



行为生态学

XINGWEI SHENGTAIXUE

主编 余顺慧 副主编 付川 程聪 潘杰



西南交通大学出版社
[Http://press.swjtu.edu.cn](http://press.swjtu.edu.cn)

行为生态学

主 编 余顺慧

副主编 付 川 程 聪 潘 杰

西南交通大学出版社

· 成 都 ·

图书在版编目 (C I P) 数据

行为生态学 / 余顺慧主编. — 成都: 西南交通大学出版社, 2009.6

ISBN 978-7-5643-0267-2

I. 行… II. 余… III. 行为生态学 IV. Q14

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2009) 第 090673 号

行为生态学

主编 余顺慧

责任编辑	张雪
特邀编辑	刘恒
封面设计	本格设计
出版发行	西南交通大学出版社 (成都二环路北一段 111 号)
发行部电话	028-87600564 87600533
邮 编	610031
网 址	http://press.swjtu.edu.cn
印 刷	成都蜀通印务有限责任公司
成品尺寸	146 mm × 208 mm
印 张	7.25
字 数	201 千字
版 次	2009 年 6 月第 1 版
印 次	2009 年 6 月第 1 次
书 号	ISBN 978-7-5643-0267-2
定 价	20.00 元

图书如有印装质量问题 本社负责退换
版权所有 盗版必究 举报电话: 028-87600562

前 言

行为生态学是一门在近年才发展起来的新兴学科，但这门学科一经问世便显示出了强大的生命力，现在在国际上它已成为一门颇受重视的热门学科。行为生态学的重要特点就是把行为学、生态学、进化论、遗传学、数学和经济学思想紧密结合了起来，还涉及了许多全新的知识和概念，如进化稳定对策(ESS)、博弈论、比较研究法、最适模型、行为利弊分析、两性利益冲突、亲缘选择、广义适合度、利他主义、行为决策、欺骗行为和基因自私性等。

本书由重庆三峡学院的余顺慧担任主编，付川、程聪、潘杰担任副主编。全书共分九章，分别从个体行为、自理行为、觅食行为、生殖行为(动物、植物生殖行为)、社会行为、社群、信号与通讯等不同角度较为系统和全面地介绍了行为生态学的基本理论、基本内容和基本方法。本书可供高等院校、科研单位以及农业、畜牧业等工作参考。

由于编者水平有限，书中存在不足之处在所难免，敬请读者指正。

作 者

2009年6月

目 录

第一章 概 论	1
一、行为生态学的概念	1
二、行为生态学研究简史	3
三、我国行为生态学发展现状	6
四、行为生态学研究的主要内容、观点及发展趋势	10
五、行为生态学中的比较研究法	19
六、行为、生态学和进化的关系	20
七、亲缘选择和广义适合度	22
八、基因的自私性	25
第二章 个体行为生态学	27
一、先天性行为（定性行为或本能性行为）	27
二、后天性获得行为	29
第三章 自理行为生态学	31
一、周期性行为（生物钟）	31
二、维持行为（因子补偿行为）	32
三、调温行为	35
第四章 觅食行为生态学	38
第一节 最优觅食行为	38
一、最优觅食行为	38
二、有利生活小区的选择	39
三、最优觅食行为的生态后果——资源再分配	40
第二节 觅食行为经济学	41
一、掠鸟的食物运量问题	41
二、从取样中获得信息是减少觅食投资的一种行为适应	43

三、将饥饿风险降至最小——动物觅食的另一经济原则	45
四、取食与危险之间的经济权衡	46
第三节 觅食行为的可变性	48
一、动物的贮食行为	48
二、觅食行为的个体发育	51
三、觅食新技能的起源	52
四、动物的觅食技巧	54
第五章 生殖行为生态学	61
第一节 两性差异、性比率和求偶交配	61
一、雌雄两性的基本差异及生殖投资	61
二、性比率和 ESS	63
三、求偶和交配	67
四、两性利益冲突	76
第二节 性选择和配偶选择	80
一、关于性选择的各种理论	80
二、多配偶动物的性选择和配偶选择	84
三、单配偶动物的性选择和配偶选择	87
四、性内竞争	89
五、性选择与多态现象	91
第三节 亲代抚育和交配体制	92
一、鱼类、鸟类和哺乳动物亲代抚育的比较	93
二、亲代投资的 ESS 模型	97
三、生态因素对交配体制的影响	99
四、保卫资源的鸟类多配偶制	101
五、鸟类多配偶制中的两性利益冲突观	103
六、保卫雌性个体的哺乳动物多配偶制	105
七、靠求偶场和集体合唱而形成的多配偶制	109
八、两性行为的颠倒和鸟类的一雌多雄制	110
九、靠出生疏散避免近亲交配	111

第四节 植物生殖行为生态学	113
一、植物的性选择	115
二、高等植物生殖系统的进化	118
三、植物生殖中的两性利益冲突	119
第六章 动物的生殖合作与帮手	122
第一节 生殖合作的类型与一般特征	122
一、生殖合作的类型及分布	122
二、在巢穴中充当帮手	123
三、集体生殖	125
第二节 帮手的作用及其发生的生态条件	126
一、帮手的作用	126
二、帮手的存在与生态压力说	127
三、生态压力的类型	128
四、对生态压力说的检验	131
第三节 非生殖个体充当帮手的原因	132
一、充当帮手的远期利益	132
二、帮手行为的定量研究实例	137
第四节 生殖者与帮手之间的利益冲突	139
一、理论分析	139
二、集体生殖者之间的利益冲突	142
第五节 生殖合作行为的进化	143
一、对生殖个体和非生殖个体的利弊分析	143
二、关于生殖合作行为进化的几种理论	145
第七章 动物的社群生活	149
第一节 动物社群生活的好处	150
一、社群生活对被捕食者（猎物）的好处	150
二、社群生活对捕食者的好处	156
三、其他方面的好处	160
第二节 社群生活与种内关系	161

一、永久性的社群	161
二、近亲生殖	162
三、社群成员间的亲缘关系及其对行为的影响	163
四、动物社群内的生殖优势	164
五、社群内的食物竞争和食物分享	166
第三节 社群大小与最优社群	168
一、社群大小的周期性变化	168
二、社群大小与资源特征	169
三、社群大小与觅食	171
四、社群大小与生殖成功率	174
第四节 灵长动物的社群生活	175
一、社群的大小、组成和空间利用	175
二、灵长动物社会行为的适应性	181
第八章 动物的利他行为及其进化	189
一、亲缘选择理论与 Hamilton 法则	190
二、亲属之间如何相互识别	193
三、非亲缘个体之间的利他行为	196
第九章 动物的信号与通讯	199
第一节 信号及通讯方式	199
一、什么是信号	199
二、视觉通讯	200
三、听觉通讯	202
四、化学通讯	204
五、接触通讯	207
六、电通讯	208
第二节 通讯的功能	209
一、通讯的种间功能	210
二、通讯的种内功能	211
参考文献	221

第一章 概 论

一、行为生态学的概念

行为学 (ethology) 和生态学 (ecology) 是生物科学中两个正在蓬勃发展的分支学科, 而行为生态学 (behavioural ecology) 则是这两个学科的交叉领域。行为学和生态学一方面各自独立地发展, 一方面又日益相互渗透, 形成了行为生态学这一新的研究领域。虽然早在 20 世纪 30 年代已有人注意到了动物的行为和生态学之间的相互关系, 但直到近一二十年, 行为学和生态学之间的密切关系才开始受到普遍的重视。这一新领域的研究历史虽然极其短暂, 但已取得了明显进展, 并已逐渐发展为一门不仅涉及行为学和生态学, 而且也涉及生理学、心理学、遗传学、进化论、社会学和经济学的综合性学科。

行为学家从行为学的角度提出了生态行为学 (ecoethology), 而生态学家则从生态学的角度提出了行为生态学。研究问题的角度虽然不同, 但都进入了同一领域, 总的目标是一致的, 都是研究行为和生态的关系。从两个方面同时逼近这一领域, 将会加速这一领域的研究进展, 使其日臻完善。

生态行为学主要是研究动物的行为与其环境之间的相互关系, 它或是着重研究一个彼此有亲缘关系的动物类群, 或是着重研究同一生境内的各个物种。如果是研究一个亲缘类群, 则主要兴趣是查明不同物种之间存在着哪些行为差异, 这些差异又如何表现为对不

同生境的适应,倘若其中有一个物种生活在一个与其他物种完全不同的生境中,而且它的行为也大大偏离了该类群动物的典型行为的话,那么常可由此得出一些特别有意义的结论。如果是研究一个生境(如热带雨林或沙漠),则主要兴趣是研究生活在该生境内的物种所发生的平行行为适应,由于这些物种一般不具有密切的亲缘关系,因此这些行为就可以被看成是该特定生境内的典型行为。

行为生态学主要是研究生态学中的行为机制和动物行为的生态学意义和进化意义,即研究动物的行为功能、存活值(survival value)、适合度(fitness)和进化过程。动物的行为特性也与动物的形态特性和生理特性一样,不仅同时受到遗传和环境两方面的影响,而且也是在长期进化过程中通过自然选择形成的,因而同样具有种的特异性。有时,两个在形态上难以区分的物种,却可以通过不同的行为型加以辨识。在自然界,行为型也常常是近缘物种的种间隔离和种间辨识的一个重要方面。研究动物的行为必须充分注意到行为的进化方面,达尔文在卓越地论证了生物形态进化的同时,也在1859年出版的《物种起源》(第八章 本能)和1872年出版的《人类及动物的表情》等著作中,充分注意到了行为的进化。尽管达尔文在世时,对一些行为现象(如利他行为和中性不育昆虫的行为)尚不能从理论上给以满意的解释,但达尔文坚信,不管表面看来是多么复杂和多么不可思议的行为,都必定经历过一个进化和自然选择过程。事实证明,特别是行为生态学的最新发展证明,达尔文的观点是正确的。直到现在,达尔文的自然选择进化学说仍然是研究行为和行为生态学最锐利的思想武器。

行为生态学又可细分为取食行为生态学、防御行为生态学、生殖行为生态学、社会行为生态学、学习行为生态学、通讯行为生态学、时空行为生态学(如生境选择、定向和导航、巢域和领域现象等)、植物行为生态学和最适行为预测等内容。其中的社会生态学(socioecology)或社会生物学(sociobiology),近年来取得了突出的发展。K. Lorenz 对鸟类社会行为的研究, N. Tinbergen 对人类社会行为的研究和 K. von Frisch 对蜜蜂社会行为的研究奠定了社

会生态学的基础。1975年, E. O. Wilson 出版了《Sociobiology》一书, 系统地介绍了社会生态学这一行为生态学分支学科的观点、理论体系和研究方法。社会生态学把达尔文自然选择的概念应用于社会行为的研究, 又把生态学、行为学、遗传学和进化论加以综合, 提出了广义适合度 (inclusive fitness) 和亲缘选择 (kin selection) 的新概念, 从而把利他行为 (altruistic behaviour) 和自私基因 (selfish gene) 统一了起来, 认为行为是某些基因型的反映, 种群内个体的行为可使广义适合度达到最优状态。这些新概念不仅丰富和发展了达尔文的自然选择学说, 而且也把动物社会行为的研究提高到了一个新高度。

二、行为生态学研究简史

行为生态学源于20世纪60年代初期发展起来的四个学术派别, 即: ① 英国的 J. H. Crook 和 D. Lack 把鸟类和猿猴类的社会组织同各种生态因素联系起来加以研究, 提出了比较研究法; ② W. D. Hamilton 和 J. Maynard Smith 明确地提出了亲缘选择和广义适合度的概念, 从而在基因层次上令人信服地解释了各种利他行为和自私行为; ③ N. Tinbergen 等人用简单的田间试验和观察法确立了测定行为存活值和适合度的程序, 为自然行为的试验观察奠定了坚实的科学基础; ④ R. H. MacArthur 及其同事牢固地确立了这样的信念, 即生态学中关于进化的各种假说, 可以用精确的数学方法表达。MacArthur 对数学生态学有很多重要贡献, 但他们所使用的最适性理论 (optimality theory) 和进化稳定对策 (evolutionarily stable strategy, 简称 ESS) 这两个概念特别适用于行为生态学, 并对行为生态学的发展起了很大作用。

1973年, K. Lorenz, N. Tinbergen 和 K. von Frisch 三人因对动物行为的卓越研究而分享了该年的诺贝尔医学奖, 这是诺贝尔奖第一次授予行为学家, 从而大大推动了行为学和行为生态学的发展。

行为生态学是生态学中最年轻的一个分支学科,至今只有 10~20 年的历史,但这门学科一经问世便显示了强大的生命力,在国际上已成为一门颇受重视的热门学科,据不完全统计,到 1990 年底已发表论文和文章近千篇。行为生态学的一个重要特点就是把生态学同行为学、遗传学和进化论结合在一起,并引入经济学思想和方法,探索新的理论。由于综合了多门学科的研究成果,在短短的十几年内就在新理论和新概念的探索上有所建树,并已开始形成自己的理论体系。

1978 年,在英国出版了第一本行为生态学论文集《Behavioural Ecology—an Evolutionary Approach》,1984 年该论文集经过修改和补充又出了第二版,1991 年出了第三版。该书邀请各个领域的专家撰写,具有很高的权威性。1981 年,第一本比较全面系统地介绍行为生态学理论和内容的专著《An Introduction to Behavioural Ecology》问世,该书出版后十分畅销,并于 1982,1983 和 1985 年三次重印,1987 年出了第二版,1992 年又出了第三版。该书综合了大量文献资料,总结了行为生态学研究的各个方面,基本反映了当时行为生态学研究现状和水平,对推动行为生态学的进一步发展发挥了重要作用。

1984 年 4 月 10—12 日,英国生态学会在 Reading 大学召开了第 25 次生态学专题学术讨论会,即行为生态学专题学术讨论会,参加这一讨论会的人数多达 500 人,这一数字充分显示了人们对行为生态学研究的兴趣和重视程度。这次讨论会的论文集于 1985 年出版,共收集论文 34 篇(提交大会的论文和研究简报共 93 篇),除 7 篇评论性论文外,其他论文都是研究动物的各种行为与种群动态的关系。

1985 年又有一本新著作出版,即《实验行为生态学和社会生物学》,本书是为纪念现代行为学奠基人之一、诺贝尔奖金获得者 K. von Frisch (1886—1982) 而出版的,实际上是 1983 年 10 月 17—19 日在 Mainz 召开的一次国际学术讨论会的论文集。这次学术讨论会集中讨论了蜜蜂、蚂蚁、胡蜂、等足类、鸟类、灵长类和食虫类的各种行为生态学问题,如蜜蜂舞蹈语言研究的最新进展,蜜蜂

的学习能力和觅食的信息中心对策, 蚂蚁生殖的社会生物学, 鸟类的生殖合作, 猿猴社会的互助、合作和利他主义等。全书共收集论文 28 篇, 其中关于社会性昆虫 (特别是蜜蜂) 方面的论文最多。

1991 年 8 月 22—29 日在日本京都的 OTANI 大学举行了第 22 届国际行为学学术会议, 这是第一次在亚洲举行的行为学国际会议, 它对促进亚洲国家行为学和行为生态学的发展将起重要作用。这次会议的内容可概括为以下几个方面: ① 灵长动物的社会策略; ② 性的经济学; ③ 应用行为学; ④ 行为机制; ⑤ 动物社会行为的进化; ⑥ 交配体制和交配对策; ⑦ 行为决策。参加这次国际行为学大会组织工作的除日本科学院和农林渔业部外, 还有 13 所大学。这 13 所大学都在从事行为学和行为生态学方面的研究工作, 而且各个大学都有所侧重和各有自己的特点。如 Kyoto 大学的海洋动物行为生态学和应用行为学; Sophia 大学的神经行为学; Nagoya 大学的行为生态学; Osaka 大学的人类行为学; Showa 女子大学的拟态行为; Niigata 大学的普通行为生态; Osaka 城市大学的哺乳动物、鸟类和鱼类的社会学; Tokyo 大学的动物通讯行为; Chukyo 大学的鱼类行为学; Musashi 大学的灵长类行为学和 Miyazaki 大学的应用行为学等。目前, 欧美各国所有主要大学都在从事行为学和行为生态学研究。

从期刊出版情况来看, 行为学和行为生态学的发展也是很快的。1947 年只有一种行为学期刊, 即《行为》, 但发展到 20 世纪 70 年代末已出版发行 20 多种行为学和行为生态学期刊, 几乎每年增加一种, 特别是在 20 世纪 70 年代发展最快, 新增期刊十多种。现将国外有关行为学和行为生态学的期刊名称及其创刊年份列举如下: ① 《Behaviour》(行为) (1947); ② 《Animal Behaviour》(动物行为) (1953); ③ 《British Journal of Animal Behaviour》(英国动物行为杂志) (1953) 等。目前我国还没有一种行为学和行为生态学期刊出版, 这也反映了我国在这一领域研究方面的落后状态, 这与我国的国力和大国地位是很不相称的。我国生态学工作者面临着填补学科空白和赶上世界先进水平的艰巨任务。

三、我国行为生态学发展现状

(一) 行为生态学的启蒙和普及工作

行为生态学的研究在国外也只有二三十年的历史,我国则从 20 世纪 80 年代开始研究。在这方面,《生态学》杂志发挥了重要作用,从 1984 年起连续刊载《行为生态学讲座》25 讲(尚玉昌,1984a~d; 1985a~f; 1986a~d; 1987a~c; 1988a~d; 1989a~b; 1990a~b)。生态学进展、应用《生态学》报、《生物学》杂志和《生物学》通报等学术刊物也陆续刊载了《动物行为学讲座》和有关行为生态方面的文章(尚玉昌,1983; 1985g; 1986e~g; 1987d~e; 1989c; 1990d; 1991a)。在马世骏主编的《现代生态学透视》(科学出版社,1990)一书中专门有一章介绍行为生态学(尚玉昌,1990c)。上述系列讲座和文章比较全面地介绍了现代行为生态学的基本理论、研究方法和研究内容,涉及行为生态学的一些基本概念和研究领域,如进化稳定对策(ESS)、比较研究法、最适性理论、亲缘选择和广义适合度、最优觅食对策、防御行为生态、社群生活的利弊分析、昆虫社会经济学、动物行为热调节、领域行为预测和领域的可保卫性、生境选择、性的生态学问题、性选择和交配体制、动物的生殖合作以及动物的信号与通讯等。周波(1988, 1990)和李金明(1988)撰写了普及行为生态学知识的文章。范志勤于 1988 年出版了一本通俗读物《动物行为》,该书介绍了动物行为学研究的一些领域,如定向导航、生殖行为、节律、本能与学习、行为进化和行为生理等,对动物行为知识的普及发挥了一定作用。

(二) 行为生态学的研究工作

在我国,真正意义上的行为生态学研究工作还极少,如果把凡是涉及行为与生态关系的研究都算作行为生态学研究的话(不管作者是否意识到了这点),近二十多年来大致作过如下一些工作(这些

工作主要是集中在哺乳动物，特别是灵长类和大熊猫以及鸟类和昆虫方面)。在哺乳动物方面，姜永进(1989)的硕士论文《甘肃鼠兔的社会行为及其对高寒特殊生境的适应》和苏建平、王祖望(1990)的《高原鼯鼠挖掘取食活动的能量代价及其最佳挖掘取食行为》是两篇比较好的行为生态学论文，但尚未发表。李致祥等(1981)、史东仇等(1982)、木文伟等(1982)、白寿昌等(1987)、吴宝琦(1988)曾研究了我国特产珍稀动物金丝猴的社会结构、活动特点、食性、生殖行为、保护行为和活动路线，并把滇金丝猴的活动区分为漫游区和核心区两部分。江海声等(1990)和李朝达等(1982)研究了野生猕猴的通讯行为，并对不同年龄猕猴的反转学习进行了比较研究。阮世炬(1983)、叶志勇(1984)、胡锦矗(1987)和朱靖等(1987)则研究了大熊猫的野外觅食行为、性行为和昼夜活动规律，并对大熊猫发情期的叫声及其行为学意义进行了分析，总共可区分出 13 种不同的叫声，其行为学意义可归纳为三点：① 受到威胁和临危防范；② 领域标记和寻偶；③ 生殖、发情和抚幼。在其他灵长类方面，郑荣治(1988)和扈宇等(1990)分别研究了黑长臂猿的交配行为和白颊长臂猿的食性。

在鸟类方面，我国是雉鸡种类最丰富的国家，特产种类也最多，因此，第四届国际雉类学术讨论会于 1989 年在我国北京举行。那几年在我国自然科学基金资助完成了一些课题研究，如郑光美等(1985, 1986)、张军平等(1990)研究了黄腹角雉的觅食基地、觅食活动和食性、求偶炫耀行为、孵卵行为、巢区以及种群数量和种群结构等；卢汰春等(1986)、何芬奇等(1985)研究了绿尾虹雉的活动规律、冬季行为特点、生殖行为和叫声的声谱分析；丁平和诸葛阳(1988, 1990)对白颈长尾雉进行了观察和研究，包括雌雄配对行为、筑巢和孵卵行为及其他生殖行为；刘迺发等(1990)研究了高山雪鸡的生殖行为如生殖期、卵和巢、孵化与雏鸟、食物与天敌和活动规律等。此外，对其他雉类，如白腹锦鸡(杨炯鑫, 1981)、蓝马鸡(郑武生, 1983)、褐马鸡(刘如笋, 1986)和斑尾榛鸡(王香亭, 1987)等的生殖行为和觅食行为也进行过一些观察。在其他

鸟类方面,江望高等(1983)研究了三宝鸟繁殖期的领域行为,如鸣叫与巡行、对入侵者的反应和争夺栖位等,并计算了领域面积及其变化;宋榆钧(1983)研究了煤山雀的迁移动态和巢前期、巢期、卵期、雏期的行为及食性;赵正阶(1981a, b)研究了白腹蓝鹡的繁殖行为、占区和营巢条件、产卵和食性,还研究了金腰燕的迁移、生殖季节、窝卵数、生殖成效和生产力等;卢欣(1990)研究了大苇莺的繁殖周期、窝卵数及其变化、营巢成效、卵和雏鸟的损失等;李文发等(1990)研究了红嘴鸥的占区、筑巢、产卵和孵卵行为;尚玉昌和李留彬(1994)研究了灰喜鹊的生殖行为生态,首次研究了鸟类的发育行为谱和对外来卵的识别能力以及对巢内卵数变化的敏感性。

国内对两栖类和爬行动物的研究很少。江耀明等(1980)研究了青海沙蜥的洞穴结构、活动规律、觅食行为和生殖习性等;杨大同等(1990)研究了中国蝾螈科两栖动物的反捕行为;沈猷慧等(1986)研究了大树蛙的繁殖期、产卵场、产卵时间、性比和交配行为。

在昆虫和其他无脊椎动物方面,陈若簾(1979)研究了褐飞虱的迁飞行为和迁飞规律,这对于掌握褐飞虱的年生活史和制定防治措施具有重要意义;蔡晓明等(1980a, b)、尚玉昌等(1980, 1981),和阎浚杰等(1983, 1987)首次发现和研究了七星瓢虫的群聚和迁飞行为,证明了每年6月上旬在渤海沿岸出现的大量群聚瓢虫与瓢虫种群定期自南向北迁飞有关;程量(1987)研究了蚁类在不同生境中的觅食规律,分析了觅食活动的周期变化;宋宗臣(1984)、刘连珠(1986)和黄复生(1988)研究了大劣按蚊在自然条件和实验条件下的交配和产卵行为以及吸血活动与交配受精的关系;李文谷(1981)、伍德明(1986)和杜家伟(1988)分别研究了红铃虫、大螟和三化螟与信息素有关的行为,如性信息素对红铃虫雄蛾近距离性行为的抑制效应、大螟雄蛾触角对性信息素的生理反应和三化螟的求偶行为等;赵敬钊等(1980)研究了三突花蛛的交尾、产卵、护卵行为、寿命和性比等;薛瑞德等(1986)研究了家蝇巨螯螨的

侵袭行为及其对蝇类的影响。在海洋无脊椎动物方面,王文雄(1990)研究了海洋瓣鳃类幼体的趋性行为,分析了环境因子对趋性行为的调节作用。

综上所述,国内在行为生态学方面虽然也作了一些工作,但大部分工作是属于繁殖习性和社会行为的观察、食性的分析和生活史的描述,多属经典描述性质的研究,缺乏创新和新观点、新理论的指导,在研究方法和指导思想上比较陈旧。当前行为生态学无论是在理论上还是在方法上都有了很大突破,产生了很多新理论、新观点和新方法,如① ESS 理论(即进化稳定对策);② 比较研究法,即对近缘物种的行为和社会结构与其生态条件联系起来进行比较研究,以确定行为的适应性;③ 动物行为存活值和适合度的定量测定法;④ 经济学思想和方法(如投资-收益分析)在行为生态学中得到普遍应用(行为分析的经济观);⑤ 行为分析的基因观(利他行为、亲缘选择和广义适合度);⑥ 最适理论和最适模型的运用;⑦ 博弈论已成为分析动物行为的一个极有用的理论工具;⑧ 关于两性利益冲突的新观点;⑨ 关于种群多对策的新概念;⑩ 三种选择理论(个体选择、亲缘选择和群选择);⑪ 生活史对策;⑫ 信号仪式与通讯理论;⑬ 行为、生态、遗传、进化的综合分析方法。以上这些新思想、新概念、新方法和新理论在国内的研究工作中基本尚未得到应用,似乎我们一直是在沿着一条老路往前走,而没有注意到或还没有来得及注意到这一新领域的新发展。从 20 世纪 80 年代至今,我们的研究路子基本上没有什么太大变化,而国外同一领域新东西却层出不穷、蓬勃发展,也许这就是我们和国外研究水平的主要差距。值得注意的是,1991 年,尚玉昌撰写并发表了《中国行为生态学发展战略研究》一文(1991),该文刊载在马世骏主编的《中国生态学发展战略研究》(中国经济出版社,1991)一书中。该文不仅论述了行为生态学的产生和发展、国外行为生态学的研究进展与发展趋势和我国行为生态学的发展现状,而且还论述了本学科在我国战略地位,提出了行为生态学在我国发展的中、近期战略方向和目标。