石头剪刀布模型中死亡风险下生物体的局部自适应聚集

J. Menezes[a, b], E. Rangel[b]

[a]生物多样性与生态系统动力学研究所，阿姆斯特丹大学，科学园区*904*号，*1098 XH*阿姆斯特丹，荷兰[b]科学与技术学院，北里奥格兰德联邦大学，邮政信箱*1524*号，*59072-970*，纳塔尔，北里奥格兰德州，巴西[c]计算机工程与自动化系，北里奥格兰德联邦大学，塞纳多尔·萨尔加多·菲略大道*300*号，纳塔尔，*59078-970*，巴西

arXiv:2301.01729v1 [q-bio.PE] 4 Jan 2023

摘要

我们对石头剪刀布博弈的空间版本进行了随机模拟，并假设个体利用感官能力扫描环境，以探测敌对个体的存在。如果局部危险程度高于可容忍阈值，个体便会聚集，而不是在格点上随机移动。我们通过测量由单一物种生物体占据的空间区域的特征长度尺度，研究局部自适应聚集对生物体空间组织的影响。结果表明，当对手的局部密度不超过30%时触发聚集会带来益处；否则，这种行为策略可能因增加平均死亡风险而损害个体。我们还表明，如果生物体能够感知更远的距离，它们就能准确地扫描并解读来自邻域的信号，从而最大限度地发挥局部自适应聚集对死亡风险的影响。最后，我们表明，无论生物体的移动能力如何，局部自适应聚集行为都能促进生物多样性。即使存在少量敌对个体，只要生物体加入同种个体，共存概率就会升高。通过模拟包含五个和七个物种的广义石头剪刀布模型，我们验证了这些结论在更复杂的系统中同样成立。我们的发现可能有助于生态学家理解这样一类系统：其中生物体的自我防御行为会适应局部环境线索。

关键词：种群动力学、循环模型、随机模拟、行为策略

1. 引言

行为生物学揭示了生物体用来提高自身适合度的机制，这对维持自然界丰富的生物多样性至关重要[1–4]。大量证据表明，生物体凭借其进化能力，能够探测环境线索，感知附近敌对个体的存在以及采取行动所消耗的能量，从而恰当地实施自我保护策略[5–9]。在这种情况下，群居有助于防御，因为通过集体协作进行监视和抵抗，可以最大限度地加强个体保护，同时减少个体用于抵御敌对个体的能量消耗 [10–19]。

研究者运用石头剪刀布博弈规则研究生物多样性的循环模型；这些规则成功描述了许多生物系统中存在的非等级竞争关系 [20–29]。然而，对细菌大肠杆菌 的实验表明，三个细菌菌株之间的循环优势不足以稳定系统。研究发现，只有当个体进行局部互动时，才能确保共存 [30]。这表明空间对生物系统稳定性具有核心作用；在蜥蜴群落和竞争中的珊瑚礁系统中也观察到了这一点 [31–33]。此外，研究表明，循环优势在人类议价、带惩罚机制的公共物品博弈等社会系统的空间相互作用中发挥着重要作用 [34, 35]。

大量证据表明，生物体的移动性在促进或危及结构化种群中的生物多样性方面发挥着核心作用中 [36–46]。证据表明，生物体的觅食行为可能影响空间石头—剪刀—布博弈中的生物多样性 [22, 28]。生物体为了躲避敌对个体、寻找维持物种延续所需的自然资源而移动，这可能打破循环博弈的平衡，或减缓种群动态，进而危及或促进生物多样性[28, 29, 47–49]。

最近有研究表明，在三营养级捕食者-猎物循环模型中，聚集行为是一种有效的反捕食策略 [49]。对石头剪刀布博弈的洛特卡-沃尔泰拉版本进行数值模拟发现，与探索领地以寻找猎物并繁殖相比，生物体采取群居运动时，个体的捕食风险会降低。与生物体随机移动的标准模型不同，群体策略会形成螺旋型模式，同一物种的生物体生活在空间区域中，而这些区域的特征长度取决于个体能够探查周围环境的距离，以及其执行定向自我保护运动策略的认知能力 [49]。

尽管该模型揭示了空间相互作用的复杂细节，文献 [49] 中的模型却只考虑了非自适应的聚集策略，即个体无法灵活地调整运动，只有在即将遭受敌对个体攻击的威胁时才触发群聚策略；例如，叶螨群落中就会出现这种情况 [9]。在这种情况下，生物体可以继续在格点上自由移动以夺取领地，从而避免不必要的消耗，促进种群增长 [49] 。

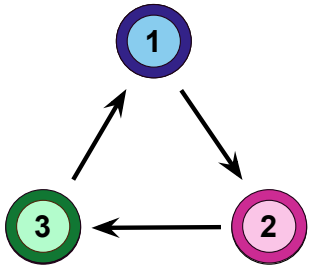


图 1：石头剪刀布模型的规则。黑色箭头表示空间博弈中的支配关系：物种i的个体会消灭物种$i+1$的生物体，其中$i = 1$、2、3，且$i \pm 3 = i$。受到攻击时，同一物种的生物体会聚集；没有危险时则随机移动。深蓝色、粉色和绿色分别表示群居地移动的物种1、2和3的个体；浅蓝色、粉色和绿色分别表示随机移动的物种1、2和3的生物体。

在本研究中，我们对随机模型进行了改进，以模拟一种局部自适应聚集：生物体只有在面临死亡风险时才会群居地运动 [49]。我们还认为，是否聚集由个体自主决策能力决定，也就是说，每个生物体都会根据自身所处的局部环境自主行动。因此，每个个体都可以自行决定是群居地运动还是随机运动；只有当敌方局部密度高于可容忍阈值时，才会触发群聚。此外，我们采用空间石头剪刀布博弈的 May–Leonard 实现方式，来实现这种行为生存策略。这样一来，我们的结果便可以推广到循环博弈目标为争夺自然资源的系统 [50]。

我们旨在回答以下问题：i）局部自适应聚集会如何改变石头剪刀布模型标准 May-Leonard 实现中特有的螺旋图案？ii）聚集触发机制会如何影响生物体的空间组织，并改变典型单物种区域的大小？iii）自适应群聚如何通过降低平均死亡风险使个体受益？iv）局部自适应聚集行为会如何影响物种共存概率？

本文的结构如下。第 2 节介绍随机模型，并阐述在模拟算法中实现局部自适应群聚所采用的方法。第 3 节研究不同聚集触发阈值下空间格局的变化；第 4 节讨论自相关函数和特征长度尺度。第 5 节计算一系列聚集触发阈值和移动性概率下生物体平均死亡风险的降低幅度。最后，第 6 节探讨个体移动性对共存概率的影响，第 7 节则给出我们的讨论和结论。

2. 模型

我们研究一个包含三个物种的循环模型，这些物种按照石头剪刀布博弈规则相互竞争，如图 1 所示。这意味着，物种 i 的个体会消灭物种 $i + 1$的生物体，其中 $i = 1,2,3$，且遵循循环关系 $i = i + 3\beta$，其中 β 是一个整数。我们的模型认为，同一物种的生物体会聚集在一起，以降低在空间博弈中被杀死的概率。群居运动具有局部适应性：当生物体邻域中的敌方密度高于可容忍阈值时，便会触发群居运动。这意味着，每个物种 i 的个体都能扫描环境，感知物种 $i + 1$生物体的存在，从而准确判断最佳策略是加入同种个体、寻找避难所，还是继续随机运动以探索领地。图 1 中的深色表示正在进行群居运动的个体，而浅色表示正在随机运动的生物体。

2.1. 数值模拟

为进行数值模拟，我们采用具有周期性边界条件的方形格点；网格点的数量为$\mathcal{N}$。我们采用 May-Leonard 实现，其中个体总数并不守恒。因此，由于每个网格点至多被一个个体占据（也可能为空），系统中的生物体最大数量为网格点总数 $\mathcal{N}$。

最初，生物体随机分布在格点阵列中：每个个体都被随机分配到一个网格点。初始条件设置为每个物种的个体数量相同。我们将初始状态下每个物种的个体数量定义为生物体总数的三分之一：$I_i(t = 0) \approx \mathcal{N}/3$，其中$i = 1$，2,3；初始条件中其余网格点均为空。

随机初始条件准备就绪后，算法按照冯·诺依曼邻域随机执行相互作用，每个生物体都可以与其四个紧邻邻居之一发生相互作用。空间相互作用如下：

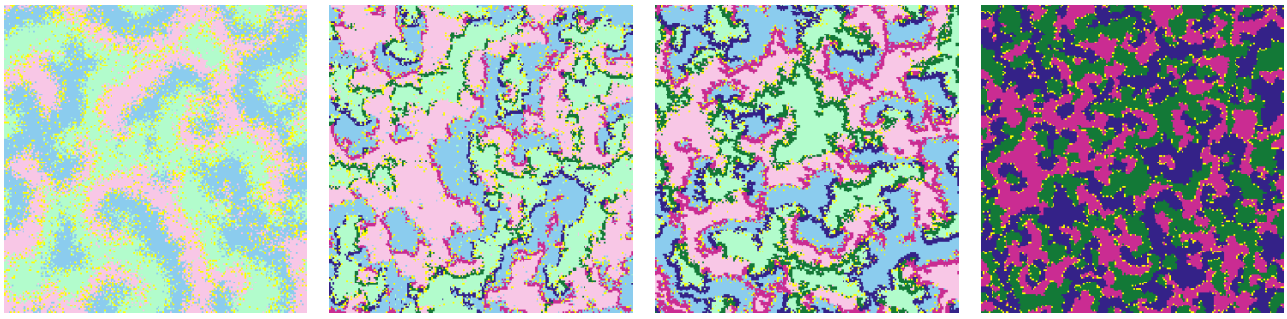
- 捕食：$ij \to i\otimes$，其中$j = i + 1$，$\otimes$ 表示空位：物种i 的个体会消灭一个物种$i+1$ 的邻居，具体规则如图 1所示——被消灭个体所占据的网格点将变为空位。

- 繁殖：$i \otimes \to ii$：空位会被任意物种的新个体填补。

- 移动性：$i \odot \to \odot i$，其中 $\odot$ 表示任意物种的一个个体或一个空位。生物通过与另一物种的个体或空位交换位置来移动。

这些相互作用按照一组固定概率执行，该组概率对所有物种都相同：s （选择概率）、r （繁殖概率）和m（移动概率）。执行相互作用时，代码按以下步骤进行：

1. 从格点中的所有生物中随机选出一个活跃个体；2. 按照设定的概率速率（s、r 和 m）随机选择一种相互作用；



(a) (b) (c) (d)

图 2： 石头剪刀布博弈中个体采用局部自适应聚集的模拟快照。模拟在包含 200^2 个网格点的格点上运行，持续 2000 个世代，其中 $R = 3$、$r = s = 0.25$，且 $m = 0.5$。图 2a、2b、2c 和 2d 分别展示了模拟 A（$\varphi = 1.0$）、B（$\varphi = 0.1$）、（$\varphi = 0.025$）和 D（$\varphi = 0.0$）结束时生物体的空间组织。颜色沿用图 1 中的配色方案：蓝色、粉色和绿色分别表示物种1、2和3的个体。深色和浅色分别表示采用聚集策略和随机移动的生物体。黄色圆点表示空位。

3. 选取四个最近邻居中的一个作为作用对象（捕食、繁殖和随机移动）——唯一的例外是自适应群居移动，此时生物会朝着同种个体较多的方向移动。

每实施一次相互作用，就计为一个时间步。经过 $\mathcal{N}$ 个时间步后，一个世代便告完成——我们的时间单位是一个世代。

为了了解模拟过程中的种群动力学，我们计算物种 i 的生物体密度，$\rho_i(t)$，其中 $i = 1,2,3$。其定义为时刻 t 物种 i 个体占据的格点比例，$\rho_i(t) = I_i(t)/\mathcal{N}$。此外，还计算空位密度的时间依赖关系，表示为 $\rho_0 = 1 - \rho_1 - \rho_2 - \rho_3$。

2.2. 实现局部自适应聚集策略

为了实现局部自适应群聚策略，我们定义感知半径 $\mathcal{R}$，表示物种 i 的生物体能够扫描环境以察觉敌对个体存在的最大距离。因此，在以物种 i [29, 49]的生物体为中心、半径为 $\mathcal{R}$ 的圆形区域内，计算各物种生物体的局部密度。此外，我们引入聚集触发阈值 φ，表示促使物种 i 的生物体群居地移动所需的物种 $i - 1$（敌对个体）的最低局部密度。这意味着，如果物种 $i - 1$ 的生物体局部密度低于φ，个体就会随机移动。

群居运动的数值实现方式是：将观测圆盘划分为四个圆形扇区，每个扇区分别位于冯·诺依曼邻域 [22, 25, 26, 28, 49,51]中距离最近的一个邻居所在方向。接下来，计算每个圆形扇区内物种i的个体数量；假定位于圆形扇区边界上的生物体同时属于两个圆形扇区。最后，生物体与同种个体较多方向上的紧邻邻居交换位置；若数量相同，则随机决定。

3. 空间格局

我们的首要目标是了解局部自适应聚集策略对空间格局的影响。因此，我们针对聚集触发阈值的四个取值分别进行了一次模拟：

- 模拟 A：$\varphi = 1.0$——不存在生物体的群聚行为，即个体即使面临死亡风险也不会聚集；
- 模拟 B：$\varphi = 0.1$——当至少 10% 的邻居是敌对个体时，生物体会聚集；
- 模拟 C：$\varphi = 0.025$——当至少 2.5% 的邻居是敌对个体时，个体会群居运动；
- 模拟 D：$\varphi = 0.0$——群居运动并非局部适应性的，个体总会聚集，不受周围是否存在敌对个体的影响。

实验实现在包含 200^2 个网格点的格点上进行，持续 2000 个世代。参数设为 $s = r = 0.25$、$m = 0.5$，以及$R = 3$。

图 2a、2b、2c 和 2d 分别展示了模拟 A、B、C 和 D 结束时个体的空间组织情况。为了描绘每个生物体，我们使用了与图 1 相同的配色方案：蓝色、粉色和绿色的点分别表示物种1、2 和 3 的个体。采用聚集策略的生物体以深色突出显示，而随机移动的个体则以浅色显示。我们还量化了模拟 A、B、C 和 D 中物种密度的动态变化，分别展示于图 3a、3b、3c 和 3d 中。与图 1 一样，蓝色、粉色和绿色曲线分别显示物种1、2 和 3 个体密度的时间依赖关系；

首先关注模拟 A，其中个体不会聚集起来保护自己免受敌对个体的侵害（图 2a）。由于初始条件是随机的，模拟开始时选择相互作用频繁发生。随后，具有相同物种的生物体占据空出的斑块，形成空间格局。由于生物体无法感知

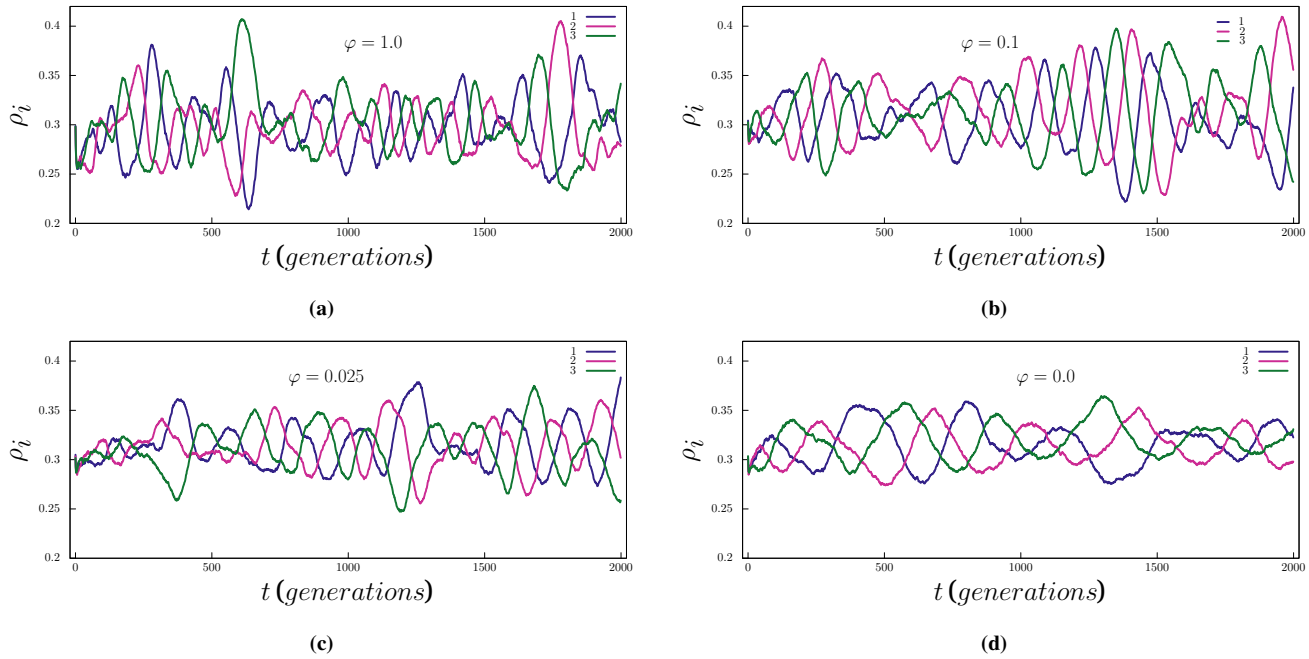


图3： 图2中模拟期间物种密度的动态变化。图3a、3b、3c和3d中的蓝色、粉色和绿色曲线分别描绘了模拟A、B、C和D中物种1、2和3个体密度随时间的变化。

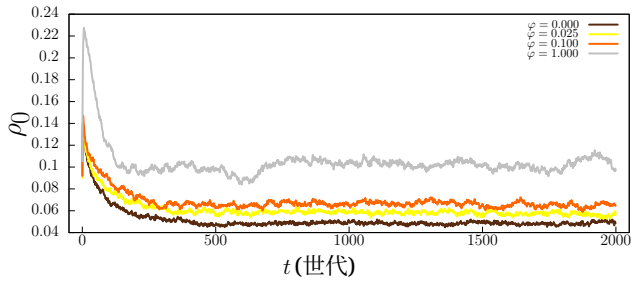


图4： 图2模拟中空位密度的时间依赖关系。灰色、橙色、黄色和棕色曲线分别显示模拟A、B、C和D中空位的动态变化。

邻域，它们会随机移动，不受被捕获风险的影响。这使物种密度变化得更快，生物体被消灭、新生个体出现的速率也很高。因此，如图 3a 所示，物种密度波动的频率和幅度都很高。

除了循环博弈规则驱动的常规图案形成过程外，面临死亡风险的个体会进行群居运动，促使它们在遭受敌对个体攻击的边界上形成自我保护集群，如图2b和图2c所示。例如，聚集的物种2生物体（深粉色圆点）集中在与物种1空间区域（蓝色区域）相邻的边界上。这种自我保护运动策略会使螺旋图案发生变形，因为个体放弃探索领地的广阔区域，转而聚集成团，因此集中在面积较小的斑块中。由此，种群动力学减缓，频率和振幅均有所降低，如图3b和图3c所示。

最后，图3d中的快照揭示了非自适应聚集策略（$\varphi = 0.0$）下发生的情况——即使周围没有敌人，个体也会群居地移动。在这种情形下，种群动力学会发生变化，因为个体不再关注新领地征服，而是专注于生存运动策略。这会导致单一物种生物体占据的空间区域收缩，因为即使没有死亡风险，个体也不会向领地深处推进。最后，图4展示了模拟A（灰色曲线）、B（橙色曲线）、C（绿色曲线）和D（棕色曲线）中空位密度（ρ_0）的时间依赖关系。结果表明，图案形成的初始阶段过后，空位密度会下降。此外，局部聚集会降低生物死亡风险。因此，聚集触发阈值越低，空位密度的下降幅度越大。

4. 自相关函数

现在，我们来量化局部自适应聚集存在时空间区域的尺度。为此，我们计算空间自相关函数。自相关函数由谱密度的傅里叶逆变换计算得到，如下所示

$$C(\vec{r}) = \frac{\mathcal{F}^{-1}\{S(\vec{k})\}}{C(0)}, \tag{1}$$

其中，$S(\vec{k})$ 定义为

$$S(\vec{k}) = \sum_{k_x,k_y} \Phi(\vec{\kappa}), \tag{2}$$

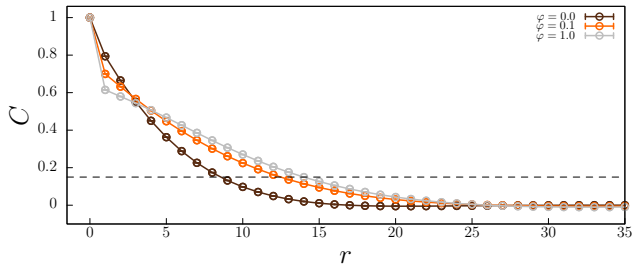


图5： 径向坐标下的自相关函数。灰色、橙色和棕色曲线分别表示标准模型（$\varphi = 1.0$）、至少有10%的邻居是敌对个体时触发聚集$\varphi = 0.1$，以及非自适应聚集（$\varphi = 0.0$）的结果。误差条表示标准差；黑色虚线表示用于计算特征长度尺度的阈值。相互作用概率为$r = s = 0.25$和$m = 0.5$；感知半径为$R = 3$。

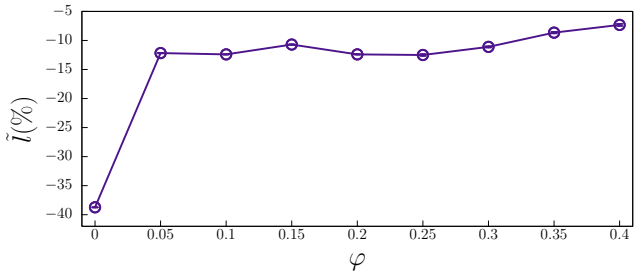


图6： 与标准模型相比，典型单物种空间域的特征长度尺度相对变化随触发群居运动的阈值而变化。模拟在包含 500^2 个网格点的格点上运行；当$r = s = 0.25$、$m = 0.5$ 时，运行至 5000 世代；感知半径为$R = 3$。结果取自从不同初始条件开始的 100 组模拟的平均值；误差条表示标准差。我们设定概率$r = s = 0.25$ 和$m = 0.5$。

且 $\Phi(\vec{\kappa})$ 是傅里叶变换

$$\Phi(\vec{\kappa}) = \mathcal{F}\{\phi(\vec{r}) - \langle\phi\rangle\}. \tag{3}$$

函数 $\phi(\vec{r})$表示物种1个体的空间分布，其中 $\phi(\vec{r}) = 0$和 $\phi(\vec{r}) = 1$分别表示在格点位置 $\vec{r}$ 处不存在和存在物种1个体。空间自相关函数定义为

$$C(r') = \sum_{|\vec{r}|=x+y} \frac{C(\vec{r})}{min\left[2N - (x+y+1), (x+y+1)\right]}. \tag{4}$$

此外，我们还计算了$C(l) = 0.15$ 时空间区域的尺度，其中l 为特征长度。

我们针对径向坐标r 计算了三种情形下的空间自相关函数：不进行群体行为（$\varphi = 1.0$）、当邻域中敌对比例至少达到 10% 时触发聚集（$\varphi = 0.1$），以及非自适应聚集（$\varphi = 0.0$）。结果来自多组模拟，每组包含 100 次模拟，采用不同的随机初始条件，在含有 500^2 个网格点的格点上运行 5000 个世代。计算自相关函数时，我们使用模拟结束时（$t = 5000$个世代）的空间构型。由于每个物种的生物体都能进行局部自适应聚集，因此自相关函数与物种无关；故我们使用了物种1的数据。在所有模拟中，我们设定相互作用概率$s = r = 0.25$ 和$m = 0.5$；感知半径设为$R = 3$。

图5中的棕色、橙色和灰色曲线分别显示了当 $\varphi = 0.0$、$\varphi = 0.1$ 和 $\varphi = 0.0$ 时C 随径向坐标r 的变化；误差条表示标准差。水平黑色虚线表示用于计算长度尺度的阈值：$C(l) = 0.15$。结果证实，一旦生物体开始群居运动，单一物种栖居的空间区域的平均尺寸就会减小。

图6显示了特征$\tilde{}$ $\tilde{}$长度尺度l的相对变化，其定义为$\tilde{l} = (l - l_0)/l_0$, ，其中$l_0$ 是在不存在自适应聚集时（$\varphi = 1.0$）的取值。对于 $0 \le \varphi \le 0.4$，我们重复进行了100次模拟，每次均从不同的初始条件开始，间隔为 $\delta\varphi = 0.05$。误差条表示标准差；参数与图5中模拟所使用的参数相同。结果显示，与标准模型相比，平均群体规模有所下降，并且当 $\varphi = 0.0$时，这种降幅变得显著。这是因为所有个体都会自行聚集，而不受周围环境状况的影响，正如我们在图2d中所观察到的那样。

5. 局部自适应聚集对生物死亡风险的作用

现在，我们研究局部自适应群聚对降低生物体死亡风险的影响。为此，我们引入死亡风险，其计算方法如下：i）统计每一代开始时物种i 的个体总数；ii）计算一代中被物种$i - 1$ 个体杀死的物种i 生物体数量；iii）死亡风险 ζ 定义为被消灭的生物体数量与每一代开始时生物体数量之比。由于石头剪刀布博弈规则具有对称性，各物种个体的平均死亡风险相同；因此，我们选取物种1的结果来代表个体的死亡风险。

5.1. 聚集触发阈值的影响

首先，我们通过开展多组模拟研究聚集触发阈值 φ 对个体死亡风险相对降幅的影响：每组进行100次模拟，采用不同的初始条件，令 $0 \le \varphi \le 1$从0开始以 $\delta\varphi = 0$为间隔递增至1.0。该实验针对两种感知半径取值进行：$R = 3$ 和$R = 5$；相互作用概率为$s = r = 0.25$和$m = 0.5$。为保证结果的可靠性，我们剔除初始图案形成阶段的数据，因此，平均生物死亡风险取自每次实验实现的后半段。

图 7 中的紫色和红色曲线分别显示了$R = 3$和$R = 5$对应的聚集触发阈值下生物死亡风险；误差条表示标准差。结果表明，当 $\varphi \ge 0.6$ 时，与标准模型相比，局部自适应策略无法有效降低生物死亡风险

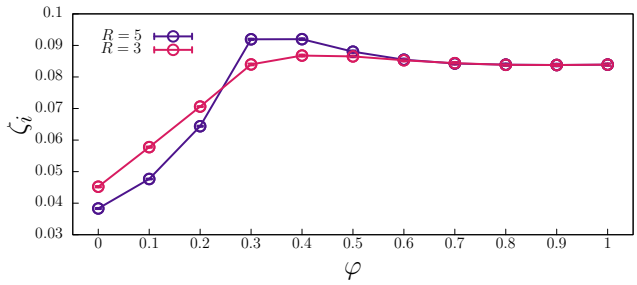


图7： 生物死亡风险随聚集触发阈值的变化。模拟在包含 500^2 个网格点的格点上进行，持续5000个世代。红色和紫色曲线分别表示感知半径为 $R = 3$ 和 $R = 5$的生物体的结果。结果取自从不同初始条件开始的100组模拟的平均值；误差条表示标准差。相互作用概率为 $s = r = 0.25$和 $m = 0.5$。

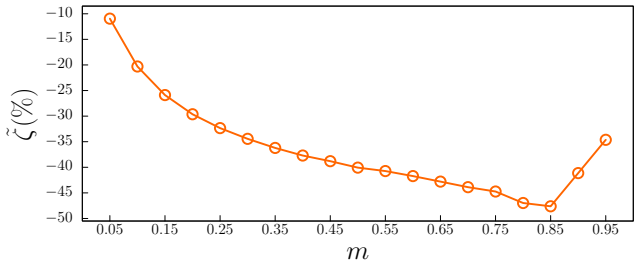


图8： 在格点包含 500^2 个网格点、持续5000个世代的模拟中，个体死亡风险相对于移动概率的变化。结果取自从不同初始条件开始的100组模拟的平均值；误差条表示标准差。感知半径为 $R = 3$；相互作用概率为 $s = r = (1 - m)/2$。

（$\varphi = 1.0$）。这是因为，大多数邻域中包含 60% 或更多 $i - 1$ 物种生物体的 i 物种个体，远离其同种个体占主导地位的空间区域；因此，在个体被敌对个体消灭之前，可能无法完成聚集。

我们的研究结果表明，当 φ处于中间值时，局部自适应聚集会危及生物体的安全。如图7所示，对于 $R = 3$，当 $0.4 \le \varphi < 0.6$时，生物死亡风险会增加；而对于 $R = 5$，当 ζ 为 $0.4 \le \varphi < 0.3$时，风险会增加。因此，只有当假定会群居地移动的阈值处于区间 $0 \le \varphi < 0.4$（对于 $R = 3$）和 $0 \le \varphi < 0.3$（对于 $R = 5$）时，自适应聚集才有益；随着 φ 降低，ζ 的相对降幅会增大。

图 7 的结果展示了空间相互作用的复杂程度如何受到生物体准确判断并正确触发自适应策略能力的影响。我们的研究发现，如果生物体能够感知更远的距离，就更容易：i) 发现领地边界外入侵敌人的存在；ii) 在需要集体移动时，辨别同种个体更多的方向。因此，在图 7 中，对于 $R = 5$，生物体死亡风险的相对变化比对于 $R = 3$更加显著。

5.2. 生物体移动性的干扰

如图 7 中 $m = 0.5$ 所示，局部自适应群聚能够降低生物体的死亡风险，因此对其有利。接下来，我们重复进行了模拟，以探究局部自适应聚集的益处如何取决于生物体的移动性。为此，我们从不同的初始条件出发，针对 $0.05 \le m \le 0.95$，以 $\delta m = 0.05$ 为间隔，各运行 100 次模拟实现。选择概率和繁殖概率设为 $s = r = (1 - m)/2$；感知半径为 $R = 3$，聚集触发阈值为 $\varphi = 0.05$。我们在含有 500^2 个网格点的格点上进行了模拟，运行至 5000 世代。

图8显示了生物死亡风险的相对变化：$\tilde{\zeta} = (\zeta - \zeta_0)/\zeta_0$，其中 ζ_0 是不采用群聚行为时的死亡风险（$\varphi = 1.0$）。当$0.05 \le m \le 0.085$时，相较于每个时间单位内探索格点更大比例区域的个体 [39]，其生物死亡风险的相对降幅更显著。这是因为在循环博弈中，高移动性的个体更容易被敌对个体淘汰，因此能从自我保护移动策略中获益更多。然而，当$m > 0.085$时，由于捕食概率变得很低，ζ 的相对变化会减小，因此其影响不再那么显著。

6. 共存概率

现在，我们将重点研究局部自适应群聚对循环博弈中生物多样性的影响。在本研究中，我们在包含 100^2 个网格点的格点上进行了一组组各1000次的模拟，其中 $0.05 < m < 0.95$，步长为 $\delta m = 0.05$；选择概率和繁殖概率被设定为 $s = r = (1 - m)/2$。对于每组模拟，每次实验实现均从不同的随机初始条件开始，并运行至10000个世代。如果在模拟结束前至少有一个物种灭绝，则生物多样性就会丧失。因此，共存概率就是在结束时所有物种均存在的模拟所占的比例。我们进一步通过模拟包含五个和七个物种的广义石头剪刀布模型，量化局部自适应聚集在更复杂系统中的影响。图9a、9b和9c分别展示了包含$N = 3$、$N = 5$和$N = 7$ 个物种的模型中，$\varphi = 0.0$（棕色线）、$\varphi = 0.05$（绿色线）、$\varphi = 0.1$（橙色线）、$\varphi = 0.2$（蓝色线）和 $\varphi = 1.0$（灰色线）对应的共存概率。

总体而言，无论循环博弈中物种的数量如何，对于个体移动性较高的系统，物种生物多样性都面临更大的威胁。结果还显示，局部自适应聚集有利于生物多样性：聚集触发阈值越低，共存概率就越高。无论循环博弈中的物种数量如何，这一结论都成立。此外，结果显示，系统越复杂，生物多样性丧失的风险就越大。比较图9a、9b和9c中颜色相同的曲线可以发现，无论生物体的移动性如何，具有 $N = 9$ 个物种的系统，其共存概率都更低。最后，我们发现，当个体与

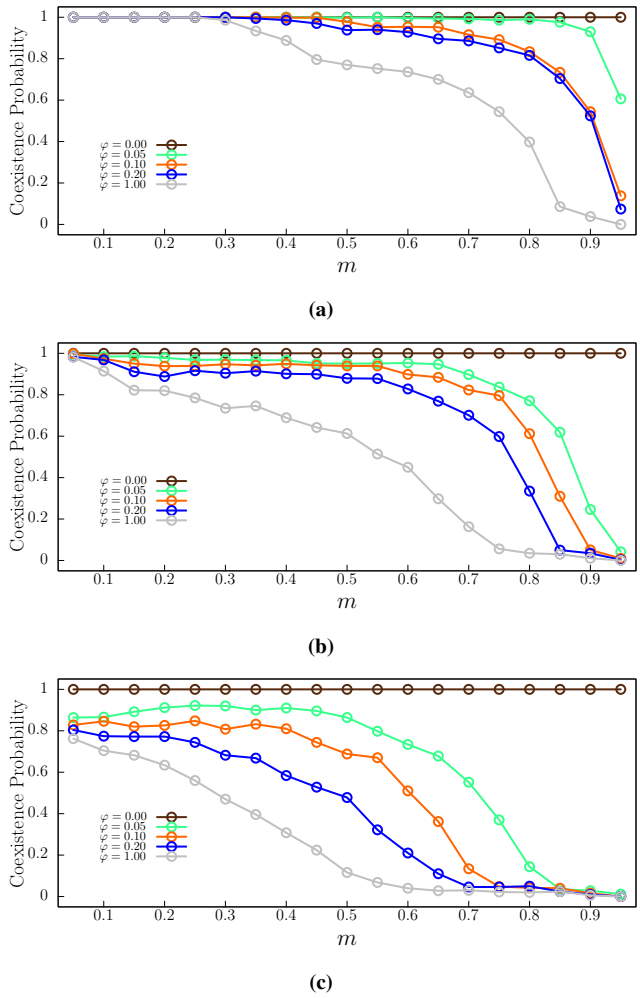


图 9: 广义石头剪刀布博弈中，生物体采用局部自适应聚集时，共存概率随移动概率的变化。图 9a、9b 和 9c 分别展示了包含三种、五种和七种物种的循环模型结果。这些结果来自在包含 100^2 个网格点的格点上进行的 1000 次模拟，每次模拟运行至 10000 个世代，且 $R = 3$ 和 $s = r = (1-m)/2$。棕色、绿色、橙色、蓝色和灰色线条分别表示 $\varphi = 0.0$、$\varphi = 0.05$、$\varphi = 0.1$、$\varphi = 0.2$ 和 $\varphi = 1.0$ 时的结果。

同种个体聚集，而不考虑敌对个体的局部密度时，所有模拟都出现了共存。根据图9a、9b和9c中的棕色曲线，

7. 评论与结论

在许多系统中都能观察到聚集行为：生物体会调整运动方式，在面临死亡风险时与同种个体聚集。我们研究了由石头剪刀布博弈规则描述的循环模型，其中个体能够扫描周围环境，并根据环境线索调整运动方式。在我们的随机模拟中，如果附近没有敌对个体，每个生物体便会毫无顾虑地自由探索领地；但为了避免敌方攻击造成伤害，它们会采取群居运动，加入邻域内最大的同种个体群体。为实现局部自适应群聚，每个个体都会扫描周围环境；因此，当局部敌方密度达到预设阈值时，便会触发群居运动，局部敌方密度达到预设阈值。通过进行一系列模拟，我们研究了自适应聚集在改变生物体空间组织中的作用。结果表明，当阈值不低于 10% 时，单一物种生物体所占据空间区域的特征长度尺度不会明显增加。否则，典型群体规模会显著减小；当生物体即使在没有死亡风险压力时也会聚集成群的情况下，群体规模最小。

我们发现，只有当邻域中被敌对个体占据的比例超过 70% 时才触发群居运动，才不会影响生物体的安全。出乎意料的是，如果将自我保存运动策略设定为在 30% 至 60% 的邻居为敌对个体时触发，个体的死亡风险反而会增加，而非使生物体受益。我们的结果表明，只有当每个生物体在检测到附近对手的比例低于 30% 的阈值时，才会与同种个体聚集，这一行为策略才有利。此外，我们发现，如果生物体能够感知更远的距离，就能准确扫描并解读邻域中的信号，从而增强自适应聚集对死亡风险的影响。此外，我们还研究了移动性对自适应聚集效益的影响，考察了移动性较低、中等和较高的个体。模拟结果表明，在面临死亡风险时，通过局部调整运动来聚集更有利；生物体的移动性越高，这种策略就越有利，但个体的移动性不超过 85% 时才是如此；否则，随着移动性增大，相对死亡风险降低幅度会减小。

最后，我们研究了局部自适应聚集对生物多样性维持的影响。研究结果表明，无论生物体的移动性如何，共存概率都会增加；在非自适应群组的情况下，共存概率达到最大，此时即使个体不存在局部死亡风险，群居运动仍会发生。这一结果适用于更复杂的系统，其中任意奇数个物种参与循环博弈。我们扩展算法，以实现包含五个和七个物种的广义石头剪刀布模型，结果证实，群居运动能够促进生物多样性，且在自适应聚集触发阈值较低时更有益。我们的发现或有助于生态学家理解生物体的自我防御行为会根据局部环境线索进行调整的系统。我们的结果还可能阐明局部现象在非线性科学其他领域的复杂系统中所发挥的作用。

致谢

我们感谢 CNPq、ECT、Fapern 和 IBED 提供资金与技术支持。

参考文献

[1] M. Begon、C. R. Townsend、J. L. Harper，《生态学：从个体到生态系统》，Blackwell Publishing，牛津，2006。

[2] A. Purvis、A. Hector，衡量生物多样性，Nature 405 (2000) 212–2019。[3] R. Buchholz，行为生物学：一种有效且切实相关的保护工具，《生态学与进化趋势》22 (8) (2007) 401–407。[4] J. A. Tobias、A. L. Pigot，将行为与生态学纳入全球生物多样性保护策略，《皇家学会哲学汇刊B辑：生物科学》374 (1781) (2019) 20190012。[5] H. P. Riessen，诱导反捕食防御的成本效益模型，《美国博物学家》140 (1992) 349–362。[6] P. Andersson、C. L¨ofstedt、P. A. Hamb¨ack，昆虫如何感知嗅觉斑块——嗅觉信息的空间尺度，《生态学》122 (7) (2013) 1009–1016。[7] S. Downes、A. M. Hoefer，蜥蜴的反捕食行为：群体规模与捕食风险之间的相互作用，《动物行为》67 (2004) 485–492。[8] M. M. Dehn，对捕食者的警戒：探测效应与稀释效应，《行为生态学与社会生物学》26 (1990) 337–342。[9] L. Dittmann、P. Schausberger，捕食风险下叶螨的自适应聚集，《科学报告》7 (2017) 2045–2322。[10] S. L. Lima，捕捉中的运动外推，《动物行为》49 (1995) 11–20。[11] F. J. Wrona、R. W. J. Dixon，群体规模与捕食风险：对遭遇效应和稀释效应的实地分析，《美国博物学家》137 (2) (1991) 186–201。[12] G. F. Turner、T. J. Pitcher，攻击减弱：结合规避与稀释实现群体保护的模型，《美国博物学家》128 (2) (1986) 228–240。[13] J. Berger，群体规模、觅食与反捕食策略：对大角羊决策的分析，《行为生态学与社会生物学》4 (1978) 91–99。[14] L. Dittmann、P. Schausberger，捕食风险下叶螨的自适应聚集，《科学报告》7 (2017) 10609。[15] V. E. Brock、R. H. Riffenburgh，鱼类集群：一种可能降低捕食风险的因素，《ICES海洋科学杂志》25 (3) (1960) 307–317。[16] A. Johannesen、A. M. Dunn、L. Morrell，猎物聚集是一种有效的嗅觉性避捕策略，Peer J. 2 (2014) e408。[17] G. R. Hopkins、P. N. Lahanas，新热带箭毒蛙（Allobates talamancae）在巴拿马西部的聚集行为，《行为》148 (3) (2011) 359–372。[18] M. Spieler、K. E. Linsenmair，斑蟾蝌蚪的聚集行为是一种反捕食机制，《动物行为学》105 (8) (1999) 665–686。[19] B. Guadin、A. Gazzola、A. Balestrieri、G. Scribano、J. Mart´ín、D. Pellitteri-Rosa，群居经历对单只蝌蚪反捕食反应的影响，《动物行为》180 (2021) 93–99。[20] P. P. Avelino、D. Bazeia、L. Losano、J. Menezes、B. F. Oliveira，广义石头剪刀布模型中的结点与螺旋图案，《物理评论E》86 (2012) 036112。[21] J. Menezes、B. Moura、T. A. Pereira，非均匀石头剪刀布模型：图案与共存，《欧洲物理快报》126 (1) (2019) 18003。[22] B. Moura、J. Menezes，循环模型中的行为性移动策略，《科学报告》11 (2021) 6413。[23] P. P. Avelino、J. Menezes、B. F. de Oliveira、T. A. Pereira，在具有局部循环竞争的种群中，扩展的空间区域与瞬态标度区间，《物理评论E》99 (2019) 052310。[24] D. Bazeia、J. Menezes、B. F. de Oliveira、J. G. G. S. Ramos，广义石头剪刀布模型中的汉明距离与移动行为，《欧洲物理快报》119 (5) (2017) 58003。[25] J. Menezes，石头剪刀布模型中的反捕食行为，《物理评论E》103 (2021) 052216。[26] J. Menezes、B. Moura，石头剪刀布模型中限制移动的反捕食反应，《物理评论E》104 (2021) 054201。[27] J. Menezes、S. Batista、M. Tenorio、E. Triaca、B. Moura，局部反捕食反应如何打破石头剪刀布模型的平衡，《混沌：非线性科学跨学科期刊》32 (12) (2022) 123142。[28] J. Menezes、M. Tenorio、E. Rangel，适应性移动策略可能促进石头剪刀布模型中的生物多样性，《欧洲物理快报》139 (5) (2022) 57002。[29] M. Tenorio、E. Rangel、J. Menezes，石头剪刀布模型中的适应性移动策略，《混沌、孤子与分形》162 (2022) 112430。[30] R. Durret、S. Levin，空间分布种群中的化感作用，《理论生物学杂志》185 (1997) 165–171。[31] B. Sinervo, C. M. Lively，《石头剪刀布博弈与雄性替代策略的演化》，Nature 380 (1996) 240–243。[32] J. B. C. Jackson, L. Buss，《石头剪刀布博弈与雄性替代策略的演化》，《美国国家科学院院刊》72 (1975) 5160– 5163。[33] I. Volkov, J. R. Banavar, S. P. Hubbell, A. Maritan，《雨林和珊瑚礁中的物种相对丰度模式》，Nature 450 (2007) 45。[34] A. Szolnoki, M. Perc, G. Szab´o，《空间最后通牒博弈中共情玩家的防御机制》，《物理评论快报》109 (2012) 078701。[35] A. Szolnoki, M. Perc，《正互惠与负互惠的相关性未能带来进化优势：向基本策略的相变》。[36] K. A. Kabir, J. Tanimoto，《噪声作用下石头剪刀布博弈中成对非线性演化动力学的作用》，《应用数学与计算》394 (2021) 125767。[37] A. Szolnoki, M. Mobilia, L.-L. Jiang, B. Szczesny, A. M. Rucklidge, M. Perc，《演化博弈中的循环优势：综述》，《英国皇家学会界面》11 (100) (2014) 20140735。[38] A. Szolnoki, J. Vukov, M. c. v. Perc，《循环优势博弈中从成对互动到群体互动》，《物理评论E》89 (2014) 062125。[39] T. Reichenbach, M. Mobilia, E. Frey，《移动性促进并危及石头剪刀布博弈中的生物多样性》，Nature 448 (2007) 1046–1049。[40] M. Frean, E. R. Abraham，《石头剪刀布与弱者生存》，《伦敦皇家学会会刊B辑》268 (2001) 1323–1327。[41] A. J. Lotka，《由质量作用定律导出的无阻尼振荡》，《美国化学学会志》42 (8) (1920) 1595–1599。[42] V. Volterra，《生命斗争的数学理论课程》，1st 版，Gauthier-Villars，巴黎，(1931)。[43] M. Peltom¨aki, M. Alava，《具有扩散作用的三状态和四状态石头剪刀布博弈》，《物理评论E》78 (2008) 031906。[44] X. Ni, W.-X. Wang, Y.-C. Lai, C. Grebogi，《连续空间中移动物种的循环竞争：图案形成与共存》，《物理评论E》82 (2010) 066211。[45] J. Park，《外部迁移对耦合循环竞争演化动力学中生物多样性的影响》，《混沌、孤子与分形》158 (2022) 112019。[46] J. Park，《循环竞争演化动力学中新竞争群体的形成与生物多样性空间尺度之间的相关性》，《混沌：非线性科学跨学科期刊》32 (8) (2022) 081101。[47] L. Riotte-Lambert, J. Matthiopoulos，《环境可预测性作为动物移动的原因和结果》，Trends in Ecology & Evolution 35 (2) (2020) 163–174。[48] A. Szolnoki, M. Perc，《在具有保护溢出效应的周期性相互作用中，涡旋决定生物多样性的动态》，《新物理学杂志》17 (11) (2015) 113033。[49] J. Menezes, E. Rangel, B. Moura，《聚集作为石头剪刀布模型中的反捕食策略》，《生态信息学》69 (2022) 101606。[50] R. M. May, W. J. Leonard，《三物种间竞争的非线性方面》，《工业与应用数学学会应用数学杂志》29 (1975) 243–253。[51] E. Rangel, B. Moura, J. Menezes，《流行病期间循环博弈系统中生存移动策略的组合》，《生物系统》217 (2022) 104689。