
COMPUTER SIMULATION OF ORDERLY
COLLECTIVE BEHAVIORS - TAKING FISH
SCHOOLS AS AN EXAMPLE

秩序性群体行为的 计算机模拟

——以鱼群为例

郑美红 著



科学出版社

秩序性群体行为的计算机 模拟——以鱼群为例

郑美红 著

科学出版社

北 京

内 容 简 介

大规模群体行为可以如千军万马,整齐有序,也可以随时变换队形,宛如一个生命体,这就是秩序性群体行为。秩序性群体行为的生成机制是什么?进行秩序性群体行为可以带来怎样的好处?本书以鱼群为例,采用对鱼的个体行为进行动力学建模并进行计算机模拟的方法,尝试回答上述两个问题。无捕食鱼时,当对鱼的个体以适当比例进行模仿及碰撞回避行为时,可生成最优秩序性群体行为;遭遇捕食时,以适当比例进行模仿、碰撞回避以及逃生行为的个体能够生成最优群体逃生行为。最重要的是,遭遇捕食鱼时进行秩序性群体行为,除了可发挥稀释效果和混乱效果,并行游动效果可使群体最大限度地保护到每一个个体。

本书面向对复杂系统、社会学及社会心理学中的群体行为感兴趣,以及对计算机模拟感兴趣的读者。

图书在版编目(CIP)数据

秩序性群体行为的计算机模拟:以鱼群为例/郑美红著. —北京:科学出版社, 2018.10

ISBN 978-7-03-058990-3

I. ①秩… II. ①郑… III. ①计算机模拟—研究 IV. ①TP302.1

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2018) 第 225500 号

责任编辑:赵敬伟 张晓云/责任校对:王晓茜

责任印制:张 伟/封面设计:耕者工作室

科学出版社 出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

北京建宏印刷有限公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2018年10月第 一 版 开本:720×1000 B5

2018年10月第一次印刷 印张:12

字数:176 000

定价:78.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)



前 言

攻读硕士学位期间，我采用计算机模拟，进行了鱼与食饵的双生态系统研究。硕士毕业之后，在高校任教两年，之后赴日本留学攻读博士学位。机缘巧合，进行的又是关于鱼的研究，只不过这一次研究的是鱼的秩序性群体行为。从鱼的个体行为建模，到通过计算机模拟看到最初杂乱无章分布着的鱼宛如真实的鱼群游动在面前，那感觉真的很奇妙。实际上，无论是什么个体，神经元也好，鱼也罢，甚至是人，只要个体行为明确，并且其行为受其他个体的影响，哪怕仅仅是来自于其周围个体的影响，也就有了群体行为。众多的群体行为当中，我们对一类群体行为情有独钟。该类群体中的个体在某些维度，比如运动方向上表现出一定的一致性，我们称这样的群体行为为秩序性群体行为。那么，多个个体如何生成秩序性群体行为，个体为什么要与其他个体在某些维度上保持一致而进行秩序性群体行为？

以鱼群为例，围绕两个问题，即秩序性群体行为的生成机制和进行秩序性群体行为的原因，我们首先进行个体行为建模，之后根据所要研究的问题进行相应的实验设计，并在所设计的条件下进行计算机模拟实验，本书对此进行了详细而系统的介绍。全书共分三个部分，内容涉及秩序性群体行为的生成、秩序性群体行为的动态稳定性、最优群体逃生行为的条件，以及群体中存在异质个体时对群体逃生行为的影响等。希望能向读者介绍个体行为建模，以及通过计算机模拟研究群体行为的方法。

第一部分聚焦于群体行为及其中的未解之谜——秩序性群体

行为。从动物到人，由多个个体通过个体之间的相互作用形成群体。有些群体并不仅限于多个个体简单地聚集在一起，而是个体行为之间相互关联，并表现出在某个或某些维度上一定程度的一致性。本部分共包含四章，第 1 章涵盖动物群体及秩序性群体行为，重点介绍动物群居的主要原因，以及秩序性群体行为的鸟群和鱼群的特征。第 2 章说明为什么及如何研究鱼的秩序性群体行为。第 3 章介绍鱼群的经典研究。第 4 章介绍鱼的个体行为模型构建的基础。

第二部分围绕鱼的秩序性群体行为的生成及维持机制，共有四章内容。第 5 章介绍生成秩序性群体行为的个体行为决策模型，包括个体之间的相互作用区域以及鱼的运动方向、位置以及速度的决定方式。第 6 章导入鱼的秩序性群体行为的评价变量。第 7 章的主要内容是根据鱼的个体行为决策模型所进行的计算机模拟，目的在于验证模型在生成鱼的秩序性群体行为上的有效性。第 8 章的核心内容是鱼的秩序性群体行为的抗扰动能力，也称动态稳定性，考察鱼群受到分裂和发散两种形式的扰动后的恢复能力。

第三部分从面对捕食鱼的攻击时鱼的逃生效率出发，探讨鱼进行秩序性群体行为的原因，共包含四章。第 9 章介绍存在捕食鱼时鱼的个体行为决策模型，模型中鱼的个体除了进行模仿行为和碰撞回避行为，还将适时地进行逃生行为。为了使计算机模拟更接近真实情况，模型中增加了对鱼游动过程中产生的能量消耗。第 10 章的核心内容是对存在捕食鱼时鱼的群体行为的计算机模拟，如鱼的个体所进行的基本行为比例适当，可生成最优群体逃生行为。第 11 章聚焦于为什么进行秩序性群体行为的群体可以生成最优群体逃生行为。通过调整参数创建杂聚群，比较进行秩序性群体行为的有序群和杂聚群的群体逃生行为，得到了进行秩序性群体行为的有序群可以产生最优群体逃生行为的原因。第 12 章考察有序群的均质性对群体逃生行为的影响，增加鱼群中异质鱼的比例，考察其引

起群体逃生行为的变化。

本书尝试以鱼群为例，系统介绍个体行为建模及以计算机模拟手段研究秩序性群体行为的方法。鉴于作者水平有限，从研究内容到成书，缺点和不足在所难免，恳请各位专家、学者和读者批评指正。

郑美红

2018年9月19日

目 录

前言

第一部分 群体行为及其中的未解之谜 —— 秩序性群体行为

第 1 章 动物群体及秩序性群体行为	3
1.1 动物的生活方式	3
1.2 动物为什么群居	5
1.3 动物的秩序性群体行为	7
1.3.1 动物秩序性群体行为的特点	7
1.3.2 鸟的秩序性群体行为	9
1.3.3 鱼的秩序性群体行为	10
1.4 关于鱼的秩序性群体行为研究的问题	13
第 2 章 为什么及如何研究鱼的秩序性群体行为	15
2.1 鱼的群体行为的特殊之处	15
2.2 无时不在的秩序性群体行为	16
2.3 鱼的秩序性群体行为研究的两大问题	18
2.3.1 鱼的秩序性群体行为的生成及维持	18
2.3.2 鱼为什么要进行秩序性群体行为	19
2.4 鱼的秩序性群体行为研究的主要手段	22
2.5 研究鱼的秩序性群体行为的意义	23
第 3 章 鱼群的经典研究	25
3.1 牛顿动力学模型	25
3.2 个体决策模型	27

第 4 章 鱼的个体行为模型构建的基础	32
4.1 可以同时兼顾多个目的而采取行动的鱼	33
4.2 鱼的运动方向和速度可以被分别决定	36
4.3 视觉系统和侧线同时发挥作用	37
4.4 遭遇捕食鱼攻击时被食鱼的逃离方向	39
第一部分结语	43
第二部分 如何生成并维持秩序性群体行为	
第 5 章 生成秩序性群体行为的个体行为决策模型	47
5.1 鱼的秩序性群体行为研究的第一个问题	47
5.2 鱼的秩序性群体行为模型	48
5.2.1 鱼如何决定其个体行为	48
5.2.2 鱼的相互作用区域	49
5.2.3 鱼的模仿行为	50
5.2.4 鱼的碰撞回避行为	51
5.3 鱼的运动方向、速度的决定及位置	52
5.3.1 运动方向	52
5.3.2 游动速度	55
5.3.3 所在位置	55
第 6 章 鱼的秩序性群体行为的评价变量	57
6.1 鱼群的极性 $\eta_p(t)$	57
6.2 平均最近邻距离 $\eta_{\text{NND}}(t)$	58
6.3 鱼群所占据的空间大小 $\eta_{\text{EX}}(t)$	59
6.4 碰撞频率 η_{CF}	59
6.5 四个评价变量的重要性分析	60
第 7 章 鱼的秩序性群体行为生成的计算机模拟	61
7.1 计算机模拟的实验条件	61

7.2	鱼的模仿行为在鱼群形成中的作用	61
7.3	鱼的秩序性群体行为评价变量随时间的变化	63
7.3.1	$\eta_p(t)$ 、 $\eta_{\text{NND}}(t)$ 和 $\eta_{\text{EX}}(t)$ 随时间的变化	63
7.3.2	$\eta_p(t)$ 、 $\eta_{\text{NND}}(t)$ 和 $\eta_{\text{EX}}(t)$ 的时间平均值及 η_{CF} 与 γ_{AL} 的依存关系	65
7.4	相互作用区域、鱼群速度分布的参数对鱼的秩序性群体行为的影响	70
7.5	鱼的秩序性群体行为中的自组织临界性	72
第 8 章	鱼的秩序性群体行为在外界扰动下的动态稳定性	75
8.1	外界扰动的形式	75
8.2	受到外界扰动时鱼群的动态稳定性的评价指标	79
8.3	鱼个体的模仿行为系数 γ_{AL} 的取值范围	81
8.4	分裂型扰动下鱼群的动态稳定性	81
8.5	发散型扰动下鱼群的动态稳定性	85
8.6	扰动时时发生, 自我恢复才是王道	88
第二部分结语		91

第三部分 为什么进行秩序性群体行为

第 9 章	遭遇捕食鱼攻击时鱼的个体行为模型	95
9.1	遭遇捕食鱼攻击时鱼的群体逃生行为	95
9.2	鱼的秩序性群体行为模型的扩展	97
9.2.1	虑及能量消耗	97
9.2.2	鱼的逃生战术	99
9.2.3	危险反应区域	100
9.2.4	鱼的运动方向	101
9.2.5	鱼运动速度的决定方法	104
9.3	捕食鱼的攻击方法	105

9.3.1 攻击目标的决定方法	106
9.3.2 捕食鱼运动方向的决定方法	108
9.3.3 捕食鱼运动速度的决定方法	109
9.4 个体逃生战术有效性的评价指标	110
9.5 群体逃生行为的分析变量	111
9.5.1 捕食鱼的目标变换率	112
9.5.2 群的分裂概率以及分裂的子群体数量	112
9.6 捕食鱼和被食鱼个体行为的参数	113
9.6.1 被食鱼的秩序性群体行为的参数和逃生战术的参数 ...	113
9.6.2 表征捕食鱼能力的参数	118
第 10 章 最优群体逃生行为中鱼个体的逃生战术	119
10.1 被食鱼的逃生行为系数 γ_{ES}^E 与捕食鱼的成功捕食时间 τ_{cap} 之间的关系	120
10.2 被食鱼的逃生行为系数 γ_{ES}^E 与捕食鱼的成功捕食率 ρ_{cap} 之间的关系	121
10.3 最优个体逃生战术存在的理由	122
10.3.1 成为目标起到被捕获的时间	122
10.3.2 因遭遇捕食鱼的攻击而导致鱼群分裂的情况	123
10.3.3 单位时间内捕食鱼攻击目标的变换次数	125
10.4 鱼群规模的效果	126
10.4.1 鱼群规模对成功捕食时间 τ_{cap} 的影响	127
10.4.2 鱼群规模效果产生的原因	127
10.4.3 危险反应区域大小带来的影响	128
10.4.4 因鱼群规模的变化导致的最优逃生行为系数 γ_{ES}^E 的变化	130
10.5 由鱼的群体逃生行为所想到的	132
第 11 章 并行游动效果与最优群体逃生行为	134
11.1 杂聚群与有序群的比较	134

11.2 杂聚群的混乱效果·····	135
11.2.1 杂聚群模型及杂聚群的生成·····	135
11.2.2 杂聚群对群中个体的保护效果·····	139
11.3 有序群与杂聚群在群体逃生效果上的差异·····	141
11.4 并行游动可以产生好的防御和逃生效果的原因·····	143
11.4.1 单位时间内捕食鱼攻击目标的变换次数·····	143
11.4.2 攻击目标周围的鱼的密度差异·····	144
11.4.3 感觉到危险的被攻击目标的运动方向与理想逃离 方向和周围鱼的运动方向的偏离·····	146
11.5 并行游动效果的全域性·····	149
11.6 鱼群中群体效果的层级性·····	152
第 12 章 异质鱼对群体逃生行为的影响·····	155
12.1 混有行为异质鱼时的群体逃生行为·····	157
12.1.1 自私自利的个体带给群体逃生行为的影响·····	158
12.1.2 有行为异质鱼混入的鱼群的最优群体逃生行为·····	163
12.2 外观异质鱼的破坏性力量·····	165
12.2.1 对可产生最优群体逃生行为的鱼群的影响·····	166
12.2.2 混杂有外观异质鱼时鱼群的最优群体逃生行为·····	169
第三部分结语·····	172
参考文献·····	173
后记·····	177

第一部分

群体行为及其中的未解之谜——秩序性群体行为

从微观到细菌，从宏观到动物和人，群体可由多个个体之间的相互作用而形成。这些群体不仅仅是多个个体的集合，在满足一定的条件下还呈现出在某个或某些维度上规律性极强的秩序性群体行为。这些秩序性群体行为究竟是怎么产生的，为什么要产生这样的秩序性群体行为？我们对鱼的秩序性群体行为情有独钟，不得不说是与它们——一条条看上去毫无差别的鱼的个体，在深蓝的海水中形成并保持着令人叹为观止的各种极强的秩序性，行为模式有关。那是生物之美、自然之美，我们很想知道这美的缔造者是谁，是什么，以及与这个问题同等重要的——为什么。在毫无危险的情况下，我们可以认为这仅仅是生物与自然界之间所形成的和谐之美，但在面临被捕食的危险时，依然会有各种秩序性群体行为模式出现，甚至秩序性要高于没有任何危险的一般情况，我们不得不认为这样的秩序性群体行为当中蕴藏着巨大的能量，这应该不是鱼为了展示个体的能力而冒死彼此相随去演绎秩序性的群体之美。

第1章 动物群体及秩序性群体行为

自然界中的动物种类繁多，据估计，到目前为止发现的动物当中，有六千多种爬行动物，九千多种鸟类，两万多种鱼类，一千多种两栖类，一万五千多种哺乳动物，还有百万种昆虫。而这当中无论是昆虫还是鸟类，无论是鱼类还是哺乳动物，都有一部分动物生活在同类的群体当中，有的在群体中倾其一生，有的在它们需要的时候与同类相随而居。在这些群居的动物当中，有些动物在迁徙时表现出极强的秩序性群体行为，如大象、牛羚和鸟；而有些群居动物，即便是在通常情况下，也会有令人一瞥难忘的秩序性群体行为，如某些种类的鱼。

1.1 动物的生活方式

群居是指同类动物个体聚集成群时，在相当长的时间内与其他个体产生频繁的相互作用的生活方式。群居动物的个体之间往往具有一些共同的生物特征和生活习性。独居则是指动物在其生命历程中的大部分时间，除了生育、繁殖期间，不与不同类别甚至是同类的其他个体生活在一起的生活方式。

陆地上很多野生动物属于群居动物，小到蚂蚁，大到大象。当然不止这两种，狼、豺、犀牛、角马、羚羊等也是陆地上不可忽略的群居动物。至于海洋当中，除了热带鱼、黄鱼、金枪鱼、梭鱼等真正的“鱼”一直依群而居，还有很多哺乳动物，如鲸鱼、海豚、海狮和海象等也在水下过着与同类相随相伴的生活。而常飞在天

上的动物当中，蜜蜂和很多鸟类也以群居为主要生活方式。陆地、水下、空中，不分生存环境，有很多种动物与它们的同类相伴相随，而这当中，尤其以鸟和鱼更被人类所关注，这其中最主要的原因，毫无疑问，是它们向人类所展示出的奇迹——秩序性群体行为。

根据所处的生存环境，鱼可以被分为淡水鱼和咸水鱼，这也是生活当中最容易想到的分类。还有其他的分类依据，如是否与同类相聚而居，根据这一分类，可以将鱼分为群居和独居两类。如果进一步细分，群居的鱼群还包括杂聚群 (shoaling) 与有序群 (schooling)，而独居的鱼群则可以分为单独游动和单独定住。抛开其他的分类，单就其生存方式而言，独居与群居各有利弊，甚至有序群与杂聚群也各有所长。自然界中既有像斑鲛鱼那样一生只按照一种特定方式生存的鱼，也有根据不同状况而分别采取四种生存方式的鱼^[1]。

杂聚群是指一条一条的鱼按照各自不同的方向游动，但所有的成员都能够松散地保持在一个群体中。英文中称为 shoaling，我之所以将其译为杂聚群，是希望以“杂”表示鱼在运动方向上的杂乱无序，以“聚”表示鱼在一定空间范围内的聚集。一条条鱼聚集在一起，它们自顾自地游动着，没有统一的、规律的运动方向，但它们在空间上不会相隔太远，保持着一定的空间致密性，它们的的确确存在于一个群中。这样的鱼群甚至可能会偶尔出现鱼与鱼之间的距离几乎相等的情况，但它们游动的方向各不相同，因此也不会出现整个鱼群像一个彼此关联的整体一样共同移动的情况。与杂聚群不同，有序群中的鱼与鱼之间保持一定的距离，每条鱼几乎与其近邻的鱼保持相同的运动方向，并且游动速度也基本相同^[1]。英文中称这样的鱼群为 schooling，我将其译为有序群。远远地看上去，这样的鱼群就像一个生物体在海洋中移动，更加准确地讲，是行为，因为它们会展现出很多让我们惊叹不已的行为模式。

1.2 动物为什么群居

群居与独居各有利弊，这两种生活方式的选择对动物来说恐怕与它们所处的环境以及它们的需求密切相关。既然如此，为了回答动物为什么群居，就需要分析群居可能带给动物怎样的好处。动物们选择群居，可以依靠同类之间的协作，解决对它们而言关乎生死存亡的三件大事——防止被捕食、觅食、捕食，以提高自身的生存率。除此之外，还有一些涉及种系繁荣的大事，如增加繁殖率，并共同进行亲代抚育行为。

处于优胜劣汰的自然环境当中，动物所面临的最大问题就是如何得以生存。无论是食草动物还是食肉动物，都有可能被食肉动物所窥觑而成为其口中之食。不可否认，除了突发性自然灾害，随时随地可能发生的被捕食是对动物个体生存的最大威胁。怎样尽可能地降低被捕食的风险，这是动物的必修课程。经过漫长的进化以及个体学习，动物从躲在安全地带防止被捕食者发现，到被追捕时的逃跑策略，再到一旦无法逃离，如何与捕食者展开殊死搏斗，都有自己的一些独门绝技和最优策略，以最大可能降低自己被捕食的风险。除了这些策略，有些动物个体还用到了另一个绝妙的策略——成为群体的一员，借助群体的力量使其自身得到保护。对于能力较弱的个体，还有什么方法能比这个方法更巧妙而有效呢？协作，哪怕是基于自私的协作，也会给群体当中的每一个个体和整个群体带来好处，因而也给整个种系带来好处。

首先，动物聚集在一起，可以轮流值岗，以监视是否有来犯之敌，这显然提高了群体对来犯者的防范能力。当群体中的某个个体发现异常情况，即可能有捕食者来袭时，可以立即以特定的方式发出警报，以告知其他个体采取应对措施。不同的动物发出警报的方式不同，最主要的方式是叫声，甚至有些动物可以通过不同的叫声

表示捕食者的不同。例如，南非的一种猴子，当有豹子来袭时，猴子会大声嚎叫；而当有蛇要攻击时，则发出噼啪的声音。同伴接收到不同的声音，也会采取不同的应对策略。一旦面临无法回避的捕食者进攻，群体又能以怎样的方式提高个体的生存率呢？稀释效果和混乱效果都是指在很多个体可能成为捕食者的攻击对象时，捕食者在攻击对象的选择以及持续攻击某个个体时，受到来自被捕食动物群体中其他个体的干扰。空中的鸟和海洋中的鱼，之所以集结成群，这是其中的一个主要原因。动物的轮流值岗，可以为其他动物的休息、进食提供方便，这显然可以增加群体中个体的能量及体力的恢复能力。

除了尽可能地避免被捕食，动物个体还需要保证一定的营养供给，使自己免遭饥饿威胁，得以继续生存。不同的动物有不同的觅食手段，而与群体中的其他成员协作，共同觅食，不失为智慧的选择。比较典型的以群体捕食的动物是狼。它们在发现猎物之后，很少单独攻击，而是会采用群体策略，或是包围，或是顺次追击，使猎物耗尽体力，并最终成为自己的腹中之物。关于这一点，电影《狼图腾》中有过精彩的再现，对马群的攻击，对黄羚羊的攻击，无处不展现了狼的智慧，确切而言，是狼群的智慧。尽管有人评论该影片过分夸大了狼在蒙古族人心中的地位，但在狼群的觅食和狩猎这两方面，大体是与观察研究相符的。

动物群居的另一个原因被认为是对动物幼崽的照顾，也被称为亲代抚育行为。除了上述这三个原因，群居还会给关乎整个种系生死存亡的大事——繁殖带来好处，可大大增加动物择偶、交配及繁殖的可能性。当然，所有这些原因并非不可兼有，很多动物通过群居而在觅食、捕食、对捕食者的防卫，以及择偶、交配及繁殖等各方面均能获益。

对于空中和海洋中的动物，除了上述各种好处，还有一个原因，就是飞行或游动过程中，因可随同行于同类而节省能量，有学者专门