

# SAE生物学应用：性别展开的余项结构——同性性行为的跨纲非适应性模型

Han Qin (秦汉) ORCID: 0009-0009-9583-0018

## 摘要

本文将Self-as-an-End (SAE) 框架应用于生物性别决定领域，聚焦于同性性行为 (same-sex sexual behavior, SSB) 中与性别分化机制直接相关的配对行为子集。本文提出性别不是DNA的直接读出，而是5DD (复制律) 信息经由7DD (分化律) 展开至8DD (繁殖律) 的物理过程结果。物理过程必然携带余项 (remainder)，这一余项在行为层面可表现为排他性同性配对偏好。本文通过比较四种性别决定机制 (哺乳动物XY系统、鸟类ZW系统、爬行动物温度决定系统、鱼类社会信号系统) 及展开可逆性的跨纲连续谱，论证SSB不是统一现象，而是展开余项在不同固化条件下的不同表现形态。本文进一步区分8DD展开层面的配对行为与9DD社会博弈层面的展示行为，并通过野生种群与人工环境的对比，将生存压力识别为余项表达率的重要调控变量之一。本文提出四项非平凡预测，以预测-数据-证伪条件的格式呈现，并以现有跨纲数据检验其支持程度。

## 第一章 问题的提出

生物学对同性性行为 (same-sex sexual behavior, SSB) 的研究面临一个根本性的范畴困难：超过1500个物种中观察到了SSB，但这些行为被统一归入同一个描述范畴，仿佛它们共享同一个成因。这种统一命名遮蔽了一个结构性差异——不同物种的性别决定机制完全不同，它们的SSB未必来自相同的生物学层面。

现有文献中的SSB是一个非常宽的操作性范畴，通常包括短暂的求偶行为 (courtship)、mounting、生殖器接触、交配行为和长期配对 (pair bonding) 等异质行为。跨哺乳动物比较还显示，SSB与社会性 (sociality) 等变量存在系统关联。本文不试图给出SSB的统一机制，而是聚焦于其中一个特定子集：与性别分化机制直接相关的排他性同性配对偏好 (exclusive same-sex partner preference, ESSP) ——即在有异性可选的条件下仍然选择同性配偶的稳定行为模式。

SAE框架提供了一个切入这一子集的视角。在SAE的DD序列中，性别的形成涉及三个层次：5DD (复制律) 提供DNA层面的遗传信息，7DD (分化律) 将同质细胞分化为异质组织和器官，8DD (繁殖律) 将分化的结果组织为具有繁殖功能的性别结构。性别不是5DD的直接读出，而是5DD信息经由7DD展开至8DD的过程产物。

这个展开过程是物理过程。物理过程有误差率。凿构循环 (chisel-construct cycle) 的核心命题是：任何构 (construct) 都必然产生余项 (remainder)。性别展开作为一个构，其余项不是病理，不是缺陷，而是凿构过程的结构性子产品。

本文的核心论点是：SSB中与性别分化最直接相关的那一部分 (即ESSP)，最好被理解为性别展开余项的行为显影 (behavioral manifestation of unfolding remainder)。其具体形态取决于三个结构变量——展开路径的主动/默认不对称性，展开过程的可逆/不可逆程度，以及包括生存压力在内的多种环境因素对余项表达率的调控。不同物种在这三个变量上的位置不同，因此它们的ESSP分布模式不同。

问"SSB为什么存在"就像问"雕刻为什么产生碎屑"——答案不在碎屑的用途里，在雕刻这个动作的结构里。

这是一个准主体条件问题 (quasi-subject-condition problem)。本文分析的对象是没有13DD (self) 的生物——它们有凿构循环在运作，有8DD的展开方向，有9DD的选择压力，但没有self来观察或抵抗自身的凿构过程。在这些准主体中，ESSP不是需要被解释的"反常现象"，而是性别展开过程本身的结构性子属性。将分析扩展至具有真正主体性 (13DD及以上) 的物种需要引入额外的DD层变量，这超出本文范围。

## 第二章 二维结构：基础层与涌现层

### 2.1 基础层：5DD→7DD→8DD的展开路径

性别的形成是一个有序的展开过程。受精卵在DD序列上处于6DD (自维持律)，携带来自父母双方的5DD信息 (基因组合)。着床后，胚胎开始走7DD (分化律) ——从同质的细胞团分化出三胚层，继而分化出器官。性别分化是7DD展开过程中的一个特定阶段，其结果被组织为8DD (繁殖律) 的结构——性腺、生殖管道、外

生殖器，以及与配偶偏好相关的神经分化。

这个展开过程的关键特征是：它不是一步完成的。从5DD信息到8DD结构，中间经过多个环节，每个环节都是独立的物理化学过程，每个过程都有自己的误差分布。

以哺乳动物为例。5DD层面的信息是性染色体组合（XX或XY）。但从XY到"雄性身体"之间至少经过以下步骤：Y染色体上的SRY基因被激活，SRY蛋白驱动未分化性腺发育为睾丸，睾丸分泌睾酮和AMH，睾酮在靶组织中被转化为DHT，DHT驱动外生殖器男性化。与此并行但时间窗不同的是，睾酮通过血脑屏障进入大脑后，经芳香化酶（aromatase）转化为雌二醇（estradiol），驱动特定脑区（如性二态核SDN-POA等与配偶偏好相关的神经结构）的性别分化。每一步都是独立的物理化学过程。

身体的性别化和与配偶偏好相关的神经分化共享激素来源，但时间窗口不同，靶组织的受体表达水平不同，局部酶活性的空间分布也不均匀。这就构成了两个并行但相对独立的展开过程。两个独立过程之间的不同步——身体完成了男性化但配偶偏好相关神经回路的分化程度不同——就是展开余项的核心来源。

需要强调的是，当代神经科学越来越强调：性别差异行为并非由两套完全分离的"雄性脑/雌性脑"模块产生，而是经由共享神经回路的差异性调制、激素水平、性染色体效应及发育时序共同塑形。本文所述的"展开不同步"指的不是两套离散脑型之间的错配，而是配偶偏好相关神经回路的性别化程度在连续轴上偏离了与身体性别相匹配的典型位置。

## 2.2 涌现层：展开余项的行为表现

基础层的展开余项（身体性别化与配偶偏好相关神经分化的不同步）在涌现层表现为行为偏好的偏移。一个身体完全男性化但配偶偏好神经回路分化程度偏低的个体，其性吸引方向会偏离"典型雄性"模式。这种偏移在行为上被观察为SSB。

涌现层的关键洞察是：配偶选择方向跟随的是神经回路的性别化方向，不是身体的性别方向。在"典型"个体中，两者一致，因此这个区分不可见。只有当基础层的两个展开过程不同步时，两者的分离才在行为上显现。

这意味着"同性性行为"这个描述本身是从身体层面出发的外部观察。从配偶偏好神经回路的角度看，一个该回路偏向雌性分化方向的身体雄性个体追求雄性，在其自身的神经机制中与一个典型雌性个体追求雄性没有本质区别——两者都是同一方向的神经回路驱动的配偶选择。"同性"只是身体层面的描述，不是神经机制层面的描述。

## 2.3 基础层的三个结构变量

基础层的展开余项不是均匀分布的。它受三个结构变量的调控：

第一个变量：主动路径与默认路径的不对称性。

在许多物种中，性别展开不是对称的——一个方向是"默认路径"（不需要额外信号即可完成），另一个方向是"主动路径"（需要额外的激素或基因信号主动驱动）。主动路径涉及更多步骤，每多一步就多一个误差位置。因此，主动路径的展开误差率系统性地高于默认路径。

第二个变量：展开过程的可逆性。

在某些物种中（如许多鱼类），性别展开是可逆的——一个个体可以在生命周期中从一个性别转变为另一个性别。在另一些物种中（如哺乳动物和鸟类），性别展开在胚胎期完成后即被高度固化。展开可逆的物种中，余项可以通过重新展开被修正；展开高度固化的物种中，余项成为长期稳定的结构。需要注意的是，即使在哺乳动物中，配偶偏好相关的神经回路在成年期仍然受到激素水平的动态微调（activational effects），因此"不可逆"指的是性腺和生殖结构的硬件层面，而行为神经回路在软件层面保留了一定程度的环境依赖性灰度游移。

第三个变量：环境因素对余项表达的调控。

展开余项是基础层的结构属性，但余项是否在行为上表达，取决于多种环境因素，其中9DD选择压力（生存压力）是重要的调控变量之一。在生存条件极端严酷的物种中，不配对的代价是个体死亡或后代死亡，生存压力压缩了余项的表达空间——余项仍然存在于神经分化层面，但被压抑在行为层面之下。其他调控因素包括但不限于：种群性别比、配偶可得性、社会密度、繁殖成本等。

因此，观察到的ESSP频率不等于展开余项的大小。 $ESSP频率 = 余项大小 \times$

表达率，而表达率被多种环境因素共同调控。这一区分对于正确解读跨物种SSB数据至关重要。

# 第三章 领域特有区分

## 3.1 四种性别决定机制

生物界存在多种性别决定机制，每一种对应不同的5DD→8DD展开路径。



哺乳动物的XX/XY系统。

默认路径是雌性化。XX个体沿默认路径发育为雌性，不需要额外的主动信号。XY个体需要SRY基因启动主动的雄性化程序。因此哺乳动物中雄性化是主动路径，预测雄性的展开误差率高于雌性。现有数据方向一致：绵羊中约8-10%的公羊表现出排他性同性偏好（在有母羊可选的情况下仍只选择公羊）。这是本文分析框架中最干净的ESSP样本——排他性偏好在受控条件下被反复验证，且这些公羊的性二态核（oSDN）体积显著小于异性偏好公羊，为“配偶偏好神经分化程度的连续性”提供了直接的神经解剖学证据。母羊的排他性同性偏好缺乏对等的系统性研究，数据缺口本身暗示了现象的不对称性。

鸟类的ZZ/ZW系统。

结构反转。雄性ZZ是同型染色体，雌性ZW是异型染色体。默认路径是雄性化，雌性化需要W染色体上的基因主动驱动。因此鸟类中雌性化是主动路径，预测雌性的展开误差率高于雄性。目前鸟类缺乏与绵羊公羊对等的ESSP系统研究数据（即在受控条件下、有异性可选时仍排他性选择同性的个体频率）。信天翁种群中31%的雌性-雌性配对是重要的现场数据，但该种群性别比显著偏向雌性（59%为雌性），因此这一比例首先反映的是性别比偏斜条件下的替代配对策略，不能作为展开误差率不对称的主要证据。鸟类ESSP的系统性量化仍是该领域的重大数据缺口。

爬行动物的温度决定系统（TSD）。

一些爬行动物（鳄鱼、海龟、部分蜥蜴）的性别由孵化温度决定，不依赖性染色体。在这种系统中，外部温度信号与内部遗传阈值机制共同作用于性别分化。当两种信号方向一致时，分化干净；当两种信号存在冲突（如温度驱动向一个方向，遗传阈值驱动向另一个方向）时，展开余项增大。澳大利亚杰基龙蜥（*Amphibolurus muricatus*）的数据直接支持这一机制：该物种的性别决定被认为处于经典TSD与隐性遗传影响之间，卵睾体（ovotestis，同时含有卵巢和睾丸组织）的出现率在不同温度下显著不同——24°C时36%（4/11），34°C时45%（5/11），28°C时14%（2/14）。研究者将这一模式解释为温度信号与遗传阈值之间的冲突（cryptic genetic influence under thermal override），而非简单的“中间温区最不确定”。两端温度下的高ovotestis率表明：当外部热信号与内部遗传阈值的冲突最强时，分化的中间态最多。

鱼类的社会信号系统。

许多鱼类的性别由社会信号决定，且在生命周期中可以逆转。小丑鱼（protandry，雄性转雌性）在群体中最大的雌性死亡后，最大的雄性会转变为雌性。清洁工濑鱼（*Labroides dimidiatus*，protogyny）在失去雄性后，最大的雌性会转变为雄性。关键数据来自清洁工濑鱼的野外操作实验（56条寡居雄性，48对单配偶配对）：当同性配对发生时（雄性-雄性配对），较小的个体自动进入“雌性位置”并开始变性——同性配对本身触发了展开过程的重新启动，配对自动向异性方向转化。

## 3.2 展开可逆性的连续谱

四种性别决定机制分布在一条“展开可逆性”的连续谱上：

最高可逆性：鱼类的社会信号系统。

性别可以在生命周期中逆转。展开余项可以通过重新展开自我修正。清洁工濑鱼数据确认：同性配对在发育上是不稳定的，因为内分泌/性腺系统随时准备将配对向异性方向转化。稳定而长期的排他性同性配偶偏好在这类物种中应显著更少见，因为系统保留了向异性功能结构再展开的能力。小丑鱼的功能性雄性甚至天然携带卵睾体（同时含卵巢和睾丸组织），这不是病理而是维持变性能力的正常结构。

中等可逆性：部分两栖动物。

有些蛙类在蝌蚪期按遗传性别发育，但在特定环境条件下成体可以逆转性别。这种逆转不如鱼类灵活，但仍然保留了一定的修正空间。

低可逆性：爬行动物的TSD系统。

性别由孵化温度一次性决定，但孵化期间温度与遗传阈值的冲突可能导致不完全的性别化。杰基龙蜥在冲突条件下的高卵睾体率（36-45%）表明双通道信号冲突产生了大量中间态个体。一旦孵化完成，性别通常不可逆。

高度固化：鸟类和哺乳动物。

性别展开在胚胎期完成后，性腺和生殖结构高度固化，成体无法自然逆转性别。展开余项在硬件层面成为长期稳定的结构性属性。但需要注意，即使在物种中，配偶偏好相关的行为神经回路在成年期仍受到循环激素水平的动态调制（activational effects）。因此，“高度固化”的物种在硬件（性腺、生殖结构）层面不可逆，但在软件（行为神经回路的活性状态）层面保留了一定的环境依赖性微调空间。这意味着即使在哺乳动物中，配偶偏好的行为表达也不是完全刚性的，而是在一个由发育期组织化效应（organizational effects）确定的范围内，受到成年期激活效应（activational effects）的微调。

这条连续谱的核心预测是：展开可逆性越低的物种，排他性同性配偶偏好作为稳定行为模式出现的概率越高。因为余项无法被修正，只能以行为偏移的形式长期存在。

## 3.3 行为层面性别化灰度与角色分配

性别不是二元的。无论是身体的性别化还是配偶偏好神经回路的性别化，结果都是一个连续值，而不是离散的两个终态。

在展开高度固化的物种中，当两个身体同性但神经回路性别化灰度不同的个体形成同性配对时，它们之间的行为角色分配（主动方/接受方）反映的是两个灰度值的相对差，而不是任何一方的绝对属性。角色不在个体上，在关系的灰度差中。

阔角粉甲虫（*Gnatocerus cornutus*）的系统研究提供了定量数据：311对雄性配对中，82%表现出SSB行为，71%的配对呈现固定角色（一方始终为主动方）。关键发现是：角色固定的配对攻击性显著低于角色互换的配对。这正是灰度差模型的预测——灰度差大的配对迅速建立角色，灰度差小的配对持续争夺位置，因此攻击性更高。另一个发现是：体型差异未能显著解释角色分配，这意味着角色不来自外部可见的物理属性，而来自某个内在变量。

清洁工懒鱼的数据从另一个角度提供参照：同性配对中较小的个体自动进入“雌性位置”，体型在鱼类中充当了灰度的直接代理变量（鱼类的体型与社会性别直接挂钩）。

需要限定的是，灰度差模型作为角色分配的主要决定因素，最适用于9DD社会博弈不显著的低社会复杂性物种（如甲虫、鱼类）。在社会性高度复杂的物种中（如灵长类），9DD的权力等级维度可能反向覆盖8DD的灰度分配——SSB中的角色可能更多地反映当前的社会支配关系，而非神经回路性别化灰度的相对差异。

### 3.4 展示行为不是同性性行为

本文引入的一个领域特有区分是：9DD的展示行为与8DD的配对行为不是同一个现象，不应被归入同一个统计。

南极王企鹅的数据揭示了这一区分的必要性。在凯尔盖朗群岛的研究中，53对DNA验证的展示期配对中，26.4%为雄性-雄性配对，1.9%为雌性-雌性配对。但在75对已确认配对关系的个体中，雄性-雄性仅1.3%，雌性-雌性仅1.3%。展示期SSB与配对期SSB相差一个数量级。

展示行为是9DD层面的社会博弈——一个体在竞争场中展示自身质量，争夺的是社会注意力和位置，对象是整个社会场，不是特定的配对目标。异性恋个体之间也进行展示竞争，这与性取向无关。王企鹅的研究者本身也确认：展示期雄性-雄性互动是交配搜索生态的一部分，而非稳定配对。同性展示的雄性后来与雌性配对的速度显著慢于异性展示的雄性——这更可能反映的是展示竞争中的位置劣势，而非配偶偏好方向。

因此，现有SSB研究中大量被计为“同性性行为”的数据实际上是9DD展示行为而非8DD配对行为。一旦剥离展示行为，真正的8DD层配对SSB数据量将大幅缩水，但剩下的数据才是对展开余项的干净测量。这一方法论区分是正确解读跨物种SSB频率数据的前提。

### 3.5 野生种群与人工环境：环境因素对表达率的调控

同一物种在不同环境条件下的ESSP频率差异，揭示了环境因素对余项表达率的调控作用。

企鹅提供了一个引人注目的对照。野生王企鹅的配对层SSB为1.3%（凯尔盖朗群岛，75对配对中各1对雄性-雄性和雌性-雌性）。而在动物园环境中，同性配对比例上升：伦敦动物园的洪堡企鹅在93只个体（性别比大致平衡）的种群中，34对筑巢配对中有3对为同性配对（约9%）。日本16个主要水族馆和动物园中报告了20对同性企鹅配对。纽约中央公园动物园、柏林动物园、丹麦欧登塞动物园、悉尼水族馆、伦敦水族馆、瓦伦西亚海洋馆均报告了同性配对。

这一频率差异的解释不应简单化为单一因素。野生环境与动物园环境之间同时变化了多个变量：生存压力（野生企鹅面临极端严酷的繁殖条件，不配对或错误配对的代价极高）、配偶可得性（动物园种群规模小，个体选择范围受限）、社会密度（动物园中空间约束不同）、以及观察机会（动物园中行为更容易被系统观测）。本文提出，9DD层面的生存压力是这些变量中一个结构性重要的因素——它直接压缩了余项的行为表达空间。但我们承认，现有数据尚不足以将生存压力从其他协变量中完全分离。

然而，一条证据暗示生存压力的作用不可忽略：德国不来梅港动物园试图通过引入雌性企鹅来拆散三对雄性同性配对，但未能成功——园方评价这些配对之间的关系“太强了”。这不是机会性的临时行为，而是8DD层面的真实偏好表现：有异性可选也不换。这与绵羊中8-10%排他性同性偏好公羊在结构上同构。

因此，正确解读跨物种ESSP数据，需要区分余项的大小（由遗传和发育机制决定的基础层属性）与余项的行为表达率（由生存压力、性别比、配偶可得性、社会密度、繁殖成本等多种环境因素共同调控）。野生种群的SSB频率可能系统性地低估展开余项的真实大小。

## 第四章 殖民与涵育

### 4.1 殖民形态

殖民（colonization）在本领域有三种典型形态。



第一种：范畴殖民。

用统一标签（“同性恋”SSB）将结构上完全不同的现象压平为同一个范畴。哺乳动物中雄性的排他性同性偏好、鸟类中雌性偏斜种群的同性配对育雏、倭黑猩猩中用于社会联盟的泛性接触、甲虫中用于建立支配等级的同性mounting——这些被归入同一个标签“SSB”，但它们的DD层来源完全不同。前者是8DD展开余项的行为表现，第二者是性别比偏斜下的替代配对策略，第三者是9DD以上社会博弈层面的行为策略，第四者是等级竞争的替代形式。统一命名将四种不同层面的现象压缩为一种，遮蔽了真实机制。

第二种：“自然/不自然”框架的殖民。

将生物行为按照“正常繁殖功能”来评判，把一切不直接服务于繁殖的行为归为“反常”或“需要特殊解释的悖论”。这种框架预设了8DD的繁殖功能是性行为的唯一“合法”功能，然后把不服从这个预设的行为全部归入“有待解释的例外”。这是制度层对个体层的典型殖民形式——用单一功能定义压缩了行为的多维结构。

第三种：9DD生存压力对8DD余项表达的殖民。

这是最原始的殖民形态，发生在个体行为层面。没有13DD（self）的生物中，6DD（活着）和8DD（繁殖）是最高指令。9DD的选择压力说“不配对就死”，个体没有任何层面的资源来说“不，我要按自己的方向来”。余项被压下去不是因为余项不在，是因为没有self来替余项说话。企鹅的野生-动物园对比提示了这种殖民的可能存在：同一物种在不同压力条件下，ESSP的行为表达率出现了显著差异。

## 4.2 涵育形态

涵育（cultivation）意味着承认展开过程必然产生余项，余项不是需要被消除的病理，而是凿构循环的结构性属性。

具体而言，涵育要求三个认知转换。

第一，从“为什么SSB存在”到“SSB以什么结构存在”。前者预设了SSB需要特殊解释（为什么偏离了“正常”），后者把SSB当作展开余项的行为表现来分析其内部结构。

第二，从统一范畴到结构区分。不同物种的SSB来自不同的DD层，应该被分别分析。一个有效的分析框架至少需要区分：（a）8DD展开余项导致的排他性同性配偶偏好（如绵羊公羊、动物园企鹅），（b）9DD社会博弈层面的展示行为（王企鹅展示期的雄性-雄性互动），（c）等级竞争的替代形式（阔角粉甲虫的支配mounting），（d）性别比偏斜下的替代配对策略（信天翁的同性育雏），（e）展开可逆物种中的过渡性配对（清洁工懒鱼的自动变性配对）。

第三，从“解释反常”到“预测分布”。SAE框架不追问“为什么有些个体是这样的”，而是预测展开余项在不同物种中的分布模式——哪些物种的余项更大，哪些物种的余项被表达，以及为什么。

# 第五章 理论定位

## 5.1 与“祖先无差别交配”假说的对话

2019年发表于Nature Ecology & Evolution的一项研究提出了“祖先无差别性行为”假说（ancestral condition of indiscriminate sexual behaviors）：早期动物可能不区分交配对象的性别，性别选择性是后来随着两性形态差异和识别能力的演化才发展出来的。按这个假说，SSB不是需要解释的“偏离”，而是祖先状态的残留。

SAE框架与这一假说有结构性的共鸣：两者都拒绝将SSB视为“反常”。但SAE提供了更精确的机制。“祖先无差别”假说在描述层面是正确的，但它没有解释为什么不同物种的SSB分布模式不同——如果SSB只是祖先残留，那它应该在所有物种中均匀衰减，但事实上不同物种的SSB频率和形态差异巨大。SAE的展开余项模型解释了这种差异：不同物种的性别决定机制不同，展开路径的不对称性不同，可逆性不同，环境因素对表达率的调控不同，因此余项的大小和表现形式不同。

## 5.2 与“适应性解释”路线的对话

大量研究试图为SSB寻找适应性功能：社会联盟、等级建立、亲缘利他、同性育雏提高后代存活率，等等。这些解释各自在特定物种中得到了数据支持。

SAE框架不否认这些功能性解释，但指出它们混淆了两个不同的问题。SSB作为行为可以被9DD以上的社会博弈层面征用为功能性策略，但这并不意味着SSB的起源在9DD层面。展开余项是8DD层面的结构性属性，它先于任何功能性征用而存在。一些物种的社会系统将这个余项征用为社会工具（倭黑猩猩的约60%雌性间性行为），另一些物种的社会系统对这个余项没有征用（绵羊中8-10%排他性同性偏好的公羊不服务于任何可见的社会功能）。适应性解释描述的是9DD对8DD余项的二次利用，不是余项本身的成因。

本文聚焦的ESSP子集恰恰是那些不易被适应性框架吸收的行为——在有异性可选的情况下仍排他性地选择同性的个体。这些个体的行为不服务于社会联盟（因为是排他性的，不是策略性的），不服务于等级建立（因为持

续存在，不随社会情境变化），不服务于替代育雏（因为放弃了异性配偶机会）。它们是展开余项最干净的行为显影。

### 5.3 与发育生物学的对话

组织化-激活化假说（organizational-activational hypothesis）是性别分化领域的主流框架：胚胎期的激素“组织”与配偶偏好相关的神经结构（高度固化），成体期的激素“激活”已经组织好的神经回路。这个假说与SAE框架高度兼容——“组织”对应7DD→8DD的展开过程，“激活”对应展开结果在行为层面的涌现。

SAE框架对这个假说的补充在于两点。第一，它将“组织”阶段明确定位为凿构过程，该过程必然产生余项。组织化-激活化假说描述了展开的机制，SAE框架补充了展开必然不完美这一结构性约束。绵羊公羊的数据提供了直接证据：排他性同性偏好公羊的性二态核（oSDN）体积显著小于异性偏好公羊，表明配偶偏好神经分化的连续性及其与展开余项的关联。第二，SAE框架通过引入展开可逆性的连续谱，将组织化-激活化假说的适用范围明确定位：该假说描述的是展开高度固化物种（哺乳动物、鸟类）的情况，对展开可逆的物种（变性鱼类）不完全适用——在后者中，“组织”不是一次性的高度固化过程，而是可以被社会信号重新触发。

## 第六章 非平凡预测

### 预测一：展开可逆性越高，排他性同性配偶偏好越少见

#### 【预测】

在性别展开可逆的物种中，展开余项可以通过重新展开自我修正。因此，在可以自然变性的鱼类中，稳定而长期的排他性同性配偶偏好应显著少见。SSB在这类物种中如果存在，应主要是过渡性的（变性完成前的暂时行为）或社会性的（与展开余项无关的9DD行为）。

#### 【现有数据支持】

清洁工濑鱼的野外操作实验直接支持这一预测。同性配对事件发生了（56条寡居雄性中出现了至少4例雄性-雄性配对），但配对在发育上是不稳定的——较小的雄性开始变性，配对自动向异性方向转化。同时，小丑鱼的功能性雄性天然携带卵睾体，表明维持中间态的灰度是这类系统的正常结构特征。目前缺乏在可变性鱼类中通过受控配偶选择实验直接测量ESSP频率的研究。

#### 【证伪条件】

如果在可自然变性的鱼类中发现显著比例的个体在长期内（超过正常变性周期）维持排他性同性配偶偏好，即使存在异性配偶机会且变性通道畅通，则本预测失效。

### 预测二：主动展开路径的误差不对称在跨纲水平上方向性反转

#### 【预测】

哺乳动物中雄性化是主动路径，预测雄性ESSP比例高于雌性。鸟类中雌性化是主动路径，预测雌性ESSP（配对层面，非展示层面）比例高于雄性。TSD爬行动物中不存在主动/默认的不对称，预测雄雌ESSP比例更接近对称。

#### 【现有数据支持（部分）】

哺乳动物方面，绵羊公羊排他性同性偏好8-10%的系统数据存在，母羊缺乏对等的系统研究。长颈鹿中雄性间交配高达94%而雌性间仅1%。鸟类方面，目前缺乏与绵羊公羊对等的ESSP系统量化数据。信天翁的31%雌性-雌性配对首先反映性别比偏斜下的替代策略，不能直接作为展开误差率不对称的证据，但其方向与预测不矛盾。王企鹅展示期数据（雄性-雄性26.4% vs 雌性-雌性1.9%）反映的是9DD展示竞争，不适用于检验本预测。TSD爬行动物的ESSP数据目前缺失，是最大的验证缺口。

#### 【方法论警示】

跨纲ESSP数据比较中，必须将9DD展示行为从统计中剥离，并控制种群性别比。任何包含展示行为的SSB频率数据都无法干净地检验8DD展开余项的不对称性。

#### 【证伪条件】

如果在控制了种群性别比和展示行为之后的配对层面数据中，哺乳动物的雌性ESSP系统地高于雄性，或鸟类的雄性ESSP系统地高于雌性，则本预测的方向性主张失效。

### 预测三：低社会复杂性物种中，SSB配对的角色分配反映神经分化灰度差

#### 【预测】

在9DD社会博弈不显著的低社会复杂性物种中，SSB配对中主动方/接受方的角色分配应是关系的属性而非个体的属性。具体预测：（a）同一个体在不同SSB伙伴面前可以表现出不同角色；（b）角色固定的配对攻击性低于角色浮动的配对（灰度差大→角色迅速稳定→冲突减少）；（c）在社会性高度复杂的物种中（如灵长类）

，9DD的权力等级维度可能覆盖8DD灰度差的效应，使角色更多地反映社会支配关系。

#### 【现有数据支持】

阔角粉甲虫数据直接支持（b）：角色固定的配对攻击性显著低于角色互换的配对。体型差异未能显著解释角色分配，支持角色来自内在变量而非外部可见属性。清洁工濑鱼数据支持体型作为灰度代理变量。阿德利企鹅中存在互惠mounting的案例报告，证明角色互换在鸟类SSB中至少是可能的。灵长类SSB中的高角色动态性和等级依赖性与（c）的预测方向一致，但缺乏将8DD灰度与9DD等级效应系统分离的定量研究。

#### 【证伪条件】

如果在低社会复杂性物种中发现SSB角色分配完全不依赖于配对组合（即同一个体在不同伙伴面前始终固定同一角色），且角色固定/浮动与配对内攻击性无关联，则灰度差模型失效。

### 预测四：同一物种在不同环境压力下的ESSP频率差异反映表达率变化

#### 【预测】

将同一物种从高生存压力环境转移到低生存压力环境后，ESSP的行为表达率应上升；反之应下降。展开余项的大小（由遗传和发育机制决定）不受环境压力的短期影响。因此， $ESSP频率 = 余项大小 \times 表达率$ ，其中表达率受生存压力、性别比、配偶可得性、社会密度等多种环境因素共同调控。

#### 【现有数据支持】

企鹅的野生-动物园对比提供了初步支持。野生王企鹅配对层SSB约1.3%，伦敦动物园洪堡企鹅同性配对约9%。动物园中的同性配对表现出排他性偏好特征（有异性可选也不换）。但现有对比未控制种群性别比、配偶可得性和社会密度等协变量，因此不能将频率差异完全归因于生存压力一个变量。

#### 【所需的理想实验设计】

在同一物种中，控制性别比和配偶可得性，系统性地变化生存压力或繁殖成本，测量ESSP频率的变化。如果在性别比平衡且配偶充裕的条件下，降低繁殖失败代价仍然导致ESSP频率上升，则可以更干净地分离生存压力的效应。

#### 【证伪条件】

如果在控制了性别比和配偶可得性之后，不同生存压力条件下的ESSP频率无显著差异，则生存压力作为表达率调控变量的主张失效。若ESSP频率差异完全可由性别比和配偶可得性解释，则"余项大小  $\times$  表达率"的分离模型虽不失效，但生存压力不再是表达率的关键变量。

## 第七章 结论

### 7.1 回收

本文的核心论证可以压缩为三个命题。

命题一：性别是展开过程的结果，不是DNA的直接读出。

5DD信息经由7DD展开至8DD，中间的每一步物理过程都有误差分布。身体的性别化和配偶偏好相关神经回路的性别化是两个并行但独立的展开过程，两者的不同步就是展开余项。

命题二：展开余项的大小和表现形态取决于物种的展开机制。

三个结构变量——主动/默认路径的不对称性、展开可逆性、环境因素对表达率的调控——共同决定了余项在不同物种中的分布和行为表现。展开可逆的物种中余项可自我修正，稳定的ESSP难以维持。展开高度固化的物种中余项成为长期结构。主动路径的误差率高于默认路径，且哪个性别是主动路径在不同纲之间反转。

命题三：观察到的ESSP频率不等于展开余项的大小。 $ESSP频率 = 余项大小 \times$

表达率，而表达率被生存压力、性别比、配偶可得性等多种环境因素共同调控。同时，9DD展示行为必须从SSB统计中剥离，否则会系统性地扭曲8DD层面余项的测量。

问"SSB为什么存在"就像问"雕刻为什么产生碎屑"——答案不在碎屑的用途里，在雕刻这个动作的结构里。

### 7.2 贡献

本文对既有讨论的贡献在于四个层面。

第一，提供了一个统一的分析框架，使不同纲级的ESSP可以在同一组结构变量下被比较。现有文献通常在物种内部分析SSB，跨纲比较缺乏统一的理论基础。

第二，将SSB中与性别分化最直接相关的子集（ESSP）从宽泛的SSB范畴中抽出，从"功能性解释"（它有什么用）转向"结构性分析"（它来自什么过程）。这不排斥功能性解释，而是将功能性解释定位为9DD对8DD余项的二次征用，与余项本身的成因区分开来。



第三，引入了展示行为与配对行为的区分，以及环境因素对表达率调控的分析框架，为SSB数据的正确解读提供了方法论工具。

第四，提出了四项跨纲级的非平凡预测（展开可逆性、误差不对称反转、灰度差角色分配、环境压力调控表达率），每项预测均附有明确的证伪条件，使模型具有可证伪性。

### 7.3 开放问题

第一，预测二的鸟类和TSD爬行动物ESSP数据目前缺失。需要在受控条件下（性别比平衡、异性可选）测量鸟类和TSD爬行动物中雌雄个体的排他性同性配偶偏好频率。特别是，在TSD爬行动物中，在热信号与遗传阈值冲突条件下孵化的个体是否表现出更高的ESSP频率，是验证“双通道信号冲突增大余项”假设的关键数据。

第二，配偶偏好相关神经分化的连续性目前只有绵羊的oSDN体积数据提供了直接支持。需要在更多物种中建立神经解剖学测量与行为偏好之间的连续相关。

第三，本文聚焦于8DD展开层面的余项。但生物界的SSB显然不全部来自这一层面。9DD以上的社会博弈（倭黑猩猩的社会联盟型SSB）和等级竞争（甲虫的支配型mounting）需要在SAE框架内单独建模。本文有意识地将分析限定在8DD展开层面的ESSP子集，留待后续工作处理9DD以上的行为层面。

第四，本文的分析框架（余项大小 × 表达率）在没有13DD（self）的准主体中是充分的。在这些物种中，6DD（活着）和8DD（繁殖）是最高指令，个体没有任何层面的资源抵抗环境压力对余项表达的压制。扩展至具有self的物种需要引入额外的DD层变量——self可以在生存压力仍然存在的条件下选择承受代价来表达8DD的展开方向——这超出本文范围。

### 参考文献定位

本文涉及的主要对话文献方向：

1. Monk, J.D., et al. (2019). "An alternative hypothesis for the evolution of same-sex sexual behaviour in animals." *Nature Ecology & Evolution*. — "祖先无差别交配"假说
2. Bagemihl, B. (1999). *Biological Exuberance: Animal Homosexuality and Natural Diversity*. — SSB跨物种综述
3. Bailey, N.W. & Zuk, M. (2009). "Same-sex sexual behavior and evolution." *Trends in Ecology & Evolution*. — SSB的演化后果
4. Phoenix, C.H., et al. (1959). "Organizing action of prenatally administered testosterone propionate on the tissues mediating mating behavior in the female guinea pig." *Endocrinology*. — 组织化-激活化假说
5. Roselli, C.E., et al. (2004). "The volume of a sexually dimorphic nucleus in the ovine medial preoptic area/anterior hypothalamus varies with sexual partner preference." *Endocrinology*. — 绵羊oSDN与配偶偏好
6. Young, L.C., et al. (2008). "Successful same-sex pairing in Laysan albatross." *Biology Letters*. — 信天翁同性配对与性别比
7. Pincemy, G., et al. (2010). "Homosexual mating displays in penguins." *Ethology*. — 王企鹅展示行为SSB数据
8. Lane, S.M., et al. (2016). "Same-sex sexual behaviour as a dominance display." *Animal Behaviour*. — 阔角粉甲虫角色分配数据
9. Kuwamura, T., et al. — 清洁工濑鱼寡居雄性野外操作实验
10. Whiteley, S.L., et al. (2021). "Ovotestes suggest cryptic genetic influence in a reptile model for temperature-dependent sex determination." *Proceedings of the Royal Society B*. — 杰基龙蜥TSD双通道冲突
11. Kozubska-Sobocińska, A., et al. — 牛双胞胎freemartinism频率
12. McCarthy, M.M., et al. (2012). "A new view of sexual differentiation of mammalian brain." *Journal of Comparative Neurology*. — 神经分化的连续性
13. SAE基础论文：Qin, H. (2024). *Self-as-an-End Papers 1-3*. DOI: 10.5281/zenodo.18528813, .18666645, .18727327
14. SAE方法论概述：Qin, H. (2024). DOI: 10.5281/zenodo.18842450

本文为SAE (Self-as-an-End) 应用论文系列之一。作者：Han Qin (秦汉), ORCID: 0009-0009-9583-0018  
通讯：han.qin.research@gmail.com