arXiv:2303.01706v1 [q-bio.PE] 3 Mar 2023

一种几何　　避捕食者鱼群集群的结构

Aditya Dewanto Hartono†、Tˆon Viˆe.t Ta.†和 Linh Thi Hoai Nguyen‡
†*Mathematical Modeling Laboratory*、 *Department of Agro-environmental Sciences*、 *Kyushu University*、 *Japan*
‡*Institute of Mathematics for Industry*、 *Kyushu University*、 *Japan*

本文基于我们之前提出的数学模型，对一种称为 ϵ鱼群的几何结构进行了数值研究，该结构用于描述躲避捕食者的鱼群。我们的结果表明，在捕食者攻击期间， ϵ鱼群的数量会从一个增加到某个特定值。攻击发生后，在前两种避捕食者模式中， ϵ鱼群的数量会在最初减少，但在第三种模式中则会继续增加。在最后一种模式中， ϵ鱼群的数量保持为一个恒定值。这表明，当捕食者正在接近时，鱼群中的每个个体会更多地专注于躲避捕食者，而不是与同群个体互动。这种特征与自然生态系统中的真实行为相一致。

关键词：　ϵ-鱼群，随机微分方程，捕食者—猎物系统，鱼群集群行为，避捕食者模式

1. 引言

鱼群集群行为是水生世界中一种引人注目的现象，吸引了众多研究人员的关注。鱼群中数百甚至数千条鱼同步移动，是一种复杂且高度有序的特性。这种独特的群体行为已成为许多不同学科研究的课题，包括生物学、物理学和数学。[1–6]

从数学角度研究鱼群集群行为非常重要。我们可以深入了解支配个体行为的规则，并更透彻地理解动物群体集体行为背后的模式与动态。数学模型能够作出预测，并分析各种因素对鱼群行为的影响，例如鱼个体之间的相互作用、环境条件和外部刺激。这些信息对于渔业管理、野生动物保护和水生生态学等领域具有重要意义。此外，它还有实际应用价值，例如设计群体机器人学系统，以完成单个机器人独自难以或无法完成的任务；还可用于设计自动驾驶车辆（如自动驾驶汽车）的软件，使其采用鱼类的避碰规则。

十多年来，我们一直从数学角度研究鱼群集群行为。在参考文献7中，我们根据 Camazine等人[2]概述的生物相互作用规则，构建了一个用于描述鱼群集群行为的随机微分方程模型。随后，参考文献8对这类模型进行了几何分析。在参考文献9中，我们将避障规则纳入参考文献7中的原始模型，研究了鱼群的避障模式。通过这项研究，我们首次得以量化鱼群的凝聚性。

在参考文献10中，我们为鱼群的觅食行为建立了一个数学模型。我们的结果表明，当鱼组成一个整体队形时，它们能够更有效地找到食物：这一特性是形成鱼群的益处之一，也与自然生态系统中的真实情况相符。[11–14]

在参考文献 15 中，我们提出了一个随机微分方程模型，用于描述猎物鱼群的避捕行为。该模型

如下：[15]

$$\begin{cases} dx_i(t) = & v_i dt + \sigma_i dw_i(t), \quad (i = 1, 2, \ldots, N), \\ dv_i(t) = & \Bigg[-\alpha \sum\limits_{j=1, j\neq i}^{N} \left(\frac{r^p}{\|x_i - x_j\|^p} - \frac{r^q}{\|x_i - x_j\|^q} \right) \\ & \times (x_i - x_j) \\ & -\beta \sum\limits_{j=1, j\neq i}^{N} \left(\frac{r^p}{\|x_i - x_j\|^p} + \frac{r^q}{\|x_i - x_j\|^q} \right) \\ & \times (v_i - v_j) + H(x_i, y) \Bigg] dt, \\ & (i = 1, 2, \ldots, N), \\ dy(t) = & v dt + \sigma dw_t, \\ dv(t) = & F(x_i, v_i, y, v)\, dt, \end{cases} \tag{1}$$

并结合“被吃掉”条件。

这里，N 表示（猎物）鱼群的规模；$x_i(t)$和 $v_i(t)$（$i = 1, 2, \ldots, N$）分别表示时刻 t第 i条猎物鱼在 $\mathbb{R}^d (d = 2,3)$中的位置和速度；$y(t)$和 $v(t)$分别表示捕食者在时刻 t的位置和速度；$\|\cdot\|$表示向量的欧几里得范数。当捕食者与第 i条鱼之间的距离小于 r 时，即 $\|y - x_i\| < r$，“被吃掉”条件成立，模型由 $N:1$（N条猎物鱼，1个捕食者）变为（$N-1$）:1。

公式（1）的第一项是关于未知量 $x_i(t)$ 的随机微分方程，其中 $\sigma_i dw_i (i = 1, 2 \ldots N)$ 表示定义在滤过概率空间上的 d 维独立布朗运动的随机微分。[7] 第二个表达式是关于未知量 $v_i(t)$ 的确定性方程。参数 $1 < p < q < \infty$ 是固定指数；α 和 β 分别表示个体猎物之间吸引和速度匹配的正系数；$r > 0$ 表示鱼群中两个个体之间的临界距离。

公式（1）的第三个表达式同样是关于未知量 $y(t)$ 的随机方程，其中 $w(t)$ 是定义在同一滤过概率空间上的 d 维布朗运动，且与 $w_i(t)$ $i = 1, 2, \ldots\ldots, N$ 相互独立。公式（1）的最后一项是关于未知量 $v(t)$ 的确定性方程。

函数 $H(x_i, y)$ 表示单个猎物鱼为躲避捕食者所采用的机制。它满足以下条件：

$$H(x_i, y) = \delta \frac{R_1^{\theta_1}}{\|x_i - y\|^{\theta_1}} (x_i - y), \tag{2}$$

其中，$R_1 > r$、δ和 θ_1 均为正数。

另一方面，函数 $F(x_i, v_i, y, v)$ 体现了捕食者的捕猎策略。在此，我们设计了捕食者的两种捕猎策略，即（i）捕食者攻击群游猎物的中心（捕猎策略I），以及（ii）捕食者将攻击目标锁定为最近的猎物（捕猎策略II）。上述捕食者各项捕猎策略的数学表达式分别定义如下：

$$F(x_i, v_i, y, v) = -\frac{R_2^{\theta_2}}{\|y - x_c\|^{\theta_2}} \times \Big[\gamma_1 (y - x_c) + \gamma_1 \gamma_2 (v - v_c) \Big], \tag{3}$$

$$F(x_i, v_i, y, v) = -\frac{1}{N} \sum_{j=1}^{N} \frac{R_2^{\theta_2}}{\|y - x_j\|^{\theta_2}} \times \Big[\gamma_1 (y - x_j) + \gamma_1 \gamma_2 (v - v_j) \Big]. \tag{4}$$

在公式（3）中，x_c 和 v_c 分别表示群游猎物的中心位置和速度；我们将它们定义为构成鱼群的所有单个猎物的位置和速度的平均值：

$$x_c = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^{N} x_i, \quad v_c = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^{N} v_i. \tag{5}$$

参数 $R_2 > r$、θ_2、γ_1和 γ_2 均为正数。同时，在公式（4）中，x_j 表示每条单个猎物鱼的位置。

在我们先前的研究中，[15] 我们采用数学模型（1）来描述单个捕食者攻击下的猎物鱼群行为。在该研究中，我们发现了猎物鱼群的四种反捕食策略（下文也称为避捕模式）。此外，我们还成功证明，形成规模较大的鱼群有助于更好地逃避捕食者攻击。

然而，公式（1）还有一个关键方面尚未在我们的早期研究中得到进一步阐述，即该模型能够揭示在单个捕食者的捕食威胁下，相关猎物鱼群的队形所呈现的几何结构的转变。因此，本文旨在对该模型这一核心特征进行全面评估。为此，我们引入所谓的ϵ-鱼群，作为群游猎物队形几何结构的数学表示。基于这一框架，我们开展数值模拟，以阐明

在所观察到的全部四种避捕食者模式中，ϵ-鱼群的转变。

本文的组织结构如下。在下一节中，我们将详细解释 ϵ-鱼群的概念，并概述基于模型 (1) 的模拟初始条件。在第3节中，我们将介绍数值模拟的结果。最后，在第4节中，我们将对当前研究作出总结。

2. 预备知识

本节介绍 ϵ-鱼群的概念，并建立基于模型 (1) 的模拟初始条件。 ϵ-鱼群的概念类似于图论中 ϵ-图的连通分量。

在每个时间步 t，我们定义一个 ϵ-图$G(V(t)\ E(t))$，其中顶点集合

$$V(t) = \{x_1(t), x_2(t), \ldots, x_N(t)\}$$

表示个体的位置，而边集合

$$E(t) = \{(x_i(t), x_j(t)) \text{ if } \|x_i(t) - x_j(t)\| \le \epsilon, \\ i, j = 1, 2, \ldots, N\}$$

连接距离不超过 ϵ的任意两个个体。

我们将$G(V(t)\ E(t))$的每个连通分量称为一个 ϵ-鱼群。此外，我们用 $N_\epsilon(t)$表示图$G(V(t)\ E(t))$中 ϵ-鱼群的数量。

备注 1. 在参考文献*8*中，我们引入了 ϵ, θ-鱼群模式的新定义。该定义指出，一旦形成 ϵ, θ-鱼群模式，只要没有捕食者等外部因素破坏它，这种结构就会无限期地维持下去。然而，在本文中，该结构会因捕食者攻击而随时间变化。因此， ϵ, θ-鱼群模式的定义在此不适用。

在本研究中，我们探讨了在二维和三维空间（$d = 2$，3）中，捕食者攻击如何改变群游猎鱼鱼群结构中的 ϵ数量；这些空间中观察到的四种避捕食者模式见我们此前的研究。[15] 在所有模拟中，我们采用模型（1），并分别从公式（3）和公式（4）中选择捕猎策略。所有情况下，猎物鱼的数量固定为 $N = 40$，噪声强度为 $\sigma_i = \sigma = 0.01$($i =$ 1，2，.....，N)，其他参数则可能有所不同，并在必要时予以说明。最大模拟时间设为 $t_{\max} = 3,$ 500；在此期间，单个捕食者仅攻击群游猎物一次。模拟开始时（$t = 0$），所有猎物鱼均处于 ϵ群体编队中，而捕食鱼位于距离鱼群相对较远的位置。

在下一节中，我们将展示所有观察到的四种避捕食者模式的数值模拟结果。

3. 结果

如引言所述，本研究的首要目标是揭示我们的捕食者—猎物模型在阐明捕食者攻击期间猎物鱼群队形几何结构变化方面的能力。为此，我们将预备部分中介绍的 ϵ-鱼群概念融入一般模型（1）。

在先前研究中，[15] 我们得到了四种避捕食者模式，分别标记为：（i）模式 I：分裂与重聚，（ii）模式 II：分裂并分成两组，（iii）模式 III：分散，以及（iv）模式 IV：保持队形和距离。本节分别展示二维和三维模拟中观察到的各模式的仿真结果。我们先讨论二维情形的仿真结果。

3.1. 二维空间

对于二维情形，模拟采用固定值 $\epsilon = 0.7$进行。为获得各类避捕模式，模型其他参数的取值分别列于表1中。表格第二列还列出了捕食者在对应模式下采用的捕猎策略。

图1展示了模式I（分裂与重聚）的模拟结果，呈现了 ϵ-鱼群从模拟早期到模拟结束（$t_{\max}$）过程中各阶段的状态。其中，黑色小点表示群游猎物，红色大点表示捕食者。连接到每个个体的箭头表示该个体在相应时刻的运动方向。构成 ϵ-鱼群的个体（在相应

时刻）通过实线彼此相连。其他情形的模拟结果也采用类似的配置。

表 1. 躲避捕食者的鱼群集群行为二维仿真的参数设置。

模式 ID	策略	α	β	δ	p	θ_1	θ_2	γ_1	γ_2
I	II	15	0.5	1	4	1	0.5	0.08	0.1
II	I	1	0.5	1	4	5	1	0.1	0.1
III	II	1	0.5	5	2	1	2	1	0.1
IV	I	2	0.5	0.1	2	1	1	5	10

如图1所示，当捕食者来到猎物附近时，群游猎物会作出相应反应以躲避捕食者。这种机动行为使群游猎物形成液泡状形态，其中每个个体都试图远离捕食者（见图1(*b*)）。在此阶段，相关猎物仍保持统一群体队形，如连接各个个体的实线所示。

随着捕食者沿其路径前进，它可能会吃掉几条猎物鱼。此时，所有其他“幸存”的猎物会相应地作出反应它们分解统一群体队形，暂时形成两个较小的群体；每个群体都沿着远离捕食者攻击方向的直角方向扩散。图 1(*c*) 中可以看到相关证据，其中两群 ϵ-鱼群占据主导地位。当捕食者离开“幸存”的猎物后，后者重新聚合，形成位于捕食者后方的统一群体队形（图 1(*f*)），使 ϵ-鱼群的数量恢复为一个。

现在，让我们将注意力转向下一个模式。图2展示了模式II（分裂并分成两组）相应的仿真结果。如图所示，在捕食者攻击的进行阶段，模式II中群游猎物的行为表现出与模式I相似的特征（见图2(*a*) - (*d*) ）。然而，差异在攻击后的阶段清晰可见。其中，群游猎物的两个较小群体并未重新合并为统一群体队形。图2(*e*) - (*f*)对此提供了证据。与此相应，ϵ-群体的数量减少至两个，并一直保持在该水平，直至分配时间结束。

接下来，我们讨论模式III（分散）。在此，

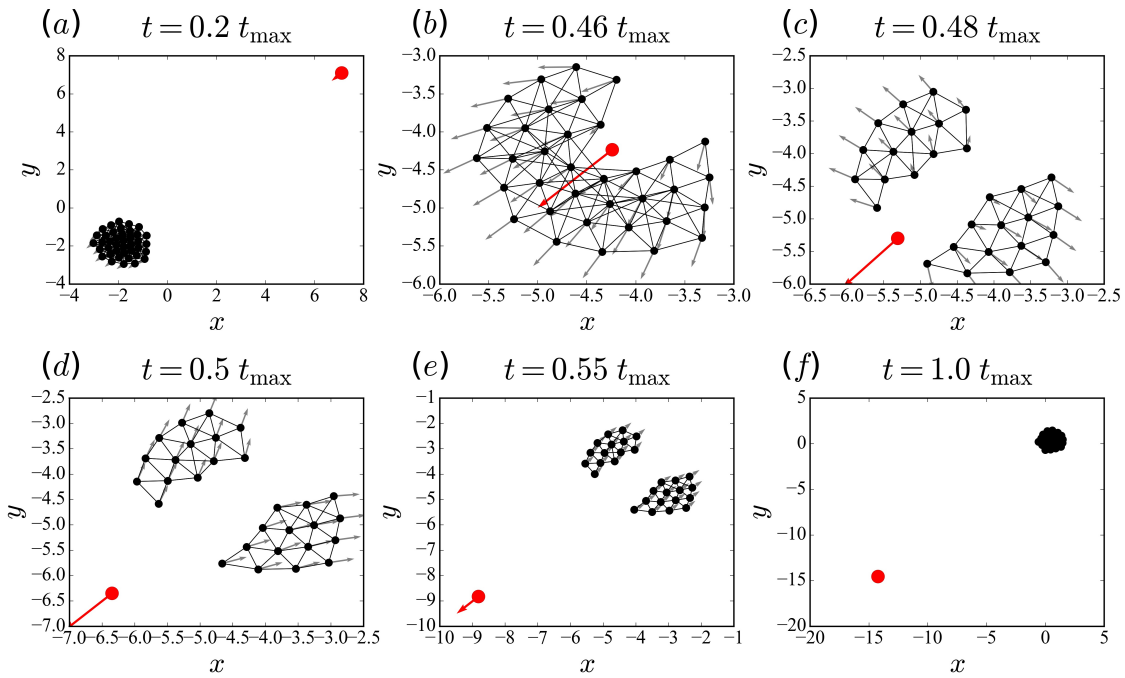


图 1. 模式 I：分裂与重聚的二维模拟结果。这些图像展示了群游猎物和捕食者的行为，以及 ϵ-鱼群在以下时刻的相应状态：(*a*) $t = 0.2t_{\max}$、(*b*) $t = 0.46t_{\max}$、(*c*) $t = 0.48t_{\max}$、(*d*) $t = 0.5t_{\max}$、(*e*) $t = 0.55t_{\max}$ 和 (*f*) $t = t_{\max}$。

群游猎物呈现出另一项显著特征：随着模拟的进行，群游猎物似乎处于恐慌状态，并永久性地打破统一群体队形。如图3(b) - (e)所示，随着捕食者逼近，ϵ-鱼群的数量从一个增加到多个，其数量取决于特定时刻“幸存”猎物的数量。其中许多结构仅由一条猎物鱼组成。由于猎物打破了整体队形，捕食者便能更有利地捕猎更多（可捕获的）猎物。因此，剩余的“幸存”猎物正遭到捕食者积极捕猎，导致单个猎物持续处于恐慌状态。图3(f)中可以观察到这种情况：当模拟进行到$t_{\max}$时，众多 ϵ-鱼群结构占据主导。

对于最后一种反捕食机动（即模式 IV：保持队形和距离），群游猎物对附近的捕食者表现出警戒行为：在模拟过程中，它与捕食者保持（相对）安全的距离。因此，没有猎物鱼被捕食者吃掉。如图 4 所示，猎物鱼群一直保持其统一的 ϵ-鱼群，直到模拟时间结束。

由于我们的模型具有随机性，使用相同参数反复执行模拟，每次得到的 ϵ鱼群数量可能不同。图5显示了每个时间步的 ϵ鱼群平均数量，该数值是针对每种模式、使用与之前相同的参数进行1,000次仿真运行后计算得出的。仔细观察图5可以发现，ϵ鱼群的数量从一个增加到某个数值，随后又减少到一个（对于模式I）或两个（对于模式II）。在模式III中，随着鱼群变得更加分散，ϵ鱼群的数量增加；而在模式IV中，在整个规定的模拟时间内，该数量始终保持为一个。总体而言，这些结果表明，当群游猎物面临迫在眉睫的捕食威胁时，鱼群中的每条猎物鱼都会立即优先躲避捕食，而不是维持与其他同群个体的队形。这一发现与现实生活中对群游鱼类的观察结果一致。[16]

图6展示了二维模拟空间中被捕食猎物总数。对于每种相应的模式，共进行了1,000次仿真运行。根据

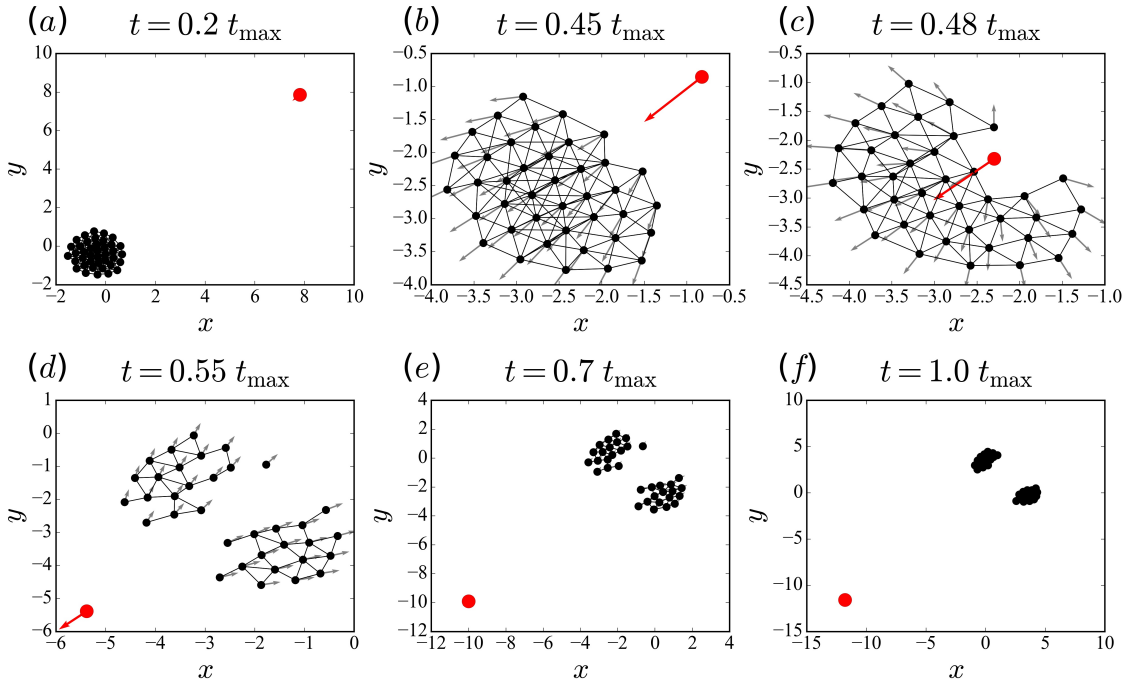


图 2。模式 II：分裂并分成两组的二维模拟结果。这些图像展示了鱼群猎物和捕食者的行为，以及ϵ-鱼群分别在以下状态下的相关情况：(a) $t = 0.2t_{\max}$、(b) $t = 0.45t_{\max}$、(c) $t = 0.48t_{\max}$、(d) $t = 0.55t_{\max}$、(e) $t = 0.7t_{\max}$ 和 (f)$t = t_{\max}$。

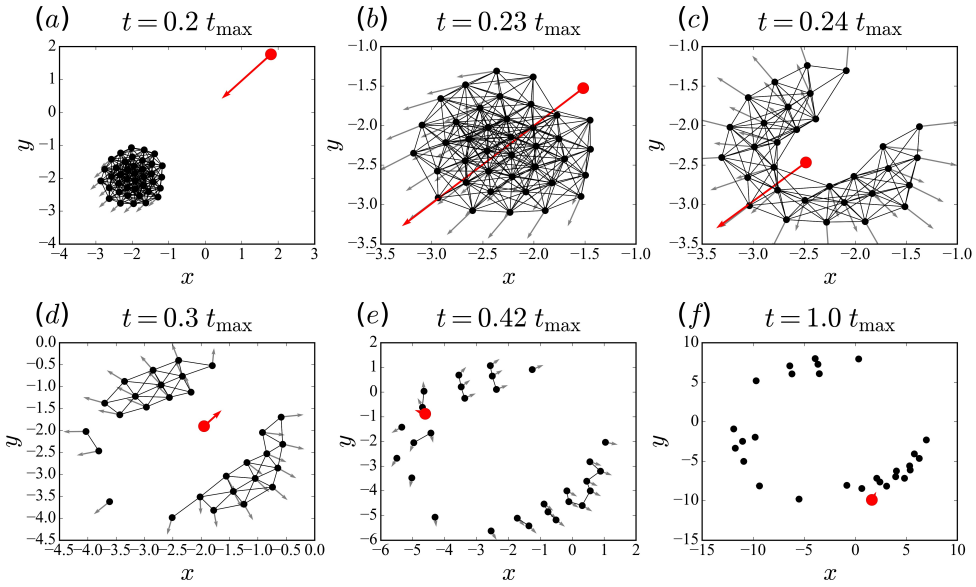


图3. 模式 III：分散的二维模拟结果。这些图像展示了群游猎物和捕食者的行为，以及 ϵ-鱼群在以下时刻的相应状态：(*a*) $t = 0.2t_{\max}$、(*b*)$t = 0.23t_{\max}$、(*c*) $t = 0.24t_{\max}$、(*d*) $t = 0.3t_{\max}$、(*e*) $t = 0.42t_{\max}$和(*f*) $t = t_{\max}$。

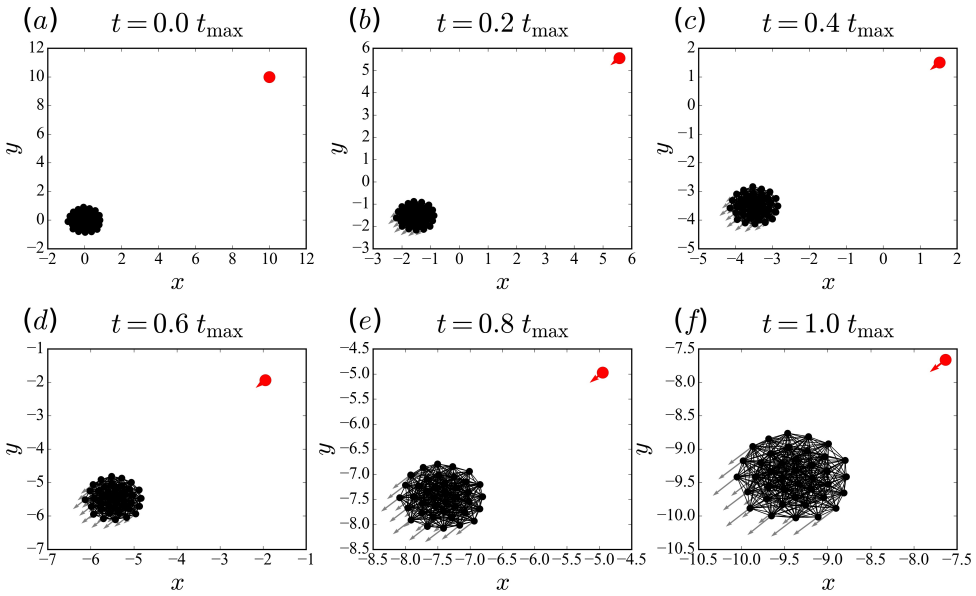


图4. 模式 IV：保持队形和距离的二维模拟结果。这些图像展示了群游猎物和捕食者的行为，以及 ϵ-鱼群在以下时刻的相应状态：(*a*) $t = 0$、(*b*) $t = 0.2t_{\max}$、(*c*) $t = 0.4t_{\max}$、(*d*) $t = 0.6t_{\max}$、(*e*) $t = 0.8t_{\max}$和(*f*) $t = t_{\max}$。

图6，模式IV（保持队形和距离）似乎是群游猎物最有效的躲避模式，因为在整个仿真运行过程中，没有任何猎物被吃掉。另一方面，模式III（分散）表现出的反捕食模式最无效，其捕食者攻击期间被吃掉的13个猎物的数量。这些发现与自然水生生态系统中多种鱼类物种的观察结果一致（例如，参见参考文献16–19）。

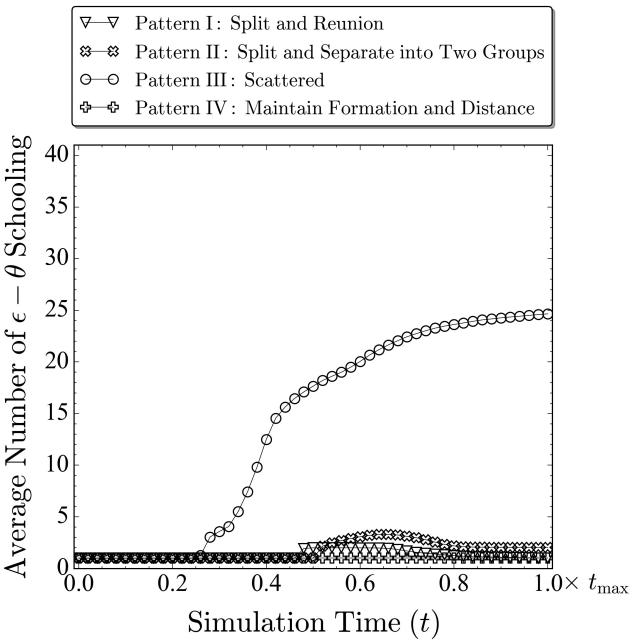


图5. 二维模拟中的 ϵ-鱼群数量。

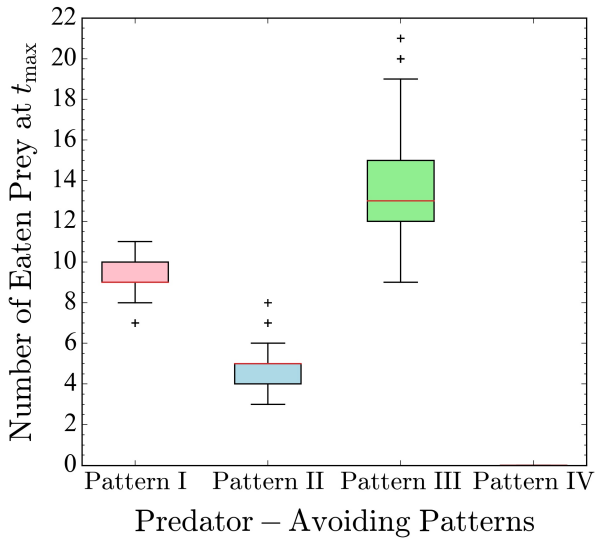


图6. 二维模拟中被捕食猎物总数。

3.2. 三维空间

在本小节中，我们展示了四种躲避捕食者模式及其在三维空间中相应的 ϵ-鱼群的模拟结果。此处， ϵ 的取值与二维情形中采用的取值相似。表2总结了运行三维模拟所采用的模型参数设置。

表2. 避捕食者鱼群集群三维模拟的参数设置。

模式 ID	策略	α	β	δ	p	θ_1	θ_2	γ_1	γ_2
I	II	15	0.5	1	4	1	0.5	0.08	0.1
II	I	0.36	0.5	1	4	15	1	0.1	0.1
III	II	1	0.5	5	2	1	2	1	0.1
IV	I	2	0.5	0.1	2	1	1	5	10

图7—10分别展示了模式I（分裂与重聚）、模式II（分裂并分成两组）、模式III（分散）和模式IV（保持队形与距离）的三维仿真结果。总体而言，所有模式下 ϵ-鱼群的主要特征与二维情形中观察到的特征相似。

不过，与前述二维情形相比，一个显著特点是，在三维空间中，单个猎物在移动以躲避逼近的捕食者时具有更大的空间灵活性（拥有更多自由度）。因此，在每种躲避捕食者模式下，被捕食者吃掉的猎物数量都少于相应的二维情形。图11展示了四种躲避捕食者模式在各自进行1,000次仿真运行时被吃掉的猎物总数。对比图6和图11可印证前文的论述：由于每个单个猎物在空间移动时拥有更多自由度，三维情形下被吃掉的猎物数量少于相应的二维情形。

图12展示了三维情形下 ϵ-鱼群的数量。这里同样可以观察到，所有相关躲避捕食者模式下的 ϵ-鱼群结构，与各自对应的二维情形相比，都呈现出相似的特征。二维与三维模拟得到的这一一致结果，体现了模型（1）在描述单个捕食者造成捕食威胁期间群游猎物几何结构的变化方面的可靠性和稳健性。

4. 结论

最后需要指出的是，本文扩展了对鱼群躲避捕食者随机微分方程模型的研究，

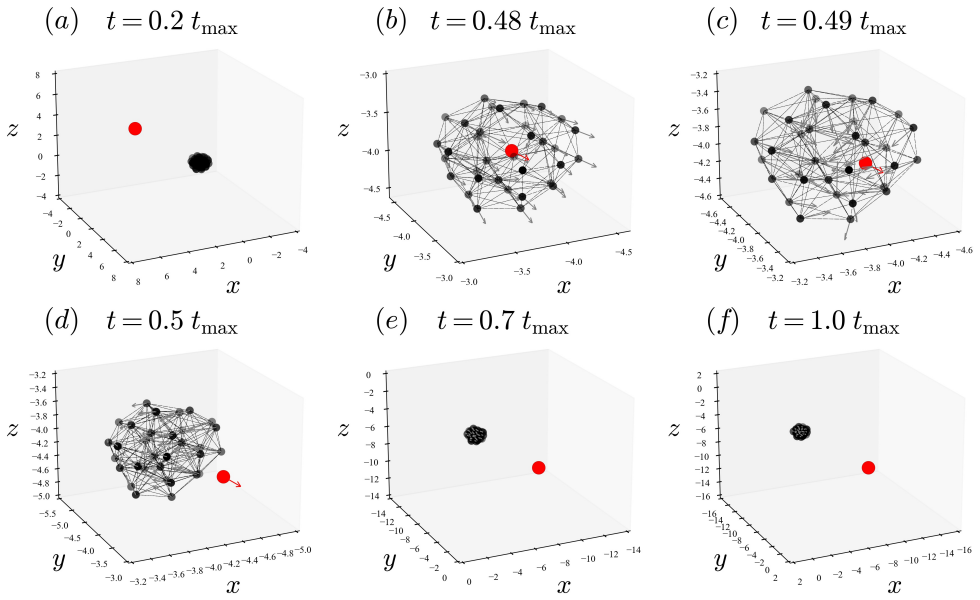


图 7。模式 I：分裂与重聚的三维模拟结果。这些图像展示了群游猎物和捕食者的行为，以及 ϵ-鱼群在以下时刻的相关状态：(*a*) $t = 0.2t_{\max}$、(*b*) $t = 0.48t_{\max}$、(*c*) $t = 0.49t_{\max}$、(*d*) $t = 0.5t_{\max}$、(*e*) $t = 0.7t_{\max}$，以及 (*f*) $t = t_{\max}$。

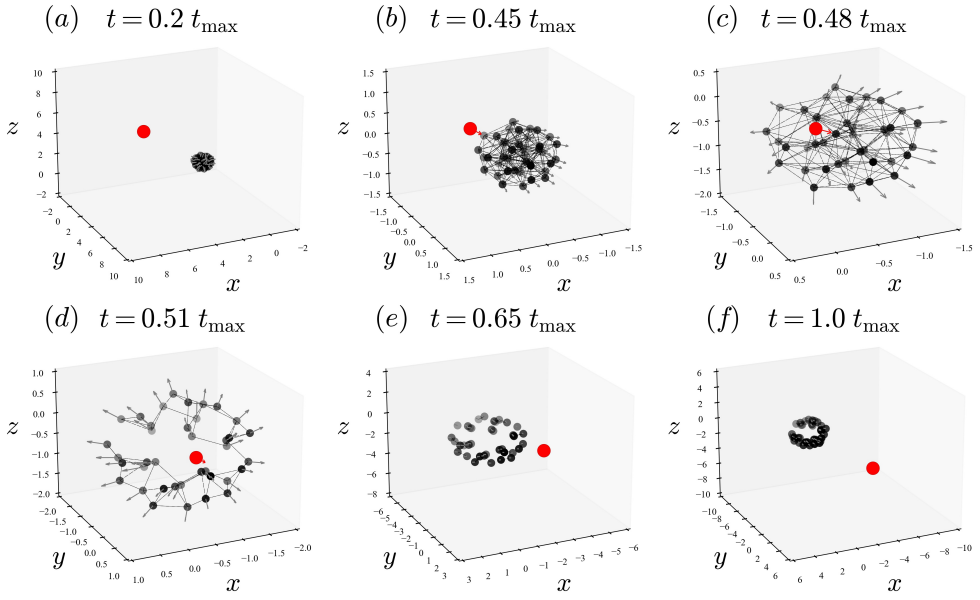


图 8。模式 II：分裂并分成两组的三维模拟结果。这些图像展示了群游猎物和捕食者的行为，以及 ϵ-鱼群在以下时刻的相关状态：(*a*) $t = 0.2t_{\max}$、(*b*) $t = 0.45t_{\max}$、(*c*) $t = 0.48t_{\max}$、(*d*) $t = 0.51t_{\max}$、(*e*) $t = 0.65t_{\max}$，以及 (*f*)$t = t_{\max}$。

该模型见参考文献 15。我们提出了 ϵ-鱼群这一概念，用以数学表示鱼群中猎物鱼的几何结构。

通过分析四种不同的躲避捕食者

在二维和三维空间中的模式里，我们发现，在捕食者接近的过程中， ϵ-鱼群的数量会动态变化。一般而言，在前两种模式中，我们观察到 ϵ-鱼群的数量先增加，随后减

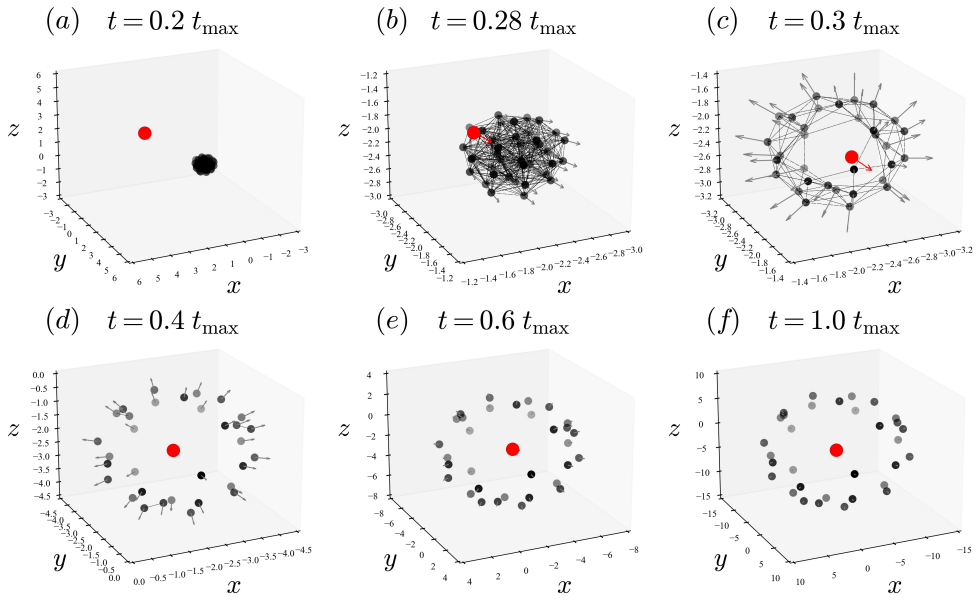


图 9. 模式 III：分散的三维模拟结果。这些图像展示了群游猎物和捕食者的行为，以及 ϵ-鱼群在以下时刻的相应状态：(*a*) $t = 0.2t_{\max}$、(*b*)$t = 0.28t_{\max}$、(*c*) $t = 0.3t_{\max}$、(*d*) $t = 0.4t_{\max}$、(*e*) $t = 0.6t_{\max}$ 和 (*f*) $t = t_{\max}$。

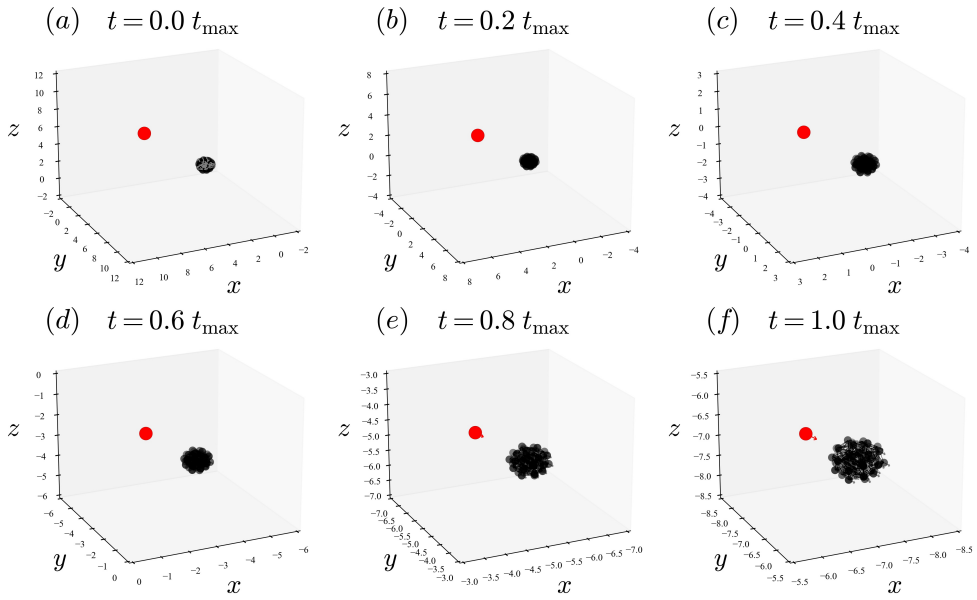


图 10. 模式 IV：保持队形和距离的三维模拟结果。这些图像展示了群游猎物和捕食者的行为，以及 ϵ-鱼群在以下时刻的相应状态：(*a*) $t = 0$、(*b*) $t = 0.2t_{\max}$、(*c*) $t = 0.4t_{\max}$、(*d*) $t = 0.6t_{\max}$、(*e*) $t = 0.8t_{\max}$ 和 (*f*) $t = t_{\max}$。

少至一个或两个结构。然而，模式III表现出一种独特特征： ϵ-鱼群的数量一直增加，直到模拟结束。模式IV中则始终存在一个单一的 ϵ-鱼群。这些结果表明，当捕食者接近时，鱼群中的个体鱼群会优先关注捕食者，而不是维持与其他同群个体的队形。这一发现与自然水生生态系统中群游鱼类的真实行为一致。

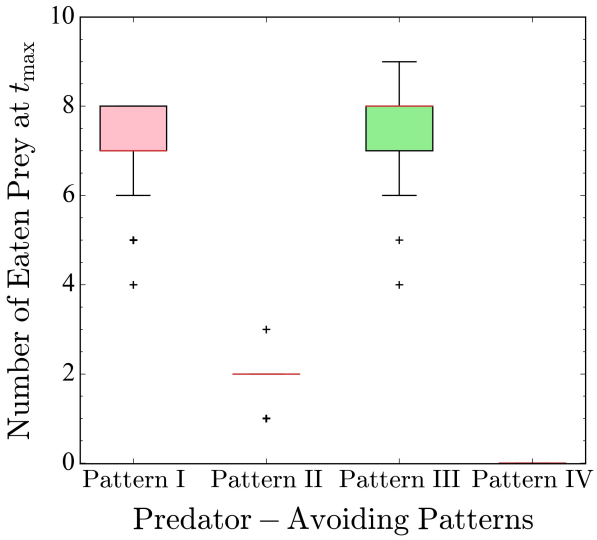


图11. 三维模拟中被捕食猎物总数。

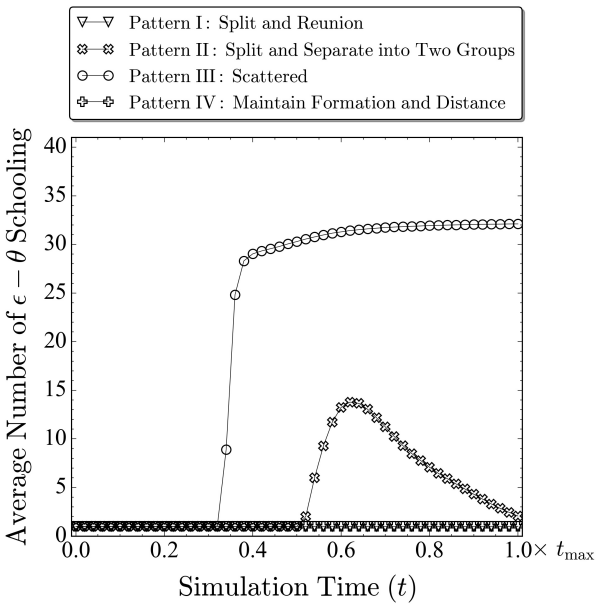


图12. 三维模拟中的 ϵ-鱼群数量。

本研究的结果有助于更好地理解鱼群的集体行为，并可能对研究不同物种的动物行为和群体动力学产生影响。未来可以开展进一步研究，探讨各种参数（例如 ϵ 的值）以及噪声强度对所观察到的模式的影响。

致谢

第一作者（A.D.H.）和第二作者（T.V.T.）的工作得到JSPS KAK-ENHI Grant Number 19K14555 的资助。

利益冲突

作者声明，本研究不存在利益冲突。

贡献

在本研究中，第一作者（A.D.H.）负责开发数值模拟所使用的计算机代码，并撰写初稿。第二作者（T.V.T.）和最后一位作者（L.T.H.N.）负责数学模型的设计与概念构建，并修订初稿。

参考文献

1. I. Aoki，鱼类集群机制的模拟研究，《日本渔业科学学会会报》**48**(8) (1982) 1081–1088. 2. S. Camazine、J. Deneubourg、N. R. Franks、J. Sneyd、G. Theraula 和 E. Bonabeau，生物系统中的自组织，载于生物系统中的自组织，（普林斯顿大学出版社，2001）。3. F. Cucker 和 S. Smale，论涌现数学，《日本数学杂志》**2**(1) (2007) 197–227. 4. C. W. Reynolds，群、兽群与鱼群：一种分布式行为模型，载于第*14*届计算机图形学与交互技术年度会议论文集，1987，第25–34页。5. I. D. Couzin，动物群体中的集体认知，《认知科学趋势》**13**(1) (2009) 36–43. 6. T. Vicsek 和 A. Zafeiris，集体运动，《物理学报告》**517**(3-4) (2012) 71–140. 7. T. Uchitane、T. V. Tˆon 和 A. Yagi，鱼群集群行为的常微分方程模型，《日本数学杂志》**75**(3) (2012) 339–350. 8. N. T. H. Linh、T. V. Tˆon 和 A. Yagi，描述鱼群集群行为的常微分方程模型的定量研究，《日本数学杂志》**77**(3) (2015) 403–413. 9. N. T. H. Linh、T. V. Tˆon 和 A. Yagi，鱼群的避障模式与凝聚性，《理论生物学杂志》**406** (2016年10月) 116–123. 10. T. V. Tˆon 和 N. T. H. Linh，鱼群觅食行为的随机微分方程模型，《物理生物学》**15** (2018年3月) 第036007页。11. T. Pitcher、A. Magurran 和 I. Winfield，较大的鱼群觅食更快，《行为生态学与社会生物学》**10**(2) (1982) 149–151。

12. T. J. Pitcher，真骨鱼类群游行为的功能，载于《真骨鱼类的行为》，（Springer，1986）第294–337页。13. J. Krause、G. D. Ruxton 和 S. Krause，动物与人类的群体智能，《生态学与进化趋势》**25**(1) (2010) 28–34. 14. C. C. Ioannou，鱼类中的群体智能？证明（某些）动物群体中存在分布式、自组织集体智能的难点，《行为过程》**141** (2017) 141–151. 15. A. D. Hartono、L. T. H. Nguyen 和 T. V. Ta，捕食者回避型鱼群集群行为的随机微分方程模型，已提交预印本 (2022)。16. D. Pavlov 和 A. Kasumyan，《鱼类群游行为的模式与机制：综述》，《鱼类学杂志》**40**(2)（2000）S163–S231。17. B. L. Partridge，《鱼群的结构与功能》，《科学美国人》**246**(6)（1982）114–123。18. G. Potts，《浅礁环境中阿尔达布拉的单斑笛鲷（鱼纲）群游行为学》，《动物学杂志》**161**(2)（1970）223–235。19. E. Shaw，《群游鱼类：鱼群是一种真正平等的组织结构形式，群体中所有成员的影响力都相同，为其参与者提供了诸多益处》，《美国科学家》**66**(2)（1978）166–175。