

# 模型分析在动物进化生物学研究中的应用

吕楠 孙悦华\*

中国科学院动物研究所 北京 100101

**摘要:** 早期的生态学研究往往局限于对野外观察现象的基本描述。随着模型分析方法的引入,可以通过建立数学模型寻找描述性材料中蕴藏的一般性规律,探讨某一现象产生的原因及其制约因素。近年,随着计算机技术的飞速发展和普及,模型分析方法应用越来越广泛。动物行为的进化及其对环境的适应性一直以来都是生态研究的热点,根据应用不同的理论基础,人们发展了许多不同的建模方法,主要包括种群遗传学模型、最优化模型、博弈模型、基于个体的模拟模型和系统发育对比分析模型等。本文主要介绍了以上5种模型方法,及其在动物进化生物学研究中的应用现状。

**关键词:** 动物生态学;行为进化;模型分析;种群遗传学模型;最优化模型;博弈模型;基于个体的模拟模型;系统发育对比分析

中图分类号:Q958 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2013)05-717-09

## The Application of Modeling Methods in Animal Evolutionary Biology

LÜ Nan SUN Yue-Hua\*

*Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China*

**Abstract:** Early ecological studies generally described the phenomenon during the field work. Since the modeling methods being introduced, researchers could establish a mathematical model to find out the general rules of the descriptive materials, and investigate the causes and their constraints. Due to the rapid development and popularization of computer technology, more and more animal ecology researchers try to use the modeling methods during their research. The evolution of animal behavior and its adaptation to the environment have always been the focus of ecological researches. According to different theoretical basis, a number of different modeling methods have been developed, including population genetic model, optimization model, game model, individual based model and phylogenetic comparative method. In this paper, we will review the above modeling methods and their applications in animal evolutionary biology.

**Key words:** Animal ecology; Behavioral evolution; Modeling method; Population genetic model; Optimization model; Game model; Individual based model; Phylogenetic comparative method

### 1 模型分析与生态学发展

“生态学”作为一门经典学科,最早由德国博物学家 Haeckel E. 在 1866 年提出。早期的生态学研究大都是对野外观察现象的描述。20 世纪 60 年代,Hamilton B.、Hutchinson E. 和 MacArthur R. 等人通过引入理论物理的术语重新定义了生态学的一些名词,并开始通过建立

数学模型来寻找描述性材料中蕴藏的一般性规律,探讨相关现象产生的原因及其制约因素(May et al. 2007)。此后,随着计算机技术的

**基金项目** 国家自然科学基金项目(No. 31270468);

\* 通讯作者, E-mail: sunyh@ioz.ac.cn;

**第一作者介绍** 吕楠,男,助理研究员;研究方向:鸟类生态学; E-mail: lvnan@ioz.ac.cn.

收稿日期:2013-06-29,修回日期:2013-08-22

飞速发展和普及,进一步推动了模型分析在生态学各个领域的应用(戈峰 2002),包括从数值实验的设计,数据采集和处理,到生态学动力系统模型的建立和求解等(May et al. 2007)。

生态学模型是指依据生态学原理,运用数学方法描述生物个体、种群、群落和生态系统数量变化过程的表示体系,具体可包括一些概念、数学关系、逻辑关系和算法序列等(陶鼎来 1994)。现实世界中的生态关系一般非常复杂, Kokko(2007)曾例举了一个非常贴切的例子:“一只长途迁徙途中的鸟类,需要应对复杂的气候条件,合理安排自身的能量消耗,使用最适合自身翅膀形状的扇动速率,途中还需要逃避捕食者,寻找合适的停歇点,而且还要在合适的时间到达繁殖地,并竞争繁殖场所和配偶等。另一方面,其行为特征还受着基因的调控。”如果要对鸟类迁徙的整个系统进行全面的建模分析,目前尚无法做到,而且这也缺乏明确的理论意义。

利用数学建模的方法进行生态学研究时,需要通过一些合理的假设来降低模型的复杂程度,因而所有模型都是对现实世界的理想化表现,并不完全真实(Kokko 2007, Soetaert et al. 2009)。它的优势在于通过建模可以理解系统中不同因素的重要性,并进一步了解它们如何在系统中发挥作用(Curtis et al. 1992)。

模型分析在生态学研究起着举足轻重的作用,而且受到越来越多的关注(张大勇 2000)。20世纪70年代以来,人们发现无论是野外观察还是室内实验,如果要取得突破,都离不开数学模型的帮助,因此,更多研究人员开始将其采集的数据结果数学化并进行模型分析(May et al. 2007)。同时,研究人员也通过结合野外观察或实验设计反过来检验模型结果的准确性(例如 Stephens et al. 2002, Bergmüller et al. 2007, Wu et al. 2009)。

## 2 模型分析在动物行为生态学研究中的应用和研究进展

与植物不同,动物的特点在于其运动性,可

以通过自主控制的行为应对周围环境,比如寻找食物和配偶、集群迁徙、合作捕猎及逃避捕食等。研究动物在自然界的各种行为模式,探讨其进化机制,是动物学研究的魅力所在。动物行为具体是指动物在一定环境条件下,为了完成摄食排遗、体温调节、生存繁殖及满足个体其他生理需求而以一定的姿势完成的一系列动作(蒋志刚等 2001)。

20世纪60年代以来,动物行为学研究主要沿着两个方向发展(蒋志刚 2004):一个是研究决定动物行为的神经生理原因;另一个是研究行为产生并进化的原因(即行为生态学)。神经生理学者主要通过借助一些高科技的技术手段,探寻动物行为的产生及调控机制,例如对斑胸草雀(*Taeniopygia guttata*)鸣声学习的神经调控研究(Vu et al. 1994, Brainard et al. 2000)。行为生态学家则综合运用行为学、进化论和遗传学知识,甚至引入经济学的思想和方法,研究不同行为的生态学意义,包括存活值(survival value)和适合度(fitness)以及进化意义等(孙儒泳 2001)。为了便于思考,研究人员引入了数学模型,通过清晰而明确的假设条件,就可以探寻复杂表面下更为普遍而简单的进化规律(May et al. 2007)。针对不同的理论基础,产生了很多不同的模型研究方法,主要包括种群遗传学模型(population genetic model)、最优化模型(optimization model)、博弈模型(game model)、基于个体的模拟模型(individual based model)和系统发育对比分析(phylogenetic comparative method)等。研究人员根据所关注的问题和现象提出相应假说,选择适宜的模型工具建模并解释和预测可能出现的现象。下面对以上5种模型方法进行详细介绍。

**2.1 种群遗传学模型** 生物通过自然选择的方式而进化的科学理论最早由 Charles Darwin 在 1859 年出版的《物种起源》一书中提出(Darwin 1859)。然而,随着进化生物学的不断深入,人们发现并非所有的生物特征、行为都是通过自然选择的选择压力而进化的。“进化”最本质的定义应该是世代间基因频率的变

化,而事实上很多过程都会导致基因频率的变化,比如遗传漂变、种群间的基因交流等(孙儒泳 2001, Neal 2004, Kokko 2007)。种群遗传学模型正是基于对基因频率变化的计算而发展出来的模型方法。

种群遗传学模型有两个重要概念:等位基因和基因座位。等位基因一般指位于一对同源染色体的相同位置上控制着相对性状的一对基因,是有遗传效应的 DNA 序列,而基因座位是指等位基因在染色体上所占的位置(Gillespie 2004)。通常一个基因座位会有两个等位基因,分别定义为 A 和 a,能够产生三种基因型:AA, Aa 和 aa。基于此,英国数学家 Hardy G. 和德国医生 Weinberg W. 分别于 1908 年和 1909 年独立证明了遗传平衡定律,也称哈代-温伯格平衡定律(Hardy-Weinberg Law),指在一个理想种群中,如果符合下列条件:种群是无限大的;个体间的交配是随机的;没有突变;没有个体的迁移或基因交流;没有自然选择,则基因频率(包括基因型频率)可以逐代保持不变(Neal 2004)。对于一个处于平衡态的种群,基因型频率( $P$ )各自应该为  $P_{AA} = p^2$ ,  $P_{Aa} = 2pq$ ,  $P_{aa} = q^2$ ,其中  $p$  和  $q$  分别代表 A 和 a 的基因频率。

但是,这样的理想种群在自然界是不存在的,种群的基因频率总会发生变化。导致种群中基因频率发生改变的主要有四个过程,分别为基因突变、遗传漂变、种群间的基因交流和自然选择(Gillespie 2004)。人们可以从这四个方面出发,建立种群遗传学模型,探讨动物表现型特征的进化。通过假定动物行为是由基因型控制的表现型,研究人员也利用种群遗传学模型开展动物行为进化的研究(Sugg et al. 1996)。近年,许多实验研究表明,一些动物的行为特征的确受到基因控制,而且是可遗传的(Koolhaas et al. 1999, Bouchard et al. 2001, Drent et al. 2003)。

该模型早年就已经被广泛应用于各领域的动物行为进化研究,比如性选择(Andersson 1982, Hoelzer 1989),警戒叫声的进化(Tamachi 1987),避免近亲交配(Tanaka 1998),生活史理

论(Mueller et al. 1996),寄主-寄生者的协同进化(Peters et al. 1999)等。近年依然有很多利用种群遗传学模型开展的研究工作,例如对出生性比的研究(Wade et al. 2003),存在近交衰退时扩散行为的进化(Roze et al. 2005),鱼类向左和向右捕食的表现型特征进化(Nakajima et al. 2005),雄性的配偶选择以及雌雄双方互选对一雄多雌的婚配制度进化的意义(Servedio et al. 2006),雄性的亲代投入与雌性多次交配(multiple mating)的进化及其相互关系(Ihara 2002, Seki et al. 2007),以及两性冲突在物种形成过程中的作用(Hårdling et al. 2005)等。

**2.2 最优化模型** 这类模型是通过寻找最优的行为模式来探讨该行为表现型的形成过程。如果从数学角度,它是通过改变自变量大小来寻找对应函数的最大值或最小值的过程。最优化模型并不考虑内在的遗传学机制,它有一个潜在的假设,即在给定情形下,自然选择能够找到最优的(适合度最高)基因型,并将其保留(Parker et al. 1990, Daan et al. 1997)。它从适应性(adaptation)的角度看待动物行为,认为拥有最高适合度的个体将占据整个种群(McNamara et al. 2001)。例如许多物种的雄性个体进化出独特的性特征来获得配偶的青睐,像孔雀的尾羽,而这类特征往往会对其生存造成负面影响,即是有代价的(Andersson 1994)。通过建立简单的代价-收益模型可以模拟雄性的最优投入(Kokko 2007)。

假定雄性个体通过这类特征能够获得一定的收益  $b_x$ ,  $x$  表示性特征的投入,简单定义  $b_x = mx$ ,其中  $m$  为大于零的常数。同时,因为该投入会使雄性个体付出一定代价  $c_x$ ,定义  $c_x = nx^2$ ,其中  $n$  也为大于零的常数。该雄性个体的适合度  $W_x = b_x - c_x$ ,要使得适合度最大,相当于求解函数为  $W_x = mx - nx^2$  的最大值,而当  $x = \frac{m}{2n}$  时,函数值为最大值,即雄性个体性特征投入为  $\frac{m}{2n}$  时适合度最高,该点即为最优点。当然,这只是对这类问题极端简化后得到的结果。

最优化模型被大量应用于动物的适应性研究(Parker et al. 1990)中,包括取食理论(Pyke 1984)、生活史理论(Lessells 1991)等。例如Kacelnik等(1984)结合实验研究和模型分析,说明了白腹毛脚燕(*Delichon urbica*)的最佳食物运送量,并发现实验结果和模型预测结果非常近似;Abrams(1993)探讨了存在多种代价的情形下,改变单个代价对最优取食行为的影响;Cohen(1971)对用于繁殖和生长的能量分配进行了最优化分析;Hedenstrom等(1995)研究了鸟类飞行的最优速率;Rowe等(1994)利用该模型探讨了鸟类的最适宜窝卵数。

另一方面,最优化模型也受到了许多研究人员的怀疑,他们认为不能把自然界生物的所有表现型特征都假定为适应的(Parker et al. 1990)。实际上,动物的行为策略还受到一些外界环境的物理条件和心理因素的影响,因此要提高最优化模型结果的准确性和合理性,还需要结合动物生活的环境特征(McNamara et al. 2001)。同时,最优化模型本身并不是要证明自然界物种会产生什么样的表现型特征,而是根据假定而得出的最优化结果(Kokko 2007)。

**2.3 博弈模型** 广义适合度概念的引入为行为生态学研究带来了革命性的变化,它几乎重新塑造了人们思考行为学问题的方式,而博弈模型的产生也起到同样的重要作用(Dugatkin et al. 2000)。博弈论最早是在经济学中进行策略选择研究的模型工具。在现实中,当两个或两个以上的个体共同参与某一活动时,由于各方的目标或利益可能并不一致,他们需要通过考虑对手的策略来选择对自己最为有利的策略。博弈论正是研究这类情形中各方如何找到最优化决策的数学理论和方法(张维迎 1996)。

博弈论中有一个比较强硬的假定:参与者在做出决策时必须是完全理性的(Myerson 1997)。这对人类自身来说有时都难以满足,更别说动物了。1973年,理论生态学家Smith J. M. 和 Price G. R. 首次提出了“进化稳定策略(Evolutionary stable strategy, ESS)”的概念

(Smith et al. 1973),从而开启了利用进化博弈论研究生物进化的时代。其中,“策略”是指一种行为的表现型,即个体在某一特定处境中会采取的行为,同时它也可以代表一般的“表现型”特征(Smith 1982),比如一种植物的生长形态,动物首次繁殖的年龄等。因此,“策略”本身并不是个体有意制定的,而是经过长期的自然选择而确定下来的产物(张大勇 2000)。

“进化稳定策略”的定义则是指:当种群内所有个体都采取了某个策略后,其他突变策略个体都不能再入侵该种群,那么这个策略就是进化稳定的(Smith et al. 1973)。不难发现,该模型与最优化模型非常类似,都是用于探讨个体行为策略的最优化,而且都需要在遗传学上高度简化,比如假定“策略”是可以无性繁殖或者有机体本身是单倍体,这可以使得人们能够研究更为复杂、广泛的对策集合(张大勇 2000)。但是,博弈模型和最优化模型还是存在显著差别的:博弈模型中参与博弈的各方在利益上存在冲突,个体选择的最优化策略依赖于对方的选择,即博弈模型中个体之间是存在相互关系的(Nowak et al. 2004)。

Smith等(1973)最早引入进化博弈理论是为了研究动物个体间不致死冲突的进化,并提出著名的“鹰鸽博弈”的基本模型。随后该理论在越来越多的行为生态学研究中得到应用,例如配偶选择过程中导致的两性冲突(Iwasa et al. 1995)、同辈竞争(Mock et al. 1998)、亲子冲突(Godfray 1995)、信息交流的进化,比如警告音、性炫耀等(Grafen et al. 1993)。此外,还有利用该模型进行集合种群内部个体的栖息地选择和扩散行为的研究(Doebeli et al. 1997)。

同物种或不同物种之间的合作行为在自然界普遍存在,比如噪鸦属鸟类的合作繁殖(Jing et al. 2009)、狐獴(*Suricata suricatta*)的合作警戒行为(Clutton-Brock et al. 2002)、裂唇鱼(*Labroides dimidiatus*)为其他鱼类清洁皮肤的行为(Bshary et al. 2006)等。Axelrod等(1981)首次利用重复的“囚徒困境”模型研究了合作行为的进化,并提出著名的“以牙还牙

(Tit for tat)”策略。随后,人们对合作行为进化的研究热情日渐高涨,出现了很多利用“囚徒困境”,“雪堆博弈”等基本博弈模型开展的研究工作(例如 McNamara et al. 2004, Doebeli et al. 2005, Jansen et al. 2006, Helbing et al. 2009),而且还有很多结合博弈模型开展的合作实验研究(例如 Stephens et al. 2002, Bshary et al. 2006, Rand et al. 2009, Wu et al. 2009)。

**2.4 基于个体的模拟模型** 基于个体的模拟模型是以种群中的个体作为最小单位,通过计算机程序的形式为它们设定规则(生活史过程),通常还会引入随机事件。程序会跟踪记录每个个体的存活、繁殖等情况,根据种群的发展变化来研究所关注的问题(Niazi et al. 2011)。这类模型由于考虑了随机因素的影响,模型的结果并不是确定的,每次运行可能会得到不一样的结果(Grimm et al. 1999)。

通过建立基于个体的模拟模型,可以分析个体的行为对整个系统的影响,以及系统对个体行为进化的影响(Railsback 2001, Grimm et al. 2006)。该模型在实际应用中还可以与解析结果相结合,不仅可以检验解析结果的准确性,减少解析过程中的计算错误;还可以为解析过程提供计算思路,并通过模拟提前预知可能的解析结果,避免在解析分析时误入歧途(Kokko 2007)。

1990年以来,利用该模型开展的生物学研究呈急剧上升的趋势,并取得了许多重要成果(DeAngelis et al. 2005, Grimm et al. 2005)。其中最为著名的要属 Axelrod 等(1981)开展的合作行为研究,他们将众多博弈理论研究人员提供的策略方案两两置于“重复囚徒困境(Iterated Prisoner's Dilemma)”的计算机环境中进行博弈,以此来探讨各策略的优劣以及进化稳定性。近年来,这类模型的应用更为广泛,包括扩散个体之间的竞争是否影响个体的扩散距离(McCarthy 1997);赢者效应(winner effect)、输者效应(loser effect)和旁观者效应(bystander effect)对群体中等级制度形成的作用(Dugatkin et al. 2003);“离婚和再婚

(divorce and re-mating)”策略对单配制鸟类的影响(Dubois et al. 2004);个体迁入对位于下沉环境(sink environment)中种群个体适应性的影响(Holt et al. 2004);寄生者对宿主扩散距离的影响(扩散越远越能提高寄生者寄生其他个体的机会)(Lion et al. 2006)等。另外, Svensson 等(2005)通过结合野外观察和种群遗传学模拟模型分析,说明了长叶异痣虻(*Ischnura elegans*)种群中个体的身体颜色会由于两性冲突而很快发生变化。

**2.5 系统发育对比分析** 对于进化生物学家而言,最大的遗憾莫过于不能亲眼目睹物种的进化,无法对生物的进化从时间尺度上进行长期跟踪研究。“系统发育对比分析”模型通过横向尺度上对不同物种的对比分析,能够从一定侧面上窥得生物进化的历程。长久以来,系统发育对比分析一直被进化生物学家们应用于动物的适应性进化研究中(Carvalho et al. 2005),这类模型非常适合回答诸如鸟类的羽毛艳丽程度是否和婚外交配的比例相关,灭绝概率是否和体型大小有关,纬度是否决定了物种的体型大小等适应性问题。

研究人员首先需要搜集大量有关物种由基因型决定的特征数据,并结合环境数据,利用适宜的统计学模型探讨物种之间或者物种与环境之间的统计关系,在计算过程中还需要考虑不同物种的亲缘关系(Felsenstein 1985)。这类模型在分析时涉及大量物种,可以总结得出更为一般化的模式,其结论还能引导将来进化生物学研究的方向(Martins 2000)。

同时,这类模型分析也有一个重要的缺陷,即对数据质量要求较高,需要各物种系统发育相对完整的研究数据(Fisher et al. 2004)。利用这种方法,人们已经对鸟类婚配制度(Björklund 1990, Owens et al. 1997),合作繁殖鸟类的分布模式(Arnold et al. 1998),鸻鹬类(shorebirds)的亲代投入(Reynolds et al. 1997),体型的性二态(Székely et al. 2000),生长模式(developmental mode,例如早成鸟、晚成鸟)的进化(Thomas et al. 2006)等进行了研

究。近年,通过结合物种的分布情况,利用地理信息系统还将模式结果图形化,使得结果更加直观(Jetz et al. 2012)。比如 Jetz 等(2011)研究了环境的不确定性与合作繁殖鸟类分布的关系,发现合作繁殖鸟类的分布情况与年际间的降雨量差异密切相关。类似的研究还包括全球鸟类亚种的丰富度和全球鸟类窝卵数的分布模式等(Phillimore et al. 2007, Jetz et al. 2008)。

### 3 结 语

研究人员通过分析野外观察获得现象和数据,能够发现一些生态关系和生态学过程,但是很难直观描述这些生态关系的形成机制,以及当前系统的发展趋势。而借助模型分析方法,则可以更加有效地分析这类问题,而且还能对一些数据难以收集、实验难以开展的生态学问题进行研究。

近百年来,由于世界人口的高速增长,人类经济活动的不断加剧,地球上的生物多样性正在以空前的速度下降(Frankham et al. 2002)。深入研究动物表现型特征的进化机制,以及寻找影响其进化的重要因素,有利于相关保护工作的开展。近年来,人们开始将无价值取向的理论模型研究直接应用于保护工作,比如通过基于个体模拟的种群动态模型预测濒危种群的未来发展(Lacy 1993),或者预测农业害虫和鼠类的种群动态(Turchin 1993, Ju et al. 2005)等。相信数学模型分析将会成为更多进化生物学研究人员的重要技术手段,从而进一步推动整个领域的发展。

**致谢** 感谢两位评审人以及杂志编辑提出的修改意见。

### 参 考 文 献

- Abrams P A. 1993. Optimal traits when there are several costs: the interaction of mortality and energy costs in determining foraging behavior. *Behavioral Ecology*, 4(3): 246–259.
- Andersson M. 1982. Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. *Nature*, 299(5886): 818–820.
- Andersson M B. 1994. *Sexual Selection*. Princeton: Princeton University Press.
- Arnold K E, Owens I P F. 1998. Cooperative breeding in birds: a comparative test of the life history hypothesis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 265(1398): 739–745.
- Axelrod R, Hamilton W D. 1981. The evolution of cooperation. *Science*, 211(4489): 1390–1396.
- Bergmüller R, Johnstone R A, Russell A F, et al. 2007. Integrating cooperative breeding into theoretical concepts of cooperation. *Behavioural Processes*, 76(2): 61–72.
- Björklund M. 1990. A phylogenetic interpretation of sexual dimorphism in body size and ornament in relation to mating system in birds. *Journal of Evolutionary Biology*, 3(3/4): 171–183.
- Bouchard T J Jr, Loehlin J C. 2001. Genes, evolution, and personality. *Behavior Genetics*, 31(3): 243–273.
- Brainard M S, Doupe A J. 2000. Interruption of a basal ganglia-forebrain circuit prevents plasticity of learned vocalizations. *Nature*, 404(6779): 762–766.
- Bshary R, Grutter A S. 2006. Image scoring and cooperation in a cleaner fish mutualism. *Nature*, 441(7096): 975–978.
- Carvalho P, Diniz-Filho J A F, Bini L M. 2005. The impact of Felsenstein's "Phylogenies and the comparative method" on evolutionary biology. *Scientometrics*, 62(1): 53–66.
- Clutton-Brock T, Russell A, Sharpe L, et al. 2002. Evolution and development of sex differences in cooperative behavior in meerkats. *Science*, 297(5579): 253–256.
- Cohen D. 1971. Maximizing final yield when growth is limited by time or by limiting resources. *Journal of Theoretical Biology*, 33(2): 299–307.
- Curtis B, Kellner M I, Over J. 1992. Process modeling. *Communications of the ACM*, 35(5): 75–90.
- Daan S, Tinbergen J M. 1997. *Adaptation of life histories*// Krebs J R, Davies N B. *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Oxford: Oxford University Press, 311–333.
- Darwin C. 1859. *On the Origin of Species*. London: John Murray.
- DeAngelis D L, Mooij W M. 2005. Individual-based modeling of ecological and evolutionary processes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36: 147–168.
- Doebeli M, Hauert C. 2005. Models of cooperation based on the Prisoner's Dilemma and the Snowdrift game. *Ecology Letters*, 8(7): 748–766.
- Doebeli M, Ruxton G D. 1997. Evolution of dispersal rates in metapopulation models: branching and cyclic dynamics in phenotype space. *Evolution*, 51(6): 1730–1741.
- Drent P J, van Oers K, van Noordwijk A J. 2003. Realized heritability of personalities in the great tit (*Parus major*).

- Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 270 (1510): 45–51.
- Dubois F, Wajnberg É, Cézilly F. 2004. Optimal divorce and re-mating strategies for monogamous female birds: a simulation model. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56(3): 228–236.
- Dugatkin L A, Earley R L. 2003. Group fusion: the impact of winner, loser, and bystander effects on hierarchy formation in large groups. *Behavioral Ecology*, 14(3): 367–373.
- Dugatkin L A, Reeve H K. 2000. *Game Theory and Animal Behavior*. Oxford: Oxford University Press.
- Felsenstein J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, 125(1): 1–15.
- Fisher D O, Owens I P F. 2004. The comparative method in conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(7): 391–398.
- Frankham R, Briscoe D A, Ballou J D. 2002. *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Gillespie J H. 2004. *Population Genetics: A Concise Guide*. 2nd ed. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Godfray H C J. 1995. Evolutionary theory of parent offspring conflict. *Nature*, 376(6536): 133–138.
- Grafen A, Johnstone R A. 1993. Why we need ESS signalling theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 340(1292): 245–250.
- Grimm V, Berger U, Bastiansen F, et al. 2006. A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecological Modelling*, 198(1/2): 115–126.
- Grimm V, Revilla E, Berger U, et al. 2005. Pattern-oriented modeling of agent-based complex systems: lessons from ecology. *Science*, 310(5750): 987–991.
- Grimm V, Wyszomirski T, Aikman D, et al. 1999. Individual-based modelling and ecological theory: synthesis of a workshop. *Ecological Modelling*, 115(2/3): 275–282.
- Hårdling R, Kaitala A. 2005. The evolution of repeated mating under sexual conflict. *Journal of Evolutionary Biology*, 18(1): 106–115.
- Hedenstrom A, Alerstam T. 1995. Optimal flight speed of birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 348(1326): 471–487.
- Helbing D, Yu W J. 2009. The outbreak of cooperation among success-driven individuals under noisy conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(10): 3680–3685.
- Hoelzer G A. 1989. The good parent process of sexual selection. *Animal Behaviour*, 38(6): 1067–1078.
- Holt R D, Knight T M, Barfield M. 2004. Allee effects, immigration, and the evolution of species' niches. *The American Naturalist*, 163(2): 253–262.
- Ihara Y. 2002. A model for evolution of male parental care and female multiple mating. *The American Naturalist*, 160(2): 235–244.
- Iwasa Y, Pomiankowski A. 1995. Continual change in mate preferences. *Nature*, 377(6548): 420–422.
- Jansen V A A, van Baalen M. 2006. Altruism through beard chromodynamics. *Nature*, 440(7084): 663–666.
- Jetz W, McPherson J M, Guralnick R P. 2012. Integrating biodiversity distribution knowledge: toward a global map of life. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(3): 151–159.
- Jetz W, Rubenstein D R. 2011. Environmental uncertainty and the global biogeography of cooperative breeding in birds. *Current Biology*, 21(1): 72–78.
- Jetz W, Sekercioglu C H, Böhning-Gaese K. 2008. The worldwide variation in avian clutch size across species and space. *PLoS Biology*, 6(12): e303.
- Jing Y, Fang Y, Strickland D, et al. 2009. Alloparenting in the rare Sichuan Jay (*Perisoreus internigrans*). *The Condor*, 111(4): 662–667.
- Ju R H, Shen Z R. 2005. Review on insect population dynamics simulation models. *Acta Ecologica Sinica*, 25(10): 2710–2716.
- Kacelnik A, Houston A I. 1984. Some effects of energy costs on foraging strategies. *Animal Behaviour*, 32(2): 609–614.
- Kokko H. 2007. *Modelling for Field Biologists and Other Interesting People*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Koolhaas J M, Korte S M, De Boer S F, et al. 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 23(7): 925–935.
- Lacy R C. 1993. VORTEX: a computer simulation model for population viability analysis. *Wildlife Research*, 20(1): 45–65.
- Lessells C M. 1991. *The Evolution of Life Histories: Behavioural Ecology*. Oxford: Blackwell, 32–65.
- Lion S, van Baalen M, Wilson W G. 2006. The evolution of parasite manipulation of host dispersal. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1590): 1063–1071.
- Martins E P. 2000. Adaptation and the comparative method. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(7): 296–299.
- May R M C, McLean A R. 2007. *Theoretical Ecology: Principles and Applications*. 3rd ed. New York Oxford University Press.

- McCarthy M A. 1997. Competition and dispersal from multiple nests. *Ecology*, 78(3): 873–883.
- McNamara J M, Barta Z, Houston A I. 2004. Variation in behaviour promotes cooperation in the Prisoner's Dilemma game. *Nature*, 428(6984): 745–748.
- McNamara J M, Houston A I, Collins E J. 2001. Optimality models in behavioral biology. *SIAM Review*, 43(3): 413–466.
- Mock D W, Parker G A. 1998. *The Evolution of Sibling Rivalry*. New York: Oxford University Press.
- Mueller L D, Rose M R. 1996. Evolutionary theory predicts late-life mortality plateaus. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(26): 15249–15253.
- Myerson R B. 1997. *Game Theory: Analysis of Conflict*. Harvard: Harvard University Press.
- Nakajima M, Matsuda H, Hori M. 2005. A population genetic model for lateral dimorphism frequency in fishes. *Population Ecology*, 47(2): 83–90.
- Neal D. 2004. *Introduction to Population Biology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Niazi M, Hussain A. 2011. Agent-based computing from multi-agent systems to agent-based models: a visual survey. *Scientometrics*, 89(2): 479–499.
- Nowak M A, Sigmund K. 2004. Evolutionary dynamics of biological games. *Science*, 303(5659): 793–799.
- Owens I P F, Bennett P M. 1997. Variation in mating system among birds: ecological basis revealed by hierarchical comparative analysis of mate desertion. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 264(1385): 1103–1110.
- Parker G A, Smith J M. 1990. Optimality theory in evolutionary biology. *Nature*, 348(6296): 27–33.
- Peters A, Lively C. 1999. The Red Queen and fluctuating epistasis: a population genetic analysis of antagonistic coevolution. *The American Naturalist*, 154(4): 393–405.
- Phillimore A B, Orme C D L, Davies R G, et al. 2007. Biogeographical basis of recent phenotypic divergence among birds: a global study of subspecies richness. *Evolution*, 61(4): 942–957.
- Pyke G H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15(1): 523–575.
- Railsback S F. 2001. Concepts from complex adaptive systems as a framework for individual-based modelling. *Ecological Modelling*, 139(1): 47–62.
- Rand D G, Dreber A, Ellingsen T, et al. 2009. Positive interactions promote public cooperation. *Science*, 325(5945): 1272–1275.
- Reynolds J D, Székely T. 1997. The evolution of parental care in shorebirds: life histories, ecology, and sexual selection. *Behavioral Ecology*, 8(2): 126–134.
- Rowe L, Ludwig D, Schluter D. 1994. Time, condition, and the seasonal decline of avian clutch size. *The American Naturalist*, 143(4): 698–722.
- Roze D, Rousset F. 2005. Inbreeding depression and the evolution of dispersal rates: a multilocus model. *The American Naturalist*, 166(6): 708–721.
- Seki M, Wakano J Y, Ihara Y. 2007. A theoretical study on the evolution of male parental care and female multiple mating: effects of female mate choice and male care bias. *Journal of Theoretical Biology*, 247(2): 281–296.
- Servedio M R, Lande R. 2006. Population genetic models of male and mutual mate choice. *Evolution*, 60(4): 674–685.
- Smith J M. 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Smith J M, Price G. 1973. The logic of animal conflict. *Nature*, 246(5427): 15–18.
- Soetaert K, Herman P M J. 2009. *A Practical Guide to Ecological Modelling: Using R as A Simulation Platform*. New York: Springer Verlag.
- Stephens D W, McLinn C M, Stevens J R. 2002. Discounting and reciprocity in an iterated Prisoner's Dilemma. *Science*, 298(5601): 2216–2218.
- Sugg D W, Chesser R K, Stephen Dobson F, et al. 1996. Population genetics meets behavioral ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(8): 338–342.
- Svensson E I, Abbott J, Härdling R. 2005. Female polymorphism, frequency dependence, and rapid evolutionary dynamics in natural populations. *The American Naturalist*, 165(5): 567–576.
- Székely T, Reynolds J D, Figuerola J. 2000. Sexual size dimorphism in shorebirds, gulls, and alcids: the influence of sexual and natural selection. *Evolution*, 54(4): 1404–1413.
- Tamachi N. 1987. The evolution of alarm calls: an altruism with nonlinear effect. *Journal of Theoretical Biology*, 127(2): 141–153.
- Tanaka Y. 1998. Theoretical aspects of extinction by inbreeding depression. *Researches on Population Ecology*, 40(3): 279–286.
- Thomas G H, Freckleton R P, Székely T. 2006. Comparative analyses of the influence of developmental mode on phenotypic diversification rates in shorebirds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1594): 1619

- 1624.
- Turchin P. 1993. Chaos and stability in rodent population dynamics: evidence from non-linear time-series analysis. *Oikos*, 68(1): 167 - 172.
- Vu E T, Mazurek M E, Kuo Y C. 1994. Identification of a forebrain motor programming network for the learned song of zebra finches. *The Journal of Neuroscience*, 14(11): 6924 - 6934.
- Wade M J, Shuster S M, Demuth J P. 2003. Sexual selection favors female-biased sex ratios; the balance between the opposing forces of sex-ratio selection and sexual selection. *The American Naturalist*, 162(4): 403 - 414.
- Wu J J, Zhang B Y, Zhou Z X, et al. 2009. Costly punishment does not always increase cooperation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(41): 17448 - 17451.
- 戈峰. 2002. 现代生态学. 北京: 科学出版社.
- 蒋志刚. 2004. 动物行为原理与物种保护方法. 北京: 科学出版社.
- 蒋志刚, 李春旺, 彭建军, 等. 2001. 行为的结构, 刚性和多样性. *生物多样性*, 9(3): 265 - 274.
- 孙儒泳. 2001. 动物生态学原理. 北京: 北京师范大学出版社.
- 陶鼎来. 1994. 中国农业百科全书: 农业工程卷. 北京: 农业出版社.
- 张大勇. 2000. 理论生态学研究. 北京: 高等教育出版社.
- 张维迎. 1996. 博弈论与信息经济学. 上海: 上海三联书店.