斑马鱼幼体的逃逸策略评估

Yusheng Jiao[a]、Brendan Colvert[a, b]、Yi Man[a, c]、Matthew J. McHenry[d]和 Eva Kanso*[a, *]

[a]南加州大学航空航天与机械工程系，美国加利福尼亚州洛杉矶市 Downey 路 854 号，邮编 90089[b]加州大学圣迭戈分校生物工程系，美国加利福尼亚州拉霍亚市 Gilman 博士路 9500 号，邮编 92093[c]北京大学工学院与LTCS力学与工程科学系，中国北京市，邮编 100871。[d]加州大学欧文分校生态学与进化生物学系，美国加利福尼亚州欧文市 SteinhausHall 321 号，邮编 92697

arXiv:2301.02661v1 [q-bio.QM] 5 Jan 2023

2023年1月10日

摘要

有效的逃避策略使猎物能够在与捕食者遭遇时存活下来。人们通常认为，猎物会朝随机方向逃逸，或选择能够使其与捕食者之间的最小距离最大化的方向。在此，我们提出一种综合方法，用于在多种假设中确定最可能的逃避策略，并研究生物力学约束对猎物鱼类逃逸反应的影响。通过考察六种策略，并纳入感觉运动噪声和既往运动学测量数据，我们的分析表明，斑马鱼幼体通常会沿与捕食者航向正交的方向逃逸。仅感知捕食者的航向，这种正交策略便能最大限度地拉开与快速移动的捕食者之间的距离；在逃逸反应的生物力学约束下，它对猎物行为的预测也优于所有其他备选策略。本研究展示了一种框架，可用于揭示捕食者与猎物相互作用中逃避策略的基础，并有望应用于种类繁多的动物。关键词—— 捕食者与猎物相互作用 | 概率建模 |推断 | 鱼类 C 形起动 | 流固相互作用 | 流体动力学

作者贡献：EK 获得研究经费，并设计和监督研究。YJ、BC、YM 和 EK 开展研究。YJ、BC、YM、MJM 和 EK 分析结果。YJ、YM 和 EK 撰写论文，YJ、BC、YM、MJM 和 EK 对论文进行了修订和编辑。

作者声明：作者声明不存在利益冲突。

引言

感知并逃避捕食者的能力，对多种猎物的生存至关重要。猎物逃逸的时机、速度和方向反映了其逃避策略，而该策略由其神经生理学和生物力学决定 [1]。尽管遭遇捕食者对猎物至关重要，但由于动物行为固有的多变性，通过实验解析猎物的策略颇具挑战。捕食者接近猎物的方式各不相同，而猎物的反应能力会受到环境和动物生理状况的影响；这些因素还可能给感知、整合和运动反应引入噪声。本研究旨在开发一种分析方法，能够从运动学测量中解析猎物策略，并利用该方法检验有关鱼类捕食者与猎物相互作用中策略的经典理论。

单个捕食鱼与猎物鱼类之间的相互作用，为研究逃避策略提供了一个经典系统。鱼类通过刻板的“C形起动”反应躲避捕食者，其特征是鱼体弯曲成准备状态的“C”形，随后身体展开并以主要呈平面状的运动方式快速加速 [2]。鱼类的逃逸行为启发了微分博弈论的应用，以确定猎物的最优策略 [3]。距离最优策略 是“杀手司机”博弈的解，在该博弈中，猎物沿着能够使捕食者以恒定速度移动时所能达到的距离最大化的方向运动所达到的最近距离 [4]。距离最优策略 已被用于解释蟑螂[5]，蟋蟀 [6]，虾 [7]，青蛙 [8]，蝾螈 [9]，螃蟹 [10],以及多种鱼类物种 [11, 12]中表现各异的动物的逃逸反应。这种策略通常被认为是随机方向逃逸的主要替代方案，后者被称为多变策略，可带来迷惑捕食者的战术优势 [13, 14, 15, 16]。本研究考察了此前测量的斑马鱼幼体逃逸运动学 [17, 18]是否与距离最优、纯多变或其他策略相一致。

斑马鱼（*Danio rerio*）幼体是研究逃避行为的理想系统，因为它一直是研究 C形起动神经生理学和生物力学的模型。斑马鱼体型小、缺乏色素，且易于进行基因操作，因此研究人员得以在斑马鱼中应用功能成像和光遗传学，观察并操控负责视觉介导逃逸的感觉与运动神经环路 [19, 20, 21]。结合高速运动学、流动可视化和计算流体动力学研究，研究人员全面揭示了推动斑马鱼幼体逃逸反应的流体力 [22, 23, 24, 25, 26]。我们将这些发现纳入对逃逸策略所受生物力学约束的考量。

我们采用多管齐下的方法来检验斑马鱼幼体的逃避策略。我们运用强推断技术 [27]，以数学方式定义了六种策略的模型，包括考虑和不考虑感觉运动噪声的情形（图 1）。随后，我们将这些模型的预测与先前测得的逃逸运动学数据进行比较 [17] ，以确定最有可能描述这些观测结果的策略。最后，通过考量逃逸过程中的流体动力学和流固相互作用，我们得以评估这些策略受到的约束。综合这些方法，我们提出了一个用于评估捕食者—猎物遭遇中逃避策略的通用框架。

结果

我们围绕四个主题组织了对主要结果的描述：（1）斑马鱼幼体逃避运动学的实验数据及其描述性统计；（2）逃避策略的数学定义；（3）分析方法的制定，以及对有无感觉运动噪声情况下逃避策略的检验；（4）评估生物力学约束对逃避的影响。

逃逸运动学的实验测量

我们重新分析了此前发表的斑马鱼幼体逃逸反应运动学的大型实验数据集 [17, 18]。将幼体暴露于机器人捕食者面前；该机器人捕食者由一条经过处理的成年斑马鱼（尺寸固定）构成，并由电机控制，使其在一个原本静止的水族箱中移动。如先前所述 [17, 18]，在捕食者出现所刺激的逃逸反应发生之前，幼体基本保持静止。我们从众多实验中汇总了记录到的幼体反应；每次实验均诱发数量适中的反应

*通讯请联系。电子邮箱：kanso@usc.edu

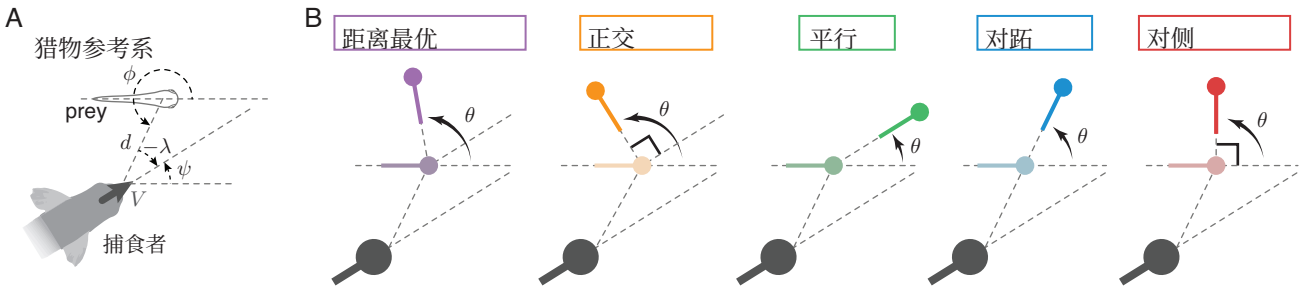

图 1. 逃避策略。(A) 示意图显示了猎物参考系中的捕食者位置 (d, ϕ) 和朝向 ψ。(B) 根据五种逃避策略预测的逃避时猎物朝向方向变化 θ：距离最优，猎物转向以最大化其与捕食者之间的最短距离；正交，猎物转向与捕食者朝向正交的方向，以逃离捕食者的路径；平行，猎物转向与捕食者朝向方向一致；对跖，猎物转向与捕食者角位置相反的方向；以及对侧，猎物根据捕食者角位置向左或向右转 $90°$。不同策略以颜色区分。

。如果幼体在另一条正在做出反应的幼体附近几倍体长以内，或在其做出反应后的几秒内做出反应，则将其排除在分析之外。我们以捕食者的参考系汇总了幼体的三维运动学数据，从而得到机器人捕食者前方的一簇反应数据。

机器人捕食者的速度设定为恒定值，分别为 2、11 或 20 cm·s^{-1}，以反映典型觅食捕食者的速度范围 [22]。这确保了刺激可重复，并能引发幼体的快速 C形起动反应 [18, 17]。高速运动学记录共计 699 次逃逸事件：$N_{\text{slow}} = 251$ 次来自慢速移动的捕食者，$N_{\text{mid}} = 233$ 次来自中速捕食者，$N_{\text{fast}} = 215$ 次来自快速移动的捕食者（图 2）。

实验分析

根据之前的运动学测量，我们目前计算了C形起动逃逸反应开始时，捕食者在猎物参考系中的距离 d、角位置 $\phi \in [0, 2\pi)$ 和朝向 $\psi \in [-\pi, \pi)$，并计算了猎物完成C形起动逃逸反应时其方向的变化 $\theta \in [-\pi, \pi)$（图1A和补充信息，图S1B）。在我们的分析中，θ 描述整个鱼体的旋转，即猎物朝向的变化，这与此前采用的身体角位置变化不同 [17, 18]。我们明确区分猎物对捕食者角位置 ϕ 和朝向 ψ的感知；在逃避行为的实证研究中，这两者常被混淆 [28, 29, 12]。除捕食者实际的朝向方向 ψ外，我们还考虑了猎物感知到的 λ，即捕食者朝向相对于其角位置的偏差 ϕ，由 $\lambda = \psi - (\phi + \pi)$、$\lambda \in [-\pi, \pi)$ 给出（见图1A和补充信息，图S1B、C）。如果 $\lambda > 0$，则称捕食刺激为左向，也就是说，捕食者的朝向位于其在猎物视野中显现位置的左侧；否则为右向。

表1. 逃避策略的感觉要求

	捕食者状态				复杂度感知的
	角度位置 ϕ	朝向 ψ	朝向偏差 λ	速度 V	
距离最优	·	◯	○	◯	most
正交	·	◯	○	·	
平行	·	◯	·	·	↓
对跖	◯	·	·	·	
对侧	○	·	·	·	最少

◯ 精确值　　○ 区间值　　· 不需要

运动学测量的描述性统计

我们未发现猎物的逃逸方向 θ 与逃避开始时其距捕食者的距离 d 之间存在相关性（补充信息，图S3）。然而，在捕食者出现在猎物视野中的情况下，我们确实发现逃逸方向 θ 与角位置 ϕ 之间存在明显相关性（补充信息，图S5）。数据还显示，按捕食者朝向相对于其角位置是左向（$\lambda > 0$）还是右向（$\lambda < 0$）进行分组后，θ 与捕食者朝向 ψ之间存在相关性 ϕ（补充信息，图S7）。重要的是，尽管 ϕ、ψ和 θ的分布会随捕食者速度 V而变化，但 θ 与 ϕ 之间以及 θ 与 ψ 之间的相关性在所有 V 中定性上相似（补充信息，图S5和S7）。这表明，在所考虑的速度范围内，V可作为模型参数处理，而非从根本上改变逃避行为的变量。

总之，我们的统计分析（补充信息，图S2–S7，表S1）表明，逃逸方向 θ 取决于猎物对捕食者角位置 ϕ、朝向 ψ以及二者之间偏差 λ 的感知，但无法明确哪些刺激决定了逃逸方向，也无法确定最能解释这些数据的行为规则。

逃避策略的定义

接下来，我们定义鱼类的六种逃避策略：距离最优、正交、平行、对跖、对侧和纯多变。我们按照上述顺序，用整数 $n = 1, .., 6$ 为这些策略编号。在所有策略中，我们忽略猎物生物力学，并将捕食者和猎物都视为具有头部朝向的质点。因此，猎物的策略由其逃逸方向 θ体现。然而，这些策略所预测的逃逸方向会因捕食者的相对位置和朝向而异（图1B）。我们根据感知复杂度对这些策略进行评级（表1）；感知复杂度是一种相对度量，随着准确执行策略所预测方向的逃逸所需精确确定的几何参数数量增加而增大。按照这一度量，感知精确量比感知区间值更复杂。

距离最优躲避策略

距离最优躲避策略认为，猎物一旦探测到捕食者，其目标就是使其与捕食者之间的最小未来距离最大化 [3, 30]。因此，猎物应朝相对于其躲避前航向的方向 θ 前进（见补充信息第 2 节），

$$\theta = f^{(1)}(\psi, \lambda; \chi) = \begin{cases} \psi - \chi, & \text{sinistral: } \lambda \in [0, \pi), \\ \psi + \chi, & \text{dextral: } \lambda \in (-\pi, 0), \end{cases} \quad (1)$$

其中，$\chi = \cos^{-1}(U/V)$ 是一个角度，取决于 U/V猎物速度 U 与捕食者速度 V 的比值。对于 $U > V$，$\chi = 0$。我们将 χ

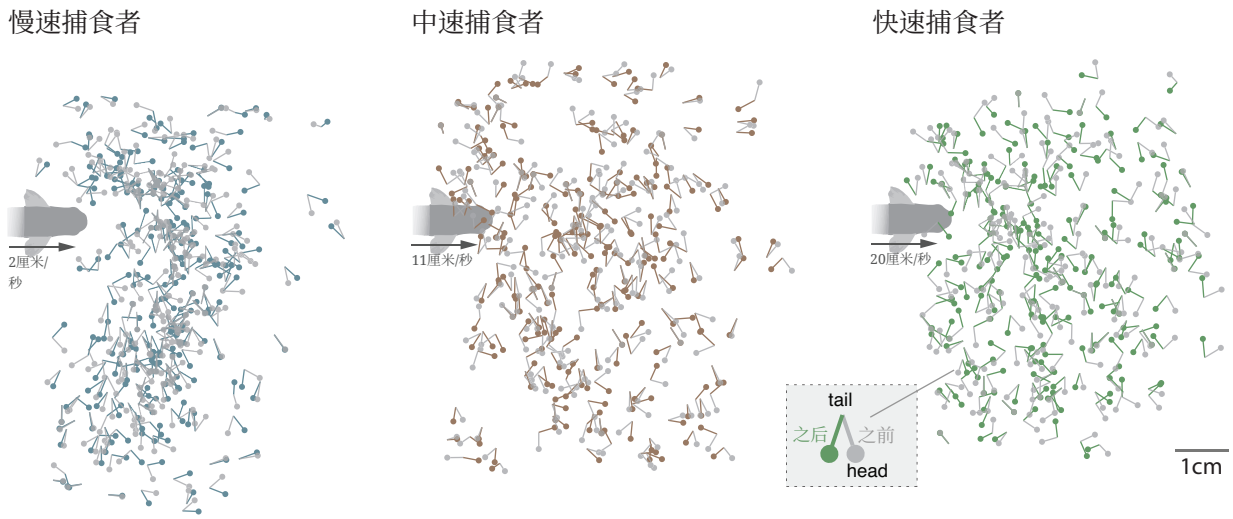

图 2. 斑马鱼幼体对机器人捕食者做出逃避反应的实验测量。将斑马鱼幼体随机放入水箱中，机器人捕食者以三种速度接近：$V = 2$、11 和20 $\mathrm{cm \cdot s^{-1}}$。在表现出对捕食者的快速C形起跳逃避反应 [17, 18]之前，它们大多保持笔直且静止不动。每次实验均包含一次捕食者与猎物相遇。重复实验后，分别针对慢速、中速和快速移动的捕食者，收集了三个大型数据集，规模分别为 $N_{\mathrm{slow}} = 251$、$N_{\mathrm{mid}} = 233$和 $N_{\mathrm{fast}} = 215$。为便于可视化，将所有逃逸事件叠加显示。对于每个逃逸事件，我们在捕食者参考系中计算了逃避开始时猎物的位置和方向（灰色狼牙棒状标记，其中头部表示猎物的位置，尖刺表示其方向）。彩色狼牙棒状标记显示了由C形起跳逃避反应（见插图）θ 引起的猎物方向变化。颜色仅用于示意，不应与图1、3、4和6中用于区分逃避策略的颜色编码混淆。

视为模型参数，而非变量。这一区分对猎物来说或许并不重要，但与我们随后对这一策略的分析有关。

正交逃避策略

我们提出一种更简单的逃避策略：猎物转向 90^o背离捕食者的朝向方向 ψ，

$$\theta = f^{(2)}(\psi, \lambda) = \begin{bmatrix} \psi - \pi/2, & \text{sinistral: } \lambda \in [0, \pi), \\ \psi + \pi/2, & \text{dextral: } \lambda \in (-\pi, 0). \end{bmatrix} \tag{2}$$

在快速捕食者极限下 $U/V \to 0$，此策略等同于距离最优策略，但可能无需感知捕食者速度 V即可确定 θ。

平行逃避策略

对于慢速捕食者 $U/V \geq 1$，最优策略是猎物将自身重新调整至与捕食者朝向相同的方向$\theta = f^{(3)}(\psi) = \psi$，这可以通过在（1）中令 $\chi = 0$ 轻松推导得出。这种策略的主要缺点是，它可能会使捕食者落入猎物的视野盲区。

对跖逃避策略

经验观察 [31, 28] 表明，猎物可能会采用对跖策略，将其朝向重新调整至与捕食者出现在其视野中的角位置 ϕ 相反的方向 θ，而不考虑捕食者朝向 ψ，

$$\theta = f^{(4)}(\phi) = \begin{bmatrix} \phi + \pi, & \text{left stimulus: } \phi \in [0, \pi), \\ \phi - \pi, & \text{right stimulus: } \phi \in (\pi, 2\pi). \end{bmatrix} \tag{3}$$

对侧逃避策略

当捕食者从任一侧接近猎物时，文献 [17] 提出了一种类似但更简单的策略，称为对侧策略。根据这种策略，猎物通过转向躲避，朝其躲避前航向的“左侧”或“右侧”转动 90°，

$$\theta = f^{(5)}(\phi) = \begin{bmatrix} -\pi/2, & \text{left stimulus: } \phi \in [0, \pi), \\ \pi/2, & \text{right stimulus: } \phi \in (\pi, 2\pi). \end{bmatrix} \tag{4}$$

纯多变逃避策略

纯多变策略认为，逃避反应 θ 是随机的，不受捕食者状态影响，且朝任一特定方向移动的概率均匀。这种策略最好用概率方式表述：概率密度函数（概率密度函数）均匀，获得任意方向变化的概率密度相等$p^{(6)}$（θ）$= 1/$（2π）θ。

测试逃避策略

我们提出了一种方法，用于评估各种逃避策略解释实验观察结果的能力（图 2）。尽管纯多变策略不受我们的实验数据支持（见补充信息，图 S5–S7），但数据呈现出一定程度的随机性，这体现在逃避开始时捕食者位置的变化上；这种随机性也可能源于猎物感知捕食者并执行逃避反应时固有的感觉运动噪声。在评估、比较和排列假设的逃避策略时，我们的方法考虑了这种变化。为强调该方法的普适性，我们用通用的刺激 $\mathbf{s}$ 和反应$\mathbf{r}$来表述，不涉及这些向量所涵盖的具体自由度。对于斑马鱼幼体，$\mathbf{r}$ 仅为 θ，而$\mathbf{s}$ 则因策略而异；理论上，它可以涵盖定义捕食者状态 d,
ϕ ψ λ V ,
, and . 的全部或任意组合变量。

为考察概率策略模型对实验数据的拟合程度，我们从概率视角对后者进行了解读。实验数据集从一个联合概率密度函数中生成 N个样本（$\mathbf{s}_i$, $\mathbf{r}_i$），$i = 1, \ldots N$，该函数记作 p_o（$\mathbf{s}$，$\mathbf{r}$），其确切形式未知。逃避行为遵循条件概率密度函数p_o（$\mathbf{r}|\mathbf{s}$）$= p_o$（$\mathbf{s}$，$\mathbf{r}$）$/p_o$（$\mathbf{s}$），它与联合概率密度函数 p_o（$\mathbf{s}$，$\mathbf{r}$）以及通过全概率定律 [32] 诱发逃逸反应的刺激的概率密度函数 p_o（$\mathbf{s}$）有关。遗憾的是，p_o（$\mathbf{s}$，$\mathbf{r}$）和 p_o（$\mathbf{s}$）均未知，实验中只能获得这些概率密度函数的离散样本，因此需要进一步建模和分析。

精确感知与响应和含噪感知与响应下的概率模型

我们区分实际的捕食者状态 $\mathbf{s}$ 与猎物对捕食者状态的感知 $\hat{\mathbf{s}}$。同样，我们区分

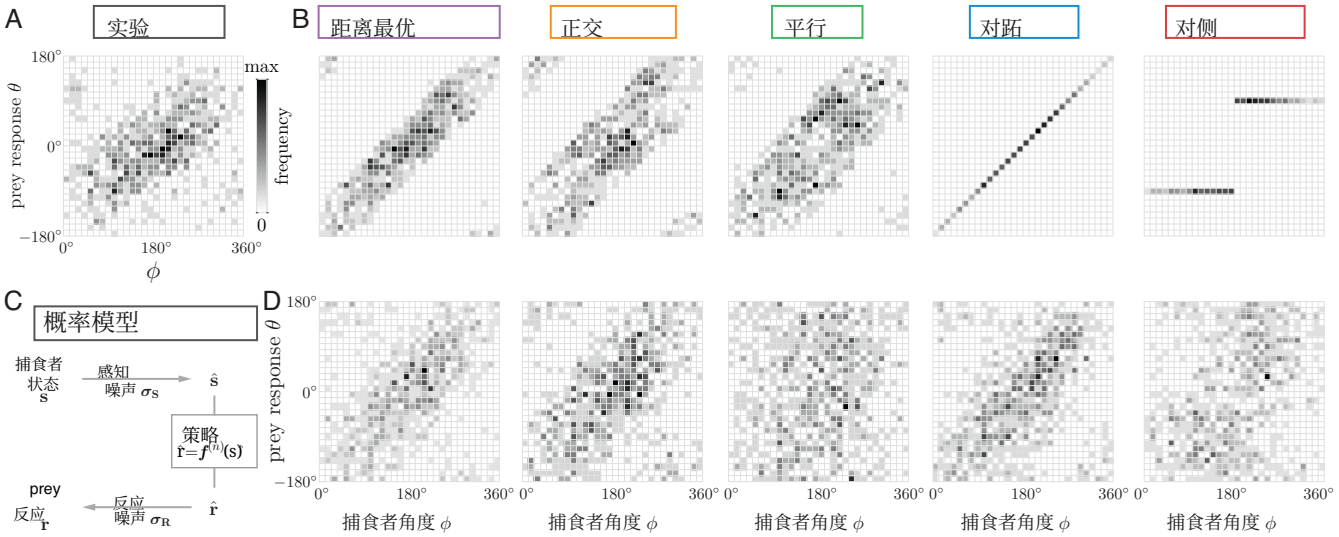

图3. 针对实验观察到的捕食者状态的模型预测。(A) 实验数据中(ϕ, θ)的二元直方图。颜色越深，表示该区域内的数据点在(ϕ, θ) 空间中所占比例越大。(B) 无噪声时基于逃避模型（方程1–4）得到的二元直方图；模型针对实验观察到的捕食者状态 $\phi_i, \psi_i, \lambda_i, i = 1 \ldots, N$的预测为 θ_i，其中 $N = 699$ 为组合数据的规模。(C) 示意图说明如何将感知与响应中的噪声纳入逃避模型。(D) 在最优噪声水平下，使用含噪声逃避模型（方程5）的实现结果绘制的二元直方图。

实际的逃逸方向 $\mathbf{r}$ 与猎物期望的逃逸方向 $\hat{\mathbf{r}}$。如果猎物的感知与响应是精确的，则有 $\hat{\mathbf{s}} = \mathbf{s}$ 以及 $\hat{\mathbf{r}} = \mathbf{r}$。然而，逃避所依赖的感觉运动模式通常存在噪声：猎物可能感知到捕食者状态 $\mathbf{s}$ 的含噪版本 $\hat{\mathbf{s}}$，而其期望的响应 $\hat{\mathbf{r}}$ 可能因含噪执行或环境条件而发生改变，最终得到$\mathbf{r}$。

除纯多变策略外，每种逃避策略 n都会针对感知到的捕食刺激$\hat{\mathbf{s}}$定义期望的逃逸反应$\hat{\mathbf{r}}$，并可用狄拉克δ函数$p^{(n)}(\hat{\mathbf{r}}|\hat{\mathbf{s}}) = \delta\left(\hat{\mathbf{r}} - \mathbf{f}^{(n)}(\hat{\mathbf{s}})\right)$表示为条件概率密度函数。基于逃避策略 n形成的联合概率密度函数 $p^{(n)}(\mathbf{s},\mathbf{r})$可由全概率定律得出

$$p^{(n)}(\mathbf{s}, \mathbf{r}) = \iint p(\mathbf{r}|\hat{\mathbf{r}}) p^{(n)}(\hat{\mathbf{r}}|\hat{\mathbf{s}}) p(\hat{\mathbf{s}}|\mathbf{s}) p_o(\mathbf{s}) \mathrm{d}\hat{\mathbf{s}}\, \mathrm{d}\hat{\mathbf{r}}. \tag{5}$$

此处，$p(\hat{\mathbf{s}}|\mathbf{s})$ 和 $p(\mathbf{r}|\hat{\mathbf{r}})$ 用于模拟猎物感知与响应中的噪声。在精确感知与响应的情况下，(5) 可简化为

$$p^{(n)}(\mathbf{s}, \mathbf{r}) = \delta\left(\mathbf{r} - \mathbf{f}^{(n)}(\mathbf{s})\right) p_o(\mathbf{s}). \tag{6}$$

下面，我们分别讨论每种情况。

精确感知与响应条件下逃避策略的评估

为了获得式 (6) 所预测的逃避反应样本，我们将经验观测到的刺激分布 $\mathbf{s}_i$ 作为输入，并针对每种策略构建一个数据集 $(\mathbf{s}_i, \mathbf{r}_i^{(n)} = \mathbf{f}^{(n)}(\mathbf{s}_i))$。对于每种捕食者速度，我们得到五个数据集，分别表示距离最优、正交、平行、对跖和对侧策略下对猎物逃避反应的理论预测。图3B 展示了基于合并所有捕食者速度的数据集、各策略在 (ϕ, θ) 平面上的二元直方图。这些直方图表示 $p^{(n)}(\mathbf{s},\mathbf{r})$ 的离散截面，可用于估算获得捕食刺激 ϕ_i 和猎物反应 θ_i 的联合概率。与实验所得的直方图（图3A）相比，对侧和对跖策略形成直线，因为预测的 $\theta_i^{(n)}$ 由捕食者的角位置 ϕ_i 唯一确定；而其他分布则因依赖于捕食者朝向 ψ_i 和 λ_i 而较为分散。

为了衡量模型预测与实验数据之间的差异，我们采用 [33] 中的方法对库尔贝克-莱布勒（K-L）散度 $\mathrm{D_{KL}}$ 进行了数值估算。该散度量化了 $p^{(n)}(\mathbf{s}, \mathbf{r})$ 相对于 $p_o(\mathbf{s}, \mathbf{r})$ 的熵；参见补充信息 S5。结果图4A展示了针对慢速、中速和快速捕食者采用的全部五种策略，以及组合数据的 K-L 散度。实际的 K-L 散度始终非负；出现负值是由于对概率密度函数进行离散估算所致。在四个数据集中，距离最优策略和正交策略的 K-L 散度估计值最低，这意味着在所有五种逃避策略中，这两种策略对猎物逃逸反应的预测最为准确。对于慢速和中速捕食者，距离最优策略的表现略好；而对于快速捕食者以及综合考虑所有数据时，正交策略更具优势。对跖策略的 K-L 散度估计值也相对较低。平行策略和对侧策略的 K-L 散度估计值显著高于其他策略，因此在所有捕食者速度下，它们与实验数据的拟合效果最差。

感知与响应中的噪声建模

接下来，我们根据 (5) 引入了感知噪声和反应噪声。为了对感知噪声建模，我们认为 $\hat{\mathbf{s}}$ 围绕捕食者的实际状态 $\mathbf{s}$ 服从正态分布，其离散度为 $\boldsymbol{\sigma}_\mathbf{S}$；为了对反应噪声建模，我们认为 $\mathbf{r}$ 围绕期望反应 $\hat{\mathbf{r}}$ 服从正态分布，其离散度为 $\boldsymbol{\sigma}_\mathbf{R}$。将噪声模型 $p(\hat{\mathbf{s}}|\mathbf{s}; \boldsymbol{\sigma}_\mathbf{S})$ 和 $p(\mathbf{r}|\hat{\mathbf{r}}; \boldsymbol{\sigma}_\mathbf{R})$ 代入 (5)，并回想 $p^{(n)}(\hat{\mathbf{r}}|\hat{\mathbf{s}}) = \delta\left(\hat{\mathbf{r}} - \mathbf{f}^{(n)}(\hat{\mathbf{s}})\right)$，对于每种逃避策略 n，我们得到了一个取决于噪声参数 $\boldsymbol{\sigma} = \{\boldsymbol{\sigma}_\mathbf{S}, \boldsymbol{\sigma}_\mathbf{R}\}$ 的概率模型（见补充信息第 4 节）。具体而言，我们对 θ、ϕ 和 λ采用冯·米塞斯分布（圆周上的正态分布），噪声参数分别为 σ_Θ、σ_Φ 和 σ_Λ；我们令 ψ 上的噪声由 $\psi = \phi + \lambda + \pi$ 决定（见补充信息第 4 节）。当噪声为零时，冯·米塞斯分布收敛为均值处的狄拉克δ函数；当噪声水平较高时，它趋近于圆周均匀分布，在任意逃逸方向上的概率密度函数（PDF）均为常数 $1/(2\pi)$。

高噪声水平的限制

如果反应噪声 σ_Θ 很大，那么无论采用何种策略或感知噪声大小如何，任何逃逸方向的预测概率密度都相等 $1/(2\pi)$；也就是说，所有策略本质上都等同于纯变形策略。另一方面，如果反应很精确 $\sigma_\Theta = 0$，但对捕食者角位置的感知噪声 σ_Φ 很大，那么除对侧策略外，所有策略都会趋近于纯变形策略；对侧策略则以相同概率预测 $\theta = \pm\pi/2$。如果猎物的

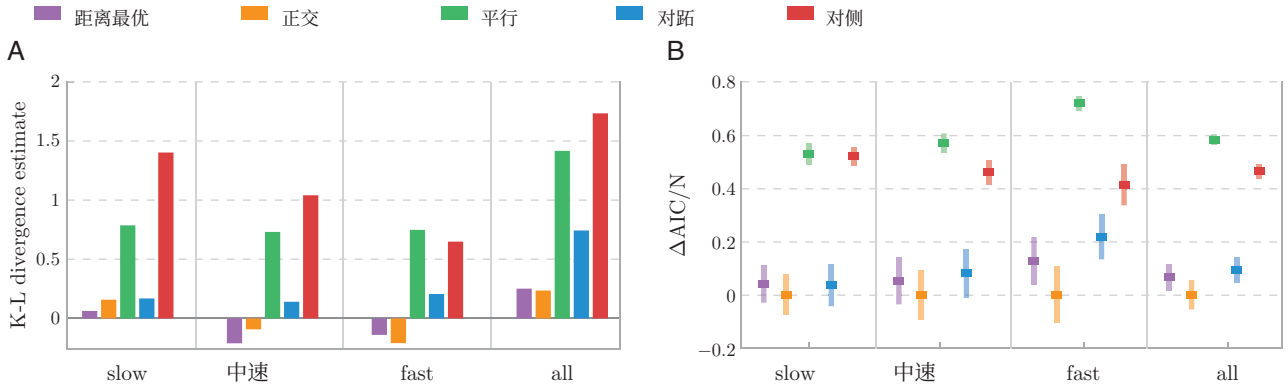

图4. 对精确和含噪逃避策略的评估。(A) 分别针对每个数据集（慢速、中速和快速捕食者）以及所有组合数据，计算精确模型预测与实验数据之间的 K-L散度估计值。距离最优策略和正交策略的 K-L 值最低，表明它们与数据的拟合效果更好。(B) AIC差值（ΔAIC = AIC-AIC$_{\min}$），按各数据集对应的样本量进行归一化。对于每个数据集，我们使用自助法构建了 200 个与原始数据集大小相同的不同数据集（通过有放回抽样）。我们对这 200 组数据分别进行优化，评估相应的 AIC，并计算 ΔAIC 的均值和标准差。正交策略的 ΔAIC 最低，表明它是最简约的策略，也最能解释这些数据。

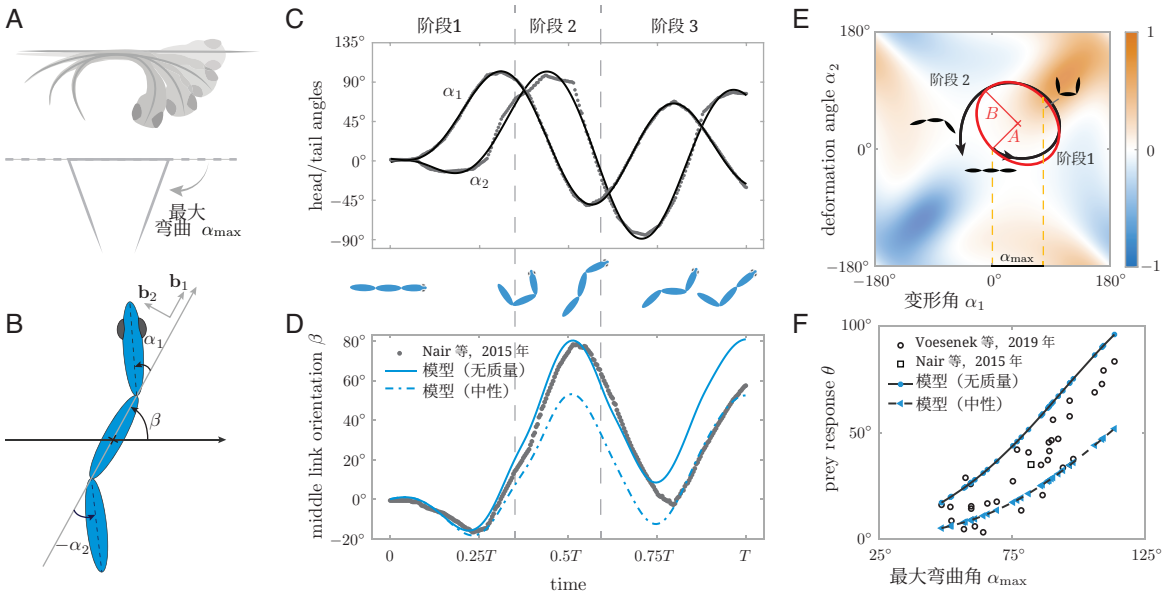

图 5. 鱼类 C 型启动反应的生物力学。(A) 斑马鱼幼体将身体弯成 C 形，以启动快速启动。(B) 三鱼模型，其中 α_1 和 α_2 表示鱼体形状，β 表示相对于笔直的逃逸前方向的整体身体朝向。(C) 取自参考文献[34] 的斑马鱼幼体逃避期间形状变化实验数据，经处理后以头部和尾部旋转表示身体变形 α_1，α_2 (灰点)，再用三阶傅里叶级数拟合（黑线）。(D) C 中所示同一逃避实例的整体身体旋转实验数据（灰点和黑线）。以 C 中的形状变化为输入，基于鱼类模型得出的预测结果以蓝线表示（实线表示无质量鱼，虚线表示中性浮力鱼）。(E) C 中的形状变化序列在形状空间(α_1，α_2) 中形成一条曲线 C（黑线）。实验曲线 C 由一条椭圆（红色）近似，其轴为 A，B，沿 $\alpha_1 = \pm\alpha_2$ 方向。色彩图表示鱼类模型的旋度$_2[A_1, A_2]$；模型预测，对于完全处于正值（橙色）或负值（蓝色）区域内的曲线，转向幅度更大。(F) 通过改变 A 并计算使转向角最大的 B，我们得到无质量鱼和中性浮力鱼的最大弯曲角 $\alpha_{\max} = \sqrt{2}A$ 与转向角 θ 之间的映射（蓝线），其构成参考文献 [23]中实验数据集的上限和下限。数值数据和实验数据均表明，C 型启动机制限制了斑马鱼幼体的转向角$\theta \lesssim 100°$。

对捕食者角位置的反应和感知都很精确 $\sigma_\Theta = \sigma_\Phi = 0$，但猎物对捕食者航向的感知噪声很大（$\sigma_\Lambda$ 很大），那么对跖策略和对侧策略不会受到影响，而平行策略则会变为多变策略。有趣的是，在这种情况下，距离最优策略预测的逃逸方向概率较高，这些方向与捕食者所在位置相反，并覆盖 2χ 的范围（见补充信息第 4 节，图 S9）。也就是说，距离最优策略变成了对跖策略的一个带噪声变体。对于 $\chi = \pi/2$，在 λ 上具有较大噪声的正交策略会趋近于对跖策略，其均匀噪声覆盖 π 的范围，位于 ϕ 或 θ上。

优化感知与响应中的噪声水平

对于每种带噪声的逃避策略，我们计算了噪声参数 $\boldsymbol{\sigma} = \{\boldsymbol{\sigma}_\mathbf{S}, \boldsymbol{\sigma}_\mathbf{R}\}$，使给定实验数据集时模型的总似然 L 最大化；等价地说，使负对数似然函数 NLL 最小化（见 SI，第 6 节）

$$\mathrm{NLL} = -\ln \mathcal{L}\left(\boldsymbol{\sigma}|(\mathbf{r}|\mathbf{s}); n\right) = -\sum_i \ln p^{(n)}(\mathbf{r}_i|\mathbf{s}_i;\boldsymbol{\sigma}), \qquad (7)$$

其中，$p^{(n)}(\mathbf{r}_i|\mathbf{s}_i;\boldsymbol{\sigma})$ 是在噪声水平为 $\boldsymbol{\sigma}$ 时，策略 n 对刺激 $\mathbf{s}_i$ 产生反应 $\mathbf{r}_i$ 的条件概率密度函数。最优噪声参数 $\boldsymbol{\sigma}^*$ 为

$$\boldsymbol{\sigma}^* = \arg\min_{\boldsymbol{\sigma}} \mathrm{NLL}. \qquad (8)$$

我们在 $\sigma_\Phi, \sigma_\Lambda, \sigma_\Theta \in (0, \pi)$ 范围内对该优化问题进行了数值求解（补充信息，图 S6）。在图3D中，我们绘制了在对应于所有捕食者速度组合数据集的最优噪声值下，由五种概率性规避模型 $p^{(n)}(\mathbf{s}, \mathbf{r}; \boldsymbol{\sigma}^*)$ 生成的实现结果。与图3B中的确定性预测相比，这五种分布看起来都更接近图3A中的实验数据。

在最优噪声参数下评估策略

为了评估每种优化后的策略对实验数据的描述效果，我们采用赤池信息准则（AIC），其定义为 [35]

$$\mathrm{AIC} = 2K - 2\ln \mathcal{L}(\boldsymbol{\sigma}^* | (\mathbf{s}, \mathbf{r}); n) \tag{9}$$

其中，K 是每种策略中的模型参数数量。AIC 兼顾由似然函数表示的拟合优度和模型复杂度：如果两个模型解释数据的似然相同，该准则会倾向于更简单的模型。例如，对于对跖策略，我们有两个噪声参数 $\boldsymbol{\sigma}_\mathbf{S} \equiv \{\sigma_\Phi\}$ 和 $\boldsymbol{\sigma}_\mathbf{R} \equiv \{\sigma_\Theta\}$，因此 $K = 2$；而对于正交策略，我们有三个噪声参数 $\boldsymbol{\sigma}_\mathbf{S} \equiv \{\sigma_\Phi, \sigma_\Lambda\}$ 和 $\boldsymbol{\sigma}_\mathbf{R} \equiv \{\sigma_\Theta\}$，因此正交策略被认为比对跖策略更复杂。

我们使用自助法探究对噪声策略进行评估的准确性。从每个数据集（例如快速捕食者的数据集）出发，通过有放回的随机抽样，构建了200个与原始数据集大小相同的不同数据集（例如，N_{fast}）。我们求解优化问题200次，并针对每个数据集，获得每种策略的200个 $\boldsymbol{\sigma}^*$ 值。我们计算似然值 L，并评估全部200个最优噪声值对应的 AIC，从而获得每种策略和捕食者速度对应的 AIC 值分布。各 AIC 值分布的均值和标准差，减去最低均值后再按相应数据集的大小进行归一化（图4B），表明 AIC 均值较低的策略对实验数据的拟合效果更好。

基于对存在感知噪声和反应噪声时概率策略的赤池信息准则评估所得结果，与精确感知与响应条件下基于K-L散度的结果（图4A）大体一致，但也存在显著差异。正交策略在每个数据集中排名最高；距离最优策略略逊一筹，在除慢速捕食者数据集以外的所有数据集中均排名第二，而在慢速捕食者数据集中，对跖策略排名第二。在快速捕食者的情况下，正交策略、距离最优策略和对跖策略之间的差异最为明显。对侧策略和平行策略在所有数据集中都排名最后，对实验数据的描述能力也最差。

进一步分析距离最优策略

虽然捕食者速度被控制在 $V = 2, 11, 20\ \mathrm{cm\ s^{-1}}$，但斑马鱼幼体在所有实验中几乎完全相同，这意味着速度比 U/V 在不同逃逸事件之间变化很大：对于快速捕食者，该比值最高可达慢速捕食者的10倍。如果猎物能够感知并利用速度比来实施距离最优策略，我们预计在不同捕食者速度下，最佳表现会出现在不同的 $\chi = \cos^{-1}(U/V)$值处。为检验这一点，我们在精确感知与响应以及含噪感知与响应两种条件下，评估了慢速、中速和快速捕食者情况下该策略随 $\chi \in [0, 90^\circ]$变化的表现（SI，第7节，图S14）。我们发现，K-L散度随 χ增加而降低，并在接近 $\chi = 75^\circ$ 时达到最小值，且不受捕食者速度影响。同样，负对数似然随 χ 增加而下降，直至在 $\chi = 90^\circ$处或附近达到最小值。这些结果表明，即使采用距离最优策略，猎物也不会依赖对速度比U/V进行实时、精确的测量，而是倾向于捕食者速度较大的极限情况（$\chi \to 90^\circ$），此时距离最优策略趋近于正交策略。

通过考察优化噪声参数的取值，也可以得出相同的结论。在 $20^\circ \lesssim \chi \lesssim 75^\circ$范围内，优化器主要选择 $\sigma_\Lambda = \pi$ 的最大可能值，以最佳拟合数据。优化噪声水平较高表明，在距离最优策略中，λ 并不是有效的感觉线索，而且在 χ 取值适中的情况下，猎物不太可能采用这种策略（见补充信息，第 7 节，图 S14）。

评估逃避策略的生物力学约束

为完成对鱼类逃避策略的评估，我们考察了C-start响应的生物力学。在 [34],中，我们使用高速摄影记录了一条从笔直静止构型开始进行C形起动动作的斑马鱼幼体的运动，并测量了从 $t = 0$ 时逃避开始到 $t = T = 25$毫秒时C-start响应完成后，鱼体各分段的时间演化。我们建立了描述这些事件生物力学的数学模型，并将该模型纳入分析。

我们在三连杆鱼体的背景下重新解读了实验测量结果，该鱼体由头部、中段和尾部组成（图5B）；我们从实验测量中提取了鱼体朝向 $\beta(t)$，以及头部和尾部相对于中段的旋转 $\alpha_1(t)$ 和 $\alpha_2(t)$（见补充信息，第8-9节）。斑马鱼鱼体在逃避过程中的时间演化遵循C-start响应的三个典型阶段：在阶段1，鱼体向一侧蜷曲；在阶段 2，鱼体快速展开；在阶段 3，鱼开始进行波动式游泳（图5C-D）。

记录到的C-start机动数量更多 [23]„ 但仅测量了身体弯曲的最大程度 $\alpha_{\max}$以及由C形起动动作引起的朝向净变化 $\theta = \beta(T) - \beta(0)$（图5F）。这些结果表明，朝向方向的变化 θ 与身体弯曲程度 [23]高度相关。在所有记录的机动中，身体朝向的变化几乎未达到 100°。

C-start响应的基于物理的建模

为了阐明逃避过程中身体变形与朝向变化 θ 之间的关系，我们采用了势流中的三连杆鱼体基于物理的模型 [36, 37]。实验和计算流动分析表明，C形起动动作主要由鱼类与周围流体之间基于非定常压力的动量交换所支配，而流体黏性和脱落涡量的贡献可以忽略不计 [26, 38]。势流模型通过附加质量效应捕捉这些非定常压力（见补充信息，S8）。鱼体模型由三个相同的长椭球体组成（长轴和短轴分别为 a 和 b），使得头部和尾部能够相对于中段自由旋转（图5B）；与之前一样，身体变形由角度 $\alpha_1(t)$ 和 $\alpha_2(t)$ 描述，分别表示头部和尾部旋转相对于时间 t 的变化；身体朝向 $\beta(t)$ 则表示中段与惯性方向之间的夹角，该惯性方向沿初始笔直鱼体的方向设定。

通过考察鱼类—流体系统的动量平衡，我们得到了一个描述身体朝向变化率的方程 [39, 40, 37]（见补充信息，第 8 节）

$$\dot{\beta} = A_1(\alpha_1, \alpha_2)\dot{\alpha}_1 + A_2(\alpha_1, \alpha_2)\dot{\alpha}_2, \tag{10}$$

其中，A_1 和 A_2 是身体变形$\alpha_1(t)$ $\alpha_2(t)$的非线性函数；A_1 和 A_2 还取决于鱼体几何形状以及流体和身体密度（ρ_f 和 ρ_b）。当 $\rho_\mathrm{b} = \rho_\mathrm{f}$ 时，鱼类处于中性浮力状态。当流体力占主导时，可将鱼类视为无质量，此时 ρ_b 设为零。身体旋转与沿曲线 C 对式（10）进行线积分成正比，该曲线描述了形状空间中的身体变形（α_1，α_2）。对于闭合曲线 C，利用斯托克斯定理，该线积分可改写为对由 C围成的（α_1，α_2）空间区域进行面积分，

$$\theta = \beta(T) - \beta(0) = \int\int \left(\frac{\partial A_2}{\partial \alpha_1} - \frac{\partial A_1}{\partial \alpha_2} \right) \mathrm{d}\alpha_1 \mathrm{d}\alpha_2. \tag{11}$$

标量场旋度$_2([A_1, A_2]) \equiv \partial A_2/\partial\alpha_1 - \partial A_1/\partial\alpha_2$ 以色彩图形式展示于图5E，覆盖整个形状空间（α_1, α_2）。为了最大化转向角 θ，直线游动的鱼类应沿着一条闭合曲线 C 使身体变形，该曲线涵盖旋度$_2([A_1, A_2])$的非正值区域或非负值区域，即形状空间中的蓝色区域或橙色区域。橙色区域中的闭合曲线会导致

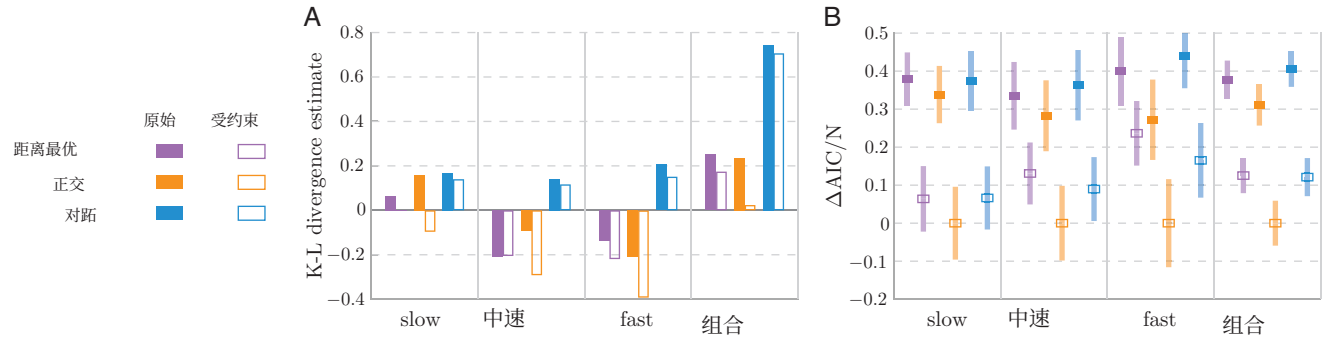

图6. 纳入转向物理约束的受约束策略评估。结果展示了表现最佳的三个模型。（A）具有精确感知与响应的受约束模型的 K-L散度估计（空心柱），以及原始模型的结果（实心柱，见图4A）。在所有四个数据集中，受约束模型的 K-L散度估计均明显较低，因此比原始模型更符合实验数据；中速捕食者的距离最优策略除外。施加约束后，正交策略的改进幅度最大，在所有数据集中都最符合数据。（B）具有感知与响应优化噪声的受约束模型的归一化相对 AIC，与图4B中采用原始模型的结果进行比较。正交策略仍然最符合所有数据，其 AIC 分数最低；施加约束后，它相较于次优模型的优势更加明显。受约束的对跖策略表现与受约束的距离最优策略相当，甚至更好。

逆时针转向。根据对称性，蓝色区域中沿对角线相对的曲线会导致顺时针转向。从理论上讲，最简单的转向曲线是形状空间中长轴 A 与 $\alpha_1 = \alpha_2$ 对齐的圆或椭圆，此时最大弯曲角为 $\alpha_{\max} = \sqrt{2}A$ （图 5E）。相应的鱼体形状变形和身体旋转 $\beta(t)$见补充信息（S8-9，图 S15-S16）。

将模型预测与 C 形起动引发的鱼体转向进行比较

我们将形变的实测时间演化（$\alpha_1(t)$ $\alpha_2(t)$）（图 5C）映射到形状空间中（图 5E）。值得注意的是，实际鱼类描绘出的曲线 C （黑线）与模型预测的最适转向椭圆曲线（红线）十分接近。此外，将实测的 $\alpha_1(t)$ 和 $\alpha_2(t)$ 作为式（10）中基于物理的模型的输入后，得到的 $\beta(t)$ 预测结果（图 5D 中的蓝线）与 $\beta(t)$ 的实测值（黑线）十分接近，尤其是在 C-start 响应的第一阶段，此时涡量可以忽略不计。请注意，中性浮力模型（蓝色虚线）在阶段 2 与实测结果略有偏差，而无质量鱼体模型（蓝色实线）即使到了阶段 3 仍表现出色，这表明非定常压力确实主导了 C 形起动动作，正如先前的预测所示 [26]。

接下来，我们通过改变 A ，使 $\alpha_{\max} = \sqrt{2}A$ 从 0 变化到 120°，考察了图 5E 中沿椭圆曲线的一系列形状变化。这个 $\alpha_{\max}$ 的上限对应于不会导致模型鱼的头部和尾部彼此交叉的最大弯曲角，并且与 [23] 的实验观察结果一致。利用 (11)，我们针对每个 $\alpha_{\max}$计算了使方向变化 θ达到最优的 B 值，从而建立了从 $\alpha_{\max}$ 到 θ的映射。我们在图 5F 中将这些模型预测（蓝线）与实验数据 [23] （黑点）进行了比较。与之前一样，我们考虑了无质量且具有中性浮力的鱼类。理论预测几乎构成了实验数据的上下限。如之前观察到的 [23], , 模型鱼的转向几乎无法达到 100° ，即使三连杆鱼体弯曲到头部和尾部相触的极限也是如此。这表明，C形起动动作的生物力学特性为可实现的航向 θ设定了上限。

受约束的逃避策略

接下来，我们将 C 形启动生物力学对 θ 施加的物理约束纳入逃避策略中。为此，我们使用二次映射，将逃避策略 n 预测的响应角 $\theta_i^{(n)}$ 映射到区间 $[0, 100°]$

$$\theta \to \left[1 - \left(1 - \frac{\theta_{\max}}{\pi}\right)\frac{|\theta|}{\pi}\right]\theta. \qquad (12)$$

小角度转向受到的约束较小，而大角度转向则受限于鱼类生物力学所允许的最大角度 $\theta_{\max} = 100°$ 。我们将这一约束应用于最合理的三种策略：距离最优、正交和对跖。对于每种受约束策略，我们都在精确感知与响应以及含噪感知与响应条件下，重复了上述分析。图6展示了受约束策略的 K-L 散度和 AIC 分析结果。与未受约束的策略相比，对大角度转向施加惩罚后，三种策略在所有数据集上的实验数据拟合效果都更好，无论是否加入噪声；唯一例外是针对中速捕食者的距离最优策略。在精确感知与响应条件下，受约束策略的相对排名（图6A）与原始排名（图4A）相似，但在慢速和中速捕食者速度下，正交策略的排名超过距离最优策略，成为排名最高的模型。在含噪感知与响应条件下，除了慢速捕食者数据集外，对跖策略在所有数据集中的排名都高于距离最优策略（图6B）。重要的是，无论感知与响应是精确还是含噪，正交策略在所有数据集上的实验数据拟合效果都优于另外两种策略。

讨论

我们开发了一套全面的框架，可根据运动学测量结果解析逃避策略。我们的方法考虑了多种假设，每种假设均以数学方式定义（图1），用于探究感觉运动噪声的作用（图3），并纳入生物力学约束的影响（图5–6）。重要的是，我们的方法提供了一套严谨的方法论，以强推断原则为基础 [27], , 用于揭示最符合斑马鱼幼体既往运动学测量结果的策略。该方法消除了对某种特定假设策略的偏向；此前一项研究在分析当前数据集时偏向于对侧策略 [17]。

我们发现，斑马鱼幼体为躲避捕食者而产生的反应，最适合用正交策略来描述（图4）。这一发现挑战了这样一种观点：猎物的目标要么是单纯迷惑捕食者，要么是最大化其与捕食者之间的距离，以实现逃逸 [16]。斑马鱼的运动学并未表现出纯多变策略所特有的、逃逸方向 θ 均匀分布的特征（补充信息，图S2E） [13, 14, 15]。相反，幼体表现出 θ 与捕食者状态之间的相关性，包括角位置 ϕ （补充信息，图S5）和朝向 ψ （补充信息，图S7）。根据K-L散度和AIC 分数（图4和图6），距离最优策略对斑马鱼运动学的预测力更强，但不如正交策略。因此，斑马鱼幼体并不符合关于猎物策略模型的经典二分法。尽管总体模式更支持正交策略，但围绕该假设预测结果的变异，也为混合策略的可能性留下了空间；这种混合策略可能会妨碍捕食者预判

猎物的方向。这些结果与捕食者—猎物遭遇及鱼类物种的生态学有关，也反映了猎物神经生理学和生物力学的优势与限制。

距离最优策略需要的感知能力可能超出鱼类幼体的能力范围。该策略要求检测正在接近的捕食者的速度（表1），但与成鱼相比，鱼类幼体的视网膜细胞数量相对较少，因此视敏度较差 [41]。研究已证明，逃逸行为由逼近视觉刺激达到某一阈值直径所触发，该刺激可模拟为直径不断扩大的圆形 [19]。单凭逼近刺激，无法区分体型小但速度快的威胁与体型大但速度慢的威胁。因此，鱼类幼体的视觉系统可能对其执行距离最优策略的能力构成感觉约束。更复杂的视觉系统或许能够提供额外线索，用于判断捕食者的速度或体型；但与正交策略相比，形成距离最优反应所需的处理时间仍可能不利于逃避速度。

正交策略只需估算捕食者的航向，相较于许多其他策略具有战术优势。对于高速接近的情况，该策略等同于距离最优策略（$U/V \ll 1$），因此在降低感知要求的同时，也能最大限度地增加猎物与快速捕食者之间的距离（表1）。最有可能对猎物构成最大威胁的是速度最快的捕食者。正交策略还具有一项额外的战术优势：它通过朝一个快速接近的捕食者难以跟随的方向逃避来避开捕食者。因为捕食者若要在高速下完成如此大幅度的转向，就需要较大的转弯半径，这可能会进一步增加其与猎物之间的距离。

考虑到 C形起动的生物力学所施加的约束后，正交策略对实测运动学的拟合效果有所改善（图6）。具体而言，我们建立的势流中三连杆鱼体模型，准确描述了逃避过程中鱼体形态变化与转向运动之间的关系（图5）。通过将最大弯曲角映射为转向角，该模型预测了转向运动可达到的上限（约为 100°），这与暴露于侧向逼近刺激下的斑马鱼所观察到的最大角度一致 [19, 23]。纳入力学因素后，模型预测效果有所改善，这表明猎物生物力学所施加的约束及其与流体环境的相互作用，会影响斑马鱼幼体的逃避策略。

比较慢速、中等速度和快速捕食者条件下的 K-L散度和赤池信息准则值，可以发现，正交策略在快速捕食者条件下最为明显（图4和图6）。这一现象可能与以下事实有关：较弱的刺激（慢速捕食者）更有可能通过可预测性较低的长潜伏期神经通路触发逃逸反应 [42, 43]，，而不是通过危险被感知到运动反应之间延迟极短的快速通路 [44]。要理清这些特征，还需深入探究我们的分析框架与斑马鱼逃避背后的神经生理学之间的关系。

本研究结合信息论和概率方法的工具、行为逃避模型以及基于物理的 C 形起动生物力学模型，构建了一种全面的分析方法，从而确定斑马鱼幼体的逃避策略。除生物力学模型的细节外，我们的方法并非专为鱼类研究设计。我们的分析可应用于众多研究，这些研究测量了各种动物相对于捕食者接近时的逃逸反应 [5, 6, 7, 8, 9, 10]。因此，这种方法可广泛应用于捕食者与猎物遭遇的研究，揭示动物行为这一基本方面背后的策略基础。

致谢 E.K.感谢美国海军研究办公室（ONR）提供的资助，项目编号为N00014-22-1-2655、N00014-19-1-2035、N00014-17-1-2062和N00014-14-1-0421；感谢美国国家科学基金会（NSF）提供的资助，项目编号为RAISE IOS-2034043、CBET-2100209和INSPIRE MCB-1608744；感谢美国国立卫生研究院（NIH）提供的资助，项目编号为R01 HL 153622-01A1；感谢陆军研究办公室（ARO）提供的资助，项目编号为W911NF-16-1-0074。本研究于2018年夏季在行为数学分析暑期研究生院启动，该研究生院由Ann Hermundstad、Vivek Jayaraman、Eva Kanso和L. Mahadevan组织。该研究生院由数学科学研究所（MSRI）和霍华德-休斯医学研究所（HHMI）珍利亚研究园区共同支持，并在珍利亚举办。BC、YM和EK感谢珍利亚提供的支持，并感谢Sashank Pisupati和Ann Hermundstad提供的宝贵讨论。

参考文献

[1] Jos. J. Schall 和 Eric R. Pianka。逃逸行为多样性的演化。《美国博物学家》，115(4):551–566，1980年。[2] D Weihs。细长型鱼类快速起动的机制。《生物流变学》，10(3):343–350，1973年。[3] D. Weihs 和 P.W. Webb。捕食者与猎物相互作用中的最优规避与逃逸策略。《理论生物学杂志》，106(2):189 – 206，1984年。[4] Rufus Isaacs。微分博弈：一种应用于战争与追捕、控制和优化的数学理论。Courier Corporation，1999年。[5] Paolo Domenici、David Booth、Jonathan M Blagburn 和 Jonathan P Bacon。蟑螂利用偏好的逃逸轨迹让捕食者难以捉摸。《当代生物学》，18(22):1792–1796，2008年。[6] Jérôme Casas 和 Thomas Steinmann。捕食者诱发的流动扰动从攻击开始时就会警示猎物。《英国皇家学会学报*B*辑：生物科学》，281(1790):20141083，2014年。[7] Stephen A Arnott、DOUGLAS M Neil 和 Alan D Ansell。褐虾（褐虾）的逃逸轨迹，以及对其初始逃逸角度的理论考察。《实验生物学杂志》，202(2):193–209，1999年。[8] Rafe M Brown 和 Douglas H Taylor。林蛙（林蛙）幼体个体发育过程中，游泳表现与机动行为之间的补偿性逃逸模式权衡。《科佩亚》，第1–7页，1995年。[9] Emanuel Azizi 和 Tobias Landberg。变态对双线钝口螈（双线钝口螈）水生逃逸反应的影响。《实验生物学杂志》，205(6):841–849，2002年。

[10] Patricia W. Webb（蓝蟹）躲避捕食者的几何机制。动物行为学，34:28–37，1986年。

[11] José E Trujillo, Ian Bouyoucos, William J Rayment, Paolo Domenici, Serge Planes, Jodie L Rummer, and Bridie JM Al- lan. 两种热带鲨鱼的逃逸反应运动学：逃逸潜伏期短，转向表现出色。《实验生物学杂志》，225(22):jeb243973，2022年。[12] Paolo Domenici. 鱼类的视觉介导逃逸反应：预测猎物反应性以及捕食者和猎物的运动行为。《海洋与淡水行为和生理学》，35(1-2):87–110，2002年。[13] D. A. Humphries and P. M. Driver. 猎物动物的多变防御。《生态学》，5(4):285–302，1970年。[14] Peter M Driver and David Andrew Humphries. 多变行为。克拉伦登出版社，1988年。[15] Talia Y Moore, Kimberly L Cooper, Andrew A Biewener, a nd Ramanarayan Vasudevan. 逃逸轨迹的不可预测性解释了沙漠啮齿动物躲避捕食者的能力及其微生境偏好。《自然通讯》，8(1):1–9，2017年。[16] Paolo Domenici, Jonathan M Blagburn, and Jonathan P Ba- con. 动物逃逸学 II：逃逸轨迹案例研究。《实验生物学杂志》，214(15):2474–2494，2011年。[17] Arjun Nair, Kelsey Changsing, William J. Stewart, and Matthew J. McHenry. 猎物鱼类会根据威胁方向改变策略。《英国皇家学会学报*B*辑：生物科学》，284(1857):20170393，2017年。

[18] William J. Stewart, Arjun Nair, Houshuo Jiang, and Matthew J. McHenry. 猎物鱼类通过感知捕食者的船首波逃逸。《实验生物学杂志》，217(24):4328–4336，2014年。[19] Timothy W Dunn, Christoph Gebhardt, Eva A Naumann, Clemens Riegler, Misha B Ahrens, Florian Engert, and Filippo Del Bene. 斑马鱼幼体视觉诱发逃逸的神经回路基础。《神经元》，89(3):613–628，2016年。[20] Alix MB Lacoste, David Schoppik, Drew N Robson, Martin Haesemeyer, Ruben Portugues, Jennifer M Li, Owen Randlett, Caroline L Wee, Florian Engert, and Alexander F Schier. 介导Mauthner细胞逃逸反应的一条汇聚且不可或缺的中间神经元通路。《当代生物学》，25(11):1526–1534，2015年。[21] Shin-ichi Higashijima, Mark A Masino, Gail Mandel, and Joseph R Fetcho. 利用基因编码钙指示剂对斑马鱼行为期间的神经元活动进行成像。《神经生理学杂志》，90(6):3986–3997，2003年。[22] William J. Stewart, Gilberto S. Cardenas, and Matthew J. McHenry. 斑马鱼幼体通过感知水流躲避捕食者。《实验生物学杂志》，216(3):388–398，2013年。[23] Cees J. Voesenek, Remco P. M. Pieters, Florian T. Muijres, and Johan L. van Leeuwen. 快速启动的斑马鱼幼体的重新定向与推进：逆动力学分析。《实验生物学杂志》，222(14)，2019年。[24] Cees J. Voesenek, Florian T. Muijres, and Johan L. van Leeuwen. 发育中的鱼类幼体游泳的生物力学。《实验生物学杂志》，221(1)，2018年。[25] Ulrike K. Müller and Johan L. van Leeuwen. 斑马鱼幼体的游泳：身体波动的个体发育及其对运动发育的影响。《实验生物学杂志》，207(5):853–868，2004年。[26] M. Gazzola, W. M. Van Rees, and P. Koumoutsakos. C形启动：鱼类幼体的最优启动。《流体力学杂志》，698:5–18，2012年。[27] John R Platt. 强推断：某些系统化的科学思维方法可能比其他方法带来快得多的进展。《科学》，146(3642):347–353，1964年。[28] PAOLO Domenici and ROBERT W Blake. 神仙鱼（伊氏神仙鱼）的逃逸轨迹。《实验生物学杂志》，177(1):253–272，1993年。[29] Robert C Eaton and Deanna S Emberley. 刺激方向如何决定硬骨鱼中由Mauthner细胞启动的逃逸反应轨迹。《实验生物学杂志》，161(1):469–487，1991年。[30] Alberto Soto, William J. Stewart, and Matthew J. McHenry. 最优策略对猎物鱼类的重要性。《综合与比较生物学》，55(1):110–120，05 2015年。[31] Robert C Eaton, William A Lavender, and Chris M Wieland. 金鱼中由Mauthner细胞启动的反应模式的鉴定：同步电影摄影与电生理学提供的证据。《比较生理学杂志》，144(4):521– 531，1981年。[32] Mark J Schervish. 统计学理论。Springer Science & Business Media，2012年。[33] F. Perez-Cruz. 连续分布的Kullback–Leibler散度估计。载于*2008*年*IEEE*信息论国际研讨会，第1666–1670页，2008年。[34] Arjun Nair, Grigor Azatian, and Matthew J. McHenry. 斑马鱼幼体快速启动过程中的方向控制运动学。《实验生物学杂志》，218 4004，2015年 24 3996( ): – 。[35] H. Akaike. 统计模型识别的新视角。《*IEEE*自动控制汇刊》，19(6):716– 723，1974年。[36] Eva Kanso and Jerrold E Marsden. 理想流体中关节式物体的最优运动。载于第*44*届*IEEE*决策与控制会议，第2511–2516页。IEEE，2005年。[37] Yusheng Jiao、Feng Ling、Sina Heydari、Nicolas Heess、Josh Merel 和 Eva Kanso。学习在势流中游泳。《物理评论：流体》，6(5):050505，2021年。[38] Ulrike K Muller、Jos GM van den Boogaart 和 Johan L van Leeuwen。鱼类幼体的流动模式：中等流动状态下的波动式游泳。《实验生物学杂志》，211(2):196–205，2008年。[39] Eva Kanso、Jerrold E Marsden、Clarence W Rowley 和 Juan B Melli-Huber。理想流体中关节连接体的运动。《非线性科学杂志》，15 289，2005年 4 255( ): – 。[40] Ross L Hatton 和 Howie Choset。低雷诺数和高雷诺数下游泳系统的连接向量场与优化坐标。见*2010*年美国机械工程师学会动态系统与控制会议，第817–824页。美国机械工程师学会数字馆藏，2010年。[41] Marion F Haug、Oliver Biehlmaier、Kaspar P Mueller 和 Stephan CF Neuhauss。斑马鱼幼体的视敏度：行为与组织学。《动物学前沿》，7(1):1–7，2010年。[42] Harold A Burgess 和 Michael Granato。斑马鱼幼体的感觉运动门控。《神经科学杂志》，27(18):4984–4994，2007年。[43] Gwyneth M Card。昆虫的逃逸行为。《神经生物学当前观点》，22(2):180–186，2012年。神经行为学。[44] J. A. WALKER、C. K. GHALAMBOR、O. L. GRISET、D. McKENNEY 和 D. N. REZNICK。更快的起步能提高逃脱捕食者的概率吗？《功能生态学》，19(5):808–815，2005年。