K, Brodin T, Sih A. Personality traits and dispersal tendency in the invasive mosquitofish (*Gambusia affinis*). *Proceedings Biological Sciences*, 2010, 277(1687): 1571-1579.
- [31] Baldauf S A, Kullmann H, Thünken T, Winter S, Bakker T C M. Computer animation as a tool to study preferences in the cichlid *Pelvicachromis taeniatus*. *Journal of Fish Biology*, 2009, 75(3): 738-746.
- [32] Chouinard-Thuly L, Gierszewski S, Rosenthal G G, Reader S M, Rieucou G, Woo K L, Gerlai R, Tedore C, Ingley S J, Stowers J R, Frommen J G, Dolins F L, Witte K. Technical and conceptual considerations for using animated stimuli in studies of animal behavior. *Current Zoology*, 2017, 63(1): 5-19.
- [33] Sih G C, Tang X S. Dual scaling damage model associated with weak singularity for macroscopic crack possessing a micro/mesoscopic Notch tip. *Theoretical and Applied Fracture Mechanics*, 2004, 42(1): 1-24.
- [34] Koolhaas J M, Korte S M, De Boer S F, Van Der Vegt B J, Van Reenen C G, Hopster H, De Jong I C, Ruis M A, Blokhuis H J. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 1999, 23(7): 925-935.
- [35] 张婧, 付世建, 夏继刚. 鱼类“个性”行为及其研究进展. *生态学杂志*, 2017, 36(12): 3623-3628.
- [36] Chichinadze K, Chichinadze N, Gachechiladze L, Lazarashvili A, Nikolaishvili M. Physical predictors, behavioural/emotional attributes and neurochemical determinants of dominant behaviour. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 2014, 89(4): 1005-1020.
- [37] Bolnick D I, Amarasekare P, Araújo M S, Bürger R, Levine J M, Novak M, Rudolf V H W, Schreiber S J, Urban M C, Vasseur D A. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 2011, 26(4): 183-192.

- [38] Bolnick D I, Svanbäck R, Fordyce J A, Yang L H, Davis J M, Hulsey C D, Forister M L. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist*, 2003, 161(1): 1-28.
- [39] Wallace K J, Rausch R T, Ramsey M E, Cummings M E. Sex differences in cognitive performance and style across domains in mosquitofish (*Gambusia affinis*). *Animal Cognition*, 2020, 23(4): 655-669.
- [40] Michelangeli M, Cote J, Chapple D G, Sih A, Brodin T, Fogarty S, Bertram M G, Eades J, Wong B B M. Sex-dependent personality in two invasive species of mosquitofish. *Biological Invasions*, 2020, 22(4): 1353-1364.
- [41] Paull G C, Filby A L, Giddins H G, Coe T S, Hamilton P B, Tyler C R. Dominance hierarchies in zebrafish (*Danio rerio*) and their relationship with reproductive success. *Zebrafish*, 2010, 7(1): 109-117.
- [42] 朱玉蓉, 刘焕章. 中华鳊鱼空间认知能力的性别差异. *华中农业大学学报*, 2016, 35(4): 82-86.
- [43] Rambo C L, Mocelin R, Marcon M, Villanova D, Koakoski G, de Abreu M S, Oliveira T A, Barcellos L J G, Piato A L, Bonan C D. Gender differences in aggression and cortisol levels in zebrafish subjected to unpredictable chronic stress. *Physiology & Behavior*, 2017, 171: 50-54.
- [44] Harrison L M, Noble D W A, Jennions M D. A meta-analysis of sex differences in animal personality: no evidence for the greater male variability hypothesis. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 2022, 97(2): 679-707.
- [45] Bloch A N, Estela V J, Leese J M, Itzkowitz M. Male mate preference and size-assortative mating in convict cichlids: a role for female aggression? *Behavioural Processes*, 2016, 130: 81-85.
- [46] Laubu C, Schweitzer C, Motreuil S, Louâpre P, Dechaume - Moncharmont F. Mate choice based on behavioural type: do convict cichlids prefer similar partners? *Animal Behaviour*. 2017, 126: 281-291.
- [47] Gagliardi-Seeley J L, Itzkowitz M. Male size predicts the ability to defend offspring in the biparental convict cichlid *Archocentrus nigrofasciatus*. *Journal of Fish Biology*, 2006, 69(4): 1239-1244.
- [48] Gabriel P O, Black J M. Behavioural syndromes, partner compatibility and reproductive performance in Steller's jays. *Ethology*, 2012, 118(1): 76-86.
- [49] Ihle M, Kempenaers B, Forstmeier W. Fitness benefits of mate choice for compatibility in a socially monogamous species. *PLoS Biology*, 2015, 13(9): e1002248.
- [50] Ariyomo T O, Watt P J. Disassortative mating for boldness decreases reproductive success in the guppy. *Behavioral Ecology*, 2013, 24(6): 1320-1326.
- [51] Sommer-Trembo C, Bierbach D, Arias-Rodriguez L, Verel Y, Jourdan J, Zimmer C, Riesch R, Streit B, Plath M. Does personality affect premating isolation between locally-adapted populations? *BMC Evolutionary Biology*, 2016, 16: 138.
- [52] Bisazza A. Male competition, female mate choice and sexual size dimorphism in poeciliid fishes. *Marine Behaviour and Physiology*, 1993, 23(1/2/3/4): 257-286.
- [53] Plath M. Male mating behavior and costs of sexual harassment for females in cavernicolous and extremophile populations of Atlantic mollies (*Poecilia mexicana*). *Behaviour*, 2008, 145(1): 73-98.
- [54] Schlupp I, McNab R, Ryan M. Sexual harassment as a cost for molly females: bigger males cost less. *Behaviour*, 2001, 138(2): 277-286.
- [55] 柏杨. 几种鲤科鱼类集群行为及数值辨别能力的研究[D]. 重庆: 重庆师范大学, 2017: 1-47.
- [56] Courtiol A, Raymond M, Godelle B, Ferdy J B. Mate choice and human stature: homogamy as a unified framework for understanding mating preferences. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 2010, 64(8): 2189-2203.
- [57] Gillis J S, Avis W E. The male-taller norm in mate selection. *Personality and Social Psychology Bulletin*, 1980, 6(3): 396-401.
- [58] Stulp G, Buunk A P, Pollet T V, Nettle D, Verhulst S. Are human mating preferences with respect to height reflected in actual pairings? *PLoS One*, 2013, 8(1): e54186.